

Identificación de Biotipos de *Spodoptera frugiperda* Provenientes de Plantas Hospederas de Maíz en Diferentes Regiones de México

Author(s): Ninfa M. Rosas-García, Verónica Herrera-Mayorga, Gildardo Rivera, Maribel Mireles-Martínez, Francisco A. Paredes Sánchez, y Jesús M. Villegas-Mendoza

Source: Southwestern Entomologist, 41(3):761-770.

Published By: Society of Southwestern Entomologists

<https://doi.org/10.3958/059.041.0318>

URL: <http://www.bioone.org/doi/full/10.3958/059.041.0318>

BioOne (www.bioone.org) is a nonprofit, online aggregation of core research in the biological, ecological, and environmental sciences. BioOne provides a sustainable online platform for over 170 journals and books published by nonprofit societies, associations, museums, institutions, and presses.

Your use of this PDF, the BioOne Web site, and all posted and associated content indicates your acceptance of BioOne's Terms of Use, available at www.bioone.org/page/terms_of_use.

Usage of BioOne content is strictly limited to personal, educational, and non-commercial use. Commercial inquiries or rights and permissions requests should be directed to the individual publisher as copyright holder.

Identificación de Biotipos de *Spodoptera frugiperda*¹ Provenientes de Plantas Hospederas de Maíz en Diferentes Regiones de México

*Spodoptera frugiperda*¹ Biotype Identification from Maize Host Plants in Different Regions of Mexico

Ninfa M. Rosas-García^{*2}, Verónica Herrera-Mayorga^{2,3}, Gildardo Rivera², Maribel Mireles-Martínez², Francisco A. Paredes Sánchez³, y Jesús M. Villegas-Mendoza²

Resumen. En este trabajo se realizó la identificación genética de los biotipos de *Spodoptera frugiperda* (Hübner) presentes en plantas de maíz en siete regiones de México. La identificación genética se realizó mediante PCR-RFLP de la región citocromo oxidasa I del gen mitocondrial (*COI*). Los resultados indicaron que el 94.6% de los individuos analizados son del biotipo maíz, mientras que el 5.4% corresponden al biotipo arroz. Se observa que la presencia del biotipo maíz es consistente con la planta hospedera, pero dicha asociación no es absoluta. Se requieren más estudios para poder esclarecer la relación del biotipo con la planta hospedera.

Abstract. In this work, we identified biotypes of *Spodoptera frugiperda* (Hübner) in maize host plants from seven regions in Mexico. PCR-RFLP was conducted to detect the cytochrome oxidase I mitochondrial gen (*COI*). Results indicated that 93.8% analyzed individuals belong to corn biotype, and 5.4% individuals belong to rice biotype. The presence of the corn biotype is consistent with the host plant, however such association is not absolute. More studies are required to clear the relation between biotype and plant host.

Introducción

Spodoptera frugiperda (Hübner) es una plaga distribuida en las zonas tropicales y subtropicales del continente americano (Lopez-Edwards et al. 1999, Nagoshi and Meagher 2003b, Busato et al. 2004, Clark et al. 2007, Martinelli et al. 2007). Este insecto lepidóptero causa pérdidas económicas en cultivos de importancia agrícola, como el maíz, el arroz, la caña de azúcar, el algodón, y diversas hortalizas (Andrews 1980, Busato et al. 2004, Martinelli et al. 2007).

Este insecto polífago inicialmente fue considerado una especie única, sin embargo, en la década de los 80, una serie de estudios logró la identificación de dos cepas de *S. frugiperda*. Estas cepas fueron caracterizadas como biotipo maíz

¹(Lepidoptera: Noctuidae).

²Laboratorio de Biotecnología Ambiental, Centro de Biotecnología Genómica, Instituto Politécnico Nacional, 88710, Reynosa, México.

³Laboratorio de Biología, UPII Zacatecas, Instituto Politécnico Nacional, 98160 Zacatecas, Mexico.

