

Geleceğin Yabancı Ot Bilimi ve Kontrol Stratejilerinin Şekillendirilmesinde Epigenetik Mekanizmaların Rolü

Seren Doğar¹

Harun Alptekin²

Ramazan Gürbüz³

Özet

Yabancı ot bilimi, moleküler biyolojideki gelişmelerin yabancı ot adaptasyonuna ve kalıcılığına katkıda bulunan karmaşık düzenleyici katmanları ortaya çıkarmasıyla paradigma değişimine uğramaktadır. Bunlar arasında, DNA metilasyonu, histon modifikasyonları ve küçük kodlamayan RNA'lar dahil olmak üzere epigenetik mekanizmalar, stres tepkilerinin, fenotipik esnekliğin ve direnç evriminin temel düzenleyicileri olarak ortaya çıkmaktadır. Genetik mutasyonların aksine, epigenetik modifikasyonlar geri dönüşümlü ve dinamik olup, yabancı otların herbisit maruziyeti, kuraklık, tuzluluk veya besin kısıtlaması gibi dalgalanan çevre koşullarına hızla yanıt vermesini sağlamaktadır. Son araştırmalar, epigenetik düzenlemenin, sitokrom P450'ler ve glutasyon transferazlar aracılığıyla detoksifikasyon yollarını geliştirerek veya hedef bölge genlerinin ekspresyonunu değiştirerek herbisit direncine aracılık edebileceğini göstermektedir. Dahası, epigenetik stres hafızası, adaptif özelliklerin nesiller arası kalıtımını kolaylaştırarak, yavruların tekrarlayan tarımsal uygulamalardan kaynaklanan baskılar altında hayatta kalmaya olanak sağlamaktadır. Bu uyarlanabilir esneklik, genellikle öngörülebilir genetik direnç modellerine dayanan geleneksel yabancı ot yönetimi stratejileri için bir zorluk teşkil etmektedir. Ancak bu içgörüler,

- 1 Arş. Gör., Iğdır Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Bitki koruma Bölümü, Iğdır/Türkiye, ORCID ID: <https://orcid.org/0000-0003-2757-594X>
- 2 Dr. Öğr. Üyesi, Iğdır Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Zootehni Bölümü, Iğdır/Türkiye, ORCID ID: <https://orcid.org/0000-0001-9319-311X>
- 3 Doç. Dr., Iğdır Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Bitki koruma Bölümü, Iğdır/Türkiye, ORCID ID: <https://orcid.org/0000-0003-3558-9823>

inovasyon için yeni yollar da açmaktadır. CRISPR/dCas9 gibi epigenom düzenleme araçları, epigenetik efektörlerle birleştirildiğinde, DNA dizilerini değiştirmeden gen ifadesini manipüle etmek için kullanılabilmekte ve direnç mekanizmalarının hedefli olarak baskılanması için potansiyel sunabilmektedir. Ayrıca, epigenetik biyobelirteçlerin öngörülen modellere entegre edilmesi, dirençli popülasyonların erken tespitini sağlayabilmekte ve bölgeye özgü yönetimi yönlendirebilmektedir. Tarımsal sistemler sürdürülebilirliğe doğru geçiş yaparken, epigenetik süreçleri anlamak ve bunlardan yararlanmak, daha etkili, uyarlanabilir ve çevre dostu yabancı ot kontrol stratejileri tasarlamak için kritik öneme sahip olacaktır. Bu nedenle, epigenetiğin yabancı ot bilimine dahil edilmesi, yalnızca temel araştırmaların bir sınırını değil, aynı zamanda entegre yabancı ot yönetiminin geleceğini şekillendirmek için pratik bir çerçeveyi de temsil etmektedir.

1. Giriş

Yabancı otlar, dünya çapında tarımsal üretim alanlarında son derece önemli verim ve kalite kayıplarına sebep olan en önemli bitki koruma sorunlarının başında gelmektedir. Yetiştirilen kültür bitkileriyle ışık, besin maddeleri ve su için kültür bitkileriyle rekabet ederken aynı zamanda zararlılar ve hastalıklar için konukçuluk görevi görmektedirler (Zimdahl ve Basinger, 2024). Herbisit geliştirme ve yabancı ot yönetimi uygulamalarında yıllardır süren yeniliklere rağmen, yabancı ot türlerinin çok farklı çevreye uyum sağlama kapasitesinden dolayı kontrol stratejilerini sekteye uğratmaya ve gıda güvenliğini tehdit etmeye devam etmektedir (Powles ve Yu, 2010). Geleneksel olarak, yabancı ot bilimindeki araştırmalar, herbisit direnci kazandıran genetik mutasyonlara, rekabet gücünü artıran fizyolojik özelliklere ve yabancı ot-kültür bitkisi rekabetini etkileyen ekolojik dinamiklere odaklanmıştır (Délye, 2013; Neve ve ark., 2014). Bu alanlar kritik öneme sahip olmakla birlikte, giderek artan bulgular, DNA dizilimindeki varyasyondan bağımsız gen ifadesindeki kalıtsal değişikliklerin (toplu olarak epigenetik mekanizmalar olarak adlandırılır) yabancı ot uyumunu şekillendirmede merkezi bir rol oynadığını göstermektedir (Richards ve ark., 2017; Verhoeven ve Preite, 2014).

DNA metilasyonu, histon transkripsiyon sonrası modifikasyonları ve küçük RNA'lar tarafından düzenlemeyi içeren epigenetik modifikasyonlar, çevresel dış uyaranlara yanıt olarak gen aktivitesini yöneten esnek bir düzenleyici ağ oluşturmaktadır (Chinnusamy ve Zhu, 2009; Kim ve ark., 2012; Zhang ve ark., 2018). Bu mekanizmalar bitkilerin herbisit uygulaması, kuraklık, tuzluluk ve besin kısıtlaması gibi çevresel ipuçlarını adaptif moleküler ve fenotipik tepkilere entegre etmesine olanak tanımaktadır (Richards ve ark., 2017). Genetik mutasyonların aksine, epigenetik değişiklikler genellikle geri

döndürülebilir ancak hücre bölünmeleri boyunca kalıtılabilecek veya hatta sonraki nesillere aktarılabilir kadar kararlıdır (Hauser ve ark., 2011; Verhoeven ve Preite, 2014). Bu tür bir esneklik, yabancı otlara adaptasyonel bir avantaj sağlayarak, uzun vadeli genetik sabitleme gerektirmeden yönetim baskılarına hızlı tepkiler vermelerini sağlayabilmektedir.

