



作物与昆虫间小 RNA 跨界调控的研究进展

金 涵，冯浩天，胡庆涛，莫朝晖，李春梅^{*}，刘 凯^{*}

(仲恺农业工程学院农业农村部华南果蔬绿色防控重点实验室，广州市特色作物种质资源研究与利用重点实验室，广州 510225)

摘要：植物与植食性昆虫之间存在着复杂的竞争与共生关系，促使双方经历了长期的协同进化。小 RNA (small RNA, sRNA) 是一类序列短于 300 nt 的非编码 RNA，通过调控基因表达而影响生物体的生长发育。更为重要的是，sRNA 还可以在不同物种间传递，以跨界的方式调控其他物种的基因表达，这种跨界调控在生物间的信息交流中扮演着至关重要的角色。本文总结了作物与害虫间 sRNA 跨界调控的最新进展，发现植物源 sRNA 能够调控昆虫的生长、发育和繁殖，而昆虫源 sRNA 也能进入植物体内，调控植物的防御反应等。sRNA 精准识别目标基因的特异性高、结构稳定性强以及植物源 sRNA 对害虫的调控作用使其在害虫防控中具有极大的应用前景，利用转基因植物表达昆虫 sRNA 或开发新型绿色核酸农药等，是农业害虫防治的新思路。

关键词：作物；昆虫；小 RNA；跨界调控；绿色防控

中图分类号：Q968.1；Q963

文献标识码：A

Research advances in the cross-kingdom regulation of small RNAs between crops and insects

JIN Han, FENG Hao-Tian, HU Qing-Tao, MO Zhao-Hui, LI Chun-mei^{*}, LIU Kai^{*} (Key Laboratory of Green Prevention and Control on Fruits and Vegetables in South China, Guangzhou Key Laboratory for Research and Development of Crop Germplasm Resources, Zhongkai University of Agriculture and Engineering, Guangzhou 510225, China)

Abstract: The complex interplay between competition and symbiosis among plants and phytophagous insects has driven their long-term coevolutionary dynamics. Small RNAs (sRNAs), non-coding RNA molecules typically less than 300 nucleotides in length, act as key regulators of gene expression and influence organismal development. Notably, these sRNAs exhibit trans-kingdom mobility, enabling cross-species gene regulation that facilitates interspecific communication. This review synthesizes recent advances in sRNA-mediated cross-kingdom

基金项目：国家自然科学基金项目 (32402397)；广东省基础与应用基础研究基金项目 (2024A1515013028)；广东省普通高校特色创新类项目 (2023KTSCX046)；广州市科技计划项目 (2024A04J4995)；西南作物基因资源发掘与利用国家重点实验室开放基金课题 (SKL-KF202315)；省部共建农产品质量安全危害因子与风险防控国家重点实验室开放基金课题 (2021DG700024-KF202408) 资助

作者简介：金涵，男，硕士研究生，研究方向为植物与害虫小分子 RNA 的跨界调控，E-mail：18173743387@163.com

^{*}共同通讯作者 Author for correspondence：刘凯，男，博士，副教授，研究方向为作物害虫繁殖的表观遗传调控机制，E-mail：

liukai5088@126.com；李春梅，女，博士，研究方向为作物遗传育种，E-mail：lcm900306@hotmail.com

收稿日期 Received：2025-01-17；修回日期 Revision received：2025-02-21；接受日期 Accepted：2025-02-23

regulation within crop-pest systems. Plant-derived sRNAs can precisely modulate insect developmental processes, including metamorphosis and fecundity, whereas insect-derived sRNAs may suppress plant defense responses. The unique characteristics of sRNAs—including high sequence specificity, structural stability, and efficient gene-silencing capability—present novel opportunities for pest management. Emerging strategies, such as transgenic crops expressing pest-specific sRNAs or biodegradable nucleic acid-based pesticides, offer promising and environmentally sustainable approaches for agricultural protection.

Key words: Crop; insect; small RNA; cross-kingdom regulation; eco-friendly pest management

数百万年来,植物与植食性昆虫之间形成了一种复杂的相互竞争与共生关系,这种关系促使双方经历了长期的共同进化过程(Ali and Agrawal, 2012; Mbaluto *et al.*, 2020)。一方面,植物依靠自身的物理屏障或释放虫害诱导植物挥发物(Herbivore-Induced Plant Volatiles, HIPVs)吸引寄生性天敌来抑制植食性昆虫为害(Steinberg *et al.*, 1993; Kappers *et al.*, 2005; Hanley *et al.*, 2007; 郝娅和娄永根, 2013)。另一方面,植物自身也已经进化出能够快速识别和响应植食性动物的手段,促进激素水杨酸(Salicylic acid, SA)、茉莉酸(Jasmonic acid, JA)、乙烯的产量增加,提高防御反应基因的表达与挥发性有机化合物的释放及有毒化合物的产生(Howe and Jander, 2008; Smith *et al.*, 2009)。而植食性昆虫在长期适应性进化过程中,也可以通过唾液中的酶、蛋白质等成分来影响植物的防御,以适应植物的抗性机制。研究表明,鳞翅目昆虫,如棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 唾液中含有葡萄糖氧化酶等特异性酶类,可通过抑制茉莉酸信号通路关键基因表达,显著降低烟草 *Nicotiana tabacum* 等寄主植物尼古丁类生物碱的合成(Musser *et al.*, 2002)。此外,昆虫唾液效应蛋白还能干扰植物细胞内的钙离子信号传导,阻断早期防御反应激活,这种分子层面的反防御机制在烟粉虱 *Bemisia tabaci* 与拟南芥 *Arabidopsis thaliana* 的互作研究中得到证实(Tian *et al.*, 2012)。在现代农业生产中,这种复杂的互作关系是不可忽视的一环,它关系到农作物的产量和健康,是农业生产中害虫综合治理的重要组成部分。

sRNA 在生物体的基因表达调控中发挥着关键作用,不仅于细胞内产生作用,作为一种信号分子还能在不同物种间传递,以跨界的形式发挥功能(Zhang *et al.*, 2024)。此种跨界调控在生物间的信息交流中占据着至关重要的地位。其不仅在植物与微生物之间发生,同时也可能存在于动物与微生物、动物与植物之间。近年来的研究发现,植物和昆虫间存在这种 sRNA 跨界调控的现象(Han *et al.*, 2023; Han *et al.*, 2025)。植物和昆虫之间的 sRNA 跨界调控是一个复杂且多样的过程,对于深入理解生物间的相互关系具有重要意义。

