

Epigenetik Temeller ve Tarımsal Önemi 8

Bariş Eren¹

Adnan Aydın²

Özet

Epigenetik, bitkilerin adaptasyonu, gelişimi ve dayanıklılığının temel itici gücü olarak ortaya çıkmıştır. Bu bölümde, DNA metilasyonu, histon modifikasyonları ve RNA aracılı yollar dahil olmak üzere epigenetik düzenlemenin temel mekanizmaları ve bunların tohum gelişimi, çiçeklenme, meyve olgunlaşması ve ikincil metabolit biyosentezindeki rolleri incelenmektedir. Bu süreçlerin, bitkilerin abiyotik ve biyotik streslere verdiği tepkilere nasıl katkıda bulunduğunu ve hem anlık hem de nesiller arası stres hafızaları oluşturduğunu vurgulamaktayız. Temel biyolojinin ötesinde, bu bölüm epigenetiğin tarımsal uygulamalarına vurgu yapmaktadır. Epigenetik çeşitlilik, mahsulün evcilleştirilmesine katkıda bulunur, epiQTL haritalama yeni marker destekli ıslah stratejilerini mümkün kılar ve ortaya çıkan epigenom düzenleme teknolojileri (örneğin, CRISPR/dCas9 tabanlı araçlar) gen ifadesinin hedefe yönelik, geri dönüşümlü manipülasyonunu sağlar. Ayrıca, tarım ekosistemlerinde epigenetik manzarayı şekillendiren stres hazırlığı ve bitki-mikrop etkileşimleri gibi dış müdahaleleri de tartışıyoruz. İleriye bakıldığında, yüksek verimli dizileme ve makine öğrenimi yaklaşımlarıyla desteklenen epigenomiklerin ıslah süreçlerine entegrasyonu, iklim dostu mahsullerin geliştirilmesini hızlandıracak gibi görünüyor. Aynı zamanda, epigenetik işaretlerin bağlama bağlılığı ve istikrarı ile epigenom düzenlemeyle ilgili etik ve ekolojik endişeler gibi önemli zorluklar da devam etmektedir. Genel olarak, epigenetik, bitki biyolojisi ve tarımı birbirine bağlayan güçlü bir çerçeve sunarak, küresel iklim değişikliği karşısında uyum süreçlerine ilişkin daha derin bir anlayış ve sürdürülebilir gıda üretimi için pratik stratejiler sağlar.

- 1 Dr. Öğr. Üyesi, Iğdır Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Tarımsal Biyoteknoloji Bölümü, Iğdır/Türkiye, ORCID ID: <https://orcid.org/0000-0002-3852-6476>
- 2 Doç. Dr. Iğdır Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Tarımsal Biyoteknoloji Bölümü, Iğdır/Türkiye, ORCID ID: <https://orcid.org/0000-0002-8284-3751>

1. Giriş

Epigenetik, altta yatan DNA dizisinde herhangi bir değişiklik olmaksızın meydana gelen, gen ifadesindeki kalıtsal değişiklikleri ifade eder. DNA metilasyonu, histon modifikasyonları ve küçük RNA aracılı yollar dahil olmak üzere bu modifikasyonlar, kromatin yapısını ve transkripsiyon aktivitesini düzenleyerek bitki gelişimini ve çevresel sinyallere verilen yanıtları şekillendirir (Zhang ve ark., 2018). Genetik mutasyonların aksine, epigenetik izler dinamik ve geri dönüşümlüdür, bu da bitkilerin değişken koşullara hızla uyum sağlamasına olanak tanır, ancak bazı durumlarda nesiller boyunca istikrarlı bir şekilde aktarılabilir ve evrimsel ve tarımsal gidişatı etkileyebilir (Singh ve ark., 2024). Epigenetik kavramı, Conrad Waddington'ın genotiplerin çevresel etkiler altında nasıl farklı fenotipler ürettiğini açıklamak için “epigenetik manzara” fikrini ilk kez ortaya attığı 20. yüzyılın ortalarından bu yana önemli ölçüde gelişmiştir (Waddington, 1942). Modern moleküler biyoloji, genotip ve fenotipi birbirine bağlayan gen düzenlemesinin altında yatan biyokimyasal mekanizmaları ortaya çıkararak bu çerçeveyi genişletmiştir. Bitkilerde, bu keşifler özellikle dönüştürücü olmuştur, çünkü sabit organizmalar hayatta kalmak için fenotipik plastisiteye büyük ölçüde bağımlıdır.

Tarımda epigenetik iki yönlü bir öneme sahiptir:

a) Doğal varyasyonu ve adaptasyonu açıklar, genetik olarak benzer bitkilerin farklı ortamlarda neden farklı özellikler sergileyebileceğini vurgular.

b) Epigenetik belirteçlerin (epi-belirteçler) tanımlanması, epigenetik kantitatif özellik lokuslarının (epiQTL'ler) haritalanması ve CRISPR/dCas9 tabanlı sistemler gibi epigenom düzenleme teknolojilerinin kullanımı dahil olmak üzere, mahsulün iyileştirilmesi için pratik araçlar sağlar (Springer ve Schmitz, 2017).

Epigenetik süreçler ayrıca, verim ve gıda kalitesiyle doğrudan bağlantılı olan çiçeklenme zamanı, meyve olgunlaşması, tohum çimlenmesi ve stres toleransı gibi temel özelliklerin temelini oluşturur (Kuang ve ark., 2017). Epigenomiklerin bitki ıslahı ve biyoteknolojiye entegrasyonu, bu nedenle iklim dirençli ve sürdürülebilir tarımın gerçekleştirilmesi için bir öncü rol oynamaktadır.

2. Bitkilerde Temel Epigenetik Mekanizmalar

2.1. DNA Metilasyonu ve Düzenleyici Roller

Bitkilerde DNA metilasyonu tipik olarak, CG, CHG ve CHH (H = A, T veya C) sekans bağlamlarında meydana gelen, sitozinin 5' pozisyonuna bir metil grubunun eklenmesini içerir. Metilasyonun büyük ölçüde CG bölgelerine sınırlı olduğu hayvanların aksine, bitkiler benzersiz düzenleyici gereksinimlerini yansıtan kapsamlı bir CG dışı metilasyon sergilerler (Zhang ve ark., 2018).

Bu modifikasyon aşağıdaki konularda önemli bir rol oynar:

- Transpozon elemanlarının (TE) susturulması: TE mobilizasyonunu önleyerek genom bütünlüğünü korur (Kurgan ve ark., 2024).
- Gen ifadesinin düzenlenmesi: Promotör metilasyonu genellikle transkripsiyonu baskılar, oysa gen gövdesi metilasyonu (GBM) ifadesini stabilize edebilir.
- Strese adaptasyon: Kuraklık, tuzluluk ve patojen saldırısı, stres hafızası olarak kalabilen metilomun yeniden programlanmasını tetikleyebilir (Karan ve ark., 2012; Wang ve ark., 2021).

Replikasyon sırasında metilasyonun sürdürülmesi MET1 (CG bağlamı) ve CMT3 (CHG bağlamı) tarafından aracılık edilirken, DRM2 RNA yönlendirmeli DNA metilasyonu (RdDM) yoluyla de novo metilasyon oluşturur. Demetilasyon, ROS1 ve DME gibi DNA glikozilazlar aracılığıyla gerçekleştirilir ve dinamik düzenlemeyi mümkün kılar (Gallego-Bartolomé, 2020).

