

Entomolojide Epigenetik: Moleküler Mekanizmalar, Uygulamalar ve Araştırma Perspektifleri Durumu

İsmail Alaserhat¹

Dilek Doğan Akdağ²

Özet

Entomolojide epigenetik mekanizmalar, moleküler temelleri, biyolojik işlevleri ve uygulama alanları açısından giderek daha fazla önem kazanmaktadır. DNA metilasyonu, histon modifikasyonları ve RNA tabanlı düzenlemeler aracılığıyla gen ekspresyonu çevresel koşullara duyarlı biçimde kontrol edilir. Böceklerde kaste ayrımı, polifenizm, gelişimsel plastisite, sosyal davranış örüntüleri ve epigenetik hafıza gibi süreçler bu düzenlemelerin temel yansımalarıdır. Ayrıca epigenetik-patojen etkileşimleri, bağışıklık yanıtlarının modülasyonu ve simbiyotik ilişkilerin sürdürülmesinde belirleyici rol oynar. Bu çalışmanın temel amacı, epigenetik mekanizmaların böcek biyolojisindeki rolünü ve bu bilgilerin hem temel bilim hem de uygulamalı entomoloji açısından sunduğu araştırma ve kullanım olanaklarını ortaya koymaktır. Uygulamalı entomoloji alanında pestisit direnci, çevresel biyo-göstergeler, popülasyon adaptasyonu ve transgenerasyonel kalıtım gibi konular epigenetik düzenlemelerle yakından ilişkilidir. Gelecekte CRISPR/dCas9 temelli epigenetik düzenleme yaklaşımları, türe-özel epigenom haritaları ve gen, RNA ile protein düzeyindeki verilerin birlikte değerlendirilmesi, hem temel araştırmaların hem de uygulamalı biyolojik kontrol stratejilerinin gelişiminde kritik rol üstlenecektir. Sonuç olarak epigenetik mekanizmalar, böceklerin fenotipik çeşitliliğini ve çevresel uyum kapasitesini açıklayan dönüştürücü bir paradigma sunmaktadır.

- 1 Doç. Dr. İsmail ALASERHAT, Iğdır Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Bitki Koruma Bölümü, ismail.alaserhat@igdir.edu.tr, i_alaserhat36@hotmail.com, ORCID ID: 0000-0002-6929-0179
- 2 Arş. Gör. Dr. Dilek DOĞAN AKDAĞ, Iğdır Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Bitki Koruma Bölümü, dilek.dogan@igdir.edu.tr, ORCID ID: 0000-0001-9692-7211

1. Giriş

Epigenetik, genetik dizide herhangi bir değişiklik olmaksızın gen ekspresyonunun kalıtsal ve geri dönüşümlü şekilde düzenlenmesini sağlayan moleküler mekanizmaları ifade eder. Bu süreçler, çevresel sinyalleri genom düzeyinde fenotipik yanıtlara dönüştürebilme kapasiteleri sayesinde, özellikle hücre farklılaşması, gelişimsel süreçler ve çevresel adaptasyonlarda önemli rol oynar (Glastad et al., 2019; Villagra and Frías-Lasserre, 2020; Palli, 2021).

Böcekler, çevresel streslere karşı geliştirdikleri fenotipik plastisiteleri (farklı fenotipler- morfolojik, davranışsal veya fizyolojik farklılıklar), sosyal yapıları ve hızlı evrimsel tepkileriyle epigenetik çalışmalar için ideal model organizmalardır (Ferro et al., 2019; Mukherjee et al., 2020; Gegner et al., 2021; Du and Goodisman, 2024). Metamorfoz, polyphenism (aynı genotipten çevresel etkiyle farklı fenotip oluşması – örneğin arılarda kraliçe-işçi ayrımı) ve kast ayrışmaları gibi biyolojik olayların epigenetik düzeyde nasıl düzenlendiği entomoloji literatüründe gün geçtikçe daha çok araştırılmaktadır (Mukherjee and Dobrindt, 2022). Bu kitap bölümü, entomolojide epigenetik mekanizmaların moleküler temellerini, biyolojik uygulamalarını ve araştırma perspektiflerini bilimsel çerçevede incelemeyi amaçlamaktadır.

2. Epigenetik Mekanizmalar ve Moleküler Temeller

Epigenetik düzenlemeler üç temel mekanizma aracılığıyla gerçekleşir: DNA metilasyonu, histon modifikasyonları ve RNA tabanlı düzenleme yolları. Bu mekanizmalar, gen ekspresyonunun hücresel çevreye ve gelişimsel aşamalara duyarlı şekilde kontrol edilmesini sağlar (Glastad et al., 2019).

2.1. DNA Metilasyonu

DNA metilasyonu, sitozin bazlarının 5. karbonuna metil grubunun eklenmesiyle oluşur ve genellikle CpG dinükleotid dizilerinde gözlenir. Bu modifikasyon, gen susturulmasına neden olabilir ve gelişimsel yollarda anahtar düzenleyici rol oynar (Pirithiraj et al., 2020).

Örneğin, *Bombyx mori*, *Tribolium castaneum* ve *Galleria mellonella* gibi türlerde DNMT1 ve DNMT3 enzimleri tespit edilmiştir. Buna karşın, *Drosophila melanogaster* gibi bazı Diptera türlerinde klasik DNA metilasyon enzimlerinden yoksunluk, alternatif epigenetik yolların devreye girdiğini göstermektedir (Şekil 1) (Mukherjee and Dobrindt, 2022; Glastad et al., 2019).

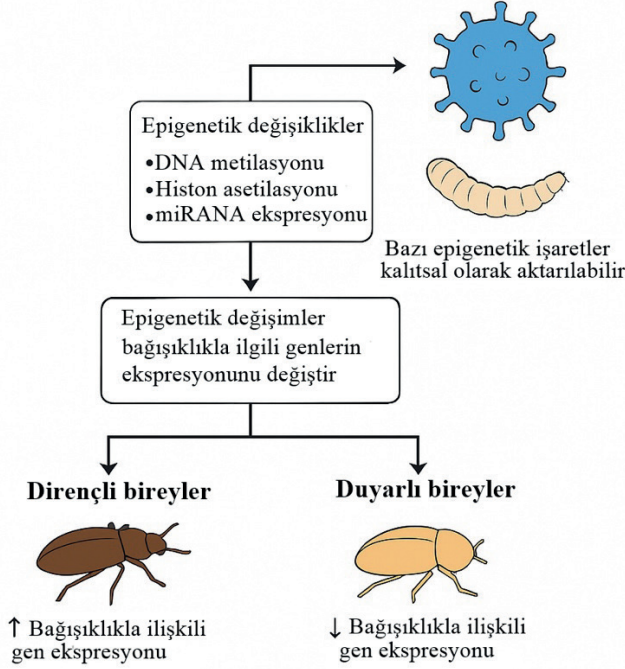
2.2. Histon Modifikasyonları

Histon proteinlerinin asetilasyon, metilasyon, fosforilasyon gibi kimyasal değişiklikleri, kromatin yapısını gevşeterek [euchromatin (açık kromatin) formu] veya sıkılaştırarak [(kapalı kromatin) formu] gen ekspresyonunu düzenler. Bu durum, genlerin aktif ya da baskılanmış olmasını doğrudan etkiler. Bu süreçte histon asetiltransferazlar (HAT) ve histon deasetilazlar (HDAC) görev alır (Villagra & Frías-Lasserre, 2020).

- **Histon asetiltransferazlar (HAT);** bu enzimler histonların lizini üzerinde asetil grupları ekleyerek kromatin yapısını açar ve transkripsiyonel olarak aktif hale getirir.
- **Histon deasetilazlar (HDAC)** ise bu grupları uzaklaştırarak kromatin sıkılaşmasına ve gen ifadesinin baskılanmasına neden olur.

Villagra and Frías-Lasserre (2020), bu mekanizmaların sadece bireysel gelişim süreçlerinde değil, aynı zamanda **transgenerasyonel kalıtım**, **davranışsal plastisite**, **fenotipik esneklik** ve **çevresel adaptasyon** gibi kompleks biyolojik olaylarda da rol oynadığını vurgulamaktadır. Örneğin, histon modifikasyonları sayesinde çevresel sinyaller - stres, beslenme, sıcaklık gibi - gen ekspresyonuna epigenetik yanıtlar üreterek böceklerin çevresel değişkenliğe hızlı adaptasyonunu mümkün kılar.

Bu durumun çarpıcı bir örneği, sosyal böceklerde gözlenen **kast ayrışması** ve **fenotipik farklılıklardır**. Benjamin et al. (2021)'in çalışmasında da belirtildiği gibi, işçi ve kraliçe gibi farklı kastların oluşumu, büyük oranda histon modifikasyonları ile kontrol edilmektedir. Bu epigenetik kontrol mekanizması, aynı genetik temele sahip bireylerin çevresel ve sosyal faktörlere bağlı olarak farklı fenotiplere yönelmesini mümkün kılar.



