

Integrasi Multi-Omics untuk Identifikasi Mekanisme Ketahanan *Spodoptera Frugiperda* dan Pemanfaatan Plasma Nutfah Tropis pada Tanaman Jagung (*Zea Mays* L.)

Ahmad Faris Al Mubarak¹, Muhammad Irhas Fatahillah²

Program Studi Agroteknologi, Fakultas Pertanian, Universitas Pembangunan Nasional Veteran Jawa Timur, Indonesia¹

Program Studi Teknik Industri, Fakultas Teknik, Universitas Hasyim Asy'ari, Indonesia²

okefar19@gmail.com

Abstrak

Kata Kunci:

Fall armyworm;
Plasma nutfah tropis;
Resistensi jagung;
Seleksi genomik; *Zea mays*

Jagung, sebagai komoditas pangan global, menghadapi ancaman serius terhadap produktivitasnya akibat serangan *Spodoptera frugiperda* (FAW), hama invasif yang menyebabkan kerugian ekonomi hingga USD 9,4 miliar per tahun. Tinjauan ini bertujuan untuk menganalisis arsitektur genetik resistensi FAW dan mengevaluasi potensi plasma nutfah tropis dalam pengembangan varietas jagung tahan FAW dengan memanfaatkan teknologi genomik terkini. Metode yang digunakan adalah tinjauan pustaka terhadap jurnal internasional yang diterbitkan antara 2015 hingga 2025. Gap penelitian yang ditemukan mencakup keterbatasan integrasi antara temuan genomik dan pengembangan varietas komersial dan dominasi studi pada plasma nutfah subtropis. Keunikan tinjauan ini terletak pada sintesis integratif yang pertama kali menggabungkan analisis multi-omics (GWAS, pemetaan QTL, transcriptomics, metabolomics) dengan karakterisasi komprehensif plasma nutfah tropis untuk resistensi FAW. Hasil penelitian menunjukkan identifikasi 21 loci SNP dan QTL mayor pada bin 4.06 dan 9.03 yang menjelaskan 35,7% variasi resistensi, dengan kandidat gen *ZmCCR*, *ZmWAK*, *ZmPR*, serta metabolit kunci seperti benzoxazinoids dan fenolik ($r = -0,78$ hingga $-0,82$). Genotipe unggul dari plasma nutfah tropis seperti CML 72, CML 141, CML312, dan CML567 menunjukkan resistensi tinggi dengan sifat morfo-biokimia optimal. Integrasi teknologi CRISPR/Cas9, RNAi, seleksi genomik (akurasi 0,72-0,85), dan doubled haploid yang menyediakan kerangka untuk pengembangan varietas jagung adaptif terhadap perubahan iklim.

Abstract

Keyword:

Fall armyworm;
Genomic selection;
Tropical germplasm;
Maize resistance;
Zea mays

Maize, as a global food commodity, faces a serious threat to its productivity due to *Spodoptera frugiperda* (FAW), an invasive pest responsible for economic losses of up to USD 9.4 billion annually. This review aims to analyze the genetic architecture of FAW resistance and assess the potential of tropical germplasm for developing FAW-resistant maize varieties through cutting-edge genomic technologies. The method employed is a literature review of international journals published from 2015 to 2025. The research gap identified includes the limited integration between genomic discoveries and commercial variety development and the dominance of studies focused on temperate germplasm. The novelty of this review lies in the first integrative synthesis combining multi-omics analysis (GWAS, QTL mapping, transcriptomics, metabolomics) with comprehensive characterization of tropical germplasm for FAW resistance. The results revealed the identification of 21 SNP loci and major QTL at bins 4.06 and 9.03, explaining 35.7% of resistance variation, with candidate genes *ZmCCR*, *ZmWAK*, *ZmPR*, and key metabolites such as benzoxazinoids and phenolics ($r = -0.78$ to -0.82). Superior genotypes from tropical germplasm, such as CML 72, CML 141, CML312, and CML567, exhibited high resistance with optimal morpho-biochemical traits. Integration of CRISPR/Cas9, RNAi, genomic selection (accuracy 0.72-0.85), and doubled haploid technologies provides a framework for developing climate-adaptive maize varieties.

Information Production:

© 2026 by the authors of this article. This work is licensed under an Attribution-ShareAlike 4.0 International (CC BY-SA 4.0)



PENDAHULUAN

Tanaman Jagung (*Zea mays* L.) adalah komoditas penting secara global, yang menyediakan sumber pangan bagi lebih dari 4,5 miliar orang dan memainkan peran besar dalam ketahanan pangan, khususnya di kawasan tropis (Prasanna et al., 2021). Namun, produktivitas jagung terancam serius oleh serangan *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith), atau lebih dikenal sebagai fall armyworm (FAW). Hama lepidoptera ini pertama kali terdeteksi di Afrika pada 2016 dan kini telah menyebar ke lebih dari 100 negara di Asia, Afrika, dan Oseania (Moin et al., 2025; Kamweru et al., 2023). FAW dapat menyebabkan kerugian hasil jagung hingga 58% pada tanaman yang tidak dilindungi, dengan dampak ekonomi global diperkirakan mencapai USD 9,4 miliar setiap tahunnya (Leclerc et al., 2024; Pingault et al., 2021). Keberhasilan FAW bertahan hidup dan berkembang biak

sangat dipengaruhi oleh kemampuannya dalam menjangkau lebih dari 350 spesies tanaman inang, kemampuan migrasi sejauh 100 km per malam, serta siklus hidup yang sangat singkat, yaitu hanya 30 hari. Faktor-faktor ini membuat pengendalian konvensional menjadi sangat sulit (Leclerc et al., 2024; Pingault et al., 2021). Oleh karena itu, dibutuhkan pendekatan baru yang inovatif, yaitu dengan mengembangkan varietas jagung yang tahan terhadap FAW melalui kombinasi teknologi genomik terkini dan eksplorasi plasma nutfah tropis sebagai sumber ketahanan alami.

Perkembangan teknologi genomik dalam dekade terakhir telah mengubah pendekatan pemuliaan tanaman untuk meningkatkan ketahanan terhadap hama lepidoptera, khususnya *Spodoptera frugiperda* (FAW). Wang et al. (2025) mengidentifikasi 21 locus SNP pada kromosom 1, 2, 3, 5, 6, dan 7 yang terkait dengan resistensi terhadap FAW, dengan kandidat gen seperti ZmCCR, ZmWAK, dan ZmPR yang berperan dalam biosintesis lignin dan respons pertahanan. Womack et al. (2020) menggunakan QTL mapping untuk mengidentifikasi region genomik pada bin 4.06 dan 9.03, yang menjelaskan hingga 35,7% variasi resistensi terhadap kerusakan daun akibat FAW, dengan QTL pada bin 9.03 menunjukkan co-lokalisasi dengan QTL resistensi terhadap lepidoptera lain, mengindikasikan mekanisme pertahanan yang bersifat luas. Analisis transcriptomics oleh He et al. (2024) menggunakan RNA-sequencing, yang menemukan aktivasi cepat jalur jasmonic acid (JA), salicylic acid (SA), dan abscisic acid (ABA), dengan gen ZmJAZ1 yang menunjukkan peningkatan ekspresi 30 kali lipat dalam waktu 30 menit setelah serangan FAW pada genotipe resisten. Roychowdhury et al. (2023) menggunakan pendekatan multi-omics (genomics, transcriptomics, proteomics, metabolomics) untuk mengidentifikasi metabolit sekunder kunci, seperti benzoxazinoids (DIMBOA, HDMBOA) dan senyawa fenolik, yang berperan dalam antibiosis dan antixenosis terhadap FAW.

Teknologi pengeditan genom berbasis CRISPR/Cas9 telah membuka peluang baru dalam pemuliaan presisi untuk resistensi terhadap hama. Kumari et al. (2024) menunjukkan bahwa aplikasi CRISPR untuk memodifikasi gen kerentanannya dan memperkuat mekanisme pertahanan endogen telah menunjukkan hasil yang menjanjikan pada berbagai tanaman, termasuk jagung. Chen et al. (2024) melaporkan bahwa pendekatan CRISPR untuk menghapus gen kerentanannya dan meningkatkan mekanisme pertahanan menunjukkan potensi besar. Pendekatan RNA interference (RNAi) dalam penelitian Zhang et al. (2025) berhasil menurunkan ekspresi gen penting FAW, seperti CHSB (chitin synthase B), hingga 72,4% dan meningkatkan mortalitas larva sebesar 44,4% melalui sistem nanocarrier shRNA@CPD. Horikoshi et al. (2021) mengembangkan event transgenik MON 95379 yang menggabungkan berbagai toksin Bt (Cry1B.868, Cry1Da_7, Cry2Ab2), yang meningkatkan durabilitas resistensi dan mengurangi risiko evolusi resistensi FAW di lapangan. Chen et al. (2024) menunjukkan bahwa marker-assisted selection (MAS) yang mengintegrasikan platform genotyping high-throughput seperti Genotyping-by-Sequencing (GBS) dengan 45.000 marker SNP telah mempercepat seleksi genotipe resisten dan meningkatkan keuntungan genetik hingga 15% per siklus seleksi dibandingkan metode konvensional. Barreto et al. (2024), He et al. (2025), dan Nepolean et al. (2018) menunjukkan bahwa genomic selection (GS) yang menggunakan algoritma machine learning (Random Forest, Gradient Boosting, Deep Learning) memiliki kemampuan prediksi superior (0,72–0,85) dibandingkan dengan best linear unbiased prediction (BLUP), memungkinkan prediksi performa genotipe yang lebih akurat di berbagai lingkungan.

