



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>

The BioOne Digital Library (<https://bioone.org/>) provides worldwide distribution for more than 580 journals and eBooks from BioOne's community of over 150 nonprofit societies, research institutions, and university presses in the biological, ecological, and environmental sciences. The BioOne Digital Library encompasses the flagship aggregation BioOne Complete (<https://bioone.org/subscribe>), the BioOne Complete Archive (<https://bioone.org/archive>), and the BioOne eBooks program offerings ESA eBook Collection (<https://bioone.org/esa-ebooks>) and CSIRO Publishing BioSelect Collection (<https://bioone.org/csiro-ebooks>)



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-#-(.'!())*)+),5&!*7.,!,*%'29/)&)*1!:-#.*.\$&94\$4%+*.\$&'!'.00)#&*.~*.\$&9-&'!,,<4)1.01!'.4)#,-+!4-*)#&!,=)#!,*,%'.)!&!*)!0\$#),*!/#\$%&'!()*)+9!"#\$%&'()*&+,%./0*.(1"2&!>5?@\$(+)\$4*)#-A@-#-(.'-)B9&!--!0#-/3)&*)'!-&'!3)*~4\$+&*)'!+&'1-4)!\$!-,,,,*7)!1\$&,)C%)&1),!\$0!7%3-&<&'%1)'!17-&/),!\$&!*)!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*,!\$03)*~4\$+&*\$&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)#,-+!()~))&J03~+),!-&'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)5&!*7)!,%%'2!,2,*)393./#~*.\$&-44)-#,\$*!(!!,%00.1)&*\$!\$:)##.)!4\$&)*~+!)00)1*,!\$0!)&:.\$&3)&~+!4\$+&*\$&!=,-!=)+!-,!7-(.*~4-~17!)&~*.\$&5R7.,!&:),*/~*.\$&!\$0!4\$4%+*.\$&!/)&)*1!,*#%1*%#)!&'1~*)'90\$#!*)!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); **mAIC**, mean of genetic assignment index; **vAIC**, variance of genetic assignment index

Correspondence: losialagisz@yahoo.com

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

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

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

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

Cite this paper as:

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

Introduction

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

! S (*-&&/!-11%#-*) B)-,%#), \$0!' ,4)#, -+! &! *7)! 0.)' ! #) 3 -&, !-! 4#\$(+3 !=7)&! ,% '2 &/!, 3 -+!, 4)1.) ,!= .7!\$(,1%#)! +0)! ,*2+), 9 +N)! 3 \$, *! &:)#*) (#*) , 5 Q .#)1*! \$(,)#:-*.\$&, ! % , &/! 3 -#N<#)1-4*%#)! *)17&C%) , ! -#)! +3 .*)' ! &! /)\$/#-47 1! ,1\$4)! -&'! *3)! ,1-+)9 -&'! &0#)C%)&*! & ,*-&1)! ,! \$0! &\$&/! ' ,*-&1)! ' ,4)#, -+!):)&* ,!1-&! ()! - , &2!3 , ,)' ! ?I\$44! -&'! U)%)#)! GEEVB L' :-&1)! ,! &! 3 \$(+1%+#! (\$&/2! 4#\$(. ')! -&! \$44\$#%&.*2! *\$!) ,*3 -*)! ,7\$#<! -&'! &\$&/<' ,*-&1)! ' ,4)#, -+! 4-**) #&, ! &! ,%17! ,4)1.) , 5 P \$#)\$:)9 /)&) *1! 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 -X\$#! #\$(- ' , ! &! *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 &/!?"-&'\$&!
HFFFF[!J)##&!-&'!P -I-4\$:!GEEEE[!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!?"#))&=\$\$' HFcEBB
!
R7)#)! -#)! 3 4\$#*-&*!) :\$*%*\$&-#2!
1\$&,)C%)&1),!*\$!-,23 3)*#1!'.,4)#,-+
#-*) ,5 S&!)!.,!*7-*!-,4)1.),!3 -2!,7\$= !
'00)#)*&14-*)&,&!\$0!4\$4%+*\$&!,*#%1*%#)!
0\$#13 -+),!-&'!0)3 -+),!2J#%/&\$+))!-&'!')!
P))%,!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)#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 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\$+! HFcZBB 8*.,! -! /)&#-+*,!
4#)'-*\$#! -&'! -! ,4#&/! (#))')#! *,!
4#)'-*\$#2+#+-)! /#\$= !'%#&/!*)!,%3 3)#!
&!, \$+! -&'!+*)#!?P e+)#! -&'!W-,17%(-!
HFcZBB R7)! /)&#-*\$&!*3)!.,! /)&#-+2!
\$&)!2)-#9-*7\$%/7!-!,3 -+!4#4\$#*.\$&!\$0!
-'%*,! 3 -2!+.:)! %4!*\$! *7#))!2)-# ,!
?Y#%&,*&/! HFcHBB L+*7\$%/7! !+
%, %./%0* . ("1"*&!,!, \$3)*3),!') ,1#.()'!
-,!-!&\$&<02 &/!,4)1.),! ?Y#%&,*&/! HFcHBB
*7)#)!.,! , \$3)!):.')&1)! *7-*! -! ,3 -+!
4#4\$#*.\$&!\$0!&'..:.'%-+!,1-&'.,4)#,)!&!
*7.,!=-2!?\ -&!6 %J)&!HFcE[!:-&!O17-1N!
f.+),)&!-&'!Y#%&,*&/!HFcHBB 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)#,\$&-+! \$(,)#: -*.\$&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*\$&)!!

) *!-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 -&' !+)' ! () &/!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 &-+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!*7)! , .*) , !, !&' 1-*)' !&!>./%#) ! H5R7) #) / \$&!7-, !-!&\$/!7., *\$#2!\$03 &&/! -&' !3)*-+! , 3)*&/5R7)!4)-N!+):)+! \$0!)3 ., , \$&, !?3 \$#) !*7-&HEEE!*\$&&), \$0!'%, *! 4) #2)-#B!=)#) !&\$*)' !&!3 . ' <GE°1)&*#2! = 7)&! -! (./! , 3)*)#!= -, ! 1\$&, *#1*)' 5 Y)1-%,)!\$0!0-+&/!4#\$' %1*\$&+):)+! -&' ! 1+)-&#) ! 4#\$' %1*\$&! *)17&\$&./,)9 *7)!)3 ., , \$&!\$0!7)-:2!3)*-+! !0#3 !*7)!\$1-+! , 3)*)# , !')1#)-,)' ! '%#&/! *7)! +, *! G! ')1-') , \$0!*7) GE°1)&*#2!\$&+), , *7-&VE! *\$&&), !4)#!2)-#! ?O*\$&)! *) -5GEEHB @-#- (' ! () *) , !%,)' !&!*7)! , *% ' 2!=)#) ! 1-%/7*% , &/!4.*0-+! *#-4, ! '%#&/!L4#.< T&)! GEEG5 >#3 !)-17! , .*)9 HD<HZ! &' .:.'%-+! ?-:)#-/) !HVB! (\$*7!3 -+), !-&' ! 0)3 -+), 9 =)#) ! 1\$+1)*' 5 Y))*) , !=)#) ! 4#),)#:) ' ! &! FFj !) *7-&\$+! %&*.+ QML!); *#-1*\$&5

Table 1. Characterization of the sampling sites.

