

**PEWARISAN SIFAT RESISTENSI TERHADAP DELTAMETRIN  
PADA PLUTELLA XYLOSTELLA**

**INHERITANCE RESISTANCE TO DELTAMETRIN  
IN PLUTELLA XYLOSTELLA**

Wahyu Listyaningrum<sup>\*</sup>, Y. Andi Trisyono, dan Aziz Purwantoro

Fakultas Pertanian, Universitas Gadjah Mada, Yogyakarta

<sup>\*</sup>Email: lis523@eudoramail.com

**ABSTRACT**

A field population of *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) in Central Java has been reported to become resistant to a pyretroid synthetic deltamethrin. The objective of this research was to study the genetics of resistance in that population. The resistant population was continuously sprayed with deltamethrin in the laboratory to increase the resistant level. The resistant population used in this study was 51 more resistant to deltamethrin than was the susceptible population. Bioassays using  $F_1$  obtaining from the reciprocal mating between the susceptible and resistant parents showed that the resistance to deltamethrin in *P. xylostella* was inherited recessively and the maternal effects were observed. The degree of dominance ( $D$ ) was -0.8 when resistant female was mated with the susceptible male and the  $D$  value was -0.3 when the susceptible female was mated with the resistant male. Using the monogenic model it was proved that the resistance was controlled by single gen. The implementation of these findings for the development of resistance management program will be discussed.

**Keywords:** *Plutella xylostella*, inheritance, deltamethrin

**INTISARI**

*Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) dari Jawa Tengah telah dilaporkan resisten terhadap sintetik piretroid deltametrin. Penelitian ini bertujuan mengetahui pewarisan resistensi pada populasi tersebut. *P. xylostella* dari lapangan yang telah diketahui resisten terhadap deltametrin dibiakkan dan diseleksi di laboratorium untuk meningkatkan tingkat resistensinya. Populasi resisten yang digunakan dalam penelitian ini memiliki nisbah resistensi 51 kali dibandingkan populasi yang rentan. Hasil uji hidup pada  $F_1$  hasil perkawinan resiprok tetua resisten dan rentan menunjukkan bahwa resistensi bersifat resesif dan ada efek maternal. Nilai dominansi ( $D$ ) adalah -0.8 apabila betina resisten dikawinkan dengan jantan rentan dan  $D$  adalah -0.3 untuk betina rentan dikawinkan dengan jantan resisten. Model monogenik yang digunakan mengindikasikan bahwa resistensi dikendalikan oleh satu gen. Penerapan hasil penelitian ini dalam pengembangan pengelolaan resistensi akan didiskusikan.

Kata kunci: *Plutella xylostella*, pewarisan, deltametrin

**PENGANTAR**

Ngengat daun kubis, *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) merupakan hama utama yang menyerang tanaman keluarga kubis-kubisan. Insektisida kimiawi menjadi pilihan utama bagi para petani untuk

mengendalikan hama ini. Salah satu insektisida yang digunakan adalah deltametrin dari golongan piretroid. Penggunaan insektisida yang terus-menerus telah menyebabkan serangga menjadi resisten terhadap insektisida. Beberapa peneliti melaporkan bahwa *P. xylostella* telah

resisten terhadap piretroid, karbamat, organofosfat, siklodien dan insektisida biologi seperti *Bacillus thuringiensis* (Chen *et al.*, 1985; Miyata *et al.*, 1985; Tabashnik *et al.*, 1992; Shelton *et al.*, 1993; Yu, 1993; Tang *et al.*, 1997). Di Indonesia, *P. xylostella* dari Kopeng, Semarang, Jawa Tengah telah dilaporkan resisten terhadap deltametrin (Nuryanti, 2001).

*P. xylostella* merupakan salah satu serangga hama yang perkembangan resistensinya sangat cepat di lapangan (Shelton *et al.*, 1990; Tang *et al.*, 1997). Hal ini disebabkan antara lain siklus hidup *P. xylostella* yang pendek dan didorong oleh pemakaian insektisida di lapangan secara terus-menerus. Perkembangan resistensi serangga terhadap insektisida dipengaruhi oleh beberapa faktor antara lain faktor genetik, biologi dan operasional (Georgiou & Taylor, 1986). Beberapa penelitian yang berkaitan dengan pewarisan sifat resistensi serangga terhadap insektisida telah banyak dilakukan. Resistensi *P. xylostella* terhadap *B. thuringiensis* dan fenvalerat bersifat resesif (Motoyama *et al.*, 1990; Tabashnik *et al.*, 1992; Tang *et al.*, 1997; Zhao *et al.*, 2000). Resistensi kumbang Kentang Colorado terhadap CryIIIA δ-endotoksin bersifat semidominan (Rahardja & Whalon, 1995). Informasi genetik tentang resistensi bermanfaat untuk monitoring dan pengembangan pengelolaan serangga resisten.