1 sRNA 概述

sRNA 是一类在生物体中发挥重要作用的长度小于 300 nt 的非编码 RNA 分子,它们参与调控基因表达、细胞发育、应答环境压力等多种生物学过程(Bartel, 2004; Pal-Bhadra *et al.*, 2004; 于洋等, 2024)。依据特点可以将其分为三类:微小 RNA (microRNA, miRNA)、小干扰 RNA (short interfering RNA, siRNA) 和 piwi 相互作用的 RNA (piRNA)。

miRNA 是一类由内源基因编码的长度约为 22 nt 的非编码 RNA，是一类被广泛研究的小分子 RNA (Bartel, 2004; Wu *et al.*, 2020)。miRNA 的生物合成涉及多个步骤，包括 pri-miRNA 的转录、pre-miRNA 的加工以及成熟 miRNA 的生成 (Kim, 2004, 2005; Xie *et al.*, 2005; Chen, 2008)。miRNA 与多个靶基因相互作用，形成复杂的调控网络，参与调控细胞分化、发育、代谢和疾病发生等过程，主要作用方式是参与基因的转录后调控 (Wightman *et al.*, 1993; Wahid *et al.*, 2010)。miRNA 具有移动扩散性且稳定性较高，是目前发现和研究最多的跨界 sRNA 信号分子，其跨界调控作用普遍存在于植物与病原物、寄生虫和哺乳动物的互作关系中 (Wang *et al.*, 2017; Zhang *et al.*, 2019)。在动、植物和真菌中，miRNA 通过碱基互补的方式识别靶 mRNA 的 3'端非编码区域 (Untranslated Regions, UTR) 来抑制基因表达或者影响稳定性 (Lee *et al.*, 1993; Reinhart *et al.*, 2002; Kim *et al.*, 2009)。根据其作用模式，可以大致将 miRNA 分为以下三类。Lee 等 (1993) 发现 miRNA Lin-4 能够与靶 mRNA Lin-14 的 3'UTR 区域不完全互补从而阻遏翻译调控线虫发育，为第一类 miRNA 的代表；拟南芥中 miRNA-171a 的成熟序列与靶 mRNA 完全互补，通过切割靶 mRNA 促其降解 (Sunkar and Zhu, 2004)，归为第二类；Pasquinelli 等 (2000) 在线虫中发现 miRNA let-7，兼具上述两类作用模式，构成第三类。

siRNA 是一类长度 20~25 nt 的双链 RNA 分子，能够通过切割或降解靶 mRNA，降低基因的表达水平 (Fire *et al.*, 1998; Lee *et al.*, 2023)。这一过程被称为 RNA 干扰 (RNA interference, RNAi)，是真核生物体内的一种基因沉默现象。RNAi 由双链 RNA (double-stranded RNA, dsRNA) 触发，dsRNA 在细胞质中的核酸内切酶 Dicer 作用下，被切割成多个长度约为 21~23 bp 具有特定结构的 siRNA。在细胞内 RNA 解旋酶的作用下，siRNA 解链成正义链和反义链，继之由反义 siRNA 与 ARGONAUTE (AGO) 蛋白以及体内的酶 (包括内切酶、外切酶、解旋酶等) 结合，形成 RNA 诱导的沉默复合物 (RNA-induced silencing complex, RISC)，进而抑制特定基因的表达 (Elbashir *et al.*, 2001; Jadhav *et al.*, 2024)。

Aravin 等 (2006) 与 Girard 等 (2006) 于 2006 年从小鼠的睾丸组织中提取出一类长度约 30 nt 的内源性小分子 RNA，这种 sRNA 只有与特定的蛋白家族-PIWI 结合才能发挥其调控作用，piRNA 以此闻名。piRNA 的生物合成不依赖于 Dicer 酶，而是由长单链转录本产生，piRNA 可以引导 PIWI 蛋白切割和降解靶向转录本，促进异染色质组装和 DNA 甲基化 (Siomi *et al.*, 2011; Iwasaki *et al.*, 2015)。此外，piRNA 通路凭借其独有的生物合成机制，涵盖初级加工途径与 ping-pong 循环途径，可持续生成新的 piRNA 以识别并沉默快速进化的病毒及转座子。核糖体于 piRNA 前体上进行结合并切割，保障 piRNA 的精准生成，进而为宿主基因赋予免疫保护 (Ozata *et al.*, 2019)。

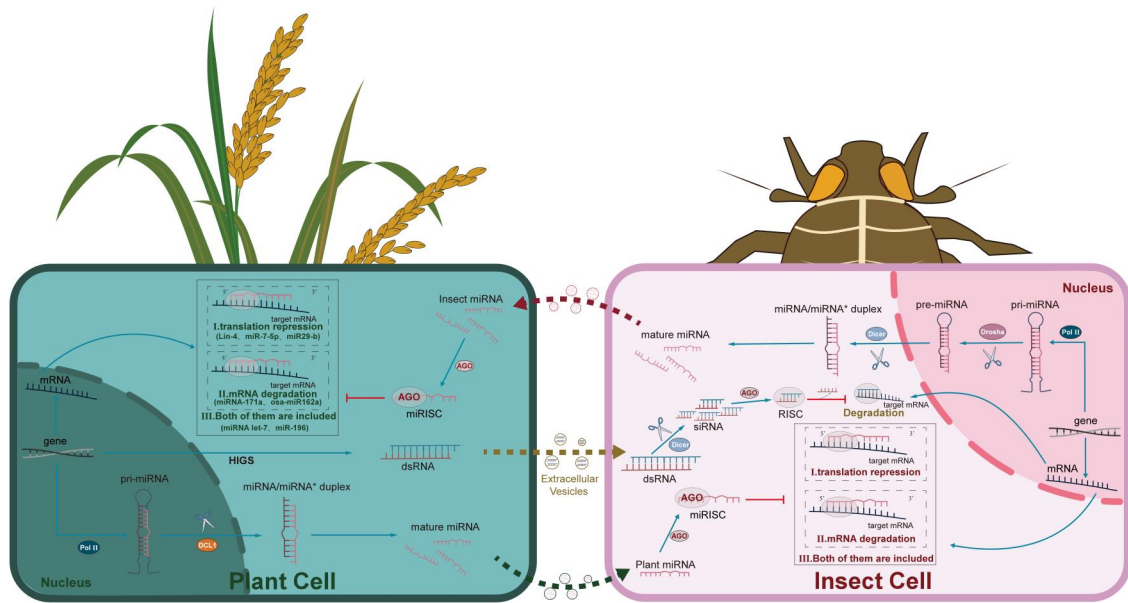


图1 作物-昆虫双向跨界 sRNA 调控网络作用机制示意图

Fig. 1 Schematic illustration of bidirectional cross-kingdom sRNA regulatory network and mechanistic interactions in crop-insect systems

注: mRNA, 信使 RNA; pri-miRNA, 初级 miRNA; pre-miRNA, 前体 miRNA; miRNA duplex, miRNA 双链体; mature miRNA, 成熟 miRNA; AGO, Argonaute 蛋白; dsRNA, 双链 RNA; siRNA, 小干扰 RNA; RISC, RNA 诱导的沉默复合体; Dicer, Dicer 酶; Drosha, Drosha 酶; Pol II, RNA 聚合酶 II; DCL1, Dicer-like 1 蛋白。Note: mRNA, messenger RNA; pri - miRNA, primary miRNA; pre - miRNA, precursor miRNA; miRNA duplex, miRNA double - stranded RNA; mature miRNA, mature miRNA; AGO, Argonaute protein; dsRNA, double - stranded RNA; siRNA, small interfering RNA; RISC, RNA - induced silencing complex; Dicer, Dicer enzyme; Drosha, Drosha enzyme; Pol II, RNA polymerase II; DCL1, Dicer - like 1 protein.

