

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/)&)*1B)*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) , ,%+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 -X\$#! #&-' ,! &! *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)1* , \$0!7-(.-*! , \$+* \$& !-&' ! 7*)#\$/)&)*2! \$&! 4\$4%+*\$&! ' 0) #) & *-*\$&! -&' ! /)&)*1! ' :.)# , *2! &! 1-#- (. , !M .)7%) ,!) *! -5 HFFZ [!Q) ,)&')#! -&' ! 0)#-&\$! HFFF [! Q) ,)&')#! -&' ! \)#' 21NGEEH [Q) ,)&')#)! *! -5 GEEVB ! Q .,4)#,-+! #-*) ,!1-&' ' 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\$#%&-*) -29 &!3 \$,*! 4-4)# ,! \$&! 4\$4%+*\$&! ,%#1*%#)! \$0! *)##) ,%#-+! &:)#*) (#-*) ,9 -%*7\$# ,! '\$!&\$*! #)4\$#* = 7) *7)#! *7)2*) ,*)' !0\$#!' 0) #) &1) ,! &' ,4)#,-+! ()*=)&! *7)! ! ,) ;) ,5 R7)#)! -#)! ,):)#-+! ,% ' .) ,! = 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#"&+5#\$\$* /' .#*+&)1/#. +?@-%' .+! GEEDB *7)! -&*! 6%\$7 '(1+ #8&# ("1! ?0%&' ,#_3 !)*! -5 GEEDB -&' ! *7)! (-#N!()*) !90&+ :0%/\$10)' (*&+?0-+!) *! -5 GEEaB ! R7)! : \$% *\$&! \$0! ,) ; <(- ,)' ! ' ,4)#,-+ ,! &0%&1)' ! (2! ,):)#-+! 0-1*\$# ,5 R7) ,) !

Downloaded From: https://bioone.org/journals/Journal-of-Insect-Science on 12 Nov 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\$= !
 '.)#)&*14-*)#&,!\$0!4\$4%+*\$&!,*#%1*%#)!
 0\$#13 -+),!-&'!0)3 -+),!?J#%/&\$+)!-&'!')!
 P))%,!GEEGBB R7)\$#)*1-+!3 \$')+,!-+,\$!
 4#)'1*! *7-*!,);<(-,)'!/) &!0\$= !3 -2!
 -0)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\$%&' #)!)0)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
)0)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[!:-&!O17-1N!
 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 12 Nov 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! &' .: .'%-+ , ! ?-:) #-/) ! HB5] (\$*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(.\$<
 #-' 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! ?GE 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-*. \$&! = -, !
 4) #0\$3) ' ! &! * = \$! 3 %*4+); ! J@U!
 #) -1*.\$&, AP %*4+); !H! ?E6 !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) #! : 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/\$, .*) , ! M) .! 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 ./#*.\$&!#-*) , ! =) #) ! , *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\$0.) #!) *! -5 HFFG!]) #! -&' !
 @\$1N) #7-3 ! HFcbB = .7\$%*! *-N&/! *7) !
 /) \$/#-47 1!4\$, .*\$&!&\$!-11\$%&*R7) !6<!
 0; -*.\$&!&') ; ?]) #!-&' !

