



史保争, 张福丽, 蒋月丽, 巩中军, 李琳红, 苗进, 闫凤鸣, 李彤. RNA农药在害虫防治领域的研究进展[J]. 环境昆虫学报, 2026, 48 (2): 325–335. SHI Bao-Zheng, ZHANG Fu-Li, JIANG Yue-Li, GONG Zhong-Jun, LI Lin-Hong, MIAO Jin, YAN Feng-Ming, LI Tong. Research progress of RNA pesticides in the field of pest control [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2026, 48 (2): 325–335.

RNA 农药在害虫防治领域的研究进展

史保争¹, 张福丽^{2,3}, 蒋月丽¹, 巩中军¹, 李琳红¹, 苗进¹, 闫凤鸣^{4*}, 李彤^{1,3*}

(1. 河南省农业科学院植物保护研究所, 河南省农业有害生物监测与防控重点实验室, 农业农村部华北南部作物有害生物综合治理重点实验室, 郑州 450002; 2. 周口师范学院, 河南省作物高效生产与食品质量安全重点实验室, 河南周口 466001; 3. 河南周口农高区现代农业产业研究院, 河南周口 477150; 4. 河南农业大学植物保护学院, 郑州 450002)

摘要: RNA农药被誉为“第三次农药革命”, 基于RNAi (RNA interference, RNAi) 技术的RNA农药在害虫防治领域具有广阔的应用前景。目前, 利用RNA农药防控害虫的相关研究, 主要聚焦于体外化学合成双链RNA (Double stranded RNA, dsRNA) 或微小RNA (microRNA, miRNA) 介导的基因沉默、转基因作物介导的寄主诱导基因沉默 (Host induced gene silencing, HIGS)、微生物诱导的基因沉默 (Microbe-induced gene silencing, MIGS) 及病毒诱导的基因沉默 (Virus-induced gene silencing, VIGS) 等技术路径。在昆虫RNAi防治体系中, dsRNA与miRNA的递送系统优化及稳定性提升是亟待突破的核心限制因素。针对这一技术瓶颈, 以纳米材料为载体, 与dsRNA、miRNA共组装构建复合递送体系的策略, 近年来备受学界与产业界的广泛关注。该纳米复合递送体系兼具生物安全性与递送高效性, 不仅能有效保护核酸分子免受环境核酸酶降解, 还可显著增强dsRNA和miRNA的RNAi效率, 在害虫绿色防治领域展现出巨大的应用潜力。本文系统总结了RNAi技术在害虫防治领域的研究进展与应用现状, 旨在为RNA农药的应用研究与产业化推广提供参考。

关键词: 害虫防治; dsRNA; 纳米颗粒; 绿色防控; RNAi; RNA农药

中图分类号: Q963

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858 (2026) 02-0325-11

Research progress of RNA pesticides in the field of pest control

SHI Bao-Zheng¹, ZHANG Fu-Li^{2,3}, JIANG Yue-Li¹, GONG Zhong-Jun¹, LI Lin-Hong¹, MIAO Jin¹, YAN Feng-Ming^{4*}, LI Tong^{1,3*} (1. Key Laboratory of Pest Monitoring and Control in Henan Province, Key Laboratory of Integrated Pest Management for Crops in the South of North China, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Institute of Plant Protection, Henan Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450002, China; 2. Henan Province Key Laboratory of Efficient Crop Production and Food Quality Safety, Zhoukou Normal University, Zhoukou 466001, Henan Province, China; 3. Modern Agricultural Industry Research Institute of Zhoukou National Agricultural High-tech Zone, Zhoukou 477150, Henan Province, China; 4. College of Plant Protection, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China)

Abstract: Hailed as the “Third Agricultural Pesticide Revolution”, RNA pesticides, a category of nucleic acid pesticides based on RNA interference (RNAi), hold broad application prospects in the field of pest control. At present, relevant research on pest management using RNA pesticides mainly focuses on several technical approaches, including gene silencing mediated by chemically synthesized double-stranded RNA

基金项目: 国家重点研发计划 (2024YFD1400402); 2026年度河南省农业科学院自主创新项目 (2026ZC58); 河南省重大科技专项 (251100110300); 河南省自然科学基金 (252300421424); 国家小麦产业体系地下虫害防控岗位 (CARS-03); 省重大专项 (235101610015)

作者简介: 史保争, 男, 博士研究生, 主要从事害虫防治方向, E-mail: shibaozheng95@163.com

*共同通讯作者 Author for correspondence: 闫凤鸣, 男, 博士, 教授, 研究方向为化学生态学, E-mail: fmyan@henau.edu.cn; 李彤, 男, 博士, 研究员, 研究方向为害虫综合防治, E-mail: 34332303@qq.com

收稿日期 Received: 2025-10-30; 修回日期 Revision received: 2026-01-26; 接受日期 Accepted: 2026-01-27

(dsRNA) or microRNA (miRNA) *in vitro*, host-induced gene silencing (HIGS) mediated by transgenic crops, microbe-induced gene silencing (MIGS), and virus-induced gene silencing (VIGS). In the insect RNAi-based pest control system, the optimization of delivery systems and improvement of stability for dsRNA and miRNA remain core bottlenecks to be addressed. To tackle this technical challenge, the strategy of constructing composite delivery systems via the co-assembly of nanomaterials as carriers with dsRNA and miRNA has attracted extensive attention from both academic and industrial communities in recent years. This nanocomposite delivery system exhibits both biosecurity and high delivery efficiency: It can not only effectively protect nucleic acid molecules from degradation by environmental nucleases, but also significantly enhance the RNAi knockdown efficiency of dsRNA and miRNA, thus showing great application potential in the field of green pest control. This paper systematically summarizes the research progress and application status of RNA interference technology in pest control, aiming to provide a reference for the applied research and industrialization of RNA pesticides.

Key words: Pest control; dsRNA; nanoparticles; green prevention and control; RNAi; RNA pesticides

1 RNA 农药

基因沉默 (Gene silencing) 是指在生物体内基因表达被抑制的现象, 其分子机制主要分为两类: 一类是转录水平的基因沉默, 另一类是转录后的基因沉默。由于 DNA 甲基化、位置效应以及异染色质化等原因导致基因不能正常转录而引起的沉默称为转录基因沉默 (Transcriptional gene silencing, TGS) (Burch-Smith *et al.*, 2004)。DNA 甲基化是在 DNA 甲基转移酶的作用下, 阻碍转录因子与启动子的结合从而抑制基因的转录实现基因的沉默, 异染色质化, 组蛋白发生了多种修饰而影响转录因子与 DNA 的结合, 进而基因不能进行转录实现的基因沉默。而发生在转录后而不能正常翻译的现象称为转录后的基因沉默 (Post-transcriptional gene silencing, PTGS) (Hammond *et al.*, 2001; Tang *et al.*, 2001; Brodersen 2008)。Fire 等人在 1998 年在研究秀丽线虫 *Caenorhabditis elegans* 的 *par-1* 基因时首次发现了发现由一种双链 RNA (Double strand RNA, dsRNA) 转录后介导的基因沉默现象 (Fire *et al.*, 1998), 并且这种现象存在于多种植物以及多种植物病毒 (Timmons *et al.*, 2001; Hannon 2002), 被称为 RNAi (RNA interference)。在细胞内, dsRNA 可以被 Dicer 酶切割形成 siRNA, siRNA 随后与 Argonaute (Ago) 蛋白结合组装成 RNA 诱导沉默复合体 (RISC); RISC 通过 siRNA 的反义链与靶标 mRNA 进行碱基互补配对, 进而介导靶标 mRNA 的切割降解或翻译抑制, 最终实现对基因表达的沉默。RNAi 是存