2.2. Histon Modifikasyonları ve Kromatin Yeniden Yapılanması

DNA'nın etrafını saran histon proteinleri, asetilasyon, metilasyon, fosforilasyon, ubikuitinasyon ve SUMOilasyon dahil olmak üzere N-terminal kuyruklarında çeşitli post-translasyonel modifikasyonlara (PTM) maruz kalırlar. Bu işaretler, kromatin erişilebilirliğini ve transkripsiyon aktivitesini belirleyen bir "histon kodu" oluşturur (Kouzarides, 2007).

Bitkilerdeki temel histon işaretleri şunlardır:

- H3K4me3: Promotörlerdeki aktif transkripsiyonla ilişkilidir.
- H3K27me3: Polycomb Repressive Complex 2 (PRC2) tarafından depolanır ve stabil gen susturma ile bağlantılıdır.

- H3K9ac ve H3K27ac: Kromatin gevşemesini ve transkripsiyon aktivasyonunu destekler.
- H3K9me2: Heterochromatin'i güçlendirir ve genellikle DNA metilasyonu ile birleşir.

Örneğin, *Arabidopsis thaliana*'da, FLOWERING LOCUS C (FLC) 'de H3K27me3 birikimi, çiçeklenme zamanını mevsimsel işaretlerle uyumlu hale getirerek vernalizasyonu aracılık eder (Bisht ve ark., 2023). Pirinç ve buğdayda, dinamik histon asetilasyon modelleri tuzluluk ve ısı stresine toleransla ilişkilendirilmiştir (He ve ark., 2024; Xu ve ark., 2022).

SWI/SNF kompleksleri gibi kromatin yeniden yapılandırıcıları, nükleozom konumunu daha da modüle ederek transkripsiyon faktörleri için erişilebilir veya baskılayıcı ortamlar yaratır. Histon modifikasyonları ve yeniden yapılandırma kompleksleri birlikte, bitkilerin gelişim programlarını ve çevresel uyaranları entegre etmelerini sağlar.

2.3. RNA'lar ve RNA Yönlendirmeli DNA Metilasyonu (RdDM)

Bitkiler, gen ekspresyonunun ve genom stabilitesinin güçlü düzenleyicileri olarak küçük RNA'lar (sRNA'lar), özellikle mikroRNA'lar (miRNA'lar) ve küçük müdahaleci RNA'lar (siRNA'lar) kullanır.

- miRNA'lar (~21 nt) genellikle hedef mRNA'ları bölünme veya translasyonel baskılama yoluyla düzenler. Bunlar gelişimsel yollar (yaprak polaritesi, çiçeklenme, kök gelişimi) ve stres tepkileri için gereklidir. Örneğin, miR398 bakır homeostazını ve oksidatif stres toleransını modüle eder (Sunkar ve ark., 2012).
- siRNA'lar (~24 nt), RdDM yolunun merkezinde yer alır ve burada de novo DNA metilasyonunu TE'lere ve tekrarlayan dizilere yönlendirir. RdDM, Pol IV ve Pol V, RNA bağımlı RNA polimeraz (RDR2), Dicer benzeri proteinler (DCL'ler) ve ARGONAUTE proteinleri (AGO4/6) içerir (Matzke ve Mosher, 2014).

RdDM, bitkilere adaptif bir genom savunma sistemi sağlar, istilacı DNA elemanlarını susturur ve stres altında gen ifadesini düzenler. Bu yol, siRNA kılavuzlu metilasyon modellerinin nesiller boyunca devam edebilmesi nedeniyle epigenetik kalıtıma da katkıda bulunur.

2.4. Epigenetik Kalıtım ve Kararlılık

Bitki epigenetiğinin en ilgi çekici yönlerinden biri, epigenetik izlerin kalıtsal doğasıdır. Epigenetik yeniden programlamanın genellikle gametogenez

sırasında sıfırlandığı hayvanların aksine, bitkilerdeki birçok epigenetik iz mayoz bölünme boyunca korunur ve nesiller arası kalıtımı mümkün kılar.

- Kararlı kalıtım: Mısırdaki parametasyon (b1 lokusu), siRNA aracılı transgenerasyonel gen susturmayı gösterir (Arteaga-Vázquez ve Chandler, 2010).
- Sıfırlama olayları: FLC’de vernalizasyonun indüklediği H3K27me3, vejetatif büyüme sırasında kararlıdır, ancak üreme plastisitesini sağlamak için gametlerde sıfırlanır (Bisht ve ark., 2023).
- Stres kaynaklı epimutasyonlar: Bazı kuraklık ve patojen kaynaklı metilasyon değişiklikleri, stresin epigenetik hafızasını sunarak, nesillerde kalıcı olabilir (Van Winkle ve ark., 2025).

Kararlılık ve tersinirlik arasındaki denge, epigenetik kalıtımın hem uyarlanabilirlik hem de evrimsel esneklik sağlamasını garanti eder. Tarım için bu, mahsulün iyileştirilmesi için faydalı epigenetik durumların seçilmesi veya indüklenmesi için fırsatlar sunar.

3. Bitki Gelişimi ve Fizyolojisinde Epigenetik

Bitki gelişimi, farklı dokular ve gelişim aşamaları boyunca gen ifadesinin hassas bir şekilde düzenlenmesini gerektiren, yüksek düzeyde koordine edilmiş bir süreçtir. Hareketli organizmalardan farklı olarak, bitkiler çevresel dalgalanmalardan kaçınamazlar; bu nedenle, gelişim programlarını çevresel sinyallerle entegre etmek için epigenetik mekanizmalara büyük ölçüde bağımlıdırlar. DNA metilasyonu, histon modifikasyonları, kromatin yeniden modellenmesi ve kodlamayan RNA’lar dahil olmak üzere epigenetik modifikasyonlar, transkripsiyon aktivitesini hassas bir şekilde ayarlayan moleküler anahtarlar görevi görür ve gelişimde hem istikrarı hem de esnekliği sağlar (Zhang ve ark., 2018).

Bu mekanizmalar pasif değildir; tohum oluşumu, çimlenme, çiçeklenme, meyve olgunlaşması ve ikincil metabolitlerin üretimi gibi gelişimsel geçişleri aktif olarak şekillendirirler (Tablo 1). Önemli olarak, bu epigenetik işaretlerin çoğu çevresel girdilere duyarlıdır, bu da bitki fizyolojisinin genom ve dış çevre arasındaki diyalogdan sürekli olarak etkilendiği anlamına gelir. Bu tür düzenlemeler verim istikrarını, mahsul kalitesini ve strese dayanıklılığı destekler ve epigenetiği tarımsal iyileştirmenin merkezine yerleştirir (Kuang ve ark., 2017; Ding ve ark., 2022).

