

自然環境下における植物—ウイルス相互作用の季節性

本庄 三恵

京都大学 生態学研究センター

〒520-2113 滋賀県大津市平野2丁目 509-3

Seasonality of plant-virus interactions in natural environments

Mie N. Honjo

¹Center for Ecological Research, Kyoto University, 509-3 Hirano, Otsu, Shiga, 520-2113, Japan

Keywords: *Arabidopsis halleri*, natural environment, season, temperature, Turnip mosaic virus

DOI: 10.24485/bsj-review.16c5.00289

1. はじめに

ウイルスはしばしば植物の大量枯死を引き起こし、農作物への感染による経済損失は世界で300億ドルに達する (Jones and Naidu 2019)。ウイルスは、ゲノムサイズが小さく宿主内で急速に増殖し、短期間で瞬く間に病気を広げる。カビや細菌と異なり、宿主に寄生しなければ増殖できない絶対寄生性であり、宿主のエネルギーを使ってしか増殖できないため、これまで病気を引き起こすような負の側面に着目し、研究が行われてきた。

一方、自然界においてウイルスが野生植物にどの程度感染し、影響を与えていているのかについての研究は限られている (Roossinck and García-Arenal 2015; Roossinck et al. 2015)。その理由として、ウイルス自体は目に見えず、病徵があっても生理障害との区別が難しいこと、全てのウイルスに共通の配列がないため未知のウイルスを検出する有効な手法がなかったことなどがあげられる。しかし近年、次世代シーケンサーの発達により、網羅的にウイルスを検出する手法が確立してきた (Roossinck et al. 2012; Roossinck 2015a; Nagano et al. 2015)。その結果、野生植物から次々と未知ウイルスが検出されるとともに、病徵を示さずにウイルスに感染している例が多く報告されている (Prendeville et al. 2012; Roossinck 2015b; Hasiów-Jaroszewska 2021)。自己増殖できないウイルスにとって、宿主を駆逐することは種の存続の上で必ずしも有利な戦略ではない。宿主個体数が限られた自然環境では、宿主を生かしつつ自らも増殖する戦略のほうが、進化的に有利であると考えられる (May and Anderson 1983; Remold 2002)。ウイルスは、自然界の中で野生植物とどのように相互作用し宿主を駆逐せず共存しているのだろうか。環境が大きく変動する季節環境下で、1個体の宿主に感染し続けるウイルスの研究から見えてきたのは、必ずしも寄生的・共生的といった一定の関係ではなく、その関係が環境とともに変化する姿である。本総説では、自然生態系における植物とウイルスの相互作用について季節性に着目し、その最新の知見を紹介する。

2. ウィルスの長期感染

植物は、一度感染したウィルスを排除する機構を持たない。そのため、感染個体は生涯ウィルスを保持することになり、多年生植物の場合は、それが何年にもわたる。例えば、リンゴ・ブドウなどの樹木においても、ウィルスの長期感染が報告されており、モモの木に感染した Plum pox virus では、13年に渡り一度感染したウィルスが樹木の枝全体に広がっていることが塩基配列の解析で明らかになっている (Jridi et al. 2006)。また、多年生のジャガイモやイチゴ、ニンニクなどでは、栄養繁殖個体を苗として用いるため、一度ウィルスが感染すると苗を通して次世代にも伝わる。

農業生態系においては一年生植物が耕作地の約 70%を占め (Pimentel et al. 2012)、農作物を中心に進んできた植物ウィルスの研究の多くは一年生植物を対象にしたものが多い。一方、地球上で現在知られている維管束植物約 24 万種 (Judd et al. 2002) のうち、一年生植物は全種の 6%，草本だけに限っても 15%にとどまる (Poppenwimer et al. 2023)。つまり、ほとんどの植物種は多年生植物である。このことから、自然生態系における植物とウィルスの相互作用を理解するには、多年生植物で見られる長期感染にも着目することが重要であるが、その知見は限られている。

3. 相互作用の温度依存性

ウィルスの増殖や病徵発現といった相互作用は、宿主植物側とウィルス側の要因に加え、温度や土壤水分量、栄養状態などの環境要因の影響を受ける。温度は、その中でも季節で大きく変化する因子の 1 つである。植物とウィルスの組み合わせごとに、ウィルスが増殖しやすい温度（増殖至適温度）を表 1 にまとめた。表中の多くの組み合わせで 25°C 前後がウィルスの増殖が早い、あるいは蓄積量が多くなる至適温度である。例えば、キャベツでの、カブモザイクウィルス (Turnip mosaic virus: TuMV) の増殖至適温度を 13-33°C の温度域で調べた研究では、13-28°C の間では温度上昇とともにウィルス蓄積量が増加し、23°C と 28°C で最も多くのウィルスが検出された (Chung et al. 2015)。しかし、33°C では 23°C と 28°C よりウィルス量が抑制された。もっともウィルス量の増殖が少ない 13°C の低温では全身にウィルスが広がるまで 28°C の時の 5 倍以上の時間がかかった (Chung et al. 2015)。ジャガイモでの Potato virus Y (PVY) の増殖を 12-35°C について調べた研究では、12°C と 35°C では全身感染がみられず、植物全体にウィルスが広がるまで 20°C で 14.0 日、28°C で 5.7 日かかった (Choi et al. 2017)。一方、オオムギと Soil-borne wheat mosaic virus (SBWMV) の組み合わせの場合、より低い温度が至適温度となっている (Ohsato et al. 2003)。プロトプラストを用いた実験で、15, 17, 20, 22, 25°C のうち、17°C でもっともウィルスの増殖量が多くみられた。筆者らは、至適温度が一般的な温度より低い理由として、秋から翌春にかけて冷涼な気候で生育する宿主植物に適応した結果ではないかと考察している (Ohsato et al. 2003)。