在于几乎所有的真核生物中一种内在的基因调控机制 (Muhammad *et al.*, 2019), 是发生在转录后水平上的基因沉默, 由于 RNAi 的存在, 基因可以实现转录但是在转录后 mRNA 不能够被成功翻译, 从而引起基因的表达受到抑制。siRNAs 和 miRNAs (约 21~24 nt) 这两种小型单链 RNA 是 RNAi 途径上的关键因子, 可以识别和降解特定的 RNA 从而引起基因沉默 (Kuo and Falk, 2020)。RNAi 现在已在人类医学、植物基因功能研究以及植物抗真菌抗病毒方面广泛使用 (Šečić and Kogel, 2021)。

基于 RNAi 原理的 RNA 农药在害虫防治中有远大应用前景 (Katoch *et al.*, 2013; Yan *et al.*, 2024), RNAi 是环境友好的害虫防治替代手段, 筛选其最优靶基因时, 因现有知识预测法受认知局限, 无偏筛选是更优策略 (Cedden & Bucher, 2025)。研究人员通过针对棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 几丁质合成酶基因 (*HaCHS1*) 设计 dsRNA 并混入饲料投喂幼虫, 发现其可显著干扰几丁质合成途径, 幼虫因表皮发育异常导致蜕皮障碍, 出现表皮破裂、畸形等现象, 最终死亡率较对照组提升至 70% 以上, 有效抑制种群增长 (Li *et al.*, 2025)。从柑橘木虱中 *Diaphorina citri* 鉴定出 *DcHK* 基因, RNAi 可破坏其生长和几丁质合成。该基因在特定阶段和部位转录活跃, RNAi 呈剂量依赖性, 给药后 36 h 影响显著导致木虱异常或死亡 (Yang *et al.*, 2022)。研究表明, 干扰番茄潜叶蛾 *Tuta absoluta* 兰尼碱受体基因 (Ryanodine receptors, *RyRS*) 可以导致昆虫死亡达到防治效果 (Askeew *et al.*, 2024), 抑制肌钙蛋白 I 基因

(Troponin I gene *wupA*) 基因表达能够抑制甘薯小象甲 *Cylas formicarius* 的生长发育 (Zhang *et al.*, 2024)。

RNAi 技术通过特异性靶向有害生物的必需功能基因, 触发高效转录后基因沉默, 为病虫害绿色防控提供了突破性技术路径。基于该技术研发的新型 RNA 农药, 被公认为农药发展史上的“第三次革命” (Li *et al.*, 2024)。与传统化学农药相比, RNA 农药 (又称核酸农药) 展现出三大显著核心优势: 其一, 靶向特异性极强——依托 RNA 碱基互补配对原理, 可人工设计合成针对有害生物关键功能基因的干扰片段 (如 dsRNA、miRNA), 精准调控目标基因表达, 实现对靶标有害生物的特异性防控, 有效避免对非靶标生物的影响; 其二, 安全环保性能突出——核酸分子在自然环境中易被核酸酶降解, 无长期残留风险, 显著降低了对土壤、水体等生态系统的潜在污染; 其三, 应用适配性广泛——靶标基因选择范围丰富, 可根据不同类群有害生物的生理代谢特性灵活设计干扰靶点, 适配农田、园林、果蔬等多种场景的病虫害防治需求。正是凭借特异性强、安全性高、适用性广等核心特质, RNA 农药正引领农药领域向绿色、精准、可持续的方向迈进 (Li *et al.*, 2013)。

2 RNA 农药在害虫防治的研究

2.1 基于化学合成的 RNA 农药的研究

2.1.1 喷施型的 dsRNA 用于害虫防治

RNA 农药的核心作用机制是利用 RNAi 技术, 通过特异性沉默靶标生物 (害虫或病原菌) 的关键基因, 使其丧失生存、繁殖或致病能力, 从而实现防治目的。体外合成 dsRNA 的核心原理是通过酶促反应, 以 DNA 为模板分两步合成互补的正义链与反义链 RNA, 最终让两条单链 RNA 退火形成双链结构, 整个过程需依赖特定酶和反应体系实现高效合成。喷施型 dsRNA 通过靶向害虫的特定基因, 利用 RNAi 技术抑制该基因的表达, 从而影响害虫的生长、发育、繁殖等生理过程, 达到防治害虫的目的。当害虫取食或接触到喷洒有 dsRNA 的植物表面后, dsRNA 会进入害虫体内, 被识别并切割成小干扰 RNA (siRNA), siRNA 会与害虫体内的 RNA 诱导沉默复合体 (RISC) 结合, 进而引导 RISC 识别并降解与 dsRNA 同源的 mRNA,

导致害虫相应蛋白质无法合成。在亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis* 喷施 dsRNA 的杀虫效果显著 (死亡率 73%~100%), 且 dsRNA 可穿透虫体壁发挥作用。这一发现不仅建立了高效的靶标筛选方法, 更突破了 RNAi 靶标仅局限于肠道基因的限制, 为害虫的 RNAi 防治技术拓展了新方向, 也为基于 dsRNA 的生物农药研发提供了关键依据 (Wang *et al.*, 2011)。研究人员通过喷雾诱导基因沉默技术筛选发现, COP 复合体 B2 亚基基因 *AvCOPB2* 和蛋白酶体 $\beta 5$ 亚基基因 *AvProsbeta5* 是防治山楂叶螨的有效靶基因, 二者均能显著提升螨虫死亡率并减少植物叶片损伤; 其中, 设计以 *AvProsbeta5* 基因为靶标的 dsRNA, 在抑制螨虫种群数量方面效果尤为突出, 具备实际应用潜力 (Duan *et al.*, 2025)。前期研究人员对可喷洒 dsRNA 对储存稻谷抗谷蠹 *Rhyzopertha dominica* 的有效性与稳定性进行评估, 结果显示其杀虫活性显著: 新鲜处理稻谷中谷蠹死亡率达 90%, 处理后储存 60 d 的稻谷中死亡率仍有 72%。该发现证实可喷洒 dsRNA 在储存谷物保护中的耐用性与有效性, 凸显其作为收获后仓库害虫管理可持续替代品的潜力 (Chen *et al.*, 2025)。

