

**Znaczenie owłosienia pędów i liści w odróżnianiu
Populus ×canescens od jej gatunków rodzicielskich
P. alba i *P. tremula***

Significance of stem and leaf indumentum in distinguishing
Populus ×canescens from its parent species *P. alba* and *P. tremula*

**JERZY ZIELIŃSKI¹, DOMINIK TOMASZEWSKI²,
MARZENNA GUZICKA²**

¹Uniwersytet Przyrodniczy, Katedra Botaniki Leśnej
University of Life Sciences, Department of Forest Botany
ul. Wojska Polskiego 71 D, 60-625 Poznań, Poland
e-mail: jeziel@man.poznan.pl

²Polska Akademia Nauk, Instytut Dendrologii
Polish Academy of Sciences, Institute of Dendrology
ul. Parkowa 5, 62-035 Kórnik, Poland

Received: 12th October 2012, Accepted: 30th October 2012

ABSTRACT: The indumentum of *P. alba*, *P. tremula* and their hybrid (*P. ×canescens*) is discussed in detail and illustrated by scanning electron microscope and light microscope micrographs. Special attention is given to the hairiness of stems and leaves and to the diagnostic value of hairiness in distinguishing the grey poplar from its parent species. Presence or lack of hairs on leaves and stems, their density and their persistence are very useful features in distinguishing the taxa. Short shoot leaves of *P. alba* are usually described as initially densely white tomentose, but become glabrous or glabrescent. From our observations, it appears that the abaxial leaf surface of the white poplar remains hairy during the whole life span of the leaf. Hairiness does not disappear, but changes with time; arachnoid hairs become squeezed and pressed together until they finally form a very thin shiny layer on the leaf surface. In late summer, the indumentum becomes thinner and leaf blades seem to be glabrous, although hairs are still visible when using a strong magnifying glass. This feature allows easy distinction between *P. alba* and the similar *P. ×canescens*, the leaves of which are loosely arachnoid-tomentose when young and become fully glabrous or subglabrous when mature. Due to the presence of arachnoid hairs, the grey poplar can usually also be distinguished from its second parent, *P. tremula*. However, because of the introgression between the poplars, all possible features should be taken into account in diagnosis, especially the shape and indumentum of terminal adult leaves of long shoots and/or stronger suckers. In *P. tremula*, such leaves are usually broadly ovate, cordate at the base, irregularly serrate, glabrous or hairy, but never with long arachnoid hairs. In *P. alba*, the upper leaves of long shoots and suckers are deeply lobed, serrate and densely white arachnoid on the abaxial side, while in *P. ×canescens* they are serrate or shallowly lobed, rather loosely covered with arachnoid hairs and greenish-grey.

Key words: white poplar, grey poplar, aspen, diagnostic features, hybridization, SEM micrographs

Wstęp

Topola szara (*Populus ×canescens* (Aiton) Sm.) jest jednym ze stosunkowo często spotykanych w naturze i uprawianych drzew, lecz jej pochodzenie i ranga taksonomiczna do niedawna nie były całkowicie jasne. Opisana została z Anglii w roku 1789 przez Aitona jako odmiana topoli białej, *Populus alba* L. var. *canescens* Aiton, a kilkanaście lat później Smith uznał ją za odrębny gatunek (Elwes, Henry 1913). Swymi cechami nawiązuje ona wyraźnie nie tylko do *P. alba*, ale również do *P. tremula* L., co od dawna nasuwało przypuszczenie, że może być mieszańcem obu taksonów. Tak też ją traktowano w większości opracowań, jednak ten punkt widzenia nie był dostatecznie udokumentowany. Pierwsze i zarazem najbardziej wnikliwe badania dotyczące topoli szarej przeprowadził Bugała przy okazji studiów nad występowaniem *P. alba* w dolinie Wisły (Bugała 1960). Obserwacje terenowe, sztuczne krzyżówki topoli białej z osiką oraz analizy potomstwa potwierdziły hipotezę o mieszańcowym pochodzeniu topoli szarej. Przekonujących danych na ten temat dostarczyły również analizy porównawcze przysadek kwiatowych topoli białej, szarej i osiki przeprowadzone na tym samym materiale przez Bartkowiaka (1958, 1961). Podobnie jednoznaczne są wyniki najnowszych badań molekularnych, które wykazały zarazem, że topola szara stanowi rój mieszańców oscylujących pod względem cech morfologicznych między *P. alba* i *P. tremula*, a także udokumentowały występowanie introgresji między tymi gatunkami (Cervera i in. 2005, He i in. 2010, Loo i in. 2008, Rajora, Dancik 1992).

Populus ×canescens pojawia się z różną częstotliwością niemal wszędzie tam, gdzie współwystępują *P. alba* i *P. tremula*, nawet na krańcach ich zasięgów, na przykład w Chinach (Zhenfu i in. 1999). Rzadko rośnie poza obszarem występowania któregoś z rodziców, na przykład w Wielkiej Brytanii, gdzie pierwszy z wymienionych gatunków rodzicielskich dziko nie występuje. Nie jest jednak całkowicie pewne, czy topola szara jest tam taksonem rodzimym (Stace 1997). Topola biała i osika nie krzyżują się jednak całkowicie swobodnie. Z obserwacji terenowych i badań eksperymentalnych Bugały (1960), a także ze współczesnych badań molekularnych (Lexer i in. 2005, 2007) wynika, że istnieją bariery ograniczające skutecznie hybrydyzację obu gatunków, przy czym jedną z najważniejszych jest różny okres ich kwitnienia. Prowadzone przez Bugałę obserwacje fenologiczne wykazały, że topola biała kwitnie na ogół 7–12 dni później niż osika, toteż jego zdaniem do krzyżowania może dojść tylko w przypadku pogodowych odchyłek lub jedynie u okazów odbiegających od normy pod względem fenologii kwitnienia. Za niemal niemożliwe uważa on zapylenie kwiatów osiki pyłkiem topoli białej, ponieważ są one już zapyłone w chwili rozpoczęcia pylenia przez topolę białą, względnie znamiona są już niezdolne do przyjęcia pyłku. Stąd stwierdzenie tego badacza, że matecznym drzewem mieszańców jest z reguły topola biała, w efekcie czego są one zwykle bliższe topoli białej niż osice. Istnienie barier izolacyjnych między *P. alba* i *P. tremula* potwierdzają również próby Bugały z krzyżowaniem tych gatunków. Spośród uzyskanych mieszańcowych siewek, w 2–3 roku po ich wy-

sadzeniu na miejsce stałe, bardzo liczne wykazywały wyraźne zaburzenia w rozwoju i masowo zamierały. Opierając się na tych doświadczeniach polowych i na swych obserwacjach terenowych z doliny Wisły, Bugała (1960) nie zgadza się z opiniami tych autorów, którzy uważają, że obie topole szczególnie intensywnie się krzyżują. Powyższe kontrowersje, być może pozorne, mogą rozstrzygnąć jedynie badania molekularne. Mieszańcowe okazy nie należą do rzadkości, ale może to po części wynikać stąd, że topola szara, podobnie jak jej rodzice, rozmnaża się intensywnie poprzez odrośla korzeniowe, tworząc miejscami bardzo liczne grupy, a ponadto bywa często sadzona.

