

ナミハダニの UV-B 応答： 適応戦略と物理的防除の可能性

ウェスタンオンタリオ大学 ^{すず} ^き ^{たけ} ^し
日本学術振興会海外特別研究員 鈴 木 丈 詞

はじめに

ナミハダニ (*Tetranychus urticae*) は、1,100 種以上の植物に寄生する広食性害虫である (MIGEON and DORKELD, 2006 ~ 2015)。植物の多様な二次代謝産物に対する解毒代謝機能の獲得によって寄主範囲を広げ、さらに、その機能は殺ダニ剤に対する急速な抵抗性発達にも関与している (DERMAUW et al., 2013)。本種が抵抗性を示す有効成分は、現時点で 94 種類報告され (APRD, 2015)、この数は昆虫も含めた主要害虫種の中で最も多い (SPARKS and NAUEN, in press)。そのため、殺ダニ剤だけに頼らず、物理的および生物的手法等を組合せた持続可能な総合防除体系の構築が急務である (SUZUKI, 2012)。しかし、カブリダニ類などの天敵利用を中心とする生物的手法に比べ、物理的手法に関する基礎知見は少なく、防除手法の多様化は停滞している。ここで、近年注目されつつある物理的手法のひとつが「UV-B」の利用である。

I UV-B の有害性

CIE (国際照明委員会; <http://www.cie.co.at>) によると、紫外線 (UV) は、波長域によって UV-C (100 ~ 280 nm)、UV-B (280 ~ 315 nm) および UV-A (315 ~ 400 nm) に分類される。日射に含まれる紫外線のうち、UV-C はオゾン層にすべて吸収され、地表に到達しない。一方、UV-B および UV-A は地表に到達するが、前者の到達量は上空のオゾン量に依存する (気象庁, 2011)。一般に、波長が 300 nm 付近から短くなるにつれて、生物への有害性は急激に増大するため (中根, 2000)、古生代における生物の陸上進出は、オゾン層の形成に至るまでのオゾン量の増加、すなわち有害な UV-C の遮蔽および UV-B 量の低下が起因となったと考えられている (WAYNE, 1991)。

UV-B の有害作用は、DNA 損傷および活性酸素種 (ROS) の生成である。前者は、ピリミジン塩基 (チミンおよびシトシン) 同士によるシクロブタン型ピリミジン二量体 (CPD) およびピリミジン (6-4) ピリミドン

光産物 (6-4PP) の形成であり、これらは遺伝子の機能障害および突然変異を誘発する (MITCHELL et al., 1985; van HOFFEN et al., 1995)。後者の ROS は、スーパーオキシドラジカル、ヒドロキシルラジカル、過酸化水素および一重項酸素であり、これらは DNA 損傷、脂質の酸化およびタンパク質の変性を誘導し、その有害作用は多岐に渡る (JURKIEWICZ and BUETTNER, 1994; He and HÄDER, 2002)。

II ナミハダニの UV-B 研究

一般に、UV-B の有害作用は、被照射面積 (単位体積当たりの体表面積) が大きい生物、つまり微小生物ほど深刻であることが多い。そのため、ナミハダニのような微小生物にとって、UV-B に対する適応戦略は生存上極めて重要である。

本種の UV-B 研究における最初の報告は、今から約 35 年前に遡る。まず、成虫に対する忌避効果 (BARCELO and CALKINS, 1980) および産卵抑制効果 (BARCELO, 1981) が報告され、本種の葉裏への定着は、UV-B を回避するための適応戦略である可能性 (UV-B 説) が示された。その後、最近になって、卵および成虫に対する致死効果が報告され (SANTOS, 2005; OHTSUKA and OSAKABE, 2009; SUZUKI et al., 2009 b; SAKAI and OSAKABE, 2010; MURATA and OSAKABE, 2014; SUZUKI et al., 2014)、本種防除における UV-B 利用の期待が高まっている。なお、これら UV-B 研究に関しては、刑部・大塚 (2009) および村田・刑部 (2014) による詳細な解説も参照されたい。