Site No.	Site description	Site code	N	Zn (N=4)	Patch size
1	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] !!

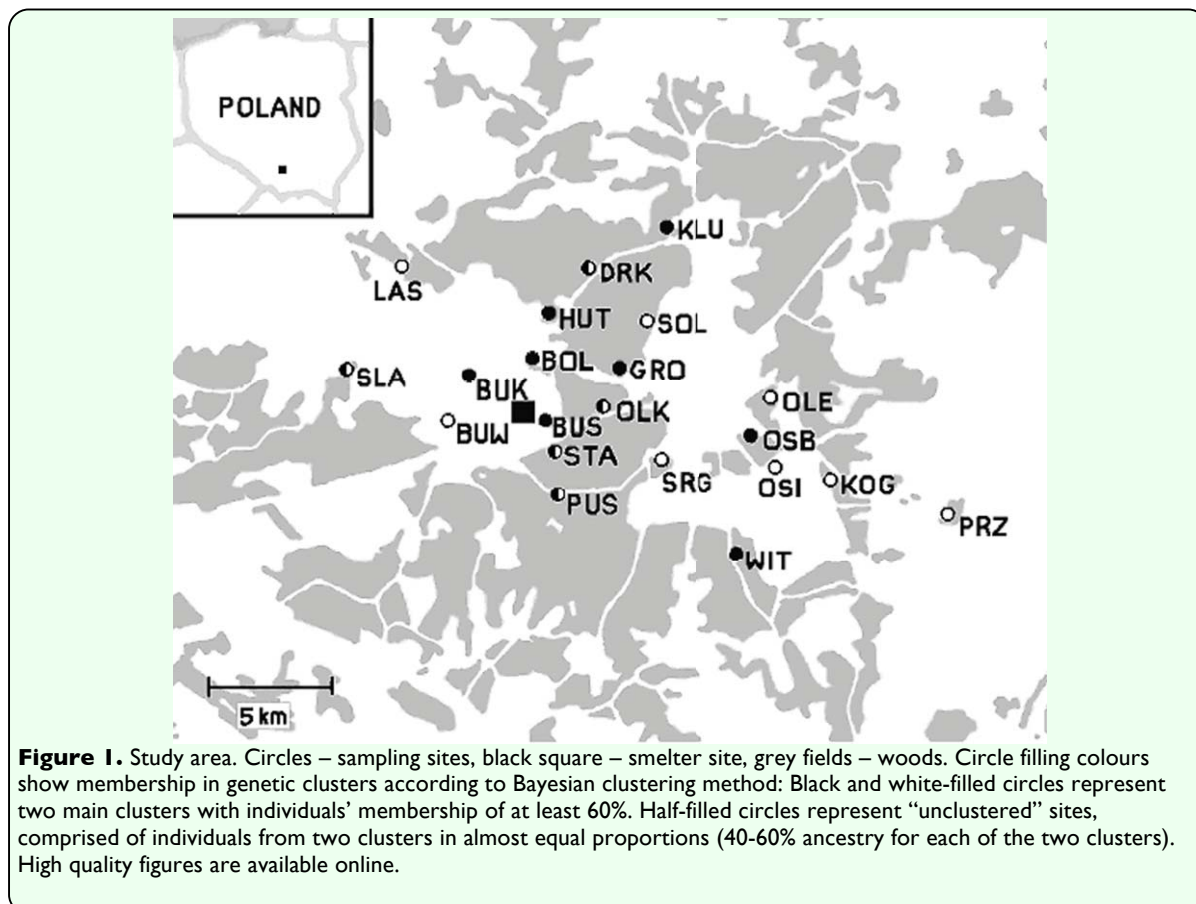
Microsatellite typing!

")&\$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-*.5&! = -, !
 4) #0\$#3) ' ! & ! * = \$! 3 %*4+) ; ! J@U!
 #) -1*\$5& , AP %*4+) ; !H! ?E G !uP !50!) -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! : -#-*.5&5R7) !
 3 1#5\$, -*) ++*) ! ' -*-! = -, ! 17) 1N) ' ! 0\$#!
 , 1\$5& / !) #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) ' !5\$!
 #) 4#) ,) &*! 5\$1-+! 4\$4%+*.\$5, 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 ! () * =)) & ! 5\$1.9
 -&-2, . , ! \$0! 3 \$+1%+#! : -#-&1) 9
 4\$4%+*.\$5! 4-# = . ,) ! /) &) *1! ' . , *-&1) , 9
 -&' ! 3 ./#-*.5&!#-*) , !=) #) !) , *3 -*) ' != .7!
 7) ! , \$0 = -#) ! 4-1N- /) ! LUKh1 ^8M! H5H!
 ?017&) . ') #!) *! -5 HFFaB L P S \ L! = -, !
 1-4%+*) ' \$:) #! -+4\$4%+*.\$5, !5\$! , *3 -*) !
 &*#<! -&' ! &*) #4\$4%+*.\$5! : -#-*.5&!
 ?h; 1\$00.) #!) *! -5 HFFG!]) #! -&' !
 @51N) #7-3 ! HFcbbB = .7\$%*! *-N& / ! *7) !
 /) \$ / # -47 1!4\$, *.5&! &\$! -11\$%&*5R7) !6<!
 0; -*.5&!&') ; ?]) #! -&' !



@\$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 n] ! 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 EEE ! . *) # - * \$ & , ! = - , ! 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<-d! 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! QJL" hQ8!

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

 , -3 4+&/! , *) , !DZ9VZ9a5c9HE59-&' GE5!
 N3 B5 R7)! , , /&.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)! mP -&)+ ,)! .*7! 3 \$' %+! \$0! *7)! >ORLR!
 , \$0*=-#)! 4-1N- /)! : 5G5F5D! ?%4' -*)'! 0\$3!
 " \$%') *! ?HFFVB5 = .*7! , , /&.01-&1)! *) , * ,!
 4) #0\$#3)' \$:) #HE5EE5 #-&' \$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 \$% ,)!) *! -5HFCZB5J-#*.-+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!
 HEE5EE5! (%#&<&! +)& / *7! -&'! HEE5EE5!
 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)#!&*</)! \$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-*)#&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) B! R7)! !<:)#</)! 4\$+&*.\$&+):+)! ,!
 -&' !4-*)7! , I), !=)#! 1\$3 4-#)' !()<=))&!
 7)! 1%,)# ,! =.*7 !LMS\ L!<\$!')*)#3 &)! 0!
 7),)!)&: #&3)&+! :<#<+), ! 3 -2! ()!
 #) 0+1*)' !&!*7) 1%,*)# &/ 4-*)#&5> &-+29
 *7)! , -3 4+), !=)#! 4\$&+)' !=.*7 &!)-17!
 1%,*)# 9-&' !*) , *! 0\$#! ,)<(-,)' !' , 4)# , -+!
 =)#! #)4)-*)' ! &! *7)! , -3)! =-2! -, !
 ') , 1#.()' !)<+.)#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-(+) H! B! R7)! !&%3 ()#! \$0! -+)+), 9-:)#</)'!
 \$:)#!<+!<\$1.9#</)' ! 0#3 ID!&! 508!*7 !V!&!
 &!, .*) , 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 EEEEEH+) :) H
 O& / +) <\$1% , ! *) , * , ! 0\$#! ') : -*\$& , ! 0\$3 !
 6 -# ' 2<]) & () # / !) C% .+ (# %3 ! #) :) -+) ' !
 , ./& .01-&*! ') 4 -#*#) ! ?-*!4+0 EEEEEVB! & ! C!
 \$%*\$0HEV!&-+2 ,) , AG 1- ,) , 0\$# \$1% , J\$ (b!
 -&' ! Z! 0\$#! \$1% , ! J\$ (V5 6 -# ' 2<]) & () # / !
 ') : -*\$& , ! =) #) ! &\$*! #) , #1*) ' ! *\$!
 4 -#*1%+#! , -3 4+& / ! , .*) , 58< ! -+! c! 1- ,) , 9
 *7) ! \$ (,)# :) ' !7) *) # \$I2/\$, .2! = - , ! \$=) #!
 7-& !) ;4) 1) ' 9 = 7 17! = - , ! 4#\$ (- (2!&\$*

