

Arabidopsis'te Vernalizasyon Olgusunda Yer Alan Bazı Genler The Genes Involved in Vernalization in Arabidopsis

Merve Balaban*

Siirt Üniversitesi, Bilim ve Teknoloji Uygulama ve Araştırma Merkezi, Siirt, TÜRKİYE

<https://orcid.org/0000-0002-4188-1110>

Ahmet Fıratoğlu

Siirt Üniversitesi, Bilim ve Teknoloji Uygulama ve Araştırma Merkezi, Siirt, TÜRKİYE

<https://orcid.org/0009-0007-3686-8409>

Sedriye Çatkin

Siirt Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Tarımsal Biyoteknoloji Bölümü, Siirt, TÜRKİYE

<https://orcid.org/0000-0002-5384-1079>

Derleme Makalesi

Geliş Tarihi

01/04/2023

Kabul Tarihi

30/04/2023

DOI

10.5281/zenodo.7949987

Özet

Kışlık bitkiler ancak uzun süreli soğuğa maruz kaldıktan sonra çiçek açabilmektedir. Bu olay vernalizasyon olarak bilinmektedir. Vernalizasyon *Arabidopsis thaliana* model bitkisinde ve monokotillerde geniş çapta incelenmiştir. Vernalizasyon olayı sayesinde çiçek aktivatör genleri baskılanmakta ve kışın çiçeklenme önlenmektedir. *Arabidopsis*'teki vernalizasyonda *Flowering Locus C (FLC)* anahtar roldeki baskılayıcıdır. Aynı zamanda *FLC* homologlarının da monokotil bitkilerde vernalizasyon tepkisinde önemli rol oynadığı bildirilmektedir. Monokotillerde *FLC* homologlarının varlığı, monokotil ve dikotil bitkilerin vernalizasyon yollarını kıyaslayabilmeye olanak sağlamaktadır. Bu mini derlemede, *Arabidopsis* bitkisi üzerinde vernalizasyon güdümlü çiçeklenme mekanizmasında rol alan bazı genlerin fonksiyonlarıyla ilgili bilgiler sunulmuştur. Bu sayede soğuk güdümlü çiçeklenmenin *Arabidopsis* model bitkisi üzerinde daha iyi anlaşılması, ekonomik açıdan önemli bitkilerin vernalizasyon ihtiyaçlarına yönelik ıslah stratejilerinde yol gösterici olacaktır.

Anahtar Kelimeler: *A. thaliana*, vernalizasyon, çiçeklenme, FLC, FRI.

Arabidopsis'te Vernalizasyon Olgusunda Yer Alan Bazı Genler

Review Article

Received

01/04/2023

Accepted

30/04/2023

DOI

10.5281/zenodo.7949987

Abstract

Winter plants can bloom only after prolonged exposure to cold. This phenomenon is known as vernalization. Vernalization has been extensively studied in the model plant *Arabidopsis thaliana* and monocots. Thanks to the vernalization event, flower activator genes are suppressed and flowering is prevented in winter. *Flowering Locus C (FLC)* is the key suppressor in vernalization in *A. thaliana*. It is also reported that *FLC* homologs play an important role in the vernalization response in monocot plants. The presence of *FLC* homologs in monocots allows comparing the vernalization pathways of monocot and dicot plants. In this mini-review, information on the functions of some genes involved in the vernalization-driven flowering mechanism on the *Arabidopsis* sp. plant has been compiled. In this way, a better understanding of cold-driven flowering on the model plant may guide different plant breeding strategies to change the vernalization needs of economically important temperate plants.

Keywords: *A. thaliana*, vernalization, flowering, *FLC*, *FRI*.

1. Giriş

Yaşamlarını sabit bir konumda geçirmekte olan bitkiler tüm canlılar gibi çevresel sinyal etmenlerine yanıt olarak büyümelerinin devamlılığını sağlayan farklı hayatta kalma mekanizmaları geliştirmiştir. Bu çevresel sinyaller arasında sıcaklık ve fotoperiyot, çiçeklenme zamanını belirlemede en önemli faktörlerdendir. Ilıman iklimlerde yetişen bitkilerin çoğu, vernalizasyon (kışlık bitkilerin çimlendikten sonra vejetatif devreden generatif devreye geçebilmeleri için ihtiyaç duyduğu soğukluk isteği) olarak bilinen uzun süreli soğuğa maruz kaldıktan sonra çiçek açmaya başlamaktadır (1-4). Örneğin buğday ve arpa gibi kışlık tahıllar sonbaharda ekilir ve sadece kış geçtiğinde ve ilkbaharda fotoperiyot ile indüklendiğinde çiçek açmaktadır (5).