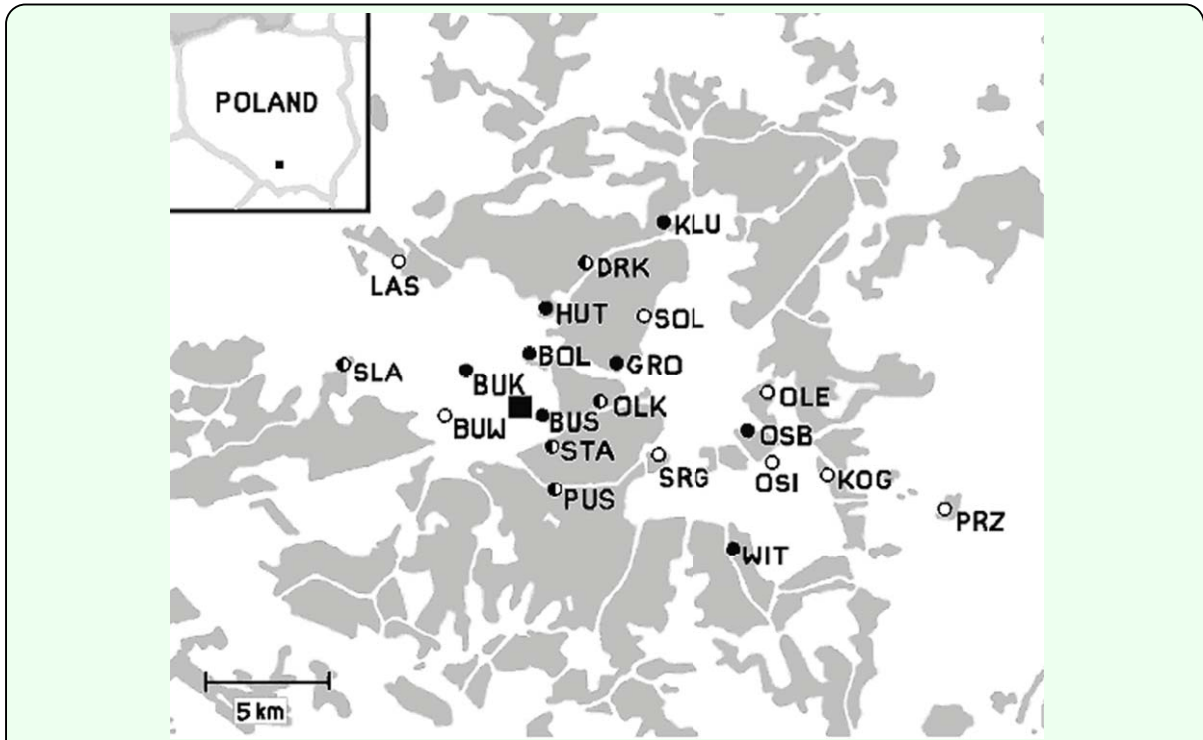


Figure 1. Study area. Circles – sampling sites, black square – smelter site, grey fields – woods. Circle filling colours show membership in genetic clusters according to Bayesian clustering method: Black and white-filled circles represent two main clusters with individuals' membership of at least 60%.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

@\$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 G ! ? 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 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 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 12 Nov 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& 1\$&*#- ,*96<=#)4#) ,)&* ,!*7)! 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 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 ! ' . 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 12 Nov 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#%,*)# 5R7)! -, ,/&)' ! , .*) ,! =)#) 4\$ **)' ! \$&-B -4 \$0!*7)! , *% '2 #) / \$&! *\$!) ; -3 &!) /) \$/#-47 1-+1 \$&/#%&) &1)! \$0! *7) 1#%,*)# , 5R7 3 4%*-*\$&, =)#) #)4) -*)' ! 0\$#! 3 -+),! -&'! 0)3 -+),! &')4)&')&*29 % , &/!*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) 5R7)! -:)#-/) !4\$+*.\$&! +:) ,! -&'!4- *17!, I) ,! =)#) !1\$3 4-#)' ! () * =)&! *7) !1#%,*)# ,! = .*7 !LMS \ L !*\$!') *)#3 &!)!0! *7) ,)!)&: # \$&3)&*+! :-#.- (+) ,! 3 -2! ()! #)0+1*)' !&!*7) 1#%,*)# &/ 4-**) #&5 > &-+29 *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-(+) !H5R7) !&%3 ()#!\$0!-++) , 9-:)#-/) ' ! \$:)#!-+!\$1.9#-&/) ' !0#3 ID\$!&!SO8!* \$ NV\$! &!, .*) , I] 8R96 ^ R !-&' WK ^ 5J#.: -*) !-++) , !!

