

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.

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 ! - & ' !) 0 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 (# * & + = - , ! - 0 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 \$ #) ! - 0 1 *) ' ! (2 ! 7 - (. * - * ! 0 # - / 3) & * - * \$ & ! * 7 - & ! * 7) ! 0 \$ #) , * ! /) &) # - + , * ! - & ' ! * 7 - * ! & \$ & < 0 \$ #) , *) ' ! - #) - , ! - #) ! \$ & + 2 ! 4 - # * . - + ! (- # # .) # , ! * \$! /) &) ! 0 \$ = ! 0 \$ # ! (\$ * 7 ! , 4) 1.) , 5 0) :) # - + ! \$ * 7) # ! 4 - 4) # , ! - + , \$! 0 \$ 1% ,) ' \$ & ! 0 0 1 * , \$ 0 / 7 - (. * - * ! , \$ + * \$ & ! - & ' ! 7) *) # \$ /) &) . * 2 ! \$ & ! 4 \$ 4 % + * \$ & ! ' . 0 0) #) & * - * \$ & ! - & ' ! /) &) * 1 ! ' . :) # , . * 2 ! & ! 1 - # - (. ' , ! M .) 7%) , !) * ! - 5 HFFZ [! Q] ,) & ') # ! - & ' ! 0) # # - & \$! HFFF [! Q] ,) & ') # ! - & ' ! \) # ' 21NGEEH [Q] ,) & ') # !) * ! - 5 GEEVB ! ! Q . , 4) # , - + ! # - *) , ! 1 - & ! ' . 0 0) # ! () * =)) & ! * 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 \$ # ! ' . 0 0) #) & 1) , ! & ! ' . , 4) # , - + ! () * =)) & ! * 7) ! ,) ;) , 5 R 7) #) ! - #) ! ,) :) # - + ! , * % ' .) , ! = 7) #) ! ,) ; < (. - ,) ' ! ' . , 4) # , - + ! 7 - , ! () & ! 0 \$ % & ' ! & ! & ,) 1 * , ! & 1 % ' & / ! ' - 3 ,) + 0 + , ! ? Y) . # & 1 N ; !) * ! - 5 GEEZB - ! 0) = ! , 4) 1.) , ! \$ 0! 4 \$ % & 0) ' 1 + ? #) : .) =) ' ! & ! P - # N \$ = ! - & ' ! @ - , * #) I - & - ! GEEEB * 7) ! 3 - 2 0 2 ! 2 1 - , 1 # " & + # \$ \$ * / ' . # * & +) 1 / # . + ? @ - % ' . + ! GEEDB * 7) ! - & * ! 6 % \$ 7 ' (1 + # 8 & # (" 1 ! ? 0 % & ' , * # 3 !) * ! - 5 GEEDB - & ' ! * 7) ! (- # N ! () *) ! 9 0 & + " : 0 % / \$ 1 0) ' (* & + ? ! 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 16 Apr 2021 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 -+),!2J#%/&\$+)!-&'!')!
P))%,!GEEGBB R7)\$#)*1-+!3 \$')+,!-+,\$!
4#)'1*! *7-*!,);<(-,)'!/) &!0\$= !3 -2!
-00)1*!-'4*.:)!):.\$%*\$&!&13 -#/&-+!,&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-(.**,!&!,,\$%*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 16 Apr 2021
Terms of Use: https://bioone.org/terms-of-use

) *!-5GEEH [K-/,I!) *!-5GEEG [IO*\$&) !) *!-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-(+) !HB] R7) !#) 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-&HEEE !*\$&& , \$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! &' .:.' %+ , !?-) #-/) !HVB] (\$*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	Przeginia-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(\$<
 #-' 5\$3 B R.,,%), !=) #)! '#.)' !-*! #5\$3 !
)3 4)#-)9 /#\$%&' ! &! -! H57! 3 +
 h44)&' \$#0!*% (! =.*7!-!,3 -++!4), *)9-&' !
 &1% (-*)' !& NVEE!u+HEj !@7) +);!-&' !V!u+
 4#*\$) &-,) W!7GE B /d3 -B!-*IVV° @!0\$#D!75
 >.:) B 1#\$,-*)+*) !#1.!R3\$(H9J\$(D9J\$(b9
 J\$(V9-&' !J\$(HbB! =) #)! -&-2I)' !%, &/!
 4#3)#, !-&' B)*7\$' ,!) ,1#.()' !(2K-/,I!
 -&' !] \$+00! ?GEEbB L3 4+0.1-*.5&! = -,!
 4)#0\$3)' ! &! *\$ 3 %*4+);! J@U!
 #)-1*.\$&,AP %*4+);!H!7E6!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!
 &' :.' %-+!,!7ZG!0)3 -+), !-&' !Hba!3 -+),B!
 0#3 !GH!, -3 4+&/!,*) ,!=) #)!%,)' !0\$#!
 -,), , ,&/!&%1+)-#!/) &)*1! :-#-*.5&R7)!
 3 1#\$,-*)+*) ! '-*! = -,! 17)1N)' ! 0\$#!
 ,1\$#&/!)##\$#,-&' &%+!-+)+, =.*7 P 1#\$<
 @7)1N)! :5G6E!, \$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/,\$,*) ,! 7M) .! HFacB! =) #)!
 1-+1%+*)' !=.*7!*7)!OJL" hQ8H5H!4-1N-/)!
 ?6-#?2!-&' !\N)3 -&,!GEEGBQ)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 ./#-*.5&!#-*) ,!=) #)! ,*3 -*)' !=.*7!
 7)! , \$0 =-#)! 4-1N-/)! LUKh1 ^8M! H5H!
 7017&.)' #)!)*! -5 HFFaB L P S \L! = -,!
 1-+1%+*)' \$:)#!-+4\$4%+*.\$&,!*\$!) ,*3 -*)!
 &#<! -&' ! &*)#4\$4%+*.\$&! :-#-*.5&!
 ?h;1\$0.)#)!)*! -5 HFFG!])#)! -&' !
 @\$1N)#7-3 ! HFcB =.*7\$%*! *-N&/!*7)!
 /)\$/#-47 1!4\$, *.\$&!&\$!-11\$%&*R7)!6<!
 0;-*.\$&!&');?])#!-&' !