本稿では、UV-B の致死、忌避および産卵抑制効果に加え、それらに対する本種の適応戦略、特に、休眠による耐性化 (SUZUKI et al., 2009 b)、可視光による光回復 (SUZUKI et al., 2014)、UV-B 回避行動 (SUZUKI et al., 2013) および、これら調査に用いた実験手法について紹介し、本種防除における UV-B 利用の可能性を検討したい。

III 休眠による UV-B 耐性化

筆者の UV-B 研究の始まりは、2007 年に実施した基礎生物学研究所 (基生研) との共同研究中に発生した問題がきっかけであった。基生研には、波長範囲 250 ~ 1,000 nm における単色光 (半幅幅: 約 5 nm) の照射が可能な岡崎大型スペクトログラフ (OLS) があり

(WATANABE et al., 1982), その共同利用のための公募は毎年実施されている (www.nibb.ac.jp/collabo/invite/invite.html)。

当初の共同研究テーマは、「ナミハダニの光周性の分子メカニズム」であった。なお、光周性とは、夜の長さから季節を知るシステムであり、本種のそれは越冬のための成虫休眠を誘導する (VEERMAN, 1985)。まず、光依存的な活性変動を示し、最近、昆虫の光周性制御への関与が判明した *N*-アセチル転移酵素 (NAT) (MOHAMED et al., 2014) に着目し、研究を進めた。具体的には、OLS を用いて、単色光を照射し、NAT 活性阻害の作用スペクトルを解析した (SUZUKI et al., 2009 a)。その解析のためのサンプル収集をしていたとき、問題が発生した。可視光域および UV-A ($\lambda_p^* = 350 \text{ nm}$) の処理区では順調に収集作業が進む一方、UV-B ($\lambda_p = 300 \text{ nm}$) の処理区では、死亡個体が多く、収集作業に困難が生じた (*ピーク波長)。しかし、この現象に強い興味を抱き、翌年、再度 OLS を用い、本種成虫の UV-B 感受性を調査した。

その結果、UV-B 照射によって非休眠成虫の致死が誘導され、産卵が抑制されることがわかった (SUZUKI et al. 2009 b)。なお、UV-A には致死効果および産卵抑制効果はなかった。さらに、休眠成虫は UV-B 耐性を示すこともわかった。ここで、本種の体色は、休眠に伴いオレンジ色に変化する (VEERMAN, 1985)。これは、ケトカロテノイド、特にアスタキサンチンの蓄積によるものである (VEERMAN, 1974; KAWAGUCHI and OSAKABE, 2014)。アスタキサンチンには強力な ROS 除去作用があるため (NAGUIB, 2000)、休眠成虫の UV-B 耐性は、その作用によるものと考えられる。

IV 可視光による光回復

生物の UV-B 応答調査には、従来、キセノンランプ、および低圧水銀ランプ (蛍光ランプ) が用いられてきた。上記 OLS も、30 kW の大型キセノンランプを採用している (WATANABE et al., 1982)。通常、キセノンランプで UV-B のみを照射するためには分光器が必要である。また、蛍光ランプは小型化が難しい。そのため、これらの光源を採用した場合、照射系は大きくなることが多い。そのような大きな系の場合、作業員への UV-B 照射を防ぐための安全対策も大掛かりになり、これらは効率的な実験遂行の障害となる。他方、近年、UV-B を放射する発光ダイオード (LED) が開発された (SHUR and GASKA, 2010)。LED は小型かつ単色光照射およびパルス駆動が可能であるため、微小生物に適したコンパクトな

照射系の構築に加え、多様かつ微細な調光が期待できる (SUZUKI et al., 2011)。

そこで、LED を用い、省スペース型 UV-B 照射装置を開発した (SUZUKI et al., 2014; 図-1)。本装置の最大 UV-B 強度は 1.5 W m^{-2} である。この強度の UV-B を連続照射 (24 時間/日) すると、日積算 UV-B 線量は 130 kJ m^{-2} に達する。これは、那覇市で観測される日積算 UV-B 線量の最大値 38 kJ m^{-2} (2014 年 7 月の平均値; 気象庁, 1997 ~ 2015) の 3.4 倍相当である。また、調光にはパルス幅変調法 (256 階調) を採用したことから、広範囲かつ微細な強度設定が可能である (照射時間設定は分単位)。さらに、本装置には白色 LED も実装されているため、UV-B 応答に加え、光回復 (SANTOS, 2005; MURATA and OSAKABE, 2014; 村田・刑部, 2014; SUZUKI et al., 2014) の調査も可能である。ここで、光回復とは、主に UV-A および青色光域の光によって活性化される DNA 修復酵素が、CPD および 6-4PP を修復する機能である (SANCAR, 2003)。ナミハダニのゲノム (GRBIĆ et al., 2011) には、DNA 修復酵素をコードする遺伝子が複数存在する。

