

Genetic Population Structure of the Ground Beetle, *Pterostichus oblongopunctatus*, Inhabiting a Fragmented and Polluted Landscape: Evidence for Sex-Biased Dispersal

Authors: Lagisz, Malgorzata, Wolff, Kirsten, Sanderson, Roy A, and Laskowski, Ryszard

Source: Journal of Insect Science, 10(105) : 1-20

Published By: Entomological Society of America

URL: <https://doi.org/10.1673/031.010.10501>

BioOne Complete (complete.BioOne.org) is a full-text database of 200 subscribed and open-access titles in the biological, ecological, and environmental sciences published by nonprofit societies, associations, museums, institutions, and presses.

Your use of this PDF, the BioOne Complete website, and all posted and associated content indicates your acceptance of BioOne's Terms of Use, available at www.bioone.org/terms-of-use.

Usage of BioOne Complete content is strictly limited to personal, educational, and non - commercial use. Commercial inquiries or rights and permissions requests should be directed to the individual publisher as copyright holder.

BioOne sees sustainable scholarly publishing as an inherently collaborative enterprise connecting authors, nonprofit publishers, academic institutions, research libraries, and research funders in the common goal of maximizing access to critical research.



!

Genetic population structure of the ground beetle, *Pterostichus oblongopunctatus*, inhabiting a fragmented and polluted landscape: Evidence for sex-biased dispersal

Malgorzata Lagisz^{1,2}, Kirsten Wolff², Roy A Sanderson², Ryszard Laskowski¹

¹Institute of Environmental Sciences, Jagiellonian University, 31-202 Kraków, Poland

²School of Biology, University of Newcastle, Newcastle upon Tyne, NE1 7RU, UK

Abstract

" # \$ % & ' ! () * + , - # ! - & ! & *) / # - + ! - & ' ! 0 % & 1 * \$ & - + 2 ! 3 4 \$ # * - & * ! 4 - # * ! \$ 0 ! 3 - & 2 ! *) # #) , * # . - + !) 1 \$, 2 , *) 3 , 5 6 - (. * * ! 1 7 - & /) ! \$ 0 *) & ! & 0 %) & 1) , ! 4 \$ 4 % + * \$ & ! /) &) * 1 ! , * # % 1 * % #) ! \$ 0 ! 1 - # - (. ' ! () * + , 5 8 & ! * 7 . , ! , * % ' 2 9 /) &) * 1 ! : - # . * \$ & 9 4 \$ 4 % + * \$ & ! ' . 0 0 #) & * . - * \$ & 9 - & ' ! ,) ; < , 4) 1 . 0 1 ! ' . , 4 # , - + ! 4 - * *) # & , ! =) #) ! , * % ' .) ' ! & ! * 7) ! 0 \$ #) , * ! / # \$ % & ' ! () * +) 9 ! "# \$ % & ' () * & + % , % . / % 0 * . (" 1 " * & ! > 5 ? @ \$ +) \$ 4 *) # - ! @ - # - (. ' -) B 9 & ! - ! 0 # - / 3) & *) ' ! - & ' ! 3) * - + 4 \$ + % *) ' ! + & ' , 1 - 4) ! * \$! - , , , , ! * 7) ! 1 \$ & ,) C %) & 1) , ! \$ 0 ! 7 % 3 - & < & ' % 1) ' ! 1 7 - & /) , ! \$ & ! * 7) ! 4 \$ 4 % + * \$ & ! /) &) * 1 ! , * # % 1 * % #) 5 ") & \$ * 2 4 ! 1 ! : - # . - * \$ & ! - * ! 0 . :) ! 3 1 # \$, - *) + . *) ! \$ 1 ! = - , ! , 1 #)) &) ' ! & ! DEF ! () * + , ! 0 # \$ 3 GH ! , - 3 4 +) ! \$ 1 - * \$ & , ! - # \$ % & ' ! & 1 < - & ' < +) - ' ! , 3) *) # ! & ! , \$ % * 7) # & ! J \$ + & ' 5 K \$ = ! +) : + , ! \$ 0 ! /) &) * 1 ! ' . 0 0 #) & * . - * \$ & ! - 3 \$ & ! / , - 3 4 + & ! / , *) , ! =) #) ! \$ (,) # :) ' 9 , % //) , * & / ! 7 . / 7 ! /) &) ! 0 \$ = ! - 3 \$ & / ! 4 \$ 4 % + * \$ & , 5 L ! &) / - * . :) ! 1 \$ # #) + * \$ & ! = - , ! 0 \$ % & ' ! () * =)) & ! +) : + , ! \$ 0 ! /) &) * 1 ! ' . 0 0 #) & * . - * \$ & ! - & ' ! 7 - (. * * 4 - * 1 7 ! , I) 5 M \$! , ./ & . 0 1 - & * !) 0 0 1 * , ! \$ 0 3) * - + 4 \$ + % * \$ & 9 & ! *) # 3 , ! \$ 0 ! /) &) * 1 ! (\$ ** +) &) 1 N , ! - & ' ! /) &) * 1 ! ' . 0 0 #) & * . - * \$ & 9 =) #) ! \$ (,) # :) ' 5 L & - 2 ,) , ! #) :) - +) ' ! =) - N ! /) &) * 1 ! 1 # , *) # & / ! * 7 - * ! , ! \$ \$,) - 2 ! * .) ' ! * \$! * 7) ! /) \$ / # - 4 7 1 1 4 \$, * \$ & ! \$ 0 ! * 7) ! , - 3 4 +) ' 4 \$ 4 % + * \$ & , 5 O) :) # - + *) , * , ! \$ 0 ! ,) ; < (. ,) ' ! ' . , 4 # , - + =) #) 1 \$ & ' % 1 *) ' 5 P \$, * \$ 0 * 7) 3 ! & ' 1 - *) ' B - +) < (. ,) ' ! ' . , 4 # , - + 5 Q . 0 0 # & / H) : + , ! \$ 0 ! ' . , 4 # , - + ! () * =)) & ! 0 3 - +) , ! - & ' B - +) , ! #) , % *) ' ! & ! ,) ; < , 4) 1 . 0 1 ! , 4 - * . - + /) &) * 1 ! 4 - * *) # & , 5 ") &) * 1 ! ' . 0 0 #) & * . - * \$ & ! = - , ! , ./ & . 0 1 - & * 2 ! 1 \$ # #) + *) ' ! = . * 7 ! /) \$ / # - 4 7 1 - + ! ' . , * - & 1) ! 0 \$ # ! 3 - +) , 9 (% * ! & \$ * ! 0 \$ # ! 0) 3 - +) , 9 = 7 \$! =) #) ! 3 \$ #) ! ' . :) # /) ' ! \$ 1 - + 2 5 L + , \$ 9 * 7) !) 0 0 1 * \$ 0 ! 7 - (. * * 4 - * 1 7 ! , I) ! = - , ! ,) ; < , 4) & ') & * 9 , % 4 4 \$ # * & / ! * 7) ! 0 & ' & / ! \$ 0 ! ' . 0 0 #) & * ! ' . , 4 # , - + 4 - * *) # & , ! () * =)) & ! * 7) ! ,) ; , 5 R 7 . , ! , * % ' 2 ! ') 3 \$ & , * # *) ' ! * 7) ! - 4 4 + 1 - * \$ & ! \$ 0 ! 3 1 # \$, - *) + . *) ! 3 - # N) # , ! * \$! - & , =) # ! C %) , * \$ & , ! #) / - # ' & / ! 1 \$ 3 4 +) ; ! & *) # - 1 * \$ & , ! () * =)) & ! 4 \$ 4 % + * \$ & ! , * # % 1 * % #) ! - & ' ! 4 7 2 , 1 - + 4 # \$ 4) # * .) , ! \$ 0 ! * 7) ! + & ' , 1 - 4) 5 8 & ! * 7) ! , * % ' 2 ! , 2 , *) 3 9 3 . / # - * \$ & ! - 4 4) - # , ! * \$! () ! , % 0 0 . 1) & * ! * \$! \$:) # # . ') ! 4 \$ *) & * . - +) 0 0 1 * , ! \$ 0 !) & : . # \$ & 3) & * - + ! 4 \$ + % * \$ & ! - , ! =) + ! - , ! 7 - (. * * ! 0 # - / 3) & * . - * \$ & 5 R 7 . , ! & :) , * / - * \$ & ! \$ 0 ! 4 \$ 4 % + * \$ & ! /) &) * 1 ! , * # % 1 * % #) ! & ' 1 - *) ' 9 0 \$ # ! * 7) ! 0 # , * ! * 3) 9 3 - +) < (. ,) ' ! ' . , 4 # , - + ! & ! 1 - # - (. ' ! () * + , 5

Keywords: gene flow, microsatellite markers, spatial structure
Abbreviations: **AMOVA**, analysis of molecular variance; **F**, the probability that two genes share a common ancestor within a population; **F_{is}**, inbreeding coefficient of an individual relative to subpopulation; **F_{st}**, fixation index (the effect of subpopulations compared to total population); **mAIC**, mean of genetic assignment index; **vAIC**, variance of genetic assignment index
Correspondence: losialagisz@yahoo.com
Associate Editor: Zhijian (Jake) Tu was editor of this paper.
Received: 9 April 2008, **Accepted:** 4 April 2009
Copyright : This is an open access paper. We use the Creative Commons Attribution 3.0 license that permits unrestricted use, provided that the paper is properly attributed.
ISSN: 1536-2442 | Vol. 10, Number 105
Cite this paper as:
 Lagisz M, Wolff K, Sanderson RA, Laskowski R. 2010. Genetic population structure of the ground beetle, *Pterostichus oblongopunctatus*, inhabiting a fragmented and polluted landscape: Evidence for sex-biased dispersal. *Journal of Insect Science* 10:105 available online: insectscience.org/10.105 !

Introduction

Anthropogenic disturbance may drive species to extinction or to local adaptation. Extinction probability and micro-evolutionary processes are strongly linked to the organism's mobility, especially in fragmented landscapes (Thomas 2000; Carroll et al. 2007; Garant et al. 2007). Carabid beetles form a major family (Carabidae) of predacious and omnivorous species inhabiting a wide range of terrestrial habitats (Lindroth and Bangsholt 1985). They are widely used in biological surveys, especially to study effects of habitat alteration (Butterfield et al. 1995; Niemelä et al. 2002; Rainio and Niemelä 2003). Numerous studies have investigated the response of carabid species to changing environmental conditions resulting from human impact, such as forest fragmentation or management practices (Rainio and Niemelä 2002; Koivula 2000). Carabids are known to differ significantly in their dispersal abilities; flightless beetles are considered to be able to move a few hundred meters per day by walking, while species with good flight capability can move longer distances and are less dependent on dispersal corridors (Thiele 1977).

S (* - & & /! -11%#- *) B)-, % #, \$0!' ., 4) #, -+! & ! *7) ! 0.) ' ! #) 3 - & , ! -! 4#\$(+) 3 ! = 7) & ! , *% ' 2 & /! , 3 -+! , 4) 1.) , ! = . *7 ! \$(, 1%#) ! +0) ! , *2+ , 9 +N) ! 3 \$, *! & :) #*) (# - *) , 5 Q . #) 1* ! \$ (,) # : - * \$ & , ! % , & /! 3 - #N#) 1-4 *%#) ! *) 17 & C%) , ! - #) ! +3 . *) ' ! & ! /) \$ / # - 47 1 ! , 1\$4) ! - & ' ! * 3) ! , 1-+) 9 - & ' ! & 0#) C%) & * ! & , * - & 1) , ! \$0! + \$ & /! ' . , * - & 1) ! ' . , 4) # , -+!) :) & * , ! 1- & ! () ! - , . 2! 3 . , ,) ' ! ? I \$ 44 ! - & ' ! U) % *) # ! GEEVB L ' : - & 1) , ! & ! 3 \$ +) 1% + # ! (\$ + \$ / 2 ! 4 # \$: . ') ! - & ! \$ 44 \$ # * % & . * 2 ! * \$!) , * 3 - *) ! , 7 \$ # * < ! - & ' ! + \$ & / < ' . , * - & 1) ! ' . , 4) # , -+! 4 - **) # & , ! & ! , % 17 ! , 4) 1.) , 5 P \$ #) \$:) # 9 /) &) * 1 B) * 7 \$ ' , ! -+ \$ = ! 0 \$ # ! * 7) ! ') *) # 3 & - * \$ & ! \$0! 4 \$ 4 % + * \$ & ! , * % 1 * % #) 9 /) &) * 1 ! : - # . - (. + * 2 ! - & ' !) 00 1 * , ! \$0! 7 - (. * - * !

, % (' . : . , \$ & 5 P \$ (. + * 2 ! \$0! , \$ 3) ! \$0! * 7) ! , 4) 1.) , ! 7 - , ! () & ! , % 11) , , 0% + 2 ! & :) , * , / - *) ' ! = . * 7 ! 3 \$ +) 1% + # ! * \$ \$ + , 5 > \$ # !) ; - 3 4 +) 9 W) +) # ! - & ' ! K - # / - ') # ! ? GEEDB ! , 7 \$ =) ' ! * 7 - * ! /) &) ! 0 \$ = ! - & ' ! /) &) * 1 ! : - # . - (. + * 2 ! & ! 0 + / 7 *) , , ! 21 \$ 1 , * & + 3 % - 1 (# * & + = - , ! - 00) 1 *) ' ! (2 ! * 7) ! 4 #) ,) & 1) ! \$0! 3 - \$ # ! # \$ - ' , ! & ! * 7) ! , * % ' 2 ! - #) - 5 Y # \$ % - *) ! * ! - 5 ? GEEDB = \$ # N & / ! \$ & ! * = \$! \$ * 7) # ! 21 \$ 1 , * & + , 4) 1.) , 9 0 \$ % & ' ! * 7 - * ! * 7) ! 0 \$ #) , * ! , 4) 1. - + , * ! = - , ! 3 \$ #) ! - 00) 1 *) ' ! (2 ! 7 - (. * - * ! 0# - / 3) & * - * \$ & ! * 7 - & ! * 7) ! 0 \$ #) , * ! /) &) # - + , * ! - & ' ! * 7 - * ! & \$ & < 0 \$ #) , *) ' ! - #) - , ! - #) ! \$ & + 2 ! 4 - # * . - + ! (- # # .) # , ! * \$! /) &) ! 0 \$ = ! 0 \$ # ! (\$ * 7 ! , 4) 1.) , 5 0) :) # - + ! \$ * 7) # ! 4 - 4) # , ! - + , \$! 0 \$ 1% ,) ' \$ & ! 00) 1 * , \$ 0 / 7 - (. * - * ! , \$ + * \$ & ! - & ' ! 7) *) # \$ /) &) . * 2 ! \$ & ! 4 \$ 4 % + * \$ & ! ' . 00) #) & * - * \$ & ! - & ' ! /) &) * 1 ! ' . :) # , * 2 ! & ! 1 - # - (. ' , ! M .) 7%) , !) * ! - 5 HFFZ [! Q] ,) & ') # ! - & ' ! 0) # # - & \$! HFFF [! Q] ,) & ') # ! - & ' ! \) # ' 21NGEEH [Q] ,) & ') # !) * ! - 5 GEEVB ! ! Q . , 4) # , - + ! # - *) , ! 1 - & ! ' . 00) # ! () * =)) & ! * 7) ! ,) ;) , 5 L + * 7 \$ % / 7 ! 3 \$ +) 1% + # ! 3) * 7 \$ ' , ! - #) ! & 1#) - , & / + 2 ! % ,) ' ! * \$! , * % ' 2 ! ,) ; < (. - ,) ' ! ' . , 4) # , -+! ? P \$, , 3 - & ! - & ' !] - ,) # ! HFFF [! " \$ % ') *) ! * ! - 5 GEEG [! J # % / & \$ +) ! - & ' ! ') ! P)) % , ! GEEGB * 7) #) ! . , ! , * . + ! + * *) ! N & \$ = & ! - (\$ % * ! ,) ; < (. - ,) ' ! ' . , 4) # , -+! & ! * - ; - ! \$ * 7) # ! * 7) & ! :) # *) (# - *) , 5 ^ & 0 \$ # * % & - *) 2 9 & ! 3 \$, * ! 4 - 4) # , ! \$ & ! 4 \$ 4 % + * \$ & ! , * % 1 * % #) ! \$0! *) # #) , * # . - + ! & :) # *) (# - *) , 9 - % * 7 \$ # , ! ' \$! & \$ * ! #) 4 \$ # * = 7) * 7) # ! * 7) 2 *) , *) ' ! 0 \$ # ! ' . 00) #) & 1) , ! & ! ' . , 4) # , -+! () * =)) & ! * 7) ! ,) ;) , 5 R 7) #) ! - #) ! ,) :) # - + ! , * % ' .) , ! = 7) #) ! ,) ; < (. - ,) ' ! ' . , 4) # , -+! 7 - , ! () & ! 0 \$ % & ' ! & ! & ,) 1 * , ! & 1% ' & / ! ' - 3 ,) + 0 + , ! ? Y) . # & 1N ; !) * ! - 5 GEEZB - ! 0) = ! , 4) 1.) , ! \$0! 4 \$ % & 0) ' 1 + ? #) : .) =) ' ! & ! P - # N \$ = ! - & ' ! @ - , * #) I - & - ! GEEEB * 7) ! 3 - 202 ! 21 - , 1 # " & + # \$ \$ * / ' . # * & +) 1 / # . + ? @ - % ' . + ! GEEDB * 7) ! - & * ! 6 % \$ 7 ' (1 + # 8 & # (" 1 ! ? 0 % & ' , * # 3 !) * ! - 5 GEEDB - & ' ! * 7) ! (- # N ! () *) ! 90 & + " : 0 % / \$ 10) ' (* & + ? ! 0 - + !) * ! - 5 GEEaB ! ! R 7) !) : \$ % * \$ & ! \$0! ,) ; < (. - ,) ' ! ' . , 4) # , -+! . , ! & 0%) & 1) ' ! (2 ! ,) :) # - + ! 0 - 1 * \$ # , 5 R 7) ,) !

Downloaded From: https://bioone.org/journals/Journal-of-Insect-Science on 06 Sep 2024 Terms of Use: https://bioone.org/terms-of-use

&1#')!3 -*&/!,2,*)3 9,);!#-*\$91\$,*,!\$0!
',.4)#,-9#1-+1\$3 4)*.\$&!0\$#13 -*),!-&'!
#),\$%#1),9 &(#))' &/!-:\$.'-&1)97-(.*!*
4)#,.,*)&1)!-&'!.,4)#,-+!*3 &/!?"-&'&\$&!
HFFF[!J)##&!-&'!P -I-#\$:!GEEE[!6.#\$*!
GEEbB P \$,!*)7)\$#)*1-+!,*%'.),!-/#))9
7\$=):)#9 *7-*! &! 4\$-2/2&\$%,! \$#!
4#3 \$.,1%\$,!,4)1.),93 -+),!-#)4#)'1*)'!
\$!(!)!)!3 \$#!',.4)#,.:)!),;5 &!0-1*9
',.4)#,-+ *)&',! *\$!(!)!3 -+)<(-,)'! &!
3 -3 3 -+!, ?3 \$,*2! 4\$-2/2&\$%,B! -&'!
0)3 -+)<(-,)'! &! (#',! ?3 \$,*2!
3 \$&\$/-3 \$%,B!?)&=\$ \$' HFcEBB
!
R7)#)! -#)! 3 4\$#*-&*!):.\$%*\$&-#2!
1\$&,)C%)&1),! *\$! -,23 3)*#1! ',.4)#,-+
#-*) ,5 S&)!.,!*7-*!-,!4)1.),!3 -2!,7\$= !
'.00)#&*14-*)#&,!\$0!4\$4%+*\$&!,*#%1*%#)!
0\$#13 -+),!-&'!0)3 -+),!?J#%/&\$+)!-&'!')!
P))%,!GEEGBB R7)\$#)*1-+!3 \$')+,!-+,\$!
4#)'1*! *7-*!,);<(-,)'!/) &!0\$= !3 -2!
-00)1*!-'4*.:)!):\$%*\$&!&!3 -#/&-+!,&N!
)&:#\$&3)&*,! ?W=-)1N.! GEEDBB O%17!
)&:#\$&3)&*,!-#)!\$0*!&!\$0!-&*7#4\$/) &!1!
\$#./ &!-&'!1-&!);7.(.*!,*#\$&/!,+)*1*.:)!
4#),,%#)!+)' &/!*\$!'!1#)-,)! &!/) &)*1!
'..:)#,*2! -&'d\$#! /) &)*1! -'4-**\$&!
?6)()#*!-&' K%N)#HFFZBB!
!
R7.,!4-4)#!);-3 &),!4\$4%+*\$&!/)&)*1!
,*#%1*%#)! \$0! *7)! 0\$#),*! 1-#-(.'9
! "#\$%&'()*+& ,% ,%./%0* . ("1"*&! >5
?@\$(+) \$4*)#-A0-#-(.'-)B90H\$3 !0#-/3)&*)'!
-&'!4\$+%)'!7-(.**,!&!,,\$%*)#&1J\$+&'5
P\$+)1%+#!-'*!=) #)!%,)'!*\$!*) ,*,):)#-+
724\$*7),),5>#,*29\$:)#-+!7./7!' ,4)#,-+
#-*)!\$0!*7)! ,4)1.),!=-,!) ;4)1*)'9()1-%,)!
7)! -&3 -+!, -#)! #)+.:)+2! ,3 -+! -&'!
3 -1#4\$*)#%\$,9 *7%,! 4\$*)&*.+2! 1-&!
',.4)#,)! (2!0+./7*6./7!3 ./#-*\$&!#-*) ,!
-#)!%,%+2!-, ,,\$1.*)'! =.*7!\$= !+):)+,\$0!
/) &)*1! 4\$4%+*\$&! ,*#%1*%#&/5
Y\$**)&)1N,9 0\$%&' #)!)00)1*,9 -&'!
):.\$%*\$&!(2!' #.0*#) #) &\$*+N)+2!*\$ \$11%#5
0)1\$&'29 ()1-%,)! *7)! ,4)1.),!1-&! ()!
#)-,\$&-(-2!);4)1*)'!*\$!(!)4#3 \$.,1%\$, \$#!
4\$-2/2&\$%,9 3 -+)<(-,)'! 3 ./#-*\$&! ,!
);4)1*)'5 &!/) &)*1! *)#3 ,9 *!1-&! ()!