Şekil 1. DNA metilasyonunun bağışıklıkla ilişkili genlerin regülasyonundaki rolü

2.3. RNA Tabanlı Epigenetik Düzenlemeler

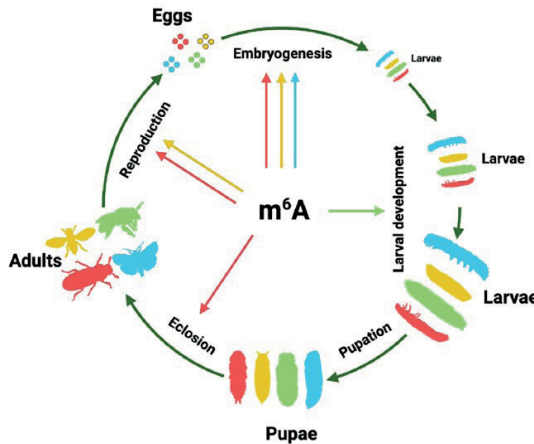
Epigenetik düzenlemeler yalnızca DNA ve histon modifikasyonlarıyla sınırlı kalmayıp, giderek artan bir şekilde RNA düzeyinde gerçekleşen mekanizmaları da kapsamaktadır. Bu bağlamda, miRNA, siRNA ve özellikle uzun kodlamayan RNA'lar (lncRNA) gibi düzenleyici RNA molekülleri, post-transkripsiyonel düzeyde gen ekspresyonunu kontrol ederek epigenetik ağın önemli bileşenlerini oluşturur. Bu küçük RNA'lar, hedef mRNA'lara bağlanarak ya translasyonun baskılanmasına neden olur ya da mRNA stabilitesini azaltarak gen ifadesini sessizleştirir (Jiao and Palli, 2024).

Bunların yanı sıra, mesajcı RNA (mRNA) üzerinde gerçekleşen kimyasal modifikasyonlar, epitranskriptom olarak adlandırılan yeni bir düzenleme düzeyini ortaya koymuştur. Bu bağlamda en çok çalışılan modifikasyonlardan biri olan N6-metiladenosin (m6A), ökaryotik mRNA'ların kaderini belirlemede önemli rol oynayan, reversibl (geri dönüşümlü) ve dinamik bir epigenetik işarettir (Zaccara et al., 2020; Jiao and Palli, 2024).

m6A modifikasyonu; mRNA stabilitesi, translasyon etkinliği, hücre farklılaşması, gelişimsel zamanlama ve stres yanıtı gibi çok sayıda biyolojik sürecin düzenlenmesinde işlev görür. Bu modifikasyon, üç ana protein grubu aracılığıyla gerçekleştirilir:

- **“Yazıcılar” (Writers):** m6A modifikasyonunun oluşumunda görev alır. Bu kompleksin başlıca üyeleri **METTL3**, **METTL14**, **WTAP**, **VIRMA** ve **ZC3H13** gibi proteinlerdir. METTL3, katalitik alt birimi oluştururken, METTL14 yapısal destek sağlar. WTAP ise kompleksi RNA'ya yönlendirir (Jiao and Palli, 2024).
- **“Siliciler” (Erasers):** m6A işaretini ortadan kaldırarak modifikasyonun geri dönüşümlü olmasını sağlar. **FTO** ve **ALKBH5** gibi demetilaz enzimler bu grupta yer alır ve çevresel koşullara bağlı olarak m6A düzeyini dinamik biçimde ayarlar (Chen et al., 2019).
- **“Okuyucular” (Readers):** m6A modifikasyonunu tanıyan proteinlerdir. Başlıcaları arasında **YTHDC1/2**, **YTHDF1/2/3**, **IGF2BP1/2/3** ve **HNRNPA2B1** yer alır. Bu proteinler, m6A işaretli mRNA'ların translasyon verimliliğini, lokalizasyonunu ve bozunmasını kontrol ederek işlevsel sonuçlar doğurur (Jiao and Palli, 2024).

Jiao and Palli (2024), bu mekanizmaların özellikle böceklerde gelişim, bağışıklık ve çevresel adaptasyon gibi süreçlerle ilişkili olduğunu göstermektedir. m6A düzenleyicileri, böcek gelişiminde embriyogenez, larval büyüme ve metamorfik geçişler gibi kritik aşamaları kontrol etmekte (Şekil 2); aynı zamanda çevresel stres faktörlerine karşı epigenetik bir tampon görevi görmektedir.



Şekil 2. Böcek gelişimi ve üremesinde m6A RNA modifikasyonunun rolü (Jiao and Palli, 2024).

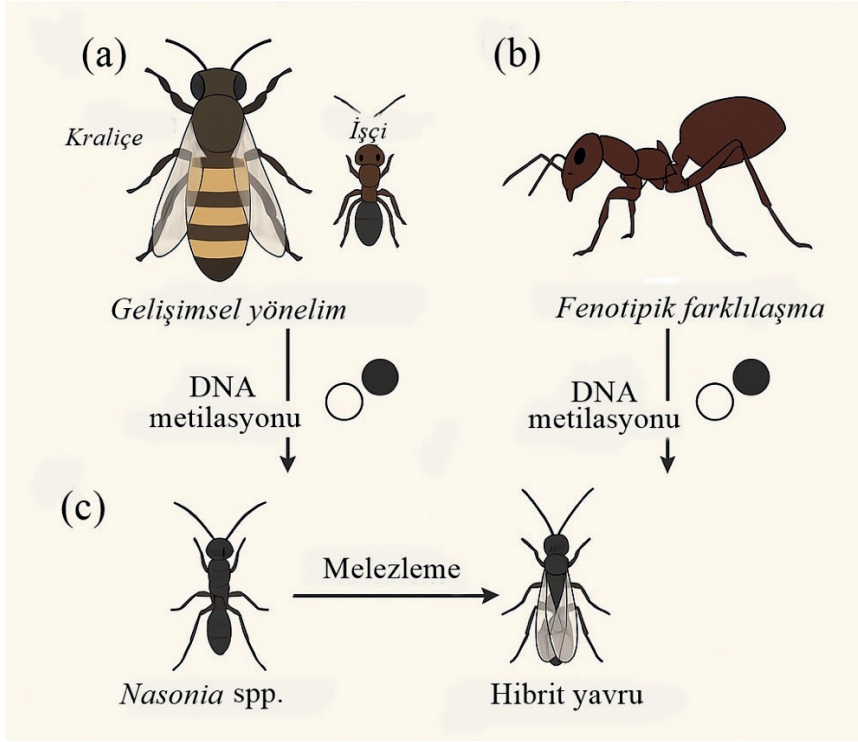
m6A modifikasyonlarının epigenetik hafıza, hücre kaderi tayini ve genetik programların çevresel sinyallere uyarlanması gibi çok boyutlu işlevleri nedeniyle, bu modifikasyonlar sadece model organizmalarda değil; entomolojik araştırmalarda, özellikle **zararlı kontrolü, gelişim biyolojisi ve çevresel risk analizlerinde** de araştırma odağı hâline gelmiştir (Liu et al., 2022; Zhang et al., 2022).

3. Epigenetik Düzenlemelerin Fenotipik Yansımaları

Epigenetik mekanizmalar, böceklerde genetik olarak özdeş bireylerin morfolojik, fizyolojik ve davranışsal olarak farklılaşmasını sağlayan temel biyolojik süreçleri yönlendirir. Özellikle sosyal yaşayan türlerde görülen kast sistemi, polifenizm (genetik olarak aynı, çevresel etkilerle farklı olan fenotipler) ve gelişimsel plastisite (genetik yapı sabit + çevreye uyum için esnek gelişim) gibi olgular epigenetik regülasyonun fenotip oluşturmadaki etkisini açıkça göstermektedir (Benjamin et al., 2021; Oldroyd and Yagound, 2021).

3.1. Kaste Ayrımı ve Polyphenism

Kaste ayrımı, aynı genoma sahip bireylerin çevresel sinyaller ve epigenetik modifikasyonlar yoluyla kraliçe, işçi veya asker gibi farklı rollere bürünmesini ifade eder. Örneğin bal arısı, *Apis mellifera* Linnaeus (Hymenoptera: Apidae) larvalarının kraliçe veya işçi olarak gelişim göstermesi, büyük oranda mRNA üzerindeki DNA metilasyonu profilleri ile belirlenmektedir (Oldroyd and Yagound, 2021). Benzer şekilde, *Camponotus floridanus* (Buckley) (Hymenoptera: Formicidae) karıncalarında işçi kastları arasında gözlenen morfolojik farklılıklar (örneğin baş boyutu) DNA metilasyonu ve histon modifikasyonları ile ilişkilendirilmiştir (Glastad et al., 2019). Ayrıca, *Nasonia* cinsine ait farklı türler arasında (örneğin *N. vitripennis* ve *N. giraulti*) yapılan deneysel melezleme çalışmalarında, her türe özgü DNA metilasyon motiflerinin hibrit bireylerde korunduğu ve bu epigenetik imzaların yavru fenotipini etkilediği (Şekil 3) rapor edilmiştir (Glastad et al., 2019).



