

Bitkilerde Epigenetik Düzenlemeler ve Abiyotik Stres Adaptasyonu

Ahmet Say¹

Ahmet Sümbül²

Özet

Bitkiler, durağan yaşam formlarına sahip olduklarından çevresel stres koşullarından kaçamazlar ve bu nedenle değişken çevre koşullarına uyum sağlamak için karmaşık düzenleyici sistemler geliştirmişlerdir. Kuraklık, tuzluluk ve aşırı sıcaklık gibi abiyotik stres faktörleri, bitkisel büyüme ve verimliliği sınırlandıran başlıca çevresel etmenlerdir. Son yıllarda yapılan çalışmalar, bu streslere verilen yanıtların yalnızca genetik temelli olmadığını, aynı zamanda epigenetik mekanizmalar tarafından da dinamik bir şekilde düzenlendiğini ortaya koymuştur. Epigenetik düzenlemeler, DNA dizisinde kalıcı bir değişiklik oluşturmaksızın gen ekspresyonunun kontrol edilmesine olanak tanıyarak bitkilerin stres toleransını artırır. Bu bölümde, stres adaptasyonunda rol oynayan başlıca epigenetik mekanizmalar olan DNA metilasyonu, histon modifikasyonları, kromatin yeniden düzenlenmesi ve küçük RNA aracılı gen düzenleme ayrıntılı olarak ele alınmıştır. RdDM yolu ile CHH metilasyonunun düzenlenmesi, H3K4me3 ve H3K9ac gibi aktif kromatin işaretlerinin strese bağlı gen ekspresyonunda rolü ve 6mA gibi yeni keşfedilen metilasyon işaretlerinin fonksiyonu tartışılmıştır. Ayrıca epigenetik stres belleği kavramı açıklanmış; bitkilerin tekrar eden streslere daha hızlı yanıt vermesinin moleküler temelleri değerlendirilmiştir. Epigenetik mekanizmaların tarımsal biyoteknoloji ve stres toleranslı bitki geliştirme stratejileri için sunduğu potansiyel de vurgulanmıştır.

- 1 Dr. Öğr. Üyesi, Erciyes Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Tarımsal Biyoteknoloji Bölümü, Kayseri, Türkiye ahmetsay@erciyes.edu.tr, <https://orcid.org/0000-0001-5259-7580>
- 2 Dr. Öğr. Üyesi, Sivas Cumhuriyet Üniversitesi, Suşehri Timur Karabal Meslek Yüksekokulu, Sivas, Türkiye asumbul3188@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0001-9510-0992>

1. Giriş

Bitkiler durağan (sessil) organizmalar olduklarından, çevresel stres koşullarından kaçamazlar ve bu nedenle değişken çevre koşullarına uyum sağlayabilmek için karmaşık düzenleyici mekanizmalar geliştirmişlerdir (Rajpal ve ark., 2022). Tuzluluk, kuraklık ve yüksek sıcaklık gibi abiyotik stres faktörleri, fotosentez kapasitesini azaltarak, iyon dengesini bozarak ve oksidatif stres oluşturarak bitki büyümesini ve verimliliğini önemli ölçüde sınırlar (Ashapkin ve ark., 2020). Son yıllarda yapılan çalışmalar, bu stres yanıtlarının yalnızca genetik düzenlemelere dayanmadığını, aynı zamanda epigenetik mekanizmalar tarafından da kontrol edildiğini ortaya koymuştur (Zhang ve ark., 2018). Epigenetik düzenlemeler, genetik dizide herhangi bir değişiklik oluşturmaksızın gen ifadesinin dinamik bir şekilde kontrol edilmesini sağlar ve bu nedenle bitkilerin çevresel değişimlere daha hızlı, esnek ve çoğu durumda kalıcı uyumsal yanıtlar geliştirmesine olanak tanır (Rajpal ve ark., 2022). DNA metilasyonu, histon modifikasyonları ve küçük RNA'lar gibi epigenetik mekanizmalar; gen ifadesini yeniden programlayarak stres toleransının artırılmasında kritik rol oynar (Ashapkin ve ark., 2020). Dolayısıyla epigenetik düzenleme, bitkilerin çevresel streslere uyumunda genetik mekanizmaları tamamlayan ek bir düzenleyici katman olarak kabul edilmektedir.

1.1. Bitkilerde Abiyotik Stresin Önemi ve Genel Adaptasyon Mekanizmaları

Küresel iklim değişikliğinin etkileri sonucunda artan kuraklık, toprak tuzluluğu ve aşırı sıcaklık gibi abiyotik stres faktörleri, tarımsal üretim sistemlerinin sürdürülebilirliğini tehdit eden temel çevresel baskılar arasında yer almaktadır (Rajpal ve ark., 2022). Bu stresler, bitkilerin fizyolojik ve biyokimyasal süreçlerini bozarak büyüme ve gelişimi olumsuz yönde etkilemekte, özellikle fotosentez etkinliğinin azalmasına, hücresel su dengesinin bozulmasına, iyon homeostazının zarar görmesine ve metabolik düzensizliklerin ortaya çıkmasına yol açmaktadır (Ashapkin ve ark., 2020). Kuraklık stresi, hücre içi su potansiyelinin azalmasına bağlı olarak turgor kaybına ve büyüme hızında düşüşe neden olurken, tuz stresi fazladan birikmiş sodyum ve klor iyonlarının toksik etkisiyle iyon dengesizliği ve oksidatif hasara sebep olmaktadır (Abo-Shanab ve ark., 2025; Abdulraheem ve ark., 2024). Öte yandan sıcaklık stresi, proteinlerin denatürasyonuna, hücre zar bütünlüğünün bozulmasına ve enzimatik aktivitelerin azalmasına yol açarak hücresel işlevleri zayıflatmaktadır (Lämke ve Bäurle, 2017). Bu nedenle, abiyotik stres faktörlerinin etkileri yalnızca fizyolojik seviyede kalmamakta;