Topola biała i osika mają bardzo różne optima ekologiczne. *Populus alba* jest gatunkiem typowym dla zalewowych obszarów nadrzecznych. Na wyjątkowo żyznych siedliskach, wraz z topolą czarną, wierzbami kruchą i białą, tworzy warstwę drzew charakterystycznych lasów łęgowych. Osiąga tutaj największe rozmiary i przechodzi pełny cykl rozwoju. *P. tremula* jest gatunkiem światłolubnym, zwłaszcza w młodym wieku, i jako jeden z pierwszych drzewiastych gatunków pojawia się na miejscach otwartych, na nieużytkach, zrębach, na uprawach leśnych, na terenach popożarowych itp. W starszym wieku znosi boczne ocienienie, można więc ją spotkać także na obrzeżach lasów, polanach itp.

Bariery fenologiczne zapobiegające krzyżowaniu należą do najsłabszych i są dość łatwo przekraczane, głównie z powodu wahań pogodowych. Ze względu na różne upodobania co do siedlisk *Populus alba* i *P. tremula* rzadko występują tuż obok siebie, ale nawet gdy dzieli je dystans przestrzenny, zazwyczaj nie jest on na tyle duży, aby niesiony wiatrem pyłek nie mógł przedostać się z drzew jednego gatunku na drzewa drugiego.

W związku z regulacją rzek i przekształcaniem terenów nadrzecznych na pastwiska, zbiorowiska łęgowe, niegdyś bardzo rozprzestrzenione w dolinach większych rzek, zachowały się tylko w niewielu rejonach i należą do bardzo zagrożonych. W większości przypadków resztki lasów łęgowych są już w mniejszym lub większym stopniu zniekształcone i zubożałe florystycznie. Wydaje się, że właśnie w takich przeredzonych i prześwietlonych lasach, na ciągle jeszcze wystarczająco żyznych i wilgotnych glebach, mieszańcowe siewki znajdują znacznie lepsze warunki rozwoju niż na siedliskach typowych dla gatunków rodzicielskich, mogą też nad nimi w takich miejscach dominować.

Pod względem morfologicznym topola biała i osika różnią się bardzo istotnie i na ogół trudno je pomylić, nawet gdy dysponuje się niepełnymi materiałami, problemem jednak bywa odróżnienie mieszańców i form introgresyjnych od rodziców. Hybrydyzacja i introgresja, niezależnie od tempa przebiegu, mogą lokalnie doprowadzić do zatarcia morfologicznej odrębności między taksonami, głównie w miejscach, gdzie topola szara dominuje. Te zjawiska będą się zapewne na szerszą skalę potęgować, problemem stać się może z czasem zachowanie czystych pod względem genetycznym populacji, a nawet osobników, topoli białej.

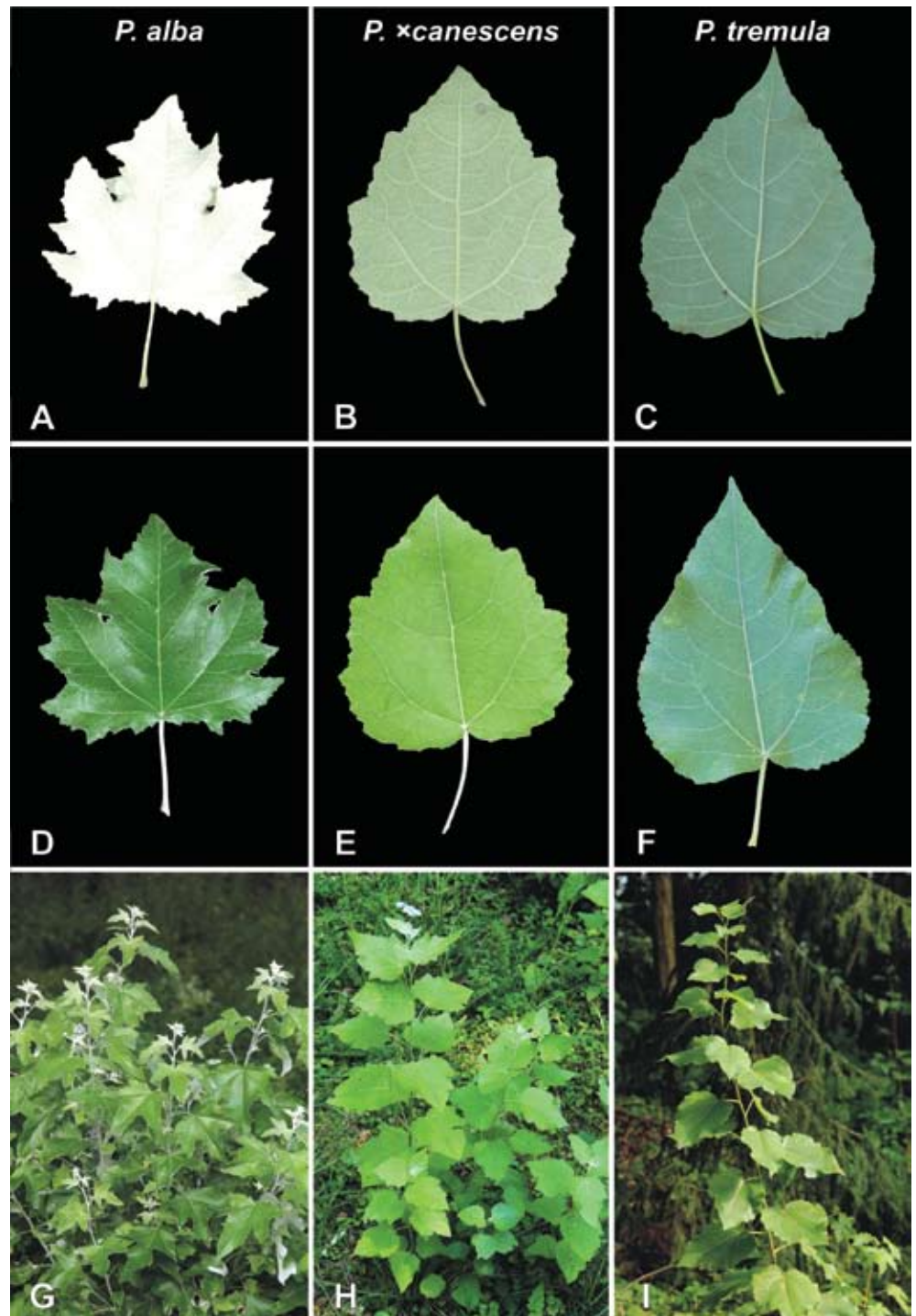
Umiejętność wyróżniania mieszańców i introgresantów może mieć duże praktyczne znaczenie w pracach związanych z ratowaniem i ochroną resztek owych tu i ówdzie zachowanych lasów łęgowych. Badania molekularne są

