

**A PROPÒSIT DE *PAPAVER ALPINUM* L. SUBSP.
RHAETICUM (LERESCHE) MARKGR.
ALS PIRINEUS CATALANS**

Pere BARNOLA ¹, Teresa GARNATJE ², Beatriu TENAS ³, Joan VALLÈS ⁴
& Josep VIGO ⁵

ABSTRACT

On *Papaver alpinum* L. subsp. *rhaeticum* (Leresche) Markgr. in the Catalan Pyrenees

The first author of the present work found and photographed, in 2000, a population of *Papaver alpinum* in the coll de la Marrana, municipality of Setcases. After visiting it several times and studying its plants, comparing them with herbarium materials, we came to the conclusion that this population must be attributed to subsp. *rhaeticum*. In the present note we review the opinions expressed by several authors on the existence of this taxon in the Pyrenees, we try to do a morphological characterisation of the populations of the eastern sector of the range, contribute cytogenetic and molecular phylogenetic data and comment some aspects of the taxonomy, ecology and distribution of this very rare plant in the Pyrenees.

Keywords: Chorology, Catalan Pyrenees, ecology, *Papaver alpinum* subsp. *rhaeticum*

RESUM

El primer autor d'aquest treball va trobar i fotografiar, l'any 2000, una població de *Papaver alpinum* al coll de la Marrana, del municipi de Setcases. Després d'haver-la visitada diverses vegades i d'haver-ne estudiat els exemplars, tot comparant-los amb material d'herbari, hem arribat a la conclusió que cal atribuir-la a la subsp. *rhaeticum*. En la present nota repassem les opinions exposades per diversos autors sobre l'existència d'aquest tàxon als Pirineus, assagem una caracterització morfològica de les poblacions del sector oriental de la serralada, aportem dades citogenètiques i filogenètiques moleculars i comentem diversos aspectes de la taxonomia, l'ecologia i la distribució d'aquesta planta tan rara als Pirineus.

Paraules clau: Corologia, ecologia, *Papaver alpinum* subsp. *rhaeticum*, Pirineus catalans

¹ C. Santa Rosa 46, E-08470 Sant Celoni.

² Institut Botànic de Barcelona (CSIC-ICUB), Passeig del Migdia s/n, Parc de Montjuïc, E-08038 Barcelona.

³ Consorci per a la Protecció dels Espais d'Interès Natural del Ripollès, C. Joan Miró 2-4, Polígon Els Pintors, E-17500 Ripoll.

⁴ Laboratori de Botànica, Facultat de Farmàcia, Universitat de Barcelona, Av. Joan XXIII s/n, E-08028 Barcelona.

⁵ Unitat de Botànica, Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona, Av. Diagonal 685, E-08028 Barcelona.

Introducció

Antecedents

L'existència a les pedrusques pirinenques d'alguna planta del gènere *Papaver*, afí de les que es fan als Alps en hàbitats semblants o iguals, va ser delatada ja pels primers botànics que van explorar la serralada, i si més no des de començament del segle XIX.

La classificació o determinació d'aquesta planta i, en conseqüència, els noms científics emprats, van passar des de bon començament per moltes vicissituds. El primer binomen, *Argemone pyrenaica*, establert per LINNÉ (1753), va ser interpretat de maneres diverses (i ha restat confús fins ara). Un primer intent d'aclarir les coses provingué de WILLDENOW (1809), qui va traslladar aquella *Argemone* al gènere *Papaver*. El nom resultant (*Papaver pyrenaicum*) el va aplicar, però, a una planta que li havia estat enviada per LAPEYROUSE i que aquest, després d'haver-la esmentada com a *P. alpinum* L., va descriure més tard (1818) com a nova, amb el nom de *P. suaveolens* (fent-lo aparentment sinònim de *P. aurantiacum* Loisel. 1809, dels Alps).

A banda del garbuix de noms emprats, durant molt de temps (i gairebé fins ara, intermitentment) molts botànics han considerat que als Pirineus hi creixia una sola espècie de paramà alpi, si de cas representada per formes o varietats definides pel color de les flors. Així ho feren, per exemple, BENTHAM (1826), GRENIER & GODRON (1848), ZETTERSTEDT (1857), ROUY & FOUCAUD (1893), BUBANI (1901) i COSTE (1937).

Cal dir, però, que en l'entremig del període esmentat aquí sobre, COMPANYYÓ (1864) va distingir als Pirineus Orientals dues espècies d'aquest grup: *P. pyrenaicum* Willd. i *P. alpinum* L. (llegiu *rhaeticum* o *aurantiacum*), aquest darrer existent, segons deia, a Cambradase, a la collada de Núria, als cims de Carançà, a les Esquerdas de Rojà, etc. No obstant, força més tard GAUTIER (1898), que no es fiava gens de Companyó, esbandeix aquestes citacions pirinenques de *P. alpinum* com a errònies. En la revisió que BAUDIÈRE & CAUWET (1964) feren de l'obra d'aquell botànic, rehabiliten una part de les seves observacions i asseveren, en concret, que *P. alpinum* es fa realment a les altures de Carançà (Conflent) i a la vall de la Grava (Capcir); i afegeixen que ja havia estat indicat per TIMBAL-LAGRAVE al «Puig de Prigue» cap a la «Pique Rouge» (el puig esmentat correspon al Peric i la pica que mencionen és un cim situat a l'oest del Peric; A.M. Cauwet-Marc i A. Baudière, com. pers.). També CONILL (1935) afirmava que alguns dels seus exemplars dels Pirineus Orientals (Cambradase, Vall d'Eina, Mentet, entre d'altres) presentaven les característiques de *P. alpinum*.

De fet, des de l'inici del segle XX la majoria d'autors admeten que el paramà alpi dels Pirineus hi és representat per dos tàxons principals. Fedde, que fa una revisió del gènere (in ENGLER 1909) hi reconeix dues espècies diferents: *P. suaveolens* Lapeyr. (amb les formes *flaviflorum* i *puniceum* i la var. *endressii*) i *P. pyrenaicum* subsp. *rhaeticum* var. *aurantiacum*. D'aquesta darrera, en diu que sovint s'ha confós amb el *P. suaveolens*, i l'esmenta d'una localitat del sector oriental («Col de Porteilles», in Herb. Monsp.). També FABERGÉ (1943) assenyala l'existència als Pirineus de dos subgrups de tàxons diferents, dins *P. alpinum* s.l., i especifica que *P. rhaeticum* es fa,

no solament al sector oriental sinó també al central. MARKGRAF (1958) fa una revisió dels *Papaver* del grup *alpinum* de l'Europa central i meridional i proposa un nou esquema taxonòmic. Aquest autor considera que *P. alpinum* subsp. *rhaeticum* (Leresche) Markgr. existeix, no solament als Alps sinó també als Pirineus orientals i esmenta dues localitats comprovades per ell mateix (coll de Núria, a l'alta vall del Segre, i Morens, a la capçalera del Ter), a banda d'altres de bibliogràfiques (COSTE, manuscr. inèd.). L'altre tàxon pirinenc el tracta com a espècie a part (*P. suaveolens* Lapeyr.). Aquesta mateixa opinió sosté com a autor de les *Papaveraceae* de Centre-europa (in HEGI 1958 i 1986). La dualitat de tàxons específics o subespecífics és acceptada encara per FOURNIER (1961), MORVAT & WALTERS (in TUTIN *et al.* 1964), JOVET & VILMORIN (1972), GUINOCHET & VILMORIN (1982), SAULE (2002), entre altres autors. Pel que fa a la subsp. *rhaeticum*, cap d'aquests autors (llevat de MORVAT & WALTERS) no limita pas la seva presència al sector oriental de la serralada.