Şekil 3. Kraliçe ve işçi kastlar arasındaki fenotipik ayırmda DNA metilasyonunun rolü

3.2. Gelişimsel Plastisite ve Çevresel Etkileşimler

Epigenetik mekanizmalar, organizmaların çevresel sinyallere verdiği gelişimsel tepkilerin şekillenmesinde kritik rol oynar. Özellikle larval evrede maruz kalınan besin miktarı, sıcaklık dalgalanmaları, hormonal sinyaller ve sosyal uyarılar gibi çevresel faktörler, DNA metilasyonu, histon modifikasyonları ve kodlamayan RNA'lar aracılığıyla gen ekspresyon profillerini etkileyerek kalıcı fenotipik farklılıkların ortaya çıkmasına neden olabilir (Villagra and Frías-Lasserre, 2020).

Bu epigenetik yanıtlar, gelişimsel plastisite kavramıyla açıklanır; yani aynı genotipe sahip bireylerin çevresel farklılıklara göre değişen fenotipler sergileyebilme yeteneği. Gelişimsel plastisite, türlerin çevresel stres faktörlerine karşı uyum sağlama kapasitesini artırırken, aynı zamanda hızlı evrimsel süreçlerde doğal seçim için yeni varyasyonlar oluşturabilir.

Örneğin, bal arısı (*Apis mellifera*) larvalarında *Dnmt3* geninin ifadesinin RNA girişimi (RNAi) yoluyla baskılanması, işçi gelişim yolundan saparak

kraliçeye özgü fenotipin ortaya çıkmasına yol açmaktadır. Bu deneysel müdahale, larvaların yalnızca dışsal bir çevresel faktör olan arı sütüne maruz kalmadan da kraliçe olarak gelişebileceğini göstermiştir. Bu durum, *Dnmt3*-aracılı DNA metilasyonunun kast diferansiyasyonu üzerindeki belirleyici rolünü ortaya koymaktadır (Pirithiraj et al., 2020).

Ayrıca Villagra and Frías-Lasserre (2020), epigenetik düzenleyicilerin – özellikle DNA metilasyonu ve histon modifikasyonlarının – sinir sistemi gelişimi, öğrenme kapasitesi, davranışsal esneklik ve sosyal etkileşimler gibi karmaşık fenotipleri şekillendirmede önemli rol oynadığını vurgulamaktadır. Epigenetik plastisite, özellikle böceklerde, çevresel değişimlere kısa sürede uyum sağlayabilme ve adaptif morfolojik varyasyonlar üretme kapasitesi ile ilişkilendirilmiştir. Örneğin, bazı çekirgelerde gözlenen göçmen (gregarious) ve yalnız (solitarious) fenotip geçişlerinin, histon modifikasyonlarıyla ilişkili epigenetik yeniden programlama süreçleriyle gerçekleştiği gösterilmiştir.

Bu bağlamda, epigenetik mekanizmalar yalnızca bireysel gelişim süreçlerini düzenlemekle kalmaz, aynı zamanda türlerin çevresel değişkenlik karşısında uyarlanabilirliğini artırarak evrimsel esnekliğe katkı sağlar. Dolayısıyla epigenetik plastisite, hem gelişimsel biyolojide hem de çevresel stres yanıtlarının evrimi konusunda temel bir paradigma haline gelmiştir (Şekil 4).

4. Epigenetik ve Sosyal Davranış

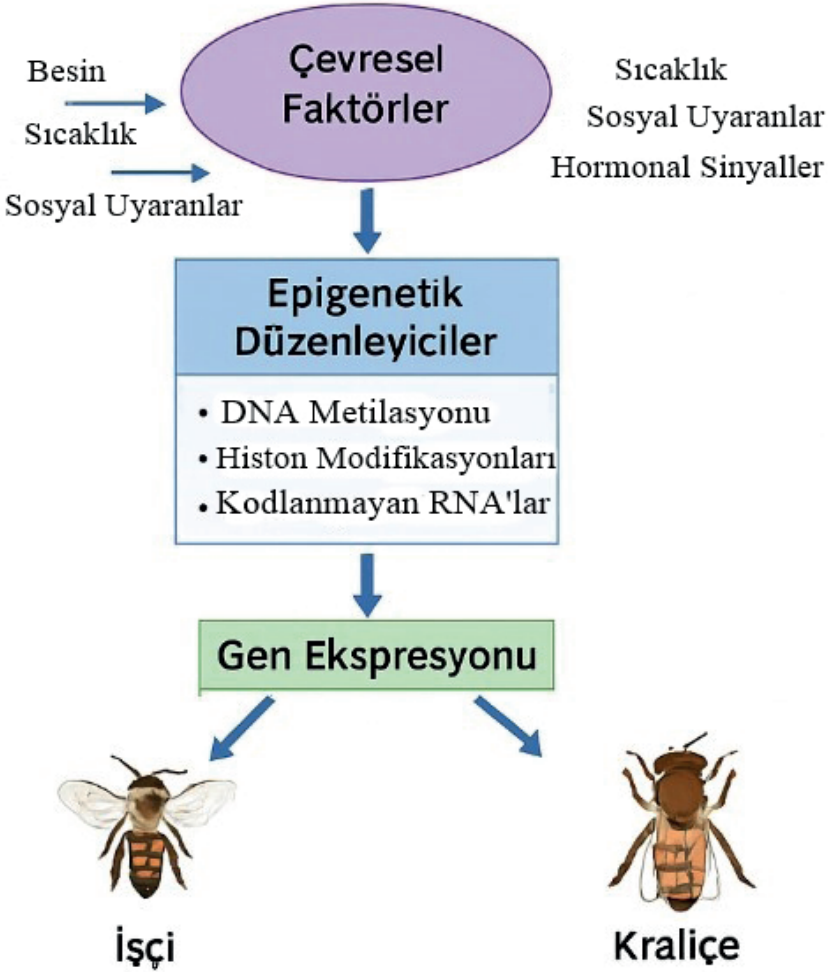
Sosyal böcekler, epigenetik düzenlemelerin davranışsal plastisite üzerindeki etkilerini anlamak için ideal model organizmalardır. Özellikle arılar, karıncalar ve termitler gibi sosyal türlerde gözlenen iş bölümü, saldırganlık, sosyal etkileşim ve bakım davranışları gibi kompleks sosyal davranış örüntüleri, epigenetik mekanizmalarla ilişkilidir (Weitekamp et al., 2017; Glastad et al., 2019). Bu organizmalarda, aynı genoma sahip bireylerin farklı sosyal roller üstlenmesi, çevresel sinyallere verilen farklı epigenetik yanıtlarla açıklanabilir.

4.1. Davranışsal Plastisite

İşçi arılarda yaşa bağlı görev değişimleri - örneğin larva bakımından yiyecek aramaya geçiş - çevresel koşullara duyarlı biçimde düzenlenmekte ve bu değişimlerin temelinde **dinamik DNA metilasyon desenleri** yer almaktadır (Oldroyd and Yagound, 2021). Bu epigenetik yeniden yapılandırma, transkripsiyonel programların esnekliğini artırmakta ve bireyin davranışsal geçiş yapmasına olanak tanımaktadır. Benzer şekilde, *Harpegnathos saltator* (Hymenoptera: Formicidae) gibi bazı türlerde işçi bireylerin, kraliçe benzeri davranışlara geçiş yapabildiği ve bu dönüşüm sürecinin DNA metilasyonu

ve kromatinin yeniden şekillenmesiyle bağlantılı olduğu belirtilmiş (Glastad et al., 2019).

Oldroyd ve Yagound (2021), yaşa bağlı davranışsal geçişlerin kalıcı değil, çevresel etkilere bağlı olarak tersine çevrilebilir nitelikte olabileceğini vurgulamaktadır. Bu geçici epigenetik modifikasyonlar, sosyal böcek kolonilerinin değişen çevre koşullarına uyum sağlamasında temel bir rol oynar.

