RNA生物农药作用机制及应用前景

王俊杰[1,2] 彭伟杰[1,2] 李戴敬[1] 殷 越[3] 袁善奎[3*] 牛冬冬[1*]

（1. 农林生物安全全国重点实验室，南京农业大学植物保护学院，南京 210095；2. 南京农业大学农学院，南京 210095；3. 农业农村部农药检定所，北京 100125）

摘要：基于喷雾诱导基因沉默（spray-induced gene silencing，SIGS）技术的RNA生物农药是一种新兴的绿色防控手段，因其特异性强、环境友好等优势而备受关注。该文对RNA生物农药的作用机制、递送技术、应用场景及生态风险评价等进行系统综述，重点剖析SIGS技术发挥作用的主要途径，同时，深入分析RNA生物农药在作物保护中的应用潜力，并指出其在稳定性、环境适应性及生产成本等方面面临的挑战，特别强调了纳米载体与缓释制剂在提升RNA生物农药稳定性和生物活性方面的关键作用。此外，还探讨了制约RNA生物农药产业化进程的瓶颈问题，如田间试验数据匮乏、生态风险评估体系不健全及技术转化受阻等。未来，RNA生物农药的商业化需聚焦于提高递送效率、强化靶标精准度及保障长期生态安全，以期推动其在现代农业生产中的广泛应用。

关键词：RNA生物农药；基因沉默；递送系统；靶标设计；生态风险

Mechanisms and application prospects of RNA biopesticides

Wang Junjie[1,2] Peng Weijie[1,2] Li Daijing[1] Yin Yue[3] Yuan Shankui[3*] Niu Dongdong[1*]

（1. College of Plant Protection, Nanjing Agricultural University; State Key Laboratory of Agricultural and Forestry Biosecurity, Nanjing 210095, Jiangsu Province, China; 2. College of Agriculture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, Jiangsu Province, China; 3. Institute for the Control of Agrochemicals, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Beijing 100125, China）

Abstract: RNA biopesticides based on spray-induced gene silencing (SIGS) represent a cutting-edge green pest management strategy, garnering significant attention owing to their high specificity and eco-friendliness. This paper systematically reviews the mechanisms of action, delivery technologies, application scenarios and ecological risk assessments of RNA biopesticides, focusing on the core pathways of SIGS technology. Furthermore, the potential of RNA biopesticides in crop protection is analyzed, highlighting existing challenges such as stability, environmental adaptability, and production costs. Notably, the role of nanocarriers and controlled-release formulations in enhancing the stability and biological activity of RNA biopesticides is emphasized. The bottlenecks in industrialization, including the paucity of field trial data, incomplete ecological risk assessment frameworks, and hurdles in technology transfer are discussed. Looking forward, the commercialization of RNA biopesticides must focus on improving delivery efficiency, enhancing target specificity, and ensuring long-term ecological safety to facilitate their widespread application in modern agriculture.

Key words: RNA biopesticide; gene silencing; delivery systems; target design; ecological risk

化学农药在现代农业病虫草害防控体系中占据 重要地位，为保障粮食安全生产做出了重要贡献。

基金项目：长三角科技创新共同体联合攻关（基础研究）项目（2025CSJZN01300）

* 通信作者（Authors for correspondence），E-mail：skyuan76@sina.com，ddniu@njau.edu.cn

收稿日期：2026-01-30

然而，化学农药的过量使用可导致靶标种群抗药性积累、环境污染以及农田生态系统结构与功能改变等问题（Wan et al.，2025；Zhang et al.，2025）。在全球农业可持续发展的需求背景下，如何在保障防效的同时降低污染风险，成为了农药科研与管理部门共同关注的焦点（Silva et al.，2022）。在我国2017年新修订的《农药管理条例》中，明确强化农药安全风险管理，鼓励绿色高效新农药创制。

RNA干扰（RNA interference，RNAi）是生物体内高度保守的基因沉默机制，自Fire et al.（1998）在*Nature*上首次报道该现象以来，其相关研究便迅速推动着生命科学领域的变革，Andrew Fire与Craig Mello也因这一突破性发现荣获2006年诺贝尔生理学或医学奖。这一机制在功能基因组学、医药研发和农业生物技术等领域均被广泛应用（Rank & Koch，2021；田志强等，2021）。而基于RNAi的RNA生物农药更是成为农业绿色发展的重要方向，其通过在靶标生物体内触发特异序列的信使RNA（messenger ribonucleic acid，mRNA）降解来抑制关键信号通路或生命活动，进而实现杀虫、抗病或调控生长的目的（Baum et al.，2007）。凭借靶标可编程设计、环境易降解、非靶标影响小等核心优势（Qiao et al.，2025），RNA生物农药被誉为“农药史上第三次革命”，纳入《“十四五”全国农药产业发展规划》和《全国农业科技创新重点领域（2024—2028年）》等国家战略布局，成为生物农药发展的重要类别。

RNA生物农药的发展离不开理论与技术的协同创新，自发现RNAi机制以来，越来越多的科研人员开始关注小RNA在生命活动中的功能及作用机制。2006年，首次发现miR393通过抑制生长素信号增强植物抗菌性，揭示了植物微小RNA（microRNA，miRNA）与其抗病间的关联（Navarro et al.，2006）；2007年，我国报道了“农场里种植RNA”的技术，即通过植物自身表达靶向昆虫P450基因的双链RNA（double-stranded RNA，dsRNA）成功抑制植食性昆虫（Mao et al.，2007）；2010年，寄主诱导基因沉默（host-induced gene silencing，HIGS）概念被提出并应用于小麦白粉病防治（Nowara et al.，2010）；2013年，灰葡萄孢菌*Botrytis cinerea*的小RNA被证实可通过操控宿主的RNAi途径抑制植物免疫，表明病原体小RNA能够跨界进入植物细胞（Weiberg et al.，2013）；同样，棉花可跨界转运miR166和miR159至棉花黄萎病病原菌大丽轮枝菌*Verticillium dahliae*中，靶向沉默真菌毒力基因以抵御病菌侵染（Zhang et al.，2016）；以上证据表明植物和病原菌之间存在小RNA跨界调控机制，为RNAi技术在病害防控中的应用提供了理论支撑；随后，Koch et al.（2016）与Wang et al.（2016）提出喷雾诱导基因沉默（spray-induced gene silencing，SIGS）技术，通过喷施dsRNA成功防治了由禾谷镰孢菌*Fusarium graminearum*、灰葡萄孢菌等病原菌所致病害，解决了转基因技术的难题。在产业转化方面，2017年表达昆虫dsRNA的抗虫转基因玉米获得美国环境保护署种植许可，2018年全球首款RNAi药物Patisiran上市，为RNAi技术的实际应用奠定了基础；2021年中国硅羿科技（上海）有限公司获得3张RNA生物农药核酸干扰素命名函；2023年，美国环境保护署登记了首个含新有效成分的RNAi杀虫剂Ledprona；2025年，第2款RNA生物农药Vadescana获得美国环境保护署批准，预示着该领域产业布局的加速推进。与此同时，2026年3月中国农业农村部种植业管理司发布《关于征求核糖核酸（RNA）农药登记资料要求意见的函》，正式启动了RNA生物农药登记资料要求的制定工作，从监管层面确立了技术标准与准入门槛，将有力推动我国RNA生物农药从实验室研究向产业化应用转型。2026年5月，中国硅羿科技（上海）有限公司的烟草花叶病毒衣壳蛋白核酸干扰素作为国内首款RNA生物农药已批准登记（图1）。

本文从机制–递送–靶标–应用–环境安全全链条视角论述RNA生物农药的作用机制与应用前景，以期为未来研究与政策监管提供参考。

1 RNA生物农药的机制解析

1.1 RNA生物农药的作用机制分类

1.1.1 RNAi介导的基因沉默

RNA生物农药通过RNAi机制实现防控功能。以害虫为例，外源dsRNA经口或体腔进入体内后，被Dicer酶切割为21~24 nt的小干扰RNA（small interfering RNA，siRNA），并加载到Argonaute（AGO）蛋白上形成RNA诱导的沉默复合体（RNA-induced silencing complex，RISC），随后通过碱基配对识别互补mRNA并介导其切割或翻译抑制（Zhu & Palli，2020；张伟等，2025）。

已有大量研究针对液泡型腺苷三磷酸酶（vacuolar-type adenosine triphosphatase，V-ATP）、几丁质合成酶、蜕皮激素受体以及保幼激素耐受蛋白等的编码基因设计dsRNA，证实干扰相关关键基因

可导致昆虫发育停滞、蜕皮失败、繁殖受阻或直接致死(Rana et al.,2020;Mendoza-Alatorre et al.,2025)。在病原真菌方面,靶向灰葡萄孢菌、大丽轮枝菌等病原真菌的*Dicer-like*(*DCL*)基因或效应子基因的dsRNA,能够显著抑制其侵染能力与致病力(Wang et al.,2016)。

