

RESISTENSI *Spodoptera frugiperda* TERHADAP INSEKTISIDA (*RESISTANCE OF Spodoptera frugiperda TO INSECTICIDES*)

Surianto Sipi¹, Erwin Najamuddin², Muh. Fitrah Irawan Hannan³

^{1,2,3}Pusat Riset Tanaman Pangan, Organisasi Riset Pertanian dan Pangan, Badan Riset dan Inovasi Nasional

Jalan Raya Jakarta-Bogor KM. 46, Bogor, Jawa Barat 16911, Indonesia

Email: surianto.sipi@gmail.com¹, erwinnajamuddin@gmail.com², muhf003@brin.go.id³

ABSTRAK

Hama *Spodoptera frugiperda* merupakan hama utama tanaman jagung dan beberapa komoditas lainnya. Hama ini telah berkembang pesat diluar habitat aslinya yaitu di benua Amerika. Penyebarannya melintasi beberapa benua dalam waktu singkat dan menyebabkan kerugian yang signifikan. Sampai saat ini, insektisida masih menjadi instrument utama dalam upaya pengendalian *S. frugiperda*, walaupun pilihan ini dapat menimbulkan efek resistensi. Resistensi *S. frugiperda* menjadi topik penelitian yang banyak dipublikasikan dari berbagai negara dalam kurun waktu 5 tahun terakhir. Hama *S. frugiperda* menunjukkan respon resisten terhadap beberapa insektisida dari kelas avermectin, oxadiazines, spinosin, pyrethroids, carbamate, organophosphates, isoxazolines dan diamide. Resistensi *S. frugiperda* terhadap insektisida terjadi dengan tiga mekanisme. Pertama adalah penurunan kepekaan titik target toksin insektisida akibat mutasi gen yaitu reseptor acetylcholine (gen A201S, G227A dan F290V), voltage-gated sodium channel (gen T929I, L932F dan L1014F), gamma aminobutyric acid (gen A288G dan M286G) dan ryanodine (gen I4790M dan G4946E). Mekanisme kedua yaitu mutasi gen yang membuat serangga mampu menghasilkan enzim yang dapat mendetoksifikasi toksin insektisida. Gen yang bermutasi meliputi: gen pada cytochrome P450s (CYPs), Esterases, glutathione s-transferase (GSTs), UDP glucuronosyl-transferases (UGTs) dan gen oksidatif stress. Mekanisme ketiga adalah resistensi *S. frugiperda* akibat adanya bakteri simbiosis yang hidup didalam saluran pencernaannya. Bakteri simbiosis dapat mengurai senyawa toksin insektisida menjadi beberapa senyawa baru yang bersifat non-toksik terhadap larva *S. frugiperda*. Mikrobiota yang hidup didalam saluran pencernaan *S. frugiperda* didominasi oleh bakteri dari phylum Proteobacteria dan firmicutes dan mampu mendegradasi senyawa dari jenis insektisida.

Kata kunci: Resistensi insektisida, *Spodoptera frugiperda*.

ABSTRACT

Spodoptera frugiperda is a major pest of corn and other commodities. This pest has grown rapidly outside its natural habitat in the Americas. It has spread across several continents in a short time and caused significant losses. Until now, insecticides are still the main instrument in efforts to control *S. frugiperda*, although this choice can cause resistance effects. *S. frugiperda* resistance has become a widely published research topic in various countries in the last 5 years. *S. frugiperda* has shown a resistant response to several insecticides from the classes of avermectin, oxadiazines, spinosin, pyrethroids, carbamates, organophosphates, isoxazolines and diamide. Resistance of *S. frugiperda* to insecticides occurs by three mechanisms. The first is a decrease in the sensitivity of insecticide toxin target points due to gene mutations, namely acetylcholine receptors (genes A201S, G227A and F290V), voltage-gated sodium channels (genes T929I, L932F and L1014F), gamma-aminobutyric acid (genes A288G and M286G) and ryanodine (genes I4790M and G4946E). The second mechanism is gene mutations that enable insects to produce enzymes that can detoxify insecticide toxins. Mutated genes include cytochrome P450s (CYPs), esterases, glutathione s-transferases (GSTs), UDP glucuronosyl-transferases (UGTs), and oxidative stress genes. The third mechanism is the resistance of *S. frugiperda* due to the presence of symbiont bacteria.

Keyword: Insecticides resistance, *Spodoptera frugiperda*

PENDAHULUAN

Hama ulat grayak atau *fall armyworm* (FAW), *Spodoptera frugiperda* J.E. Smith (Lepidoptera: Noctuidae) merupakan hama utama pada tanaman jagung. Hama ini ditemukan berkembang pesat pertama kali diluar habitat aslinya pada tahun 2016 di beberapa wilayah afrika (Tambo et al. 2020). Pada awal tahun 2019 hama ini mulai ditemukan di Indonesia yaitu di Propinsi Sumatera Barat dan pada pertengahan tahun sudah ditemukan di Propinsi Jawa Barat dan Banten (Sartiami et al. 2020). Hama ini memiliki dua jenis strain yaitu *rice strain* dan *corn strain* (Unbehend et al. 2013). Pada awal tahun 2021 kedua strain ini merusak tanaman jagung di Propinsi Sumatera Selatan dengan tingkat kejadian gejala mencapai 100% dan keparahan 65% (Herlinda et al. 2022). Pada tahun 2020 kedua strain FAW ini juga sudah ditemukan di Benua Australia bagian utara (Piggott et al. 2021).

