

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

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

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

Published By: Entomological Society of America

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

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

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

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

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



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

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

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

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

Abstract

"#%&'!()*)+,-#)!-&!&*)/#-+!-&'!0%&1*.\$&-+2!34\$#*-&*!4-#*!\$0!3-&2!*)###),*#.-+!1\$,2,*)3,56-(*.*!17-&/)!\$0*)&!&0%&)1),!4\$4%+*.\$&!/)&)*1!,*#%1*%#)!\$0!1-#-(.'!())*)+),58&!*7.,!,*%'29/)&)*1!:-#.*.\$&94\$4%+*.\$&'!'.00)#&*.~*.\$&9-&'!,,<4)1.01!'.4)#,-+!4-*)#&!,=)#!,*,%'.)!&!*7)!0\$#),*!/#\$%&'!()*)+9!"#\$%&'()*&+,%./0*.'.("1"*&!>5?@\$(+)\$4*)#-A@-#-(.'-)B9&!--!0#-/3)&*)'!-&'!3)*~4\$+8%*)'!+&'1-4)!\$!-,,,,*7)!1\$&,)C%)&1),!\$0!7%3-&<&'%1)'!17-&/),!\$&!*7)!4\$4%+*.\$&!/)&)*1!,*#%1*%#)5")&\$*24.1!:-#.*.\$&!--!0.:)!3.1#\$,~*)+,*)!\$1.!=,-!,1#))&)'!&!DEF!()*)+),!0#3GH!,~34+)\$1~*.\$&,-#%&'I&1<-&'<+)-'!3)*#!&!,%*7)#&J\$+&'5K\$=!:+):+,\$0!/)&)*1!''.00)#&*.~*.\$&!--3\$&/!,~34+&/!,*),!=)#!\$(!,)#:)9,%//),*&/!7./7!/)&!0\$=!--3\$&/!4\$4%+*.\$&,5L!&)/~*.:)!1\$##)+*.\$&!--,!0\$%&'!()*)+)&!)!\$0!/)&)*1!''.00)#&*.~*.\$&!--&'!7-(.*~4-~17!,I)5M\$!,./&.01-&*)!00)1*,!\$0!3)*~4\$+8%*.\$&9&*)#3,!\$0!/)&)*1!(\$**+&)1N,!-&'!/)&)*1!''.00)#&*.~*.\$&9=)#!\$(!,)#:)5L&-2,)!#):~+)'!=-N!/)&)*1!1%*,)#&/!7~*!,!\$\$(,~2!*)'!\$!*7)!/)\$/#-47.14\$,*.\$&!\$0!*7)!~34+)'4\$4%+*.\$&,5O):#~+*),*\$,\$0!,<(-,)'!'.4)#,-+~)#!1\$&'%1*)'5P\$,*\$0!*7)3!&'1~*)'B~+<(-,)'!'.4)#,-+5Q.00)#&/H):+,\$0!'.4)#,-+(!*)&!)03~+),!-&'B~+),!#),%*)'!&!,<4)1.01!,4~*.-+/)&)*1!4-*)#&,5")&)*1!''.00)#&*.~*.\$&!--,!,./&.01-&*2!1\$##)+*)'!=.*7!/)\$/#-47.1~+!,*~&1)!0\$#!3~+),9(%*!&\$*!0\$#!0)3~+),9=7\$!=)#!3\$#!'.:)/)'!\$1~+25L+,\$9*7)!00)1*\$0!7-(.*~4-~17!,I)=-,!,<'4)&')&*9,%44\$#*&/!7)!0&'&/!\$0!''.00)#&*.~*.\$&!--,4)#,-+4-*)#&!,()*)+&!*7)!,,5R7.,!,*%'2!')3\$&,*#*)'!7)!~44+1~*.\$&!\$0!3.1#\$,~*)+,*)!3~#N)#,!\$!-&,=)#!C%),*.\$&!,#)/~#&/!1\$34+;!&*)#~1*.\$&!,()*)+)&!4\$4%+*.\$&!,*#%1*%#)!-&'!472,1~+4#\$4)*#),!\$0!*7)!+&'1-4)58&!*7)!,%%'2!,2,*)393./#~*.\$&!--44)-#,!\$*!(!!,%00.1)&*\$!\$!\$:)##.'!4\$*)&*.~+!)00)1*,!\$0!)&:.\$&3)&*~+!4\$+8%*.\$&!--,!=)+!~!,7-(.*~!0#-/3)&*.~*.\$&5R7.,!&:),*/~*.\$&!\$0!4\$4%+*.\$&!/)&)*1!,*#%1*%#)!&'1~*)'90\$#!*7)!0.#,*!3)93~+<(-,)'!'.4)#,-+&!1-#-(.'!())*)+),5

Keywords: gene flow, microsatellite markers, spatial structure

Abbreviations: **AMOVA**, analysis of molecular variance; **F**, the probability that two genes share a common ancestor within a population; **F_{is}**, inbreeding coefficient of an individual relative to subpopulation; **F_{st}**, fixation index (the effect of subpopulations compared to total population); **mAI_c**, mean of genetic assignment index; **vAI_c**, variance of genetic assignment index

Correspondence: losialagisz@yahoo.com

Associate Editor: Zhijian (Jake) Tu was editor of this paper.

Received: 9 April 2008, **Accepted:** 4 April 2009

Copyright : This is an open access paper. We use the Creative Commons Attribution 3.0 license that permits unrestricted use, provided that the paper is properly attributed.

ISSN: 1536-2442 | Vol. 10, Number 105

Cite this paper as:

Lagisz M, Wolff K, Sanderson RA, Laskowski R. 2010. Genetic population structure of the ground beetle, *Pterostichus oblongopunctatus*, inhabiting a fragmented and polluted landscape: Evidence for sex-biased dispersal. *Journal of Insect Science* 10:105 available online: insectscience.org/10.105 !

Introduction

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

!

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

, % (' . : . , \$ & 5 P \$ (. + * 2 ! \$0! , \$3) ! \$0! *7) ! , 4) 1.) , ! 7 - , ! () & ! , % 11) , , 0% + 2 ! & :) , * , / - *) ' ! = . *7 ! 3 \$ +) 1% + # ! * \$ \$ + , 5 > \$ # !) ; -3 4 +) 9 W) +) # ! -& ' ! K - # / . - ') # ! ? GEEDB ! , 7 \$ =) ' ! *7 - * ! /) &) ! 0 \$ = ! -& ' ! /) &) * 1 ! : -# . - (. + * 2 ! & ! 0 + , / 7 *) , , ! 21 \$ 1 , * & + 3 % - 1 (# * & + = - , ! - 00) 1*) ' ! (2 ! *7) ! 4 #) ,) & 1) ! \$0! 3 - \$ # ! # \$ - ' , ! & ! *7) ! , * % ' 2 ! -#) - 5 Y # \$ % - * !) * ! - 5 ? GEEDB = \$ # N & / ! \$ & ! * = \$! \$ *7) # ! 21 \$ 1 , * & + , 4) 1.) , 9 0 \$ % & ' ! *7 - * ! *7) ! 0 \$ #) , * ! , 4) 1. - + , * ! = - , ! 3 \$ #) ! - 00) 1*) ' ! (2 ! 7 - (. * - * ! 0 # - / 3) & * - * \$ & ! *7 - & ! *7) ! 0 \$ #) , * ! /) &) # - + , * ! -& ' ! *7 - * ! & \$ & < 0 \$ #) , *) ' ! -#) - , ! -#) ! \$ & + 2 ! 4 - * # . - + ! (- # # .) # , ! * \$! /) &) ! 0 \$ = ! 0 \$ # ! (\$ *7 ! , 4) 1.) , 5 0) :) # - + ! \$ *7) # ! 4 - 4) # , ! - + , \$! 0 \$ 1 % ,) ' \$ & !) 00) 1* , \$ 0 7 - (. * - * ! , \$ + * \$ & - & ' ! 7) *) # \$ /) &) . * 2 ! \$ & ! 4 \$ 4 % + * \$ & ! ' . 00) #) & * - * \$ & ! -& ' ! /) &) * 1 ! ' . :) # , . * 2 ! & ! 1 -# (. ' , ! M .) 7 %) , !) * ! - 5 HFFZ [Q) ,) & ') # ! -& ' ! 0) # # - & \$! HFFF [! Q) ,) & ') # ! -& ' ! \) # ' 21NGEEH [Q) ,) & ') # !) * ! - 5 GEEVB ! ! Q . , 4) # , - + ! # - *) , ! 1 -& ! ' . 00) # ! () * =)) & ! *7) ! ,) ;) , 5 L + *7 \$ % / 7 ! 3 \$ +) 1% + # ! 3) *7 \$ ' , ! -#) ! & 1#) - , & / + 2 ! % ,) ' ! * \$! , * % ' 2 ! ,) ; < (. - ,) ' ! ' , 4) # , - + ! ? P \$, , 3 -& ! -& ' !] - ,) # ! HFFF [! " \$ % ') * !) * ! - 5 GEEG [! J # % / & \$ +) ! -& ' ! ') ! P)) % , ! GEEGB *7) #) ! . , ! , * . + ! + * *) ! N & \$ = & ! - (\$ % * ! ,) ; < (. - ,) ' ! ' , 4) # , - + ! & ! * - ; - ! \$ *7) # ! *7) & ! :) # *) (# - *) , 5 ^ & 0 \$ # % & - *) - 2 9 & ! 3 \$, * ! 4 - 4) # , ! \$ & ! 4 \$ 4 % + * \$ & ! , * # 1 % #) ! \$0! *) # #) , * # . - + ! & :) # *) (# - *) , 9 - % *7 \$ # , ! ' \$! & \$ * ! #) 4 \$ # * = 7) *7) # ! *7) 2 *) , *) ' ! 0 \$ # ! ' . 00) #) & 1) , ! & ! ' , 4) # , - + ! () * =)) & ! *7) ! ,) ;) , 5 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 # " & + # \$ \$ * / ' . # * & +) 1 / # . ' + ? @ - % ' . + ! GEEDB *7) ! -& * ! 6 % \$7 ' (1 + # 8 & # (" 1 ! 30 % & ' , * # 3 !) * ! - 5 GEEDB - & ' ! *7) ! (- # N ! ()) *) ! 90 & + " : 0 % / \$ 10) ' (* & + ? 10 - + !) * ! - 5 GEEaB ! ! R7) !) : \$ % * \$ & ! \$0! ,) ; < (. - ,) ' ! ' , 4) # , - + ! . , ! & 0 %) & 1) ' ! (2 ! ,) :) # - + ! 0 - 1 \$ # , 5 R7) ,) !