aynı zamanda bitkilerde adaptasyon kapasitesini belirleyen gen düzenleme mekanizmalarını da kapsamaktadır.

Bitkiler abiyotik stres koşulları altında hayatta kalabilmek için morfolojik, fizyolojik ve biyokimyasal düzeylerde çok yönlü adaptasyon mekanizmaları geliştirmişlerdir. Morfolojik düzeyde kök sisteminin derinleşmesi, yaprak yüzey alanının azaltılması ve stomaların kapanması gibi su kaybını azaltmaya yönelik stratejiler gözlenmektedir (Azeem ve ark., 2023). Fizyolojik düzeyde ise bitkiler, hücrel su potansiyelini korumak amacıyla osmoregülasyonu aktive ederken, aynı zamanda iyon toksisitesini azaltmak için iyon homeostazını düzenlemekte ve su kullanım etkinliklerini artırmaktadır (Kiani ve ark., 2021). Biyokimyasal yanıtlar arasında prolin, trehaloz ve lösün gibi düşük molekül ağırlıklı osmoprotektanların sentezlenmesi dikkat çekmektedir. Özellikle prolin, ozmotik dengeyi sağlamanın yanı sıra hücre zarlarını stabilize etmekte ve reaktif oksijen türlerinin (ROS) zararlı etkilerine karşı hücreleri korumaktadır (Abo-Shanab ve ark., 2025). Buna ek olarak stres koşullarında ortaya çıkan oksidatif hasara karşı bitkiler, antioksidan savunma sistemlerini aktive ederek süperoksit dismutaz (SOD), katalaz (CAT), peroksidaz (POD) ve askorbat peroksidaz (APX) gibi enzimlerin etkinliğini artırmakta ve ROS detoksifikasyonunu sağlamaktadır (Azeem ve ark., 2023). Bu çok katmanlı adaptif yanıtların koordinasyonu, bitkilerin stres toleransını artırarak hayatta kalma ve üretkenliklerini sürdürmelerini mümkün kılmaktadır.

Moleküler düzeyde bitkilerin abiyotik streslere verdiği yanıt, sinyal iletim ağlarının aktivasyonu ve stresle ilişkili genlerin düzenlenmesiyle gerçekleşir. Bu süreçte abiyotik stres hormonlarının başında gelen absisik asit (ABA), stres sinyalinin algılanmasından sonra merkezi bir düzenleyici olarak görev yapmakta ve stres yanıt genlerinin ekspresyonunu kontrol eden transkripsiyon faktörlerini aktive etmektedir (Ding ve ark., 2011). Özellikle DREB, NAC, WRKY ve bZIP gibi transkripsiyon faktörleri, ABA bağımlı veya bağımsız sinyal yolları aracılığıyla stres toleransı genlerini indüklemekte ve bu sırada kromatin yeniden düzenlenmesini sağlayan epigenetik mekanizmalar devreye girmektedir (Liu ve ark., 2023; Rajpal ve ark., 2022). Epigenetik düzenlemeler, DNA metilasyonu, histon modifikasyonları ve kromatin yeniden şekillendirme süreçlerini içermekte olup, bu mekanizmalar gen ifadesinin stres altındaki dinamik kontrolünü sağlamaktadır (Kim ve ark., 2012). Örneğin, kuraklık stresinde H3K4me3 ve H3K9ac gibi aktif transkripsiyonla ilişkili histon modifikasyonlarının stres yanıt genlerinin promotör bölgelerinde arttığı ve bunun genlerin daha hızlı ve güçlü aktive edilmesini sağladığı bildirilmiştir (Kim ve ark., 2012; Ding ve ark., 2012).

Dolayısıyla epigenetik süreçler, stres sinyalinin algılanması ile gen ifadesinin düzenlenmesi arasında kritik bir düzenleyici katman oluşturmaktadır.

