南京农业大学学报 2026,49(5):1111-1122
Journal of Nanjing Agricultural University
http://nauxb.njau.edu.cn
DOI:10.7685/jnau.202607002

阴伟晓,谢甲涛. 生物农药在农业生产中的应用及前景展望[J]. 南京农业大学学报,2026,49(5):1111-1122.
Yin W X,Xie J T. Application and prospects of biopesticides in agricultural production[J]. Journal of Nanjing Agricultural University,2026,49(5):1111-1122.

特约综述

生物农药在农业生产中的应用及前景展望

阴伟晓,谢甲涛*

(华中农业大学植物科学技术学院农业微生物资源发掘与利用全国重点实验室/
作物病害监测和安全控制湖北省重点实验室,湖北 武汉 430070)

摘要:生物农药因其具有环境友好、靶向性强、残留低等优势,正成为全球农药绿色转型的重要方向。本文不仅系统梳理了生物农药的分类及其研究现状,还重点介绍了 RNAi 生物农药、纳米生物农药、多肽类生物农药和真菌病毒防治等前沿技术研究。尽管生物农药在技术稳定性、生产成本、市场推广以及产业协同等方面仍面临挑战,但随着 RNAi、纳米技术、合成生物学、人工智能等多技术深度融合以及政策支持与产业生态的逐步完善,生物农药将在保障粮食安全、保护生态环境和推动农业可持续发展中发挥越来越重要的作用。

关键词:生物农药;RNAi 农药;纳米生物农药;多肽类农药;真菌病毒
中图分类号:S435 **文献标志码**:A **文章编号**:1000-2030(2026)05-1111-12

Application and prospects of biopesticides in agricultural production

YIN Weixiao, XIE Jiatao*

(National Key Laboratory of Agricultural Microbiology/Hubei Key Laboratory of Plant Pathology, College of Plant Science and Technology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China)

Abstract: Due to the environmental friendliness, targeted efficacy, and low residue levels, biopesticides are emerging as a crucial direction for the globalgreen transformation of pesticides. This paper systematically reviews the classification of biopesticides and their current research status, with particular emphasis on cutting-edge research on RNAi-based biopesticides, nano-biopesticides, peptide-based biopesticides, and mycovirus-based biocontrol. Despite the challenges that biopesticides face regarding technical stability, production costs, market promotion, and industrial synergy, the deep integration of various technologies such as RNA interference, nanotechnology, synthetic biology, and artificial intelligence, along with the gradual enhancement of policy support and industrial ecology, indicates that biopesticides will play an increasingly vital role in ensuring food security, protecting the ecological environment, and promoting sustainable agricultural development.

Keywords: biopesticide; RNA interference; nanobiopesticides; peptide biopesticides; mycoviruses

我国通过病虫害综合防控挽回的损失约占年均粮食总产量的 20%,农药在其中发挥着不可替代的作用,但过度使用农药导致一系列农产品安全、环境和土壤污染等问题[1]。在建设农业强国的新形势下,传统化学农药已难以满足现代农业的生态和安全发展要求。生物农药因其具有环境友好、残留低、不易产生抗药性的特点,已成为促进农业产业变革与绿色转型、培育新质生产力和推动高质量发展的重要手段。

《"十四五"全国农药产业发展规划》明确提出要大力发展生物农药,将其作为优化农药产品结构的核心方向。《到 2025 年化学农药减量化行动方案》明确提出要推广应用生物农药。2026 年 3 月农业农村部印发《关于开展"精准用药提质增效"行动深入推进农药科学安全使用工作的指导意见》,鼓励微生物农药、植物源农药、天敌昆虫以及昆虫信息素等产品生产和配套技术研发推广,丰富生物防治手段。为加快生物农药上市,农业农村部通过修订《农药登记资料要求》,大幅削减了生物农药的登记试验内容,加快了生物农药的审批上市。

收稿日期:2026-07-01
基金项目:教育部基础学科和交叉学科突破计划项目(JYB2025XDXM703)
作者简介:阴伟晓,副教授,主要从事植物病原真菌致病机制及病害防控研究,E-mail:wxyin@mail.hzau.edu.cn。*通信作者:谢甲涛,教授,研究方向为真菌病毒与植物病原真菌互作分子机制以及利用真菌病毒绿色防控真菌病害,E-mail:jiataoxie@mail.hzau.edu.cn。

生物农药作为化学农药的重要补充乃至替代方案,对于构建可持续农业体系具有重要意义。生物农药的研发与应用,不仅关乎农业生产的效率与质量,还关系生态环境的平衡和人类健康的保障。随着各方面技术的发展和国家的政策支持,生物农药已经逐步发展为具有独特技术优势和战略价值的产业领域。本文系统回顾生物农药的研究前沿与未来趋势,以期为该领域的科研工作者和产业从业者提供参考。

1 生物农药的分类及其研究现状

生物农药通常是指利用生物活体(如真菌、细菌、病毒)或其代谢产物(如抗生素、植物源活性成分)来防治有害生物(病虫草害)的制剂,其核心特征在于活性成分来源于自然界的生物或生物产物。根据我国主要生物农药品种名单,生物农药主要包括微生物农药、生物化学农药和植物源农药等。

1.1 微生物农药

微生物农药主要包括细菌(苏云金杆菌、枯草芽胞杆菌及蜡质芽胞杆菌等)、真菌(金龟子绿僵菌、球孢白僵菌、木霉菌和淡紫紫孢菌等)、卵菌(寡雄腐霉菌)以及病毒(蟑螂病毒、棉铃虫核型多角体病毒及茶尺蠖核型多角体病毒等)等。苏云金芽胞杆菌主要通过产生伴孢晶体中的δ-内毒素(Cry蛋白)在昆虫消化道中产生毒性作用[2-3]。枯草芽胞杆菌及蜡质芽胞杆菌等主要防治策略包括分泌抗菌物质、竞争作用、诱导植物产生抗性以及促进植物生长等[4-5]。昆虫病原真菌(entomopathogenic fungi,EPF)主要有球孢白僵菌(*Beauveria bassiana*)和金龟子绿僵菌(*Metarhizium anisopliae*)等,这类真菌能够感染并致死多种昆虫。木霉菌、盾壳霉(*Coniothyrium minitans*)和淡紫紫孢菌等主要用于植物病害的防治。木霉菌能通过竞争、寄生和产生抗生素等方式抑制多种植物病原真菌的生长[6]。盾壳霉是一种专性寄生于核盘菌(*Sclerotinia sclerotiorum*)等病原菌菌核的重寄生真菌[7]。淡紫紫孢菌属于内寄生性真菌,能够寄生于植物线虫的卵,也能侵染幼虫和雌虫,在作物线虫病害方面具有很好的防治效果[8]。昆虫病毒主要以昆虫特异性病毒为活性成分,通过感染靶标害虫,达到病虫害防治的目的。其作用机制具有高度专一性,通常只对特定的害虫有效,对非靶标生物、人畜以及环境相对安全。噬菌体能够特异性感染细菌,在防治细菌性病害方面展现出巨大的潜力[9]。微生物除草剂是利用真菌、细菌等活体微生物或其代谢产物来防除杂草的绿色防控产品,作用机制包括侵染致病和产生抑制性毒素,其优势为环境友好、靶标性强,缺点在于田间效果不稳定和生产成本高[10]。

1.2 生物化学农药

生物化学农药主要包括化学信息物质、天然植物生长调节剂和天然植物诱抗剂等。化学信息物质主要包括各类害虫的性信息素,特别是害虫性引诱剂,被广泛用作生物化学农药,通过干扰昆虫的行为和生理变化来达到控制目的[11]。植物生长调节剂,也称为植物激素,它们在调节植物生长、发育以及对环境刺激的响应中发挥着关键作用[12]。天然植物生长调节剂是指来源于植物自身或自然界中存在的,能够调节植物生长发育过程的化合物,主要包括赤霉酸、吲哚乙酸、24-表芸苔素内酯和抗坏血酸等。尽管目前天然植物生长调节剂被鉴定可以在田间应用[13],但由于其天然来源有限,且提取纯化成本较高,限制其大规模应用。植物诱抗剂是能够诱导植物自身防御机制,增强其对病虫害或非生物胁迫抵抗力的物质[14]。天然植物诱抗剂主要有超敏蛋白、极细链格孢激活蛋白、氨基寡糖素和香菇多糖等[15],其可以减少对外源化学物质的依赖,并且通常对环境和非靶标生物友好,因此符合可持续农业的发展方向。植物诱抗剂在使用时会受到环境条件、作物生长状况以及自身诱导防病慢等因素的影响,因此需要继续筛选和鉴定新型诱抗剂,或者设计与创造新型免疫诱抗剂。另外,还需要深入揭示诱抗剂的作用机制,为其合理使用奠定理论基础。