);4#),,)!'!-,!-!7./7)#!4#4\$#*.\$&! \$0!
,7-#)'!-+)+,!(*)=)&!, -3 4+&/!,*) ,!&!
3 -+),! *7-&! &! 0)3 -+),9 '%'! *\$! 3 \$#!
0#)C%)&*! 3 ./#-*\$&!):)&*,! &! 3 -+),5
>&-+29 .0!\$:)#-+!' ,.4)#,-+!#-*)!.,!7./79
)00)1*,! \$0! 7-(.*!* 0#-/3)&*-*\$&! -&'!
4\$+%)\$&!\$&!4\$4%+*\$&!/)&)*1!,*#%1*%#)!
1-&!()!);4)1*)'!*\$!(!)!=)-N!\$#!-(,)&*5
R7-*! 3)-&,! *7-*! *7)#)! ,7\$%+'! ()!&\$!
1\$##)+*\$&!(*)=)&!/) &)*1!'..:)#,*2!-&'!
4-*17! ,J),! \$#! 1\$&*-3 &-*\$&! +):)+,5
U),4\$&,)!*\$!7-(.*!*0#-/3)&*-*\$&!-&'!
4\$+%)\$&!1-&!-+,\$!(!)!);<'4)&')&*9=
.*7)! *7)! 3 \$#! 3 \$(+),);! ,7\$= &/!/#)-*#!
/) &)*1!7\$3 \$/) &)*2\$:)#*7)! ,*%'2!-#)-5

Materials and Methods

Study species

!+ ,% ,%./%0* . ("1"*&! ,! 1\$3 3 \$&! *\$!
= \$ \$' +&' ,! &! *7)! J-+)-#1*1! #)/ \$&9
\$11%##&/! &! (\$*7! ')1.'%\$%,! -&'!
1\$&.0)#%\$,! 0\$#),*! ?K &'#\$*7! -&'!
Y-&/,7\$+*! HFcZBB 8* ,! -! /) &#-+,*!
4#)'-*\$#! -&'! -! ,4#&/! (#)')#! ,* ,!
4#)'-*\$#2+ #:-) !/#\$= !%#&/!*7)! ,%3 3)#!
&!, \$.+! -&'!+**)!#?P e+)#! -&'!W-,17%(-!
HFcZBB R7)!/) &#-*\$&!*3)!.,!/) &#-+2!
\$&!)2)-#9-+*7\$%/7!-!,3 -+!4#4\$#*.\$&!\$0!
-'%*,! 3 -2! +.:)! %4! *\$! *7#))! 2)-# ,!
?Y#%&,*&/! HFcHBB L+*7\$%/7! !+
%,% ,%./%0* . ("1"*&!,!, \$3)*3) ,!) ,1#.()'!
-,!-!&\$&<02 &/!,4)1.),! ?Y#%&,*&/!HFcHBB
*7)#)! ,! , \$3)!):.')&1)! *7-*! -! ,3 -+!
4#4\$#*.\$&!\$0! &'..:)'%+!,1-&' ,.4)#,)!&!
*7.,! =-2!?\ -&!6 %J)!&!HFcE[!:-&!017-1N!
f.+),)!&-'!Y#%&,*&/!HFcbBB P -+),!1-&!
()!' ,.*&/%,7)'! 0#3 !0)3 -+),! (2!*7)!
4#),)&1)!\$0! *7)! ' .+*)'! -&*)# \$#! *#-+!
,)/3)&*,!\$0! *7)! 0#,*!4-#!\$0!+),/5 R7)!
,4)1.),! ,! ,-(%&' -&*!&*7)! ,*%'2!-#)-9(\$*7!
-*! *7)! 4\$+%)'! -&'!&\$&<4\$+%)'! ,. ,) ,!
?4)#,\$&-! \$(,) #: -*.\$&BB !+
%,% ,%./%0* . ("1"*&+ 7-!, ()&!);*)&,.:)+2!
%,)'! &!)1\$*\$;1\$-\$/1-+! #),)-#17! &!
J\$+&'9 ,7\$= &/! *7-*!)&:#\$&3)&*-+!
1\$&*-3 &-*\$&! 7-!, -&! 3 4-1*! \$&! *7)!
,4)1.),g+0)<7.,*\$#2!-&'!472, \$-\$/2! ?0*\$&)!!

Downloaded From: https://bioone.org/journals/Journal-of-Insect-Science on 06 Sep 2024
Terms of Use: https://bioone.org/terms-of-use

) *!-5GEEH [K-/,I!) *!-5GEEG [I0*\$&) !) *!-5GEEG [! P ./%+!) *!-5GEEb [!K-/,I!) *!-5GEEV [K-/,I!-&' K-,N\$= ,N.GEEcB

Sample collection

R\$!-,,) ,,! *7) !/) \$/#-47.1!' ,,*#.(%*\$&!\$0! /)&)*1! :-#-*\$&! =.*7 &! -&'! -3 \$&/! 4\$4%+*\$&,! \$0! !,† %, %./%0*. ("1"*&9 , -3 4+), !=) #)! 1\$+1)*' ! 0#3 !GH! 0\$#), *! \$1-+.*), ! &! O\$%*7) #&! J\$+&' ! ?-44#\$; 3 -*)-2 VE° HVGM HF° GVGh !*\$ VE°! GEGM !HF° !bHghBIL+!, -3 4+&/!, *) , !=) #)! ' \$3 &-*)' ! (2!01\$*, !4 &) 9!'. *&+&:-3#&'\$&! K5?J &-+), AJ &-1)-) B!0\$#), *!= .*7 !-!, 3 -+! &%3 () #! \$0! \$*7) #! #) !, 4) 1.), 9 &1#&' &/! \$-N9 (#17! -&' ! #\$,) 5 R7) !, *) , ! 17\$,) &! #) 4#),) &*! -! (#\$-'! #-&/)! \$0! 3) *+! 4\$+&*\$&9 = .*7 ! I &19 1-' 3 %3 9 -&' ! +) -' ! () &/!*7) ! 3 \$, *! 3 4\$#*-&*! 4\$+&*-&*, 5R7) ! 1\$&*-3 &-*\$&+) :+ , ! *! *7) !, -3 4+&/!, *) , ! -#) ! #) 4\$#*)' ! -, ! I &1! 1\$&1) &*#*.\$&! &! *7) ! , \$.! 7%3 %, ! +2) #! ?R- (+) ! HB! () 1-%,) ! *7 ., ! 3) *+! #) -17), ! *7) ! 7 ./7), *! 1\$&1) &*#*.\$&9 -&' ! *7) ! 1\$&1) &*#*.\$&! -&' ! (\$-:-.+ (.+*2! \$0! 3 -X\$#! 3) *+! 4\$+&*-&*, ! &! *7) ! #) / \$&! -44) -# , ! *\$! () ! , *#&/+2! &*) #1\$##) + *)' ! ?f2/3 %&*!) *!-5GEEZB>\$%#! , \$.! 7%3 %, ! , -3 4+), ! 0#3 !)-17!, *) !=) #) ! *N) &'! % #&/! *#-44 &/ \$0!*7) ! / # \$ % &' ! () *+), 5!

@\$&1) &*#*.\$&, ! \$0! f& !=) #) ! -&-2I) ' != .*7 ! 0+3) ! -*\$3 1! - (, \$ #4 *.\$&! , 4) 1*#3) *#2! ?J) #N &-1-3) #! LL&-2, *! cEE9 = = = 5) #N &) -3) #1\$3 B R) &! , -3 4+&/! , .*) , ! , 7\$= &/! ; *#) 3) -2! 7 ./7! +) :+ , ! \$0! 3) *+! -11%3 %+*\$&! =) #) ! \$1-*)' ! &! 1\$,) ! : 1 &.*2! \$0! *7) ! I &1<-&'<+)-' ! 3 &&/< 3) *+&# / 1! 1\$3 4+); ! &! Y\$+), i = ! &) -#! S N%, I! ?R- (+) ! HB5R7) #) 3 - & &/!, -3 4+&/! , .*) , !=) #) ! , 4#) -' \$:) #! #) -, != .*7 B)' %3 ! -&' ! \$= ! 3) *+! 4\$+&*\$&5R7) ! /) \$/#-47.1! \$1-+*\$&\$0!*7) !, *) , !, ! &' 1-*)' ! &! >./%#) ! H5R7) #) / \$&! 7-, !-! \$&/7 ., *\$#2 \$0B &&/! -&' ! 3) *+! , 3) *+&/5R7) ! 4) -N! +) :+ , ! \$0!) 3 ., , \$&, ! ?3 \$#) ! *7-& HEEH! *\$&&), \$0! % , *! 4) #2) -#B! =) #) ! &\$*') ! &! 3 . ' <GE*7 ! 1) &%#2! = 7) &! -! (./! , 3) *+) #! = -, ! 1\$&, *#%1*)' 5 Y) 1-%,) ! \$0! 0+&/! 4#\$' %1*.\$&! +) :+ , ! -&' ! 1+)-&) #! 4#\$' %1*.\$&! *) 17&\$& / .), 9 *7) !) 3 ., , \$&! \$0! 7) - : 2! 3) *+ , ! 0#3 ! *7) ! \$1-+ , 3) *+) #! , ') 1#) -,)' ! ' % # &/! *7) ! + , *! G! ') 1-') , \$0!*7) GE*7 1) &%#2! \$&+) , , *7-& VE! *\$&&), ! 4) #! 2) -#! ?O*\$&) ! *! -5GEEHB @-#- (' ! () *+), ! %,)' ! &! *7) ! , *% ' 2! =) #) ! 1-%/7*! %, &/! 4.*0+! #4, ! ' % # &/! L4#.< T%&) ! GEEG5 >#3 !) -17! , *) 9 HD<HZ! &' .:.' % -+ , ! ?-:) #-/) ! HVB9 (\$*7 ! 3 -+), ! -&' ! 0) 3 -+), 9 =) #) ! 1\$+1)*' 5 Y)) *+), ! =) #) ! 4#),) #:)' ! &! FFj !) *7-&\$+! %&*+! QML!); *#-1*.\$&5

Table 1. Characterization of the sampling sites.

Site No.	Site description	Site code	N	Zn (N=4)	Patch size
1	Przegonia-Zederman	PRZ	15	0.28 ± 0.17	0.52
2	Kogutek-Sieniczno	KOG	15	0.33 ± 0.08	0.84
3	Olkusz-stacja benzynowa	OSB	16	0.35 ± 0.10	1.05
4	Olkusz-leśniczówka	OLE	15	0.33 ± 0.09	1.08
5	Osiek	OSI	15	0.67 ± 0.53	0.03
6	Witeradów	WIT	14	0.93 ± 0.54	1.96
7	Srebrna Góra	SRG	15	1.67 ± 0.74	0.49
8	Pustynia Starczynowska	PUS	13	6.85 ± 8.67	20.7
9	Starczynów	STA	15	15.98 ± 13.05	8.54
10	Bukowno-śmietnik	BUS	15	11.79 ± 14.64	0.12
11	Stary Olkusz	SOL	15	5.97 ± 7.33	11.57
12	naprzeciwko Grodziska	GRO	15	5.47 ± 7.81	11.57
13	Droga na Klucze	DRK	14	0.69 ± 1.00	18.61
14	Laski	LAS	14	7.48 ± 6.26	2.6
15	Bukowno-Krażek	BUK	15	7.75 ± 5.81	0.27
16	Bukowno-Wodąca	BUW	15	4.59 ± 6.62	0.29
17	Stawków 312	SLA	15	2.25 ± 2.58	14.98
18	Olkusz - huta	OLK	14	2.89 ± 2.18	1.19
19	Bolesław	BOL	15	1.43 ± 1.03	0.11
20	Hutki	HUT	16	0.60 ± 0.42	18.61
21	Klucze	KLU	13	0.37 ± 0.38	18.61

N - number of sampled individuals
 Zn - pollution level expressed as zinc concentration [g/kg] in soil humus layer (mean ± standard deviation based on four samples from each site)
 Patch size - size of a woodland habitat patch around the sampling site [km²] !!

Microsatellite typing!

")&\$3 1!QML!= -, !); *#-1*) ' !0#\$3 !*7#) !
 +) /, !0#\$3 !)-17! &' :. ' %-+!%, &/!@7) +); k !
 HEE! ?Y .\$<U-' ! K-(\$#-*\$#.) ,9 == = 5(.\$<
 #-' 5L\$3 B R., ,%) ,! =)#) ! ' #.) ' ! -*! #\$\$3 !
) 3 4) #-#) 9 /#\$%&' ! &! -! H57! 3 +
 h44)&' \$#0! *% ()! = .7! -! , 3 -+!4) ,*) 9-&' !
 &1% (-*) ' !& NVEE! u+HEj !@7) +); !-&' !V! u+
 4#*\$) &- ,) W! ?GE B /d3 -B! -*IVV° @ !0\$#D!75
 >.:) B 1#\$, -*) ++*) ! \$1.!R J\$ (H9J\$ (D9J\$ (b9
 J\$ (V9 -&' !J\$ (HbB! =)#) ! -&-2I) ' !%, &/!
 4#3) #, !-&' B) *7\$ ' , !) , 1#.() ' ! (2K- /., I!
 -&' !] \$+00! ?GEEbB L3 4+0.1-*.\$&! = -, !
 4) #0\$3) ' ! &! *\$ \$! 3 %*4+); ! J@U!
 #) -1*.\$&, AP %*4+); !H! ?E G! uP ! \$0!) -17! \$0!
 *7) !0\$#- #'+-&' !#) :) #,) +4#3) #, AJ\$ (H9
 J\$ (D9 J\$ (bB! -&' ! P %*4+); !G! ?4#3) #, !
 J\$ (V! -&' ! J\$ (HbB L! *\$*-+! \$0! DEF!
 &' :. ' %-+ , !?HZG! 0) 3 -+), !-&' !Hba! 3 -+), B!
 0#\$3 !GH! , -3 4+&/! , .*) , ! =)#) !%,) ' !0\$#!
 -, ,) , &/!&%1+)-#! /) &) *1! : -#-*\$.\$&R7) !
 3 1#\$, -*) ++*) ! ' -*-! = -, ! 17) 1N) ' ! 0\$#!
 , 1\$#&/!) ##\$#, !-&' &%+!-+) , ! = .7 IP 1#\$<
 @7) 1N) #! : 5G G E !, \$0* = -#) ! ?\ -& S \$, *) #7\$%*!
) *! -5GEEbB

!

Genetic diversity and gene flow between populations

>\$#!, *-*, *1-+!-&-2,) ,9 () *+ , !1\$+) 1*) ' !
 0#\$3 !)-17! , -3 4+&/! , .*) ! =)#) !-, ,%3) ' !*\$!
 #) 4#) ,)&*! +\$1-+! 4\$4%+*.\$&, 5 L++) !
 0#) C%) &1.) ,9 \$ (,) # :) ' ! 7) *) # \$ I2 / \$, .*) ,9
 -&' ! %& (. ,) ' !) , *3 -*) , ! \$0!) ; 4) 1*) ' !
 7) *) # \$ I2 / \$, .*) , ! M) .! HFacB! =)#) !
 1-+1%+*) ' ! = .7! *7) ! OJL " hQ 8H5H! 4-1N- /) !
 ?6 -# ' 2! -&' ! \) N) 3 -& , !GEEGBBQ) 4-#*#) , !
 0#\$3 ! 6 -# ' 2<]) & () # / !) C% .+ (# % 3 9
 +&N- /) ! ' . ,) C% .+ (# % 3 ! () * =)) & ! +\$1.9
 -&-2, . , ! \$0! 3 \$+) 1%+ # ! : -#-&1) 9
 4\$4%+*.\$&! 4-# = . ,) ! /) &) *1! ' . , *-&1) ,9
 -&' ! 3 ./#-*\$.\$&!#-*) , ! =)#) !) , *3 -*) ' ! = .7!
 7) ! , \$0 = -#) ! 4-1N- /) ! LUKh1 ^ 8M! H5H!
 ?017& .) ') # !) *! -5 HFFaB L P S \ L ! = -, !
 1-+1%+*) ' \$:) # ! -+4\$4%+*.\$&, !*\$! , *3 -*) !
 & *#< ! -&' ! & *) # 4\$4%+*.\$&! : -#-*\$.\$&!
 ?h; 1\$00.) # !) *! -5 HFFG!]) # ! -&' !
 @ \$ 1N) # 7-3 ! HFcbB = .7\$%*! *-N&/! *7) !
 /) \$ / # -47 1!4\$, *.\$&! & \$! -11\$%&*R7) ! 6<!
 0; -*.\$&!&') ; ?]) # ! -&' !

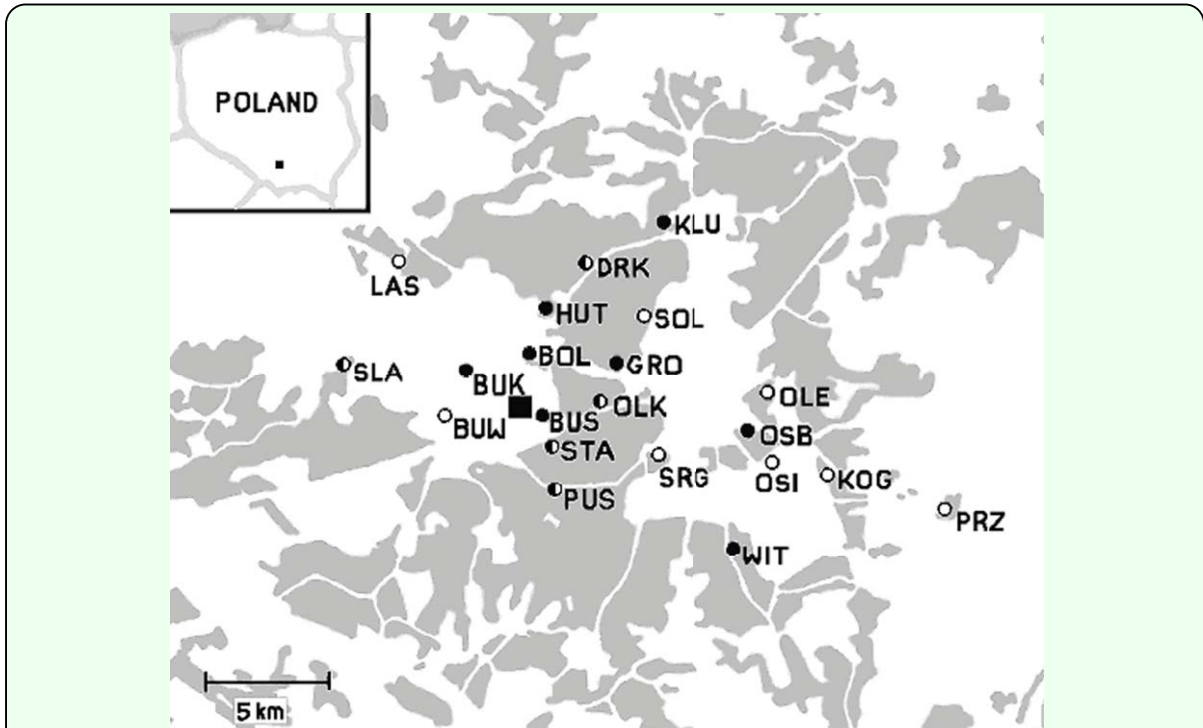


Figure 1. Study area. Circles – sampling sites, black square – smelter site, grey fields – woods. Circle filling colours show membership in genetic clusters according to Bayesian clustering method: Black and white-filled circles represent two main clusters with individuals' membership of at least 60%. Half-filled circles represent “unclustered” sites, comprised of individuals from two clusters in almost equal proportions (40-60% ancestry for each of the two clusters). High quality figures are available online.