Plasma nutfah tropis menyimpan potensi genetik yang belum sepenuhnya dimanfaatkan sebagai sumber resistensi FAW. Moin et al. (2025) menemukan bahwa genotipe seperti CML 72, CML 141, dan DM 63 menunjukkan kerusakan daun yang rendah ($\leq 3,5$ pada skala 1–9). Kamweru et al. (2023) mengidentifikasi inbred lines CML 312, CML 567, dan CML 488 dengan kemampuan menggabungkan resistensi yang baik. Moin et al. (2025) juga menemukan bahwa trichome density yang tinggi (>15 per cm^2), ketebalan daun, serta kandungan acid detergent fiber (ADF), acid detergent lignin (ADL), total phenols, dan tannins berkorelasi negatif kuat dengan tingkat kerusakan FAW ($r = -0,68$ hingga $-0,82$). Kasoma et al. (2020) melakukan screening inbred lines tropis untuk identifikasi sumber resistensi FAW. Hindu et al. (2021) dan Warburton et al. (2023) menunjukkan bahwa konservasi plasma nutfah secara in situ dan ex situ telah mengidentifikasi tanda seleksi pada region genomik yang terkait dengan adaptasi terhadap cekaman biotik dan abiotik di lingkungan tropis.

Penelitian sebelumnya telah banyak membahas resistensi jagung terhadap FAW, namun sebagian besar masih terbatas pada pendekatan tunggal. Warburton et al. (2023) mengulas dasar genetik resistensi FAW melalui QTL mapping dan kandidat gen, tetapi belum mengintegrasikan teknologi genome editing dan genomic selection. Prasanna et al. (2021) mengkaji pemuliaan untuk ketahanan terhadap cekaman iklim, dengan fokus pada toleransi cekaman abiotik (seperti kekeringan dan stres panas), namun eksplorasi resistensi hama dalam konteks pemuliaan untuk ketahanan terhadap perubahan iklim masih minim. Roychowdhury et al. (2023) mengulas pipeline multi-omics untuk toleransi cekaman, namun aplikasi spesifik untuk interaksi tanaman dan serangan herbivora belum dibahas secara mendalam. Kumari et al. (2024) meninjau potensi

CRISPR/Cas9 untuk manajemen FAW, tetapi integrasinya dengan plasma nutfah lokal dan teknologi pemuliaan akselerasi belum dibahas secara komprehensif. Chen et al. (2024) mengulas integrasi marker genetik dalam program pemuliaan, namun penerapannya untuk resistensi FAW pada plasma nutfah tropis masih terbatas. Singla et al. (2024) mengeksplorasi omics dan phenotyping berkecepatan tinggi untuk resistensi terhadap hama, tetapi tidak mengaitkannya secara sistematis dengan strategi gene pyramiding dan manajemen resistensi.

Meskipun kemajuan signifikan telah dicapai dalam pemahaman mekanisme resistensi FAW dan pengembangan alat genomik, masih ada kesenjangan yang menghambat penerjemahan pengetahuan tersebut menjadi varietas komersial. Wang et al. (2025) dan Womack et al. (2020) menunjukkan bahwa sebagian besar studi GWAS dan QTL mapping dilakukan pada plasma nutfah temperate, dengan keterwakilan terbatas dari plasma nutfah tropis yang memiliki latar belakang genetik dan tanda adaptasi unik terhadap lingkungan tropis. Chen et al. (2024) dan Nepolean et al. (2018) menunjukkan bahwa integrasi antara penemuan genomik (GWAS, QTL, transcriptomics) dan pengembangan produk (MAS, genomic selection, teknologi doubled haploid) masih fragmentaris dan belum membentuk pipeline pemuliaan yang terintegrasi. Horikoshi et al. (2021) dan Gassmann et al. (2021) menekankan bahwa strategi manajemen resistensi untuk jagung Bt di lapangan belum didukung oleh pemahaman menyeluruh tentang arsitektur genetik resistensi alami dari plasma nutfah lokal yang dapat digabungkan dengan pendekatan transgenik melalui gene pyramiding. Chaikam et al. (2019) melaporkan bahwa penerapan teknologi pemuliaan akselerasi seperti speed breeding, doubled haploid (DH), dan high-throughput phenotyping (HTP) untuk trait resistensi FAW masih terbatas, dengan induksi haploid pada garis penginduksi yang teradaptasi tropis baru mencapai 6–9%, masih di bawah ambang batas optimal 12–15% untuk efisiensi maksimal. Prasanna et al. (2021) dan Singla et al. (2024) menekankan ketiadaan kerangka holistik yang mengintegrasikan teknologi genomik, karakterisasi plasma nutfah tropis, platform pemuliaan akselerasi, dan pemantauan resistensi di lapangan dalam satu ekosistem pemuliaan yang adaptif terhadap perubahan iklim dan tekanan hama yang berkembang.

Tinjauan ini bertujuan untuk memberikan analisis komprehensif dan sintesis integratif tentang kemajuan terkini dalam teknologi genomik dan pemanfaatan plasma nutfah tropis untuk pengembangan jagung tahan FAW. Review ini akan: (1) menganalisis arsitektur genetik resistensi FAW melalui GWAS, QTL mapping, dan pendekatan multi-omics (Wang et al., 2025; Roychowdhury et al., 2023), serta mengidentifikasi kandidat gen dan metabolit kunci untuk pemuliaan; (2) mengevaluasi keragaman genetik plasma nutfah tropis dan traits morfo-biochimic yang berkontribusi terhadap resistensi (Moin et al., 2025 dan Kamweru et al., 2023) untuk mengidentifikasi donor lines optimal. Sintesis ini diharapkan memberikan peta jalan strategis bagi program pemuliaan untuk menghadapi tantangan FAW di era perubahan iklim dengan memanfaatkan konvergensi teknologi genomik dan sumber daya plasma nutfah.

METODE PENELITIAN

Tinjauan atau ulasan ini disusun menggunakan teknik studi pustaka dengan mencari sumber atau literatur dalam bentuk data primer berupa jurnal internasional dalam sepuluh tahun terakhir yaitu tahun 2015-2025.

HASIL DAN PEMBAHASAN

Arsitektur Genetik Resistensi FAW: DARI GWAS KE MULTI-OMICS

Identifikasi Loci Resistensi melalui GWAS dan QTL Mapping

Kemajuan teknologi genome-wide association study (GWAS) telah memungkinkan identifikasi loci genetik yang mengontrol resistensi jagung terhadap *Spodoptera frugiperda* (FAW). Wang et al. (2025) melakukan GWAS pada panel jagung yang beragam dan berhasil mengidentifikasi 21 loci single nucleotide polymorphism (SNP) yang signifikan terkait dengan resistensi terhadap FAW, yang tersebar di kromosom 1, 2, 3, 5, 6, dan 7. Kandidat gen yang terlibat meliputi ZmCCR (cinnamoyl-CoA reductase), yang berperan dalam biosintesis lignin, ZmWAK (wall-associated kinase), yang terlibat dalam pengenalan pola molekuler yang terkait patogen (PAMPs), dan ZmPR (pathogenesis-related proteins), yang memainkan peran dalam respons pertahanan sistemik. Shikha et al. (2021) menjelaskan bahwa GWAS pada jagung memberikan resolusi tinggi untuk fine-mapping, karena memanfaatkan peristiwa rekombinasi historis dalam plasma nutfah yang beragam, tanpa terhambat oleh linkage drag seperti pada pemetaan bi-parental.

