

ニセアカシア天然林の成立における実生更新とクローン成長の貢献 —北海道美唄市の不成績造林地での事例—

真坂一彦*・山田健四*・小野寺賢介*・脇田陽一*

Contribution of seedlings and clonal growth in the development of natural *Robinia pseudoacacia* forest —A case study at the ex-coal mine site in Bibai, Hokkaido—

Kazuhiko MASAKA, Kenji YAMADA, Kensuke ONODERA and Yoichi WAKITA

要 旨

外来種であるニセアカシアの自然発生林の発達過程を検討するため、北海道美唄市にあるニセアカシア天然林のDNA構造をRAPD (random amplified polymorphic DNA) マーカーを用いて解析した。この林分は、針葉樹人工林が不成績となった後に出現したものである。解析の結果、調査を行ったニセアカシア林には、複数のラメットで構成されるジェネットが少なく、1個のラメットから構成されるジェネットが多く存在していることが明らかになった。この結果は、個々のラメットはクローン成長で出現したのではなく、実生由来であることを示唆している。すなわち、ニセアカシア天然林は、必ずしも少数のパイオニア個体を創設者としたクローンで構成されたものではない場合があることを示唆している。

キーワード：侵略的外来種、ニセアカシア、林分の発達過程、クローン性、遺伝構造

はじめに

北米原産のマメ科高木種ニセアカシア *Robinia pseudoacacia* は、窒素固定を行う根粒バクテリアと共生するため貧栄養地でも生育でき (Boring and Swank, 1984a; Bormann *et al.*, 1993), かつ耐乾性が高い (西尾ら, 2000) ことから、明治以降、治山現場などで積極的に植栽されてきた。また、高品質の蜂蜜源としても利用されてきた (北海道養蜂協会, 2005; 中村, 2009a, b)。ところが、植栽地から逸出して、とくに河川敷や海岸林に繁茂 (玉泉ら, 1991; 前河・中越, 1997a; Maekawa and Nakagoshi, 1997b; 崎尾, 2003; 練ら, 2004; 高橋ら, 2008) して在来植物を圧迫するようになり、駆除のために伐採すると旺盛な萌芽によって素早く再生してしまう (崎尾, 2003; 山田・真坂, 2009) ことから、近年、侵略的外来生物として位置付けられるようになった (日本生態学会, 2002)。しかし、日本では、蜜源植物が減少する中で養蜂業者がますますニセアカシアに依存するようになり、かつそのミツバチが果樹野菜農業に大きく貢献している事実 (北海道養蜂協会, 2005; 真坂・山田, 2009; ジェイコブセン [2009] も参照) も併せて考えると、ニセアカシアを根絶することは現状にお

いて社会経済的にも現実的ではない。そのため、ニセアカシアの分布拡大を管理するための技術が必要とされるが、ニセアカシア林の成立過程は十分に理解されていないのが現状である。

ニセアカシアの繁殖方法は、実生更新、ならびに根萌芽と呼ばれるクローン成長の二通りある。クローン成長においては、地表下の浅い地中に水平根と呼ばれる根を伸張させ、地上部が折損などの攪乱を受けなくても恒常的に根萌芽を出す性質を持っている (玉泉ら, 1991)。そのため、ニセアカシアの分布拡大には、おもに根萌芽によるクローン成長が貢献していると考えられてきた (e.g., Larsen, 1935; Jung *et al.*, 2009)。クローン成長については、実際には根系の掘り取り調査やDNA分析を行わないと評価できないが、そのような研究事例は少なく、海浜や河畔など限られた環境で行われているだけである (玉泉ら, 1991; Jung *et al.*, 2009; 練ら, 2004; 蒔田ら, 2009)。それらの研究では、確かにニセアカシアはクローン成長によって分布を拡大している様子が確認され、それゆえ種子は難透水性により分布拡大にはほとんど貢献していないと議論される場合もある (Jung *et al.*, 2009)。しかし、ジェネット genet の創設者は必ず種子に起源をもつはずである。一方、ニセアカシアの種子は難透水性の種皮に覆われ

* 北海道立林業試験場 Hokkaido Forestry Research Institute, Bibai, Hokkaido 079-0198

[北海道林業試験場研究報告 第47号 平成22年3月, Bulletin of the Hokkaido Forestry Research Institute, No.47, March 2010]