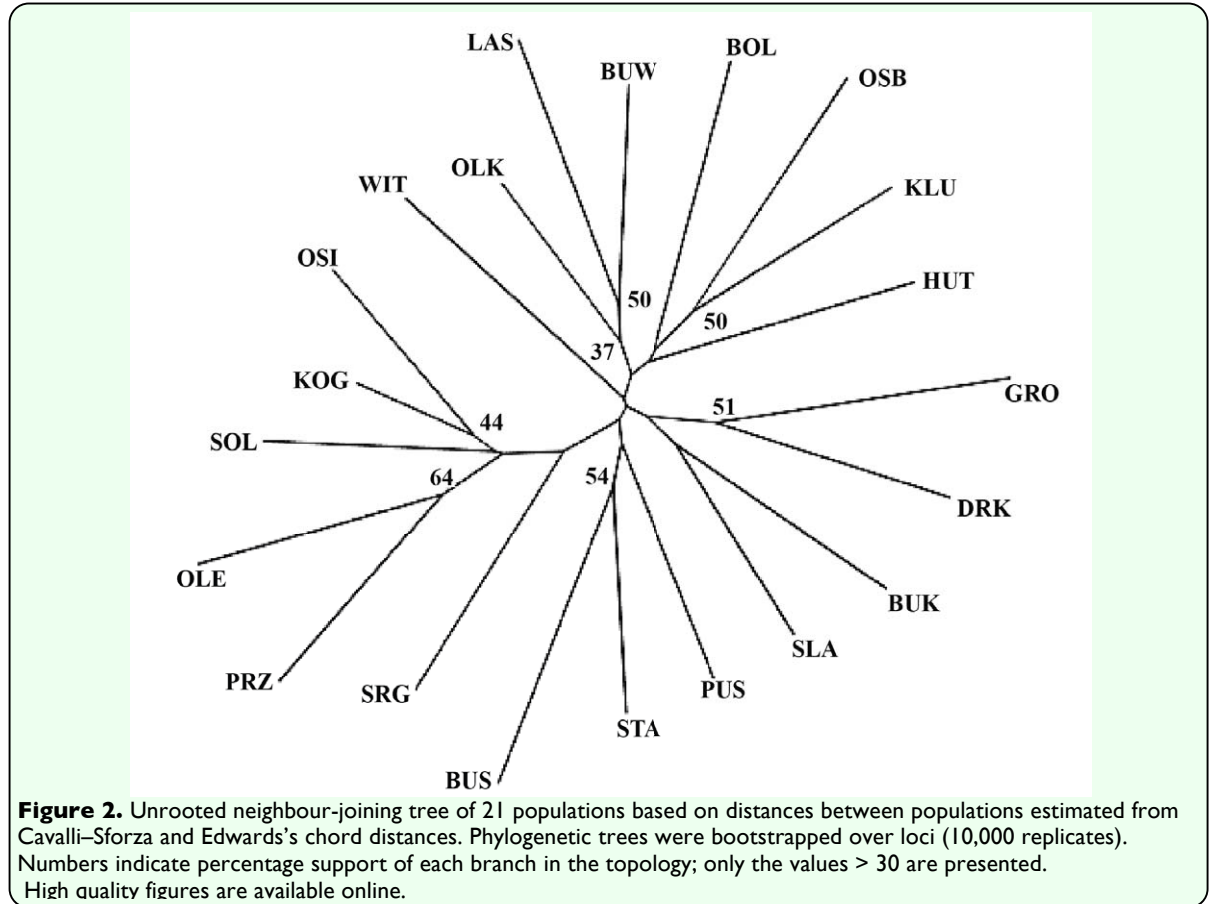
Table 2. Genetic diversity measures of *P. oblongopunctatus* populations at 5 microsatellite loci.

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 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 . 17 ! = - , ! 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 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*.:) -2B5 J\$4%+*.\$&!
 4-.#= .,) !), *3 -*), !\$0!6<+=) #) !+), ,!*7-&!
 I) # \$! &!HG!1-,), 9= 7 17 !=) #) !,) *!*\$!E55
 R7) B) -& 4-.#= .,) !:-%) , 0\$#!-+!, -3 4+&/!
 , *) , !:-#.) ' ! () * =)) & E5EG!-&' E5H5!
 !
 R\$!-, ,), , , = 7) *) #!*7) !-+)+1!' ., #.(%*\$.\$&!
 = .*7 &!*7) !,-3 4+&/!, *) , 7-' ! () &! , 7.0*) ' !
 (2!17-&/), !&!4\$4%+*.\$&!, I), !' %) !*\$!*7) !
 4-, *! 4\$4%+*.\$&') 1+&) ! ##! 1\$-4& I-*.\$&!
) :) &*, 9 *7) ! YSRRKhMh@W! 4\$#/#-3 != -, !
 %,) ' !?@#\$%&*) *!-&' !K% N-#!HFFZB5Y-,) ' !
 \$&! *7) ! * = \$<47-,) ! 3 \$') -9 &\$! 4\$4%+*.\$&!
) ; 7. (.*) ' ! , ./& .01-&*! 7) *) # \$I2/\$, *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^O90\$ #3 !-&\$*7) #!/#\$%49= .*7 !-*4) -, *!