Tablo 1. Bitki Gelişimi ve fizyolojisinde epigenetik düzenleme

Gelişimsel Süreç	Epigenetik Mekanizma	Bitki Örneği	Sonuç
Tohum gelişimi	DNA demetilasyonu (DME) ve izlenim	Arabidopsis thaliana	Ebeveyn gen ekspresyonunun dengelenmesi, verimli tohumlar
Tohum çimlenmesi	CHH demetilasyonu, histon asetilasyonu	Arabidopsis thaliana	Dormansızlık kırılması, GA-ABA düzenlemesi
Tohum seti sırasında stres	DNA metilasyonu yeniden programlanması	Pirinç, arpa	Tohum dormansızlığının ve çimlenme verimliliğinin değişimi
Çiçeklenme (vernalizasyon)	FLC'deki H3K27me3 birikimi	Arabidopsis thaliana	Soğuk etkisiyle çiçeklenme yeterliliği
Tahıllarda çiçeklenme	VRN1/VRN2'de histon modifikasyonları	Buğday, arpa	Vernalizasyon gereksinimi, verim adaptasyonu
Stresle indüklenen çiçeklenme	Çiçeklenme genlerinde histon asetilasyonu	Arabidopsis thaliana	Kuraklık/ sıcaklık altında hızlandırılmış çiçeklenme
Meyve olgunlaşması	DNA demetilasyonu (RIN, NOR, CNR), H3K27me3 kaldırılması	Domates, üzüm	Olgunlaşma ilerlemesi, kalite özellikleri
Sekonder metabolitler	Histon asetilasyonu, DNA metilasyonu	Arabidopsis, C. roseus	Flavonoidler, alkaloidler, fenollerin düzenlenmesi

Van ve ark., 2023, Ibarra ve ark., 2012, Ding ve ark., 2022, Ding ve ark., 2022, Bisht ve ark., 2023, Oliver ve ark., 2009, Miryeganeh, 2021, Abdulraheem ve ark., 2024, Zhong ve ark., 2013, Liu Ruie ve ark., 2015, Fortes ve Gallusci, 2017, Isah, 2019; Thiebaut ve ark., 2019

3.1. Tohum Gelişimi ve Çimlenme

Tohum oluşumu, DNA metilasyonu ve histon işaretleri tarafından düzenlenen karmaşık ebeveyn kökenli etkiler veya genomik izlemeyi içerir. Baskı, endospermde anne ve baba alellerinin farklı şekilde ifade edilmesini sağlar. DNA glikozilaz DEMETER (DME), belirli lokuslarda metilasyonu aktif olarak ortadan kaldırarak anne alelinin ifade edilmesini sağlarken, DNA

metiltransferaz MET1 baba alelinin sessiz kalmasını sağlar (Van ve ark., 2023). Bu denge, endosperm gelişimi ve tohum canlılığı için çok önemlidir.

Çimlenme sırasında tohumlar dramatik bir epigenetik yeniden programlamaya uğrar. Arabidopsis üzerinde yapılan çalışmalar, CHH metilasyonunun endospermde azaldığını ve embriyo büyümesi için gerekli genleri aktive ettiğini göstermiştir (Ibarra ve ark., 2012). Hormonal düzenleme de epigenetik olarak ayarlanır: ABA'ya duyarlı genler, histon deasetilasyonu ile susturulur ve uyku halini bozar, gibberellin (GA) biyosentetik genler ise histon asetiltransferazlar tarafından aktive edilir ve çimlenmeyi teşvik eder (Ding ve ark., 2022).

Pirinç ve arpa gibi tahıllarda, tohum gelişimi sırasında stres, tohumun uykusunu ve çimlenme verimliliğini değiştiren kalıtsal metilasyon değişikliklerine neden olabilir, bu da tohum epigenetiğinin tarımla ilgili önemini göstermektedir (Ding ve ark., 2022).

3.2. Çiçeklenme Zamanı ve Üreme Başarısı

Çiçeklenme, vejetatif ve üreme aşamalarını birbirine bağlayan kritik bir geçiş aşamasıdır ve epigenetik tarafından güçlü bir şekilde düzenlenir. En iyi tanımlanmış örnek, Arabidopsis'te görülen vernalizasyondur: Uzun süreli soğuğa maruz kalma, FLC'de (FLOWERING LOCUS C) H3K27me3 birikimini tetikler, bu da onu stabil bir şekilde susturur ve ilkbaharda çiçeklenmeye izin verir (Bisht ve ark., 2023). Bu epigenetik "hafıza" mitotik olarak stabildir, ancak gametogenez sırasında sıfırlanır ve sonraki nesillerde esneklik sağlar.

DNA metilasyonu da fotoperiyodik çiçeklenmeyi düzenler. Pirinçte, Hd3a promotöründeki metilasyon florigen yolunu modüle ederek uzun ve kısa gün koşullarında çiçeklenmeyi etkiler (Wu ve ark., 2024). Arpa ve buğdayda, VRN1/VRN2 lokuslarındaki epigenetik varyasyon vernalizasyon gereksinimlerini belirler ve enlemler arasında verim adaptasyonunu etkiler (Oliver ve ark., 2009).

İlginç bir şekilde, stres çiçeklenmeyi epigenetik olarak etkileyebilir. Kuraklık ve ısı stresi, çiçeklenme promotörlerinde histon asetilasyonundaki değişikliklerin aracılık ettiği çiçeklenmeyi sıklıkla hızlandırır. Bu plastik tepki, bitkilerin ölümcül stres meydana gelmeden üremeyi tamamlamasını sağlar (Mirzayeganeh, 2021; Abdullaheem ve ark., 2024).

3.3. Meyve Olgunlaşması ve Kalite Özellikleri

Meyve olgunlaşmasının epigenetik düzenlenmesi, domates gibi klimakterik meyvelerde özellikle belirgindir. Genom çapında metilasyon profili, olgunlaşma düzenleyicilerinin (RIN, NOR, CNR) kapsamlı demetilasyonunu ortaya çıkarmış ve olgunlaşma genlerinin transkripsiyonel aktivasyonunu mümkün kılmıştır (Zhong ve ark., 2013). DNA demetilaz olan SIDML2'deki mutasyonlar, olgunlaşmanın eksik kalmasına ve şeker, pigment ve aroma profillerinde değişikliklere yol açar (Liu Ruie ve ark., 2015).

Histon modifikasyonları da tamamlayıcı roller oynar. Örneğin, olgunlaşma ile ilgili lokuslarda H3K27me3'ün kaldırılması, doğru ilerleme için gereklidir, ancak kalıcı baskılayıcı işaretler olgunlaşmayı geciktirir. Bu epigenetik süreçler, hasat sonrası raf ömrü, besin değeri ve ticari kaliteyi doğrudan etkiler (Kuang ve ark., 2017).

Asma ve çilekte, DNA metilasyon dinamikleri, lezzet ve aroma ile bağlantılı ikincil metabolit yollarını düzenler (Fortes ve Gallusci, 2017). Bu bilgiler, artık verimin ötesinde kalite özelliklerini hedefleyen ıslah programlarına entegre edilmektedir.

3.4. İkincil Metabolitlerin Epigenetik Kontrolü

İkincil metabolitler bitkilerin savunması, adaptasyonu ve insan kullanımı için çok önemlidir. Biyosentetik yolları epigenetik tarafından sıkı bir şekilde düzenlenir:

- **Flavonoidler:** Arabidopsis'te, MYB transkripsiyon faktörü lokuslarındaki histon asetilasyonu flavonoid biyosentezini artırarak UV koruması ve pigmentasyon sağlar.
- **Alkaloidler:** Catharanthus roseus gibi tıbbi bitkilerde, DNA metilasyonu terpenoid indol alkaloid biyosentetik genlerini düzenleyerek kanser tedavilerinde kullanılan bileşiklerin seviyelerini etkiler (Isah, 2019; Thiebaut ve ark., 2019).
- **Fenolikler ve terpenler:** Çevresel stresler genellikle fenolik ve terpen biyosentez yollarının epigenetik aktivasyonunu tetikleyerek bitki bağışıklığını artırır.

İkincil metabolitler mahsul kalitesini (lezzet, renk, besin değeri) ve stres toleransını etkilediği için bu düzenleme tarım açısından önemlidir. Bu yolların epigenetik modülasyonu, fonksiyonel gıdaların ve tıbbi bitkilerin iyileştirilmesi için yeni stratejiler sunar.