*Corresponding author: nrosas@ipn.mx

y biotipo arroz, que aunque son morfológicamente iguales, presentan diferencias alimenticias por el maíz y el arroz como plantas hospederas respectivamente (Pashley 1986, 1988). Así mismo, estos biotipos presentan diferencias en el desarrollo, sobrevivencia, factores fisiológicos, apareamiento y de resistencia a insecticidas químicos y biológicos (Pashley and Martin 1987, Adamczyk et al. 1997, Clark et al. 2007). Eventualmente, el biotipo maíz se ha encontrado presente en cultivos de sorgo y algodón, y el biotipo arroz en pastizales (Nagoshi and Meagher 2003a, Prowell et al. 2004, Nagoshi and Meagher 2004).

La identificación de ambos biotipos empleando técnicas moleculares ha sido ampliamente documentada en diversos países del continente americano y es particularmente útil en el manejo integrado de dicha plaga, ya que permite distinguir a las cepas aún después de un periodo de conservación y también permite determinar hábitos ecológicos de las poblaciones y sus mecanismos de aislamiento en diversos hábitats. Así mismo, la identificación de biotipos puede utilizarse como un método de protección de cultivos para el manejo de *S. frugiperda* porque permite definir técnicas de manejo para la resistencia a insecticidas cuando ocurre el traslape espacial y temporal que se presenta en algunos cultivos (Meagher and Gallo-Meagher 2003, Prowell et al. 2004, Clark et al. 2007, Martinelli et al. 2007). México ocupa un lugar preponderante en producción de maíz a nivel mundial. Dicho cultivo es atacado por diversas plagas, siendo *S. frugiperda* la principal y la que causa mayores daños (Blanco et al. 2014). El objetivo de este estudio consistió en la identificación genética de los biotipos de *S. frugiperda* en el cultivo de maíz en diversas regiones de México para generar información útil en el control de dicha plaga.

Materiales y Métodos

Recolección de Muestras. La colecta de los individuos de *S. frugiperda* en etapa larvaria se realizó en campos de cultivo de maíz de diferentes regiones de México (Cuadro 1, Figs. 1 y 2), como controles positivos se utilizaron individuos previamente caracterizados como biotipos maíz y arroz, proporcionados por el Dr. Nagoshi del Center for Medical, Agricultural, and Veterinary Entomology, USDA-ARS.

Cuadro 1. Procedencia de los Individuos Colectados de *S. frugiperda* en Mexico
Table 1. Origin of *S. frugiperda* Individuals Collected in Mexico

Región	Clave	Ciudad	Estado
Noroeste	1	Durango	Durango
	2	Guasave	Sinaloa
Noreste	3	Reynosa	Tamaulipas
	4	Mante	Tamaulipas
	5	Zapopan	Jalisco
Oeste	6	Colima	Colima
	7	Zacatecas	Zacatecas
Centro-Norte	8	Aguascalientes	Aguascalientes
	9	San Luis Potosí	San Luis Potosí
Centro-Sur	10	Cuautla	Morelos
Suroeste	11	Tapachula	Chiapas
Sureste	12	Mérida	Yucatán



Fig. 1. División regional de México basada en la combinación de factores naturales e histórico-culturales.

Fig. 1. Regional division of Mexico based on combination of natural, historic, and cultural factors.

