

Tarla Bitkilerinde Abiyotik Stres Tepkilerinin Epigenetik Düzenlenmesi

Mehmet Zeki Koçak¹

Özet

Bitkiler, yaşam döngüleri boyunca hem biyotik hem de abiyotik streslerin sürekli etkisi altındadır. Tarımsal üretimde verim ve kaliteyi sınırlandıran en önemli abiyotik stres etmenleri arasında sıcaklık dalgalanmaları, kuraklık, toprak tuzluluğu ve düşük sıcaklık koşulları öne çıkmaktadır. Bu olumsuz çevresel faktörler, yalnızca ürün miktarını azaltmakla kalmayıp, aynı zamanda bitkisel üretimin ekonomik ve besinsel değerini de önemli ölçüde düşürmektedir. Bitkiler, yüksek uyum kapasitesi ve savunma yetenekleri sayesinde bu zorlu koşullar karşısında çok yönlü yanıt mekanizmaları geliştirmiştir. Özellikle genetik düzenlemelerin yanı sıra, epigenetik süreçler (DNA metilasyonu, histon modifikasyonları ve kromatin yeniden yapılanması gibi) bitkilerin stres koşullarında hayatta kalabilmesi ve gelişimini sürdürebilmesi açısından kritik bir rol üstlenmektedir. Epigenetik düzenlemeler, gen ekspresyonunun çevresel sinyallere göre dinamik olarak kontrol edilmesini sağlamakta; böylece stres faktörlerine hızlı, esnek ve kalıcı yanıtların oluşmasına aracılık etmektedir. Her bir abiyotik stres tipi, bitkilerde kendine özgü epigenetik yanıtların şekillenmesine yol açmakta ve bu durum, stres adaptasyonunun çok katmanlı ve karmaşık doğasını gözler önüne sermektedir. Örneğin, kuraklık koşullarında su tutma kapasitesini artıran genlerin aktive edilmesi veya tuzluluk altında iyon homeostazisini düzenleyen yolların epigenetik olarak kontrol edilmesi, bitkinin stres toleransını güçlendiren temel adaptasyon stratejileri arasında yer almaktadır. Bu derleme, epigenetik mekanizmaların bitkilerin abiyotik stres koşullarına karşı geliştirdiği adaptif yanıtları anlamadaki belirleyici rolünü vurgulamaktadır. Ayrıca, son yıllarda yürütülen araştırmaların ortaya koyduğu bulgular ışığında, epigenetik düzenlemelerin bitkisel stres biyolojisine kazandırdığı yeni perspektifler ele alınmaktadır. Bu bilgiler, gelecekte stres toleransı yüksek bitki çeşitlerinin geliştirilmesine yönelik yenilikçi ve sürdürülebilir tarımsal stratejilerin oluşturulmasına güçlü bir bilimsel temel sunmaktadır.

1 Doç. Dr. Iğdır Üniversitesi Ziraat Fakültesi, Tarla Bitkileri Bölümü, Iğdır/Türkiye, mehmetzekikocak@gmail.com, ORCID ID: <https://orcid.org/0000-0002-8368-2478>