微生物代谢产物如井冈霉素、阿维菌素等通常也被认为是生物化学农药,是生物农药体系中一个重要的类别。农用抗生素归为生物源农药,但在登记资料要求方面基本等同于化学农药[16]。井冈霉素是由吸水链霉菌(*Streptomyces hygroscopicus*)产生的农用抗菌素,属低毒生物杀菌剂,对多种病害具有良好的防治效果。阿维菌素由阿维菌素链霉菌(*Streptomyces avermitilis*)产生,广泛应用于多种作物的害虫防治。冠菌素为丁香假单胞菌(*Pseudomonas syringae*)的发酵产物,具有用量少、效果显著的特点,属于环境友好型植物生长调节剂,可增强作物对低温、干旱等逆境的抗性。谷维菌素从中药重楼内生菌链霉菌中分离鉴定,于2021年获得登记,兼具促生长与增强抗病性的双重功能。农用抗生素虽来源天然,但其登记管理与化学农药要求基本相同,其安全风险同样需要关注。

1.3　植物源农药

植物源农药是指从植物中提取的具有杀虫、杀菌、除草或调节植物生长活性成分制成的农药,其有效成分主要包括生物碱类、萜烯类、精油类等[17]。植物源农药的作用机制主要有毒杀、拒食与忌避以及抑制生长发育等。基于单体 5-甲氧基水杨酸与马兜铃酸,结合离子盐+超分子包裹的农药研发模式,成功合成新型有机离子盐——马兜铃酸-5-甲基水杨酸盐(MOS)。该离子盐经超分子载体包裹后,对猕猴桃溃疡病表现出优异的杀细菌活性[18]。目前,多种植物源农药,如大黄素甲醚、小檗碱、大蒜素、海带多糖,已经被登记或者拟批准登记。

植物源农药具有广谱、低毒、易降解的特点,但其活性成分含量受植物品种、生长环境、提取工艺等因素影响较大,质量控制是产业化的关键瓶颈。合成生物学和生物工程技术的发展为植物源生物农药的大规模、高效率生产提供了新的可能性,有望克服传统生产中的瓶颈问题,实现农业可持续发展。

2　生物农药前沿技术研究进展

近年来,在生物农药不同的前沿研究方向中,RNA 干扰(RNAi)、纳米递送、多肽类生物农药及真菌病毒防治技术取得了较好的进展。RNAi 生物农药以 RNA 干扰为基础,在基因层面对防治对象进行精准调控;纳米生物农药则通过载体设计,解决传统生物农药易光解、持效期短及靶标渗透性差的产业瓶颈;多肽类生物农药基于人工智能驱动的蛋白质设计革命,极大地缩短了创制周期;真菌病毒防治技术利用弱毒病毒直接削弱病原真菌的致病力,开辟了病害防控的全新策略。

2.1　RNAi 生物农药

2.1.1　技术原理与核心优势　基于 RNA 干扰(RNA interference,RNAi)的 RNA 生物农药是当前研究方向之一。其原理在于通过双链 RNA(dsRNA)触发 RNAi 机制,在转录水平特异性沉默害虫或病原体的关键基因,实现精准防控[19-20]。这种基因沉默的方式显著降低了对非靶标生物和生态系统的潜在影响,被认为是实现农业绿色发展的重要技术途径。前期研究发现,给昆虫喂食表达 dsRNA 的植物材料能够触发 RNA 干扰[21],随后发现体外施用的 dsRNA 可以直接渗透体壁进入昆虫体内成功抑制靶标基因表达[22]。在植物体外施用禾谷镰孢菌(*Fusarium graminearum*)3 个 *CYP51*(细胞色素 P450 甾醇 14α-脱甲基酶,cytochrome P450 sterol 14α-demethylase)基因的 dsRNA 可有效减弱病原菌的侵染,这些 dsRNA 在植物体内被剪切为 siRNA 并且可以移动到远端,使未施用的区域具有抑制真菌的能力[23]。在拟南芥和番茄中表达靶向灰葡萄孢(*Botrytis cinerea*)*Bc-DCL1*(Dicer-like protein 1)和 *Bc-DCL2*(Dicer-like protein 2)基因的 sRNA(small RNA)能够沉默这 2 个基因,削弱真菌的致病性和生长[24]。灰葡萄孢能够摄取外部的 siRNA(small interfering RNA)和 dsRNA,因此在植物表面施用针对灰葡萄孢 *Bc-DCL1* 和 *Bc-DCL2* 基因的 siRNA 和 dsRNA 也能显著抑制病害的发生[24]。不同病原菌对 dsRNA 展现出不同的摄取效率。植物病原真菌灰葡萄孢(*B. cinerea*)、核盘菌(*S. sclerotiorum*)、立枯丝核菌(*Rhizoctonia solani*)、黑曲霉(*Aspergillus niger*)和大丽轮枝菌(*Verticillium dahliae*)能够高效摄取外源 dsRNA,胶孢炭疽菌(*Colletotrichum gloeosporioides*)未表现出摄取能力,而有益真菌绿色木霉(*Trichoderma virens*)的摄取能力较弱[25]。致病疫霉(*Phytophthora infestans*)对 dsRNA 的摄取能力有限,且在不同细胞类型和发育阶段存在差异。在摄取效率高的病原菌中,局部施用靶向毒力相关基因的 dsRNA 可显著抑制植物病害,而在摄取效率低的病原菌中施用 dsRNA 则无法抑制侵染。因此,体外施用 dsRNA 在植物病害防治中的效果,主要取决于病原体的 dsRNA 摄取效率[25]。这些研究提供了外源施用 dsRNA 防治病虫害的新思路,为 RNA 生物农药研发提供了科学依据。

2.1.2　关键科学问题与技术突破　尽管 RNA 农药具有显著的技术优势,但在田间应用中仍面临一些挑战,包括 dsRNA 在田间环境(如紫外线、核酸酶)和害虫体内(如消化道核酸酶)容易降解,导致其生物活性降低和持效期过短;dsRNA 难以穿过害虫的细胞膜进入细胞内发挥沉默作用;大规模生产 dsRNA 的成本仍然偏高[26]。纳米颗粒可以保护 dsRNA 免受降解,提高其跨膜转运能力和吸收效率[27]。利用金属有机骨架沸石咪唑酯骨架 8(ZIF-8)修饰后的 ZIF-8@ PDA(ZIF-8 聚多巴胺纳米颗粒)能增强 dsRNA 的吸收,并通过诱导肠道菌群失调来降低草地贪夜蛾(*Spodoptera frugiperda*)的活性氧免疫,提高 RNAi 的效率[28]。仿生嵌合纳米囊泡、星状阳离子聚合物以及碳点纳米颗粒等纳米材料能够提高病原菌或者植物吸收外源 dsRNA 的效率,从而提高 RNA 生物农药的防治效果[29-32]。生物碳纳米管(BioCNT)能够对外源 RNA 分子进行高效装载和稳定保护,实现了对番茄多种重要病毒(番茄花叶病毒 ToMV、番茄斑萎病毒 TSWV、番

茄黄化曲叶病毒 TYLCV)的高效和持久防控[33]。

近年来,利用有益微生物作为 RNA 干扰(RNAi)递送载体,通过跨界沉默病原菌关键基因,已成为一种新型作物病害防控策略[34-35]。将根际有益真菌哈茨木霉(*Trichoderma harzianum*)作为 RNAi 递送载体,能有效抑制大丽轮枝菌(*V. dahliae*)和尖孢镰刀菌(*Fusarium oxysporum*)的生长,并保护棉花和水稻免受侵染[36]。除真菌以外,生防细菌也可以被用于微生物诱导的基因沉默。对枯草芽胞杆菌(*Bacillus subtilis*)和恶臭假单胞菌(*Pseudomonas putida*)进行改造,使其产生靶向灰葡萄孢(*B. cinerea*)和大丽轮枝菌(*V. dahliae*)关键基因的 dsRNA。这 2 种细菌能够通过胞外囊泡分泌 RNA 并递送至真菌细胞内,实现跨界 RNAi,使用产 dsRNA 的细菌可有效保护拟南芥和番茄免受灰葡萄孢和大丽轮枝菌的侵染[37]。该技术具有靶标特异性可控,无需对寄主植物进行遗传改造,以及有益微生物繁殖有利于确保 sRNA 的稳定性和可持续性等优点,为开发新型作物保护策略提供了低成本且可持续的生物杀菌剂。

