

**О ПРИЗНАКАХ КАЧЕСТВА И ИХ ГЕНЕТИЧЕСКОМ КОНТРОЛЕ
У РИСА *Oriza L.*
(обзор)**

В.О. УЛИТИН, Е.М. ХАРИТОНОВ, Ю.К. ГОНЧАРОВА

Описаны современные представления о наследственных факторах и закономерностях, определяющих содержание основных компонентов зерна риса — амилозы и амилопектина крахмала, белков, жиров, витаминов и ароматических веществ. Представлены некоторые результаты использования методов молекулярной генетики в селекции сортов на качество зерна.

Ключевые слова: рис, генетика, качество, амилоза, амилопектин, белки, жиры, витамины, ароматические вещества, молекулярные маркеры.

Keywords: rice, genetics, quality, amylose, amylopectin, protein, fats, vitamins, aromatic substances, molecular markers.

Рис относится к числу древнейших продовольственных сельскохозяйственных культур: одомашнивание однолетнего риса посевного (*Oryza sativa*) произошло около 9 тыс. лет назад. Основные компоненты рисового зерна — крахмал и белок. Кроме того, в нем присутствуют жиры, витамины и минералы (1). В разных странах критерии, которым должны соответствовать сорта риса для отнесения в группу высококачественных, неодинаковы. Так, в Индии, Бангладеш и на Филиппинах предпочитают высокоамилозные сорта, у которых зерна не развариваются при приготовлении. В Корее, Японии, Египте ценят сорта с невысоким содержанием амилозы. В Малайзии, Китае, Мьянме, Непале пользуются спросом сорта всех направлений селекции на качество (2). Ранее в России выращивались только низкоамилозные формы, но в последнее время назрела необходимость создания отечественных сортов риса, пригодных как для приготовления суши и плова, так и для детского и диетического питания, что требует углубленного изучения генетических факторов, контролирующих качественные признаки.

Свойства крахмала служат ключевым фактором, влияющим на пищевые и кулинарные качества приготовленного риса, в то время как количество белков и их аминокислотный состав определяют его питательную ценность. Крахмал в зернах злаков представляет собой C₆-сахара, полимеризованные в гранулы крахмала эндосперма. Различают два типа продуктов полимеризации: амилозу (молекулы с прямыми цепями и α-1,4-гликозидными связями) и амилопектин (сложно разветвленные молекулы цепей сахара с α-1,4- и α-1,6-связями). Содержание амилозы влияет на консистенцию геля, которая служит стандартным показателем, используемым при выборе способов обработки и приготовления риса (3).

Прямые цепи амилозы синтезируются ферментами глюкозилтрансферазами и составляют до 30 % запасного крахмала в зерновке; остальная его часть представлена амилопектином с разветвленной молекулярной структурой. Крахмал глютинозного (или восковидного) риса полностью состоит из амилопектина. Сорта с высоким содержанием амилозы (около 25 %) не развариваются при приготовлении и могут использоваться для пловов и других блюд, где важно сохранить целостность и привлекательный вид зерновки (4).

Растения, зерна которых содержат около 20 % амилозы, в 6-й хромосоме несут доминантный ген *Wx* (waxy — восковидный), кодирующий фермент синтеза амилозы. Растения, производящие восковидный крах-

мал и не способные к биосинтезу амилозы, представляют собой природные мутантные формы. Считается, что у глютинозного риса произошла утрата генетической информации в локусе, кодирующем фермент синтеза амилозы крахмала. Вследствие этого мутантный фенотип наследуется, как рецессивный (*wx*) (5).

Вид полимеризации крахмала в зерновке (степень молекулярной упорядоченности) определяет ее светооптические свойства. Так, у зерновок, содержащих 20-30 % амилозы, эндосперм прозрачный, у зерен с восковидным крахмалом — мутный. Этот признак позволяет отличать зерна с доминантным геном *Wx* от тех, которые несут его рецессивный аллель. По составу крахмала сорта риса делятся на глютинозные (или восковидные) и неглютинозные, однако существует множество промежуточных форм. Одиночный нормальный ген *Wx* недостаточно функционален, чтобы доминировать в триплоидном эндосперме *Wxwxw*, и, как следствие, его фенотипическое выражение оказывается неполным (6).