1. Giriş

Dünya nüfusunun hızla artması ve küresel iklim değişikliğinin bitkisel üretim üzerindeki olumsuz yansımaları, tarımsal verimlilik ve ürün kalitesinin sürdürülebilir biçimde artırılmasını zorunlu kılmaktadır. Bu hedefe ulaşabilmenin, bitki fizyolojisi, genetik ve biyoteknoloji disiplinlerinin entegrasyonunu temel alan modern ıslah programlarıyla mümkün olabilmektedir. Genetik materyal aktarımı bu süreçlerin vazgeçilmez bir ön koşulu olmakla birlikte, son yıllarda epigenetik mekanizmaların bitki fenotipi üzerindeki etkilerine dair artan bilgi birikimi, bitki geliştirme çalışmalarına yeni bir ivme kazandırmıştır. Nitekim bitki gelişim süreçleri, fenotipik plastisite ve çevresel stres faktörlerine karşı verilen adaptif yanıtlar, büyük ölçüde epigenetik düzenleme tarafından yönlendirilmektedir. Bu durum, genotip-fenotip ilişkilerinin yeniden yorumlanmasına zemin hazırlamıştır (Chassy ve ark., 2002; Steinwand ve Ronald, 2020). Epigenetik varyasyonların yalnızca gelişimsel süreçler ve stres yanıtları üzerinde değil; aynı zamanda solunum etkinliği, enerji kullanım verimliliği, verim bileşenleri ve tohum kalitesi gibi tarımsal açıdan kritik özellikler üzerinde de etkili olduğu ortaya konmuştur. Moleküler düzeyde ise, gen transkripsiyonunun yalnızca DNA dizisi tarafından değil, genlerin kromozom içerisindeki organizasyonu ve epigenetik düzenleme mekanizmaları tarafından da belirlendiği vurgulanmaktadır (Meyer, 2015; Tresas ve ark., 2025). Bu bulgular, epigenetik süreçlerin bitki verim ve kalite parametrelerini düzenlemenin ötesinde, özellikle abiyotik stres koşullarında adaptif yanıtların şekillenmesinde de merkezi bir rol üstlendiğini göstermektedir. Çevresel değişiklikler, gen ekspresyonundaki farklılıklar ve fenotipik varyasyonlarla ilişkili kalıtsal epigenetik değişimlere yol açabilmekte; bu durum epibreeding yaklaşımlarının geliştirilmesi için değerli bir kaynak oluşturmaktadır (Liu ve ark., 2015; Yetgin, 2023; Hamdan ve ark., 2025).

Abiyotik stres faktörleri arasında sıcaklık dalgalanmaları, kuraklık, tuzluluk ve ağır metal toksisitesi öne çıkmaktadır. Bitkiler, iklimsel değişkenliklerin öngörülemezliği nedeniyle bu streslere sıklıkla maruz kalmakta ve buna karşı epigenetik mekanizmalar aracılığıyla gen ekspresyonunun yeniden düzenlenmesini içeren kompleks adaptasyon stratejileri geliştirmektedir (Ali ve ark., 2021; Hamdan ve ark., 2025). Bu süreçler, gen ifadesinde kalıcı değişikliklere yol açarak yalnızca vejetatif büyüme döneminde yeni hücrelere değil, aynı zamanda nesiller arası aktarım yoluyla yavru bireylere de taşınabilmektedir. Bu olgu, epigenetik kalıtımın somut bir yansımasıdır. Dolayısıyla epigenetik, genotip ve fenotip arasındaki köprü olarak tanımlanmakta; gen aktivitesinin aynı DNA dizisi bağlamında alternatif biçimlerde düzenlenebilmesini mümkün kılmaktadır (Kubota, 2016; Zhang

ve ark., 2024). Epigenetik modifikasyonlar, bitki ıslah programlarında kullanılabilecek yeni nesil belirteçler olarak değerlendirilmektedir. Model bitkilerden tarla bitkilerine epigenetik sistemlerin aktarımı çeşitli zorluklar içerse de, bu sorunları aşmaya yönelik yüksek verimli teknolojiler hızla gelişmektedir.

Tablo 1. Bitkilerde epigenetik düzenleme mekanizmaları, fizyolojik etkileri, stres toleransındaki rolleri ve tarımsal önemi