1-%,) ' ! (2!&%+! -+)+ , ! () 1-% ,) !&\$!&%+!
 7\$3 \$I2/\$*) ! /) &\$*24) , ! =) #) ! \$ (,)# :) ' 5
 R7) #) ! = - , ! -! ' .00) #&1) ! & ! /) &\$*24) !
 ' . , #. (%*\$& ! () * =)) &!*7) ! ,) ;) , 9) , 4) 1.-+2!
 &!*7) ! 3 \$, *! :-#.- (+) ! \$1% , 9J\$ (V9 = 7) #) !
 \$ (,)# :) ' ! 7) *) # \$I2/\$, .2! +) :) + , ! =) #) !
 /) &) #-+2!\$=) #! & ! 3 -+) , !*7-& ! & ! 0) 3 -+) , !
 ?' -*!&\$*! , 7\$ = &BQ) : -*\$& ! 0\$3 ! 16 -# ' 2<
]) & () # / !) C% .+ (# %3 ! 3 -2! &' 1-*) !
 , ./& .01-&*! 3 3 ./# -*\$&9 ' #.0*9 ,) +) 1*\$&!
 -&' d\$#&\$&<#-&' \$3 B -*& / 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! H5Each9 ' 0 . *7 & ! p! VFa9
 \ -3 \$& / p E5EH9 ' 03 \$& / p GE9> p D5HGa94!
 o EEEEEH5K\$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-&' !

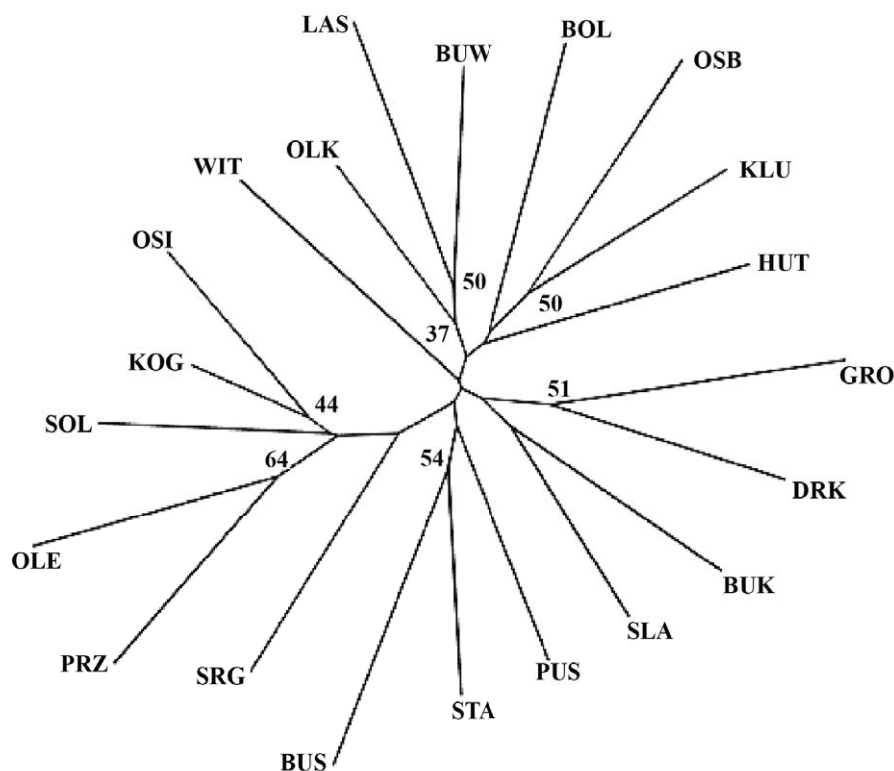


Figure 2. Unrooted neighbour-joining tree of 21 populations based on distances between populations estimated from Cavalli-Sforza and Edwards's chord distances. Phylogenetic trees were bootstrapped over loci (10,000 replicates). Numbers indicate percentage support of each branch in the topology; only the values > 30 are presented. High quality figures are available online.

U\$ (Hb! -+, \$! #) 0+ 1*) ' ! , ./ & .01- &*!
' .00) #) &* .- *\$ & 9 (%*! \$! -! , 3 -+) #!) ; *) &* ! G9
G5! -&* ' ! G5j 9 #) , 4) 1* .:) -2B J\$ 4%+ *\$ &!
4- #= .,) !) , *3 -*) , ! \$0! 6< +=) #) !+ , , !*7- &!
I) # \$! & ! HG! 1- ,) , 9= 7 17 !=) #) ! ,) *! \$! E55
R7) B) -& 4- #= .,) ! : -&) , ! \$! -+ ! , -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) ! YSRKKhMh@W! 4\$ / # -3 ! = - , !
,) ' ! ? @ \$ # & %) *! -& ' ! K% N- #* ! HFFZBY- ,) ' !
\$ & ! *7) ! * = \$ < 47- ,) ! 3 \$ ') + 9 & \$! 4\$ 4%+ *\$ & !
) ; 7 . (. *) ' ! , ./ & .01- &*! 7) *) # \$ I2 / \$, * 2!
) ; 1) , , ! \$! ') 0.1 .) & 129 & ' 1- * . :) ! \$0! # 1) & *!
(\$ * +) &) 1N , ! ? * = \$ < - +) ' !] . 1\$; \$ & ! * , ! # % & !
Q\$ # !) -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 \$, * ! , *) , ! ? Ufh9SKh9WS " 9 -& ' !
SO8B! -#) ! 1- & , *) #) ' ! *\$ /) *7) # 9 -& ' ! * = \$!
&) . / 7 (\$ # & / ! 7) - : . 2 ! 4\$ + & *) ' ! , *) , 9 ORL!
-& ' Y ^ O90\$ # 3 ! -& \$ *7) # ! / # \$ % 4 9 = . *7 ! - * +) - , * !

