T.C.
YILDIZ TEKNİK ÜNİVERSİTESİ
FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ

PSÖDOENTROPİ: MAYA POPÜLASYONUNDA TEKRARLANAN DENEYSEL EVRİM SÜREÇLERİNDE GENETİK ÇEŞİTLİLİĞİN İZLENMESİ

Nezihe BÜYÜKÇELEBİ

YÜKSEK LİSANS TEZİ
Kimya Mühendisliği Anabilim Dalı
Kimya Mühendisliği Programı

Danışman
Prof. Dr. Belma ÖZBEK

Eş Danışman
Dr. Nikolas VELLNOW

Ekim, 2025

T.C.

YILDIZ TEKNİK ÜNİVERSİTESİ

FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ

PSÖDOENTROPİ: MAYA POPÜLASYONUNDA TEKRARLANAN DENEYSEL EVRİM SÜREÇLERİNDE GENETİK ÇEŞİTLİLİĞİN İZLENMESİ

Nezihe BÜYÜKÇELEBİ tarafından hazırlanan tez çalışması 23/10/2025 tarihinde aşağıdaki jüri tarafından Yıldız Teknik Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü Kimya Mühendisliği Anabilim Dalı, Kimya Mühendisliği Programı **YÜKSEK LİSANS TEZİ** olarak kabul edilmiştir.

Prof. Dr. Belma ÖZBEK
Yıldız Teknik Üniversitesi
Danışman

Dr. Nikolas VELLNOW
Dortmund Teknik Üniversitesi
Eş-Danışman

Jüri Üyeleri

Prof. Dr. Belma ÖZBEK, Danışman
Yıldız Teknik Üniversitesi _____

Prof. Dr. Elçin YILMAZ, Üye
Yıldız Teknik Üniversitesi _____

Dr. Öğr. Üyesi Elif ÖZTÜRK ER, Üye
İstanbul Teknik Üniversitesi _____

Danışmanım Prof. Dr. Belma ÖZBEK sorumluluğunda tarafımca hazırlanan "PSÖDOENTROPİ: MAYA POPÜLASYONUNDA TEKRARLANAN DENEYSEL EVRİM SÜREÇLERİNDE GENETİK ÇEŞİTLİLİĞİN İZLENMESİ" başlıklı çalışmada veri toplama ve veri kullanımında gerekli yasal izinleri aldığımı, diğer kaynaklardan aldığım bilgileri ana metin ve referanslarda eksiksiz gösterdiğimi, araştırma verilerine ve sonuçlarına ilişkin çarpıtma ve/veya sahtecilik yapmadığımı, çalışmam süresince bilimsel araştırma ve etik ilkelerine uygun davrandığımı beyan ederim. Beyanımın aksinin ispatı halinde her türlü yasal sonucu kabul ederim.

Nezihe BÜYÜKÇELEBİ

İmza

Aileme ve

Arkadaşlarıma ...

TEŞEKKÜR

Bu tezin hazırlanması sürecinde desteklerini esirgemeyen pek çok değerli kişiye teşekkür etmek isterim.

Tez çalışmam boyunca bilgi, tecrübe ve rehberliğiyle bana yol gösteren, her aşamada sabır ve anlayışla destek olan saygıdeğer danışmanım Prof. Dr. Belma ÖZBEK 'e en içten teşekkürlerimi sunarım.

Erasmus sürecimde bana her konuda destek olan ve bu süreçte eş danışmanlığımı üstlenen Dr. Nikolas VELLNOW 'a katkılarından dolayı ayrıca teşekkür ederim.

Tez savunmam sürecinde kıymetli değerlendirmeleri ve yapıcı önerileriyle çalışmamı daha da geliştirmeme olanak sağlayan değerli jüri üyelerine teşekkür ederim.

Her zaman yanımda olan, manevi desteklerini hissettiren sevgili aileme ve bu süreçte motivasyon kaynağım olan iş arkadaşlarıma da gönülden teşekkür ederim.

Bu zorlu ve öğretici süreçte katkısı bulunan herkese minnettarım.

Nezihe BÜYÜKÇELEBİ

İÇİNDEKİLER

SİMGE LİSTESİ vii
KISALTMA LİSTESİ viii
ŞEKİL LİSTESİ ix
TABLO LİSTESİ xix
ÖZET xx
ABSTRACT xxii
1 GİRİŞ 1
1.1 Literatür taraması 1
1.2 Tezin amacı 2
1.3 Hipotez 2
2 PSÖDOENTROPİ İLE GENETİK ÇEŞİTLİLİĞİN ANALİZİ 3
2.1 Genetik Çeşitlilik ve Evrimsel Adaptasyonun Temelleri 3
2.2 Allel, Allel Frekansı ve Etkili Popülasyon Büyüklüğü 4
2.3 Psödoentropi ve Genetik Çeşitliliğin Zaman İçindeki Dinamikleri 7
2.4 Psödoentropi Kavramı ve Genetik Çeşitliliğin Dinamikleri 8
3 LİTERATÜR ARAŞTIRMASI 10
3.1 Deneysel Evrim Sürecinde Psödoentropi ile Araştırılan Sorular 12
3.2 Genomik Veri Analizi ve Psödoentropi Hesaplamaları 17
3.3 Bulguların Sınıflandırılması ve Aykırı Yörüngelerin İncelenmesi 17
4 VERİLER 20
4.1 Zaman içinde Psödoentropi 20
4.2 Kromozomlar Arasındaki Varyasyon 22
4.3 Replikalar Arasındaki Farklılık 24
4.4 Pencereler Arasındaki Varyasyon 26
4.5 Aykırı Yörüngeler 31
5 SONUÇ 36
KAYNAKÇA 42
A PSÖDOENTROPİ DEĞERLERİNİN ZAMANLA DEĞİŞİMİ 45
TEZDEN ÜRETİLMİŞ YAYINLAR 141

SİMGE LİSTESİ

N_{AA}	AA genotipli birey sayısı
N_{Aa}	Aa genotipli birey sayısı
N_{aa}	aa genotipli birey sayısı
p_t	Allel frekansı
y	Allelin populasyondaki frekansı
H	Entropi
N_e	Etkili populasyon büyüklüğü
AA	Örnek genotip çeşidi
Aa	Örnek genotip çeşidi
Aa	Örnek genotip çeşidi
N	Toplam birey sayısı

KISALTMA LİSTESİ

kb	Kilobayt
SGRP-4X	Saccharomyces crevisiae
SNP	Tek Nükleotid Polimorfizmleri
YPD	Maya Ekstresi-Pepton-Glukoz ortamı (Yeast Extract-Peptone-Dextrose)

ŞEKİL LİSTESİ

Şekil 1.1 Deneysel stratejinin şematik gösterimi. **16**

Şekil 3.1 Tüm genom boyunca replikalar başına ortalama psödoentropi grafiği .. **21**

Şekil 3.2 Aynı replikadaki kromozomlar arasındaki varyasyon. **23**

Şekil 3.3 Aynı kromozomdaki kopyalar arasındaki değişim. **25**

Şekil 3.4 Farklı kromozomlarda aynı kopyaya ait değerler **28**

Şekil 3.5 Dip noktaları farklı replikatlarda ve farklı kromozomlarda. **29**

Şekil 3.6 Dip noktaları farklı replikatlarda ve aynı kromozomda. **30**

Şekil 3.7 Farklı replikalarda aynı kromozomlardaki pencereler **33**

Şekil 3.8 Farklı kromozom ve replikalarda psödoentropi değişimi **34**

Şekil Ek 1.1 Kromozom 1'e ait 1. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **45**

Şekil Ek 1.2 Kromozom 1'e ait 2. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **45**

Şekil Ek 1.3 Kromozom 1'e ait 3. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **46**

Şekil Ek 1.4 Kromozom 1'e ait 4. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **46**

Şekil Ek 1.5 Kromozom 1'e ait 5. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **47**

Şekil Ek 1.6 Kromozom 1'e ait 6. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **47**

Şekil Ek 1.7 Kromozom 1'e ait 7. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **48**

Şekil Ek 1.8 Kromozom 1'e ait 8. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **48**

Şekil Ek 1.9 Kromozom 1'e ait 9. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **49**

Şekil Ek 1.10 Kromozom 1'e ait 10. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **49**

Şekil Ek 1.11 Kromozom 1'e ait 11. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **50**

Şekil Ek 1.12 Kromozom 1'e ait 12. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **50**

Şekil Ek 2.1 Kromozom 2'ye ait 1. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **51**

Şekil Ek 2.2 Kromozom 2'ye ait 2. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **51**

Şekil Ek 2.3 Kromozom 2'ye ait 3. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **52**

Şekil Ek 2.4 Kromozom 2'ye ait 4. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **52**

Şekil Ek 2.5 Kromozom 2'ye ait 5. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **53**

Şekil Ek 2.6 Kromozom 2'ye ait 6. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **53**

Şekil Ek 2.7 Kromozom 2'ye ait 7. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **54**

Şekil Ek 2.8 Kromozom 2'ye ait 8. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **54**

Şekil Ek 2.9 Kromozom 2'ye ait 9. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **55**

Şekil Ek 2.10 Kromozom 2'ye ait 10. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **55**

Şekil Ek 2.11 Kromozom 2'ye ait 11. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **56**

Şekil Ek 2.12 Kromozom 2'ye ait 12. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **56**

Şekil Ek 3.1 Kromozom 3'e ait 1. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **57**

Şekil Ek 3.2 Kromozom 3'e ait 2. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **57**

Şekil Ek 3.3 Kromozom 3'e ait 3. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **58**

Şekil Ek 3.4 Kromozom 3'e ait 4. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **58**

Şekil Ek 3.5 Kromozom 3'e ait 5. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **59**

Şekil Ek 3.6 Kromozom 3'e ait 6. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **59**

Şekil Ek 3.7 Kromozom 3'e ait 7. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **60**

Şekil Ek 3.8 Kromozom 3'e ait 8. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **60**

Şekil Ek 3.9 Kromozom 3'e ait 9. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **61**

Şekil Ek 3.10 Kromozom 3'e ait 10. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **61**

Şekil Ek 3.11 Kromozom 3'e ait 11. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **62**

Şekil Ek 3.12 Kromozom 3'e ait 12. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **62**

Şekil Ek 4.1 Kromozom 4'e ait 1. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **63**

Şekil Ek 4.2 Kromozom 4'e ait 2. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **63**

Şekil Ek 4.3 Kromozom 4'e ait 3. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **64**

Şekil Ek 4.4 Kromozom 4'e ait 4. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **64**

Şekil Ek 4.5 Kromozom 4'e ait 5. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **65**

Şekil Ek 4.6 Kromozom 4'e ait 6. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **65**

Şekil Ek 4.7 Kromozom 4'e ait 7. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **66**

Şekil Ek 4.8 Kromozom 4'e ait 8. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **66**

Şekil Ek 4.9 Kromozom 4'e ait 9. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **67**

Şekil Ek 4.10 Kromozom 4'e ait 10. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **67**

Şekil Ek 4.11 Kromozom 4'e ait 11. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **68**

Şekil Ek 4.12 Kromozom 4'e ait 12. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **68**

Şekil Ek 5.1 Kromozom 5'e ait 1. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **69**

Şekil Ek 5.2 Kromozom 5'te 2. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **69**

Şekil Ek 5.3 Kromozom 5'e ait 3. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **70**

Şekil Ek 5.4 Kromozom 5'e ait 4. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **70**

Şekil Ek 5.5 Kromozom 5'e ait 5. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **71**

Şekil Ek 5.6 Kromozom 5'e ait 6. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **71**

Şekil Ek 5.7 Kromozom 5'e ait 7. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **72**

Şekil Ek 5.8 Kromozom 5'e ait 8. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **72**

Şekil Ek 5.9 Kromozom 5'e ait 9. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **73**

Şekil Ek 5.10 Kromozom 5'e ait 10. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **73**

Şekil Ek 5.11 Kromozom 5'e ait 11. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **74**

Şekil Ek 5.12 Kromozom 5'e ait 12. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **74**

Şekil Ek 6.1 Kromozom 6'ya ait 1. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **75**

Şekil Ek 6.2 Kromozom 6'ya ait 2. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **75**

Şekil Ek 6.3 Kromozom 6'ya ait 3. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **76**

Şekil Ek 6.4 Kromozom 6'ya ait 4. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **76**

Şekil Ek 6.5 Kromozom 6'ya ait 5. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **77**

Şekil Ek 6.6 Kromozom 6'ya ait 6. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **77**

Şekil Ek 6.7 Kromozom 6'ya ait 7. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **78**

Şekil Ek 6.8 Kromozom 6'ya ait 8. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **78**

Şekil Ek 6.9 Kromozom 6'ya ait 9. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **79**

Şekil Ek 6.10 Kromozom 6'ya ait 10. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **79**

Şekil Ek 6.11 Kromozom 6'ya ait 11. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **80**

Şekil Ek 6.12 Kromozom 6'ya ait 12. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **80**

Şekil Ek 7.1 Kromozom 7'ye ait 1. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **81**

Şekil Ek 7.2 Kromozom 7'ye ait 2. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **81**

Şekil Ek 7.3 Kromozom 7'ye ait 3. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **82**

Şekil Ek 7.4 Kromozom 7'ye ait 4. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **82**

Şekil Ek 7.5 Kromozom 7'ye ait 5. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **83**

Şekil Ek 7.6 Kromozom 7'ye ait 6. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **83**

Şekil Ek 7.7 Kromozom 7'ye ait 7. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **84**

Şekil Ek 7.8 Kromozom 7'ye ait 8. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **84**

Şekil Ek 7.9 Kromozom 7'ye ait 9. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **85**

Şekil Ek 7.10 Kromozom 7'ye ait 10. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **85**

Şekil Ek 7.11 Kromozom 7'ye ait 11. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **86**

Şekil Ek 7.12 Kromozom 7'ye ait 12. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **86**

Şekil Ek 8.1 Kromozom 8'e ait 1. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **87**

Şekil Ek 8.2 Kromozom 8'e ait 2. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **87**

Şekil Ek 8.3 Kromozom 8'e ait 3. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **88**

Şekil Ek 8.4 Kromozom 8'e ait 4. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **88**

Şekil Ek 8.5 Kromozom 8'e ait 5. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **89**

Şekil Ek 8.6 Kromozom 8'e ait 6. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **89**

Şekil Ek 8.7 Kromozom 8'e ait 7. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **90**

Şekil Ek 8.8 Kromozom 8'e ait 8. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **90**

Şekil Ek 8.9 Kromozom 8'e ait 9. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **91**

Şekil Ek 8.10 Kromozom 8'e ait 10. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **91**

Şekil Ek 8.11 Kromozom 8'e ait 11. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **92**

Şekil Ek 8.12 Kromozom 8'e ait 12. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **92**

Şekil Ek 9.1 Kromozom 9'a ait 1. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **93**

Şekil Ek 9.2 Kromozom 9'a ait 2. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **93**

Şekil Ek 9.3 Kromozom 9'a ait 3. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **94**

Şekil Ek 9.4 Kromozom 9'a ait 4. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **94**

Şekil Ek 9.5 Kromozom 9'a ait 5. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **95**

Şekil Ek 9.6 Kromozom 9'a ait 6. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **95**

Şekil Ek 9.7 Kromozom 9'a ait 7. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **96**

Şekil Ek 9.8 Kromozom 9'a ait 8. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **96**

Şekil Ek 9.9 Kromozom 9'a ait 9. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **97**

Şekil Ek 9.10 Kromozom 9'a ait 10. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **97**

Şekil Ek 9.11 Kromozom 9'a ait 11. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **98**

Şekil Ek 9.12 Kromozom 9'a ait 12. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **98**

Şekil Ek 10.1 Kromozom 10'a ait 1. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **99**

Şekil Ek 10.2 Kromozom 10'a ait 2. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **99**

Şekil Ek 10.3 Kromozom 10'a ait 3. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **100**

Şekil Ek 10.4 Kromozom 10'a ait 4. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **100**

Şekil Ek 10.5 Kromozom 10'a ait 5. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **101**

Şekil Ek 10.6 Kromozom 10'a ait 6. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **101**

Şekil Ek 10.7 Kromozom 10'a ait 7. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **102**

Şekil Ek 10.8 Kromozom 10'a ait 8. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **102**

Şekil Ek 10.9 Kromozom 10'a ait 9. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **103**

Şekil Ek 10.10 Kromozom 10'a ait 10. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **103**

Şekil Ek 10.11 Kromozom 10'a ait 11. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **104**

Şekil Ek 10.12 Kromozom 10'a ait 12. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **104**

Şekil Ek 11.1 Kromozom 11'e ait 1. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **105**

Şekil Ek 11.2 Kromozom 11'e ait 2. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **105**

Şekil Ek 11.3 Kromozom 11'e ait 3. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **106**

Şekil Ek 11.4 Kromozom 11'e ait 4. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **106**

Şekil Ek 11.5 Kromozom 11'e ait 5. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **107**

Şekil Ek 11.6 Kromozom 11'e ait 6. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **107**

Şekil Ek 11.7 Kromozom 11'e ait 7. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **108**

Şekil Ek 11.8 Kromozom 11'e ait 8. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **108**

Şekil Ek 11.9 Kromozom 11'e ait 9. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **109**

Şekil Ek 11.10 Kromozom 11'e ait 10. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **109**

Şekil Ek 11.11 Kromozom 11'e ait 11. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **110**

Şekil Ek 11.12 Kromozom 11'e ait 12. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **110**

Şekil Ek 12.1 Kromozom 12'ye ait 1. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **111**

Şekil Ek 12.2 Kromozom 12'ye ait 2. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **111**

Şekil Ek 12.3 Kromozom 12'ye ait 3. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **112**

Şekil Ek 12.4 Kromozom 12'ye ait 4. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **112**

Şekil Ek 12.5 Kromozom 12'ye ait 5. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **113**

Şekil Ek 12.6 Kromozom 12'ye ait 6. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **113**

Şekil Ek 12.7 Kromozom 12'ye ait 7. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **114**

Şekil Ek 12.8 Kromozom 12'ye ait 8. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **114**

Şekil Ek 12.9 Kromozom 12'ye ait 9. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **115**

Şekil Ek 12.10 Kromozom 12'ye ait 10. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **115**

Şekil Ek 12.11 Kromozom 12'ye ait 11. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **116**

Şekil Ek 12.12 Kromozom 12'ye ait 12. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **116**

Şekil Ek 13.1 Kromozom 13'e ait 1. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **117**

Şekil Ek 13.2 Kromozom 13'e ait 2. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **117**

Şekil Ek 13.3 Kromozom 13'e ait 3. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **118**

Şekil Ek 13.4 Kromozom 13'e ait 4. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **118**

Şekil Ek 13.5 Kromozom 13'e ait 5. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **119**

Şekil Ek 13.6 Kromozom 13'e ait 6. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **119**

Şekil Ek 13.7 Kromozom 13'e ait 7. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **120**

Şekil Ek 13.8 Kromozom 13'e ait 8. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **120**

Şekil Ek 13.9 Kromozom 13'e ait 9. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **121**

Şekil Ek 13.10 Kromozom 13'e ait 10. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **121**

Şekil Ek 13.11 Kromozom 13'e ait 11. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **122**

Şekil Ek 13.12 Kromozom 13'e ait 12. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **122**

Şekil Ek 14.1 Kromozom 14'e ait 1. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **123**

Şekil Ek 14.2 Kromozom 14'e ait 2. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **123**

Şekil Ek 14.3 Kromozom 14'e ait 3. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **124**

Şekil Ek 14.4 Kromozom 14'e ait 4. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **124**

Şekil Ek 14.5 Kromozom 14'e ait 5. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **125**

Şekil Ek 14.6 Kromozom 14'e ait 6. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **125**

Şekil Ek 14.7 Kromozom 14'e ait 7. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **126**

Şekil Ek 14.8 Kromozom 14'e ait 8. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **126**

Şekil Ek 14.9 Kromozom 14'e ait 9. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **127**

Şekil Ek 14.10 Kromozom 14'e ait 10. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **127**

Şekil Ek 14.11 Kromozom 14'e ait 11. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **128**

Şekil Ek 14.12 Kromozom 14'e ait 12. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **128**

Şekil Ek 15.1 Kromozom 15'e ait 1. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **129**

Şekil Ek 15.2 Kromozom 15'e ait 2. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **129**

Şekil Ek 15.3 Kromozom 15'e ait 3. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **130**

Şekil Ek 15.4 Kromozom 15'e ait 4. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **130**

Şekil Ek 15.5 Kromozom 15'e ait 5. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **131**

Şekil Ek 15.6 Kromozom 15'e ait 6. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **131**

Şekil Ek 15.7 Kromozom 15'e ait 7. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **132**

Şekil Ek 15.8 Kromozom 15'e ait 8. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **132**

Şekil Ek 15.9 Kromozom 15'e ait 9. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **133**

Şekil Ek 15.10 Kromozom 15'e ait 10. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **133**

Şekil Ek 15.11 Kromozom 15'e ait 11. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **134**

Şekil Ek 15.12 Kromozom 15'e ait 12. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **134**

Şekil Ek 16.1 Kromozom 16'ya ait 1. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **135**

Şekil Ek 16.2 Kromozom 16'ya ait 2. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **135**

Şekil Ek 16.3 Kromozom 16'ya ait 3. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **136**

Şekil Ek 16.4 Kromozom 16'ya ait 4. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **136**

Şekil Ek 16.5 Kromozom 16'ya ait 5. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **137**

Şekil Ek 16.6 Kromozom 16'ya ait 6. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **137**

Şekil Ek 16.7 Kromozom 16'ya ait 7. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **138**

Şekil Ek 16.8 Kromozom 16'ya ait 8. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **138**

Şekil Ek 16.9 Kromozom 16'ya ait 9. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **139**

Şekil Ek 16.10 Kromozom 16'ya ait 10. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **139**

Şekil Ek 16.11 Kromozom 16'ya ait 11. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **140**

Şekil Ek 16.12 Kromozom 16'ya ait 12. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği **140**

TABLO LİSTESİ

Tablo 2.1 Psödoentropi değişimi için incelenen kromozomlara karşılık gelen ekler ve şekil numaraları **18**

ÖZET

PSÖDOENTROPİ: MAYA POPÜLASYONUNDA TEKRARLANAN DENEYSEL EVRİM SÜREÇLERİNDE GENETİK ÇEŞİTLİLİĞİN İZLENMESİ

Nezihe BÜYÜKÇELEBİ

Kimya Mühendisliği Anabilim Dalı

Yüksek Lisans Tezi

Danışman: Prof. Dr. Belma ÖZBEK

Eş-Danışman: Dr. Nikolas VELLNOW

Genetik çeşitlilik, popülasyonların uyum sağlama kabiliyeti ve ekolojik dirençleri için temel bir belirleyicidir ve ekosistemler ile biyoçeşitlilik üzerinde derin etkiler yaratır. Bu araştırma, genetik çeşitliliği, bilgi teorisinden türetilen ve genetik çeşitliliğin ölçülmesine yeni bir bakış açısı sunan yeni bir metrik olan psödoentropi merceğinden incelemektedir.

Çalışmada, farklı coğrafi kökenlere sahip dört *Saccharomyces cerevisiae* suşunun (Avrupa/şarap – WE, Asya/sake – SA, Batı Afrika – WA ve Kuzey Amerika – NA) iki aşamalı bir çaprazlama stratejisiyle oluşturulan, yüksek düzeyde heterozigot ve genetik olarak çeşitli bir diploid popülasyon (SGRP-4X) deneysel evrim süreci öncesi başlangıç popülasyonu olarak kullanılmıştır.

Diploid mayada deneysel bir evrim çalışmasından elde edilen kamuya açık genomik veriler kullanılarak, farklı genomik ölçeklerdeki varyasyonu inceleyen bu çalışmada, 12 kopya popülasyonda 17 zaman noktasında psödoentropi analizi

gerçekleştirilmiştir. Muhtemelen stabilize edici seçilim veya genetik sürüklenme nedeniyle zaman içinde psödoentropide genel bir düşüş gözlemlenmiştir. Replikalar, kromozomlar ve genomik pencereler arasında önemli düzeyde değişkenlik tespit edilmiş; bu durum, genetik evrimin karmaşık ve heterojen doğasını yansıtmaktadır.

Kayan pencere yaklaşımı sayesinde genom genelinde psödoentropinin detaylı incelenmesi mümkün olmuş ve genetik değişkenliğin tekdüze olmayan dağılımı ortaya konmuştur. Aykırı yörüngeler, yerelleştirilmiş evrimsel olaylara işaret eden olağandışı genetik varyasyon bölgelerini tanımlamıştır. Elde edilen bulgular, dinamik genetik değişiklikleri yakalamada psödoentropinin gücünü ortaya koymakta ve genetik çeşitliliği yönlendiren evrimsel mekanizmalar hakkında önemli bilgiler sunmaktadır. Çalışma, zaman, genomik konum ve kromozomal varyasyon gibi çok sayıda faktörün birlikte değerlendirilmesinin önemine vurgu yapmakta ve popülasyon genetiği ile evrimsel biyoloji alanlarında gelecekteki araştırmalar için sağlam bir çerçeve sunmaktadır.

Anahtar Kelimeler: Psödoentropi, genomik varyasyon, stokastik genetik süreçler, kayan pencere analizi, genetik sürüklenme

ABSTRACT

PSEUDOENTROPY: TRACKING GENETIC DIVERSITY DURING REPLICATED EXPERIMENTAL EVOLUTION IN YEAST POPULATION

Nezihe BÜYÜKÇELEBİ

Department of Chemical Engineering

Master of Science Thesis

Supervisor: Prof. Dr. Belma ÖZBEK

Co-supervisor: Dr. Nikolas VELLNOW

Genetic diversity is a fundamental determinant of populations' adaptive capacity and ecological resilience, exerting profound effects on ecosystems and biodiversity. This study examines genetic diversity through the lens of pseudoentropy, a novel metric derived from information theory that offers a new perspective on quantifying genetic variation.

The experimental evolution data analyzed in this research were derived from a genetically diverse diploid yeast population (SGRP-4X), constructed using a two-stage crossing strategy involving four Saccharomyces cerevisiae strains from different geographical origins: Europe/wine (WE), Asia/sake (SA), West Africa (WA), and North America (NA). Initially crossed in haploid form (WE × SA and WA × NA), the resulting diploid intermediates were sporulated and randomly mated, producing a highly heterozygous ancestral population used as the starting point for experimental evolution.

Using publicly available genomic data from this experiment, pseudoentropy was analyzed across 17 time points in 12 replicate populations, examining variation at

multiple genomic scales. A general decline in pseudoentropy was observed over time, likely driven by stabilizing selection or genetic drift. Significant variability was detected across replicates, chromosomes, and genomic windows, highlighting the complex and heterogeneous nature of genetic evolution.

The application of a sliding window approach enabled a detailed investigation of pseudoentropy across the genome, revealing a non-uniform distribution of genetic variability. Outlier trajectories identified regions with unusual patterns of genetic variation, potentially indicating localized evolutionary events.

Overall, the findings underscore the utility of pseudoentropy in capturing dynamic genetic changes and provide valuable insights into the evolutionary mechanisms shaping genetic diversity. This study emphasizes the importance of considering temporal, genomic, and chromosomal factors in genetic variability analysis, and offers a robust framework for future research in population genetics and evolutionary biology.

Keywords: Pseudoentropy, genomic variation, stochastic genetic processes, sliding window analysis, genetic drift

1
GİRİŞ

1.1 Literatür taraması

Genetik çeşitlilik, türlerin uyum sağlama yeteneği, ekosistemlerin dayanıklılığı ve evrimsel başarı açısından temel bir role sahiptir (Viveiros-Moniz et al., 2024; Gali et al., 2024). Bu çeşitlilik, canlıların çevresel değişimlere karşı adaptasyonunu mümkün kılan ve biyoçeşitliliğin temel kaynağı olarak kabul edilen evrimin "ham maddesini" oluşturur (Hughes et al., 2008). Koruma biyolojisinde, genetik çeşitliliğin değerlendirilmesi; türlerin korunmasında önceliklendirme, popülasyonların izlenmesi ve genetik varyasyonun sürdürülebilirliği açısından büyük önem taşımaktadır (Shabir et al., 2022).

Popülasyon genetiği alanında zaman içindeki değişimlerin anlaşılması temel bir konudur. Zaman serisi verileriyle yapılan çalışmalar, evrimsel değişimin dinamiklerini inceleme konusunda önemli bilgiler sunar (Gompert et al., 2021). Bu bağlamda, genetik çeşitliliğin ölçülmesinde geleneksel metriklerin yanı sıra, daha yeni ve yenilikçi kavramlar da geliştirilmiştir. Bu kavramlardan biri olan psödoentropi, genetik varyasyonun zamansal ve yapısal boyutlarını ölçmede alternatif bir yaklaşım sunar (Vellnow et al., 2024).

Psödoentropi, genetik verideki bilgi içeriğini ve varyasyonu analiz etme yeteneğiyle, heterozigotluk veya nükleotid çeşitliliği gibi geleneksel ölçütlere kıyasla farklı avantajlar sağlar (Ma et al., 2020). Allel frekansı değişimlerini izleyebilmesi sayesinde evrimsel süreçlerin (örneğin doğal seçilim, genetik sürüklenme, rekombinasyon) anlaşılmasında önemli bir araç haline gelmiştir (Long et al., 2015; Vellnow et al., 2024). Özellikle psödoentropi eğrilerinin şekli, popülasyonun evrimsel geçmişine dair ipuçları sunar ve bu da onu zaman içinde genetik çeşitliliği anlamada güçlü bir araç haline getirir.

1.2 Tezin amacı

Bu tezin temel amacı, deneysel evrim süreci boyunca genetik çeşitliliğin nasıl değiştiğini incelemektir. Bu kapsamda, genetik çeşitliliğin zaman içindeki dinamiklerini daha derinlemesine anlayabilmek için yeni bir ölçüm aracı olarak psödoentropi kavramı kullanılmıştır. Çalışmada, bu ölçüm aracının sağladığı veriler ışığında, genetik çeşitliliğin yalnızca zamana bağlı olarak nasıl değiştiği değil, aynı zamanda farklı popülasyonlar, kromozomlar ve genomik bölgeler arasında benzerlik gösterip göstermediği de değerlendirilmiştir. Böylece, evrimsel süreçte çeşitliliğin nasıl bir seyir izlediğine dair kapsamlı bir çerçeve sunulması hedeflenmiştir.

1.3 Hipotez

Bu çalışmanın temel hipotezi, aynı çevresel koşullara maruz kalan farklı popülasyonların, genetik çeşitlilik açısından birbirinden farklı evrimsel yollar izleyebileceğidir. Başka bir deyişle, evrimsel süreç her durumda birebir tekrarlanmak zorunda değildir. Bu doğrultuda, genetik çeşitlilikteki farklılıkların zamana bağlı olarak nasıl ortaya çıktığını ve evrimsel dinamiklerin ne ölçüde öngörülebilir olduğunu değerlendirmek hedeflenmektedir. Ayrıca, bu farklılıkların tespiti ve analizi için kullanılan psödoentropi ölçümünün, geleneksel yöntemlere kıyasla daha hassas ve ayırt edici bir bakış açısı sunacağı öngörülmektedir. Bu bağlamda, psödoentropi aracılığıyla evrimsel süreçte genetik çeşitliliğin zaman içindeki değişimini daha ayrıntılı biçimde ortaya koymak amaçlanmaktadır.

2
PSÖDOENTROPİ İLE GENETİK ÇEŞİTLİLİĞİN ANALİZİ

2.1 Genetik Çeşitlilik ve Evrimsel Adaptasyonun Temelleri

Genetik çeşitlilik, canlı organizmaların dayanıklılığı, adaptasyonu ve evrimsel başarısında önemli bir rol oynar ve dünya çapında ekosistemleri ve biyolojik çeşitliliği etkiler (Viveiros-Moniz et al., 2024; Gali et al., 2024). Genetik çeşitlilik, bir popülasyon içindeki genetik değişkenliğin büyüklüğünü ölçen bir ölçüdür. Biyoçeşitliliğin temel bir kaynağı ve evrimin "hammaddesidir" (Hughes et al., 2008). Koruma biyolojisinde genetik çeşitlilik değerlendirmesi, tür koruma çabalarına öncelik verilmesi, popülasyonun izlenmesine yardımcı olunması ve çeşitli seviyelerde genetik değişkenliğin sürdürülmesi için gereklidir (Shabir et al., 2022). Genel olarak, genetik çeşitlilik tüm canlı organizmaların adaptasyonu, hayatta kalması ve sürdürülebilir gelişimi için temeldir.

Evrimsel biyolojide önemli sorulardan biri, evrimsel süreçlerin hangi ölçüde tekrarlanabilir olduğudur. Bu bağlamda, popülasyonlardaki mevcut genetik çeşitliliğin, evrimsel adaptasyonun yönünü ve hızını belirlemedeki rolü özellikle önem arz eder (Barghi et al., 2020).

Mevcut genetik çeşitlilik, popülasyon içinde halihazırda bulunan allellerin, çevresel baskılar karşısında nasıl bir adaptif yanıt oluşturduğunu belirlemede temel bir faktördür. Bu çeşitlilik, mutasyonların ortaya çıkmasından önce mevcut olan varyantlara dayanır ve popülasyonların adaptif kapasitesini doğrudan etkiler (Hermisson & Pennings, 2005). Çalışma, bu genetik altyapının popülasyonların benzer çevresel koşullar altında benzer evrimsel yolları izlemesine olanak sağladığını göstermektedir (Buskirk et al., 2023).

2.2 Allel, Allel Frekansı ve Etkili Popülasyon Büyüklüğü

Popülasyon genetiği, genetik çeşitliliğin kuşaklar boyunca nasıl değiştiğini inceleyen temel bir biyoloji dalıdır. Bu alanın merkezinde yer alan kavramlardan biri allel ve onun popülasyondaki dağılımını tanımlayan allel frekansıdır. Alleller, bir genin alternatif versiyonlarıdır ve bir popülasyonda farklı bireylerde farklı kombinasyonlar halinde bulunabilirler. Örneğin, bir lokusta A ve a olmak üzere iki allel varsa, bu lokusun genotipleri AA, Aa ve aa olabilir. Bir allelin popülasyondaki frekansı, o allelin toplam gen havuzu içindeki oranını ifade eder (Griffiths et al., 2019).

Popülasyon genetiğinin bir diğer önemli kavramı etkili popülasyon büyüklüğüdür (N_e). Bu değer, gerçek popülasyon büyüklüğünden farklı olabilir çünkü N_e, genetik sürüklenmeye (genetik drift) katkı sağlayan bireylerin sayısını ifade eder. Etkili popülasyon büyüklüğü, allel frekanslarındaki rastlantısal değişimleri anlamada kritik rol oynar ve doğal seçilim, göç ya da mutasyon gibi evrimsel kuvvetlerin etkisini tahmin etmekte kullanılır (Wright, 1931; Frankham et al., 2010).

Etkili popülasyon büyüklüğü, aşağıdaki gibi çeşitli faktörlere bağlı olarak gerçek popülasyon büyüklüğünden oldukça düşük olabilir:

- Üreme başarısındaki farklılıklar
- Cinsiyet oranlarındaki dengesizlik
- Popülasyon büyüklüğünün nesiller arası dalgalanması
- Nesillerin örtüşmesi

Genetik çeşitliliğin sürdürülebilirliği, özellikle küçük ve izole popülasyonlarda, N_e değerinin korunmasına bağlıdır. Çünkü düşük N_e, genetik sürüklenmeyi artırarak zararlı allellerin fiksasyonuna neden olabilir ve adaptif potansiyeli azaltabilir (Lande, 1995).

Popülasyon genetiğinde allel frekanslarının zaman içindeki değişimleri, hem genetik sürüklenme hem de evrimsel kuvvetlerin etkisini anlamada kritik öneme sahiptir. Entropi ve psödoentropi kavramları, her ne kadar benzer biçimde belirsizlik ya da rastgelelik ölçüsü olarak kullanılsa da, aralarında temel farklar bulunmaktadır.

Vellnow, Gossmann ve Waxman (2024) tarafından tanıtılan psödoentropi kavramı, bir lokustaki allel frekanslarının zamanla nasıl dağıldığını nicel olarak tanımlayan güçlü bir ölçüttür.

Entropi, Claude Shannon tarafından tanımlanan ve bir bilgi kaynağının ortalama bilgi içeriğini ölçen matematiksel bir kavramdır. Belirli bir veri kümesindeki tüm sembollerin olasılık dağılımları biliniyorsa, Shannon entropisi Eşitlik 1'deki formülle hesaplanır (Vellnow et al., 2024).

$$H(y) = -(1-y)\ln(1-y) - y\ln(y) \quad (1)$$

Eşitlik 1'deki formule göre, entropi değeri, verinin ne kadar öngörülemez veya sıkıştırılamaz olduğunu belirtir. Entropi değeri ne kadar yüksekse, veri o kadar rastgele kabul edilir (Shannon, 1948).

Öte yandan, psödoentropi, gerçek olasılık dağılımları bilinmediğinde, verinin istatistiksel analizlerle rastgele gibi görünüp görünmediğini değerlendiren bir ölçüttür. Psödoentropi, bir çıktının dışarıdan bakan bir gözlemciye ne kadar rastgele göründüğünü belirlemek için kullanılır. Gerçek entropi değeri yerine, ampirik olarak tahmin edilen veya istatistiksel testlerle elde edilen bir değerdir.

Psödoentropinin zaman içindeki azalımı, genetik çeşitliliğin azalmasıyla paralel seyreder. Vellnow ve ark. (2024) 'nın simülasyon ve veri analizleri göstermiştir ki, doğal popülasyonlarda psödoentropi genellikle düşerken, rekombinasyonun sınırlı olduğu bölge veya seleksiyonun var olduğu durumlarda bu azalma farklı davranışlar gösterebilir .

Özellikle *Drosophila melanogaster* popülasyonunda gerçekleştirilen 7 yıllık zaman serisi verilerine dayanan analizlerde, allel frekanslarındaki değişimler psödoentropi kullanılarak incelenmiştir. Bu analizler, birçok genomik bölgenin yüksek etkin popülasyon büyüklüğüne (N_e) işaret ettiğini ortaya koyarken, kısa zaman ölçeklerinde pozitif seçilimin etkisinin genel olarak sınırlı kaldığını göstermektedir. Bu bulgular, etkin popülasyon büyüklüğünün popülasyondaki genetik varyasyonun korunmasında oynadığı merkezi rolü bir kez daha vurgulamaktadır (Vellnow et al., 2024). Bu bulgu, Ne değerinin popülasyondaki varyasyonun sürdürülmesinde taşıdığı merkezi rolü bir kez daha vurgulamaktadır (Vellnow et all., 2024).

Bir popülasyondaki biallelik sistemde (A ve a), bir lokustaki A allelinin frekansı p_t şu şekilde hesaplanır (Eşitlik 2) (Hartlet al., 2007).

$$p_t = \frac{\text{popülasyondaki A allellerinin sayısı}}{\text{toplam allel sayısı}} = \frac{2N_{AA} + N_{Aa}}{2N} \quad (2)$$

Burada:

N_{AA}, N_{Aa} ve N_{aa} sırasıyla AA, Aa ve aa genotipli birey sayılarıdır.

N: toplam birey sayısıdır.

Zaman serisi analizlerinde kullanılan p_t, popülasyondaki allel frekanslarının zaman içindeki değişimini temsil eder. Vellnow ve ark. (2024), birey tabanlı simülasyonlar ve doğrudan örneklem verilerini kullanarak p_t'yi hesaplamış ve zaman içinde psödoentropi değişimini takip etmişlerdir.

Vellnow ve ark. (2024) tarafından önerilen psödoentropi fonksiyonu, özgün entropi tanımlarından türetilip biallelik durum için Shannon entropisiyle örtüşür. Genel formül Eşitlik 3'teki gibidir (Vellnow et all., 2024).

$$H(y) = -\sum_{i=1}^{n} (1 - y_i) \ln(1 - y_i) \quad (3)$$

Bu denklemde y, bir allelin (örneğin A) popülasyondaki frekansını, $1-y_i$ ise diğer allelin (örneğin a) frekansını temsil eder. Bu ifade, klasik Shannon entropisiyle özdeştir ve genetik çeşitliliğin derecesini nicel olarak yansıtır.

Psödoentropi, yalnızca allel frekanslarından biri $y_i = 0$ ya da $y_i = 1$ olduğunda sıfır değerini alır. Bu durum, popülasyonda yalnızca tek bir allelin kaldığı, yani diğerinin tamamen ortadan kalktığı anlamına gelir. Dolayısıyla psödoentropinin sıfır olması, popülasyonda genetik çeşitliliğin kalmadığı anlamına gelir (Vellnow et al., 2024).

Tersine, psödoentropi maksimum değerini $y_i = 0.5$ olduğunda alır; bu, iki allelin de eşit frekansta bulunduğu ve dolayısıyla sistemin en yüksek genetik çeşitliliğe sahip olduğu durumu yansıtır. Bu bağlamda psödoentropi, sadece mevcut çeşitliliği değil,

aynı zamanda evrimsel süreçler sonucunda bu çeşitliliğin nasıl değiştiğini de analiz etmek için güçlü bir araç olarak kullanılmaktadır.

Bu bağlamda psödoentropi, belirsizliğin/çeşitliliğin bir ölçüsü olarak, allel frekansları dağılımının genişliğine bağlıdır. EKLER kısmında gösterilen grafikler aşağıdaki şekilde yorumlanabilir:

1. **Başlangıçta**: Allel frekansları yaklaşık olarak y_i =0.5'de yoğunlaşır. Bu noktada entropi maksimumdur.
2. **Zamanla**: Frekanslar drifte bağlı olarak ya 0 ya da 1 yönünde sapar. Dağılım iki uçta toplanırken ortalamadaki çeşitlilik azalır.
3. **En sonunda**: Sürülen alt popülasyonlarda ya A alleli tamamen fiks olur (y_i =1) ya da tamamen kaybolur (y_i =0). Bu durumda enerji/çeşitlilik tümüyle kaybolur.

Bu süreçle birlikte **psödoentropi** de sıfıra yaklaşır, çünkü Eşitlik 2'deki formüldeki terimler bu uç değerlerde 0'a yakınsar. Dolayısıyla genetik çeşitliliğin tamamen ortadan kalktığı fiksasyon noktasında psödoentropi de sıfır değerine ulaşır (Vellnow et al., 2024).

2.3 Psödoentropi ve Genetik Çeşitliliğin Zaman İçindeki Dinamikleri

Zaman içindeki değişimin anlaşılması, popülasyon genetiği alanı için temeldir. Bazı popülasyon genetiği çalışmaları, birden fazla zaman noktasındaki verileri sıralayarak genetik çeşitliliği tahmin etmektedir (Gompert et al., 2021). Zaman serisi verilerinin kullanılması, alel frekansı yörüngeleri ile seçilim arasında kurulan bağlantı göz önüne alındığında, evrimsel değişimin dinamikleri hakkında fikir edinme fırsatı sağlar. Psödoentropi, genetik çeşitliliğin ölçülmesinde yeni bir bakış açısı sunan genetik ve bilgi teorisi alanında yenilikçi bir kavramdır (Vellnow et al., 2024). Bilim insanlarının iki genetik durum arasındaki benzerlik veya farklılık derecesini ölçmesine olanak tanıyarak genetik verilerin bilgi içeriği ve değişkenliği hakkında içgörüler sunar.

Psödoentropi, genetik çeşitliliği ölçmek için yeni bir yaklaşımdır ve geleneksel ölçümlere göre benzersiz avantajlar sunar. Her iki yöntem de genetik çeşitliliği

ölçmeyi amaçlasa da, temel ilkeleri ve uygulamaları bakımından farklılık göstermektedir. Heterozigotluk ve nükleotid çeşitliliği gibi geleneksel genetik çeşitlilik ölçümleri, popülasyonlar içindeki varyasyonu değerlendirmek için uzun süredir kullanılmaktadır (Ma et al., 2020). Psödoentropi, bir popülasyon içindeki genetik değişkenliği ve bunun zaman içindeki değişimini tanımlamak için kullanılmaktadır (Vellnow et al., 2024). Popülasyon varyasyonunun altında yatan temel nicelik psödoentropidir. Popülasyonun varyasyon gösterdiği sürenin tahmin edilmesine ve genetik varyasyonun zaman içindeki davranışının kısa bir karakterizasyonuna izin verir. Alel frekansındaki değişiklikleri analiz etmek faydalıdır (Vellnow et al., 2024). Evolve-and-resequence deneyleri sırasında psödoentropi yörüngelerinin şeklini inceleyerek adaptasyon süreci hakkında fikir edinmek mümkün olabilir (Long et al., 2015). Bunun nedeni, farklı evrimsel süreçlerin (örneğin seçilim türü, popülasyon büyüklüğü ve rekombinasyon) farklı psödoentropi yörüngeleri üreteceğinin tahmin edilmesidir (Vellnow et al., 2024).

Zaman ile bir popülasyonun psödoentropisi arasında önemli bir korelasyon vardır. Alellerin sıklığı farklı zaman noktalarında değişir. Psödoentropinin en önemli özelliklerinden biri geçici alel değişikliklerini takip edebilmesidir. Bu özellik, araştırmacıların geleneksel ölçümlerin gözden kaçırabileceği genetik çeşitliliğin dinamik doğası hakkında bilgi edinmelerini sağlar. Rastgele sayıda alele sahip nötr bir lokus için ortalama ayrışma süresi genellikle başlangıçtaki alel frekanslarının psödoentropisi ile orantılıdır (Vellnow et al., 2024). Bu ilişki, genetik varyasyonun zamansal yönlerini anlamak için değerli bir çerçeve sağlar.

2.4 Psödoentropi Kavramı ve Genetik Çeşitliliğin Dinamikleri

Popülasyon genetiği alanında genetik çeşitliliğin korunması ve popülasyon dinamiklerinin matematiksel modellerle incelenmesini amaçlamaktadır. Makale, alel frekanslarının zaman içindeki değişimlerini tanımlayan psödoentropi kavramı, genetik çeşitliliğin sürekliliği ve etkili popülasyon büyüklüğü arasındaki karmaşık ilişkileri detaylı bir şekilde ortaya koymaktadır. Bu bağlamda çalışma, popülasyonların evrimsel kapasitesi ve adaptasyon yeteneği açısından kritik öneme sahip genetik yapıların dinamiklerini incelemektedir (Vellnow et all., 2024).

Psödoentropi, genetik çeşitliliği analiz etmek için yeni bir yaklaşımdır ve araştırmacılara zaman içinde genetik çeşitlilikteki değişiklikleri izlemek için yeni

bir araç sunar. Bu yenilikçi ölçü, bir mutasyonun bir popülasyonda ortalama ayrışma süresinin difüzyon analizinden ortaya çıkmaktadır. Entropi ile ilgili bu niceliği ortaya koyarak, bilim insanları artık genetik çeşitliliğin hem bireysel lokuslarda hem de tüm genomlarda nasıl geliştiğini kısaca tanımlayabilmektedir (Vellnow et al., 2024). Alel frekanslarının zaman içindeki belirsizlik ve rastlantısallığını nicel olarak ölçen bu kavram genetik çeşitliliğin ne derece sürdürülebilir olduğunu ve allele frekanslarının rastlantısal süreçlerle nasıl değiştiğini anlamada önemli bir araçtır. Allele frekans trajektorileri üzerinden yapılan analizler, özellikle küçük popülasyonlarda genetik sürüklenmenin etkisiyle ortaya çıkan dalgalanmaların büyüklüğünü ve süresini değerlendirmek için psödoentropinin kullanılabileceğini göstermektedir (Vellnow et al., 2024).

3
LİTERATÜR ARAŞTIRMASI

Genetik çeşitlilik, popülasyonların çevresel değişimlere yanıt verme ve adaptasyon geliştirme kapasitelerini belirleyen temel unsurlardan biridir. Bu çeşitlilik, yeni mutasyonlarla değil, büyük ölçüde popülasyonda hali hazırda bulunan genetik varyasyonlar aracılığıyla şekillenmektedir (Burke et al., 2014). Dış çaprazlamaya tabi tutulan maya popülasyonlarında mevcut genetik çeşitliliğin evrimsel süreçlerin yönünü ve tekrar edebilirliğini nasıl etkilediği deneysel olarak ortaya konmuştur. Aynı çevresel baskılar altında farklı deney kollarının benzer adaptasyon yolları izlediği gözlemlenmiştir. Bu bulgu, evrimsel süreçlerin, rastgelelikten ziyade öngörülebilir mekanizmalarla da şekillenebileceğini göstermektedir.

Dış çaprazlama, iki farklı genetik arka plandan gelen bireylerin çiftleşmesiyle genetik materyalin yeniden dağılımını sağlar. Bu mekanizma, genetik çeşitliliği artırarak, adaptif varyantların daha hızlı seçilmesine ve evrimsel yanıtların daha etkin hale gelmesine olanak tanır. Burke ve arkadaşlarının bulguları, dış çaprazlama sayesinde mevcut genetik çeşitliliğin uzun vadede sürdürülebildiğini ve çevresel baskılar altında tekrarlanabilir evrimsel yolların oluşabildiğini göstermektedir.

Genetik çeşitliliğin sürdürülmesinde önemli bir diğer kavramsal çerçeve, allel frekanslarının zaman içindeki dinamiğini ölçmek için geliştirilen psödoentropi kavramıdır. 2024 yılında Vellnow ve arkadaşları tarafından yayımlanan çalışmada, psödoentropi kullanılarak bir popülasyondaki genetik varyasyonun zamanla ne kadar kararlı kaldığı ve etkin popülasyon büyüklüğü (N_e) ile nasıl ilişkili olduğu analiz edilmiştir.

Bu çalışmada, başlangıçta yüksek psödoentropi değerine sahip olan popülasyonların genetik çeşitliliğini daha uzun süre koruyabildiği gösterilmiştir. Entropi temelli bu yaklaşım, özellikle kısa zaman dilimlerinde genetik sürüklenmenin ve seçilimin etkilerini değerlendirme açısından yenilikçi bir yöntem sunmaktadır. Ayrıca, etkin popülasyon büyüklüğü (N_e), bu çeşitliliğin korunma

süresi ve varyantların kaybolma hızı üzerinde belirleyici bir faktör olarak tanımlanmıştır (Allendorf, 2024).

Simülasyonlar ve doğal popülasyon verileri, özellikle Drosophila melanogaster gibi model organizmalarda, entropi azalmasının genetik sürüklenme etkisiyle nasıl ilişkilendiğini ve büyük popülasyonlarda çeşitliliğin daha kalıcı olduğunu ortaya koymuştur.

Genetik çeşitliliğin sürdürülebilirliği yalnızca mevcut varyasyonların varlığıyla değil, bu varyasyonların nasıl korunduğuyla da ilişkilidir. Rekombinasyon, allel kombinasyonlarının yeniden düzenlenmesini sağlayarak genetik çeşitliliği canlı tutar. Entropi tabanlı analizler, yüksek rekombinasyon oranına sahip bölgelerde genetik çeşitliliğin daha kalıcı olduğunu göstermektedir. Bu bulgular, evrimsel süreçlerin yalnızca seçilim baskısıyla değil, aynı zamanda popülasyon yapısı, genetik sürüklenme ve yeniden kombinasyon gibi mikro-evrimsel faktörlerle nasıl yönlendiğini ortaya koymaktadır (Taus & Fries, 2024).

Etkin popülasyon büyüklüğü de bu süreçte merkezi bir parametredir. N_e değeri yüksek olan popülasyonlarda genetik sürüklenme daha yavaş gerçekleştiğinden, varyasyonun korunma süresi uzamaktadır. Bu, evrimsel potansiyelin uzun vadeli sürdürülebilirliği açısından kritik bir faktördür. Allendorf (2024), yalnızca heterozigositenin değil, allelik çeşitliliğin de korunmasının N_e ile doğrudan bağlantılı olduğunu vurgulamaktadır.

Deneysel evrim çalışmaları, evrimsel süreçlerin doğrudan gözlemlenmesini sağlayarak teorik modellerin test edilmesine olanak tanır. *S. cerevisiae* ve *Drosophila* gibi model organizmalar üzerinde yapılan çalışmalar, belirli çevresel baskılar altında evrimsel adaptasyonların ne kadar öngörülebilir olduğunu göstermektedir. Bu çalışmalar, genetik çeşitliliğin başlangıç düzeyi ve popülasyon yapısının, evrimsel yanıtların yönünü belirlemede temel rol oynadığını göstermektedir (Burke et al., 2014; Taus & Fries, 2024).

Literatürde giderek daha fazla çalışmanın genetik çeşitliliğin korunması, seçilim tepkileri ve evrimsel öngörülebilirlik ilişkisine odaklandığı görülmektedir. Bu bağlamda, psödoentropi gibi yenilikçi kavramlar, zaman serilerine dayalı olarak genetik varyasyonun evrimsel dinamiklerini nicel biçimde değerlendirmeye olanak tanımaktadır.

3.1 Deneysel Evrim Sürecinde Psödoentropi ile Araştırılan Sorular

Bu çalışmada ana soru "Deneysel evrim sırasında genetik çeşitlilik nasıl değişir?" sorusudur. Ayrıca, diğer araştırma soruları şunlardır:

- Bağımsız kopya popülasyonlardaki genetik çeşitlilik aynı çevreye adaptasyon sırasında farklı şekillerde değişir mi?
- Genetik çeşitlilik farklı kromozomlarda farklı şekillerde değişiyor mu?
- Genetik çeşitlilik farklı genomik bölgelerde farklı şekillerde değişiyor mu? Ve genetik çeşitliliğin belirli bir şekilde değiştiği özel genomik bölgeler tanımlanabilir mi?
- Çoğaltmalar ve zaman noktaları arasında sürekli olarak yüksek veya düşük psödoentropi gösteren belirli pencereler var mı?
- Replikalar, kromozomlar ve pencereler arasındaki psödoentropi yörüngelerindeki farklılıklar, maya popülasyonlarının laboratuvar koşullarına adaptasyonunda rol oynayan altta yatan evrimsel mekanizmalar (örneğin genetik sürüklenme) hakkında ne ortaya koymaktadır?

Bu araştırma, psödoentropi kavramını ve genetik çalışmalardaki önemini incelemektedir. Çalışma, özellikle Tek Nükleotid Polimorfizmleri (SNP'ler) içeren genetik verilerin analizine odaklanmaktadır. Bu çalışmada kullanılan veri seti tamamen SNP'lerden oluşmakta olup, allel frekanslarının dinamiklerini detaylı şekilde incelemeye olanak sağlamaktadır. Araştırmanın amacı, genetik çeşitliliğin evrimsel süreçlerde, özellikle adaptasyon ve genetik sürüklenmedeki rolünü daha iyi anlamaktır.

3.1.1 Deneysel Tasarım ve Verilerin Kaynağı

Bu çalışmada, *Saccharomyces cerevisiae* türü maya popülasyonlarında mevcut genetik çeşitliliğin evrimsel adaptasyonlar üzerindeki etkisi deneysel olarak incelenmiştir. Araştırmanın temel amacı, dış çaprazlama stratejisiyle genetik materyalin paylaşılmasının evrimsel yanıtların tekrar edebilirliğini nasıl etkilediğini anlamaktır. Deneysel tasarımda, farklı genetik arka plana sahip bireylerin dış çaprazlama yoluyla üremesi sağlanmış ve çevresel baskılar altında gelişen evrimsel yanıtlar izlenmiştir.

Genomik verilerin analizinde allel frekansı ve psödoentropi ölçütlerinden yararlanılmıştır. Bu analizde, *Saccharomyces cerevisiae* popülasyonuna ait, kamuya açık olarak erişilebilen genomik veri seti kullanılmıştır (Philips et al., 2020). Bu veriler, psödoentropi kavramının evrimsel süreçleri nicel olarak değerlendirmedeki potansiyelini ortaya koymak amacıyla analiz edilmiştir.

Elde edilen bulgular, mevcut genetik çeşitliliğin adaptasyon süreçlerini önemli ölçüde hızlandırdığını ve farklı popülasyonların benzer çevresel koşullar altında tekrarlanabilir evrimsel yollar izleyebildiğini göstermektedir. Bu durum, evrimsel süreçlerin yalnızca rastgele mutasyonlara bağlı olmadığını; aynı zamanda popülasyonda halihazırda bulunan genetik varyasyonların da bu süreçlerde belirleyici olabileceğini ortaya koymaktadır. Dış çaprazlamanın genetik çeşitliliği sürdürmede kritik bir rol oynadığı ve bu çeşitliliğin, çevresel değişimlere karşı daha öngörülebilir ve tekrarlanabilir evrimsel yanıtlar verilmesini mümkün kıldığı vurgulanmaktadır.

Ayrıca çalışma, çevresel baskılar karşısında popülasyonların hangi genetik varyantları seçtiğini ve bu varyantların adaptasyon sürecindeki önemini analiz etmiştir. Dış çaprazlama stratejisinin, adaptif varyantların yeniden düzenlenmesini kolaylaştırarak evrimsel yanıtları daha verimli hale getirdiği ifade edilmektedir. Bu da, evrimsel potansiyelin yalnızca yeni mutasyonlar yoluyla değil, aynı zamanda mevcut genetik yapı sayesinde şekillenebileceğini göstermektedir.

Sonuç olarak, bu çalışma mevcut genetik çeşitliliğin evrimsel süreçlerdeki yönlendirici rolünü ortaya koyarken, dış çaprazlama gibi genetik karışımı artıran stratejilerin, popülasyonların çevresel değişimlere karşı daha hızlı ve benzer adaptif tepkiler geliştirmesini sağladığını göstermektedir. Bu bulgular, evrimsel süreçlerin öngörülebilirliğine ve genetik çeşitliliğin sürdürülebilirliğine dair önemli teorik katkılar sunmaktadır.

Genomik verileri analiz etmek için alel frekansı ve psödoentropi kullanılmıştır. Psödoentropinin faydasını değerlendirmek için bir maya popülasyonundan elde edilen genomik veriler kullanılmıştır. Bu analiz için bir Saccharomyces crevisiae popülasyonunun kamuya açık genomik verileri kullanılmıştır (Philips et al., 2020).

3.1.1.1 Atasal Popülasyonun Oluşturulması

Atasal popülasyon üzerinde SGRP-4X adı verilen diploid bir popülasyon ile bir deney gerçekleştirilmiştir. Bu çalışmada kullanılan başlangıç popülasyonu, farklı coğrafi kökenlere sahip dört *Saccharomyces cerevisiae* suşunun (DBVPG6765 – Avrupa/şarap, WE; Y12 – Asya/sake, SA; DBVPG6044 – Batı Afrika, WA; YPS128 – Kuzey Amerika, NA) iki aşamalı bir çaprazlama stratejisi ile oluşturulmuştur. İlk aşamada, haploid durumda olan bu suşlar ikili kombinasyonlarla (WE × SA ve WA × NA) çaprazlanarak iki ayrı diploid ara popülasyon elde edilmiştir. İkinci aşamada ise bu diploidler sporulasyona zorlanmış, ardından rastgele çiftleşme yoluyla bu iki grup birleştirilmiştir. Böylece, her bir kurucu suşun genetik katkısını taşıyan, yüksek düzeyde heterozigot ve genetik olarak çeşitli bir diploid popülasyon (SGRP-4X) oluşturulmuştur. Bu popülasyon, deneysel evrim sürecine başlanmadan önceki atasal nesil olarak kullanılmıştır. Bu strateji, doğal popülasyonlarda gözlenen genetik çeşitliliği taklit ederken, aynı zamanda rekombinasyon yoluyla seçilim altında ortaya çıkabilecek adaptif değişimleri yüksek çözünürlükle izlemeye olanak sağlamıştır. (Şekil 1.1). *S. cerevisiae* gibi hem eşeyli hem eşeysiz üreyebilen türlerde, outcrossing mekanizmaları genetik çeşitliliği sürdürmede önemli rol oynar (Neher & Shraiman, 2009).

3.1.1.2 Deneysel Uygulama Süreci

Maya popülasyonları haftada 3 gün boyunca zengin YPD ortamında büyümeye tabi tutulmuştur. Daha sonra, popülasyonları kısıtlayıcı ortamda sporlanmaya ve çiftleşmeye zorlayan bir rejim uygulanmıştır. Sporülasyon ve çiftleşmedeki yüksek verimliliği nedeniyle, SGRP-4X popülasyonu bu deneyde kullanılmak üzere seçilmiştir. Atasal popülasyon 12 çoğaltma popülasyonuna bölünmüştür. Bunlar seleksiyon deneyi sırasında paralel olarak muamele görmüştür. Bu deney, replikaların kendileri için yeni bir ortam olan laboratuvar koşulları altında adaptasyon becerilerini görmek için gerçekleştirilmiştir. Deney 17 farklı zaman noktasında örnekleme yapılacak şekilde tasarlanmış, her bir zaman noktasında 12 tekrar popülasyonu örneklenmiştir (Şekil 1.1) (Burke et al., 2014). Popülasyonun seçimi ve oluşturulması için kullanılan metodolojiye ilişkin daha fazla ayrıntı Burke ve diğerlerinde (2014) bulunabilir.