そこで、光回復の有無および種間差の検証を目的とし、沖縄産 *Tetranychus* 属ハダニ 4 種の卵を用い、単独照射区 (UV-B のみ) または同時照射区 (UV-B + 白色光) におけるふ化率を比較した (図-2)。その結果、UV-B 強度が 0.02 W m^{-2} の場合、単独照射区ではいずれの種の卵もふ化しなかったのに対し、同時照射区では光回復が確認され、90% 以上の卵がふ化した。UV-B 強度が 0.06 W m^{-2} の場合、同時照射区では、ナンゴクナミハダニのみ光回復が確認され、15% の卵がふ化した (他 3 種のふ化率は 1% 以下)。なお、同時照射区の半数致死日積算 UV-B 線量 (LD₅₀ 値) は、単独照射区のそれと比較して、ナミハダニ、カンザワハダニおよびミヤラナミハダニでは 6 ~ 7 倍、ナンゴクナミハダニでは 10 倍高かった。興味深いことに、ナンゴクナミハダニは、沖縄の砂浜に自生するハマササゲ、グンバイヒルガオおよびクサトベラに対する優占種であり (OHNO et al., 2010)、反射の多い砂浜 (UV-B に曝されやすい環境) に適している可能性がある。

また、ナミハダニの卵の UV-B 感受性は、成虫のそれ (SUZUKI et al., 2009 b) よりも強いことがわかった。ちなみに、光回復が生じる昼間 (LD₅₀ 値: 1.5 kJ m^{-2}) であっても、那覇市で観測される日積算 UV-B 線量の最小値 8.4 kJ m^{-2} (2011 年 1 月の平均値; 気象庁, 1997 ~ 2015) の約 1/6 (= 1.5/8.4)、光回復が生じない夜間 (LD₅₀ 値: 0.2 kJ m^{-2}) であれば 1/42 (= 0.2/8.4) とい