2.1.3 产业化进展 美国的 GreenLight Biosciences 公司已经开发出基于 RNAi 的产品,用于防治科罗拉多马铃薯甲虫(*Leptinotarsa decemlineata*),于 2024 年 1 月通过美国环境保护署(EPA)的批准[38]。我国首款 RNA 农药烟草花叶病毒衣壳蛋白核酸干扰素已经获批登记,主要用于防治烟草花叶病毒病。目前,国内外多家公司也正在进行相关研究和产业化尝试,未来可能会有更多的 RNA 生物农药相关产品出现。

2.2 纳米生物农药

2.2.1 技术背景与核心需求 农药施用过程中,大部分的有效成分因喷雾漂移、雨水冲刷、微生物降解、光解等环境因素而流失,不仅降低了田间防效,增加了成本,还造成长期的环境污染。纳米技术通过将农药分子封装于纳米尺度的载体材料中,能够有效保护活性成分免受环境降解,控制释放速率,增强靶标渗透性,提升农药的利用效率。虽然没有统一的定义,纳米生物农药主要是指利用纳米材料或纳米结构对生物活性成分进行封装、递送或修饰的农药制剂[39]。另外,纳米材料本身也可以作为农药用于缓解各种生物和非生物胁迫[40]。

2.2.2 纳米材料直接作为农药的研究 纳米材料因小尺寸效应具备生物活性,被广泛用于病虫害的防治。昆虫防治中,银和氧化石墨烯会导致白蟋蟀(*Acheta domesticus*)细胞死亡和生殖发育障碍[41];二氧化硅和氧化铝则主要通过物理吸附昆虫表皮蜡质导致小菜蛾(*Plutella xylostella*)和米象(*Sitophilus oryzae*)脱水死亡[42-43]。手性纳米颗粒能够精准识别烟草花叶病毒外壳蛋白亚基,高效阻断病毒对农作物的侵染[44]。银纳米颗粒对多种植物病原真菌具有明显的抑制效果[45]。纳米颗粒通过破坏生物膜、产生活性氧、抑制酶活性和阻止真菌生长繁殖来充当植物保护剂。

2.2.3 纳米材料作为农药的载体 纳米生物农药通过纳米载体保护活性成分免受环境降解,并增强其对靶标害虫或病原体的靶向递送与可控释放,从而提高利用效率;同时,部分纳米农药还能诱导植物免疫反应,并与活性成分协同增效,以更低剂量实现高效防治。

纳米载体可以为这些活性成分提供物理屏障,保护其免受环境胁迫,从而延长其在田间的持效期。利用天然玉米醇溶蛋白和 β-环糊精构建核-双壳结构的纳米农药递送系统(EB@ β-CD/AM-Zein),可以高效包封甲氨基阿维菌素苯甲酸盐(emamectin benzoate)。与单一组分相比,双壳结构显著提高了包封效率,使其在紫外光下的半衰期延长约 3 倍,同时通过 α-淀粉酶降解 β-环糊精实现了酶响应可控释放,且杀虫活性不受影响[46]。

纳米材料的特殊性质使其能够更有效地附着在植物表面,渗透到植物组织内部,甚至靶向害虫的特定部位或病原体的感染区域,这有助于减少农药的非靶向扩散,提高利用率。单宁酸修饰的阿维菌素和嘧菌酯纳米制剂与叶面微观结构建立氢键,从而增加了杀虫剂和杀菌剂的持留量[47]。构建的二元纳米载体系统可以将啶虫脒负载到纳米材料中,在叶面上实现了超过 70%的持留量[48]。

纳米载体系统能够实现农药活性成分的受控释放或缓慢释放,确保农药在需要时以最佳浓度释放,从而减少施用频率和总量,进一步降低环境负荷[49]。由于其高吸附能力和大表面积,介孔二氧化硅经常被用作药物运输的载体。树枝状介孔二氧化硅载体通过物理吸附结合阿维菌素,通过载体降解实现释放,表现出缓释行为[50]。玉米蛋白修饰的介孔二氧化硅被用作纳米农药的载体,表现出 pH 值和酶双重响应行为。在碱性条件下,玉米蛋白和活性成分之间的静电排斥促进快速释放,玉米蛋白含量越高,释放速率越快。当暴露于蛋白酶时,该酶有效触发玉米蛋白肽键的断裂,导致农药显著释放。此外,增加蛋白酶浓度可以增强农药释放行为[51]。温度响应型混合胶束用于除虫菊酯的控制释放,成功实现与害虫幼虫种群随

温度变化相一致的释放模式[52]。

纳米级别的颗粒能够增加活性成分的溶解度、分散性,并改善其在生物体内的吸收和转运效率,从而提高药效,使得相同药效所需的活性成分剂量更低[53]。氯虫苯甲酰胺纳米悬浮剂具有优异的分散性、叶面润湿性和叶片持留量,即使在剂量减少 40%的情况下,该制剂仍能达到同等的防治效果,并在 25 ℃的储存期间保持物理稳定性[54]。吡虫啉可以与星状聚合物的疏水核心进行疏水结合,形成由近似球形颗粒组成的纳米级复合物。星状聚合物液滴的接触角显著提高了植物对药物的吸收量,从而增强了吡虫啉对蚜虫的防治效果[55]。通过二氧化硅纳米封装啶虫脒形成的 54 nm 递送系统,在植物体内具有很好的吸收和运输能力,能够进入细胞内部,最后通过胞间途径穿透维管组织到达茎部,主要在木质部中发生积累。并且,维管组织内的纳米递送系统仍保留释放啶虫脒的能力[56]。

除了直接杀死昆虫或者病原菌,一些纳米材料还能诱导植物产生免疫反应,提高植物对病害的抗性。直径约为 76 nm 的二氧化硅纳米颗粒能够在低浓度下激活拟南芥体内的水杨酸,从而诱导其产生系统性抗性[57]。由玉米秸秆合成的粒径约为 160 nm 的生物炭通过乙烯途径刺激了本氏烟(*Nicotiana benthamiana*)的免疫反应,从而增强了对烟草疫霉(*Phytophthora nicotianae*)的抗性[58]。除了生物胁迫,纳米材料也可以提高植物对非生物胁迫的耐受性。氧化铈纳米颗粒具有强大的抗氧化特性,能够通过催化清除活性氧(ROS)来缓解干旱引起的氧化应激,从而保护高粱的光合作用和籽粒产量[59]。叶片喷施氧化锌纳米颗粒能够显著增加番茄植株的茎长、根长、生物量、叶面积以及叶绿素含量,此外,氧化锌纳米颗粒能够减轻盐胁迫对番茄生长的负面影响,在盐胁迫条件下提高蛋白质含量以及过氧化物酶、超氧化物歧化酶和过氧化氢酶等抗氧化酶的活性[60]。

纳米材料可以和农药结合,达到保护和缓释的目的,也可以与 dsRNA 结合保护其不被降解。因此,以害虫关键基因为靶标设计 dsRNA,纳米载体同时负载 dsRNA 和农药,可以进一步提高防治效果。粗糙表面空心介孔二氧化硅(RHMS)的空心介孔结构有助于杀虫剂的装载,并通过静电相互作用与 *CYP6CY13* 片段的 dsRNA 结合形成纳米级复合物,保护 dsRNA 不被核酸酶完全降解。形成的复合物能够实现对杀虫剂和外源 dsRNA 在植物和害虫体内的高效递送,提高了杀虫剂对害虫的生物活性[61]。将吡虫啉和 *dsNlCYP6ER1* 包裹在沸石咪唑酯骨架 8(ZIF-8)纳米颗粒中,能够提高褐飞虱(*Nilaparvata lugens*)对吡虫啉的敏感性[62]。这种 dsRNA 与农药共递送系统可应用于其他具有潜在抗性问题的农药,促进抗药性的治理。