MEj ! (\$ \$ * , *# - 4 ! , % 44 \$ # * 5 R7) ! = -2 ! *7) !
\$ *7) # ! , -3 4+ &/ ! , *) , ! *) & ') ' ! *\$! 1- & , *) # !
,)) 3) ' ! *\$! () ! & ') 4) & ') & * ! \$0! *7) # !
) / \$ / # -47 1- + ! \$ # . / & 5 6 \$ =) :) # 9 (\$ \$ * , *# - 4 !
: -&) , ! # -& / & / ! 0# \$ 3 ! Z ! *\$! Zbj ! , % / /) , * ! -!
+ \$ = ! #) + - (. + * 2 ! \$0! *7) ! \$ (,) # :) ' ! 1- & , *) # & / !
4- **) # & 5
!

@ \$ -+) , 1) & * < (- ,) ' ! P - # N \$: ! @ 7 - & ! P \$ & *) !
@ - # \$! 3) *7 \$ ' ! 3 4+ 3) & *) ' ! & ! GP SQ !
? @ \$0! ! * ! -+ HFFFB! = - , ! % ,) ' ! *\$! *) , * !
= 7) *7) # ! - 4 % #) ! /) &) * 1 ! ' # .0* \$ # ! - ! ' # .0* ! - & ' !
3 3 . / # - * \$ & ! (- + & 1) ! 3 \$ ') + ! = \$ % + ' ! () *) # !
) ; 4+ & ! *7) ! ' - * - 5 R7) ! #) , % + , ! & ' 1- *) ' !
*7- * ! *7) ! /) &) ! 0\$ = ! 3 \$ ') + ! 0. **) ' ! *7) ! ' - * - !
() , * 5 R7) ! + N) + 7 \$ \$ ' , ! \$0! *7) ! /) &) < 0\$ = !
3 \$ ') + ! - & ' 4 % #) ! ' # .0* B \$ ') + , =) #) H- & ' E9
) , 4) 1* .:) -29 5 5 & \$ &) ! \$0! *7) ! , 3 % + *\$ & , !
, % 44 \$ # *) ' *7) ! ' # .0* B \$ ') + !
!

R7) #) Q\$ #) 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) ##) ' ! & Ufh9SKh9OU " 9OSK9Y ^ W9Y SK9
-& ' 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)#!>+ =- ,!
 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! HbaB7) !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*\$&B7) !1\$3 4-# , \$&!\$0!
 1-+1%+*)' !6<+ &'1) ,! /-:)! -! , ./&.01-&*!
 ' .00)#!&1)! () *)&!*7) ,) ;) ,! ?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!
 E5EDZB9 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! < E5EGa9! + p! E5EGH9 > ./5DB9
 R7% ,9/)&)*1! , 3 .+ # . *) ,! -3 \$& /! , -3 4+ & /!
 , .*) ,! -44) -#! *\$! /)&)*1-+2! ')1#) - ,) != . *7!
 &1#) - , & /! /) \$ / # -47 1-+! ' . , *-&1) 5K\$1% , <
 (2<\$1% ,!) , * , ! ,7\$=)' !*7-*! ' . , *# . (%* \$& ! \$0!
 /)&)*1! : -#-*\$&! & ! +\$1% ,! J\$ (V! =- ,!
 #) ,4\$& , . (+) Q\$#! *7) \$ (,) # :)' #) + * \$& , 7 45!
 !
 0.3 .+ #29 , ./&.01-&*! , \$+ * \$& ! (2! ' . , *-&1)!
 =- ,! ,7\$= & != 7) & !4-# = ,) !6<+:-%) ,! -&'!
 +\$ / < # - & , Q\$#3)' ! /) \$ / # -47 1! ' . , *-&1) =)#!

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

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

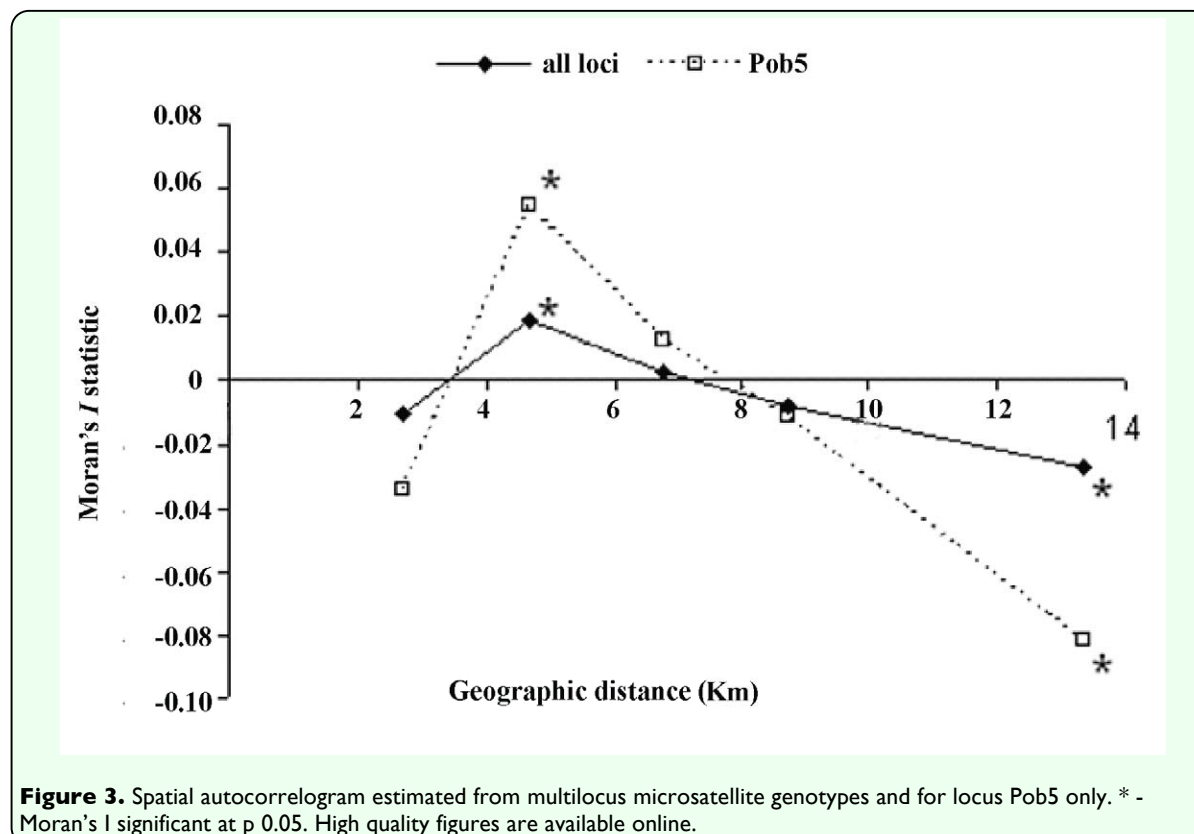
1\$##)+*)'%,& /!P -&*)+*) ,*!\$ p EHV94+
p! EHEB R7 ,! #) ,%*! -+,\$! #) 0) 1* ,! 7 ./7!
3 ./#-*\$&! #*) ,! () * =)) &! &) ./7 (\$#& /!
 , -3 4+& /! , *) , 5 6 \$ =) :) #9 = 7) &! ' - * - ! 0\$#!
0) 3 -+) ,! -&' ! 3 -+) ,! =) #) ! -&-2I) ' !
 ,) 4-#-*) -2 != . * 7 ! -! P -&*)+*) , * 9 1 \$ ##) + * \$ &!
() * =)) &! /) \$ / # - 4 7 1 ! -&' ! /) &) * 1 ! ' . , * -& 1 !
= - , ! , ./& . 0 1 -& * ! 0\$# 13 -+) , ! \$! p ! EGEF94 + p!
E EGB ! -&' ! & , ./& . 0 1 -& * ! 0\$# 10) 3 -+) , ! \$! p!
E EVH94 p EGEbB!