Son çalışmalar, epigenetik düzenlemenin hem hedef bölgedeki hem de hedef olmayan bölgedeki herbisit direncini aracılık edebileceğini, birden fazla stres faktörüne karşı çapraz toleransı kolaylaştırabileceğini ve nesiller boyunca devam eden stres hafızası oluşturabileceğini vurgulamaktadır (Délye, 2013; Ghanizadeh ve Harrington, 2017). Örneğin, DNA metilasyon yeniden programlaması, değişmiş detoksifikasyon enzim ifadesiyle ilişkilendirilmiştir (Zhang ve ark., 2018), histon modifikasyonları ise dirençle ilişkili genlerin kromatin erişilebilirliğini etkilemektedir. Bununla birlikte, küçük RNA'lar, stres sinyal yollarını adaptif metabolik yanıtlarla ilişkilendirerek transkripsiyonel yolları hassas bir şekilde düzenleyebilmektedirler (Richards ve ark., 2017). Bu bakış açısıyla, klasik genetik paradigmanın ötesinde, epigenetik plastisite'nin yabancı ot direncinin bir itici gücü olarak hareket ettiği bir modele doğru direnç olgusunun genişletilmiş bir anlayışına işaret etmektedir (Hauser ve ark., 2011).

Uygulamalı bir bakış açısıyla, epigenetik bilginin yabancı ot bilimine entegrasyonu önemli fırsatlar sunmaktadır. Epigenetik biyobelirteçler, dirençli popülasyonların erken tespitini, adaptasyonun öngörücü modellemesini ve bölgeye özgü yönetim stratejilerini mümkün kılabilmektedir (Zhang ve ark., 2018). Dahası, CRISPR/dCas9 tabanlı epigenom düzenleme gibi yeni moleküler araçlar, direnç yollarının hedefli bir şekilde manipüle edilmesi, potansiyel olarak herbisit duyarlılığının geri kazanılması veya strese uyum sağlayan özelliklerin baskılanması için umut vaat etmektedir (Gallego-Bartolomé, 2020). Tarım, kimyasal girdileri azaltırken verimliliği koruma gibi iki zorlukla karşı karşıyayken, epigenetik sürdürülebilir ve adaptif yabancı ot kontrol stratejileri tasarlamak için bir sınır sunmaktadır (Springer ve Schmitz, 2017).

Bu bağlamda, mevcut çalışma, yabancı ot adaptasyonu ve direncinde epigenetik mekanizmaların rolünü inceleyerek, gelecekteki yabancı ot yönetimi üzerindeki etkilerini vurgulamaktadır. Temel moleküler içgörülerini uygulamalı agronomik stratejilerle birleştirerek, epigenetiğin yabancı ot biliminin kavramsal ve pratik çerçevesini yeniden şekillendireceğini ve daha dirençli ve sürdürülebilir tarım ekosistemlerine geçişi yönlendireceğini düşünmekteyiz.

1. Kavramsal ve Teorik Çerçeve

Yabancı otlar, tarımsal sistemlerdeki ortamlara en etkili bir şekilde gelişen bitki grupları arasında yaygın olarak kabul edilmekte ve genellikle yetiştirilen kültür bitkileri için son derece elverişsiz koşullar altında dahi gelişebilmektedirler (Baker, 1974). Ortama uyum sağlama başarıları, toprak işleme, ürün rotasyonu, herbisit uygulaması ve değişen iklim koşulları gibi sürekli bozulmaların güçlü seçici baskılar uyguladığı tarımsal ekosistemlerin dinamik doğasıyla yakından bağlantılıdır. Geleneksel ekolojik teori, bozulmanın hızlı yaşam döngülerine, yüksek üreme potansiyeline ve geniş ekolojik toleransa sahip türleri desteklediğini varsaymaktadır. Yabancı otlar, çeşitli ortamlarda çimlenmelerine, büyümelerine ve çoğalmalarına olanak tanıyan olağanüstü fenotipik esneklik göstererek bu stratejinin tipik bir örneğidir (Zimdahl, 2018).

Çağdaş tarımda, iklim değişikliği, kaynak kısıtlamaları ve sürdürülebilir üretime yönelik artan talep gibi küresel zorluklar, yabancı ot-ürün etkileşimlerinin seçici manzarasını yeniden şekillendiriyor (Patterson, 1995; Ziska ve Dukes, 2011). Yükselen atmosferik CO₂, değişen yağış düzenleri ve artan sıcaklık değişkenliği yalnızca ürün performansını değiştirmekle kalmıyor, aynı zamanda ürünler ve yabancı otlar arasındaki rekabet gücünü etkilemektedir. Bu bağlamda, yabancı otların hem kısa vadeli fizyolojik tepkiler hem de uzun vadeli kalıtsal değişiklikler yoluyla hızla uyum sağlama yeteneği, kalıcılıklarında merkezi bir faktör olarak ortaya çıkmıştır. Bu adaptif süreçler, yabancı ot biliminin klasik genetiğin ötesine genişletilerek, çevresel stres faktörlerine yanıt olarak hızlı, geri dönüşümlü ve genellikle kalıtsal değişiklikleri aracılık eden düzenleyici mekanizmaları da kapsamayı gerekliliğinin altını çizmektedir (Richards ve ark., 2017).

Yabancı ot direnci araştırmalarındaki baskın çerçeve, tarihsel olarak genetik mutasyonları, özellikle de herbisit hedef bölgelerini değiştiren veya detoksifikasyon yollarını geliştirenleri vurgulamıştır (Délye, 2013; Neve ve ark., 2014). Bu genetik paradigma, direncin birçok örneğini açıklamış olsa da, tarla popülasyonlarında gözlemlenen adaptif yanıtların tüm spektrumunu yakalamaktan uzak kalmaktadır. Giderek artan bulgular, epigenetik modifikasyonların, genetik değişimi tamamlayan ve bazı durumlarda ondan önce gelen kritik düzenleme katmanları olduğuna işaret etmektedir (Richards ve ark., 2017). Epigenetik, DNA dizisinde değişiklik olmadan, öncelikli olarak DNA metilasyonu, histon modifikasyonları ve küçük RNA yolları aracılığıyla oluşan gen fonksiyonundaki kalıtsal değişiklikleri ifade etmektedir. Bu mekanizmalar, çevre ile genom arasında esnek bir düzenleyici arayüz sağlayarak, yabancı otların seçici baskılara yanıt olarak gen ifadesini