4. Çevresel Streslere Epigenetik Tepkiler

Bitkiler, sabit organizmalar olarak, sürekli değişen ortamlara maruz kalırlar. Hayvanların aksine, elverişsiz koşullardan uzaklaşarak göç edemezler. Bunun yerine, stres sinyallerini algılamak, entegre etmek ve bunlara yanıt vermek için epigenetik mekanizmalara güvenirlir. Bu mekanizmalar, hızlı ve geri dönüşümlü gen ekspresyonu değişikliklerini ve bazı durumlarda nesiller boyunca devam eden uzun vadeli adaptif hafızayı mümkün kılar (Ashapkin ve ark., 2020; Miryeganeh, 2025) (Şekil 1).

4.1. Abiotik Stresler Altında Epigenetik Düzenleme

Kuraklık Stresi:

- Pirinçte kuraklık koşulları, OsDREB gibi kuraklığa duyarlı promotörlerin hipometilasyonuna neden olur ve bu da stres koruyucu transkripsiyon faktörlerinin yukarı regülasyonuna yol açar (Wang ve ark., 2021).
- Arpada kuraklık, strese duyarlı lokuslarda hem DNA metilasyonunda hem de H3K4me3 zenginleşmesinde değişikliklere neden olarak ozmotik ayarlama yollarını modüle eder (Janiak ve ark., 2016).
- Kuraklık stresiyle değişen DNA metilasyonu desenlerine bir örnekte; buğdayda yapılan bir çalışmada putresin uygulaması ile metilasyon seviyeleri düzenlenmiştir (Demirel ve ark., 2024)

Tuzluluk Stresi:

- Mısır, tuz stresi altında siRNA yeniden programlaması gösterir, RdDM'yi iyon taşıyıcı genleri düzenlemek için yeniden yönlendirir ve tuz toleransını artırır (Shen ve ark., 2018).
- Soya fasulyesinde tuz stresi, H3K27ac zenginleşmesine yol açar ve savunma ile ilgili transkripsiyon ağlarını aktive eder (Cadavid ve ark., 2019).

Isı Stresi:

- Arabidopsis thaliana, ısı şoku proteini (HSP) promotörlerinde H3K4me3 tutunması sergiler ve tekrarlayan sıcak dalgaları üzerine daha hızlı yeniden aktivasyon sağlayan somatik bir “stres hafızası” oluşturur (Abdulraheem ve ark., 2024).
- Buğday, yüksek sıcaklıklarda tahıl dolumunu düzenleyen histon asetilasyon değişiklikleri sergiler (He ve ark., 2024).



Şekil 1. Çevresel Streslere Epigenetik Tepkiler (Wang ve ark., 2021, Shen ve ark., 2018, Abdulraheem ve ark., 2024, Bisht ve ark., 2023, Ding ve ark., 2022, Kong ve ark., 2022, Boyko ve Kovalchuk, 2011)

Soğuk Stresi:

- Vernalizasyon, bu durumun arketipini temsil eder: Uzun süreli soğuk, FLC'de H3K27me3'ü indükler ve uygun koşullar geri dönene kadar çiçeklenme baskılayıcılarını susturur (Bisht ve ark., 2023).
- Mısırdaki soğuk toleransı, ZmDREB genlerinde DNA metilasyon değişiklikleriyle bağlantılıdır ve donma direncini artırır (Shan ve ark., 2013).

4.2. Biyotik Streslere Epigenetik Tepkiler

Patojen Saldırısı:

- Botrytis cinerea ile enfekte olmuş domateste, savunma genleri H3K9ac zenginleşmesi gösterir ve bağışıklık tepkilerini aktive eder (Ding ve ark., 2022).
- Arabidopsis'te, bakteriyel enfeksiyon savunma lokuslarında yaygın DNA hipometilasyonunu tetikler ve bu da transkripsiyonel yeniden programlama ile ilişkilidir (Dowen ve ark., 2012).

Virüs Enfeksiyonu:

- Bitkiler, RdDM'yi viral genomları susturmaya yönlendiren virüs kaynaklı siRNA'lar (vsiRNA'lar) üretir. Bu epigenetik antiviral bağışıklık, tütün ve domateste bildirilmiştir (Kong ve ark., 2022).

Otçullar:

- Epigenetik modifikasyonlar (DNA metilasyonu, histon asetilasyonu) böcek otçuluğu altında jasmonik asit (JA) duyarlı genleri düzenler. Mısırdaki, çiğneyen otçullar lokus spesifik metilasyon kaybına neden olarak savunma ile ilgili genleri aktive eder (Boyko ve Kovalchuk, 2011).

4.3. Stres Hafızası ve Hazırlık Etkileri

Stres kaynaklı epigenetik yeniden programlamanın en ilginç sonuçlarından biri stres hafızasıdır. İlk maruz kalma sonrasında bitkiler, tekrarlayan strese daha hızlı veya daha güçlü tepki vermelerini sağlayan epigenetik izleri muhafaza ederler.

- Somatik stres hafızası: Stres genlerinde H3K4me3'ün muhafaza edilmesi, yeniden maruz kalma durumunda hızlı aktivasyonu sağlar (Abdulraheem ve ark., 2024). Stres ve kültürel manipülasyonlar, DNA metilasyon desenlerinde değişiklikler yaratabilir; örneğin

buğdayda poliamin uygulamasıyla hipermetilasyon/hypometilasyon gözlenmiştir (Eren ve ark., 2023)

- **Hazırlık:** Stresli ebeveynlerden elde edilen tohumlar genellikle DNA metilasyonu ve siRNA kalıtımı ile bağlantılı bir fenomen olan gelişmiş stres toleransı sergiler (Ding ve ark., 2022).
- **Çapraz stres toleransı:** Bir strese (örneğin kuraklık) karşı epigenetik hazırlık, başka bir strese (örneğin patojen enfeksiyonu) karşı gelişmiş direnç sağlayabilir, bu da ortak bir epigenetik sinyal ağını yansıtır.

4.4. Stres Altında Nesiller Arası Epigenetik Kalıtım

Stres kaynaklı epigenetik izler, sonraki nesillere aktarılabilir ve sonraki nesillerin fenotiplerini etkileyebilir:

- **Arabidopsis:** Kuraklık ve patojen stresi, F2 ve F3'te tespit edilebilir DNA metilasyon değişikliklerine neden olmuştur, ancak stabilite değişkenlik göstermiştir (Van Winkle ve ark., 2025).
- **Mısır:** Strese duyarlı lokuslarda nesiller arası epimutasyonlar, yerel adaptasyona katkıda bulunmuştur (Eichten ve ark., 2013).
- **Buğday:** Isı stresi, üreme dokularındaki metilasyonu değiştirmiş ve bu da yavruların tahıl verimini etkilemiştir (Begcy ve Dresselhaus, 2018; Li ve ark., 2022). Ayrıca doğal streslerin yanı sıra, NaN_3 gibi kimyasal mutajenler de epigenetik yeniden programlamayı indükleyerek nesiller arası varyasyon yaratabilmektedir (Türkoğlu ve ark., 2023).

Bu kalıtım, bitkilere geçmiş ortamların genetik olmayan bir hafızasını sağlar ve ekolojik adaptasyonu ve tarımsal direnci şekillendirir.

