

Przegląd systematyki rodzaju *Populus* L.

A review of systematics of *Populus* L.

MATEUSZ KORBIK

ul. Przelotowa 3, PL-05-500 Żabieniec
e-mail: mattkorbik@gmail.com

Submitted: 26 October 2020; Accepted: 31 December 2020

ABSTRACT: *Populus* is a genus that contains numerous taxa that are often difficult to identify. They are grouped into six sections which are mainly based on the differences in the structure of flowers and leaves. Nevertheless, other features are also of great importance in identifying individual sections. In this paper, individual sections are characterized. Two subsections within the *Populus* section (syn. *Leuce Duby*) are distinguished, due to the clear differences between white poplars and aspens. The sections are as follows: sect. 1. *Abaso Eckenw.* (mexican poplar), sect. 2. *Turanga Bunge* (arid and tropical poplars), sect. 3. *Leucoides Spach* (bigleaf poplars), sect. 4. *Aigeiros Duby* (cottonwoods and black poplar), sect. 5. *Tacamahaca Spach* (balsam poplars), sect. 6. *Populus*, with two subsections: 6a. *Populus* (white poplars) and 6b. *Trepidae (Dode) Tamm* (aspens).

Key words: poplar, cottonwood, aspen, taxonomy

Wstęp

Topole (*Populus* L.) przez wielu kojarzone są z drzewami wyjątkowo problematycznymi w identyfikacji. Związane jest to m.in. z dużą zmiennością morfologiczną zarówno w obrębie rodzaju, gatunku, jak i poszczególnych osobników. Topole zdolne są także do łatwego krzyżowania się, a co za tym idzie, znane są liczne gatunki pochodzenia mieszańcowego oraz ich odmiany. Obecnie brak jest aktualnych polskich publikacji, które omawiałyby charakterystykę i systematykę tej grupy drzew. Większość taksonów w obrębie tego rodzaju jest na ogół mało znana, a ich identyfikacja często jest kłopotliwa nawet dla osób z dużym doświadczeniem i wiedzą. Przedstawienie różnic pomiędzy poszczególnymi wydzieleniami taksonomicznymi w rodzaju wydaje się więc potrzebne i może stanowić przyczynek do lepszego zrozumienia taksonów.

Ogólna charakterystyka rodzaju

Pokrój

Topole to drzewa osiągające zazwyczaj średnie bądź duże rozmiary, charakteryzujące się przy tym bardzo szybkim wzrostem. Uważane są za krótkowieczne, chociaż niektóre

gatunki mogą dożywać nawet kilkuset lat (Bugala, 1973). Wyrastają pojedynczo lub tworzą grupy pochodzenia odrosłowego. Ich pokrój jest bardzo zmienny, spotykane są zarówno potężne drzewa o koronie rozłożystej, jak i osobniki o delikatniejszej konstrukcji korony czy też zwieszających się lub silnie wyniesionych gałęziach. W uprawie wciąż pojawiają się kultywary o wyróżniającym się pokroju bądź tempie wzrostu.

Występowanie

Topole związane są przede wszystkim z półkulą północną, gdzie występują na obszarach Ameryki Północnej, Azji, Europy oraz północnej Afryki. Jedynym gatunkiem występującym naturalnie na półkuli południowej jest topola kenijska (*P. ilicifolia* (Engl.) Rouleau), która rośnie w dolinach rzecznych Kenii. Poza naturalnym zasięgiem występowania topole spotkać można także w południowej Afryce, Ameryce Południowej, Australii czy też Nowej Zelandii, gdzie są drzewami chętnie uprawianymi przede wszystkim w celach produkcyjnych.

Topole charakteryzują się dużą zmiennością co do preferowanego stanowiska, ale są związane głównie z terenami wilgotnymi, dolinami rzek oraz brzegami cieków i zbiorników wodnych (Dickmann & Kuzovkina, 2014). Występują

głównie na żyznych i wilgotnych glebach aluwialnych, choć niektóre gatunki i odmiany radzą sobie dobrze także na glebach suchych (Bugala, 1973). Oprócz dolin rzecznych można je spotkać też w terenach górskich, jak niektóre topole balsamiczne, czy pustynnych – topole różnolistne; jednak i w tych przypadkach prawie zawsze rosną na wilgotniejszych glebach (Bugala, 1973; Eckenwalder 1996a). W Polsce topole związane są głównie z większymi rzekami, gdzie wchodzi w skład łągów wierzbowo-topolowych (*Salici-Populetum*). Są drzewami wybitnie światłolubnymi i jednymi z najszybciej rosnących w naszym klimacie (Bugala, 1991; Seneta & Dolatowski, 2012). Gatunkami wyraźnie pionierskimi wśród topól są osiki. Mogą one być gatunkami lasotwórczymi, jak np. gatunki północnoamerykańskie, lub stanowić domieszkę w lasach innych niż łągowe, np. *P. tremula* L. (Dickmann & Kuzovkina, 2014).

Kora i pędy

Kora topól jest początkowo barwy od jasnoszarej do zielonawej, gładka i pokryta drobnymi deltoidalnymi przetchlinkami; z wiekiem staje się ciemniejsza i w różnym stopniu podłużnie spękana, łuszczy się płatowato lub długo pozostaje gładka. W niektórych przypadkach na pniu i konarach pojawiają się bardzo charakterystyczne guzowate narośla.

Pędy cechuje wzrost monopodialny (u niektórych gatunków również sympodialny). Ich rdzeń jest gąbczasty, pięciokątny. Pędy dzielą się na długopędy i krótkopędy (ryc. 1). Długopędy można podzielić na trzy rodzaje, tj. odroślowe, wierzchołkowe oraz boczne, które różnią się siłą wzrostu. Często opisywane cechy pędów dotyczą zazwyczaj silnie rosnących długopędów, które mogą być obłe, graniaste lub pokryte ostrymi korkowymi listewkami. Pędy bywają nagie lub w różnym stopniu owłosione – od drobnych, luźno sterzących włosków, aż po gęsty filcowaty kutner. Owłosienie w czasie sezonu wegetacyjnego może być stałe albo też zanikać, częściowo lub całkowicie. W okresie zimowym pędy przybierają kolor od szarego, przez żółtawooliwkowy, aż po brunatny. Nowe przyrosty w okresie wegetacyjnym są przeważnie zielone, czerwono nabiegłe, rzadziej całkowicie czerwone. Pędy pokryte są także w różnym stopniu przetchlinkami o zmiennej wielkości oraz kształcie – okrągłym lub podłużnym. Długopędy występują zazwyczaj u silnie rosnących młodych drzew, a w przypadku starszych mogą znajdować się na obrzeżach korony i wykazywać osłabiony wzrost lub praktycznie całkowicie zanikać (Bugala, 1973). Często długopędy wyrastają w postaci odrostów na pniu, z korzeni lub w miejscu uszkodzenia. Ich wzrost rozpoczyna się zazwyczaj w czerwcu.

Krótkopędy szybko kończą swój wzrost i na ogół nie mają tak wyraźnie zaznaczonych cech jak długopędy. Na ogół ich cechy nie odgrywają dużej roli przy identyfikacji topól, ale na przykład u *P. nigra* L. ich liczne pojawianie się już na jednorocznych długopędach może być pomocne przy odróżnianiu tego gatunku od zbliżonych do niego mieszańców z kręgu *P. ×canadensis* Moench.

Pąki

Pąki boczne są ułożone skrzyślowo w pięciu prostnicach. U części topól pąk szczytowy zanika, przez co jego rolę



Ryc. 1. Krótkopędy wyrastające z długopędu topoli czarnej (*P. nigra*)

Fig. 1. Short twigs located on a fast growing twig of black poplar (*P. nigra*)

przejmuje najbliższy pąk boczny (stąd wzrost sympodialny). Pąki różnią się wyraźnie kształtem i wielkością w zależności od ich rodzaju i lokalizacji: okrągławe, jajowate lub ± wydłużone, przeważnie ze szpiczastym wierzchołkiem (rzadziej tępo zakończone); niekiedy mogą być także silnie wygięte. Są one pokryte wieloma dachówkowato nachodzącymi na siebie łuskami, przeważnie brązowymi lub brązowozielonymi; suche lub pokryte lepka, balsamicznie pachnącą substancją; w różnym stopniu owłosione lub nagie. Pąki liściowe pojawiają się zarówno na długopędach, jak i krótkopędach, natomiast pąki kwiatowe zlokalizowane są głównie na krótkopędach, ale mogą niekiedy wykształcać się u nasady długopędu, co uzależnione jest od jego siły wzrostu. W przypadku pochodzących z Meksyku *P. luziarum* A.Vázquez, Muñiz-Castro & Padilla-Lepe oraz *P. primaveralepensis* A.Vázquez, Muñiz-Castro & Zuno pojawiają się u szczytu młodego, silnego pędu, co odróżnia je od innych gatunków. Zazwyczaj pąki kwiatowe osobników męskich są znacznie większe od żeńskich.

