

Денисюк П.В., кандидат біологічних наук

Княз'єва К.В., аспірант\*

Інститут свинарства і агропромислового виробництва НААН

## ДЕЯКІ ФІЗІОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ГЕТЕРОЗИСУ

*Рецензент – кандидат біологічних наук В.О.Лобченко*

*Гібридам, в тому числі й гетерозисним, властива пластичність і розхитаність спадковості: перше покоління буває дуже неоднорідним, і в ньому спостерігається складне розщеплення ознак. Можна думати, що пластичність гібридної зиготи найбільша. Розхитаність спадковості можна уявити як результат її збурення, яке виникає від поєднання гамет взаємопротилежної природи, що походять від організмів протилежної статі різних ліній (порід). Збурення й розхитаність спадковості гетерозисного організму можна уявити як осциляцію-флуктуацію його структур-функцій з амплітудою, більшою за ту, з якою осцилює-флуктує негетерозисний організм. Мета роботи – побудувати уявний механізм породження й реалізації гетерозису від самого початку утворення гетерозиготи. Метод дослідження – аналіз експериментального й теоретичного матеріалу, що стосується поставленої мети. У зв'язку з тим, що протилежності, взаємопереходять, можна уявити, що коли алелі самця зазнають максимальної експресії, алелі самиці – мінімальної, а потім – навпаки. У гомозиготі продукти експресії одного алеля пригнічують експресію й другого, після накопичення певної кількості продукту за механізмом зворотного зв'язку. У негетерозисній гетерозиготі продукти експресії домінантного алеля пригнічують власну експресію після накопичення певної їх кількості і пригнічують експресію рецесивного алеля без накопичення його продукту. У гетерозисній гетерозиготі продукти експресії кожного алеля не пригнічують експресію протилежного алеля, а пригнічують лише власну за механізмом зворотного зв'язку після накопичення певної кількості свого продукту. Гетерозигота другого покоління менш гетерозисна за гетерозиготу першого покоління з причини більшої подібності цитоплазми, яку привносять гамети, що походять від гетерозигот порівняно з подібністю цитоплазми, яка походить від гомозигот. Гетерозис, особливо за ознаками, що характеризують відтворення, сильно залежить від умов зовнішнього середовища.*

*Ключові слова: затухання гетерозису, фізіологія клітини, гамети, цитоплазма, експресія гена, умови середовища.*

Гетерозис – складне явище перевищення кількісних-якісних показників деяких ознак продуктивності й здоров'я організмів першого покоління порівняно з такими у їх батьків, що зазвичай походять від чистих ліній. За допомогою осциляторної теорії, розробленої на основі експериментально отриманого матеріалу [1], показано, як гетерозис може визначатися не лише генетичною основою, а й умовами зовнішнього середовища [2,3].

Відомо, що гібридам властива пластичність, яка дозволяє керувати їх розвитком, і в основі якої лежить протирічна (протилежнісна) природа їх спадковості [4]. Особливо легко піддається управлінню розвиток молодих гібридів, – вони пластично реагують на нові умови середовища. У зв'язку з чим можна думати, що пластичність гібридної зиготи найбільша. На (підвищену) пластичність гібридів указує, також, той факт, що перше гібридне покоління звичайно буває дуже неоднорідним, і в ньому спостеріга-

---

\* Науковий керівник – кандидат біологічних наук Денисюк П.В.

ється складне розщеплення за цілим рядом господарськи корисних ознак. Це дало підставу говорити про розхитаність спадковості гібридного, у тім числі й гетерозисного, організму порівняно з такою організмів «чистих» ліній [5].

Розхитаність спадковості можна уявити як результат її збурення, яке виникає від поєднання гамет взаємопротилежної природи значного контрасту, протилежності і контраст яких обумовлені їх походженням від організмів не лише відмінної статі, а й різних ліній (порід), відселекційованих на гетерозисне поєднання. У рамках осциляторної теорії [3] збурення й розхитаність спадковості гетерозисного організму можна уявити як осциляцію-флуктуацію гетерозисного організму в цілому, і його систем, з амплітудою, більшою за ту, з якою осцилює-флюктує негетерозисний організм. Дійсно, у клітинах гетерозисного організму щонайменше посилюється експресія деяких генів [6, 7]. Корисність навіть узагалі статевого процесу, поєднання (навіть не гетерозисного) гамет різної статі, пояснювалася виникненням за цих умов статевої напруги, різниці потенціалів (Гартман), створенням протиріччя (П.Д. – контрасту, або протилежності) достатньої виразності [8]. Саме такою розхитаністю спадковості гібридів можна пояснити такі цікаві явища розмноження в природі як гіногенез та гібридогенез [9]. Отже, гетерозисний організм – система, яка збурена з моменту утворення гетерозисної зиготи.