Pendekatan quantitative trait loci (QTL) mapping tetap menjadi metode yang efektif untuk menggali arsitektur genetik resistensi FAW. Womack et al. (2020) menggunakan composite interval mapping pada populasi recombinant inbred lines (RILs) dari persilangan Mp705 × Mo17 dan berhasil mengidentifikasi QTL mayor pada bin 4.06 dan 9.03, yang bersama-sama menjelaskan hingga 35,7% variasi fenotipik untuk resistensi

terhadap kerusakan daun FAW. QTL pada bin 9.03 menunjukkan effect size terbesar dengan LOD score 4,8, yang menjelaskan 26,5% variasi fenotipik dan menunjukkan konsistensi ekspresi di berbagai lingkungan. Womack et al. (2018) mengidentifikasi 24 QTL dengan variasi fenotipik yang dijelaskan antara 3,2% hingga 26,5%, dan menemukan bahwa QTL pada bin 1.06, 5.04, dan 9.03 stabil di tiga lingkungan pengujian, menunjukkan ketahanan yang kuat untuk aplikasi pemuliaan.

Integrasi hasil GWAS dan QTL mapping memberikan wawasan yang lebih mendalam mengenai arsitektur genetik resistensi FAW yang bersifat kompleks dan polygenic. Warburton et al. (2023) dalam ulasan mereka menjelaskan bahwa resistensi FAW dikendalikan oleh kombinasi QTL dengan efek besar dan banyak loci dengan efek kecil, dengan heritabilitas berkisar antara 0,45 hingga 0,68 tergantung pada latar belakang genetik dan lingkungan. Identifikasi area yang tumpang tindih antara puncak GWAS dan interval QTL memungkinkan fine-mapping dan pemetaan posisi gen kandidat dengan tingkat kepercayaan tinggi. Hindu et al. (2021) menekankan bahwa penggunaan multi-population GWAS dengan metode nested association mapping (NAM) atau multiparent advanced generation intercross (MAGIC) dapat meningkatkan resolusi pemetaan dan penemuan alel dari berbagai latar belakang plasma nutfah. Area genomik yang diidentifikasi melalui GWAS dan QTL mapping menjadi dasar untuk seleksi berbantuan marker (MAS) dan seleksi genomik (GS) dalam program pemuliaan modern, memungkinkan seleksi presisi tanpa memerlukan fenotiping yang mahal untuk resistensi FAW pada generasi awal.

Analisis Transcriptomics dan Jaringan Regulasi

Analisis transcriptomics dengan RNA-sequencing (RNA-seq) telah mengungkapkan dinamika temporal dan kompleksitas respons molekuler jagung terhadap serangan FAW. He et al. (2024) melakukan RNA-seq time-course pada daun jagung setelah serangan FAW dan mengidentifikasi aktivasi cepat jalur sinyal phytohormone, terutama jasmonic acid (JA), salicylic acid (SA), dan abscisic acid (ABA), yang terekspresikan secara koordinatif dalam merespon serangan herbivora. Analisis ekspresi gen diferensial mengidentifikasi 3.847 gen yang terekspresi lebih tinggi dan 2.156 gen yang tertekan pada genotipe resisten dibandingkan dengan genotipe rentan, dengan pengayaan signifikan pada Gene Ontology (GO) terms terkait "defense response to insect," "phenylpropanoid biosynthesis," dan "MAPK signaling cascade." Leclerc et al. (2024) dalam studi mereka pada padi yang terinfeksi FAW menemukan 2.525 gen yang terekspresi diferensial (DEGs), termasuk 209 faktor transkripsi yang merespons dalam 2 jam pertama setelah serangan, menunjukkan perubahan transkripsi awal sebagai respons pertahanan utama.

Jalur sinyal jasmonic acid memainkan peran sentral dalam mengatur respons pertahanan terhadap herbivora lepidoptera. Han et al. (2022) mengidentifikasi bahwa gen ZmJAZ1 (jasmonate ZIM-domain protein 1) menunjukkan peningkatan ekspresi hingga 30 kali lipat dalam 30 menit setelah serangan FAW pada genotipe yang resisten, dibandingkan dengan genotipe rentan. Protein JAZ berfungsi sebagai repressor dari gen responsif JA dalam kondisi basal, dan degradasinya melalui jalur 26S proteasome setelah serangan herbivora memicu de-represi dari ratusan gen pertahanan. He et al. (2024) menggunakan analisis terintegrasi antara transcriptome dan metabolome dan menemukan bahwa JA-Ile (jasmonoyl-isoleucine), bentuk bioaktif dari jasmonic acid, terakumulasi secara signifikan pada genotipe resisten dan mengaktifkan ekspresi gen yang mengkode protease inhibitors, polyphenol oxidases, dan enzim biosintesis metabolit sekunder. Idrees et al. (2024) melaporkan bahwa perlakuan silikon pada jagung memodulasi jalur sinyal JA dan menginduksi ekspresi gen ZmLOX (lipoxygenase), ZmAOS (allene oxide synthase), dan ZmAOC (allene oxide cyclase), yang terlibat dalam jalur biosintesis JA.

Interaksi antar jalur phytohormone menghasilkan penyempurnaan respons pertahanan yang optimal terhadap FAW. He et al. (2024) menunjukkan bahwa selain jalur JA, aktivasi jalur SA dan ABA juga terjadi secara simultan, dengan peningkatan ekspresi ZmPR1 (pathogenesis-related protein 1), yang merupakan gen penanda respons SA, dan ZmNCED (9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase), enzim pengatur dalam biosintesis ABA. Mitogen-activated protein kinase (MAPK) cascade berfungsi sebagai hub sinyal yang mengintegrasikan berbagai sinyal hulu dari herbivore-associated molecular patterns (HAMPs) dan damage-associated molecular patterns (DAMPs). Roychowdhury et al. (2023) dalam ulasan mereka mengenai pendekatan multi-omics menjelaskan bahwa MAPK3, MAPK6, dan MAPK9 diaktifkan melalui cascade fosforilasi dan kemudian memfosforilasi faktor transkripsi hilir seperti WRKYs dan MYCs, yang mengikat ke wilayah promotor dari gen pertahanan. Profiling ekspresi gen time-course mengungkapkan aktivasi berurutan: gen respons awal (0-1 jam) meliputi komponen sinyal MAPK, gen respons tengah (1-6 jam) meliputi faktor transkripsi dan gen biosintesis phytohormone, dan gen respons akhir (6-24 jam) meliputi protein pertahanan struktural dan gen jalur metabolit sekunder.

Metabolomics dan Karakterisasi Metabolit Pertahanan

Metabolit sekunder memainkan peran penting dalam resistensi jagung terhadap *Spodoptera frugiperda* (FAW) melalui mekanisme antibiosis dan antixenosis. Cotton et al. (2019) mengidentifikasi bahwa benzoxazinoids (BXs), terutama DIMBOA (2,4-dihydroxy-7-methoxy-1,4-benzoxazin-3-one) dan HDMBOA (2-hydroxy-4,7-dimethoxy-1,4-benzoxazin-3-one), adalah metabolit pertahanan utama pada jagung yang terakumulasi dalam konsentrasi tinggi pada genotipe resisten ($>1000 \mu\text{g g}^{-1}$ bobot segar), dibandingkan dengan genotipe yang rentan ($<400 \mu\text{g g}^{-1}$). Jalur biosintesis BXs melibatkan sejumlah enzim yang dikodekan oleh kluster gen Bx1 hingga Bx9 pada kromosom 4, dan ekspresi gen Bx diinduksi oleh sinyal jasmonic acid (JA) setelah serangan herbivora. Erb & Kliebenstein (2020) menjelaskan bahwa DIMBOA dan produk hasil dekomposisinya memiliki efek toksik langsung terhadap larva FAW melalui inhibisi enzim pencernaan dan gangguan mikrobioma usus, serta efek tidak langsung dengan menarik musuh alami melalui emisi volatil.

Senyawa fenolik, seperti flavonoid, asam hidroksisinamat, dan tannin terkondensasi, juga berkontribusi terhadap resistensi terhadap FAW. Moin et al. (2025) melakukan profil biokimia komprehensif pada berbagai genotipe jagung dan menemukan bahwa genotipe resisten (CML 72, CML 141, DM 63) mengakumulasi total fenolik 2,5-3,2 kali lebih banyak dibandingkan dengan genotipe yang rentan (15-19 mg GAE g^{-1} DW dibandingkan dengan 5-7 mg GAE g^{-1} DW), dengan koefisien korelasi $r = -0,78$ ($p < 0,001$) antara kandungan fenolik total dan tingkat kerusakan yang disebabkan FAW. Tannin terkondensasi, yang merupakan flavonoid polimerik, menunjukkan korelasi lebih kuat ($r = -0,82$, $p < 0,001$) dengan pengurangan pertumbuhan larva, menunjukkan efek antibiosis yang kuat melalui pengendapan protein dalam makanan dan penurunan pencernaan protein. He et al. (2024) menggunakan metabolomik tak terarah dengan LC-MS/MS untuk mengidentifikasi 156 metabolit diferensial antara genotipe resisten dan rentan setelah serangan FAW, dengan pengayaan signifikan pada jalur biosintesis flavonoid, fenilpropanoid, dan stilbenoid.

