

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) ,) !

&1#')!3 -*&/!,2,*)3 9,);!#-*\$91\$,*,!\$0!
',.4)#,-9#1-+1\$3 4)*.\$&!0\$#13 -*),!-&'!
#),\$%#1),9 &(#))' &/!-:\$.'-&1)97-(.*!*
4)#,.,*)&1)!-&'!.,4)#,-+!*3 &/!?"-&'&\$&!
HFFF[!J)##&!-&'!P -I-#\$:!GEEE[!6.#\$*-!
GEEbB P \$,!* *7)\$#)*1-+!,*%'.),!-/#))9
7\$=):)#9 *7-*! &! 4\$-2/2&\$%,! \$#!
4#3 \$.,1%\$,!,4)1.),93 -+),!-#)4#)'1*)'!
\$!(!)!)!3 \$#!',.4)#,.:)!),;5 &!0-1*9
',.4)#,-+ *)&',! *\$!(!)!3 -+)<(-,)'! &!
3 -3 3 -+!, ?3 \$,*2! 4\$-2/2&\$%,B! -&'!
0)3 -+)<(-,)'! &! (#',! ?3 \$,*2!
3 \$&\$/-3 \$%,B!?)&=\$ \$' HFcEBB
!
R7)#)! -#)! 3 4\$#*-&*!):.\$%*\$&-#2!
1\$&,)C%)&1),! *\$! -,23 3)*#1! ',.4)#,-+
#-*) ,5 S&)!.,!*7-*!-,!4)1.),!3 -2!,7\$= !
'.00)#&*14-*)#&,!\$0!4\$4%+*\$&!,*#%1*%#)!
0\$#13 -+),!-&'!0)3 -+),!?J#%/&\$+)!-&'!')!
P))%,!GEEGBB R7)\$#)*1-+!3 \$')+,!-+,\$!
4#)'1*! *7-*!,);<(-,)'!/) &!0\$= !3 -2!
-00)1*!-'4*.:)!):\$%*\$&!&!3 -#/&-+!,&N!
)&:#\$&3)&*,! ?W=-)1N.! GEEDBB O%17!
)&:#\$&3)&*,!-#)!\$0*!&!\$0!-&*7#\$4\$/) &!1!
\$#./ &!-&'!1-&!);7.(.*!,*#\$&/!,+)*1*.:)!
4#),,%#)!+)' &/!*\$!'!1#)-,)! &!/) &)*1!
'..:)#,*2! -&'d\$#! /) &)*1! -'4-**\$&!
?6)()#*!-&' K%N)#HFFZBB!
!
R7.,!4-4)#!);-3 &),!4\$4%+*\$&!/)&)*1!
,*#%1*%#)! \$0! *7)! 0\$#),*! 1-#-(.'9
! "#\$%&'()*+* ,% ,-%./0* . ("1"*&! >5
?@\$(+) \$4*)#-A0-#-(.'-)B90H\$3 !0#-/3)&*)'!
-&'!4\$+%)'!7-(.**,!&!,,\$%*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 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-&HEEE!*\$&&), \$0!'%, *! 4) #!2)-#B! =) #)! &\$*)' !&!3 . ' <GE*(7)! &*(7) #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)! &*(7) ! \$&+), , , *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#3*) &- ,) 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-*.\$&! = -, !
 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#3<
 @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 ./#*.\$&!#-*) , ! =) #) ! , *3 -*) ' ! = .7!
 7) ! , \$0 = -#) ! 4-1N-/) ! LUKh1 ^ 8M! H5H!
 7017& .') #!) *! -5 HFFaB L P S \ L! = -, !
 1-+1%+*) ' \$:) #! -+4\$4%+*.\$&, !*\$! , *3 -*) !
 &#<! -&' ! &*) #4\$4%+*.\$&! :-#.-*.\$&!
 ?h; 1\$00.) #!) *! -5 HFFG!]) #! -&' !
 @\$1N) #7-3 ! HFcbB = .7\$%*! *-N&/! *7) !
 /) \$/#-47 1!4\$, *.\$&!&\$! -11\$%&*R7) !6<!
 0; -*.\$&!&') ; ?]) #!-&' !