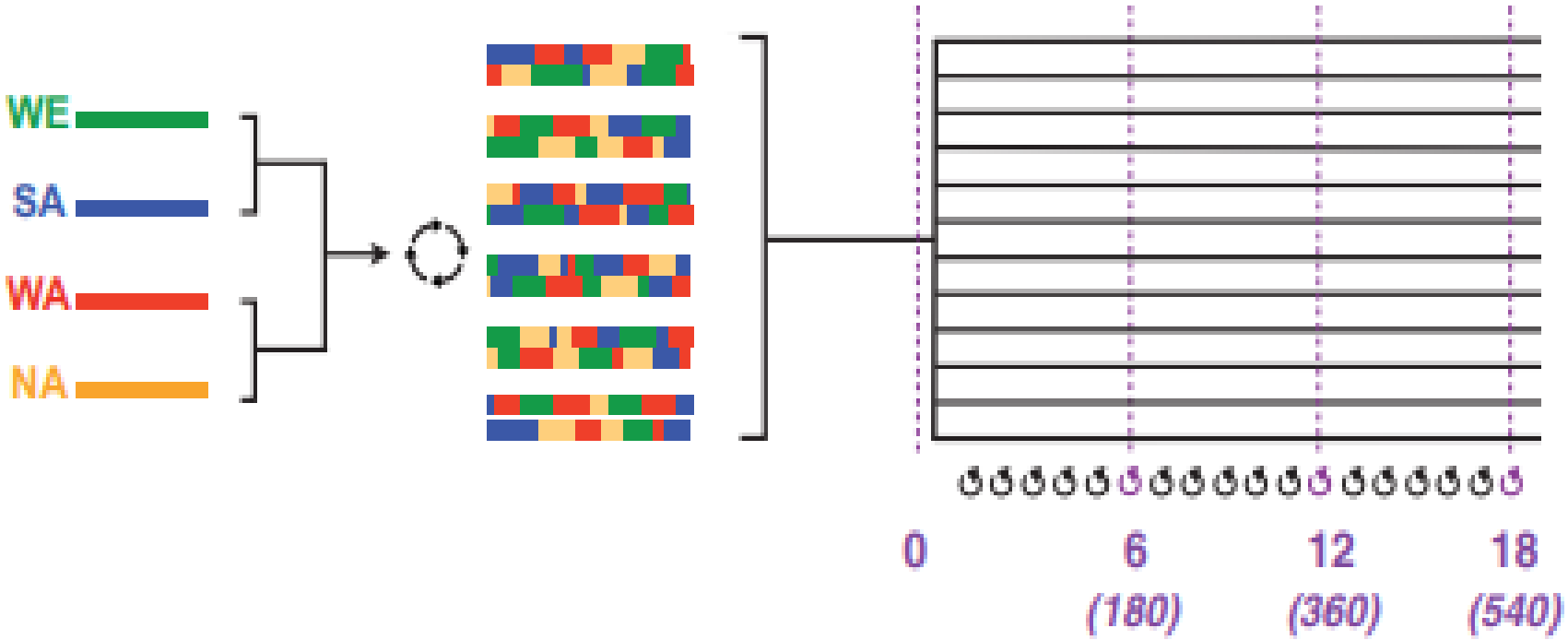
Araştırmacılar, aynı atasal hücre popülasyonundan türetilmiş 12 bağımsız kültür (popülasyon) oluşturarak deneysel evrim sürecine başlamışlardır. Bu yaklaşım, deneysel tekrarlanabilirliği sağlamak ve rastlantısal evrimsel olayların etkilerini değerlendirebilmek açısından kritik öneme sahiptir. Her bir popülasyon aynı genetik ve çevresel koşullarda başlatılmış olsa da, zamanla birbirinden farklı evrimsel yollar izleyebilmekte ve farklı adaptif sonuçlara ulaşabilmektedir.

18 haftalık deney süreci boyunca *Saccharomyces cerevisiae* popülasyonları, haftalık ortalama yaklaşık 30 mitoz bölünme geçirmiştir. Bu da deney sonunda yaklaşık 540 mitoz jenerasyonuna karşılık gelmektedir. Bu süreçte her hafta genom dizileme verisi elde edilmiştir ve bu sayede alel frekanslarındaki değişimler yüksek çözünürlükle takip edilebilmiştir.

Ancak, Burke ve ark. çalışmasına paralel olarak, evrimsel sürecin önemli aşamalarını temsil eden 0, 6, 12 ve 18. haftalara özellikle odaklanılmıştır (sırasıyla yaklaşık 0, 180, 360 ve 540 mitoz jenerasyonu).

Sıfırıncı hafta (başlangıç), dört farklı doğal *S. cerevisiae* suşunun çaprazlanmasıyla oluşturulan heterozigot diploid "SGRP-4X" ata havuzunu temsil etmektedir. 6. haftaya gelindiğinde rekombinasyon ve seçilim sonucu alel frekanslarında erken değişimler gözlemlenmiştir. 12. haftada ise seçilimin etkileri daha belirgin hale gelmiş ve bazı alellerin paralel şekilde artış gösterdiği tespit edilmiştir. 18. haftada, 12 tekrar popülasyonun tümünde dikkat çekici şekilde paralel alel frekansı değişimleri gözlemlenmiş ve bazı genom bölgeleri adaptasyonun öne çıkan hedefleri olarak ortaya çıkmıştır.

Sonuç olarak, her haftadan dizileme verisi elde edilmiş (Phillips ve ark. 2020 çalışmasında ve kendi analizimizde de bu veriler kullanılmıştır) olsa da, burada evrimsel değişimin seyrini özetlemek amacıyla özellikle bu dört zaman noktası vurgulanmıştır.



Şekil 1.1 Deneysel stratejinin şematik gösterimi. Farklı coğrafi kökenlere sahip *Saccharomyces cerevisiae* suşunun (DBVPG6765 – şarap/Avrupa, WE, yeşil; Y12 – sake/Asya, SA, mavi; DBVPG6044 – Batı Afrika, WA, kırmızı; YPS128 – Kuzey Amerika, NA, altın sarısı) çaprazlanmasıyla oluşturulan "sentetik popülasyon" (SGRP-4X; Cubillos et al. 2013), evrim deneylerinde başlangıç materyali olarak kullanılmıştır. Bu sentetik atadan türetilen 12 paralel deneysel popülasyon, zorlama dış döllenme koşulları altında 18 hafta boyunca evrimleştirilmiş.

3.2 Genomik Veri Analizi ve Psödoentropi Hesaplamaları

Deney, yaklaşık 30 hücre bölünmesinin gerçekleştiği her hafta için bir "rekombinasyon olayı"nın öngörüldüğü toplam 18 haftalık bir süre boyunca yürütülmüştür. Bu da yaklaşık 540 eşeysiz (mitotik) nesile karşılık gelmektedir (Phillips et al., 2020). Bu çalışmada, Phillips ve ark. (2020) tarafından sağlanan ek materyallerden; tek nükleotid polimorfizmleri (SNP'ler), zaman noktaları, kromozom konumları ve allel frekanslarını içeren bir veri dosyası indirilmiştir. Kullanılan bu dosyada, 16 kromozom boyunca yer alan toplam 96.249 SNP yer almaktadır. Phillips ve ark. (2020) çalışmasında 96.610 değişken bölge bildirilmektedir; aradaki farkın, yayımlanan verilerde uygulanan ön işleme adımları, dosya formatı farkları ya da filtreleme işlemlerinden kaynaklandığı düşünülmektedir. Her birinin 12 tekrarlı popülasyona ait 17 zaman noktasındaki verileri kullanılarak, özel olarak hazırlanmış bir Python betiği ile psödoentropi değerleri hesaplanmıştır.

3.3 Bulguların Sınıflandırılması ve Aykırı Yörüngelerin İncelenmesi

Genomun sabit büyüklükte (10 kb) örtüşmeyen pencerelere bölündüğü bir kayan pencere yaklaşımı kullanılmıştır. Bu yaklaşım, farklı genomik bölgelerdeki psödoentropinin daha ayrıntılı bir şekilde incelenmesine olanak tanımaktadır. Farklı sayıda SNP'yi işlemek ve her pencere için psödoentropiyi hesaplamak için özel Python komut dosyaları yazılmıştır. Pencereler ve kromozomlar arasındaki psödoentropi farklılıklarını görselleştirmek için her pencere için farklı çizgi renkleri seçilmiştir. Varyasyonları vurgulamak için grafikler üç kategoriye ayrılmıştır:

- Kromozomlar arasındaki varyasyon
- Çoğaltmalar arasındaki varyasyon
- Genomik bölgeler arasında varyasyon

Aykırı yörüngeler belirlenmiş ve analiz edilmiştir. Aykırı yörüngeler, diğerlerinden önemli ölçüde sapan ve genel eğilimden uzak olan sözde entropi çizgileri olarak tanımlanır. Bu aykırı değerler, adaptasyon, seçilim baskıları veya deneysel koşullar

gibi çeşitli faktörlerden kaynaklanabilecek olağandışı genetik varyasyon modellerine sahip bölgelere işaret etmektedir. Bu çalışmada, 1. kromozomdan başlayarak 16. kromozom dahil olmak üzere her bir kromozom için 12 farklı replikaya ait psödoentropi değişim grafiklerine yer verilmiştir. Her kromozom için ayrı bir ek oluşturulmuş ve bu eklerde ilgili kromozoma ait 12 replikaya karşılık gelen grafikler sunulmuştur. Böylece toplamda 192 adet şekil elde edilmiştir. Ancak bu şekillerin tamamı tez metni içerisinde kullanılmamıştır. Bunun yerine, dikkat çekici farklılıklar barındıran, yorumlanabilir yapılar sergileyen ve karşılaştırmalı analiz açısından anlamlı örnekler seçilerek tez içinde sunulmuştur. Özellikle replika varyasyonlarının belirgin olduğu, psödoentropi değişiminde ayırt edici dalgalanma ve desenler gösteren grafikler tercih edilmiştir. Kullanılmayan diğer grafikler ise bütünlüğü korumak ve gerektiğinde referans verilmek üzere EKLER bölümünde detaylı şekilde sunulmuştur.

Tablo 2.1 Psödoentropi değişimi için incelenen kromozomlara karşılık gelen ekler ve şekil numaraları

EKLER	**ŞEKİL NUMARALARI**
EK 1: Kromozom 1 için Psödoentropi Değişimi	Şekil Ek 1.1 – Şekil Ek 1.12
EK 2: Kromozom 2 için Psödoentropi Değişimi	Şekil Ek 2.1 – Şekil Ek 2.12
EK 3: Kromozom 3 için Psödoentropi Değişimi	Şekil Ek 3.1 – Şekil Ek 3.12
EK 4: Kromozom 4 için Psödoentropi Değişimi	Şekil Ek 4.1 – Şekil Ek 4.12
EK 5: Kromozom 5 için Psödoentropi Değişimi	Şekil Ek 5.1 – Şekil Ek 5.12
EK 6: Kromozom 6 için Psödoentropi Değişimi	Şekil Ek 6.1 – Şekil Ek 6.12
EK 7: Kromozom 7 için Psödoentropi Değişimi	Şekil Ek 7.1 – Şekil Ek 7.12
EK 8: Kromozom 8 için Psödoentropi Değişimi	Şekil Ek 8.1 – Şekil Ek 8.12
EK 9: Kromozom 9 için Psödoentropi Değişimi	Şekil Ek 9.1 – Şekil Ek 9.12

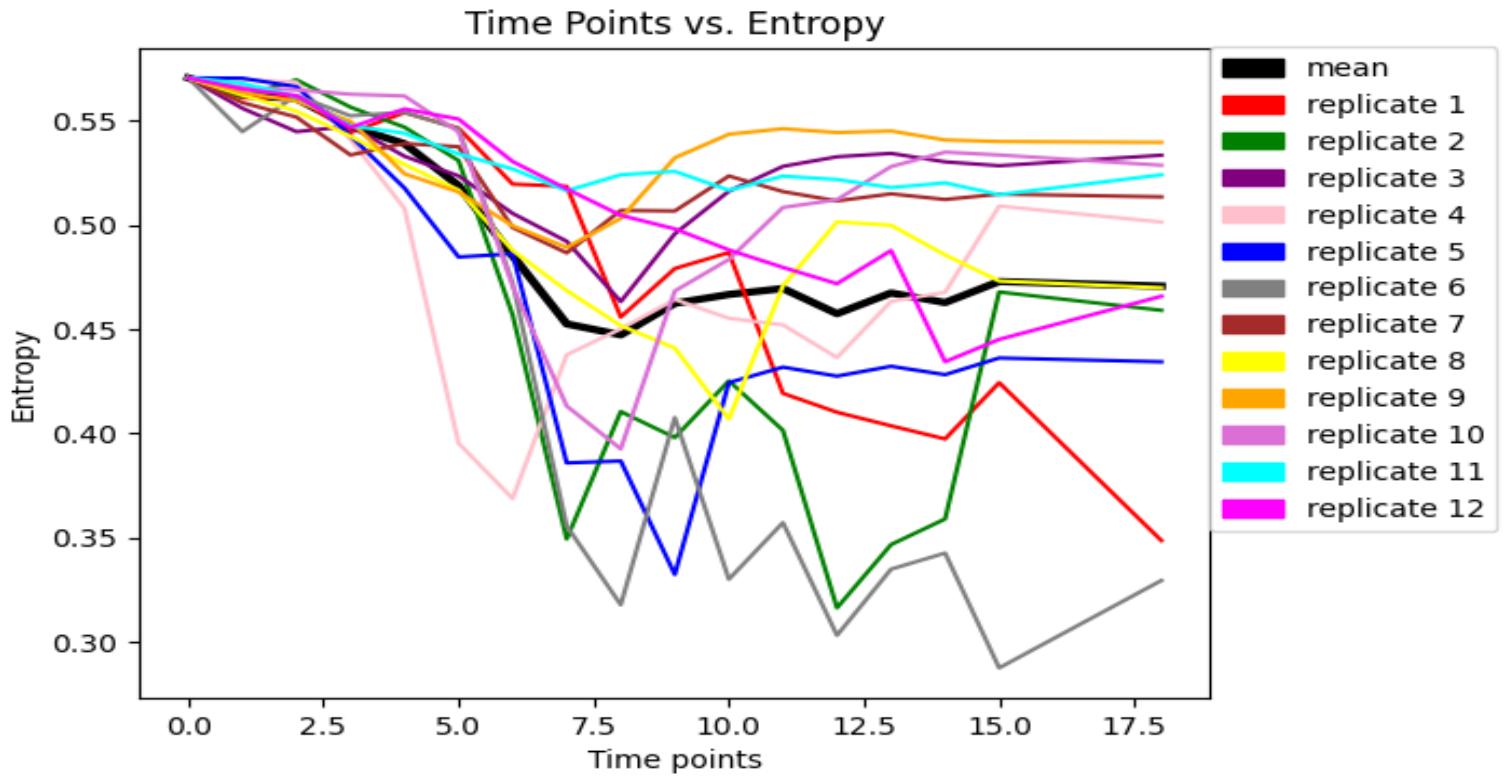
Tablo 2.1 Psödoentropi değişimi için incelenen kromozomlara karşılık gelen ekler ve şekil numaraları (devamı)

EK 10: Kromozom 10 için Psödoentropi Değişimi	Şekil Ek 10.1 – Şekil Ek 10.12
EK 11: Kromozom 11 için Psödoentropi Değişimi	Şekil Ek 11.1 – Şekil Ek 11.12
EK 12: Kromozom 12 için Psödoentropi Değişimi	Şekil Ek 12.1 – Şekil Ek 12.12
EK 13: Kromozom 13 için Psödoentropi Değişimi	Şekil Ek 13.1 – Şekil Ek 13.12
EK 14: Kromozom 14 için Psödoentropi Değişimi	Şekil Ek 14.1 – Şekil Ek 14.12
EK 15: Kromozom 15 için Psödoentropi Değişimi	Şekil Ek 15.1 – Şekil Ek 15.12
EK 16: Kromozom 16 için Psödoentropi Değişimi	Şekil Ek 16.1 – Şekil Ek 16.12

4
VERİLER

4.1 Zaman içinde Psödoentropi

İlk adımda, tüm genomdaki ortalama psödoentropi değeri her bir zaman noktasında her bir replikat için hesaplanmıştır. Zaman içerisindeki psödoentropi değişimi incelendiğinde, genel eğilimin azalma yönünde olduğu gözlemlenmiştir (Şekil 3.1). Her bir zaman noktasında, her bir replikat için tüm genom genelinde ortalama psödoentropi değeri hesaplanmış ve bu değerlerin zamana bağlı olarak nasıl evrildiği değerlendirilmiştir. Hem toplam ortalama psödoentropi değerleri hem de kayan pencere metodolojisi kullanılarak yapılan analizlerde, bazı replikatlar doğrusal olmayan bir seyir izleyerek artış veya azalış göstermiş, bazıları ise hızlı bir düşüşün ardından yeniden artış sergilemiştir. Ancak bu değişken seyirlere rağmen, nihai psödoentropi değerleri, incelenen neredeyse tüm replikatlar, kromozomlar ve pencereler için başlangıç değerlerinden daha düşük bulunmuştur. Bu durum, evrimsel süreçte genetik bilginin daha düzenli ve öngörülebilir bir yapıya doğru evrildiğini ve seçilim baskılarının genetik düzensizliği azaltma yönünde etkili olduğunu düşündürmektedir. Elde edilen bulgular, psödoentropi kavramının genetik varyasyonun sürekliliği ve etkili popülasyon büyüklüğü ile ilişkisini ortaya koyan Vellnow ve arkadaşlarının (2024) çalışmasıyla da uyum içerisindedir.

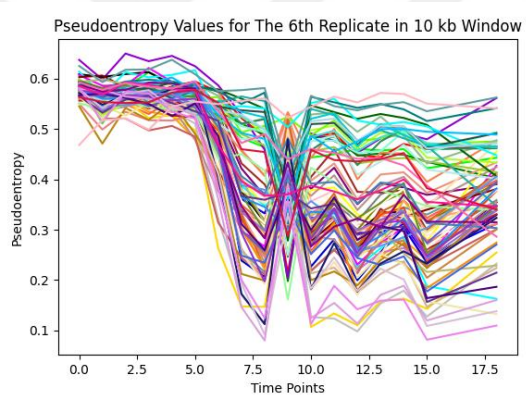


Şekil 3.1 Tüm genom boyunca replikalar başına ortalama psödoentropi grafiği. Siyah çizgi ortalama psödoentropiyi göstermektedir. Farklı renkler farklı kopyaları temsil etmektedir.

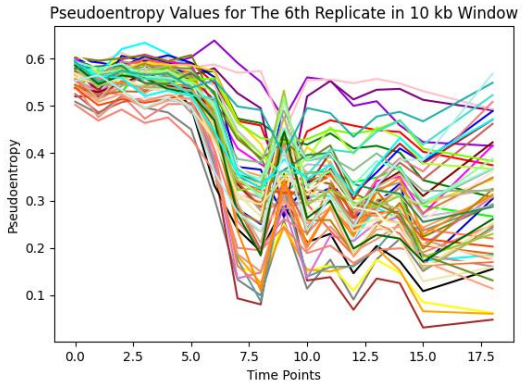
4.2 Kromozomlar Arasındaki Varyasyon

Kromozom düzeyinde psödoentropi modellerinin incelenmesi, kromozomlar arasında anlamlı düzeyde farklılıklar olabileceğini ortaya koymaktadır. Kromozomlar arasında gözlemlenen psödoentropi eğilimlerinin, her kromozomun kendine özgü genetik ve işlevsel özelliklerinden kaynaklandığını düşündürmektedir. Nitekim kromozomlara özgü gen yoğunluğu, genetik yapıdaki düzenleyici motifler ya da rekombinasyon oranları gibi faktörler, bu farklılığı tetikleyebilecek biyolojik temeller arasında yer almaktadır. Ayrıca, "kromozomlar arasındaki stokastik farklılıklar" kavramı da bu bağlamda önem taşımaktadır. Genetik literatürde bu terim, bireyin genomunda rastgele meydana gelen varyasyonların, gen ifadesi ve kromozomal işleyiş üzerinde önemli etkiler yaratabileceğini ifade eder. Van Heyningen'in (2024) çalışmasında da belirtildiği gibi, bu tür stokastik süreçler, genetik sistemlerin hassasiyetini etkileyerek zamana yayılmış değişken psödoentropi profillerinin oluşmasına neden olabilir. Özellikle dikkat çeken bir gözlem, tüm kromozomların zaman diliminin sonuna doğru ortak bir eğilim sergileyerek psödoentropide düşüş göstermesidir (Şekil 3.2). Bu düşüşü göstermek için Ekler bölümünde yer alan EK 2: Kromozom 2 için Psödoentropi Değişimi başlığı altındaki Şekil Ek 2.6, EK 5: Kromozom 5 için Psödoentropi Değişimi başlığı altındaki Şekil Ek 5.6, EK 9: Kromozom 9 için Psödoentropi Değişimi başlığı altındaki Şekil Ek 9.6 ve EK 11: Kromozom 11 için Psödoentropi Değişimi başlığı altındaki Şekil Ek 11.6 'da bulunan şekillerde yer alan veriler kullanılmıştır. Bu durum, farklı başlangıç eğilimlerine rağmen, uzun vadede kromozomların benzer bir evrimsel yörüngeye girdiğini düşündürmektedir. Ancak bu benzerliğe karşın, zamansal süreç boyunca gözlemlenen psödoentropi modellerindeki farklılıklar, her kromozomun laboratuvar koşullarına kendine has bir yanıt verdiğini ve bu yanıtların çok sayıda genetik varyasyonu beraberinde getirdiğini göstermektedir. Bu bulgular, genetik sistemlerdeki hem deterministik hem de rastlantısal süreçlerin, kromozomal düzeydeki evrimsel dinamikleri birlikte şekillendirdiğini desteklemektedir.

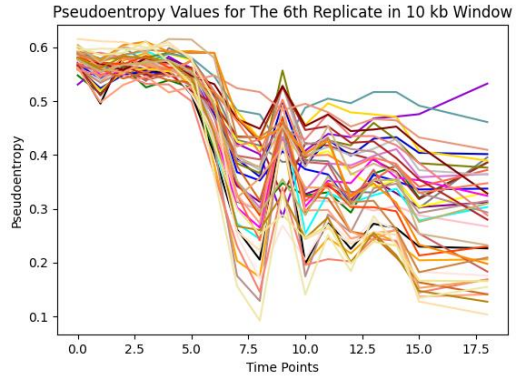
Kromozom 2



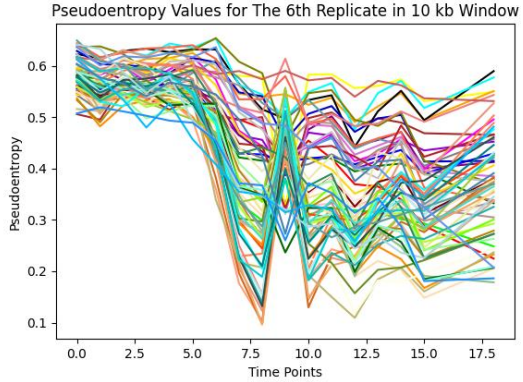
Kromozom 5



Kromozom 9



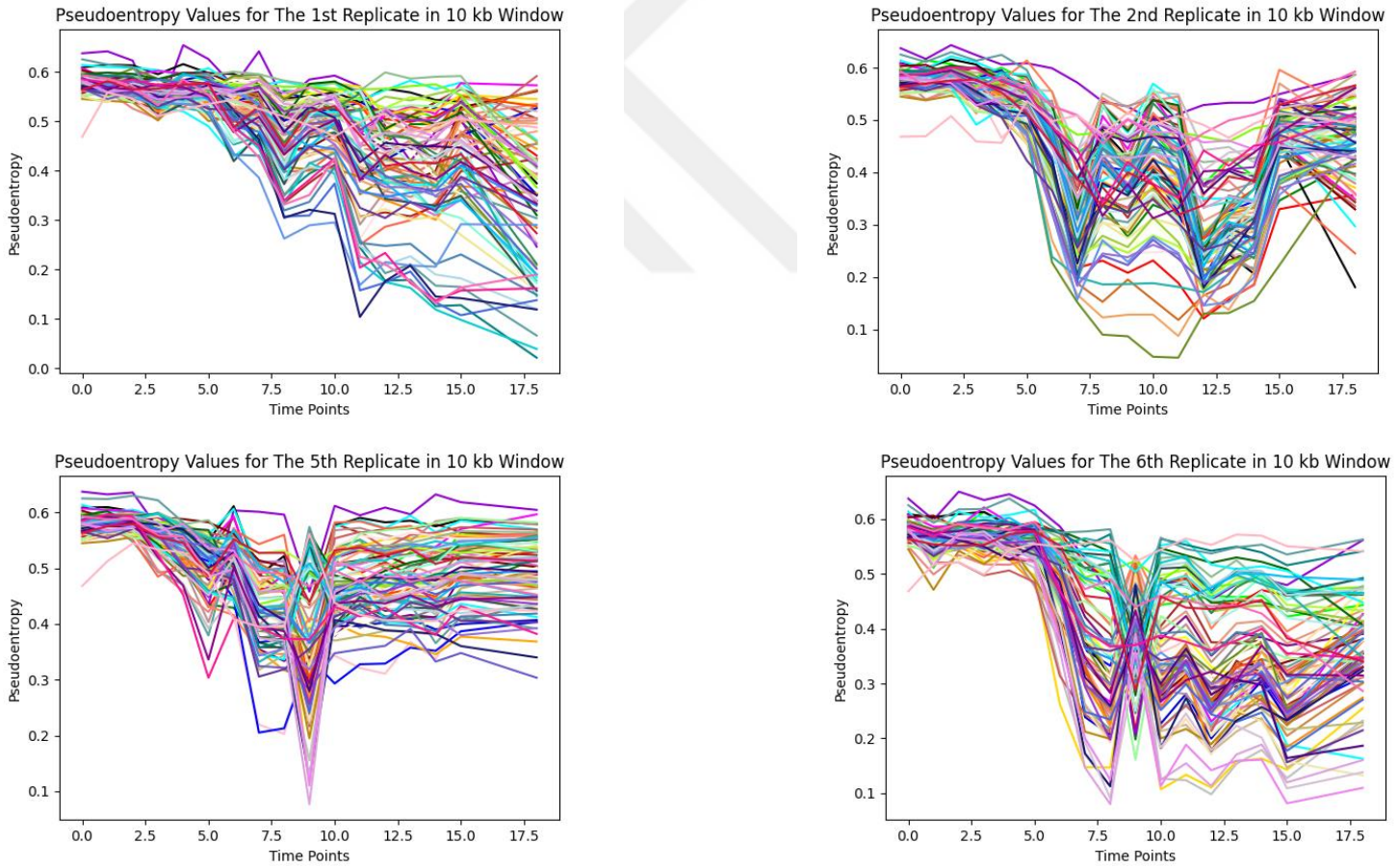
Kromozom 11



Şekil 3.2 Aynı replikadaki kromozomlar arasındaki varyasyon. Bunlar 2. (sol üstte), 5. (sağ üstte), 9. kromozom (sol altta) ve 11. (sağ altta). Bu şekilde, tüm kopyalar aynıdır (6. kopya).

4.3 Replikalar Arasındaki Farklılık

Replikalar düzeyinde gerçekleştirilen analizler, aynı deneysel koşullarda üretilmiş olsalar dahi, her bir replikadan elde edilen psödoentropi verileri arasında önemli farklılıklar bulunduğunu ortaya koymaktadır. Bazı replikatlar zaman içerisinde oldukça düzenli ve öngörülebilir psödoentropi yörüngeleri sergilerken, diğerleri önemli ölçüde dalgalanan ve doğrusal olmayan desenler göstermektedir. Bu durum, çoğaltmalar arasında ortak bir desenin varlığından çok, her bir replikatın kendine özgü bir evrimsel dinamik izlediğini göstermektedir. Analiz edilen çoğaltmalar arasında sınırlı düzeyde benzerlik gözlenmiş, bunun yerine her bir çoğaltmanın farklı genomik bölgelerde farklı özellikler sergilediği tespit edilmiştir. Örneğin, birinci kromozom üzerinde yapılan bir karşılaştırmada, altıncı replikat ile aynı kromozomda yer alan diğer bir replikat arasında pencereler düzeyinde belirgin farklılıklar gözlemlenmiştir (Şekil 3.3). Bu farklılıkları göstermek için EKLER kısmında bulunan EK 2: Kromozom 2 için Psödoentropi Değişimi başlığı altındaki Şekil Ek 2.1, Şekil Ek 2.2, Şekil Ek 2.5 ve Şekil Ek 2.6 kullanılmıştır. Bu farklılıklar, aynı genetik temelden yola çıkılmış olsa da, psödoentropi profillerinde lokal bazda heterojenlik oluşabileceğini göstermektedir. Tüm bu çeşitliliğe rağmen genel eğilim, nihai psödoentropi değerlerinde düşüş yönündedir. Bu gözlem, ortak bir evrimsel baskının etkili olduğunu düşündürse de, replikalar arasında gözlenen varyasyon, her birinin farklı mikroevrimsel süreçlerden veya çevresel/deneysel faktörlerden etkilenmiş olabileceğini göstermektedir. Replikalar arasında gözlenen varyasyonun nedenlerinden biri stokastik süreçler olabilir. Stokastik varyasyonlar, genomik düzeyde alel frekansları ve mutasyon oranları gibi parametrelerde rastlantısal dalgalanmalara yol açarak, genetik kompozisyonun zaman içinde nasıl değişeceğini etkileyen önemli bir evrimsel kuvvet olarak öne çıkmaktadır. Sun ve arkadaşlarının (2019) çalışmasında vurgulandığı üzere, bu tür rastgele dalgalanmalar, özellikle genetik sürüklenme ve çevresel faktörlerin etkisiyle şekillenen üreme başarısızlıkları gibi mekanizmalar üzerinden genetik çeşitliliğin artmasına katkı sağlamaktadır. Replikalar arasındaki farklılıklar sadece deneysel varyasyondan değil, aynı zamanda temel evrimsel mekanizmaların ve stokastik etkileşimlerin birleşiminden de kaynaklanıyor olabilir. Bu durum, psödoentropi verilerinin yorumlanmasında dikkatli bir değerlendirmeyi gerekli kılmaktadır.



Şekil 3.3 Aynı kromozomdaki kopyalar arasındaki değişim. Bu şekil 1., 2., 5. ve 6. kopyalardaki 2. kromozomu göstermektedir.

4.4 Pencereler Arasındaki Varyasyon

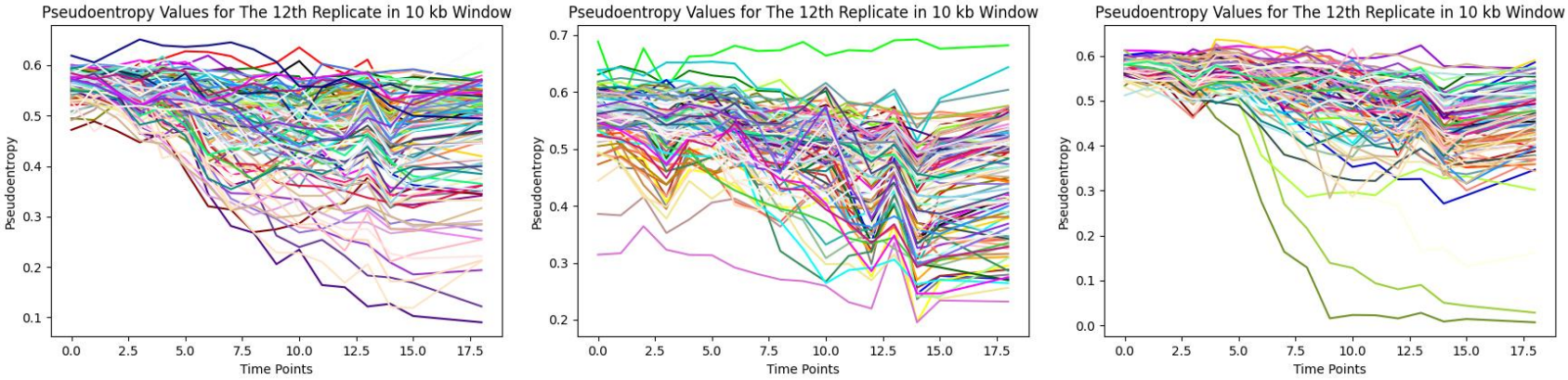
Genomik ölçekte psödoentropi dağılımını daha ayrıntılı inceleyebilmek amacıyla 10 kb'lik sabit boyutta kayan pencereler kullanılmıştır. Bu metodoloji, farklı genomik bölgelerdeki psödoentropi dinamiklerini konum bazlı olarak karşılaştırma imkânı sunmakta ve pencereler düzeyinde önemli varyasyonlar olduğunu ortaya koymaktadır. Kromozomların fiziksel uzunluklarındaki farklılıklar nedeniyle, her kromozom için elde edilen pencere sayısı değişkenlik göstermektedir. Sabit uzunlukta pencereler kullanılması, bu farklılığı doğrudan yansıtmaktadır. Analiz sonuçları, psödoentropi değerlerinin genom boyunca homojen bir dağılım göstermediğini, aksine belirli bölgelerde yoğunlaşan ya da seyrekleşen düzensizliklerin var olduğunu göstermektedir.

Aynı replikat içerisinde ve farklı kromozomlar arasında gerçekleştirilen karşılaştırmalarda, bazı pencerelerin zamansal süreç boyunca nispeten sabit kaldığı, bazılarının ise belirgin bir düşüş eğilimi sergilediği gözlemlenmiştir (Şekil 3.4). Bu durumu göstermek için EKLER kısmında yer alan EK 15: Kromozom 15 için Psödoentropi Değişimi başlığı altındaki Şekil Ek 15.12, EK 16: Kromozom 16 için Psödoentropi Değişimi başlığı altındaki Şekil Ek 16.12 ve EK 7: Kromozom 7 için Psödoentropi Değişimi başlığı altındaki Şekil Ek 7.12 kullanılmıştır. Bu durum, aynı genetik zemine sahip organizmalarda bile lokal genetik ya da epigenetik etmenlerin, psödoentropi üzerindeki etkisinin farklı olabileceğini ortaya koymaktadır. Farklı çoğaltmalardan elde edilen verilerde, belirli kromozomlarda yer alan pencere alt kümeleri zaman içinde sabit kalırken, diğer alt kümelerin belirgin bir şekilde psödoentropide düşüş gösterdiği gözlenmiştir (Şekil 3.5). Bu farklılığı göstermek için EKLER kısmında yer alan EK 7: Kromozom 7 için Psödoentropi Değişimi başlığı altındaki Şekil Ek 7.5, EK 9: Kromozom 9 için Psödoentropi Değişimi başlığı altındaki Şekil Ek 9.10 ve EK 10: Kromozom 10 için Psödoentropi Değişimi başlığı altındaki Şekil Ek 10.4 kullanılmıştır. Bu farklılıklar, yalnızca bireyler arası değil, aynı kromozomun farklı replikatlarda zamansal olarak nasıl davrandığına dair içgörü sağlamaktadır.

Özellikle dikkat çeken bir bulgu, tek bir kromozomun farklı replikalarda, farklı zaman noktalarında minimum psödoentropi değerlerine ulaşmasıdır (Şekil 3.6). Bu olay, EK 6:

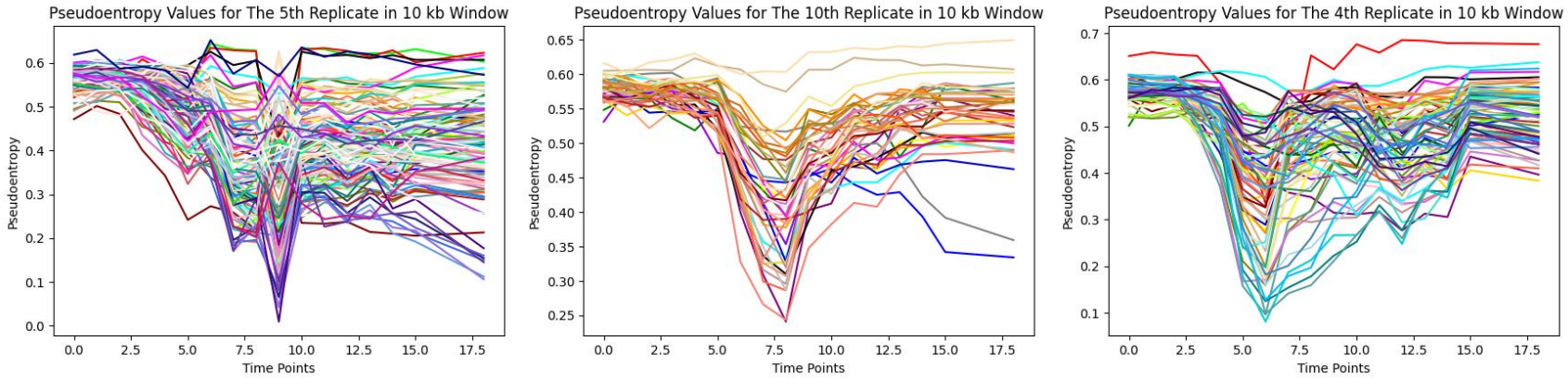
Kromozom 6 için Psödoentropi Değişimi başlığı altındaki Şekil Ek 6.5, Şekil Ek 6.10 ve Şekil Ek 6.3 kullanılarak açıklanmıştır. Bu durum, kromozomun evrimsel süreç boyunca dinamik bir yapıya sahip olduğunu ve bu yapının farklı deneysel kopyalarda farklı yollarla açığa çıktığını düşündürmektedir. Söz konusu varyasyonların, epigenetik düzenlemeler, kromatin yeniden şekillenmesi ya da transkripsiyon faktörü bağlanması gibi moleküler mekanizmaların stokastik olarak değişmesiyle ilişkili olabileceği öne sürülmektedir. Bu tür stokastik dalgalanmaların, kromatin durumunun ve transkripsiyonel aktivitenin bireyden bireye hatta aynı bireyin farklı hücrelerinde dahi değişebileceğini göstermektedir. Bu bağlamda, pencereler düzeyindeki gözlenen varyasyonlar, sadece genetik sekans farklılıklarına değil, aynı zamanda zamansal ve moleküler bağlamdaki rastgeleliklere de işaret etmektedir (Brown ve ark., 2013).

Kromozom 7 Kromozom 15 Kromozom 16



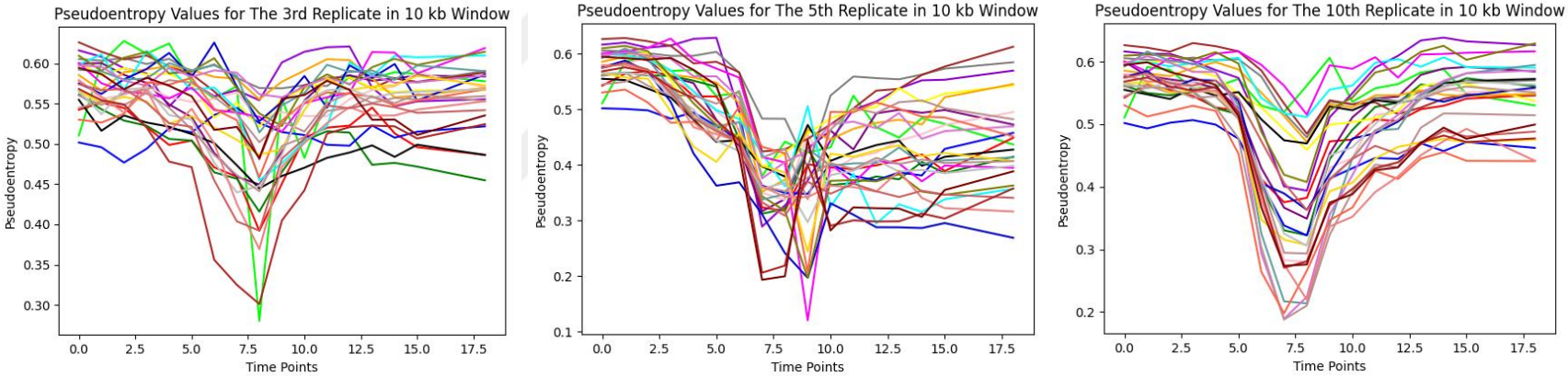
Şekil 3.4 Farklı kromozomlarda aynı kopyaya ait değerler. Bu şekil aynı replikadaki (12. replika) 15., 16. ve 7. kromozomları temsil etmektedir. Bazı pencereler sabit kalırken, bazı pencereler azalmaktadır**.**

Kromozom 7 Kromozom 9 Kromozom 10



Şekil 3.5 Dip noktaları farklı replikatlarda ve farklı kromozomlarda farklıdır. Farklı kopyalara sahip 7., 9. ve 10. kromozomlarda dip noktaları farklı zaman noktalarındadır.

Kromozom 6



Şekil 3.6 Dip noktaları farklı replikatlarda ama aynı kromozomda farklı zaman noktalarıdır: Bu şekil 3., 5. ve 10. kopyalardaki 6. kromozoma aittir.

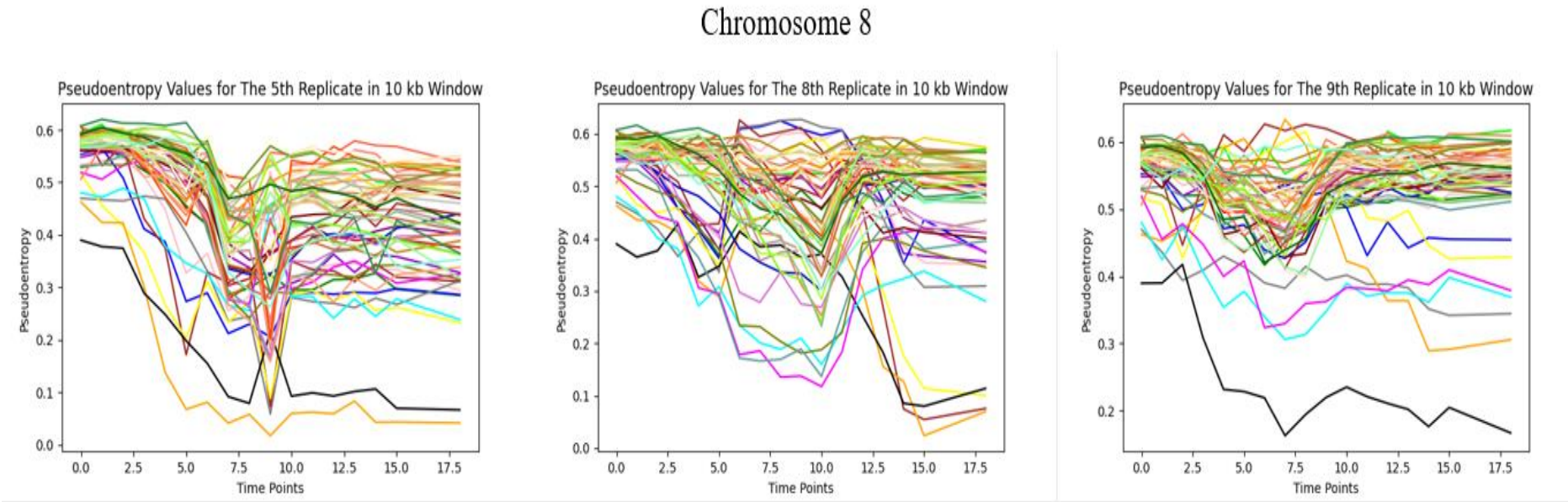
4.5 Aykırı Yörüngeler

Genom genelinde psödoentropi değişimini incelemek üzere yapılan analizlerde, bazı pencerelerde gözlemlenen psödoentropi değerlerinin genel eğilimden önemli ölçüde saptığı belirlenmiştir. Bu durum, standart sapmaların ötesinde seyreden ve istatistiksel olarak anlamlı farklılıklar içeren aykırı yörüngelerin varlığını göstermektedir (Şekil 3.7). Bu olayı göstermek için EKLER bölümünde yer alan EK 8: Kromozom 8 için Psödoentropi Değişimi başlığı altındaki Şekil Ek 8.5, Şekil Ek 8.8 ve Şekil Ek 8.9 kullanılmıştır. Aykırı yörüngeler, çoğunlukla genomik ortalamanın belirgin şekilde üstünde ya da altında kalan eğriler olarak tanımlanabilir ve bu durum, ilgili bölgelerin evrimsel açıdan diğerlerinden farklı bir dinamik içinde olabileceğine işaret etmektedir.

Bu aykırı desenlerin ortaya çıkışı, yerelleştirilmiş evrimsel süreçlerin özellikle pozitif seçilim, genetik sürüklenme, ya da epistatik etkileşimlerin etkileriyle açıklanabilir. Pozitif seçilim, belirli bir alelin ya da varyantın avantajlı hale gelerek popülasyon içerisinde hızla yayılmasına neden olurken, genetik sürüklenme gibi stokastik etkiler de küçük popülasyonlarda alel frekanslarında ani değişikliklere yol açabilmektedir. Bu tür lokal evrimsel kuvvetler, belirli pencere bölgelerinde gözlemlenen psödoentropi sapmalarını açıklamakta önemli bir çerçeve sunmaktadır (Gillespie, 2004).

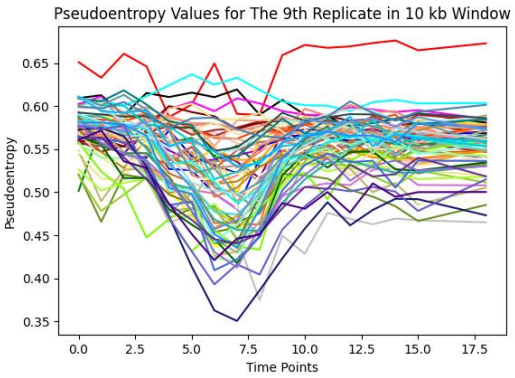
Aykırı yörüngelerin sadece bireyler arasında değil, aynı kromozomun farklı replikalarındaki zaman serilerinde de görülmesi dikkat çekicidir. Şekil 3.8'de gösterildiği gibi, bazı pencerelerde psödoentropi zamanla düşüş eğilimi sergilerken, diğerlerinde artış ya da yüksek düzeyde stabil kalma gözlemlenmiştir. Bu şekilde EKLER bölümünde yer alan EK 10: Kromozom 10 için Psödoentropi Değişimi başlığı altındaki Şekil Ek 10.11 ve Şekil Ek 10.9, EK 14: Kromozom 14 için Psödoentropi Değişimi başlığı altındaki Şekil Ek 14.1 ve EK 15: Kromozom 15 için Psödoentropi Değişimi başlığı altındaki Şekil Ek 15.12 kullanılmıştır. Bu çeşitlilik, hem bireyler arası varyasyonun hem de genoma özgü yerel dinamiklerin etkisini vurgulamaktadır. Özellikle, aynı kromozomal bölgenin farklı bireylerde zamana bağlı olarak farklı evrimsel yörüngeler izlemesi, genomik evrimin homojen bir süreç olmadığını, aksine oldukça bölgesel ve karmaşık desenler izleyebileceğini ortaya koymaktadır.

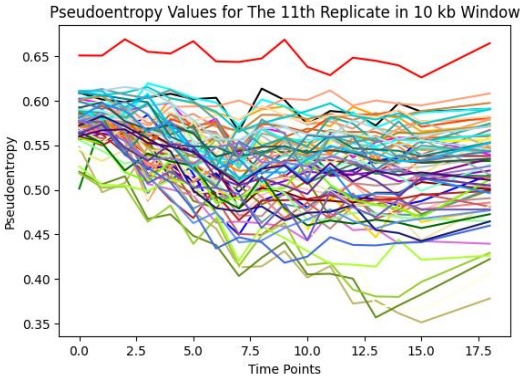
Bu aykırı yörüngelerin varlığı, belirli genomik bölgelerin evrimsel süreçlere diğer bölgelerden farklı tepki verebileceğini, hatta bu bölgelerin ayırt edici genetik veya epigenetik özelliklere sahip olabileceğini göstermektedir. Ayrıca bu tür aykırı desenler, genel psödoentropi eğilimlerinin yorumlanmasında dikkatli olunması gerektiğini, çünkü genelleştirilmiş ortalama değerlerin altında yatan yerel farklılıkları maskeleyebileceğini ortaya koymaktadır.



Şekil 3.7 Farklı replikalarda aynı kromozomlardaki pencereler. Psödoentropinin düşmesine bir örnektir. 5., 8. ve 9. kopyalardaki 8. kromozom temsil edilmektedir.

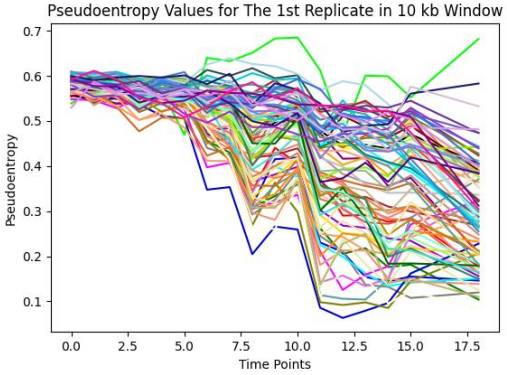
Kromozom 10

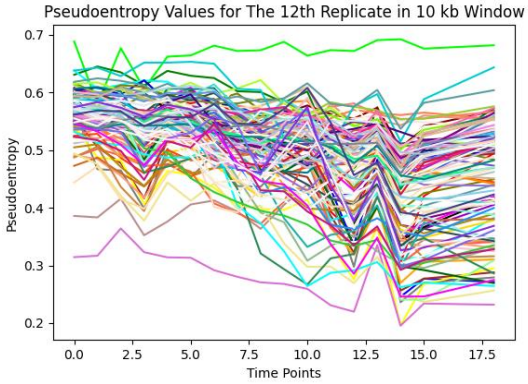




Kromozom 14

Kromozom 15





Şekil 3.8 Farklı kromozom ve replikalarda psödoentropi değişim.

Çalışmanın en dikkat çekici sonuçlarından biri, aynı çevresel koşullarda farklı deneylerde benzer evrimsel sonuçların elde edilmesidir. Bu bulgu, mevcut genetik çeşitliliğin evrimsel süreçleri öngörülebilir ve tekrarlanabilir kılabileceğini ortaya koymaktadır. Tekrarlanabilir adaptasyon, özellikle belirli genlerin sürekli olarak seçilmesiyle gerçekleşmektedir (Lässig et al., 2017). *Saccharomyces cerevisiae* popülasyonları üzerinde yapılan bu deneysel evrim çalışması, mevcut genetik çeşitliliğin evrimsel süreçlerde oynadığı belirleyici rolü açıkça ortaya koymuştur. Dış çaprazlama yoluyla sürdürülen genetik çeşitlilik, popülasyonların çevresel baskılara karşı benzer adaptasyonlar geliştirmesine olanak tanımış ve evrimsel süreçlerin tekrarlanabilir olabileceğini göstermiştir.

5
SONUÇ

Psödoentropinin Zamansal ve Genomik Dinamiklerine İlişkin Değerlendirmeler:

Sonuçlar, psödoentropinin zaman, genomik bölgeler, kromozomlar ve replikalar dahil olmak üzere farklı boyutlardaki davranışına ilişkin bir dizi önemli sonuca işaret etmektedir.

Psödoentropi değerleri zaman içinde dalgalanmaktadır. Popülasyonlarda alel frekansı zaman içinde sabit kalmaz; özellikle küçük etkili popülasyon büyüklüğüne (N_e) sahip gruplarda bu frekanslar, rastgele değişiklikler nedeniyle sürekli dalgalanır. Bu dalgalanmalara genetik sürüklenme adı verilir. Her nesilde, bireylerin rastgele eşleşmesi ve yeni bireylerin doğması sırasında bazı alleller şansa bağlı olarak daha fazla aktarılır. Bu durum, özellikle:

- Küçük popülasyonlarda daha belirgindir.
- Alel frekansının bir nesilden diğerine düzensiz şekilde değişmesine neden olur.
- Bu nedenle oluşturulan grafiklerde alel frekansları "zig-zag" veya "düzensiz iniş çıkışlar" gösterebilir.

Her nesildeki birey sayısı (N_{AA},N_{Aa},N_{aa}) rastgele oluştuğunda**,** hesaplanan p_t değeri de rastgele dalgalanacaktır. Bu, özellikle simülasyon temelli ya da gerçek zaman serisi verilerinde fark edilir. Oluşturulan grafiklerdeki dalgalanmalar, bu stokastik doğanın doğrudan bir yansımasıdır (Hartl & Clark, 2007; Vellnow et al., 2024).

Bununla birlikte, yörüngelerin çoğunluğu gözlem döneminin sonunda aşağı doğru bir yörünge sergilemektedir. Gözlenen davranış tekdüze değildir, bu da altta yatan süreçlerin karmaşık ve stokastik olduğunu göstermektedir. Bazı replikalar artış ya da azalış şeklinde kademeli bir değişim gösterirken, diğerleri hızlı bir düşüş ve ardından bir artış sergilemektedir. Gözlenen varyasyonlara rağmen, tutarlı bir

eğilim, nihai psödoentropi değerinin başlangıç değerinden daha düşük olma eğiliminde olmasıdır. Bu, zaman içinde psödoentropide genel bir net düşüş olduğunu göstermektedir. Bu değişkenlik, farklı dinamiklerin veya farklı zamanlarda sistem üzerinde etkili olan etkilerin göstergesi olabilir.

Kromozomlar içinde var olan stokastik varyasyonlar, gen ifadesinde ve fenotipik sonuçlarda önemli değişkenlik yarattığından genetik değişkenlik üzerinde önemli bir etkiye sahiptir. Stokastik kromozomal varyasyonların popülasyonlar arasında çeşitli adaptif özelliklerin ortaya çıkmasına neden olabileceği ve böylece çevresel değişime etkili bir şekilde yanıt verme kapasitelerini artırabileceği gösterilmiştir. Bu, evrimsel, farklılaştırıcı veya çevresel değişim geçiren biyolojik sistemlerde gözlemlenen yaygın bir olgudur (Joseph et al., 2015). Farklı genomik bölgelerdeki psödoentropi varyasyonları 10 kb'lik bir kayan pencere kullanılarak ortaya çıkarılmıştır. Pencereler arasında psödoentropideki varyasyonun kanıtladığı gibi, bu parametrenin genom boyunca dağılımının tek tip olmadığı gözlemlenebilir. Ayrıca, belirli bölgelerin farklı psödoentropi dinamikleri sergileyebileceğini göstermektedir.

Farklı kromozomlarda gözlemlenen psödoentropi modelleri, kullanılan deneysel koşullara verdikleri farklı tepkileri yansıtmaktadır. Stokastik farklılıklar, genetik çeşitliliğin ve evrimsel dinamiklerin inceliklerinin aydınlatılmasındaki önemlerinin altını çizmektedir. Rastgele olayların evrim süreci üzerinde önemli bir etkisi olduğu açıktır. Yeni genotipler başlangıçta nadirdir ve kaderleri, faydalı mutasyonların kaybını olası bir sonuç haline getiren önemli bir stokastikliğe tabidir. Buna ek olarak, stokastik süreçler ve seçilim baskıları arasındaki etkileşimler karmaşık dinamiklere yol açabilir. Bu gibi durumlarda, belirli aleller herhangi bir adaptif avantaj sergilemek yerine rastgele şans nedeniyle yaygınlıklarını artırabilir (Ballouz et al., 2023).

Tüm kromozomların gözlem süresinin sonuna doğru psödoentropide bir düşüş gösterdiği gözlemlenebilir, bu da kromozomlar arasında ortak bir şeyin varlığına işaret ediyor gibi görünmektedir. Sonuçlar, yüksek derecede deneysel değişkenliğe işaret eden replika örnekler arasında kayda değer bir benzerlik eksikliği olduğunu göstermektedir. Tek bir kromozom ve pencere içinde analiz edildiğinde bile her bir kopya benzersiz desenler sergilemektedir. Bazı durumlarda, replikalar kademeli bir

değişim gösterirken, diğerlerinde değişiklikler daha hızlı gerçekleşir. Bu tutarsızlığın farklı deneysel koşullardan veya doğal biyolojik değişkenlikten kaynaklandığı düşünülmektedir. Gözlemlenen farklılıklara rağmen, replikalar toplu olarak psödoentropide bir azalmaya işaret etmektedir, bu da zaman içinde entropide bir azalmaya doğru bir yakınsama olduğunu göstermektedir.

Psödoentropi verilerinin yorumlanmasında, replikalar arasındaki farklılıklar, deneysel değişkenliğin ve biyolojik gürültünün hesaba katılması gerekliliğinin altını çizmektedir. Bu durum, altta yatan eğilimleri doğru bir şekilde belirlemek için birden fazla tekrarlamanın yapılması gerekliliğini vurgulamaktadır (Avila-Peltroche, 2016). Sistem, psödoentropide zamansal unsurlar, genomik konum (pencereler) ve kromozomal tutarsızlıklar tarafından şekillendirilen karmaşık ve homojen olmayan dinamikler sergilemektedir. Bu bulgular, psödoentropiyi incelerken replike değişkenliği, kromozom çeşitliliği ve genomik konum gibi bir dizi faktörü göz önünde bulundurmanın önemini vurgulamaktadır. Ayrıca, bu varyasyonların spesifik nedenlerine yönelik daha fazla araştırmanın, altta yatan biyolojik mekanizmaların daha derinlemesine anlaşılmasını kolaylaştırabileceğini öne sürmektedirler.

Tanımlanmış pencerelerdeki tek nükleotid polimorfizm (SNP) yoğunluğundaki değişkenlik, psödoentropi yörüngeleri üzerinde önemli bir etki yaratma potansiyeline sahiptir. Daha yüksek SNP yoğunluğuna sahip pencerelerin, daha düşük SNP yoğunluğuna sahip olanlara kıyasla farklı modeller sergilemesi mümkündür. Pencereler arasında gözlenen varyasyon, farklı genomik bölgelerin farklı psödoentropi dinamikleri sergilediğini göstermektedir. Psödoentropi yörüngelerindeki varyasyon, özellikle de aykırı değerler, genetik varyasyonun oluşumunda adaptif ve seçici süreçler arasındaki karmaşık etkileşimin altını çizmektedir. Bu süreçler, farklı genomik bölgeler ve deneysel kopyalar arasında önemli farklılıklar sergilemektedir. Pencereler ve kromozomlar arasındaki farklılıklar, genomun ve kromozomların farklı bölgelerinin, hücre içindeki işlevsel uzmanlaşmalarının göstergesi olabilecek belirli işlevlere ve davranışlara sahip olduğunu göstermektedir (Das et al., 2022).

Pencereler arasındaki psödoentropi yörüngelerindeki farklılıklar, farklı pencerelerde bulunan tek nükleotid polimorfizmlerinin (SNP'ler) değişen sayılarına

bağlanabilir. SNP'lerin birincil genetik varyasyon kaynağını temsil ettiği göz önüne alındığında, bir genomik pencere içindeki SNP'lerin yoğunluğu, o pencere için hesaplanan psödoentropi değerleri üzerinde önemli bir etkiye sahip olabilir (James et al., 2022). Zaman ve replikatlar boyunca psödoentropideki genel düşüş, sistemde azalmaya doğru bir eğilim olduğunu göstermektedir; bu da genetik sürüklenme gibi biyolojik süreçlerle ilgili olabilir çünkü aleller sürüklenme ile kaybolur (veya çok düşük frekansa sürüklenirler). Pencereler, kromozomlar ve kopyalar arasındaki yüksek değişkenlik, genomik mirasın heterojenliğini ve farklı faktörlerin psödoentropi üzerindeki etkisini göstermektedir.

Tekrarlar arasındaki benzerlik eksikliği deneysel değişkenliği vurgulamaktadır. Değişkenliğe rağmen, son aşamalarda psödoentropideki tutarlı düşüş, yakınsak bir davranışa işaret etmektedir. Bu, başlangıç koşulları veya varyasyonlardan bağımsız olarak, deneyin benzer bir şekilde stabilize olma eğiliminde olduğu anlamına gelebilir. Replikalar arasındaki tutarsızlık, psödoentropi verilerini analiz ederken deneysel heterojenliği ve biyolojik değişkenliği hesaba katmanın gerekliliğini vurgulamaktadır. Bu durum, altta yatan eğilimleri doğru bir şekilde ayırt etmek için çoklu tekrarların dahil edilmesi gerekliliğini vurgulamaktadır.

Tutarlı deneysel koşulların uygulanması ve tekrar sayısının artırılması, gözlemlenen değişkenliğin azaltılmasına ve sonuçların güvenilirliğinin artırılmasına yardımcı olabilir. Bu sonuçların yorumlanması, psödoentropinin sistem içinde nasıl yansıdığının, genomik ve kromozomal faktörlerin etkisinin ve deneysel değişkenliğin etkisinin anlaşılmasını gerektirir. Bulgular, genomik dinamiklerin karmaşıklığının ve anlamlı biyolojik çıkarımları doğrulamak için dikkatli analiz ve doğrulama gerekliliğinin altını çizmektedir.

Değişkenliği azaltmak ve sonuçların güvenilirliğini artırmak, tutarlı deneysel koşullar sağlayarak ve tekrar sayısını artırarak elde edilebilir (Filazzolaet al., 2021). Her kromozomun benzersiz psödoentropi modelleri, kromozomların muhtemelen belirli rolleri ve yapıları tarafından yönlendirilen bir şekilde bağımsız bir şekilde geliştiğini göstermektedir. Farklı psödoentropi dinamikleri sergileyen farklı genomik bölgeler ve kromozomlar, genom evriminin işlevsel farklılaşmayı içerdiğini düşündürmektedir. Daha yüksek düzeyde işlevsel etkinliğe sahip bölgeler

(örneğin gen açısından zengin bölgeler), daha düşük düzeyde etkinliğe sahip bölgelere kıyasla farklı psödoentropi dinamikleri gösterebilir.

Çevresel değişim veya strese verilen adaptif tepkiler, kopyalar arasındaki farklı psödoentropi değişim modelleriyle gösterilebilir (bazıları kademeli değişimler gösterirken diğerleri hızlı değişimler gösterir). Hızlı değişimler hızlı adaptif değişimleri veya ani seçici baskılara verilen tepkileri temsil edebilirken, kademeli değişimler daha istikrarlı, uzun vadeli evrimsel eğilimleri gösterebilir.

