



## Bitki İyonomiks: İyonların Biyolojik Dili<sup>A</sup>

Berna BAŞ<sup>1\*</sup>

**Öz:** İyonomiks giderek genişleyen, disiplinlerarası yeni bir alandır ve bir dış uyarana tepki sonucunda canlıların fizyolojisi, gelişimi ve gen ifadesinde değişimine neden olan besin elementlerinin niceliği, haritalanması ve aynı zamanda elementler ağ sisteminde elementler-arası etkileşimi çalışır. Bu perspektiften, iyonumun vizyonu elementlerin kapsamlı fonksiyonel analizidir ve organizmaların metabolizması, gelişimi, genomu ve çevresinin etkisiyle iyon dengesini kontrol etmek amacıyla stratejiler gelişimine de imkan vermektedir. Bu yaklaşımla bitkilerdeki besin maddelerinin elemental/iyonik pozisyonları bitkilerin doğal çevrelerine adaptasyonları, hastalık durumları ve hastalıklara dayanıklılık özellikleriyle ilgili bilgiler verir. Sunulan derleme iyonomiks konusunun tanıtımı, iyonumun potansiyeli ve uygulama alanları özellikle patogenezdaki rollerini ortaya koymak amacıyla ele alınmıştır.

**Anaktar Kelimeler:** Bitki iyonumu, element analizi, besin elementleri, hastalık iyonomisi.

### Plant Ionomics: Biological Language of Ions

**Abstract:** Ionomics is a novel increasingly expanding multidisciplinary field and works quantification, mapping of nutritional elements biography of living organisms and simultaneous inter-elemental interaction into elements network system in response to external stimulants which are caused to eventually changes of physiology, development and gene expression. In this perspective, ionomic vision is comprehensive functional analysis of elements and also enables strategy development to control nutritional ion homeostasis in effect of metabolism, development, genome and ambient of organism. With this approach, elemental/ionic position of nutrient

<sup>A</sup> Yapılan bu çalışma etik kurul izni gerektirmemektedir. Makale araştırma ve yayın etiğine uygun olarak hazırlanmıştır.

\* **Sorumlu yazar/Corresponding Author:** <sup>1</sup>Berna BAŞ, Gaziantep Üniversitesi Fen Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümü, Gaziantep Türkiye, [bas@gantep.edu.tr](mailto:bas@gantep.edu.tr), [OrCID 0000-0003-2455-2849](https://orcid.org/0000-0003-2455-2849)

**Atf/Citation:** Baş, B. 2023. Bitki İyonomiks: İyonların Biyolojik Dili. *Bursa Uludag Üniv. Ziraat Fak. Derg.*, 37(1), 263-288. <https://doi.org/10.20479/bursauludagziraat.1133666>

compounds in plants gives information about such as their adaptation to local and natural medium, disease status, disease resistant properties. This review is addressed introduction of ionomics, potential range of ionic insights and their application areas, particularly roles in pathogenesis to disclose.

**Keywords:** Plant ionome, elemental analysis, nutrient elements, disease ionomy.

## Giriş

Genomiks, epigenomiks, glikomiks, lipidomiks, metabolomiks, mikrobiyomiks, proteomiks, transkriptomiks ve şimdi de iyonomiks. Cümleden anlaşılacağı gibi biyoloji biliminin farklı disiplinlerinde illegal kullanılan “omiks” (veya İngilizce’de *omics*), ilgili bilimsel kelimenin sonuna eklenerek türetilmektedir. Bugüne kadar ortaya çıkarılan sonuçlar göstermiştir ki, *omiks* çalışmaları kolektif olarak, bir biyolojik yapının örneğin organizma, doku, organ, hücre, organelin yapısı ve fonksiyonuyla ilgili biyolojik moleküller ile bu moleküllerin fiziko-kimyasal dinamiği, kimyasal, biyokimyasal, fizyolojik ve morfolojik olarak tanımlaması, karakterize ve kantite edilmesi amacıyla kullanılmıştır. Biyoinformatik kayıtlar içinde tutulan bu omiks sonuçları hem bir organizmanın hem de farklı organizmaların karşılaştırmalı olarak analiz edilmesine de olanak sağlamaktadır.

Günümüzde periyodik cetvelde doğal ve yapay 118 element kayıtlıdır (Terranova ve Tavares, 2022). Bunlardan 29 element çeşitli organizmaların yaşam faaliyetleri için hayati önem taşıdığı için mutlak gerekli elementtir (Pais ve Jones, 1997). Biyolojik olarak önemli olan bu elementler hücrelerde, organellerde, molekülerde doğrudan element olarak değil ama mako- ve mikro-moleküllerin içinde yer alan yapı taşları, bağlı veya serbest iyonlar/moleküller olarak bulunmaktadır. Hücre, doku, organ, makromolekül gibi organize olmuş yapılar kül haline gelince karşımıza elementler çıkmaktadır. Böylece temelde elementler aslında bütün yaşayan canlıların biyolojik temel yapıtaşlarıdır. En küçük atom-parçaçıktan başlayarak çok çeşitli fiziksel ve kimyasal özellikli yapıtaşları bir araya gelir ve yeni bir yapıyı inşa etmek üzere birleşirler. Örneğin su molekülü, moleküler oksijen (O<sub>2</sub>) ve hidrojen (H<sub>2</sub>) oluşan bir bileşiktir. Benzer şekilde karbonhidratların en küçük birimi olan glikoz (C<sub>6</sub>H<sub>12</sub>O<sub>6</sub>) karbon (C), hidrojen (H) ve oksijenin (O) moleküler bileşimidir. Yine nükleik asit, şeker ve fosfatın karmaşık bağlarıyla DNA, RNA meydana gelir ve böylece binlerce örnek türetilir. Hücreler homeostazı stabil tutabilmek için pek çok organlar ve sistemlerle birlikte uyumlu çalışırlar. Herhangi bir iç veya dış uyaran aracılığıyla hücre homeostazı değişmeye başlarsa hücrede tepki vermeye başlar. Bu tepkiler hücre-içi ve hücre-dışı mikro çevrenin molekül/iyon konsantrasyonları, yapısı ve yerlerinin değişimi şeklinde olur. Bu değişimler de ilgili biyolojik yapıların morfolojik özelliklerinin, kimyasal bileşiminin, fiziko-kimyasal özelliklerinin değişmesine neden olur. Karşılaştırmalı element profilleri sağlıklı ve kusurlu biyolojik materyallerin seçiminde ayırt edici bir araç olarak kullanılabilir.

Bitkilerin optimal gelişimi için gerekli olan 17 mutlak gerekli bitki besin elementi arasında yer alan mikrobeyin elementleri bor (B), klor (Cl), demir (Fe), mangan (Mn), çinko (Zn), bakır (Cu), molibden (Mo) ve nikel (Ni) olup bitki kuru ağırlığı içinde < 100 mg kg<sup>-1</sup> kadar bulunur ve tüketimleri azdır. Oysaki azot (N),

kükürt (S), magnezyum (Mg), kalsiyum (Ca), potasyum (K), fosfor (P) ise makrobesin elementleridir ve bitki kuru ağırlığı içinde  $> 1000 \text{ mg kg}^{-1}$  kadar bulunur ve tüketimleri fazladır (Marschner, 2012; Pilon-Smits ve ark., 2009). Karbon (C), oksijen (O) ve hidrojen (H) mineral olmayan (organik) makro besin elementleridir, bitkiler tarafından havadan ve sudan temin edilirler. Bitki kuru ağırlığının yaklaşık %95'i C, H ve O'dur (Pilon-Smits ve ark., 2009). Bunun dışında bazı bitkiler için gerekli olan alüminyum (Al), kobalt (Co), sodyum (Na), selenyum (Se) ve silisyum (Si) yararlı/fonksiyonel besin elementleri olarak isimlendirilir ve biyotik (patojenler) ve abiyotik (kuraklık, tuzluluk, besin elementi toksisitesi ve yetersizliği vb.) faktörlere karşı bitki dayanıklılığını artırmaktadır (Pilon-Smits ve ark., 2009). Bitkilerin yaşamlarında hayati öneme sahip olan mineral besin elementleri aslında patojen organizmalar için de önemlidir (Dordas, 2009). Mikrobesin elementleri (B, Cu, Fe, Mn, Mo, Ni, Zn) bitkinin normal gelişiminde, enzim kofaktörleri olarak, redoks tepkimelerinde, elektron transfer sisteminde ve diğer önemli metabolik olaylarda gereklidir ve diğer ağır metal elementleri ise [kurşun (Pb), kadmiyum (Cd), krom (Cr), civa (Hg), arsenik (As), kobalt (Co)] bitkiler için yüksek derecede toksiktir (Sebastiani ve ark., 2004; Rai ve ark., 2005; Rodríguez-Jiménez ve ark., 2016).

İyon kelimesi ilk olarak Lahner ve ark., (2003) tarafından bir organizmada bulunan bütün metalleri, ametalleri ve metalleri içerecek şekilde tanımlanmış ve bitkinin element profilinin fonksiyonel genomik bir araç olabileceğini göstermiştir. Daha sonra iyonom'un kapsamı N, P, S, Se, Cl, I gibi biyolojik olarak önemli ametalleri de içerecek şekilde genişletilmiştir (Outten ve O'Halloran, 2001; Williams, 2001; Szpunar, 2004). İyon kompozisyonundaki değişimler iyonların kendi aralarındaki interaksiyonlara da yansiyarak diğer iyonların alımı, taşınımı, depolanması ve bunlarla ilgili fizyolojik olayları da etkilemekte olup sonuçta birçok dokuların iyon içeriğinde kitlesel değişime neden olmaktadır (D'Oria ve ark., 2021). Fonksiyonel iyonomik, fizyolojik olaylar ve/veya sinyal ileti ağında yabancı bir sinyalin özel bir belirleyicisi olarak da kullanılabilir (D'Oria ve ark., 2021). Bitkinin iyonom kompozisyonu iç/dış çevre, tür ve dokuya özel olarak değişkenlik gösterir (Courbet ve ark., 2021). Organizmanın nitel ve nicel element biyografisi fizyolojisini yansıtır ve bu aynı zamanda metabolit düzeyi ile ilgili bilgiyi de vermektedir. Böylece besin elementlerine dayalı çeşitli genetik uygulamaların da yardımıyla bitki-hastalık ilişkilerinin fonksiyonel bağlantıları araştırılabilir. Gübreleme stratejisinden ziyade besin dengesinin bitki-stres faktörleri (biyotik/abiyotik) interaksiyonlarında oynadığı rolü anlamamıza yardım eder. Günümüzde organizmaların yüksek verimle element profilleri çıkarılarak mineral besin, mutlak gerekli besin elementi kompozisyonları, konsantrasyonları ve dağılımlarının moleküler düzeyde temelleri araştırılmaktadır. Elde edilen bulgularla çeşitli iç/dış çevresel biyotik ve abiyotik faktörlerin etkisi altında genom-bağlantılı yeni yaklaşımlar geliştirilmektedir. Besin elementleri dengeli olan bitkiler hastalıklara daha dayanıklıdır ve besin konsantrasyonları optimumdan uzaklaşan bitkilerde ise duyarlılık artmaktadır (Spann ve Schumann, 2010). Her ne kadar hastalık dayanıklılığı, genlerin kontrolünde olsa da büyük ölçüde çevresel faktörlerden etkilenmektedir (Spann ve Schumann, 2010). Elementler arasındaki interaksiyonlara dayalı bitki iyonom çalışmaları toprak tipi ve gübreleme ilişkileri (Watanabe ve ark., 2015; Velez ve ark., 2017), çevresel değişkenlere bitki tepkisi (Miyamoto-Maeta ve ark., 2021), su kontrolü (Acosta-Gamboa ve ark., 2017), hastalığın konukçu gelişimine etkisi (De La Fuente ve ark., 2013) gibi çeşitli faktörlere dayalı araştırılmakta ve kapsama alanı da giderek genişlemektedir.

Bitkiler sesil organizmalar olduğu için, içinde zorunlu olarak buldukları çok değişken çevreye adaptasyonu, stresle mücadelesi ve beslenmeleri buldukları mikro çevrenin farklı edafik ve biyolojik faktörlerine bağlıdır (Dimkpa ve Bindraban, 2015). Böylece bitkilerin iyonoms profilleri buldukları doğal çevreye adaptasyonlarıyla (Baxter ve ark., 2010; Baxter ve Dilkes, 2012), hastalık durumlarıyla (Kieu ve ark., 2012; Elmer ve Datnoff, 2014), hastalık dayanıklılık özellikleriyle (D'Attoma ve ark., 2019; Brouwer ve ark., 2021) ilgili bilgiler verir. Ülkemizde iyonoms henüz ele alınmamış ve çok yeni bir konudur. Yeni bir araştırma alanı olan iyonmun tanıtımı, iyonoms yaklaşımların potansiyeli ve uygulama alanları özellikle patogenesisisteki kullanımlarını ortaya çıkarmak amacıyla bu derleme ele alınmıştır.