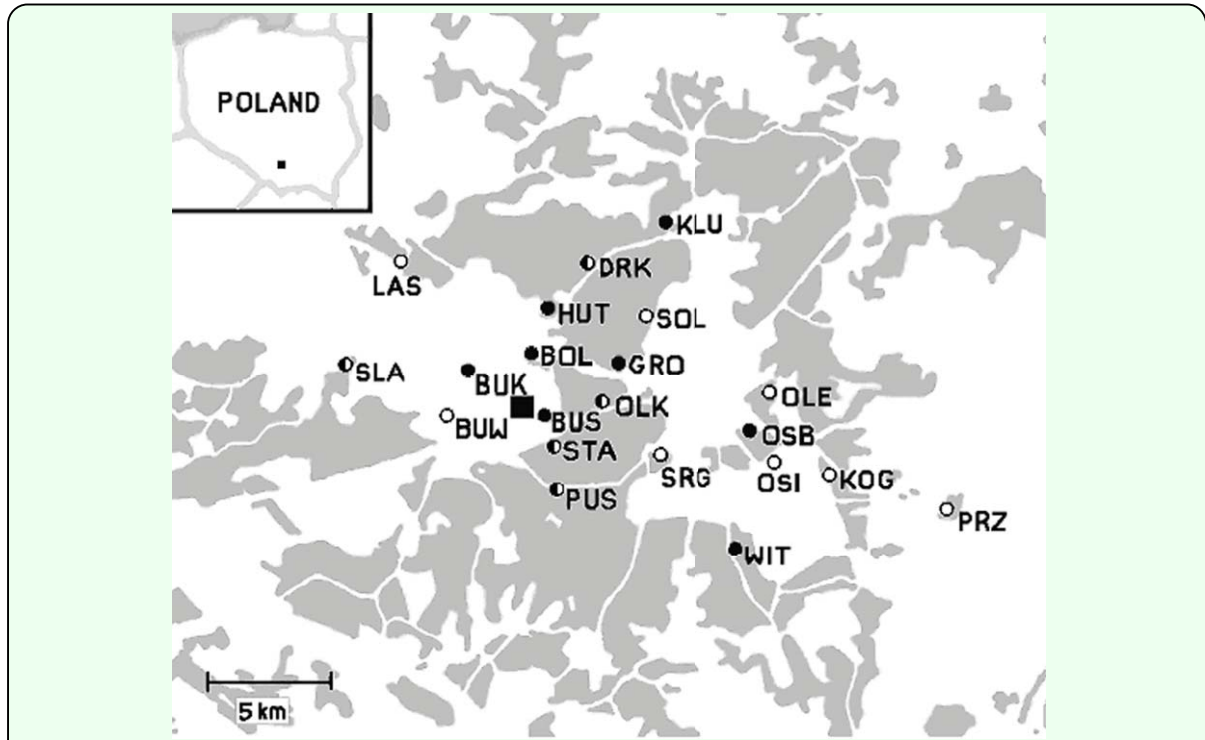


Figure 1. Study area. Circles – sampling sites, black square – smelter site, grey fields – woods. Circle filling colours show membership in genetic clusters according to Bayesian clustering method: Black and white-filled circles represent two main clusters with individuals' membership of at least 60%.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

Downloaded From: https://bioone.org/journals/Journal-of-Insect-Science on 12 Nov 2024
 Terms of Use: https://bioone.org/terms-of-use

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

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

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

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

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

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

Sex-biased dispersal

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

Downloaded From: https://bioone.org/journals/Journal-of-Insect-Science on 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) ! /) \$ / # - 47 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 ! () * =)) & ! /) \$ / # - 47 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\$#*.\$&-+! *\$! /) \$ / # - 47 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) ! , . / & . 01 - & 1) ! \$0!) - 17 ! P \$ # - & g ! 9 ! ?6 -#-'2! -&' ! \) N) 3 -& , ! H F F F B ! = - , ! 1-1%+*) ' ! % , & / ! - ! # - &' \$3 I - * . \$ & ! 4#4\$#) ' % #) ! = *7! H E E E ! 4) #3 % * - * . \$ & , 5 L ' ' . * \$ & - + 2 9 - P - & *) + *) , * ! = - , 4) # 0\$#3) ' ! *\$! - , ,) , , ! *7) ! 3 4-1*! \$0! /) \$ / # - 47 1 -+ ! ' . , * - & 1) ! \$ & ! *7) ! - 3 \$ % & * ! \$0! /) &) *1! ' .00) #) &*.-*.\$&! () * =)) & ! 4\$4%+*.\$&, % , & / ! *7) ! ! P - & *) + ,) ! * 7 3 \$ ' % + ! \$0! *7) ! > O R L R ! , \$ 0* = -#) ! 4-1N- /) ! : 5 G F 5 D ! ? 4 ' - *) ' ! 0\$#3 ! " \$%') * ! ? H F F V B 9 = *7! , . / & . 01 - & 1) ! *) , * , ! 4) # 0\$#3) ' \$:) # H E 5 E E E # - &' \$3 I - * . \$ & , 5 ! R \$! C % - & * . 0 ! *7) !) 00) 1* , ! \$0! 7 - (. * * ! 0#- / 3) & * * . \$ & ! - &' !) & : # \$ & 3) & * - + ! 4\$+*.\$&! \$ & ! /) &) *1! ' . :) # , *2! -! 4-#* -+ ! P - & *) + *) , * ! = - , ! - 44 + ,) ' ! 0\$# ! -+ ! , - 3 4 +) , ! - &' ! 0\$# ! 0) 3 -+) , ! - &' ! 3 -+) , ! ,) 4-#*) - 2 ! ? 0 3 \$ % ,) !) * ! - 5 H F C Z B 5 J - # * - + P - & *) + *) , * , ! -#) ! *24 1-+2! % ,) ' ! *\$! 1-1%+*) ! *7) ! 4-#* -+ ! 1\$##) + * . \$ & ! () * =)) & ! * = \$! ? \$ # ! 3 \$ #) B ! 3 -#* 1) , 9 1 \$ & * # \$ + & / ! 0\$# ! - ! *7 # ' 5 R 7 % , 9 *7 . , ! *) 17 & C %) ! = - , ! % ,) ' ! *\$! ; - 3 &) ! *7) ! #) + * . \$ & , 7 4 , ! () * =)) & ! /) &) *1! ' . , * - & 1) , ! - &' ! ' .00) #) & 1) , ! & ! 4\$+*.\$&! + :) + ! - &' ! 4-*17! , 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 17 ! 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#%,*)# , 50\$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)&*+! :-#.- (+) ,! 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#.: -*) !-++) , !!