&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-4\$:!GEEE[!6.#\$*!
GEEbB P \$,*,! *7)\$#)*1-+!,*%'.),!-/#))9
7\$=):)#9 *7-*! &! 4\$-2/2&\$%,! \$#!
4#3 3.,1%\$%,!,4)1.),93 -+),!-#)4#)'1*)'!
*\$!(!)!*7)!3 \$#!'.,4)#,.:)!),;5 &!0-1*9
'.,4)#,-+*)&',!*\$!(!)!3 -+)<(-,)'! &!
3-3 3 -+!, ?3 \$,*2! 4\$-2/2&\$%,B! -&'!
0)3 -+)<(-,)'! &! (#',! ?3 \$,*2!
3 \$&\$/-3 \$%,B!?"#))&=\$ \$'\$ HFcEB
!
R7)#)! -#)! 3 4\$#*-&*!) :\$%*\$&-#2!
1\$&,)C%)&1),!*\$! -,23 3)*#1!'.4)#,-+
#-*) ,5 S&!)!,!*7-*!-,4)1.),!3 -2!,7\$= !
'00)#&*14-*)&#,!\$0!4\$4%+*\$&!,*#%1*%#)!
0\$#13 -+),!-&'!0)3 -+),!2J#%/&\$+))!-&'!')!
P))%,!GEEGB R7)\$#)*1-+!3 \$')+,!-,+\$!
4#)'1*!*7-*!,);<(-,)'!/)&!0\$= !3 -2!
-00)1*!-'4*.:)!):\$%*\$&!&13 -#/&-+!,&N!
)&:.\$&3)&*,! ?W=-)1N.! GEEDB O%17!
)&:.\$&3)&*,!-#)!\$0*)&!\$0!-&*7#4\$/) &1!
\$#./&!-&'!1-&!) ;7.(*!,*#\$&/!,)+1*.:)!
4#),,%#)!+)' &/!*\$!'!1#)-,)!&!/)&)*1!
'.:)#,*2! -&'d\$#! /)&)*1! -'4-*.*\$&!
?6)()#*!-&' K%N)#HFFZB!
!
R7.,!4-4)#!);-3 &),!4\$4%+*\$&!/)&)*1!
,*#%1*%#)! \$0! *7)! 0\$#),*! 1-#-('9
! "#\$%&'()*+& ,%-%./%0*.("1"*&! >5
?@\$(+)\$4*)#A0-#-(' -)B90\$3 !0#-3)&*)'!
-&'!4\$+%)'!7-(*.*!,&!,,\$%*)#&1J\$+&'5
P\$(+)\$1%+#!-'*!=) #)!%,)'!*\$!*) ,*,):)#-+
724\$*7),),5>#,*29\$:)#-+!7./7!'.,4)#,-+
#-*)\$0!*7)! ,4)1.),!= -,!) ;4)1*)'9()1-%,)!
7)! -&3 -+!, -#)! #)+.:)+2! ,3 -+! -&'!
3-1#4\$*)#\$%,9 *7%,! 4\$*)&*.-+2! 1-&!
'.,4)#,)! (2!0+/7*6./7!3 ./#-*\$&!#-*) ,!
-#)!%,%+2!-,,\$1-*')!=.*7!\$= !+):)+,!\$0!
)&)*1! 4\$4%+*\$&!, *#%1*%#&/5
Y\$**&)&1N,9 0\$%&'#)!)00)1*,9 -&'!
) :\$%*\$&!(2!'#0*=-)#) &\$*+N)-2!*\$ \$11%#5
0)1\$&'29 ()1-%,)! *7)! ,4)1.),!1-&!()!
#)-,\$&-(-2!);4)1*)'!*\$!()4#3 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!\$#!-(,)&*
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\$+! HFcZB 8*.,! -! /)&#-+,*!
4#)'-*\$#! -&'! -! ,4#&/! (#))')#! *,!
4#)'-*\$#2!+ #: -)!/#\$= !'%#&/!*)!,%3 3)#!
&!,\$.+!-&'!+*)#)!?P e+)#! -&'!W-,17%(-!
HFcZB R7)!/)&#-*\$&!*3)!,!/)&#-+2!
\$&!)2)-#9-*7\$%/7!-,!3 -+!4#4\$#*.\$&!\$0!
-'%*,!3 -2!+.:)!%4!*\$!*7#))!2)-#,!
?Y#%&,*&/! HFcHB L+*7\$%/7! !+
%,-%./%0*.("1"*&!,!,1\$3)*3),!'),1#.()'!
-,!-!&\$&<02 &/!,4)1.),! ?Y#%&,*&/!HFcHB
*7)#)!.,!,,\$3)!):.')&1)! *7-*! -! ,3 -+!
4#4\$#*.\$&!\$0!&'..:.'%+!,1-&'.,4)#,)!&!
*7.,!= -2!?\ -&!6 %J)&!HFcE[: -&!O17-1N!
f.+),)&!-&'!Y#%&,*&/!HFcB P -+),!1-&!
()!'.,*&/%,7)'! 0#3 !0)3 -+),! (2!*7)!
4#),)&1)!\$0!*7)!',-*)'! -&*)# \$#!*-#,-+
,/3)&*,!\$0!*7)!0#,*!4-#!\$0!+),/5 R7)!
,4)1.),!,,-(%&'&*!&*)!,%2!-#)-9(\$*7!
-*! *7)!4\$+%)'! -&'!&\$&<4\$+%)'! ,*,)!
?4)#,\$&-+! \$(,)#: -*.\$&B !+
%,-%./%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*\$&)!!

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

Sample collection

R\$!-, , , , !*7) !/)\$/#-47.1!' ., #. (%*\$&!\$0! /)&)*1! :-#-*\$&! =.*7 &! -&'! -3 \$&/! 4\$4%+*\$&,! \$0! !+ % , %./%0* . ("1"*&9 , -3 4+), !=) #)!1\$+1)*' !0#3 !GH! 0\$#), *! \$1-+.*), ! &! O\$%*7) #&! J\$+&'! ?-44#\$; 3 -*)-2!VE° HVGM HF° GVgh!\$!VE°! GEGM !HF° !bHghBIL+!, -3 4+&/!, *) , !=) #)! ' \$3 &-*)' ! (2!O1\$*, !4 &)9!'. *\$&:-3#&'\$&! K5J &-+), 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 &191-' 3 %3 9 -&'!+)'! () &/!*) !3 \$, *!3 4\$#*-&*!4\$+&*-&*, 5R7)! 1\$&*-3 &-*\$&+):+!, !*7)! , -3 4+&/!, *) , ! -#) !#)4\$#*)' !-, !I &1!1\$&1)&*#-*\$&!&!*)' ! , \$.!7%3 % , !+2)#!R- (+) !HB! ()1-%,)!*7 ., ! 3)*-+!#)-17), !*) !7./7), *!1\$&1)&*#-*\$&9 -&'!*)' !1\$&1)&*#-*\$&!&'! (\$-:-.+ (.+*2! \$0!3 -X\$#!3)*-+!4\$+&*-&*, !&!*)' !#) / \$&! -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 &-+3)#! LL&-2, *! cEE9 = = = 54) #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 3)' %3 ! -&'!\$= !3)*-+!4\$+&*\$&5R7)!/)\$/#-47.1! \$1-*\$&\$0!*)' !, .*) , !, !&' 1-*)' !&!>./%#)! H5R7) #) / \$&!7-, !-!\$&/!7 ., *\$#2!\$03 &&/! -&'!3)*-+! , 3)*&/5R7)!4)-N!+):+!, \$0!)3 ., , \$&, !?3 \$#) !*7-&HEEE!*\$&&), \$0!'%, *! 4) #2)-#B!=) #)! &\$*)' !&!3 . ' <GE*7!1)&*#2! = 7)&! -! (./! , 3)*)#!= -, !1\$&, *#1*)' 5 Y)1-%,)!\$0!0-+&/!4#\$' %1*\$&+):+!, !-&'! 1+)-&#)! 4#\$' %1*\$&! *)17&\$&./,)9 *7)!)3 ., , \$&!\$0!7)-:2!3)*-+! !0#3 !*)' !\$1-+! , 3)*)# , !')1#)-,)' !' %#&/! *)' ! +, *! G! ')1-') , \$0!*)' GE*7!1)&*#2!\$&+), , *7-&VE! *\$&&), !4)#!2)-#! ?O*\$&!) *! -5GEEHB @-#- (' ! () *) , !%,)' !&!*)' !, *% ' 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	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	Wieradów	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] !!

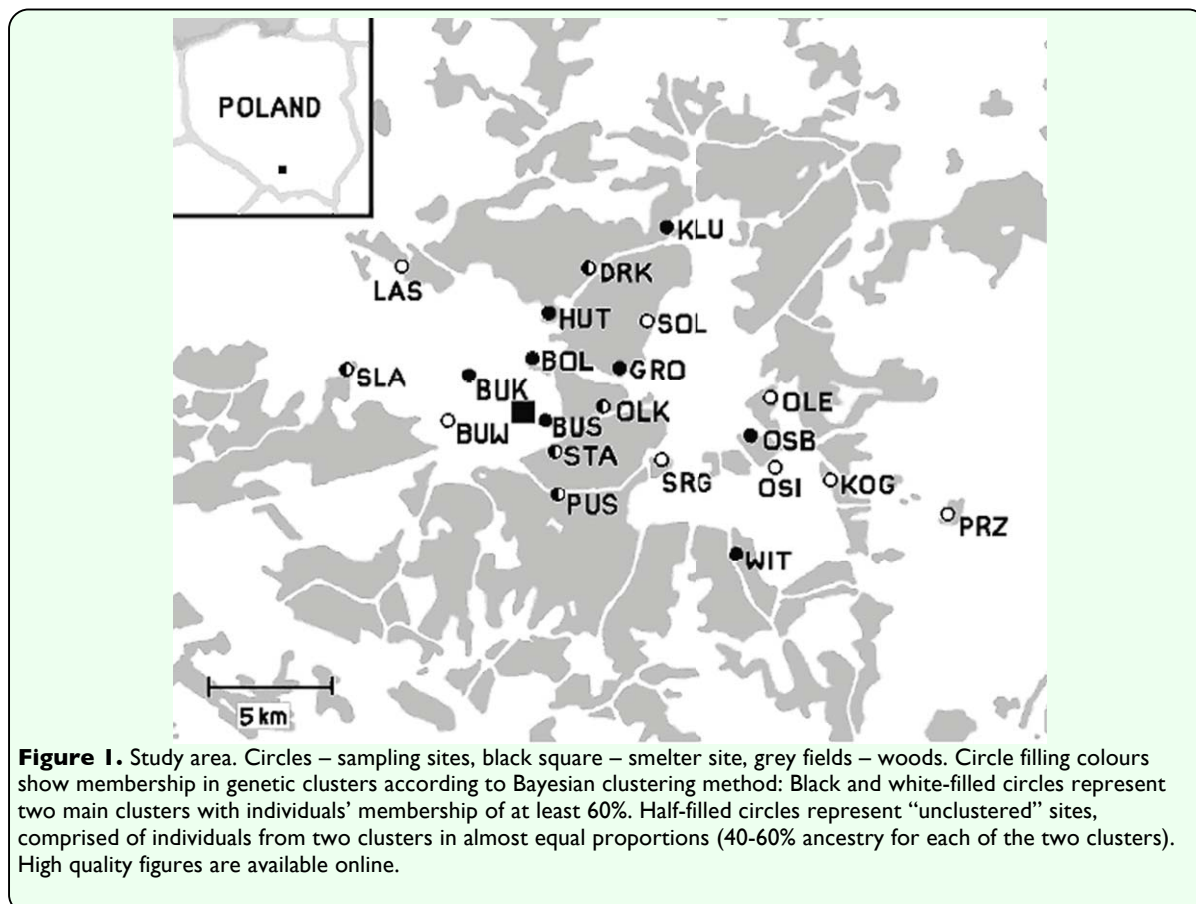
Microsatellite typing!