zapewne najskuteczniejszym sposobem identyfikacji mieszańców, jednak ze względu na koszty i dostępność takich badań, cechy morfologiczne pozostaną jeszcze długo przydatne. Wyodrębnianie mieszańców umożliwia w większości przypadków dobra znajomość cech morfologicznych rodziców w różnych fazach ich rozwoju fenologicznego. W szczególnie ważnych lub trudnych przypadkach wskazany jest 2–3-krotny zbiór pędów z tego samego osobnika i dokładna jego analiza w terenie. Właściwie zebrane materiały zielnikowe powinny zawierać gałązki z kwiatami, ulistnione krótkopędy i długopędy. W praktyce jednak rzadko da się równocześnie analizować kształt przysadek i zarazem oglądać dojrzałe liście długopędów, jako że te drugie pojawiają się później niż kwiaty i zwykle – wysoko w koronie, przez co są niedostępne. Znacznie łatwiejszy i możliwy przez cały okres wegetacji jest zbiór ulistnionych sterylnych krótkopędów i takie właśnie, okazjonalnie zebrane materiały, znajdują się najczęściej w zbiorach zielnikowych.

Kształt liści krótkopędów *Populus alba* i *P. tremula* jest niestety cechą stosunkowo mało przydatną w taksonomii, ponieważ zakresy zmienności kształtu blaszek liściowych obu gatunków w znacznym stopniu się pokrywają, można jedynie mówić o pewnych tendencjach w ich budowie. Gdy mamy do czynienia z mieszańcami tych gatunków, sam kształt liści najczęściej zawodzi. Różnice w owłosieniu liści krótkopędów topoli białej i osiki, dobrze widoczne wiosną, szybko maleją i uważa się je za mało przydatne w wyodrębnianiu mieszańców.

Zmiany w owłosieniu są najbardziej uderzające w przypadku *Populus alba*, której młode liście po stronie odosiowej są pokryte białym pajęczynowatym kutnerem. Według większości autorów zanika on z czasem całkowicie. Zdaniem Kobendzy (1952) trwałość owłosienia na liściach krótkopędów

u *P. alba* jest różna: Na niektórych okazach liście dość szybko stają się nagie, na innych owłosienie utrzymuje się dość długo. Najczęściej jednak liście posiadają srebrzysty odcień naskórka. W omawianej wcześniej obszernej dysertacji i w późniejszych opracowaniach, poświęconych polskim topolom, Bugała (1960, 1973, 2000) również podaje, że latem pozbawiona włosków dolna powierzchnia liści *P. alba* odznacza się charakterystycznym



Ryc. 1. Pędy odroślowe *Populus alba*, *P. ×canescens* i *P. tremula* (G, H, I) oraz ich liście od strony odosiowej (dolnej) (A, B, C) i doosiowej (górnjej) (D, E, F).

Fig. 1. Root suckers of *Populus alba*, *P. ×canescens* and *P. tremula* (G, H, I) and their leaves from the abaxial (lower) side (A, B, C) and adaxial (upper) side (D, E, F).

metalicznym połyskiem. W tym okresie wyróżnianie mieszańców jest najbardziej kłopotliwe, wtedy właśnie topola biała określana jest często jako topola szara. Nierzadko zdarzają się pomyłki także wiosną, gdy za topolę szarą brane są osobniki *P. tremula*, silniej owłosione we wczesnych stadiach rozwoju.

Ponieważ już zwykle w połowie lata odróżnianie topoli szarej od *Populus alba* i *P. tremula* na podstawie różnic w owłosieniu liści krótkopędów staje się problemem, to w kluczach do oznaczania omawianych taksonów, poza cechami przysadek kwiatowych, uwzględnia się głównie liście długopędów, które u topoli białej i osiki w zasadniczy sposób różnią się kształtem od liści krótkopędów i zarazem bardzo różnią te gatunki od siebie. U *P. alba*, z wyjątkiem jej odmiany, var. *subintegerrima* Lange, występującej w najbardziej południowo-zachodnich rejonach zasięgu gatunku, górne liście długopędów są zwykle głęboko klapowane i biało gęsto pajęczynowato kutnerowate, natomiast u *P. tremula* są one sercowate, nieregularnie piłkowane, nagie lub krótko, czasem gęsto owłosione, lecz nigdy nie kutnerowate. Pod względem kształtu liści długopędów *P. ×canescens* zajmuje pozycję pośrednią. Szczytowe liście tej topoli są grubo ząbkowane lub płytko klapowane i luźno kutnerowato owłosione, czym mieszańców różni się od obu gatunków rodzicielskich.

Jak wspomniano, długopędy w koronie są na ogół trudno dostępne, co najwyżej można je oglądać przez lornetkę; na starych, wolniej już rosnących drzewach są one stosunkowo krótkie, ponadto istnieją wszelkie przejścia między nimi a krótkopędami. W oznaczaniu topoli mogą je jednak z powodzeniem zastąpić silne pędy odroślowe, które na ogół dość obficie wyrastają wokół dojrzałych drzew. Ich liście są bowiem podobnie zróżnicowane jak liście długopędów wyrastających w koronie (ryc. 1). Wykorzystywał je z powodzeniem w trakcie swych badań Bugała (1960), lecz

zalecana przez niego praktyka pozostała szerzej nieznaną. Gdy brak długopędów i pędów odroślowych, co często ma miejsce w przypadku starych drzew, natychmiastowe odróżnienie *Populus alba* i *P. ×canescens* zdaniem tego autora nie jest możliwe. Dla szybkiego uzyskania takich pędów zaleca on szczepienie gałązek na silnie rosnących podkładkach (Bugała 1973).

Cel i metody

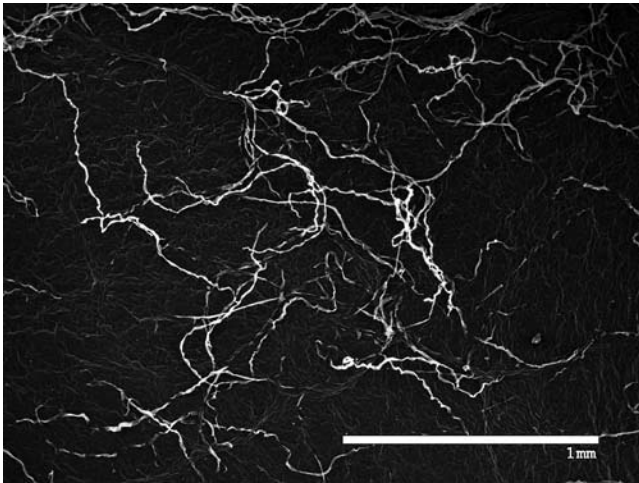
Celem pracy była analiza owłosienia liści *Populus alba*, *P. tremula* oraz *P. ×canescens* pod względem możliwości jego wykorzystania w rozróżnianiu tych taksonów. Nasze wstępne badania wykazały, że informacje literaturowe, które dotyczą zwłaszcza liści krótkopędów topoli białej, są często mało precyzyjne albo niezupełnie zgodne z rzeczywistością, co bardzo utrudnia lub uniemożliwia identyfikację mieszańców topoli białej i osiki, zwłaszcza w przypadku braku długopędów i pędów odroślowych (Zieliński, Tomaszewski 2005).

