Le groupe de *Papaver dubium* (Papaveraceae) en Lorraine belge

Annie Remacle
Grand-rue 34, B-6747 Châtillon [annie.remacle2@gmail.com]

Illustrations de l'auteure.

Résumé. – Lors d'une recherche menée dans l'extrême sud de la Belgique, les exemplaires de *Papaver dubium* s.l. ont pu être répartis en trois « phénotypes » (P1, P2 et P3) sur la base d'une combinaison de caractères : la coloration du latex frais et sec, la forme et la pilosité des boutons, la forme des capsules et secondairement certains caractères des feuilles de la rosette et des feuilles caulinaires supérieures. Une première carte de répartition a été établie en 2019-2020 pour chaque phénotype. Les bords de voiries, le domaine ferroviaire, les cimetières et les zones remaniées constituent les milieux les plus fréquemment occupés par ces thérophytes liés aux lieux perturbés. P1, le plus répandu dans la région, correspond au taxon subspécifique *P. dubium* subsp. *dubium*. Le plus rare, P2, pourrait être rattaché à *P. dubium* subsp. *lecoqii* et P3 au taxon *confine*, présent notamment en Allemagne mais dont la validité taxonomique est encore mise en doute. Deux phénotypes cohabitent dans de nombreuses localités, beaucoup moins souvent les trois phénotypes. Le principal objectif de cette publication est d'attirer l'attention des botanistes et naturalistes sur *Papaver dubium* s.l. dont la systématique est encore largement controversée.

Abstract. – **The *Papaver dubium* group (Papaveraceae) in Belgian Lorraine**. During a research in the extreme south of Belgium, the plants of *P. dubium* s.l. could be divided into three 'phenotypes' (P1, P2 and P3) based on a combination of characters: the colour of fresh and dry latex, the shape and pilosity of the buds, the shape of the capsules; and secondarily some characters of the rosette leaves and of the upper stem leaves. An initial distribution map was established in 2019-2020 for each phenotype. Roadsides, railway environments, cemeteries and reworked areas are the habitats most frequently occupied by these therophytes characteristic of disturbed places. Two phenotypes cohabit in numerous localities, less often the three phenotypes. P1, the most common in the region, belongs to the subspecific taxon *P. dubium* subsp. *dubium*. The rarest phenotype P2 could be related to *P. dubium* subsp. *lecoqii* and P3 to the *confine* taxon present notably in Germany but whose taxonomic validity is still in doubt. Two phenotypes cohabit in many localities, much less often all three phenotypes. The main objective of this article is to draw the attention of botanists and naturalists to *Papaver dubium* s.l. whose taxonomy and systematics are still widely controversial.

Samenvatting. – De groep van *Papaver dubium* (Papaveraceae) in Belgisch Lotharingen. Tijdens een onderzoek in het uiterste zuiden van België konden de specimens van *P. dubium* s.l. verdeeld worden over drie 'fenotypes' (P1, P2 en P3) op basis van een combinatie van kenmerken: de kleur van de verse en droge latex, de vorm en pilositeit van de knoppen en de vorm van de capsules, en in tweede instantie enkele kenmerken van de rozetbladeren en bovenste stengelbladeren. In 2019-2020 werd voor elk fenotype een eerste verspreidingskaart opgesteld. Deze therofyten van verstoorde plaatsen worden vooral aangetroffen in bermen, langs spoorwegen en op begraafplaatsen en heringerichte terreinen. Het meest verbreide type in de regio, P1, komt overeen met *P. dubium* subsp. *dubium*. De zeldzaamste, P2, zou in verband kunnen worden gebracht met *P. dubium* subsp. *lecoqii* en P3 met het taxon *confine*, dat met name in Duitsland voorkomt, maar waarvan de taxonomische geldigheid betwist wordt. Op veel plaatsen komen twee fenotypes naast elkaar voor, veel minder vaak de drie fenotypes samen. Deze publicatie beoogt de aandacht van botanici en naturalisten te vestigen op *Papaver dubium* s.l., waarvan de systematiek nog grotendeels omstreden is.

DOI 10.5281/zenodo.5731694 – © Copyright 2021 A. Remacle

Introduction

Lors de prospections floristiques menées en Lorraine belge, l'espèce *Papaver dubium* L. a été observée en de nombreux endroits. D'après la *Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des Régions voisines* (Lambinon & Verloove 2012 : 97), deux sous-espèces sont présentes dans la dition de cette flore : subsp. *dubium* (syn. : *P. dubium* L. s. str.) et subsp. *lecoqii* (Lamotte) Syme (syn. : *P. lecoqii* Lamotte). Cette dernière est considérée comme menacée d'extinction en Wallonie par les auteurs de la Liste rouge (Saintenoy-Simon et coll. 2006) qui signalent toutefois que son statut de conservation est peut-être méconnu.

Les deux critères diagnostiques mentionnés dans la clé de la *Nouvelle Flore* pour séparer ces deux taxons infraspécifiques sont la couleur du latex, à l'état frais et après dessication, et la forme de la capsule. L'utilisation de cette clé a cependant posé problème et a conduit à rechercher des informations bibliographiques sur ce taxon complexe, étudié depuis plus de 50 ans sur les plans notamment morphologique, biochimique (alcaloïdes, pigments floraux) et génétique (e.a. McNaughton & Harper 1960a et b ; Acheson *et al*. 1962 ; Rogers 1969 et 1971 ; Koopmans 1970 ; Kubát 1980 ; Kadereit 1989 ; Hörandl 1994 ; Klapproth & Kadereit 1995 ; Bomble & Jagel 2016).

La présente étude décrit les plantes de *P. dubium* s.l. observées en Lorraine belge en s'appuyant sur les caractères suivants : la couleur du latex frais et sec, la forme et la pilosité des boutons, la forme des capsules et, dans une moindre mesure, les caractères des feuilles basales et supérieures. Elle a conduit à la reconnaissance de trois « phénotypes » ou « taxons » possibles.

Cette publication a comme principal objectif d'attirer l'attention des botanistes et naturalistes sur *Papaver dubium* s.l. Elle fournit en outre une première image de la distribution et de l'écologie des trois « phénotypes » ou « taxons » possibles dans cette petite région située dans l'extrême sud de la Belgique, voisine de la Lorraine française et du Grand-Duché de Luxembourg.

Le groupe de *Papaver dubium* en Europe occidentale

Papaver argemone L., *P. rhoeas* L. et *P. dubium* sont des archéophytes introduits dans nos contrées depuis très longtemps (Lambinon & Verloove 2012) ; ils accompagnent les cultures depuis la Préhistoire (Tison & de Foucault 2014). Seul *P. dubium,* facile à distinguer des deux autres espèces, est traité ici.

Le tableau 1 indique de façon très succincte les taxons du complexe de *P. dubium* signalés en Belgique et dans les pays voisins ou proches de celle-ci, et considérés selon les sources comme des espèces ou des sous-espèces.

Il nous semble utile de reprendre ici les informations données par les deux récentes flores françaises citées dans le tableau 1, car ces ouvrages posent bien le problème taxonomique relatif au groupe de *P. dubium*.

– Dans une note de la *Flora Gallica*, Tison & de Fou-

Tableau 1. Sous-espèces ou espèces du groupe de *P. dubium* mentionnées en Belgique et dans les pays voisins ou proches de celle-ci. Les sites internet ont été consultés entre janvier et avril 2021.

Pays	Taxons				Références
	dubium	*lecoqii*	*confine*	*austro-moravicum*	
Belgique	+	+			Lambinon & Verloove (2012)
France	+	+	+*		Jauzein & Nawrot (2013) Tison & de Foucault (2014) Tison *et al*. (2014) Vernier (2020) https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/112303/tab/taxo
Allemagne	+	+	+	+**	Haeupler & Muer (2000) Oberdorfer (2001) Bomble & Jagel (2016) Jäger *et al*. (2017) https://www.floraweb.de
Pays-Bas	+				Duistermaat (2020) https://www.floron.nl
Luxembourg	+				Colling (2005) https://data.mnhn.lu
Îles Britanniques	+	+			Stace (2019) https://bsbi.org/taxon-lists https://www.brc.ac.uk/plantatlas
Suisse	+	+			Lauber & Wagner (2000) https://www.infoflora.ch/fr/flore.html
Autriche	+		+	+	Hörandl (1994) Fischer *et al.* (2008) Klotz (2015)

* En France, description de *confine* par Jordan (1861).

** En Allemagne, *austromoravicum* [nom actuel : *Papaver maculosum* subsp. *austromoravicum* (Kubát) Kubát] n'a été observé qu'en Bavière où il est classé comme « unbeständig » : Meierott 2008 ; http://daten.bayernflora.de/de/checklist_pflanzen.php ; Hand *et al*. 2020.

cault (2014 : 878) signalent : « la « subsp. *confine* » décrite du Cher par Jordan (1861), réhabilitée en Autriche par Hörandl (1994) [*P. dubium* subsp. *confine* (Jord.) Hörandl ; syn. : *P. confine* Jord.], ne semble morphologiquement pas séparable de la subsp. *lecoqii*, également décrite de France centrale (Auvergne) et apparemment inconnue de cette auteure[1]. La confiance habituellement accordée à la couleur du latex chez la subsp. *lecoqii* a brouillé les pistes : s'il est toujours rougeâtre après dessiccation, il peut varier du blanc au jaune vif à l'état frais (ce dernier cas étant le plus rare) et il est donc erroné de baser ce nom uniquement sur des plantes à latex jaune ».

– Dans la *Flore de la France méditerranéenne continentale* (Tison *et al*. 2014 : 544), les auteurs considèrent que *P. lecoqii* est inclus dans *P. dubium* et expliquent, dans une note : « *P. dubium* est très variable. *P. lecoqii*, parfois considéré comme espèce ou sous-espèce autonome, ne diffère du type que par des caractères informels et mal corrélés entre eux (latex jaunissant un peu plus à l'air, capsule un peu plus courte), voire inconstants (couleur des graines et des anthères, longueur des étamines et des rayons stigmatiques) ; il a surtout tendance à accompagner régulièrement le type, surtout en montagne, et risque donc de n'être qu'un aspect de la variabilité normale de l'espèce ».

Par ailleurs, Jauzein & Nawrot (2013 : 348) précisent dans la flore d'Île-de-France : « Le caractère du latex jaunissant est retenu par les auteurs car valable au Royaume-Uni… mais pas vraiment en France ! … La séparation de ces deux cytotypes [le type *dubium* et *lecoqii*] pourrait être assez nette dans le nord-ouest de l'aire (zone de migration assez récente), mais plus confuse dans le bassin méditerranéen ».

Les caractères diagnostiques mentionnés dans la littérature pour l'identification des taxons de *P. dubium* s.l. sont nombreux, principalement : la couleur du latex frais et sec ; la forme de la capsule ; la coloration, la découpure et la pilosité des feuilles, en particulier des basales et des caulinaires supérieures ; la pilosité de la partie inférieure du pédoncule floral ; l'indument et la forme des boutons ; la coloration et la forme des pétales qui se recouvrent ou non ; la coloration des anthères et leur localisation par rapport au disque stigmatique ; le nombre et la longueur des rayons stigmatiques, plus précisément leur distance par rapport au bord du disque ; les lobes du disque stigmatique qui se touchent simplement ou se recouvrent ; la couleur et la taille des graines. Leur valeur diagnostique, souvent considérée comme faible, douteuse ou même nulle pour certains caractères, a été discutée par différents auteurs, entre autres McNaughton & Harper (1960b), Rogers (1971), Kubát (1980), Hörandl (1994), Klapproth & Kadereit (1995) et Bomble & Jagel (2016).

[1] Hörandl (1994 : 407 et 426) considère comme erronées les données de *P. dubium* subsp. *lecoqii* provenant d'Autriche, qu'elle rapporte à la subsp. *confine*. La clé proposée par l'auteure pour *Papaver dubium* s.l., valable pour l'Autriche, exclut la subsp. *lecoqii* ; elle précise toutefois, dans une remarque, les principaux critères discriminants de ce taxon.

Parmi les quatre taxons du tableau 1, *dubium* est hexaploïde (2n = 6 × 7 = 42) et les trois autres tétraploïdes (2n = 4 × 7 = 28) (e.a. Kubát 1980 ; Hörandl 1994 ; Klapproth & Kadereit 1995 ; Rice *et al*. 2015 ; Paule *et al*. 2017). Diverses expérimentations ayant trait à la biologie de la reproduction (McNaughton & Harper 1960a ; Rogers 1969 ; Hörandl 1994 ; Klapproth & Kadereit 1995) ont démontré leur autogamie, contrairement à *P. rhoeas* qui est allogame. L'autopollinisation est facilitée par l'ouverture des anthères dans le bouton un ou deux jours avant l'anthèse et par leur position très proche des stigmates.

Matériel et méthodes

Comme écrit dans l'introduction, la combinaison de la couleur du latex et de plusieurs caractères morphologiques a permis de répartir les exemplaires de *P. dubium* s.l. observés entre trois « phénotypes » ou « taxons » présumés (pour des raisons de facilité, le terme « taxon » sera le plus souvent employé). Ceux-ci seront simplement désignés dans la suite de cet article par P1, P2 et P3.

Pour faciliter l'observation des trois taxons présumés depuis le stade plantule jusqu'à la libération des graines, des plants ont été cultivés dans un potager en 2019 et 2020 à partir de graines récoltées dans quelques populations.

● *Caractères étudiés*

Les caractères pris en compte sont brièvement décrits ci-dessous, ainsi que le protocole de collecte des échantillons. De manière générale, le prélèvement des boutons et des capsules, organes destinés à fournir des données biométriques, nécessite un certain choix des individus dans les populations, les plants de faible vigueur étant écartés de l'échantillonnage, comme conseillé par Hörandl (1994).