Downloaded From: https://bioone.org/journals/Journal-of-Insect-Science on 06 Sep 2024
 Terms of Use: https://bioone.org/terms-of-use

@\$1N) #7-3 !HFcbB! = -, !%,) ' ! () 1-%,) !. *!., !
1\$&, ') # ' ! *\$! () ! *7) ! -44 # \$ 4 # - *) !, * - *, * 1!
0\$ # !, 3 - + !, - 3 4 +) !, !, !, ! - & ' ! & ! 1 - ,) , ! = 7) & !
- +) +) ! ' ., * #. (% * \$ & , !, 7 \$ = ! ') : - * \$ & , ! 0 # \$ 3 !
, *) 4 = .,) ! 3 % * - * \$ & ! 3 \$ ') + ! M) . /) + GEEGB9
= 7 17 ! = -, ! \$ (,) # :) ' ! & ! *7) ! & :) , * / - *) ' !
+ \$ 1 5 0 . / & . 0 1 - & 1) ! \$ 0 ! 0 . ; - * \$ & ! & ' 1) , ! = -, !
, *) , *) ' % , & / ! & \$ & 4 - # - 3) * # 1 4) # 3 % * - * \$ & !
- 4 4 # \$ - 17 ! = . * 7 ! HEGD ! 4) # 3 % * - * \$ & , !
? h ; 1 \$ 0 0 .) # !) * ! - 5 HFFGB !
!

R\$! ') *) # 3 &) ! . 0 ! *7) #) ! 7 - ' ! () & ! 4 - , * !
(\$ **) &) 1N , ! & ! 4 \$ 4 % + * \$ & ! , !, !) ! \$ # ! 0 \$ % & ') # !
) 0 0) 1 * , ! - * ! - & 2 ! + \$ 1 - + * 2 9 * 7) ! YSRK h M h @ W !
: 5 H 5 E G ! 4 # \$ / # - 3 ! = -, ! % ,) ' ! ? @ \$ # & %) * ! - & ' !
K % N - # * ! HFFZB ! R 7 . , ! 4 # \$ / # - 3 ! *) , * , ! . 0 ! - !
, / & . 0 1 - & * 2 ! 7 . / 7 ! & % 3 () # ! \$ 0 ! + \$ 1 . ! , 7 \$ = !
7) *) # \$ I 2 / \$, * 2 !) ; 1) , , ! \$ # ! ') 0 1 .) & 1 2 !
) + * . :) ! * \$! * 7) !) ; 4) 1 *) ' ! 7) *) # \$ I 2 / \$, * 2 !
1 \$ 3 4 % *) ' ! % & ') # ! * 7) !) C % . + (# % 3 !
7 2 4 \$ * 7) , . , ! 0 # \$ 3 ! * 7) ! & % 3 () # ! \$ 0 ! - +) + , 5 L !
] . 1 \$; \$ & ! , / &) ' # - & N !!

*) , * ! = -, ! 17 \$,) & ! 0 \$ # ! * 7 . , ! - & - 2 , , 9 - , ! * 7 . , !
, *) , * ! ' \$) , ! & \$ * ! #) C % #) ! - ! + # /) ! & % 3 () # ! \$ 0 !
4 \$ - 2 3 \$ # 4 7 1 ! + \$ 1 5 > \$ # ! * 7 . , ! - & - 2 , , 9 * 7) !
* = \$ < 4 7 - ,) ! 3 \$ ') + ! \$ 0 ! 3 1 # \$, *) + *) !
3 % * - * \$ & , ! = -, ! - , , % 3) ' ! ? @ \$ # & %) * ! - & ' !
K % N - # * HFFZB !
!

Q) / #) !) \$ 0 ! /) &) * 1 ! , 3 . + # * 2 ! - 3 \$ & / !
4 \$ 4 % + * \$ & , ! = -, !) , * 3 - *) ' ! 0 # \$ 3 ! - & !
& # \$ \$ *) ' ! &) . / 7 (\$ # \$ \$ & & / ! 1 % , *) # & / !
- & - 2 , , ! \$ 0 ! @ - : - + , < 0 \$ # I - ! - & ' ! h ' = - # ' , g !
? HFZaB ! 17 \$ # ! ' . , * - & 1) ! % , & / !
J S J ^ K L R 8 S M O ! : 5 H 5 E G ! b ! ? K - & /) + - ! GEEbB !
@ \$ \$ 0 . ') & 1) ! & ! * #) !) * \$ 4 \$ - \$ / 2 ! = -, ! - , ,) , ,) ' !
(2 ! (\$ \$ * , # - 4 4 & / ! \$:) # ! + \$ 1 . ! ? H E E E E !
. *) # - * \$ & , B ! - & ' ! * 7) ! 4 7 2 - \$ /) &) * 1 ! * #) ! = -, !
: . , % - + I) ' ! & ! R U h h \ 8 n] ! H 5 E E ? J - /) !
HFFZB !
!

R\$! *) , * ! = 7) * 7) # ! * 7) ! \$ (,) # :) ' !
' . 0 0) #) & * - * \$ & ! 4 - *) # & ! 1 \$ % + ' ! () ! () *) # !
) ; 4 + &) ' ! (2 ! - ! 4 % #) ! ' # . 0 * ! 3 \$ ') + ! \$ # ! - !
3 \$ ') + ! \$ 0 !) C % . + (# % 3 ! () * =)) & ! /) &) ! 0 \$ = !
- & ' ! ' # . 0 * ! 3 \$ ') + , 9 G P S Q ! , \$ 0 * = - #) ! = -, !
, % ,) ' ! ? @ \$ 0 . !) * ! - 5 HFFZB ! & ! * 7) ! 4 % #) ! ' # . 0 * !
3 \$ ') + ! . * ! . , ! - , , % 3) ' ! * 7 - * ! - & ! - & 1) , * # - + !

4 - & 3 1 * 1 ! 4 \$ 4 % + * \$ & ! ,) 4 - # - *) ' ! & * \$!
,) :) # - ! % & . * , ! ' . :) # / & / ! & ') 4) & ') & * 2 ! & !
1 \$ 3 4 + *) ! . , \$ + * \$ & 5 R 7) ! /) &) < 0 \$ = ! 3 \$ ') + !
- , , % 3) , ! * 7 - * ! * 7) ! /) &) ! 0 # C %) & 1 . , ! = . * 7 & !
, % (4 \$ 4 % + * \$ & , ! - #) ! ') *) # 3 &) ' ! (2 ! - !
(- + & 1) ! () * =)) & ! /) &) * 1 ! ' # . 0 * ! - & ' !
3 3 . / # - * \$ & 5 R 7) ! 4 # \$ / # - 3 ! - + , \$) , * 3 - *) , !
6 9 * 7) ! 4 # \$ (- (. + * 2 ! * 7 - * ! * = \$! /) &) , ! , 7 - #) ! - !
1 \$ 3 3 \$ & ! - & 1) , * \$ # ! = . * 7 & ! - ! 4 \$ 4 % + * \$ & 5 L !
P - # N \$: ! @ 7 - & ! P \$ & *) ! @ - # \$! , 3 % + * \$ & !
= . * 7 ! HEE E E E ! . *) # - * \$ & , ! = -, ! 1 \$ 3 4 % *) ' 9
- & ' ! * 7) ! 0 # , * ! H E j ! \$ 0 ! * 7) ! \$ % * 4 % * ! = -, !
' . , 1 - # ') ' ! & ! \$ # ') # ! * \$! - : \$. ' ! (- , ! #) , % * & / !
0 # \$ 3 ! * 7) ! , * - # * & / ! 1 \$ & ' . * \$ & , 5 R = \$!
& ') 4) & ') & * ! # % & , ! =) #) ! 1 - # # .) ' ! \$ % * ! * \$!
1 7) 1 N ! * 7) ! 1 \$ & :) # /) & 1) ! \$ 0 ! * 7) ! 4 \$, *) # \$ # !
4 # \$ (- (. + * .) , ! \$ 0 ! * 7) ! 3 \$ ') + , 5 6 < : - %) , ! =) #) !
1 7) 1 N) ' ! 0 \$ # ! 1 \$ & :) # /) & 1) ! (2 ! 1 \$ 3 4 - # & / !
* 7) ! 3) - & , ! - & ' ! * 3) < ,) # .) , ! , * - & ' - # ' !
) # # \$ # , ! 0 \$ # ! * 7) ! * = \$! # % & , 5 R 7) ! & % 3 () # ! \$ 0 !
3 . / # - & * , ! 4) # ! /) &) # - * \$ & ! ? > B ! = -, !
, * 3 - *) ' ! - , ! ? H ! < ! 6 B d ? b 6 B ! ? @ \$ 0 . !) * ! - 5
HFFZB !

Sex-biased dispersal

O) ; < (- ,) ' ! ' . , 4) # , - + ! = -, ! & :) , * / - *) ' !
, % , & / Y 8 L O Q 8 O J H E H ! ? " \$ % ') * !) * ! - 5 GEEGB9
= 7) #) ! 0 \$ % # ! , * - * , * 1 , ! - #) ! 1 - 1 9 + *) ' ! - & ' !
1 \$ 3 4 - #) ' ! () * =)) & ! * 7) ! ,) ;) , A 3) - & ! - & ' !
: - # - & 1) ! \$ 0 ! - , , . / & 3) & * ! & ') ; ! ? 7 ? 9 + - & ' !
3 ? 9 B 9 6 9 + - & ' ! 6 < = 5 R 7) ! - , , . / & 3) & * ! & ') ; !
?? 9 B ! ') *) # 3 &) , ! * 7) ! 4 # \$ (- (. + * 2 ! * 7 - * ! - !
) & \$ * 2 4) ! \$ # . / & - *) ' ! 0 # \$ 3 ! * 7) ! 4 \$ 4 % + * \$ & !
& ! = 7 17 ! . * ! . , ! , - 3 4 +) ' 5 P \$, * ! #) , ') & * !
& ' . : . ' % - + , ! - #) ! ; 4) 1 *) ' ! * \$! 7 - :) ! , 3 . + # !
) & \$ * 2 4) , 9 - & ' ! * 7 % , ! - #) ! 3 \$ #) ! + N) - 2 ! * 7 - & !
3 3 . / # - & * , ! * \$! () ! - , , . / &) ' ! * \$! * 7) . # ! \$ = & !
4 \$ 4 % + * \$ & ! - & ' ! * 7) #) 0 \$ #) ! 7 - :) ! 7 . / 7) # ! ? 9 +
: - %) , 5 @ \$ & ,) C %) & * 2 9 * 7) ! ,) ; = . * 7 ! - 1 \$ =) # !
3) - & ! ? 9 + 7 - , ! 3 \$ #) ! 4 \$ *) & * . - + ! #) 1) & * !
3 3 . / # - & * , 5 L * ! * 7) ! , - 3) ! * 3) ! * 7) ! 3 \$ #) !
' . , 4) # , . :) ! ,) ; = . + 7 - :) ! 7 . / 7) # ! : - # - & 1) \$ 0 !
- , , . / & 3) & * ! & ' 1) , 9 () 1 - % ,) ! * = . + 1 \$ & , . , * !
(\$ * 7 \$ 0 #) , ') & * , ! - & ' ! 3 3 . / # - & * , ! ? " \$ % ') * !
) * ! - 5 GEEGB ! > \$ # ! * 7) ! , - 3) ! #) - , \$ & !
7) *) # \$ I 2 / \$ *) ! ') 0 1 . * ! - & ' ! #) , % * & / ! 7 . / 7) # !
6 9 + : - %) , ! - #) ! ; 4) 1 *) ' ! & ! 3) 3 () # , ! \$ 0 ! * 7) !
3 \$ #) 3 \$ (. + ! ,) ; 9 () 1 - % ,) ! 6 9 + ! , ! - 3) - , % #) !

Downloaded From: https://bioone.org/journals/Journal-of-Insect-Science on 06 Sep 2024
Terms of Use: https://bioone.org/terms-of-use

\$0! 7\$= !=)++ *7) ! /)&\$*24)! 0#)C%)&1.) , ! = .*7 &! *7)! 4\$4%+*.\$&! 3 -*17! 6-#-'2<])&()#/!) ;4)1*-*\$&,5 L! , -3 4+)! #)4#) ,)&*&/!-!3 .; *%#)! \$0! #) ,')&*! -&' ! 3 3 ./#-&*! -&3 -+ , = .++) ;7.(.* 7)*)#\$I2/\$*)!')01.)&129-&' !*7% ,!7-:)!-! 4\$, .*.:) 16<58& 11\$&*#- ,*96<=#)4#) ,)&* ,!*7)! 4#4\$4\$#*.\$&! \$0! *7)! *\$*-+ /)&)*1! :-#.-&1)! *7-*! -**#. (%*) ' ! *\$! -3 \$&/<4\$4%+*.\$&! ' .00) #)&*-*.\$&! ?6 -#*! -&' ! @+ #N! HFFaB5 R7)! 3 \$#! ' ,4) #, .:)! ,) ;! 1-##.) ,! &)= ! -+)+ ,! *\$! ' .00) #)&*! 4\$4%+*.\$&,9 7\$3 \$/)&I&/!*7)3 ! /)&)*1-+25L , #) , %*9 +\$=)#! :-%) ,! \$0! 6<-!-#) !) ;4) 1* ' ! 0\$#! *7)! 3 \$#! ' ,4) #, .:)! ,) ;! ?" \$%') *!) *! -5GEEGB5 0./&.01-&1)! *) , * &/! 0\$#! ' .00) #)&1) , ! () * =) &! *7)! ,) ; , ! &! -+! , * , * , * 1 , ! = - , ! (- ,) ' \$ & HEEE # - &' \$ 3 I - * \$ & , 5

Environmental correlations: geographic distance, pollution, and fragmentation

>\$#) , *! 4-*17! , I) , ! -&' ! 4-#-# ,) ! /)\$/#-47 1! ' . , * - & 1) , ! () * =) &! , -3 4+&/! , *) , ! =) #) ! 1-+1%+*) ' ! % , &/! " 80! , \$0* = -#) ! ?") \$/#-47 1! U) , \$%#1) , ! L&-2 , . , ! 0%44\$#*! 02 , *) 3 ! " U L O O 9 H F F F < G E E G ! " U L O O ! Q) :) \$ 4 3) & * ! R) - 3 B 5 > \$ #) , * ! 4 - * 1 7 ! , I) , ! # - & /) ' ! 0 # \$ 3 ! E 5 E D ! \$! G E 5 a ! N 3 ^ ! ? R - (+) H B 5 R 7) ! , 3 - +) , * ! ' . , * - & 1) ! () * =) &! - & 2 ! * = \$! , *) , ! = - , H N 3 9 - &' ! *7) ! + - # /) , * ! = - , G H N 3 5 R 7) ! /) \$ / # - 4 7 1 ! ' . , * - & 1) , ! () * =) &! *7) ! 4 - # , ! \$ 0 ! , - 3 4 + & / ! , *) , ! =) #) ! + \$ / < * # - & , 0 \$ # 3) ' ! 4 # \$ # ! * \$! *7) ! - & - 2 , . , 5 J - # = . ,) ! /) &) * 1 ! ' . , * - & 1) , ! () * =) &! *7) ! , - 3 4 + & / ! , *) , ! =) #) ! ; 4 #) , ,) ' ! , 16<= 1! H ! K ! 6<-B9 -11\$# ' &/! *\$! *7) ! 3) *7\$ ' ! ') , 1# . () ' ! (2 U \$ % , ,) * ! H F F a B 5 ! 8 , \$ + * . \$ & < (2 < ' . , * - & 1) ! &' 1 - *) , ! *7) ! 4 \$, . * . :) ! #) + * . \$ & , 7 4 ! () * =) &! /) \$ / # - 4 7 1 - + ! - &' ! /) &) * 1 ! ? 6<= B ! ' . , * - & 1) ! - 3 \$ & / ! 4 \$ 4 % + * . \$ & , 5 @ \$ % & *) # < & * % . * . :) - 2 9 . * , ! 4 #) ,) & 1) ! 3) - & , ! *7 - * ! 4 \$ 4 % + * . \$ & , ! - #) ! & *) # < 1 \$ & &) 1 *) ' ! (2 ! /) &) ! 0 \$ = ! - &' ! *7 - * ! *7) ! +) :) + ! \$ 0 ! . , \$ + * . \$ & ! . , ! 4 # \$ 4 \$ # * . \$ & - + ! * \$! /) \$ / # - 4 7 1 - + ! ' . , * - & 1) 5 8 , \$ + * . \$ & < (2 < ' . , * - & 1) ! = - , ! & :) , * / - *) ' ! % , & / ! , 4 - * - + ! - % * \$ 1 \$ # #) + * . \$ & ! - & - 2 , . , ! = *7! O J L " h Q 8!

: 5H! ?6 -#-'2! -&' ! \) N) 3 -& , ! GEEGB! (2! 1\$3 4%*&/! P \$#-&g! 9+ , * , * , * 1 , ! 0\$#! V! /)\$/#-47 1! ' . , * - & 1) ! 1 + , ,) , ! () * =) &! , - 3 4 + & / ! , *) , ! ? D 5 9 V 5 7 9 a 5 9 H E 5 9 - &' G E 5 H ! N 3 B 5 R 7) ! , . / & . 0 1 - & 1) ! \$ 0 !) - 1 7 ! P \$ # - & g ! 9 ! ? 6 - # ' 2 ! - &' ! \) N) 3 - & , ! H F F F B ! = - , ! 1 - + 1 % + *) ' ! % , & / ! - ! # - &' \$ 3 I - * . \$ & ! 4 # \$ 1) ' % #) ! = *7! H E E E ! 4) # 3 % * - * . \$ & , 5 L ' ' . * \$ & - + 2 9 - P - & *) + *) , * ! = - , ! 4) # 0 \$ # 3) ' ! * \$! - , ,) , , ! *7) ! 3 4 - 1 * ! \$ 0 ! /) \$ / # - 4 7 1 - + ! ' . , * - & 1) ! \$ & ! *7) ! - 3 \$ % & * ! \$ 0 ! /) &) * 1 ! ' . 0 0) #) &* - * . \$ & ! () * =) & ! 4 \$ 4 % + * . \$ & , % , & / ! *7) ! m P - & *) + ,) ! * 7 3 \$ ' % + ! \$ 0 ! *7) ! > O R L R ! , \$ 0 * = - #) ! 4 - 1 N - /) ! : 5 G F 5 D ! ? 4 ' - *) ' ! 0 # \$ 3 ! " \$ % ') * ! ? H F F V B 9 = *7! , . / & . 0 1 - & 1) ! *) , * , ! 4) # 0 \$ # 3) ' \$:) # H E 5 E E E # - &' \$ 3 I - * . \$ & , 5 ! R \$! C % - & * . 0 ! *7) !) 0 0 1 * , ! \$ 0 ! 7 - (. * * ! 0 # - / 3) & * * . \$ & ! - &' !) & : # \$ & 3) & * - + ! 4 \$ + % * . \$ & ! \$ & ! /) &) * 1 ! ' . :) # , * 2 ! - ! 4 - # * - + ! P - & *) + *) , * ! = - , ! - 4 4 + ,) ' ! 0 \$ # ! - + ! , - 3 4 +) , ! - &' ! 0 \$ # ! 0 3 - +) , ! - &' ! 3 - +) , ! ,) 4 - # *) - 2 ! ? 0 3 \$ % ,) !) * ! - 5 H F C Z B 5 J - # * - + P - & *) + *) , * , ! - #) ! * 2 4 1 - + 2 ! % ,) ' ! * \$! 1 - + 1 % + *) ! *7) ! 4 - # * - + ! 1 \$ # #) + * . \$ & ! () * =) &! * = \$! ? \$ # ! 3 \$ #) B ! 3 - # 1) , 9 1 \$ & # \$ + & / ! 0 \$ # ! - ! *7 # ' 5 R 7 % , 9 * 7 . , ! *) 1 7 & C %) ! = - , ! % ,) ' ! * \$!) ; - 3 &) ! *7) ! #) + * . \$ & , 7 4 , ! () * =) &! /) &) * 1 ! ' . , * - & 1) , ! - &' ! ' . 0 0) #) & 1) , ! &! 4 \$ + % * . \$ & ! +) :) + ! - &' ! 4 - * 1 7 ! , I) 9 4 - # * - + & / ! \$ % * ! *7) !) 0 0 1 * , ! \$ 0 ! , 4 - 1) 5 L ' ' . * \$ & - + 2 9 *7) ! *) , * ! 4 # \$: . ') ' ! & 0 \$ # 3 - * . \$ & ! \$ & ! *7) !) 0 0 1 * , ! \$ 0 ! , 4 - * - + ! ' . , * # . (% * . \$ & ! \$ 0 ! *7) ! , - 3 4 + & / ! , *) , ! \$ & ! \$ (,) # :) ' ! /) &) * 1 ! ' . :) # , * 2 ! \$:) # ! - + ! , - 3 4 +) , ! - &' ! 0 \$ # ! 0 3 - +) , ! - &' ! 3 - +) , ! ,) 4 - # *) - 2 5 > \$ # ! *7) ! 1 - + 1 % + * . \$ & , ! \$ 0 ! 4 - # * - + ! P - & *) + *) , * , ! *7) ! , - 3) ! , \$ 0 * = - #) ! - , ! 0 \$ # ! , * - &' - # ' P - & *) + *) , * ! = - , % ,) ' ! ? > O R L R B 5

Population clustering analyses

J\$4%+*.\$&! 7)*)#\$/) &) * 2! = - , ! - + , \$! - , ,) , ,) ' ! (2 ! % , & / ! *7) ! 4 # \$ / # - 3 ! O R U ^ @ R ^ U h ! : 5 G 5 ! : J # . * 1 7 - # ' !) * ! - 5 G E E E B 9 = 7 1 7 ! 3 4 + 3) & * , ! - Y - 2) , - & ! 1 % , *) # & / ! 3) * 7 \$ ' 5 0 3 % + * . \$ & , ! =) #) ! ' \$ &) ! = *7! H E E 5 E E E ! (% # & < & ! +) & / *7! - &' ! H E E 5 E E E ! P - # N \$ = ! @ 7 - & ! P \$ & *) ! @ - # \$! #) 4 + 1 - *) , ! % , & / ! & \$! 4 # \$ # ! & 0 \$ # 3 - * . \$ & ! - &' ! - , , % 3 & / !