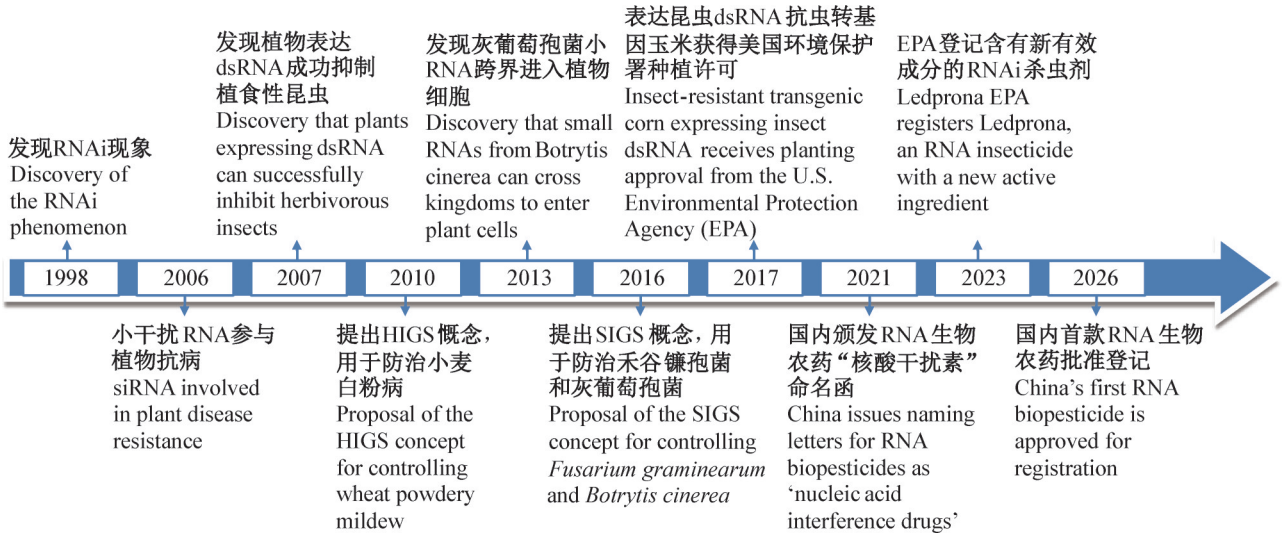


图1　RNA生物农药发展史时间线

Fig. 1　Timeline of the development of RNA biopesticides

植物与病原之间存在跨界小RNA互作,即病原的小RNA可调控植物的基因表达,反之,宿主植物产生的miRNA/siRNA可在病原内实现靶向基因沉默,从而为病害防控提供新的分子靶点筛选思路(Niu et al.,2021)。这一现象表明植物与病原之间不单单通过传统的免疫反应进行对抗,还可通过小RNA的跨物种传递实现基因表达的调控。其具体机制为植物通过外泌体将miRNA/siRNA等小RNA传递给病原,从而沉默病原的致病相关基因(Baldrich et al.,2019),同样,病原的小RNA可通过类似机制抑制植物的免疫基因,从而促进其侵染(Derbyshire et al.,2019)(图2)。此外,越来越多的证据表明,跨界小RNA互作的有效性与小RNA的转运机制密切相关,特别是外泌体在小RNA运输过程中的作用(Rutter & Innes,2017)。外泌体不仅可以有效包裹和保护小RNA,还能确保其在植物和病原之间的高效传递。该过程的效率受到细胞壁穿透性、受体吸收能力以及外泌体选择性装载等因素影响(Regente et al.,2009)。综上,跨界RNAi不仅提供了理解植物与病原相互作用的新视野,还为开发新型RNA生物农药提供了重要理论支持,推动了RNAi技术在农业病害防控中的应用(Zand Karimi & Innes,2022)。

此外,越来越多的证据表明,植物与病原间的小RNA跨界运输主要依赖于细胞外囊泡介导的传递路径。其中,跨膜蛋白8(tetraspanin 8,TET8)阳性外泌体可对植物来源的sRNA进行选择性装载与定向递送,并进入真菌细胞内部,进而靶向沉默病原真菌的致病相关基因。因此,细胞外囊泡的发生、选择性装载与受体吸收过程均被认为是影响跨界RNAi效率的重要环节(Cai et al.,2021;Jiang et al.,2023)。

1.1.2　免疫激活与代谢调控型RNA

在有益微生物诱导系统性抗性的过程中,观察到小RNA参与调控植物激素信号传导与下游防御基因表达,这暗示了RNA调控宿主免疫“预激化”的相关机制可成为RNA生物农药与生防微生物协同防控的重要基础(Yu et al.,2022)。例如,施用外源dsRNA后,植物防御相关基因如病程相关蛋白1(pathogenesis-related protein 1,PR1)基因及WRKY转录因子家族基因的表达水平上调,表明RNA分子可通过类似病原相关分子模式途径参与免疫激活,增强植物对病原微生物的广谱抗病性(Samarskaya et al.,2022)。同时,一些基于人工miRNA等策略的相关研究,通过精细调控植物代谢与激素通路,如茉莉酸/水杨酸平衡、次生代谢产物合成等关键环节,提升作物自身的抗病抗逆能力,将为应对田间复杂胁迫场景提供新方案(郭芮等,2025)。

综上,对RNA生物农药作用机制的研究,已从传统的单一基因沉默拓展至多基因网络调控及宿主–病原互作重塑层面,这为复杂农田生态系统中

多重生物胁迫的综合防控提供了新路径。

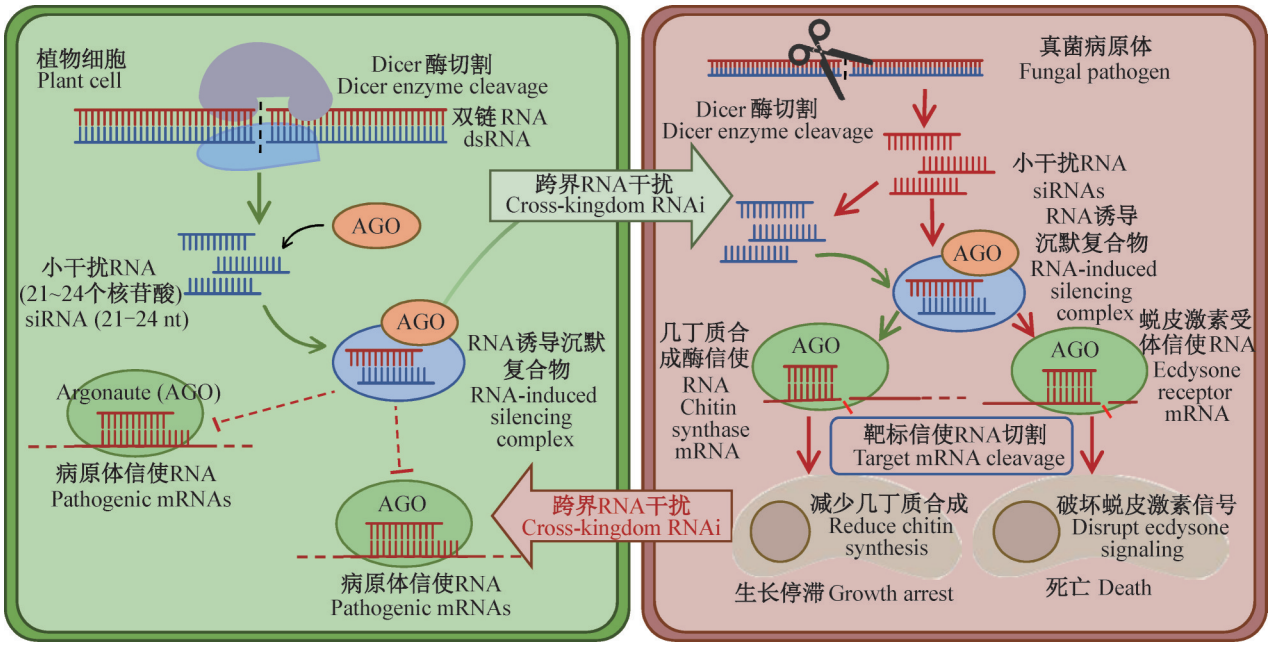


图2 跨界小RNA互作机制

Fig. 2 Mechanisms of cross-kingdom small RNA interactions

1.2 RNA生物农药的靶标生物与靶标基因筛选

1.2.1 靶标生物范围

RNA生物农药的应用范围广泛，涵盖了病虫草等农业有害生物防治。通过靶向特定基因，RNAi技术可以有效调控病原和害虫的生长与繁殖，不仅适用于常见的真菌、细菌和病毒性植物病害，还可用于防治鳞翅目、同翅目等多种昆虫害虫。此外，RNA生物农药还展现了在草害防控中的潜力，为农业病虫草害防治提供了新的解决方案（Cintra et al.，2025）。