")&\$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 / #5%& ' ! & ! -! H57! 3 +
 h44) & ' \$50! % () != . *7! -! , 3 -+!4) , *) 9 -& ' !
 & 1% (-*) ' ! & VEE !u+HEj !@7) +) ; ! -& ' ! V !u+
 4#5*) & -,) W !?GE B /d3 -B! - *V V° @ !0\$#D!75
 >.:) B 1#5, -*) ++*) !51.!J\$ (H9J\$ (D9J\$ (b9
 J\$ (V9 -& ' !J\$ (HbB! =) #) ! -& -2I) ' !%, & /!
 4#3) #, ! -& ' B) *7\$ ' , ') , 1#.() ' ! (2K- / ., I!
 -& ' !] \$+00! ?GEEbB L3 4+0.1- *.\$& ! = -, !
 4) #0\$3) ' ! & ! * = \$! 3 % *4+) ; ! J@U!
 #) -1*.\$& , AP % *4+) ; ! H! ?E G !uP !50!) -17 !50!
 *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! : -#- *.\$& 5R7) !
 3 1#5, -*) ++*) ! ' - * -! = -, ! 17) 1N) ' ! 0\$#!
 , 1\$# & / !) #5\$# , ! -& ' & % +! -+) +) , = . *7 P 1#5<
 @7) 1N) #! : 5G5E! , \$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) *) #5I2 / \$, *.) , 9
 -& ' ! % & (. ,) ' !) , *3 -*) , ! \$0!) ; 4) 1*) ' !
 7) *) #5I2 / \$, *.) , ! M) .! HFacB! =) #) !
 1-4%+*) ' != . *7! *7) !OJL " hQ8H5H!4-1N- /) !
 ?6 -# ' 2! -& ' ! \) N) 3 -& , !GEEGBBQ) 4-#*#) , !
 0#3 ! 6 -# ' 2<]) & () # / !) C% .+ (# %3 9
 +&N- /) ! ' . ,) C% .+ (# %3 ! () * =)) & ! \$1.9
 -& -2, . , ! \$0! 3 \$+1%+#! : -#- & 1) 9
 4\$4%+*.\$& ! 4-# = . ,) ! /) &) *1! ' . , * -& 1) , 9
 -& ' ! 3 ./#- *.\$& ! # -*) , !=) #) !) , *3 -*) ' != . *7!
 7) ! , \$0 = -#) ! 4-1N- /) ! LUKh1 ^ 8M! H5H!
 ?017&) . ') #!) *! -5 HFFaB L P S \ L! = -, !
 1-4%+*) ' \$:) #! -+4\$4%+*.\$& , !*\$! , *3 -*) !
 & *#< ! -& ' ! & *) #4\$4%+*.\$& ! : -#- *.\$&!
 ?h; 1\$00.) #!) *! -5 HFFG!]) #! -& ' !
 @51N) #7-3 ! HFcBB = . *7\$%*! * -N & / ! *7) !
 /) \$ / # -47 1!4\$, *.\$& ! & \$ -11\$%& *5R7) !6<=
 0; - *.\$& ! & ') ; ?]) #! -& ' !



@\$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 HFFGB9 !
 !

R\$! ') *) # 3 &) ! . 0 ! *7) #) ! 7 - ' ! () & ! 4 - , * !
 (\$ * *) &) 1 N , ! & ! 4 \$ 4 % + * \$ & ! , !) ! \$ # ! 0 \$ % & ') # !
) 0 0) 1 * , ! - * ! - & 2 ! + \$ 1 - + * 2 9 *7) ! YSRK h M h @ W !
 : 5 H E G 4 # \$ / # - 3 ! = -, ! % ,) ' ! ? @ \$ # & %) * ! - & ' !
 K % N - # * ! HFFZB9 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 - # * ! HFFZB9 !
 !

Q) / #) !) ! \$ 0 ! /) &) * 1 ! , 3 . + # . * 2 ! - 3 \$ & / !
 4 \$ 4 % + * \$ & , ! = -, !) , * 3 - *) ' ! 0 # \$ 3 ! - & !
 % & # \$ \$ *) ' ! &) . / 7 (\$ * \$ & & / ! 1 # , *) # & / !
 - & - & 2 , . , ! \$ 0 ! @ - : - + , < 0 \$ # I - ! - & ' ! h ' = - # ' , g !
 ? H F Z a B ! 17 \$ # ! ' . , * - & 1) ! % , & / !
 J S J ^ K L R 8 S M O ! : 5 H E 5 h b ! ? K - & /) + - ! GEEbB9
 @ \$ \$ 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 h] ! H 5 Z ! ? J - /) !
 HFFZB9 !
 !

R\$! *) , * ! = 7) *7) # ! *7) ! \$ (,) # :) ' !
 ' . 0 0) #) & * - * \$ & ! 4 - * *) # & ! 1 \$ % ' ! () ! () * *) # !
) ; 4 + &) ' ! (2 ! - ! 4 % #) ! ' # . 0 * ! 3 \$ ') + ! \$ # ! - !
 3 \$ ') + ! \$ 0 !) C % . + (# % 3 ! () * =)) & ! /) &) ! 0 \$ = !
 - & ' ! ' # . 0 * ! 3 \$ ') + , 9 G P S Q ! , \$ 0 * = - #) ! = -, !
 % ,) ' ! ? @ \$ 0 . !) * ! - 5 H F F F B 9 & ! *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 - # # .) ' ! \$ % * ! * \$!
 17) 1 N ! *7) ! 1 \$ & :) # /) & 1) ! \$ 0 ! *7) ! 4 \$, *) # \$ # !
 4 # \$ (- (. + * .) , ! \$ 0 ! *7) ! 3 \$ ') + , 5 6 < : - # , ! =) #) !
 17) 1 N) ' ! 0 \$ # ! 1 \$ & :) # /) & 1) ! (2 ! 1 \$ 3 4 - # & / !
 *7) ! 3) - & , ! - & ' ! * 3) < ,) # .) , ! , * - & ' - # ' !
) # # \$ # , ! 0 \$ # ! *7) ! * = \$! # % & , 5 R 7) ! & % 3 () # ! \$ 0 !
 3 . / # - & * , ! 4) # ! /) &) # - * \$ & ! ? > B ! = -, !
) , * 3 - *) ' ! - , ! ? H ! < ! 6 B d ? b 6 B ! ? @ \$ 0 . !) * ! - 5
 H F F F B 9

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 9 \$ & ,) 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 GEEGB9 > \$ # ! *7) ! , - 3) ! #) - , \$ & !
 7) *) # \$ I 2 / \$ *) ! ') 0 1 . * ! - & ' ! #) , % * & / ! 7 . / 7) # !
 6 9 + : - # , ! - #) ! ; 4) 1 *) ' ! & ! 3) 3 () # , ! \$ 0 ! *7) !
 3 \$ #) 3 \$ (. + ! ,) ; 9 () 1 - % ,) ! 6 9 ! , ! - 3) - , % #) !

\$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)*)#\$12/\$*)!')01.)&129-&'! *7% ,!7-:)!-!
 4\$, .*. :) 16<58& 11\$&*#- ,*96<=#)4#) ,)&* ,! *7)!
 4#4\$4\$*#\$&! \$0! *7)! *\$*-+ /)&)*1! :-#.-&1)!
 7-! -**#.(%*)'! *\$! -3 \$&/<4\$4%+*.\$&!
 ' .00) #)&*-*.\$&! ?6-#*+! -&'! @+ #N! HFFaB5
 R7)! 3 \$#)! ' ,4) #, .:)! ,) ;! 1-#.#) ,! &)=!
 -+)+ ,! *\$! ' .00) #)&*! 4\$4%+*.\$&,9
 7\$3 \$/)&I&/! *7)3 !/)&)*1-+25L ,! #) ,%+9
 +\$=)#! :-#)! ,! \$0! 6<-! -#)! ;4)1*!'! 0\$#! *7)!
 3 \$#)! ' ,4) #, .:)! ,) ;! ?" \$%') *!) *! -5GEEGB5
 O./&.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\$*#!
 O2,*)3 ! "ULOO9 HFFF<GEEG! "ULOO!
 Q):)\$43)&*! R)-3 B5>\$#) ,*! 4-*17! , I) ,!
 #-&/)'! 0\$3 !E5ED!\$!GE5a!N3 G! ?R-(+)HB5
 R7)! ,3 -+ , *!' ,.*&1)! ()*=)&! -&2! *\$!
 , *) , != - , HN3 9-&'! *7) !-# /) , *!= - , GH N3 5
 R7)! /)\$/#-47 1! ' ,.*&1)! ,! ()*=)&! *7)!
 4-# ,! \$0! , -3 4+& /! , *) ,! =) #)! +\$/<
 *#-&, 0\$#3)'! 4# \$#! *\$! *7)! -&-2 , , 5
 J-#- ,)! /)&)*1! ' ,.*&1)! ,! ()*=)&! *7)!
 , -3 4+& /! , *) , !=) #)! ;4#) , ,)'! , 16<-1! H!<
 6<-B9-11\$*#& /! *\$! *7)! 13) *7\$'!') , 1#.()'!
 (2 U\$% , ,) *! HFFaB5
 !
 8,\$+*.\$&<(2<' ,.*&1)! &' 1-*) ,! *7)!
 4\$, .*. :)! #)+*.\$&,7 4! ()*=)&!

 /)\$/#-47 1-+! -&'! /)&)*1! ?6<=B! ' ,.*&1)!
 -3 \$& /! 4\$4%+*.\$&,5 @(\$%&*)#<&*%*. :)-29
 .*,!4#) ,)&1)! 3) -& ,! *7-*! 4\$4%+*.\$&,!-#)!
 &*)#<1\$&&1*)'! (2! /)&) !0\$= !-&'! *7-*! *7)!
 +):)+! \$0! , , \$+*.\$&! , , ! 4#4\$4\$*#\$&-+! *\$!
 /)\$/#-47 1-+! ' ,.*&1)! 5 8,\$+*.\$&<(2<
 ' ,.*&1)! = - , ! & :) , * / - *)'! % , & /! , 4-*.-+
 -%*\$1\$##)+*.\$&! -&-2 , , ! = .*7! OJL" hQ8!

:5H! ?6-#*2! -&'! \)N)3 -& ,! GEEGB! (2!
 1\$3 4%*& /! P \$#-&g! 9+ , *-* , *1, ! 0\$#! V!
 /)\$/#-47 1! ' ,.*&1)! 1+ , ,) ,! ()*=)&!

 , -3 4+& /! , *) , !DZ9VZ9a59HE59-&' GE5!
 N3 B5R7)! , /&.01-&1)! \$0!)-17! P \$#-&g! 9!
 ?6-#*2! -&'! \)N)3 -& ,! HFFFB! = - ,!
 1-1%+*)'! % , & /! -! #-&' \$3 I-*\$&!
 4#4\$4\$*#\$&! = .*7! HEEE! 4) #3 %-*.\$&,5
 L' ' .*\$&-+29- 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)! >ORLR!
 , \$0*=-#)! 4-1N- /)! : 5G5F5D! ?%4' -*)'! 0\$3!
 " \$%') *! ?HFFVBB9 = .*7! , /&.01-&1)! *) , * ,!
 4) #0\$#3)' \$:) #HE5EE#-&' \$3 I-*\$&,5
 !

R\$! C%-&*02! *7)!)001* ,! \$0! 7-(.*-*!
 0# /3)&*-*.\$&! -&'!)&: #5\$3)&*+!
 4\$+0\$*.\$&! \$&! /)&)*1! ' .:) #, *2! -! 4-#*.-+!
 P -&*)+*) , *!= - , !-44+ ,)'! 0\$#! -+! , -3 4+ ,!
 -&'! 0\$#! 0)3 -+ , ! -&'! 3 -+ , ! ,) 4-#*)-2!
 ?03 \$% ,)!) *! -5HFcZBJ-#*.-+P -&*)+*) , * ,!
 -#)! *24 1-+2! % ,)'! *\$! 1-1%+*)! *7)! 4-#*.-+!
 1\$##)+*.\$&! ()*=)&! *\$ \$! ?\$#! 3 \$#)B!
 3 -#1) , 91\$&*#5+& /! 0\$#! -! *7.#' 5R7% , 9*7 , ,!
 *)17&C%)! = - , ! % ,)'! *\$! ; -3 &)! *7)!
 #)+*.\$&,7 4 ,! ()*=)&! /)&)*1! ' ,.*&1)! ,!
 -&'! ' .00) #)&1) ,! &! 4\$+0\$*.\$&! +):)+! -&'!
 4-*17! , I) 9 4-#*.-+& /! \$%*! *7)!)001* ,! \$0!
 , 4-1) 5 L' ' .*\$&-+29 *7)! *) , *! 4#\$: .')'!
 &0\$#3 -*.\$&! \$&! *7)!)001* ,! \$0! , 4-*.-+!
 ' ,.*&1)! *\$&! \$0! *7)! , -3 4+& /! , *) ,! \$&!
 \$ (,) #:)'! /)&)*1! ' .:) #, *2! \$:) #! -+!
 , -3 4+ , ! -&'! 0\$#! 0)3 -+ , ! -&'! 3 -+ , !
 ,) 4-#*)-25>\$#! *7)! 1-1%+*.\$&, \$0! 4-#*.-+!
 P -&*)+*) , * ,! *7)! , -3)! , \$0*=-#)! - , ! 0\$#!
 , *-&' -#* P -&*)+*) , *!= - , % ,)'! ?>ORLRB5

Population clustering analyses

J\$4%+*.\$&! 7)*)#\$/)&)*2! = - , ! -+ , \$!
 - , ,) , ,)'! (2! % , & /! *7)! 4#\$/#-3!
 ORU^@R^Uh!: 5G5?J#.*17-#') *! -5GEEEB9
 = 7 17! 3 4+3)&* , !-Y-2) , .-&1! % , *)#& /!
 3) *7\$' 5 O3 %+*.\$&,! =) #)! ' \$&)! = .*7!
 HEE5EE! (%#&<&! +)& / *7! -&'! HEE5EE!
 P -#N\$= ! @7-&! P \$&*)! @-#5! #) 4+1-*) ,!
 % , & /! & \$! 4# \$#! & 0\$#3 -*.\$&! -&'! - , , %3 & /!