在未来研究方面,可以选择安全且生态可持续的纳米技术方法来开发高效的纳米农药。根据作物需求以及田间条件,在正确的时间使用合适的剂量,使活性成分靶向释放。在计划进行大规模田间试验时,需要平衡纳米农药的益处(如提高作物产量和营养价值)与风险(如对非靶标生物和环境的不利影响)。

2.3　多肽类生物农药

多肽类生物农药因其广谱抗菌活性、低毒性和高特异性被视为绿色生物农药的核心研究方向之一[63-64]。除了直接杀死靶标生物的抗菌肽外,能够激发植物免疫的多肽也被广泛研究,并应用于病虫害的防治。

2.3.1　直接作为生物农药的应用　抗菌肽因其固有的抗病原体能力,已被确定为可持续、环保的植物病害保护方法,其主要作用机制包括破坏膜完整性、生物膜穿透以及干扰细胞生理过程等。通过检测不同抗菌肽对梨火疫病菌(*Erwinia amylovora*)的抗菌活性,发现 KL29 抗菌肽的抗菌效果最好。在体外试验中,施用 KL29 可以使梨火疫病症状减轻 85%。并且,该抗菌肽对动物或植物细胞没有影响,具有安全使用的潜力[65]。对不同肽进行分析发现,一种存在于磷酸烯醇丙酮酸羧化酶中的线性 AH-肽 PPC20 对青枯假单胞杆菌 *R. solanacearum* 具有较好的抑制效果,其作用机制是通过与细胞膜结合而转运并扩散至细胞质中,显示出裂解活性。进一步将 PPC20 与一种病原相关蛋白的部分蛋白 SIP14a 偶联,可创建出一种对青枯病具有较好防治效果的嵌合抗菌蛋白[66]。PAF56 阳离子抗菌肽对柑橘采后病原菌 *Penicillium digitatum*、*Penicillium italicum* 和 *Geotrichum candidum* 具有抑制活性,在柑橘上处理后能够有效防止这些病害的发生[67]。抗菌肽在防治病毒病害方面也具有一定的效果。体内和体外试验表明,thanatin 和 lactoferricin 与 lactoferrampin 重组蛋白均表现出对烟草花叶病毒(TMV)的抗病毒活性[68]。预先施用 *Streptomyces pactum* Act12 增强了番茄对番茄黄化卷叶病毒(TYLCV)的抗性,其作用机制可能是诱导系统抗性和调节根际微生物群落[69]。

除了直接靶向防治对象的抗菌肽,多肽类生物农药的另一种作用机制是通过诱导植物的防卫反应来进行病害的抑制,称为植物免疫诱抗蛋白。通常是多肽与植物的细胞膜受体相互作用,激发其免疫系统中的不同级联反应,诱导植物产生抗性反应[70]。Harpin 和 flg22 作为经典的激发子蛋白,其作用机制已经被广泛研究。来源于前体蛋白切割产物的植物激发子肽(plant elicitor peptides,Pep)是被子植物中普遍存在的一种内源性多肽,能够被植物的受体蛋白(pep receptors,PEPR)识别并激发植物的免疫反应[71]。使用 GmPep1、GmPep2 或 GmPep3 处理大豆种子可以显著减少南方根结线虫(*Meloidogyne incognita*)和大豆胞囊线虫(*Heterodera glycines*)的数量[72]。外源施用 OsPep3 能够增强水稻对褐飞虱、稻瘟病菌(*Magnaporthe oryzae*)和水稻白叶枯病菌(*Xanthamonas oryzae* pv. *oryzae*)的抗性,在小麦上也能引发免疫反应[73]。尽管不属于短肽,但一些病原菌来源的蛋白也可以激发植物的免疫反应。XEG1 作为一个病原相关分子模式(pathogen-associated molecular patterns,PAMP),其外源施用能够激发植物的免疫反应,增强其对病原菌的抗性水平[74]。目前,越来越多的病原菌来源蛋白被鉴定可以激发植物的免疫反应,这些蛋白均具有生产应用的潜力。

2.3.2 在生物技术和基因工程中的应用 蛋白表达和纯化困难制约了多肽类生物农药的大规模应用,表达相关蛋白的转基因植物或微生物成为病害防治的有效新选择。在棉花中表达来自烟草的防御基因 *NaD1* 能够提高对尖孢镰刀菌(*F. oxysporum*)和大丽轮枝菌(*V. dahliae*)田间抗性[75]。表达牛乳铁蛋白肽的转基因烟草植株对病原细菌(*Pseudomonas syringae* pv. *tabaci*)和病原真菌(*B. cinerea*)的抗性均增强[76]。过表达 *VDAL* 的植物对棉花黄萎病的抗性增强[77]。表达 StPep1 的枯草芽胞杆菌(*B. subtilis*)可以引起植物的抗病反应并提高马铃薯植株对奇氏根结线虫(*Meloidogyne chitwoodi*)的抗性[78]。在枯草芽胞杆菌中表达 UvScd1,并用该重组菌处理不同植物,可提高植物对病原菌的抗性水平[79]。

多肽的获得方法包括天然来源、化学合成、在植物或微生物中进行异源表达。开发优化的异源表达技术可为抗菌肽的产量提高提供有效的方法。许多重组功能性肽已使用微生物系统如大肠杆菌、毕赤酵母和枯草芽胞杆菌进行生产[80]。转基因植物中生产的多肽具有抗菌特性[81],也可以作为生产工厂。

2.3.3 人工智能驱动的多肽筛选和设计 随着人工智能(artificial intelligence,AI)的发展,多肽类生物农药的研发正在经历一场由 AI 驱动的变革。在研究柑橘和黄龙病菌(*Candidatus Liberibacter asiaticus*,CLlas)的互作过程中,通过 AI 筛选获得一个抗蛋白水解肽 APP3-14。APP3-14 具有稳定植物防御系统中的关键蛋白 MYC2 以增强免疫与直接靶向 *C*Las 的双重功能。温室和田间试验均表明,经 APP3-14 处理后 CLas 的丰度减少了 90%以上[82]。在前期研究杀虫多肽调控昆虫钠离子通道分子机制的基础上,通过 AI 实现多肽分子的理性优化设计,成功鉴定出 1 个杀虫效果翻倍、同时保留对哺乳动物低毒性的高效候选分子[83]。AI 蛋白质设计技术甚至能够从零开始设计自然界中不存在的新型生物分子,因此将对多肽类农药产业产生深远影响。随着 AI 设计技术和规模化合成工艺的成熟,多肽类农药有望成为生物农药领域最具增长潜力的方向之一。

2.3.4 多肽生物农药面临的问题和挑战 尽管多肽类生物农药具有很好的效果和应用潜力,但其在应用中也面临着一些问题和挑战:一些多肽可能对动物、植物和环境产生非靶标效应;通过作物异源表达系统生产多肽,需在食品安全性和环境影响方面开展更多评估与研究;为延长多肽的保质期并保持其性能,应根据其特性配制成合适的制剂。

2.4 真菌病毒防治植物病害

2.4.1 真菌病毒的基本特性与研究概况 真菌病毒(mycovirus)是指能够侵染真菌或卵菌并在其细胞内复制的病毒,普遍存在于各类真菌和卵菌中。一些真菌病毒能够影响其宿主的生物学和生态学功能,尤其是导致植物病原真菌致病力衰退的“弱毒现象(hypovirulence)”。弱毒真菌病毒能够显著降低植物致病真菌的毒力和侵染能力,部分病原真菌在病毒感染后可以转化为对植物有益的内生真菌。因此,利用弱毒真菌病毒作为生物防治剂已成为控制植物真菌病害的一种新兴且有应用潜力的策略[84]。

2.4.2 弱毒真菌病毒的防病机制 一部分真菌病毒能够显著降低宿主的生存竞争力,包括病毒侵染导致植物病原菌菌丝生长减缓、孢子产量降低、色素沉着异常等衰退性状,通常也会导致致病力显著下降。当真菌病毒在病原真菌群体中传播扩散导致真菌群体产生弱毒特性时,理论上能够控制植物真菌病害。因此,弱毒真菌病毒是当前真菌病毒研究中最受关注的方向之一。