た硬実種子と呼ばれ、強い物理的休眠性を示すといわれている (Strode, 1977; Huntley, 1990)。しかし、ニセアカシアの種子には、物理的休眠性がきわめて弱いものがあることが報告・指摘されている (Burton, 1932; Chapman, 1936; Wilson, 1937; 田添, 1938; 高橋ら, 2005; Masaka and Yamada, 2009)。北海道空知地方でニセアカシアの分布状況を解析した山田・真坂 (2008) によると、ニセアカシアは不成熟造林地や耕作放棄地、炭鉱関連施設跡など、人為攪乱である土地利用履歴のある場所を中心に分布していることが明らかになった。このような広域に点在するニセアカシア林は、クローン成長よりはむしろ実生更新によって分布拡大したと推察される。そこで本研究では、ニセアカシア林の発達についての知見の集積を図るため、北海道美唄市におけるニセアカシア天然林を対象に、RAPD (random amplified polymorphic DNA) を用いた同一ジェネット判別によって、実生更新とクローン成長の貢献度について評価を行った。

材料と方法

1) 調査地

調査地は、2004年4月、北海道美唄市南美唄にあるニセアカシア天然林に設定した (43°19'N, 141°52'E)。気象庁のAMeDASデータによると、美唄市の平均年降水量は1155.6mm、最暖月 (8月) と最寒月 (1月) の月平均気温はそれぞれ21.1°C と -6.7°C である (<http://www.data.kishou.go.jp/>, 1979-2000)。積雪は11月から翌4月までの期間にあり、平均年最深積雪深は1150mmである。

このニセアカシア林は、(株)三井鉱山社有地で、林道と中の沢、市道に挟まれた台地上に、中の沢の流路に沿って約200m×50mの範囲で広がっている。この場所は、1970年代にカラマツ *Larix leptolepis* とトドマツ *Abies sachalinensis* が植栽

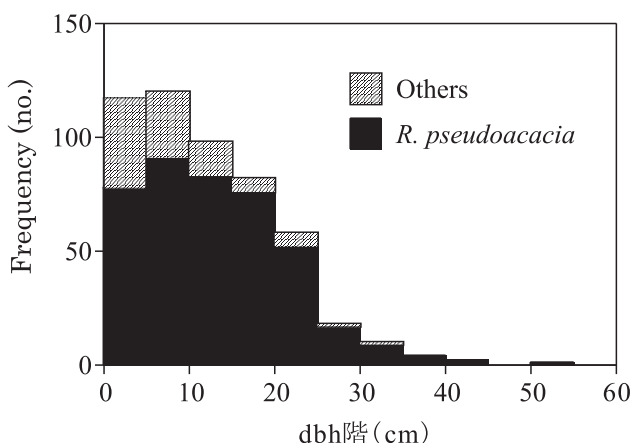


図-1. 調査地内に出現したニセアカシア、および他の樹種の dbh 階別出現頻度分布。

株立ちの場合、すべての構成幹を頻度分布図に含めた。

Figure 1. Frequency distribution of dbh in *Robinia pseudoacacia* and the other tree species. All stems were included in the histograms if the ramet exhibited multi-stems.

されたものの、不成熟となり、現在ではニセアカシア林に置き換わっている ((株)三井鉱山への聞き取り調査によるが、植栽後の管理に関する資料は散逸してしまったという)。調査地の林床はチシマザサ *Sasa kurilensis* や、セイタカアワダチソウ *Solidago altissima* などの高茎草本が密に覆っている。林内にはニセアカシア以外に林冠に達するような樹種はほとんどなく、林縁にケヤマハンノキ *Alnus hirsuta* やシラカンバ *Betula platyphylla var. japonica* の林冠木が点在する。

調査地の形状は、林道と中の沢、市道に挟まれた区画に入るニセアカシアを対象にしたため不定形である。調査地内に出現した樹高1.3m以上のすべての樹木を対象に、樹種を同定してナンバー・テープを付け、胸高直径 (dbh [cm]) とXY座標上における位置を測定した。図-1にdbh階別出現頻度分布を示す。ニセアカシアの平均dbh (±標準偏差) は13.3cm±8.5cmで、最大dbhは53.6cmだった。なお、最大dbhを記録したラメット ramet は林縁に生育していた。