Materiałem badawczym były bogate zbiory zielnikowe z Polski i z zagranicy, przechowywane w Zielniku Instytutu Dendrologii w Kórniku (KOR), w tym bogata kolekcja zgromadzona przez Bugałę do wspomnianej we wstępie dysertacji (Bugała 1960). Analizowano również okazy dziko rosnące w okolicy Kórnika oraz drzewa reprezentujące te taksony na terenie Arboretum Kórnickiego, lecz pochodzące z naturalnych stanowisk. Obserwowane były także liczne okazy sztucznie uzyskanych przez Bugałę mieszańców topoli białej i osiki, obecnie już ponad sześćdziesięcioletnie drzewa, które rosną na powierzchni doświadczalnej Instytutu Dendrologii (ryc. 2).

Osobno porównywano liście krótkopędów i długopędów we wczesnych i późniejszych stadiach rozwoju; analizowano owłosienie i zmiany w nim zachodzące w czasie sezonu



Ryc. 2. Uzyskane w 1953 roku przez W. Bugałę mieszańce topoli białej i osiki na powierzchni doświadczalnej Instytutu Dendrologii PAN w Kórniku.
Fig. 2. Hybrids of white poplar and aspen produced in 1953 by W. Bugała and planted in the experimental plot of the Institute of Dendrology in Kórnik.



Ryc. 3. Pajęczynowate włoski na doosiowej (górnjej) powierzchni blaszki liściowej *Populus alba* (SEM, podziałka = 1 mm).

Fig. 3. Arachnoid hairs on the adaxial (upper) side of *Populus alba* leaves (SEM, scale bar = 1 mm).

wegetacyjnego. Obserwowano także powierzchnię łodyg. Obserwacje prowadzone były w elektronowym mikroskopie skaningowym (SEM) i mikroskopie świetlnym (LM). Wybrane obiekty zostały sfotografowane.

Wycinki liści oraz łodyg do obserwacji w SEM suszono w warunkach pokojowych i naklejano na stoliki obserwacyjne przy pomocy obustronnej węglowej taśmy klejącej przewodzącej elektrony. Tak przygotowane próbki były napyłane złotem, a następnie obserwowane w mikroskopie S3000N firmy Hitachi (w Instytucie Ochrony Roślin w Poznaniu), z użyciem detektora elektronów wtórnych przy napięciu przyspieszającym 15–20 kV.

Ze środkowej części blaszki liściowej pobierano również fragmenty do obserwacji w mikroskopie świetlnym. Utrwa-

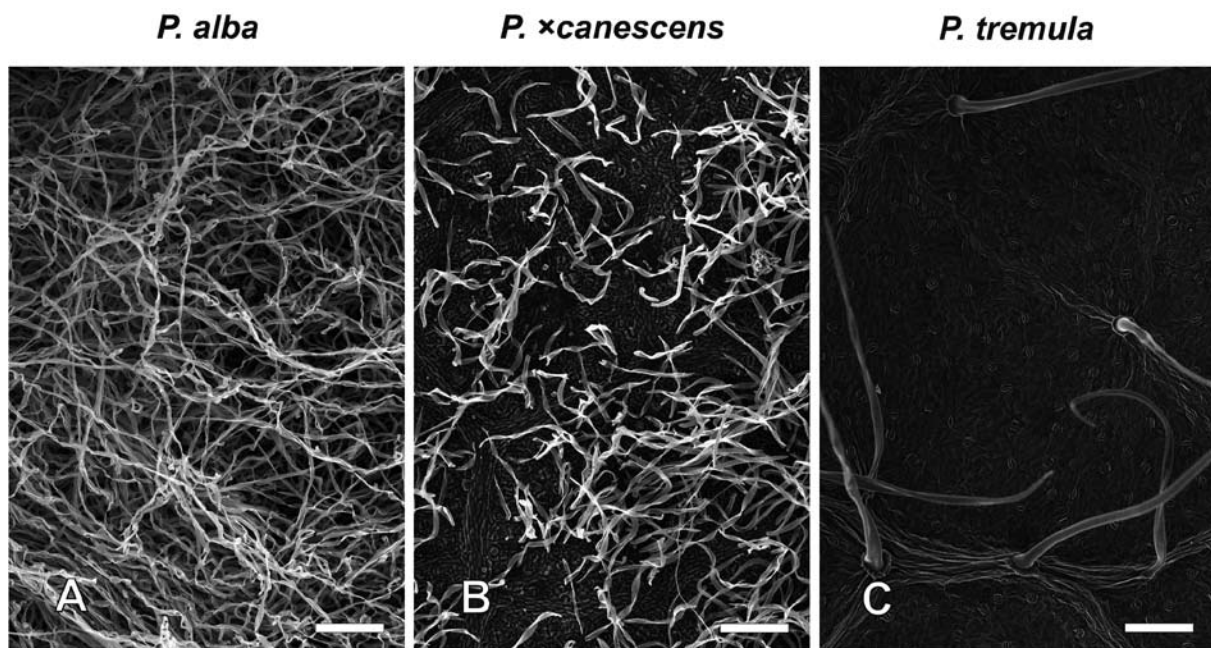
lano je w FAA (mieszanina etanolu, formaliny i lodowatego kwasu octowego), przez 24 godziny w temperaturze pokojowej. Utrwalone fragmenty poddano klasycznej obróbce mikrotechnicznej: odwodniono, zatopiono w paraplastie i za pomocą mikrotomu rotacyjnego pocięto na skrawki poprzeczne o grubości 10 μm . Umieszczone na szkiełkach podstawowych skrawki barwiono safraniną i zielenią trwałą (Ruzin 1999, zmodyfikowane). Wybrane fragmenty sfotografowano.

Wyniki i dyskusja

Populus alba i *P. tremula* charakteryzują się odmiennym typem włosków, różnym stopniem owłosienia poszczególnych organów oraz różną jego trwałością. Różnice w owłosieniu pędów i liści obu gatunków przedstawiono na załączonych zdjęciach.

U *Populus alba* owłosienie jest jedną z najbardziej stałych, rozpoznawczych cech tego gatunku. Składa się ono wyłącznie z włosków długich, cienkich, taśmowato spłaszczonych, tak silnie poskręcanych i splątanych, iż ich długość trudno nawet oszacować (ryc. 3). Tworzą one warstwę kutneru, poprzez którą powierzchnia pokrytych nim organów jest zupełnie niewidoczna (ryc. 4A, 6A, 7A). Ten typ owłosienia określany jest najczęściej łacińskim terminem *arachnoideo-tomentosus*. Wydaje się, że o grubości i zwartości warstwy kutneru topoli białej decyduje nie liczba włosków, ale ich długość i stopień skręcenia.