1\$##)+*)'! -+)+)! 0#)C%)&1.) ,! -&'!
 -'3 .; %#) 3 M%3 ()#! \$0! 1%,*)# ,! ?WB!= -,!
 1-4%+*)'! 0#3 ID<V!&')4)&')&!*#%&, !0\$#!
)-17!W!:-%) 3 R7)! \$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, 3 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%,*)# 3 R7)! -, ,/&)'! , .*) ,!
 =)#) 4 <\$**)' \$& !-3 -4 \$0!*7)! , %' 2#) / \$&!
 <\$!); -3 &)! /)\$#-47 1-+! 1\$&/#%)&1)! \$0!
 7) 1%,)# , 3 4%*-*\$&, =)#) #)4)-*)'!
 0\$#! 3 -+), ! -&'! 0)3 -+), ! &')4)&')&*29
 %, &/!*7)! , -3)! 4-#3)*)# ,! -,!') , 1#.()'!
 -(\$:)! <\$! ')*)1*! ' .00)#&1), ! &! *7)!
 1%,*)# &/ 4-**) #&3
 !
 @%,*)# ,! ')*)#3 &)'! 0\$#! *7)! <\$*-+!
 4\$4%+*\$& =)#) 1\$3 4-#)' 0\$#! .00)#&1), !!

&! 3)-&! &%3 ()#! \$0! -+)+ , 9 \$ (,)#:) '!
 7)*) #3 I2/\$, *29/) &)'! :.)# , *296<-! -&'! 6<9
 %, &/! >ORLR! , \$0* =-#)! ?HV9EEE!
 4)#3 %*-*\$&, ! \$0!*7)! , .*) ,! -&'! *\$<.')'!
 *) , *! \$0! *7)! &%+! 724\$*7), , ,! \$0! &\$!
 ' .00)#&1) B3 R7)! !-:)#-/) !4\$+*%\$&+):+)!
 -&'! 4-4*7! , I), !=)#) !1\$3 4-#)'! ()&!
 7)! 1%,)# ,! =.*7! LMS\ L! *\$!')*)#3 &)! 0!
 7),)!)&: #3 &3)&+! :-#-(-+), ! 3 -2! ()!
 #) 0+1*)' !&!*7) 1%,*)# &/ 4-**) #&3 &-+29
 *7)! , -3 4+), !=)#)! 4\$ \$+)'! =.*7 &!)-17!
 1%,*)# 9-&'! *) , !0\$#! ,)<(-,)'! ' , 4)# , -+!
 =)#)! #)4)-*)'! &! *7)! , -3)! =-2! -,!
 ') , 1#.()'!)-#.) #3

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%+\$&! 508!*7)! *7#) <+**) #1\$') ,!
 #) 0)! *\$! , -3 4+&/!, .*) , 9,))! >./%#) !H! -&'!
 R-(-) H3 R7)! !&%3 ()#! \$0! -+)+ , 9-:)#-/) '!
 \$:)#! -+!<\$1.9#-&/)'! 0#3 ID<V!&! 508!*7! V3!
 &!, .*) , I] 8R96 ^ R! -&' WK^ 5J#.: -*)! -+)+ , !!

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

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

A - number of alleles

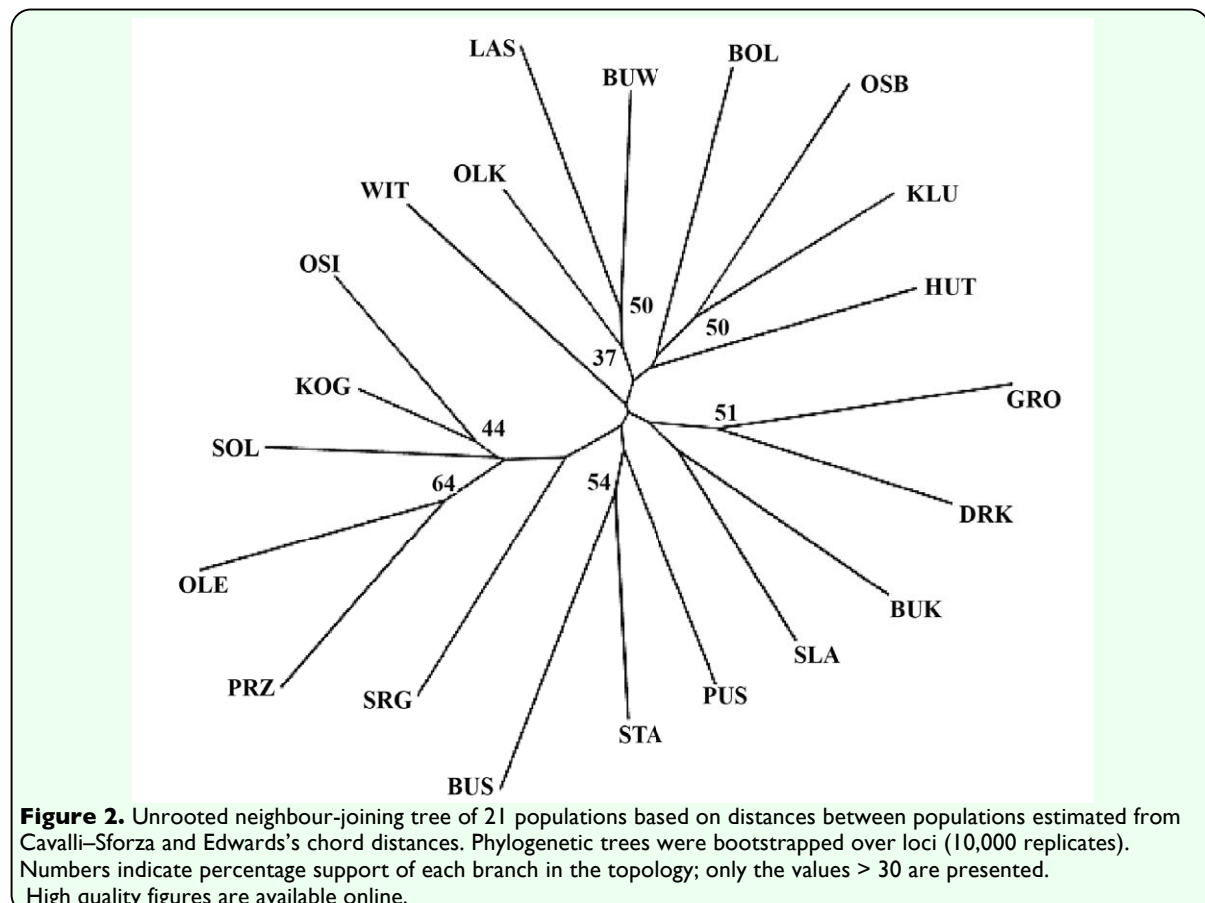
He, Ho - expected and observed heterozygosity.

=) #) !0\$%&' !-*) -17!\$1%,9) ;1) 4*!J\$ (Hb9
 -&' !/)&) # -+2 \$11%##) ' !-*\$= 0#) C%)&1.) ,5
 M%3 () #, ! \$0! -+) , ! -&' ! \$ (,) #:) ' ! -&' !
 %& (, -) ' ! ; 4) 1*) ' ! 7) *) # \$ I2 / \$, * 2 ! : -&) , !
 -#) ! / :) & ! ,) 4 -# -*) & 2 ! 0\$# !) -17 ! , -3 4 +& / !
 , *) ! -&' ! \$1% , ! & ! R - (+) G5 Y) 1 -% ,) ! * 7) !
 & % 3 () # ! \$0 ! \$1 ! % ,) ' ! & ! * 7 . , ! , * % ' 2 ! = - , !
 , 3 -+9 -&' ! , -3 4 +) ! , I) ! 0# \$ 3 !) -17 ! \$1 - * \$ & !
 = - , ! + 3 . *) ' 9 , \$ 3) ! 1 -% * \$ & ! = - , ! &) 1) , , -# 2 !
 & ! * 7) ! & *) # 4 #) * - * \$ & ! \$0 ! * 7) ! #) , % + , 5
 R7) #) 0\$#) 93 % + 4) ! -44 # \$ -17) , =) #) % ,) ' !
 * \$! 1 \$ & 0 # 3 ! * 7) ! # \$ (% , * &) , , ! \$0 ! * 7) ! 3 - & !
 0 & ' & / , 5 !
 !

> \$ # ! * 7) ! & N - /) ! ' . ,) C % . + (# % 3 ! *) , * 9 \$ & + 2 D !
 4 - # , ! \$0 ! \$1 ! \$ % * ! \$0 ! GHE ! 4 - # , ! / - :) ! - !
 , / & . 01 - & * 4 < : - &) ! - * ! * 7) ! 4 + 0 EEEHH :) :) H
 O & / +) < \$1% , ! *) , * , ! 0\$# ! ') : - * \$ & , ! 0# \$ 3 !
 6 - # ' 2 <]) & () # / !) C % . + (# % 3 ! #) :) - +) ' !
 , / & . 01 - & * ! ') 4 - # * #) ! ? - * ! 4 + 0 EEEHVB ! & ! C !
 \$ % * \$ 0HEV ! - & - + 2 ,) , AG 1 - ,) , 0\$# ! \$1% , J \$ (b !
 - &' ! Z ! 0\$# ! \$1% , ! J \$ (V5 6 - # ' 2 <]) & () # / !
 ') : - * \$ & , ! =) #) ! & \$ * ! #) , # 1 *) ' ! * \$!
 4 - # * 1% + # ! , -3 4 + & / ! , *) , 5 & ! - + ! c ! 1 - ,) , 9
 * 7) ! \$ (,) #:) ' ! 7) *) # \$ I2 / \$, * 2 ! = - , ! \$ =) # !
 * 7 - & !) ; 4) 1*) ' 9 = 7 17 ! = - , ! 4 # \$ (- (+ 2 ! & \$ *

1 -% ,) ' ! (2 ! & % + ! - +) + , ! () 1 -% ,) ! & \$! & % + !
 7 \$ 3 \$ I2 / \$ *) ! /) & \$ * 2 4) , ! =) #) ! \$ (,) #:) ' 5
 R7) #) ! = - , ! - ! ' . 00) #) & 1) ! & ! /) & \$ * 2 4) !
 ' . , # . (% * \$ & ! () * =)) & ! * 7) ! ,) ;) , 9) , 4) 1 - + 2 !
 & ! * 7) ! 3 \$, * ! : - # . - (+) ! \$1% , 9 J \$ (V9 = 7) #) !
 \$ (,) #:) ' ! 7) *) # \$ I2 / \$, * 2 ! + :) + , ! =) #) !
 /) &) # - + 2 ! \$ =) # ! & ! 3 - +) , ! * 7 - & ! & ! 0) 3 - +) , !
 ? ' - * ! & \$ * ! , 7 \$ = & B5 Q) : - * \$ & ! 0# \$ 3 ! 6 - # ' 2 <
]) & () # / !) C % . + (# % 3 ! 3 - 2 ! & ' 1 - *) !
 , / & . 01 - & * ! 3 3 . / # - * \$ & 9 ' # . 0 * 9 ,) + 1 * \$ & !
 - &' d \$ # & \$ & < # - &' \$ 3 3 - * & / 5 !
 !