Genetik Varyasyon, Seçilim ve Evrimsel Değerlendirmeler:

Araştırmacılar psödoentropinin potansiyelini keşfetmeye devam ettikçe, genetik çeşitlilik, adaptasyon ve genomun karmaşık işleyişi hakkında yeni bilgiler sağlamayı vaat ediyor. Birden fazla bilgi katmanını yakalama ve farklı koşullardaki değişkenliği ölçme yeteneği, genetik verilerin karmaşıklığını ve yaşamın çeşitliliğini şekillendirmedeki rolünü anlamaya yönelik devam eden arayışta onu değerli bir araç haline getiriyor.

Psödoentropi, gelişen bir popülasyon içindeki genetik çeşitliliği izlemenin bir aracı olarak kullanılabilir. Zaman içinde genetik çeşitlilikteki değişiklikleri izleme ve farklı ölçeklerdeki karmaşık örüntüleri ayırt etme kapasitesi, bilim insanlarına evrimsel süreçleri incelemek için yeni bir bakış açısı sunmaktadır. Bu yeni yaklaşım, geleneksel ölçümleri tamamlamaya hizmet ederek araştırmacıların genetik çeşitlilik ve adaptasyondaki rolü hakkında daha kapsamlı bir anlayış kazanmalarını sağlar. Psödoentropinin zaman içinde azalması yönündeki genel eğilim, genetik değişkenlikte bir azalmaya işaret etmekte olup, bu durum laboratuvar ortamındaki dengeleyici seçilim veya genetik sürüklenmeye atfedilebilir. Bu nedenle, tüm replikatlarda gözlem süresinin sonunda psödoentropinin azaldığı gözlemlenmiştir.

Geleneksel genetik çeşitlilik ölçümleri değerli araçlar olmaya devam etse de, psödoentropi genetik varyasyonun karmaşıklığına dair yeni bilgiler sağlayabilecek tamamlayıcı bir yaklaşım sunmaktadır. Zaman içindeki değişiklikleri izleme ve çoklu alelleri barındırma kapasitesi, onu genetikçinin araç setine değerli bir katkı haline getirmektedir. Genetikte psödoentropi uygulaması, türlerin nasıl evrimleştiği

ve değişen ortamlara nasıl uyum sağladığına dair bilgilerimizi ilerletmek için büyük umut vaat ediyor. Bu araştırma, gözlemlenen varyasyonların kapsamlı ve sistematik bir analizini yaparak ve aykırı yörüngeleri belirleyerek, maya popülasyonlarındaki genetik değişkenlik ve evrimin altında yatan mekanizmalar hakkında değerli bilgiler sunmaktadır.

Bu çalışmada elde edilen bulgular, genetik çeşitliliğin dinamik doğasını ve psödoentropi metriğinin bu süreci izleme konusundaki potansiyelini ortaya koymuştur. Deneysel evrim süreci, farklı coğrafi kökenlere sahip dört Saccharomyces cerevisiae suşunun (WE, SA, WA, NA) iki aşamalı bir çaprazlama stratejisiyle oluşturulan, yüksek düzeyde heterozigot ve genetik olarak çeşitli bir diploid popülasyon (SGRP-4X) üzerinde yürütülmüştür. Bu genetik çeşitliliği yüksek başlangıç popülasyonu, zaman içinde gözlemlenen genetik varyasyon desenlerinin ve psödoentropi değişimlerinin yorumlanmasında kritik bir rol oynamıştır. Dolayısıyla, başlangıç popülasyonunun kökeni ve yapısı, evrimsel süreçte meydana gelen değişimlerin anlaşılması açısından önemli bir bağlam sağlamaktadır.

Bu dinamiklerin anlaşılması, popülasyon genetiği, evrimsel biyoloji ve ilgili disiplinler alanındaki bilgi ve ilerlemenin ilerletilmesi için gereklidir. Sonuçlar, genom dinamiklerinin karmaşık olduğunu ve dikkatli analiz ve doğrulamanın ardından anlamlı biyolojik çıkarımların elde edilebileceğini göstermektedir. Psödoentropi, genomik evrim mekanizmalarını ve çevresel strese karşı adaptif tepkileri aydınlatmak için değerli bir analitik araçtır. Bu, çeşitli organizmalarda genomik çeşitliliğe ve karmaşıklığa yol açan evrimsel süreçleri anlamamızı kolaylaştıracaktır.

Bundan sonraki çalışmalar için;

- Her bir replika için kaybolan allel sayısı hesaplanması,
- Zaman noktalarına göre, replika bazlı allel kayıplarının incelenmesi,
- Kromozom ve replika düzeyinde allel kayıpları analiz edilmesi

önerilmektedir.

KAYNAKÇA

Alberts, B., Johnson, A., Lewis, J., Morgan, D., Raff, M., Roberts, K., & Walter, P. (2015). Molecular Biology of the Cell* (6th ed.). Garland Science.

Allendorf, F. W. (2024). What does effective population size tell us about loss of allelic variation? Evolutionary Applications, 17(1), 100–112. https://doi.org/10.1111/eva.13733

Avila-Peltroche, J. (2016). Re: What is the difference between biological replicates, repetitions and replicates?. Retrieved from: https://www.researchgate.net/post/What-is-the-difference-between-biological-replicates-repetitions-and-replicates

Ballouz, S., Kawaguchi, R.K., Pena, M.T. et al. The transcriptional legacy of developmental stochasticity. Nat Commun 14, 7226 (2023). https://doi.org/10.1038/s41467-023-43024-5

Barghi, N., Tobler, R., Nolte, V., Jakšić, A. M., Mallard, F., Otte, K. A., ... & Schlötterer, C. (2020). Genetic redundancy fuels polygenic adaptation in Drosophila. *PLoS Biology*, 18(2), e3000618.

Brown, C. R., Mao, C., Falkovskaia, E., Jurica, M. S., & Boeger, H. (2013). Linking stochastic fluctuations in chromatin structure and gene expression. PLoS biology, 11(8), e1001621. https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001621

Burke, M. K., Liti, G., & Long, A. D. (2014). Standing genetic variation drives repeatable experimental evolution in outcrossing populations of saccharomyces cerevisiae. Molecular Biology and Evolution, 31(12), 3228–3239. https://doi.org/10.1093/molbev/msu256

Buskirk, S. W., Peace, R. E., Lang, G. I. (2023). Standing genetic variation drives repeatable experimental evolution in outcrossing populations of Saccharomyces cerevisiae. *Current Biology*, 33(7), 1432–1441.e4. https://doi.org/10.1016/j.cub.2023.02.027

Cubillos FA, Louis EJ, Liti G. Generation of a large set of genetically tractable haploid and diploid Saccharomyces strains, FEMS Yeast Res., 2009, vol. 9 (pg. 1217-1225)

Das, P., Shen, T., & McCord, R. P. (2022). Characterizing the variation in chromosome structure ensembles in the context of the nuclear microenvironment. PLoS computational biology, 18(8), e1010392. https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1010392

Epstein, C. B., Waddle, J. A., Hale, W. B., Dave, V., Thornton, J., Macatee, T. L., & Butow, R. A. (2017). Genome-wide responses to mitochondrial dysfunction. *Molecular Biology of the Cell*, 12(2), 297-308.

Gillespie, J. H. (2004). *Population Genetics: A Concise Guide* (2nd ed.). Johns Hopkins University Press.

Griffiths, A. J. F., Wessler, S. R., Carroll, S. B., & Doebley, J. (2019). *Introduction to Genetic Analysis* (12th ed.). W. H. Freeman and Company.

Filazzola, A., & Cahill, J. F. (2021). Replication in field ecology: Identifying challenges and proposing solutions. Methods in Ecology and Evolution, 12(10), 1780–1792. https://doi.org/10.1111/2041-210x.13657

Frankham, R., Ballou, J. D., & Briscoe, D. A. (2010). Introduction to Conservation Genetics (2nd ed.). Cambridge University Press.

Gali, V.K.; Tee, K.L.; Wong, T.S. Crafting Genetic Diversity: Unlocking the Potential of Protein Evolution. SynBio 2024, 2, 142-173. https://doi.org/10.3390/synbio2020009

Gompert, Z., Springer, A., Brady, M., Chaturvedi, S., & Lucas, L. K. (2021). Genomic time-series data show that Gene Flow maintains high genetic diversity despite substantial genetic drift in a butterfly species. Molecular Ecology, 30(20), 4991–5008. https://doi.org/10.1111/mec.16111

Hartl, D. L., & Clark, A. G. (2007). Principles of Population Genetics (4th ed.). Sinauer Associates

Hermisson, J., & Pennings, P. S. (2005). Soft sweeps: molecular population genetics of adaptation from standing genetic variation. *Genetics*, 169(4), 2335–2352.

Hughes, A.R., Inouye, B.D., Johnson, M.T.J., Underwood, N. and Vellend, M. (2008), Ecological consequences of genetic diversity. Ecology Letters, 11: 609-623. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01179.x

James, C., Pemberton, J. M., Navarro, P., & Knott, S. (2022). The impact of SNP density on quantitative genetic analyses of body size traits in a wild population of Soay Sheep. Ecology and Evolution, 12(12). https://doi.org/10.1002/ece3.9639

Jones, A. M., Patel, R., & Nguyen, T. (2021). Modeling the persistence of genetic variation in fluctuating populations. *Journal of Theoretical Biology*, 523, 110726. https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2021.110726

Joseph, B., Corwin, J. A., & Kliebenstein, D. J. (2015). Genetic variation in the nuclear and organellar genomes modulates stochastic variation in the metabolome, growth, and defense. PLoS genetics, 11(1), e1004779. https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1004779

Kimura, M., & Crow, J. F. (1964). The number of alleles that can be maintained in a finite population. *Genetics*, 49(4), 725-738.

Lässig, M., Mustonen, V., & Walczak, A. M. (2017). Predicting evolution. *Nature Ecology & Evolution*, 1(3), 0077.

Lande, R. (1995). Mutation and conservation. Conservation Biology, 9(4), 782–791.

Lenski, R. E. (2017). Experimental evolution and the dynamics of adaptation and genome evolution in microbial populations. *The ISME Journal*, 11(10), 2181–2194.

Long, A., Liti, G., Luptak, A., & Tenaillon, O. (2015). Elucidating the molecular architecture of adaptation via evolve and resequence experiments. Nature Reviews Genetics, 16(10), 567–582. https://doi.org/10.1038/nrg3937

Ma, Z. S., Li, L., & Zhang, Y. P. (2020). Defining Individual-Level Genetic Diversity and Similarity Profiles. Scientific reports, 10(1), 5805. https://doi.org/10.1038/s41598-020-62362-8

Neher, R. A., & Shraiman, B. I. (2009). Competition between recombination and epistasis can cause a transition from allele to genotype selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(16), 6866-6871.

Phillips, M. A., Kutch, I. C., Long, A. D., & Burke, M. K. (2020). Increased time sampling in an evolve-and-resequence experiment with outcrossing saccharomyces cerevisiae reveals multiple paths of Adaptive Change. Molecular Ecology, 29(24), 4898–4912. https://doi.org/10.1111/mec.15687

Shabir, P.A., Yousuf, P.Y., & Hakeem, K.R. (Eds.). (2022). Plant Ecogenomics (1st ed.). Apple Academic Press. https://doi.org/10.1201/9781003282006

Shannon, C. E. (1948). A mathematical theory of communication. Bell System Technical Journal, 27(3), 379–423. https://doi.org/10.1002/j.1538-7305.1948.tb01338.x

Sun, M., & Zhang, J. (2019). Chromosome-wide co-fluctuation of stochastic gene expression in mammalian cells. PLoS genetics, 15(9), e1008389. https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1008389

Taus, T., & Fries, P. (2024). Estimating Ne from pool-seq data using allele frequency time series. Genetics.

Van Heyningen, Veronica. (2024). Stochasticity in genetics and gene regulation. Philosophical transactions of the Royal Society of London, doi: https://doi.org/10.1098/rstb.2023.0476

Vellnow, N., Gossmann, T. I., & Waxman, D. (2024). The pseudoentropy of allele frequency trajectories, the persistence of variation, and the effective population size. Bio Systems, 238, 105176. https://doi.org/10.1016/j.biosystems.2024.105176

Viveiros-Moniz, M., García-Muñoz, A., Matias, L., Abdelaziz, M., & Muñoz-Pajares, A. J. (2024). Monitoring Biodiversity in the Global Change Era: The Importance of Herbaria and Genetic Diversity. https://doi.org/10.1101/2024.05.01.591834

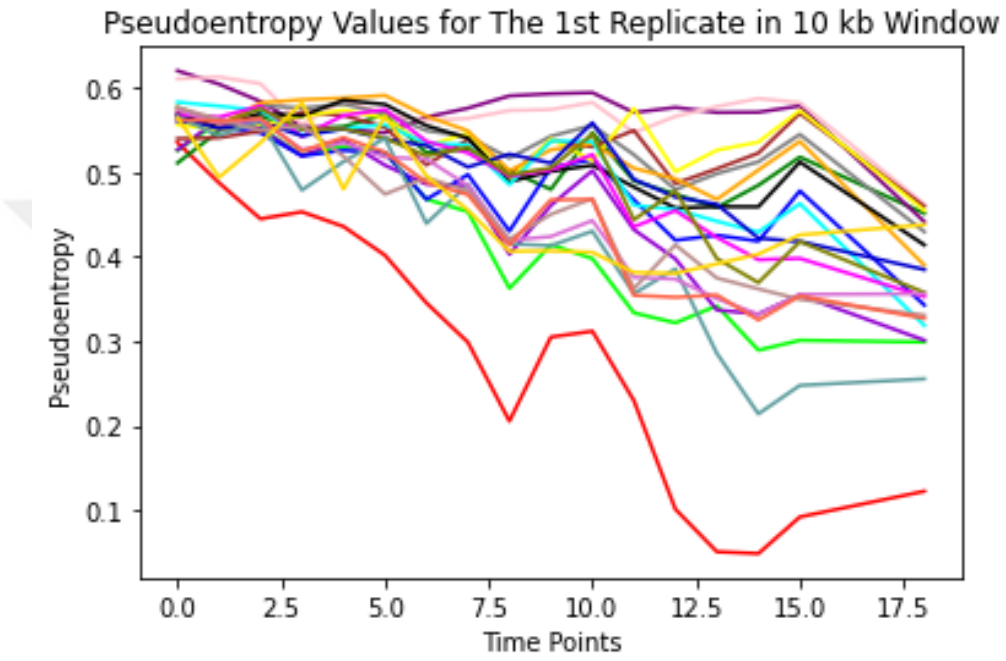
Walter, P., & Ron, D. (2011). The unfolded protein response: from stress pathway to homeostatic regulation. *Science*, 334(6059), 1081–1086.

Warner, J. R. (1999). The economics of ribosome biosynthesis in yeast. *Trends in Biochemical Sciences*, 24(11), 437–440.

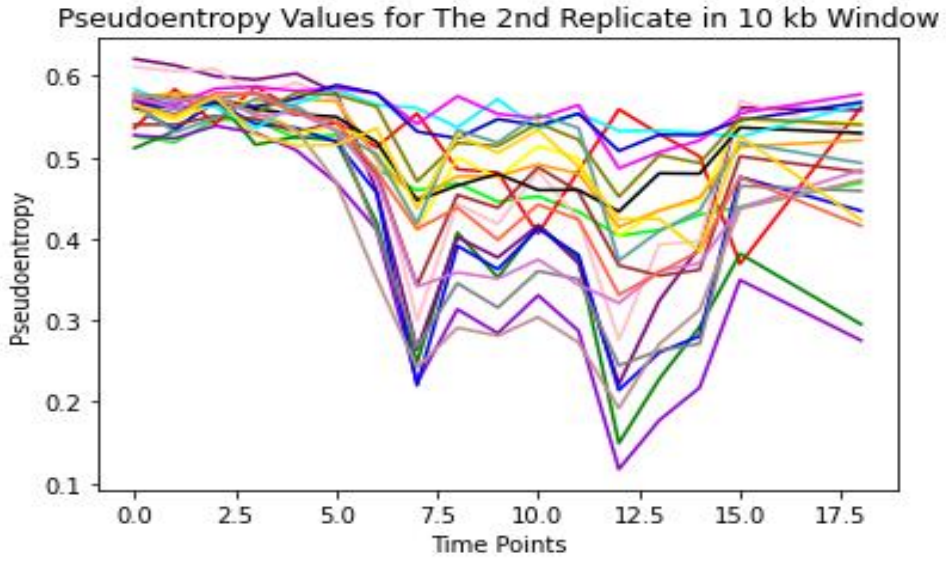
Wright, S. (1931). Evolution in Mendelian populations. *Genetics*, 16(2), 97-159.

A
PSÖDOENTROPİ DEĞERLERİNİN ZAMANLA DEĞİŞİMİ

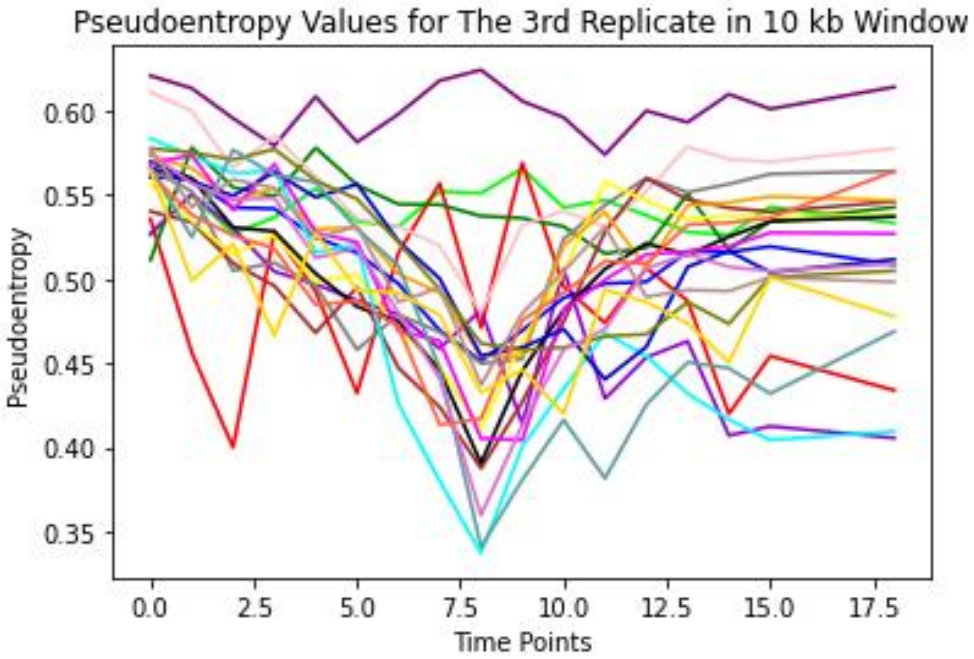
EK 1 Kromozom 1 için Psödoentropi Değişimi



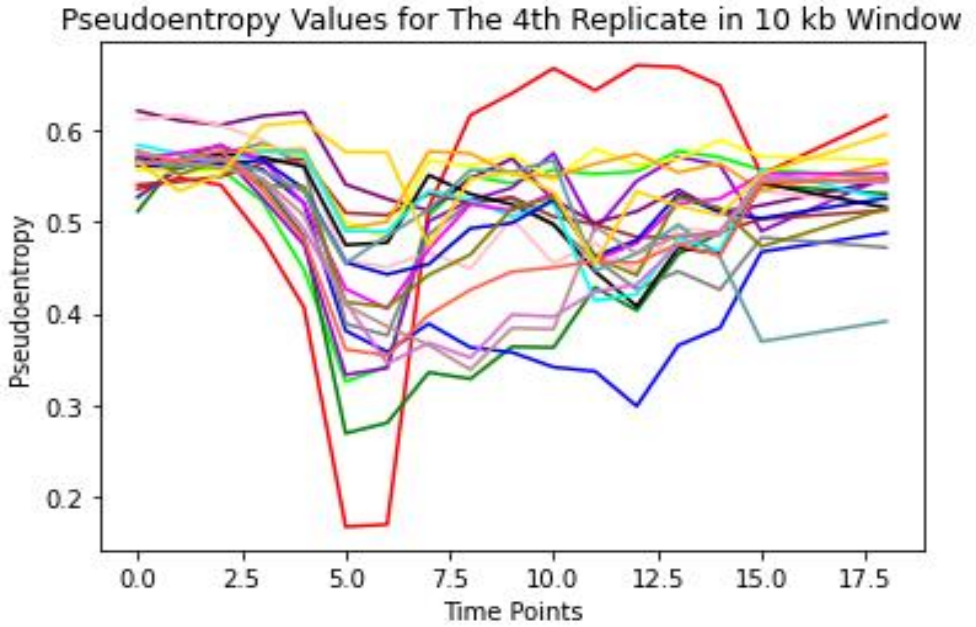
Şekil Ek 1.1 Kromozom 1'e ait 1. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



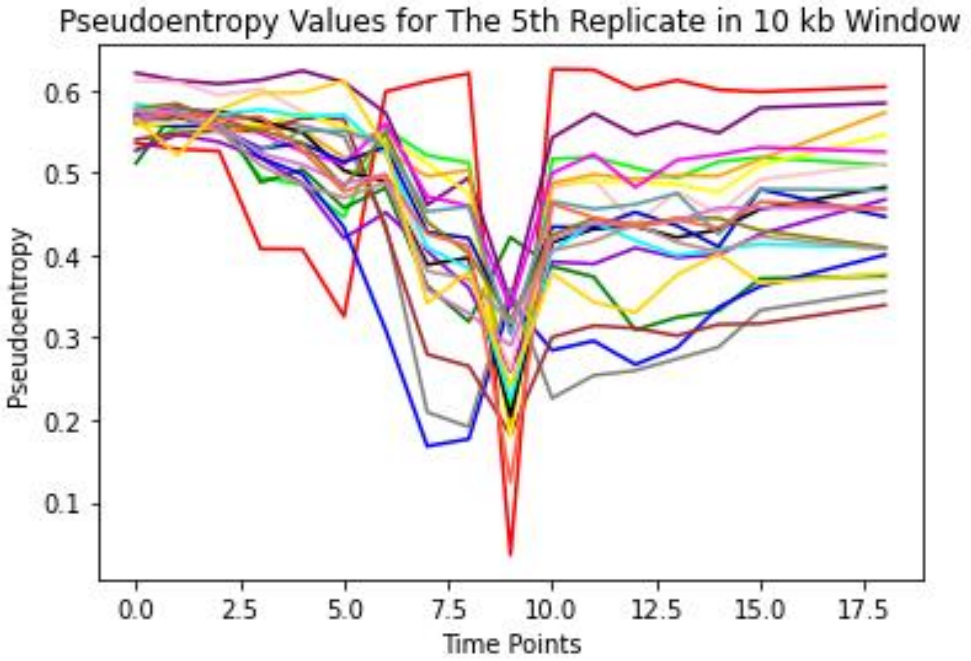
Şekil Ek 1.2 Kromozom 1'e ait 2. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



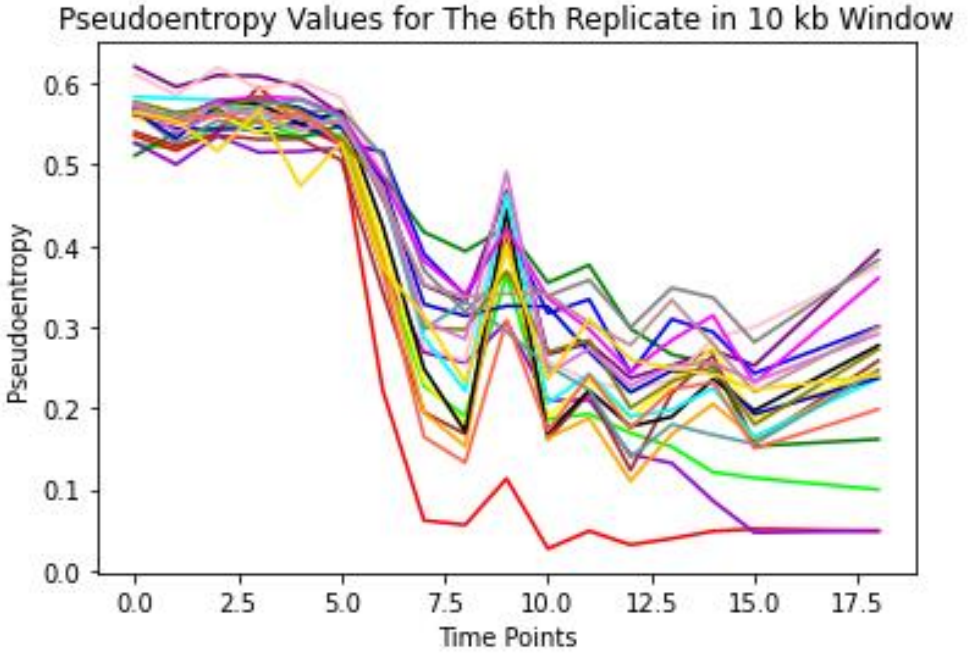
Şekil Ek 1.3 Kromozom 1'e ait 3. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



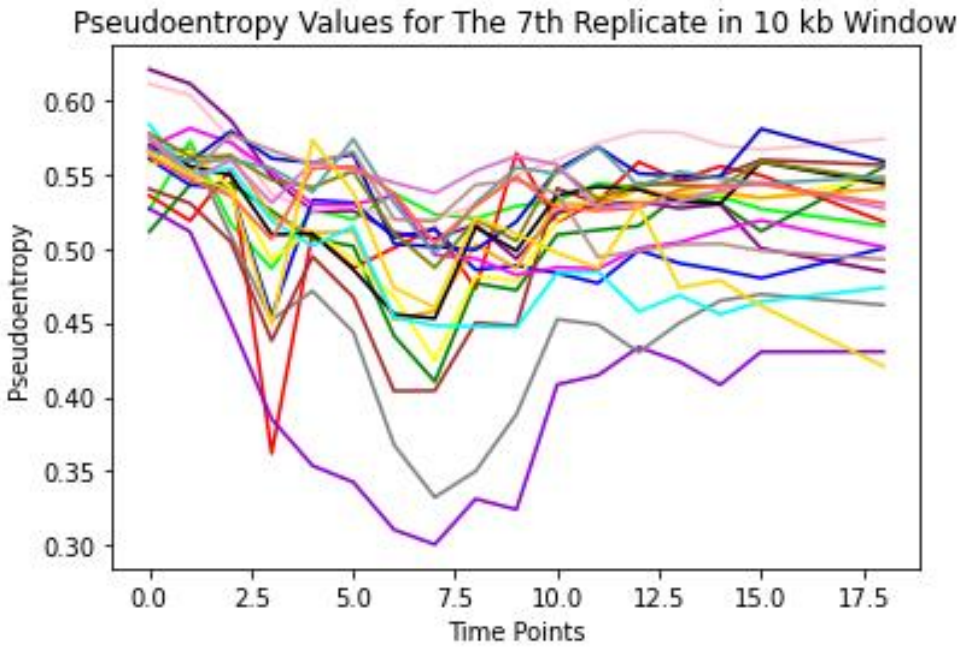
Şekil Ek 1.4 Kromozom 1'e ait 4. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



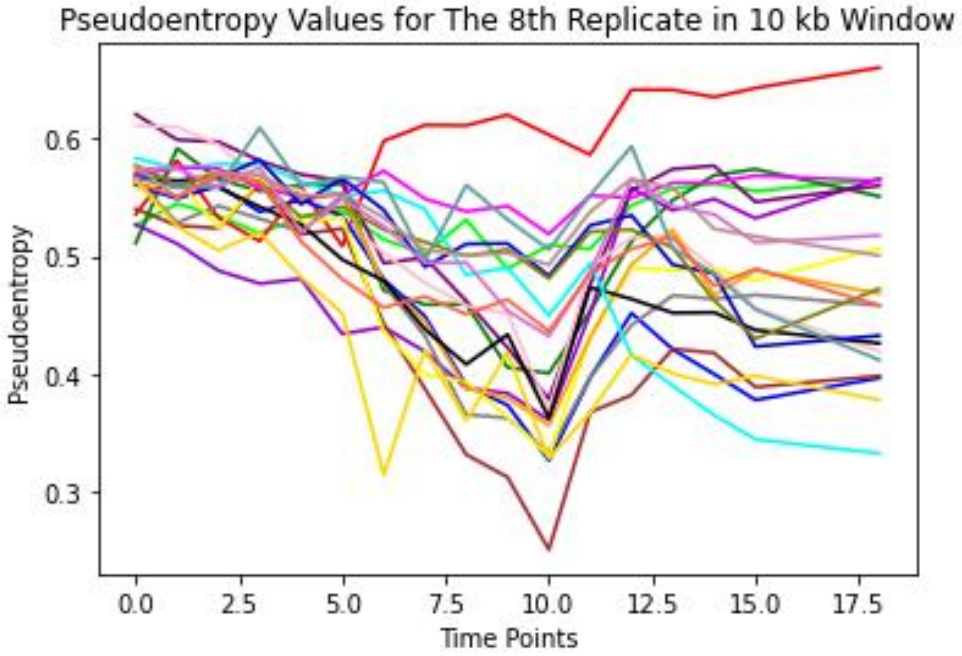
Şekil Ek 1.5 Kromozom 1'e ait 5. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



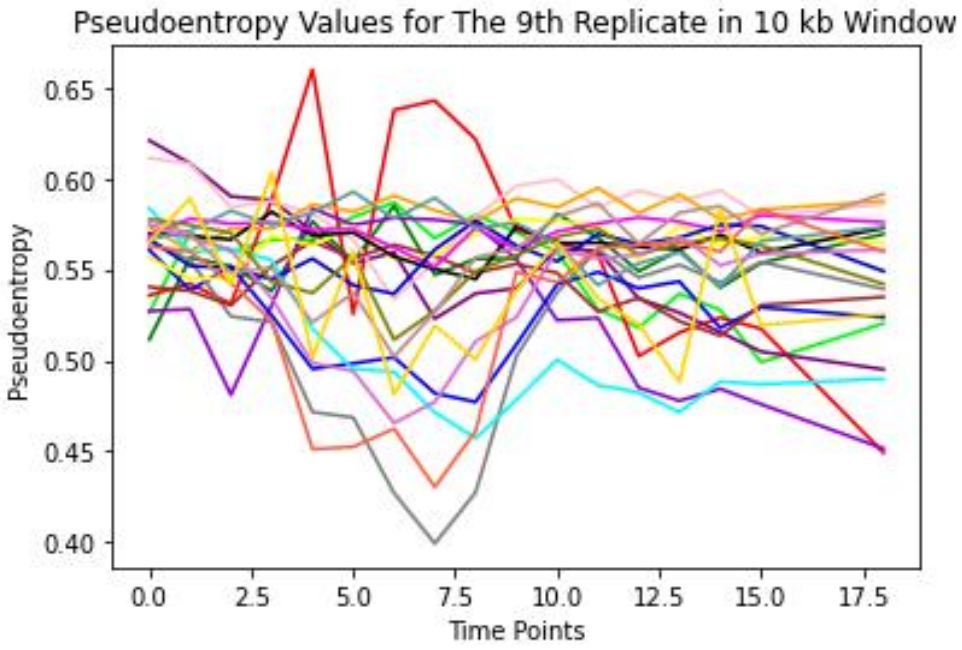
Şekil Ek 1.6 Kromozom 1'e ait 6. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



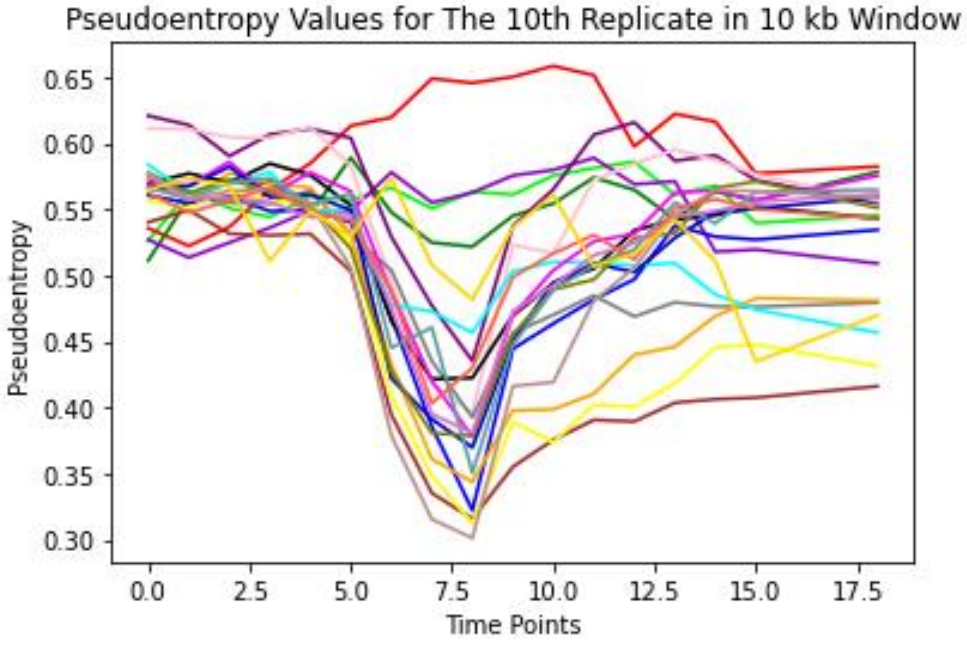
Şekil Ek 1.7 Kromozom 1'e ait 7. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



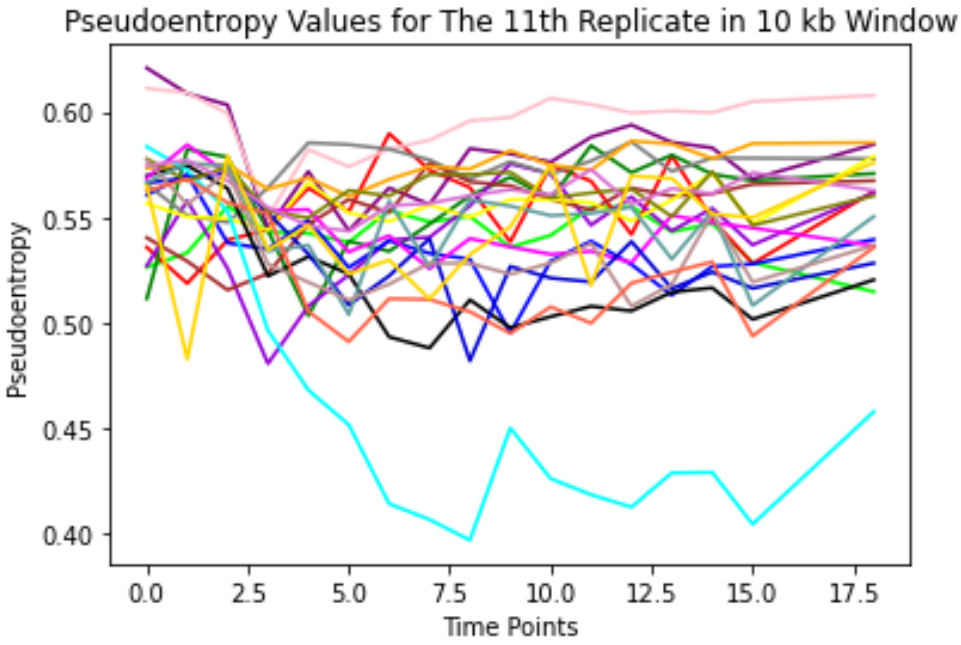
Şekil Ek 1.8 Kromozom 1'e ait 8. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



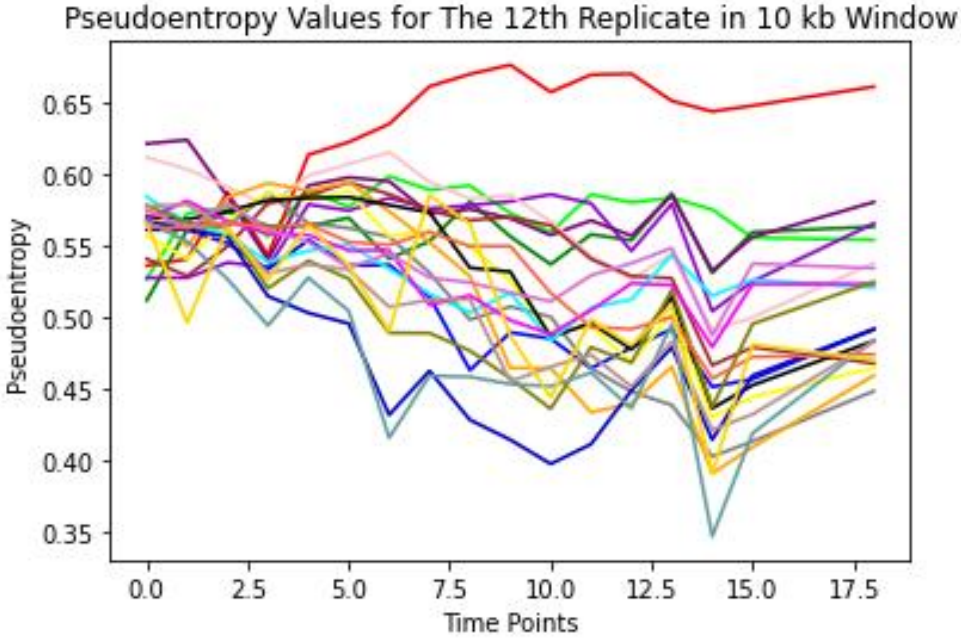
Şekil Ek 1.9 Kromozom 1'e ait 9. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



Şekil Ek 1.10 Kromozom 1'e ait 10. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği

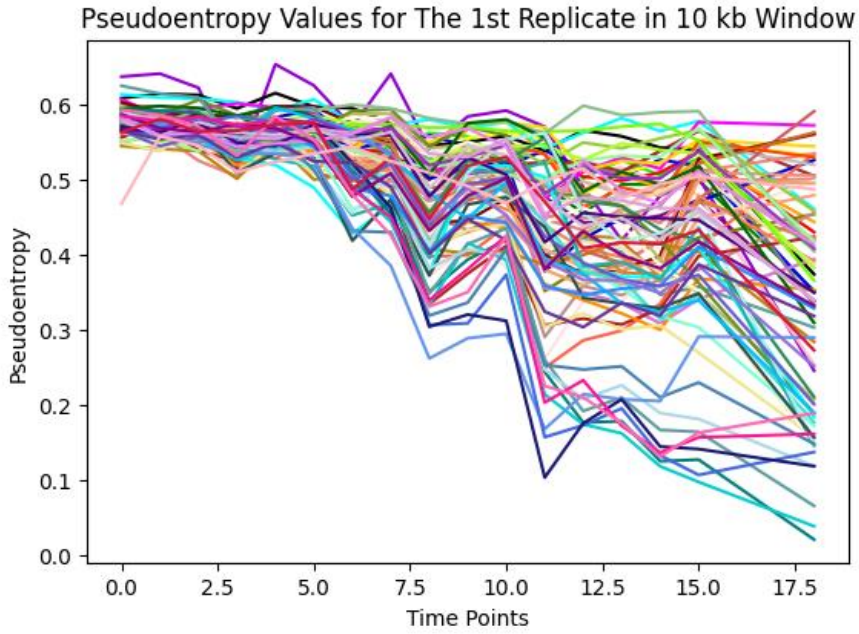


Şekil Ek 1.11 Kromozom 1'e ait 11. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği

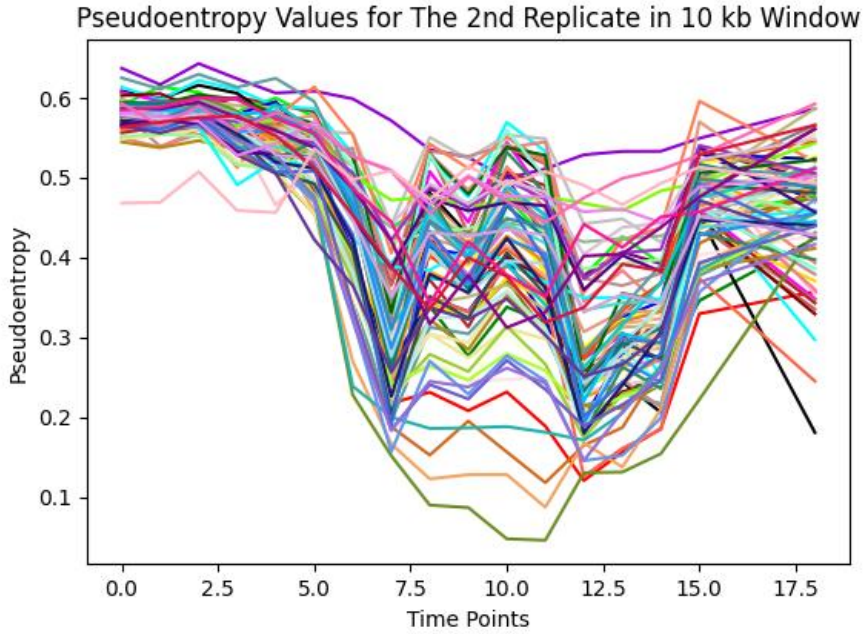


Şekil Ek 1.12 Kromozom 1'e ait 12. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği

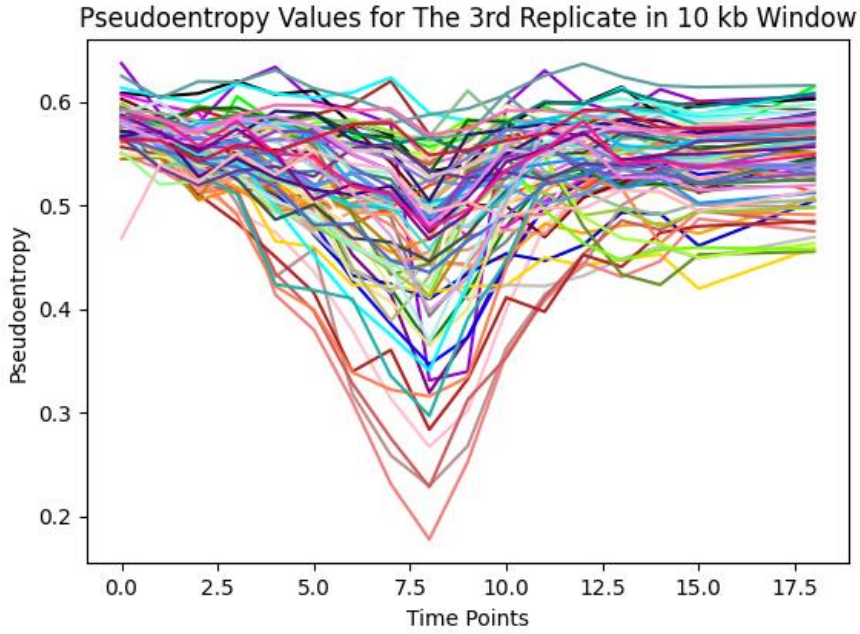
EK 2 Kromozom 2 için Psödoentropi Değişimi



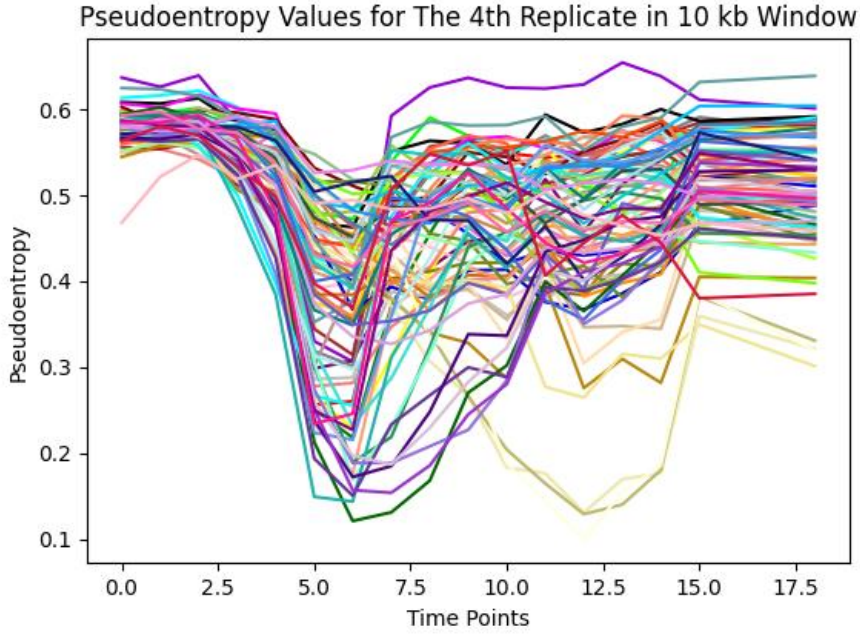
Şekil Ek 2.1 Kromozom 2'ye ait 1. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



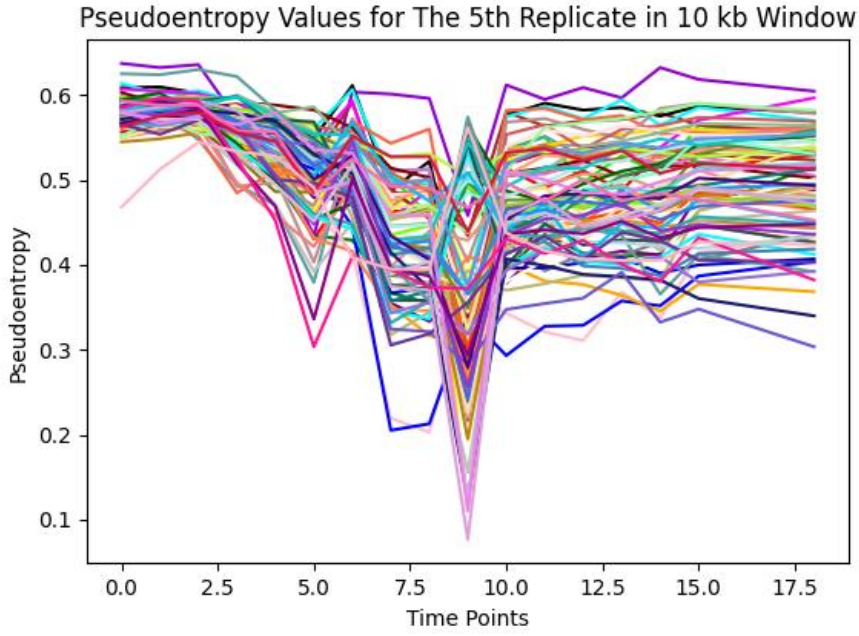
Şekil Ek 2.2 Kromozom 2'ye ait 2. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



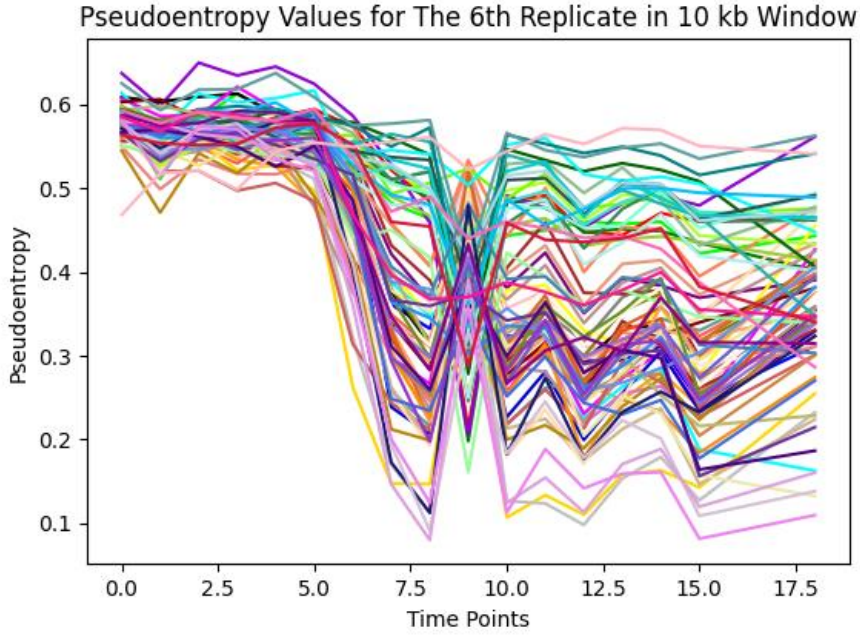
Şekil Ek 2.3 Kromozom 2'ye ait 3. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



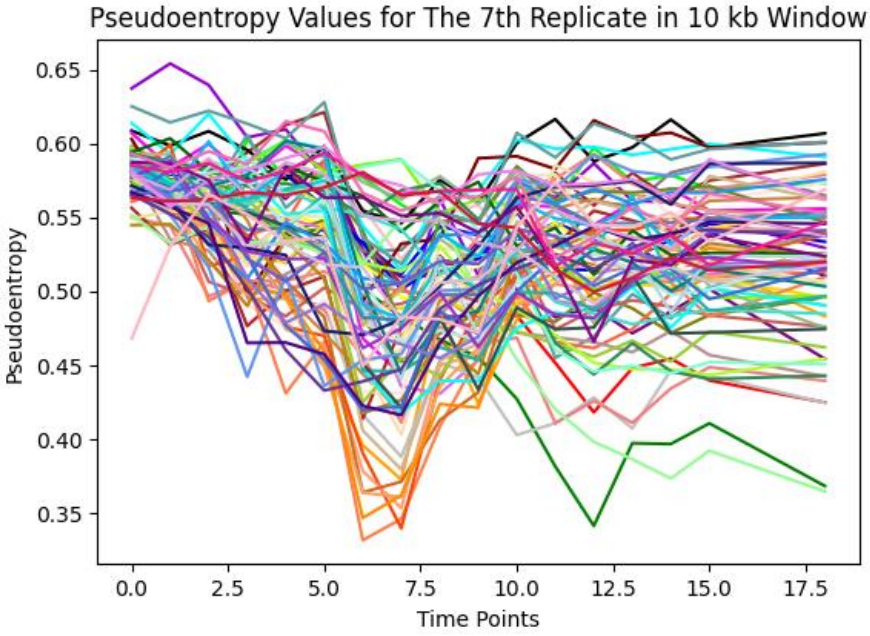
Şekil Ek 2.4 Kromozom 2'ye ait 4. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



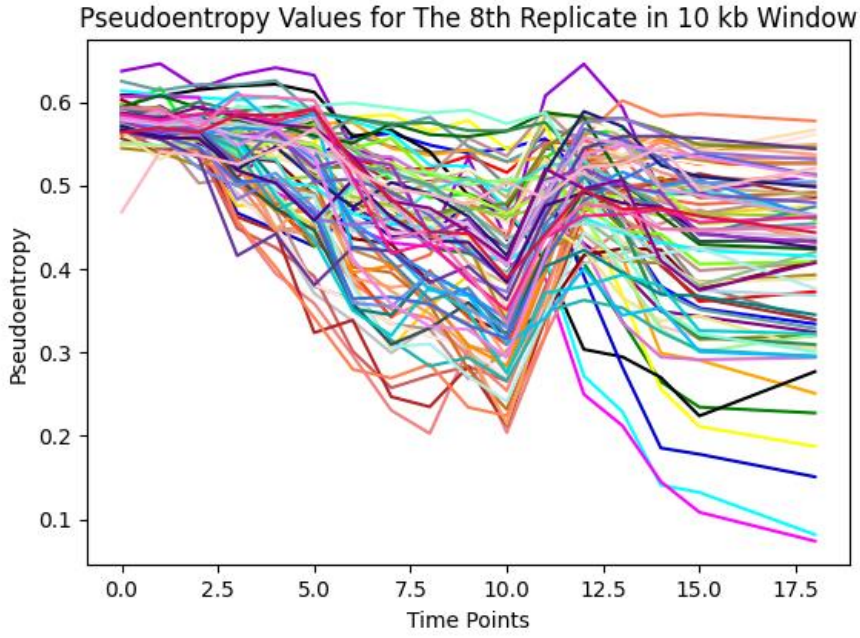
Şekil Ek 2.5 Kromozom 2'ye ait 5. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



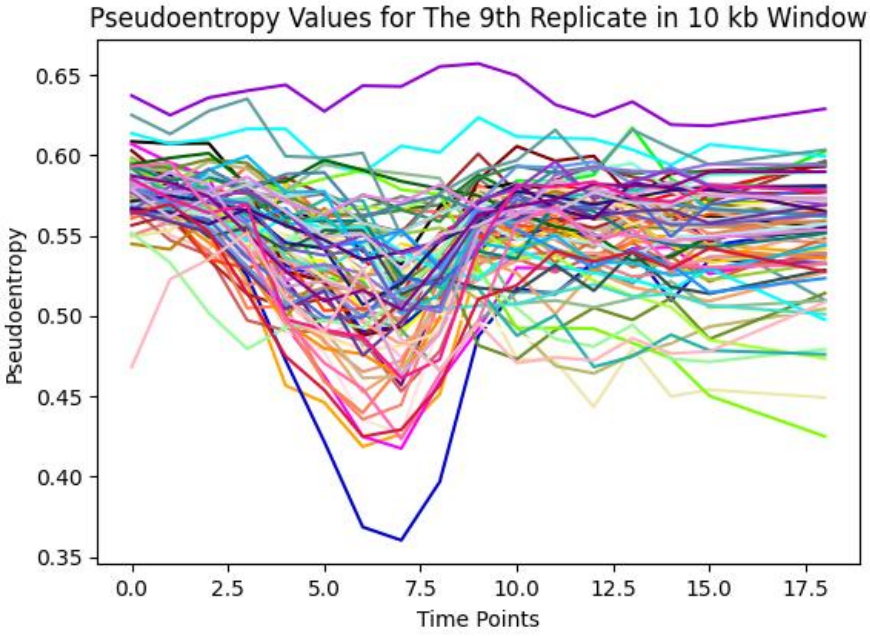
Şekil Ek 2.6 Kromozom 2'ye ait 6. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



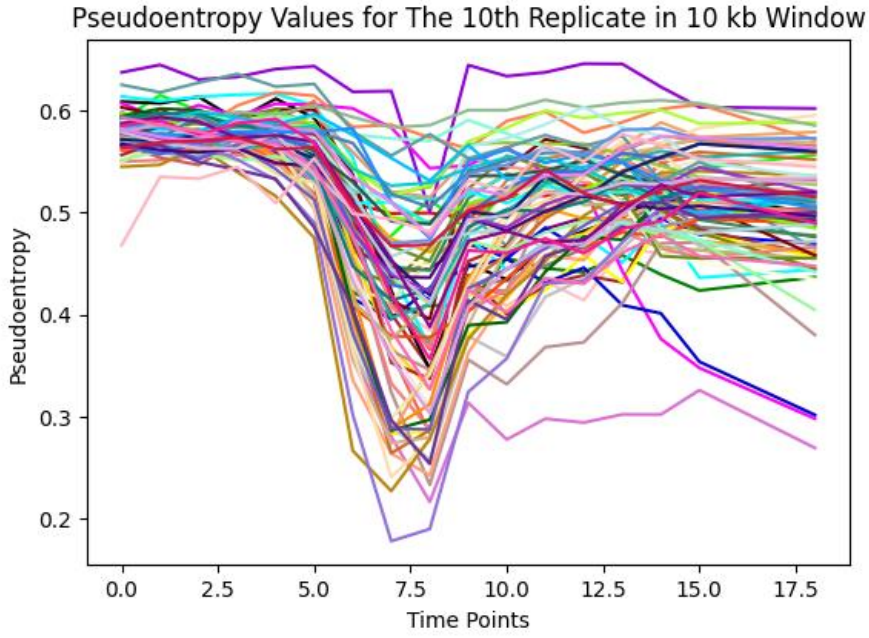
Şekil Ek 2.7 Kromozom 2'ye ait 7. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



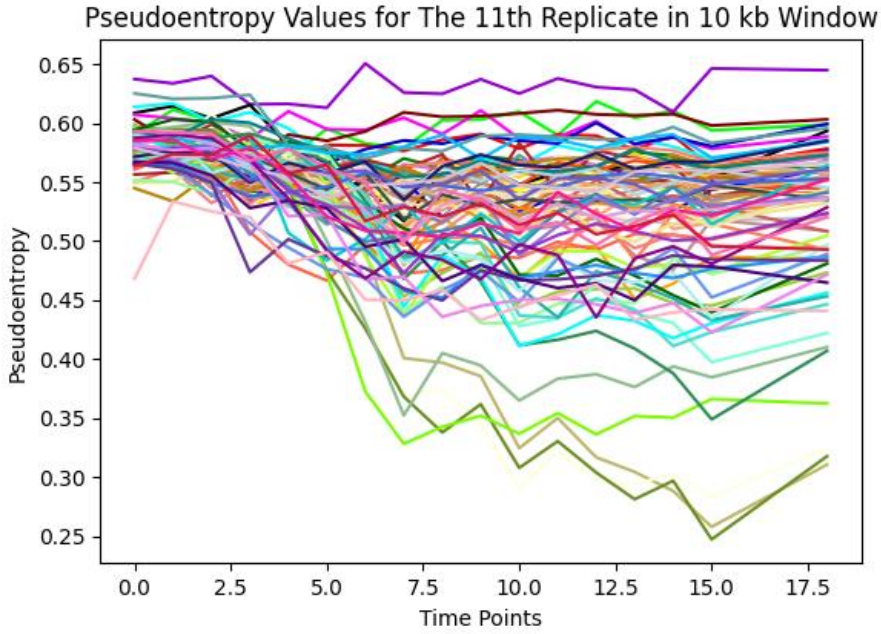
Şekil Ek 2.8 Kromozom 2'ye ait 8. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



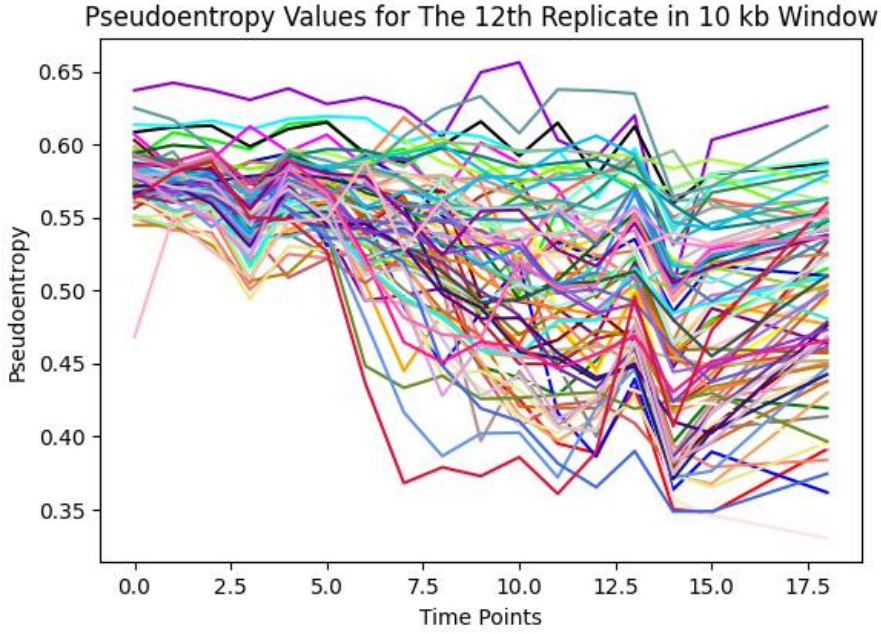
Şekil Ek 2.9 Kromozom 2'ye ait 9. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



Şekil Ek 2.10 Kromozom 2'ye ait 10. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği

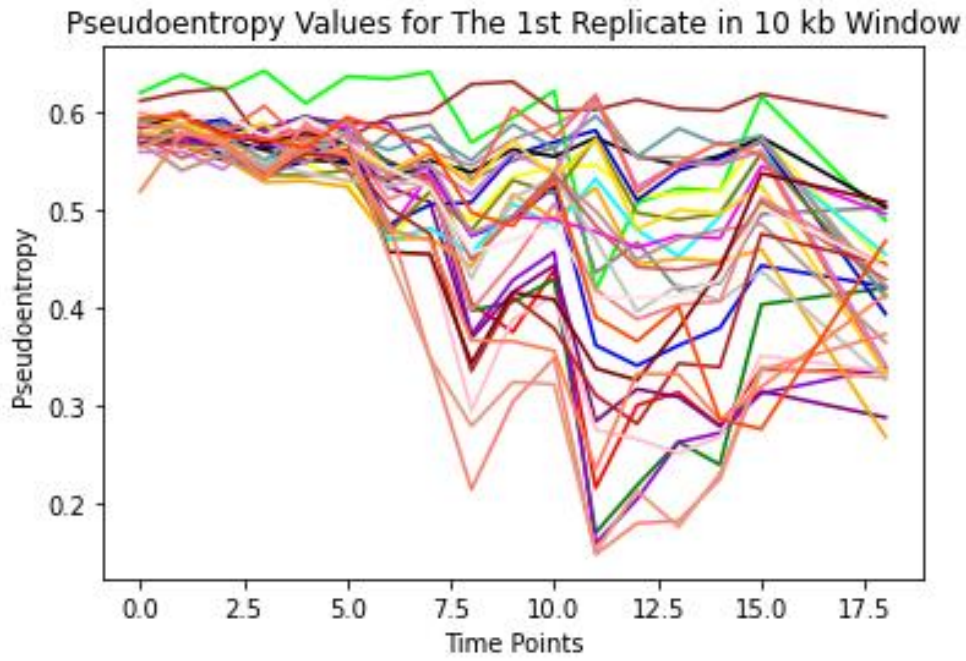


Şekil Ek 2.11 Kromozom 2'ye ait 11. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği