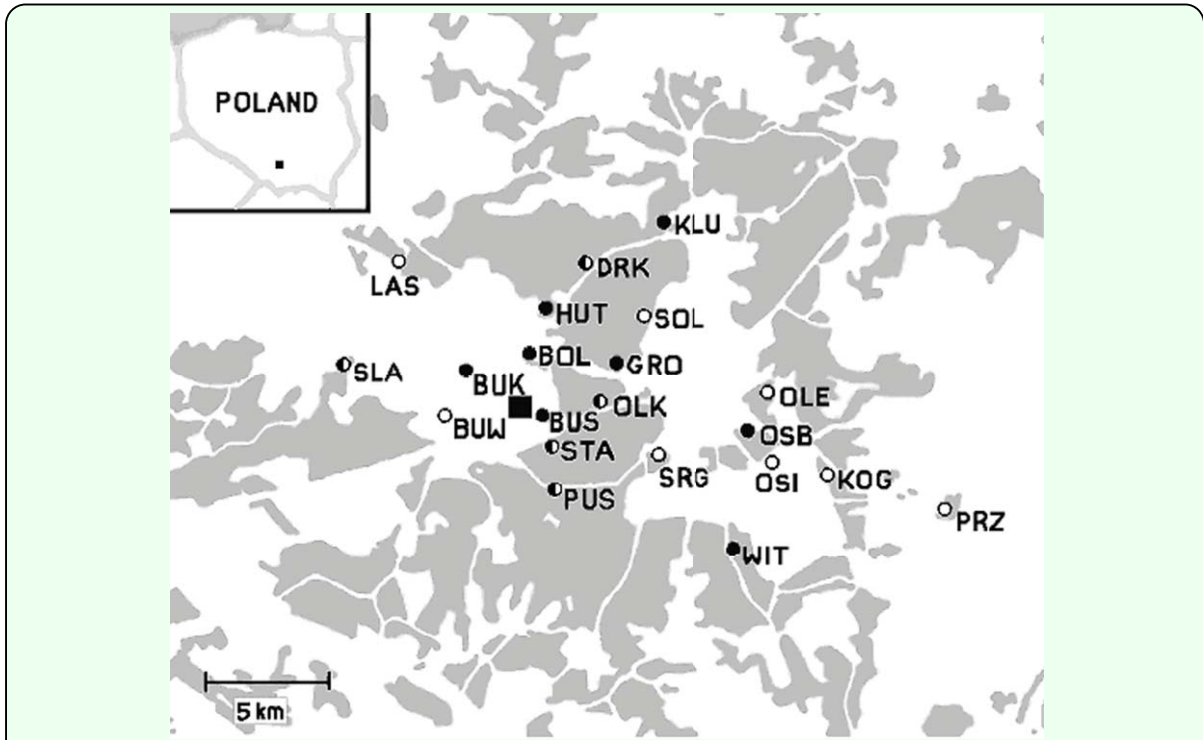


Figure 1. Study area. Circles – sampling sites, black square – smelter site, grey fields – woods. Circle filling colours show membership in genetic clusters according to Bayesian clustering method: Black and white-filled circles represent two main clusters with individuals' membership of at least 60%. 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 16 Apr 2021
 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 H F F F B ! & ! * 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 ! H E E E 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
H F F F F B !