Secara umum, pengendalian FAW diseluruh dunia masih mengandalkan penggunaan insektisida. Beberapa negara di benua Afrika seperti Burkina Faso mengandalkan insektisida berupa Gabon 85,3% dan Benin 65,2% untuk mengendalikan FAW dengan porsi 96,4% dibandingkan strategi pengendalian lainnya (Cokola et al. 2023). Negara Amerika Selatan seperti Brazil juga bergantung pada insektisida untuk mengendalikan FAW, terutama pada daerah yang sudah mengalami resistensi terhadap tanaman jagung hasil rekayasa genetik (Burtet et al. 2017). Pengendalian FAW di Indonesia juga masih mengandalkan insektisida sebagai instrument utama dalam tindakan pengendalian. Prosentase petani yang membudidayakan jagung di Indonesia menggunakan insektisida untuk mengendalikan FAW berkisar antara 65-100% (Asfiya et al. 2022). Seiring dengan massifnya penggunaan insektisida sebagai agen pengendali FAW, terdapat potensi resistensi dari hama tersebut yang dapat terjadi sewaktu-waktu.

Resistensi merupakan salah satu dampak pengendalian hama menggunakan insektisida secara berlebihan. Hal ini dapat diketahui dari kegagalan beberapa bahan-bahan aktif insektisida untuk mengendalikan FAW setelah beberapa generasi sebelumnya cukup efektif menekan populasi hama tersebut (Ahissou et al. 2021). Hasil penelitian dari beberapa negara menunjukkan bahwa FAW telah resisten terhadap insektisida yang bekerja pada sistem saraf dan otot serangga (Kumar & Mohan, 2022; Muraro et al. 2022). Hama FAW diketahui menunjukkan respon resisten terhadap insektisida yang bekerja mengganggu sintesis senyawa kitin yang berperan dalam metamorphosis serangga (Bezerra do Nascimento et al. 2016). Hama ini juga telah resisten terhadap toxin dari bakteri *Bacillus thuringiensis*, salah satu agen pengendali hayati hama yang banyak digunakan untuk hama dari golongan

lepidoptera baik dalam bentuk formulasi tertentu maupun melalui rekayasa genetik (Yang et al. 2022). Perkembangan hama yang telah resisten dapat memberikan dampak terhadap banyak aspek dalam usaha peningkatan produksi jagung Indonesia karena hama menjadi lebih sulit dikendalikan dan biaya pengendalian yang harus ditanggung oleh petani menjadi lebih besar.

Hasil penelitian terbaru terkait status resistensi FAW di Indonesia adalah sampel FAW dari daerah Sumatera dan Jawa Barat telah menunjukkan mutasi pada gen F290V, yaitu gen pengkode yang berperan dalam menstimulasi sel saraf serangga menjadi kurang respon terhadap enzim acetylcholinesterase (Ache) dari insektisida (Boaventura et al. 2020). Kejadian ini dapat menjadi indikasi bahwa FAW yang ada di Indonesia saat ini sudah mulai mengembangkan mekanisme resistensi atau bahkan serangga awal yang tiba di kepulauan Indonesia telah resisten dari negara asalnya sebelumnya datang ke kepulauan Indonesia (Rizali et al. 2021).

Tujuan yang dibahas dalam review ini adalah 1) untuk menghimpun informasi tentang kejadian resistensi *S. frugiperda* terhadap insektisida, 2) menghimpun informasi tentang mekanisme resistensi *S. frugiperda* dan 3) mengetahui informasi tentang perubahan yang terjadi pada serangga *S. frugiperda* yang telah mengalami mutasi akibat pengaruh insektisida.

METODE PELAKSANAAN

Penelitian ini menggunakan metode literatur review dengan referensi yang bersumber dari jurnal dan prosiding ilmiah. Tahap awal penelitian yaitu penggalan data dan informasi yang dilakukan melalui pencarian literatur melalui basis data *Scopus*. Tahap kedua yaitu melakukan skrining dan assessment referensi yang diperoleh. Tahap ketiga yaitu merangkum informasi kunci dari setiap referensi yang terpilih.

Strategi pencarian yang dilakukan yaitu menggunakan kata kunci *Spodoptera frugiperda* and *insecticides and resistance* pada pangkalan data *Scopus*. Rentang waktu pencarian adalah 2013-2024. Hasil penelusuran ini menghasilkan 95 artikel dengan kriteria utama yaitu mengandung informasi resistensi *Spodoptera frugiperda* terhadap insektisida. Hasil skrining dan assessment diperoleh 44 artikel. Hasil rangkuman informasi kunci dari artikel yang terpilih yaitu 14 artikel yang membahas terkait mekanisme resistensi metabolik, 13 artikel membahas tentang mekanisme resistensi menurunnya kepekaan titik target, lima artikel yang membahas tentang mekanisme resistensi terhadap insektisida yang bersifat

growth regulator, dan tujuh artikel yang membahas tentang resistensi akibat peran agen simbiosis.

