Nramp 调控小麦吸收重金属镉的分子机制研究进展

周月月* 江伟超 门文岩 苏 豫 刘本旭 齐浩威 张传威
周口师范学院，河南 周口 466001

[摘要]镉为耕地典型高毒重金属污染物，迁移与富集能力强，极易被小麦吸收并通过食物链危害人体健康。自然抗性相关巨噬细胞蛋白（Natural resistance-associated macrophage protein，Nramp）是生物体内保守跨膜转运蛋白，调控植物 Cd^{2+}等二价金属离子吸收、转运与细胞稳态平衡。采用文献综述法梳理 Nramp 家族蛋白结构、进化特征，系统总结小麦 Nramp 基因介导镉吸收积累的分子调控通路。结果表明：植物 Nramp 蛋白含 12 个保守跨膜螺旋，小麦基因组已鉴定至少 15 个 Nramp 家族成员，划分为两大进化分支；根系细胞膜定位 TaNramp1、TaNramp3 分别介导高、低浓度 Cd^{2+}吸收，抑制 TaNramp1 可使小麦根系镉吸收速率下降 40%～60%；TaNramp2 负责根系镉向中柱转运，TaNramp5 调控木质部镉装载，敲除 TaNramp5 可显著降低小麦地上部镉积累；液泡膜 TaNramp4 介导胞内镉区室化储存，TaNramp7 参与灌浆期籽粒镉韧皮部转运。Nramp 多基因协同完成小麦镉吸收、体内转运、器官分配全过程，将 Nramp 基因改良与土壤钝化、叶面阻控等农艺措施相结合，可为黄淮海低镉小麦种质培育提供理论支撑。

[关键词]Nramp；小麦镉胁迫；生理响应；分子机制
DOI：10.33142/nsr.v3i3.20402 中图分类号：S512.1 文献标识码：A

Progress in the Molecular Mechanism of Nramp Regulating Heavy Metal Cadmium Uptake in Wheat

ZHOU Yueyue*, JIANG Weichao, MEN Wenyan, SU Yu, LIU Benxu, QI Haowei, ZHANG Chuanwei
Zhoukou Normal University, Zhoukou, He’nan, 466001, China

Abstract: Cadmium (Cd) is a highly toxic heavy metal pollutant in cultivated land with strong migration and accumulation capacity. It can be easily absorbed by wheat and endanger human health through the food chain. Natural resistance-associated macrophage protein (Nramp) is a conserved transmembrane transporter in organisms that regulates the absorption, transport and homeostasis of divalent metal ions such as Cd^{2+} in plants. The structural and evolutionary characteristics of Nramp family proteins were summarized by literature review, and the molecular regulatory pathway of wheat Nramp genes mediating cadmium accumulation was concluded systematically. The results showed that plant Nramp proteins contain 12 conserved transmembrane helices, and at least 15 Nramp members were identified in the wheat genome, divided into two major evolutionary clades. Root membrane-located TaNramp1 and TaNramp3 mediate Cd^{2+} absorption under high and low Cd concentrations, respectively, and inhibiting TaNramp1 reduces root Cd absorption rate by 40%–60%. TaNramp2 transports Cd from the root cortex to the stele, and TaNramp5 controls xylem Cd loading; knocking out TaNramp5 significantly reduces Cd accumulation in wheat shoots. Tonoplast-localized TaNramp4 mediates intracellular Cd compartmentalization, and TaNramp7 participates in phloem transport of Cd to grains during the filling stage. Multiple Nramp genes coordinately regulate Cd uptake, internal transport and organ distribution in wheat. The combination of Nramp gene improvement and agronomic measures including soil passivation and foliar blocking can provide theoretical support for breeding low-cadmium wheat germplasm in the Huanghuaihai region.