Epigenetik Mekanizma	Moleküler Temel	Fizyolojik Etkiler	Stres Toleransındaki Rol	Tarımsal Önemi
DNA Metilasyonu	Sitozin bazlarına metil grubu eklenmesi	Gen ekspresyonunun baskılanması veya düzenlenmesi; gelişimsel süreçlerin kontrolü	Kuraklık, tuzluluk ve sıcaklık stresine yanıt veren genlerin açılıp kapanmasını sağlar	Çimlenme, büyüme ve verim parametrelerinde stabilite sağlar; stres koşullarında adaptasyonu artırır.
Histon Modifikasyonları	Histon proteinlerinde kimyasal değişiklikler; kromatin yapısının gevşemesi veya sıkılaşması	Transkripsiyonel aktivitenin düzenlenmesi; hücre döngüsü ve farklılaşmada rol	Abiyotik stres sinyallerine hızlı transkripsiyonel yanıt oluşumunu sağlar.	Epigenetik çeşitliliği artırarak ıslah çalışmalarına katkı sağlar.
Küçük RNA'lar (miRNA, siRNA, tasiRNA)	mRNA'nın parçalanması veya translasyonunun baskılanması	Gelişimsel ve metabolik genlerin ince ayarlı düzenlenmesi	Tuz stresi, kuraklık ve patojenlere karşı savunma yanıtlarını kontrol eder	Enerji kullanımını optimize ederek stres altında verim kaybını azaltır.
Kromatin Yeniden Şekillenmesi	Nükleozomların konumlarının değişmesi; DNA'ya erişimin yeniden düzenlenmesi	Uzun süreli gen aktivasyonu veya baskılanması	Çevresel stres koşullarına epigenetik hafıza kazandırır.	Streslere dayanıklı yeni bitki çeşitlerinin geliştirilmesine temel oluşturur.

Zhang ve ark., 2018; Luo ve ark., 2017; Khrainesh ve ark., 2012; Han ve ark., 2015

Kromatin yapısındaki değişimlere aracılık eden epigenetik düzenlemeler, gen ekspresyonunu doğrudan etkileyerek bitki büyümesini yönlendirmekte ve çevresel girdilere karşı fenotipik yanıtların belirlenmesinde rol oynamaktadır. DNA dizisi varyasyonlarının yanı sıra epigenetik modifikasyonların dikkate alınması, ıslah çalışmalarında öngörü gücünü artırmakta; bitki performansını daha doğru tahmin etme ve ürün verimini yükseltme potansiyeli sunmaktadır.

Bu bağlamda, epibreeding olarak adlandırılan epigenetik varyasyonların bitki geliştirme amacıyla kullanılması, tarımsal ıslah alanında geniş bir uygulama yelpazesi sunmaktadır (Kakoulidou ve ark., 2021; Samantara ve ark., 2021). Epigenetik, DNA dizisinde herhangi bir değişiklik olmaksızın; DNA metilasyonu, histonların post-translasyonel modifikasyonları ve RNA aracılı susturma gibi mekanizmalar yoluyla gen ekspresyonunda meydana gelen kalıtsal değişimlerin incelenmesini kapsamaktadır. Tarımsal açıdan önemli epigenetik varyantlar birçok kültür bitkisinde tanımlanmıştır. Örneğin, çeltikte cüce fenotip, elmada antosiyanin üretimi, kolzada yağ içeriği, güvercin bezelyesinde heterozis, ananasta somatik embriyogenez, soyada verim ve stabilite artışı, kavunda cinsiyet belirlenmesi ve domateste meyve olgunlaşması epigenetik varyasyonlarla ilişkilendirilmiştir (Kumari ve ark., 2022). Bu bulgular, epigenetik düzenlemelerin DNA metilasyonu, histon modifikasyonları ve küçük RNA'lar aracılığıyla gen ekspresyonunu yeniden şekillendirdiğini; böylelikle bitki fizyolojisi, verimlilik ve stres toleransında kritik bir rol üstlendiğini açıkça ortaya koymaktadır (Yetgin, 2023).

2. Epigenetik Modifikasyonlar

Epigenetik modifikasyonlar, DNA dizisinde herhangi bir değişiklik olmaksızın gen ekspresyonunu düzenleyen, kalıtsal veya geri dönüşümlü moleküler mekanizmalardır. Bitkilerde bu mekanizmalar; gelişimsel süreçlerin kontrolünde, stres yanıtlarının düzenlenmesinde ve çevresel adaptasyonun sağlanmasında kritik roller üstlenir. Epigenetik düzenleme sistemleri, DNA metilasyonu, histon post-translasyonel modifikasyonları, kromatin yeniden yapılanması ve küçük RNA aracılı yolları kapsamaktadır. Bu mekanizmalar genellikle koordineli bir şekilde çalışarak fenotipik plastisiteyi artırmakta ve bitkilerin çevresel değişkenliklere karşı adaptif yanıtlar geliştirmesine aracılık etmektedir (Thakur ve Prasad, 2024).