Downloaded From: https://bioone.org/journals/Journal-of-Insect-Science on 06 Sep 2024 Terms of Use: https://bioone.org/terms-of-use

1\$##)+*)'! -++)+! 0#)C%)&1.),! -&'! -'3 .; *%#) 5M%3 ()#! \$0! 1#%,*)#,! ?WB! = -,! 1-4%+*)' !0#3 ID<V!&'4)&')&*!#%&!,!0\$#!)-17!W!:-#) 5R7)! \$4*3 %3 !&%3 ()#! \$0! 1#%,*)#,! = -,!')&*0.)' !%, &/!*7)! ,)1\$&'! \$#')#! #*)! \$0! 17-&/)! \$0! *7)! +N)+7\$ \$'! 0&1*.\$&! = .*7!#),4)1*!*\$!@! ?A@B! ?@7-4%.,! -&'!h, *\$%4! GEEaB! O-3 4+&/!, .*) ,! =)#! 4+1)! ' ! &*\$! 1#%,*)#,! (-,)' ! %4\$&! *7)! 7./7),*! 4)#1)&*-/)! \$0! -, ,/&)' ! &' .:.'%+g 3)3 ()#,7 4, 5 Q%)! *\$! /)&#-+2! 7./7! +:)+, \$0! -'3 .; *%#) 9 -! *7#),7\$+'! :-#)! \$0! ZEj ! = -, !%,)' ! = 7)&! -, ,/& &/! 3)3 ()#,7 4! \$0! *7)! , -3 4+&/! , .*) ,! &! *7)! ')*)#3 &)' ! 1#%,*)# , 8*! &' 1-*) ,!*7-*! -*)+ ,*! ZEj ! \$0! -&1), *#2! = .*7 & !- /.:)&!, .*) 1-&! () !- **#.(%*)' !*\$!*7)! #),4)1*.:)! ! 1#%,*)# 5 R7)! -, ,/&)' ! , .*) ,! =)#) 4 \$**)' ! \$& !- 3 -4 \$0!*7)! , *% '2 #) / \$&! *\$!) ; -3 &)! /) \$ / # -4 7 1-+1 \$& / #) & 1)! \$0! *7) 1#%,*)# , 5 3 4 %*-\$& , =)#) #) 4)-*)' ! 0\$#! 3 -+),! -&'! 0) 3 -+),! &') 4)&')&*2 9 % , & /!*7)! , -3)! 4 -# -3)*)# , !- ,!') , 1#.()' ! -(\$:)! *\$! ')*)1*! ' .00)#&1),! &! *7)! 1#%,*)# & / 4 -**) #& 5 ! @#%,*)# ,! ')*)#3 &)' ! 0\$#! *7)! *\$*-+! 4\$4%+*.\$& =)#) 1\$3 4-#)' ! 0\$#! .00)#&1),!!

&! 3)-&! &%3 ()#! \$0! -++) , 9 \$ (,)#:)' ! 7)*)# \$I2/\$, *2 9 /)&)' .:)# , *2 9 6 < -!&' ! 6 9 9 % , & /! >ORLR! , \$0* = -#)! ?HV9EEE! 4)#3 %*-\$& ,! \$0!*7)! , .*) ,! -&'! *\$<.')' ! *),*! \$0! *7)! &%+! 724\$*7) , ,! \$0! &\$! ' .00)#&1) 5 R7)! !-:)#-/) ! 4\$+*.\$&! +:)+,! -&'! 4-*17! , I) ,! =)#) 1\$3 4-#)' ! () *\$)&! *7) ! 1#%,*)# ,! = .*7 ! LMS \ L ! *\$!') *)#3 &)! 0! *7) ,)!)&: # \$ & 3)&*+! :-#.- (+) , ! 3 -2! () ! #) 0+ 1*)' ! &! *7) 1#%,*)# & / 4 -**) #& 5 > & -+2 9 *7)! , -3 4+),! =)#) ! 4\$ \$+)' ! = .*7 &!) -17! 1#%,*)# 9 -&'! * , ! 0\$#! ,) ; < (.,)' !' , 4)# , -+! =)#) ! #) 4)-*)' ! &! *7)! , -3)! = -2! - , ! ') , 1#.()' !) -#+.) # 5

Results

Genetic diversity and gene flow between populations

L+! 0.:)! 3.1#\$, -*)+*)! \$1.! &:), *,-*)' ! =)#) ! 4\$+23 \$#47.1! = .*7 &! -&'! -3 \$&/! 4\$4%+*.\$& ,! = .*7!*7)!) ; 1) 4*.\$&! \$0! \$1% , ! J\$ (D! &! *7) ! 4\$4%+*.\$&! QUW ! -&' ! J\$ (V! &! *7) ! 4\$4%+*.\$&! SO8! ?*7) ! *7#) <+) **)#1\$') , ! #) 0)! *\$! , -3 4+&/!, .*) , 9 ,)) ! > . / % #) ! H! -&' ! R- (+) ! H 5 R7) ! &%3 ()#! \$0! -++) , 9 -:)#-/) ' ! \$:)#! -+! \$1.9#-&/) ' ! 0#3 ID! &! &! SO8! *\$ IV 5 ! &! , .*) , I] 8R96 ^ R ! -&' WK ^ 5J#.: -*) ! -++) , !!

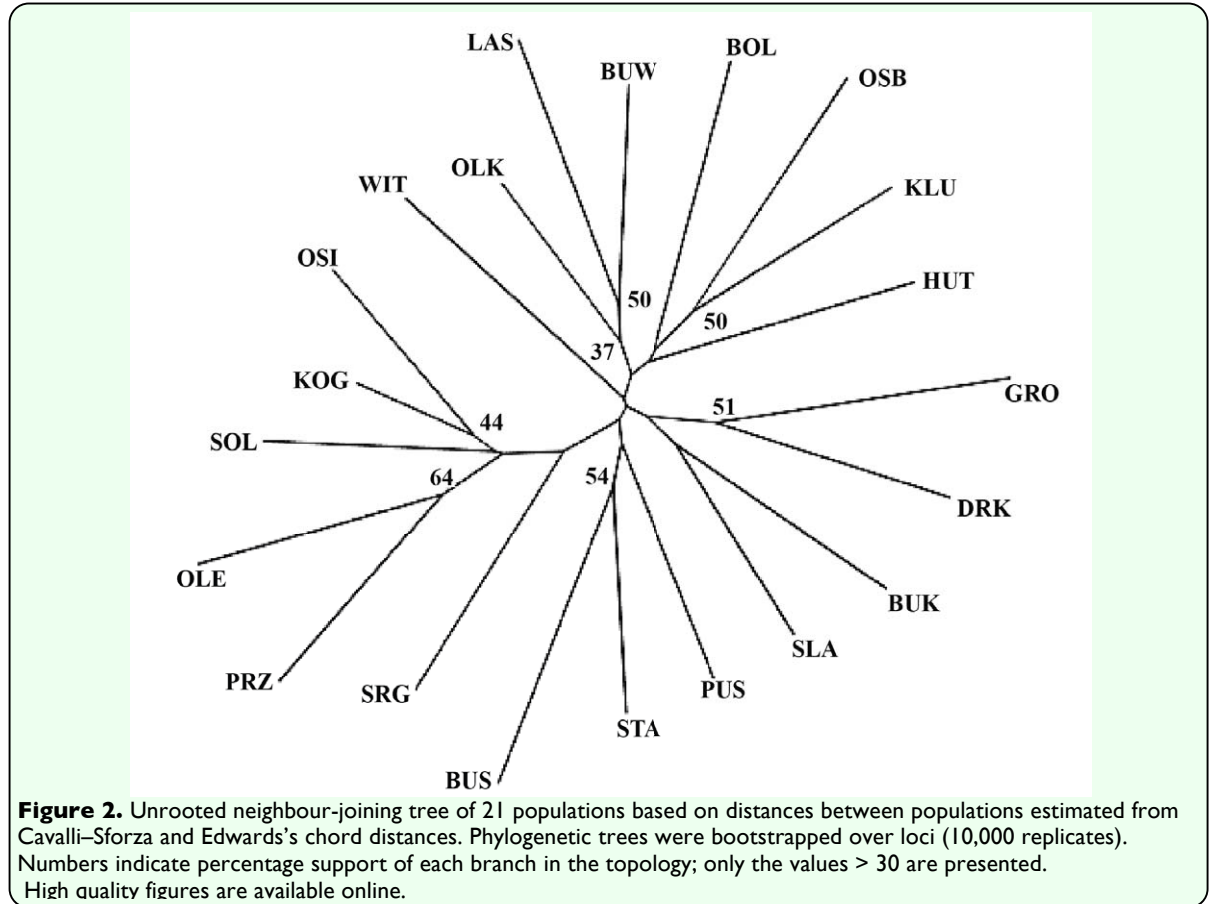
Table 2. Genetic diversity measures of *P. oblongopunctatus* populations at 5 microsatellite loci.

Site	Pob1			Pob3			Pob4			Pob5			Pob14			all (average)		
	A	He	Ho	A	He	Ho	A	He	Ho	A	He	Ho	A	He	Ho	A	He	Ho
PRZ	4	0.58	0.73	3	0.38	0.47	5	0.76	0.67	3	0.25	0.20	3	0.60	0.80	3.6	0.51	0.57
KOG	4	0.72	0.73	3	0.35	0.13	5	0.78	0.67	3	0.31	0.00	4	0.58	0.80	3.8	0.55	0.47
OSB	4	0.69	0.31	4	0.39	0.25	6	0.80	0.75	7	0.83	0.44	6	0.68	0.69	5.4	0.68	0.49
OLE	4	0.60	0.67	3	0.39	0.47	6	0.83	0.80	2	0.19	0.00	3	0.60	1.00	3.6	0.52	0.59
OSI	3	0.63	0.73	3	0.30	0.33	5	0.77	0.87	1	-	-	3	0.55	0.87	3.0	0.56	0.70
WIT	4	0.70	0.71	6	0.53	0.50	7	0.70	0.62	5	0.76	0.43	6	0.62	0.46	5.6	0.66	0.54
SRG	3	0.70	0.73	4	0.41	0.27	5	0.62	0.47	4	0.36	0.27	3	0.56	0.73	3.8	0.53	0.49
PUS	4	0.74	0.69	3	0.34	0.15	6	0.82	0.54	6	0.77	0.46	4	0.70	0.50	4.6	0.67	0.47
STA	4	0.70	0.73	5	0.59	0.47	6	0.79	0.80	6	0.69	0.40	4	0.61	0.33	5.0	0.68	0.55
BUS	4	0.78	0.47	2	0.19	0.00	7	0.75	0.73	6	0.81	0.20	4	0.68	0.53	4.6	0.64	0.39
SOL	4	0.71	0.73	3	0.30	0.27	6	0.79	0.80	3	0.31	0.13	2	0.55	0.80	3.6	0.53	0.55
GRO	4	0.65	0.73	3	0.25	0.20	4	0.61	0.40	3	0.54	0.40	4	0.57	0.53	3.6	0.51	0.43
DRK	3	0.68	0.71	1	-	-	3	0.57	0.43	4	0.68	0.36	4	0.61	0.57	3.0	0.64	0.52
LAS	3	0.74	0.64	4	0.27	0.14	5	0.71	0.50	3	0.54	0.64	3	0.56	0.50	3.6	0.56	0.48
BUK	4	0.69	0.47	5	0.41	0.40	5	0.77	0.33	7	0.81	0.40	4	0.77	0.77	5.0	0.69	0.47
BUW	5	0.74	0.73	4	0.31	0.27	6	0.84	0.40	3	0.52	0.80	3	0.45	0.33	4.2	0.57	0.51
SLA	4	0.68	0.53	4	0.41	0.40	6	0.65	0.73	5	0.66	0.20	5	0.64	0.67	4.8	0.61	0.51
OLK	3	0.67	0.71	4	0.43	0.36	5	0.72	0.64	6	0.77	0.50	5	0.60	0.64	4.6	0.64	0.57
BOL	3	0.65	0.60	3	0.41	0.27	6	0.71	0.53	8	0.85	0.33	3	0.40	0.40	4.6	0.60	0.43
HUT	3	0.62	0.63	5	0.52	0.50	7	0.67	0.38	7	0.82	0.63	6	0.69	0.75	5.6	0.66	0.58
KLU	4	0.69	0.69	4	0.34	0.38	7	0.81	0.85	7	0.89	0.38	6	0.70	0.77	5.6	0.69	0.61

A - number of alleles
He, Ho - expected and observed heterozygosity.

=) #) !0\$%&' !-*) -17!+\$1%,9) ;1) 4*!J\$(Hb9
 -&' !/)& # -+2 \$11%##) ' !-*\$= 0#)C%)&1.) ,5
 M%3 ()# ,! \$0! -+) ,! -&' ! \$(,)# :)' ! -&' !
 %& (. ,)' ! ;) 4) 1*)' ! 7) *) # \$ I 2 / \$, * 2 ! : - *) , !
 - #) ! / :) & ! ,) 4 - # *) + 2 ! 0\$ # !) - 17 ! , - 3 4 + & / !
 , *) ! - &' ! + \$ 1 % , ! & ! R - (+ ! G 5 Y) 1 - % ,) ! * 7) !
 & % 3 () # ! \$ 0 ! + \$ 1 . ! % ,) ' ! & ! * 7 . , ! , * % ' 2 ! = - , !
 , 3 - + 9 - &' ! , - 3 4 +) ! , I) ! 0 # \$ 3 !) - 17 ! + \$ 1 - * \$ & !
 = - , ! + 3 . *) ' 9 , \$ 3) ! 1 - % * \$ & ! = - , ! &) 1) , , - # 2 !
 & ! * 7) ! & *) # 4 #) * - * \$ & ! \$ 0 ! * 7) ! #) , % + , 5
 R 7) #) 0\$ #) 9 3 % + 4 +) ! - 4 4 # \$ - 17) , =) #) % ,)' !
 * \$! 1 \$ & 0 # 3 ! * 7) ! # \$ (, * &) , , ! \$ 0 ! * 7) ! 3 - & !
 0 &' & / , 5 !
 !
 > \$ # ! * 7) ! + & N - /) ! ' . ,) C % . + (# % 3 ! *) , * 9 \$ & + 2 D !
 4 - # , ! \$ 0 ! + \$ 1 . ! \$ % * ! \$ 0 ! G H E ! 4 - # , ! / - :) ! - !
 , / & . 0 1 - & * 4 < - *) ! - * ! * 7) ! 4 + 0 E E E E H H +) :) H
 O & / +) < \$ 1 % , ! *) , * , ! 0\$ # ! ') : - * \$ & , ! 0 # \$ 3 !
 6 - # ' 2 <]) & () # / !) C % . + (# % 3 ! #) :) - +) ' !
 , / & . 0 1 - & * ! ') 4 - # * % #) ! ? - * ! 4 + 0 E E E E E V B ! & ! C !
 \$ % * \$ 0 H E V ! - & - + 2 ,) , A G 1 - ,) , 0\$ # + \$ 1 % , J \$ (b !
 - &' ! Z ! 0\$ # ! + \$ 1 % , ! J \$ (V 5 6 - # ' 2 <]) & () # / !
 ') : - * \$ & , ! =) #) ! & \$ * ! #) , # 1 *) ' ! * \$!
 4 - # * 1 % + # ! , - 3 4 + & / ! , *) , 5 & ! - + ! c ! 1 - ,) , 9
 * 7) ! \$ (,) # :) ' ! 7) *) # \$ I 2 / \$, * 2 ! = - , ! + \$ =) # !
 * 7 - & !) ; 4) 1 *) ' 9 = 7 . 1 7 ! = - , ! 4 # \$ (- (+ 2 ! & \$ *

1 - % ,) ' ! (2 ! & % + ! - +) +) , ! () 1 - % ,) ! & \$! & % + !
 7 \$ 3 \$ I 2 / \$ *) ! /) & \$ * 2 4) , ! =) #) ! \$ (,) # :) ' 5
 R 7) #) ! = - , ! - ! ' . 0 0 #) & 1) ! & ! /) & \$ * 2 4) !
 ' . , # . (% * \$ & ! () * =)) & ! * 7) ! ,) ;) , 9) , 4) 1 - + 2 !
 & ! * 7) ! 3 \$, * ! : - # . - (+) ! + \$ 1 % , 9 J \$ (V 9 = 7) #) !
 \$ (,) # :) ' ! 7) *) # \$ I 2 / \$, * 2 ! + :) + , ! =) #) !
 /) & # - + 2 ! + \$ =) # ! & ! 3 - +) , ! * 7 - & ! & ! 0) 3 - +) , !
 ? ' - * - ! & \$ * ! , 7 \$ = & B 5 Q) : - * \$ & ! 0 # \$ 3 ! 6 - # ' 2 <
]) & () # / !) C % . + (# % 3 ! 3 - 2 ! & ' 1 - *) !
 , / & . 0 1 - & * ! 3 3 . / # - * \$ & 9 ' # . 0 * 9 ,) +) 1 * \$ & !
 - &' d \$ # & \$ & < # - &' \$ 3 3 - * & / 5 !
 !
 R 7) ! - & - + 2 , , ! \$ 0 ! 3 \$ +) 1 % + # ! : - # . - & 1) !
 ? L P S \ L B ! #) :) - +) ' ! , * - * , * 1 - + 2 ! , / & . 0 1 - & * !
 /) & * 1 ! , * # 1 * % # & / ! - 3 \$ & / ! * 7) ! , - 3 4 + & / !
 , *) , A /) &) * 1 ! : - # . - * \$ & ! = . * 7 & ! , - 3 4 + & / !
 , *) , ! - 3 \$ % & *) ' ! * \$! F D 5 j 9 = 7) #) - , !
 : - # . - * \$ & ! - 3 \$ & / ! * 7) ! , - 3 4 + & / ! , *) , ! = - , !
 Z 5 a j ! ? \ = * 7 & ! p ! H 5 b E a c H 9 ' 0 . * 7 & ! p ! V F a 9
 \ - 3 \$ & / p E 5 H E H H 9 ' 0 3 \$ & / p G E 9 > p D 5 H G a 9 4 !
 o E E E E E H B 5 K \$ 1 % , ! (2 + \$ 1 % , L P S \ L ! , 7 \$ =) ' !
 * 7 - * ! + \$ 1 % , ! J \$ (V ! . , ! #) , 4 \$ & , . (+) ! 0\$ # ! * 7) !
 + # /) , * ! 4 - # * ! \$ 0 ! * 7) ! * \$ * - + /) &) * 1 ! : - # . - * \$ & !
 \$ (,) # :) ' ! () * =)) & ! * 7) ! , *) , 5 > \$ # * 7 . , + \$ 1 % , 9
 * 7) ! : - # . - * \$ & ! - 3 \$ & / ! * 7) ! , - 3 4 + & / ! , *) , !
 - 3 \$ % & *) ' * \$ G H j 5 K \$ 1 . J \$ (H 9 J \$ (b 9 - &' !



U\$ (Hb! -+, \$! #)0+1*) ' ! , ./& .01-&*!
 ' .00) #) &* .-\$&9 (%*!*\$! -!, 3 -+) #! ; *) &*! ?G9
 GF! -&' ! G5j 9 #) , 4) 1*.:) 2B J\$4%+*.\$&!
 4-.#= .,) ! , *3 -*) , ! \$0! 6<+=) #) ! + , , ! *7-&!
 I) # \$! & ! HG! 1-, ,) , 9= 7 17 ! =) #) ! , ,) *! *\$! E55
 R7) B) -& 4-.#= .,) ! : -%) , ! 0\$ #! -+! , -3 4+&/!
 , .*) , ! : -#.) ' ! () * =)) & E5G! -&' E5H5!
 !
 R\$!-, , , , = 7) *7) #! *7) ! -+) +1! ' ., #. (%*.\$& , !
 = . *7 & *7) ! , -3 4+&/! , .*) , ! 7- ' ! () & ! , 7 .0* ' !
 (2! 17 -&/) , ! & ! 4\$4%+*.\$& ! , I) , ! ' %) ! *\$! *7) !
 4- , *! 4\$4%+*.\$& ! ') 1+&) ! #! 1\$ -& & I - *.\$& !
) :) & * , 9 *7) ! YSRRKhMh@W! 4\$ / # -3 ! = - , !
 % ,) ' ! ? @ \$ # & %) * ! - &' ! K % N - # * ! HFFZB Y - ,) ' !
 \$ & ! *7) ! * = \$ < 47 - ,) ! 3 \$ ') + 9 & \$! 4\$4%+*.\$& !
) ; 7 . (.*) ' ! , ./& .01-&*! 7) *) # \$ I 2 / \$, * 2 !
) ; 1) , , ! \$ # ! ') 0.1 .) & 129 &' 1 - * . :) ! \$ 0 ! #) 1) & * !
 (\$ * +) &) 1N , ! ? * = \$ < - . -) ' !] . 1 \$; \$ & ! *) , * ! # % & !
 0\$ # !) - 17 ! , -3 4+&/! , .*) ! ,) 4 - # - *) - 29 - + ! 4 + q !
 E5EVB
 !
 R7) ! 4\$4%+*.\$& ! 47) & \$ / # -3 ! & 0) ##) ' ! 0# \$ 3 !
 Q @ h ! ' . , * - & 1) ! . + % , # *) ' ! :) # 2 ! =) - N !
 4\$4%+*.\$& ! / # \$ % 4 & / ! ? > . / % # !) GB R7) !
) - , *) # & 3 \$, * ! , .*) , ! ? JU fh 9 SKh 9 WS " 9 - &' !
 SOB! - #) ! 1% , *) #) ' ! * \$ /) *7) # 9 - &' ! * = \$!
 &) . / 7 (\$ # & / ! 7) - : . 2 ! 4\$ + % *) ' ! , .*) , 9 ORL !
 - &' Y ^ 0 9 0 \$ # 3 ! - & \$ *7) # ! / # \$ % 4 9 = . *7 ! - * +) - , * !