Vernalizasyon işlemi, ekin verimliliği üzerinde yararlı bir etkiye sahip olabileceğinden, ilk olarak ekonomik açıdan önemli ılıman tahıllarda (6) tanımlanmıştır. Ilıman bitkilerin kışlık çeşitleri vernalizasyon olmadan vejetatif durumda kalmakta ve çiçekli duruma geçişleri ancak vernalizasyon ihtiyacı giderildiğinde gerçekleşmektedir. Vernalizasyona bağlı bitkilerin çoğu uzun gün bitkileridir ve gün uzunluğu indükleyici olduğunda çiçek açmaktadır (4,7). Vernalizasyon gereksinimi ve indükleyici fotoperiyodun bir kombinasyonu, bitkinin gün uzunluğunun henüz kısa olduğu zamanlarda erken çiçek açmasını önler ve günlerin uzun olduğu ve sıcaklığın yükseldiği ilkbaharda uygun koşullarda çiçeklenmeyi sağlamaktadır (5).

Vernalizasyon için en uygun sıcaklık ve vernalizasyon uzunluğu, farklı türler ve aynı türün varyeteleri arasında dahi değişiklik göstermektedir. Genel olarak vernalizasyon tepkisi için en uygun sıcaklık aralığı donma noktasının üzerinde veya civarında seyretmektedir (8-10). Sıcaklık vernalizasyon gereksiniminde çok önemli bir faktörü temsil etmektedir. Vernalizasyondaki sıcaklık farkı, bitkilerin bulunduğu yerde çevresel değişikliklere uyum sağlamasına yardımcı olmaktadır (4).

A. thaliana'nın yaşamının önemli bir özelliği, yetiştiği çevre koşullarına göre iki farklı stratejiden (yaz ve kış yıllıkları) birini sergilemesidir. Kış yıllıkları, yaz sonunda veya sonbaharda

filizlenen bitkilerdir. Kış yıllıklarının çiçek açması için bir vernalizasyon süresi gerekmektedir. Bundan farklı olarak, yaz yıllıkları ilkbaharda çimlenmekte, yaz aylarında çiçek açmakta ve çiçeklenme için vernalizasyon gerektirmemektedir. Yaşam döngüsü stratejilerindeki bu esneklik, *A. thaliana* bitkisinin yüksek adaptasyon yeteneği sergilediğini göstermektedir (11, 12).

Pek çok bitkinin yaşam döngüsündeki çeşitli genetik ağlar tarafından düzenlenen vernalizasyon olgusu esas olarak epigenetik mekanizmalara bağlıdır. Bu mini derlemede model bitki olarak *A. thaliana* üzerinden vernalizasyonda rol alan bazı anahtar fonksiyonlarının özetlenmesi amaçlanmıştır.

1.1. *Arabidopsis thaliana*

Bitki bilimi alanında genetik ve moleküler biyolojinin ihtiyaç duyduğu organizma olan *Arabidopsis thaliana* (fare kulağı teresi) bitkisi az kromozom taşıması, melezleme kolaylığı ve mutant genotipte birey eldesinin kolaylığı açısından araştırmacılar tarafından uzun zamandır model bitki olarak kullanılmaktadır (13). *A. thaliana*, filogenetik olarak hardal, kanola, lahanalar, brokoli ve karnabaharı içeren *Brassicaceae* ailesinin bir üyesidir. Bu ailenin üyelerinden farklı olarak *A. thaliana*, tarımsal bir değere sahip bir tür değildir (11). Kendi kendine tozlaşan ve çok sayıda tohum üretebilme yeteneğine sahip bir bitki olan *A. thaliana*'nın tüm yaşamı 5-8 hafta gibi kısa bir süre içinde tamamlanmaktadır (13, 14).

1.2. Vernalizasyon

Bitkilerde çiçeklenmenin uyarılması ve vejetatif dönemden generatif döneme geçebilmek için fizyolojik bir olay olarak gelişen düşük sıcaklık isteğine vernalizasyon adı verilmektedir. Bazı bitkiler çiçeklenme dönemine geçebilmek için mutlaka vernalizasyona ihtiyaç duymakta olup bu bitkilere soğuklama ihtiyacı zorunlu olan bitkiler adı verilmektedir. Bazı bitkilerde çiçeklenme dönemine geçiş için soğuklama zorunlu olmayıp (fakültatif), soğuklama çiçeklenmeyi hızlandırmaktadır (15).

Vernalizasyon için gerekli olan sıcaklığın 0-10 °C aralığında ve vernalizasyon süresinin ise genellikle 4 gün ile 10 hafta arasında değişmekte olduğu belirtilmiştir (16).