2 作物与昆虫间的 sRNA 跨界调控

2.1 作物源 sRNA 调控昆虫

sRNA 可以作为移动的沉默信号, 能在宿主和相互作用的不同种 (species) 乃至不同界 (kingdom) 生物之间转移, 并影响彼此的基因表达 (Weiberg *et al.*, 2015; Chen and Rechavi, 2022), 这种现象称为跨界 RNA 干扰 (Dunker *et al.*, 2020)。植食性昆虫依赖植物作为食物来源, 而植物长期以来面对害虫的侵害也进化出了一些防御手段, 例如形成坚硬的表皮或者分泌有毒的次生代谢物等。“军备竞赛”一词很直观的体现了双方紧张的关系。在如何解读这一复杂关系的问题上, 植物源 sRNA 对昆虫的调控作用受到广泛关注。越来越多研究证明, 植物源 miRNA 通过取食可以在植食性昆虫体内累积并扩散 (Baum *et al.*, 2007)。当这些 miRNA 进入昆虫体内, 对虫体的生长发育、抗逆、生殖过程等方面具有显著或潜在调控作用 (表 1, 图 1)。例如, 在麦二叉蚜 *Schizaphis graminum* 和甘蔗黄蚜 *Sipha flava* 样本的 sRNA 鉴定中, 发现了 13 个 (8 个已知和 5 个新的) 来自高粱 *Sorghum bicolor* 和 3 个 (新的) 来自大麦 *Hordeum vulgare* 的 miRNA 表达, 高粱和大麦的 miRNA 靶标包括参与细胞信号、细胞间通讯和中枢神经系统 (Central nervous system) 发育的基因。表明植物可能通过 miRNA 破坏或改变蚜虫的信号转导级联, 干扰中枢神经系统, 从而对蚜虫的适应性产生影响 (Wang *et al.*, 2017); 通过 sRNA 测序对小菜蛾 *Plutella xylostella* 血淋巴中的 miRNA 进

行鉴定，共检测到 39 个具有典型植物源 miRNA 特征的 miRNA，挑选其中 3 个最高读数的 miRNA（miR159a、miR166a-3p 和 novel-7703-5p），预测到它们都靶向至小菜蛾体内含有血蓝蛋白结构域的基因，可能参与调控小菜蛾免疫反应和生理过程。进一步研究发现，在人工饲料中添加 agomir-7703-5p 显著抑制了小菜蛾蛹的发育和卵的孵化率(Zhang *et al.*, 2019)；水稻 *Oryza sativa* 自身的 osa-miR162a 可以靶向褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 体内调控生殖过程的 *NITOR*（雷帕霉素靶基因）基因，通过 osa-miR162a 抑制 *NITOR* 的表达，损害褐飞虱成虫的繁殖力（Shen *et al.*, 2021）；棉蚜 *Aphis gossypii* 取食甜瓜 *Cucumis melo* 韧皮部汁液后，可以从体内检测到 3 个植物来源的 miRNA（miR156/miR157、miR166、miR168、miR2911 和 miR2916），并且这些 miRNA 能稳定存在于昆虫体内，通过生物信息学方法预测这些 miRNA 的靶基因，发现多数靶基因都与昆虫的形态发生有关，表明这些 miRNA 可能在蚜虫的生长发育和繁殖方面起调控作用（Sattar *et al.*, 2012）；在以桑树 *Morus alba* 叶为食的家蚕 *Bombyx mori* 血淋巴中存在至少 10 种桑树 miRNA，通过与其他 80 多种植物的 miRNA 数据库对比，得到了最丰富的 10 个桑树 miRNA，其中 7 个在许多植物中都是保守的。为了验证这些 miRNA 的功能，制定了一种人工合成饲料，合成 5 个具有代表性的桑树 miRNA（mno-miR159a、mno-miR166b、mno-miR4995、mno-miR248_3p 和 mno-miR167e）混入人工饲料。取食混入桑树 miRNA 的饲料后，家蚕从孵化到成茧的周期更短，且提高了蚕蛹的尺寸、重量和茧层比（茧层质量/茧总质量），此外还提高了丝素蛋白编码基因的表达水平等。这些发现提示桑树 miRNA 可能参与调控家蚕的纤维蛋白基因表达水平从而促进蚕丝蛋白的合成（Jia *et al.*, 2015；Zhou *et al.*, 2024）。

同样，在传粉昆虫蜜蜂 *Apis mellifera* 与花粉植物之间也存在这种跨界调控现象。例如，有研究借助 RNA-Seq 分析评估了 miRNA 从向日葵 *Helianthus annuus* 向蜜蜂中肠的传播情况，在以向日葵为食的蜜蜂中肠内发现了至少 11 个植物 miRNA。此项研究首次系统地验证了植物来源的 miRNA 能够被蜜蜂从饮食中摄取转移至其中肠，并且通过生物信息学的方法预测到这些植物源的 miRNA 或许会靶向蜜蜂体内与免疫、代谢相关的基因（Gharehdaghi *et al.*, 2021）。此外，部分植物源 miRNA 甚至会跨界调控社会性昆虫的品级分化。在蜂群中，蜂王和工蜂均由受精卵发育而成，因此二者在遗传层面上是相同的，然而在形态、生理和社会功能方面存在差异。有研究发现，油菜 *Brassica campestris* 中的 miR162a 通过取食进入蜜蜂体内并靶向沉默 *AmTOR* 基因，会延缓蜜蜂的发育、体型大小、卵巢大小等，进而阻止蜜蜂幼虫分化成为蜂王，诱导其分化为工蜂（Zhu *et al.*, 2017）。

表 1 植物源 sRNA 跨界调控昆虫生理功能研究列表

Table 1 List of studies on transboundary regulation of insect physiological functions by plant-derived sRNA						
存在方式	植物	昆虫	小 RNA	靶标基因	调控功能	参考文献
Existing modes	Plant	Insect	Small sRNA	Target genes	Regulatory function	References
	高粱	麦二叉蚜	sbi-miRNA1-	P450、代谢相	参与解毒代谢过程	Wang <i>et al.</i> , 2017
	<i>Sorghum</i>	<i>Schizaphis</i>	3p	关基因	Involved in detoxification	
	<i>bicolor</i>	<i>graminum</i>	sbi-miRNA2-	Cytochrome	and metabolism	