MEj ! (\$ \$ *, *#-4! , %44\$ #*5 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!) *! -+5 HFFFB! = -, ! %,) ' ! *\$! *) , *!
 = 7) *7) #! - 4%#) ! /) &) * 1! #.0* \$#! -! #.0*! -&' !
 3 3 ./#-*.\$&! (-+&1) ! 3 \$') != \$%+ ' () **) #!
) ; 4+ &! *7) ! ' -*5 R7) ! #) , %*, ! &' 1-*) ' !
 7-! *7) ! /) &) ! 0\$ = ! 3 \$') + 0.**) ' ! *7) ! ' -* -!
 () , *5 R7) ! +N) +7\$ \$ ' , ! \$0! *7) ! /) &) <0\$ = !
 3 \$') +! -&' 4%#) ! #.0* B \$') +, =) #) H! -&' E9
 #) , 4) 1*.:) -29 5 5 & \$ &) ! \$0! *7) ! , 3 % + *.\$& , !
 , %44\$ #*) ' *7) ! #.0* B \$') +5!
 !
 R7) #) 0\$ #) 9 =) -N! /) &) * 1! ' .00) #) &*.-*.\$&! \$0!
 7) ! ! + %, -%./%0. ("1" * &! 4\$4%+*.\$& , !
 #) , %*, ! 0#3 ! -! 7./7! +) :) +! \$0! /) &) ! 0\$ = !
 () * =)) & ! *7) ! , -3 4+&/!, .*) , 56 ./7) , *4) :) +, !
 \$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 - +) , ! - & ' ! EZZZ! Q\$ # !
 3 - +) , 5L+*7\$% / 7 B - +) , ! - 44) - #) ' ! \$! () ! , , , !
 /) &) * 1 - + 2 ! ' .00) #) & * - *) ' ! () *)) & !
 4\$4%+*.\$& , *7 - & 10) 3 - +) , 9' .00) #) & 1) ! & 16<+ :
 : - %) , ! () *)) & ! *7) ! ,) ;) , ! = - , ! & \$ * !
 , ./&.01 - & * ! ?4) #3 % * ! , . ') ' 9 ,) ! 724\$ *7) ,) , !
 & ! *7) ! & # \$ ' % 1 * . \$ & BR7) ! 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 !) :) + , ! 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 - +) , ! ? E5VEB! *7 - & !
 Q\$ # ! 3 - +) , ! ? E5DZB9 (% * ! *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 ! * \$!
 GH5 ! N3 ! ?9 + p ! < ! E5EGa9 ! + p ! E5EGH9 > ./5DB9
 R7 % , 9 /) &) * 1 ! , 3 . + # . *) , ! -3 \$ & / ! , -3 4 + & / !
 , . *) , ! - 44) - # ! * \$! /) &) # - + 2 ! ') 1 #) - ,) ! = *7 !
 & 1 #) - , & / ! /) \$ / # - 47 1 - + ! ' , * - & 1) 5 K \$ 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 ! EGGa94 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 GEEVB 9 = - , ! \$ (* - &) ' ! 0 \$ # ! @ + p ! G 5 h , * 3 - *) ' ! - \$ / ! 4 # \$ (- (. + * 2 \$ 0 ! * 7) ! ' - * - = - , ! 7 / 7) # % & ') # @ + p ! G ! * 7 - & ! % & ') # ! @ ! p ! H ! ? DaZa ! - & ' ! < DcFH 9 #) , 4) 1 * . :) - 2 B 9 * 7) #) 0 \$ # ! * 7) ! * = \$ < 1 % , *) # ! 3 \$ ') + ! = - , ! 3 \$ # ! + N) - 2 ! * 7 - & ! * 7) ! , & / +) < 1 % , *) # ! 3 \$ ') + 5 6 \$ =) :) # 9 * 7) ! #) :) - +) ' ! 1 % , *) # & / ! 4 - *) # & ! = - , ! =) - N 9 #) 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) #) , % * , =) #) !!