Bitkinin tohum, soğan veya yumru gibi bazı kısımları belirli bir vejetatif gelişme aşamasına ulaştığı dönemde düşük sıcaklığa ihtiyaç duymaktadır. Bu istek karşılandıktan sonra bitkide çiçeklenme uyarılmaktadır. Çiçek, yumru, kök kısımları (örneğin, havuç-kök; lahanalar-yaprak; sapkervizi-gövde; tomurcuklar-brüksel lahanası) tüketilen tek veya iki yıllık bahçe bitkilerde vernalizasyon isteği fark edilmemektedir. Ancak tohumculuk söz konusu olduğunda vernalizasyon dikkate alınmalıdır. Örneğin lale, nergis, sümbül'ün çiçeklenmesi için yumrularının vernalizasyon isteğinin karşılanması gerekmektedir (17).

Birçok ılıman bitki, don olayının çiçekleri ve gelişmekte olan tohumları öldürebileceği kış aylarında, çiçeklenmeyi önlemek için bu mekanizmayı kullanır (5, 18, 19). Buna ilaveten soğuklama süresinin çok uzun sürede karşılandığı bitkilerde çiçeklenme zamanının da geciktiği bildirilmektedir (3).

Arabidopsis'te Vernalizasyon Olgusunda Yer Alan Bazı Genler

Buna karşın soğuklama ihtiyacı yeterli olmayan dönemlerde ihtiyacın karşılandığı döneme kıyasla daha yüksek verim elde edildiği bildirilmiştir (4). Ayrıca bitkiler uzun süreli soğuğa maruz kaldıklarında hücre içi pek çok mekanizma ile hayatta kalma yeteneğindedir. Örneğin biyokimyasal olarak hücrel elemanlardan protein, karbonhidrat gibi kuru madde içeriğini artırma, lipid molekülleri sentezleme, antioksidan enzim sistemlerinde değişiklik veya moleküler düzeyde gen ifadesi değişimi gibi mekanizmalarla yaşamı tehdit eden unsurlarla başa çıkabilmektedir.

Uzun süreli bir soğuk dönem yaşanana kadar çiçeklenmeyi geciktirme yeteneği olan vernalizasyon, model organizma olarak *Arabidopsis* bitkisi ve daha pek çok bitkide çalışılmıştır (18). *Arabidopsis*'te vernalizasyonun başlıca *FRIGIDA* (*FRI*) ve *FLOWERING LOCUS C* (*FLC*) olarak iki anahtar gen tarafından sağlandığı bildirilmiştir (5, 19).

1.3. *Arabidopsis*'in vernalizasyonunda rol alan genler

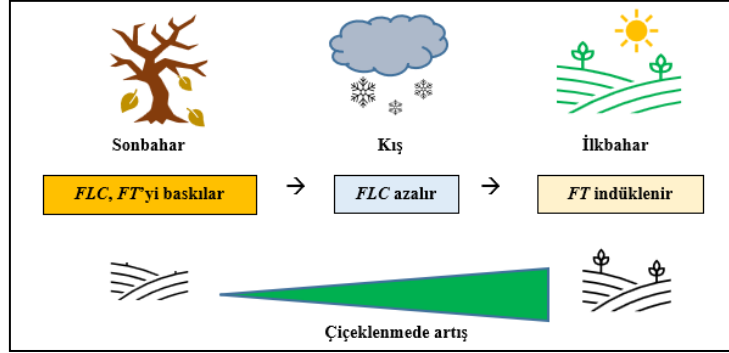
Vernalizasyon, *Arabidopsis* model bitkisinde iyi çalışılmıştır. Yaz-yıllık *Arabidopsis* ekotipleri çiçek açmak için vernalizasyona ihtiyaç duymazken, kış-yıllıklar yalnızca vernalizasyon gerekliliğini yerine getirdikten sonra çiçek açabilmektedir (19). *Arabidopsis*'te vernalizasyon gerekliliğini sağlayan iki anahtar genler olan *FRI* ve *FLC*'nin yanında *VERNALIZATION 1* (*ATVRN1*), *VERNALIZATION INSENSITIVE 3* (*VIN3*), *VERNALIZATION 5* (*VRN5*), *VIN3-LIKE 1* (*VIL1*), *FLOWERING LOCUS T* (*FT*), *FLOWERING LOCUS D* (*FD*), *POLYCOMB REPRESSIVE COMPLEX 2* (*PRC2*), *VIVIPAROUS 1/ABI3-LIKE 1/2* (*VAL1/2*), *LEAFY COTYLEDON 1* (*LEC1*), *EARLY FLOWERING 6* (*ELF6*), *SUPPRESSOR OFFR14* (*SUF4*), *FRI-LIKE1* (*FRL1*), *FRE ESSENTIAL1* (*FES1*) ve *FLC EXPRESSOR* (*FLX*) gibi birçok genin *Arabidopsis* bitkisi vernalizasyon mekanizmasında rol oynadığı bildirilmiştir (19-24).