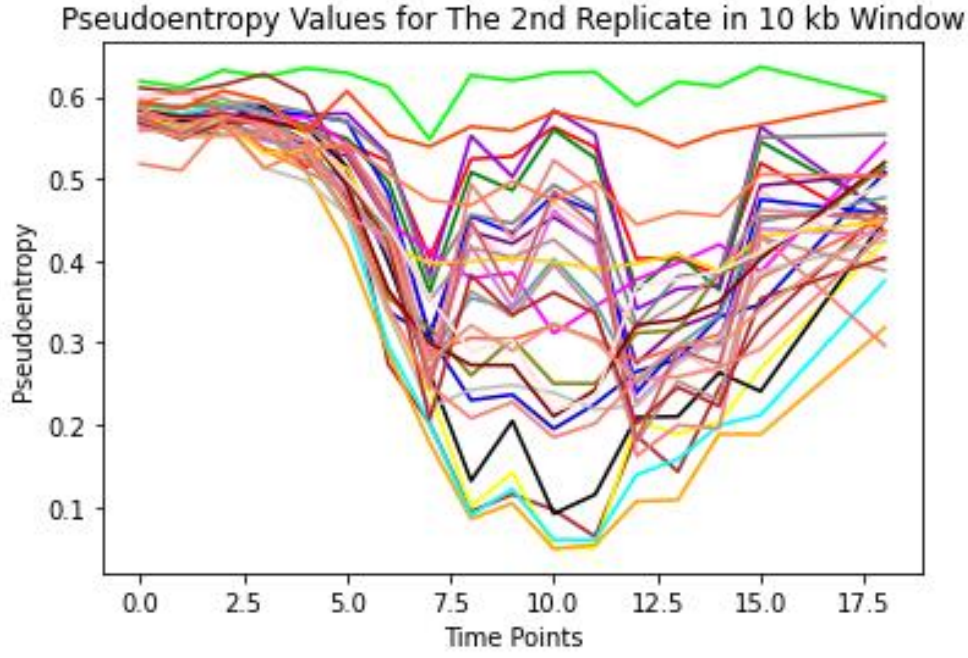


Şekil Ek 2.12 Kromozom 2'ye ait 12. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği

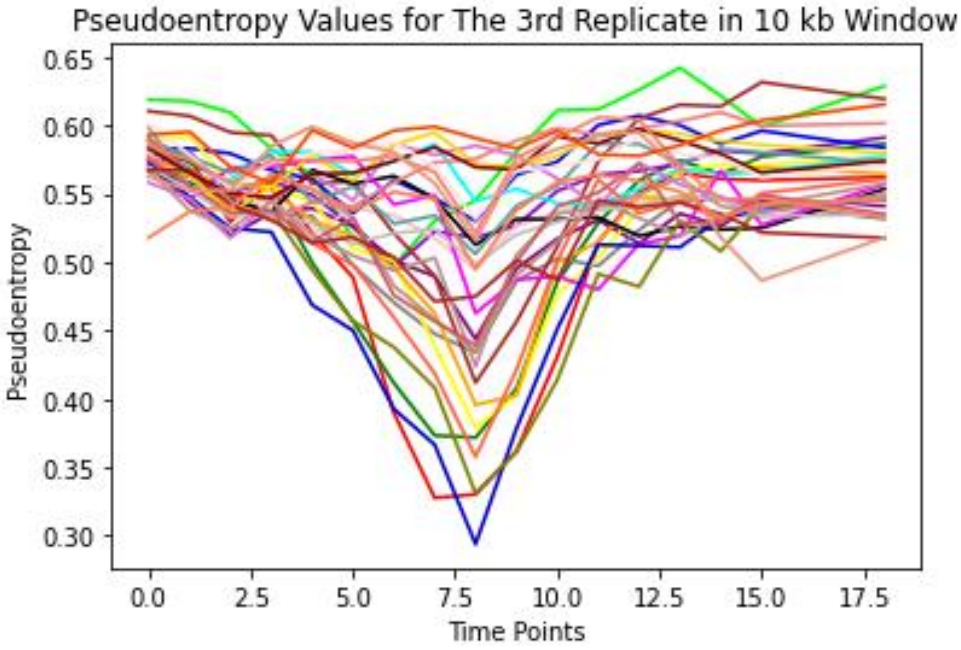
EK 3 Kromozom 3 için Psödoentropi Değişimi



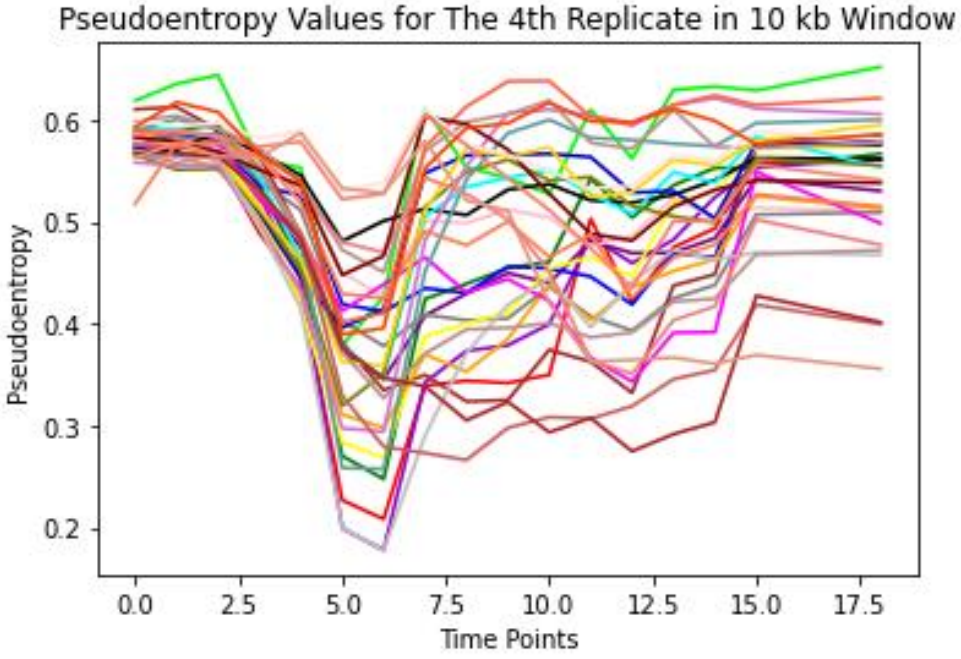
Şekil Ek 3.1 Kromozom 3'e ait 1. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



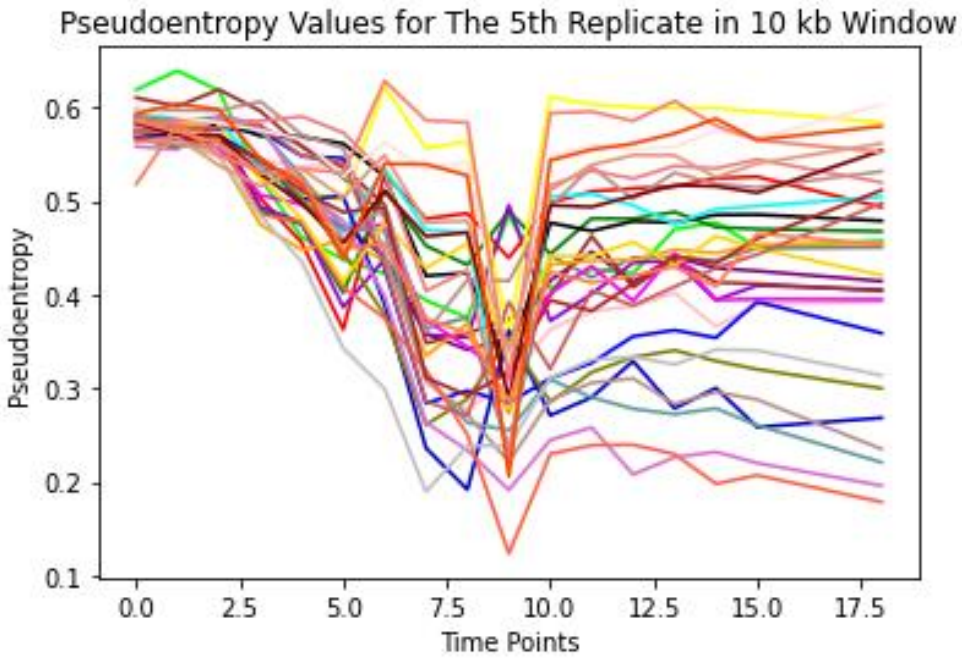
Şekil Ek 3.2 Kromozom 3'e ait 2. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



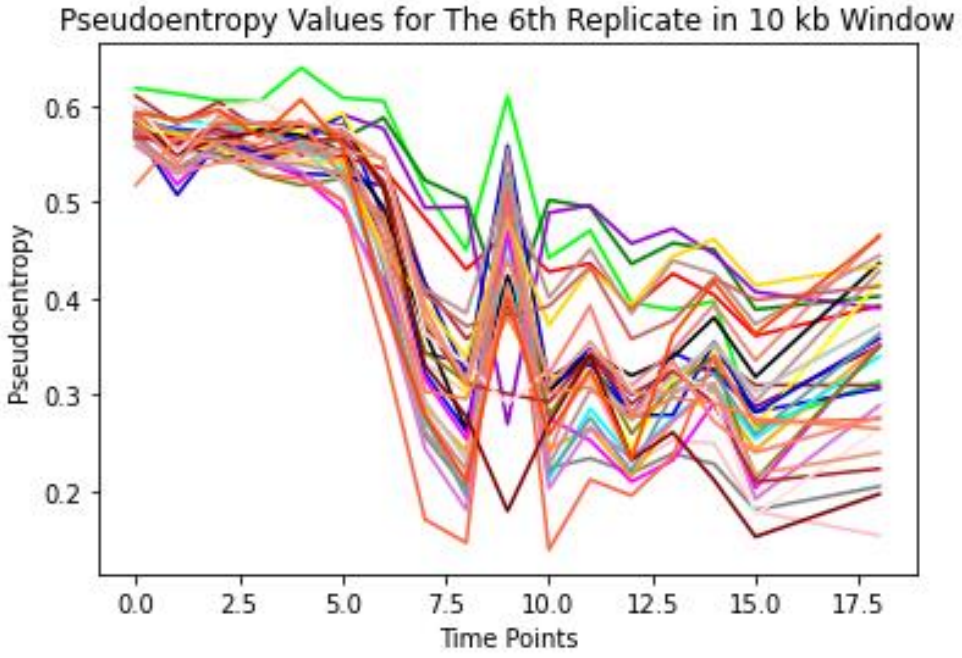
Şekil Ek 3.3 Kromozom 3'e ait 3. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



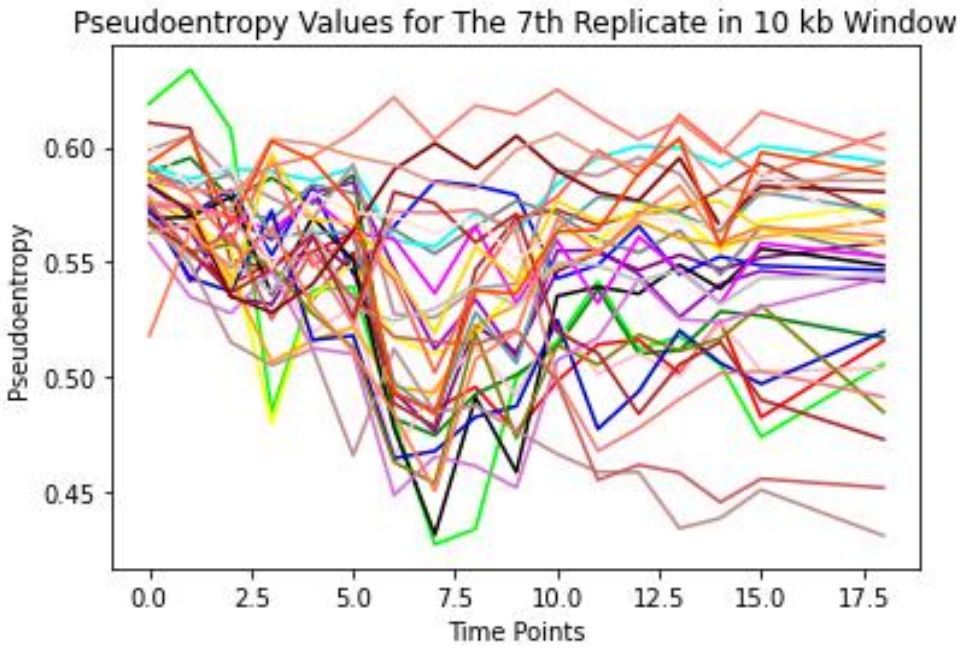
Şekil Ek 3.4 Kromozom 3'e ait 4. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



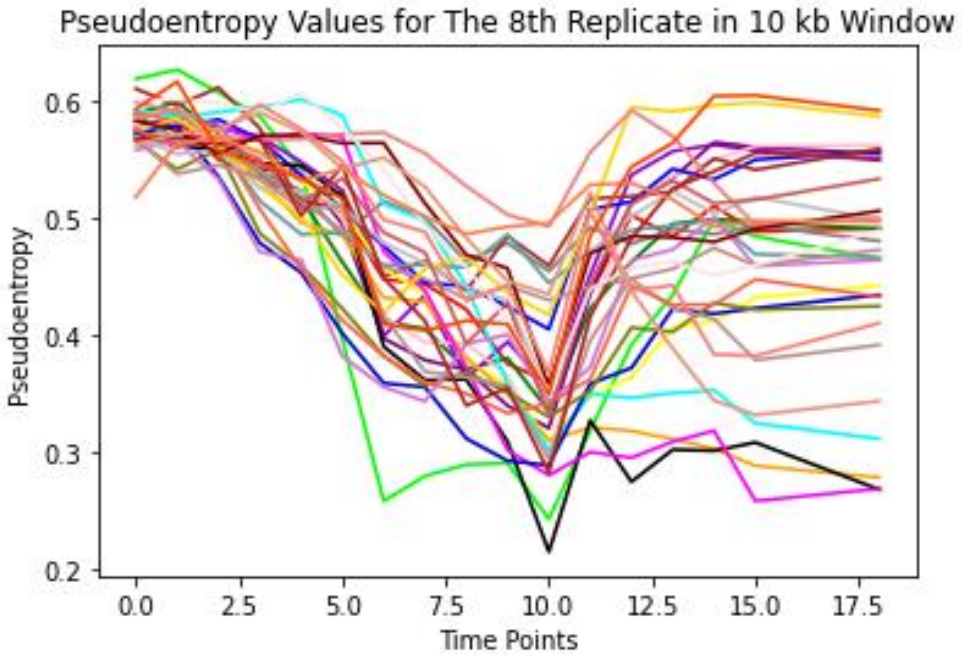
Şekil Ek 3.5 Kromozom 3'e ait 5. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



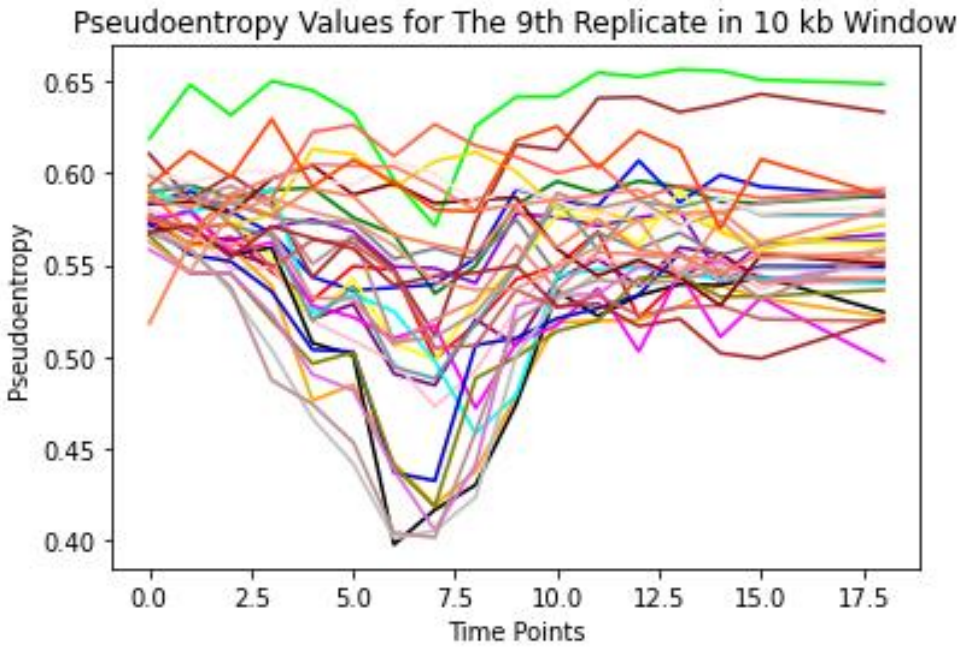
Şekil Ek 3.6 Kromozom 3'e ait 6. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



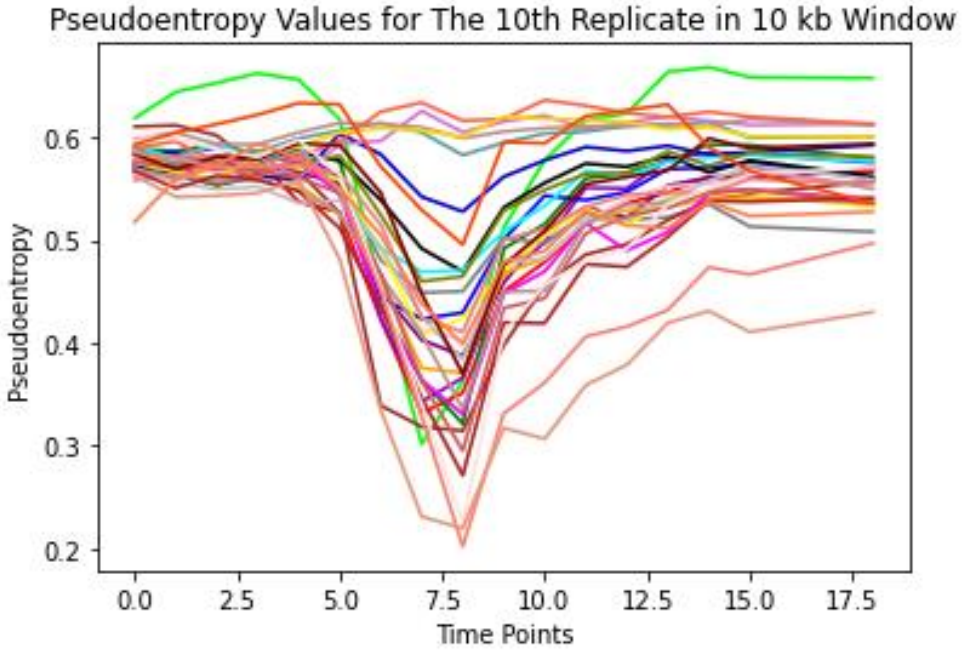
Şekil Ek 3.7 Kromozom 3'e ait 7. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



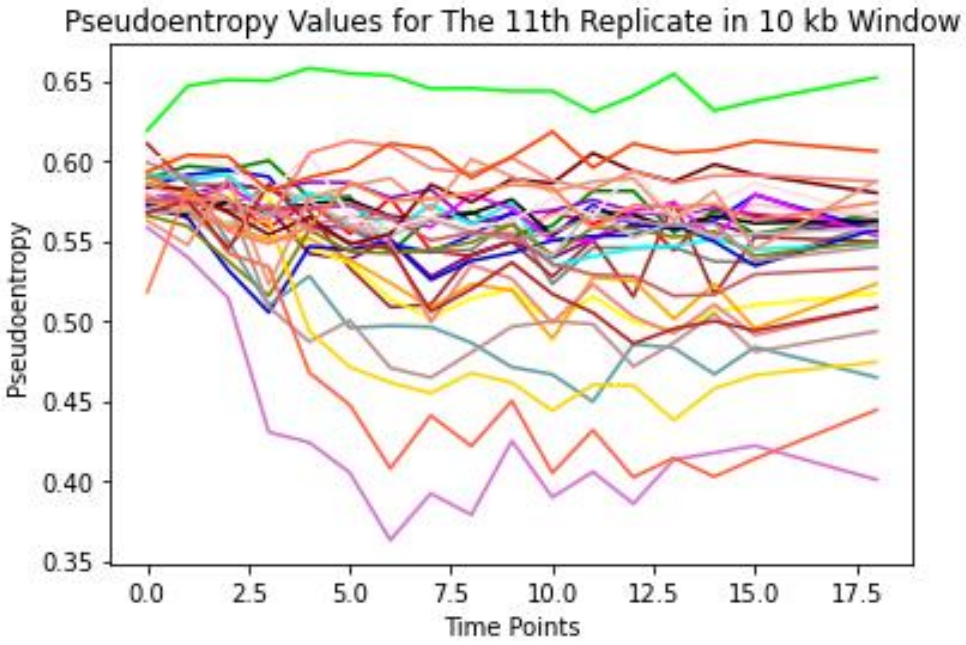
Şekil Ek 3.8 Kromozom 3'e ait 8. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



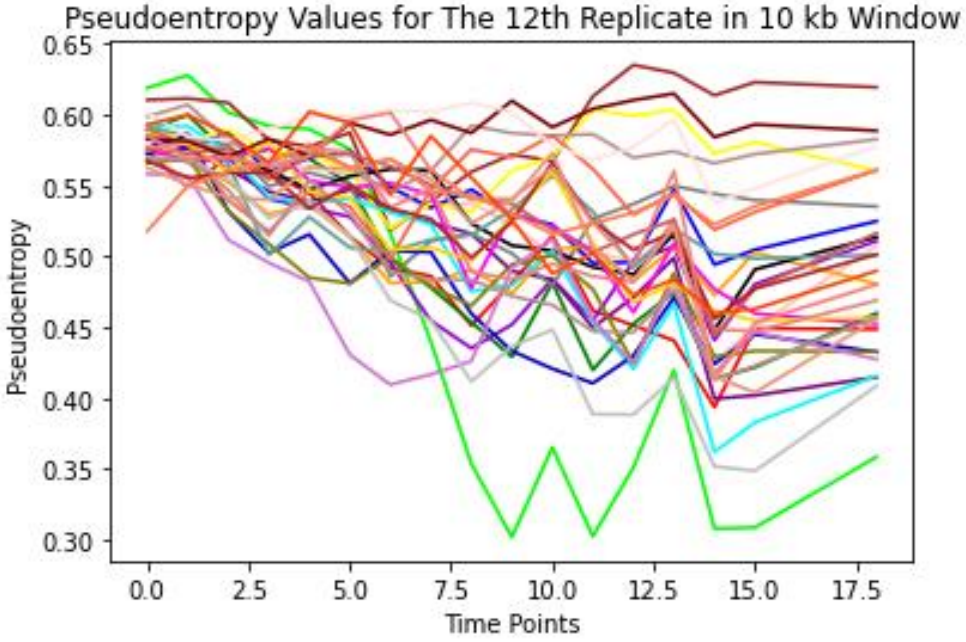
Şekil Ek 3.9 Kromozom 3'e ait 9. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



Şekil Ek 3.10 Kromozom 3'e ait 10. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği

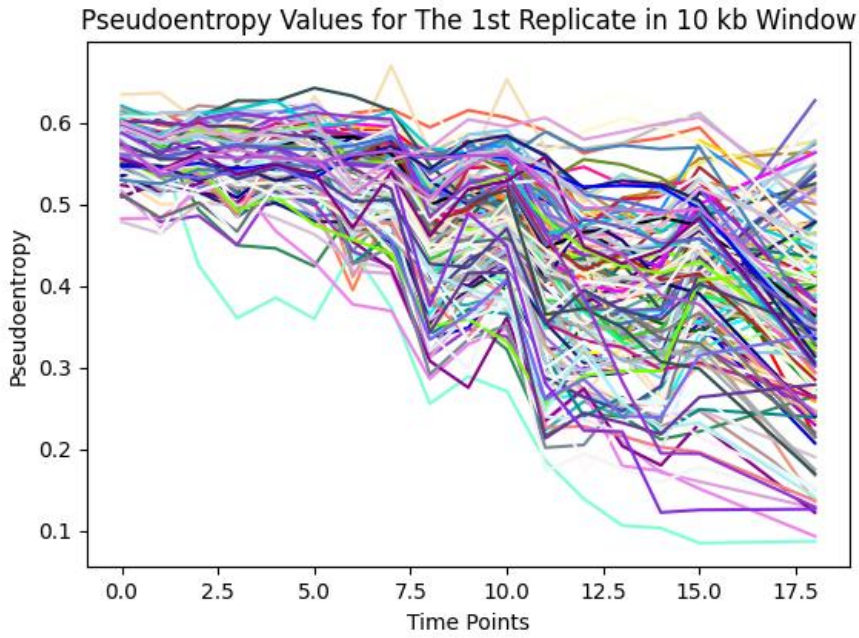


Şekil Ek 3.11 Kromozom 3'e ait 11. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği

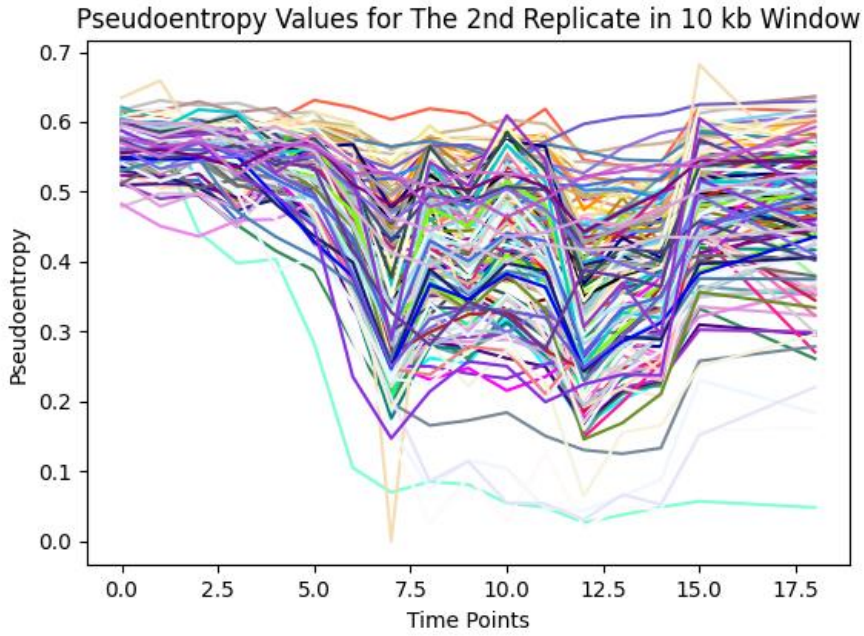


Şekil Ek 3.12 Kromozom 3'e ait 12. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği

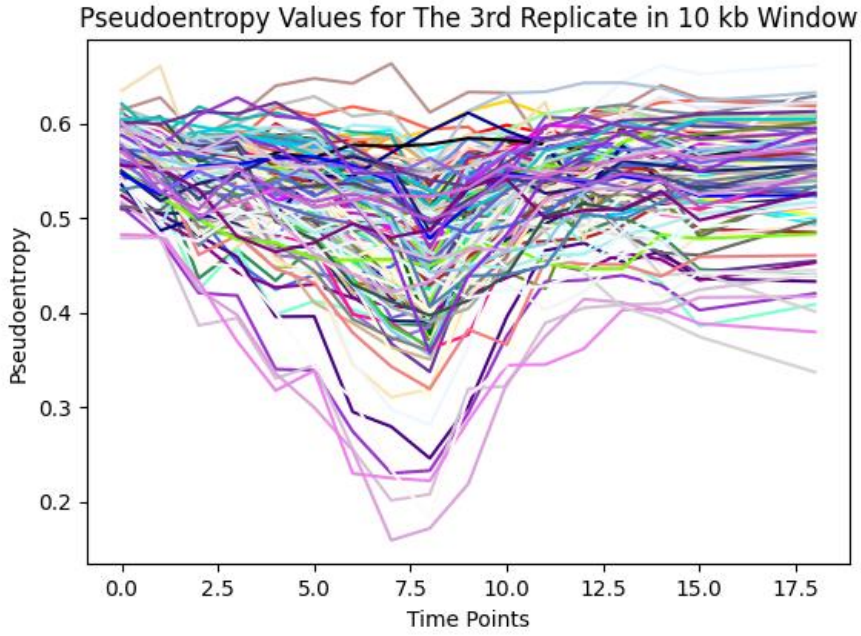
EK 4 Kromozom 4 için Psödoentropi Değişimi



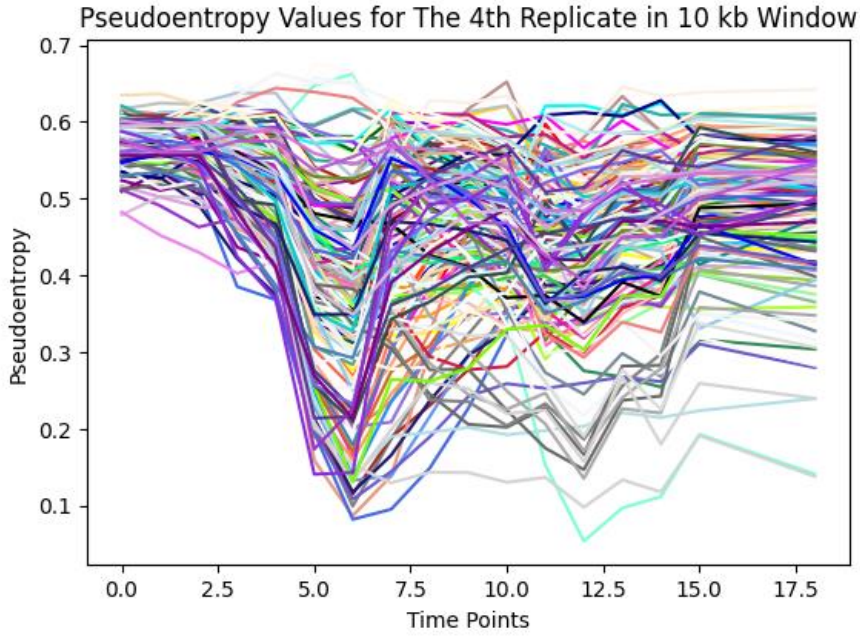
Şekil Ek 4.1 Kromozom 4'e ait 1. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



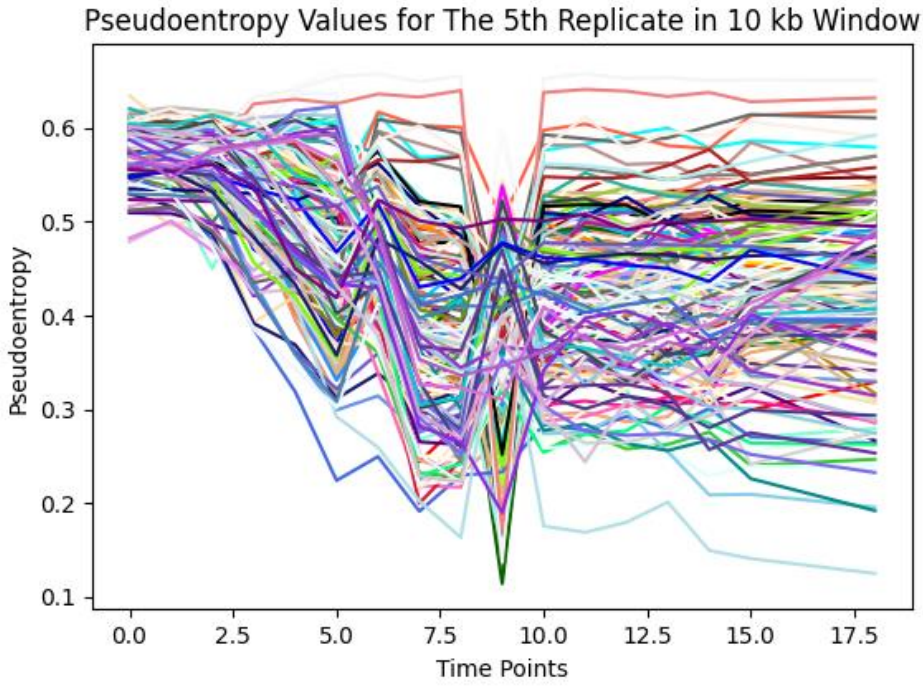
Şekil Ek 4.2 Kromozom 4'e ait 2. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



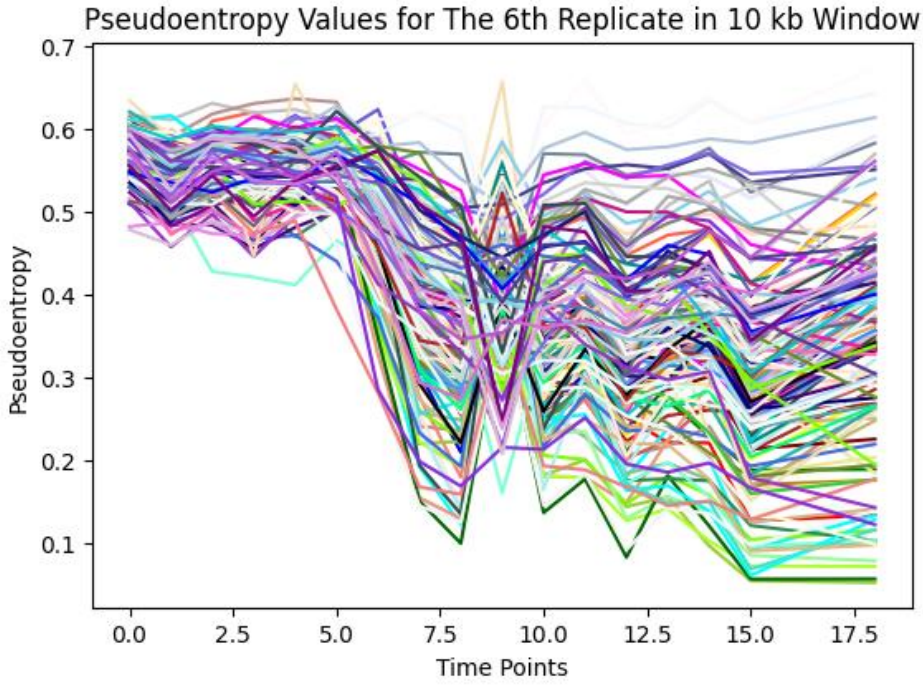
Şekil Ek 4.3 Kromozom 4'e ait 3. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



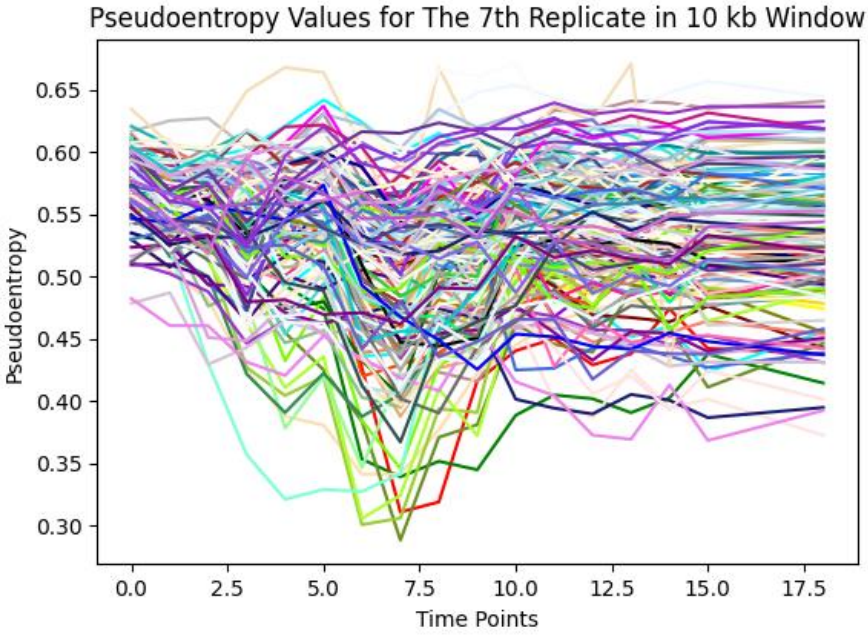
Şekil Ek 4.4 Kromozom 4'e ait 4. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



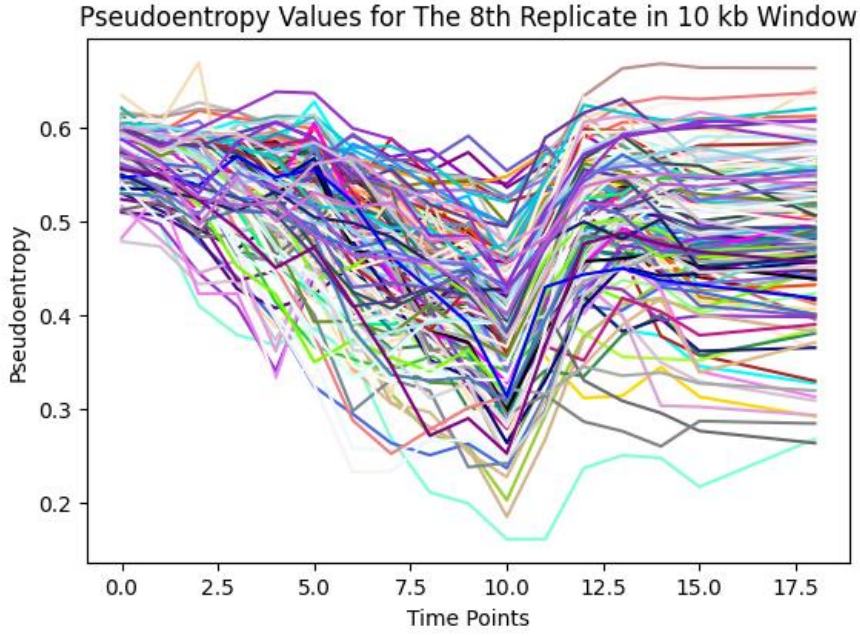
Şekil Ek 4.5 Kromozom 4'e ait 5. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



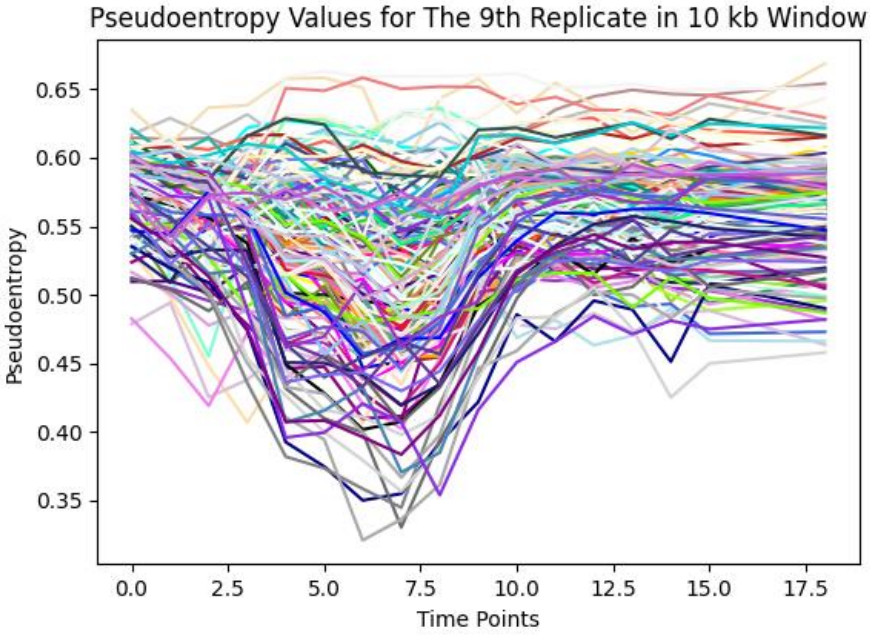
Şekil Ek 4.6 Kromozom 4'e ait 6. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



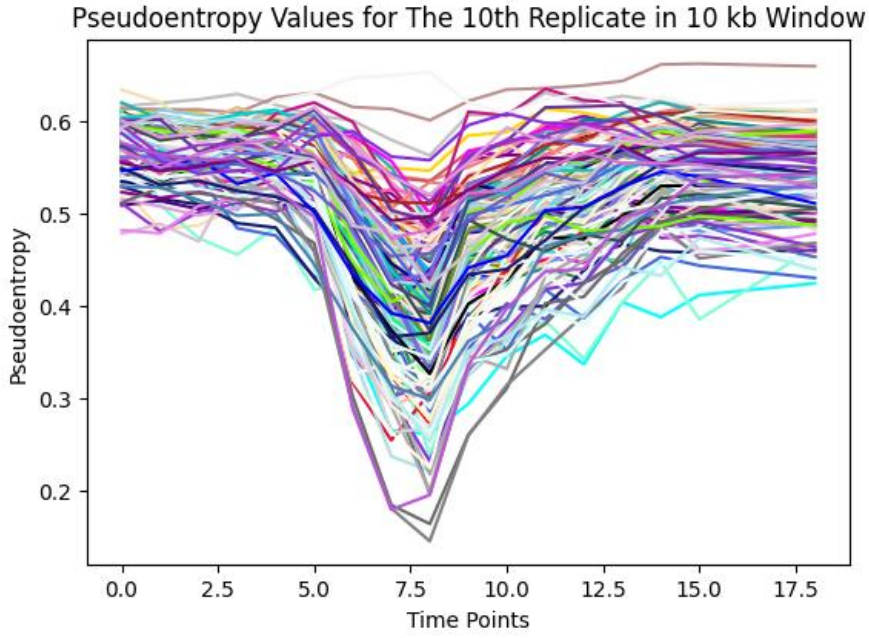
Şekil Ek 4.7 Kromozom 4'e ait 7. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



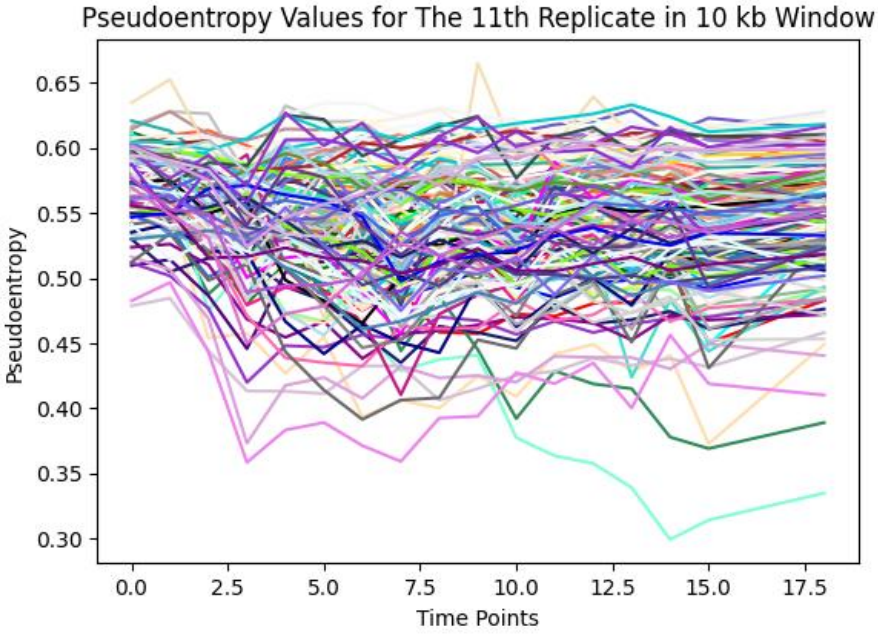
Şekil Ek 4.8 Kromozom 4'e ait 8. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



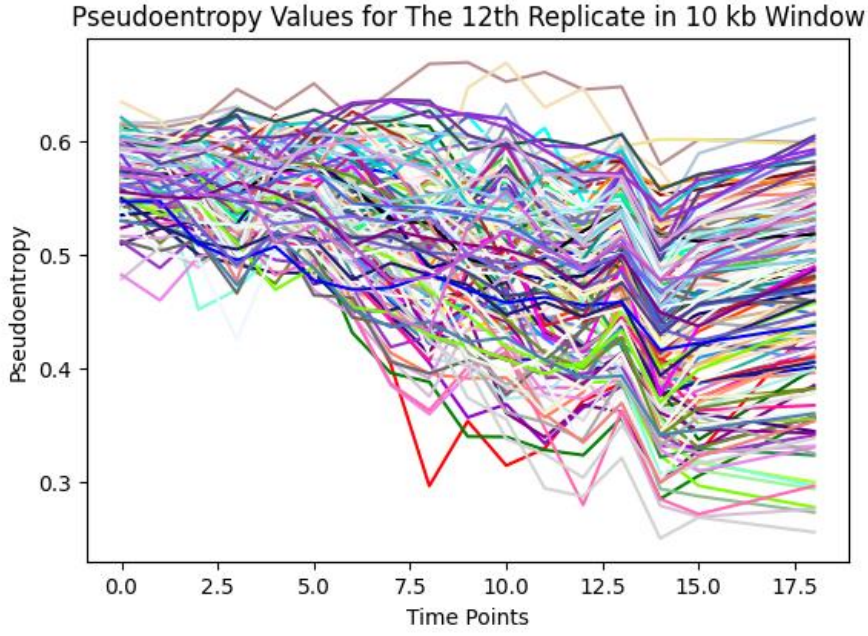
Şekil Ek 4.9 Kromozom 4'e ait 9. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



Şekil Ek 4.10 Kromozom 4'e ait 10. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği

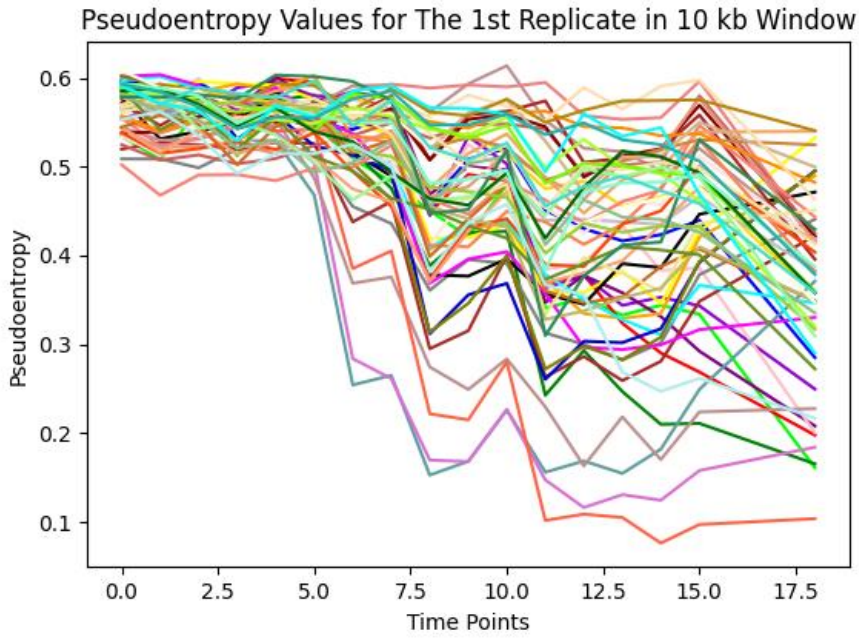


Şekil Ek 4.11 Kromozom 4'e ait 11. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği

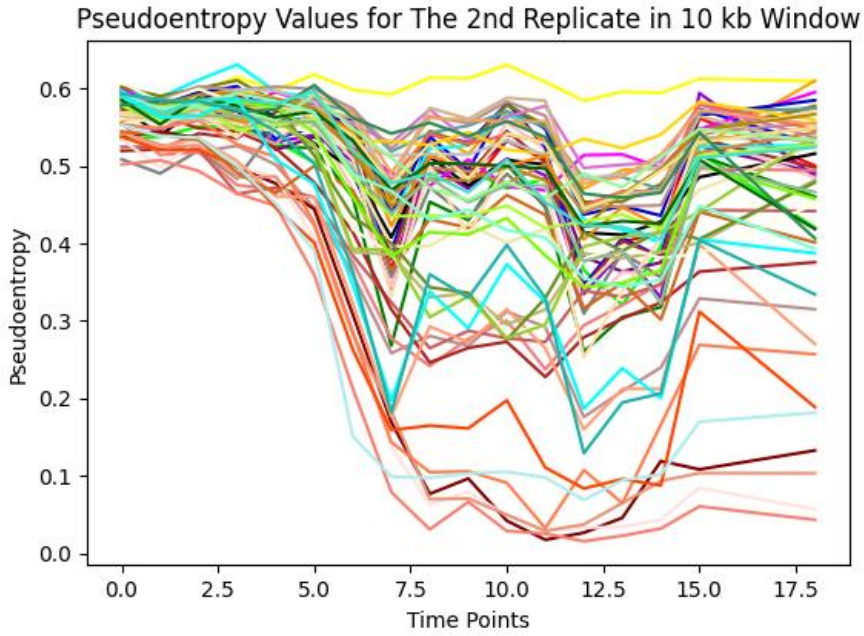


Şekil Ek 4.12 Kromozom 4'e ait 12. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği

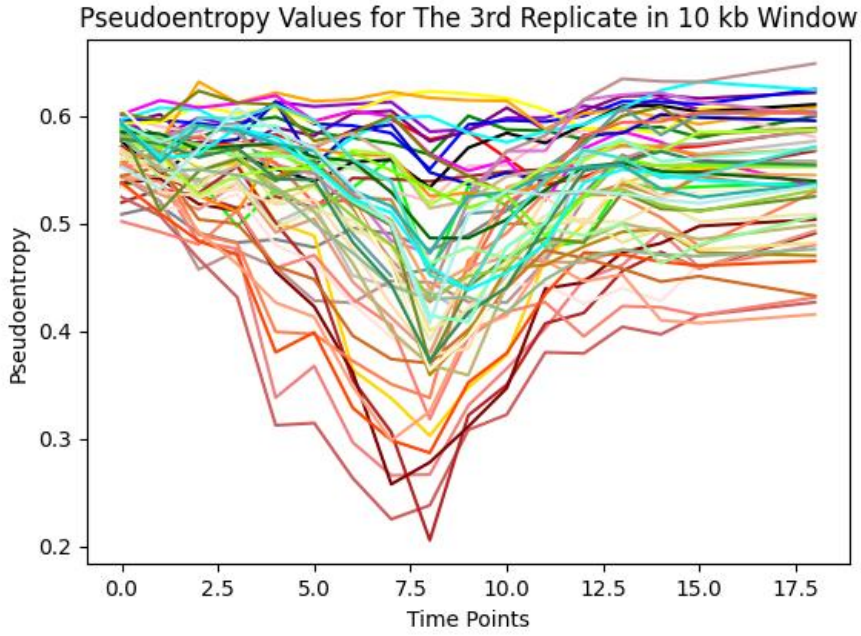
EK 5 Kromozom 5 için Psödoentropi Değişimi



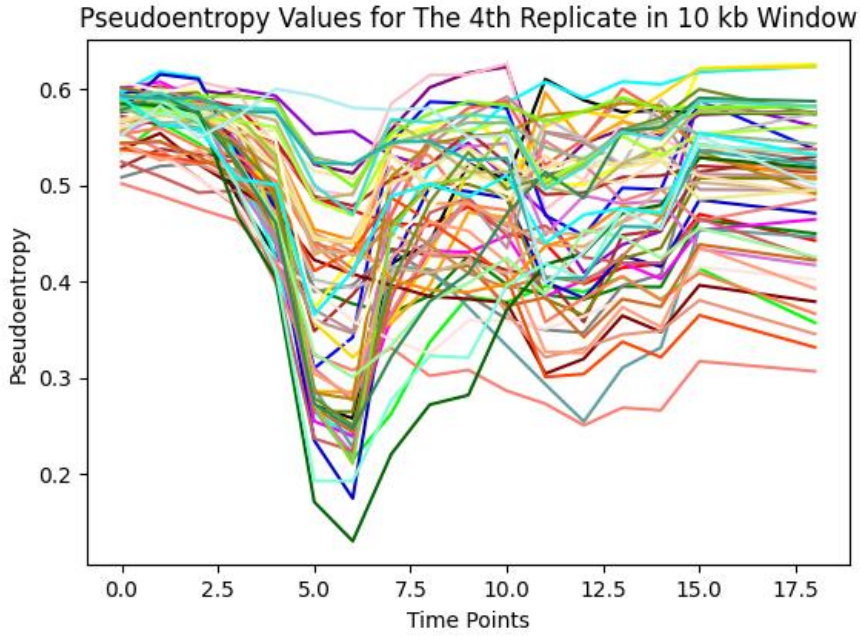
Şekil Ek 5.1 Kromozom 5'e ait 1. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



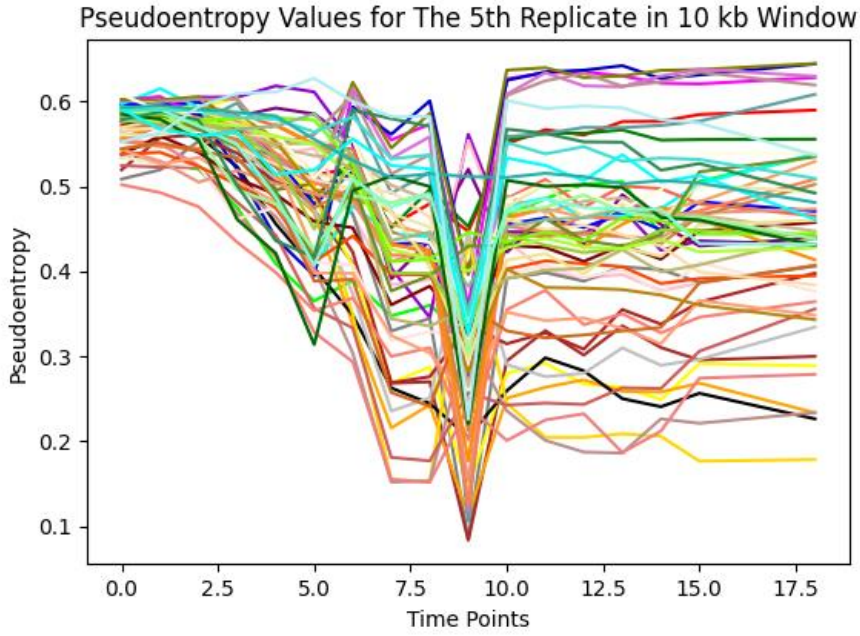
Şekil Ek 5.2 Kromozom 5'e ait 2. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



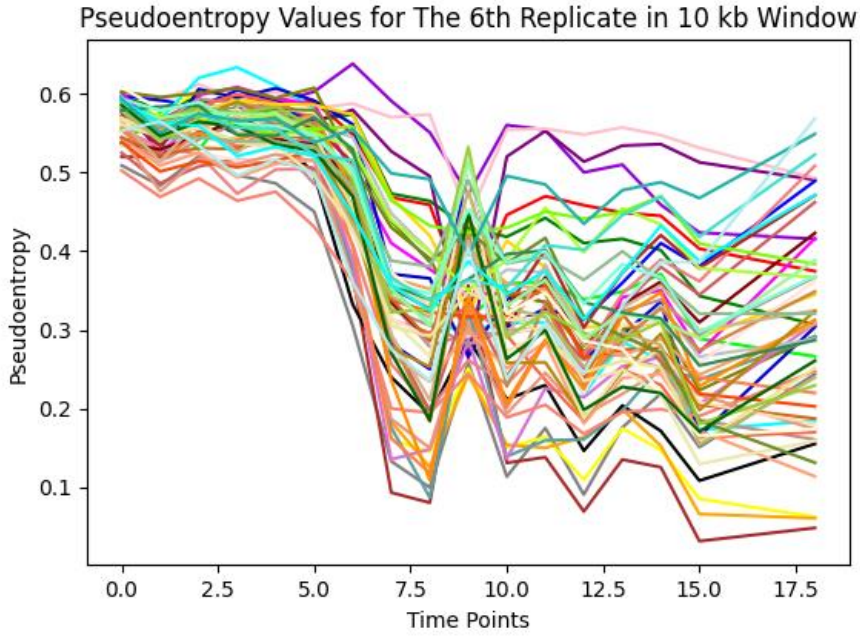
Şekil Ek 5.3 Kromozom 5'e ait 3. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



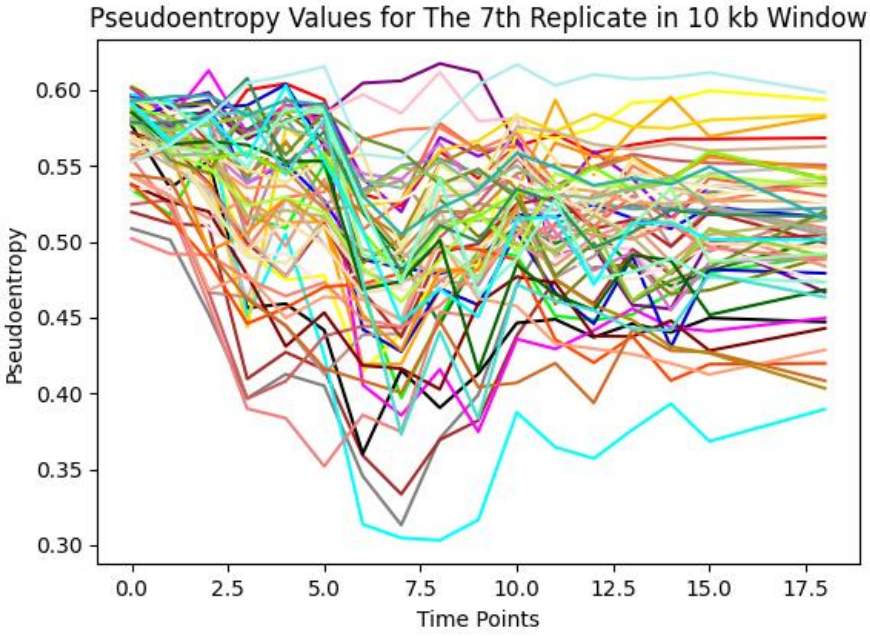
Şekil Ek 5.4 Kromozom 5'e ait 4. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



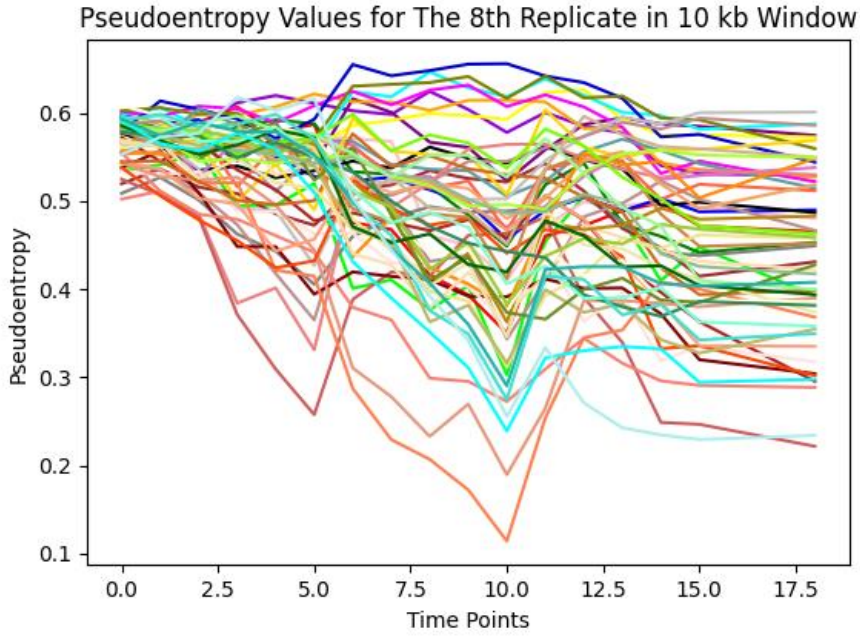
Şekil Ek 5.5 Kromozom 5'e ait 5. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



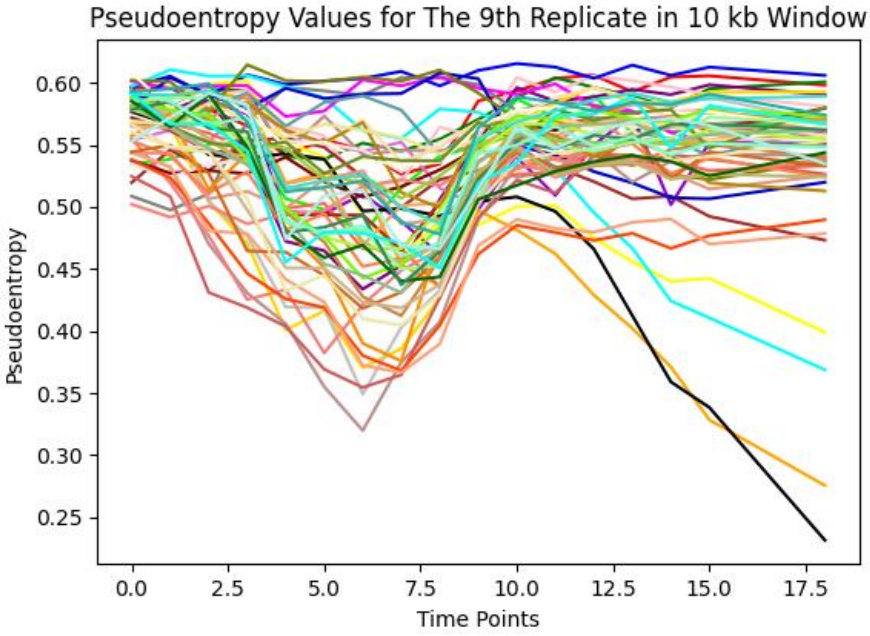
Şekil Ek 5.6 Kromozom 5'e ait 6. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



