

<報文>

福岡県の海岸砂浜に侵入したバクヤギクの防除に関する研究*

—形態的特徴の把握及び成長特性・繁殖特性の解明—

金子洋平**・須田隆一**

キーワード ①侵略的外来種 ②防除手法 ③種子繁殖 ④栄養繁殖 ⑤海岸砂浜

要 旨

侵略的外来種バクヤギクの効果的・効率的な防除手法を明らかにすることを目的とし、福岡県の海岸砂浜に侵入したバクヤギクの形態的特徴及び成長特性、繁殖特性を調査した。福岡市東区西戸崎のバクヤギクの形態的特徴は、*Carpobrotus edulis* (L.) N.E.Br とほぼ一致したが、がく片の長さは*C. edulis*と*C. chilensis* (Moilna) N.E.Br. の中間的な値であり、雑種である可能性が示唆された。一方、葉が付いた茎断片から発根し定着することが可能であるが、結実は一切見られず、種子繁殖を行っていないことや葉を刈り取った匍匐枝から新たな葉や茎が発生しないことが明らかとなった。これらの結果から、バクヤギクの最も効果的・効率的な防除手法は、刈り取り及び切断片の適切な処理であると考えられた。

1. はじめに

バクヤギク *Carpobrotus edulis* (L.) N.E.Br は、南アフリカを原産地とするハマミズナ (ツルナ) 科の常緑多年生植物である¹⁾。本種は多肉性の塩生植物で、weak CAM (Crassulacean acid metabolism) 型光合成²⁾を行うことから、耐塩性や耐乾性が非常に強く、ヨーロッパ、アメリカ、オーストラリアなど世界各地の海岸砂浜や海岸岩上に広く侵入している。バクヤギクは、成長力が旺盛でマット状に群生すること³⁾、他家受精、自家受精、アポミクシス (無融合生殖; 受精を伴わない種子生産) といった多様な種子繁殖特性を有すること⁴⁾⁵⁾、匍匐枝による栄養繁殖力が高いこと⁶⁾⁷⁾、土壌を改変し在来種の生育を阻害すること⁸⁾⁹⁾などの生態的特性を有しており、世界各国で深刻な侵略的外来種とされている。日本においても、観賞用植物、グラウンドカバープランツ (地被植物) などとして流通し¹⁾¹⁰⁾、2000年代に愛知県渥美半島で初めて野生化が確認された¹¹⁾。国内における深刻な被害はまだ確認されていないが、海外における侵略性の強さ及び被害の大きさから、2015年に生態系被害防止外来種リスト¹⁰⁾の重点対策外来種に選定されている。また、福岡県においても、2010年頃に野生化が確認されており、福岡県侵略的外来種リスト2018¹²⁾において、特に防除の必要性が高い重点対策外来種に選定されている。

侵略的外来種を効果的・効率的に防除するためには、その種の成長特性、繁殖特性、生物季節 (フェノロジー)

などの基礎的な生態的特性を把握し、それに応じた防除計画を立てることが重要である。しかし、バクヤギクについては、海外における知見は多数あるものの³⁾¹³⁾、日本の気候下における生態はほとんど明らかになっていない。また、渥美半島で野生化したバクヤギクは、結実が見られず種子繁殖していないことや葉の一枚からでも発根し定着するとされており¹¹⁾、海外における生態とは異なる点が生唆されている。これらの種子繁殖及び栄養繁殖における生態的特性は、防除手法や防除に適した時期、防除に要する期間などを検討する際に必要不可欠な情報であり、これらの把握が喫緊の課題といえる。

一方、バクヤギクには、種同定における課題がある。バクヤギクという和名は、*C. edulis* (以下、エデュリスという。) だけでなく、近縁の*C. chilensis* (Moilna) N.E.Br. (以下、キレンシスという。) にも用いられているため、両種が混同されることがある。また、エデュリスは、2亜種または3変種に分けられるように、種内において様々な形態的差異を有している¹⁴⁾¹⁵⁾¹⁶⁾ ことや、キレンシスなどと容易に雑種を作る¹³⁾¹⁷⁾¹⁸⁾ ことが知られており、種同定が難しいものの一つである。そのため、研究を行うにあたっては、形態的特徴を詳細に把握し、種を明確にしておく必要がある。