植物源 Plant source	大麦 <i>Hordeum vulgare</i>	黄甘蔗蚜 <i>Sipha flava</i>	3p	P450, a class of metabolism-associated genes	免疫、代谢相关的基因	参与 hippo 信号通路、wnt 信号通路及 N-聚糖生物合成	Gharehdaghi <i>et al.</i> , 2021
	向日葵 <i>Helianthus annuus</i>	蜜蜂 <i>Apis mellifera</i>	miR206 miR203	Genes associated with immune function and metabolic processes		Participate in the hippo signaling pathway, the Wnt signaling pathway, and N-glycan biosynthesis processes	
	水稻 <i>Oryza sativa</i>	褐飞虱 <i>Nilaparvata lugens</i>	osa-miR162a	<i>NITOR</i>		降低繁殖力 Decrease fertility rates	
	桑树 <i>Morus alba</i>	家蚕 <i>Bombyx mori</i>	miR159a miR4995a miR248_4p miR167e	纤维蛋白基因 Fibrinogen Gene		促进蚕丝蛋白的合成 Enhance the production of silk protein	Zhou <i>et al.</i> , 2024
	油菜 <i>Brassica campestris</i>	蜜蜂 <i>Apis mellifera</i>	miR162a	<i>AmTOR</i>		影响社会等级分化 Examine the impact of social class differentiation	
	拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	小菜蛾 <i>Plutella xylostella</i>	miR159a miR166a-3p novel-7703-5p	含血蓝蛋白结构域基因 Genes encoding hemerythrin-like domains		抑制蛹的发育和卵的孵化率 Inhibit the development of pupae and reduce the hatching rate of eggs	Zhang <i>et al.</i> , 2019
	甜瓜 <i>Cucumis melo</i>	蚜虫 <i>Aphis gossypii</i>	miR166 miR168 miR2911	未知 Unknown		调控生长发育和繁殖 Regulate growth, development and reproduction	
	烟草 <i>Nicotiana tabacum</i>	棉铃虫 <i>Helicoverpa armigera</i>	dsRNA (amir-24)	<i>Chitinase</i>		抑制幼虫蜕皮、致死 Inhibition of larval molting and mortality	Agrawal <i>et al.</i> , 2015
	棉花 <i>Gossypium spp</i>	棉铃虫 <i>Helicoverpa armigera</i>	dsRNA	<i>CYP6AE14</i>		降低昆虫对棉酚的耐受性 Reduces insect tolerance to gossypol	
	棉花 <i>Gossypium spp</i>	棉蚜 <i>Aphis gossypii</i>	dsRNA	<i>AgDPPSI</i>		降低存活率和繁殖力 Reduced survival and fertility	Tian <i>et al.</i> , 2024
人工合成 Artificially synthesis	番茄 <i>Solanum lycopersicum</i>	烟粉虱 <i>Bemisia tabaci</i>	dsRNA	<i>BtPMT1</i>		降低解毒能力，提高死亡率 Reduces detoxification and increases mortality	
	水稻 <i>Oryza sativa</i>	二化螟 <i>Chilo suppressalis</i>	Csu-novel-260	<i>disembodied</i>		抑制蜕皮激素合成、影响化蛹等生命过程	

				Inhibits the synthesis of ecdysone and disrupts critical life processes such as pupation	Zheng <i>et al.</i> , 2021
				干扰其蜕皮和发育过程，最终导致高死亡率和发育缺陷	
二化螟 <i>Chilo suppressalis</i>	水稻 <i>Oryza sativa</i>	miR-14	<i>Spook</i> , <i>Ecdysone receptor</i>	Disrupt its molting and developmental processes, ultimately resulting in increased mortality rates and developmental abnormalities.	He <i>et al.</i> , 2018

2.2 昆虫源 sRNA 调控作物

在自然界中，植物与昆虫间的关系并非单向。昆虫能够借助唾液效应子对植物的防御机制予以调控（Wu and Baldwin, 2010; Xu *et al.*, 2019; Wang *et al.*, 2019），当昆虫以作物为食时，体内的 sRNA 会随着唾液进入植物体内（Zhang *et al.*, 2024; Van *et al.*, 2016）。相关研究表明，sRNA 效应子也会作为效应器来调控植物-昆虫互作关系（表 2）（图 1）。例如，在以植物韧皮部为食的烟粉虱的唾液中，发现了一种 miRNA（miR29-b），在取食过程中能转移至植物韧皮部，进而调控烟草的防御反应。进入植物体内，BtmiR29-b 就会劫持烟草 Ago1，沉默与防御基因相关的抗凋亡基因 4（*NtBAG4*）来抑制烟草的抗性。而 *NtBAG4* 是植物激素水杨酸和茉莉酸的正调控因子。这些发现证明 miR29-b 可以作为效应分子跨界沉默烟草的 *BAG4* 基因，以此来调控植物的 SA 和 JA 介导的防御（You *et al.*, 2016; Han *et al.*, 2023; Han *et al.*, 2025）；同样，为了探究昆虫唾液中的效应器除蛋白以外，sRNA 分子是否也可以进入植物韧皮部调控植物防御反应，有研究从粉虱侵害的番茄植株和对照植株的韧皮部、若虫本身、对照叶片以及侵害叶片中分离并测序了 sRNA，从结果中挑选了 3 个候选 sRNA，使用茎环逆转录聚合酶链反应（RT-PCR）进行验证，在受侵染的样本中发现了两个烟粉虱 sRNA（miR305 和 miR1175-3p），它们似乎可以在韧皮部移动，这还需要大量的实验进行验证（Van *et al.*, 2016）。2024 年，Zhang 等人（2024）收集褐飞虱取食过的人工饲料和水稻材料，结果发现有 5 种唾液 miRNA（miR-100-5P、miR-7-5P、miR-184-3P、miR-1-3P 和 miR-9a-5P）能够大量分泌至植物组织当中，针对这些 miRNA 在褐飞虱不同组织的表达模式展开分析，发现有 3 种 miRNA 在唾液腺中高表达，尤其是 miR-7-5P 在褐飞虱唾液腺的表达量远远高于其他组织。miR-7-5P 序列在各类昆虫之间均极为保守，然而有趣的是，唯有褐飞虱的 miR-7-5P 特异性地在唾液腺高表达，这与灰飞虱 *Laodelphax striatellus*、白背飞虱 *Sogatella furcifera* 等其他昆虫 miR-7-5P 的表达模式存在显著差别，由此推测 miR-7-5P 在褐飞虱专一性取食水稻的长期进化进程中产生了组织特异表达模式的分化，进而进化出能够跨界调控水稻防御反应的新功能。深入研究发现，miR-7-5P 可以通过抑制

bZIP43 等靶标抗虫基因的表达来调控水稻的防御。有趣的是，在将水稻分隔为五个片段，限制褐飞虱活动在受侵染段后，分别在五个片段中检测到 miR-100-5P、miR-7-5P 和 miR-184-3P 的存在。说明这些 miRNA 进入植物后能够在植物中系统迁移。为了更深入地探究植物与昆虫之间的相互作用关系，鉴别出可能作为防御反应介质的动态 miRNA 分子，对被棉铃虫侵染和未被侵染的蔓草虫豆 *Cajanus scarabaeoides* 叶片的 miRNA 谱进行比较，结果发现在未被棉铃虫取食的邻近叶片上有 98 个与对照组叶片存在差异表达的 miRNA。进一步分析表明，在相邻叶片中检测到的差异表达 miRNA 大多数都靶向参与防御反应和植物免疫作用的基因（Vaidya *et al.*, 2022）。昆虫能通过唾液中的 miRNA 跨界调控植物的防御机制和免疫反应，这种调控会显著降低植物的抗虫能力。这一现象或许是某些农业害虫在特定环境条件下常大规模爆发成灾的原因之一。

