

**BILAN DES CONNAISSANCES SUR
L'ANGELIQUE DES ESTUAIRES
(*ANGELICA HETEROCARPA* LLOYD)**

Etabli dans le cadre du plan de conservation mis en œuvre dans l'estuaire de la Loire.

Soutien financier



RÉSUMÉ

A l'occasion de la mise à jour du guide à l'attention des acteurs de l'aménagement et gestionnaires de l'estuaire de la Loire pour la prise en compte de l'Angélique des estuaires (document publié en 2009 par Nantes Métropole avec le concours du Conservatoire botanique national de Brest et du Jardin Botanique de Nantes), est présentée une nouvelle synthèse des connaissances acquises sur l'espèce dans le cadre de la mise en œuvre du plan de conservation depuis le début des années 2000. Comme en 2009, ce bilan est conçu comme un document ressource d'accompagnement du guide technique.

Citation conseillée

Mesnager C., 2026 - *Bilan des connaissances sur l'Angélique des estuaires (Angelica heterocarpa Lloyd) Etabli dans le cadre du plan de conservation mis en œuvre dans l'estuaire de la Loire* . Nantes métropole. Nantes : Conservatoire botanique national de Brest. 30 p.

Mots-clés

Angélique des estuaires ; *Angelica heterocarpa* ; Estuaire de la Loire

Expertise sollicitée

Amélioration des connaissances, analyse d'enjeux, suivi

Domaine

Flore vasculaire, Végétation,

Version / indice

V0

Photographie de couverture

Pascal Lacroix (CBN de Brest)

Critères de diffusion

Document confidentiel

non

Obligation de diffusion du document par le commanditaire

Présence de données à caractère personnel

non

Présence de données sensibles

non

Autorisation de diffusion ou de citation donnée par les auteurs

oui

Statut du document : document en accès libre

BILAN DES CONNAISSANCES SUR L'ANGELIQUE DES ESTUAIRES (*ANGELICA HETEROCARPA* LLOYD)

Etabli dans le cadre du plan de conservation mis en œuvre dans
l'estuaire de la Loire

2026



Ce document est diffusé sans aucune contrainte d'usage.

Étude réalisée par l'antenne Pays de la Loire du
Conservatoire botanique national de Brest

Collaboration extérieure :

Jardin botanique de Nantes

Conservatoire botanique national Sud-Atlantique

Responsable projet : Cécile Mesnage –
c.mesnage@cbnbrest.com

Rédaction : Cécile Mesnage

Relecture et avis :

Sommaire

Introduction	5
1. Etymologie	6
2. Taxonomie	6
3. Description	6
4. Biologie	9
5. Phytochimie	12
6. Ecologie	12
6.1. Degré de salinité	12
6.2. Fréquence de submersion	15
6.3. Nature du substrat	17
6.4. Degré de luminosité	18
7. Génétique	18
8. Groupements végétaux à Angélique des estuaires	19
9. Aire de répartition	22
10. Valeur patrimoniale et protection réglementaire	25
11. Etat de conservation des populations de l'espèce et de son habitat	26
Bibliographie	29

Préambule

Le présent bilan est issu d'un travail de compilation coordonné par Pascal Lacroix, mené à partir de 2009 lors de l'établissement du **guide technique (Lacroix *et al.*, 2009) destiné aux acteurs de l'aménagement et gestionnaires de l'estuaire de la Loire pour la prise en compte de l'Angélique des estuaires et de son habitat** (document publié par Nantes Métropole avec le concours du Conservatoire botanique national de Brest et du Jardin botanique de Nantes). Ce bilan a été conçu comme un **document ressource d'accompagnement du guide**, tenu à jour et complété par les connaissances acquises dans le cadre des différentes versions du plan de conservation en faveur de l'espèce dans l'estuaire de la Loire qui est animé par Nantes métropole depuis le début des années 2000. Il a pu se nourrir des nombreuses observations de terrain développées dans ce cadre ainsi que par des expérimentations effectuées à partir de la mise en culture de l'espèce par le Jardin botanique de Nantes à la fin des années 1990 et début des années 2000. Par ailleurs, le Conservatoire botanique national Sud-Atlantique s'est engagé également à partir de 2007, avec l'état et plusieurs collectivités locales, dans un plan de conservation sur les populations des anciennes régions Aquitaine et Poitou-Charentes. Dans ce cadre, il a pu apporter aussi une contribution à l'amélioration des connaissances sur l'espèce.