RNA生物农药在植物病害防控中展现出广阔应用潜力，对真菌、卵菌、细菌及病毒所致病害均有防控价值。RNAi技术可精准靶向灰葡萄孢菌、稻瘟病菌 *Magnaporthe oryzae*、纹枯病菌 *Rhizoctonia solani*、锈菌等重要病原真菌，通过沉默致病关键基因显著抑制病原菌的侵染与扩展（Mann et al.，2023）。最新研究表明，靶向立枯丝核菌 *Rhizoctonia solani* 致病核心基因 *RsDCL1*、*RsDCL2* 的dsRNA结合基于聚乙烯亚胺的修饰碳点（sulfonated carbon dot-based polyethyleneimine，sCDP）递送后，可显著提升dsRNA的核酸酶、紫外与高温稳定性，降低叶面接触角并提升病原菌与水稻叶片的吸收效率，防效可达93.3%，且持效期延长至14 d（Jiang et al.，2026）。同时，靶向病毒关键基因的dsRNA可有效干扰病毒增殖，纳米递送系统能进一步提升dsRNA的稳定性与持效期，为病毒病绿色防控提供新策略（Mitter et al.，2017）。在细菌性病害防控中，RNAi技术已成功用于黄单胞菌 *Xanthomonas* spp.、韧皮部杆菌 *Candidatus* Liberibacter asiaticus 等病原细菌的防控（Niehl et al.，2018；Nerva et al.，2020）。对于卵菌与真菌病害，以马铃薯晚疫病菌 *Phytophthora infestans*、大豆炭疽病菌 *Colletotrichum* spp. 为代表的靶标研究均取得重要进展，且sCDP纳米递送平台对黑曲霉 *Aspergillus niger*、灰葡萄孢菌、稻瘟病菌以及大豆锈病菌 *Phakopsora pachyrhizi* 等多种病原真菌表现出广谱防控活性（Islam et al.，2025；Jiang et al.，2026）。

RNA生物农药在植物虫害防控中也展现出强大的应用潜力，尤其在防治鳞翅目害虫（如棉铃虫 *Helicoverpa armigera*、亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis*）和半翅目害虫（如稻飞虱、麦蚜 *Sitobion avenae*）等方面。RNAi技术可靶向昆虫的关键基因，如几丁质合成酶基因、蜕皮激素受体基因等，进而抑制害虫的生长、发育和繁殖，从而实现有效防治（Chang et al.，2022）。目前，针对棉铃虫的RNAi研究表明，靶向其过氧化物还原酶基因可显著降低其生存率。此外，玉米根萤叶甲 *Diabrotica virgifera* 和米象 *Sitophilus oryzae* 作为储粮和地下害虫，RNAi技术

也在其防治中发挥了积极作用(Wu et al.，2016)。总之，通过靶向这些害虫的关键基因，RNAi技术能够有效降低它们的侵害力，从而为农业作物保护提供新的解决方案。

RNA生物农药在草害防控中的应用研究正逐步展开，尤其是针对难以防控的草害。RNAi技术通过抑制杂草生长的相关基因，能有效降低杂草的危害。例如，RNAi技术通过靶向黑麦草*Lolium rigidum*以及苋草*Amaranthus* spp.等杂草的发育基因，实现了对这些杂草的生长抑制(Shi et al.，2021；Panozzo et al.，2025)。此类应用具有高效性和精准性，能有效避免对作物的影响，是一种高效环保的绿色防控策略。

1.2.2 常见作用靶标基因

目前，对于靶标基因的选择研究呈现明显的功能集中性，聚焦于五大关键通路：能量代谢与离子运输通路(涉及V-ATP酶、Na^+/K^+-ATP酶、肌浆/内质网钙ATP酶等酶的编码基因)、表皮与几丁质合成通路(涉及几丁质合成酶基因、表皮蛋白基因等)、激素与发育调控信号通路(涉及蜕皮激素受体基因、保幼激素耐受蛋白基因、保幼激素酯酶基因等)、RNAi相关因子通路(涉及真菌或害虫的*Dicer*、*AGO*、RNA依赖的RNA聚合酶(RNA-dependent RNA polymerase，RdRP)基因等)、解毒代谢与抗药性相关基因通路(涉及细胞色素P450基因、谷胱甘肽*S*-转移酶基因等)(Rana et al.，2020；Mendoza-Alatorre et al.，2025)(表1)。

表1 常见作用靶标基因

Table 1 Target genes used in research

路径 Pathway	基因 Gene	功能 Function	RNAi效应 RNAi effect	参考文献 Reference
能量代谢 Energy metabolism	液泡型ATP酶基因 Vacuolar ATPase gene	离子运输 Ion transport	发育停滞 Developmental arrest	Rana et al., 2020
	钠钾ATP酶基因 Na^+/K^+-ATPase gene	离子运输 Ion transport	发育停滞，致死 Developmental arrest, lethality	Zhu & Palli, 2020
离子运输 Ion transport	肌浆/内质网钙ATP酶基因 Sarcoplasmic/endoplasmic reticulum calcium ATPase gene	Ca^{2+}稳态调控 Ca^{2+} homeostasis regulation	发育受阻，致死 Developmental impairment, lethality	Mendoza-Alatorre et al., 2025
表皮合成 Cuticle synthesis	几丁质合成酶基因 Chitin synthase gene	外壳形成 Exoskeleton formation	蜕皮失败 Molting failure	Mendoza-Alatorre et al., 2025
激素调控 Hormone regulation	蜕皮激素受体基因 Ecdysone receptor gene	发育信号 Developmental signaling	繁殖受阻 Reproductive impairment	Zand Karimi & Innes, 2022
	保幼激素耐受蛋白基因 Juvenile hormone tolerant protein gene	变态，发育调控 Metamorphosis, developmental regulation	发育停滞，繁殖受阻 Developmental arrest, reproductive impairment	Rana et al., 2020
RNAi通路 RNAi pathway	*Dicer-like*	RNAi核心因子 RNAi core factor	RNAi效率差异，沉默效应改变 RNAi efficiency difference, silencing effect change	Qiao et al., 2021; Jiang et al., 2026
	Argonaute	RNAi核心因子 RNAi core factor	RNAi效率差异，沉默效应改变 RNAi efficiency difference, silencing effect change	Wang et al., 2023; 张伟等，2025 Wang et al., 2023; Zhang et al., 2025
	RNA依赖的RNA聚合酶基因 RNA-dependent RNA polymerase gene	信号放大，沉默维持 Signal amplification, silencing maintenance	沉默效应增强，持效期延长 Enhanced silencing effect, prolonged duration of silencing	Zand Karimi & Innes, 2022
解毒代谢 Detoxification metabolism	细胞色素P450基因，谷胱甘肽*S*-转移酶基因 Cytochrome P450, glutathione *S*-transferase genes	解毒代谢，抗药性相关 Detoxification metabolism, drug resistance-related	增敏，死亡率上升 Sensitization, increased mortality	Mendoza-Alatorre et al., 2025

1.2.3 靶标基因筛选

靶标基因筛选已从“经验候选+单基因验证”策略逐步向“组学驱动+计算预测+多靶标联合”策略演变。早期研究多围绕已知的致死或抗药性相关基

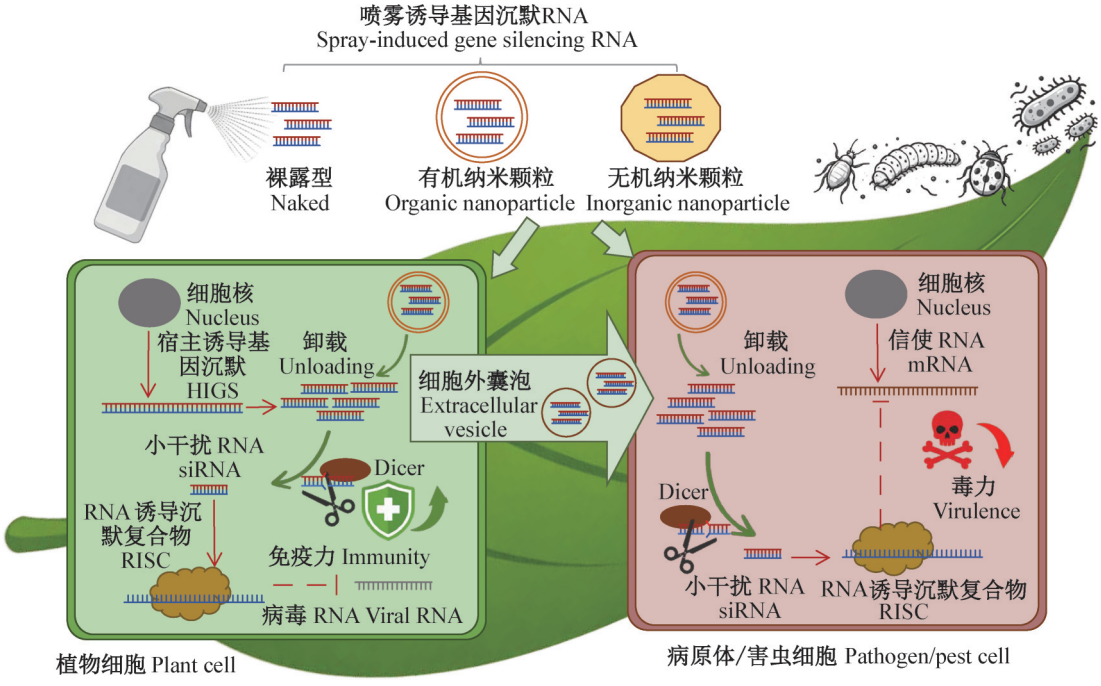
因进行设计，随着转录组和基因组数据的丰富，越来越多的研究利用差异表达分析、蛋白互作网络和保守性分析筛选潜在高价值靶点。部分研究结合机器学习等方法，通过训练靶标响应模型更容易预测强RNAi效应的基因，以显著提高筛选效率（Zand Karimi & Innes，2022）。