düzenlemektedir. Örneğin, herbisit maruziyeti, detoksifikasyon enzim ekspresyonunu düzenleyen metilasyon değişikliklerini tetikleyebilirken, kuraklık veya besin stresi, strese duyarlı genlerin kromatin erişilebilirliğini değiştiren histon modifikasyonlarına neden olabilmektedir. Daha da önemlisi, bu değişikliklerin bazıları nesiller boyunca devam edebilir ve yavruları tekrarlayan zorluklara hazırlayan bir tür “stres hafızası” oluşturabilmektedir (Hauser ve ark., 2011). Hızlı, genetik olmayan adaptasyon kapasitesi, yabancı ot direncinin kavramsal çerçevesini genişleterek, nadir mutasyonların deterministik bir modelinden, hem genetik hem de epigenetik süreçler tarafından şekillendirilen dinamik bir esneklik ve dayanıklılık modeline geçmektedir. Epigenetiğin rolünün farkına varmak, yalnızca yabancı ot adaptasyonuna ilişkin teorik anlayışımızı geliştirmekle kalmaz, aynı zamanda yönetim stratejileri için de derin çıkarımlar sağlayacaktır.

2. Bitkilerde Epigenetik Mekanizmalar

En kapsamlı olarak incelenen epigenetik modifikasyonlardan biri olan DNA metilasyonu, tipik olarak CG, CHG veya CHH dizi bağlamlarında sitozin kalıntılarına bir metil grubunun eklenmesini içermektedir. Bitkilerde metilasyon kalıpları, çevresel uyarılara yanıt olarak korunur veya yeniden programlanır, böylece altta yatan DNA dizisini değiştirmeden transkripsiyonel aktivite düzenlenmektedir (Zhang ve ark., 2018). Yabancı otlarda, metilasyon profillerindeki değişimler, herbisit detoksifikasyonu, stres tepkisi veya gelişim zamanlamasıyla ilişkili genleri susturabilmekte veya etkinleştirebilmektedir. Örneğin, herbisit kaynaklı metilasyon yeniden programlaması, sitokrom P450'lerin veya glutatyon S-transferazların geçici aktivasyonunu sağlayarak metabolik direnci kolaylaştırabilmektedir (Pan ve ark., 2021). Ayrıca, metilasyon işaretleri nesiller boyunca kalıcı bir şekilde miras alınabilir ve bu da tekrarlayan tarımsal baskılar altında yabancı otların dayanıklılığını artıran nesiller arası stres hafızasına katkıda bulunabilmektedir (Hauser ve ark., 2011).

DNA'nın sarıldığı histon proteinleri, asetilasyon, metilasyon, fosforilasyon ve ubikitinasyon gibi çeşitli translasyon sonrası modifikasyonlara uğrar ve bu değişiklikler kromatin mimarisini ve dolayısıyla transkripsiyonel mekanizmanın spesifik genlere erişilebilirliğini etkilemektedir (Kouzarides, 2007). Strese maruz kalan bitkilerde, histon asetilasyonu genellikle savunma ile ilgili genlerin transkripsiyonel aktivasyonunu teşvik ederken, histon metilasyonu kalıntıya ve buna bağlı olarak gen ifadesini artırabilmekte veya baskılayabilmektedir (Thakur ve Prasad, 2024). Yabancı otlarda, bu tür histon modifikasyonları, değiştirilmiş çimlenme zamanlaması ve abiyotik strese karşı gelişmiş tolerans dahil olmak üzere hızlı fenotipik ayarlamalarla

ilişkilendirilmiştir ve bu da onların bozulmuş tarımsal ekosistemlerde adaptif durumlar arasında hızla geçiş yapmalarına olanak tanımaktadır. Histon düzenlemesinin yanı sıra, mikroRNA'lar (miRNA'lar) ve küçük girişimci RNA'lar (siRNA'lar) gibi küçük kodlamayan RNA'lar, hedef mRNA'ların transkripsiyonel susturulmasını veya transkripsiyon sonrası düzenlenmesini yönlendirerek önemli bir rol oynar ve böylece stres toleransında, gelişimsel esneklikte ve herbisit detoksunda önemli yolları modüle edebilmektedir (Chen, 2009). Örneğin, stres kaynaklı miRNA'lar, kök gelişimi ve stres sinyallemesini düzenleyen hormonal yolları yeniden programlayarak kaynak sınırlı koşullar altında uyum yeteneğini artırabilir. Bu epigenetik süreçlerin tanımlayıcı bir özelliği, geçici çevresel maruziyetlerin hücre bölünmeleri veya nesiller boyunca aktarılan kalıtsal epigenetik durumlara yol açtığı stres hafızası oluşturma yetenekleridir (Hauser ve ark., 2011). Yabancı otlarda, bu tür hafıza popülasyonların tekrarlayan stresörleri “öngörmesini” sağlar, bu da bir nesilde herbisit veya kuraklığa maruz kalmanın, genetik mutasyonlar olmaksızın bile, gelişmiş toleransla yavruları hazırlayabileceği anlamına gelir. Histon modifikasyonları, küçük RNA'lar ve stres hafızasının bu dinamik etkileşimi, yabancı ot dayanıklılığına ilişkin genişletilmiş bir bakış açısının altını çizerek, aynı yönetim stratejilerinin tekrar tekrar kullanılmasının kuşaklar arası direnci ve uyumu istemeden güçlendirebileceğini vurgulamaktadır (Richards ve ark., 2017).