Penelitian ini merupakan kajian genetik untuk mengetahui pewarisan sifat resistensi, dan jumlah gen pengendali resistensi *P. xylostella* terhadap deltametrin.

## BAHAN DAN METODE

**Populasi *P. xylostella* rentan dan resisten terhadap deltametrin.** Populasi *P. xylostella* rentan terhadap deltametrin diperoleh dari Selo, Boyolali, Jawa Tengah; sedangkan

populasi *P. xylostella* resisten diperoleh dari Kopeng, Semarang, Jawa Tengah. Populasi rentan dan resisten dipelihara di laboratorium dengan menggunakan pakan alami yaitu daun caisim (*Brassica oleraceae*) (Nuryanti & Trisyono, 2002).

Populasi Kopeng generasi kedua ( $F_2$ ) yang telah diketahui resisten terhadap deltametrin dibagi menjadi dua sub-populasi yaitu sub-populasi yang tidak diseleksi (KNS) dan sub-populasi yang diseleksi (KS). Seleksi larva populasi KS terhadap deltametrin dilakukan sesuai metode yang dilakukan oleh Listyaningrum *et al.* (2003). Seleksi dilakukan setiap generasi sampai  $F_{18}$ . Pada generasi ke-9 (KS- $F_9$ ) tingkat resistensi terhadap deltametrin meningkat menjadi 51 kali lebih resisten dibandingkan dengan populasi rentan (Selo- $F_2$ ) (Listyaningrum *et al.*, 2003). Populasi KS- $F_{18}$  kemudian digunakan dalam studi karakterisasi sifat resistensi terhadap deltametrin, sedangkan untuk populasi *P. xylostella* rentan menggunakan populasi Selo generasi ke-6 (Selo- $F_6$ ).

**Pewarisan sifat resistensi.** Uji ini dilakukan dengan mengawinkan secara resiprok populasi *P. xylostella* rentan (Selo- $F_6$ ) (selanjutnya disebut S) dengan populasi resisten (KS- $F_{18}$ ) (selanjutnya disebut R). Perkawinan resiprok ini bertujuan untuk mengetahui efek maternal dan dominansi sifat resistensi. Hubungan konsentrasi dengan mortalitas larva  $F_1$  hibrid digunakan untuk menentukan adanya efek maternal. Uji hayati dilakukan dengan metode celup daun (Nuryanti & Trisyono, 2002; Listyaningrum *et al.*, 2003). Konsentrasi deltametrin yang digunakan untuk uji  $F_1$  hibrid hasil perkawinan betina rentan ( $S\Theta$ ) dan jantan resisten ( $R\Theta$ ) adalah 100; 50; 25; 12,5; 6,25; 3,125; dan 0 ppm, sedangkan untuk menguji  $F_1$  hibrid hasil perkawinan betina resisten ( $R\Theta$ ) dan jantan rentan ( $S\Theta$ ) adalah 2500; 1250; 625; 312,5; 156,2; dan 0 ppm.

Perbedaan konsentrasi yang digunakan disebabkan oleh adanya perbedaan tingkat mortalitas larva yang dihasilkan pada uji pendahuluan. Untuk menentukan dominansi ( $D$ ) sifat resistensi terhadap deltametrin pada  $F_1$  digunakan rumus yang sebelumnya telah dipakai oleh Rahardja & Whalon (1995) dan Huang *et al.* (1999) yaitu:

$$D = \frac{2Xb - Xa - Xc}{Xa - Xc}$$

$D$  = tingkat dominansi,  $Xa$  =  $\log_{10} [LC_{50}]$  populasi resisten,  $Xb$  =  $\log_{10} [LC_{50}]$  populasi heterosigot, dan  $Xc$  =  $\log_{10} [LC_{50}]$  populasi rentan. Jika nilai  $D = -1$  resistensi bersifat resesif, nilai  $D = 0$  resistensi bersifat *intermediate* dan bila nilai  $D = +1$  maka resistensi bersifat dominan. Nilai  $LC_{50}$  dihitung dengan analisis probit (Finney, 1971). Formula Abbott (1925) digunakan untuk mengoreksi mortalitas kontrol. Dua nilai  $LC_{50}$  tidak berbeda nyata apabila nilai selang kepercayaan (SK) 95% saling tumpang tindih (Savin *et al.*, 1977).