## İyonların Bitki Gelişimindeki Rolü

Bitkilerin besin yetersizliğine adapte olmaları bitki türlerine göre değiştiği için iyonoms tepkileri de değişkenlik göstermekte olup (Watanabe ve ark., 2022), elementlerin bitkilerdeki fonksiyonları, dağılımları, noksanlık/fazlalık durumunda gelişen semptomları için standart genellemeler yapmak zordur. Ancak bütün fizyolojik olaylar biyokimyasal reaksiyonlara bağlı geliştiği için her bir besin elementinin görev yaptığı temel metabolizmalara ve temel metabolitlere dayanarak asgari düzeyde genel çıkarımlar yapılabilir. Bitkilerde bazı makro ve mikro besin elementlerinin fonksiyonları ve yetersizlik semptomları Çizelge 1'de özetlenmiştir. Çizelgedeki açıklamalar bir tek besin elementi ele alınarak yapılmış olup, elementlerin eksiklik ve fazlalıklarında fizyolojik etkileri, kendi aralarındaki interaksiyonların etkileri, toprak özellikleri, bitkinin çeşidi, yapısı, uygulanan gübreleme rejimi gibi özellikler hariç tutulmuştur. Besin yetersizliğine atfedilen semptomların burada ele alınmayan farklı koşullarda da gelişebileceği ihtimali daima göz önünde bulundurulmalıdır.

**Çizelge 1.** Bazı besin elementlerinin bitki gelişimindeki işlevleri (Brown ve ark., 1993; Kaiser ve ark., 2005; Yruela, 2005; Camacho-Cristóbal ve ark., 2008; Maathuis, 2009; Millaleo ve ark., 2010; Hawkesford ve ark., 2012; Kronzucker ve ark., 2013; Quan ve ark., 2017; Kobayashi ve ark., 2019; Misra ve ark., 2019)

<i>Mikro- elementler</i>	<b>Bitkilerdeki fonksiyonu</b>	<b>Yetersizliğinde gelişen semptomlar</b>
Bor (B)	-Hücre duvarında yer alır ve hayati öneme sahiptir -Organik maddelerin biyokimyasal dönüşümlerini düzenler -Fosforun nükleik asitlerin yapısında yer almasını sağlar -Hormonal dengeyi sağlar -Çiçeklenmeyi ve meyve üretimini teşvik eder	-Bitki gelişimini engeller, meyveler zayıf ve çatlak olur, yapraklarda sararma ve dökülme görülür -Meyve ağaçları ve yumrulu bitkilerde (pancar, patates vb.) aşırı duyarlılık gelişir
Demir (Fe)	-Elektron transfer sisteminde görev alan oksido-redüktör enzimlerin yapısında yer alır -Klorofil sentezi için gereklidir, fotosentez ve solunumda görev yapar	-Özellikle genç yaprakları etkileyerek kloroza neden olur -Bitkinin çeşitli yeşil organları beyaza döner

### Çizelge 1. (Devamı)

Çinko (Zn)	-Enzimlerin hızını etkiler -Karbonhidrat ve protein metabolizmasında görev alır -Gen transkripsiyonunda görev alır -Hücreyi reaktif oksijen türleri (ROS) zararından korur	-Bitkilerde gelişme ve meyve büyümesinden sorumlu hormon olan oksinlerin sentezini engeller -Yapraklarda benekli kloroz gelişir, ürünlerde gelişme yavaşlar
Mangan (Mn)	-Belirli proteinler ve substratlar arasında şelat bağları oluşturur -Solunum sisteminde yer alan enzimlerin reaksiyon hızını artırır -Fotosentezde görev alır	-Yapraklarda, kloroz, kahverengileşme ve dökülmeye neden olur
Molibden (Mo)	-Biyolojik azot fiksasyonuna ve ayrıca amonifikasyona katkıda bulunan oksidasyon-redüksiyon olaylarda görev yapar	-Baklagillerde gözle görülecek kadar klorofil miktarında azalma, gövdenin üst kısmında kuruma, ve yaprak kenarlarında kıvrılmalara neden olur
Nikel (Ni)	-Üreaz enziminin aktifleyicisi	-Üre birikir ve toksik etki yapar
Klor (Cl)	-Fotosentetik oksijen üretimi, hastalık dayanıklılığı, ozmoz düzenlenmesi, stomaların açılması-kapanmasında işlev yapar	Yapraklarda bronzlaşma, kök ve yaprak gelişiminde gerileme görülür
Sodyum (Na)	-Bazı C4 bitkilerinde sodyuma bağlı mekanizmalarda işlevseldir	

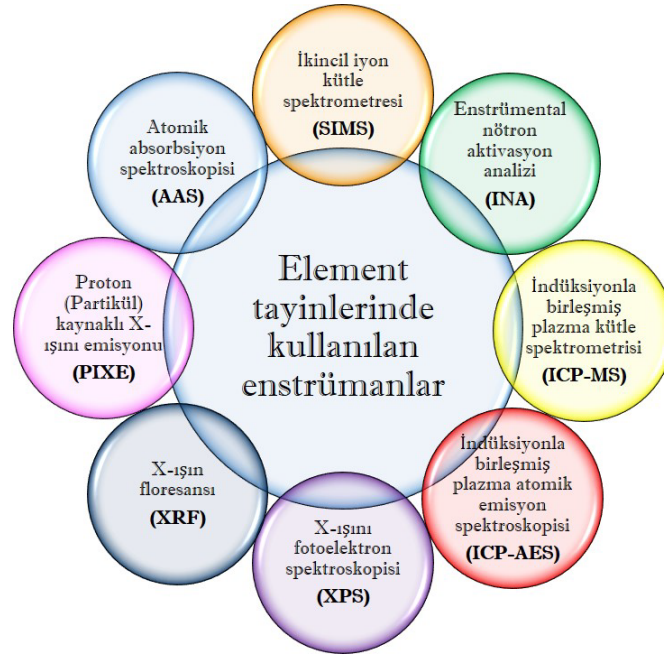
	Bitkilerdeki fonksiyonu	Yetersizliğinde gelişen belirtiler
<b>Makro-elementler</b>		
Azot (N)	-Proteinlerin, nükleik asitlerin, klorofil molekülünün, koenzimlerin ve sekonder metabolitlerin yapısında yer alır	-Enerji kaynaklarını ve taşıyıcı sistemi değiştirmek suretiyle birçok metabolik aktivitenin mekanizmasını ve enerji temin yollarını bozar, mutlak gerekli elementlerin alımı ve taşınmasındaki dengeyi bozar -Yaşlı yapraklarda kloroz gelişimi, bodur büyüme, küçük yaprak gelişimi, köklerde azalma ve erken çiçeklenme görülür
Kükürt (S)	-S içeren amino asitler, enzimler, koenzimler, sülfolipidler ve fitoşelatlar ile glikosinolatlar gibi sekonder metabolitlerin yapısında bulunur	-Genç yapraklarda kloroz gelişimi, bodur büyüme, antosiyanozis gelişir
Fosfor (P)	-Hücre içi enerji dengesini korur (enerji kaynağı olarak ATP formunda), nükleik asitlerin yapısında bulunur, heksoz-fosfat metabolizmasında, trikarboksilik asit (TCA) döngüsündeki ara ürünlerin yapısında ve yaprak hücrelerinde karbonhidratların taşınmasında rol oynar	-Antosiyanozis, koyu yeşil ve/veya mor yapraklanma görülür
Kalsiyum (Ca)	-Hücre duvarına fiziki güç kazandırır, membranın stabilizasyonunu korur, osmoregülasyonu sağlar, çevresel bir uyarıcının iletilmesinde ikincil mesajcı olarak çalışır	-Kök dokularda dağılmalar meydana gelir -Yaprak uç ve kenar kısımlarında nekrotik lezyonlar gelişir -Meyve ve sebze üzerinde nekrotik benekler görülür -Yapraklar deforme olur
Potasyum (K)	-Temel görevi osmoregülasyonu düzenler ve özellikle hücrenin genişlemesi, stomaların açılma-kapanması için önemli bir fizyolojik olaydır ve sukroz transferini etkiler	-Yaşlı yaprakların ucunda marjinal nekrozların içinde kloroz gelişir -Kahverengileşme görülür -Turgor ve stoma kontrolünün kaybı nedeniyle gevşek yapılı görüntü oluşur
Magnezyum (Mg)	-Klorofillerin temel elementidir -Enerji gerektiren transport sistemlerde Mg-ATP bileşiminin oluşumu için gereklidir	-Yaşlı yaprakların damarlararası kloroz gelişimi, zamanla nekroza dönüşür -Kloroplastlarda şeker ve nişasta birikir

Bitkilerde her bir mikroelement hem kendi aralarında hemde makrobesin elementlerinin hareketi üzerinde güçlü bir etkiye sahip olup, yetersiz mikro besin element simptomları aslında bir tek mikroelement yetersizliğinden ziyade besin elementlerindeki orantısızlıktan kaynaklanmaktadır (Assunção ve ark., 2022). İyonomiks araştırmalar, organizmada mineral besin iç dengesini kontrol eden mekanizmalarla ilgili ağ sistemlerinin ortaya çıkarılmasında önemli role sahiptir.

## İyonomiks Analizlerde Kullanılan Teknolojiler

Mekânsal ölçekte element haritalama da kullanılan karmaşık analitik teknikler günümüzde mevcut olup halen iyonomiks çalışmalar için de kullanılmaktadır. Makro/mikro besin elementleriyle metal elementlerin hücredeki konsantrasyonları ve dağılımlarının haritada gösterimi biyoloji için önemli yararlar sağlayacak olup denemenin amacına göre kullanılacak tekniğin seçiminde dikkatli olunmalıdır (Mann ve ark., 2018). Konuyla ilgili tekniklerde özel koşullarda iyonize edilen elementlerin ya emisyon, absorpsiyon ve floresan özellikleri veya radyoaktivite ve atom numarası gibi nükleer özellikleri kullanılmaktadır (Satismruti ve ark., 2013), (Şekil 1). Aşağıda canlılarda element tayinlerinde kullanılan metotların sınıflandırılması Mann ve ark., (2018) 'a göre yapılmıştır;

- 1) Atomik absorpsiyon spektroskopisi (AAS; Atomic Absorption Spectroscopy)
  - 1a) Alevli atomik absorpsiyon spektrometrisi (FAAS; Flame Atomic Absorption Spectrometry)
  - 1b) Grafit fırın atomik absorpsiyon spektrometrisi (GFAAS; Graphite Furnace Atomic Absorption Spectrometry)
- 2) Proton (veya Partikül) kaynaklı X-ışını emisyonu (PIXE; Proton-Induced X-Ray Emission)
- 3) X-ışın floresansı (XRF; X-Ray Fluorescence)
- 4) X-ışını fotoelektron spektroskopisi (XPS; X-Ray Photoelectron Spectroscopy)
- 5) İndüksiyonla birleşmiş plazma atomik emisyon spektroskopisi (ICP-AES; Inductively Coupled Plasma Atomic Emission Spectroscopy)
- 6) İndüksiyonla birleşmiş plazma kütle spektrometrisi (ICP-MS; Inductively Coupled Plasma Mass Spectrometry)
- 6a) Lazer-Ablasyon İndüksiyonla birleşmiş plazma kütle spektrometrisi (LA-ICP-MS; Laser Ablation-Inductively Coupled Plasma Mass Spectrometry)
- 7) Instrumental nötron aktivasyon analizi (INA; Instrumental Neutron Activation Analysis)
- 8) İkincil iyon kütle spektrometresi (; Secondary Ion Mass Spectrometry)'dir.