Liście

Topole charakteryzują się liśćmi pojedynczymi, opadającymi na zimę lub częściowo pozostającymi na drzewie (Eckenwalder 1996a). Występuje u nich heterofilia (ryc. 2), a u niektórych gatunków, zwłaszcza z sekcji Turanga, także heteroblastia (czyli zmienność liści, m.in. ich morfologii i funkcji, w okresie całego życia rośliny, a nie wyłącznie w okresie sezonu wegetacyjnego, jak ma to miejsce w przypadku heterofilii). Gatunki topoli, u których występuje



Ryc. 2 Heterofilia u osiki amerykańskiej (*P. tremuloides*). Liść późny/ długopędowy (większy) oraz wczesny/krótkopędowy (mniejszy)

Fig. 2. Heterophylly in Quaking aspen (*P. tremuloides*). Neoforformed (bigger) leaf and preformed (smaller) leaf

heteroblastia, mają zazwyczaj w początkowych latach swojego życia wyłącznie wąskie, lancetowate liście – różniące się znacznie od liści drzew dojrzałych. Liście topól są wyjątkowo zmienne w swojej budowie, dotyczy to zarówno różnicy pomiędzy gatunkami, jak i w obrębie jednego osobnika. Różnice te wynikają m.in. z ich lokalizacji na drzewie, siły wzrostu pędu, a także stadium rozwoju w ciągu sezonu (Bugala, 1973; Eckenwalder, 1996a). Liście można podzielić na dwa podstawowe typy: wczesne (preformowane – pojawiające się głównie na krótkopędach, a których zawiązki uformowane są już w pąku), nazywane często liśćmi krótkopędowymi, oraz późne, nazywane liśćmi długopędowymi; występują także liście o charakterze pośrednim. Liście wczesne, jak sama nazwa wskazuje, pojawiają się na początku sezonu wegetacyjnego, nie tylko na krótkopędach, ale też u nasady młodych długopędów, gdyż i im dają początek zawiązki uformowane już w pąku. Liście późne (neoforowane) wyrastają stopniowo na wierzchołku przyszłych długopędów wraz z ich wzrostem na długość. Na początku przyjmują pośredni, bardzo zmienny kształt (niemający zazwyczaj znaczenia przy identyfikacji). Następnie, koło połowy lata mniej więcej na 1/2–2/3 długości silnie rosnących długopędów wykształcają się liście o typowym kształcie i stosunkowo stałych cechach, które odgrywają istotną rolę w identyfikacji. Pod koniec sezonu wegetacyjnego wzrost długopędów ustaje, a liście na ich szczycie są zazwyczaj mniejsze, zmienne w kształcie i bez znaczenia przy identyfikacji. Liście długopędowe mogą się różnić: te na silnych długopędach charakteryzują się znacznymi rozmiarami i powtarzalnymi cechami, podczas gdy liście na słabszych długopędach mogą mieć cechy pośrednie pomiędzy liśćmi krótkopędowymi a typowymi dla silnie rosnących długopędów (Bugala, 1973). Heteroblastia jest zjawiskiem rzadkim i występuje jedynie u niewielkiej liczby topól (Eckenwalder, 1980).

Liście różnią się przede wszystkim kształtem, mogą być lancetowate, trójkątne, jajowate, okrągłe, kłapowane czy też nerkowate. Są nagie lub w różnym stopniu owłosione, z przeświecającym lub nieprzeświecającym brzegiem, gruczołkami u nasady blaszki, a także białawą, woskową stroną odosiową. Tam też często pojawiają się żółtawe balsamiczne nacieki (pochodzą one od żywicy nagromadzonej w pąkach). Blaszka może być całobrzega albo też grubo lub drobno

ząbkowana; o brzegu orzęsionym lub nagim. Jej wierzchołek jest tępo lub ostro zakończony, niekiedy skręcony; nasada z kolei – klinowata, prosta, zaokrąglona lub sercowata. Ogonki liściowy może być w różnym stopniu bocznie spłaszczony, obły lub rynienkowaty, a jego długość bardzo zmienna.

Liście w naszym klimacie rozwijają się – w zależności od gatunku oraz odmiany – od marca do przełomu maja i czerwca. W przypadku gatunków pochodzących ze stref o cieplejszym klimacie termin ten może w znacznym stopniu się zmieniać. Ciekawostką jest pochodząca z Meksyku *P. simaroa* Rzed., która zrzuca liście w porze deszczowej (letniej), a zazielenia się w porze suchej (zimowej).

Dodajmy, że w przypadku niektórych kultywarów bardzo istotną cechą pozwalającą na ich identyfikację jest barwa młodych, rozwijających się na wiosnę liści, które mogą być zielone lub w różnym stopniu czerwono wybarwione. Jak więc widać, mamy do czynienia z mnogością cech liści, a wiele jest bardzo zmiennych, co sprawia, że zagadnienie ulistnienia topól powinno być omawiane dla każdego taksonu z osobna.

Kwiaty

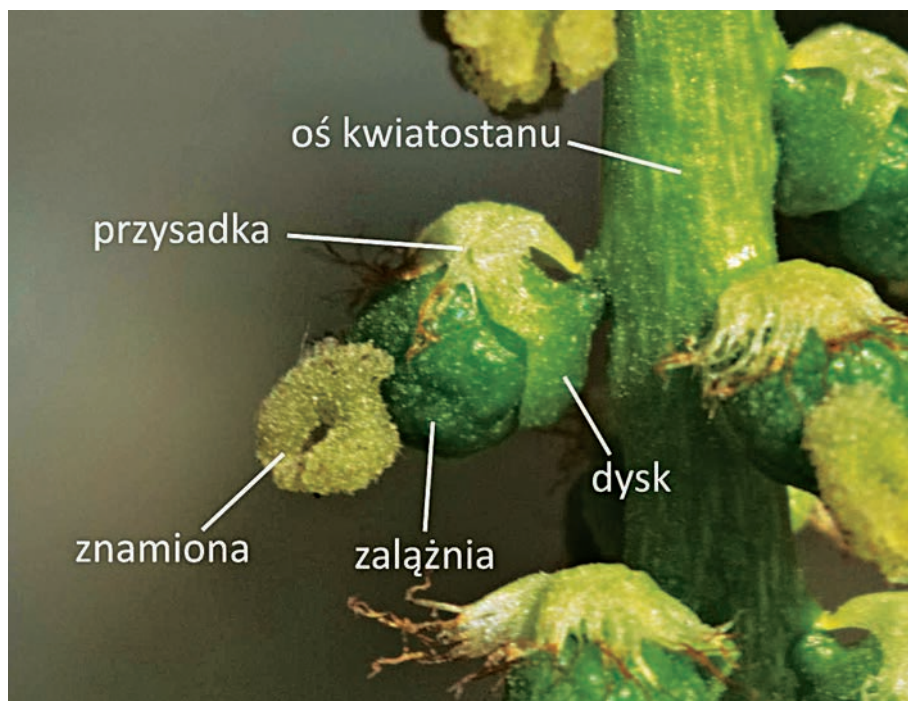
Topole są roślinami dwupiennymi, tylko rzadko jednopiennymi (Haines, 1906; Hara, 1982; Eckenwalder, 1996a), o wiatropylnych kwiatach zebranych w kotkowate, zwisające kwiatostany o różnej długości, które pojawiają się przed lub równocześnie z liśćmi (ryc. 3). U części gatunków wydających się z cieplejszych regionów okres kwitnienia może przypadać na miesiące uważane za jesienno-zimowe.



Ryc. 3. Kotkowate kwiatostany męskiego osobnika topoli osiki (*P. tremula*)

Fig. 3. Catkins of a male specimen of European aspen (*P. tremula*)

Każdy pojedynczy kwiat osadzony jest w kątce przysadki wyrastającej z osi kotki. Przysadka może mieć zabarwienie od bardzo jasnego do ciemnobrązowego lub nawet czarniawego; może być głęboko powcinana lub prawie całobrzega, silnie orzęsiona lub naga. Przysadki odpadają zazwyczaj w trakcie kwitnienia lub niedługo po nim (rzadziej utrzymują się podczas dojrzewania owoców). Kwiaty żeńskie (ryc. 4) zbudowane są z kulistej zalążni, czasem z wyraźną, wyciągniętą szyjką, co nadaje słupkom butelkowaty kształt (Bugala, 1973). Zalążnia u nasady otoczona jest miseczkowatym dyskiem, mniej lub bardziej do niej przylegającym, który jest zazwyczaj trwały lub rzadziej zanika po kwitnieniu (Browicz, 1966; Dickmann & Kuzovkina, 2014). Słupki – w zależności od gatunku – mają zazwyczaj od dwóch do czterech znamion, które mogą być silniej lub słabiej powcinane. Znamiona są zielonawożółte, żółte lub czerwonorpurpurowe. Kwiaty męskie (ryc. 5) zbudowane są z licznych pręcików wyrastających z miseczkowatego dysku podobnego do tego występującego u kwiatów żeńskich. Duże czerwonorpurpurowe (rzadziej



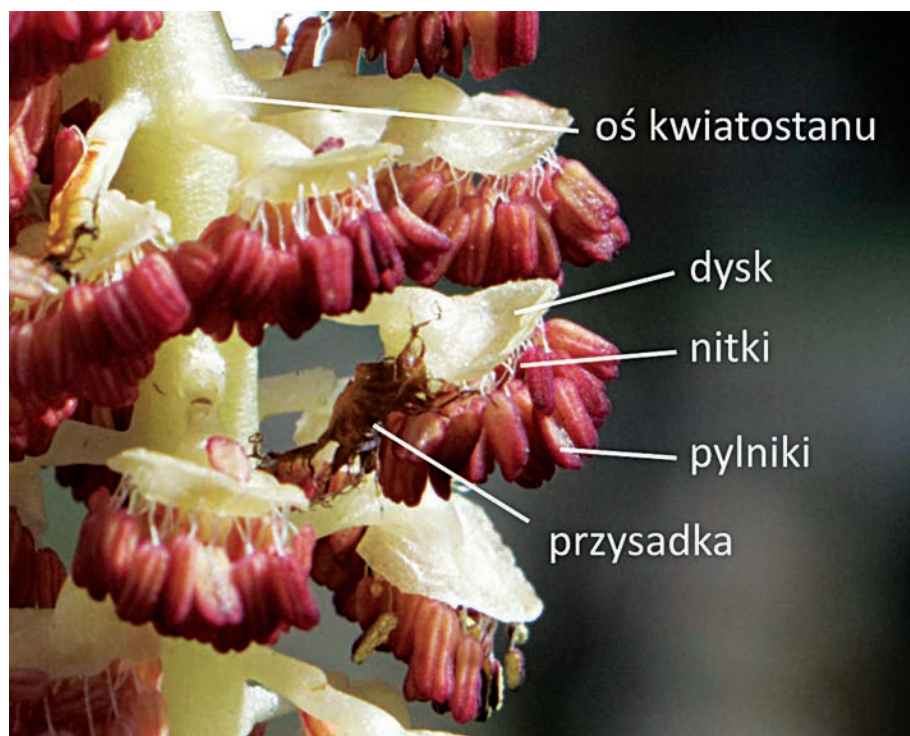
Ryc. 4. Żeński kwiat topoli carskiej (*P. xberolinensis* 'Petrowskiana')

Fig. 4. Female flower of Russian poplar (*P. xberolinensis* 'Petrowskiana')

żółtawe) pylniki są osadzone na cienkich nitkach. Pręciki wyrastają w liczbie od kilku do nawet kilkudziesięciu (Dickmann & Kuzovkina, 2014). Kwiatostany męskie opadają zaraz po kwitnieniu, chociaż zdarza się, że dochodzi do tego, jeszcze zanim pylniki zaczną pylić (Bugala, 1973; Seneta & Dolatowski, 2012). Kwiaty żeńskie (lub całe kwiatostany) mogą u niektórych kultywarów lub w przypadku braku zapylenia odpadać już w trakcie kwitnienia. W klimacie Polski kwitnienie przypada zazwyczaj w okresie od marca do przełomu kwietnia i maja.