表 1. ウィルスの増殖至適温度

ウイルス	宿主植物	実験温度域	実験期間	至適温度	文献
Soil-borne wheat mosaic virus (SBWMV)	<i>Hordeum vulgare</i> L. cv Minorimugi	15, 17, 20, 22, 25°C	48h	17°C	Ohsato et al. 2003
Tobacco mosaic virus (TMV)	<i>Nicotiana tabacum</i>	16, 20, 24, 28, 32, 34, 36°C	22 days	24°C	Lebeurier and Hirth 1966
Tomato bushy stunt virus (TBSV)	<i>Nicotiana benthamiana</i>	21, 27, 32°C	18h	27°C	Jones et al. 1990
Turnip mosaic virus (TuMV)	(<i>Brassica campestris</i>) Chinese cabbage	13, 18, 23, 28, 33°C	30 days	23, 28°C	Chung et al. 2015
Turnip mosaic virus	<i>Brassica napus</i>	24, 28°C	3 days	28°C	Amari et al. 2021
Turnip mosaic virus	<i>Arabidopsis thaliana</i>	10°C/5°C, 25°C/20°C (明期/暗期)	28 days	25/20°C	Honjo et al. 2025
Potato virus Y (PVY)	<i>Solanum tuberosum</i> L. cv. Chu-Baek	12, 16, 20, 24, 28, 32, 35°C	17 days	28°C	Choi et al. 2017

多くの植物とウィルスの組み合わせで、温度が高くなると宿主のウィルスに対する抵抗性が上がり、結果として新しく展開する葉では病徴が回復する現象が知られている。この現象はヒートマスキング (heat masking) と呼ばれている。例えば、前出のキャベツと TuMV の温度実験では、ウィルスの増殖が抑えられた 13°C で病徴がなく、18-28°C で病徴があり、33°C では病徴が弱いという、比較的ウィルス量と病徴が相關する関係が見られた (Chung et al. 2015)。タバコとキュウリモザイクウィルス (Cucumber mosaic virus: CMV) の例では、接種初期 (6 日目) は低温 (18°C) より高温 (28°C) で最もウィルスが多く、病徴も量に比例して、高温で強かつたが、接種 28 日後には逆転し、上位葉の高温環境でウィルス量が少なくなっていた (Zhao et al. 2016)。つまり、ヒートマスキング (病徴回復) には一定の時間が必要となってくる。

温度依存性がどのように制御されているのか、その分子メカニズムが徐々に明らかになってきている。Cymbidium ring spot virus (CymRSV) を接種した *N. benthamiana* 植物は、15, 21, 24°C で 2 週間以内に枯死するが、27°C では症状の減弱が見られる (Szittya et al. 2003)。Szittya ら (2003) は、この現象が RNA サイレンシングというウィルスのゲノム RNA を配列特異的に切断するという宿主の防御機構が関与していることを示した。RNA サイレンシングが、27°C で働きウィルス量を減少させることで、病徴発現を弱めたのである。その証拠に、27°C ではウィルスの RNA が切断され発生する短い断片の siRNA の量が増加していた。一方で、サイレンシングは低温では働きかず、病徴発現も温度に依存して大きく変化する (Szittya et al.

2003)。また、*Citrus psorosis virus* (CPsV) を果樹スイートオレンジ (*Citrus sinensis*) の苗に接種した場合 26°C/18°C (明/暗) より 32°C/26°Cでウイルス蓄積量が少なく、若い葉での病徵が緩和され、ウイルス量と病徵の強さが関係していることが分かった。さらに、ウイルス由来の短鎖 RNA が 32°C/26°Cで増加していたことから、より高い温度でサイレンシングが活性化され、ウイルス蓄積量の抑制が起こった (Velázquez et al. 2010)。このように RNA サイレンシングは、ウイルスに対する植物防御において重要な役割を果たし、病徵発現とも関係する (Voinnet 2001)。一方、*Nicotiana benthamiana* では *tomato ringspot virus* (ToRSV) による病徵回復が 21°Cでは見られず、27°Cの高温で見られ、これがウイルス RNA の減少ではなく、宿主タンパク質 AGO1 を介したウイルスゲノムである RNA2 の翻訳抑制に起因することが報告されている (Ghoshal and Sanfaçon 2014)。ヒートマスキングは、ウイルスの翻訳レベルでの制御によっても引き起こされるようである。

