Remove Watermark Now

المحاضرة السادسة

الارتباط والعبور الوراثي ورسم الخرائط الوراثية

الارتباط والعبور الوراثي Linkage and Genetic Crossing

من خلال دراستنا السابقة تبين لنا أن الجينات التي تحدد صفات الفرد تكون محمولة على الكروموسومات، وبما أن عدد الكروموسومات يكون محدود في خلايا الكائنات الحية، إذاً لابد أن يحتوي الكروموسوم على أعداد كبيرة من الجينات، فمثلاً في ذبابة الفاكهة نجد أربعة ازواج من الكروموسومات بينما يبلغ عدد الجينات التي تحملها حوالي عشرة آلاف جين. وبما أن الجينات واقعة على الكروموسومات فإذن لابد من وجود أنظمة معينة تحدد علاقة الجينات مع بعضها خلال عملية الانقسام الاختزالي وانعزال العوامل الوراثية.

وهناك ثلاث حالات من العلاقات بين الجينات مع بعضها اثناء الانعزال وهي:

1- حالة الانعزال الحر: هذه الحالة هي كما جاء بها قانوني مندل الأول والثاني، حيث أن الجينات المختلفة والمتعلقة كل منها بصفة معينة تكون واقعة على كروموسومات مختلفة وعليه فإنها تتوزع توزيعاً حراً طبقاً لقوانين مندل في التوزيع الحر، وللكشف على هذه الحالة فإننا نستخدم التلقيح الاختباري للجيل الأول مع الأب المتنحي، فإذا حصلنا على أربعة أشكال مظهرية وبنسبة 1:1:1:1 فيعني ذلك أن هذه الجينات تتوزع توزيعاً حراً وتخضع لقوانين مندل. كما هو موضح أدناه: أي نحصل على أربعة أشكال مظهرية وبنسب متساوية:

P_1: AA BB × aa bb

↓

G_1: (A)(B) × (a)(b)

↓

F_1: Aa Bb

P_2: Aa Bb × aa bb تلقيح اختباري مع الأب المتنحي

↓

G_2: (AB),(Ab),(aB),(ab) (ab)

الجيل الاختباري : AaBb : Aabb : aaBb : aabb

1 : 1 : 1 : 1

الجينات الموجودة على كروموسومات مختلفة تتوزع مستقلة معطية نسبة التلقيح الاختباري 1:1:1:1.

2- حالة الارتباط التام (الكامل) بين الجينات: Complete Linkage

وهي أن تنتقل الجينات المرتبطة مع بعضها ارتباطاً تاماً دون أن تتوزع توزيعا حراً. أي أن الجينات واقعة على نفس الكروموسوم فهي تنتقل معاً من جيل لآخر دون انفصال. كما في المثال التالي:

P_1: A B / A B × ab /ab

G1 : (A B) (a b)

↓

F1: AB/ ab

وللكشف عن حالة الارتباط التام فإننا نعمل تضريب اختباري للجيل الأول مع الأب المتنحي فإذا حصلنا على شكلين مظهريين فقط وبنسبتين متساويتين أي (1:1) فإن ذلك يعني وجود ارتباط تام بين ذلك الزوج من الجينات كما موضح في المثال.

تلقيح اختباري للجيل الأول مع الاب المتنحي ← A B × ab

a b a b

G : (A B) (a b) (a b)

↓

F_1 : AB / ab ab /ab

1 : 1

إذاً الجينات المرتبطة لا تتوزع مستقلة، ولكنها تميل للبقاء مع بعضها أثناء تكوين الأعراس بالتوافيق نفسها كما كانت موجودة في الآباء؛ ولذلك نتائج التلقيح الاختباري للأفراد ثنائية الهجين، تعطي نتائج مختلفة تبعاً لما إذا كانت المورثات مرتبطة أو محمولة على صبغيات مختلفة. ويمكن أن تؤخذ الانحرافات الكبيرة عن نسبة 1 : 1 : 1 : 1 في نسل التلقيح الاختباري كدليل على وجود ارتباط. إلا أن المورثات المرتبطة لا تبقى معاً دائماً، لأن الصبغيات المتناظرة غير الشقيقة، قد تتبادل قطعاً بأطوال مختلفة بعضها مع بعض أثناء الدور الأول للانقسام الاختزالي (I).

3- حالة الارتباط غير التام (غير الكامل) بين الجينات Incomplete Linkage :

يقال عن المورثات أنها مرتبطة ارتباطاً جزئياً عندما تكون متوضعة في صبغي واحد متباعدة عن بعضها، حيث تخضع في انتقالها جزئياً لقانون التوزيع الحر لمندل وذلك ناتج عن عبور هذه المورثات أثناء الانقسام الاختزالي. إن الكروموسومات غالباً لا تنتقل سليمة بكامل جيناتها الى الجاميطات أي أن الارتباط التام بين الجينات يكون نادراً في الكائنات التي تتكاثر جنسياً، و أول من لاحظ هذه الظاهرة هو العالم مورغان عند دراسته لصفتين في الدورسوفيلا، ينتج الارتباط غير التام إذا كان الجينان على كروموسوم واحد وحدث عبور بين أزواج الكروموسومات المتناظرة في المسافة بين الجينين ويمكن الكشف على هذه الحالة من خلال اجراء تضريب اختباري للجيل الأول مع الأب المتنحي فإذا حصلنا على أربعة أشكال مظهرية على شرط أن لا تكون متشابهة أي لا تخضع للنسبة (1:1:1:1) فعند ذلك يكون الارتباط غير التام. ومثال على ذلك: في نبات الذرة: وجد أن أليل الحبوب الملونة (C) سائد على أليله عديم اللون (c) وأليل الحبوب الممتلئة (S) سائد على أليل الحبوب المجعدة (s). وعند تضريب نبات ذات حبوب ملونة ممتلئة مع نبات عديم اللون وبذوره مجعدة كانت نباتات الجيل الأول كلها ذات حبوب ملونة ممتلئة، وعند تلقيح الجيل الأول اختبارياً مع الأب المتنحي للصفتين أمكن الحصول على أربع أشكال مظهرية وبنسب مختلفة وبهذا فلم تتحقق النسبة المندلية (1:1:1:1) وعليه فان الارتباط في هذا المثال هو ارتباط غير تام . كما هو موضح أدناه:

P_1: **C S / C S** × **c s / c s**

عديم اللون مجعد البذور **ملون ممتلأ البذور**

↓

F_1 : **C S / cs** × **c s / c s**

عديم اللون مجعد البذور **ملون ممتلأ البذور**

↓

CS / CS	**Cs / cs**	**cS / cs**	**cs / cs**
حبوب ملونة ممتلئة	**ملونة مجعدة :**	**غير ملونة ممتلئة:**	**غير ملونة مجعدة:**
% 48.2	**% 1. 8**	**% 1.8**	**% 48. 2**

مجموع نسبة الاتحادات الأبوية 48.2 + 48.2 = %96.4

مجموع نسبة الاتحادات الجديدة 1.8 + 1.8 = %3.6

وعلى أساس قانون التوزيع الحر كان من المفترض أن تكون الاتحادات الأبوية والاتحادات الجديدة متساوية في العدد ولكن النتائج أظهرت أن الاتحادات الأبوية زادت زيادة كبيرة عن 50% المتوقعة في حال التوزيع الحر وهذا يعني أن شفعي المورثات Cc و Ss لم يتوزعا توزيعاً حراً فظلا مرتبطين في 96.4% من نسبة أفراد النسل الناتج وكونا اتحادات جديدة في 3.6% فقط من النسل الناتج.

