

博士論文

シロオビアゲハのベイツ型擬態に関わる紋様の
進化プロセスの解明

氏名

西川 英輝

博士論文

シロオビアゲハのベイツ型擬態に関わる紋様の 進化プロセスの解明

平成 26 年 3 月 博士（生命科学）

東京大学大学院 新領域創成科学研究科

先端生命科学専攻 遺伝システム革新学分野

西川英輝

目次

1 章 序論	3
2 章 材料と方法	13
3 章 結果と考察	
1 節 蛹期の後翅の発生と着色	26
2 節 淡黄色領域の色素形成機構	31
3 節 赤色領域の色素形成	57
4 章 総括	97
謝辞	100
参考文献	101
Supplementary Table 1	110
Supplementary Table 2	117
Supplementary Table 3	126

1 章 序論

地球上の生物は非常に多様性に富んだ形態をしているが、この形態的な多様性は周囲の環境への適応のために重要な役割を果たしている場合が多い。例えば、哺乳類にも関わらず水中を生息域としているイルカのヒレ状の肢構造や、昆虫などにおける飛翔のための翅があげられる。こういった周囲の環境への適応の結果生じた形質に加えて、性選択のために多様な形態をする様になった種も多くみられる。カブトムシの角の構造 (Emlen et al., 2007) やクジャクのオスの鮮やかな羽色 (長谷川, 1993) などはその例としてよく知られる。形態的な多様性は昆虫において特に顕著である。昆虫は食物連鎖の下位に存在しているため、絶えず捕食者による攻撃を受ける運命にある。昆虫はそれを勝ち抜くために様々な防衛手段を発達させてきた。例えば体内に毒を持つことによって捕食対象とならないようにしたり (Nishida and Fukami, 1989, Wray et al., 1983)、体表 (表皮や翅) の目玉紋様などによって捕食者の目をそらしそのすきに逃げる (Janzen et al., 2010)、など数限りない例が存在する。こういった防衛手段の中でも、何かに似せて捕食者を欺く「擬態」は、模倣の形態や紋様の精緻さから、研究者だけでなく多くの人々の目を引いてきた。例えば、紋様を主体とする擬態では、擬態する種において紋様の位置と色が正確に配置されて初めて成立するものであり、どのようにしてその形質が獲得されたのかは興味深い。昆虫の擬態では、枯れ葉や木の枝などの周囲の環境に溶け込むような形質を示す例 (隠蔽型擬態) が多くみられるが、異なる種同士の紋様が互いに似るような擬態も存在する。ベイツ型擬態はその例としてよく知られ、捕食回避の有効な手段である (Brower, 1958-a,b,c, Uesugi, 1996)。

ベイツ型擬態では、モデルとなる種は体内に毒を持っていることが多く、その体表の紋様は一般に派手で目立つものである。これは「モデル種」と呼ばれる。鳥などの捕食者は学習によってこのような種を捕食することを避けるようになる。一方、モデル種とは全く

異なる種で、毒を持たないにも関わらず、モデル種と見間違ふような紋様をして捕食を回避している種がいる。これは「擬態種」と呼ばれる。無毒な種の紋様や形態が、有毒な種に似るような擬態をベイツ型擬態という。ベイツ型擬態はその名の通り、Bates がアマゾンに旅するなかで見つけた現象であり (Bates, 1861)、昆虫だけでなく幅広い生物種で確認することができる。系統的に離れている種同士の紋様が互いに似るベイツ型擬態において、擬態形質がどのような分子メカニズムで獲得・進化してきたかを解明することは、適応的な形質の進化を考える上で非常に重要な課題である。しかし、ベイツ型擬態に関して、生態学や行動学に関する研究は盛んに行われているものの (Uesugi, 1996、上杉, 1999)、分子生物学的な研究はほとんどされておらず、擬態紋様の形成メカニズムやその進化プロセスに関しては不明な点が多い。理由の一つとして、擬態種とモデル種系統的に離れていることが多く、分子レベルでの研究の切り口を見つけにくいことが挙げられる。

ベイツ型擬態をする種として、日本ではシロオビアゲハ (*Papilio polytes*) がよく知られる。シロオビアゲハのメスには、オスに似た非擬態型 (Fig. 1-1 b) と、モデルであるベニモンアゲハ (*Pachliopta aristrochiae*) (有毒) (Euw et al., 1968) に似た擬態型 (Fig. 1-1 c) の 2 つの紋様多型が存在する (Fig. 1-1)。非擬態型メスの後翅の紋様はオスと同様で、淡黄色の帯状の紋様が形成される (Fig. 1-1 a,b)。一方、擬態型メスの後翅の紋様はベニモンアゲハに似て、淡黄色紋様に加え翅の周縁部に複数の赤い大きな斑点が現れる (Fig. 1-1 c,d)。注意すべきは、擬態型の淡黄色紋様は非擬態型と違い帯状にならず、中心付近に集まるようにして形成される点である。擬態型メスの赤い斑点はベニモンアゲハの斑点よりも小さいものの、色や出現する場所は非常に似ている。また前翅の紋様に関しても擬態型メスと非擬態型メスとは違いがみられる。擬態型メスでは、ベニモンアゲハのように翅の外側が灰色になり黒色の線が翅脈の間に現れる (Fig. 1-1 c,d)。一方、非擬態型メスは擬態型メスのように翅脈の間に黒色の線が見られるが、その外側が灰色になるようなことはなく全体的に黒色をしている (Fig. 1-1 b)。

遺伝学的解析から、シロオビアゲハのベイツ型擬態の形質はゲノム上の 1 遺伝子座 (H 遺伝子) により制御されていることが知られており (Fryer, 1913)、擬態型が非擬態型に対し優性であることが分かっている (Clarke and Sheppard, 1972)。擬態型と非擬態型では、その飛翔パターンも異なっており (Kitamura and Imafuku, 2010)、紋様の切り替えだけでなく行動までもが H 遺伝子により制御されていると考えられる。擬態型がメスのみ (female limited mimicry) に現れ、また擬態型と非擬態型の翅の紋様の切り替えが同種のメスの間で起きていることがシロオビアゲハの特徴であり、擬態紋様の分子メカニズムを明らかにする上で、非常に興味深く、有用な材料であると考えられる。また擬態のモデルであるベニモンアゲハとシロオビアゲハの紋様形成メカニズムを比較することにより、シロオビアゲハの擬態形質がどのように進化してきたのかを理解することもできると期待される。

シロオビアゲハとベニモンアゲハの系統的な関係

擬態種であるシロオビアゲハはアゲハチョウ族 (Papilionini) に属しており、モデル種であるベニモンアゲハはジャコウアゲハ族 (Troidini) に属していて (Fig. 1-2, Condamine et al., 2012)、系統的には離れた関係にある。ベニモンアゲハは、インドから東南アジアにかけての熱帯域に生息している。日本にはそもそもは分布しておらず、1960 年代後半から八重山諸島に広がり、現在では奄美群島まで分布域が広がっているとされる (上杉, 1999)。一方、シロオビアゲハもインドから東南アジアにかけて分布し、日本では南西諸島に生息する。チョウは系統的に近い種においてもその翅の紋様は非常に多様性に富んでいるが (Fig. 1-2)、シロオビアゲハの擬態型とベニモンアゲハの紋様は似通っており、系統的に離れた種間の紋様の類似性がどのように獲得されてきたのかは興味深い。

アゲハチョウ族におけるベイツ型擬態形質の出現

アゲハチョウ族にはベイツ型擬態をする種が多くみられるが、それらの種が単一のクレードに属しているわけではなく、擬態する種は系統樹の中で散在すると報告されている (Kunte, 2009)。個々の擬態種は極めて多様な翅の紋様を見せ、モデル種もそれぞれ異なる。このことはアゲハチョウ族の擬態紋様が共通の祖先で獲得されたわけではなく、各擬態形質がその後独立に進化してきたことを示している。興味深いのは、アゲハチョウ族のベイツ型擬態をする種には、雌雄ともに単一擬態紋様を示すもの、雌雄ともに擬態型と非擬態型の紋様多型を示すもの、メスのみが擬態する種など、極めて多様な形式が見られる点である (Kunte, 2009)。アゲハチョウ族でベイツ型擬態をする種は、多くの場合ジャコウアゲハ族のチョウをモデルとして擬態する。例えば、オナガアゲハはジャコウアゲハに擬態し、トラフアゲハは、メスに 2 型があり、一方がアオジャコウアゲハに擬態する。トラフアゲハとシロオビアゲハでは、ゲノム上の擬態の原因領域がある程度絞り込まれているが、その領域は異なっていると考えられる (Clarke and Sheppard, 1959, 1962, 1972)。このようにアゲハチョウ族の中でも擬態形質は多様に存在しており、それらがどのように進化してきたのかは極めて興味深い。また、擬態種の形質とモデル種の形質は、それぞれ極めて多様であるが、両者の紋様が「似通っている」ことの分子的な背景を理解することは、適応進化の本質に迫るテーマとして魅力的である。

チョウの翅の紋様・色素形成機構に関する知見

鱗翅目昆虫の翅は鱗紛に覆われているのが特徴である。鱗紛は死んだ細胞のクチクラであり、鱗紛一つ一つが色を呈示する。これがモザイク状に散らばることによって他の種では見られないような多種多様な翅の色彩を生んでいる (渡辺, 2005)。翅の紋様のパターンは幼虫期後期から蛹期初期に決定されるという説がある (Nijhout, 1991)。この説では、蛹期の初期に紋様のプレパターンが決定し、それに従って、蛹期後期に色素の着色が引き起こされる。翅の紋様のプレパターン形成に関しては *Distal-less* や *engrailed*, *spalt* などの

ホメオボックス遺伝子がジャノメチョウなどの eyespot（目玉模様）形成に関与しているといわれている（Carroll et al., 1994、Keys et al., 1999、Monterio et al., 2006）。またドクチョウの赤い紋様が *optix* で（Reed et al., 2011）、前翅の黒色紋様が *wntA* で制御されているなど（Martin et al., 2012）タテハチョウ科のチョウの紋様形成機構に関しては知見が蓄積されている。しかし、アゲハチョウ科のチョウの紋様のプレパターン形成に関しては解析が行われておらず、多くが不明である。一方、チョウの翅で用いられている色素については比較的知見が多い。チョウの色に関与するおもな色素はメラニン（melanin; 黒色）、ビリリン（bilin; 青緑色・青色）、カロチノイド（carotenoid; 黄色・オレンジ色・赤色）、オモクローム（ommochrome; 黄色・褐色・赤紫色）、プテリン（pterin; 白色）などが知られている（梅鉢, 2000）。またアゲハチョウ科の翅では、papiliochrome が用いられており、淡黄色の papiliochrome II や papiliochrome III、赤色の papiliochrome R などが知られている（Umebachi, 1985）。papiliochrome II が最も研究されており、構造も決定されている（Rembold and Umebachi, 1984）。papiliochrome R に関しては、1N の水酸化ナトリウム溶液によって溶解し、kynurenine と β アラニンを含む色素であることが報告されており、NBAD のポリマーに kynurenine が結合した物質の可能性が示唆されている（Umebachi, 1985）。しかし、papiliochrome III や papiliochrome R の実際の構造は不明である。また Umebachi（1978）によりベニモンアゲハの赤色色素には β -アラニンが含まれているが kynurenine は含まれていないと報告されているが、その詳細な構造や生合成経路は全く不明である。シロオビアゲハに関しては、オスの後翅の淡黄色領域において papiliochrome II が用いられていることが明らかとなっている（Umebachi, 1977）。しかし、シロオビアゲハのメス（擬態型と非擬態型）やベニモンアゲハの淡黄色領域やシロオビアゲハの擬態型の赤色領域がどういった色素により着色しているのかは全く分かっていない。そこで、シロオビアゲハ（擬態型と非擬態型）とベニモンアゲハの淡黄色領域と赤色領域紋様の色素および色素合成機構を調べることにより、シロオビアゲハメスの擬態型と非擬態型の紋様の

切り替えや、擬態型の擬態形質がどのような分子機構により形成・獲得されてきたかを明らかにできると考えた。

本研究のストラテジー

本研究ではシロオビアゲハとモデルであるベニモンアゲハを用いて、紋様の着色に必須な色素の生合成機構を比較して、擬態紋様がどのような分子メカニズムで獲得されたかを明らかにすることを目的とした。翅の紋様は背景の黒色（メラニン）を除くと、主に淡黄色紋様と赤色紋様の 2 つで構成されているので、この 2 種類の紋様領域の色素合成を調べることにした。全体の研究ストラテジーとして、(1) 色素自体の単離・同定を試み、(2) qRT-PCR や RNA sequencing によって領域特異的に発現している遺伝子の発現動態を調べることにした (Fig. 1-3)。

まず 3 章 1 節で、蛹期の翅の発生と着色様式を調べることにより、色素合成を解析すべき時期を明確にしようと考えた。

次に 3 章 2 節では、2 種 3 領域（シロオビアゲハメスの①非擬態型、②擬態型、および③ベニモンアゲハ）の淡黄色領域の色素合成を調べた。特に、「①非擬態型と②擬態型は淡黄色領域の形を変えるだけで擬態を成立させているのか」、また「②擬態型と③ベニモンアゲハが同様の色素合成系を使っているのか」を明らかにしようと考えた。まず①非擬態型の淡黄色領域の色素の精密質量数・原子組成を計測し、色素合成に関わる遺伝子の発現挙動を調べた。さらに②、③の色素の同定を試みるとともに、①の結果を参考にして、②、③の関連遺伝子の動態を調べた (Fig. 1-3 上部)。

3 章 3 節では、擬態紋様に特徴的な赤色紋様（2 種 2 領域、④シロオビアゲハメス擬態型と⑤ベニモンアゲハ）形成の分子的背景を解明することを目的に解析を行った。④擬態型メスと⑤ベニモンアゲハで、まず赤色色素の抽出と生化学的な解析（塩酸処理や色素の精密質量数・原子組成の決定）を試み、続いて RNA sequencing や qRT-PCR により色素合成

経路や色素合成遺伝子の探索と発現動態を調べた (Fig. 1-3 下部)。

以上の解析を行った結果、3 章 1 節では、シロオビアゲハとベニモンアゲハの両種で、蛹期後期に淡黄色領域、赤色領域、黒色領域の順で着色することが明らかとなった。

3 章 2 節では、シロオビアゲハ非擬態型の淡黄色領域①では kynurenine と NBAD からなる色素で着色しているが、シロオビアゲハの擬態型②とベニモンアゲハ③ではこの色素は用いられず、両者で似た性状の淡黄色色素を用いていることが判明した。シロオビアゲハ擬態型では、淡黄色領域の紋様の領域特異性（領域の形）だけでなく、色素自体も切り替えて、擬態紋様を形成していることが示唆された。

3 章 3 節では、ベニモンアゲハの赤色色素⑤が NBAD や硫酸基を構成要素として含む物質であることを明らかにした。一方、シロオビアゲハの赤色色素④はベニモンアゲハとは異なった、黒色色素メラニンに似た重合構造をしており、papiliochrome R が用いられていることが示唆された。またこの色素の生合成には Toll signaling 様の経路が用いられていることが考えられた。これら結果から、シロオビアゲハとベニモンアゲハの赤色領域は、異なる色素合成経路を利用して着色していることが示された。

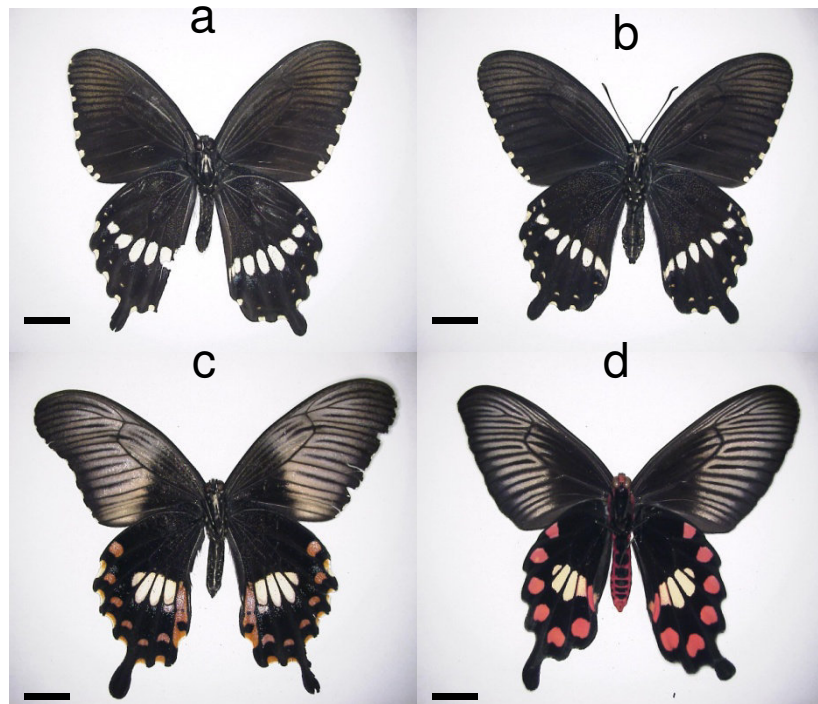


Figure 1-1. シロオビアゲハとベニモンアゲハの成虫の翅の紋様(a)シロオビアゲハのオス(b)シロオビアゲハ非擬態型のメス(c)シロオビアゲハ擬態型のメス(d)ベニモンアゲハ。スケールバーは1cmを表している。

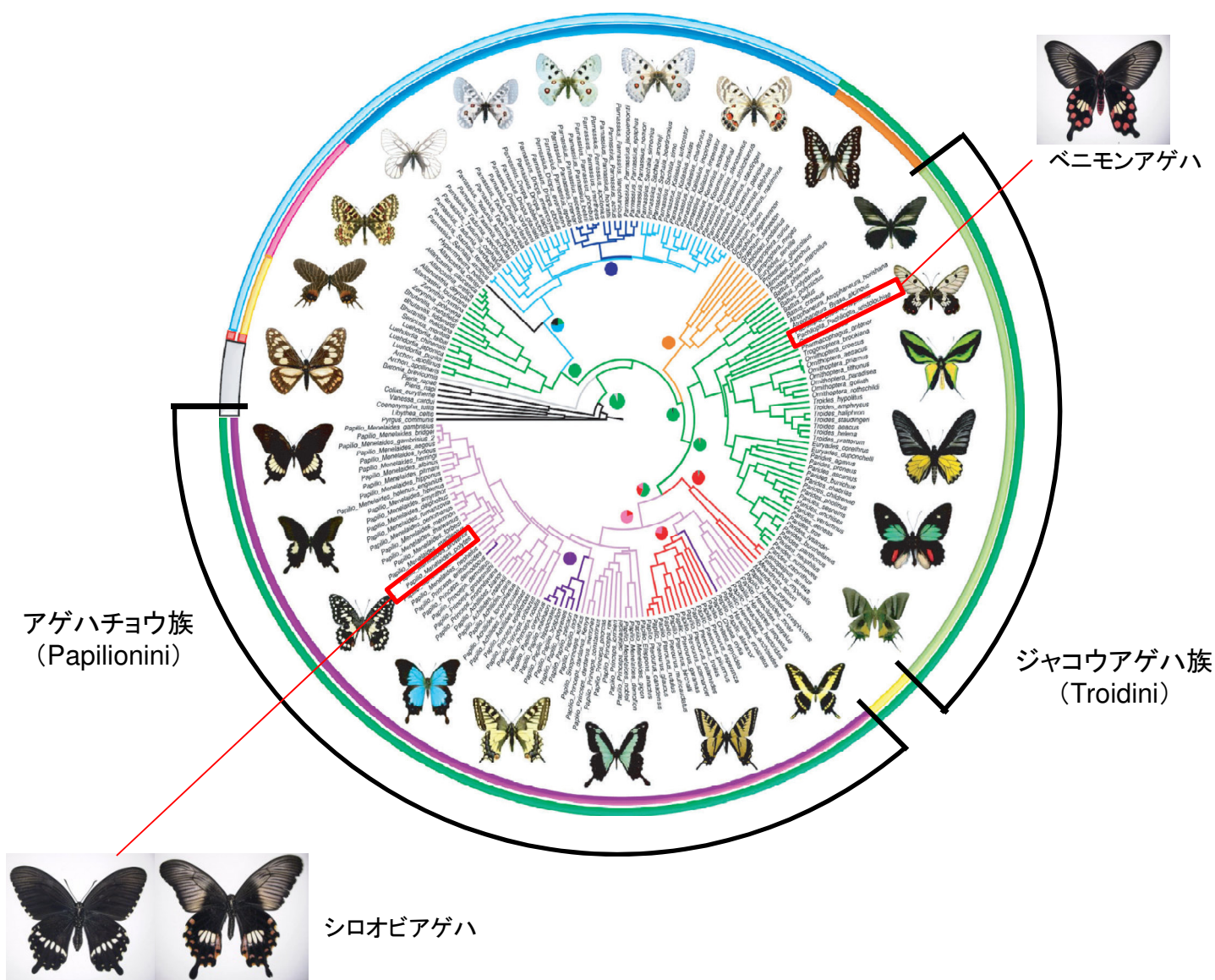


Figure 1-2. アゲハチョウ科の系統樹 シロオビアゲハはアゲハチョウ族に、ベニモンアゲハはジャコウアゲハ族に属しており、系統的に離れている。Condamine et al., 2012より改変 (License Number: 3325211456586)。

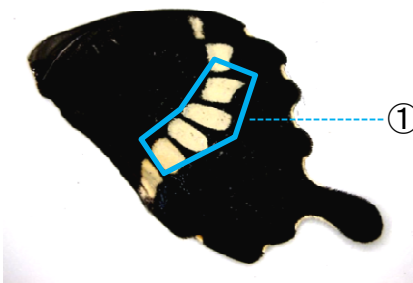
第3章2節淡黄色色素合成機構の解析に関するフローチャート(①、②、③の領域の解析)

淡黄色色素の化学分析
(精密質量・原子組成の決定)

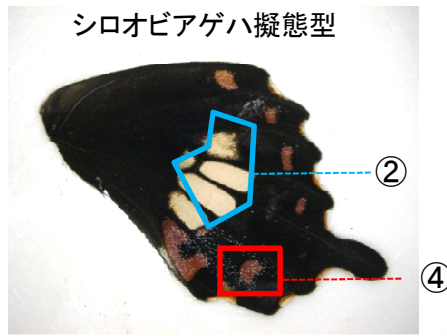
候補遺伝子の発現解析
(qRT-PCR)

淡黄色領域の物理学的な解析
(紫外線照射による蛍光の観察)

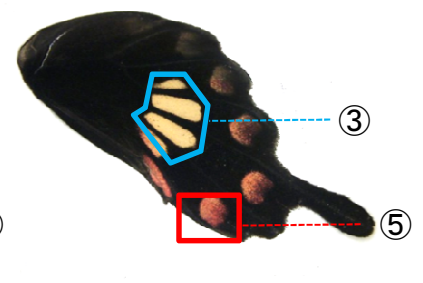
シロオビアゲハ非擬態型



シロオビアゲハ擬態型



ベニモンアゲハ



第3章3節赤色色素合成機構の解析に関するフローチャート(④、⑤の領域の解析)

赤色色素の化学分析
(精密質量・原子組成の決定・塩酸処理)

赤色色素合成に関わる遺伝子の網羅的探索
(RNA sequencing)

候補遺伝子の発現解析
(qRT-PCR)

Figure 1-3. 本研究の各節における解析のフローチャート

2 章 材料と方法

実験動物

シロオビアゲハ (*Papilio polytes*) はエイコー科学 (大阪) (5 齢幼虫) および蝶館カビラ (沖縄) (成虫) から購入し、ベニモンアゲハ (*Pachliopta aristolochiae*) は蝶館カビラ (沖縄) (成虫) から購入したものおよび研究室で累代飼育したものを用いた。シロオビアゲハの幼虫はミカンの葉 (*Citrus unshiu*) か人工飼料 (夏ミカンの葉 (*Citrus natsudaidai*) とインセクタ F-II (日本農産工業、神奈川) を混ぜたもの (詳細な組成を Table 2-1 に示す) を用い、ベニモンアゲハの幼虫はウマノスズクサ (*Aristolochia debilis*) を用いて、25℃、長日条件 (明期 16 時間 : 暗期 8 時間) で飼育した。

夏ミカンの葉の乾燥粉末作成

東京大学大学院農学生命科学研究科の嶋田透先生のご協力により、本学の弥生キャンパス内にある夏ミカンの樹から採集した葉の汚れを完全に洗い落とし、葉の表面の水気を飛ばすために一昼夜乾燥させた。葉の表面が乾いたら、切り刻みシリカゲル (青色、球状大粒、Nacalai tesque、京都) と一緒にポリ袋に入れて、葉が完全に乾燥するまで 4℃で静置した。シリカゲルが水分を吸収し、給水能力が低下したらシリカゲルを交換することによって葉を完全に乾燥させた。乾燥した葉を、磁製ボールミルポット (アズワン、大阪) に入れて大中小すべての大きさのアルミナボール (アズワン、大阪) を一緒に入れ、ボールミルで回転させ、1~2 晩かけて葉を粉砕し、粉末状にしたものを飼料として用いた。

蛹期の翅の着色様式の観察

前蛹期の個体を web カメラで撮影することにより、蛹になった瞬間を正確にとらえた。蛹になった瞬間を蛹の 0 日 (P0) とし、以降 24 時間ごとに P1 から P16 とした。解剖は全

て on ice で冷やした PBS (Phosphate Buffered Saline, 137 mM NaCl, 8.10 mM Na₂HPO₄, 2.68 mM KCl, 1.47 mM NaH₂PO₄) 中で行った。単離した後翅は実体顕微鏡(M165 FC、Leica、Solms、Germany)を用いて観察・撮影した。

シロオビアゲハ後翅の淡黄色色素の抽出

後翅の淡黄色領域のみを 10 個体分単離し、70 % methanol 溶液で 1 日処理し、色素を抽出した。抽出した粗抽出液は遠心エバポレーターで溶媒を完全に留去し、500 µl の H₂O に再溶解させた。さらに遠心機で、室温、15000 rpm、10 分間遠心することにより共雑物を除去し、上清のみを分析サンプルとして使用した。

ベニモンアゲハの後翅の赤色色素の抽出

後翅の赤色領域のみを 10 個体分単離し、70 % methanol 溶液で 50、60、70、80℃に加温し、色素を抽出した。その際温度を変化させるごとに溶液を交換した。それぞれの溶液は一つにプールし、その後の精製に用いた。それぞれの温度で抽出した粗抽出液は遠心エバポレーターで溶媒を完全に留去し、500 µl の H₂O に再溶解させた。さらに遠心機で、室温、15000rpm、10 分間遠心することにより共雑物を除去し、上清のみを分析サンプルとして使用した。

High-performance liquid chromatography (HPLC)

HPLC system (Prominence、Shimadzu、京都) の autosampler tray とカラムオーブンはそれぞれ 4℃と 50℃に保ち使用した。4.6 mm i.d. × 150 mm のカラム (Capsule Pack、SG type、資生堂、東京) を用いて分離した。分離は水と acetonitrile の binary solvent system で行った。溶出の濃度勾配は以下のように行った。

淡黄色色素の溶出：[保持時間 (% acetonitrile): 0 分(0 %); 10 分(0 %); 10.01 分(50 %); 30

分(50 %); 30.1 分(70 %); 60 分(70 %)]

赤色色素の溶出 : [保持時間 (% acetonitrile): 0 分(0 %); 10 分(0 %); 45 分(70 %); 60 分(70 %)]

流量は 1ml/分で行い、それぞれの吸収波長におけるクロマトグラムは photodiode array detector (Prominence SPD-M20A, Shimadzu)を用いて検出した。

High-performance liquid chromatography electrospray ionization accurate mass spectrometry (HPLC-ESI-MS)

HPLC system (Ultimate 3000, Dionex) の autosampler tray は 4℃に保ち使用した。
使用カラム等は Table 2-2 に示した。分離条件は以下の条件で行った。

淡黄色色素 : [保持時間 (% methanol): 0 分 (5 %); 1 分 (5 %); 5 分 (95 %); 10 分 (95 %)]

赤色色素 : [保持時間 (% acetonitrile): 0 分 (5 %); 5 分 (5 %); 40 分 (25 %)]

移動相は直接 ESI のイオン源へ移動させ、positive ion mode で計測した。精密質量数の計測は淡黄色色素は micrOTOFQ II (Bruker Daltonics, Fremont, CA, USA) で、赤色色素は maXis impactTM (Bruker Daltonics, Fremont, CA, USA) で行った。

RNA の抽出

個体の解剖は、解剖台 (パラフィンをシャーレに固めて作成したもの) を使用し、実体顕微鏡下で行った。摘出したサンプルは PBS で洗浄し、1.5 ml のサンプルチューブに移し、500 µl の TRI reagent (Sigma, St. Louis, MO, USA) 中でホモジナイズした。次に 100 µl の Chloroform を加え vortex-2 (Scientific Industries, Bohemia, NY, USA) を用いてよく混合し、15000 rpm、10 分間遠心した。上清を別のチューブに移し、上清と同量の 2-propanol を加えてよく混合し、10 分室温で静置した。静置した後 15000 rpm、10 分間遠心し、上清を取り除いた。そして 500 µl の 80 % ethanol を加え、15000 rpm、5 分間遠心

し、上清を捨て、RNase free 水に溶解した。RNase free 水に溶解した RNA は分光光度計 NanoDrop D-1000 (Thermo Scientific、神奈川)を用いて濃度を計測し、アガロースゲル電気泳動により分解していないか確認した。まず抽出した RNA に対し DNase 処理を行い DNA を分解した。DNase 処理は 6 μ l の系 (DNase I reaction Buffer (20 mM Tris-HCl (pH 8.4), 2 mM MgCl₂, 50 mM KCl)、DNase I (TaKaRa、滋賀)) に 500 ng の RNA を加え、15 分間反応させた。反応液に 1 μ l の 25 mM EDTA を加え、65°C、10 分間で失活させた。この反応液を鋳型として First-strand cDNA synthesis kit (GE ヘルスケア、England)を用いて cDNA 合成を行った。37°C、60 分逆転写反応を行い、90°C、10 分で失活させた後、165 μ l の DDW で希釈して、テンプレートとした。10 μ l の PCR 反応系 (1 \times PCR Buffer, 0.2 mM dNTP, 0.5 mM 5'-primer, 0.5 mM 3'-primer, 0.25 U Extaq DNA polymerase (TaKaRa、滋賀、)) に対して、0.5 μ l の cDNA をテンプレートとして用いた。PCR 反応のアニーリング温度はプライマーセットの低い方の melting temperature (T_m 値)に合わせ、伸長時間は 1 kb/1 分として設定した。サイクルは 30-35 サイクル反応させた。細胞で恒常的に発現している *ribosomal protein L3 (rpL3)* を内部標準として使用した。それぞれの遺伝子のプライマーは Table2-3 に示した。

Kynurenine formamidase 遺伝子のクローニング

シロオビアゲハの蛹期の翅の total RNA を TRI reagent (Sigma) のプロトコールにしたがって単離した。得られた RNA を random primer (N6) を用い、First-strand cDNA synthesis Kit (Amersham) を用いて逆転写させた。鱗翅目のほかの種で知られている配列情報をもとにアミノ酸配列の保存性の高いところで縮重プライマーを作成した。PCR 産物は pGEM-T Easy Vector, (Promega, Fitchburg, WI, USA) に組み込み TA クローニングを行った。増幅した断片をもとに BigDye Terminator (Applied Biosystems, Foster City, CA, USA)を用い、ABI3130 DNA シークエンサー (Applied Biosystems) で塩基配列決定

を行った。得られた配列を NCBI の nr (non redundant) タンパク質データベースに対して BLASTX 検索を行い、目的の遺伝子がクローニングできていることを確認した。

Quantitative Real-Time polymerase chain reaction (qRT-PCR)

上述の方法でサンプルを解剖し RNA を抽出し、cDNA を合成したものを qRT-PCR 用のテンプレートとした。10 μ l の反応系 (PowerSYBER (Applied Biosystems, Warrington, UK), 0.1 μ M 5'-primer, 0.1 μ M 3'-primer) に対し、4 μ l の 5 倍希釈した cDNA を加えた。Step One Real-Time PCR System (Applied Biosystems, Warrington, UK) を使用して定量した。相対的な発現量は一番発現量が高いサンプルの cDNA を用いて、希釈なし、1/4、1/16、1/64、1/256 に希釈して希釈系列を作り、それぞれ反応を行いその発現量をもとに standard curve を作成し、standard curve をもとにそれぞれのサンプルにおける相対的な発現量を決定した。内部標準として *rPL3* を用いて標準化した。また qRT-PCR においては増幅産物が 100-140bp になるようにプライマーを設計した。発現量の違いはそれぞれの領域ごとに t 検定を行うことで、有意差の決定を行った。

紫外線照射実験

成虫の後翅のみを単離し、紫外線をハンディー型 UV ランプ (UVG-11, UVP, Upland, Canada) を用いて背側から照射した。紫外線照射した翅は実体顕微鏡下で撮影した。

塩酸処理

成虫の翅を紋様ごとに切り分け 50 ml チューブに移し、100 % acetone を加え室温で一晩処理した。次に acetone を除去し、6 N 塩酸を加え 90°C、120 分処理した。処理前と処理後のサンプルは実体顕微鏡を用いて観察した。

RNA-sequencing

目的の領域からサンプリングした RNA は上述の方法で精製した。その際、RNA に phenol が混入するのを防ぐために、RNeasy® Mini Kit (QIAGEN、Maryland、USA) でクリーンアップした。TruSeq RNA sample preparation, the low throughput protocol, Illumina に従い、1 µg から 200 ng の total RNA を用いてライブラリーを作成した。ライブラリーの作製手順を以下に示す。

まず Total RNA から mRNA を精製するために、poly T オリゴヌクレオチドが付加した磁性ビーズを用い、polyA を保持した mRNA を特異的に精製した。この polyA mRNA を Fragment, Prime, Finish Mix (FPF) で 180bp ほどの長さになるようにフラグメント化した。フラグメント化した mRNA を鋳型に逆転写酵素とランダムプライマー (ヘキサマー、dN6) を用いて first strand cDNA を合成した。次に RNaseH、DNA polymerase、Ligase を用いて RNA を分解後、相補鎖 DNA を合成し、cDNA とした。cDNA は AMPure XP beads を用いて精製した。end repair と A-tailing を行い、続いて両末端にアダプターを結合させた。サンプルごとに付加するアダプターセットを変えることによって各サンプルを区別した。98°C, 10 sec, 60°C, 30 sec, 72°C, 30 sec で 10 サイクル PCR 反応を行うことにより DNA 断片を増幅した。Agilent 2100 bioanalyzer and Agilent High Sensitivity DNA kit (Agilent Technologies、Santa Clara、CA、USA)を用いてサンプルが増幅・断片化できているかを評価した。cDNA の濃度は KAPA quantification を用いた qRT-PCR を行い、希釈系列を用いることによって正確な濃度を測定し、シーケンス用のライブラリーとした。それぞれのライブラリーは 2 nM となる様に希釈した。ライブラリーはそれぞれの条件で n=3 となる様に、合計 12 ライブラリー作製した (シロオビアゲハの擬態型赤色領域と非擬態型赤色相同領域、ベニモンアゲハの赤色領域と黒色領域をそれぞれ 3 個体ずつサンプリングし、個体ごとにライブラリーを作製した。) ライブラリーのシーケンスは Illumina HiSeq 2000 のプラットフォームを用い、paired-end でシーケンスした。1 レーン当たり 3 から 9

ライブラリーと一緒にシーケンスを行った。

シーケンスされた全てのリードはシロオビアゲハとベニモンアゲハに分けて、それぞれの生物種ごとに transcriptome 配列を Trinity *de novo* transcriptome assembly software packages (<http://trinityrnaseq.sourceforge.net/>) (Grabherr et al., 2011) を用いて構築した。それぞれのサンプルごとに Bowtie 2, version 2.1.0 short-read aligner (<http://bowtie-bio.sourceforge.net/bowtie2/index.shtml>) を用いて mapping し (Langmead and Salzberg, 2012)、mapping されたリード数をもとに発現量の算出を行った。発現量は FPKM value (Fragments Per Kilobase of exon per Million mapped fragments) として算出した。2 種類の領域間で発現変動している遺伝子の同定は TCC version 1.0.0 内の edgeR with iDEGES/edgeR (FDR<0.05、FPKM>1) を用いて行った。発現変動していた遺伝子は Flybase 内の *D. melanogaster* transcriptome sequences (<http://flybase.org/blast/>) version fb_2013_02 に対して BLASTX 検索を行い、*E* value が 0.001 以上の場合は、NCBI nonredundant protein sequence database に対して BLASTX 検索を行うことによって遺伝子の同定を行った。シロオビアゲハの擬態型赤色領域で発現上昇していた遺伝子とベニモンアゲハの赤色領域で発現上昇していた遺伝子のトップ 400 遺伝子を Supplementary Table 1、2 に掲示した。また解析に用いたベニモンアゲハの配列に関しては Supplementary Table 3 に掲示した。

系統樹の作成

各生物種のアミノ酸配列は NCBI に登録されている昆虫の配列を用いた。各配列の accession number は系統樹内に明記してある。シロオビアゲハとベニモンアゲハの *de novo* assemble した配列から ORF finder (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/gorf/>) を用いて ORF を予測し、アミノ酸配列へと変換した。Clustal_W (Thompson et al., 1997) を使用して配列同士のアライメントを行った。系統樹は、MEGA5 プログラム (Tamura, *et al.*, 2011) を用いて

最尤法で作製した。系統関係の信頼性は、ブートストラップ値で判断した。

Whole mount *in situ* hybridization (WISH)

幼虫期の後翅を PBS 中で解剖し、取り出した後翅を 4 %paraformaldehyde を含む PBS に浸し、4℃で一晩固定した。固定したサンプルは PTw (PBS に 0.1 % Tween 20 を加えたもの) で室温 (今後特に明記しない限り実験は室温で行った。) で 3 回洗浄し、PBT (0.5 % Triton-X を含む PBS) で 1 時間透過処理を行った。透過処理後、サンプルは PTw で 3 回洗浄し、PTw/ methanol が 3/1、1/1、1/3 になるように徐々に置換した。次に 100 % methanol に置換し、サンプルは 100 % methanol 中で-30℃で使用するまで保存した。

PTw/ methanol が 1/3、1/1、3/1 になるように置換し、PTw で 3 回洗浄した。12.5 µg/ml の ProteaseK (Merck, Whitehouse Station, NJ, USA) 入りの PTw で氷上 1 時間、37℃ 30 分間処理した後、2 mg/ml glycine を含む PTw で 3 回洗浄し、PTw で 3 回洗浄した。4 % paraformaldehyde と 0.2 % glutaraldehyde を含む PBS で 20 分間再固定し、PTw で 3 回洗浄した。PTw/hybridization solution (50 % 分子生物学用 formamide、5×SSC (1×SSC は 0.15 M NaCl と 0.15 M sodium citrate)、0.1% Tween 20、50 µg/ml heparine sodium) が 3/1、1/1、1/3 になるように置換し、hybridization solution で 2 回洗浄した。hybridization solution に 1 mg/ml となるように nuclease free 大腸菌由来 tRNA を加えた溶液中で 65℃、60 分間プレハイブリダイゼーションを行った。これに RNA プローブを 1 ng/µl となるように加え、57℃で 16 時間以上ハイブリダイゼーションを行った。

RNA プローブは、クローニングした遺伝子の cDNA を pGEM-T Easy Vector (Promega、東京)に組み込み、任意のプライマーセット(例えば、antisense probe を作製する場合、T7 promoter 付き primer (T7-sense or T7-antisense)と遺伝子の sense primer)で PCR し、GeneElute PCR clean-up kit (QIAGEN、Maryland、USA) で精製し、RNA probe の鋳型とした。T7 RNA polymerase (TaKaRa、滋賀) と DIG (Digoxigenin) RNA labeling mix (Roche、

Barsel、Switzerland) を用いて合成した DIG 標識 RNA probe は、エタノール沈殿後、RNase-free 水に懸濁し、65°C で 10 分変性後、氷冷して使用した。Dig ラベルした sense プローブをネガティブコントロールとして使用した。解析に用いたプローブを作製する際に使用した primer は Table 2-3 に示した。また doublesex のプローブは雌雄の isoform の共通領域を用いており、全配列を Fig. 2-1 に示した。

ハイブリダイゼーション後、PTw/ hybridization solution が 1/3、1/1、3/1 となるように置換し、PTw で 3 回洗浄した。Solution B (10 mM Tris-HCl (pH 8.0)、500 mM NaCl) に置換し、20 mg/ml RNase A を加えて 37°C、30 分間反応させた。PTw に置換し、前と同様に hybridization solution に徐々に置換した。hybridization solution 中で 57°C 各 20 分間 2 回洗浄した後に、57°C 各 20 分間前と同様に PTw に徐々に置換し、PBSS (0.01 % Saponin 入りの PBS) で 3 回洗浄した。1.5 % Blocking reagent (Roche、Barsel、Switzerland) を含む PBSS 中で 1 時間ブロッキング反応を行った。アルカリフォスファターゼラベルした抗 Dig 抗体 (Roche、Barsel、Switzerland) を PBSS で 2000 倍希釈した溶液で 2 時間抗体反応を行った。過剰な抗体は PBSS で 3 回洗浄して除去した。Staining buffer (100 mM Tris-HCl (pH 9.5)、100 mM NaCl, 50 mM MgCl₂) で 3 回洗浄した。発色反応は室温で 3.5 µl/ml の 5-bromo-4-chloro-3-indolyl -phosphate, 4-toluidine salt (BCIP; Roche、Barsel、Switzerland) と 4.5 µl/ml の nitroblue tetrazolium chloride (NBT; Roche、Barsel、Switzerland) が含まれた Staining buffer 中で行った。目的の濃さまで発色した後、PTw で洗浄し発色を止め、50 % ethanol に置換し、続いて 100 % ethanol 中で 1 時間脱色反応を行った。80 % グリセロールで置換し、スライドガラスにマウントした。マウントしたサンプルは実体顕微鏡を用いて発現パターンを観察した。

Table 2-1. アゲハ人工飼料の組成

	(1.2齢用)シャーレ1枚当たり	(3-5齢用) シャーレ1枚当たり
食草粉末 (g)	0.8	0.4
インセクタF- II (g)	0.8	1.2
食草+インセクタ (混合比)	1.6(1:1)	1.6(1:3)
水 (ml)	5.6	5.6
10% ホルマリン (μl)	144	144
クロラムフェニコール(g)	0.02	0.02

Table 2-2. 解析に用いたカラムと使用条件

	淡黄色色素の解析	赤色色素の解析
使用カラム	Cadenza CD-C18 (Imtakt、京都)	Acquity BEH C18, 1.7um (Waters、Milford、MA、U.S.A.)
カラムサイズ	2.0 x 150 mm	2.1 × 100 mm
カラムオープンの温度	45°C	50°C
使用溶媒	H ₂ O、methanol (両溶媒ともに0.5%のギ酸を含む)	H ₂ O、acetonitrile (両溶媒ともに0.5%のギ酸を含む)
流量 (ml/分)	0.25	0.2

Table 2-3. 本研究で使したプライマーの一覧。

名前	配列	用途
Pp-degenerate-Kf-S	CTNGAGAGGGARYACTCTCCAAGCATGTGGTC	クローニング
Pp-degenerate-Kf-AS	AATTCSCGCAAATCASANACGCCNGATAT	クローニング
T7	TAATACGACTCACTATAGGG	クローニング
SP6	AGGTGACACTATAGAATACTC	クローニング
Pp-qvermilion-S	GGTGGATTACAGTACGTTCACTGT	定量PCR
Pp-qvermilion-AS	TCATCACTTGGTCGACTAGCAAC	定量PCR
Pp-qkf-S	ACGGTGGATACTGGCAGGAGTTATCT	定量PCR
Pp-qkf-AS	GTGTGTAAGCTGGACAGAGATCGTAG	定量PCR
Pp-qTH-S	CAGCCCATCTATTACGTAGCTGAGAG	定量PCR
Pp-qTH-AS	AGTCTAACACCTCGACACGTTCCGT	定量PCR
Pp-qDDC-S	GCCCTCGATGAAATAGGAGATGTGTG	定量PCR
Pp-qDDC-AS	TTTCGACCCCCCTTCATTAGGTAGCGG	定量PCR
Pp-qebony-S	GACAGCTCTAACTTTTCGTGACTCTG	定量PCR
Pp-qebony-AS	TGAGAGGATCTCGAGTCGTCTCTCTT	定量PCR
Pp-qrPL3-S	CTCACCGTATGGGCAGAACATATGTC	定量PCR
Pp-qrPL3-AS	TCTTGCTTTGGTAAATGCCTTCTTC	定量PCR
Pa-qvermilion-S	GCCAGTACACGATGAGCACTTATTC	定量PCR
Pa-qvermilion-AS	GTCCCTCATCTAAACCTTCCACATC	定量PCR
Pa-qKf-S	TCGAGAACAATCCCGGCTCTTATCG	定量PCR
Pa-qKf-AS	GAGTTGTACAGCGTGGTTCACAGAC	定量PCR
Pa-qTH-S	CGGTGTACTGGTTCACCGTAGAGTT	定量PCR
Pa-qTH-AS	GTCACTCAGAGCGTGGAGTAATTCC	定量PCR
Pa-qDDC-S	ATGTTAGACTGGCTCGGTCAGATGC	定量PCR
Pa-qDDC-AS	GCGTAGCTTCACTTGCAGTACCTTG	定量PCR
Pa-qebony-S	GTCTTCACCACCAACACCAG	定量PCR
Pa-qebony-AS	CCGTTGGGGTCCACGTACTCG	定量PCR
Pa-qrPL3-S	CCCAGCAAACCAGTACATCTTAC	定量PCR
Pa-qrPL3-AS	CATGGGAGGAGTCTCAATGATAG	定量PCR
Pp-salm-S	GTGCATCTGTAGGGCACTTTTAC	<i>in situ</i> hybridization
Pp-salm-AS	GCAGCATGGACTCAAAATACAGC	<i>in situ</i> hybridization
Pp-wg-S	CAGTGAAGACTTGCTGGATG	<i>in situ</i> hybridization
Pp-wg-AS	GATGCTAGTGTCGTTGCAAG	<i>in situ</i> hybridization
Pp-dll-S	GCGGAAACCTCGCACCATCTACT	<i>in situ</i> hybridization
Pp-dll-AS	TAAACTCGCCGCGAGCTCTGCTCT	<i>in situ</i> hybridization
Pp-dsx-S	GGTCTCCTGATGAATGTGACGAC	<i>in situ</i> hybridization
Pp-dsx-AS	CATCTCCCACGAGTAGTGAAACT	<i>in situ</i> hybridization
T7-sense	TAATACGACTCACTATAGGGAGACCGCGGGAATT CG	<i>in situ</i> hybridization
T7-antisense	TAATACGACTCACTATAGGGAGAGAATTCACTAGT G	<i>in situ</i> hybridization

1 GGTCT CCTGA TGAAT GTGAC GACCG CAACG AGCCC GGGGC CTCCA GCTCG
 51 GGAGT GCCGC GCGCG CCGCC CAACT GCGCC CGCTG TCGCA ATCAT CGGCT
 101 CAAGG TCGAG CTGAA GGGCC ACAAG CGCTA CTGCA AGTAC CGGTA CTGCA
 DNA binding domain (DM domain)
 151 CCTGC GAGAA GTGCC GTCTC ACCGC AGACC GGCAG CGCGT TATGG CCATG
 201 CAGAC GGCGC TACGG CGTGC CCAGG CGCAA GACGA GGCGC GCGCG CGAGC
 251 CGCTG AGCAC GGACA CCAAC CGCCA GGCAT CGAGC TGGAA CGAGG CGAAC
 301 CGCCT ATAGT GAAGG CACCT CGAAG CCCC GTCGT CCGGC GCCGC TGCCT
 351 CCTCG CTCGC TGGGC TCTTC CAGTT GCGAC TCTGT ACCCG GCTCT CCCGG
 401 GGTGT CCCCC TTCGC GCCGC CGCCG CCCTC GGTGC CGCCG CCGCC GATTA
 451 TGCCG CCTCT GCTGC CTCCA CAACA GCCCG CGGTG TCACT TGAAA CTTTG
 501 GTGGA GAACT GTCAC AGACT ACTGG AGAAG TTTCA CTACT CGTGG GAGAT
 551 G

Figure 2-1. Whole mount *in situ* hybridizationに使用したdoublesex遺伝子のプローブの配列
 雌雄のisoformの 共通領域を用いた。作成したプローブの配列の中にはDNA binding domainが含まれている。

3 章 結果と考察

1 節 蛹期の後翅の発生と着色

背景

完全変態昆虫である鱗翅目昆虫の翅が分化するのは主に蛹期であり、それまでの幼虫期間は体内に翅原基という形で保存されている。蛹期になると、この翅原基が伸張し、さらに鱗紛母細胞から鱗紛が分化することにより成虫の翅となる（渡辺、2005）。チョウの翅の紋様は多様性に富み色自体も様々であるが、多くの種では着色順序すら不明である。色素合成時に働く遺伝子のみならず、着色に先んじて起こる紋様プレパターン形成時に働く遺伝子の動態を調べるためには、蛹期の翅の着色時期や発生過程を詳細に知ることが重要と考えられる。そこで、シロオビアゲハとそのベイツ型擬態のモデル種であるベニモンアゲハの蛹期の翅の発生・着色過程を観察することにした。

結果

シロオビアゲハの蛹期の後翅の発生と着色

シロオビアゲハの蛹の期間は、研究室内の飼育条件下では（飼育温度：25℃、長日条件（16 時間明期、8 時間暗期））約 12 日であった。鱗翅目の翅は蛹期初期では将来翅になる部分の外側にも細胞層が存在している。この将来翅になる領域とその外側の領域の境界線を **bordering lacuna** という。蛹の発生がある程度進むと **bordering lacuna** の辺縁部が消失し、残存した部分が将来の成虫の翅となることが知られている（Kodama et al., 1995、Fujiwara and Ogai, 2001）。シロオビアゲハでは、P0（蛹 0 日：蛹化着後）から P3（蛹 3 日：蛹化後 3 日目、以下同様）までの時期にこのような構造が観察された（Fig. 3-1-1）。P3 になると **bordering lacuna** の辺縁部は薄くなり将来翅になる領域がより明瞭となった。

蛹化後 4 日目になると **bordering lacuna** の辺縁部が消失し、将来の翅の形態が生じた。

色素の着色は蛹化後 8 日目から 9 日目にかけて見られ始めた (Fig. 3-1-1)。P8 まではオス、メスで翅の形態、紋様はほとんど区別できなかった。P9 になると最初に淡黄色の紋様が着色した。擬態型メスでは中心付近に丸く出現したのに対し、非擬態型メスやオスでは帯状に出現した。P10 になると淡黄色領域がより明瞭になった。次に P10 と P10.5 の間に擬態型メスで赤色紋様の着色が開始し、P10.5 時には明確な大きい赤い斑点が形成された。最後に黒色が着色することにより成虫の翅の紋様は完成した。P11 のオスの個体で他の個体よりも発育が遅延しているものが観察された。その個体では翅の中心部は黒く着色していたが、翅の周縁部は色がまだ付いていなかった。このことから同じ黒色でもすべての領域が同時に着色するのではなく、領域により着色の時間差があり、内側から着色していくことが示唆された。

ベニモンアゲハの蛹期の後翅の発生と着色

Fig. 3-1-2 にベニモンアゲハの翅の着色パターンの観察結果を示した。ベニモンアゲハの蛹の期間は、研究室内の飼育条件下では（飼育温度：25℃、長日条件（16 時間明期、8 時間暗期））約 16 日であった。ベニモンアゲハの蛹期初期の発生もシロオビアゲハとほぼ同様のものではあった。翅の色がシロオビアゲハは緑がかった色をしているのに対し、ベニモンアゲハは黄色であった。この色の違いは体液の色に起因していると考えられた。ベニモンアゲハの着色パターンもシロオビアゲハと同様に白、赤、黒の順に着色した。P13 になると翅の中心付近に淡黄色紋様が着色し、明瞭となった。P14 になると赤色の紋様が着色し始め、P15 には赤色紋様の着色は完了した。そして P16 になると翅の黒色がすべて着色し、成虫の翅の紋様形成が完了した。