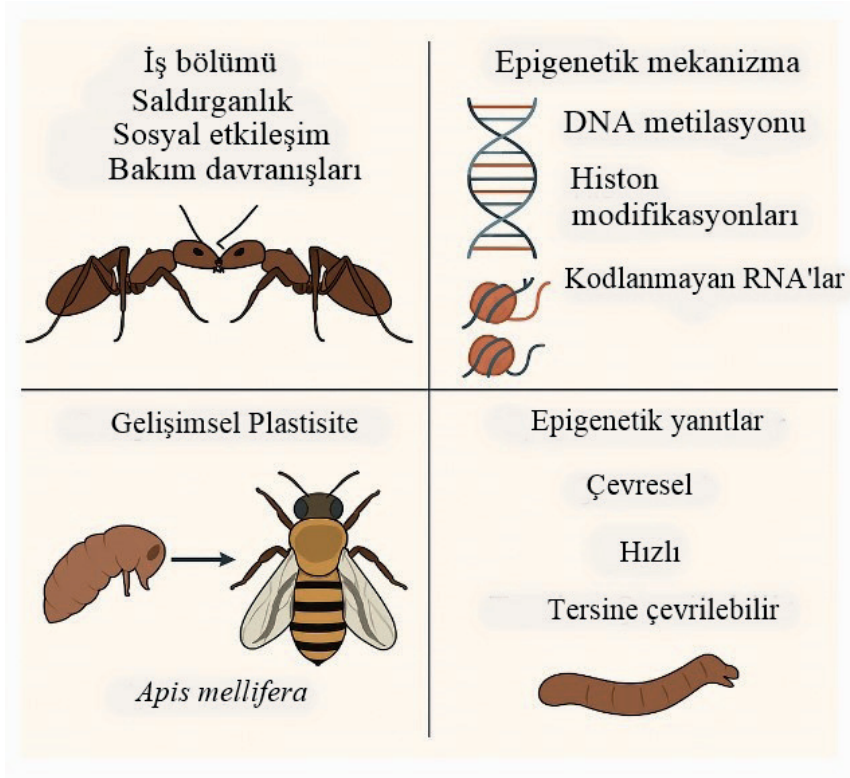


Şekil 4. Çevresel sinyallerin epigenetik düzenleyiciler aracılığıyla gen ekspresyonunu ve fenotipi şekillendirme süreci

4.2. Saldırganlık ve Sosyal Etkileşimler

Sosyal etkileşimlerin doğası - özellikle saldırganlık, dominantlık oluşumu, sosyal rekabet gibi durumlar - moleküler düzeyde epigenetik düzenlemelerle ilişkilendirilmiştir. *Camponotus floridanus* ve *Harpegnathos saltator* (Hymenoptera: Formicidae) türlerinde yapılan çalışmalar, işçiler arası sosyal etkileşimlerin **histon modifikasyonları** ve **m6A RNA metilasyonu** gibi epigenetik işaretçilerle ilişkili olduğunu göstermektedir (Glastad et al., 2019). Özellikle, sosyal hiyerarşi değişimi sırasında gen ekspresyonunu kontrol eden bu epigenetik mekanizmaların aktive olduğu belirlenmiştir. Weitekamp et al. (2017) ise saldırganlık davranışının, **nöronal gen regülasyonu** ile bağlantılı epigenetik değişikliklerle bağlantılı olduğunu ortaya koymuştur. Bu çalışmada, sosyal etkileşimlerin beyindeki nöroepigenetik mekanizmaları tetiklediği, bu durumun da bireylerin sosyal konumuna göre davranışsal kalıplar geliştirmesine neden olduğu bildirilmiştir.

Sonuç olarak; epigenetik düzenleyiciler, sosyal böceklerde hem bireysel davranışın hem de koloni düzeyindeki sosyal organizasyonun sürekliliğinde temel belirleyicilerdir. Dinamik DNA metilasyonu, histon modifikasyonları ve RNA düzeyindeki epigenetik işaretler sayesinde organizmalar çevresel ve sosyal uyarılara karşı hızlı ve geri dönüşümlü yanıtlar geliştirebilmektedir. Bu durum, sosyal böceklerdeki davranışsal esnekliğin ve kast hiyerarşisinin evrimsel temelini oluşturmaktadır (Şekil 5).



Şekil 5. Sosyal böceklerde görev dağılımı ve davranışsal plastisitenin epigenetik mekanizmalarla düzenlenmesi

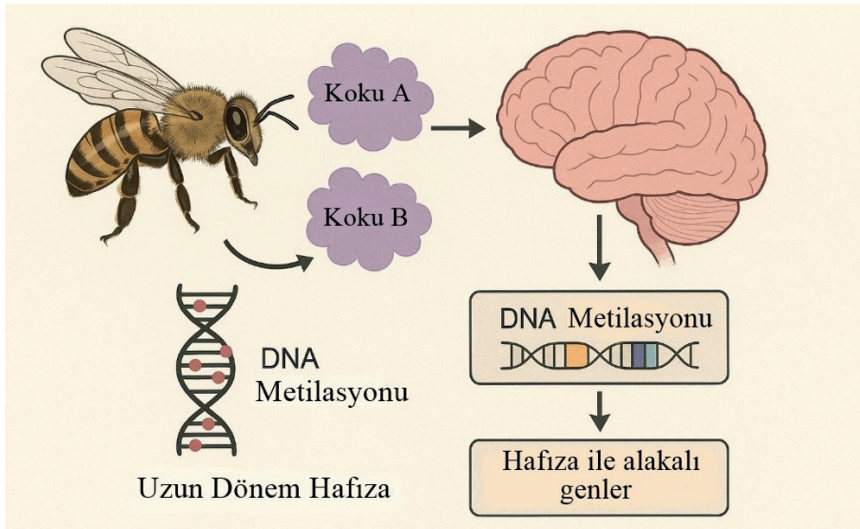
4.3. Epigenetik Hafıza ve Sosyal Öğrenme

Sosyal böceklerde yalnızca görev dağılımı ve saldırganlık gibi davranışsal kalıplar değil, aynı zamanda öğrenme, hafıza ve bilgi aktarımı gibi bilişsel süreçler de epigenetik mekanizmalarla şekillenmektedir. **Epigenetik hafıza**, böceğin yaşamı boyunca çevresel veya sosyal deneyimlere yanıt olarak ortaya çıkan ve gen ekspresyonunu uzun süreli olarak etkileyen moleküler izleri ifade eder. Bu süreç, sosyal öğrenme kapasitesinin kalıcılığı ve bireyler arası bilgi aktarımı açısından büyük önem taşır. Örneğin, **bal arılarında (*Apis mellifera*)** yapılan çalışmalarda, **kokuya dayalı öğrenme** süreçlerinin ardından beyin belirli bölgelerinde DNA metilasyon desenlerinde anlamlı değişiklikler gözlenmiştir. Bu epigenetik değişiklikler, koku hafızasının konsolidasyonu (pekiştirilmesi) ve uzun süreli bellek oluşumunda rol oynayan genlerin ekspresyonunu etkilemektedir (Pirithiraj et al., 2020). Bu bulgular, çevresel uyaranların sinir sistemi üzerindeki etkisinin yalnızca geçici

nörotransmitter düzeyinde değil, aynı zamanda kalıcı **epigenetik imzalar** yoluyla da gerçekleştiğini göstermektedir.

Benzer şekilde, Oldroyd ve Yagound (2021) epigenetik hafızanın yaşa bağlı görev geçişlerinde ve koloni içi öğrenme süreçlerinde potansiyel bir modülatör olabileceğini vurgulamaktadır. Özellikle genç işçilerin deneyimli bireylerden **sosyal öğrenme** yoluyla edindiği davranış kalıplarının, epigenetik yollarla stabilize edildiği ve sonraki davranışsal kararları etkileyebileceği ileri sürülmektedir. Weitekamp et al. (2017) ise sosyal deneyimlerin nöroepigenetik düzeyde beyinde yeniden yazıldığına ve bireylerin sosyal etkileşimler sonucunda **davranışsal kalıpları öğrenip saklayabildiğine** dikkat çekmektedir. Bu süreçte histon asetilasyonu, DNA metilasyonu ve m6A gibi RNA düzeyindeki modifikasyonların birlikte işleyerek sinaptik plastisiteyi ve öğrenmeye dayalı davranış değişimlerini desteklediği gösterilmiştir.

Sonuç olarak epigenetik hafıza, sosyal böceklerin yalnızca bireysel gelişimi değil, aynı zamanda **koloni içi bilgi akışı** ve **davranışsal sürekliliğin sağlanması** açısından da kritik öneme sahiptir (Şekil 6). Bu bağlamda, öğrenme ve hafızaya dair süreçlerin epigenetik düzeyde kodlanması, sosyal yaşamın evrimsel olarak nasıl istikrarlı bir biçimde sürdürülebildiğini açıklamak için önemli bir mekanizma sunar.



Şekil 6. Sosyal böceklerde kokuya dayalı öğrenme ve bellek oluşumunun epigenetik mekanizmalarla düzenlenmesi