بعد أن اوضحنا علاقة الجينات مع بعضهما نتطرق الآن لتوضيح بعض المفاهيم حول **الارتباط Linkage**، لقد تطورت دراسات الخلية بشكل كبير بعد اكتشاف قوانين مندل لاسيما ملاحظة سلوك الكروموسومات المنتظم سواء في الانقسام الاختزالي ام الخيطي، ومن ملاحظات ودراسات العلماء Sutton (1903) و Morgan (1910) و Bridges (1916) اتضح أن الجينات محمولة فعلا على الكروموسومات ولابد أن تكون وراثتها وانتقالها من جين إلى آخر مماثلة لوراثة الكروموسومات، وإن أي كائن حي لابد أن يحمل عدد من الجينات أكبر بكثير جداً من عدد أزواج الكروموسومات التي يحملها.

إن **المجموعة الارتباطية Linkage group** هي عبارة عن كل الجينات المحمولة على كروموسوم واحد، وتنتقل هذه المجموعة الارتباطية كوحدة مستقلة واحدة دائماً من جيل لآخر إلا في الحالات التي يحدث فيها العبور Crossing over. وإن عدد المجاميع الارتباطية في أي كائن حي يساوي العدد الأحادي Monoploid لكروموسومات ذلك الكائن الحي كحد أعلى.

Remove Watermark Now

الجينات المرتبطة: لاحظ كل من العلماء Punnett و Bateson (1906) عند تهجين سلالتين من البازلاء الحلوة تختلفان بزوجين من الصفات المتضادة أن النتائج المشاهدة للنسب المظهرية في الجيل الثاني لا تتفق مع ما وجده مندل (1:3:3:9) أي التوزيع الحر. وهذا ما وجده ايضا العالم Morgan والعاملين معه (1910-1915) من أن مبدأ الانعزال الحر لا ينطبق على بعض التهجينات في الدورسوفيلا فقد اتضح بقاء التراكيب الأبوية مرتبطة بنسبة عالية وتنتج تراكيب جديدة بنسبة واطئة. ومن هذه الدراسات أسست جماعة Morgan نظرية الارتباط والعبور على أسس خلوية ثابتة. وهذه الدراسات دعمت نظرية الكروموسومات ودورها في الوراثة وقادت إلى إعداد الخرائط الوراثية التي صورت العلاقة بين الجينات والكروموسومات.

إذاً **الارتباط**: هو ميل الجينات غير الأليلية الواقعة على نفس الكروموسوم أو نفس المجموعة الارتباطية للبقاء معاً بنسبة أعلى مما يتوقع في الانعزال الحر. وترتبط الجينات غير الأليلية بسبب وقوعها على نفس الكروموسوم لذا تحاول أن تبقى معاً خلال الانقسام الاختزالي وتدخل نفس الجاميط. وفي حالة بقاء الجينات معاً على نفس الكروموسوم يحدث الارتباط التام الـComplete linkage. أما اذا حدث عبور بين أزواج الكروموسومات المتناظرة فينتج عنه الارتباط غير التام Incomplete Linkage.

إذاً الارتباط التام (الكامل) يحصل عندما تكون المورثات متقاربة جداً بتوضعها على الصبغي وواقعة على كروموسوم واحد وتنتقل معاً على الدوام من جيل الى آخر ولا يحدث أي عبور وراثي فيها إلا نادراً مما يؤدي إلى عدم تكون اتحادات جديدة أي تكون نسبة حدوثها صفراً؛ يقال عن المورثات أنها مرتبطة طالما كانت الأعراس الناتجة محتوية على التراكيب الأبوية لهذه المورثات بنسبة تزيد عن 50% بينما ذات الاتحادات الجديدة تقل عن 50%. ومثال على ذلك في الدورسوفيلا: عند تضريب حشرة تحمل جينين طافرين على الكروموسوم الرابع ومسؤولين عن ظهور صفة الاجنحة المنحنية والشعيرات المحلوقة ويرمز لها bs | bs مع ذبابة طبيعية ++| ++ تكون النتائج كمايلي:

P_1: **bs | bs × ++ |++**

منحنية ومحلوقة — طبيعية

↓

F_1: **bs | ++**

نجري تهجين اختباري مع الاب المتنحي

bs | ++ × bs | bs

طبيعية — منحنية ومحلوقة

↓

bs | bs × bs |++

منحنية ومحلوقة — طبيعية

1 : 1

50% : 50% أو

نلاحظ أنه بالرغم من وجود صفتين إلا أن هذا التهجين لم يخضع لقوانين مندل في التوزيع الحر ولم يعطي إلا شكلين مظهريين مما يدل على أن الارتباط قوي بين الجينات وهو ارتباط تام لأنه يوجد شكلين مظهريين وبنسبتين متساويتين (1:1) كما مر معنا سابقاً.

العوامل المؤثرة على قوة الارتباط وبالتالي على العبور الوراثي:

تتوقف قوة الارتباط على المسافة بين المورثتين المرتبطتين على الصبغي، وبجانب ذلك توجد عوامل فسيولوجية وبيئية تؤثر على قوة الارتباط ومنها:

1- قرب المورثات من المريكز (السنترومير): فكلما اقترب الموقع الوراثي من المريكز انخفضت نسبة العبور.

2- قرب المورثات من طرف الصبغي: فكلما اقترب الموقع الوراثي من طرف الصبغي انخفضت نسبة العبور.

3- العمر (عمر الأم): حيث يقل العبور بازدياد العمر وإن كان هذا التأثير غير واضح أو شامل لجميع الصبغيات.

4- الجنس: تقل نسبة العبور في الظروف الاعتيادية لدى ذكور الدورسوفيلا وإناث دودة القز، وكذلك في الأجناس المتباينة الأمشاج تكون نسبة العبور أقل مما هو في الأجناس المتماثلة الأمشاج.