そこで本研究では、福岡県内に定着しているバクヤギクの効果的・効率的な防除手法を明らかにすることを目的とし、形態的特徴及び生態的特性の把握を行う。生態

*Studies on the control of *Carpobrotus* sp. on the coastal sand dunes in Fukuoka Prefecture

**Yohei KANEKO, Ryuichi SUDA (福岡県保健環境研究所) Fukuoka Institute of Health and Environmental Sciences

的特性については、一年を通した成長パターン、開花時期、結実の有無、植物体断片による再定着の可能性、刈り取り後の再生力を明らかにする。また、結実しなかった場合は、雌しべや花粉の形態異常の有無についても明らかにする。これらの結果から、本県に定着しているバクヤギクの効果的・効率的な防除手法について考察する。

2. 方法

2.1 調査地

調査は、2018年10月から2020年10月にかけて福岡市東区西戸崎の海岸砂浜（北緯33° 39'，東経130° 19'）で行った。調査地は、クロマツ防砂林の林縁に位置し日当たりの良い立地である。バクヤギクは、マット状に群生し（約200m²；8m×25m）、単一の植生を形成している。調査地の気象は、最寄りの福岡気象観測所の平年値（2010-2019年）によると、日平均気温17.5℃、平均降水量1,775mmである¹⁹⁾。

2.2 調査方法

2.2.1 形態的特徴

バクヤギクの形態的特徴を把握するために、葉及び花の観察を行った。葉は、25枚を選び、形状、長さ及び幅を記録した。花は、多数が咲いた3月から5月と少数しか咲かなかった6月以降で大きさが異なっていたため、3月と6月にそれぞれ計測を行った。3月は30個、6月は15個を選び、花の直径、花弁の色及び長さ、がく片の長さ、子房室数を記録した。これらの結果を、複数の文献¹⁾¹³⁾¹⁶⁾²⁰⁾と比較し種の同定を行った。なお、エデュリスは、文献によって大きさにばらつきが見られるため、複数の文献の最小値と最大値を組み合わせることで種の特徴とした。

2.2.2 成長特性

時期による成長パターンを明らかにするために、一年を通して伸長成長量を計測した。調査は、2018年10月に20本の茎を選定し、茎の先端部に計測開始地点の目印となる紐を結びつけた。翌月から2019年10月まで、目印から先端部までの長さを月に1回計測することで、1か月当たりの伸長成長量を計算した。

なお、20本中3本については、2019年4月時に踏圧による激しい損傷が見られたこと、1本は茎の先端に花序が形成され伸長成長が止まったことから、これら4本を解析から除外した。

2.2.3 種子繁殖力

開花時期及び結実の有無を把握するために、調査地における開花の有無及び開花数の多少、結実の有無を月に1回観察した。

雌しべや花粉の形態異常の有無を明らかにするために、開花した花10個を実験室に持ち帰り観察を行った。花粉は綿棒で採取し寒天培地上に播種した。24時間後、花粉の形態及び花粉管の伸長の有無について、光学顕微鏡を用いて観察した。寒天培地は、蒸留水100mlに粉末寒天2.0mgとスクロース8.0mgを入れて作製した。

2.2.4 栄養繁殖力

植物体断片から再定着可能かを明らかにするために、2018年10月から2019年10月にかけて操作実験を行った。実験は、バクヤギクが生育可能な場所で行う必要があるため、生育しているバクヤギクを抜き取り、200cm×200cmの裸地を造成し実験区とした。実験区の中央に、140cm×140cmのプロットを設定し、20cm格子状に区切った（図1）。実験に用いる植物体断片は、刈り取りを行った際に発生すると考えられる、葉のみ、茎のみ、葉が付いた茎の3パターンとした。また、海岸砂浜は風による砂の移動があり、時間とともに埋まる可能性があるため、それぞれの植物体断片を砂上に置いたもの（埋土なし）、葉または茎の基部5cm程度を砂中に挿したもの（埋土あり）の2パターンを設定し、全部で6パターンの実験設定を行った。各パターンの反復は10とし、格子上にランダム配置して定着の有無を追跡した。定着の判断は、断片から発根があり、一年を通して生存している場合とした。埋土なしのものについては、月に1回、発根の有無と生残を目視により確認した。一方、埋土ありのものについては、調査終了時に掘り起こして、発根の有無及び生残を確認した。なお、実験期間中に、埋土なしにおいて、葉が付いた茎が1つ、葉のみ及び茎のみが各2つ消失した。また、埋土ありにおいても、葉が付いた茎の1つが地面に露出し枯死したため、これらを解析から除外した。