!
J-#*.-+P -&*)+*) , * , =) #) % ,) ' ! * \$! * , * 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\$# 10) 3 -+) , ! -&' ! 3 -+) , ! ,) 4-#-*) -2 ! R - (+) !
bB M) / - * . :) ! 1 \$ ##) + * \$ &! () * =)) & ! +) :) + , ! \$ 0!
/) &) * 1 ! ' . 00) #) & * . - * \$ &! -&' ! 7 - (. * - * ! 4 - * 1 7 !
 , I) ! \$! p ! EHV94 + p ! E EGB ! = - , ! \$ (,) # :) ' !
& ! 4 - * . - + P -&*)+*) , * , ! 1 - 1 % + *) ' ! \$:) # ! - + !
 , - 3 4 +) , 5 6 \$ =) :) # 9 = 7) &! -&-2 ,) , ! =) #) !
4) # 0\$# 3) ' ! 0\$# ! * = \$! ,) ;) , ! ,) 4-#-*) -2 9
/) &) * 1 ! ' . :) # , * 2 \$ 00) 3 -+) , ! = - , #) + *) ' ! \$!
0\$# , * 4 - * 1 7 ! , I) ! \$! p ! E G Ga 94 p E EGB !

= 7) #) - , ! 0\$# 13 -+) , ! * 7 . , ! #) + * \$ & , 7 4 != - , !
& , ./& . 0 1 -& * ! \$! p ! EHV94 p ! E DaB ! R - (+) !
bB

Population clustering analyses

R7) !Y-2) , . -& ! -&-2 , . , ! % , & / ! ORU ^ @ R ^ Uh!
?J# . * 17 - # ! ') * ! - E GEEB ! &' 1 - *) ' ! * 7) !
4 #) ,) & 1 ! \$ 0 ! G ! 3 - & ! 1 % , *) # , ! & ! * 7) ! * \$ * - + !
4 \$ 4 % + * \$ & 5 R7) ! 7 ./7) , * ! : - %) ! 0\$# ! A @ 9 * 7) !
- *) \$ 0 1 7 -& /) ! & ! * 7) ! \$ / 4 # \$ (- . + * 2 \$ 0 ! * 7) !
' - * - ! () * =)) &! , % 11) , , . :) ! 4 \$ *) & * . - + !
& % 3 () # , ! \$ 0 ! 1 % , *) # , ! \$: - & & \$! * ! - E GEEVB9
= - , ! \$ (* - &) ' ! 0\$# ! @ + p ! G 5 h , * 3 - *) ' ! \$ / !
4 # \$ (- (. + * 2 \$ 0 ! * 7) ! ' - * - ! = - , ! 7 ./7) # % &') # @ +
p ! G ! * 7 - & ! % &') # ! @ ! p ! H ! ? DaZa ! -&' ! DcFH9
) , 4) 1 * . :) - 2 B9 * 7) #) 0\$# ! * 7) ! * = \$ < 1 % , *) # !
3 \$ ') + ! = - , ! 3 \$ #) ! + N) - 2 ! * 7 - & ! * 7) ! , & / +) <
1 % , *) # ! 3 \$ ') + 6 \$ =) :) # 9 * 7) ! #) :) -+) ' !
1 % , *) # & / ! 4 - *) # & ! = - , ! =) - N9 #) 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 R7) #) , % * , =) #) !!



4\$*)'! \$&! -! 3 -4! *\$!):-&*)! *)! /)\$/#-47 1-+!#)+*.\$&,7 4,!\$0!*)! ,.)*,!&! ' .00)#)&*!/) &)*1!1-*,*)# ,5R7) !0.#,*1-*,*)#! =-,! 1\$3 4\$,) ' ! 3 \$,*2! \$0! #)+*.:)-2! %&1\$&*-3 &-*)'! ,.)*,! &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+ 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-(+)!VBIL*!*)! , -3)! *3)93)-&\$ (,)#:) ' !7)*)#\$I2/\$,*2! =-,!&\$*! ,./&.01-&*2! ' .00)#)&*! ()*)&! *)! *\$! 1-*,*)#,! ?3)-&! \$(,)#:) ' ! 7)*)#\$I2/\$,*2pE5D!-&'E5F94pE5ZVB5 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! E5EEEB9 &' 1-*&!/! ' ., ,3 .+#+.)*,! &! &(#))' &/!+):+! ()*)&*)! 1-*,*)# ,! ?6<+ p! <E5Z!-&'!E5GHB5] 7.+):+! ,.)*,! &! *)!