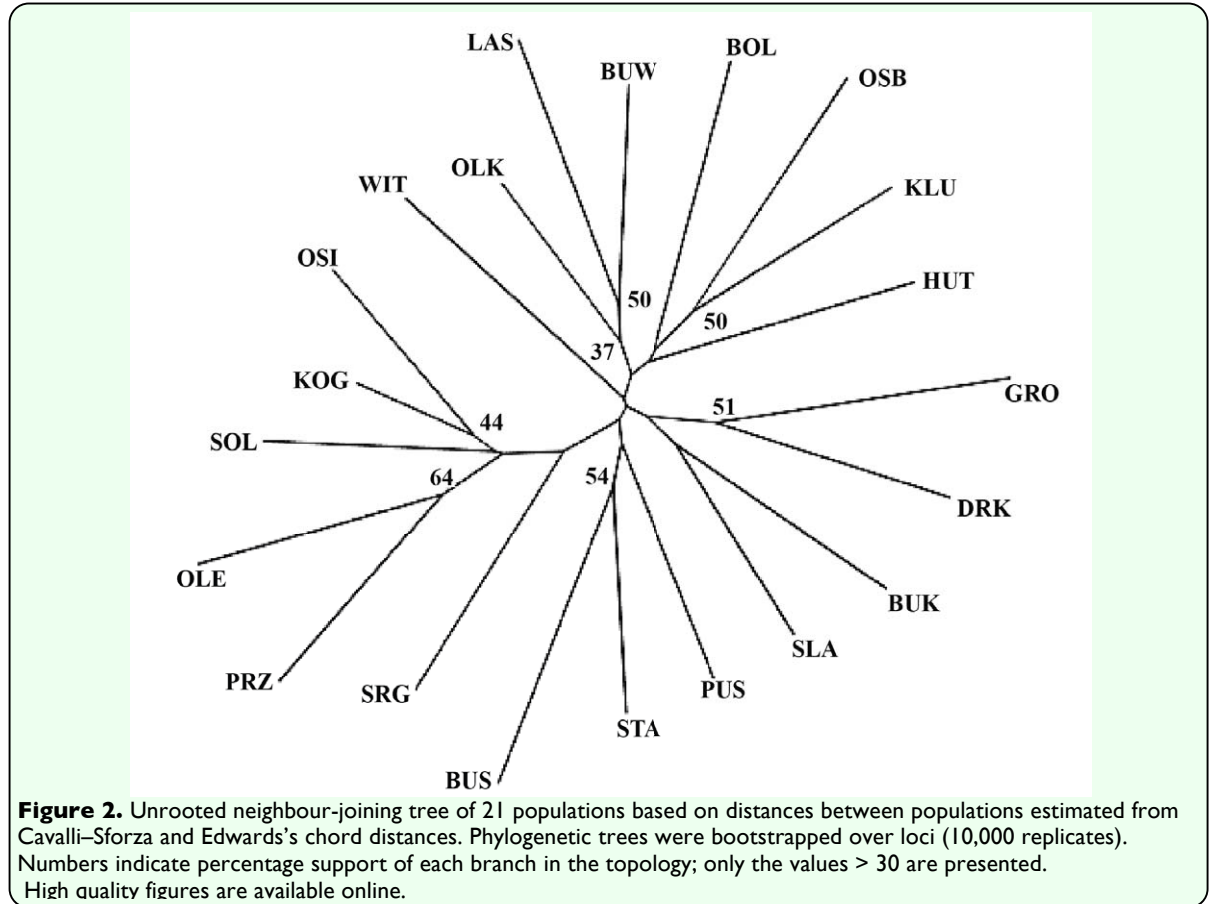
Table 2. Genetic diversity measures of *P. oblongopunctatus* populations at 5 microsatellite loci.