**Gen pengendali resistensi.** Untuk mengetahui apakah resistensi dikendalikan oleh satu atau beberapa gen, dilakukan uji silang balik (*backcross*) antara  $F_1$  hibrid dengan salah satu tetuanya. Penentuan tetua yang digunakan dilakukan setelah pewarisan sifat resistensi  $F_1$  hibrid diketahui.

Analisis data menggunakan model monogenik dilakukan seperti yang dilakukan oleh Tabashnik (1991) dan Rahardja & Whalon (1995). Nilai  $\chi^2$  dihitung dengan rumus:

$$\chi^2 = \frac{(o - e)^2}{e}$$

dengan  $o$  persentase kematian larva hasil pengamatan pada konsentrasi  $x$ , dan  $e$  persentase harapan larva yang mati bila diperlakukan dengan konsentrasi  $x$  (Finney, 1971; Rahardja; & Whalon, 1995). Penghitungan mortalitas harapan pada  $F_2$  dilakukan sesuai rumus yang telah digunakan

oleh Tabashnik (1991), Rahardja & Whalon (1995), Tang *et al.* (1996) yaitu:  $F_2 = (\text{persentase mortalitas harapan } F_1 \text{ pada konsentrasi } c + \text{ persentase mortalitas harapan rentan pada konsentrasi } c) \times 0,5$ .

Apabila nilai  $\chi^2$  hitung lebih kecil dibandingkan dengan nilai  $\chi^2$  tabel maka sifat resistensi dikendalikan oleh satu gen (monogenik) (Tabashnik, 1991; Rahardja & Whalon, 1995).

## HASIL DAN PEMBAHASAN

**Pewarisan sifat resistensi.** Nilai  $LC_{50}$  Hasil perkawinan *P. xylostella* *RoxSer* (RS) sebesar 289,3 ppm dan nilai tersebut lebih tinggi dibandingkan nilai  $LC_{50}$  *SoxRer* (SR) yaitu 88,6 ppm (Tabel 1). Perbedaan nilai  $LC_{50}$  mengindikasikan adanya efek maternal pada penurunan sifat resistensi *P. xylostella* terhadap deltametrin. Efek maternal ini dapat juga dilihat pada Gambar 1. Mortalitas larva hasil perkawinan *RoxSer* (RS) lebih tinggi dibandingkan *SoxRer* (SR). Tingginya persentase mortalitas pada *RoxSer* (RS) menunjukkan larva yang memiliki alel rentan terbunuh oleh deltametrin.

Dari perkawinan resiprok didapatkan nilai dominansi ( $D$ ) dari  $F_1$  hibrid *SoxRer* adalah -0,8 dan -0,3 untuk *RoxSer*. Hal ini menunjukkan bahwa resistensi *P. xylostella* terhadap deltametrin bersifat resesif.