HASIL DAN PEMBAHASAN

1. Migrasi dan Potensi Penyebaran Generasi *S. frugiperda* Resisten Insektisida

Sampai saat ini perjalanan migrasi FAW hampir mencakup seluruh benua. Spesies yang asalnya berada di negara tropis dan subtropis Amerika kemudian menyebar dengan cepat ke berbagai belahan bumi. Awal tahun 2016 ditemukan di Afrika Barat, berselang dua tahun setelahnya, spesies ini ditemukan menginvasi negara-negara di Kawasan sub-sahara Afrika. Pada bulan Mei 2018 spesies ini telah menyebar ke benua Asia dan ditemukan pertama kali di Asia Selatan yaitu India. Pada Bulan Desember 2018 penyebarannya semakin meluas ke Bangladesh, Srilanka dan Myanmar. Bulan Januari 2019 FAW sudah menginvasi China, Jepang, Korea dan negara-negara Asia Tenggara termasuk Indonesia. Satu tahun kemudian, yaitu pada bulan Januari tahun 2020 FAW sudah mulai menyebrang ke kepulauan pasifik dan Benua Australia dan puncaknya pada bulan Maret tahun 2022 telah sampai New Zeland (Rane et al. 2023).

Berdasarkan urutan histori migrasi FAW diatas, dapat disimpulkan bahwa migrasi FAW dari satu negara ke negara bahkan benua lainnya tidak memerlukan waktu yang lama (rata-rata 1-2 tahun). Pada sisi yang lain, hasil-hasil penelitian dari beberapa negara yang telah diinvasi oleh FAW dalam waktu singkat setelah kedatangan FAW telah menyatakan status resisten pada FAW yang ada di negara mereka masing-masing. Boleh jadi status resistensi yang begitu cepat terjadi di negara yang diinvasi oleh FAW karena tingginya intensitas penggunaan insektisida untuk mengendalikan FAW. Rizali et al. (2021) menyatakan bahwa intensitas kerusakan yang ditimbulkan FAW di Indonesia berkorelasi positif dengan intensitas penggunaan insektisida.

Selain faktor tingginya intensitas penggunaan insektisida, ada juga kemungkinan FAW yang bermigrasi dari daerah asalnya merupakan generasi FAW yang telah membawa gen resisten terhadap beberapa jenis insektisida. Hipotesis ini didukung oleh beberapa hasil penelitian, diantaranya: Yainna et al. (2022) resistensi FAW terhadap insektisida menjadi salah satu faktor kunci keberhasilannya menginvasi banyak negara, hal ini didukung dengan ditemukannya peningkatan variasi salinan pada gen (*copy number variation*) *Cytochrome* (CYP9A) FAW yang melakukan migrasi dibandingkan dengan gen FAW didaerah asalnya. Rane et al. (2023) menemukan perbedaan genetik yang signifikan yang ditemukan diantara wilayah yang mengalami invasi FAW pertama kali dibagian utara Australia, beberapa diantaranya menunjukkan profil genetik resisten insektisida. Nayyar et al. (2021)

menemukan persamaan mutasi genetik populasi FAW di Amerika sebagai negara asal FAW dengan populasi FAW Afrika sebesar 12,7% dan populasi Asia sebesar 10,9%.

2. Mekanisme Resistensi FAW Terhadap Insektisida

FAW telah diketahui resisten terhadap berbagai cara kerja insektisida. Resistensi FAW terhadap insektisida meliputi: golongan avermectin (Muraro et al. 2022), Oxadiazines (Hafeez et al. 2022), Spinosin (Lira et al. 2020), Pyrethroids, Carbamate, Organophosphates dan Isoxazolines (Kumar & Mohan, 2022), Diamide (Bolzan et al. 2019). Paparan insektisida secara terus menerus menyebabkan serangga target berubah atau mutasi secara genetik. Untuk mengidentifikasi mutasi perlu dilakukan penelitian pada tingkat genomik. Secara umum, bahan aktif dari golongan organophosphat dan pyrethroids diketahui banyak menyebabkan kasus mutasi pada gen yang ada pada titik target insektisida seperti *voltage-gated sodium channel* (VGSC) dan *acetylcholinesterase* (AChE) (Carvalho et al. 2013). Selain kurang pekanya titik target, mutasi pada serangga juga memungkinkannya untuk melakukan detoksifikasi toksin insektisida pada tingkat genom (Li et al. 2024).