FRI, bir transkripsiyon aktivatör kompleksi oluşturan, bitkiye özgü yapı iskeleti proteinlerini kodlamaktadır ve *FLC*'nin aktif transkripsiyonu için gereklidir (25, 26). *FRI* ayrıca *SUF4*, *FRL1*, *FES1* ve *FLX*'ten oluşan büyük bir protein kompleksi aracılığıyla *FLC* transkripsiyonunu düzenlemektedir (24). Bu protein kompleksi ayrıca *FLC*'nin yukarı regülasyonu için transkripsiyon aktivatörlerini ve kromatin modifiye edici proteinlerini etkilemektedir (24). *FLC*'nin yukarı regülasyonu, bir uzama faktörü olan RNA polimeraz ilişkili faktör 1 kompleksi (*Paf1 C*) ve *FRI* tarafından sağlanmaktadır (4, 15, 24). Aktif *FRI*, *ATWDR5*'in *FLC* lokusunda zenginleşmesine neden olur ve H3K4me3 ve H3K36me3 histonlarına etki eder (15, 26).

Meristemdeki *FT*, *FD* ile etkileşime girip *SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CONSTANS 1* (*SOC1*) ekspresyonunu ve *SEPALATA* (*SEP*), *FRUITFUL* (*FUL*) ve *APETALA1* (*AP1*) gibi diğer floral meristeme özgü genleri çiçekli duruma geçişi başlatmak için teşvik etmektedir (4, 27). *SOC1*, başka bir floral meristeme özgü gen olan *LEAFY* (*LFY*)'nin aktivasyonundan sorumludur (28).

FLC, çiçeklenmeyi doza bağlı bir şekilde baskılayan bir MADS-box transkripsiyon faktörünü kodlamaktadır (29-32). Yüksek *FLC* seviyeleri, *FT*, *FD* ve *SOC1* gibi çiçeklenmeyle ilgili integratör

genlerin ifadesini baskılayarak çiçeklenmenin gecikmesine neden olur (33-37). *FLC*'nin bu baskılayıcı işlevini *FT*'nin ilk intronuna ve *FD* ve *SOCI*'in promotörüne bağlanarak gerçekleştirdiği bildirilmektedir (35, 36). *FT*'nin ifadesi, sirkadiyen saat koordineli gen *CONSTANS (CO)* tarafından fotoperiyotlara maruz kalma üzerine indüklenmektedir (19). Bu koordinasyon fotoperiyot eşliğinde *FLC* ve *FT* genleri üzerinden Şekil 1'de kısaca özetlenmiştir.



Şekil 1. *FLC* ve *FT* genlerinin, değişen fotoperiyotlarda çiçeklenmeye etkisi

Arabidopsis'te, *FLC*'nin represyonu mitotik olarak kararlıdır; *AtVRN1*, *AtVRN2*, *VIN3* ve *VRN5* gibi birçok gen *FLC*'nin kararlı baskılanması ve histon modifikasyonlarında yer almaktadır (36, 38-42). *AtVRN2*, *PRC2*'nin bir parçasıdır ve ılıman koşullara döndükten sonra *FLC* represyonunun istikrarlı bir şekilde sürdürülmesinde önemli bir rol oynamaktadır (39).

VIN3'ün aktivasyonu, *FLC* kromatininin *H3K27me3* histon modifikasyonlarını katalize eden *PRC2* kompleksini alarak *FLC*'nin baskılanmasına neden olmaktadır (40, 41). *VIN3*, vernalizasyon sırasında *VRN5* ile bir heterodimer oluşturmakta ve *FLC*'nin kararlı bir şekilde susturulması için gerekli olan histon modifikasyonlarını korumaktadır (10, 42). *VIN3*'ün, *FLC*'nin epigenetik susturulması için bir termosensör bileşeni görevi görmekte olduğu ve daha sıcak ve daha değişken sıcaklıklarda vernalizasyon tepkisini etkilemede anahtar ve karmaşık bir role sahip olduğu belirtilmektedir (43).