2) DNA分析

2004年7月下旬、調査地内に出現したニセアカシアの全347ラメットから生葉を採取した。採取した生葉は、ただちにクーラー・ボックスに入れて道立林業試験場の実験室に持ち帰り、-80°Cのフリーザー内に保管した。凍らせた葉は液体窒素と混合して-80°Cで冷却していた乳鉢で破碎し、DNAをPlant DNA Purification Kit (TOYOBO) を用いて抽出した。抽出したDNAサンプルはTE buffer (10 mM Tris-HCl [pH 8.0] and 0.1 mM EDTA) に保存した。

ニセアカシアのジェネットはRAPD (random amplified polymorphic DNA) マーカーを用いて判別した (脇田ら, 2008)。2種類ずつ60通りの組み合わせのランダム・プライマー (全120ランダム・プライマー) について、ニセアカシアDNAのPCR (polymerase chain reaction) 生成物の有効性を検討し、有効と考えられたランダム・プライマーを用いて全ラメットのDNA分析を行った。PCRは、総液量が20μLになるように、H₂Oが11.6μL、dNTPsが2.0μL、MgSO₄が0.8μL、KOD plusが0.4μL、各プライマーが0.6μL、そして鋳型DNA溶液が10ngの混合溶液を調合して行った。最初の熱変性は94°C×2分で行い、その後、熱変性を94°C×15秒間、アニーリングを38°C×30秒間、そして伸長反応を68°C×2分間という3処理1サイクルを44サイクル行い、終了後、4°Cで保存した (PTC-100 Peltier Thermal Cycler, MJ research)。PCR生成物は、0.5×Tris Borate EDTA (TBE) buffer に浸した1.5%アガロース・ゲル上において電気泳動によって分離させ、臭化エチジウム (EtBr) で染色した。バンド (RAPDマーカー) ・パターンは紫外線照射による蛍光反応から読み取った。

得られたバンド・パターンをラメット間で比較する際、各バンドの有無について、バンド有りを1、バンド無しを0として記録した。ラメット間におけるバンド・パターンの比較

表-1. 本研究で選定されたランダム・プライマー.

Table 1. List of primers which produced amplified DNA fragments.

コード	塩基配列	GC含有率 (%) ^a
A-11	5'-CAATCGCCGT-3'	60
A-12	5'-TCGGCGATAG-3'	60
B-5	5'-TGCGCCCTTC-3'	70
B-6	5'-TGCTCTGCCC-3'	70
B-13	5'-TTCCCCGCT-3'	70
B-14	5'-TCCGCTCTGG-3'	70
C-3	5'-GGGGTCTTT-3'	60
C-4	5'-CCGCATCTAC-3'	60
D-9	5'-CTCTGGAGAC-3'	60
D-10	5'-GGTCTACACC-3'	60
D-19	5'-CTGGGGACTT-3'	60
D-20	5'-ACCCGGTCAC-3'	70

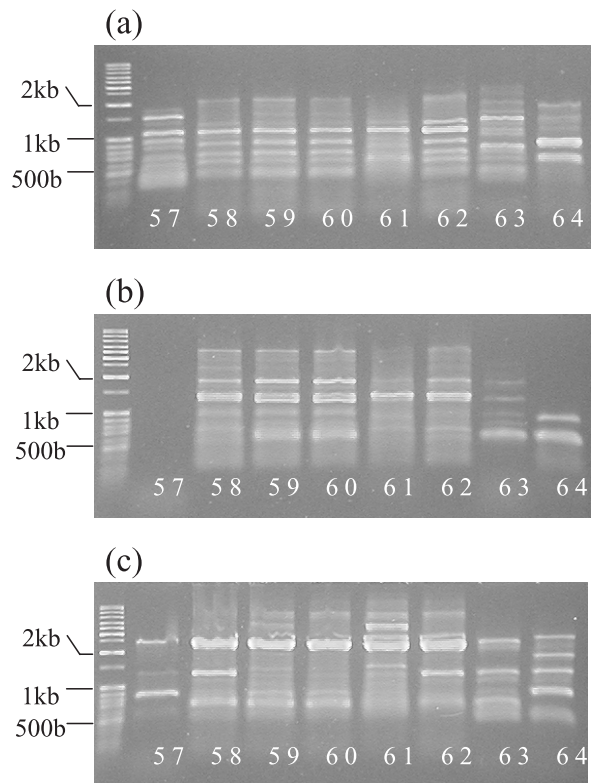
^aGC含有率はGC数/全塩基数×100によって計算

図-2. ニセアカシア・ラメットのバンド・パターン例.