Owoce

Owocami topól są gładkie lub bruzdowane torebki o nagiej lub owłosionej powierzchni, kuliste lub butelkowate, otwierające się zazwyczaj 2–4 kłapami (Bugala, 1973). U naszych krajowych gatunków dojrzewają one przeważnie wczesnym latem; w przypadku niektórych gatunków z cieplejszych stref klimatycznych może do tego dochodzić nawet na przełomie grudnia i stycznia (Vázquez-García et al., 2019). Otwierające się torebki uwalniają duże ilości nasion z aparatem lotnym w formie kępki jedwabistych włosków (ryc. 6). Nasiona są białawe, szarawe lub żółte (Tyszkiewicz, 1956).



Ryc. 5. Męski kwiat topoli bujnej (*P. xcanadensis* 'Robusta')

Fig. 5. Male flower of Canadian poplar (*P. xcanadensis* 'Robusta')



Ryc. 6. Dojrzałe owoce topoli czarnej (*P. nigra*) otwierające się dwoma kłapami

Fig. 6. Mature two-valved capsules of Black poplar (*P. nigra*)

Systematyka

Rodzaj *Populus* L. należy do rodziny Salicaceae Mirb. (wierzbowate), gdzie umiejscowiony jest w podrodzynie Salicoideae Arnott. Od pierwszych opisów pochodzących już ze starożytności, ale też współczesnych, rodzaj ten i gatunki do niego należące były klasyfikowane w różny, często bardzo odmienny sposób. Aktualnie systematyka rodzaju *Populus* wciąż zawiera wiele niewiadomych, a klasyfikacja gatunków nie jest jednoznaczna i wciąż się zmienia. Można spotkać się z dwoma skrajnymi punktami widzenia. Część autorów wyraźnie stara się stworzyć rozdrobniony podział rodzaju (tab. 1) oraz wydzielić w nim dużą liczbę gatunków, podczas gdy inni wyraźnie starają się uprościć jego klasyfikację, dzieląc go wyłącznie na sekcje (tab. 2), nie uwzględniając gatunków o niepewnym pochodzeniu (zwłaszcza azjatyckich) czy też łącząc gatunki do siebie podobne pod wspólnymi nazwami zbiorowymi.

Zamieszczony poniżej przegląd ma na celu wskazanie najważniejszych podziałów, które istotnie ukształtowały aktualny schemat klasyfikacji. Szczegółowego przeglądu literatury dotyczącego pierwszych informacji na temat topól dokonał Władysław Bugała (1967), który sięgnął aż do zapisów pochodzących ze starożytności. Starożytni Grecy jako pierwsi pisali o topolach: topolę czarną nazwali „aigeiros”, topolę białą „leuke”, a osikę „kerkis”. Ta ostatnia znana była u Pliniusza jako „Populus Libyca” (Tidestrom, 1911). W literaturze starożytnej można odnaleźć liczne wzmianki o właściwo-

ściach leczniczych topól, przekazywane przez wielu autorów, brak tam jednak szczegółowych opisów gatunków. Chociaż pierwsze informacje o topolach pochodzą z IX w. p.n.e., to dopiero w XVI w. niemieccy botanicy zaczęli opisywać topole, używając przy tym podwójnych nazw łacińskich: *P. alba*, *P. lybica* oraz *P. nigra*. Kolejni autorzy tworzyli opisy wcześniej wymienionych gatunków aż do czasu, kiedy w 1700 r. Tournefort opisał rodzaj *Populus*. Linneusz (1753) w „Species Plantarum”, przejął od Tourneforta koncepcję rodzaju *Populus* i wymienił w jego obrębie pięć gatunków: *P. alba*, *P. tremula*, *P. nigra*, *P. balsamifera* oraz *P. heterophylla*. Od tego momentu w literaturze zaczęły pojawiać się opisy kolejnych taksonów, jednak nie były one w żaden sposób porządkowane. Dopiero na początku XIX w. Jean Étienne Duby (1828) wyróżnił w obrębie rodzaju dwie sekcje – Leuce oraz Aigeiros. Taki sam podział proponował Ludwig Reichenbach (1830), przy czym jest przez wielu niesłusznie uważany za autora tych sekcji (Bugała, 1967). Do podziału Duby’ego zostają dodane następnie dwie sekcje, które zaproponował Édouard Spach (1841): Leucoides oraz Tacamahaca, a po siedmiu latach Aleksandr Bunge (1848) utworzył piątą sekcję o nazwie Turanga. Przez ponad sto lat sekcje te w różny sposób były dzielone oraz łączone, powstawały i znikwały kolejne podziały rodzaju. Dopiero w drugiej połowie XX w. szóstą i aktualnie najmłodszą sekcję utworzył James E. Eckenwalder (1977), nazywając ją Abaso. Sekcje utworzone przez wspomnianych powyżej autorów są wyjątkowo ważne, ponieważ to właśnie do nich nawiązuje najnowszy podział rodzaju *Populus* postulowany przez Eckenwaldera (1996a).

Proponowane podziały i zmiany związane były głównie z dzieleniem rodzaju na podrodzaje czy podsekcje. Bugała (1967) uważa, że podział rodzaju *Populus* na jednostki wyższego oraz niższego rzędu, takie jak podrodzaje, sekcje i serie, lepiej przedstawia zależności pomiędzy poszczególnymi grupami i gatunkami topól, co nie jest dobrze widoczne w przypadku podziału jedynie na sekcje. Według niego przedstawiciele niektórych sekcji nie tworzą naturalnych mieszańców oraz znacznie różnią się fizjologią, dlatego uzasadnione byłoby umiejscawianie ich w odrębnych podrodzajach. Na przykład gatunki z sekcji Aigeiros, Tacamahaca i Leucoides stosunkowo łatwo krzyżują się oraz pozwalają się na sobie szczepić, w związku z czym zostały zgrupowane w podrodzaju Balsamifera Bugała. Podobne relacje można odnaleźć m.in. u topól białych (sekcja Populus) i osik (sekcja Trepididae), które umiejscowione zostały w podrodzaju Populus.

Jedną z najczęściej modyfikowanych sekcji jest *Populus* (syn. Leuce). Teodor Hartig (1851) wyodrębnia w niej dwie grupy, tzn. Tomentosae i Trepididae, ale proponowany przez niego podział nie został przeprowadzony zgodnie z regułami i formalnie nie jest uprawniony (Bugała, 1967). Dode (1905) nadaje sekcji Leuce rangę podrodzaju oraz dzieli go na dwie sekcje (Albidae oraz Trepididae). Schneider (1917) natomiast pozostawia Leuce jako sekcję, jednocześnie dzieląc ją na dwie podsekcje – Albidae i Trepididae. To obniżenie rangi nie było uprawnione, również ze względów formalnych. Zgodnie z regułami „Kodeksu Nomenklatury Botanicznej” dokonał tego dopiero Tamm (1971), tworząc typową podsekcję *Populus*, do której należą topole białe, i podsekcję

Trepidae, obejmującą osiki. Podziały proponowane przez wyżej wymienionych autorów podyktowane są zarówno znacznym pokrewieństwem, jak i wyraźnymi różnicami topól białych i osik pod względem morfologicznym oraz ekologicznym (Bugala, 1973; FAO, 1979).

Zmiany zaszły także w obrębie sekcji Turanga: ze względu na wyraźne różnice w budowie kwiatów Jarmolenko (1949) przeniósł *P. ilicifolia* z tej sekcji do nowo utworzonego monotypowego rodzaju *Tsavo* Jarm. oraz nadał temu gatunkowi nazwę *Tsavo ilicifolia* (Engl.) Jarm. Zmiany zaproponowane przez Jarmolenkę nie zostały przyjęte przez środowisko naukowe, a podział sekcji Turanga na dwie podsekcje (Turanga i Tsavo) sugerowany przez Browicza (1966) oraz pozostawienie *P. ilicifolia* w rodzaju *Populus*, uznano za trafniejsze. Także Bugala (1967) dokonał podziału sekcji, w którym proponuje wydzielenie z Aigeiros dwóch podsekcji – Americanae i Euroasiaticae. W podsekcji Americanae umieszcza północnoamerykańskie topole z sekcji Aigeiros, natomiast w Euroasiaticae – eurazjatyckie topole czarne.

Louis Albert Dode (1905) przy opisie rodzaju *Populus* proponuje następujące podrodzaje: Turanga, Leuce oraz Eupopulus. Browicz (1966) przy podziale Turanga na sekcje Turanga i Tsavo umieszcza je w podrodzaju Balsamiflua. Bugala (1967, 1973) uznaje podrodzaj utworzony przez Browicza oraz częściowo zgadza się z podziałem, który zaproponował Dode, dzieląc topole na trzy podrodzaje: Balsamiflua, Populus i Balsamifera. W przeciwieństwie do Bugały, którego rozbudowany podział dość szczegółowo uwzględnia zależności pomiędzy gatunkami w rodzaju *Populus*, w najnowszych publikacjach najczęściej można znaleźć wyraźnie uproszczoną klasyfikację ograniczoną do sekcji (Eckenwalder, 1996a; Dickmann & Kuzovkina, 2014). W obrębie sekcji *Populus* najczęściej wyróżnia się dwie podsekcje – Tomentosae oraz Trepidae, co nawiązuje do podziału Hartiga i Dode'a na topole białe i osiki (Martínez González & González-Villarreal, 2005; Vázquez-García et al., 2017; Vázquez-García et al., 2019).