4. 生態系での植物とウイルスの関係

4-1. 野生植物のモデルとしてのハクサンハタザオ

それでは、植物が実際に生育する自然環境下では、植物—ウイルスの相互作用はどのように変化しているのだろうか。上述の一定環境下で示されたように、温度によりウイルス量や病徵が異なることから、気温が大きく変動する野外環境下においても、感染個体内でウイルスとの相互作用は季節によって変化することが予想される。

筆者らは、年間を通して相互作用の季節性を研究するため、冬季も落葉せず 1 年中葉をつける常緑多年生の草本ハクサンハタザオ (*Arabidopsis halleri* (L.) O'Kane & Al-Shehbaz subsp. *gemmaifera* (Matsum.) O'Kane & Al-Shehbaz) を研究対象とした。ハクサンハタザオは、4 月から 5 月に開花し、種子繁殖を行うとともに、伸ばした花茎に空中ロゼットを形成し、そこから不定根を出しクローンでも繁殖を行う。2 倍体でゲノムが解読されており、モデル植物シロイスナズナの近縁種であるため、配列情報から遺伝子の機能が推定でき遺伝子発現応答の解析が可能な野生のモデル植物として有効である (Honjo and Kudoh 2019)。

植物の応答を遺伝子発現レベルで網羅的に解析する RNA-seq は、着目する形質を絞ることなく、一度に植物の状態を把握できる有効な手段といえる。植物が実際に生育する環境に適用する場合は、環境や植物の遺伝的なばらつきが問題となるが、多検体を対象とすることで精度よく解析できる。筆者らは、安価でハイスループットな RNA-seq 法を構築し、フィールドトランск립トームの研究を進めている。

4-2. 宿主内でのウイルスの動態

ハクサンハタザオに感染するウイルスの種数は、RNA-seq を用いた網羅的ウイルス検出により、現在 5 種を報告している (Kamitani et al. 2016; Kamitani et al. 2017; 本庄ら 2025)。このうち、カブモザイクウイルス (Turnip mosaic virus: TuMV) は、兵庫県多可郡のハクサンハタザオ調査地で 27.4%-57%の感染率を示す (Kamitani et al. 2016; Honjo et al. 2020; Otsubo et al. 2025)。また、宿主範囲が比較的広く、主要な農作物ウイルスの 1 つでもあるが、ハクサ