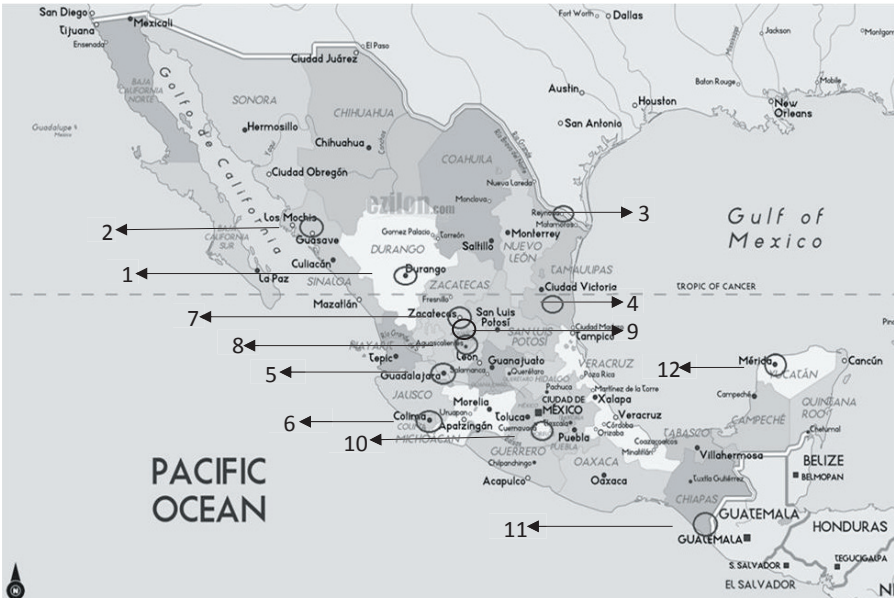


Fig. 2. Zonas de recolección (en círculo) de individuos de *S. frugiperda* en México.

Fig. 2. Collection area (circled) of *S. frugiperda* individuals in Mexico.

Preparación de DNA. Las larvas del tercer instar se colocaron a -70°C y posteriormente fueron procesadas con el Wizard® Genomic DNA Purification Kit (Promega, Madison, WI) de acuerdo a las recomendaciones del fabricante mediante el protocolo de tejido animal. Cada larva se procesó de manera individual y las muestras de DNA se almacenaron a 4°C hasta su análisis.

Análisis de PCR-RFLP. La amplificación de la región *COI* del DNA mitocondrial se realizó en un volumen de 25 µl que contenía: 5 µl de buffer *Taq* DNA polimerasa (5X), 0.5 µl de dNTP's (10 mM), 1.0 µl de cada oligonucleótido (5 µM), 0.2 µl (5 U/µl) de *Taq* DNA polimerasa (Promega, Madison, WI), 1.0 µl de templado. Los oligonucleótidos utilizados para la región *COI* fueron JM76 (5'-GAGCTGAATTAGG(G/A)ACTCCAGG-3') y JM77 (5'-ATCACCTCC(A/T)CCTGCAGGATC-3') (Bio-Synthesis, Inc. Lewisville, TX) (Nagoshi et al. 2006). El tamaño del amplicón es de 569 pb. El programa de amplificación se conformó de un ciclo inicial de 94°C por 1 min, seguido de 30 ciclos a 92°C por 45 s, 56°C por 45 s, y 72°C por 1 min, y un ciclo de extensión final de 72°C por 3 min, y posteriormente se mantuvo a 10°C (∞) en un termociclador DNA Engine 2 (MJ Research® Quebec, Canada). Posteriormente se realizó una digestión agregando a un microtubo 10 µl del producto de la reacción de PCR y 2.5 U de la enzima de restricción *MspI*, si el amplicón contiene el sitio de restricción 5'...C[^]CGG...3' la enzima hará el corte correspondiente, indicando la diferencia entre ambos biotipos, los fragmentos de 497 y 72 pb son característicos del biotipo maíz, un solo fragmento de 569 pb es característico del biotipo arroz. La reacción se incubó a 37°C por 2 h en el termociclador. Los productos de PCR se colocaron en un gel de agarosa al 2.5% con Sybr Green 1X (Invitrogen, Carlsbad, CA) y la electroforesis se corrió con buffer TBE 1X a 80 V/10 min y 100 V/50 min. Los productos se analizaron en un fotodocumentador mediante el programa Kodak Molecular Imaging.

Análisis de la Secuencia de DNA. Para confirmar que el fragmento amplificado correspondía a la región *COI* de *S. frugiperda*, se llevó a cabo el análisis de su secuencia, para ello se realizó la purificación del producto de PCR mediante ExoSAP-IT® (Affymetrix, Santa Clara, CA). Posteriormente, se llevó a cabo la reacción de secuenciación, mediante las condiciones indicadas en el Big Dye Terminator v.3.1 Cycle Sequencing Kit en el equipo ABI 3130 (Applied Biosystems, Foster City, CA). El electroferograma obtenido fue visualizado, editado y ensamblado con el programa DNASTAR Lasergene 8 (Madison, WI). Finalmente, las secuencias se alinearon para determinar el porcentaje de identidad con las secuencias reportadas en el NCBI con el programa ClustalX (EMBOSS).