Sex-biased dispersal

O) ; < (- ,) ' ! ' . , 4) # , - + ! = -, ! & :) , * / - *) ' !
, % , & / Y 8 L O Q 8 O J H E H ! ? " \$ % ') * !) * ! - 5 G E E G B 9
= 7) #) ! 0 \$ % # ! , * - * , * 1 , ! - #) ! 1 - 1 1 % + *) ' ! - & ' !
1 \$ 3 4 - #) ' ! () * =)) & ! * 7) ! ,) ;) , A 1 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 G E E G B 9 > \$ # ! * 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 16 Apr 2021
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) *) # \$ I 2 / \$ *) ! ') 0 1 .) & 1 2 9 - &' ! * 7 % , ! 7 - :) ! - ! 4 \$, . * . :) ! 6 < 5 8 & ! 1 \$ & * # - , * 9 6 < = #) 4 #) ,) & * , ! * 7) ! 4 # \$ 4 \$ # * . \$ & ! \$ 0 ! * 7) ! * \$ * - + /) &) * 1 ! : - # . - & 1 ! * 7 - * ! - * * # . (% *) ' ! * \$! - 3 \$ & / < 4 \$ 4 % + * . \$ & ! ' . 00) #) & * . - * . \$ & ! ? 6 - # * ! - &' ! @ + # N ! H F F a B 5 R 7) ! 3 \$ #) ! ' , 4) # , . :) ! ,) ; ! 1 - # # .) , ! &) = ! - +) + , ! * \$! ' . 00) #) & * ! 4 \$ 4 % + * . \$ & , 9 7 \$ 3 \$ /) & I & / ! * 7) 3 ! /) &) * 1 - + 2 5 L , #) , % * 9 < \$ =) # ! : - %) , ! \$ 0 ! 6 < - ! #) !) ; 4) 1 *) ! 0 \$ # ! * 7) ! 3 \$ #) ! ' , 4) # , . :) ! ,) ; ! ? " \$ % ') * !) * ! - 5 G E E G B 5 0 . / & . 0 1 - & 1 ! *) , * & / ! 0 \$ # ! ' . 00) #) & 1) , ! () * =)) & ! * 7) ! ,) ;) , ! & ! - + ! , * * , * 1 , ! = - , ! (- ,) ' \$ & H E E E # - &' \$ 3 I - * . \$ & , 5

Environmental correlations: geographic distance, pollution, and fragmentation

>\$#), *! 4-*17! , I), ! -&'! 4-#=#,)! /) \$ / # - 4 7 1 ! ' . , * - & 1) , ! () * =)) & ! , - 3 4 + & / ! , *) , ! =) #) ! 1 - 1 % + *) ' ! % , & / ! " 80 ! , \$ 0 * = - #) ! ? ") \$ / # - 4 7 1 ! U) , \$ % # 1) , ! L & - 2 , . , ! 0 % 4 4 \$ # * ! 0 2 , *) 3 ! " U L 0 0 9 H F F F < G E E G ! " U L 0 0 ! Q) :) \$ 4 3) & * ! R) - 3 B 5 > \$ #) , * ! 4 - * 1 7 ! , I) , ! # - & /) ' ! 0 # \$ 3 ! E 5 E D ! \$! G E 5 a ! N 3 G ! ? 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 #) , ,) ' ! , 1 6 < = 1 ! H ! K ! 6 < = B 9 - 1 1 \$ # ' & / ! * \$! * 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 !

: 5 H ! ? 6 - # ' 2 ! - &' ! \) N) 3 - & , ! G E E G B ! (2 ! 1 \$ 3 4 % * & / ! P \$ # - & g ! 9 + , * * , * 1 , ! 0 \$ # ! V ! /) \$ / # - 4 7 1 ! ' . , * - & 1) ! 1 + , ,) , ! () * =)) & ! , - 3 4 + & / ! , *) , ! D 5 9 V 5 2 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 ! ' . 00) #) & * . - * . \$ & ! () * =)) & ! 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 9 E E E # - &' \$ 3 I - * . \$ & , 5 !

R \$! C % - & * . 0 2 ! * 7) !) 00) 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) , ! - &' ! ' . 00) #) & 1) , ! & ! 4 \$ + % * . \$ & ! +) :) + ! - &' ! 4 - * 1 7 ! , I) 9 4 - # * - + & / ! \$ % * ! * 7) !) 00) 1 * , ! \$ 0 ! , 4 - 1) 5 L ' ' . * \$ & - + 2 9 * 7) ! *) , * ! 4 # \$: . ') ' ! & 0 \$ # 3 - * . \$ & ! \$ & ! * 7) !) 00) 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 9 E E E ! (% # & < & ! +) & / * 7 ! - &' ! H E E 9 E E E ! P - # N \$ = ! @ 7 - & ! P \$ & *) ! @ - # \$! #) 4 + 1 - *) , ! % , & / ! & \$! 4 # \$ # ! & 0 \$ # 3 - * . \$ & ! - &' ! - , , % 3 & / !

Downloaded From: https://bioone.org/journals/Journal-of-Insect-Science on 16 Apr 2021 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 &)! /) \$/#-47 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/\$, *29/)&)' .:)# , *296< -!&' !6<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! &! &!, .*) , I] 8R96 ^ R ! -&' WK ^ 5J#.: -*) ! -++) , ! !