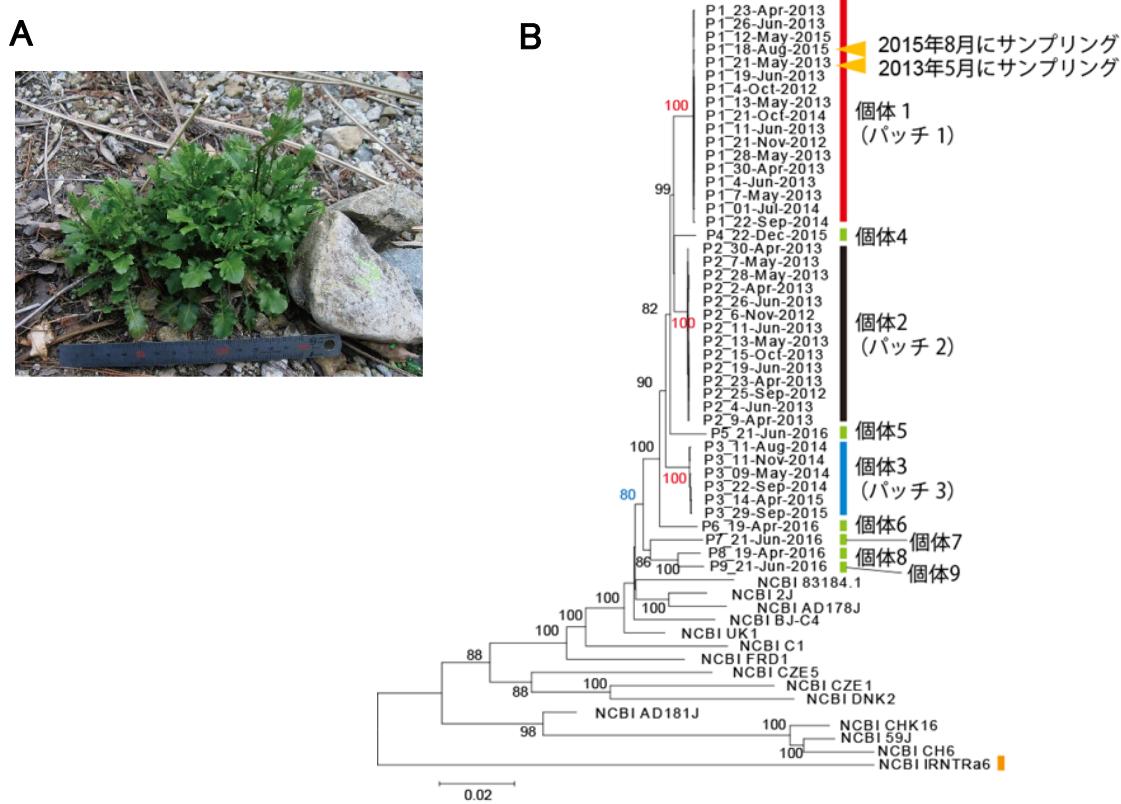


図 1. TuMV に感染したハクサンハタザオと TuMV の全ゲノム配列の系統樹

A. TuMV に感染したハクサンハタザオのパッチ。明確な病徵は見られない。**B.** 個体 1-9 は、ハクサンハタザオの自然集団から RNA-seq により得られた TuMV の配列。個体 1-3 は 1.5-3 年にわたり継続サンプリングを行い、サンプル ID は個体番号とサンプリング日で表記した。個体 4-9 (緑) は 1 回のみのサンプリング。TuMV の RNTRa6 株(宿主はミヤガラシ *Rapistrum rugosum*)を外群とした。それ以外は、日本とアジア、ヨーロッパから得られたハクサンハタザオ以外の植物由来の TuMV 配列。(Honjo et al. 2020 を改変)

ンハタザオに対しては 44% が無病徵感染である (Kamitani et al. 2016)。プラスの一本鎖 RNA をゲノムにもち、この 3' 末端に poly A 配列を持つことから、通常の RNA-seq 法でも検出可能である。

筆者らは、ハクサンハタザオとそれに感染する TuMV を対象に、自然生育地でのウイルス—宿主相互作用を明らかにするため、同じ個体から 3 年間週 1 回の RNA-seq データから TuMV の配列解析を行った。正確にはクローニング繁殖で増えた別個体がパッチ状に広がっており (図 1A)，その中から同じ個体由来のクローニングをサンプリング対象とした。その結果、TuMV のゲノム配列は宿主個体ごとに異なる一方で、同一個体 (クローニング) から得られる配列は 3 年間でほとんど変わらなかった。つまり、一度の感染イベントで感染した TuMV が 3 年にわたり入れ替わらず存在していることが分かった (図 1B)。

ウイルスの蓄積量は、新しく展開する葉で冬に抑制されるという季節変化があることが分かった (Honjo et al. 2020)。葉位ごとにウイルスの蓄積量を調べた結果、12月、4月、6月ではどの葉位でも同程度のウイルスが蓄積していたが、2月は上位葉でウイルスの蓄積量が下位葉の 1/10,000 の量であった (図 2)。感染個体を低温 (15°C/5°C, 明/暗) に移動すると新規展開葉の TuMV 量が減少し、再び暖温 (25°C/15°C, 明/暗) に移すと増加することから、冬は低温により新規に展開する葉でのウイルスの増殖を抑えていると考えられた。春の温度上昇とともに 4 月以降はウイルスが個体全体に同レベルまで増加し、新規展開葉にもウイルスが広がる。開花後に形成される空中ロゼットにもウイルスが広がることで、栄養繁殖を介してクローニング個体に伝播する。

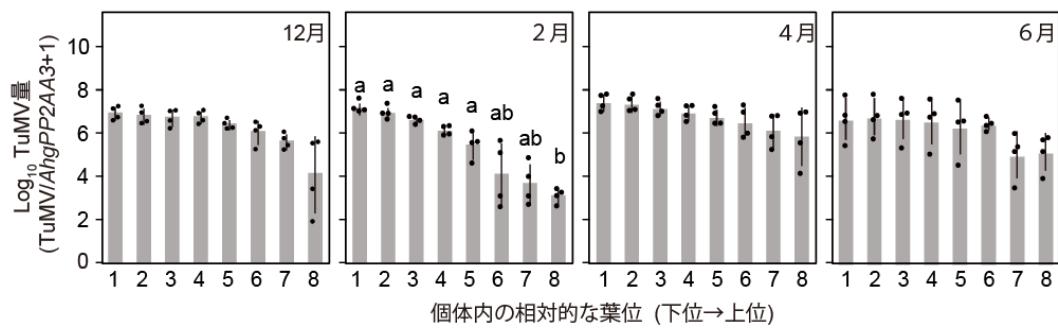


図 2. ハクサンハタザオ個体内の TuMV 量の分布の季節変化

葉の組織内の TuMV 量を葉位ごとに RT-qPCR で定量。最も気温が低い 2 月に上位葉 (若い葉) でウイルス量が少なかった。縦軸は log スケールのため、冬は下位葉に比べ上位葉のウイルス量は約 1/10000 に抑えられている。(Honjo et al. 2020 を改変)

4-3. 遺伝子発現応答の温度依存性

このような季節によるウイルス蓄積量の違いは、植物の遺伝子発現応答にどのような影響を与えるのだろうか。春分・夏至・秋分・冬至の 4 季節に感染個体と非感染個体から葉を採取し、トランスクリプトーム解析を行った。その結果、TuMV の感染に対するハクサンハタザオの遺伝子発現応答にも季節性があることが分かった (Honjo et al. 2020)。春分のサンプリング時の日平均気温は約 7°C で、解析に用いた葉では他の季節と比べてウイルス量が少ない個体が多くみられた。徐々に気温が上昇し始める早春であり、ウイルスが植物体内で全身へ拡がりつつある段階に相当すると考えられた。この時期に感染と非感染で発現差が検出されたのは 14 遺伝子で、いずれも感染個体で発現量が高く、病害応答や全身獲得抵抗性に関わる GO が有意にエンリッチしていた。具体的には、サリチル酸応答に関わる *AhgWRKY70*, *AhgNIMINI* や *AhgPR2* が含まれていた。サリチル酸はウイルスをはじめ、細菌や真菌の感染でも誘導され病原体に対する防御として機能することが知られ、上述の遺伝