R7) ! - & - + 2 , , ! \$0 ! 3 \$ + 1% + # ! : - # . - & 1) !
 ?LP S \ LB ! #) :) - +) ' ! , * - , * 1 - + 2 ! , / & . 01 - & * !
 /) &) * 1 ! , * % 1 * % # & / ! - 3 \$ & / ! * 7) ! , - 3 4 + & / !
 , *) , A /) &) * 1 ! : - # . - * \$ & ! = . * 7 & ! , - 3 4 + & / !
 , *) , ! - 3 \$ % & *) ' ! * \$! FD5j 9 = 7) #) - , !
 : - # . - * \$ & ! - 3 \$ & / ! * 7) ! , - 3 4 + & / ! , *) , ! = - , !
 Z5j ! ? \ = * 7 & ! p ! H5bEach9 ' 0 . * 7 & ! p ! VF a9
 \ - 3 \$ & / p E5HEHH9 ' 0 3 \$ & / p GE9 > p D5HGa94 !
 o EEEHH5K \$ 1% , ! (2 ! \$1% , LP 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 \$ % & *) ' ! * \$ GHj 5K \$ 1 . J \$ (H9J \$ (b9 - &' !



U\$ (Hb! -+, \$! #) 0+ 1*) ' ! , ./ & .01- &*!
' .00) #) &* .- *.\$ & 9 (%*! \$! -! , 3 -+) #!) ; *) &* !? G 9
G 5! -&' ! G 5j 9 #) , 4) 1* .:) -2 B J \$ 4% + *.\$ &!
4- .# = .,) !) , * 3 -*) , ! \$ 0! 6< +=) #) !+ , , !* 7- &!
I) # \$! & ! H G ! 1- ,) , 9 = 7 17 ! =) #) ! ,) *! \$! E 5 5
R 7) 3) -& 4- .# = .,) ! : -&) , ! \$ # ! -+ ! , -3 4+ & /!
, *) , ! : -# .) ' ! () * =)) & E 5 G ! -&' E 5 H 5 !
!

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) ! Y S R R K h M h @ W ! 4 # \$ / # - 3 ! = - , !
,) ' ! ? @ \$ # & %) * ! -&' ! K % N - # * ! H F F Z B Y - ,) ' !
\$ & ! * 7) ! * = \$ < 47 - ,) ! 3 \$ ') + 9 & \$! 4 \$ 4% + *.\$ & !
) ; 7 . (. *) ' ! , ./ & .01- &* ! 7) *) # \$ I 2 / \$, * 2 !
) ; 1) , , ! \$ # ! ') 0 1 .) & 12 9 & ' 1 - * . :) ! \$ 0 ! # 1) & * !
(\$ * +) &) 1 N , ! ? * = \$ < - +) ' !] . 1 \$; \$ & ! * , * ! # % & !
0 \$ # !) - 17 ! , -3 4+ & / ! , *) ! ,) 4 - # - *) - 2 9 - + ! 4 + q !
E 5 E V B 5 !
!

R 7) ! 4 \$ 4% + *.\$ & ! 4 7) & \$ / # - 3 ! & 0) # #) ' ! 0 # \$ 3 !
Q @ h ! ' ., * - & 1) ! . + & , * # - *) ' ! :) # 2 ! =) - N !
4 \$ 4% + *.\$ & ! / # \$ % 4 & / ! ? > . / % #) ! G B 5 R 7) !
) - , *) # & 3 \$, * ! , *) , ! ? U f h 9 S K h 9 W S " 9 - &' !
S O 8 B ! - #) ! 1 & , *) #) ' ! * \$ /) * 7) # 9 - &' ! * = \$!
&) . / 7 (\$ # & / ! 7) - : . 2 ! 4 \$ + & *) ' ! , *) , 9 O R L !
-&' Y ^ O 9 0 \$ # 3 ! - & \$ * 7) # ! / # \$ % 4 9 = . * 7 ! - * +) - , * !

M E j ! (\$ \$ * , * # - 4 ! , % 4 4 \$ # * 5 R 7) ! = - 2 ! * 7) !
\$ * 7) # ! , -3 4+ & / ! , *) , ! *) & ') ' ! * \$! 1 & , *) # !
,)) 3) ' ! * \$! () ! & ') 4) & ') & * ! \$ 0 ! * 7) # !
) / \$ / # - 4 7 1 - + ! \$ # . / & 5 6 \$ =) :) # 9 (\$ \$ * , * # - 4 !
: - &) , ! # - & / & / ! 0 # \$ 3 ! Z ! * \$! Z b j ! , % / /) , * ! - !
+ \$ = ! #) + - (. + * 2 ! \$ 0 ! * 7) ! \$ (,) # :) ' ! 1 & , *) # & / !
4 - *) # & 5
!

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

R 7) #) 0 \$ #) 9 =) - N ! /) &) * 1 ! ' .00) #) & * . - *.\$ & ! \$ 0 !
* 7) ! ! + % , % . / % 0 * . (" 1 " * & ! 4 \$ 4% + *.\$ & , !
) , % + , ! 0 # \$ 3 ! - ! 7 . / 7 ! +) :) + ! \$ 0 ! /) &) ! 0 \$ = !
() * =)) & ! * 7) ! , -3 4+ & / ! , *) , 5 6 . / 7) , * +) :) + , !
\$ 0 ! 3 3 . / # - *.\$ & ! #) + * . :) ! * \$! ' # . 0 * ! =) #) !
& 0) # #) ' ! & U U f 9 S K h 9 O U " 9 O S K 9 Y ^ W 9 Y S K 9
-&' W K ^ = . * 7 ! 3 3 . / # - *.\$ & ! # - *) > # - & / & / !
0 # \$ 3 H H ! * \$ D E G ! & ' . : . ' % - + , 4) # ! /) &) # - *.\$ & !

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

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

!

F - probability that two genes share a common ancestor within a population

M - immigration rate obtained from F (Ciofi et al. 1999)

Shown: mean ± standard error

!R-(+)!DEB 83 3 ./#*.\$&! :-%) , !-(\$:)!H!
 =)#)!Q\$%&'!&!-+!\$*7)!# , .*) , 9) ; 1) 4*!7)!
 =) , *)#&3 \$, *! , .*)! OKL9 = 7)!#)! > + = - , !
 E5aEZD 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 .) , 90 ; -*.\$&!
 &' 1) , ! \$:) #! -+! +\$1. ! =)#)! 1-+1%+*) ' !
 ,) 4-#-*) +2! Q\$#! 0) 3 -+) , ! ? . +p! HZGB! -&' !
 3 -+) , !? . +p! HbaBR7) !6<+:-%) , !\$ (* -&) ' !
 =)#)! E5cG! Q\$#! 0) 3 -+) , ! -&' ! E5ZZ! Q\$#!
 3 -+) , 5L+*7\$%/7 3 -+) , !-44) -#) ' !\$*! () H , , !
 /) &) *1-+2! ' .00) #) &* - *) ' ! () * =)) &!
 4\$4%+*.\$& , !7-& 0) 3 -+) , 9' .00) #) &1) !& 6<!
 :-%) , ! () * =)) &! *7)! ,) ;) , ! = - , ! &\$*!
 , ./&.01-&*!74) #3 %*! , .) ' 9 ,)) !724\$*7) ,) , !
 &!7)!&#*\$' %1*.\$&B R7) !1\$3 4-# , \$&!\$0!
 1-+1%+*) ' !6<+&' 1) , !/-:) !-! , ./&.01-&*!
 ' .00) #) &1) ! () * =)) &! ,) ;) , ! ?4) #3 %*-\$&!
 *) , *9 4! p! E5bEB9 = .7! 3 -+) , ! , 7\$ = &/!
 7./7) #7\$3 \$I2/\$, *2 H) :) + , !E5HDZ! -/-& , *!
 E5Eva! Q\$#! 0) 3 -+) , BIL+ , \$9*7) !- , , ./&3) &*!
 *) , *! , 7\$ =) ' !7-*!3) -&!- , , ./&3) &*! &') ; !
 ?7 ?9B! = - , !\$ = ! Q\$#! 3 -+) , ! ?E5aVB! -&' !
 7./7! Q\$#! 0) 3 -+) , ! ?E5VEB9 -&' ! *7)!
 ' .00) #) &1) ! () * =)) &! *7)! 3 !-*.\$&*) , *9 4+ p!
 E5bab9-+!) , * , \$&) <!

= - , ! , ./&.01-&*! ?4) #3 %*-\$&*) , *9 4+ p!
 E5EDZB L *! *7) ! , -3) ! *3) 9 *7) ! : -#-&1) !
 -3 \$&/!&' . : .'%-+ , !&!- , , ./&3) &*! &' 1) , !
 ?3?9B! = - , !\$ =)#)! Q\$#! 0) 3 -+) , ! ?b5FEB! *7-&!
 Q\$#! 3 -+) , ! ?Z5DZB9 (%*! *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!
 E5HC94 p E5EEFB! -&' &) /-* :) ! Q\$#! HE5! \$*!
 GH5! N3 ! ?9+ p! < ! E5Ga9! + p! E5EGH9 > ./5DB9
 R7% , 9/) &) *1! , 3 .+ #* .) , !-3 \$&/! , -3 4+&/!
 , .*) , !-44) -#! \$*! /) &) # -+2! ') 1#) - ,) ! = .7!
 &1#) - , &/! /) \$ / # -47 1-+! ' , *-&1) 5K\$1% , <
 (2<\$1% , !*) , * , ! , 7\$ =) ' !7-*! ' , # . (%*.\$&!\$0!
 /) &) *1! : -#-*.\$&! & ! +\$1% , ! J\$ (V! = - , !
 #) , 4\$& , . (+) Q\$#!7) \$ (,) # :) ' #) +*.\$& , 7 45!
 !
 0.3 .+ #29 , ./&.01-&*! , \$+*.\$&! (2! ' , *-&1) !
 = - , ! , 7\$ = & ! = 7) & ! 4-# = ,) ! 6<+:-%) , ! -&' !
 +\$ / < # -& , Q\$#3) ' ! /) \$ / # -47 1! ' , *-&1) =)#)! !