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 5 E E E H +) :) + 5
 0 & / +) < \$ 1 % , ! *) , * , ! 0\$ # ! ') : - * \$ & , ! 0 # \$ 3 !
 6 - # ' 2 <]) & () # / !) C % . + (# % 3 ! #) :) - +)' !
 , / & . 0 1 - & * ! ') 4 - # * % #) ! ? - * ! 4 + 0 E 5 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) #) ! = - , ! - ! ' . 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 3 - * & / 5 !
 !
 R 7) ! - & - + 2 , , ! \$ 0 ! 3 \$ +) 1 % + # ! : - # . - & 1) !
 ? L P S \ L B ! #) :) - +)' ! , * - * , * 1 - + 2 ! , / & . 0 1 - & * !
 /) & * 1 ! , * # 1 * % # & / ! - 3 \$ & / ! * 7) ! , - 3 4 + & / !
 , *) , A /) &) * 1 ! : - # . - * \$ & ! = . * 7 & ! , - 3 4 + & / !
 , *) , ! - 3 \$ % & *)' ! * \$! F D 5 j 9 = 7) #) - , !
 : - # . - * \$ & ! - 3 \$ & / ! * 7) ! , - 3 4 + & / ! , *) , ! = - , !
 Z 5 a j ! ? \ = * 7 & ! p ! H 5 b E a c H 9 ' 0 . * 7 & ! p ! V F a 9
 \ - 3 \$ & / p E 5 H E H H 9 ' 0 3 \$ & / p G E 9 > p D 5 H G a 9 4 !
 o E 5 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 -*) , ! \$! 6< +=) #) !+ , , ! *7- & !
 I) # \$! & ! HG! 1-, , 9= 7 17 !=) #) !, ,) *! *\$! E55
 R7) B) -& 4- #.= .,) !: -%) , ! \$ #! -+!, -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) *) # \$ 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 \$, *! , . *) , ! ? JU fh9SKh9WS " 9 - & ' !
 SO8B! -#) ! 1% , *) #) ' ! * \$ /) *7) #9 - & ' ! * = \$!
 &) . / 7 (\$ # & / ! 7) - : . 2! 4 \$ + % *) ' ! , . *) , 9 ORL!
 - & ' Y ^ 090\$ #3 ! - & \$ *7) #! / # \$ % 49 = . *7 !- * +) - , *!

MEj ! (\$ \$ * , * # - 4 ! , % 44 \$ # * 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 % + * \$ & , !
 , % 44 \$ # *) ' *7) ! ' # . 0* B \$ ') + !
 !
 R7) #) 0\$ #) 9 =) - N! /) &) * 1! ' .00) #) & *.-* \$ & ! \$ 0!
 7) ! ! + % , % . / % 0 . (" 1 " * & ! 4 \$ 4% +* \$ & , !
 #) , % + , ! 0# \$ 3 ! - ! 7 . / 7 ! +) :) + ! \$ 0! /) &) ! 0\$ = !
 () * =)) & ! *7) ! , -3 4+ & /! , . *) , 56 . / 7) , * +) :) + , !
 \$ 0! 3 3 . / # - * \$ & ! #) + * .:) ! *\$! ' # . 0* ! =) #) !
 & 0) ##) ' ! & JU f9SKh9OU " 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) -#) ' ! \$! () ! , , !
 /) &) * 1-+2! ' .00) #) & * . - *) ' ! () *)) & !
 4\$4%+*.\$& , *7-& 0) 3 -+) , 9' .00) #) & 1) ! & 6<+:-%)
 : -%) , ! () *)) & ! *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 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 -+) , ! ? E5EB! *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-&*!

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

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

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

Downloaded From: https://bioone.org/journals/Journal-of-Insect-Science on 12 Nov 2024
 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\$#! 3 - +) , ! ? \$! p ! EGF94 + p!
 EEEGB ! - & ' ! & , / & . 0 1 - & * ! 0\$#! 0) 3 - +) , ! ? \$! p!
 EHV94 p EGEbB !