Щоб краще зрозуміти явище гетерозису, потрібно детальніше уявити, як він породжується й реалізується від самого початку утворення гетерозиготи. Це й стало метою нашої роботи.

**Матеріали і методи.** Матеріалом даної статті послужили експериментальні й теоретичні результати власних досліджень та інших науковців, що можуть стосуватися вирішення поставлених завдань. Метод даного дослідження – аналіз та синтез цього матеріалу.

**Результати й обговорення.** Що ж створює гетерозисне збурення гетерозиготи, а потім і багатоклітинного організму протягом онтогенезу за цих обставин на генетичному й фізіологічному рівнях? Спробуємо уявити можливий сценарій, що і як може відбуватися та з якої причини.

Його варто розпочати уявляти з гомозигот батька й матері порівняно з гетерозисною гомозиготою. У гомозиготах обидва алелі гена продукують один і той же продукт і знаходяться в певній динамічній (балансуючій) рівновазі з ним. Якщо кількість синтезованого продукту досягне певного максимуму, експресія обох алелів припиниться. Якщо кількість синтезованого продукту, по мірі його використання, досягне певного мінімуму, експресія обох алелів розпочнеться знову. Тобто, один і той же продукт, в одній своїй кількості вимикає експресію генів, а в другій умикає її, тобто діє протилежно. Адже відомо, що гени зазнають ритмічної, чи пульсуючої, експресії [10], яку ми називаємо осцилюючою-флюктуючою експресією, поєднуючи взаємопереходом закономірні (осцилюючі) й незакономірні (флюктуючі) зміни як протилежності [3].

У будь-якій гетерозиготі ядро гамет самця опиняється в цитоплазмі гамет самки. Спермій привносить в яйцеклітину на порядки менше цитоплазми за ту кількість, яка міститься в яйцеклітині. У зв'язку з такою величезною різницею між кількостями цитоплазми спермія й яйцеклітини, за достатньо великого контрасту між природою поєднаних самця й самки, ядро спермія опиняється у невідповідному середовищі (цитоплазмі, яка є майже повністю цитоплазмою яйцеклітини).

У зв'язку з цим можна припустити, що саме в гетерозисній гетерозиготі за цих умов максимально знімається пригнічення експресії генів самця (власними продуктами), – алелів, які є генетичними протилежностями щодо алелів ядра яйцеклітини. Адже відомо, що гени клітин гетерозисного організму характеризуються підвищеним рівнем експресії порівняно з таким генів клітин негетерозисного організму [6, 7].

На тій, зокрема, підставі, що протилежності взаємоперетворюються, взаємопереходять [11], можна уявити, що гени, які походять від самця й, окремо, від самки, зазнають експресії в зиготі по чергово так, що коли алелі самця зазнають максимальної

експресії, алелі самиці – мінімальної, з наступним переходом у протилежний стан, в якому алелі самця зазнають мінімальної експресії, а алелі самиці – максимальної.

Спробуємо уявити, що може відбуватися в гомозиготі АА. Нехай в результаті експресії материнського алеля А накопичився деякий максимум його продукту, який вимкнув роботу гена. Далі могла б увімкнутися експресія батьківського алеля А. Але вона увімкнеться не відразу, а тоді, коли кількість продукту, синтезованого на основі ідентичної інформації з материнського алеля, досягне деякого мінімуму. Далі могла б увімкнутися експресія материнського алеля А. Але вона увімкнеться не відразу, а тоді, коли кількість такого ж продукту, синтезованого на основі інформації з батьківського алеля, досягне деякого мінімуму.

Розглянемо тепер негетерозисну гетерозиготу Аа. Нехай в результаті експресії материнського алеля А накопичився деякий максимум його продукту, який вимкнув роботу цього гена. Далі могла б увімкнутися експресія батьківського алеля а. Але вона не увімкнеться практично зовсім з тієї причини, що продукт експресії домінантного гена блокує експресію рецесивного гена. Отже, лише через деякий час знову увімкнеться експресія материнського алеля А. І надалі, експресії буде періодично зазнавати лише домінантний (тут – материнський) алель.