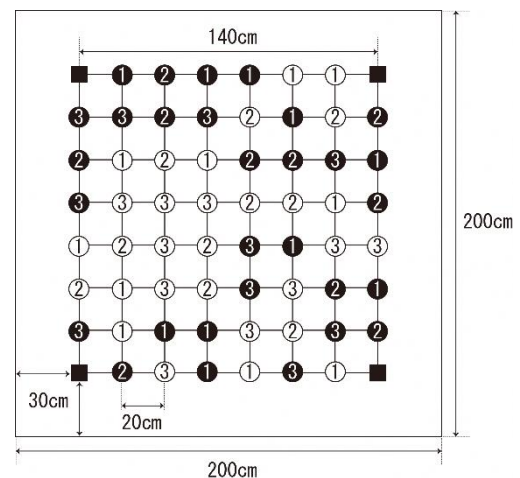


図1 植物体断片の再定着に関する操作実験の設定

黒塗りの四角は杭、数字は実験パターンを示す；①：葉，②茎，③葉+茎，黒数字は埋土なし，白抜き数字は埋土あり

表1 西戸崎のバクヤギク, *Carpobrotus edulis*及び*C. chilensis*の形態的特徴の比較

	西戸崎の個体	<i>C. edulis</i>	<i>C. chilensis</i>
葉の形状	断面は鋭角な三角形 縁に微小な鋸歯がある	断面は鋭角な三角形 縁に微小な鋸歯がある	断面は丸みを帯びた三角形 縁は滑らかで鋸歯はない
葉の長さ (cm)	5.0-12.4	4.0-14.0	4.0-7.0
葉の幅 (cm)	葉の中央より基部で最大 0.8-1.2	葉の中央より基部で最大 0.7-2.0	葉の中央より先端部で最大 0.5-1.2
花の色	桃色	桃色, 黄色, 黄白色で 老化すると桃色に変わる	紫紅色
花の直径 (cm)	5.0-9.0	5.0-10.0	3.0-5.0
花弁の長さ (cm)	2.0-3.7	2.0-4.5	1.0-2.5
がく片の長さ (cm)	1.5-3.0	3.0-7.0	1.0-2.0
子房室数	9-14	7-14	6-8

刈り取り後の再生力を明らかにするために、2019年3月と2020年8月に1m×1mの枠を各3か所設置し、刈り取り実験を行った。バクヤギクは、匍匐枝全体で養分や水分を転流する生理的統合を行うことが知られており⁽⁶⁾⁷⁾、実験枠外の個体のサイズや環境条件によって、実験結果に大きな違いが生じる可能性がある。そのため、枠に沿って茎を切断し、これらの影響を排除した。実験枠内は、地表面から約1cmの高さで切断し、切断された葉を全て取り除き、月に1回新たな葉や茎が発生するかを観察した

3. 結果

3.1 形態的特徴

バクヤギクの形態的特徴は、エデュリスの特徴とよく一致した(表1, 図2)。葉は、長さ5.0-12.4cm, 幅0.8-1.2cmであり、縁に微小鋸歯があった。また、花は、直径5.0-9.0cm, 花弁の長さ2.0-3.7cm, 子房室数9-14であった。一方、がく片は非等長であり、最も大きいがく片の長さは1.5-3.0cmで、エデュリスよりも小さく、キレンシスよりもやや大きかった。

3.2 成長特性

バクヤギクの伸長成長量は大きかった(図3)。秋から冬(11-2月)にかけては、成長速度が遅く、1か月当たりの成長量は平均5.3cm(範囲2-11cm)であった。気温の上昇とともに成長速度が上がって、6月から7月に成長速度は最大となり、成長量は平均16.8cm(範囲10-22cm)であった。一年間の伸長成長量は、平均107.9cm(範囲61-155cm)であった。

3.3 種子繁殖力

開花は長期間にわたって観察された。12月から2月までは、わずかに開花が見られる程度であったが、3月から開花数が大幅に増え、4月にピークを迎えた(図4)。5月においても、多数の開花が見られたが、6月以降は開花数がわずかになり、8月以降は開花が見られなくなった。一方、