MEj ! (\$ \$ * , * # - 4 ! , % 4 4 \$ # * 9 R7) ! = - 2 ! *7) !
 \$ *7) # ! , - 3 4 + & / ! , .*) , ! *) &') ' ! *\$! 1% , *) # !
 ,)) 3) ' ! *\$! () ! &') 4) &') & * ! \$ 0 ! *7) # !
 /) \$ / # - 47 1 - + ! \$ # . / & 9 6 \$ =) :) # 9 (\$ \$ * , * # - 4 !
 : - %) , ! # - & / & / ! 0 # \$ 3 ! Z ! *\$! Z b j ! , % / /) , * ! - !
 + \$ = ! #) + - (. + * 2 ! \$ 0 ! *7) ! \$ (,) # :) ' ! 1% , *) # & / !
 4 - *) # & 9
 !
 @ \$ - +) , 1) & * < (- ,) ' ! P - # N \$: ! @ 7 - & ! P \$ & *) !
 @ - # \$! 3) *7 \$ ' ! 3 4 + 3) & *) ' ! & ! GP SQ !
 ? @ \$ 0 !) * ! - + H F F F B ! = - , ! % ,) ' ! *\$! *) , * !
 = 7) *7) # ! - 4 % #) ! /) &) * 1 ! # . 0 * \$ # ! - ! # . 0 * ! - &' !
 3 3 . / # - * . \$ & ! (- + & 1) ! 3 \$ ') + ! = \$ % + ' ! () *) # !
) ; 4 + & ! *7) ! ' - * - 9 R7) ! #) , % + , ! &' 1 - *) ' !
 *7 - * ! *7) ! /) &) ! 0 \$ = ! 3 \$ ') + 0 . *) ' ! *7) ! ' - * - !
 () , * 9 R7) ! + N) + 7 \$ \$ ' , ! \$ 0 ! *7) ! /) &) < 0 \$ = !
 3 \$ ') + ! - &' 4 % #) ! # . 0 * B \$ ') + , =) #) H - &' E 9
 #) , 4) 1*.:) 29 9 9 & \$ &) ! \$ 0 ! *7) ! , 3 % + * . \$ & , !
 , % 4 4 \$ # *) ' *7) ! # . 0 * B \$ ') + !
 !
 R7) #) 0\$ #) 9 =) - N ! /) &) * 1 ! ' .00) #) &* .-\$& ! \$ 0 !
 *7) ! ! + % , % . / % 0 * . (" 1 " * & ! 4\$4%+*.\$& , !
 #) , % + , ! 0# \$ 3 ! - ! 7 . / 7 ! +) :) + ! \$ 0 ! /) &) ! 0 \$ = !
 () * =)) & ! *7) ! , -3 4+&/! , .*) , 56 . / 7) , * +) :) + , !
 \$ 0 ! 3 3 . / # - * . \$ & ! #) + * . :) ! *\$! ' # . 0 * ! =) #) !
 & 0) ##) ' ! & JU f 9 S Kh 9 OU " 9 OS K 9 Y ^ W 9 Y S K 9
 - &' WK ^ = . *7 ! 3 3 . / # - * . \$ & # *) > # - & / & / !
 0# \$ 3 H H ! * \$ D E G ! &' . : . ' % - + , 4) # ! /) &) # - * . \$ & !

Table 3. The relative interaction between gene flow and drift in sampled populations of the ground beetle *P. oblongopunctatus*.

Site	F	M
PRZ	0.024 ± 0.0001	19.726 ± 0.215
KOG	0.164 ± 0.0003	1.525 ± 0.004
OSB	0.218 ± 0.0004	1.099 ± 0.003
OLE	0.021 ± 0.0001	28.369 ± 0.417
OSI	0.146 ± 0.0003	1.806 ± 0.006
WIT	0.071 ± 0.0002	4.240 ± 0.015
SRG	0.039 ± 0.0001	13.352 ± 0.201
PUS	0.165 ± 0.0003	1.482 ± 0.004
STA	0.063 ± 0.0001	4.645 ± 0.012
BUS	0.161 ± 0.0003	1.518 ± 0.004
SOL	0.028 ± 0.0001	302.803 ± 23.88
GRO	0.081 ± 0.0002	3.553 ± 0.012
DRK	0.086 ± 0.0002	3.252 ± 0.009
LAS	0.049 ± 0.0001	6.107 ± 0.021
BUK	0.036 ± 0.0001	11.473 ± 0.076
BUW	0.170 ± 0.0003	1.420 ± 0.003
SLA	0.286 ± 0.0004	0.706 ± 0.002
OLK	0.105 ± 0.0003	2.919 ± 0.011
BOL	0.034 ± 0.0001	17.057 ± 0.254
HUT	0.196 ± 0.0003	1.195 ± 0.003
KLU	0.010 ± 0.0001	214.363 ± 5.647

F - probability that two genes share a common ancestor within a population
 M - immigration rate obtained from F (Ciofi et al. 1999)
 Shown: mean ± standard error

!R-(+)!DEB 83 3 ./#*.\$&! :-%) ,!-(\$:) !H!
 =) #) !Q\$%&' !&!-+!\$*7) #! , *) , 9) ; 1) 4*! *7) !
 =) , *) #&3 \$, *! , *) ! OKL9 = 7) #) ! > + = - , !
 E5aEZB R7 , ! #) , %*! , 7\$= , ! *7-*! -! + #/)!
 -3 \$%&*! \$0! 3 ./#*.\$&! () *) &! *7) ! , *) , !
 = - , !4#) ,) &*9 , %//) , * &! *7-*! *7) ! , -3 4+) ' !
 4\$4%+*.\$& , ! \$0! () *) , ! =) #) ! &\$*! , , \$+ *) ' !
 %&.* , 5

Sex-biased dispersal

& ! \$ # ') # ! * \$! - , , , , ! 0! *7) #) ! = - , ! ,) ; < (- ,) ' !
 ' , 4) # , -+ ! &! *7) ! , *% ' .) ' ! , 4) 1.) , 9 0 ; -*.\$&!
 &' 1) , ! \$:) #! -+! +\$1. ! =) #) ! 1-+1%+*) ' !
 ,) 4-#-*) +2! Q\$#! 0) 3 -+) , ! ? . +p! HZGB! -&' !
 3 -+) , ! ? . +p! HbaBR7) ! 6<+ : -%) , ! \$ (* - &) ' !
 =) #) ! EFCG! Q\$#! 0) 3 -+) , ! -&' ! EZZ! Q\$#!
 3 -+) , 5L+*7\$%/7 B -+) , ! -44) -#) ' ! \$! () ! , , !
 /) &) * 1-+2! ' .00) #) &* . - *) ' ! () *) & !
 4\$4%+*.\$& , *7-& 0) 3 -+) , 9' .00) #) &1) ! & 6<+ :
 : -%) , ! () *) & ! *7) ! ,) ; , ! = - , ! &\$*!
 , ./&.01-&*! ?4) #3 %*! , .) ' 9 ,) ! 724\$*7) , , !
 &! *7) ! & # \$ ' % 1*.\$&B R7) ! 1\$3 4-# . , \$&! \$0!
 1-+1%+*) ' ! 6<+ &' 1) , ! /- :) ! - ! , ./&.01-&*!
 ' .00) #) &1) ! () *) & ! ,) ; , ! ?4) #3 %* . - *.\$&!
 *) , *9 4! p! EEBEB9 = *7! 3 -+) , ! , 7\$= & /!
 7./7) #7\$3 \$I2/\$, *2 H) :) + , ! EHDZ ! - / - & , *!
 E5Eva! Q\$#! 0) 3 -+) , BIL+ , \$9 *7) ! - , , ./&3) &*!
 *) , *! , 7\$=) ' ! *7-*! 3) -&! - , , ./&3) &*! &') ; !
 ?7 ?9B! = - , ! +\$= ! Q\$#! 3 -+) , ! ? E5aVB! -&' !
 7./7! Q\$#! 0) 3 -+) , ! ?E5VEB9 -&' ! *7) !
 ' .00) #) &1) ! () *) & ! *7) 3 ! - *.\$&! *) , *9 4+ p!
 E5bab9-+!*) , * , \$&) <!

= - , ! , ./&.01-&*! ?4) #3 %* . - *.\$&! *) , *9 4+p!
 E5EDZB L *! *7) ! , -3) ! *3) 9) *7) ! : -# . -&1) !
 -3 \$& / ! &' . : . ' % - + , ! &! - , , ./&3) &*! &' 1) , !
 ?3?9B! = - , ! +\$=) #! Q\$#! 0) 3 -+) , ! ?b5FEB! *7-&!
 Q\$#! 3 -+) , ! ?ZDZB9 (%*! *7) ! ' .00) #) &1) ! = - , !
 &\$*! , ./&.01-&*! ?4) #3 %* . - *.\$&! *) , *9 4+p!
 E5HcVB9& , %3 3 -#29-+! 1-+1%+*) ' ! : -%) , !
 7-! 3 -2! #) 0+ 1*! ,) ; < (- ,) ' ! ' , 4) # , -+
 , %44\$#*) ' ! -4 -**) #& *7-*! , %//) , * , - 7 ./7) #!
 3 ./#*.\$&! # *) ! \$0! 3 -+) , 9-+*7\$%/7 ! &\$*! -+!
 *) , * , =) #) ! , * . * . , * 1-+2! , ./&.01-&*5

Environmental correlations: geographic distance, pollution and fragmentation

04-* . -+ -&' ! /) &) * 1! ' - * ! =) #) ! % ,) ' ! * \$!
 1-+1%+*) ! P \$ # - & g ! 9! , * . * . , * 1, 9 = 7 17!
) ; 4#) , ,) , ! ') 4-#*#) , ! 0# \$ 3 ! , 4-* . -+
 # - &' \$ 3 &) , 5P \$ # - & g ! 9+ : -%) , ! \$ (* - &) ' ! &!
 *7 . , ! , *% ' 2! =) #) ! , ./&.01-&*! -&' ! 4\$, * . :) !
 Q\$#! ' . , * - & 1) ! 1+ , ,) , ! D5! * \$! V5! ! N3 ! ?9+p!
 E5EHc94 +p E5EEFB! -&' ! &) / - * . :) ! Q\$#HE5! * \$!
 GH5E! N3 ! ?9+p! < ! E5EGa9! +p ! E5EGH9 > ./5DB9
 R7% , 9/) &) * 1! , 3 . + # . *) , ! -3 \$& / ! , -3 4+ & /!
 , *) , ! -44) -#! * \$! /) &) # - +2! ') 1#) - ,) ! = *7!
 &1#) - , & / ! /) \$ / # - 47 1-+! ' . , * - & 1) 5K\$1% , <
 (2<\$1% , ! *) , * , ! , 7\$=) ' ! *7-*! ' . , # . (% * \$ & ! \$0!
 /) &) * 1! : -# . - *.\$&! & ! + \$1% , ! J\$ (V! = - , !
 #) , 4\$& , . (+) Q\$#! *7) \$ (,) # :) ' #) + *.\$& , 7 45!
 !
 0.3 . + # 29 , ./&.01-&*! , \$ + *.\$&! (2! ' . , * - & 1) !
 = - , ! , 7\$= & ! = 7) & ! 4-# = . ,) ! 6<+ : -%) , ! -&' !
 + \$ / < # - & , Q\$#3) ' ! /) \$ / # - 47 1! ' . , * - & 1) =) #) !

Table 4. Partial Mantel r correlations between genetic differentiation (pairwise *F_{ST}*) and geographic distance, pollution level and patch size, calculated for all samples, and for females and males, separately.

Dependent variable - genetic differentiation of:	Comparison	Partial r correlation with genetic differentiation	P
Both sexes	Geographic distance	0.155	0.010
	Pollution index	-0.072	0.260
	Patch size	-0.153	0.027
Females	Geographic distance	0.051	0.204
	Pollution index	-0.064	0.280
	Patch size	-0.227	0.002
Males	Geographic distance	0.209	0.002
	Pollution index	-0.074	0.288
	Patch size	-0.015	0.837

1\$##) + *) ' % , & / ! - P - & *) + *) , * ! \$ p EHV94 +
 p ! EHEB R7 , ! #) , % * ! - + , \$! #) 0) 1 * , ! 7 / 7 !
 3 ./ # - * \$ & ! # - *) , ! () * =)) & ! &) / 7 (\$ # & / !
 , - 3 4 + & / ! , *) , 5 6 \$ =) :) # 9 = 7) & ! ' - * - ! 0 \$ # !
 0) 3 - +) , ! - & ' ! 3 - +) , ! =) #) ! - & - 2 I) ' !
 ,) 4 - # - *) - 2 ! = . * 7 ! - P - & *) + *) , * 9 1 \$ ##) + * \$ & !
 () * =)) & ! /) \$ / # - 4 7 . 1 ! - & ' ! /) &) * 1 ! ' . , * - & 1) !
 = - , ! , / & . 0 1 - & * ! 0 \$ # 1 3 - +) , ! ? \$! p ! EGF94 + p !
 EEEGB ! - & ' ! & , / & . 0 1 - & * ! 0 \$ # ! 0) 3 - +) , ! ? \$! p !
 EHV94 p EGEbB !

!
 J - # * . - + P - & *) g *) , * , =) #) % ,) ' ! * \$! *) , * 1 0 \$ # !
) 0 0 1 * , \$ 0 7 - (. * * 1 \$ & * - 3 & - * \$ & ! :) , + , ! - & ' !
 7 - (. * * ! 4 - * 1 7 ! , I) ! \$ & ! ' . , * # . (% * \$ & ! \$ 0 !
 /) &) * 1 ! ' . :) # , * 2 9 = 7 . +) ! 1 \$ & * # \$ + & / ! 0 \$ # !
 4 \$ *) & * . - +) 0 0 1 * , \$ 0 ! , 4 - * . - + ! % \$ 1 \$ ##) + * \$ & 5
 M \$! , / & . 0 1 - & * ! - , , \$ 1 . - * \$ & , ! =) #) ! 0 \$ % & ' !
 () * =)) & ! /) &) * 1 ! ' . 0 0 #) & * . - * \$ & ! - & ' !
 4 \$ + % * \$ & ! \$:) # ! - + ! & ' . : ' % - + , 9 - , ! =) + ! - , !
 0 \$ # ! 0) 3 - +) , ! - & ' ! 3 - +) , ! ,) 4 - # - *) - 2 ! ? R - (+) !
 bBM) / - * . :) 1 \$ ##) + * \$ & ! () * =)) & ! +) :) , ! \$ 0 !
 /) &) * 1 ! ' . 0 0 #) & * . - * \$ & ! - & ' ! 7 - (. * * ! 4 - * 1 7 !
 , I) ! ? \$! p ! EHV94 p EFGcB ! = - , ! \$ (,) # :) ' !
 & ! 4 - # * . - + P - & *) + *) , * , 1 ! - 1 % + *) ' ! \$:) # ! - + !
 , - 3 4 +) , 5 6 \$ =) :) # 9 = 7) & ! - & - 2 ,) , ! =) #) !
 4) # 0 \$ # 3) ' ! 0 \$ # ! * = \$! ,) ;) , ! ,) 4 - # - *) - 2 9
 /) &) * 1 ! ' . :) # , * 2 \$ 0 0 3 - +) , ! = - , #) + *) ' ! * \$!
 0 \$ #) , * 4 - * 1 7 ! , I) ! ? \$! p ! EGa94 p EEEGB !

= 7) #) - , ! 0 \$ # ! 3 - +) , ! * 7 . , ! #) + * \$ & , 7 4 ! = - , !
 & , / & . 0 1 - & * ! ? \$! p ! EHV94 p EGDaB ! ? R - (+) !
 bB !

Population clustering analyses

R7) ! Y - 2) , - & ! - & - 2 , . , ! % , & / ! ORU ^ @ R ^ Uh !
 ? J # . * 1 7 - # ' !) * ! - 5 GEEEB ! & ' 1 - *) ' ! * 7) !
 4 #) ,) & 1) ! \$ 0 ! G ! 3 - & ! 1 % , *) # , ! & ! * 7) ! * \$ * - + !
 4 \$ 4 % + * \$ & 5 R7) ! 7 / 7) , * ! : - %) ! 0 \$ # ! A @ 9 * 7) !
 # - *) ! \$ 0 ! 1 7 - & /) ! & ! * 7) ! \$ / 4 # \$ (- (. * 2 \$ 0 ! * 7) !
 ' - * ! () * =)) & ! , % 1 1) , , . :) ! 4 \$ *) & * . - + !
 & % 3 () # , ! \$ 0 ! 1 % , *) # , ! ? h : - & & \$!) * ! - 5 GEEVB9
 = - , ! \$ (* - &) ' ! 0 \$ # ! @ + p ! G5 h , * 3 - *) ' ! \$ / !
 4 # \$ (- (. * 2 \$ 0 ! * 7) ! ' - * - = - , 7 / 7) # % & ') # @ +
 p ! G ! * 7 - & ! % & ') # ! @ ! p ! H ! ? DaZa ! - & ' ! < DcFH9
 #) , 4) 1 * . :) - 2 B9 * 7) #) 0 \$ # !) * 7) ! * = \$ < 1 % , *) # !
 3 \$ ') + ! = - , ! 3 \$ #) ! + N) - 2 ! * 7 - & ! * 7) ! , & / +) <
 1 % , *) # ! 3 \$ ') + 5 6 \$ =) :) # 9 * 7) ! #) :) - +) ' !
 1 % , *) # & / ! 4 - *) # & ! = - , ! =) - N9 #) 0) 1 * & / !
 , 3 - + ! /) &) * 1 ! ' . 0 0 #) & * . - * \$ & ! - 3 \$ & / ! * 7) !
 , - 3 4 + & / ! , *) , 5 6 / 7 ! 4 # \$ 4 \$ # * \$ & , ! \$ 0 !
 - ' 3 . ;) ' ! & ' . : ' % - + , ! =) #) ! \$ (,) # :) ' ! * ! - + !
 , *) , ! = . * 7 ! - , , / &) ' ! 3) 3 () # , 7 4 ! ,) + \$ 3 !
) ; 1) ' & / ! cEj 5 0) :) # - + ! , *) , ! , 7 \$ =) ' !
 - 4 4 # \$; 3 - *) - 2 !) C % - + ! 4 # \$ 4 \$ # * \$ & , ! \$ 0 !
 & ' . : ' % - + , ! - , , / &) ' ! * \$! ' . 0 0 #) & * 1 % , *) # , 9
 - & ' ! * 7) 2 ! =) #) ! * 7 % , ! 1 + , , . 0 .) ' ! - , !
 1 % & 1 % , *) #) ' 5 R7) #) , % * , =) #) !!