Arabidopsis'te, *FLC*'nin vernalizasyon aracılı baskılanması, *PRC2* kompleksi yoluyla epigenetik olarak düzenlenmektedir (40, 44, 45). *PRC2* kompleksi, *VRN2*, *SU(Z)12* homologu, *SWINGER (SWN)*, *E(z)* histon metiltransferaz homologu ve *MSH1*'den oluşmaktadır (15, 44). *PRC2* kompleksi, *H3K27me3* ve *H9K27me3*'e (sırasıyla lizin 27 üzerinde histon 3 ve 9'un trimetilasyonu) aracılık ederek *FLC* lokusundaki histonları değiştirmektedir. Bu durumun tipik olarak epigenetik susturma ile ilişkili iyi bilinen kromatin işaretlerinden biri olduğu düşünülmektedir (30, 45, 46). İlave olarak *Arabidopsis*'te vernalizasyon sırasında *FLC*'nin aşağı regüle edildiği ancak aşağı regülasyonun sıcak koşullara döndükten sonra sabit bir şekilde korunmadığı bazı mutantların olduğu rapor edilmiştir. Bu mutantlarda kromatin modifiye edici proteinlerin etkilendiği bildirilmiştir (38, 46, 47). Bu da vernalizasyon durumundaki stabilitenin hedef genlerin kromatin modifikasyonu ile ilişkili olabileceğini göstermektedir (48).

Arabidopsis'te Vernalizasyon Olgusunda Yer Alan Bazı Genler

Stabil *FLC*'nin represyon yoluyla vernalizasyon yanıtının ayarlanması; soğuktan önceki *FLC* seviyesi, *FLC*'nin soğuk aracılı represyonu ve ılıman sıcaklıklara döndükten sonra kararlı susturma şeklinde üç aşamada gerçekleşmektedir (1, 24, 49). Soğuğa bağlı *FLC* baskılanması, transkripsiyon başlangıç bölgesinde *PRC2* ve *PHD* (Bitki Homeodomain) kompleksinin oluşması ile meydana gelmektedir (10, 15, 50, 51). *PHD* protein kompleksi ise *VIN3*, *VRN5* ve *VIN3-LIKE2'den* (*VIL2*) oluşmaktadır (40, 44, 46, 52). Ayrıca, soğuğun başlangıcında, antisens transkript *COOLAIR*'in ifadesi de, *FLC* aşağı regülasyonu ile bağlantılı olarak artmaktadır (15, 10, 53). Öte yandan, sens transkript *COLD AIR* (*COLD ASSISTED INTRONIC NONCODING RNA*), *FLC* susturulmasına aracılık etmek için *PRC2* ile etkileşime girmektedir (15, 54).

FLC'nin epigenetik susturulmasının, *LIKE HETEROCHROMATIN PROTEINI* (*LHP1*) ve *VRN1* ile ilişkili olduğu belirtilmiştir (47). *LHP1*'nin muhtemelen *PRC2*'ye bağlanmakta ve kararlı susturmayı sürdürmek için *FLC* lokusunda histonları değiştirdiği düşünülmektedir (4, 47). Vernalizasyondan sonra bile *FLC*'nin istikrarlı bir şekilde susturulması, bitkilerin ilkbaharda çiçek açmasına izin vermektedir. Ancak çok yıllık *Brassicaceae*'de sıcak koşullara döndükten sonra *FLC* yeniden aktive olmakta ve kodlayıcı olmayan *SNP*'lerin etkisi nedeniyle epigenetik susturma stabil olamamaktadır (55).

Kışlık ekimin yapıldığı farklı ekolojilerde yapılan çalışmalarda, buğday, arpa, çavdar, yulaf gibi monokotil bitkilerin ekim zamanının gecikmesiyle verimin azaldığı ortaya konmuştur (56, 57). Kanada'da yazlık ve kışlık buğday ve çavdar genotipleri ile yapılan bir çalışmada, vernalizasyon ihtiyacının karşılanmadığı sürelerde genotiplerin generatif döneme geçemedikleri için sadece yaprak ürettikleri ve bu sürelerde yaprak sayılarını arttığı bildirilmiştir (58). Bu bağlamda serin iklim tahıllarında başaklanmanın doğrudan vernalizasyon ve fotoperiyot ile ilişkili olduğu söylenebilmektedir (59).

Şimdiye kadar, vernalizasyonun genetik ve epigenetik düzenleyici mekanizmaları sadece *Arabidopsis*'te iyi çalışılmıştır. Tahıllardaki vernalizasyonun *Arabidopsis*'tekine benzer şekilde ancak farklı genlerle düzenlendiği bilinmektedir. Tüm bunlar, bitkilerde en kritik gelişimsel geçiş olan apikal meristemdeki vejetatif fazdan üreme fazına geçişi kontrol eden sürecin model bitki yardımıyla daha iyi anlaşılabilir epigenetik kontrollerden biri olduğu anlamına gelir. *Arabidopsis* bitkisi model alınarak vernalizasyonun nasıl algılandığı üzerine gerçekleştirilecek çalışmalarla özellikle temel gıdaların üretiminde yararlanan ekonomik önemleri bulunan buğdaygiller gibi monokotil bitkiler için vernalizasyon mekanizmalarının aydınlatılmasına ve buna yönelik ıslah stratejilerinin geliştirilmesine ihtiyaç duyulmaktadır.