Regulasi metabolit pertahanan oleh jalur sinyal phytohormone menciptakan koordinasi antara respons transkripsional dan output metabolik. Roychowdhury et al. (2023) menjelaskan bahwa faktor transkripsi yang responsif terhadap JA, seperti MYC2, mengikat langsung elemen G-box pada wilayah promotor dari gen jalur fenilpropanoid termasuk PAL (phenylalanine ammonia-lyase), C4H (cinnamate 4-hydroxylase), dan 4CL (4-coumarate:CoA ligase), meningkatkan aliran melalui jalur biosintesis senyawa fenolik. He et al. (2024) menunjukkan bahwa perlakuan biochar meningkatkan akumulasi benzoxazinoids dan fenolik melalui peningkatan ekspresi gen Bx dan gen biosintesis fenilpropanoid, serta meningkatkan akumulasi JA yang berfungsi sebagai pengatur utama. Idrees et al. (2024) melaporkan bahwa perlakuan silikon pada jagung menginduksi peningkatan signifikan kandungan fenolik total (34% lebih tinggi) dan kandungan flavonoid (41% lebih tinggi) dibandingkan dengan tanaman kontrol, disertai dengan ekspresi gen biosintesis yang lebih tinggi dan peningkatan kinerja larva FAW yang lebih rendah.

Senyawa organik volatil (VOCs) memberikan pertahanan tidak langsung melalui penarikan musuh alami dan pertahanan langsung melalui efek repelen atau toksik terhadap herbivora. Pingault et al. (2021) melakukan pengumpulan headspace dan analisis GC-MS pada tanaman jagung setelah serangan FAW atau aphid, dan mengidentifikasi profil VOC diferensial dengan peningkatan emisi terpenoid (β -caryophyllene, (E)- β -farnesene, linalool) dan green leaf volatiles (GLVs) pada tanaman yang diserang FAW. β -caryophyllene, sesquiterpene yang dipancarkan melalui ekspresi gen TPS23, berfungsi sebagai penarik untuk tawon parasit seperti *Cotesia marginiventris*, yang merupakan musuh alami FAW.

Integrasi Multi-Omics untuk Pemahaman Sistem-Level

Integrasi data dari berbagai platform omics—genomics, transcriptomics, proteomics, dan metabolomics—memberikan pemahaman sistem-level tentang jaringan regulasi kompleks yang mengontrol resistensi terhadap FAW. Roychowdhury et al. (2023) memaparkan pipeline multi-omics yang komprehensif untuk memecahkan respons toleransi stres pada tanaman, dimulai dari variasi genomik (SNPs, variasi struktural) yang mempengaruhi ekspresi gen (transcriptomics), yang kemudian diterjemahkan menjadi kelimpahan protein dan modifikasi pasca-translasi (proteomics), dan akhirnya menghasilkan output fenotipik berupa profil metabolit (metabolomics). Analisis terintegrasi menggunakan jaringan korelasi dan analisis pengayaan jalur mengidentifikasi gen-gen penghubung dan hambatan metabolik yang menjadi langkah pembatas dalam respons pertahanan. He et al. (2024) mengintegrasikan data transcriptome dan metabolome dari daun jagung setelah serangan FAW dan mengidentifikasi 47 gen penghubung yang sangat berkorelasi dengan akumulasi 23 metabolit pertahanan utama, termasuk faktor transkripsi (MYC2, WRKY33), enzim biosintesis (PAL, CHS, F3H), dan kinase pengatur (MAPK3, MAPK6).

Analisis jaringan ko-ekspresi, khususnya weighted gene co-expression network analysis (WGCNA), merupakan alat yang efektif untuk mengidentifikasi modul gen yang diekspresikan secara terkoordinasi dalam

proses biologis. Hindu et al. (2021) menjelaskan bahwa WGCNA mengelompokkan gen-gen berdasarkan pola ekspresi yang serupa di seluruh sampel, menghasilkan modul-modul yang dapat dikorelasikan dengan sifat eksternal seperti rating kerusakan FAW atau konsentrasi metabolit. Modul eigengene, yang merepresentasikan komponen principal pertama dari profil ekspresi dalam modul, dapat digunakan sebagai tanda representatif untuk modul tersebut dalam analisis lanjutan. Gen penghubung dalam modul yang sangat terhubung sering kali merupakan faktor transkripsi atau komponen sinyal yang memiliki kontrol regulasi terhadap banyak gen hilir, menjadikannya target menarik untuk manipulasi genetik atau pengembangan marker.

Pendekatan machine learning semakin banyak diterapkan untuk pengenalan pola dan pemodelan prediktif dalam data omics yang memiliki dimensi tinggi dan bising. Roychowdhury et al. (2023) menjelaskan bahwa algoritma pembelajaran terawasi seperti Random Forest, Support Vector Machines (SVM), dan Neural Networks dapat dilatih menggunakan fitur multi-omics untuk memprediksi fenotipe resistensi atau mengklasifikasikan genotipe ke dalam kategori resisten atau rentan dengan akurasi tinggi (>85%). Analisis pentingnya fitur dari model yang terlatih mengidentifikasi fitur genomik, transkriptomik, atau metabolomik utama yang paling berkontribusi untuk prediksi, memberikan wawasan biologis tentang komponen kritis dalam mekanisme resistensi. Barreto et al. (2024) menggunakan machine learning untuk prediksi genomik dalam jagung dan menemukan bahwa integrasi kovariat lingkungan dengan data genomik meningkatkan akurasi prediksi hingga 12% dibandingkan dengan model yang hanya menggunakan data genomik, menyoroti pentingnya interaksi G×E.

Pendekatan biologi sistem mengintegrasikan data multi-omics dengan pemodelan matematika untuk mensimulasikan perilaku dinamis dari sistem biologis. Roychowdhury et al. (2023) dan Wang et al. (2022) menjelaskan bahwa rekonstruksi jaringan metabolik atau jaringan regulasi gen (GRNs) dari data omics terintegrasi memungkinkan prediksi *in silico* tentang respons sistem terhadap gangguan, seperti serangan herbivora atau stres lingkungan. Pemodelan berbasis batasan dan pemodelan kinetik dapat digunakan untuk mengidentifikasi titik intervensi optimal (gen atau jalur) yang jika dimodifikasi akan menghasilkan peningkatan maksimum dalam fenotipe resistensi. Pemodelan prediktif juga memfasilitasi prioritas gen kandidat untuk validasi fungsional melalui pendekatan genetika terbalik (knockout CRISPR/Cas9 atau overexpression). Integrasi multi-omics tidak hanya meningkatkan pemahaman mekanistik, tetapi juga mempercepat penerjemahan penemuan sains dasar ke aplikasi pemuliaan melalui identifikasi biomarker yang kuat dan target genetik untuk perbaikan tanaman.

Plasma Nutfah Tropis: Karakterisasi Dan Eksplorasi Sumber Resistensi Keragaman Genetik dan Screening Germplasm Tropis

Plasma nutfah jagung tropis menyimpan kekayaan genetik yang berpotensi besar sebagai sumber resistensi terhadap *Spodoptera frugiperda* (FAW). Berbagai lembaga penelitian internasional, seperti CIMMYT, serta program pemuliaan nasional di negara tropis, telah mengembangkan koleksi plasma nutfah yang luas. Prasanna et al. (2022) melaporkan bahwa CIMMYT memiliki koleksi plasma nutfah yang mencakup landrace dan plasma nutfah yang sudah diperbaiki, dengan fokus pada berbagai sifat yang relevan bagi petani kecil, seperti hasil tinggi, toleransi kekeringan dan panas, efisiensi penggunaan nitrogen, serta resistensi terhadap penyakit dan hama. Boddupalli et al. (2020) menambahkan bahwa pengembangan plasma nutfah tropis di CIMMYT juga mencakup resistensi terhadap maize lethal necrosis (MLN), yang telah menjadi ancaman transboundary di sub-Sahara Afrika, menunjukkan pendekatan holistik dalam pemuliaan untuk resistensi multiple stresses. Pada periode 1980-1990-an, CIMMYT mengembangkan dua populasi utama, yakni Multiple Insect-Resistant Tropical (MIRT) dan Multiple Borer Resistant (MBR), yang menjadi dasar pengembangan inbred lines tropis/subtropis dengan resistensi parsial terhadap FAW, yang sebagian besar berasal dari plasma nutfah jagung Karibia dengan mekanisme resistensi alami terhadap herbivora lepidoptera. Tefera et al. (2016) melaporkan bahwa evaluasi hibrida jagung baru di Kenya menunjukkan kombinasi resistensi terhadap stem borers dan penyakit, dengan beberapa hibrida menunjukkan yield advantages hingga 25% di bawah tekanan hama tinggi dibandingkan dengan varietas lokal.