結実は見られず、開花終了後、1か月程度で枯れ落ちた。

花の観察を行った結果、柱頭が発達せず、わずかな突起が見られる程度であった。一方、花粉の形態は、へこみやいびつな形のもの無く全て球形であり、花粉管の伸長も観察された。



図2 バクヤギクの形態的特徴

a) 花, b) がく片及び子房室, c) 葉, d) 葉の断面

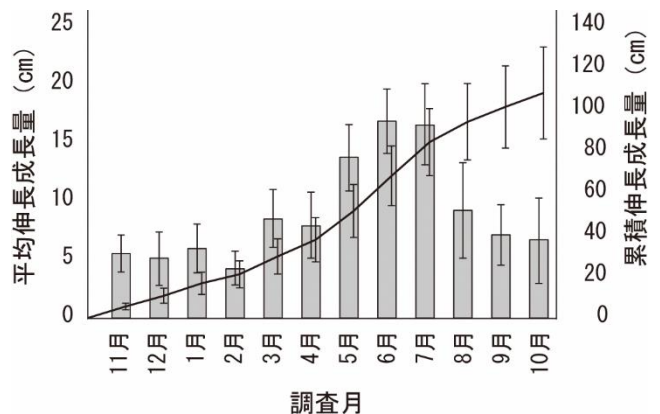


図3 季節による伸長成長量の違い及び累積伸長成長量

棒グラフは、各月の平均伸長成長量、折れ線グラフは、累積伸長成長量、エラーバーは標準偏差を示す。

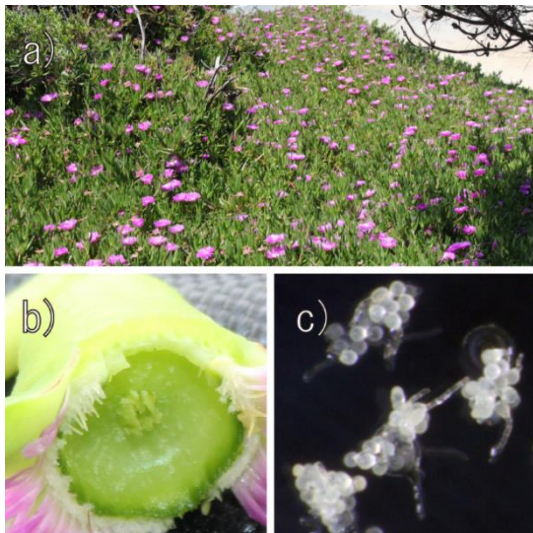


図4 バクヤギクの開花状況及び柱頭・花粉管伸長の様子
a) 開花状況 (2019年4月18日), b) 未発達柱頭, c) 花粉及び花粉管の伸長

3.4 栄養繁殖力

発根が見られたのは、葉が付いた茎を埋土した場合のみであり、供試した断片9個全てが発根した (表2)。しかし、埋土しなかった場合は、一切発根しなかった。また、葉のみ、茎のみについては、埋土の有無に関わらず全て発根しなかった。一方、発根した断片9個のうち、一年を通して生存し定着したと判断できたのは4個であり、残りの5個は枯死した (定着率44.4%)。

また、刈り取り実験の結果、匍匐枝から新たな葉や茎は発生しなかった。

表2 植物体断片の発根の有無及び定着率

断片形状	埋土	供試数	発根数	定着数	定着率 (%)
葉	なし	8	0	0	0
	あり	10	0	0	0
茎	なし	8	0	0	0
	あり	10	0	0	0
葉+茎	なし	9	0	0	0
	あり	9	9	4	44.4

4. 考察

4.1 形態的特徴

西戸崎のバクヤギクは、エデュリスに近い形態的特徴を示したが、がく片の長さはエデュリスとキレンシスの中間的な長さであった。エデュリスとキレンシスの雑種には、両種の中間的なものから、エデュリスに近いものやキレンシスに近いものまで様々であり²¹⁾、西戸崎の個体と同じような特徴を持つ雑種が存在する可能性がある。また、両種以外の可能性も考慮し、両種を除くカルポブローツス属11種の特徴¹⁶⁾と比較してみると、花や花弁の大きさ (*C. aequilaterus* (Haw.) N. E. Br., *C. dimidiatus*

