УДК 575.174

МИГРАЦИИ КАК ПРИЧИНА ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ОДНОРОДНОСТИ ТИХООКЕАНСКОЙ СЕЛЬДИ (*CLUPEA PALLASII*) ОХОТСКОГО МОРЯ

© 2012 г. **В.В. Горбачев**

Федеральное научное бюджетное учреждение Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан, Россия, e-mail:genetic2@yandex.ru

Поступила в редакцию 10 января 2012 г. Принята к публикации 10 февраля 2012 г.

С применением параметров молекулярной изменчивости, рассчитанных на основании сравнения последовательностей контрольного региона митохондриальной ДНК (мтДНК), не выявлено дифференциации между выборками нерестовой сельди из различных частей Охотского моря ($p > 0,05$). Отсутствие дифференциации может быть приписано постоянному потоку генов между стадами, причем величину потока мигрантов (N_m) возможно установить только косвенным образом. Анализ суммарной молекулярной изменчивости (global AMOVA) показал, что при объединении всех исследованных выборок или при попарном их объединении на межвыборочный компонент приходится примерно от 0,1 до 0,2 % полиморфизма при высоком уровне значимости ($p > 0,1$), что может быть расценено как следствие влияния интенсивных миграций. При оценке минимальной доли мигрантов установлено, что их количество составляет 3,6–9,5 % за год на локальность.

Ключевые слова: тихоокеанская сельдь, *Clupea pallasii*, Охотское море, мтДНК, контрольный регион, популяционная структура, поток генов.

ВВЕДЕНИЕ

Тихоокеанская сельдь (*Clupea pallasii*, Val. 1847) – важный промысловый вид, наряду с минтаем является одним из главных звеньев пищевых цепей в морских биоценозах (Амброз, 1930; Whitehead, 1985; Науменко, 2001). Данный широкоареальный вид совершает ежегодные нагульные и нерестовые миграции, будучи при этом достаточно массовым, и может быть использован как модельный объект для оценки динамики популяции рыб. Его внутривидовая структура достаточно детально изучена с применением классических методов ихтиологии, что позволяет проводить сравнение результатов, полученных ранее, с современными молекулярно-генетическими данными.

Проводимые до настоящего времени исследования по изучению популяционной структуры сельди Охотского моря базировались в основном на анализе морфометрических признаков и изменчивости аллозимов (Аюшин, 1951; Пискунов, 1954; Правоторова, 1963; Тюрнин, 1973; Рыбникова, 1985). Оценка полиморфизма ДНК-маркеров, хотя и позволяет более точно выявлять степень генетической дифференциации локальных группировок, но для охотоморской сельди ранее не проводилась (за исключением RAPD-маркеров) (Лапинский и др., 2008). Можно заметить, что к настоящему времени большинством исследователей принята позиция, согласно которой в акватории Охотского моря выделяют два самостоятельных стада: охотское и гижигинско-камчатское (без учета озерных локальностей) (Науменко, 2001). Ряд исследователей также высказывали мнение о самостоятельности сельди Тауйской губы (Рыбникова, 1985; Смирнов и др., 2005). В настоящее время преимущественным является подход, в соответствии с которым внутривидовая структура сельди определяется на основании отличий в размерно-возрастном составе локальной группировки. Тем не менее существует мнение, что подобные отличия, скорее, являются следствием

фоновых условий обитания и/или онтогенетической изменчивости особей, нежели признаком генетической аутентичности изучаемых популяций (Калчугин, Вдовин, 2000).

Таким образом, до настоящего времени нет единого мнения о количестве и самостоятельности локальностей сельди Охотского моря. Ранее была показана возможность применения митохондриальной ДНК (далее мтДНК), особенно ее некодирующей области (контрольный регион), для верификации популяционной структуры рыб, так как последняя способна накапливать мутации вне зависимости от селективного давления (Avise, 2000).

Цель настоящего исследования – изучение внутривидовой структуры тихоокеанской сельди Охотского моря на основании изменчивости некодирующей области мтДНК.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили три выборки сельди, собранные в 2005–2006 гг. в период нереста (географические районы схематически указаны на рис. 1).