Resultados

El biotipo correspondiente de los individuos colectados en las siete regiones del país se muestra en el Cuadro 2. Se analizaron 147 individuos de *S. frugiperda* y en todos los casos se observó el amplicón de 569 pb correspondiente al fragmento del gen *COI* mitocondrial. De ellos 139 corresponden al biotipo maíz y 8 corresponden al biotipo arroz. El proceso de digestión con la enzima de restricción *MspI* mostró las bandas correspondientes de 497 pb y 72 pb en 118 individuos y en los 21 individuos provenientes de San Luis Potosí, Zapopan, y Zacatecas sólo se observó la banda de 497 pb. Sólo 8 individuos no mostraron las bandas correspondientes después del proceso de digestión por lo que se considera que pertenecen al biotipo arroz (1 individuo de Durango, 1 de Mante, 1 de Zapopan, 2

Cuadro 2. Biotipos de *S. frugiperda* de Plantas de Maíz Localizadas en Diferentes Regiones de México

Table 2. Biotypes of *S. frugiperda* Individuals from Maize Plants in Different Areas of Mexico

Población	Localización georreferenciada	No. de individuos colectados	Productos de la restricción con Mspl (pb)	
			Biotipo maíz (497-72 pb)	Biotipo arroz (569 pb)
Durango	24°03'07.2"N 104°36'46.0"W	24	23	1
Guasave	25°32'44.1"N 108°28'52.0"W	7	7	0
Reynosa	*	21	21	0
Mante	22°33'36.7"N 98°55'46.0"W	23	22	1
Zapopan	20°48'50.6"N 103°27'16.4"W	6	5	1
Colima	18°53'52.9"N 103°51'28.4"W	6	6	0
Zacatecas	23°59'52.4"N 103°00'52.9"W	15	13	2
Aguascalientes	22°13'38.9"N 102°18'23.6"W	4	4	0
San Luis Potosí	22°08'17.4"N 100°53'34.0"W	6	3	3
Cuautla	**	9	9	0
Tapachula	***	20	20	0
Mérida	20°33'59.3"N 89°42'32.0"W	6	6	0
Brazos, TX† ¹	--	7	7	0
Chiefland, FL† ²	--	28	0	28

*Obtenido de la colonia de *S. frugiperda* establecida en el laboratorio de Biotecnología Ambiental CBG-IPN.

**Obtenido de la colonia de *S. frugiperda* establecida en el CEPROBI.

*** Obtenido de la colonia de *S. frugiperda* establecida en el ECOSUR.

†Control positivo.

¹Obtenidos de maíz, ²obtenidos de pasto y proporcionados por el Dr. R. Nagoshi.

de Zacatecas, y 3 de San Luis Potosí). Estos individuos pertenecen a las regiones Noroeste, Noreste, Oeste, y Centro-Norte, respectivamente.

La secuencia del fragmento de 569 pb presentó un 99% de identidad con la secuencia parcial del gen mitocondrial de la región *COI* de *S. frugiperda* voucher GU439151.1., reportada en el NCBI.

Discusión

El análisis molecular de individuos de *S. frugiperda* en siete regiones de México, demostró que el biotipo maíz está presente en el cultivo de maíz. Sin embargo, en el mismo cultivo, en las regiones noroeste, noreste, centro-norte, y oeste se determinó la presencia de individuos pertenecientes al biotipo arroz. No obstante a que existen otros marcadores moleculares que se usan como métodos para diferenciar los biotipos maíz y arroz en *S. frugiperda*, tales como las secuencias en tándem del genoma nuclear, o la región citocromo oxidasa II del gen mitocondrial (Nagoshi and Meagher 2003b, Lewter et al. 2006, Vélez-Arango et al. 2008), el marcador molecular más robusto es el de la región citocromo oxidasa I del gen mitocondrial (*COI*). Este marcador ha sido empleado exitosamente para determinar la presencia de ambos biotipos en larvas de *S. frugiperda* de diferentes plantas hospederas.