Tuz stresi altında bitkilerde iyon toksisitesi ve ozmotik dengenin bozulmasının yanı sıra, stresle ilişkili genlerin transkripsiyonel düzenlenmesinde önemli değişiklikler meydana gelmektedir. Özellikle iyon homeostazının korunmasında görev alan SOS1 ve HKT1 gibi taşıyıcı genlerin ekspresyonlarının epigenetik mekanizmalar tarafından düzenlendiği bildirilmektedir (Baek ve ark., 2010). Tuz stresinin, kromatin yapısının yeniden modellenmesi yoluyla gen ifadesini etkilediği ve bu süreçte aktif transkripsiyonla ilişkili histon asetilasyon işaretlerinden H3K9ac düzeylerinin arttığı gösterilmiştir (Zheng ve ark., 2019). Benzer şekilde kuraklık stresinde, özellikle absisik asit (ABA) aracılı sinyal yollarının düzenlediği NCED3 ve RD29A gibi stres yanıt genlerinde epigenetik modifikasyonların önemli rol oynadığı belirtilmiştir (Ding ve ark., 2011). Bu genlerin promotör bölgelerinde H3K4me3 gibi aktif kromatin işaretlerinin birikiminin, stres hafızasının oluşmasına katkıda bulunduğu ve bitkilerin tekrar eden stres koşullarına daha hızlı ve güçlü yanıt vermesini sağladığı ortaya konmuştur (Kim ve ark., 2012; Ding ve ark., 2012). Dolayısıyla epigenetik düzenlemeler, çevresel streslere verilen moleküler adaptasyon yanıtının temel bileşenlerinden biridir.

Sıcaklık stresi, bitkilerde gen ifadesinin yeniden düzenlenmesine yol açan önemli bir epigenetik yanıt mekanizmasını tetiklemektedir. Özellikle yüksek sıcaklık koşullarında, kromatin yapısının yeniden modellenmesinde H2A.Z histon varyantı kritik bir rol oynamaktadır. Nitekim *Arabidopsis thaliana*'da HISTONE DEACETYLASE 9 (HDA9) proteininin, YUC8 gen bölgesinden H2A.Z varyantını uzaklaştırarak kromatin gevşemesini ve sıcaklık sinyallerine bağlı gen ifadesini artırdığı gösterilmiştir (van der Woude ve ark., 2019). Bu durum, transkripsiyonel plastisitenin artmasına ve bitkinin sıcaklık stresine adaptasyon kapasitesinin yükselmesine katkı sağlamaktadır. Ayrıca sıcaklık stresine verilen yanıt sırasında ısı şok proteinleri (HSP) genlerinin promotör bölgelerinde histon asetilasyon düzeylerinin arttığı bildirilmiştir. Bu artış DNA'ya erişilebilirliği artırarak HSP genlerinin hızlı ve güçlü şekilde aktive edilmesini sağlayan önemli bir epigenetik düzenleme biçimidir (Ohama ve ark., 2017; Li ve ark., 2025). Bu bulgular, ısıya bağlı stres toleransının epigenetik düzeyde dinamik ve kontrollü bir süreç olduğunu ortaya koymaktadır.

Bitkiler bu stres koşullarına yanıt verirken sinyal iletim yolları arasında karmaşık etkileşimler gerçekleşmektedir. ROS, NO, Ca²⁺ ve hormonlar, hem kısa vadeli hem de uzun vadeli adaptasyon süreçlerinde sinyal aracısı

olarak grev yapar. Bu sinyaller, gen ekspresyonunu doęrudan etkilemekle kalmaz; aynı zamanda epigenetik dzenleyicilerin aktivasyonunu da tetikler. rneęin ROS birikimi, DNA metiltransferaz (MET1) ve demetilaz (ROS1) enzimlerinin aktivitesini modle ederek gen ekspresyonunun epigenetik kontroln saęlar (Ashapkin ve ark., 2020). Son yıllarda yapılan arařtırmalar, epigenetik mekanizmaların bu adaptif yanıtların kalıcılıęını ve sonraki streslere verilen tepkilerin hızını belirledięini ortaya koymuřtur (Ding ve ark., 2012; Rajpal ve ark., 2022). Bu nedenle, epigenetik dzenlemeler bitkisel stres fizyolojisinin temel bileřenleri haline gelmiřtir. zellikle epigenetik stres belleęi kavramı, bitkilerin aynı veya benzer streslere daha hızlı yanıt verebilmesini saęlayan nemli bir strateji olarak tanımlanmaktadır (Lmke ve Burle, 2017; Kinoshita ve Seki, 2014). Bu durum, bitkilerde yalnızca anlık uyum saęlamakla kalmayıp, gelecek nesillere aktarılan adaptif avantajların da temelini oluřturmaktadır (Mounger ve ark., 2021). Dolayısıyla bitkilerde tuz, kuraklık ve sıcaklık stresine verilen yanıtlar yalnızca genetik bir dzenleme sonucu deęil; epigenetik iřaretlerin koordineli etkileřimiyle řekillenen dinamik bir sreçtir. Bu adaptif mekanizmaların derinlemesine anlařılması, gelecekte stres toleranslı bitki trlerinin geliřtirilmesinde byk bir potansiyel tařıtmaktadır (Abdulraheem ve ark., 2024; Wu ve ark., 2025).