Şekil 1. Canlı organizmalardan element tayininde kullanılan cihazlar

Biyolojide bitki iyon profillerinin tanısında genel olarak kullanımda olan analitik teknolojiler AAS, ICP-AES, ICP-MS, X-ışın absorpsiyon spektroskopisi (XRF) ve iyon ışın analiz (IBA: Ion Beam Analysis) yöntemleri sayılabilir (Singh ve ark., 2021). Bu teknolojilerden bazıları ülkemizde bulunmakta olup çeşitli bitkilerden çeşitli amaçlarla element tayinlerinde ICP-AES (Arslan ve Özcan, 2011), FAAS (Karapınar ve Kılıçel, 2020) gibi cihazlar kullanılmıştır. Böylece bireysel örneklerden iyonometrisiyle birçok element miktarı olarak ölçülmekte ve bir organizmanın metabolizmasının, genetiğinin, gelişmesinin ve çevresinin hedeflenen organ/doku/hücrelerdeki element kompozisyonunu nasıl etkilediği belirlenmektedir (Pita-Barbosa, 2019). İyonometrisiyle bir örnek içindeki ilgili moleküllere ait bütün elementler tayin edilirken, proteomik, genomik gibi çalışmalarda bütünü sınırlı bir kısmı hakkında bilgi edinilmektedir (Baxter, 2010). Element profilleri çıkarıldıktan sonra diğer *omics*'ler proteomik, metabolomik gibi biri diğerinin tamamlayıcısı olacak şekilde çalışmaların ortak kombinasyonu ile yeni rota çizilmesi zaman kazandırır. İyonometrisiyle kullanılan aletlerin başlangıç yatırım maliyeti yüksek olsa da;

*i*)genomik, proteomik, metabolomik gibi çalışmalara nazaran bir tek örnek çalışma maliyetinin daha düşük olması,

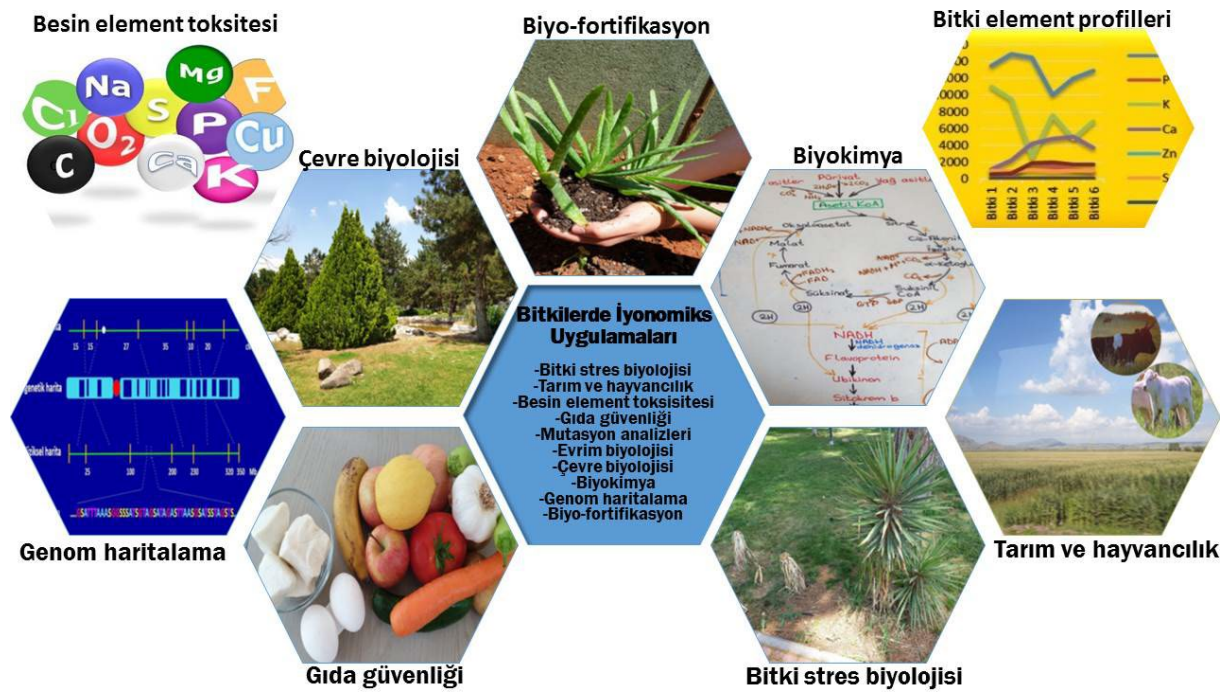
*ii*)yüksek verimle hızlı sonuç alınması,

*iii*)hücresinin/dokunun fizyolojisindeki değişimleri elementlere dayalı olarak yüksek bir duyarlılıkla ölçerek numuneler arasında kıyaslamaya olanak sağlamasından dolayı iyonometrisiyle ilgili çeken bir alan olmaya başlamıştır.

## İyonomsikle İlgili Araştırmalar ve Uygulama Alanları

Mineral besin elementleri sadece bitkilerin değil istilacı patojenlerin de yaşamları için önemlidir. Bunlar yapısal maddeler olarak hücreye fiziki güç kazandırarak, gelişim, üreme gibi yaşam döngülerinin devamı için elzem olan ve hastalık savunma tepkimelerinde çeşitli metabolik faaliyetleri düzenleyerek örneğin; glikosinolat, lignin, kalloz, fitoaleksin, fenol gibi metabolitler/sekonder metabolitlerin sentezindeki enzimleri aktif hale getirerek, hastalık dayanıklılığını artırmada kullanılmaktadırlar.

Tarımda çeşitli çevre koşullarında besin elementlerinin/iyonların tanısı yapılarak çalışılan iyonom araştırmaları çok geniş bir uygulama sahasına sahiptir. Genel olarak iyonom konusu; tarım ve hayvancılık, bitki stres biyolojisi, besin element toksisitesi, gıda güvenliği, mutasyon analizleri, evrim biyolojisi, çevre biyolojisi, biyokimya, besin elementlerinin genomik ölçekte haritalanması, biyo-fortifikasyon gibi çalışmalara uygulanabilir (Şekil 2).



Şekil 2. Tarımsal araştırmalarda iyonumun genel kullanım alanları

*Xylella fastidiosa* ile enfekte edilen tütünde konukçu bitki dikkate alınmaksızın etmen bakteri doğrudan ya da dolaylı olarak bitkinin iyonom içeriğini değiştiren bir strateji kullanmaktadır (De La Fuente ve ark., 2013). Nitekim geçmişte bitkinin beslenme koşulları ayarlanmak suretiyle hastalık kontrolü başarıyla uygulanmıştır (Datnoff ve ark., 2007; Huber ve Haneklaus, 2007). Bakteriyle enfekte olmuş tütünde iyonumun etkisi, mutlak gerekli mikrobesein elementlerinden ziyade makrobesein elementlerindeki değişimde gözlenmiş ve Ca



konsantrasyonu diğerlerine göre dikkate değer bir artış göstermiştir. Bitkilerde çok geniş bir işlev aralığına sahip olan kalsiyumun henüz simptom gelişiminden hemen önce bitkinin üst yapraklarında miktarı yükselmiştir. Kalsiyum yapraklara ulaşıncaya bir dengeye gelir ve artık yer değiştirmez. *Arabidopsis thaliana*'da biyotik/abiyotik strese tepki olarak bütün bitki düzeyinde Ca miktarı yükselmektedir (Kudla ve ark., 2010).

Mildiyönün (*Plasmopara viticola*) asmada (*Vitis vinifera*) uyumlu ve uyumsuz interaksiyon tanı çalışmaları bugüne kadar transkriptomiks, proteomiks ve metabolomiks araştırmalarla ortaya konmuş ve daha sonraki çalışmalarda ise hastalığa duyarlı/dayanıklı kültürlerin enfekte olan yapraklarının iyonom profilleri de çıkarılmıştır (Cesco ve ark., 2020). Mildiyö ile enfekte olan ve enfekte olmayan duyarlı ve dayanıklı asmada makro ve mikro mutlak gerekli elementlerin yapraktaki dağılımları ve/veya kompozisyonlarının değiştiği rapor edilmiştir. Buna göre enfekte olan duyarlı asma varyetelerinin yapraklarında mikro elementlerin (Mn, Fe, Zn gibi) konsantrasyonları artmış, ancak makro elementlerin (P, S, K ve Ca gibi) dağılımları değişmiş fakat konsantrasyonları enfeksiyondan etkilenmemiştir. Enfekte olan dayanıklı asma varyetelerinde de mikro elementlerin (Mn, Fe gibi) konsantrasyonları artmış ama yapraktaki lokasyonları değişmemiştir. Sonuç olarak asmanın yaprak iyonom profilleri ile hastalık dayanıklılığı ilişkilendirilmiş ve Mn/Fe elementlerine bitkinin patojenle ilgili savunma mekanizmalarında ihtiyaç duyulmakta olup bu iki element sekonder metabolit sentezinde (Burnell, 1988; Elmer ve Datnoff, 2014), uyumsuz konukçu-patojen interaksiyonlarda görülen hipersensitif reaksiyon (HR) sonucu açığa çıkan ROS üretiminde (Pierre ve Fontecave, 1999; Torres, 2010; Aznar ve ark., 2015) kullanılmaktadır.

Çeşitli bitkilerde iyonomiks-bağlantılı allellerin tanısı yapılmış ve fonksiyonları çalışılmıştır. Molibden bitkiler için mutlak gerekli bir elementtir ve nitrat (NO<sub>3</sub>) asimilasyonu, sülfür (SO<sub>3</sub>) detoksifikasyonu, pürin katabolizması ve absisik asit sentezinde görev alan enzimler için gereklidir (Mendel, 2011). Bitkiler için Mo'nin biyoyararlanımı toprak pH'sına bağlı olup Mo noksanlığı genelde asidik topraklarda görülür. Mo'nin fazlasıda eksikliğide *A. thaliana*'da Mo transport *MOT1* genine bağlıdır (Poormohammad ve ark., 2012). *A. thaliana*'nın yabancı koleksiyonları içindeki çeşitli *MOT1* allelik varyasyonlar ile çevre parametreleri arasındaki ilişki araştırılmıştır. *MOT1* kusurlu allele sahip populasyonlar, suyla kolaylıkla ekstrakte olabilen Mo içerikli topraklarda yetişmektedir. Böylece kusurlu allel aşırı Mo bulunan çevrede Mo birikimine karşı koruyucu görev yapmaktadır. Laboratuvarında bu koşullar altında bitkinin sağlığında önemli düşüşler görülmüştür. Yani bitki doğal koşullarda Mo yetersizliği ile Mo toksisitesi arasında bir denge kurmakta ve bunu *MOT1* geninin fonksiyonlarında değişimler yaparak sağlamaktadır. Benzer şekilde *MOT1* lokusuna yakın bölgede bulunan *COPT6* (Copper Transporter 6) lokusunda yapraklarda Mo birikimini etkilemektedir (Forsberg ve ark., 2015). Cu elementinin sınırlı olduğu çevrede bakırın tekrar dağılımında *COPT6* geni rol oynamaktadır (Garcia-Molina ve ark., 2013). Cu yetersizliğinde *MOT1* geni maksimum düzeyde çalışmaktadır (Billard ve ark., 2014). Yani *MOT1* ve *COPT6* çevre adaptasyonlarında birlikte koordineli çalışmaktadır.

Birçok bitkide ölüme kadar giden hasarlara neden olan *Xylella fastidiosa* subsp *pauca* bakterisi İtalya'da karantina kapsamında olup zeytinlerde OQDS (Olive Quick Decline Syndrom) hastalığına neden olmaktadır (Del Coco ve ark., 2020). İtalya'da yapılan ICP-AES yaprak analizlerinde; patojenle enfekte olan ve olmayan zeytinliklerin iyonomları kıyaslanmış, aynı zamanda Zn-Cu-sitrik asit biyokompleks karışım uygulaması yapılan

ağaçlar ve farklı bölgedeki enfekte olmayan ağaçların da iyonom kıyaslaması yapılmıştır. Her iki kıyaslama sonuçlarına göre Zn'nun bakteriye dayanıklılıkta bir biyomarkır olarak belirleyici iyon olduğu rapor edilmiştir. Enfeksiyon görülmeyen bölgelerdeki zeytinliklerin yaprak ve toprak analizlerinde yüksek oranda Cu ve Zn tespit edilmiş ve enfeksiyon bölgesinin yaprak iyonomu Zn-Cu-sitrik asit karışım uygulaması yapılan ağaçların uygulama yapılmayanlara göre daha yüksek Zn içerdiği ortaya konmuştur (Del Coco ve ark., 2020). Diğer taraftan, hastalık etmeniyle enfekte olmayan ağaçlar arasında da bakteriye dayanıklı varyetelerin duyarlı varyetelere göre daha yüksek oranda Mn içerdiği bildirilen çalışmada; konuyu çalışan ekip, iyonların patojen virülanslığı ve bitki savunma sistemlerinde yer aldığını belirtmişlerdir. Özetlersek iyonom analizleriyle hastalığın yayılması ve şiddetiyle ilgili hem epidemiyolojik çalışmalara veriler elde edilmekte hem de hastalık kontrolünde potansiyel bir fragman sunulmaktadır.