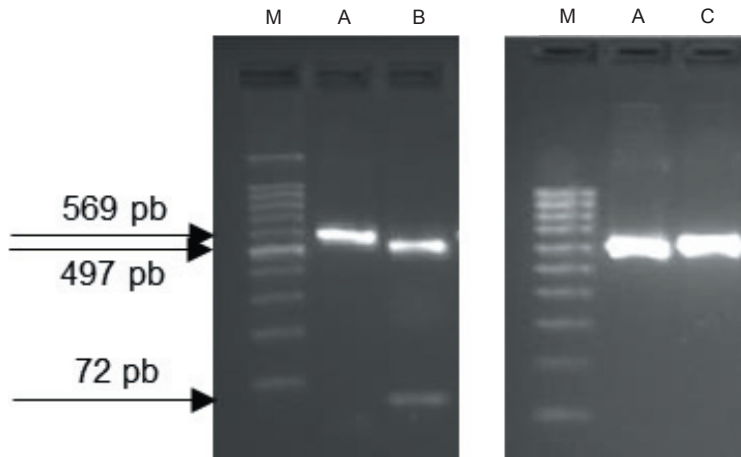


Fig. 2. Amplificación y digestión del gen mitocondrial de la región *COI* de *S. frugiperda* en gel de agarosa al 2.5%. M) Marcador de peso molecular de 100 pb (Promega). A) Fragmento amplificado de 569 pb producido por los oligonucleótidos JM-76-/JM-77. B) Fragmentos amplificados por PCR y digeridos con la enzima de restricción *MspI*. Los fragmentos son de 497 y 72 pb, característicos del biotipo maíz. C) Fragmento amplificado por PCR sin digerir característico del biotipo arroz. Fig. 2. Mitochondrial *COI* gene amplification and restriction digestion in 2.5% agarose gel. M) Molecular weight marker (100 bp) (Promega). A) PCR-amplified uncut 569 bp fragment produced by JM-76/JM-77 primer pair. B) PCR-amplified fragment digested with the *MspI* restriction enzyme. Fragments are 497 and 72 bp characteristic of corn biotype. C) PCR-amplified fragment uncut, denotes rice biotype.

En este trabajo se genotificaron 147 muestras provenientes de plantas hospederas de maíz de siete regiones de México. De estas muestras, 139 fueron caracterizadas como biotipo maíz, de acuerdo al patrón de digestión observado con la enzima de restricción *MspI*, y en este caso logramos identificar el producto de 72 pb en la mayoría de las muestras analizadas, ya que por ser un fragmento pequeño frecuentemente es difícil detectarlo (Vélez-Arango et al. 2008). Es importante resaltar que 8 individuos de *S. frugiperda* de las regiones Noroeste, Noreste, Centro-Norte, y Oeste de México no mostraron el patrón de corte, por lo que se les consideró como biotipo arroz. Este hallazgo indica que el 94.6% de los individuos colectados de plantas de maíz pertenecen al biotipo maíz y sólo el 5.4% de los individuos colectados de estas mismas plantas pertenecen al biotipo arroz.

Estos resultados concuerdan con los de Murúa et al. (2015), quienes confirman que los biotipos son consistentes en su preferencia por la planta hospedera. Estudios previos indican que el biotipo maíz se encuentra asociado predominantemente a cultivos de maíz, sorgo y algodón (Nagoshi et al. 2007; Vélez-Arango et al. 2008), mientras que el biotipo arroz se encuentra preferentemente en cultivos de arroz y en el pasto Bermuda (Pashley 1986). No obstante a que esta preferencia se observa de manera regular, las asociaciones de los biotipos a sus hospederos no son absolutas (Juárez et al. 2014). En estudios realizados en nuestro laboratorio encontramos la presencia de 4 individuos

pertenecientes al biotipo maíz y 2 pertenecientes la biotipo arroz en sorgo (datos no mostrados), lo que resulta en un hallazgo interesante porque no se ha reportado la presencia del biotipo arroz en sorgo. Posiblemente la cercanía entre los cultivos causó una mezcla en las poblaciones de la plaga y la presencia del biotipo arroz en sorgo ocurrió de manera eventual, o bien el biotipo arroz podría estar presente en bajas proporciones en este cultivo, como se ha presentado en otros (Vélez-Arango et al. 2008).