考察

シロオビアゲハやベニモンアゲハでは白色から着色が始まり、最後に黒色が着色した。一方、モンシロチョウでは黒色紋様から着色が始まり、最後に白色が着色することが分かっている (Takayama et al, 1997)。このような観察結果から、チョウの翅の着色は、プレパターン形成遺伝子などによって決定された紋様部分が先ず着色し、最後に背景の色が着色するという仕組みが保存されている可能性が示唆された。

シロオビアゲハとベニモンアゲハの両種で蛹期の翅の着色様式が明らかとなったので、淡黄色と赤色の両方で具体的にどういった色素・色素合成経路を用いているのかを調べることにした。

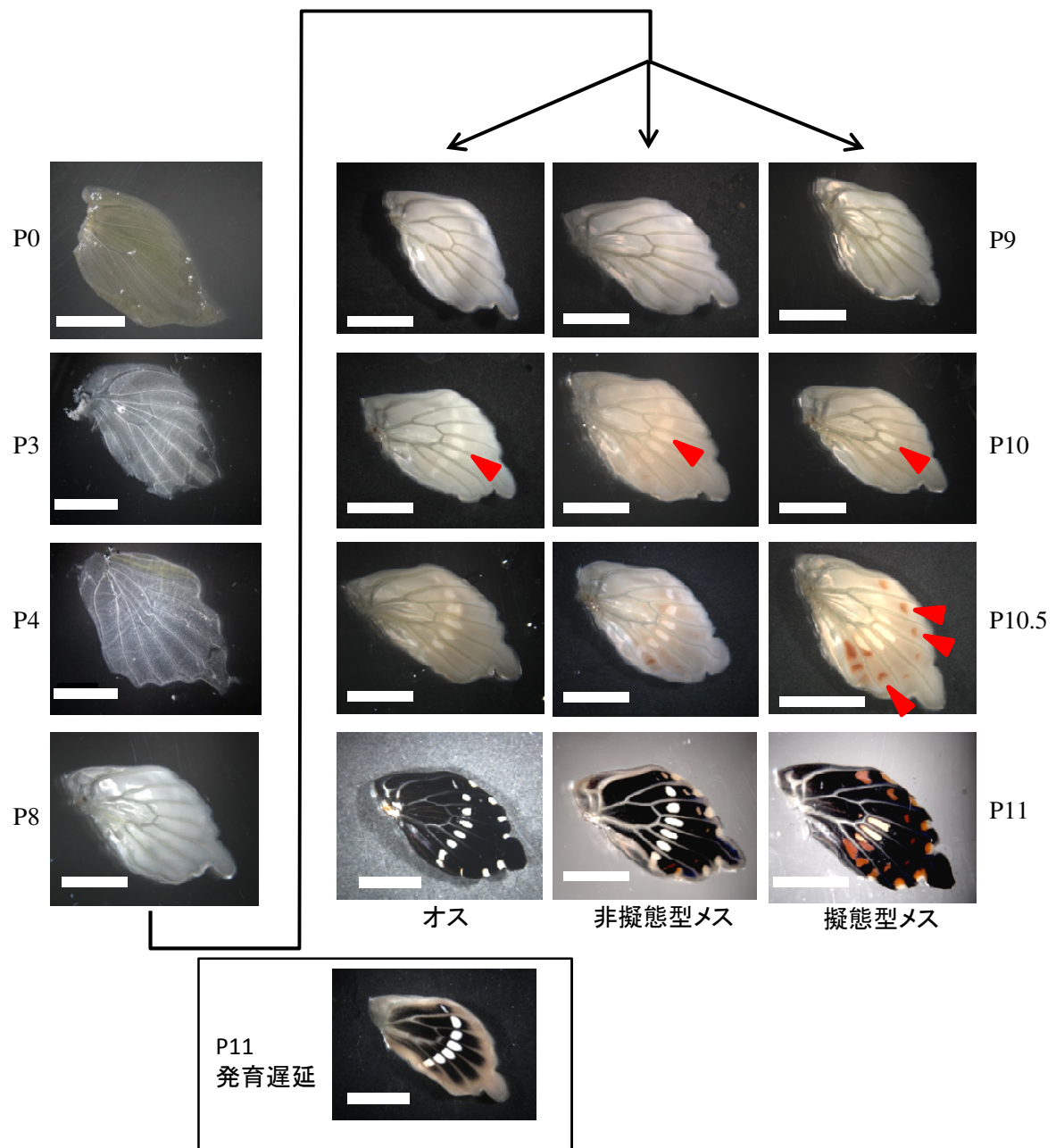


Figure 3-1-1. シロオビアゲハにおける蛹期の後翅の発生と着色 P0からP11は蛹化後の日数を示している。P0: 蛹化直後。P8: 蛹の翅は鱗翅に包まれているが、色素の着色は見られない。P9: 淡黄色の着色が開始する。P10: 淡黄色紋様が着色し、鮮明となる。P10.5: 擬態型の赤色スポットが着色する。P11: 黒色領域が着色することにより、翅の紋様の着色が完了する。スケールバーは5 mmを表している。

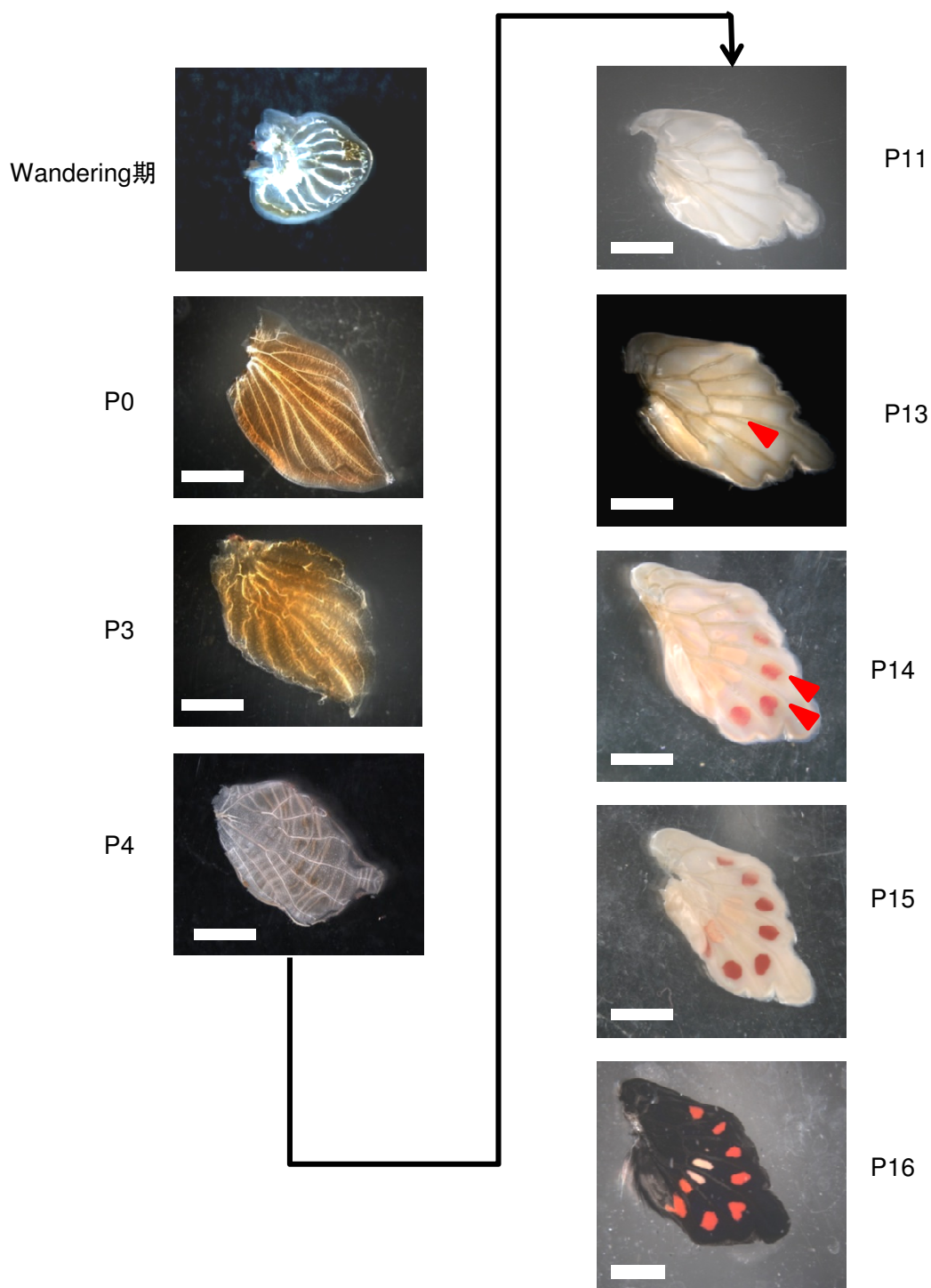


Figure 3-1-2. ベニモンアゲハにおける蛹期の後翅の発生と着色 P0からP16は蛹化後の日数を示している。P0: 蛹化直後。P11: 蛹の翅は鱗翅に包まれているが、色素の着色は見られない。P13: 淡黄色紋様が着色し、鮮明となる。P14: 赤色スポットの着色が開始する。P15: 赤色スポットの着色が完了する。P16: 黒色領域が着色することにより、翅の紋様の着色が完了する。スケールバーは5 mmを表している。

2 節 淡黄色領域の色素形成機構

背景

シロオビアゲハの後翅の淡黄色紋様は擬態型と非擬態型の両方で見られるが、その着色領域の形は両者で異なっている (Fig. 1-1 b,c)。この擬態型と非擬態型の紋様の違いは、着色領域の変化だけによるものなのか、それとも色素自体も変化した結果なのかはこれまで分かっていない。シロオビアゲハの淡黄色紋様は擬態紋様の形成だけでなく、配偶者による選択にも関与していることが知られている (大崎、2009)。大崎の実験からは、オスは非擬態型のメスを好み、擬態型のメスは非擬態型よりも好まれないことが示されている。このように擬態紋様の進化には捕食圧による選択だけでなく、配偶者選択も重要であると考えられる。このことから擬態紋様に特徴的な赤色紋様だけでなく、淡黄色紋様形成に関してもその形成機構を理解することは重要である。

鱗翅目昆虫の白色・淡黄色色素の生化学的な実体に関してはいくつかの種で報告がある。シロチョウ属の翅の白色色素はロイコプテリンやイソキサントプテリンなどのプテリジン系色素が用いられており (Morehouse et al., 2007、梅鉢, 2000)、ドクチョウ族の翅の淡黄色色素は 3-ヒドロキシキヌレニンであることが分かっている (Koch, 1993、Reed et al., 2007)。一方、アゲハチョウ族の翅の淡黄色色素には **papiliochrome** というアゲハチョウ族特有な色素が用いられていることが知られている (Umabachi, 1985)。例えば、ナミアゲハの淡黄色色素には **papiliochrome II** という色素が用いられていることが報告されている (Umabachi, 1985)。**papiliochrome II** は NMR のデータから kynurenine のアミド基と N- β -アラニルドーパミン (NBAD) のフェニル基の α 炭素が結合した構造をしていることが分かっている (Rembold and Umabachi, 1984)。シロオビアゲハのオスに関しては翅の表の淡黄色領域でこの **papiliochrome II** が用いられていることが知られているが (Umabachi, 1977)、メスの非擬態型と擬態型、ベニモンアゲハに関してはこういった色素

が用いられているか分かっていない。

kynurenine は眼の色素であるオモクロームの前駆体である (Moore et al., 1978, Reed et al., 2005)。kynurenine はトリプトファンから合成され、その過程で tryptophan 2,3-dioxygenase (vermilion) と kynurenine formamidase (kf) が働く (Fig. 3-2-1)。vermilion は tryptophan を folmylkynurenine に変換し、kf は folmylkynurenine を kynurenine に変換する。NBAD はチロシンを前駆体として作られ、tyrosine hydroxylase (TH)の働きを受けてドーパになり、続いて dopa decarboxylase (DDC)によってドーパミンになる (Fig. 3-2-1)。ドーパミンと β アラニンが ebony の働きによって NBAD に変換される。黒色色素であるメラニンとはドーパやドーパミンを由来としてドーパキノンやドーパミンキノンなどのキノン系の物質が重合することで形成されるが (朝野, 2013)、メラニンと NBAD 合成は、その生合成経路で共通部分が多い。昆虫に特異的な *ebony* 遺伝子は、ドーパミンを NBAD に変換する (Wright, 1987)。ebony はトラファゲハやショウジョウバエでは黒を黄色に変換する働きがあると考えられているなど (Wittkopp et al., 2002, Koch et al., 2000a, 2000b)、メラニンと NBAD 合成は密接に関わりあっている。メラニン合成系とオモクローム合成系の両方が関与することにより淡黄色色素である papiliochrome II は形成されると考えられているが、これらの経路の詳細については不明な点も多い。

シロオビアゲハの淡黄色領域が、擬態型と非擬態型で紋様の領域特異性のみを変化させることにより擬態を成立させているか、また擬態種とモデル種とで同様の色素を用いているかを明らかにすることを目的に、解析を行った。具体的に、シロオビアゲハのメスの擬態型と非擬態型の両方でどのような色素が使われているか、またベニモンアゲハでも同様な色素により淡黄色紋様を形成しているか分かっていないので、シロオビアゲハ非擬態型の淡黄色色素の同定を行い、さらに擬態型とベニモンアゲハでも色素同定を試みようと考えた (Fig. 1-3)。さらに、色素合成やその制御に働く遺伝子の動態を解析し、2 種 3 領域での淡黄色領域の色素合成機構を比較した。

結果

シロオビアゲハ非擬態型メスの淡黄色色素

後翅の淡黄色領域を切り出し、70%メタノール溶液で処理することにより淡黄色色素を抽出した。精製後の色素抽出液の吸収波長を計測したところ、383nm 付近に特徴的な吸収が観察されることが明らかとなった (Fig. 3-2-2 a)。次に色素抽出液を HPLC により分離したところ、383nm に吸収を持つピークが、retention time 5.5 分付近と 15 分付近に存在することが分かった (Fig. 3-2-2 b)。このことからシロオビアゲハの非擬態型メスの淡黄色は複数の物質の混合物であることが示唆された。retention time 5.5 分付近のピークは、標品である kynurenine (SIGMA-ALDRICH、360nm 付近に特徴的な吸収を持つ) と同じ吸収波長・保持時間であることから、このピークは kynurenine であることが示唆された。Kynurenine は後述するピーク 1 からピーク 3 の物質にも含まれており、質量分析においても分解産物として観察される (Fig. 3-2-3)。このことから、淡黄色色素そのものというより、主要産物の分解副産物と考えられた。Retention time 15 分付近のピークをくわしく見てみると、主に retention time 15.00、15.15、15.25 分の 3 つのピークが存在していることが分かり (Fig. 3-2-2 c)、このことからシロオビアゲハの非擬態型の淡黄色色素は 3 種類の物質の混合物であることが示唆された。これらのピークの物質の構造を決定するために、次に精密質量計を用いて 3 種の物質の質量数と原子組成の決定を行った。ピークは HPLC-ESI-MS の溶出時間が長いほうからピーク 1、2、3、と名付けた (Fig. 3-2-3 a)。

ピーク 1 の精密質量数の計測を行うと、 m/z 431.1929 のピークが得られることが分かった。質量分析では、物質がイオン化する段階で 1 価や 2 価のイオンとなり、横軸が質量 m / 電荷 z として計測される。そのため、1 価イオンのピークでは実際の質量数は m/z の値から 1 を引いた値となる。よってピーク 1 の質量数は 430.1929 で、原子組成は $C_{21}H_{26}N_4O_6$ と算定された (Fig. 3-2-3 b)。これはアゲハチョウ族に特有な色素である papiliochrome II

と同じ質量数・原子組成であり (Rembold and Umebachi, 1984)、このことからピーク 1 は papiliochrome II であることが分かった。papiliochrome II は kynurenine と NBAD が結合した構造をしているので、 m/z 223.1075 や m/z 209.0921 の物質は、質量数・原子組成の一致からピーク 1 の分解産物と考えられた (Fig. 3-2-3 b)。ピーク 1 の物質の MS/MS 解析を行うと、主なピークとして m/z 223.1076、原子組成 $C_{11}H_{15}N_2O_3$ がフラグメントとして得られた (Fig. 3-2-4 a)。さらに m/z 223.1076 の物質の MS/MS 解析を行うと、 m/z 152.0711、原子組成 $C_8H_{10}NO_2$ の物質がフラグメントとして得られることが分かった (Fig. 3-2-4 b)。このことからピーク 1 は kynurenine と NBAD 部分に分離し、NBAD 部分はさらにアミド基部分で開裂することにより m/z 152.0711 の物質に分解されることが示唆された (Fig. 3-2-5)。

ピーク 2 の精密質量数の計測を行うと、主なピークとして m/z 653.2933 と m/z 445.2080 と m/z 223.1073 と m/z 209.0920 が得られることが分かった (Fig. 3-2-3 c)。この色素の構造を推定するために MS/MS 解析を行った。 m/z 653.2933 の物質の MS/MS 解析を行うと、主なピークとして m/z 445.2085 や m/z 223.1073 のシグナルが見られるようなフラグメントパターンになることが明らかとなった (Fig. 3-2-6 a)。 m/z 445.2085 の物質は m/z 653.2933 の物質から kynurenine が脱離した物質と同じ質量数・原子組成であることから (Fig. 3-2-3 c)、ピーク 2 は質量数 652.2933、原子組成 $C_{32}H_{40}N_6O_9$ であることが分かった。 m/z 445.2085 の物質をさらに MS/MS 解析を行うと、 m/z 223.1075 のピークが得られることが分かった (Fig. 3-2-6 b)。 m/z 445.2085 は m/z 223.1075 の 2 量体と質量数と原子組成が一致していることから、 m/z 445.2085 は NBAD 部分が 2 量体化した構造をしていることが示唆された (Fig. 3-2-7)。以上からピーク 2 は kynurenine に NBAD の 2 量体が結合した構造の物質であることが示唆された (Fig. 3-2-7)。

ピーク 3 の精密質量数の計測を行うと、主なピークとして m/z 875.3944 と m/z 677.3091 と m/z 445.2079 と m/z 438.1996 と m/z 334.1583 と m/z 223.1079 が得られることが分か

った (Fig. 3-2-3 d)。m/z 438.1996 と m/z 334.1583 のピークは m/z 875.3944 と m/z 677.3091 の 2 価イオンのピークである。m/z 875.3944 と m/z 677.3091 の物質量の差は 208.0853 で原子組成の差は $C_{10}H_{12}N_2O_3$ であり、これは kynurenine と同様である。さらに m/z 677.3091 のピークは NBAD 部分の 3 量体と質量数・原子組成が一致する。このことからピーク 3 の質量数は 874.3944 で、原子組成が $C_{43}H_{54}N_8O_{12}$ あり、kynurenine に NBAD の 3 量体が結合した構造の物質であることが示唆された (Fig. 3-2-8)。

以上のことから、シロオビアゲハの非擬態型の淡黄色領域は、kynurenine と NBAD の 1 量体、2 量体、3 量体がそれぞれ結合した混合物によって着色していることが明らかとなった。

シロオビアゲハの擬態型メスとベニモンアゲハの淡黄色色素は非擬態型と異なっている

続いて、擬態型やベニモンアゲハにおいても非擬態型と同様の色素により淡黄色領域を着色しているのかを調べた。非擬態型の淡黄色領域と同様の方法で、オスや擬態型やベニモンアゲハの淡黄色領域を切り出し、70%メタノール溶液で処理し、粗抽出液の HPLC を行った。非擬態型では 15 分付近に、明瞭なピークがみられるが (Fig. 3-2-2 b,c)、オスにおいても非擬態型と同様に 15 分付近に明瞭なピークが観察された (Fig. 3-2-9 a,b)。ピークは非擬態型のメスとは異なり 4 つ観察されるが、これは非擬態型メスの LC/MS においてピーク 3 のよりも溶出時間が早いピーク (Fig. 3-2-3 a) が観察されたものと考えられる。シロオビアゲハのオスでは papiliochrome II が使われていることが知られており (Umebachi, 1977)、上記の結果と一致した。これらのことからシロオビアゲハのオスと非擬態型のメスは同じ色素により着色していることが分かった。一方で、擬態型 (Fig. 3-2-10 a,b) やベニモンアゲハ (Fig. 3-2-11 a,b) の淡黄色領域では低レベルのピークしか観察されなかった。これは擬態型とベニモンアゲハでは kynurenine と NBAD が結合した混合物がほとんど含まれていないことを示している。また、擬態型とベニモンアゲハの淡黄色領域

を着色している色素を他の有機溶媒（acetone やクロロホルムなど）で処理して抽出を試みたが、溶出させることができなかった。これらのことから、擬態型とベニモンアゲハでは非擬態型と異なる色素を用いていることが明らかとなった。以上の結果から、シロオビアゲハの非擬態型と擬態型では、淡黄色の領域特異性だけでなく、色素そのものが異なっていることが明らかとなった。

淡黄色領域における kynurenine と NBAD 合成に関わる遺伝子の発現様式

非擬態型の淡黄色色素は kynurenine と NBAD からなる物質であることが分かったので、これらの物質の生合成に関わる酵素群の遺伝子発現を調べた。kynurenine はトリプトファンから合成されその過程で *vermilion* と *kf* が働き、NBAD はチロシンから合成され、*TH* と *DDC* と *ebony* が働くことが分かっている（Fig. 3-2-1）。これらの遺伝子の発現動態を、非擬態型、擬態型、ベニモンアゲハで比較した（Fig. 3-2-12,13）。後翅を淡黄色と後翅基部の紋様の形成されない黒色の 2 つの領域に切り分け、淡黄色が着色してくる時期から羽化直前の時期まで（シロオビアゲハ：P9 から P11、ベニモンアゲハ：P11 から P16）の発現量を qRT-PCR により測定した。淡黄色領域の切り分けはなるべく黒色部が入らないように切り分けた。

非擬態型の淡黄色領域では kynurenine 合成に関わる *vermilion* と *kf* の両方の mRNA が P10 の時期に領域特異的に強く発現することが分かった（Fig. 3-2-12 非擬態型メス）。P10 は淡黄色領域の着色が明瞭になる時期であり、*vermilion* と *kf* の遺伝子発現上昇が淡黄色領域の着色時期と一致していた。一方で、擬態型やベニモンアゲハの淡黄色領域では、黒色領域に比べ有意な発現上昇は示さず（Fig. 3-2-12 擬態型メスとベニモンアゲハ）、非擬態型の淡黄色色素は含まれないという、上述した色素分析の結果を支持した。

次に、NBAD 合成に関わる遺伝子の *TH*、*DDC*、*ebony* の発現パターンを計測すると、非擬態型では kynurenine 合成遺伝子である *vermilion* と *kf* と同様に、P10 の時期に領域特

異的に強く発現しており、淡黄色の着色期に合わせて発現が上昇していた (Fig. 3-2-13 非擬態型メス)。一方、擬態型では *DDC*、*ebony* が P10.5 に、ベニモンアゲハでは NBAD 関連遺伝子が P14 から P15 に発現上昇していたが、淡黄色領域での特異性はそれほど明瞭でなかった (Fig. 3-2-13 擬態型メスとベニモンアゲハ)。シロオビアゲハの擬態型の淡黄色領域は P10 に、ベニモンアゲハの淡黄色領域は P13 に着色が明瞭となることから、擬態型とベニモンアゲハでは NBAD 合成に関わる遺伝子が淡黄色領域の着色後に発現上昇することが明らかとなった。NBAD はクチクラの sclerotization における前駆体として機能していることが明らかとなっており (Krammer and Hopkins, 1987、Anderson, 1990)、着色以外にも重要な働きをしている。従って、擬態型やベニモンアゲハ翅全体での NBAD 関連遺伝子の発現上昇は、淡黄色色素の合成ではなく、クチクラ硬化 (sclerotization) のプロセスなどに対応するために発現上昇している可能性が考えられた。

以上の結果から、非擬態型の淡黄色色素は kynurenine や NBAD 合成に関わる遺伝子群の着色期特異的・領域特異的な発現によって合成されと考えられた。一方、遺伝子発現の動態からも擬態型やベニモンアゲハでは淡黄色領域の色素合成が異なることが示唆された。また、これらでは kynurenine 合成遺伝子が発現せず、NBAD 合成遺伝子が淡黄色領域着色後に発現上昇するなどの共通した発現パターンを示すことが明らかとなった。

淡黄色領域の紫外線に対する応答

Papiliochrome II は紫外線によって蛍光を発することが知られている (Umabachi, 1985)。また、松野 (1989) はシロオビアゲハの非擬態型メスの淡黄色領域では紫外線の反射が起こらず、擬態型やベニモンアゲハでは淡黄色領域の紫外線の反射が起こるとしている。そこで、非擬態型の淡黄色領域と擬態型やベニモンアゲハの淡黄色領域で蛍光の強度に違いがみられるかを検証するために、紫外線の照射を行った。後翅に紫外線を照射するとオスや非擬態型では淡黄色領域が蛍光を発するのに対して、擬態型やベニモンアゲハでは紫外

線照射による蛍光は非常に弱かった (Fig. 3-2-14)。この結果は、オスや非擬態型の色素が、擬態型やベニモンアゲハの色素と異なる物理化学的な性状を持ち、さらに後 2 者が似た性状を持つことを示唆する。シロオビアゲハの非擬態型から擬態型への淡黄色の切り替えは、モデルであるベニモンアゲハに着色領域だけでなく色素の物理科学的な性状も似せることを可能にしていると考えられた。

考察

本節の結果から、シロオビアゲハの擬態型と非擬態型では淡黄色紋様の形だけでなく、色素やその合成経路自体も大きく異なっていることが明らかとなった。非擬態型の淡黄色領域では kynurenine と NBAD の 1,2,3 量体の結合した色素を淡黄色として用いており、紫外線に対して蛍光を発することが分かった。このことからオスと非擬態型では紋様の形だけでなく、色素も同様であることが分かった。一方で、擬態型の淡黄色領域では非擬態型とは別の色素を用いており、紫外線による蛍光も見られないことが分かった。また kynurenine や NBAD 合成に関わる遺伝子も、非擬態型では着色時期に合わせて、淡黄色領域で発現上昇するのに対し、擬態型ではそのような発現上昇は起こらなかった。このように、同種で同様な色の領域にも関わらず、擬態型と非擬態型で色素合成を切り替えており、こういった緻密な切り替えにより、擬態型ではベニモンアゲハと物理化学的な性状が似るなど、効果的な擬態ができるようになったと考えられた (Fig. 3-2-15)。

淡黄色色素の獲得と抑制

アゲハチョウ族の淡黄色色素には上述のように、papiliochrome II が用いられている (Umabachi, 1985)。ナミアゲハやオナシアゲハなどシロオビアゲハよりも先に分岐した種 (Condamine et al., 2012) においてもこれらの色素が用いられていることから (Umabachi, 1977)、淡黄色色素の papiliochrome II の生合成経路はアゲハチョウ族のか

なり古い進化段階で獲得された祖先的な形質であると推察される。さらにシロオビアゲハにおいてもこの色素が用いられていることから、**papiliochrome II** を淡黄色色素として用いることが祖先的な形質だと考えられた。一方、擬態型ではこの色素を淡黄色色素として用いていないことが、今回明らかとなった。このことから擬態型では二次的にこの色素の発現を抑制し、別の色素によりベニモンアゲハに似た着色領域の形や物理化学的性状を似せることに成功した可能性が考えられる。おそらく、非擬態型で用いている色素では容易に物理的性質を適応的に変更させることが困難だったのかもしれない。

シロオビアゲハの擬態型とベニモンアゲハの淡黄色色素

今回の解析では擬態型の淡黄色色素とベニモンアゲハの淡黄色色素を同定することができなかった。しかし、**kynurenine** 合成に関わる遺伝子の発現上昇が起こらないこと、**NBAD** 合成に関わる遺伝子が淡黄色領域の着色後に発現上昇すること、淡黄色領域における紫外線による蛍光発光が起こらず、紫外線を反射すること（松野, 1989）など、両者に共通な複数の事象が観察された。これらのことからシロオビアゲハの擬態型メスとベニモンアゲハの淡黄色領域は極めて類似した色素によって着色している可能性が考えられた。

性選択における淡黄色色素および領域の役割

翅の紋様は配偶者選択においても重要な働きをしていると考えられている。大崎（2009）は、後翅の淡黄色紋様がシロオビアゲハのオスの性的嗜好性に大きな影響を与えると報告している。シロオビアゲハのオスは淡黄色領域が多いほど積極的に交尾をし、淡黄色領域がない個体では全く交尾行動を示さないということが知られている。このように淡黄色紋様が配偶者選択を担っているので、淡黄色紋様を強く発色することは非常に重要であると考えられる。本研究で、非擬態型のメスでは淡黄色色素として **kynurenine** と **NBAD**（1、2、3 量体）を構成要素とした物質を用いていることが明らかとなった（Fig. 3-2-3）。また

オス個体でもこれらの色素は淡黄色色素として用いられており (Fig. 3-2-9 a,b)、オスと非擬態型で同形・同色の淡黄色紋様が形成されることにより、オスに好かれやすくなる可能性が考えられた。

本研究により、非擬態型の淡黄色領域では紫外線による蛍光が見られ、擬態型では見られないことが示された (Fig. 3-2-14)。ハエトリグモにおいては紫外線の反射だけでなく、紫外線による蛍光も配偶者選択に重要と報告されている (Lim et al., 2007)。ハエトリグモは視覚が非常に発達し (Land, 1985)、可視光に加え紫外線までも知覚できることが知られており (Peaslee and Wilson, 1989)、その発達した視覚により配偶者を選択していると考えられる。シロオビアゲハなどのチョウもクモと同様に 視覚に頼ることが多く、食草を見つたり配偶者を見つたりする場合フェロモンなどの化学的な知覚よりもまず視覚による認識が重要であることが知られている (本田, 2005)。チョウにおいてはまだ紫外線による蛍光が配偶者選択に関与している例は見つかっていないものの、シロオビアゲハにおいても、紫外線による蛍光が配偶者選択に関与している可能性も考えられる。松野 (1989) はシロオビアゲハのオスや非擬態型のメスは淡黄色領域において紫外線の反射が限定的で、一方で擬態型メスやベニモンアゲハの淡黄色領域は紫外線を反射するような性質を持っていると報告している。シロチョウ科のモンシロチョウでは紫外線の反射が雌雄で異なっており、この反射の雌雄差が性選択に関与していることが示唆されている (Obara and Hidaka, 1968)。このことからシロオビアゲハにおいても淡黄色領域の紫外線の反射の違いが配偶者選択に関与している可能性が高い。シロオビアゲハのオスの好み (擬態型よりも非擬態型を好む) には、紫外線による淡黄色領域の反射に加え、蛍光強度の違いも関係するかどうかはさらなる実験が必要と思われる。

本節の結果から、非擬態型から擬態型へ淡黄色の着色領域と色素自体を切り替え、モデルであるベニモンアゲハと似た性状の着色をしていることが示唆された。このことにより擬態型メスの擬態効果は上昇していると考えられるが、一方で上記のような議論からオスカ

らの選好性は低くなると推測された。

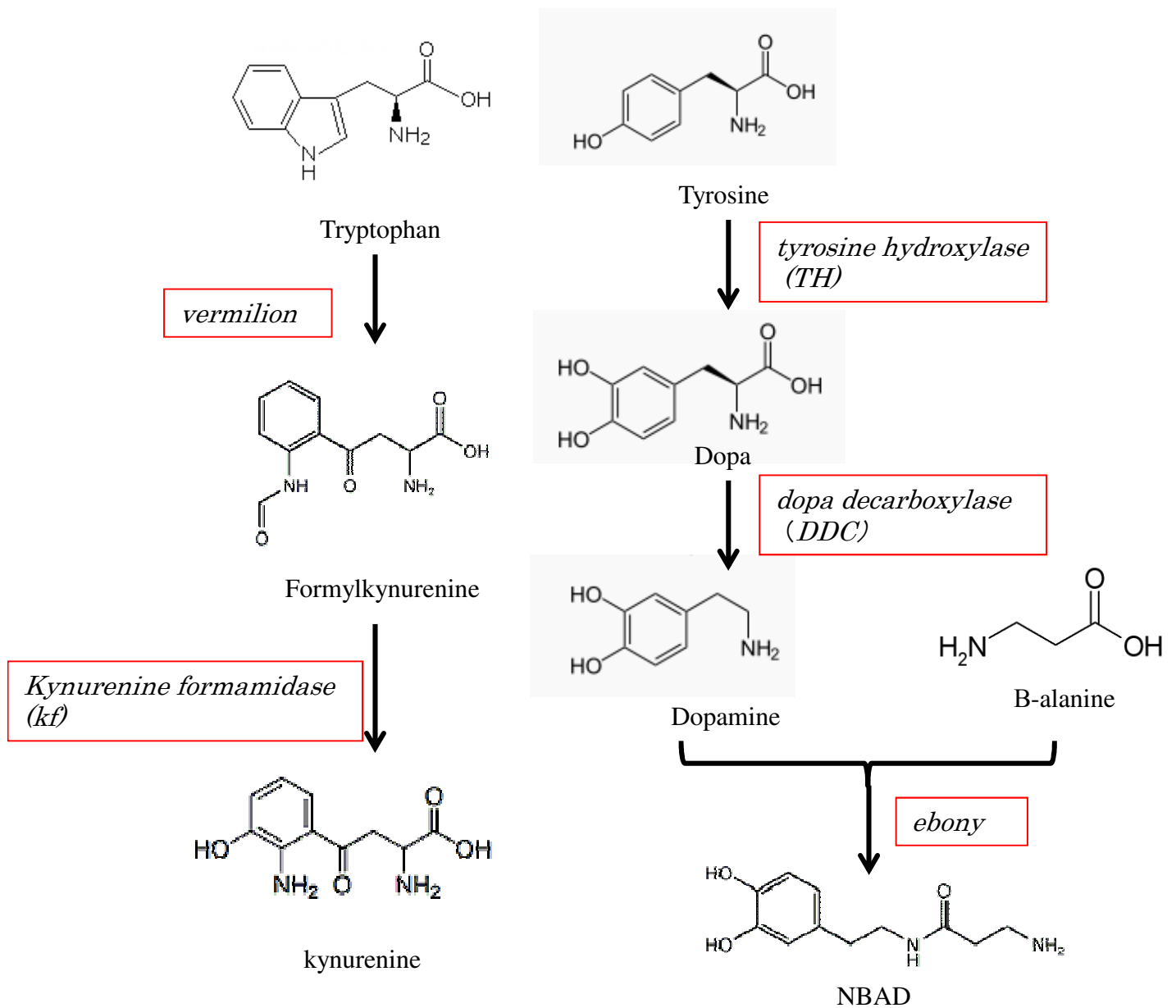


Figure 3-2-1. kynurenineとN-β-alanyldopamine(NBAD)の合成経路とその反応に関わる遺伝子群 反応経路はFerguson et al, 2009 (kynurenine合成経路) とWittkopp et al, 2002 (NBAD合成経路) を改変して作製した。

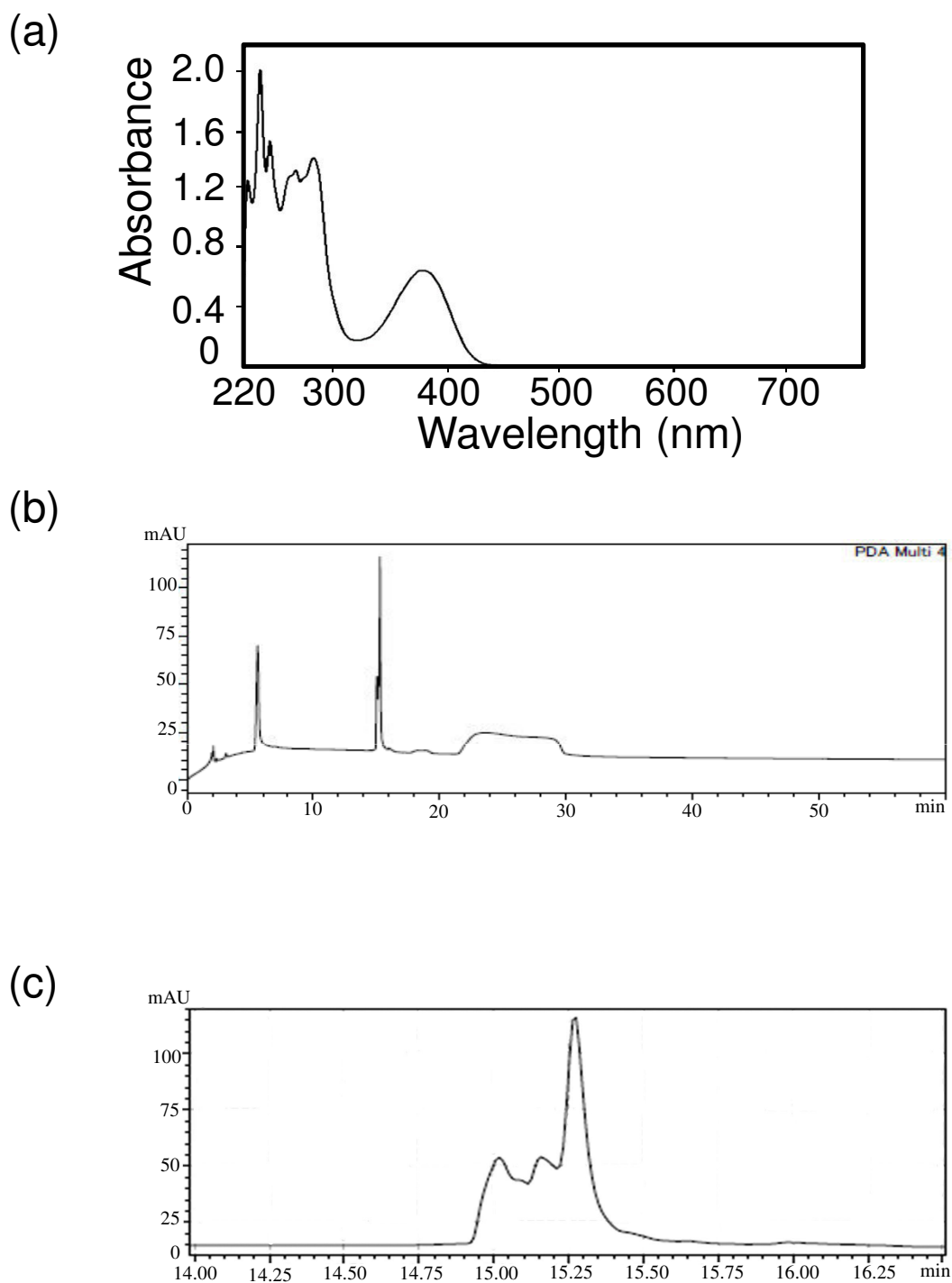


Figure 3-2-2. シロオビアゲハの淡黄色色素溶液の吸収波長と色素のHPLCによる分離 (a)シロオビアゲハ非擬態型メスの淡黄色色素抽出溶液の吸収波長。383nm付近に特徴的なピークが観察される。(b)淡黄色色素のHPLCによる分離。383nmにおけるクロマトグラムを示してある。Retention time 15分付近を拡大したクロマトグラムを(c)に示した。Retention time 15分付近に主に、3つのピークが観察された。

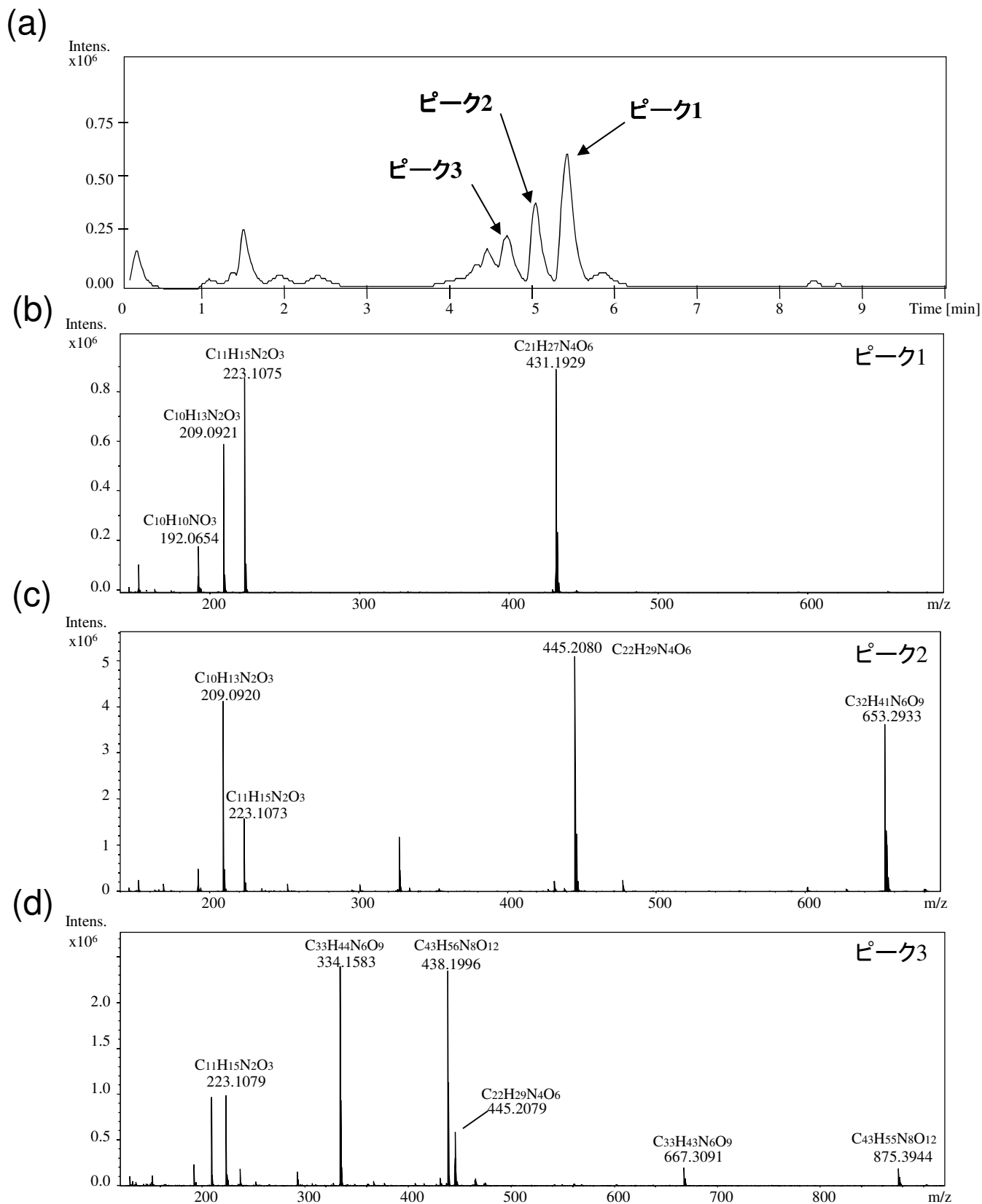
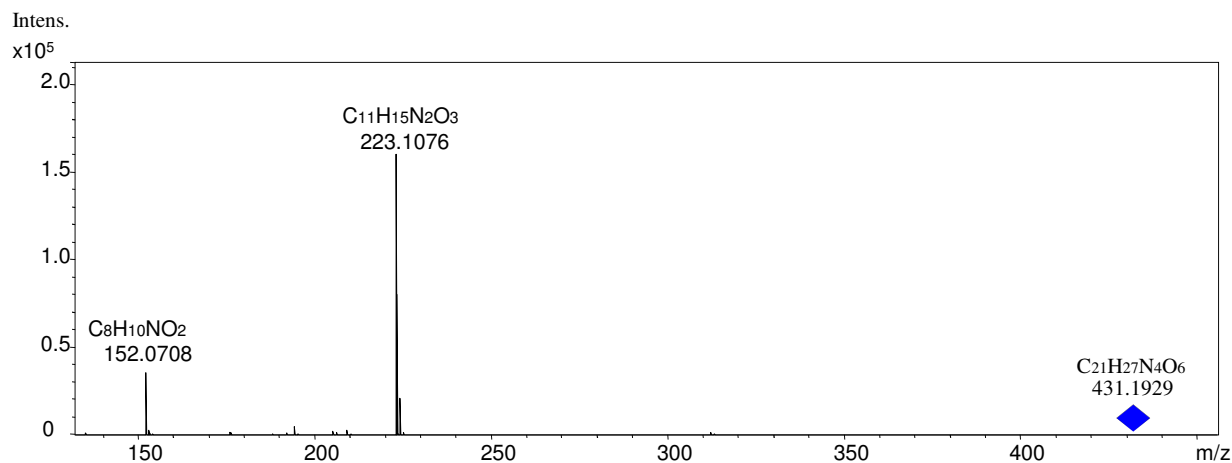


Figure 3-2-3. HPLC-ESI-MSによるシロオビアゲハ非擬態型メスの淡黄色色素の精密質量分析
 (a) HPLC-ESI-MSにおけるクロマトグラム。主に3つのピークが見て取れる。各ピークにおける精密質量数と原子組成をピーク1(b)、ピーク2(c)、ピーク3(d)に示した。

(a)



(b)

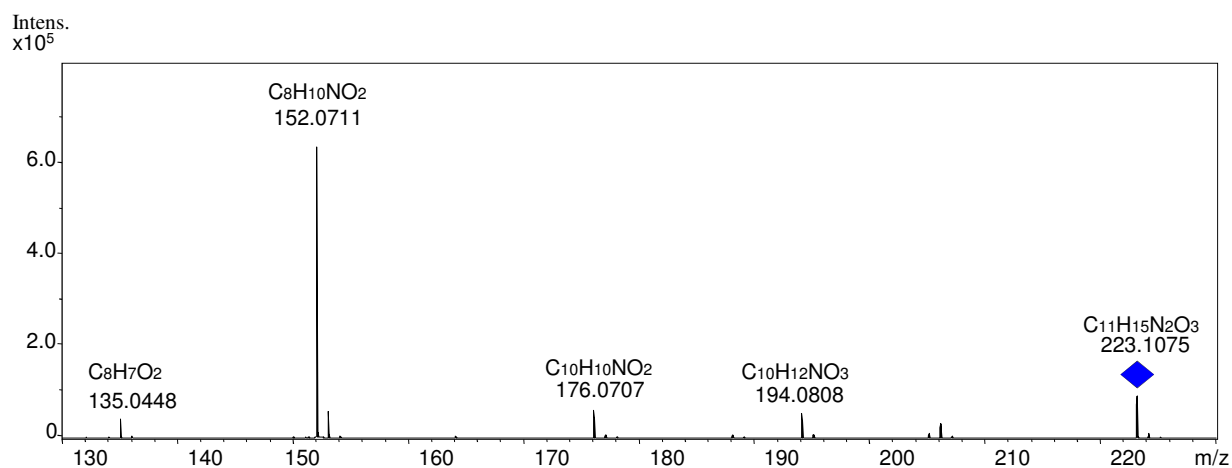


Figure 3-2-4. MS/MSによるピーク2の構造解析 (a) MS/MSによりピーク1を破壊した時のフラグメントパターン。主なピークとしてm/z 223.1076が観察される。(b) MS/MSによりm/z 223.1075を破壊した時のフラグメントパターン。主なピークとしてm/z 152.0711が観察される。Figure内のアオダイヤはprecursor ionを示している。

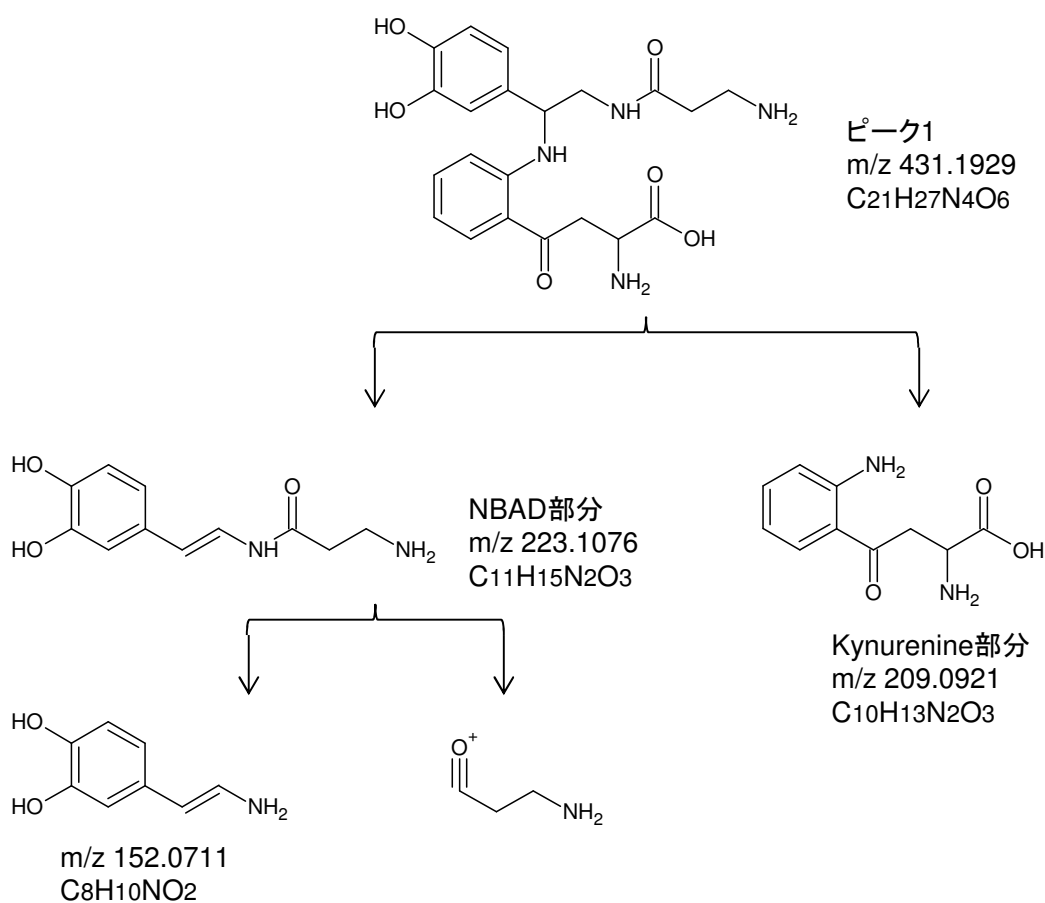
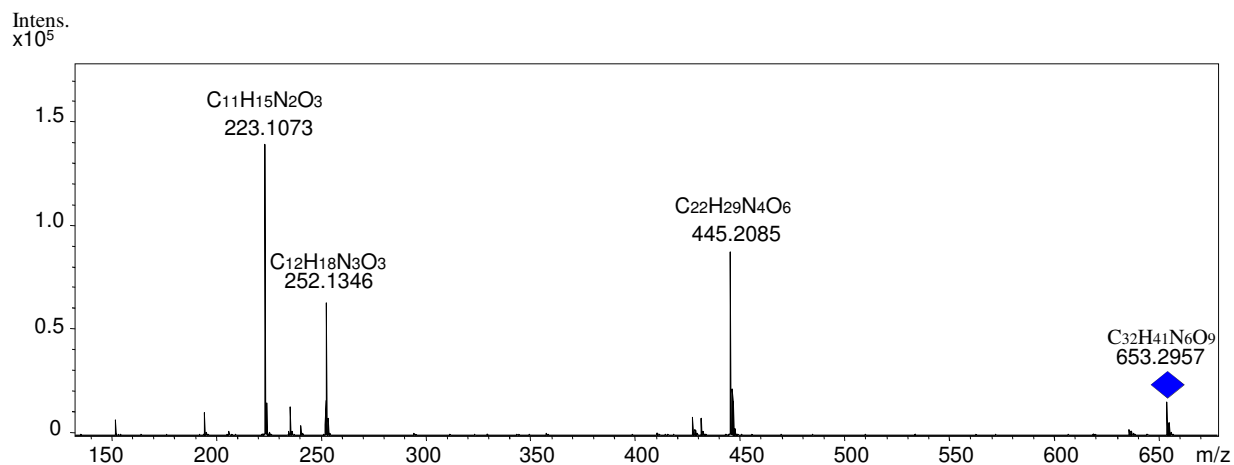


Figure 3-2-5. MS/MSによるピーク1の構造解析から予測されるフラグメントの構造 ピーク1をMS/MSにより破壊すると、papiliochrome IIのNBAD部分 (m/z 223.1076) が検出された。Kynurenine部分は更なる分解を受けて検出されなかったと考えられた。NBAD部分はさらに、アミド結合部分で開裂し、 m/z 152.0711を生じたことが示唆された。