L'étude, basée sur un nombre réduit de caractères et un échantillonnage limité, ne permet pas de réaliser les analyses statistiques habituellement effectuées dans le cadre d'études biométriques.

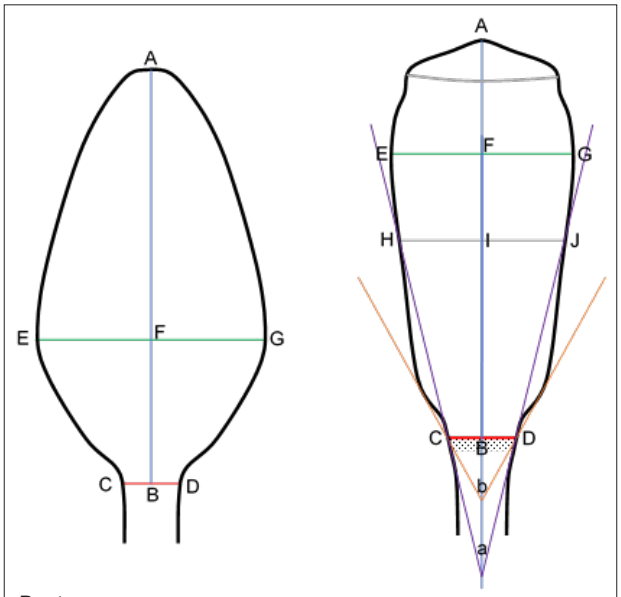
• *Coloration du latex à l'état frais et sec*

La coloration du latex requiert de récolter un échantillon de plants ou de parties de plants dans chaque station et d'examiner directement la teinte du latex exsudé. Il est aussi possible de déposer du latex provenant des échantillons sur du papier absorbant sur lequel apparaît rapidement la couleur du latex sec.

• *Forme et pilosité du bouton*

La forme du bouton est déterminée par deux rapports (Fig. 1) : le rapport « longueur/largeur maximale » (AB/EG) et le rapport « longueur de la base à la largeur maximale/longueur » (FB/AB). Ce dernier, exprimé en pourcentage, donne une indication sur la position de la plus grande largeur du bouton : au milieu, sous ou au-dessus du milieu. La mesure de la plus grande largeur des boutons exclut la base plus ou moins élargie des poils.

L'échantillon, récolté en 2020, se compose de 20 boutons provenant de quatre stations de chaque taxon, à rai-



Bouton :
Longueur : AB
Largeur maximale : EG
Longueur entre la base CD et la largeur maximale : FB

Capsule :
Longueur : AB
Largeur maximale : EG
Largeur de la base (= limite supérieure de la cicatrice florale, représentée par la bande ponctuée) : CD
Largeur à 10 mm (IB = 10 mm) à partir de la base de la capsule : HJ
Angle basal selon Rogers (1971) : a
Angle basal mesuré en 2020 : b

Figure 1. *Caractères morphologiques mesurés sur le bouton (à gauche) et la capsule (à droite).*

son d'un seul bouton par plant, prélevé au stade proche de l'ouverture (240 boutons au total). Les boutons ont été photographiés de profil en vue de réaliser leur biométrie.

La pilosité du bouton s'observe idéalement au stade bouton « intermédiaire », ni trop jeune car l'indument peut alors apparaître plus dense, ni proche de la chute des sépales car les poils peuvent être plus ou moins altérés.

- *Forme de la capsule*

Ce caractère morphologique se rapporte ici aux capsules proches de la maturité, reconnaissables à leur fermeté, et non aux capsules mûres qui ont déjà libéré tout ou partie de leurs graines, suivant ainsi Hörandl (1994) et Bomble & Jagel (2016) notamment.

La forme de la capsule est décrite par deux rapports (Fig. 1), le rapport « longueur/largeur maximale » (AB/EG) et le rapport « longueur de la base à la largeur maximale/longueur » (FB/AB), ainsi que par l'angle basal qui exprime la contraction de la base de la capsule. Le calcul de cet angle a été réalisé de deux manières.

[1] – L'angle « a », conforme à la méthode utilisée par Rogers (1971 : 264-265), se base sur la largeur de la capsule à 10 mm au-dessus de la limite supérieure de la cicatrice florale pour les taxons à capsule allongée et à 5 mm pour *P. rhoeas*. Cette distance de 10 mm, également adoptée par Jauzein (1995 : 550), a été choisie par Rogers « to ensure that the maximum width of the capsule was recorded », ce qui, d'après nos observations, est loin d'être toujours le cas. La formule appliquée ici[2] est : $a = 2\ tan^{-1}\ (HI - CB)/IB$, avec $IB = 10\ mm$.

[2] – L'angle « b », limité par les tangentes aux deux côtés de la capsule passant par les points C et D, a été mesuré sur les fruits récoltés en 2020.

Lors de la prise des échantillons destinés à la biométrie, on a prélevé, dans la mesure du possible, le fruit développé à partir de la première fleur des plants et exclu les capsules de forme irrégulière, impossibles à mesurer avec suffisamment de précision, de même que celles présentes sur des pieds porteurs d'au moins une galle sur fruit.

En 2019, l'échantillon récolté a porté sur 10 capsules prélevées sur 10 plants différents poussant dans 10 stations de chacun des trois taxons (300 capsules au total). En 2020, 20 capsules provenant de 5 autres stations ont été collectées pour chacun des trois taxons (300 fruits au total). Les capsules ont été photographiées de profil en vue de réaliser leur biométrie.

- *Feuilles*

L'examen a porté sur les feuilles basales constituant la rosette au printemps et les feuilles caulinaires supérieures, situées à la base des pédoncules floraux ou fructifères. Des échantillons ont été prélevés et mis en herbier pour chacun des trois taxons afin d'en examiner la forme du limbe et sa découpure. Aucune mesure biométrique n'a été effectuée sur les feuilles vu le temps imparti à la présente étude. De plus, l'indument n'a pas été examiné de manière approfondie.

- *Traitement statistique*

Les diverses mesures effectuées sur les boutons et les capsules ont été analysées au moyen de modèles linéaires mixtes, faisant l'hypothèse d'une distribution gaussienne des variables à expliquer (les mesures), en vue d'estimer les moyennes et les différences entre phénotypes. Dans ces modèles, les phénotypes ont été traités en tant que « facteur fixe » et les divers sites comme « facteur aléatoire ». Ce type de méthode a été choisi afin de pouvoir prendre en compte la variabilité intra- et inter-populations (Korner-Nievergelt *et al*. 2015). En effet, les classiques tests de moyenne font l'hypothèse d'une indépendance complète entre les individus sur lesquels sont effectuées les mesures. Or, dans le cadre de cette étude, les individus d'un même site sont a priori plus proches entre eux que ceux de sites distincts, engendrant ce qu'on appelle de la « pseudo-réplication », qui a pour effet de biaiser l'inférence, et en l'occurrence dans ce cas-ci, de surestimer les différences entre phé-

[2] La formule donnée par Rogers (1971 : 265) présente une erreur : $a = 2\ tan^{-1}\ (HJ - CD)/IB$. Le schéma de la capsule figurant dans Jauzein (1995 : 550) aboutit à un angle basal différent de celui de Rogers.

notypes. L'introduction d'un facteur aléatoire « sites » dans un tel modèle linéaire permet de « contrôler » cet effet site.

En pratique, l'analyse a été effectuée au moyen de la fonction « lmer » du « package » ***lme4*** (Bolker 2020), dans le logiciel R (version 3.4.3, R Core Team 2017). Une approche bayésienne a permis ensuite d'estimer les moyennes et leur intervalle « crédible » à 95% sur base des quantiles 50%, 2,5% et 97,5% de la distribution « a posteriori » obtenue par la simulation de 2000 valeurs à l'aide de la fonction « sim » du « package » ***arm*** (Gelman & Hill 2007).

● *Milieux occupés et distribution*

La répartition des taxons en Lorraine belge a été documentée en 2019 et surtout en 2020. À chaque découverte d'individus, isolés ou groupés, on a procédé à un examen attentif des plants et à des prélèvements destinés à confirmer ou préciser l'identification réalisée *in situ* (coloration du latex après dessication notamment).

Deux méthodes ont été mises en œuvre pour apporter une première contribution à la connaissance de l'aire de répartition de chacun des trois taxons présumés.

[1] – La recherche dans des sites particuliers, principalement des segments de lignes ferroviaires et des gares, des cimetières (Remacle 2020) et des carrières. Selon l'état d'avancement de la végétation des *Papaver*, les pieds y ont été localisés à l'aide d'un GPS en vue d'un examen ultérieur ou ont directement fait l'objet d'une récolte d'échantillons.

[2] – Des parcours en voiture dans les 14 communes de la Lorraine belge durant le maximum de la floraison, soit entre le 20 mai et le 4 juillet 2020, en empruntant des routes, à l'exception des autoroutes, et des chemins agricoles carrossables. Les agglomérations, surtout les plus importantes, n'ont fait l'objet que de recherches limitées et certaines routes traversant la bande forestière sinémurienne n'ont pas été parcourues.

La plage horaire la plus efficace pour la détection de *Papaver dubium* s.l. est assez réduite, s'étendant du lever du soleil jusqu'à environ 12 heures (GMT + 2), surtout en présence de pieds isolés ou de plages composées d'un petit nombre d'exemplaires. Le caractère très éphémère des fleurs s'explique par le fait que pollen et stigmates sont déjà fonctionnels dans le bouton un ou deux jours avant l'épanouissement des fleurs, comme expliqué plus haut.

Les données récoltées sont cartographiées à l'aide du logiciel QGis (version 2.18). Pour un même taxon, les observations situées à moins de 100 m les unes des autres ont été conventionnellement considérées comme une unique observation, sauf en cas de biotopes occupés différents. Les points cartographiés, qui correspondent à des « stations » dans cette publication, ne localisent pas forcément des populations différentes de ce genre à dissémination anémochore (Julve 1998). Pour chacune des stations sont notamment précisés la classe d'abondance et le biotope occupé.

Six classes d'abondance caractérisent de manière approximative l'importance des stations localisées : 1 pied isolé, 2-10, 11-50, 51-100, 101-500 et > 500 individus.

Dix types de milieux ont fourni des données :

- Le milieu ferroviaire : lignes de chemin de fer, actives ou non, plus précisément le ballast, la piste de circulation à son pied, les bordures de plain-pied et les talus ; friches connexes à la ligne ou situées dans les gares, dépôts de matériaux (cendrées, concassés, terres, etc.) et terrains remaniés résultant souvent de travaux en cours ou récents ;
- Les bords de voirie en milieu rural : bords de plain-pied ou talus souvent herbeux de routes et chemins ;
- Les bords de rue dans les villes et villages : bords recouverts ou non, pieds de mur contre le trottoir, fissures de trottoirs,… ;
- Les cimetières : allées, tombes, murs et massifs décoratifs ;
- Les carrières ;
- Le terrain militaire de Lagland : bords de voirie, buttes ou merlons sableux, pelouses sur sable,… ;
- Les terrains remaniés : accumulations de terres, concassés, inertes,… dans les zones de dépôts ou au niveau de chantiers de construction en cours ou achevés. Les friches rudérales, souvent établies sur des aires remaniées, sont arbitrairement incluses dans cette catégorie. L'origine des dépôts n'est connue qu'en cas de déblais stockés près de bâtiments récents ou en cours d'édification ;
- Les terrains agricoles : bordures de champs et parfois de prés, moins souvent intérieur des parcelles ;
- Les parkings et assimilés : aires caillouteuses, empierrées, terreuses ou recouvertes, en milieu urbanisé ou moins souvent rural ;
- Les autres milieux : milieux rarement occupés et difficilement classables dans les catégories principales, comme des murs autres que ceux des cimetières, des pelouses décoratives, des massifs ornementaux en milieu urbain et une cour de ferme.

Résultats

● Caractères étudiés

- *Coloration du latex frais et sec*

Les plants P1 et P3 ont un latex blanc qui devient à l'état sec brunâtre à brun-noir chez P1 et rougeâtre chez P3. Les plants P2 présentent en principe un latex frais d'un jaune vif ou le devenant en quelques secondes, virant au rougeâtre en séchant.

Au vu des observations réalisées, la couleur du latex frais est un caractère à prendre en considération avec beaucoup de prudence et à examiner avec attention, idéalement sur le terrain. Au moment de la coupe, les trois taxons peuvent en effet produire du latex frais blanc ou blanchâtre de façon soit permanente (P1 et P3) soit temporaire et/ou localisée (P2).

Le caractère du latex de P1 pose rarement problème : son exsudation est en général abondante lors de la section

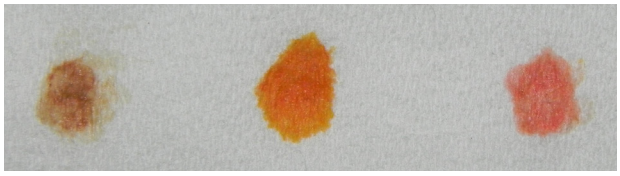


Figure 2. *Latex sec des trois taxons après séchage rapide de latex frais sur du papier absorbant : de gauche à droite, P1, P2 et P3.*

Figure 3. *Pédoncule sectionné de P3. Le latex a séché en une masse de couleur rouge très foncé, ne devant pas être confondue avec une accumulation de latex de P1.*

des tiges et souvent même des feuilles basales et du pivot racinaire ; sa couleur est d'un blanc net et vire en séchant au brun plus ou moins sombre à noirâtre (Fig. 2). Par contre, la détermination de la couleur du latex frais des deux autres taxons peut s'avérer très délicate, d'autant plus que le latex sec est de teinte rougeâtre chez ces deux taxons.