Marulun önemli düzeyde mineral biriktirme kapasitesi sayesinde, *Xanthomonas campestris* pv. *vitiens* (*Xcv*) ile enfekte olan marul'un besin alımı hastalık dayanıklılığını etkilemektedir (Nicolas ve ark., 2019). Marul iyonunun ilgili hastalığa dayanıklılığı etkileyen faktör olduğunu bildiren araştırmacılar, duyarlı marul varyetelerine kıyasla dayanıklı kültürlerin patojen zararını sınırladığını, hastalık savunmasında rol oynayan elementlerin özel olarak sahip oldukları görevlere göre bitkilerin bu elementlerin konsantrasyonlarını ya yükselttiğini ya da düşürdüğünü rapor etmişlerdir. İlgili çalışmada, enfekte olan marulda N ve S'nin konsantrasyonu P'ye göre artış gösterirken, N, S ve P'nin konsantrasyonları da Na, Mg, K ve Ca'a göre artış gösterdiği rapor edilmiştir. Bitki-hastalık ilişkilerinde bazı mutlak gerekli besin elementleri diğer elementlerden daha fazla etkiye sahiptir (Nicolas ve ark., 2019). Azot noksanlığında bitkiler bakteriyel enfeksiyonlara daha duyarlı olurken, K ve Ca elementleri enfeksiyona karşı bir bariyer oluşturmada etkili olmuştur (Bhaduri ve ark., 2014). Azotun hastalık şiddeti üzerindeki etkisi patojene bağlı olmakla beraber *Pseudomonas syringae* gibi obligat patojenlerin hastalık şiddeti düşük N konsantrasyonunda azalmaktadır (Hoffland ve ark., 2000), oysaki *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria* gibi fakültatif organizmalarda (Chase, 1989) ve bazı *Xanthomonas* ırklarında ise zıt etki göstermektedir (Dordas, 2009).

Tarımda önemli bir hastalık olan mildiyö ile enfekte olan patatesteki yapılan bir çalışmada, uyumlu ve uyumsuz konukçu-patojen ilişkilerine dayalı iyonom profillerindeki değişimler araştırılmış ve bulgular aşağıda özetlenmiştir (Brouwer ve ark., 2021). Sonuçlar göstermiştir ki, makro ve mikro besin elementlerinin ya dağılımları veya konsantrasyonları ya da her iki parametrede gözlenen değişimler patojenle enfekte olan ve enfekte olmayan dayanıklı ve duyarlı patates varyetelerinde ki konukçu-patojen interaksyonuna bağlıdır. Lezyonlu dokularda lezyonsuz alanlara göre nispeten hareketli bir makro besin olan K konsantrasyonunda azalma, Fe ve Mn'de ise artış gözlenmiştir. Dayanıklı ve duyarlı patates varyetelerinin inokulasyon bölgelerinde Ca, Mg, Mn ve Si'nun birikimi kıyaslanmış ve dayanıklı varyetelerin element dağılımlarında farklılıklar gözlenmiştir. Mg'un toplam miktarı enfekte olan-dayanıklı ve -duyarlı patates varyetelerinde önemli bir değişim göstermemiş ancak nekrotik dokuda artması klorotik dokuda ise azalmasının Mg dağılımının lokal değişimiyle ilgili olduğu bildirilmiştir. Yine duyarlı patates kültürlerine kıyasla dayanıklı varyetelerin enfeksiyon sonrası yaprakçıklarında HR-lezyonlarının etrafında oluşan Mn halelerinden dolayı Mn yüzdesinde artış gözlenmiştir. Patojenle enfekte olan duyarlı patatesin (uyumlu konukçu-patojen interaksyonu) idiyoblast (bitkilerde

özelleşmiş bazı hücrelerin vakuollerinde gözlenen kristal yapılu kümelerdir) alanların dışında Ca artışı gözlenmiştir. Kalsiyum oksalat yönünden zengin idiyoblastlar serbest Ca<sup>+2</sup>'un düzenlenme mekanizmasına destek olmakta ve PR (Patogeneze İlgili: Patogenesis Related) proteinlerinin idiyoblastlarda birikimi de bitki savunma mekanizmalarıyla bağlantılı olabileceğinin göstergesidir (Hoegen ve ark., 2002). Dayanıklı varyetede Si birikimi inokulasyon noktalarında küçük lekeler şeklinde kendini göstermişse de diğer dayanıklı varyetede görülmemiştir. Dolayısıyla Si biyotik/abiyotik faktörlere karşı bitki sağlığını koruyucu etkiye sahiptir (Wang ve ark., 2017; Rasoolizadeh ve ark., 2018), bitki sağlığına olan bu pozitif etkinin denemede kullanılan R-genlerinden başka çeşitli diğer R-genlerini ilgilendirebileceği rapor edilmiştir.

Bazı bitkilerde metal iyonlarının aşırı birikimi *Pseudomonas syringae*'ya dayanıklılığın etkisini artırmaktadır (Fones ve ark., 2010). Mineral konsantrasyonları patojen virülanslığına ve hastalık sonucuna doğrudan etki etmektedirler. Düşük N konsantrasyonları domateste *P. syringae*'nın hastalık şiddetini azaltırken (Hoffland ve ark., 2000), *Xanthomonas vesicatoria*'nın hastalık şiddetini artırmıştır (Dordas, 2009). İyonoms haritanın çıkarılmasıyla bitkinin besin durumu hastalık dayanıklılık/duyarlılıklarını belirlemede kullanılabilir olduğu açıklanmıştır (Walters ve ark., 2007).

## İyonom-Genom Bağlantısı

Bitki genomu ve element profilleri arasındaki bağlantıyı ilk kez çalışan Lahner ve ark. (2003), *Arabidopsis*'te iyonomu kontrol eden bazı genlerin tanısını yapmışlar ve bu sonuçları elde ettiği yüksek verimli iyon profilleriyle kombine etmişlerdir. Çoğu araştırma çalışmalarında yaratılan mutant varyetelerle kontrol bitkileri kıyaslanarak gen-besin elementi bağlantılı sonuçlar elde edilmektedir. Bitki hastalık dayanıklılığını ve duyarlılığını ilgilendiren elementlerin bitki patosistemlerdeki rollerini doğrudan ilgilendiren çalışmaların yanısıra abiyotik faktörlere dayalı çalışmalarda bulunmaktadır (Kieu ve ark., 2012; Cobine ve ark., 2013; De La Fuente ve ark., 2013; D'Attoma ve ark., 2019; Cesco ve ark., 2020).

Bitki iyonomunu düzenleyen genleri ilgilendiren genetik mekanizmalar genellikle element birikiminde anahtar role sahip olan genler (Kamiya ve ark., 2015; Hindt ve ark., 2017) ile çeşitli genotiplerin iyonom farklarını alleller ile orataya koyan çalışmalardan elde edilmektedir (Campos ve ark., 2021). Bunun için çeşitli çevresel koşullara adapte olan farklı ekotiplerin fizyolojik ve genetik mekanizmaları karşılaştırılmakta ve yapay mutasyonlarla doğal varyantların element konsantrasyonları ve yerleri kıyaslanmaktadır. Bunlara ilave olarak bitki-hastalık interaksiyonlarında enfekte olan ve olmayan bitkilerdeki element düzeyleri ölçülerek elementlerin enfeksiyon öncesi ve sonrası dağılımları da ortaya çıkarılmaktadır. Bitkiler çeşitli streslere, genler tarafından düzenlenen moleküler ve hücresel mekanizmaların kontrolüyle tepki vermektedirler (Thapa ve ark., 2012; Li ve ark., 2018; Guan ve ark., 2019; Sharma ve ark., 2019). Bitkilerde çok çeşitli rollere sahip olan ve hayati önem taşıyan besin elementlerinin alımı, taşınması, fonksiyonları ve depolanması sıkı bir kontrol altında olup çoğunun yüksek konsantrasyonları toksik etkilidir ve bu düzenlemelerden de genler sorumludur (Navarrete ve De La Fuente, 2015). Farklı ülkelere ve coğrafik lokasyonlara ait 529 adet çeltik varyetesinde yapılan sekans analizleri

17 çeşit mineral besin elementinde görülen varyasyonun 72 adet gen lokusunun elementlerle bağlantılı olduğunu ortaya koymuştur (Yang ve ark., 2018). Bitki iyonoms uygulamaları için Notingham Üniversitesi tarafından geliştirilen sistemde (The Purdue Ionomics Information Management System (PIIMS) (<http://www.ionomicshub.org>)) iyonoms genlerinin listesi oluşturulmuştur (Whitt ve ark., 2020).

Çeltikte yüksek verimle tanısı yapılan toplam 191 adet tek nükleotit polimorfik (SNP: Single Nucleotide Polymorphism) bölgenin düşük metal toksisite genleriyle ilgili olduğu rapor edilmiştir (Liu ve ark., 2020). *Arabidopsis thaliana*'da P birikimi (Bentsink ve ark., 2003), Cs birikimi (Payne ve ark., 2004), N alımı (Rauh ve ark., 2002) ve Al toleraslık (Hoekenga ve ark., 2006) özellikleriyle ilgili genlerin QTL (Quantitative Trait Loci) haritası çıkarılmıştır.

Bitkilerde besin maddelerinin/minerallerin hücre-içine alımı özel taşıyıcılarla gerçekleştirilmektedir (Sasaki ve ark., 2016). Birçok metabolik proseslerde kullanılan Fe, Co, Zn, Cu, Ni ve Mn gibi metal iyonlarının aşırı birikimi bitki sağlığına zarar verdiği için biriken bu metaller bitkinin çeşitli bölgelerine özel taşıyıcılarla nakledilmektedirler (Hall ve Williams, 2003). Bu işlevden sorumlu önemli taşıyıcı proteinlerden birisi de HMA (Heavy Metal ATPases)'lar olup görevleri ATP'yi kullanarak hücre membranından bazı mutlak gerekli metalleri pompalamaktır (Kobayashi ve ark., 2013). *A. thaliana*'da 8 adet HMA geni mevcut olup, bunlardan *AtHMA1* gen ürünü olan protein kloroplastlarda bulunur ve Zn'nun toksik etkisini giderir, ancak *AtHMA1* geni zarar gören mutant varyeteler yüksek Zn konsantrasyonuna tolere edememektedir (Takahashi ve ark., 2012a). *AtHMA3* vakuollerde bulunur, Zn ile Cd'um uzaklaştırılmasını sağlar (Gravot ve ark., 2004; Morel ve ark., 2009). *AtHMA2* ve *AtHMA4* ise membranlarda bulunur ve Zn ile Cd'um toksik etkisinin yok edilmesinde hayati önem taşımaktadır (Mills ve ark., 2003; Eren ve Argüello, 2004; Mills ve ark., 2005; Verret ve ark., 2005). Benzer şekilde çeltikte 9 adet HMA bulunmakta olup *Arabidopsis*'teki HMA'lara benzer işlevler yürütmektedir (Suzuki ve ark., 2012; Takahashi ve ark., 2012b; Deng ve ark., 2013). OsHMA4 ise çeltik danelerinde Cu birikimini sınırlamakta ve kök hücre vakuollerinde tutarak izole olmasını sağlamaktadır (Huang ve ark., 2016).

Bitkilerde divalent metal katyonların homeostazından sorumlu NRAMP (natural resistance-associated macrophage protein) genleride kodlanmakta olup görevleri katyonların hücre içine nakledilmesini sağlamaktır, benzer şekilde katyonların kolaylaştırılmış difüzyonla hücre dışına çıkışı CDF (CDF: Cation Diffusion Facilitator) ve ZIP (Zink-regulated Transporter) kanallarıyla sağlanmaktadır (Thomine ve ark., 2000; Maser ve ark., 2001; Montanini ve ark., 2007; Kolaj-Robin ve ark., 2015; Ajeesh Krishna ve ark., 2020). Bu kanallar hücre membranı içine yerleşik olan protein yapılı boru şekilli kanal yapılarıdır ve divalent katyonların giriş-çıkışını kontrol etmektedirler.

*A. thaliana*'da Fe yetersizliği, salisilik asit markır geni *PRI*'in aktivitesini artırmakta olup *Dickeya dadantii* ile enfeksiyon sonrası hastalık gelişimi ve insidansını azaltmada da *PRI* rol oynamaktadır (Shen ve ark., 2016). Yeterli seviyede Fe takviyesi yapılan *A. thaliana*'da hastalık şiddeti önemli oranda artmaktadır, çünkü *Dickeya dadantii* siderofor bir bakteri olup sistemik hastalığı ilerletmek için Fe bağlamaktadır (Kieu ve ark., 2012). Ancak besin elementlerinin patojen gelişimine sağladığı katkılar indirekt olup bu besinler mikroorganizmaların rollerini belirleyici şekilde kök salgılarını ve rizosferin pH'nı değiştirerek bitki-sağlığı ve dayanıklılığında büyük etkiye sahiptirler (Datnoff ve ark., 2007). Yine iyonomsle konukçu-patojen ilişkilerinin fenotipik özellikleri de

belirlenebilmektedir (Cobine ve ark., 2013; De La Fuente ve ark., 2013). *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* çeltikte Cu'nun elemine edilmesiyle ilgili genin transkripsiyonunu aktifleştirerek bu genin ifade edilmesini artırmakta ve böylece konukçuda Cu birikimini baskılayarak kendi virülensliğine olanak sağlamaktadır (Yuan ve ark., 2010).