(a)



(b)

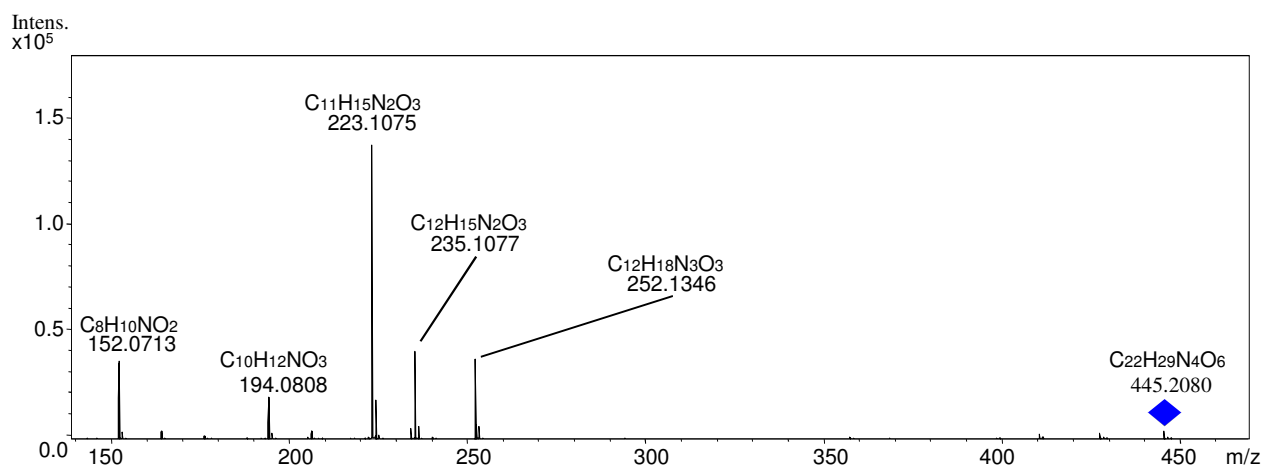


Figure 3-2-6. MS/MSによるピーク2の構造解析 (a) MS/MSによりピーク2を破壊した時のフラグメントパターン。主なピークとして m/z 445.2085と m/z 223.1073が観察される。(b) MS/MSにより m/z 445.2085を破壊した時のフラグメントパターン。主なピークとして m/z 223.1075が観察される。Figure内のアオダイヤはprecursor ionを示している。

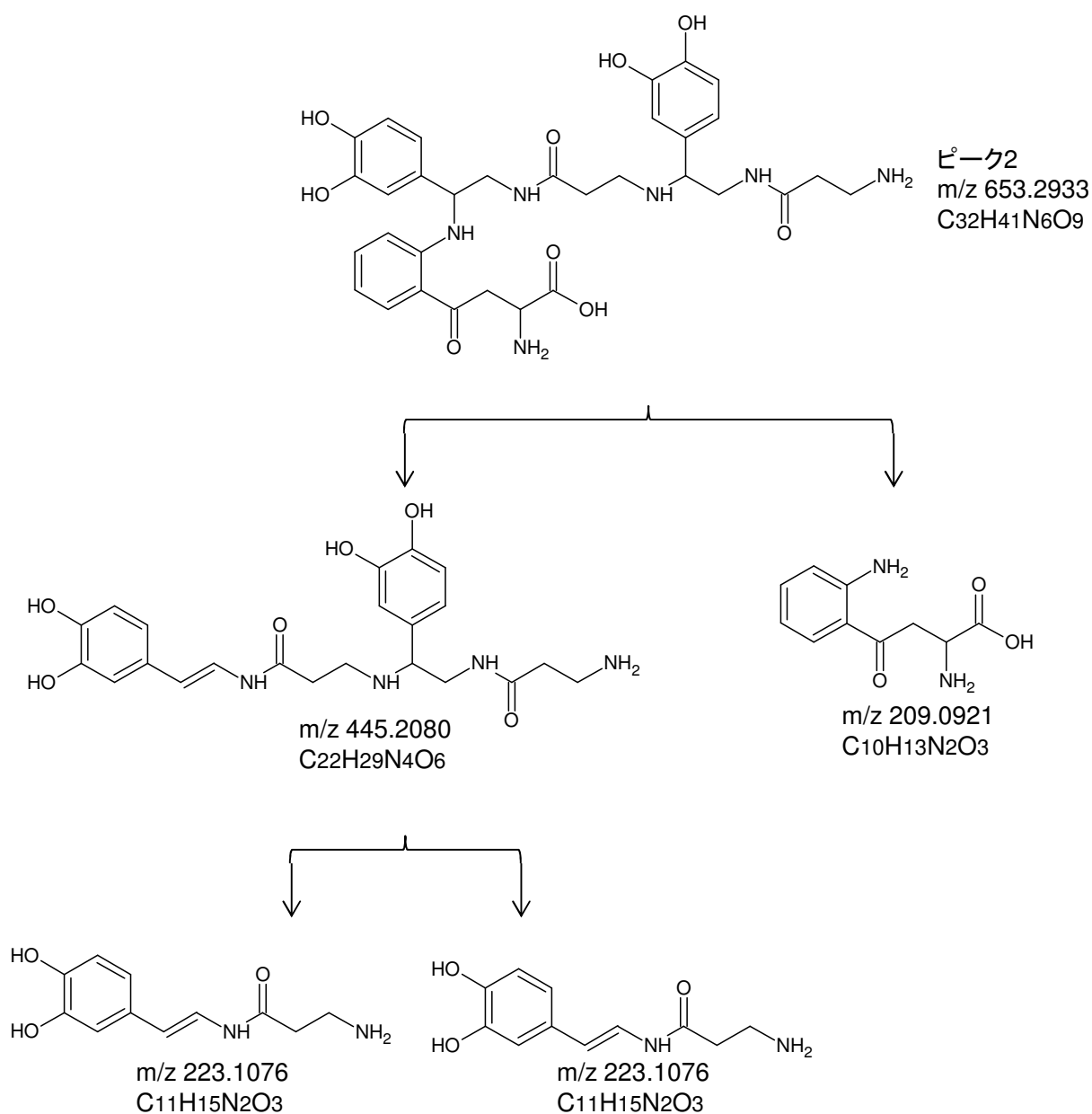


Figure 3-2-7. MS/MSによるピーク2の構造解析から予測されるフラグメントの構造 ピーク2のMS/MSによりm/z 445.2080のピークが得られた。m/z 445.2080の物質はさらにm/z 223.1076の物質に分解される。質量数と原子組成からm/z 445.2080の物質はNBAD部分が2量体化したものであると示唆された。以上からピーク2はkynurenineとNBADの2量体が結合した物質であることが考えられた。

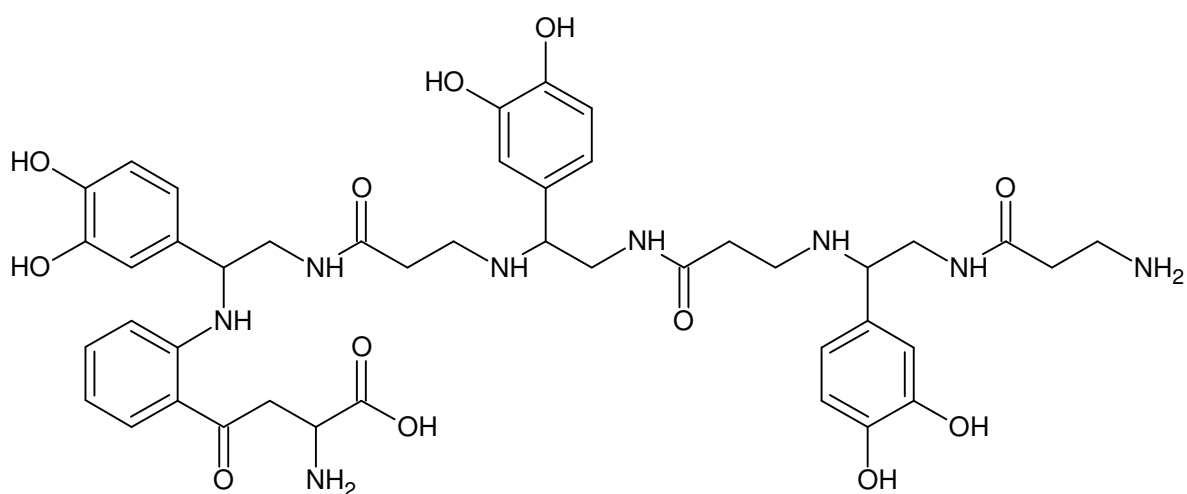
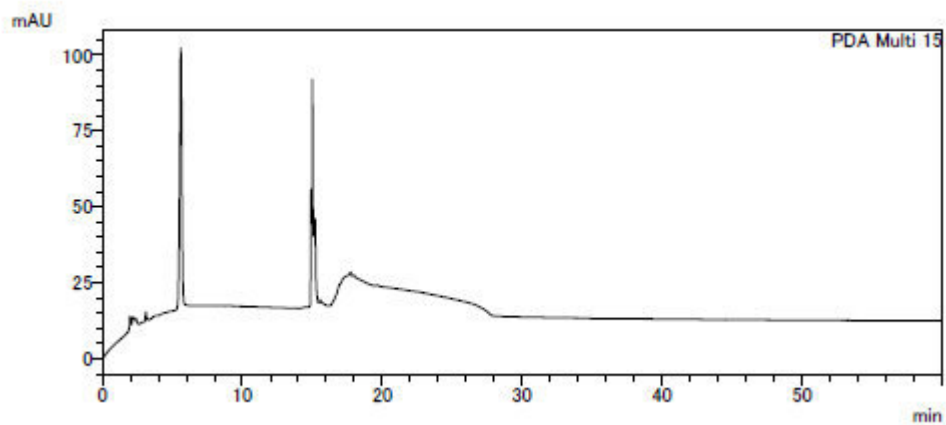


Figure 3-2-8. 推定されるピーク3の構造 質量数と原子組成からピーク3はkynurenineとNBADの3量体が結合したような構造をした物質であることが示唆された。

(a)



(b)

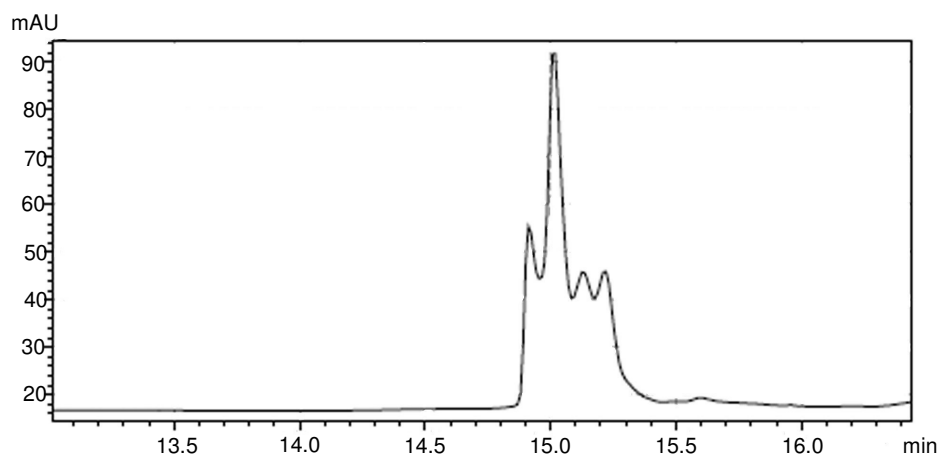
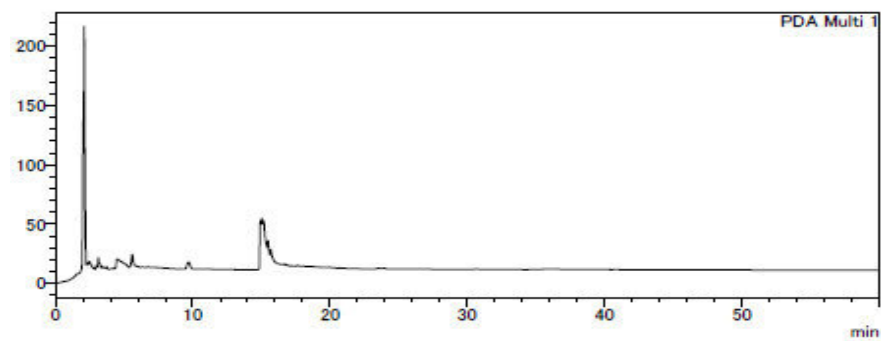


Figure 3-2-9. シロオビアゲハのオスの淡黄色色素の抽出液のHPLCにおけるクロマトグラム(a)シロオビアゲハのオスの成虫の後翅の淡黄色領域を70%メタノール溶液で処理した、処理液をHPLCにかけた時のクロマトグラム。Retention time 15分付近を拡大したものを(b)に示した。

(a)



(b)

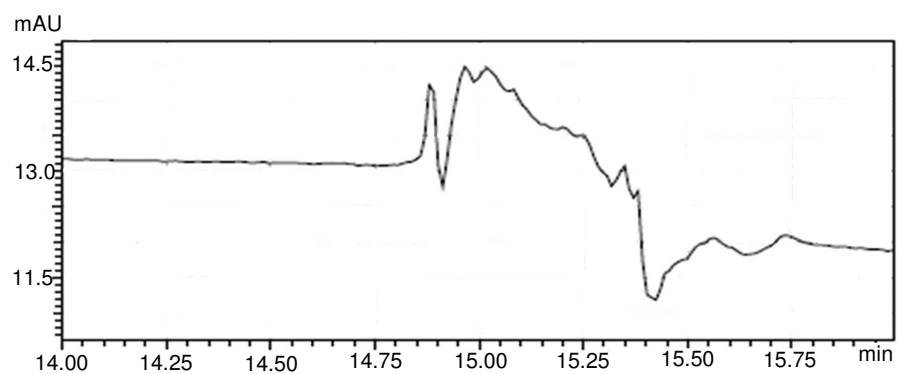
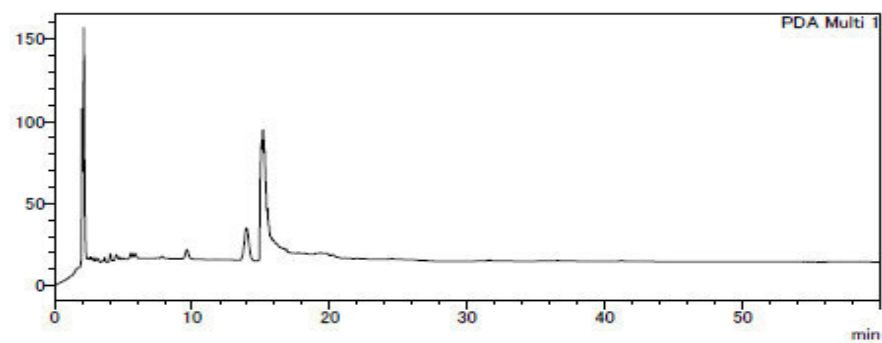


Figure 3-2-10. シロオビアゲハの擬態型メスの淡黄色色素の抽出液のHPLCにおけるクロマトグラム
△(a)シロオビアゲハ擬態型の成虫の後翅の淡黄色領域を70%メタノール溶液で処理した、処理液をHPLCにかけた時のクロマトグラム。Retention time 15分付近を拡大したものを(b)に示した。

(a)



(b)

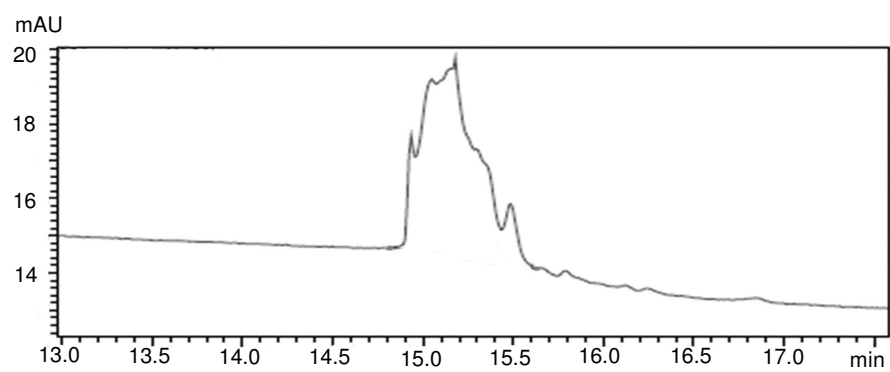


Figure 3-2-11. ベニモンアゲハの淡黄色色素の抽出液のHPLCにおけるクロマトグラム(a)ベニモンアゲハの成虫の後翅の淡黄色領域を70%メタノール溶液で処理した、処理液をHPLCにかけた時のクロマトグラム。Retention time 15分付近を拡大したものを(b)に示した。

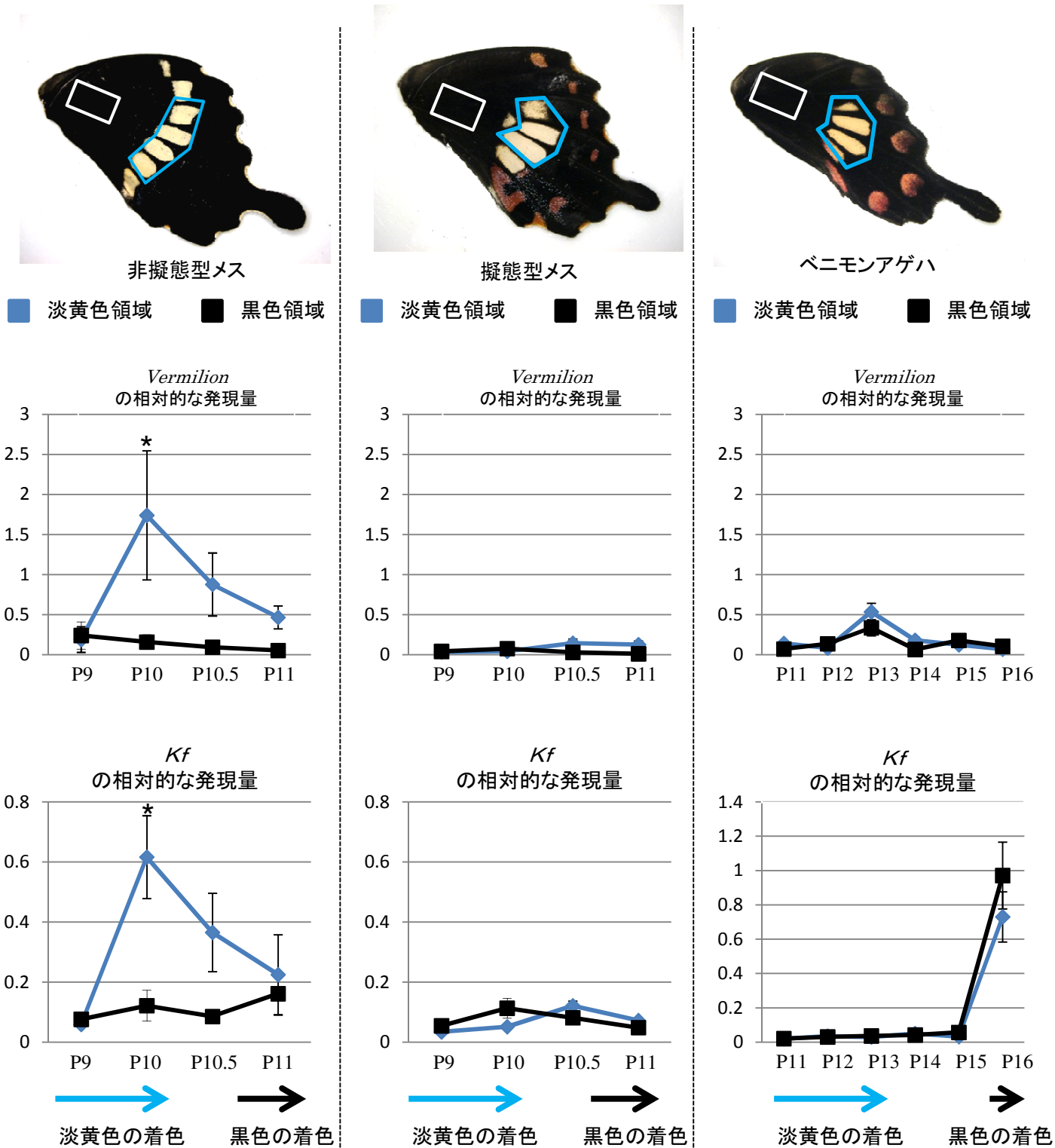
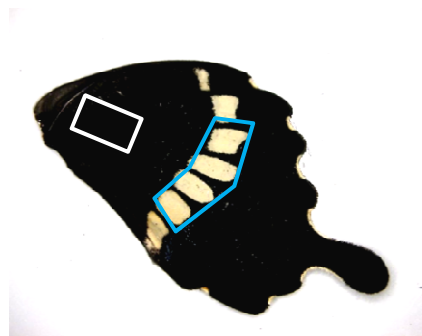
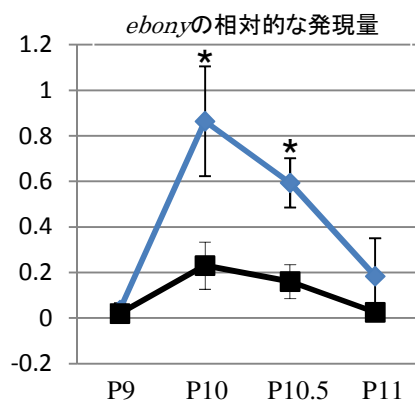
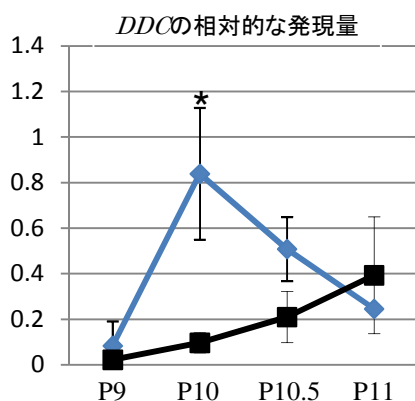
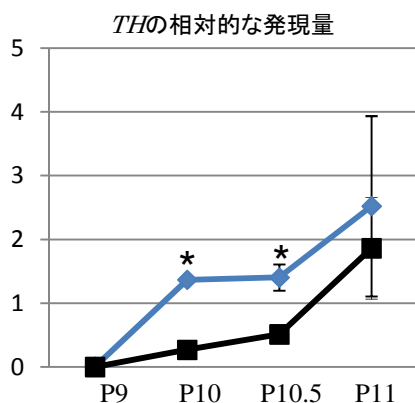


Figure 3-2-12. kynurenine合成に関わる遺伝子発現挙動 後翅を淡黄色領域:青線、黒色領域:黒線の2つの領域に切り分け、発現量を定量した。内部標準であるrPL3の発現量で割ること、相対的な発現量を算出した。非擬態型のP10の時期はn=4で、それ以外はn=3で実験を行った。(* $P < 0.05$, t検定)



非擬態型メス

■ 淡黄色領域 ■ 黒色領域

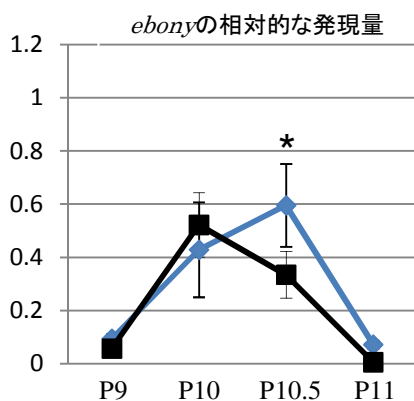
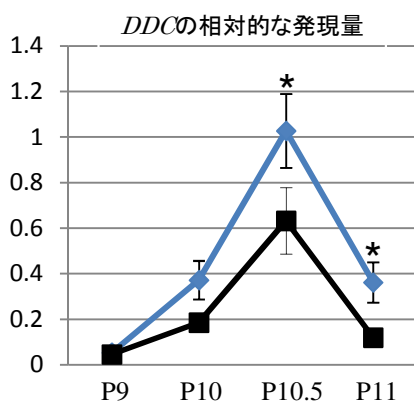
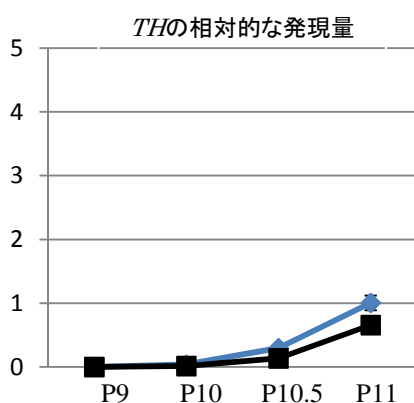


淡黄色の着色 黒色の着色

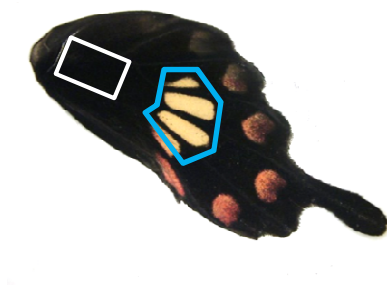


擬態型メス

■ 淡黄色領域 ■ 黒色領域

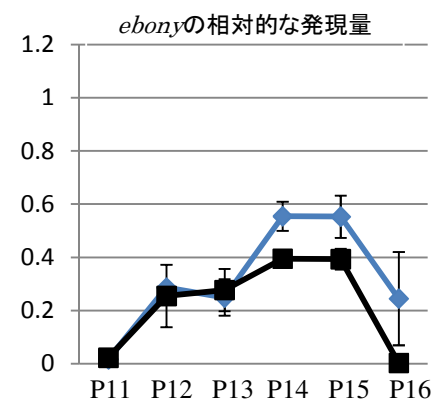
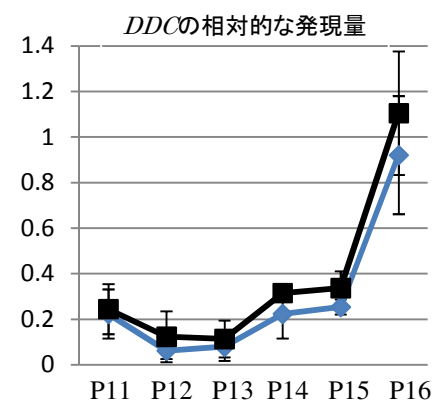
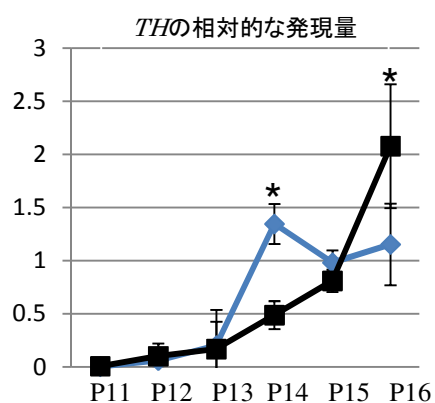


淡黄色の着色 黒色の着色



ベニモンアゲハ

■ 淡黄色領域 ■ 黒色領域



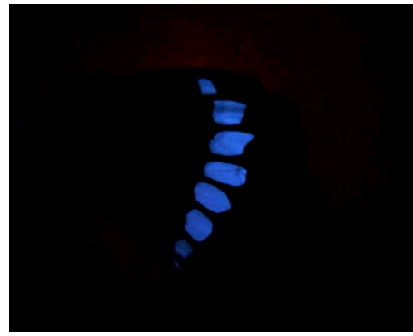
淡黄色の着色 黒色の着色

Figure 3-2-13. NBAD合成に関わる遺伝子発現挙動 後翅を淡黄色領域:青線、黒色領域:黒線の2つの領域に切り分け、発現量を定量した。内部標準であるrPL3の発現量で割ることで、相対的な発現量を算出した。非擬態型のP10の時期のebonyはn=4で、それ以外はn=3で実験を行った。(*P < 0.05, t検定)

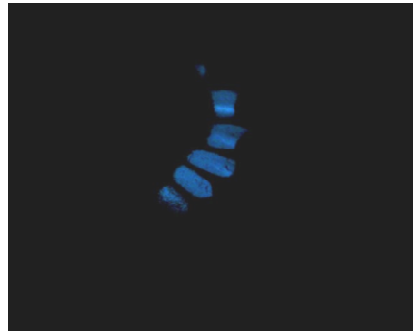
紫外線照射無し

紫外線照射あり

(a)



(b)



(c)



(d)



Figure 3-2-14. 紫外線を照射したときの淡黄色領域における蛍光 (a)シロオビアゲハオス、(b)シロオビアゲハ非擬態型メス、(c)シロオビアゲハ擬態型メス、(d)ベニモンアゲハの後翅の背側に紫外線を照射し、蛍光を観察した。シロオビアゲハのオスと非擬態型のメスでのみ強い蛍光が観察されることが分かった。



Figure 3-2-15. 2節に関するまとめ シロオビアゲハの擬態型と非擬態型では紋様の出現する領域だけでなく、着色している色素自体が異なっていることが分かった。淡黄色領域の領域・色素の切り替えにより、モデルであるベニモンアゲハと同様の色素により着色する様になったことが考えられた。

3 節 赤色領域の色素形成

背景

ベイツ型擬態をする種のモデルは、体内に捕食者にとって有毒な物質を保持しており、それをアピールするかのごとく体の紋様も派手で目立つ種が多い。これにより捕食者が認識しやすくなり、誤って食べられることを減らすことができる。もし有毒な種が地味で目立たない紋様しか持っていなかったら、捕食者が毒を持っているか持っていないかを認識できずに捕食されてしまうと考えられる。毒を持つことにより捕食者から身を守る種は、紋様に赤と黒などの明度の差を利用し、赤色や黄色系の色を用いている例が多くみられる。例えば、タテハチョウ科 *Heliconius* 属のチョウの前翅の赤色バンド、サンゴヘビの縞々紋様、ズグロモリモズの胸部のオレンジ色など、様々な例が昆虫だけでなく広範な動物で観察される。赤色は有毒なことをアピールする効果的なシグナルとなっていることが推察される。ベニモンアゲハやシロオビアゲハ擬態型の翅辺縁部の赤色スポットも、捕食者に対する重要なシグナルになっていると考えられ、擬態の効果を高める重要な紋様と思われる。

チョウの赤色色素に関してはいくつかの報告がある。ドクチョウやタテハチョウの赤色紋様には、キサントマチンやロドマチンやオマチン D などのオモクローム系色素が用いられている (Koch, 1991、Reed and Nagy, 2005)。また、シロチョウにおいてエリスロプテリンやプテロロジンなどのプテリジン系色素が用いられていることが知られている (梅鉢, 2000)。アゲハチョウ科においては、キアゲハやオナシアゲハで *papiliochrome R* が用いられていると報告されている。この色素は *kynurenine* が結合した NBAD のポリマーの可能性が考えられているが、詳細は分かっていない (Umebachi, 1985)。また、Umebachi (1978) によりベニモンアゲハの赤色色素には β -アラニンが含まれており、一方で *kynurenine* は含まれないと報告されているが、その詳細な構造や生合成経路は全く不明である。このようにオモクローム系やプテリジン系の赤色色素に関しては情報が蓄積されて

いるものの、アゲハチョウ科の赤色色素に関しては不明な点が多い。シロオビアゲハの擬態型の赤色色素に関しては解析がされておらず、どのような色素を用いて着色しているのかは不明であり、ベニモンアゲハと同じ色素を用いて擬態紋様を成立させているのかはわかっていない。

シロオビアゲハの擬態型モデルであるベニモンアゲハと擬態種のシロオビアゲハの擬態型の赤色色素形成機構を明らかにすることで、擬態紋様に特徴的な赤色スポットがどのような分子機構で獲得されたかを明らかにできると考えられる。そこで、シロオビアゲハとベニモンアゲハの両種の赤色色素合成機構を、生化学的な解析（塩酸処理や精密質量数・原子組成の決定）や遺伝子の発現解析（RNA sequencing と qRT-PCR）により比較した。

結果

(A) シロオビアゲハ擬態型メスの赤色色素形成機構

塩酸処理による赤色色素の構造の推定

シロオビアゲハ擬態型メス後翅の赤色色素を同定するために様々な抽出溶媒（クロロホルムや 1%塩酸メタノール溶液など）で抽出を試みたが、どの溶媒でも抽出することができなかった。このことからシロオビアゲハの赤色色素は非常に安定な構造をしていることが考えられた。そこで、シロオビアゲハの赤色色素の性状を推定するために、塩酸処理（6N 塩酸、90℃、120 分）を行った。重合した黒色色素であるメラニン（Fogal and Fraenkel, 1969）は塩酸処理によっても溶出しなことが分かっている。成虫の翅を紋様ごとに切り分けて塩酸処理したところ、シロオビアゲハの赤色領域は、塩酸処理によっても色素が溶出することはなかった。この結果は、黒色領域と同様の結果であった（Fig. 3-3-1）。このことから、シロオビアゲハの赤色色素は黒色色素であるメラニンと同様に、重合した構造をしていることが示唆された。

RNA sequencing による赤色色素合成に関わる遺伝子の網羅的な探索

次にシロオビアゲハの赤色色素の生合成経路を類推するために RNA sequencing を行い、擬態型赤色領域特異的に発現上昇している遺伝子を網羅的に取得した。シロオビアゲハは同種・同性内で紋様多型がみられ、擬態型のみに赤色スポットが出現する（非擬態型にも個体によってはスポット状の紋様が出現するが擬態型ほど明瞭ではない）。擬態型の赤色領域と非擬態型の赤色スポットと相同な領域を比較することにより、同性内で、領域特性を考慮することなく比較できると考えられる。そこで擬態型の赤色領域と非擬態型の赤色相同領域（Fig. 3-3-9 の擬態型の赤色領域と非擬態型の赤色相同領域）を、P10.5 の赤色着色期にサンプリングし、シーケンスした。RNA sequencing には擬態型（DRR014115、DRR014116、DRR014117）と非擬態型（DRR014118、DRR014119、DRR014120）それぞれ 3 個体ずつの試料を用いた（Nishikawa et al., 2013）。Trinity を用いて全てのリードから transcriptome 配列を構築したところ、79769 の contig に assemble された（DRZ003159、Nishikawa et al., 2013）。発現変動している遺伝子の取得を行ったところ、擬態型の赤色領域で 321 遺伝子発現上昇していた（Supplementary Table 1）。発現上昇していた遺伝子の内訳は、transporter 遺伝子が 34 遺伝子、転写因子やシグナル伝達に関わる遺伝子が 15 遺伝子、酸化還元反応に関わる遺伝子が 6 遺伝子、酵素反応に関する遺伝子が 44 遺伝子含まれていた。酵素反応に関する遺伝子が多数得られたことは、シーケンスを行ったサンプルが赤色色素を合成している時期（P10.5）に由来しているため、色素合成に関与するたくさんの酵素群が発現上昇したものと考えられた。

1. 擬態型赤色領域で kynurenine やメラニン合成に関わる遺伝子が発現上昇していた

Yellow family に属する遺伝子や *proPO* 遺伝子、*snake* や *gastrulation-defective*、*spatzle* 遺伝子はパラログが多く存在しているので、まず系統樹を作製することにより正確な対応付けを行った。*De novo* で assemble された配列をもとにアミノ酸配列を予測し、そのアミ

ノ酸配列をもとに系統樹を最尤法により作製したところ、全ての *yellow family* 遺伝子においてナミアゲハや *Heliconius melpomene* の *yellow family* 遺伝子と同じクレードを形成することが分かった (Fig. 3-3-2)。このことから各遺伝子の正確な対応付けが行われたと考えられる。しかし、*yellow-f4* 遺伝子がシロオビアゲハにおいては2つ得られるなど、同じクレード内に複数の遺伝子が同定されている箇所が存在する (シロオビアゲハ: *yellow-f4*、ベニモンアゲハ: *yellow-h3*, *yellow-d*)。これがシロオビアゲハなどにおいて遺伝子重複し、パラログが生じた結果なのか、*de novo* で assemble した段階で生じたエラーなのかについては今後より詳細に調べる必要があると考えられる。

次に *spatzle family* の遺伝子と *serine protease* 遺伝子 (*snake*, *gastrulation-defective*, *easter*) の系統樹を作製した。シロオビアゲハとベニモンアゲハで6つの *spatzle family* (*spatzle*, *spatzle2*, *spatzle3*, *spatzle4*, *spatzle5*, *spatzle6*) に分けることができた (Fig. 3-3-3)。さらに *serine protease* 遺伝子に関しても *snake*, *gastrulation-defective*, *easter* の3つのクレードに分かれることが分かり (Fig. 3-3-4)、これらの遺伝子が正確に対応付けられたと考えられた。*Spatzle* に関してベニモンアゲハと系統的に近いもの (Pp_spz (comp_46741_c1_seq1)) の他にも、配列が得られたため (Pp_spz-like (comp30968_c0_seq1))、これを以後 *spatzle-like* と呼ぶこととした。

Prophenoloxidase 遺伝子 (*proPO*) の系統樹を作製したところ、シロオビアゲハとベニモンアゲハの *proPO* 遺伝子は大きく2つのクレードに分かれることが明らかとなった (Fig. 3-3-5)。カイコの *proPO-1* と同じクレードに属する遺伝子を *proPO-1* 遺伝子とし、カイコの *proPO-2* やナミアゲハの *proPO* を含むクレードに属する遺伝子を *proPO* 遺伝子とした。

擬態型の赤色領域で発現上昇している遺伝子として、*kynurenine* 合成に関わる遺伝子 (*vermilion* と *kf*) の発現上昇が見られた (Table 3-3-1)。さらにメラニン合成・重合に関わる遺伝子 (*proPO-1* や *yellow-d*) や *tetrahydrobiopterin* 合成に関わる *GTP-cyclohydrolase I isoformA* (*GTP-CH1 isoform A*)、免疫反応に関わる *Toll* シグナル経

路の遺伝子 (*snake*、*gastrulation-defective*、*spatzle-like*) が非擬態型の赤色スポット相同領域に比べ有意に発現量が高いことが分かった (Table 3-3-1)。

メラニン重合などに関わる複数の遺伝子の発現上昇は、塩酸処理の実験で示唆された「擬態型赤色色素がメラニンと同様な重合した構造を持つ」ことを支持する。赤色色素がメラニン様の構造をしていることが示唆されたことから、全ての transcriptome 配列からメラニン合成に関わると考えられる遺伝子を抽出し擬態型と非擬態型での発現比較を行った。メラニン合成に関わる遺伝子 (Toll signaling pathway に関わる遺伝子を除く) をピックアップしたところ、22 遺伝子を得られた (Table 3-3-2, Fig. 3-3-6)。NBAD 合成に関わる *TH*、*DDC*、*ebony*、*black* の発現量を見てみると、有意差はないものの、擬態型赤色領域で発現が上昇していることが分かった (Table 3-3-2)。 *GTP-CH1 isoform A* はナミアゲハにおいて黒色領域特異的に発現していることが知られている (Futahashi and Fujiwara, 2006)。この酵素は GTP から tetrahydrobiopterin を合成する過程で働くことが知られており (Nichol et al., 1985)、tetrahydrobiopterin は TH が tyrosine から dopa への反応を行う際の cofactor として重要で (Piedrafita et al., 1994)、その後 *DDC* や *ebony*、*black* といった遺伝子が働くことにより NBAD が形成される。このように NBAD 合成に関わる多くの遺伝子群が擬態型の赤色領域で発現上昇していたことから、シロオビアゲハの赤色色素においても NBAD が関与している可能性が示唆された。

2. Toll signaling pathway に関わる遺伝子の発現

擬態型赤色領域において複数の Toll signaling pathway に関わる遺伝子 (*snake*、*gastrulation-defective*、*spatzle-like*) が発現上昇しており (Table 3-3-1)、赤色色素合成には Toll signaling pathway の関与が示唆された。Toll signaling pathway に関わる遺伝子として 31 遺伝子が後翅の赤色領域および赤色相同領域で発現していることが判明した (Fig. 3-3-7)。擬態型赤色領域で特異的に発現上昇している Toll 受容体は現時点では見つかって

おらず (Fig. 3-3-7)、受容体は着色領域の特異性の決定には関与していないかもしれない。むしろ、Toll のリガンドとして働く *spatzle-like* やその開裂に関わる遺伝子群(*snake*、*gastrulation-defective*)が赤色領域で発現上昇していることから、リガンド側の領域特異性により赤色領域が決定される可能性が示唆された。Toll signaling pathway には、*gastrulation-defective*、*snake*、*easter* というタンパク質のリン酸化カスケードが存在し、最終的にリン酸化した *easter* が *spatzle1* を開裂し、成熟した *spatzle1* を形成することがわかっている (Valanne et al., 2011)。その成熟した *spatzle1* が Toll receptor に結合することによりシグナル経路が活性化する。今回の RNA-sequencing では *easter* は擬態型赤色領域で特異的に発現上昇してはいなかった (Fig. 3-3-7)。このことから既存のリン酸化カスケードではなく未知の遺伝子が *spatzle-like* の開裂を担っている可能性が考えられた。そこで、*spatzle-like* の開裂を担う候補遺伝子の探索を行った。*Easter* は gene ontology の serine-type endopeptidase activity を有しているので、serine-type endopeptidase activity を有する遺伝子を探索したところ、58 遺伝子が発現していることが分かった (Fig. 3-3-8)。その中で、擬態型赤色領域において 2 倍以上発現上昇している遺伝子は 19 個存在した。特に *melanization protease 1* や *CG5390* は統計的にも優位に発現上昇しており、有力な候補であることが分かった (Fig. 3-3-8)。Spatzle-like の開裂に関わる酵素の機能検証ができれば、擬態型の赤色色素合成機構をより明確にできると思われる。

Toll signaling pathway に関して、ショウジョウバエで *spatzle1* が免疫応答や前後軸形成に関与していることが明らかとなっている (Lemaitre and Hoffmann, 2007、Valanne et al., 2011、Ferradon et al., 2004)。また *snake* や *gastrulation-defective* といった遺伝子も前後軸形成に関与していることが分かっている (Valanne et al., 2011) が、免疫応答への関与は知られていない。また Toll signaling pathway とメラニン形成 (proPO 経路) のクロストークは知られていない。しかし、シロオビアゲハの赤色色素合成においては Toll signaling pathway を改変して用いており、Toll signaling pathway とメラニン合成がリン

クしているのかもしれない。RNA sequencing における発現量としては FPKM<10 であり低いレベルである。今後、定量 RT-PCR や機能解析を行うことにより、着色との関係が明確になると考えられる。

3. qRT-PCR による kynurenine と NBAD 合成に関わる遺伝子の発現解析

上述した RNA sequencing によって、kynurenine と NBAD 合成に関わる遺伝子が赤色色素合成に関与している可能性が示唆された。そこでこれらの可能性を検証するために、qRT-PCR により、kynurenine と NBAD 合成に関わる遺伝子の時空間的な発現量を計測した (Fig. 3-3-9, 3-3-10)。蛹期の後翅を赤色領域 (スポットが着色する前からサンプリングするためスポットの領域を広く取っており、赤色領域に加えて黒色領域も含まれる) と翅の基部側の黒色領域の 2 つの領域に切り分け発現量を定量した。

その結果、kynurenine 合成に関わる *vermilion* と *kf* 遺伝子の mRNA は、擬態型の赤色領域において P10.5 の時期に転写量が有意に上昇した (Fig. 3-3-9)。一方、非擬態型の赤色相同領域では、これらの遺伝子は黒色領域に比べ有意な発現上昇は示さなかった (Fig. 3-3-9)。非擬態型では明瞭な赤色スポットは出現しないので、擬態型の様な発現上昇は起こらないものと考えられた。P10.5 は赤色領域が着色してくる時期と重なっており、このことから kynurenine が赤色色素に関与していることが強く示唆された。

NBAD 合成に関わる遺伝子の *DDC* と *ebony* においても kynurenine 合成遺伝子である *vermilion* と *kf* と同様に、擬態型の赤色領域で特異的に発現上昇する一方、非擬態型の翅ではそのような領域特異的な発現上昇はみられなかった (Fig. 3-3-10)。これらのことから、NBAD も赤色色素に関与していることが強く示唆された。以上の結果から、シロオビアゲハ擬態型メスの赤色色素は、kynurenine や NBAD を前駆体として、重合した色素として形成される可能性が示唆され (考察参照、Fig. 3-3-13)、シロオビアゲハの赤色領域に papiliochrome R が用いられていることが示唆された。

赤色色素合成を上位で制御している遺伝子の探索

翅の紋様は幼虫の終齢後期から蛹期の初期にかけて、まず紋様の位置が決定し（プレパターン形成）、その位置情報に従って色素が着色することにより最終的な紋様が形作られると考えられる（Nijhout, 1991）。そこで上記のような赤色色素合成に関わる遺伝子を上位で制御している遺伝子の候補を探索しようと考えた。蛹になる前の wandering 期の翅原基で Whole mount *in situ* hybridization による発現解析を行った。翅原基のステージングは Nijhout et al., 2007 および Martin and Reed, 2010 を参考に行った。Stage 0 は気管が翅原基に侵入していない時期、stage 1 は気管が翅原基に侵入してから辺縁部に到達するまでの時期、stage 2 は気管が翅の辺縁部に広がる時期の 3 つの時期に分けた。ジャノメチョウやタテハチョウに見られる目玉模様の形成に関わる遺伝子（Carroll et al., 1994、Monterio et al., 2006）を中心に、複数の遺伝子（*spalt major*, *distal-less*, *wnt1*, *engrailed*, *cubitus interruptus*, *delta*, *serrata*）の発現パターンを観察したところ、*spalt major* と *distal-less* と *wnt1* に関して、興味深い発現パターンを得ることに成功した（Fig. 3-3-11）。*spalt major* は翅脈間領域での発現に加えて、翅の縁に存在する紋様で強く発現することが明らかとなった（Fig. 3-3-11 a 赤い矢尻）。*distal-less* は翅の辺縁部で発現するが、*wnt1* は bordering lacuna の外側の発現に加えて、*spalt major* と同様に翅の縁に存在する紋様で強く発現していることが明らかとなった（Fig. 3-3-11 b, c 赤い矢尻）。目玉模様形成に関わる遺伝子がシロオビアゲハの後翅の縁の紋様（Fig. 3-3-11 d）でも同じように発現していたことから、この紋様が目玉模様と同様の機構により作られていることが示唆された。しかし赤色スポット領域での発現は見られず、赤色スポットは全く未知の機構により形成されている可能性が示唆された。

シロオビアゲハではメスにのみ擬態紋様が生じることから、性分化に関わる遺伝子が紋様形成に関与していることが考えられた。そこで、広範な生物種で性分化経路を制御する

ことが知られる *doublesex* の発現パターンを解析した。*wandering* 期の翅原基を擬態型メスから生まれたメス個体（擬態型になる可能性が高い）と非擬態型メスから生まれたメス個体（非擬態型になる可能性が高い）とオス個体からサンプリングし、解析を行った。プローブは雌雄それぞれの *isoform* の共通領域を用いた（Fig. 2-1）。擬態型メスから生まれたメス個体でのみ翅の赤色領域付近でスポット状の弱い発現が観察された（Fig. 3-3-12 a）。一方で、オス個体や非擬態型メスから生まれたメス個体そのようなスポット状の発現は観察されず、翅原基で一様な発現が観察された（Fig. 3-3-12 b,c）。以上の結果から、*doublesex* が擬態型メスの赤色スポット領域特異的に発現することにより、その下流で働く Toll 様シグナルを活性化し、赤色の擬態紋様を形成している可能性が示唆された。発現解析におけるシグナルが非常に不鮮明であるので、今後 qRT-PCR や機能解析を行うことにより紋様形成との直接的な関与を示すことは必須と考えられた。

赤色色素合成機構のモデル

上記の結果から考えられるシロオビアゲハの赤色色素形成機構に関するモデル図が Figure 3-3-13 である。まず、幼虫期後期に *doublesex* が赤色領域特異的に、発現上昇する。続いて、蛹期後期に *snake* や *gastrulation-defective* や *spatzle-like* が赤色領域で発現し、*spatzle-like* が開裂することにより成熟した *spatzle-like* となる。これが Toll 受容体（詳細な遺伝子は不明）と結合することにより、Toll 様シグナルが活性化する。この活性化した toll によって、下流で働くと考えられる、メラニンの重合に関わる遺伝子や kynurenine や NBAD 合成に関わる遺伝子の発現上昇を引き起こし、結果として、キヌレニンや NBAD を前駆体とした重合した赤色色素である papiliochrome R を合成するようになった可能性が考えられる。

次に、擬態のモデルであるベニモンアゲハの赤色色素に関する解析を行い、擬態種とモデルとで同様な合成機構により赤色を作りだしているのかを検証した。

(B) ベニモンアゲハの赤色色素形成機構

ベニモンアゲハの赤色色素の化学分析

ベニモンアゲハの赤色色素を抽出し、粗抽出液の吸収波長を測定すると、503nm 付近に特徴的な吸収が観察されることがわかった (Fig. 3-3-14 a)。赤色色素抽出液を HPLC により分離すると、503nm に吸収を持つピークが retention time 18 分から 23 分にかけて複数のピークが観察されることが明らかとなった (Fig. 3-3-14 b)。中でも retention time 22.0 分と 22.3 分に強いピークがみられ、ベニモンアゲハの赤色色素は主に 2 つの物質により形成されていることが分かった (Fig. 3-3-14 c)。これら 2 つのピークの先に溶出されるほうをピーク 1、あとのほうをピーク 2 と名付け (Fig. 3-3-15 a)、HPLC-ESI-MS により精密質量数を計測した。

ピーク 1 の精密質量数は 658.2019 で、原子組成は $C_{30}H_{34}N_4O_{11}S$ であることがわかった (Fig. 3-3-15 b)。一方でピーク 2 の精密質量数は 688.2126 で原子組成は $C_{31}H_{36}N_4O_{12}S$ であることがわかった (Fig. 3-3-15 c)。続いてピーク 1 とピーク 2 の構造を推定するために MS/MS 解析を行った。ピーク 1 とピーク 2 を precursor ion として MS/MS 解析を行ったところ、両ピークともに SO_3 が脱離したピーク (ピーク 1 : m/z 579.2449、ピーク 2 : m/z 609.2555) が観察されることから、ベニモンアゲハの赤色色素は硫酸基を保持していることが明らかとなった (Fig. 3-3-16 a,b)。ピーク 1 とピーク 2 の MS/MS のフラグメントパターンは m/z 355.1288、 m/z 296.0917、 m/z 115.0866 などのピークが両方で見ることができ、フラグメントパターンが非常に類似している (Fig. 3-3-16 a,b)。ピーク 1 と 2 の差は質量数 30.0107、原子組成 CH_2O であることから、ピーク 2 はピーク 1 にメトキシ基 ($-O-CH_3$) が結合した物質であることが示唆された。ピーク 2 の構造をさらに解析するために、ピーク 2 の MS/MS のフラグメントとして現れる m/z 223.1 の物質の MS/MS/MS 解析を行った (Fig. 3-3-17)。ベニモンアゲハの後翅を 10 個体分抽出し、粗抽出液を HPLC

により、ピークごとに分離した。分取した溶出液はピークごとに合算し、溶媒を留去し、50 % acetonitrile に再溶解させることで、計測サンプルとした。ピーク 2 を precursor ion として MS/MS 解析を行った後に、続いてのそのフラグメントに含まれている m/z 223.1 の物質の MS/MS/MS 解析を行うと、主なピークとして m/z 152.1 のフラグメントが得られることが明らかとなった (Fig. 3-3-17)。このフラグメントパターンは 2 節で解析を行った淡黄色色素のピーク 1 の NBAD 部分の MS/MS 解析を行ったときのフラグメントパターンと一致していることから (Fig. 3-2-4 b)、ベニモンアゲハの赤色色素には NBAD が構成要素として含まれていることが示唆された。

以上から、ベニモンアゲハの赤色色素は NBAD 部分と m/z 387.1 の部分に硫酸基が結合したような構造をしていることが明らかとなった (Fig. 3-3-18)。