Keywords: Nramp; Cadmium stress in wheat; physiological response; molecular mechanism

引言

工矿排污、化肥过量施用、污水灌溉造成我国耕地大面积镉污染，全国耕地镉超标点位达 7.0%，超标率居重金属首位[1]。黄淮海作为核心小麦产区，中轻度镉污染地块存在籽粒镉超标风险，制约粮食安全生产。镉非植物必需元素，在胁迫下会破坏小麦根系结构、抑制光合呼吸、

Copyright © 2026 by authors and Viser Technology Pte. Ltd.

诱导氧化损伤、扰乱细胞离子稳态；更关键的是，镉可沿食物链逐级富集，人体长期摄入超标小麦制品会造成肝肾损伤、骨骼病变，损害儿童神经系统。因此解析小麦镉吸收积累分子通路、培育低镉品种是农业环境与育种领域迫切研究方向。

自然抗性相关巨噬细胞蛋白（Natural resistance-associated macrophage protein，Nramp）家族蛋白最初在哺乳动物中被发现，因其与小鼠抵抗胞内病原菌感染的能力相关而得名。后续大量研究证实 Nramp 属于保守性极强的金属离子转运蛋白，广泛分布于细菌真菌植物动物各类生物体内，核心功能为介导 Cd^{2+}、Fe^{2+}、Mn^{2+}、Zn^{2+}、Cu^{2+}等二价重金属离子的跨膜转运[2]。在植物中，Nramp 蛋白通过介导根系对土壤中重金属离子的吸收、木质部装载与卸载，以及在不同组织器官和亚细胞结构间的转运分配，调控植物体内重金属离子的稳态平衡，进而影响植物的抗逆性与重金属积累特性。伴随功能基因组学相关技术持续迭代，拟南芥水稻等模式作物内部 Nramp 基因功能已经完成深度解析，相关结论证实 Nramp 在调控镉吸收积累环节具备不可替代的核心作用。小麦属于异源六倍体作物，基因组体量庞大且结构复杂，针对小麦 Nramp 家族基因的鉴定、功能解析、调控机制研究进度滞后于模式植物。小麦作为保障国家粮食安全的核心作物，系统开展小麦 Nramp 基因调控镉吸收的分子机制研究，能够明确小麦镉积累行为对应的遗传基础，为低镉小麦品种培育提供理论与技术支撑。本文整合国内外现有相关研究成果，围绕 Nramp 家族蛋白结构与进化特征、小麦镉吸收转运对应的 Nramp 分子调控机制、基因表达调控网络展开综述，为该领域后续深度研究提供参考依据。

1 镉对小麦的毒害机制

1.1 影响光合作用

镉胁迫会破坏小麦叶绿体完整结构与生理功能，造成叶片叶绿素含量下降，直接干扰光能吸收传递转化整套流程。已有试验数据显示，镉处理后小麦幼苗叶片叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素总含量均出现显著下降。（表 1）[3]。叶绿素含量降低会直接压低植株光合速率，阻碍有机物合成与储存，最终抑制小麦正常生长发育。

表 1　Cd^{2+}胁迫下小麦幼苗叶片光合色素的影响

处理 Treatments	叶绿素 Chlorophyll a/（mg·g^{-1} Fw）	叶绿素 bChlorophyll b/（mg·g^{-1} Fw）	叶绿素总量 Chlorophyll（a+b）/（mg·g^{-1} Fw）	类胡萝卜素 Carotenoid/（mg·g^{-1} Fw）	叶绿素 a/叶绿素 b bChla/Chlb
对照	1.28±0.03 ab	0.41±0.01 ab	1.70±0.05 b	0.23±0.01 ab	3.10±0.03 a
T1	1.39±0.04 a	0.46±0.03 a	1.84±0.07 a	0.25±0.01 a	3.04±0.17 a
T2	1.22±0.11 b	0.44±0.02 a	1.66±0.11 b	0.22±0.03 bc	2.77±0.30 a
T3	1.03±0.08 c	0.37±0.02 bc	1.40±0.09 c	0.20±0.02 c	2.77±0.26 a
T4	0.73±0.03 d	0.34±0.03 d	1.07±0.05 d	0.16±0.01 d	2.14±0.11 b
T5	0.63±0.04 d	0.33±0.02 d	0.96±0.03 d	0.15±0.02 d	1.92±0.21 b