Kaynaklar

1. Sheldon CC, Rouse DT, Finnegan EJ, Peacock WJ, Dennis ES. The molecular basis of vernalization: the central role of FLOWERING LOCUS C (FLC). PNAS 2000;97:3753–3758.

2. Amasino R. Vernalization, competence, and the epigenetic memory of winter. *Plant Cell* 2004; 16: 2553–2559.
3. Trevaskis B, Hemming MN, Dennis ES, Peacock WJ. The molecular basis of vernalization-induced flowering in cereals. *Trends Plant Sci* 2007;12: 352–357.
4. Kim DH, Doyle MR, Sing S, Amasino RM. Vernalization: winter and the timing of flowering in plants. *Annu Rev Cell Dev Biol* 2009;25: 277–299
5. Sharma N, Geuten K, Giri BS, Varma A. The molecular mechanism of vernalization in Arabidopsis and cereals: role of Flowering Locus C and its homologs. *Physiol Plantarum*, 2020; 170: 373-383. <https://doi.org/10.1111/ppl.13163>
6. Chouard P. Vernalization and its relations to dormancy. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*. 1960;11:191–238.
7. Wang Y, Gu X, Yuan W, Schmitz RJ, He Y (2014) Photoperiodic control of the floral transition through a distinct polycomb repressive complex. *Dev Cell* 28: 727–736.
8. Wollenberg AC, Amasino RM. Natural variation in the temperature range permissive for vernalization in accessions of Arabidopsis thaliana. *Plant Cell Environ*. 2012;35:2181–2191.
9. Duncan S, Holm S, Questa J, Irwin J, Grant A, Dean C. Seasonal shift in timing of vernalization as an adaptation to extreme winter. *Elife* 2015;4: e06620.
10. Costa S, Dean C. Storing memories: the distinct phases of Polycomb-mediated silencing of Arabidopsis FLC. *Biochem Soc Trans* 2019;47:1187–1196.
11. Woodward AW, Bartel B. *Biology in Bloom: A Primer on the Arabidopsis thaliana Model System*. Genetics Society of America 2018.
12. Olivás NHD, Frago E, Thoen MPM., Kloth KJ, Becker KFM, van Loon JJA, Gort G, Keurentjes JJB, van Heerwaarden J, Dicke M. Natural variation in life history strategy of Arabidopsis thaliana determines stress responses to drought and insects of different feeding guilds. *Wiley Online Library* 2017. <https://doi.org/10.1111/mec.14100>
13. Szymanski D. Arabidopsis thaliana: The Premier Model Plant. *Brenner's Encyclopedia of Genetics* 2013. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374984-0.00088-7>
14. Johnson X, Bouchez D. *The Model Species, Arabidopsis thaliana*. Science Publishers 2007. https://doi.org/10.1201/10.1201/b1_0760-23
15. Song J, Angel A, Howard M, Dean C. Vernalization: a cold induced epigenetic switch. *J Cell Sci* 2012;125:3723–373.
16. Bouché F, Detry N, Périlleux C. Heat can erase epigenetic marks of vernalization in Arabidopsis. *Plant Signal Behav*. 2015;10(3):e990799. doi: 10.4161/15592324.2014.990799. Erratum for: doi: 10.1111/tbj.12208. PMID: 25648822; PMCID: PMC4622702.
17. Preston JC, Fjellheim S. Flowering time runs hot and cold. *Plant Physiol*. 2022;190(1):5-18. doi: 10.1093/plphys/kiac111. PMID: 35274728; PMCID: PMC9434294.
18. Kerbler SM, Wigge PA. Temperature Sensing in Plants. *Annu. Rev. Plant Biol*. 2023;74:20.1-20.26.
19. Xu S, Chong K. Remembering winter through vernalisation. *Nat. Plants* 2018;4(12):997–1009.
20. Lee I, Bleecker A, Amasino R. Analysis of naturally occurring late flowering in Arabidopsis thaliana. *Mol Gen Genet* 1993;237:171–176.
21. Clarke JH, Dean C. Mapping FRI, a locus controlling flowering time and vernalization response in Arabidopsis thaliana. *Mol Gen Genet* 1994;242: 81–89.
22. Koornneef M, Vries BH, Hanhart C, Soppe W, Peeters T. The phenotype of some late-flowering mutants is enhanced by a locus on chromosome 5 that is not effective in the Landsberger erect a wildtype. *Plant J* 1994;6:911–919.
23. Whittaker C, Dean C. The FLC locus: a platform for discoveries in epigenetics and adaptation. *Annu Rev Cell Dev Biol* 2017;33: 555–575.
24. Choi K, Kim J, Hwang HJ, Kim S, Park C. The FRIGIDA complex activates transcription of FLC, a strong flowering repressor in Arabidopsis, by recruiting chromatin modification factors. *Plant Cell* 2011;23(1):289–303.
25. Michaels SD, Amasino RM. Loss of FLOWERIN GLOCUS C activity eliminates the late-flowering phenotype of FRIGIDA and autonomous pathway mutations but not responsiveness to vernalization. *Plant Cell* 2001;13: 935–941.