5. Epigenetiğin Tarımsal Uygulamaları

5.1. Mahsul Evcilleştirilmesinde Epigenetik Değişim

Bitki evcilleştirme geleneksel olarak genetik bir süreç olarak görülür, ancak son kanıtlar epigenetik değişikliklerin de önemli bir rol oynadığını göstermektedir (Tablo 2). Evcilleştirme, seçici süpürme nedeniyle genellikle genetik çeşitliliği azaltır, ancak epigenetik varyasyon devam eder ve fenotipik plastisiteye katkıda bulunur (Rodríguez López ve Wilkinson, 2015).

- **Pirinçte,** yabani ve kültür bitkileri arasındaki metilasyon farklılıkları, çiçeklenme ve stres toleransını kontrol eden genleri etkiler (Zhang ve ark., 2015).

- Domateste, evcilleştirme, meyve olgunlaşma genlerindeki epigenetik değişikliklerle ilişkilendirilmiş ve lezzet ve raf ömrü gibi özellikleri etkilemiştir (Zhong ve ark., 2013).
- Mısırdaki, metilasyon polimorfizmleri, çekirdek özellikleri ve çeşitli agroekolojik koşullara adaptasyon ile ilişkilidir (Eichten ve ark., 2013).
- Kimyasal ajanlarla ya da biyostimülanlarla uygulanan müdahalelerin DNA metilasyonunu modüle ederek in vitro kültür verimliliğini ve tohum gelişimini etkileyebileceğine dair örnekler vardır (Eren ve ark., 2023).

Bu nedenle, epigenetik profillemeye, evcilleştirme tarihini yeniden oluşturmak ve yararlı adaptif özellikleri tanımlamak için genomik yaklaşımları tamamlayabilir.

5.2. Yetiştirmede Epigenetik Belirteçler ve epiQTL Haritalama

Evcilleştirmenin ötesinde, epigenetik polimorfizmler yetiştirmede epigenetik belirteçler (epi-belirteçler) olarak işlev görebilir. SNP'ler gibi, metilasyon durumları ve histon belirteçleri de epiQTL'ler (epigenetik kantitatif özellik lokusları) olarak haritalanabilir.

- Arabidopsis'te çiçeklenme zamanı ve kök gelişimi ile ilişkili epiQTL'ler tanımlanmıştır (Kawakatsu ve ark., 2016).
- Pirinçte, epiQTL haritalama, metilasyon varyasyonunu kuraklık toleransı ve verim istikrarı ile ilişkilendirmiştir (Zhang ve ark., 2015).
- Bu yaklaşım, yetiştiricilerin genetik belirteçlerle tek başına açıklanamayan gizli kalıtsal varyasyonları yakalamalarını sağlar.

Epi-markörlerin ıslah süreçlerine entegrasyonu, moleküler destekli seleksiyona yeni bir boyut kazandırmaktadır.

Tablo 2. Tarımda Epigenetik Uygulamaları

Uygulama Alanı	Mekanizma	Örnek	Tarımsal Etki
Evcil Hale Getirme	DNA metilasyonu değişiklikleri	Pirinç, domates	Çiçeklenme, meyve olgunlaşma özelliklerinin şekillendirilmesi
Islah	epiQTL haritalaması	Pirinç, Arabidopsis	Kuraklık toleransı ve verim özelliklerinin tespiti
Epigenom düzenleme	CRISPR/dCas9-TET1, -DNMT3A, -p300	Arabidopsis, pirinç	Hedeflenmiş gen aktivasyonu/susturulması
Stres hazırlığı	Epigenetik hafıza induksiyonu	Buğday, mısır	Soydaşlarda gelişmiş dirençlilik
Bitki-mikrobiyom etkileşimi	Mikrobiyom kaynaklı metilasyon	Arpa, domates	Büyüme teşviki ve patojen direnci

5.3. Epigenom Düzenleme Araçları (CRISPR/dCas9 Tabanlı Yaklaşımlar)

CRISPR/dCas9 epigenom düzenlemesinin uygulanması, dönüştürücü bir ilerlemedir. DNA çift sarmal kırılmalarına neden olan geleneksel CRISPR-Cas9'dan farklı olarak, dCas9 (nükleaz-ölü Cas9) epigenetik efektörlerle birleştirilerek belirli lokuslarda metilasyon veya histon işaretleri eklenebilir veya kaldırılabilir.

- dCas9-TET1: DNA metilasyonunu kaldırarak sessizleştirilmiş genleri yeniden aktive eder (Papikian ve ark., 2019).
- dCas9-DNMT3A: Metilasyon ekleyerek strese duyarlı genleri sessizleştirir.
- dCas9-p300 veya HDAC'ler: Histon asetilasyonunu modüle ederek kromatin erişilebilirliğini değiştirir.

Bu araçlar, DNA dizisini değiştirmeden gen ifadesinin hassas, hedefe yönelik ve geri dönüşümlü bir şekilde düzenlenmesini sağlar, bu da onları mahsul iyileştirme için oldukça cazip hale getirir. Uygulamalar arasında abiyotik stres toleransının, verim özelliklerinin ve besin kalitesinin iyileştirilmesi yer alır.

5.4. Tarımda Epigenetik Müdahaleler

Üreme dışında, epigenetik durumlar dış müdahalelerle de manipüle edilebilir:

- **Kimyasal tedaviler:** Epigenetik modulatorler (örneğin, 5-azacitidine, trichostatin A) deneysel olarak epigenetik yeniden programlamayı tetikleyebilir. Ayrıca, sodyum azid gibi mutajenler de buğdayda DNA metilasyonu desenlerini değiştirmiştir (Türkoğlu ve ark., 2023). Memeli cinsiyet hormonları (ör. 17- β -estradiol, progesteron) buğday fidelerinde DNA metilasyonu ve retrotranspozon polimorfizmini değiştirmiştir (Demirel ve ark., 2023)
- **Stres hazırlığı:** Hafif strese kontrollü maruz kalma, epigenetik hafıza oluşturabilir ve yavruların dayanıklılığını artırabilir (Conrath ve ark., 2015).
- **Mikrobiyal etkileşimler:** Bitki-mikrobiyom ilişkileri, konakçı epigenetik değişiklikleri tetikleyerek büyümeyi teşvik edebilir ve patojen direncine katkıda bulunabilir (Egidi ve ark., 2019).

Bu müdahaleler, genetik modifikasyon gerektirmeden iklim dostu tarım için yeni araçlar sağlar ve halkın kabulü konusundaki endişeleri giderir.

6. Gelecekteki Perspektifler ve Zorluklar

Epigenetik, biyolojik düzenlemenin dönüştürücü bir katmanı olarak hızla ortaya çıkmış ve bitkilerin gelişimsel ipuçlarına ve çevresel dalgalanmalara nasıl tepki verdiklerine dair anlayışımızı temelden değiştirmiştir. Nesiller boyunca birikmesi gereken genetik mutasyonların aksine, DNA metilasyonu, histon modifikasyonları ve küçük RNA yolları gibi epigenetik modifikasyonlar, bitkilere esnek, geri dönüşümlü ve bazı durumlarda kalıtsal adaptasyon mekanizmaları sağlar. Bu, epigenetiği mahsul iyileştirme, strese dayanıklılık ve iklim dostu tarımın geliştirilmesi için özellikle güçlü bir araç haline getirir.