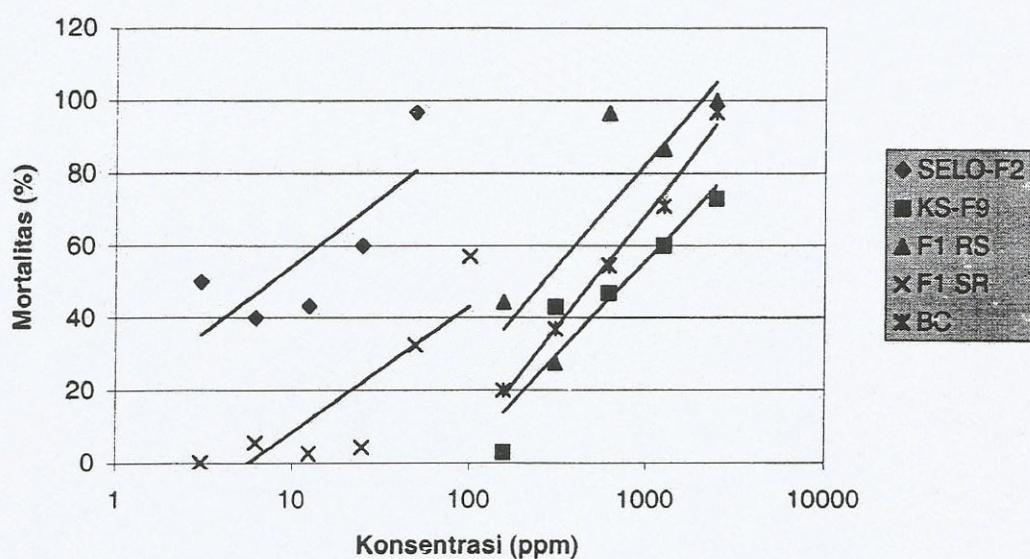
**Gen pengendali resistensi.** Berdasarkan nilai dominansi yang menunjukkan bahwa pewarisan resistensi *P. xylostella* terhadap deltametrin bersifat resesif maka dilakukan silang balik antara  $F_1$  hibrid dengan tetuanya yang rentan (Rahardja & Whalon, 1995; Tabashnik, 1991).

Table 1. Tanggapan larva *Plutella xylostella* F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub>, dan hasil silang balik terhadap deltametrin

Persilangan	Jumlah larva	Slope (SE)	LC <sub>50</sub> (95%SK), ppm
SØ x Rer	234	3,1(0,9)	88,6 a ( 70,3 – 111,7)
RØ x Ser	176	2,0(0,9)	289,3 b (201,8 – 402,7)
F <sub>2</sub>	361	1,3(0,2)	339,9 b (248,5 – 464,9)
RSer X SSØ	189	1,9(0,2)	559,5 b (128,9 – 729,7)
RSØ X SSer	54	3,7(1,9)	346,6 b (221,0 – 543,4)

Table 2. Analisis *chi-square* mortalitas silang balik F<sub>1</sub> RS x SS untuk model monogenik

Konsentrasi (ppm)	Mortalitas (%)		$\chi^2$ hitung	P (0.05, df=1)
	Harapan	Teramati		
2500	83,3	96,7	2,156	3,84
1250	74,4	71,0	0,155	
625	61,2	54,5	0,733	
312,5	44,4	37,0	1,248	
156,2	27,5	20,0	2,164	

Gambar 1. Tanggapan *Plutella xylostella* rentan (Selo-F<sub>2</sub>), resisten (KS-F<sub>9</sub>), F<sub>1</sub> RS (RØ X Ser), F<sub>1</sub> SR (SØ X Rer), BC (Silang balik F<sub>1</sub> RS X SS) terhadap deltametrin.

Nilai LC<sub>50</sub> pada uji silang balik antara F<sub>1</sub> RS dengan tetua yang rentan (SS) dan resiproknya tidak berbeda nyata dengan populasi resisten (KS-F<sub>9</sub>) dan F<sub>1</sub> RS (Tabel 1). Hal ini mengindikasikan bahwa sifat resistensi diturunkan secara monogenik. Hipotesis ini terbukti pada pengujian berikutnya dengan menggunakan model monogenik. Mortalitas larva yang diamati pada masing-masing konsentrasi lebih kecil dibandingkan dengan mortalitas harapan untuk setiap konsentrasi yang diuji (Tabel 2). Analisis *chi-square* pada model monogenik menunjukkan bahwa nilai  $\chi^2$  pada masing-masing konsentrasi lebih kecil dibandingkan dengan  $\chi^2$  tabel dengan P = 0,05 dan df = 1 ( $\chi^2 = 3,84$ ). Hasil ini menunjukkan bahwa sifat resistensi *P. xylostella* terhadap deltametrin diturunkan secara monogenik.