Potasyum'da diğer besin elementleri gibi çeşitli bitkilerde stabil olmayan sonuçlar vermiş ve bazen hastalığın ilerlemesine yardım etmiş bazen de bitkiye dayanıklılık sağlamıştır. Örneğin düşük K içeriğinde yetiştirilen çileklerin antraknoz etmeni *Colletotrichum gloeosporioides* fungusuna son derece dayanıklı olduğu rapor edilmiştir çünkü potasyum seviyesi düşük olunca hastalık dayanıklılığına öncülük yapan JA ve ET sinyal yolları aktif hale geçmekte, ROS üretimi artmaktadır (Amtmann ve ark., 2008). Fakat florida kızılıcığı ise K seviyesi yüksek şartlarda *Discula destructiva* fungusuna dayanıklılık göstermektedir (Holzmueller ve ark., 2007).

Veziküler taşıma sisteminden sorumlu iyonoms fenotip allelde oluşan mutasyon hasarı, bitkilerde plazmodezmlerin yıkımına ve plazma membranında yerleşik iyon taşıyıcı kanal proteinlerinin engellenmesine neden olduğu için protein transferi de zarar görmektedir (Gao ve ark., 2017). İyonoms fenotip allelde oluşan zarar aynı zamanda Na, Mn, Fe, Zn ve Mo'nin de konsantrasyonlarını değiştirmektedir. PHR1 (Phosphate Starvation Response 1) proteini bir MYB-benzeri transkripsiyon faktörüdür ve fosfat, sülfat, çinko ve demirin transferinden ve homeostazından sorumlu genleri kontrol etmekte olup, bu mineral besinlerin metabolizmasıyla bağlantılı genel koordinasyonu sağlamaktadır (Briat ve ark., 2015).

Hastalık şiddetini veya bitki duyarlılığını azaltan  $Ca^{+2}$  iyonları patojenle enfeksiyon sonrası gelişen ROS'un zararlı etkilerini azaltmak için SOD, CAT, POD ve PPO gibi antioksidant enzimlerin aktivitesini önemli oranda artırmaktadır (Sun ve ark., 2020).  $Ca^{+2}$  eksikliği olan bitkiler göstermiştir ki, amino asitler, şekerler gibi bir çok mutlak gerekli metabolitler sitoplazmadan membranlar yoluyla apoplastik boşluklara sızmakta ve hem hastalığın ilerlemesini hem de patojen gelişimini teşvik etmektedirler (Clarkson ve Marschner, 1996). Zn'nin bitkide aşırı birikimi *Xylella fastidiosa* gibi bakteriyel patojenlere önemli oranda zarar vermektedir, çünkü çinko nişastanın biyosentezinde, proteinlerin yapısında ve oksidatif radikallerin etkisine karşı hücre membranını korumada önemli roller oynamaktadır (Navarrete ve De La Fuente, 2015). Bu arada çinkonun hücre membranının bütünlüğü, hormon metabolizması ve hücre çoğalmasıyla ilgili önemli olaylarda birçok enzimin kofaktörü olduğunu da unutmamak gerekir (Navarrete ve De La Fuente, 2015; Singh ve ark., 2016).

Çeşitli bitkilerin kuraklık, tuz, ısı gibi abiyotik stres toleranslığı iyonoms profilleriyle bağlantılı olup bitkilerin fotosentez ve transpirasyon oranı, stomaların iletkenliği, antioksidant maddelerin biyosentezinin azalması veya artması, çeşitli iyonların absorpsiyon düzeyi çeşitli besin elementlerinden etkilenmektedir (Astolfi ve ark., 2013; Usmani ve ark., 2020; Lopez-Delacalle ve ark., 2020). Ancak yapılan çalışmalar henüz bir elementin özel olarak ve doğrudan bitki hastalıkları ve savunmadaki rollerini ilgilendirecek düzeyde değildir.

## Bitki İmmünitesi ve İyonoms

Besin elementleri patojen-bitki savunma mekanizmalarında ya bitkiye ya da patojene veya her ikisine de destek olmaktadır. Biberde *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria* enfeksiyonunun başlangıç aşamasında biriken Zn-parmak transkripsiyon faktörü, *CAZFPI* geni ile kodlanmaktadır (Kim ve ark., 2004) ve Zn parmak bağlama

domain alanları ETI immüniteyle (ETI: Effector Triggered Immunity) bağlantılıdır (Gupta ve ark., 2012). Farklı Zn konsantrasyonlarının *CAZFP1* gen aktivasyonu ve gen ürünü transkript miktarına etkisini doğrudan ilgilendiren bir veri bulunmamaktadır. Yine Zn'nın yüksek konsantrasyonları bitkileri doğrudan bir şekilde metal toksisitesi ve Zn-ile teşvik edilen organik savunmayla koruyabilir (Poschenrieder ve ark., 2006; Fones ve ark., 2010; Fones ve Preston, 2012). Metal dayanıklılığı gösteren bitkilerde metallerin aşırı birikimi patojene toksik etki yaratacağı için metal toksisitesi patojen saldırılarını engelleyici bir mekanizma olabilir, ancak patojen de metal toleranslığına sahipse bu savunmayı bertaraf edebilir.

Turunçgillerde yeşillenme hastalığına neden olan bakteriyel patojen, konukçunun besin immünitesini\* ele geçirmekte ve P yetersizliğine neden olan küçük RNA'ların düzeyini artırmakta ve böylece besin yetersizliğiyle bağlantılı simptomların gelişimine neden olmaktadır (Zhao ve ark., 2013). Defensinler, tioninler, glukosinolatlar, glutatyonlar, fitoaleksinler, sistin, metiyonin gibi bitki immün sistemde önemli görevlere sahip olan bu savunma maddelerinin yapısında yer alan S aynı zamanda bitki patojen savunma hormonlarının [salisilik asit (SA), jasmonik asit (JA), etilen (ET) gibi] düzenlenmesiyle ilgili sinyallerin iletimi ve patojenlerin algılanmasında kritik öneme sahip reaktif sülfür türevleri ve hidrojen sülfür ( $H_2S$ ) gibi sinyal moleküllerinin de yapı taşıdır (Ghanta ve ark., 2011; Han ve ark., 2013; Yasin ve ark., 2018). *A. thaliana*'da CRK reseptörleri bakteriyel elisitör olan flagellin 22 (*flg22*) uygulamasından sonra uyarılmakta ve yapısında S bulunan CRK reseptörleri mutasyona uğradığı zaman hastalığın ilerlemesi ve konukçu duyarlılığı artmaktadır (Kruse ve ark., 2012; Bolling ve ark., 2013; Yadeta ve ark., 2017). Kükürt içerikli gübreler bazı patojenlere karşı bitkilere hastalık dayanıklılığı sağlamaktadır (Kruse ve ark., 2012; Bolling ve ark., 2013).

Çeltik *OsNRAMP1* geni çeşitli metal iyonlarının taşınmasından sorumlu kanal proteinini kodlamakta ve Cd, Mn, Pb ve Ni'in hücreye girişini sağlamaktadır (Chu ve ark., 2022). *OsNRAMP1* geni mutant varyetelerde çeltik danelerinde bu ağır metal elementlerinin birikimi büyük oranda azalmakta ve metal iyonlarına bağlı enzim aktivitesi tekrar programlanarak hidrojen peroksit ( $H_2O_2$ ) birikimine neden olmaktadır. Böylece  $H_2O_2$  birikimine bağlı olarak temel immünite teşvik edilerek bakteriyel ve fungal patojenlere dayanıklılık artmaktadır.

*Arabidopsis*'te bakteriyel bir PAMP (Pathogen-Associated Molecular Patterns = Patojenle İlgili Moleküler Örnekler) elisitör fragmenti olan *flg22* ile teşvik edilen çeşitli iyon dengesindeki değişimler ve immünite arasındaki ilişki araştırılmış, bitki savunması ve  $K^+$  homeostazının *integrin-bağlantılı kinaz1 (ILK1)* gen fonksiyonuyla bağlantısı rapor edilmiştir (Brauer ve ark., 2016). *ILK1* geni patojenik bakteriyel savunmada, osmotik stres duyarlılığında, PAMP *flg22* uygulamasından sonra hücre tepkisinde ve toplam iyon birikiminde rol oynamakta olup, *in vitro*'da kinaz aktivitesine sahiptir ve bu kinaz özelliğinde immün tepkide rol oynamaktadır. *ILK1* proteini, *HAK5* proteini (High-Affinity  $K^+$  transporter 5: K noksanlığında çalışan bir ( $H^+$ )/ $K^+$  simporter taşıma sistemidir ve yüksek afiniteyle K alımına aracılık eder) ile interaksiyona girer ve *HAK5*'in birikmesine yardımcı olur. Yabani varyetelerde *flg22* uygulaması hem bitki hemde hücre düzeyinde  $K^+$ 'un dışarı çıkışını sağlar, *ILK1* veya *HAK5* zarar gören mutant varyetelerde ise  $K^+$  kaybı nispeten daha fazla olmaktadır. *ILK*-bağlı sinyal verme fonksiyonel olarak temel immüniteyle bağlantılı olmasından dolayı *ILK1*'in fonksiyonu *Pseudomonas syringae* pv. *tomato*'nun hücre içi çoğalmasında engel olmaktadır. Bu yolla  $K^+$  taşınımı bitkilerde PAMP reaksiyonların teşvikine neden olduğu için önem arz etmektedir. Özetlersek, *flg22* ile teşvik edilen

sinyallerin iletiminde ILK1 immün sistemin bir parçası olarak MPK3/MPK6 sinyalizasyonunu düzenlemekte ve ROS üretimini teşvik etmektedir, ancak reaksiyonun hangi aşamasında hangi kimyasal tepkime geliştiği henüz net olarak bilinmemektedir. Bitki patolojisinin iyon-immün sistem fizyolojisiyle ilgili bazı örnekler bildirilmekle beraber, biyokimyası ve genetiğiyle doğrudan ilgili çalışmalar henüz bulunmamaktadır. İyonların hastalık savunmasındaki rolleri, bitki hastalık dayanıklılığı ve immüniteyi ilgilendiren yeni bir çalışma sahası olarak umut vermektedir.

*\*Vertebrata'ların, patojen enfeksiyonlarına engel olmak için mutlak gerekli metallerin erişimini kısıtlamasına "besin immünitesi" denir (Hennigar ve McClung, 2016).*

## Sonuç

İyonomiks geniş anlamda, bir organizmanın iyon/element içeriğinin incelenmesidir ve bireysel örneklerde mümkün olduğu kadar çok element ölçümü yapılabilen, bu sayede metabolizmanın, genetiğin, gelişmenin ve çevrenin organlarda, dokularda ve hücrelerde element kompozisyonunu nasıl etkilediği belirlenmektedir. Yeni verilerin eklenmesiyle gelişmekte olan yeni araştırma alanı iyonomiks konusu çeşitli organizmaların, bitkiler, hayvanlar, mikroorganizmalar dahil, iyonlara/elementlere dayalı homeostazının genlerle ve metabolizmaya bağlantısını da araştırmaktadır. Hücrede doğal bir iyon dengesinde meydana gelen değişimleri kontrol eden mekanizmalarla bağlantılı fonksiyonel genlerin moleküler, hücresel ve fizyolojik görevlerinin ortaya çıkışını sağlayacak olan iyonom konusu çevresel faktörlere bağlı olarak genlerden-fonksiyonlarına doğru bir rota çizilmesinde yeni yaklaşımlar geliştirilmesine katkı sağlayacaktır. Mutant varyete analiziyle iyon taşıyıcı ve kanal sistemlerinin genetik taraması, eliminasyonu ve tanı çalışmaları yapılarak transkripsiyonel regülatörlerin uygulanabilir strateji gelişimi mümkün de görünmektedir. İyonların eksiklikleri veya fazlalıklarında işleyen negatif/pozitif düzenlenme mekanizmaları ve bunların modülasyonu ile ilgili raportör gen sistemleri de yaratılabilir. Özellikle biyoloji ve biyokimya önemli iki temel bilim dalı olarak genler, proteinler ve metabolitlerin moleküler düzeyde yapısı ile fonksiyonlarının ortaya çıkarılmasına öncülük eder. Bu sayede besin elementlerinin algılanması, sinyalizasyonu, metabolizmaları ve düzenlenme mekanizmalarının bütüncül analiziyle bitki-mikrop interaksiyonlarında yeni anlayışların geliştirilmesinde odak noktası olacaktır. Disiplinlerarası bir çalışma platformu sunan bitki iyonumu, biyotik/abiyotik stres altında olan bitkilerin biyokimyasal ve fizyolojik düzeyleriyle ilgili bilgiler veren iyonomiks-biyomarkıların gelişimine de imkan verecektir. İyonomun bu sonuçları çevreyle uyumlu sürdürülebilir tarım politikalarına da yöneltecektir.