!
 J - # * . - + P - & *) g (*) , * , =) #) % ,) ' ! * \$! *) , * 10\$#!
) 00) 1* , \$ 0 7 - (. * * 1 \$ & * - 3 & - * \$ & ! :) , + , ! - & ' !
 7 - (. * * ! 4 - * 1 7 ! , I) ! \$ & ! ' . , * # . (% * \$ & ! \$ 0!
 /) &) * 1 ! ' . :) # , * 2 9 = 7 . +) ! 1 \$ & * # \$ + & / ! 0\$#!
 4 \$ *) & * . - +) 00) 1* , \$ 0 ! , 4 - * . - + ! % * \$ 1 \$ ##) + * \$ & 5
 M \$! , / & . 0 1 - & * ! - , , \$ 1 . - * \$ & , ! =) #) ! 0\$% & ' !
 () * =)) & ! /) &) * 1 ! ' . 00) #) & * . - * \$ & ! - & ' !
 4 \$ + % * \$ & ! \$:) # ! - + ! & ' . : ' % - + , 9 - , ! =) + ! - , !
 0\$#! 0) 3 - +) , ! - & ' ! 3 - +) , ! ,) 4 - # - *) - 2 ! ? R - (+) !
 bBM) / - * . :) 1 \$ ##) + * \$ & ! () * =)) & ! +) :) , ! \$ 0!
 /) &) * 1 ! ' . 00) #) & * . - * \$ & ! - & ' ! 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 R 7) ! 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 ! ' . 00) #) & * . - * \$ & ! - 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!
 & ' . : ' % - + , ! - , , / &) ' ! * \$! ' . 00) #) & * 1 % , *) # , 9
 - & ' ! * 7) 2 ! =) #) ! * 7 % , ! 1 + , , . 0) ' ! - , !
 1 % & 1 % , *) #) ' 5 R 7) #) , % * , =) #) !!