2.1.2 纳米材料介导的 dsRNA 对害虫防治的应用

近年来, 纳米技术在农业生产上得到了广泛研究, 并且在绿色害虫防控领域为农业可持续发展提供了新技术和新方法 (Castellanos *et al.*, 2019; Kolge *et al.*, 2021; Xing *et al.*, 2025)。纳米技术的应用可以实现药物的缓慢释放, 延长药效, 在害虫检测领域可以提高传感器的性能, 从而实现害虫种群动态的精准检测 (Yan *et al.*, 2020; Yan *et al.*, 2021)。功能化碳纳米材料为植物基因的靶向递送提供了高效载体, 而纳米技术驱动的基因递送系统则为植物基因工程的发展提供了更优质的技术路径, 助力推动作物精准改良研究 (Santana *et al.*, 2022; Kandhol *et al.*, 2025)。在新型 RNA 农药的应用中, 纳米材料既可以作为有活性的杀虫成分, 也可以作为农药的有效助剂, 增加药物的药效, 因此纳米技术在新型 RNA 农药以及纳米农药将来会有更广阔的应用 (Arjunan *et al.*, 2024)。此外, 纳米材料也可作为消毒制剂在病毒、细菌、真菌、寄生虫等病原微生物预防上有着广泛的应用。金属纳米材料氧化锌纳米粒子 (Zinc Oxide nanoparticles, ZnO NPs), 银纳米颗粒 (Ag nanoparticles, Ag NPs), 金纳米颗粒 (Au

nanoparticles, Au NPs) 可以实现对酶活性的抑制、影响细胞膜或者细胞壁的通透性从而作为消毒剂使用。纳米材料因其对蛋白、核酸和脂质等其他小分子的物质具有极强的亲和能力, 可以为药物的递送提供快速、高效和持久的方式, 从而为病毒和害虫的防控和治疗提供新途径 (王嘉琪等, 2018; 徐翔, 2021)。

传统的 RNAi 以及体外合成的 dsRNA 在害虫应用的过程中效率较低, dsRNA 在实际应用中面临易降解, 递送困难的难题, 严重阻碍了 dsRNA 的广泛应用, 纳米技术与 dsRNA 的结合可以作为强有力的害虫管理方法 (冯英豪, 2024)。纳米材料介导的 RNAi 是利用纳米材料作为递送载体, 将 RNAi 效应分子 (如 dsRNA、siRNA 等) 递送到靶细胞或靶组织, 从而实现特定目的基因进行沉默的技术。另外, 纳米材料可以作为 dsRNA 的载体提升 RNAi 效率。体外合成的 dsRNA 带有负电, 与带有正电的纳米材料可以相互结合在一起, 提高 dsRNA 的稳定性以及提高 dsRNA 对昆虫体壁以

及围食膜的穿透作用, 可以大大提高 dsRNA 的作用效率, 并且可以与昆虫的细胞膜相结合, 在细胞摄取以后并在细胞质中发挥 RNAi 作用 (Ma *et al.*, 2022; Lu *et al.*, 2024; Ma *et al.*, 2024)。纳米材料作为稳定传递 dsRNA 的新兴材料, 具有安全高效的特点广受青睐, 在害虫防治方面也有广泛应用 (Zhang *et al.*, 2022)。常见的纳米材料, 如脂质纳米颗粒、星状阳离子聚合物纳米载体 (star polycation, SPc)、聚合物纳米材料 (Polymer nanoparticles, PNPs)、壳聚糖纳米颗粒、层状双氢氧化物纳米颗粒 (Layered double hydroxides, LDHs)、有机硅纳米颗粒 (MON) 等已经被广泛的应用在害虫 dsRNA 防治 (表 1)。此外, 基于碳源的碳纳米颗粒, 在植物抗病毒、真菌和昆虫具有显著作用 (Delgado-Martín *et al.*, 2022)。石墨烯也可以作为纳米载体的替代物, 提高靶向斑翅果蝇 *Drosophila suzukii* 液泡型 ATP 酶基因 *vATPase* 的 dsRNA 的 RNAi 效果以及显著增加的死亡率 (Xue *et al.*, 2024)。

表 1 常见纳米材料载体介导 dsRNA 在害虫防治中的研究

Table 1 Research on common nanomaterial carriers mediating dsRNA for pest control

纳米材料 Nanomaterial	靶标基因 Target genes	昆虫 Insects	来源 Source
星型阳离子聚合物 Star polycation	几丁质合成酶 2 和物种已糖激酶 2 AgCHS2 and AgHK2	棉蚜 <i>Aphis gossypii</i>	Wei <i>et al.</i> , 2024
	成虫盘生长因子 4 Lmidgf4	蝗虫 <i>Locusta migratoria</i>	Kong <i>et al.</i> , 2025
	蜕皮激素受体 A 亚型和海藻糖酶 1 AldsECR-A and AITre-1	绿盲蝽 <i>Apolygus lucorum</i>	Qiao <i>et al.</i> , 2025
壳聚糖 Chitosan	液泡 ATP 酶 <i>vATPase</i>	西花蓟马 <i>Frankliniella occidentalis</i>	Khan <i>et al.</i> , 2024
	蜕皮激素受体 BtEcR	烟粉虱 <i>Bemisia tabaci</i>	Keppanan <i>et al.</i> , 2024
	几丁质酶 10 LmCht10	蝗虫 <i>Locusta migratoria</i>	Liu <i>et al.</i> , 2025
脂质体与脂质纳米颗粒 Lipofectamine and lipid nanoparticles (LNPs)	液泡型 ATP 酶 E 亚基 SiV-ATPaseE	红火蚁 <i>Solenopsis invicta</i>	Wang <i>et al.</i> , 2024
	几丁质合成酶 B SeCHSB	甜菜夜蛾 <i>Spodoptera exigua</i>	Xie <i>et al.</i> , 2024
	几丁质酶 10 CHT10	黑腹果蝇 <i>Drosophila melanogaster</i>	Li <i>et al.</i> , 2025
层状双氢氧化物 Layered double hydroxide	几丁质酶 PsChit	螨虫 <i>Panonychus citri</i>	Cheng <i>et al.</i> , 2024
	液泡 ATP 酶 A 亚基 HpVAA	暗黑鳃金龟 <i>Holotrichia parallela</i>	Jiang <i>et al.</i> , 2024
	液泡型 ATP 酶 B 亚基 FovATPase-B	西花蓟马 <i>Frankliniella occidentalis</i>	Khan <i>et al.</i> , 2025
有机硅纳米颗粒 (MON)	细胞色素 P450 基因-羧酸酯酶基因 dsNICYP6ER1-CarE1	褐飞虱 <i>Nilaparvata lugens</i>	He <i>et al.</i> , 2025
	细胞色素 P450 酶 4CE3 和细胞色素 P450 酶 6FJ3 CYP4CE3 and CYP6FJ3	白背飞虱 <i>Sogatella furcifera</i>	Shi <i>et al.</i> , 2025

2.2 基于生物表达的RNA农药

2.2.1 微生物表达 dsRNA

目前已有多种微生物底盘细胞被用于 dsRNA 合成, 例如大肠杆菌 *Escherichia coli*、芽孢杆菌属 *Bacillus* 菌株、酿酒酵母 *Saccharomyces cerevisiae* 和木霉菌株 *Trichoderma* 等 (Guan *et al.*, 2021) (表 2)。细菌表达 dsRNA 的方法比较成熟, 例如大肠杆菌和芽孢杆菌。利用大肠杆菌的核心在于 RNase III 缺陷型的菌株, 由于 RNase III 缺陷避免内源性 dsRNA 的降解, 使得表达的 dsRNA 能够在细胞内稳定存在。通常采用带有特定启动子的载体来驱动 dsRNA 的表达, 如 L4440 载体, 其含有一对反向 T7 启动子, 可在 IPTG 诱导下实现特异 dsRNA 的表达。真菌表达 dsRNA 具有一些独特的优势, 如真菌具有更复杂的细胞结构和分泌机制,