ベニモンアゲハの赤色色素合成に関わる遺伝子の探索

次にこの赤色色素がどのような遺伝子により形成されるのか、その生合成経路を探索する目的で、RNA sequencing により赤色色素合成に関わる遺伝子を網羅的に探索した。後翅の赤色領域と後翅の基部側の黒色領域 (Fig. 3-3-9 の赤色領域と黒色領域) を P14 の赤色着色期に、3 個体のメスから翅を解剖し、それぞれサンプリングした。Trinity を用いて *de novo* assemble した結果、163887 の contig に assemble された。発現変動している遺伝子の同定を行った結果、赤色領域で 1939 遺伝子発現上昇していることがわかった。ベニモンアゲハの赤色領域で発現上昇していたトップ 400 遺伝子を Supplementary Table 2 に示した。ベニモンアゲハの赤色色素には NBAD や硫酸基が構成要素として含まれているので、これらの合成に関わる遺伝子をピックアップしたところ、NBAD 合成に関わる *TH*、*DDC*、*ebony*、*black*、*GTP-CH1 isoform A* といった遺伝子や硫酸基転移酵素である *Sulfotransferase 4* (Hattori et al., 2008)、硫酸基合成に関わる *PAPS synthetase* (Rosenthal and Leustek, 1995) が予想通り発現量が高いことが分かった (Table 3-3-3)。この結果を検証するために、

NBAD 合成に関わる遺伝子の時空間的な発現様式を計測した (Fig. 3-3-10)。ベニモンアゲハのメスの後翅を図のように赤色領域と黒色領域の 2 つの領域に切り分け、P11 から P16 までと時期を追ってサンプリングし、qRT-PCR により目的の遺伝子の発現量を計測した。NBAD 合成に関わる遺伝子として、*DDC* や *ebony* が赤色領域で赤色が着色してくる P14 から P15 にかけて発現上昇することが明らかとなった (Fig. 3-3-10)。TH に関しても P14 で黒色領域よりも強い発現が見られた (Fig. 3-3-10)。これらは RNA sequencing の結果と一致していた。このことから、ベニモンアゲハの赤色色素は鱗粉細胞で *de novo* で形成されていることが示唆された。今回の RNA sequencing の情報を基に更なる絞り込みを行って、赤色色素の構造未知の部分の形成に関与する遺伝子を見つけることが可能だと考えられる。

シロオビアゲハとベニモンアゲハの赤色色素は異なっている

ベニモンアゲハの赤色色素を抽出した時と同様の方法で、シロオビアゲハの赤色領域を処理したが、503nm に吸収を持つ物質が溶出してくることはなかった (Fig. 3-3-19)。さらに塩酸処理の結果に関しても、シロオビアゲハとベニモンアゲハの赤色領域で違いがみられた。上述のようにシロオビアゲハでは塩酸処理においても赤色色素の溶出が起きることはないが (Fig. 3-3-1)、ベニモンアゲハの赤色色素では処理によって溶出してしまうことが明らかとなった (Fig. 3-3-20)。さらに、qRT-PCR による発現解析から、kynurenine 合成に関わる *Vermilion* や *Kf* が、シロオビアゲハの赤色領域では時期・領域特異的な発現上昇するのに対し、ベニモンアゲハでは見られなかった (Fig. 3-3-9)。ベニモンアゲハにおいては、kynurenine が含まれないという知見 (Umebachi, 1978) と一致することが分かった。また Toll signaling に関わる *gastrulation-defective* や *spatzle-like* が赤色領域において発現上昇が起らないことも (Fig. 3-3-21)、シロオビアゲハの赤色色素合成とは大きく異なることを支持している。以上の結果から、シロオビアゲハとベニモンアゲハの赤色色素は、

異なる合成経路・物質として着色している可能性が強く示唆された。

考察

今回の解析により、ベニモンアゲハの赤色とシロオビアゲハの赤色のスポットが出現する領域は互いに似通っているものの、着色している物質自体は全く異なっていることが示された。シロオビアゲハの赤色領域では *Toll* 様 signal が駆動し、kynurenine や NBAD を前駆体として重合した赤色色素を形成していることが示唆された。昆虫では微生物に対する防御システムとして、*Toll* シグナル経路が免疫応答に関与しており、最終的にメラニン形成する。シロオビアゲハの赤色スポットは、このような既存の免疫応答経路を改変して利用していると推察された。一方で、ベニモンアゲハの赤色色素は重合した色素ではなく、分子量が 658.2019 と 688.2126 で NBAD や硫酸基を構成要素として含む物質であることが分かった。このように、擬態種とモデル種では色素や色素合成様式が大きく異なっており、擬態紋様に特徴的な赤色形成がモデルとは別のメカニズムによって収斂的に生じた形質であることが示唆された (Fig. 3-3-22)。

何故モデル種と擬態種で異なる生合成経路を利用し色素を作りだしているのか？

ベニモンアゲハの赤色色素は主に 2 種類検出され、両者の構造的な差がメトキシ基の有無によることが示された。ベニモンアゲハの食草はウマノスズクサでありこの草にはアルカロイド系の毒素であるアリストロキア酸を含んでいることが明らかとなっている (Mix et al., 1982)。アリストロキア酸にはアリストロキア酸Ⅰとアリストロキア酸Ⅱの 2 種類あり、両者の基本的な構造は類似しているが、唯一フェナントレン骨格に結合しているメトキシ基の有無が異なっているのみである。このことからベニモンアゲハの赤色色素には食草であるウマノスズクサ由来のアルカロイドが用いられることによって色素を作りだしている可能性も考えられる。この興味深い仮説は今後実験的に検証する必要がある。シロオビア

ゲハの食草はミカン科の葉なので、アリストロキア酸は含まれない。上記の仮説が正しいならば、ベニモンアゲハと同じ構造の赤色色素を作り出すことは難しい。この仮説の正否は現時点では不明だが、シロオビアゲハの擬態型メスでは Toll signaling pathway を改変した赤色色素合成経路を利用することにより、ベニモンアゲハとは異なる赤色色素を作る様になったと考えられる。

擬態紋様形成機構と生理寿命との関係

擬態型は何らかの生理的な原因により非擬態型より寿命が短い (Ohsaki, 2005)。すなわち、擬態型を生み出すにはコストがかかり、デメリットも存在すると考えられている (大崎, 2009)。シロオビアゲハにおいては、非擬態型は平均寿命が 14.23 日であるが、擬態型では 11.29 日と 3 日程度擬態型が短い。コオロギの仲間 (*Gryllus campestris*) において免疫反応の活性化が寿命を減少させることが知られており、(Jacot et al., 2004)、免疫反応を過剰に誘導することは個体にとって負担になっていると考えられる。今回の結果から、シロオビアゲハの赤色色素は免疫応答経路を改変して用いていることが示唆されており、赤色色素を形成すること自体がエネルギー的なコストになっていることが推察された。以上のことから、赤色色素を合成することが直接的に生理寿命を減らす要因になっている可能性が考えられた。

H 遺伝子による赤色色素合成の制御

本研究の発現解析から、*doublesex* が赤色スポットの形成に大きな役割をしていることが示唆された。赤色領域での *doublesex* の領域特異的な発現上昇により、その下流で働くと思われる Toll 様シグナル経路などが誘導されることにより、擬態形質の出現が引き起こされている可能性が考えられる。しかし、*doublesex* の発現時期と色素の着色には時間的なギャップがあるため (約 10 日) *doublesex* が直接的に Toll 様シグナル経路を駆動している

かは不明である。擬態型の赤色領域では非擬態型の赤色相同領域に比べて、大規模な発現変動が起きていることがわかり、これを H 遺伝子という一つの遺伝子座で成し遂げていることは非常に興味深いと考えられた。



	塩酸処理前	塩酸処理後
シロオビアゲハ 黒色領域		
シロオビアゲハ 赤色領域		

Figure 3-3-1. 各領域を塩酸処理した時の領域ごとの変化 シロオビアゲハの成虫の後翅の黒色や赤色領域を切り出し、塩酸処理を行った。黒色領域と赤色領域の両方で、処理によっても色素は溶出しないことが分かった。

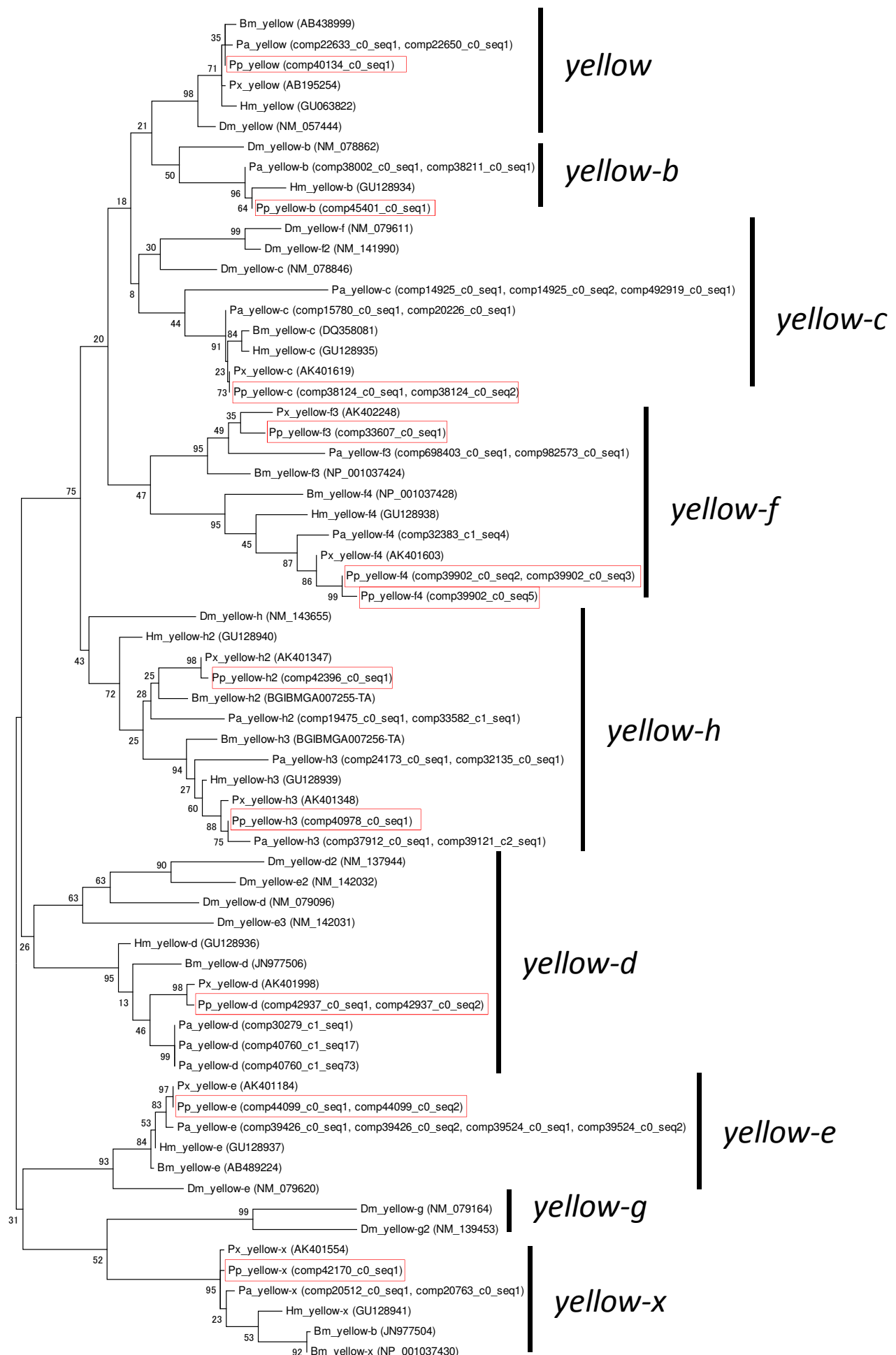


Fig. 3-3-2 Yellow family遺伝子の系統樹 アミノ酸配列をもとに最尤法により系統樹を作製した。Tree nodeに示してある数字はbootstrap値を表している。スケールバーは各集団の進化距離を示している。図内部のカッコ内はaccession numberが対応するcontig名を表している。シロオビアゲハの遺伝子を赤色でかこってある。

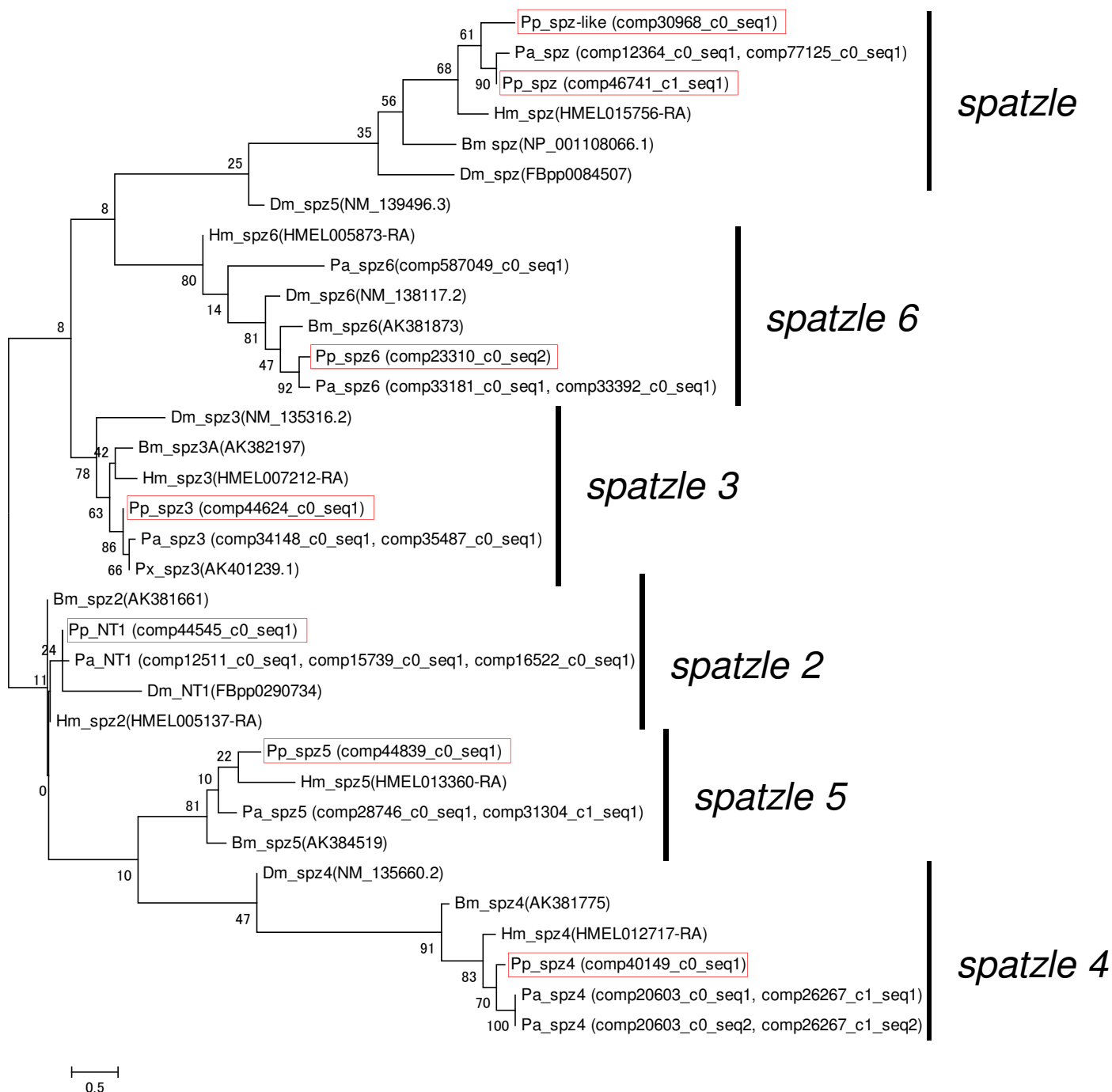


Fig. 3-3-3 *spatzle* family遺伝子の系統樹 アミノ酸配列をもとに最尤法により系統樹を作製した。Tree node に示してある数字はbootstrap値を表している。スケールバーは各集団の進化距離を示している。図内部のカッコ内はaccession numberか対応するcontig名を表している。シロオビアゲハの遺伝子を赤色でかこってある。

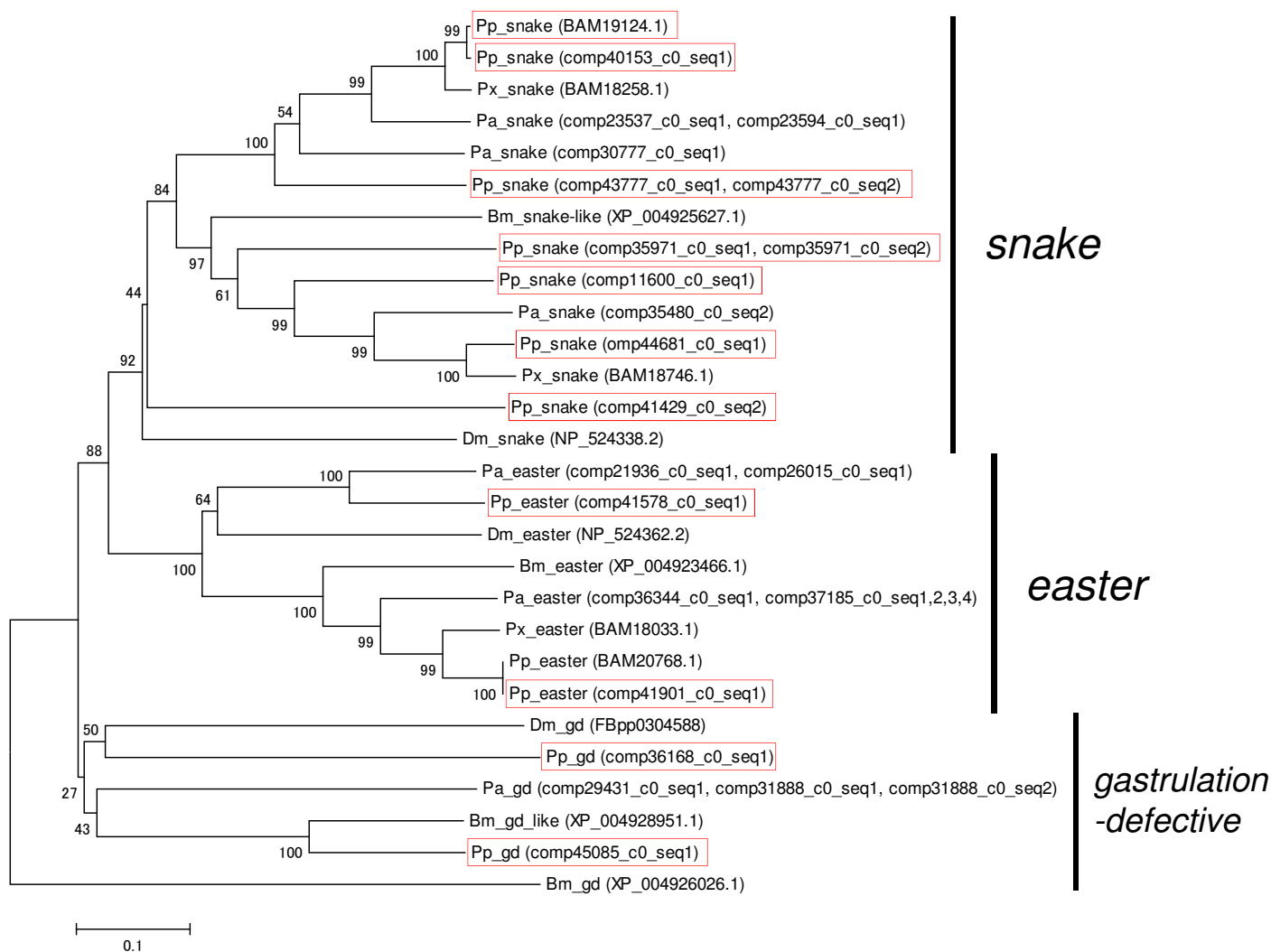


Fig. 3-3-4 serine protease遺伝子の系統樹 アミノ酸配列をもとに最尤法により系統樹を作製した。Tree nodeに示してある数字はbootstrap値を表している。スケールバーは各集団の進化距離を示している。図内部のカッコ内はaccession numberが対応するcontig名を表している。シロオビアゲハの遺伝子を赤色でかこってある。

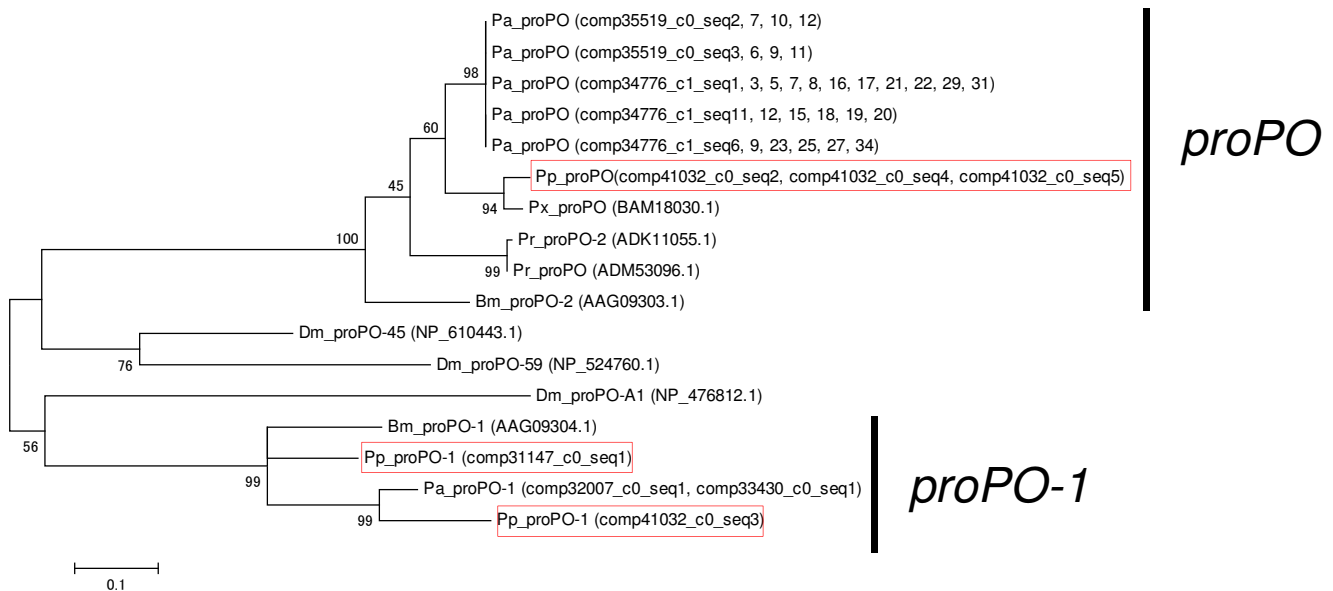


Fig. 3-3-5 prophenoloxidase遺伝子の系統樹 アミノ酸配列をもとに最尤法により系統樹を作製した。Tree nodeに示してある数字はbootstrap値を表している。スケールバーは各集団の進化距離を示している。図内部のカッコ内はaccession numberか対応するcontig名を表している。シロオビアゲハとベニモンアゲハは大きく2つ(proPOとproPO-1)のクレードに分かれる。シロオビアゲハの遺伝子を赤色でかこってある。

Table 3-3-1. シロオビアゲハの擬態型赤色領域で発現上昇していた遺伝子

遺伝子	E value	Gene ontology	FPKM value		Fold change	q value
			擬態型赤色領域	非擬態型赤色相同領域		
<i>vermilion</i>	7E-179	catabolic process to kynurenine	185.62	32.1	5.78	0.00000
<i>Kynurenine formamidase</i>	6E-33	catabolic process to kynurenine	220.25	46.43	4.74	0.00002
<i>snake</i>	1E-47	Toll signaling pathway	1.39	0.03	51.47	0.00000
<i>Spatzle-like</i>	3E-09	Toll signaling pathway	8.26	0.02	394.49	0.00004
<i>gastrulation-defective</i>	4E-15	Toll signaling pathway	3.05	0.11	27.11	0.04935
<i>proPO-1</i>	0	dopamine metabolic process	34.57	3.81	9.06	0.04851
<i>yellow-d</i>	0	melanin biosynthetic process	28.85	1.68	17.15	0.00000
<i>GTP-CH1 isoformA</i>	3E-166	tetrahydrobiopterin biosynthetic process	45.65	12.42	3.68	0.00038

Fold changeは擬態型赤色領域のFPKM value / 非擬態型赤色相同領域のFPKM valueを表している。

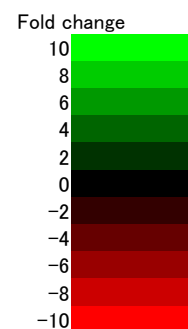
Table 3-3-2. NBAD合成に関わる遺伝子の発現量

既知の遺伝子名	E-value	Gene ontology	FPKM value		Fold change	q value
			擬態型赤色領域	非擬態型赤色相同領域		
<i>TH</i>	0	melanin biosynthetic process from tyrosine	4690.75	3112.43	1.51	0.86692
<i>DDC</i>	0	melanin biosynthetic process from tyrosine	174.56	72.10	2.42	0.08456
<i>ebony</i>	7E-20	melanin biosynthetic process from tyrosine	643.04	348.33	1.85	0.69866
<i>black</i>	5E-38	beta-alanine biosynthetic process	516.16	216.57	2.38	0.06754

Fold changeは擬態型赤色領域のFPKM value / 非擬態型赤色相同領域のFPKM valueを表している。

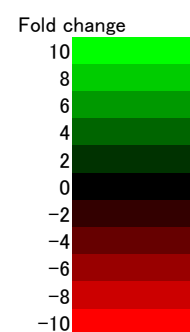
contig 名	既知の相同遺伝子	E value	擬態型の FPKM value	非擬態型の FPKM value	Foldchange	q-value	
comp42937_c0_seq2	<i>yellow-d</i>	0	28.85	1.68	17.15	0.00000	
comp41032_c0_seq3	<i>proPO-1</i>	0	34.57	3.81	9.06	0.04851	
comp41032_c0_seq2	<i>proPO</i>	0	9.68	1.49	6.51	0.15255	
comp44726_c0_seq2	<i>GTP cyclohydrolase I isoform A</i>	3E-166	45.65	12.42	3.68	0.00038	
comp44797_c0_seq1	<i>DDC</i>	0	174.56	72.10	2.42	0.08456	
comp44268_c2_seq1	<i>black</i>	5E-38	516.16	216.57	2.38	0.06754	
comp44726_c0_seq3	<i>GTP cyclohydrolase I isoform B</i>	0	38.90	17.42	2.23	0.04661	
comp45699_c1_seq1	<i>ebony</i>	7E-20	643.04	348.33	1.85	0.69866	
comp37908_c0_seq1	<i>TH</i>	0	4690.75	3112.43	1.51	0.86692	
comp36494_c0_seq1	<i>Torsin</i>	2E-60	6.27	4.47	1.40	1.00000	
comp42750_c0_seq1	<i>Sepiapterin reductase</i>	9E-45	25.74	21.70	1.19	1.00000	
comp40859_c0_seq1	<i>purple</i>	1E-54	10.61	9.99	1.06	1.00000	
comp39246_c0_seq1	<i>dysbindin</i>	2E-17	7.02	6.68	1.05	1.00000	
comp44099_c0_seq1	<i>yellow-e</i>	1E-124	73.02	80.80	-1.11	1.00000	
comp42170_c0_seq1	<i>yellow-x</i>	0	8.85	10.50	-1.19	1.00000	
comp45401_c0_seq1	<i>yellow-b</i>	6E-144	46.68	61.86	-1.33	1.00000	
comp42396_c0_seq1	<i>yellow-h2</i>	0	18.41	27.10	-1.47	1.00000	
comp40134_c0_seq1	<i>yellow</i>	6E-173	287.75	440.16	-1.53	1.00000	
comp38124_c0_seq2	<i>yellow-c</i>	4E-141	18.47	31.37	-1.70	0.83872	
comp38572_c0_seq1	<i>Henna</i>	0	29.23	56.62	-1.94	1.00000	
comp45441_c1_seq2	<i>laccase 2</i>	3E-74	7.22	15.39	-2.13	0.51334	
comp40978_c0_seq1	<i>yellow-h3</i>	0	109.21	573.94	-5.26	0.03530	

Figure 3-3-6.シロオビアゲハのRNA sequencingにおいて発現していたメラニン合成に関わる遺伝子の発現挙動 数値は赤色領域と赤色相同領域のFPKM valueとFold changeとq valueを表している。Fold changeは擬態型赤色領域で強く発現してる場合には正の値を、非擬態型赤色相同領域で強く発現している場合には負の値を示す。ヒートマップはFold changeの様子を表している。



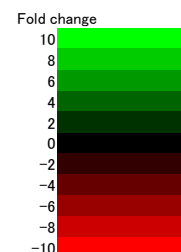
contig 名	既知の相同遺伝子	E value	擬態型の FPKM value	非擬態型の FPKM value	Fold change	q-value
comp30968_c0_seq1	<i>Spatzle like</i>	3E-09	8.26	0.02	394.49	0.00004
comp41429_c0_seq2	<i>snake</i>	1E-47	1.39	0.03	51.47	0.00000
comp36168_c0_seq1	<i>gastrulation-defective</i>	4E-15	3.05	0.11	27.11	0.04935
comp44681_c0_seq1	<i>snake</i>	8E-53	49.85	5.89	8.46	0.05058
comp40375_c0_seq1	<i>Gram-positive Specific Serine protease</i>	6E-25	1.68	0.61	2.78	0.63145
comp44465_c0_seq1	<i>Serpin 88Ea</i>	5E-98	67.12	40.15	1.67	1.00000
comp41578_c0_seq1	<i>easter</i>	6E-90	12.04	7.21	1.67	0.96989
comp41693_c0_seq1	<i>Serpin 27A</i>	7E-60	150.17	113.22	1.33	1.00000
comp43976_c0_seq1	<i>pelle</i>	3E-83	6.64	5.02	1.32	1.00000
comp36265_c0_seq1	<i>cactus</i>	4E-36	28.06	22.79	1.23	1.00000
comp46741_c1_seq1	<i>spatzle</i>	6E-16	9.24	7.66	1.21	1.00000
comp44839_c0_seq1	<i>spatzle 5</i>	3E-38	2.31	1.92	1.20	1.00000
comp35399_c0_seq2	<i>ECSIT</i>	1E-128	2.03	1.71	1.19	1.00000
comp45075_c0_seq1	<i>TNF-receptor-associated factor 6</i>	1E-87	1.93	1.64	1.17	1.00000
comp46013_c0_seq1	<i>Relish</i>	1E-61	3.88	3.46	1.12	1.00000
comp36573_c0_seq1	<i>lesswright</i>	2E-106	62.25	57.72	1.08	1.00000
comp47411_c0_seq1	<i>dorsal</i>	4E-96	1.89	1.79	1.06	1.00000
comp46675_c0_seq1	<i>immune response deficient 5</i>	3E-62	4.58	4.51	1.02	1.00000
comp41313_c0_seq1	<i>Myd88</i>	3E-19	11.86	11.91	-1.00	1.00000
comp23154_c0_seq2	<i>Downstream of raf1</i>	0	11.82	11.94	-1.01	1.00000
comp41933_c0_seq1	<i>Helicase 89B</i>	2E-49	3.30	3.33	-1.01	1.00000
comp44624_c0_seq1	<i>spatzle 3</i>	5E-103	8.42	9.42	-1.12	1.00000
comp40849_c0_seq1	<i>Hepatocyte growth factor regulated tyrosine kinase substrate</i>	3E-100	15.41	17.51	-1.14	1.00000
comp44545_c0_seq1	<i>Neurotrophin 1</i>	4E-78	0.94	1.11	-1.18	1.00000
comp47530_c0_seq1	<i>myopic</i>	0	5.80	7.74	-1.33	1.00000
comp40149_c0_seq1	<i>spatzle 4</i>	3E-59	27.55	38.08	-1.38	1.00000
comp45464_c0_seq1	<i>Tollo</i>	0	4.99	7.04	-1.41	1.00000
comp47468_c0_seq1	<i>pipe</i>	7E-152	25.86	36.57	-1.41	1.00000
comp46818_c0_seq1	<i>TNF-receptor-associated factor 4</i>	2E-159	1.55	2.33	-1.50	1.00000
comp47153_c1_seq1	<i>Pellino</i>	0	11.82	19.52	-1.65	0.99143
comp40037_c0_seq1	<i>G protein-coupled receptor kinase 2</i>	8E-152	1.48	2.45	-1.66	1.00000

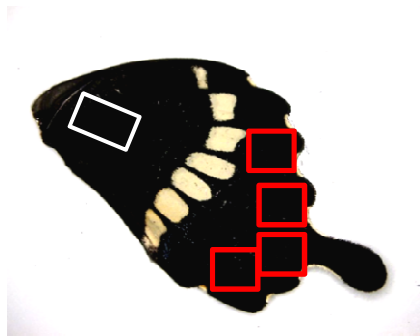
Figure 3-3-7.シロオビアゲハのRNA sequencingにおいて発現していたToll signaling pathwayに関わる遺伝子の発現挙動 数値は赤色領域と赤色相同領域のFPKM valueとFold changeとq valueを表している。Fold changeは擬態型赤色領域で強く発現している場合には正の値を、非擬態型赤色相同領域で強く発現している場合には負の値を示す。ヒートマップはFold changeの様子を表している。



contig 名	既知の 相同遺伝子	E value	擬態型の FPKM value	非擬態型の FPKM value	Fold change	q-value
comp41429_c0_seq2	<i>snake</i>	1E-47	1.39	0.03	51.47	0.00000
comp36168_c0_seq1	<i>gastrulation-defective</i>	4E-15	3.05	0.11	27.11	0.04935
comp38136_c0_seq1	<i>Melanization Protease 1</i>	2E-51	19.71	1.05	18.77	0.00452
comp47083_c1_seq5	<i>Hayan</i>	4E-31	4.20	0.34	12.38	0.05073
comp41980_c0_seq1	<i>CG5390</i>	7E-80	15.49	1.57	9.88	0.03034
comp44681_c0_seq1	<i>snake</i>	8E-53	49.85	5.89	8.46	0.05058
comp40949_c0_seq1	<i>CG4998</i>	1E-172	664.31	83.81	7.93	0.08026
comp42006_c0_seq4	<i>Serine-peptidase 212</i>	9E-47	1.37	0.18	7.69	0.31068
comp39900_c0_seq1	<i>CG11313</i>	3E-43	29.19	4.46	6.55	0.10350
comp45200_c0_seq1	<i>modular serine protease</i>	4E-76	2.89	0.55	5.26	0.05788
comp38551_c0_seq1	<i>CG31954</i>	2E-15	7.45	1.45	5.15	0.10651
comp39991_c0_seq2	<i>CG11843</i>	3E-38	1.04	0.21	5.05	0.52709
comp42266_c0_seq2	<i>CG9733</i>	1E-56	1.36	0.38	3.55	0.69288
comp41273_c0_seq1	<i>CG4914</i>	3E-99	1.80	0.55	3.27	0.54868
comp47272_c1_seq1	<i>CG13430</i>	5E-16	3.95	1.24	3.20	0.53791
comp40375_c0_seq1	<i>Gram-positive Specific Serine protease</i>	6E-25	1.68	0.61	2.78	0.63145
comp47272_c0_seq1	<i>Corin</i>	2E-32	2.13	0.84	2.52	0.58663
comp42847_c0_seq1	<i>CG9649</i>	2E-30	2.28	0.99	2.30	0.51187
comp37397_c0_seq1	<i>Serine protease 7</i>	9E-84	89.86	44.75	2.01	0.56657
comp44525_c0_seq1	<i>HtrA2</i>	3E-135	6.28	3.48	1.81	0.41132
comp42713_c0_seq1	<i>CG4927</i>	2E-51	17.27	9.76	1.77	0.74916
comp45436_c0_seq1	<i>CG11836</i>	2E-20	2.78	1.59	1.75	1.00000
comp41578_c0_seq1	<i>easter</i>	6E-90	12.04	7.21	1.67	0.96989
comp15281_c0_seq1	<i>lethal (2) 34Fc</i>	6E-20	172.04	124.79	1.38	1.00000
comp44056_c0_seq1	<i>olf186-F</i>	6E-83	2.84	2.13	1.33	1.00000
comp45184_c0_seq1	<i>CG9737</i>	5E-50	4.70	3.63	1.30	1.00000
comp44648_c0_seq3	<i>CG10477</i>	2E-24	1.12	0.87	1.29	1.00000
comp39164_c0_seq1	<i>CG5045</i>	2E-103	17.27	13.50	1.28	1.00000
comp46021_c0_seq1	<i>Lon protease</i>	0	2.81	2.51	1.12	1.00000
comp45050_c1_seq4	<i>tripeptidyl-peptidase II</i>	7E-27	10.12	9.48	1.07	1.00000
comp44770_c0_seq2	<i>CG1299</i>	7E-67	16.22	16.16	1.00	1.00000
comp46831_c1_seq1	<i>CG1632</i>	1E-128	104.04	104.61	-1.01	1.00000
comp44070_c0_seq1	<i>Stubble</i>	3E-143	2.40	2.52	-1.05	1.00000
comp33109_c0_seq1	<i>Trypsin 29F</i>	1E-39	616.26	662.32	-1.07	1.00000
comp44806_c0_seq1	<i>CG8172</i>	1E-43	3.20	3.45	-1.08	1.00000
comp39887_c0_seq1	<i>rhomboid-7</i>	6E-92	18.65	20.47	-1.10	1.00000
comp41995_c0_seq1	<i>CG17572</i>	2E-87	1.91	2.12	-1.11	1.00000
comp38862_c0_seq1	<i>CG33276</i>	9E-37	2.99	3.32	-1.11	1.00000
comp47034_c0_seq1	<i>Hemomucin</i>	1E-94	7.98	8.99	-1.13	1.00000
comp41878_c0_seq1	<i>CG30371</i>	2E-57	26.86	30.55	-1.14	1.00000
comp47094_c1_seq2	<i>ghost</i>	0	6.33	7.23	-1.14	1.00000
comp43188_c1_seq1	<i>CG4386</i>	5E-103	1087.54	1249.89	-1.15	1.00000
comp46852_c1_seq1	<i>CG9372</i>	1E-115	27.80	31.98	-1.15	1.00000
comp40073_c0_seq1	<i>CG4538</i>	3E-49	15.57	18.90	-1.21	1.00000
comp46733_c0_seq1	<i>Furin 2</i>	0	74.79	92.03	-1.23	1.00000
comp40428_c0_seq1	<i>CG30187</i>	0.039	2.08	2.62	-1.26	1.00000
comp47125_c0_seq1	<i>Furin 1</i>	7E-148	12.24	15.46	-1.26	1.00000
comp35512_c0_seq1	<i>skuld</i>	7E-76	4.85	6.45	-1.33	1.00000
comp46310_c0_seq1	<i>CG7432</i>	5E-125	8.00	10.68	-1.34	1.00000
comp35111_c0_seq1	<i>epsilon Trypsin</i>	6E-28	2.22	3.03	-1.36	1.00000
comp37077_c0_seq1	<i>masquerade</i>	7E-133	1.60	2.20	-1.37	1.00000
comp38323_c0_seq3	<i>Jonah 74E</i>	6E-21	0.79	1.26	-1.60	1.00000
comp40782_c0_seq1	<i>CG5255</i>	1E-58	366.86	588.46	-1.60	1.00000
comp44499_c0_seq1	<i>CG8170</i>	1E-164	0.99	1.83	-1.86	0.74693
comp45441_c1_seq1	<i>CG11911</i>	4E-41	11.68	25.25	-2.16	0.54545
comp46482_c0_seq7	<i>scarface</i>	8E-44	6.66	18.05	-2.71	0.57437
comp44879_c0_seq1	<i>CG8213</i>	4E-132	0.33	1.30	-3.88	0.66144
comp43672_c1_seq4	<i>CG40160</i>	8E-50	0.79	7.32	-9.24	0.00000

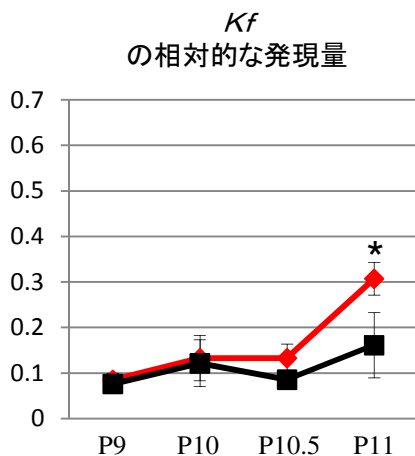
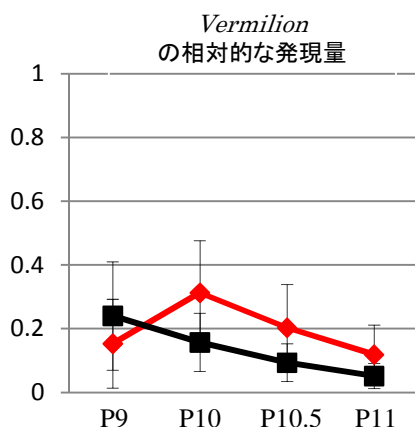
Figure 3-3-8.シロオビアゲハのRNA sequencingにおいて発現していたserine-type endopeptidase activityの機能を持つ遺伝子の発現挙動 数値は赤色領域と赤色相同領域のFPKM valueとFold changeとq valueを表している。Fold changeは擬態型赤色領域で強く発現している場合には正の値を、非擬態型赤色相同領域で強く発現している場合には負の値を示す。ヒートマップはFold changeの様子を表している。



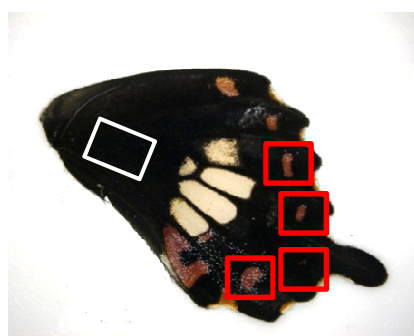


非擬態型メス

■ 赤色相同領域 ■ 黒色領域

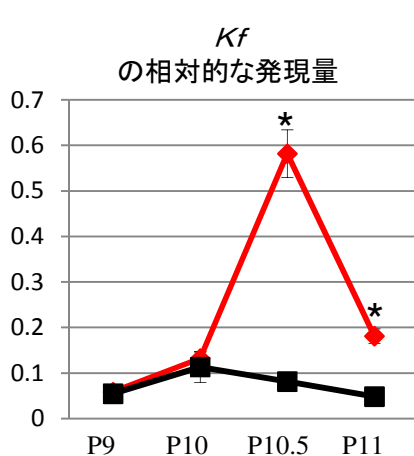
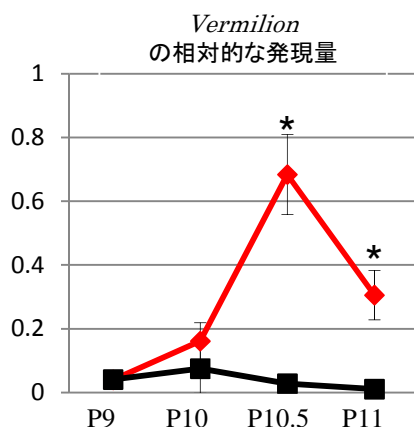


→ 赤色の着色 → 黒色の着色

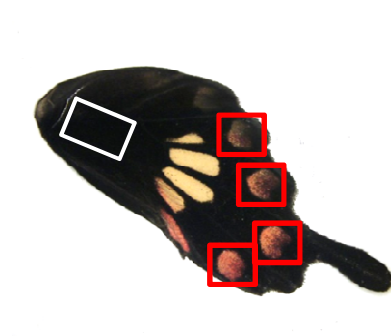


擬態型メス

■ 赤色領域 ■ 黒色領域

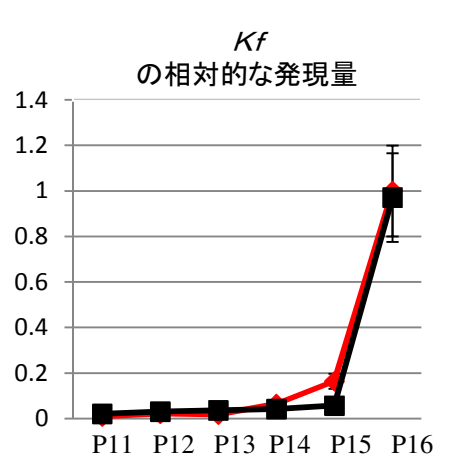
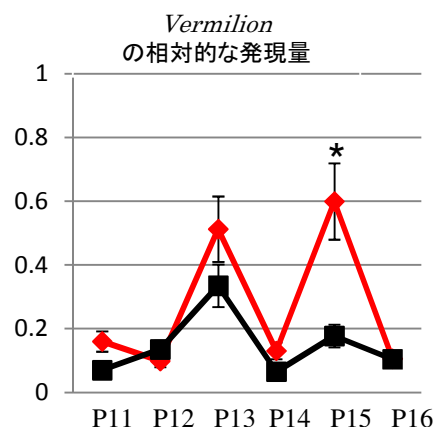


→ 赤色の着色 → 黒色の着色



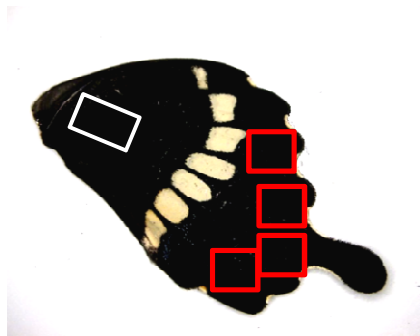
ベニモンアゲハ

■ 赤色領域 ■ 黒色領域



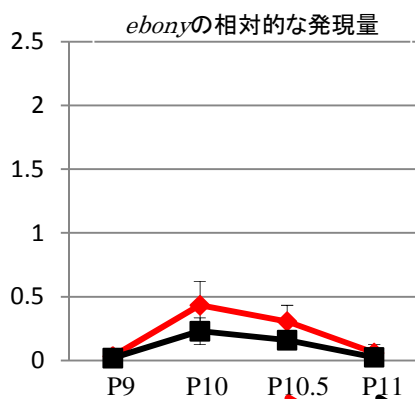
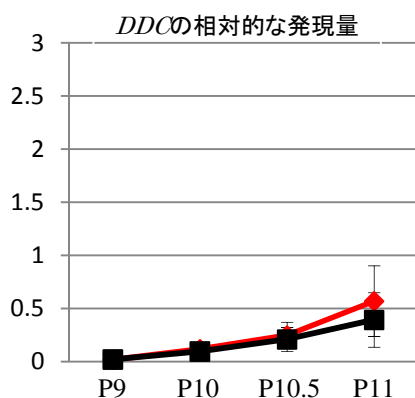
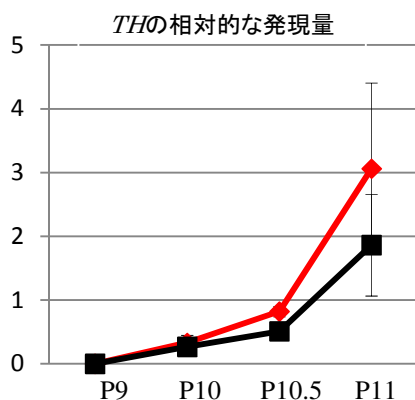
→ 赤色の着色 → 黒色の着色

Figure 3-3-9. kynurenine合成に関わる遺伝子の発現挙動 後翅を赤色相同領域: 赤線、黒色領域: 黒線の2つの領域に切り分け、発現量を定量した。内部標準であるrPL3の発現量で割ることで、相対的な発現量を算出した。非擬態型のP10の時期はn=4で、それ以外はn=3で実験を行った。
(* $P < 0.05$, t検定)

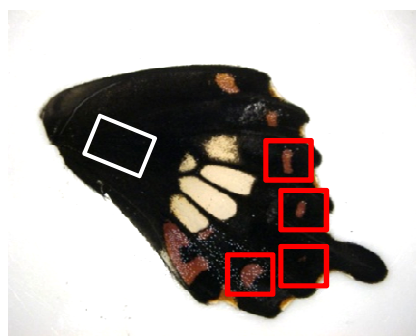


非擬態型メス

■ 赤色相同領域 ■ 黒色領域

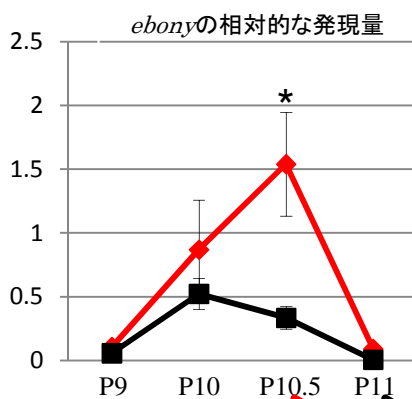
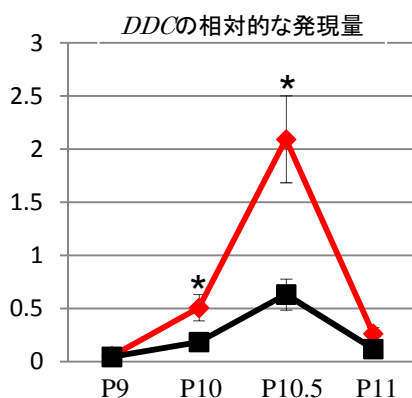
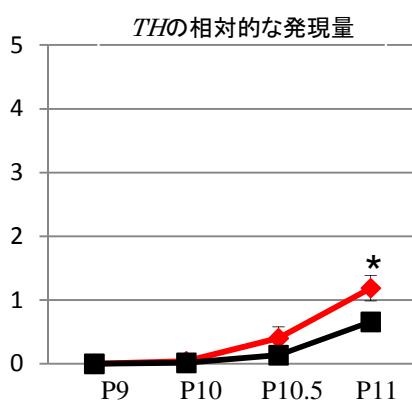


赤色の着色 黒色の着色

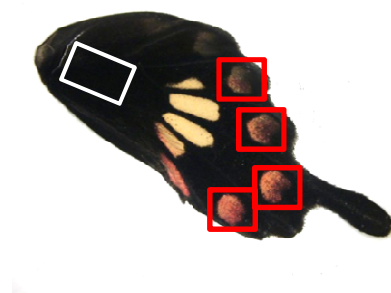


擬態型メス

■ 赤色領域 ■ 黒色領域

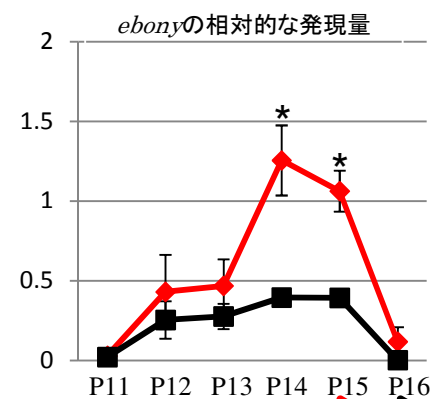
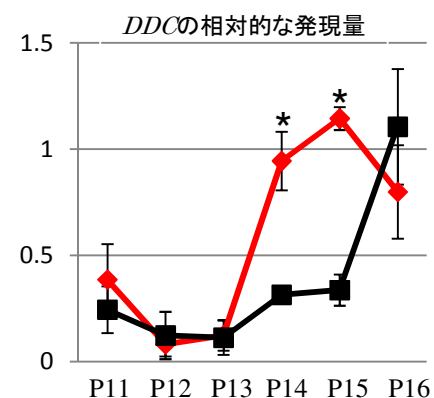
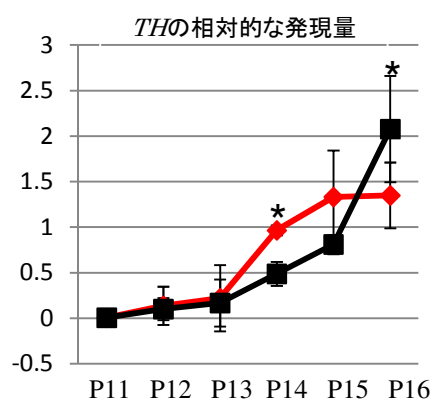


赤色の着色 黒色の着色



ベニモンアゲハ

■ 赤色領域 ■ 黒色領域



赤色の着色 黒色の着色

Figure 3-3-10. NBAD合成に関わる遺伝子の発現挙動 後翅を赤色相同領域:赤線、黒色領域:黒線の2つの領域に切り分け、発現量を定量した。内部標準であるrPL3の発現量で割ることで、相対的な発現量を算出した。非擬態型のP10の時期のebonyはn=4で、それ以外はn=3で実験を行った。(*P < 0.05, t検定)