3. Epigenetik ve Herbisit Direnci

Yabancı otlardaki herbisit direnci geleneksel olarak hedef bölge direnci (TSR) ile açıklanmaktadır. Bu dirençte, asetolaktat sentaz (ALS), asetil-CoA karboksilaz (ACCase) veya 5-enolpiruvilşikimat-3-fosfat sentaz (EPSPS) gibi enzimleri kodlayan genlerdeki nokta mutasyonları herbisit bağlanmasını azaltmakta ve yabancı otlara herbisitlere karşı güçlü bir direnç kazandırmaktadır (Powles ve Yu, 2010; Délye, 2013). Bununla birlikte, son bulgular epigenetik modifikasyonların hedef genlerin transkripsiyonel aktivitesini veya kopya sayısı ifadesini değiştirerek de TSR'yi modüle edebileceğini göstermektedir. Örneğin, promotör bölgelerindeki DNA metilasyon değişiklikleri, dizi mutasyonları olmadan ALS veya EPSPS ifadesini yukarı düzenleyebilir ve gen amplifikasyonunu taklit edebilirken, histon asetilasyonu ve kromatin yeniden şekillenmesi transkripsiyonel erişilebilirliği daha da artırabilir ve yabancı otların herbisit stresine dayanması için geri dönüşümlü bir yol sağlayabilmektedir (Sen ve ark., 2022). TSR'nin ötesinde, hedef dışı direnç (NTSR), gelişmiş herbisit metabolizması, sekestrasyon veya azaltılmış translokasyonu içeren daha karmaşık bir olguyu temsil etmekte olup, sitokrom P450'ler, glutatyon S-transferazlar (GST'ler) ve ABC taşıyıcıları

gibi önemli detoksifikasyon enzimlerinin, genellikle herbisit maruziyeti veya çevresel stres tarafından tetiklenen epigenetik düzenleme altında çalıştığı gösterilmiştir (Pan ve ark., 2022; Sen ve ark., 2022). Bununla birlikte, küçük RNA'lar detoksifikasyon ve strese yanıt veren yolları düzenlemede önemli bir rol oynamakta ve böylece NTSR'yi güçlendirmektedir. Daha da önemlisi, bu dinamik ve geri dönüşümlü modifikasyonlar çapraz direnci kolaylaştırabilir; böylece bir herbisite maruz kalan yabancı otlar, paylaşılan düzenleyici yollar aracılığıyla daha önce uygulanmamış herbisitlere karşı da direnç geliştirebilir ve bu da popülasyonların yeni kimyasallara “önceden adapte olmasına” ve yeni herbisit yeniliklerinin etkinliğini azaltmasına olanak tanımaktadır (Délye, 2013; Richards ve ark., 2017). Dahası, epigenetik işaretlerin nesiller boyunca kalıcılığı, sürekli herbisitlerin selektif baskısı olmasa bile uzun vadeli dayanıklılık için bir mekanizma sağlamaktadır. Bütün burlar birlikte göz önünde tutulduğunda yabancı ot biliminde büyük bir paradigma değişimini temsil etmektedir: Direnç artık yalnızca nadir genetik mutasyonların bir sonucu olarak değil, aynı zamanda adaptasyonu hızlandıran dinamik düzenleyici ağların bir ürünü olarak da görülmelidir. Bu ön kabul, yabancı ot kontrol stratejileri için önemli sonuçlar doğurmakta ve yabancı otlar kimyasal sınıflar arasında detoksifikasyon yollarını epigenetik olarak başlatabiliyorsa, herbisit rotasyonunun tek başına direnci azaltmak için yeterli olmayabileceğini göstermektedir. Bunun yerine, epigenetik modellere entegre etmek, epigenetik biyobelirteçleri izlemek için tanı araçları geliştirmek ve CRISPR/dCas9 tabanlı epigenom düzenleme gibi yeni müdahaleleri araştırmak, direnci düzenleyici köklerinden azaltmak için yenilikçi yollar sunabilmektedir (Springer ve Schmitz, 2017; Gallego-Bartolomé, 2020).

4. Çevresel Stres ve Yabancı Ot Epigenomiği

Kuraklık, tuzluluk, aşırı sıcaklıklar ve herbisit maruziyeti gibi abiyotik ve antropojenik stresler, yabancı ot adaptasyonunun kritik itici güçlerini temsil etmekte ve epigenetik mekanizmalar bu zorluklara hızlı ve esnek yanıtlar sağlamada merkezi bir rol oynamaktadır. Örneğin kuraklık stresi, genellikle kök uzaması, ozmoprotektan birikimi ve stoma düzenlemesi ile ilişkili genleri düzenleyen DNA metilasyon değişikliklerini indükler ve böylece sınırlı nem altında su kullanım verimliliğini ve hayatta kalmayı sağlayabilmektedir (Chwialkowska ve ark., 2016). Benzer şekilde, tuzluluk stresi, yüksek tuz konsantrasyonları altında iyon taşıyıcı genleri aktive ederek ve hücresel homeostazi koruyarak histon asetilasyon ve metilasyon modellerini yeniden şekillendirebilmektedir (Karan ve ark., 2012; Wang ve ark., 2021). Hem sıcak hem de soğuk olmak üzere aşırı sıcaklıkların, belirli histon izlerinin

birikimini ve strese duyarlı küçük RNA'ların aktivitesini değiştirdiği, fizyolojik toleransı şekillendirdiği ve genellikle sonraki nesilleri benzer koşullar için “hazırlayan” kalıtsal izler bıraktığı bilinmektedir (Lämke ve Bäurle, 2017). Bu doğal stres faktörlerinin ötesinde, herbisit maruziyeti, DNA metilasyonu ve kromatin yeniden şekillenmesinde yaygın kaymalara neden olan bir “epimutajen” görevi görerek önemli bir antropojenik stres uygulamakta ve bu da sitokrom P450'ler, glutatyon S-transferazlar ve ABC taşıyıcıları gibi detoksifikasyon enzimlerini etkilemektedir (Pan ve ark., 2022; Sen ve ark., 2022). Yabancı otlardan ve model bitkilerden elde edilen bulgular, lethal olmayan herbisit dozlarının bitki nesilleri boyunca devam eden epigenetik stres hafızaları oluşturabileceğini ve böylece stabil genetik mutasyonların yokluğunda bile hayatta kalmayı artırabileceğini göstermektedir (Délye, 2013; Vidalis ve ark., 2016). Daha da önemlisi, yabancı otlar bu stres faktörlerini nadiren izole olarak deneyimler; bunun yerine kuraklıktan, besin kısıtlamasından, patojenlerden ve kimyasal kontrolden kaynaklanan eş zamanlı veya ardışık baskılarla karşılaşır ve epigenetik ağlar, sinyal yolları arasındaki çapraz konuşmayı aracılık eden bütünleştirici merkezler olarak işlev görür. Örneğin, herbisit tepkisinde rol oynayan küçük RNA'lar mantar patojenlerine karşı savunma yollarını da düzenleyebilirken, kuraklık kaynaklı histon modifikasyonları çimlenme ve büyüme için gerekli olan hormonal sinyal yollarını etkileyebilir (Springer & Schmitz, 2017). Bu etkileşim, birden fazla stres faktörünün bir araya geldiği karmaşık ve değişken tarımsal ekosistemlere adaptasyonu kolaylaştırmada epigenetik düzenlemenin çok yönlülüğünü vurgulamaktadır. Yabancı ot bilimi açısından bakıldığında, çevresel epigenomik alanındaki araştırmaların ilerlemesi, iklimsel değişkenlik ve herbisit rejimleri altında popülasyon tepkilerini öngörmek için stres kaynaklı epigenetik belirteçlerin belirlenmesi ve adaptif epialellerin kuşaklar arası kalıtımını bozan stratejilerin tasarlanması da dahil olmak üzere, öngörücü yönetim için umut verici fırsatlar sunmaktadır. Bu tür bütünleştirici yaklaşımlar, adaptasyon ve direncin yalnızca genetik değil, aynı zamanda epigenetik boyutlarını da ele alarak sürdürülebilir yabancı ot yönetimi çerçevelerini güçlendirebilmektedir.