表 2 昆虫源 sRNA 跨界调控植物生理功能研究列表

Table 2 List of studies on transboundary regulation of plant physiological functions by insect-derived sRNA					
昆虫	植物	小 RNA	靶标基因	调控功能	参考文献
Insect	Plant	Small RNA	Target genes	Regulatory function	References
褐飞虱	水稻	miR-7-5p	<i>bZIP43</i>	调控水稻的防御机制	Zhang <i>et al.</i> , 2024
<i>Nilaparvata lugens</i>				Regulation of defense mechanisms in rice	
				调控植物的 SA 和 JA 介导的防御	
烟粉虱	烟草	miR29-b	<i>BAG4</i>	Regulates salicylic acid (SA)- and jasmonic acid (JA)-mediated defense responses in plants	Han <i>et al.</i> , 2023; Han <i>et al.</i> , 2025
<i>Bemisia tabaci</i>	<i>Nicotiana tabacum</i>				
烟粉虱	番茄	miR305	未知	未知	Van <i>et al.</i> , 2016
<i>Bemisia tabaci</i>	<i>Solanum lycopersicum</i>	miR1175-3p	Unknown	Unknown	

3 sRNA 跨界调控在害虫防控中的应用

上述研究揭示，植物自身 sRNA 可以跨界进入昆虫体内，并且靶向昆虫体内的基因，从而达到防御的目的，这为害虫防治探索了一种新的可能。除此以外，另一种思路则是借助转基因植物表达昆虫体内某个特定基因的 sRNA（表 1），达到高效率、高特异性沉默昆虫目的基因。例如，将调控二化螟 *Chilo suppressalis disembodied*（*dib*）基因的 miRNA（Csu-novel-260）转入水稻内，这个水稻品系对二化螟表现出显著的抗性，Csu-novel-260 通过调控二化螟 *dib* 基因的表达来抑制二化螟体内蜕皮激素的合成，从而影响化蛹等生命过程（Wen *et al.*, 2021；Zheng *et al.*, 2021）；2018 年的一项研究发现，将二化螟的内源性 miRNA（miR-14）基因导入水稻当中，使水稻自身能够表达这种 miRNA。这种 miRNA 能够靶向并抑制二化螟的两个关键基因 *Spook* 和蜕皮激素受体 *Ecdysone receptor* 基因，从而干扰其蜕皮和发育过程，最终导致高死亡率和发育缺陷（He *et al.*, 2018）；有研究设计了一种靶向棉铃虫几丁质合成酶基因的人工 miRNA 载体（amiR-24），使用该载体在烟草中进

行了转基因,以这种转基因材料为食的棉铃虫幼虫不再进一步的蜕皮,最终死亡(Agrawal *et al.*, 2015);棉铃虫的细胞色素 P450 基因(*CYP6AE14*)可以帮助棉铃虫耐受棉花 *Gossypium spp* 的防御性代谢物棉酚。研究人员选择 *CYP6AE14* 作为靶标基因,将目标基因的双链 RNA 设计为 RNAi 载体,这种载体能在植物体内表达并产生与目标基因互补的 RNA 分子,从而启动 RNA 干扰机制。当棉铃虫取食这种植物材料后,体内的 *CYP450* 基因表达量显著降低,幼虫对于棉酚的耐受性也显著降低(Mao *et al.*, 2007);最新的研究通过在棉花中表达特异性靶向棉蚜 *AgDPPSI* 基因的 dsRNA,获得了两个稳定表达 sRNA 的 RNAi 棉花新种质 AgDPPSi-1 和 AgDPPSi-2,取食 RNAi 棉花叶片的棉蚜存活率和繁殖力也都显著降低,通过 Northern 印迹杂交(Northern blot)检测发现 RNAi 棉花上的蚜虫 *AgDPPSI* 的 mRNA 被降解,说明 RNAi 棉花对蚜虫的抗性是通过抑制蚜虫的 *AgDPPSI* 的表达量获得(Tian *et al.*, 2024);中国科学家于 2021 年的一项研究发现,“超级害虫”烟粉虱不惧酚糖苷是因其从寄主植物当中偷师学艺,仿制了一个可遗传的基因 *BtPMaT1*,用来适应植物的防御,为此研究人员利用跨界 RNAi 为基础构建了表达特异性靶向 *BtPMaT1* 的 dsRNA 的转基因番茄 *Solanum lycopersicum* 品系,烟粉虱取食这些转基因材料后体内的 siRNA 就能发挥作用,通过切割 *BtPMaT1* 的 mRNA,使 *BtPMaT1* 基因表达量显著降低,害虫则丧失解毒能力,死亡率开始提高(Xia *et al.*, 2021; Méteignier *et al.*, 2021)。

长期以来,人们常常用化学防治的方法来减轻虫害对作物的危害,但在施用化学农药的同时,往往会诱导害虫产生抗药性(Bernardes *et al.*, 2015; Ahmad *et al.*, 2024)。同时,化学农药会杀害害虫的天敌昆虫,最终只会导致后期害虫再猖獗(Van *et al.*, 2015)。此外,过多的使用农药会对环境和生物多样性等产生严重的污染和破坏(薛勇等, 2017)。而利用 sRNA 跨界调控来进行害虫防控,能很好的避免这些问题的发生。sRNA 可以特异性地靶向害虫的基因,从而实现精准控制,减少对非靶标生物的影响(Jiayang *et al.*, 2022)。且 miRNA 具有多靶标特性,可以在一个或多个途径中靶向多个基因来发挥其生物学功能,提高防控效率(Gu *et al.*, 2021; Shang *et al.*, 2023)。研究人员在白僵菌中构建表达伊蚊 *Aedes* miR-8 或 miR-375 的工程菌株,该菌株在感染蚊虫过程中能够产生大量的 miR-8 或 miR-375,能够从真菌细胞跨界转运到感染的蚊虫细胞内,分别靶向沉默伊蚊 Toll 免疫信号通路受体 Toll5B 和转录因子 Rel1A 的转录表达,同时还激活 Toll 通路抑制因子 Cactus 的转录表达,从而下调蚊虫抗菌肽基因表达(Cui *et al.*, 2022)。

随着 RNA 干扰技术的不断发展和成熟,新型的核酸农药正在兴起(王治文等, 2019; Fletcher *et al.*, 2020)。新型核酸农药是外源干扰 RNA 制剂,其本质是一段单链或双链的 RNA 分子通过一定的途径进入害虫体,使害虫相关基因发生沉默,最终达到控制害虫的目的(Wang *et al.*, 2022)。将小菜蛾乙酰胆碱酯酶基因 *AChE1* 和 *AChE2* 的 6 段不同 siRNA 喷施于甘蓝和芥蓝上,小菜蛾的死亡率显著升高(Gong *et al.*, 2013)。将亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis* 的一个富含甲硫氨酸的储藏蛋白基因 SP 的 C 端 dsRNA 喷洒至亚洲玉米螟和棉铃

虫体表, 2 种鳞翅目害虫的死亡率均显著升高(Zhang *et al.*, 2015)。马铃薯 *Solanum tuberosum* 叶片可以吸收喷洒在其表面的马铃薯甲虫 *Leptinotarsa decemlineata* Actin 基因 dsRNA 的水溶液, 从而抑制了取食该叶片的马铃薯甲虫个体质量的增加(San and Scott, 2016)。拟南芥和水稻的根系浸泡在 dsRNA 溶液中, 可以将 dsRNA 吸收进植株体内, 并且经过害虫取食传递至害虫体内(Li *et al.*, 2015; 杨雅云等, 2024)。大肠埃希菌表达的 dsRNA 与纳米载体星形阳离子聚合物(star polycation, SPc)制成的 RNA 喷雾剂, 对桃蚜表现出较好的防治效果(Ma *et al.*, 2022; Ma *et al.*, 2023)。