Il est proposé ici, à l'occasion de la **mise à jour du guide technique (Corbeaux *et al.*, 2024)**, et pour poursuivre l'idée qu'il puisse constituer un **document ressource d'accompagnement**, la publication de ce bilan qui a été tenu à jour depuis 2009 au gré des avancées de connaissances.

Précisons qu'il ne s'agit pas d'un bilan définitif, celui-ci pouvant toujours être actualisé régulièrement au fur et à mesure de l'acquisition de nouvelles connaissances. Son contenu s'appuie en grande partie sur la version d'origine (non publiée) rédigée par Pascal Lacroix avec le concours de Claude Figureau, Hermann Guitton, Jean Le Bail et Philippe Férard en 2009.

Introduction

Eu égard à son caractère d'espèce végétale endémique de France, l'Angélique des estuaires (*Angelica heterocarpa* Lloyd) constitue, avec les communautés végétales auxquelles elle participe, un fort enjeu de conservation de la biodiversité reconnu aux niveaux à la fois national (protection réglementaire de l'espèce depuis 1982) et international (inscription à la Directive européenne Habitats-Faune-Flore de 1992, de l'espèce et de ses habitats). A l'échelle de l'estuaire de la Loire, elle fait l'objet, depuis 2004, d'un plan de conservation conduit par Nantes Métropole avec le soutien de la Direction régionale en charge de l'environnement (DREAL) des Pays de la Loire, dont l'objectif est d'assurer la préservation de l'Angélique des estuaires et de son milieu, dans un contexte estuarien marqué par une importante histoire industrielle et par un fort développement urbain. Cette démarche repose sur le concours technique et scientifique du Conservatoire botanique national de Brest et du Jardin Botanique de Nantes, qui a notamment consisté à renforcer les connaissances sur l'espèce et son habitat, de façon à étayer la proposition, puis la mise en œuvre de mesures concrètes de conservation.

Précisons qu'en 2015, le plan de conservation en faveur de l'Angélique des estuaires a été regroupé avec celui mis en place à partir de 2009 pour le Scirpe triquètre, constituant un plan de conservation unifié en faveur des deux plantes (Corbeaux *et al.*, 2016).

1. Etymologie

Le nom de genre *Angelica* (remontant au X^{ème} siècle d'après P. Fournier (1934-1940)), provient du latin *angelus* : ange, allusion à de prétendues propriétés surnaturelles et à la liqueur qu'on retire de l'espèce cultivée qui est l'Angélique officinale (*Angelica archangelica* L.) (F. Couplan, 2000 in Guitton *et al.*, 2003).

L'adjectif *heterocarpa*, qui désigne l'espèce, provient quant à lui de la combinaison de deux termes grecs : "ετερος" (autre) et "καρπος" (fruit), qui peuvent se traduire littéralement en français par le nom d'**Angélique à fruits variés** (F. Couplan, 2000 in Guitton *et al.*, *op.cit.*) ou **Angélique à fruits variables**. Toutefois le terme d'Angélique des estuaires est aujourd'hui communément employé et c'est le nom français qui est retenu ici, compte tenu de la notoriété acquise par la plante sous ce nom.

2. Taxonomie

Cette plante de la famille des **APIACEAE** (anciennement nommée « Ombellifères ») a été découverte en 1859 par le docteur Moriceau, médecin à Nantes, a été **décrite par James Lloyd en 1860**, qui l'avait précédemment confondue avec l'Angélique sauvage (*Angelica sylvestris* subsp. *sylvestris*) (Reduron, 2007) et qui attache donc désormais son nom dans la désignation taxonomique de la plante : *Angelica heterocarpa* Lloyd. La description originale a été publiée en mai 1860 dans un article du Bulletin de la Société Botanique de France (volume 6, page 709), puis en septembre 1860, avec des modifications mineures, dans les Mémoires de la Société académique de Maine-et-Loire (volume 8, page 22).



Figure 1 – Lectotype d'*Angelica heterocarpa* Lloyd conservé au Muséum des Sciences Naturelles d'Angers (photo MSN Angers).

L'herbier de J. Lloyd, conservé au Muséum d'Histoire Naturelle d'Angers, contient cinq parts de l'espèce correspondant à la publication originale de 1860. Le lectotype (figure 1 ci-contre) désigné par J.-P. Reduron (2007) a été prélevé le 21 août 1859 à Couëron.