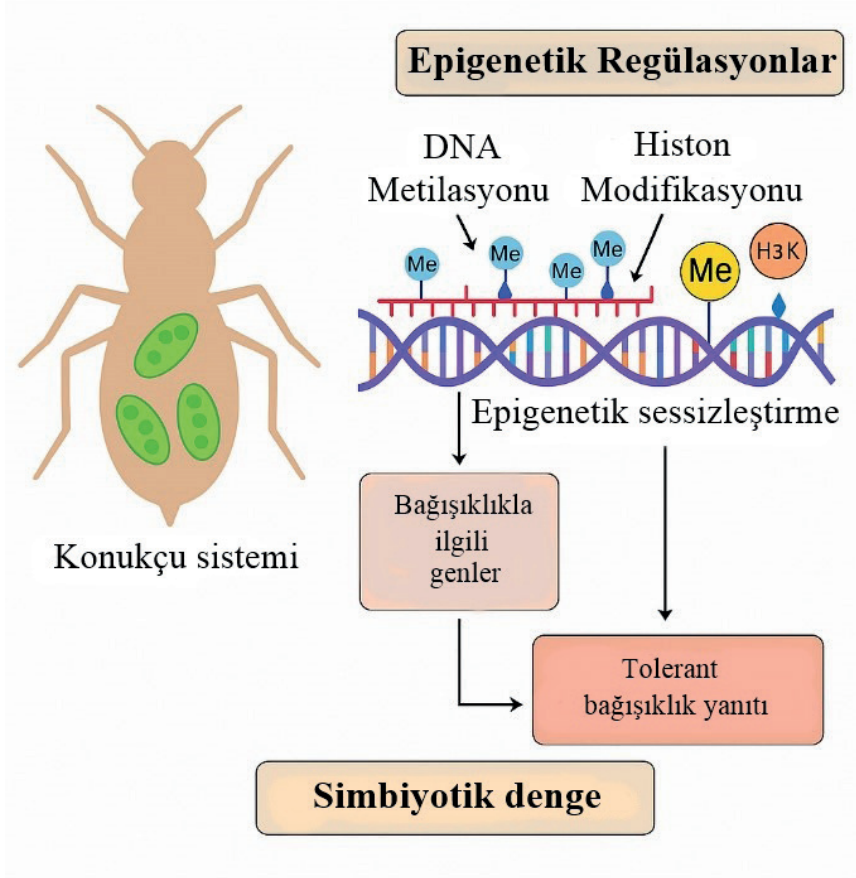
5. Epigenetik-Patojen Etkileşimleri

Böcekler ve patojenleri arasındaki etkileşimler yalnızca enfeksiyon süreçleri ile sınırlı kalmaz; aynı zamanda konak organizmanın **epigenetik mekanizmaları** üzerinde de derin bir etkide bulunur. Son yıllarda yapılan çalışmalar, bu ilişkilerin bağışıklık yanıtlarının düzenlenmesinden davranışsal değişimlere kadar geniş bir yelpazede **epigenetik modülasyon** içerdiğini göstermiştir (Mukherjee and Dobrindt, 2022; Du and Goodisman, 2024). Bu bağlamda epigenetik, hem konağın savunma kapasitesini hem de simbiyotik dengeyi sürdüren moleküler ağları şekillendiren önemli bir katman olarak değerlendirilmektedir.

5.1. Bağışıklık ve Patojenik Homeostazda Epigenetik Kontrol

Böceklerin doğuştan gelen bağışıklık sistemleri, patojenleri tanıyıp uygun savunma yanıtları geliştirmekle kalmaz, aynı zamanda yararlı simbiyotik mikroorganizmalarla olan dengeyi de korumaktadır. Bu hassas ayırım, büyük ölçüde **epigenetik düzenleyiciler** tarafından sağlanır. Özellikle **DNA metilasyonu** ve **histon modifikasyonları**, bağışıklıkla ilişkili genlerin ekspresyonunu çevresel sinyallere göre dinamik olarak ayarlayarak, konak organizmanın **homeostatik dengesini** kurmasına yardımcı olur (Şekil 7) (Mukherjee and Dobrindt, 2022).

Bu bağlamda, simbiyotik bakterilerin konak hücrelerde **aşırı bağışıklık aktivasyonuna yol açmadan** tolere edilmesi için bazı bağışıklık genlerinin metilasyon düzeylerinin artırıldığı gösterilmiştir. Örneğin, Mukherjee and Dobrindt (2022), simbiyotik dengeye katkı sağlayan genlerdeki DNA metilasyon desenlerinin değişimini haritalandırarak, bu genlerin aşırı ifade edilmesini önleyen **epigenetik “sessizleştirme”** mekanizmalarının aktif olduğunu ortaya koymuştur.



Şekil 7. Epigenetik düzenlemeler yoluyla sosyal davranış ve bağışıklık tepkilerinin farklılaşması

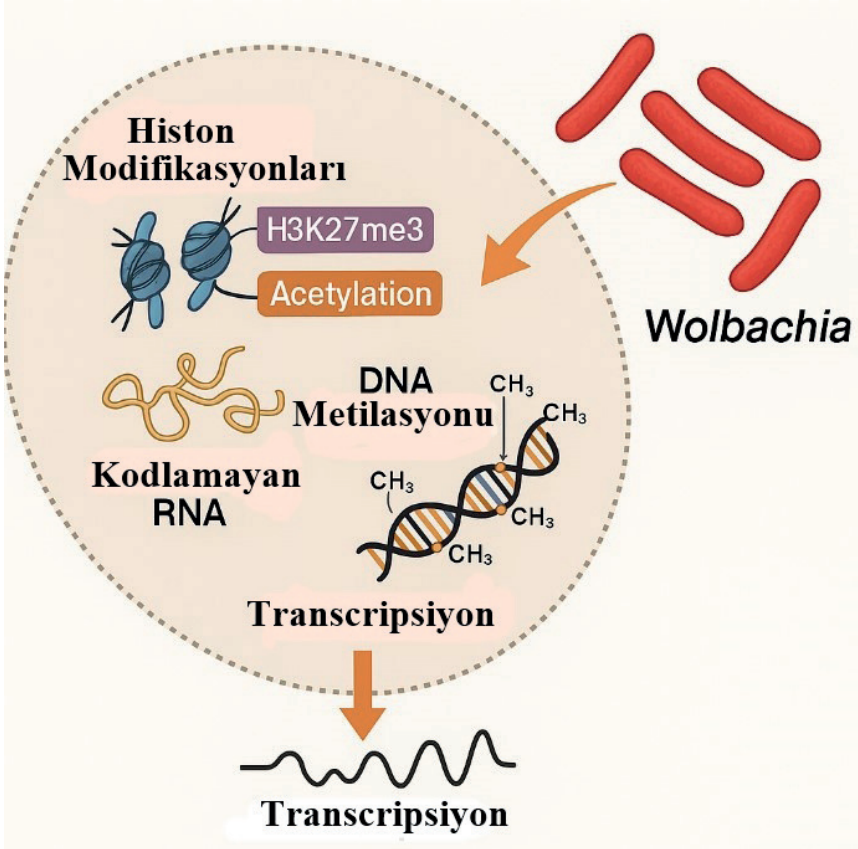
5.2. Patojenin Konak Epigenomu Üzerindeki Etkisi

Epigenetik etkileşimler yalnızca konak bağışıklığının mikroorganizmalara verdiği yanıtları değil, aynı zamanda bazı mikroorganizmaların konak üzerinde oluşturduğu etkileri de kapsamaktadır. Özellikle simbiyotik ya da parazitik yaşam formları, konak organizmanın **epigenetik yapısını manipüle ederek** kendi yaşam döngülerini sürdürebilecekleri avantajlı ortamlar oluşturabilmektedir.

Bu bağlamda, *Wolbachia* gibi endosimbiyotik bakteriler, konağın gen ekspresyonunu **epigenetik yollarla modüle etme** kapasitesine sahiptir. Du et al. (2024), *Wolbachia*'nın konak kromatin yapısını etkileyerek **histon modifikasyonları**, **kodlamayan RNA'lar** ve muhtemelen **DNA**

metilasyonu aracılığıyla transkripsiyonel profilleri değiştirdiğini ortaya koymuştur. Bu değişimler konak fizyolojisi üzerinde önemli sonuçlar doğurmakta; bağışıklık tepkisi, üreme biyolojisi ve davranışsal yanıtlar gibi süreçleri şekillendirmektedir.

Wolbachia'nın konak epigenomuna müdahalesi sonucunda bazı gen bölgelerinde **histon H3K27me3** gibi baskılayıcı işaretlerin arttığı, bazı bölgelerde ise **asetilasyonu** gibi aktive edici modifikasyonların yoğunlaştığı gösterilmiştir. Bu durum, simbiyotik mikroorganizmanın konağın genetik ifadesi üzerinde seçici kontrol sağladığını ve simbiyotik ilişkinin sürekliliğini koruduğunu göstermektedir (Şekil 8). Ayrıca, konak türler arasında bu epigenetik etkilerin farklı düzeylerde gözlenmesi, **konak-spesifik evrimsel adaptasyonların** da bir göstergesidir.



Şekil 8. *Wolbachia*'nın konak epigenomu üzerindeki etkileri: H3K27me3, histon asetilasyonu ve ncRNA mekanizmaları

5.3. Saha Uygulamaları ve Potansiyel

Epigenetik-patojen etkileşimleri, yalnızca temel biyolojik anlayış açısından değil, aynı zamanda **uygulamalı biyolojik kontrol stratejileri** açısından da çığır açıcı bir potansiyele sahiptir. Zararlı böcek türlerinin epigenetik mekanizmalarının, simbiyotik ya da patojenik mikroorganizmalar aracılığıyla hedeflenmesi, onların **fizyolojik zindeliklerini düşürerek** popülasyonlarını kontrol altına almak için kullanılabilir.

Du et al. (2024) çalışmasında, belirli mikrobiyal ajanların konak DNA metilasyon düzenini bozarak stres yanıtlarını zayıflattığı ve bağışıklık baskılanması ile zindelik düşüşü sağladığını bildirmişlerdir. Bu tür yaklaşımlar, **kimyasal pestisitlerin çevresel risklerinden kaçınmak ve sürdürülebilir entegre zararlı yönetimi (IPM)** programları geliştirmek açısından büyük önem taşır.