1.2. Epigenetik Mekanizmaların Stres Adaptasyonundaki Rol

Bitkiler evresel stres kořullarına maruz kaldıklarında, genom dizilerinde kalıcı bir deęiřiklik meydana gelmeksizin gen ekspresyon profillerinde nemli dzenlemeler gerekleřmektedir. Bu dzenlemeler, genetik bilginin iřlenme biimini kontrol eden epigenetik mekanizmalar aracılıęıyla saęlanmaktadır (Rajpal ve ark., 2022). Bitkilerde bařlıca epigenetik dzenleme mekanizmaları; DNA metilasyonu, histon modifikasyonları, kromatin yeniden dzenlenmesi ve kk RNA aracılı gen susturma srelerini iermektedir (Ashapkin ve ark., 2020; Liu ve ark., 2023). Bu mekanizmalar, evresel stres sinyallerinin algılanmasının ardından stresle iliřkili genlerin promotr blgelerinde kromatin yapısını deęiřtirerek genlerin aktif ya da baskılanmıř hale gelmesini saęlamaktadır (Kim ve ark., 2012; Lmke ve Burle, 2017). rneęin, histon asetilasyonu (H3K9ac) gen ifadesini destekleyecek řekilde kromatini gevřetirken, DNA metilasyonu oęunlukla gen susturulmasıyla iliřkilidir (Lang ve ark., 2025). Bu dinamik epigenetik iřaretler, bitkilerin stres kořullarına hızlı ve dzenli adaptasyon gstermelerinde temel bir dzenleyici katman oluřturmaktadır.

1.3. DNA Metilasyonu ve Demetilasyonu

DNA metilasyonu, bitkilerde epigenetik düzenlemenin en iyi tanımlanmış mekanizmalarından biridir ve genellikle gen susturulması ile ilişkilidir. Bu süreç, sitozin bazının 5. karbonuna metil grubunun eklenmesiyle 5-metilsitozin (5mC) oluşumunu içerir (Zhang ve ark., 2018). Bitkilerde DNA metilasyonu yalnızca CG dizisiyle sınırlı olmayıp aynı zamanda CHG ve CHH (H = A, T veya C) dizilim motiflerinde de görülen üç farklı bağlamda gerçekleşmektedir ((Wu ve ark., 2025). DNA metilasyonu, özellikle gen promotör bölgelerinde gerçekleştiğinde transkripsiyonel baskılanma ile ilişkilidir ve hedef genlerin susturulmasına yol açar (Treas ve ark., 2025). Bununla birlikte, DNA metilasyonu çevresel stres koşullarına dinamik yanıt veren esnek bir mekanizmadır. Nitekim tuz stresine maruz kalan pirinçte (*Oryza sativa* L.) CHH metilasyon seviyelerinin arttığı ve bunun stresle ilişkili bazı genlerin baskılanmasına yol açtığı bildirilmiştir (Zhang ve ark., 2018). Buna karşılık, kuraklık stresine maruz kalan buğdayda DNA hipometilasyonunun gerçekleştiği ve bu durumun stres yanıt genlerinin aktivasyonunu desteklediği gösterilmiştir (Ashapkin ve ark., 2020). Bu bulgular, DNA metilasyonunun bitkilerin stres toleransı geliştirmesinde kritik ve çevreye duyarlı bir epigenetik düzenleyici olduğunu ortaya koymaktadır.

DNA metilasyonu, bitkilerde epigenetik düzenlemenin en iyi tanımlanmış mekanizmalarından biridir ve genellikle gen susturulması ile ilişkilidir. Bu süreç, sitozin bazının 5. karbonuna metil grubunun eklenmesiyle 5-metilsitozin oluşumunu içerir (Zhang ve ark., 2018). Bitkilerde DNA metilasyonu yalnızca CG dizisiyle sınırlı olmayıp aynı zamanda CHG ve veya dizilim motiflerinde de görülen üç farklı bağlamda gerçekleşmektedir (Wu ve ark., 2025). DNA metilasyonu, özellikle gen promotör bölgelerinde gerçekleştiğinde transkripsiyonel baskılanma ile ilişkilidir ve hedef genlerin susturulmasına yol açar (Zhang ve ark., 2018; Treas ve ark., 2025). Bununla birlikte, DNA metilasyonu çevresel stres koşullarına dinamik yanıt veren esnek bir mekanizmadır. Nitekim tuz stresine maruz kalan pirinçte (*Oryza sativa* L.) CHH metilasyon seviyelerinin arttığı ve bunun stresle ilişkili bazı genlerin baskılanmasına yol açtığı bildirilmiştir (Zhang ve ark., 2018). Buna karşılık, kuraklık stresine maruz kalan buğdayda DNA hipometilasyonunun gerçekleştiği ve bu durumun stres yanıt genlerinin aktivasyonunu desteklediği gösterilmiştir (Ashapkin ve ark., 2020). Bu bulgular, DNA metilasyonunun bitkilerin stres toleransı geliştirmesinde kritik ve çevreye duyarlı bir epigenetik düzenleyici olduğunu ortaya koymaktadır.

DNA metilasyonu yalnızca stres sırasında gen ekspresyonunun dzenlenmesinde rol oynamakla kalmaz, aynı zamanda stres sonrasında da bitkide bir epigenetik hafıza oluřturarak aynı stresin tekrarında daha hızlı ve gçl bir gen yanıtının verilmesini saęlar. Bu olgu, stres belleęi olarak tanımlanmakta olup, epigenetik iřaretlerin hcre blnmesiyle nesiller arası aktarılabilmesi sayesinde uzun sreli adaptif yanıtların temelini oluřturur (Rajpal ve ark., 2022). Epigenetik deęiřiklikler, mitotik ve/veya mayotik olarak kalıtılabilir, bu da transjenerasyonel stres belleęinin oluřumuna yol aęar.