D'après J.-P. Reduron (2007), *A. heterocarpa* est bien une espèce distincte, tout en se rapprochant d'*A. sylvestris*, comme l'indiquent des similitudes chimiques (Bernard, 1991 in J.-P. Reduron, 2007 ; Bernard et Clair, 1997 in J.-P. Reduron, 2007) et comme l'ont démontré des expériences de croisement entre les deux espèces (Reduron, 2007). En nature, des difficultés d'identification sont rencontrées lorsque les deux espèces sont proches l'une de l'autre (P. Lacroix : *obs. pers.* en Sèvre nantaise, *com. pers.* Pierre Dupont dans les environs de Basse-Indre et *com. pers.* F. Blanchard dans l'estuaire de l'Adour), sans qu'il pu être véritablement identifié un hybride typé. Des études génétiques tendent à montrer une très grande proximité entre les deux espèces (Castagné *et al.*, 2012).

3. Description

La **description originale de l'Angélique des estuaires** fournie par J. Lloyd en 1860 dans le Bulletin de la Société Botanique de France est la suivante : « *Angelica heterocarpa* Nob. – Tige de 1 à 2 mètres, très creuse, lisse excepté dans le haut où elle est cannelée et rude-pubescente. Feuilles très grandes, 2-3 fois ailées, les radicales pétiolées avec rachis en gouttière ainsi que les pétioles qui sont largement dilatés à la base en gaine quelque fois rougeâtre ; folioles ovales-lancéolées, plus foncées et luisantes en dessus, à dents de scie terminées en pointe blanchâtre-scarieuse.

*Ombelles à rayons nombreux, striés, pubescents-rudes ; involucre nul ou à 1-3 folioles plus ou moins caduques ; folioles de l'involucelle linéaires en alène. Fleurs blanches ; pétales ovales à pointe infléchie. Fruit à odeur légère d'Angélique (*Archangelica officinalis*) ; carpelles ovales ou elliptiques-oblongs, à côtes latérales un peu plus grandes, quelquefois dilatées en forme d'aile plus étroite que le corps du carpelle. »*



Figure 2 - Inflorescence (Photo J. Le Bail)



Tige et gaine des pétioles (Photo C. Figureau)



Feuilles (Photo P. Lacroix)

Les caractères physiologiques décrits par les principaux auteurs de flores nationales et locales (Fournier, 1947 ; Coste, 1906 ; des Abbayes *et al.*, 1971 ; Corillon, 1982), varient peu. Corillon et Coste intègrent à leurs descriptions des notions de biométrie, en précisant que les folioles ovales-lancéolées font 10 x 3 cm et que les fruits oblongs font 4-6 x 2-3 mm.

J.-P. Reduron (2007) a rédigé la description suivante, très détaillée : « *Plante robuste et élancée, atteignant 1-3 m, glabre sauf au sommet. Tige creuse, lisse (sillonnée à la partie supérieure). Feuilles amples, luisantes à la face supérieure, 2-3-divisées-pennées en derniers segments ovales-lancéolés, le plus souvent allongés, atténués, obliques ou un peu décurrents à la base, dentés en scie ; dents marquées, terminées par un mucron cartilagineux ; pétiole canaliculé ; gaines des feuilles caulinaires élargies, allongées. Ombelles grandes (diamètre c. 16 cm), hémisphériques, formées de (15) 25-35 (40) rayons pubescents ; involucre absent ou réduit ; bractéoles nombreuses, linéaires. Fleurs blanches ou rosées ; sépales absents ou très réduits ; pétales périphériques, ovales-lancéolés, glabres, faiblement échancrés, à apex enroulé ; anthères blanches, parfois lavées de rose ou de rose-violet, conservant leur teinte après déhiscence ; stylopode de forme conique-aplatie, blanchâtre, à marge très lobée et nettement débordante sur l'ovaire. Fruit ovoïde ou ellipsoïde, 3-6 mm, assez épais, parcouru de côtes obtuses, les marginales élargies en aile étroite, mais de largeur variable ; vittae commissurales visibles (parfois difficilement) ; styles réfléchis, 2-3 fois plus longs sur le stylopode. »*

Pour Bernard (1991, *in* J.-P. Reduron, 2007), l'espèce se caractérise au sein du genre Angélique par son caractère **glabre, le caractère luisant des feuilles, le nombre important d'ombelles, le nombre de rayons en moyenne moins élevé ainsi que les côtes dorsales du fruit non saillantes**. Il cite également l'absence de décurrence et la présence de segments surnuméraires pétiolulés sur le rachis, mais J.-P. Reduron (2007) observe que ces critères ne sont pas constants. Il ajoute un critère supplémentaire avec la morphologie allongée des segments foliaires, en précisant qu'il ne s'agit pas d'une caractéristique rigoureusement discriminante, mais qu'elle participe de l'aspect général de la plante.