COI-BA	-----TAGGGACTCCAGGATTTTAAATTGGAG	27
COI-BM	-----GAGCTGAATTAGGAACGCCAGGATCTTAAATTGGAG	36
gi 301015149 gb GU439151.1	GTACTTCTTAAAGTTTATTAATTCGAGCTGAATTAGGGACTCCAGGATCTTAAATTGGAG	60
	**** *	
COI-BA	ATGATCAAATTTATAACTATTGTAACAGCTAATGCTTTTCTTATAATTTTTTTATAG	87
COI-BM	ATGATCAAATTTATAACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATATAATTTTTTTATAG	96
gi 301015149 gb GU439151.1	ATGATCAAATTTATAACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATATAATTTTTTTATAG	120

COI-BA	TTATACCATTATAAATGGAGGATTTGGAAATGACTTGTACCTTTAATATTAGGAGCCC	147
COI-BM	TTATACCATTATAAATGGAGGATTTGGAAATGACTTGTACCTTTAATATTAGGAGCCC	156
gi 301015149 gb GU439151.1	TTATACCATTATAAATGGAGGATTTGGAAATGACTTGTACCTTTAATATTAGGAGCCC	180

COI-BA	CTGATATAGCTTTCCACGTATAAATAATATAAGTTTTGACTTTTACCCCATCTTTAA	207
COI-BM	CTGATATAGCTTTCCACGTATAAATAATATAAGTTTTGACTTTTACCCCATCTTTAA	216
gi 301015149 gb GU439151.1	CTGATATAGCTTTCCACGTATAAATAATATAAGTTTTGACTTTTACCCCATCTTTAA	240

COI-BA	CTTTATTAATTTCTAGTAGCATTGTAGAAAATGGAGCAGGAACCTGGATGAACAGTTTACC	267
COI-BM	CTTTATTAATTTCTAGTAGCATTGTAGAAAATGGAGCAGGAACCTGGATGAACAGTTTACC	276
gi 301015149 gb GU439151.1	CTTTATTAATTTCTAGTAGCATTGTAGAAAATGGAGCAGGAACCTGGATGAACAGTTTACC	300

COI-BA	CCCCCTCTCCTCTAAATATTGCTCATGGTGGTAGTTCAGTAGATTTAGCTAATTTCTCAC	327
COI-BM	CCCCCTCTCCTCTAAATATTGCTCATGGTGGTAGTTCAGTAGATTTAGCTAATTTCTCAC	336
gi 301015149 gb GU439151.1	CCCCCTCTCCTCTAAATATTGCTCATGGTGGTAGTTCAGTAGATTTAGCTAATTTCTCAC	360

COI-BA	TTCAATTTAGCTGGAATTTCACTATTTTAGGAGCTATTAACTTTAATCTACTATTATTA	387
COI-BM	TTCAATTTAGCTGGAATTTCACTATTTTAGGAGCTATTAACTTTAATCTACTATTATTA	396
gi 301015149 gb GU439151.1	TTCAATTTAGCTGGAATTTCACTATTTTAGGAGCTATTAACTTTAATCTACTATTATTA	420

COI-BA	ATATACGATTAATAAATTTATCATTGTAGCAAACTCTTATTTATTTAGAGCTGTAGGTA	447
COI-BM	ATATACGATTAATAAATTTATCATTGTAGCAAACTCTTATTTATTTAGAGCTGTAGGTA	456
gi 301015149 gb GU439151.1	ATATACGATTAATAAATTTATCATTGTAGCAAACTCTTATTTATTTAGAGCTGTAGGTA	480

COI-BA	TTACTGCATTCTTATTATTATTAATCTTTACTGTTTTAGCTGAGC-----	493
COI-BM	TTACTGCATTCTTATTATTATTAATCTTTACTGTTTTAGCTGAGCTATTACTATATTAC	516
gi 301015149 gb GU439151.1	TTACTGCATTCTTATTATTATTAATCTTTACTGTTTTAGCTGAGCTATTACTATATTAC	540

COI-BA	-----	493
COI-BM	-----	561
gi 301015149 gb GU439151.1	TTTATCAACATTTATT	617

Fig. 3. Alineamiento de las secuencias de los fragmentos de 569 pb obtenidos de los individuos de *S. frugiperda* de biotipo arroz (COI-BA) y biotipo maíz (COI-BM) y una secuencia parcial del gen mitocondrial *COI* reportada en el NCBI (GU439151.1). El recuadro negro muestra las diferencias en las secuencias entre el biotipo arroz y el biotipo maíz con el sitio de restricción para la enzima MspI.