Тотальная ДНК выделялась из образцов мышечной ткани, которые хранились при –18 °С. Выделение и очистка ДНК, а также секвенирование контрольного региона проводились по методу Горбачева с соавт. (2011). Для ПЦР применялись следующие пары праймеров, разработанных самостоятельно:
1F- (5'-CTCCCAAAGCTAGTATTCTAA-3'),
1R- (5'-TATGCTTTGATTTAAGCTACAC-3');
2F- (5'-CACCCCTCGCAGGGCTGGTGGAAAA-3'),
2R- (5'-TGAGGGCATTCTCACGGGGCTGCGG-3').
ДНК амплифицировалась 40–50 циклов: денатурация при 94 °С – 1 мин; температура отжига для первой пары праймеров ≈ 50 °С, для второй пары ≈ 60 °С; синтез при 72 °С – 1 мин. Всего проанализирован 341 образец из трех локальностей. Последовательности, максимальная длина которых составила 1047 п.о., выравнивались по алгоритму ClustalW, реализованному в программе Mega 4.0 (Tamura *et al*., 2007). Оценка молекулярной изменчивости, гаплотипический состав выборок и попарные генетические дистанции (θ-тета) (Weir, Hill, 2002), а также проверка на применимость модели пространственной экспансии проводились с использованием программы Arlequin 3.0 (Excoffier *et al*., 2005). Тест на наличие корреляции между географическими и генетическим дистанциями (тест Мантела) рассчитывался в Statistica 6.0 с использованием ранжирования по Спирмену (Mantel, 1967). Медианные сети (графы) реконструировались в программе Network 4.5 по алгоритму (MJ) (Bandelt *et al*., 1999).

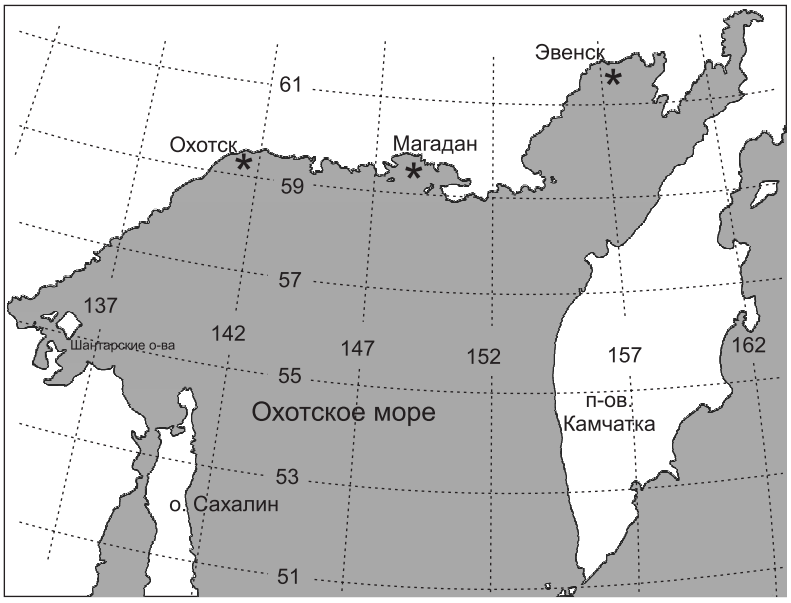

Рис. 1. Карта-схема сбора материала в акватории Охотского моря.

***** Название выборок слева направо: охотская, тауйская, гижигинско-камчатская.

Все расшифрованные последовательности были депонированы в международном банке генетических данных GenBank (www.ncbi.nlm.nih.gov). Присвоенные номера, а также географические координаты взятия проб и точные размеры выборок представлены в табл. 1.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В качестве критерия дифференциации локальностей был взят θ-параметр, который является аналогом индекса фиксации по Райту F_{st} (Wright, 1951). Указанный параметр более точно оценивает генетические расстояния и их доверительный интервал, так как процедура ресемплинга в нем сопряжена с бутстреп- и джекнайф-итерациями, что делает возможным его применение даже для малых выборок (Weir, 1996). В качестве дополнительного критерия нами использовался индекс k, оценивающий соотношение численности дочерней и предковой популяций (Gaggiotti, Excoffier, 2000). В случае длительной дивергенции данное соотношение стремится к нулю, а при наличии достаточного числа одинаковых гаплотипических вариантов генетические дистанции уменьшаются, что приводит к недостоверным результатам (в том числе отрицательным). Полученные величины, а также их статистическая значимость (в скобках) приведены в табл. 2.