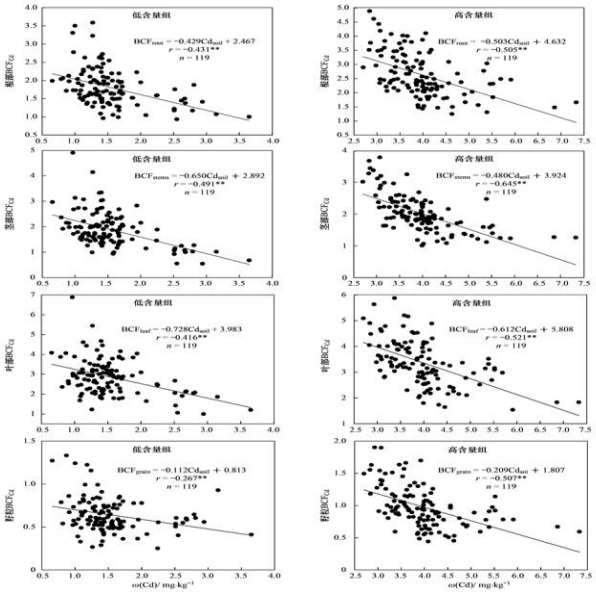

图 1　低含量组和高含量组土壤 Cd 含量与小麦各器官富集系数相关性

Copyright © 2026 by authors and Viser Technology Pte. Ltd.

1.2 破坏细胞膜系统

镉胁迫诱导小麦细胞生成大量活性氧物质，包含超氧阴离子自由基、过氧化氢、羟自由基等（图 1）[3]。活性氧分子持续攻击细胞膜不饱和脂肪酸，触发膜脂过氧化反应。膜脂过氧化会提升细胞膜通透性能，造成细胞内部可溶性物质向外渗漏，彻底打乱细胞正常生理代谢秩序。丙二醛（MDA）是膜脂过氧化的主要产物之一，其含量常被用作衡量细胞膜损伤程度的重要指标。研究发现，在镉胁迫条件下，小麦叶片和根系中的 MDA 含量会明显升高，这表明细胞膜受到了严重损伤。

1.3 干扰植物激素平衡

镉胁迫会打乱小麦植株内部各类植物激素的平衡状态，抑制小麦正常生长发育。镉能够阻碍生长素的合成与转运通路，降低细胞分裂素体内含量，同时推动脱落酸大量累积。多种激素含量异常会引发小麦生长速度放缓、根系发育受阻、叶片衰老进程加快等典型镉毒害症状。

2 Nramp 家族蛋白的结构特征与进化保守性

2.1 Nramp 蛋白的结构特征

Nramp 家族蛋白属于典型跨膜转运蛋白，核心功能结构具备高度保守属性，整体由跨膜结构域、膜内侧与膜外侧环状片段、保守金属离子结合位点、转运活性位点共同构成。生物信息学分析与蛋白晶体结构解析结果显示，植物 Nramp 蛋白氨基酸总长度维持在五百至六百个残基区间，分子量区间为 55-65 kDa[4]。

跨膜结构域是 Nramp 蛋白实现离子跨膜转运的核心结构，大多数植物 Nramp 蛋白含有 TM1-TM12，12 个高度保守的跨膜螺旋，这些跨膜螺旋通过疏水作用嵌入细胞膜中，形成一个跨膜通道。其中，TM1、TM4、TM5、TM6 和 TM11 等结构域中富含保守的氨基酸残基，对金属离子的结合与转运至关重要（图 2）[5]。在 TM1 和 TM6 结构域中存在一个保守的“DPGN”基序，天冬氨酸-脯氨酸-甘氨酸-天冬酰胺和“MXXM”基序，甲硫氨酸-X-X-甲硫氨酸，这两个基序共同构成了 Nramp 蛋白的金属离子结合位点，能够特异性识别并结合 Cd^{2+}、Fe^{2+} 等二价金属离子。此外，在 TM8-TM10 结构域之间存在一个保守的胞内环状结构，该结构中含有蛋白激酶 C 磷酸化位点，可能通过磷酸化修饰调控 Nramp 蛋白的转运活性。