Figure 3 - Ombelle et ombellules
(Photos P. Lacroix)



Fruits

D'après Lloyd (1868), cette espèce se distingue d'*Angelica sylvestris* subsp. *sylvestris*, dont elle a le port, par la floraison plus précoce, les folioles plus étroites et surtout par le fruit (voir tableau 1). Chez *A. sylvestris* subsp. *sylvestris*, le fruit est uniforme, comprimé par le dos, à carpelles elliptiques-arrondis, bordés d'une large aile membraneuse, ondulée, plus large que le corps du méricarpe. *A. heterocarpa* a en revanche un fruit variable ; mûr, mais non sec, il est un peu plus large sur le côté que sur le dos, chaque carpelle elliptique-oblong à 5 côtes obtuses, les latérales un peu plus fortes. Plus rarement, et cela est observable dans les ombelles des individus robustes, le fruit est comprimé par le dos, parce que les côtes latérales sont développées en aile épaisse de largeur variable. La flore de France actuelle (Tison et de Foucault, 2014) met également en avant les caractéristiques du fruit pour distinguer *A. heterocarpa* des autres espèces du genre : « *méricarpes à ailes beaucoup moins larges que le corps* ». Cette flore distingue aussi un critère sur les pétales, « *pétales à apex infléchi à plus de 120°* » ainsi que la forme allongée des folioles, « *majorité de segments foliaires à L/l ≥ 2* ».

Des confusions sont également possibles avec l'Œnanthe safranée (*Oenanthe crocata* L.), qui néanmoins se distingue notamment par ses fruits oblongs-cylindracés à styles dressés (voir tableau 1 et figures 4 et 5).

<i>Angelica sylvestris</i> L. subsp. <i>sylvestris</i>	<i>Angelica heterocarpa</i> J.Lloyd	<i>Oenanthe crocata</i> L.
Herbe vivace robuste	Herbe pluriannuelle plus robuste	Herbe vivace formée de tubercules sessiles à suc jaune
1m à 1,50m	1m à 3 m	1m à 1,20m
Tige dressée glauque ou rougeâtre, striée	Tige verte, lisse et glabre, sauf dans la partie supérieure sillonnée et pubescente	Tige verte radicante aux nœuds inférieurs, sillonnée, creuse
Feuilles 2 à 3 fois pennées Folioles variables, de suborbiculaires à elliptiques-allongés, dentées en scie	<u>Feuilles</u> 2 à 3 fois pennées Folioles ovales-lancéolées, allongées, luisantes dessus, à dents terminées par une pointe blanche scarieuse	Feuilles 2 à 3 fois pennées Folioles rhomboïdales en coin, incisées, dentées
Involucre ordinairement nul Involucelles à bractées subulées, parfois foliacées	Involucre nul ou à 1 à 3 bractées Involucelles à bractées linéaires en alène	Involucre à plusieurs bractées linéaires Involucelles à plusieurs bractées linéaires, les deux caduques
Fleurs blanches ou rosées Pétales à pointe dressée ou étalée	Fleurs blanches Pétales à pointe enroulée	Fleurs blanches, parfois rosées. Fleurs extérieures longuement pédicellées et stériles.
Fruit mince et plat, ovale à ailes marginales ondulées plus larges que le corps des méricarpes	<u>Fruit</u> assez épais, ovale ou elliptique oblong à ailes marginales plus étroites que le corps des méricarpes	Fruit cylindracé à styles dressés

Tableau 1 - Comparaison morphologique d'*Angelica heterocarpa*, *Angelica sylvestris* et *Oenanthe crocata* (tiré et modifié de C. Figureau, Ph. Férard, 2001)



Figure 4 - Comparaison d'*Angelica sylvestris* subsp. *sylvestris* (à gauche), *Angelica heterocarpa* (au milieu) et *Oenanthe crocata* (à droite).
(Photos C. Figureau et P. Féraud)



Figure 5 - Comparaison d'*Angelica heterocarpa*, avec *Angelica sylvestris* subsp. *sylvestris* et *Oenanthe crocata* (Source : flore de Coste)

4. Biologie

L'Angélique des estuaires est une hémicryptophyte, monocarpique et pluriannuelle.