Все представленные в табл. 2 значения свидетельствуют об отсутствии между выборками значимой дифференциации, а некоторые из них имеют отрицательный знак. Это указывает на тот факт, что межпопуляционная составляющая генетической изменчивости намного больше, чем внутрипопуляционная. Причина подобного неоднократно объяснялась и, наряду с математическим смещением, может быть связана с более высоким уровнем генетического родства между разными выборками, нежели внутри них самих (Weir, 1996). Данные утверждения также справедливы и для второго параметра (k) в связи с большей генетической дистанцией между гаплотипами, входящими в одну выборку, нежели среднее генетическое расстояние между гаплотипами из разных выборок (Gaggiotti, Excoffier, 2000). Подобное может являться следствием постоянного обмена генами между локалитетами.

В защиту данного предположения можно привести еще несколько параметров молекулярной изменчивости, также свидетельствующих о постоянных миграционных процессах (табл. 3). Применение указанных параметров объясня-

Таблица 1

Названия, размер выборок, координаты взятия проб и реквизиты, присвоенные последовательностям

Локальность	N	Координаты сбора, год сбора	Номера в GenBank
Охотская	71	59º 19′ N 143º 24′ E (2005)	GU067331–GU067400
Тауйская	123	59º 35′ N 150º 04′ E 59º 33′ N 151º 15′ E (2005–2006)	GU066939–GU066992 GU067262–GU067330
Гижигинско-камчатская	160	61º 50′ N 159º 22′ E (2005–2006)	GU066993–GU067151

Таблица 2

Значение тестов на генетическую дифференциацию между исследованными выборками

Выборки	Тауйская	Гижигинско-камчатская	Охотская
Тауйская	–	0,75 (0,47)	–415,9 (0,99)
Гижигинско-камчатская	–0,0018 (0,6)	–	–1341,2 (0,99)
Охотская	–0,0013 (0,4)	–0,0005 (0,4)	–

Примечание. θ – параметр представлен под диагональю, k – над диагональю. В скобках указана статистическая значимость.

Таблица 3

Основные характеристики молекулярной изменчивости изученных выборок

Выборка	Молекулярные параметры						
	Tajima's D	Fu's Fs	π	θ_s	θ_k	H_{div}	P_{SSD}
Охотская	–0,92	–25,4**	5,3 ± 2,8	6,2 ± 1,2	42,3	0,96	0,46
Тауйская	–1,26*	–25,5**	6,1 ± 3,2	7,98 ± 2,1	53,0	0,95	0,36
Гижигинско-камчатская	–1,54*	–25,3**	6,01 ± 3	9,55 ± 2,4	70,7	0,96	0,82

* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$. Tajima's D – значение теста Тадзимы на нейтральность (Tajima, 1989a), Fu's Fs – значение теста Фу на нейтральность (Fu, 1997), π – среднее нуклеотидное разнообразие, θ_s – оценка числа сайтов, содержащих единичные мутации, θ_k – соотношение числа аллелей к размеру выборки, H_{div} – гаплотипическое разнообразие, P_{SSD} – проверка выполнимости нулевой гипотезы о пространственной экспансии (миграции).

ется общепринятым мнением об их связи с демографическими процессами, протекающими в популяциях (Avise, 2000).

Как видно из табл. 3 (2-й и 3-й столбцы), только одно значение теста на нейтральность отклонилось от нулевой гипотезы. Общепризнанным является факт отклонения значений данных тестов в случае увеличения численности популяции, вида или их периодической флуктуации (Aris-Brosou, Excoffier, 1996). Однако существуют данные, свидетельствующие о том, что тесты на нейтральность могут отклоняться от нулевой гипотезы и при постоянном потоке генов между локальностями (при N_m более 5 % особей на поколение) (Ray *et al*., 2003) с одновременной тенденцией к уменьшению вариансы (усреднению значений) параметра среднего нуклеотидного разнообразия (π) внутри локальностей. Подобная тенденция представлена в табл. 3 (колонка 4). Указанные результаты подтверждаются также и примерно сопоставимыми значениями гаплотипического разнообразия (H_{div}) для всех выборок, и высоким уровнем значимости ($p > 0,05$) при проверке выполнимости модели пространственной экспансии (табл. 3 колонки 7 и 8 соответственно). Графы попарных нуклеотидных сравнений во всех трех выборках также имеют сходную кривизну (рис. 2), что свидетельствует о постоянно протекающих в них сходных популяционных процессах.