(a) B-5とB-6の組み合わせ、(b) D-9とD-10の組み合わせ、(c) D-18とD-20の組み合わせ。各バンド・パターンの下に記された数字はラメット番号を表す。バンド・パターンは59番と60番が同一ジェネットで、他は互いに異なるジェネットであることが視認できる。

Figure 2. RAPD pattern obtained from *Robinia pseudoacacia* ramets with the primer pair B-5 and B-6 for (a), D-9 and D-10 for (b), D-18 and D-20 for (c), respectively. Numbers at the bottom of each sub-figure indicates the ramet number. We could judge that RAPD pattern of No.59 and No.60 was the same, but others were different with each other.exhibited multi-stems.

は、クラスター分析によって行った(The CLUSTER Procedure, SAS Enterprize Guide ver. 2.0.0.417)。このとき、同一ジェネット判別は、ラメット間のRMS(二乗平均平方根; root mean square)距離が0の場合に同一ジェネットとし、RMS距離が0より大の場合は異なるジェネットとして評価した。

結果と考察

今回使用した60組のランダム・プライマー(計120プライマー)を検討した結果、表-1に示すような6組が解析に有効なバンドを提供した。これらのプライマーによって、27種類のRAPDマーカーが得られ、各ラメットでは平均46.8%(最大75.5%~最少2.3%)のRAPDマーカー出現率が認められた。各RAPDマーカーの出現確率が互いに影響を受けずに独立であると仮定すると、出現確率は2項分布にしたがうため、同じジェネットと判別される確率は理論的に $(1/2)^{27} = 1/134,217,728$ となる。本研究では、これらのRAPDマーカーによって同一ジェネット判別を行う。図-2に、バンド・パターンの一例を示す。

ラメット間でバンド・パターンをクラスター分析した結果、本研究で対象としたニセアカシア天然林は、1個のラメットだけで構成されるジェネットが大多数を占めていることが明らかになった(図-3)。2個以上のラメットで構成されるジェ

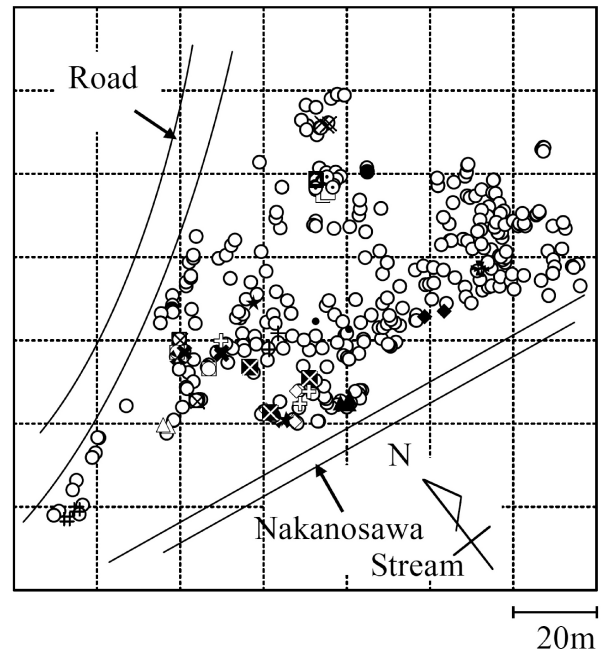


図-3. 調査地内におけるニセアカシア・ラメットの位置.

各記号はラメットの位置を示す。○印を除き、同じシンボルは同一ジェネットであることを意味する。○印は、1個のラメットだけから構成されるジェネットを意味する。

Figure 3. Spatial distribution of *Robinia pseudoacacia* ramets in the study site. Each symbol indicates the position of ramet, and the same symbol except open circle indicates the same genet, and open circle indicates genet composed by single ramet.