可能更有利于 dsRNA 的正确折叠和分泌, 且一些真菌本身具有生防特性, 如哈茨木霉, 将其作为 dsRNA 载体可直接用于病害防控。不过, 真菌表达系统也存在一些挑战, 如转化效率相对较低、培养条件要求较高等。例如, 选用酿酒酵母作为底盘生物, 可通过 PCR 方法构建 Sense-Loop-antisense 基因表达盒, 再将其插入骨架载体中, 然后利用醋酸锂介导通过热激的方法将载体转化到酿酒酵母中。如以靶向飞蝗 *L. migratoria* 几丁质酶的 dsRNA 为代表, 成功构建了酵母表达载体 pTRP1-*LmCht10*, 并转化到酿酒酵母 JMY1 中并表达 dsRNA。通过更换启动子和终止子可提高酿酒酵母 dsRNA 表达量, 优化后的酵母表达系统较初始系统的表达量可提高 12 倍 (Hao, 2024)。

表 2 用于表达 dsRNA 的常见微生物菌株

Table 2 Common microbial strains for dsRNA expression

类型 Type	菌株 Microbial strains	靶标基因 Target genes	靶标昆虫 Target insects	来源 Sources
细菌 Bacteria	大肠杆菌 <i>Escherichia coli</i>	ATP 合酶 β 亚基 ATPsynbeta	地中海果蝇 <i>Ceratitis capitata</i>	Ortolá <i>et al.</i> , 2024
	谷氨酸棒杆菌 <i>Corynebacterium glutamicum</i>	凋亡相关抑制蛋白 1 diap1	二十八星瓢虫 <i>Henosepilachna igintioctopunctata</i>	Hashiro <i>et al.</i> , 2019
	苏云芽孢杆菌 <i>Bacillus thuringiensis</i>	海藻糖-6-磷酸合成酶 TPS	西花蓟马 <i>Frankliniella occidentalis</i>	Lin, 2025
共生菌 Symbiotic bacteria	绿针假单胞菌 <i>Pseudomonas chlororaphis</i>	β 肌动蛋白 β -Actin	柳蓝叶甲 <i>Plagioderma versicolora</i>	Xie <i>et al.</i> , 2025
	恶臭假单胞菌 <i>Pseudomonas putida</i>	β 肌动蛋白 β -Actin	柳蓝叶甲 <i>Plagioderma versicolora</i>	Yu, 2024
	居泉沙雷氏菌 <i>Serratia fonticola</i>	保幼激素受体基因和蜕皮激素受体 Met, ECR	斯氏按蚊 <i>Anopheles stephensi</i>	Ding <i>et al.</i> , 2023
真菌 Fungi	酵母 <i>Saccharomyces cerevisiae</i>	几丁质酶 10 LmCht10	蝗虫 <i>Locusta migratoria</i>	Hao, 2024
	绿僵菌 <i>Metarhizium acridum</i>	腺苷三磷酸酶 ATPase	蝗虫 <i>Locusta migratoria</i>	Hu & Xia, 2019

基于昆虫共生菌表达 dsRNA 是一种新兴的 RNAi 技术, 在害虫防治和昆虫基因功能研究等方面具有重要应用价值。有研究以从柳蓝叶甲 *Plagioderma versicolora* 肠道中筛选到的恶臭假单胞菌 *Pseudomonas putida* 为研究对象, 通过构建 tac 启动子表达载体与 T7 系统表达载体, 使其表达靶向柳蓝叶甲 β -Actin 基因的 dsRNA。结果表明, T7 系统表达载体表达 dsRNA 效果更好, 其是 tac 启动子表

达载体的 2.425 倍。离体叶片生测试验中, 恶臭假单胞菌表达 dsRNA 对柳蓝叶甲 1 龄幼虫和 2 龄幼虫均具有显著的致死率, 还对化蛹率、羽化率及体重均有一定影响, 并且表达 dsRNA 的恶臭假单胞菌能够在柳蓝叶甲群体中水平传播 (于赛赛, 2024)。

2.2.2 转基因植物介导的 RNAi 抗虫技术

寄主诱导的基因沉默 (Host induced gene

silencing, HIGS) 是通过害虫的寄主植物表达 dsRNA 实现对靶基因的沉默 (Koch *et al.*, 2021)。其中转基因植物介导的 RNAi 是一种利用转基因技术在植物中引发 RNAi 现象, 从而实现对特定基因表达进行调控的技术手段。通过转基因技术, 将含有与目标基因序列互补的 dsRNA 通过农杆菌转化的方法导入植物细胞。这个质粒通常包含启动子、编码 dsRNA 的 DNA 序列以及终止子等元件,

在植物细胞核中启动子启动转录过程形成 mRNA, 使细胞能够合成 dsRNA。通过转基因植物介导的 RNAi 技术, 使植物表达与目的基因互补的 dsRNA, 可以达到抑制目的基因的表达的效果。转基因植物经过组织培养, 杂交等方式得到稳定遗传的纯合后代, 使其可以稳定的表达 dsRNA 用于寄主植物诱导的基因沉默, 可以减少病虫害的发生 (图 1)。

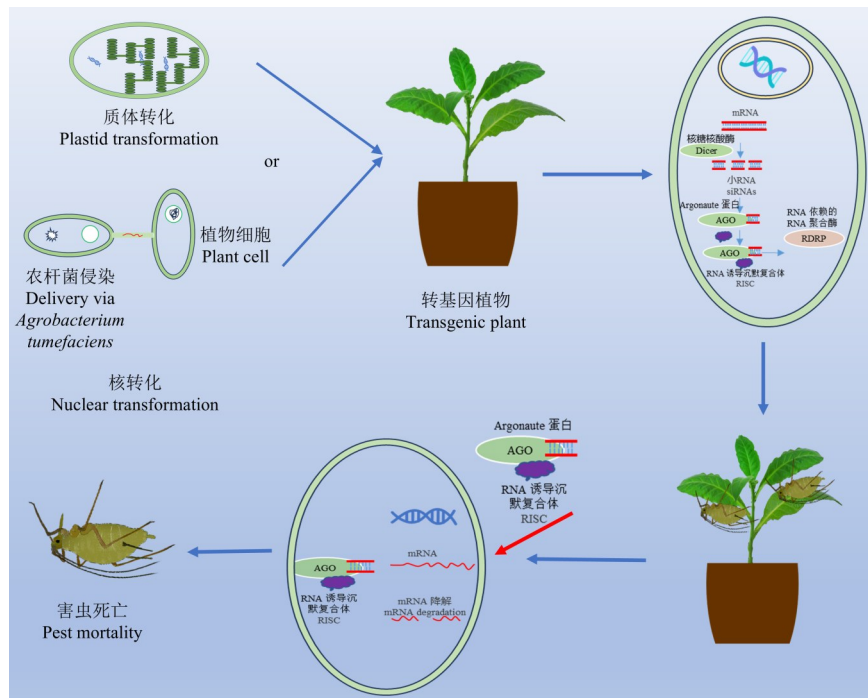


图 1 利用转基因植物表达 dsRNA 防治昆虫

Fig. 1 Prevention and control of insects via dsRNA expression in transgenic plants