Łodygi długopędów *Populus alba* są pokryte gęstym kutnerem, ale tworzące go włoski są po części ułożone równoległe do osi pędu, co jest najprawdopodobniej efektem ich rozciągania w trakcie wzrostu pędu na długość (ryc. 6A). Owłosienie, zarówno na powierzchni długopędów jak i pędów skróconych, jest bardzo trwałe, nie ściera się



Ryc. 4. Owłosienie na odosiowej (dolnej) stronie liści odrośli *P. alba* (A), *P. ×canescens* (B) i *P. tremula* (C) (SEM, podziałka = 200 μm).

Fig. 4. Indumentum on the abaxial (lower) side of the leaves of root suckers of *P. alba* (A), *P. ×canescens* (B) and *P. tremula* (C) (SEM, scale bar = 200 μm).



Ryc. 5. Owłosienie na odosiowej (dolnej) stronie liścia *Populus tremula*.

Fig. 5. Indumentum on the abaxial (lower) side of the *Populus tremula* leaf.

samorzutnie, toteż można je obserwować nawet na pędach dwuletnich.

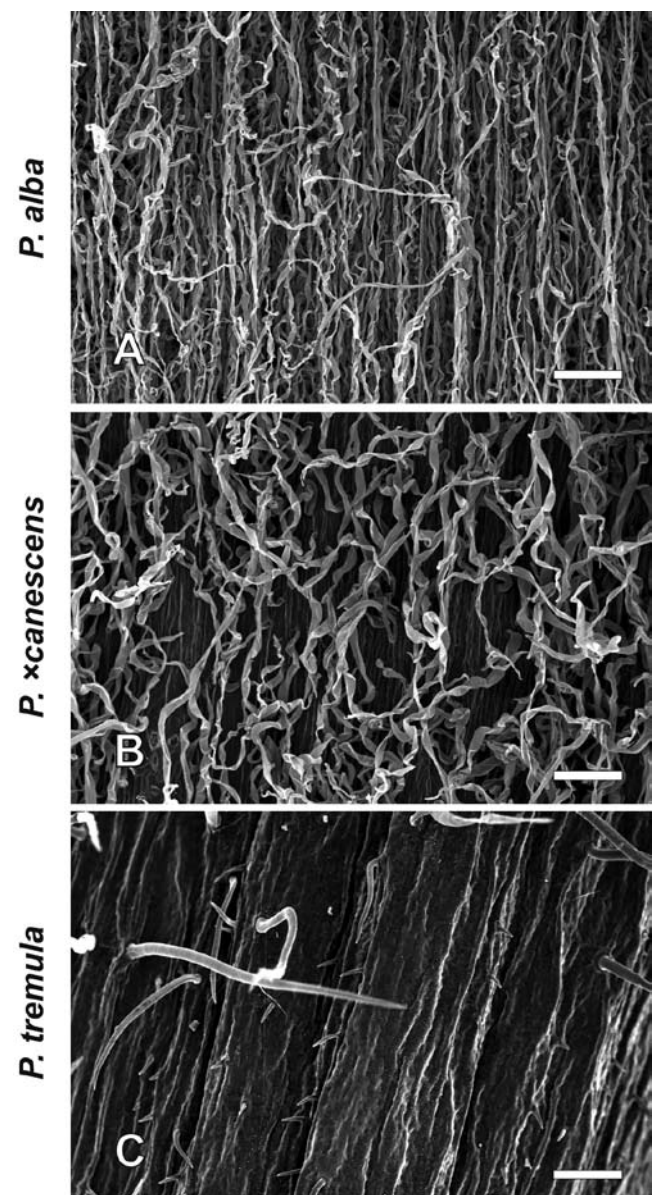
Wiosną powierzchnia liści długopędów i krótkopędów topoli białej jest podobnie owłosiona. W obu przypadkach liście u tego gatunku są po stronie odosiowej gęsto biało-kutnerowate (ryc. 1A, 4A). Na długopędach i pędach odrosłowych, które pojawiają się później niż krótkopędy i rosną długo, owłosienie liści pozostaje praktycznie niezmienione do końca wegetacji (ryc. 4A, 9A, B). Na liściach krótkopędów zmienia się ono z czasem dość istotnie, ale wbrew powszechnym opiniom, nie zanika całkowicie. Wykazują to jednoznacznie zarówno zdjęcia z SEM (ryc. 7D, 8), jak i LM (ryc. 9C, D). Owłosienie liści krótkopędów dość szybko „starzeje się”; włoski silnie zbijają się ze sobą i przywierają do powierzchni blaszki (ryc. 7D, 8, 9C, D). Cienka warstwa sprasowanych włosków jest błyszcząca, przez co powierzchnia liścia wydaje się naga. Stąd też bierze się opisywany wcześniej (Bugala 1960, 1973, Kobendza 1952) srebrzysty czy metaliczny połysk spodniej strony liścia, zauważalny nawet na opadających jesienią liściach.

U *Populus tremula* owłosienie nie jest cechą stałą, pojawiającą się u wszystkich osobników. Jest ono często związane jedynie z organami juwenilnymi, takimi jak długopędy, pędy odrosłowe i młode siewki. Na krótkopędach obfite owłosienie może pojawiać się tylko we wczesnych stadiach rozwoju, na najmłodszych liściach. Włoski, z reguły pokrywające z obu stron blaszkę liściową i ogonki, mają około 1 mm długości, są dwukrotnie grubsze niż u topoli białej, ± spłaszczone, sztywne, proste lub lekko wzdłuż osi skręcone i jedwabiście połyskują, toteż dobrze je widać gołym okiem (ryc. 7C). Owłosienie to jednak szybko zanika, w efekcie dojrzałe, w pełni wykształcone liście są zwykle całkowicie nagie (ryc. 7F). Podobnie nagie są również łodygi i łuski pąków zimowych. Rzadko resztki takiego młodocianego owłosienia, w postaci nielicznych włosków, można obserwować jeszcze jesienią na brzegach blaszek liściowych lub ich nerwach, a także na łodygach.