Cal especificar que, malgrat l'opinió majoritària a favor de dues espècies o subespècies als Pirineus, alguns autors recents han afirmat que no n'hi ha sinó una, *P. suaveolens*. Deixant de banda Braun-Blanquet, de qui farem altres comentaris més endavant, KADEREIT (1990), BITTKAU & KADEREIT (2002) i KROPF *et al.* (2006) consideren que tot el material pirinenc (igual com l'ibèric de Sierra Nevada) pertany a l'antic tàxon de Lapeyrouse i, doncs, que *P. rhaeticum* no va més a l'oest dels Alps.

En la publicació de 1990, KADEREIT sosté que les diverses poblacions de *P. alpinum* de les muntanyes d'Europa estan mal delimitades entre elles, tant morfològicament com genèticament, i que només és possible de distingir-hi subespècies coneixent l'àrea de distribució corresponent. Confessa que ha vist un exemplar de Núria (sense més especificacions) que té característiques de *P. rhaeticum* (pètals amples i estams més llargs que l'ovari) però que coincideix amb la majoria de les altres plantes pirinenques pel que fa a l'indument i a la forma de les fulles. D'això en dedueix que *P. lapeyrousianum* és molt variable i que entre aquest tàxon i *P. rhaeticum* no hi ha realment discontinuïtat. Per acabar de reblar-ho, afirma que, tot i que la longitud dels estams i la mida dels pètals són els caràcters diferencials més importants dintre del grup de *P. alpinum*, *P. lapeyrousianum* és un cas a part en aquest respecte. D'aquí deu venir que en l'atles de la flora europea (JALAS & SUOMINEN 1991) el mapa corresponent a *P. alpinum* subsp. *rhaeticum* porti un interrogant a la banda oriental dels Pirineus com a única marca extraalpina. A la segona edició de *Flora Europaea* (MORVAT & WALTERS, in TUTIN *et al.* 1993), en què J. Kadereit fa de revisor del gènere *Papaver*, s'hi esmenten, d'una banda, *P. suaveolens* dels Pirineus, i de l'altra, *P. alpinum* en sentit ampli, incloent-hi tots els altres tàxons afins, amb la indicació Ga, Hs? (entre altres símbols de països).

Tractament taxonòmic actual

Deixant de banda les propostes nomenclaturals antigues o les més poc fiables, el binomen que pertoca a la planta alpinopirinenca a nivell específic ha de ser *P. aurantiacum* Loisel., si hom opina que es tracta d'un sinònim de *P. rhaeticum* Leresche, o bé *P. rhaeticum* Leresche, si ambdós tàxons no es consideren pas sinònims. Aquella

Taula 1. *Papaver* gr. *alpinum* als Pirineus, segons diversos autors.

WILLDENOW 1809	<i>P. pyrenaicum</i> (L.) Willd.	
LAPEYROUSE 1818	<i>P. suaveolens</i> Lapeyr.	
BENTHAM 1826	<i>P. pyrenaicum</i> DC.	
GRENIER & GODRON 1840	<i>P. alpinum</i> L. var. <i>flaviflorum</i>	
ZETTERSTEDT 1857	<i>P. alpinum</i> L.	
COMPANYÓ 1864	<i>P. pyrenaicum</i> Willd.	<i>P. alpinum</i> L.
ROUY & FOUCAUD 1893	<i>P. pyrenaicum</i> Willd.	
GAUTIER 1898	<i>P. pyrenaicum</i> Willd.	
BUBANI 1901	<i>P. pyrenaicum</i> (Pona) Willd.	
FEDDE 1909	<i>P. suaveolens</i> Lapeyr.	<i>P. pyrenaicum</i> (L.) A. Kerner subsp. <i>rhaeticum</i> (Leresche) Fedde
CONILL 1935	<i>P. pyrenaicum</i> Willd.	<i>P. alpinum</i> L.
COSTE 1937	<i>P. alpinum</i> L.	
FABERGÉ 1943	<i>P. suaveolens</i> Lapeyr.	<i>P. pyrenaicum</i> (L.) Kerner subsp. <i>rhaeticum</i> Leresche
BRAUN-BLANQUET 1948	<i>P. suaveolens</i> Lapeyr.	
MARKGRAF 1958 (i 1986)	<i>P. suaveolens</i> Lapeyr.	<i>P. alpinum</i> L. subsp. <i>rhaeticum</i> (Leresche) Markgr.
FOURNIER 1961	<i>P. pyrenaicum</i> (Willd.) Kerner subsp. <i>suaveolens</i> Lapeyr.	<i>P. pyrenaicum</i> (Willd.) Kerner subsp. <i>rhaeticum</i> Leresche
BAUDIÈRE & CAUWET 1964	<i>P. pyrenaicum</i> Willd.	<i>P. alpinum</i> L.
MORVAT & WALTERS 1964	<i>P. suaveolens</i> Lapeyr.	<i>P. rhaeticum</i> Leresche
JOVET & VILMORIN 1972	<i>P. suaveolens</i> Lapeyr.	<i>P. rhaeticum</i> Leresche
GUINOCHE & VILMORIN 1982	<i>P. suaveolens</i> Lapeyr.	<i>P. rhaeticum</i> Leresche
BOLÒS & VIGO 1984	<i>P. alpinum</i> L. subsp. <i>suaveolens</i> (Lapeyr.) Bolòs et Vigo	<i>P. alpinum</i> L. subsp. <i>rhaeticum</i> (Leresche) Hayek
KADEREIT 1990	<i>P. suaveolens</i> Lapeyr.	
MORVAT & WALTERS 1993 (KADEREIT rev.)	<i>P. suaveolens</i> Lapeyr.	<i>P. alpinum</i> L. [?]
SAULE (2002)	<i>P. suaveolens</i> Lapeyr.	<i>P. rhaeticum</i> Leresche
BITTAU & KADEREIT 2002	<i>P. suaveolens</i> Lapeyr.	
KROPF <i>et al.</i> 2006	<i>P. suaveolens</i> Lapeyr.	

opinió és la que fan explícita, per exemple, *Flora der Schweiz* (HESS *et al.* 1972) i *Flora iberica* (DÍAZ GONZÁLEZ 1986). La segona és l'adoptada, entre altres, per la primera edició de *Flora Europaea* (MORVAT & WALTERS 1964), la *Flora d'Italia* (PIGNATTI 1982) o la *Flore de France* de GUINOCHE & VILMORIN (1982). MARKGRAF (1958) atribueix a aquesta planta rang subespecífic [*P. alpinum* L. subsp. *rhaeticum*

(Leresche) Markgr.] i, dintre seu, distingeix quatre varietats, entre les quals la var. *rhaeticum* i la var. *aurantiacum* (Loisel.) Markgr.

Pel que fa a *P. suaveolens*, molts autors l'han considerat una bona espècie. MARKGRAF (1963), a banda d'haver tipificat *Papaver alpinum* L. i haver-hi subordinat nombrosos tàxons, sempre el va mantenir independent i li va atribuir aquest rang. FOURNIER (1961) va ser el primer a tractar com a subespècie l'endemisme pirinenc. I això mateix feren RÄNDEL (1974) i KADEREIT (1990), proposant combinacions noves (*P. alpinum* subsp. *suaveolens* (Lapeyr.) Rändel i subsp. *lapeyrousianum* (Guterm.) Kadereit, respectivament) no vàlides per raons diferents.