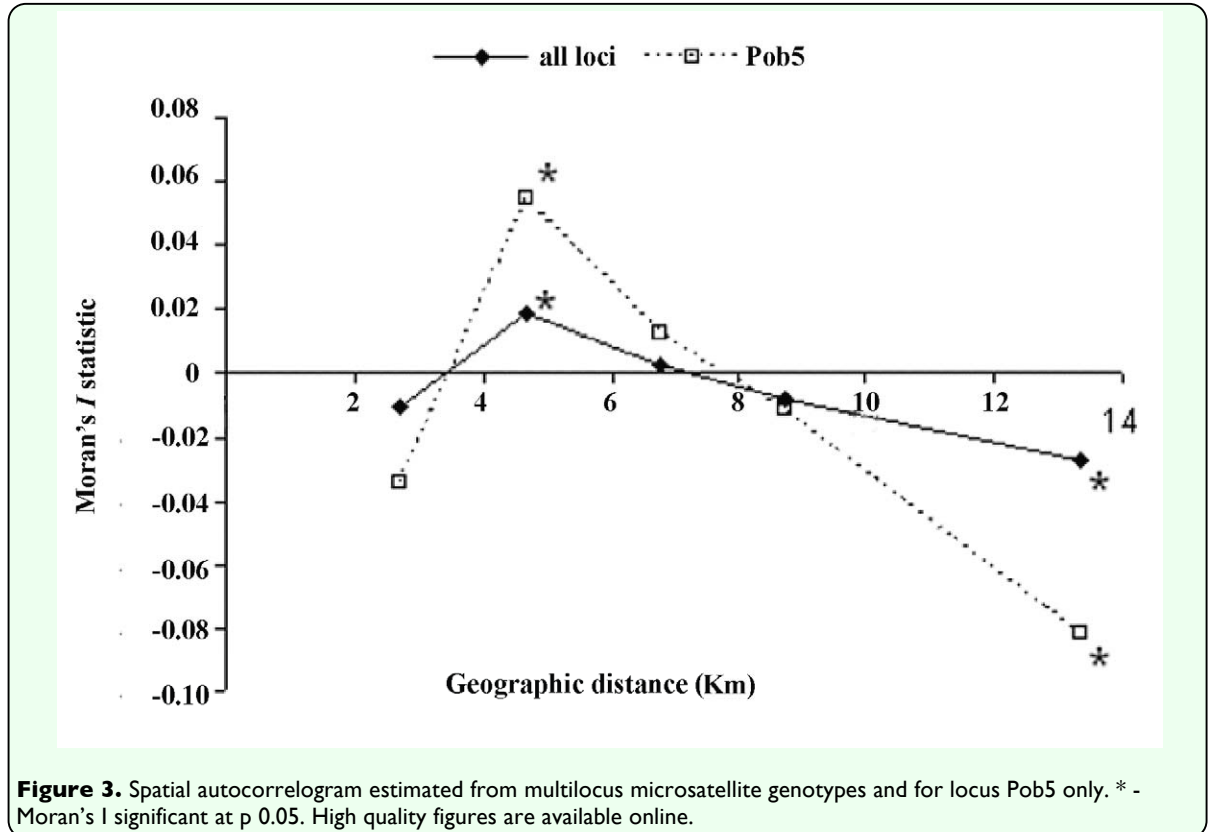


Figure 3. Spatial autocorrelogram estimated from multilocus microsatellite genotypes and for locus Pob5 only. * - Moran's I significant at p 0.05. High quality figures are available online.

Downloaded From: https://bioone.org/journals/Journal-of-Insect-Science on 12 Nov 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*!*)! ,-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*! *)! ,-3)!*3)93)-& \$ (,)#:) ' !7)*)#\$I2/\$,*2! =-,! &\$*! ,./&.01-&*2! ' .00)#&*! (*) =) &! *)! *=\$! 1#,*#)! ,! ?3)-&! \$ (,)#:) ' ! 7)*)#\$I2/\$,*2 p E5D! -&' E5F94 p E5ZVB5 0.3 .+ #29 *7)! +):+! \$0! ' .00)#&*-*.\$&! -3 \$&! *)! ,-3 4+&!/!,.)*,! =.*7 &! *)! 1#,*#)! ,! =-,! &\$*! ,./&.01-&*2! ' .:)#/) ' ! (*) =) &! *)! !1#,*#)9-#7\$%/7!.*!*)&' ' ! *\$!(!7./7)#! &!*)!) -,*#&!1#,*#)!#!?6<+p! E5AD! -&' !E5DG9 #) ,4)1*.:)-29 4! p! E5CHB5 6 \$=):) #9:-#) ,!\$0!69!=)#! ' .,*&1*! ?4 p! E5EEEDB9 &' 1-*&! ' ., ,3 .+ #.*),! &! & (#)' &/!#) +)! (*) =) &! *)! 1#,*#)! ,! ?69+ p! <E5Z! -&' !E5GHB5] 7.+)! ,.)*,! &! *)!