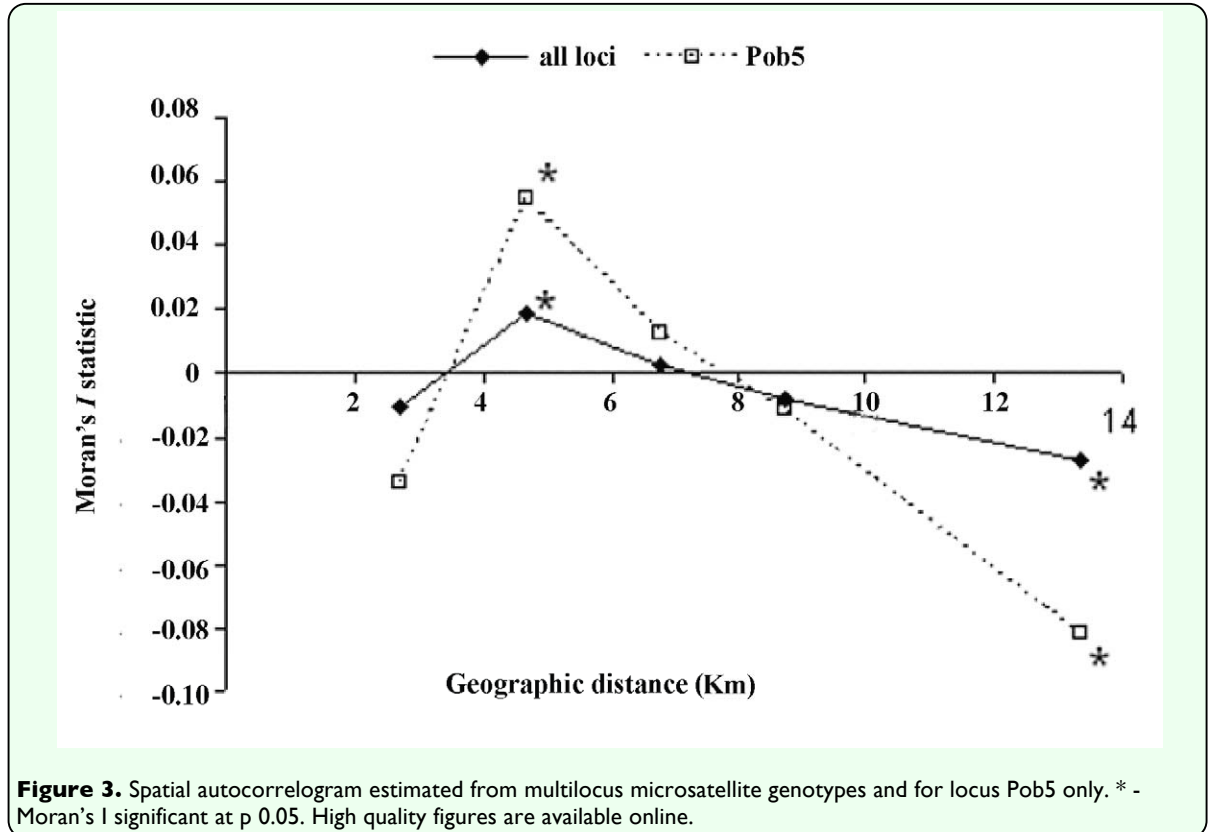


Figure 3. Spatial autocorrelogram estimated from multilocus microsatellite genotypes and for locus Pob5 only. * - Moran's I significant at p 0.05. High quality figures are available online.

Downloaded From: https://bioone.org/journals/Journal-of-Insect-Science on 06 Sep 2024
 Terms of Use: https://bioone.org/terms-of-use

4+(\$**)'! \$&! -! 3 -4! *\$!):-(-*)! *)! /)\$/#-47 1-+!#)+*.\$&,7 4,!\$0!*7)! ,*) ,!&! ' .00)#&*!/) &)*1!1(-*,*)# ,5R7) !0.#,*1(-*,*)#! =- ,! 1\$3 4\$,) ' ! 3 \$,*2! \$0! #)+*.:)-2! %&1\$&*3 &-*) ' ! ,*) ,! \$1-*) ' ! &! *)!)- ,*) #& 4-#*\$0!*7)! ,*% ' 2!#)-5L *!*7)! , -3)! *3)90.:) !\$%*\$!\$0!) /7*! ,*) ,!0-+&!/!&*\$!*7)! ,) 1\$&' !1(-*,*)#!=) #)! /#\$%4) ' !-#\$\$% ' !*7)! ,3)*)#! ,*) 9/) &)-#-+2!3 \$#)!*\$!*7)! =) ,*) *7-&!*7) !0.#,*1(-*,*)#!>./%#) HBS!

!

R7)!/) &)*1! :-#-*\$.\$&9) ;4#) ,,) ' !- ,! *)! 3)-&!-+)+1!#17&), ,!-&' !/) &)' !.:)# ,*2! =- ,! , /&.01-&*2! \$=) #)! ?4+ B+ EEEEEb9 4)#3 %*-\$.\$&!* ,*)B! &!*)!) - ,*) #&!1(-*,*)#! ?3)-&!-+)+1!#17&), ,+p!D5F!-&' !/) &)' !.:)# ,*2+p! E5FB! *7-&! &! *)! =) ,*) #&! 1(-*,*)#! ?3)-&!-+)+1!#17&), ,+p!b5F!-&' !/) &)' !.:)# ,*2+p! E5GB! ?R-(+) !VBL*!*7)! , -3)!*3)93)-&\$ (,) #:)' !7) *) #5I2/\$,*2! =- ,! &\$*! , /&.01-&*2! ' .00)#&*! (*) =))&! *)! *\$ \$! 1(-*,*)# ,! ?3)-&! \$ (,) #:)' ! 7) *) #5I2/\$,*2-p E5D!-&' E5F94 p E5ZVBS 0.3 .+ #29 *7)! +) :)+! \$0! ' .00)#&*-\$.\$&! -3 \$&!/ *7)! , -3 4+&!/ ,*) ,! = .7 &! *)! 1(-*,*)# ,! =- ,! &\$*! , /&.01-&*2! ' .:)#/) ' ! (*) =))&! *)! !1(-*,*)# ,9-+*7\$%/7!.*!*)&' ' ! *\$!(! !7 /7)#! &!*)!) - ,*) #&!1(-*,*)#! ?6<+p! E5AD!-&' !E5D9#) ,4) 1*.:)-29 4!p! E5CHBS 6 \$=) :) #9:-(-*) ,!\$0!69!=) #)! ' .,*&1*! ?4 p! E5EEEDB9 &' 1-*&!/ ' ., ,3 .+ #.*.) ,! &! &(#) ' &/!#) :) +! (*) =))&! *)! 1(-*,*)# ,! ?69+ p! <E5Z!-&' !E5GHB] 7 .+)! ,*) ,! &! *)!

=) ,*) #&!1(-*,*)#!=) #)! /) &)-#-+2! \$1-*) ' ! 1\$,) #)! *\$! *)! ,3)*)#! *7-&! *7\$,) ,! ,*) ,! 0\$#3 &/!*7)! - ,*) #& 1(-*,*)#9*7)! ' .00)#&1) ! &!!

7)! 3)-&! I &1!1\$&1) &#-\$.\$& ,! &! *)! ,! \$.+! (*) =))&! *)! !1(-*,*)# ,! =- ,! &\$*! , *-* , *1-+2! , /&.01-&*! ?LMS \L9 6! p! E5V9 4CDE! p! E5ZGbBSR7) *) ,*0\$#! ' ., ,3 .+ #.*.) ,! &B)-&! 4-*7! ; ,I) ! -+,\$! /-:) ! -! &\$&< , /&.01-&*! #) ,*+! ?LMS \L96 p H5AF94CDE! p E5GEB5

!

R7)! , -3 4+ ,! 0#3 ! ' .00)#&*! ,*) ,! =) #)! 4\$ \$+)' !*\$/) *)#! (2!- , , /&3)&*!*\$!/) &)*1! 1(-*,*)# ,! -&' !#) <-&-2I) ' !0\$#! , /&-*#) ,! \$0! ,) ;<(- ,) ' !' .,4) # , -5R7) ,) !*) ,*) #) :)-+)' ! *7)! , -3)! 4-**) #&9&-3)-29 *7-*!3 -+ ,! -#) ! *7) B \$#)! ' .,4) # , :) ! ,) ;9- ,!) -#+) #*) ,*) \$&! %&4\$ \$+)' ! , -3 4+ ,9 = 7) &! GH! , -3 4+&!/ ,*) ,! =) #)! #)-*) ' ! - ,! ,) 4-#-*) ! 4\$4%+*\$.\$&,5 R7)! 4<:-(-*) ,! =) #)!) .*)#! 7 /7) #5#!*7)! , -3)! 0\$#! -+*\$0!*7) *) ,*) ! ?6<+ 4! p! E5cVV [! 69A 4! p! E5GFV [7 ?9A 4! p! E5cVV [! 3 ?9A 4! p! E5cVV9 4) #3 %*-\$.\$&! *) ,*)B9 #) 0+1*&!/ &1#) - ,) ' ! *) ,*) 4\$ =) #5 R7) ,) !#) ,*+ ,! ,%44\$#*!*7)! 1\$&1(-*,*) \$&! \$&! *7) 4#) :-+&1) \$0B -+<(- ,) ' !' .,4) # , -5

Discussion

Genetic diversity and gene flow among populations

R7)! ' -*-\$&!/) &)*1! ' .00)#&*-\$.\$&-3 \$&/! *7)! , -3 4+&!/ ,*) ,! 4#\$:.') ' ! ,%44\$#*! 0\$#!

Table 5. Characterization of the genetic population clusters.

Cluster 1 (“eastern”)		Cluster 2 (“western”)	<i>P</i> ^a
Sampling sites assigned to cluster	PRZ, KOG, OLE, OSI, SRG, SOL, LAS, BUW	OSB, WIT, BUS, GRO, BUK, BOL, HUT, KLU	
Allelic richness, <i>AR</i>	3.49	4.79	< 0.001
Observed heterozygosity, <i>Ho</i>	0.53	0.49	0.265
Gene diversity, <i>HS</i>	0.49	0.62	< 0.001
Inbreeding coefficient, <i>FIS</i>	-0.06	0.21	< 0.001
Genetic distance between sites, <i>FST</i>	0.07	0.03	0.081
Metal pollution, Zn [g/kg] in soil humus	2.66	3.59	0.624
Habitat patch size, [km ²]	2.17	6.53	0.202

^a P values were calculated using permutation tests in FSTAT for genetic variables, and ANOVA for environmental variables.
 Mean values of genetic diversity statistics and environmental parameters computed for sampling sites grouped according to the results of the genetic clustering test.

! 0#,*! 724\$*7),,!,*~)'! &! *7)!
 &*#%'%1*#2!,)1*.\$&!\$0!*7.,!4-4)#K\$=
 +):)+,\$0!/) &)*1!4\$4%+*.\$&!,*#%1*%#&/!
 =)#!) ;4)1*!'!(-,)'!\$&!*7)!#)+*.:)-2!
 7./7!3 \$(.~2! \$0!3 -1#4*)#%\$,!/#%\$&'!
 ()*)+!,!R7.)+!HFaaBBS&-2!Z5aj !\$0!*7)!
 \$-+/) &)*1!:-#-*. \$&=-,!!
 \$(,)#:)!'! ()*=)&! *7)! , -3 4+&/! ,*) ,!
 ?LP S\L! #),%*,B M :)#*7)+, ,9 *7)!
 \$(,)#:)!'! /) &)*1! ' .00)#&*~*.\$&! =-,!
 ,*~*,*1-+2! ,/ &.01-&*9 -&'! 3 \$,*!
 /) &\$*24.1!' .:)# ,*2! =-,!0\$%&' !=.*7 &!*7)!
 4\$4%+*.\$&,5 0%17!' .00)#&*~*.\$&! 1\$%+!
 4\$*)&*~+2!()!1-%,)'!(2!/)&)*1!' #.0*!\$#!
 ,)+1*.\$&J\$4%+*.\$&' .:)#/) &1)!\$&-2!(2!
 '#.0*! =-,!) ;1%')'!'(2!*7)! P SQG!-&-2, ,5
 O\$3)! 3 4-1*! \$0! ,)+1*.\$&' %)! *\$! -#1-+!
 ' .00)#&1) ,!&-(\$*1!-&'d\$#!(\$*1!0-1*\$#,!
 ?)/5 ,\$.+! 3 \$.,%#)! \$#! 0\$ \$'! -:-+ (.~2B!
 3 ./7*!,*+!()!+N) -2!-,!\$&! !#1%,!.,!+ #/)-2!
 #),4\$&,.(+)!0\$#!3 \$,*!()*=)& <4\$4%+*.\$&!
 ' .00)#&*~*.\$&58!,7\$%+! !-+,\$!()!N)4*! &!
 3 &'! *7-*! \$(,)#:)!'!'):~*.\$&,! 0#3!
 6-# '2<]) &)# /!)C% .+(#%3 ! &! -+)+!
 '.,*#.(%*\$& !=.*7 & !4\$4%+*.\$&, 3 -2!7-:)!
 1-%,)' \$:)#),*3 -*.\$&!!
 \$0!*7) !+):)+-&'! ,/ &.01-&1)!\$0!4\$4%+*.\$&!
 ' .00)#&*~*.\$&! ?@7-4%.,! -&'! h, *\$%4!
 GEEaBBS O./&-*%#),!\$0! #)1)&*! (\$**)&)1N,!
 =)#)! &\$*! ')*)1*)'9 -&'! &\$! ,*#&/!
 /) \$/#-47.1-+! 1% ,*)#&/! \$0! 4\$4%+*.\$&,!
 =-,!\$(,)#:)!' 50):)#-+&-2,)!&' 1-*')!
 *7-9-+*7\$%/7!*7)#) !=-,!,\$3)!,/ &.01-&*!
 /) &)*1! 4\$4%+*.\$&! ,*#%1*%#&/9
 4\$4%+*.\$&,!\$0! !,%,%./%0* . ("1"*&!)#)!
 +&N)'!(2!7./7!+):)+,\$0!/) &)!0\$ = ! =.*7 &!
 -&'!()*=)&! 7-(.*~4-*17),5!
 !
 R7) !+1N\$0!')*~.+) ' !1\$+\$/ 1-+!&0\$#3 -*.\$&!
 \$&! *7)! \$#/-&.,3 g!' .,4)#,-+! -&'! /-4<
 1#\$, , &/!-(.~2!3 -')!*!' .00.1%*!*\$!-,),, ,!
 -&'!&1%')!&!-&-2,)!,*7)!-1*%-+!'/)#)!
 \$0! /) \$/#-47.1! .,\$+*.\$&! ;4)#.)&1)'! (2!
 !,%,%./%0* . ("1"*&! 4\$4%+*.\$&,5 8! .,!
 %&1+)-#!=7-*!N&'!\$0!7-(.*~*!,7\$%+! ()!
 1\$&,')#)'!-,!7\$,*+)!0\$#!*7.,!,4)1.),!-&'!
 =7-*! *7)! *7)#,7\$+!' .,*,&1)! .,!*7-*!
 ,)4-#*) ,! = \$!4-*17),!\$0!,%*- (+)!7-(.*~5

R7.,!3 -2!7-:)!-00)1*)'!*7)!#),%*,!\$0!*7.,!
 ,% '29 -,!,,\$3)! \$0! *7)! , -3 4+&/! ,*) ,!
 -,,%3)'!*\$!()!&')4)&')&*!3 -2!0%&1*.\$&!
 -,! \$&!) 7-(.*~*! 4-+179 = 7.+)! \$*7)#,9
 1\$&,')#)'!-,! ()-\$&/ &/!*\$!\$&!) = \$ \$' +&'!
 -#)-!,7\$%+! ()! *#)-*')! -,!,)4-#*)'!
 4-+17),5 P \$)#)\$:)#9 *7)! 4)#,) &1)! \$0!
 -' .*\$&-+! (-##.)# ,9 ,%17!-,! -#1-+! # \$-'
 -&'! =-*)#! (\$' .),9 3 -2! 7-:)! 7-'! -!
 ,/ &.01-&*! &0%)&1)! \$&! /) &)*1!
 ' .00)#&*~*.\$&!\$0&)/7 (\$#&/!4\$4%+*.\$&,!
 ?N)+)!-&'!K-#/-')#!GEEDBS L' ' .*\$&-+!
 ,% ' .),!-#) &))')'!*\$!#:) -+!0!*7.,!,,*7)!
 1-,) 0\$#! +
 %,%. /%0* . ("1"*&!-&'! .0!*7)!4)#,) &1)!\$0!
 ,%17!(-##.)# ,!) ;4+ &)'!*7)!\$ = IP \$#-&g!9+
 :~% ,! \$(,)#:)!'! &! *7)! 0#,*! 1+,,! \$0!
 /) \$/#-47.1! .,*,&1)!?E<D5Z N3 9>./%#) GBS!

Sex-biased dispersal

h:.')&1)! =-,! 0\$%&'! 0\$#! ,);<,4)1.01!
 4-*)#&,!\$0!4\$4%+*.\$&!/) &)*1!,*#%1*%#)5
 L+)+)0#)C%)&1.),!\$(,)#:)!'!&B -+), =)#)!
 3 \$#!, 3 .+#!-3 \$&/!, -3 4+&/! ,*) ,!*7-&!
 -+)+)0#)C%)&1.),!&!0)3 -+),58,\$+*.\$&<(2<
 '.,*~&1) =-,!) :.')&*!0\$#B -+),9(%*&\$*!0\$#!
 0)3 -+),!&!*7)! ,% '2!-#)-9.&' 1-*&/!\$ =)#!
 3 ./#-*.\$&#-*) ,!\$0!0)3 -+),5R7),) !0&' &/,
 -#)!,%44\$*#)'!(2!*7)!#),%*,!\$0!-!,)*!\$0!
 -&-2,)!0\$#!,);<(-,)'!' .,4)#,-+!(-,)' \$&!
 ,):)#-+!/) &)*1!4-#3)*)# ,58!.,!4\$,.,.(+)!
 7-!0)3 -+),!%,%-+2!3 \$:)!\$&-2!0\$#!:)#2!
 ,7\$*!' .,*,&1),9.5 53 -&-2! =.*7 & !7-(.*~*!
 4-+17),58&!*7-*!1-,)9.,\$+*.\$&<(2<' .,*,&1)!
 1\$%+!4\$*)&*~+2!()!\$(,)#:)!'!&!0)3 -+),!
 \$&-2!-*!-!3 %17!,3 -+)#!/) \$/#-47.1!,1-+)!
 *7-&%,)'!&!*7)!4)#,) &*!,% '256 \$ = :)#9
 (-,)'! \$&! -:-+ (+)! ' -*-9 #)#)! -#&/<
 '.,*,&1) B ./#-*.\$&! :)&* ,1-&&\$*!() #)#+)'!
 \$%*(0\$#!0)3 -+),9-,!,%17!#-#) B ./#-&* ,!-#)!
 %&+N) -2!*\$!()! , -3 4+)'!0#3 !4\$4%+*.\$&,5
] 7.+)0)3 -+),!-44)-#*\$!()!*7)!47 .-\$4-#1!
 ,);93 -+),!)3 !*\$!' .,4)#,) B \$)#) \$0%)&!*~*!
 7)! ,1-+)! #)4)#,) &)'! (2! \$%#! ,% '29
 4)#,%3 -(-2!,)-#17 &/!0\$#!0)3 -+),!' %#&/!
 7)!#)4# \$' %1.:)!4)# \$'! &!) -#2!,4#&/!
 ?Y#%&, *&/!HFCHBSIP -+),!-#)!-+,\$!,3 -+)#)!
 !

Downloaded From: https://bioone.org/journals/Journal-of-Insect-Science on 06 Sep 2024
Terms of Use: https://bioone.org/terms-of-use

-&'! +./7*)#9 = 7.17! 3 -2! 0-1.+*~*)! *7) .#!
 ' .,4) #,-+!(2 0+./7*!P -*~+& GEEDB!)!
 !
 Q .,4) #,-+!3 \$,*2!(2!\$&!)! ,);!3 -2!&\$*!()!
 ,%00.1.)&*! *\$! 0%+2! 7\$3 \$/)&.,)! -+)+!
 0#)C%)&1.) ,! -3 \$&!/! ,%(4\$4%+*.\$&,9 , \$!
 ,3 -+! ' .00) #)&1) ,! &! -+)+! 0#)C%)&1.) ,!
 () *~))&! *7)! ,); ,! 1-&! ,*~+! 4#) :-+! - ,!
 \$(,)#:) ' !&! *7)! 4#) ,)&*! ,% ' 2!?" \$%') *!) *!
 -5GEEGBR7~*!3 -+)! -&' !0)3 -+)! () *+) ,!
 3 -2! &\$*! ' .,4+2! *7)! , -3)! ' .,4) #,-+!
 -(.+*.) ,! 7- ,! 3 4+1-*.\$& ,! 0\$#! 0%*%#) !
 #) ,) -#17! *7~*! = - ,!& /+) 1*) ' !&! 4#) : \$% ,!
 ,% ' .) ,! \$&! 1-# (. ' ! ,4) 1.) ,5 R\$! \$%#!
 N&\$= +) /) 9*7 ., !, !*7) 10# ,*, %17 #) 1\$#! 10\$#!
 1-# (. ' ! () *+) ,5R7 ., !, % ' 2! ,7\$= , !*7~*! *7) !
 ' .00) #)&1) !&! 3 ./#-*.\$&#~*) ,! () *~))&! *7) !
 ,); ,! 1-&! , /& .01-&*2! -00) 1*! 4\$4%+*.\$&!
 /)& *1! ,%1%#) \$01-#- (. ' ,5!