Ayrıca epigenetik modifikasyonların kalıtsal olabilme potansiyeli, bu müdahalelerin **birkaç jenerasyon (döl) boyunca etkili olabileceği** anlamına gelmektedir. Bu durum, gelecekte **epigenetik hedefli biyopestisitlerin** geliştirilmesine yönelik çalışmalara da temel oluşturabilir.

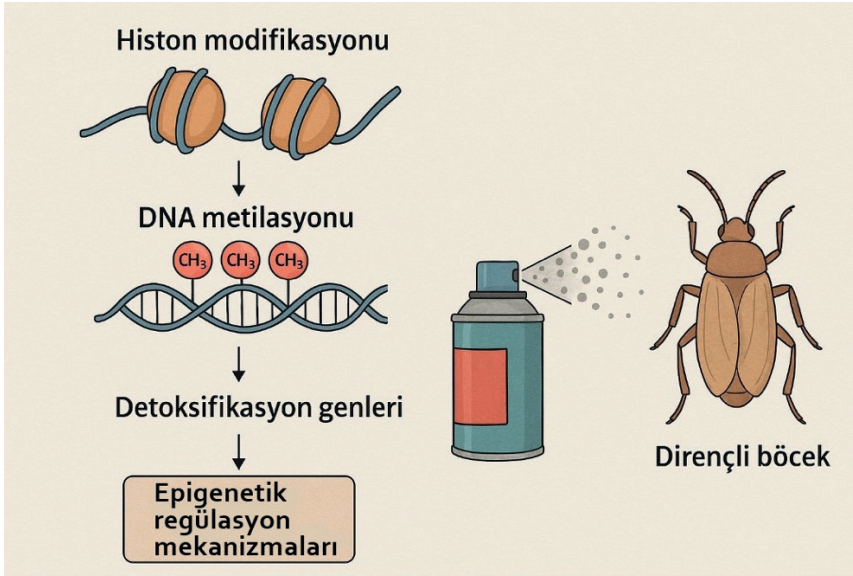
6. Entomolojide Epigenetik Araştırmaların Uygulamaları

Epigenetik düzenlemeler, entomolojide yalnızca temel biyolojik süreçleri anlamakla sınırlı kalmayıp, çevresel streslere adaptasyon, zararlı yönetimi ve popülasyon dinamikleri gibi uygulamalı alanlara da ışık tutmaktadır. Böceklerin hızlı çevresel değişimlere yanıt verme kapasitesinde, genetik olmayan ancak kalıcı ve nesiller arası aktarılabilir nitelikteki epigenetik modifikasyonların önemli rol oynadığı görülmektedir (Du and Goodisman, 2024).

6.1. Zararlı Yönetiminde Epigenetik

Zararlı türlerin pestisitlere karşı geliştirdiği direnç mekanizmalarının yalnızca mutasyonlara değil, aynı zamanda **epigenetik modifikasyonlara** da dayandığı anlaşılmıştır. Özellikle DNA metilasyonu ve histon modifikasyonları, detoksifikasyon genlerinin ekspresyonunu artırarak pestisitlere karşı direnç gelişimini kolaylaştırmaktadır (Şekil 9). Örneğin, **CYP450, GST ve ABC transporter** gibi gen aileleri, metilasyon desenlerindeki değişikliklerle birlikte daha yüksek düzeyde ifade edilerek pestisit etkilerini azaltmaktadır (Lai and Wang, 2025). Bu durum, **epigenetik hedefli pestisitlerin** geliştirilmesi fikrini gündeme getirmiştir. Epigenetik inhibitörlerin, klasik pestisitlerle kombinasyonu, dirençli popülasyonları daha etkili şekilde baskılayabilecek

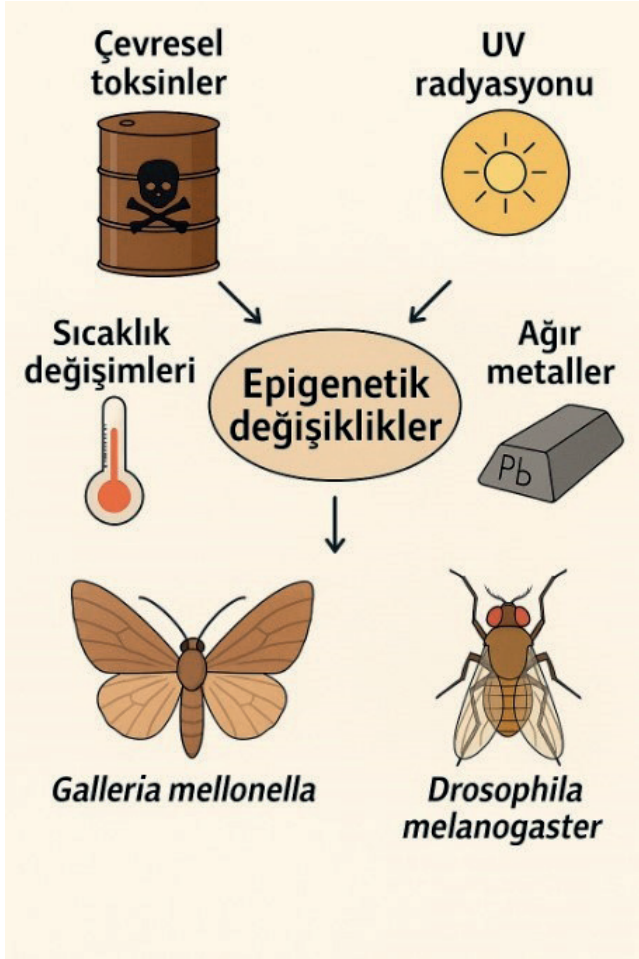
entegre stratejilerin temelini oluşturabilir (Lai and Wang, 2025; Zhang et al., 2021).



Şekil 9. Zararlı yönetimde epigenetik mekanizmaların pestisit direnci üzerindeki etkisi

6.2. Epigenetik Biyo-Gösterge Olarak Kullanımı

Çevresel toksinler, UV radyasyonu, sıcaklık değişimleri ve ağır metaller gibi faktörler, böceklerin epigenomunda belirgin değişimlere neden olabilmektedir. Özellikle **DNA metilasyonundaki azalma** ya da **histon asetilasyonundaki artış**, bu organizmaların çevresel streslere maruz kaldığını göstermektedir (Şekil 10) (Villagra and Frías-Lasserre, 2020). Bu nedenle, böcek türleri - özellikle *Galleria mellonella* (Lepidoptera: Pyralidae) ve *Drosophila melanogaster* (Diptera: Drosophilidae) - çevresel kaliteyi değerlendirmek için **epigenetik biyo-göstergeler** olarak kullanılmaktadır. Bu yaklaşım, geleneksel biyo gösterge kavramının ötesine geçerek, canlı organizmaların çevresel değişikliklere verdiği **moleküler yanıtları** doğrudan değerlendirme imkânı sunar.

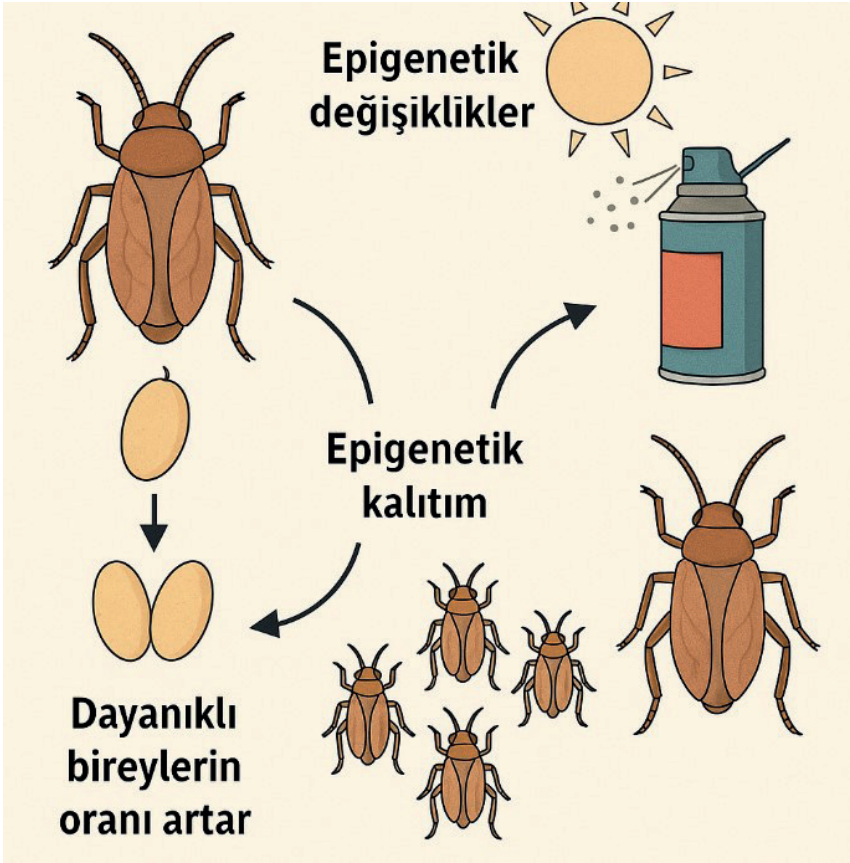


Şekil 10. Epigenetik düzenleme mekanizmaları yoluyla pestisit direnci gelişimi: Histon modifikasyonu, DNA metilasyonu ve detoksifikasyon genlerinin aktivasyonu sonucunda dirençli böcek oluşumu