Łodygi długopędów osiki są albo całkowicie nagie, albo w różnym stopniu owłosione, na całej swej długości lub tylko w dolnej części. Włoski są proste, sztywne, ± odstające

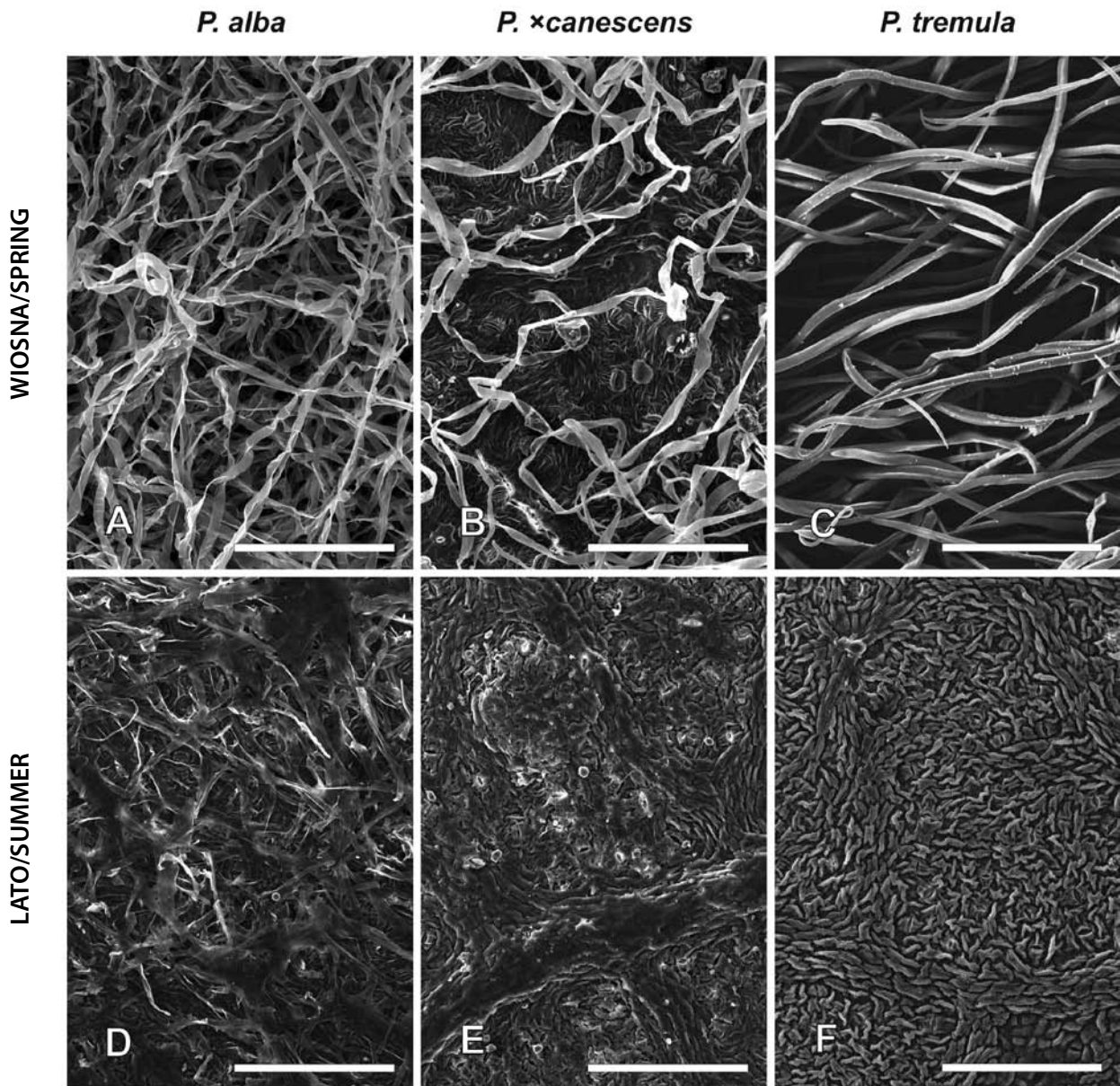
od pędu, często zróżnicowane pod względem długości (ryc. 6C). Gdy owłosienie jest gęste, łodygi wydają się szare, ale ich powierzchnia jest przez włoski widoczna. Same włoski są na ogół dość trwałe i nie ścierają się przy potarciu. Szczególnie gęste owłosienie może występować na pędach pseudoświętojańskich (tzw. neoformowanych według Bartelsa 1993). Podobnie jak łodyga długopędów osiki tak i ich liście są albo nagie, albo owłosione. Włoski są proste lub lekko pogięte, mniej lub bardziej odstające, trwałe, w dotyku wyraźnie wyczuwalne (ryc. 4C, 5), nierzadko dość gęste i wówczas nadają liściom szarawy odcień.

Jak wynika z dotychczasowych badań, *Populus ×canescens* jest rojem mieszańców o bardzo zróżnicowanym stopniu podobieństwa do gatunków rodzicielskich, wydaje się jednak, że częstsze są osobniki bardziej podobne do topoli białej. Pod względem owłosienia osobniki takie



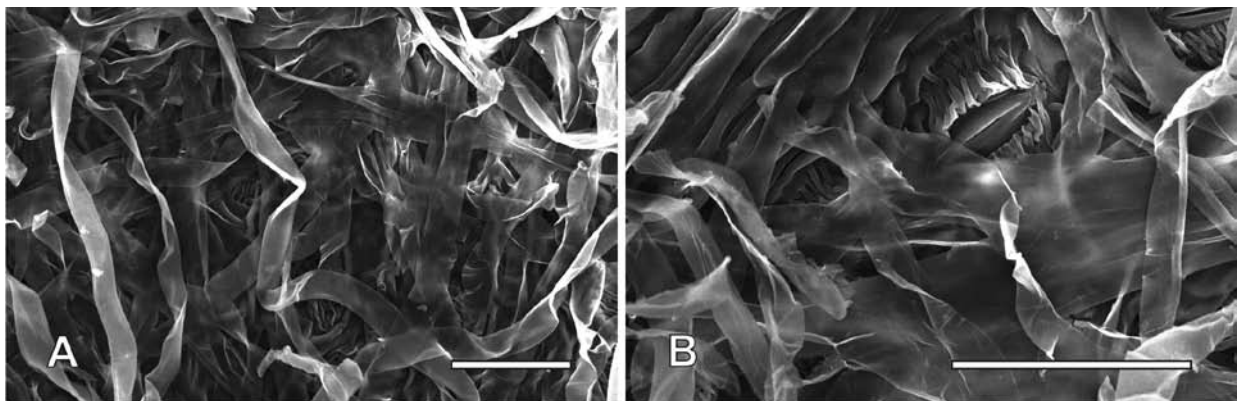
Ryc. 6. Owłosienie na łodygach odrosli *Populus alba* (A), *P. ×canescens* (B) i *P. tremula* (C) (SEM, podziałka = 200 µm).

Fig. 6. Indumentum on the stems of root suckers of *P. alba* (A), *P. ×canescens* (B) and *P. tremula* (C) (SEM, scale bar = 200 µm).