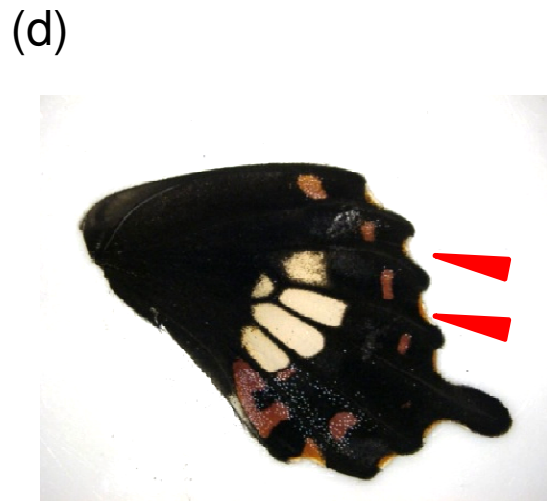
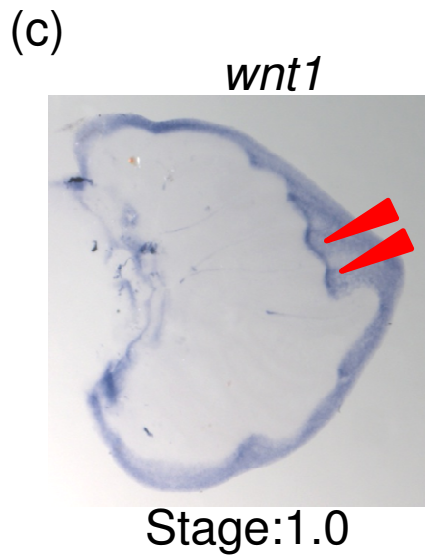
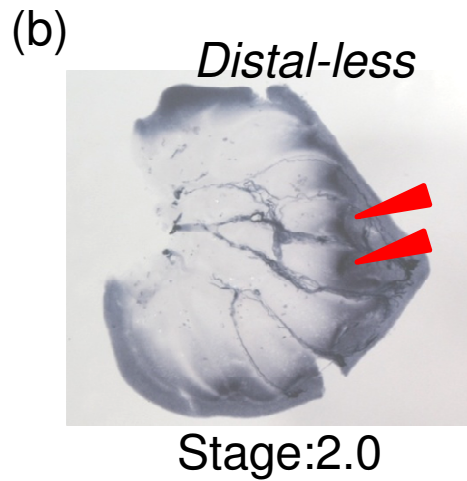
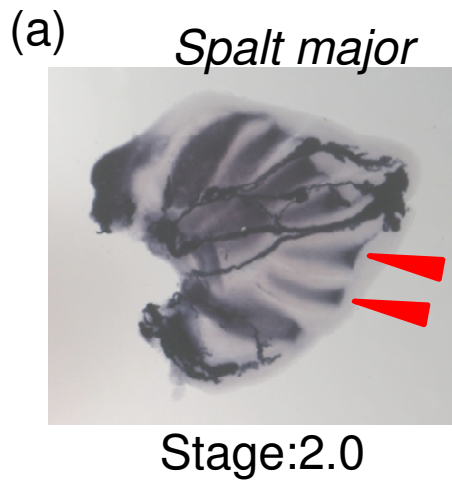
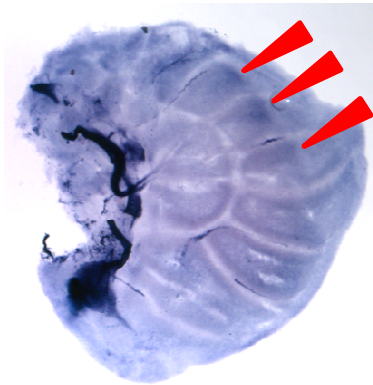
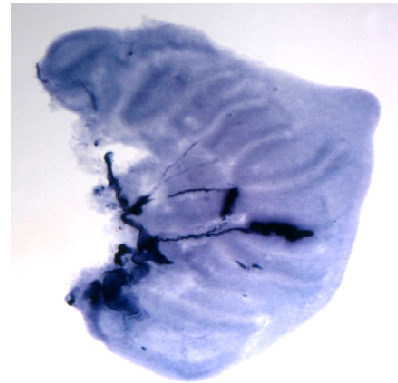


Figure 3-3-11. wandering期の翅原基におけるeyespot形成に関わる遺伝子の発現パターン(a) *spalt major*の発現パターン。翅脈間の領域と翅の縁の紋様において強く発現している。(b) *Distal-less*の発現パターン。翅の辺縁部で発現しているが、縁の紋様の場所でさらに強く発現している。(c) *wnt1*の発現パターン。Bordering lacunaの外側で発現しており、縁の紋様の場所でさらに強く発現している。(d)成虫の後翅の拡大図。翅は全てメス個体を示してある。各図におけるサンプルのステージを下に示した。

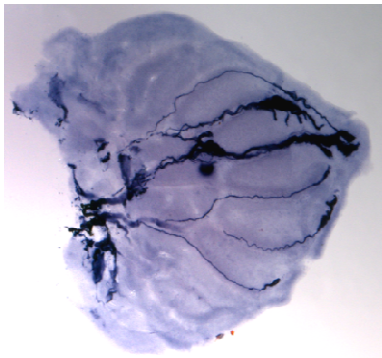
(a)



(b)



(c)



(d)

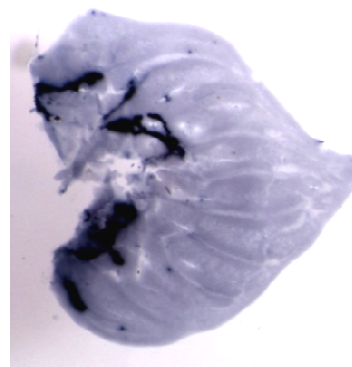


Figure 3-3-12. wandering期の翅原基における*doublesex*の発現パターン(a) 擬態型のメス親由来のメス個体の*doublesex*の発現パターン。翅全体で発現しているが、赤色スポットの出現する領域でさらに強く発現している。(b) 非擬態型のメス親由来のメス個体の*doublesex*の発現パターン。翅全体で発現している。(c) オス個体の*doublesex*の発現パターン。翅全体で発現している。(d) センスプローブを用いたネガティブコントロール。メス個体を用いた。解析は全てstage 1の翅を用いて行った。

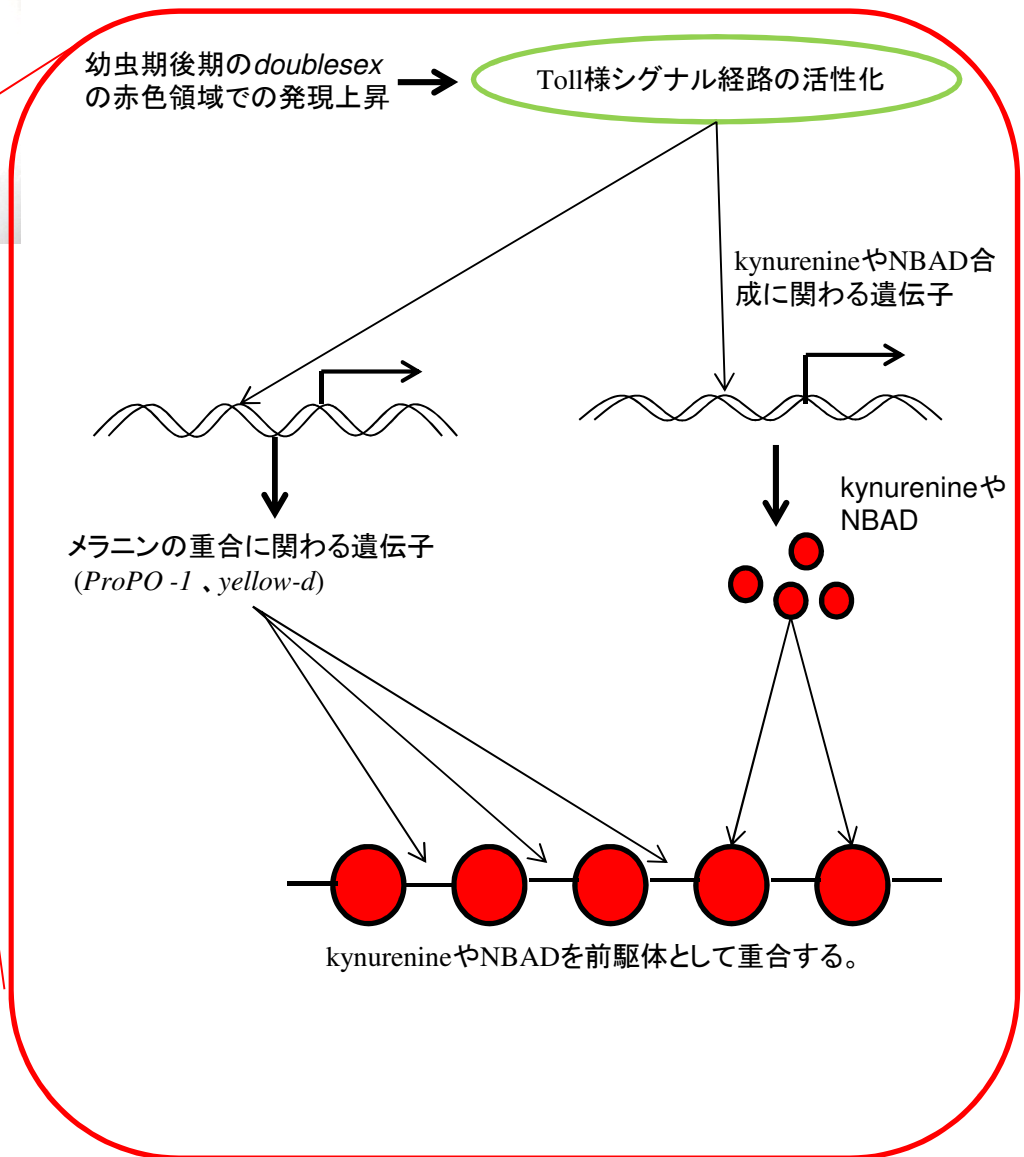
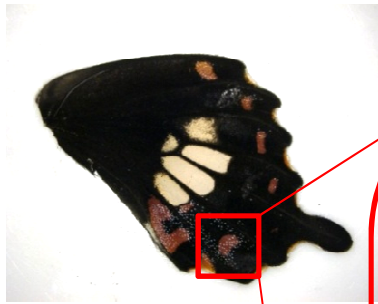


Figure 3-3-13. シロオビアゲハの赤色色素合成に関するモデル図 赤色領域特異的にToll様知るなる経路が活性化することにより、その下流で働くと考えられる、メラニンの重合に関わる遺伝子やkynurenineやNBAD合成に関わる遺伝子を発現させる。その結果、kynurenineやNBADを前駆体とした重合した赤色色素を形成したと考えられた。

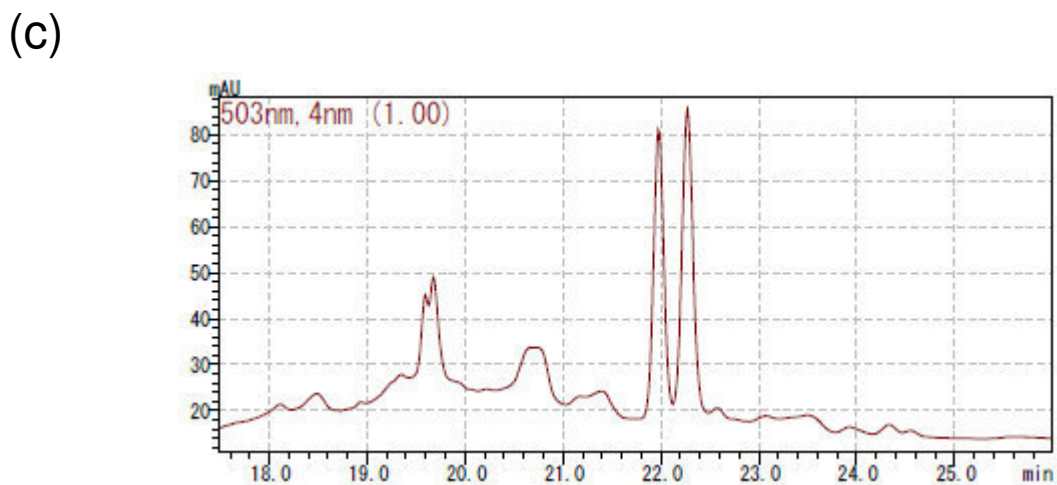
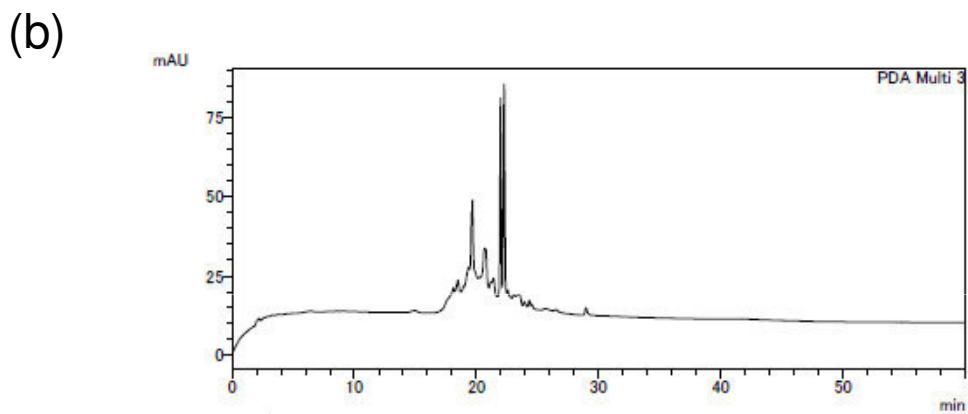
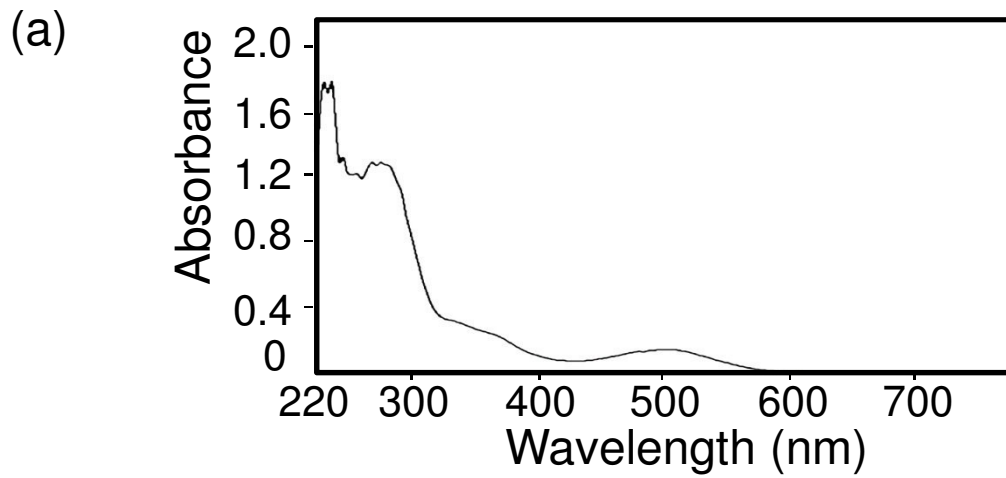
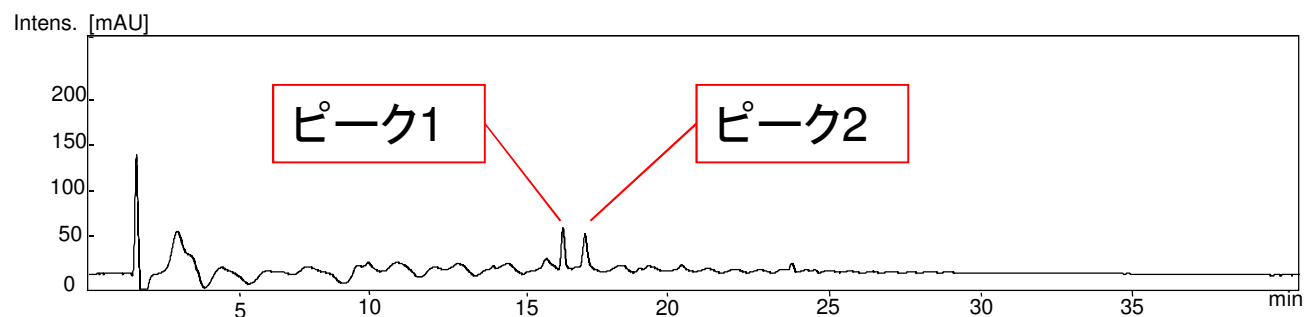
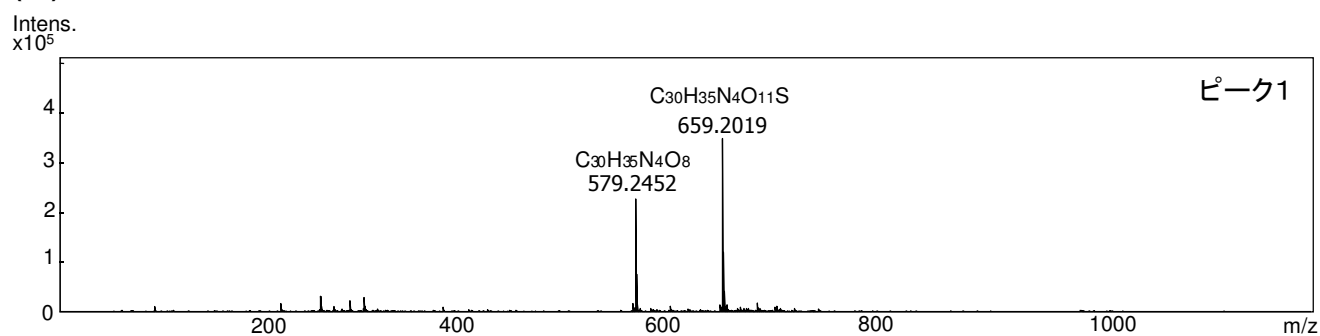


Figure 3-3-14. ペニモンアゲハの赤色色素溶液の吸収波長と色素のHPLCによる分離(a)ペニモンアゲハの赤色色素抽出溶液の吸収波長。503nm付近に特徴的なピークが観察される。(b)赤色色素のHPLCによる分離。503nmでのクロマトグラムを示してある。Retention time20分付近を拡大したのが下の図で、主に2つのピークが観察される。

(a)



(b)



(c)

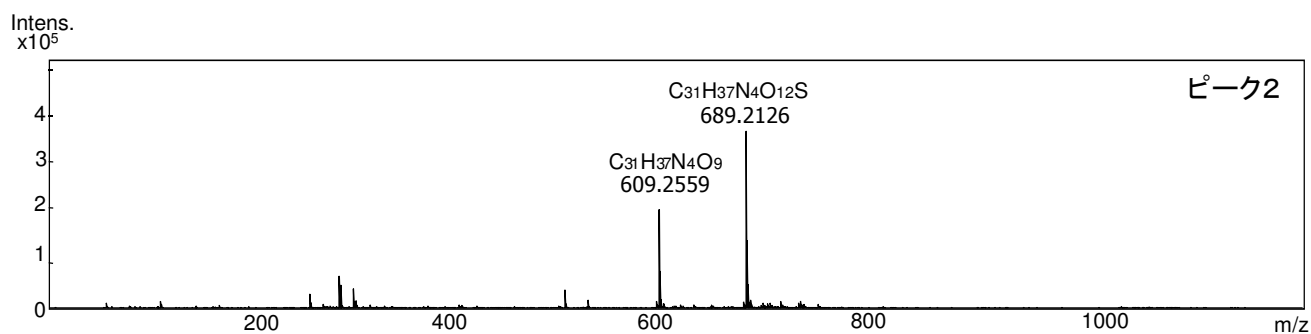
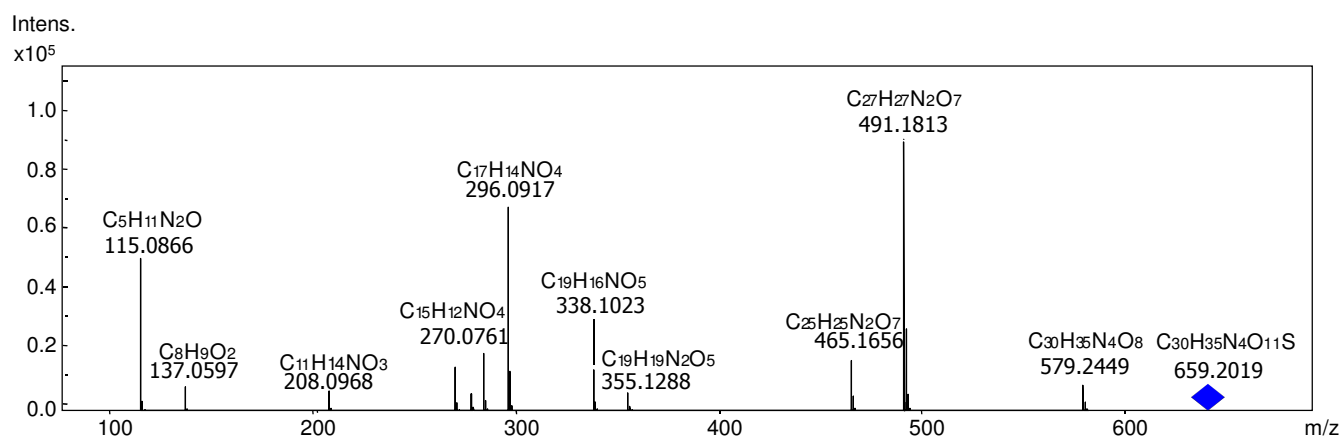


Figure 3-3-15. HPLC-ESI-MSによるベニモンアゲハの赤色色素の精密質量分析 (a) HPLC-ESI-MSにおける503nmのクロマトグラム。主に2つのピークが見て取れる。精密質量と原子組成をピーク1 (b)、ピーク2 (c) に示した。

(a)



(b)

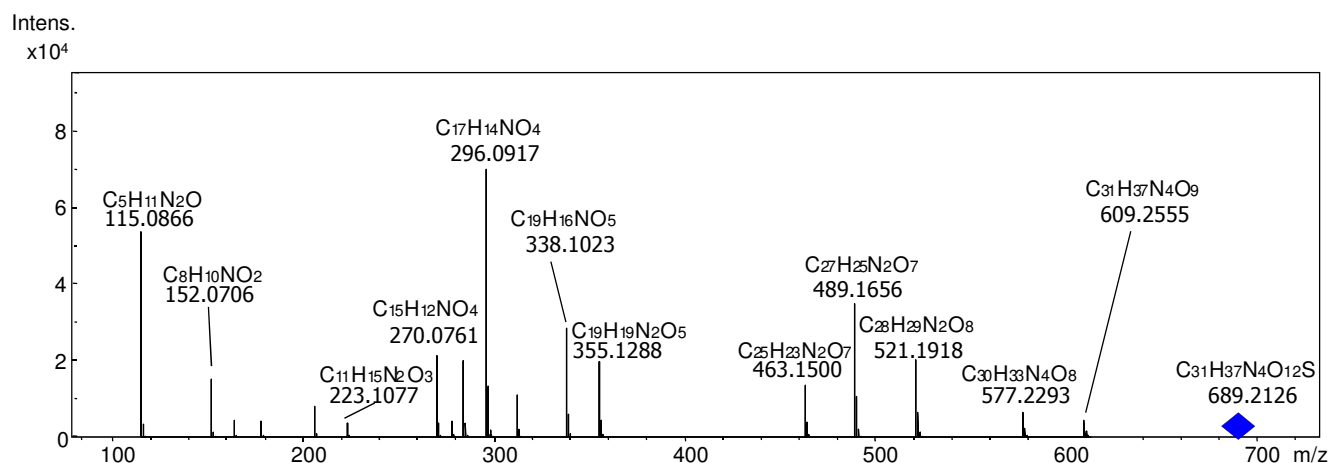


Figure 3-3-16. ペニモンアゲハの赤色色素のピーク1とピーク2のMS/MS解析(a)ピーク1のMS/MS解析におけるフラグメントパターン。(b)ピーク2のMS/MS解析におけるフラグメントパターン。両方のピークにおいてSO₃が脱離したピークが観察された。Figure内のアオダイヤはprecursor ionを示している。

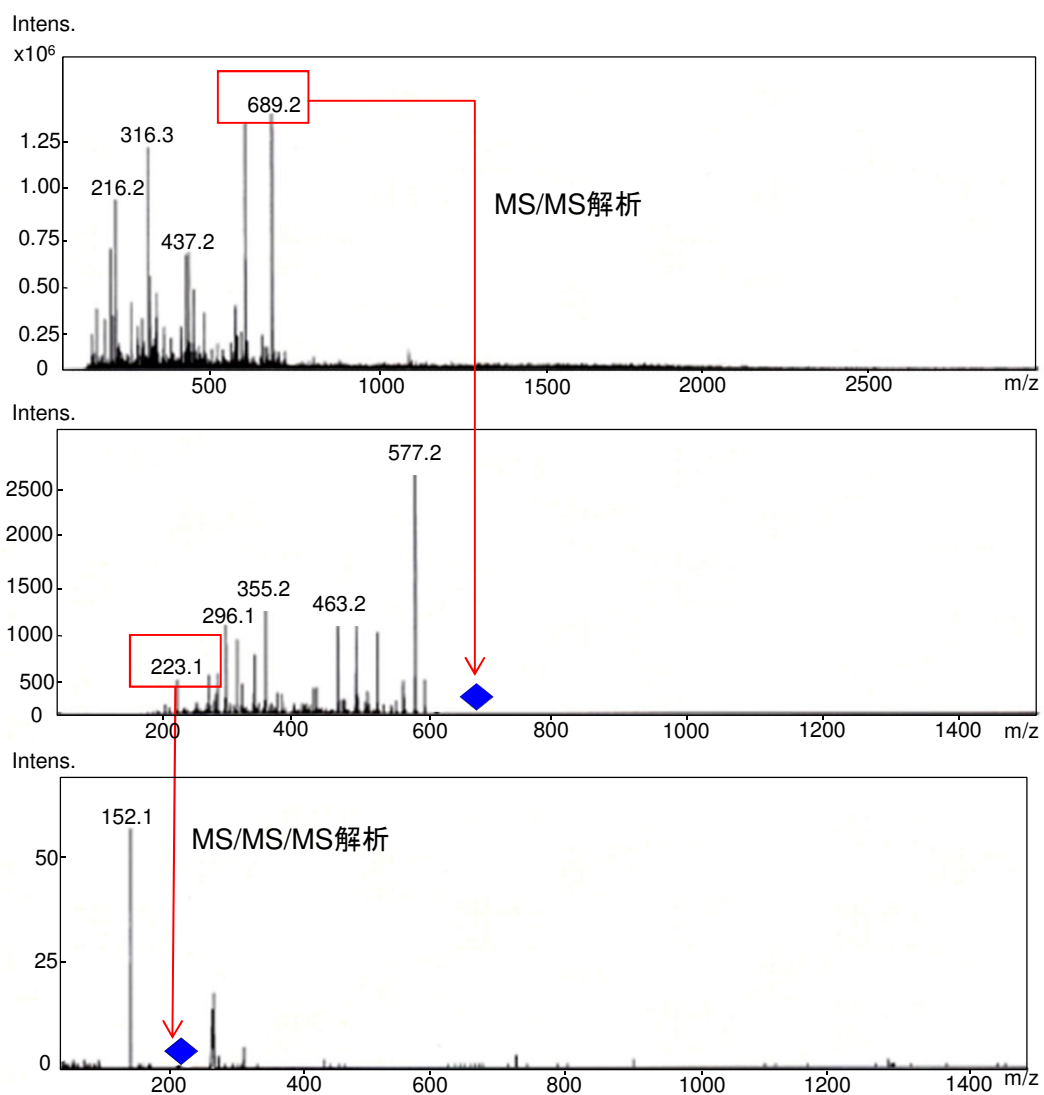


Figure 3-3-17. ピーク2のMS/MSおよびMS/MS/MS解析 ピーク2をMS/MS解析することで得られる、 m/z 223.1のフラグメントをprecursor ionとしてMS/MS/MS解析を行うと、 m/z 152.1のフラグメントが得られることが分かった。

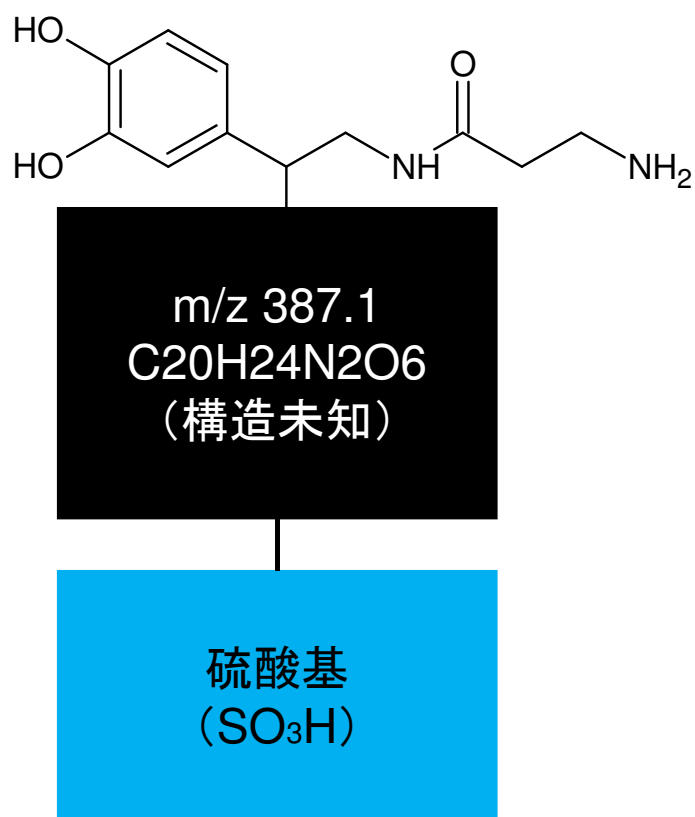


Figure 3-3-18. ベニモンアゲハの赤色色素の構造 m/z 387.1の物質にNBADと硫酸基が結合した構造をしていることが示唆された。

Table 3-3-3. ベニモンアゲハの赤色領域で発現上昇していたNBADと硫酸基合成に関わる遺伝子

既知の遺伝子名	E value	Gene ontology	FPKM value		Fold change	q value
			赤色領域	黒色領域		
<i>TH</i>	0	melanin biosynthetic process from tyrosine	1065.50	502.58	2.12	0.011611
<i>DDC</i>	0	melanin biosynthetic process from tyrosine	38.81	3.67	10.58	5.90E-34
<i>ebony</i>	7E-20	melanin biosynthetic process from tyrosine	87.34	28.81	3.03	5.21E-08
<i>black</i>	5E-38	beta-alanine biosynthetic process	792.43	54.50	14.54	4.15E-52
<i>GTP-CH I isoform A</i>	4 E-149	tetrahydrobiopterin biosynthetic process	45.65	9.58	4.77	9.14E-16
<i>Sulfotransferase 4</i>	3E-100	sulfation	83.62	1.61	52.02	4.87E-67
<i>PAPS synthetase</i>	0	sulfate adenylyltransferase	45.62	4.63	9.85	5.06E-42

Fold changeは赤色領域のFPKM value / 黒色領域のFPKM valueを表している。

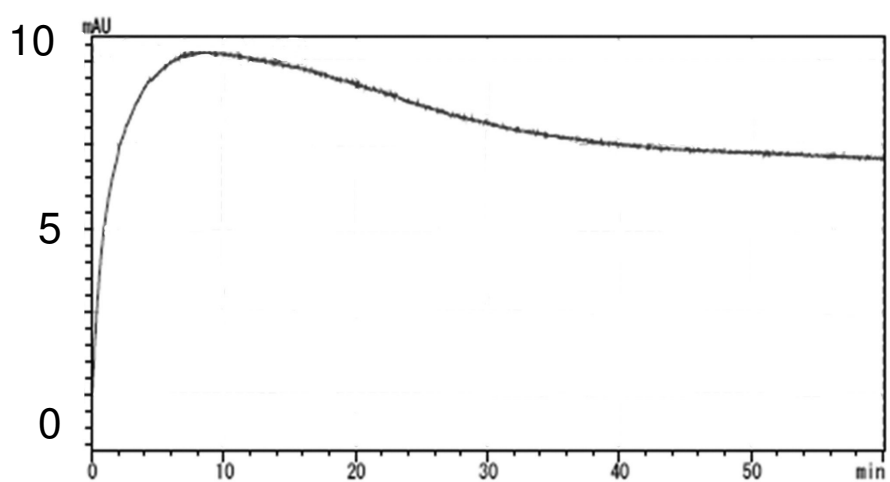


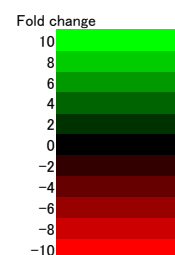
Figure 3-3-19. ベニモンアゲハの擬態型と同様の方法で処理したシロオビアゲハの赤色領域の HPLCによる分離 シロオビアゲハの赤色領域をベニモンアゲハの場合と同様の方法で処理し、その抽出液をHPLCによって分離した。503nmに吸収を持つピークは得られなかった。

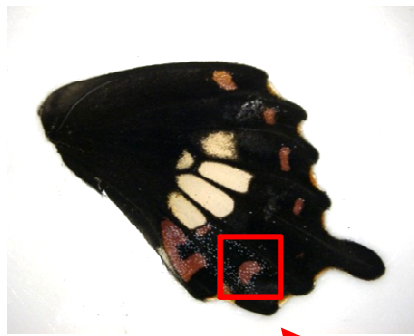
	塩酸処理前	塩酸処理後
ベニモンアゲハ 赤色領域		

Figure 3-3-20. 各領域を塩酸処理した時の領域ごとの変化 ベニモンアゲハの成虫の後翅の赤色領域を切り出し、塩酸処理を行った。赤色色素は塩酸処理によって、溶出してしまうことが明らかとなった。

contig 名	既知の 相同遺伝子	E value	赤色領域の FPKM value	黒色領域の FPKM value	Fold change	q-value
comp37185_c0_seq3	<i>easter</i>	2E-56	2.77	0.55	5.04	0.00000
comp33181_c0_seq1	<i>spatzle 6</i>	1E-115	1.01	0.35	2.88	0.02038
comp39701_c0_seq2	<i>dorsal</i>	3E-108	1.06	0.45	2.37	0.20136
comp33564_c0_seq1	<i>Gram-positive Specific Serine protease</i>	3E-57	7.13	3.05	2.34	0.11790
comp31304_c1_seq1	<i>spatzle 5</i>	3E-35	1.30	0.58	2.26	0.19807
comp23594_c0_seq1	<i>snake</i>	8E-56	76.57	35.61	2.15	0.03310
comp34084_c0_seq1	<i>Serpin 27A</i>	2E-56	20.15	10.79	1.87	0.08242
comp47366_c0_seq1	<i>pipe</i>	4E-155	36.87	20.72	1.78	0.22590
comp35830_c0_seq2	<i>TNF-receptor- associated factor 4</i>	9E-121	1.82	1.09	1.67	0.76922
comp26062_c0_seq1	<i>Serpin 88Ea</i>	6E-93	26.96	16.46	1.64	0.50617
comp38028_c0_seq4	<i>myopic</i>	0	1.68	1.04	1.63	0.71264
comp34682_c0_seq1	<i>Hepatocyte growth factor regulated tyrosine kinase substrate</i>	3E-87	14.91	10.05	1.48	0.85263
comp40076_c0_seq4	<i>Helicase 89B</i>	0	1.78	1.20	1.48	0.85263
comp32344_c0_seq1	<i>Pellino</i>	0	12.55	8.54	1.47	0.88554
comp20739_c0_seq1	<i>immune response deficient 5</i>	2E-52	3.03	2.07	1.46	0.91194
comp34200_c0_seq1	<i>Myd88</i>	2E-18	8.07	5.76	1.40	1.00000
comp40783_c0_seq2	<i>cactus</i>	8E-33	2.04	1.46	1.40	1.00000
comp37337_c0_seq1	<i>Downstream of raf1</i>	0	1.14	0.87	1.31	1.00000
comp35544_c0_seq1	<i>pelle</i>	3E-26	2.98	2.80	1.07	0.97421
comp77125_c0_seq1	<i>spatzle</i>	3E-16	4.00	3.89	1.03	0.93085
comp13880_c0_seq1	<i>Tollo</i>	0	4.05	4.02	1.01	0.76022
comp20603_c0_seq2	<i>spatzle 4</i>	2E-59	2.09	2.46	-1.18	0.40526
comp34148_c0_seq1	<i>spatzle 3</i>	7E-102	9.95	12.32	-1.24	0.07205
comp31888_c0_seq1	<i>gastrulation-defective</i>	1E-39	2.76	3.49	-1.26	0.84984
comp39625_c0_seq1	<i>TNF-receptor- associated factor 6</i>	1E-94	0.79	1.18	-1.49	0.14201
comp393205_c0_seq1	<i>lesswright</i>	3E-34	0.00	1.19	-10.00	0.19018

Figure 3-3-21.ベニモンアゲハのRNA sequencingにおいて発現していたToll signaling pathwayに関わる遺伝子の発現挙動 数値は赤色領域と黒色領域の FPKM valueとFold changeとq valueを表している。Fold changeは赤色領域で強く発現してる場合には正の値を、黒色領域で強く発現している場合には負の値を示す。ヒートマップはFold changeの様子を表している。





シロオビアゲハ
擬態型



ベニモンアゲハ
(モデル種)

異なる赤色色素合成経路の利用

収斂的な形質として獲得

Figure 3-3-22. 3節に関するまとめ シロオビアゲハとベニモンアゲハの赤色領域は異なる色素合成経路により着色していることが明らかとなった。このことから擬態紋様に特徴的な赤色領域は収斂的な形質として獲得されたことが示唆された。

4 章 総括

広範なチョウに見られるベイツ型擬態では、極めて多様な翅の紋様が存在している中で、同所域のモデル種の紋様に個々の擬態種の紋様が似るように選択圧がかかってきたと考えられる。そのプロセスがどのように起こってきたかを知ることは、適応進化を理解する上で非常に有用で魅力的なテーマである。ベイツ型擬態における擬態形質の出現は、擬態することに対するメリットとコストのバランスによって決定され则认为られる。擬態するメリットは、捕食者による攻撃を回避し、生き延びる確率が高くなることである。シロオビアゲハではメスの一部にのみ擬態型が現れ、オスは擬態しないが、これはオスの捕食圧が擬態型のメスと同程度に低く、擬態するメリットが得られないためと考えられている (Ohsaki, 1995)。一方、シロオビアゲハのメスには擬態する個体と擬態しない個体の 2 種類が存在する。これは、「オスがメスに対する選好を決めていること」と、「擬態型と非擬態型での生理的寿命の差」が主な要因となっていると推測されている。オスは擬態型よりも非擬態型を好み、さらに擬態型は何らかの生理的な原因により非擬態型より寿命が短い、すなわち、擬態型を生み出すにはコストがかかり、デメリットも存在すると考えられている (大崎、2009)。メリットとコストのバランスの結果、メスで 2 種類の表現型が維持されているのかもしれない。

本研究の第 2 節では、シロオビアゲハの非擬態型の淡黄色領域では kynurenine と NBAD からなる色素 (パピリオクローム II とその関連化合物) によって着色しているが、擬態型やベニモンアゲハではこの色素が使われていないことが示唆された。淡黄色領域の紋様の領域特異性だけでなく、色素合成そのものも切り替えて擬態紋様を形作っているのは予想外の結果で、本研究によって初めて示された。重要な点は、非擬態型と擬態型の淡黄色領域の紋様の形が異なるだけでなく、紫外線に対する応答性も両色素で異なり、このことがオスの好みに影響しているのかもしれない。また、擬態型とベニモンアゲハの淡黄色領域

の物理化学的な性質（紫外線に対する応答性や色素抽出過程での性状などから判断して）や kynurenine や NBAD 合成に関わる遺伝子の発現パターンは類似しており、両者で同じ色素を用いている可能性も示された。多くの鳥（捕食者）は紫外線を認識することが知られており、両者の色素の類似性は、我々人間が見て判断している以上に、ベニモンアゲハとシロオビアゲハの擬態型メスが似ていると捕食者に感じさせているのかもしれない。

第3節では赤色領域の色素を解析し、ベニモンアゲハでは NBAD や硫酸基を構成要素として含む物質であることが示された。一方、物理化学的な性質と赤色領域での遺伝子発現動態から、シロオビアゲハ擬態型の赤色色素はこれとは全く異なる、重合構造をもつ物質から構成されている可能性が示された。さらに、この色素を合成する際に Toll 様シグナルが使われていることを見出したが、免疫応答（もしくは初期発生に関与する）に関与することで従来知られるこの経路が、紋様形成に関与している可能性を示したのは本研究が初めてである。ゴミムシダマシで、Toll 経路のリガンドである *spatzle* の活性化を行う *spatzle processing enzyme* が、*proPO* も活性化させることが報告されているが (Kan et al., 2008)、ゴミムシダマシ以外の昆虫では Toll 経路と *proPO* 経路とのクロストークについては、その詳細がまだ明らかとなっていない。Toll 様経路を用いて新規に赤色色素を作り出すのはある種のコストになっている可能性があり、上記で論じた擬態型の生理的寿命が短いことと関連しているのかもしれない。さらに、赤色色素に関しては、擬態種のシロオビアゲハとモデル種のベニモンアゲハで異なった色素が使われており、両種が系統的に遠く離れた種であることを考え合わせると、擬態種が代替する経路を用いてベニモンアゲハに類似した収斂的な形質を生み出すことに成功したと想像する。

本研究により、今まで全く不明だったベイツ型擬態における紋様形成機構に関して、擬態種とモデル種の両者について重要な情報を得ることができた。また、ベイツ型擬態型に関わる紋様がどのような進化プロセスに基づいて擬態種で獲得されてきたか、その分子的なつながりを初めて示した報告と考えられる。シロオビアゲハをベイツ型擬態の研究に使

うメリットは、擬態種を生み出す遺伝的座位 H が明確に示されていることであり、今後 H 遺伝子が同定され、擬態種と非擬態種での紋様形成機構が明らかになれば、さらに明確なベイツ型擬態の進化プロセスが明らかになると期待される。

謝辞

本研究を遂行するにあたり、終始適切なアドバイスや実験の方向付けに対する厳しい指導をしてくださった、藤原晴彦教授、小嶋徹也准教授に感謝致します。色素の化学分析において、分析機器の使用方法から解析の方向性を議論してくださいました分子認識化学分野の片岡宏誌教授、齋藤一樹准教授、伊賀正年博士に感謝いたします。次世代シーケンサーを用いた遺伝子発現解析において、実際にサンプルをシーケンスしてくださったメディカルゲノム専攻ゲノム制御医科学分野の菅野純夫教授、情報生命学専攻の鈴木穰教授、基礎生物学研究所生物機能解析センターの重信秀治特任准教授に感謝いたします。また次世代シーケンサー用のライブラリー作製の際の実験操作を手伝ってくださった、基礎生物学研究所進化多様性生物学領域生物進化研究部門の柴田朋子博士に感謝いたします。様々な実験方法や解析手順を教授してくださった当研究室の山口淳一博士に感謝いたします。また、研究に対する議論を重ねてくださった遺伝システム革新学分野の先輩・後輩に感謝致します。最後に、これまでの生活を支えてくださった友人、そして家族に心から感謝致します。

参考文献

- Anderson, S.O. *Sclerotization of insect cuticle*. In Molting and Metamorphosis. (Ohnishi E, Ishizaki H ed.) pp 133-155. (Japan Sci Soc Press, Tokyo/Springer-Verlag Berlin, 1990).
- Bates, H. W. Contributions to an insect fauna of the Amazon valley. Lepidoptera: Heliconidae. *Transactions of the Linnean Society* **23**, 495–566. (1861).
- Brower, J. V. Z. Experimental studies of mimicry in some North American butterflies. Part I. The monarch, *Danaus plexippus* and viceroy *Limenitis archippus*. *Evolution* **12**, 32–47. (1958)-a.
- Brower, J. V. Z. Experimental studies of mimicry in some North American butterflies. Part II. *Battus philenor* and *Papilio troilus*, *P. polyxenes* and *P. glaucus*. *Evolution* **12**, 123–136 (1958)-b.
- Brower, J. V. Z. Experimental studies of mimicry in some North American butterflies. Part III. *Danaus gilippus berenice* and *Limenitis archippus floridensis*. *Evolution* **12**, 273–285 (1958)-c.
- Carroll, S.B., Gates, J., Keys, D.N., Paddock, S.W., Panganiban, G.E., Selegue, J.E. & Williams, J.A. Pattern formation and eyespot determination in butterfly wings. *Science* **265**, 109-14.(1994).
- Clarke, C. A. & Sheppard, P. M. The genetics of some mimetic forms of *Papilio dardanus*, Brown, and *Papilio glaucus*, Linn. *J. Genetics* **56**, 236-260. (1959).
- Clarke, C. A. & Sheppard, P. M. The genetics of Mimetic Butterfly *Papilio Glaucus*. *Ecology* **44**, 1347–1358. (1962).

- Clarke, C. A. & Sheppard, P. M. The genetics of the mimetic butterfly *Papilio polytes* L. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* **263**, 431-458. (1972).
- Condamine, F. L., Sperling, F.A., Wahlberg, N., Rasplus, J.Y. & Kergoat, G.J. What causes latitudinal gradients in species diversity? Evolutionary processes and ecological constraints on swallowtail biodiversity. *Ecol. Lett.* **15**, 267-77. (2012).
- Emlen, D.J., Marangelo, J., Ball, B. & Cunningham, C.W. Diversity in the weapons of sexual selection: horn evolution in the beetle genus *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Evolution* **59**, 1060-84.(2005).
- Euw, J.V., Reichstein, T. & Rothschild, M. Aristolochic acid-I in the swallowtail butterfly *Pachlioptera aristolochiae* (Fabr.)(Papilionidae). *Israel J. Chem.* **6**, 659-670. (1968).
- Ferguson, L. C. & Jiggins, C. D. Shared and divergent expression domains on mimetic *Heliconius* wings. *Evol. Dev.* **11**, 498-512. (2009).
- Ferrandon, D., Imler, J. L. & Hoffmann, J. A. Sensing infection in *Drosophila*: Toll and beyond. *Semin. Immunol.* **16**, 43-53. (2004).
- Fogal, W. & Fraenkel, G. Melanin in the puparium and adult integument of the fleshfly, *Sarcophaga bullata*. *J. Insect Physiol.* **15**, 1437-1447. (1969).
- Fryer, J. C. F. An investigation by pedigree breeding into the polymorphism of *Papilio polytes*, Linn. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* **204**, 227-254. (1913).
- Fujiwara, H. & Ogai, S. Ecdysteroid-induced programmed cell death and cell proliferation during pupal wing development of the silkworm, *Bombyx mori*. *Dev. Genes Evol.* **211**, 118-23. (2001).

- Futahashi, R. & Fujiwara, H. Expression of one isoform of *GTP cyclohydrolase I* coincides with the larval black markings of the swallowtail butterfly, *Papilio xuthus*. *Insect Biochem. Mol. Biol.* **36**, 63-70. (2006).
- Grabherr, M. G. et al. Full-length transcriptome assembly from RNA-Seq data without a reference genome. *Nat. Biotechnol.* **29**, 644-52. (2011).
- Hattori, K., Motohashi, N., Kobayashi, I., Tohya, T., Oikawa, M. & Tamura, H. O. Cloning, expression, and characterization of cytosolic sulfotransferase isozymes from *Drosophila melanogaster*. *Biosci. Biotechnol. Biochem.* **72**, 540-7. (2008).
- Jacot, A., Scheuber, H. & Brinkhof, W. G. Costs of an immune response on sexual display and longevity in field crickets. *Evolution* **58**, 2280-86. (2004).
- Janzen, D.H., Hallwachs, W. & Burns, J.M. A tropical horde of counterfeit predator eyes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. **107**, 11659-65. (2010).
- Kan, H., Kim, C. H., Kwon, H. M., Park, J. W., Roh, K. B., Lee, H., Park, B. J., Zhang, R., Zhang, J., Söderhäll, K., Ha, N. C. & Lee, B. L. Molecular control of phenoloxidase-induced melanin synthesis in an insect. *J. Biol. Chem.* **283**, 25316-23. (2008).
- Keys, D. N., Lewis, D. L., Selegue, J. E., Pearson, B. J., Goodrich, L. V., Johnson, R. L., Gates, J., Scott M. P. & Carroll, S. B. Recruitment of a *hedgehog* regulatory circuit in butterfly eyespot evolution. *Science* **283**, 532-534. (1999).
- Kitamura, T., & Imafuku, M. Behavioral Batesian mimicry involving intraspecific polymorphism in the butterfly *Papilio polytes*. *Zoolog. Sci.* **27**, 217-21. (2010).
- Koch, P. B. Precursors of pattern specific ommatin in red wing scales of the polyphenic butterfly *Araschnia levana* L.: Haemolymph tryptophan and 3-hydroxykynurenine. *Insect Biochem.* **21**, 785-794. (1991).

- Koch, P. B. Production of [14C]-labeled 3-hydroxy-L-kynurenine in a butterfly, *Heliconius charitonia* L. (Heliconidae), and precursor studies in butterfly wing ommatins. *Pigment Cell Res.* **6**, 85-90. (1993).
- Koch, P. B., Behnecke, B. & Ffrench-Constant, R. H. The molecular basis of melanism and mimicry in a swallowtail butterfly. *Curr. Biol.* **10**, 591-594.(2000a).
- Koch, P. B., Behnecke, B., Weigmann-Lenz, M. & Ffrench-Constant, R. H. Insect pigmentation: Activity of β -Alanyldopamine synthase in wing color patterns of wild-type and melanic mutant swallowtail butterfly *Papilio glaucus*. *Pigment Cell Res.* **13**, 54-58.(2000b).
- Kodama, R., Yoshida, A. & Mitsui, T. Programmed cell death at the periphery of the pupal wing of the butterfly, *Pieris rapae*. Roux's Arch. *Dev. Biol.* **204**, 418-426.(1995).
- Kramer, k. & Hopkins, T. L. Tyrosine Metabolism for Insect Cuticle Tanning. *Arch. Insect Biol. Physiol.* **6**, 279–301. (1987).
- Kunte, K. The diversity and evolution of batesian mimicry in Papilio swallowtail butterflies. *Evolution* **63**, 2707-16.(2009).
- Land, M.F. *The morphology and optics of spider eyes*. In Neurobiology of Arachnids. (Barth FG, ed.) pp 53-78. (Springer-Verlag, Berlin, 1985),
- Langmead, B. & Salzberg, S. L. Fast gapped-read alignment with Bowtie 2. *Nat. Methods* **9**, 357-9. (2012).
- Lemaitre, B. & Hoffmann, J. The host defense of *Drosophila melanogaster*. *Annu. Rev. Immunol.* **25**, 697-743. (2007).
- Lim, M.L., Land, M.F. & Li, D. Sex-specific UV and fluorescence signals in jumping spiders. *Science* **315**, 481.(2007).

- Martin, A. et al. Diversification of complex butterfly wing patterns by repeated regulatory evolution of a *Wnt* ligand. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **109**, 12632-7. (2012).
- Martin, A. & Reed, R. D. *wingless* and *aristaless2* define a developmental ground plan for moth and butterfly wing pattern evolution. *Mol. Biol. Evol.* **27**, 2864-78. (2010).
- Mix, D. B., Guinaudeau, H. & Shamma, M. The Aristolochic Acids and Aristolactams. *J. Nat. Prod.* **45**, 657-666. (1982).
- Monterio, A., Glaser, G., Stochslager, S., Glansdorp, N. & Ramos, D. Comparative insights into questions of lepidopteran wing pattern homology. *BMC Dev. Biol.* **6**, 52.(2006).
- Moore, G. P. & Sullivan, D. T. Biochemical and genetic characterization of *kynurenine formamidase* from *Drosophila melanogaster*. *Biochem. Genet.* **16**, 619-634. (1978).
- Morehouse, N. I., Vukusic, P. & Rutowski, R. Pterin pigment granules are responsible for both broadband light scattering and wavelength selective absorption in the wing scales of *pierid* butterflies. *Proc. Biol. Sci.* **274**, 359-66. (2007).
- Nichol, C.A., Smith, G.K. & Duch, D. S. Biosynthesis and metabolism of tetrahydrobiopterin and molybdopterin. *Annu. Rev. Biochem.* **54**, 729-64. (1985).
- Nijhout, H. F. *The Analysis of Wing Patterns*. In The development and evolution of butterfly wing patterns. (Nijhout, H. F. ed.) pp 51-84 (Smithsonian Institution Press, Washington and London, 1991).
- Nijhout, H. F., Smith, W. A., Schachar, I., Subramanian, S., Tobler, A. & Grunert, L. W. The control of growth and differentiation of the wing imaginal disks of *Manduca sexta*. *Dev Biol.* **302**, 569-76. (2007).