综上，靶标选择不仅需要考虑基因功能对生命活动的重要性，还需兼顾跨物种序列保守性以及RNAi效应的可重复性，即存在高效、安全、可管控的三重约束条件。

1.3 RNA生物农药的技术路径与递送系统

RNA生物农药可以通过3种不同的技术路径实现在病虫害防治中的应用，一是喷施后直接进入有害生物体内，抑制关键致害基因的表达；二是dsRNA被植物吸收，通过寄主的RNAi机制抑制植物相关基因表达；三是RNA生物农药被植物吸收后再转运到有害生物体内，从而达到防治病虫害的目的（图3）。SIGS是通过叶面喷施dsRNA防治病虫害，效果受病原对dsRNA吸收效率的影响，可以通过纳米载体等途径提高dsRNA的稳定性和防治效果。HIGS是在植物体内表达靶标dsRNA，使害虫或病原在取食或寄生过程中持续暴露于RNAi信号，该技术具有持久有效性（Zhang et al.，2025）。微生物诱导基因沉默（microbe-induced gene silencing，MIGS）是利用工程化菌株在植物表面或生物肠道内表达dsRNA，持续提供RNAi信号，从而实现对病害的高效防控（Wen et al.，2023）。

SIGS在不同病原间的防效差异较大，病原对环境dsRNA的吸收效率是关键因素。在dsRNA摄取效率高的真菌中喷施靶向毒力基因的dsRNA可显著减轻病害发生程度，而对摄取效率低的病原往往效果欠佳（Qiao et al.，2021）。大量研究通过研发多种纳米载体和高分子包膜材料提高dsRNA叶面附着与组织穿透能力，进而通过叶面喷施或滴施dsRNA溶液防治害虫或真菌病害。如层状双氢氧化物作为新型无机纳米材料在基因药物载体方面具有独特优势，其能通过静电作用与带负电荷的dsRNA结合，形成纳米黏土-RNA复合物，显著提高dsRNA抗降解能力并促进叶片吸收（Mitter et al.，2017；Verma & Modgil，2024）。此外，金属有机骨架和ZIF-8纳米颗粒通过多孔结构包裹dsRNA，实现缓释和pH响应释放，从而提升dsRNA的生物利用度（Chen et al.，2022）。而阳离子高分子与壳聚糖基载体通过静电复合形成的纳米粒子，除了能保护dsRNA免受降解，还可以促进其穿透虫体或真菌的细胞壁/膜（Zhou et al.，2023）。



HIGS: Host-induced gene silencing; RISC: RNA-induced silencing complex.

图3 喷雾诱导的基因沉默作用原理

Fig. 3 Mechanism of spray-induced gene silencing

1.4 RNA生物农药的稳定性与环境适应性

RNA生物农药的稳定性是决定其防控效果、持效期的核心因素之一，裸露的dsRNA易受紫外线照射、温度及核酸酶降解的多重影响，半衰期普遍较短，这已成为限制其田间应用的主要瓶颈（Zhang et al.，2020）。植物叶片、根系对RNA生物农药的运输能力与代谢特征存在差异，直接决定RNA信号能否抵达靶标部位，从而影响防效。在害虫与病原体内，肠道pH、核酸酶活性、内体逃逸效率等内源性因素相互作用，共同调控RNAi通路和沉默效应（Zhu & Palli，2020）。

针对上述因素引发的RNA生物农药田间持效期短、稳定性不足等问题，研究者构建了多维度解决方案，且在实际应用场景中已展现出良好适配性。其中，物理–化学保护策略通过纳米载体包裹、微胶囊化及高分子共价修饰等方式，抵御环境中核酸酶、紫外线等因素的影响，显著提升RNA的抗降解能力（Mitter et al.，2017；Chen et al.，2022）。例如，壳聚糖/星状多聚阳离子（star polycation，SPc）复合纳米载体可有效隔绝环境核酸酶，同时能促进立枯丝核菌对dsRNA的摄取，将该纳米载体介导的dsRNA对水稻纹枯病的防控保护期延长至20 d，实现了环境稳定性与靶标作用效率的双重提升（Wang et al.，2023）。研究发现，sCDP可与dsRNA结合形成稳定电荷复合物，进一步适配田间叶面施用场景，通过降低叶面接触角、延长叶面持留时间（超过14 d），同步增强RNA向植物叶片及病原菌菌丝的渗透效率，为RNA纳米农药的田间规模化应用提供了新方向（Jiang et al.，2026）。另外，还可通过结构优化策略，设计环状dsRNA或双发卡结构，减少末端敏感区域，从而提高RNA的稳定性（Ortolá et al.，2021）。此外，生物放大策略则借助植物内源RdRP实现RNA信号级联放大，仅需小剂量dsRNA即可诱导长效沉默效应，降低RNA生物农药的田间施用成本与环境暴露风险（Zand Karimi & Innes，2022）。

不同生态区的温度、光照、降雨等环境因素差异明显，也会直接影响RNA生物农药的稳定性、迁移路径及靶标作用效果，现有数据难以覆盖复杂的田间场景。因此，未来需以场景差异为核心，系统厘清不同环境因素与RNA生物农药稳定性、防控效果的动态关联，同时结合环境中土壤、水体等介质的监测数据，完善dsRNA迁移与降解行为的生态风险评估框架，为其在多样化场景中的安全高效应用提供支撑（Wang et al.，2016）。

2 RNA生物农药应用的作物类型与场景

2.1 粮食作物（水稻、小麦、玉米）

在水稻中，RNA生物农药被广泛用于防控稻飞虱、叶蝉等同翅目害虫以及稻瘟病、纹枯病等真菌病害。例如，通过设计针对稻飞虱生长与繁殖相关基因的dsRNA，并采用叶面喷施或根际供给方式施用，采用喷施型dsRNA或结合纳米黏土、层状双氢氧化物等载体可显著提高dsRNA在叶面和组织中的稳定性与持效期，在盆栽及小区试验中对病虫害的防控效果可达50%以上，同时植株长势与产量得到一定提升（Mosa & Youssef，2021；Sundaresha et al.，2022）。针对水稻纹枯病的研究显示，靶向RNAi关键基因*RsAGO1*、*RsAGO2*的dsRNA可抑制病斑扩展，而纳米载体递送能进一步提升dsRNA的摄取与持效（Wang et al.，2023）。对稻瘟病菌的研究发现，致病相关激酶1（pathogenesis-related kinase 1，PMK1）介导的促分裂原活化蛋白激酶（mitogen-activated protein kinase，MAPK）信号通路是调控其附着胞分化和侵染钉形成的核心调控轴，靶向该通路的dsRNA处理可显著削弱其侵染能力（Zheng et al.，2025）；此外，环磷酸腺苷（cyclic adenosine monophosphate，cAMP）–蛋白激酶A信号通路在稻瘟病菌感知宿主表面信号并触发侵染结构成熟过程中发挥着关键作用，其功能受阻将直接导致附着胞发育异常和侵染失败（Sarkar & Roy-Barman，2021）。除上述信号通路外，与附着胞结构完整性和细胞壁重塑相关的致病基因，如稻瘟病菌发育相关基因*MoDES1*及几丁质合成相关基因同样被证实是RNAi的有效靶点（Hu et al.，2020）。喷施或递送靶向上述通路的dsRNA，可显著降低稻瘟病的病斑面积和严重度，并为基于RNAi技术的稻瘟病绿色防控提供分子靶标基础（Osés-Ruiz et al.，2021）。