子はこの防御誘導の過程で発現が上がることが知られている。一方、秋分にはこれらの遺伝子の有意な発現上昇は検出されず、ウイルス特異的な防御応答 RNA サイレンシングに関わる *AhgAGO1* や *AhgAGO2*, *AhgRDR6* など複数の遺伝子が発現上昇していた。これらの結果から、遺伝子発現レベルでの防御応答が季節によって異なることが明らかとなった。さらに、秋分には発現低下する遺伝子が多く検出され、例えばフラボノイド合成に関わる GO がエンリッチしていた。実際に、秋から冬に蓄積するアントシアニンが感染個体では全く見られない（図 3）。アントシアニンは、ストレスで誘導され、強光下での光合成装置や DNA 酸化傷害の緩和 (Zeng et al. 2010) や抗酸化の作用

(Ferdinando et al. 2012; Naing and Kim 2021) など複数の機能が報告されている。また、ウイルスに対しては、フラボノイドが感染力の抑制に効果があるという報告もある (French et al. 1991; French and Towers 1992; Inukai et al. 2023)。そのため、感染によりアントシアニンの蓄積阻害が、ハクサンハタザオにとって何らかの負の影響があるのか、今後の研究が期待される。一方、夏至と冬至には発現変動遺伝子が検出されなかったことから、ウイルス感染に対する植物の応答には季節性があることが示された。

4-4. 長期低温の影響

実際に、ハクサンハタザオへのウイルス感染は個体の成長にどの程度影響を与える、季節的な違いがあるのだろうか？感染個体と非感染個体を作出し、低温 (10/5°C, 明期/暗期) と暖温 (25°C/20°C, 明期/暗期) で栽培して、その応答を比較した。ウイルスの接種は、野外から採取した TuMV 感染個体の葉をバッファー内で破碎し、その澄み液を用いて行った。これを、カーボンの粉（カーボランダム）で葉に軽く傷をつけながら塗布することで、感染個体が作出できる。非感染個体は、バッファーだけをカーボランダムで傷つけながら接種するという Mock 処理を行い作出了。

28 日間、暖温で育てた TuMV 接種個体では全身にウイルスが広がるとともに、モザイク病斑や壞死の病徵、クロロフィル量の減少が現れた。一方、低温で育てた個体ではウイルスの蓄積量は少なく、外見上の病徵や成長阻害も見られないことが分かった (Honjo et al. 2025, 図 4)。これは気温が低い冬季にウイルス量が抑えられることと矛盾しない。

次に、ウイルス感染による遺伝子発現への影響を 2 つの温度で比較した。同じ条件・サンプリング日に採取した感染個体と非感染個体の発現量を、全遺伝子で比較し、統計的に発現量が異なった遺伝子を TuMV による発現変動遺伝子とした。



