

콩명나방의 성페로몬 생합성

차욱현 · 박정준¹ · 이대원*경성대학교 생명보건대학 스마트바이오학과, ¹경상국립대학교 농업생명과학대학 식물외과, 농업생명과학연구소

Sex Pheromone Biosynthesis in the Legume Pod Borer, *Maruca vitrata* (Lepidoptera: Crambidae)

Wook Hyun Cha, Jung Jun Park¹ and Dae-Weon Lee*

Department of SmartBio, Kyungsoong University, Busan 48434, Korea

¹Department of Plant Medicine, Institute of Agriculture and Life Science, Gyeongsang National University, Jinju 52725, Korea

ABSTRACT: Pheromone biosynthesis in the pheromone gland is triggered from release of pheromone biosynthesis-activating neuropeptide (PBAN) synthesized in the suboesophageal ganglion. PBAN binds to its receptor on the epithelial cell membrane and activates signal transduction pathways for the pheromone biosynthesis. This study reviews sex pheromone, PBAN and its receptor, and pheromone biosynthesis pathway of *Maruca vitrata*.

Key words: *Maruca vitrata*, Pheromone biosynthesis-activating neuropeptide, Signal transduction, Receptor

초 록: 나방류의 페로몬 생합성은 식도아래 신경절에서 생산된 페로몬 생합성 촉진 신경펩타이드(pheromone biosynthesis activating neuropeptide, PBAN)의 분비로부터 시작된다. 분비된 PBAN은 페로몬샘의 상피세포막에 있는 PBAN 수용체와 결합하고, 신호전달과정을 거쳐 페로몬 생합성과정이 활성화되어, 페로몬이 외부로 방출된다. 본 종설은 콩명나방(*Maruca vitrata*)의 성페로몬, PBAN과 수용체, 성페로몬 생합성 경로를 소개한다.

검색어: 콩명나방, 페로몬 생합성 촉진 신경펩타이드, 신호전달, 수용체

한 개체에서 분비된 화합물이 다른 개체의 행동변화를 유도 하였을 때, 이러한 물질을 신호물질(Semiochemical)이라고 한다. 신호물질을 이용한 곤충의 소통은 크게 종내 또는 종간 소통으로 나눌 수 있다. 여기에는 종내 특이적인 페로몬, 종간 특이적인 물질로써 물질을 내는 개체에 유리하게 작용하는 알로몬, 반대로 물질을 수용하는 개체에 유리하게 작용하는 카이로몬이 있다. 이들 중 곤충의 페로몬은 기능에 따라 성페로몬, 집합페로몬, 경고페로몬, 길잡이페로몬 등 다양하다. 곤충의 페로몬은 특정한 화학물질들을 이용하여 동종의 개체 간에 의사소통에 관여한다(Bober and Rafaeli, 2010; Cheng et al., 2010). 곤충은 페로몬을 분비하여 동종 개체의 행동 반응이나 생리적

변화를 야기하며, 이러한 변화는 곤충의 생존, 번식, 이동 등의 다양한 생활사에 영향을 미친다(Stökl and Steiger, 2017). 곤충의 페로몬 중의 하나인 성페로몬(sex pheromone)은 동종의 개체 사이에 교미 행동을 유도 및 조절하는 신호물질로, 나방에서는 주로 암컷이 분비하는 것으로 알려져 있다. 암컷 나방에 의해 분비된 성페로몬은 동종 수컷의 촉각에 의해 감지됨으로써 수컷을 유인하여 교미 행동을 유도한다(Jurenka, 2004; Fujii et al., 2015; He et al., 2017). 나방에서 성페로몬은 암컷의 8-9번째 복부 마디(abdominal segment)에 위치한 페로몬샘(pheromone gland)에서 합성되어 분비된다. 성페로몬은 주로 우화 후 수일부터 분비되기 시작하며, 하루 중 특정 시간(주로 밤)에 분비되는 것으로 알려져 있다(Roelofs and Rooney, 2003; Antony et al., 2015). 성페로몬 성분은 페로몬샘에서 합성된 여러 가지 페로몬 성분들이 다양한 비율로 구성되며, 성분의 종류와 비율