На данном графе результаты не имеют унимодального распределения, однако само по себе это не может служить дифференцирующим критерием. Как известно, полимодальный характер распределения может являться следствием не только демографической константности популяции, но и наличия горячих (мутабельных) сайтов в маркере (Schneider, Excoffier, 1999). Из приведенных в табл. 3 параметров оставшийся θ_s зависит от среднего гармонического и указывает на вероятность появления сайтов, содержащих единичные мутации. Другая характеристика θ_k оценивает соотношение числа аллелей к размеру выборки и также может быть использована для описания локальностей. Из табл. 3 (колонки 5 и 6) можно увидеть сходную тенденцию к возрастанию значений двух перечисленных молекулярно-генетических характеристик от охотского до гижигинско-камчатского стад, причину подобного назвать трудно. Однако известно, что при прочих равных условиях для указанных индексов справедлива зависимость $M = 2N_e\mu$, где M – молекулярное разнообразие, N_e – эффективная численность, μ – скорость мутации (Tajima, 1989a). Можно предположить, что подобное распределение их значений обус-

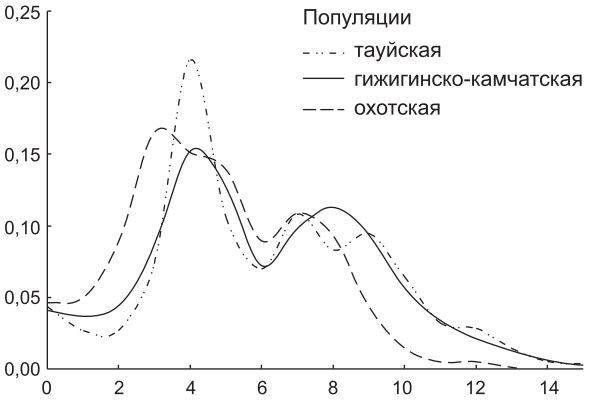

Рис. 2. Граф попарных нуклеотидных сравнений.

На оси абсцисс – число замен при попарном сравнении, на оси ординат – вероятность в долях. Проверка применимости модели приведена в табл. 3 (крайняя правая колонка).

ловлено эффективной численностью популяций. Однако такое объяснение весьма обескураживает, так как подобные результаты противоречат ихтиологическим представлениям о размерах существующих группировок. В частности, в современной ихтиологической практике считается, что наибольшим является именно охотское стадо (Науменко, 2001). Отметим, что в целом значения тестов на нейтральность и индексов молекулярной изменчивости не противоречат высказанному выше мнению о потоке генов между исследованными локальностями. Напротив, выявленный градиент молекулярной изменчивости при продвижении с запада на северо-восток Охотского моря может являться прямым следствием данного популяционного процесса, хотя мы и не исключаем влияния размера выборки. Все вышесказанное позволяет считать рассмотренные локальности единой популяцией.

Данное предположение подтверждается анализом суммарной молекулярной изменчивости (global AMOVA) и тем фактом, что при объединении всех трех выборок и/или при попарном их объединении на межвыборочный компонент приходится лишь от 0,1 до 0,2 % всей молекулярной изменчивости при высоком уровне значимости нулевой гипотезы ($p = 0{,}3$). По всей видимости, столь низкие значения также возможно объяснить процессами, препятствующими накоплению молекулярной изменчивости внутри локальностей (поток генов). Подобное утверждение должно согласовываться с высоким уровнем мигрантов, однако отрицательные генетические дистанции (F_{st}) не позволяют рассчитать их количество по методике, предложенной ранее (Slatkin, 1995). Тем не менее возможно произвести приблизительные расчеты косвенным способом. Для этого необходимо оценить процент частых гаплотипов во всех трех выборках. Всего было выявлено 10 гаплотипических вариантов, встречаемых примерно с одинаковой частотой в трех исследованных локальностях. Процент общих гаплотипов в выборках и соотношение между гаплотипическими линиями указаны на рис. 3 и 4 соответственно.