在小麦中，针对白粉病等真菌病害的研究均取得良好进展。外源施用或在植株中表达靶向致病基因的dsRNA，可有效控制病斑扩展和病程进展（Kalyandurg et al.，2021）。在玉米中，当前研究主要聚焦于玉米根萤叶甲和鳞翅目害虫的防控。一方面，通过转基因玉米表达dsRNA，如靶向玉米根萤叶甲的转*DvSnf7*基因玉米已实现商业化应用，被纳入SmartStax PRO品种中，用于对玉米根萤叶甲的防控（Maya-Maldonado et al.，2025）。另一方面，基于SIGS的外源dsRNA递送策略，为玉米害虫绿色防控提供了新路径，相关递送体系优化可进一步提

升RNAi防控效率，为后续开发非转基因的RNA防控产品提供支撑（Qiao et al.，2021）。

综上，RNA生物农药在粮食作物体系中已有一定相关应用（表2），后续需强调田间可操作性和成本–收益平衡，从而满足作物病虫害绿色防控需求。

2.2 经济作物（棉花、蔬菜、果树）

在棉花、蔬菜、果树等经济作物中，RNA生物农药的应用更侧重于减少产品农药残留、提升品质等方面（表2）。针对棉蚜 *Aphis gossypii*、红蜘蛛 *Tetranychus cinnabarinus* 等害虫的dsRNA喷施研究表明，利用壳聚糖或其他阳离子纳米载体构建的dsRNA复合纳米粒子，可显著提升dsRNA在棉花叶面的稳定性及在害虫体内的沉默效率，并在室内及网室试验中实现较高的致死率和种群抑制效果（Zhou et al.，2023）。

针对苹果黑星病等重要真菌病害的SIGS试验表明，喷施靶向苹果黑星病菌 *Venturia inaequalis* 关键致病基因的dsRNA，可在离体叶片和幼苗上抑制病原菌生长并下调靶标基因表达（Bhagta et al.，2023）。针对柑橘黄龙病的相关研究表明，黄龙病耐受品种可通过miR2977–水杨酸羧甲基转移酶（salicylic acid carboxyl methyltransferase，SAMT）调控级联提升甲基水杨酸生成与挥发，甲基水杨酸既可作为植株间的群体免疫信号，也可通过外源喷施在果园尺度实现预激化并减轻新发感染（Cheng et al.，2023）。

在番茄、辣椒、黄瓜等蔬菜作物中，RNA生物农药的应用研究多聚焦于温室设施条件下，采用喷施或灌根方式防控灰霉病、烟粉虱 *Bemisia tabaci*、蚜虫等常见病虫害，且常与捕食性天敌或拮抗菌等生防因子配合使用，形成多组分综合防治方案，以满足设施农业绿色发展需求（Islam et al.，2021）。

利用纳米载体或植物源囊泡进行dsRNA递送的研究显示，RNA与矿物油制剂或低剂量化学杀菌剂协同使用，可在保证病虫害防控效果的同时降低单一药剂暴露和残留风险（Qiao et al.，2021；Zhou et al.，2023）。类似的纳米递送体系在防控温室蔬菜如番茄、黄瓜上的粉虱、叶螨等刺吸式害虫时，也表现出dsRNA环境稳定性增强、对天敌安全性较高的特点，为经济作物中减少农药残留并保护有益生物的综合防控提供了有利工具（Zhan et al.，2025）。

2.3 油料作物与其他植物

在大豆、油菜等油料作物中，RNA生物农药研究相对较少，多为早期实验室试验或小区验证试验（表2）。近年来RNA纳米农药开始尝试应用于大豆锈病等重大病害。如基于sCDP递送平台的dsRNA在不同条件下对大豆锈病菌等多种主要病原真菌均表现出广谱活性，为油料作物RNA生物农药应用提供了可迁移的递送与靶标设计思路（Jiang et al.，2026）。通过靶向大豆锈病菌的重要致病基因，可显著降低叶片病斑和孢子量，为后续油料作物病害的RNA生物农药开发提供了范例（Hu et al.，2020）。针对蚜虫等刺吸式害虫的dsRNA设计与递送在油料作物上的探索仍以室内试验为主，但相关经验可借鉴粮食作物和棉花–蔬菜体系中对同类害虫的成功案例（Maya-Maldonado et al.，2025）。

此外，在森林植物及城市绿化树种中，针对蛀干害虫、叶螨和锈菌的RNA生物农药应用正在逐步开展。在部分真菌病害和害虫模型上，以纳米载体或微生物细胞为递送平台在植物表面或根际持续释放dsRNA的策略已获得验证，在林木和城市绿地等对化学农药敏感或管控严格生态区域的病虫害防治中展现出良好的应用潜力（Sundaresha et al.，2022）。总体而言，针对不同作物病虫害防治的RNA生物农药应用在施用方式（叶面喷施、种子处理、根部灌施）、靶标组成与覆盖范围及与其他防控手段的协同应用上存在明显差异，但其共同技术基础仍是序列特异性识别和RNAi通路的保守激活，这为RNA生物农药的跨作物病虫害防控技术推广和通用平台的构建提供了可能（Qiao et al.，2021）。

尽管RNA生物农药在粮食、经济、油料等不同作物体系病虫害防控中均取得了一定的研究进展，且依托序列特异性与纳米递送技术展现出多元应用潜力，但从实验室走向规模化田间应用仍面临作物特异性瓶颈与共性技术难题。针对油料作物及林木病虫害防控的RNA生物农药研究滞后，技术转化不畅，适配性不足，存在应用成本高与技术不稳定等突出矛盾，同时递送体系通用性差、环境适应性不足、靶标抗药性风险凸显及标准缺失等问题进一步制约其推广。因此，未来RNA生物农药的研究需围绕技术优化、跨作物推广、绿色协同三大方向突破，将其应用于粮食作物时需聚焦低成本与长效化，应用于经济作物时应以减残留、提品质为核心，应用于油料作物及林木时则需侧重技术补位与场景适配，同时构建跨作物通用平台，完善生态风险评估体系，推动标准制定，融合基因编辑与人工智能技术优化RNA生物农药效能，为农业绿色可持续发展提供支撑。

表2 RNA生物农药已试验的作物类型及其功能

Table 2 Tested crops and functions of RNA biopesticides

作物 Crop	靶标害虫/病原体 Target pest/pathogen	递送方法 Delivery method	效能 Efficacy	参考文献 Reference
水稻 Rice	稻飞虱 Rice planthopper	SIGS+LDH	降低50%以上 >50% reduction	Mosa & Youssef, 2021
玉米 Maize	玉米根萤叶甲 *Diabrotica virgifera*	HIGS	商业化水平 Commercial level	Maya-Maldonado et al., 2025
棉花 Cotton	棉蚜 *Aphis gossypii*	sCDP递送系统 sCDP-delivered	高致死率 High mortality rate	Zhou et al., 2023
马铃薯 Potato	晚疫病菌 *Phytophthora infestans*	SIGS+纳米黏土载体 SIGS+nanoclay carriers	概念验证，病害抑制 Proof-of-concept, disease suppression	Sundaresha et al., 2022
小麦 Wheat	禾谷镰孢菌 *Fusarium graminearum*	SIGS	毒力降低，侵染受抑 Virulence reduction, inhibition infestation	彭浩等，2025 Peng et al., 2025
苹果 Apple	苹果黑星病菌 *Venturia inaequalis*	SIGS	病原生长抑制，靶基因下调 Pathogen growth suppression, target gene downregulation	Bhagta et al., 2023
大豆 Soybean	大豆锈病菌 *Phakopsora pachyrhizi*	HIGS/SIGS	感染降低（病斑、孢子量减少） Infection reduction (reduced lesion, spore load)	Hu et al., 2020
大豆 Soybean	多种真菌病原 Multiple fungal pathogens	sCDP递送系统 sCDP-delivered	广谱防治活性 Broad-spectrum control activity	Jiang et al., 2026
柑橘 Citrus	柑橘黄龙病菌亚洲种 *Candidatus* Liberibacter asiaticus	外源MeSA诱导 Exogenous MeSA priming	新发感染减轻，预激化 New infection mitigation, priming	Cheng et al., 2023

SIGS：喷雾诱导基因沉默；LDH：层状双氢氧化物；HIGS：寄主诱导基因沉默；sCDP：基于聚乙烯亚胺的修饰碳点；MeSA：水杨酸甲酯。SIGS: Spray-induced gene silencing; LDH: layered double hydroxide; HIGS: host-induced gene silencing; sCDP: sulfonated carbon dot-based polyethyleneimine; MeSA: methyl salicylate.