真菌病毒的水平传播能力决定其在生物防治中的应用潜力,其传播的方式是通过菌丝体的相互融合。

在欧洲,利用 CHV1 感染的弱毒菌株已成功控制了栗疫病,但是在北美洲的防治几乎完全失败。主要原因是北美洲的栗疫病菌菌株具有比欧洲更复杂的营养体不亲和性群体,限制了真菌病毒的水平传播。真菌病毒 SsMYRV4(核盘菌呼肠孤病毒 4,Sclerotinia sclerotiorum mycoreovirus 4)能够抑制宿主的非自身识别,促进异源真菌病毒在营养体不相容的核盘菌菌株间水平传播[85]。植物可以帮助真菌病毒传播,从而削弱病原真菌的危害。核盘菌侵染后,植物的脯氨酸含量显著增加。脯氨酸可以抑制细胞死亡来减弱真菌间的不亲和性反应,进而提高真菌病毒在不亲和菌株间传播的效率。将脯氨酸添加到病毒介导的低毒力核盘菌菌株 Ep-1PN 菌丝悬浮液中,在田间施用后可以显著降低菌核病发病率[86]。真菌病毒 SsAShV1(核盘菌蜀病毒 1,Sclerotinia sclerotiorum ascoshuvirus 1)可降低植物病原真菌的致病性,但能增强病原菌产生抗真菌挥发性有机化合物的能力[87]。感染 SsHADV-1(核盘菌低毒力相关病毒 1,Sclerotinia sclerotiorum hypovirulence-associated DNA virus 1)的核盘菌菌株 DT-8 丧失了对油菜等植物的致病能力[88-89]。SsHADV-1 能够将其宿主核盘菌从典型的坏死性病原菌转化为有益的内生真菌。SsHADV-1 在侵染过程中能够下调核盘菌关键致病因子基因的表达。当在油菜中生长时,受 SsHADV-1 感染的 DT-8 菌株显著调控油菜中参与防御、激素信号和昼夜节律通路相关基因的表达,促进植物生长并增强抗病性。田间试验表明,在初花期喷施 DT-8 可将油菜菌核病的病情严重程度降低 67.6%,并使产量提高 14.9%。此外,SsHADV-1 还能在接种 DT-8 的植株上感染其他核盘菌菌株,且 DT-8 可从死亡植株中重新分离,说明真菌病毒可能具有塑造内生共生起源的能力[90]。该研究揭示了真菌病毒的作用机制,在保护作物的同时帮助其抵御多种病害,促进作物抗病和增产,并且提出真菌病毒介导的“植物疫苗”概念[90]。类似的现象也在其他病原菌中被发现。从茶树病原真菌茶拟盘多毛孢(*Pestalotiopsis theae*)的一个内生菌株中分离并鉴定了一种称为茶拟盘多毛孢金色病毒 1(*Pestalotiopsis theae* chrysovirus-1,PtCV1)的真菌病毒。PtCV1 的存在不仅显著减缓了宿主真菌的体外生长,还彻底清除了其对植物的致病性,将宿主真菌转化为茶树叶片上的非致病性内生菌,而缺乏 PtCV1 的分离株则仍具高致病性。此外,PtCV1 的存在赋予宿主植物对强致病性茶拟盘多毛孢菌株的高抗性[91]。

2.4.3　真菌病毒介导的 RNAi 技术　基于 RNAi 的病毒诱导基因沉默系统(virus-induced gene silencing,VIGS)在植物功能基因研究中具有广泛的应用,该技术通过真菌病毒用于病害的防治。基于禾谷镰孢菌中一个三组分的环状单链 DNA 真菌病毒 FgGMTV1(禾谷镰孢菌 gemytripvirus 1,*Fusarium graminearum* gemytripvirus 1)构建的 VIGS 载体 p26-D4,可高效靶向沉默禾谷镰孢菌的关键致病基因,将强致病力菌株转化为低致病力菌株[92]。将西花蓟马的关键基因片段插入 p26-D4 载体后转入 *Tri5* 敲除的禾谷镰孢菌株中,可持续产生针对西花蓟马的 sRNA,从而有效降低害虫的存活率[93]。基于 FgGMTV1 的递送系统也可用于松材线虫的防治[94]。

2.5　前沿技术的比较分析

RNAi 农药通过双链 RNA 精准沉默靶标基因,具有靶向极强、环境友好、研发周期短的优势。其局限在于 dsRNA 易被核酸酶降解、递送效率低、生产成本高。全球首款喷洒型 RNA 杀虫剂已于 2024 年获美国 EPA 批准,中国首款 RNA 杀菌剂于 2026 年 5 月正式获批登记,已进入产业化初期。纳米农药通过纳米载体保护有效成分实现可控释放和增效,可使药效提升。但其面临载药量偏低、标准化缺失、研发成本高的瓶颈。我国纳米农药在国际上率先进入产业化发展阶段,但整体仍处于从基础研究向产业化过渡的时期。多肽农药具有安全性高、特异性好、抗性低等优势,AI 驱动的设计可以缩短研发周期。目前,全球已有多种产品实现商业化。其主要问题是田间稳定性差、成本偏高、现行法规框架不匹配。中国也有蛋白类农药取得登记,整体处于商业化加速阶段。真菌病毒利用弱毒病毒降低病原真菌致病力,甚至将病原菌转化为有益内生菌,具有防病和促生等多重功能。但受限于菌丝融合传播效率低、规模化工艺不成熟、缺乏登记管理框架,目前仍处于实验室和田间试验阶段,尚未有正式登记产品。

3　未来展望

尽管生物农药的相关研究取得了显著的进展,但是仍面临诸多挑战。生物农药具有环境友好、靶向性强和低残留等优势,但并不等同于绝对的安全性。部分植物源成分(如除虫菊酯)具有神经毒性[95]。虽然生物农药具有很强的靶向性,但仍有研究表明其对蜜蜂、寄生蜂、捕食性天敌等有益昆虫存在致死或亚致死效应[96]。RNAi 生物农药的风险在于其可能因序列同源性对非靶标生物产生“脱靶效应”[97-98]。纳

米生物农药中纳米材料自身的生态毒理效应也需进一步评估。现有风险评价体系主要针对化学农药设计,难以适用于成分复杂的植物提取物或新型生物制品。因此,需要加快完善针对性评估标准,才能在发挥生物农药绿色优势的同时有效管控其潜在风险。

生物农药具有速效性差、稳定性不足、规模化生产成本较高以及货架期有限等缺点,因此生物农药产品占整个农药市场的份额仍然不足,在市场认可度方面也需要进一步提高。面向未来,中国生物农药的发展将围绕前沿技术突破、产业生态构建和全球市场布局三大方向展开。合成生物学工程化的思路在未来会发挥越来越重要的作用,有望从根本上重塑农药的生产模式。可通过对微生物进行目的性地改造,将其打造为高效生产特定活性产物的工厂,为突破传统生物农药的产能和应用瓶颈提供解决方案。许多具有优异杀虫或杀菌活性的天然产物在自然界中产量较低,难以规模化提取。可通过遗传转化构建微生物的“细胞工厂”,实现天然活性分子、dsRNA 或者多肽类生物农药的异源高效合成。对于具有生物防治活性的微生物菌株,可通过基因编辑等对其进行定向改造,提高其活性物质产量、环境适应性和靶向性。另外,采用合成生物学可设计构建功能互补的合成微生物菌群,实现多种生防机制(如拮抗病原、诱导植物抗性、促进植物生长)的协同增效。

以前沿研究为基础,开展多技术深度融合。RNAi、纳米递送、人工智能和合成生物学等前沿技术将与生物农药研发深度融合,解决稳定性、靶向性和成本等核心问题。AI 驱动的靶标基因筛选、dsRNA 序列设计以及蛋白质设计,将极大地提高研发效率,缩短研发周期。植物源农药以其天然来源和环境友好的特性,在有机农业和绿色食品生产中具有不可替代的地位。未来植物源农药的研发将从传统经验筛选转向分子机制驱动的精准创制,挖掘新型植物活性成分并优化提取工艺,降低生产成本,扩大应用规模。真菌病毒与 RNAi 技术、纳米递送等技术的深度融合,将催生出一系列新型高效生物防治产品,提高真菌病毒田间应用效果,为作物病害绿色防控提供更多创新选择。生物农药可以与化学农药形成协同发展模式,因此在病虫害防治过程中开发和探索新的使用措施,如生物农药和化学农药的混配使用,或者与化学农药合理轮用等。生物农药企业和相关机构要加强宣传,特别是对生物防治技术的正确和合理使用进行示范和推广,提高市场认可度。

总之,生物农药并不是化学农药的简单替代品,而是向精准绿色防控理念转变的重要体现。生物农药的研究正朝着多功能、高效、安全和环境友好的方向发展。随着科学技术的进步,生物农药将在保障农业生产、保护生态环境和促进人类健康方面发挥越来越重要的作用。

参考文献 References:

[1] Wolfram J, Bussen D, Bub S, et al. Increasing applied pesticide toxicity trends counteract the global reduction target to safeguard biodiversity[J]. Science, 2026, 391(6785): 616-621.