ネットは11あったが（1つのジェネットを構成するラメット数の最大は5個）、残りの318ラメットは、そのまま1個のラメットで構成されるジェネットだった。この結果は、本研究で対象としたニセアカシア天然林を構成する個々のラメットは、クローン成長由来というよりはむしろ、実生に由来する可能性がきわめて高く、海浜や河畔のニセアカシア林(Larsen, 1935; 玉泉ら, 1991; 練ら, 2004; Jung *et al.*, 2009; 蒔田ら, 2009)とは異なる成立過程だったと考えられる。おもにクローン成長によって分布拡大している海浜(玉泉ら, 1991; Jung *et al.*, 2009; 蒔田ら, 2009)は、砂地であるため水平根が伸長しやすい立地であり、また河畔は、洪水による地上部の攪乱によって萌芽枝が発生しやすい立地ではないかと推察される。今回調査を行った天然林は、土壌が重粘土であり、また洪水などによる攪乱を受けるような立地ではない。立地の違いがジェネットのサイズに反映していることは十分に考えられる。

ニセアカシアの種子には物理的休眠性をもたないものが一定量存在することは、すでに1930年代には報告されていたにも関わらず(e.g., Burton, 1932; Chapman, 1936; Wilson, 1937; 田添, 1938)、長い間、難透水性の種皮ゆえに難発芽性といわれてきた(e.g., Strode, 1977; Huntley, 1990)。そして種子は散布後に埋土種子となり(Masaka and Yamada, 2008)、山火事等を契機として発芽・更新すると考えられてきた(Boring and Swank, 1984b; Anderson and Brown, 1986; Waldron *et al.*, 2007)。また、河川敷においては、洪水が契機となって種皮に傷が付くことで、発芽が可能となるとも考えられてきた(福田ら, 2005)。しかし、これらの議論は、物理的休眠性が強い種子の場合のみにしか当てはまらない。近年、物理的休眠性をもたない種子の再発見と、その適応的意義についての議論が行われている(高橋ら, 2005; Masaka and Yamada, 2009)。Masaka and Yamada (2009)によると、物理的休眠性をほとんどもたない種子は、傷付け等の処理を施さなくても、母樹によっては低温湿層条件下(4°C)においてさえ吸水・発芽が可能である。高橋ら(2005)は、そのような種皮への処理なしに吸水・発芽可能な種子が、ニセアカシアの分布拡大に貢献するのだろうと議論している。このような物理的休眠性がほとんどない種子が散布された場合、種皮への受傷やヒート・ショックなどの攪乱がない環境下においても発芽して更新できると予想される。

森本ら(2008)は、植栽地からのニセアカシアの逸出には、風散布が重要な役割を担っていると指摘している。ニセアカシアの莢は樹冠上に着いたまま越冬することが多く(唐木ら, 2008; Masaka and Yamada, 2009)、冬季間も種子散布が行われる(Strode, 1977)。莢が積雪面上に落下しても、障害物が比較的少ない雪面上を風によって移動することで、より遠方に二次散布される可能性が高い。本研究で対象としたニセアカシア天然林は不成績造林地に成立したものである。典型的

な強光利用型のニセアカシアにとっては、不成績造林地の出現は更新適地の出現に他ならない。ニセアカシアの根萌芽は、実生の発生後、早ければ4年で発生するようになるが(Strode, 1977)、当年生実生は好条件下において樹高2mに達する場合がある(仁藤・橋本, 1997)。多数の実生が出現した場合、根萌芽が発生したとしても、被陰のために更新が困難であることは十分に推察される。今回対象としたニセアカシア天然林の種子供給源については不明であるが、美唄とその周辺地域では、この天然林とほぼ同時期にニセアカシア林が多数成立している(山田・真坂, 2007)。周囲に十分な種子供給源があれば、多数のジェネットで構成される林分構造となることも十分にあり得ると考えられる。

謝辞

本研究は、(財)道路緑化保全協会から研究助成を受けて行われた。本研究を取りまとめるにあたり、(株)三井鉱山には社有地内での調査を快く許可して頂いた。現地での毎木調査では道立林試の長坂有氏に手伝って頂いた。末尾になりましたが、以上の方々に深謝いたします。