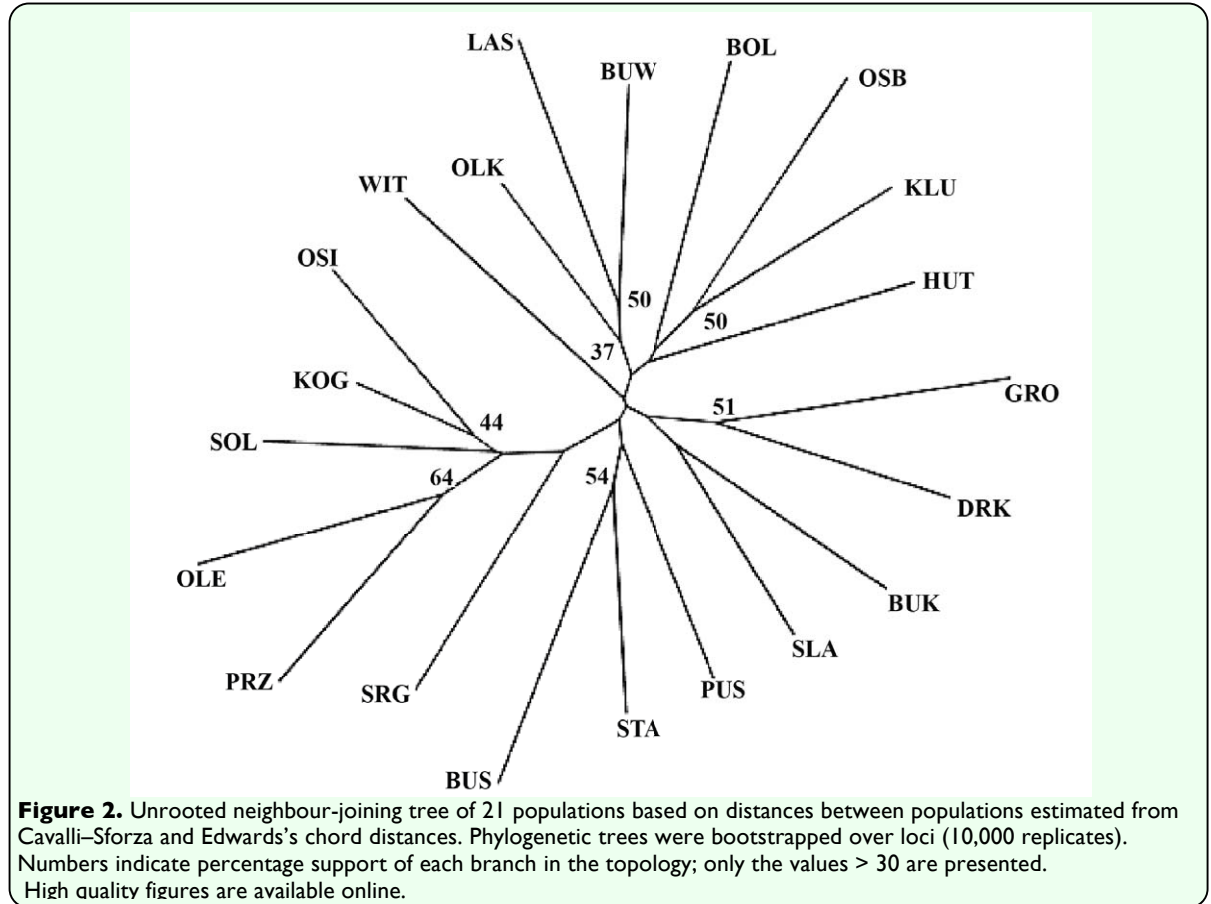
Table 2. Genetic diversity measures of *P. oblongopunctatus* populations at 5 microsatellite loci.

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) *) # \$ I2 / \$, * 2 ! : - #) , !
 - #) ! / :) & ! ,) 4 - # *) + 2 ! 0\$ # !) - 17 ! , - 3 4 + & / !
 , *) ! - &' ! + \$ 1 % , ! & ! R - (+) ! G5 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\$ #) 93 % + 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 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) #) ! = - , ! - ! ' . 00 #) & 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 B - * & / 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 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
 G5! -& ' ! 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 - # * ! HFFZB5Y - ,) ' !
 \$ & ! * 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 !
 E5EVB5
 !
 R7) ! 4 \$ 4 % + * \$ & ! 47) & \$ / # - 3 ! & 0) ##) ' ! 0# \$ 3 !
 Q @ h ! ' . , * - & 1) ! . + % , # *) ' ! :) # 2 ! =) - N!
 4 \$ 4 % + * \$ & ! / # \$ % 4 & / ! ? > . / % #) ! GB5 R7) !
) - , *) # & 3 \$, * ! , . *) , ! ? JUfh9SKh9WS " 9 - & ' !
 SO8B! - #) ! 1% , *) #) ' ! * \$ /) * 7) # 9 - & ' ! * = \$!
 &) . / 7 (\$ # & / ! 7) - : . 2 ! 4 \$ + % *) ' ! , . *) , 9 ORL!
 - & ' Y ^ 090\$ # 3 ! - & \$ * 7) # ! / # \$ % 4 9 = . * 7 ! - * +) - , * !