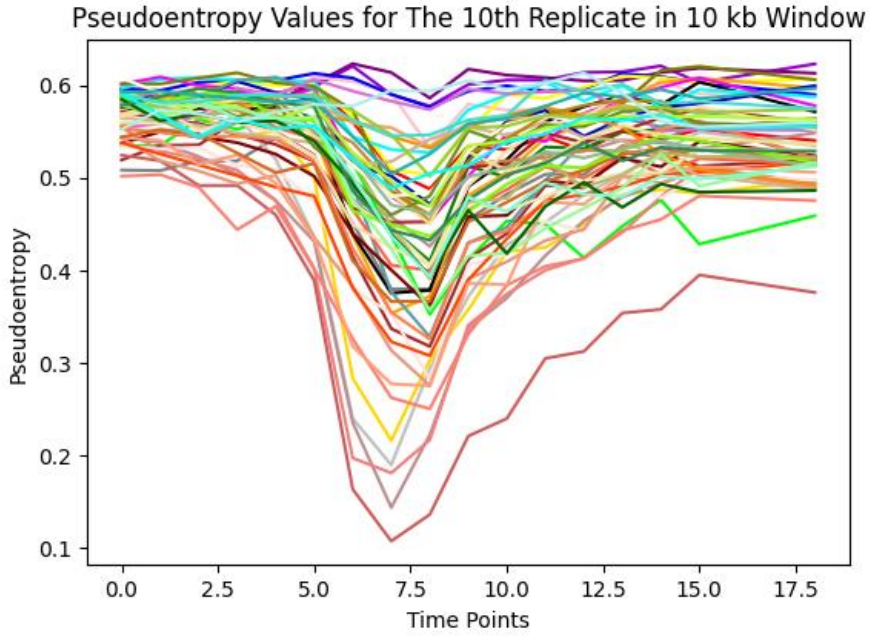
Şekil Ek 5.7 Kromozom 5'e ait 7. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



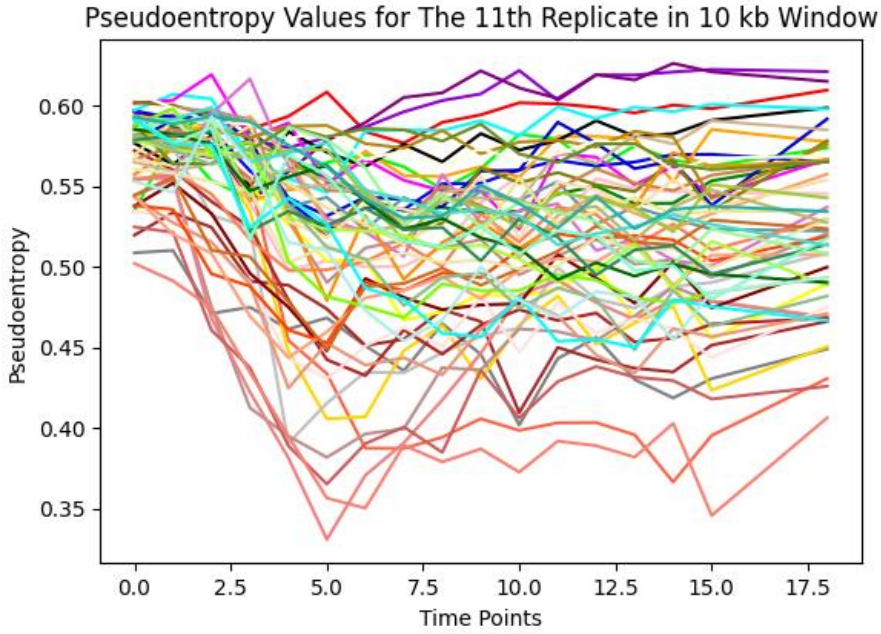
Şekil Ek 5.8 Kromozom 5'e ait 8. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



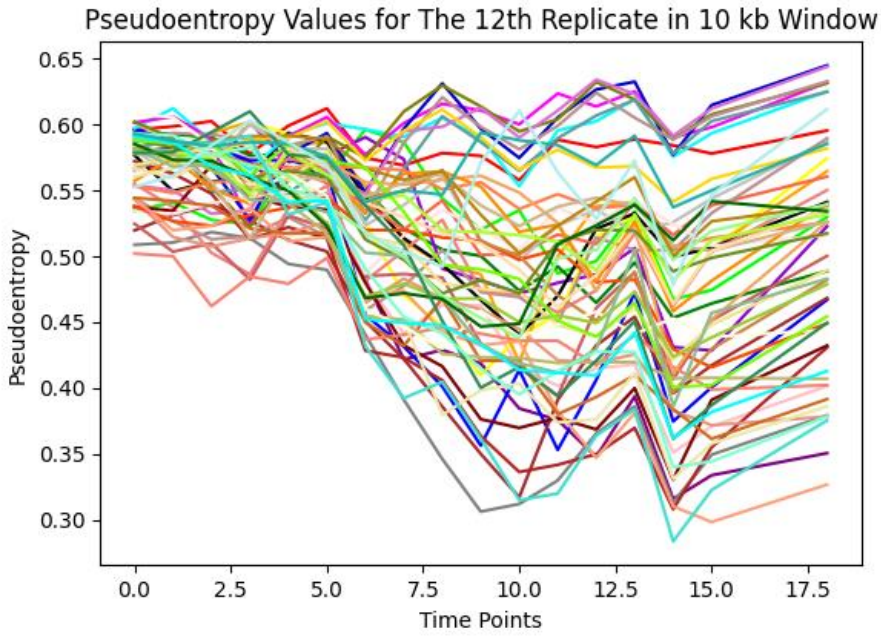
Şekil Ek 5.9 Kromozom 5'e ait 9. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



Şekil Ek 5.10 Kromozom 5'e ait 10. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği

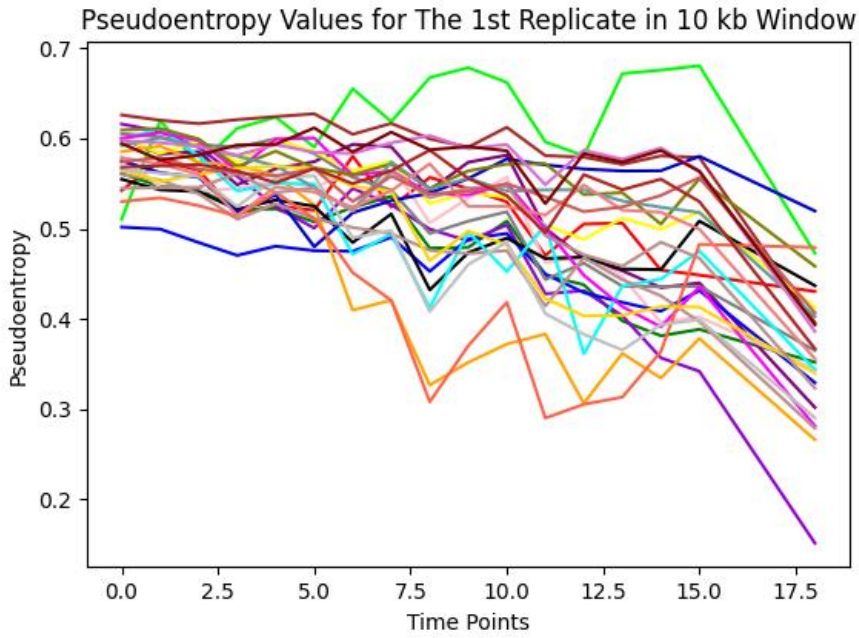


Şekil Ek 5.11 Kromozom 5'e ait 11. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği

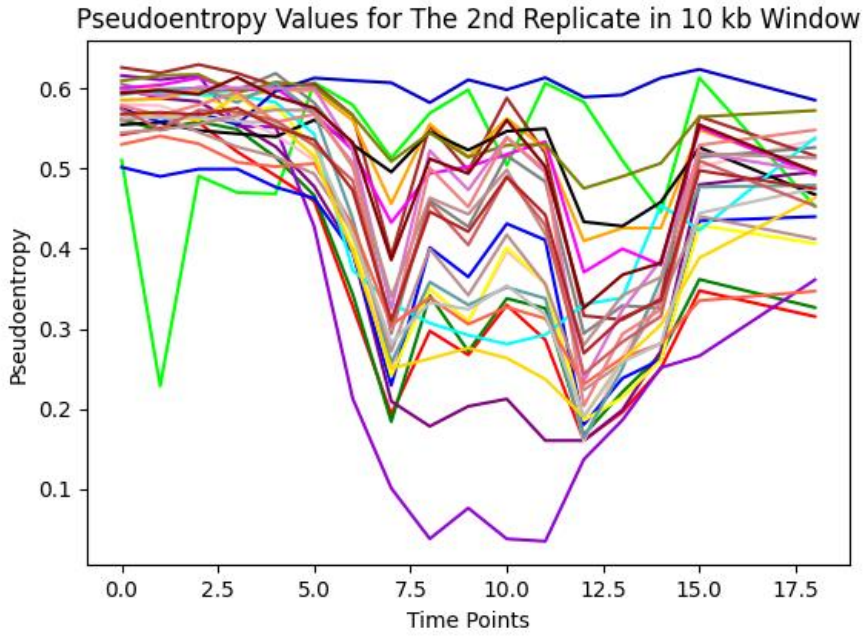


Şekil Ek 5.12 Kromozom 5'e ait 12. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği

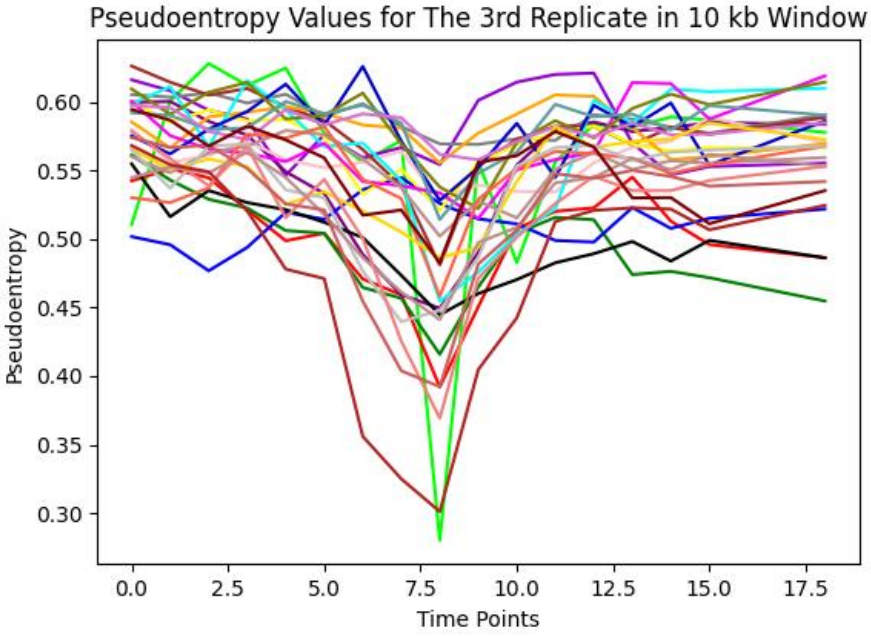
EK 6 Kromozom 6 için Psödoentropi Değişimi



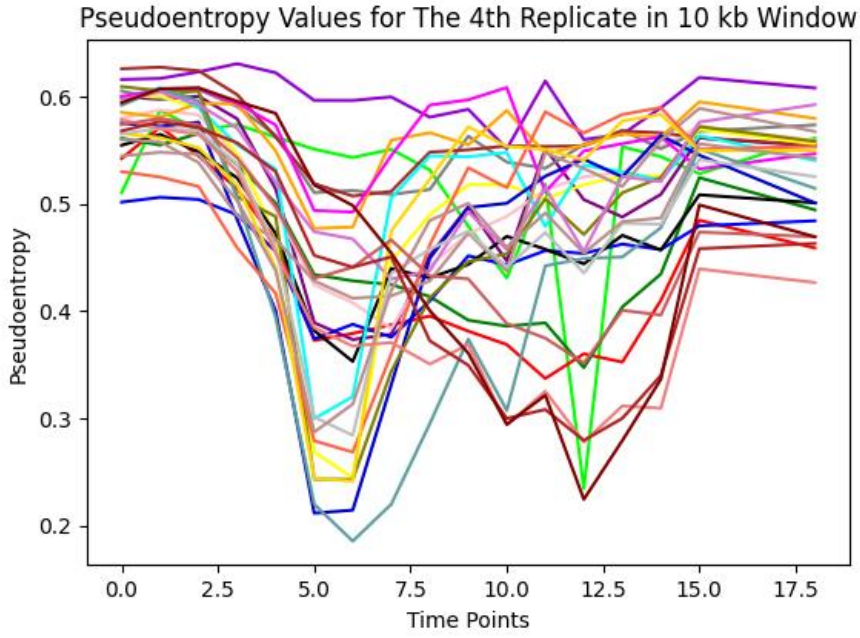
Şekil Ek 6.1 Kromozom 6'ya ait 1. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



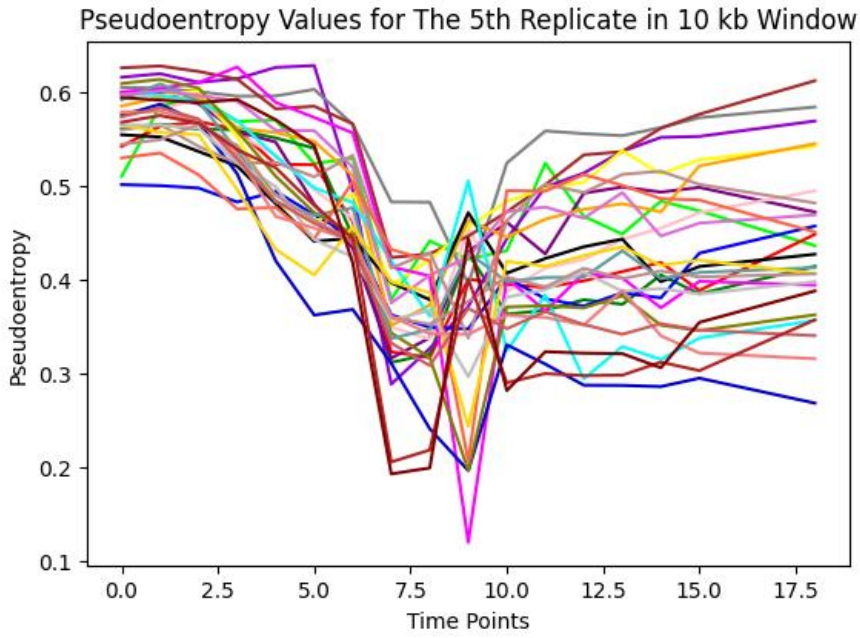
Şekil Ek 6.2 Kromozom 6'ya ait 2. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



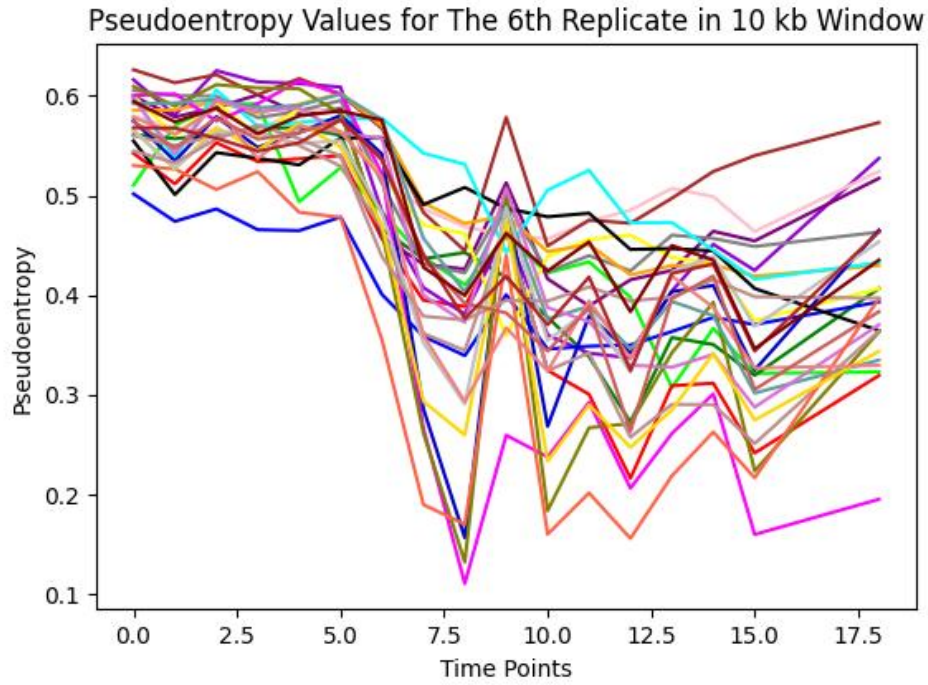
Şekil Ek 6.3 Kromozom 6'ya ait 3. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



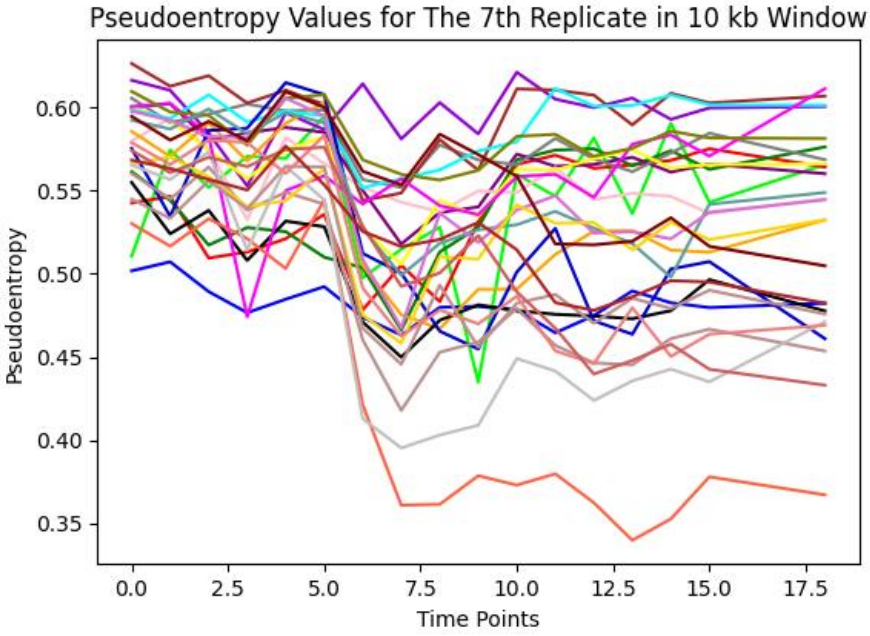
Şekil Ek 6.4 Kromozom 6'ya ait 4. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



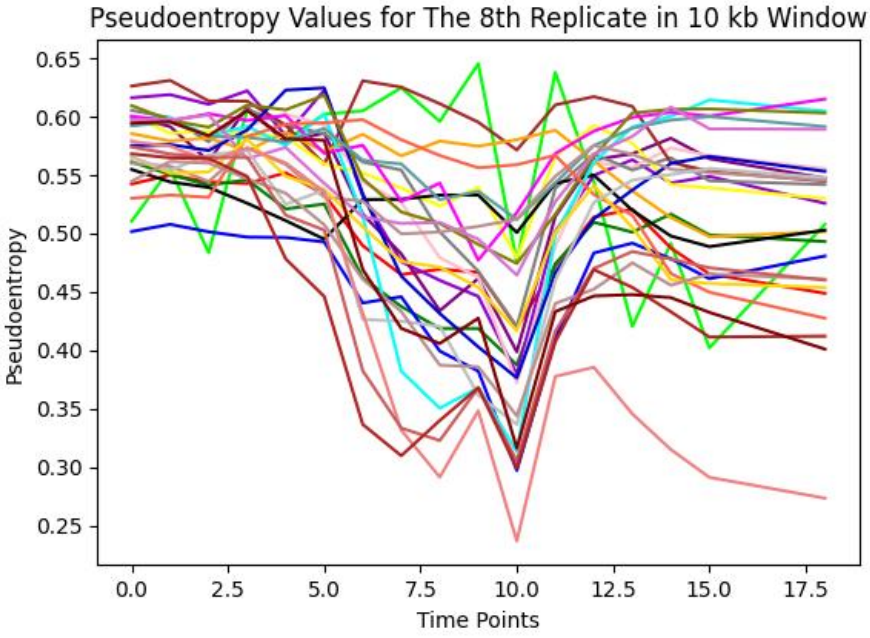
Şekil Ek 6.5 Kromozom 6'ya ait 5. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



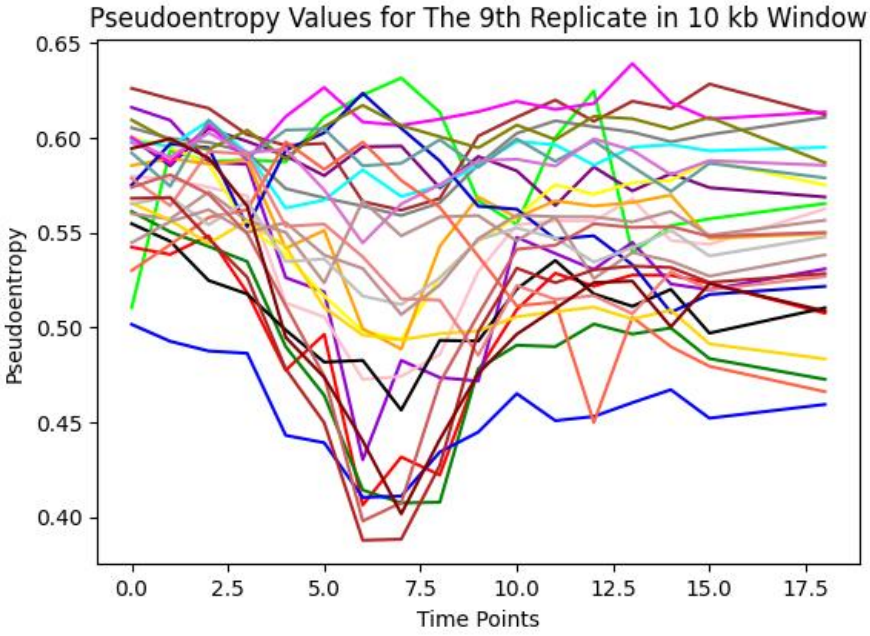
Şekil Ek 6.6 Kromozom 6'ya ait 6. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



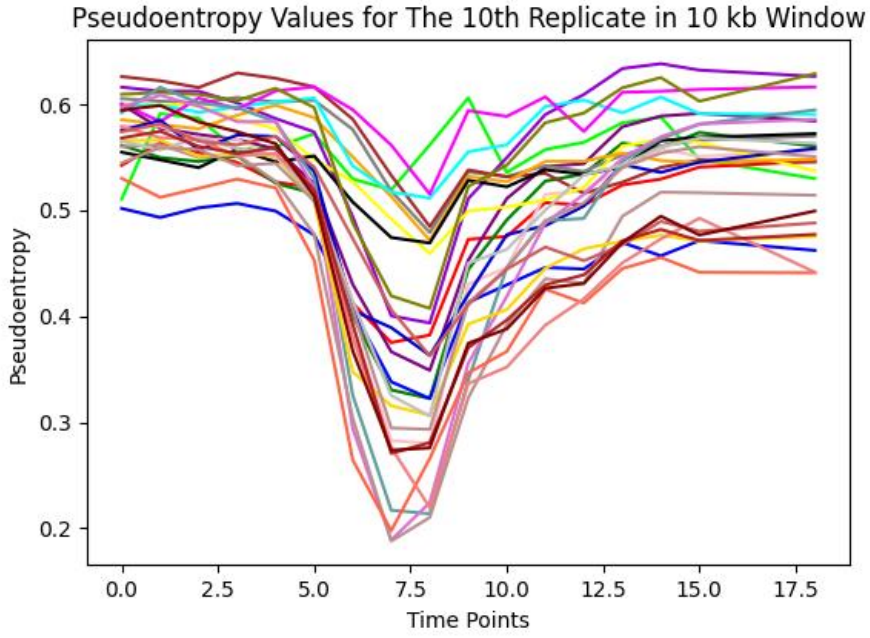
Şekil Ek 6.7 Kromozom 6'ya ait 7. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



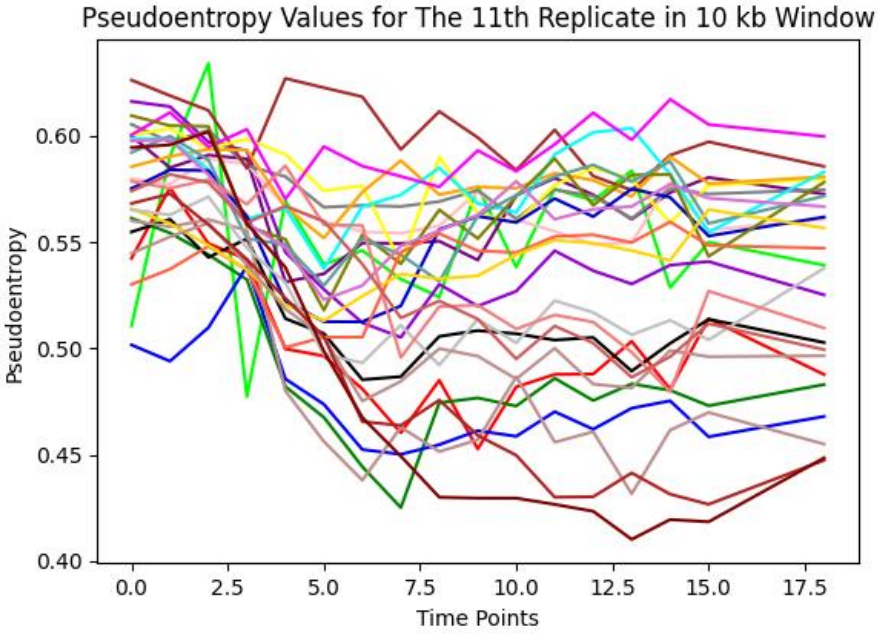
Şekil Ek 6.8 Kromozom 6'ya ait 8. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



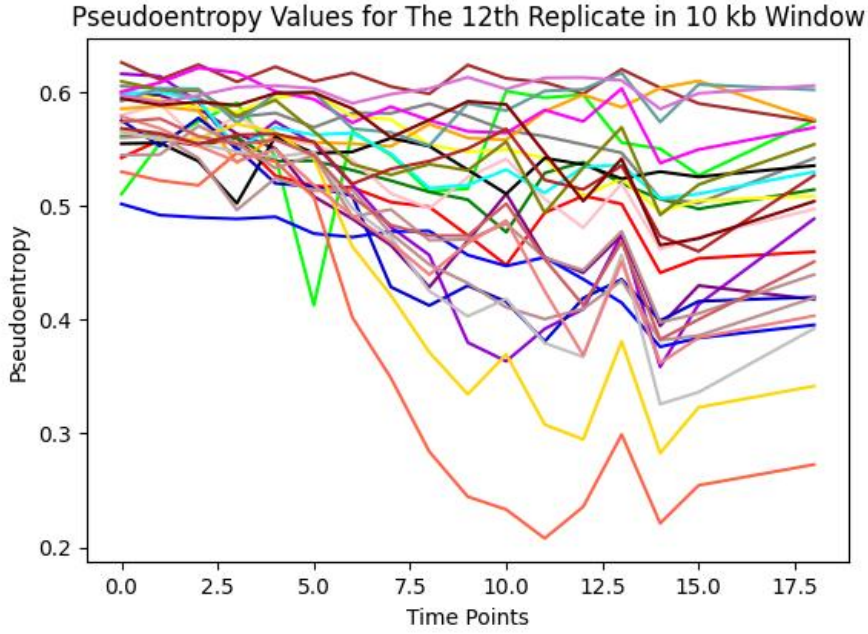
Şekil Ek 6.9 Kromozom 6'ya ait 9. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



Şekil Ek 6.10 Kromozom 6'ya ait 10. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği

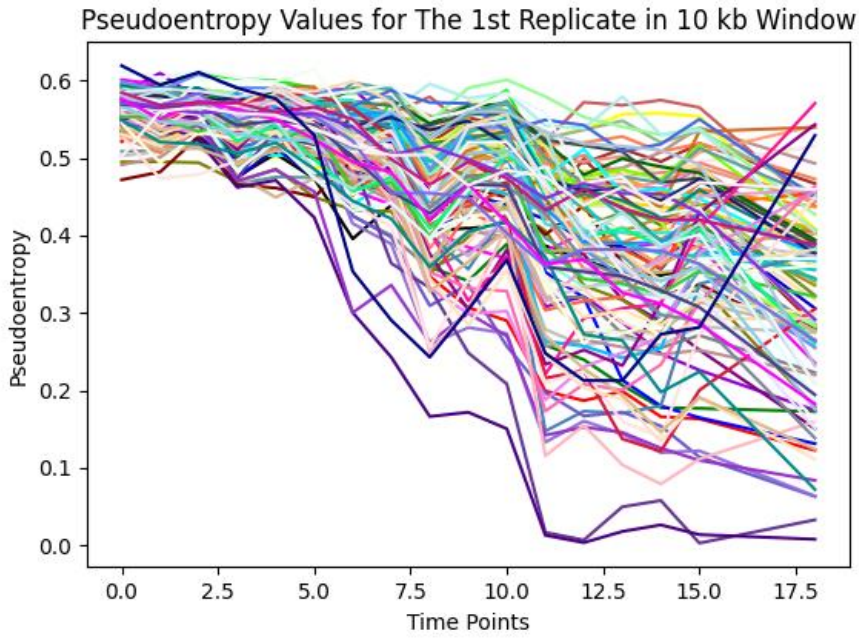


Şekil Ek 6.11 Kromozom 6'ya ait 11. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği

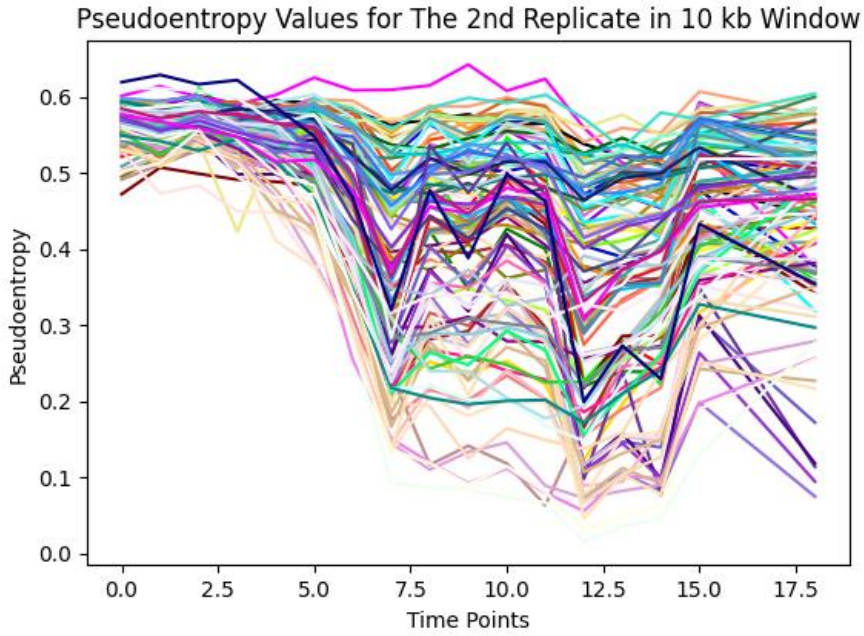


Şekil Ek 6.12 Kromozom 6'ya ait 12. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği

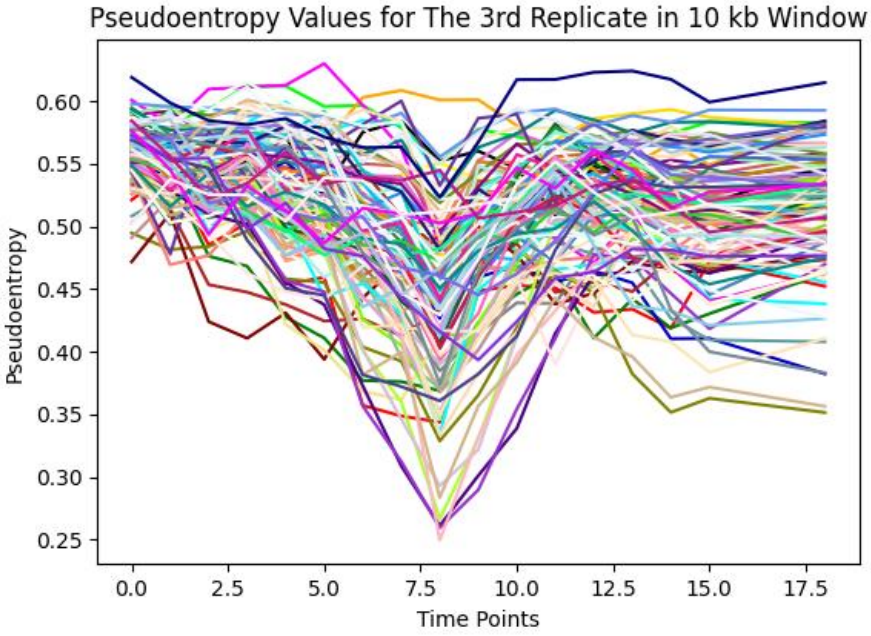
EK 7 Kromozom 7 için Psödoentropi Değişimi



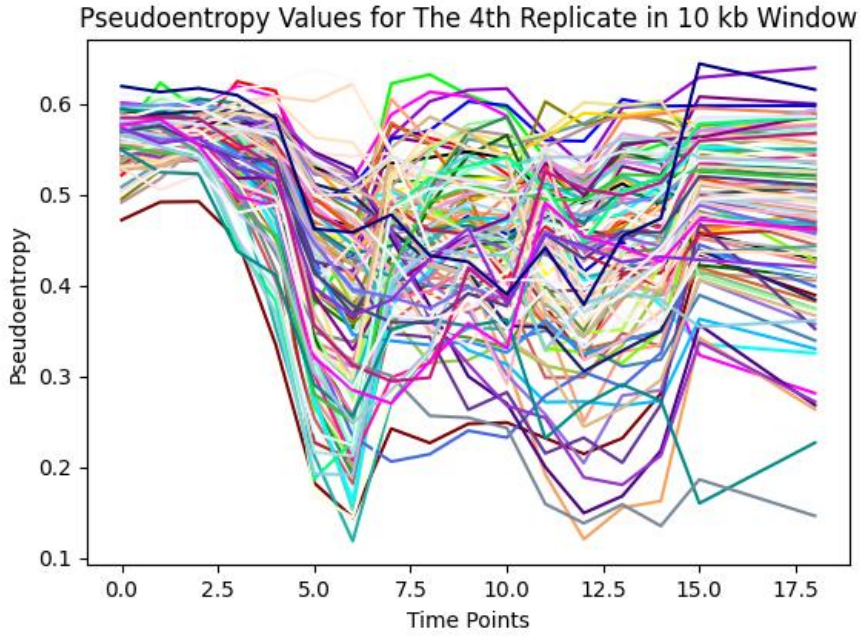
Şekil Ek 7.1 Kromozom 7'ye ait 1. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



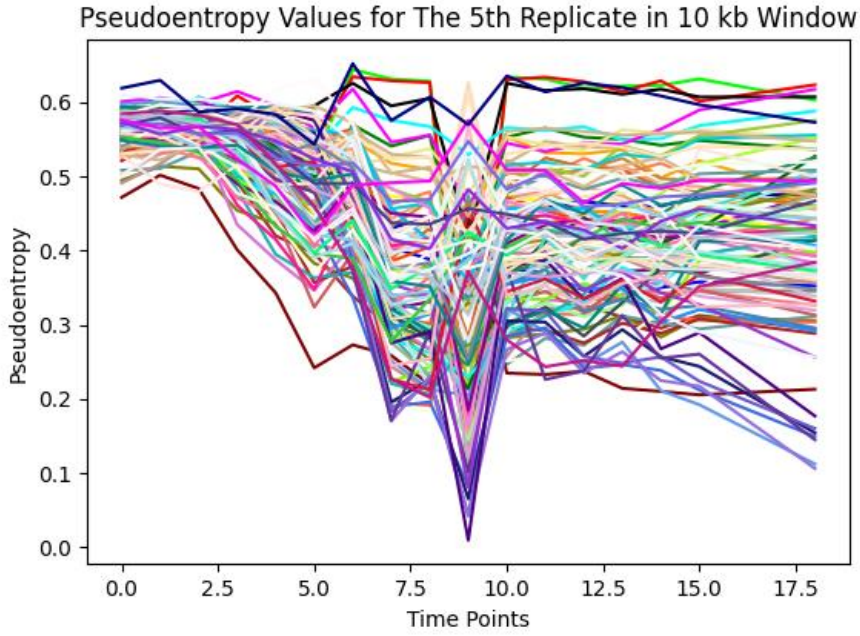
Şekil Ek 7.2 Kromozom 7'ye ait 2. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



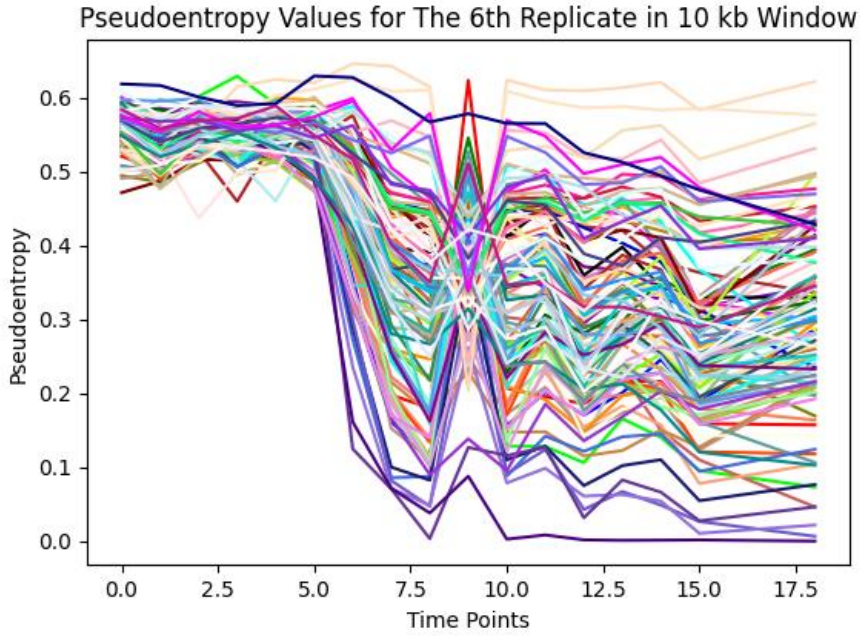
Şekil Ek 7.3 Kromozom 7'ye ait 3. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



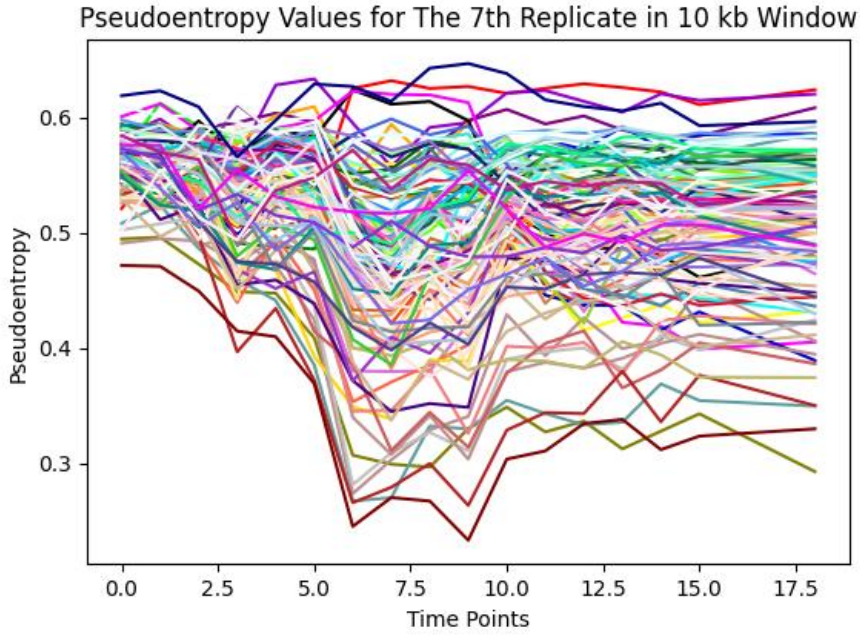
Şekil Ek 7.4 Kromozom 7'ye ait 4. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



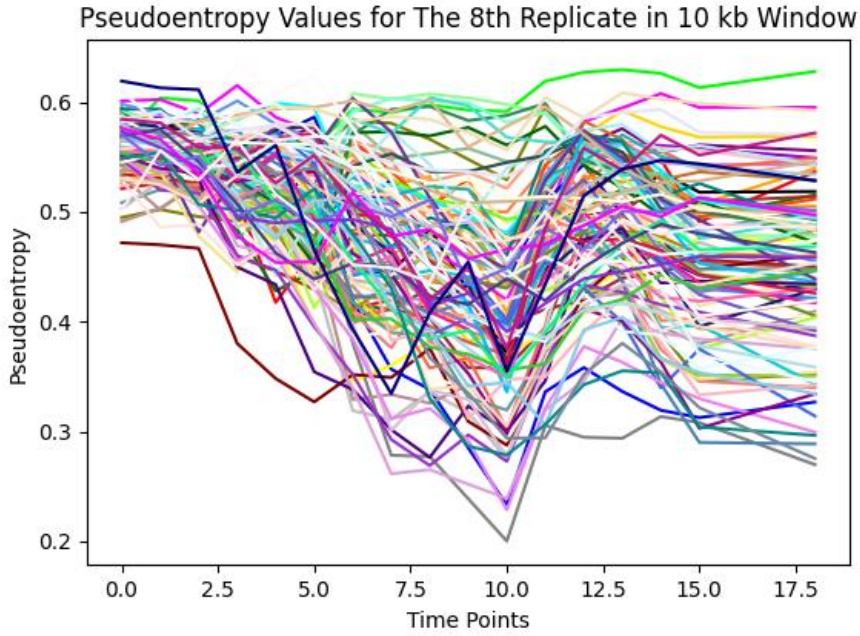
Şekil Ek 7.5 Kromozom 7'ye ait 5. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



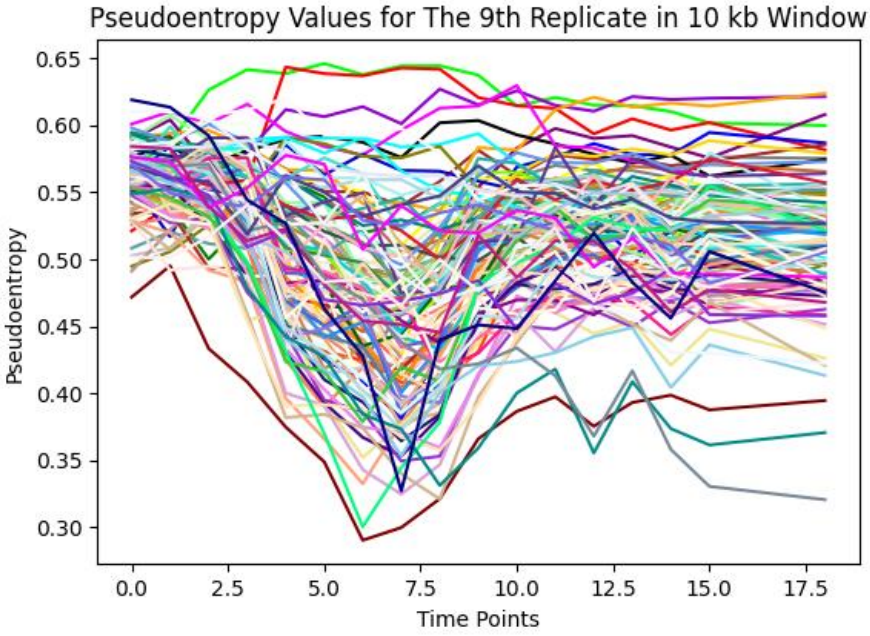
Şekil Ek 7.6 Kromozom 7'ye ait 6. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



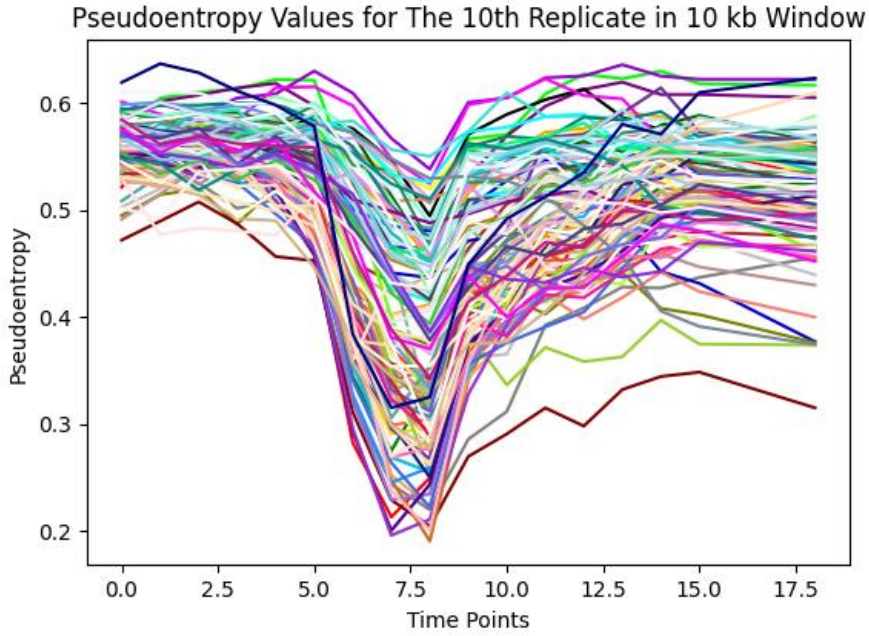
Şekil Ek 7.7 Kromozom 7'ye ait 7. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



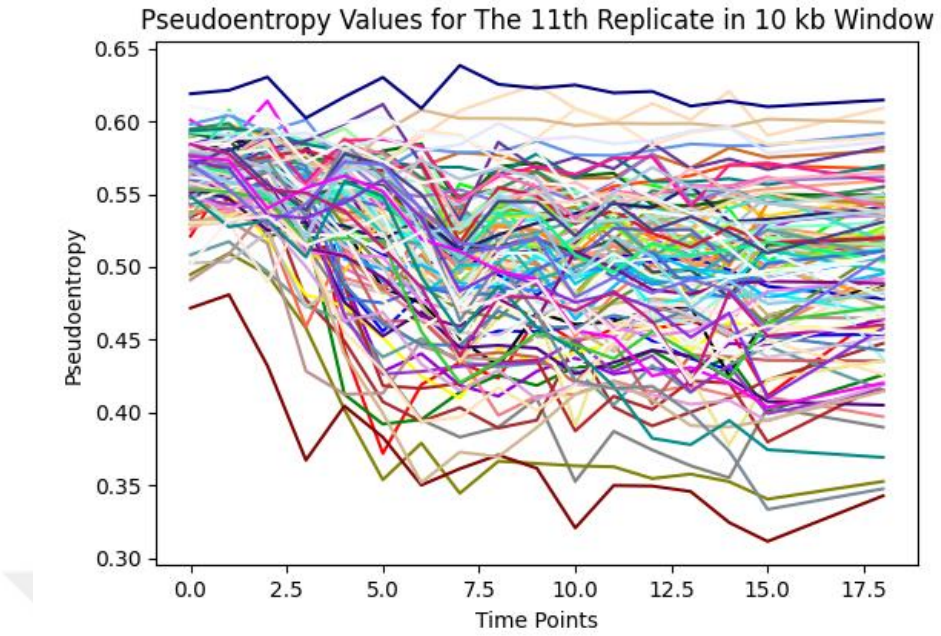
Şekil Ek 7.8 Kromozom 7'ye ait 8. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



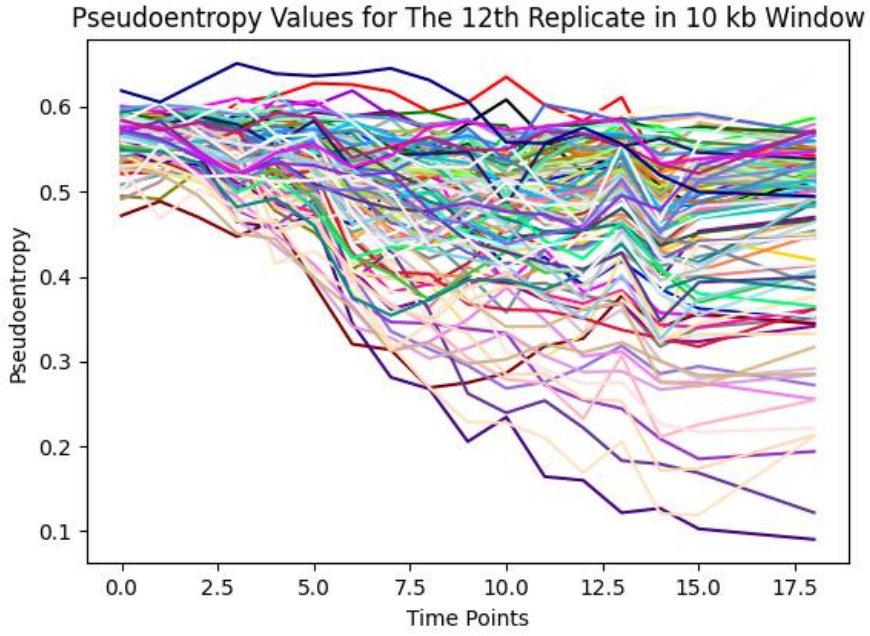
Şekil Ek 7.9 Kromozom 7'ye ait 9. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



Şekil Ek 7.10 Kromozom 7'ye ait 10. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği

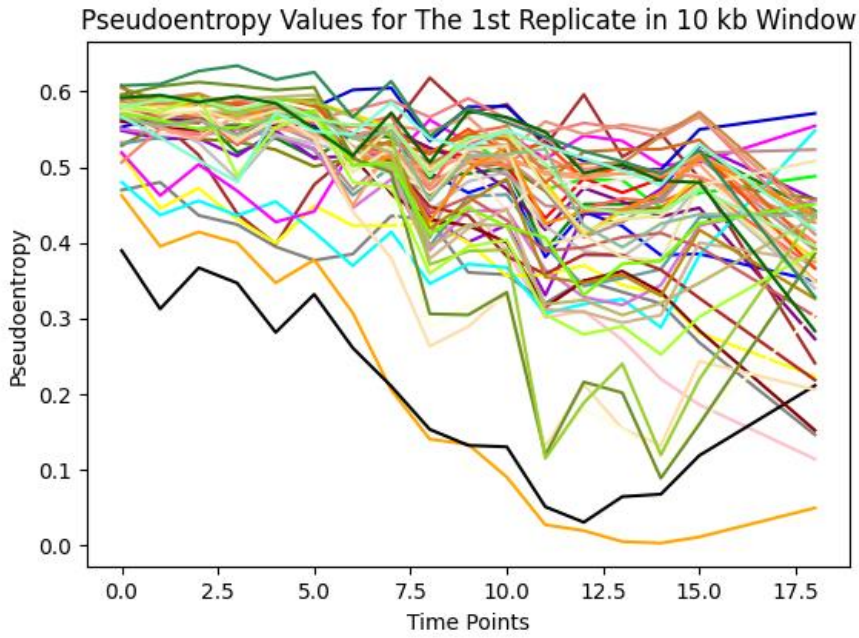


Şekil Ek 7.11 Kromozom 7'ye ait 11. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği

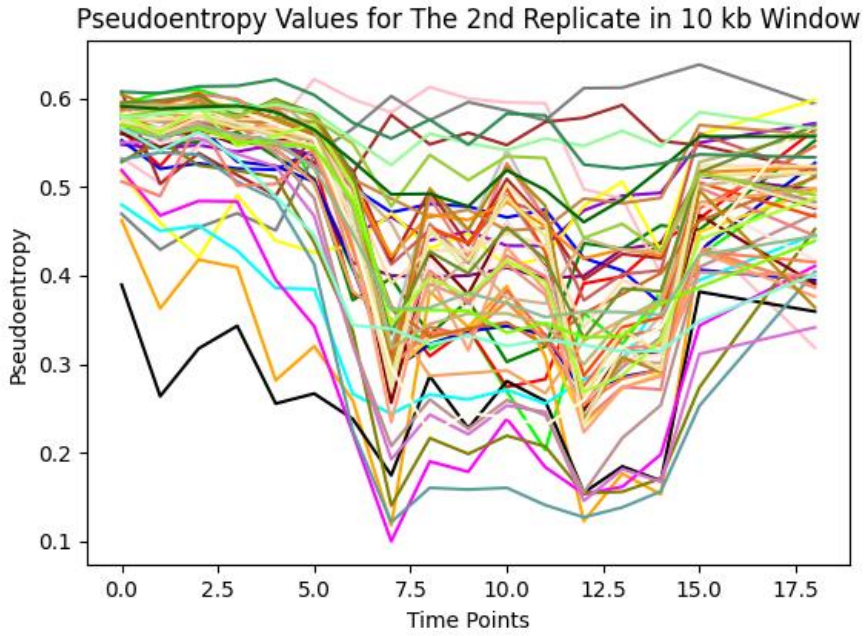


Şekil Ek 7.12 Kromozom 7'ye ait 12. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği

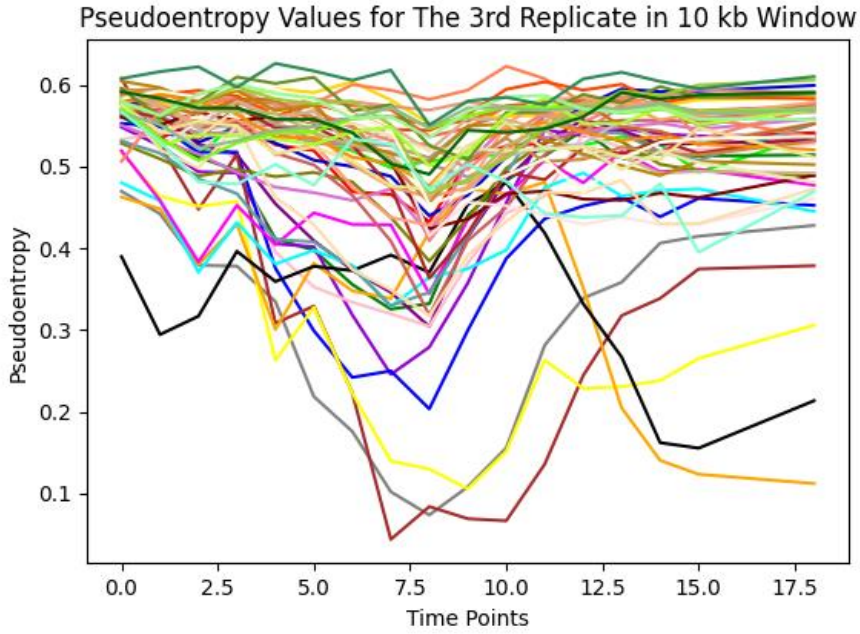
EK 8 Kromozom 8 için Psödoentropi Değişimi



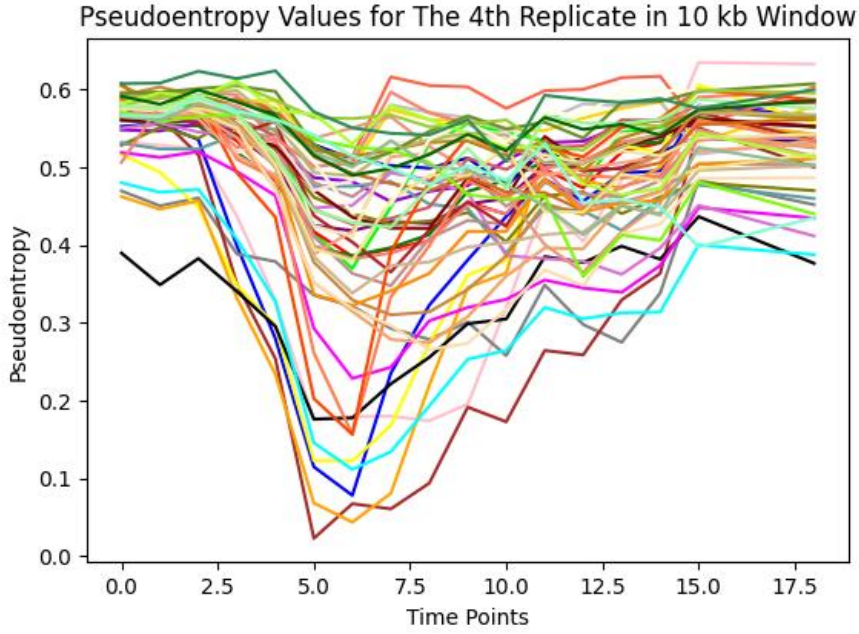
Şekil Ek 8.1 Kromozom 8'e ait 1. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



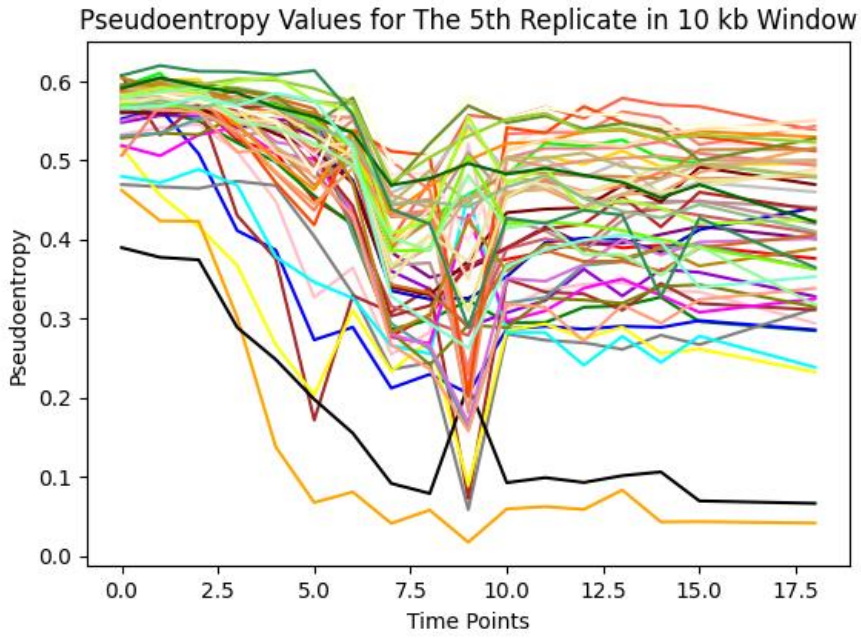
Şekil Ek 8.2 Kromozom 8'e ait 2. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



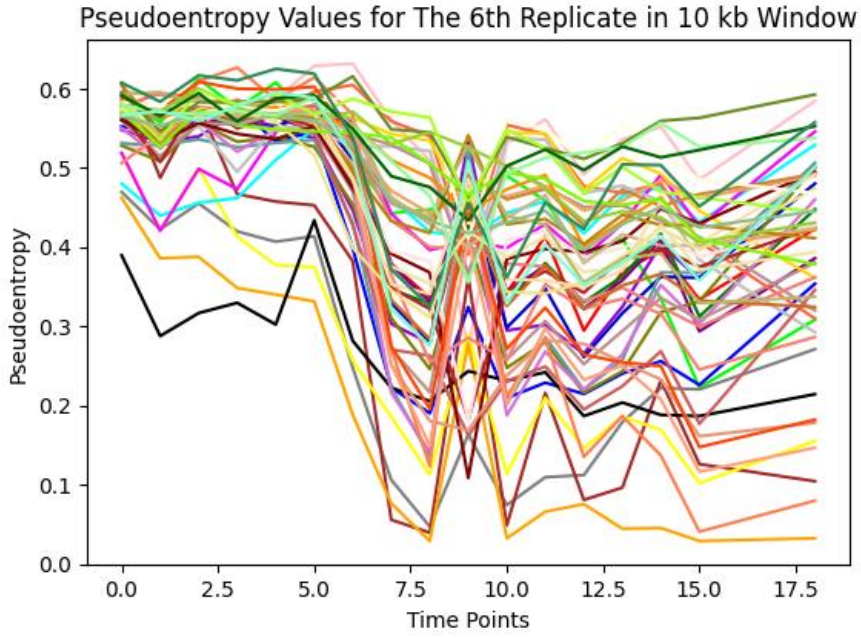
Şekil Ek 8.3 Kromozom 8'e ait 3. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



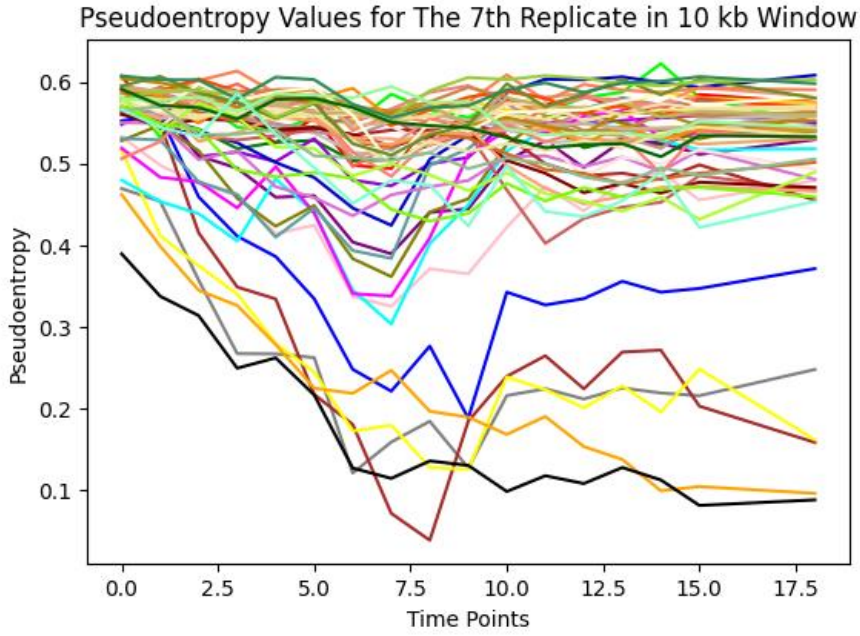
Şekil Ek 8.4 Kromozom 8'e ait 4. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