Analisis genetik pada *P. xylostella* yang resisten terhadap deltametrin menunjukkan bahwa pewarisan resistensi bersifat resesif, ada efek maternal, dan sifat resistensi dikendalikan oleh satu gen. Efek maternal pada *P. xylostella* yang resisten terhadap deltametrin terlihat apabila betina resisten dikawinkan dengan jantan rentan keturunannya adalah individu-individu resisten. Bila betina rentan dikawinkan dengan jantan resisten keturunannya adalah individu-individu rentan. Oleh sebab itu dalam populasi diusahakan agar terjadi persilangan antara betina rentan dengan jantan resisten. Apabila betina rentan kawin dengan jantan resisten akan menghasilkan keturunan yang bersifat rentan, sehingga populasi tersebut akan didominasi oleh individu yang memiliki alel rentan.

Uji hidup pada F<sub>1</sub> hibrid (F<sub>1</sub> RS) dengan deltametrin menghasilkan mortalitas tinggi pada konsentrasi deltametrin tinggi. Hal ini dapat terjadi karena serangga yang memiliki genotip heterosigot ini terbunuh pada konsentrasi yang tinggi tetapi tidak terbunuh pada konsentrasi yang rendah (Tabashnik & Croft, 1982; Roush & Croft, 1986; Andow &

Alstad, 1998). Tingginya mortalitas pada F<sub>1</sub> hibrid mengindikasikan bahwa resistensi bersifat resesif. Hasil yang sama dilaporkan pada *P. xylostella* yang resisten terhadap *B. thuringiensis* (Tabashnik *et al.*, 1992; Tang *et al.*, 1997). Sifat resesif tersebut diperkuat dari nilai dominansi yang diperoleh pada F<sub>1</sub> hibrid. *P. xylostella* yang telah diseleksi tujuh generasi (KS-F<sub>9</sub>) menunjukkan bahwa persentase hidup meningkat dengan nisbah resistensi 51 kali dibandingkan dengan populasi rentan (Listyaningrum *et al.*, 2003). Namun demikian, hasil perkawinan antara betina resisten (RR) dengan jantan rentan (SS) mempunyai nisbah resistensi 19 kali dibandingkan populasi Selo (data tidak ditampilkan). Perkawinan betina rentan (SS) dengan jantan resisten (RR) nisbah resistensi 6 kali lebih resisten dibandingkan populasi Selo (data tidak ditampilkan). Hal ini menunjukkan bahwa penambahan sifat rentan menyebabkan berkurangnya frekuensi alel resisten pada generasi berikutnya dan mengakibatkan menurunnya nisbah resistensi F<sub>1</sub> dibandingkan dengan tetua resisten. Menurunnya frekuensi alel resisten pada F<sub>1</sub> RS dapat dijadikan dasar dalam pengelolaan resistensi *P. xylostella* resisten terhadap deltametrin. Apabila resisten bersifat resesif dan rentan bersifat dominan perkawinan betina rentan dengan jantan resisten akan menghasilkan keturunan yang memiliki genotip 100% heterosigot rentan. Generasi pertama yang heterosigot (F<sub>1</sub> RS) apabila kawin dengan betina rentan keturunannya memiliki genotip 50% heterosigot rentan dan 50% homosigot rentan, dengan fenotip 100% rentan.

Pengujian genetik dengan model monogenik menunjukkan bahwa resistensi *P. xylostella* terhadap deltametrin diturunkan secara monogenik. Beberapa hasil penelitian genetik pada *P. xylostella* dilaporkan bahwa resistensi *P. xylostella* terhadap piretroid, *B. thuringiensis*, dan spinosad bersifat resesif dan dikendalikan oleh satu gen atau lebih

(Liu *et al.*, 1981; Motoyama *et al.*, 1990; Tabashnik, 1992; Tang *et al.*, 1997; Zhao *et al.*, 2000; Zhao *et al.*, 2002). Hal ini menunjukkan bahwa sifat resistensi *P. xylostella* terhadap suatu jenis insektisida mungkin bersifat spesifik tergantung sifat insektisida dan sifat genetik populasi yang digunakan dalam penelitian.

Mengingat bahwa resistensi *P. xylostella* terhadap deltametrin bersifat resesif dan diturunkan secara monogenik, salah satu strategi pengelolaan resistensi yang sesuai adalah dengan refuji. Tanaman refuji ini berfungsi sarana berkembangnya serangga-serangga yang rentan. Tanaman refuji yang digunakan dalam pengelolaan *P. xylostella* harus merupakan tanaman yang juga disukai oleh serangga tersebut. Adanya refuji diharapkan bahwa populasi rentan dapat berkembang dan terjadi perkawinan dengan populasi resisten sehingga keturunannya adalah populasi yang rentan. Keberhasilan pengelolaan juga didukung adanya migrasi, penurunan viabilitas betina resisten serta terhambatnya pertumbuhan individu resisten.