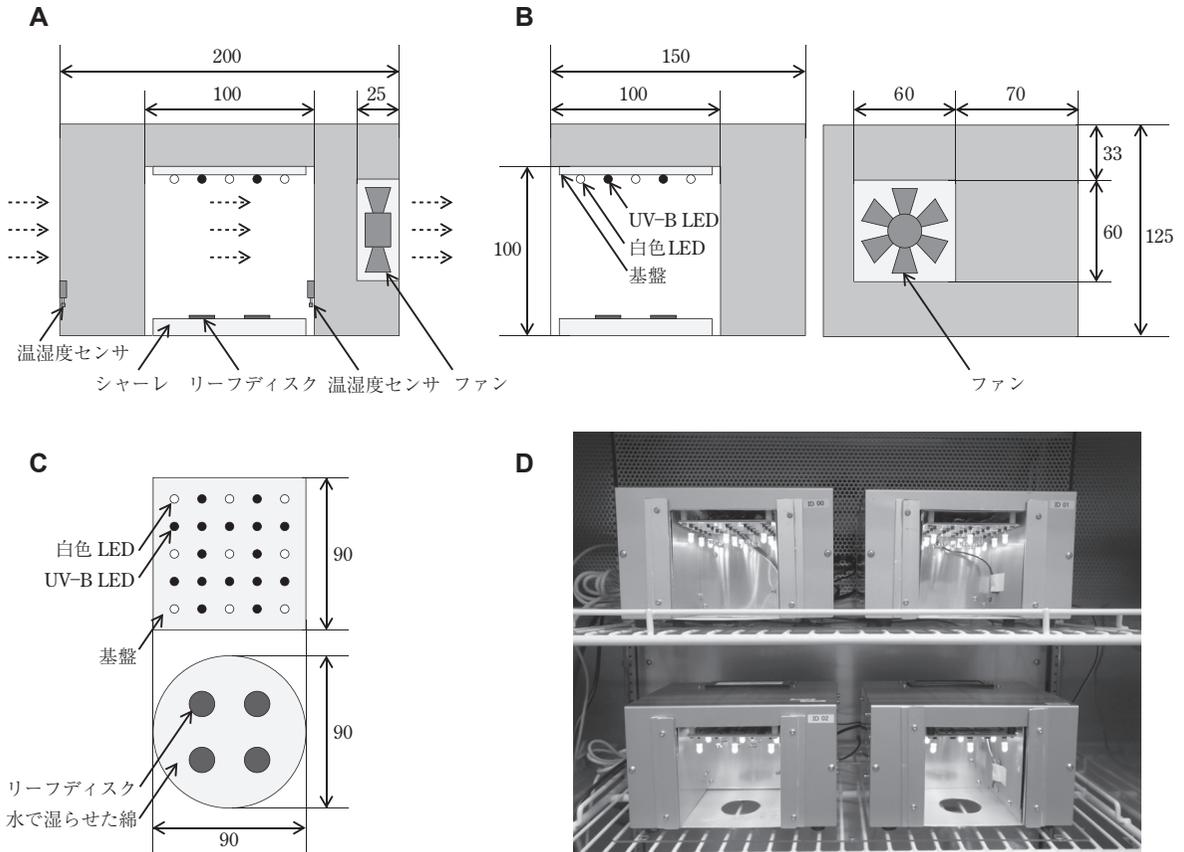


図-1 UV-B 照射装置の (A) 正面図および (B) 側面図, (C) LED およびリーフディスクの配置図, (D) 外観写真 (実際は前面開口部にアルミ板を装着し, 装置外への UV-B 漏出を遮蔽する) (SUZUKI et al. (2014) を改変)

UV-B LED ($\lambda_p=304\text{ nm}$; UVCLEAN300TO39FW, Sensor Electronic Technology) および白色 LED (NSPW515BS; 日亜化学工業) は, それぞれ最大 16 個および 9 個まで接続可能. 光強度制御には PIC を用いたパルス幅変調法を採用. 照射空間内外の気温差に応じてファン速度が変化する強制換気式 (破線矢印は空気の流れ). 図中の数値の単位は mm.

う低線量の UV-B 照射によって, 50% の卵の致死効果が期待できる。

V UV-B 回避行動

上記研究より, UV-B は, ナミハダニに対して強い致死効果および産卵抑制効果を示すことがわかった。しかし, これらは本種の移動を UV-B 照射域に制限した実験結果であり, 実際の生息環境では, 行動により UV-B を回避している可能性がある。そこで, 本種が葉裏に生息する理由として, BARCELO (1981) が示した「UV-B 説」を検証することを目的とし, 微小移動運動補償装置 (MLC) を用い, 成虫の光定位行動を調査した。MLC では, X, Y 軸方向の可動テーブルがダニの動きと逆方向に駆動しながら, ダニの位置を顕微鏡レンズ付カメラの直下に保つ。そして, その動きをビデオトラッカーが捕

捉する。さらに, MLC で捉えた位置情報を PC プログラム上の仮想フィールド (市松模様の明暗パッチ) に送られ, ダニが位置するパッチに応じて, ダニの直上に設置した LED の ON/OFF 出力が切り替わる。なお, この実験系では, 各パッチにおけるダニの滞在頻度, 転回頻度および歩行速度等, 各種行動パラメータの解析が可能である (SAKUMA, 2002; KOJIMA et al., 2003)。

非休眠成虫の光定位行動を解析した結果, UV-B ($\lambda_p = 307\text{ nm}$) に対して忌避反応を示すことが判明した (図-3 C)。なお, UV-A ($\lambda_p = 370\text{ nm}$) に対しても忌避反応を示した。一方, 白色光に対して誘引反応を示すことも判明した (図-3 E)。なお, 青 ($\lambda_p = 466\text{ nm}$), 緑 ($\lambda_p = 536\text{ nm}$) および赤色光 ($\lambda_p = 653\text{ nm}$) に対しても誘引反応を示した。可視光のうち, 緑色光の一部は葉を透過するため (図-4), UV に対する忌避反応だけ