[2] Sun M, Shi J W, Bravo A. *Caenorhabditis elegans*: a model system for accelerating studies on *Bacillus thuringiensis* infection in insects[J]. Annual Review of Entomology, 2026, 71(1): 597-614.

[3] Shi J W, Sun M. *Bacillus thuringiensis*: a gift for nematode management[J]. Trends in Parasitology, 2025, 41(3): 235-246.

[4] Etesami H, Jeong B R, Glick B R. Biocontrol of plant diseases by *Bacillus* spp.[J]. Physiological and Molecular Plant Pathology, 2023, 126: 102048.

[5] Blake C, Christensen M N, Kovács á T. Molecular aspects of plant growth promotion and protection by *Bacillus subtilis*[J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2021, 34(1): 15-25.

[6] 尤佳琪,吴明德,李国庆. 木霉在植物病害生物防治中的应用及作用机制[J]. 中国生物防治学报,2019,35(6):966-976.
You J Q, Wu M D, Li G Q. Application and mechanism of *Trichoderma* in biological control of plant disease[J]. Chinese Journal of Biological Control, 2019, 35(6): 966-976(in Chinese).

[7] 李国庆,杨龙,姜道宏,等. 重寄生菌盾壳霉及其防治核盘菌菌核病的研究进展[J]. 湖北植保,2009(6):54-58.
Li G Q, Yang L, Jiang D H, et al. Research progress on the heavy parasitic fungus *Scutella sclerotiorum* and its control of *Sclerotinia sclerotiorum*[J]. Hubei Plant Protection, 2009(6): 54-58(in Chinese).

[8] 杨凡,姜华艳,蔡毓新,等. 蔬菜根结线虫生防菌淡紫紫孢菌研究进展[J]. 中国瓜菜,2023,36(3):1-8.
Yang F, Jiang H Y, Cai Y X, et al. Advances in study on *Purpureocillium lilacinum*-biocontrol strain of vegetable root-knot nematode[J]. China Cucurbits and Vegetables, 2023, 36(3): 1-8(in Chinese).

[9] 李潭,邓心怡,陈丹,等. 噬菌体在植物细菌病害生物防治中的应用与前景[J]. 生物灾害科学,2025,48(1):141-147.
Li T, Deng X Y, Chen D, et al. The application prospect of bacteriophages in biological control of plant bacterial diseases[J]. Biological Disaster Science, 2025, 48(1): 141-147(in Chinese).

[10] 刘璐,朱哲远,李颖曦,等. 微生物除草剂的研究进展[J]. 生物技术通报,2024,40(9):161-171.
Liu L,Zhu Z Y,Li Y X,et al. Research progress in microbial herbicides[J]. Biotechnology Bulletin,2024,40(9):161-171(in Chinese with English abstract).

[11] 吴帆,刘深云,张莉,等. 昆虫信息素研究进展[J]. 植物保护学报,2023,50(2):287-297.
Wu F,Liu S Y,Zhang L,et al. Research advances in insects pheromones[J]. Journal of Plant Protection,2023,50(2):287-297(in Chinese).

[12] 周欣欣,张宏军,白孟卿,等. 植物生长调节剂产业发展现状及前景[J]. 农药科学与管理,2017,38(11):14-19.
Zhou X X,Zhang H J,Bai M Q,et al. Current situation and prospects of plant growth regulators[J]. Pesticide Science and Administration,2017,38(11):14-19(in Chinese with English abstract).

[13] 宋伟丰,韦庆慧,刘凯,等. 天然植物生长调节剂芸苔素的生物活性及应用浅析[J]. 中国农学通报,2021,37(24):97-101.
Song W F,Wei Q H,Liu K,et al. Brassin-a natural plant growth regulator:biological activity and application[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin,2021,37(24):97-101(in Chinese with English abstract).

[14] Zhu F,Cao M Y,Zhang Q P,et al. Join the green team:inducers of plant immunity in the plant disease sustainable control toolbox[J]. Journal of Advanced Research,2024,57:15-42.

[15] 任杰,高晋,杨秀芬,等. 植物免疫诱抗剂研究进展[J]. 中国生物防治学报,2026,42(2):350-359.
Ren J,Gao J,Yang X F,et al. Research progress on plant immune elicitors[J]. Chinese Journal of Biological Control,2026,42(2):350-359(in Chinese).

[16] 王以燕,袁善奎,苏天运,等. 我国生物源农药的登记和发展现状[J]. 农药,2019,58(1):1-5,10.
Wang Y Y,Yuan S K,Su T Y,et al. Registration and development of biological pesticides in China[J]. Agrochemicals,2019,58(1):1-5,10(in Chinese).

[17] 张兴,马志卿,冯俊涛,等. 植物源农药研究进展[J]. 中国生物防治学报,2015,31(5):685-698.
Zhang X,Ma Z Q,Feng J T,et al. Review on research and development of botanical pesticides[J]. Chinese Journal of Biological Control,2015,31(5):685-698(in Chinese with English abstract).

[18] Deng X L,Bian Q,Zhou M Q,et al. A supramolecular material for controlling kiwifruit bacterial canker[J]. Advanced Science,2025,12(31):e14752.

[19] Li Z Y,Liu Y M,Liang Y Q,et al. RNA interference-based pesticides:mechanism,application,and commercialization in sustainable pest management[J]. Pesticide Biochemistry and Physiology,2026,219:107034.

[20] 王一诺,张学志,苗雪霞,等. RNA 生物农药的研发进展、产业化现状及建议[J]. 世界农药,2025,47(9):7-13.
Wang Y N,Zhang X Z,Miao X X,et al. Advances,current status,and prospects of RNA biopesticides research and development[J]. World Pesticide,2025,47(9):7-13(in Chinese).

[21] Mao Y B,Cai W J,Wang J W,et al. Silencing a cotton bollworm P450 monooxygenase gene by plant-mediated RNAi impairs larval tolerance of gossypol[J]. Nature Biotechnology,2007,25(11):1307-1313.

[22] Wang Y B,Zhang H,Li H C,et al. Second-generation sequencing supply an effective way to screen RNAi targets in large scale for potential application in pest insect control[J]. PLoS One,2011,6(4):e18644.

[23] Koch A,Biedenkopf D,Furch A,et al. An RNAi-based control of *Fusarium graminearum* infections through spraying of long dsRNAs involves a plant passage and is controlled by the fungal silencing machinery[J]. PLoS Pathogens,2016,12(10):e1005901.

[24] Wang M,Weiberg A,Lin F M,et al. Bidirectional cross-Kingdom RNAi and fungal uptake of external RNAs confer plant protection[J]. Nature Plants,2016,2:16151.

[25] Qiao L L,Lan C,Capriotti L,et al. Spray-induced gene silencing for disease control is dependent on the efficiency of pathogen RNA uptake[J]. Plant Biotechnology Journal,2021,19(9):1756-1768.

[26] He L,Zhou Y F,Mo Q,et al. Spray-induced gene silencing in phytopathogen:mechanisms,applications,and progress[J]. Advanced Agrochem,2024,3(4):289-297.

[27] Chen A,Halilovic L,Shay J H,et al. Improving RNA-based crop protection through nanotechnology and insights from cross-Kingdom RNA trafficking[J]. Current Opinion in Plant Biology,2023,76:102441.