Les observations effectuées montrent, d'une part, que l'obtention de latex coloré – ou même de liquide incolore – est parfois malaisée lors de certaines coupes d'où s'écoule un « jus » plus ou moins transparent (par exemple lors de la section de certains pédoncules très jeunes et donc très courts) et, d'autre part, que la couleur du latex de P2 peut dépendre de la vigueur des plants, de leur stade de développement et de l'emplacement de la coupe des échantillons sur les plants. Le latex exsudé directement lors des coupes de pieds de P2 est souvent blanchâtre ou jaune pâle alors que seul le jaune vif est considéré ici comme caractéristique de ce taxon. Suite à ces constatations, des pieds ou parties de pieds de P2 de plusieurs origines ont été examinés en les sectionnant en différents points, depuis l'apex des ramifications jusqu'à leur base. De manière simplifiée, on peut conclure que :

– dans une petite minorité de stations et au moins chez certains individus, le latex est d'un jaune net des racines à l'apex, y compris au niveau du pétiole des feuilles de la rosette au début du printemps ;

– la coupe du pédoncule fructifère (non desséché) fournit quasi constamment du latex jaune franc à environ 5 cm sous la base de la capsule, ce qui n'est pas toujours le cas sous le bouton ou la fleur ; au moment de la fructification, des sections dans les parties basses des plantes peuvent encore donner du latex blanchâtre ou jaune pâle ;

– sur des pieds vigoureux, certaines tiges dures et déjà âgées produisent parfois peu de latex, celui-ci suintant en couronne autour du centre fistuleux ou médulleux ;

– les pieds chétifs, dont le cycle végétatif est très bref, présentent souvent un latex jaune franc dès la floraison.

La détermination de la coloration exacte du latex frais peut ainsi nécessiter une visite complémentaire de la station au moment où les plants portent des capsules plus ou moins proches de la maturité.

Dans la région concernée par l'étude, la distinction de la couleur brunâtre à brun-noir versus rougeâtre du latex sec ne prête pas à confusion (Fig. 2). Il arrive que la couleur du latex sec soit visible sur le terrain à l'endroit de blessures, principalement au niveau de la tige. La couleur ainsi notée peut s'avérer trompeuse à l'endroit des coupes de pédoncules de P2 et P3 au latex abondant ; celui-ci s'accumule, en séchant, en une masse d'un rouge très foncé, presque noir (Fig. 3).

• *Forme et pilosité des boutons*

Le rapport longueur/largeur maximale est inférieur à 2 pour l'ensemble des boutons mesurés de P1, alors qu'il est supérieur à deux pour plus des 2/3 de l'échantillon de P3 (Fig. 4). L'analyse montre une différence claire entre les moyennes estimées de P1 et P3, les intervalles crédibles ne se chevauchant pas, au contraire des autres paires de phénotypes.

Sauf rares exceptions, les 280 boutons mesurés sont les plus larges sous le milieu de leur longueur (Fig. 5). La position de la largeur maximale est la plus basse pour P1, située à moins de 40% de la longueur du bouton chez plus des ¾ des boutons mesurés. À l'opposé, plus des 2/3 des boutons de P3 ont leur plus grande largeur à plus de 40% de la longueur. Pour ce caractère, l'analyse montre une différence importante entre les moyennes estimées de P1 et P3, moindre entre P1 et P2 et non distinguable entre P2 et P3.

Les deux rapports calculés confirment la forme des boutons observée (Fig. 6 et 8). Chez P1, la forme est grossièrement losangique (rhomboïdale), avec un apex plus ou

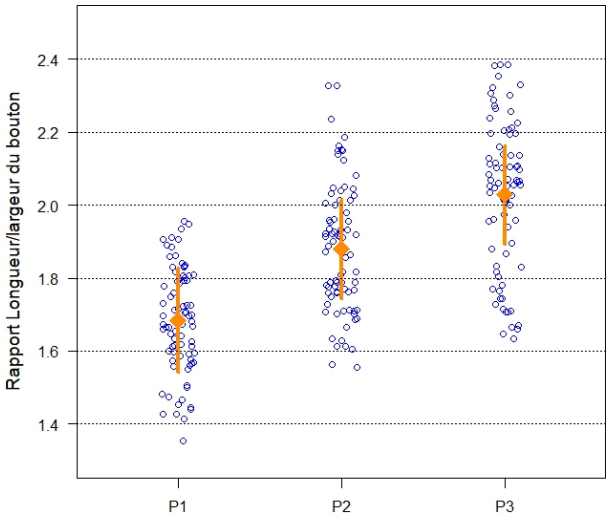


Figure 4. *Résultat du modèle linéaire mixte appliqué au rapport longueur/largeur maximale des 80 boutons de chaque taxon. Points bleus : mesure de chacun des boutons ; losanges et traits verticaux orange : moyennes estimées et intervalles crédibles à 95%.*

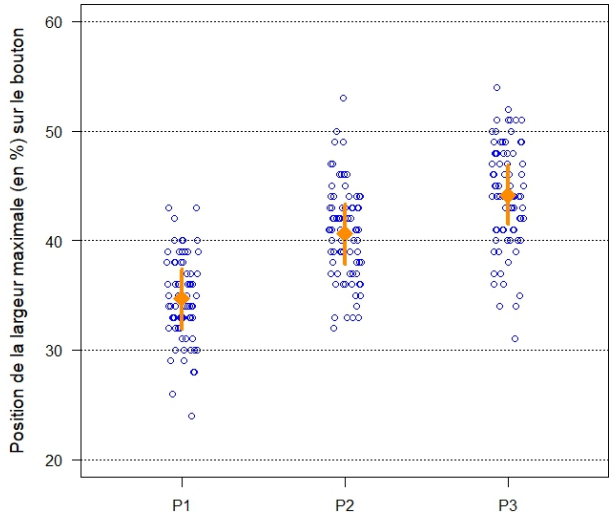


Figure 5. *Résultat du modèle linéaire mixte appliqué à la position de la largeur maximale (rapport en %) mesurée sur les 80 boutons des trois taxons.*

Figure 6. *Forme typique des boutons des trois taxons. De gauche à droite : P1, P2 et P3.*

moins pointu et fréquemment un ou plusieurs plis longitudinaux dans le tiers ou la moitié inférieur(e) ; de plus, le bouton est assez souvent un peu mou. Chez P2, la forme est plus variable, de légèrement losangique ou ovale à elliptique, tandis que chez P3, elle est globalement elliptique.

L'indument des boutons des trois taxons est caractéristique (Fig. 7 et 8). Chez P1, la pilosité est assez éparse, composée de poils assez raides dont la base est nettement épaissie. Elle est plus dense chez P2, constituée de poils à base très élargie, formant une sorte de petit bulbe de coloration souvent assez claire. Chez P3, la pilosité est plus dense que chez P1 et est formée de poils plus fins à base moins épaissie par rapport à ceux de P1 et P2 ; la longueur des poils dépasse assez souvent la moitié de la largeur maximale du bouton qui est plus doux au toucher que les boutons P1 et P2. Avec un peu d'expérience, la pilosité des trois taxons se reconnaît assez aisément en examinant la densité et l'épaississement plus ou moins marqué de la base des poils, complémentairement à la forme du bouton.

- *Forme des capsules*

Le rapport longueur/largeur maximale calculé à partir des données biométriques de l'ensemble des 600 capsules (Fig. 9) est le plus faible chez P3, le plus élevé chez P2 et intermédiaire chez P1. Une petite proportion de fruits de P3 sont moins de deux fois aussi longs que larges, comme la majorité de ceux de *P. rhoeas* (e.a. Lambinon & Verloove 2012 : 96 ; Tison & de Foucault 2014 : 877). L'analyse met en évidence des différences importantes entre les moyennes estimées des trois taxons.

Les capsules mesurées sont toutes les plus larges au-dessus du milieu de leur longueur (Fig. 10). Presque tous les fruits de P1 ont un rapport supérieur à 70%, de même que plus des ¾ de ceux de P2. La position de la largeur maximale est ainsi la plus basse pour P3. L'analyse montre que la moyenne estimée de P3 est bien distincte de celle des deux autres taxons.

L'utilisation de la formule de Rogers (1971) (Fig. 11, gauche) aboutit, pour les 300 fruits récoltés en 2020, à un angle basal le plus petit pour P1 et le plus grand pour P3. Comme suggéré dans le paragraphe méthodologique, le calcul de l'angle fournit des résultats assez différents de la mesure directe réalisée sur photo (Fig.11, droit). Les deux méthodes donnent des valeurs assez similaires pour le taxon P1 mais pas pour les deux autres, en particulier pour P3 dont l'angle mesuré est compris entre 50 et 60° pour 50% des fruits. L'analyse réalisée montre des différences de moyennes claires entre les trois taxons, la moyenne de P3 étant nettement supérieure à celle des deux autres taxons, en particulier dans le cas de l'angle mesuré.

Figure 7. *Détail de la pilosité d'un bouton de chaque taxon. De gauche à droite : P1, P2 et P3.*

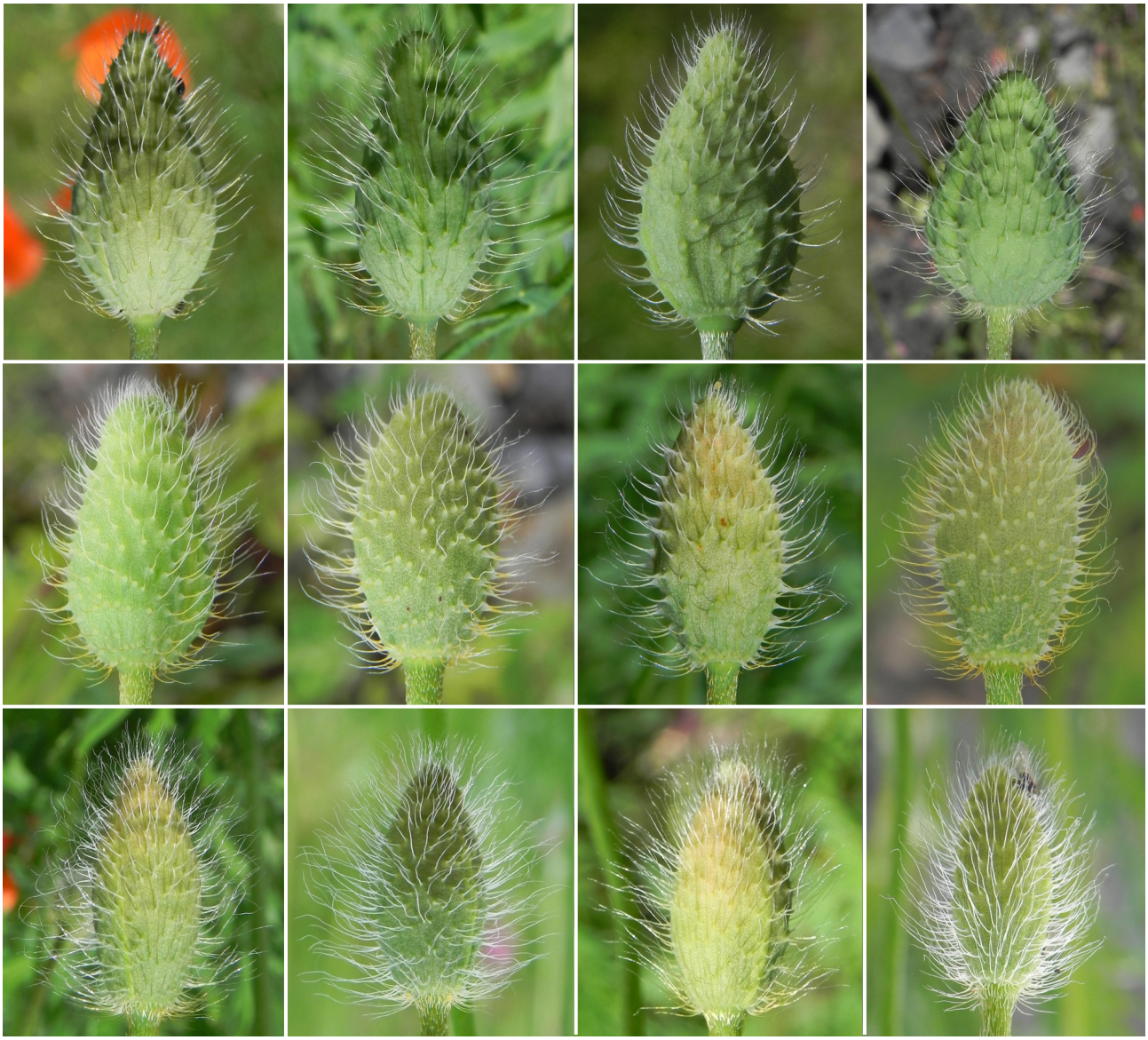


Figure 8. *Série de quatre boutons de chaque taxon : P1 (en haut), P2 (au milieu) et P3 (en bas).*

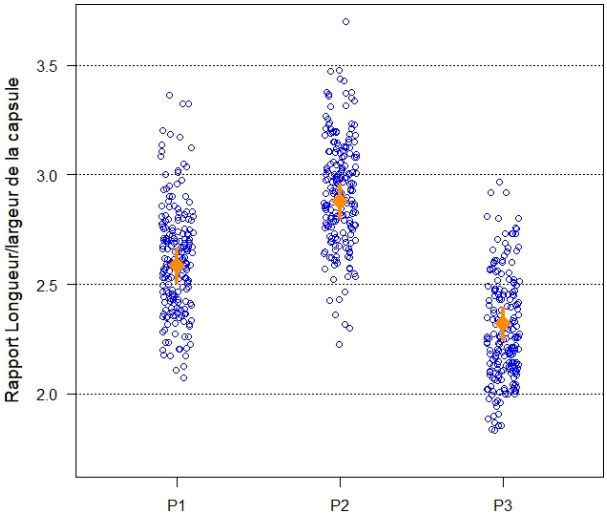


Figure 9. *Résultat du modèle linéaire mixte appliqué au rapport longueur/largeur maximale des 200 capsules des trois taxons.*