D'après la classification du danois Raunkier (1934), une hémicryptophyte est une plante ordinairement herbacée à rosette, cespiteuse ou à rhizome, proche de la surface et ayant ses bourgeons situés au ras du sol. L'Angélique est à rattacher généralement au type à rosette. Elle relève cependant parfois du type cespiteux, car elle peut se développer en formant des touffes de rejets à sa base dans le cas d'une rupture de la hampe florale vers la fin de la floraison, mais avant la chute des fruits. Les rejets initient alors une floraison l'année suivante, entraînant une disparition du pied après fructification, conformément au caractère monocarpique de ces repousses. Il semble que certains pieds soumis à des coupes récurrentes, devenus cespiteux, puissent présenter une tendance à se pérenniser.

Contrairement à J. Lloyd (1897), P. Fournier (1934-1940), Coste (1906), Vilmorin et Guinochet (1906), H. des Abbayes et *al.* (1971), Bonnier et Layens (1894), Tutin *et al.* (1968) ainsi que R. Corillon (1982) qui considèrent l'Angélique des estuaires comme une hémicryptophyte vivace, et contrairement à l'hypothèse évoquée par Pierre Dupont (P. Lacroix *com. pers.*) d'un caractère bisannuel, l'Angélique des estuaires semble en réalité être une **pluriannuelle à durée de vie relativement courte (3 à 4 ans)**.

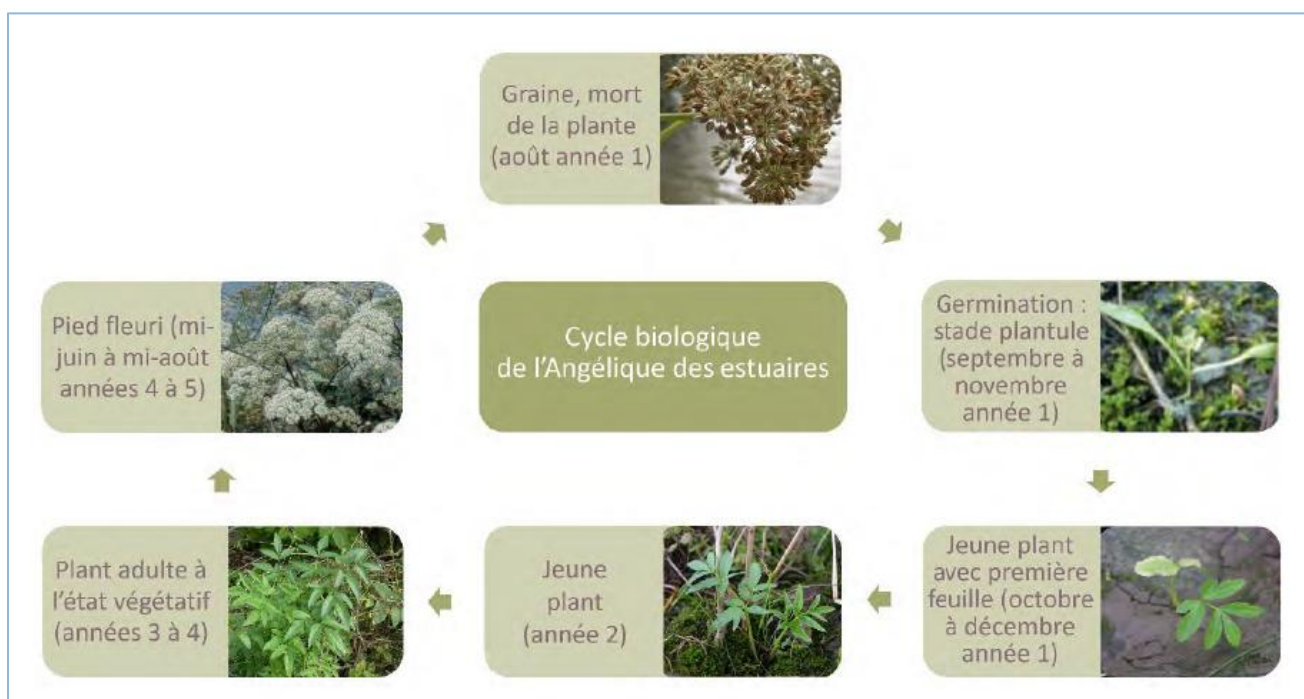


Figure 6 - Cycle biologique de l'Angélique des estuaires (extrait de P. Lacroix, C. Figureau, J. Garcia-Melgares, 2009)