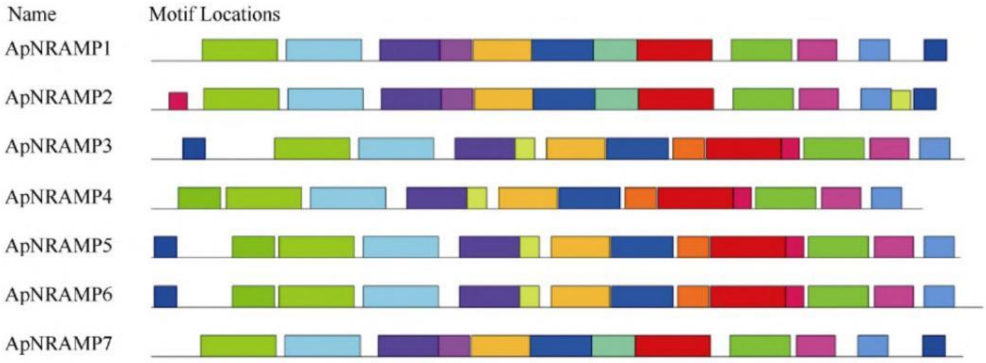

图 2　ApNRAMPs 蛋白保守基序分析

Nramp 蛋白氨基末端与羧基末端均朝向细胞质一侧，氨基末端携带多种潜在信号肽序列或细胞定位信号，决定 Nramp 蛋白在细胞内部的分布位置。部分植物 Nramp 蛋白氨基末端携带内质网定位信号或液泡膜定位信号，引导蛋白分别定位于细胞膜、液泡膜、内质网膜等不同生物膜，对应执行差异化转运功能。羧基末端富集亲水性氨基酸残基，能够参与蛋白互作过程，作为调控因子结合位点实现 Nramp 蛋白转运功能精细调节。

2.2 植物 Nramp 家族的进化保守性

Nramp 家族基因在生物进化全程保持高度保守，体现该类基因在金属离子转运环节的核心作用。系统发育分析将全部植物 Nramp 基因划分为两大进化分支，分支 I 包含细胞膜定位 Nramp 蛋白，主要负责根系土壤金属离子吸收、不同组织间金属离子长距离转运；分支 II 包含液泡膜等内膜系统定位 Nramp 蛋白，核心功能为细胞内部金属离子分区储存，维持胞内离子稳态。单子叶植物与双子叶植物分化进程中，Nramp 家族基因出现明显扩增与功能分化。双子叶模式作物拟南芥基因组包含六个 Nramp 基因，编号 AtNramp1 至 AtNramp6；单子叶模式作物水稻基因组包含七个 Nramp 基因，编号 OsNramp1 至 OsNramp7。小麦属于 AABBDD 三套亚基因组构成的异源六倍体作物，Nramp 家族基因数量远高于模式作物。现有小麦参考基因组挖掘鉴定工作，共筛选出不少于十五个 Nramp 家族成员，均匀分布于 A、B、D 三套亚基因组，

Copyright © 2026 by authors and Viser Technology Pte. Ltd.

多数成员和水稻大麦等单子叶作物 Nramp 基因同源性较高[6]。小麦 TaNramp1 基因与水稻 OsNramp1 基因氨基酸序列同源比例达到八十二个百分点，两段核心功能保守基序 DPGN 与 MXXM 完全一致，证明两类基因具备相近金属离子转运功能。进化选择压力分析显示小麦 Nramp 家族基因全程经历纯化选择，核心功能结构域氨基酸残基未发生大幅突变，佐证 Nramp 蛋白在小麦金属离子转运流程中的不可替代性。不同小麦 Nramp 基因在各类组织器官内部表达模式存在显著差异，说明进化过程中家族基因完成功能分化，适配小麦复杂生长环境与生理代谢需求。