Изучение невосковидных линий показало наличие двух типов гена *Wx*, кодирующих два типа ферментов синтеза амилозы. Первый (*Wxa*) локализован в сортах подвида *indica* с высоким содержанием амилозы (25 % и выше), второй (*Wxb*) — в сортах *japonica* с более низким содержанием амилозы (20 % или ниже). В первом случае ген продуцирует большее количество фермента, синтезирующего амилозу (1). Последние исследования характеризуют количественное соотношение ферментов синтеза амилозы у вышеперечисленных подвидов как 10-кратное (7).

Возникновение промежуточных типов может быть обусловлено присутствием других генов. Так, сообщалось о пяти независимых локусах, получивших наименование *du* (dull) — от *du1* до *du5*. Установлена природа по крайней мере двух из них — *du1* и *du2*. Мутантные аллели этих генов препятствуют процессу транскрипции гена *Wxb* (8). С точки зрения классической генетики возможные фенотипические расщепления при таком механизме будут трактоваться как результат сложных взаимодействий генов, определяющих признак.

Существовавшие до настоящего времени представления о прямолинейности молекул амилозы оказались неточными. В последних исследованиях установлена неоднородность ее структуры. При растворении амилозы в горячей воде часто выявляется сходный с амилопектином гиперразветвленный материал. Этот материал (high water soluble, HWS) структурно отличен от нерастворимого (high water insoluble, HWI) амилопектина. Во фракции HWS по сравнению с фракцией HWI молекулы имеют несколько большую степень разветвленности (9).

Необходимо отметить, что унифицированного и стандартизированного метода оценки содержания амилозы в зернах риса до сих пор не существует (10).

Неупорядоченная разветвленная структура у амилопектина также представляет собой результат ферментативной активности и определяется генетическими факторами. Установлено, что в биосинтезе амилопектина занято по крайней мере четыре вида ферментов. В эндосперме риса идентифицированы три формы только для фермента ветвления крахмала — BEI, BEIIa и BEIIb (11).

У некоторых неглютинозных сортов орошающегося риса с низкой температурой желатинизации обнаружено как наличие, так и отсутствие активности фермента ветвления крахмала (starch branching enzyme, SBE1). Распределение длин цепей амилопектина контролируется областью хромосомы, включающей измененный SBE1 локус. Отсутствие SBE1 активности

у восковидных сортов улучшает мягкость рисовой выпечки через 1 сут после термической обработки. Ученые приходят к мнению, что эти генетические изменения полезны как маркеры в селекции риса, направленной на создание линий с низкой температурой желатинизации (12).

Проведение исследований значительно осложняется тем, что увеличение температуры на 2-3 °C в период созревания риса приводит к снижению содержания амилозы на 1 %, причем на этот показатель влияют как ночные, так и дневные температуры, особенно с 5-х по 10-е сут после цветения, когда синтезируется основное количество амилозы (13).

Содержание амилозы, консистенция геля и температура желатинизации — три важных признака, влияющих на качество приготовленного риса. Закономерности их наследования установлены при изучении общей и специфической комбинационной способности. В частности, обнаружено аддитивное и неаддитивное действие генов, контролирующих содержание амилозы. При этом аддитивный эффект оказался ниже неаддитивного. Однако по таким признакам, как температура желатинизации и консистенция геля, аддитивная генетическая изменчивость превышает неаддитивную (14).

Показано, что высокая или низкая вязкость геля связана с полиморфизмом по единичному нуклеотиду. Разработаны аллель-специфичные маркеры, с помощью которых определяют полиморфизм в популяциях при селекции на повышение кулинарных свойств и анализе качества зерна (15). На двух агрофонах с использованием популяции дигаплоидов, полученных от скрещиваний между сортами Zhenshan 97 и Н94 подвида *indica*, выявили 19 локусов, которые участвуют в определении содержания амилозы, консистенции геля и температуры желатинизации в изменяющихся условиях среды. Обнаружены как аддитивные, так и эпистатические взаимодействия выделенных локусов (16).

Низкое качество гибридного риса тесно связано с разным содержанием амилозы у родительских форм и расщеплением по этому признаку, поскольку на гибридном растении первого поколения (F_1) получают зерно второго поколения (F_2). Для улучшения качества зерна гетерозисных гибридов фрагмент гена *shawu* интродуцируют в родительские линии. Как оказалось, у некоторых трансгенных растений содержание амилозы в эндосперме было снижено. В одной из гомозиготных линий оно составляло 7,02 %, что на 72,4 % меньше, чем у исходного растения (17).