Les graines d'Angélique des estuaires germent principalement dans les semaines qui suivent leur chute, au cours des périodes de la fin de l'été, lorsque les températures avoisinent encore les 20°C. En effet, des tests de germination en incubateur réalisés au Jardin Botanique de Nantes (C. Figureau, Ph. Richard, 1990) et au Conservatoire botanique national de Brest (non publiés) font apparaître une amplitude de germination allant de 15 à 30 °C, avec un optimum autour de 20°C. Exceptionnellement, quelques germinations ont été constatées à des températures plus basses (10°C) et plus élevées (jusqu'à 35°C). Bernard (1991) in J.-P. Reduron (2007) évoque l'éventualité d'une période de post-maturation préalable, observant qu'il n'y a pas de germination immédiate des graines sitôt tombées au sol. Pourtant, des expérimentations sur l'Angélique des estuaires mettant en œuvre un semis de graines ont obtenu des taux de germination de 90 % à la levée au bout d'à peine deux semaines. Par ailleurs, **en nature, des germinations sont observées très rapidement après la chute des fruits.**

Il ne semble pas qu'il intervienne non plus de phénomène de dormance sur des graines conservées en congélation (à -18°C), puisque l'acide gibbérellique et le nitrate de potassium (qui provoquent une levée de dormance) n'améliorent pas significativement la germination (Goasduff, 2006). La viabilité des graines conservées en congélation a été testée au Conservatoire botanique national de Brest (Goasduff, *op.cit.*) et montre une **capacité germinative après 9 années de stockage**. De plus, l'extraction de l'embryon n'apporte pas de différence significative dans le taux de germination ce qui montre que les téguments de la graine ne constituent pas un obstacle à la germination. **Le développement des plantules est fortement influencé par les conditions de concurrence et de luminosité** jusqu'au développement de la quatrième feuille. Jusqu'à ce stade, une sélection naturelle s'effectue conduisant à un niveau d'équilibre de la population, qui réduit considérablement le nombre d'individus qui ont initialement germé.



Figure 7 - Tapis de plantules (Photo P. Lacroix)

A partir du semis, la production de feuilles successives de taille croissante se poursuit tout au long de l'automne et de l'hiver et peut atteindre le stade de 4 à 5 feuilles au début du printemps, la plus grande faisant plus ou moins 40 cm. A ce stade, les jeunes plants d'Angélique des estuaires présentent un avantage vis-à-vis des autres espèces végétales qui la côtoient au sein de la mégaphorbiaie et qui ne sont pas encore développées. Il n'y a en effet **pas d'interruption du cycle biologique de l'Angélique des estuaires, sauf en cas de gelées inférieures à -5°C qui détruisent le feuillage et placent les bourgeons en repos végétatif**. La végétation reprend dès la fin de la période de gel. Jusqu'au stade de la floraison, la plante développe un appareil foliaire important pouvant

atteindre jusqu'à 1 mètre de haut, en même temps qu'elle développe une puissante racine tubérisée qui assurera, à la saison suivante, la montée à fleurs.

La période de floraison s'étale de mi-juin à mi-août dans la majorité des cas, mais des floraisons tardives sont observables jusqu'en septembre, de même que des floraisons précoces sont parfois observées dès le tout début juin, voire même à partir de mai ces dernières années. Depuis 2010 environ, des pieds fleuris ont été régulièrement observés dès le mois de mai. En 2007, il a été constaté la succession de deux périodes de floraison, une seconde montée à fleurs ayant pris le relais à la période normale, en juillet-août.