*Corresponding author: daewonlee@ks.ac.kr

Received December 29 2021; Revised January 14 2022

Accepted February 8 2022

은 종 특이적이다(Lu et al., 2013). 나방의 성페로몬은 누에(*Bombyx mori*)에서 bombykol이 처음으로 동정된 이후, 600종 이상의 나방들에서 성페로몬이 보고되어 있다(Petkevicius et al., 2020). 이러한 성페로몬은 종특이적 유인 효과, 다른 종에 대한 무독성, 환경에 대한 안정성, 다른 방제 수단과 동시 적용 가능성 등의 다양한 이점을 가짐으로써 화학 살충제를 대신할 친환경적 해충 방제 물질로 주목받고 있다(Vogel et al., 2010).

콩명나방의 성페로몬

콩명나방(*Maruca vitrata*)은 나비목(Lepidoptera) 포충나방과(Crambidae)에 속하는 해충으로, 콩, 녹두, 동부 등의 콩과 작물을 가해하는 것으로 보고되어 있다(Sharma, 1998). 콩명나방의 가해로 발생하는 콩과 작물의 피해는 특히 동부에서 극심하며, 수확량이 20~80%까지 감소하는 것으로 알려져 있다(Zhou et al., 2015). 지금까지 콩명나방의 방제를 위해 주로 화학 살충제가 이용되고 있으며, 화학 살충제 사용으로 인해 발생하는 환경적, 경제적 문제점들의 대안으로 콩명나방의 성페로몬이 주목받고 있다.

콩명나방은 주로 밤(저녁 7시부터 새벽 3시 사이)에 교미 행동을 하며, 성충의 나이에 따라 교미행동이 지속되는 시간에 차이가 있는 것으로 보고되어 있다(Lu et al., 2007; Eureka et al., 2019). 콩명나방의 교미행동을 위한 성페로몬은 암컷에서 합성 및 분비되며, 주성분인 (E,E)-10,12-hexadecadienal (E10E12-16:Ald)과 보조성분인 (E)-10-hexadecenal (E10-16:Ald) 및 (E,E)-10,12-hexadecadienol (E10E12-16:OH)으로 구성된다(Adati and Tatsuki, 1999; Downham et al., 2003). 또한, 아시아와 아프리카에 각각 분포하는 콩명나방은 서로 동일한 성페로몬 성분을 합성 및 분비함에도 불구하고, 두 지역 간에 성페로몬 성분 비율에 차이가 존재하며, 동종임에도 불구하고 서로를 유인하지 못하는 연구 결과가 보고되어 있다(Schläger et al., 2015). 이러한 결과는 동종 간의 성페로몬 유인 효과에서 성페로몬의 구성 성분과 더불어 성분의 비율도 매우 중요하다는 사실을 보여준다. 최근의 한 연구에 따르면, 콩명나방 방제를 위해 세 가지 성페로몬 성분(E10E12-16:Ald, E10-16:Ald, E10E12-16:OH)을 1:1:1의 비율로 혼합하여 만든 페로몬 루어가 교미행동 교란에 가장 효과가 좋은 것으로 확인되었다(Dhanyakumar et al., 2020).

콩명나방의 PBAN과 수용체

나방의 성페로몬 생합성은 식도아래신경절(suboesophageal

ganglion)에서 합성된 페로몬생합성촉진신경펩타이드(pheromone biosynthesis-activating neuropeptide: PBAN)가 혈림프에 분비된 후, 페로몬샘 상피 세포막에 존재하는 PBAN 수용체와 결합함으로써 시작된다(Lee and Boo, 2005). PBAN이 수용체와 결합하면, 페로몬샘 세포 내에서 2차 전령(Ca^{2+} 또는 cyclic AMP)의 양이 증가하고, 성페로몬 생합성 신호가 유도된다(Jurenka, 2017; Choi et al., 2003; Hull et al., 2004; Lee et al., 2011a).