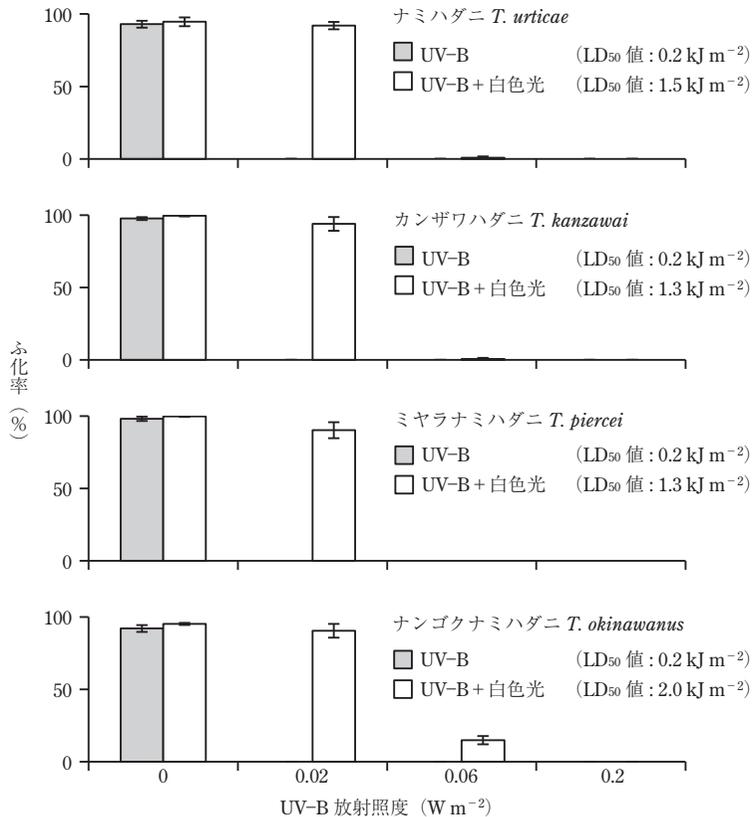


図-2 沖縄産 *Tetranychus* 属ハダニ 4 種の卵に対する UV-B の致死効果および UV-B と同時照射の白色光 (4.0 W m^{-2}) による光回復効果 (SUZUKI et al. (2014) を改変)
産下後 24 時間以内の卵に、12 時間/日の UV-B または UV-B + 白色光を 7 日間照射した (ふ化率は 7 日間の累積値)。気温 25°C 。相対湿度 60 ~ 90%。エラーバーは 4 反復の標準誤差 ($N = 22 \sim 147/\text{反復}$)。括弧内の数値は、半数致死日積算 UV-B 線量。

でなく、可視光に対する誘引反応も葉裏選択に寄与している可能性がある (UV/可視光説)。

他方、本種は光が当たらない場所で越冬する (VEERMAN, 1985)。そのため、この越冬場所選択にも光が関与している可能性がある。そこで、休眠成虫の光定位行動を解析した結果、非休眠成虫と同様、UV-B を忌避することが判明した (図-3 D)。なお、UV-A に対しても忌避反応を示した。一方、白色光に対する誘引反応は休眠に伴い消失することが判明した (図-3 F)。なお、いずれの単色光 (青、緑および赤色光) に対しても誘引反応を示さなかった。つまり、休眠成虫では、可視光への感受性を消失させることで、結果的に UV に対する忌避反応が単独で機能し、これが本種の正確な越冬場所 (暗所) 選択に寄与している可能性がある。

これらの結果より、UV/可視光比 (休眠成虫の場合は、

UV のみ) を調節することで、本種の忌避および誘引 (休眠成虫の場合は、忌避のみ) を制御できる可能性が示された。

おわりに

以上より、UV-B は、ナミハダニに対して致死、忌避および産卵抑制効果を示すことがわかった。一方、本種は、UV-B に対する適応戦略 (休眠、光回復および葉裏定着) によって、その有害作用を軽減していることがわかった。特に、光定位行動を基盤とする葉裏定着は、UV-B そのものを回避する巧みな適応戦略であり、本種防除のための UV-B 利用において、大きな障害になり得る。しかし、反射などを利用し、葉裏にも UV-B を照射すれば、その障害を解消できる可能性がある。その一例として、UV-B 蛍光灯 (タフナレイ、パナソニック)