细胞核转基因植物 RNAi 技术, 是通过基因工程手段将靶基因同源 dsRNA 表达载体导入植物细胞核, 诱导植物细胞产生特异性 RNAi 效应以抑制靶基因表达。当害虫取食此类转基因植物后, siRNA 会进入其体内, 通过核苷酸互补配对结合靶标基因, 并在 Ago 等蛋白协助下沉默该基因表达, 干扰害虫生长发育相关基因的转录与翻译, 降低其环境适应能力甚至导致死亡。多项研究证实了该技术的抗虫效果: Luo 等 (2017) 通过农杆菌介导核转化技术, 将黑盲蝽 *Adelphocoris suturalis* 脂酰 CoA 还原酶 *AsFAR* 基因的 dsRNA 导入棉花, 显著降低了害虫产卵量和种群数量 (Luo *et al.*, 2017); Gong 等 (2022) 利用该技术抑制烟粉虱 *Bemisia tabaci* 海藻糖合成酶基因, 实现了对烟粉虱的有效防控 (Gong *et al.*, 2022); 针对西方玉米根虫

Diabrotica virgifera LeConte, 通过转基因玉米表达液泡型 H⁺-ATP 酶 A 亚基 *vATPaseA* 基因 dsRNA, 可导致幼虫生长迟缓乃至死亡; Zheng 等 (2025) 研究发现, 转基因玉米表达飞蝗 *Locusta migratoria* 毒蕈碱型乙酰胆碱受体 C (*mAChR-C*) 的 dsRNA, 能显著降低飞蝗适合度并导致其畸形 (Zheng *et al.*, 2025)。

质体转基因植物 RNAi 技术则以植物质体 (如叶绿体) 为载体开展 RNAi, 其核心机制为: 将构建好的质体转化载体导入植物细胞的质体中, 害虫取食后摄入的 dsRNA 导致靶标基因的降解, 进而抑制靶基因表达, 影响害虫生长发育以达到防治目的。该技术在抗虫研究中展现出显著优势, 尤其在 dsRNA 积累量和抗虫效果上优于核转基因方式。具体研究案例表明, 质体转基因植物的抗

虫效能更为突出: Wu等(2023)通过质体转化与核转化分别获得转基因番茄植株,质体转化番茄可显著降低埃氏叶螨 *Tetranychus evansi*、截型叶螨 *Tetranychus truncatus* 和朱砂叶螨 *Tetranychus cinnabarinus* 的存活率及靶标基因表达水平,证实了质体介导RNAi在非昆虫类害虫防控中的应用潜力,且合理选择保守靶标基因和序列可实现对多种同类害虫的高效防控(Wu *et al.*, 2023)。在西花蓟马 *Frankliniella occidentalis* 防控研究中,通过质体和细胞核分别表达针对其 β -actin、Tubulin、V-ATPase-B和Snf7四个关键基因的dsRNA,结果显示西花蓟马取食质体转化植物时可摄取更多dsRNA,害虫致死率显著升高,取食量和靶标基因表达量均显著低于取食核转化植物的个体。何弯弯(2021)在马铃薯中通过质体转化表达马铃薯甲虫 β -actin基因的dsRNA,发现质体转基因植物中dsRNA积累量比核转基因高出2~3个数量级,抗虫效果远优于核转化方式,为植物抗虫生物技术研究提供了新思路(何弯弯, 2021)。柯泽斌(2023)构建了靶向 β -actin基因的质体转基因杨树植株,该植株叶片可积累大量dsRNA,对柳蓝叶甲幼虫具有强抗性,可导致其7d内全部死亡;且叶面添加肠道细菌恶臭假单胞菌能加速质体介导RNAi的致死效应,为木本植物抗虫提供了有效策略(柯泽斌, 2023)。此外, Dong等(2022)还探索了在单一植物中表达多种dsRNA以防控刺吸式

口器昆虫的技术路径,进一步拓展了质体转基因植物RNAi技术的应用场景(Dong *et al.*, 2022)。

2.3 基于病毒载体表达dsRNA

VIGS (Virus-Induced gene silencing) 介导的RNAi,即病毒诱导的基因沉默介导的RNAi。病毒载体的构建首先是将病毒的基因组克隆完成,连接到质粒上构建成新的重组质粒,这个重组质粒可以侵染植物后成功的组合成病毒粒子,完成对植物的系统性侵染。将目的基因的片段插入到病毒载体中,通过病毒载体可以在植物中表达dsRNA(图2)。在害虫防治中, RNAi被认为是一个潜在的可以替代化学农药的安全策略, VIGS作为目的基因的载体,通过在植物体内表达dsRNA然后产生siRNA靶向昆虫基因的互补片段从而引起基因沉默,进而达到RNAi昆虫生存效果。在番茄植株中应用病毒诱导基因沉默(VIGS)技术沉默烟粉虱编码11S球蛋白种子储存蛋白基因 *Bt11S* 后,烟粉虱取食10d会出现两个关键变化:一是 *Bt11S* 基因表达量显著下降67%,二是烟粉虱产卵量持续减少,表明该技术可通过靶向特定基因抑制烟粉虱繁殖,为番茄抗烟粉虱提供了有效途径(Gong *et al.*, 2025)。在植物中通过VIGS技术表达靶向蚜虫 *mpTRE* 基因和 *mpCHS* 基因的dsRNA后,可引发蚜虫体内这两个基因的表达量下降,进而导致蚜虫的繁殖力与存活率显著降低(Shi *et al.*, 2025)。

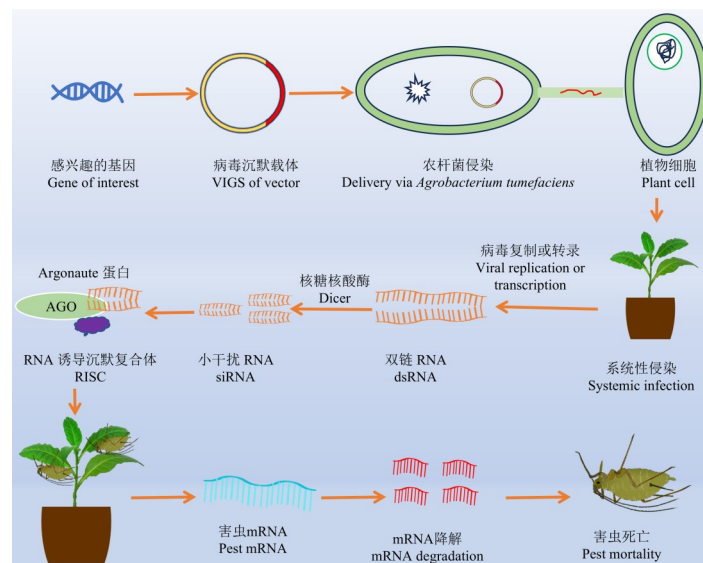


图2 利用病毒诱导的基因沉默(VIGS)技术侵染烟草植株表达dsRNA防治桃蚜

Fig. 2 Prevention and control of the *Myzus persicae* via dsRNA expression in tobacco plants infected by virus-induced gene silencing (VIGS)

3 RNA 农药发展与应用的挑战

RNA 农药作为新型绿色农药, 被誉为“第三次农药革命”, 其基于 RNAi 技术的独特作用机制, 在害虫防治领域展现出极具潜力的应用前景。全球范围内, 该领域已迎来商业化突破: 2023 年 12 月 22 日, 美国 Green Light Biosciences 公司研发的全球首款喷洒型 RNA 农药 Calantha, 获美国环境保护署 (EPA) 上市许可, 该产品通过特异性干扰科罗拉多马铃薯甲虫 *Leptinotarsa decemlineata* 的关键基因, 阻断核心蛋白质表达, 导致幼虫在数日内死亡; 2025 年 5 月 29 日, 该公司另一款基于 RNAi 的新型生物农药 Vadescana, 又获 USEPA 拟批准, 用于防控蜜蜂巢穴中的瓦螨 *Varroa destructor*。我国在 RNAi 害虫防治领域的研究起步较早, 且在农药产业规划中已明确将 RNA 农药列为优先发展方向, 为该技术的本土化研发与应用奠定了基础。