W ostatnim czasie w systematyce topól następuje przejście od oceny cech morfologicznych na korzyść danych filogenetycznych oraz powiązań genetycznych między taksonami. Badania oparte na markerach molekularnych przedstawiają zazwyczaj podział znacznie różniący się od systemu opartego na cechach morfologicznych. Wyniki różnią się także ze względu na zastosowaną metodę i badany region. Z badań wynika, że sekcja *Populus* jest taksonem monofiletycznym, czyli o niezależnej ewolucji (Wang et al., 2015). Na podstawie analizy chloroplastowego DNA można wydzielić dwie podsekcje – Albidae (=Populus) oraz Trepidae. W badaniach tych sekcja *Populus* wyodrębniła się w postaci jednego kladu (Zhou et al., 2018), a monofiletyczność tej sekcji dodatkowo potwierdzają badania Hamzeh i zespołu (2006) oparte na markerach ISSR – przy czym eurazjatyckie gatunki z tej sekcji utworzyły odrębną grupę w obrębie bardziej zróżnicowanego kladu obejmującego też osiki północnoamerykańskie (*P. grandidentata* Michx. i *P. tremuloides* Michx.). Wyniki wskazują, że pozostałe aktualnie przyjęte sekcje są taksonami parafyletycznymi, o dość słabo zaznaczonych granicach, które wymagają dalszych badań

(Zhou et al., 2018; Zong et al., 2019). Oznacza to, że przyjęty podział rodzaju prawdopodobnie jeszcze nie odzwierciedla rzeczywistych powiązań filogenetycznych między taksonami.

Gatunek silnie kojarzony z sekcją Aigeiros, tj. *P. nigra*, znacząco różni się od północnoamerykańskich przedstawicieli tej sekcji. Wiele wskazuje na to, że proponowany przez Bugalę podział topól czarnych na dwie podsekcje (Americanae i Euroasiaticae) jest niewystarczający. Badania chloroplastowego DNA topoli czarnej (Smith & Sytsma, 1990) wskazują, że jest ona bliżej spokrewniona z *P. alba* L. (sekcja *Populus*) niż z pozostałymi topolami czarnymi z sekcji Aigeiros. Duże pokrewieństwo obu tych gatunków potwierdzają również badania Hamzeh i Dayanandana (2004) oraz Wanga i zespołu (2014). Podobnie wyniki przedstawia także Zhou z zespołem (2018): północnoamerykańskie gatunki z sekcji Aigeiros są odseparowane w oddzielnym podkladzie względem eurazjatyckiej topoli czarnej – przy której wskazano na obecność przodka z podsekcji Albidae (=Populus). Eckenwalder (1996a) sugeruje, że może istnieć potrzeba przeniesienia północnoamerykańskich topól czarnych do nowej, stworzonej dla nich sekcji oraz pozostawienia topoli czarnej w monotypowej sekcji Aigeiros. Wymaga to jednak dalszych badań.

Zgodnie z najnowszymi badaniami topole grupowane są w dwóch kładach z wydziałonymi czterema podkladami (Zhou et al., 2018) lub w pięciu kładach (Zong et al., 2019). Wyniki wskazują, że sekcje Turanga czy Leucoides są o wiele pierwotniejsze niż *Populus*, Aigeiros i Tacamahaca, które są prawdopodobnie pochodzenia mieszańcowego (Wang et al., 2014). W przypadku gatunków należących do sekcji topól różnolistnych (sekcja Turanga) są one także zbliżone do siostrzanej grupy obejmującej *P. deltoides* W.Bartram ex Marshall (Zhou et al., 2018). W badaniach Zhou i innych (2018) można zauważyć także dużą odrębność *P. szechuanica* var. *tibetica* C.K.Schneid.

Aktualny poziom wiedzy wynikający z badań genetycznych rodzaju *Populus* wydaje się wciąż niewystarczający, aby jednoznacznie określić powiązania pomiędzy poszczególnymi gatunkami i sekcjami. Prowadzone badania rzucają nowe światło na systematykę rodzaju oraz niekiedy kwestionują słuszność przyjętych wydzielen, niemniej przyjmowany aktualnie podział rodzaju, wynikający z cech morfologicznych i ekologii, wydaje się na tę chwilę najbardziej słuszny. Aktualnie wydzielenie sześciu sekcji proponowane przez Eckenwaldera (1996a) oraz podział sekcji *Populus* na dwie podsekcje (*Populus* i *Trepidae*) zostały zastosowane w niniejszej pracy (tab. 3).

Łączna liczba gatunków należących do rodzaju *Populus* różni się w zależności od autora i jej dokładne określenie, według aktualnej wiedzy, może być jedynie przybliżone. We „Flora of China” (Fang et al., 1999) znajduje się około 60 gatunków, które dodatkowo mają liczne taksony niższego rzędu (tylko topole występujące w Chinach). W najnowszych publikacjach wymienia się około 30 gatunków (Eckenwalder, 1996a; Dickmann & Kuzovkina, 2014); nie są w nich uwzględnione gatunki pochodzenia mieszańcowego oraz te, które zostały opisane zupełnie niedawno, tj. *P. luziarum* (Vázquez-García et al., 2017) oraz *P. primaveralepis* (Vázquez-García et al., 2019). W Meksyku

prawdopodobnie występują gatunki jeszcze nieopisane, podobnie jak w Azji, gdzie niektóre taksony nie mają do końca ustalonej pozycji systematycznej i wymagają dalszych badań i obserwacji.

Charakterystyka sekcji i podsekcji

Poniżej przedstawiona jest charakterystyka sześciu sekcji, tj. Abaso, Aigeiros, Leucoides, Populus, Tacamahaca i Turanga, oraz dwóch podsekcji w obrębie sekcji Populus – topól białych (*Populus*) oraz osik (*Trepidae*) (Martínez González & González-Villarreal, 2005; Vázquez-García et al., 2017; Vázquez-García et al., 2019). Podstawą podziału rodzaju jest przede wszystkim budowa kwiatów i liści,

jednak duże znaczenie mają także cechy pędów i pąków, ekologia czy zdolność do ukorzeniania się (tab. 4).

Naturalnie występujące w Polsce gatunki należą do sekcji Aigeiros (*P. nigra*) oraz *Populus* (*P. alba* i *P. tremula*) (Seneta & Dolatowski, 2012). W uprawie spotkać można gatunki należące do sekcji Leucoides i Tacamahaca, a także mieszańce międzysekcyjne (pochodzące ze skrzyżowania gatunków z sekcji Aigeiros i Tacamahaca). Spotykane są również mieszańce wewnątrzsekcyjne, np.: *P. ×canadensis*, *P. ×canescens* (Aiton) Sm., *P. ‘NE 42’* czy też *P. ×wilsocarpa* S.Bartkowiak & Bugała. Mieszańce pomiędzy przedstawicielami innych sekcji, np. *Populus* i Aigeiros, stanowią rzadkość (Hejmanowski, 1975). W Polsce nie spotykamy topoli z sekcji Abaso oraz Turanga.

Tab. 1. Podział rodzaju *Populus* proponowany przez Bugałą (1967)
Tab. 1. Division of the *Populus* proposed by Bugała (1967)

<i>Populus</i> L.						
subgen. I Balsamiflua (Griff.) Browicz		subgen. II Populus		subgen. III Balsamifera Bugała		
sect. 1 Tsavo (Jarm.) Browicz	sect. 2 Turanga Bunge	sect. 3 Populus	sect. 4 Trepidae Dode	sect. 5 Leucoides Spach	sect. 6 Tacamahaca Spach	sect. 7 Aigeiros Duby
						subsect. 7a Americanae Bugała
						subsect. 7b Euroasiaticae Bugała

Tab. 2. Podział rodzaju *Populus* proponowany przez Eckenwaldera (1996a)
Tab. 2. Division of the *Populus* proposed by Eckenwalder (1996a)

<i>Populus</i> L.					
sect. 1 Abaso Eckenwalder	sect. 2 Turanga Bunge	sect. 3 Leucoides Spach	sect. 4 Aigeiros Duby	sect. 5 Tacamahaca Spach	sect. 6 Populus

Tab. 3. Podział rodzaju *Populus* prezentowany w niniejszej pracy
Tab. 3. Division of the *Populus* presented in this paper

<i>Populus</i> L.					
sect. 1 Abaso Eckenwalder	sect. 2 Turanga Bunge	sect. 3 Leucoides Spach	sect. 4 Aigeiros Duby	sect. 5 Tacamahaca Spach	sect. 6 Populus
					subsect. 6a Populus
					subsect. 6b Trepidae (Dode) Tamm

Tab. 4. Zestawienie cech sekcji i podsekcji rodzaju *Populus*, znak (+) oznacza, że cecha pojawia się sporadycznie lub występuje w nieznanym stopniu, znak +! oznacza, że cecha jest bardzo silna (wzór tabeli za: Zieliński et al., 2015)

Tab. 4. List of features of *Populus* sections and subsections, the symbol (+) means that the feature appears sporadically or is very weak, the symbol +! means that the feature is very strong (table template after: Zieliński et al. 2015)