Selain faktor mutasi genetik, resistensi serangga terhadap insektisida dapat dibantu oleh bakteri simbiosis yang hidup di saluran pencernaan serangga. Bakteri simbiosis dapat mendegradasi toksin insektisida yang masuk ke tubuh serangga melalui saluran pencernaan menjadi beberapa senyawa baru yang tidak bersifat toksik lagi terhadap serangga (Li et al. 2017). Selain resisten terhadap beberapa mekanisme kerja insektisida yang telah disebutkan diatas, serangga juga diketahui telah resisten terhadap insektisida yang berperan dalam menghambat pertumbuhan serangga. Abbas dan Hafez (2021) menemukan resistensi lalat rumah *Musca domestica* terhadap methoxyfenozide, salah satu bahan aktif dari golongan Diacylhydrazines, senyawa ini dapat berefek pada periode hidup lalat rumah betina menjadi lebih singkat.

a. Resistensi Akibat Menurunnya Kepekaan Titik Target Terhadap Insektisida

Resistensi FAW akibat menurunnya kepekaan titik target pada umumnya terjadi pada sistem saraf serangga khususnya pada bagian sistem saraf pusat. Resistensi akibat menurunnya kepekaan titik target pada sistem saraf berarti bahwa sistem saraf serangga tetap dapat berjalan normal walaupun serangga telah terpapar insektisida. Targetnya meliputi reseptor acetylcholine (ACh), voltage-gated sodium channel (VGSC) dan gamma aminobutyric acid (GABA). Target lain yaitu reseptor ryanodine (RyRs) yang terletak di membrane sarkoplasmik pada jaringan otot serangga. RyRs berperan dalam pengaturan pelepasan kalsium (Ca^{+}) selama proses kontraksi otot serangga (T. Xu & Yuchi, 2019).

Setiap golongan bahan aktif insektisida bekerja pada titik target yang berbeda-beda pada sistem saraf serangga. Bahan aktif yang bekerja pada reseptor acetylcholine meliputi golongan: carbamate, organophosphate, neonicotinoid dan spinosyns (Kumar & Mohan, 2022). Bahan aktif yang menargetkan reseptor gamma aminobutyric acid (GABA) meliputi golongan cyclodiene, phenylpyrazoles dan meta-diamides (Guo et al. 2023). Bahan aktif dari golongan diamide seperti chlorantraniliprole dan flubendiamide bekerja pada reseptor ryanodine (Boaventura et al. 2019). Bahan aktif yang menargetkan reseptor VGSC berasal dari golongan pyrethroid (Boaventura et al. 2020).

Spodoptera frugiperda yang resisten terhadap insektisida mengalami mutasi pada gen yang berada pada titik target insektisida dalam sistem sarafnya. Reseptor acetylcholinesterase mengalami mutasi pada gen A201S, G227A dan F290V yang berperan dalam resistensi terhadap insektisida dari golongan karbamat dan organophosphate. Reseptor VGSC mengalami mutasi pada gen T929I, L932F dan L1014F yang berperan dalam resistensi terhadap insektisida dari golongan piretroid. Reseptor RyR mengalami mutasi pada gen I4790M dan G4946E yang berperan dalam resistensi terhadap insektisida dari golongan diamide (Boaventura et al. 2020; Nguyen et al. 2021). Mutasi pada reseptor GABA terjadi pada gen A288G dan M286G yang berperan dalam menghambat aktifitas bahan aktif dari golongan meta diamide seperti broflanilide dan fluxametamide (Banba, 2021).

b. Resistensi Metabolik

Resistensi metabolik serangga terhadap insektisida melibatkan peran enzim yang dapat mendetoksifikasi senyawa racun dari insektisida (Carvalho et al. 2013). Enzim yang terlibat dalam detoksifikasi insektisida telah ada sebelumnya didalam tubuh serangga, paparan insektisida yang terus menerus membuat serangga mengembangkan mekanisme pertahanan dengan cara meningkatkan jumlah enzim untuk mendetoksifikasi insektisida. Enzim pendetoksifikasi insektisida dihasilkan dari aktifitas beberapa gen yaitu cytochrome P450s (CYPs), carboxylesterases, glutathione s-transferase (GSTs), UDP glucuronosyl-transferases (UGTs) dan aldehyde oxidase (AOX) (Carvalho et al. 2013; Gimenez et al. 2020; Gui et al. 2022).

Gen-gen cytochrome P450s seperti CYP321A8, CYP321A9 dan CYP321B1 pada larva instar dua *S. frugiperda* berperan dalam detoksifikasi clorantraniliprole (Bai-Zhong et al. 2020). Salah satu bentuk adaptasi gen penghasil enzim pendetoksifikasi adalah adanya perubahan dalam bentuk variasi nomor salinan (*copy number variation*) pada beberapa cluster gen (Gimenez et al. 2020). Gen cytochrome P450s merupakan salah satu gen dengan perubahan ekspresi paling tinggi saat terpapar 23 jenis insektisida dari golongan karbamat,

organophosphate, pyrethroid, Bt toxin (Bird et al. 2022; Gui et al. 2022), indoxacarb dari golongan oxadiazines (Hafeez et al. 2022) dan cyproflumuron dari golongan benzoylureas (Shu et al. 2023).