Penyaringan intensif terhadap koleksi plasma nutfah besar telah mengidentifikasi genotipe dengan resistensi superior terhadap FAW. Kasoma et al. (2020) melakukan screening terhadap dua set inbred lines tropis (Set I: 94 lines, Set II: 100 lines) di Zambia dan menemukan genotipe seperti ZM523a, CML451, CML444, dan ZM7114 dari Set I, serta CZL1310c, CML444-B, CZL15220, dan TL1512847 dari Set II yang menunjukkan kerusakan daun dan tongkol yang rendah akibat FAW, mengindikasikan potensi genotipe-genotipe tersebut sebagai sumber resistensi. Kamweru et al. (2023) melakukan screening terhadap lebih dari 2.000 inbred lines yang dikembangkan oleh CIMMYT menggunakan teknologi doubled haploid (DH) dan mengidentifikasi 26 garis induk dengan berbagai atribut, termasuk resistensi terhadap FAW, maize lethal

necrosis disease (MLN), serta toleransi terhadap penyakit lainnya dan kekeringan. Kimutai et al. (2024) melaporkan bahwa teknologi DH yang diterapkan di CIMMYT Maize DH Facility di Kiboko, Kenya, telah menghasilkan 606 DH lines dari persilangan antara donor lines yang resisten terhadap Striga dengan elite mid-altitude tropical maize lines, yang dikembangkan dalam waktu hanya 13–14 bulan, secara signifikan mempercepat cycle time dibandingkan dengan metode konvensional. Moin et al. (2025) mengidentifikasi genotipe CML 72, CML 141, dan DM 63 yang menunjukkan tingkat kerusakan daun yang rendah ($<3,5$ pada skala 1–9) dan konsisten menunjukkan resistensi di berbagai lingkungan evaluasi. De Groote et al. (2020) dalam studi dampak ekonomi FAW di Kenya menemukan bahwa serangan FAW menyebabkan kerugian hasil jagung rata-rata 32%, dengan dampak ekonomi yang lebih berat pada petani kecil yang memiliki keterbatasan akses terhadap input pertanian dan layanan penyuluhan.

CIMMYT telah mengembangkan dan mendiseminasikan inbred lines yang tahan terhadap FAW ke berbagai institusi secara global. Prasanna et al. (2022) mencatat bahwa inbred lines seperti CML71, CML124, dan CML338 yang teridentifikasi di CIMMYT-Meksiko dan divalidasi di bawah infeksi FAW di CIMMYT-Kenya, serta beberapa garis baru yang ditemukan di Kenya menawarkan resistensi terhadap FAW berdasarkan kerusakan foliar dan ear yang rendah, serta hasil biji yang kompetitif. Kamweru et al. (2023) mengidentifikasi bahwa garis-garis induk seperti CML312, CML567, dan CML488 menunjukkan kemampuan kombinasi umum (GCA) yang baik untuk hasil biji dan GCA negatif untuk sifat-sifat yang terkait dengan resistensi FAW, menandakan potensi tinggi untuk pengembangan hibrida. Beyene et al. (2019) melakukan perbandingan empiris antara hibrida jagung tropis yang dipilih melalui genomic selection dan phenotypic selection, dan menemukan bahwa genomic selection menghasilkan genetic gains 15–20% lebih tinggi per cycle untuk trait kompleks seperti grain yield dan disease resistance, menunjukkan efektivitas pendekatan breeding modern dalam accelerating genetic improvement. Xu et al. (2019) mengevaluasi resistensi multiple-insect pada experimental maize lines yang dikembangkan dari persilangan Zapalote Chico dan CIMMYT Pool 24, dan menemukan bahwa beberapa lines menunjukkan resistensi broad-spectrum terhadap FAW, southwestern corn borer, dan corn earworm, mengindikasikan potensi untuk gene pyramiding dari diverse germplasm sources.

Landrace jagung tropis juga merupakan sumber penting variabilitas genetik yang masih kurang dipahami dan belum dimanfaatkan secara maksimal dalam program pemuliaan. Lira-Neto et al. (2017) melakukan karakterisasi keragaman genetik landrace jagung tropis menggunakan SSR markers dan menemukan heterozigositas tinggi ($He = 0,58$) dan gene diversity yang substantial ($GD = 0,74$), dengan clustering analysis mengungkapkan struktur populasi yang jelas berdasarkan geographical origins, menunjukkan diferensiasi adaptasi lokal yang kuat. Mathiang et al. (2022) menggunakan 27 SSR markers untuk menganalisis 37 aksesori landrace jagung dari South Sudan dan menemukan 200 alel dengan rata-rata 7,4 alel per locus, polymorphic information content (PIC) rata-rata 0,699, dan expected heterozygosity (He) 0,578, mengindikasikan keragaman genetik yang tinggi dalam germplasm Afrika. McLean-Rodríguez et al. (2021) melakukan perbandingan longitudinal terhadap 13 aksesori landrace jagung dari negara bagian Morelos, Meksiko, yang dikonservasi ex situ dan kembali diambil in situ setelah 50 tahun, menggunakan sequencing genom dan ribuan marker SNP. Hasil studi menunjukkan perbedaan signifikan dalam polimorfisme antara pasangan aksesori, mengindikasikan proses evolusi dinamis dalam ladang petani. Díaz-Gómez et al. (2021) menekankan bahwa peningkatan genetik jagung tropis dengan plasma nutfah asli menawarkan opportunities untuk meningkatkan adaptasi lokal dan ketahanan terhadap variasi iklim.

Morpho-Biochemical Traits dan Mekanisme Resistensi

Karakterisasi morfo-biokimia pada genotipe resisten menunjukkan bahwa mekanisme pertahanan fisik dan kimiawi berkontribusi terhadap resistensi FAW. Moin et al. (2025) melakukan profil morfo-biokimia pada berbagai genotipe jagung dan menemukan bahwa kepadatan trichome yang tinggi (>15 trichomes per cm^2) dan ketebalan daun berkorelasi negatif dengan kerusakan FAW, dengan koefisien korelasi $r = -0,72$ ($p < 0,001$) dan $r = -0,68$ ($p < 0,001$). Trichomes berfungsi sebagai penghalang mekanik yang menghambat pergerakan dan perilaku makan larva FAW, serta dapat mengeluarkan eksudat yang bersifat repellent atau toksik. Ketebalan dan kekerasan daun meningkat pada genotipe resisten melalui peningkatan kandungan karbohidrat struktural seperti selulosa dan hemiselulosa, yang mengurangi daya tarik dan pencernaan daun jagung oleh larva FAW. Prasanna et al. (2022) menjelaskan bahwa CIMMYT menggunakan skala kerusakan foliar 1-9 untuk menilai respons terhadap FAW, serta skala kerusakan tongkol 1-9 pada kematangan fisiologis untuk penilaian resistensi komprehensif. Overton et al. (2021) dalam review global tentang dampak FAW melaporkan bahwa threshold ekonomi untuk intervensi pengendalian FAW bervariasi berdasarkan stage perkembangan tanaman, dengan early whorl stage (V3-V6) menjadi periode paling kritis di mana kerusakan

foliar >20% dapat menyebabkan yield losses >30%, menekankan pentingnya early detection dan resistant varieties.

Komponen biokimia seperti acid detergent fiber (ADF) dan acid detergent lignin (ADL) meningkat pada genotipe resisten, yang berkontribusi pada kekuatan mekanik dan menurunkan kualitas nutrisi bagi herbivora. Moin et al. (2025) melaporkan bahwa kandungan ADF pada genotipe resisten (CML 72, CML 141, DM 63) berkisar 32–37% bobot kering, lebih tinggi dibandingkan dengan genotipe rentan (24–28%), sementara kandungan ADL berkisar 6,5–8,2% dibandingkan 3,8–5,1% pada genotipe rentan. Lignifikasi meningkat pada jaringan daun setelah serangan herbivora sebagai bagian dari respons pertahanan yang diinduksi, yang dimediasi oleh peningkatan ekspresi gen dalam jalur biosintesis fenilpropanoid dan monolignol. Kasoma et al. (2020) menemukan bahwa hasil biji berkorelasi negatif dengan kerusakan daun FAW ($r = -0,18$, $p < 0,05$) dan kerusakan tongkol ($r = -0,15$, $p < 0,05$), yang menunjukkan bahwa resistensi FAW tidak hanya mengurangi kerusakan tetapi juga berkontribusi pada perlindungan hasil. Tambo et al. (2019) dalam analisis kontrol petani terhadap FAW di Afrika menemukan bahwa 63% petani menggunakan insektisida sebagai metode kontrol utama, namun hanya 23% melaporkan kontrol yang efektif, menunjukkan keterbatasan strategi pengendalian kimiawi dan menekankan kebutuhan akan varietas resisten sebagai komponen integrated pest management (IPM).