BOLÒS & VIGO (1984) reconeixen una sola espècie, amb subespècies i varietats, de manera que assenyalen als Pirineus catalans tres tàxons d'aquest grup: *P. alpinum* subsp. *rhaeticum* var. *aurantiacum* i *P. alpinum* subsp. *suaveolens* (P. Fourn.) O. Bolòs et Vigo amb les varietats *suaveolens* i *endressii* (Asch.) O. Bolòs et Vigo. Aquí adoptem també el tractament subespecífic.

Direm que si hom considera el tàxon de Lapeyrouse com a espècie independent, el nom que li pertoca és el de *P. lapeyrousianum* Guterm., si no és que (*Flora iberica dixit*) pugui donar-se per vàlid i no confusionari el de *P. pyrenaicum* (L.) Willd. KERGUÉLEN (1999) opina que aquesta darrera combinació és realment un nom ambigu. Cal dir, finalment, que l'*International Plant Names Index* (IPNI, <http://www.ipni.org>) considera *P. alpinum* L. i *P. suaveolens* Lapeyr. sinònims de *P. nudicaule* L., planta de distribució força més àmplia que aquelles dues.

Dades referents al Ripollès fins a temps propers

La presència de la subsp. *suaveolens* als Pirineus catalans fou constatada des de bon començament, en paral·lel amb les observacions fetes a d'altres regions pirinenques. Gairebé totes les flores i els estudis de vegetació en parlen. Per contra, les citacions de la subsp. *rhaeticum* han estat sovint discutides o controvertides, i no solament en relació als nostres Pirineus, sinó també, com ja hem comentat, a tota la serralada.

Les citacions d'aquest tàxon referents a la Catalunya del Nord es remunten, com sabem, a COMPANYY (1864) i després foren repeses repetidament, per tal de confirmar-les o de rebatre-les. Les primeres dades relatives al Ripollès apareixen força més tard, en la revisió de MARKGRAF (1958) que esmenta concretament la «Sierra de Morens». A la *Flora dels Països Catalans* (BOLÒS & VIGO 1984) s'esmenta aquesta planta del Ripollès, l'Alta Cerdanya i el Conflent, tot i que, en nota a peu de plana, s'adverteix que, malgrat el testimoni de Fedde i Markgraf, BRAUN-BLANQUET opinava que en aquest sector pirinenc, i per tant a tot Catalunya, no existia sinó el *P. suaveolens* de Lapeyrouse. Efectivament, aquest autor, en el seu conegut estudi de la vegetació dels Pirineus orientals (1948), diu que el *P. suaveolens*, del qual presenta una fotografia en blanc i negre, «simule à s'y méprendre le *P. rhaeticum* des Alpes grisonnes». No va trobar mai el *P. rhaeticum* o va ser precisament ell qui s'hi va confondre? La idea (no pas errònia) que entre els Pirineus orientals i els Alps existeixen força plantes

vicariants potser el va inclinar a descartar aquesta espècie; com li va passar, anàlogament, amb *Oxytropis halleri* Bunge ex Koch, que va atribuir sense comprovar-ho a *O. foucaudii* Gillot, existent als Pirineus però no pas, precisament, al sector oriental; o amb *Artemisia umbelliformis* Lam., que va descriure com a un pretès tàxon endèmic, *A. gabriellae* Br.-Bl.

En el catàleg de la flora de la Vall de Ribes, VIGO (1983) diu que ha herboritzat *P. rhaeticum* a les pedrusques de Noufonts, dins el Conflent, però no en aquella vall; i en el posterior estudi sobre la vegetació (VIGO 1996) publica un inventari de l'*Iberidetum spathulatae* Br.-Bl. 1948, provinent de vora el Portell (també dins el Conflent) on anota com a molt abundant *P. rhaeticum* (índexs 2.1). Cal dir que aquell exemplar de Noufonts, que es conserva a BC (n. 607285), fou examinat l'any 1989 per J. Kadereit, el qual en va confirmar la determinació en l'etiqueta de revisió. Malgrat això, i conseqüent amb les interpretacions abans exposades, en la seves *Notes* (1990) no hi fa pas referència; devia considerar-lo un dels «espècimens excepcionals» de *P. suaveolens* de què parla en aquest treball.

L'Atlas corològic d'ORCA (1997) assenyala *P. rhaeticum* dels quadrats UTM DG39 (amb seguretat) i DG29 (localització insegura) i fa avinent que les fonts que avalen aquestes dades són, d'una banda, bibliogràfiques, i de l'altra, provinents de l'herbari de la Facultat de Biologia (actualment, BCN). Aquestes dades són recollides també per *BIOCAT* (<http://biodiver.bio.ub.es/biocat>), que esmenta concretament les citacions de J. Vigo i l'herbari. I d'aquí que el *Catàleg de flora amenaçada de Catalunya*, publicat darrerament pel Departament de Medi Ambient i Habitatge (decret 172/2008) inclogui aquesta papaveràcia entre les espècies estrictament protegides a l'espai d'interès natural de les Capçaleres del Ter i del Freser; pel mateix motiu, aquest tàxon és citat al pla d'ús i gestió de l'espai esmentat.

Assenyalarem que a l'herbari BCN hi ha un plec dels *exsiccata Plantae d'Espagne* de Sennen (n. 1900, sub *P. pyrenaicum*) recollit a Núria, que està situat a la carpeta de *P. rhaeticum* i que deu ser l'origen d'aquella citació; en la nostra opinió, correspon, però, a la subsp. *suaveolens*. En canvi, a l'herbari BC, hi hem trobat un exemplar (n. 113682, ut *P. alpinum*), recol·lectat per Montserrat Garriga el 18 d'agost del 1917 entre Núria i Noucreus, que en realitat pertany a la subsp. *rhaeticum*.

La *Flora manual dels Països Catalans* (BOLÒS *et al.* 1990, 1993, 2005), que té com a precedent la flora en quatre volums i que va amb peus de plom a l'hora d'introduir-hi canvis, ha anat afegint (amb excessiva cautela, cal dir-ho) un interrogant genèric a *P. alpinum* subsp. *rhaeticum*. I més justificadament, *Flora iberica* (DÍAZ GONZÁLEZ, 1986) inclou entre les espècies a recercar *P. aurantiacum* Loisel. (= *P. rhaeticum* Leresche), assenyalant que deu ser raríssima al costat francès del sector oriental i afegint-hi «Dudosa, aunque no imposible, su presencia en el Pirineo gerundense».

Comptat i debatut, semblava clar fins fa ben poc que la subsp. *rhaeticum* era present als Pirineus orientals, tot i essent considerada per alguns com a molt dubtosa al vessant ripollès.