4 展望

本文梳理了作物与害虫间 sRNA 跨界调控的研究进展, 揭示了植物与昆虫之间复杂的相互作用机制。植物通过多种防御机制抵御昆虫侵害, 包括构建物理屏障、释放挥发物吸引天敌、提升防御相关激素产量等。昆虫则通过唾液中的酶和蛋白质影响植物防御, 适应植物抗性。sRNA 在这一互动中扮演关键角色, 植物源 sRNA 可以进入昆虫体内, 调控昆虫的生长、发育和繁殖, 而昆虫源 sRNA 也能进入植物体内, 抑制植物的防御反应。这些跨界调控现象不仅丰富了我们生物间相互关系的理解, 也为害虫防治提供了新策略, 如利用转基因植物表达昆虫 sRNA 或开发核酸农药。尽管 sRNA 跨界调控在害虫防治中展现出巨大潜力, 但新型核酸杀虫剂的应用仍面临一些挑战, 如跨界调控的外源 sRNA 需要具有良好的稳定性, 避免传递过程中遭遇 RNase 消化、吞噬作用和极端 PH 值损伤等的影响, 随着这些问题的逐步解决, 未来核酸农药将在害虫综合治理中发挥重要作用。(Cameron *et al.*, 2019; Svensson, 2021)。寻找有效的 sRNA 进入害虫体并发挥作用的传递方式, 建立低成本、高效率的 sRNA 合成方法, 明确 sRNA 的环境安全性等(Fletcher *et al.*, 2020; 陈建松等, 2023)。最后, 明确 sRNA 的环境安全性, 确保其对非靶标生物和生态系统的影响最小化, 是其广泛应用的前提。未来的研究应聚焦于深入探究 sRNA 跨界调控的具体分子机制, 包括 sRNA 的识别、转运和作用靶标、开发更稳定、高效的 sRNA 传递系统, 提高其在田间应用的可行性和效果、系统评估核酸农药对生态系统的影响, 确保其安全性和可持续性以及结合生物学、化学、材料科学等多学科技术, 推动核酸农药的创新和发展, 这不仅有助于进一步理解植物与昆虫之间的复杂互动机制, 还将为开发新的生物农药和转基因作物提供理论和技术支持, 推动农业可持续发展。

参考文献 (References)

- Ali JG, Agrawal AA. Specialist versus generalist insect herbivores and plant defense [J]. *Trends in Plant Science*, 2012, 17 (5): 293-302.
- Agrawal A, Rajamani V, Reddy VS, *et al.* Transgenic plants over-expressing insect-specific microRNA acquire insecticidal activity against *Helicoverpa armigera*: an alternative to Bt-toxin technology [J]. *Transgenic Research*, 2015, 24 (5): 791-801.
- Ahmad MF, Ahmad FA, Alsayegh AA, *et al.* Pesticides impacts on human health and the environment with their mechanisms of action and possible countermeasures [J]. *Heliyon*, 2024, 10 (7): e29128.
- Aravin A, Gaidatzis D, Pfeffer S, *et al.* A novel class of small RNAs bind to MILI protein in mouse testes [J]. *Nature*, 2006, 442 (7099): 203-207.
- Bartel DP. MicroRNAs: Genomics, biogenesis, mechanism, and function [J]. *Cell*, 2004, 116 (2): 281-297.

- Baum JA, Bogaert T, Clinton W, *et al.* Control of coleopteran insect pests through RNA interference [J]. *Nature Biotechnology*, 2007, 25 (11): 1322-1326.
- Bernardes MF, Pazin M, Pereira LC, *et al.* Impact of Pesticides on Environmental and Human Health [M]. *Toxicology Studies-Cells, Drugs and Environment*, 2015: 195-234.
- Cameron TA, Matz LM, Sinha D, *et al.* Polynucleotide phosphorylase promotes the stability and function of Hfq-binding sRNAs by degrading target mRNA-derived fragments [J]. *Nucleic Acids Research*, 2019, 47 (16): 8821-8837.
- Carrington JC, Ambros V. Role of microRNAs in plant and animal development [J]. *Science*, 2003, 301 (5631): 336-338.
- Chen JS, Zhou L, Zhang SR, *et al.* Advances in genetic resources and molecular mechanisms of resistance to southern rice black-streaked dwarf virus disease [J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2023, 50 (12): 43-51. [陈建松, 周炼, 张师睿, 等. 南方水稻黑条矮缩病抗病遗传资源与分子机理研究进展 [J]. 广东农业科学, 2023, 50 (12): 43-51]
- Chen X, MicroRNA metabolism in plants [J]. *Curr Top Microbiol Immunol*, 2008, 320 (1): 117-136.
- Chen X, Rechavi O. Plant and animal small RNA communications between cells and organisms [J]. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 2022, 23 (3): 185-203.
- Chen Y, Singh A, Kaithakottil GG, *et al.* An aphid RNA transcript migrates systemically within plants and is a virulence factor [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2020, 117 (23): 12763-12771.
- Cui C, Wang Y, Li Y, *et al.* Expression of mosquito miRNAs in entomopathogenic fungus induces pathogen-mediated host RNA interference and increases fungal efficacy [J]. *Cell Reports*, 2022, 41 (4): 111527.
- Diezel C, von Dahl CC, Gaquerel E, *et al.* Different lepidopteran elicitors account for cross-talk in herbivory-induced phytohormone signaling [J]. *Plant Physiology*, 2009, 150 (3): 1576-1586.
- Dunker F, Trutzenberg A, Rothenpieler JS, *et al.* Oomycete small RNAs bind to the plant RNA-induced silencing complex for virulence [J]. *eLife*, 2020, 9: e56096.
- Elbashir SM, Lendeckel W, Tuschl T. RNA interference is mediated by 21- and 22-nucleotide RNAs [J]. *Genes & Development*, 2001, 15 (2): 188-200.
- 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.
- Fletcher SJ, Reeves PT, Hoang BT, *et al.* A perspective on RNAi-based biopesticides [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11 (51): 51.
- Gharehdaghi L, Bakhtiarzadeh MR, He K, *et al.* Diet-derived transmission of microRNAs from host plant into honey bee midgut [J]. *BMC Genomics*, 2021, 22 (1): 587.
- Girard A, Sachidanandam R, Hannon GJ, *et al.* A germline-specific class of small RNAs binds mammalian Piwi proteins [J]. *Nature*, 2006, 442 (7099): 199-202.
- Gong L, Chen Y, Hu Z, *et al.* Testing insecticidal activity of novel chemically synthesized siRNA against *Plutella xylostella* under laboratory and field conditions [J]. *PLoS ONE*, 2013, 8 (5): e62990.
- Gu T, Xie M, Barbazuk WB, *et al.* Biological features between miRNAs and their targets are unveiled from deep learning models [J]. *Scientific Reports*, 2021, 11 (1): 23825.
- Han WH, Ji SX, Zhang FB, *et al.* A small RNA effector conserved in herbivore insects suppresses host plant defense by cross-kingdom gene silencing [J]. *Molecular Plant*, 2025, 16 (2): 1674-2052.
- Han WH, Ji SX, Zhang FB, *et al.* Herbivore insect small RNA effector suppress plant defense by cross-kingdom gene silencing [J]. *Molecular Plant*, 2023, 16 (5): 567-654.
- Hanley ME, Lamont BB, Fairbanks MM, *et al.* Plant structural traits and their role in anti-herbivore defence [J]. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2007, 8 (4): 157-178.
- Hao Y, Lou YG. Research progress of plant volatiles induced by insect pests [J]. *Journal of Yangtze University (Natural Science Edition)*, 2013, 10 (11): 12-15. [郝娅, 娄永根. 虫害诱导植物挥发物的研究进展 [J]. 长江大学学报 (自科版), 2013, 10 (11): 12-15]
- He K, Xiao H, Sun Y, *et al.* Transgenic microRNA-14 rice shows high resistance to rice stem borer [J]. *Plant Biotechnol*, 2018, 17 (2): 461-471.
- Howe GA, Jander G. Plant immunity to insect herbivores [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, 59 (1): 41-66.
- Iwasaki YW, Siomi MC, Siomi H. PIWI-interacting RNA: Its biogenesis and functions [J]. *Annual Review of Biochemistry*, 2015, 84 (1): 405-433.
- Jadhav V, Vaishnav A, Fitzgerald K, *et al.* RNA interference in the era of nucleic acid therapeutics [J]. *Nature Biotechnology*, 2024, 42 (4): 394-405.
- Jia L, Zhang D, Xiang Z, *et al.* Nonfunctional ingestion of plant miRNAs in silkworm revealed by digital droplet PCR and transcriptome analysis [J]. *Scientific Reports*, 2015, 5 (1): 12290.
- Jiayang F, Changkai L, Shengli D, *et al.* Research advances on the application of RNA interference in agricultural disease and pest control [J]. *Chinese Journal of Pesticide Science*, 2022, 24 (10): 1302-1313.