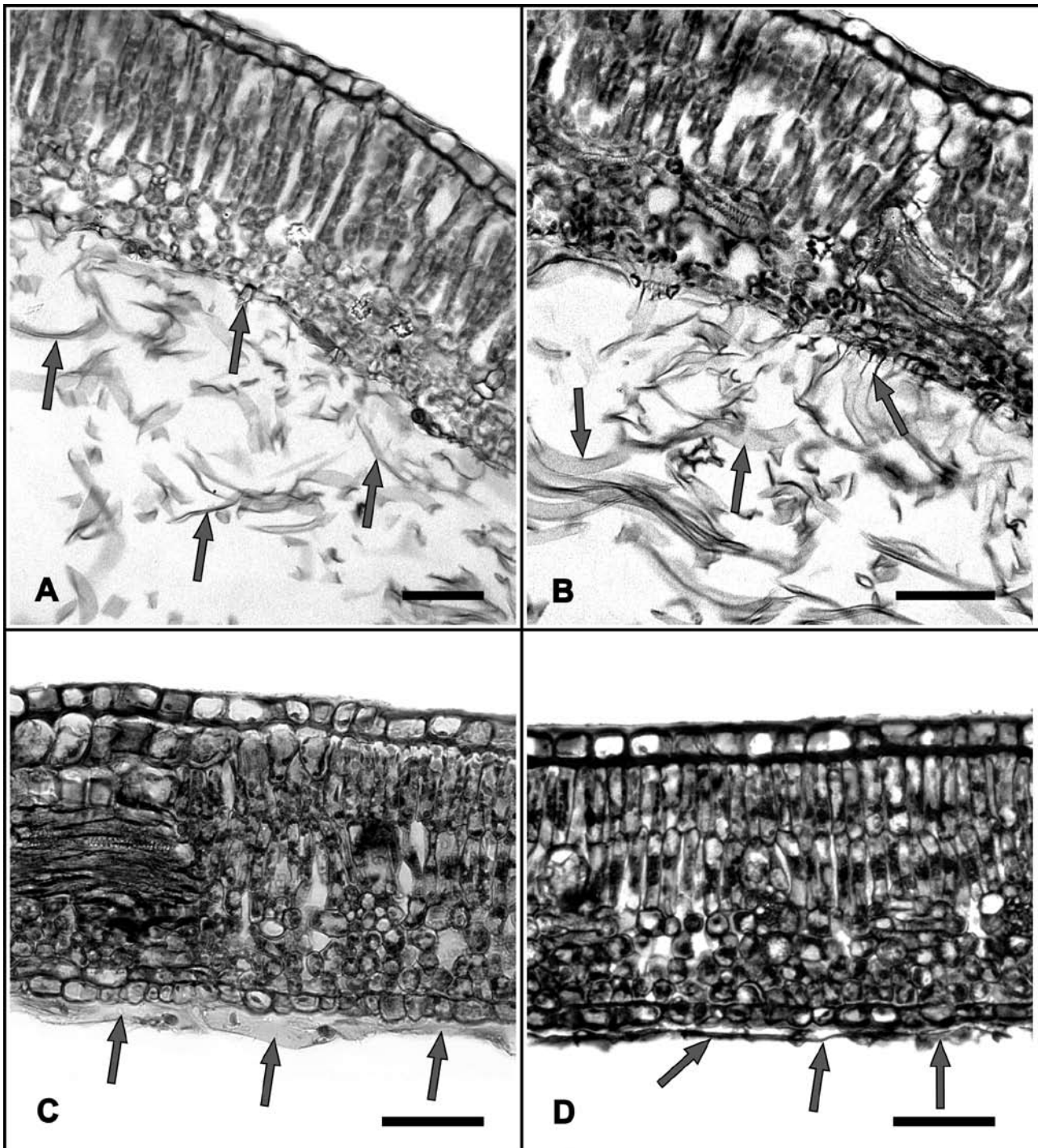
Ryc. 7. Zmiany w owłosieniu odosiowej (dolnej) strony liści krótkopędów *Populus alba*, *P. ×canescens* i *P. tremula* zachodzące w trakcie okresu wegetacyjnego; liście zebrane wiosną (A, B, C) i latem (D, E, F) (SEM, podziałka = 200 μm).

Fig. 7. Changes in the indumentum of the abaxial (lower) leaf side of *Populus alba*, *P. ×canescens* and *P. tremula* short shoots during vegetation; leaves collected in spring (A, B, C) and in summer (D, E, F) (SEM, scale bar = 200 μm).



Ryc. 8. Silnie sprasowane pajęczynowate włoski na odosiowej (dolnej) stronie liści krótkopędów *Populus alba* zebranych latem (SEM, podziałka = 50 μm).

Fig. 8. Arachnoid hairs strongly pressed together on abaxial (lower) leaf surface of *Populus alba* short shoot leaves collected in summer (SEM, scale bar = 50 μm).



Ryc. 9. A, B. Przekrój poprzeczny przez blaszkę liścia z pędu odróślowego *Populus alba*. Kutner nie jest sprasowany; strzałki wskazują włoski. C. Przekrój poprzeczny przez blaszkę liścia zebranego jesienią z krótkopędu *P. alba* (strzałki wskazują włoski). D. Inny fragment tego samego liścia; po stronie odosiowej widoczna (strzałki) cienka warstwa sprasowanego kutneru (LM, podziałka = 50 μm).

Fig. 9. A, B. Cross section through the blade of the leaf from the root sucker of *Populus alba*. The indumentum is not pressed; hairs are indicated by arrows. C. Cross section through the blade of the leaf collected in autumn from the short shoot of *P. alba* (arrows indicate hairs). D. Another fragment of the same leaf; a thin layer of squeezed hairs on the abaxial (lower) side is indicated by arrows (LM, scale bar = 50 μm).

nawiązują częściej do topoli białej, wówczas różnice między tymi taksonami są zwykle niewielkie; u topoli szarej włoski są nieco grubsze, ale przede wszystkim tworzą przez nie kutner jest na dojrzałych organach zawsze mniej zwarty, luźniejszy (ryc. 7B). Na liściach krótkopędów warstwa włosków łatwiej się ściernie i stosunkowo szybko, w mniejszym lub większym stopniu, samorzutnie zanika

(ryc. 7E). Krótkopędy przypominają wówczas osikę, zwykle jednak pojedyncze włoski lub ich kępki utrzymują się tu i ówdzie nawet do jesieni, na przykład w kątach nerwów liści, u nasady pąków zimowych lub na ich najniższych łuskach. Dojrzałe, pozbawione włosków liście krótkopędów są pod spodem matowozielone i, w przeciwieństwie do *P. alba*, nigdy nie połyskują metalicznie.

Pośredni charakter owłosienia liści *Populus ×canescens* jest z reguły bardzo dobrze widoczny zwłaszcza na długopędach i pędach odroślowych. Ich w pełni rozwinięte liście są zwykle dość luźno kutnerowate, przez co blaszka liściowa jest pod spodem szarzielona, matowa (ryc. 1B). Ten charakterystyczny szarzielony odcień liści długopędów i pędów odroślowych topoli szarej można obserwować niemal do końca wegetacji.

Z prezentowanych powyżej danych wynika, że dobra znajomość owłosienia *Populus alba* i *P. tremula* bardzo ułatwia wyodrębnianie dość częstych mieszańców obu gatun-

ków, praktycznie we wszystkich stadiach fenologicznych. Wbrew powszechnym opiniom dużą wartość diagnostyczną ma owłosienie liści krótkopędów. W przypadku krzyżówek wstecznych, bardzo bliskich gatunkom rodzicielskim, analiza samego owłosienia nie daje jednak pełnej gwarancji prawidłowego określenia, toteż przy próbach wyodrębniania takich mieszańców należy analizować możliwie wszystkie cechy. W związku z zachodzącym między topolą białą i osiką zjawiskiem introgresji w szczególnych przypadkach mogą być konieczne badania molekularne.