Cechy diagnostyczne / <i>Diagnostic features</i>		<i>Populus L.</i>						
		sect. 1 Abaso Eckenw.	sect. 2 Turanga Bunge	sect. 3 Leucoides Spach	sect. 4 Aigeiros Duby	sect. 5 Tacamahaca Spach	sect. 6 Populus	
							subsect. 6a Populus	subsect. 6b Trepidiae (Dode) Tamm
1.	Wzrost monopodialny / <i>monopodial growth</i>	+	(+)	+	+	+	+	+
	Wzrost sympodialny / <i>sympodial growth</i>		+					
2.	Odrosty korzeniowe częste / <i>suckering common</i>		+	+			+	+
	Odrosty korzeniowe umiarkowane / <i>suckering moderate</i>				+	+	(+)	
	Odrosty korzeniowe rzadkie lub brak / <i>suckering rare or absent</i>	+			+			
3.	Pędy ukorzeniają się dobrze / <i>cuttings root well</i>				+	+		
	Pędy ukorzeniają się zmiennie / <i>cuttings root variably</i>	+	+				+	
	Pędy ukorzeniają się źle / <i>cuttings do not root well</i>			+				+
4.	Długopędy i odrosty obłe / <i>long-shoots and suckers terete</i>	+	+	+	+	+	+	+
	Długopędy i odrosty graniaste lub z listewkami / <i>long-shoots and suckers angular or winged</i>			(+)	+	+		
5.	Pąki pokryte balsamiczną substancją / <i>buds resinous</i>			(+)	+	+!	(+)	(+)
	Pąki nie pokryte balsamiczną substancją / <i>buds non-resinous</i>	+	+	+			+	+
6.	Pąki tępo zakończone / <i>buds blunt</i>	+	+	+				
	Pąki ostro zakończone / <i>buds sharp</i>			(+)	+	+!	+	+
7.	Heteroblastia / <i>heteroblastic</i>	+	+				(+)	
	Heterofilia / <i>heterophyllous</i>	+	+	(+)	+	+	+	+
8.	Liście unifacjalne / <i>unifacial leaves</i>	+	+		(+)			
	Liście bifacjalne / <i>bifacial leaves</i>			+	+	+	+	+
9.	Strona odosiowa biaława / <i>abaxial surface whitish</i>					+!		
	Strona odosiowa nie jest biaława / <i>abaxial surface not whitish</i>			+	+		+	+
10.	Liście małe lub średnie / <i>leaves small or medium sized</i>	+	+		+	(+)	+	+
	Liście duże / <i>leaves large</i>			+!	(+)	+		
11.	Ogonek liściowy bocznie spłaszczony / <i>flattened petiole</i>		(+)	(+)	+		(+)	+
	Ogonek liściowy owalny lub okrągły / <i>round petiole oval or round</i>	+	+	+		+	+	
	Ogonek liściowy rynienkowaty / <i>grooved petiole</i>			(+)		+		
12.	Występuje hermafrodytyzm / <i>hermaphroditic</i>		(+)	(+)				
	Nie występuje hermafrodytyzm / <i>non-hermaphroditic</i>	+	+	+	+	+	+	+
13.	Dysk trwały / <i>disk persistent</i>			+	+	+	+	+
	Dysk nietrwały / <i>disk deciduous</i>	+	+					
14.	Dysk całobrzegi / <i>disk entire</i>				+	+	+	+
	Dysk kłapowany, ząbkowany lub powcinany / <i>disk lobed, dentate or lacinate</i>	+	+	+			+	+
15.	Dysk regularny / <i>disk regular</i>		+	+	+	+		
	Dysk nieregularny lub ukośny / <i>disk irregular or oblique</i>	+					+	+
16.	Przysadka wąska / <i>bract narrow</i>	+	+					
	Przysadka szeroka / <i>bract broad</i>			+	+	+	+	+
17.	Przysadka orzęsiona / <i>bract ciliate</i>						+	+
	Przysadka nieorzęsiona / <i>bract not ciliate</i>	+	+	+	+	+		

Cechy diagnostyczne / <i>Diagnostic features</i>		<i>Populus</i> L.						
		sect. 1 Abaso Eckenw.	sect. 2 Turanga Bunge	sect. 3 Leucoides Spach	sect. 4 Aigeiros Duby	sect. 5 Tacamahaca Spach	sect. 6 Populus	
							subsect. 6a Populus	subsect. 6b Trepidae (Dode) Tamm
18.	Przysadka całobrzega lub ząbkowana / <i>bract entire or dentate</i>	+	+				+	
	Przysadka powcinana / <i>bract lacinate</i>			+	+	+		+
19.	Pylniki wcięte na szczycie / <i>emarginate stamens</i>				+	+		
	Pylniki szpiczasto zakończony / <i>apiculate stamens</i>	+	+	+				
20.	Pylniki płasko zakończony / <i>truncate stamens</i>						+	+
	2 znamiona (klapy) / <i>2 stigmas (valves)</i>	+		+	+	+	+	+
	3 znamiona (klapy) / <i>3 stigmas (valves)</i>		+	+	+	+		
21.	4 znamiona (klapy) / <i>4 stigmas (valves)</i>			+	+	+		
	Znamiona żółtawe lub zielonawe / <i>stigmas yellowish or greenish</i>	+	(+)	+	+	+	+	
	Znamiona zaczerwienione / <i>stigmas reddish</i>		+	(+)		(+)	(+)	+

1. Sekcja Abaso Eckenw.

Abaso jest najmłodszą sekcją rodzaju *Populus*, została bowiem utworzona przez Eckenwaldera w 1977 r. dla *P. mexicana* Wesmael. Topola ta, opisana już w 1868 r., została pierwotnie włączona do sekcji Aigeiros (Wesmael, 1868). Wielu autorów, bazując przede wszystkim na okazach zielnikowych, zaliczało ten gatunek do sekcji Aigeiros ze względu na duże podobieństwo do topól czarnych, zwłaszcza eurazjatyckiej *P. nigra*. Dopiero Eckenwalder (1977) po dokładniejszym przestudiowaniu morfologii tego gatunku przedstawił szereg cech, które wyróżniały go na tle innych topól czarnych. Pod ich względem przypominał on nieco topole z sekcji Turanga, jednak ze względu na wyraźną różnicę w kształcie liści, liczbie znamion i nasion, a przede wszystkim monopodialnym typie wzrostu, zdecydował się on utworzyć dla tego gatunku odrębną sekcję. Eckenwalder (1977, 1996b) wyróżnił też dwa podgatunki topoli meksykańskiej, subsp. *mexicana* oraz subsp. *dimorpha* (Brandege) Eckenw. Topola meksykańska naturalnie występuje w Meksyku, gdzie w języku plemienia Cáhita nazywana jest „Abaso”, stąd nazwa sekcji (Eckenwalder, 1977). Topola meksykańska charakteryzuje się unifacjalnymi, drobno ząbkowanymi liśćmi. U gatunku tego obecna jest heteroblastia, co jest rzadko spotykane u topól. Liście wczesne są przeważnie lancetowate do wąskotrójkątnych, liście późne szersze, okrągławe, deltoidalne lub szerokotrójkątne. Ogonki liściowe w przekroju okrągłe, dopiero przy nasadzie lekko spłaszczone. Kwiaty z nietrwałym dyskiem, powcinanym, o regularnym kształcie; przysadki wąskie i nieorzęzione. Podobnie jak w sekcji Leucoides spotykane są kwiatostany złożone z zarówno męskich, jak i żeńskich kwiatów. Męskie kwiaty z 25–30 szpiczasto zakończonymi pręcikami; żeńskie duże, zielone, często z niedużymi listkami u nasady kwiatostanu (Browicz, 1966). Kwiaty żeńskie z trzema dużymi zaczerwienionymi (rzadziej żółtawymi) znamionami, które często są silnie rozwidłone. Owoce pękają trzema kłapami i uwalniają 60–120 nasion (Dickmann & Kuzovkina, 2014).

klapami i uwalniają 10–30 nasion. Topola ta rzadko wytwarza odrosty, a jej zdolność do ukorzenia jest słabo poznana. Gatunek ten występuje na terenach podmokłych i w dolinach rzek.

2. Sekcja Turanga Bunge

Turanga to sekcja topól różnolistnych, których zasięg występowania rozciąga się na obszarze Afryki oraz Azji, gdzie występują na terenach pustynnych i półpustynnych (Bugala, 1973). Do sekcji tej zaliczane są trzy gatunki: *P. euphratica* Olivier, *P. ilicifolia* oraz *P. pruinosa* Schrenk (Eckenwalder, 1996a). Topole należące do tej sekcji to duże krzewy lub średniej wielkości drzewa, dorastające rzadko do 25 m wysokości. Stosunkowo często wytwarzają odrosty korzeniowe, a ich pędy dość dobrze się ukorzeniają. Kora początkowo gładka, potem grubo, strzępiasto popękana. Pędy o wzroście sympodialnym, z małymi, suchymi i lekko owłosionymi pąkami. Liście unifacjalne, całobrzegie lub ząbkowane; występuje heteroblastia. Barwa blaszki sinawa. Liście wczesne bardzo wąskie, lancetowate, do prawie trójkątnych; liście późne nerkowate lub okrągławodeltoidalne, u szczytu ząbkowane. Ogonki liściowe w przekroju okrągłe, dopiero przy nasadzie lekko spłaszczone. Kwiaty z nietrwałym dyskiem, powcinanym, o regularnym kształcie; przysadki wąskie, nieorzęzione. Podobnie jak w sekcji Leucoides spotykane są kwiatostany złożone z zarówno męskich, jak i żeńskich kwiatów. Męskie kwiaty z 25–30 szpiczasto zakończonymi pręcikami; żeńskie duże, zielone, często z niedużymi listkami u nasady kwiatostanu (Browicz, 1966). Kwiaty żeńskie z trzema dużymi zaczerwienionymi (rzadziej żółtawymi) znamionami, które często są silnie rozwidłone. Owoce pękają trzema kłapami i uwalniają 60–120 nasion (Dickmann & Kuzovkina, 2014).

3. Sekcja *Leucoides* Spach

Sekcja została utworzona przez Spacha w 1841 r. wraz z sekcją *Tacamahaca*. Nazywana jest sekcją topól wielkolistnych ze względu na duże rozmiary liści należących do niej gatunków (Bugala, 1991). Zgodnie z aktualnymi opracowaniami (Eckenwalder, 1996a; Dickmann & Kuzovkina, 2014) znajdują się w niej trzy gatunki: *P. glauca* Haines, *P. heterophylla* L. oraz *P. lasiocarpa* Oliv. W publikacjach tych *P. wilsonii* C.K.Schneid. jest traktowana jako synonim *P. glauca*. Wielu autorów, pomimo podobieństwa *P. glauca* do *P. wilsonii*, przedstawia cechy, które mogą świadczyć o odrębności gatunkowej pierwszego z nich; niekiedy opisują ją także jako *P. jacquemontiana* Dode lub *P. jacquemontiana* var. *glauca* (Haines) Kimura (Haines, 1906; Schneider, 1917; Hara, 1982; Fang et al., 1999; Schilling, 1999; „Trees and Shrubs Online”). Cechy różniące te dwa taksony stwierdziłem również na podstawie własnych obserwacji, są to m.in. fenologia, morfologia pędów i pąków, liczba znamion oraz kształt dojrzałych owoców. Ze względu na brak publikacji dostatecznie omawiających tę kwestię oraz różnice i wątpliwości, co do jednoznacznej pozycji taksonomicznej tych topól, *P. wilsonii* oraz *P. glauca* (syn. *P. jacquemontiana* oraz *P. jacquemontiana* var. *glauca*) w pracy tej traktowane są jako dwa odrębne gatunki. W Polsce w uprawie spotkać można przede wszystkim *P. lasiocarpa* oraz jej mieszańca z topolą Wilsona o nazwie *P. ×wilsocarpa* (Bartkowiak & Bugala, 1978). *P. wilsonii* w Polsce jest gatunkiem wyraźnie rzadziej spotykanym, natomiast *P. glauca* to gatunek reprezentowany jedynie przez kilkuletnie sadzonki w prywatnych kolekcjach. Północnoamerykańska *P. heterophylla* nie jest w naszym kraju znana.