3 RNA生物农药的田间转化进展

3.1 制剂开发与工程化设计

当前，RNA生物农药的制剂主要分为3类。一是裸RNA制剂，即直接将dsRNA溶解于缓冲液中施用，工艺简单但稳定性有限，更适合实验室与局部温室场景（Vatanparast et al.，2024）；二是载体负载制剂，即利用纳米载体、高分子或无机材料包裹dsRNA，可显著提升其在复杂环境中的稳定性和在靶标生物体内的组织穿透性，是当前田间应用研究的主流方向（Dhandapani et al.，2021）。如通过构建纳米粒子–包裹dsRNA口服或喷施体系，在提高RNA抗酶解能力、促进害虫消化道或体壁吸收方面取得了较好效果，为喷施型和诱饵型RNA制剂的研发提供了可行路径（Long et al.，2024）。三是缓释和智能响应制剂，主要通过调控载体的理化结构实现其对不同pH、温度或酶环境的响应释放，使其在靶标部位以适宜速率释放dsRNA，从而更精准地匹配作物生长节律与病虫害暴发进程。

3.2 靶标精准设计与多靶标策略

在RNA生物农药的靶标设计方面，当前研究已从单基因单片段转向多基因、多区域联合靶向，通过同时干扰多个关键基因，既可提高防控效果，又可降低单一靶标突变导致的抗性风险（Kim & Zhang，2023）。在此基础上，利用同源基因靶向或保守结构域设计，将多个害虫种内或相关种群中的同源基因整合于一条或少数几条嵌合dsRNA中，在兼顾物种专一性的前提下扩大靶标谱，实现对害虫群落的广谱防控。这类多靶标设计通常需借助生物信息学分析和计算设计平台，对候选序列进行脱靶筛查与保守性分析，规避对非靶标生物的潜在安全风险，同时为未来多作物、跨区域联合防控提供了通用化设计范式（Fletcher et al.，2025）。

3.3 规模化生产与成本控制

在生产技术上，体外转录仍是实验室获得高纯度dsRNA的主要方式，但因其成本较高，难以直接支撑田间规模化应用。因此，微生物发酵表达dsRNA逐渐成为规模化生产的重点研究方向（Hashiro et al.，2021）。以工程化大肠杆菌*Escherichia coli*为例，通过优化其载体结构、敲除RNase III等降解相关基因、改进发酵工艺和营养配方，可显著提高单位体积菌液的dsRNA产量，并降低下游

纯化难度，从而使dsRNA的单位成本降至大田应用可接受的水平（da Rosa et al.，2024）。

当前国际领先企业GreenLight Biosciences已建立可扩展的工业级dsRNA生产平台，结合无细胞合成系统等新工艺，有望进一步降低生产成本，为RNA生物农药的商业化提供重要支撑（关若冰等，2022）。而sCDP-dsRNA递送平台已在实验室与田间条件下实现了对水稻纹枯病的有效防治，并展现出对多种病原的通用性，这为RNA生物农药从温室走向大田提供了重要实证（Jiang et al.，2026）。

4 现有研究的局限性

目前，针对RNA生物农药已开展了大量研究并取得一定成效，但仍存在一些不足（Tang et al.，2026）。首先，多数RNA生物农药研究还停留在实验室和温室盆栽的试验阶段，大规模多点田间试验较少，难以全面评估不同环境条件对其防效和稳定性的影响，进而限制了该技术的推广（Chen et al.，2025）。其次，RNA生物农药的生态安全性评估不足，特别是针对长期影响和生态网络层面的系统数据收集不足。尽管对非靶标生物的研究已涵盖短期急性暴露效应，但长期和跨代效应研究仍较缺乏，生态风险评估的全面性受限（De Neef et al.，2025）。再次，RNA生物农药的递送效率与环境因子的耦合机制尚不明确，目前针对温度、光照、降雨与纳米载体–RNA复合物稳定性间关系的系统量化研究仍较少，制约了制剂在环境适应性方面的优化进程（Kallavus et al.，2026）。此外，RNA生物农药在田间稳定性、物种间RNAi效率差异、生产成本、防治谱以及抗性风险等方面仍面临诸多问题，相关协同增效策略与产业化推进路径仍需进一步完善（关若冰等，2025）。同时，RNA生物农药的监管政策尚未完全建立，且不同生产路线的成本、防效和安全性评估有所欠缺，导致企业在投资决策上面临不确定性，一定程度上影响了其商业化进程（Simonetto et al.，2025）。

5 展望

综上，RNA生物农药以其可编程的靶标设计、良好的环境可降解性和较低的非靶标风险，为农业绿色发展提供了全新路径。然而，RNA生物农药从实验室走向大田和市场仍面临多重挑战，包括递送效率不稳定、环境稳定性不足、生产成本偏高、潜在抗性风险以及监管与公众接受度等。因此，RNA生物农药未来的技术研发和产业化建议围绕以下4点展开：其一，靶标精准性与递送效率的协同优化是实现稳定田间防效的核心；其二，环境安全性评估需贯穿从分子设计、制剂开发到田间应用的全生命周期，确保生态安全；其三，低成本规模化生产与智能化递送系统是RNA生物农药商业化的两大技术支柱，需持续突破；其四，多学科交叉与国际监管合作将决定RNA生物农药在全球可持续农业中的角色与地位。

未来，随着多领域跨学科协同创新的推进，RNA生物农药有望实现从概念验证到可持续应用的跨越。这一进展将使RNA生物农药成为传统化学农药减量替代和有害生物抗药性治理的重要工具，为保障全球粮食安全、生态安全以及农业可持续发展提供全新的路径。

参 考 文 献（References）

Baldrich P, Rutter BD, Karimi HZ, Podicheti R, Meyers BC, Innes RW. 2019. Plant extracellular vesicles contain diverse small RNA species and are enriched in 10- to 17-nucleotide “tiny” RNAs. Plant Cell, 31(2): 315−324

Baum JA, Bogaert T, Clinton W, Heck GR, Feldmann P, Ilagan O, Johnson S, Plaetinck G, Munyikwa T, Pleau M, et al. 2007. Control of coleopteran insect pests through RNA interference. Nature Biotechnology, 25(11): 1322−1326

Bhagta S, Bhardwaj V, Kant A. 2023. Exogenous dsRNA trigger RNAi in *Venturia inaequalis* resulting in down regulation of target genes and growth reduction. Molecular Biology Reports, 50(10): 8421−8429

Cai Q, He BY, Wang SM, Fletcher S, Niu DD, Mitter N, Birch PRJ, Jin HL. 2021. Message in a bubble: shuttling small RNAs and proteins between cells and interacting organisms using extracellular vesicles. Annual Review of Plant Biology, 72: 497−524

Chang YW, Wang YC, Yan YQ, Xie HF, Yuan DR, Du YZ. 2022. RNA interference of chitin synthase 2 gene in *Liriomyza trifolii* through immersion in double-stranded RNA. Insects, 13(9): 832

Chen C, Imran M, Feng XY, Shen XH, Sun ZK. 2025. Spray-induced gene silencing for crop protection: recent advances and emerging trends. Frontiers in Plant Science, 16: 1527944

Chen XJ, Shi T, Tang T, Chen C, Liang Y, Zuo SM. 2022. Nanosheet-facilitated spray delivery of dsRNAs represents a potential tool to control *Rhizoctonia solani* infection. International Journal of Molecular Sciences, 23(21): 12922

Cheng BP, Xu L, Bilal MS, Huang Q, Niu DD, Ma HY, Zhou SX, Peng AT, Wei G, Chen F, et al. 2023. Small RNAs contribute to citrus huanglongbing tolerance by manipulating methyl salicylate signaling and exogenous methyl salicylate primes citrus groves from emerging infection. Plant Journal, 116(5): 1309−1324

Cintra LA, Da Rosa J, De Assis R, Marin SRR, Adegas FS, Rech EL, Nepomuceno AL, Mertz-Henning LM. 2025. RNAi spray-induced

gene silencing of *EPSPS* by topical application of dsRNA in the weed *Digitaria insularis*. Frontiers in Plant Science, 16: 1688755

da Rosa J, Viana AJC, Ferreira FRA, Koltun A, Mertz-Henning LM, Marin SRR, Rech EL, Nepomuceno AL. 2024. Optimizing dsRNA engineering strategies and production in *E. coli* HT115 (DE3). Journal of Industrial Microbiology & Biotechnology, 51: kuae028

De Neef E, Velásquez-Zapata V, Gordon ERL, Narva K, Mc Cahon P, Mézin L, Lester PJ, Romeis J, Fletcher S, Mitter N, et al. 2026. A bioinformatic ecological risk assessment framework for externally applied double-stranded RNA-based biopesticides. Integrated Environmental Assessment and Management, 22(1): 116−131

Derbyshire M, Mbengue M, Barascud M, Navaud O, Raffaele S. 2019. Small RNAs from the plant pathogenic fungus *Sclerotinia sclerotiorum* highlight host candidate genes associated with quantitative disease resistance. Molecular Plant Pathology, 20(9): 1279−1297

Dhandapani RK, Gurusamy D, Palli SR. 2021. Development of catechin, poly-l-lysine, and double-stranded RNA nanoparticles. ACS Applied Bio Materials, 4(5): 4310−4318

Fire A, Xu SQ, Montgomery MK, Kostas SA, Driver SE, Mello CC. 1998. Potent and specific genetic interference by double-stranded RNA in *Caenorhabditis elegans*. Nature, 391(6669): 806−811