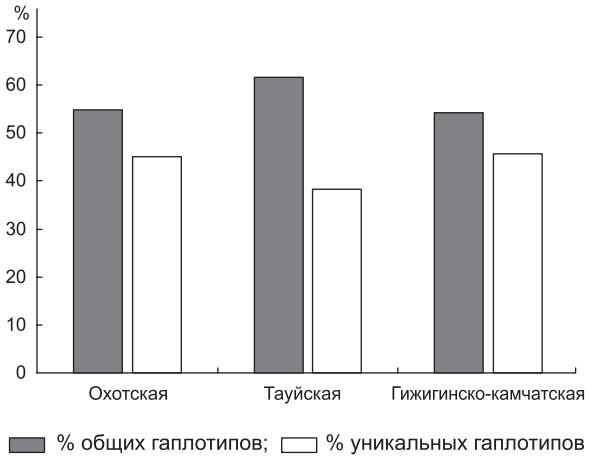

Рис. 3. Встречаемость в выборках общих и уникальных гаплотипов, %.

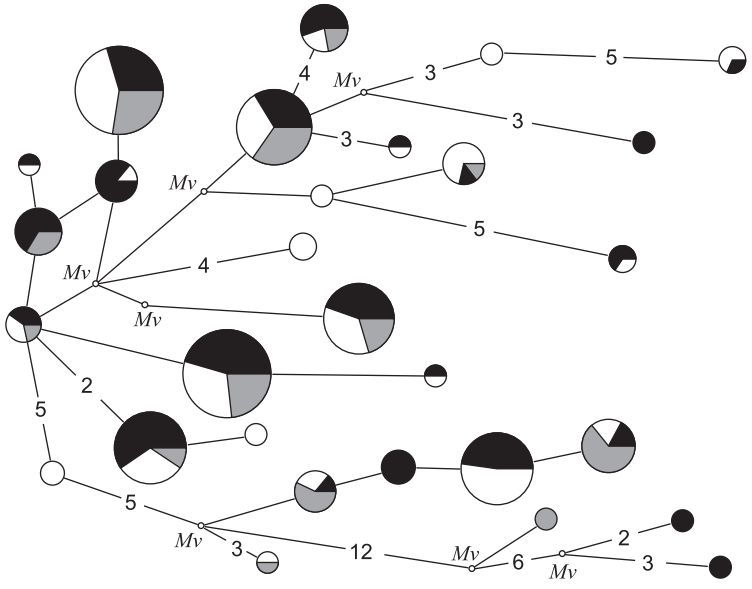

Рис. 4. Медианная сеть гаплотипических вариантов (митохондриальных линий).

Секторами отделены доли гаплотипов в выборках (гижигинско-камчатская – черный, тауйская – белый, охотская – серый). Цифры, указанные на ребрах, – количество мутаций. *Mv* – медианные векторы (гипотетические варианты, отсутствующие в выборке, но необходимые для реализации принципа экономии).

При построении медианной сети все единичные варианты были удалены, поскольку вносили филогенетический шум и не могли быть использованы для анализа. Если оценить процентное соотношение частых гаплотипов в выборках (рис. 3), в среднем оно составляет 57 % (от 54 до 61) от общего объема проанализированных образцов. По данным исследований численности сельди в прошлом веке, северо-охотоморские локальности испытывали сильную депрессию (1970-е гг. до начала 1990-х) с введением запрета на лов в течение 6 лет для охотского и 16 лет для гижигинско-камчатского стад (Науменко, 2001). Если предположить, что восстановление численности сельди происходило за счет естественной прибыли (флуктуации численности), без влияния миграций, то, можно ожидать, что в разных частях акватории частоты гаплотипов различались бы между собой. Однако наши данные свидетельствуют об обратном (рис. 4). Известно также, что при прохождении через «горлышко бутылки» разнообразие популяции резко падает (Tajima, 1989b). А так как частоты основных гаплотипических вариантов в целом для всех трех выборок сопоставимы, резонно предполагать, что основным фактором восстановления численности являлся именно поток генов.