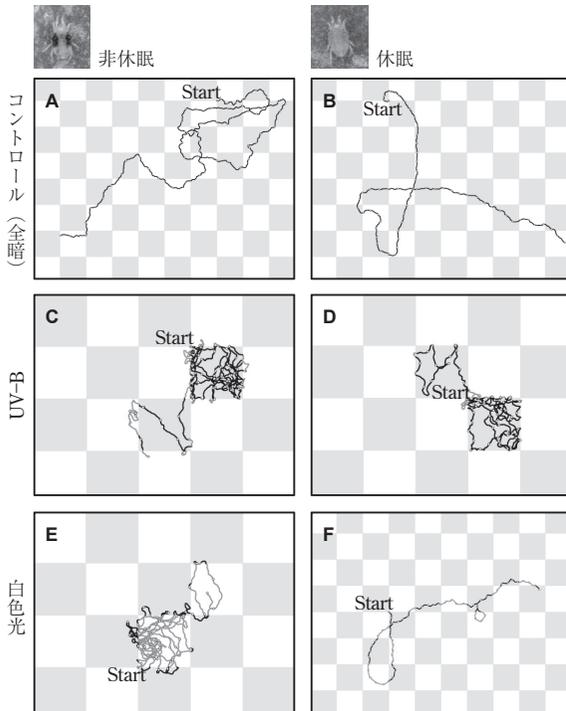


図-3 全暗 (A, B; 白色および灰色パッチはいずれも暗) または明暗 (C~F; 白色および灰色パッチはそれぞれ明および暗) の仮想フィールドにおけるナミハダニの歩行軌跡 (SUZUKI et al. (2013) を改変) 本種は UV-B を忌避し (C), 可視光 (白色光) に誘引される (E)。休眠すると, 忌避反応は残る (D) が, 誘引反応は消失する (F)。UV-B および白色光の強度は, それぞれ 2.0 および 20 W m^{-2} 。気温 25°C。相対湿度 50%。3 × 3 cm/パッチ。記録時間 10 分。

および反射シート (タイベック®, デュボン) を組合せた系では, 殺ダニ剤を使用せずに, イチゴの栽培期間中, 低いナミハダニ密度を維持できた事例が報告されている (二井, 2014)。ただし, 葉面積指数が大きい (繁茂した) 植物群落の場合, 葉の重なりによって UV-B 照射にはむらが生じ, 期待する防除効果は得られない可能性もある。また, UV-B は, 天敵のカブリダニ類に対しても強い致死および忌避効果を示すため (ONZO et al., 2010; TACHI and OSAKABE, 2012), 生物的的手法と組合せる際には注意が必要である。

他方, 人工光源だけでなく, 日射に含まれる UV-B を利用する研究も進んでいる。Newe Ya'ar Research Center (イスラエル) の E. PALEVSKY 博士によると, モモ (品種 'Swelling') の果樹園にて, UV-B 透過性ネットを設置した区におけるナミハダニ密度は, 非透過性ネットを設置した区におけるそれよりも低く保たれた (私

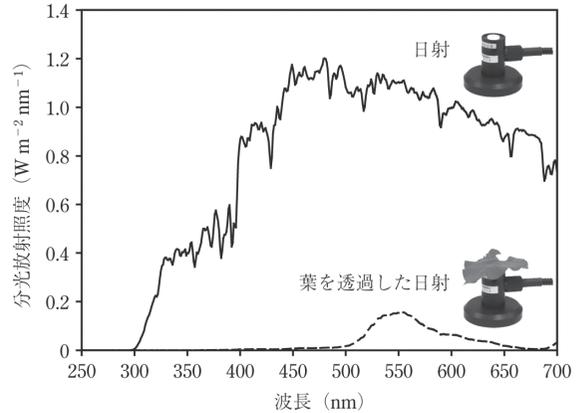


図-4 日射 (実線) および葉を透過した日射 (破線) の波長分布

後者は, 分光放射計 (SR9910, Macam Photometrics) の受光部にインゲン初生葉を被せた状態で計測。葉は, 主に緑色光 (500 ~ 600 nm) の一部を透過する。2012年8月2日13~14時 (快晴時), 千葉大学柏の葉キャンパス内にて計測。