Remove Watermark Now

5- درجة الحرارة: تزداد نسبة العبور في درجات الحرارة المنخفضة والمرتفعة أكثر مقارنةً بنسبتها في درجة الحرارة الملائمة لحياة الكائن الحي.
6- المضادات الحيوية والإشعاع: يزيد استعمال المضادات الحيوية والإشعاع من نسبة العبور فتعريض ذكور الدورسوفيلا إلى هذه المؤثرات يزيد من نسبة العبور فيها.
7- تأثيرات الغذاء: تزداد نسبة العبور بزيادة نسب بعض العناصر الفلزية في الغذاء مثل الكالسيوم والمغنيزيوم؛ كما تزداد نسبة العبور في مورثات معينة في حالة الجوع.
8- النوع: تختلف نسبة العبور بين مورثتين متشابهتين باختلاف النوع على الرغممن انتمائها إلى النوع نفسه.
9- السيتوبلازم: إذ تزداد نسبة العبور، أو تقل حسب تأثير السيتوبلازم الخلوي في بعض أنواع المورثات.

العبور الوراثي Crossing over

يلعب العبور دوراً بالغ الأهمية في التطور، ويعد العبور والتوزيع الحر من أكثر الآليات أهمية لإنتاج اتحادات جديدة من الجينات ويعمل الانتخاب الطبيعي على حفظ تلك التراكيب التي تنتج كائنات تمتاز بأعلى درجات الموائمة والتي تمنح الكائن الحي أعلى فرص البقاء والاستمرار؛ ويعرف **العبور الوراثي:** بأنه تبادل بين أجزاء الكروماتيدات الداخلية للكروموسومات المتماثلة ويحدث فى الطور التمهيدى الأول للانقسام الميوزي و ينتج عنه تغير فى الصفات الوراثية (التنوع الوراثي) وهو ارتباط غير تام ينتج عنه تغير فى الصفات الوراثية بنسب محدودة تتناسب مع المسافة بين الجينات على الصبغي.

أهميه العبور الوراثي : يفيد في عمل الخرائط الصبغية

زيادة فرص التنوع في الصفات الوراثية بين افراد النوع الواحد مما يساعد على بقائها وتطورها

آلية حدوث الاتحادات الجديدة أو خطوات العبور

* قبل أن تبدأ الخلية في الانقسام تتضاعف مادة الصبغيات (في الطور البيني)

1) يتناسخ كل صبغي أثناء الانقسام الاختزالي، مكوناً بذلك صبغيين شقيقين متطابقين؛ ثم ازدواج وتجاور الصبغيات المتماثلة المتناظرة (في الطور التمهيدي 1 من الانقسام الميوزي) فيظهر كل زوج منها مكوناً (ما يعرف بالرباعي: هو ظهور كل زوج من الصبغيات مكوناً من أربعة كروماتيدات مستوية فى الطور التمهيدي1) ثم تلتف الكروماتيدات وكل نقطة من نقاط الالتفاف أو التصالب بين الكروماتيدات الداخلية للصبغيات المتماثلة تسمى كيازما chiasma وهي مناطق يحدث بها كسر وتعتبر المظهر الخلوي لحدوث التبادل أو العبور.

2) يحدث عبور وتبادل قطع بين الكروماتيدات الداخلية بما عليها من جينات (الكروماتيدات الداخلية الغير شقيقة)

3) انفصال ازواج الصبغيات المتماثلة في الطور الانفصالي1 (دون انقسام السنترومير)

4) انفصال الصبغيات الى كروماتيدات بسبب انقسام السنترومير وتوزيعها على الامشاج عشوائياً (خلال الطور الانفصالى2)

* الكروماتيدات الداخلية التي حدث بها تبادل للجينات تسمى كروموسومات جديدة او ترتيبات جديدة، بينما الكروماتيدات الخارجية التي لم يحدث بها عبور تسمى كروموسومات ابوية (حيث تحمل نفس تتابع الجينات الموجودة في كروموسومات الآباء)

* قد يحدث أكثر من عبور على نفس الصبغي، كما قد يحدث عبور بين كروماتيدين لهما نفس الجينات فلا يترتب على ذلك العبور تغير في النسب ولا يؤدي الى تغير في الصفات الوراثية (كما في حالة الجينات النقية او المتنحية)

المزايا الأساسية للعبور: ويمكن تلخيص أهم خصائص مفهوم العبور الوراثي بالاتي:

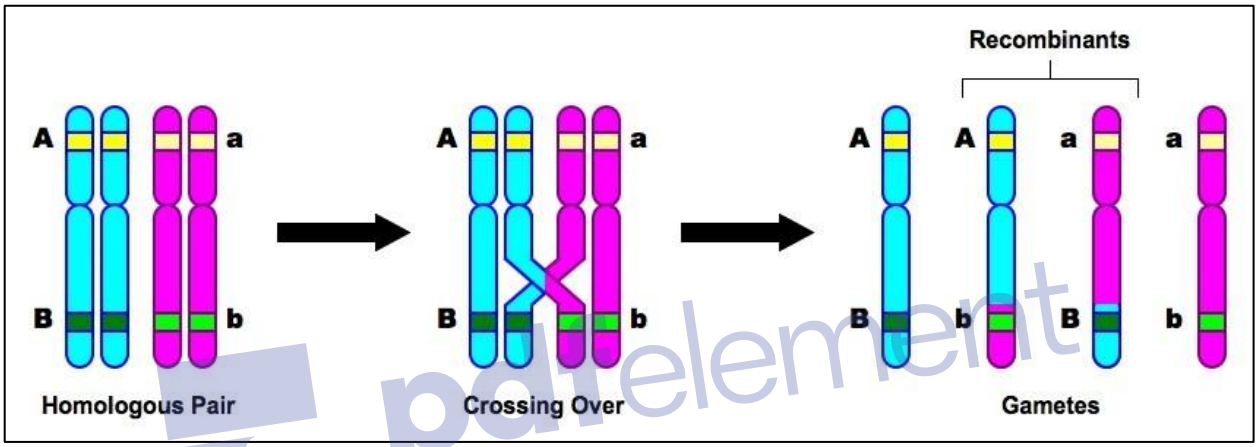
1- يطلق على مكان وجود المورثة على صبغي معين اسم الموقع Locus والجمع Loci وتترتب مواقع المورثات على الصبغيات في تتابع طولي، ويطلق أحياناً على مجموعة المورثات المتجاورة والتي تربطها علاقة وظيفية اصطلاح الموقع Locus.

2- يشغل أليلي المورثة الواحدة في التركيب الوراثي الخليط أماكن متطابقة على الصبغيين النظيرين، اي ان الاليل A يشغل نفس المكان على الكروموسوم (1) والذي يشغله الاليل a على الكروموسوم النظير (2).