c. Resistensi Terhadap Insektisida yang Bersifat *Growth Regulator*

Selain resisten terhadap racun saraf dan otot, hama FAW juga telah diketahui dapat resisten pada insektisida yang bekerja pada sistem pengatur pertumbuhan serangga seperti lufenuron yang berfungsi sebagai inhibitor enzim kitinase (Bezerra do Nascimento et al. 2016). Salah satu insektisida yang bekerja pada sistem pengaturan pertumbuhan serangga adalah triflumuron (Gutierrez-Moreno et al. 2019). Bahan aktif ini tergolong dalam kelas Benzoylureas, bekerja dengan cara menghambat sintesis senyawa kitin yang diperlukan dalam pembentukan bagian integument. Serangga yang terpapar senyawa ini akan mengalami kegagalan membentuk lapisan kitin sehingga lebih rentan terhadap patogen dan juga rentan mengalami mal formasi bentuk tubuh (Alzahrani, 2021).

Penelitian terbaru menyebutkan sampel *S. frugiperda* yang berasal dari Puerto Rico menunjukkan reaksi resisten terhadap bahan aktif triflumuron dari golongan benzoylureas (Gutierrez-Moreno et al. 2019). Sementara, lufenuron yang juga dari golongan benzoylureas belum menunjukkan efek resistensi terhadap *S. frugiperda* (Lv et al. 2022).

d. Resistensi Akibat Mediasi Agen Simbion

Larva *S. frugiperda* dapat bersimbiosis dengan banyak jenis microbiota. Bakteri merupakan microbiota yang paling mendominasi dan terdapat dalam saluran pencernaan larva *S. frugiperda*. Terdapat tiga phylum bakteri yang mendominasi yaitu proteobacteria (58.32%), firmicutes (35.87%) dan bacteroidetes (4.02%) (Gomes et al. 2020; Ugwu et al. 2020). Proteobacteria dan firmicutes juga ditemukan pada saluran pencernaan *S. frugiperda* yang makan pada pakcoy (*Brassica campestris*) dan kubis (*Brassica oleraceae*) sedangkan larva yang diberi perlakuan pakan buatan mengandung bakteri yang berbeda (Yuning et al. 2022). Bakteri dari phylum proteobacteria dan firmicutes merupakan dua phylum bakteri dominan yang dapat terikut dalam proses metamorphosis serangga dan kedua golongan bakteri ini berpengaruh terhadap kemampuan reproduksi imago betina *S. frugiperda* (Fu et al. 2023).

Selain berpengaruh terhadap kemampuan reproduksi, bakteri ini juga dapat membantu serangga untuk mendetoksifikasi toxin insektisida dengan cara mendegradasi senyawa insektisida yang melalui saluran pencernaan larva menjadi beberapa senyawa baru. Bakteri-bakteri ini berperan dalam metabolisme insektisida dalam tubuh larva. Bakteri simbion

berperan dalam resistensi larva *S. frugiperda* terhadap bahan aktif lambda-cyhalothrin, deltamethrin, chlorpyrifos ethyl, spinosad dan lufenuron (De Almeida et al. 2017). Selain terlibat dalam metabolisme insektisida, kehadiran bakteri simbiosis yang bersifat komensalisme dalam saluran pencernaan larva juga berpengaruh terhadap ekspresi gen ketahanan serangga dengan memicu ekspresi gen pada level dasar (X. Xu et al. 2022).

KESIMPULAN

Perkembangan resistensi *S. frugiperda* terhadap insektisida telah terjadi diseluruh tempat penyebarannya. Hama ini sudah menunjukkan reaksi resistensi terhadap insektisida dari golongan karbamat, organophosphate, pyrethroid, avermectin, oxadiazines, spinosin, isoxazolines, diamide, benzoylureas dan Bt toksin dengan berbagai mekanisme ketahanan. Sampai saat ini, resistensi *S. frugiperda* yang telah diketahui ada di Indonesia adalah resistensi terhadap insektisida karbamat dan organophosphate melalui mekanisme mutasi yang menyebabkan menurunnya kepekaan titik target.

DAFTAR PUSTAKA

- Abbas, N., & Hafez, A. M. (2021). Resistance to insect growth regulators and age-stage, two-sex life table in *Musca domestica* from different dairy facilities. *PLoS ONE*, 16(4), e0248693. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0248693>.
- Ahissou, B. R., Sawadogo, W. M., Bokonon-Ganta, A. H., Somda, I., Kestemont, M.-P., & Verheggen, F. J. (2021). Baseline toxicity data of different insecticides against the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) and control failure likelihood estimation in Burkina Faso. *African Entomology*, 29(2), 435–444. <https://doi.org/10.4001/003.029.0435>.
- Alzahrani, S. M. (2021). Evaluation of triflumuron and pyriproxyfen as alternative candidates to control house fly, *Musca domestica* L. (Diptera: Muscidae), in Riyadh city, Saudi Arabia. *PLoS ONE*, 16(4), e0249496. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0249496>.
- Asfiya, W., Subagyo, V. N. O., Maharani, Y., Fatimah, Ruswandi, A., Winara, A., Diana, M., Nur, Y. H., & Indrajaya, Y. (2022). Maize farmers ' responses to *Spodoptera frugiperda* in Indonesia and management practices : a case study in West Java. In A. Yunus, Samanhudi, & S. Hartati (Eds.), *9th International Conference on Sustainable Agriculture and Environment*. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/1114/1/012061>.