Tabela 1. Zestawienie najważniejszych cech diagnostycznych europejskich topoli z sekcji *Populus*
Table 1. Comparison of the main diagnostic features of European poplars within the section *Populus*

<i>Populus alba</i>	<i>Populus ×canescens</i>	<i>Populus tremula</i>
Włoski długie, delikatne, pajęczynowate, zawsze silnie poskręcane i poplątane, wiosną tworzą na liściach i pędach gęsty, trwały biały kutner; odosiowa powierzchnia liścia poprzez kutner niewidoczna	Włoski silnie pogięte lub poskręcane, rzadziej pajęczynowate, wiosną tworzą na liściach i pędach zwykle luźny kutner; blaszka liściowa poprzez kutner zwykle widoczna, stąd liście po stronie odosiowej szarzielone	Jeśli włoski obecne, to proste lub słabo pogięte lub poskręcane, nigdy nie są splątane i pajęczynowate
Latem włoski na odosiowej stronie dojrzałych liści krótkopędów silnie przylegające do blaszki, sprasowane (lupa 20×), stąd jej powierzchnia pozornie naga, metalicznie połyskująca	Latem owłosienie na odosiowej powierzchni dojrzałych liści krótkopędów szybko zanika, stąd liście pod spodem całkowicie nagie lub jedynie ze śladami owłosienia; powierzchnia blaszki matowozielona	Latem liście krótkopędów nagie
Górne liście długopędów i silnych pędów odroślowych zwykle głęboko klapowane, pod spodem do końca okresu wegetacyjnego gęsto białokutnerowate; powierzchnia blaszki niewidoczna	Górne, w pełni wykształcone liście długopędów i silnych pędów odroślowych zwykle niewyraźnie klapowane, od strony odosiowej do jesieni luźno pajęczynowato owłosione, powierzchnia liścia zwykle przeświecająca poprzez owłosienie, stąd blaszka zielonawoszara	Dobrze wykształcone liście długopędów i pędów odroślowych jajowate lub szerokojajowate, zwykle sercowate u nasady, nieklapowane, nieregularnie piłkowane, nagie lub pokryte prostymi (niepajęczynowatymi) włoskami
Słupki otoczone bardzo luźnym, nieprzylegającym do niego kubkowatym dyskiem	Dysk luźno przylega do słupka	Słupki otoczone ściśle przylegającym do niego kubkowatym dyskiem
Przysadki kwiatowe eliptyczne, całobrzegie lub z niewyraźnie zaznaczonymi ząbkami	Przysadki kwiatowe wyraźnie ząbkowane lub powcinane, z reguły nie głębiej niż do 1/3 długości	Przysadki kwiatowe w zarysie wachlarzowate, powcinane do połowy długości lub głębiej

Podziękowania

Autorzy dziękują dr. hab. Władysławowi Danielewiczowi z Uniwersytetu Przyrodniczego w Poznaniu za wykonanie zdjęć liści i pędów (ryc. 1 i 5) oraz mgr Magdalenie Gawlak z Instytutu Ochrony Roślin w Poznaniu za pomoc w obsłudze SEM.

Literatura

- BARTELS H. 1993. Gehölzkunde. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- BARTKOWIAK S. 1958. Przysadki kwiatowe u topól sekcji *Leuce* Duby. Arboretum Kórnickie 3: 221–236.
- BARTKOWIAK S. 1961. Biometryczna analiza przysadek kwiatowych u topól z sekcji *Leuce* Duby. Arboretum Kórnickie 6: 117–130.
- BUGAŁA W. 1960. Krytyczny przegląd odmian geograficznych i mieszańców *Populus alba* L. oraz studia nad tym gatunkiem w dolinie Wisły. Arboretum Kórnickie 5: 5–138.
- BUGAŁA W. 1973. Systematyka i zmienność. W: Topole. Białobok S. (red.). PWN, Warszawa–Poznań, ss. 9–136.
- BUGAŁA W. 2000. Drzewa i krzewy (wyd. 3). Państwowe Wydawnictwo Rolnicze i Leśne, Warszawa.
- CERVERA M.T., STORME V., SOTO A., IVENS B., MONTAGU M. VAN, RAJORA O.P., BOERJAN W. 2005. Intraspecific and interspecific genetic and phylogenetic

- relationships in the genus *Populus* based on AFLP markers. *Theoretical and Applied Genetics* 111: 1440–1456.
- ELWES H.J., HENRY A. 1913. *The trees of Great Britain and Ireland*, 8. Priv. print, Edinburgh.
- HE C., ZHENG S., ZHANG J., DUAN A., ZENG Y., CUI K. 2010. Clonal reproduction and natural variation of *Populus canescens* patches. *Tree Physiology* 30(11): 1383–1390.
- KOBENDZA R. 1952. Topole sekcji *Leuce Duby* w Polsce. *Rocznik Dendrologiczny* 8: 32–98.
- LEXER C., BUERKLE C.A., JOSEPH J.A., HEINZE B., FAY M.F. 2007. Admixture in European *Populus* hybrid zones makes feasible the mapping of loci that contribute to reproductive isolation and trait differences. *Heredity* 98: 74–84.
- LEXER C., FAY M.F., JOSEPH J.A., HEINZE B., SORIN M.-S. 2005. Barrier to gene flow between two ecologically divergent *Populus* species, *Populus alba* (white poplar) and *P. tremula* (European aspen): the role of ecology and life history in gene introgression. *Molecular Ecology* 14: 1045–1057.
- LOO M. VAN, JOSEPH J.A., HEINZE B., FAY M.F., LEXER C. 2008. Intraspecific and interspecific genetic and phylogenetic relationships in the genus *Populus* based on AFLP markers. *New Phytologist* 177: 506–516.
- RAJORA O.P., DANCİK B.P. 1992. Genetic characterization and relationship of *Populus alba*, *P. tremula* and *P. ×canescens*, and their clones. *Theoretical and Applied Genetics* 84(3–4): 291–298.
- RUZIN S.E. 1999. *Plant Microtechnique and Microscopy*. Oxford University Press, New York–Oxford.
- STACE C. 1997. *New Flora of the British Isles* (2nd ed.). Cambridge University Press, Cambridge.
- ZHENFU F., SHIDONG Z., SKVORTSOV A. 1999. *Salicaceae*. W: *Flora of China*, 4. Zheng-yi W., Raven P.H. (red.). Science Press–Missouri Botanical Garden Press, Beijing–St. Louis, ss. 139–274.
- ZIELIŃSKI J., TOMASZEWSKI D. 2005. Topole w mikroskopie skaningowym: *Populus alba*, *Populus tremula* i ich mieszańców – *P. ×canescens*. W: *Taksonomia, chorologia i ekologia roślin w dobie zagrożenia różnorodności biologicznej* (Jackowiak B., Celka Z., red.). UAM, Poznań, s. 205.