콩명나방 페로몬샘에 대한 전사체 분석을 통해, 성페로몬 생합성 신호를 유도하는 PBAN과 PBAN 수용체가 동정되었다(Cha et al., 2017; 2018). 콩명나방 PBAN은 197 개의 아미노산을 암호화하였다. 구조적으로 콩명나방의 PBAN 유전자는 다른 나비목 곤충과 동일한 구조를 가졌으며, diapause hormone (DH)-like peptide, PBAN, α -neuropeptide(NP), β -NP, γ -NP의 5가지 펩타이드를 암호화하였다(Cha et al., 2018). 이 펩타이드들은 공통적으로 C-말단이 아마이드화 되어 있으며, 활성화에 필요한 최소한의 서열인 YFXPRL-NH₂를 포함하여 구조적으로 유사성을 가진다(Jurenka and Rafaei, 2011; Hariton-Shalev et al., 2013; Chang and Ramasamy, 2014).

콩명나방 PBAN의 성페로몬 생합성 신호 유도를 확인하기 위해, 콩명나방 처녀 암컷에 인위적으로 합성된 PBAN 주입 및 GC 분석을 통해 페로몬 주성분인 E10E12-16:Ald의 합성량을 측정하였다. 그 결과 PBAN (1 μ M) 주입 2시간 후에 성페로몬 생합성량이 대조군에 비해 10배 이상 증가했다(Cha et al., 2018). 또한, 콩명나방 PBAN은 알부터 성충까지의 모든 발육 단계 및 암컷과 수컷에서 모두 발현되었으며(Cha et al., 2018), 이러한 발현 패턴은 *Helicoverpa zea*에서도 확인되었다(Ma et al., 1998; Choi et al. 1998).

PBAN 수용체는 7 transmembrane domain (TM)을 포함한 G 단백질 연결 수용체(G protein-coupled receptor: GPCR)에 속하며, C-말단의 길이와 구성 요소에 따라 -A, -B, -C의 3가지 subtypes이 존재한다(Kim et al., 2008; Nusawardani et al., 2013). 콩명나방 페로몬샘 전사체 분석을 통해 동정된 PBAN 수용체는 B type으로, 클로닝을 통해 콩명나방에서 PBAN 수용체는 475 개의 아미노산을 암호화하며, 7 TM을 포함하는 것으로 확인되었다(Cha et al., 2017; 2018). 콩명나방 PBAN 수용체는 모든 발육단계에서 발현되었으나, 발현 수준에 차이가 있었으며, 성충의 경우 암컷에서만 특이적으로 발현되었다(Cha et al., 2018). 이와 같은 유충에서의 PBAN 수용체 발현은 *Spodoptera littoralis*에서도 확인되며, 표피층 색소화(cuticular pigmentation)에 관여하는 것으로 알려져 있다(Zheng et al., 2007). 콩명나방에서 동정된 PBAN 수용체와 성페로몬 생합성의 연관

성은 현재 연구 진행중에 있다.

콩명나방 성페로몬 생합성 경로

나방에서 PBAN과 PBAN의 상호작용으로 성페로몬 생합성 신호가 유도되면, 성페로몬 생합성 관련 효소들이 활성화된다. 활성화되는 효소들은 지방산 생합성 과정에 관여함으로써 다양한 성페로몬 성분들을 생합성한다(Shalev and Altstein, 2015; Lee et al., 2011b). 따라서 성페로몬 생합성 경로를 이해하기 위해서는 성페로몬 생합성에 관여하는 효소들을 동정하는 것이 매우 중요하다.