Materials i mètodes

A part de visitar la població objecte de la present nota, hi hem aixecat dos inventaris de vegetació, seguint la pràctica sigmatista convencional, i hem revisat els plecs de *Papaver alpinum* l.s. dels herbaris de l'Institut Botànic de Barcelona (BC02143, BC603605, BC02145, BC604593, BC610388, BC113682, BC02146, BC02138, BC374573, BC02136, BC105538, BC02151, BC02154, BC122864, BC632818, BC676716, BC607285, BC113627, BC373821, BC801611, BC801676, BC648745, BC02157, BC02147, BC113628, BC113630, BC614141, BC130640, BC113645, BC89170, BC77732, BC02148, BC596515, BC374591, BC604800, BC02142, BC146063, BC02141, BC601606) i del Centre de Documentació de Biodiversitat Vegetal de la Universitat de Barcelona (BCN54277, BCN44483, BCN63569, BCN63570, BCN63572, BCN63571, BCN58747, BCN58746, BCN63563, BCN63564, BCN63565, BCN63567, BCN63566, BCN63568, BCN63573, BCN63562, BCN63574). Hem pres mesures de les càpsules (llargada, amplada, nombre de radis estigmàtics) de 30 individus de la població estudiada. La quantitat de DNA nuclear ha estat estimada per citometria de flux a partir de fulles fresques segons el mètode descrit a GARCIA *et al.* (2004). Hem seqüenciat una regió del DNA ribosòmic nuclear (ITS) d'un espècimen del coll de la Marrana (subsp. *rhaeticum*) i d'un altre del vessant nord-est del Balandrau (subsp. *suaveolens*) d'acord amb les tècniques especificades a GARNATJE *et al.* (2005) i les hem comparades amb seqüències de GenBank publicades per BITTKAU & KADEREIT (2002) i CAROLAN *et al.* (2006).

Resultats

Observacions recents dels autors

Ja fa uns quants anys, el 2000, un de nosaltres (PB) va trobar i fotografiar una població de *P. alpinum* subsp. *rhaeticum* vora el coll de la Marrana (municipi de Setcases, Vall de Camprodon, 31T DG377962), població que més tard va ser visitada pels firmants d'aquest article, el darrer dels quals (JVi) va fer saber que també havia rebut, el 2007, de part de Pere Masdeu, botànic afeccionat de Campdevàrol, una foto de la mateixa planta i del mateix lloc correctament determinada com a *P. rhaeticum*. Després, Pere Bonada, un afeccionat de Sant Pau de Segúries, ens ha dit que també havia fotografiat aquesta planta vora el coll de la Marrana. Per acabar-ho d'arrodonir, en el Full diocesà dels bisbats de Solsona i Vic (Vic: núm. 5076, any 102; Solsona, núm. 3225, any 62; 3 agost de 2008) va aparèixer un escrit que inclou, com a exemple d'esclat de vida en llocs inhòspits, una foto d'un paramà alpi, feta per una feligresa en el camí de Noucreus a Núria, foto que sembla correspondre també a la subsp. *rhaeticum*.

La localitat del coll de la Marrana (2.475 m) no pot ser gaire llunyana de l'esmentada per MARKGRAF (1958) com a Morens. Farem notar, de passada, que KROPF *et al.* (2006) utilitzen per a les seves anàlisis (a partir d'AFLPs) referents a *P. alpinum* s.l., material recollit l'agost del 2001 a la «Sierra de Morens (Ulldeter)», a 2.210 m d'altitud.

En aquestes anàlisis, comparant mostres dels Alps, dels Pirineus i de Sierra Nevada, troben que les poblacions dels Pirineus centrals (Campbielh) són més properes a les de la serra andalusa (Mulhacén) que a les dels Pirineus orientals (Morens i Vall d'Eina) i en dedueixen que hi podia haver hagut una dispersió a llarga distància des de Sierra Nevada als Pirineus centrals. I no podria ser que les poblacions de Campbielh correspongessin a la subsp. *suaveolens*, com les de Mulhacén, i les del sector oriental a la subsp. *rhaeticum*? Precisament, MARKGRAF (1958) cita aquestes mateixes localitats pirinenques i atribueix la de Campbielh a *P. suaveolens* i les dues del sector oriental a *P. alpinum* subsp. *rhaeticum*.

A l'estació visitada per nosaltres, el *Papaver* en qüestió feia una població de ben bé un centenar d'individus mal comptats, la majoria amb flors de color groc. Diversos exemplars procedents d'aquesta localitat han estat dipositats a l'herbari BCN (núm. de plec 58746).

Ecologia

Sempre s'ha dit -i hi estem d'acord- que els tàxons del grup de *P. alpinum* s'han especialitzat a colonitzar els esbaldregalls de l'alta muntanya. Sovint les plantes d'aquests ambients desenvolupen unes quantes rels profundes que les ancoren al substrat i un manyoc de rels fines que, a més de tenir funció absorbent, subjecten el sòl del qual extreuen els nutrients. BAUDIÈRE & BONNET (1963) diuen que *P. pyrenaicum*, concretament, té una rel pivotant que s'enfonsa en el substrat, i que la funció fixadora depèn sobretot de l'aparell aeri, el qual fa un coixinet dens de fulles on queda retinguda una gran quantitat de terra fina i de pedretes.

Les primeres referències ecològiques concretes associen els tàxons del grup de *P. alpinum* a les pedrusques calcàries de blocs petits o mitjans, amb poc sòl intersticial, establertes en pendents suaus i, per tant, poc mòbils. JENNY-LIPS (1930) deia que, als Alps, eren exclusius de l'associació *Thlaspietum rotundifolii* Jenny-Lips 1930. BRAUN-BLANQUET (1948) considera que *P. suaveolens*, segons ell l'únic representat del grup als Pirineus orientals, és una de les espècies característiques de l'*Iberidetum spathulatae*, associació que ocupa les pedrusques poc pendents (15-25°), tant calcàries com esquistoses i que, per aquesta darrera raó, fa el trànsit entre la vegetació silicícola i la calcícola d'aquesta mena d'ambients. BAUDIÈRE & BONNET (1963) opinen que, d'entre els factors condicionants de les plantes i les comunitats glareícoles, el principal no és pas la reacció química del sòl, sinó més aviat la mida dels blocs i la mobilitat del conjunt. Consideren que les comunitats on viu *P. suaveolens* se situen a la part basal de les pedrusques, de pendent i mobilitat reduïdes, on la papaveràcia ajuda a la fixació dels esbaldregalls i prepara el terreny per a altres plantes menys especialitzades. Ells mateixos (1965) la troben en les zones «amb elements fins» de la gran tartera de Carançà.

KADEREIT (1990) afirma, en canvi, que *P. alpinum* s.l. es pot trobar, tant en pedrusques de vessant molt mòbils i amb poc sòl intersticial com, no tan correntment, en tarteres completament fixades i amb sòl abundant. VIGO (1996) fa notar, semblantment, que moltes de les comunitats on viuen els *Papaver* en qüestió apareixen en pedrusques molt pendents i molt mòbils.

Pel que fa en concret a *P. alpinum* subsp. *rhaeticum*, MARKGRAF (1958) diu simplement que, dintre d'aquest grup d'espècies, aquesta és la menys exigent quant a la natura del substrat, ja que es fa tant en les tarteres calcàries com en les que no contenen gens de calç. Les opinions sobre l'ecologia d'aquestes plantes són, doncs, diverses i de vegades divergents. La nostra experiència de camp ens fa dir que els paràmetres ambientals més importants són la mida petita o mitjana dels blocs rocosos i l'existència, entremig seu, d'una certa proporció de terra fina. Totes dues subespècies es fan tant en terrenys calcaris com silicis, però prefereixen més aviat els substrats que contenen calç. La subsp. *rhaeticum* s'agrada dels ambients frescals i de les zones ben innivades, mentre que la subsp. *suaveolens* suporta bé els vessants assolellats que esdevenen secs a l'estiu.

Farem notar que KADEREIT (1990) assenyala que ha vist exemplars de paramà alpi de més de vint anys d'edat i diu que les seves poblacions, resistents a les pertorbacions antròpiques, són molt constants en l'espai, car mai no li va costar gens de retrobar localitats indicades de molt de temps abans.