[28] Gao Z,Rensing C,Wang J,et al. Increased and synergistic RNAi delivery using MOF polydopamine nanoparticles for biopesticide applications[J]. Nature Communications,2025,16:6384.

[29] Wang Y X,Li M S,Ying J H,et al. High-efficiency green management of potato late blight by a self-assembled multicomponent nano-bioprotectant[J]. Nature Communications,2023,14:5622.

[30] Zhang Z,Luo H Y,Zhang X Y,et al. Extracellular vesicles mimetic design of membrane chimeric nanovesicles for dsRNA delivery in spray-induced gene silencing for crop protection[J]. ACS Nano,2024,18(47):32468-32480.

[31] Wang Z W,Li Y,Zhang B R,et al. Functionalized carbon dot-delivered RNA nano fungicides as superior tools to control *Phytophthora* pathogens through plant RdRP1 mediated spray-induced gene silencing[J]. Advanced Functional Materials,2023,33(22):2213143.

[32] Wang Y M,Yan Q,Lan C,et al. Nanoparticle carriers enhance RNA stability and uptake efficiency and prolong the protection against *Rhizoctonia solani*[J]. Phytopathology Research,2023,5(1):2.

[33] Liu X D,Liang X F,Cai Z P,et al. BioCNTs mediated delivery of systemically mobile small RNAs via leaf spray to control both tomato DNA and RNA viruses[J]. Advanced Science,2026,13(10):e04889.

[34] Fang R X. Microbe-induced gene silencing explores interspecies RNAi and opens up possibilities of crop protection[J]. Science China Life Sciences,2024,67(3):626-628.

[35] Weiberg A,Wang M,Lin F M,et al. Fungal small RNAs suppress plant immunity by hijacking host RNA interference pathways[J]. Science,2013,342(6154):118-123.

[36] Wen H G,Zhao J H,Zhang B S,et al. Microbe-induced gene silencing boosts crop protection against soil-borne fungal pathogens[J]. Nature Plants,2023,9(9):1409-1418.

[37] Niño-Sánchez J,Wu H T,Hamby R,et al. Cross-Kingdom RNA trafficking from bacteria to fungi enables plant protection against fungal pathogens[J]. Molecular Plant,2026,19(1):100-115.

[38] Stokstad E. The perfect pesticide? [J]. Science,2024,384(6703):1398-1401.

[39] 曹立冬,赵鹏跃,曹冲,等. 纳米农药的研究进展及发展趋势[J]. 现代农药,2023,22(2):1-10.
Cao L D,Zhao P Y,Cao C,et al. Research progress and development prospect of nanopestidde[J]. Modern Agrochemicals,2023,22(2):1-10 (in Chinese with English abstract).

[40] Wang D J,Saleh N B,Byro A,et al. Nano-enabled pesticides for sustainable agriculture and global food security[J]. Nature Nanotechnology,2022,17(4):347-360.

[41] Dziewięcka M,Karpeta-Kaczmarek J,Augustyniak M,et al. Evaluation of *in vivo* graphene oxide toxicity for *Acheta domesticus* in relation to nanomaterial purity and time passed from the exposure[J]. Journal of Hazardous Materials,2016,305:30-40.

[42] Shoaib A,Elabasy A,Waqas M,et al. Entomotoxic effect of silicon dioxide nanoparticles on *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera:Plutellidae) under laboratory conditions[J]. Toxicological & Environmental Chemistry,2018,100(1):80-91.

[43] Stadler T,López García G,Gitto J,et al. Nanostructured alumina:biocidal properties and mechanism of action of a novel insecticide powder[J]. Bulletin of Insectology,2017,70(1):17-25.

[44] Gao R,Xu L G,Sun M Z,et al. Site-selective proteolytic cleavage of plant viruses by photoactive chiral nanoparticles[J]. Nature Catalysis,2022,5(8):694-707.

[45] Kim S W,Jung J H,Lamsal K,et al. Antifungal effects of silver nanoparticles(AgNPs) against various plant pathogenic fungi[J]. Mycobiology,2012,40(1):53-58.

[46] Zuo J H,Yan H Z,Lan R P,et al. An enzyme-responsive core-double shell structured nano pesticide delivery system for improving the UV stability of emamectin benzoate(EB)[J]. Industrial Crops and Products,2024,213:118464.

[47] Yu M L,Sun C J,Xue Y M,et al. Tannic acid-based nanopesticides coating with highly improved foliage adhesion to enhance foliar retention [J]. RSC Advances,2019,9(46):27096-27104.

[48] Wen Q Y,Huang J H,Tang H Y,et al. Fabricating network-link acetamiprid-loading micelles based on dopamine-functionalized alginate and alkyl polyglucoside to enhance *Folia* deposition and retention[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry,2022,70(12):3596-3607.

[49] Gundreddy R R,Jayanth B V,Shashikala M,et al. Recent advances in biopesticide formulations for targeted insect pest management:a review [J]. Journal of Experimental Agriculture International,2024,46(9):876-889.

[50] Wang G H,Xu X Y,Cheng Q Q,et al. Preparation of sustainable release mesoporous silica nano-pesticide for control of *Monochamus alternatus* [J]. Sustainable Materials and Technologies,2023,35:e00538.

[51] Zhong X M,Wen H J,Zeng R X,et al. Zein-functionalized mesoporous silica as nanocarriers for nanopesticides with pH/enzyme dual responsive properties[J]. Industrial Crops and Products,2022,188:115716.

[52] Zhang Y F,Chen W,Jing M M,et al. Self-assembled mixed micelle loaded with natural pyrethrins as an intelligent nano-insecticide with a novel temperature-responsive release mode[J]. Chemical Engineering Journal,2019,361:1381-1391.

[53] Li X W,Chen Y Q,Xu J N,et al. Advanced nanopesticides:advantage and action mechanisms[J]. Plant Physiology and Biochemistry,2023,203:108051.

[54] Ding X Q,Guo L,Du Q,et al. Preparation and comprehensive evaluation of the efficacy and safety of chlorantraniliprole nanosuspension[J]. Toxics,2024,12(1):78.

[55] Jiang Q H,Peng M,Yin M Z,et al. Nanocarrier-loaded imidaclothiz promotes plant uptake and decreases pesticide residue[J]. International Journal of Molecular Sciences,2022,23(12):6651.

[56] Wang Q,Li Q Y,Wang L,et al. Optimizing the size of mesoporous silica nano-delivery system enhances the absorption,transport,and retention of pesticides in tea plants[J]. Industrial Crops and Products,2025,227:120789.

[57] El-Shetehy M,Moradi A,Maceroni M,et al. Silica nanoparticles enhance disease resistance in *Arabidopsis* plants[J]. Nature Nanotechnology,2021,16(3):344-353.

[58] Kong M M,Liang J,White J C,et al. Biochar nanoparticle-induced plant immunity and its application with the elicitor methoxyindole in *Nicotiana benthamiana*[J]. Environmental Science:Nano,2022,9(9):3514-3524.

[59] Djanaguiraman M,Nair R,Giraldo J P,et al. Cerium oxide nanoparticles decrease drought-induced oxidative damage in sorghum leading to higher photosynthesis and grain yield[J]. ACS Omega,2018,3(10):14406-14416.

[60] Faizan M,Bhat J A,Chen C,et al. Zinc oxide nanoparticles (ZnO-NPs) induce salt tolerance by improving the antioxidant system and photosynthetic machinery in tomato[J]. Plant Physiology and Biochemistry,2021,161:122-130.

[61] Lv H X,Li X C,Li J Q,et al. Overcoming resistance in insect pest with a nanoparticle-mediated dsRNA and insecticide co-delivery system[J].

Chemical Engineering Journal,2023,475:146239.

[62] Yu C,Li J Q,Zhang Z Y,et al. Metal-organic framework-based insecticide and dsRNA codelivery system for insecticide resistance management[J]. ACS Applied Materials & Interfaces,2023,15(41):48495-48505.

[63] Kawmudhi P A S,Chathurika S,Weerasinghe L. Applications of antimicrobial peptides in plant pest and disease control[J]. Discover Plants,2025,2(1):55.

[64] Oliveira Júnior N G,Souza C M,Buccini D F,et al. Antimicrobial peptides:structure,functions and translational applications[J]. Nature Reviews Microbiology,2025,23(11):687-700.