(Haw.) L. Bolus, *C. glaucescens* (Haw.) Schwantes, *C. modestus* S. T. Blake, *C. quadrifidus* L. Bolus, *C. rossii* (Haw.) Schwantes, *C. virescens* (Haw.) Schwantes), 子房室数 (*C. muirii* (L. Bolus) L. Bolus), がく片の等長・非等長や形 (*C. acinaciformis* (L.) L. Bolus, *C. deliciosus* (L. Bolus) L. Bolus) などが異なっており、どの種とも特徴は一致しなかった。そのため、西戸崎のバクヤギクは、形態的特徴から判断するとエデュリスに近い雑種の可能性が高いと考えられる。

4.2 種子繁殖力

西戸崎のバクヤギクは、愛知県渥美半島の個体群¹¹⁾と同様、一切結実が見られず、種子繁殖していないことが明らかとなった。雌しべの形態は、柱頭がわずかに見られる程度であり、エデュリスの8-15mm²⁰⁾と比較して、明らかに未発達であった。一方、花粉の形態は正常であり、花粉管伸長も確認された。本研究では、花粉の発芽率や花粉管が胚珠に到達できるかを明らかにしていないが、アポミクシスによる種子生産も行われていないことを考慮すると、雌性不稔である可能性が高いと考えられる。不稔化の事例としては、エデュリスとニュージーランドの固有種である *Disphyma australe* (Aiton) N. E. Br. subsp. *australe* との属間雑種が、3倍体の雌性不稔になるとの報告がある^{23,24)}。しかし、エデュリスとキレンシスの雑種は、両親種と同等の種子繁殖力を有し⁵⁾²⁴⁾、カルポブローツス属の他の種との雑種においても、不稔になるケースは報告されていない。そのため、西戸崎のバクヤギクは、雑種が原因である不稔ではなく、何らかの要因によって雌性不稔になったと考えられる。渥美半島のバクヤギクが同じ雌性不稔であるかは明らかでないが、不稔の個体が広く流通している可能性も考えられる。

4.3 栄養繁殖力

匍匐枝の成長は早く、一年に100cm以上伸長した。これは、エデュリスにおける、ポルトガルで計測された3から9月までの6か月に伸長した14cm⁷⁾やアメリカ・カリフォルニア州での年間伸長量53cm²⁷⁾よりも非常に旺盛であった。伸長成長に影響する要因としては、気温、降水量、土壌中の栄養塩濃度などの環境条件や周囲の植生との競争などが考えられるが、西戸崎の個体は不稔であることから、結実を使う資源を伸長成長に回すことで、伸長成長量を増大させている可能性も考えられる。いずれにせよ、一度定着すると広範囲に繁茂し、在来の海浜植物に大きな影響を及ぼす可能性が高いため、特に希少種の生育地では早急な防除が必要である。

一方、刈り取りに対する再生力はあまり強くなかった。植物体断片が発根したのは、葉のついた茎が埋土した場合のみであり、葉を切断した匍匐枝からも、新たな葉や茎の再生は見られなかった。このことは、葉を刈り取る

だけで防除が可能であることを示している。しかし、再生しなかった原因は、気温や土壌水分などの海岸砂浜の環境条件が影響している可能性も考えられ、地域によって結果が異なる可能性がある。そのため、西戸崎だけではなく、様々な地域で検証を重ねることが必要である。

4.4 生態的特性を考慮した防除手法

エデュリスは、抜き取り²⁸⁾²⁹⁾や除草剤³⁰⁾による防除が一般的であり、在来種への影響などを考慮すると、主に抜き取りが実施されている。しかし、抜き取りは極めて重労働であり、大面積の防除には適していない。また、種子の生産数が多く動物散布する⁴⁾²⁵⁾ことや種子寿命が5年以上の埋土種子集団を形成する²⁶⁾ことから、分布拡大防止は困難なうえ、10年程度は防除し続ける必要があるとされている。

しかし、本研究結果からは、バクヤギクの最も効果的・効率的な防除手法は、刈り取りであることが示された。葉を刈り取った匍匐枝からは、新たな葉や茎が再生しなかったため、海岸砂浜においては必ずしも抜き取りを行う必要性はなく、刈り取りで十分な防除効果が期待できると考えられる。また、種子繁殖を行っていないため、広域に分布拡大する可能性は低く、短期間の防除によって根絶できる可能性が示唆された。

防除時期については、11月から3月が適している。冬季は、多くの在来海浜植物の結実・種子散布が終了しているため、刈り取りによる在来種への影響を最小限にとどめることが可能である。また、春先の在来種の発芽を促進する効果や低温に弱い¹¹⁾¹³⁾バクヤギクの再定着を阻害する効果も期待される。