5. Yabancı Ot Biliminde Uygulamalı Perspektifler

Herbisit direnci için fenotipik analizler veya hedef bölge genlerinin DNA dizilimi gibi geleneksel tanı yaklaşımları değerli bilgiler sağlamıştır ancak kararlı genetik mutasyonlar ortaya çıkmadan önce erken adaptif yanıtları tespit etme kabiliyetleri sınırlı olmaktadır. Bu bağlamda, DNA metilasyon imzaları, histon modifikasyon kalıpları ve küçük RNA profilleri dahil olmak üzere epigenetik biyobelirteçler, yabancı ot popülasyonlarında

direnç evriminin erken tespiti için umut verici araçlar olarak ortaya çıkmaktadır. Örneğin, sitokrom P450'ler veya glutatyon S-transferazlar gibi detoksifikasyon genlerinin promotör bölgelerindeki metilasyon kaymaları, hedef bölge dışı metabolik direncin başlangıcı için erken uyarı sinyalleri olarak işlev görebilir (Pan ve ark., 2022; Sen ve ark., 2022). Bu tür biyobelirteçleri izleyebilen sahada uygulanabilir analizlerin geliştirilmesi, araştırmacıların ve uygulayıcıların direnç yaygınlaşmadan önce müdahale etmelerini sağlayarak entegre yönetim programlarının etkinliğini artıracaktır (Délye, 2013). Tanılamanın ötesinde, yabancı ot bilimindeki tahmini modelleme, epigenetik dinamiklerin dahil edilmesiyle de zenginleştirilebilir. Geleneksel modeller, yabancı ot çimlenmesini, çıkışını ve direnç evrimini tahmin etmek için yaygın olarak kullanılmıştır; ancak, genellikle direncin yalnızca genetik mutasyonlardan kaynaklandığını varsayarlar. Herbisit maruziyetine, kuraklığa veya ürün rotasyonuna yanıt olarak gen ifadesini değiştiren kalıtsal ancak geri döndürülebilir modifikasyonlar olan epigenetik stres hafızasını entegre ederek, modeller, özellikle birden fazla herbisit sınıfı arasında çapraz direnç durumlarında, direnç gelişiminin hızını ve öngörülemezliğini daha doğru bir şekilde yakalayabilmektedir (Vidalis ve ark., 2016; Lämke ve Bäurle, 2017). Bu tür zenginleştirilmiş modeller, karar destek sistemlerini güçlendirerek çiftçilerin direnç risklerini daha iyi tahmin etmelerine ve kontrol önlemlerinin zamanlamasını ve türünü optimize etmelerine olanak tanır. Daha da önemlisi, epigenetik bilgi, uzun vadeli sürdürülebilirlik için kültürel, mekanik, biyolojik ve kimyasal stratejilerin entegrasyonunu vurgulayan Entegre Yabancı Ot Yönetimi (IWM) ilkeleriyle yakından uyumludur. Stres hafızasının ve epigenetik plastisite rolünün anlaşılması, epigenetik olarak kalıtılan özelliklerin istikrarını bozmak için ürün rotasyonlarını, örtü bitkilerini ve herbisit çeşitlendirmesini bilgilendirebilirken, biyolojik kontrol ajanları veya rekabetçi ürün çeşitleri gibi yeni ekolojik yaklaşımlar, yabancı ot epigenetik düzenlemesine müdahale etmek için tasarlanabilir (Baulcombe ve Dean, 2014; Springer ve Schmitz, 2017). İleriye bakıldığında, epigenetik aynı zamanda, uzaktan algılama, toprak sağlığı ölçümleri ve yabancı ot popülasyon dinamiklerini birleştiren dijital araçlar tarafından giderek daha fazla bilgilendirilen sahaya özgü yönetim stratejilerinin bulunduğu hassas tarımın daha geniş hedefleriyle de örtüşmektedir. CRISPR/dCas9 gibi epigenom düzenleme platformları, yabancı otlardaki dirençle ilişkili genlerin seçici olarak susturulması için gelecekte bir olasılık sunmaktadır; ancak etik, ekolojik ve biyogüvenlik hususları önemli olmaya devam etmektedir (Varshney ve ark., 2020). Epigenetik içgörülerin yabancı ot bilimine entegrasyonu, reaktif yönetimden proaktif yönetime doğru bir paradigma değişimini temsil ediyor ve epigenetiği yalnızca uyum sağlamanın mekanik

bir açıklaması olarak değil, aynı zamanda sürdürülebilir ve dirençli tarımsal ekosistem yönetiminin temel taşı olarak konumlandırmaktadır.