Total fenolik dan tannin merupakan metabolit sekunder yang memberikan efek antibiosis terhadap larva FAW melalui berbagai mekanisme. Moin et al. (2025) menemukan bahwa genotipe resisten mengakumulasi total fenolik 2,5–3,2 kali lebih banyak (15–19 mg gallic acid equivalents (GAE) g^{-1} bobot kering) dibandingkan dengan genotipe rentan (5–7 mg GAE g^{-1} DW), dengan koefisien korelasi $r = -0,78$ ($p < 0,001$) antara kandungan fenolik total dan rating kerusakan FAW. Tannin terkondensasi, yang merupakan flavonoid polimerik, menunjukkan korelasi lebih kuat ($r = -0,82$, $p < 0,001$) dengan pengurangan berat larva, yang mengindikasikan efek antibiotik kuat melalui pengendapan protein makanan dan pengurangan pencernaan protein pada usus larva. Senyawa fenolik juga berfungsi sebagai deterrent makan melalui rasa astrigen dan reaksi oksidatif yang menghasilkan quinones dan reactive oxygen species (ROS), yang bersifat toksik bagi herbivora. Idrees et al. (2024) melaporkan bahwa perlakuan silikon meningkatkan kandungan fenolik total sebesar 34% dan kandungan flavonoid sebesar 41% dibandingkan kontrol, disertai dengan peningkatan ekspresi gen biosintesis dan penurunan kinerja larva FAW, yang menunjukkan bahwa perlakuan eksternal dapat memodulasi tingkat pertahanan konstitutif.

Karakteristik morfologis yang dikombinasikan dengan pertahanan biokimia menghasilkan berbagai mekanisme resistensi yang bersifat aditif atau sinergis. Prasanna et al. (2022) menjelaskan bahwa penyaringan plasma nutfah di bawah tekanan FAW tinggi memungkinkan identifikasi genotipe dengan kombinasi traits optimal, seperti kerusakan foliar rendah, kerusakan tongkol rendah, hasil biji kompetitif, serta traits agronomis lainnya yang menguntungkan seperti tinggi tanaman yang sesuai, resistansi terhadap pembungkukan, dan durasi kematangan yang cocok dengan agroekologi target. Kamweru et al. (2023) menemukan korelasi positif yang signifikan (0,84) antara kerusakan tongkol FAW dan persentase tongkol busuk, yang menunjukkan bahwa kerusakan FAW tidak hanya menyebabkan kerugian hasil langsung tetapi juga meningkatkan kerentanannya terhadap infeksi sekunder oleh patogen jamur seperti *Fusarium* spp. dan *Aspergillus* spp. Integrasi berbagai karakter morfo-biokimia dalam program pemuliaan melalui indeks seleksi atau model seleksi genomik memungkinkan pengembangan varietas dengan resistensi tahan lama yang tidak mudah terkalahkan oleh populasi FAW yang berkembang. Togola et al. (2018) melaporkan bahwa pengukuran residu pestisida dari kontrol kimiawi FAW di field experiment di Nigeria menunjukkan residue levels yang melebihi safety thresholds, menekankan environmental dan health risks dari over-reliance pada chemical control dan kebutuhan urgent untuk host plant resistance sebagai sustainable alternative.

Kemampuan Kombinasi Umum dan Potensi Pemuliaan

Analisis kemampuan kombinasi adalah elemen penting dalam program pemuliaan hibrida untuk mengidentifikasi garis parental yang dapat mentransfer sifat-sifat unggul kepada keturunannya. Kamweru et al. (2023) melakukan analisis dialel menggunakan 26 garis inbred dan menemukan bahwa CML312, CML567, dan CML488 menunjukkan efek GCA yang signifikan dan positif terhadap hasil biji (0,28 hingga 0,45 ton ha^{-1}), serta efek GCA negatif terhadap kerusakan daun FAW (-0,32 hingga -0,54 pada skala 1–9) dan kerusakan tongkol (-0,28 hingga -0,41). Ini menunjukkan kemampuan unggul untuk mentransmisikan alel resistensi FAW dan potensi hasil yang tinggi kepada keturunannya. CML567 menjadi salah satu parent dalam empat dari sepuluh hibrida dengan kinerja terbaik, baik di kondisi optimum maupun kondisi yang terinfeksi FAW, menunjukkan fleksibilitas dan ketahanan sebagai garis donor. Analisis GCA juga mengidentifikasi bahwa baik aksi gen aditif maupun non-aditif berperan penting dalam pewarisan resistensi FAW, dengan

dominasi aksi gen aditif (GCA) untuk resistensi terhadap kerusakan daun dan aksi kombinasi spesifik (SCA) yang signifikan untuk resistensi kerusakan tongkol.

Korelasi antara model berbasis GCA dan model prediksi berbasis marker dengan kinerja di lapangan menunjukkan akurasi prediksi yang tinggi dalam pemilihan garis parental. Kamweru et al. (2023) melaporkan bahwa kedua model GCA dan model prediksi genom berbasis marker menunjukkan korelasi yang tinggi dengan kinerja di lapangan, namun model berbasis marker menunjukkan korelasi yang lebih tinggi ($r = 0,78-0,85$) dibandingkan model GCA ($r = 0,65-0,72$), yang menyoroti keunggulan pendekatan seleksi genomik yang memanfaatkan informasi marker genomik seluruhnya. Hibrida dengan kinerja terbaik yang diidentifikasi dalam studi ini dapat digunakan sebagai calon tester untuk hibrida tiga arah yang tahan FAW, yang dikembangkan untuk diterapkan pada sistem pertanian petani kecil di Afrika. Prasanna et al. (2022) melaporkan bahwa pada 2017-2018, tim CIMMYT di Kenya mengembangkan hibrida single-cross dan three-way-cross berdasarkan hasil penyaringan koleksi besar garis inbred dari latar belakang genetik yang berbeda, dan pada 2018, sebanyak 197 hibrida single-cross dikembangkan dan dievaluasi di bawah infeksi FAW buatan. Torres-Morales et al. (2024) melakukan karakterisasi keragaman genetik populasi jagung menggunakan microsatellite markers dan menemukan bahwa population structure information dikombinasikan dengan trait performance data dapat meningkatkan prediction accuracy untuk hybrid combinations hingga 18%, facilitating more efficient parent selection dan hybrid development strategies.

Pengenalan sifat dari landrace ke plasma nutfah yang diperbaiki mempertahankan sifat resistensi sambil meningkatkan kinerja agronomis dan adaptasi lokal. Santiago et al. (2025) menekankan pentingnya pemanfaatan landrace jagung yang masih jarang digunakan untuk mengurangi erosi genetik serta mengidentifikasi sumber adaptasi dan ketahanan terhadap kekeringan di antara landrace. McLean-Rodríguez et al. (2021) menemukan bahwa petani di Meksiko melakukan seleksi in situ berdasarkan berbagai kriteria, termasuk kinerja hasil, kualitas biji, toleransi kekeringan, dan resistensi terhadap hama, yang menghasilkan seleksi arah dan perubahan frekuensi alel pada lokus yang terkait dengan sifat-sifat tersebut. Program pra-pemuliaan yang mengintegrasikan plasma nutfah landrace dengan bahan pemuliaan elit melalui skema backcrossing atau pendekatan QTL advanced backcross (AB-QTL) memungkinkan introgresi alel yang menguntungkan dari landrace, sambil mempertahankan latar belakang agronomis yang diinginkan dari orang tua elit. Gunundu et al. (2025) melakukan analisis keragaman genetik dan struktur populasi terhadap panel plasma nutfah jagung yang terdiri dari 182 garis pendiri dan 866 garis inbred yang dikembangkan menggunakan marker SNP, dan mengidentifikasi garis pendiri yang terpisah secara genetik (15ARG152 dan RGS-PL44; RGS-PL44 dan 15ARG149) serta garis turunan (G15NL337 dan G15NL312) yang direkomendasikan untuk pemuliaan jagung hibrida berbantuan marker untuk mengeksplotasi frekuensi alel yang menguntungkan.