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

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

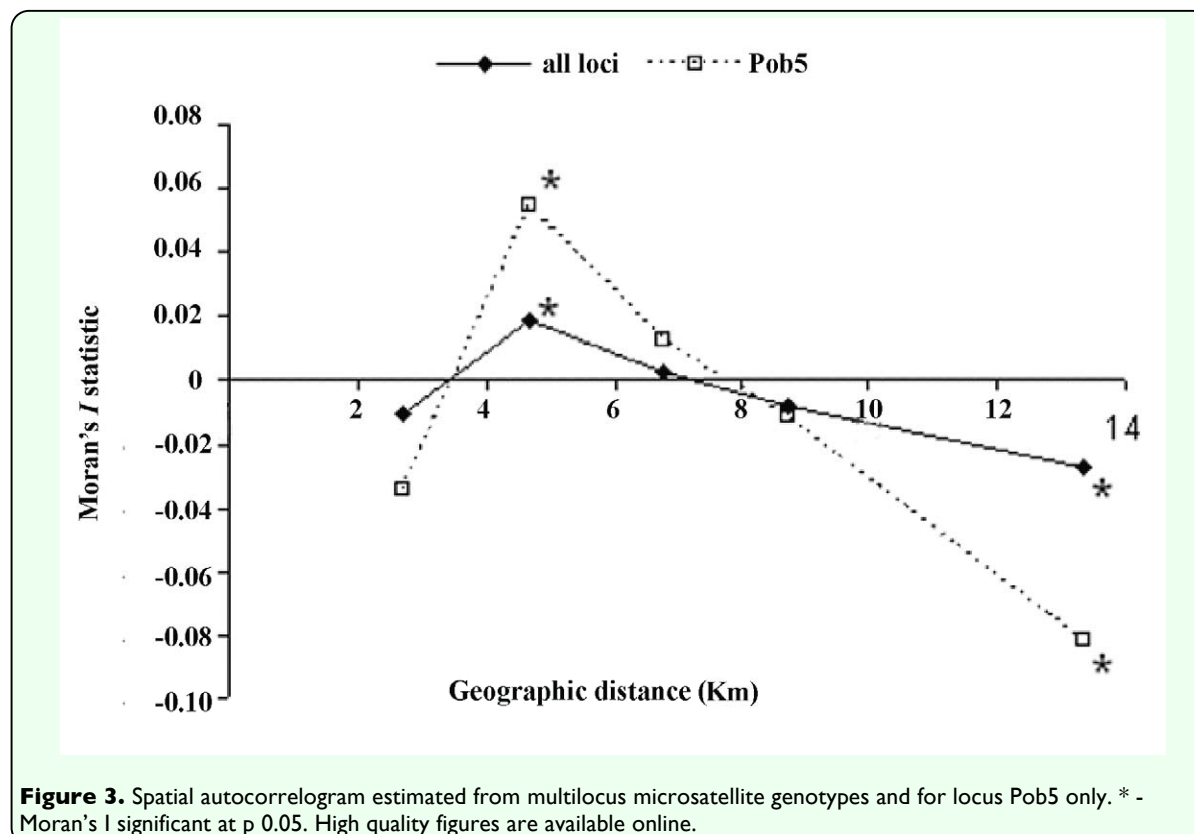
1\$##)+*)'%,&/-P-&*)+*)*,*?SpE5HV94+p!
p!E5HEB5R7.,!#),%*!-+,\$!#)0)1*,!7./7!
3./#-*\$&!#-*)!,!(*)=))&!&)./7(\$#&/!
,-34+&/!,*) ,56\$=):)#9=7)&!'-*-!0\$#!
0)3-+),!-&'!3-+),!=)#! -&-2I)'!
,)4-#-*)-2!=.*7!-!P-&*)+*)*,*91\$##)+*.\$&!
(*)=))&!/) \$/#-47.1!-&'!/)&)*1!'.,*-&1)!
=-,!,./&.01-&*!0\$#13-+),!?\$!p!E5G94+p!
E5EGB!-&'!&./&.01-&*!0\$#10)3-+),!?\$!p!
E5EVH94pE5GEB5!

!
J-#*.-+P-&*)g*)*,*=-)#!%,)'!*\$!*,*!0\$#!
)00)1*,!\$07-(.*-*\$1\$&*3&-*\$&!) :)+,!=&'!
7-(.*-!*4-*\$17!,I)!\$&'.,*#.(%*\$&!\$0!
)&)*1!'.:)#,.*29=7.+)!1\$&*#\$\$+&/!0\$#!
4\$*)&*.-+))1*,!\$0!,4-*.+!-%*\$1\$##)+*.\$&5
M\$!,./&.01-&*!-,,\$1-*\$&,!=)#!0\$%&'!
(*)=))&!/)&)*1!' .00)#&*.-*\$&!-&'!
4\$+&*\$&!\$:)#!-+!&' .:.'%-+9-,!=)++-!,
0\$#10)3-+),!-&'!3-+),!,)4-#-*)-2!R-(+)!
bB5M)/-*.:)!1\$##)+*.\$&!(*)=))&!) :)+,!\$0!
)&)*1!' .00)#&*.-*\$&!-&'!7-(.*-!*4-*\$17!
,I)!?\$!p!E5HVD94pE5EGCB!=-,!\$(,)#:)'!
&14-#*.-+P-&*)+*)*,*!1-1%+*)'!\$:)#!-+!
,-34+),56\$=):)#9=7)&!-&-2,)!=)#!
4)#0\$3)'!0\$#!*=\$!,);),!,)4-#-*)-29
)&)*1!' .:)#,.*2\$00)3-+),=-,)#+*)'!*\$!
0\$#),*4-*\$17!,I)!?\$!p!E5G94pE5EGB!

=7)#!-,!0\$#13-+),!*7.,!#)+*.\$&,7.4!=-,!
&./&.01-&*!?\$!p!E5HV94pE5DaB!R-(+)!
bB5

Population clustering analyses

R7)!Y-2),-&!-&-2,.,!%,&/!ORU^@R^Uh!
?J#.*17-#!'!)*!-5GEEB!&'1-*)'!*\$)!
4#),)&1)!\$0!G!3-&!1%,*)#,&!*\$)!*\$*-+!
4\$4%+*.\$&5R7)!7./7),*!:-&!)!0\$#!A@9*7)!
#-*)\$017-&/)!&!*\$)!\$5/4#\$(-(.+*2\$0!*\$7)!
'-*-!(*)=))&! ,%11),.:)!4\$*)&*.-+!
&%3()#,\$0!1%,*)#,!h:-&&\$!)!-5GEEVB9
=-,!\$(*-&)'!0\$#!@+p!G5h,*3-*)'!\$5/
4#\$(-(.+*2\$0!*\$7)!'-*-=-,7./7)#%&')#0+
p!G!*7-&!%&')#!@!p!H!?\$DaZa!-&'!DcFH9
#),4)1*.:)-2B9*7)#)0\$#!*7)!*=\$1%,*)#!
3\$')+=-,!3\$#!+N)-2!*7-&!*\$7)!,&/+)<
1%,*)#!3\$')-56\$=):)#9*7)!#):)-+)'!
1%,*)#&/!4-**)#&!=-,!=-)-N9)#0)1*&/!
,3-+!/)&)*1!' .00)#&*.-*\$&!-3\$&/!*\$7)!
,-34+&/!,*) ,56./7!4#\$4\$#*\$&,!\$0!
-'3.;)'!&' .:.'%-+)=)#)!\$(,)#:)'!'-*!-+!
,*) ,!=.*7!-,,./&)'!3)3()#7.4!,)+\$3!
)1)'&/!cEj50):)#-+!,*) ,!,7\$=)'!
-44#\$;3-*)-2!)C%-+!4#\$4\$#*\$&,!\$0!
&' .:.'%-+!-,,./&)'!*\$!' .00)#&*1%,*)#9
-&'!*\$7)2! =)#!*7%,!1+,,.0.)'!-!,
1%&1%,*)#)'5R7)#),%*,*=-)#!



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

!
R7)!/)&)*1!:-#-*\$&9);4#),,)'!-,!*)!
3)-&!-+)+1!#17&),,-&'!/)&)'! :.)#,*2!
=-, ! ,./&.01-&*2! -4\$=)#! ?4+ B+ EEEEb9
4)#3 %*-\$&*) ,*,B!&!*)!) -,*)#&!1-*,*)#!
?3)-&!-+)+1!#17&),,+p!D5F!-&'!/)&)!
' :.)#,*2+p!E5FB! *7-&! &! *)!=) ,*)#&!
1-*,*)#!?3)-&!-+)+1!#17&),,+p!b5F!-&'!
/)&)'! :.)#,*2+p!E5GB! ?R-(+)!VB!L*!*)!
, -3)! *3)93)-&\$ (,) #:)' !7)*)#\$I2/\$,*2!
=-, !&\$*! ,./&.01-&*2! ' .00)#&*! ()*=))&!
*)! *= \$! 1-*,*)#,! ?3)-&! \$ (,) #:)'!
7)*)#\$I2/\$,*2p E5D!-&' E5F94 p E5ZVB5
03 .+#+29 *)! +):)+! \$0! ' .00)#&*-\$&!
-3 \$&/! *)! , -3 4+&/! ,.)*,! = .7 &! *)!
1-*,*)#,! = -, !&\$*! ,./&.01-&*2! ' :.)#/) ' !
()*=))&!*)! !1-*,*)# ,9-+*7\$%/7!.*!*)&') ' !
\$!(! !7./7)#!&!)!) -,*)#&!1-*,*)#! ?6<+p!
E5d!-&' !E5G9#),4)1*.:)-294!p!E5CHB5
6\$=):) #9:-&),!\$0!69!=))#!' .,*&1*! ?4 p!
E5EEDB9 &' 1-*&/! ' ., ,3 .+#+.)*,! &!
& (#))' &/!+):)+! ()*=))&!*)! 1-*,*)# ,! ?6<+
p!<E5Z!-&' !E5GHB5] 7.+):)+! ,.)*,! &! *)!

=) ,*)#&!1-*,*)#!=))#!/)&)-#&+2! -4\$1-*)' !
1-\$,)#! *\$! *)! ,3)*)#! *7-&! *7\$,) ! ,.)*,!
0\$#3 &/!*)!) -,*)#& 1-*,*)#9*7)! ' .00)#&1)!
&!!

)! !3)-&!I &1!1\$&1)&#-*\$&,!&!*)!) , \$.!
()*=))&!*)! !1-*,*)# ,!= -, !&\$*! ,*-*,*1-+2!
,./&.01-&*! ?LMS\L9 6! p! E5V9 4CWE! p!
E5ZGb5R7) *) ,*0\$#!' ., ,3 .+#+.)*,! !&B)-&!
4-*7! , I)! -+,\$! /-:)! -! &\$&<,./&.01-&*!
#) ,%*! ?LMS\L96 p H5F94CWE! p E5GEB5
!

R7)! , -3 4+), !0\$3 !' .00)#&*! ,.)*,! =))#!
4\$5+)' !*\$/) *)#!(2!-, ,./&3)&*!*\$!/)&)*1!
1-*,*)# ,!-&' !#)<-&-2I)' !0\$#!,./&-*#),!\$0!
,)<(-,)' !' .,4)#,-5R7),)*) ,*,#):)-+)'!
*)! , -3)!4-**) #&9&-3)+29*7-*!3 -+),!-#)!
)! B \$#)! ' .,4)#, :.)! ,);9- ,!-#+)#) ,*, \$&!
%&4\$5+)' ! , -3 4+), 9 =7)&! GH! , -3 4+&/!
,.)*,! =))#! *#)-*)' ! -, ! ,)4-#-*)!
4\$4%+*\$&,5 R7)! 4<:-&),! =))#!) .*)#!
7./7) #5\$#!*)! , -3)!0\$#!-+50!*)! *) ,*,! ?6<+
4!p!E5cVV[! 69A4!p!E5GFV[+7 ?9A4!p!
E5cVV[! 3?9A4!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\$5:.)' ! ,%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, AR	3.49	4.79	< 0.001
Observed heterozygosity, <i>H</i> _o	0.53	0.49	0.265
Gene diversity, <i>H</i> _S	0.49	0.62	< 0.001
Inbreeding coefficient, <i>F</i> _{IS}	-0.06	0.21	< 0.001
Genetic distance between sites, <i>F</i> _{ST}	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) #J K\$ = !
 +:) +, ! \$0! /) &) *1! 4\$4%+*.\$&! , *#%1*%#&/!
 =) #) !) ; 4) 1*) ' ! (- ,) ' ! \$&! *7) ! #) +*.:) -2!
 7./7! 3 \$ (.+*2! \$0! 3 -1#4\$*) # \$ % , ! / # \$ % & ' !
 ()) *4) , ! 7R7.) +) ! HFaaB S&-2! Z5aj ! \$0! *7) !
 \$-+ /) &) *1! :-#.-*.\$& = - , !!
 \$ (,) # :) ' ! () * =)) & ! *7) ! , -3 4+&/! , *) , !
 7LP 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 S Q G ! -&-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) #) & *.-*.\$&5 8! , 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!
 GEEaB 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 -') ! *! ' .001% *! *\$! - , ,) , !
 -&' ! & 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%+*.\$& , !
 7N) +) # ! -&' ! K-# / -') # ! GEEDB 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) ! 7E<D5Z N3 9> . / % #) GB!