Bu umut verici uygulamalara rağmen, epigenetik keşifleri büyük ölçekli tarım uygulamalarına dönüştürmek hiç de kolay değildir. Mevcut araştırmalar, epigenetik varyasyon ile tarımsal açıdan önemli özellikler arasında güçlü bir korelasyon olduğunu göstermektedir, ancak bu mekanizmaların istikrarı, öngörülebilirliği ve ölçeklenebilirliği hala açık sorular olarak kalmaktadır. Örneğin, stresin neden olduğu epigenetik izler, anında adaptif avantajlar sağlayabilir, ancak bazen sonraki nesillerde kaybolabilir, bu da üreme programlarında uzun vadeli yararlarını zorlaştırır. Ayrıca, birçok epigenetik süreç, türler, dokular ve çevre koşullarına göre değişen, bağlama yüksek derecede bağlıdır, bu da saha uygulamaları için standardizasyonunu zorlaştırır.

Gelecekte, epigenetiğin tarıma başarılı bir şekilde entegre edilmesi, yüksek verimli metilom dizileme, hassas epigenom düzenleme araçları ve tahmine dayalı hesaplama modelleri gibi teknolojik yenilikleri gerektirecektir.

Aynı zamanda, epigenetik müdahalelerin bitki-mikrop etkileşimlerini, biyolojik çeşitliliği ve ekosistem istikrarını etkileyebileceğini kabul ederek, ekolojik hususları da dikkate almak çok önemli olacaktır. Son olarak, daha geniş etik ve düzenleyici hususlar ele alınmalıdır: örneğin, kalıcı DNA dizisi değişiklikleri olmayan epigenom düzenlenmiş mahsuller, genetiği değiştirilmiş organizmalar (GDO'lar) olarak sınıflandırılmalı mı, yoksa ayrı bir düzenleyici çerçeve altında yönetilmeli mi?

Özetle, bitki epigenetiğinin geleceği, en son bilimsel gelişmeler, sorumlu tarım uygulamaları ve toplumsal diyalogun kesişim noktasında yatmaktadır. Bu boyutlar etkili bir şekilde entegre edilebilirse, epigenetik sadece mahsul verimliliğini ve sürdürülebilirliğini artırmakla kalmayıp, Antroposen'de bitki biyolojik çeşitliliği ile olan daha geniş ilişkimizi yeniden tanımlama potansiyeline de sahiptir.

6.1. Epigenomiklerin Mahsul İyileştirmeye Entegrasyonu

En heyecan verici alanlardan biri, epigenomik bilgilerin ıslah programlarına dahil edilmesidir. Bisülfid dizileme, ChIP-seq ve tek hücre epigenomik alanındaki gelişmeler, bitki gelişimi boyunca metilomların ve histon manzaralarının benzeri görülmemiş bir çözünürlükte incelenmesini mümkün kılmaktadır. EpiQTL haritalama ile birleştirildiğinde, bu yaklaşımlar ıslahçılara kuraklık toleransı, verim ve kalite özellikleriyle bağlantılı epigenetik varyantları tanımlama olanağı sağlamaktadır (Springer ve Schmitz, 2017; Zhang ve ark., 2024).

Gelecek, epigenomik veri setlerinin transkriptomik, metabolomik ve fenomik ile birleştirilerek karmaşık kantitatif özelliklerin çözülmesini sağlayan çoklu omik entegrasyonunda yatmaktadır. Bu tür entegratif stratejiler, genomik seleksiyon modellerinde tahmin doğruluğunu artırabilir ve iklime dirençli mahsullerin ıslah döngülerini hızlandırabilir (Varotto ve ark., 2020).

6.2. Metodolojik ve Teknik Zorluklar

Epigenomik teknolojiler hızla ilerlerken, bazı önemli sınırlamalar hala devam etmektedir:

- **Bağlam bağımlılığı:** Epigenetik izler genellikle dokular, gelişim aşamaları ve ortamlar arasında farklılık gösterir, bu da tekrarlanabilirliği azaltır.
- **Nedensellik ve korelasyon:** Epigenetik değişikliklerin fenotipik değişikliklerin nedeni mi yoksa sonucu mu olduğunu belirlemek hala zordur (Quadrana ve Colot, 2016).

- Kararlılık: Stresin neden olduğu birçok epigenetik iz geçicidir ve bu da bunların nesiller boyunca kalıtılabilirliği konusunda endişelere yol açmaktadır.
- Hesaplama gereksinimi: Epigenomik veri kümeleri çok büyüktür ve varyasyon modellerini yorumlamak için gelişmiş algoritmalar ve makine öğrenimi gerektirir (Dobránszki ve ark., 2025).
- Bu sorunların çözülmesi için standartlaştırılmış deney tasarımları, sağlam biyoinformatik süreçleri ve uzun vadeli saha çalışmaları gerekecektir.

6.3. Etik, Düzenleyici ve Ekolojik Hususlar

Epigenom düzenleme teknolojilerinin (örneğin, metiltransferazlara veya demetilazlara füzyonlanmış CRISPR/dCas9) uygulanması, önemli etik ve düzenleyici sorular ortaya çıkarmaktadır. Bu araçlar DNA dizisini kalıcı olarak değiştirmediğinden, epigenom düzenlemesi yapılmış mahsullerin genetik olarak değiştirilmiş organizmalar (GDO'lar) ile aynı düzenlemelere tabi tutulması gerekip gerekmediği tartışılmaktadır (Gallego-Bartolomé, 2020).

Ekolojik bir bakış açısıyla, epigenetik müdahaleler bitki-mikrop etkileşimlerini değiştirebilir, biyolojik çeşitliliği etkileyebilir veya ekosistem düzeyindeki dinamikleri değiştirebilir. Örneğin, popülasyon ölçeğinde stres hazırlığı, ekolojik rekabet veya direnç modellerini istemeden değiştirebilir. Etik tartışmalar, düşük gelirli çiftçilerin yeni ortaya çıkan epigenomik teknolojilere eşit erişime sahip olup olmayacağı gibi epigenetik eşitlik konularına da uzanmaktadır.

6.4. Agriculture İklim Dostu ve Sürdürülebilir Tarım Doğrultusunda

Gelecekte, epigenetik, sıcak dalgalarına, kuraklığa, tuzluluğa ve patojenlere karşı direnci artırılmış mahsullerin hızlı bir şekilde geliştirilmesini sağlayarak iklim dostu tarıma bir yol sunmaktadır. Doğal ve yapay olarak indüklenen epigenetik çeşitliliğin kullanılması, iklim değişikliği karşısında gıda güvenliğini sağlamak için sürdürülebilir bir strateji sağlayabilir.

Gelecekteki çalışmaların vurgulaması gerekenler:

- Seçim için tarlada kullanıma hazır epigenetik biyobelirteçlerin geliştirilmesi.
- Stres kaynaklı epigenetik izlerin nesiller boyunca kalıcılığını izlemek için uzunlamasına çalışmalar.

- Epigenomiklerin gen bankası yönetimine entegrasyonu, hem genetik hem de epigenetik varyasyonun korunmasının sağlanması.
- Epigenetik veri paylaşımı için küresel bir çerçeve, disiplinler ve ülkeler arası işbirliğini teşvik etme.

Sonuç olarak, epigenetiğin vaat ettiği şey, bitkilerin adaptasyonu hakkında yeni bilgiler üretme ve tarım için pratik çözümler sunma konusundaki ikili yeteneğidir. Disiplinler arası işbirliğinin devam etmesiyle epigenetik, bitki bilimi alanını yeniden tanımlayabilir ve Antroposen döneminde küresel gıda üretimini güvence altına almaya yardımcı olabilir.