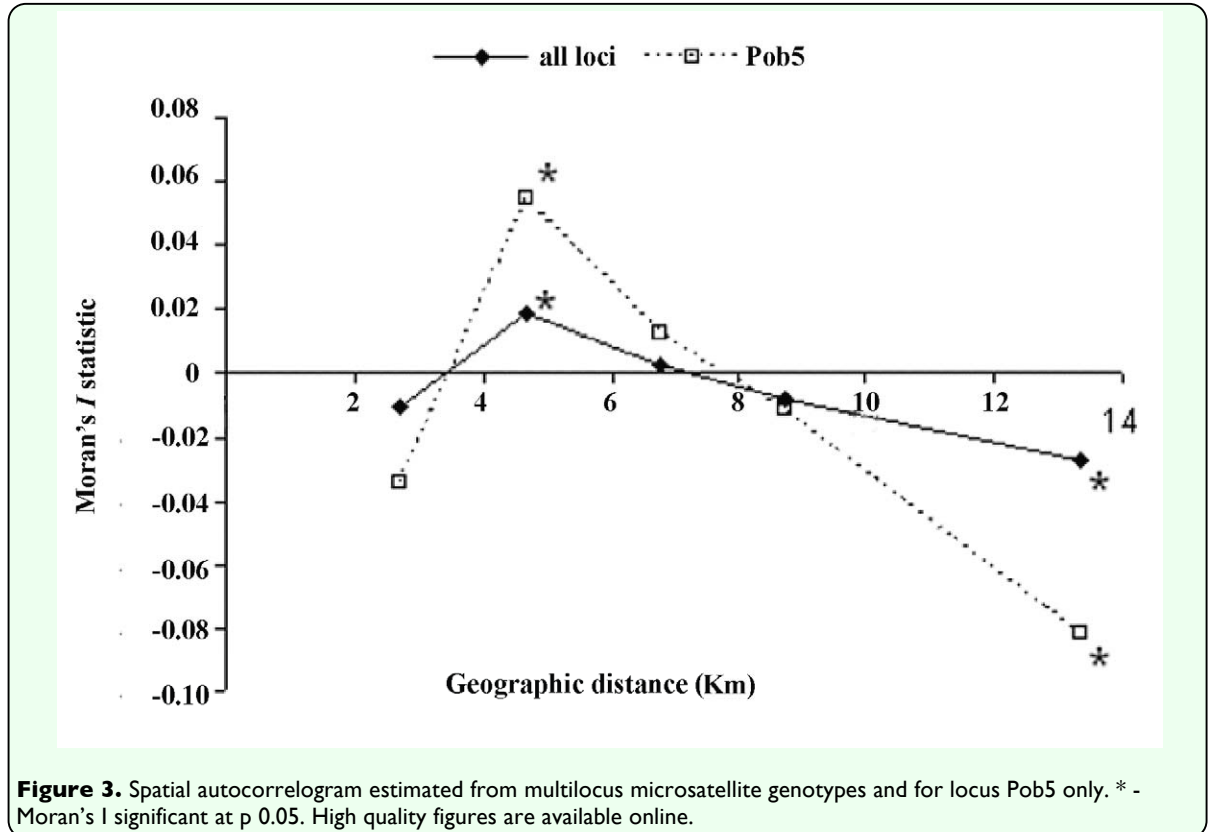


Figure 3. Spatial autocorrelogram estimated from multilocus microsatellite genotypes and for locus Pob5 only. * - Moran's I significant at p 0.05. High quality figures are available online.

Downloaded From: https://bioone.org/journals/Journal-of-Insect-Science on 12 Nov 2024
 Terms of Use: https://bioone.org/terms-of-use

4+5**) ' ! \$&! -! 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 / \$, *2-p E5D! -&' E5F94 p E5ZVB5
 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! -&' ! E5DG9 #) , 4) 1*.:) -29 4! p! E5CHB5
 6 \$ =) :) #9: -%) , ! \$0! 69! =) #) ! ' ., * & 1*! ?4 p!
 E5EEEDB9 &' 1-*& /! ' ., , 3 .+ #. *) , ! &!
 & (#) ' & / !) :) + ! () * =)) &!*7) !1%*, *) #, ! ?69+
 p! <E5Z! -&' ! E5GHB5] 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!
 E5ZGb5R7) *) , *0\$ #! ' ., , 3 .+ #. *) , ! & B) -&!
 4-*7! ; , I) ! -+ , \$! /- :) ! -! &\$&< , ./& .01-&*!
 #) , %*! ?LMS \ L96 p H5AF94CDE! 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-*13 -+) , ! -#) !
 7) B \$ #) ! ' ., 4) #, :) ! ,) ; 9- , ! -#+) #) , * , \$&!
 %& 4\$ \$+) ' ! , -3 4+) , 9 = 7) &! GH! , -3 4+& /!
 , .*) , ! =) #) ! *#) -*) ' ! - , ! ,) 4-#-*) !
 4\$ 4% + *\$ & , 5 R7) ! 4< -%) , ! =) #) !) . *7) #!
 7 . /7) # \$ #! *7) ! , -3) !0\$ #! -+ \$0!*7) !*) , * , ! ?6<+p!
 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.

!7) 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-+!&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)!\$ = !P \$#-&g !9+
 : -% , ! \$ (,)#:)!'! &! *7)! 0#,*! 1+ , , ! \$0!
 /) \$/#-47.1! '., *~&1)!?E<D5Z N3 9> ./%#) GBS!