Arabidopsis'te Vernalizasyon Olgusunda Yer Alan Bazı Genler

26. Jiang D, Gu X, He Y. Establishment of the winter-annual growth habit via FRIGIDA-mediated histonemethylation at FLOWERING LOCUS C in Arabidopsis. *Plant Cell* 2009;21:1733–1746.
27. Turck F, Fornara F, Coupland G. Regulation and identity of florigen: FLOWERING LOCUS T moves centerstage. *Annu Rev Plant Biol* 2008;59: 573–594.
28. Lee J, Oh M, Park H, Lee I. SOC1 translocated to the nucleus by interaction with AGL24 directly regulates leafy. *Plant J* 2008;55: 832–843.
29. Alexandre CM, Hennig L. FLC or not FLC: the other side of vernalization. *J. Exp. Bot.* 2008;59(6):1127–35.
30. Bastow R, Mylne JS, Lister C, Lippman Z, Martienssen RA, Dean C. Vernalization requires epigenetic silencing of FLC by histone methylation. *Nature* 2004;427(6970):164–67.
31. Michaels SD, Amasino RM. FLOWERING LOCUS C encodes a novel MADS domain protein that acts as a repressor of flowering. *Plant Cell* 1999;11: 949–956.
32. Sheldon CC, Burn JE, Perez PP, Metzger J, Edwards J. A, Peacock W. J, Dennis ES. The FLF MADS box gene: a repressor of flowering in Arabidopsis regulated by vernalization and methylation. *Plant Cell.* 1999;11: 445–458
33. Michaels SD, Himelblau E, Kim SY, Schomburg FM, Amasino RM. Integration of flowering signals in winter-annual Arabidopsis. *Plant Physiol.* 2005;137(1):149–56
34. Sheldon CC, Finnegan EJ, Dennis ES, Peacock WJ. 2006. Quantitative effects of vernalization on FLC and SOC1 expression. *Plant J.* 45(6):871–83.
35. Helliwell CA, Wood CC, Robertson M, Peacock JW, Dennis ES. The Arabidopsis FLC protein interacts directly in vivo with SOC1 and FT chromatin and is part of a high-molecular-weight protein complex. *Plant J* 2006;46:183–192.
36. Searle I, He Y, Turck F, Vincent C, Fornara F, Krober S, Amasino RA, Coupland G. The transcription factor FLC confers a flowering response to vernalization by repressing meristem competence and systemic signaling in Arabidopsis. *Genes Dev* 2006;20:898–912.
37. Deng W, Ying H, Helliwell CA, Taylor JM, Peacock WJ, Dennis ES. FLOWERING LOCUS C (FLC) regulates development pathways throughout the lifecycle of Arabidopsis. *Proc Natl Acad Sci USA* 2011;108:6680–6685.
38. Levy YY, Mesnage S, Mylne JS, Gendall AR, Dean C. Multiple roles of Arabidopsis VRN1 in vernalization and flowering time control. *Science* 2002;297:243–246.
39. Gendall AR, Levy YY, Wilson A, Dean C. The VERNALIZATION 2 gene mediates the epigenetic regulation of vernalization in Arabidopsis. *Cell* 2001;107:525–535.
40. Wood CC, Robertson M, Tanner G, Peacock WJ, Dennis ES, Helliwell CA. The Arabidopsis thaliana vernalization response requires a polycomb-like protein complex that also includes VERNALIZATION INSENSITIVE 3. *Proc Natl Acad Sci USA* 2006;103: 14631–14636.
41. Bond DM, Dennis ES, Finnegan EJ. Hypoxia: a novel function for VIN3. *Plant Signal Behav* 2009;4:773–776.
42. Greb T, Mylne JS, Crevillen P, Geraldo N, An H, Gendall AR, Dean C. The PHD finger protein VRN5 functions in the epigenetic silencing of Arabidopsis FLC. *Curr Biol* 2007;17:73–78.
43. Hepworth J, Antoniou-Kourounioti RL, Bloomer RH, Selga C, Berggren K, Cox D, Harris BRC, Irwin JA, Holm S, Sall T, Howard M, Dean C. Absence of warmth permits epigenetic memory of winter in Arabidopsis. *Nat Commun* 2018;9: 639.
44. De Lucia F, Crevillen P, Jones AM, Greb T, Dean C. A PHD-polycomb repressive complex 2 triggers the epigenetic silencing of FLC during vernalization. *Proc Natl Acad Sci USA* 2008; 105:16831–16836.
45. Angel A, Song J, Dean C, Howard M. A Polycomb-based switch underlying quantitative epigenetic memory. *Nature* 2011;476:105–108.
46. Sung S, Amasino RM. Vernalization and epigenetics: how plants remember winter. *Curr Opin Plant Biol* 2004;7: 4–10.
47. Mylne JS, Barrett L, Tessadori F, Mesnage S, Johnson L, Bernatavichute YV, Jacobsen SE, Fransz P, Dean C. LHP1, the Arabidopsis homologue of HETEROCHROMATIN PROTEIN1, is required for epigenetic silencing of FLC. *Proc Natl Acad Sci USA* 2006;103:5012–5017.
48. Zhang Y, Sikes ML, Beyer AL, Schnneider DA. The Paf1 complex is required for efficient transcription elongation by RNA polymerase I. *Proc Natl Acad Sci USA* 2009;106:2153–2158.