図 3. TuMV 感染個体と非感染個体のアントシアニン蓄積量の違い

ハクサンハタザオは、気温が下がる晩秋から冬にかけて赤紫色の色素アントシアニンを蓄積するが、TuMV に感染した個体ではアントシアニン蓄積が見られない。

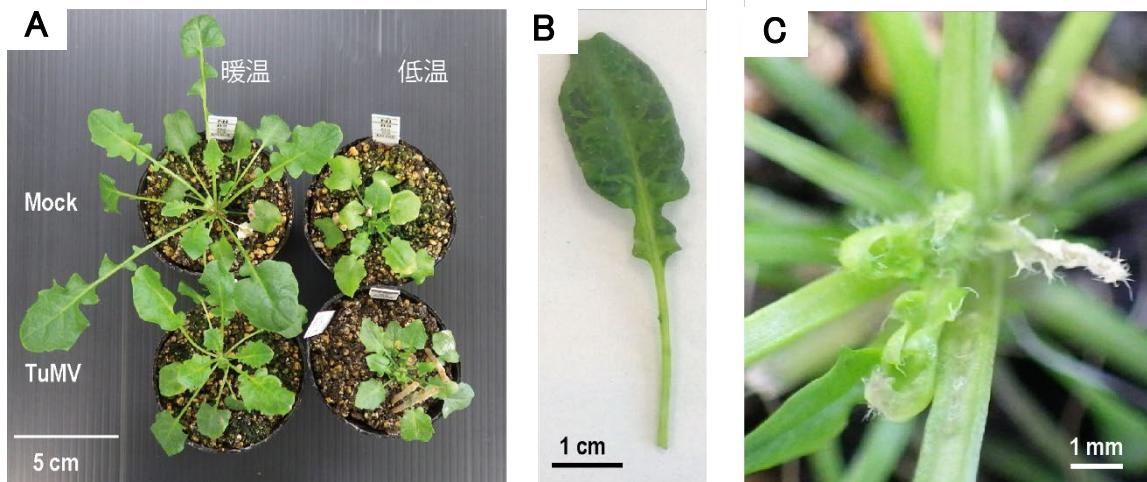


図4 TuMV 接種個体と非接種個体(Mock)の接種 28 日目の様子

A. 接種後暖温で育てた個体と低温で育てた個体の様子。B. 暖温の接種個体で見られたモザイク病斑 C. 暖温の接種個体の新芽が白化した様子。低温下ではこのような病著は現れなかった (Honjo et al. 2025 を改変)

低温の感染初期（8日目）は光合成関連の遺伝子で発現低下がみられたが、28日には感染と非感染での発現差がなくなり、回復が見られた。また、ストレス応答関連の遺伝子の発現上昇が持続していることがGO解析から明らかになった。一方、暖温の感染個体では、28日目には光合成関連（*AhgLHCb*など）や防御関連遺伝子が発現低下し、全体として長期の感染で防御や光合成の発現応答が低下していることが示唆された。また、暖温でRNAサイレンシング経路の*AhgAGO1*, *AhgAGO2*において14日目以降に発現上昇がみられた。一方、低温では28日目まで発現誘導が見られなかった。この結果から、RNAサイレンシングが春分（日平均温度7°C）にはみられず、秋分（日平均温度20°C）に見られたのは、低温でウイルス感染による発現誘導性が低いことが1つの理由と考えられる。

野外の感染個体の多くは、感染から時間が経ち、接種28日後の遺伝子発現状態により近いと考えると、低温で発現変動遺伝子が少なく、一方暖温では防御や光合成機能関連の遺伝子で発現低下することは、野外での結果と矛盾しない。相互作用は必ずしも一定ではなく、冬のウイルス抑制時期があることで、宿主の病徵や成長の回復がみられ、結果としてウイルスが宿主を駆逐するような完全寄生的な関係ではなく、長期の感染系が成り立っているのではないかと考えている。

5. おわりに

本稿では、自然環境下において植物とウイルスの相互作用に季節性がみられるなどを紹介した。ブドウ園でGrapevine Red Blotch Virus (GRBV)の動態を調べた最近の研究では、ブドウの無病徵の個体からも比較的高濃度のウイルスが検出されたことや、6月に比べ10月にウイルス蓄積量が増加するという季節性を報告している (Kahl et al. 2022; Flasco et al. 2024)。他の植物とウイルスの相互作用にも季節性がある可能性が高く、今後の研究が期待される。

実際の野外では、植物は気温の変化だけでなく、日長の変化や、氷点下での凍結ストレス・真夏の高温ストレスなど、年間を通して多様な環境ストレスにさらされる。実験環境下では、ウイルス感染により植物のストレス抵抗性を弱める例がある一方、凍結・乾燥耐性が高まるという報告 (Xu et al. 2008) もある。したがって、自然環境下でウイルス感染が年間を通じて宿主のフィットネスに与える影響を評価することは重要である (de Andrés-Torán 2025)。さらに、生物間相互作用の観点からは、農業生態系においてウイルス感染植物には媒介昆虫がより誘引されたり、媒介昆虫の産子数が増える例が多く報告されている (Eigenbrode et al. 2018; Mauck and Chesnais 2020) 一方で、筆者らはハクサンハタザオの自然生育地で TuMV に感染した個体で媒介昆虫アブラムシの数が少なく、ウイルスがアブラムシの産子数を抑えるという宿主への正の効果を与える例も発見している (Otsubo et al. 2025)。自然生態系の中でウイルスと植物が共進化の結果、どのような相互作用を構築しているのか、植物の生活史や生物間相互作用も含め、今後さらに研究が進展することが期待される。

謝辞

本稿で紹介した著者らの研究を行うにあたり、京都大学の工藤洋教授をはじめ、多くの方々のお世話になりました。またこれらの研究の一部は科研費日本学術振興会（課題番号 JP21H04977, JP24K09617, 26221106）と科学技術振興財団（課題番号 JPMJCR15O1），日本生命財団の助成を受けて行いました。この場を借りてお礼申し上げます。また、シンポジウムを企画し、執筆の機会をくださった奈良先端科学技術大学院大学の山口暢俊准教授と久保田茜助教に感謝申し上げます。

引用文献

- Amari K, Huang C, Heinlein M. (2021) Potential Impact of Global Warming on Virus Propagation in Infected Plants and Agricultural Productivity. *Front Plant Sci* 12: 649768. doi: 10.3389/fpls.2021.649768
- Chung BN, Choi KS, Ahn JJ, Joa JH, Do KS, Park KS. (2015) Effects of temperature on systemic infection and symptom expression of Turnip mosaic virus in Chinese cabbage (*Brassica campestris*). *Plant Pathol J*. 31: 363–370. doi: 10.5423/PPJ.NT.06.2015.0107
- Choi KS, Del Toro F, Tenllado F, Canto T, Chung BN. (2017) A Model to Explain Temperature Dependent Systemic Infection of Potato Plants by *Potato virus Y*. *Plant Pathol J*. 33: 206-211. doi: 10.5423/PPJ.NT.06.2016.0144
- de Andrés-Torán R, Maclot F, Mora MÁ, Fraile A, Pagán I, García-Arenal F. (2025) Effects of cucumber mosaic virus infection on *Arabidopsis thaliana* in wild populations: from mutualism to antagonism. *New Phytol*. doi:10.1111/nph.70640
- Eigenbrode SD, Bosque-Pérez NA, Davis TS. (2012) Insect-Borne Plant Pathogens and Their Vectors: Ecology, Evolution, and Complex Interactions. *Annu Rev Entomol* 63: 169-191. doi: 10.1146/annurev-ento-020117-043119