Sex-biased dispersal

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

Downloaded From: https://bioone.org/journals/Journal-of-Insect-Science on 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 % +) #!] *! -5GEEabB
 h-#+) #! #) ,) -#17! \$&! ! ,%' ,% . /%0* . ("1"*&+
 ,7\$=) ' ! *7-*! -& 3 -+ ,! 1\$+) 1*) ' ! 0# \$3 !
 4\$+&*) ' ! -#) - ,! 7-:) ! #) ' %1) ' ! 0) 1%&' *2!
 ?K- / , I!) *! -5 GEEGB9 *\$+) #-&1) ! *\$!
 -' ' *.\$&-+ , #) , , \$# , ! ?0*\$&) !) *! -5 GEEHB9
 -&' ! -+) #) ' !) & I23) ! -1*.: *2! ?P ./%+) *! -5
 GEEH [10*\$&) !] *! -5GEEGB! &! 1\$3 4-#., \$&! *\$!
 () *+) ,! +.: &/! &! -! &\$&<4\$+&*) ' ! -#) -5
 6 \$=) :) #9 &\$! ,% (, *~&*~+) : . ') &1) ! \$0!
 /)& *1! -' -4*~*.\$&! 7- , ! () &! 0\$%&' ! , \$! 0-#!
 &! ! ,%' ,% . /%0* . ("1"*&! ?K- / , I!) *! -5GEEV [!
 K- / , I! -&' K- , N\$= , N.GEECB!)
 !
 8*! ., ! 4\$, , .(+) ! *7-*! 1\$&*~3 &-&*! , #) , , ! ' . ' !
 &\$*! &' %1) ! -! /)& *1! 17-& /) ! &!) ; 4\$,) ' !
 4\$4%+*.\$& , ! () 1-% ,) ! *7) ! 4) #.\$' ! \$0!
 ,) +) 1*.\$&! 7- , ! () &! *\$ \$! , 7\$#! -&' d\$#! *7) !
 3 -#N) # , ! ,%# :) 2) ' ! -#) ! &\$*! 1+& ,) +2! +&N) ' !
 *\$ /) & , ! & : \$+) ' ! &! *7) ! ') :) + \$43) &*! \$0!
 #) , , *~&1) 5R7) ! ' -*~! 4#) ,) &*) ' ! , 7\$= , !&\$!
 , /&! \$0! , /& .01-&*! /) & *1! (\$**&) 1N , ! &!
 7) ,) ! 4\$4%+.\$& , 5L& 3 -+ , ! 1-4*%#) ' ! 0\$#!
 *7 ., ! ,%' 2! 0# \$3 ! *7) ! 3 \$, *! 1\$&*~3 &-*) ' !
 , .*) , ! 1\$%+! #) 4#) ,) &*!) . *7) #! 4) #3 -&) &*!
 +\$1-+! 4\$4%+*.\$& , ! \$#! #) 1) &*! 3 3 ./#-&* , 5
 R7% , 9 . *! ., ! 4\$, , .(+) ! *7-*! +1N! \$0! /) & *1!
 ' .00) #)&1) ,! () *~))&! 4\$4%+*.\$& , ! 0# \$3 !
 1\$&*~3 &-*) ' ! -&' ! 1+) -& , .*) , ! 3 -2! , 3 4+2!
 #) ,%' 1*%#) ! 0# \$3 ! &*) & , .:) #) 1\$+& . , -*.\$&! \$0!
 4\$+&*) ' ! , .*) , ! -0*) #! *7) ! +) :) + ,! \$0!
 1\$&*~3 &-&* , ! & 0% ; !') 1#) - ,) ' !' %#& / ! *7) !
 + , *! *~\$! ') 1-) , 5 0./& .01-&*! /) &) ! 0\$= !
 () *~))&! %& 4\$+&*) ' ! -&' ! 4\$+&*) ' ! -#) - , ! , !
 -+ , \$! +N) +2! *\$! 3 4-#! ') :) + \$43) &*! \$0! +\$1-+!
 /) & *1! -' -4*~*.\$&! &! *7) ! +**) #9 *7% , !
 4#) :) &*& / !' .00) #)&*~*.\$& 5

Population clustering analyses

J\$4%+*\$&! ,*#%1%#&/! 4-**) #&! ')#.:)' !
0#3 ! Y-2) , -&! 1% ,*) #&/! -&-2, ., ! = - , !
3 \$#) ! 4\$=) #0%+ *7-&! &) /7 (\$%#<\$ & &/!
1% ,*) #&/! -&-2, ., ! -&' ! #) :) -+) ' ! * = \$!
1% ,*) # , ! \$0! , -3 4+&/! , *) , 5R7) ! /) & # -+
, *#%1%#&/! = - , ! , *+! =) -N9 -&' ! *7) !
4#4\$#*\$&! \$0! -' 3 . ; %#) ! = - , ! 7 /7 ! - * ! -+!
, *) , 90%#*7) # ! , %44\$#* &/ ! *7) ! 4#) ' 1*.\$&! \$0!
-!7 /7 ! ' , 4) # , -+!#*) ! \$0! *7) ! , 4) 1.) , 5R7) !
#) , %* , ! \$0! *7 . , ! , %' 2 ! , %//) , *! *7) ! 4#) ,) & 1 !
\$0! - /) &) * 1 1% , *) # ! - 1# \$, , *7) !) - , *) # & 4 - # * !
\$0! *7) ! , %' 2 ! - #) - 5R7) ! ,) 1\$&' ! 1% , *) # 9
1\$&* - & &/! 4\$4%+*\$& , ! \$1-*) ' ! 3 \$#) ! *\$!
*7) ! =) , *9 -&' ! /) & # -+2 ! 1\$,) # ! *\$! *7) !
, \$%#1) ! \$0! 4\$+%*\$&! . , ! 17 - # 1*) # 1) ' ! (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 ! , 1) ! -&' !
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\$#3) ! ; 4+ & , ! + 1N ! \$0! 1+) - # ! 1% , *) # &/!
& ! 3 -+) , 5R7) ! 3 \$#) ! ' , 4) # , . :) ! ,) ; ! . , !
) ; 4) 1*) ' ! \$! 4#) ,) & * ! - + - # /) # ! 7) *) # \$ 12 / \$ *) !
') 0 1 . * ! - &' ! *\$! () ! + , , ! /) &) * 1 -+ 2 !
, *#%1%#) ' ! ? " \$ % ') * !) * ! - 5 GEEGB ! > & -+ 29
*) , * , ! 0\$#3 ! (. ,) ' ! ' , 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) # !
& : - 9 - (+ 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 T 9 > \$ # () , 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 % , 1R 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? * -472+& . ' -) B5U #") # \$-1. I&#* \$. 1+
%5L%-%/: DH?GEAbHc<bVG5