Topole wielkolistne są drzewami dorastającymi przeważnie do 20–25 m wysokości, większe rozmiary może osiągać amerykańska *P. heterophylla*, która dorasta nawet do 40 m (Dickmann & Kuzovkina, 2014). Gatunki należące do tej sekcji stosunkowo często wytwarzają odrosty. Kora jest bruzdowana, często także łuszczy się płatkami. Pędy bardzo grube, z brązowymi pąkami, pokrytymi zazwyczaj balsamiczną substancją. Liście bifacialne, bardzo duże, często osiągają około 30 cm długości; krótkopędowe i długopędowe bardzo podobne, owalne lub sercowate. Ogonek liściowy w przekroju okrągły lub nieznacznie spłaszczony. Kwiaty mają klapowany dysk o regularnym kształcie. Przysadki szerokie, nieorzęsona. U gatunków z sekcji *Leucoides* bardzo często występuje jednopienność, wówczas kwiatostany zbudowane są z męskich i żeńskich kwiatów (*P. glauca* oraz *P. lasiocarpa*). Męskie kwiaty z 15–35 szpiczasto zakończonymi pylnikami; kwiaty żeńskie z 2–4 znamionami. Owoce otwierają się 2–4 kłapami i uwalniają 4–12 nasion na każdą z części torebki. Pędy ukorzeniają się bardzo słabo, w związku z czym drzewa te w uprawie często szczepione są na gatunkach z sekcji *Aigeiros* lub na sprawdzonym mieszańcu międzysekcyjnym *P. ×jackii* Sargent (Bartkowiak & Bugala, 1978). Topole wielkolistne występują na terenach wilgotnych, w dolinach rzek i na brzegach zbiorników wodnych (Dickmann & Kuzovkina, 2014).

4. Sekcja *Aigeiros* Duby

Sekcja *Aigeiros* to jedna z dwóch pierwszych sekcji utworzonych w rodzaju *Populus* (Duby, 1828). Nazywana jest sekcją topól czarnych (Bugala, 1991). Według najnowszego podziału systematycznego rodzaju (Eckenwalder, 1996a; Dickmann & Kuzovkina, 2014) znajdują się w niej trzy gatunki: *P. deltoides*, *P. fremontii* S.Watson i *P. nigra*. Dwa pierwsze występują w Ameryce Północnej, trzeci natomiast w Europie, Azji i północnej Afryce (Bugala, 1967; Eckenwalder, 1977). Przez długi czas północnoamerykańskie topole z tej sekcji stanowiły grupę składającą się z wielu słabo poznanych gatunków, w obrębie których wydzielane były liczne odmiany geograficzne i podgatunki (Bugala, 1956). Dopiero Eckenwalder (1977) podjął się ich nowego usystematyzowania. Dwa gatunki włączył on do *P. deltoides*, dzieląc jednocześnie ten takson na trzy podgatunki, tj. subsp. *deltoides*, subsp. *monilifera* (Aiton) Eckenw. i subsp. *wislizenii* (S.Watson) Eckenw. W obrębie *P. fremontii* wyodrębnił dwa podgatunki, tj. subsp. *fremontii* i subsp. *mesetae* Eckenw. W przypadku *P. nigra* zgodnie z Bugalą (1967) można wydzielić następujące podgatunki: subsp. *nigra*, subsp. *betulifolia* (Pursh) W.Wettst. ex Buttler & Hand oraz subsp. *caudina* (Ten.) Bugala.

W Polsce spotkać można przede wszystkim rodzimą topolę czarną oraz jej mieszańce z topolą amerykańską, tj. topolę kanadyjską *P. ×canadensis* (Seneta & Dolatowski, 2012). Sporadycznie spotkać można *P. deltoides* w odmianach ‘Cordata’ i ‘Purple Tower’, natomiast *P. fremontii* jest gatunkiem w Polsce nienotowanym.

Topole z sekcji *Aigeiros* są wysokimi drzewami, których wysokość może przekraczać 40 m. Stosunkowo rzadko wytwarzają odrosty korzeniowe. Kora z wiekiem głęboko pęka i ciemnieje. Pędy są obłe lub graniaste. Pąki duże, brązowawe, pokryte balsamiczną substancją. U gatunków z tej sekcji występuje wyraźna heterofilia. Liście krótkopędowe mniejsze, trójkątne lub deltoidalne, grubo ząbkowane; liście długopędowe, sercowate, trójkątne lub zaokrąglone, drobno ząbkowane. Ogonek liściowy spłaszczony. Brzeg blaszki liściowej prześwitujący. Kwiaty z dyskiem całobrzegim o regularnym kształcie; przysadka szeroka, nieorzęsona. Męski kwiat zbudowany z 12–60 wciętych na szczycie, czerwonych pylników. Żeński kwiat z 2–4 znamionami. Owoce otwierają się 2–4 kłapami, wydają 4–25 nasion na każdą część torebki. Pędy gatunków z tej sekcji ukorzeniają się dobrze. Topole czarne rosną przeważnie na terenach wilgotnych, w dolinach rzecznych i na brzegach zbiorników wodnych, rzadziej na terenach wyżej położonych (Bugala, 1967; Eckenwalder 1996a).

5. Sekcja *Tacamahaca* Spach

To druga sekcja topól utworzona przez Spacha w 1841 r. Do sekcji topól balsamicznych należą pochodzące z Ameryki Północnej: *P. angustifolia* James, *P. balsamifera* L. i *P. trichocarpa* Torr. & A.Gray ex Hook., oraz azjatyckie: *P. ciliata* Wall. ex Royle, *P. laurifolia* Ledeb., *P. simonii* Carrière, *P. suaveolens* Fisch. ex Poit. & A.Vilm. s.l., *P. szechuanica* C.K.Schneid. i *P. yunnanensis* Dode. Niektóre z wymienionych gatunków azjatyckich to wciąż bardzo słabo poznane taksony, których przynależność

taksonomiczna wymaga dalszych szczegółowych badań (Dickmann & Kuzovkina, 2014). Niewątpliwie pod względem systematycznym bardzo problematycznym i jednocześnie interesującym gatunkiem jest *P. suaveolens*, do którego włącza się nieraz kilka podobnych do siebie azjatyckich topól. Większość taksonów łączonych w obrębie tego gatunku zgrupować można pod nazwą subsp. *suaveolens*, na uwagę zasługuje jednak wyjątkowo popularna w pracach hodowlanych topola Maksymowicza (*P. maximowiczii* Henry), która według nowszego ujęcia traktowana powinna być jako osobny podgatunek, tj. *P. suaveolens* subsp. *maximowiczii* (A. Henry) Tatew. (Dickmann, 2001; Dickmann & Kuzovkina, 2014).

W Polsce jedynym popularnym gatunkiem azjatyckim jest topola Simona (*P. simonii*) (Seneta & Dolatowski, 2012). Pozostałe azjatyckie gatunki są w naszych kolekcjach wyjątkowo rzadkie lub wręcz niespotykane. Północnoamerykańskie topole balsamiczne również stanowią w Polsce rzadkość, przy czym rosną zazwyczaj słabo i często chorują (Bugala, 1957). Warto zauważyć, że w uprawie znaleźć można liczne mieszańce topól należących do tej sekcji, otrzymane w latach dwudziestych XX w. w Stanach Zjednoczonych (Schreiner & Stout, 1934; Białobok & Bugala, 1951; Bugala & Stecki, 1961). Topole balsamiczne są drzewami często osiągającymi bardzo duże rozmiary. Kora jest przeważnie gładka i jasna, dopiero w starszym wieku spękana. Pędy z dużymi, czerwonawobrązowymi, bardzo ostro zakończonymi pąkami, które są pokryte lepką, balsamiczną i wyjątkowo aromatyczną substancją. Liście są bifacjalne z charakterystyczną woskowobiałą stroną odosiową, która często pokryta jest również balsamicznymi, żółtymi naciekami. U gatunków należących do tej sekcji występuje heterofilia, jednak nie jest ona aż tak widoczna jak u topól z sekcji Aigeiros czy *Populus*. Liście krótkopędowe od okrągłych do lancetowatych, często dość duże; długopędowe większe, często o sercowatej nasadzie. Brzeg przeważnie drobno ząbkowany. Kwiaty mają regularny dysk; przysadki są szerokie i nieorzęsione. Kwiat męski z 10–50 wcięciami na szczycie pręcikami; żeński zazwyczaj z 2–4 znamionami. Owoc otwiera się przeważnie 2–4 kłapami i uwalnia 2–30 nasion na każdą częśći torebki. Niektóre źródła podają, że gatunki należące do tej sekcji mogą mieć kwiaty nawet z 5 znamionami oraz owoce otwierające się 5 kłapami (Fang et al., 1999). Topole balsamiczne bardzo dobrze rozmnażają się z sadzonek pędowych. Gatunki należące do tej sekcji związane są z terenami wilgotnymi, często bagnistymi, brzegami cieków oraz zbiorników wodnych (Dickmann & Kuzovkina, 2014).

6. Sekcja *Populus* (syn. *Leuce Duby*)

Razem z sekcją Aigeiros należy do pierwszych sekcji wyróżnionych przez DUBY'EGO (1828), wtedy jako *Leuce*. Zgrupowane są tu osiki oraz topole białe. Wielu autorów w związku z wyraźnymi różnicami zarówno w morfologii, jak i ekologii osik i topól białych, stara się je umieszczać w dwóch oddzielnych sekcjach czy podsekcjach (Bugala, 1973; Martínez González & González-Villarreal, 2005). W pracy tej przyjmuję podział zaproponowany przez

TAMMA (1971) na podsekcje: *Populus*, grupującą topole białe, oraz *Trepidae*, czyli osiki. Sekcja *Populus*, podobnie jak *Tacamahaca*, jest jeszcze słabo poznana. Związane jest to przede wszystkim z niedostatecznym poznaniem gatunków azjatyckich i meksykańskich (Dickmann & Kuzovkina, 2014).