나방의 성페로몬 생합성은 지방산 생합성 과정의 중간 산물인 Acetyl-CoA로부터 시작되며, Acetyl-CoA carboxylase (ACC)가 Acetyl-CoA를 Malonyl-CoA로 전환시킨다. Malonyl-CoA에 fatty acyl synthase (FAS)가 작용하여, 탄소가 10(C10:0)~18(C18:0)개인 포화지방산을 합성한다(Ding et al., 2014; Chen et al., 2017). 합성된 포화지방산은 fatty acyl desaturase (FAD)에 의한 이중결합 형성으로 인해 불포화 상태가 된다(Roelofs et al., 2002). FAD는 이중결합 형성 위치에 따라 $\Delta 4$, $\Delta 5$, $\Delta 6$, $\Delta 9$, $\Delta 10$, $\Delta 11$, $\Delta 12$, $\Delta 14$ 불포화효소(desaturase)로 분류되며, *cis* 또는 *trans* 타입의 입체 구조 선택성을 가진다(Moto et al., 2004; Albre et al., 2012). FAD에 의해 불포화 지방산이 형성된 이후, 특이적 β -산화과정에 의해 탄소 사슬이 짧아지는 경우도 있다(Lin et al., 2018). 이러한 일련의 과정들로 형성된 불포화 지방산은 성페로몬 생합성의 마지막 과정으로써 여러 효소들에 의해 탄소 사슬 말단의 carboxyl group이 다른 작용기로 전환되며, 이 반응에 관여하는 효소로는 카르복실기를 알코올기로 치환시키는 fatty acyl reductase (FAR), 알코올기를 알데하이드기로 전환시키는 alcohol dehydrogenase (ADH) 등이 있다(Ding and Löfstedt, 2015).

콩명나방의 페로몬샘 전사체 분석을 통해 총 59개 전사체가 성페로몬 생합성에 관여하는 효소들로 동정되었고, 각각 1개 ACC, 29개 FAS, 20개 FAD, 4개 FAR, 5개 ADH로 확인되었다. 특히 FAD의 경우, 대부분 $\Delta 11$ 불포화효소였으며, $\Delta 9$ 불포화효소도 동정되었다(Cha et al., 2017). $\Delta 11$ 불포화효소는 이중 불포화효소로써, $\Delta 11$ 불포화 작용과 다시 추가 불포화반응으로 10,12-16:acyls과 같은 conjugated dienes으로 전환시킨다(Yoshiga et al., 2000; Moto et al., 2004; Matoušková et al.,