6. Teknolojik Gelişmeler ve Gelecekteki Yönler

Bitki epigenetiğindeki en umut verici sınırlardan biri, DNA dizilerini değiştirmeden gen ifadesini hassas bir şekilde değiştirmek için geleneksel genetik modifikasyonun ötesine geçen epigenom düzenleme teknolojilerinin geliştirilmesidir. Kalıcı DNA kırıkları ve dizi düzenlemeleri oluşturan klasik CRISPR/Cas9 sisteminin aksine, DNA metiltransferazlar, demetilazlar veya histon asetiltransferazlar gibi epigenetik efektörlerle birleştirilen CRISPR/dCas9 (ölü Cas9), kromatin durumlarının geri dönüşümlü modifikasyonlarını mümkün kılarak esnek ve kalıtsal olmayan bir gen düzenleme modu sunmaktadır (Hilton ve ark., 2015; Papikian ve ark., 2019). Yabancı otlar için bu tür yaklaşımlar teorik olarak dirençle ilişkili genleri susturmak, herbisit kaynaklı stres hafızasını bozmak veya popülasyonları kimyasal kontrole yeniden duyarlı hale getirmek için kullanılabilir ve böylece sürdürülebilir direnç yönetiminin yeni bir katmanı sağlanır. CRISPR/dCas9'un ötesinde, sentetik transkripsiyon faktörleri ve programlanabilir RNA güdümlü kompleksler, bitki gen ağlarının hassas düzenlenmesi için güçlü araçlar olarak ortaya çıkmaktadır (Gallego-Bartolomé, 2020). Bu teknolojiler hâlâ büyük ölçüde *Arabidopsis thaliana* ve pirinç gibi model sistemlerle sınırlı olsa da, tarımsal açıdan önemli yabancı otlar da dahil olmak üzere model olmayan türlere adaptasyonları, çevre dostu ve türe özgü müdahaleler tasarlamak için derin bir potansiyel taşımaktadır. Bu düzenleme araçlarına paralel olarak, yüksek verimli dizilemedeki hızlı gelişmeler kapsamlı epigenomik haritalamaya olanak sağlamıştır. DNA metilasyonu için tüm genom bisülfid dizilemesi (WGBS), histon modifikasyonları için kromatin immünopresipitasyon dizilemesi (ChIP-seq) ve RNA yönlendirmeli düzenleme için küçük RNA dizilemesi (sRNA-seq) gibi teknikler artık yüksek çözünürlüklü epigenomik manzaralar oluşturmak için rutin olarak kullanılmaktadır (Springer ve Schmitz, 2017). Yabancı ot biliminde, bu tür yöntemler herbisit direnci, stres adaptasyonu ve istilacılıkla ilişkili türlere özgü epigenetik imzaların belirlenmesinin önünü açmaktadır. Karşılaştırmalı popülasyon düzeyindeki epigenomik çalışmalar, tarımsal uygulamaların, herbisit kullanımının ve iklim değişkenliğinin yabancı ot topluluklarının düzenleyici esnekliğini nasıl şekillendirdiğini daha da ortaya çıkarabilir (Verhoeven ve Preite, 2014). Transkriptomik ve metabolomik veri kümeleriyle entegre edildiğinde, bu yüksek verimli yaklaşımlar yabancı ot adaptasyonunu modellemek ve farklı yönetim rejimleri altında popülasyon yörüngelerini tahmin etmek için sistem düzeyinde bir çerçeve

sağlar. Bu laboratuvar içgörülerini uygulamalı bağlamlara dönüştürmek, direncin erken tespiti için epigenetik belirteçleri içeren teşhis kitleri veya hassas tarım platformlarına rehberlik etmek için epigenetik parametrelerle zenginleştirilmiş tahmini modeller gibi sahaya hazır yenilikler gerektirecektir (Lämke ve Bäurle, 2017). Uzun vadede, ekolojik güvenliğin, hedef dışı etkilerin ve düzenlemelere uyumun dikkatli bir şekilde değerlendirilmesi elzem olsa da, biyostimülan, mikrobiyal aşılavıcı veya kimyasal modülatör şeklinde yeni müdahaleler ortaya çıkabilmektedir (Duncan ve ark., 2020). Epigenetik, genomik ve dijital tarımın bir araya gelmesi, yabancı ot biliminde bir paradigma değişimine işaret ediyor: iklim değişikliği, kaynak kısıtlamaları ve artan direnç tarımsal ekosistemleri zorlarken, epigenetik, uyarlanabilir süreçler için açıklayıcı bir güç ve proaktif yönetim için eyleme geçirilebilir araçlar sunmaktadır. Gelecekteki araştırmalar, başlıca yabancı ot türleri için referans epigenomlar oluşturmaya, nesiller arası epigenetik kalıtımın istikrarını ve geri döndürülebilirliğini keşfetmeye ve epigenetik esnekliği kullanan veya azaltan teknolojiler geliştirmeye odaklanmalıdır. Bu gelişmeleri Entegre Yabancı Ot Yönetimi (IWM) çerçevelerine yerleştirmek, yabancı ot uyarlanabilirliğinin korkuyla değil öngörüyle ele alındığı, reaktif tepkilerden öngörülü, moleküler olarak bilgilendirilmiş stratejilere geçişi sağlayacaktır.

7. Zorluklar ve Etik Hususlar

Bitki epigenetiğindeki önemli ilerlemelere rağmen, yabancı otlardaki epigenetik mekanizmalar üzerine araştırmalar henüz başlangıç aşamasında olup, bilginin çoğu *Arabidopsis thaliana* gibi model bitkilerden veya pirinç, mısır ve buğday gibi başlıca ürünlerden elde edilmektedir (Springer ve Schmitz, 2017). Buna karşılık, genellikle poliploid, genetik olarak heterojen ve yüksek kaliteli referans genomlardan yoksun olan yabancı otlar, epigenomik çalışmalarda yeterince temsil edilmemekte ve bu da epigenetik düzenlemenin adaptasyonlarını nasıl yönlendirdiğini anlamada önemli bilgi boşlukları yaratmaktadır. Sınırlı genom kaynakları, genetik ve epigenetik katkıları birbirinden ayırma zorluğuyla birleşince, ilerleme daha da kısıtlanmaktadır (Verhoeven ve Preite, 2014). Doğal saha koşullarında epigenetik işaretlerin kararlılığı ve geri döndürülebilirliği konusunda da kritik belirsizlikler devam etmektedir. Örneğin, doğal yabancı ot popülasyonlarında stres kaynaklı metilasyon modellerinin birden fazla nesil boyunca ne ölçüde devam ettiği veya çevresel baskılar ortadan kalktığında ne kadar çabuk eski haline döndüğü hala belirsizliğini korumaktadır (Lämke & Bäurle, 2017; Vidalis ve ark., 2016). Bu belirsizlikler tarım arazilerindeki epigenetik modellerin tahmin gücünü azaltmakta ve direnç yönetimi çerçevelerine entegrasyonlarını