Fletcher SJ, Lawrence J, Sawyer A, Manzie N, Gardiner DM, Mitter N, Brosnan CA. 2025. dsRNAmax: a multi-target chimeric dsRNA designer for safe and effective crop protection. NAR Genomics and Bioinformatics, 7(2): lqaf064

Guan RB, Li HC, Miao XX. 2022. Commercialization status and existing problems of RNA biopesticides. Scientia Agricultura Sinica, 55(15): 2949−2960 (in Chinese) [关若冰, 李海超, 苗雪霞. 2022. RNA生物农药的商业化现状及存在问题. 中国农业科学, 55(15): 2949−2960]

Guan RB, Li T, An SH, Li HC, Miao XX. 2025. Research status and multiple synergistic enhancement pathways of RNA biopesticides. Journal of Plant Protection, 52(5): 1172−1183 (in Chinese) [关若冰, 李彤, 安世恒, 李海超, 苗雪霞. 2025. RNA生物农药的研发现状与多元协同增效路径. 植物保护学报, 52(5): 1172−1183]

Guo R, Cao XW, Guo W. 2025. Combined control of crop pests and diseases based on RNAi breeding. Chinese Agricultural Science Bulletin, 41(21): 10−17 (in Chinese) [郭芮, 曹晓伟, 郭伟. 2025. 基于RNAi育种的农作物病虫害联合控制研究进展. 中国农学通报, 41(21): 10−17]

Hashiro S, Chikami Y, Kawaguchi H, Krylov AA, Niimi T, Yasueda H. 2021. Efficient production of long double-stranded RNAs applicable to agricultural pest control by *Corynebacterium glutamicum* equipped with coliphage T7-expression system. Applied Microbiology and Biotechnology, 105(12): 4987−5000

Hu DF, Chen ZY, Zhang CQ, Ganiger M. 2020. Reduction of *Phakopsora pachyrhizi* infection on soybean through host- and spray-induced gene silencing. Molecular Plant Pathology, 21(6): 794−807

Islam MS, Ahmed MR, Noman M, Zhang Z, Wang J, Lu ZQ, Cai YY, Ahmed T, Li B, Wang YL, et al. 2025. Integrating RNA interference and nanotechnology: a transformative approach in plant protection. Plants, 14(6): 977

Islam MT, Davis Z, Chen LS, Englaender J, Zomorodi S, Frank J, Bartlett K, Somers E, Carballo SM, Kester M, et al. 2021. Minicell-based fungal RNAi delivery for sustainable crop protection. Microbial Biotechnology, 14(4): 1847−1856

Jiang CH, Cui JJ, Wang YM, Zhang ZY, Yang Y, Tang T, Wang JJ, Li DJ, Zhao ZH, Wang KB, et al. 2026. High-efficiency and eco-friendly management of multiple fungal diseases by a novel carbon dots sCDP delivered RNA nano-pesticides. Plant Biotechnology Journal, 24(2): 752−768

Jiang CH, Li ZJ, Zheng LY, Yu YY, Niu DD. 2023. Small RNAs: efficient and miraculous effectors that play key roles in plant-microbe interactions. Molecular Plant Pathology, 24(8): 999−1013

Kallavus T, Soonvald L, Callewaert I, Silva AI, Ávila Dos Santos E, Vilumets S, Kaasik R, Vereecken S, Van Daele L, Dubruel P, et al. 2026. Synthetic polymer nanocarrier enhances dsRNA stability but not RNAi efficacy in *Brassicogethes aeneus*. Pest Management Science, DOI: 10.1002/ps.70516

Kalyandurg PB, Sundararajan P, Dubey M, Ghadamgahi F, Zahid MA, Whisson SC, Vetukuri RR. 2021. Spray-induced gene silencing as a potential tool to control potato late blight disease. Phytopathology, 111(12): 2168−2175

Kim DS, Zhang J. 2023. Strategies to improve the efficiency of RNAi-mediated crop protection for pest control. Entomologia Generalis, 43(1): 5−19

Koch A, Biedenkopf D, Furch A, Weber L, Rossbach O, Abdellatef E, Linicus L, Johannsmeier J, Jelonek L, Goesmann A, et al. 2016. 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. PLoS Pathogens, 12(10): e1005901

Long GJ, Liu XZ, Guo H, Zhang MQ, Gong LL, Ma YF, Dewer Y, Mo WJ, Ding LW, Wang Q, et al. 2024. Oral-based nanoparticle-wrapped dsRNA delivery system: a promising approach for controlling an urban pest, *Blattella germanica*. Journal of Pest Science, 97(2): 739−755

Mann CWG, Sawyer A, Gardiner DM, Mitter N, Carroll BJ, Eamens AL. 2023. RNA-based control of fungal pathogens in plants. International Journal of Molecular Sciences, 24(15): 12391

Mao YB, Cai WJ, Wang JW, Hong GJ, Tao XY, Wang LJ, Huang YP, Chen XY. 2007. Silencing a cotton bollworm P450 monooxygenase gene by plant-mediated RNAi impairs larval tolerance of gossypol. Nature Biotechnology, 25(11): 1307−1313

Maya-Maldonado K, Celestino-Montes A, Cardoso-Jaime V. 2025. RNAi-based bioinsecticides for controlling vector-borne diseases. Genes, 16(11): 1276

Mendoza-Alatorre M, Siqueiros-Cendón TS, Torres-Castillo JA, Sinagawa-García SR, Iglesias-Figueroa BF, Abraham-Juárez MJ, González-Barriga CD, Rascón-Cruz Q, Siañez-Estrada LI, Espinoza-Sánchez EA. 2025. Gene silencing of sarco/endoplasmic reticulum Ca^{2+}-ATPase and NADPH：cytochrome P450 reductase as a novel approach to *Leptinotarsa decemlineata* management.

Agronomy, 15(5): 1151

Mitter N, Worrall EA, Robinson KE, Li P, Jain RG, Taochy C, Fletcher SJ, Carroll BJ, Lu GQ, Xu ZP. 2017. Clay nanosheets for topical delivery of RNAi for sustained protection against plant viruses. Nature Plants, 3: 16207

Mosa MA, Youssef K. 2021. Topical delivery of host induced RNAi silencing by layered double hydroxide nanosheets: an efficient tool to decipher pathogenicity gene function of *Fusarium* crown and root rot in tomato. Physiological and Molecular Plant Pathology, 115: 101684

Navarro L, Dunoyer P, Jay F, Arnold B, Dharmasiri N, Estelle M, Voinnet O, Jones JDG. 2006. A plant miRNA contributes to antibacterial resistance by repressing auxin signaling. Science, 312(5772): 436−439

Nerva L, Sandrini M, Gambino G, Chitarra W. 2020. Double-stranded RNAs (dsRNAs) as a sustainable tool against gray mold (*Botrytis cinerea*) in grapevine: effectiveness of different application methods in an open-air environment. Biomolecules, 10(2): 200

Niehl A, Soininen M, Poranen MM, Heinlein M. 2018. Synthetic biology approach for plant protection using dsRNA. Plant Biotechnology Journal, 16(9): 1679−1687

Niu DD, Hamby R, Sanchez JN, Cai Q, Yan Q, Jin HL. 2021. RNAs: a new frontier in crop protection. Current Opinion in Biotechnology, 70: 204−212

Nowara D, Gay A, Lacomme C, Shaw J, Ridout C, Douchkov D, Hensel G, Kumlehn J, Schweizer P. 2010. HIGS host-induced gene silencing in the obligate biotrophic fungal pathogen *Blumeria graminis*. The Plant Cell, 22(9): 3130−3141

Osés-Ruiz M, Cruz-Mireles N, Martin-Urdiroz M, Soanes DM, Eseola AB, Tang BZ, Derbyshire P, Nielsen M, Cheema J, Were V, et al. 2021. Appressorium-mediated plant infection by *Magnaporthe oryzae* is regulated by a Pmk1-dependent hierarchical transcriptional network. Nature Microbiology, 6(11): 1383−1397

Ortolá B, Cordero T, Hu X, Daròs JA. 2021. Intron-assisted, viroid-based production of insecticidal circular double-stranded RNA in *Escherichia coli*. RNA Biology, 18(11): 1846−1857

Panozzo S, Milani A, Bordignon S, Scarabel L, Varotto S. 2025. RNAi technology development for weed control: all smoke and no fire? Pest Management Science, 81(7): 3430−3436

Peng H, Zhu XJ, Cao SL, Zhang X, Sun HY, Chen HG, Tao G, Li W. 2025. Spray-induced silencing of the *UGMA* gene reduces the virulence with fungal pathogen *Fusarium graminearum* to wheat. Journal of Plant Protection, 52(3): 667−676 (in Chinese) [彭浩, 竺筱洁, 曹淑琳, 张昕, 孙海燕, 陈怀谷, 陶刚, 李伟. 2025. 喷雾诱导沉默*UGMA*基因降低禾谷镰孢菌对小麦的侵染能力. 植物保护学报, 52(3): 667−676]