2.1. DNA Metilasyonu;

DNA metilasyonu, bitkilerde en kapsamlı şekilde incelenmiş epigenetik mekanizmalardan biridir. Temel olarak, sitozin bazının C5 pozisyonuna metil grubunun eklenmesiyle 5-metilsitozin (5mC) oluşumunu ifade eder (Law & Jacobsen, 2010). Bu kimyasal işaret, genom üzerinde kalıcı, kuşaklar arası aktarılabilir ve gen ekspresyonunun mekânsal-zamansal düzenlenmesinde kritik rol oynar. Bitkilerde DNA metilasyonu yalnızca gen aktivitesini düzenlemekle kalmaz; transpozon elementlerinin susturulması, genomik stabilitenin korunması ve genomik imprinting gibi süreçlerde de merkezi işlev üstlenir (Talarico ve ark., 2024).

Memelilerde DNA metilasyonu genellikle CG bölgeleriyle sınırlıyken, bitkilerde CG, CHG ve CHH (H = A, C veya T) metilasyon motifleri yaygın olarak bulunur (Lister et al., 2009; Zhang et al., 2018). Bu geniş metilasyon spektrumu, bitkilere stres koşullarına karşı dinamik düzenleme kapasitesi kazandırır (He et al., 2011; Miryeganeh & Saze, 2020). Çevresel stres faktörlerinin tetiklediği metilasyon desenlerindeki değişiklikler, gen ekspresyonunu yeniden şekillendirerek fenotipik esnekliği artırmakta ve stres toleransını güçlendirmektedir (Sun ve ark., 2022).

2.2. Histon Modifikasyonları;

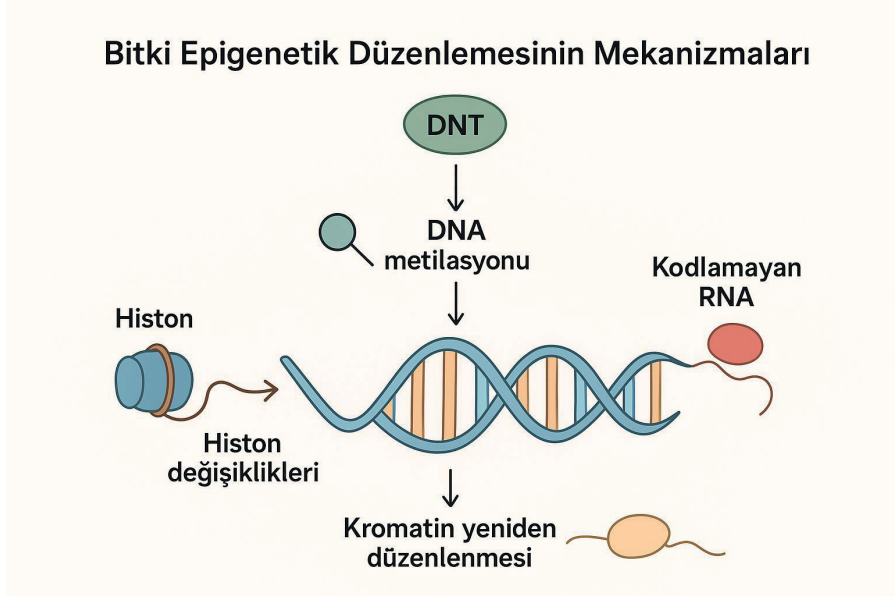
Histon modifikasyonları, DNA dizisi değişmeden kromatin yapısının ve gen ekspresyonunun dinamik biçimde düzenlenmesini sağlayan temel epigenetik mekanizmalardır. Nükleozom histon kuyruklarındaki asetilasyon, metilasyon, fosforilasyon, ubiquitinasyon ve sumolasyon gibi değişiklikler kromatinin erişilebilirliğini belirler. Genel olarak asetilasyon gen aktivasyonu ile, metilasyon ise bağlandığı bölgeye bağlı olarak aktivasyon ya da baskılama ile ilişkilidir. Örneğin, H3K4me3 ve H3K36me3 aktif kromatin bölgeleriyle, H3K9me2 ve H3K27me3 ise susturulmuş bölgelerle bağlantılıdır (Loscalzo ve Handy, 2014).