zorlaştırmaktadır. Aynı zamanda, CRISPR/dCas9 gibi epigenom düzenleme araçlarının ortaya çıkışı benzeri görülmemiş fırsatlar sunmakla birlikte derin ekolojik ve etik endişeleri de gündeme getirmektedir. Yabancı otlardaki epigenetik düzenleyicileri hedeflemek teorik olarak herbisit direnç mekanizmalarını baskılayabilir veya stres hafızasını bozabilir; ancak hedef dışı etkiler hedef dışı türleri, faydalı toprak mikrobiyotasını veya yabancı ot-ürün rekabeti dinamiklerini istemeden etkileyebilmektedir (Gallego-Bartolomé, 2020; Papikian ve ark., 2019). Üstelik, epigenetik modifikasyonlar doğası gereği geri döndürülebilir ve bağlama bağlı olduğundan, müdahaleler zaman içinde öngörülemeyen sonuçlar doğurabilir ve potansiyel olarak tarımsal ekosistem dayanıklılığını istikrarsızlaştırabilir. Genetiği değiştirilmiş organizmaları (GDO'lar) düzenleyen düzenleyici çerçeveler, epigenetiği değiştirilmiş organizmaları (EMO'lar) tam olarak kapsamaz ve bu da yeni politikalar ve uluslararası fikir birliği gerektiren düzenleyici bir gri alan yaratır (Faltus, 2023). Sosyoekonomik zorluklar manzarayı daha da karmaşık hale getirir: Tanı araçlarının, yüksek verimli epigenomik platformların veya epigenomu hedefleyen müdahalelerin geliştirilmesi ve dağıtımı, küçük çiftçileri dışlama ve teknolojik kontrolü birkaç şirket arasında birleştirme riski taşıyan önemli yatırımlar gerektirir (Heinemann ve ark., 2011). Epigenetik teknolojiler üzerindeki fikri mülkiyet anlaşmazlıkları, küresel gıda sistemlerindeki mevcut eşitsizlikleri derinleştirebilirken, genetik mühendisliğinin başka bir biçimi olarak algılanan müdahalelere yönelik kamuoyu şüpheliği, benimsenmesini engelleyebilir. Pratik ve düzenleyici risklerin ötesinde, doğal adaptif süreçlerin kasıtlı olarak manipüle edilmesiyle ilgili etik sorular ortaya çıkmaktadır. Epigenetik esneklik, yabancı otların hayatta kalmasını, bozulmuş habitatlarda kolonileşmesini ve biyoçeşitlilik desteği ve toprak stabilizasyonu gibi ekosistem hizmetleri sağlamasını sağlayan evrimsel araçların bir parçasıdır (Richards ve ark., 2017). Bu adaptasyon kapasitelerinin hedefli müdahalelerle bastırılması, kısa vadede tarımsal verimliliği artırabilir, ancak daha geniş ekolojik sürdürülebilirliği baltalayabilir. Bu nedenle, etik yabancı ot yönetimi, epigenetik ilerlemelerin gıda güvenliğini güçlendirirken tarımsal ekosistem sağlığını da koruduğundan emin olmak için inovasyonu ihtiyati ilkelerle dengelemeyi, araştırmalarda şeffaflığı korumayı ve paydaşları kapsayıcı bir diyaloga dahil etmeyi gerektirir.

8. SONUÇ

Epigenetik bilimin yabancı ot araştırmalarına entegrasyonu, adaptasyon, kalıcılık ve direncin tarımsal ekosistemlerde nasıl anlaşıldığı konusunda köklü bir değişimi temsil etmektedir. Yıllardır yabancı ot yönetimi stratejileri, herbisit hedef genlerindeki nadir mutasyonların veya detoksifikasyon

yollarının amplifikasyonunun popülasyon düzeyinde hayatta kalmayı açıkladığı varsayımıyla, büyük ölçüde genetik direnç modellerine dayandırılmıştır. Ancak, giderek artan araştırmaların sonuçlarına göre, epigenetik modifikasyonların (DNA metilasyonu, histon modifikasyonları ve küçük RNA aracılı düzenleme) dinamik ve geri dönüşümlü bir kontrol katmanı ekleyerek yabancı otların çevresel ve antropojenik streslere hızla yanıt vermesini sağladığını göstermektedir. Bu mekanizmalar yalnızca anında toleransı değil, aynı zamanda stres hafızasının nesiller arası aktarımını da kolaylaştırarak, yabancı otlara bozulmuş tarım arazilerinde önemli bir adaptasyon ve ortama hakimiyet avantajı sağlamaktadır. Bu keşiflerin pratik etkileri önemli olup, epigenetik biyobelirteçler, fenotipik semptomlar belirginleşmeden çok önce, direncin erken tespiti için umut vaat etmektedir. Epigenetik verilerle zenginleştirilmiş öngörücü modelleme, çiftçilere ve araştırmacılara yabancı ot popülasyonlarının farklı kontrol uygulamalarına nasıl tepki vereceği konusunda daha ayrıntılı bir anlayış sunabilmektedir. Bununla birlikte, CRISPR/dCas9 tabanlı epigenom düzenleme gibi yeni teknolojiler, bir gün direnç yollarına karşı hedefli ve geri döndürülebilir müdahaleler sağlayabilir. Aynı zamanda, epigenetik bakış açılarının Entegre Yabancı Ot Yönetimi (IWM) çerçeveleriyle birleştirilmesi, yabancı ot popülasyonlarının uyum yeteneğini hesaba katarak kültürel, mekanik ve ekolojik stratejileri güçlendirebilmektedir. Bununla birlikte, epigenetiğin yabancı ot bilimde gelecekteki uygulamaları da çözümsüz zorluklar barındırmaktadır. Epigenetik kalıtımın istikrarı, epigenetik ve genetik adaptasyonlar arasındaki etkileşim ve türler ve ortamlar arasında tepkilerin değişkenliği konusunda bilgi eksiklikleri devam etmektedir. Sonuç olarak, yabancı ot adaptasyonunda epigenetik mekanizmaların rolü yalnızca teorik bir ilgi konusu değil, aynı zamanda 21. yüzyılda yabancı ot biliminin gidişatını şekillendirecek pratik bir sınırdır. Moleküler biyoloji, ekoloji ve tarımsal uygulamaları bir araya getiren epigenetik, daha adaptif, dirençli ve sürdürülebilir yabancı ot yönetimi stratejileri için bir çerçeve sunmaktadır. Bu bakış açısını benimsemek, disiplinler arası iş birliği, ileriye dönük politikalar ve geleneksel paradigmaları yeniden düşünme isteği gerektirmektedir. Böylece, yabancı ot bilimi, küresel değişim çağında reaktif kontrolün ötesine geçerek tarımsal ekosistemlerin proaktif ve bilinçli bir şekilde yönetilmesine doğru ilerleyebilir.