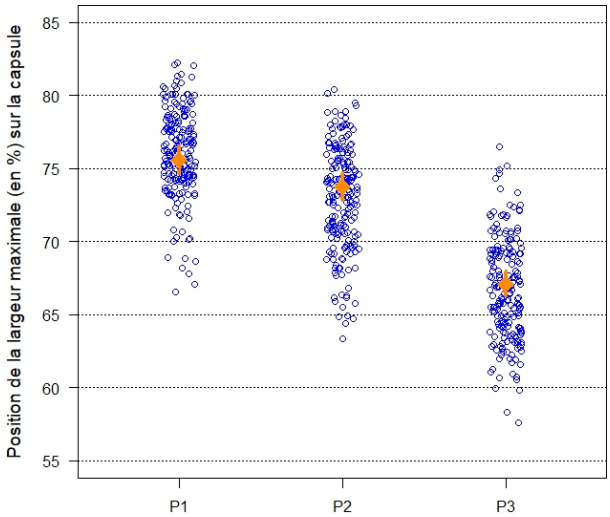


Figure 10. *Résultat du modèle linéaire mixte appliqué à la position de la largeur maximale (rapport en %) mesurée sur les 200 capsules des trois taxons.*

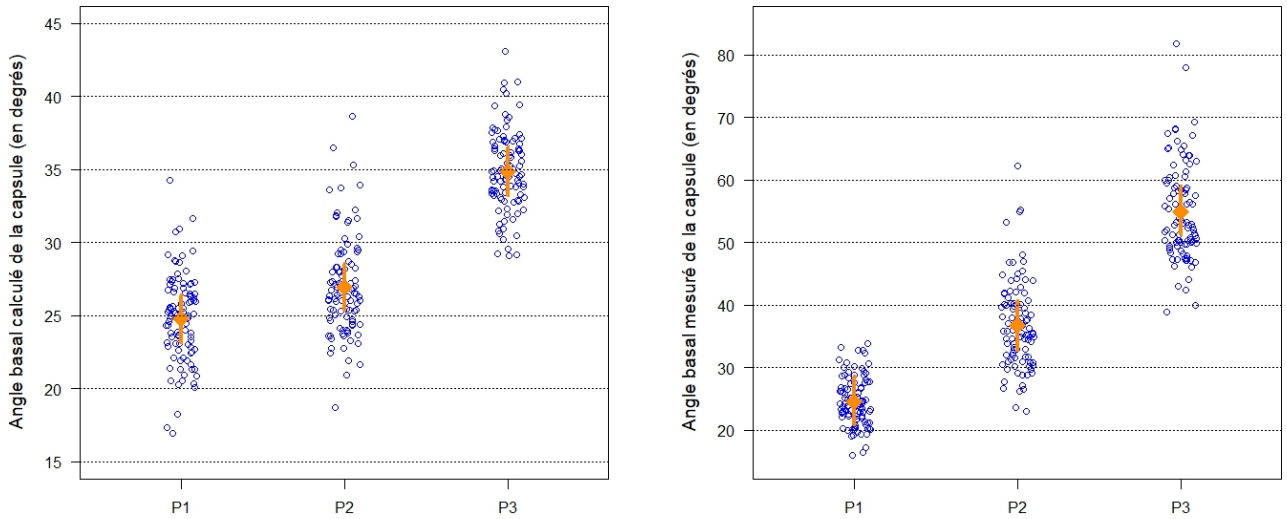


Figure 11. *Résultat du modèle linéaire mixte appliqué à l'angle basal calculé (à gauche) et à l'angle basal mesuré (à droite) pour les 300 capsules de 2020*

Figure 12. *Forme typique des capsules des trois taxons. De gauche à droite : P1, P2 et P3.*

Les deux rapports et l'angle basal relatifs à chacun des taxons confirment la forme des capsules la plus fréquemment observée (Fig. 12). La capsule de P1 est en général assez longue et régulièrement rétrécie vers le bas à partir de la largeur maximale située très haut ; elle est plus ou moins nettement cunéiforme, l'angle basal étant réduit. Le fruit de P2 est le plus souvent long, avec le diamètre maximal positionné très haut, comme chez P1 ; par rapport à P3, les côtés sont peu courbes et, chez certains fruits, presque parallèles sous la largeur maximale (fruits en partie subcylindriques) ; la base est légèrement « arrondie ». La capsule de P3 est généralement assez courte et plus ou moins trapue, avec un profil plus courbe et la largeur maximale plus basse que chez P1 et P2 ;

Tableau 2. Essai de comparaison des feuilles basales des trois phénotypes de *Papaver dubium* s.l. sur la base des premières observations réalisées en Lorraine belge.

Caractères	P1	P2	P3
Couleur du limbe (face supérieure)	Souvent d'un vert plus clair et plus nettement glauque que chez P2 et P3	Non nettement glauque	Variable, éventuellement ± glaucescent
Pilosité du limbe	En général assez éparse	Plus dense que chez P1 mais moins dense que chez P3	Plus dense et plus fine que chez P1 et P2
Couleur du pétiole et du rachis (face supérieure)	Verte, parfois rougeâtre (Fig. 14)	Assez souvent rougeâtre	Rougeâtre (Fig. 14)
Forme du limbe	Limbe souvent ± elliptique	Limbe assez large, composé le plus souvent de 4 paires de segments, parfois de 3 ou 5	Limbe en général assez étroit (rapport longueur/largeur maximale plus grand que chez P1 et P2), composé de 5 ou 6 paires de segments, parfois moins ou plus
Découpure du limbe	Pennatipartite à pennatiséqué	Pennatiséqué à parfois bipennatiséqué	Pennatiséqué à parfois bipennatiséqué
Découpure des segments latéraux	Segments pennatifides à pennatipartites	Segments pennatifides à pennatiséqués	Segments pennatifides à parfois pennatiséqués
Décurrence du limbe	Plus ou moins nette au niveau du rachis et secondairement du pétiole	Absence de décurrence ou faible décurrence sur la moitié supérieure du rachis	Absence de décurrence ou faible décurrence sur la moitié supérieure du rachis
Segments latéraux	En général sessiles	Plus ou moins pétiolulés, souvent plus nettement que chez P3	Plus ou moins pétiolulés, mais moins nettement que chez P2

Figure 13. *Série de six capsules de chaque taxon : P1 (en haut), P2 (au milieu) et P3 (en bas). Certaines capsules d'un taxon sont difficiles, voire impossibles, à distinguer des fruits d'un autre taxon.*

Figure 14. *Face supérieure de feuilles basales de P3 (en haut) et P1 (en bas) : en Lorraine belge, le rachis de P3 semble toujours d'une coloration rougeâtre caractéristique, alors qu'il l'est peu souvent chez P1 dont le pétiole est ailé suite à la décurrence du limbe.*

la base est souvent un peu « arrondie » et l'angle basal assez grand.

Pour chaque taxon, la forme de la capsule est variable entre les populations et au sein de celles-ci (Fig. 13). Toutefois, une homogénéité assez nette de la forme de la capsule a souvent été constatée *de visu* au sein des stations.

- *Feuilles*

La découpure des feuilles est, pour les trois taxons, de plus en plus forte en allant de la base à l'apex de la tige principale et des tiges secondaires des plants.

Feuilles basales – Les feuilles de la rosette sont quelque peu différentes selon qu'elles s'insèrent en bas de la rosette (premières feuilles de la plante, moins découpées) ou vers le haut de celle-ci. Il est d'ailleurs difficile, dans certains cas, de déterminer si la feuille doit être considérée comme une basale ou comme la caulinaire inférieure prenant naissance juste au-dessus de la rosette.

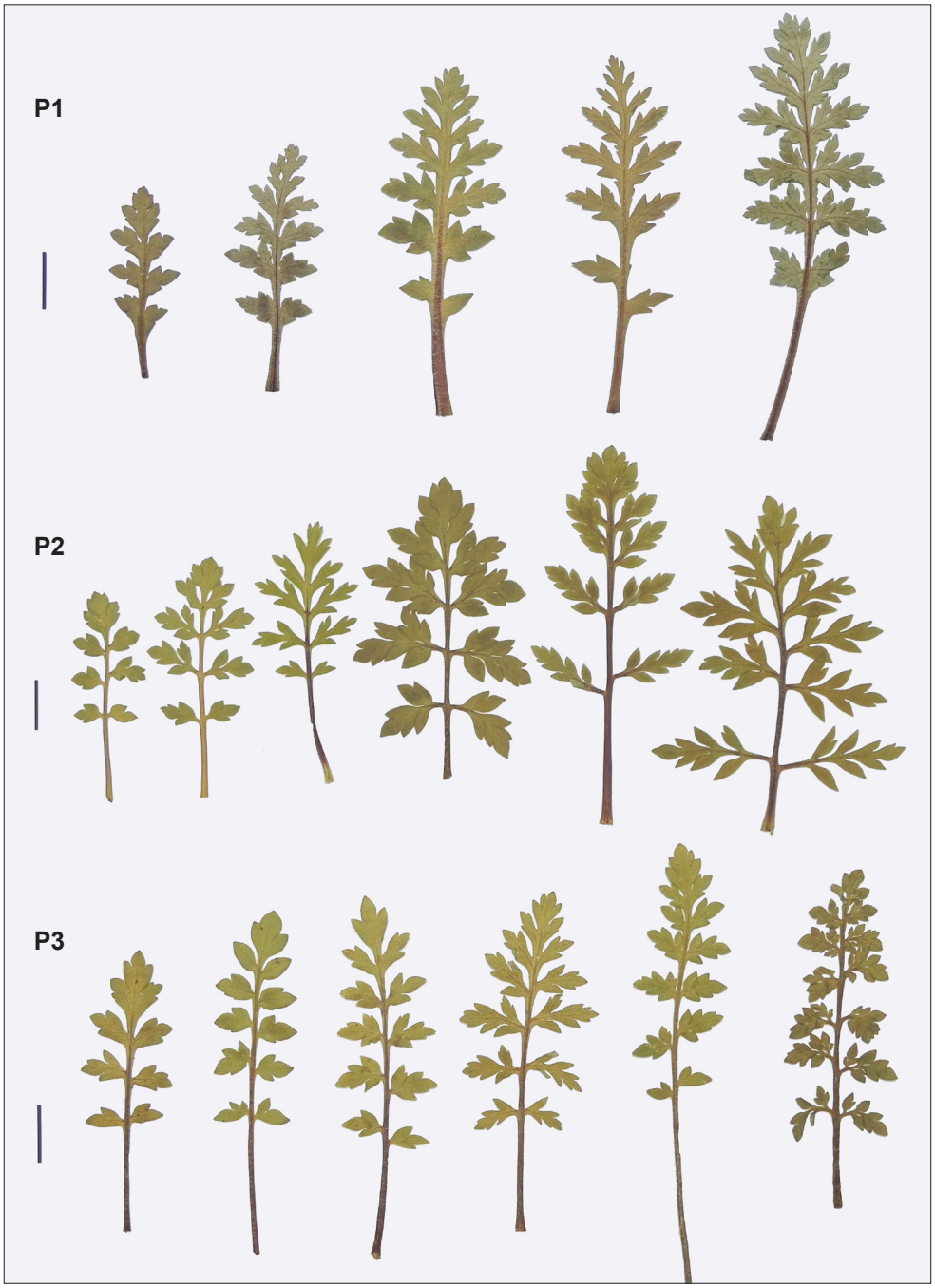


Figure 15. *Feuilles basales des trois taxons prélevées dans différentes stations : principaux types de découpure et de forme du limbe. Le pétiole de certains échantillons est incomplet. Barre d'échelle : 2 cm.*

La figure 15 montre, pour chaque taxon, une série de feuilles basilaires représentatives des principaux types de limbe observés, sélectionnées parmi les échantillons mis en herbier au cours de l'étude, tandis que les figures 16 à 18 illustrent deux rosettes de chaque taxon. En l'absence d'une étude biométrique poussée, en lien notamment avec la vigueur des plants, on ne peut qu'ébaucher une description très prudente au vu de la grande variabilité observée dans la région (Tableau 2, p. 11).

Feuilles caulinaires supérieures – La figure 19 rassemble pour chaque taxon un ensemble de feuilles caulinaires supérieures qui montre, comme pour les feuilles basales, la variabilité de la forme et surtout de la découpure de leur limbe à l'intérieur de chaque taxon. On constate en outre une forte similitude de certains échantillons des trois taxons ; ainsi, certaines feuilles de P3 présentent un limbe aussi largement décurrent que celui de P1. En l'absence d'une étude biométrique détaillée, qui prenne en considération notamment la vigueur des pieds et l'emplacement de la feuille au sein des plantes, il est hasardeux de donner un ensemble de caractéristiques, comme ébauché pour les feuilles basales. Notons simplement que les feuilles de P1 sont en général moins divisées que celles de P2 et P3, avec des segments plus largement décurrents sur le rachis. Elles sont (sub)sessiles et souvent embrassantes, ce qui est parfois aussi le cas chez les deux autres taxons. Elles ressemblent davantage aux feuilles de P3 qu'à celles de P2, fréquemment plus découpées.

Figure 16. *Rosettes de P1 au printemps, caractéristiques par leur teinte assez glauque et leur faible pilosité (à gauche : Vance, 26 avril 2019 ; à droite : Latour, 10 avril 2020).*

Figure 17. *Rosettes de P2 au printemps (à gauche : Sterpenich, 19 avril 2019 ; à droite : Houdemont, 24 avril 2019). Le pétiole et le rachis des feuilles (face supérieure) sont assez souvent de couleur pourpre plus ou moins foncée.*

Figure 18. *Rosettes de P3 au printemps. L'abondance de la pilosité se remarque notamment au niveau des pétioles, d'un rouge plus ou moins foncé dans la région (à gauche : Habay-la-Neuve, 13 mai 2019 ; à droite ; Mussy-la-Ville, 30 avril 2019).*

● *Abondance et milieux occupés*

Un total de 743 observations, considérées ici comme des stations abritant un taxon, ont été localisées : P1 est nettement plus répandu, avec 63% des points cartographiés, suivi de P3 (30%) et P2 (7%).