En l'indret visitat per nosaltres hi ha un tarteram força extens que, a efectes del poblament vegetal (i dels hàbitats), comprèn si més no tres franges ben diferenciades, paral·leles entre elles i disposades en el sentit del pendent. A tocar dels caients rocosos del Gra de Fajol, una tartera de blocs grossos, poc mòbil, sense terra fina superficial i llargament innivada, colonitzada per *Senecio leucophyllus* DC. (associació *Senecietum leucophylli* Br.-Bl. 1948). Més enllà d'aquells caients i successivament, dues franges tarteroses i amb matriu edàfica on abunda *Papaver alpinum* subsp. *rhaeticum*: l'una silícia, formada sobretot per esbaldregalls gnèissics, i l'altra bàsicament calcinal, originada per la fragmentació d'un petit aflorament de marbres.

Vegeu a la taula 2 els inventaris que vam aixecar en aquestes dues franges tarteroses, on es troba la planta en qüestió.

L'inventari 1 ha de ser atribuït, tant per la seva composició florística com per l'ecologia de l'indret, a l'aliança *Androsacion alpinae*, bàsicament alpina però existent també als Pirineus, la qual aplega vegetació silicícola d'indrets ben innivats. I sense forçar gaire les coses es pot dur a l'associació *Doronico viscosi-Oxyrietum digynae* Gruber 1978, l'única de l'aliança descrita de la nostra serralada. VIGO (1996) adscriu a la dita associació dos inventaris del Conflent, no propers d'aquesta localitat, que contenen *Ranunculus glacialis* L., espècie característica que no hem sabut veure, però, vora el coll de la Marrana, on apareix, en canvi, la interessant *Oxyria digyna* (L.) Hill.

L'inventari 2 pertany clarament a la classe *Thlaspietea*, però és pobre i mal caracteritzat, de manera que no és fàcil de situar dins l'esquema fitocenològic establert. Deu pertànyer a l'aliança *Iberidion spathulatae*, pròpia de les pedrusques inestables bàsiques o poc àcides. La seva composició florística no en desdii pas, malgrat la presència de dues espècies de l'ordre *Androsacetalia alpinae* Br.-Bl. 1926 (*Senecio leucophyllus* i *Oxyria digyna*) que s'hi han infiltrat, ben tímidament per cert, des de les comunitats properes. Al costat d'altres inventaris de l'*Iberidetum spathulatae* Br.-Bl. 1948, algun dels quals conté el mateix *Papaver* (vegeu VIGO 1996, taula 97, inv. 4), no resulta pas gaire dissemblant.

Taula 2. Inventaris aixecats a la localitat estudiada. Pel que fa a l'autoria dels tàxons, vegeu la tercera edició de la *Flora Manual dels Països Catalans* (BOLÒS *et al.* 2005) i aquest mateix article.

Número de l'inventari	1	2
Altitud (m s.m.)	2.475	2.470
Exposició	N-NE	N-NE
Inclinació (°)	30-35	35-40
Recobriment de la vegetació (%)	10	20
Àrea estudiada (m²)	45	40
Plantes de l'aliança <i>Androsacion alpinae</i>		
<i>Saxifraga bryoides</i>	2.2	.
<i>Oxyria digyna</i>	+	r
Plantes de la classe <i>Thlaspietea rotundifolii</i> en general		
<i>Papaver alpinum</i> subsp. <i>rhaeticum</i>	2.2	2.2
<i>Festuca glacialis</i>	2.2	2.2
<i>Saxifraga oppositifolia</i>	2.2	1.2
<i>Pritzelago alpina</i>	1.2	+
<i>Senecio leucophyllus</i>	+	r
Companyes		
<i>Helictotrichon sedenense</i>	1.2	2.2
<i>Poa alpina</i>	1.2	1.2
<i>Saxifraga moschata</i>	+2	+
<i>Silene acaulis</i>	+2	+
<i>Arenaria grandiflora</i>	+	+
<i>Cerastium alpinum</i> subsp. <i>alpinum</i>	+	+
<i>Erigeron aragonensis</i>	+	+
<i>Leucanthemopsis alpina</i>	+	+
<i>Luzula lutea</i>	+2	.
<i>Carex curvula</i>	+2	.
<i>Festuca airoides</i>	+	.
<i>Minuartia recurva</i>	+	.
<i>Taraxacum</i> cf. <i>alpinum</i>	+	.
<i>Veronica alpina</i>	.	+
<i>Pedicularis pyrenaica</i>	r	.
<i>Sedum candollei</i>	r	.
<i>Polygonum viviparum</i>	.	r
<i>Oxytropis campestris</i>	.	r

1. Tartera força mòbil, heterogènia, formada per blocs gnèissics i fragments de quars, de mida compresa entre uns 10 i uns 40 cm, barrejats amb una matriu terrosa (de grava a argila).

2. Pedrusca força mòbil, heterogènia, formada per blocs de marbre i fragments d'esquists, de mida compresa entre uns 10 i uns 15 cm, amb una abundant matriu terrosa (de grava a argila).

Característiques de les dues subespècies

Malgrat que no n'hem fet un estudi estadístic acurat, vegeu a continuació (taula 3) les diferències morfològiques que reputem més significatives entre les subespècies *rhaeticum* i *suaveolens* dels Pirineus orientals. Aquests caràcters són ben evidents en els exemplars vius i no sempre fàcils de veure en les mostres d'herbari.

La forma de les fulles (menys dividides i amb els segments corbats vers l'apex, en la subsp. *rhaeticum*) resulta també poc o molt distintiva. Altres caràcters, considerats com a diferencials per diversos autors, no ens han semblat gaire evidents o gens.

Taula 3. Caràcters diferencials entre els dos tàxons estudiats

	subsp. <i>suaveolens</i>	subsp. <i>rhaeticum</i>
pètals (mida i disposició)	9-15(17) mm, atenuats vers la base i, en la flor oberta, no imbricats entre ells	15-20(25) mm, a penes atenuats i, en la flor oberta, clarament imbricats entre ells
color dels pètals	sovint d'un vermell ataronjat, com de carabassa, més rarament grocs	sovint grocs, més rarament ataronjats o vermellosos o, fins i tot, blancs
disc estigmàtic	netament cònic, agut, superficialment lobulat	poc cònic, obtús , de tendència aplanada, profundament lobulat
radis estigmàtics	4 o 5, aparentment connectats entre ells per la part interlobular del disc, que fa un sinus arrodonit	(3)4-6, aparentment ben separats entre ells pels sinus profunds i aguts del disc

La longitud de les càpsules sol considerar-se un caràcter significatiu. Molts autors diuen que el fruit de la subsp. *suaveolens* és relativament curt i li atribueixen un ventall de mides de (5)6-10(11) mm, mentre que el de la subsp. *rhaeticum* mesuraria de mitjana uns 14 mm. KADEREIT (1990) dóna com a longituds màximes, per a la primera subespècie 14,5 mm, i per a la segona 19 mm. Nosaltres disposem només de dades parcials. A la població de la subsp. *rhaeticum* del coll de la Marrana hem obtingut, a partir de mesures fetes en 30 càpsules, dades sobre longitud (de 7 a 15 mm; mitjana 10,87 mm; desviació estàndard 1,81) i amplada (de 4 a 6 mm; mitjana 5,07 mm; desviació estàndard 0,69). A banda que hem comptat també el nombre de radis estigmàtics (de 3 a 6; mitjana 4,38; desviació estàndard 0,68). En la subsp. *suaveolens*, hem comprovat realment que el fruit no sol ser tan llarg, malgrat que en un exemplar d'herbari hi hem mesurat una càpsula que ultrapassava els 18 mm.