Arabidopsis thaliana’da PRC2 aracılı H3K27me3 işareti, FLC geninin susturulmasında ve çiçeklenme zamanlamasının kontrolünde kritik rol oynamaktadır. Bu mekanizma, antisens transkriptler (COOLAIR), transkripsiyonel süreçler ve ışık/şeker sinyalleriyle etkileşim içinde işlemektedir. Histon asetilasyonu tarafında ise GCN5 ve ilişkili HAT’lar, HDAC’lar ve JmjC-domain demetilazlar, bitki gelişimi, hormon sinyali ve stres yanıtlarının düzenlenmesinde işlev görmektedir. Histon modifikasyonları, “epigenetik stres hafızası” oluşumuna da aracılık etmektedir. Kuraklık, sıcaklık ve soğuk gibi abiyotik streslerde histon işaretlerinin korunması veya yeniden düzenlenmesi, bitkilerin stres sonrası adaptif tepkiler geliştirmesinde kritik rol oynamaktadır. Nitekim H3K4, H3K9, H3K27 ve H3K36 metilasyonlarının, stres koşullarında bağlamsal olarak farklı gen setlerini düzenlediği ve hormon sinyalleriyle çapraz konuşmalar kurduğu gösterilmiştir. Ayrıca SUMO yolunun histon asetilasyonu ile kesişmesi (ör. ZmGCN5’in SUMOylasyonu) stres adaptasyonuna yeni düzenleyici katmanlar eklemektedir (Zhang ve ark., 2020; Liu ve ark., 2023).

2.3. miRNA Modifikasyonları;

MikroRNA’lar (miRNA’lar), bitkilerde gen ekspresyonunun post-transkripsiyonel düzeyde düzenlenmesinde görev alan küçük RNA molekülleridir. Genellikle 20–24 nükleotid uzunluğunda olan miRNA’lar,

hedef mRNA'ların parçalanmasını veya translasyon baskılanmasını sağlar. Bununla birlikte, miRNA biyogenezi ve işlevselliği çeşitli modifikasyonlarla hassas biçimde kontrol edilmektedir. MIR genlerinden RNA Pol II aracılığıyla sentezlenen pri-miRNA'lar, DCL1, HYL1 ve SE gibi proteinlerle işlenir; ardından HEN1 aracılığıyla 3' uçlarında 2'-O-metilasyonla stabilize edilir. Başlıca miRNA modifikasyonları arasında metilasyon, uridilasyon, adenilasyon ve RNA editlenmesi yer alır (Jia ve ark., 2025).



Şekil 1. Bitki Epigenetik Düzenlemesinin Mekanizması

Bu değişiklikler miRNA'ların stabilitesi, hedef özgüllüğü ve yıkım süreçlerini düzenleyerek gelişimsel programların ve stres yanıtlarının hassas kontrolünü sağlar. Örneğin, miR156-SPL modülü çiçeklenme geçişinde metilasyon ile stabilize edilirken, uridilasyon stres altında hızlı gen ekspresyon değişikliklerine aracılık eder. Ayrıca, virüs kaynaklı küçük RNA'larla rekabet eden miRNA modifikasyonları bağışıklık tepkilerini düzenler. Tarımsal biyoteknoloji açısından miRNA modifikasyonlarının manipülasyonu, stres toleransı yüksek ve verim kapasitesi artırılmış bitki çeşitlerinin geliştirilmesinde önemli fırsatlar sunmaktadır. CRISPR/dCas9 tabanlı epigenetik düzenleme yaklaşımları ile miRNA biyogenezinde görevli enzimlerin hedeflenmesi, epibreeding uygulamaları için yeni ufuklar açmaktadır (Nowak ve ark., 2024).