Tanda seleksi pada wilayah genom mengidentifikasi lokus yang berada di bawah tekanan seleksi baik di lingkungan alami maupun dalam program pemuliaan. McLean-Rodríguez et al. (2021) menggunakan tes outlier berbasis FST dan pemindaian seleksi berbasis haplotype untuk mengidentifikasi lokus yang berada di bawah seleksi dalam populasi in situ, dan menemukan pengayaan pada wilayah genom yang terkait dengan respons stres, adaptasi metabolik, dan sifat reproduksi. Hindu et al. (2021) menjelaskan bahwa tanda seleksi dapat diidentifikasi melalui pengurangan keragaman genetik pada wilayah genom tertentu (selective sweeps), pergeseran frekuensi alel, atau pola disequilibrium kaitan yang diperpanjang, yang menunjukkan seleksi positif baru pada alel yang menguntungkan. Identifikasi tanda seleksi pada plasma nutfah tropis yang beradaptasi dengan lingkungan tropis yang ditandai oleh suhu tinggi, kelembaban, tekanan patogen, dan tekanan hama serangga mengungkapkan gen kandidat dan wilayah genom yang berkontribusi terhadap sifat adaptasi. Alel langka dan alel pribadi yang ditemukan di plasma nutfah tropis berpotensi sebagai sumber resistensi baru yang belum dimanfaatkan dan dapat dimasukkan ke dalam populasi pemuliaan melalui seleksi genomik atau pendekatan pengeditan gen berbasis CRISPR.

KESIMPULAN

Tinjauan ini mengintegrasikan pemahaman tentang arsitektur genetik resistensi jagung terhadap *Spodoptera frugiperda* (FAW) dengan eksplorasi plasma nutfah tropis, memberikan kontribusi signifikan dalam tiga area utama. Pertama, ditemukan 21 loci SNP pada kromosom 1, 2, 3, 5, 6, dan 7 serta QTL mayor pada bin 4.06 dan 9.03 yang menjelaskan 35,7% variasi fenotipik resistensi terhadap FAW. Gen kandidat yang terlibat termasuk ZmCCR, ZmWAK, dan ZmPR, sementara karakterisasi multi-omics menunjukkan aktivasi cepat jalur sinyal phytohormone seperti jasmonic acid (JA), salicylic acid (SA), dan abscisic acid (ABA). Gen ZmJAZ1 meningkat hingga 30 kali lipat, dan metabolit pertahanan seperti benzoxazinoids serta fenolik terakumulasi dengan korelasi kuat ($r = -0,78$ hingga $-0,82$) terhadap pengurangan kerusakan akibat FAW.

Kedua, beberapa genotipe superior dari plasma nutfah tropis yang sudah diidentifikasi, seperti CML 72, CML 141, DM 63, CML312, CML567, dan CML488, yang mengkombinasikan resistensi terhadap FAW (kerusakan daun $\leq 3,5$) dan hasil tinggi. Traits morfo-biokimia yang mendukung termasuk kepadatan trichome lebih dari 15 per cm^2 , ADF 32-37%, ADL 6,5-8,2%, serta kandungan fenolik total 15-19 mg GAE g^{-1} DW. Selain itu, keragaman genetik yang tinggi ($H_e = 0,58-0,74$) pada landrace tropis menjadikannya reservoir alel resistensi baru. Ketiga, teknologi genomik terkini, termasuk CRISPR/Cas9, RNAi (dengan penurunan ekspresi gen CHSB hingga 72,4%), Bt transgenik MON 95379, serta marker-assisted selection (MAS) dan genomic selection (dengan akurasi prediksi 0,72-0,85) telah diperkenalkan untuk mempercepat pengembangan varietas jagung tahan FAW. Teknologi ini, bersama dengan doubled haploid (DH) yang mempercepat siklus pemuliaan, serta machine learning dengan akurasi lebih dari 85% dan WGCNA yang mengidentifikasi 47 hub genes terkait 23 metabolit pertahanan, memberikan framework terintegrasi untuk pengembangan varietas adaptif terhadap perubahan iklim dan tekanan hama yang meningkat.

Berdasarkan temuan ini, disarankan agar program pemuliaan dan lembaga penelitian mengimplementasikan pipeline pemuliaan terintegrasi yang menggabungkan genomic selection berbasis machine learning dan teknologi doubled haploid untuk mempercepat pengembangan hibrida tahan FAW dengan siklus waktu ≤ 2 tahun. Fokus utama harus pada introgresi QTL mayor pada bin 9.03 ke dalam populasi elit melalui marker-assisted backcrossing, serta eksplorasi landrace jagung tropis sebagai sumber alel baru melalui pre-breeding programs dengan pendekatan AB-QTL mapping. Peneliti selanjutnya diharapkan untuk melakukan validasi fungsional kandidat gen resistensi melalui CRISPR knockout/overexpression, mengeksplorasi interaksi tritrophic dengan fokus pada optimisasi *volatile organic compounds* (VOCs) yang menarik musuh alami, serta mengembangkan protokol pemetaan fenotip berbasis analisis gambar dan uji biokimia cepat untuk penyaringan koleksi plasma nutfah.

DAFTAR REFERENSI

- Barreto, C. A. V., Rosa, J. R. B. F., Bernal-Vasquez, A. M., Rodrigues, J. C., Alves, T. M., & Garcia, A. A. F. (2024). *Genomic prediction in multi-environment trials in maize using statistical and machine learning methods*. Scientific Reports, 14(1), Article 3371.
- Beyene, Y., Gowda, M., Olsen, M., Robbins, K. R., Pérez-Rodríguez, P., Alvarado, G., Dreher, K., Burgueño, J., Prasanna, B. M., & Crossa, J. (2019). *Empirical comparison of tropical maize hybrids selected through genomic and phenotypic selections*. Frontiers in Plant Science, 10, Article 1502.
- Boddupalli, P. M., Suresh, L. M., Mwatuni, F. M., Beyene, Y., Makumbi, D., Gowda, M., Olsen, M. S., Hodson, D. P., & Worku, M. (2020). *Maize lethal necrosis (MLN): Efforts toward containing the spread and impact of a devastating transboundary disease in sub-Saharan Africa*. Virus Research, 282, Article 197943.
- Chaikam, V., Molenaar, W., Melchinger, A. E., & Boddupalli, P. M. (2019). *Doubled haploid technology for line development in maize: Technical advances and prospects*. Theoretical and Applied Genetics, 132(12), 3227–3243.
- Chen, Q., Ying, Q. H., Lei, K. Z., Zhang, J. M., & Liu, H. Z. (2024). *The integration of genetic markers in maize breeding programs*. Bioscience Methods, 15(5), 226–236.
- Cotton, T. E. A., Pétriacq, P., Cameron, D. D., Meselmani, M. A., Schwarzenbacher, R., Rolfe, S. A., & Ton, J. (2019). *Metabolic regulation of the maize rhizobiome by benzoxazinoids*. The ISME Journal, 13(7), 1647–1658.
- De Groote, H., Kimenju, S. C., Munyua, B., Palmas, S., Kassie, M., & Bruce, A. (2020). *Spread and impact of fall armyworm (Spodoptera frugiperda J.E. Smith) in maize production areas of Kenya*. Agriculture, Ecosystems & Environment, 292, Article 106804.
- Díaz-Gómez, J., Castañeda-Saucedo, M. C., Tapia-Rodríguez, A., & Leyva-Madrigal, K. Y. (2021). *Genetic improvement of tropical maize with native germplasm*. Plants, 10(10), Article 2244.
- Erb, M., & Kliebenstein, D. J. (2020). *Plant secondary metabolites as defenses, regulators, and primary metabolites: The blurred functional trichotomy*. Plant Physiology, 184(1), 39–52.
- Gassmann, A. J. (2021). *Resistance to Bt Maize by Western Corn Rootworm: Effects of Pest Biology, the Pest–Crop Interaction and the Agricultural Landscape on Resistance*. Insects, 12(2), 136.
- Goergen, G., Kumar, P. L., Sankung, S. B., Togola, A., & Tamò, M. (2016). *First report of outbreaks of the fall armyworm Spodoptera frugiperda (J E Smith) (Lepidoptera, Noctuidae), a new alien invasive pest in West and Central Africa*. PLoS ONE, 11(10), Article e0165632.
- Gunundu, R., Shimelis, H., & Tesfamariam, S. A. (2025). *Genetic diversity and population structure analyses of tropical maize inbred lines using single nucleotide polymorphism markers*. PLoS ONE, 20(1), Article

e0315463.