- Bai-Zhong, Z., Xu, S., Cong-Ai, Z., Liu-Yang, L., Ya-She, L., Xing, G., Dong-Mei, C., Zhang, P., Ming-Wang, S., & Xi-Ling, C. (2020). Silencing of cytochrome P450 in *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) by RNA interference enhances susceptibility to chlorantraniliprole. *Journal of Insect Science*, 20(3), 1–7. <https://doi.org/10.1093/jisesa/ieaa047>.
- Banba, S. (2021). Application of computational methods in the analysis of pesticide target-site and resistance mechanisms. *Journal of Pesticide Science*, 46(3), 283–289. <https://doi.org/10.1584/jpestics.J21-01>.
- Bezerra do Nascimento, A. R., Farias, J. R., Bernardi, D., Horikoshi, R. J., & Omoto, C. (2016). Genetic basis of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) resistance to the chitin synthesis inhibitor lufenuron. *Pest Management Science*, 72, 810–815. <https://doi.org/10.1002/ps.4057>.
- Bird, L., Miles, M., Quade, A., & Spafford, H. (2022). Insecticide resistance in Australian *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) and development of testing procedures for resistance surveillance. *PLoS ONE*, 17(2), e0263677. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0263677>.
- Boaventura, D., Bolzan, A., Padovez, F. E. O., Okuma, D. M., Omoto, C., & Nauen, R. (2019). Detection of a ryanodine receptor target-site mutation in diamide insecticide resistant fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*. *Pest Management Science*, 76, 47–54. <https://doi.org/10.1002/ps.5505>.
- Boaventura, D., Martin, M., Pozzebon, A., Mota-sanchez, D., & Nauen, R. (2020). Monitoring of target-site mutations conferring insecticide resistance in *Spodoptera frugiperda*. *Insects*, 11, 545. <https://doi.org/10.3390/insects11080545>.
- Bolzan, A., Padovez, F. E. O., Nascimento, A. R. B., Kaiser, I. S., Lira, E. C., Amaral, F. S. A., Kanno, R. H., Malaquias, J. B., & Omoto, C. (2019). Selection and characterization of the inheritance of resistance of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) to chlorantraniliprole and cross-resistance to other diamide insecticides. *Pest Management Science*, 75, 2682–2689. <https://doi.org/10.1002/ps.5376>.
- Burtet, L. M., Bernardi, O., Melo, A. A., Pes, M. P., Strahl, T. T., & Guedes, J. V. (2017). Managing fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae), with Bt maize and insecticides in southern Brazil. *Pest Management Science*, 73(12), 2569–

2577. <https://doi.org/10.1002/ps.4660>.

- Carvalho, R. A., Omoto, C., Field, L. M., Williamson, M. S., & Bass, C. (2013). Investigating the molecular mechanisms of organophosphate and pyrethroid resistance in the Fall Armyworm *Spodoptera frugiperda*. *PLoS ONE*, 8(4), e62268. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0062268>.
- Cokola, M. C., Bussche, R. Van Den, Noël, G., Kouanda, N., Sèye, F., Yarou, B. B., Megido, R. C., Loudit, S. M. B., Tipi, E. L., Michel, B., & Francis, F. (2023). Managing fall armyworm , *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera : Noctuidae): Experience from smallholder farmers in central and western Africa. *Food and Energy Security*, 1–17. <https://doi.org/10.1002/fes3.491>.
- De Almeida, L. G., De Moraes, L. A. B., Trigo, J. R., Omoto, C., & Cônsoli, F. L. (2017). The gut microbiota of insecticide-resistant insects houses insecticide-degrading bacteria: A potential source for biotechnological exploitation. *PLoS ONE*, 12(3), e0174754. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0174754>.
- Fu, J., Wang, J., Huang, X., Guan, B., Feng, Q., & Deng, H. (2023). Composition and diversity of gut microbiota across developmental stages of *Spodoptera frugiperda* and its effect on the reproduction. *Frontiers in Microbiology*, 14, 1237684. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1237684>.
- Gimenez, S., Abdelgaffar, H., Goff, G. Le, Hilliou, F., Blanco, C. A., Hänniger, S., Bretaudeau, A., Legeai, F., Nègre, N., Jurat-Fuentes, J. L., D'Alençon, E., & Nam, K. (2020). Adaptation by copy number variation increases insecticide resistance in the fall armyworm. *Communications Biology*, 3, 664. <https://doi.org/10.1038/s42003-020-01382-6>.
- Gomes, A. F. F., Omoto, C., & Consoli, F. L. (2020). Gut bacteria of field-collected larvae of *Spodoptera frugiperda* undergo selection and are more diverse and active in metabolizing multiple insecticides than laboratory-selected resistant strains. *Journal of Pesticide Science*, 93, 833–851. <https://doi.org/10.1007/s10340-010-01202-0>.
- Gui, F., Lan, T., Zhao, Y., Guo, W., Dong, Y., Fang, D., Liu, H., Li, H., Wang, H., Hao, R., Cheng, X., Li, Y., Yang, P., Sahu, S. K., Chen, Y., Cheng, L., He, S., Liu, P., Fan, G., ... Kang, L. (2022). Genomic and transcriptomic analysis unveils population evolution and development of pesticide resistance in fall armyworm *Spodoptera frugiperda*.