#### UCAPAN TERIMA KASIH

Penulis mengucapkan terima kasih kepada Widiyatmoko yang telah membantu memelihara dan memperbanyak *Plutella xylostella* di laboratorium.

#### DAFTAR PUSTAKA

- Abbott, W. S. 1925. A Method of Computing the Effectiveness of an Insecticide. *J. Econ. Entomol.* 18: 265 – 267.
- Andow, D. A. & D. N. Alstad. 1998. F<sub>2</sub> Screen for Rare Resistance Alleles. *J. Econ. Entomol.* 91: 572 – 578.
- Carriere, Y., C. E. Kirk, Y. B. Liu, M. A. Sims, A. L. Patin, T. J. Dennehy, & B. E. Tabashnik. 2001. Fitness Costs and Maternal Effects Associated with Resistance to Transgenic Cotton in the Pink Bollworm (Lepidoptera: Gelechiidae). *J. Econ. Entomol.* 94: 1571 – 1576.
- Chen, J. S., C. J. Lee, M. G. Yao, & C. N. Sun. 85. Effect of Pyrethroids on Knockdown and Lack of Coordination Responses of Susceptible and Resistant Diamondback Moth (Lepidoptera: Plutellidae). *J. Econ. Entomol.* 78: 1198 – 1202.
- Cummings, M. R. & W. S. Klug. 1997. *Concepts of Genetics*. Prentice Hall Inc. New Jersey. 730p.
- Finney, D. J. 1971. *Probit Analysis*, 3<sup>rd</sup> Edition. Cambridge University Press, London. 333p.
- Georgiou, G. P. 1983. Management of Resistance in Arthropods, pp. 769 – 792. In G.P. Georgiou & T. Saito (eds.), *Pest Resistance to Pesticides*. Plenum Press, New York and London.
- Georgiou, G. P. & C. E. Taylor. 1986. Factors Influencing the Evolution of Resistance, pp. 157 – 169. In Committee on Strategies for the Management of Pesticide Resistant Pest Populations (ed.), *Pesticide Resistance: Strategies and Tactics for Management*. National Academy Press, Washington, D.C.
- Groeters, F. R. & B. E. Tabashnik. 2000. Roles of Selection Intensity, Major Genes, and Minor Genes in Evolution of Insecticide Resistance. *J. Econ. Entomol.* 93: 1580 – 1587.
- Huang, F., L. L. Buschman, R. A. Higgins, & W. H. McGaughey. 1999. Inheritance of Resistance to *Bacillus thuringiensis* Toxin (Dipel ES) in the European Corn Borer. *Science* 284 : 965 – 967.
- Listyaningrum, W., Y. A. Trisyono, & Aziz-Purwantoro. 2003. Seleksi Resistensi *Plutella xylostella* terhadap Deltametrin. Agrosains (in press).
- McDonald P. T. & C. D. Schmidt. 1987. Genetics of Permethrin Resistance in the Horn Fly (Diptera: Muscidae). *J. Econ. Entomol.* 80: 433 – 437.
- Miyata, T., T. Saito, & V. Noppun. 1985. Studies on the Mechanism of Diamondback Moth Resistance to Insecticides, pp. 347 – 355. In N. S. Talekar (ed), *Proceedings of the First International Workshop*. Tainan. Taiwan.