=),*)#&!1#,*#)!=)#! /) &)-#-+2! \$1-*)' ! 1\$,)#! *\$!*7)! ,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! E5ZGbBR7) *) ,*0\$#! ' ., ,3 .+ #.*),! &B)-&! 4-*7! ; ,I)! -+,\$! /-:) ! -! &\$&< ,./&.01-&*! #) ,*! ?LMS \L96 p H5F94CDE p E5GEB5

!

R7)! ,-3 4+),! 0#3 !' .00)#&*! ,.)*,! =)#! 4\$ \$+)' !*\$ /) *)#! (2!- ,./&3) &*!*\$ /) &)*1! 1#,*#)#! ,! -&' !#) <-&-2I)' !0\$#! ,./&-*#) ,!\$0! ,) ;<(-,)' !' .,4)#! -5R7) ,) !*) ,* ,#) :)-+)' ! *)! ,-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) # \$#!*)! ,-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\$#!*) !1\$&1# , \$&! \$&! *) 4#) :-+&1) \$0B -+<(-,)' !' .,4)#! -5

Discussion

Genetic diversity and gene flow among populations

R7)! ' -*-\$&! /) &)*1! ' .00)#&*-*.\$&! -3 \$&/! *)! ,-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-&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 12 Nov 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) !& 13 ./#-*.\$& #~*) ,! () *~))&! *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 % +) #] *! -5GEEaB
 h-#+) #! #) ,) -#17! \$&! ! ,%' ,% . /%0* . ("1"*&
 ,7\$=) ' ! *7~*! -& 3 -+ ,! 1\$+) 1*) ' ! 0#3 !
 4\$+&*) ' ! -#) - ,! 7-:) ! #) ' %1) ' ! 0) 1%&' .2!
 7K- / , 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!
 #) ,%' 1*#) ! &*) & , .:) #) 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-# (. ' ! ()) *+) ! & ! -! 0#-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.) XI
P -#2-t , N9 L&&-! J uN.) = 1I9 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; W9 \ - & ! " \$, , % 3 5 9K - X) &) , ,) !
P T9 > \$ # () , P U 5GEEZ 50) ; ! (. ,) , ! & !
' , 4) #, -+ - &' ! 47 . \$ 4 - * # 2A & , / 7 * , 0#3 ! - !
3) * - & - 2, ., ! (. ,) ' \$ & 1 - 4 % #) < 3 - # N <
#) 1-4 % #) ! , %' .) , \$0! - 3 ,) + 0 .) , 5F ' G % & !
HHD ? DBAWDF < / ba 5
Y # \$ % - * @ 90) & &) ' \$ * > 9L % ' \$ * U 9K) (+ \$. , U 9
U - , 4 % , ! R 5GEEED 5 > &) < , 1 -+) /) &) *1!

Downloaded From: https://bioone.org/journals/Journal-of-Insect-Science on 12 Nov 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
? @ \$ + 5 0 * -472+& . ' -) B5U #") # \$-1. I & # * \$. 1 +
% 5 L % % % / : DH?GEAbHc<bVG5

Y%**) #0.) + ' 19K%0P 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<a5

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

@-%' .+@5GEED5P) - , % # & / ! ' . , 4) # , -+!& !-!
3) * -4\$4%+* \$ & # , & / ! , * - (+) ! , \$ * \$ 4) !
) & # 173) & * A6 . / 7 # - *) , \$ 0 ! ,) ; < (- ,) ' !
' . , 4) # , -+! () * =)) & 4- * 17) , ! & !- 3 -202!
3) * -4\$4%+* \$ & 5F ' G & HEH?DBAZGb<ZDE5