3 Nramp 调控小麦 Cd 吸收与转运的分子机制

小麦对土壤中 Cd 的吸收与积累是一个复杂的生理过程，主要包括根系吸收、木质部装载与长距离转运、地上部卸载与分配，以及籽粒积累等环节。Nramp 蛋白作为关键的金属离子转运蛋白，在上述多个环节中发挥核心调控作用，其分子机制主要涉及特异性结合与转运 Cd^{2+}、细胞定位介导的功能分工，以及与其他转运蛋白的协同作用等方面。

3.1 根系 Cd2+吸收：细胞膜定位的 Nramp 蛋白的核心功能

小麦根系是吸收土壤 Cd^{2+}的主要部位，根系细胞膜上的 Nramp 蛋白为核心转运载体，可通过自身 DPGN、MXXM 特异性保守基序识别并结合土壤中的 Cd^{2+}，依靠细胞膜内外质子电化学梯度，以质子耦合协同转运方式完成镉离子跨膜转运。在小麦 Nramp 基因家族中，TaNramp1 是调控根系镉吸收的关键基因，主要在根系表皮与皮层细胞表达，受镉胁迫显著诱导。酵母异源表达与小麦 RNAi 干扰试验证实，该基因可高效介导高浓度镉吸收，抑制其表达可使小麦根系镉吸收速率下降40%～60%。TaNramp3 同样定位于根系细胞膜，对镉胁迫响应更为迅速，在低镉环境中发挥主要转运作用。二者功能互补，精准适配不同镉污染浓度环境，协同调控小麦根系对镉的吸收积累过程[7]。

3.2 体内 Cd 转运与分配：Nramp 蛋白的组织特异性定位与功能

小麦根系吸收的 Cd^{2+}需经皮层、内皮层进入中柱，再通过木质部转运至茎、叶等地上部组织，部分镉最终经韧皮部转运至籽粒，Nramp 蛋白可通过组织特异性定位，精准调控小麦体内镉的转运与分配。其中，TaNramp2 与 TaNramp5 是介导镉从根系向地上部长距离转运的核心基因。TaNramp2 定位于根系中柱细胞膜，受镉胁迫诱导表达，负责将皮层细胞中的 Cd^{2+}转运至中柱，为木质部装载奠定基础。该基因表达水平与地上部镉积累量显著正相关，过表达可使地上部镉含量提升 50%以上，沉默后镉积累量下降约 40%。TaNramp5 特异性表达于根系木质部薄壁细胞，是镉木质部装载的关键转运体，可将中柱 Cd^{2+}转运至木质部导管，依靠蒸腾作用完成地上部转运。其表达量与木质部汁液镉浓度密切相关，过表达可使小麦茎、叶镉积累量分别提升 60%、45%。此外，地上部 TaNramp6 可卸载木质部镉，保护光合组织；液泡膜 TaNramp4 可将胞质游离镉隔离储存，过表达后叶片液泡镉积累量提升 70%以上，有效降低镉毒性、增强小麦耐镉能力[8]。

3.3 籽粒 Cd 积累：Nramp 蛋白在韧皮部转运中的作用

籽粒 Cd 积累是影响小麦品质安全的关键因素，而 Cd 从营养器官向籽粒的转运主要通过韧皮部完成。目前，关于 Nramp 蛋白直接参与小麦韧皮部 Cd 转运的研究相对较少，但已有研究表明，部分 Nramp 基因在小麦穗部和籽粒发育过程中具有较高的表达水平，可能参与 Cd 向籽粒的转运与积累。小麦 TaNramp7 基因在灌浆期的穗轴、颖壳和籽粒胚乳细胞中特异性表达，其编码的蛋白定位于韧皮部伴胞的细胞膜上。功能分析表明，TaNramp7 蛋白具有转运 Cd^{2+}的活性，在酵母异源表达系统中能够显著提高酵母细胞对 Cd^{2+}的吸收能力[9]。在小麦中过表达 TaNramp7 基因后，籽粒 Cd 积累量较对照增加 35%～50%，而抑制其表达后，籽粒 Cd 积累量则减少 40%左右，表明 TaNramp7 可能通过介导韧皮部中 Cd^{2+}的装载与转运，调控 Cd 向籽粒的分配过程。