Розглянемо тепер гетерозисну гетерозиготу АБ. Нехай в результаті експресії материнського алеля А накопичився деякий максимум його продукту, який вимкнув роботу гена. Далі, без затримки в часі, увімкнеться в роботу батьківський алель Б, експресія якого не стримується продуктами експресії материнського алеля А. За час експресії батьківського алеля Б кількість продукту, утвореного за інформацією з материнського алеля А може впасти до мінімуму, а тому, як тільки припиниться експресія батьківського алеля Б, може знову розпочатися експресія материнського алеля А.

Тут далі можна припустити, що, за такого сценарію, практично усі материнські й батьківські алелі гетерозисного організму, які в нормі зазнають експресії в даному місці-часі, зазнають більш посиленої експресії за ту, яка характерна для них у відповідних гомозиготних організмах (наприклад, тих, які належать до відселекційованих на поєднуваність ліній). На загальну інтенсифікацію біосинтетичних процесів у гетерозигот непрямо вказує, також, підвищення рівня синтезу різних фракцій РНК [12].

Розглянемо причини відмінності між негетерозисною гетерозиготою Аа та гетерозисною гетерозиготою АБ з іншої сторони.

По-перше, гетерозигота буде тим більше негетерозисною і тим менше гетерозисною, чим меншим, в межах виду (а то й у межах породи), буде генетичний контраст між поєднуваними самцем і самицею, між алелями гетерозиготи.

По-друге, – чим більше зовнішні умови середовища будуть постійними, – чим з меншою амплітудою вони будуть осцилювати-флюктувати, – тим меншим буде контраст між максимумом і мінімумом величини осцилюючого параметра, наприклад, температури навколишнього середовища. А протилежні умови зовнішнього середовища, стаючи такими ж протилежними й у середині організму, більше сприяють прояву протилежної ознаки. Наприклад, великоплідності може сприяти зниження температури навколишнього середовища, а багатоплідності – підвищення [13, 14], голодування (ніч) може більше сприяти анаболізму й використанню жирних кислот, а день – катаболізму й використанню глюкози [15].

Гетерозисний організм живе як немов би подвійним життям, як немов би це – химера, дволикий Янус, гермафродит, двоєдиний об'єкт-процес у двох взаємопротилежних іпостасях, які взаємовиключають-взаємовизначають і доповнюють одна одну як компліментарності.

Той факт, що виразно гетерозисний організм характеризується більшими приростами живої маси, порівняно з негетерозисним, може вказувати на те, що продукти експресії кодомінантних алелів А та Б використовуються гетерозисним організмом у більшій мірі, ніж використовується продукт експресії алеля А гомозиготним організмом або негетерозисним гетерозиготним організмом. І, завдяки тому, що протягом усього онтогенезу продукт експресії однієї алелі гетерозисної гетерозиготи не при-

гнічує експресію другої алелі, гетерозис, як можна очікувати, також може проявлятися увесь цей час.

Розглянемо тепер (не)можливість отримання гетерозису в другому поколінні, отриманому в результаті поєднання гетерозисних АБ організмів першого покоління –  $(AB)_1$ :

$$(AB)_1 \times (AB)_1 = AA + 2(AB)_2 + BB.$$

Серед потомства матимемо лише половину гетерозигот –  $(AB)_2$ . Можливо єдина відмінність алелів гетерозиготи  $(AB)_2$  від таких же алелів гетерозисної гетерозиготи  $(AB)_1$ , щодо (не)можливості отримання гетерозису, полягає в їх походженні. Алелі гетерозисної гетерозиготи  $(AB)_1$  походять із гомозигот, а алелі гетерозиготи  $(AB)_2$  із (гетерозисних) гетерозигот  $(AB)_1$ ? Помислимо, що це означає порівняно з тією картиною, яку ми вже розглянули вище. Нехай алель А походить з  $(AB)_1$  організму самки, а алель Б – з  $(AB)_1$  організму самця. Як батьківський, так і материнський алель походять з організму однієї й тієї ж гетерозиготи  $(AB)_1$ . Як алель А, з  $(AB)_1$  організму самиці, так і алель Б з  $(AB)_1$  організму самця утворять гетерозиготу з привнесенням в неї суттєво однієї й тієї ж цитоплазми гетерозиготи  $(AB)_1$ . Тобто, можна припустити, що А гамета  $(AB)_1$  організму самиці й Б гамета  $(AB)_1$  організму самця несуть більш споріднену, за походженням, цитоплазму, ніж спорідненість тієї цитоплазми, яку несуть такі ж гамети, але які походять від гомозигот АА і ВВ. Простіше кажучи, у гетерозиготі другого покоління  $(AB)_2$  матимемо цитоплазму  $(AB)_1$  з алелем А з  $(AB)_1$  організму матері і на декілька порядків менше цитоплазми  $(AB)_1$  з алелем Б з  $(AB)_1$  організму самця. А тому, у гетерозиготі другого покоління може відбуватися менш виразне збурення від поєднання батьківської й материнської гамет, ніж у гетерозисній гетерозиготі першого покоління завдяки меншому контрасту між цитоплазмами батьківської й материнської гамет у гетерозиготі другого покоління.