@7-4% . , P J9h , * \$ % 4 L5GEEa5
P 1# \$, - *) + *) & % + ! - +) , ! - &' !) , * 3 - * \$ & !
\$ 0 4 \$ 4 % + * \$ & ! ' . 00) #) & * - * \$ & 5 > % # (*-1\$+
M %-%/: . 1. I + 3 % - * " % . Gb?DBAZGH<ZDH5

@ \$ 0 . 0 9 Y) - % 3 \$ & * P L 9 0 = & / + &' 8U9
Y # % 0 \$ # ' P] 5HFFF5") &) * 1 ! ' . :) # /) & 1) !
-&' % & . * , 0\$ # 1 \$ & ,) #: -*\$& ! & # 7) W \$ 3 \$ ' \$!
' # - / \$ & N 1 \$ 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) ,) &') # W 9 0) # - & \$ 15HFFF5L ! /) &) * 1 !
1\$ 3 4 - # . , \$ & \$ 0 L * + & * 1 ! - &' P) ' . *) # - &) - & !
4\$ 4 % + * \$ & , \$ 0 ! - ! , - * 3 - # , 7 ! () *) 5M # - / 1 . +
I \$ * \$. 1 - # 5 L % % % / : HGF?HBAcD<F'b5

Q) ,) &') # W 9 0 3 - + h 9 " - % (+ \$ 3 3) h 9
) # ' 21N U 5 G E E V 5 U # - + # # (- & ! / # - ' .) & * , !
- &' # 7) 4 \$ 4 % + * \$ & ! /) &) * 1 ! , # # 1 * #) \$ 0 !
= \$ \$ ' + &' ! / # \$ % &' ! () *) , 5 2 % . & # \$ 3 1 " % . +
Q # . # ' ' (& Z ? H B A V H < Z G 5

Q) ,) &') # W 9 \) # ' 21N U 5 G E E H 5 ") \$ / # - 4 7 1 !
, 1-+& / ! - &' ! /) &) * 1 ! ' . 00) #) & * - * \$ & ! & # = \$!
7 . / 7 - 2 3 \$ (. +) h % # \$ 4) - & ! , - + * 3 - # , 7 !
() *) , 5M # - / 1 . # * \$. 1 - # 5 L % % % / : HDH?HBA
DH<bG5

h : - & & \$! " 9U) / & - % * 0 9 " \$ % ') * 15GEEV5
Q) *) 1 * & / # 7) & % 3 () # \$ 0 1 # , *) # , \$ 0 !
&' . : . ' % - + , # , & / # 7) ! , \$ 0 * = - #) !
ORU ^ @ R ^ U h A L ! , 3 % + * \$ & ! , % ' 2 5
> % # (*-1\$H (%-%/: Hb?cBAGZHH<GZGE5

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

" - &' \$ & D 5 H F F F 5 W & 1 \$ 3 4) * . * \$ & 9 * 7) 1 \$, * !
\$ 0 ! & (#) ' & / ! - &' # 7) !) : \$ % * \$ & \$ 0 !
' . , 4) # , - 5 I \$ * \$. 1 - # 5 =) # % \$ # ' ' (1 - M %-%/: !
GEE?bBADbv<DZb5

" - # - & * Q 9 > \$ # ') Dh 9 6) &' # 2 LJ5GEEa5R7) !
3 % - * 0 - # \$ % , !) 00) 1 * , \$ 0 ! ' . , 4) # , - + ! - &' ! /) &) !
0\$ = \$ & 1 \$ & *) 3 4 \$ # - # 2 ! ' - 4 * - * \$ & 5
6 * . (" % . 1-H (%-%/: GH?DEAbDb<bbD5

" \$ % ') * 15HFFV5>ORLR ! :) # , \$ & H \$ GAL !
1\$ 3 4 % *) # 4 # \$ / # - 3 # \$ 1 - 1 % + *) > <
, * . , * 1 , 5 I \$ * \$. 1 - # 5 R # \$ # I " : c Z ? Z B A b c V <
bcZ5

" \$ % ') * 19U) # # & M 9] - ,) # U 5 G E E G 5 R) , * , !
0\$ # ! ,) ; < (- ,) ' ! ' . , 4) # , - + # , & / ! (<
4-#) & * - + 2 ! & 7) # . *) ' ! /) &) * 1 3 - # N) # , 5
> % # (*-1\$H (%-%/: HH?ZBAHHED<HHHb5