- Protein and Cell*, 13(7), 513–531. <https://doi.org/10.1007/s13238-020-00795-7>.
- Guo, L., Qiao, X., Haji, D., Zhou, T., Liu, Z., Whiteman, N. K., & Huang, J. (2023). Convergent resistance to GABA receptor neurotoxins through plant–insect coevolution. *Nature Ecology and Evolution*, 7, 1444–1456. <https://doi.org/10.1038/s41559-023-02127-4>.
- Gutierrez-Moreno, R., Mota-Sanchez, D., Blanco, C. A., Whalon, M. E., Terán-Santofimio, H., Rodriguez-Maciel, J. C., & Difonzo, C. (2019). Field-evolved resistance of the Fall Armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) to synthetic insecticides in Puerto Rico and Mexico. *Journal of Economic Entomology*, 112(2), 792–802. <https://doi.org/10.1093/jee/toy372>.
- Hafeez, M., Li, X., Ullah, F., Zhang, Z., Zhang, J., Huang, J., Chen, L., Siddiqui, J. A., Ren, X., Zhou, S., Imran, M., Assiri, M. A., Zalucki, M. P., Lou, Y., & Lu, Y. (2022). Characterization of indoxacarb resistance in the Fall Armyworm: Selection, inheritance, cross-resistance, possible biochemical mechanisms, and fitness costs. *Biology*, 11, 1718. <https://doi.org/10.3390/biology11121718>.
- Herlinda, S., Suharjo, R., Sinaga, M. E., Fawwazi, F., & Suwandi, S. (2022). First report of occurrence of corn and rice strains of fall armyworm , *Spodoptera frugiperda* in South Sumatra , Indonesia and its damage in maize. *Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences*, 21, 412–419. <https://doi.org/10.1016/j.jssas.2021.11.003>.
- Kumar, N. T. D., & Mohan, K. M. (2022). Variations in the susceptibility of Indian populations of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) to selected insecticides. *International Journal of Tropical Insect Science*, 42, 1707–1712. <https://doi.org/10.1007/s42690-021-00693-3>.
- Li, W., Jin, D., Shi, C., & Li, F. (2017). Midgut bacteria in deltamethrin-resistant, deltamethrin-susceptible, and field-caught populations of *Plutella xylostella*, and phenomics of the predominant midgut bacterium *Enterococcus mundtii*. *Scientific Reports*, 7, 1947. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-02138-9>.
- Li, W., Yang, W., Shi, Y., Yang, X., Liu, S., Liao, X., & Shi, L. (2024). Comprehensive analysis of the overexpressed cytochrome P450-based insecticide resistance mechanism in *Spodoptera litura*. *Journal of Hazardous Materials*, 461, 132605. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2023.132605>.

- Lira, E. C., Bolzan, A., Nascimento, A. R. B., Amaral, F. S. A., Kanno, R. H., Kaiser, I. S., & Omoto, C. (2020). Resistance of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) to spinetoram: inheritance and cross-resistance to spinosad. *Pest Management Science*, 76, 2674–2680. <https://doi.org/10.1002/ps.5812>.
- Ly, S. L., Xu, Z. Y., Li, M. J., Mbuji, A. L., Gu, M., Zhang, L., & Gao, X. W. (2022). Detection of chitin synthase mutations in lufenuron-resistant *Spodoptera frugiperda* in China. *Insects*, 13(963). <https://doi.org/10.3390/insects13100963>.
- Muraro, D. S., Salmeron, E., Cruz, J. V. S., Amaral, F. S. A., Guidolin, A. S., Nascimento, A. R. B., Malaquias, J. B., Bernardi, O., & Omoto, C. (2022). Evidence of field-evolved resistance in *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) to emamectin benzoate in Brazil. *Crop Protection*, 162, 106071. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2022.106071>.
- Nayyar, N., Gracy, R. G., Ashika, T. R., Mohan, G., Swathi, R. S., Mohan, M., Chaudhary, M., Bakthavatsalam, N., & Venkatesan, T. (2021). Population structure and genetic diversity of invasive Fall Armyworm after 2 years of introduction in India. *Scientific Reports*, 11, 7760. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-87414-5>.
- Nguyen, D. T., Chen, Y., & Herron, G. A. (2021). Preliminary characterisation of known pesticide resistance alleles in *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in its invasive Australian range. *Austral Entomology*, 60(4), 782–790. <https://doi.org/10.1111/aen.12570>.
- Piggott, M. P., Tadle, F. P. J., Patel, S., Gomez, K. C., & Thistleton, B. (2021). Corn - strain or rice - strain? Detection of fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (JE Smith) (Lepidoptera: Noctuidae), in northern Australia. *International Journal of Tropical Insect Science*, 41, 2607–2615. <https://doi.org/10.1007/s42690-021-00441-7>.
- Rane, R., Walsh, T. K., Lenancker, P., Gock, A., Dao, T. H., Nguyen, V. L., Khin, T. N., Amalin, D., Chittarath, K., Faheem, M., Annamalai, S., Thanarajoo, S. S., Trisyono, Y. A., Khay, S., Kim, J., Kuniata, L., Powell, K., Kalyebi, A., Otim, M. H., ... Tay, W. T. (2023). Complex multiple introductions drive fall armyworm invasions into Asia and Australia. *Scientific Reports*, 13, 660. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-27501-x>.
- Rizali, A., Oktaviyani, Putri, S. D. P. S., Doananda, M., & Linggani, A. (2021). Invasion of fall armyworm *Spodoptera frugiperda*, a new invasive pest, alters native herbivore attack intensity and natural enemy diversity. *Biodiversitas*, 22(8), 3482–3488.