7. Sonuç

Epigenetik, genotip ve fenotip arasındaki boşluğu dolduran temel bir düzenleyici katmanı temsil eder ve bitkilerin gelişimsel istikrarını korurken çevresel ipuçlarına dinamik olarak yanıt vermesini sağlar. Son yirmi yılda, DNA metilasyonu, histon modifikasyonları ve küçük RNA'ların bitki gelişimi, stres tepkileri ve metabolik yolları düzenlemedeki rollerinin ortaya çıkarılmasında önemli ilerlemeler kaydedilmiştir. Bu keşifler, bitki biyolojisi hakkındaki anlayışımızı derinleştirmekle kalmamış, aynı zamanda tarımsal inovasyon için yeni yollar açmıştır. Bu bölümde incelenen kanıtlar, tohum çimlenmesi, çiçeklenme, meyve olgunlaşması, strese dayanıklılık ve ikincil metabolit üretimi gibi özelliklerde epigenetik düzenlemenin tarımsal önemini vurgulamaktadır. Ayrıca, epiQTL haritalama ve marker destekli seleksiyondan CRISPR/dCas9 tabanlı epigenom düzenlemeye kadar uzanan epigenetik uygulamalar, ıslah programlarını hızlandırmak ve iklim dostu mahsuller geliştirmek için pratik araçlar sunmaktadır. Ancak, zorluklar devam etmektedir. Epigenetik işaretlerin bağlama bağlı, dinamik ve bazen geçici doğası, bunların ıslah süreçlerinde kullanımını karmaşıklaştırmaktadır. Ayrıca, epigenom müdahalelerinin etik ve ekolojik etkileri dikkatle değerlendirilmelidir. Gelecekteki başarı, çoklu omik veri setlerinin, gelişmiş hesaplama yaklaşımlarının ve uzun vadeli saha çalışmalarının entegrasyonuna ve aynı zamanda küresel işbirliğinin ve şeffaf düzenleyici çerçevelerin teşvik edilmesine bağlı olacaktır.

Sonuç olarak, epigenetik, sürdürülebilir tarıma ve küresel gıda güvenliğine katkıda bulunmak için muazzam bir potansiyele sahiptir. Hem doğal hem de mühendislik ürünü epigenetik varyasyonları kullanarak, Antroposen'in zorluklarına daha dayanıklı, verimli ve uyum sağlayabilen mahsuller geliştirebiliriz.

Kaynaklar

- Abdulraheem, M. I., Xiong, Y., Moshood, A. Y., Cadenas-Pliego, G., Zhang, H., & Hu, J. (2024). Mechanisms of plant epigenetic regulation in response to plant stress: recent discoveries and implications. *Plants*, 13(2), 163.
- Arteaga-Vazquez, M. A., & Chandler, V. L. (2010). Paramutation in maize: RNA mediated trans-generational gene silencing. *Current opinion in genetics & development*, 20(2), 156-163.
- Ashapkin, V. V., Kutueva, L. I., Aleksandrushkina, N. I., & Vanyushin, B. F. (2020). Epigenetic mechanisms of plant adaptation to biotic and abiotic stresses. *International journal of molecular sciences*, 21(20), 7457.
- Begcy, K., & Dresselhaus, T. (2018). Epigenetic responses to abiotic stresses during reproductive development in cereals. *Plant reproduction*, 31(4), 343-355.
- Bisht, A., Eekhout, T., Canher, B., Lu, R., Vercauteren, I., De Jaeger, G., ... & De Veylder, L. (2023). PAT1-type GRAS-domain proteins control regeneration by activating DOF3.4 to drive cell proliferation in Arabidopsis roots. *The Plant Cell*, 35(5), 1513-1531.
- Boyko, A., & Kovalchuk, I. (2011). Genome instability and epigenetic modification—heritable responses to environmental stress?. *Current opinion in plant biology*, 14(3), 260-266.
- Cadavid, I. C., Balbinott, N., & Margis, R. (2023). Beyond transcription factors: more regulatory layers affecting soybean gene expression under abiotic stress. *Genetics and molecular biology*, 46(1 Suppl 1), e20220166.
- Conrath, U., Beckers, G. J., Flors, V., García-Agustín, P., Jakab, G., Mauch, F., ... & Mauch-Mani, B. (2006). Priming: getting ready for battle. *Molecular plant-microbe interactions*, 19(10), 1062-1071.
- Demirel, F., Türkoğlu, A., Haliloğlu, K., Eren, B., Özkan, G., Uysal, P., ... & Bocianowski, J. (2023). Mammalian sex hormones as steroid-structured compounds in wheat seedling: Template of the cytosine methylation alteration and retrotransposon polymorphisms with iPBS and CRED-iPBS techniques. *Applied Sciences*, 13(17), 9538.
- Demirel, S., Eroğlu, A., Eren, B., & Demirel, F. (2025). DNA methylation change and antioxidant enzyme activity of drought stress and putrescine treatment in ancient wheat (*Triticum monococcum* L.). *Cereal Research Communications*, 53(2), 771-781.
- Ding, X., Jia, X., Xiang, Y., & Jiang, W. (2022). Histone modification and chromatin remodeling during the seed life cycle. *Frontiers in Plant Science*, 13, 865361.
- Dobránszki, J., Vassileva, V., Agius, D. R., Moschou, P. N., Gallusci, P., Berger, M. M., ... & Martinelli, F. (2025). Gaining insights into epigenetic

- memories through artificial intelligence and omics science in plants. *Journal of Integrative Plant Biology*.
- Downen, R. H., Pelizzola, M., Schmitz, R. J., Lister, R., Downen, J. M., Nery, J. R., ... & Ecker, J. R. (2012). Widespread dynamic DNA methylation in response to biotic stress. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(32), E2183-E2191.
- Egidi, E., Delgado-Baquerizo, M., Plett, J. M., Wang, J., Eldridge, D. J., Bardgett, R. D., ... & Singh, B. K. (2019). A few Ascomycota taxa dominate soil fungal communities worldwide. *Nature communications*, 10(1), 2369.
- Eichten, S. R., Briskine, R., Song, J., Li, Q., Swanson-Wagner, R., Hermanson, P. J., ... & Springer, N. M. (2013). Epigenetic and genetic influences on DNA methylation variation in maize populations. *The Plant Cell*, 25(8), 2783-2797.
- Eren, B., Türkoğlu, A., Haliloğlu, K., Demirel, F., Nowosad, K., Özkan, G., ... & Bocianowski, J. (2023). Investigation of the influence of polyamines on mature embryo culture and DNA methylation of wheat (*Triticum aestivum* L.) using the machine learning algorithm method. *Plants*, 12(18), 3261.
- Fortes, A. M., & Gallusci, P. (2017). Plant stress responses and phenotypic plasticity in the epigenomics era: perspectives on the grapevine scenario, a model for perennial crop plants. *Frontiers in Plant Science*, 8, 82.
- Gallego-Bartolomé, J. (2020). DNA methylation in plants: mechanisms and tools for targeted manipulation. *New Phytologist*, 227(1), 38-44.
- He, C., Bi, S., Li, Y., Song, C., Zhang, H., Xu, X., ... & Yan, W. (2024). Dynamic atlas of histone modifications and gene regulatory networks in endosperm of bread wheat. *Nature Communications*, 15(1), 9572.
- Ibarra, C. A., Feng, X., Schoft, V. K., Hsieh, T. F., Uzawa, R., Rodrigues, J. A., ... & Zilberman, D. (2012). Active DNA demethylation in plant companion cells reinforces transposon methylation in gametes. *Science*, 337(6100), 1360-1364.
- Isah, T. (2019). Stress and defense responses in plant secondary metabolites production. *Biological research*, 52.
- Janiak, A., Kwaśniewski, M., & Szarejko, I. (2016). Gene expression regulation in roots under drought. *Journal of experimental botany*, 67(4), 1003-1014.
- Kawakatsu, T., Huang, S. S. C., Jupe, F., Sasaki, E., Schmitz, R. J., Urich, M. A., ... & Schork, N. J. (2016). Epigenomic diversity in a global collection of *Arabidopsis thaliana* accessions. *Cell*, 166(2), 492-505.
- Kong, X., Yang, M., Le, B. H., He, W., & Hou, Y. (2022). The master role of siRNAs in plant immunity. *Molecular Plant Pathology*, 23(10), 1565-1574.