- Kappers IF, Aharoni A, van Herpen TWJM, *et al.* Genetic engineering of terpenoid metabolism attracts bodyguards to *Arabidopsis* [J]. *Science*, 2005, 309 (5743): 2070-2072.
- Kim VN, Han J, Siomi MC. Biogenesis of small RNAs in animals [J]. *Nature*, 2009, 10 (2): 126-139.
- Kim VN. MicroRNA biogenesis: Coordinated cropping and dicing [J]. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 2005, 6 (5): 376-385.
- Kim VN. MicroRNA precursors in motion: Exportin-5 mediates their nuclear export [J]. *Trends in Cell Biology*, 2004, 14 (4): 156-159.
- Lee RC, Feinbaum RL, Ambros V. The *C. elegans* heterochronic gene *lin-4* encodes small RNAs with antisense complementarity to *lin-14* [J]. *Cell*, 1993, 75 (5): 843-854.
- Lee YY, Lee H, Kim H, *et al.* Structure of the human DICER-pre-miRNA complex in a dicing state [J]. *Nature*, 2023, 615 (7951): 331-338.
- Li H, Guan R, Guo H, *et al.* New insights into an RNAi approach for plant defence against piercing-sucking and stem-borer insect pests [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2015, 38 (9): 2277-2285.
- Ma Z, Zhang Y, Li M, *et al.* A first greenhouse application of bacteria-expressed and nanocarrier-delivered RNA pesticide for *Myzus persicae* control [J]. *Journal of Pest Science*, 2023, 96 (1): 181-193.
- 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.
- Mao YB, Cai WJ, Wang JW, *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.
- Mbaluto CM, Ayelo PM, Duffy AG, *et al.* Insect chemical ecology: Chemically mediated interactions and novel applications in agriculture [J]. *Arthropod-Plant Interactions*, 2020, 14 (6): 671-684.
- Méteignier LV, Papon N, Courdavault V. Plant to insect horizontal gene transfer: Empowering whiteflies [J]. *Trends in Genetics*, 2021, 37 (8): 688-690.
- Musser RO, Hum-Musser SM, Eichenseer H, *et al.* Caterpillar saliva beats plant defences [J]. *Nature*, 2002, 416 (6881): 599-600.
- Ozata DM, Gainetdinov I, Zoch A, *et al.* PIWI-interacting RNAs: Small RNAs with big functions [J]. *Nature Reviews Genetics*, 2019, 20 (2): 89-108.
- Pal-Bhadra M, Leibovitch BA, Gandhi SG, *et al.* Heterochromatic silencing and HP1 localization in *Drosophila* are dependent on the RNAi machinery [J]. *Science*, 2004, 303 (5658): 669-672.
- Pandey SP, Shahi P, Gase K, *et al.* Herbivory-induced changes in the small-RNA transcriptome and phytohormone signaling in *Nicotiana attenuata* [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105 (12): 4559-4564.
- Pasquinelli AE, Reinhart BJ, Slack F, *et al.* Conservation of the sequence and temporal expression of *let-7* heterochronic regulatory RNA [J]. *Nature*, 2000, 408 (6808): 86-89.
- Reinhart BJ, Weinstein EG, Rhoades MW, *et al.* MicroRNAs in plants [J]. *Genes & Development*, 2002, 16 (13): 1616-1626.
- San Miguel K, Scott JGJPMs. The next generation of insecticides: dsRNA is stable as a foliar-applied insecticide [J]. *Pest Management Science*, 2016, 72 (2): 801-809.
- Sattar S, Addo-Quaye C, Song Y, *et al.* Expression of small RNA in *Aphis gossypii* and its potential role in the resistance interaction with melon [J]. *PLoS ONE*, 2012, 7 (11): e48579.
- Shang R, Lee S, Senavirathne G, *et al.* MicroRNAs in action: Biogenesis, function and regulation [J]. *Nature Reviews Genetics*, 2023, 24 (12): 816-833.
- Shen W, Cao S, Liu J, *et al.* Overexpression of an osa-miR162a derivative in rice confers cross-kingdom RNA interference-mediated brown planthopper resistance without perturbing host development [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22 (23): 12652.
- Siomi MC, Sato K, Pezic D, *et al.* PIWI-interacting small RNAs: The vanguard of genome defence [J]. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 2011, 12 (4): 246-258.
- Smith JL, De Moraes CM, Mescher MC. Jasmonate- and salicylate-mediated plant defense responses to insect herbivores, pathogens and parasitic plants [J]. *Pest Management Science*, 2009, 65 (5): 497-503.
- Steinberg S, Dicke M, Vet LEM. Relative importance of infochemicals from first and second trophic level in long-range host location by the larval parasitoid *Cotesia glomerata* [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 1993, 19 (1): 47-59.
- Sunkar R, Zhu JK. Novel and stress-regulated microRNAs and other small RNAs from *Arabidopsis* [J]. *The Plant Cell*, 2004, 16 (8): 2001-2019.
- Svensson SL, Sharma CM. RNase III-mediated processing of a trans-acting bacterial sRNA and its cis-encoded antagonist [J]. *eLife*, 2021, 10 (1): e64212.
- Tian D, Peiffer M, Shoemaker E, *et al.* Salivary glucose oxidase from caterpillars mediates the induction of rapid and delayed-induced defenses in the tomato plant [J]. *PLoS ONE*, 2012, 7 (4): e36168.
- Tian W, Zhang T, Zhao JH, *et al.* HIGS-mediated crop protection against cotton aphids [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2024, 22 (1): 76-85.