MEj ! (\$ \$ * , * # - 4 ! , % 4 4 \$ # * 9 R7) ! = - 2 ! * 7) !
 \$ * 7) # ! , - 3 4+ & / ! , . *) , ! *) & ') ' ! * \$! 1% , *) # !
 ,)) 3) ' ! * \$! () ! & ') 4) & ') & * ! \$ 0! * 7) # !
 /) \$ / # - 47 1- + ! \$ # . / & 5 6 \$ =) :) # 9 (\$ \$ * , * # - 4 !
 : - %) , ! # - & / & / ! 0# \$ 3 ! Z ! * \$! Zbj ! , % / /) , * ! - !
 + \$ = ! #) + - (. + * 2 ! \$ 0! * 7) ! \$ (,) # :) ' ! 1% , *) # & / !
 4 - *) # & 5
 !
 @ \$ - +) , 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) ! ' - * - 5 R7) ! #) , % + , ! & ' 1- *) ' !
 * 7 - * ! * 7) ! /) &) ! 0\$ = ! 3 \$ ') + 0 . *) ' ! * 7) ! ' - * - !
 () , * 9 R7) ! + N) + 7 \$ \$ ' , ! \$ 0! * 7) ! /) &) < 0\$ = !
 3 \$ ') + ! - & ' 4 % #) ! # . 0 * B \$ ') + , =) #) H ! - & ' E9
 #) , 4) 1* . :) - 29 5 5 & \$ &) ! \$ 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) ##) ' ! & JUfh9SKh9OU " 9OSK9Y ^ W9YSK9
 - & ' WK ^ = . * 7 ! 3 3 . / # - * \$ & # *) > # - & / & / !
 0# \$ 3 HH ! * \$ DEG ! & ' . : . ' % - + , 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) -#) ' !\$!() H) , ,!
 /) &) * 1-+2! ' .00) #) & * . - *)' ! () *)) &!
 4\$4%+*.\$& , *7-& 0) 3 -+) , 9' .00) #) & 1) !& 16<=
 : -%) , ! () *)) & ! *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-&*9

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! *\$!
 GH5! ! 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

Downloaded From: https://bioone.org/journals/Journal-of-Insect-Science on 16 Apr 2021
 Terms of Use: https://bioone.org/terms-of-use

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) #) , % * , =) #) !!