Deux taxons cohabitent dans 108 lieux d'observation, sachant qu'un lieu d'observation peut inclure 2 ou 3 stations si 2 ou 3 taxons y sont présents : P1 et P3 dans 92, P1 et P2 dans 9, P2 et P3 dans 7 lieux. Les taxons P1 et P3 se rencontrent ainsi ensemble dans près du quart des 743 stations tandis que les couples P1 + P2 et P2 + P3 s'observent rarement (Fig. 20). Les trois taxons poussent ensemble dans 14 lieux qui correspondent à près de 6% des stations (Fig. 21).

Le taxon le plus répandu, P1, est aussi le plus abondant dans la région (Fig. 22) : 14% de ses stations comptent plus de 50 individus ; une seule, située dans un champ, rassemble une population dépassant les 500 pieds. Les stations du taxon le plus rare, P2, renferment le plus souvent (90%) de 1 à 50 plants ; trois populations comptent toutefois entre 101 et 500 pieds.

Les milieux les plus occupés par *P. dubium* s.l. (Fig. 23, courbe) sont les bords de voirie en milieu rural et le milieu ferroviaire qui rassemblent 57% des observations.

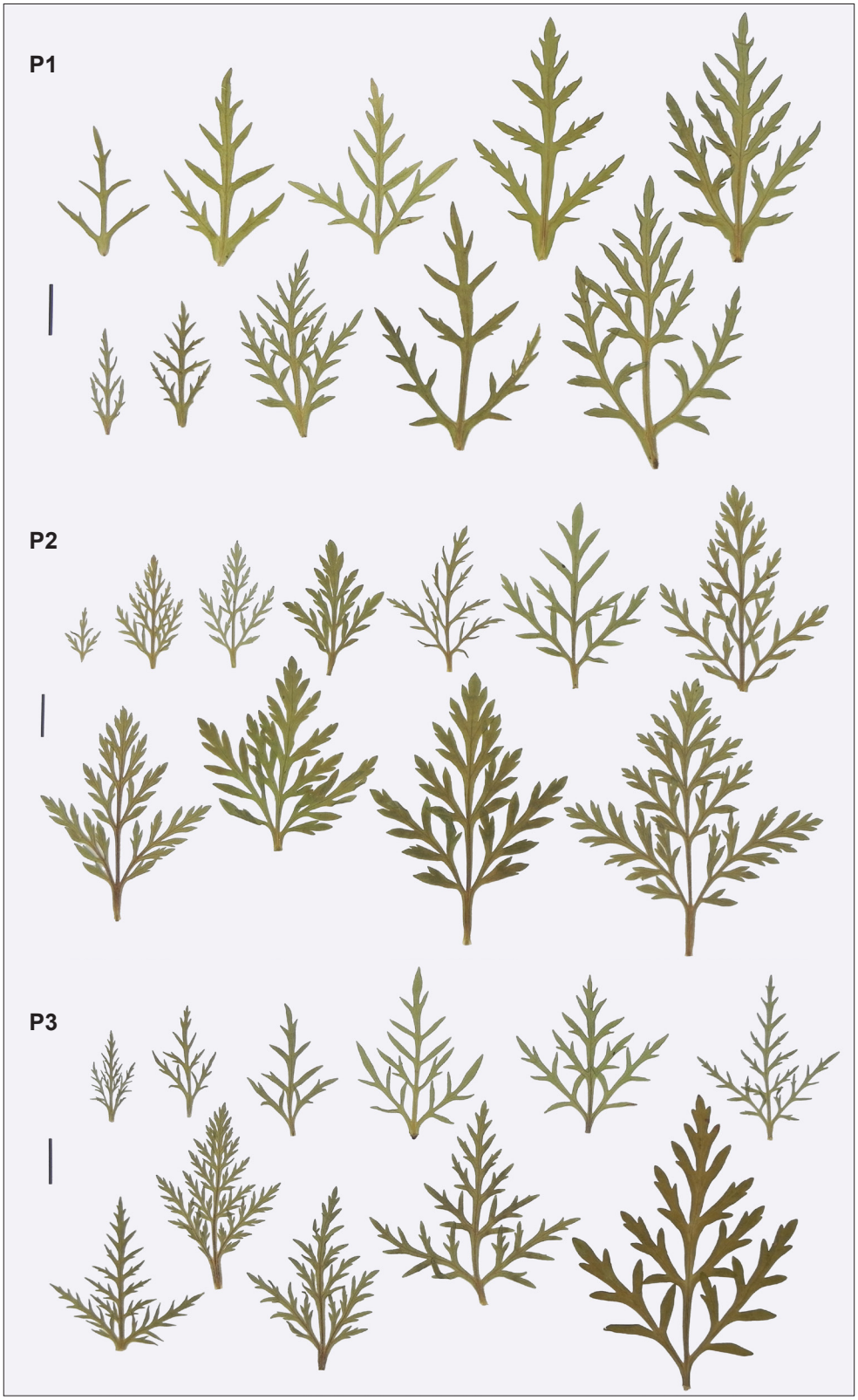


Figure 19. *Feuilles caulinaires supérieures des trois taxons prélevées dans différentes stations : principaux types de découpure et de forme du limbe. Barre d'échelle : 2 cm.*

Pour P1 (Fig. 24), ce sont les bords de voiries en milieu rural qui hébergent le plus de stations, suivis du milieu ferroviaire, pour un total de 58%. Les terrains agricoles, surtout les champs, l'hébergent peu souvent (3,8%). C'est dans le domaine ferroviaire (29%) que P2 (Fig. 25) a été le plus noté, puis dans les cimetières (19%). Une seule station a été trouvée en milieu agricole, au pied d'une clôture entre deux prés, et aucune dans le terrain militaire de Lagland. P3 (Fig. 26) est le plus présent dans le domaine ferroviaire (39%), comme P2, puis sur les bords de routes et chemins (20%). Aucun exemplaire n'a jusqu'à présent été repéré dans les terrains agricoles et à Lagland.

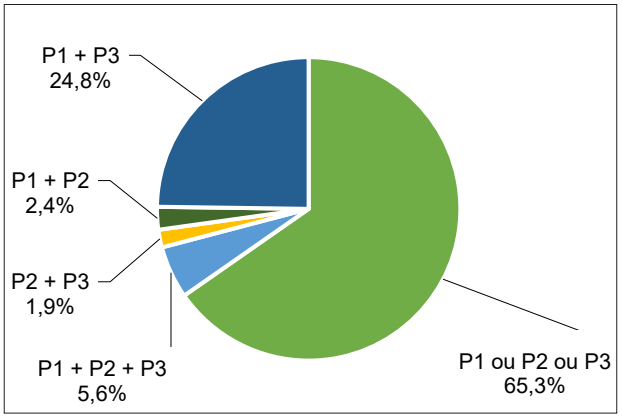


Figure 20. *Répartition des 743 observations (en %) en fonction du nombre de taxons présents.*

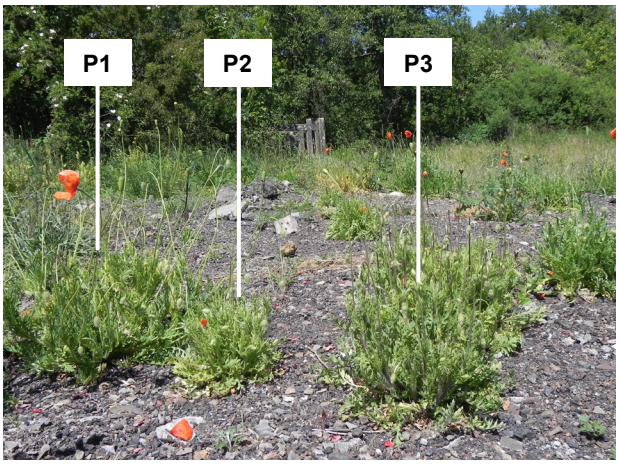


Figure 21. *Les trois taxons poussent en mélange en plusieurs endroits de la gare d'Athus (30 mai 2020). La floraison de P1 est un peu plus tardive.*

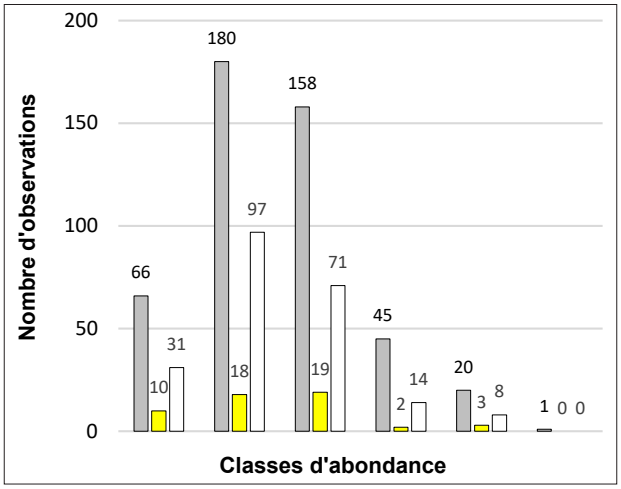


Figure 22. *Répartition des 743 observations des trois taxons entre les six classes d'abondance. Légende : gris : P1 ; jaune : P2 ; blanc : P3.*

● *Distribution*

La moindre présence de *Papaver dubium* s.l. dans la partie sud de la Lorraine belge est une réalité, l'effort de prospection ayant été sensiblement le même qu'ailleurs.

P1 est largement répandu le long des routes et chemins (Fig. 27), particulièrement dans la partie proche du vaste massif forestier de la cuesta sinémurienne. Ce taxon semble apprécier les sols issus de la Formation lithostratigraphique de Luxembourg, constituée de sables et de grès, carbonatés ou non (Boulvain *et al*. 2001 ; Belanger *et al*. non publié). En effet, il est très abondant dans et autour de certaines localités, de Muno à Sampont au nord de ce massif forestier, ainsi qu'à Gérouville et Saint-Léger au sud de celui-ci. Par contre, il s'observe assez peu,

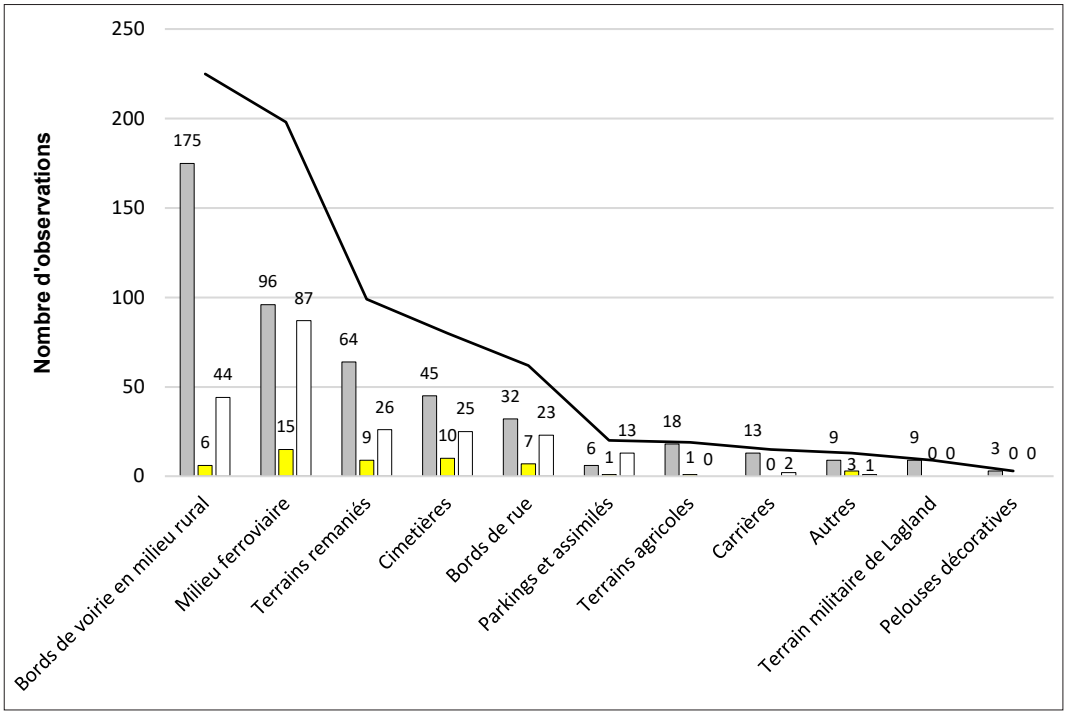


Figure 23. *Répartition des 743 observations des trois taxons entre les milieux occupés. Légende : gris : P1 ; jaune : P2 ; blanc : P3. Courbe : total par milieu.*

Figure 24. *Deux stations de P1 : à gauche, forte population apparue sur des tas de déblais récents (Fouches, 31 mai 2019) ; à droite, population assez importante en bordure d'un champ de céréales, plus clairsemée à l'intérieur de la parcelle (Étalle, 27 mai 2020).*

Figure 25. *Pieds de P2 : à gauche, sur une tombe non entretenue dans le cimetière de Sainte-Marie-sur-Semois (16 juin 2019) ; à droite, sur un trottoir à Sélange où une vingtaine de plantes sont apparues après le démontage de l'ancien revêtement installé sur des déchets ferroviaires (30 mai 2020).*

Figure 26. *Deux stations de P3 : à gauche, population apparue le long d'une ligne ferroviaire après des travaux récents (Longeau, 12 juin 2020) ; à droite, cimetière de Habay-la-Neuve où P2 et P3 cohabitent (21 juin 2019).*