Bitkilerde RdDM (RNA-directed DNA methylation) yolu, stres sırasında DNA metilasyonunun dzenlenmesinde nemli rol oynamaktadır. Bu mekanizmada metiltransferazı, yeni metilasyon iřaretlerinin (de novo DNA methylation) oluřumunu saęlarken; demetilazı ise bu metilasyon iřaretlerini geri dnřml řekilde kaldırarak epigenetik dengeyi korur (Zhang ve ark., 2018; Wu ve ark., 2025). ROS1, DM iřaretlerini aktif olarak kaldıran bir DNA glikozilaz/liyaz enzimidir. zellikle Arabidopsis thaliana zerinde yapılan ęalıřmalar, bu enzimlerin karřılıklı etkileřimi sayesinde stresle iliřkili genlerde kalıcı veya geęici DNA metilasyonu oluřtuęunu ve bu metilasyon iřaretlerinin stres sona erdikten sonra bile promotr blgelerde kısmen korunduęunu, bylece bir molekler hafıza izi oluřturduęunu ortaya koymuřtur (Ding ve ark., 2012; Kim ve ark., 2012). Bu durum, DNA metilasyonunun stres uyum stratejilerinin dzenlenmesinde dinamik ve uyarlanabilir bir epigenetik mekanizma olduęunu gstermektedir.

Son yıllarda yapılan ęalıřmalarda, klasik 5-metilsitozin (5mC) DNA metilasyonuna ek olarak N6-metiladenin (6mA) modifikasyonunun da bitkilerde nemli bir epigenetik iřaret olduęu ortaya konmuřtur. Yeni nesil dizileme teknikleri ile yapılan analizler, 6mA'nın bitki genomlarında zellikle gen gvdesi blgelerinde yer aldıęını ve transkripsiyonel aktivite ile pozitif ynde iliřkili olduęunu gstermiřtir (Liang ve ark., 2020). Bu bulgu, 6mA'nın gen susturulması ile iliřkilendirilen 5mC'den farklı olarak, bazı genlerde transkripsiyonel aktivasyonu destekleyici rol oynayabileceęini iřaret etmektedir. Ayrıca epigenetik yeniden programlama sreçlerinin yalnızca 5mC deęil, aynı zamanda 6mA gibi yeni tanımlanan DNA metilasyon iřaretlerini de ięerdięi ve bu iřaretlerin ęevresel streslere verilen yanıtların dzenlenmesinde grev aldıęı bildirilmiřtir (Rajpal ve ark., 2022; Abdulraheem ve ark., 2024). RdDM (RNA-directed DNA methylation) gibi mekanizmaların, DRM2 metiltransferazını yeni metilasyon iřaretlerinin (de novo DNA methylation) oluřumuna ynlendirdięi, ROS1 demetilazının ise bu iřaretleri geri dnřml řekilde kaldırarak epigenetik dengeyi koruduęu bilinmektedir (Zhang ve ark., 2018; Wu ve ark., 2025). Bu nedenle

6mA, bitkilerde epigenetik düzenleme çeşitliliğine katkı sağlayan ve stres adaptasyon mekanizmalarının epigenetik kontrolünde rol alan alternatif bir metilasyon formu olarak dikkat çekmektedir.

1.4. Histon Modifikasyonları ve Kromatin Yeniden Düzenlenmesi

Histon proteinlerine uygulanan post-translasyonel modifikasyonlar, bitkilerde epigenetik düzenlemenin DNA metilasyonu ile birlikte işleyen ikinci büyük düzenleyici katmanını oluşturmaktadır. Histon kuyruğu olarak bilinen N-terminal bölgelerdeki lizin ve serin kalıntılarına metil ($-CH_3$), asetil ($-COCH_3$), fosfat ($-PO_4^{3-}$) ve ubikuitin gibi kimyasal grupların eklenmesiyle oluşan bu modifikasyonlar, kromatin yapısını ve buna bağlı olarak gen ifadesini dinamik biçimde düzenler (Kim ve ark., 2012). Stres koşulları, histon modifikasyon desenlerini yeniden yapılandırarak stres yanıt genlerinin aktivasyonunu veya baskılanmasını yönlendirmektedir. Özellikle H3K4me3 ve H3K9ac aktif transkripsiyonla ilişkilendirilirken; H3K27me3 gen baskılanması ile ilişkili önemli bir işaret olarak görev yapmaktadır (Liu ve ark., 2023).

Tuz stresine ilişkin yapılan çalışmalar, gen ekspresyonunun histon asetilasyonu yoluyla düzenlendiğini ortaya koymuştur. Özellikle WRKY ve DREB gibi stresle ilişkili transkripsiyon faktörü genlerinin promotör bölgelerinde H3K9ac seviyelerinin arttığı, bunun da genlerin aktif transkripsiyonunu kolaylaştırdığı gösterilmiştir (Zheng ve ark., 2019). Benzer şekilde kuraklık stresinde absisik asit (ABA) biyosentezinde görev alan NCED3 geninde H3K4me3 zenginleşmesi gözlenmiş ve bu modifikasyonun genin hızlı transkripsiyonel aktivasyonunu desteklediği bildirilmiştir (Ding ve ark., 2011). Histon asetilasyonu ve metilasyonu gibi işaretler, kromatin yapısının gevşemesini sağlayarak RNA Polimeraz II'nin promotör bölgelerine erişimini artırmakta ve stres yanıt genlerinin ifadesini kolaylaştırmaktadır (Kim ve ark., 2012).