3. Tarımsal Önemi;

Epigenetik mekanizmalar, bitkilerde çevresel sinyallerin, gelişimsel ipuçlarının ve stres faktörlerinin bütüncül bir şekilde entegre edilmesini sağlayarak fizyolojik ve metabolik süreçlerin esnek uyumunu mümkün kılmaktadır. Bu düzenleme kapasitesi sayesinde bitkiler, kuraklık, tuzluluk, aşırı sıcaklık ve patojen saldırıları gibi abiyotik ve biyotik stres koşullarına karşı hızlı, etkili ve çoğu zaman kalıcı fenotipik yanıtlar geliştirebilmektedir.

DNA metilasyonu, histon modifikasyonları, küçük RNA'lar ve kromatin yeniden şekillenmesi gibi epigenetik düzenleyici yollar, gen ekspresyonunun hassas kontrolünü üstlenerek stres yanıtlarının dinamik biçimde koordine edilmesini sağlamaktadır. Bu mekanizmalar; büyüme, fotosentez etkinliği, enerji kullanımı ve besin dağılımı gibi tarımsal açıdan kritik fizyolojik parametrelerin optimize edilmesine aracılık eder (Tresas ve ark., 2025). Böylelikle bitkiler, stres koşullarında hem ürün verimini hem de tohum kalitesini koruma ve hatta artırma potansiyeline sahip olur. Epigenetik düzenlemelerin önemi yalnızca stres toleransının güçlendirilmesiyle sınırlı değildir. Aynı zamanda fenotipik çeşitliliğin, adaptif özelliklerin ve genetik olmayan kalıtsal varyasyonların zenginleşmesine katkı sağlayarak sürdürülebilir tarım ve modern ıslah çalışmalarında yenilikçi stratejilerin geliştirilmesine güçlü bir bilimsel temel sunmaktadır. Özellikle nesiller arası epigenetik aktarım, bitkilerin deneyimlediği stres koşullarına bağlı olarak progeny bireylerde daha yüksek tolerans düzeyleri ve iyileştirilmiş verim performansı şeklinde somut faydalar sağlayabilmektedir (Abdulraheem ve ark., 2024).

4. Sonuç

Epigenetik mekanizmalar, bitki biyolojisinde merkezi bir düzenleyici katmanı temsil ederek çevresel sinyallerin, gelişimsel ipuçlarının ve stres yanıtlarının entegrasyonunu düzenler ve bunların adaptif fizyolojik ve metabolik çıktılara dönüştürülmesini sağlar. DNA metilasyonu, histon modifikasyonları, küçük RNA'lar ve kromatin yeniden şekillenmesi, gen ekspresyonunu hassas bir şekilde ayarlamak üzere birlikte işlev görmek ve böylece bitkilerin kuraklık, tuzluluk, aşırı sıcaklık dalgalanmaları ve patojen saldırıları gibi abiyotik ve biyotik stres faktörlerine karşı direnç göstermelerini mümkün kılmaktadır. Bu mekanizmalar yalnızca stres toleransı sağlamakla kalmaz; aynı zamanda fotosentetik etkinliği, enerji kullanımını ve üreme başarısını optimize ederek olumsuz koşullar altında ürün verimi ve tohum kalitesini güvence altına almaktadır. Dahası, bazı epigenetik modifikasyonların kalıtsal niteliği, strese ilişkin moleküler bir hafıza oluşturarak sonraki nesillerin