<https://doi.org/10.13057/biodiv/d220847>.

- Sartiami, D., Dadang, Harahap, I. S., Kusumah, Y. M., & Anwar, R. (2020). First record of fall armyworm (*Spodoptera frugiperda*) in Indonesia and its occurrence in three provinces. In S. H. Hidayat, D. Buchori, C. H. Schulze, N. A. Adam, Giyanto, D. Sartiami, S. Wiyono, Y. M. Kusumah, D. Prijono, & N. A. Herawati (Eds.), *Southeast Asia Plant Protection Conference: Plant protection sciences for future life*. IOP Publishing Ltd. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/468/1/012021>.
- Shu, H., Lin, Y., Zhang, Z., Qiu, L., Ding, W., Gao, Q., Xue, J., Li, Y., & He, H. (2023). The transcriptomic profile of *Spodoptera frugiperda* differs in response to a novel insecticide, cyproflanilide, compared to chlorantraniliprole and avermectin. *BMC Genomics*, 24(3), 1–14. <https://doi.org/10.1186/s12864-022-09095-2>.
- Tambo, J. A., Kansime, M. K., Mugambi, I., Rwomushana, I., Kenis, M., Day, R. K., & Lamontagne-godwin, J. (2020). Understanding smallholders ' responses to fall armyworm (*Spodoptera frugiperda*) invasion : Evidence from five African countries. *Science of the Total Environment*, 740, 140015. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.140015>.
- Ugwu, J. A., Liu, M., Sun, H., & Asiegbu, F. O. (2020). Microbiome of the larvae of *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) from maize plants. *Journal of Applied Entomology*, 144(9), 764–776. <https://doi.org/10.1111/jen.12821>.
- Unbehend, M., Hänniger, S., Meagher, R. L., Heckel, D. G., & Groot, A. T. (2013). Pheromonal divergence between two strains of *Spodoptera frugiperda*. *Journal Chemical Ecology*, 39, 364–376. <https://doi.org/10.1007/s10886-013-0263-6>.
- Xu, T., & Yuchi, Z. (2019). Crystal structure of diamondback moth ryanodine receptor Repeat34 domain reveals insect-specific phosphorylation sites. *BMC Biology*, 17, 77. <https://doi.org/10.1186/s12915-019-0698-5>.
- Xu, X., De Mandal, S., Wu, H., Zhu, S., Kong, J., Lin, S., & Jin, F. (2022). Effect of diet on the midgut microbial composition and host immunity of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*. *Biology*, 11, 1602. <https://doi.org/10.3390/biology11111602>.
- Yainna, S., Tay, W. T., Durand, K., Fiteni, E., Hilliou, F., Legeai, F., Clamens, A. L., Gimenez, S., Asokan, R., Kalleshwaraswamy, C. M., Deshmukh, S. S., Meagher, R. L., Blanco, C. A., Silvie, P., Brévault, T., Dassou, A., Kergoat, G. J., Walsh, T., Gordon,

- K., ... Nam, K. (2022). The evolutionary process of invasion in the fall armyworm (Spodoptera frugiperda). *Scientific Reports*, 12, 21063. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-25529-z>.
- Yang, F., Wang, Z., & Kerns, D. L. (2022). Resistance of Spodoptera frugiperda to Cry1 , Cry2 , and Vip3Aa proteins in Bt corn and cotton in the Americas : Implications for the rest of the world. *Journal of Economic Entomology*, 115(6), 1752–1760. <https://doi.org/10.1093/jee/toac099>.
- Yuning, L., Luyang, L., Xueming, C., Xianmei, Y., Jintian, L., & Benshui, S. (2022). The bacterial and fungal communities of the larval midgut of Spodoptera frugiperda (Lepidoptera: Noctuidae) varied by feeding on two cruciferous vegetables. *Scientific Reports*, 12, 13063. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-17278-w>.