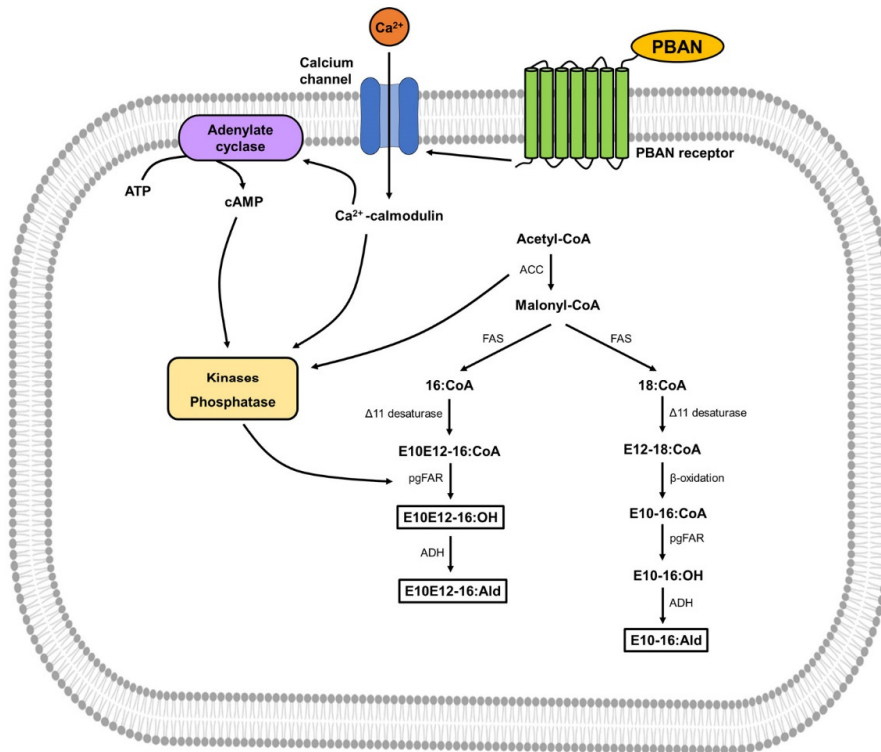


Fig. 1. The proposed pheromone biosynthetic pathway based on the transcriptomic analysis of the pheromone gland of *M. vitrata*. Pheromone biosynthesis-activating neuropeptide (PBAN) triggers sex pheromone biosynthesis by binding to its specific receptor. ACC, FAS, pgFAR, and ADH represent acetyl-CoA carboxylase, fatty acid synthase, pheromone gland-specific fatty acyl-CoA reductase, and alcohol dehydrogenase, respectively. This figure is modified from the result in the previous study (Cha et al., 2017).

2007). 또한, FAR의 경우 1개 전사체가 페로몬샘 특이적 FAR (pheromone gland-specific FAR (pgFAR))로 추정되었다(Cha et al., 2017). 이와 함께 acyl-CoA oxidase, enoyl-CoA hydratase, enoyl-CoA isomerase 등과 같은 β -산화 과정에 관여하는 효소들도 콩명나방 페로몬샘 전사체 분석을 통해 동정되었다(Cha et al., 2017).

콩명나방 페로몬샘 전사체로부터 동정된 페로몬 생합성 관련 효소들을 통해 페로몬 생합성 경로를 다음과 같이 추정하였다(Fig. 1; Cha et al., 2017). 콩명나방 페로몬은 ACC와 FAS의 순차적인 작용에 의한 지방산 생합성(C16:CoA 또는 C18:CoA)으로부터 시작된다. 주성분인 E10,E12-16:Ald와 보조성분인 E10,E12-16:OH의 생합성은 C16:CoA에서 시작된다. $\Delta 11$ 불포화효소의 이중 산화반응에 의해 C16:CoA가 E10,E12-16:CoA로 전환된 다음, pgFAR에 의해 작용기가 알코올로 치환되어 보조성분 E10,E12-16:OH가 합성되며, ADH에 의해 E10,E12-16:OH의 알코올이 알데하이드로 치환되어 주성분 E10,E12-16:Ald이 합성된다. 그리고, 나머지 보조성분인 E10-16:Ald는 C18:CoA로부터 β -산화 반응과 $\Delta 11$ 불포화효소의 작용으로 E10-16:CoA가 합성된 후, pgFAR에 의한 작용기의 알코올 치환 및 ADH에 의한 알데하이드 치환으로 합성된다.

이와 같이 추정된 콩명나방 성페로몬 생합성 경로를 바탕으로, 콩명나방 페로몬샘에서 동정된 PBAN 수용체의 발현 및 신호전달분석, 페로몬 생합성 관련 효소들의 기능, 유전자 발현억제를 통한 페로몬 생합성 억제 등이 연구 중에 있다. 이러한 연구를 통해 콩명나방 페로몬 생합성에 관련한 생리현상을 이해한다면, 해당 효소들은 교미 행동 교란을 통한 콩명나방 방제 표적으로 응용될 수 있을 것으로 사료된다.

사사

본 연구는 2021년도 환경부 주관 「화학물질 안전관리 전문 인력 양성사업」의 화학물질 특성화대학원 지원 사업을 통한 성과물임을 밝힙니다.

저자 직책 & 역할

차욱현: 경성대, 연구전담교원; 논문작성 및 검토
박정준: 경상국립대, 교수; 논문작성 및 검토
이대원: 경성대, 교수; 논문작성 및 검토

모든 저자는 원고를 읽고 투고에 동의하였음.