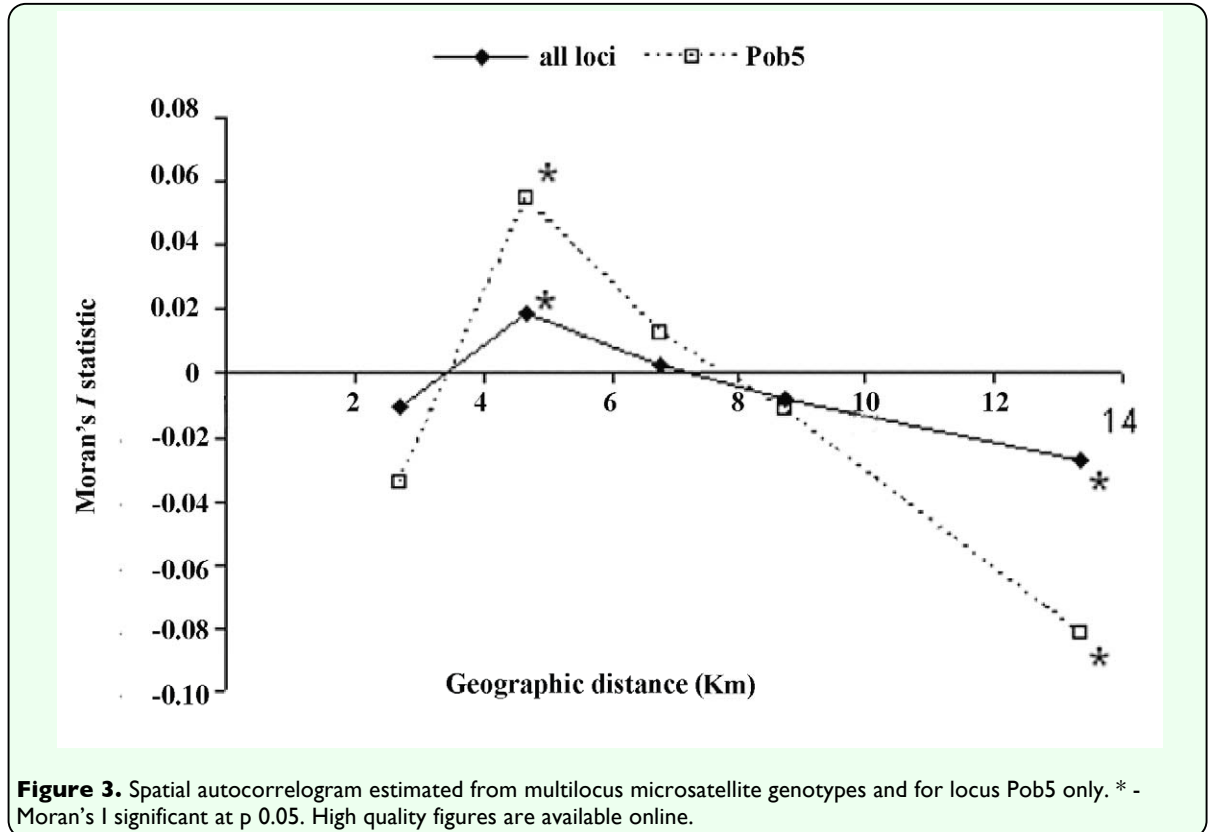


Figure 3. Spatial autocorrelogram estimated from multilocus microsatellite genotypes and for locus Pob5 only. * - Moran's I significant at p 0.05. High quality figures are available online.

Downloaded From: https://bioone.org/journals/Journal-of-Insect-Science on 16 Apr 2021
 Terms of Use: https://bioone.org/terms-of-use

4+(\$**)'! \$&! -! 3 -4! *\$!):-#-*)! *7)!
 /) \$/#-47 1-+!#)+*.\$&,7 4,!\$0!*7)! ,.* ,!&!
 ' .00)#&*!/) &)*1!1#,*# ,5R7) !0.#,*1#,*#!
 =- ,! 1\$3 4\$,) ' ! 3 \$,*2! \$0! #)+*.:)-2!
 %&1\$&*3 &-*)' ! ,.* ,! #1-*)' ! &! *7)!
)- ,*) #& 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#) ,,) ' !- ,!*7)!
 3)-&! -+)+1!#17& , ,! -&' !/) &)' ! :.) #,*2!
 =- ,! , /& .01-&*2! #=\$) #! ?4+ B+ EEEEEb9
 4) #3 %*-\$&!* ,* ,B! &! *7)!)- ,*) #&! 1#,*#)!
 ?3)-&! -+)+1!#17& , ,+p! D5F! -&' !/) &)!
 ' :.) #,*2+p! E5FB! *7-&! &! *7)! =) ,*) #&!
 1#,*#)! #! ?3)-&! -+)+1!#17& , ,+p! b5F! -&' !
 /) &)' ! :.) #,*2+p! E5GB! ?R-(+) !VBL!*7)!
 , -3)!*3)93)-& \$ (,) #:) ' !7) *)\$I2/\$,*2!
 =- ,! &\$*! , /& .01-&*2! ' .00)#&*! ()*) &!
 *7)! *=\$! 1#,*#)! #! ?3)-&! \$ (,) #:) ' !
 7) *)\$I2/\$,*2p E5D! -&' E5F94 p E5ZVBS
 0.3 .+ #29 *7)! +) :)+! \$0! ' .00)#&*-\$&!
 -3 \$& /! *7)! , -3 4+& /! ,.* ,! = .*7 &! *7)!
 1#,*#)! #! =- ,! &\$*! , /& .01-&*2! ' :.) #/) ' !
 ()*) &!*7)! 1#,*#)! #, 9-+*7\$%/7! .!*)&' ' !
 *\$! (!7 /7) #! &! *7)!)- ,*) #&! 1#,*#)! #! ?6<+p!
 E5AD! -&' !E5D9 #) ,4) 1*.:)-29 4! p! E5CHBS
 6 \$=) :) #9: -#) , !\$0! 69! =) #)! ' .,*&1*! ?4 p!
 E5EEDB9 &' 1-*& /! ' ., , 3 .+ #.*.) ,! &!
 & (#) ' & /! :)+ ,! ()*) &!*7) 1#,*#)! #! ?69+
 p! <E5Z! -&' !E5GHB] 7 .+)! ,.* ,! &! *7)! !

=) ,*) #&! 1#,*#)! #! =) #)! /) &)-#-+2! #1-*)' !
 1\$,) #! *\$! *7)! , 3)*) #! *7-&! *7\$,) ! ,.* ,!
 0\$ #3 & /! *7)!)- ,*) #& 1#,*#)! #9*7)! ' .00)#&1)!
 &!!
 7)! 3)-&! I &1! \$&1) &#-.*.\$& ,! &! *7)! , \$.!
 ()*) &!*7)! 1#,*#)! #! =- ,! &\$*! , *-* , *1-+2!
 , /& .01-&*! ?LMS \L9 6! p! E5V9 4CDE! p!
 E5ZGbBR7) * ,*0\$ #! ' ., , 3 .+ #.*.) ,! & B)-&!
 4-*7! ; , I) ! -+,\$! /-:) ! -! &\$&< , /& .01-&*!
 #) ,*%?!LMS \L96 p H5F94CDE p E5GEB5
 !
 R7)! , -3 4+ , ! 0# \$3 ! ' .00)#&*! ,.* ,! =) #)!
 4\$ \$+)' !*\$ /) *7)! #! (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) # \$ #! *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-(.*~*

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-&1%,)'!&!*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#%&, *&/!HFCHBS P -+),!-#)!-+,\$!,3 -+)#)!
 !