=) ,*)#&!1-*,*)#!=))#)! /)&#-+2! &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\$&+)'!*\$!/) *)#!(2!-, ,./&3)&*!*\$!/) &)*1! 1-*,*)# ,!-&'!#)<-&-2I)'!0\$#! ,./&-*%#) ,!\$0! ,)<(-,)'! ' .,4)#,-5R7) ,)*) ,*,#):)-+)'! *)! , -3)!4-*)#&9&-3)+29*7-*!3 -+),!-#)! *)! B \$#)! ' .,4)#, :.)! ,) ;9- ,!-#+)#*) ,*, \$&! %&4\$&+)'! , -3 4+),9 =7)&! GH! , -3 4+&!/! ,.)*,! =))#)! #*)-*)'! - ,! ,)4-#-*)! 4\$4%+*\$&,5 R7)! 4<:-&),!=))#)!) .*)#! 7./7)#\$#!*)! , -3)!0\$#!-+*\$0!*)! *) ,*,! ?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\$\$.')'! ,%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_o</i>	0.53	0.49	0.265
Gene diversity, <i>H_S</i>	0.49	0.62	< 0.001
Inbreeding coefficient, <i>F_{IS}</i>	-0.06	0.21	< 0.001
Genetic distance between sites, <i>F_{ST}</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)!
 &*#5' %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*) #5%, ! /#5%&'!
 ()) *4), ! 7R7.) +) ! HFaaBIS&-2! Z5aj ! \$0! *7)!
 \$-+ /)&*1! :-#-.*\$&= -, !!
 \$(,)#:) ' ! () * =)) &! *7)! , -3 4+&/! , *) , !
 7LP S \ L ! #) , % * , B I M :) # * 7) +) , , 9 * 7) !
 \$(,)#:) ' ! /)&*1! ' .00) #) &*-.*\$&! = -, !
 , * . , * 1 - + 2 ! , / & . 0 1 - & * 9 - & ' ! 3 \$, * !
 /) & \$ * 2 4 1 ! ' . :) # , * 2 ! = -, ! 05%&' != . * 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 - + !
 ' . 0 0) #) & 1 , ! & ! - (\$ * 1 ! - & ' d \$ # ! (\$ * 1 ! 0 - 1 * \$ # , !
 ?) / 5 , \$. + 3 \$. , % #) ! \$ # ! 05\$ ' ! - : - + (. + 2 B !
 3 ./7*!,*+! () ! + N) - 2 ! - , ! \$ &) ! \$ 1 % , ! , ! + # /) - 2 !
 #) , 4 \$ & , . (+) ! 05# ! 3 \$, * ! () * =)) & < 4 \$ 4 % + * . \$ & !
 ' . 0 0) #) &*-.*\$&58!, 7\$%+ ! - + , \$! () ! N) 4 * ! & !
 3 &' ! * 7 - * ! \$ (,) # :) ' ! ') : - * . \$ & , ! 0# \$ 3 !
 6 - # ' 2 <]) & () # / !) C % . + (# % 3 ! & ! - +) + !
 ' . , * # . (% * \$ & ! = . * 7 & ! 4 \$ 4 % + * . \$ & , ! 3 - 2 ! 7 - :) !
 1-%,) ' \$:) #) , * 3 - * \$ & !!
 \$ 0 ! * 7) ! + :) + - & ' ! , / & . 0 1 - & 1) ! \$ 0 4 \$ 4 % + * . \$ & !
 ' . 0 0) #) &*-.*\$&! 7 4 - 4 % . , ! - & ' ! h , * \$ % 4 !
 GEEaBIS O . / & - % #) , ! \$ 0 ! #) 1) & * ! (\$ * +) &) 1 N , !
 =) #) ! & \$ * ! ') *) 1 *) ' 9 - & ' ! & \$! , * # \$ & / !
 /) \$ / # - 4 7 1 - + ! 1 % , *) # & / ! \$ 0 ! 4 \$ 4 % + * . \$ & , !
 = -, ! \$ (,) # :) ' 5 0 :) # - + - & - 2 ,) , ! & ' 1 - *) ' !
 * 7 - * 9 - + 7 \$ % / 7 ! * 7) #) ! = -, ! , \$ 3) ! , / & . 0 1 - & * !
 /) & * 1 ! 4 \$ 4 % + * . \$ & ! , * # % 1 % # & / 9
 4 \$ 4 % + * . \$ & , ! \$ 0 ! ! , % , % . / % 0 * . (" 1 " * & ! =) #) !
 + & N) ' ! (2 ! 7 . / 7 ! + :) + , ! \$ 0 ! /) &) ! 05\$ = ! = . * 7 & !
 - & ' ! () * =)) & 7 - (. * - * 4 - * 1 7) , 5 !
 !
 R7) ! + 1 N \$ 0 ! ') * . +) ' !) 1 \$ - \$ / 1 - + ! & 05# 3 - * . \$ & !
 \$ & ! * 7) ! \$ # / - & . , 3 g ! ' . , 4) # , - + ! - & ' ! / - 4 <
 1 # \$, , & / ! - (. + 2 ! 3 - ') ! * ! ' . 0 0 1 % * ! * \$! - , ,) , , !
 - & ' ! & 1 % ') ! & ! - & - 2 ,) , ! * 7) ! - 1 % - + ! ') / #) !
 \$ 0 ! /) \$ / # - 4 7 1 ! . , \$ + * . \$ & ! ; 4) # .) & 1) ' ! (2 !
 ! , % , % . / % 0 * . (" 1 " * & ! 4 \$ 4 % + * . \$ & , 5 8 ! . , !
 % & 1 +) - # ! = 7 - * ! N & ' ! \$ 0 ! 7 - (. * - * ! , 7 \$ % + ! () !
 1 \$ & , ') #) ' ! - , ! 7 \$, * +) ! 05# ! * 7 . , ! , 4) 1 .) , ! - & ' !
 = 7 - * ! * 7) ! * 7 #) , 7 \$ + ! ' . , * - & 1) ! . , ! * 7 - * !
 ,) 4 - # *) , ! * = \$! 4 - * 1 7) , ! \$ 0 ! , % * - +) ! 7 - (. * - * 7

R7.,!3 -2!7-:) !-00)1*)' !*7)!#) ,%*,!\$0!*7.,!
 ,%*29 -,!, \$3)! \$0! *7)! , -3 4+&/! , *) , !
 -, , % 3) ' ! * \$! () ! & ') 4) & ') & * ! 3 - 2 ! 05%&1*.\$&!
 -, ! \$ &) ! 7 - (. * - * ! 4 - * 1 7 9 = 7 . +) ! \$ * 7) # , 9
 1\$&, ') #) ' ! - , ! () - \$ & / & / ! * \$! \$ &) ! = \$ \$ ' + & ' !
 - #) - ! , 7 \$ % + ! () ! * #) - *) ' ! - , ! ,) 4 - # *) ' !
 4 - * 1 7) , 5 P \$ #) \$:) # 9 * 7) ! 4 #) ,) & 1) ! \$ 0 !
 - ' ' . * \$ & - + ! (- # # .) # , 9 , % 1 7 ! - , ! - \$ 1 - + ! # \$ - ' , !
 - & ' ! = - *) # ! (\$ ' .) , 9 3 - 2 ! 7 - :) ! 7 - ' ! - !
 , / & . 0 1 - & * ! & 0 %) & 1) ! \$ & ! /) & * 1 !
 ' . 0 0) #) &*-.*\$&! \$ 0 &) . / 7 (\$ # & / ! 4 \$ 4 % + * . \$ & , !
 7 N) +) # ! - & ' ! K - # / - ') # ! GEEaBIS L ' ' . * \$ & - + !
 , % ' .) , ! - #) ! &)) ') ' ! * \$! # :) - + ! . 0 ! * 7 . , ! , ! * 7) !
 1 - ,) 05# !! +
 % , % . / % 0 * . (" 1 " * & ! - & ' ! . 0 ! * 7) ! 4 #) ,) & 1) ! \$ 0 !
 , % 1 7 ! (- # # .) # , ! ; 4 + &) ' ! * 7) ! \$ = ! P \$ # - & g ! 9 +
 : - %) , ! \$ (,) # :) ' ! & ! * 7) ! 0 # , * ! 1 + , , ! \$ 0 !
 /) \$ / # - 4 7 1 ! ' . , * - & 1) ! 7 E < D 5 Z N 3 9 > . / % #) GBI!