- Nishida, R. & Fukami, H. Ecological adaptation of an Aristolochiaceae-feeding swallowtail butterfly, *Atrophaneura alcinous*, to aristolochic acids. *J. chem. Ecol.* **15**, 2549-2563. (1989).
- Nishikawa, H., Iga, M., Yamaguchi, J., Saito, K., Kataoka, H., Suzuki, Y., Sugano, S. & Fujiwara, H. Molecular basis of wing coloration in a Batesian mimic butterfly, *Papilio polytes*. *Sci. Rep.* **3**, 3184. (2013).
- Peaslee, A.G. & Wilson, G. Spectral sensitivity in jumping spiders (Araneae, Salticidae). *J. Comp. Physiol. A.* **164**, 359-63. (1989).
- Piedrafito, A.C., Martinez-Ramirez, A. C. & Silva, F. J. A genetic analysis of aromatic amino acid hydroxylases involvement in DOPA synthesis during Drosophila adult development. *Insect Biochemistry and Molecular Biology* **24**, 581-588. (1994)
- Obara, Y. & Hidaka, T. Recognition of the female by the male, on the basis of ultra-violet reflection, in the white cabbage butterfly, *Pieris rapae crucivora* Boisduval. *Proc. Japan Acad.* **44**, 829-832. (1968).
- Ohsaki, N. Preferential predation of female butterflies and the evolution of batesian mimicry. *Nature* **378**, 173-175. (1995).
- Ohsaki, N. A common mechanism explaining the evolution of female-limited and both-sex Batesian mimicry in butterflies. *J. Animal Ecol.* **74**, 728-734. (2005).
- Reed, R. D. & Nagy, L. M. Evolutionary redeployment of a biosynthetic module: expression of eye pigment genes *vermillion*, *cinnabar*, and *white* in butterfly wing development. *Evol. Dev.* **7**, 301-11. (2005).
- Reed, R. D., McMillan, W. O. & Nagy, L. M. Gene expression underlying adaptive variation in *Heliconius* wing patterns: non-modular regulation of overlapping

- cinnabar* and *vermilion* prepatterns. *Proc. Biol. Sci.* **275**, 37-45.(2007).
- Reed, R. D. et al. *optix* drives the repeated convergent evolution of butterfly wing pattern mimicry. *Science* **333**, 1137-41.(2011).
- Rembold, H. & Umebachi, Y. *The structure of papiliochrome II, the yellow wing pigment of the Papilionid butterflies*. In Progress in Tryptophan and Serotonin Research. (Schlossberger, H. G., Kochen, W., Linzen, B. & Steinhart, H. ed.) 743-746 (Walter de Gruyter, Berlin, 1984).
- Rosenthal, E. & Leustek, T. A multifunctional *Urechis caupo* protein, PAPS synthetase, has both ATP sulfurylase and APS kinase activities. *Gene* **165**, 243-8. (1995).
- Takayama, E., Motoyama, M. & Yoshida, A. Color pattern formation on the wing of a butterfly *Pieris rapae*. 2. Color determination and scale development. *Dev. Growth Differ.* **39**, 485-491.(1997).
- Tamura, K. et al. MEGA5: Molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Mol. Biol. Evol.* **28**, 2731-2739. (2011).
- Thompson, J. D., Gibson, T. J., Plewniak, F., Jeanmougin, F. & Higgins, D. G. The ClustalX windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Research* **24**, 4876-4882. (1997).
- Uesugi, K. The adaptive significance of Batesian mimicry in the swallowtail butterfly, *Papilio polytes* (Insecta, Papilionidae): associative learning in a predator. *Ethology* **102**, 762–775. (1996).
- Umebachi, Y. Distribution of papiliochrome in Papilionid butterflies. *Sci. Rep. Kanazawa Univ.* **22**, 187-195. (1977).

- Umebachi, Y. Red pigments in the wings of papilionid butterflies. Extraction and purification. *Sci. Rep. Kanazawa Univ.* **23**, 119-128. (1978).
- Umebachi, Y. Papiliochrome, a new pigment group of butterfly. *Zoological Sci.* **2**, 163-174. (1985).
- Valanne, S., Wang, J. H. & Rämet, M. The *Drosophila* Toll signaling pathway. *J. Immunol.* **186**, 649-56. (2011).
- Wittkopp, P. J., True, J. R. & Carroll, S. B. Reciprocal functions of the *Drosophila yellow* and *ebony* proteins in the development and evolution of pigment patterns. *Development* **129**, 1849-58. (2002).
- Wray, V., David, R. H. & Nahrstedt, A. Biosynthesis of cyanogenic glycosides in butterflies and moths: incorporation of valine and isoleucine into linamarin and lotaustralin by *Zygaena* and *Heliconius* species (Lepidoptera). *Z. Naturforsch.* **38**, 583-588. (1983).
- Wright, T. R. F. The genetics of biogenic amine metabolism, sclerotization, and melanization in *Drosophila melanogaster*. *Adv. Genet.* **24**, 127-222. (1987).
- 朝野維起 昆虫外骨格内に存在するメラニン合成酵素 比較生理化学 106-114. (2013).
- 上杉兼司 シロオビアゲハが語る昆虫のベイツ型擬態の進化 擬態 だましあいの進化論 築地書館 (1999) .
- 梅鉢幸重 動物の色素 内田老鶴圃 (2000) .
- 大崎直太 擬態の進化 ダーウィンも誤解した 150 年の謎を解く 海遊舎 (2009) .
- 長谷川真理子 オスとメス＝性の不思議 講談社 (1993) .
- 本田計一 配偶行動 pp302-349. 「チョウの生物学」 本田計一 加藤義臣編集 東京大学出版会 (2005) .
- 松野宏 シロオビアゲハにおける擬態と認識色—Papilio の斑紋進化を理解する— やどり

が 140 号 2-11. (1989) .

渡辺一雄 翅と斑紋 pp90-118 「チョウの生物学」 本田計一 加藤義臣編集 東京大学
出版会 (2005) .

Supplementary Table 1. RNA sequencing においてシロオビアゲハの擬態型赤色領域で有意に発現上昇していた遺伝子

gene ID	FPKM value		Fold change	q.value	既知の相同遺伝子	<i>E</i> value	BLASTx で hit した生物種
	擬態型赤色領域	非擬態型赤色相同領域					
comp47207_c0_seq1	142.98	0.22	651.07	0.00000	<i>CG7720</i>	3E-176	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp36672_c3_seq1	129.07	0.11	1185.25	0.00000	#N/A	-	-
comp47207_c0_seq2	149.70	0.28	535.71	0.00000	<i>CG7720</i>	3E-176	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp42637_c0_seq1	93.83	0.58	161.77	0.00000	<i>Cyp6a18</i>	7E-62	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp42627_c0_seq1	10.05	0.13	75.44	0.00000	<i>hypothetical protein KGM_09817</i>	2E-132	<i>Danaus plexippus</i>
comp38874_c0_seq1	4.87	0.00	-	0.00000	#N/A	-	-
comp31713_c0_seq1	13.78	0.00	-	0.00000	#N/A	-	-
comp46055_c0_seq7	16.95	0.55	30.93	0.00000	#N/A	-	-
comp32294_c0_seq2	17.03	0.00	-	0.00000	#N/A	-	-
comp46055_c0_seq4	12.76	0.49	25.91	0.00000	#N/A	-	-
comp37464_c1_seq1	7.72	0.17	46.42	0.00000	<i>RNA-directed DNA polymerase from mobile element jockey-like</i>	2E-49	<i>Metaseiulus occidentalis</i>
comp43531_c0_seq3	1.81	0.07	27.30	0.00000	<i>unknown secreted protein</i>	7E-12	<i>Papilio xuthus</i>
comp37079_c0_seq1	114.25	8.79	13.00	0.00000	<i>unknown protein</i>	8E-41	<i>Papilio polytes</i>
comp46585_c0_seq1	4.72	0.29	16.27	0.00000	<i>Leucine-rich repeat activity-regulated protein at synapses</i>	9E-26	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp46055_c0_seq5	6.60	0.10	66.95	0.00000	#N/A	-	-
comp47448_c1_seq1	3.85	0.00	-	0.00000	#N/A	-	-
comp46776_c0_seq3	63.48	2.62	24.21	0.00000	#N/A	-	-
comp44102_c0_seq1	26.26	0.71	36.84	0.00000	<i>Epidermal stripes and patches</i>	9E-109	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp39118_c0_seq1	259.14	34.36	7.54	0.00000	<i>CG10932</i>	0	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp39845_c0_seq1	3.25	0.06	55.14	0.00000	<i>CG6106</i>	5E-90	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp62765_c0_seq1	7.15	0.06	111.24	0.00000	#N/A	-	-
comp35161_c0_seq1	5.66	0.00	-	0.00000	#N/A	-	-
comp29140_c0_seq1	2.35	0.00	-	0.00000	#N/A	-	-
comp45308_c0_seq1	16.04	1.77	9.05	0.00000	<i>CG10960</i>	5E-70	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp45594_c1_seq7	4.20	0.11	39.58	0.00000	<i>hypothetical protein KGM_13109</i>	1E-106	<i>Danaus plexippus</i>
comp45594_c1_seq15	2.79	0.07	42.47	0.00000	<i>hypothetical protein KGM_13109</i>	0	<i>Danaus plexippus</i>
comp45594_c1_seq12	3.00	0.12	26.05	0.00000	<i>hypothetical protein KGM_13109</i>	0	<i>Danaus plexippus</i>
comp35020_c0_seq1	1.05	0.00	-	0.00000	#N/A	-	-
comp43651_c0_seq3	2.01	0.12	16.58	0.00000	<i>reverse transcriptase</i>	0	<i>Papilio xuthus</i>
comp35069_c0_seq3	2.40	0.03	87.13	0.00000	<i>hypothetical protein KGM_21457</i>	6E-46	<i>Danaus plexippus</i>
comp42607_c0_seq1	89.21	0.65	137.33	0.00000	<i>CG31106</i>	7E-64	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp45308_c0_seq2	15.13	1.96	7.73	0.00000	<i>CG10960</i>	5E-70	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp44464_c3_seq1	7.92	0.47	16.98	0.00000	#N/A	-	-
comp47018_c0_seq4	4.13	0.26	15.67	0.00000	<i>hypothetical protein KGM_03094</i>	0	<i>Danaus plexippus</i>
comp29435_c0_seq2	1.77	0.00	-	0.00000	#N/A	-	-
comp45594_c1_seq1	3.97	0.11	36.87	0.00000	#N/A	-	-
comp42937_c0_seq2	28.85	1.68	17.15	0.00000	<i>yellow-d</i>	0	<i>Papilio xuthus</i>
comp43624_c0_seq1	13.11	0.09	138.76	0.00000	<i>CG33181</i>	2E-144	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp42937_c0_seq1	33.54	1.99	16.90	0.00000	<i>yellow-d</i>	0	<i>Papilio xuthus</i>
comp47018_c0_seq1	3.58	0.28	12.94	0.00000	<i>hypothetical protein KGM_03094</i>	0	<i>Danaus plexippus</i>
comp39870_c2_seq1	50.98	4.43	11.50	0.00000	<i>hypothetical protein KGM_13324</i>	5E-38	<i>Danaus plexippus</i>

comp36382_c0_seq1	25.85	3.44	7.52	0.00000	<i>hypothetical protein KGM_03938</i>	1E-26	<i>Danaus plexippus</i>
comp35069_c0_seq1	1.41	0.00	-	0.00000	<i>hypothetical protein KGM_21457</i>	6E-46	<i>Danaus plexippus</i>
comp14926_c0_seq1	13.01	0.86	15.07	0.00000	<i>putative cuticular protein</i>	1E-44	<i>Papilio xuthus</i>
comp42133_c0_seq2	3.18	0.00	-	0.00000	#N/A	-	-
comp43006_c0_seq1	185.62	32.10	5.78	0.00000	<i>vermilion</i>	7E-179	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp47018_c0_seq3	3.73	0.32	11.80	0.00000	<i>hypothetical protein KGM_03094</i>	0	<i>Danaus plexippus</i>
comp39804_c0_seq3	979.95	102.83	9.53	0.00000	#N/A	-	-
comp34406_c1_seq2	1.77	0.00	-	0.00000	#N/A	-	-
comp41429_c0_seq2	1.39	0.03	51.47	0.00000	<i>snake</i>	1E-47	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp28876_c1_seq2	1.51	0.00	-	0.00000	#N/A	-	-
comp37705_c0_seq1	2.41	0.08	31.82	0.00000	<i>hypothetical protein AaeL_AAEL012398</i>	0.00008	<i>Aedes aegypti</i>
comp28876_c1_seq1	1.76	0.00	-	0.00000	#N/A	-	-
comp47018_c0_seq2	3.97	0.31	12.67	0.00000	<i>hypothetical protein KGM_03094</i>	0	<i>Danaus plexippus</i>
comp37585_c0_seq1	2.23	0.01	214.80	0.00000	#N/A	-	-
comp34646_c1_seq1	3.60	0.04	97.93	0.00000	#N/A	-	-
comp43267_c0_seq3	2.28	0.00	-	0.00000	#N/A	-	-
comp37585_c0_seq2	1.66	0.00	-	0.00001	#N/A	-	-
comp67137_c0_seq1	10.17	0.22	46.73	0.00001	#N/A	-	-
comp48904_c0_seq1	137.32	17.32	7.93	0.00001	#N/A	-	-
comp23723_c0_seq1	6.78	0.00	-	0.00001	#N/A	-	-
comp34612_c0_seq1	180.61	4.67	38.67	0.00001	<i>rudimentary-like</i>	2E-48	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp43698_c1_seq1	436.83	89.41	4.89	0.00001	<i>Malate dehydrogenase 1</i>	1E-162	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp53495_c0_seq1	44.54	0.20	222.82	0.00001	<i>TRAS3</i>	1E-57	<i>Bombyx mori</i>
comp47508_c0_seq4	3.19	0.29	11.04	0.00001	<i>CG11318</i>	6E-35	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp12885_c0_seq1	6.46	0.09	73.31	0.00001	#N/A	-	-
comp34903_c0_seq1	63.94	0.23	276.48	0.00001	#N/A	-	-
comp45576_c0_seq1	5.23	0.83	6.29	0.00001	<i>CG8646</i>	7E-98	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp41821_c0_seq1	7.19	0.08	86.75	0.00002	<i>CG17323</i>	2E-105	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp47207_c1_seq1	220.25	46.43	4.74	0.00002	<i>kynurenine formamidase</i>	6E-33	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp47494_c0_seq1	14.55	2.15	6.76	0.00002	<i>CG3036</i>	7E-179	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp40437_c0_seq1	2.71	0.17	16.35	0.00002	<i>swi2</i>	5E-49	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp26925_c0_seq1	2.64	0.00	-	0.00002	#N/A	-	-
comp45465_c0_seq2	2.92	0.24	12.07	0.00003	<i>endonuclease-reverse transcriptase</i>	3E-18	<i>Bombyx mori</i>
comp30524_c0_seq1	11.21	0.00	-	0.00003	<i>CG3625</i>	8E-40	<i>Papilio xuthus</i>
comp47494_c0_seq2	16.30	2.15	7.60	0.00003	<i>CG3036</i>	6E-179	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp41475_c0_seq3	31.94	4.51	7.08	0.00004	<i>Bm8 interacting protein 2d-4 precursor</i>	0	<i>Bombyx mori</i>
comp30968_c0_seq1	8.26	0.02	394.49	0.00004	<i>spatzle-like</i>	3E-09	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp17294_c0_seq1	1.09	0.00	-	0.00004	#N/A	-	-
comp47424_c0_seq2	1.80	0.16	11.34	0.00005	<i>Multi drug resistance 49</i>	0	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp37705_c0_seq2	3.39	0.21	16.40	0.00005	<i>hypothetical protein AaeL_AAEL012398</i>	0.00003	<i>Aedes aegypti</i>
comp47424_c0_seq1	1.25	0.07	18.11	0.00006	<i>ATP-binding cassette transporter</i>	0	<i>Danaus plexippus</i>
comp33573_c0_seq1	4.23	0.09	49.09	0.00006	<i>Odorant-binding protein 50a</i>	0.00025	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp43687_c0_seq1	34.98	8.47	4.13	0.00007	<i>hypothetical protein EAI_01984</i>	0	<i>Harpegnathos saltator</i>
comp30524_c1_seq1	12.89	0.00	-	0.00007	<i>CG3625</i>	3E-10	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp36472_c0_seq2	2.17	0.00	-	0.00007	#N/A	-	-
comp32544_c0_seq2	2.57	0.00	-	0.00008	#N/A	-	-
comp29634_c0_seq1	1.62	0.00	-	0.00008	#N/A	-	-
comp46193_c0_seq9	6.33	0.00	-	0.00010	#N/A	-	-
comp315082_c0_seq1	1.82	0.05	37.03	0.00011	#N/A	-	-

comp40341_c0_seq1	1.73	0.02	77.98	0.00012	#N/A	-	-
comp35870_c0_seq1	7.46	0.03	215.36	0.00014	unknown unsecreted protein	8E-41	Papilio xuthus
comp43531_c0_seq4	1.73	0.15	11.42	0.00015	unknown unsecreted protein	5E-12	Papilio xuthus
comp47508_c0_seq5	3.14	0.35	8.96	0.00015	CG11318	6E-35	Drosophila melanogaster
comp42473_c0_seq3	3.07	0.06	47.85	0.00016	purine nucleoside phosphorylase	0	Papilio polytes
comp44292_c0_seq2	18.79	3.11	6.03	0.00019	#N/A	-	-
comp42883_c0_seq9	2.75	0.00	-	0.00026	#N/A	-	-
comp23605_c0_seq1	30.08	5.67	5.30	0.00027	unknown unsecreted protein	4E-58	Papilio polytes
comp45861_c0_seq4	1.62	0.03	56.38	0.00027	#N/A	-	-
comp41551_c0_seq1	2.36	0.00	-	0.00034	hypothetical protein KGM_09889	1E-75	Danaus plexippus
comp7195_c0_seq1	1.33	0.00	-	0.00036	#N/A	-	-
comp44726_c0_seq2	45.65	12.42	3.68	0.00038	GTP cyclohydrolase I isoform A	3.00E-166	Papilio xuthus
comp22862_c0_seq1	1.68	0.00	-	0.00039	#N/A	-	-
comp42352_c0_seq92	2.13	0.00	-	0.00041	#N/A	-	-
comp19854_c0_seq1	1.30	0.00	-	0.00041	#N/A	-	-
comp39804_c0_seq2	857.75	194.52	4.41	0.00041	#N/A	-	-
comp44726_c0_seq1	55.66	14.51	3.84	0.00042	GTP cyclohydrolase I isoform A	3.00E-166	Papilio xuthus
comp45467_c0_seq1	4.47	0.00	-	0.00044	#N/A	-	-
comp35500_c0_seq1	2.67	0.05	51.86	0.00046	#N/A	-	-
comp46776_c0_seq5	35.38	8.32	4.25	0.00050	murashka	4E-49	Drosophila melanogaster
comp46680_c3_seq1	22.76	2.87	7.94	0.00051	#N/A	-	-
comp30793_c0_seq1	4.43	0.00	3060.28	0.00052	Major Facilitator Superfamily Transporter 3	3E-167	Drosophila melanogaster
comp22750_c0_seq1	1.45	0.00	-	0.00052	#N/A	-	-
comp19658_c0_seq1	25.98	0.27	95.52	0.00054	#N/A	-	-
comp22751_c0_seq1	1.76	0.00	-	0.00057	#N/A	-	-
comp35898_c0_seq1	581.97	0.72	810.23	0.00058	Superoxide dismutase 3	6E-42	Drosophila melanogaster
comp46007_c1_seq8	3.09	0.00	-	0.00058	#N/A	-	-
comp43689_c0_seq2	1.45	0.05	26.45	0.00060	Trehalose transporter 1-2	4E-63	Drosophila melanogaster
comp42319_c0_seq2	11.56	2.66	4.35	0.00062	I[[h]] channel	0	Drosophila melanogaster
comp42859_c0_seq2	1.01	0.02	50.28	0.00062	neuropeptide receptor B1	0	Danaus plexippus
comp21346_c0_seq1	1.38	0.05	25.91	0.00062	#N/A	-	-
comp45355_c2_seq1	1.05	0.05	19.87	0.00062	hypothetical protein TcasGA2_TC004196	4E-116	Tribolium castaneum
comp36798_c0_seq2	6.94	1.08	6.45	0.00063	#N/A	-	-
comp42476_c2_seq1	1.29	0.00	-	0.00065	#N/A	-	-
comp34361_c0_seq1	10.14	0.26	38.57	0.00068	CG33290	1E-09	Drosophila melanogaster
comp46486_c2_seq3	2.72	0.70	3.89	0.00070	bruno-2	1E-52	Drosophila melanogaster
comp14164_c0_seq1	2.82	0.01	216.99	0.00071	#N/A	-	-
comp47508_c0_seq3	2.74	0.35	7.86	0.00075	CG11318	2E-35	Drosophila melanogaster
comp31720_c1_seq1	1.60	0.02	70.41	0.00081	hypothetical protein KGM_05054	2E-41	Danaus plexippus
comp39804_c0_seq6	634.95	160.85	3.95	0.00082	#N/A	-	-
comp46625_c0_seq11	1.65	0.00	-	0.00091	#N/A	-	-
comp267586_c0_seq1	2.25	0.00	-	0.00095	#N/A	-	-
comp42319_c0_seq4	9.64	2.16	4.46	0.00097	putative hyperpolarization-activated ion channel isoform 1	0	Danaus plexippus
comp42319_c0_seq1	9.37	1.95	4.81	0.00098	I[[h]] channel	0	Drosophila melanogaster
comp14068_c0_seq1	4.45	0.00	-	0.00100	#N/A	-	-
comp46486_c2_seq1	2.36	0.63	3.71	0.00100	bruno-2	5E-53	Drosophila melanogaster
comp43854_c0_seq1	17.01	1.99	8.57	0.00105	Chitinase 2	7E-106	Drosophila melanogaster
comp46776_c0_seq1	35.11	8.80	3.99	0.00107	murashka	4E-49	Drosophila melanogaster
comp32544_c0_seq3	3.20	0.00	-	0.00111	#N/A	-	-

comp30396_c0_seq1	8.63	0.88	9.82	0.00111	#N/A	-	-
comp479127_c0_seq1	1.16	0.00	-	0.00112	#N/A	-	-
comp47508_c0_seq2	3.26	0.43	7.61	0.00114	CG11318	6E-35	Drosophila melanogaster
comp37881_c0_seq1	5.00	0.01	598.92	0.00118	#N/A	-	-
comp42319_c0_seq3	11.01	2.45	4.49	0.00119	I[[h]] channel	0	Drosophila melanogaster
comp39688_c0_seq1	5.84	0.07	86.95	0.00123	#N/A	-	-
comp36965_c0_seq1	2.99	0.05	58.77	0.00129	Hypothetical protein CBG22908	0.0008	Caenorhabditis briggsae
comp46486_c2_seq8	2.68	0.78	3.46	0.00147	bruno-2	1E-52	Drosophila melanogaster
comp43604_c0_seq1	2.08	0.21	9.86	0.00147	hypothetical protein KGM_09601	0	Danaus plexippus
comp30793_c0_seq2	3.74	0.01	283.77	0.00149	Major Facilitator Superfamily Transporter 3	0	Drosophila melanogaster
comp34242_c0_seq1	186.38	4.75	39.22	0.00151	unknown secreted protein	3E-28	Papilio xuthus
comp42882_c0_seq2	3.67	0.10	35.81	0.00153	#N/A	-	-
comp35069_c0_seq2	1.41	0.06	25.14	0.00160	hypothetical protein KGM_21457	1E-45	Danaus plexippus
comp41058_c0_seq2	13.35	0.91	14.71	0.00163	Cuticular protein 66Cb	7E-21	Drosophila melanogaster
comp46486_c2_seq4	2.03	0.50	4.10	0.00164	bruno-2	2E-36	Drosophila melanogaster
comp47508_c0_seq1	2.67	0.35	7.53	0.00166	hypothetical protein KGM_13318	4E-169	Danaus plexippus
comp41475_c0_seq2	13.86	2.34	5.94	0.00174	#N/A	3E-89	
comp39238_c0_seq2	2.51	0.36	6.96	0.00178	hypothetical protein KGM_22182	5E-104	Danaus plexippus
comp39775_c0_seq2	1.41	0.09	15.97	0.00179	#N/A	-	-
comp42206_c0_seq1	7.25	0.29	24.96	0.00198	hypothetical protein KGM_17409	3E-59	Danaus plexippus
comp43114_c0_seq2	126.82	36.09	3.51	0.00203	JhI-21	0	Drosophila melanogaster
comp41058_c0_seq1	26.94	1.97	13.64	0.00203	Cuticular protein 66Cb	6E-20	Drosophila melanogaster
comp40298_c1_seq1	7.26	0.22	32.68	0.00205	unknown secreted protein	3E-10	Papilio xuthus
comp46680_c3_seq2	30.55	3.13	9.78	0.00208	#N/A	-	-
comp42473_c0_seq1	2.47	0.13	19.61	0.00211	purine nucleoside phosphorylase	0	Papilio polytes
comp42473_c0_seq2	2.05	0.06	31.90	0.00221	purine nucleoside phosphorylase	0	Papilio polytes
comp41502_c0_seq1	23.09	0.78	29.46	0.00223	alpha-Esterase-9	2E-98	Drosophila melanogaster
comp42859_c0_seq1	1.41	0.04	39.14	0.00228	neuropeptide receptor B1	0	Danaus plexippus
comp47207_c1_seq2	203.33	57.95	3.51	0.00240	kynurenine formamidase	0	Drosophila melanogaster
comp45902_c1_seq1	7.40	1.29	5.73	0.00246	#N/A	-	-
comp41475_c0_seq1	14.56	2.46	5.93	0.00249	#N/A	-	-
comp46486_c2_seq5	2.37	0.67	3.53	0.00262	bruno-2	5E-53	Drosophila melanogaster
comp44882_c0_seq1	2.27	0.52	4.39	0.00290	Ecdysone-inducible gene L3	2E-139	Drosophila melanogaster
comp46137_c0_seq1	7.56	1.74	4.34	0.00320	#N/A	-	-
comp46486_c2_seq7	2.77	0.84	3.32	0.00321	bruno-2	1E-52	Drosophila melanogaster
comp41950_c0_seq1	6.15	0.01	673.57	0.00339	#N/A	-	-
comp47283_c2_seq5	1.46	0.10	14.64	0.00344	#N/A	-	-
comp28881_c0_seq1	5.11	0.26	19.69	0.00357	CCHamide-1	0.0000005	Drosophila melanogaster
comp38777_c0_seq1	2.33	0.06	37.60	0.00386	CG1970	0	Drosophila melanogaster
comp45851_c1_seq2	2.70	0.00	-	0.00420	#N/A	-	-
comp24721_c0_seq1	1.93	0.07	28.57	0.00442	Malate dehydrogenase 1	0.0004	Drosophila melanogaster
comp43114_c0_seq3	144.10	44.10	3.27	0.00446	JhI-21	0	Drosophila melanogaster
comp25850_c0_seq1	1.66	0.03	61.24	0.00450	lethal (3) 72Dp	6E-90	Drosophila melanogaster
comp38136_c0_seq1	19.71	1.05	18.77	0.00452	Melanization Protease 1	2E-51	Drosophila melanogaster
comp42704_c0_seq2	1.67	0.17	9.58	0.00467	reverse transcriptase	0	Bombyx mori
comp37804_c0_seq1	1.41	0.10	13.49	0.00478	igloo	7E-32	Drosophila melanogaster
comp6722_c0_seq1	1.05	0.01	82.41	0.00482	CG43155	3E-56	Drosophila melanogaster
comp38454_c0_seq1	16.67	5.70	2.92	0.00488	#N/A	-	-

comp25111_c1_seq3	1.10	0.00	550.36	0.00489	<i>RETR</i> transposon-like family member (<i>retr-1</i>)-like	5E-150	<i>Saccoglossus kowalevskii</i>
comp31720_c0_seq1	1.32	0.12	11.09	0.00507	hypothetical protein KGM_05054	1E-32	<i>Danaus plexippus</i>
comp38780_c0_seq1	6.29	0.32	19.37	0.00532	CG9517	2E-68	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp42198_c0_seq2	3.52	0.00	-	0.00590	#N/A	-	-
comp27610_c0_seq1	2.49	0.00	-	0.00657	#N/A	-	-
comp38660_c0_seq1	83.70	2.05	40.83	0.00686	uncharacterized protein LOC101737984	8E-44	<i>Bombyx mori</i>
comp42883_c0_seq11	3.95	0.18	21.50	0.00686	#N/A	-	-
comp31247_c0_seq1	1.23	0.10	12.62	0.00686	#N/A	-	-
comp28876_c0_seq1	1.48	0.00	-	0.00696	#N/A	-	-
comp36900_c0_seq1	2.07	0.00	-	0.00737	#N/A	-	-
comp37464_c2_seq1	5.29	0.58	9.11	0.00748	#N/A	-	-
comp160793_c0_seq1	2.20	0.00	-	0.00779	#N/A	-	-
comp34490_c0_seq1	6.23	0.93	6.68	0.00817	#N/A	-	-
comp32806_c0_seq1	3.38	0.04	84.98	0.00830	#N/A	-	-
comp42320_c0_seq2	12.38	2.81	4.41	0.00866	Trehalose transporter 1-2	1E-141	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp43431_c2_seq1	1.10	0.00	-	0.00898	#N/A	-	-
comp42837_c0_seq1	65.18	19.40	3.36	0.00901	Glutamate oxaloacetate transaminase 1	3E-46	
comp45848_c2_seq2	4.62	0.12	37.11	0.00929	#N/A	-	-
comp30816_c0_seq2	2.14	0.00	-	0.00943	#N/A	-	-
comp39515_c0_seq1	2.79	0.09	30.49	0.00989	24-dehydrocholesterol reductase	4E-56	<i>Danaus plexippus</i>
comp38406_c0_seq1	7.86	0.60	13.07	0.01055	CG10407	6E-22	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp30260_c0_seq2	1.44	0.04	32.40	0.01055	#N/A	-	-
comp248457_c0_seq1	1.66	0.00	-	0.01056	#N/A	-	-
comp34792_c0_seq1	1.02	0.06	17.62	0.01086	CG31106	5E-47	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp38780_c0_seq2	6.43	0.23	28.13	0.01090	CG9517	2E-68	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp43568_c0_seq1	9.18	2.40	3.83	0.01118	#N/A	-	-
comp42572_c0_seq1	2.06	0.31	6.54	0.01127	#N/A	-	-
comp42883_c0_seq1	4.02	0.55	7.35	0.01221	#N/A	-	-
comp41996_c0_seq4	3.72	0.63	5.89	0.01247	#N/A	-	-
comp38617_c0_seq1	2.04	0.24	8.48	0.01247	Glucose transporter 1	1E-105	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp47417_c0_seq3	3.84	0.02	212.81	0.01272	#N/A	-	-
comp46055_c1_seq1	1.85	0.02	83.51	0.01272	#N/A	-	-
comp62777_c0_seq1	6.76	1.02	6.63	0.01296	#N/A	-	-
comp43698_c0_seq1	79.64	26.69	2.98	0.01374	#N/A	-	-
comp34367_c0_seq1	1.24	0.03	49.66	0.01414	#N/A	-	-
comp33610_c1_seq1	2.84	0.12	22.85	0.01418	#N/A	-	-
comp25850_c0_seq2	1.17	0.00	-	0.01490	lethal (3) 72Dp	2E-64	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp39032_c0_seq1	26.35	1.54	17.06	0.01507	collagen alpha-1(II) chain-like	7E-12	<i>Ceratitidis capitata</i>
comp43633_c0_seq2	8.59	2.88	2.98	0.01508	#N/A	-	-
comp33425_c1_seq2	10.21	0.12	84.58	0.01517	CG6178	2E-43	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp39740_c0_seq1	3.67	0.23	15.86	0.01525	#N/A	-	-
comp46486_c2_seq6	2.07	0.64	3.27	0.01525	bruno-2	1E-41	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp42959_c0_seq1	2.30	0.65	3.52	0.01528	hypothetical protein KGM_09388	4E-87	<i>Danaus plexippus</i>
comp33123_c0_seq1	2.10	0.01	267.14	0.01544	seminal fluid protein HACP034	1E-44	<i>Heliconius melpomene</i>
comp36472_c0_seq1	2.02	0.09	23.09	0.01544	#N/A	-	-
comp43573_c0_seq2	2.14	0.04	48.03	0.01581	#N/A	-	-
comp46486_c2_seq2	2.35	0.80	2.94	0.01618	bruno-2	1E-52	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp31101_c0_seq1	19.68	0.83	23.86	0.01654	#N/A	-	-
comp35581_c0_seq1	5.48	0.23	23.99	0.01654	#N/A	-	-
comp45511_c1_seq2	17.99	6.90	2.61	0.01674	#N/A	-	-

comp46137_c1_seq1	17.55	4.76	3.69	0.01703	<i>Hexokinase A</i>	0	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp46486_c1_seq1	23.09	6.35	3.64	0.01738	#N/A	-	-
comp39021_c1_seq4	2.72	0.26	10.46	0.01746	#N/A	-	-
comp43697_c0_seq10	2.49	0.16	15.92	0.01746	<i>non-LTR retrotransposon CATS</i>	8E-95	<i>Bombyx mori</i>
comp29413_c0_seq1	1.31	0.00	-	0.01746	#N/A	-	-
comp42534_c1_seq1	1.24	0.18	7.00	0.01777	<i>uncharacterized protein LOC101745508</i>	7E-38	<i>Bombyx mori</i>
comp32783_c0_seq1	2.09	0.15	13.81	0.01806	#N/A	-	-
comp43633_c0_seq1	7.15	2.11	3.38	0.01807	#N/A	-	-
comp36836_c0_seq2	4.15	1.41	2.95	0.01807	#N/A	-	-
comp32864_c0_seq1	2.40	0.19	12.65	0.01813	<i>unknown protein</i>	8E-38	<i>Papilio xuthus</i>
comp36824_c0_seq1	3.90	0.94	4.14	0.01865	<i>hypothetical protein KGM_10665</i>	1E-25	<i>Danaus plexippus</i>
comp43428_c0_seq1	2.38	0.00	-	0.01865	#N/A	-	-
comp43799_c0_seq6	19.71	0.91	21.77	0.01867	<i>unknown secreted protein</i>	8E-125	<i>Papilio xuthus</i>
comp64849_c0_seq1	31.25	0.01	2392.02	0.01886	<i>unknown secreted protein</i>	0	<i>Papilio xuthus</i>
comp46717_c0_seq4	1.70	0.00	-	0.01926	#N/A	-	-
comp43114_c0_seq1	29.78	5.42	5.50	0.01930	#N/A	-	-
comp43691_c0_seq1	94.43	27.59	3.42	0.01957	<i>CG9471</i>	2E-49	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp40152_c0_seq1	46.81	2.46	19.00	0.01957	<i>CG33290</i>	0.0000009	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp44071_c0_seq1	3.70	0.62	5.96	0.01965	<i>Ugt86Di</i>	6E-77	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp44014_c0_seq3	63.96	22.04	2.90	0.01980	#N/A	-	-
comp43668_c0_seq1	1.48	0.17	8.94	0.02028	#N/A	-	-
comp43668_c0_seq2	1.41	0.10	14.02	0.02051	#N/A	-	-
comp33558_c0_seq1	1.02	0.00	-	0.02053	#N/A	-	-
comp38126_c0_seq2	1.38	0.00	-	0.02088	#N/A	-	-
comp342768_c0_seq1	1.13	0.04	25.80	0.02088	#N/A	-	-
comp42837_c1_seq1	123.49	42.27	2.92	0.02089	<i>hypothetical protein KGM_10825</i>	0	<i>Danaus plexippus</i>
comp41858_c0_seq1	2.11	0.12	17.30	0.02094	<i>CG32354</i>	8E-12	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp40298_c0_seq1	19.64	1.13	17.33	0.02097	<i>unknown secreted protein</i>	4E-135	<i>Papilio xuthus</i>
comp480619_c0_seq1	1.29	0.00	-	0.02121	#N/A	-	-
comp43054_c0_seq1	4.29	1.05	4.08	0.02139	<i>CG42269</i>	0	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp26513_c0_seq1	2.36	0.01	198.54	0.02296	<i>morcin-like peptide C4</i>	1E-16	<i>Galleria mellonella</i>
comp43054_c0_seq2	3.91	1.03	3.80	0.02318	<i>CG42269</i>	0	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp37772_c0_seq1	1.59	0.16	10.16	0.02393	#N/A	-	-
comp35762_c0_seq1	5.31	0.07	73.01	0.02436	#N/A	-	-
comp37913_c0_seq1	9.80	2.81	3.49	0.02437	#N/A	-	-
comp44882_c0_seq3	2.42	0.67	3.64	0.02442	<i>Ecdysone-inducible gene L3</i>	5E-139	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp37883_c0_seq1	2.36	0.37	6.33	0.02447	#N/A	-	-
comp25111_c1_seq1	1.13	0.00	-	0.02447	<i>actin-binding LIM protein 1-like</i>	6E-44	<i>Musca domestica</i>
comp42431_c0_seq1	16.18	2.98	5.43	0.02449	<i>hypothetical protein KGM_09262</i>	4E-158	<i>Danaus plexippus</i>
comp458799_c0_seq1	1.03	0.05	21.76	0.02623	#N/A	-	-
comp36836_c0_seq1	4.22	1.39	3.04	0.02797	#N/A	-	-
comp44787_c0_seq11	2.23	0.18	12.64	0.02949	#N/A	-	-
comp39515_c0_seq3	1.57	0.10	15.35	0.02952	<i>24-dehydrocholesterol reductase</i>	0	<i>Danaus plexippus</i>
comp43707_c0_seq1	14.40	3.30	4.36	0.02967	<i>I'm not dead yet</i>	0.0005	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp39804_c0_seq8	424.13	137.92	3.08	0.03005	#N/A	-	-
comp41980_c0_seq1	15.49	1.57	9.88	0.03034	<i>CG5390</i>	7E-80	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp35593_c0_seq4	32.44	13.10	2.48	0.03226	<i>endonuclease-reverse transcriptase</i>	9E-26	<i>Bombyx mori</i>
comp37978_c0_seq1	40.06	2.57	15.56	0.03305	<i>Serpin 55B</i>	1E-28	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp36160_c0_seq1	27.02	7.03	3.85	0.03361	<i>CG6426</i>	7E-52	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp43759_c0_seq3	6.40	0.33	19.58	0.03449	#N/A	-	-

comp44299_c0_seq7	5.40	1.24	4.34	0.03449	#N/A	-	-
comp45405_c0_seq7	1.75	0.16	11.19	0.03449	#N/A	-	-
comp42382_c0_seq2	2.32	0.35	6.72	0.03561	#N/A	-	-
comp22432_c0_seq1	55.70	6.21	8.98	0.03594	<i>Cuticular protein 62Bc</i>	8E-32	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp40964_c0_seq2	1.62	0.12	13.37	0.03746	#N/A	-	-
comp43689_c0_seq3	1.37	0.12	11.47	0.03988	<i>Trehalose transporter 1-2</i>	1E-62	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp47059_c0_seq3	73.38	27.12	2.71	0.04115	<i>CG6126</i>	0	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp37083_c0_seq1	10.04	0.84	11.89	0.04237	<i>Heli-5-tox protein</i>	2E-39	<i>Helicoverpa armigera</i>
comp38792_c0_seq1	4.17	0.21	19.79	0.04237	<i>reverse transcriptase</i>	2E-81	<i>Aedes aegypti</i>
comp38101_c0_seq1	1.23	0.11	10.83	0.04237	<i>hypothetical protein KGM_01336</i>	5E-61	<i>Danaus plexippus</i>
comp44495_c0_seq2	3.39	0.57	5.95	0.04285	#N/A	-	-
comp30950_c0_seq1	2.16	0.00	-	0.04458	<i>unknown secreted protein</i>	1E-32	<i>Papilio polytes</i>
comp43663_c0_seq1	29.32	11.21	2.62	0.04537	<i>Trehalose transporter 1-1</i>	0	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp44182_c0_seq1	2.52	0.74	3.43	0.04545	<i>hypothetical protein KGM_15809</i>	6E-74	<i>Danaus plexippus</i>
comp15276_c0_seq1	304.92	13.34	22.86	0.04558	#N/A	-	-
comp45498_c0_seq1	1.88	0.21	8.94	0.04574	<i>reverse transcriptase-like protein</i>	2E-96	<i>Takifugu rubripes</i>
comp43497_c0_seq1	2.77	0.19	14.48	0.04611	<i>scab</i>	5E-35	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp44726_c0_seq3	38.90	17.42	2.23	0.04661	<i>GTP cyclohydrolase I isoform B</i>	0	<i>Papilio xuthus</i>
comp35783_c0_seq2	1.72	0.12	14.34	0.04665	<i>Syncrip</i>	4E-63	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp4783_c0_seq1	1.26	0.00	-	0.04665	#N/A	-	-
comp503385_c0_seq1	1.24	0.04	32.39	0.04685	#N/A	-	-
comp31837_c0_seq1	1.25	0.00	-	0.04695	#N/A	-	-
comp41775_c0_seq2	9.53	1.03	9.21	0.04802	<i>hypothetical protein KGM_07842</i>	5E-35	<i>Danaus plexippus</i>
comp47462_c0_seq1	21.70	7.94	2.73	0.04810	<i>hypothetical protein KGM_19649</i>	0	<i>Danaus plexippus</i>
comp44014_c0_seq2	65.52	24.24	2.70	0.04821	#N/A	-	-
comp41032_c0_seq3	34.57	3.81	9.06	0.04851	<i>prophenoloxidase-1</i>	0	<i>Bombyx mori</i>
comp21391_c0_seq1	16.97	0.76	22.48	0.04914	<i>unknown secreted protein</i>	6E-102	<i>Papilio xuthus</i>
comp104841_c0_seq1	9.33	0.00	-	0.04914	#N/A	-	-
comp46698_c0_seq3	5.03	0.78	6.46	0.04914	<i>nimrod B2</i>	1E-11	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp31989_c0_seq1	5.08	0.44	11.66	0.04930	#N/A	-	-
comp42128_c1_seq2	2.18	0.05	46.26	0.04930	#N/A	-	-
comp30508_c0_seq1	1.02	0.00	-	0.04930	#N/A	-	-
comp36168_c0_seq1	3.05	0.11	27.11	0.04935	<i>gastrulation-defective</i>	4E-15	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp22961_c0_seq1	1.29	0.00	-	0.04935	#N/A	-	-

FPKM value は 3 個体の平均値を示している。Fold change は擬態型赤色領域 / 非擬態型赤色相同領域の値を示している。

Supplementary Table 2. RNA sequencing においてベニモンアゲハの赤色領域で有意に発現上昇していた遺伝子

gene ID	FPKM value		Fold change	q.value	遺伝子名	E value	BLASTx で hit し た生物種
	赤色領域	黒色領域					
comp23303_c0_seq2	46.42	0.00	-	1.0E-126	<i>CG4797</i>	2E-32	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp23309_c0_seq1	45.34	0.03	1507.22	12.3E-126	<i>CG4797</i>	2E-32	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp23309_c0_seq2	38.93	0.00	-	225.1E-12 ₃	<i>CG4797</i>	2E-32	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp23303_c0_seq1	34.18	0.02	2068.07	2.7E-120	<i>CG4797</i>	5E-32	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp33911_c0_seq1	615.85	0.17	3567.73	212.1E-11 ₁	<i>CG12398</i>	3E-101	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp16942_c0_seq1	1014.18	0.61	1655.50	23.6E-99	<i>Cuticular protein 65Eb</i>	9E-22	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp35489_c1_seq1	610.38	0.17	3676.59	773.4E-96	<i>CG12398</i>	2E-102	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp24718_c0_seq1	8.43	0.00	-	1.7E-84	<i>uncharacterized protein LOC101736926</i>	4.00E-1 ₂	<i>Bombyx mori</i>
comp17358_c0_seq1	303.05	0.75	405.20	201.7E-84	#N/A	-	-
comp29427_c0_seq1	37.18	0.46	81.40	243.7E-84	<i>uncharacterized protein LOC101742173 isoform X1</i>	3.00E-1 ₂	<i>Bombyx mori</i>
comp28977_c0_seq1	8.81	0.01	1696.11	454.6E-84	<i>uncharacterized protein LOC101736926</i>	4.00E-1 ₂	<i>Bombyx mori</i>
comp23607_c0_seq1	89.80	0.08	1105.13	1.7E-78	<i>prophenoloxidase activating proteinase-2</i>	2E-45	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp29424_c0_seq1	37.16	0.26	140.35	38.6E-78	<i>uncharacterized protein LOC101742173 isoform X1</i>	4.00E-1 ₂	<i>Bombyx mori</i>
comp16879_c0_seq1	1041.92	0.60	1735.99	359.5E-78	<i>Cuticular protein 65Eb</i>	8E-22	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp26637_c0_seq1	90.33	0.10	937.82	918.8E-78	<i>prophenoloxidase activating proteinase-2</i>	2E-45	<i>Danaus plexippus</i>
comp19349_c0_seq1	36.18	0.00	-	14.0E-75	#N/A	-	-
comp18031_c0_seq1	20.60	0.00	-	14.0E-75	#N/A	-	-
comp19277_c0_seq1	30.95	0.05	589.07	98.9E-75	#N/A	-	-
comp17915_c0_seq1	20.83	0.00	-	829.9E-75	#N/A	-	-
comp31682_c0_seq1	8.55	0.02	355.14	61.6E-72	<i>CG2663</i>	4E-32	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp31311_c0_seq1	12.54	0.06	194.75	1.2E-69	<i>CG4797</i>	5E-48	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp31677_c0_seq1	8.50	0.06	144.24	2.2E-69	<i>CG2663</i>	4E-32	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp19836_c0_seq1	83.62	1.61	52.02	486.7E-69	<i>Sulfotransferase 4</i>	3E-100	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp26046_c0_seq1	1066.62	2.39	446.95	1.1E-66	<i>Cuticular protein 65Ec</i>	3E-23	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp40280_c1_seq1	20.00	0.00	-	1.6E-66	#N/A	-	-
comp40579_c1_seq1	19.32	0.00	-	211.8E-63	#N/A	-	-
comp39477_c0_seq4	4.48	0.03	133.63	6.6E-60	<i>CG6499</i>	0	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp36964_c0_seq2	3.89	0.01	629.47	24.8E-57	<i>Cyp6g2</i>	7E-76	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp31187_c0_seq1	14.32	0.12	117.27	171.9E-57	<i>CG4797</i>	2E-48	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp28369_c0_seq1	29.04	1.72	16.89	284.6E-57	<i>Ectoderm-expressed 3</i>	4E-132	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp20023_c0_seq1	80.43	1.50	53.44	5.4E-54	<i>Sulfotransferase 4</i>	6E-100	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp37987_c0_seq1	12.87	0.64	20.09	36.2E-54	<i>CG42741</i>	1E-40	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp29843_c0_seq1	17.78	0.15	116.38	72.6E-54	<i>uncharacterized protein LOC101744883</i>	1.00E-1 ₆	<i>Bombyx mori</i>
comp32771_c0_seq2	19.55	0.17	113.20	79.5E-54	<i>uncharacterized protein LOC101744883</i>	2.00E-1 ₆	<i>Bombyx mori</i>
comp26529_c0_seq1	355.01	11.42	31.09	240.2E-54	<i>secretory Phospholipase A2</i>	2E-29	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp36056_c0_seq1	792.43	54.50	14.54	415.3E-54	<i>black</i>	0	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp28369_c0_seq2	40.29	2.17	18.54	635.3E-54	<i>Ectoderm-expressed 3</i>	2E-177	
comp40739_c0_seq3	281.14	0.31	897.58	5.3E-51	#N/A	-	-
comp30432_c0_seq1	4.59	0.00	-	27.4E-51	#N/A	-	-
comp19220_c0_seq1	36.74	2.38	15.44	122.1E-51	<i>Ectoderm-expressed 3</i>	1E-177	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp37222_c0_seq1	61.88	3.52	17.56	32.2E-48	<i>CG42331</i>	0	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp39664_c0_seq2	13.77	0.79	17.45	33.2E-48	#N/A	-	-

comp26533_c0_seq1	348.71	10.93	31.89	462.5E-48	<i>secretory Phospholipase A2</i>	2E-29	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp29843_c0_seq2	20.00	0.19	103.19	1.2E-45	<i>uncharacterized protein LOC101744883</i>	2.00E-16	<i>Bombyx mori</i>
comp39477_c0_seq1	4.49	0.06	77.33	10.0E-45	<i>CG6499</i>	0	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp32771_c0_seq1	17.11	0.11	159.66	82.9E-45	#N/A	-	-
comp40739_c0_seq2	361.81	0.40	913.87	82.9E-45	#N/A	-	-
comp36964_c0_seq1	4.79	0.01	325.13	655.5E-45	<i>Cyp9f2</i>	5E-77	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp39477_c0_seq2	3.54	0.05	65.06	809.6E-45	<i>CG6499</i>	0	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp18525_c0_seq1	9.76	0.25	38.83	5.0E-42	<i>lethal (3) 72Ab</i>	4.1	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp39205_c0_seq1	45.62	4.63	9.85	5.1E-42	<i>PAPS synthetase</i>	0	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp30432_c0_seq2	4.13	0.02	178.95	9.3E-42	#N/A	-	-
comp34987_c0_seq1	62.12	0.77	80.69	51.1E-42	<i>Farnesyl pyrophosphate synthase</i>	1E-37	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp39508_c0_seq2	10.58	0.65	16.34	55.1E-42	<i>CG6006</i>	1E-112	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp40067_c0_seq1	3.91	0.06	62.97	115.6E-42	<i>CG6499</i>	0	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp39327_c0_seq5	1.88	0.00	429.37	255.7E-42	<i>CG4984</i>	1E-11	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp86330_c0_seq1	3.48	0.00	-	385.8E-42	#N/A	-	-
comp42178_c0_seq1	89.93	3.11	28.96	1.0E-39	<i>Odorant-binding protein 56g</i>	0.000009	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp26589_c0_seq1	10.33	0.50	20.45	59.0E-39	<i>CG42741</i>	3E-41	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp40067_c0_seq3	3.64	0.08	47.63	156.1E-39	<i>CG6499</i>	0	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp34987_c1_seq1	63.29	1.00	63.08	261.4E-39	<i>Farnesyl pyrophosphate synthase</i>	3E-37	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp39327_c0_seq4	2.16	0.01	237.84	269.6E-39	<i>CG4984</i>	1E-11	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp40067_c0_seq4	3.28	0.04	82.76	509.9E-39	<i>CG6499</i>	0	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp48451_c0_seq1	57.26	3.44	16.67	668.8E-39	#N/A	-	-
comp30918_c0_seq2	26.11	0.66	39.29	890.6E-39	<i>CG10407</i>	1E-30	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp18719_c0_seq1	263.56	1.37	192.38	2.3E-36	<i>TweedleE</i>	2E-25	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp39327_c0_seq3	1.84	0.02	74.16	70.4E-36	<i>CG4984</i>	1E-11	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp26140_c0_seq1	100.80	5.83	17.29	78.6E-36	<i>CG6055</i>	2E-136	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp20726_c0_seq1	10.80	0.30	35.55	130.7E-36	<i>CG10407</i>	1E-30	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp39205_c0_seq2	41.44	5.03	8.23	227.4E-36	<i>PAPS synthetase</i>	0	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp30900_c0_seq1	24.56	0.39	62.60	247.4E-36	<i>CG10407</i>	1E-30	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp26049_c0_seq1	1064.68	2.68	397.98	530.6E-36	<i>Cuticular protein 65Ec</i>	2E-23	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp29589_c0_seq1	38.81	3.67	10.58	590.4E-36	<i>Dopa decarboxylase</i>	4E-174	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp38871_c0_seq2	45.86	4.96	9.24	784.3E-36	<i>PAPS synthetase</i>	0	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp37153_c0_seq1	53.60	5.00	10.72	2.7E-33	<i>CG42331</i>	0	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp29482_c0_seq1	38.18	3.97	9.61	3.0E-33	<i>Dopa decarboxylase</i>	4E-174	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp39046_c0_seq2	8.44	0.60	14.09	5.6E-33	<i>Odorant-binding protein 56g</i>	7E-112	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp42303_c0_seq1	107.67	3.67	29.38	5.6E-33	<i>CG6006</i>	0.000006	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp38871_c0_seq1	42.11	4.74	8.88	7.8E-33	<i>PAPS synthetase</i>	0	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp39664_c0_seq1	9.00	0.54	16.61	10.0E-33	#N/A	-	-
comp32217_c0_seq1	17.13	0.28	60.98	26.7E-33	<i>uncharacterized protein LOC101735858</i>	4.00E-171	<i>Bombyx mori</i>
comp37987_c0_seq2	12.54	0.69	18.26	127.3E-33	<i>CG42741</i>	1E-40	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp20128_c0_seq1	9.45	0.00	-	151.4E-33	#N/A	-	-
comp50980_c0_seq1	22.67	2.65	8.55	194.7E-33	<i>CG17211</i>	1E-10	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp37699_c2_seq2	12.19	1.10	11.07	214.1E-33	<i>CG11318</i>	8E-38	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp39665_c1_seq1	10.77	0.70	15.44	646.1E-33	#N/A	-	-
comp40468_c3_seq1	85.59	6.28	13.62	849.3E-33	<i>Lysyl-tRNA synthetase</i>	5.5	<i>Drosophila melanogaster</i>