Downloaded From: https://bioone.org/journals/Journal-of-Insect-Science on 16 Apr 2021
Terms of Use: https://bioone.org/terms-of-use

-&'! +./7*)#9 = 7.17! 3 -2! 0-1.+*~*)! *7) .#!
 ' .,4) #,-+!(2 0+./7*!P -*~+& GEEEDB!)
 !
 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 ., ! ,) ; 5 R7 ., !
 #) , %*! ., ! &<+&) ! = . *7! *7) ! ') *1*) ' ! ,) ; <
 (. ,) ' ! ' ., 4) # , -5 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 " * & 5 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) * ! -5GEEED [P % +) # !) * ! -5GEEA b B
 h - # +) # ! #) ,) - # 17 ! \$ & ! ! , + % , % . / % 0 * . (" 1 " * & +
 , 7\$ =) ' ! *7~*! -& 3 -+ , ! 1\$ +) 1*) ' ! 0# \$ 3 !
 4\$ +% *) ' ! -#) - , ! 7- :) ! #) ' % 1) ' ! 0) 1% &' . *2!
 7K - / . , I !) * ! -5 GEEGB 9 * \$ +) # - & 1) ! * \$!
 - ' ' . * \$ & -+ , #) , , \$ # , ! ? 0 * \$ &) !) * ! -5 GEEHB 9
 -&' ! -+) #) ' !) & I 23) ! -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) ! ' - * - 14#) ,) &*) ' ! , 7\$ = , ! & \$!
 , / & ! \$0! , / & .01-&*! /) &) *1! (\$ **) &) 1N , ! & !
 7) ,) ! 4\$4%+.\$& , 5 L & 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

Downloaded From: https://bioone.org/journals/Journal-of-Insect-Science on 16 Apr 2021
Terms of Use: https://bioone.org/terms-of-use

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 % , ! R 5 GEEED 5 > &) < , 1 -+) /)& * 1!

Downloaded From: https://bioone.org/journals/Journal-of-Insect-Science on 16 Apr 2021
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
? @ \$ + 5 9 0 * - 4 7 2 + & . ' -) B 5 U # ") # \$ 1 . I & # * \$. 1 +
% 5 L % % % / : DH?GEAbHc<bVG5

Y%**) #0.) + ' 19K%00P K9Y- &) , P 9h2#) P Q 5
HFFV5@-#- (. ' ! () *) 1\$3 3 %&.*.) , !- , !
&' 1-*\$# , \$01\$& ,) #: -*.\$& 4\$*) &*.-+!&!
%4+&' 0\$#) , * , 56%\$#&"H (%-%/: .1. 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 -20@!
3) *-4\$4%+*.\$& 5F ' G&HEH?DEAZGb<ZDE5

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

@.\$0.09Y) -%3 \$&*P L90= &/+&' 8U9
Y#%0\$# ' P] 5HFFF5")&)*1' .:) # /) & 1) !
-&' #&.* , 0\$#1\$& ,) #: -*.\$&!& * 7) W\$3 \$ ' \$!
' # - / \$ & N1\$1 . * & G% 7 % I # . & & ! \$ % (# # I ' . / & +
% 5 ") # 0 % : 1- < % (' # " : # 5 P % . 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-# . , \$ & \$ 0 L * + &* 1 !-&' P) ' .*) ##-&) -& !
4\$4%+*.\$& , \$ 0 !- , -+*3 -# , 7 ! () *) 5M#- / 1 . +
I&*\$. 1-#5L%-%/: HGF?HBAcD<F'b5

Q) ,) &') #W903 -+h9" -% (+ \$ 3 3) h9
) # ' 21N U 5GEEV5U # - < # (- & ! / # - ' .) & * , !
-&' * 7) 4\$4%+*.\$&! /) &) * 1 ! , # # 1 * #) \$ 0 !
= \$ \$ ' + &' ! / # \$ % &' ! () *) , 52% . & # \$ 31 " % . +
Q# . # " ' (& Z ? HBAVH < ZG5