Hastalık dayanıklılığı bitkilerde genetik bir özelliktir ve bitki-patojen interaksiyonlarında bitkinin de patojenin de beslenmesi karşılıklı ilişki içindedir. Bitkilerin besin düzeyi dinamik bir yapıdır, patojen ve abiyotik çevreyle doğrudan korelasyonu vardır. Bu nedenle bitkilerde besin elementlerinin kontrolü hastalık dayanıklılığının önemli düzenleyicisi olup, patojenin penetrasyon ve patogenesis düzeyini kontrol altında tutacak olan bitkinin morfolojik yapıları ve histolojik özelliklerini etkiler. Örneğin bitki hücre duvarı ve membranın önemli bir yapısal fraksiyonu olan kalsiyum (Ca-poligalaktran olarak) yönünden zayıf olan bitkilerde, hücre

duvarı kırılabilir ve birçok patojenler tarafından neden olunan hastalıklara dayanıklılığı da zayıflar. Hücre duvarı, patojenlere engel olan önemli bir morfolojik bariyer olmasının yanında amino asitler ve şekerlerin de transferini kontrol etmektedir (Xuan ve ark., 2013; Bascom ve ark., 2018; Dinkeloo ve ark., 2018; Thor, 2019).  $Ca^{+2}$  yetersizliğine bağlı olarak bütünlüğü bozulan hücre duvarı kontrolsüz bir şekilde sitoplazmadan apoplastik alana şekerlerin sızmasına neden olur ve sonuçta birçok patojen organizmalara sunulan besin maddeleri sayesinde bitkinin enfeksiyona eğilimi de teşvik edilir (örneğin fungus sporlarının çimlenmesi kolaylaşır).

Biyotik/abiyotik stres altındaki bitkilerin besin maddelerinin en küçük fraksiyonları olan elementler-iyonlar dengesi, buldukları bölgeler ve konsantrasyonlarının düzenlenmesinden sorumlu genlerin keşfi ve bunların kontrol yollarının iyonomsal alanda başarıyla kullanılabilmesi yukarıda örneklenmiştir. Günümüzde genom düzeyinde iyon/element ve biyostresin karşılıklı ilişkilerinin sonuçlarıyla ilgili bilgiler henüz sınırlıdır. İyonomsal’te kullanılacak analitik aletlerin çeşitliliği potansiyel olarak iyonoma dayalı mekanizmaların gelişimini de kolaylaştıracaktır. Bitkilerin endojen haberleşme ağ sistemine giren istenmeyen yabancı eksojen biyotik/abiyotik stres sinyallerinin transfer yolları ve iyonom arasındaki interaksiyonlar üzerinde yapılacak araştırmalar tarımsal ürün verimine hiç şüphesiz ki önemli katkılar sunacaktır.

Kısaca her konuyla bağlantılı olmasından dolayı iyonomsal, diğer omiklerle entegre edilerek genoma-dayalı ıslahattan çeşitli omiklere-dayalı ıslah ile yeni yaklaşımların geliştirilmesini mümkün kılmaktadır.

## Teşekkür Bilgi Notu

Makale araştırma ve yayın etiğine uygun olarak hazırlanmıştır. Yapılan çalışmada etik kurul izni gerekli değildir.

## Kaynakça

- Acosta-Gamboa, L., Liu, M., Langley, S., Campbell, E., Castro-Guerrero, Z., Mendoza-Cozatl, N. and Lorence, A. 017. Moderate to severe water limitation differentially affects the phenome and ionome of *Arabidopsis*. *Functional Plant Biology*, 44: 94-106.
- Ajeesh Krishna, T.P., Maharajan, T., Victor Roch, G., Ignacimuthu, S. and Antony Ceasar, S. 2020. Structure, Function, Regulation and Phylogenetic Relationship of ZIP Family Transporters of Plants. *Frontier of Plant Science*, 11: 662.
- Amtmann, A., Troufflard, S. and Armengaud, P. 2008. The effect of potassium nutrition on pest and disease resistance in plants. *Plant Physiology*, 133: 682-691.
- Arslan, D. ve Özcan, M.M. 2011. Güney Anadolu’dan farklı çeşitlere ait zeytin yağlarının mineral madde içeriği üzerine lokasyon ve hasat döneminin etkisi. *Uludağ Üniversitesi Ziraat Fakültesi Dergisi*, 25(1): 11-26.



- Assunção, A., Cakmak, I., Clemens, S., González-Guerrero, M., Nawrocki, A. and Thomine, S. 2022. Micronutrient homeostasis in plants for more sustainable agriculture and healthier human nutrition. *Journal of Experimental Botany*, 73(6): 1789-1799.
- Astolfi, S. and Zuchi, S. 2013. Adequate S supply protects barley plants from adverse effects of salinity stress by increasing thiol contents. *Acta Physiologiae Plantarum*, 35: 175-181.
- Aznar, A., Chen, N.W.G., Thomine, S. and Dellagi, A. 2015. Immunity to plant pathogens and iron homeostasis. *Plant Science*, 240: 90-97.
- Bascom, C.S., Hepler, P.K. and Bezanilla, M. 2018. Interplay between ions, the cytoskeleton, and cell wall properties during tip growth. *Plant Physiology*, 176(1): 28-40.
- Baxter, I. 2010. Ionomics: The functional genomics of elements. *Briefings in functional genomics*, 9(2): 149-156.
- Baxter, I., Brazelton, J.N., Yu, D., Huang, Y.S., Lahner, B., Yakubova, E., Li, Y., Bergelson, J., Borevitz, J.O., Nordborg, M., Vitek, O. and Salt, D.E. 2010. A coastal cline in sodium accumulation in *Arabidopsis thaliana* is driven by natural variation of the sodium transporter AtHKT1; 1. *PLoS Genetics*, 6(11): e1001193.
- Baxter, I. and Dilkes, B.P. 2012. Elemental profiles reflect plant adaptations to the environment. *Science*, 336(6089): 1661-1663.
- Bentsink, L., Yuan, K., Koornneef, M. and Vreugdenhil, D. 2003. The genetics of phytate and phosphate accumulation in seeds and leaves of *Arabidopsis thaliana*, using natural variation. *Theoretical and Applied Genetics*, 106: 1234-1243.
- Billard, V., Ourry, A., Maillard, A., Garnica, M., Coquet, L., Jouenne, T., Cruz, F., Garcia-Mina, J.M., Yvin, J.C. and Etienne, P. 2014. Copper-deficiency in *Brassica napus* induces copper remobilization, molybdenum accumulation and modification of the expression of chloroplastic proteins. *PLoS One*, 9(10): e109889.
- Bhaduri, D., Rakshit, R. and Chakraborty, K. 2014. Primary and secondary nutrients-a boon to defense system against plant disease. *International Journal of Bio-resources and Stress Management*, 5: 461-466.
- Bollig, K., Specht, A., Myint, S.S., Zahn, M. and Horst, W.J. 2013. Sulphur supply impairs spread of *Verticillium dahliae* in tomato. *European Journal of Plant Pathology*, 135: 81-96.
- Brauer, E.K., Ahsan, N., Dale, R., Kato, N., Coluccio, A.E., Piñeros, M.A., Kochian, L.V., Thelen, J.J. and Popescu, S.C. 2016. The raf-like kinase ILK1 and the high affinity K<sup>+</sup> transporter HAK5 are required for innate immunity and abiotic stress response. *Plant Physiology*, 171(2): 1470-1484.
- Briat, J.F., Rouached, H., Tissot, N., Gaymard, F. and Dubos, C. 2015. Integration of P, S, Fe and Zn nutrition signals in *Arabidopsis thaliana*: potential involvement of PHOSPHATE STARVATION RESPONSE 1 (PHR1). *Frontiers in Plant Science*, 6: 290.
- Brouwer, S.M., Lindqvist-Reis, P., Persson, D.P., Marttila, S., Grenville-Briggs, L.J. and Andreasson, E. 2021. Visualising the ionome in resistant and susceptible plant-pathogen interactions. *Plant Journal*, 108: 870-885.

- Brown, P.H., Çakmak, I. and Zhang, Q. 1993. Form and function of zinc in plants: *Zinc in Soils and Plants*, Ed.: Robson A.D., Springer, Netherlands, Dordrecht, pp: 93-106.
- Burnell, J.N. 1988. The biochemistry of manganese in plants: *Manganese in Soils and Plants*, Ed.: Graham, R.D., Hannam R.J., Uren N.C., Springer, Dordrecht, pp: 125-137.
- Camacho-Cristóbal, J.J., Rexach, J. and Gonzáles-Fontes, A. 2008. Boron in plants: deficiency and toxicity. *Journal of Integrative Biology*, 50: 1247-1255.
- Campos, A., van Dijk, W., Ramakrishna, P., Giles, T., Korte, P., Douglas, A., Smith, P. and Salt, D.E. 2021. 1,135 ionomes reveal the global pattern of leaf and seed mineral nutrient and trace element diversity in *Arabidopsis thailana*. *The Plant Journal: for Cell and Molecular Biology*, 106(2): 536-554.
- Cesco, S., Tolotti, A., Nadalini, S., Rizzi, S., Valentinuzzi, F., Mimmo, T., Porfido, C., Allegretta, I., Giovannini, O., Perazzolli, M., Cipriani, G., Terzano, R., Pertot, I. and Pii, Y. 2020. *Plasmopara viticola* infection affects mineral elements allocation and distribution in *Vitis vinifera* leaves. *Scientific Reports*, 10(1): 18759.
- Chase, A.R. 1989. Effect of nitrogen and potassium fertilizer rates in severity of *Xanthomonas* blight of *Syngonium podophyllum*. *Plant Disease*, 73(12): 972-975.
- Chu, C., Huang, R., Liu, L., Tang, G., Xiao, J., Yoo, H. and Yuan, M. 2022. The rice heavy-metal transporter OsNRAMP1 regulates disease resistance by modulating ROS homeostasis. *Plant Cell & Environment*, 45(4): 1109-1126.
- Clarkson, D.T. and Marschner, H. 1996. Mineral Nutrition of Higher Plants. Second edition, 889 pp; London: Academic Press, *Annals of Botany*, 78(4): 527-528.
- Cobine, P.A., Cruz, L.F., Navarrete, F., Duncan, D., Tygart, M. and de la Fuente, L. 2013. *Xylella fastidiosa* differentially accumulates mineral elements in biofilm and planktonic cells. *PLoS One*, 8: e54936.
- Courbet, G., D'Oria, A., Lornac, A., Diquélou, S., Pluchon, S., Arkoun, M., Koprivova, A., Kopriva, S., Etienne, P. and Ourry, A. 2021. Specificity and plasticity of the functional ionome of *Brassica napus* and *Triticum aestivum* subjected to macronutrient deprivation. *Frontiers in Plant Science*, 12: 64148.
- D'Attoma, G., Morelli, M., Saldarelli, P., Saponari, M., Giampetruzzi, A., Boscia, D., Savino, V.N., De La Fuente, L. and Conine, P.A. 2019. Ionic differences between susceptible and resistant olive cultivars infected by *Xylella fastidiosa* in the outbreak areas of Salento, Italy. *Pathogens*, 8(4): 272.
- Datnoff, L.E., Elmer, W.H. and Huber, D.M. 2007. Mineral nutrition and plant disease. American Phytopathological Society, St Paul, Minnesota, USA, 278p.
- De La Fuente, L., Parker, J.K., Oliver, J.E., Granger, S., Brannen, P.M., van Santen, E. and Cobine, P.A. 2013. The bacterial pathogen *Xylella fastidiosa* affects the leaf ionome of plant hosts during infection. *PLoS One*, 8: e62945.