3- يتضمن العبور كسر لكل من الصبغيين النظيرين (الكروماتيدات غير الشقيقة) وتبادل الاجزاء فيما بينهما.

pdfelement

4- يحدث العبور أثناء تلاصق الصبغيات المتناظرة في الدور التمهيدي الأول Prophase1 من الانقسام الميوزي.
5- تتكون الصبغيات ذات الاتحادات الوراثية الجديدة بالنسبة للمورثات المرتبطة كنتيجة لحدوث العبور في المناطق بين موقعين.
6. يزداد احتمال حدوث العبور بين الموقعين بزيادة المسافة بينهما على الصبغي.
اذن **فالعبور** يحدث بعد عملية استنساخ او تضاعف الكروموسومات أثناء الانقسام الاختزالي، أي بعد أن يصبح كل كروموسوم عبارة عن كروماتيدتين شقيقتين ومتطابقتين، وبعد أن تتزاوج الكروموسومات المتناظرة يحدث العبور بين الكروماتيدات غير الشقيقة. **وتتضمن هذه العملية** على كسر وإعادة الالتحام لاثنين فقط من الخيوط الأربعة عند أية نقطة على الكروموسومات. لذلك إن اثنين من الكروماتيدات الناتجة من الانقسام الميوزي وهي الكروماتيدة AB والكروماتيدة ab مثلاً تكون فيها الجينات مرتبطة بنفس التسلسل كما كانتا في الكروموسومات الأبوية، ويطلق على هذه الكروماتيدات التي لم تشترك في العبور بالكروماتيدات الأبوية او اللا عبورية. من هنا يتضح أن التراكيب الأبوية الجديدة مضمونة بنسبة لاتقل عن 50% لأن اثنين من أربع كروماتيدات لم يحصل فيها عبور.



أما الكروماتيدتين الأخريين aB و Ab اللتان نشأتا من العبور الوراثي قد شكلتا اتحادين جديدين من العلاقات الارتباطية وتسمى بالاتحادات العبورية أو الطرز العبورية، **والارتباطات الناشئة الجديدة تكون على شكلين:**
1- الدور التجاذبي Coupling (AB / ab) : حيث يكون الأليلان السائدان على كروموسوم (AB) والأليلان المتنحيان (ab) على الكروموسوم الآخر فيطلق على العلاقة الارتباطية الدور التجاذبي.
2- الدور التنافري Repulsing (Ab / aB): حيث يحتل الأليل السائد لموقع وراثي والأليل المتنحي للموقع الآخر على نفس الكروموسوم أي aB على كروموسوم و Ab على الكروموسوم الآخر.

تكرار التصالبات Chiasma Frequency:

تعرف الكيازما بأنها نقطة التبادل الوراثي، إذ يتكون الزوج الكروموسومي المتلاصق (الوحدة الثنائية bivalent) من أربعة كروماتيدات تسمى الرباعيات Tetrad ولابد لكل رباعية من كيازما واحدة على الأقل في مكان ما على طولها، وكلما زاد طولها على الكروموسوم زاد عدد الكيازما. وكلما زادت المسافة بين الجينات على الكروموسوم كلما زاد احتمال حدوث كيازما بينهما وبالعكس كلما اقترب الجينين من بعضهما كلما قل احتمال حصول كيازما بينهما، ويمكن الاستفادة من حدوث الكيازما في التنبؤ بنسب الجاميطات الأبوية والعبورية المتوقع أن ينتجها تركيب وراثي معين. وتعتبر نسبة الجاميطات العبورية أي الاتحادات الجديدة الناتجة من تركيب وراثي معين كنتيجة للعدد الذي تتكون به التصالبات بين الجينات (أي عدد الكيازما). وسندرس ذلك بشيء من التفصيل: إن الجينات المرتبطة تنفصل احياناً ولا تظل معاً في جميع الحالات أي لا يوجد ارتباط تام ولذلك فجينات لون الحبوب الملونة والحبوب الممتلئة S في الذرة تظل معاً. كما في الاتحادات الابوية حوالي 97% من الجاميطات ولكنها تنفصل عن بعضها في حوالي 3% وقد عزى موركان الاتحادات الجديدة للجينات المرتبطة لحدوث تبادل مادي بين اجزاء الكروموسومات المتماثلة وهي العمليات التي تعرف بالعبور Crossing over وقد دل تتبع الكروموسومات اثناء الانقسام الاختزالي تحت

Remove Watermark Now

المجهر على حدوث ظاهرة تفسير انفصال الجينات المرتبطة ففي اواخر الدور الضام pachytene من التمهيدي الاول prophase للانقسام الاختزالي الاول ينقسم كل كروموسوم إلى كروماتيدين Chromatids فيتكون الوحدة الثنائية وبذلك تكون مكونة من 4 كروماتيدات وتعرف هذه المرحلة بالمرحلة الرباعية الخيوط Strand stage4 مع انقسام الكروموسومات طوليا إلى كروماتيدات بنفس الوقت يحصل انكسار الكروماتيدات غير الشقيقة في مواضع متقابلة تماما والذي يعود لنشاط الانزيم النووي المعروف Endonuclease ثم تلتحم سطح الكسور بحيث تتبادل الكروماتيدات غير الشقيقة اجزاء مع بعضها يحدث بفعل الانزيم المعروف Ligase وتنتج عن ذلك تكون تصالبات. وبصورة عامة كلما كان طول الكروموسوم اكبر كلما كان عدد الكيازمات اكبر ويكون لكل نوع من الكروموسومات ضمن النوع الواحد خصائص مميزة وعدد معين من الكيازمات. وان لحدوث الكيازمات بين مواقع جنينية معينة واحتمالات معينة وكلما كان الجينات متباعدين على الكروموسوم كلما كان هناك احتمال اكبر لحصول الكيازما بينهما وعكس ذلك كلما كان الجنينين متقاربين كلما قل حدوث الكيازمات وان معرفة تكرار الكيازمات مفيد لمعرفة نسبة الجاميطات التي لها نفس التركيب الوراثي الجديد علاقة مباشرة مع تكرار حدوث الكيازما في الجاميطات وعند حدوث عملية العبور الوراثي بين الجينات نستطيع التعرف على الاتحادات الجديدة. وعند حدوث العبور لا تنتقل الكروموسومات أو كروماتيداتها كوحدة سليمة بل تنتقل بعد حدوث تبادل الكروموسومات الابوية منها. وفي النهاية فان الكروموسومات الجديدة التي تمر للجاميطات بعد انتهاء عملية الانقسام الاختزالي هي ليست نفس الكروموسومات التي توجد في الاصل قبل الانقسام ولكن هي حاملة للجينات التي كانت في الاصل محمولة على الكروموسومين المتماثلين. وبهذه الحالة فان الكروماتيدات او الكروموسومات العبورية هي التي تتبادل اجزاء بمثل هذه الطريقة والجاميطات التي تمر اليها الكروموسومات هذه هي تسمى جاميطات عبورية والكروموسومات الاخرى التي لم يتم التبادل بين اجزاء مع غيرها فتسمى بالكروموسومات غير العبورية.