W Polsce naturalnie występują dwa gatunki należące do tej sekcji – *P. alba* oraz *P. tremula*. Mogą się one krzyżować, dając mieszańca *P. ×canescens* (Bugala, 1973). Topole z sekcji *Populus* to drzewa średnich i dużych rozmiarów, często osiągające nawet 40 m wysokości. Gatunki te wytwarzają zazwyczaj bardzo liczne odrosty. Kora jest często jasna i gładka, zielonawa, szara lub kredowobiała. Pędy nagie, lekko owłosione lub pokryte gęstym kutnerem. Pąki brązowe, nagie lub w różnym stopniu owłosione; nieznacznie pokryte balsamiczną substancją lub suche. Liście bifacjalne. Wyraźna jest silna heterofilia, rzadziej heteroblastia. Liście krótkopędowe są małe, okrągławe i przeważnie grubiej ząbkowane; długopędowe większe, okrągławe lub sercowate, drobno ząbkowane, czasem w różnym stopniu kłapowane. Ogonki liściowe na przekroju okrągławe lub spłaszczone. Kwiaty z dyskiem całobrzegim lub ząbkowanym, czasem nieznacznie nierównym. Przysadki szerokie i orzęsione. Męskie kwiaty zbudowane z 5–25 płasko zakończonych pręcików; żeńskie kwiaty z dwoma znamionami. Owoce otwierają się dwiema kłapami i uwalniają 4–30 nasion.

6a. Podsekcja *Populus*

W podsekcji tej znajduje się sześć gatunków: jeden występujący na obszarze Europy, Azji i Afryki Północnej (*P. alba*) oraz pięć pochodzących z Meksyku (*P. guzmanantlensis* A. Vázquez & Cuevas, *P. luziarum*, *P. monticola* Brandege, *P. simaroa* Rzed. i *P. primaveralepisensis*). Bez wątpliwości najlepiej poznany gatunek spośród topól białych jest *P. alba*. Według Bugały (1973) można w jej przypadku wyróżnić cztery odmiany geograficzne: var. *europaea* Bugala (= var. *alba*), var. *genuina* Wesm., var. *subintegerrima* Lange oraz var. *bachofenii* Hartig. Odmiana typowa występuje w zachodniej, środkowej i wschodniej Europie; var. *genuina* związana jest z obszarem Europy południowo-wschodniej; var. *subintegerrima* spotykana jest na obszarze Półwyspu Iberyjskiego oraz północnej Afryki; natomiast var. *bachofenii* jest odmianą o zasięgu eurazjatyckim, przypuszczalnie sięgającym od południowo-wschodniej Europy aż do Chin (Białobok, 1964; Bugala, 1967). Drzewa o cechach reprezentowanych przez dwie pierwsze odmiany są w rzeczywistości spotykane na obszarze prawie całego zasięgu gatunku – od zachodniej Europy aż po Syberię i Chiny. Cechy kory oraz owłosienia i kształtu liści są na tyle zmienne, że odmiany te mogą być zgrupowane w ramach jednego podgatunku *P. alba* subsp. *alba* – o liściach w różnym stopniu kłapowanych, z obecnym wyraźnym, białym kutnerem oraz korą długo gładką lub z wiekiem silnie spękana. Odmiana geograficzna var. *subintegerrima* wyróżnia się przede wszystkim liśćmi – późnymi okrągłymi (zazwyczaj pozbawionymi kłap); wczesnymi często silnie pokrytymi gęstym białym kutnerem. W okresie zimowym liście mogą częściowo pozostawać na drzewie – co wyróżnia

ją na tle innych odmian topoli białej. Eurazjatycka odmiana var. *bachofenii* charakteryzuje się skórzastymi, głęboko klapowanymi liśćmi późnymi, które mogą być całobrzegie lub podwójnie klapowane, oraz liśćmi wczesnymi, zazwyczaj również całobrzegimi lub grubo ząbkowanymi – ta odmiana jest stosunkowo słabo poznanym taksonem, którego zasięg występowania nie jest w pełni znany, a cechy morfologiczne nie są do końca określone. *P. alba* var. *subintegerrima* ze względu na wyraźnie południowy zasięg występowania związany przede wszystkim z kontynentem afrykańskim i jego cieplejszym klimatem oraz cechy wyróżniające ją na tle pozostałych odmian może być ujęta również jako podgatunek, tj. *P. alba* subsp. *subintegerrima*. Z kolei gatunki pochodzące z Meksyku są dość słabo poznane i wciąż stanowią przedmiot badań.

Topole należące do tej podsekcji charakteryzują się w różnym stopniu owłosionymi liśćmi, pędami oraz pąkami. Najczęściej owłosienie to przyjmuje formę trwałego lub długo utrzymującego się kutneru (Martínez González & González-Villarreal, 2005). Liście długopędowe mogą mieć wyraźne klapy, a ogonki liściowe są mniej lub bardziej okrągłe w przekroju (Dickmann & Kuzovkina, 2014; Vázquez-García et al., 2019). Przysadki nieznacznie powcinane lub całobrzegie (Vázquez-García et al., 2017; Vázquez-García et al., 2019). Znamiona żółtawozielone (rzadziej zacerwienione). Pędy taksonów należących do tej sekcji ukorzeniają się w różnym stopniu. Topole te są związane przede wszystkim z terenami wilgotnymi, dolinami rzecznyymi, brzegami cieków i zbiorników wodnych (Dickmann & Kuzovkina, 2014).

6b. Podsekcja Trepididae (Dode) Tamm

Podsekcja osik tworzona jest przez pięć gatunków. Dwa pochodzą z Ameryki Północnej (*P. grandidentata* i *P. tremuloides*), jeden jest eurazjatycki (*P. tremula*), a dwa o zasięgu ściśle azjatyckim (*P. adenopoda* Maxim. i *P. gamblei* Haines). Eurazjatycka *P. tremula* wykazuje bardzo dużą zmienność w obrębie swojego występowania (Bugala, 1973). Formy o owłosionych i nagich pędach oraz liściach są spotykane z różną częstotliwością na tych samych obszarach, w związku z czym wydzielenie kilku odmian geograficznych na podstawie tych cech nie wydaje się właściwe; mogą być one ujęte jako odmiana typowa *P. tremula* var. *tremula*. Dwa gatunki azjatyckie, *P. davidiana* Dode oraz *P. sieboldii* Miq., mogą być rozważane jako odmiany geograficzne: *P. tremula*, odpowiednio var. *davidiana* (Dode) C.K.Schneid. oraz var. *sieboldii* (Miq.) H.Ohasi („International Plant Names Index”; Dickmann & Kuzovkina, 2014).

Liście topól z podsekcji Trepididae są nagie lub owłosione jedwabistymi, czasem szpeciniastymi włoskami, które szybko zanikają (Dode, 1905; Martínez González & González-Villarreal, 2005). Liście mają silnie bocznie spłaszczone ogonki (Eckenwalder, 1996a). Przysadki są wyraźnie głęboko powcinane. Znamiona przeważnie czerwono purpurowe. Pędy nie ukorzeniają się lub ukorzeniają się bardzo słabo. Gatunki te są częściej spotykane poza terenami związanymi bezpośrednio z wodami, także w lasach (Dickmann & Kuzovkina, 2014).

Podsumowanie

Systematyka topól wciąż nie jest do końca ustalona. Na przestrzeni lat podział rodzaju na jednostki niższego rzędu ulegał zmianom. Można spotkać się z dwoma skrajnymi poglądami dotyczącymi systematyki, tj. dążeniu do złożonego podziału na podrodzaje, sekcje i podsekcje (Bugala, 1967) oraz prostym podziałem na sekcje (Eckenwalder, 1996a). Liczba gatunków topól wciąż nie jest jednoznacznie określona, odkrywane są nowe, jak na przykład opisane w ostatnich latach topole pochodzące z Meksyku, tj. *P. luziarum* oraz *P. primaveralebensis*. Spora część gatunków licznie opisywanych na przełomie XIX i XX w. nie została wciąż dokładnie zbadana i jednoznacznie zweryfikowana pod względem ich przynależności taksonomicznej – dotyczy to głównie azjatyckich topól balsamicznych. Niektórzy autorzy łączą zbliżone do siebie taksony, grupując je w randze gatunku; są to jednak zmiany, co do których nie wszyscy są zgodni. Sytuacja taka dotyczy m.in. północnoamerykańskich topól balsamicznych, wśród których *P. balsamifera* i *P. trichocarpa* postrzegane są przez niektórych badaczy jako jeden gatunek, podzielony na dwa podgatunki (*P. balsamifera* subsp. *balsamifera* oraz *P. balsamifera* subsp. *trichocarpa* (Torr. & A.Gray) Brayshaw) (Brayshaw, 1965a, 1965b). Podobna sytuacja występuje w przypadku azjatyckich topól balsamicznych: *P. cathayana* Rehder, *P. maximowiczii* i *P. koreana* Rehder rozważane są jako synonimy *P. suaveolens* (Eckenwalder, 1996a). Niepewna jest także systematyka topól wielkolistnych; *P. wilsonii* oraz *P. Jacquemontiana* łączone są pod nazwą *P. glauca* (Eckenwalder, 1996a; Dickmann & Kuzovkina, 2014). Interesującym, ale wciąż niewystarczająco poznanym gatunkiem jest *P. qionghaoensis* T.Hong & P.Luo – osika rosnąca w tropikalnym klimacie wyspy Hajnan (Hong & Luo, 1987). Wszystko to sprawia, że chociaż wskazanie liczby gatunków w obrębie rodzaju jest wyjątkowo trudne, to zgodnie z najaktualniejszymi publikacjami jest ich około 35 (Eckenwalder, 1996a).

Przedstawiany tu podział na sekcje zastosowany został wcześniej przez Eckenwaldera (1996a), jednak ze względu na różnice pomiędzy gatunkami z sekcji *Populus* i możliwość ich podzielenia na dwie różniące się wyraźnie od siebie grupy, tj. topole białe oraz osiki, odpowiednie wydaje się przyjęcie podziału tej sekcji zgodnie z propozycją Tamma (1971) i wyróżnienie w niej dwóch podsekcji.

Rodzaj *Populus* L. – topola

Sekcja 1. Abaso Eckenw. – topola meksykańska

Sekcja 2. Turanga Bunge – topole różnolistne

Sekcja 3. Leucoides Spach – topole wielkolistne

Sekcja 4. Aigeiros Duby – topole czarne

Sekcja 5. Tacamahaca Spach – topole balsamiczne

Sekcja 6. *Populus* – topole białe i osiki

Podsekcja 6a. *Populus* – topole białe

Podsekcja 6b. Trepididae (Dode) Tamm – osiki

Podziękowania

Składam serdeczne podziękowania Panu Dr. hab. Jackowi Borowskiemu za poświęcony czas oraz cenne uwagi wniesione do niniejszej pracy oraz Panu Dr. Jasonowi A. Smithowi za udostępnione materiały oraz konsultacje dotyczące gatunków meksykańskich i azjatyckich.