4 研究现状与趋势

目前，关于小麦对镉胁迫响应的研究已取得一定进展，研究主要集中在镉对小麦生长发育、生理生化特性、抗氧化系统以及基因表达等方面的影响。然而，在小麦耐镉的分子机制以及有效降低小麦籽粒镉含量的研究领域，相关成果仍相对较少，有待进一步深入探索。

未来可结合转录组、代谢组等多组学技术，深入解析小麦镉胁迫响应的分子机制，例如内质网蛋白质加工途径、苯并噁嗪生物合成途径在小麦镉胁迫响应中起重要作用，转运体相关基因 TaNramp1、TaNramp2、TaNramp5 等调控小麦对镉的吸收与积累，WRKY、MYB 等转录因子也参与镉胁迫损伤缓解过程。筛选此类关键耐受基因，可为培育抗镉小麦品种提供靶点。同时，叶面喷施 ZnO 或锌肥可通过与镉竞争吸收位点、增强小麦抗氧化能力等途径，降低小麦对镉的吸收与积累，结合土壤原位钝化技术效果更显著[10,11]，未来可将分子育种与农艺调控措施结合，更高效地解决小麦镉污染问题[12]。

Copyright © 2026 by authors and Viser Technology Pte. Ltd.

资金资助：河南省大学生创新创业训练计划资助（S202510478013）和河南省高等学校重点科研项目计划支持（26B610014）。

[参考文献]

[1]杨娇,葛文静,闫怡新.基于文献计量分析的农田土壤镉污染研究热点与进展[J].环境工程学报,2025,19(6):1519-1528.

[2]马俊,李珊,吴亚胜.重金属吸收转运调控基因 NRAMP 的功能及其作用机理研究进展[J].应用生态学报,2025,36(5):1567-1578.

[3]杨海龙,郜俊红,张怡.镉胁迫下小麦幼苗的光合生理响应和镉分布特征[J].土壤与作物,2025,14(3):284-294.

[4]程在,杜旭烨,钱长江.CRISPR/Cas9 编辑小麦 TaNRAMP5 基因及低镉积累小麦的创制[D].贵阳:贵州师范大学,2025.

[5]范潘慧,武立伟,孙伟,等.基于全基因组的穿心莲 NRAMP 基因家族鉴定与生物信息学分析[J].亚热带植物科学,2023,52(3):175-182.

[6]睢晓湉.小麦镉胁迫相关基因 TaNRAMP5 克隆及功能分析[D].新乡:河南科技学院,2023.

[7]刘阳,陈雪,赵强.高、低 Cd 积累小麦对 Cd 胁迫的转录组学响应差异[J].麦类作物学报,2025,45(3):321-329.

[8]王益,周永红,肖雪.小麦重金属转运体 NRAMP3 转运、吸收和分配镉/锰的功能分析[J].农业科技,2023(1):99-100.

[9]Aaron T. Bozzi. Molecular Mechanism of Nramp-Family Transition Metal Transport[J]. Journal of Molecular Biology,2021,433(16).

[10]朱秀红,张梦霄,崔明康.生物炭对镉胁迫小麦光合与镉积累的调控效应[J].河南农业大学学报,2023,57(3):404-412.

[11]王振搏,刘红恩,许嘉阳.外源硒缓解冬小麦镉毒害的生理机制[J].植物营养与肥料学报,2023,29(3):530-543.

[12]郑思,徐晨,吕光华.叶面施锌抑制木质部镉迁移降低小麦籽粒镉积累机制[J].环境污染,2023(333):122046.

作者简介：周月月（1989—），女，河南信阳人，博士，讲师，周口师范学院，研究方向为土壤污染修复研究。

Copyright © 2026 by authors and Viser Technology Pte. Ltd.