У гетерозиготі третього покоління  $(AB)_3$  поєднана цитоплазма  $(AB)_2$  чоловічої й цитоплазма  $(AB)_2$  жіночої гамет буде ще більше спорідненою, адже АА й ВВ цитоплазми буде ще менше, за аналогією, як від покоління до покоління зменшується частка спадковості предків. А відтак буде відбуватися ще менш виразне збурення від поєднання гамет за те збурення, яке мало місце в гетерозиготі другого покоління –  $(AB)_2$ , і матимемо подальше затухання гетерозису.

На важливе значення взаємодії цитоплазми і ядра у сценарії запліднення може вказувати таке явище природного розмноження як поява одностатевих жіночих комплексів у риб, що виникає за умови віддаленої гібридизації [9]. За одного з варіантів цього випадку розмноження, який називається гіногенез, і за якого осіменіння необхідне, ядерний апарат спермія, що проник у цитоплазму яйцеклітини, у ній інактивується. Таким чином, гіногенез може свідчити і на користь уявлення про те, що починаючи від часу утворення зиготи в ній може відбуватися збудження морфо-генетичних процесів. А ще воно свідчить про те, що значне переважання об'єму цитоплазми яйцеклітини над об'ємом цитоплазми спермія може відігравати важливу роль у визначенні способу розмноження та його механізму, – утворюються лише жіночі особини риби.

Ось так, залучення умов середовища, на додаток до генетики, щодо розгляду біологічних процесів та ефектів (запліднення, гетерозису) може повніше прояснити механізм їх здійснення. Адже відомо, що експресія гена залежить від умов середовища [16]. Хоча експресія одних генів більше залежить від внутрішніх умов середовища, а експресія других генів більше залежить від зовнішніх умов середовища. Так, уважають, що зовнішні умови середовища більше визначають репродуктивні якості організму, менше – відгодівельні та ще менше – м'ясні [17]. Розвиток репродуктивної функції на стільки сильно залежить від умов середовища [18], що в деяких з них тварина здатна досягати статевої зрілості навіть на стадії личинки (явище, яке називається неотенія) [5]. Навіть у сільськогосподарських тварин, за умови їх відставання в розвитку в ембріональний період або після народження, спостерігається передчасне формування статевих органів [19].

Так само сильно від умов середовища залежить і гетерозис [2, 3]. У зв'язку з тим, що умови середовища змінюються багатоперіодично осциляторно-флуктуаційно, так само як і будь-який інший об'єкт-процес, можна виділити їх АА, Аб (АБ) та бб (ББ) стани, де АА стан пов'язаний з одним екстремумом синусоїдоподібної їх зміни, бб (ББ) стан – з другим екстремумом, а Аб (АБ) стан – з умовним положенням рівноваги, навколо якого відбувається осциляція-флуктуація за вибраним для розгляду періодом (частотою) [20]. І тоді можна говорити, що гібрид буде з тим меншою імовірністю проявляти гетерозис, чим ближче умови середовища будуть знаходитися біля АА або аа (АА) їх стану, де лише один з алелів гетерозиготи зможе зазнавати експресії.

**Висновки.** 1. У гомозиготі продукти експресії одного алеля пригнічують експресію й другого, після накопичення певної кількості продукту за механізмом зворотного зв'язку.

2. У негетерозисній гетерозиготі продукти експресії домінантного алеля пригнічують власну експресію після накопичення певної їх кількості і пригнічують експресію рецесивного алеля без накопичення його продукту.

3. У гетерозисній гетерозиготі продукти експресії кожного алеля не пригнічують експресію протилежного алеля, а пригнічують лише власну за механізмом зворотного зв'язку після накопичення певної кількості свого продукту.