- Del Coco, L., Migoni, D., Girelli, C.R., Angilè, F., Scortichini, M. and Fanizzi, F.P. 2020. Soil and leaf ionome heterogeneity in *Xylella fastidiosa* subsp. *pauca*-infected, non-infected and treated olive groves in Apuli, Italy. *Plants* (Basel, Switzerland), 9(6): 760.
- Deng, F., Yamaji, N., Xia, J. and Ma, J.F. 2013. A member of the heavy metal P-type ATPase OsHMA5 in involved in xylem loading of copper in rice. *Plant Physiology*, 163: 1353-1362.
- Dimkpa, C.O. and Bindraban, P.S. 2015. Fortification of micronutrients for efficient agronomic production: a review. *Agronomy for Sustainable Development*, 36: 1-27.
- Dinkeloo, K., Boyd, S. and Pilot, G. 2018. Update on amino acid transporter functions and on possible amino acid sensing mechanisms in plants. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 74: 105-113.
- Dordas, C. 2009. Role of nutrients in controlling plant diseases in sustainable agriculture: A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 28: 33-46.
- D'Oria, A., Courbet, G., Lornac, A., Pluchon, S., Arkoun, M., Maillard, A., Etienne, P., Diquélou, S. and Ourry, A. 2021. Specificity and plasticity of the functional ionome of *Brassica napus* and *Triticum aestivum* exposed to micronutrient or beneficial nutrient deprivation and predictive sensitivity of the ionic signatures. *Frontiers in Plant Science*, 12: 641678.
- Elmer, W.H. and Datnoff, L.E. 2014. Mineral nutrition and suppression of plant disease: *Encyclopedia of Agriculture and Food Systems*, Ed.: Neal V.A., San Diego, Elsevier, pp: 231-244.
- Eren, E. and Argüello, J.M. 2004. Arabidopsis HMA2, a divalent heavy metal-transporting PIB-type ATPase, is involved in cytoplasmic Zn<sup>2+</sup> homeostasis. *Plant Physiology*, 136: 3712-3723.
- Fones, H., Davis, C.A.R., Rico, A., Fang, F., Smith, J.A.C. and Preston, G.M. 2010. Metal hyperaccumulation armors plants against disease. *PLoS Pathogens*, 6: e1001093.
- Fones, H.N. and Preston, G.M. 2012. Reactive oxygen and oxidative stress tolerance in plant pathogenic *Pseudomonas*. *Fems Microbiology Letters*, 327: 1-8.
- Forsberg, S.K., Andreatta, M.E., Huang, X.Y., Danku, J., Salt, D.E. and Carlborg, Ö. 2015. The multi-allelic genetic architecture of a variance-heterogeneity locus for molybdenum concentration in leaves acts as a source of unexplained additive genetic variance. *PLoS Genetics*, 11(11): e1005648.
- Gao, Y.Q., Chen, J.G., Chen, Z.R., An, D., Lv, Q.Y., Han, M.L., Wang, Y.L., Salt, D.E. and Chao, D.Y. 2017. A new vesicle trafficking regulator CTL1 plays a crucial role in ion homeostasis. *PLoS Biology*, 15(12): e2002978.
- Garcia-Molina, A., Andrés-Colás, N., Perea-García, A., Neumann, U., Dodani, S.C., Huijser, P., Penarrubia, L. and Puig, S. 2013. The *Arabidopsis* COPT6 transport protein functions in copper distribution under copper-deficient conditions. *Plant and Cell Physiology*, 54(8): 1378-1390.
- Ghanta, S., Bhattacharyya, D., Sinha, R. and Banerjee, A. 2011. *Nicotiana tabacum* overexpressing -ECS exhibits biotic stress tolerance likely through NPR1-dependent salicylic acid-mediated pathway. *Planta*, 233: 895-910.

- Gravot, A., Lieutaud, A., Verret, F., Auroy, P., Vavasseur, A. and Richaud, P. 2004. AtHMA3, a plant P1B-ATPase, functions as a Cd/Pb transporter in yeast. *FEBS Letters*, 561: 22-28.
- Guan, S., Xu, Q., Ma, D., Zhang, W., Xu, Z., Zhao, M. and Guo, Z. 2019. Transcriptomics profiling in response to cold stress in cultivated rice and weedy rice. *Gene*, 685: 96-105.
- Gupta, S.K., Rai, A.K., Kanwar, S.S. and Sharma, T.R. 2012. Comparative analysis of zinc finger proteins involved in plant disease resistance. *PLoS ONE*, 7: 8.
- Hall, J.A. and Williams, L.E. 2003. Transition metal transporters in plants. *Journal of Experimental Botany*, 54: 2601-2613.
- Han, Y., Chaouch, S., Mhamdi, A., Queval, G., Zechmann, B. and Noctor, G. 2013. Functional analysis of *Arabidopsis* mutants points to novel roles for glutathione in coupling H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> to activation of salicylic acid accumulation and signaling. *Antioxidants and Redox Signaling*, 18: 2106-2121.
- Hawkesford, M., Horst, W., Kichey, T., Lambers, H., Schjoerring, J., Møller, I.S. and White, P. 2012. Functions of Macronutrients: *Marschner's mineral nutrition of higher plants*. Eds.: Marschner, P., San Diego, USA, Elsevier, pp: 135-189.
- Hennigar, S.R. and McClung, J.P. 2016. Nutritional Immunity: Starving pathogens of trace minerals. *American Journal of Lifestyle Medicine*, 10(3): 170-173.
- Hindt, M.N., Akmakjian, G.Z., Pivarski, K.L., Punshon, T., Baxter, I., Salt, D.E. and Guerinot, M.L. 2017. BRUTUS and its paralogs, BTS LIKE1 and BTS LIKE2, encode important negative regulators of the iron deficiency response in *Arabidopsis thaliana*. *Metallomics: Integrated Biometal Science*, 9(7): 876-890.
- Hoegen, E., Ströberg, A., Pihlgren, U. and Kombrink, E. 2002. Primary structure and tissue-specific expression of the pathogenesis-related protein PR-1b in potato. *Molecular Plant Pathology*, 3(5): 329-345.
- Hoekenga, O.A., Maron, L.G., Piñeros, M.A., Cançado, G.M., Shaff, J., Kobayashi, Y., Ryan, P.R., Dong, B., Delhaize, E., Sasaki, T., Matsumoto, H., Koyama, H. and Kochian, L.V. 2006. AtALMT1, which encodes a malate transporter, is identified as one of several genes critical for aluminum tolerance in *Arabidopsis*. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 103: 9738-9743.
- Hoffland, E., Jeger, M.J. and van Beusichem, M.L. 2000. Effect of nitrogen supply rate on disease resistance in tomato depends on the pathogen. *Plant and Soil*, 218: 239-247.
- Holzmueller, E.J., Jose, S. and Jenkins, M.A. 2007. Influence of calcium, potassium and magnesium on *Cornus florida* L. density and resistance to dogwood anthracnose. *Plant Soil*, 290: 189-199.
- Huang, X.Y., Deng, F., Yamaji, N., Pinson, S.R.M., Fujii-Kashino, M., Danku, J., Douglas, A., Guerinot, M.L., Salt, D.E. and Ma, J.F. 2016. A heavy metal P-type ATPase OsHMA4 prevents copper accumulation in rice grain. *Nature Communications*, 7: 12138.
- Huber, D.M. and Haneklaus, S. 2007. Managing nutrition to control plant disease. *Landbauforschung Volkenrode*, 57: 313-322.

- Kaiser, B.N., Gridley, K.L., Brady, J.N., Phillips, T. and Tyerman, S.D. 2005. The role of molybdenum in agricultural plant production. *Annals of Botany*, 745-754.
- Kamiya, T., Borghi, M., Wang, P., Danku, J.M., Kalmbach, L., Hosmani, P.S., Naseer, S., Fujiwara, T., Geldner, N. and Salt, D.E. 2015. The MYB36 transcription factor orchestrates Casparian strip formation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(33): 10533-10538.
- Karapınar, H.S. ve Kılıçel, F. 2020. Determination of some toxic elements (Cr, Cd, Cu and Pb) Levels in cumin and cinnamon aromatic plants Frequently used as foodstuff. *Bursa Uludağ Üniversitesi Ziraat Fakültesi Dergisi*, 34: 1-8.
- Kieu, N.P., Anzar, A., Segond, D., Rigault, M., Simond-Côte, E., Kunz, C., Soulie, M.C., Expert, D. and Dellagi, A. 2012. Iron deficiency affects plant defence responses and confers resistance to *Dickeya dadantii* and *Botrytis cinerea*. *Molecular Plant Pathology*, 13(8): 816-827.
- Kim, S.H., Hong, J.K., Lee, S.C., Sohn, K.H., Jung, H.W. and Hwang, B.K. 2004. CAZFP1, CYS2/HIS(2)-type zinc-finger transcription factor gene functions as a pathogen-induced early-defense gene in *Capsicum annuum*. *Plant Molecular Biology*, 55: 883-904.
- Kobayashi, T., Nagasaka, S., Senoura, T., Itai, R.N., Nakanishi, H. and Nishizawa, N.K. 2013. Iron-binding haemerythrin RING ubiquitin ligases regulate plant iron responses and accumulation. *Nature Communications*, 4: 2792.
- Kobayashi, T., Nozoye, T. and Nishizawa, N.K. 2019. Iron transport and its regulation in plants. *Free Radical Biology and Medicine*, 133: 11-20.
- Kolaj-Robin, O., Russell, D., Hayes, K.A., Pembroke, J.T. and Soulimane, T. 2015. Cation diffusion facilitator family: Structure and Function. *FEBS Letters*, 589: 1283-1295.
- Kronzucker, H.J., Coskun, D., Schulze, L.M., Wong, J.R. and Britto, D.T. 2013. Sodium as nutrient and toxicant. *Plant Soil*, 369: 1-23.
- Kruse, C., Haas, F.H., Jost, R., Reiser, B., Reichelt, M., Wirtz, M., Gershenzon, J., Schnug, E. and Hell, R. 2012. Improved sulfur nutrition provides the basis for enhanced production of sulfur-containing defense compounds in *Arabidopsis thaliana* upon inoculation with *Alternaria brassicicola*. *Journal of Plant Physiology*, 169: 740-743.
- Kudla, J., Batistic, O. and Hashimoto, K. 2010. Calcium signals: The lead currency of plant information processing. *Plant Cell*, 22: 541-563.
- Lahner, B., Gong, J., Mahmoudian, M., Smith, E.L., Abid, K.B., Rogers, E.E., Guerinot, M.L., Harper, J.F., Ward, J.M., McIntyre, L., Schroeder, J.I. and Salt, D.E. 2003. Genomic scale profiling of nutrient and trace elements in *Arabidopsis thaliana*. *Nature Biotechnology*, 21(10): 1215-1221.
- Li, N., Liu, H., Sun, J., Zheng, H., Wang, J., Yang, L., Zhao, H. and Zou, D. 2018. Transcriptome analysis of two contrasting rice cultivars during alkaline stress. *Scientific Reports*, 8(1): 1-16.

- Liu, S., Zhong, H., Meng, X., Sun, T., Li, Y., Pinson, S.R., Chang, S.K. and Peng, Z. 2020. Genome-wide association studies of ionic and agronomic traits in USDA mini core collection of rice and comparative analyses of different mapping methods. *BMC Plant Biology*, 20: 441.
- Lopez-Delacalle, M., Camejo, D.M., García-Martí, M., Nortés, P.A., Nieves-Cordones, M., Martínez, V., Rubio, F., Mittler, R. and Rivero, R.M. 2020. Using tomato recombinant lines to improve plant tolerance to stress combination through a more efficient nitrogen metabolism. *Frontiers of Plant Science*, 10: 1702.
- Maathuis F.J. 2009. Physiological functions of mineral macronutrients. *Current Opinion in Plant Biology*, 12(3): 250-258.
- Mann, A., Singh, S., Kumar, A., Kumar, S. and Kumar, B. 2018. Plant ionomics: an important component of functional biology: *Metabolic Adaptations in Plant During Abiotic Stress*, Ed.: Ramakrishna, A., Gill S.S., . CRC Press, pp: 147-154.
- Marschner, H. 2012. Marschner's mineral nutrition of higher plants (No. Ed. 3). Elsevier, London, 649p.
- Maser, P., Thomine, S., Schroeder, J.I., Ward, J.M., Hirschi, K., Sze, H., Talke, I.N., Amtmann, A., Maathuis, F.J. and Sanders, D. 2001. Phylogenetic relationship within cation transporter families of *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 126: 1646-1667.
- Mendel, R.R. 2011. Cell biology of molybdenum in plants. *Plant Cell Reports*, 30(10): 1787-1797.
- Millaleo, R., Reyes-Diaz, M., Ivanov, A., Mora, M. and Alberdi, M. 2010. Manganese as essential and toxic element for plants: transport, accumulation and resistance mechanisms. *The Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 10(4): 470-481.
- Mills, R.F., Krijger, G.C., Baccarini, P.J., Hall, J.L. and Williams, L.E. 2003. Functional expression of AtHMA4, a P1B-type ATPase of the Zn/Co/Cd/Pb subclass. *Plant Journal*. 35: 164-176.
- Mills, R.F., Krijger, G.C., Baccarini P.J., Hall, J.L. and Williams, L.E. 2005. The plant P1B-type ATPase AtHMA4 transports Zn and Cd and plays a role in detoxification of transition metals supplied at elevated levels. *FEBS Letters*, 579: 783-791.
- Misra, B.B., Reichman, S.M. and Chen, S. 2019. The guard cell ionome: understanding the role of ions in guard cell functions. *Progress in Biophysics and Molecular Biology*, 146: 50-62.
- Miyamoto-Maeta, M., Kamiya, T., Fujiwara, T., Hiroto, D. and Iwata, H. 2021. Time-course changes in the ionic profile of rice leaves and their application in growth stage prediction. *Crop Science*, 61: 4239-4254.
- Montanini, B., Blaudez, D., Jeandroz, S., Sanders, D. and Chalot, M. 2007. Phylogenetic and functional analysis of the cation diffusion facilitator (CDF) family: Improved signature and prediction of substrate specificity. *BMC Genomics*, 8: 107.
- Morel, M., Crouzet, J., Gravot, A., Auroy, P., Leonhardt, N., Vavasseur, A. and Richaud, P. 2009. AtHMA3, a P1B-ATPase allowing Cd/Zn/co/Pb vacuolar storage in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 149: 894-904.
- Navarrete, F. and De La Fuente, L. 2015. Zinc detoxification is required for full virulence and modification of the host leaf ionome by *Xylella fastidiosa*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 28: 497-507.