然而, RNA 农药的规模化应用仍面临三大核心瓶颈: 环境稳定性差、递送效率低及靶向性欠佳。作为其核心活性成分, dsRNA 在实际应用中面临严峻挑战: 自然环境中广泛存在的核酸酶会快速降解 dsRNA 结构, 使其丧失生物活性; 进入昆虫体内后, 因缺乏高效的运输机制, dsRNA 难以精准抵达靶细胞, 导致递送效率低下; 而靶向性不足的问题, 源于 dsRNA 可能与非靶标生物的基因 mRNA 发生非特异性互补配对, 引发非靶基因沉默, 不仅可能导致昆虫生理功能紊乱, 更对生态系统稳定性构成潜在威胁。

当前, 行业亟待攻克两大关键难题: 一是提升 dsRNA 在进入昆虫体内前的环境稳定性, 有效抵御核酸酶降解; 二是优化递送策略, 推动 dsRNA 高效进入昆虫细胞并实现精准基因沉默。对此, 科研人员已开展系列探索, 例如利用纳米材料对 dsRNA 进行包裹, 构建物理保护屏障; 通过化学修饰优化 dsRNA 分子结构, 增强其稳定性与细胞亲和性, 进而提升递送效率。但现有技术仍存在局限——dsRNA 的稳定性提升幅度有限、靶向特异性不足、递送效率尚未达到产业化应用要求, 亟需进一步深化研究, 为 dsRNA 的实际应用突破提供技术支撑。

4 结论与展望

在我国, RNA 农药目前尚未实现登记与商业化应用, 这一领域的研发与推广蕴藏着巨大市场潜力。RNAi 作为转录后基因沉默的核心调控机制, 在害虫防治领域展现出广阔前景, 其中寄主植物诱导的基因沉默 (HIGS) 技术更是备受关注——该技术无需依赖体外合成的 dsRNA, 而是利用寄主植物自身产生靶向昆虫关键生长基因的 dsRNA, 实现天然抗虫, 成为害虫防治的优先发展方向。在技术路径上, 可通过细胞核转基因、质体转基因等转基因植物技术, 或病毒诱导的基因沉默 (VIGS) 技术, 让寄主植物高效表达目标 dsRNA, 进而达成防治效果。

当前, RNA 农药的研发需突破三大核心瓶颈: 其一, 靶标基因的筛选, 需精准筛选兼具高效性与特异性的基因, 确保靶向目标害虫且不影响其他生物; 其二, dsRNA 的产能与成本问题, 需通过微生物发酵、化学合成等产业化技术路径, 实现 dsRNA 的规模化生产, 降低合成成本; 其三, dsRNA 的稳定性与递送效率, 可借助纳米材料等载体对 dsRNA 进行包裹修饰, 显著提升其在环境中的稳定性与作用效率, 强化 RNAi 干扰效果。

而在 RNA 农药的推广应用阶段, 仍需重点攻克三大关键问题: 一是田间应用的安全性与环境影响, 需严防基因污染, 保障非靶标生物安全; 二是监管与公众认知层面的障碍, 部分国家对基因相关产品监管严格, 且公众对该技术的认知存在差异, 可能制约推广进程; 三是长期使用带来的抗药性风险。对此, 需采取针对性应对策略: 加强基础研究与科普宣传, 提升公众对技术的认知度与接受度; 完善相关监管法规体系, 为产品的安全合理使用提供制度保障; 深入研究害虫抗药性机制, 通过与其他类型农药交替使用、联合使用等科学策略, 延缓抗药性的产生。

参考文献 (References)

- Arjunan N, Thiruvengadam V, Sushil SN. Nanoparticle-mediated dsRNA delivery for precision insect pest control: a comprehensive review [J]. *Molecular Biology Reports*, 2024, 51 (1): 355.
- Askew WT, Edwards MG, Gatehouse AMR. Ex vivo delivery of dsRNA targeting ryanodine receptors for control of *Tuta absoluta* [J]. *Pest Management Science*, 2024, 80 (12): 6400–6408.