Environmental correlations: geographic distance, pollution, and fragmentation

R7) ! ,% ' 2! #) :) -+) ' !& /-*.:) !1\$##) +*.\$&!
 () *~))&! /) \$/#-47.1! ' ., *~&1) !-&' !/)& *1!
 ' .00) #)&*~*.\$&9 &' 1-*&/! 7./7) #!
 3 ./#-*.\$&! #~*) ,! () *~))&! &) ./7 (\$#&/!
 , -3 4+&/! ,*) ,!*7-&! () *~))& 13 \$#) !' ., *~*!
 ,*) ,5 6 \$=) :) #9 *7 ., !-%*\$1\$##) +*.\$&! = - ,!
 ,*~* ,*1-+2! , /& .01-&*!\$&+2! 10\$#!3 -+) ,! -&' !
 &\$*! 0\$#!0)3 -+) ,5 0./& .01-&*! ., \$+*.\$&<(2<
 ' ., *~&1) !') *1*) ' !0\$#!3 -+) ,! &' 1-*) ' !-!
 7./7) #!3 ./#-*.\$&! #~*) !0\$#! *7 ., ! ,); 5R7 ., !
 #) ,%*! ., ! &<+&) ! = .*7! *7) !') *1*) ' ! ,); <
 (. ,) ' ! ' .,4) #,-+ 8*! ., ! 4\$, , .(+) ! *7~*!
 +&' ,1-4) ! 0) -%#) ,9 +N) ! /) \$/#-47.1-+!
 ' ., *~&1) 97-(. *~*! ' ., 1\$*~&% .*29-&' !4-*17!
 , I) ! -&' d\$#! C%~+*29 ' .00) #)&*2! -00) 1*!
 3 \$(.+*2! \$0! 3 -+) ,! -&' ! 0)3 -+) ,5 P \$#!
 ' .,4) #, :) !3 -+) ,!*)&' !*\$! 7\$3 \$/)&.,)! *7) !
 /)& *1! ,%1%#) ! \$0! 4\$4%+*.\$&,9
 #) /-#'+) ,! \$04-~17! , I) 9= 7.+) 4#) ,%3 -(-2!
 3 \$#! ,) ')&*~2! 0)3 -+) ,! *)&' ! *\$!
 ' .00) #)&*~*) ! 3 \$#! -3 \$&/! , -3 4+&/!
 +\$1-*.\$&,9 (%*! ,*~+!3 -2!7-:) !4\$*)&*~+! *\$!
 \$11- , \$&-+2! 1\$+&.,) ! ,3 -+! -&' ! ., \$+*) ' !
 7-(. *~*! ,+) * ,5
 !

R7) !#) ,%* ,!-+,\$!') 3 \$& , *~*) ' !*7~*!+ :) + ,!
 \$0!)& : #&\$3)&*~+! 4\$+&*.\$&! - ,!
)&1\$%&*) #) ' !&! *7) ! ,% ' 2! , .*) ,!7-:) !&\$!
 ') *1*~(+) ! 00) 1*! \$&! 4\$4%+*.\$&! /)& *1!
 ,%1%#) ! \$0! ! ,% ,% . /%0* . ("1"*& 8*! . ,!
 N&\$= &! *7~*! 4\$+&*~&* ,! 3 -2!) ;) #1.,)!
 ' #) 1*.\$&-+ ,) +) 1*.\$&! \$&! 4\$4%+*.\$&,9 (%*!
 7) !) 00) 1! \$0! ,%17! -! ,) +) 1*.\$&! \$&!
 4\$4%+*.\$&! /)& *1! ,%1%#) ! &! &-*%#-+!
 1\$&' .*\$& , !, !' .00.1%~*!\$!') 3 \$& , *~*) !? -&!
 Q) #! % #00) *! -5GEED [P % +) #] *! -5GEEabB
 h-#+) #! #) ,) -#17! \$&! ! ,% ,% . /%0* . ("1"*&+
 ,7\$=) ' ! *7~*! -& 3 -+ ,! 1\$+) 1*) ' ! 0#3 !
 4\$+&*) ' ! -#) - ,! 7-:) ! #) ' %1) ' ! 0) 1%&' *2!
 ?K- / , I!) *! -5 GEEGB9 *\$+) #~&1) ! *\$!
 -' ' .*\$&-+ , #) , , \$# , ! ?0*\$&) ! *! -5 GEEHB9
 -&' ! -+) #) ' !)& I23) ! -1* . : *2! ?P . /% +) ! *! -5
 GEEH [10*\$&) ! *! -5GEEGB! &! 1\$3 4-# . , \$& !*\$!
 () *+) , ! + : & /! &! -! &\$&<4\$+&*) ' ! -#) -5
 6 \$=) :) #9 &\$! ,% (, *~&*~+) : . ')&1) ! \$0!
 /)& *1! -' -4*~*.\$&! 7- , ! () &! 0\$&' ! , \$! 0-#!
 &! ! ,% ,% . /%0* . ("1"*&! ?K- / , I!) *! -5GEEV [!
 K- / , I! -&' K- , N\$= , N.GEECB!)
 !
 8*! . , 4\$, , . (+) ! *7~*! 1\$&*~3 &-&*! , #) , , ! ' . ' !
 &\$*! &' %1) ! -! /)& *1! 17-& /) ! &!) ; 4\$,) ' !
 4\$4%+*.\$& , ! () 1-% ,) ! *7) ! 4) #.\$' ! \$0!
 ,) +) 1*.\$&! 7- , ! () &! *\$ \$! , 7\$#! -&' d\$#! *7) !
 3 -#N) # , ! ,%# :) 2) ' ! -#) !&\$*! 1+& ,) +2! +&N) ' !
 *\$ /)& , ! & : \$+) ' ! &! *7) ! ') :) +\$43)&*! \$0!
 #) , , *~&1) 5R7) ! ' -*~ 4#) ,)&*) ' ! , 7\$= , !&\$!
 , /&! \$0! , /& .01-&*! /)& *1! (\$**&) 1N , ! &!
 7) ,) ! 4\$4%+.\$& , 5L& 3 -+ , ! 1-4%#) ' ! 0\$#!
 *7 ., ! ,% ' 2! 0#3 ! *7) ! 3 \$, *! 1\$&*~3 &-*) ' !
 , *) , ! 1\$%+! #) 4#) ,)&*!) . *7) #! 4) #3 -&)&*!
 +\$1-+! 4\$4%+*.\$& , ! \$#! #) 1) &*! 3 3 ./#-&* , 5
 R7% , 9 . *! . , 4\$, , . (+) ! *7~*! +1N! \$0! /)& *1!
 ' .00) #)&1) , ! () *~))&! 4\$4%+*.\$& , ! 0#3 !
 1\$&*~3 &-*) ' ! -&' ! 1+) -& , .*) , ! 3 -2! , 3 4+2!
 #) ,%*! 0#3 ! &*)& , . :) ! #) 1\$+& . , -*.\$&! \$0!
 4\$+&*) ' ! , .*) , ! -0*) #! *7) ! + :) + , ! \$0!
 1\$&*~3 &-&* , !&0% ; !') 1#) - ,) ' !' %#& / ! *7) !
 + , *! *~ \$! ') 1-) , 5 0./& .01-&*! /)&) ! 0\$= !
 () *~))&! %&4\$+&*) ' ! -&' ! 4\$+&*) ' ! -#) - , ! , !
 -+ , \$! +N) +2! *\$! 3 4-#! ') :) +\$43)&*! \$0! +\$1-+!
 /)& *1! -' -4*~*.\$&! &! *7) ! +**) #9 *7% , !
 4#) :)&*& / !' .00) #)&*~*.\$& 5

Population clustering analyses

J\$4%+*\$&! ,*#%1%#&/! 4-**) #&! ')#.:)' !
0#3 ! Y-2) , -&! 1% ,*) #&/! -&-2, ., ! = - , !
3 \$#) ! 4\$=) #0%+ *7-&! &) /7 (\$%#<\$ & &/!
1% ,*) #&/! -&-2, ., ! -&' ! #) :) -+)' ! * = \$!
1% ,*) # , ! \$0! , -3 4+&/! , *) , 5R7) ! /)& # -+
, *#%1%#&/! = - , ! , *+! =) -N9 -&' ! *7) !
4#4\$#*\$&! \$0! -'3 . ; %#) ! = - , !7 /7 ! - * ! -+!
, *) , 90%#*7) # ! , %44\$#* &/ ! *7) ! 4#) ' 1*.\$&! \$0!
-!7 /7 ! ' , 4) # , -+!#*) ! \$0! *7) ! , 4) 1.) , 5R7) !
#) , %* , ! \$0! *7 . , ! , %' 2 ! , %//) , *! *7) ! 4#) ,) &1 !
\$0! - /)& * 1 1% , *) # ! - 1# \$, , *7) !) - , *) #& 4 - # * !
\$0! *7) ! , %' 2 ! - #) - 5R7) ! ,) 1\$&' ! 1% , *) #9
1\$&* - & &/! 4\$4%+*\$& , ! \$1-*) ' ! 3 \$#) ! *\$!
*7) ! =) , *9 -&' ! /)& # -+2 ! 1\$,) # ! *\$! *7) !
, \$%#1) ! \$0! 4\$+%*\$&! . , ! 17 - # 1*) # I) ' ! (2 !
\$ =) # ! \$:) # -+! /)& * 1 ! ' . :) # , *2 ! & !
1\$3 4 - # , \$&! *\$! *7) !) - , *) #& ! 1% , *) # 5K\$ =) # !
/)& * 1 ! ' . :) # /)& 1) ! () * =)) & ! *7) ! , -3 4+&/!
, *) , ! -&' ! 7 /7) # ! -'3 . ; %#) ! +) :) , ! = . *7 & !
*7) ! , *) , ! 0\$#3 &/! *7) ! ,) 1\$&' ! 1% , *) # !
, %//) , *7 /7) # ! ' , 4) # , -+!#*) , ! & *7 - * ! #) - 5
6 \$ = :) # 9*7) #) ! = - , & \$ 1+) - # + & N ! () * =)) & !
4\$+%*\$&! +) :) + ! \$ # ! 7 - (. * * ! 4 - * 17 ! , I) ! -&' !
1% , *) # &/! 4-**) # & 9 = 7 . 17 ! . , ! -+ , \$! & < &) !
= . *7 ! *7) ! #) , %* , ! 0#3 ! *7) !) & : . # \$ & 3) & * -+
1\$##) + *.\$& , ! -&-2 ,) , 5
!
& *) # , * & / + 29 = 7) & ! 1% , *) # &/! = - , !
4) # 0\$#3) ' ! \$&! *7) ! ' - * ! 0#3 ! (\$ *7 ! ,) ;) , !
,) 4 - # - *) + 29 *7) ! 4-**) # & ! \$ (,) # :) ' ! & ! *7) !
0) 3 -+) , ! \$&-2 ! = - , ! - 3 \$, * ! . ') & * 1 -+ * \$! *7 - * !
\$0! *7) ! *\$ * -+ ' - * - ! ,) * 58 , \$ + * . \$ & < (2 < ' . , * - 1) 9
\$ (,) # :) ' ! & 3 -+) , 9 (% * & \$ * ! & ! 0) 3 -+) , 9 1 - & !
3 - N) ! ') 0 & &/! ' . , 1#) * ! /)& * 1 ! % & . * , !
4# \$ (+) 3 - * 1 ! 7h : - & & \$!) * ! - 5 GEEVB ! - &' !
*7) #) 0\$#) !) ; 4+ & , ! + 1N ! \$0! 1+) - # ! 1% , *) # &/!
& ! 3 -+) , 5R7) ! 3 \$#) ! ' , 4) # , . :) ! ,) ; ! . , !
) ; 4) 1*) ' ! \$! 4#) ,) & * ! - ! + # /) # ! 7) *) # \$ I 2 / \$ * !
') 0 1 . * ! - &' ! *\$! () ! + , , ! /)& * 1 -+ 2 !
, *#%1%#) ' ! ? " \$ % ') * !) * ! - 5 GEEGB ! > & -+ 29
*) , * , ! 0\$#) ! (. ,) ' ! ' , 4) # , -+ ! \$& ! , -3 4+) , !
4\$ \$ +) ' ! - 11\$# ' & / + 2 ! *\$! 1% , *) # &/! 4-**) # & !
/ - :) ! - ' ' . * . \$ & -+ , % 44\$#* ! *\$! *7) ! 1\$ & 1% , \$ & !
\$0! - 3 -+) < (. ,) ' ! ' , 4) # , -+ 5!

Conclusions

S%#! , %' 2 ! . + % , *# - *) , ! 7\$ = ! 3 1# \$, - *) + . *) !
3 - # N) # , 1 - & ! () % ,) ' ! *\$ #) :) -+ 4\$4%+*\$&!
/)& * 1 ! , *#%1%#) ! - &' ! ,) ; < (. ,) ' ! ' , 4) # , -+ !
\$0! - 1 - # (. ' ! ()) * +) ! & ! - 10# - 3) = \$ # N ! \$0! - & !
- & * 7 # \$ 4\$ /) & 1 -+ 2 ! 17 - & /) ' ! + &' , 1 - 4) 5L , !
) ; 4) 1*) ' 9\$:) # -+ 7 /7 ! ' , 4) # , -+ # *) \$0! *7) !
, 4) 1.) , ! - &' ! + \$ = ! +) :) + , ! \$0! /)& * 1 !
4\$4%+*\$&! , *#%1%#&/! =) #) ! ') *) 1*) ' 5
6 /7 /)&) ! 0\$ = ! - 3 \$ & / ! *7) ! , -3 4+&/! , *) , !
- &' ! /)& * 1 ! 4\$4%+*\$&! 1% , *) # , !) ; 4+ & , !
=) - N ! \$ # ! & \$!) 00) 1* , ! \$0! 7 - (. * * !
0# - / 3) & * - * \$ & ! - &' ! 4\$ + % * \$ & ! \$ & !
4\$4%+*\$&! /)& * 1 ! , *#%1%#) 5P -+) < (. ,) ' !
' , 4) # , -+ = - , ! ') 3 \$ & , *# - *) ' 9 - , ! 4#) ' 1*) ' !
0#3 *7) ! , 4) 1.) , 9 (. \$ - \$ / 25!

Acknowledgements

!
]) ! - #) ! / # - *) 0% + ! *\$! P - # .) ! 6 -+) 9 T - 1N .) !
6 \$ ' / , \$ & 9 P - # . - ! M N + t , N - 9 P - 1 .) X
P - # 2 - t , N 9 L & & - ! J u N .) = 1 I 9 P - # 1 & !
] \$ X = \$ ' I 19 - &' ! J \$ # ! : F 2 / 3 % & * ! 0\$ # ! *7) # !
& : - % - (+ 7) + 4 ! & *7) 0 .) + ' ! - &' ! + (\$ # - * \$ # 25
R7 - & N , ! *\$! 07 & \$! P - , 7 & \$! 0\$ # !
) & 1\$ # - /) 3) & * ! - &' ! , % 44\$#* ! & ! *7) ! 0 & -+
, * - /) , \$0! *7) ! = \$ # N 5R7) ! - % * 7 \$ # , ! - 44#) 1 . - *) !
*7) ! 7) + 4 0% + 1\$ 3 3) & * , ! - &' ! , %//) , * . \$ & , ! \$0!
* = \$! - & \$ & 23 \$ % , #) : .) =) # , 5R7 . , ! = \$ # N ! = - , !
, % 44\$#*) ' ! (2 ! - ! P - # .) ! 0% # .) >) + \$ = , 7 4 ! \$0!
*7) ! h % # \$ 4) - & ! @ \$ 3 3 % & . * 2 ! 4 # \$ / # - 3 3) !
6 % 3 - & ! J \$ *) & * . -+ ! & # ! 6 J P R < @ R < GEEH <
EEGaG ! - &' ! (2 ! 0% &' , ! 0#3 ! T - / .) + \$ & - & !
^ & . :) # , * 29 & , * . % *) ! \$0! h & : # \$ & 3) & * -+
0 1 .) & 1) , 5

References

Y) # & 1N ; W 9 \ - & ! " \$, , % 3 5 9 K - X) &) , ,) !
P T 9 > \$ # () , P U 5 GEEZ 50) ; ! (. ,) , ! & !
' , 4) # , -+ ! - &' ! 47 . \$ 4 - * # 2 A & , / 7 * , 0#3 ! - !
3) * - < & - 2 , . , ! (. ,) ' \$ & 1 - 4 % #) < 3 - # N <
#) 1 - 4 % #) ! , %' .) , \$0! - 3 ,) + 0 .) , 5F ' G % & !
HHD ? DBAWDF < / ba 5
Y # \$ % - * @ 90) & &) ' \$ * > 9 L % ' \$ * U 9 K) (+ \$. , U 9
U - , 4 % , 1R 5 GEEED 5 > &) < , 1 -+) /)& * 1 !

Downloaded From: https://bioone.org/journals/Journal-of-Insect-Science on 06 Sep 2024
Terms of Use: https://bioone.org/terms-of-use

,*#1*#) \$0* = \$ 1-# (.' !,4)1.) , = .*7!
1\$&*#-, *) ' H) :)+, \$07-(.*-*,4)1.-+I-*. \$&5
> % # (*-1\$H (%-%/: HG?aBAHaDH<HabV5

Y#%&, * &/ LP 6 5HFcH5Q ., #.(%*\$&!
4-**) #&, 9+0)<121+) !-&' 47)&\$ \$/2 \$0!
! "#\$%&'() * &# , % . /%0* . ("1" * &# 5?@ \$+5!
@-# (.' -)B!-&' !!) ' % .") * &H#(%\$* &# # - :5
?@ \$+50*-472+&.' -)B5U #") # \$-1. I&#* \$.1+
%5L%-%/: DH?GEAbHc<bVG5

Y%**) #0.) + ' 19K%0P K9Y- &), P 9h2#) P Q 5
HFFV5@-# (.' !()) +) 1\$3 3 %&.*), !-, !
&' 1-*\$#, \$01\$&,) #: -*.\$& 4\$*) &*-+!&!
%4+&' 0\$#), *, 56%\$#&"H (%-%/: .I.+
> 1.1/#7 #. "bF?H<GAZD<aa5

@-##\$+0J96)&' #2 LJ9U) I& .1NQM9>\$; !
@] 5GEEa5h :\$%*\$& \$&! 1\$ \$/ .1-+*3)<
,1-+), 56* . ("%.1-H (%-%/: GH?DEADca<DFD5

@-%' .+@@5GEED5P)-, % # &/! ',4)#, -+!& !-!
3) *-4\$4%+*.\$& #, &/!, *- (+) !, \$*4) !
)­)&*A6 ./7 #-*), \$0!), ;<(-,)' !
' .,4)#, -+!() * =)& 4-17), !& !-B -202!
3) *-4\$4%+*.\$& 5F 'G&HEH?DEAZGb<ZDE5

@7-4% ., P J9h, *\$%4 L5GEEa5
P 1#\$, -*) +.*) &%+!+ +) , !-&' !), *3 -*.\$&!
\$04\$4%+*.\$&! '.00)# &*-*.\$&5> % # (*-1\$+
M %-%/: .I.H3%-*"% . Gb?DEAZGH<ZDH5

@.\$0.09Y) -%3 \$&*P L90= &/+&' 8J9
Y#%0\$# ' P] 5HFFF5")&)*1!' .:.)#/) &1) !
-&' %&.*, 0\$#1\$&,) #: -*.\$&!& *7) W\$3 \$' \$'
' #-\$& N1\$1.*&G%7 %I%#.&5! \$% (##I' . /&+
%5") #0%:1-<# ('#":#5P%. I%. <# \$'#&M!
ZZ?HbDVbAGGZF<GGab5

@\$#&%) *IP 9K% N-#*!" 5HFFZ5Q), 1#4*.\$&!
-&' 4\$ =) #!-&-2, ., \$0* = \$ *), *, 0\$#!
' *) 1* &/ #) 1) &*4\$4%+*.\$&!(\$**)&) 1N, !
0#3 !-+ +) 0#)C%)&12!' -*5Q#.#"'(&!
Hbb?bAGEEH<GEHb5

Q),)&') #W90) ##-&\$ 15HFFF5L !/)&)*1!
1\$3 4-#., \$& \$0L*+&*1!-&' P)' *) ##-&)-&!
4\$4%+*.\$&, \$0!-, -+3 -# ,7!() *) 5M#- /1.+
I%*\$.1-#5L%-%/: HGF?HBAcD<F'b5

Q),)&') #W903 -+h9" -% (+3 3) h9
) # ' 21N U5GEEV5U # -&# (-&!/#' .)&*, !
-&' *7) 4\$4%+*.\$&!/)&)*1!, #*1*#) \$0!
= \$ \$ ' +&' !/#\$%&' !() *) , 52%. "% . +
Q#.#"'(&Z?HBAVH<ZG5

Q),)&') #W9\) # ' 21N U5GEEH5") \$/#-47 1!
,1-+&/!-&' !/)&)*1!' .00)# &*-*.\$&!& * = \$!
7./7-2 B \$ (.+) h%#\$4)-&!, -+3 -# ,7!
() *) , 5M#- /1. I%*\$.1-#5L%-%/: HDH?HBA
DH<bG5

h: -&&\$!" 9U) /&-%*09" \$% ') *15GEEV5
Q) *) 1* &/ *7) &%3 () # \$01# , *) #, \$0!
&' .:.' % -+ , #, &/ *7) !, \$0* = -#) !
ORU^@R^UhaL !, 3 %+*.\$&! , % ' 25
> % # (*-1\$H (%-%/: Hb?cBAGZHH<GZGE5

h;1\$00.) #K903 \$%,) Uha9L %-*# \$ IP 5HFFG5
L&-2, ., \$0B \$+) 1%+#!: -#.-&1) !&0)##) ' !
0#3 B) #*1!' ., *-&1), -3 \$&/ QML!
7-4 \$*24), k!-44+1-*. \$& *\$ 7%3 -&!
3 .*\$17\$&' #.-+QML #), #*1*.\$&' -*-5
Q#.#"'(&HDH?GEAbaf<bFH5