geliştirilmiş tolerans ve üstün performansla donatılmasını sağlamaktadır. Son yıllarda kaydedilen ilerlemeler, epigenetik varyasyonların bitki ıslahında değerli belirteçler olarak kullanılabileceğini ortaya koymuş ve epibreeding kavramının gelişmesine zemin hazırlamıştır. Bu yaklaşım, geleneksel ve moleküler ıslah stratejilerini tamamlayıcı nitelikte olup, yüksek verimli ve iklim değişikliklerine dayanıklı kültürlerin geliştirilmesi için umut vadeden bir yol sunmaktadır. Bununla birlikte, önemli ilerlemelere rağmen, model bitkilerden başlıca tarımsal türlere elde edilen bulguların aktarılması, epigenetik işaretlerin kuşaklar arası stabilitesinin çözülmesi ve epigenetik düzenlemenin karmaşıklığını tam anlamıyla ortaya koyabilmek için çoklu-omik yaklaşımların entegrasyonu gibi kritik zorluklar halen varlığını sürdürmektedir. Buna ek olarak, epigenetiğin sistem biyolojisi, yapay zekâ ve iklim dostu tarımsal uygulamalarla birleştirilmesi, adaptif plastisitenin daha derinlemesine anlaşılmasına katkı sağlayacak ve sürdürülebilir gıda üretimi için yeni ufuklar açacaktır. Sonuç olarak, epigenetik yalnızca bitki dayanıklılığına ilişkin anlayışımızı derinleştirmekle kalmayıp, aynı zamanda küresel iklim değişikliği çağında tarım için dönüştürücü bir potansiyel de taşımaktadır. Epigenetik bilgidен yararlanılarak, artan dünya nüfusunun gıda güvenliğini sağlamak amacıyla, toleransı, stabilitesi ve üretkenliği artırılmış bitki çeşitlerinin geliştirilmesine yönelik yenilikçi stratejiler tasarlamak mümkün olacaktır.

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.
- Ali, S., Khan, N., & Tang, Y. (2022). Epigenetic marks for mitigating abiotic stresses in plants. *Journal of Plant Physiology*, 275, 153740.
- Chassy, B. M., Parrott, W. A., & Roush, R. (2005). Crop biotechnology and the future of food: a scientific assessment. *CAST Commentary. QTA*, 2, 2011-05.
- Hamdan, S., Al-Fayez, M., & Chahine, A. (2025). The Role of Epigenetics in Plant Adaptation to Environmental Stress. *Research of Scientia Naturalis*, 2(1), 42-51.
- Han, S. K., Wu, M. F., Cui, S., & Wagner, D. (2015). Roles and activities of chromatin remodeling ATPases in plants. *The Plant Journal*, 83(1), 62–77.
- Kakoulidou, I., Avramidou, E. V., Baránek, M., Brunel-Muguet, S., Farrona, S., Johannes, F., & Maury, S. (2021). Epigenetics for crop improvement in times of global change. *Biology*, 10(8), 766.
- He, X.J., Chen, T., & Zhu, J.K. (2011). Regulation and function of DNA methylation in plants and animals. *Cell Research*, 21, 442–465.
- Jia, H., Li, P., Li, M., Liu, N., Dong, J., Qu, Q., & Cao, Z. (2025). Trans-Kingdom RNA Dialogues: miRNA and milRNA Networks as Biotechnological Tools for Sustainable Crop Defense and Pathogen Control. *Plants*, 14(8), 1250.
- Kawakatsu, T., & Ecker, J.R. (2019). Diversity and dynamics of DNA methylation: Epigenomic resources and tools for crop breeding. *Plant and Cell Physiology*, 60(1), 243–254.
- Khraiwesh, B., Zhu, J. K., & Zhu, J. (2012). Role of miRNAs and siRNAs in biotic and abiotic stress responses of plants. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Gene Regulatory Mechanisms*, 1819(2), 137–148.
- Kumari, P., Khan, S., Wani, I. A., Gupta, R., Verma, S., Alam, P., & Alaklabi, A. (2022). Unravelling the role of epigenetic modifications in development and reproduction of angiosperms: a critical appraisal. *Frontiers in genetics*, 13, 819941.
- Kubota, T. (2016). Epigenetic alterations induced by environmental stress associated with metabolic and neurodevelopmental disorders. *Environmental epigenetics*, 2(3), 017.
- Law, J.A., & Jacobsen, S.E. (2010). Establishing, maintaining and modifying DNA methylation patterns in plants and animals. *Nature Reviews Genetics*, 11, 204–220.