4. Гетерозигота другого покоління менш гетерозисна за гетерозиготу першого покоління з причини більшої подібності цитоплазми, яку привносять гамети, що походять від гетерозигот порівняно з подібністю цитоплазми, яка походить від гомозигот.

5. Гетерозис, особливо за ознаками, що характеризують відтворення, сильно залежить від умов зовнішнього середовища.

## БІБЛІОГРАФІЯ

1. Денисюк, П.В. Вплив рН середовища на розвиток *in vitro* доімплантаційних ембріонів свині : автореф. дис. ... канд. біол. наук : 03.00.13 / П.В. Денисюк. – Харків, 1997. – 25 с.

2. Денисюк П.В. Осциляторная гипотеза гетерозиса / П.В. Денисюк // Фактори експериментальної еволюції організмів. – К. : Логос, 2008. – С. 73 – 78.

3. Денисюк П.В. Фізіологічний та генетичний гетерозис / П.В. Денисюк // Вісник аграрної науки Причорномор'я. – Миколаїв, 2013. – Вип. 4, Т. 2. – Ч. 1. – С. 82–87.

4. Дубинин Н.П. Теоретические основы и методы работ И.В. Мичурина / Дубинин Н.П.. М. : Просвещение, 1966. – 184 с.

5. Кравченко Н.А. Разведение сельскохозяйственных животных / Н.А. Кравченко. – М. : Изд-во с.-х. лит-ры, журналов и плакатов, 1963. – 312 с.

6. Шахбазов В.Г. О физико-химических механизмах инбредной депрессии и гетерозиса / В.Г. Шахбазов // Генетика. – 1974. – Т. 10. – № 4. – С. 153 – 164.

7. Бердышев Г.Д. Гетерозис как следствие дерепрессии генетического аппарата клеток / Г.Д. Бердышев // Биохимия животных и человека. – 1984. – № 8. – С. 12–20.

8. Владимирская Е. М. Пути регуляции пола у животных / Владимирская Е.М.. – К. : Урожай, 1966. – 92 с.

9. Черфас Н.Б. Роль отдалённой гибридизации в возникновении одноположенских комплексов у рыб / Н.Б. Черфас, О.В. Емельянова // Биология развития и управление наследственностью. – М. : Наука, 1986. – С. 82–105.

10. Dibner C. Circadian gene expression is resilient to large fluctuations in overall transcription rates / C. Dibner, D. Sage, M. Unser et al. // *EMBO J.*, – 2009. – Vol. 28. – P. 123–134.

11. Кедров Б.М. Проблемы логики и методологии науки / Кедров Б.М. – М. : Наука, 1990. – 352 с.

12. Божков А.И. Динамика синтеза различных типов РНК в клетках печени линейных и гибридных крыс на фоне гипертермии / А.И. Божков, Ц.М. Шерешевская, А.И. Скляр // Природа, проявления и прогнозирование гетерозиса. – Киев : Наук. думка, 1992. – С. 62–67.

13. Онегов А. Зоогигиена сельскохозяйственных животных / А. Онегов, И. Храбустовский. – М. : Колос, 1994. – С. 16.
14. Григорьев В. Влияние сезонов года на физиологическое состояние и продуктивные качества чистопородных и помесных свиней / В. Григорьев, В. Сафронова // Свиноводство. – 2008. – № 2. – С. 29 – 31.
15. Дильман В.М. Большие биологические часы / Дильман В.М. – М. : Знание, 1982. – 208 с.
16. Bauer V.K. Arginine supplementation in vitro increases porcine embryo development and affects mRNA transcript expression / V.K. Bauer, L.D. Spate, C.N. Murphy, R.S. Prather // *Reprod., Fertil. and Dev.* – 2011. – Vol. 23 (1). – P. 107-107.
17. Организация производства товарных гибридов в системе Главживпрома СССР / В.Г. Козловский // Племенное дело в свиноводстве. – М. : Колос, 1982. – С. 249 – 265.
18. Денисюк П.В. Роль умов середовища у розвитку тварин / П.В. Денисюк // *Наук. вісн. НУБіПУ.* – К., 2009. – Вип. 138. – С. 143 – 150.
19. Дунин И.М. Термины и определения, используемые в селекции, генетике и воспроизводстве сельскохозяйственных животных [Электронный ресурс] / Д. И. М. унин. – М. : ВНИИплем, 1996. – Словарь онлайн. [http://slovarix.ru/terminyi\\_v\\_seleksii\\_genetike/page/neoteniya.527](http://slovarix.ru/terminyi_v_seleksii_genetike/page/neoteniya.527)
20. Денисюк П.В. Обґрунтування необхідності активнішого використання змін умов середовища у тваринництві / П.В. Денисюк, В.Ф. Коваленко, Н.О. Корчан // *Розведення і генетика тварин.* – 2011. – № 45. – С. 54 – 63.