Fig. 3. Sequence alignment of the 569 bp fragments from corn (COI-BM) and rice (COI-BA) biotype of *S. frugiperda* individuals and a partial sequence of the mitochondrial *COI* gene reported in the NCBI (GU439151.1). Black box indicates the difference in sequence between rice and corn biotypes with the restriction site for MspI enzyme in corn biotype.

La presencia de ambos biotipos en la misma planta hospedera, o la presencia de un biotipo en una planta hospedera diferente a la esperada son asociaciones que no se han esclarecido y la presencia del biotipo arroz en plantas de maíz, como se observa en este estudio, podría deberse a que éste tiene una distribución más amplia en plantas hospederas como por ejemplo la alfalfa (Meagher and Nagoshi 2004, Juárez et al. 2012). De acuerdo a Clark et al. (2007) la presencia del biotipo no está relacionada al aislamiento geográfico ni a la preferencia de la planta hospedera. Los resultados de este trabajo contribuyen al conocimiento de la variabilidad molecular en *S. frugiperda* en cultivos de maíz en diferentes regiones de México y el conocimiento de su estructura genética podrá ser de utilidad en el establecimiento de estrategias de control en México, que incluyan técnicas eficientes en el manejo de la plaga, así como en el manejo de la resistencia y el uso adecuado de agentes químicos o biológicos.

Agradecimiento

Los autores expresamos nuestro agradecimiento a Perla Marina Gómez-López y Minerva Natalie Escareño-Becerra por el apoyo proporcionado en el manejo de las muestras del biotipo arroz y al Instituto Politécnico Nacional por el apoyo económico otorgado para el desarrollo de este estudio, a través de los proyectos SIP-20130492, SIP-20131263, SIP-20140004, SIP-20140584, SIP-20141263, y SIP-20150872 así como también a la COFAA y al programa EDI.

Referencias Citadas

- Adamczyk, J. J., J. W. Holloway, B. R. Leonard, and J. B. Graves. 1997. Susceptibility to fall armyworm collected from different plant hosts to selected insecticides and transgenic Bt cotton. *J. Cott. Sci.* 1: 21-28.
- Andrews, K. L. 1980. The whorlworm, *Spodoptera frugiperda*, in Central America and neighboring areas. *Fla. Entomol.* 63: 456-467.
- Blanco, C. A., J. G. Pellegaud, U. Nava-Camberos, D. Lugo-Barrera, P. Vega-Aquino, J. Coello, A. P. Terán-Vargas, and J. Vargas-Camplis. 2014. Maize pests in Mexico and challenges for the adoption of integrated pest management programs. *J. Integr. Pest Manag.* 5: E1-E9.
- Busato, G. R., A. D. Grützmacher, A. C. De Oliveira, E. A. Vieira, P. D. Zimmer, M. M. Kopp, J. d. M. Bandeira, and M. T. R. 2004. Análise da estrutura e diversidade molecular de populações de *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) associadas às culturas de milho e arroz no Rio Grande do Sul. *Neotrop. Entomol.* 33: 709-716.
- Clark, P. L., J. Molina-Ochoa, S. Martinelli, S. R. Skoda, D. J. Isenhour, D. J. Lee, J. T. Krumm, and J. E. Foster. 2007. Population variation of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*, in the Western Hemisphere. *J. Insect Sci.* 7: 5.
- Juárez, M. L., M. G. Murúa, M. G. García, M. Ontivero, T. Vera, J. C. Vilardi, A. T. Groot, A. P. Castagnaro, G. Gastaminza, and E. Willink. 2012. Host association of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) corn and rice strains in Argentina, Brazil, and Paraguay. *J. Econ. Entomol.* 105: 573-582.
- Juárez, M. L., G. Schöfl, M. T. Vera, J. C. Vilardi, M. G. Murúa, E. Willink, S. Hänniger, D. G. Heckel, and A. T. Groot. 2014. Population structure of *Spodoptera frugiperda* maize and rice host forms in South America: are they host strains? *Entomol. Exp. Appl.* 152: 182-199.