6.3. Genetik Olmayan Kalıtım ve Popülasyon Adaptasyonu

Epigenetik kalıtım, çevresel faktörlere maruz kalma sonucu oluşan değişikliklerin nesiller boyunca aktarılmasıdır. Du et al. (2024), bazı böcek türlerinde epigenetik işaretlerin nesiller arası korunduğunu ve bu durumun popülasyonun yeni çevresel koşullara hızlı adaptasyonunu sağladığını belirtmektedirler. Örneğin, kuraklık veya pestisit baskısı altında kalan bireylerde görülen epigenetik değişiklikler, yavrulara aktarılabilmekte ve böylece popülasyon genelinde **dayanıklı birey oranı** artmaktadır. Bu da, genetik mutasyonlara gerek kalmaksızın **popülasyon düzeyinde** çevresel

toleransın artmasını sağlar (Şekil 11) (Gapp et al., 2014; Du and Goodisman, 2024).



Şekil 11. Çevresel stres kaynaklı epigenetik değişikliklerin nesiller arası aktarımı ve popülasyon adaptasyonuna katkısı

7. Çevresel Stres Faktörleri ve Epigenetik Uyum

Böceklerin çevresel stres faktörlerine verdiği tepkiler, yalnızca klasik genetik mutasyonlara dayanmaz; aynı zamanda epigenetik mekanizmalar yoluyla da şekillenir. Isı, toksinler, radyasyon, beslenme yetersizlikleri ve pestisitler gibi stresörler, hücresel işleyişi doğrudan etkileyen epigenetik düzenlemeleri tetikleyebilir (Glastad et al., 2019; Du and Goodisman, 2024). Bu tür düzenlemeler, organizmaların kısa süre içinde çevreye uyum sağlamasını mümkün kılar ve popülasyon düzeyinde adaptif yanıtların ortaya çıkmasına zemin hazırlar.

7.1. Çevresel Sinyallere Epigenetik Yanıt

Çevresel stresörler, genellikle DNA metilasyonu, histon modifikasyonları ve regülatör RNA düzeyleri üzerinden etkili olur. Örneğin; *Tribolium castaneum* (Coleoptera: Tenebrionidae)’da yüksek sıcaklık koşullarında, ısı şok proteinlerini (HSP) kodlayan genlerin promotör bölgelerindeki metilasyon seviyelerinde belirgin azalmalar gözlenmiştir. Bu durum, gen ekspresyonunun artmasını ve ısıya karşı dirençli fenotiplerin ortaya çıkmasını sağlar (Villagra and Frías-Lasserre, 2020). Ayrıca, UV maruziyeti ve toksik kimyasallarla karşılaşma gibi durumlar, histon H3K9 asetilasyonu ve H3K4 trimetilasyonu gibi aktive edici işaretlerin artmasına neden olabilir. Bu modifikasyonlar, strese karşı savunma genlerinin hızlı transkripsiyonunu mümkün kılar. Besin kısıtlaması altında ise lncRNA ve miRNA gibi kodlamayan RNA’ların ekspresyon düzeylerinde artış saptanmıştır; bu moleküller gelişimsel yolları ve metabolik adaptasyonu doğrudan etkiler (Villagra and Frías-Lasserre, 2020).

Bu dinamik epigenetik yanıtlar, çevresel koşullara bağlı olarak gen ekspresyonunun hızlı, fakat geri dönüşümlü şekilde ayarlanmasını sağlar. Bu özellikleriyle, epigenetik mekanizmalar genetik mutasyonlara kıyasla daha esnek ve zamanla sınırlı adaptasyon yolları sunar.

7.2. Transgenerasyonel Epigenetik Kalıtım

Epigenetik işaretlerin yalnızca bireyin yaşamı süresince değil, sonraki nesillere de aktarılabilmesi, “transgenerasyonel epigenetik kalıtım” olarak adlandırılmaktadır. Bu mekanizma, çevresel stresin gamet hücrelerinde epigenetik izler bırakması ve bu izlerin döllenmiş zigotlarda korunarak yavrulara geçmesiyle işler (Gapp et al., 2014; Du and Goodisman, 2024). Örneğin, pestisit veya ağır metale maruz kalan dişi bireylerin yumurtalarında DNA metiltransferaz (DNMT) genlerinin aşırı ekspresyon gösterdiği tespit edilmiştir. Bu artış, yavrularda hem bağışıklık sistemi genlerinin regülasyonunu hem de gelişimsel hızlarını etkileyerek çevresel toleransın erken yaşta kazanılmasını sağlamaktadır. Ayrıca, histon H3K27me3 gibi baskılayıcı işaretlerin bazı gen bölgelerinde birden fazla nesil boyunca kalıcılık gösterdiği gözlenmiştir; bu da stres tepkilerinin kalıtsal olarak sürdürülebileceğini göstermektedir.

Bu tür kalıtsal epigenetik düzenlemeler, özellikle hızlı çevresel değişimlerin yaşandığı habitatlarda hayatta kalma başarısını artırır ve evrimsel süreçlerde genetik değişimlerin yanında epigenetik adaptasyonun da önemli bir rolü olduğunu ortaya koyar.

8. Gelecek Perspektifleri ve Araştırma Yönelimleri

Epigenetik araştırmalar, entomolojide moleküler biyolojinin sınırlarını zorlayarak böceklerin fizyolojik, gelişimsel ve çevresel süreçlerine dair yeni bakış açıları sunmaktadır. Artan veri üretim kapasitesi, düşük maliyetli dizileme teknolojileri ve yüksek çözünürlüklü analiz yöntemleri, epigenetik çalışmaların ölçeğini ve çözünürlüğünü genişletmiştir. Ancak hâlen teknik, biyolojik ve etik açılardan önemli zorluklar ve yanıt bekleyen sorular bulunmaktadır.

8.1. Teknik Gelişmeler ve Veri Entegrasyonu

Yeni nesil dizileme (NGS), bisülfid sekanslama (BS-seq), kromatin immünopresipitasyonu sekanslama (ChIP-seq) ve transkriptom analizi (RNA-seq) gibi tekniklerin entegre biçimde kullanılması, epigenetik düzenleme süreçlerinin çok katmanlı şekilde değerlendirilmesine olanak tanımaktadır. Özellikle bisülfid sekanslama ile DNA metilasyon desenlerinin nükleotid bazında haritalanması, ChIP-seq ile histon modifikasyonlarının kromatin düzeyinde lokalizasyonu ve RNA-seq ile gen ekspresyon profillerinin belirlenmesi, birlikte analiz edildiğinde gen düzenlenmesinin epigenetik mimarisine dair detaylı bilgiler sunmaktadır.

Bu tekniklerin entomolojik sistemlere uyarlanması hâlâ başlangıç aşamasındadır. Pek çok çalışma, model organizmalarla sınırlı kalmakta ve türler arası karşılaştırmalarda biyolojik varyasyonlar tam olarak kontrol edilememektedir. Gelecekte, bu tekniklerin daha fazla türde sistematik biçimde kullanılması, epigenetik düzenleme ile davranış, metabolizma ve stres yanıtları arasındaki ilişkilerin açığa çıkarılmasına katkı sağlayacaktır.

8.2. Tür-Özel Epigenom Haritaları

Epigenetik profil haritalarının çoğu hâlen *Drosophila melanogaster* gibi model türlere dayansa da, sosyal böcekler (*Apis mellifera*, *Camponotus floridanus*) gibi organizmalarda yapılan çalışmalar, farklı kast sistemleri, yaş evreleri ve çevresel koşulların epigenetik belirteçleri nasıl şekillendirdiğine dair önemli bilgiler sunmaktadır.

Model olmayan türler için tür-özel epigenom haritalarının çıkarılması, hem uygulamalı biyolojiye hem de evrimsel süreçlerin anlaşılmasına ciddi katkılar sağlayacaktır (Jiao and Palli, 2024). Özellikle larval dönemdeki gelişim evrelerinde ya da çevresel stres altında olan bireylerde epigenetik değişikliklerin nasıl farklılaştığının tespiti, biyolojik çeşitliliğin moleküler temellerini anlamamıza yardımcı olacaktır.