- Ferdinando MDi, Brunetti C, Fini A, Tattini M. (2012) Flavonoids as antioxidants in plants under abiotic stresses. In: Ahmad P, Prasad MNV, eds. *Abiotic stress responses in plants: metabolism, productivity and sustainability*. New York: Springer, 159–179.
- Flasco M, Hoyle V, Powell G, Seiter J, Wise A, Cieniewicz EJ, Fuchs M. (2024) Seasonal Variation in Grapevine Red Blotch Virus Titer in relation to symptom expression in vineyards. *Phytobiomes Journal* 8: 192-200. doi: 10.1094/PBIOMES-07-23-0076-R
- French CJ, Elder M, Leggett F, Ibrahim RK, Towers GH. (1991) Flavonoids inhibit infectivity of tobacco mosaic virus. *Can J Plant Pathol* 13: 1–6. doi: 10.1080/07060669109500959
- French CJ, Towers GH. (1992) Inhibition of infectivity of potato virus X by flavonoids. *Phytochemistry* 31, 3017–3020. doi:10.1016/0031-9422(92)83438-5
- Ghoshal B, Sanfaçon H. (2014) Temperature-dependent symptom recovery in *Nicotiana benthamiana* plants infected with tomato ringspot virus is associated with reduced translation of viral RNA2 and requires ARGONAUTE 1. *Virology* 456: 188–197. doi: 10.1016/j.virol.2014.03.026
- Hasiów-Jaroszewska B, Boezen D, Zwart MP. (2021) Metagenomic Studies of Viruses in Weeds and Wild Plants: A Powerful Approach to Characterise Variable Virus Communities. *Viruses*. 13: 1939. doi: 10.3390/v13101939
- Honjo MN, Emura N, Kawagoe T, Sugisaka J, Kamitani M, Nagano AJ, Kudoh H. (2020) Seasonality of interactions between a plant virus and its host during persistent infection in a natural environment. *ISME J* 14: 506–518. doi: 10.1038/s41396-019-0519-4
- Honjo MN, Emura N, Kamitani M, Kudoh H. (2025) Cold suppresses virus accumulation and alters the host transcriptomic response in the turnip mosaic virus–*Arabidopsis halleri* system. *Plant Cell Physiol* 66: 596–615. doi: 10.1093/pcp/pcaf010
- Honjo MN, Kudoh H. (2019) *Arabidopsis halleri*: a perennial model system for studying population differentiation and local adaptation. *AoB Plants* 11: plz076. doi: 10.1093/aobpla/plz076
- 本庄三恵, 大坪雅, 神谷麻梨, 工藤洋 (2025) 自然生態系における植物とウイルスとの相互作用. 植物感染生理談話会論文集 59: 80-88.
- Hull R (2014) *Plant Virology*. Amsterdam: Elsevier Academic Press
- Inukai T, Kim H, Matsunaga W, Masuta C. (2023) Battle for control of anthocyanin biosynthesis in two *Brassicaceae* species infected with turnip mosaic virus. *J Exp Bot* 74: 1659-1674. doi: 10.1093/jxb/erac502
- Judd WS, Campbell CS, Kellogg EA, Stevens PF, Donoghue MJ. (2002) *Plant Systematics: A Phylogenetic Approach*, -2nd Edition-. Synauer, Massachusetts U.S.A.
- Jones RAC, Naidu RA. (2019) Global dimensions of plant virus diseases: current status and future perspectives. *Annu Rev Virol* 6: 387–409. doi: 10.1146/annurev-virology-092818-015606
- Jones RW, Jackson AO, Morris TJ. (1990) Defective-interfering RNAs and elevated temperatures inhibit replication of tomato bushy stunt virus in inoculated protoplasts. *Virology* 176: 539-545. doi: 10.1016/0042-6822(90)90024-1