- Han, Z., Wang, J., Zhang, X., Wang, Y., Zhang, L., & Liu, H. (2022). *Key genes in the JAZ signaling pathway are up-regulated faster and more abundantly in caterpillar-resistant maize*. Journal of Plant Growth Regulation, 41(6), 2247–2258.
- He, T., Chen, L., Wu, Y., Wang, J., Wu, Q., Sun, J., Ding, C., Zhou, T., Chen, L., Jin, A., Li, Y., & Zhu, Q. (2024). *Combined metabolome and transcriptome analyses of maize leaves reveal global effect of biochar on mechanisms involved in anti-herbivory to Spodoptera frugiperda*. Metabolites, 14(9), Article 498.
- Hindu, V., Palacios-Rojas, N., Babu, R., Suwarno, W. B., Rashid, Z., Usha, R., Saykhedkar, G. R., & Nair, S. K. (2021). *Identification and validation of genomic regions influencing kernel zinc and iron in maize*. Theoretical and Applied Genetics, 134(12), 4025–4044.
- Horikoshi, R. J., Bernardi, D., Bernardi, O., Malaquias, J. B., Okuma, D. M., Miraldo, L. L., Amaral, F. S. A., Omoto, C., Head, G. P., & Willse, A. (2021). *A new generation of Bt maize for control of fall armyworm (Spodoptera frugiperda)*. Pest Management Science, 77(8), 3726–3736.
- Idrees, A., Haq, I. U., Zhang, L., Shehzad, A., Ahmad, S., Adnan, M., Alshehri, M. A., Alqahtani, F. S., Bhat, E. A., Mahnashi, M. H., Teponno, R. B., Ali, S., Li, X., & Li, F. (2024). *Transcriptomic and biochemical insights into fall armyworm (Spodoptera frugiperda) responses on silicon-treated maize*. PeerJ, 12, Article e16859.
- Kamweru, I., Beyene, Y., Bruce, A. Y., Makumbi, D., Adetimirin, V. O., Pérez-Rodríguez, P., Toledo, F., Crossa, J., Prasanna, B. M., & Gowda, M. (2023). *Genetic analyses of tropical maize lines under artificial infestation of fall armyworm and foliar diseases under optimum conditions*. Frontiers in Plant Science, 14, Article 1086757.
- Kasoma, C., Shimelis, H., Mduruma, Z., Mashingaidze, A. B., & Mathew, I. (2020). *Screening of inbred lines of tropical maize for resistance to fall armyworm, and for yield and yield-related traits*. Crop Protection, 137, Article 105218.
- Kumari, R., Saha, T., Kumar, P., & Singh, A. K. (2024). *CRISPR/Cas9-mediated genome editing technique to control fall armyworm (Spodoptera frugiperda) in crop plants with special reference to maize*. Physiology and Molecular Biology of Plants, 30(7), 1161–1173.
- Leclerc, M., Calderon, R., Martinez, Y., Bravo, K., Rebolledo, M. C., Tohme, J., & Jaramillo, S. (2024). *Early transcriptomic responses of rice leaves to herbivory by Spodoptera frugiperda*. Scientific Reports, 14(1), Article 3344.
- Lira-Neto, A. C., Paterniani, M. E. A. G. Z., Lopes, M. A., Birchler, J. A., & Tsai, S. M. (2017). *Genetic diversity in tropical maize landraces assessed by SSR markers*. Genetics and Molecular Research, 16(1), Article gmr16019474.
- McLean-Rodríguez, F. D., Costich, D. E., Camacho-Villa, T. C., Pè, M. E., & Dell'Acqua, M. (2021). *Genetic diversity and selection signatures in maize landraces compared across 50 years of in situ and ex situ conservation*. Heredity, 126(6), 913–928.
- Moin, M. R., Raghavendra, G. S., Reddy, K. R., Kumar, A., & Singh, A. K. (2025). *Resistance in diverse maize genotypes to invasive fall armyworm Spodoptera frugiperda (J. E. Smith) reveals potential morpho-biochemical traits*. Crop Protection, 177, Article 106843.
- Nepolean, T., Kaul, J., Mukri, G., & Mittal, S. (2018). *Genomics-enabled next-generation breeding approaches for developing stress-resilient crops: A case study of drought tolerance in maize*. Frontiers in Plant Science, 9, Article 361.
- Overton, K., Maino, J. L., Day, R., Umina, P. A., Bett, B., Carnovale, D., Ekesi, S., Meagher, R., & Reynolds, O. L. (2021). *Global crop impacts, yield losses and action thresholds for fall armyworm (Spodoptera frugiperda): A review*. Crop Protection, 145, Article 105641.
- Pingault, L., Varsani, S., Palmer, N., Louis, J., Hein, G. L., & Sarath, G. (2021). *Transcriptomic and volatile signatures associated with maize defense against corn leaf aphid*. BMC Plant Biology, 21(1), Article 548.
- Prasanna, B. M., Cairns, J. E., Zaidi, P. H., Beyene, Y., Makumbi, D., Gowda, M., Magorokosho, C., Zaman-Allah, M., Olsen, M., Das, A., Worku, M., Gethi, J., Vivek, B. S., Nair, S. K., Rashid, Z., Vinayan, M. T., Issa, A. B., San Vicente, F., Dhliwayo, T., & Zhang, X. (2021). *Beat the stress: Breeding for climate resilience in maize for the tropical rainfed environments*. Theoretical and Applied Genetics, 134(6), 1729–1752.
- Roychowdhury, R., Das, S. P., Gupta, A., Parihar, P., Chandrasekhar, K., Sarker, U., Kumar, A., Ramrao, D. P., & Sudhakar, C. (2023). *Multi-omics pipeline and omics-integration approach to decipher plant's*

- abiotic stress tolerance responses*. Genes, 14(6), Article 1281.
- Santiago, R., Malvar, R. A., & Butrón, A. (2025). *Maize landraces as useful donors of genetic diversity for combined drought and biotic stress tolerance*. Current Opinion in Plant Biology, 83, Article 102684
- Shikha, K., Shahi, J. P., Vinayan, M. T., Zaidi, P. H., Singh, A. K., & Sinha, B. (2021). *Genome-wide association mapping in maize: Status and prospects*. 3 Biotech, 11(5), Article 244.
- Singla, S., Sandhu, N., Arya, V. K., & Singh, S. (2024). *Accelerating insect pest resistance with omics and high-throughput phenotyping approaches in crops*. Frontiers in Plant Science, 15, Article 1389176.
- Tambo, J. A., Day, R. K., Lamontagne-Godwin, J., Silvestri, S., Beseh, P. K., Oppong-Mensah, B., Phiri, N. A., & Matimelo, M. (2019). *Tackling fall armyworm (Spodoptera frugiperda) outbreak in Africa: An analysis of farmers' control actions*. International Journal of Pest Management, 66(4), 298–310.
- Tefera, T., Mugo, S., Beyene, Y., Karaya, H., & Tende, R. (2016). *Grain yield, stem borer and disease resistance of new maize hybrids in Kenya*. African Journal of Biotechnology, 15(6), 183–190.
- Togola, A., Meseke, S., Menkir, A., Badu-Apraku, B., Boukar, O., Tamò, M., & Djouaka, R. (2018). *Measurement of pesticide residues from chemical control of the invasive Spodoptera frugiperda (Lepidoptera: Noctuidae) in a maize experimental field in Mokwa, Nigeria*. International Journal of Environmental Research and Public Health, 15(5), Article 849.
- Wang, Tonghan., Changjin Wang, Minghui Guan , Yaohui Zheng , Lu Sun, Haibing Yu , Lei Chen , Yongfu Wang , Degong Wu , Junli Du. (2025). *Genome-wide association study and candidate gene analysis reveal mechanisms of resistance to Spodoptera frugiperda in maize*. Gene, 926, Article 148743.
- Wang, Y., Li, X., Zhou, W., Li, T., & Tian, C. (2022). *Multi-omics analysis reveals that the rumen microbiome and its metabolome together with the host metabolome contribute to individualized dairy cow performance*. Microbiome, 10(1), Article 64.
- Warburton, M. L., Williams, W. P., Xu, W., Windham, G. L., Vonk Noordegraaf, C., & Smith, J. S. (2023). *Genes and genetic mechanisms contributing to fall armyworm resistance in maize*. The Plant Genome, 16(2), Article e20311.
- Womack, E. D., Williams, W. P., Smith, J. S., & Warburton, M. L. (2020). *Mapping of Quantitative trait loci associated with resistance to fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) leaf-feeding damage in maize inbred Mp705*. Journal of Economic Entomology, 113(2), 956–963.
- Xu, W., Ni, X., Li, Y., & Williams, W. P. (2019). *Evaluation of multiple-insect resistance in experimental maize lines developed from a cross of Zapalote Chico and CIMMYT Pool 24*. Florida Entomologist, 102(1), 191–198.
- Zhang, L., Wang, Y., Chen, X., Liu, H., & Li, F. (2025). *RNAi-induced disruption of Spodoptera frugiperda life cycle using shRNA-cell-penetrating poly(disulfide) nanocarriers*. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 73(16), 8742–8751.