- Brodersen P, Sakvarelidze-Achard L, Bruun-Rasmussen M, *et al.* Widespread translational inhibition by plant miRNAs and siRNAs [J]. *Science*, 2008, 320 (5880): 1185–1190.
- Burch-Smith TM, Anderson JC, Martin GB, *et al.* Applications and advantages of virus-induced gene silencing for gene function studies in plants [J]. *The Plant Journal*, 2004, 39 (5): 734–746.
- Castellanos NL, Smagghe G, Sharma R, *et al.* Liposome encapsulation and EDTA formulation of dsRNA targeting essential genes increase oral RNAi-caused mortality in the Neotropical stink bug *Euschistus heros* [J]. *Pest Management Science*, 2019, 75 (2): 537–548.
- Cedden D, Bucher G. The quest for the best target genes for RNAi-mediated pest control [J]. *Insect Molecular Biology*, 2025, 34 (4): 505–517.
- Chao ZJ, Ma ZZ, Zhang YH, *et al.* Establishment of star polycation-based RNA interference system in all developmental stages of fall armyworm *Spodoptera frugiperda* [J]. *Entomologia Generalis*, 2023, 43 (1): 127–137.
- Chen W, Xu H, Chen M, *et al.* Spray-induced gene silencing for postharvest protection: dsRNA stability and insecticidal efficacy [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2025, 73 (18): 10778–10786.
- Cheng XQ, Zhou Q, Xiao JD, *et al.* Nanoparticle LDH enhances RNAi efficiency of dsRNA in piercing-sucking pests by promoting dsRNA stability and transport in plants [J]. *Journal of Nanobiotechnology*, 2024, 22 (1): 544.
- Delgado-Martín J, Delgado-Olidén A, Velasco L. Carbon dots boost dsRNA delivery in plants and increase local and systemic siRNA production [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23 (10): 5338.
- Ding JJ, Cui CL, Wang GD, *et al.* Engineered gut symbiotic bacterium-mediated RNAi for effective control of anopheles mosquito larvae [J]. *Microbiology Spectrum*, 2023, 11 (4): e0166623.
- Dong Y, Wu MT, Zhang Q, *et al.* Control of a sap-sucking insect pest by plastid-mediated RNA interference [J]. *Molecular Plant*, 2022, 15 (7): 1176–1191.
- Duan YP, Wang YF, Yang F, *et al.* Molecular target for sprayable double-stranded RNA-based biopesticide against *Amphitetranychus viennensis* (Acari, Tetranychidae) [J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2025, 289: 138982.
- Feng HL, Chen WB, Hussain S, *et al.* Horizontally transferred genes as RNA interference targets for aphid and whitefly control [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2023, 21 (4): 754–768.
- Feng YH. Development of a Nano-Carrier-Based Pest Control Molecule Enhancement System and Investigation of Its Mechanism of Action [D]. Yangzhou: Yangzhou University, 2024. [冯英豪. 基于纳米载体的抗虫分子增效系统开发及其作用机制初探 [D]. 扬州: 扬州大学, 2024]
- Fire A, Xu S, Montgomery MK, *et al.* Potent and specific genetic interference by double-stranded RNA in *Caenorhabditis elegans* [J]. *Nature*, 1998, 391 (6669): 806–811.
- Gong C, Liu YF, Hu Y, *et al.* The plant-derived Bt11S gene in whitefly: a key player in reproduction and RNAi-based pest management [J]. *Pest Management Science*. 2025, 81 (10): 7179–7187
- Gong C, Yang ZZ, Hu Y, *et al.* Silencing of the *BtTPS* genes by transgenic plant-mediated RNAi to control *Bemisia tabaci* MED [J]. *Pest Management Science*, 2022, 78 (3): 1128–1137.
- Guan RB, Chu DD, Han XY, *et al.* Advances in the development of microbial double-stranded RNA production systems for application of RNA interference in agricultural pest control [J]. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, 2021, 9: 753790.
- Hammond SM, Caudy AA, Hannon GJ. Post-transcriptional gene silencing by double-stranded RNA [J]. *Nature Reviews Genetics*, 2001, 2 (2): 110–119.
- Hannon GJ. RNA interference [J]. *Nature*, 2002, 418 (6894): 244–251.
- Hao XF. Construction of a Yeast System with High DsRNA Expression [D]. Taiyuan: Shanxi University, 2024. [郝晓峰. 一种高效表达 dsRNA 的酵母系统构建 [D]. 太原: 山西大学, 2024]
- Hashiro S, Mitsuhashi M, Chikami Y, *et al.* Construction of *Corynebacterium glutamicum* cells as containers encapsulating dsRNA overexpressed for agricultural pest control [J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2019, 103 (20): 8485–8496.
- He DJ, Zeng QH, Guo H, *et al.* A novel strategy to combat insecticide resistance in insect pest with a nanoparticle-based fusion dsRNA delivery system [J]. *Pest Management Science*, 2025, 81 (10): 6201–6209.
- He WW. The Effects of DsRNA Molecule on the RNAi Efficiency Against *Leptinotarsa decemlineata* and Its Application in Plastid-mediated RNAi for Pest Control [D]. Wuhan: Hubei University, 2021. [何弯弯. dsRNA 分子设计对 RNAi 抗马铃薯甲虫效率的影响及在质体介导抗虫中的应用 [D]. 武汉: 湖北大学, 2021]
- Hu J, Xia YX. Increased virulence in the locust-specific fungal pathogen *Metarhizium acridum* expressing dsRNAs targeting the host F1 F0-ATPase subunit genes [J]. *Pest Management Science*, 2019, 75 (1): 180–186.
- Jain RG, Fletcher SJ, Manzie N, *et al.* Foliar application of clay-delivered RNA interference for whitefly control [J]. *Nature Plants*, 2022, 8 (5): 535–548.
- Jiang L, Wang Q, Kang ZH, *et al.* Novel environmentally friendly RNAi biopesticides: targeting V-ATPase in *Holotrichia parallela* larvae using layered double hydroxide nanocomplexes [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2024, 72 (20): 11381–11391.
- Kandho N, Dash PK., Singh VP, *et al.* Nanomaterial-based gene delivery in plants: an upcoming genetic revolution? [J]. *Trends in Plant Science*, 2025, 30 (11): 1251–1261.
- Katoch R, Sethi A, Thakur N, *et al.* RNAi for insect control: current perspective and future challenges [J]. *Applied Biochemistry and Biotechnology*, 2013, 171 (4): 847–873.
- Ke ZB. Poplar Plastid-mediated DsSRP54K Against *Plagioderma versicolora* [D]. Wuhan: Hubei University, 2023. [柯泽斌. 杨树质体介导的 dsSRP54K 防治柳蓝叶甲 [D]. 武汉: 湖北大学, 2023]

- Keppanan R, Karuppannasamy A, Nagaraja BC, *et al.* Effectiveness of chitosan nanohydrogel mediated encapsulation of EcR dsRNA against the whitefly, *Bemisia tabaci* Asia-I (*Gennadius*) (Hemiptera: Aleyrodidae) [J]. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 2024, 198: 105712.
- Khan F, Esmaily M, Jin G, *et al.* A sprayable long hairpin dsRNA formulated with layered double hydroxide against the western flower thrips, *Frankliniella occidentalis*: Control efficacy in a greenhouse and influence on beneficial insects [J]. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 2025, 209: 106331.
- Khan F, Jin G, Kim Y. Spraying dsRNA with chitosan formulation improves control of the western flower thrips, *Frankliniella occidentalis*, in a greenhouse [J]. *Insect Molecular Biology*, 2025, 34 (4): 552–569.
- Koch A, Wassenegger M. Host-induced gene silencing – mechanisms and applications [J]. *The New Phytologist*, 2021, 231 (1): 54–59.
- Kolge H, Kadam K, Galande S, *et al.* New frontiers in pest control: chitosan nanoparticles-shielded dsRNA as an effective topical RNAi spray for gram podborer biocontrol [J]. *ACS Applied Bio. Materials*, 2021, 4 (6): 5145–5157.
- Kong X, Tan SQ, Guan M, *et al.* Nanocarrier-mediated transdermal delivery of *Lmidg4* dsRNA expedites biological control of locusts by *Beauveria bassiana* [J]. *Journal of Nanobiotechnology*, 2025, 23 (1): 272.
- Kuo YW, Falk BW. RNA interference approaches for plant disease control [J]. *BioTechniques*, 2020, 69 (6), 469–477.
- Li J, Chen WY, Lin Y, *et al.* Methionine-based sulfonium lipid mediates dsRNA for gene silencing in pests [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2025, 73 (13): 7609–7619.
- Li J, Wang XP, Wang MQ, *et al.* Advances in the use of the RNA interference technique in Hemiptera [J]. *Insect Science*, 2013, 20 (1): 31–39.
- Li N, Xu X, Li J, *et al.* A spray-induced gene silencing strategy for *Spodoptera frugiperda* oviposition inhibition using nanomaterial-encapsulated dsEcR [J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2024, 281 (4): 136503.
- Lin T. Construction of Bt Strain Expressing dsTLR6/dsTPS and Its Potential in the Control of *Frankliniella occidentalis* [D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2025. [林涛. 表达 dsTLR6/dsTPS 的 Bt 工程菌构建及其在西花蓟马防控中的应用潜能[D]. 福州: 福建农林大学, 2025]
- Liu YY, Zhang JQ, Li S, *et al.* Chitosan nanoparticle-mediated delivery of dsRNA for enhancing RNAi efficiency in *Locusta migratoria* [J]. *Pest Management Science*, 2025, 81 (9): 5260–5269.
- Lu ZJ, Xia T, Zhang C, *et al.* Characterization of an RR-2 cuticle protein DeCP8 and its potential application based on SPc nanoparticle-wrapped dsRNA in *Diaphorina citri* [J]. *Pest Management Science*, 2024, 80 (12): 6262–6275.
- Luo J, Liang SJ, Li JY, *et al.* A transgenic strategy for controlling plant bugs (*Adelphocoris suturalis*) through expression of double-stranded RNA homologous to fatty acyl-coenzyme A reductase in cotton [J]. *The New Phytologist*, 2017, 215 (3): 1173–1185.
- Ma YF, Zhao, YQ, Zhou YY, *et al.* Nanoparticle-delivered RNAi-based pesticide target screening for the rice pest white-backed planthopper and risk assessment for a natural predator [J]. *The Science of the Total Environment*, 2024, 926: 171286.
- Ma Z, Zheng Y, Chao Z, *et al.* Visualization of the process of a nanocarrier-mediated gene delivery: stabilization, endocytosis and endosomal escape of genes for intracellular spreading [J]. *Journal of Nanobiotechnology*, 2022, 20 (1): 124.
- Muhammad T, Zhang F, Zhang Y, *et al.* RNA Interference: A Natural Immune System of Plants to Counteract Biotic Stressors [J]. *Cells*, 2019, 8 (1): 38.
- Ortolá B, Urbaneja A, Eiras M, *et al.* RNAi-mediated silencing of mediterranean fruit fly (*Ceratitidis capitata*) endogenous genes using orally-supplied double-stranded RNAs produced in *Escherichia coli* [J]. *Pest Management Science*, 2024, 80 (3): 1087–1098.
- Qiao H, Jiang QH, Zhao J, *et al.* Nano-delivery platform with strong protection and efficient delivery: preparation of self-assembled RNA pesticide with dual RNAi targets against *Apolygus lucorum* [J]. *Journal of Nanobiotechnology*, 2025, 23 (1): 93.
- Santana I, Jeon SJ, Kim HI, *et al.* Targeted carbon nanostructures for chemical and gene delivery to plant chloroplasts [J]. *ACS Nano*, 2022, 16 (8): 12156–12173.
- Šečić E, Kogel KH. Requirements for fungal uptake of dsRNA and gene silencing in RNAi-based crop protection strategies [J]. *Current Opinion in Biotechnology*, 2021, 70: 136–142.
- Shi BZ, He HF, Zhao CC, *et al.* Potential of virus-mediated RNAi of insect genes in plants to control aphids [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2025, 73 (13): 7716–7724.
- Shi YY, He DJ, Chen XY, *et al.* Nanoparticle-mediated dsRNA delivery used as a broad-spectrum synergistic nononucleic acid adjuvant to control *Sogatella furcifera* [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2025, 73 (18): 11361–11372.
- Tang W, Luo XY, Sanmuels V. Gene silencing: double-stranded RNA mediated mRNA degradation and gene inactivation [J]. *Cell Research*, 2001, 11(3): 181–186.
- Tang XF, Jiang XJ, Chen Q, *et al.* Amphiphilic layered double hydroxides enhance plant-mediated delivery of dsRNAs to phloem-feeding planthoppers [J]. *Chemical Engineering Journal*, 2024, 491: 151953.
- Timmons L, Court DL, Fire A. Ingestion of bacterially expressed dsRNAs can produce specific and potent genetic interference in *Caenorhabditis elegans* [J]. *Gene*, 2001, 263 (1–2): 103–112.
- Wang JD, Chen YH, Zhang YX, *et al.* Establishment of RNAi-mediated pest control method for red imported fire ant, *Solenopsis invicta* [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2024, 72 (19): 10936–10943.
- Wang JQ, Liu Y, Zhang SB, *et al.* Nanomaterials-dsRNA prevent tobacco mosaic virus infection [J]. *Chinese Journal of Biological Control*, 2018, 34 (5): 715–721. [王嘉琪, 刘勇, 张松柏, 等. 纳米材料结合的 dsRNA 对烟草花叶病毒侵染的抑制 [J]. 北京: 中国