信)。さらなる応用研究に期待したい。

今後, UV-B 利用型の物理的防除を確立していくためには, 照射むらや天敵への影響のほか, 植物への影響, 資材 (光源, 反射シート, 透過性ネット等) の費用対効果および作業者に対する安全対策等の課題も検討する必要がある。

謝辞 本稿で紹介した研究の遂行にあたり, 竹田真木生教授 (神戸大学), 佐久間正幸教授 (京都大学), 小嶋健氏 (住友化学), D. S. KOVEOS 教授 (テッサロニキ・アリストテレス大学), 天野 洋教授, 後藤哲雄教授 (茨城大学), 大山克己准教授 (千葉大学) および大山昌雄氏 (横浜市) には数々のご助言とご指導を賜り, 深謝申し上げます。なお本稿で紹介した研究 (SUZUKI, 2012; SUZUKI et al., 2009 a; 2009 b; 2011; 2013; 2014) は, 科学研究費補助金 (特別研究員奨励費 20-777 および 22-2650) の助成を受けたものである。

引用文献

- 1) APRD (2015) (Arthropod Pesticide Resistance Database), Michigan State University, www.pesticideresistance.org.
- 2) BARCELO, J. A. and J. CALKINS (1980): *Biophys. J.* 32: 921 ~ 930.
- 3) — (1981): *Photochem. Photobiol.* 33: 703 ~ 706.
- 4) DERMAUW, W. et al. (2013): *PNAS* 110: 393 ~ 394.
- 5) 二井清友 (2014): 平成 25 年度兵庫県植物防疫情報 4: 7.
- 6) GRBIC, M. et al. (2011): *Nature* 479: 487 ~ 492.
- 7) HE, Y. Y. and D. P. HÄDER (2002): *J. Photochem. Photobiol. B* 66: 115 ~ 124.
- 8) JURKIEWICZ, B. A. and G. R. BUETTNER (1994): *Photochem. Photobiol.* 59: 1 ~ 4.
- 9) KAWAGUCHI, S. and M. OSAKABE (2014): Abstract Book of XIV International Congress of Acarology, Kyoto, p.113.