Figura 1. Flor de *Papaver alpinum* subsp. *suaveolens* (a l'esquerra; vessant nord-est del Balandrau) i subsp. *rhaeticum* (a la dreta; coll de la Marrana). Fotografies de P. Barnola.

La posició dels pètals i el disc estigmàtic -sobretot, els seus lòbuls- aporten bons caràcters distintius (vegeu la taula comparativa de caràcters morfològics i les figures 1 i 2).

Les diferències en l'alçària i la robustesa d'ambdues subespècies no semblen tan concloents com deixen suposar algunes flors alpines; però és molt possible que la subsp. *rhaeticum* dels Alps sigui força més ufanosa que la dels Pirineus orientals.

El grau d'esquinçament i el to de les beines foliars basals, poc feses, fent una beina entera i esblanqueïdes en la subsp. *rhaeticum* i netament esquinçades i de color bru en la subsp. *suaveolens*, no semblen gaire rellevants en els exemplars que nosaltres hem vist.

El caràcter que falla més en les plantes dels Pirineus orientals és, però, la longitud relativa dels estams. Teòricament, en la subsp. *suaveolens* els estams han de ser més curts que el pistil o a penes iguals i en la subsp. *rhaeticum* han d'igualar-lo o ultrapassar-lo. La planta de Lapeyrouse sí que compleix aquesta condició. En canvi, en els nostres exemplars de *rhaeticum* els estams no són pas més llargs que el pistil (caràcter força evident en els espècimens provinents dels Alps).

Pel que fa al color de les flors, GUINOCHET & VILMORIN (1982) afirmen que en la subsp. *rhaeticum* poden ser blanques, grogues o vermelles. PIGNATTI (1982) afegeix en nota que varien entre el groc d'ou al groc de sofre, quasi blanc o groc ataronjat; i fa notar que en els exemplars dessecats els pètals solen esdevenir ataronjats, com ja



Figura 2. Disc estigmàtic de *Papaver alpinum* subsp. *suaveolens* (a l'esquerra) i subsp. *rhaeticum* (a la dreta). Dibuixos de J. Vigo.

deien ROUY & FOUCAUD (1893) i com nosaltres mateixos hem comprovat. La majoria d'autors alpins afirmen que el color més corrent és el groc, com passa en les plantes pirenaicoorientals. Als Pirineus sembla, però, que hi ha certes diferències en aquest respecte entre el sector central i l'oriental. Així, SAULE (2002) diu que en aquesta subespècie (i deu tenir al cap les plantes del sector central) les flors són generalment blanques, com ho hem vist en algunes pàgines web d'aquesta procedència. Al sector oriental, Baudière (com. pers.) va observar nombrosos individus d'aquest *Papaver* amb flors blanques al Cambradase.

Quant a les flors de la subsp. *suaveolens*, diversos autors semblen admetre que el color groc és tan corrent com el vermell, cosa que no és pas aplicable a les poblacions dels Pirineus orientals. I farem notar que SAULE (2002) les descriu únicament de color vermell ataronjat. D'altra banda l'existència de races de flor blanca als Pirineus centrals, de què parlaven els botànics antics, no sembla que hagi estat comprovada.

En resum, les plantes del coll de la Marrana –i les d'algunes altres localitats properes, segons hem vist en els plecs d'herbari que hem revisat– s'acosten, pel que fa als caràcters morfològics, a la subsp. *rhaeticum* més que a cap altra de *P. alpinum*, però no tenen pas exactament tots els trets diferencials que la majoria d'autors li atribueixen. Creiem que aquesta divergència podria ser deguda a encreuaments amb la subsp. *suaveolens* o a evolució per aïllament. Estudis acurats de poblacions podrien aclarir aquesta qüestió.

Nombre cromosòmic, quantitat de DNA nuclear i seqüències del DNA

Els estudis cariològics, citobiogeogràfics i citogenètics, molt escassos en els tàxons que ara ens interessen, indiquen, per al gènere *Papaver*, nombres cromosòmics compresos entre $2n = 14$ i $2n = 44$, que corresponen a nivells de ploïdia d'entre $2x$ i $6x$ (*Index to Plant Chromosome Numbers*, Missouri Botanical Garden, <http://mobot.org/W3T/Search/ipcn>), i quantitats de DNA nuclear compreses entre $2C = 3,5$ pg i $2C = 17,85$ pg (BENNETT & LEITCH, 2005). Segons les dades anteriors, $x = 7$ és el nombre cromosòmic de base més corrent a *Papaver*, la poliploïdia hi és freqüent i hi podria haver casos d'aneuploïdia. Pel que fa a *Papaver alpinum*, tots els recomptes l'assenyalen com a diploide. FABERGÉ (1942, 1943) atribueix $2n = 14$ a *Papaver alpinum* s.l. dels Alps i dels Pirineus, sense indicar localitats concretes; MARKGRAF (1963) va comptar $2n = 14$ en *P. alpinum* subsp. *rhaeticum*; KÜPFER & FAVARGER (1967) van determinar $2n = 14$ en plantes pirinenques de *P. suaveolens* i FAVARGER & KÜPFER (1968) van reportar igualment $2n = 14$ en material pirinenc oriental (del Cambradase) del mateix tàxon i consideren aquesta espècie i *P. alpinum* subsp. *rhaeticum* vicariants veritables. A part d'això, les dades més properes als tàxons aquí considerats són les de *P. nudicaule*, si acceptem la sinonímia establerta a l'IPNI entre aquesta espècie, *P. alpinum* i *P. suaveolens*. Per a aquest tàxon, s'han publicat recomptes de $2n = 14$, 28 i 42, tots en poblacions (d'Alaska, Eslovàquia, Rússia i Xina) prou allunyades de l'àmbit pirenaicoalpí (*Index to Plant Chromosome Numbers*, Missouri Botanical Garden, <http://mobot.org/W3T/Search/ipcn>). Pel que fa a

la mida del genoma, les dues mesures que se n'han publicat en *P. nudicaule* (una de $2C = 3,5$ pg, sense indicació de nombre cromosòmic i una de $2C = 8,25$ en una població de $2n = 14$ cromosomes; BENNETT & LEITCH, 2005) són la més petita i una de més aviat alta dins del gènere.

Nosaltres no hem pogut determinar el nombre de cromosomes de la població del coll de la Marrana, però sí que n'hem mesurat la quantitat de DNA nuclear, per a la qual hem obtingut un valor de $2C = 3,99$ pg (desviació estàndard 0,09), que indica un nivell diploide, la qual cosa coincideix amb els prou nombrosos recomptes previs. La quantitat de DNA nuclear s'ha mesurat per primer cop en la subespècie i, en general, en l'espècie estudiada i s'acosta a una de les mesures publicades per a *P. nudicaule*, mentre que difereix força de l'altra.