- Lister, R., et al. (2009). Human DNA methylomes at base resolution show widespread epigenomic differences. *Nature*, 462, 315–322.
- Liu, X., Luo, M., Yang, S., & Wu, K. (2015). Role of epigenetic modifications in plant responses to environmental stresses. In *Nuclear Functions in Plant Transcription, Signaling and Development* (pp. 81-92). New York, NY: Springer New York.
- Liu, R., Wu, J., Guo, H., Yao, W., Li, S., Lu, Y., ... & Zhang, H. (2023). Post-translational modifications of histones: Mechanisms, biological functions, and therapeutic targets. *MedComm*, 4(3), e292.
- Loscalzo, J., & Handy, D. E. (2014). Epigenetic modifications: basic mechanisms and role in cardiovascular disease (2013 Grover Conference series). *Pulmonary circulation*, 4(2), 169-174.
- Luo, M., Liu, X., Singh, P., Cui, Y., Zimmerli, L., & Wu, K. (2017). Chromatin modifications and remodeling in plant abiotic stress responses. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Gene Regulatory Mechanisms*, 1860(1), 39–46.
- Meyer, P. (2015). Epigenetic variation and environmental change. *Journal of Experimental Botany*, 66(12), 3541-3548.
- Miryeganeh, M., & Saze, H. (2020). Epigenetic inheritance and plant evolution. *Population Ecology*, 62(1), 17–27.
- Nowak, K., Wójcik, A. M., Konopka, K., Jarosz, A., Dombert, K., & Gaj, M. D. (2024). miR156-SPL and miR169-NFYA modules regulate the induction of somatic embryogenesis in Arabidopsis via LEC-and auxin-related pathways. *International Journal of Molecular Sciences*, 25(17), 9217.
- Talarico, E., Zambelli, A., Araniti, E., Greco, E., Chiappetta, A., & Bruno, L. (2024). Unravelling the epigenetic code: DNA methylation in plants and its role in stress response. *Epigenomes*, 8(3), 30.
- Thakur, R., & Prasad, P. (2024). Epigenetic regulation of abiotic stress responses in plants. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-General Subjects*, 1868(9), 130661.
- Tresas, T., Isaoglou, I., Roussis, A., & Haralampidis, K. (2025). A Brief Overview of the Epigenetic Regulatory Mechanisms in Plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 26(10), 4700.
- Samantara, K., Shiv, A., de Sousa, L. L., Sandhu, K. S., Priyadarshini, P., & Mohapatra, S. R. (2021). A comprehensive review on epigenetic mechanisms and application of epigenetic modifications for crop improvement. *Environmental and Experimental Botany*, 188, 104479.
- Steinwand, M. A., & Ronald, P. C. (2020). Crop biotechnology and the future of food. *Nature Food*, 1(5), 273-283.

- Sun, M., Yang, Z., Liu, L., & Duan, L. (2022). DNA methylation in plant responses and adaption to abiotic stresses. *International Journal of Molecular Sciences*, 23(13), 6910.
- Yetgin, A. (2023). Exploring the Role of Epigenetics in Plant Adaptation to Environmental Stress. *Journal of Epigenetics*, 4(2), 10-21.
- Zhang, H., Lang, Z., & Zhu, J.K. (2018). Dynamics and function of DNA methylation in plants. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 19, 489–506.
- Zhang, Y. Z., Yuan, J., Zhang, L., Chen, C., Wang, Y., Zhang, G., ... & Duan, C. G. (2020). Coupling of H3K27me3 recognition with transcriptional repression through the BAH-PHD-CPL2 complex in Arabidopsis. *Nature communications*, 11(1), 6212.
- Zhang, M., Hu, T., Ma, T., Huang, W., & Wang, Y. (2024). Epigenetics and environmental health. *Frontiers of Medicine*, 18(4), 571-596.