Следующие по значимости компоненты зерна риса — протеины. Они характеризуются наилучшей аминограммой среди белков зерновых культур, а также высокой усвояемостью; их биологическая ценность составляет 70-75 %, относительная питательная ценность — 50 %. Количество белка у образцов риса из мировой коллекции Всероссийского НИИ риса (ВНИИ риса) колеблется от 5,5 до 18,0 %.

Протеины представлены альбуминами, глобулинами, глютелинами и проламинами. Они присутствуют в алейроновом слое и эмбрионе, часть запасного белка содержится в эндосперме. Содержание протеинов в наружном слое эндосперма выше, чем во внутреннем. Более 95 % протеинов внутреннего слоя эндосперма представлены белковыми тельцами (18).

Фракция альбуминов в основном состоит из ферментных белков, однако ее содержание невелико. Проламины сосредоточены только в одном типе белковых телец (protein bodies, PB-1). Глютелины составляют более 70-80 % от общего количества белков как у необрушенного, так и у шлифованного риса и при этом специфично сконцентрированы в частичках PB-2 (19).

Следует отметить, что белковые тельца неодинаковы по питательной ценности. Так, частицы PB-1 имеют крайне твердую структуру и не разрушаются при термической обработке риса, а также в процессе пищеварения. Содержание PB-1 у некоторых сортов подвидов *indica* и *japonica* превышает соответственно 20 и 30 %. Белковые тельца PB-2 разрушаются при термической обработке и полностью усваиваются организмом человека. Они представляют собой основную фракцию белка риса, что объясняет его высокую питательную ценность. Повышение количества белка в зерне у некоторых сортов происходит за счет увеличения числа белковых телец в эндосперме.

Питательная ценность запасных белков риса высока, поскольку у этой культуры по сравнению с другими злаками зерно более богато лизином. Наибольшее количество лизина выявляется во фракции отрубей, состоящей в основном из алейронового слоя и эмбриона, которые удаляются в процессе шлифовки (20).

Повышение содержания белка в зерне и улучшение его аминокислотного состава — одно из направлений работы генетиков и селекционеров. Так, при маркировании популяции из 190 рекомбинантных инбредных линий, полученных при гибридизации между сортами *Zhenshan 97* и *Nanyangzhan*, идентифицировано 18 хромосомных участков, связанных с изменением содержания аминокислот. Для 13 локусов аллель сорта *Zhenshan 97* увеличивал соответствующие показатели. Влияние большей части локусов было отмечено в 2002 и 2004 годах. Вклад локусов в определение признака варьировал от 4,30 до 28,82 %. Относительно сильный кластер QTL, включающий до 19 индивидуальных QTL, обнаружили у основания 1-й хромосомы. Была выявлена высокая степень совпадения локализации QTL, определяющих пути метаболизма аминокислот, включая ассимиляцию и перенос азота, а также биосинтез аминокислот или белка (21).

Липиды присутствуют в зерне риса в небольшом количестве (до 4 %). Они представлены нейтральными липидами, глюкоглипидами и фосфолипидами, причем первые составляют большую часть — около 80 %. Основные жирные кислоты липидов риса — пальмитиновая, олеиновая и линолевая (на них приходится около 95 % от общего количества жирных кислот). Известно, что линолевая кислота отвечает за снижение концентрации холестерина в крови. Ее доля в нешелушеном рисе и отрубях может достигать 30-50 % от общего количества жирных кислот. Для этого показателя отмечена широкая внутривидовая изменчивость (22).

Липиды содержатся во всех тканях растения (в среднем 2,3-3,9 %), и их количество значительно различается в его разных частях. Эмбрион и алейроновый слой зерновки риса — основные ткани для запасания липидов, их содержание здесь варьирует от 17,5 до 21,7 %. В шлифованном рисе этот показатель составляет только 0,3-0,6 % (19).

Изменение локализации липидов в растительных тканях — важный фактор в селекционных программах, направленных на увеличение содержания жиров в рисе. Еще один прием повышения количества масла в зернах риса — интроверсия генов, ответственных за увеличение эмбриона и алейронового слоя.

Установлена отрицательная корреляция между содержанием олеиновой и линолевой кислот. По количеству олеиновой и линолевой кислот подвид *japonica* оказался промежуточным между *indica* и *javanica*. Сообщается о значимых сортовых различиях по составу жирных кислот и их изменчивости под влиянием факторов среды. Следует отметить, что генетический анализ таких признаков, как содержание липидов и состав жирных

кислот, носит фрагментарный характер. В то же время подобные исследования необходимы для диверсификации использования рисового зерна и улучшения качества липидов риса (23).