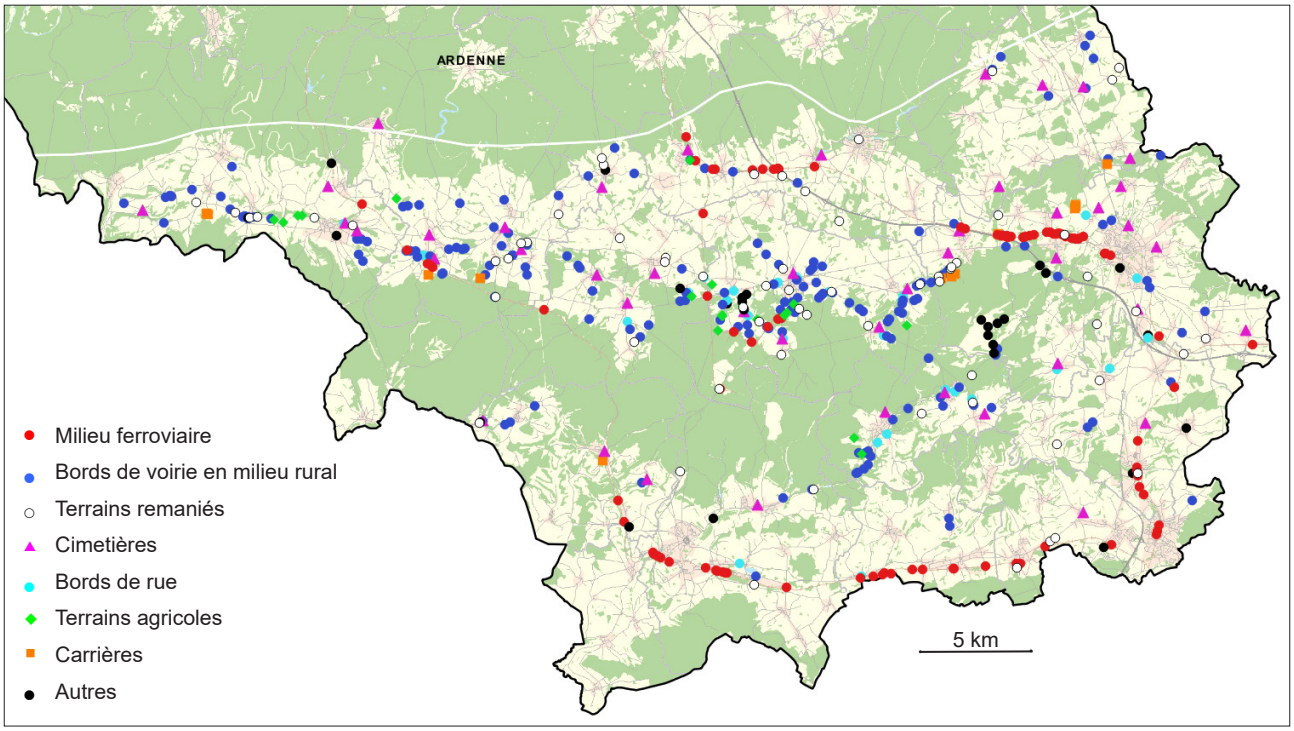


Figure 27. *Carte de répartition de P1 en Lorraine belge sur la base des observations réalisées en 2019 et 2020. Fond de carte : occupation du sol (géoportail de Wallonie, SPW), avec en vert les forêts et les milieux semi-naturels, en jaune pâle les territoires agricoles et en rosâtre les territoires artificialisés. La limite Ardenne-Lorraine correspond à celle des zones agro-géographiques ou régions rurales de Wallonie. La partie de la commune de Chiny incluant le cimetière, contre la Lorraine belge, a été prise en compte.*

voire pas du tout, dans de grands secteurs de la vallée de la Semois et dans la bande méridionale de la région, sur les sols issus de formations autres que celle de Luxembourg, composées notamment d'argiles et/ou de marnes. Sa présence ici résulte souvent d'un décapage récent des accotements routiers ou d'une restauration des voiries qui entraîne son développement localement massif mais fugace. P1 est toutefois fréquent le long du réseau ferroviaire en activité traversant la région : lignes 165 de Florenville à Athus, 167 entre Hondelange et Athus, 162 de Marbehan à Sterpenich. La ligne secondaire 155 de Marbehan à Virton l'héberge très localement.

P2 est peu répandu dans la région où l'on peut reconnaître deux zones davantage occupées (Fig. 28) : la commune de Habay où il pousse surtout dans des cimetières et le long de la ligne ferroviaire 162 ; dans l'est et le sud-est où il se rencontre dans des cimetières, au bord de quelques voiries mais aussi dans le domaine ferroviaire, à la gare d'Athus et ça et là le long de la ligne 165. Le taxon n'a pu être détecté dans le quart occidental de la Lorraine belge, la station connue la plus à l'ouest se situant à Jamoigne.

P3 est nettement plus répandu dans la partie orientale de la région, à l'est d'une ligne allant de Marbehan au nord à Saint-Mard au sud (Fig. 29). Il y a surtout été repéré le long des lignes ferroviaires, dans 25 cimetières, en bord de voiries et sur des terrains remaniés. Contrairement à P1, il est quasiment absent au nord de la forêt sinémurienne sur les sables et grès de la Formation de Luxembourg, par exemple autour d'Étalle, Vance et Sampont.

Discussion

Les observations des *Papaver dubium* s.l. réalisées en Lorraine belge semblent indiquer la présence de trois « phénotypes » ou « taxons » sur la base de la couleur du latex et de quelques caractères morphologiques. Au vu de la grande complexité de *P. dubium* s.l., l'identification des taxons détectés requiert une extrême prudence. Si l'on peut affirmer avec certitude que P1 correspond au taxon *P. dubium* subsp. *dubium* ou *P. dubium* s. str., désigné par PD ci-après, il n'en est pas de même pour les deux autres. P2 pourrait être rattaché à *P. dubium* subsp. *lecoqii* ou *P. lecoqii* (PL ci-dessous) et P3 à *P. dubium* subsp. *confine* ou *P. confine* (PC).

- Caractères étudiés

En plus de l'absence éventuelle de latex coloré dans certaines plantes ou parties de plantes (Hörandl 1994 : 415 ; obs. pers.), la *couleur du latex frais* peut poser problème, comme mis en évidence par nos observations qui ont montré la présence possible de latex blanc chez PL. Cette constatation est peu mentionnée dans la littérature. Bomble & Jagel (2016) signalent que le latex du pédoncule de jeunes boutons de PL peut être blanc et préconisent d'examiner les pédoncules floraux porteurs de boutons plus développés ou des pédoncules fructifères. L'étude de Klapproth & Kadereit (1995) relative à PD et PL indique qu'une certaine variabilité de la couleur du latex frais pourrait s'observer même au sein d'individus, alors que la couleur du latex sec est uniformément rouge chez les plantes tetraploïdes (PL) et brune chez les hexa-

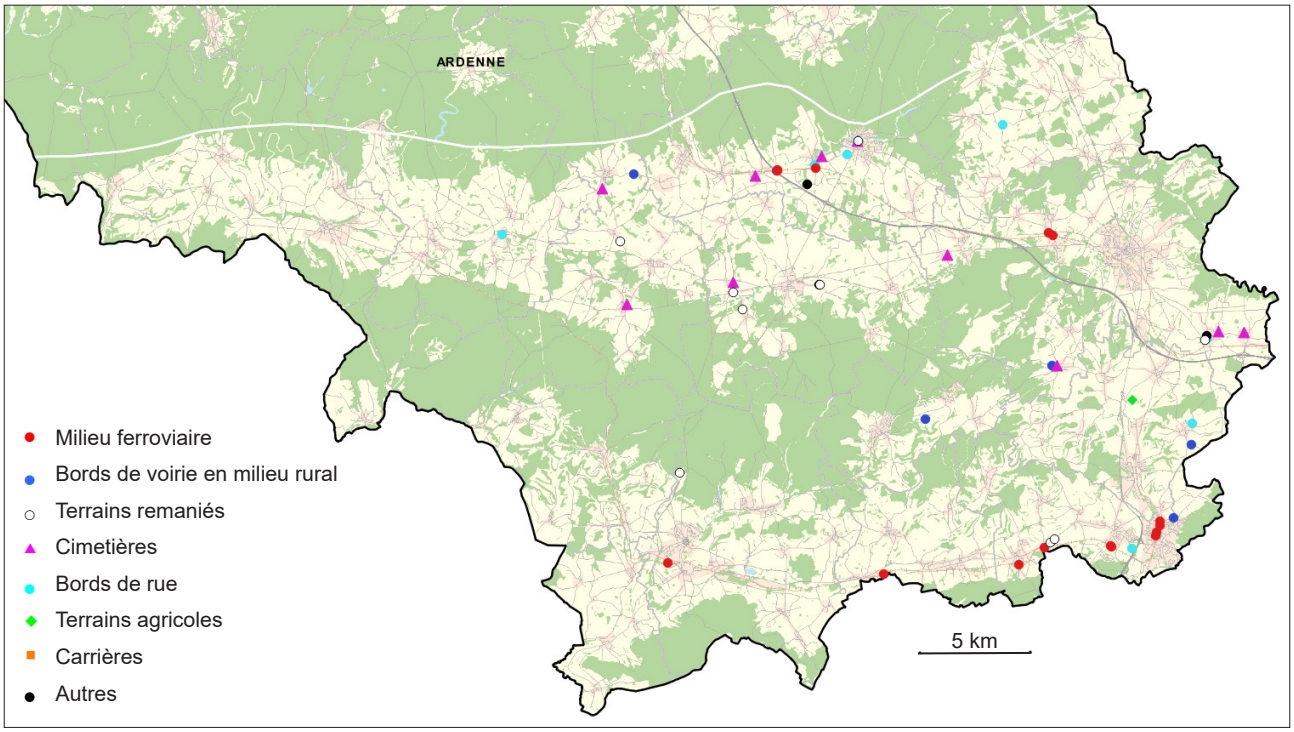


Figure 28. *Carte de répartition de P2 en Lorraine belge sur la base des observations réalisées en 2019 et 2020.*

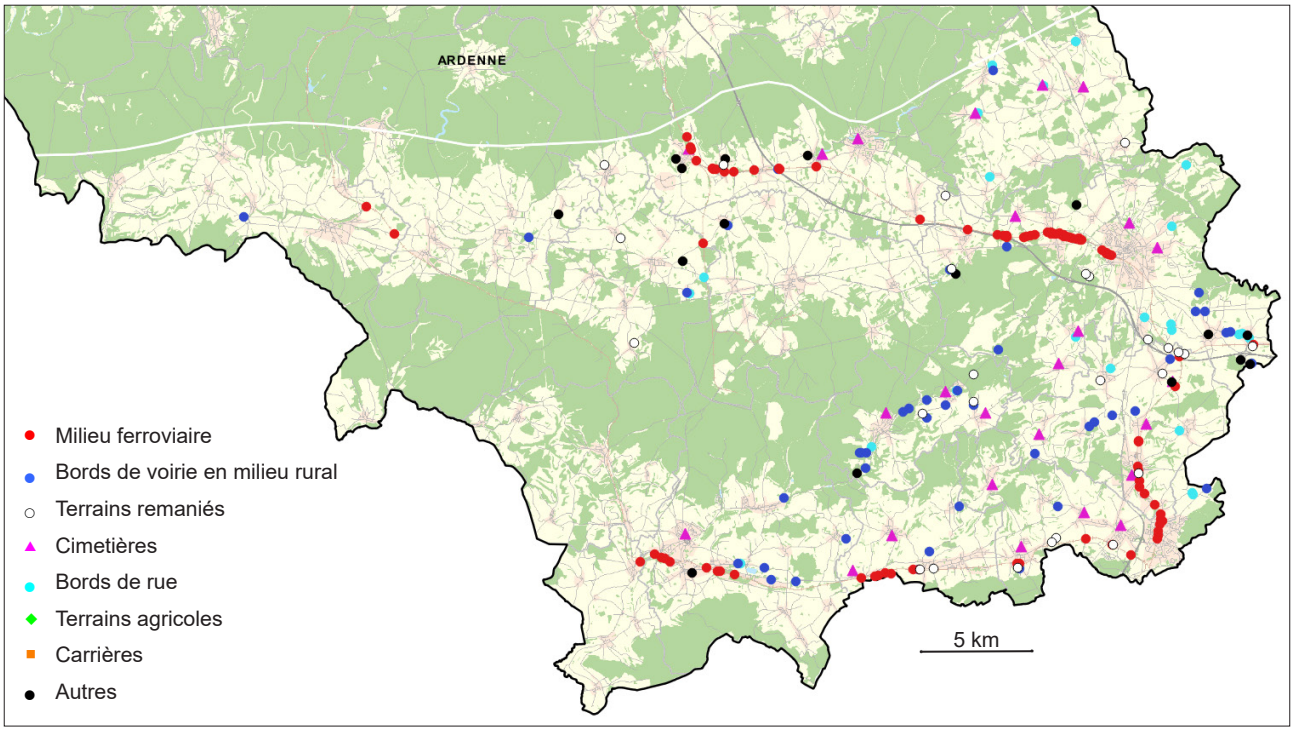


Figure 29. *Carte de répartition de P3 en Lorraine belge sur la base des observations réalisées en 2019 et 2020.*

ploïdes (PD). La coloration jaune franc du latex de PL s'observe directement lors de la coupe ou après quelques secondes, tandis que celle du latex de PC, blanche lors de la section, vire progressivement à l'air vers le jaune pâle avant de rougir lors du séchage (e.a. Kubát 1980 ; Hörandl 1994 ; Haeupler & Muer 2000 ; obs. pers.).

La *couleur du latex sec* constitue pour PD un caractère discriminant fiable selon de nombreux auteurs, notamment Hörandl (1994), Klapproth & Kadereit (1995), Lambinon & Verloove (2012), Tison & de Foucault (2014) et Bomble & Jagel (2016). Les deux autres taxons possèdent un latex sec rougeâtre dont la différence de teinte parfois

mentionnée (rouge brique pour PL et rouge clair pour PC – e.a. Kubát 1980 ; Klotz 2015 ; Jäger *et al*. 2017 ; Fig. 2) n'a cependant pas de valeur diagnostique.