Literature Cited

- Adati, T., Tatsuki, S., 1999. Identification of female sex pheromone of the legume pod borer, *Maruca vitrata* and antagonistic effects of geometrical isomers. *J. Chem. Ecol.* 25, 105-115.
- Albre, J., Liénard, M.A., Sirey, T.M., Schmidt, S., Tooman, L.K., Carraher, C., Greenwood, D.R., Löfstedt, C., Newcomb, R.D., 2012. Sex pheromone evolution is associated with differential regulation of the same desaturase gene in two genera of leafroller moths. *PLoS Genet.* 8, e1002489.
- Antony, B., Soffan, A., Jakše, J., Alfaifi, S., Sutanto, K.D., Aldosari, S.A., Aldawood, A.S., Pain, A., 2015. Genes involved in sex pheromone biosynthesis of *Ephesia cautella*, an important food storage pest, are determined by transcriptome sequencing. *BMC Genom.* 16, 532.
- Bober, R., Rafaeli, A., 2010. Gene-silencing reveals the functional significance of pheromone biosynthesis activating neuropeptide receptor (PBAN-R) in a male moth. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 107, 16858-16862.
- Cha, W.H., Jung, J.K., Kim, Y., Lee, D.-W., 2018. Identification and pheromonotropic activity of pheromone biosynthesis activating neuropeptide in *Maruca vitrata*. *J. Asia-Pac. Entomol.* 21, 156-160.
- Cha, W.H., Kim, W.J., Jung, J.K., Lee, D.-W., 2017. Putative pheromone biosynthesis pathway in *Maruca vitrata* by transcriptomic analysis. *J. Asia-Pac. Entomol.* 20, 165-173.
- Chang, J.C., Ramasamy, S., 2014. Identification and expression analysis of diapause hormone and pheromone biosynthesis activating neuropeptide (DH-PBAN) in the legume pod borer, *Maruca vitrata* Fabricius. *PLoS ONE* 9, e84916.
- Chen, D.S., Dai, J.Q., Han, S.C., 2017. Identification of the pheromone biosynthesis genes from the sex pheromone gland transcriptome of the diamondback moth, *Plutella xylostella*. *Sci. Rep.* 24, 7.
- Cheng, Y., Luo, L., Jiang, X., Zhang, L., Niu, C., 2010. Expression of pheromone biosynthesis activating neuropeptide and its receptor (PBANR) mRNA in adult female *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae). *Arch. Insect Biochem. Physiol.* 75, 13-27.
- Choi, M.Y., Fuerst, E.J., Rafaeli, A., Jurenka, R., 2003. Identification of a G protein coupled receptor for pheromone biosynthesis activating neuropeptide from pheromone glands of the moth *Helicoverpa zea*. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 100, 9721-9726.
- Choi, M.Y., Tanaka, M., Kataoka, H., Boo, K.S., Tatsuki, S., 1998. Isolation and identification of the cDNA encoding the pheromone biosynthesis activating neuropeptide and additional neuropeptides in the oriental tobacco budworm, *Helicoverpa assulta* (Lepidoptera: Noctuidae). *Insect Biochem. Mol. Biol.* 28, 759-766.
- Dhanyakumar, O., Srinivasan, R., Mohan, M., Venkatesan, T.,