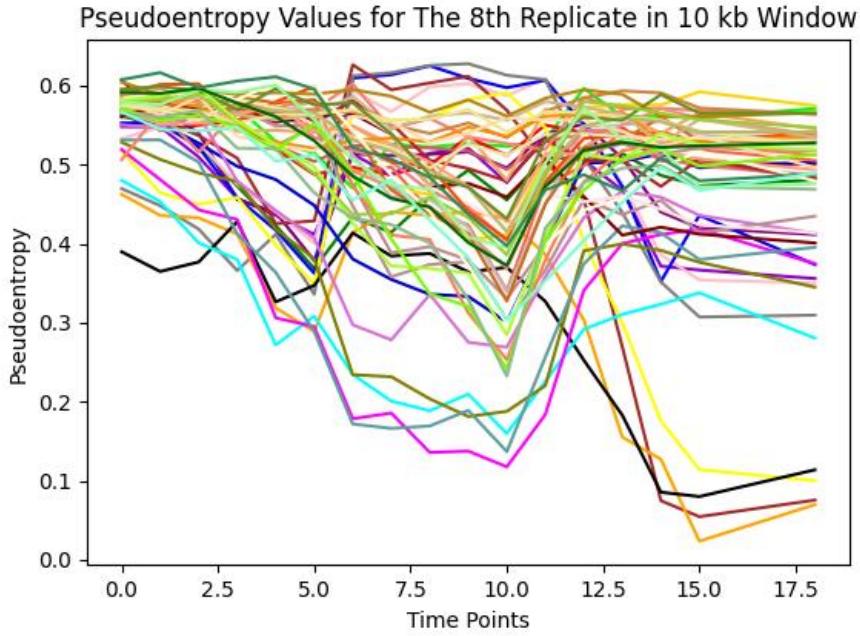
Şekil Ek 8.5 Kromozom 8'e ait 5. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



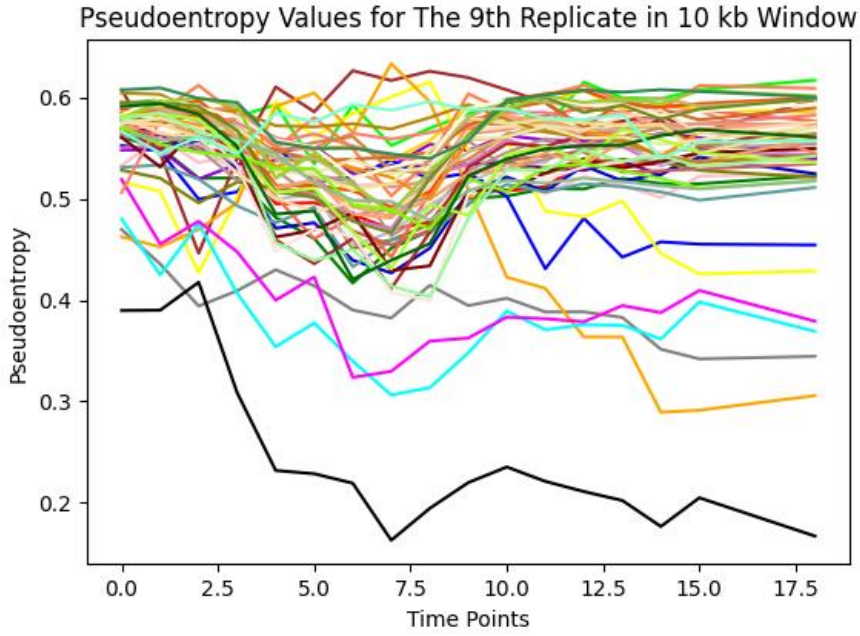
Şekil Ek 8.6 Kromozom 8'e ait 6. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



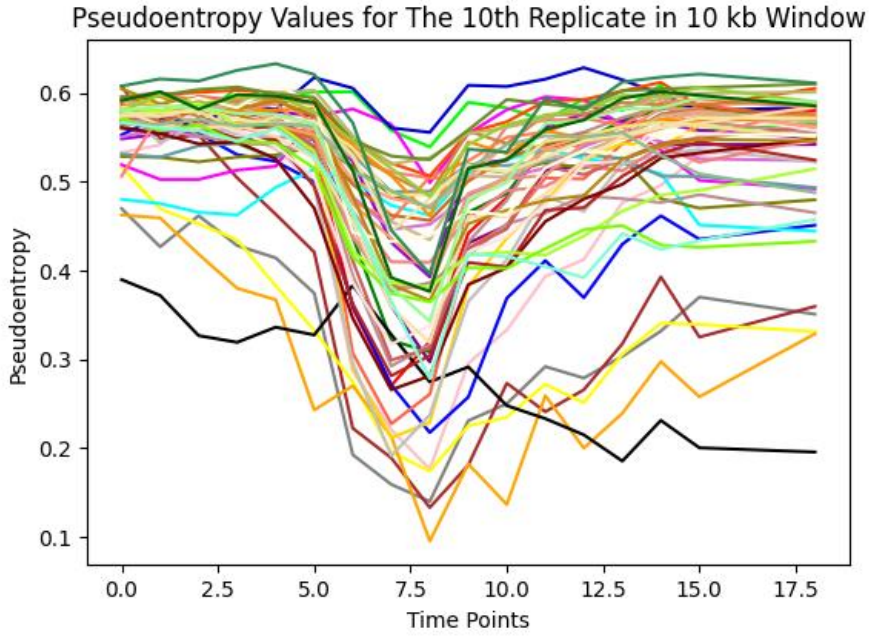
Şekil Ek 8.7 Kromozom 8'e ait 7. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



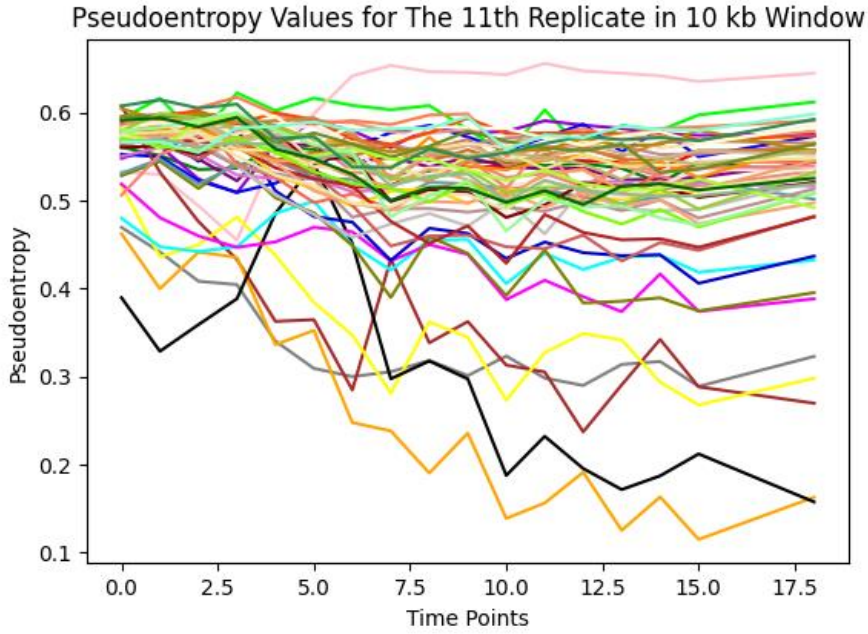
Şekil Ek 8.8 Kromozom 8'e ait 8. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



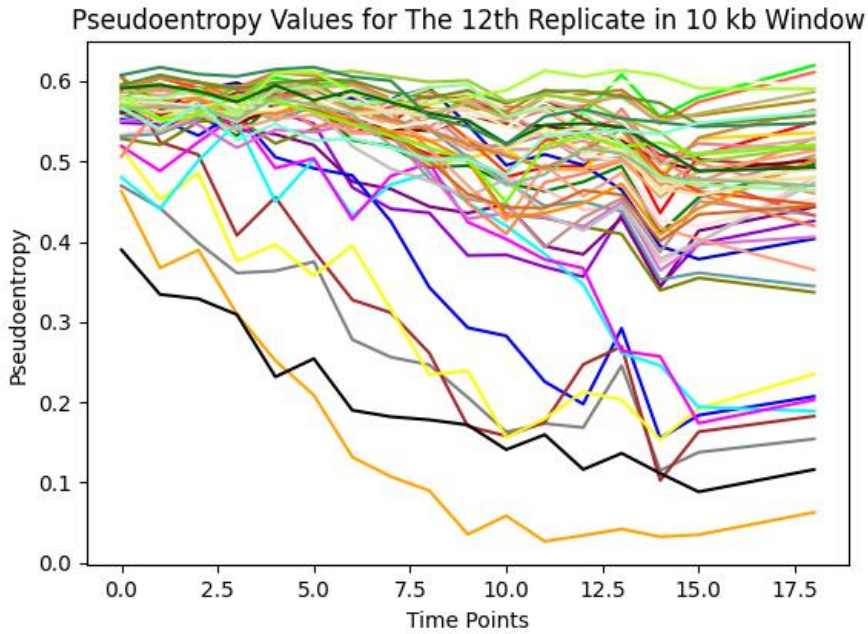
Şekil Ek 8.9 Kromozom 8'e ait 9. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



Şekil Ek 8.10 Kromozom 8'e ait 10. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği

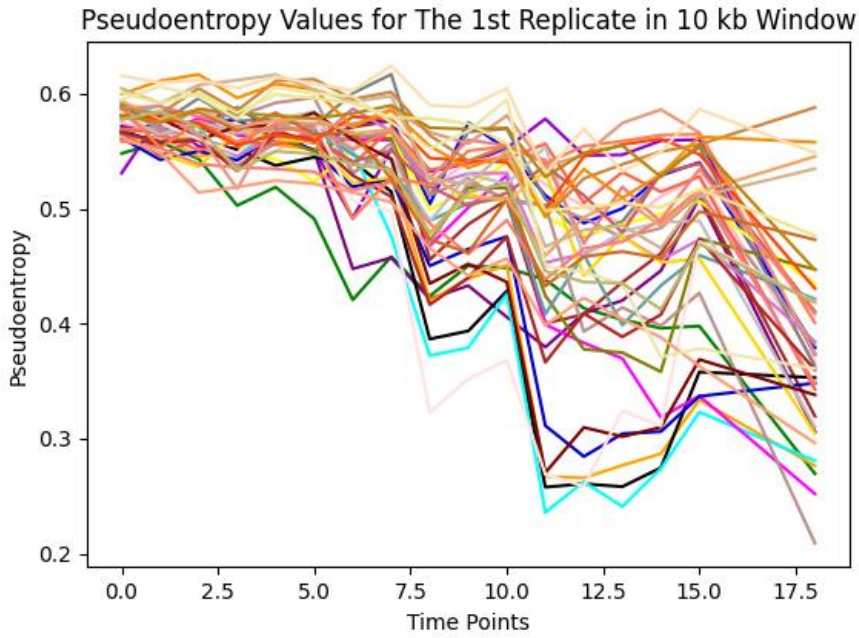


Şekil Ek 8.11 Kromozom 8'e ait 11. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği

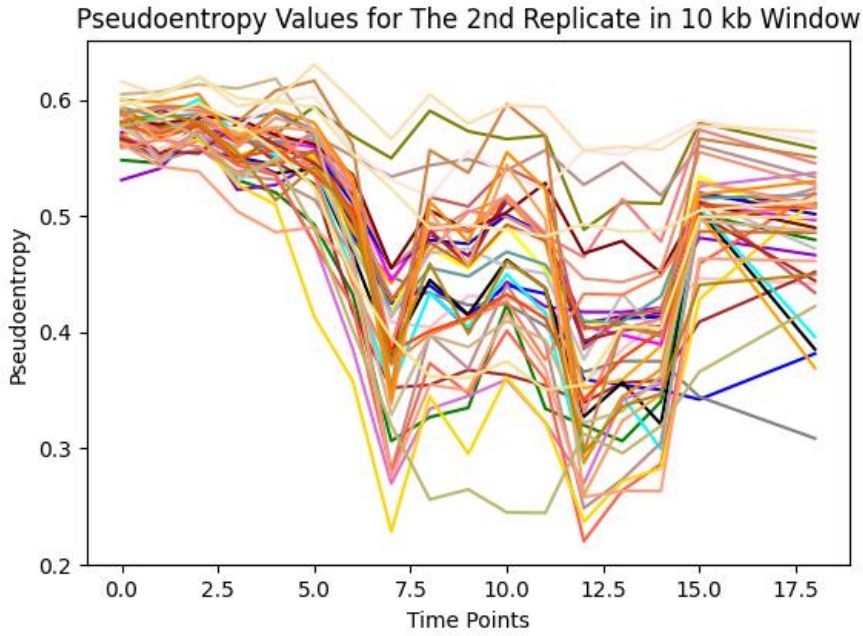


Şekil Ek 8.12 Kromozom 8'e ait 12. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği

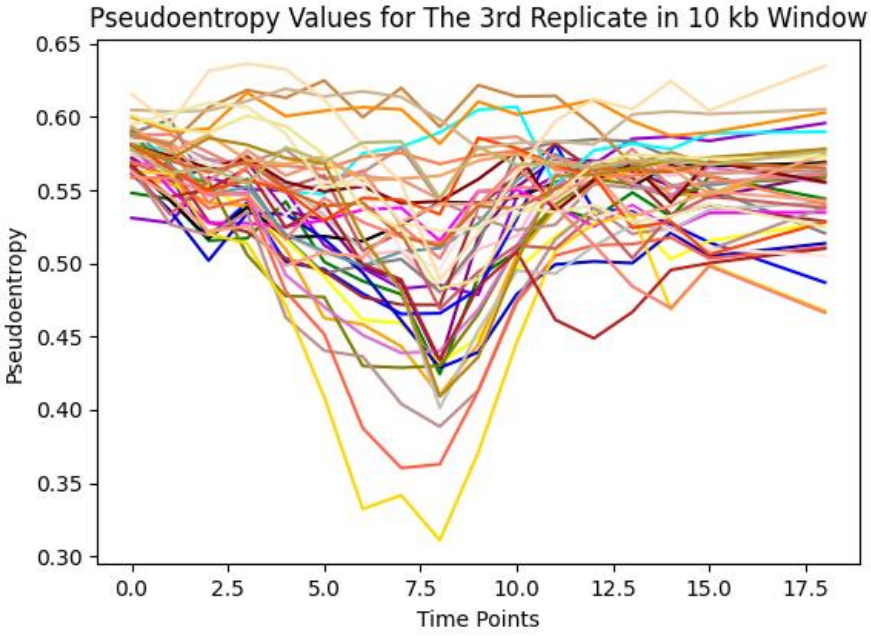
EK 9 Kromozom 9 için Psödoentropi Değişimi



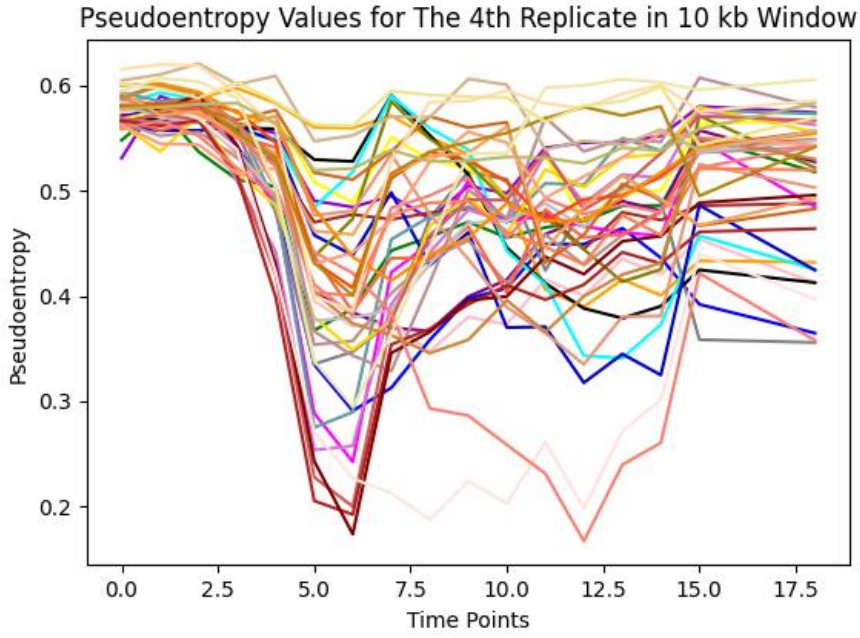
Şekil Ek 9.1 Kromozom 9'a ait 1. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



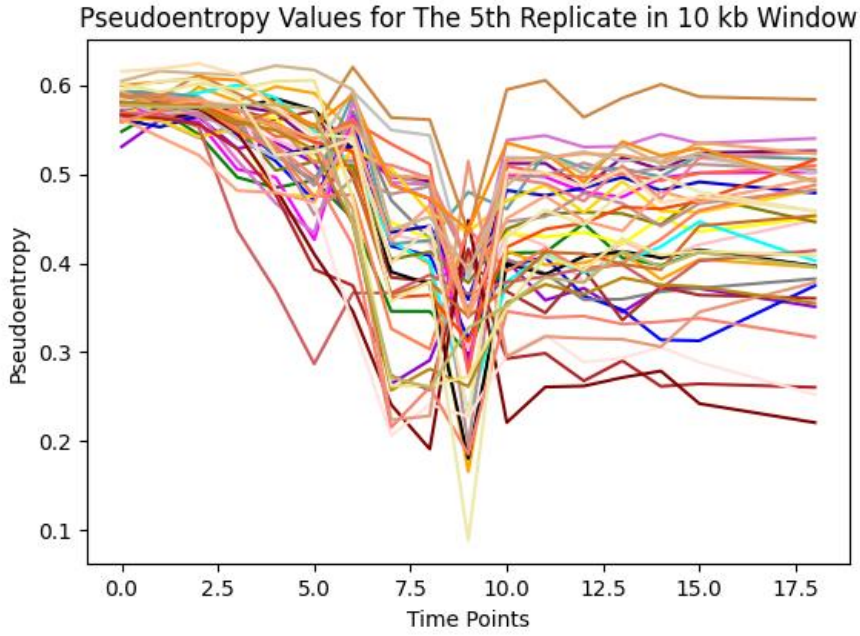
Şekil Ek 9.2 Kromozom 9'a ait 2. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



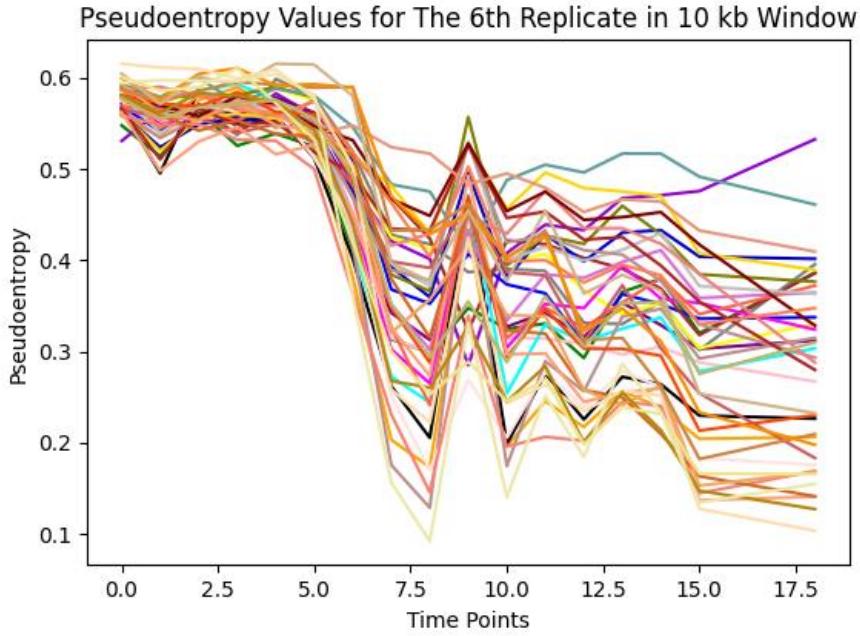
Şekil Ek 9.3 Kromozom 9'a ait 3. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



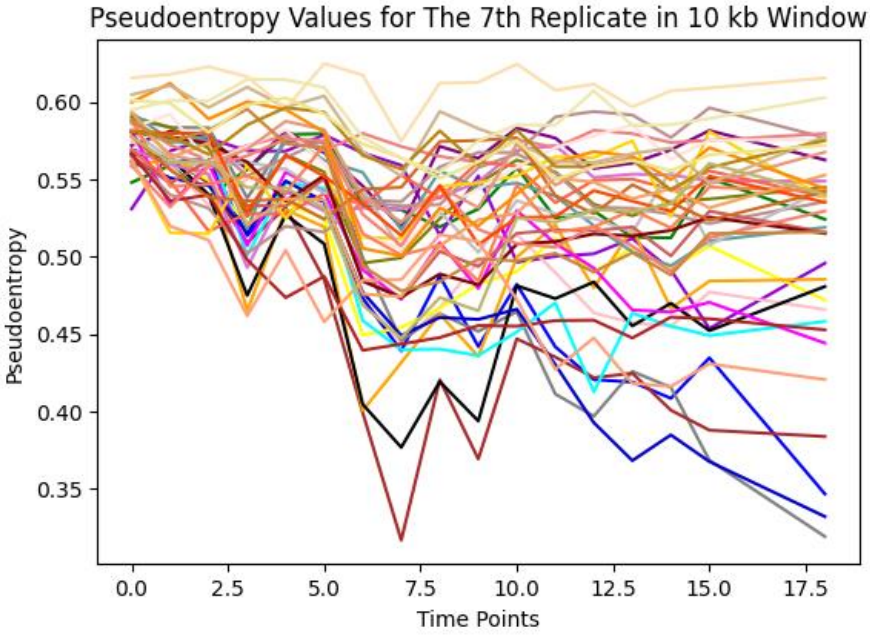
Şekil Ek 9.4 Kromozom 9'a ait 4. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



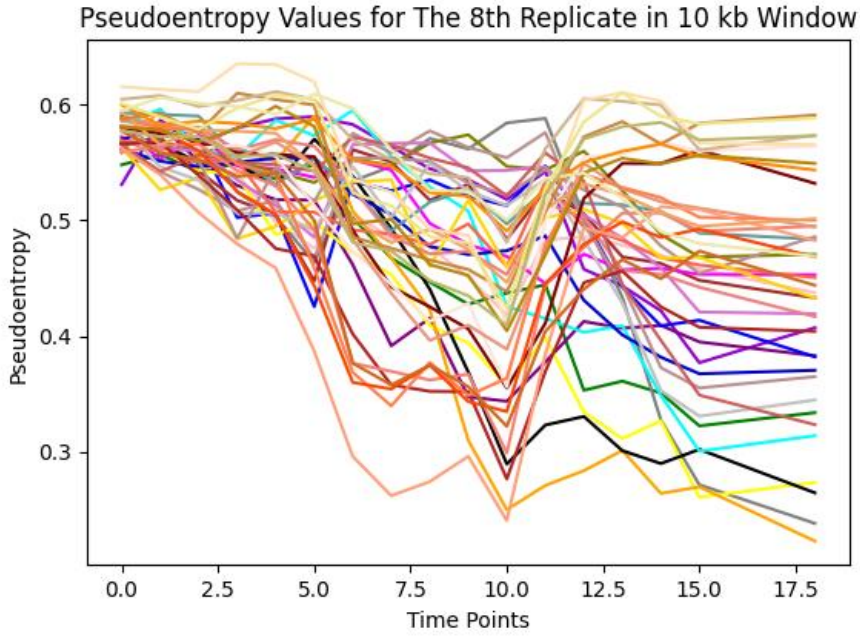
Şekil Ek 9.5 Kromozom 9'a ait 5. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



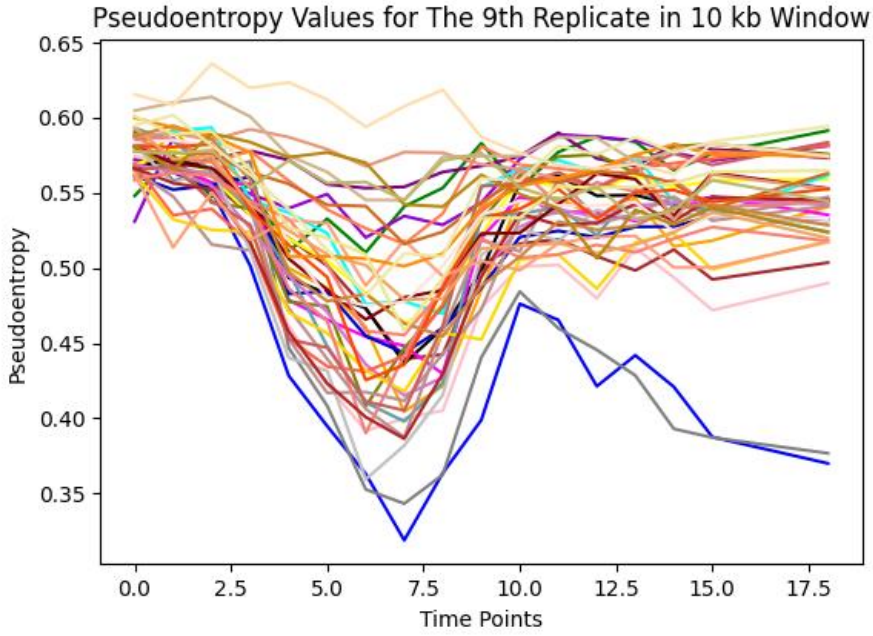
Şekil Ek 9.6 Kromozom 9'a ait 6. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



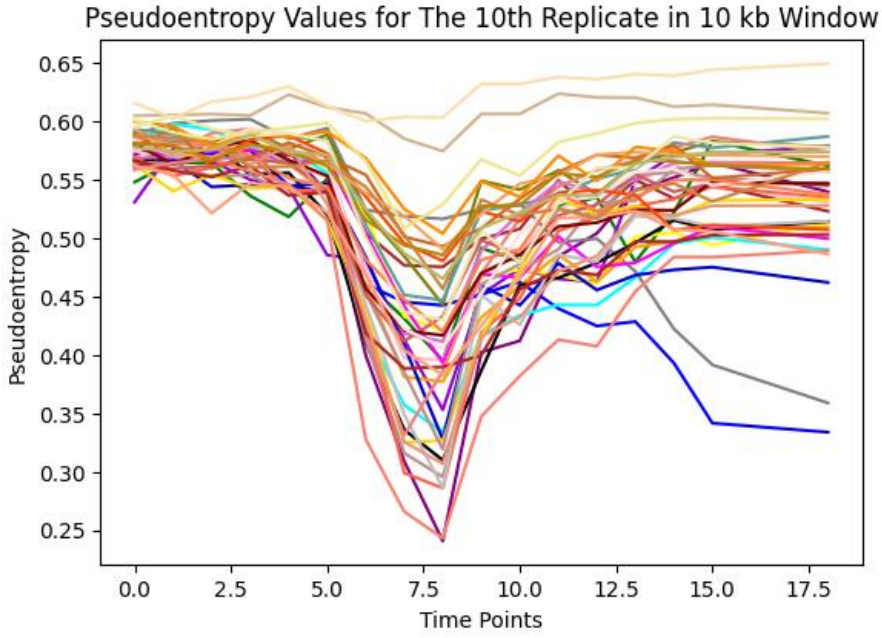
Şekil Ek 9.7 Kromozom 9'a ait 7. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



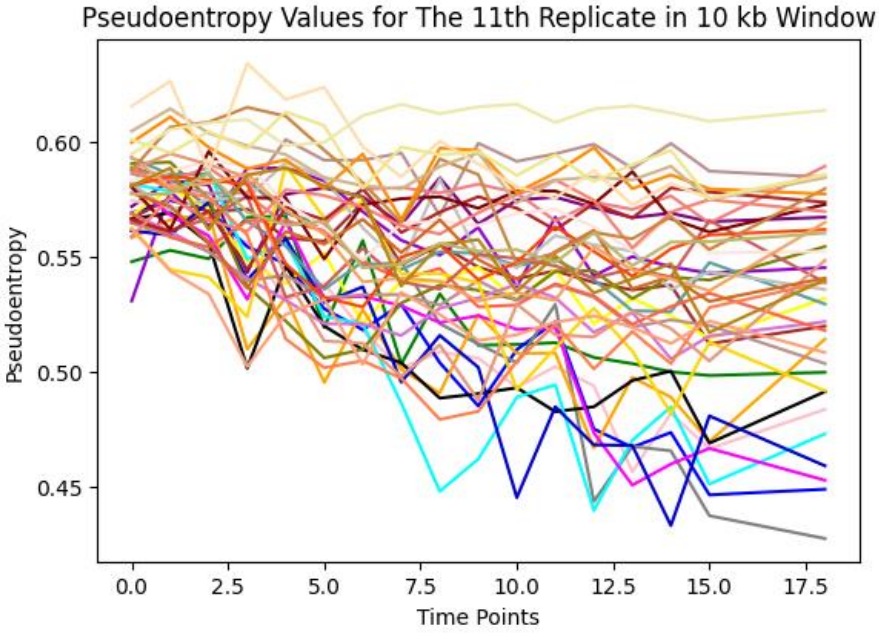
Şekil Ek 9.8 Kromozom 9'a ait 8. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



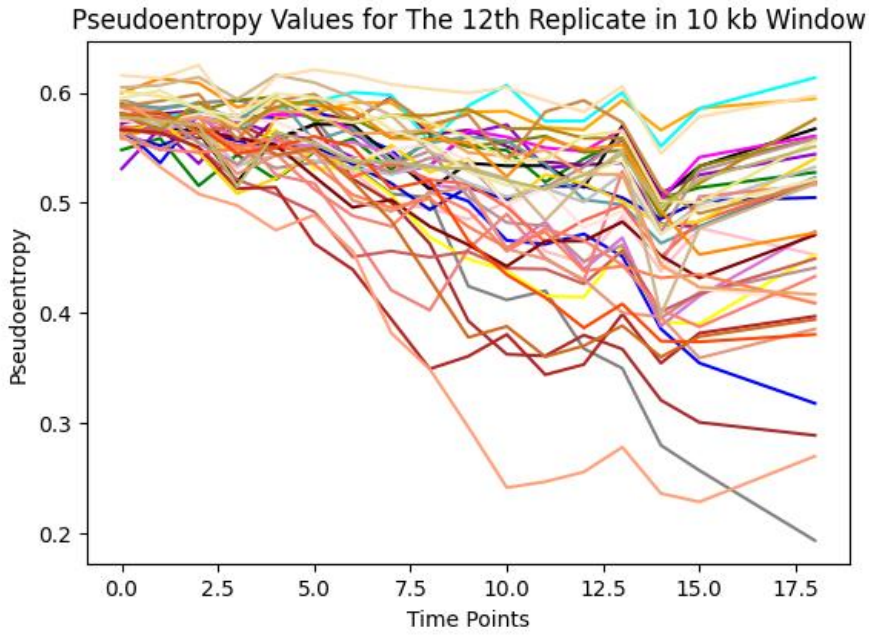
Şekil Ek 9.9 Kromozom 9'a ait 9. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



Şekil Ek 9.10 Kromozom 9'a ait 10. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği

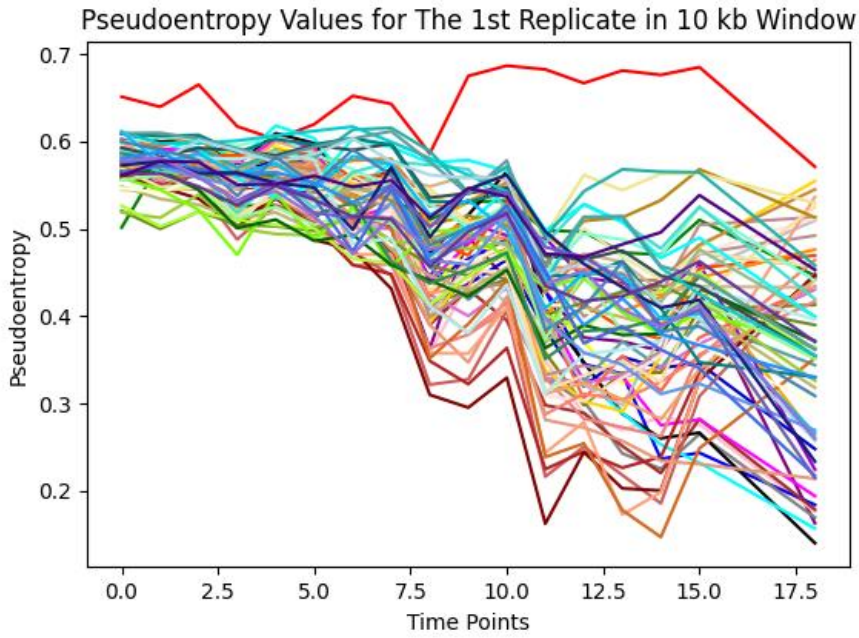


Şekil Ek 9.11 Kromozom 9'a ait 11. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği

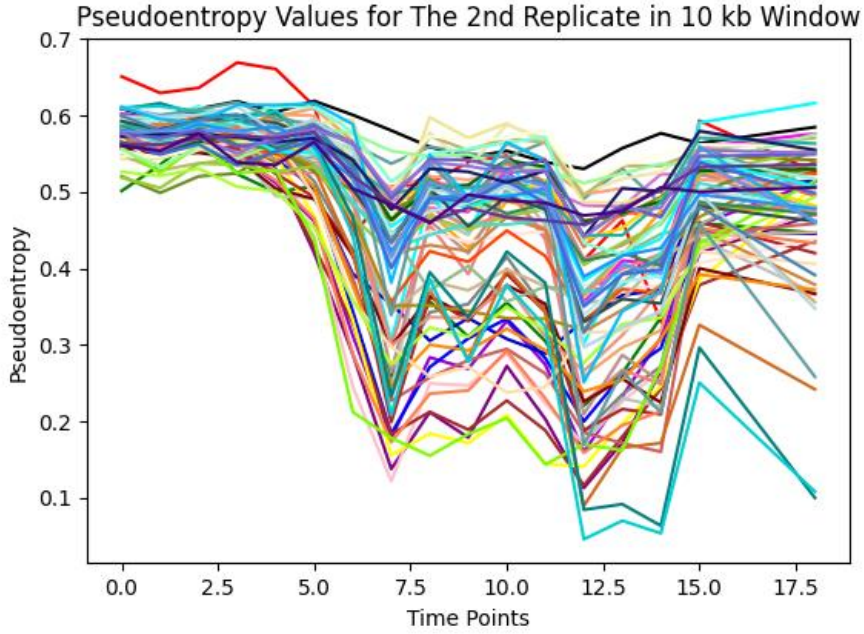


Şekil Ek 9.12 Kromozom 9'a ait 12. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği

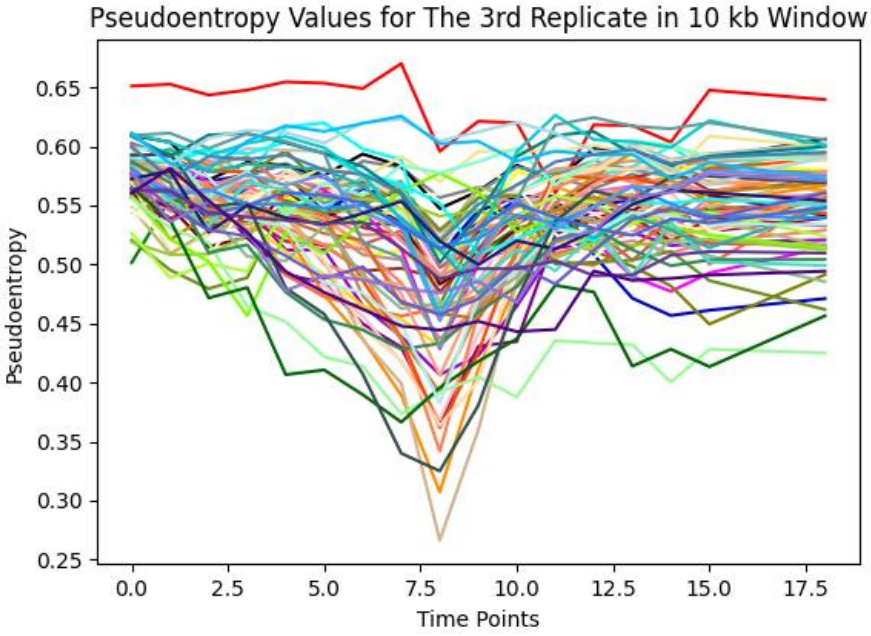
EK 10 Kromozom 10 için Psödoentropi Değişimi



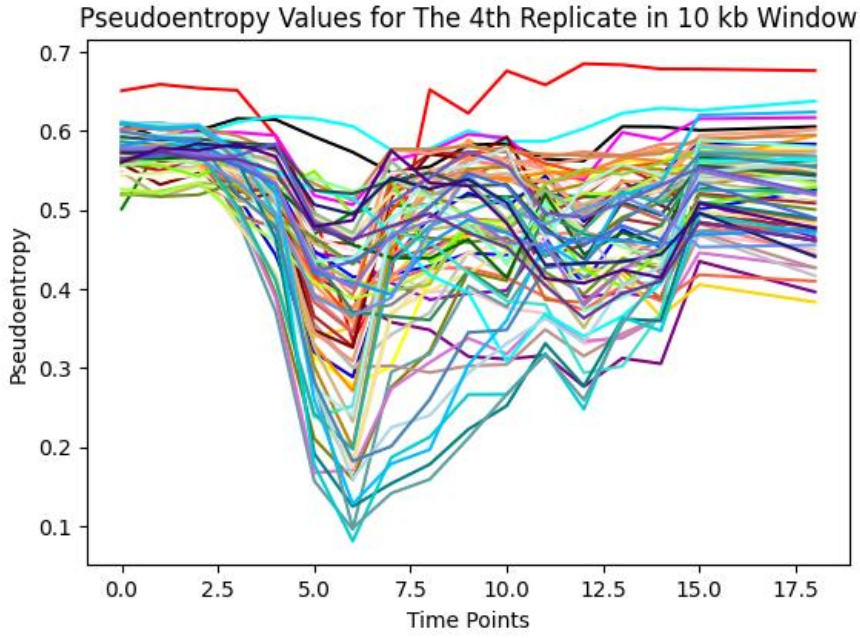
Şekil Ek 10.1 Kromozom 10'a ait 1. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



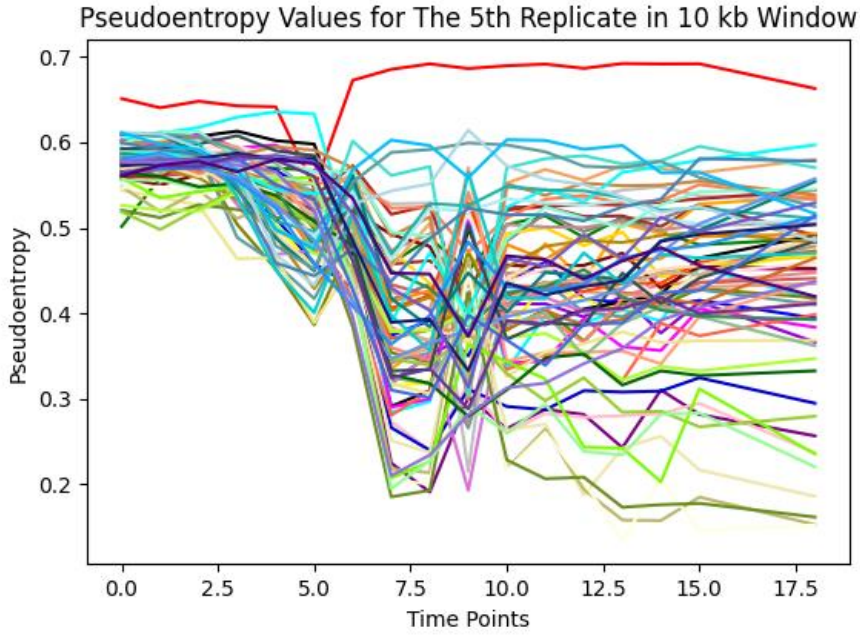
Şekil Ek 10.2 Kromozom 10'a ait 2. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



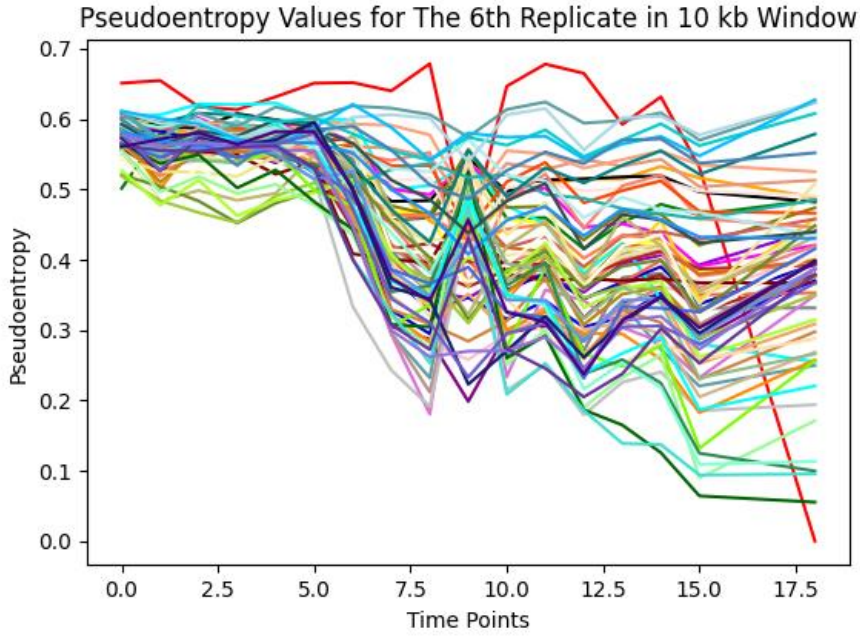
Şekil Ek 10.3 Kromozom 10'a ait 3. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



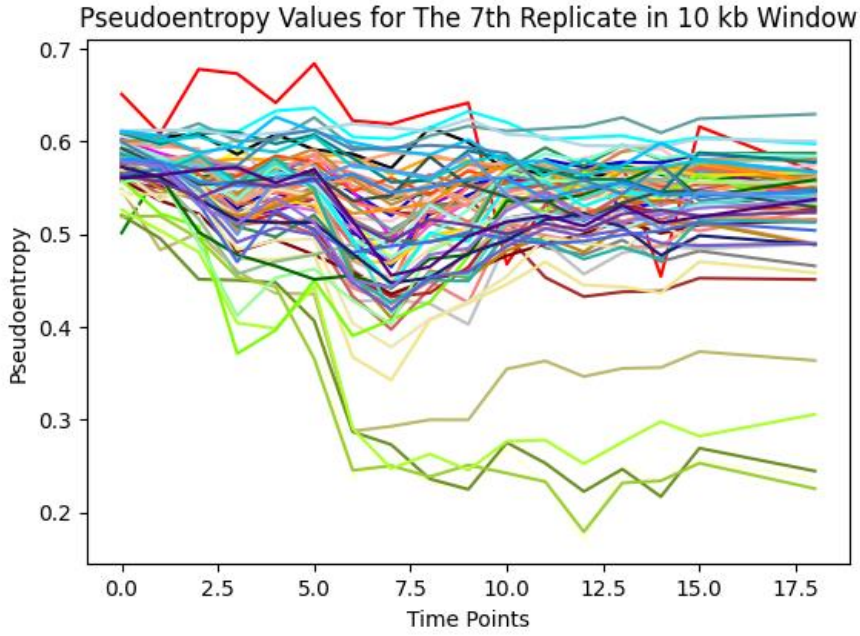
Şekil Ek 10.4 Kromozom 10'a ait 4. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



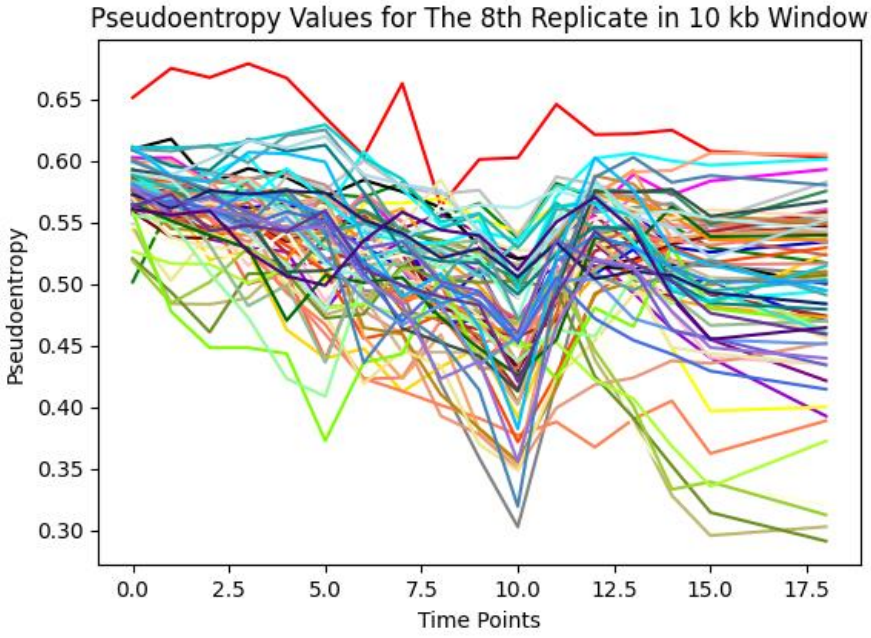
Şekil Ek 10.5 Kromozom 10'a ait 5. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



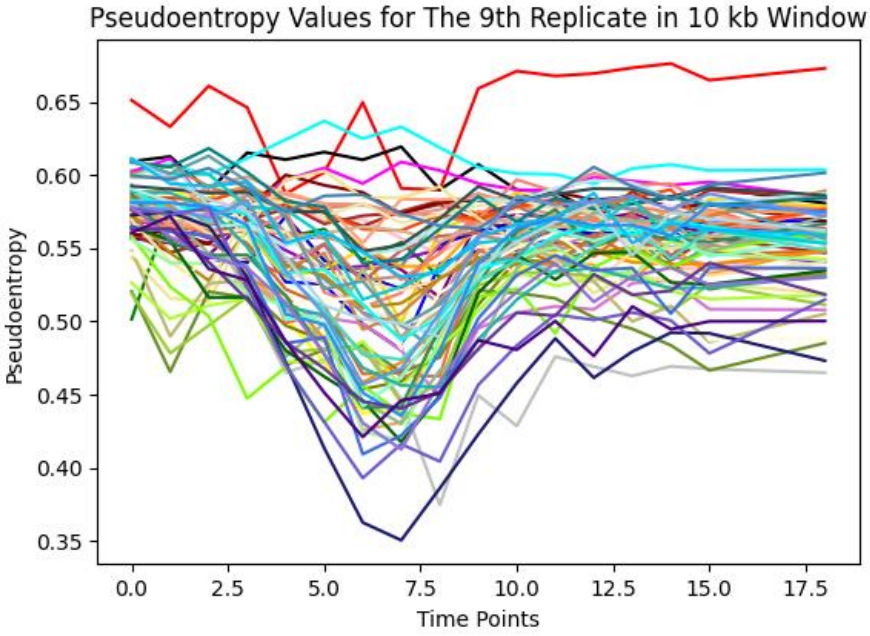
Şekil Ek 10.6 Kromozom 10'a ait 6. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



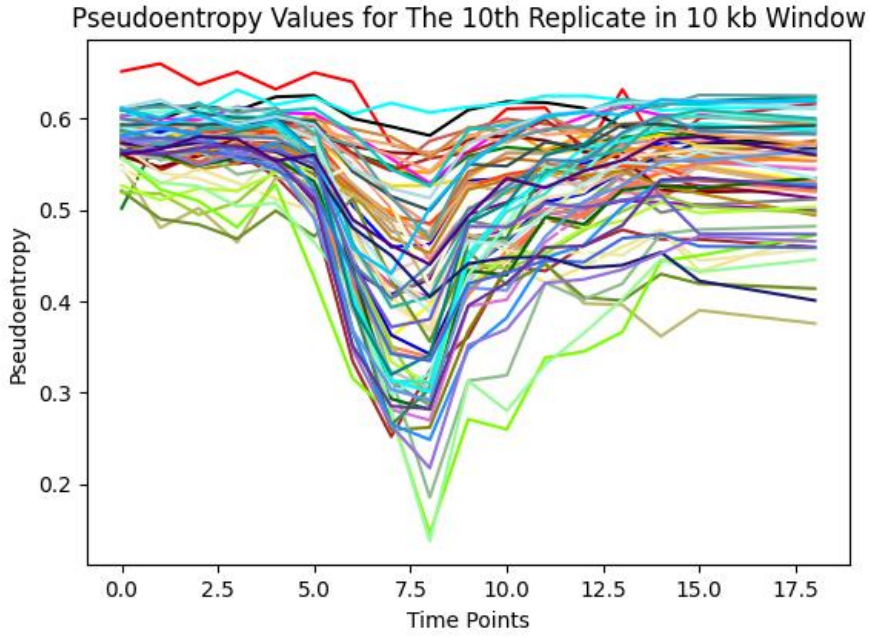
Şekil Ek 10.7 Kromozom 10'a ait 7. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



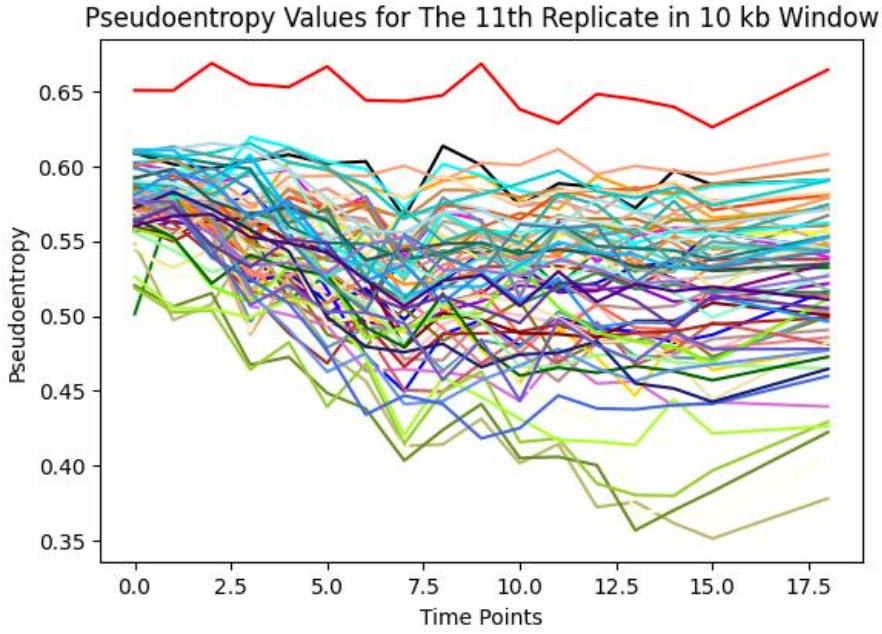
Şekil Ek 10.8 Kromozom 10'a ait 8. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



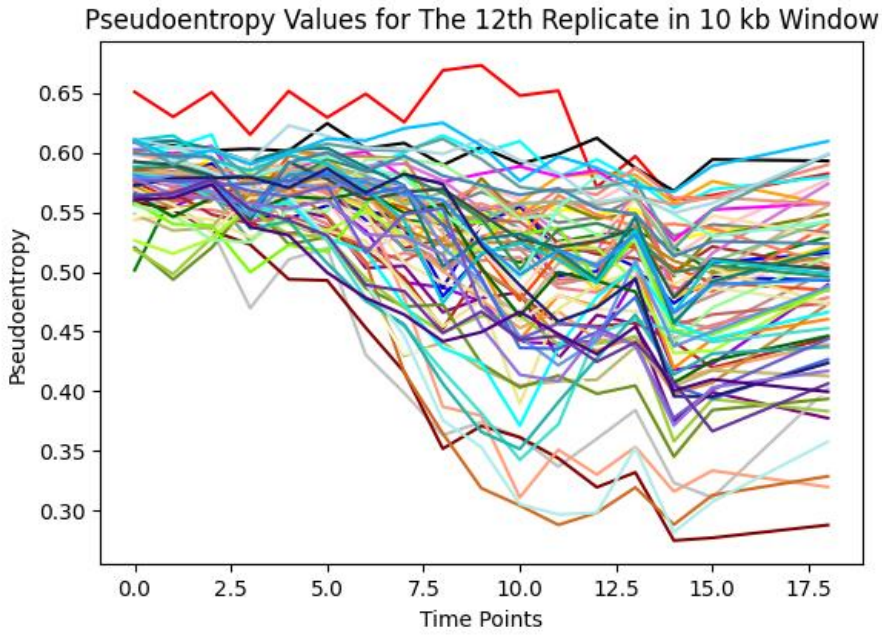
Şekil Ek 10.9 Kromozom 10'a ait 9. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



Şekil Ek 10.10 Kromozom 10'a ait 10. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği

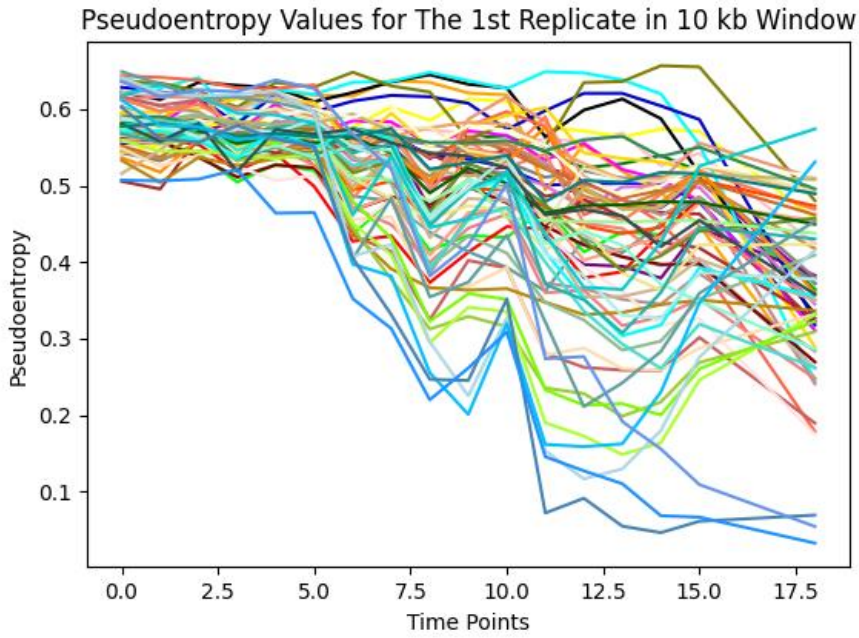


Şekil Ek 10.11 Kromozom 10'a ait 11. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği

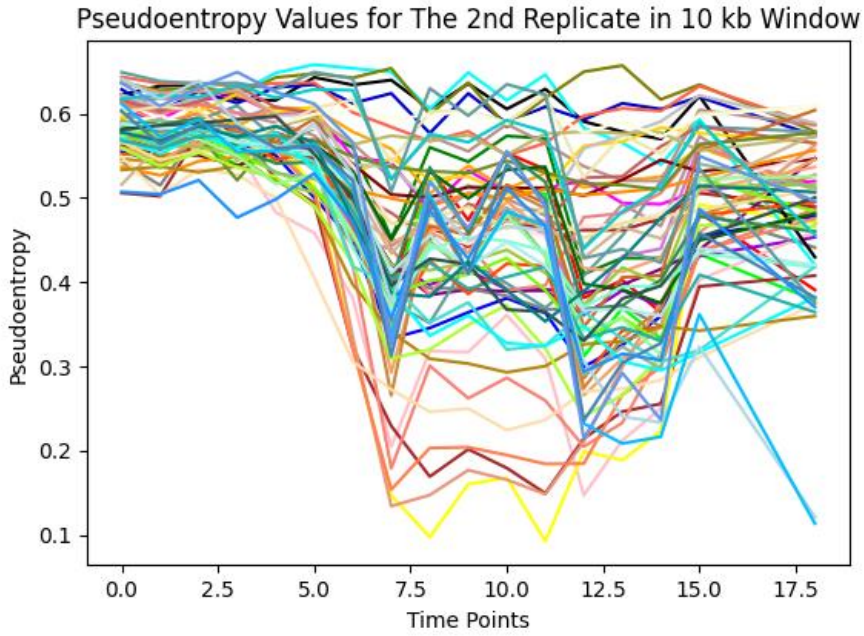


Şekil Ek 10.12 Kromozom 10'a ait 12. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği

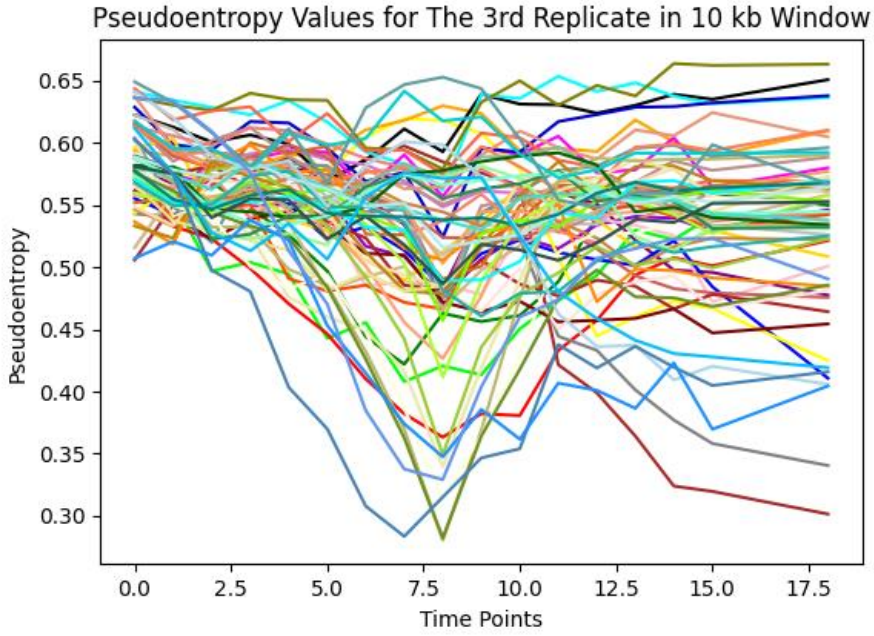
EK 11 Kromozom 11 için Psödoentropi Değişimi



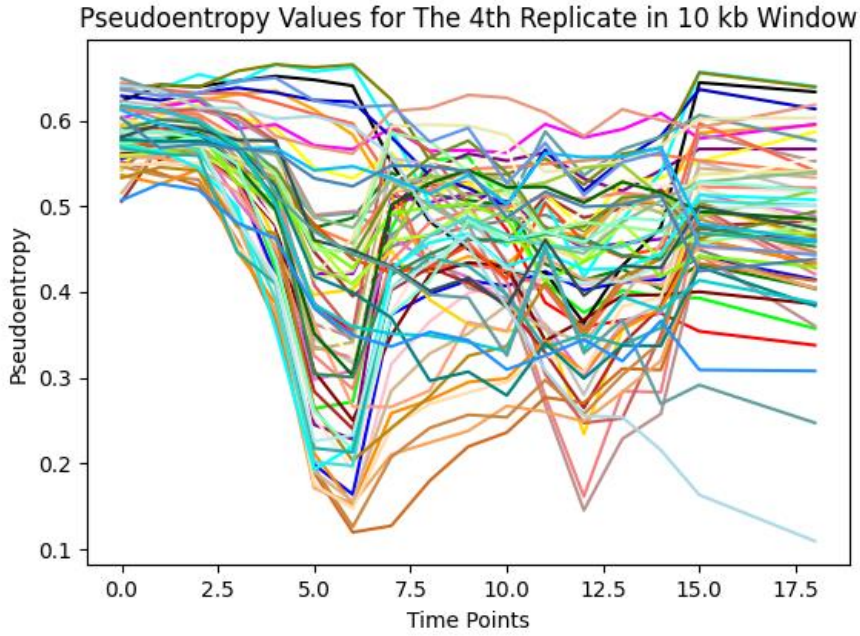
Şekil Ek 11.1 Kromozom 11'e ait 1. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



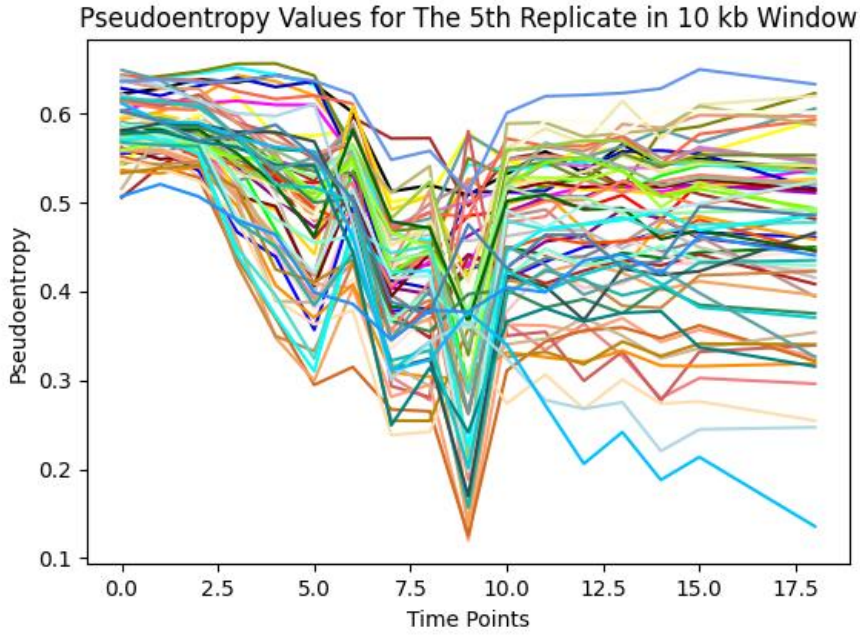
Şekil Ek 11.2 Kromozom 11'e ait 2. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