Количество витаминов в сортах риса из мировой коллекции ВНИИ риса значительно варьирует. Нешлифованный рис содержит различные витамины группы В, но в нем отсутствуют витамины групп А, С и D. Однако содержание витаминов группы В значительно снижается в результате шлифовки, и они почти полностью утрачиваются в процессе приготовления. Эмбрионы и отходы риса богаты витаминами (24).

Простой подход к улучшению пищевых культур в соответствии с так называемой концепцией биофортификации (*biofortification*) — получение сортов с повышенным содержанием питательных веществ. В частности, дефицит витамина А — одна из главных проблем развивающихся стран, в особенности касающаяся здоровья детского населения. Созданный в последние годы генетически модифицированный так называемый золотой рис в отличие от белого содержит β-каротин (провитамин А) в эндосперме зерновки. Трансгенный сорт Golden Rice 2 содержит в 23 раза больше каротиноидов, чем исходный, и способен обеспечить дневную детскую норму витамина А при потреблении двух порций (25).

Генетически модифицированные сорта риса могут быть использованы в качестве исходного материала при традиционной селекции. Фирма «Syngenta AG» (Швейцария) предоставила сорт Golden Rice 1 для включения в национальные программы по повышению питательной ценности культуры нескольким азиатским странам и Международному научно-исследовательскому институту риса (International Rice Research Institute — IRRI, Филиппины). Была начата интроверсия новых трансгенных локусов в два популярных сорта риса — IR64 и IR36 с помощью маркеров для контроля включения гена при беккроссах (26).

Ароматный рис, который предпочитают потребители во всем мире, кроме приятного запаха, обладает вкусовой привлекательностью. У ароматного риса запах имеют не только зерна, но также стебли и листья. Различие сортов по силе аромата обусловлено генетически. 2-Ацетил-1-пироллин — главный компонент, придающий рису аромат, сила которого варьирует от 0,25 до 1,50 ед. по специальной шкале. У большинства сортов российской селекции этот признак отсутствует.

Установлено, что аромат возникает вследствие делеции 8-й пары оснований в гене, кодирующем гомолог альдегиддегидрогеназы. Созданы молекулярные маркеры для этого признака, которые могут быть использованы для высокопроизводительных отборов в гибридных популяциях и коллекциях генплазмы (27). Один из генов, определяющих аромат риса, — *Os2AP* локализован в 8-й хромосоме, определена последовательность его оснований. Ген включает 15 экзонов, которые кодируют белок, состоящий из 503 аминокислот и высокогомологичный бетаинальдегиддегидрогеназе (28). В нескольких независимых исследованиях изучена наследуемость этого признака. Сообщается как о доминировании генов, определяющих аромат, так и об их рецессивном действии, о двух (*Sk₁* и *Sk₂*), трех (*Ska*, *Skb* и *Skc*), четырех комплементарных или доминантных генах (*Oa*, *Ob*, *Oc*, *Od*), а также полигенах, участвующих в контроле этого признака (29-31).

Таким образом, за последние десятилетия знания о наследственных факторах и закономерностях, определяющих содержание амилозы и амилопектина крахмала, белков, жиров, витаминов и ароматических веществ, значительно углубились, а современные методы молекулярной генетики (молекулярное маркирование, трансгенез) позволяют ускорять селекцию с