comp20672_c0_seq2	9.76	0.00	-	1.6E-30	#N/A	-	-
comp39508_c0_seq1	10.71	0.81	13.18	1.9E-30	CG6006	1E-112	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp52815_c0_seq1	22.65	2.75	8.24	2.2E-30	CG17211	1E-10	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp33849_c0_seq2	13.54	0.00	-	3.0E-30	#N/A	-	-
comp44148_c0_seq1	55.57	0.71	77.92	3.8E-30	#N/A	-	-
comp33230_c0_seq1	3371.88	15.44	218.36	15.4E-30	#N/A	-	-
comp17788_c0_seq1	181.24	7.17	25.28	24.9E-30	#N/A	-	-
comp26484_c0_seq1	18.63	0.00	-	28.5E-30	#N/A	-	-
comp33230_c1_seq1	3150.04	14.67	214.71	37.3E-30	#N/A	-	-
comp37987_c1_seq1	10.39	0.55	18.95	41.6E-30	#N/A	-	-
comp33917_c0_seq1	11.68	0.00	-	56.9E-30	#N/A	-	-
comp40970_c0_seq1	767.85	39.24	19.57	82.4E-30	Cuticular protein 65Eb	1E-11	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp34261_c0_seq2	12.42	0.00	-	137.8E-30	#N/A	-	-
comp40633_c0_seq1	11.61	0.95	12.25	455.0E-30	weary	3E-148	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp34644_c0_seq1	28.23	1.51	18.75	1.1E-27	I[[h]] channel	0	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp37400_c0_seq2	28.51	1.77	16.09	3.1E-27	CG30263	4E-46	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp39416_c1_seq3	10.53	0.91	11.52	3.6E-27	CG11318	3E-38	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp39416_c1_seq1	9.27	0.83	11.10	5.3E-27	CG11318	6E-38	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp17814_c0_seq2	16.57	2.05	8.09	12.8E-27	CG8839	2E-153	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp29555_c0_seq6	11.36	1.33	8.52	14.2E-27	CG8839	0	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp40973_c0_seq1	769.25	37.36	20.59	20.0E-27	Cuticular protein 65Eb	1E-11	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp40760_c1_seq73	20.82	1.19	17.46	20.9E-27	yellow-d	3E-91	<i>Papilio xuthus</i>
comp30900_c0_seq3	15.18	0.56	27.24	27.6E-27	CG10407	1E-31	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp37987_c1_seq2	11.39	0.57	20.12	28.4E-27	#N/A	-	-
comp17814_c0_seq1	20.83	2.48	8.40	31.9E-27	CG8839	0	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp26545_c0_seq1	16.80	0.00	-	34.0E-27	#N/A	-	-
comp26600_c0_seq1	93.73	6.20	15.12	34.2E-27	CG6055	1E-135	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp40633_c0_seq2	12.31	1.02	12.07	58.4E-27	weary	5E-167	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp40628_c0_seq2	1.75	0.14	12.96	78.3E-27	Thioester-containing protein 2	2E-32	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp34644_c0_seq2	23.15	1.24	18.70	97.2E-27	I[[h]] channel	0	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp36218_c0_seq1	804.51	56.49	14.24	1.0E-24	black	0	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp37507_c0_seq2	28.34	1.74	16.33	1.7E-24	CG30263	4E-46	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp39665_c1_seq2	15.10	1.01	14.92	1.7E-24	#N/A	-	-
comp47622_c0_seq1	54.74	3.61	15.18	2.5E-24	#N/A	-	-
comp14998_c0_seq1	40.07	4.09	9.80	3.8E-24	hypothetical protein LOTGIDRAFT_85780	7.00E-09	<i>Lottia gigantea</i>
comp44061_c0_seq1	51.35	0.82	62.29	4.5E-24	#N/A	-	-
comp39046_c0_seq5	7.82	0.80	9.79	5.9E-24	CG6006	5E-112	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp26386_c0_seq1	186.35	7.75	24.03	6.0E-24	#N/A	-	-
comp39046_c0_seq1	8.67	0.73	11.96	6.0E-24	CG6006	7E-112	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp29317_c0_seq1	25.01	1.29	19.45	7.4E-24	I[[h]] channel	0	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp37476_c0_seq2	1.95	0.06	30.40	8.8E-24	CG15020	0	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp39477_c0_seq3	3.53	0.06	58.07	10.3E-24	CG6499	0	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp40726_c0_seq9	2.01	0.00	-	11.2E-24	#N/A	-	-
comp37507_c0_seq1	27.08	1.52	17.80	12.1E-24	CG30263	4E-46	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp40633_c1_seq1	10.08	0.98	10.24	13.3E-24	weary	4E-151	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp40760_c1_seq17	10.31	0.95	10.88	16.2E-24	yellow-d	6.00E-142	<i>Papilio xuthus</i>
comp39136_c0_seq2	2.77	0.21	13.13	20.6E-24	CG34135	1E-52	<i>Drosophila melanogaster</i>

comp37400_c0_seq1	27.66	1.55	17.85	25.9E-24	<i>CG30263</i>	4E-46	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp33064_c0_seq1	5.07	0.00	-	34.8E-24	#N/A	-	-
comp31873_c0_seq1	8.01	0.99	8.13	46.7E-24	<i>Fish-lips</i>	6E-80	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp36953_c0_seq2	5.81	0.29	19.87	47.0E-24	<i>Glucose dehydrogenase</i>	6E-140	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp35274_c1_seq1	51.46	1.87	27.58	48.5E-24	<i>fbl6</i>	1E-102	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp32394_c0_seq1	17.32	0.40	43.43	60.5E-24	<i>uncharacterized protein LOC101735858</i>	4.00E-171	<i>Bombyx mori</i>
comp39046_c0_seq4	7.89	0.83	9.55	69.8E-24	<i>CG6006</i>	6E-112	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp30892_c0_seq1	80.78	4.23	19.09	92.3E-24	<i>scarface</i>	3E-42	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp22463_c0_seq1	267.09	1.22	218.68	115.1E-24	<i>TweedleE</i>	3E-25	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp88665_c0_seq1	6.08	0.06	98.97	125.9E-24	#N/A	-	-
comp38477_c0_seq1	4.57	0.29	15.78	152.8E-24	#N/A	-	-
comp21719_c0_seq1	15.46	1.20	12.83	155.5E-24	<i>obstructor-E</i>	3E-63	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp92088_c0_seq1	5.19	0.00	-	186.4E-24	#N/A	-	-
comp12065_c0_seq1	1.64	0.03	65.47	209.0E-24	#N/A	-	-
comp27065_c0_seq2	1.43	0.00	300.76	317.9E-24	<i>Trehalose transporter 1-2</i>	1E-54	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp35410_c0_seq1	53.24	3.37	15.81	393.5E-24	<i>scarface</i>	5E-42	
comp31233_c0_seq1	5.94	0.00	-	430.4E-24	#N/A	-	-
comp29981_c1_seq2	17.21	2.05	8.41	813.1E-24	<i>vestigial-like</i>	4.00E-19	<i>Bombyx mori</i>
comp39136_c1_seq1	2.61	0.18	14.37	924.4E-24	<i>CG34135</i>	1E-52	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp39416_c1_seq2	10.86	0.95	11.44	1.3E-21	<i>CG11318</i>	7E-38	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp31163_c0_seq1	18.91	3.27	5.78	1.5E-21	<i>beadex</i>	6E-74	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp26075_c0_seq1	62.93	9.31	6.76	2.0E-21	<i>unknown unsecreted protein</i>	4.00E-42	<i>Papilio polytes</i>
comp27223_c0_seq2	1.72	0.03	50.79	2.4E-21	<i>Trehalose transporter 1-2</i>	3E-59	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp25417_c0_seq1	18.55	1.41	13.18	2.7E-21	<i>obstructor-E</i>	6E-64	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp30030_c0_seq1	1.50	0.04	42.89	3.1E-21	#N/A	-	-
comp20668_c0_seq1	4.87	0.00	-	3.2E-21	#N/A	-	-
comp41160_c0_seq1	279.62	43.00	6.50	3.6E-21	<i>Cuticular protein 76Bd</i>	3E-35	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp36609_c0_seq1	2.06	0.03	63.26	6.6E-21	<i>CG15020</i>	0	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp40617_c0_seq8	1.21	0.08	15.16	11.1E-21	<i>Thioester-containing protein 2</i>	1E-32	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp26174_c0_seq1	65.57	10.02	6.54	11.5E-21	<i>unknown unsecreted protein</i>	4.00E-42	<i>Papilio polytes</i>
comp33323_c0_seq1	621.29	14.77	42.08	25.3E-21	<i>Trypsin 29F</i>	2E-46	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp30918_c0_seq1	15.39	0.73	21.02	34.0E-21	<i>CG10407</i>	7E-32	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp36978_c0_seq5	1.14	0.06	19.86	37.9E-21	<i>shavenoid</i>	1E-10	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp38928_c0_seq2	23.78	3.73	6.37	55.3E-21	<i>CG2540</i>	3E-26	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp40633_c1_seq2	11.35	1.07	10.57	64.6E-21	<i>weary</i>	4E-172	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp55472_c0_seq1	7.24	0.90	8.09	81.7E-21	<i>fatty acid bindin protein</i>	2E-27	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp13351_c0_seq1	8.51	1.38	6.15	86.9E-21	<i>Ecdysone-inducible gene L3</i>	3E-155	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp16183_c0_seq1	280.27	43.61	6.43	149.7E-21	<i>Cuticular protein 76Bd</i>	3E-35	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp38477_c0_seq2	8.93	1.11	8.07	234.4E-21	#N/A	-	-
comp34090_c0_seq1	1.67	0.00	-	236.8E-21	#N/A	-	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp40067_c0_seq2	2.63	0.11	23.51	259.1E-21	<i>CG6499</i>	0	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp17560_c0_seq1	6.97	0.12	60.34	346.7E-21	#N/A	-	-
comp31321_c0_seq1	18.13	3.42	5.31	372.4E-21	<i>beadex</i>	6E-74	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp38924_c0_seq1	30.09	5.05	5.96	590.0E-21	<i>CG2540</i>	1E-45	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp29710_c0_seq1	2.82	0.10	28.83	793.0E-21	<i>uncharacterized protein LOC101744777</i>	2.00E-85	<i>Bombyx mori</i>
comp29312_c0_seq1	4.08	0.00	-	1.1E-18	#N/A	-	-

comp38928_c0_seq3	22.37	3.91	5.73	1.1E-18	<i>CG2540</i>	1E-45	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp29555_c0_seq5	9.38	1.26	7.45	1.2E-18	<i>CG8839</i>	4E-153	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp40617_c0_seq3	1.08	0.08	14.27	1.2E-18	<i>Thioester-containing protein 2</i>	1E-32	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp116022_c0_seq1	3.19	0.24	13.04	1.3E-18	#N/A	-	-
comp27150_c0_seq1	4.69	0.00	-	1.3E-18	#N/A	-	-
comp42198_c0_seq1	114.22	21.23	5.38	1.5E-18	<i>CG10638</i>	4E-79	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp30018_c0_seq1	3.69	0.46	8.10	2.2E-18	<i>water witch</i>	0	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp27227_c0_seq1	6.55	0.00	-	2.8E-18	#N/A	-	-
comp17171_c0_seq1	135.57	28.67	4.73	3.1E-18	<i>CG8199</i>	1E-178	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp25355_c0_seq1	1.08	0.00	-	3.7E-18	<i>thisbe</i>	0.00001	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp13351_c0_seq2	8.05	1.35	5.97	4.7E-18	<i>Ecdysone-inducible gene L3</i>	7E-156	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp27223_c0_seq1	1.53	0.05	28.42	4.8E-18	<i>Trehalose transporter 1-2</i>	4E-59	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp26186_c0_seq2	10.96	2.03	5.40	5.2E-18	<i>Trehalose transporter 1-2</i>	4E-68	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp18441_c0_seq1	13.65	1.83	7.47	6.0E-18	<i>CG9701</i>	5E-171	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp35766_c0_seq1	1.44	0.04	40.12	6.6E-18	<i>CG33181</i>	6E-146	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp34791_c0_seq1	3.49	0.03	111.35	7.7E-18	#N/A	-	-
comp37328_c0_seq9	6.25	0.86	7.30	7.9E-18	<i>CG17754</i>	5E-44	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp26262_c0_seq1	13.27	0.41	32.37	8.9E-18	<i>Pherokine 3</i>	9E-25	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp31563_c0_seq1	6.34	0.05	117.39	9.5E-18	#N/A	-	-
comp21571_c0_seq1	56.18	9.75	5.76	10.6E-18	<i>knockdown</i>	0	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp30279_c1_seq1	20.98	0.80	26.10	19.9E-18	<i>yellow-d</i>	0.000	<i>Papilio xuthus</i>
comp38928_c0_seq1	23.10	4.13	5.59	24.7E-18	<i>CG2540</i>	3E-12	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp17027_c0_seq1	116.99	25.69	4.55	29.6E-18	<i>CG8199</i>	2E-177	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp40969_c0_seq1	991.56	8.25	120.15	29.8E-18	<i>CG34461</i>	2E-21	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp20786_c0_seq1	8.48	1.50	5.64	32.9E-18	<i>kraken</i>	4E-117	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp42317_c0_seq1	112.91	20.82	5.42	34.6E-18	<i>CG10638</i>	4E-79	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp30564_c0_seq2	2.48	0.03	93.20	55.4E-18	#N/A	-	-
comp38206_c0_seq10	5.37	0.02	262.00	68.0E-18	#N/A	-	-
comp20484_c0_seq2	2.85	0.00	-	70.6E-18	#N/A	-	-
comp39958_c1_seq1	4.94	0.28	17.52	84.4E-18	<i>CG1208</i>	8E-118	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp33628_c0_seq1	5.46	0.03	211.19	102.5E-18	#N/A	-	-
comp29285_c0_seq1	3.17	0.00	-	123.0E-18	<i>disc large 1</i>	1E-08	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp26632_c0_seq1	5.98	0.91	6.60	153.4E-18	#N/A	-	-
comp30144_c0_seq1	7.91	0.97	8.16	248.5E-18	<i>Fish-lips</i>	6E-80	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp39142_c6_seq1	616.14	14.27	43.17	248.8E-18	<i>Trypsin 29F</i>	2E-46	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp37328_c0_seq2	7.29	0.72	10.18	248.9E-18	<i>fatty acid bindin protein</i>	9E-27	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp39680_c0_seq1	1.99	0.21	9.38	264.9E-18	#N/A	-	-
comp32114_c0_seq2	6.48	0.69	9.40	295.9E-18	<i>uncharacterized protein LOC101746861</i>	0	<i>Bombyx mori</i>
comp37243_c0_seq1	1.86	0.04	46.77	345.4E-18	<i>CG4984</i>	3E-12	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp20717_c0_seq1	2.20	0.00	-	357.1E-18	#N/A	-	-
comp18000_c0_seq1	1.40	0.06	21.53	392.9E-18	<i>CG15890</i>	2E-108	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp20851_c0_seq1	2.70	0.02	139.22	466.1E-18	<i>disc large 1</i>	5E-08	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp40778_c1_seq12	3.44	0.07	46.37	534.6E-18	<i>CG5972</i>	3E-21	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp31005_c0_seq1	2.19	0.05	41.68	684.6E-18	<i>uncharacterized protein LOC101744777</i>	2.00E-8 5	<i>Bombyx mori</i>
comp39283_c0_seq1	45.65	9.58	4.77	913.9E-18	<i>GTP cyclohydrolase I isoform A</i>	4.00E-1 49	<i>Papilio xuthus</i>
comp30689_c0_seq2	9.07	1.62	5.61	987.6E-18	<i>Trehalose transporter 1-2</i>	6E-67	<i>Drosophila melanogaster</i>

comp36762_c1_seq4	1.46	0.00	-	1.1E-15	<i>unknown secreted protein</i>	3.00E-19	<i>Papilio polytes</i>
comp29981_c1_seq1	4.47	0.61	7.31	1.2E-15	#N/A	-	-
comp26632_c0_seq2	17.93	2.92	6.13	1.6E-15	<i>vestigial-like</i>	4.00E-19	<i>Bombyx mori</i>
comp37072_c0_seq1	8.75	0.49	17.95	1.6E-15	#N/A	-	-
comp35518_c0_seq1	1.12	0.01	116.75	1.6E-15	<i>octopamine receptor 2</i>	3E-147	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp13506_c1_seq1	2.38	0.20	11.70	1.9E-15	#N/A	-	-
comp20428_c0_seq1	8.36	1.58	5.29	2.3E-15	<i>kraken</i>	4E-117	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp39283_c2_seq1	46.80	10.09	4.64	2.4E-15	<i>GTP cyclohydrolase I isoform A</i>	3.00E-149	<i>Papilio xuthus</i>
comp18340_c0_seq1	4.01	0.00	-	2.6E-15	#N/A	-	-
comp44872_c0_seq1	55.14	9.84	5.60	2.7E-15	<i>knockdown</i>	0	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp28908_c0_seq1	7.66	0.00	-	2.9E-15	#N/A	-	-
comp36921_c0_seq1	2.15	0.07	30.33	3.3E-15	#N/A	-	-
comp26262_c1_seq1	12.66	0.54	23.32	4.1E-15	<i>Pherokine 3</i>	1E-24	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp13904_c0_seq1	8.45	1.49	5.66	4.2E-15	<i>Ecdysone-inducible gene L3</i>	7E-156	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp16973_c0_seq1	6.82	0.00	-	5.9E-15	#N/A	-	-
comp37699_c2_seq4	11.41	1.00	11.45	6.1E-15	<i>CG11318</i>	7E-38	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp40921_c0_seq1	2163.31	393.62	5.50	6.1E-15	#N/A	-	-
comp32817_c0_seq1	81.61	11.24	7.26	6.4E-15	<i>lethal (2) essential for life</i>	5E-33	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp21372_c0_seq1	40.10	8.96	4.47	7.6E-15	<i>CG8492</i>	2E-30	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp26186_c0_seq1	9.04	1.77	5.11	7.7E-15	<i>Trehalose transporter 1-2</i>	1E-67	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp39199_c0_seq1	14.93	2.65	5.64	7.7E-15	<i>Trehalase</i>	2E-150	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp21466_c0_seq1	41.24	8.65	4.77	7.9E-15	<i>CG8492</i>	2E-30	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp33605_c0_seq2	3.24	0.56	5.80	12.0E-15	<i>Toll-7</i>	0	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp40617_c0_seq5	1.03	0.12	8.38	13.5E-15	<i>Thioester-containing protein 2</i>	1E-27	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp40920_c0_seq1	2299.12	425.35	5.41	13.8E-15	#N/A	-	-
comp24880_c0_seq1	1.22	0.00	-	14.3E-15	<i>CG9512</i>	1E-57	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp13866_c0_seq1	3.14	0.17	18.13	16.1E-15	<i>uncharacterized protein LOC101740429</i>	6.00E-158	<i>Bombyx mori</i>
comp96298_c0_seq1	3.55	0.21	16.70	16.4E-15	<i>Cytochrome b5</i>	4E-19	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp27065_c0_seq1	1.32	0.06	22.07	20.1E-15	<i>Trehalose transporter 1-2</i>	5E-59	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp13904_c0_seq2	8.78	1.46	6.02	20.9E-15	<i>Ecdysone-inducible gene L3</i>	2E-155	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp21920_c0_seq1	1.04	0.00	-	24.9E-15	<i>thisbe</i>	0.000007	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp13921_c0_seq1	2.55	0.05	49.74	28.9E-15	<i>Tetraspanin 2A</i>	1E-60	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp33641_c0_seq1	8.09	0.21	38.39	29.2E-15	#N/A	-	-
comp39279_c0_seq1	15.01	2.80	5.36	29.2E-15	<i>Trehalase</i>	1E-150	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp29875_c0_seq1	61.15	11.60	5.27	33.6E-15	<i>CG6084</i>	7E-126	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp20425_c0_seq2	3.85	0.04	98.27	33.6E-15	<i>unknown secreted protein</i>	4.00E-42	<i>Papilio polytes</i>
comp39117_c0_seq1	62.30	13.13	4.75	40.2E-15	<i>Dopa decarboxylase</i>	0	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp39136_c0_seq1	3.56	0.29	12.34	45.7E-15	<i>CG34135</i>	1E-52	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp33312_c0_seq1	7.17	0.15	46.30	49.3E-15	#N/A	-	-
comp31146_c0_seq1	220.35	42.08	5.24	57.8E-15	<i>CG7777</i>	9E-66	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp27338_c0_seq1	1.18	0.01	88.83	60.1E-15	<i>Cyp49a1</i>	2E-80	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp179115_c0_seq1	1.71	0.07	26.14	60.8E-15	<i>unknown secreted protein</i>	4.00E-144	<i>Papilio polytes</i>
comp34444_c0_seq1	81.18	11.30	7.19	70.5E-15	<i>CG3108</i>	5E-133	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp14123_c0_seq1	13.12	1.83	7.17	74.7E-15	<i>CG9701</i>	6E-171	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp32076_c0_seq1	5.54	0.15	37.33	78.4E-15	#N/A	-	-
comp38477_c0_seq3	4.48	0.44	10.09	79.6E-15	#N/A	-	-

comp26646_c0_seq1	61.17	11.70	5.23	88.2E-15	<i>CG6084</i>	8E-126	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp32489_c0_seq1	30.36	7.19	4.22	104.8E-15	<i>CG6847</i>	2E-45	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp34389_c0_seq1	80.50	11.35	7.09	110.8E-15	<i>CG3108</i>	5E-133	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp30689_c0_seq5	11.18	2.22	5.03	112.2E-15	<i>Trehalose transporter 1-2</i>	5E-68	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp40022_c1_seq2	3.77	0.38	9.96	112.4E-15	<i>Gelsolin</i>	4E-125	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp40726_c0_seq2	1.52	0.04	38.36	129.9E-15	#N/A	-	-
comp31628_c0_seq1	3.63	0.53	6.91	142.6E-15	<i>water witch</i>	0	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp27836_c0_seq1	2.86	0.18	15.50	163.3E-15	<i>uncharacterized protein LOC101740429</i>	6.00E-158	<i>Bombyx mori</i>
comp28774_c0_seq1	3.46	0.00	-	165.7E-15	#N/A	-	-
comp36594_c0_seq5	19.72	2.09	9.43	181.2E-15	#N/A	4E-24	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp38745_c0_seq1	57.56	12.20	4.72	195.8E-15	<i>Dopa decarboxylase</i>	0	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp34569_c0_seq2	1.71	0.03	56.85	208.5E-15	<i>CG13634</i>	6E-30	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp29051_c0_seq1	1.30	0.04	29.56	212.9E-15	<i>Cyp49a1</i>	8E-80	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp39531_c0_seq2	109.06	26.68	4.09	231.9E-15	<i>Transglutaminase</i>	3E-123	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp31566_c0_seq1	4.10	0.00	-	299.0E-15	#N/A	-	-
comp30564_c0_seq1	2.65	0.11	24.81	319.2E-15	#N/A	-	-
comp32468_c0_seq1	30.55	7.08	4.32	351.9E-15	<i>CG6847</i>	2E-45	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp40580_c0_seq3	33.54	7.24	4.63	490.4E-15	<i>CG10960</i>	4E-50	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp35033_c0_seq1	3.64	0.59	6.16	580.1E-15	<i>CG34455</i>	2E-24	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp32615_c0_seq1	5.29	0.32	16.42	609.5E-15	#N/A	-	-
comp39142_c17_seq6	12.83	1.06	12.16	669.2E-15	#N/A	-	-
comp38476_c1_seq1	9.22	1.74	5.31	673.2E-15	<i>Cadherin 86C</i>	0	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp32814_c0_seq1	83.02	12.13	6.85	749.6E-15	<i>lethal (2) essential for life</i>	5E-33	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp30572_c0_seq1	215.78	40.29	5.36	794.2E-15	<i>CG7777</i>	1E-65	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp35711_c0_seq2	64.41	15.96	4.04	829.0E-15	<i>CG18814</i>	4E-15	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp38476_c0_seq2	8.21	1.80	4.56	945.2E-15	<i>Cadherin 86C</i>	0	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp40768_c1_seq1	2.84	0.05	52.89	1.1E-12	<i>CG9572</i>	2E-21	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp36596_c0_seq3	1.39	0.06	24.82	1.2E-12	<i>unknown secreted protein</i>	4.00E-19	<i>Papilio polytes</i>
comp15252_c0_seq1	63.87	14.82	4.31	1.4E-12	#N/A	-	-
comp40739_c0_seq1	233.92	0.31	750.68	1.4E-12	#N/A	-	-
comp40875_c0_seq5	1.32	0.12	10.61	1.8E-12	<i>hypothetical protein CAPTEDRAFT_208803</i>	6.00E-07	<i>Capitella teleta</i>
comp36659_c0_seq1	21.87	5.54	3.94	1.8E-12	<i>bloated tubules</i>	1E-31	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp31346_c0_seq1	3.16	0.54	5.91	2.0E-12	<i>Toll-7</i>	0	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp35711_c0_seq1	122.92	30.58	4.02	2.4E-12	<i>CG18814</i>	3E-25	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp38873_c3_seq6	37.81	9.67	3.91	2.5E-12	<i>CG9391</i>	2E-91	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp29640_c0_seq1	5.39	0.74	7.31	2.5E-12	<i>uncharacterized protein LOC101746861</i>	0	<i>Bombyx mori</i>
comp29051_c0_seq3	1.07	0.00	-	3.0E-12	<i>Cyp12a5</i>	2E-66	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp26256_c0_seq1	146.31	29.51	4.96	3.1E-12	<i>unknown secreted protein</i>	3.00E-16	<i>Papilio polytes</i>
comp32909_c0_seq1	1.17	0.03	45.26	3.3E-12	#N/A	-	-
comp36737_c0_seq3	38.15	10.00	3.82	3.5E-12	<i>CG9391</i>	2E-91	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp30219_c0_seq1	2.17	0.00	-	3.9E-12	#N/A	-	-
comp38476_c0_seq1	7.76	1.54	5.04	3.9E-12	<i>Cadherin 86C</i>	0	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp36762_c1_seq3	1.52	0.03	43.92	4.2E-12	#N/A	-	-
comp38454_c0_seq1	2.74	0.58	4.70	4.2E-12	<i>Distal-less</i>	1E-65	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp38476_c1_seq2	9.07	1.91	4.76	4.4E-12	<i>Cadherin 86C</i>	0	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp36596_c0_seq2	1.42	0.06	25.34	5.4E-12	<i>unknown secreted protein</i>	4.00E-19	<i>Papilio polytes</i>

comp36650_c0_seq3	31.80	7.11	4.47	5.6E-12	<i>bunched</i>	1E-22	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp34864_c0_seq1	8.54	1.02	8.41	6.3E-12	<i>hypothetical protein KGM_01741</i>	0	<i>Danaus plexippus</i>
comp36409_c0_seq1	4.05	0.48	8.48	7.9E-12	<i>CG8562</i>	2E-73	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp38476_c0_seq3	8.17	1.77	4.61	9.2E-12	<i>Cadherin 86C</i>	0	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp34614_c0_seq1	17.40	1.99	8.76	10.3E-12	<i>vestigial-like</i>	5.00E-10	<i>Bombyx mori</i>
comp19817_c0_seq1	6.93	0.07	106.19	11.5E-12	<i>#N/A</i>	-	-
comp93768_c0_seq1	3.85	0.03	150.00	11.8E-12	<i>#N/A</i>	-	-
comp36596_c0_seq4	1.32	0.04	33.88	17.1E-12	<i>unknown secreted protein</i>	3.00E-19	<i>Papilio polytes</i>
comp39958_c0_seq1	6.47	0.25	25.42	18.0E-12	<i>CG1208</i>	1E-116	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp20425_c0_seq1	3.56	0.04	85.93	19.5E-12	<i>unknown secreted protein</i>	2.00E-42	<i>Papilio polytes</i>
comp74302_c0_seq1	8.17	1.72	4.76	21.1E-12	<i>neyo</i>	0	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp39526_c1_seq11	4.90	1.08	4.54	25.3E-12	<i>death executioner Bcl-2 homologue</i>	1E-10	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp29012_c0_seq1	1.46	0.03	45.99	25.3E-12	<i>CG13634</i>	8E-30	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp34154_c1_seq2	5.58	0.19	29.14	29.0E-12	<i>Cuticular protein 11B</i>	2E-16	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp36900_c1_seq1	2.78	0.38	7.40	29.8E-12	<i>#N/A</i>	-	-
comp40420_c0_seq1	3.11	0.62	5.04	31.2E-12	<i>CG4829</i>	1E-141	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp20455_c0_seq1	5.80	0.11	55.26	32.5E-12	<i>#N/A</i>	-	-
comp30689_c0_seq1	8.50	1.88	4.51	34.0E-12	<i>Trehalose transporter 1-2</i>	2E-67	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp32189_c0_seq1	10.31	1.71	6.05	44.1E-12	<i>#N/A</i>	-	-
comp32593_c0_seq1	100.08	25.73	3.89	45.0E-12	<i>CG18814</i>	3E-25	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp30219_c0_seq2	2.43	0.05	51.22	46.7E-12	<i>#N/A</i>	-	-
comp12121_c0_seq1	1.16	0.05	23.50	55.0E-12	<i>#N/A</i>	-	-
comp30164_c0_seq1	3.61	0.00	-	61.1E-12	<i>#N/A</i>	-	-
comp40617_c0_seq2	1.16	0.10	11.31	65.9E-12	<i>Thioester-containing protein 2</i>	1E-27	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp41471_c0_seq1	241.50	34.23	7.05	72.9E-12	<i>α-tubulin at 85E</i>	8E-64	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp17821_c0_seq1	32.32	6.53	4.95	74.1E-12	<i>CG6836</i>	1E-11	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp35342_c0_seq1	21.83	5.54	3.94	74.4E-12	<i>bloated tubules</i>	1E-31	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp22456_c0_seq1	141.67	29.35	4.83	80.7E-12	<i>unknown secreted protein</i>	3.00E-16	<i>Papilio polytes</i>
comp16641_c0_seq1	602.70	162.46	3.71	89.2E-12	<i>CG17127</i>	2E-34	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp35637_c0_seq2	4.76	0.96	4.93	96.3E-12	<i>CG34455</i>	2E-89	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp39916_c0_seq1	1.92	0.13	14.43	100.3E-12	<i>#N/A</i>	-	-
comp31924_c0_seq4	3.51	0.16	21.88	115.4E-12	<i>#N/A</i>	-	-
comp158876_c0_seq1	1.86	0.00	-	129.8E-12	<i>Trypsin 29F</i>	2E-50	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp35999_c0_seq1	1.91	0.26	7.49	134.8E-12	<i>CG9701</i>	8E-161	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp30514_c0_seq1	1.17	0.01	81.44	150.8E-12	<i>Melanization Protease 1</i>	1E-75	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp30014_c0_seq1	1.07	0.00	-	162.1E-12	<i>Peroxidase</i>	1E-67	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp18154_c0_seq1	126.82	10.17	12.47	218.5E-12	<i>cuticular protein PpolCPG14</i>	7.00E-58	<i>Papilio polytes</i>
comp35033_c0_seq2	4.87	0.86	5.67	271.3E-12	<i>CG34455</i>	4E-44	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp39142_c8_seq8	27.81	0.78	35.74	272.7E-12	<i>#N/A</i>	-	-
comp31614_c0_seq1	5.63	0.00	-	280.4E-12	<i>#N/A</i>	-	-
comp35269_c0_seq2	1.06	0.01	92.64	308.0E-12	<i>CG10175</i>	1E-68	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp40977_c0_seq1	598.84	165.34	3.62	314.2E-12	<i>CG17127</i>	2E-34	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp39969_c3_seq9	3.35	0.84	3.99	317.7E-12	<i>Dishevelled Associated Activator of Morphogenesis</i>	0	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp40016_c0_seq2	71.67	16.93	4.23	317.7E-12	<i>Transglutaminase</i>	4E-123	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp40420_c0_seq3	2.89	0.66	4.41	351.6E-12	<i>CG4829</i>	1E-141	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp20484_c0_seq1	2.25	0.00	-	365.3E-12	<i>#N/A</i>	-	-

comp36762_c1_seq1	1.52	0.07	22.48	377.9E-12	<i>unknown secreted protein</i>	3.00E-19	<i>Papilio polytes</i>
comp32420_c0_seq1	9.96	2.63	3.79	381.5E-12	<i>bubblegum</i>	0	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp32609_c0_seq2	4.24	0.11	37.59	393.8E-12	<i>#N/A</i>	-	-
comp35033_c0_seq3	4.69	1.01	4.63	420.7E-12	<i>CG34455</i>	1E-89	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp37701_c0_seq4	3.00	0.11	28.05	427.6E-12	<i>CG11550</i>	5E-62	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp67693_c0_seq1	7.78	1.21	6.41	436.1E-12	<i>Cuticular protein 56F</i>	0.000002	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp41404_c0_seq1	285.69	43.42	6.58	436.6E-12	<i>α-tubulin at 85E</i>	4E-65	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp23929_c0_seq2	2.21	0.00	-	463.3E-12	<i>Trypsin 29F</i>	2E-50	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp40875_c0_seq9	1.34	0.15	8.70	479.0E-12	<i>#N/A</i>	-	-
comp24883_c0_seq1	14.97	3.01	4.98	492.8E-12	<i>Cuticular protein 62Bc</i>	3E-20	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp14436_c0_seq1	3.05	0.00	-	567.6E-12	<i>CG34461</i>	1E-29	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp36650_c0_seq1	20.72	5.46	3.79	605.7E-12	<i>bunched</i>	5E-36	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp226473_c0_seq1	1.53	0.08	18.13	661.4E-12	<i>#N/A</i>	-	-
comp38477_c1_seq3	4.77	0.52	9.21	733.5E-12	<i>#N/A</i>	-	-
comp36953_c0_seq1	5.86	0.38	15.46	797.5E-12	<i>Glucose dehydrogenase</i>	3E-139	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp13252_c0_seq1	10.54	1.79	5.90	827.0E-12	<i>Cuticular protein 62Bc</i>	1E-19	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp38477_c1_seq1	3.83	0.42	9.05	836.4E-12	<i>#N/A</i>	-	-
comp40875_c0_seq11	1.20	0.14	8.54	841.2E-12	<i>#N/A</i>	-	-
comp28716_c0_seq4	1.05	0.04	24.71	865.1E-12	<i>CG32204</i>	1E-68	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp38172_c1_seq27	3.89	0.95	4.08	908.1E-12	<i>sprite</i>	0.0003	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp20374_c0_seq1	4.44	0.23	19.32	930.9E-12	<i>#N/A</i>	-	-
comp25564_c0_seq1	13.02	3.78	3.44	958.5E-12	<i>Bestrophin 2</i>	0	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp40570_c0_seq6	32.10	6.87	4.67	958.8E-12	<i>CG10960</i>	4E-50	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp39345_c0_seq9	1.59	0.00	-	962.5E-12	<i>#N/A</i>	-	-
comp38454_c1_seq3	3.10	0.74	4.17	991.7E-12	<i>Distal-less</i>	2E-65	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp40857_c2_seq3	10.97	2.20	4.98	1.0E-9	<i>#N/A</i>	-	-
comp52773_c0_seq1	14.90	1.26	11.78	1.0E-9	<i>#N/A</i>	-	-
comp20721_c0_seq3	1.97	0.10	20.66	1.2E-9	<i>miple</i>	5E-39	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp39526_c1_seq8	4.16	0.90	4.62	1.3E-9	<i>death executioner Bcl-2 homologue</i>	1E-10	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp39486_c2_seq1	12.74	2.00	6.36	1.3E-9	<i>CG5065</i>	9E-89	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp24239_c0_seq1	2.32	0.12	18.70	1.3E-9	<i>Tetraspanin 2A</i>	4E-87	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp37185_c0_seq3	2.77	0.55	5.04	1.4E-9	<i>easter</i>	2E-56	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp40012_c0_seq10	1.22	0.06	19.30	1.4E-9	<i>#N/A</i>	-	-
comp36594_c0_seq9	4.83	0.95	5.09	1.5E-9	<i>bunched</i>	1E-37	<i>Drosophila melanogaster</i>
comp28499_c0_seq1	5.01	0.10	51.81	1.5E-9	<i>#N/A</i>	-	-
comp33569_c0_seq1	1.11	0.11	10.37	1.5E-9	<i>CG15890</i>	9E-109	<i>Drosophila melanogaster</i>

FPKM value は 3 個体の平均値を示している。Fold change は赤色領域 / 黒色領域の値を示している。

127

136

140

143

146

147

149

151

154

[illegible]

157

168

169

[illegible]