La hampe florale fait une taille moyenne avoisinant 150 cm et varie d'environ 70 à plus de 300 cm. Chez les plantes de taille moyenne, l'inflorescence développe une architecture allant jusqu'à un quatrième niveau de ramification (axes A4). Celui-ci est le plus souvent très peu productif en graines, sauf dans le cas exceptionnel de plantes très vigoureuses, atteignant un cinquième niveau de ramification (axes A5). Pour les plants de petite dimension, la ramification s'arrête au troisième niveau (axes A3, le plus souvent peu productifs). Le diamètre, le nombre de rayon des ombelles et des ombellules et le nombre de diakènes sont décroissants de l'axe A1 vers l'axe A5. Cependant, la production pondérale de fruits par les ombelles des axes A2 et A3 est majoritaire (40 % pour chaque niveau) par rapport à l'axe A1 (10 %) (J.-P. Reduron, 2007). Le nombre d'ombelles total porté par une plante peut largement dépasser les 50 indiqués par Bernard (1991) in J.-P. Reduron (2007) et certains pieds très forts à un seul axe A1 dépassent les 70 ombelles, tandis que de fortes plantes cespitueuses, à nombreux axes A1 peuvent atteindre les 200 ombelles.

Chez l'Angélique des estuaires, les étamines libèrent leur pollen avant la maturité du stigmate (espèce protandre) ce qui est à l'origine d'une allogamie (J.-P. Reduron, 2007). J.-P. Reduron (2007) parle plus exactement d'allogeitonogamie, dans la mesure où une fécondation inter-ombellaire a été vérifiée en expérimentation. L'étude génétique réalisée par le CEREAS sur les populations ligériennes a vérifié que **l'allogamie est le mode de reproduction prédominant, mais certains résultats semblent montrer qu'un certain taux d'autogamie est possible** (I. Métais *et al.*, 2009 ; I. Métais *et al.*, 2010).

J.-P. Reduron (2007) mentionne un nombre chromosomique de $2n = 22, 33$ chromosomes, et signale l'existence d'aneuploïdie et d'individus-mosaïques, par exemple, chez un individu à dominante triploïde, $2n = 20$ à 40. Selon lui, il s'agit plutôt d'une aneuploïdie aléatoire qu'une polyploïdie (absence de lots équivalents) et ces phénomènes peuvent être liés à l'halophilie.

La fructification a lieu le plus généralement en août et septembre, mais peut en fonction des conditions météorologiques se décaler certaines années, parallèlement à la floraison, soit un peu plus tôt, soit un peu plus tard. Selon la vigueur des plantes, les fleurs des axes A4 peuvent plus ou moins avorter, tandis que les ombelles des axes A5 arrivant trop tardivement pour bénéficier d'un développement complet, ne portent qu'exceptionnellement des graines. Sur le plan de la production grainière, des comptages systématiques du nombre d'ombelles et d'ombellules sur 34 pieds (C. Figureau, Ph. Férard, 2002) ont dénombré un nombre de diakènes très variable allant de 64 à 96 795 par pied. **La production grainière de l'espèce semble très influencée par la nature de l'habitat** (voir paragraphe 6).

Le **fruit** pèse entre 1,9 et 3,3 mg (J.-P. Reduron, 2007). La présence de tissus de flottaison (J.-P. Reduron, *op. cit.*) leur confère une très grande flottabilité dans le temps (vérifiée en conditions expérimentales) qui laisse supposer de **fortes prédispositions à une dispersion par l'eau (hydrochorie), en particulier à la faveur des mouvements de marée et des crues**. Toutefois, suite à des observations de terrain, on peut émettre l'hypothèse qu'une bonne partie des graines germe probablement sur place. En effet, l'aptitude des graines fraîches à germer rapidement, d'une part, et le fait qu'à cette période d'été estival les marées de vives eaux n'atteignent souvent pas la zone supérieure occupée par l'Angélique, d'autre part, expliquent une germination sur place qui fixe les plantules qui ne pourront pas être remobilisés par la suite.

Des fluctuations de populations sont observées à la fois à l'échelle de la station et à celle de la population globale de l'estuaire de la Loire qui tiennent à la courte durée de vie de l'espèce. Des stations qui ont subi une dégradation de l'habitat ont ainsi montré une érosion très forte, en quelques années à peine, des effectifs de pieds fleuris. C'est par exemple le cas des rives de l'Île de Nantes entre les Ponts Aristide Briand et Willy Brandt qui ont fait l'objet d'une active colonisation par les ronciers dans le courant des années 2000, suite à l'arrêt de l'entretien du talus au contact