Sıcaklık stresine verilen epigenetik yanıtlarda ise histon varyantlarının önemli bir rol oynadığı belirlenmiştir. Özellikle H2A.Z histon varyantı, yüksek sıcaklık altında kromatin esnekliğini belirleyen faktörlerden biri olarak tanımlanmıştır. Isıya maruz kalan *Arabidopsis thaliana* bitkilerinde HSFA2 ve HSP70 gibi ısı şok proteinlerini kodlayan genlerin promotör bölgelerinde H2A.Z'nin kromatinden uzaklaştırılması, bu genlerin hızlı şekilde aktive edilmesini sağlamaktadır (van der Woude ve ark., 2019). Ayrıca REF6 demetilazının, bu bölgelerde birikmiş H3K27me3 baskılayıcı işaretlerini kaldırarak termal stres belleğinin oluşumunu desteklediği bildirilmiştir (Liu ve ark., 2023). Tüm bu bulgular, histon modifikasyonlarının ve histon

varyantlarının bitkisel stres toleransının nemli bir epigenetik kontrol mekanizması olduđunu gstermektedir.

1.5. Kk RNA'lar ve RNA Tabanlı Epigenetik Dzenleme

Kk RNA'lar, bitkilerde epigenetik dzenlemenin RNA temelli bileşenleri arasında yer almakta ve stres kořullarında gen ifadesinin hassas kontrolnde kritik roller stlenmektedir. MikroRNA'lar (miRNA), kk interferans RNA'lar (siRNA) ve trans-aktif kk RNA'lar (tasiRNA), stres sinyallerini gen yanıtına dnřtren temel dzenleyici molekllerdir. Bu kk RNA'lar post-transkripsiyonel gen susturma (PTGS) yoluyla hedef mRNA'ların parçalanmasını ya da translasyonel baskılanmasını sađlamakta, ayrıca RNA-ynlendirmeli DNA metilasyonu (RdDM) mekanizması zerinden transkripsiyonel gen susturmayı (TGS) gerçekteřtirmektedir (Liu ve ark., 2023; Zhang ve ark., 2018).

Stres sırasında belirli kk RNA'ların spesifik roller stlendiđi bilinmektedir. rneđin miR398, oksidatif stres altında artan reaktif oksijen trleri (ROS) dengesini korumak amacıyla Cu/Zn-SOD (speroksit dismutaz) genlerinin translasyonel baskılanmasını dzenler (Lmke ve Burle, 2017). Bunun yanı sıra 24-nkleotit (nt) uzunluđundaki siRNA'lar, RdDM yolunun temel dzenleyicileri olup DRM2 DNA metiltransferazını belirli genom blgelerine ynlendirerek de novo DNA metilasyonu oluřturur ve bu sayede uzun sreli epigenetik gen susturulmasını destekler (Zhang ve ark., 2018; Rajpal ve ark., 2022).

RNA temelli dzenleme yalnızca gen susturma ile sınırlı deđildir; aynı zamanda mRNA stabilitesini kontrol eden ek bir epigenetik katman oluřturur. rneđin, Zhao ve ark. (2024) tarafından tanımlanan RNA-RNA etkileřim modelleri, stres altında RNA stabilizasyonunun adaptif dzenlenmede kritik olduđunu gstermiřtir. Bu bulgular, kk RNA'ların bitkilerde hem transkripsiyonel hem de transkripsiyon sonrası dzeyde epigenetik dzenleyici olarak iřlev grdđn ortaya koymaktadır.

1.6. Epigenetik Katmanların Etkileřimi

Bitkilerde çevresel stres yanıtları, çođu zaman tek bir epigenetik mekanizma ile deđil, birbirine entegre çalıřan çok katmanlı epigenetik dzenlemeler ile kontrol edilmektedir. Bu dzenleme ađı, DNA metilasyonu, histon modifikasyonları ve kk RNA aracılı yolların etkileřimi ile oluřan dinamik bir yapıya sahiptir (Rajpal ve ark., 2022). rneđin Arabidopsis thaliana zerinde yapılan çalıřmalar, H3K9me2 histon metilasyon iřareti ile CHH DNA metilasyonu arasında gçl bir korelasyon olduđunu ortaya

koymuştur. Bu epigenetik ilişki, RNA-yönlendirmeli DNA metilasyonu (RdDM) mekanizması tarafından desteklenmekte ve heterokromatin bölgelerinde gen susturulmasını stabilize etmektedir (Zhang ve ark., 2018; Liu ve ark., 2023). RdDM yolunda görev yapan Polimeraz IV ve Polimeraz V kompleksleri, hem 24-nt siRNA üretiminde hem de bu siRNA'ların DRM2 aracılığıyla DNA metilasyonunun hedeflenmesinde kritik işlev görerek epigenetik ağın bütünlüğünü sağlamaktadır (Zhang ve ark., 2018).