- Murali Mohan, K., Nagesha, N., Sotelo-Cardona, P., 2020. Effect of pheromone-mediated mating disruption on pest population density of *Maruca vitrata* (Fabricius) (Crambidae: Lepidoptera). *Insects* 11, 558.
- Ding, B.J., Hofvander, P., Wang, H.L., Durrett, T.P., Stymne, S., Löfstedt, C., 2014. A plant factory for moth pheromone production. *Nat. Commun.* 5, 3353.
- Ding, B.J., Löfstedt, C., 2015. Analysis of the *Agrotis segetum* pheromone gland transcriptome in the light of sex pheromone biosynthesis. *BMC Genom.* 16, 711.
- Downham, M.C., Hall, D.R., Chamberlain, D.J., Cork, A., Farman, D.I., Tamò, M., Dahounto, D., Datinon, B., Adetonah, S., 2003. Minor components in the sex pheromone of legume podborer: *Maruca vitrata* development of an attractive blend. *J. Chem. Ecol.* 29, 989-1011.
- Eurekha, S., Sreekumar, K.M., Subaharan, K., Ramesha, B., Santhoshkumar, T., 2019. Study on adult emergence, female calling and mating behaviour in *Maruca vitrata* F. (Lepidoptera: Crambidae) in Kerala, India. *Entomon.* 44, 73-78.
- Fujii, T., Yasukochi, Y., Rong, Y., Matsuo, T., Ishikawa, Y., 2015. Multiple Δ 11-desaturase genes selectively used for sex pheromone biosynthesis are conserved in *Ostrinia* moth genomes. *Insect Biochem. Mol. Biol.* 61, 62-68.
- Hariton-Shaley, A., Shaley, M., Adir, N., Belasov, E., Altstein, M., 2013. Structural and functional differences between pheromoneotropic and melanotropic PK/PBAN receptors. *Biochim. Biophys. Acta.* 1830, 5036-5048.
- He, P., Zhang, Y.F., Hong, D.Y., Wang, J., Wang, X.L., Zuo, L.H., Tang, X.F., Xu, W.M., He, M., 2017. A reference gene set for sex pheromone biosynthesis and degradation genes from the diamondback moth, *Plutella xylostella*, based on genome and transcriptome digital gene expression analyses. *BMC Genom.* 18, 219.
- Hull, J.J., Ohnishi, A., Moto, K., Kawasaki, Y., Kurata, R., Suzuki, M.G., Matsumoto, S., 2004. Cloning and characterization of the pheromone biosynthesis activating neuropeptide receptor from the silk moth, *Bombyx mori*. *J. Biol. Chem.* 279, 51500-51507.
- Jurenka, R., 2004. Insect pheromone biosynthesis. *Top Curr. Chem.* 239, 97-132.
- Jurenka, R., 2017. Regulation of pheromone biosynthesis in moths. *Curr. Opin. Insect Sci.* 24, 29-35.
- Jurenka, R., Rafaeli, A., 2011. Regulatory role of PBAN in sex pheromone biosynthesis of Heliothine moths. *Front. Endocrinol.* 2, 46.
- Kim, Y.-J., Nachman, R.J., Aimanova, K., Gill, S., Adams, M.E., 2008. The pheromone biosynthesis activating neuropeptide (PBAN) receptor of *Heliothis virescens*: identification, functional expression, and structure-activity relationships of ligand analogs. *Peptides* 29, 268-275.
- Lee, D.-W., Boo, K.S., 2005. Molecular characterization of pheromone biosynthesis activating neuropeptide from the diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.). *Peptides* 26, 2404-2411.
- Lee, D.-W., Kim, Y., Koh, Y.H., 2011a. RNA interference of PBAN receptor suppresses expression of two fatty acid desaturases in female *Plutella xylostella*. *J. Asia-Pac. Entomol.* 14, 405-410.
- Lee, D.-W., Shrestha, S., Kim, A.Y., Park, S.J., Yang, C.Y., Kim, Y., Koh, Y.H., 2011b. RNA interference of pheromone biosynthesis-activating neuropeptide receptor suppresses mating behavior by inhibiting sex pheromone production in *Plutella xylostella* (L.). *Insect Biochem. Mol. Biol.* 41, 236-243.
- Lin, X., Wang, B., Du, Y., 2018. Key genes of the sex pheromone biosynthesis pathway in female moths are required for pheromone quality and possibly mediate olfactory plasticity in conspecific male moths in *Spodoptera litura*. *Insect Mol. Biol.* 27, 8-21.
- Lu, P.F., Qiao, H.L., Luo, Y.Q., 2013. Female sex pheromone blends and male response of the legume pod borer, *Maruca vitrata* (Lepidoptera: Crambidae), in two populations of mainland China. *Z. Naturforsch. C.* 68, 416-427.
- Lu, P.F., Qiao, H.L., Wang, X.P., Wang, X.Q., 2007. The emergence and mating rhythms of the legume pod borer, *Maruca vitrata* (Fabricius, 1787) (Lepidoptera: Pyralidae). *Pan-Pac. Entomol.* 83, 226-234.
- Ma, P.W.K., Knipple, D.C., Roelofs, W.L., 1998. Expression of a gene that encodes pheromone biosynthesis activating neuropeptide in the central nervous system of corn earworm, *Helicoverpa zea*. *Insect Biochem. Mol. Biol.* 28, 373-385.
- Matousková, P., Pichová, I., Svatos, A., 2007. Functional characterization of a desaturase from the tobacco hornworm moth (*Manduca sexta*) with bifunctional Z11- and 10,12-desaturase activity. *Insect Biochem. Mol. Biol.* 37, 601-610.
- Moto, K., Suzuki, M.G., Hull, J.J., Kurata, R., Takahashi, S., Yamamoto, M., Okano, K., Imai, K., Ando, T., Matsumoto, S., 2004. Involvement of a bifunctional fatty-acyl desaturase in the biosynthesis of the silkworm, *Bombyx mori*, sex pheromone. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 101, 8631-8636.
- Nusawardani, T., Kroemer, J.A., Choi, M.Y., Jurenka, R.A., 2013. Identification and characterization of the pyrokinin/pheromone biosynthesis activating neuropeptide family of G protein-coupled receptors from *Ostrinia nubilalis*. *Insect Mol. Biol.* 22, 331-340.
- Petkevicius, K., Löfstedt, C., Borodina, I., 2020. Insect sex pheromone production in yeasts and plants. *Curr. Opin. Biotechnol.* 65, 259-267.
- Roelofs, W.L., Liu, W., Hao, G., Jiao, H., Rooney, A.P., Linn, C.E. Jr. 2002. Evolution of moth sex pheromones via ancestral genes. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 99, 13621-13626.
- Roelofs, W.L., Rooney, A.P., 2003. Molecular genetics and evolution of pheromone biosynthesis in Lepidoptera. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 100, 14599.
- Schläger, S., Beran, F., Groot, A.T., Ulrichs, C., Veit, D., Paetz, C., Karumuru, B.R., Srinivasan, R., Schreiner, M., Mewis, I., 2015.