Kaynaklar

- Baker, H. G. (1974). The evolution of weeds. Annual review of ecology and systematics, 1-24.
- Baulcombe, D. C., & Dean, C. (2014). Epigenetic regulation in plant responses to the environment. Cold Spring Harbor perspectives in biology, 6(9), a019471.
- Chen, X. (2009). Small RNAs and their roles in plant development. Annual Review of Cell and Developmental, 25(1), 21-44.
- Chinnusamy, V., & Zhu, J. K. (2009). Epigenetic regulation of stress responses in plants. Current opinion in plant biology, 12(2), 133-139.
- Chwialkowska, K., Nowakowska, U., Mroziewicz, A., Szarejko, I., & Kwasniewski, M. (2016). Water-deficiency conditions differently modulate the methylome of roots and leaves in barley (*Hordeum vulgare* L.). Journal of Experimental Botany, 67(4), 1109-1121.
- Délye, C. (2013). Unravelling the genetic bases of non-target-site-based resistance (NTSR) to herbicides: a major challenge for weed science in the forthcoming decade. Pest management science, 69(2), 176-187.
- Duncan, E. J., Gluckman, P. D., & Dearden, P. K. (2014). Epigenetics, plasticity, and evolution: How do we link epigenetic change to phenotype?. Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution, 322(4), 208-220.
- Gallego-Bartolomé, J. (2020). DNA methylation in plants: mechanisms and tools for targeted manipulation. New Phytologist, 227(1), 38-44.
- Ghanizadeh, H., & Harrington, K. C. (2017). Non-target site mechanisms of resistance to herbicides. Critical Reviews in Plant Sciences, 36(1), 24-34.
- Hauser, M. T., Aufsatz, W., Jonak, C., & Luschnig, C. (2011). Transgenerational epigenetic inheritance in plants. Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Gene Regulatory Mechanisms, 1809(8), 459-468.
- Heinemann, J. A., Agapito-Tenfen, S. Z., & Carman, J. A. (2013). A comparative evaluation of the regulation of GM crops or products containing dsRNA and suggested improvements to risk assessments. Environment international, 55, 43-55.
- Hilton, I. B., D'ippolito, A. M., Vockley, C. M., Thakore, P. I., Crawford, G. E., Reddy, T. E., & Gersbach, C. A. (2015). Epigenome editing by a CRISPR-Cas9-based acetyltransferase activates genes from promoters and enhancers. Nature biotechnology, 33(5), 510-517.
- Karan, R., DeLeon, T., Biradar, H., & Subudhi, P. K. (2012). Salt stress induced variation in DNA methylation pattern and its influence on gene expression in contrasting rice genotypes. PloS one, 7(6), e40203.

- Kim, J. M., To, T. K., & Seki, M. (2012). An epigenetic integrator: new insights into genome regulation, environmental stress responses and developmental controls by histone deacetylase 6. *Plant and Cell Physiology*, 53(5), 794-800.
- Kouzarides, T. (2007). Chromatin modifications and their function. *Cell*, 128(4), 693-705.
- Lämke, J., & Bäurle, I. (2017). Epigenetic and chromatin-based mechanisms in environmental stress adaptation and stress memory in plants. *Genome biology*, 18(1), 124.
- Neve, P., Busi, R., Renton, M., & Vila-Aiub, M. M. (2014). Expanding the eco-evolutionary context of herbicide resistance research. *Pest management science*, 70(9), 1385-1393.
- Pan, L., Guo, Q., Wang, J., Shi, L., Yang, X., Zhou, Y., & Bai, L. (2022). CY-P81A68 confers metabolic resistance to ALS and ACCase-inhibiting herbicides and its epigenetic regulation in *Echinochloa crus-galli*. *Journal of Hazardous Materials*, 428, 128225.
- 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.
- Park, J., Lim, C. J., Shen, M., Park, H. J., Cha, J. Y., Iniesto, E., & Yun, D. J. (2018). Epigenetic switch from repressive to permissive chromatin in response to cold stress. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(23), E5400-E5409.
- Patterson, D. T. (1995). Effects of environmental stress on weed/crop interactions. *Weed science*, 43(3), 483-490.
- Powles, S. B., & Yu, Q. (2010). Evolution in action: plants resistant to herbicides. *Annual review of plant biology*, 61(1), 317-347.
- Richards, C. L., Alonso, C., Becker, C., Bossdorf, O., Bucher, E., Colomé-Tatché, M., & Verhoeven, K. J. (2017). Ecological plant epigenetics: Evidence from model and non-model species, and the way forward. *Ecology letters*, 20(12), 1576-1590.
- Faltus, T. (2023). The applicability of the European GMO legislation to epigenetically modified organisms. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, 11, 1124131.
- Sen, M. K., Hamouzova, K., Košnarová, P., Roy, A., & Soukup, J. (2022). Herbicide resistance in grass weeds: Epigenetic regulation matters too. *Frontiers in Plant Science*, 13, 1040958.
- Springer, N. M., & Schmitz, R. J. (2017). Exploiting induced and natural epigenetic variation for crop improvement. *Nature reviews genetics*, 18(9), 563-575.

- Thakur, R., & Prasad, P. (2024). Epigenetic regulation of abiotic stress responses in plants. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-General Subjects*, 1868(9), 130661.
- Varshney, R. K., Bohra, A., Yu, J., Graner, A., Zhang, Q., & Sorrells, M. E. (2021). Designing future crops: genomics-assisted breeding comes of age. *Trends in plant science*, 26(6), 631-649.
- Verhoeven, K. J., & Preite, V. (2014). Epigenetic variation in asexually reproducing organisms. *Evolution*, 68(3), 644-655.
- Vidalis, A., Živković, D., Wardenaar, R., Roquis, D., Tellier, A., & Johannes, F. (2016). Methylome evolution in plants. *Genome biology*, 17(1), 264.
- Wang, W., Qin, Q., Sun, F., Wang, Y., Xu, D., Li, Z., & Fu, B. (2016). Genome-wide differences in DNA methylation changes in two contrasting rice genotypes in response to drought conditions. *Frontiers in plant science*, 7, 1675.
- 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.
- Zimdahl, R. L. (2018). *Fundamentals of weed science* (5th ed.). Academic Press.
- Zimdahl, R. L., & Basinger, N. T. (2024). *Fundamentals of weed science*. Elsevier. Academic Press.
- Ziska, L. H., & Dukes, J. (2011). *Weed biology and climate change*. John Wiley & Sons.