Pel que fa a la seqüenciació del DNA, no ha aportat cap informació addicional. Les seqüències de la regió ITS mostren una identitat del 100 % entre els dos individus seqüenciats i també amb l'ITS1 de *Papaver alpinum* subsp. *rhaeticum* seqüenciat per BITTKAU & KADEREIT (2002) amb material procedent de les Dolomites italianes (vora Einserkofel, 1.720 m), i es diferencien lleugerament del *P. alpinum* subsp. *rhaeticum* de CAROLAN *et al.* (2006), obtingut amb exemplars procedents de jardins botànics i d'herbari. De totes maneres, seria necessari seqüenciar més individus d'aquestes poblacions i iniciar estudis poblacionals d'aquestes espècies incloent tota la seva àrea de distribució per arribar a resultats més concloents.

Conclusions

Estem convençuts que als Pirineus existeixen dues estirps diferents pertanyents al grup de *Papaver alpinum*, estirps que aquí tractem -com han fet altres autors- a nivell subespecífic.

Papaver alpinum subsp. *rhaeticum*, conegut de fa temps dels Pirineus, hi apareix sobretot al vessant aquitànic, però també es fa al vessant ibèric del sector oriental de la serralada. En el conjunt del Principat de Catalunya, existeix no solament al departament dels Pirineus orientals, sinó també al Ripollès. Confirmem les dades antigues que l'assenyalaven en aquesta comarca (MARKGRAF, 1958) i que feien sospitar que podia existir realment a la província de Girona (DÍAZ GONZÁLEZ, 1986). Queda clar, doncs, que l'àrea pirinenca d'aquest tàxon és més àmplia del que se suposava, cosa que reforça la idea ja expressada per FAVARGER & CONTANDRIOPOULOS (1961) i KÜPFER & FAVARGER (1967), entre d'altres, de l'existència d'una antiga flora oròfila comuna als Pirineus, als Alps i a d'altres massissos muntanyosos de les terres mediterrànies. Com hem dit, la població estudiada per nosaltres no reuneix tots els caràcters morfològics descrits per a la subsp. *rhaeticum*. No descartem en absolut que pugui tractar-se d'un tàxon infraespecífic diferent dels descrits fins ara, però ens estिमem més esperar a tenir-ne més evidències per a pronunciar-nos definitivament sobre aquest tema.

Les característiques diferencials entre les subespècies *suaveolens* i *rhaeticum* assenyalades per nosaltres coincideixen bàsicament amb les que indiquen la ma-

joria de flores que tracten un o altre d'aquests tàxons o tots dos. Però no hem vist pas gaire clar que la longitud dels estams respecte de l'ovari sigui prou discriminant.

Tampoc no resolen gaire sobre la taxonomia infraespecífica les dades cariològiques ni la mida del genoma, car sembla clar que tota l'espècie és diploide. Caldria fer anàlisis detallades dels cariotips (incloent tècniques de bandatge i hibridació *in situ*) per a intentar caracteritzar cada subespècie. Les seqüències de DNA que hem provat són idèntiques en les dues subespècies analitzades. Caldrà utilitzar doncs, altres marcadors per a posar de manifest les possibles diferències existents entre elles.

Pel que fa a l'ecologia de la subespècie *rhaeticum*, els autors alpins indiquen que la planta es fa sobretot a les tarteres calcàries, però també a les morenes i a les lleres al·luvials, amb innivació prolongada. Braun-Blanquet la considera feblement diferencial de la subassociació *papaveretosum aurantiaci* del *Thlaspietum rotundifolii* Br.-Bl. 1926 (vegetació de tartera de l'ordre *Thlaspietalia rotundifolii* Br.-Bl. in Br.-Bl. et Jenny 1926 em. Siebert 1973, calcícola). Als Pirineus orientals és evident que forma part, igualment com als Alps, de les comunitats glareícoles de la classe *Thlaspietea rotundifolii*; sembla clar també que és més aviat indiferent a la reacció química del substrat i que cerca indrets ben innivats i esbaldregalls en què existeixi prou matriu terrosa per ancorar-hi les rels. Els tres únics inventaris pirinencs on ens consta que apareix la situen ara a l'ordre silicícola *Androsacetalia alpinae* Br.-Bl. 1926, ara a l'ordre neutrobasòfil *Thlaspietalia rotundifolii*.

Agraïments

Agraïm a André Baudière, Pere Bonada, Anne-Marie Cauwet-Marc i Pere Masdeu les indicacions que ens han donat sobre poblacions pirinenques de *Papaver alpinum* i a Ismael Sánchez-Jiménez l'obtenció de les seqüències de regions del DNA en les plantes estudiades.

Bibliografia

- BAUDIÈRE, A. & BONNET, A.L.M. 1963 - Introduction à l'étude de la végétation des éboulis de la zone alpine des Pyrénées orientales. *Nat. Monspel.* 15: 13-20.
- BAUDIÈRE, A. & BONNET, A.L.M. 1965 - Étude phytogéographique de la haute-vallée de Carença (Pyrénées-Orientales). Deuxième inventaire floristique. *Vie Milieu* XVI(1-C): 599-630.
- BAUDIÈRE, A. & CAUWET, A.M. 1964 - Recherches critiques sur l'oeuvre de Companyo relative à la Flore des Pyrénées Orientales. *Soc. Agr. Scient. Litt. Pyr. Or.* 79 : 39-169.
- BENNETT, M.D. & LEITCH, I.J. 2005 - *Angiosperm DNA C-values database*. <http://www.rbgekew.org.uk/cval/homepage.html> (Release 4.0).
- BENTHAM, G. 1826 - *Catalogue des plantes indigènes des Pyrénées et du bas Languedoc*. Paris: Madame Huzard.
- BITTKAU, C. & KADEREIT, J. W. 2002 - Phylogenetic and geographical relationships in *Papaver alpinum* L. (Papaveraceae) based on RAPD data. *Bot. Jahrb. Syst.* 123: 463-479.