Sex-biased dispersal

h : . ') & 1) ! = - , ! 0\$%&' ! 0\$#! ,) ; < , 4) 1.01!
 4-*) # & , ! \$0! 4\$4%+*.\$& /) &) *1! , *#%1*%#) 5
 L +) +) 0#) C%) & 1.) , ! \$ (,) # :) ' ! & 3 -+) , ! =) #) !
 3 \$ #) ! , 3 .+ # ! -3 \$ & / ! , -3 4+&/! , *) , ! *7-&!
 -+) +) 0#) C%) & 1.) , ! & ! 0) 3 -+) , 58 , \$ + *.\$&< (2<
 ' . , *-&1) = - , ! : . ') & *0\$# 3 -+) , 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) 3 ./#-*.\$& ! :) & * , 1-&-& \$ * ! () # # +) ' !
 \$ % * ! 0\$#! 0) 3 -+) , 9 - , ! , %17! # -#) 3 ./#-* , ! -#) !
 %&+N) -2! *\$! () ! , -3 4+) ' ! 0#3 ! 4\$4%+*.\$& , 5
] 7.+) 0) 3 -+) , ! -44) -#* \$! () ! *7) ! 47 . \$ 4-# 1!
 ,) ; 93 -+) , ! ,) 3 ! *\$! ' . , 4) # ,) 3 \$ #) ! \$0%) & !-*!
 *7) ! , 1-+) ! #) 4#) ,) & *) ' ! (2! \$ % # ! , % ' 29
 4#) , %3 - (-2! ,) -#17 & / ! 0\$#! 0) 3 -+) , ! ' % # & / !
 7) ! #) 4# \$ ' %1.:) ! 4) # \$ ' ! & !) -#2! , 4# & / !
 7Y # % & , * & / ! HFCHB P -+) , ! -#) ! -+ , \$! , 3 -+) # !

-&'!+./7*)#9=7.17!3-2!0-1.+*-*)!*7).#!
'.,4)#,-+!(20+./7*!P-+&GEEDB!
!
Q.,4)#,-+!3\$, *2!(2!\$&!),);!3-2!&\$*!(!
,%001.)&*!*\$!0%+2!7\$3\$/\$)&.,)!-+)+!
0#)C%)&1.),!-3\$&/!,%(4\$4%+*.\$&,9,\$!
,3-+!'.00)#&1),!&!-+)+!0#)C%)&1.),!
(*)=&)*7)!;,);!1-&!,*+!4#):-+!-,!
\$(,)#:'!&!*7)!4#),&*,%'2!?"\$%'*)*!&
-HGEGBR7-!3-+)!-&'!0)3-+)!()*)+,!
3-2!&\$*!'.4+2!*7)!,-3)!'.4)#,-+!
-(.+*),!7-,!34+1-*\$&,!0\$#!0%*#)!
#),-#17!*7-!=-,!&)/+1*)'!&!4#):\$%,!
,%'.),!\$&!1-#(.!.,4)1.),5R\$!\$%#!
N&\$=+)' /)9*7.,!,,*7)0#,*!,%17#)1\$#!0\$#!
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(\$#&/!
,-34+&/!,*),!*7-&!(*)=&)&13\$#!'.,*-&*!
,*),56\$=):)9*7.,!-%*\$1\$##)+*.\$&!=,!
,*-,*1-+2!,./&.01-&*!\$&+2!0\$#13-+),!-&'!
&\$*!0\$#)0)3-+),50./&.01-&*!.,\$+*.\$&<(2<
'.,*-&1)!')*)1*)'!0\$#13-+),!&'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-+),5P\$#!
'.,4)#,.)!3-+),!&)*!*\$!7\$3\$/\$)&.,)!*7)!
)&)*1!,*%1%#)\$0!4\$4%+*.\$&,9#)
/-#'+),504-!17!,I)9=7.+4#),%3-(-2!
3\$#!,)'&*-#2!0)3-+),!*)&'!*\$!
'00)#&*-*!)3\$#!-3\$&/!, -34+&/!
+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%#)\$0!&!&-*%#-+!
1\$&'*\$&,!,!,.001%*!\$!')3\$&, *#-*)! ?\ -&!
Q)#! %00)!*!-5GEED[P%+)#)!*!-5GEEaB!
h-#+)#!#),-#17!\$&!! ,%,%,./%0*.("1"*&+
,7\$=)'! *7-! -&3-+!,1\$+1*)'!0\$3!
4\$+&*)'!-#)-,!7-:)!#)'%1)'!0)1%&'2!
?K-/.,I)!*!-5GEEGB\$*+)-&1)!*\$!
-''*\$&-+!,*#),,\$#!?0*\$&!)!*!-5GEEHB9
-&'!-+*)#)'!&I23)!-1*.:2!P./%+!)!-5
GEEH[0*\$&!)!-5GEEGB!&!\$34-#.,\$&!\$!
(*)+,!+:&/!&!-!&\$&<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#),&*)'.*)#!4)#3-&)*!
+1-+!4\$4%+*.\$&,!\$#!#)1)&*!33./#-&*,5
R7%,9*!.,!4\$,,.(+)!*7-!+1N!\$0! /)&)*1!
'00)#&1),!(!*)=&)&!4\$4%+*.\$&,!0\$3!
1\$&*-3&-*)'!-&'1+1-&!,*),!3-2!,34-2!
#),%*!0\$3!&*)&,.:)#)1\$&.,-*.\$&!\$0!
4\$+&*)'!,*,),!-0*)#!*7)!+):)+!\$0!
1\$&*-3&-&*,!&0%!'!1#)-,)'!%#&/!*7)!
+,*!=\$!')1-'),50./&.01-&*! /)&!)0\$=!
(*)=&)&!%&4\$+&*)'!-&'!4\$+&*)'!-#)-,!,!
-+,\$!+N)-2!*\$!34-#!'):\$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#3\$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!- /)&) *11# ,*) #!-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 &3) & *-+!
 1\$##) +*.\$& , !-&-2,) , 5
 !
 8&*) #) , * & /+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 -+ , 91-& !
 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) *) # \$ 12 / \$ *) !
 ') 01.*! -&' ! *\$! () ! + , , ! /)&) *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.) X
 P -#2-t , N9 L&&-! J uN.) = 1I9 P -#1& !
] \$X = \$ ' I .19-&' 1J \$*#! f2/3 %&*! 0\$#! *7) #!
 & : -#- (+) 7) +4 ! & *7) 0.) + ' !-&' !- (\$#-*\$#25
 R7-&N , ! *\$! 07 & \$! P - , 7 & \$! 0\$#!
) & 1\$#- /) 3) & *! -&' ! , %44\$#*! & ! *7) ! 0&-+!
 , *- /) , \$0!*7) = \$ #N5R7) !-&*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 8& , *.*%*) ! \$0! h& : #3 &3) & *-+!
 01.) &1) , 5

References

T
 Y) #&1N; W9\ -&!" \$, %3 5 9K-X%&) , ,) !
 P T9>\$# () , P U5GEEZ50) ; ! (- ,) , ! & !
 ' ., 4) #, -+!-&' ! 47 . \$4-*#2A8& , /7* , 0#3 \$!-!
 3) *-<-&-2, ., ! (- ,) ' \$& 1-4*%#) <3 -#N<
 #) 1-4*%#) ! , *% ' .) , \$0!-3 ,) +0+ , 5F 'G%&!
 HHD?DBWDF</ba5
 Y# \$%-*@90) &&) ' \$* > 9L% ' \$*U9K) (- \$., U9
 U- , 4# , 1R5GEED5> &) < , 1-+) /)&) *1!

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

Y#%&,*&/LP 65HFCH5Q.,*#.(%*.\$&!
 4-**) #&,9+0)<121+) !-&' 47)&\$-\$/2\$0!
 !"#%&'(')*&#, %./%0*.("1"*&5?@5?@5
 @-#(.'-)B!-&' !!)'%.")*&H#(%\$*&"#-:5
 ?@5?@5?@5-472+&.'-)BU#")#\$1.I&#*\$.1+
 %5L%-%/:DH?GEAbHc<bVG5

Y%**) #0.)+ 19K%0P K9Y-&), P 9h2#) P Q5
 HFFV5@-#(.' !())*) 1\$3 3 %&.*), !-,!
 &' 1-*\$#, \$01\$&,) #: -*.\$& 4\$*)&*-+!&!
 %4+&' 1\$#), *,56%\$#&"H(%-%/:4.I+
 > 1.1/#7 #."bF?H<GAZD<a5

@-##\$+DJ96)&' #2 LJ9U) I& 1NQM9>\$;!
 @] 5GEEa5h: \$%*.\$& \$&! 1\$-\$/ 1-+*3)<
 ,1-+), 56*.("% .1-H(%-%/:GH?DEADca<DFD5

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

@7-4%., P J9h, *\$%4 L5GEEa5
 P 1#\$, -*) +*) &%+!-+) , !-&' !), *3 -*.\$&!
 \$04\$4+*.\$&!' .00)#&*-.*.\$&5> % #(*-1\$+
 M %-%/:4.IH3%*"% .Gb?DEAZGH<ZDH5

@.\$0.19Y)-%3 \$&*P L90= &/+&' BU9
 Y#%0\$# ' P] 5HFFF5")&)*1!' .:)#/) &1) !
 -&' %&.* , 1\$#1\$&,) #: -*.\$&!& *7) W\$3 \$' \$'
 ' #-/\$& N1\$1.*&G%7 %I%#.&5!\$% (#I'./&+
 %5") #0%:1-< ('#':#5P%.I%.<#*\$#&M!
 ZZ?HbDVbAGGZF<GGab5

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

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

Q),)&')#W903 -+h9" -(+3 3) h9
 \)# '21NUT5GEEV5U%#-+&#(-&!/#-' .)&*, !
 -&' *7) 4\$4+*.\$&!/)&)*1!, *#1*%) \$0!
 = \$ \$' +&' !/#\$%&' !())*) , 52%."% .+
 Q#.#"'(&Z?HBVH<ZG5

Q),)&')#W9\)# '21NUT5GEEH5")\$/-#47 1!
 ,1-+&/!-&' !/)&)*1!' .00)#&*-.*.\$&!& *\$!
 7./7-2B \$ (.+) h%\$4)-&!, -+3 -#7!
 ()*) , 5M#-/1. 1\$*\$.1-#5L%-%/: HDH?HBA
 DH<bG5

h:-&&\$!" 9U)/&-%*109" \$%') *15GEEV5
 Q)*) 1*&/ *7) &%3 ()#\$01#&,*)# , \$0!
 &' .:.' %+, #, &/ *7) !, \$0*=-#) !
 ORU^@R^UhaL!, 3 %+*.\$&!, %' 25
 > % #(*-1\$H(%-%/: Hb?cBAGZHH<GZGE5

h;1\$00.) #K903 \$%,) Uh9L %-**\$ TP 5HFFG5
 L&-2, ., \$0B \$+) 1%+#!:-#-&1) !&0)##)' !
 0#3 B) *#1!' ., *-&1) , -3 \$&/QML!
 7-4\$*24) , K!-44+1-*. \$& *\$ 7%3 -&!
 3 .*\$17\$&' #-+QML#), *#1*.\$&' -*5
 Q#.#"'(&HDH?GEAbaf<bFH5