بينت دراسات عديدة أن كل وحدة ثنائية لابد وان يحدث فيها كيازما واحدة على الاقل. وقد يحدث اكثر من تبادل واحد وقد يصل عدد الكيازمات بالكروموسوم الواحد إلى عشرة او اكثر ويحدث التبادل بين كروماتيدين فقط من الاربع كروماتيدات او قد يتكرر التبادل بين كروماتيدين ذاتها. وكذلك قد تشترك الكروماتيدات المختلفة في عمليات التبادل بطرق مختلفة وبالرغم من عمليات تعدد العبور واشتراك اكثر من كروماتيدين فيها فان العبور عند نقطة معينة بالذات على الكروموسوم يتم دائما بين كروماتيدين فقط من الاربع كروماتيدات وبطبيعة الحال يحدث الكسر في المناطق الواقعة بين الجينات وإذا حصل العبور الوراثي خارج منطقة الجينات المأخوذة بعين الاعتبار ولنفرضها الجينات B,A فلا نستطيع الحصول على الاتحادات الجديدة بين هذه الجينات. يمكن اكتشاف وجود اتحادات وراثية جديدة فقط عندما يحدث عبور بين المواقع الوراثية المعينة؛ وبالتالي عندما يتكون تصالب بين موقعين وراثيين، فإن نصف النواتج الناتجة عن الانقسام الاختزالي سيكون عبورياً، وعلى ذلك فتكرار التصالب يساوي ضعف تكرار النواتج العبورية.

نسبة التصالب % = 2(النواتج العبورية%) أو نسبة النواتج العبورية % = 1/2 (نسبة التصالب%)

مثال: إذا تكون تصالب بين موقعتي مورثتين (A ,B) في 30% من الرباعيات لفرد تركيبه الوراثي (ab, AB)، فإن 15% من الأعراس ستكون محتوية على تراكيب وراثية جديدة (aB, Ab) و 85% ستكون أبوية (ab, AB).

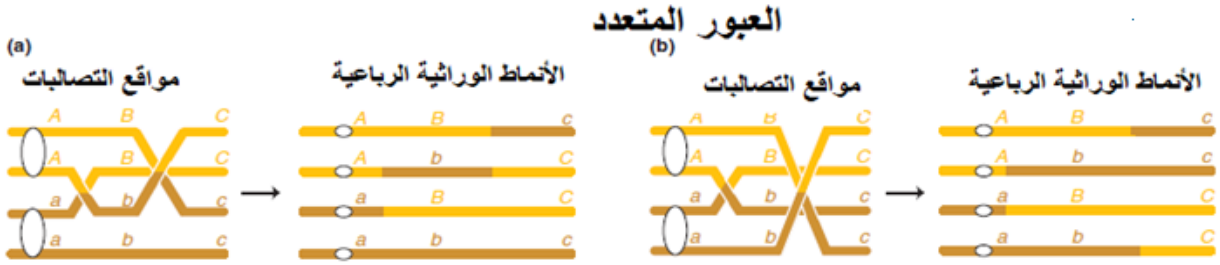
مثال آخر: افترض أنه قد وجد بأن النسل الناتج من التلقيح الاختباري Ab/aB × ab/ab كان يضم 40% Ab/ab و 40% ab/aB و 10% AB/ab و 10% ab/ab نتجت التراكيب الوراثية (AB/ab و ab/ab) من أعراس عبورية. ولذلك فإن 20% من كل الأعراس المتكونة بواسطة الأب الهجين الثنائي كانت عبورية الطراز. ويعني ذلك أن يحدث تصالب بين هذين الموقعين في 40% من كل الرباعيات.

العبور المتعدد : Multiple Cross overs يحدث العبور في أكثر من مكانين في الصبغيين المتقابلين نفسيهما، ويتشكل نتيجة ذلك أكثر من تصالبين وهذا النوع نادر الحدوث بسبب ظاهرة التداخل في العبور.

عندما يحدث العبور المزدوج بين خيطين و بين مورثتين كاشفتين Gene Markers فإن النواتج التي يمكن التعرف عليها من الطوابع الظاهرية للنسل الناتج ستكون من النوع الأبوي فقط. وحتى يمكن التعرف على نواتج العبور المزدوج، فإنه لابد من استخدام موقع وراثي ثالث (C) بين الموقعين الخارجيين .

إذا كان هنالك احتمال معين بأن يحدث عبور بين الموقعين (A, C) وإن احتمالاً آخر مستقلاً لحدوث عبور آخر بين الموقعين (C, B)، فإن احتمال حدوث عبور مزدوج، عبارة عن حاصل ضرب الاحتمالين

المستقلين. مثال: إذا حدث عبور وراثي بين الموقعين C و A في 20% من الرباعيات، وعبور آخر بين الموقعين (C, B) في 10% من الرباعيات في فرد تركيبه الوراثي (abc/ABC) ، فإن 2% من الأعراس (0.2 × 0.1) يتوقع أن يكون من نوعي العبور المزدوج (aBc و AcB).



حدود الاتحادات الوراثية الجديدة :

يكون أقصى تكرار للاتحادات التي يمكن أن تنتج من العبور بين المورثات المرتبطة هو 50%، فإذا كان موقعان وراثيان متباعدين عن بعضهما على الصبغي إلى درجة أن احتمال حدوث التصالب بينهما هو 100%، فإن 50% من الأعراس سيكون أبوية (لا عبورية) و 50% منها تعد اتحادات جديدة (عبورية).

وعند إجراء التلقيح الاختباري Test Cross لهذه الأفراد ثنائية التهجين، فإنه من المتوقع أن تنتج نسلاً بنسبة (1:1:1:1) كما هو المتوقع للمورثات الموجودة على صبغيات مختلفة. ولا يمكن أن تزيد نسبة الاتحادات الجديدة بين مورثتين مرتبطتين عن 50% حتى لو حدث عبور وراثي متعدد بينهما.

رسم الخرائط الصبغية أو الوراثية:

الخرائط الصبغية: هي وسيلة لتوضيح نتائج الارتباط و العبور، وأول من رسمها Morgan وتعرف بأنها عبارة عن رسم تخطيطي للصبغي يوضح نوع وعدد الجينات ويتضمن ترتيب تتابع الجينات في الصبغي (حسب الطريقة التجميعية) وتحديد المسافات الوراثية بينها حيث تقاس هذه الأخيرة بالوحدة العبورية أو سنتي مورجان أو وحدة مورجان أو يقال وحدة مسافة أو خريطة (وحدة المسافة الوراثية هي سنتي مورجان CentiMorgan (CMg) وهي تكافئ 1% عبور وراثي) أي المسافة الوراثية هي نفسها نسبة الكيازما.

وبالتالي المسافة الوراثية = نسبة الكيازما (%). أو = 2 × نسبة النواتج العبورية (%)) .

pdfelement

حالة التلقيح الاختباري بنقطتين:

نسبة العبور = % مجموع النسب المئوية لطرز الأعراس العبورية = عدد الوحدات الخرائطية .