Sex-biased dispersal

h:.')&1)! = -, ! 05%&' ! 05# ! ,) ; < , 4) 1 . 0 1 !
 4 - *) # & , ! \$ 0 ! 4 \$ 4 % + * . \$ & ! /) & * 1 ! , * # % 1 % #) 5
 L +) +) 0 #) C %) & 1 .) , ! \$ (,) # :) ' ! & 3 - +) , ! =) #) !
 3 \$ #) ! , 3 . + # ! - 3 \$ & / ! , - 3 4 + & / ! , *) , ! * 7 - & !
 - +) +) 0 #) C %) & 1 .) , ! & ! 0 3 - +) , 5 8 , \$ + * . \$ & < (2 <
 ' . , * - & 1) ! = -, !) : . ') & * 05# 3 - +) , 9 (% * & \$ * 05# !
 0 3 - +) , ! & ! * 7) ! , % ' 2 ! - #) - 9 & ' 1 - * & / ! \$ =) # !
 3 ./# - * \$ & # - *) , ! \$ 0 ! 0 3 - +) , 5 R7) ,) ! 0 & ' & / , !
 - #) ! , % 4 4 \$ # *) ' ! (2 ! * 7) ! #) , % * , ! \$ 0 ! - ! ,) * ! \$ 0 !
 - & - 2 ,) , 05# ! ,) ; < (- ,) ' ! ' . , 4) # , - + ! (- ,) ' \$ & !
 ,) :) # - + ! /) & * 1 ! 4 - # 3) *) # , 5 8 ! . , ! 4 \$, , . (+) !
 * 7 - * ! 0 3 - +) , ! % , % - + 2 ! 3 \$:) ! \$ & - 2 ! 05# ! :) # 2 !
 , 7 \$ # * ! ' . , * - & 1) , 9 5 5 3 - & - 2 ! = . * 7 & ! 7 - (. * - * !
 4 - * 1 7) , 5 8 & ! * 7 - * 1 - ,) 9 . , \$ + * . \$ & < (2 < ' . , * - & 1) !
 1 \$ % + ! 4 \$ *) &*-.+2! () ! \$ (,) # :) ' ! & ! 0 3 - +) , !
 \$ & - 2 ! - * ! - ! 3 % 1 7 ! , 3 - +) # ! /) \$ / # - 4 7 1 ! , 1 - +) !
 * 7 - & ! % ,) ' ! & ! * 7) ! 4 #) ,) & * ! , % ' 2 5 6 \$ = :) # 9
 (- ,) ' ! \$ & ! - : - + (+) ! ' - * - 9 # - #) ! - \$ & / <
 ' . , * - & 1) 3 ./# - * \$ & ! :) & * , 1 - & & \$ * ! () # # +) ' !
 \$ % * ! 05# ! 0 3 - +) , 9 - , ! , % 1 7 ! # - #) 3 ./# - * , ! - #) !
 % & + N) - 2 ! * \$! () ! , - 3 4 +) ' ! 05\$ 3 ! 4 \$ 4 % + * . \$ & , 5
] 7 . +) 0 3 - +) , ! - 4 4) - # * \$! () ! * 7) ! 4 7 . \$ 4 - * # 1 !
 ,) ; 9 3 - +) , ! ,) 3 ! * \$! ' . , 4) # ,) 3 \$ #) ! \$ 0 *) & ! - * !
 * 7) ! , 1 - +) ! #) 4 #) ,) & *) ' ! (2 ! \$ % # ! , % ' 2 9
 4 #) , % 3 - (- 2 ! ,) - # 1 7 & / ! 05# ! 0 3 - +) , ! ' % # & / !
 * 7) ! #) 4 # \$ ' % 1 * . :) ! 4) # \$ ' ! & !) - # - 2 ! , 4 # & / !
 7 Y # % & , * & / ! H F C H B I S P - +) , ! - #) ! - + , \$! , 3 - +) # !

-&'!+./7*)#9=7.17!3-2!0-1.+*-*)!*7).#!
'.,4)#,-+!(20+./7*!P-+&GEEEDB!
!
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!?"\$%')*)*!
-H GEEGBR7-*!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
#)/-#'+),,\$04-*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%#)!&!&-*%#-+!
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#),&*)'.*7)!#4)#3-&*&!
+1-+!4\$4%+*.\$&,!\$#!#)1)&*!33./#-&*,5
R7%,9*!.,!4\$,,.(+)!*7-*!+1N!\$0!/)&)*1!
'00)#&1),!()=&)&!4\$4%+*.\$&,!0\$3!
1\$&*3&-*)'!-&'!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#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+) -#4&N! () *\$))&!
 4\$+*.\$&! +) :+) \$! 7- (.*-! 4-!7!, 1) ! -&'!
 1%,*) #& /! 4-*) #&9 = 7.17! ., ! -+ , \$! & < &) !
 = .*7!*7)! #) , %*, !0#3 !*7)!)& : #&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+L, N-9 P -1.) X
 P -#2-7, N9 L&&-! J uN.) = 1I9 P -#1&!
] \$X = \$' I.19-&' 1J \$*! f2/3 %&*! 0\$#!*7) #!
 & : -8- (+ 7) +4! & *7) 0.) +! -&'! - (\$#-*\$#25
 R7-&N, ! *\$! 07 & \$! P -, 7 & \$! 0\$#!
) & 1\$#- /) 3) & *! -&'! , %44\$#*! & ! *7)! 0&-+!
 , *- /) , \$0!*7) = \$#N5R7) !&*7\$# , !-44#) 1.-*) !
 *7)! 7) +40%+1\$3 3) & *, !&'! , % / /) , *.\$&, ! \$0!
 *\$ = \$! -&\$&23 \$% , #) : .) =) # , 5R7. , = \$#N! =-, !
 , %44\$#*) ' ! (2! -! P -#.) 10%#.) >) +\$= , 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) & *-+!
 01.) & 1) , 5

References

- †
 Y) #&1N; W9\ -&!" \$, , %3 5 9K-X %&) , ,) !
 P T9>\$# () , P U5GEEZ50) ; ! (- ,) , ! & !
 ' ,4)#, -+!&' 147 . \$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 6 5HFCH5Q.,*#.(%*.\$&!
 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 Q 5
 HFFV5@-#- (.'!())*) 1\$3 3 %&.*), !-,!
 &' 1-*\$#, \$01\$&,) #: -*.\$& 4\$*)&*-+!&!
 %4+&' 1\$#), *,56%\$#&"H(%-%/:4.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) !
)­)&*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

@.\$0.09Y)-%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?HBaVH<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)/&-%*09" \$%') *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-#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!-4%+*) ><
 ,*-, *1, 51\$*\$.1-#5R#\$#I'": bZ?ZBAbcV<
 bcZ5

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

" #)&= \$ \$' UT5HFC5P -*&/!2,*) 3 ,9
 47 .4\$-#2!-&' !' .,4)#, -+!&!(&#', !-&' !
 3 -3 3 -+5? . 7 1-M#) 13 %*\$Gc?bBAHhbc<
 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 # \$I " : 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. U 1"*\$1-&" HZG?bBAbHV<bGZ5

W) +) #89K-#/.-') #0U5GEED5U) 1) &*!
7-(.*-.*0#-/3) &*-*\$&1-%,) ' ! (2 B -X\$#!
#\$-' , 4) -', !*\$#) '%1*.\$&\$0!/) &) 0\$= !-&'!
+\$, , \$0!/) &) *1!:-#-(.+*2!&V/#\$%&'!
() *+ , 5! \$% (#I' . /") #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-/ ., I P 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-/ ., I P 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?bBAcb<
bcF5!