	<p>TGCTACAGGAAGAAGGGTCCCGAGGTTATCGCTGATGTCATTGCGACGATTGGCTCGGCAACCTTTATCTTCTTAAGTTGTATAAATTTGAACATAACAGACCCAAATACAAATATTATGGACGGAGTACAAATCCCTTTATCCGGAGGACCTTTTACAGACTGGTCTTATTTCCAGCTCGATCGGTCACCTTATTTACATTAATGACGGTAAATTATAATCCCGATCTGGGTTTGGATGAGGAATTTGGCCTTTGGATGGGATTC</p> <p>CCGTCGACCAATTTTACTGCGACGAAATGCGGATGAGAAAGCATACAGATACTGCTTCTGTAATTAACACACCCACGAGGATGAGATGATCGACGAGCGGTGCGATGATCTGCGGAGAGTCGTTGGATGCTTCTGCGGATTCG</p> <p>GGTGCGGATGTCGATGCTTCAGAGTCTGTAAGTGTGTAGGCGGTTGGCGGCGATGTCGGGCGAGCTGGCGGACGAGTCCAGAGCTCTGTGTGAAAAAAGGTTGGATGCTTTTGAACAGAGGTTGGAGGTACG</p> <p>CGAATAATCCCAATGTCGCCACAGCTGGGTTTACAGAAAGCATATCCTTTGGGCGATTAATCATGATGTCAGATTTTTCATGTTTACGATACGATGTCGGAAGATGATCATTTCCGAGATATTCTGAATACGAATGAA</p> <p>ATTTTCGAAGATAATGTCGACCTCTCAGACACGTTGCTTGGAGCGCTGCATGACAACTCTTGAGTCTCTGCTCAACAGTTCTACATATTCTATGATGTGAATATGTCGAGAGGTCCTATGCAAAATGAGAATATAA</p> <p>CGATGAACGCTCACTTGGATATTGTAATAATAAATCGACATTGTCGGTAAATGATTTCAATTGAGAGAAGAGCGACATCTATTGCTTTACCGAGCTCTTTGGTATATACCTACCTGCTCAATTTAAGGTGTACCGCGGAG</p> <p>ATGATACGAAGCGTTGTTGTATGCTTAACTAACTATAACCGATGGGTACTATTGGTGCGGTTCTATACGACAGCTAAAACTAGCAAAATAGCAGAGTCCAAACAGGTGCTCTTCATCAGGGAGAGGCAATCGATCGAGA</p> <p>AACCTATGACGACCAAGATGATTCGAATGAAGAAAAAGGTACAACCTCGAGAATTTGGAGAAGGTGATATAAACAGCTGGCTCGGAAGAAATTTGAAGAAATATATATTTCTATAGATAGAAATACACAGATATTTGGT</p> <p>GAGGGTGCTCTTTATTTCCAATGACAGCGAGAACTCTTGAACAGTGAACAAATGACGAGCGGTTGTGATTGGAAGGATAGAGAAATTTATTCGAATTTCAAGATAGAGGATGCTGATTTTAGACGGAA</p> <p>GACGGTGCTGTCATGTTTGAAGTGAATCTCGAGATGCTCGGAGTCCACCGGCTGGTGCGGACAGCATTTGAAGTGGAAATTTATGAAGCTGCTGCTTTTATGTAAAGGTTTTCGATTTCCGGTGCCCAAGTATTA</p> <p>AATTAGGTGCGATGCAATGAACATTCAGGATTCGCGAATTTTCCATTGATCGGAAATTTCAACGAAGGTGTCGAATGGGTGACCACAGCGGCTGATGAATGTACAAACAGGCTCGCATCGCGCTTACACC</p> <p>AGTTTAAAGCTCCGGATAGGAGGTTTCCATGATGACGTCCTACGCTCTCTCATGGTGGCGGGTTACGACAGTACGACGAGCGCGCAAGGGTTCTCGAGGCGGATAGGACGAGATTCGCGAGGATG</p> <p>CCACGGAAATTTTGAAGCTCGACCTTCGCGCGCACCAATCATGACACAGGCGCCACCACACACGAGGATGACAGACGGAAGAACGATACGCGGTTATCTAGCTAGACACTACCOCGCTTCCACACA</p> <p>ACCACCCAACTCACTGAAACAAACCGAACAGATCATAACTCCACCACTGATATTCCAACCACTGTACCGCCGGAAGAACAGCTGACGACGAGTACTAGAAGATCTGGACCGCTCTTTGAACAAACGACTCAG</p> <p>TGCCCTATTCTGGTGGAGAGCATAGAGAAATGTTTTCGATCAGGTGGACGTTCTCCTTAATGATAGTACCAGCTTTTCGATCCCCGGGAGCTCCTCTTATGCTGGATAAACTTTGGGAGCGCGGTTTAACTC</p> <p>AACGGGTCAGCGGCGACGCGGCGCCGTCGCGCGCAACATTTGCTCTAGTAATGGCTGACGCGGAACCTCATGAGCCGGTGGCGCGGCTGAGGATTTGCGCGCTCAACAGAAACAGCTTCCACCAAGGACGTG</p> <p>TTGAGGTTCTATCAGACGAGCGCAATCGACAATCTGAATAAACGAAATACGAAGCGGTGGTGACCTACCGCAGTCTGTGGCGGAGTCTCTGCGGCGGTATCAGGTTTGGTGTTCGTAAGTACGACGCG</p> <p>GCCCTTCCTTACCACGCACTGGTGGCTACTCTGTCAACAGCGCAATTTCTCAGGCTTAACGTTGAAGGACACTTACCOCGCGTTTGAAGAAAGGAGAGGTGCTGGATCATCCATATCCACTTACGAGCGGTCTGCGG</p> <p>ACGCAACGAGCGCGCGCTGCGGCTACTGCGCACTCTTTTGGAGGACGTTACTGGCTATGCTGGTCCGCGAGGCTTACTGCTCCGCGGCTGACCTTCTTCGCGCCCTCGCCCGGATGTCGGACATTCGAGATTCACCC</p> <p>TCACGCACTTTCGCGGAAGTCTCTGCTACCCACAGACAGTTTTCTCGCGAGCGTAACGAGACGTTCTCGGAGCTACTCTGCTGGTGGGATGCTGCGCTTCGATTTTGGTCTTCTCATGTTCCGCGCTCCACAGA</p> <p>GTCACTTTCAGGCGCATGGAGGCGGAGACTACAGCAACAAGATATGGTTTACAATGAGCATGTGTTGCTGTTCTCTCATGTGTCATTGTGCGGTTGATTTTGGATTTAGAACATATAAGTACGTAGGCTG</p> <p>ATGCTGGTGGGCGGGCTGCTGCACTCTCGTTCGTCATCGTTTGTCTGGATGCTGGTTGGCGGCACTTCTGTCTACAGGAGGCTGTGACTCGGTATTTACAAGAGAGCGCTCTCCAAAGTCTCTGTCGAGAG</p> <p>TTGCGGATCTTCATGGGCTGACCACTGTGTCATTGTAGGAGTCTCTCTCTGCGTGGCCCTCACTCTTCGTCGCGGCTGTTGACGAGAGGATCTCGAGCGCGCTCTCTCATCCACGGGCTCGCAC</p> <p>TTTGGCTCGCGGCTGTACGCGCCATTAACCAATATGTTTGGTGTGCAAACTGAGCGCTATTCTTCTGCTGATAGTGGCTGCTGCTCTAGAAGAGCTCAGAGGCGATGGGAGCTTAACGAAGGCTGTACGC</p> <p>TGGCGGCTCGTAAGCTGCTCTGCTGTTCTGTTCTGCGCTGCCATGGGTTTGGACTTGTGACTTCTTCAATGTGGTGGAGCGGCTACCTCTTCACTTTGACGCGCACATTCGAAGGTGCTGTTCTTCTCT</p> <p>TTCTTCTGCTGTGCAACAAAGAACACGAGGAGCTTTGGCTAAACCAAGTTGAAGATGAACACAGACGAAAGTACCGGTTACTCTGTCGACGATTTTCAACAGGAGTACCGGATGGAGAGGCAACCGCGGT</p> <p>CGGACTCATGAGACCAAGAAATTTGAAGCGCGGCTCGCTGTGAGCGCGGACGATTTCAGATTTCTTTCAGCAAGGTTCAACAACTTCAAGAACTAGACAGGCTGATGTGCTCTATACATCTGTAGA</p> <p>CTGGAGCACTCTTCTTGAACACACCGCAACGTAGTCAAACTTAGTCTTACAGCTGACGAGCTAATCGTATAAAGAGTTTGTGTGAATTTAGACTTAAAGATTTAAAGAACCAAACTCTTTTA</p> <p>ATGTTTCTTAATGTTAGATACCGGTGCTTCTCTCTAAGTGAAGAACCAAGCACTTCTGACTATGAGTTGGGCGGATTTCAAGAACTAGACAGGCTGATTTCTCTACAGATTTCTTCTACCGGAA</p> <p>CTTAGGTTTCGCTGAAGATGATCGCTCACTCGCTCAATTTAGACGTTTGGTGTTAAAGAGGCTGTAATTTCAAGTAAAGGGGAGGGGGAATTCAGTTATAATTCAGTTTCAGTATAAATTTGGATTGTC</p> <p>AGTTTCACCAAGCTAATTTAAGATGATTTAGTACTGTATTTATCATGGCTTGTAAATCTCAAACGGGATAGTTATATACGGCGGTAATAATAGAGAATATGTAATAAAAAATCTGTATAGCGATTAAATGTTG</p> <p>ATTACATAGAGAAATTAAGAAAGATAAATTTGAAGATAAATTTTGTATATAAAATTTTGGCTTGTGAATGTGATTGATTAATAACATCATCGGCGGATGATGATGATGAACCATGAGTGTGATCGGCT</p> <p>ACTATGAATAGTGTCTGGTTGTGCTGTGTATCCAGATGCGGTAATAGGTACCCACAACATTTCTTGTATACATCATGATCATGATGATTAATTAACACAGAGGAAGAACTTCTTCTCATCGAC</p> <p>GCTTTGTGAACACGAGTATGCTTCAATATAAGTTAAACATTAATGTTTATCTGTGGTAGGTAGTACTTAATCTGCTGATCGTGTGTTATAATTTGCGTGGGAGGAGGTGATGATTCAGTGGCTTCTTTCG</p> <p>GGAGGCTGCTAGTAGTTTACTGTGCTGTTATCTAGTGAATTTACTAGGTAATAGACATTAACATTTTATGTACAGGCGTGGCGGTGCTGTGTTATACCATTTCAACTAACGTCATGTTTATGAGGCAAG</p> <p>TGGGCACTTACCATCGAAGAACGTCATCTCGTCACCAATTCGTATAAAAAACGTAAGCTTCAATTTATGCTGTAGAAATTTGTATATGTTTGAAGAACAAATATTGTGTAATTAAGTATTAAT</p> <p>ATAAAATCGTCTAAGCACTGAGGCAATGATAACGATTTGTTTGTGAATGAATAAATTAACGTTGTGAATAAGAAATATTTCTTGGACCTTACAGTCTTCGATATAAGAACATACTGTAATTT</p> <p>ATATGAGCTCGACAAAGCGCAACAAATAGACTAAGTATAGAAACAAATTTACGCCAC</p>
comp376 99_c2_se q4	<p>CGGAAGCGTGCCTCGCGCGGTGTCGCGTGCATCTGCTGTGGTGGCGGAAATTTGACAACCTGCTCATACGAAGCTGATACAAAGTTACTAGTATCCGACACAGTGTGTTTGTGAGTGTAGTTTACGTTT</p> <p>TGGAAGAAATTTAAAGATGACTCAAAAGTGCCTCTGCGGAATACCAGTCGGGTTTTTCTTAAATACGCTAAATAATACCGGCTCACGAGGCGGAACCGGTGCTCAGCGAGGATATGCTCAACGCGGACCGGT</p> <p>GGGAAGCTGCGCGGTGGAGCAACCTCCAGTGGAGACTGAGCCGAAGTAAATACCTCGAAGTGGTCCGATGCTGAGCAAGAGACACCTAAAGCAAGATGATTTGACGTTGCTGTCGTTACCTA</p> <p>GAAAGAGCGTGCCACTGCTTATGTCATTGTGATGAACATTTGGAAGTGGAGCGGAGAAACCAAGAGACACCGGCTATGTGTCAGTGGGCTTTACTTTAGCATCTCAGGAAGCAGAGAGATCGGTGAT</p> <p>CTCTCAGGAAGAAAGGGTCCCGAGGATTTGCTGTGATGCGATGCTGCGTGGCAACCTTTATCTTCTAAGTTGTATAATAAATTTGAACAACTAGACAGCCCAATACAAATATTAGACGGAGTACAAA</p> <p>TCCTCTTATTCGGGAGGACCTTTACATAGCTGGTCTTATTTCCAGCTCGATCGGTCGACTTATTTCACTTATGACGCTTAATTAATCCGCTATCGGGTTTGGATGAGGAAATGTGCGCTTGTGATGGATGCT</p> <p>CCGTCGACAGATTTCTGTCGACGAGCAATTCGATGAGAAGCATACAGATACTGCTGTTGTATAACCATACCCACGAGGATGAGATGACTGACGACGCGGCTCGATGATTTCTGCGAGAGTGTGGAGGTTCTCG</p> <p>GGTGCGAGATTTGTCATGTTCTCAGAGTCTGGAATGTGTAGGCGGTGGGCGGTTTGGCGGAGCGTGGCGGACGCGTCAAGAGCTCTGTGTAAGAAAGGTGGATGCTGATTTTGAACAGAGGTTGGAAGTACG</p> <p>CGAATAATCCAATGTTCCGACAGCTGGTTTAAACGAAAGCTATCCTTTGGCGATTATCATGAGTTTCAGATTTTCCATGTTACGATACGATGTCGGAAGTATTCGAGATTTCTGAATGTTGAGGTGAG</p> <p>ATTTTGAAGATAATGTGCACTCTCAGACACGTTGCTTGGAGCGGCTGCATGACAACCTTCTGTTGACTCTGCTCAACGAGTCTTCATATTTCTATGATGTAAATGTGAGAGGCTCCATCCAAAGTACGAAGTATAA</p> <p>CGATGAACGCTCACTTGGATATTGTAATAAACTGACATTTGCGTAATGTATTCTTGAAGAGTATGCTGAGTAAAGTGTGTTTACCAGCTTTTGGTATTTTACGAGATTTCTTACCGGAGG</p> <p>ATGATACGAAGCTGTTTGTATCAAACTATAACCGATGGGTACTATTGGTGCGGTTCTATACAGCAGCTGAAAACTAGCAAAATAGCAGAGTCCAAACAGGTGCTCTTCATCAGGGAGAGGCAACATCATGAGA</p> <p>AACGTATACGACCAAGTATGTCGAATGAAGAAAGGTACAACCTTCGAGAATTTTGGAGAAGTGTATAAACAGCTGGCTCGGAAGAAATTTGAAGAAATATAATTTCTATAGTCGAATAACACAGATATTTGTT</p> <p>GAGGGTGCTCTTTATTTCCAATGACGCGAGAAACTCTTGAACAGTGAACAAATGCAACGCGGTGGAAGGTTTGGATTGTGAAGGATAGAGAAATTTTCCGAATTTCAAGAGATAAGAGCGGTGATTTTAGACGGGAA</p> <p>GACGGTGTTGCTCCATTTGTGAACGTAACTCGAGATGCTGCCAGTCTCCACCGGCTGGTGCGGACAGCATTTGAAGTGGAAATTTATGAAGCTGCTGCTTTTATGTAAAGGTTTTCGATTTCCGGTGCCAACTGTA</p> <p>AATTAGGTGCTACGATAACCACTTACGAGTGTGCGCAATTTCCATTTGATCGTGGAAATCTCAACGAAGTGTGTCGAATGGGTGACCACAGCGGCTGATGAATGTCAACAAAGCTCGCATCCGCGCTTACACC</p> <p>AGTTTAAAGCTCCGGATAGGAGGTTTCCATGATGACGTCCTACGCTCTCATCTTCATGGTGGAGGTTTACGCGGAAGACAGCTGAGAGGCTACTAGAGACTTGGACCGGCTCTTTTGAACAAAGCA</p> <p>CTCAGTGGCCCTTCTGTTGGGAGAGCATAGAGAATGTTTTCGATCAGGTGGACGTTCTCCTTAATGATAGTACCAGGTTTCGATCCCCGGGAGGAGCTCTTCAATTTCTGTGGAATAAATTTGGGAGCGCGGTT</p> <p>ACCTCAACGGGAGCGGCGACGCGGCGCACCGTCTGAGTCTGCTGATTAAGGCTGACGCGGAACCTCATAGCCGGCTGAGGATTCGCGGCTCAACGAAACAGCTTCCACCAAGGAA</p> <p>CTGTTTGTAGGTTTCTATCAGACGAGCGCAACCTCGACAATCTGGAATAACGAAATTAACGAGTGGTGTCACCTACCGCAGTCTGTGGCGGAGTCTCTGCGGCGGTATCATGCTTTTGGTGTGTTCCGTAACG</p> <p>ACCGCGCTCTTCTTACCAGCACTGGTGGTACTCTGTCAACAGCGCAATTTCTCAGGCTTAAGCTGGGAAGTCTCACCCGGGTTTGAAGAAAGGAGAGGTGCTGGATCATCCATCAATCCACTTACGAGGAT</p> <p>CCGGGACGCAACGAAAGCGCGGCTGCGGCTACTGGCACTCTTTTGGAGGACGTTACTGCTGATGCTGCTGCGGACAGGCTGCACTTCAATCTGTCGCCCTCGCGCGGTATGCTGTCGATCTTCGAGCATGT</p> <p>ACCACCTACGCACTCTCCGCGAAGTCTGCTACCCAAGACGATTTTCTCGCAGGTAACGAAGACGATTTGTGGAGTACTCTGTTGGTGGGATGCTGCTGCTCGATTTTTGGTCTTCTCATGTTGCGGCTCA</p> <p>CAGCAGTCTGATTTTCAGGGCATGGGCGGAGACTACGACCAACAGATATGTTTGAACATGACGATTTGCTGTGTTCTCTCTATCGTGGTCTTATTTTGAAGTTTGTAGCAATATAACGATTAATGCTGAG</p> <p>GCTGCGATGCTGTGGTGGGCTGGCTGCTGCACTCTGCTTCTGCTGATGTTTGTGCGGATGCTGGTTGGCGGCTATCTGTTCTTACAGGAGGCTGTGATCGGTATTTTACAAGAGGCTCTCAAGATTTGCTG</p> <p>AGAGCTTTCGGCATCTCATGTTGGGTCGACGCTGTGTCATTGTAGGAGTCTCTCTCTCGGTCGCCCTCACTCTGATGCGGCGGCTTTCGACGAGAGAGCTCCGAGCGCGGCTCTGCTATCCCAAGCGGGCT</p> <p>GCACTTTCGCTGCGCGTGTGTCGCGGCCATAACCAATATGTTGTGGCGCAACTGAGCAGTATTCTGCTGATGATGTCGCTGCTGATGTGCGGCTGCTGATTTTGGTCTTCTCATGTTGCGGCTCA</p> <p>TACGCTGGCGGCTCGGTAAGCTGCTCTGCTGTTCTGCTGCGGCTGCCATGGGTTTGGACTTGTGCGTCTTCAATGTGGTGGAGCGGCTACCTCTTCACTTTGACGCGGCACATTCGAAGGTATTCGTTCTCT</p> <p>TCCTTTTCTGTTGCTTGTGGCAACAAAGTTCGATTTTGGCTAAACGATTTGAAGATGAACACAGCAGCAAGTACCGGTTACTCTGTCGACAGGTTTCAACAGGAGTACCGGATGGAGAGGCAAC</p> <p>CGGGTCGGAGCTCATGGAACCAAGAAATTTGAAGCGCCGATCGTGTGCGAGGCGAGCATTTCCGATTTCTGACGAGAAAGTTCACAACTCTCAAGAAGCTCGAGCGGCGAGTGTGAGTCTCTATACATCT</p> <p>GTAGACTTCGAGCATCTCTTGTAAACACCGGCGCAAGTGAATGCAATCTAGTCTTACAGCTGACGCACTATCTGTAGTAAAAAGTTTTCGTTGAAATAGCTAAAAAGTTTAAAGGATATAAAGAACAAATC</p> <p>TTTTAATGTTCTTAATGTTAGATACATGTTCTTCTCTCTAAGTGAAGAACCAAAAGCAATTTGACTATGAGATGTGGCGGATTTCAAGAAACTAGAACAGGTTGATTTCTCAGCAGGATTTCTTTTACC</p> <p>GGAAATCAGGTTTGGTGAAGATTTGGATCGCTCAATCTCAGACGTTTGGTTTTTAAAGAGGTTGATTTTCAAAAAGGGGAGGGGGGAATTAAGGTTATAATTTTACGTTTCAGGTAAATATTTTGGAT</p> <p>TAGGCAATTCACCAAGCAATTTATAAAGATGATTTGGTACTGTTATCATGCTGTGTAATTTCAAAACGGGATTTAGTATACGGCGGTAATAATAGAGAATATGTAATAAAAAATCTGTATAGGCAATTTAATG</p> <p>TTGTAGTTCATAGAGAAATAAGAAAGATAATTTTGAAGATAATTTTTTTATAAATTTTGTGCTTTGATTTGATTGTTATATAAATCATCGGCGGATGATGATGATAAACATGAGCAATGATGAT</p> <p>CGCCATATGAATAGTGCAGTGTGATGCTGTTTACCAGATGCGGTAATAGGTACACCAACAAATTTCTTGTATGATACGTTATCATATCATGATCATGATGATGATTAATTAACACAGGAGAGCGTCTTCTTCATCA</p> <p>CGACGCTTTGTGAACAGGATTTATTTATATAAGTTAAACATATGTTTATCTGTGGTAGTGATGACTTTATTAATGTCGATCGCTGCTGTATAATTTCAATTCGCGGAGTGTAGGATTTCACTGTTCTT</p> <p>TGGCGGAGGCTGCTAGATAGGTACTACTGTGCTGTTATCTAGTGAATTAAGGTTAATGAGACTTAACATTTTATGCTTTAAGCGGTGCGGTTGCTGTGTTATACCATCTCAACTAACGTCATGTATATAAGG</p> <p>CAAGTGGGCACTTACCATAGAAAGCTCATCTCGTCACCAATTCGTATAAAAAACGTAAGTCTCAATTTATGCTGTGAGAAATTTGTATATAGTGTTGAAGAACAAATTTTGTGAATTTAAGTATA</p> <p>TTTTATAAAATCGTCTAAGCACTGAGGCAATGATAACGATTTGATGTATGTTTGTGAAGTGAATAAAAAACGTTGTGAAATAGAAATATAATCTTGTGACCTTACAGTCTTCGATATAAGAACATACTTG</p> <p>AATTATATGAGCTCAGCAAGCGCAACAAATAGACTAAGTATAGAACAAATTTACGCCAC</p>
comp377 01_c0_se q4	<p>GAAAGTGCCATTTTATTAACCAAAATACCCATTAACCTTATATATATATATAATAAATTTATTTATCTTAAATCGATGTTCTAGCTTCTTGAAAGTCCGCTGTATGCTGGAACAGGTCGCTGACGGTCCCT</p> <p>TGTCACCAAGTTTCGGAGCGATTCTTCCACGCGTTTGTGAGCTTCGTCTTGAAGAAGCTCGAGTGTGTTTGTGAATGTCGCGAGAAAGTTCATCTTTGATAGTATCATGCTCTTATTTAGCCGCCCTCTG</p> <p>TGTGGGAAGCGCTCCTTTTGGGCATATTTTATACAGTTCCTCGGAATTTCTGCGAGTGAATGCAATTCATGTCATCAATGATGTTTCTCATGAACGCGCTTACGATCACTTATCTTGTCCATGAAGAAAGT</p> <p>GGCTTAAAGAAAGTTGCGACTTCTTCAGTCTCACCAACATGCTATTTGCAAAAAATATAGAAGCTGCGCTGATGCGCATGAGGCTCTAGCTTGGCTACGTTGCTGTACACATCATCGATTATCGATTATCAAC</p> <p>ACAAATCCGGGCAAGTTCCCTCTGCTCAGCTGCCACAAGTGAACCTCATCATCTCGCTCTGACGATGACGTTGGAAGTTGAAGTTCTGAGGGTCCGGGTCGACGCGAGGTATTCGCGCGGTAGGCC</p> <p>TGTCGAGGTTAGCGGTTGACGAGGAGCGATCAGGACGATTTAAAGGTTTCTCTACTGTTTCTGTCGACGCGTGGTCTTTGAAGAAATTAACGAAGAGTGTCTGAGGGGTGTGAGGAGATCGAGAATCT</p> <p>GCTTGTGTACTTCGAGCTGGAACCTCACAGAGTGTGACGCGATTCGAGTCTTACAGCTGACGCACTATGCTGATGAAATTTTCTGATGAAATTTGATATAGTGTGAAGAACAAATTTTGTGAATTTAAGTATA</p> <p>TTTGTATGAGCTCAGCAAGCGCAACAAATAGACTAAGTATAGAACAAATTTACGCCAC</p>
comp379 12_c0_se q1	<p>AAGAAGACACCGTAAACAAAAGCGGACATATCATATCATGTACGTCAAAAAGCTGAGCGTTACATTTTTCATCTTTTAAACATTAAGCGAAACCGGTTATATAACACAAAAAATTTTGTATGTTACCTTA</p> <p>TATAAATTAACAAGTTTGGGACCGGTTAITTATAAATTTTCCAGTTTATACGGCAATATGTTGTAGACAAATTTACATTAACAAATTAACCTGGGAGTACGAGGCGCGGCTTTGTTGTCAATACAAACCA</p> <p>CACCACATATTAAGATGAATATCTGTGCTTAGTACTGAACATCGCACTCTGCGCGCTCTAGGAGGTTATACGACGACAGAAACCTTTGAACACTTTTATAGATGTGAACAAATTCGACTTCGGAATACCACTA</p> <p>GTATGCAACAAAAGTTGACAGAAATGCAAGTGTGAGTTTAAATCAAGTAATGTTCATACCTCTCGGATTTGAAGATGGAAGCAGCAAGTTTTATCAGCACCCCTAGATGGAAAGGGTACTCCGGTAA</p> <p>CTTTGTGCTCTTACCTATAGCAGCGATGACGAGGTACACGCGCACTTAAACACTACCCAGCTGGGAATGGCACAATGACAGGTAACCTGACCGGTTTACTTCAGTATTTTTCGAATGATGTGCGACATTTGG</p> <p>GAGTATGTGGGTCTCGGCTCGGACAGTGGAGCGGTCGAGACCCCGACGACGCTCTGCGCTCCAACCTTTATGCTGATTGTTGGATACAGATACCGTTTCTCGGACGATTTCAATTCAGATGAT</p> <p>TTGCTTCTTCAAAATTCACCTTATTCAGCAACATAGTAGTAGATTCGAGGAACCGCGACTGAGAGATCTCATGTATCATGATCGCAGACGCTGGAGATTTGGCTCTTTTATAGGATTTTCAGATGACGCT</p> <p>TTTGGAGATTTTAGCCATCATACATCTTCACTGGAACCTTTGTTTTCAAATTTACATCATACGAGTAAATATTCAGTGGAGCGACGATTTATTTGGCATTTTGGGTAAACATATCAAGGAGGACCGTGT</p> <p>TATTTGATTTACCATGCTATGTGTCAGTTTCATTAGAGATTTCTTTGTGATGATACCTGTGGTACGAGACCTTAGCCGGTGTGAACAACTGAGTGTGGAACATGTCAGTGGAGGATTTAACTCTTTGTTATCCGCGGTGTGTCAGC</p> <p>AAGTATGCTGACGAGATCGATCGTATGTTGTTTCTTAACTTAATATCTCAAGACAGTATTTGGATGTGGAATACATATACTAAATAGAAATCAAAATTTTGGATATTTAGTATTTAGAGCGACAT</p> <p>AAATTTAGTATTTCCGAATGATTTTACGATAGACCATGAAGTACAACAGTATGTGTGGAATAATAACAAATAGATTAACCAATGATCAATTTAATTTGTTAAATCCAAATGAATCAACCTACCGCTGTACTTTCT</p> <p>CTAGACAGTGAAGTCTATAGAAAATACGATTTTGCACCCCACTATAACGATTTAGAGAAGTGAATAAGTATGAGATATCATATATTTATGTTAAACACTTTTAAAGAACTTTTGAATAATAAATAACAGCGGAA</p> <p>GGTATTCGATGATTTTAAACGAAATAAAGATTTGTAATCAACATGTGAAGCGCACTTTAAATACAATGTATAAATCTTTTAAACCACTTTTATAGTTAAATTTGTTTATAATAAAATCTTCTACATA</p> <p>AGGTTTGGGCTCATTCAGCTCTATCATATAATAAGAACTGATATGATATGATATCATATATTTATGTTAAACACTTTTAAAGAACTTTTGAATAATAAATAACCTTTTGGAAAAAACAACAGCGGAA</p> <p>GGATCCGAGTTTAAATTTCTATTAAATTCGTAATTTAGTCTTTATGTCATTTAATTTAAGTATTTAAATCTTTGACGATTTAAATTTGTTTATAATAAAATCTTCTACATA</p> <p>TTTATCTGTTAATTCGACGCTAACATGTGATAAGTTTGTATTTTATAGACAACTTACAGAACTAATTTTCGATTTTATTTATCTTTATACATAAATAAAGGTGTTTGAAGTCAACCTCATCCACAGAA</p> <p>ATTGCTCATGATTTTATAATCTTTAATTTATGTTAAGTCATTCGGTAATTTATTCAGAAAGAAATTTTTCGTTTATATCTTATTCACACATGTAATTTCTTCTCAATAAATGACAGATAACAAAGATTTTCTATAA</p> <p>AAAAAAA</p>
comp379 87_c0_se q1	<p>TACGCGGTAAACCGGCGGAGCGGAGTGGTTGCAAAATGCCGTAATTTTATACATATACACATGACTACATTTACTGACGTTGTAGGAGGCGGCTCAGCGGCATACGGGTGTTTTCTCTCAAAATGCACTT</p> <p>TAACAAACTCGACCGCTTAATAAAACTTTTGTGTAATCAATTTTGCATAGTAACTATTAACAAATTTTACAACGTTTCGTTTCTTCAATATTTTGTGACAGATTTCTAAATTCATATATCATATA</p> <p>GTCAGTAGTGTGAGTTGTACAGCTTGGATGAAATAATTTACGTGACGATATGGGACGTGTTTTTGTATACGAATGACGCTTATTTTGGTGGTTTAAATGTGTACAAAAGATTTAGTGAAGTGGCTTAGTGAAT</p> <p>TCATGTGGAATACGCTGGCGAAATTCGCTCATTTACTATAATTTAATATAAATACAGATAAGGCATAGAGTCAAGCATGGAACATCCATTTTAACTAGTGTGTTAAGTTCOAATTTTCAACAACTTAA</p> <p>ATTTATAATTTATGTACATATTTATTTTCATATTCATCTTATGATTTAGTTATTAATGATCTAATATGATCTAATGATCTAATGATCTAATGATCTAATGATCTAATGATCTAATGATCTAATGATCTAAT</p> <p>CTATAAATTTGAATAAATTAATGTGTAATAATAACTCTCGCGCTTTCAGTTTACCATTCTTGTCTTATTCTATTCTTATTCTATTCTATTCTATTCTATTCTATTCTATTCTATTCTATTCTATTCTATTCT</p> <p>ATGAAGAGGAGGCGCGGCGCGGCGGAGCGTCAGTCGCGCAATTCATGTGAGGACATGCGAACCGCTGTGACGCTGGAGGCTGTAGACTTAAGTGTGAACAGCACCGACCGCGCGCTGCGCGACA</p> <p>CGCGCTCTCGTAAGCGCTTGTGCGACATGCTCGAAATCGATCGACACAACTAGTCTACGTCGATTTAGCTTATGCTTCAATATGCTTCAATATGCTTCAATATGCTTCAATATGCTTCAATATGCTTCAAT</p> <p>CAAGAAATGAGCGACCTATGTTAATAAATTAACAACTCCATTTTCCAAAGTGTCCAGGACGCAATGCGCGAGCTCAACTACATCGACCTCGGAAGTCTGTACGAGTAAAGCGGCTTTTTCGCGGAA</p> <p>TGCTGCGGTTTCCGAGTCGCAACCAACCCCAACGTAACCTCGAGCTGAGAATTAAGAAATTTCTGTCAACACGCGACTGACAGACGCTGACTGTTCTACTAAACAGCTGTTCACAGGACAA</p> <p>CGCGACGCGAAACCGGACGAGGTAATGAACAACTATCATGATACGAGTACGCAAAATTAATAACGAAGAACCGCGGAGGAGGCTGACAGATGCGAGCTGCGAGCTGGTCTATGATAAG</p> <p>TATATACAAAAGTTTCGATCTGAAGGCGCAACAAACGATACAGGTGAGAGCGGATTTGTCGGGTTGGGCGGTTGCGCGCTCGGACGAGCTACCGCTCGGCTGCGCGGCA</p> <p>GCACACCGGACCGGCGGCTTCACTGCGCGCTCTGTCGGCGGCTCTCTTCCGAGGTGCGACCACTCTGCGACTCCACATGAGGCGACACTGAAGCTTCTCAACCAATTTTCAAGTCTCAACCGCAATTTTGT</p> <p>ACAGCAACCACTGCTTCTTCTTAAACGCTATAAAATCAATTTTGAAGAGGTACAAATTTAAATATTTATCTCTTATGCTTGAAGTTCGAAATTTGATGCTTGAAGTTCGCTTCTTGAATTCAGCGGTGCGCGA</p> <p>GGACACGACGCTGCTGAACTTTTACCTTAACCTGCGGTAACCTTTTACCATTAATCTTCTTCCAAAGTCCATTTTGGTCCATCTCAATAGCATGGTAAAGAACTTTTCGATTTGCGCTCTTCTTGGCGAA</p>

[illegible]

[illegible]

	ACGTTATGAGCGCAAGGTAATGCAAGTATAGCCAGTACACATTTGGAAAAACCATCGCCATCAATATACGTTTTCGTGCCAAATTTGTCAGAAAATCCATCCGCCACACACACCTATGCCACGCCTATT AAGAATACAACTTCGGCGAAGATTTCGTTAAACCCGAGCTATCGCAGACGTAAGTTCCTATTTCGATATAAAGTATGCTCCGATTTCGGATCGGTCGTAATCCCACTTTGACGACATTTTGAAATGAGTTCAAGATGG GGCGTCGTGATTATAAATAGCTTTCCACTGTGATGCGCGTCGGGTAGTACACGGCATAACATGAGTCAACGAGGTGCATCGTGAATTTGATGCAAACTTTGATGGGAAGACGAGCTAAATTTATCTGGTAACTGAC ACCAAGAAATTCGTGTGACTTCGTTCGCGTAAATATATGTTGAAAAGTGAACGAAATGAAACATAGCCAGGAAGAACGCTCAAGTAGTTCGATCGCGTGTACCAATTTCCAGGAGGAGT ACGTCGGCGCTGCTTCGACAGACGTCGGCGTTTGTCCTTATCTTTGATCTTTTGACATGGGATTAATTTTTCGGCTTTTTCGTCGTTCCCTAGCAGCGGGAGCTAGCTTCGTCGCGCAAACTCTGGAGT TCGCTGCTCATCTTCGTCCTTATCTTCGTCCTTATGTCATACGCGACAGGCGAGTCAATTTTAAATTTAAATTTAAATTTAAATTTTTCGTCCTTCACGCGAG CGGCATAGTTTCGTAAGTAAAGATAGGATGTACGTAAACAGCTTTTATAGTTGGTCTTTCTGACCAAGAGGCTTCATTGTTGACACAGAGGATGCCAGCAGAGAGCGCGCGCGGACTCCAGGATTTCGTGAA GAAGCAAGCTAGTCTCCCGCTG
comp390 46_c0_se q4	CATAAATCTGTAATTAATAAAAAAAGAAATATTGAAGTCGGATTAAAGTTATACATTTATGATTTATCTGATTCATTGTAATTTGAAATGGATGTAGTAAACACTCATACATTTCAGTAAATCAGGAAATTTATA TGAAAGCGCTCAGTTTAAATACACAGCGAGCTTTTAAAGAGTGTGTTTGTCATTAATTTGATTTTCGTTGTAATTTTACACATGTTTAAAGTGTAAATTTGATTTGTTATTTGATTTATCT GATTAAAGTTTACATAAAGACCGCTTTCATTAATTTTGTACAATTTTACAACCTGTTTGTGTAAGAAATGTTTGAACCTTAATTTGTTAAATGTATAGAAATTAATCAAATGACGTTATAAAATTTATCTATTTAT TAGTGAATATAATAGTACTCTGTTTAAATTTTACACAAAATAATATTTATGAACCTGTCTATAAAATACATAAACAATTTATATAAGTACATAAAGCTATTAAACTACTTAAACTCAATATTAATAAAC GAATTTTTTCAATGAAGTATAGCTTCACAGAAATCCCTATATACCTTAATTAATAAACCGGAAATTCGGCGAGTTTCGTGCGTATGCTAAGTAAACACCGCTCTTAATGAAGATTTTGTAAATATGAAATTT GATATTTTATTAATTTTATGACAAAAATACATATTGCAATATCAAAATCTTGATGTTGAGGTCGCAAAATAGAAAAATCTATTTTATGTTTGTGCTGATATCTTAATTCGCGTCTAACCTTTTGTGACTCTAATTC TAATTTGGTGTGTTGCTAATTAAGTTTAAACGCTTTGCAGTAACCTAGTAGACTTTCTTAATTTTGACATAATTTTCATGCAATCATTAAAGTTTATTTTCTTTATCTACTCCTTACTCGCGCTGAATTAGGGCAT TCAATTTATGCTAACAGGTAACAATCTTAATATACATAATGGTGTCTAACAGTAACGATGATTTTATGATTATAAATTTAAACCAATGTGACTAAAGTATCTATTACTTGTGTTTCAAAGAGGTACGCTTT AGGATTCGCGTGGAGAGAATTTATTTAACTTCACTGTGTAATGTCCTCTGCTGCGGAGACCGCATAGTAGTACCACACCGCGAGCTCTATTCTACCGCCAAACAGTAATATGCAAACTACTCTGTGT TCGTTTAAATGACATTTATGCTAATGAATTACTGGGTAAACAGACTTAACTATGCTGCTTAAATGCTTAAATGACGCAAAATATGGTGTCTGTGTATCTACGTATTCTACCATCTGTTTAAACAAAGGTACGTATC ACCTACCGCTCGTAACCTTAATCACTTGTCTGCTGTGGTGTGAAATAAGTCTAGTTTATGAGATTTAAGAGACGATGTTTTCCTTTTATGTAACACCATATAATATACATTTTCAACTTTACTAATGACC TTTTTGTAAATTTATTTTACCTTTTCAAAATTAAGTTTATTAATTTTATGAAGGGTGAAGAAATTAATAATTTGTAATTTAAAACTCCATTAATAGATTAATAGACTCAAGTATTACTCAATCACTATT GGCTACAGAACTACCTGTGCTCAATAAAAACTTTTCAGAAAATTAATAAAGGTCTAAATTTTCGGGATGATCATTTTGTAGCGCTTATTATGTTATAAATACAGACGAGCTCTTAACTATGATTAATTTT GCAAAACTTTCCCAAAATTTAATCTAATGATATTTTACTTGTATGTTTAAACAAATAAAAAAATTAATTAATTTTCTGTAGGCATCTCTTTTATCTTAATTTTATTTAACTACTATTTTTCA ACAAATTTATGATTTATGATTTTAAAACTTAACTTTTATAAAAAATTCGGAATTTAATTTTACACTACTAATAATTTTGAATTAAGAATTTAGTGAATGTTACATAGATTTATTTGCTATCTGT TGACTTTTCAGGATATCTTATTATTAAATGCTCTGCTGCGCAGACAGGAAGCTCCGGTGTACAGCTAGATTTTTCAGAGTTTGAATTTTTCGCGTGTGATCTCATCTGGGTAACTGCGTAATGCGTAATGCGTAATGCGA CAATGCCACCAACAGCAGCTCAAGCGCGCTATTGTCACCATGGGTAGGTGCTCGTTTAAAGCACTCAATTTCCCAATAATTTGGGATGGCAAAATTAATGCTAATCTGTCAGATATCTGACTAGCTCCCAAC CGAGATTTCTAATTTAAGTCGGATAAAGTTCGCGGTAAAAATGGGCATCATATTTTTGTGCGATGCTAAATGTCGCAATTTCCCAACATCAAACTGTCATCAATCCAGTCTATTTCGAAGTAAAAAGTGA TAATTTCACTCGCAAGCGCAAGCGCAACGACACGACCATGCTAATGAAATAGGAATCTTTCTCGCTGTTTCAACAAAGATTGGTATGCTAATAGCGATGGCTGTATTTCAACTACGAGGAGATGATGGA TGTGGTGTGAAGATTGCGGTAATTTACCGATTTCAGCAAAAGCGCGTAGTAAGCTATGCTAGCAATGCTAGAAACATGCTAGAAACCAAGCAGAATGCTGTTTATAAAGGCTCTTTGATAATGACATG AACACTGGGCTGTTCTGCTCTGCTCTGGTTTGCTCAACAGCAACATTTTGTCTAAATTTCTTGAATTTTCTCGGTTGTTGAATTTTGTGCTTTGACAAATTTTGTGCTTTGACAAATTTTCTGGGTACGCGCTCT CTATTAAACCTTTCGCGATTCGGTAAATTAACCATTAATTTAACAGGAATCTCCGGGCAAGTAGTGCTAGTTGCAAACTCTCCAAATTTGGCAGGAGCAGGACGAAGTGATACATTATTTAGTCT CTAATGGTGAAGGAAGAAGATTTCGAGACGCGCGCAATTTGTGACCCATTTCGCCGCCAACTAATTCACAGCATAGTACGAAGGCAAGCTAAACCCAGTACGAGGACAGGACCCATGACGAGCGCTACAC GATATATTGGACGTATGAGCGAAGTAATGCAAGTATAGCCAGTACACATTTGGAATAACCTATGCGCCATCAATATGAGCTTTTGTGCGCAATTTGTGCAAAATTTGTCACAAATTTCCATCCGCCACACGCTATGCC CAGCGCTTATAAGATAACAACCTTCGGCAAGATTTCGTTAAACCGCATCTATGCGAGACCTAAGTTCCTATTTCGATATAATAGTATCTCCGATTTGGGATTCGGTATGCTAATCCCATCTTGACATTTTGTGAATGATC TTCAGATGGGCGCTGTGTGATTTAATAAATCTTTCACGTGTGATGCGTCGGGTAGTACACGACATAACAGGTGACCAAGGTGACTGTAATTTGATGCTCAATTTCTGTATGGGAAGACGAGTAACTATGCT GGTAACTGACACAGAAATTTTCGTGACTTTCGCGTAAAAAGTAGGTAATATATGTGAAAAGTGCAGGAAGTAAGAAACATAGCCAGAGAAGAACGCTATAAGTATGCTGATGCGTCGATTTACCAATTTG CGAGGAGACTAGCTCGCGCTGTCTTCAGCGCTGGCGTTTGTCTTATCTTTGATCTTTTGACATGGGATTTCTAAAAAGACTCATCTTTGAAACATTTTCTCATGATGCTGAATTTTTCCTTTACTTTCTTCT TCGCTACCATATAAAGCAGCACTGATTTAAAAATTAATATGTTTGTTCGATTATAATAAAAAATAGCCTGCTTTTAAAGTATAATGTGTAAACATTTCTCAGGAAAAATTAAGGAAAAATTTGACGTTACGGGA GACAGGATATAGCACTCAACTGCTACAAAGTGTGTTG
comp390 46_c0_se q5	CATAAATCTGTAATTAATAAAAAAAGAAATATTGAAGTCGGATTAAAGTTATACATTTATGATTTATCTGATTCATTGTAATTTGAAATGGATGTAGTAAACACTCATACATTTCAGTAAATCAGGAAATTTATA TGAAAGCGCTCAGTTTAAATACACAGCGAGCTTTTAAAGAGTGTGTTTGTCATTAATTTGATTTTCGTTGTAATTTTACACATGTTTAAAGTGTAAATTTGATTTGTTATTTGATTTATCT GATTAAAGTTTACATAAAGACCGCTTTCATTAATTTTGTACAATTTTACAACCTGTTTGTGTAAGAAATGTTTGAACCTTAATTTGTTAAATGTATAGAAATTAATCAAATGACGTTATAAAATTTATCTATTTAT TAGTGAATATAATAGTACTCTGTTTAAATTTTACACAAAATAATATTTATGAACCTGTCTATAAAATACATAAACAATTTATATAAGTACATAAAGCTATTAAACTACTTAAACTCAATATTAATAAAC GAATTTTTTCAATGAAGTATAGCTTCACAGAAATCCCTATATACCTTAATTAATAAACCGGAAATTCGGCGAGTTTCGTGCGTATGCTAAGTAAACACCGCTCTTAATGAAGATTTTGTAAATATGAAATTT GATTTTTTATTAATTTTATGACAAAAATACATATTGCAATATCAAAATCTTGATGTTGAGGTCGCAAAATAGAAAAATCTATTTTATGTTTGTGCTGATATCTTAATTCGCGTCTAACCTTTTGTGACTCTAATTC TAATTTGGTGTGTTGCTAATTAAGTTTAAACGCTTTGCAGTAACCTAGTAGACTTTCTTAATTTTGACATAATTTTCATGCAATCATTAAAGTTTATTTTCTTTATCTACTCCTTACTCGCGCTGAATTAGGGCAT TCAATTTATGCTAACAGGTAACAATCTTAATATACATAATGGTGTCTAACAGTAACGATGATTTTATGATTATAAATTTAAACCAATGTGACTAAAGTATCTATTACTTGTGTTTCAAAGAGGTACGCTTT AGGATTCGCGTGGAGAGAATTTATTTAACTTCACTGTGTAATGTCCTCTGCTGCGGAGACCGCATAGTAGTACCACACCGCGAGCTCTATTCTACCGCCAAACAGTAATATGCAAACTACTCTGTGT TCGTTTAAATGACATTTATGCTAATGAATTACTGGGTAAACAGACTTAACTATGCTGCTTAAATGCTTAAATGCTTAAATGACGCAAAATATGGTGTCTGTGTATCTACGTATTCTACCATCTGTTTAAACAAAGGTACGT ACCTACCGCTCGTAACCTTAATCACTTGTCTGCTGTGGTGTGAAATAAGTCTAGTTTATGAGATTTAAGAGACGATGTTTTCCTTTTATGTAACACCATATAATATACATTTTCAACTTTACTAATGACC TTTTTGTAAATTTATTTTACCTTTTCAAAATTAAGTTTATTAATTTTATGAAGGGTGAAGAAATTAATAATTTTCTGTAGGCATCTCTTTTATCTTAATTTTATTTTAACTACTATTTTTCAAACTATTATTAG GGCTACAGAACTACCTGTGCTCAATAAAAACTTTTCAGAAAATTAATAAAGGTCTAAATTTTCGGGATGATCATTTTGTAGCGCTTATTATGTTATAAATACAGACGAGCTCTTAACTATGATTAATTTT GCAAAACTTTTATCTAAGTGAATTTTACTTGTGTATGTTTAAACAAATAAAAAAATTAATTAATTTTCTGTAGGCATCTCTTTTATCTTAATTTTATTTTAACTACTATTTTTCAAACTATTATTAG ATTTATAGTTTAAAAACTTAACTTTTATAAAATTCGGAATTTAATTTTACACTACTAATAATTTTGAATTAAGAATTTAGTGAATGTTTACATAGTATTATTTGCTACTTTCGTGACTTTCAGGA TATCTTATTATTATAATGCTGCTGCGTCGACAGCAAGAAAGCTCCGGTGTGCGAGCTAGAGTTTTCGAAAGTTGATTTTTGTGTCGCTGATCGGTGCTATTCGGGTATGATGACAGAAACATGCCAAC CAACAGCAGCTCAAGCGCGCTATTGTCACCATCGGTAGGTGCTCGTTTAAAGCACTCAATTTCCCAATAATTTGGGATGGCAAAATTAATGCTAATCTGTCAGATATCTGACTAGCTCCCAACCGAGATTTCTTA ATTAAGAATCGGATAAAGTTCGCGCGTAAAAATTTGGGCATCATATTTTGTCGATGCTAATTTGCAAACTTTCCCAACATGCTAATCAACATGCTCATCAATCCAGTCTTTTCAAAATGAAATGAAATTTCACTGCT CAACGCGAGGCAAGCGCAACGACGACCATGCTAATGAAATAGGAATCTTTCTCTGCTGTTTCAACAAAGATTGGTATGCTAATAGCGATGCTGGTATTTCACCTACAGCGAGAATGTGATGTGTGTGA AGATTGCTCCTAAATTTGAAGTTACCGATTTTCAGCAAAAGCGCGTAGTAAGCTATGCTAGCAATGCTAGAAACATGCTAGAAACCAAGCAGAATGCTGTTTATAAAGGCTCTTTGATAATGACGCTCTTTGATAATGAC TGTTTCTGCTCTGCTCTGCTGTTTGTCTCAACAGCAACATTTTGTCTAAATTTCTTGAATTTTCTCGGTTGTTGAATTTTGTGCTGTTGACAAATTTTCTGGCTTTGACAAATTTTCTGGGTACGCGCTCTTATAACCA TCTTTCGCGATTCGGTAAATAAACCATAATTTAACAGGAATCTCCGGGCAAGCATGATGCTAGTCAATGAAACATGCTAGAAACATGCTAGAAACCAAGCAGAATGCTGTTTATAAAGGCTCTTTGATAATGACGCTCTTTG GGGGAAGAAGAAATTTTCGAGACGCGCGCAATTTGTGACCCATTTCGCCGCCAACTAATTCACAGCATAGTACGAAGGCAAGCGGTAAACCCAGTATCGGAGGACAGGACGACCCATGACGAGCGCTACACGATATATGG ACGTATAGCGCAAGCAAGTAATGCAAGTATAGCCAGTACACATTTGGAATAACCTATGCGCCATCAATATGAGCTTTTGTGCGCAATTTGTGCGCAATTTGTCACAAATTTCCATCCGCCACACGCTATGCCACGCTATT AAGAATAACAACCTTCGGCAAGATTTCGTTAAACCGCATCTATGCGAGACCTAAGTTCCTATTTCGATATAATAGTATCTCCGATTTGGGATTCGGTATGCTAATCCCATCTTGACATTTTGTGAATGAGTTTCAAGTGG GCGCTGTGTGATTTCGGAATTTCTTCAATTTCTTCACGTGTGATGCGTCGGGTAGTACACGACATAACAGGTGACCAAGGTGACTGTAATTTGATCCTAATTTCTGTATGGGAAGACGAGTAAATTTCTGGTAACTGAC ACCAAGAAATTTTCGTGACTTTCGCGTAAAAAGTAGGTAATATATGTGAAAAGTGCAGGAAGTAAGAAACATAGCCAGAGAAGAACGCTATAAGTATGCTGCTGATGCTGCTGATTTACCAATTTACCGAGGAGACT ACGTCGGCGCTGCTTCGACAGCGTCGGCGTTTGTGCTTATCTTTGATCTTTTGACATGGGATTTCTAAAAAGACTCATCTTGAACATTTTCTCATGATGCTGAATTTTTCCTTTACTTTCTTCTGCTACCAT ATAAGCGACACTGATTTAAAAATTAATATGTTTGTTCGATTATAATAAAAAATAGCCTGCTTTTAAAGTATAATGTGTAAACATTTCTCAGGAAAAATTAAGGAAAAATTTGACGTTACGGGAGACAGGATAT AGCAGTCAACCTGCTACAAAGTGTGTTG
comp391 17_c0_se q1	GGCGAGGACGATGACATCAAGGCAAGCAATTCGGTGCAGACGTGATTTTACGCTCTGTGTCATTTATACATAAAAAATTTTAAAGTACGCTTACTTTTATAAACCGCTTAATTTTATTTACGTGTCCAA AAATCCCTGATTTTTCGTCAGCATTTTAACTAACTTTTACGAAACGATGGAAGCGGGGATTTCAAGGAATTCGCTGAAGCATGCTGACTAATTTTGGAAATATTAAGAGCAGACGCGCTG TACCGCTCAGTGAAGCGCGGATATCTTCGTCCTATTTGGTGCGGAGCAGGACCTTGA AAAACCTGAGCGCGTGGACGGCGAGTTATGCGCAGACATAGAACGTTGCTGTCATGCTGGAGTACACACCTGGGCATCT CTCGCTCTCCAGCGCTTCTTCCAACTGCAAAATCTTATCCCATCAATCGTAGCTGAGTTCGATTAACATCGCATGCTATTTGTTTACATGTCGTCGCGAGCCGCTGCTGTCACGGAACCTTGAAGTGGTT TGTCTAGACTGGCTCGGTCAGATGCTTGGTTTACC CGCAACAAATTTCTGTCTGCTGCTGGTGGGAAGTGGTGGGCTCATTCAGGTACTGCAAGTGAAGCTACGCTTCTCGGGCTCTCTCGGGGCAAGGCG TCGACATATACAGGATGCTTGAAGCACAACCCGGAATGGTCCGACGACCAAACTTTTCGAAAGTCGTGAGGATTTGCAATAAACAAGCACAATTCATCTGTTGAACAGAGCTGGTCTTTGGGTGTGTGACA AATGCGCTTCTCGTAAGCTGATGAAAAAATGCTTCCTTCGCTGGTGTATACCTTACAGCAAGCAATTTGATGAGGACGCTAAAAACCGGCTCATACCATTTCTATGTTTGTCTACGCTGGGAACCTACATCTCGTGG TACTTTTGATGTTCTGGATGAATAGGGGATGTTTGGCTGCGTCAGAGATATTTGGCTAGCTAGAGCGCTGCTCATGCTGGGTCGCTATCTGTGCCACGATTCGTTATCTGTAAGGATGTCGAAATG AGCGGATTCCTTTAATTTTAAATCCGCAATAATGTTGCTGTTGATTTGATTTGTCAGCAATGCTGGCTTAAAGCGCTCCTGTTGGATTTGTTTGGCTTTAGATTGAAGGAAGATCAATTAATAGGAGCTGTTG CAAGGTTCTGCTCCGCACTGCTCATTTGGCAAAATCTCTTTCGAGCTGTAGTTTCAGACGATTTAAAGTATTTGTTGCTGGTTCGTTTGAAGATTACGCTATTAGAAATTCAGAAAGTATGCAATGCA TTGGCTCATCTTTTGAAGATGTTGGCTGCTCAGATGAAGATTTGAAATAGTTTGAAGATGCTTAATGGGCTGTTTGTGCTTTAGATTGAAGGAAGATCAATTAATTAAGGAGGTACTTACGAGCATCT AACGGTGGGGAAATTTCACTGTTTCTTCCCTCAAAATAGATGATGTTTTCCTTGGAGATGACTTATTTGCTCGTTCGTTCTGGAAGAAAGTATGATTTATCTATGCGGAAGATGTTTAAATGCTGCTG TATGAAGTACTGTTATCTAAATAAATTTATTAACAATTTTATTTAAGTGAATGTATGCTTATTAATAATTTATATCATTTGTGGATAACTCTTTTAACTTTTATGTGGGATACATCTACCTGTGACAAAA TATTTCAATTTTCGCATATAAATAATGTTGATTTGAATGCGTATAAATTTTGTAGAATGTAAATAATTTTGGATGCTTTGATTAACATATAAAGCAAGTATAAATCTTAAATTTAAATTTGAATGTG CAATGTTTCGCGTAATAATGAAGATCTTTAAATAATAAGCAATTTTAACATAATTTATAGAATAAATAACCTATCAATAAGTTTGTGAACGTTTATGCAAGTTTATGCTAAATTTACATTTGATATTTGTACAG ATAAGCAATTTGCTAATGTTGTAGTTATTTCTTTATAATTTCAAGTTGTCGGTAGTTTAAAAAGGTAATTTTTCGCCCATAGGTAGTACAAAGTATGATCAAACTATGATGATAAATAAAGTAAATACGTAAT AAAAAATCAAGAGTACTTTCGCGGCTTTCATATCTCTACGTTGATTTAAATTAACAAATTAAGATAAAGATATAGAGAAGACAACCTATAAACAATAATGAGTAAACATAACAAATAAGT AAATATGCGAAGGCGAGCTTTTCCAAATAGTAAATTAAGTGAAGTGAATTTATTTCTTGAAGACATTTCTGTAATTTTCTTGAATTTTATGATTTTATCAAAATGAAATGTTAGGCGCATATGTTTATTAATTTT TTGTGTAGTAAATTTTATTTTCCAGAACTTACATTAAGATGAATAAATAACAAAACCTTTAGGCTAATAATTTAATTTAATGTTATCTTATGATTCGTTAATTTTAAACGAAATTTTAAATAAATAAATA TATATCTAACATGACATATATTTTAAATAGTAAATAAAGTGAAGTCAAGATTTAAA
comp391 21_c2_se q1	GTATATCTTAATAATGTATTAAGATTAATTTCAACGTGTTATATAGTTTGTATAACCTTCGGATTTTAAATTTGATTTTCTGTTGCTCATTAATAAATGATATAAATAGTACTAGTTTTCGTTTAAATCTTTTGT TCGATCAAAACCAACTATTATAAAAAAGTATAAAAAAGTTTGCAATCGAAGTTTGAACAGTGTCTTAAAGCGCGCAAGGTCATGAAATAAATCAAGTTTGTAGTCAAAATACATAAGTCCAACTACTGTCAGT CATATAATAAGCCAAGTATTTAGAGGCAACTGTGTTTAAATTTTCGTGATCAGTGTAGTTCGTGACTAATTTATAATTTAGTAGAAGTAGTAATGCGTGATATCGGTTTATTTAATTAACATCCCTCGG GAACTCACTGTCAGCTCGTGTTTTGTGTCAGTAAATAATTTAGTACAAGGTTTACTGTTATTCGGGTTTGAAGCGCAAGAAAGTAAATAATTTATTTGAATCTTGACGATGAGCATTTGTGTTGGTCAGTATACA TATTTCTAATTTAGAACACGATTTGAAGGCGAGGAGTACCATTTACAATTTGAATGCTGCTGTTGTGTAGCTTTTGTGCAATAAAAAAACTTTTAAATATAAAGTGAATAAATAATTTATGTAAGAAATCTTTT TGTGTTATGCTAATTTTGTGAAGAAAGATAATACAGTGTGGAATAGATATAACGAACAACTTTTCTTGAATTAATACCGAATGACTTAAACATAAATAAAGATTTATAAATACAGCAATTTCTGTAGGATGTG CGCTTAAACAACTTTTATTTATTTATTAAGATAATAAATAAATAAATTCGAATTAATTTAGTTTCTGTAATTTCTCTAATAAATAAACAATTTATACCATGATTACGTAGCTAATTAACAGGATAAAGTTTATTAATA AAATTAATCACTCTTTTGTGAAGAGATGAATAAATTTATGCGTCAAGGTTTAAAAAGACTTAAAAAGACTTAAATAAGTATTAATTAAGATAAATAAAGTAAATTTAACTGGGATCTTCGCTGCTGTTT GTTTTCGGAAGAGTATTTATTTATTTATTTTCAAAAGTGTGTTTAAAAAATGTTTTCACATAAATATGATTTATCACTAATACAGTTCCTATTATTTATGATGACGATGAAGAACCAACCTTATTTGAAGAAT TTATATAAACAATAATTTAATCACTAAAAAGATGTGGTTTAAAAAGATTAAACATTTGATTTAAAGTTCGCTTACATGTTTAAATGAGTGTGATTTAAACATTAAGACAGCTGTAGGATGAC GGCTTTTATACATTAATTTAGAAATAAATAATTTACATGGTGTACTGTTATTTTAACTTTCTCATGTTTGTAGTATGGGGTTGACAAATGCTATTTCTATAGACTTTTACAGTGTCTAGGTAAAGTACAGCG TAGTTGTATTTCAITTTGGATTTTAAACAAATTAATTTGATACATTTGGTAATCTATTGTTATTTGATACACATATCTGTTGATCTTACATGTTGATGCTATGCGTATGCGTCTGATGCT TACAATTCOAATTTTGTATTTTTGAATTTAGTATATGTTTCCAACTCAATACGTCTGAGATATTAAGTTTAAAGCAATAACACCATTTAGTATGGAAGCAATTAACAGGATAAAGTTTGTGTACAGCACCG GCAGCGGATAACCAAGAAAGTTTAACTCGCTCCACTGCTATTTGTCACACGGCTAGGTTCTGTCACACAGTACTCTCAAGCAAGTACTCTCAAAAGAACTCTAATAAGACTGCGATATACATGAGTAAATACAGGCTCTCTGTA TATGTTTAAACCAAGACATGCCAAATACCGTGCCTCACTGATAATTTAATTCGCTGAATGTGTAATTTGAAAAAAGGTTTCAGATGAAGTGTATGTTGGCTTAATTTTCAAAAGGCTGATCTACGTTGA CTCTAAAAGCATAAGGCGCAAACTCCAGCGCGCTGCGGATGATACATGAAGTACTCTACAGTCGGCGCTCTCGGAATCTACTACTATGCTGCTAATTAAGTAAATTTTGAAGACGAATTTCTGTGGAAT GGATATGCTCGGAGAGGATGCTGATTAATCCAAATGCGCAATAAGTGTGCAAAAGCGCAGAGTCGTCGGGGTCTCGAACGCGCTCTACTGTCGCGAGTCCAGTACCACATCTCCGATATGTTGTCGAC ACCTATTTCGAAATCTGAAGTAAACCGGTACAGTTACCTGATTTGCGCAATTTCCGAGCTGGGGTAGTTTAAAGTGGCGGCTGACTCTGCTGCTGATAGTTGAAGGACAGCAAGTTACCGGAGTAC CCTTTTTCATCTACGGGTCGTAATAAATTTCCGTTTCTTCAATACCGAGAGGTATGACATCTTTGATTAAGTAACTACCAATTTGCAATTTGCAATGCGTAAATTTTGTGTGATCACTATGAGTTATGCA GTGATTTGTTTTCATCTATATAAAGGTGTTCAAGGTTCTTGTGCTGTATAACCTCCATAGGCGGCGAGGATGCGATGTTTTCAGTACTAAGCAGATATTTCACTCTTAATATGTGTGTGTTGATTTGCA ACAAACGGCGGCTCACTCCGTAACCATATTAAAGTAGAAATCT
comp391 36_c0_se q1	CTGAAGTACAAAAAATTTTTCACCGCTTAATAAAAAATACAAAAATTTATTTTCATATGTAATAATACATCAACGACGCGCTCTGCTACGTCGAGTTTAAAGCTATAAACACTACAAATTTTAAACCAAAATTTAT TTGATAGTACAAATTTTCAAGTAAGCTAAACATAACTTAAACATTAACGATTTTAAATGTACAGTAATTTATACAGAAAATAATACCTTAAATATACCTGGGCTTTTATTTAAATAAATAATTTATTTGATTTCAACA ACATTTTAAATTTAAACAGCATCATGCGTAAAGCGCCACATTTCAATTTACGAATCGCGTGTGTTTTTGTGTAATCTACGCAAACTTTTGTGAATTTAAAAAAGCTAATTTAAACCTATTGTTATTTACCTTCACT AAATTTAAACATTTCCCGAGCTAATAAAGTAAATGCGACGACACATTTGAAATCTTAAAAATTTCCACAGTACTCATGTTTAAAAATAATTTTAACTCTGTTTGTATGACTTATTTTGAAGTCTTTCTTAATTTACA GTTTATTTGCAATTTAGAATCTGATTTGAAGGCTTTTTCGACAGTATTATTTATTTAGCTTTTGTATTATTTAGCTTTTGTATTATTTGACAAATTTATGACAACTATTATGACAACTATTATGATTAATTTCAAGAT AGAGATAACAAAGGAGTAATGCAATGTTGACACTTAACTCCGGTATTTTAATAAAAAATTTACAATTTTCAACTTTTAAATAATTTCAATTTACCTTACTTACTTCAATTTCAATTTGATGTTATCTTTTCA GAAGCAGCTCGGGTATTTTAAAAAACCAATTTCAACAATAACACAGTAGCAAAATGCGGCGCAGCAGCTCCGGCTGACGCTCAAGCTAAATTTATGTAAGGAGCAAAATTTACGAAATTTCAACATAAATAAAT AAGGAAACTCTTGTGTTTATTTTACGCTTTTAACTTTATTTATAAAGCAAAACCGGCAATTTAAAGAGAGCAGCAAGATCTTTTCTACTCTTTTATTTATGATGTAATTTCAITTCATTAATTAAGTAAACA CACTGGAATTTATGATGTTTTCCTCGTAGTCAITTAACCTTTTTCGGTCCGGTGAATTTAAAGCGAAGGAAAGACCAATTTGCCAAAAAATTTTGTGTAGCTAAACGCTTTTAAAGGGAAATTTTATGTA ACTTTTGTAGTTTGTGAGACATTTACCATTTTCAAGAAAAATAATTCAGATGACATTTTAAATTAAGCTAACTTTAATGTCATGACAACTACAGGCTTATTTGTCATTACACCGCATTTATTCACCACTTAAA ATCAGTGGGATTTAGTTAAGCACTAACCTATTGATTTAAAAAACCAATCTTAAAGCTAACCACTATAAATTTTAACTTTAACCAATAAATTTGCGGAAGCGGTAGAGATAAATGCGCTAAATCTGTAACTTC

[illegible]

182

185

[illegible]

188

190

192

comp982	GACTTGAAGCTACGACACTGCACCGGACGATACAAGATATTCAAACGCTCACTGAGATAAGGTAGGATCCTATTTGACGGTATTTTGACGCTGGTACCAACCGAAATAAAAATTACCAATTAAAAAATG
573_c0_s	GTCAATTGAAATCATCACCGAGAATTTAGTCCAGAATATGTCGTCGCTGTGGCGGTCCTGTTCTTCAGCACGCAGGTGGACACGGAGAACTCTTCGAAACTGGACAATGGGTGGAAGTAAGCGGCTCGAC
eq1	AGCCGCCGGCATCCGGTTCAGTCAGGGTTAAGCTGAATATTCGTCGCTCCATTGGAAGTTCTGGTCTGTGATAAGAAGAGTATAAAAAAAAAAGCATTAAAAAAATTAATAAAAAATCTTTCAGAACTTACC
	CGCAACGCGGTAGTTTCCAGCTGTTGGAGAGAGATAGAAATAGTTGTGAGTGAGACGCCAGCTGTCGCCGTCCCTCAAGGAGAAGACGATCAGTCCATAGGTGGTAAGG