引用文献

- Anderson RC, Brown LE (1986) Stability and instability in plant communities following fire. *American Journal of Botany* 73: 364-368.
- Boring LR, Swank WT (1984a) Symbiotic nitrogen fixation in regenerating black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) stands. *Forest Science* 30: 528-537.
- Boring LR, Swank WT (1984b) The role of black locust (*Robinia pseudoacacia*) in forest succession. *Journal of Ecology* 72: 749-766.
- Bormann BT, Bormann FH, Bowden WB, Pierce RS, Hamburg SP, Wang D, Snyder MC, Li CY, Ingersoll RC (1993) Rapid N₂ fixation in pines, alder, and locust — Evidence from the sandbox ecosystem study. *Ecology* 74: 583-598.
- Burton CL (1932) Variation in characteristics of black locust seeds from two regions. *Journal of Forestry* 30: 29-33.
- Chang CS, Bongarten B, Hamrick J (1998) Genetic structure of natural populations of black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) at Coweeta, North Carolina. *Journal of Plant Research* 111: 17-24.
- Chapman GA. (1936) Scarification of black locust seed to increase and hasten germination. *Journal of Forestry* 34: 66-74.
- Cronk QCB, Fuller JL (1995) Plant invaders: The threat to natural ecosystems, Chapman and Hall, London.
- 福田真由子・崎尾 均・丸田恵美子 (2005) 荒川中流域における外来樹木ハリエンジュ (*Robinia pseudoacacia* L.) の初期定着過程. 日本生態学会誌55: 387-395.