刈り取りによって発生する切断片は、集積し適切に処分する必要がある。バクヤギクのリター（落葉落枝）は、アレロパシー作用があることが報告されており³¹⁾³²⁾、切断片の放置は在来種の定着を阻害する可能性がある。また、切断片に葉がついた茎が含まれている場合は、再定着してしまう可能性がある。バクヤギクを確実に防除し、在来種の定着を促進させるためには、切断片を現場から持ち出すか、あるいは再定着防止のために、ブルーシートの上に堆積させて枯死させるなどの対応が必要である。

また、バクヤギクは現在も観賞用植物として流通していることから、人為的な移動や逸出を防止するために、外来種被害防止三原則³³⁾を強く啓発していくことも重要である。

5. まとめ

福岡市東区西戸崎の海岸砂浜に侵入したバクヤギクは、形態的特徴からエデュリスに近い雑種である可能性が高いと考えられた。バクヤギクは、伸長成長が旺盛であり、一度定着すると、在来の海浜植物への影響は甚大になる

可能性が高いと考えられた。しかし、刈り取りに対する再生力は高くなく、刈り取りによって効果的・効率的に防除できることが示された。

一方、不稔の要因や西戸崎以外の個体群が同じ生態的特性を示すのかなど、検証すべき点は多く残っており、今後の課題である。

6. 引用文献

- 1) 自然環境研究センター編：最新 日本の外来生物。平凡社，東京，2019
- 2) Earnshaw M. J., Carver K. A., Charlton W. A. : Leaf anatomy, water relations and cassulacean acid metabolism in the chlorenchyma and colourless internal water-storage tissue of *Carpobrotus edulis* and *Senecio mandraliscae*. *Planta*, **170**, 421-432, 1987
- 3) Global Invasive Species Database: Species profile: *Carpobrotus edulis*, <http://www.iucngisd.org/gisd/speciesname/Carpobrotus+edulis> (2020.6.12アクセス)
- 4) Suehs C. M., Affre L., Médail F. : Invasion dynamics of two alien *Carpobrotus* (Aizoaceae) taxa on a Mediterranean island: II. Reproductive strategies. *Heredity*, **92**, 550-556, 2004
- 5) Vilà M., Weber E., D'Antonio C. M. : Flowering and mating system in Hybridizing *Carpobrotus* (Aizoaceae) in coastal California. *Canadian Journal of Botany*, **76**, 1165-1169, 1998
- 6) Roilola S. R. : Clonal traits and plant invasiveness: The case of *Carpobrotus* N. E. Br. (Aizoaceae). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **40**, doi.org/10.1016/j.ppees.2019.125479, 2019
- 7) Roilola S. R., Rodríguez-Echeverría S., de la Peña E., Freitas H. : Physiological integration increases the survival and growth of the clonal invader *Carpobrotus edulis*. *Biological Invasions*, **12**, 1815-1823, 2010
- 8) Novoa A., González L., Moravcová L., Pyšek P. : Constraints to native plant species establishment in coastal dune communities invaded by *Carpobrotus edulis*: Implications for restoration. *Biological Conservations*, **164**, 1-9, 2013
- 9) Santoro R., Jucker T., Carranza M., Acosta A. T. R. : Assessing the effects of *Carpobrotus* invasion on coastal dune soils. Does the nature of the invaded habitat matter? *Community Ecology*, **12**,