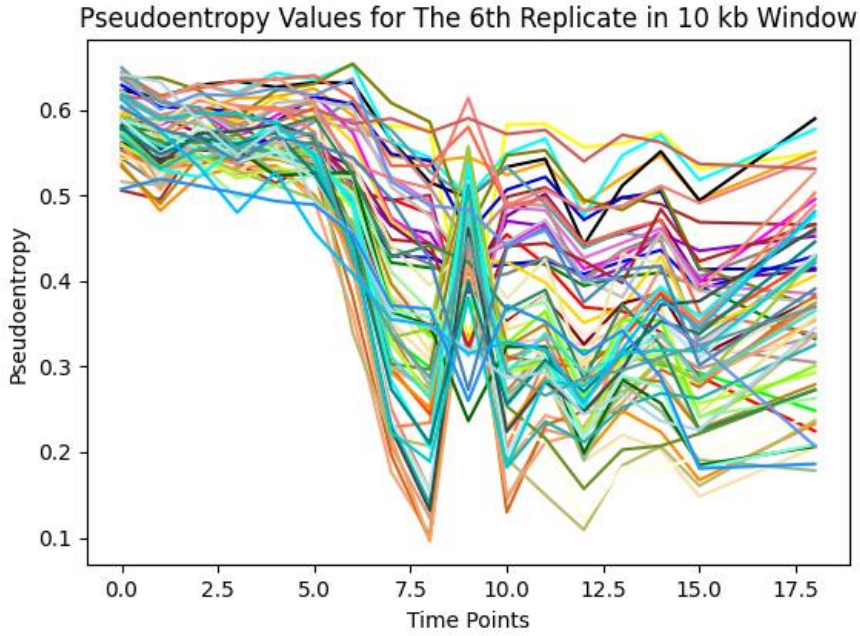
Şekil Ek 11.3 Kromozom 11'e ait 3. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



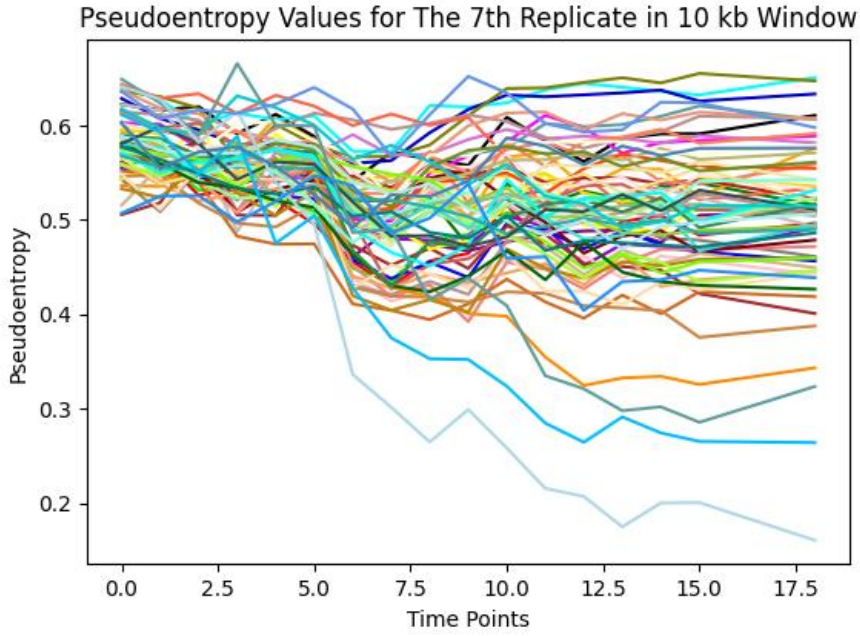
Şekil Ek 11.4 Kromozom 11'e ait 4. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



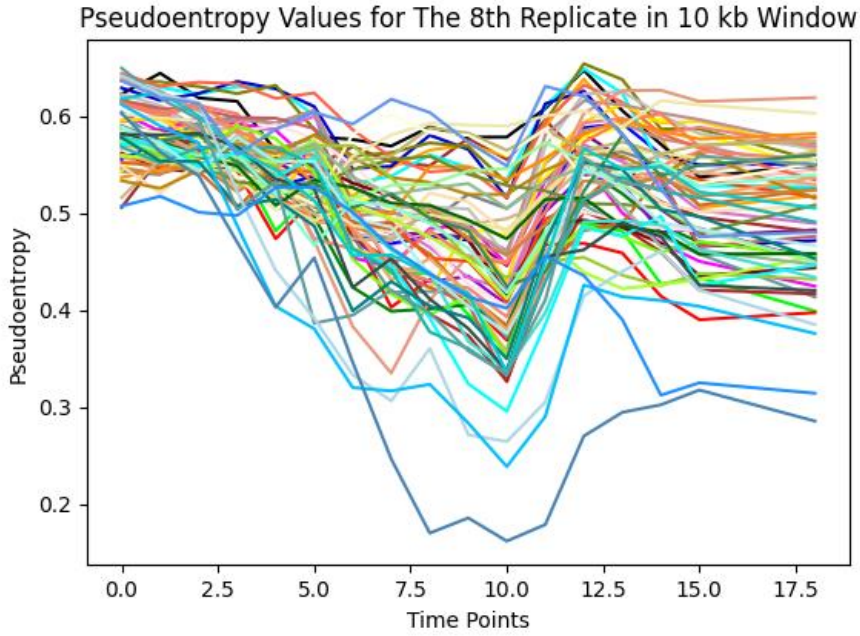
Şekil Ek 11.5 Kromozom 11'e ait 5. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



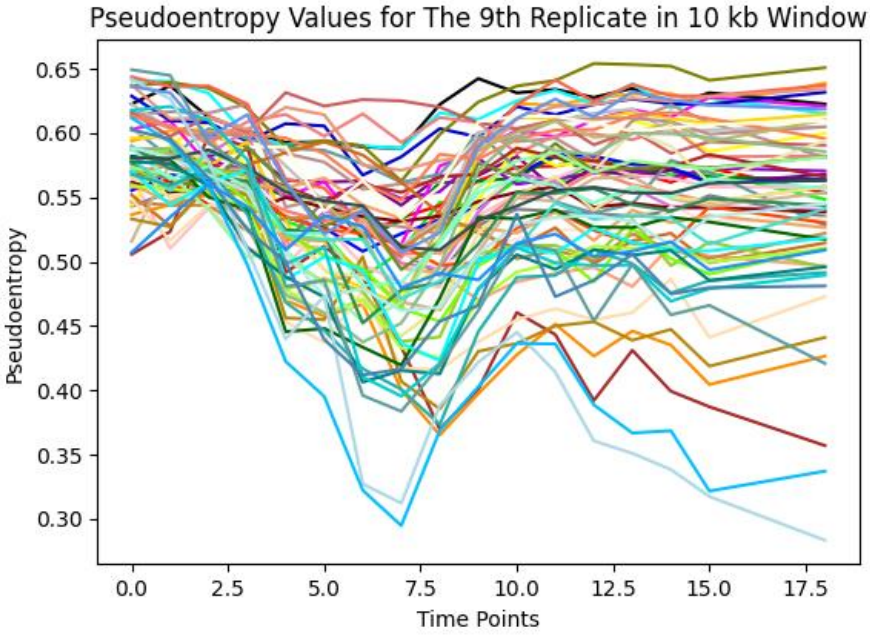
Şekil Ek 11.6 Kromozom 11'e ait 6. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



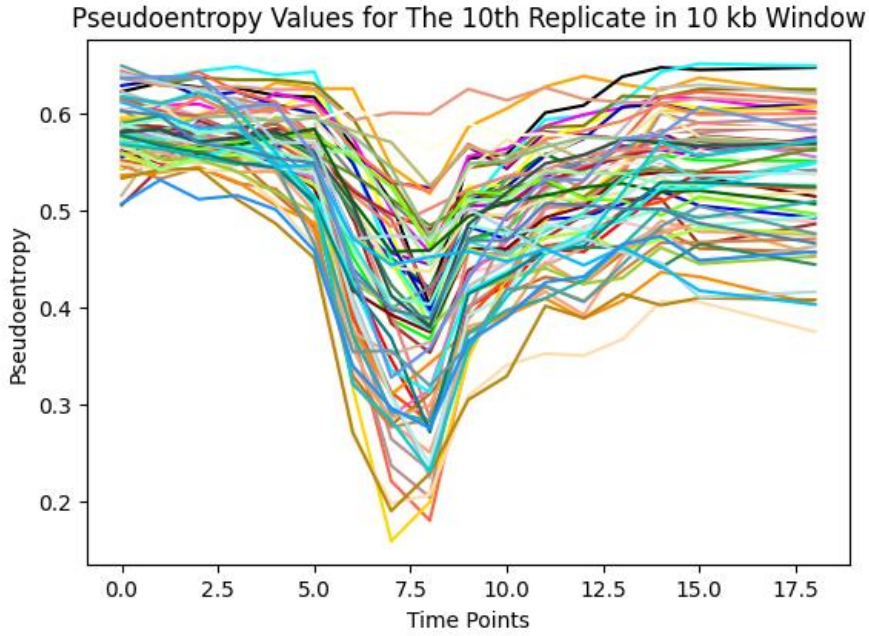
Şekil Ek 11.7 Kromozom 11'e ait 7. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



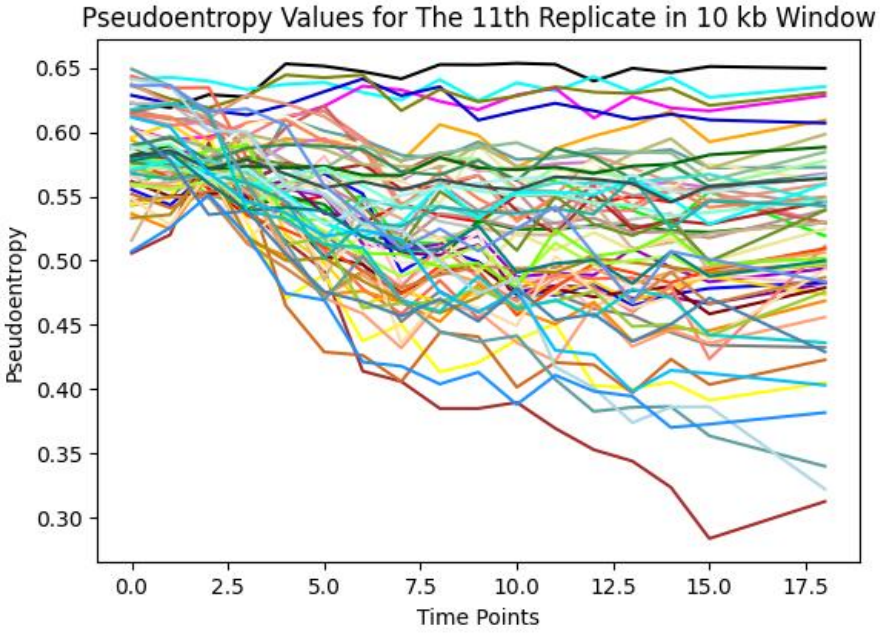
Şekil Ek 11.8 Kromozom 11'e ait 8. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



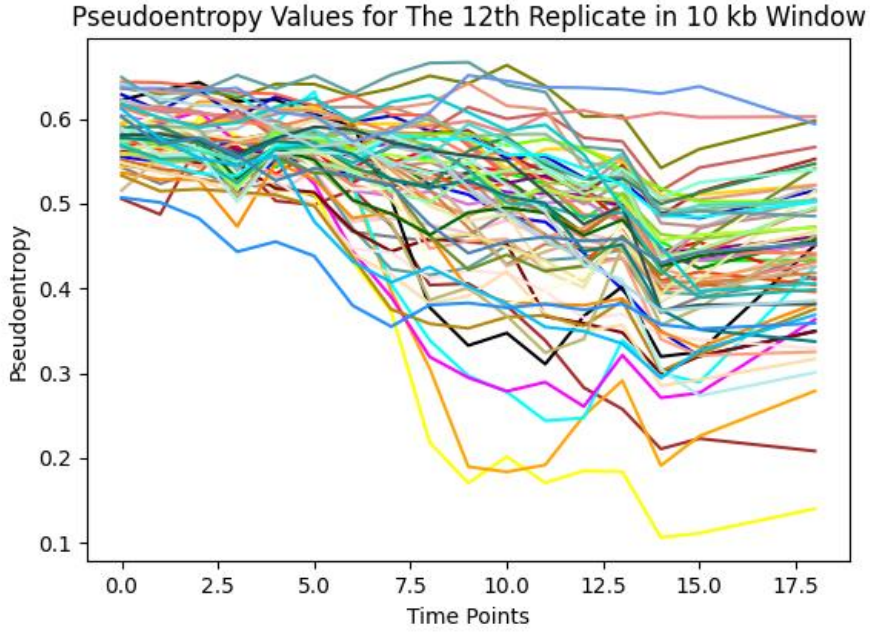
Şekil Ek 11.9 Kromozom 11'e ait 9. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



Şekil Ek 11.10 Kromozom 11'e ait 10. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği

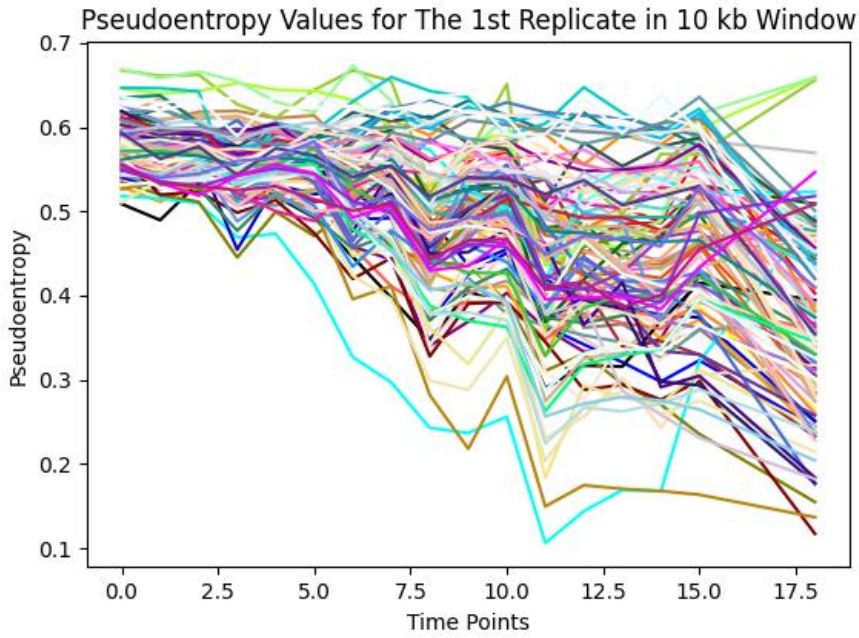


Şekil Ek 11.11 Kromozom 11'e ait 11. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği

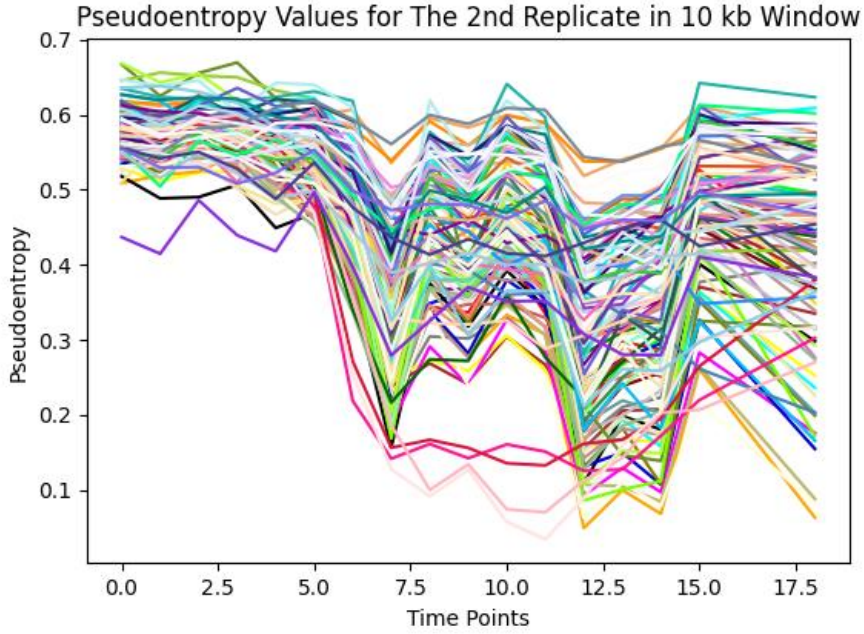


Şekil Ek 11.12 Kromozom 11'e ait 12. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği

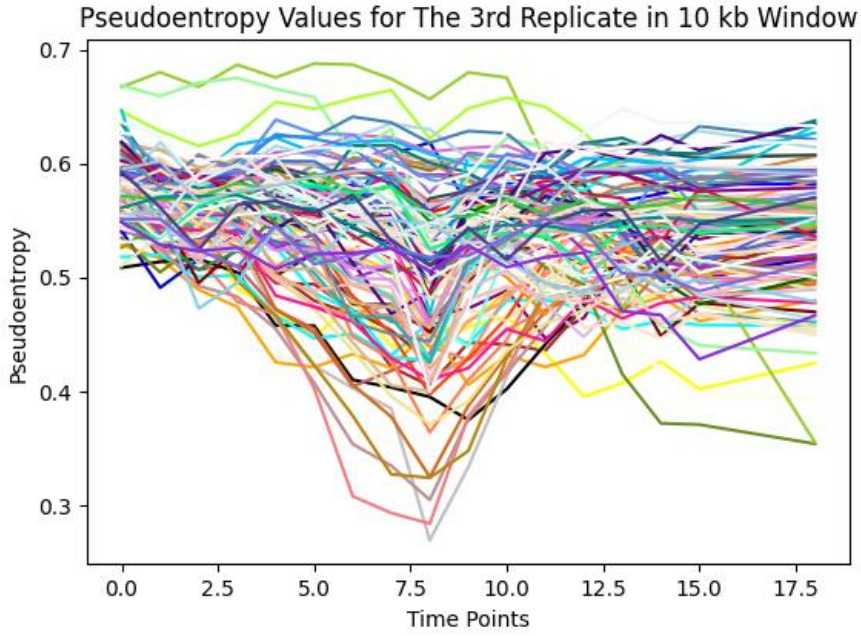
EK 12 Kromozom 12 için Psödoentropi Değişimi



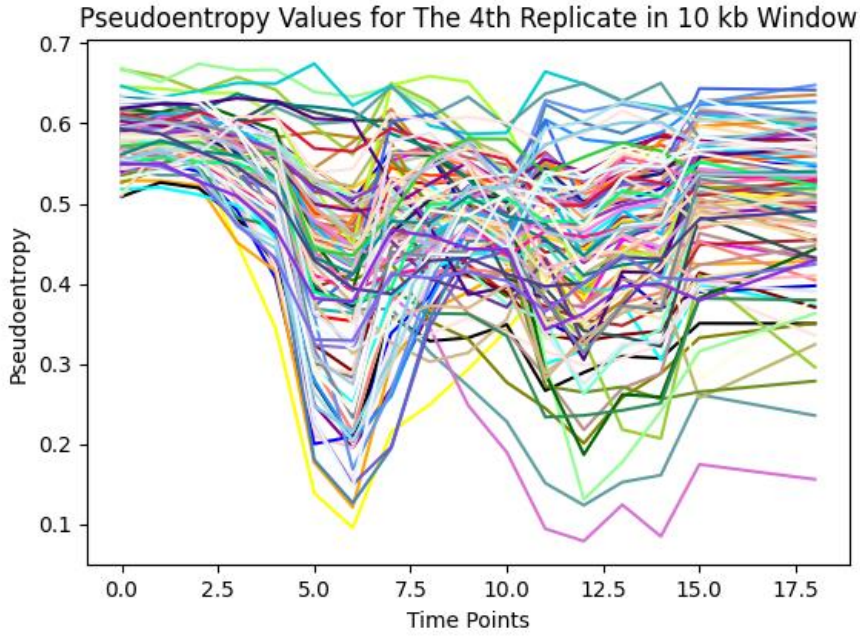
Şekil Ek 12.1 Kromozom 12'ye ait 1. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



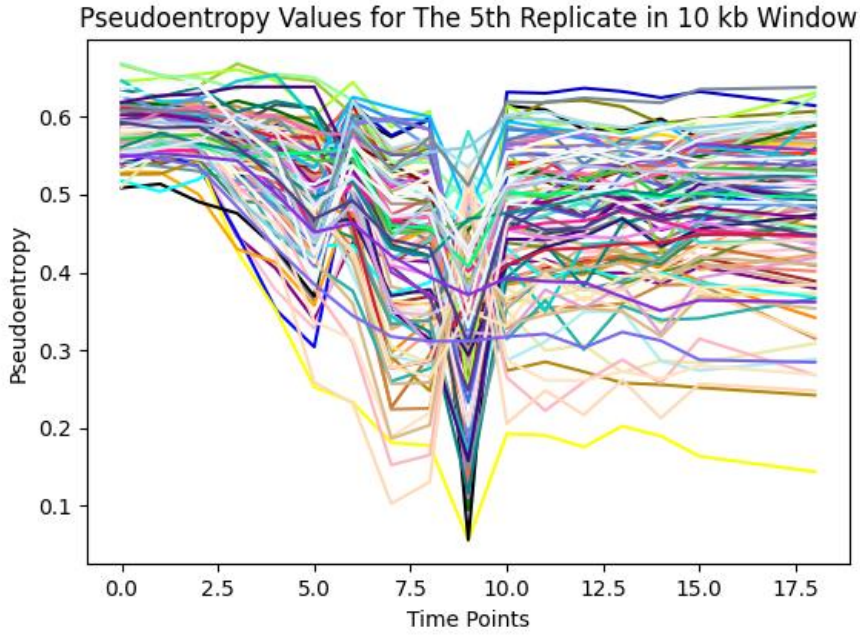
Şekil Ek 12.2 Kromozom 12'ye ait 2. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



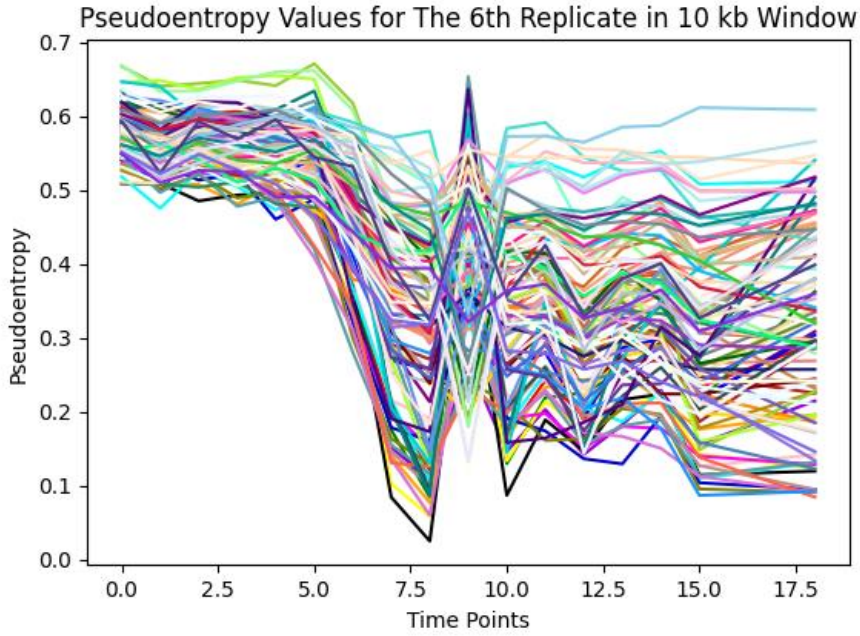
Şekil Ek 12.3 Kromozom 12'ye ait 3. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



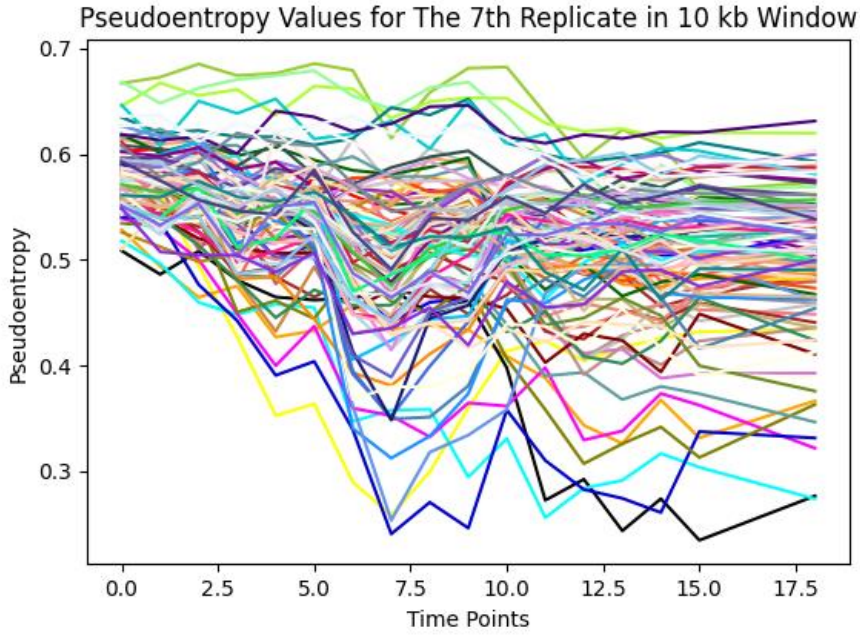
Şekil Ek 12.4 Kromozom 12'ye ait 4. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



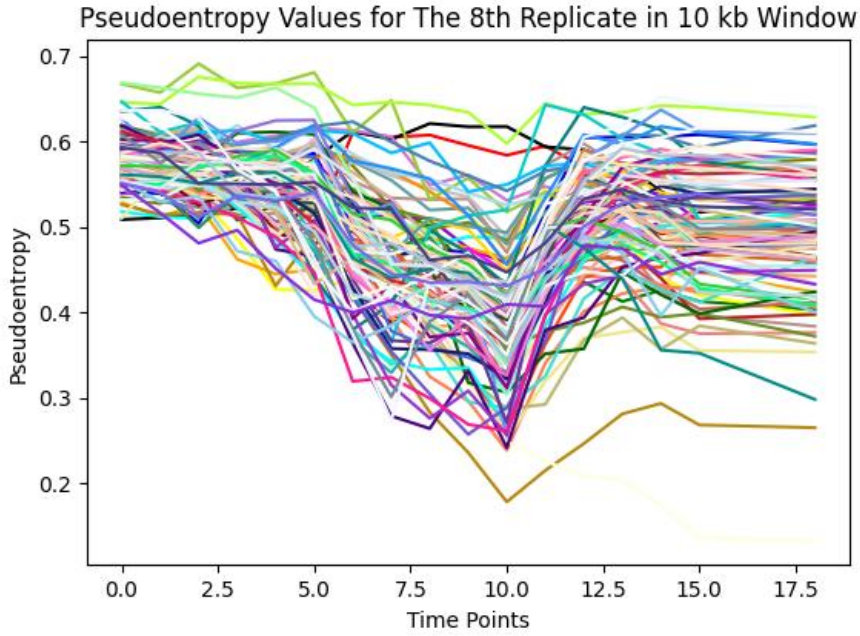
Şekil Ek 12.5 Kromozom 12'ye ait 5. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



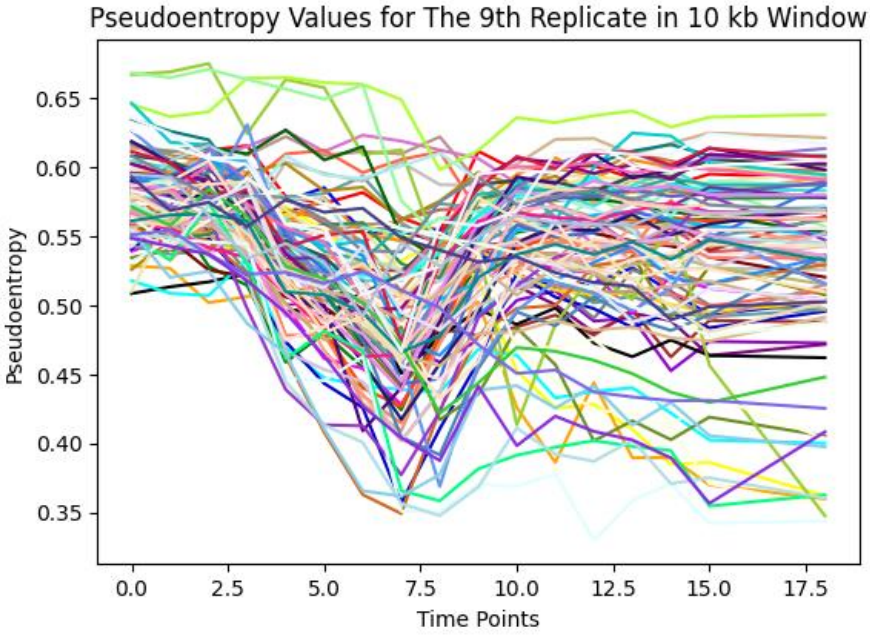
Şekil Ek 12.6 Kromozom 12'ye ait 6. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



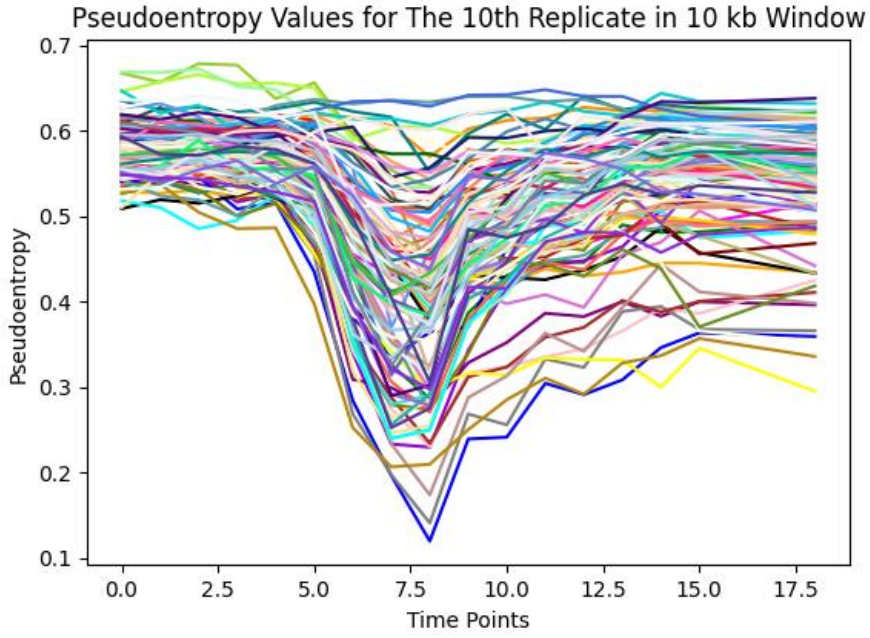
Şekil Ek 12.7 Kromozom 12'ye ait 7. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



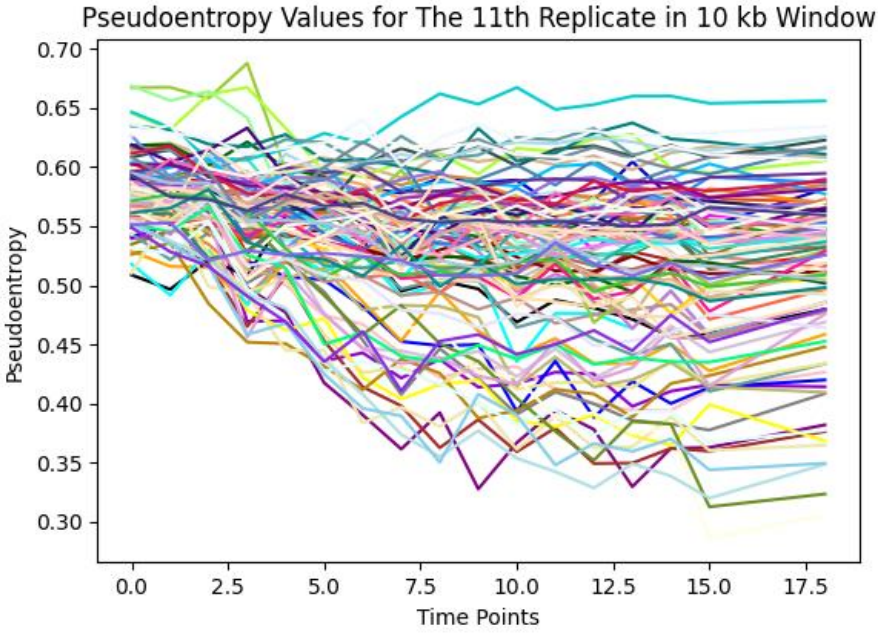
Şekil Ek 12.8 Kromozom 12'ye ait 8. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



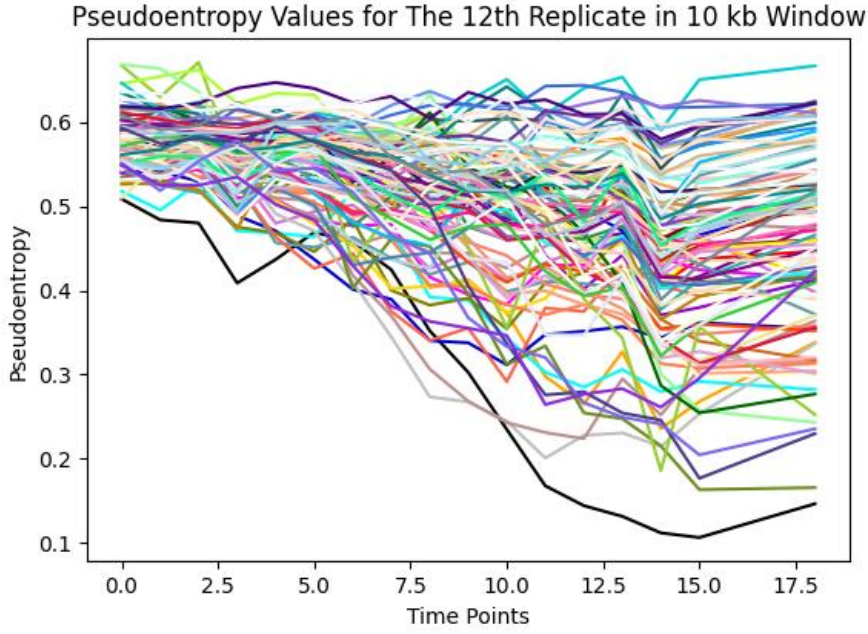
Şekil Ek 12.9 Kromozom 12'ye ait 9. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



Şekil Ek 12.10 Kromozom 12'ye ait 10. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği

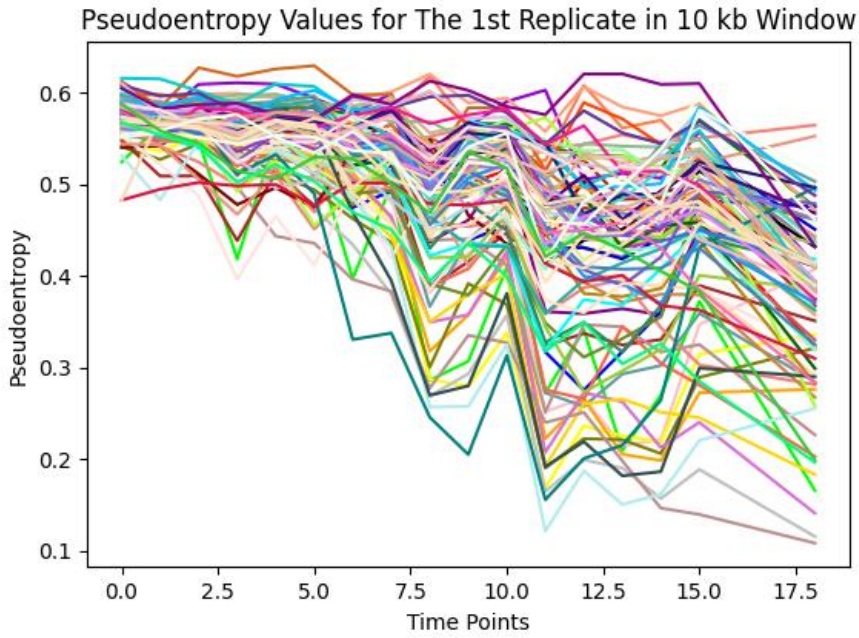


Şekil Ek 12.11 Kromozom 12'ye ait 11. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği

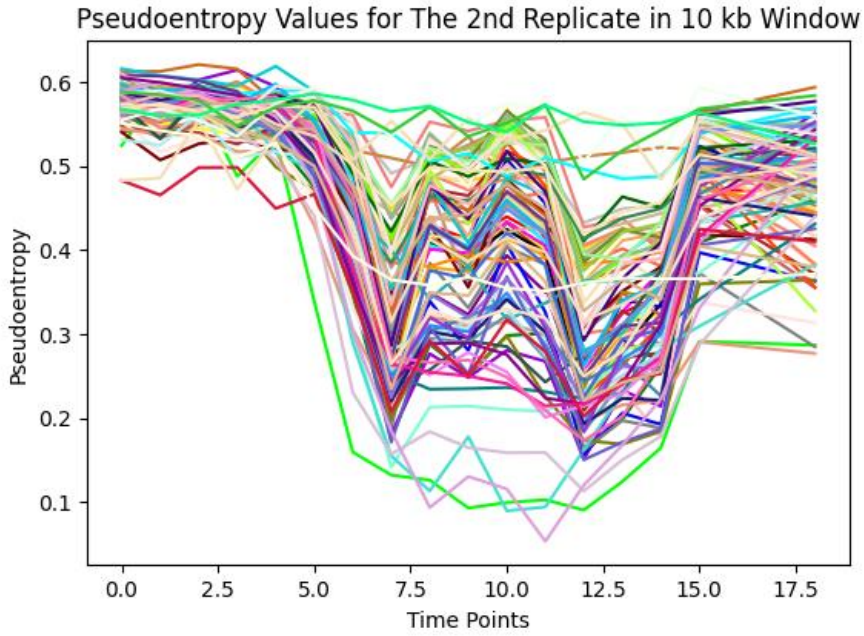


Şekil Ek 12.12 Kromozom 12'ye ait 12. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği

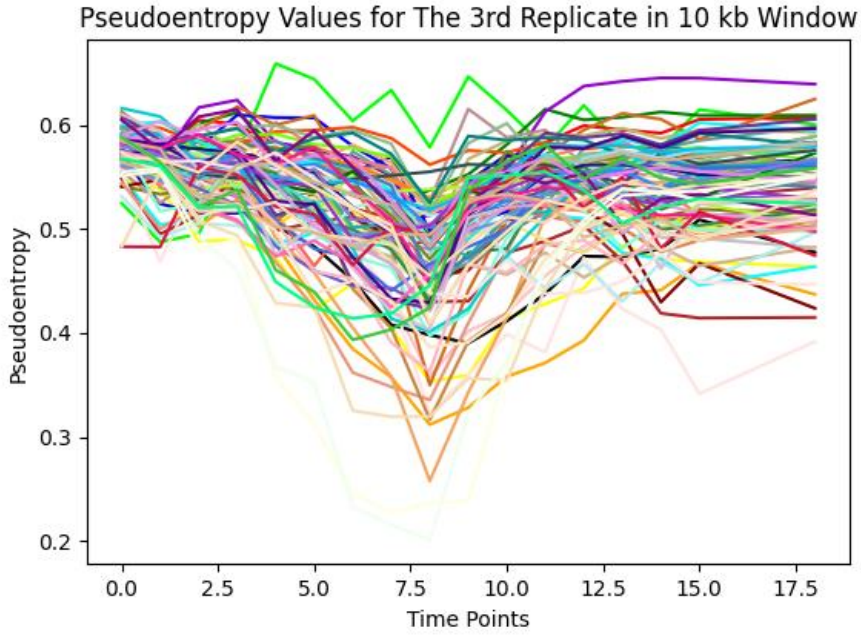
EK 13 Kromozom 13 için Psödoentropi Değişimi



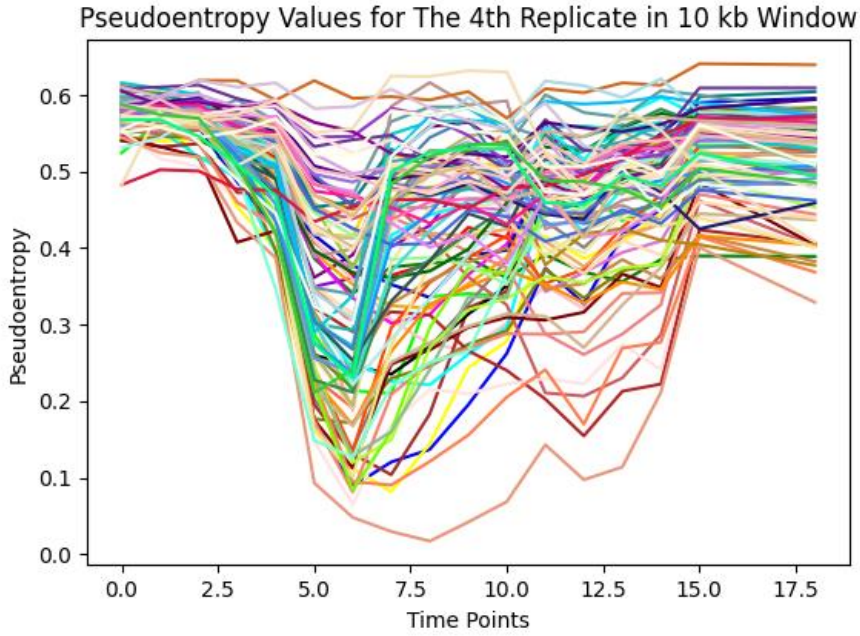
Şekil Ek 13.1 Kromozom 13'e ait 1. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



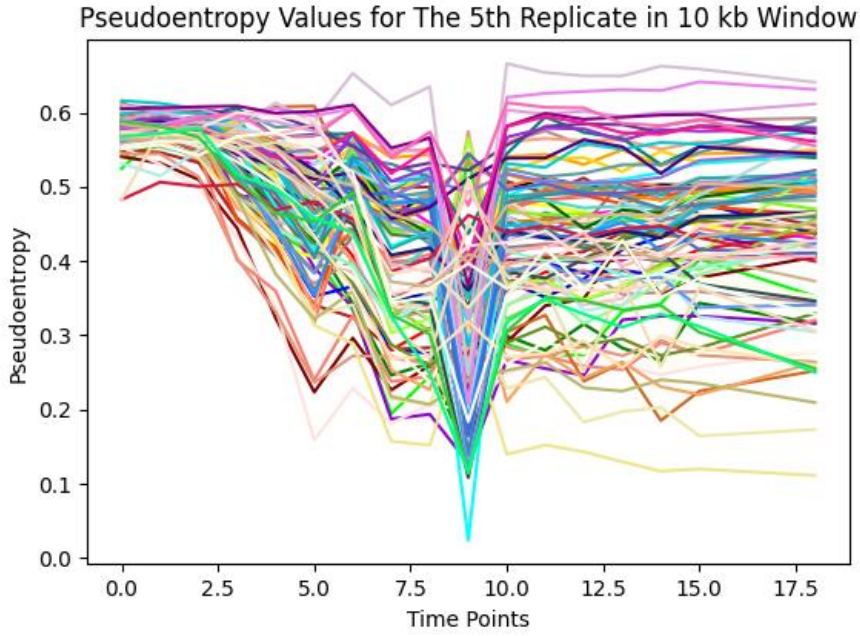
Şekil Ek 13.2 Kromozom 13'e ait 2. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



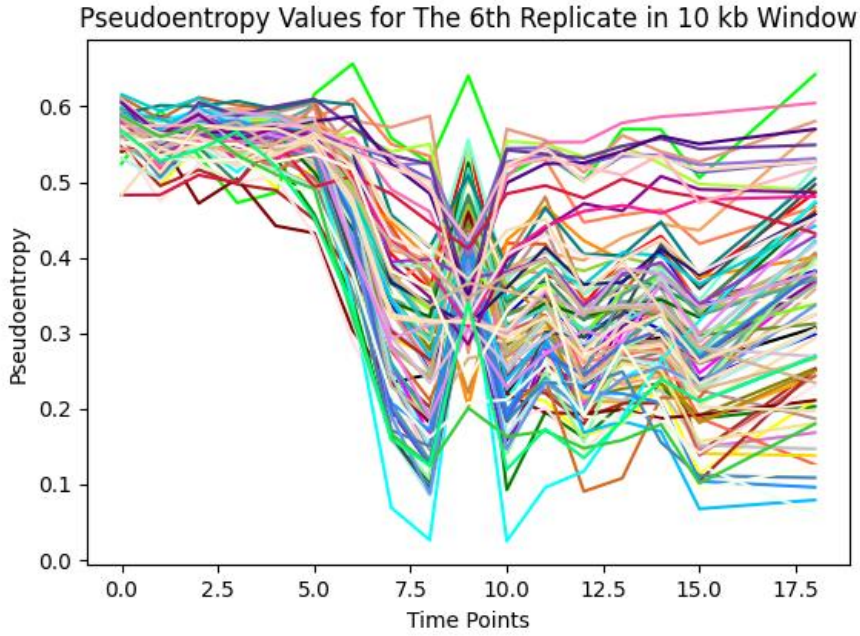
Şekil Ek 13.3 Kromozom 13'e ait 3. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



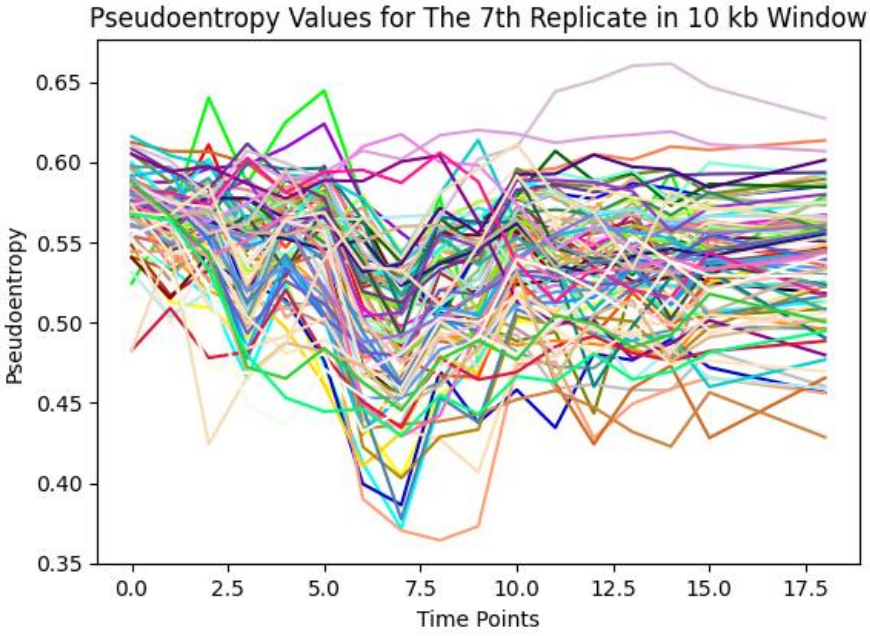
Şekil Ek 13.4 Kromozom 13'e ait 4. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



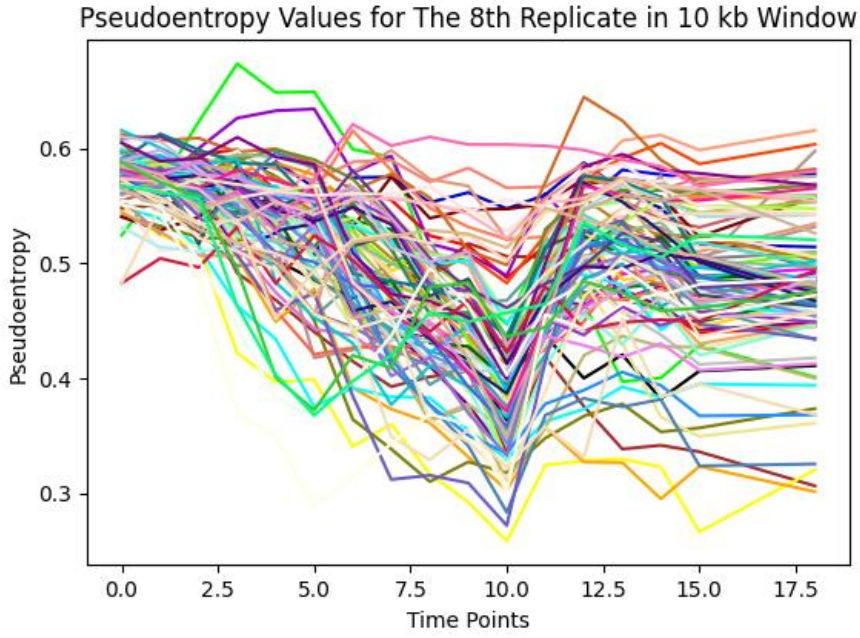
Şekil Ek 13.5 Kromozom 13'e ait 5. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



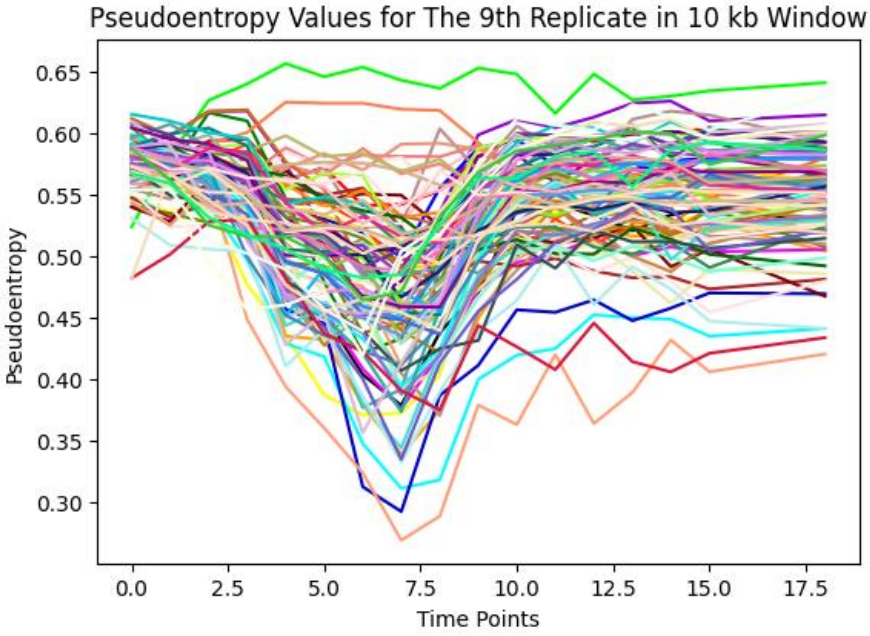
Şekil Ek 13.6 Kromozom 13'e ait 6. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



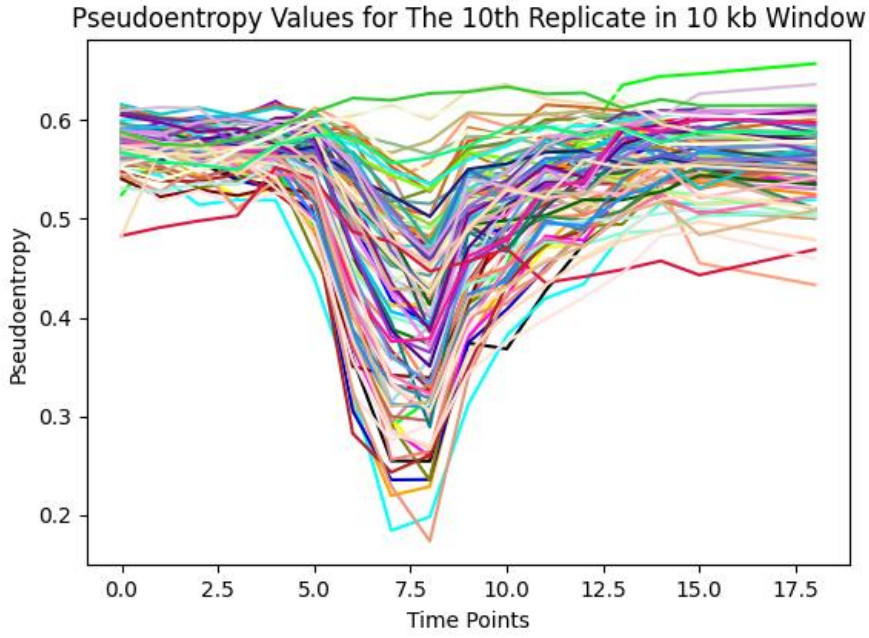
Şekil Ek 13.7 Kromozom 13'e ait 7. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



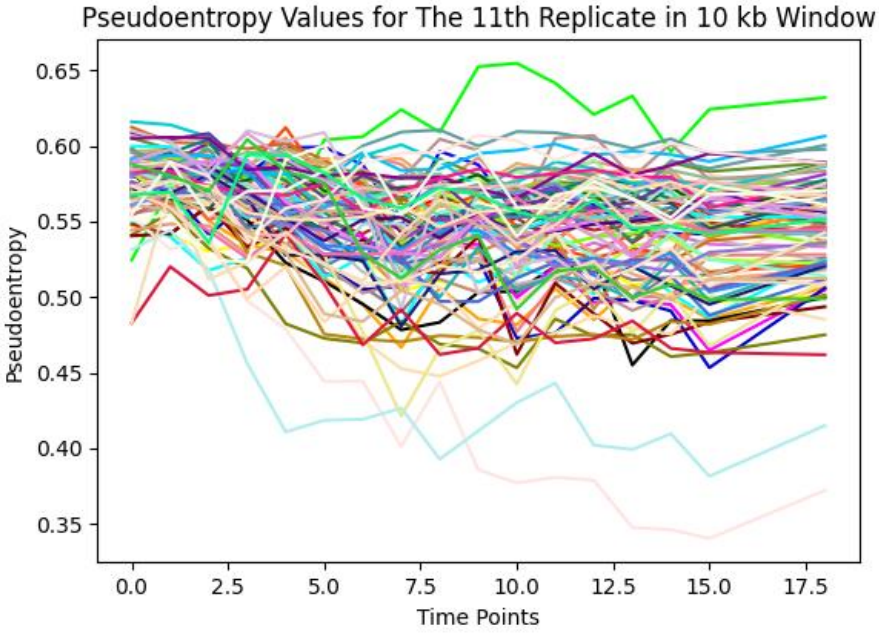
Şekil Ek 13.8 Kromozom 13'e ait 8. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



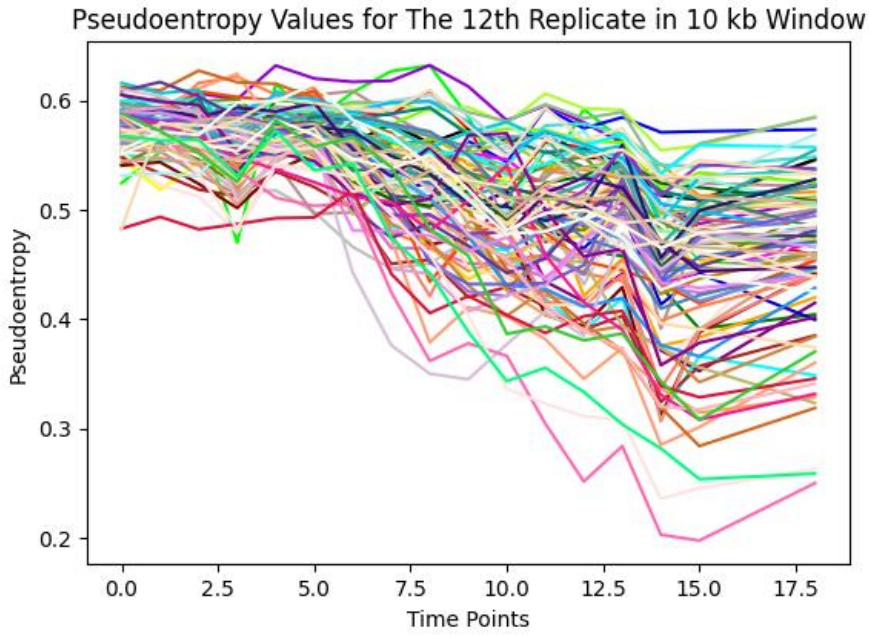
Şekil Ek 13.9 Kromozom 13'e ait 9. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



Şekil Ek 13.10 Kromozom 13'e ait 10. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği

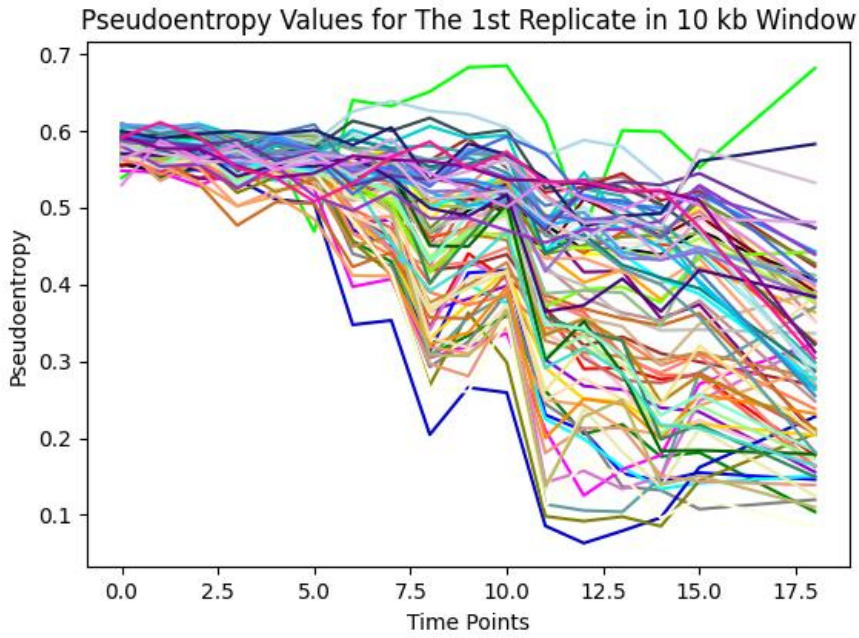


Şekil Ek 13.11 Kromozom 13'e ait 11. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği

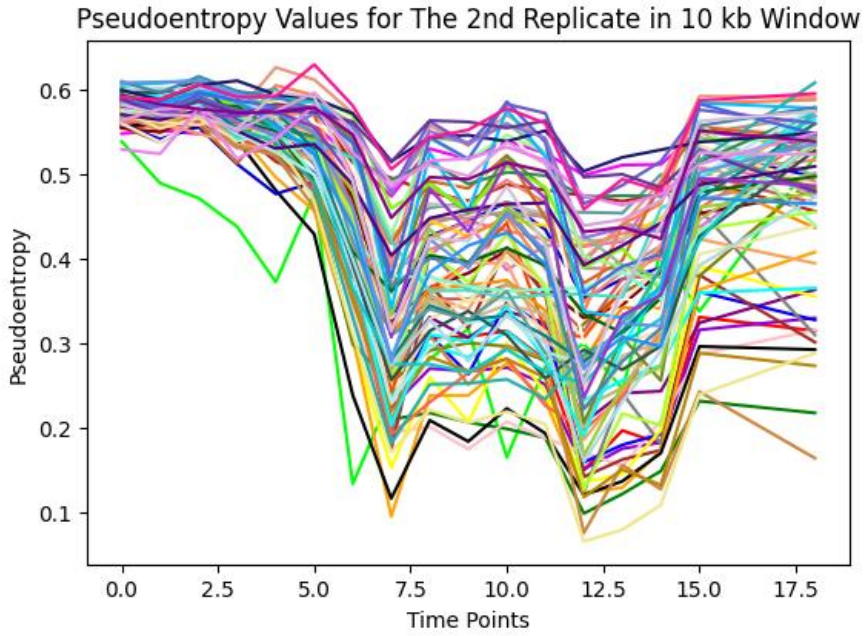


Şekil Ek 13.12 Kromozom 13'e ait 12. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği

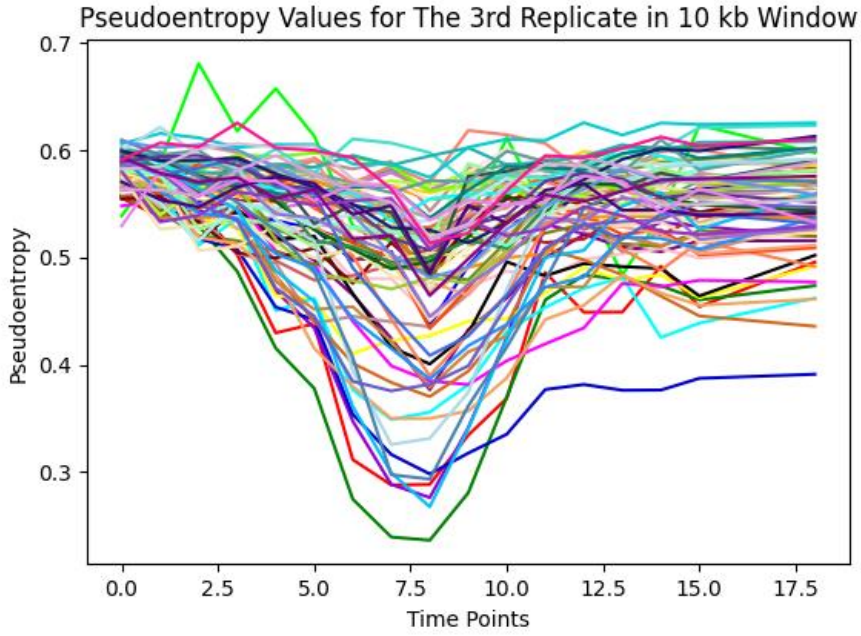
EK 14 Kromozom 14 için Psödoentropi Değişimi



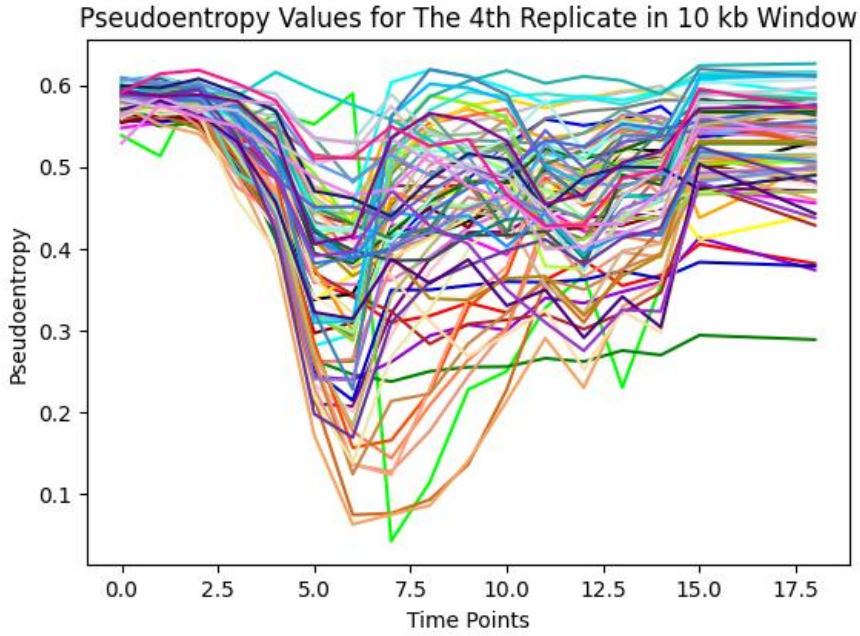
Şekil Ek 14.1 Kromozom 14'e ait 1. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



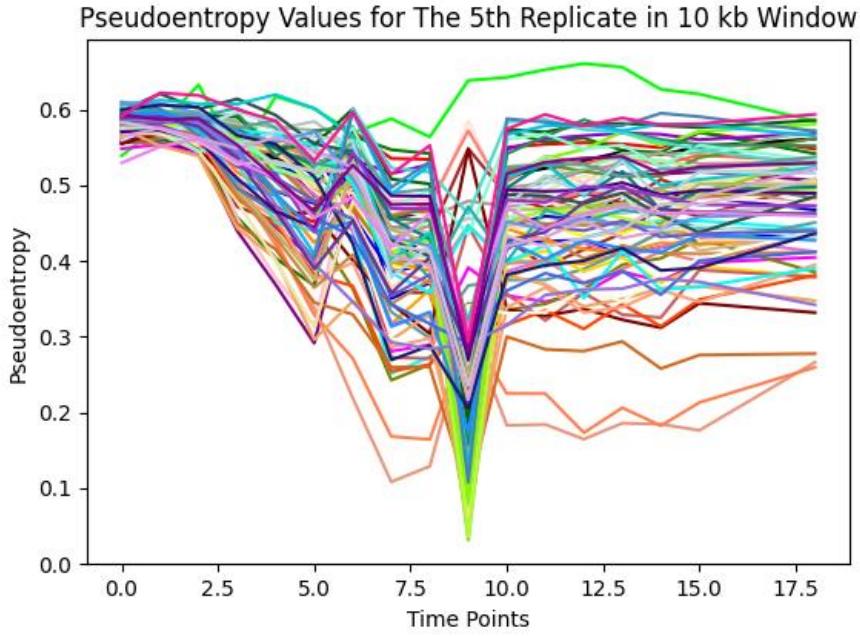
Şekil Ek 14.2 Kromozom 14'e ait 2. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



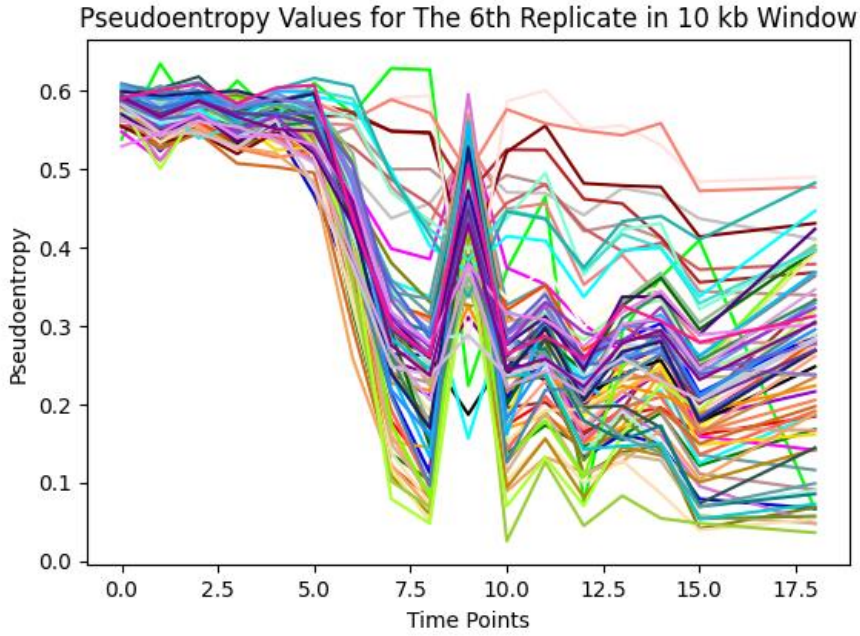
Şekil Ek 14.3 Kromozom 14'e ait 3. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



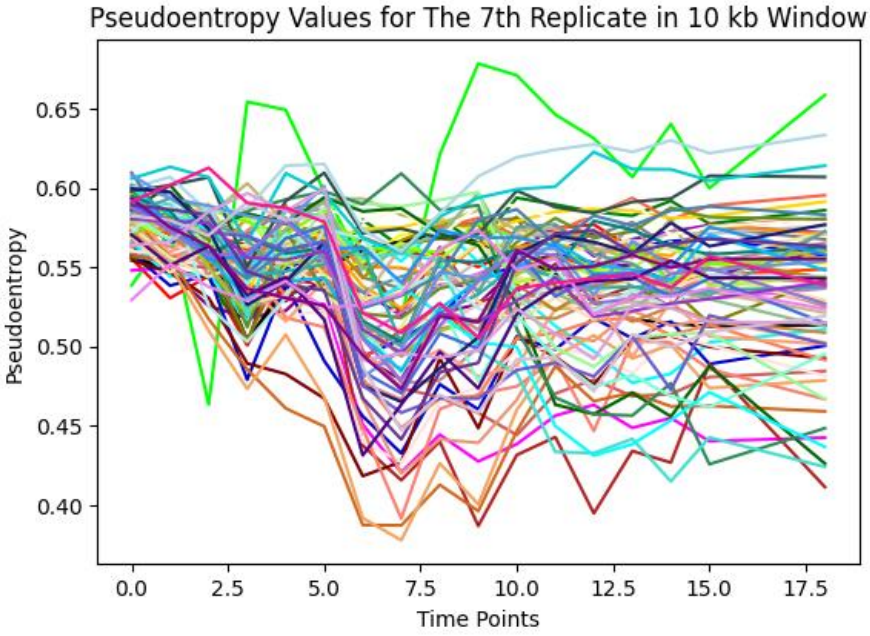
Şekil Ek 14.4 Kromozom 14'e ait 4. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



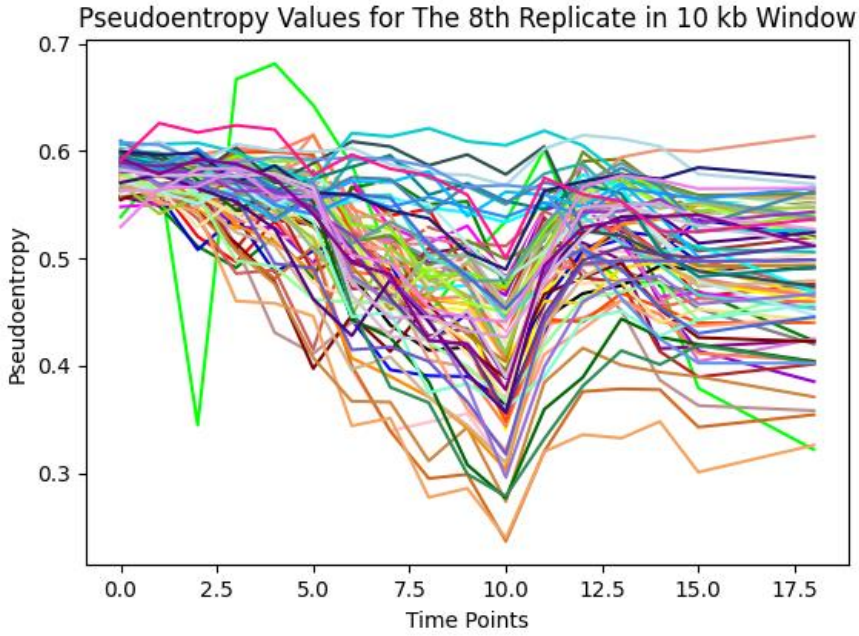
Şekil Ek 14.5 Kromozom 14'e ait 5. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



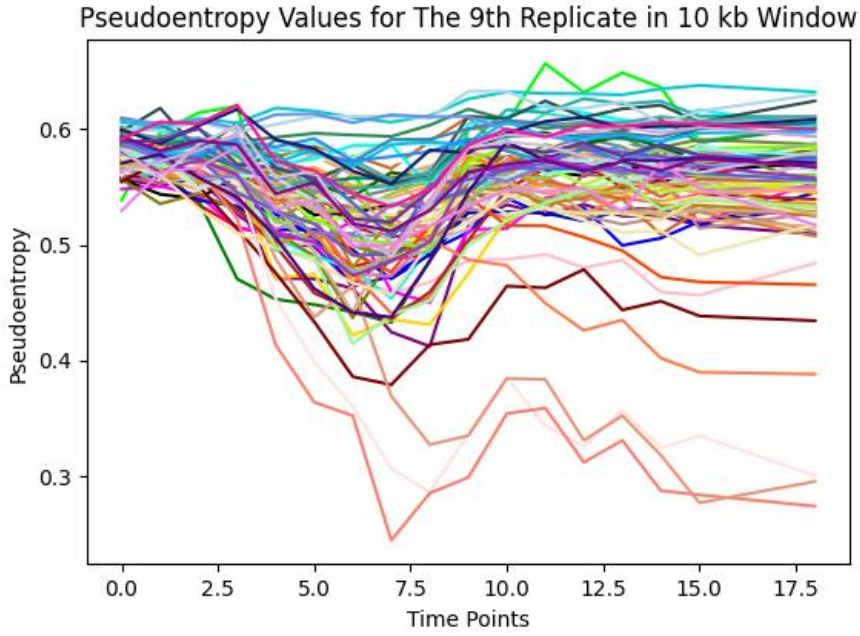
Şekil Ek 14.6 Kromozom 14'e ait 6. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



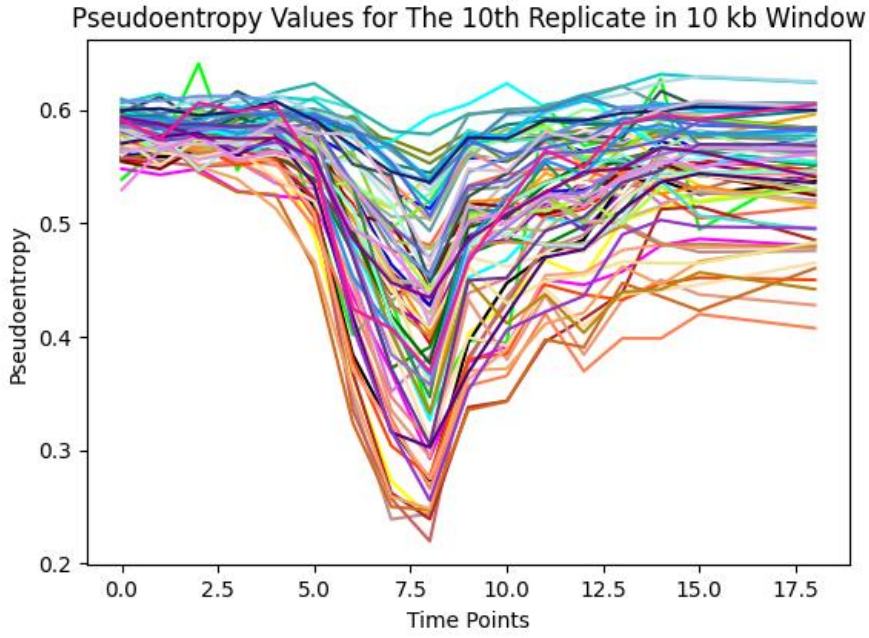
Şekil Ek 14.7 Kromozom 14'e ait 7. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



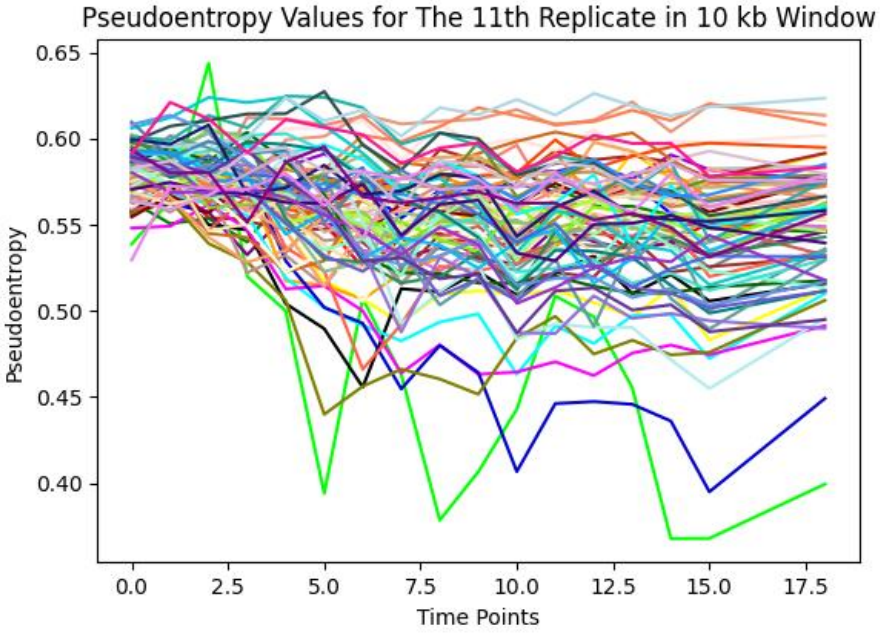
Şekil Ek 14.8 Kromozom 14'e ait 8. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



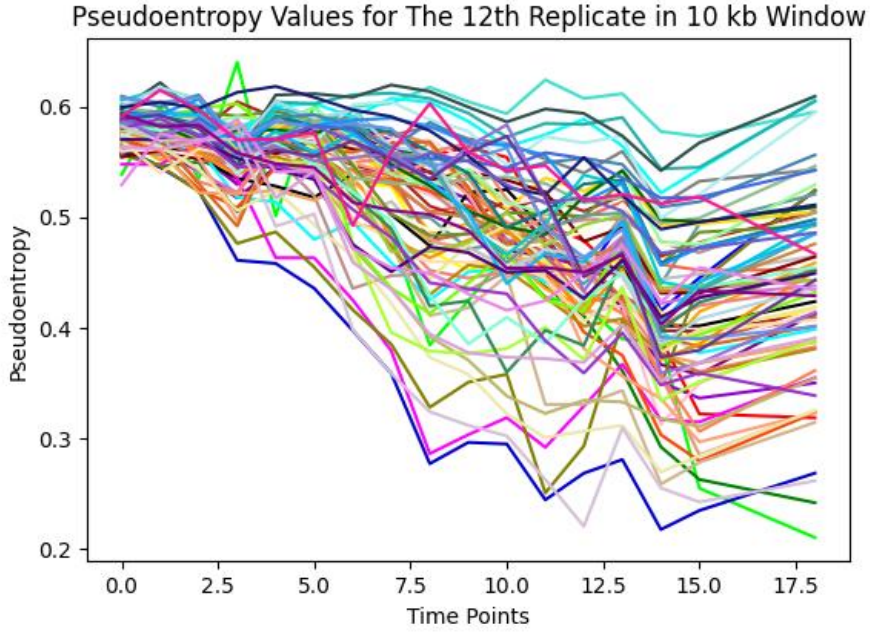
Şekil Ek 14.9 Kromozom 14'e ait 9. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



Şekil Ek 14.10 Kromozom 14'e ait 10. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği

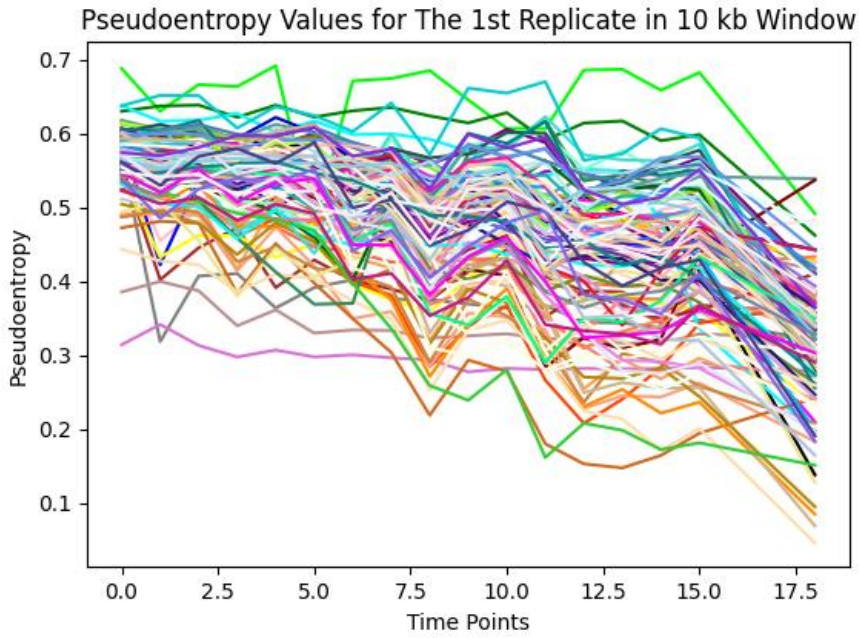


Şekil Ek 14.11 Kromozom 14'e ait 11. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği

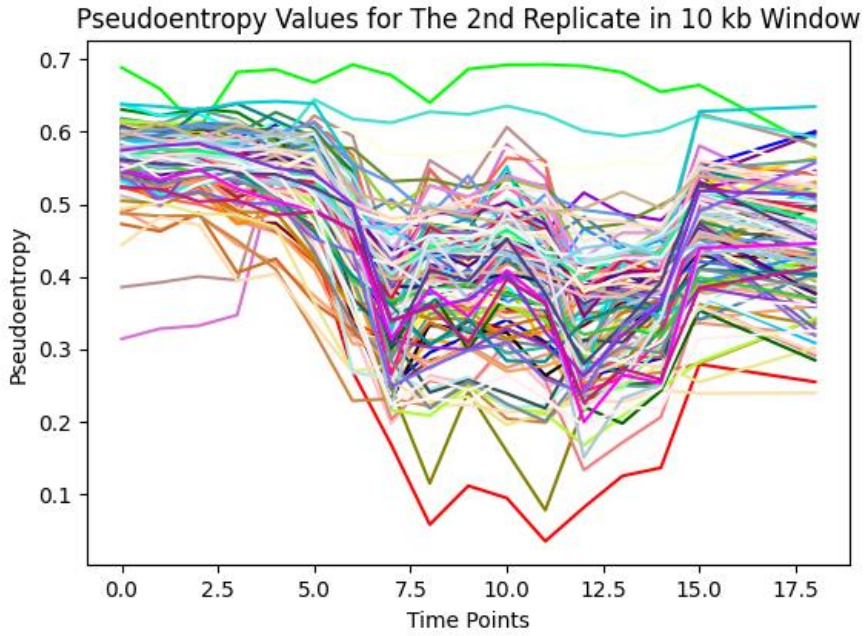


Şekil Ek 14.12 Kromozom 14'e ait 12. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği

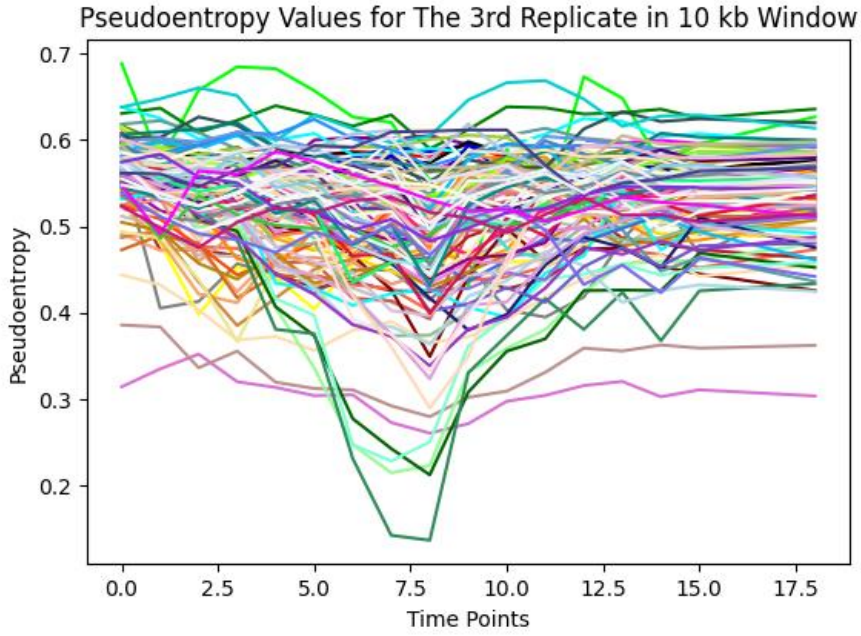
EK 15 Kromozom 15 için Psödoentropi Değişimi



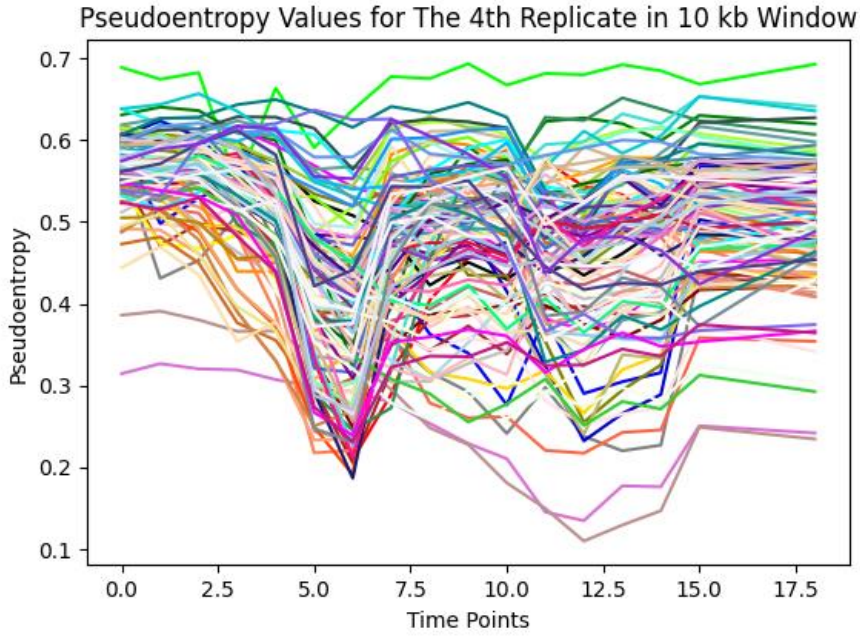
Şekil Ek 15.1 Kromozom 15'e ait 1. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



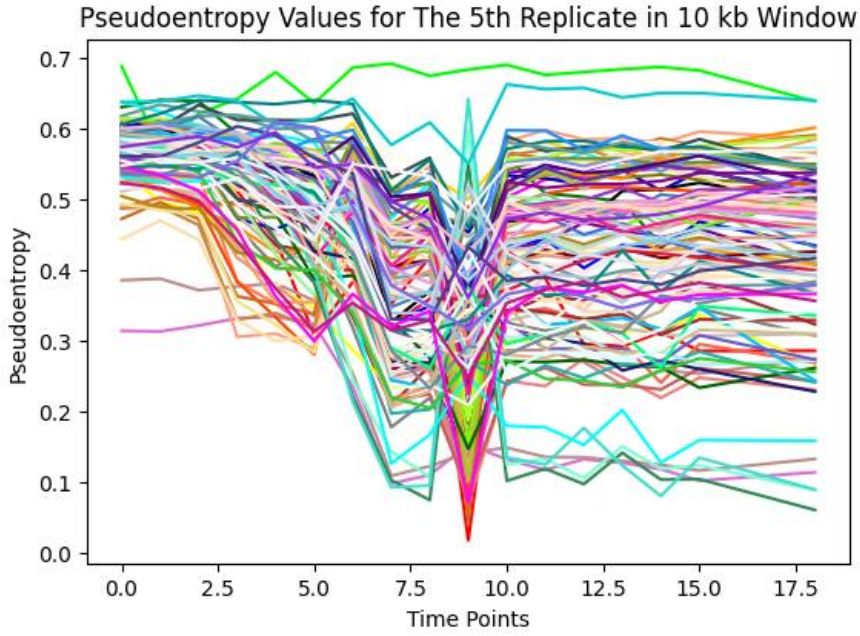
Şekil Ek 15.2 Kromozom 15'e ait 2. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



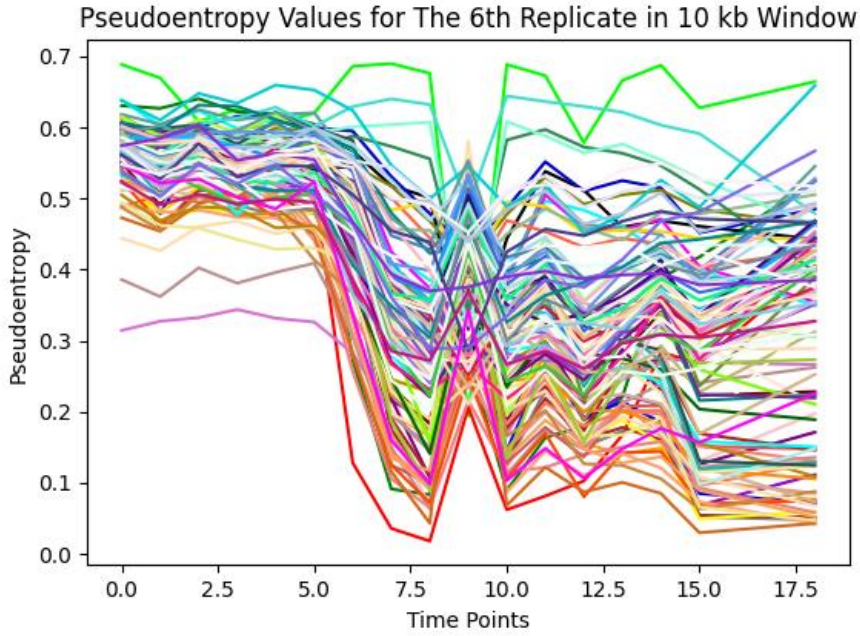
Şekil Ek 15.3 Kromozom 15'e ait 3. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



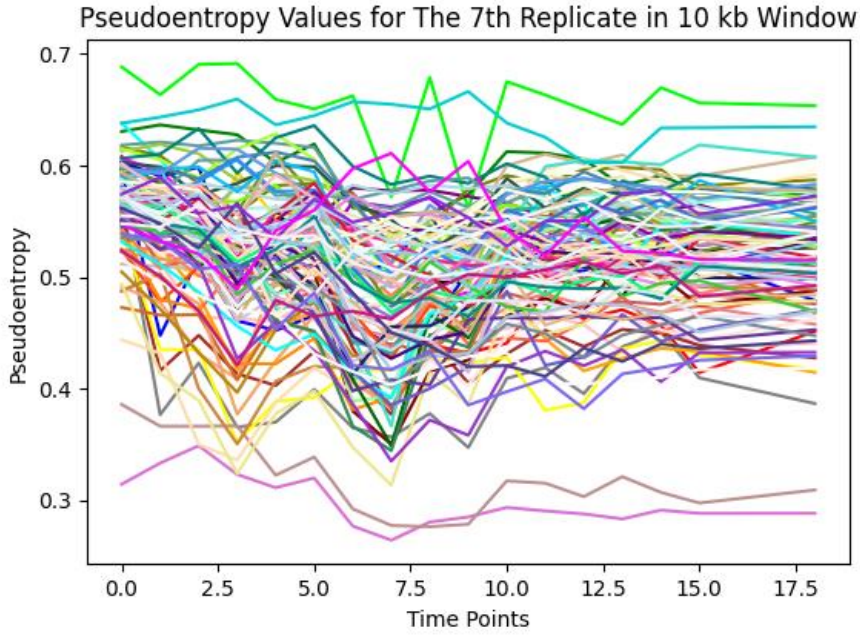
Şekil Ek 15.4 Kromozom 15'e ait 4. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



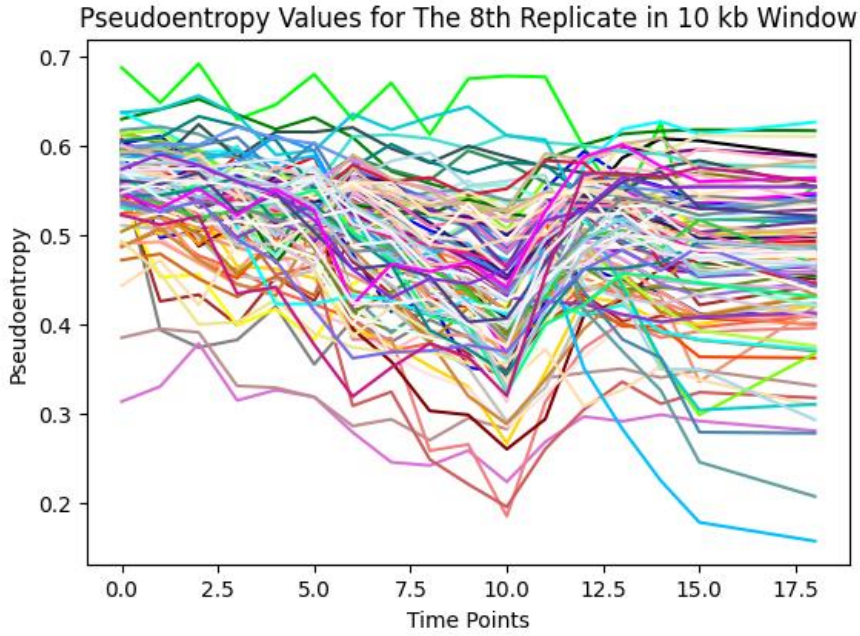
Şekil Ek 15.5 Kromozom 15'e ait 5. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



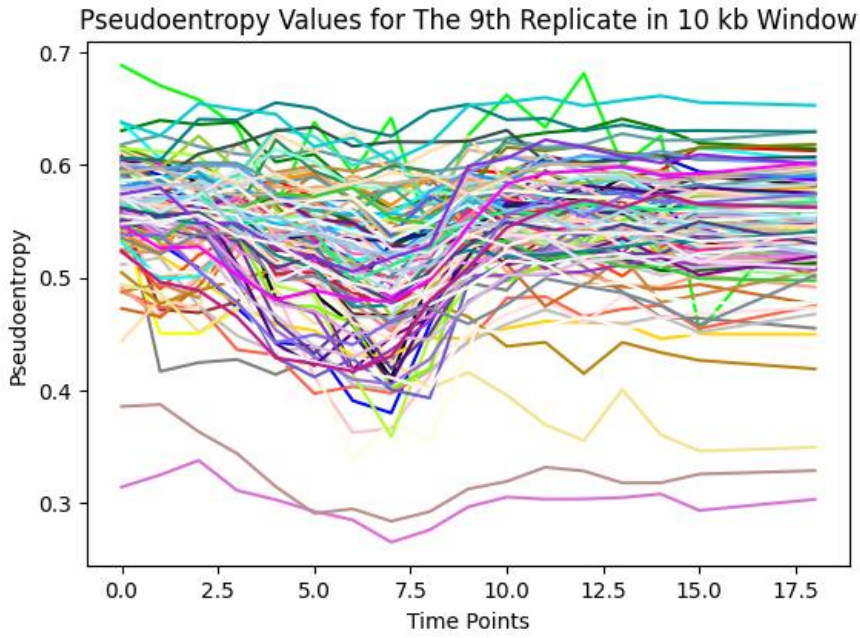
Şekil Ek 15.6 Kromozom 15'e ait 6. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



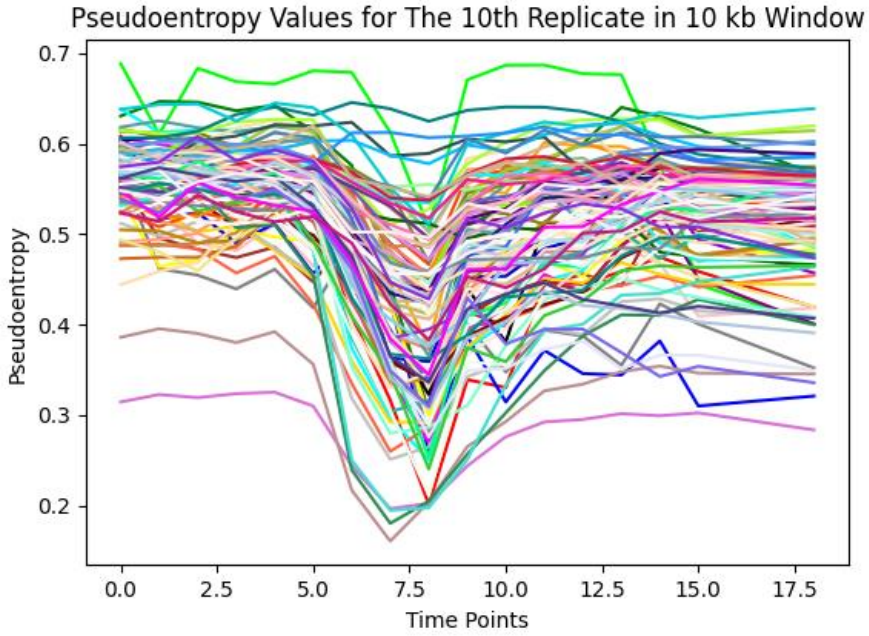
Şekil Ek 15.7 Kromozom 15'e ait 7. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



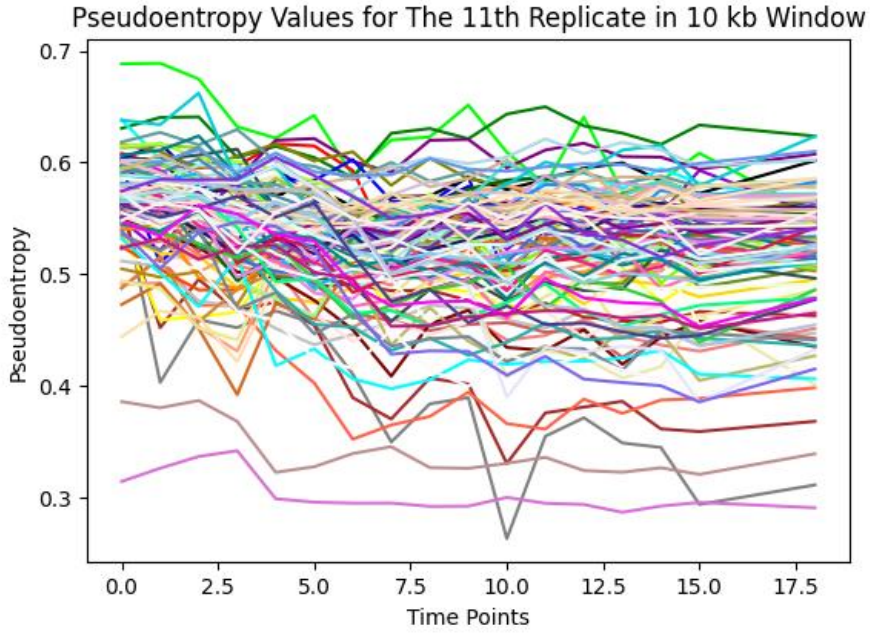
Şekil Ek 15.8 Kromozom 15'e ait 8. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



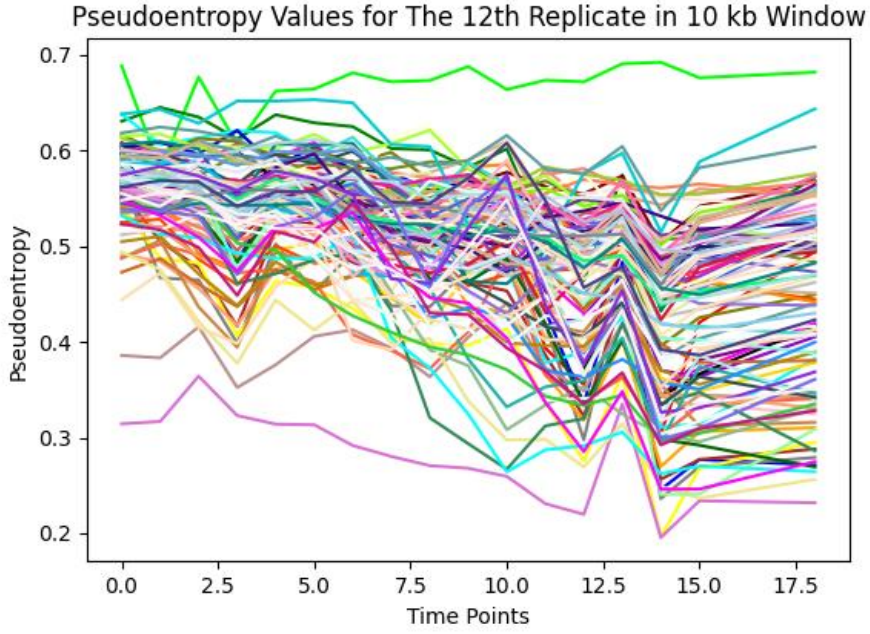
Şekil Ek 15.9 Kromozom 15'e ait 9. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



Şekil Ek 15.10 Kromozom 15'e ait 10. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği

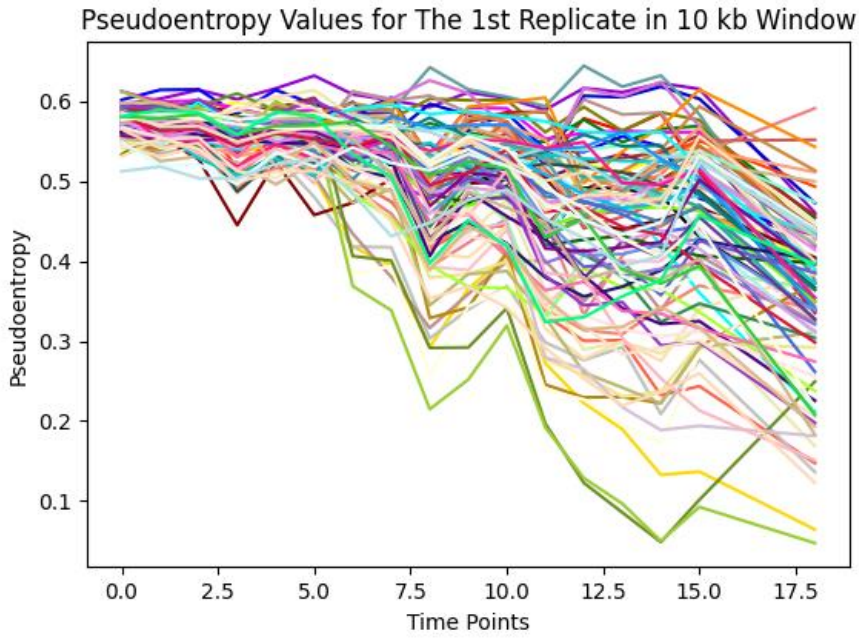


Şekil Ek 15.11 Kromozom 15'e ait 11. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği

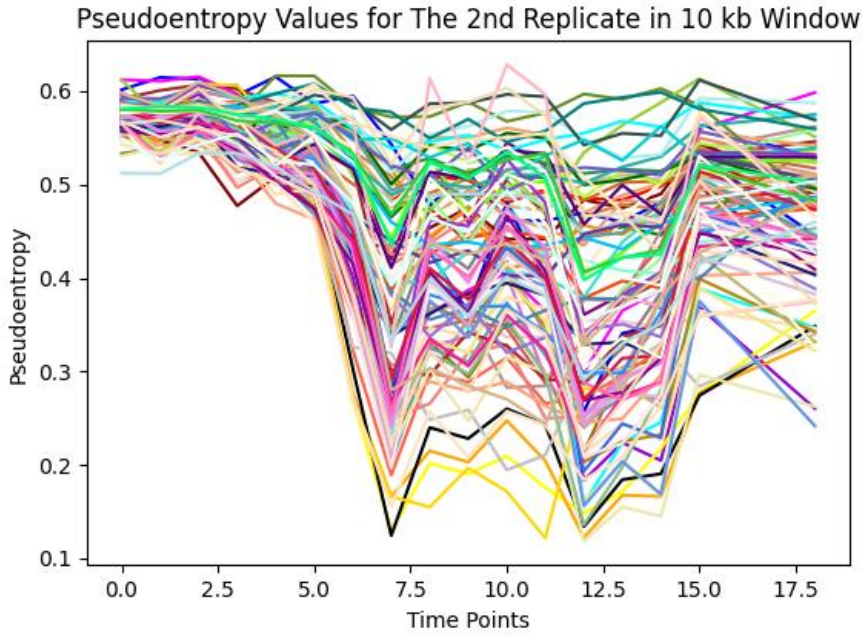


Şekil Ek 15.12 Kromozom 15'e ait 12. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği

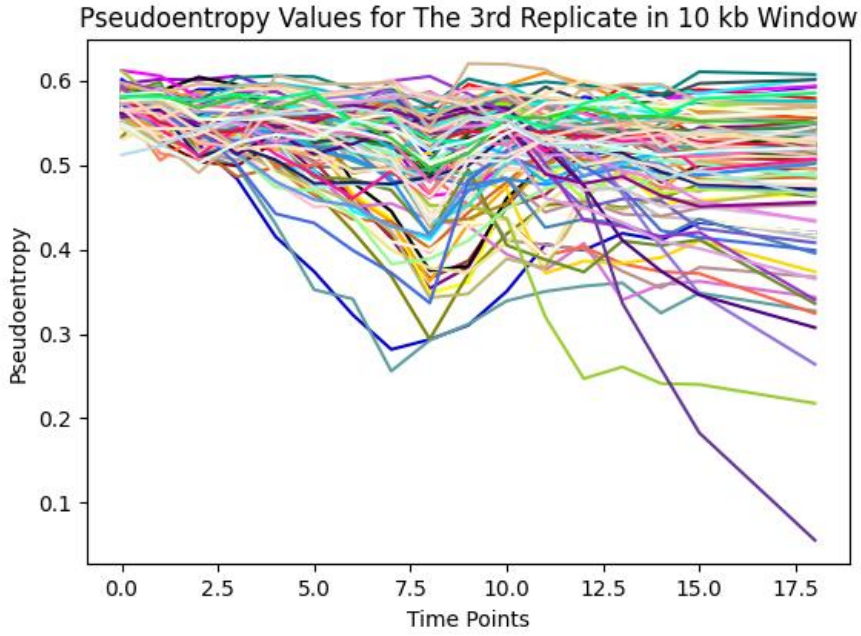
EK 16 Kromozom 16 için Psödoentropi Değişimi



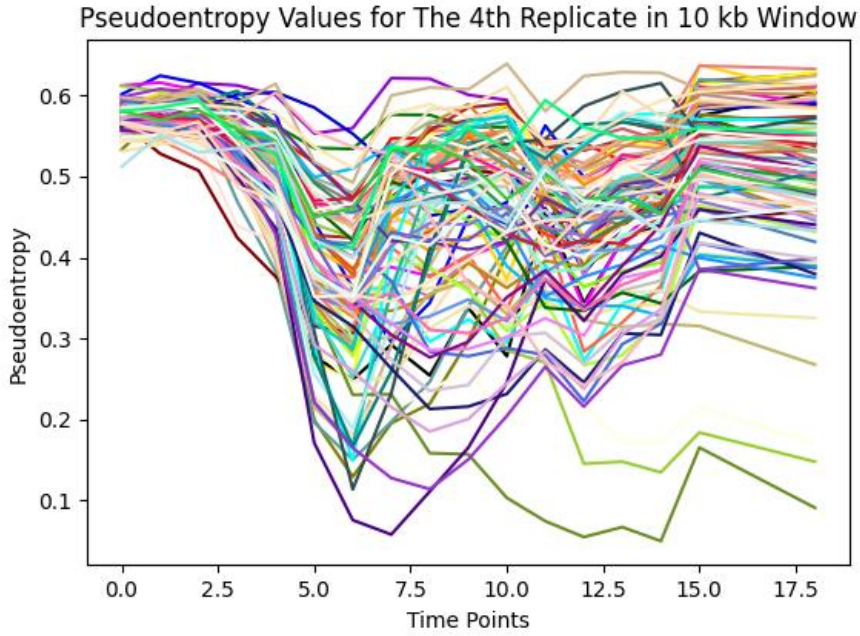
Şekil Ek 16.1 Kromozom 16'ya ait 1. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



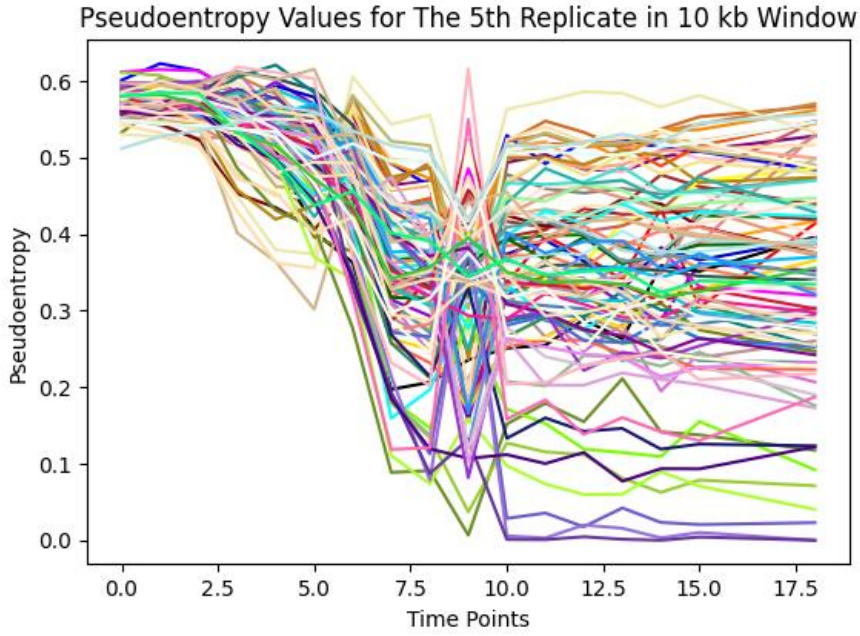
Şekil Ek 16.2 Kromozom 16'ya ait 2. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



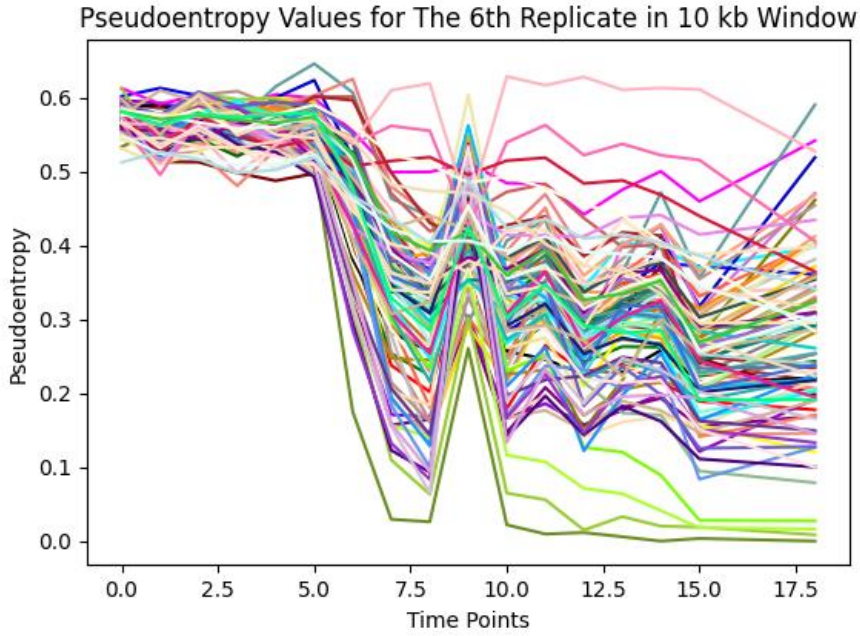
Şekil Ek 16.3 Kromozom 16'ya ait 3. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



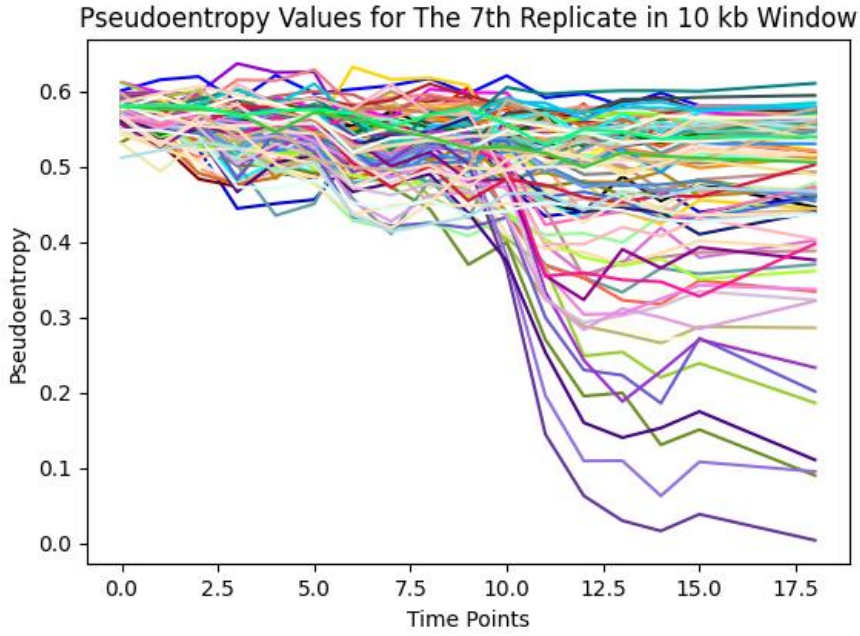
Şekil Ek 16.4 Kromozom 16'ya ait 4. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



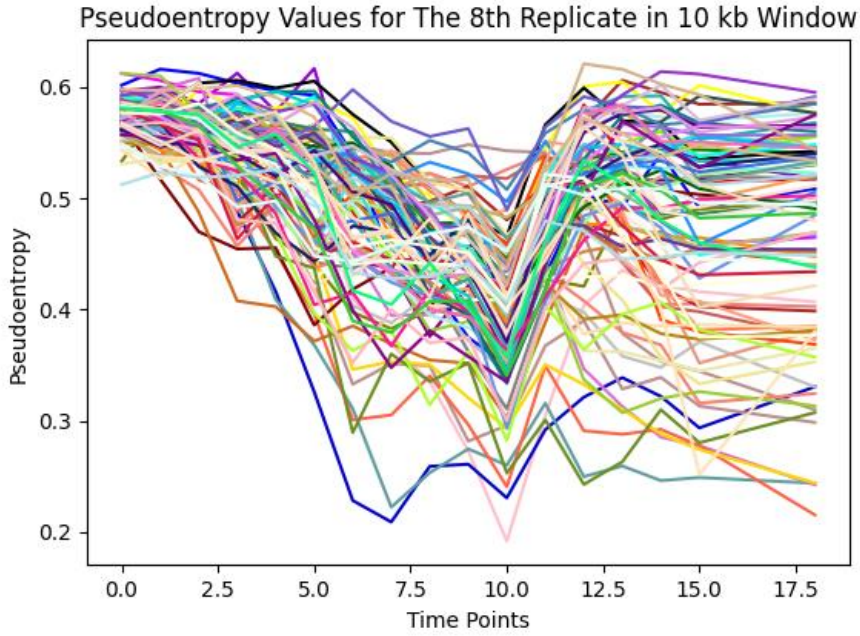
Şekil Ek 16.5 Kromozom 16'ya ait 5. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



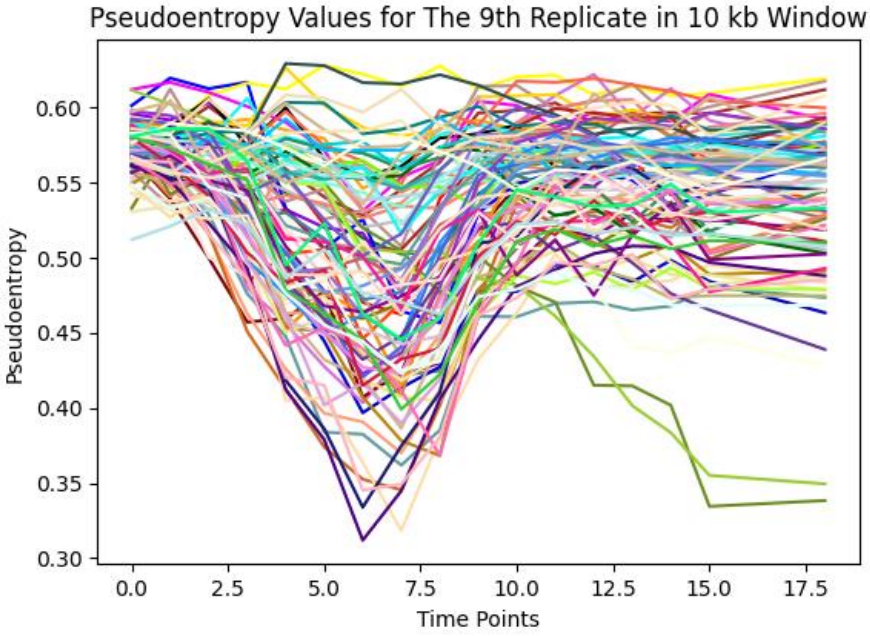
Şekil Ek 16.6 Kromozom 16'ya ait 6. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



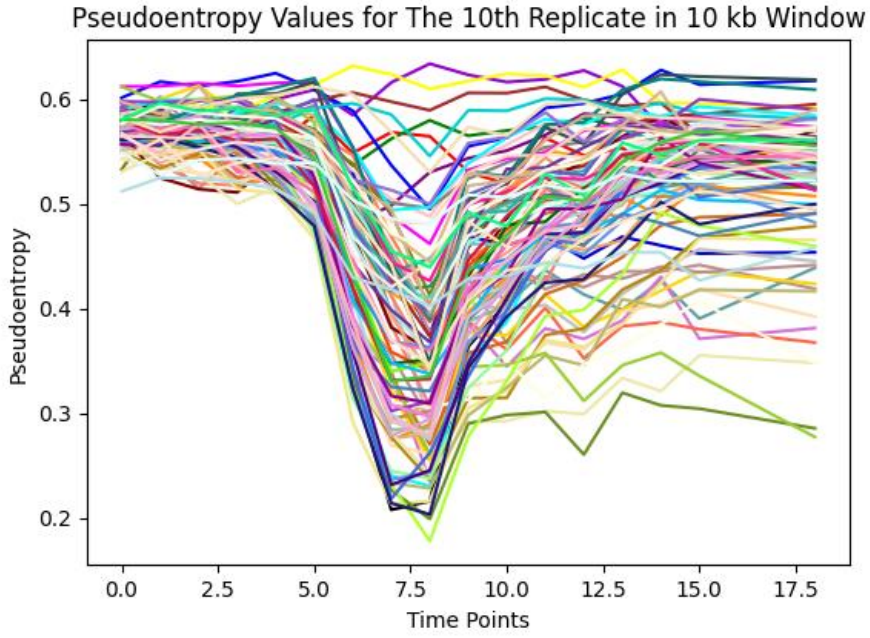
Şekil Ek 16.7 Kromozom 16'ya ait 7. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



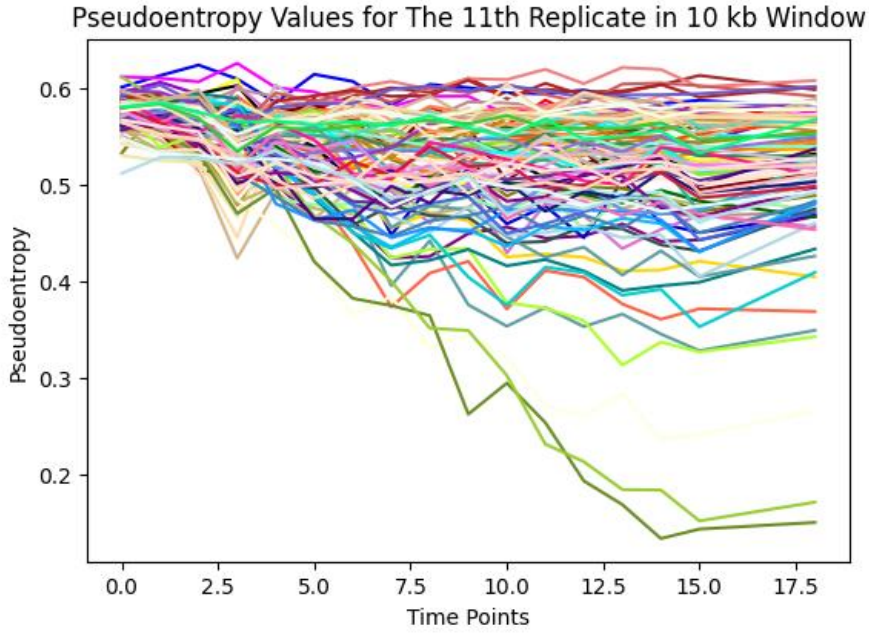
Şekil Ek 16.8 Kromozom 16'ya ait 8. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



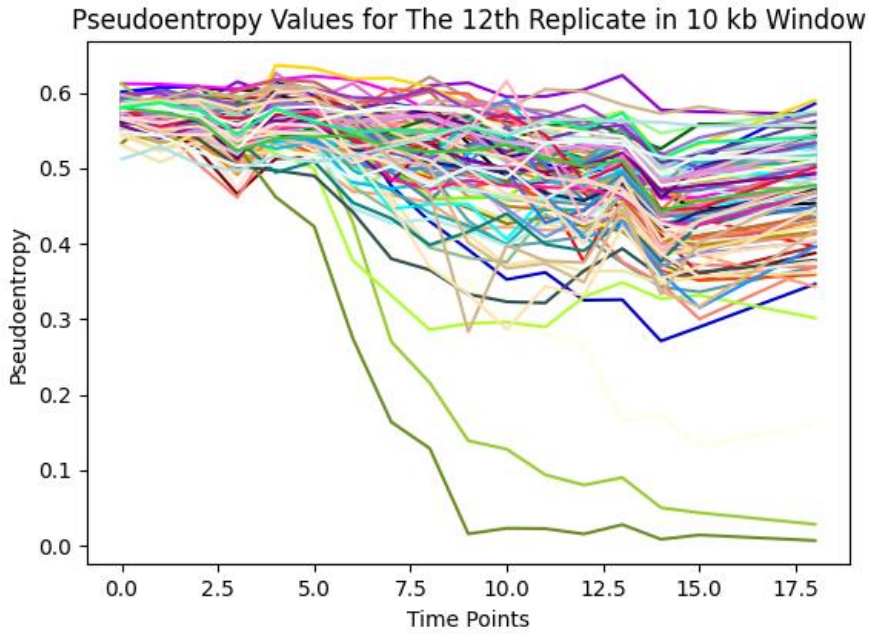
Şekil Ek 16.9 Kromozom 16'ya ait 9. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



Şekil Ek 16.10 Kromozom 16'ya ait 10. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



Şekil Ek 16.11 Kromozom 16'ya ait 11. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği



Şekil Ek 16.12 Kromozom 16'ya ait 12. Replikanın 10 kb pencerede psödoentropi değişim grafiği

TEZDEN ÜRETİLMİŞ YAYINLAR

Konferans Bildirileri

1. Büyükçelebi, N., Özbek, B., Vellnow, N. & Gossmann, T. (2024). “Exploring Pseudoentropy: New Insights into Genetic Diversity from an Experimental Evolution Study”, German Conference on Bioinformatics (GCB) 2024, Bielefeld, Germany, 30 September 2024 to 2 October 2024, pp. 178.