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

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

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

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

Q) ,) &') #W90) ##-&\$ 15HFFF5L ! /) &)*1!
1\$3 4-# . , \$& \$0L*+&*1!-&' P) ' .*) ##-&) -&!
4\$4%+*.\$& , \$0!-! , -+3 -# , 7! () *) 5M#- / 1 . +
I&*\$. 1-#5L%-%/: HGF?HBAcD<Fb5

Q) ,) &') #W903 -+h9" -% (+\$3 3) h9
) # ' 21N U5GEEV5U # -<# (-& ! / # ' .) &* , !
-&' #7) 4\$4%+*.\$&! /) &)*1! , #*1*#) \$0!
= \$ \$ ' + &' ! / # \$ % &' ! () *) , 52% . & # \$ 31 " % . +
Q# . #"' (&Z?HBAVH<ZG5

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

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

h ; 1\$00.) #K903 \$ % ,) U h 9L % - * # \$ IP 5HFFG5
L & -2 , . , \$ 03 \$ +) 1% + # ! : -# . -& 1) ! & 0) #) ' !
0#3 3) # 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) # , -5I&*\$. 1-#5L%-%) # % \$ # "' (1-M %-%/: !
GEE?bBADbV<DZb5

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

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

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

6-# '2 ST9\)N)3 -&, w5HFFF58,\$+*.\$&! (2!
'.,*-&1) !&!-1\$&*%&%%, 4\$4%+*.\$&A
U)1\$&1.+-*.\$&!()*=)&!4-*.-+!
-%*\$1\$##) +*.\$&!-&-2,.,!-&' 4\$4%+*.\$&!
)&)*1, B \$') +,5R #5I "' : bD?GFAHbV<HVB5I

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

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

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

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

W=-) 1N.RT5GEED50);<(.,)'!' .,4)#,-+!
-&'!-'-4*-\$&!*\$B -#/ &-+7-(.*-*,5
?7 #\$(1. +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"*&>5!
\$#./ &-*&/ 0#3 B) *-+1\$&*-3 &-*) ' !-&'!
#) 0) #&1) !-#) -,5?\$() 3#H.3 '\$%.7 #. "1+
2%. "17 '.1"%. 4.I =%8'(%-%/: bc?bBAcb<
bcF5!

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

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

K-&/) +- S 5GEEH5! F!SP? =9FJ<C F!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\$"C501-&' &-:.-&!
O1.)&1) U#) , , 5

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

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

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

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

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

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

P e+) #IW9W-, 17% (-L5HFcZ5Y .\$\$/ 1-+
, ./& .01-&1) \$0*7) !,) -, \$&-+! ' ., #. (%*.\$& \$0!
-1*.: *2 \$0!! "#\$%&' () * &# , %-%/ %0* . ("* &!
?>B5?@\$(+) \$4*) #9a-#- (. ' -) B5&AY\$) #I9
K%0P K9P \$, , -N\$ = , N.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?GEAHZa<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 "' : b c ? DBA
HZH<HZV5

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

U- & \$ I9M .) 3) +| I5GEED5" # \$ % &' ! () *) , !
?@\$(+) \$4*) #9a-#- (. ' -) B!-, ! (\$ &' 1-*\$# , 5
M % I 3 # \$ &' : 4 . 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) # @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\$, * 5 M %-%/ '(1+
I8*\$. 1 -85") # P' . . # 1 . <% (# : FE?GEAGDF<
GbZ5

O17& . ') # D9W%) 00) # I P 9U\$, , +. Q9
h; 1\$00) # K5HFFa5? \$ # X* ' . B # \$; C C U P +
&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?HEAHEV<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, @L 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 (% - % / : U % "# & b ? DBAVDV < VDC5

: -& 017 - .1N f . +) ,) & 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

]) # Y 09@ \$ 1N) # 7 - 3 @ @ 5HFcb5h , * 3 - * & / !
 > < , * - * , * 1 , 0\$ # !*7) ! - & - @ , . , \$ 04 \$ 4 % + * . \$ & !
 , *%1*%#) 5H3%-*"% . Dc?ZBAHDVc<HDaE5

] 7 *) 7) - ' L 9L & ') # , \$ & DK9W% .: .+ WP 9
 U\$ - 17 !K9P - 2 Y 5GEED5") &) * 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 . U 5
 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