كما في المثال التالي: ليكن النسل التالي:

Ab/ab = 40 % ab/ab = 40 % Ab/ab = 10 % ab/ab = 10 %

نتاج التلقيح الاختباري لفرد تركيبه Ab/aB - حدد كلاً من نسبة العبور والتصالب؟

نسبة العبور= 20% (10% + 10%) طرز عروسية عبورية جديدة وبالتالي 20 وحدة مسافة أو خريطة البعد بين الموقعين A,B على طول الصبغي، ويحدد نوع الارتباط (تجاذبي أو تنافري) أو علاقات الارتباط بين الموقعين عن طريق القاعدة التالية:

لكل كائن عدداً محدداً من مجموعات الارتباط = عدد أشفاع الصبغيات (n).

التجاذب	التنافر
P. AABB × aabb	P. AAbb × aaBB
G. AB(AB) ab(ab)	G. Ab aB
F1. {AaBb} AB // ab	F1. {AaBb} Ab / /a B

التراكيب الأبوية تكون بتكرارات عالية في نسل التلقيح الاختباري ومنها يمكن كشف نوع الارتباط في الفرد الهجين بين الموقعين الوراثيين وبالتالي تسهيل معرفة التراكيب العبورية والاتحادات الجديدة التي تكون عادة بتكرارات قليلة وتسهيل معرفة الطرز العروسية الأبوية والعبورية.

حالة التلقيح الاختباري بثلاث نقاط:

عادة ما تكون نسب العبور المتعدد الأقل ضمن النسب المختلفة للعبور، حيث تكون بأقل تكرار ممكن ويمكن عن طريق كشف التراكيب العبورية المزدوجة معرفة طرز أعراسه المختلفة والأهم تحديد الجينة الوسط.

Remove Watermark Now

لرسم الخرائط الوراثية يجب معرفة مايلي:

مسافة الخريطة: هناك نقطتان رئيسيتان يجب مراعاتها عند رسم الخرائط الوراثية هي:

أ - تحديد تتابع الجينات على الكروموسوم. ب - تحديد المسافة الوراثية بين الجينات.

مثال: إذا كان التركيب الوراثي Ab/aB بنسبة 8% ناتج من الجاميطات العبورية AB و ab فما هي المسافة بين الجينين A و B ؟

الحل: المسافة الوراثية = نسبة الكيازما (%).

= 2 × نسبة النواتج العبورية (%). = 2 × 8 = 16 وحدة خريطة أو وحدة مسافة.

الحد الأدنى للمسافة: عبارة عن المسافة القائمة بين جينين، والتي عند حدودها وداخلها لا يحدث عبور مزدوج وهي أقل مسافة لا يحدث عندها عبور مزدوج بين الأنواع المختلفة. مثال :عند ذبابة الخل لا يحدث عبور مفرد إذا كانت المسافة الوراثية بين موقعين وراثيين على طول الصبغي أقل من 6 وحدة مسافة ولا يحدث عبور مزدوج إذا كانت المسافة أقل من 10 - 12 وحدة مسافة.

تأثير العبور المزدوج على العلاقة بين نسب الاتحادات الجديدة ومسافات الخريطة:

هناك علاقة واضحة بين نسب الاتحادات الجديدة والمسافات الخرائطية، فبزيادة المسافة تزداد نسب العبور وبالتالي نسب الاتحادات الجديدة وتكون العلاقة بينهما خطية في حدود الحد الأدنى للمسافة حيث كل 1% نسبة عبور تقابلها وحدة مسافة واحدة. ولكن بوجود العبور المزدوج تختل هذه العلاقة وتصبح غير خطية، فبزيادة نسب العبور المزدوج تكون المسافة المقدرة على أساس الاتحادات الجديدة، أقل من الحقيقة وسبب ذلك أن العبور المزدوج أو المتعدد يخفض كثيراً من نسب العبور الحقيقية. إذاً عندما تكون المسافات الخرائطية كبيرة في الجينات المتعابرة فإن نسب العبور المقدرة على أساس الاتحادات المقاسة، لا تتفق مع المسافات الخرائطية هذه وذلك بسبب تضخم نسب العبور المتعدد وهذا بالذات السبب الذي لا يسمح لنسب الاتحادات الجديدة أن تتجاوز 50% ومهما بلغت نسبة التصالبات. وفي هذه الحالة عندما تكون المسافة الخرائطية أكثر من 50% وحدة مسافة بين موقعين، يمكن حساب مسافة كهذه عن طريق حساب مجموع النسب المئوية الحقيقية للعبور بين الجينات الوسطية وهذا مايعبر عن المسافة الحقيقية بين الموقعين، حيث تحسب هذه النسب على مبدأ المواقع الثلاثة المتجاورة وبالتنقل. وخلاصة القول: عند حساب نسب العبور الحقيقية وبالتالي المسافات الخرائطية الدقيقة يجب الأخذ بعين الاعتبار عدد ونسب التراكيب العبورية المزدوجة حيث يضاف عدد هذه الأخيرة إلى التراكيب العبورية المفردة في كلا المنطقتين الخاصتين بالعبور الفردي، أي يجب إجراء تصحيح لتفادي النقص الحاصل عند حساب المسافات الدقيقة بين المواقع الوراثية المتعابرة.

طريقة رسم الخرائط بثلاث نقاط:

يعتبر مورغان وستروتفان أول من وصفا طريقة لرسم الخرائط الكروموسومية وبطريقة سميت بطريقة الارتباط الثلاثي Linkage point Three وذلك بسبب استعمال ثلاث مواقع جينية (أي ثلاث أزواج من الجينات) معاً. **وعلى ضوء ذلك قسما العبور الوراثي وفي حالة ثلاث أزواج من الجينات إلى :**

1- عبور وراثي مفرد في المنطقة الأولى (1) وتشمل Abc و aBC .

2- عبور وراثي مفرد في المنطقة الثانية (2) وتشمل ABc و abC .

3- عبور وراثي مزدوج ويشمل AbC و aBc . أما التراكيب الأبوية فهي تشمل ABC و abc .

ويمكن التمييز بين النسل الناتج من الاتحادات العبورية عن الاتحادات الأبوية وذلك من معرفة إعداد النسل الناتج من كل منها كالآتي :

1- يكون تكرار الاتحادات الأبوية أعلى من العبورية أي أعلى قيمة في النسل وتكون متقاربة فيما بينها أي أن: ABC و abc لها أعلى قيمة.

2- العبور الوراثي المفرد في المنطقة (2) أقل من الاتحادات الأبوية تكراراً وأكثر من بقية العبورات.

3- العبور الوراثي المفرد في المنطقة (1) أقل من تكرار العبور الوراثي المفرد في المنطقة (2) وأكثر من العبور الوراثي المزدوج.

4- تكرار العبور الوراثي المزدوج أقل من جميع الاتحادات الأبوية والعبورية الناتجة.