- 234-240, 2011
- 10) 環境省, 農林水産省: 我が国の生態系等に被害を及ぼすおそれのある外来種リスト (生態系被害防止外来種リスト), 環境省, 農林水産省, 東京, 2015
- 11) 愛知県移入種データブック検討会編: 愛知県の移入動植物—ブルーデータブックあいち 2012, 愛知県環境部自然環境課, 愛知, 2012
- 12) 福岡県環境部自然環境課: 福岡県侵略的外来種リスト2018, 福岡県環境部自然環境課, 福岡, 2018
- 13) Campoy J.G., Acosta A.T.R., Affre L., Barreiro R., Brundu G., Buisson E., González L., Lema M., Novoa A., Retuerto R., Roiloa S.R., Fagúndez J.: Monographs of invasive plants in Europe: *Carpobrotus*. *Botany Letters*, doi.org/10.1080/23818107.2018.1487884, 2018
- 14) Preston C.D., Sell P.D.: The Aizoaceae naturalized in the British Isles. *Watsonia*, **17**, 217-245, 1988
- 15) Wisura W., Glen H.F.: The South African species of *Carpobrotus* (Mesembryanthema-Aizoaceae). *CBH*, **15**, 76-107, 1993
- 16) Hartmann H.E.K.: *Carpobrotus* Ruschioideae, pp.207-214, Springer-Verlag GmbH, Germany, 2017
- 17) Albert M.E., D'Antonio C.M., Schierenbeck K.A.: Hybridization and introgression in *Carpobrotus* spp. (Aizoaceae) in California. I. Morphological evidence. *American Journal of Botany*, **84**, 896-904, 1997
- 18) Gallagher K.G., Schierenbeck K.A., D'Antonio C.M.: Hybridization and introgression in *Carpobrotus* spp. (Aizoaceae) in California. II. Allozyme evidence. *American Journal of Botany*, **84**, 905-911, 1997
- 19) 気象庁: 各種データ・資料, <https://www.jma.go.jp/jma/menu/menureport.html> (2020.6.12アクセス)
- 20) Vivrette N.J.: *Carpobrotus*, <http://beta.floranorthamerica.org/Carpobrotus> (2020.6.12アクセス)
- 21) Weber E., D'Antonio C.M.: Phenotypic plasticity in hybridizing *Carpobrotus* spp. (Aizoaceae) from coastal California and its role in plant invasion. *Canadian Journal of Botany*, **77**, 1411-1418, 1999
- 22) Chinnock R.J.: Natural hybrids between *Disphyma* and *Carpobrotus* (Aizoaceae) in New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, **10**, 615-626, 1972
- 23) Heenan P.B., Sykes W.R.: Taxonomic notes on the New Zealand flora: × *Carpophyma mutabilis* and × *Carpophyma pallida* (Aizoaceae), new names for two wild intergeneric hybrids. *New Zealand Journal of Botany*, **48**, 225-230, 2010
- 24) Weber E., D'Antonio C.M.: Germination and growth responses of hybridizing *Carpobrotus* species (Aizoaceae) from coastal California to soil salinity. *American Journal of Botany*, **86**, 1257-1263, 1999
- 25) Vilà M., D'Antonio C.M.: Fruit choice and seed dispersal of invasive vs. noninvasive *Carpobrotus* (Aizoaceae) in coastal California. *Ecology*, **79**, 1053-1060, 1998
- 26) Ruffino L., Krebs E., Passeti A.: Eradications as scientific experiments: Progress in simultaneous eradications of two major invasive taxa from a Mediterranean island. *Pest Management Science*, **71**, 189-198, 2015
- 27) D'Antonio C.M.: Mechanisms controlling invasion of coastal plant communities by the alien succulent *Carpobrotus edulis*. *Ecology*, **74**, 83-95, 1993
- 28) Albert M.E.: Portrait of an Invader II: The ecology and management of *Carpobrotus edulis*. *CalEPPC News*, **3**, 4-6, 1995
- 29) Fraga P., Estaún I., Olives J., Cunha G.D., Alarcón A., Cots R., Juaneda J., Riudavets X.: Eradication of *Carpobrotus* (L.) N.E.Br. in Minorca, pp.203-208, Council of Europe Publishing, Strasbourg, 2005
- 30) Lazzaro L., Tondini E., Lombardi L., Giunti M.: The eradication of *Carpobrotus* spp. in the sand-dune ecosystem at Sterpaia (Italy, Tuscany): indications from a successful experience. *Biologia*, **75**, 199-208, 2020
- 31) Conser C., Connor E.F.: Assessing the residual effects of *Carpobrotus edulis* invasion, implications for restoration. *Biological Invasions*, **11**, 349-358, 2008
- 32) Novoa A., González L., Moravcová L., Pyšek P.: Effects of soil characteristics, allelopathy and frugivory on establishment of the invasive plant *Carpobrotus edulis* and a co-occurring native, *Malcolmia littorea*. *PLoS ONE*, **7**, e53166, doi:10.1371/journal.pone.0053166, 2012
- 33) 環境省, 農林水産省, 国土交通省: 外来種被害防止行動計画—生物多様性条約・愛知目標の達成に向けて—, 環境省, 農林水産省, 国土交通省, 東京, 2015