Q) ,) &') #W9\) # ' 21N U 5GEEH5") \$ / # - 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 () # \$ 0 1 # , *) # , \$ 0 !
&' . : . ' % - + , # , & / * 7) ! , \$ 0 * = - #) !
ORU ^ @ R ^ U h A L ! , 3 % + * \$ & ! , * % ' 25
> % # (*-1\$H (%-%/: Hb?cBAGZHH<GZGE5

h ; 1\$00.) #K903 \$ % ,) U h 9 1 % - * # \$ IP 5HFFG5
L & - @ 2 , . , \$ 0 B \$ +) 1 % + # ! : - # . - & 1) ! & 0) #) ' !
0# \$ 3 B) * # 1 ! ' . , * - & 1) , - 3 \$ & / QML !
7-4 \$ * 24) , < ! - 44 + 1 - * . \$ & * \$ 7 % 3 - & !
3 . * \$ 17 \$ & ' # . - + QML #) , # 1 * \$ & ! ' - * - 5
Q# . # " ' (& HDH?GEAbaf<bFH5

" - &' \$ & D5HFFF5W & 1\$3 4) * . * \$ & 9 * 7) 1\$, * !
\$ 0 ! & (#) ' & / !-&' * 7) !) : \$ % * \$ & \$ 0 !
' . , 4) # , - 5 I & * \$. 1-#5 =) # % \$ # " ' (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 , 5 I & * \$. 1-#5R # \$ # I " : bZ?ZBAbcV<
bcZ5

" \$ % ') * 19U) ## & M 9] - ,) # U5GEEG5R) , * , !
0\$ # ! ,) ; < (- ,) ' ! ' . , 4) # , -+! , & / ! (<
4-#) &*+@2 !&7) #.*) ' ! /) &) * 1 B - # N) # , 5
> % # (*-1\$H (%-%/: HH?ZBAHHED<HHHb5

" #) & = \$ \$ ' U 15HFCE5P -* & / ! , 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<ZGE5

6-# '2 ST9\)N)3 -&, w5HFFF58,\$+*.\$&!(2!
'.,*-&1) !&!-1\$&*%&%\$, 4\$4%+*.\$&A
U)1\$&1.+-*.\$&!(*) =)&!4-*.+!
-%*\$1\$##) +*.\$&!-&-2,.,!-&' 4\$4%+*.\$&!
)&)*1, B \$') +,5R #5I "' : bD?GFAHbV<HVb5

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

K &' # \$ *7 @6 9Y-&/,7\$*->5HFcV5=) #+
21\$1, T1#&2% #0 "#\$1W#56#..%&(1.I 1+
1.I 4 #. 7 1\$G;# 1\$"C5D1-&' &-:.-&!
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\$14z') NW9W-0)+L9] \$i\$, I2&!
P 5GEEb5L&*.\$; ;' -*.:) !') 0)&1) !)&I23) ,!
&! () *) , 0#3 1- 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?GEAHZa<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# . #"' (&!
HVVAfBV<FVf5

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

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

U- & \$ I9M .) 3) +| I5GEEED5" # \$ % &' ! () *) , !
?@\$(+) \$4*) #9a-#- (. ' -) B!-, ! (\$ &' 1-*\$ #, 5
M % I 3 # \$ &' : d . I 0 % . & # \$ 31 "% . 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) # @9
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\$, *5M %-%/ '(1+
K%*\$. 1 -#5") #P' . . #1. <% (# : FE?GEAGDF<
Gbz5

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

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

O3 \$%,) U'h9K\$&/ @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 < HDVF 5

\ -& % I) & 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\$#!.') &* . @ &/ !-&' 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 * - 4 7 . + & . ' -) B ! - & ' !! "# \$ % & " ' () * & +
 % , % . / % 0 * . (" 1 " * & ? @ \$ +) \$ 4 *) # - A
 @ - # - (. ' -) B 5 H . "%7 %-%/ ' 1 - Q # . # \$ 1 - & F ? DBA
 HbD < Hba5

]) # Y 09 @ \$ 1N) # 7 - 3 @ @ 5 HFcb5h , * 3 - * & / !
 > < , * - * , * 1 , 0 \$ # ! * 7) ! - & - @ , . , \$ 04 \$ 4 % + * . \$ & !
 , * % 1 * % #) 5 H 3 % - * "% . Dc ? ZBAHDVc < HDaE5

] 7 *) 7) - ' L 9 L & ') # , \$ & DK9W% .: .+ WP 9
 U \$ - 17 ! K9P - 2 Y 5GEED5") &) * 1 ! : - # . - * . \$ & !
 - 3 \$ & / ! & *) # 1 \$ & &) 1 *) ' 4 \$ 4 % + * . \$ & , \$ 0!
 21 "% & "% 7 * & % ((T # . " 1 - & A 8 3 4 + 1 - * \$ & , 0 \$ # !
 ' . , * & / % . , 7 & / ! 3 4 - 1 * , \$ 01 \$ & * - 3 & - & * , !
 0 # \$ 3 ! (\$ /) \$ / # - 4 7 . 1 - + , * % 1 * % # & / 5
 > % # (* - 1 \$ H (% - % / : HG ? HEBAGcHa < GcDD5

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