مثال: نبات هجين لثلاثة أزواج من الجينات عمل له تلقيح اختباري وكانت كما يلي:

التراكيب الأبوية: 335 = Abc|abc 345 = ABC|abc

التراكيب العبورية في المنطقة (2): 102 = ABc|abc 98 = AbC |abc

pdfelement

التراكيب العبورية في المنطقة (1): Abc|abc = 57 Abc|abc = 43

العبور المزدوج: AbC|abc = 9 Abc|abc = 11

المطلوب: ارسم الخارطة الوراثية، أي المسافة بين الجينات ABC

الحل:

نسبة العبور بين مورثتين مرتبطتين A وB = عدد الافراد التي حدث بها عبور (أي الحاملة لاتحادات وراثية جديدة) / العدد الكلي للأفراد الناتجة عن التهجين × 100

معدل العبور = ضعف نسبة العبور

1- مجموع التراكيب الوراثية الكلية = 1000

نسبة الاتحادات الأبوية = (335 + 345 / 1000) × 100 = 68 %

نسبة العبورات في المنطقة 2 = (98 + 102 / 1000) × 100 = 20 %

نسبة العبورات في المنطقة 1 = (43 + 57 / 1000) × 100 = 10 %

نسبة العبور المزدوج = (11 + 9 / 1000) × 100 = 2 %

المسافة بين A و B = العبور الوراثي المفرد في المنطقة (1) + العبور الوراثي المزدوج

= 10 + 2 = 12 CMg

المسافة بين B و C = العبور الوراثي المفرد في المنطقة (2) + العبور الوراثي المزدوج

= 20 + 2 = 22 CMg

الخاراطة الوراثية تكون:

A 12 B 22 C

إن رسم الخرائط الوراثية يعتمد على العبور الوراثي الذي يحصل بين أزواج الجينات وبما أن مناطق السنترومير ونهايات الكروموسومات (التيلومير) هي مناطق ذات حلزنة قوية (هيتروكروماتينية) لا يحصل بها عبور وراثي، اذن الخرائط الوراثية المرسومة والموجودة في المصادر لمواقع هذه الجينات هي تقديرية وليست واقعة 100 % .

النتائج المتوقعة من حدوث العبور الأحادي والمزدوج بين ثلاث مورثات من الذرة الصفراء

حالة العبور	أعراس الجيل الأول (ثلاثي الصفات)	النمط الوراثي للنباتات الناتجة عن الهجونة الاختبارية	العدد المطلق للنباتات	النسبة المئوية للأفراد من العدد الكلي	النسبة المئوية للأفراد في كل حالات العبور من العدد الكلي	النمط الظاهري
لم يحدث عبور	*AB*D	*AB*D/ abd	2777	%39.7	(2777+2708/7000)×100 = %78.36	حبوب ملونة نشوية ممتلئة
	abd	abd/ abd	2708	%38.7		حبوب غير ملونة شمعية مجعدة
عبور أحادي في الموقع *AB*	*A*/ bd	*A*bd/ abd	116	%1.7	(123+116/7000)×100 = %3.41	ملونة شمعية مجعدة
	a/ BD	aBD/ abd	123	%1.8		غير ملونة شمعية ممتلئة
عبور أحادي في الموقع *BD*	*A*B/ d	ABd/ abd	643	%9.2	(626+643/7000)×100 = %18.13	ملونة نشوية مجعدة
	ab/ D	abD/ abd	626	%8.9		غير ملونة شمعية ممتلئة
عبور ثنائي في الموقعين *AB* و *BD*	*A*/ b/ D	AbD/ abd	4	%0.06	(3+4/7000)× 100 = 0.1%	ملونة شمعية ممتلئة
	a/ B/ d	aBd/ abd	3	%0.04		غير ملونة نشوية مجعدة
المجموع			7000	%100	%100	

Remove Watermark Now

يلخص الجدول السابق طريقة حساب نسبة العبور في مختلف النباتات التي تظهر أثناء الهجونة الاختبارية لدى وجود ثلاث أشفاع من المورثات، ولقد افترض أن العدد الكلي للنباتات الناتجة عن الهجونة التحليلية (عبورية وغير عبورية) يساوي 7000 نبات، وأن المورثات الثلاث ABC/abc .

ولحساب نسبة العبور الأحادي في الموقع الأول بين المورثتين (A و B) أو في الموقع الثاني بين المورثتين (D و B)، يجب إضافة مجموع النباتات الناتجة عن العبور المزدوج إلى مجموع النباتات الناتجة عن العبور الأحادي، وذلك لكل موقع على حدة؛ لأن النباتات الناتجة عن العبور المزدوج ما هي إلا حاصل عبور الموقعين الأحاديين.

وهكذا لحساب نسبة العبور:

1- بين A و B = 239 +7= 246 وتكون النسبة = (246/7000)× 100 = 3.51%.

2- بين B و D = 1269 +7= 1276 وتكون النسبة = (1276/7000)× 100 = 18.20%.

3- ونسبة العبور بين A و D نظرياً تساوي حاصل جمع نسبتي العبور الفردي AB و BD أي:

3.51% + 18.20% = 21.71%.

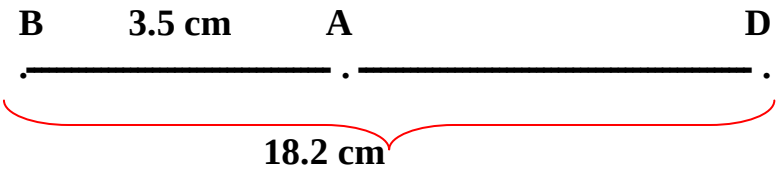
في حين أننا لو حسبنا نسبة العبور بين A و D اعتماداً على عدد النباتات العبورية بين A و D نجد أنها تساوي: 239 + 1269 = 1508 ونسبتها كمايلي: 3.40% + 18.10% = 21.50%.

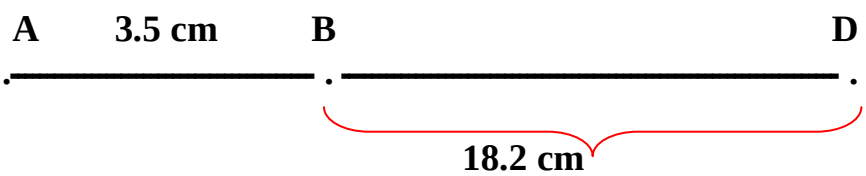
هذا يشير إلى وجود فارق بحدود 21.71% - 21.51% = 0.2%، ولعل هذا الفارق يعود إلى بعد المسافة الفاصلة بين A و D مما يسهل العبور المزدوج؛ الذي يعيد ثانية الاتحادات الأبوية بين المورثتين الطرفيتين.

ويمكن تحديد نسبة العبور بين A وD بشكل مبسط، عن طريق إضافة ضعف نسبة العبور المزدوج أي (0.1% × 2 = 0.2%). إلى نسبة العبور الثنائي بين المورثتين A و D أي 21.5% فيكون: 21.5% + 0.2% = 21.7% وهي نسبة العبور الحقيقية بين A وD .