- 玉泉幸一郎・飯島康夫・矢幡 久 (1991) 海岸クロマツ林内に生育するニセアカシアの根萌芽の分布とその形態的特性. 九州大学農学部演習林報告64 : 13-28.
- 北海道養蜂協会 (2005) 北蜂協50年のあゆみ. 北海道養蜂協会, 札幌.
- Huntley JC (1990) *Robinia pseudoacacia* L., Black locust. In: Burns RM and Honkala BH (eds) *Silvics of North America*. Vol 2. *Hardwoods, Agric Handbook 654*, USDA Forest Service, Washington DC, pp 755-761
- ジェイコブセン, ローワン (2009) ハチはなぜ大量死したのか. 中里京子 訳, 文藝春秋, 東京.
- Jung SC, Matsushita N, Wu BY, Kondo N, Shiraishi A, Hogetsu T (2009) Reproduction of a *Robinia pseudoacacia* population in a coastal *Pinus thunbergii* windbreak along the Kujukurihama Coast, Japan. *Journal of Forest Research* 14 : 101-110.
- 唐木貴行・近藤哲也・渡邊陽子・門松昌彦・秋林幸男・笹賀一郎・斎藤秀之・渋谷正人・小池孝良 (2008) 外来種ニセアカシア種子の発芽特性と種皮の不透水性. 日本森林学会北海道支部論文集56 : 21-23.
- Larsen JA (1935) Natural spreading of planted black locust in southeastern Ohio. *Journal of Forestry* 33 : 616-619.
- 練 春蘭・宮下直哉・大石隆也・青葉登志子・宝月岱造 (2004) 多摩川河川敷に生育するニセアカシアの遺伝的構造と花粉の散布様式. 日本林学会大会学術講演集115 : 273.
- 前河正昭・中越信和 (1997) 海岸砂地においてニセアカシア林の分布拡大がもたらす成帯構造と種多様性への影響. 日本生態学会誌47 : 131-143.
- Maekawa M, Nakagoshi N (1997) Riparian landscape changes over a period of 46 years, on the Azusa river in central Japan. *Landscape and Urban Planning* 37 : 37-43.
- 蒔田明史・星崎和彦・高田克彦・三嶋賢太郎・田村浩喜 (2009) 海岸マツ林に広がるニセアカシアー秋田県夕日の松原での研究事例より. 崎尾 均 (編著), ニセアカシアの生態学 第9章, 145-160pp, 文一総合出版, 東京.
- Masaka K, Yamada K (2008) Dynamics of soil seed bank of *Robinia pseudoacacia*, an invasive leguminous tall tree species in Japan. Book of Abstracts, (ed) P. Pysek and J Pergl, NEOBIOTA: Towards a Synthesis, 5th European Conference on Biological Invasions, Prague (Czech Republic), 23-26 Sep., 161p.
- Masaka K, Yamada K (2009) Variation in germination character of *Robinia pseudoacacia* L. (Leguminosae) seeds at individual tree level. *Journal of Forest Research* 14 : 167-177.
- 真坂一彦・山田健四 (2009) ニセアカシアは、ホントに『侵略的外来種』なのか? 北方林業創立60周年記念誌 北の森づくりQ&A, 194-197pp, 北方林業会.
- 森本淳子・小南 遼・小池孝良・中村太士・山之内誠・門松昌彦 (2008) ニセアカシア植林地周辺の埋土種子量と環境要因の関係. 日本森林学会大会学術講演集119 : 531.
- 中村 純 (2009a) 蜜源植物としてのニセアカシア. 崎尾均 (編著), ニセアカシアの生態学 第3章, 43-68pp, 文一総合出版, 東京.
- 中村 純 (2009b) 養蜂業におけるニセアカシア林の利用実態. 崎尾 均 (編著), ニセアカシアの生態学 第4章, 69-80pp, 文一総合出版, 東京.
- 日本生態学会 (2002) 外来種ハンドブック. 地人書館, 東京.
- 西尾孝佳・一前宣正・候 喜禄・李 代琮・黄 瑾 (2000) 中国黄土高原半乾燥地におけるニセアカシア (*Robinia pseudoacacia* L.) の植栽が植生および立地環境に及ぼす影響. 植生学会誌17 : 73-80.
- 仁藤和敏・橋本良二 (1997) ニセアカシア樹冠における新条発達のフェノロジー特性. 岩手大学農学部演習林報28 : 27-39.
- 崎尾 均 (2003) ニセアカシア (*Robinia pseudoacacia* L.) は溪畔域から除去可能か? 日本林学会誌85 : 355-358.
- Strode DD (1977) Black locust / *Robinia pseudoacacia* L. In: Woody plants as wildlife food species. *USDA Forest Service, Southern Forest Experimental Station S-16*
- 高橋 文・小山浩正・高橋教夫 (2005) ニセアカシア種子の発芽・休眠特性-Cryptic heteromorphismの検討とその意義-. 日本林学会大会学術講演集116 : 552.
- 高橋 文・小山浩正・高橋教夫 (2008) 赤川流域におけるニセアカシア (*Robinia pseudoacacia* L.) の分布拡大と埋土種子の役割. 日本森林学会誌90 : 1-5.
- 田添 元 (1938) ニセアカシア種子の発芽促進に就て. 臺北農林學會報 3 : 27-41.
- Wilson JK (1937) Scarification and germination of black locust seeds. *Journal of Forestry* 35 : 241-246.
- Waldron JD, Lafon CW, Coulson RN, Cairns DM, Tchakerian MD, Birt A, Klepzig KD (2007) Simulating the impacts of southern pine beetle and fire on the dynamics of xerophytic pine landscapes in the southern Appalachians. *Applied Vegetation Science* 10 : 53-64.
- 山田健四・真坂一彦 (2007) 北海道の旧産炭地における侵略的外来種ニセアカシアの分布現況とその歴史的背景. 保全生態学研究12 : 94-102.
- 山田健四・真坂一彦 (2009) 伐採時期の異なるニセアカシアの萌芽枝の動態. 日本森林学会誌91 : 42-45.
- 脇田陽一・八坂通泰・真坂一彦・山田健四・佐藤孝夫 (2008) RAPD法から見た北海道におけるクロミサンザシの地理的変異. 日本森林学会北海道支部論文集56 : 165-167.

Summary

Genetic structure of *Robinia pseudoacacia* stand in Bibai, Hokkaido, was examined by random amplified polymorphic DNA (RAPD) markers to demonstrate the process of stand development. The stand developed after the failure in conifer plantation. We observed many genets composed by single ramet in the stand, and it implies that not a few seeds germinated at the conifer plantation. Thus the results suggest that *R. pseudoacacia* does not always form clonal stand by a few genets.

Keywords: clonality, genetic structure, invasive exotic species, *Robinia pseudoacacia*, stand development