49. Pien S, Fleury D, Mylne JS, Crevillen P, Inz  D, Avramova Z, Dean C, Grossniklaus U. ARABIDOPSIS TRITHORAX 1 dynamically regulates FLOWERING LOCUS C activation via histone 3 lysine 4 trimethylation. *Plant Cell* 2008;20:580–588.
50. Xiao J, Xiao J, Jin R, Yu X, Shen M, Wagner JD. Cis and trans determinants of epigenetic silencing by Polycomb repressive complex 2 in Arabidopsis. *NatGenet* 2017;49: 1546–1552.
51. Zhou Y, Wang Y, Krause K, Yang T, Dongus JA, Zhang Y, Turck F. Telobox motifs recruit CLF/SWN-PRC2 for H3K27me3 deposition via TRB factors in Arabidopsis. *NatGenet* 2018;50: 638–644.
52. Zhu D, Rosa S, Dean C (2015) Nuclear organization changes and the epigenetic silencing of FLC during vernalization. *J Mol Biol* 427: 659–669 Edited by T. Greb *Physiol. Plant.* 170, 2020
53. Wu Z, Fang X, Zhu D, Dean C. Autonomous pathway: FLOWERING LOCUS C repression through an antisense-mediated chromatin-silencing mechanism. *Plant Physiol* 2020;182:27–37.
54. Heo JB, Sung S. Vernalization-mediated epigenetic silencing by a long intronic noncoding RNA. *Science* 2011;331:76–79.
55. Questa JI, Antoniou-Kourounioli RL, Rosa S, Li P, Duncan S, Whittaker C, Howard M, Dean C. Noncoding SNPs influence a distinct phase of Polycomb silencing to destabilize long-term epigenetic memory at Arabidopsis FLC. *Genes Dev* 2020;34: 446–461.
56. alıřkan M. Horasan buđdayının (*Triticum turanicum*) farklı ekim zamanlarına ve ekim sıklıklarına tepkisinin belirlenmesi. (Yüksek lisans tezi). 2007. Kahramanmarař Sütçü İmam Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü, Kahramanmarař.
57. Arabacı O, Konak C, Yılmaz R. Ekmeklik (*Triticum aestivum* L. Em. Thell) ve makarnalık (T. durum Desf.) buđdayda sulama ve ekim zamanının verim ve verim öđelerine etkisi. *Ege Tarımsal Arařtırma Dergisi*, 2002;12(2), İzmir.
58. Fowler DB, Limin AE, Wang SY, Ward RW. Relationship between low-temperature tolerance and vernalization response in wheat and rye. *Canadian J. Plant Sci.* 1996;76(1), 37-42. DOI: 10.4141/cjps96-007.
59. Yıldırım T, Yakıřır E, Eser C, Türköz M, eri S, Özer E, Kara İ, Yařar M, Cerit ř. Ekmeklik Buđday eřit ve Hatlarında Kışlık ve Yazlık Ekimlerin Morfolojik ve Fenolojik Özellikler Üzerine Etkisinin Belirlenmesi. *Bahri Dađdař Bitkisel Arařtırma Dergisi*, 2020; 9(2), 122-133.