[65] Sabri M,El Handi K,Valentini F,et al. Exploring antimicrobial peptides efficacy against fire blight(*Erwinia amylovora*)[J]. Plants,2022,12(1):113.

[66] Morais T P,Zaini P A,Chakraborty S,et al. The plant-based chimeric antimicrobial protein SlP14a-PPC20 protects tomato against bacterial wilt disease caused by *Ralstonia solanacearum*[J]. Plant Science,2019,280:197-205.

[67] Wang W J,Deng L L,Yao S X,et al. Control of green and blue mold and sour rot in *Citrus fruits* by the cationic antimicrobial peptide PAF56[J]. Postharvest Biology and Technology,2018,136:132-138.

[68] Sabokkhiz M A,Tanhaeian A,Mamarabadi M. Study on antiviral activity of two recombinant antimicrobial peptides against tobacco mosaic virus[J]. Probiotics and Antimicrobial Proteins,2019,11(4):1370-1378.

[69] Luo Y,Zhang D D,Dong X W,et al. Antimicrobial peptaibols induce defense responses and systemic resistance in tobacco against tobacco mosaic virus:peptaibols induce plant resistance against TMV[J]. FEMS Microbiology Letters,2010,313(2):120-126.

[70] Wang Y,Pruitt R N,Nürnberger T,et al. Evasion of plant immunity by microbial pathogens[J]. Nature Reviews Microbiology,2022,20(8):449-464.

[71] Lori M,van Verk M C,Hander T,et al. Evolutionary divergence of the plant elicitor peptides(Peps)and their receptors:interfamily incompatibility of perception but compatibility of downstream signalling[J]. Journal of Experimental Botany,2015,66(17):5315-5325.

[72] Lee M W,Huffaker A,Crippen D,et al. Plant elicitor peptides promote plant defences against nematodes in soybean[J]. Molecular Plant Pathology,2018,19(4):858-869.

[73] Shen W Z,Zhang X,Liu J E,et al. Plant elicitor peptide signalling confers rice resistance to piercing-sucking insect herbivores and pathogens[J]. Plant Biotechnology Journal,2022,20(5):991-1005.

[74] Ma Z C,Song T Q,Zhu L,et al. A *Phytophthora sojae* glycoside hydrolase 12 protein is a major virulence factor during soybean infection and is recognized as a PAMP[J]. The Plant Cell,2015,27(7):2057-2072.

[75] Gaspar Y M,McKenna J A,McGinness B S,et al. Field resistance to *Fusarium oxysporum* and *Verticillium dahliae* in transgenic cotton expressing the plant defensin NaD1[J]. Journal of Experimental Botany,2014,65(6):1541-1550.

[76] Fukuta S,Kawamoto K I,Mizukami Y,et al. Transgenic tobacco plants expressing antimicrobial peptide bovine lactoferricin show enhanced resistance to phytopathogens[J]. Plant Biotechnology,2012,29(4):383-389.

[77] Ma A F,Zhang D P,Wang G X,et al. *Verticillium dahliae* effector VDAL protects MYB6 from degradation by interacting with PUB25 and PUB26 E3 ligases to enhance *Verticillium* wilt resistance[J]. The Plant Cell,2021,33(12):3675-3699.

[78] Zhang L,Gleason C. Enhancing potato resistance against root-knot nematodes using a plant-defence elicitor delivered by bacteria[J]. Nature Plants,2020,6(6):625-629.

[79] Wang Y F,Zhao L,Zhou P,et al. Fungal effector-based strategies for sustainable rice disease control:transgenic expression and engineered biocontrol approaches deliver broad-spectrum resistance[J]. Journal of Integrative Plant Biology,2026,68(2):502-515.

[80] Deng T,Ge H R,He H H,et al. The heterologous expression strategies of antimicrobial peptides in microbial systems[J]. Protein Expression and Purification,2017,140:52-59.

[81] Nazarian-Firouzabadi F,der Torossian Torres M,de la Fuente-Nunez C. Recombinant production of antimicrobial peptides in plants[J]. Biotechnology Advances,2024,71:108296.

[82] Zhao P Z,Yang H,Sun Y W,et al. Targeted MYC_2 stabilization confers *Citrus* Huanglongbing resistance[J]. Science,2025,388(6743):191-198.

[83] Jiang H,Gao R B,Xu H Q,et al. Structural insights into insect-selective sodium channel toxins drive AI-enhanced biopesticide design[J]. Nature Communications,2026,17:3543.

[84] Xie J T,Jiang D H. Understanding the diversity,evolution,ecology,and applications of mycoviruses[J]. Annual Review of Microbiology,2024,78(1):595-620.

[85] Wu S S,Cheng J S,Fu Y P,et al. Virus-mediated suppression of host non-self recognition facilitates horizontal transmission of heterologous viruses[J]. PLoS Pathogens,2017,13(3):e1006234.

[86] Hai D,Li J C,Jiang D H,et al. Plants interfere with non-self recognition of a phytopathogenic fungus via proline accumulation to facilitate mycovirus transmission[J]. Nature Communications,2024,15:4748.

[87] Liu Z J,Pan Q Q,Huang H,et al. Mycoviruses confer hypovirulence but enhance antifungal volatile organic compound production in a phytopathogenic fungus[J]. Proc Natl Acad Sci USA,2026,123(15):e2526822123.

[88] Yu X,Li B,Fu Y P,et al. A geminivirus-related DNA mycovirus that confers hypovirulence to a plant pathogenic fungus[J]. Proc Natl Acad Sci USA,2010,107(18):8387-8392.

[89] Yu X,Li B,Fu Y P,et al. Extracellular transmission of a DNA mycovirus and its use as a natural fungicide[J]. Proc Natl Acad Sci USA,2013,

110(4):1452-1457.
[90] Zhang H X,Xie J T,Fu Y P,et al. A 2-kb mycovirus converts a pathogenic fungus into a beneficial endophyte for *Brassica* protection and yield enhancement[J]. Molecular Plant,2020,13(10):1420-1433.
[91] Zhou L L,Li X P,Kotta-Loizou I,et al. A mycovirus modulates the endophytic and pathogenic traits of a plant associated fungus[J]. The ISME Journal,2021,15(7):1893-1906.
[92] Zhang L H,Wang S C,Ruan S J,et al. A mycovirus VIGS vector confers hypovirulence to a plant pathogenic fungus to control wheat FHB[J]. Advanced Science,2023,10(29):e2302606.
[93] Sheng X Y,Wang Y F,An Q,et al. Mycovirus-induced functional reprogramming of a plant pathogenic fungus for biocontrol of western flower *Thrips*[J]. Plant,Cell & Environment,2026,49(6):3433-3435.
[94] Bian R L,Zhang Y F,Zhang Z H,et al. Mycovirus vector-mediated RNA i for effective gene knockdown in pine wood nematodes[J]. Plant Biotechnology Journal,2026,24(6):3531-3533.
[95] Petrović S,Leskovac A. Biopesticides and human health risks:a critical review[J]. Toxics,2026,14(3):246.
[96] Ali J,Adams B,Gurr G M,et al. Potential risks of entomopathogenic biopesticides to beneficial insects[J]. Trends in Ecology & Evolution,2026,41(9):807-818.
[97] Tardin-Coelho R,Fletcher S,Manzie N,et al. A systematic review on public perceptions of RNAi-based biopesticides:developing social licence to operate[J]. NPJ Sustainable Agriculture,2025,3:15.
[98] Luo X M,Nanda S,Zhang Y J,et al. Risk assessment of RNAi-based biopesticides[J]. New Crops,2024,1:100019.

责任编辑:刘怡辰 严曙玮

阴伟晓,博士,华中农业大学植物科学技术学院副教授,硕导。主要研究方向为稻曲病菌致病机制、病原菌抗药性检测技术开发和病害绿色防控技术研发等。

谢甲涛,博士,华中农业大学植物科学技术学院教授,博导,农业微生物资源发掘与利用全国重点实验室、湖北省洪山实验室固定研究人员。任国际病毒分类委员会(ICTV)双分病毒科分类及灰葡萄孢欧尔密病毒科、巨型双节段病毒科等病毒科的病毒分类委员会成员,中国植物病理学会理事,湖北省植物病理学会副理事长。主要研究方向为真菌病毒与植物病原真菌互作分子机制以及利用真菌病毒绿色防控真菌病害。