целью получения сортов риса с улучшенным качеством зерна.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Amanno E. Starch. In: Science of the rice plant. V. 3. Genetics /M. Takane, F. Yuzo, K. Fumio, Y. Hikoyuki (eds.). Tokyo, 1997: 418-422.
2. Nakagahra M. Variation and inheritance of rice starch. In: Rice plant grains, specifically grain quality. Nat. Agri. Res., Japan, Center Tsukuba, 1988: 31-57.
3. Nikuni J. Science of starch. In: Starch hand book. Fsakura Shoten, Tokyo, 1961: 5-57.
4. Nelson O.E., Chourey P.S., Chang M.T. Nucleoside diphosphate sugarstarch glucosyl transferase activity in waxy starch granules. Plant Physiol., 1978, 62: 383-386.
5. Yatou O., Amanno E. Variation of restriction fragment length of waxy mutant genes in rice. Japan J. Breed., 1989, 39: 248-249.
6. Amanno E. A rapid method of measurement of amylase and application to analyses of low amylose content mutants in rice. Ann. Rept. NIAR, 1986: 47-50.
7. Sanoo Y., Maekawa M., Kiruchi H. Temperature affect on the Wx protein level and amylose content in a rice endosperm. J. Hered., 1985, 77: 221-222.
8. Masayuki I., Matsuda Y., Sato H. et al. Dull encodes an essential splicing factor, a determinant of rice amylose content. Proc. 5th Int. Rice Symp. Manila, Philippines, 2005: 276.
9. Cuevas R.P., Fitzgerald O.M. Structural characterization of hot water-soluble and hot water-insoluble fractions of starch in waxy rice (*Oryza sativa* L.). Proc. 3rd Int. Rice Congress. Hanoi, Vietnam, 2010: 3959.
10. Jimenez R.R., Resurreccion A.P., Fitzgerald O.M. Moving from apparent to actual amylose in rice. Proc. 3rd Int. Rice Congress. Hanoi, Vietnam, 2010: 4108.
11. Sato H., Nishi A., Hatae H., Yamashita K., Kubo A., Nakamura Y. Mutation in starch branching enzymes in rice. Proc. 5th Int. Rice Symp. Manila, Philippines, 2005: 316.
12. Umemoto T., Okamoto K., Hiratsuka M., Aoki N., Nakaura Y., Inouchi N. Characterization of natural variation in rice (*Oryza sativa* L.) starch branching enzyme 1 and its effects on processing quality. Proc. 3rd Int. Rice Congress. Hanoi, Vietnam, 2010: 3866.
13. Inatsu O. Studies of improving the eating quality of Hokkaido rice. Res. Rep. Pref. Agri. Expt. Sta., 1988, 66: 1-89.
14. Maleki M., Darvish F., Fotokian M.H., Nouri M. The assay of combining ability in traits related to grain quality of hybrid rice varieties by line tester. Proc. 5th Int. Rice Symp. Manila, Philippines, 2005: 27.
15. Nguye T.A., Dara D.V., Fitzgerald M. A SNP on the *waxy* gene explains gel consistency. Proc. 3rd Int. Rice Congress. Hanoi, Vietnam, 2010: 4016.
16. Fan C.C., Yu X.Q., Xing Y.Z., Xu C.G., Luo L.J., Zhang Q. The main effects, epistatic effects and environmental interactions of QTLs on the cooking and eating quality of rice in a doubled-haploid line population. Theor. Appl. Genet., 2005, 110: 1445-1452.
17. Chen X., Liu Q., Wang Z., Wang X., Cai X., Zhang J., Gu M. Introduction of antisense *waxy* gene into main parent lines of *indica* hybrid rice. Chinese Science Bulletin, 2002, 47(11): 93.
18. Лоточникова Т.Н., Туманьян Н.Г. Показатели качества риса в селекционном процессе. Мат. Х Междуд. симп. «Нетрадиционное растениеводство. Энзимология. Экология и здоровье». Алушта, 2001: 367.
19. Лоточников С.В., Лоточникова Т.Н., Туманьян Н.Г. Оценка исходного материала в селекционном процессе создания сортов риса с высокими характеристиками качества зерна и крупы. Селекция и семеноводство, 2006, 2: 27-29.
20. Tanaka K. Proteins. In: Science of the rice plant. V. 3. Genetics /M. Takane, F. Yuzo, K. Fumio, Y. Hikoyuki (eds.). Tokyo, 1997: 422-430.
21. Wang L., Zhong M., Li X., Yuan D., Xu Y., Liu H., He Y., Luo L., Zhang Q. The QTL controlling amino acid content in grains of rice (*Oryza sativa*) are co-localized with the regions involved in the amino acid metabolism pathway. Mol. Breeding, 2008, 21: 127-137.
22. Коротенко Т.Л., Прудникова Т.Н., Госпадинова В.И. Анализ и изучение исходного материала для селекции риса с высоким качеством зерна. Пищевая технология, 2004, 5: 18-20.
23. Okuno K. Lipids. In: Science of the rice plant. V. 3. Genetics /M. Takane, F. Yuzo, K. Fumio, Y. Hikoyuki (eds.). Tokyo, 1997: 430-436.
24. Okuno K. Vitamins. In: Science of the rice plant. V. 3. Genetics /M. Takane, F. Yuzo, K. Fumio, Y. Hikoyuki (eds.). Tokyo, Japan, 1997: 436-437.
25. Howell R., Payne J.A., Drake R. Golden rice: a new generation. Proc. 5th Int. Rice Symp. Manila, Philippines, 2005: 8-3.