- Jridi C, Martin JF, Marie-Jeanne V, Labonne G, Blanc S. (2006) Distinct viral populations differentiate and evolve independently in a single perennial host plant. *J Virol* 80: 2349-2357. doi: 10.1128/JVI.80.5.2349-2357.2006
- Kamitani M, Nagano AJ, Honjo MN, Kudoh H. (2016) RNA-Seq reveals virus-virus and virus-pant interactions in nature. *FEMS Microbiol Ecol* 92: fiw176. doi: 10.1093/femsec/fiw176
- Kamitani M, Nagano AJ, Honjo MN, Kudoh H (2017) First report of *Pelargonium zonate spot virus* from wild *Brassicaceae* plants in Japan. *J Gen Plant Pathol* 83: 329–332. doi: 10.1007/s10327-017-0727-6
- Kahl D, Lowery DT, Hart M, Urbez-Torres JR. (2022) Seasonal dynamics and optimal diagnostics of Grapevine red blotch virus in a British Columbian vineyard, *Can J Plant Pathol* 44: 453-464. doi: 10.1080/07060661.2021.1993346
- Lebeurier G, Hirth L. (1966) Effect of elevated temperatures on the development of two strains of tobacco mosaic virus. *Virology* 29: 3385-3395. doi: 10.1016/0042-6822(66)90214-5
- Mauck KE, Chesnais Q. (2020) A synthesis of virus-vector associations reveals important deficiencies in studies on host and vector manipulation by plant viruses. *Virus Res* 285: 197957. doi: 10.1016/j.virusres.2020.197957
- May RM, Anderson RM. (1983) Epidemiology and genetics in the coevolution of parasites and hosts. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 219: 281-313. doi: 10.1098/rspb.1983.0075
- Nagano AJ, Honjo MN, Mihara M, Sato M, Kudoh H. (2015) Detection of plant viruses in natural environments by using RNA-Seq. *Methods Mol Biol* 1236: 89–98. doi: 10.1007/978-1-4939-1743-3_8
- Naing AH, Kim CK. (2021) Abiotic stress-induced anthocyanins in plants: Their role in tolerance to abiotic stresses. *Physiol Plant* 172: 1711-1723. doi: 10.1111/ppl.13373
- Ohsato S, Miyanishi M, Shirako Y. (2003) The optimal temperature for RNA replication in cells infected by Soil-borne wheat mosaic virus is 17 degrees C. *J Gen Virol* 84: 995-1000. doi: 10.1099/vir.0.19021-0
- Otsubo M, Nishio H, Kudoh H, Honjo MN. (2025) Turnip Mosaic Virus Infection in a Perennial *Arabidopsis* Reduces Aphid Fecundity in the Natural Environment. *Mol Ecol* 34: e70140. doi: 10.1111/mec.70140
- Pimentel D, Cerasale D, Stanley RC, Perlman R, Newman EM, Brent LC, Mullan A, Chang DTI. (2012) Annual vs. perennial grain production. *Agric Ecosyst Environ* 161: 1–9. doi: 10.1016/j.agee.2012.05.025
- Poppenwimer T, Mayrose I, DeMalach N. (2023) Revising the global biogeography of annual and perennial plants. *Nature* 624: 109–114. doi: 10.1038/s41586-023-06644-x
- Prendeville HR, Ye XH, Morris TJ, Pilson D. (2012) Virus infections in wild plant populations are both frequent and often unapparent. *Am J Bot* 99: 1033–42. doi: 10.3732/ajb.1100509
- Remold SK. (2002) Unapparent virus infection and host fitness in three weedy grass species. *J. Ecol.* 90: 967-977. doi: 10.1046/j.1365-2745.2002.00731.x

- Roossinck MJ. (2012) Plant virus metagenomics: biodiversity and ecology. *Annu Rev Genet.* 46: 359–69. doi: 10.1146/annurev-genet-110711-155600
- Roossinck MJ. (2015a) Metagenomics of plant and fungal viruses reveals an abundance of persistent lifestyles. *Front Microbiol* 5: 767. doi: 10.3389/fmicb.2014.00767
- Roossinck MJ. (2015b) Plants, viruses and the environment: Ecology and mutualism. *Virology* 479: 271-277. doi: 10.1016/j.virol.2015.03.041
- Roossinck MJ, García-Arenal F. (2015) Ecosystem simplification, biodiversity loss and plant virus emergence. *Curr Opin Virol.* 10: 56-62. doi: 10.1016/j.coviro.2015.01.005
- Szittyá G, Silhavy D, Molnár A, Havelda Z, Lovas A, Lakatos L, Bánfalvi Z, Burgýán J. (2003) Low temperature inhibits RNA silencing-mediated defence by the control of siRNA generation. *EMBO J* 22: 633-640. doi: 10.1093/emboj/cdg74
- Velázquez K, Renovell A, Comellas M, Serra P, García ML, Pina JA, Navarro L, Moreno P, Guerri J. (2010) Effect of temperature on RNA silencing of a negative-stranded RNA plant virus: *Citrus psorosis virus*. *Plant Pathol.* 59: 982–990. doi: 10.1111/j.1365-3059.2010.02315.x
- Voinnet O. (2001) RNA silencing as a plant immune system against viruses. *Trends Genet* 17: 449-459. doi: 10.1016/s0168-9525(01)02367-8
- Xu P, Chen F, Mannas JP, Feldman T, Sumner LW, Roossinck MJ. (2008) Virus infection improves drought tolerance. *New Phyto* 180: 911-21. doi: 10.1111/j.1469-8137.2008.02627.x
- Zeng XQ, Chow WS, Su LJ, Peng XX, Peng CL. (2010) Protective effect of supplemental anthocyanins on *Arabidopsis* leaves under high light. *Physiol Plant* 138: 215-225. doi: 10.1111/j.1399-3054.2009.01316.x