- Moulton, J. K., D. A. Pepper, R. K. Jansson, & T. J. Dennehy. 2002. Pro-active Management of Beet Armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) Resistance to Tebufenoziide and Methoxyfenoziide: Baseline Monitoring, Risk Assessment, and Isolation of Resistance. *J. Econ. Entomol.* 95: 414 – 424.
- Motoyama, N., T. Suganuma & Y. Maekoshi, 1990. Biochemical and Physiology Characteristics of Insecticide Resistance in Diamondback Moth. In N. S Talekar (ed), *Proceedings of the Second International Workshop*. Tainan. Taiwan.
- Nuryanti, N. S. P. 2001. Kepekaan Beberapa Populasi *Plutella xylostella* di Jawa Tengah dan Yogyakarta terhadap Deltametrin, *Bacillus thuringiensis*, dan Khlorfluazuron. *Tesis Program Pasca Sarjana Program Studi Ilmu Hama Tumbuhan Universitas Gadjah Mada*. Yogyakarta. 69 hal.
- Nuryanti, N. S. P. & Y. A. Trisyono, 2002. Kepekaan Beberapa Populasi *Plutella xylostella* di Jawa Tengah dan Yogyakarta terhadap *Bacillus thuringiensis*. *Agrosains* 15: 1 – 8.
- Rahardja, U. & M. E. Whalon. 1995. Inheritance of Resistance to *Bacillus thuringiensis* subsp. *tenebrionis* CryIIIA δ-endotoxin in Colorado Potato Beetle (Coleoptera: Chrysomelidae). *J. Econ. Entomol.* 88 : 21 – 26.
- Roush, R. T. & B. A. Croft. 1986. Experimental Population Genetics and Ecological Studies of Pesticide Resistance in Insects and Mites, pp. 257 – 268. In Committee on Strategies for the Management of Pesticide Resistant Pest Populations (ed), *Pesticides Resistance: Strategies and Tactics for Management*. National Academic Press, Washington D.C.
- Shelton, A. M. & J. A. Wyman. 1990. Insecticide Resistance of Diamondback Moth in North America, pp. 447 – 454. In N. S Talekar (ed.), *Proceedings of the Second International Workshop*. Tainan. Taiwan.
- Tabashnik, B. E. 1991. Determining the Mode of Inheritance of Pesticide Resistance with Backcross Experiments. *J. Econ. Entomol.* 84: 703 – 712.
- Tabashnik, B. E., J. M. Schwartz, N. Finson, & M.W. Johnson. 1992. Inheritance of Resistance to *Bacillus thuringiensis* in Diamondback Moth (Lepidoptera: Plutellidae). *J. Econ. Entomol.* 85:1046 – 1055.
- Talekar, N. S. & A. M. Shelton. 1993. Biology, Ecology and Management of Diamondback Moth. *Ann. Rev. Entomol.* 38: 275 – 301.
- Tang, J. D., S. Gilboa, R. T. Roush, & A. M. Shelton. 1997. Inheritance, Stability, and Lack of Fitness Costs of Field Selected Resistance to *Bacillus thuringiensis* in Diamondback Moth (Lepidoptera: Plutellidae) from Florida. *J. Econ. Entomol.* 90: 732 – 741.
- Tsukamoto, M. 1983. Methods of Genetic Analysis of Insecticide Resistance, pp. 71 – 98. In G.P. Georgiou & Tetsuo Saito (ed.), *Pest Resistance to Pesticides*. Plenum Press, New York and London.
- Whalon, M. E., D. L. Miller, R. M. Hollingworth, E. J. Graefius, & J. R. Miller. 1993. Selection of a Colorado Potato Beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) Strain Resistant to *Bacillus thuringiensis*. *J. Econ. Entomol.* 86: 226 – 233.
- Yu, S. J. 1993. Inheritance of Insecticide Resistance and Microsomal Oxidases in the Diamondback Moth (Lepidoptera: Yponomeutidae). *J. Econ. Entomol.* 86: 680 – 683.
- Zhao, J. Z., H. L. Collins, J. D. Tang, J. Cao, E. D. Earle, R. T. Roush, S. Herrero, B. Escriche, J. Ferre, & A. M. Shelton. 2000. Development and Characterization of Diamondback Moth Resistance to Transgenic Broccoli Expressing High Levels of Cry1C. *App. Environ. Microbiol.* 66: 3784 – 3789.
- Zhao, J. Z., B. A. Bishop, & E. J. Graefius. 2000. Inheritance and Synergism of Resistance to Imidacloprid in the Colorado Potato Beetle (Coleoptera:Chrysomelidae). *J. Econ. Entomol.* 93: 1508 – 1514.
- Zhao, J. Z., Y. X. Li, H. L. Collins, L. G. Minuto, R. F. L. Mau, G. D. Thompson, & A. M. Shelton. 2002. Monitoring and Characterization of Diamondback Moth (Lepidoptera: Plutellidae) Resistance to Spinosad. *J. Econ. Entomol.* 95: 430 – 436.