Bu epigenetik etkileşimler, stres sırasında gen promotör bölgelerinde dinamik bir düzenleyici denge kurulmasını sağlar. Bazı epigenetik işaretler stres sona erdiğinde hızla ortadan kalkarken, bazıları kalıcı hale gelerek epigenetik bir “stres belleği” oluşturur (Rajpal ve ark., 2022; Kurgan ve ark., 2024). Örneğin, stres esnasında biriken bazı aktif kromatin işaretlerinin (H3K4me3) veya DNA metilasyon paternlerinin kısmen korunması, bitkilerin aynı stresle tekrar karşılaştıklarında daha hızlı ve güçlü bir transkripsiyonel yanıt vermelerine olanak tanır (Liu ve ark., 2023). Bu iki yönlü epigenetik doğa, bitkilerin hem kısa vadeli stres adaptasyonunu hem de uzun süreli çevresel bellek oluşturma yeteneğini mümkün kılarak çevresel değişkenliğe karşı hayatta kalma stratejilerini güçlendirir.

2. Sonuç

Bu bölüm, bitkilerin abiyotik streslere (tuzluluk, kuraklık, aşırı sıcaklık) verdiği yanıtların yalnızca klasik genetik düzenlemelerle açıklanamayacağını; DNA metilasyonu, histon modifikasyonları, kromatin yeniden düzenlenmesi ve küçük RNA tabanlı yolların birlikte işlediği çok katmanlı bir epigenetik ağ tarafından koordine edildiğini göstermiştir. Bu ağ, stres sinyallerinin (ROS, NO, Ca²⁺ ve hormonlar, özellikle ABA) algılanmasından sonra hedef gen bölgelerinde kromatin mimarisini dinamik biçimde açıp kapatarak gen ifadesinin zamanlamasını, şiddetini ve özgüllüğünü belirler.

Stres altında H3K4me3 ve H3K9ac gibi “aktif” işaretlerin artışı ve H3K27me3 gibi “baskılayıcı” işaretlerin bağlamsal düzenlenmesi, RNA Pol II erişilebilirliğini ve transkripsiyonel çıktıyı doğrudan şekillendirir. H2A.Z gibi histon varyantları, özellikle ısı yanıtlarında kromatin esnekliğini artırarak transkripsiyonel plastisiteyi güçlendirir. RdDM yolunun ürettiği 24-nt siRNA'lar, DRM2 aracılığıyla CHH metilasyonunu hedefleyerek uzun süreli susturmaya katkıda bulunur; ROS1 gibi demetilazlar ise bu işaretleri geri alarak dengeyi sağlar. Böylece epigenetik işaretler yalnızca anlık uyumu değil, stres sonrası kalıcı ya da yarı kalıcı “stres belleği” oluşumunu da mümkün kılar; bitkiler tekrar eden streslerde daha hızlı ve güçlü yanıtlar verir.

Bu btncl ereve, iki temel uygulama sonucuna iaret eder: (i) Islah ve molekler tasarım: Epigenetik imzaların (rneęin belirli promotrlerde H3K4me3/H3K9ac ya da hedefli CHH metilasyonu) ynlendirilmesi, stres-tolerant kultivarların rasyonel gelitirilmesini hızlandırabilir. (ii) Biyoteknolojik stratejiler: RdDM bileenleri, histon asetiltransferaz/deasetilazları veya kromatin yenileme komplekslerini hedefleyen dzenleyici mdahaleler, genom dizisini deęitirmeden tolerans fenotipini ayarlamaya imkn tanır. Ayrıca 6mA gibi yeni tanımlanan epigenetik iaretlerin gen gvdesi daęılımı ve transkripsiyonla pozitif ilikisi, aktivasyon-odaklı epigenetik kontrol iin yeni fırsatlar sunmaktadır.

Gelecek alımalar, epigenetik katmanların meknsal-zamansal znrlkte ezamanlı m (multi-omik entegrasyon), hcre tipi zgl yanıtların haritalanması ve transgenerasyonel bellek dinamiklerinin zmlenmesine odaklanmalıdır. Bu sayede, epigenetik aęın dęmlerini hedefleyen hassas dzenleme yaklaımları (epi-dzenleyici CRISPR sistemleri, kk RNA mhendislięi, kromatin dzenleyici modlasyon) tarımsal srdrlebilirlik ve iklim dayanıklılıęı iin leklenebilir zmler retebilir. Kısacası, epigenetik dzenleme; bitkilerin stres toleransında merkezi, ayarlanabilir ve kalıtılabilir bir kontrol katmanı olarak, iklim deęiiklięinin tarımsal etkilerine karı stratejik bir kaldıra sunmaktadır.