Если принять, что чуть больше половины численности популяции восстановилось за счет мигрантов и что срок восстановления в среднем 11 лет, то количество мигрантов за год должно быть сопоставимо с 5 % (от 3,6 до 9,5 % на разные годы и локалитеты). Можно отметить, что ранее проводимые исследования по мечению сельди у берегов северо-западного Сахалина показали возможность ее миграций в отдаленные акватории Охотского моря (Андреев, 1968). Всего удалось выловить чуть более 1,9 % меченых рыб (из которых чуть менее половины выловлены в акваториях, географически удаленных от места мечения). Была установлена возможность миграций рыб от берегов острова до Тауйской губы, южной оконечности полуострова Камчатка и в Японское море всего за один год. Полученные результаты согласуются с многолетними исследованиями по мечению сельди, проводимыми в Британской Колумбии (северная Америка) в течение 44 лет (Hey *et al*., 2001). В ходе исследования удалось выловить в среднем чуть более 2,5 % меченых рыб (данное значение варьировало в разные годы от 0 до 16 %). При этом было установлено, что мигранты могут преодолевать до нескольких сотен километров за год (максимальные расстояния были сопоставимы с 1000 км). Примерно от 10 до 20 % помеченных рыб (из разных локальностей) могли встречаться в иных географических районах. С учетом литературных данных и того факта, что тихоокеанская сельдь совершает ежегодные нагульные (в мористую часть акватории) и нерестовые миграции (к берегу), произведенная нами оценка величины потока генов для охотоморской сельди представляется весьма правдоподобной.

Для проверки тезиса о связи между генетическими и географическими дистанциями был применен тест Мантела, указывающий на отсутствие значимой корреляции между матрицами их значений (p = 0,88). Более того, отрицательный аргумент корреляции (r = –0,17) свидетельствует о непропорциональном увеличении географических дистанций по сравнению с генетическими (обратная зависимость).

Исходя из изложенного можно заключить, что выделяемые в настоящее время в Охотском море стада тихоокеанской сельди на основании данных об изменчивости контрольного региона мтДНК представляются лишь локальными структурами единственной популяции, поскольку их дифференциацию нам доказать не удалось. Мы полагаем, что основной причиной, нивелирующей внутривидовую структуру сельди в Охотском море, является поток генов (обмен мигрантами).

Автор выражает благодарность А.А. Смирнову за помощь в сборе материала, а также А.Г. Лапинскому и рецензенту «Вавиловского журнала генетики и селекции» за ценные замечания к рукописи.

ЛИТЕРАТУРА

Амброз А.И. Характеристика уловов сельди в заливе Де-Кастри за 1929 год // Рыбное хозяйство Дальнего Востока. 1930. № 7/8. С. 38–43.

Андреев В.Л. Результаты мечения сельди в заливе Ныйво (северо-восточный Сахалин) в 1963 году // Изв. ТИНРО. 1968. Т. 65. С. 257–258.

Аюшин Б.И. Некоторые данные о нагульной сельди се-

верной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. 1951. Т. 35. С. 81–86.

Горбачев В.В., Соловенчук Л.Л., Черноиванова Л.А. Внутривидовая структура тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* Valenciennes, 1847 (Clupeidae: Clupeiformes) Японского и южной части Охотского морей по данным об изменчивости контрольного региона митохондриальной ДНК // Биология моря. 2011. Т. 37. № 6. С. 472–476.

Калчугин П.В., Вдовин А.Н. Некоторые аспекты внутривидовой дифференциации тихоокеанской сельди (*Clupea pallasi*) в водах Приморья // Изв. ТИНРО. 2000. Т. 127. С. 166–170.

Лапинский А.Г., Смирнов А.А., Горбачев В.В., Соловенчук Л.Л. Генетическая дифференциация североохотоморской группировки тихоокеанской сельди *Clupea pallasi* Valenciennes, 1847 (Clupeidae; Clupeiformes), по данным RAPD // Вопросы рыболовства. 2008. Т. 9. № 1 (33). С. 128–137.

Науменко Н.И. Биология и промысел морских сельдей Дальнего Востока. Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор, 2001. 330 с.

Пискунов И.А. Материалы по биологии сельди Гижигинской губы // Изв. ТИНРО. 1954. Т. 39. С. 59–72.

Правоторова Е.П. О районах нагула гижигинско-камчатского стада сельди // Рыбное хозяйство. 1963. № 12. С. 14–17.

Рыбникова И.Г. Популяционно-генетическая структура сельдей Охотского моря // Сельдевые северной части Тихого океана. Владивосток: Известия ТИНРО, 1985. С. 57–62.