- Lewter, J. A., A. L. Szalanski, R. N. Nagoshi, J. Meagher, R. L. , C. B. Owens, and R. G. Luttrell. 2006. Genetic variation within and between strains of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). Fla. Entomol. 89: 63-68.
- Lopez-Edwards, M., J. L. Hernández-Mendoza, A. Pescador-Rubio, J. Molina-Ochoa, R. Lezama-Gutiérrez, J. J. Hamm, and B. R. Wiseman. 1999. Biological differences between five populations of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) collected from corn in Mexico. Fla. Entomol. 82: 254-262.
- Martinelli, S., P. L. Clark, M. I. Zucchi, M. C. Silva-Filho, E. J. Foster, and C. Omoto. 2007. Genetic structure and molecular variability of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) collected in maize and cotton fields in Brazil. Bull. Entomol. Res. 93: 225-231.
- Meagher, R. L., and M. Gallo-Meagher. 2003. Identifying host strains of fall armyworm (Lepidoptera:Noctuidae) in Florida using mitochondrial markers. Fla. Entomol. 86: 450-455.
- Meagher, R. L., and R. N. Nagoshi. 2004. Population dynamics and occurrence of *Spodoptera frugiperda* host strains in Southern Florida. Ecol. Entomol. 29: 614-620.
- Murúa, M. G., R. N. Nagoshi, D. A. Dos Santos, M. M. Hay-Roe, R. L. Meagher, and J. C. Vilardi. 2015. Demonstration using field collections that Argentina fall armyworm population exhibit strain-specific host plant preferences. J. Econ. Entomol. 108: 2305-2315.
- Nagoshi, R. N., and R. L. Meagher. 2003a. Fall armyworm FR sequences map to sex chromosomes and their distribution in the wild indicate limitation in interstrain mating. Insect Mol. Biol. 12: 453-458.
- Nagoshi, R. N., and R. L. Meagher. 2003b. FR tandem-repeat sequence in fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) host strains. Ann. Entomol. Soc. Am. 96: 329-335.
- Nagoshi, R. N., and R. L. Meagher. 2004. Behavior and distribution of the two fall armyworms host strains in Florida. Fla. Entomol. 87: 440-449.
- Nagoshi, R. N., R. L. Meagher, J. J. Adamczyk Jr., K. Braman, R. L. Brandenburg, and G. Nuessly. 2006. New restriction fragment length polymorphisms in the cytochrome oxidase I gene facilitate host strain identification of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) populations in the southeastern United States. J. Econ. Entomol. 99: 671-677.
- Nagoshi, R. N., P. Silvie, R. L. Meagher, J. Lopez, and V. Machado. 2007. Identification and comparison of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) host strains in Brazil, Texas, and Florida. Ann. Entomol. Soc. Am. 100: 394-402.
- Pashley, D. P. 1986. Host-associated genetic differentiation in fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae): a sibling species complex? Ann. Entomol. Soc. Am. 79: 898-904.
- Pashley, D. P. 1988. Current status of fall armyworm host strains. Fla. Entomol. 71: 227-234.
- Pashley, D. P., and J. A. Martin. 1987. Reproductive incompatibility between host strains of the fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae). Ann. Entomol. Soc. Am. 80: 731-736.
- Prowell, D. P., M. McMichael, and J.-F. Silvain. 2004. Multilocus genetic analysis of host use, introgression, and speciation in host strains of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae). Ann. Entomol. Soc. Am. 97: 1034-1044.

Vélez-Arango, A. M., R. E. Arango I., D. Villanueva M., E. Aguilera G., and C. I. Saldamando B. 2008. Identificación de biotipos de *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) mediante marcadores mitocondriales y nucleares. Rev. Col. Entomol. 34: 145-150.