- Nicolas, O., Charles, M.T., Jenni, S., Taussaint, V., Parent, S.É. and Beaulieu, C. 2019. The ionomics of lettuce infected by *Xanthomonas campestris* pv. *vitians*. *Frontiers in Plant Science*, 10: 351.
- Outten, C.E. and O'Halloran, T.V. 2001. Femtomolar sensitivity of metalloregulatory proteins controlling zinc homeostasis. *Science* (New York, NY), 292(5526): 2488-2492.
- Pais, I. and Jones, Jr J.B. 1997. The handbook of trace elements (No. Ed. 1). CRC Press, Boca Raton, FL, USA, 240p.
- Payne, K.A., Bowen, H.C., Hammond, J.P., Hampton, C.R., Lynn, J.R., Mead, A., Swarup, K., Bennett, M.J., White, P.J. and Broadly, M.R. 2004. Natural genetic variation in caesium (Cs) accumulation by *Arabidopsis thaliana*. *New Phytologist*, 162: 535-548.
- Pierre, J.L. and Fontecave, M. 1999. Iron and activated oxygen species in biology: The basic chemistry. *Biometals*, 12: 195-199.
- Pilon-Smits, E.A., Quinn, C.F., Tapken, W., Malagoli, M. and Schiavon, M. 2009. Physiological functions of beneficial elements. *Current Opinion in Plant Biology*, 12(3): 267-274.
- Pita-Barbosa, A., Ricachenevsky, F.K., Wilson, M., Dottorini, T. and Salt, D.E. 2019. Transcriptional Plasticity Buffers Genetic Variation in Zinc Homeostasis. *Scientific Reports*, 9: 19482.
- Poschenrieder, C., Tolrà, R. and Barceló, J. 2006. Can metals defend plants against biotic stress? *Trends in Plant Science*, 11: 288-295.
- Poormohammad, Kiani S., Trontin, C., Andreatta, M., Simon, M., Robert, T., Salt, D.E. and Loudet, O. 2012. Allelic heterogeneity and trade-off shape natural variation for response to soil micronutrient. *PLoS Genetics*, 8(7): e1002814.
- Quan, X., Zeng, J., Han, Z. and Zhang, G. 2017. Ionomic and physiological responses to low nitrogen stress in Tibetan wild and cultivated barley. *Plant Pyhsiology and Biochemistry: PPB*, 111: 257-265.
- Rai, W., Khatoon, S., Bisht, S.S. and Mehrotra, S. 2005. Effect of cadmium on growth, ultramorfology of leaf and secondary metabolites of *Phyllanthus amarus* Schum. and Thonn. *Chemosphere*, 61: 1644-1650.
- Rasoolizadeh, A., Labbé, C., Sonah, H., Deshmukh, R.K., Belzile, F., Menzies, J.G. and Bélanger, R.R. 2018. Silicon protects soybean plants against *Phytophthora sojae* by interfering with effector-receptor expression. *BMC Plant Biology*, 18(1): 1-13.
- Rauh, L., Basten, C. and Buckler, S., 4th. 2002. Quantitative trait loci analysis of growth response to varying nitrogen sources in *Arabidopsis thaliana*. *Theoretical and Applied Genetics*, 104(5): 743-750.
- Rodríguez-Jiménez, T.D.J., Ojeda-Barrios, D.L., Blanca-Macíos, F., Valdez-Cepeda, R.D. and Parra-Quezada, R. 2016. Urease y níquel en la fisiología de las plantas. *Revista Chapingo, Serie Horticultura*, 22(2): 69-82.
- Sasaki, A., Yamaji, N. and Ma, J.F. 2016. Transporters involved in mineral nutrient uptake in rice. *Journal of Experimental Botany*, 67: 3645-3653.

- Satishruti, K., Senthil, N., Vellaikumar, S., Ranjani, R.V. and Raveendran, M. 2013. Plant ionomics: a platform for identifying novel gene regulating plant mineral nutrition. *American Journal of Plant Sciences*, 4: 1309-1315.
- Sebastiani, L., Scebba, F. and Tognetti, R. 2004. Heavy metal accumulation and growth responses in poplar clones Eridano (*Populus deltoides* × *maximowiczii*) and I-214 (*P.* × *euramericana*) exposed to industrial waste. *Environmental and Experimental Botany*, 52: 79-88.
- Sharma, E., Jain, M. and Khurana, J.P. 2019. Differential quantitative regulation of specific gene groups and pathways under drought stress in rice. *Genomics*, 111(6): 1699-1712.
- Shen, C., Yang, Y., Liu, K., Zhang, L., Guo, H., Sun, T. and Wang, H. 2016. Involvement of endogenous salicylic acid in iron-deficiency responses in *Arabidopsis*. *Journal of Experimental Botany*, 67(14): 4179-4193.
- Singh, S., Parihar, P., Singh, R., Singh, V.P. and Prasad, S.M. 2016. Heavy metal tolerance in plants: role of transcriptomics, proteomics, metabolomics and ionomics. *Frontiers of Plant Science*, 6: 1143.
- Singh, A., Jaiswal, A., Singh, A., Tomar, R.S. and Kumar, A. 2021. Plant ionomics: toward high-throughput nutrient profiling: *Plant Nutrition and Food Security in the Era of Climate Change*, Ed.: Kumar, V., Srivastava, A.K., Suprasanna, P., Elsevier/Academic Press, pp. 227-254.
- Spann, T.M. and Schumann, A.W. 2010. Mineral nutrition contributes to plant disease and pest resistance. One of the Series of the Horticultural Sciences Department, Florida Cooperative Extension Service, Institute of Food and Agricultural Sciences, University of Florida, IFAS Extension, This document is HS1181. <http://edis.ifas.ufl.edu>
- Sun, X., Pan, B., Wang, Y., Xu, W. and Zhang, S. 2020. Exogenous calcium improved resistance to *Botryosphaeria dothidea* by increasing autophagy activity and salicylic acid level in pear. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 33: 1150-1160.
- Suzuki, M., Bashir, K., Inoue, H., Takahashi, M., Nakanishi, H. and Nishizawa, N.K. 2012. Accumulation of starch in Zinc-deficient rice. *Rice*, 5: 9.
- Szpunar, J. 2004. Metallomics: a new frontier in analytical chemistry. *Analytical and Bioanalytical Chemistry*, 378(1): 54-56.
- Takahashi, R., Bashir, K., Ishimaru, Y., Nishizawa, N.K. and Nakanishi, H. 2012a. The role of heavy-metal ATPases, HMAs, in zinc and cadmium transport in rice. *Plant Signaling and Behavior*, 7: 1506-1607.
- Takahashi, R., Ishimaru, Y., Shimo, H., Ogo, Y., Senoura, T., Nishizawa, N.K. and Nakanishi, H. 2012b. The OsHMA2 transporter is involved in root-to-shoot translocation of Zn and Cd in rice. *Plant Cell and Environment*, 35: 1948-1957.
- Terranova, M.L. and Tavares, O.A.P. 2022. The periodic table of the elements: the search for transactinides and beyond. *Rendiconti Lincei-Scienze Fisiche E Naturali*, 33: 1-16.



- Thapa, G., Sadhukhan, A., Panda, S.K. and Sahoo, L. 2012. Molecular mechanistic model of plant heavy metal tolerance. *Biometals*, 25(3): 489-505.
- Thomine, S., Wang, R., Ward, J.M., Crawford, N.M. and Schroeder, J.I. 2000. Cadmium and iron transport by members of a plant metal transporter family in *Arabidopsis* with homology to Nramp genes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97: 4991-4996.
- Thor, K. 2019. Calcium-nutrient and Messenger. *Frontiers in Plant Science*, 10: 440.
- Torres, M.A. 2010. ROS in biotic interactions. *Physiologia Plantarum*, 138: 414-429.
- Usmani, M.M., Nawaz, F. and Majeed, S. 2020. Sulfate-mediated drought tolerance in maize involves regulation at physiological and biochemical levels. *Scientific Reports*, 10: 1147.
- Veley, K.M., Berry, J.C., Fentress, S.J., Schachtman, D.P., Baxter, I. and Bart, R. 2017. High-throughput profiling and analysis of plant responses over time to abiotic stress. *Plant Direct*, 1: e00023.
- Verret, F., Gravot, A., Auroy, P., Preveral, S., Forestier, C., Vavasseur, A. and Richaud, P. 2005. Heavy metal transport by AtHMA4 involves the N-terminal degenerated metal binding domain and the C-terminal His11 stretch. *FEBS Letters*, 579: 1515-1522.
- Walters, D.R. and Bingham, I.J. 2007. Influence of Nutrition on Disease Development Caused by Fungal Pathogens: Implications for Plant Disease Control. *Annals of Applied Biology*, 151: 307-324.
- Wang, M., Gao, L., Dong, S., Sun, Y., Shen, Q. and Guo, S. 2017. Role of silicon on plant- pathogen interactions. *Frontiers in Plant Science*, 8: 701.
- Watanabe, T., Urayana, M., Shinano, T., Okada, R. and Osaki, M. 2015. Application of ionomics to plant and soil in fields under long-term fertilizer trials. *SpringerPlus*, 4: 781.
- Watanabe, T., Okada, R. and Urayama, M. 2022. Differences in ionic responses to nutrient deficiencies among plant species under field conditions. *Journal of Plant Nutrition*, 45(10): 1493-1503.
- Whitt, L., Ricachenevsky, F.K., Ziegler, G.Z., Clemens, S., Walker, E., Maathuis, F., Kear, P. and Baxter, I. 2020. A curated list of genes that affect the plant ionome. *Plant Direct*, 4(10): e00272.
- Williams, R.J.P. 2001. Chemical selection of elements by cells. *Coordination Chemistry Reviews*, 216: 583-595.
- Xuan, Y.H., Hu, Y.B., Chen, L.Q., Sosso, D., Ducat, D.C., Hou, B.H. and Frommer, W.B. 2013. Functional role of oligomerization for bacterial and plant SWEET sugar transporter family. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(39): E3685-E3694.
- Yadeta, K.A., Elmore, J.M., Creer, A.Y., Feng, B., Franco, J.Y., Rufian, J.S., He, P., Phinney, B. and Coaker, G. 2017. A cysteine-rich protein kinase associates with a membrane immune complex and cysteine residues are required for cell death. *Plant Physiology*, 173: 771-787.
- Yang, M., Lu, K., Zhao, F.J., Xie, W., Ramakrishna, P., Wang, G., Du, Q., Liang, L., Sun, C., Zhao, H., Zhang, Z., Liu, Z., Tian, J., Huang, X.Y., Wang, W., Dong, H., Hu, J., Ming, L., Xing, Y., Wang, G., Xiao, J., Salt, D.E. and Lian, X. 2018. Genome-wide association studies reveal the genetic basis of ionic variation in rice. *The Plant Cell*, 30(11): 2720-2740.

- Yasin, N.A., Zheer, M.M., Khan, W.U., Ahmad, S.R., Ali, A. and Akram, W. 2018. The beneficial role of potassium in Cd-induced stress alleviation and growth improvement in *Gladiolus grandiflora* L. *International Journal of Phytoremediation*, 20: 274-283.
- Yruela, I. 2005. Copper in plants. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 17: 145-156.
- Yuan, M., Wang, S., Chu, Z., Li, X. and Xu, C. 2010. The bacterial pathogen *Xanthomonas oryzae* overcomes rice defenses by regulating host copper redistribution. *Plant Cell*, 22: 3164-3176.
- Zhao, H., Sun, R., Albrecht, U., Padmanabhan, C., Wang, A., Coffey, M.D., Girke, T., Wang, Z., Close, T.J., Roose, M., Yokomi, R.K., Folimonova, S., Vidalakis, G., Rouse, R., Bowman, K.D. and Jin, H. 2013. Small RNA profiling reveals phosphorus deficiency as a contributing factor in symptom expression for citrus huanglongbing disease. *Molecular Plant*, 6(2): 301-310.