Kaynaklar

- Abdulraheem, M. I., Xiong, Y., Moshood, A. Y., Cadenas-Pliego, G., Zhang, H., ve Hu, J. (2024). Mechanisms of Plant Epigenetic Regulation in Response to Plant Stress: Recent Discoveries and Implications. *Plants*, 13(2), 163.
- Abo-Shanab, R. A., Abdel Latef, A. A. H., ve Shehata, S. A. (2025). Calcium mitigates salinity stress through regulation of ionic balance, antioxidant defense and osmolyte accumulation in *Vicia faba*. *BMC Plant Biology*, 25, 200.
- Ashapkin, V. V., Kutueva, L. I., Aleksandrushkina, N. I., ve Vanyushin, B. F. (2020). Epigenetic mechanisms of plant adaptation to biotic and abiotic stresses. *International Journal of Molecular Sciences*, 21(19), 7457.
- Azceem, M., Nadeem, M., ve Hussain, A. (2023). Salinity-induced oxidative stress and antioxidant defense responses in *Moringa oleifera*. *Scientific Reports*, 13, 2895.
- Back, D., Jiang, J., Chung, J. S., Wang, B., Chen, J., Xin, Z., ve Shi, H. (2010). Regulated AtHKT1 gene expression by small RNA during salt stress. *Plant Physiology*, 154(1), 315–327.
- Ding, Y., Avramova, Z., ve Fromm, M. (2011). The Arabidopsis trithorax-like factor ATX1 functions in dehydration stress responses via ABA-dependent and ABA-independent pathways. *Plant Journal*, 66(5), 735–744.
- Ding, Y., Fromm, M., ve Avramova, Z. (2012). Multiple exposures to drought ‘train’ transcriptional responses in Arabidopsis. *Nature Communications*, 3, 740.
- Kiani, S. P., Habibi, E., Mousavi Derazmahalleh, S., ve Heidari, B. (2021). Polyphenols involved in salt tolerance. *Frontiers in Plant Science*, 12, 646221.
- Kim, J. M., To, T. K., Ishida, J., Matsui, A., Kimura, H., ve Seki, M. (2012). Alterations of lysine modifications on the histone H3 N-tail under drought stress conditions in *Arabidopsis thaliana*. *Plant and Cell Physiology*, 53(12), 2118–2130.
- Kinoshita, T., ve Seki, M. (2014). Epigenetic memory for stress response and adaptation in plants. *Plant Cell Physiology*, 55(11), 1859–1863.
- Kurgan, L., Demirel, F. ve Aydın, A. (2024). Bitki transposable elementlerin epigenik ile ilişkisi. Yılmaz, A. ve Yılmaz, H. (Ed.), Tarımsal verimliliği kısıtlayan sorunlarla mücadele yöntemleri-1, İksad Yayınları

- Lämke, J., ve Bäurle, I. (2017). Epigenetic and chromatin-based mechanisms in environmental stress adaptation and stress memory in plants. *Genome Biology*, 18, 124.
- Lang, Z., Lei, M., ve Finnegan, E. (2025). DNA methylation and gene regulation in plants. *Epigenomes*, 9(1), 12–34.
- Li, S., Liu, J., Liu, Z., ve Yang, W. (2025). Epigenetic regulation in plant heat stress response. *Science China Life Sciences*, 68(6), 1570–1609.
- Liang, Z., Riaz, A., Chachar, S., ve ark. (2020). Epigenetic modifications of mRNA and DNA in plants. *Molecular Plant*, 13(1), 14–30.
- Liu, N., Fromm, M., ve Avramova, Z. (2023). H3K27me3 and chromatin remodeling regulate stress memory in plants. *Plant Physiology*, 191(1), 45–59.
- Mounger, J., Boquete, M. T., Schmid, M. W., Granado, R., Robertson, M. H., Voors, S. A., ve ark. (2021). Inheritance of DNA methylation differences in the mangrove *Rhizophora mangle*. *Evolution ve Development*, 23(4), 351–374.
- Ohama, N., Sato, H., Shinozaki, K., ve Yamaguchi-Shinozaki, K. (2017). Transcriptional regulatory network of plant heat stress response. *Trends in Plant Science*, 22(1), 53–65.
- Rajpal, S., Kumar, M., ve Prasad, M. (2022). Epigenetic memory engenders quick plastic and successive adaptive responses to mitigate environmental stresses. *Frontiers in Cell and Developmental Biology*, 10, 1020958.
- Tresas, T., Isaoglou, I., Roussis, A., ve Haralampidis, K. (2025). A brief overview of the epigenetic regulatory mechanisms in plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 26(10), 4700.
- van der Woude, L. C., Perrella, G., Snoek, B. L., van Hoogdalem, M., Novák, O., van Verk, M. C., ... ve Testerink, C. (2019). HISTONE DEACETYLASE 9 stimulates auxin-dependent thermomorphogenesis in *Arabidopsis thaliana* by mediating H2A.Z depletion. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(50), 25343–25354.
- Wu, S., Hou, Y., Ma, Y., Wang, P., ve Lang, Z. (2025). Epigenetic regulation and its applications in plants. *Epigenetics Insights*, 18(1).
- Zhang, H., Lang, Z., ve Zhu, J. K. (2018). Dynamics and function of DNA methylation in plants. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 19(8), 489–506.

- Zhao, H., Cai, Z., Rao, J., Wu, D., Ji, L., Ye, R., ... Xue, Y. (2024). SARS-CoV-2 RNA stabilizes host mRNAs to elicit immunopathogenesis. *Molecular Cell*, 84(3), 490–505.
- Zheng, Y., Ding, Y., Sun, X., ve Zhang, D. (2019). Histone acetyltransferase GCN5 regulates salt stress tolerance by modulating cell wall integrity. *Plant, Cell ve Environment*, 42(7), 2143–2160.