- 10) 気象庁 (1997～2015): 日積算 UV-B 量の月平均値, www.data.jma.go.jp/gmd/env/uvhp/uvb_monthhave_nah.html.
- 11) ——— (2011): オゾン層観測報告 2010, www.data.jma.go.jp/gmd/env/ozonehp/o3report2010.html.
- 12) KOJIMA, T. et al. (2003): *J. Acarol. Soc. Jpn.* **12**: 93～102.
- 13) MIGEON, A., and F. DORKELD (2006～2015): Spider mites web: A comprehensive database for the Tetranychidae, www.montpellier.inra.fr/CBGP/spmweb.
- 14) MITCHELL, D. L. et al. (1985): *Mutat. Res. Lett.* **143**: 109～112.
- 15) MOHAMED, A. A. M. et al. (2014): *PLoS ONE* **9**: e92680.
- 16) MURATA, Y. and M. OSAKABE (2014): *J. Insect. Physiol.* **59**: 241～247.
- 17) 村田康允・刑部正博 (2014): *植物防疫* **68**: 539～543.
- 18) NAGUIB, Y. M. A. (2000): *J. Agric. Food Chem.* **48**: 1150～1154.
- 19) 中根英昭 (2000): オゾン層の形成と紫外線 (光環境と生物の進化), 共立出版, 東京, p. 17～29.
- 20) OHNO, S. et al. (2010): *Appl. Entomol. Zool.* **45**: 465～475.
- 21) OHTSUKA, K. and M. OSAKABE (2009): *Environ. Entomol.* **38**: 920～929.
- 22) ONZO, A. et al. (2010): *Environ. Entomol.* **39**: 695～701.
- 23) 刑部正博・大塚恵子 (2009): *植物防疫* **63**: 583～586.
- 24) SAKAI, Y. and M. OSAKABE (2010): *Photochem. Photobiol.* **86**: 925～932.
- 25) SAKUMA, M. (2002): *Comput. Electron. Agric.* **35**: 243～254.
- 26) SANCAR, A. (2003): *Chem. Rev.* **103**: 2203～2238.
- 27) SANTOS, C. D. (2005): *Int. J. Acarol.* **31**: 429～431.
- 28) SHUR, M. S. and R. GASKA (2010): *IEEE Trans. Electron Devices* **57**: 12～25.
- 29) SPARKS, T. C. and R. NAUEN: *Pestic. Biochem. Physiol.* doi: 1016/j.pestbp.2014.11.014 (in press).
- 30) SUZUKI, T. (2012): *Insects* **3**: 1126～1142.
- 31) ——— et al. (2009 a): *Photochem. Photobiol.* **85**: 214～219.
- 32) ——— et al. (2009 b): *J. Insect. Physiol.* **55**: 649～654.
- 33) ——— et al. (2011): *Appl. Entomol. Zool.* **46**: 449～454.
- 34) ——— et al. (2013): *J. Exp. Biol.* **216**: 977～983.
- 35) ——— et al. (2014): *J. Insect. Physiol.* **62**: 1～10.
- 36) TACHI, F. and M. OSAKABE (2012): *Naturwissenschaften* **99**: 1031～1038.
- 37) van HOFFEN, A. et al. (1995): *EMBO J.* **14**: 360～367.
- 38) VEERMAN, A. (1974): *Comp. Biochem. Physiol. B: Comp. Biochem.* **47**: 101～116.
- 39) ——— (1985): *Diapause* (In: *Spider Mites: Their Biology, Natural Enemies and Control*, vol. 1A), Elsevier, Amsterdam, p. 279～316.
- 40) WATANABE, M. et al. (1982): *Photochem. Photobiol.* **36**: 491～498.
- 41) WAYNE, R. P. (1991): *Evolution and change in atmospheres and climates* (In: *Chemistry of Atmospheres*), Clarendon Press, Oxford, p. 384～427.

登録が失効した農薬 (27.4.1～4.30)

掲載は、種類名、登録番号：商品名 (製造者又は輸入者) 登録失効年月日。

〔殺虫剤〕

- ダイアジノン乳剤
10920：ホクコーダイアジノン乳剤 40 (北興化学工業) 15/4/28
- メタアルデヒド・NAC 粒剤
12223：安全スネック (第一農薬) 15/4/16
- エトフェンプロックス・クロチアニジン液剤
21044：ベニカ D スプレー (住友化学園芸) 15/4/8

〔殺虫・殺菌剤〕

- カルタップ・トリシクラゾール・バリダマイシン粉剤
16041：パダンバリダビーム粉剤 DL (住友化学) 15/4/25

〔殺菌剤〕

- フルトラニル油剤
19634：モンカットサーフ (日本農薬) 15/4/10

〔除草剤〕

- イソウロン・DBN 粒剤

- 21666：ネコソギ A 粒剤 (レインボー薬品) 15/4/5
- オキサジクロメホン・クロメプロップ・プロモブチド・ベンスルフロンメチル粒剤
21676：ホクコーホームランキングジャンボ (北興化学工業) 15/4/5
- オキサジクロメホン・ベンスルフロンメチル・ベンゾビシクロン粒剤
21679：ホクコープラスワンジャンボ (北興化学工業) 15/4/5
- オキサジクロメホン・ベンスルフロンメチル・ベンゾビシクロン粒剤
21680：プラスワンジャンボ (デュボン) 15/4/5
- オキサジクロメホン・ベンスルフロンメチル・ベンゾビシクロン水和剤
21681：ホクコープラスワンフロアブル (北興化学工業) 15/4/5
- オキサジクロメホン・ベンスルフロンメチル・ベンゾビシクロン水和剤
21682：プラスワンフロアブル (デュボン) 15/4/5