Literatura

- Bartkowiak S, Bugała W. 1978. *Populus × wilsocarpa* nowy mieszańiec topoli otrzymany w Arboretum Kórnickim. *Arboretum Kórnickie* 23:219–232.
- Białobok S. 1964. Studies on *Populus tomentosa* Carr. *Arboretum Kórnickie* 9:5–34.
- Białobok S, Bugała W. 1951. Przegląd prac hodowlanych nad topolami i wyniki dotychczasowych obserwacji przeprowadzonych nad niektórymi mieszańcami topoli w Kórniku. *Rocznik Sekcji Dendrologicznej PTB* 7:130–158.
- Brayshaw TC. 1965a. Native poplars of Southern Alberta and their hybrids. Publication 1109. Ottawa: Department of Forestry.
- Brayshaw TC. 1965b. The status of the Black cottonwood (*Populus trichocarpa* Torrey and Gray). *Canadian Field-Naturalist* 79:91–95.
- Browicz K. 1966. *Populus ilicifolia* (Engler) Rouleau and its taxonomic position. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 35(2):325–335.
- Bugała W. 1956. Topole północno-amerykańskie sekcji Aigeiros DUBY i ich wpływ na uprawę topoli w Europie. *Rocznik Sekcji Dendrologicznej PTB* 11:225–261.
- Bugała W. 1957. Północnoamerykańskie topole sekcji Tacamahaca Spach i ich uprawa w Europie. *Rocznik Sekcji Dendrologicznej PTB* 12:359–378.
- Bugała W. 1967. Systematyka euroazjatyckich topoli z grupy *Populus nigra* L. *Arboretum Kórnickie* 12:5–219.
- Bugała W. 1973. Systematyka i zmienność. W: Białobok S red. *Topole: Populus* L. Warszawa, Poznań: PWN, 9–136.
- Bugała W. 1991. Drzewa i krzewy dla terenów zieleni. Warszawa: Państwowe Wydawnictwo Rolnicze i Leśne.
- Bugała W, Stecki Z. 1961. Mieszańce *Populus maximowiczii* Henry i dotychczasowe wyniki ich uprawy w Kórniku. *Arboretum Kórnickie* 6:93–114.
- Bunge A. von 1852. Beitrag zur Kenntniss der Flora Russlands und der Steppen Central-Asiens. *Mémoires Présentés à l'Académie Impériale des Sciences de St.-Pétersbourg par Divers Savants et lus dans ses Assemblées* 7:498.
- Dickmann DI. 2001. An overview of the genus *Populus*. W: Dickmann DI, Isebrands JG, Eckenwalder JE, Richardson J red. *Poplar culture in North America*. Ottawa: NRC Research Press, National Research Council of Canada, 1–42.
- Dickmann DI, Kuzovkina J. 2014. Poplars and willows of the world, with emphasis on silviculturally important species. W: Isebrands JG, Richardson J red. *Poplars and willows: Trees for society and the environment*. CAB International, FAO, 8–91.
- Dode LA. 1905. Extraits d'une monographie inédite du Genre *Populus*. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle d'Autun* 18:161–231.
- Duby JE. 1828. *Botanicon gallicum seu Synopsis plantarum in flora Gallica descriptorum*, Paris: Bouchard-Huzard, 427.
- Eckenwalder JE. 1977. North American cottonwoods (*Populus*, Salicaceae) of section Abaso and Aigeiros. *Journal of the Arnold Arboretum* 58(3):193–208.
- Eckenwalder JE. 1980. Foliar heteromorphism in *Populus* (Salicaceae), a source of confusion in the taxonomy of Tertiary leaf remains. *Systematic Botany* 5:366–383.
- Eckenwalder JE. 1996a. Systematics and evolution of *Populus*. W: Bradshaw HD Jr, Heilman PE, Hinckley TM, Stettler RF red. *Biology of Populus and its implications for management and conservation*. Ottawa: NRC Research Press, 7–30.
- Eckenwalder JE. 1996b. Taxonomic signal and noise in multivariate interpopulational relationships in *Populus mexicana* (Salicaceae). *Systematic Botany* 21(3):261–271.
- Fang Z, Zhao S, Skvortsov AK. 1999. Salicaceae. W: Wu Z-Y, Raven PH red. *Flora of China: Cycadaceae through Fagaceae* 4. Beijing, St Louis: Science Press, Missouri Botanical Gardens Press, 139–274.
- FAO. 1979. *Poplars and willows in wood production and land use*. Rome: Food and Agriculture Organization of The United Nations.
- Haines HH. 1906. On two new species of *Populus* from Darjeeling. *Botanical Journal of the Linnean Society* 37:407–409.
- Hamzeh M, Dayanandan S. 2004. Phylogeny of *Populus* (Salicaceae) based on nucleotide sequences of chloroplast TRNT-TRNF region and nuclear rDNA. *American Journal of Botany* 91:1398–1408.
- Hamzeh M, Perinet P, Dayanandan S. 2006. Genetic relationships among species of *Populus* (Salicaceae) based on nuclear genomic data. *Journal of the Torrey Botanical Society* 133:519–527.
- Hara H, Williams LHJ, Stearn WT. 1982. An enumeration of the flowering plants of Nepal. Vol. 3. London: Trustees of British Museum (British Museum).
- Hartig T. 1851. *Vollständige Naturgeschichte der forstlichen Culturpflanzen Deutschlands*. Berlin: Förstner, 427–445.
- Hejmanowski S. 1975. *Uprawa topoli*. Warszawa: Państwowe Wydawnictwo Rolnicze i Leśne.
- Hong T, Luo P. 1987. A new species of *Populus* in tropical forests from Hainan. *Bulletin of Botanical Research Harbin* 7(3):67–70.
- International Plant Names Index. Na stronie: <https://www.ipni.org/?q=Populus> (dostęp 4.12.2020).
- Jarmolenko A. 1949. Genus novum ex familia Salicaceae. *Notulae Systematicae* 11:67–73.
- Linnaeus C. 1753. *Species plantarum*. Vol. 2. Holmiae: Laurentii Salvii, 1034–1035.
- Martínez González RE, González-Villarreal LM. 2005. *Taxonomía y biogeografía del género Populus (Salicaceae) en México*. Guadalajara: Universidad de Guadalajara.
- Reichenbach L. 1830. *Flora Germanica Excursoria*. Lipsiae: Carolum Cnobloch, 173–174.

- Schilling T. 1999. *Populus jacquemontii* var *glauca*. The New Plantsman 6:96–98.
- Schneider CK. 1917. Salicaceae. W: Sargent C red. *Plantae Wilsonianae*. Vol. 3. Cambridge: The University Press, 16–39.
- Schreiner EJ, Stout AB. 1934. Description of ten new hybrid poplars. Bulletin of the Torrey Botanical Club 61:449–460.
- Seneta W, Dolatowski J. 2012. *Dendrologia*. Warszawa: PWN.
- Smith RL, Sytsma KJ. 1990. Evolution of *Populus nigra* (sect. *Aigeiros*): introgressive hybridization and the chloroplast contribution of *Populus alba* (sect. *Populus*). American Journal of Botany 77:1176–1187.
- Spach E. 1841. *Revisio Populorum*. Annales des Sciences Naturelles. Partie Botanique 15:28–33.
- Tamm Ü. 1971. *Eestis kasvavad paplid*. Abiks Loodusevaatlajale 62. Tallin: Eesti NSV Teaduste Akadeemia.
- Trees and Shrubs Online. Na stronie: <https://treesandshrubs-online.org/articles/populus/populus-glauca/> (dostęp 4.12.2020)
- Tidestrom I. 1911. Notes on *Populus*, Plinius. The American Midland Naturalist 2:29–35.
- Tyszkiewicz S. 1956. *Topola – jej znaczenie gospodarcze i uprawa*. Warszawa: Państwowe Wydawnictwo Rolnicze i Leśne.
- Vázquez-García JA, Muñiz-Castro MÁ, Martínez-González RE, Nieves-Hernández G, Pulido-Ávila MG, Hernández-Vera G, Zuno Delgadillo O. 2019 *Populus primaveralensis* sp. nov. (Salicaceae, Malpighiales), a new species of white poplar from the Bosque La Primavera Biosphere Reserve in western Mexico. European Journal of Taxonomy 498:1–16.
- Vázquez-García JA, Muñiz-Castro MÁ, Padilla-Lepe J, Pulido-Ávila MG, Nieves-Hernández G, Martínez-González RE. 2017. *Populus luzae* (Salicaceae), a new species of white poplar endemic to the western Transmexican Volcanic Belt, in Zapopan, Jalisco, Mexico. Phytotaxa 328:243–256.
- Wang D, Wang Z, Du S, Zhang J. 2015. Phylogeny of section *Leuce* (*Populus*, Salicaceae) inferred from 34 chloroplast DNA fragments. Biochemical Systematics and Ecology 63:212–217.
- Wang Z, Du S, Dayanandan S, Wang D, Zeng Y, Zhang J. 2014. Phylogeny reconstruction and hybrid analysis of *Populus* (Salicaceae) based on nucleotide sequences of multiple single-copy nuclear genes and plastid fragments. PLoS ONE 9:e103645.
- Wesmael A. 1868. *Populus*. W: Candolle A, Candolle AP red. *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis, sive, Enumeratio contracta ordinum generum specierumque plantarum huc usque cognitarium, juxta methodi naturalis, normas digesta*. Pars 16(2). Parisii: Sumptibus Victoris Masson et filii, 323–331.
- Zhou A-P, Zong D, Gan P-H, Zou X-L, Zhang Y, Dan L. 2018. Analyzing the phylogeny of poplars based on molecular data. PLoS ONE 13:e0206998.
- Zong D, Gan P, Zhou A, Zhang Y, Zou X, Duan A, Song Y, He C. 2019. Plastome sequences help to resolve deep-level relationships of *Populus* in the family Salicaceae. *Frontiers in Plant Science* 10. DOI: 10.3389/fpls.2019.00005.
- Zieliński J, Biel G, Danielewicz W, Tomaszewski D, Gawlak M. 2015. Różowokwiatowe robinie (*Robinia L.*, Fabaceae) dziczejące w Polsce. *Rocznik Polskiego Towarzystwa Dendrologicznego* 63:9–33.