Le *bouton* est un bon marqueur morphologique qui nécessite toutefois une certaine expérience pour l'apprécier. La forme et la pilosité des boutons sont ainsi essentielles pour la reconnaissance des trois taxons d'après nos observations. L'importance de la forme des boutons a été reconnue pour PD et PC par Kubát (1980) et Hörandl (1994) et pour les trois taxons par Bomble & Jagel (2016) qui décrivent en outre leur indument. Les caractères des boutons mentionnés dans cette dernière publication sont conformes à notre description.

La *forme de la capsule* est un critère fréquemment utilisé dans les clés d'identification. Considérée seule, elle n'est cependant pas un caractère discriminant fiable (e.a. McNaughton & Harper 1960b ; Hörandl 1994 ; Klapproth & Kadereit 1995 ; Bomble & Jagel 2016), comme constaté aussi lors de la présente étude. Selon McNaughton & Harper (1960b), la forme de la capsule de PL, en particulier la contraction plus ou moins prononcée de sa base, dépendrait de la quantité de graines formées dans la partie basse du fruit et la différence de forme des capsules de PD et PL découlerait de la position des anthères par rapport aux stigmates (voir aussi Rogers, 1969).

Il est difficile de comparer les données biométriques obtenues dans le cadre de cette étude (Fig. 9 à 11) avec celles disponibles dans la littérature. La proportion des fruits, exprimée par le rapport longueur/largeur maximale, peut, selon les sources, se rapporter aux capsules mûres ou non, lorsque le stade est précisé. Il en est de même pour l'angle basal dont la mesure ou le calcul diffère selon les auteurs (cf. Matériel et méthodes).

D'après Rogers (1971), la variabilité de la forme du fruit de PD entre les populations serait plus élevée que la variabilité intra-populationnelle. Notre étude, basée sur un échantillonnage insuffisant, ne permet pas de documenter valablement cette variabilité pour les trois taxons.

Les *caractères des feuilles* ont ici fait l'objet d'une étude beaucoup trop sommaire pour en déduire des critères de reconnaissance valables. Seules les feuilles de la rosette de PD, d'une teinte plus ou moins glauque et à la découpure assez caractéristique, constituent en général un bon marqueur pour ce taxon.

La coloration rouge-pourpre du pétiole et du rachis des feuilles basales de PC semble assez constante, du moins en Lorraine belge. Dans sa diagnose, Jordan (1861 : 458) note les « côtes souvent rougeâtres » des feuilles de *P. confine*. Notons que, dans l'extrême sud-est de la Belgique, les feuilles de la rosette de PL peuvent présenter la même caractéristique, aussi signalée pour ce taxon par Lamotte (1851 : 429 – « feuilles pennatifides, souvent à côte rougeâtre ») et par Klapproth & Kadereit (1995 : 190) qui soulignent l'absence de valeur diagnostique de ce caractère. On peut en outre rencontrer chez PD des feuilles à pétiole et rachis ponctués de rouge ou complètement rouges.

Certaines clés mentionnent parmi les caractères discriminants la largeur et la forme des lobes ultimes des feuilles caulinaires supérieures, caractère non investigué personnellement : par exemple, dans la *Flora europaea* (Tutin *et al*. 1993 : 299) et dans la flore des îles Britanniques (Stace 2019 : 93), leur largeur est habituellement supérieure à 1,5 mm chez PD et inférieure chez PL ; dans la clé de Hörandl (1994 : 425), (1,5-)2-4(-5) mm chez PD et (0,5-)1-2(-3,5) mm chez PC.

La figure 30 résume les critères utilisés sur les plantes fraîches de Lorraine belge pour identifier les trois taxons présumés. Pour leur reconnaissance, le meilleur stade de développement des plantes est le début de la maturité de certaines capsules, surtout pour PL, ce qui permet en principe l'observation simultanée de boutons, de capsules déjà fermes et de la couleur du latex frais, mais pas toujours des feuilles basales qui peuvent être desséchées. Dans certains cas, il est nécessaire d'examiner les individus à deux reprises, au début et à la fin de la floraison. L'identification des spécimens d'herbier est beaucoup plus difficile que sur le frais, notamment en raison de l'écrasement des capsules. La coloration du latex sec serait stable dans le temps ; elle se maintiendrait même dans les collections centenaires selon Kubát (1980).

La « clé » de la figure 30 ne permet pas d'aboutir à une détermination certaine dans tous les cas. En effet, certaines capsules n'ont pas la forme typique du taxon reconnu grâce aux autres caractères (Fig. 13) ; les boutons semblent moins variables au niveau de leur forme et de leur indument. Seules quelques populations n'ont pu être identifiées de manière certaine.

- Hybridation possible

Deux ou moins souvent trois taxons de *P. dubium* s.l. cohabitent dans près de 120 lieux en Lorraine belge (Fig. 20). Au vu de leurs préférences d'habitat assez analogues et de leur floraison en partie simultanée, les possibilités d'hybridation existent théoriquement. Dans les îles Britanniques, où *dubium* et *lecoqii* sont considérés comme des espèces, les hybrides sont rares dans les conditions naturelles, alors qu'ils peuvent être facilement produits artificiellement (McNaughton & Harper 1960a et b ; Humphreys 1975). L'hybride entre les deux espèces n'y est pas mentionné par Stace *et al.* (2015).

À six endroits de Lorraine belge poussaient, en mélange avec des pieds conformes à un, deux ou trois taxons, une ou plusieurs plantes portant des capsules de forme particulière, très longue et conique, contenant juste avant leur déhiscence une très faible proportion de graines bien formées (Fig. 31). Leur latex frais blanc virait en séchant au brun plus ou moins sombre ou au brun rougeâtre. Le rachis des feuilles basilaires était rougeâtre.

- Milieux occupés et distribution en Lorraine belge

Ces thérophytes caractéristiques des lieux perturbés ont jusqu'à présent été notés exclusivement dans des milieux anthropiques. La méthode de recensement mise en œuvre peut avoir induit un certain biais en faveur de ces habitats,

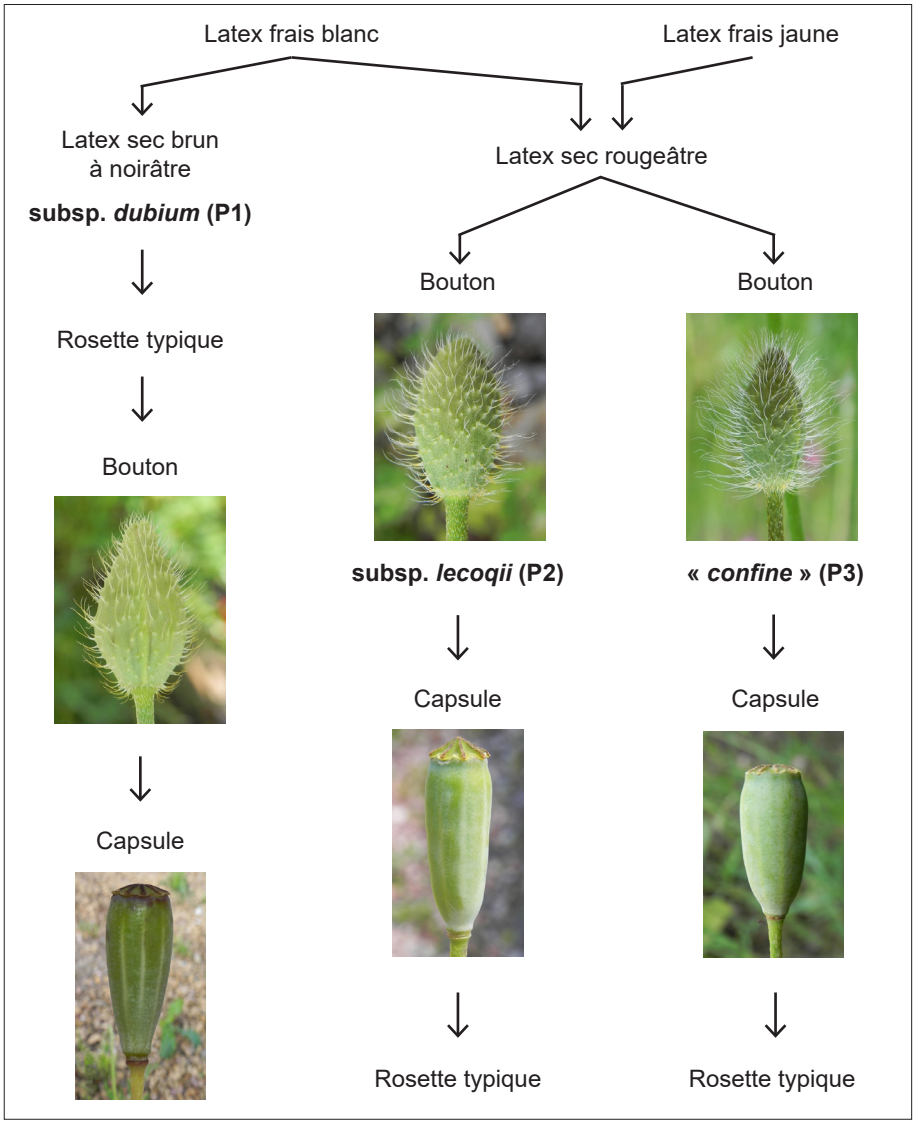


Figure 30. *Résumé des principaux caractères diagnostiques utilisés. L'ensemble des caractères doit en principe être contrôlé. La possible coloration blanchâtre du latex frais de PL est prise en compte.*

Figure 31. *Pied « anormal » poussant dans une friche ferroviaire en compagnie des trois taxons de* P. dubium *(Houdemont, 22 juin 2020). Les capsules jeunes sont pruineuses, glauques et allongées ; elles restent molles et ne contiennent que quelques graines avant ouverture.*

en particulier les cimetières, les bords de voirie et le domaine ferroviaire. Le milieu agricole semble peu occupé. Seul PD y a été observé, le plus souvent en bord de champ de céréales, associé à *P. rhoeas*. Une population d'une vingtaine de pieds de PL a cependant été découverte en milieu prairial, sous la clôture entre deux parcelles, dans un espace non perturbé sauf par le broutage et le débroussaillage annuel sous le fil électrique.

Au niveau de la nature du sol, PD est qualifié d'acidicline – acidiphile par certains (e.a. Jauzein 1995 ; Floraine 2013 ; Lambinon & Verloove 2012) et d'indifférent à la réaction du sol par d'autres (e.a. Rogers 1971 ; Bournérias *et al*. 2001). Rogers précise qu'en Grande-Bretagne, ce taxon évite les sols lourds ; la préférence pour les sols légers pourrait en partie expliquer sa distribution en Lorraine belge. A contrario, PL pousse surtout sur des sols calcarifères selon la majorité des sources (sauf Tison & de Foucault 2014). Quant à PC, il montrerait une préférence pour les sols argileux pauvres en calcaire (Bomble & Jagel 2016).

Certaines populations trouvées en 2018 ou 2019 ont connu en 2020 une forte diminution du nombre d'individus, voire une disparition complète, par exemple dans des zones remaniées par des travaux le long de la ligne ferroviaire 162. Les cartes de répartition établies lors de cette étude (Fig. 27 à 29) montrent ainsi la distribution de ces taxons fugaces au cours de la période 2019-2020.

- Distribution dans les pays voisins

Certaines flores d'Europe occidentale (e.a. Jauzein 1995 ; Vernier 2020 ; Toussaint *et al*. 2008 ; Lambinon & Verloove 2012 ; Tison & de Foucault 2014 ; Stace 2019) subdivisent l'espèce *P. dubium* en deux sous-espèces ou espèces, *dubium* et *lecoqii*, contrairement à d'autres ouvrages qui signalent (Tison *et al*. 2014) ou non (Duistermaat 2020) l'existence de *lecoqii*. Le troisième taxon, *confine*, est cité dans une note de la *Flora Gallica* qui l'inclut dans *P. dubium* subsp. *lecoqii* (Tison & de Foucault 2014), à l'instar du référentiel taxonomique français (Gargominy 2021). Ce taxon *confine* est par contre intégré dans des flores d'Europe moyenne, notamment Oberdorfer (2001), Fischer *et al*. (2008), Hand *et al*. (2016) et Jäger *et al*. (2017).

Le GBIF (Global Biodiversity Information Facility) fournit une carte de répartition européenne des trois taxons de *P. dubium* s.l. (https://www.gbif.org/species, consulté en février 2021). Ces cartes montrent que *confine* est davantage présent en Europe moyenne qu'en Europe occidentale. D'autres cartes synthétiques, avec statut d'indigénat/introduction, couvrant l'Europe et la région méditerranéenne sont disponibles sur Euro+Med Plantbase (https://www.emplantbase.org/home.html, consulté en février 2021) ; *P. confine* ne serait présent qu'en Autriche, Slovaquie et Allemagne.

En France, d'où *confine* a été décrit (Jordan 1861), les données du taxon sont rarissimes et antérieures à 1900 : d'après le GBIF, deux échantillons d'herbier, non compris le type qui aurait disparu selon Kubát (1980).

Pour l'Allemagne, les cartes de répartition des trois taxons sont disponibles sur le site www.floraweb.de. La distribution actuelle et historique de PC serait insuffisamment documentée en raison de sa méconnaissance (W. Bomble, comm. écrite). La récente publication de Bomble & Jagel (2016) décrit les trois taxons présents en Rhénanie du Nord-Westphalie, Land voisin de la Belgique. PD y est le taxon le plus répandu et PL le plus rare, comme en Lorraine belge. En Rhénanie-Palatinat, autre Land en partie contigu à la Belgique, Hand *et al*. (2016) mentionnent les trois taxons dans la région de Trèves, tout en précisant que *confine* et *lecoqii* ne sont guère acceptés et distingués en dehors du territoire germanophone.