" #) & = \$ \$ ' U 15HFCe5P - * & / ! , 2 , *) 3 , 9
4 7 . \$ 4 - * # 2 ! - &' ! ' . , 4) # , - + ! & ! (# ' , ! - &' !
3 - 3 3 - + , 5 ? . 7 1 - M #) 1 3 % * \$ G c ? b B A H H b e <
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 # \$ # I ' " : 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) &*\$
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 ' . / & # 5 ") # 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- / . , I P 9W#-3 -#I U9K- , N\$ = , N . U9R\$ (\$ # !
P 5GEEG5U\$4%+*.\$&4-#-3) *) # , \$0! * 7) !
() *) !! "#\$%&' () * & # , % . / % 0 * . (" 1 " * & > 5
0#3 B) * -+1\$&*-3 &-*) ' !-&' #) 0) #) &1) !
-#) - , 5M* - # " ' . # 5 H . 3 '\$%. 7 # . " 1 +
2% . " 17 ' . 1 " % . 4 . I = % 8 ' (%-%/ : ZF?GBAGbD<
GbF5

K- / . , I P 9W#-3 -#I U9M N+ , t , N- P 5GEEV5
P) * -+ N &) * 1 , !-&' #) , 4 # - * . \$ & # - *) , ! & > H !
) &) # - * . \$ & \$ 0 1 - # - (. ' ! ()) *) , !
?! "#\$%&' () * & # , % . / % 0 * . (" 1 " * & > 5!
\$# . / &-* & / 0#3 B) * -+1\$&*-3 &-*) ' !-&' !
#) 0) #) &1) !-#) - , 5? \$ () 3 # & # 5 H . 3 '\$%. 7 # . " 1 +
2% . " 17 ' . 1 " % . 4 . I = % 8 ' (%-%/ : bc?bBAbc b<
bcF5!

K- / . , I P 9K- , N\$ = , N . U5GEEc5h : . ') &1) 0\$ # !
() * =)) & < /) &) # - * . \$ & !) 00) 1* , ! & 1-#- (. ' , !
) ; 4 \$,) ' ! \$! 7) - : 2 B) * -+ , 4 \$ + # * . \$ & 5
H (% " 8 ' (%-%/ : Ha?HBAVF<ZZ5

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

K-&/) +- 5GEEH5! F ! SP? = 9FJ < C F ! TEUF
! 0 * -1 "% . Q# . # "' (< "\$ * (" * \$ # # 19 . I 3 T * 1 - # \$ +
! 0 * -1 "% . 4 & " 1 . (# & D !) : % / # . # "' (= \$ # # & W !
L : - . + (+) \$ & + &) A 7 * * 4 Ad = = = 5 /) 5 & # , <
/ . 00#d (\$ & 0 \$ d 4 \$ 4 % + * . \$ & , d 5 !

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\$ " C501 - & ' &- : - & !
O1 .) &1) U#) , , 5

P - # N \$ = RL 90- , *#) I - & - D5GEEEE5Q . , 4) #, -+!
& 1-1*\$47 . +1 4 \$ % & % 0) ' 15F ' G%& b F ? 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.D9]) () #>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?GPAHZa<HaD5

M) .7%) , >T96 \$1N3 -&& U9]) () # >5HFFZ5
") &) *1, !- &' ! 2&-3 .1, \$0!- 21\$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-&\$: 89D4) &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 "' : 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 2 % . & # \$ 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) # 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\$, *5M %-%/ '(1+
I8*\$. 1 -85") #P' . . #1 . <% (# : FE?GEAGDF<
GbZ5

O17& . ') #D9W%) 00) #IKP 9U\$, , +. Q9
h; 1\$00) #K5HFFa5? \$ #X* ' . 8# \$; c CUP +
&85Y 1\$ # 8\$ 0% 0 * -1" % . +/ # . #"' (-I 1" 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

\ -& % 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\$#!.') &* . @ &/ !-&' 1\$##) 1* &/!
 /) &\$ \$24 &/!) ##\$ #, !& B 1# \$, -*) +*.) !' -*5
 > % # (*-1\$H (%-%/ :& % "#&b?DEAVDV<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) !-&-@, ., \$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