Смирнов А.А., Марченко С.Л., Кащенко Е.В. Оценка популяционного статуса сельди Тауйской губы Охотского моря по результатам морфометрического анализа 2001–2002 гг. // Тез. докл. VI науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2005. С. 253–255.

Тюрнин Б.В. Нерестовый ареал охотской сельди // Изв. ТИНРО. 1973. Т. 86. С. 12–21.

Aris-Brosou S., Excoffier L. The impact of population expansion and mutation rate heterogeneity on DNA sequence polymorphism // Mol. Biol. Evol. 1996. V. 13. P. 494–504.

Avise J.C. Phylogeography: The History and Formation of Species. 2000. 447 p.

Bandelt H., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. 1999. V. 16. P. 37–48.

Excoffier L., Laval G., Schneider S. Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis // Evolutionary Bioinformatics Online. 2005. V. 1. P. 47–50.

Fu Y. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and backgroud selection // Genetics. 1997. V. 147. P. 915–925.

Gaggiotti O., Excoffier L. A simple method of removing the effect of a bottleneck and unequal population sizes on pairwise genetic distances // Proc. of the Royal Soc. London. 2000. V. 267. P. 81–87.

Hay D.E., McCarter P.B., Daniel K.S. Tagging of Pacific herring *Clupea pallasi* from 1936–1992: a review with comments on homing, geographic fidelity, and straying // Can. J. Fisheries Aquat. Sci. 2001. V. 58. P. 1356–1370.

Mantel N. The detection of disease clustering and a generalized regression approach // Cancer Res. 1967. V. 27. 209–220.

Ray N., Currat M., Excoffier L. Intra – deme molecular diversity in spatially expanding populations // Mol. Biol. Evol. 2003. V. 20 (1). P. 76–86.

Slatkin M. A measure of population subdivision based on microsatellite allele frequencies // Genetics. 1995. V. 139. P. 457–462.

Schneider S., Excoffier L. Estimation of demographic parameters from the distribution of pairwise differences when the mutation rates vary among sites: Application to human mitochondrial DNA // Genetics. 1999. No. 152. P. 1079–1089.

Tajima F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism // Genetics. 1989a. V. 122. P. 585–595.

Tajima F. The effect of change in population size on DNA polymorphism // Genetics 1989b. V. 123. P. 597–601.

Tamura K., Dudley J., Nei M., Kumar S. MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0 // Mol. Biol. Evol. 2007. V. 24. P. 1596–1599.

Weir B.S. Genetic Data Analysis II: Methods for Discrete Population Genetic Data. Sinauer Assoc., Inc., Sunderland, MA, USA. 1996. 376 p.

Weir B.S., Hill W.G. Estimating F – statistics // Ann. Rev Genet. 2002. V. 36. P. 721–750.

Wright S. The genetical structure of population // Ann. Eugen. 1951. V. 15. P. 323–354.

Whitehead P. Clupeoid fishes of the world (Suborder Clupeoidei). An Annotated and Illustrated Catalogue of the Herrings, Sardines, Pilchards, Sprats, Shads, Anchovies and Wolf-herrings. 1985. V. 125/7(1). 303 p.

MIGRATIONS AS A CAUSE OF GENETIC HOMOGENEITY IN PACIFIC HERRING (*CLUPEA PALLASII*) FROM THE SEA OF OKHOTSK

V.V. Gorbachev

Institute of Biological Problems of the North, Far East Branch of the Russian Academy of Sciences, Magadan, Russia, e-mail: genetic2@yandex.ru

Summary

Analysis of the molecular variability of mitochondrial DNA (mtDNA) control region sequences has shown no differentiation between samples of spawning herring from various parts of the Okhotsk Sea ($p > 0,05$). The lack of differentiation may be attributed to a constant gene flow between schools, while the proportion of migrants (N_m) can be calculated only indirectly. Global AMOVA for sample pairs or bulked samples shows that the intersample component comprises about 0,1–0,2 % of the total polymorphism ($p > 0,1$). This fact is considered to be a consequence of intense migration. The minimum portion of migrants for a locality per year varies within 3,6–9,5 %.

Key words: Pacific herring, *Clupea pallasii*, the Sea of Okhotsk, mtDNA control region, population structure, gene flow.