Qiao H, Jiang QH, Zhao J, Xiao LB, Zhu-Salzman K, Xu DJ, Xu GC, Shen J, Gu AG, Hao DJ, et al. 2025. Nano-delivery platform with strong protection and efficient delivery: preparation of self-assembled RNA pesticide with dual RNAi targets against *Apolygus lucorum*. Journal of Nanobiotechnology, 23(1): 93

Qiao LL, Lan C, Capriotti L, Ah-Fong A, Nino Sanchez J, Hamby R, Heller J, Zhao HW, Glass NL, Judelson HS, et al. 2021. Spray-induced gene silencing for disease control is dependent on the efficiency of pathogen RNA uptake. Plant Biotechnology Journal, 19(9): 1756−1768

Rana S, Rajurkar AB, Kumar KK, Mohankumar S. 2020. Comparative analysis of chitin synthase A dsRNA mediated RNA interference for management of crop pests of different families of Lepidoptera. Frontiers in Plant Science, 11: 427

Rank AP, Koch A. 2021. Lab-to-field transition of RNA spray applications: how far are we? Frontiers in Plant Science, 12: 755203

Regente M, Corti-Monzón G, Maldonado AM, Pinedo M, Jorrín J, de la Canal L. 2009. Vesicular fractions of sunflower apoplastic fluids are associated with potential exosome marker proteins. FEBS Letters, 583(20): 3363−3366

Rutter BD, Innes RW. 2017. Extracellular vesicles isolated from the leaf apoplast carry stress-response proteins. Plant Physiology, 173(1): 728−741

Samarskaya VO, Spechenkova N, Markin N, Suprunova TP, Zavriev SK, Love AJ, Kalinina NO, Taliansky M. 2022. Impact of exogenous application of potato virus Y-specific dsRNA on RNA interference, pattern-triggered immunity and poly (ADP-ribose) metabolism. International Journal of Molecular Sciences, 23(14): 7915

Sarkar A, Roy-Barman S. 2021. Spray-induced silencing of pathogenicity gene *MoDES1 via* exogenous double-stranded RNA can confer partial resistance against fungal blast in rice. Frontiers in Plant Science, 12: 733129

Shi GY, Hao MY, Tian BM, Cao GQ, Wei F, Xie ZQ. 2021. A methodological advance of tobacco rattle virus-induced gene silencing for functional genomics in plants. Frontiers in Plant Science, 12: 671091

Silva V, Yang XM, Fleskens L, Ritsema CJ, Geissen V. 2022. Environmental and human health at risk: scenarios to achieve the Farm to Fork 50% pesticide reduction goals. Environment International, 165: 107296

Simonetto A, Zeneli F, Amatucci A, Frisio DG, Ventura V. 2025. Market barriers to RNAi adoption in agriculture: evidence from a multi-country discrete choice experiment amongst European consumers. Agribusiness, https://doi.org/10.1002/agr.70051

Sundaresha S, Sharma S, Bairwa A, Tomar M, Kumar R, Bhardwaj V, Jeevalatha A, Bakade R, Salaria N, Thakur K, et al. 2022. Spraying of dsRNA molecules derived from *Phytophthora infestans*, along with nanoclay carriers as a proof of concept for developing novel protection strategy for potato late blight. Pest Management Science, 78(7): 3183−3192

Tang XF, Chen Q, Lin XD. 2026. Functionalized carbon quantum dots for efficient dsRNA translocation in rice plant and delivery to phloem-feeding insects. Carbon, 247: 120955

Tian ZQ, Zha M, Zhu L, Shen ZJ, Liu XM, Liu XX. 2021. Identification and functional analysis of *Prx4* gene in cotton bollworm *Helicoverpa armigera*. Journal of Plant Protection, 48(5): 1008−1015 (in Chinese) [田志强, 查萌, 祝琳, 申忠健, 刘孝明, 刘小侠.

2021. 棉铃虫过氧化物还原酶基因*Prx4*的鉴定及功能分析. 植物保护学报, 48(5): 1008−1015]

Vatanparast M, Merkel L, Amari K. 2024. Exogenous application of dsRNA in plant protection: efficiency, safety concerns and risk assessment. International Journal of Molecular Sciences, 25(12): 6530

Verma K, Modgil M. 2024. RNA interference (RNAi) mediated technique for combating plant diseases: harnessing nanoparticles for effective delivery and enhanced efficacy. Plant Cell, Tissue and Organ Culture, 157(3): 53

Wan NF, Fu LW, Dainese M, Kiær LP, Hu YQ, Xin FF, Goulson D, Woodcock BA, Vanbergen AJ, Spurgeon DJ, et al. 2025. Pesticides have negative effects on non-target organisms. Nature Communications, 16: 1360

Wang M, Weiberg A, Lin FM, Thomma BPHJ, Huang HD, Jin HL. 2016. Bidirectional cross-kingdom RNAi and fungal uptake of external RNAs confer plant protection. Nature Plants, 2: 16151

Wang YM, Yan Q, Lan C, Tang T, Wang KB, Shen J, Niu DD. 2023. Nanoparticle carriers enhance RNA stability and uptake efficiency and prolong the protection against *Rhizoctonia solani*. Phytopathology Research, 5(1): 2

Weiberg A, Wang M, Lin FM, Zhao HW, Zhang ZH, Kaloshian I, Huang HD, Jin HL. 2013. Fungal small RNAs suppress plant immunity by hijacking host RNA interference pathways. Science, 342(6154): 118−123

Wen HG, Zhao JH, Zhang BS, Gao F, Wu XM, Yan YS, Zhang J, Guo HS. 2023. Microbe-induced gene silencing boosts crop protection against soil-borne fungal pathogens. Nature Plants, 9(9): 1409−1418

Wu XM, Yang CQ, Mao YB, Wang LJ, Shangguan XX, Chen XY. 2016. Targeting insect mitochondrial complex I for plant protection. Plant Biotechnology Journal, 14(9): 1925−1935

Yu YY, Gui Y, Li ZJ, Jiang CH, Guo JH, Niu DD. 2022. Induced systemic resistance for improving plant immunity by beneficial microbes. Plants, 11(3): 386

Zand Karimi H, Innes RW. 2022. Molecular mechanisms underlying host-induced gene silencing. Plant Cell, 34(9): 3183−3199

Zhan C, Jiao BY, Xu LT, Peng Y, Zhao Y. 2025. Topical RNA interference induces mortality in the cotton-melon aphid *Aphis gossypii* with no adverse effect on the predator *Propylea japonica*. Insects, 16(3): 276

Zhang K, Wei JM, Huff Hartz KE, Lydy MJ, Moon TS, Sander M, Parker KM. 2020. Analysis of RNA interference (RNAi) biopesticides: double-stranded RNA (dsRNA) extraction from agricultural soils and quantification by RT-qPCR. Environmental Science & Technology, 54(8): 4893−4902

Zhang T, Zhao YL, Zhao JH, Wang S, Jin Y, Chen ZQ, Fang YY, Hua CL, Ding SW, Guo HS. 2016. Cotton plants export microRNAs to inhibit virulence gene expression in a fungal pathogen. Nature Plants, 2: 16153

Zhang W, Li SH, Jin HH, Yao ZT, Ma WH, Li CY. 2025. The Argonaute gene family affects the RNA interference efficiency in Asiatic rice borer *Chilo suppressalis*. Journal of Plant Protection, 52(2): 456−467 (in Chinese) [张伟, 李诗慧, 金慧慧, 姚焯天, 马伟华, 李昌焱. 2025. Argonaute基因家族对二化螟RNA干扰效率的影响. 植物保护学报, 52(2): 456−467]

Zhang YY, Bohan DA, Zhang CC, Cong WF, Munier-Jolain N, Bedoussac L. 2025. Crop diversity reduces pesticide use more efficiently with refined diversification strategies. Communications Earth & Environment, 6: 460

Zheng Y, Moorlach B, Jakobs-Schönwandt D, Patel A, Pastacaldi C, Jacob S, Sede AR, Heinlein M, Poranen MM, Kogel KH, et al. 2025. Exogenous dsRNA triggers sequence-specific RNAi and fungal stress responses to control *Magnaporthe oryzae* in *Brachypodium distachyon*. Communications Biology, 8: 121

Zhou H, Wan FL, Jian YF, Guo FY, Zhang M, Shi SY, Yang L, Li SL, Liu Y, Ding W. 2023. Chitosan/dsRNA polyplex nanoparticles advance environmental RNA interference efficiency through activating clathrin-dependent endocytosis. International Journal of Biological Macromolecules, 253: 127021

Zhu KY, Palli SR. 2020. Mechanisms, applications, and challenges of insect RNA interference. Annual Review of Entomology, 65: 293−311

（责任编辑：李美娟）