Aux Pays-Bas, où Bomble (comm. écrite) a observé *confine*, l'atlas en ligne (https://www.verspreidingsatlas.nl/vaatplanten, consulté en février 2021), la liste des espèces et le portail d'encodage https://waarneming.nl (consulté en février 2021) comprennent uniquement l'espèce *Papaver dubium*.

Conclusion

Cette étude, menée dans un cadre naturaliste, décrit les trois « phénotypes » de *Papaver dubium* s.l. observés en Lorraine belge. Le plus répandu dans la région est le seul identifié avec certitude : *P. dubium* subsp. *dubium*.

P. dubium subsp. *lecoqii* est occasionnellement signalé en Belgique, principalement dans les districts maritime et mosan (données des portails d'encodage observations.be/waarnemingen.be et du DEMNA, Service public de Wallonie). La sous-espèce est distinguée par les observateurs sur la base de la coloration jaune du latex frais, tandis que les plantes de *P. dubium* à latex blanc sont d'emblée identifiées comme *P. dubium* ou moins souvent comme *P. dubium* subsp. *dubium*.

Les observations réalisées suggèrent qu'un troisième taxon, *confine*, existerait en Belgique, non seulement en Lorraine belge mais aussi ailleurs. En effet, il a été détecté à Gemmenich et Kelmis, à quelques kilomètres de la frontière allemande (W. Bomble, comm. écrite), ainsi que le long de la ligne ferroviaire Namur-Arlon, au moins à Libramont, et dans plusieurs cimetières de Viroinval en Entre-Sambre-et-Meuse (obs. pers.).

L'étude a été menée dans une région naturelle de seulement 1000 km² et s'appuie sur la combinaison de quelques caractères morphologiques. Il serait intéressant de considérer un territoire plus étendu et d'accroître le nombre de caractères morphologiques investigués. Néanmoins, seules des études à grande échelle (cf. celle de Schönswetter *et al*. (2009) pour *P. alpinum* L.), prenant notamment en compte des marqueurs morphologiques, moléculaires et biochimiques, pourraient confirmer ou non la validité de ces taxons. Selon Tison (comm. écrite), il reste en effet possible que les taxons *lecoqii* et *confine* ne soient que deux phénotypes de la même espèce, entretenus par autogamie.

D'une portée forcément limitée, ce travail atteindra son objectif s'il stimule les observations du complexe de

P. dubium dont la systématique reste actuellement controversée, comme elle l'est encore au niveau générique (Carolan *et al*. 2006).

Remerciements – Je tiens à remercier Jean-Paul Jacob pour son appui sur le terrain et sa relecture attentive du manuscrit, Philippe Goffart pour la réalisation des traitements statistiques ainsi que pour ses commentaires et explications, Filip Verloove pour l'envoi d'articles et d'informations tirées de plusieurs flores européennes, Jean-Marc Tison pour nos échanges de mails, toujours très intéressants, Wolfgang Bomble pour les informations relatives à *Papaver confine* en Allemagne et l'envoi de ses données belges de ce taxon, Charles Paulus pour le traitement de diverses photos et Jean-Michel Randour. Je remercie aussi l'entreprise Infrabel, gestionnaire de l'infrastructure ferroviaire belge, de m'avoir autorisée à mener des prospections sur le réseau ferroviaire et dans les gares de Lorraine.

Littérature

Acheson R.M., Jenkings C.L., Harper J.L. & McNaughton I.H. (1962) – Floral pigments in Papaver and their significance in the systematics of the genus. *New Phytologist* 61 : 256-260. [https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1962.tb06294.x]

Belanger I., Boulvain F., Laloux M. & Monteyne R. (non publié) – Carte géologique de Wallonie 68/7-8, SPW – DGARNE version provisoire. [http://carto1.wallonie.be/geologie/viewer.htm ; consulté le 20.11.2020]

Bolker B. (2020) – Package « lme4 » : Linear Mixed-Effects Models using 'Eigen' and S4. [https://CRAN.R-project.org/package=lme4]

Bomble F.W. & Jagel A. (2016) – Papaver. Mohn-Arten in Nordrhein-Westfalen. *Jahrbuch des Bochumer Botanischen Vereins* 7 : 237-266. [http://www.flora-deutschlands.de/Dateien_2015/Pflanzenportraet_Papaver.pdf]

Boulvain F., Belanger I., Delsate D., Ghysel P., Godefroit P., Laloux M., Monteyne R. & Roche M. (2001) – Triassic and jurassic lithostratigraphic units (Belgian Lorraine). *Geologica Belgica* 4 (1-2) : 113-119.

Bournérias M., Arnal G. & Bock C. (2001) – Guide des groupements végétaux de la région parisienne. Paris, Belin.

Carolan J.C., Hook I.L.I., Chase M.W., Kadereit J.W. & Hodkinson T.R. (2006) – Phylogenetics of Papaver and Related Genera Based on DNA Sequences from ITS Nuclear Ribosomal DNA and Plastid trnL Intron and trnL-F Intergenic Spacers. *Annals of Botany* 98(1) : 141-155. [https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2803553/]

Colling G. (2005) – Red List of the Vascular Plants of Luxembourg. *Ferrantia* 42 : 5-77. [https://ps.mnhn.lu/ferrantia/publications/Ferrantia42.pdf]

Duistermaat L. (2020) – Heukels' Flora van Nederland. 24ste druk. Groningen/Utrecht, Noordhoff Uitgevers.

Fischer M.A., Oswald K. & Adler W. (2008) – Exkursionsflora für Österreich, Liechtenstein und Südtirol. 3. Aufl. Linz, Biologiezentrum der Oberösterreichischen Landesmuseen.

Floraine (2013) – Atlas de la Flore Lorraine. Strasbourg, Vent d'Est.

Gargominy O (2021) – TAXREF. Version 4.7. UMS PatriNat (OFB-CNRS-MNHN), Paris. Checklist dataset. [https://doi.org/10.15468/vqueam ; consulté via GBIF.org le 28.02.2021]

Gelman A. & Hill J. (2007) – Data Analysis Using Regression and Multilevel/Hierarchical Models. Cambridge, Cambridge University Press.

Haeupler H. & Muer T. (2000) – Bildatlas der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. Stuttgart, Verlag Eugen Ulmer.

Hand R., Reichert H., Bujnoch W., Kottke U. & Caspari S. (2016) – Flora der Region Trier, Band 1 und 2. Trier, Weyand.

Hand R., Thieme M. *et al*. (2020) – Florenliste von Deutschland (Gefäßpflanzen), begründet von K.P. Buttler, version 11. [http://www.kp-buttler.de ; consulté le 29.04.2021]

Hörandl E. (1994) – Systematik und Verbreitung von Papaver dubium L. s.1. in Österreich. *Linzer biologische Beiträge* 26 (1) : 407-435. [https://www.zobodat.at/pdf/LBB_0026_1_0407-0435.pdf]

Humphreys M.O. (1975) – The evolutionary relationships of British species of Papaver in section Orthorhoeades as shown by observations on interspecific hybrids. *New Phytologist* 74 : 485-493. [https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1975.tb01362.x]

Jäger E.J., Müller F., Ritz C.M., Welk E., Wesche K. (Hrsg.) (2017) – Rothmaler Exkursionsflora von Deutschland, Gefäßpflanzen: Atlasband. 13. Auflage. Berlin, Springer Spektrum.

Jauzein P. (1995) – Flore des champs cultivés. Paris, INRA/SOPRA.

Jauzein P. & Nawrot O. (2013) – Flore d'Île-de-France. Clés de détermination, taxonomie, statuts. Versailles, Ėditions Quae.

Jordan A. (1861) – Diagnoses d'espèces nouvelles ou méconnues pour servir de matériaux à une flore de France réformée. *Annales de la Société linnéenne de Lyon* 7 (1860) : 373-518. [https://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k9689326j.texteImage]

Julve P. (1998) – Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France. Version 22.08.2017. [http://philippe.julve.pagesperso-orange.fr/catminat.htm ; consulté le 20.02.2021]

Kadereit J.W. (1989) – A revision of Papaver section Rhoeadium Spach (Papaveraceae). *Notes of the Royal Botanic Garden Edinburgh* 45 : 225-286.

Klapproth H. & Kadereit J.W. (1995) – Variability of isozyme pattern, chromosome number, and latex colour and components in the closely related Papaver dubium L. and P. lecoqii Lamotte in C Europe. *Flora* 190 : 97-104.

Klotz J. (2015) – Schlüssel zu Papaver und Corydalis in Deutschland und Österreich. [https://offene-naturfuehrer.de/web/Schl%C3%BCssel_zu_Papaver_und_Corydalis_in_Deutschland_und_%C3%96sterreich_(J%C3%BCrgen_Klotz) ; consulté le 20.11.2020]

Koopmans A. (1970) – Species differentiation in Papaver dubium. *New Phytologist* 69: 1121-1130. [https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/epdf/10.1111/j.1469-8137.1970.tb02493.x]

Korner-Nievergelt *et al*. (2015) – Bayesian Data Analysis in Ecology Using Linear Models with R, BUGS, and Stan. London, Academic Press.

Kubát K. (1980) – Bemerkungen zu einigen tschechoslowakischen Arten der Gattung Papaver. *Preslia* 52 : 103-115.

Lambinon J. & Verloove F. (& coll.) (2012) – Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des Régions voisines (Ptéridophytes et Spermatophytes). Ėd. 6. Meise, Jardin botanique Meise.

Lamotte M. (1851) – Note sur le Papaver dubium de Linné. *Annales sciences Auvergne* 23 : 425-431.

Lauber K. & Wagner G. (2000) – Flora Helvetica. Flore illustrée de Suisse. Paris, Belin.

McNaughton I.H. & Harper J.L. (1960a) – The comparative biology of closely related species living in the same area. I. External breeding barriers between Papaver species. *New Phytologist* 59 : 15-26. [https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1960.tb06197.x]

McNaughton I.H. & Harper J.L. (1960b) – The comparative biology of closely related species living in the same area. III. The nature of barriers isolating sympatric populations of Papaver dubium and P. lecoqii. *New Phytologist* 59 : 103-111. [https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1960.tb06210.x]

Meierott L. (2008) – Flora der Haßberge und des Grabfelds. Neue Flora von Schweinfurt. Eching, Verlag IHW.

Oberdorfer E. (2001) – Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Deutschland und angrenzende Gebiete. 8. Auflage. Stuttgart, Ulmer.

Paule J., Gregor T., Schmidt M., Gerstner E.-M., Dersch G., Dressler S., Wesche K. & Zizka G. (2017) – Chromosome numbers of the flora of Germany – a new online database of georeferenced chromosome counts and flow cytometric ploidy estimates. *Plant Systematics and Evolution* 303 (8) : 1123-1129. [http://chromosomes.senckenberg.de/index.php ; consulté le 17.11.2020]

R Core Team (2017) – R : A language and environment for statistical computing. Vienna (Austria), R Foundation for Statistical Computing. [https://www.r-project.org; version 3.4.3 (2017-11-30)]

Remacle A. (2020) – Flore des cimetières de la Lorraine belge. *Dumortiera* 116 : 3-25. [https://doi.org/10.5281/zenodo.4024101]

Rice A. *et al*. (2015) – The Chromosome Counts Database (CCDB) – a community resource of plant chromosome numbers. *New Phytologist* 206(1) : 19-26. [http://ccdb.tau.ac.il/Angiosperms/Papaveraceae/Papaver ; consulté le 17.11.2020]

Rogers S. (1969) – Studies on British Poppies. 1. Some observations on the reproductive biology of the British species of Papaver. *Watsonia* 7 : 55-63. [http://archive.bsbi.org.uk/Wats7p55.pdf]

Rogers S. (1971) – Studies on British Poppies. 4. Some aspects of variability in the British species of Papaver and their relation to breeding mechanisms and ecology. *Watsonia* 8 : 263-276. [http://archive.bsbi.org.uk/Wats8p263.pdf]

Saintenoy-Simon J. (avec la collaboration de Barbier Y., Delescaille L.-M., Dufrêne M., Gathoye J.-L. & Verté P.) (2006) – Première liste des espèces rares, menacées et protégées de la Région Wallonne (Ptéridophytes et Spermatophytes). Version 1 (07.03.2006). [http://observatoire.biodiversite.wallonie.be/especes/flore/LR2010/liste.aspx ; consulté le 31.01.2021]

Schönswetter P., Solstad H., Escobar García P. & Elven R. (2009) – A combined molecular and morphological approach to the taxonomically intricate European mountain plant Papaver alpinum s. l. (Papaveraceae) – taxa or informal phylogeographical groups? *Taxon* 58 (4) : 1326 –1343.

Stace C. (2019) – New Flora of the British Isles. 4th edition. Suffolk, C & M Floristics.

Stace C.A., Preston C.D. & Pearman D.A. (2015) – Hybrid Flora of the British Isles. Bristol, Botanical Society of Britain and Ireland.

Tison J.-M. & de Foucault P. (coord.) (2014) – Flora Gallica. Flore de France. Mèze, Éditions Biotope.

Tison J.-M., Jauzein P. & Michaud H. (2014) – Flore de la France méditerranéenne continentale. Naturalia Publications.

Toussaint B., Mercier D., Bedouet F., Hendoux F. & Duhamel F. (2008) – Flore de la Flandre française. Bailleul, Centre régional de phytosociologie agréé Conservatoire botanique national de Bailleul.

Tutin T.G. *et al*. (1993) – Flora Europaea. Volume 1 : Psilotaceae to Platanaceae. 2nd edition. Cambridge, Cambridge University Press.

Vernier F. (2020) – Flora Lotharingia. Flore de Lorraine et des contrées voisines. Villers-lès-Nancy, La gazette lorraine.