- 生物防治学报, 2018, 34 (5): 715–721]
- Wang Y, Duan Y, Liu M, *et al.* Target gene selection for sprayable dsRNA-based biopesticide against *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) [J]. *Pest Management Science*, 2025, 81 (6): 3055–3065.
- Wang Y, Zhang H, Li H, *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.
- Wei ZH, Zhao P, Ning XY, *et al.* Nanomaterial-encapsulated dsRNA-targeting chitin pathway—a potential efficient and eco-friendly strategy against cotton aphid, *Aphis gossypii* (Hemiptera: Aphididae) [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2024, 72 (38): 20905–20917.
- Wu MT, Zhang Q, Dong Y, *et al.* Transplastomic tomatoes expressing double-stranded RNA against a conserved gene are efficiently protected from multiple spider mites [J]. *The New Phytologist*, 2023, 237 (4): 1363–1373.
- Xie JS, Zhang JX, Yang JY, *et al.* Microfluidic-based dsRNA delivery nanoplatfrom for efficient *Spodoptera exigua* control [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2024, 72 (22): 12508–12515.
- Xie MM, Wang QH, Zhou NX, *et al.* Engineering a novel entomopathogenic strain *Pseudomonas chlororaphis* for efficient production of double-stranded RNAs and pest control [J]. *Pest Management Science*, 2025, 81 (6): 3263–3272.
- Xing Y, Jiang H, Cai L. Engineered nanotransporters for efficient RNAi delivery in plant protection applications [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2025, 67 (5): 1223–1245.
- Xu X. Development and Application of Anti-TMV RNAi Nanomedsbased on DsRNA-nano [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2021. [徐翔. 基于 dsRNA-纳米技术的抗烟草花叶病毒 RNAi 药物研发及应用 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2021]
- Xue Q, Li JJ, Vereecken S, *et al.* Functionally modified graphene oxide as an alternative nanovehicle for enhanced dsRNA delivery in improving RNAi-based insect pest control [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2024, 72 (41).
- Yan J, Nauen R, Reitz S, *et al.* The new kid on the block in insect pest management: sprayable RNAi goes commercial [J]. *Science China Life Sciences*, 2024, 67 (8): 1766–1768.
- Yan S, Qian J, Cai C, *et al.* Spray method application of transdermal dsRNA delivery system for efficient gene silencing and pest control on soybean aphid *Aphis glycines* [J]. *Journal of Pest Science*, 2020, 93: 449–459.
- Yan S, Ren BY, Shen J. Nanoparticle-mediated double-stranded RNA delivery system: a promising approach for sustainable pest management [J]. *Insect Science*, 2021, 28 (1): 21–34.
- Yang S, Zou ZW, Xin TR, *et al.* Knockdown of hexokinase in *Diaphorina citri* Kuwayama (Hemiptera: Liviidae) by RNAi inhibits chitin synthesis and leads to abnormal phenotypes [J]. *Pest Management Science*, 2022, 78 (10): 4303–4313.
- Yu SS. Exploration of Intestinal Symbiotic Bacterium *Pseudomonas putida* Expressed DsRNA for Management of *Plagioderia versicolora* [D]. Wuhan: Hubei University, 2024. [于赛赛. 肠道共生菌恶臭假单胞菌介导的 RNAi 对柳蓝叶甲的抗虫性探究 [D]. 武汉: 湖北大学, 2024]
- Zhang YH, Ma ZZ, Zhou H, *et al.* Nanocarrier-delivered dsRNA suppresses wing development of green peach aphids [J]. *Insect Science*, 2022, 29 (3): 669–682.
- Zhang J, Gao F, Xie JM, *et al.* Zinc oxide nanoparticles reduce cadmium accumulation in hydroponic lettuce (*Lactuca sativa* L.) by increasing photosynthetic capacity and regulating phenylpropane metabolism [J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2024, 285, 117033.
- Zheng HY, Hua MK, Jiang MN, *et al.* Transgenic expression of *mAChR-C* dsRNA in maize confers efficient locust control [J]. *Plant Communications*, 2025, 6 (5): 101316.