**Денисюк П.В., Князьева К.В.** *Некоторые физиологические основы гетерозиса Гибридам, в том числе и гетерозисным, свойственна пластичность и расшатанность наследственности: первое поколение бывает очень неоднородным, и в нём наблюдается сложное расщепление признаков. Можно думать, что пластичность гибридной зиготы наибольшая. Расшатанность наследственности можно представить как результат её возмущения, которое возникает от сочетания гамет взаимопротивоположной природы, происходящих от организмов противоположного пола разных линий (пород). Возмущение и расшатанность наследственности гетерозисного организма можно представить как осцилляцию-флуктуацию его структур-функций с амплитудой, больше той, с которой осциллирует-флуктурует негетерозисный организм. Цель работы – построить воображаемый механизм порождения и реализации гетерозиса от самого начала образования гетерозиготы. Метод исследования – анализ экспериментального и теоретического материала, касающегося поставленной цели, и его обобщение. В связи с тем, что противоположности взаимопереходят, можно представить, что когда аллели самца подвергаются максимальной экспрессии, аллели самки – минимальной, а потом – наоборот. В гомозиготе продукты экспрессии одного аллеля угнетают экспрессию и другого, после накопления определённого их количества, по механизму обратной связи. В негетерозисной гетерозиготе продукты экспрессии доминантного аллеля угнетают собственную экспрессию, после накопления определённого их количества, и угнетают экспрессию рецессивного аллеля без накопления его продукта. В гетерозисной гетерозиготе продукты экспрессии каждого аллеля не угнетают экспрессию противоположного аллеля, а угнетают лишь собственную, по механизму обратной связи, после накопления определённого их количества. Гетерозигота второго поколения менее гетерозисна, чем гетерозигота первого поколения, по причине большего подобия цитоплазмы, которую привносят гаметы, происходящие от гетерозигот, по сравнению с подобием цитоплазмы, происходящей от гомозигот. Гетерозис, особенно по признакам, характеризующим воспроизводство, сильно зависит от условий внешней среды.*

*Ключевые слова: затухание гетерозиса, физиология клетки, гаметы, цитоплазма, экспрессия гена, условия среды.*

**P.V. Denysiuk, K.V. Kniaz'ieva.** *Some physiological basis of heterosis*

*Hybrids, including the heterotic ones, are characterized by flexibility and shakiness of heredity: first generation is very heterogeneous, and there is a complex splitting of the characteristics in it. One can think that the plasticity of the hybrid zygote is the biggest. Shakiness of heredity can be imagined as a result of its disturbance that arises from the combination of the gametes of opposite nature derived from the organisms of opposite sex of different lines (breeds). Disturbance and shakiness of the heredity of heterotic body can be imagined as oscillation-fluctuation of its structures and functions with amplitude, greater than the one with which oscillates-fluctuates nonheterotic body. The goal of the work is to build a mental mechanism of generation and realization of heterosis from the very beginning of the heterozygote formation. The method of the research is the analysis of experimental and theoretical material that relates to this goal, and is its generalization. Because opposites interconvert, one can imagine that when the alleles of male are experiencing the maximum expression, alleles of females are experiencing the minimum expression, and then – on the contrary.*

*In homozygote, the products of one allele inhibit the expression of the second, after accumulating a certain number of it by a feedback mechanism. In nonheterotic heterozygote, the products of dominant allele expression suppress its own transcription after accumulating a certain number of them and suppress the expression of recessive allele without the accumulation of its product. In heterotic heterozygote, the products of each allele expression do not inhibit the transcription of the opposite allele, while suppressing only own by a feedback mechanism, after accumulating a certain number of them. Second generation heterozygote is less heterotic than the first generation heterozygote because of greater cytoplasm similarity, which bring gametes derived from heterozygotes compared with cytoplasm similarity, which derives from homozygotes. Heterosis, especially by the traits that characterize reproduction, strongly depends on the conditions of the environment.*

*Key words: suppressis of heterosis, cell physiology, gametes, cytoplasma, gene expression, environmental conditions.*