- Vaidya E, Jain R, Tyagi S, *et al.* Identification of dynamic microRNA associated with systemic defence against *Helicoverpa armigera* infestation in *Cajanus scarabaeoides* [J]. *Pest Management Science*, 2022, 78 (6): 3144-3154.
- van Kleeff PJ, Galland M, Schuurink RC, *et al.* Small RNAs from *Bemisia tabaci* are transferred to *Solanum lycopersicum* phloem during feeding [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7 (1): 1759.
- van Lexmond MB, Bonmatin JM, Goulson D, *et al.* Worldwide integrated assessment on systemic pesticides [J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2015, 22 (1): 1-4.
- Wahid F, Shehzad A, Khan T, *et al.* MicroRNAs: Synthesis, mechanism, function, and recent clinical trials [J]. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Molecular Cell Research*, 2010, 1803 (11): 1231-1243.
- Wang F, Dang C, Jin HX, *et al.* Application of RNA interference technology in pest control and its safety [J]. *Journal of Zhejiang University (Agriculture & Life Sciences)*, 2022, 48 (5): 683-691. [汪芳, 党聪, 金虹霞, 等. RNA 干扰技术在害虫防治中的应用及其安全性 [J]. 浙江大学学报 (农业与生命科学版), 2022, 48 (5): 683-691]
- Wang H, Zhang C, Dou Y, *et al.* Insect and plant-derived miRNAs in greenbug (*Schizaphis graminum*) and yellow sugarcane aphid (*Sipha flava*) revealed by deep sequencing [J]. *Gene*, 2017, 599 (1): 68-77.
- Wang N, Zhao P, Ma Y, *et al.* A whitefly effector Bsp9 targets host immunity regulator WRKY33 to promote performance [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B, Biological Sciences*, 2019, 374 (1767): 20180313.
- Wang ZW, Gao X, Ma DJ, *et al.* Nucleic acid pesticides - highly promising new plant protection products [J]. *Journal of Pesticide Science*, 2019, 21 (5-6): 681-691. [王治文, 高翔, 马德君, 等. 核酸农药——极具潜力的新型植物保护产品 [J]. 农药学报, 2019, 21 (5-6): 681-691]
- Weiberg A, Bellinger M, Jin H. Conversations between kingdoms: Small RNAs [J]. *Current Opinion in Biotechnology*, 2015, 32 (1): 207-215.
- Wen N, Chen J, Chen G, *et al.* The overexpression of insect endogenous microRNA in transgenic rice inhibits the pupation of *Chilo suppressalis* and *Cnaphalocrocis medinalis* [J]. *Pest Management Science*, 2021, 77 (7): 3990-3999.
- Wightman B, Ha I, Ruvkun G. Posttranscriptional regulation of the heterochronic gene *lin-14* by *lin-4* mediates temporal pattern formation in *C. elegans* [J]. *Cell*, 1993, 75 (5): 855-862.
- Wu H, Li B, Iwakawa H-o, *et al.* Plant 22-nt siRNAs mediate translational repression and stress adaptation [J]. *Nature*, 2020, 581 (7806): 89-93.
- Wu J, Baldwin IT. New insights into plant responses to the attack from insect herbivores [J]. *Annual Review of Genetics*, 2010, 44 (1): 1-24.
- Xia J, Guo Z, Yang Z, *et al.* Whitefly hijacks a plant detoxification gene that neutralizes plant toxins [J]. *Cell*, 2021, 184 (7): 1693-1705.
- Xie Z, Allen E, Fahlgren N, *et al.* Expression of Arabidopsis *MIRNA* genes [J]. *Plant Physiology*, 2005, 138 (4): 2145-2154.
- Xu HX, Qian LX, Wang XW, *et al.* A salivary effector enables whitefly to feed on host plants by eliciting salicylic acid-signaling pathway [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2019, 116 (2): 490-495.
- Xue Y, Yang ZR, Huang XB, *et al.* Properly handle the "3R" issues to ensure the quality and safety of agricultural products [J]. *Hubei Plant Protection*, 2017, 6: 60-62. [薛勇, 杨正容, 黄晓斌, 等. 正确处理“3R”问题确保农产品质量安全 [J]. 湖北植保, 2017, 6: 60-62]
- Yang YY, Zhang FF, Zhang FM, *et al.* Screening of genes related to resistance to bacterial blight in wild rice for medicinal use by RNA-seq technology [J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2024, 51 (11): 1-14. [杨雅云, 张斐斐, 张发美, 等. 利用 RNA-seq 技术筛选药用野生稻抗白叶枯病相关基因 [J]. 广东农业科学, 2024, 51 (11): 1-14]
- You Q, Zhai K, Yang D, *et al.* An E3 Ubiquitin Ligase-BAG protein module controls plant innate immunity and broad-spectrum disease resistance [J]. *Cell Host & Microbe*, 2016, 20 (6): 758-769.
- Yu Y, Zhu QF, Xue J, *et al.* Research progress on the regulation of important agronomic traits in crops by non-coding genetic resources [J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2024, 51 (9): 1-17. [于洋, 朱庆峰, 薛曦, 等. 非编码遗传资源在作物重要农艺性状调控中的研究进展 [J]. 广东农业科学, 2024, 51 (9): 1-17]
- Zhang B, Pan X, Cobb GP, *et al.* Plant microRNA: A small regulatory molecule with big impact [J]. *Developmental Biology*, 2006, 289 (1): 3-16.
- Zhang H, Li H, Guan R, *et al.* Lepidopteran insect species-specific, broad-spectrum, and systemic RNA interference by spraying dsRNA on larvae [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2015, 155 (3): 218-228.
- Zhang LL, Jing XD, Chen W, *et al.* Host plant-derived miRNAs potentially modulate the development of a cosmopolitan insect pest, *Plutella xylostella* [J]. *Biomolecules*, 2019, 9 (10): 602.
- Zhang ZL, Wang XJ, Lu JB, *et al.* Cross-kingdom RNA interference mediated by insect salivary microRNAs may suppress plant immunity [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2024, 121 (16): e2318783121.
- Zheng X, Weng Z, Li H, *et al.* Transgenic rice overexpressing insect endogenous microRNA csu-novel-260 is resistant to striped stem borer under field conditions [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2021, 19 (3): 421-423.

- Zhou X, Guo J, Qin C, *et al.* Cross-kingdom regulation of silkworm development and cocooning by mulberry microRNAs [J]. *Insect Science*, 2024, 31 (5): 993-1332.
- Zhu K, Liu M, Fu Z, *et al.* Plant microRNAs in larval food regulate honeybee caste development [J]. *PLoS Genet*, 2017, 13 (8): e1006946.