- BOLÒS, O. DE; FONT, X.; PONS, X. & VIGO, J. (comp.). 1997 - *Atlas corològic de la flora vascular dels Països Catalans*. Vol 7. Barcelona: IEC, ORCA.
- BOLÒS, O. DE & VIGO, J. 1984 - *Flora dels Països Catalans* [vol. I]. Barcelona: Barcino, Fundació Jaume I.
- BOLÒS, O. DE; VIGO, J.; MASALLES, R.M. & NINOT, J.M. 1990 (1a. ed.), 1993 (2a. ed.), 2005 (3a. ed.) - *Flora manual dels Països Catalans*. Barcelona: Pòrtic.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1948 - *La végétation alpine des Pyrénées Orientales*. [Comm. SIGMA 98. Monografia de la Estación de Estudios Pirenaicos 9.]. Barcelona.
- BUBANI, P. 1901 - *Flora pyrenaea per ordines naturales gradatim digesta* [vol. III]. Milà: Ulricus Hoeplius.
- CAROLAN, J.C.; HOOK, I.L.; 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: 141-155.
- COMPANYÓ, L. 1864 - *Histoire Naturelle du département des Pyrénées Orientales. II. Règne végétal*. Perpinyà: J. B. Alzine.
- CONILL, L. 1935 - Observations sur la Flore des Pyrénées-Orientales (suite). *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* 64: 5-30.
- COSTE, H. 1937 - *Flore descriptive et illustrée de la France, de la Corse et des contrées limitrophes*, vol I. Paris: Librairie des Sciences et des Arts.
- DÍAZ GONZÁLEZ, T.E. 1986 - *Papaver* L. In CASTROVIEJO *et al.* (eds.), *Flora iberica*, vol. I, pp. 407-417. Madrid: Real Jardín Botánico, C.S.I.C.
- FABERGÉ, A.C. 1942 - Genetics of the *Scapiflora* section of *Papaver*. I. The garden Iceland poppy. *J. Genetics* 44: 169-193.
- FABERGÉ, A.C. 1943 - Genetics of the *Scapiflora* section of *Papaver*. II. The Alpine poppy. *J. Genetics* 45: 139-170.
- FAVARGER, C. & CONTANDRIOPOULOS, J. 1961 - Essai sur l'endémisme. *Bull. Soc. Bot. Suisse* 71: 384-408.
- FAVARGER, C. & KÜPFER, PH. 1968 - Contribution à la cytotaxinomie de la flore alpine des Pyrénées. *Collect. Bot. (Barcelona)* 7: 325-357.
- FEDDE, F. 1909 - Papaveraceae-Hypocoideae et Papaveraceae-Papaveroideae. In ENGLER, H. G. A. (ed.), *Das Pflanzenreich. Regni vegetabilis conspectus* [vol. 40 (IV. 104)]. Leipzig: Wilhelm Engelmann.
- FOURNIER, P. 1961 - *Les quatre flores de la France*. Paris: Lechevalier.
- GARCIA, S.; SANZ, M.; GARNATJE, T.; KREITSCHITZ, A.; MCARTHUR, E.D. & VALLÈS, J. 2004 - Variation of DNA amount in 47 populations of the subtribe *Artemisiinae* and related taxa (Asteraceae, Anthemideae): karyological, ecological, and systematic implications. *Genome* 47: 1004-1014.
- GARNATJE, T., SUSANNA, A., GARCIA-JACAS, N., VILATERSANA, R. & VALLÈS, J. 2005 - A first approach to the molecular phylogeny of the genus *Echinops* L. (Asteraceae): sectional delimitation and relationships with the genus *Acantholepis* Less. *Folia Geobotanica* 40: 407-419.
- GAUTIER, G. 1898 - *Catalogue raisonné de la flore des Pyrénées orientales*. [Société Agricole, Scientifique et Littéraire des Pyrénées Orientales]. Perpinyà: Ch. Latrobe.

- GRENIER, J. C. M. & GODRON, D. A. 1848 - *Flore de France ou description des plantes qui croissent naturellement en France et en Corse* [vol. I]. Paris: J.-B. Baillière.
- GRUBER, M. 1978 - Les éboulis de l'*Androsacion alpinae* Br.-Bl. 2936 en Pyrénées ariégeoises et catalanes occidentales. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* 114 (1-2): 65-70.
- GUINOCHET, M. & VILMORIN, R. DE 1982 - *Flore de France*. [vol. IV]. Paris: Centre National de la Recherche Scientifique.
- HEGI, G. 1958 - *Illustrierte Flora von Mittel-Europa* [vol. 4 (1), 2a ed.]. Munic: J. F. Lehmanns Verlag.
- HEGI, G. 1986 - *Illustrierte Flora von Mittel-Europa* [vol. 4 (1), 3a ed.]. Berlin, Hamburg: Verlag Paul Parey.
- HESS, H.E.; LANDOLT, E. & HIRZEL, R. 1972. *Flora der Schweiz*, vol. III. Basel und Stuttgart: Birkhäuser Verlag.
- JALAS, J. & SUOMINEN, J. (ed.) 1991 - *Atlas Florae Europaeae. 9. Paeoniaceae to Capparaceae*. Helsinki: The Committee for mapping the Flora of Europe & Societas Biologica Fennica Vanamo.
- JENNY-LIPS, H. 1930 - Vegetationsbedingungen und Pflanzengesellschaften auf Felsschutt. Phytosoziologische Untersuchungen in den Glarner Alpen. *Beih. Bot. Centralbl.* 4: 119-196.
- JOVET, P. & VILMORIN, R. DE 1972 - *Flore descriptive et illustrée de la France par l'abbé H. Coste [premier supplément]*. Paris : Librairie Scientifique et Technique Albert Blanchard.
- KADEREIT, J. W. 1990 -. Notes on the taxonomy, distribution, phylogeny and ecology of *Papaver alpinum* L. (Papaveraceae). *Bot. Jahrb. Syst.*, 112 : 79-97.
- KERGUÉLEN, M. 1999 - *Index Synonymique de la Flore de France*. Institut National de la Recherche Scientifique: <http://www2.dijon.inra.fr/bga/fdf/>
- KROPF, M.; COMES, H. P. & KADEREIT, J. W. 2006. Long-distance dispersal vs vicariance: the origin and genetic diversity of alpine plants in the Spanish Sierra Nevada. *New Phytol.* 172: 169-184.
- KÜPFER, PH. & FAVARGER, C. 1967 - Premières prospections caryologiques dans la flore orophile des Pyrénées et de la Sierra Nevada. *C. R. Acad. Sci. Paris* 264: 2463-2465.
- LAPEYROUSE, P. DE 1813 - *Histoire abrégée des plantes des Pyrénées et itinéraires des botanistes dans ces montagnes*. Tolosa de Llenguadoc: Bellegarrigue.
- LAPEYROUSE, P. DE 1818 - *Supplément à l'Histoire abrégée des plantes des Pyrénées et itinéraires des botanistes dans ces montagnes*. Tolosa de Llenguadoc: Bellegarrigue.
- LINNÉ, C. 1753 - *Species Plantarum*, vol. I. Holm: Laurentii Salvii.
- MARKGRAF, F. 1958 - Eine neue Gliederung der Alpenmohne. *Phyton (Horn)* 7: 302-314.
- MARKGRAF, F. 1963 - Die Typisierung von *Papaver alpinum* L. *Taxon* 12: 144-146.
- MORVAT, A. B. & WALTERS, S. M. 1964 - *Papaver* L. In TUTIN, T. G. *et al.* (ed.). *Flora Europaea*, vol. 1, 1a edició. Cambridge: Cambridge University Press.
- MORVAT, A. B.; WALTERS, S. M. & KADEREIT, J. W. (rev.). 1993 - *Papaver* L. In TUTIN, T. G. *et al.* (ed.). *Flora Europaea*, vol. 1, 2a edició. Cambridge: Cambridge University Press.
- PIGNATTI, S. 1982 - *Flora d'Italia*, vol. I. Bolonya: Edagricole.
- RÄNDEL, U. 1974 - Beiträge zur Kenntnis der Sippenstruktur der Gattung *Papaver* L. sectio *Scapiflora* Reichenb. (Papaveraceae). *Feddes Repert.* 15: 745-758.

- ROUY, G. & FOUCAUD, J. 1893 - *Flore de France* [vol. 1]. Asnières, Paris & Rochefort.
- SAULE, M. 2002 - *La grande Flore Illustrée des Pyrénées*. Toulouse & Tarbes: Milan & Rando.
- VIGO, J. 1983 - El poblament vegetal de la Vall de Ribes. I. Generalitats. Catàleg florístic. *Acta Bot. Barc.* 35: 1-793.
- VIGO, J. 1996 - *El poblament vegetal de la Vall de Ribes. Les comunitats vegetals i el paisatge*. Barcelona: Institut Cartogràfic de Catalunya.
- WILLDENOW, C. L. 1809 - *Enumeratio Plantarum Horti regii botanici Berolinensis continens descriptiones omnium Vegetabilium in Horto dicto cultorum*. Berlín: Taberna libraria Scholae Realis.
- ZETTERSTEDT, J.E. 1857 - *Les plantes vasculaires des Pyrénées principales*. Paris: A. Frank.

Rebut / Received: X-2008

Acceptat / Accepted: VII-2009