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

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

K-&/) +- 5GEEH5! F! SP?=9FJ<C?T?TEU+
!%0*-1 "% . Q#. #"' (<"\$* ("*\$#&9. I 3 T*1-#5+
!%0*-1 "% . 4 ' &"1. (#&D!) :-%/#. #"' (= \$##&W!
L: -. + (+) \$&+&) A7**4Add = = 54/) 5#& , <
/ .00#d (\$ &0\$d4\$4%+*.\$&, d5!

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

K &' # \$*7 06 9Y-&/, 7\$*->5HFcV5=) #+
21\$1, T1#&2%-%0 "\$\$1W#56#.. %&(1. I 1+
1. I-4 #. 7 1\$G; 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\$+%*.\$&!/#-'.)&*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\$+%*)'!&'!
 &\$&4\$+%*)'!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!-21\$1,*&+
 1*\$. ""#.&B)*-4\$4%+*.\$&!&!*7)!
]),*47-+.-&h\$=+&' ,!@\$(+\$4*)#-9
 @-#-(.'-)B?..1#&L%-%/'('4#..('!
 DD?HBACV<FZ5

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

J-/) UQP5HFFZ5R#))\.)=AL&!
 -44+1-*.\$&!\$!'.,4+2472\$/)&)*1!#)) ,!
 \$&4) #,\$&-+1\$3 4%*) #,52%7 0*"#\$+
 ?00-(1"%.&+.')#M%&(#. (#&HG?bADVa<
 DVc5

 J)##&M9P -I-\$: \5GEE5K\$1-+!
 1\$3 4)*.*.\$&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"" :cc?DBA
 HZH<HZV5

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

 U-&.\$19M.)3)+| 15GEED5"#\$%&'!())*) ,!
 ?@\$(+\$4*)#-9a-#-(.'-)B!-,!(.\$&'1-*\$#,5
 M%I3#\$%"" :4.I2%."% .HG?DBAbca<
 VEZ5

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

 O-+ \L9L#*7\$0)#! 9K.)%*)#>90*-%00)#09
 W)#')-7%) @5GEEa5U72\$/)\$/#-472\$0!-!
 7\$, <,4)1.01!&,1"A")&)*1!,*%1%#) \$0!
 90&":0%/\$10)*&+&h#h\$4)'!\$),&\$*#)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?+
 &85Y1\$#8\$0%0*1"% .+/#.#""(-11+

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*\$&) Q9I)4,\$&U9W#-3 -#IU9K-,N\$=,N.!
 U5GEEH5R3) *\$!') -*7 #),4\$&,) !&!
 1-#-(.'!())*) ,!);4\$,) ' *\$B %*4+)!
 ,*) ,,\$#, !-&\$/ !-!/#-.)&*\$07)-:2B) *+!
 4\$+&*\$&5H.3\$%.7 #. "1-!%-*"% . HHD?GBA
 GDF<Gbb5

O*\$&) Q9I)4,\$&U9K-,N\$=,N.U5GEEG5
 R#)&' ,!&!') *\$; .01-*\$&!)&I23) , !-&'!
 7):-2B) *+!-11%3 %+*.\$&!&I/#\$%&'!
 () *) ,!@\$(+) \$4*) # -A@-#- (.'-)B!&7- (.*&/!
 -!/#-')&*\$04\$+&*\$&52%7 01\$1 "3#+
 M%() #7 '&"\$: -&+!) :&%-%/ :;=%8'(%-%/ :&.I+
 !) 1\$7 1 (%-%/ :&-HDG?HBAHEV<HHG5

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

R7.)+) 6< 5HFaa521\$1, TM##"-#&'. =)#\$+
 H.3\$%.7 #. "8J?<"*I: &. R1, "1"K##"(%%.+
 , :?I10"1"%&'.+!) :&%-%/ :&.I+
 M#) 13%*\$;04#&/) #< \) #+ /5

R7\$3 -, @Q5GEE5Q.,4)#,-+!-&'!
);*&1*.\$&!& 0#-/3)&*)' !-&' ,1-4) ,5
 !\$(##I'. /&5") #0%:1-<%(' #: &5P%.I%.+
 <#'\$&M GZa?HbDFBAHDF<HbV5

\-&Q)#!j % #00L] "98,--N, @L9h#&,*&/!"9
 \-&D*#--+)&MP 5GEED5J\$4%+*.\$&!
 ,%(,*#1%#) ,!& *7) !,\$.H&:)#*) (#-*)!
 F\$() #&#-1+(('."19-, #):)-+)'!(2!
 3 1#\$, -*) +,*) !-&' Rh<L>KJB -#N)#,5
 >%#(*1\$H(%-%/ :HG?ZBAHDbF<HDVF5

\-&5%I)&R6J5HFcE504)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\$%*@96 %*17 &,\$&I] >9] .+ ,!
 QJP 907.4+)2U5GEEb5P 8@US<@6h@WhUA
 O\$0*= -#) 0\$#!.')&*02 &/!-&' 1\$##)1*&/!
 /)&\$*24 &/!) ##\$# ,!&B 1#\$, -*) +,*) !' -*5
 >%#(*1\$H(%-%/ :&J "%&b?DBAVD<VDC5

: -&D17-1Nf.+) ,)&U" 9Y#&,*&/LP 65
 HFcb5R7) !&0%)&1) \$00\$' C%-&*2!-&'!
 47\$*\$4)#\$' !' %#&/ *7) 4#)<' %*! ,*- /) ,!
 \$& 0+ /7 *B % ,1+) !') :&43)&*!& !-' %*!
 !) '%. ") *&H#(%\$*&?@\$(+) \$4*) # -A
 O*-47.+&.'-)B!-&' !! "#\$%&'() *&+
 % , % . /%0* . ("1" *&?@\$(+) \$4*) # -A
 @-#- (.'-)B5H. "%7 %-%/ 1-Q#.#\$1-&F?DBA
 HbD<Hba5

]) .#Y09@51N)#7-3 @@5HFcb5h,*3 -*&/!
 ><,*-,* ,1, 0\$#*7) !-&-@2, ., \$04\$4%+*.\$&!
 ,*#1%#) 5H3%-*"% . Dc?ZBAHDVc<HDaE5

] 7.*)7)-' L9L&')#,\$&DK9W%.:.+WP 9
 U\$-17TK9P -2Y5GEED5")&)*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\$'2B -, , !-&' 1-+5#1!:-&) \$0*7) !
 /#\$%&'!()) *) ?! "#\$%&'() *&+
 % , % . /%0* . ("1" *&B!@\$(+) \$4*) # -9
 @-#- (.'-)B!-+5&/!-!/#-')&*\$07)-:2!
 3) *+4\$+&*\$&5H.3\$%.7 #. "1-=%8'(%-%/ :+
 1.I-@) #7 '&"\$: GV?HEBAGaEF<GaHb5