وكخلاصة، كلما تقاربت المورثات في توضعها الخطي في الصبغي، كان احتمال العبور فيما بينها قليل الحدوث، وعلى العكس كلما كانت المورثات متباعدة في توضعها الخطي في الصبغي كانت احتمالات العبور أكبر. وبالتالي يمكن القول: تلعب نسبة العبور دوراً هاماً في تحديد المسافة الموجودة بين المورثات، وبالتالي تحديد أماكن هذه المورثات على الصبغيات.

رسم الخرائط الصبغية: بالعودة من جديد للمثال السابق بالجدول نجد أن نسبة العبور بين A و B هي 3.5% فتكون المسافة 3.5 وحدة عبورية؛ و بين B و D هي 18.2% فتكون المسافة 18.2 وحدة عبورية وبذلك إما أن تقع B بين A و D أو أن تقع بين B و D، كما هو واضح في الشكلين الآتيين:





ولحل هذه المشكلة يجب حساب المسافة (نسبة العبور) بين A و D وقد وجدنا سابقاً أن هذه المسافة تعادل 21.7 وحدة عبورية ولذلك فإن B يجب أن تقع حتماً بين A و D

إن المسافات المادية الفعلية بين المورثات المرتبطة ليس لها علاقة مباشرة بالمسافات الوراثية المحسوبة على أساس نسب العبور الوراثي إلا أن الترتيب الخطي متطابق في كلا الحالتين.

Remove Watermark Now

ويمكن تجميع أجزاء الخريطة المحسوبة من تجارب الارتباط بثلاث نقاط، كلما حافظنا على مورثتين من الثلاث مشتركة. ففي المثال الآتي سنعد وجود ثلاثة أجزاء من الخريطة هي:

a 8 b 10 c

c 10 b 22 d

c 30 e 2 d

ثم سنضع كل هذه الأجزاء؛ حيث تتوازى المورثات المشتركة كالآتي:

a 8 b 10 c

d 22 b 10 c

d 2 e 30 c

pdfelement

ثم جمع الأجزاء الثلاثة في خريطة واحدة من خلال معرفة مايلي:

المسافة من a إلى d = (a إلى b) - (d إلى b) = 22 - 8 = 14

المسافة من a إلى e = (a إلى d) - (e إلى d) = 14 - 2 = 12

فتكون الخريطة النهائية:

d 2 e 12 a 8 b 10 c

إضافة أجزاء أخرى من الخريطة بهذه الطريقة يمكن أن تؤدي إلى الحصول على خريطة كاملة للارتباط، حيث تصل في الطول إلى 100 وحدة عبورية. إلا أنه - كما سبق الشرح - الحد الأقصى للاتحادات الوراثية الجديدة بين أي مورثتين مرتبطتين هو 50%، بمعنى أن المورثات البعيدة جداً عن بعضها على الصبغي نفسه يمكن أن تسلك كما كانت على صبغيات مختلفة (توزيعاً مستقلاً). وعندما تتساوى جميع العوامل الأخرى فإنه كلما زاد عدد الأفراد في تجربة ما، كلما زادت دقة تقديرات الارتباط.

Remove Watermark Now

التداخل (التعارض) والتوافق Interference and Coincidence :

التداخل Interference: ويعني أن حصول عبور وراثي في منطقة ما يمنع عبور وراثي في منطقة أخرى مجاورة مثلاً العبور بين B و A يمنع حدوث عبور في منطقة D و C

وأسباب التداخل هي:

1- كروماتيدي: هذا النوع من التعارض يؤدي إلى نقص الكروماتيدات التي فيها عبور وراثي بسبب عدم حصول أو منع حصول انكسار والتحام الكروماتيدات.

2- تعارض الكيازما: وهو حصول عبور وراثي في منطقة يمنع حصول عبور وراثي آخر في منطقة أخرى بسبب عدم قدرة الكروماتيدة على الالتحام مرة أخرى.

3 - تعارض بسبب شدة الحلزنة: إن هذا التعارض يحصل نتيجة شدة الحلزنة الموجودة في الـ DNA.

التوافق Coincidence: ونعني به حصول عبور وراثي في منطقة ما يسمح بحصول عبور وراثي آخر في المنطقة المجاورة.

وفي الحسابات الوراثية دائماً يكون: التعارض + التوافق = واحد

معامل التداخل ومعامل التوافق:

كانت نسبة العبور المفرد بين A,B في المثال السابق = 17.9% وبين C,B = 28.6% فإذا كان وقوع العبور في منطقة ما من جسم الصبغي مستقلاً عنه في المناطق الأخرى من الصبغي نفسه، فإنه يمكن التنبؤ بقيمة التكرار النسبي لوقوع العبور في الوقت نفسه بين A,B وبين C,B .

فإذا فرضنا أن العبورين مستقلان، فتكون نسبة العبور المزدوج المتوقعة (17.9% × 28.6% = 5.1%).

ولكن النسبة المئوية للعبور المزدوج كانت 2.7% فقط، بالتالي فإن اختلاف قيمة العبور المزدوج المتوقع يشير إلى حدوث عبور في المنطقة (A-B) ليس مستقلاً عن العبور في المنطقة (B-C) وفي الوقت ذاته الذي يحدث فيه العبور الأول. وهكذا فإن حدوث عبور مفرد يخفض من احتمال حدوث عبور مفرد آخر في منطقة أخرى من الصبغي نفسه، ويطلق على هذه الظاهرة اسم التداخل ويمكن قياس قيمة التداخل من خلال قيمة معامل التوافق أو التطابق وهو مقياس عكسي لشدة التداخل ويحسب ببساطة كنسبة بين التكرار الواقعي للأفراد العبورية المزدوجة على التكرار النظري لها.

وفي مثالنا السابق يتضح لنا:

أن النسبة تساوي (2.7% / 5.1% = 0.53%) هذا يعني أن 53% من الأفراد العبورية المزدوجة المتوقعة هو الذي ظهر فعلاً. بشكل عام يزداد التداخل كلما قلت المسافات بين المورثات في الصبغيات بحيث يكون هنالك حد أدنى لمسافة معينة لا يحدث فيها عبور مزدوج وسيكون عندها معامل التوافق مساويا الصفر.

وكلما زادت المسافة بين المورثات يقل التداخل حتى يختفي تماماً وعندها سيكون معامل التوافق مساوياً (1)، وقد يعني ذلك، أن الصبغيات لا تلتف بقوة كافية حول بعضها في الانقسام المنصف (الاختزالي) بل قد تكون مشدودة بحيث أنه إذا تكون تصالب بين موقعي المورثتين A,B فلا يتكون تصالب آخر بين المورثتين. B,C

********** انتهت المحاضرة **********

pdfelement