8.3. Uygulamalı Entomolojiye Katkılar

Epigenetik bilginin uygulamalı entomoloji alanına entegrasyonu, zararlı kontrolü, vektör yönetimi ve faydalı türlerin desteklenmesi gibi alanlarda yeni stratejilerin gelişmesine olanak sunmaktadır. Örneğin, pestisit direncinde rol oynayan genlerin epigenetik düzeyde baskılanması ya da düzenlenmesi, direnç gelişimini geciktiren veya önleyen biyoteknolojik yaklaşımların temelini oluşturabilir. Ayrıca, doğal düşmanların veya tozlayıcıların çevresel streslere karşı dayanıklılıklarının artırılması amacıyla epigenetik programlama tekniklerinin kullanımı, tarımsal ekosistemlerde sürdürülebilir üretim hedefleriyle uyumlu çözümler sunmaktadır.

8.4. Etik ve Ekolojik Sorgulamalar

Epigenetik düzenleme teknolojilerinin doğrudan çevresel sistemlere uygulanması, beraberinde etik ve ekolojik sorumlulukları da getirmektedir. Spesifik genlerin veya epigenetik yolların modifikasyonu yoluyla popülasyonların yapay olarak yönlendirilmesi, uzun vadede tür içi genetik çeşitlilikte daralmaya, türler arası etkileşimlerde bozulmaya ve ekosistem dengesinde geri dönüşü olmayan kaymalara neden olabilir.

Bu nedenle, epigenetik müdahalelerin uygulanabilirliği değerlendirirken sadece kısa vadeli faydalar değil; popülasyon dinamikleri, evrimsel süreklilik ve biyoetik ilkeler bütüncül şekilde ele alınmalıdır. Çevreye yönelik epigenetik müdahalelerin potansiyel ekolojik ve etik riskler barındırabileceği belirtilmekte ve bu nedenle bu tür uygulamaların kontrollü deneysel sistemlerde test edilmesi, sonuçların şeffaf değerlendirme süreçleriyle kamuya açık biçimde raporlanması gerektiği vurgulanmaktadır (Casadesús and Low, 2013; Bošković and Rando, 2018; Glastad et al., 2019; Du and Goodisman, 2024).

9. Sonuç

Epigenetik mekanizmalar, böcek biyolojisinin temel yapı taşlarından biri olarak günümüzde giderek artan bir öneme sahiptir. DNA metilasyonu, histon modifikasyonları ve kodlamayan RNA'lar gibi epigenetik düzenleyiciler, genetik dizilimde herhangi bir değişiklik olmaksızın gen ekspresyonunun kontrol edilmesini sağlar. Bu düzenlemeler; fenotipik plastisite, gelişimsel farklılaşma, kaste ayrımı, çevresel stres faktörlerine adaptasyon, bağışıklık yanıtları ve simbiyotik etkileşimlerin şekillendirilmesi gibi çok sayıda biyolojik sürecin merkezinde yer almaktadır.

Entomoloji alanında yapılan epigenetik çalışmalar, sadece temel biyolojik soruların çözümüne değil, aynı zamanda tarımsal zararlıların

yönetimi, pestisit direncinin anlaşılması, biyolojik vektör kontrolü, çevresel toksisite değerlendirmesi ve faydalı türlerin üretiminde yeni stratejilerin geliştirilmesine de hizmet etmektedir. Epigenetik süreçlerin dinamik ve çevreye duyarlı yapısı, böceklerin hızlı çevresel değişimlere uyum sağlama kapasitelerini açıklamakta önemli bir araç haline gelmiştir.

Gelecekte, epigenetik bilgilerin sistem biyolojisi yaklaşımlarıyla entegre edilmesi büyük bir gereklilik halini alacaktır. Özellikle genetik, transkriptomik, proteomik ve metabolomik verilerin epigenomik verilerle birlikte yorumlanması, böceklerin yaşam döngüsünün farklı evrelerinde gerçekleşen moleküler değişimlerin çok katmanlı olarak anlaşılmasını mümkün kılacaktır. Bu da hem temel araştırmaların derinleşmesini hem de uygulamalı çözümlerin daha hedefe yönelik geliştirilmesini sağlayacaktır.

Buna ek olarak, model olmayan böcek türleri için tür-özgü epigenom haritalarının çıkarılması, çevresel stres faktörlerinin transgenerasyonel epigenetik etkilerinin detaylandırılması ve epigenetik mühendislik tekniklerinin (örneğin CRISPR/dCas9-temelli epigenom düzenleme) entomolojik sistemlerde uygulanması, epigenetik entomolojinin gelecekteki en heyecan verici araştırma alanlarını oluşturmaktadır. CRISPR/Cas teknolojilerinin epigenetik düzenlemede kullanımı, stres toleransı ve metabolik profillerin yönlendirilmesi açısından bitki biyolojisinde olduğu gibi entomolojide de gelecek vaat etmektedir (Eren, 2021)

Sonuç olarak, epigenetik, böceklerin çevresel koşullara verdiği yanıtların ve evrimsel süreçlerdeki rolünün anlaşılmasında yalnızca tamamlayıcı değil, aynı zamanda dönüştürücü bir paradigma sunmaktadır. Bu bilgi birikiminin, hem sürdürülebilir tarım hem de çevresel sağlık açısından yenilikçi çözümler üretme potansiyeli oldukça yüksektir.

Kaynaklar

- Benjamin, R.K., Wurm, Y., Oldroyd, B.P. (2021). The role of DNA methylation in insect caste systems and behavior. *Annual Review of Entomology*, 66, 489–507.
- Bošković, A., Rando, O.J., (2018). Transgenerational Epigenetic Inheritance. *Annual Review of Genetics*, 52, 21-41.
- Casadesús, J., Low, D.A. (2013). Programmed heterogeneity: epigenetic mechanisms in bacteria. *The Journal of Biological Chemistry*, 288(20), 13929-13935.
- Chen, X.Y, Zhang, J., Zhu, J.S. (2019). The role of m6A RNA methylation in human cancer. *Molecular Cancer*, 18:1–9.
- Du, J., Goodisman, M.A.D., (2024). The role of epigenetics in insects in changing environments. *Insect Molecular Biology*, 33, 429–431.
- Eren, B. (2021). Gen Transfer Teknolojisi ve Yağ asidi Kompozisyonlarına Katkısı-CRSPR/Cas Teknolojisi. *Avrupa Bilim ve Teknoloji Dergisi*, (22), 300-305.
- Ferro, K., Peuß, R., Yang, W., Rosenstiel, P., Schulenburg, H., Kurtz, J. (2019). Experimental evolution of immunological specificity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 116, 20598-20604.
- Gapp, K., von Ziegler, L., Tweedie-Cullen, R.Y., Mansuy, I.M. (2014). Early life epigenetic programming and transmission of stress-induced traits in mammals. How and when can environmental factors influence traits and their transgenerational inheritance? *Bioessays*, 36, 491–502.
- Gegner, J., Vogel, H., Billion, A., Förster, F., Vilcinskas, A. (2021). Complete metamorphosis in *Manduca sexta* involves specific changes in DNA methylation patterns. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, 104.
- Glastad, K.M., Hunt, B.G., Goodisman, M.A.D. (2019). Epigenetics in insects: Genome regulation and the generation of phenotypic diversity. *Annual Review of Entomology*, 64, 185–203.
- Jiao, H., Palli, S.R. (2024). RNA modification in insects. *Frontiers in Insect Science*, 01-09.
- Lai, Y., Wang, S. (2025). Epigenetic regulation in insect–microbe interactions. *Annual Review of Entomology*, 70:293–311.
- Liu, C., Cao, J., Zhang, H., Wu, J., Yin, J. (2022). Profiling of transcriptome-wide N6-methyladenosine (m6A) modifications and identifying m6A associated regulation in sperm tail formation in *Anopheles sinensis*. *International Journal of Molecular Sciences*, 23(9), 4630.
- Mukherjee, K., Baudach, A., Vogel, H., Vilcinskas, A. (2020) Seasonal phenotype-specific expression of microRNAs during metamorphosis in the Eu-

- ropean map butterfly *Araschnia levana*. Archives of Insect Biochemistry and Physiology, 104:e21657.
- Mukherjee, K., Dobrindt, U. (2022). The emerging role of epigenetic mechanisms in insect defense against pathogens. Current Opinion in Insect Science, 49, 8–14.
- Oldroyd, B.P., Yagound, B. (2021). The role of epigenetics, particularly DNA methylation, in the evolution of caste in insect societies. Philosophical Transactions of the Royal Society B, 376(1826), 20200115.
- Palli, S.R. (2021). Epigenetic regulation of post-embryonic development. Current Opinion in Insect Science, 43, 63-69.
- Pirithiraj, U., Soundararajan, R.P., Justin, G.L., (2020). Epigenetics Mechanisms in Insects: A Review. International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences, 9(5), 2961-2971.
- Villagra, C., Frías-Lasserre, D., (2020). Epigenetic Molecular Mechanisms in Insects. Neotropical Entomology, 49, 615–642.
- Zaccara, S., Jaffrey, S.R. (2020). A unified model for the function of YTHDF proteins in regulating m6A-modified mRNA. Cell, 181, 1582–95.
- Zhang, G., Xu, Y., Wang, X., Zhu, Y., Wang, L., Zhang, W. (2022). Dynamic FMR1 granule phase switch instructed by m6A modification contributes to maternal RNA decay. Nature Communications, 13, 859.