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

" -#&*Q9>\$#') Dh96)&' #2 LJ5GEEa5R7) !
 3 %*0-#.\$%, !00)1*, \$0!' .,4)#, -+!&' !/)&)!
 0\$= \$& 1\$&*) 3 4\$#-#2!-' -4*-*.\$&5
 6*.("% .1-H(%-%/: GH?DEAbDb<bDb5

" \$%') *15HFFV5>ORLR!:)# , \$& H5GAL!
 1\$3 4%*) #4#\$/#-3 *\$ 1!-1%+*) ><
 ,*-, *1, 51\$*\$.1-#5R #5I "' : bZ?ZBAbcV<
 bcZ5

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

" #)&= \$ \$' UT5HFCE5P -*&/!2,*) 3 ,9
 47.\$4-#2!-&' !' .,4)#, -+!&!(.#', !-&' !
 3 -3 3 -+5? . 7 1-M#) 13%*\$Gc?bBAHHbE<
 HHZG5

6-# '2 5T9\)N) 3 -&, w5GEEG50JL "hQ AL!
:) #, -*+) 1\$3 4%*) #4#\$/#-3 !*\$!-&-2,)!
,4-*.+!/) &)*1!, *%1*%#) !*!7) !&' :.' % -+!
\$#4\$4%+*.\$&4) :) +,5> % #(*-1\$H (%%/:+
J %"#&G?bBAZHc<ZGE5

6-# '2 5T9\)N) 3 -&, w5HFFF58,\$+*.\$&!(2!
'., *-&1) !&!-1\$&*%&%%, 4\$4%+*.\$&A
U) 1\$&1.+*.\$&!(*) =)&! ,4-*.+!
-%*\$1\$##) +*.\$&!-&-2,., !-&' 4\$4%+*.\$&!
)&)*1, B \$') +,5R \$#5I "': cD?GBAHbV<HVb5

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

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

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

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

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

W) +) #89K-#/.-') #0U5GEED5U) 1)&*!
7-(.*-*0#-/3) &*-*\$&1-%,)' ! (2B -X\$#!
#\$-' ,4) -', !*\$#) '%1*.\$&\$0!/) &) 0\$= !-&'!
+\$, , \$0!/) &)*1!:-#-(.+*2!&!/#\$%&'!
() *) ,5! \$% (#5I'./") #0%:1-<% ('#": #5+
P%.I%. *#\$#&M GaE?HVHDEAbHa<bGD5

W\$.: %+ P 5GEEG5L*) #&*-*.:) /7-#:) ,*&/!
3) *7\$' ,!-&' !(\$#) -+1-#-(.' !()) *) ,!
?0\$+) \$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+L,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?bBAbc<
bcF5!

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

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

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

K&' #5*7 06 9Y-&/,7\$*->5HFcZ5=) #+
21\$1, T1#&2%-%0"#51W#56#..%&(1.I 1+
1.I-4 #.7 1\$G;1 1\$"H;D1-&' &-:-&!
01.)&1) U#) , ,5

K&' #5*7 06 9Y-&/,7\$*->5HFcV5=) #+
21\$1, T1#&2%-%0"#51W#56#..%&(1.I 1+
1.I-4 #.7 1\$G;1 1\$"C5D1-&' &-:-&!
01.)&1) U#) , ,5

P -#N\$= RL90-,*) I-&-D5GEE5Q .,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!#1%, %-%/1ba?bADHH<DHF5

 P./%+U9y-,I1I21-U9L%/%,*2&.-NP9
] .4I)N!"9U\$I4z')NW9W-0)+L9] \$i\$,I2&!
 P5GEEb5L&*.\$;.'-*.:)'!')0)&1)!&I23),!
 &!(())*) ,0#3 1-B)*-+4\$+0*.\$&!/ #-'.)&*5
 M%-%/'1EM\$1"&131VF?VBAZbV<ZVb5

 P\$, ,3 -&@L9] -,)#UP5HFFF5")&)*1!
 ')*)1*.\$&\$0!);<(-,)'!'!.,4)#,-5
 >%#(*1\$H(%-%/:c?ZBAHEZD<HEZa5

 P%+)#KL69\ -&/#\$&, :) + 19a\$4-)#*15
 GEEa5")&)*1!, #1%#) \$0<*'-*&+*"#*+
 4\$4%+*.\$&, !&7)-:2B)*-+4\$+0*)'!-&'!
 &\$&4\$+0*)'!7-(.*-*,5>%#(*1\$H(%-%/:!
 HZ?GGEAbacGc<baDa5

 P e+)#1W9W-,17%(-L5HFcZ5Y.\$\$/1-+!
 ,./&.01-&1) \$0*7) !,)-, \$&-+!' , #. (%*.\$&\$0!
 -1*.: *2 \$0!! "#\$%&'"() *&%, %-%/0* . ("&!
 ?>B?@\$(+\$4*)#-9a-#-(.'-)B5&AY\$)#19
 K%0P K9P \$, , -N\$= ,N.Q9]) ()#>9)' .*\$#,5-
 21\$1, 1M##"#&U=)#\$?I10"1"%.&1.I+
 4:.17 '(&445HaD<HcH5" % ,*-: >.,17) #5!

 M) .P5HFac5h, *3 -*.\$&\$0!-:)#-/)!
 7)*)#\$I2/\$, .*2!-&'!/)&)*1!' ., *-&1) 0#3!
 -!,3 -+&%3 ()#\$0!&' .:.'%+ ,5Q#. #"'(&!
 cF?DBAVcD<VFE5

 M) ./)+1h5GEEG58, >,\$\$(,\$+*){!
 2%."% .Q#. #"'(&D?GBAHZa<HaD5

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

 M.)3)+| 19W\$1) Q29\)&&D9J)&): K9
 O*\$2-&\$: 8904)&1) 196 -#*)2Q9') S1-hP5
 GEEG58-#-(.'!())*)!-, ,3 (+/),!
 ?@\$(+\$4*)#-9a-#-(.'-)B!-1#\$, , %#(-&<
 #%-+/-#-')&*,AL&!&*)#&-*.\$&-+!
 1\$34-#., \$&5P1.I&(10#H(%-%/:Ha?VBA
 Dca<bEH5

J-/) UQP5HFFZ5R#)) \.)=AL&!
 -44+1-*.\$&!*\$!' .,4+24724\$/&)*1!#)) ,!
 \$&4) #,\$&-+1\$34%*) #,52%70*"#\$+
 ?00-/(1"%.&+.')#M%&('.#(&HG?bADVa<
 DVc5

 J)##&M9P -I-\$: \5GEE5K\$1-+!
 1\$34)*.*.\$&9&(#)' &/9-&'!\$7) !
):\$%*.\$&\$0!);<(-,)'!'!.,4)#,-5
 ?7#\$'(1.-1"*\$1-&"HVV?HBAHHZ<HGa5

 J#.*17-#' 1W90*)47)&, P9Q\$&&)+2U5
 GEE58&0)#&1) \$04\$4%+*.\$&!, #1%#) !
 %, &/B %*+.\$1%, !/)&\$*24)'!-*5Q#. #"'(&!
 HVVAFbV<FVF5

 J#%&\$(+)>9') P))%, R5GEEG58&0)##&/!
 ,);<(-,)'!'!.,4)#,-+0#3 4\$4%+*.\$&!
 /)&)*1!\$\$(+AL#):.)=5R#5#I'':c?DBA
 HZH<HZV5

 U-&.\$19M.)3)+| 1L5GEE583 4-1*, \$0!
);4)#3)&*-+7-(.*-*0#-/3)&*-*.\$&\$&!
 /#%&'!())*) , !?@\$(+\$4*)#-9a-#-(.'-)B!&!
 -!(\$#)-+ ,4#1) 0\$#) ,*5? . .1#&L%-%/'('4
 6#.. '('Da?DBAGEH<GHG5

 U-&.\$19M.)3)+| 15GEED5" #5%&'!())*) ,!
 ?@\$(+\$4*)#-9a-#-(.'-)B! ,!(.\$&'1-*\$#,5
 M%I3#\$&'':4.I0%."% .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%) @5GEEa5U724\$/&)/#-472\$0!-!
 7\$, <,4)1.01!&,)1"A")&)*1!, #1%#) \$0!
 90&":0%/\$10)*&+&h#54)'!\$) , &\$*#)0+1*!
 4-, *0#-/3)&*-*.\$&\$0!*, 7\$, *5M%-%/'(1+
 K\$*\$.1-65")#P'. .#1. <%(' #: FE?GBAGDF<
 GbZ5

 O17&).')#D9W%)00)#1P9U\$) , ,+.Q9
 h;1\$00.)#K5HFFa5?.\$#X*'. -B#\$;CJU?+
 &5Y1\$#5\$0%0*1"% .+/#. #"'(-11+

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

O3 \$%,) U h9K\$&/ 1090\$N-+UU5HFcZ5
 P %*4+) #) /#) ,, \$& !-&' 1\$##) +*.\$&!
);*)&, \$&, \$0*7) P -&*) +*) , *\$0B -*#.;!
 1\$##) ,4\$&')&1) 5<:&"#7 1"(L%-%/ :!
 DV?bBAZGa<ZDG5

O*\$&) Q 9I) 4, \$& U 9W#-3 -#I U 9K-, 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, \$& U 9K-, 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?HBAHEV<HHG5

O%&' , *#_3 K9W) +) #K97-4% ., -*P 5GEED5
 8& (#) ' ' &/ !-&' !,) ;< (.-,) ' !/) &) 0\$= !&!
 *7) !-&*5%\$7 '(1#8&#("15H3%-*"% . Na?aBA
 HVVG<HVZH5

R7.) +) 6 < 5HFaa521\$1, T M##" #&' . =) # '\$+
 H.3 \$%.7 #. "8J? <"*I :&. R1, "1" <# # ("%. +
 , :? I10 "1"% .&' . +!) :&%-%/ :&. I+
 M#) 13%*\$;D4#&/) #< \) #+ /5

R7\$3 -, 8Q 5GEE5Q .,4) #, -+!&' !
);* &1*.\$&!& 0#- /3)&*) ' !-&' ,1-4) ,5
 !\$(##I'. /&5%) #0%:1-<% ('#":&5P%. I%. +
 <#'\$&M GZa?HbDFBAHDF<HbV5

\-& Q) #!j % #00L] " 98, --N, 1L 9h#&, *&/ !" 9
 \-& D*#-+& M P 5GEED5J \$4%+*.\$&!
 , % (, *#%1%#) , !& *7) !, \$.+&:) #*) (#*) !
 F\$() #&#-1+('. ("19-, #) :) -+) ' ! (2!
 3 1#\$, -*) +*) !-&' Rh<L>KJ B -#N) #,5
 > % # (*1\$H (%-%/ : HG?ZBAHDbF<HDVF5

\-& 6 % J) & R6 J5HFcE5D4) 1.) , \$0!
 @-#- (.' -) !?@\$(+) \$4*) # -B!& = 7 17 *7) !
 \$11%##) &1) \$0!' .,4) #, -+! (2 0+ /7 *\$0!

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

\-& 5\$, *) #7\$%*896 %*17 &, \$& !] >9] .+ , !
 QJP 907 4+) 2 U5GEEb5P 8eUS<@6 h@WhUA
 O\$0*= -#) 0\$#!.') &* .02 &/ !-&' 1\$##) 1* &/!
 /) &\$*24 &/!) ##\$#, !& B 1#\$, -*) +*) !' -*5
 > % # (*1\$H (%-%/ :&J "%&b?DBAVD<V Dc5

: -& D17- 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# . #51 -&F?DBA
 HbD<Hba5

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

] 7.*) 7) -' L9L&') #, \$& DK9W%.: .+ WP 9
 U\$-17 TK9P -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