" -&' \$& D5HFFF5W & 1\$3 4) *.\$&9*7) 1\$, *!
\$0!& (#) ' &/!-&' *7) !): \$%*\$& \$0!
' .,4)#, -+!%*\$.1-#5L%-%/: #0\$#"'(1-M %-%/: !
GEE?bBADbv<DZb5

" -#-&*Q9>\$#') Dh96)&' #2 LJ5GEEa5R7) !
3 %-*0-#.\$%, !00)1*, \$0!' .,4)#, -+!&' !/)&)
0\$ = \$& 1\$&*) 3 4\$#-#2!-' -4*-*.\$&5
6* . ("%.1-H (%-%/: GH?DEAbDb<bbD5

" \$%') *15HFFV5>ORLR !:) #, \$& H5GAL !
1\$3 4%*) #4#\$/#-3 *\$ 1-1%+*) ><
,* ., *1, 5I%*\$.1-#5R # \$#I "' : bZ?ZBAbcV<
bcZ5

" \$%') *19U) ## & M9] -,) #U5GEEG5R) , * , !
0\$#!,) ;<(-,)' !' .,4)#, -+!%, &/!(<
4-#) &*+2!&7) #.*)' !/)&)*1B -#N) #, 5
> % # (*-1\$H (%-%/: HH?ZBAHHED<HHHb5

" #) &= \$ \$ ' U15HFCE5P -*&/!,2,*) 3 ,9
47 . \$4-*2!-&' !' .,4)#, -+!&!(#', !-&' !
3 -3 3 -+ ,5? . 7 1-M#) 13 %*\$Gc?bBAHhbe<
HHZG5

6-# '2 ST9\)N)3 -&, w5GEEG50JL " hQ AL!
:) #, -*.+) 1\$3 4%*) #4#\$/#-3 !*\$!-&-2,)!
,4-*.-+(/)&)*1!,*#%1*#) !-*#7) !&' .:.'%+!
\$#4\$4%+*.\$&H) :)+5> %#(*-1\$H(%-%/:+
J% "#&G?bBAZHc<ZGEG

6-# '2 ST9\)N)3 -&, w5HFFF58,\$+*.\$&!(2!
'.,*-&1) !&!-1\$&*%&%\$, 4\$4%+*.\$&A
U)1\$&1.+-*.\$&!(*) =)&!4-*.-+!
-%*\$1\$##) +*.\$&!-&-2,.,!-&' 4\$4%+*.\$&!
)&)*1, B \$') +,5R #5I'": cD?GFAHbV<HVb5I

6-#*+QK90+ #NL " 5HFFa5! \$'. ('0 #+
0%0*-1"%%./#.#'"(&D#') !' .*\$&5D &-%) #!
L,, \$1.-*) ,5

6) () #*UQM9K% N) #P P 5HFFZ5")&)*1!
)00)1*, \$01\$&*-3 &-&*!);4\$, %#) !*#\$ = -#', !
-&!-, , , , 3)&*\$0!3 4-1*, \$&!-&3 -+!
4\$4%+*.\$&,5< ('.#.#5") #=#%1+
H.3 '\$%.7 #. "HFH?HBAGD<Vc5

6.#\$*-R5GEEb5R7) !):\$#*.\$&\$0!);<
(.,)' !' .,4) #,-+!(2 4#) <'.,4) #,-+!
1\$4%+*.\$&!-&' 0#1*%-*&/!)&:.#\$&3)&*5
R#*\$.1-#5R. '7 1-H(%-%/: bD?ZBAHHV<
HHGE5

T\$44 >9U) %*) #6 5GEEV5Q .,4) #,-+ \$0!
1-#- (.'!()) *) ,&!)3) #/) &1) \$0!
'.,*#.(%*\$&4-*) #&,5H(%-%/ '(1-> %I#-'./!
HcZ?bBADCf<bEV5

W=-) 1N.RT5GEED50);<(.,)' !' .,4) #,-+!
-&' !'-4*-\$&*\$B -#/ &-+7-(.*-*,5
?7 #\$(1. +1 "\$1-#&" HZG?bBAbHV<bGZ5

W) +) #89K-#/.-') #@U5GEED5U) 1)&*!
7-(.*-*0#-/3)&*-\$&1-%,)' !!(2 B -X\$#!
#\$-' ,H) -', !*\$#) '%1*.\$&\$0!/) &) 0\$ = !-&' !
+\$, \$0!/) &)*1!:-#-(. +*2!& !/#\$%&' !
() *) ,5! \$% (#I'./") #0%:1-<% ('#":#5+
P%.I%. <#5#&M GaE?HVHDEAbHa<bGD5

W\$.:%+ P 5GEEG5L*) #&-*.:) /7-#:) ,*&/!
3) *7\$' ,!-&' !(\$#) -+1-#- (.'!()) *) ,!
?@\$(+) \$4*) #90-#- (.'-) B56%\$#&"H (%-%/:+
1.I-> 1.1/#7 #. "Hza?H<DBAHED<HGH5

K-/,IP 9W#-3 -#IU9K-,N\$= ,N.U9R\$ (\$#!
P 5GEEG5U\$4%+*.\$&4-#-3)*) #, \$0#7) !
() *) !! "#\$%&'() *&#, %./%0*. ("1"*&>5
0#3 B) *-+1\$&*-3 &-*) ' !-&' #) 0) #&1) !
-#)-,5M*-#"' .#5H.3 '\$%.7 #. "1+
2%. "17 '.1"%% .4.I=#%8'(%-%/:ZF?GBAGbD<
GbF5

K-/,IP 9W#-3 -#IU9M N+&t,N-P 5GEEV5
P) *-+N&)*1, !-&' #) ,4 #-\$&#-*) ,!&>H!
)&)*-\$&\$01-#- (.'!()) *) ,!
?! "#\$%&'() *&#, %./%0*. ("1"*&>5B!
\$#./ &-*&/ 0#3 B) *-+1\$&*-3 &-*) ' !-&' !
#) 0) #&1) !-#)-,5?\$() 3#H.3 '\$%.7 #. "1+
2%. "17 '.1"%% .4.I=#%8'(%-%/:bc?bBAcb<
bcF5!

K-/,IP 9K-,N\$= ,N.U5GEEc5h:.')&1) 0\$#!
() =)&<)&#-\$&!)00)1*, !&1-#- (.' ,!
) ;4\$,) ' !*\$ /) -:2 B) *-+ ,4\$+*.\$&5
H(%%8'(%-%/: Ha?HBAVF<ZZ5

K-/,IP 9] \$+0W5GEEb5P .1#\$, -*) +.*) !
QML B -#N) #, 0\$#*7) !/#\$%&' !() *) +
! "#\$%&'() *&#, %./%0*. ("1"*&>5
>%#(*-1\$H(%-%/:+J% "#&b?HBAHHD<HHV5

K-&/) +- S 5GEEH5! F!SP? =9FJ<CfT;TEU-
!%0*-1"%% .Q#.#'"(<*\$ ("*\$#&9. I 3 T*1-#5+
!%0*-1"%% .4 &"1. (#&D) :-%/#.#'"(=#\$##&W!
L:-.+ (+) \$&+&) A7 **4Add = = 5 /) 5#&,<
/ .00#d(\$ &0\$d4\$4%+*.\$&,d5!

K &' #5*7 @6 9Y-&/,7\$*+>5HFcZ5=) #+
21\$1, T1#&2% #0"#51W#56#..%&(1.I'1+
1.I-4 #.7 1\$G;#1\$"H;D1-&' &-:.-&!
O1.)&1) U#) , ,5

K &' #5*7 @6 9Y-&/,7\$*+>5HFcV5=) #+
21\$1, T1#&2% #0"#51W#56#..%&(1.I'1+
1.I-4 #.7 1\$G;#1\$"C5O1-&' &-:.-&!
O1.)&1) U#) , ,5

P -#N\$= RL90-,*) I-&-D5GEEEE5Q .,4) #,-+!
&1-1*\$47 .+1 4 \$%&0) '15F G%&cf?GBA
Dac<DcZ5

P -*+& L \ 5GEED5\ -#-*\$&, !& 0+ /7*!
-(. +*2 = .*7 !,); !-&' !/) !& !/#\$%&' !() *) ,!

?@(\$+) \$4*) #9a-#- (. ' -) B\$0!, \$%*7<=), *) #&!
P \$+' \$: -5! #I%, %-%/ '1 ba?bBADHH<DHF5

P ./%+ U9y-, I1I21- U9L%/ /%, *2& .-NP 9
] .AI)N!" 9U\$ I4z') NW9W-0)+L9] \$i\$, I2&!
P 5GEEb5L&*.\$; ;' -*.:) !') 0)&1) !)&I23) ,!
&! () *) , 0# \$3 !- B) *-+4\$ +% *.\$&! /#-' .) &*5
M %-%/ '1EM\$1 " &131 VF?VBAZbv<ZVb5

P \$, ,3 -& @L9] -,) #UP 5HFFF5")&) *1!
') *) 1*.\$& \$0! ,) ;< (.-,) ' !' ., 4) #, -E
> % # (*-1\$H (%-%/ : b?ZBAHEZD<HEZa5

P %+) #KL6 9\ -&/# \$&, :) + I9a\$+4-) #*I\ 5
GEEa5") &) *1!, #%1%#) \$0<* '-* &+* "#* &+
4\$4%+*.\$&, !&! 7) - : 2 B) *-+4\$ +%*) ' !&' !
&.\$&4\$+&*) ' !7- (.-* , 5> % # (*-1\$H (%-%/ : !
HZ?GGEAbacGc<baDa5

P e+) #IW9W-, 17% (-L5HFcz5Y .\$\$/ 1-+!
, ./&.01-&1) \$0*7) !,) -, \$&-+! ' ., #. (%*.\$& \$0!
-1*.: *2 \$0!! "#\$%&' () * &# , %-%/ %0* . ("* &!
?>B5?@(\$+) \$4*) #9a-#- (. ' -) B5&AY\$) #I9
K%0P K9P \$, , -N\$ = , N.Q9]) () #>9) ' .*\$# , 5-
21\$1, T-M##" #&U=) # \$? I10" 1"% .&d . I+
4 : .17 '(& ; 445HaD<HcH5" % , *- : > ., 17) #5!

M) .P 5HFac5h, *3 -*.\$& \$0!- :) # - /) !
7) *) # \$ I2/\$, *2 !&' ! /) &) *1! ' ., *-&1) 0# \$3 !
-!, 3 -+&%3 () # \$0! &' . : . ' % -+ , 5Q# . #"' (&!
cF?DBAVcd<VFE5

M) ./) +Ih5GEEG58, >, *\$ (, \$+) * !
2% .&# \$31 "% . Q# . #"' (&D?GBAHZa<HaD5

M) .7%) , >T96 \$1N3 -&& U9]) () #>5HFFZ5
") &) *1, !&' ! 2&-3 .1, \$0!-01\$1, * &+
1*.\$% . "#. &B) *-4\$4%+*.\$&! &! *7) !
]) , *47 -+ -& h\$ = +&' , !?@(\$+) \$4*) #9a
@-#- (. ' -) B5? . . 1 #&L%-%/ '(' 6# . . '(!
DD?HBACV<FZ5

M) .3) +| I9W\$*I) Q T9\) && D9J) &) : K9
O*\$2-&\$: 8904) &1) I96 -#*+ 2 Q9') S1- hP 5
GEEG5a-#- (. ' ! () *) !-, ,) 3 (+ /) , !
?@(\$+) \$4*) #9a-#- (. ' -) B!-1# \$, , % # (-&<
#%#-+ / #-' .) &* , AL&! &*) #&-*.\$&-+!
1\$3 4-# , \$&5P1 . I &(10#H (%-%/ : Ha ?VBA
Dca<bEH5

J- /) UQP 5HFFZ5R#) \) .) = AL&!
-44+1-*.\$&! \$' !' ., 4+2 472-\$/) &) *1!#)) , !
\$& 4) #, \$&-+1\$3 4%*) #, 52%7 0* "#\$+
?00- / (1 "% .&+ . +) #M %& (#. (#&HG?bBADVa<
DVc5

J) ##& M9P -I- \$: \ 5GEEE5K\$1-+!
1\$3 4) *.\$&9.& (#) ' & / 9- &' ! *7) !
) : \$ % *.\$& \$0! ,) ; < (.-,) ' !' ., 4) #, -E
?7 # \$' (1 .- J 1 " * \$ 1 - & " HVV?HBAHHZ<HGa5

J#.*17-# ' IW90*) 47) &, P 9Q \$&& +2 U5
GEEE5&0) #) &1) \$04\$4%+*.\$&! , #%1%#) !
% , & / B % + . \$ 1% , ! /) & \$ * 24) !' - * 5Q# . #"' (&!
HVVAf bV<FVf5

J#%&\$+) >9') P)) % , R5GEEG5&0) ##&/!
,) ; < (.-,) ' !' ., 4) #, -+0# \$3 4\$4%+*.\$&!
/) &) *1! \$ \$ + , AL #) : .) = 5R # \$ # I "' : b c ? DBA
HZH<HZV5

U- & \$ I9M .) 3) +| YL5GEEE583 4-1* , \$0!
) ; 4) # 3) &*+7- (.-* 0#- / 3) &*-\$& \$&!
/ # \$ % &' ! () *) , ! ? @ \$ +) \$ 4 *) # 9 a - # - (. ' -) B ! & !
- ! (\$ #) - + , 4 # % 1) 0 \$ #) , * 5 ? . . 1 # & L % % - / '(+
6 # . . '(' Da ? DBAGEH < GHG5

U- & \$ I9M .) 3) +| I5GEEED5" # \$ % &' ! () *) , !
?@(\$+) \$4*) #9a-#- (. ' -) B!-, ! (\$ &' 1-*\$# , 5
M % I 3 # \$ &' : 4 . I 0 % . & # \$ 3 1 "% . HG?DBAbca<
VEZ5

U\$% , ,) * > 5HFFa5") &) *1! ' .00) #) &*-\$& &!
-&' ! , *3 -*.\$& \$0! /) &) 0\$ = 0# \$3 ><
, * , * , * 1 , % &') # ! , \$ + * . \$ & ! (2 ! ' . , *-&1) 5
Q# . #"' (&HbV?bBAHGhf<HGc5

O-+ L9L #*7\$0) #!] 9K.) %*) #>90*-%00) #09
W) #') -7%) @5GEEa5U72-\$/) \$ / # -472 \$0!-!
7\$, < , 4) 1.01! &,) 1"A") &) *1! , #%1%#) \$0!
90&+ : 0% / \$10) * &+ & h% # \$ 4) !' \$) , & \$ * #) 0+ 1*!
4- , * 0#- / 3) &*-\$& \$0! * , 7\$, * 5 M %-%/ '(1+
K% \$. 1 - 65") # P' . . # 1 . < % (# : FE?GEAGDF<
GbZ5

O17& . ') #D9W%) 00) #IKP 9U\$, , +.Q9
h; 1\$00.) #K5HFFa5? \$ #X* ' . B# \$; C CUP+
&85Y 1\$#E\$0%0* -1 "% . + / # . #"' (-11" 1+

1.1-&'&5")&)*1, !-&' Y \$3) *#2!
K-(\$#-*\$#29^&.:)#,.*2\$0!")&):-5

O3 \$%,) UH9K\$&/ @90\$N-+UU5HFcZ5
P *+4+) #) /#) ,, \$& !-&' 1\$##) +*.\$&!
);*)&, \$&, \$0!*7) P -&*) +*), *\$0B -*#.;!
1\$##), 4\$&')&1) 5<:&"#7 1""(L%-%/ :!
DV?bBAZGa<ZDG5

O*\$&) Q 9I) 4, \$& U9W#-3 -#IU9K-, N\$= , N.!
U5GEEH5R 3) *\$!') -*7 #), 4\$&,) !&!
1-#- (.' !()) *) , !); 4\$, , ' *\$ B %*+4+) !
, #), , \$#, !-&\$&/ !-!/#- .) &*\$07) - :2 B) *+!
4\$+*.\$&5H.3 \$%.7 #. "1-! %-*"% . HHD?GBA
GDF<Gbb5

O*\$&) Q 9I) 4, \$& U9K-, N\$= , N.U5GEEG5
R#)&' , !&!') *\$; .01-*.\$&!)&I23) , !-&' !
7) - :2 B) *+!-11%3 %+*.\$&!& !/#\$%&' !
()) *) , !?@\$(+) \$4*) # -A@-#- (.' -) B!&7- (.*&/!
-!/#-' .) &*\$04\$+*.\$&52%7 01\$1 "3#+
M%() #7 '&"\$: -Z +) :&%-%/ :;=%8'(%-%/ :&. I+
!) 1\$7 1 (%-%/ :&- HDG?HEBAHEV<HHG5

O%&' , *#_3 K9W) +) #K9@7-4%., -*P 5GEED5
& (#) ' &/ !-&' !, ;<(-,) ' !/)&) 0\$= !&!
7) !-&%\$7 '(1#8&#("15H3%-*"% . Na?aBA
HVVG<HVZH5

R7.) +) 6 < 5HFaa521\$1, TM##" #&' . =) # '\$+
H.3 '\$%.7 #. "UJ? <*"I: % . R1, "1" <# # ("%. +
, :? I10 "1"% . &' . +) :&%-%/ :&. I+
M#) 13 %*\$; 04#&/) #<) #+ /5

R7\$3 -, @Q 5GEEEE5Q ., 4) #, -+!-&' !
); *&1*.\$&!& 0#- /3) &*) ' !-&' , 1-4) , 5
!\$(##I' . /&%5") #0%: 1-<% ('#": %5P%. I%. +
<# \$#&M GZa?HbDFBAHDF<HbV5

\-& Q) #!] % #00L] " 98, --N, IL 9h#&, *&/ !" 9
\-& D*#-+) & MP 5GEED5U \$4%+ *.\$&!
, % (, *%1*%#), !& !*7) !, \$.+&:) #*) (#-*) !
F\$() #&#-1+(' . ("19-, #) :) -+) ' ! (2!
3 1#\$, -*) +*) !-&' Rh<L>KJ B -#N) #, 5
> % # (*-1\$H (%-%/ : HG?ZBAHDbF<HDVF5

\-& 6 % J) & R6 J5HFcE504) 1.) , \$0!
@-#- (.' -) !?@\$(+) \$4*) # -B!& = 7 .17 !*7) !
\$11%##) &1) \$0!' ., 4) #, -+!(2 0+ /7 *\$0!

&' .:.' % -+, 7-, !()) & !, 7\$ = &5
H. "%7 %-%/ '&() #M#\$() "#. bE?HHEAHZZ<
HZc5

\-& 5 \$, *) #7\$%*@96 %*17 &, \$&] >9] .+ , !
QJP 907 .4+) 2 U5GEEb5P 8@US<@6 h@WhUA
O\$0* = -#) 0\$#!.') &* .02 &/ !-&' 1\$##) 1*&/!
/) &\$*24 &/!) ##\$#, !& B 1#\$, -*) +*) !' -*5
> % # (*-1\$H (%-%/ :& % "#&b?DBAVDv<VDc5

: -& 017- .1Nf .+),) & U" 9Y #%&, *&/ LP 6 5
HFcb5R7) !&0%) &1) \$00\$ \$' C%-&* .2 !-&' !
47\$*\$4) #.\$' !' % #&/ !*7) 4#) <' %*+!, *-/), !
\$& 0+ /7 *B %, 1+) !') :) \$43) &*!& !-' %*+!
!) ' % . ") *&H# (%\$* &?@\$(+) \$4*) # -A
O*-47 .+& . ' -) B!-&' !! "#\$%&'() *&+
%, % . /%0* . ("1" *&?@\$(+) \$4*) # -A
@-#- (.' -) B5H. "%7 %-%/ '1-Q# . # \$1-&F?DBA
HbD<Hba5

]) #Y09@ \$1N) #7-3 @@5HFcb5h, *3 -*&/!
><, *-* , *1, 0\$ #!*7) !-&-@2, ., \$04\$4%+*.\$&!
, *%1*%#) 5H3%-*"% . Dc?ZBAHDVc<HDaE5

] 7 *7) -' L9L&') #, \$& DK9W%.: .+ WP 9
U\$-17 !K9P -2 Y5GEED5") &)*1!:-#- *.\$&!
-3 \$&/ !&*) #1\$&& 1*) ' 4\$4%+*.\$&, \$0!
21 "%&"%7 *&% ((T# . "1-&A83 4+1-*.\$&, 0\$#!
' ., *&/% ., 7 &/!3 4-1*, \$01\$&*-3 &-&*, !
0#3 !(\$/) \$/#-47 .1-+!, *%1*%#&/5
> % # (*-1\$H (%-%/ : HG?HEBAGcHa<GcDD5

f2/3 %&*U9P -#2-t, N.P 9K-, N\$= , N.U5
GEEZ5Y \$' 2 B -, , !-&' 1-\$#1!:-%) \$0!*7) !
/#\$%&' !()) *) !? "#\$%&'() *&+
%, % . /%0* . ("1" *&B!?@\$(+) \$4*) # -9
@-#- (.' -) B!-\$&/ !-!/#-' .) &*\$07) - :2!
3) *+4\$+*.\$&5H.3 \$%.7 #. "1-=%8'(%-%/ :&
1. I-@) #7 '&"\$: GV?HEBAGaEF<GaHb5