26. Virk P., Barr G., Das A., Tan J. Transferring beta-carotene loci into IR64 and IR36 through marker aided backcrossing. Proc. 5th Int. Rice Symp. Manila, Philippines, 2005: 39.
27. Waters D.L., Bradbury L.M., Reinken R.F., Fitzgerald M.A., Jin Q., Henry R.J. Application of SNP and SSR markers in rice improvement. Proc. 5th Int. Rice Symp. Manila, Philippines, 2005: 49.
28. Vanavichit A., Yoshihashi T., Wanchana S., Areekit S., Saengsarak D., Kamolsukyung W., Lanceras J., Toojinda T., Tragoonrung S. Positional cloning of *Os2AP*, the aromatic gene controlling the biosynthetic switch of 2-acetyl-1-pyrroline and gamma aminobutyric acid (GABA) in rice. Proc. 5th Int. Rice Symp. Manila, Philippines, 2005: 288.
29. Choudhury P., Kohli S., Srinivasan K., Mohapatra T., Sharman R. Identification and classification of aromatic rices based on DNA fingerprinting. Euphytica, 2001, 118: 243-251.
30. Tsuzuki I. Components of aroma. In: Science of the rice plant. V. 3. Genetics /M. Takane, F. Yuzo, K. Fumio, Y. Hikoyuki (eds.). Tokyo, 1997: 437-440.
31. Daygon V., Boualaphanh C., Kovach M.J. Identification of a novel allele of BADH2 in Lao traditional variety Kai Noi Leuang. Proc. 3rd Int. Rice Congress. Hanoi, Vietnam, 2010: 3973.

*ГНУ Всероссийский НИИ риса Россельхозакадемии,
350921 г. Краснодар, пос. Белозерный,
e-mail: vsevolod.ulitin@gmail.com, serggontchar@mail.ru*

*Поступила в редакцию
11 января 2011 года*

ABOUT TRAITS OF QUALITY AND THEIR GENETIC CONTROL IN *Oriza* L. (review)

V.O. Ulitin, E.M. Kharitonov, Yu.K. Goncharova

S um m a r y

The current conceptions are presented about hereditary factors and mechanisms determining the major components of rice — amylase, amylopectin, starch, proteins, fats, vitamins and flavoring substances. Some data are shown to illustrate the results of application of molecular genetics methods in breeding of rice varieties for grain quality.

**Редакция журнала «Сельскохозяйственная биология»
выполняет рассылку электронных оттисков опубликованных статей**

Для получения электронного оттиска Вам необходимо:

- ❖ отослать точное описание заказа (авторы и название статьи, год, номер журнала, страницы) по адресу agrobiol@mail.ru, указав Ваши фамилию, имя, отчество (полностью), город, где проживаете, контактные e-mail и телефон;
- ❖ получить из редакции по своему контактному e-mail подтверждение заказа (с присвоенным ему номером);
- ❖ оплатить услугу, указав в платежном документе в графе «Назначение платежа» присвоенный заказу номер и Ваши фамилию, имя, отчество.

Оттиски высыпаются на Ваш контактный e-mail после зачисления оплаты на счет редакции.

Банковские реквизиты редакции:

Получатель:
ИНН 7708051012 Редакция журнала «Сельскохозяйственная биология», Марьинорощинское ОСБ 7981, г. Москва, р/с 40703810638050100603

Банк получателя:
Сбербанк России ОАО г. Москва,
БИК 044525225,
к/с 3010181040000000225

В назначении платежа укажите номер заказа, Ваши фамилию, имя, отчество.

Стоимость услуги:

- ❖ один оттиск — 120 руб.,
- ❖ не более шести оттисков (абонемент) — 360 руб.,
- ❖ не более двенадцати оттисков (абонемент) — 700 руб.

Цены приведены с учетом НДС 10 %. Абонементное обслуживание предполагает предоставление указанного числа оттисков за период не более каждого текущего года по предоплате.

E-mail для заказа электронных оттисков — agrobiol@mail.ru

© Электронные оттиски являются интеллектуальной собственностью редакции журнала «Сельскохозяйственная биология». Внесение в них каких бы то ни было изменений и дополнений не допускается. Перепечатка, тиражирование, размещение в средствах информации, в том числе электронных и сети Интернет, а также коммерческое распространение возможны только с разрешения редакции.