- Kouzarides, T. (2007). Chromatin modifications and their function. *Cell*, 128(4), 693-705.
- Kuang, Y., Xu, Y., Zhang, L., Hou, E., & Shen, W. (2017). Dominant trees in a subtropical forest respond to drought mainly via adjusting tissue soluble sugar and proline content. *Frontiers in Plant Science*, 8, 802.
- Kurgan, L., Demirel, F. ve Aydın, A. (2024). Bitki transposable elementlerin epigenetik ile ilişkisi. Yılmaz, A. ve Yılmaz, H. (Ed.), Tarımsal verimliliği kısıtlayan sorunlarla mücadele yöntemleri-1, İksad Yayınları
- Li, M., Feng, J., Zhou, H., Najeeb, U., Li, J., Song, Y., & Zhu, Y. (2022). Overcoming reproductive compromise under heat stress in wheat: Physiological and genetic regulation, and breeding strategy. *Frontiers in Plant Science*, 13, 881813.
- Liu Ruie, L. R., How-Kit, A., Stammitti, L., Teyssier, E., Rolin, D., Mortain-Bertrand, A., ... & Gallusci, P. (2015). A DEMETER-like DNA demethylase governs tomato fruit ripening.
- Matzke, M. A., & Mosher, R. A. (2014). RNA-directed DNA methylation: an epigenetic pathway of increasing complexity. *Nature Reviews Genetics*, 15(6), 394-408.
- Miryeganeh, M. (2021). Plants' epigenetic mechanisms and abiotic stress. *Genes*, 12(8), 1106.
- Miryeganeh, M. (2025). Epigenetic mechanisms driving adaptation in tropical and subtropical plants: Insights and future directions. *Plant, Cell & Environment*, 48(5), 3487-3499.
- Oliver, S. N., Finnegan, E. J., Dennis, E. S., Peacock, W. J., & Trevaskis, B. (2009). Vernalization-induced flowering in cereals is associated with changes in histone methylation at the VERNALIZATION1 gene. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(20), 8386-8391.
- Papikian, A., Liu, W., Gallego-Bartolomé, J., & Jacobsen, S. E. (2019). Site-specific manipulation of Arabidopsis loci using CRISPR-Cas9 SunTag systems. *Nature communications*, 10(1), 729.
- Quadrana, L., & Colot, V. (2016). Plant transgenerational epigenetics. *Annual Review of Genetics*, 50(1), 467-491.
- Rodríguez López, C. M., & Wilkinson, M. J. (2015). Epi-fingerprinting and epi-interventions for improved crop production and food quality. *Frontiers in plant science*, 6, 397.
- Shan, X., Wang, X., Yang, G., Wu, Y., Su, S., Li, S., ... & Yuan, Y. (2013). Analysis of the DNA methylation of maize (*Zea mays* L.) in response to cold stress based on methylation-sensitive amplified polymorphisms. *Journal of Plant Biology*, 56(1), 32-38.

- Shen, Y., Zhang, J., Liu, Y., Liu, S., Liu, Z., Duan, Z., ... & Tian, Z. (2018). DNA methylation footprints during soybean domestication and improvement. *Genome biology*, 19(1), 128.
- Singh, V. P., Jaiswal, S., Wang, Y., Feng, S., Tripathi, D. K., Singh, S., ... & Chen, Z. H. (2024). Evolution of reactive oxygen species cellular targets for plant development. *Trends in plant science*, 29(8), 865-877.
- Springer, N. M., & Schmitz, R. J. (2017). Exploiting induced and natural epigenetic variation for crop improvement. *Nature reviews genetics*, 18(9), 563-575.
- Sunkar, R., Li, Y. F., & Jagadeeswaran, G. (2012). Functions of microRNAs in plant stress responses. *Trends in plant science*, 17(4), 196-203.
- Thiebaut, F., Hemerly, A. S., & Ferreira, P. C. G. (2019). A role for epigenetic regulation in the adaptation and stress responses of non-model plants. *Frontiers in plant science*, 10, 246.
- Türkoğlu, A., Haliloğlu, K., Tosun, M., Szulc, P., Demirel, F., Eren, B., ... & Niedbała, G. (2023). Sodium azide as a chemical mutagen in wheat (*Triticum aestivum* L.): patterns of the genetic and epigenetic effects with iPBS and CRED-iPBS techniques. *Agriculture*, 13(6), 1242.
- Van Ekelenburg, Y. S., Hornslien, K. S., Van Hautegeem, T., Fendrych, M., Van Isterdael, G., Bjerkan, K. N., ... & Grini, P. E. (2023). Spatial and temporal regulation of parent-of-origin allelic expression in the endosperm. *Plant physiology*, 191(2), 986-1001.
- Van Winkle, L. J., Ryznar, R. J., & Iannaccone, P. M. (2025). Adaptation and changing phenotypes through transgenerational epigenetics. *Epigenetics*, 20(1), 2460246.
- Varotto, S., Tani, E., Abraham, E., Krugman, T., Kapazoglou, A., Melzer, R., ... & Miladinović, D. (2020). Epigenetics: possible applications in climate-smart crop breeding. *Journal of Experimental Botany*, 71(17), 5223-5236.
- Waddington, C. H. (1942). The epigenotype. *Endeavour*, 1, 18-20.
- Wang, Q., Xu, J., Pu, X., Lv, H., Liu, Y., Ma, H., ... & Lu, Y. (2021). Maize DNA methylation in response to drought stress is involved in target gene expression and alternative splicing. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(15), 8285.
- Wu, X., Chen, S., Lin, F., Muhammad, F., Xu, H., & Wu, L. (2024). Comparative and functional analysis unveils the contribution of photoperiod to DNA methylation, sRNA accumulation, and gene expression variations in short-day and long-day grasses. *The Plant Journal*, 118(6), 1955-1971.
- Xu, Y., Miao, Y., Cai, B., Yi, Q., Tian, X., Wang, Q., ... & Hu, Y. (2022). A histone deacetylase inhibitor enhances rice immunity by derepressing

- the expression of defense-related genes. *Frontiers in Plant Science*, 13, 1041095.
- Zhang, H., Lang, Z., & Zhu, J. K. (2018). Dynamics and function of DNA methylation in plants. *Nature reviews Molecular cell biology*, 19(8), 489-506.
- Zhang, J., Liu, Y., Xia, E. H., Yao, Q. Y., Liu, X. D., & Gao, L. Z. (2015). Autotetraploid rice methylome analysis reveals methylation variation of transposable elements and their effects on gene expression. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(50), E7022-E7029.
- Zhong, S., Fei, Z., Chen, Y. R., Zheng, Y., Huang, M., Vrebalov, J., ... & Giovannoni, J. J. (2013). Single-base resolution methylomes of tomato fruit development reveal epigenome modifications associated with ripening. *Nature biotechnology*, 31(2), 154-159.