-
- Pheromone blend analysis and cross-attraction among populations of *Maruca vitrata* from Asia and West - 185 - Africa. *J. Chem. Ecol.* 41, 1155-1162.
- Shalev, A.H., Altstein, M., 2015. Pheromonotropic and melanotropic PK/PBAN receptors: differential ligand-receptor interactions. *Peptides* 63, 81-89.
- Sharma, H.C., 1998. Bionomics, host plant resistance, and management of the legume pod borer, *Maruca vitrata*. *Crop. Prot.* 17, 373-386.
- Stökl, J., Steiger, S., 2017. Evolutionary origin of insect pheromones. *Curr. Opin. Insect Sci.* 24, 36-42.
- Vogel, H., Heidel, A.J., Heckel, D.G., Groot, A.T., 2010. Transcriptome analysis of the sex pheromone gland of the noctuid moth *Heliothis virescens*. *BMC Genom.* 11, 29.
- Yoshiga, T., Okano, K., Mita, K., Shimada, T., Matsumoto, S., 2000. cDNA cloning of acyl-CoA desaturase homologs in the silkworm, *Bombyx mori*. *Gene* 246, 339-345.
- Zheng, L., Lytle, C., Njauw, C. N., Altstein, M., Martins-Green, M., 2007. Cloning and characterization of the pheromone biosynthesis activating neuropeptide receptor gene in *Spodoptera littoralis* larvae. *Gene* 393, 20-30.
- Zhou, J., Zhang, N., Wang, P., Zhang, S., Li, D., Liu, K., Wang, G., Wang, X., Ai, H., 2015. Identification of host-plant volatiles and characterization of two novel general odorant-binding proteins from the legume pod borer, *Maruca vitrata* Fabricius (Lepidoptera: Crambidae). *PLoS ONE* 10, e0141208.