supérieur de l'habitat à Angélique. En 2007, le suivi annuel des pieds fleuris d'un échantillon de 41 stations observées depuis 2004 a mis en évidence une variation inter-annuelle d'un facteur de 2 à 3. Ces fluctuations sont liées au renouvellement total des populations sur une durée de 3 à 4 années. Les périodes de gel assez sévère (inférieur à -5°C) pourraient être un facteur contribuant à ces fluctuations, des disparitions massives de plantules ayant été observées lors d'un épisode de fort gel fin février-début mars 2005 (jusqu'à -10°C). Dans un sens contraire, des étés de sécheresse et caniculaires auraient une influence sur l'induction florale et pourraient déclencher des floraisons importantes donnant naissance à une jeune population très nombreuse. Il est ainsi possible que les années d'importante floraison (telle que cela a été observé en 2007, 4 années après la sécheresse et la canicule de 2003) se répètent de manière cyclique, sur la durée d'une génération d'Angélique de la germination à la fructification (3 à 4 ans), et qu'inversement, des années de faible floraison présentent la même récurrence.

5. Phytochimie

D'après J.-P. Reduron (2007), l'Angélique des estuaires a été assez peu étudiée sur le plan phytochimique dont il résume ainsi les caractéristiques : *« l'espèce se caractérise par la présence de coumarines (notamment l'oxypeucedanine) et de terpènes, avec de fortes concentrations en monoterpènes. La deltoïne (coumarine) n'existe pas dans les autres Angéliques françaises et pourrait être une caractéristique de l'espèce (Bernard, 1991). A. heterocarpa présente des similitudes chimiques avec A. sylvestris (Bernard, 1991). Les spécimens de Gironde se sont révélés identiques à ceux de la Loire. »*

En 2005 J.-P. Reduron a pourtant fait une communication à Nantes soulignant l'intérêt chimique de l'espèce, en s'appuyant sur des investigations phytochimiques réalisées par B. Muckensturm du laboratoire de chimie des plantes de l'Université de Haute-Alsace. Ces analyses ont été réalisées, organe par organe, sur du matériel de culture du Conservatoire botanique de Mulhouse, à partir d'un prélèvement au *locus classicus* du Pellerin (44). Les molécules recherchées sont des composés organiques qui constituent des substances d'interaction entre la plante et son environnement, pourvues de fonctions biologiques souvent multiples, assurant principalement la défense et la conservation de l'espèce au sein de son biotope. J.-P. Reduron et B. Muckensturm (2005) ont trouvé par exemple des farnésènes (dans les fruits) qui entrent dans la composition des phéromones d'alerte de certains pucerons, la bisabolangénone (dans les feuilles) qui est un répulsif de divers insectes, le falcariindiol aux propriétés antifongiques, ou l'oxypeucedanine, biocide, notamment envers les poissons.

J.-P. Reduron et B. Muckensturm (2005) ont au total identifié 28 composés dans les racines, dont 20 potentiellement nouveaux pour la science, 27 composés dans les feuilles, dont 16 potentiellement nouveaux, et 16 composés dans les fruits, dont 4 potentiellement nouveaux. Selon les auteurs, l'activité des molécules identifiées montrent que l'Angélique des estuaires produit un effet prononcé sur son environnement par la diffusion de molécules volatiles actives dans l'air, l'eau et le sol. L'impact biologique de l'Angélique des estuaires au sein de son biotope devient ainsi un argument supplémentaire pour la préservation de ses habitats qui seraient différents en l'absence de l'espèce.

D'après Bonnier (1921 in J.-P. Reduron, 2007), la racine est aromatique. J.-P. Reduron (2007) indique que le feuillage, légèrement odorant (odeur de radis noir), aurait été donné en nourriture aux lapins dans la vallée de la Loire. Il précise en outre d'après Bertrand (2002) que la forte amertume de la plante (et qui plus est la rareté et la protection de l'espèce) en empêche toute utilisation, pour ceux qui seraient tentés de la confire.

6. Ecologie

C. Figureau et P. Richard (1990) considèrent l'Angélique des estuaires comme une **hygrophyte des berges argilo-vaseuses des rivières soumises à la marée. A l'intérieur de la zone de balancement des marées, sa présence est conditionnée par quatre principaux facteurs écologiques qui sont le degré de salinité, la fréquence de submersion par la marée, la nature du substrat et le degré de luminosité.**

6.1. Degré de salinité

Si *Angelica heterocarpa* est présente sur des rives soumises à l'influence des marées, elle évolue néanmoins dans un **milieu faiblement salé**. En effet, les observations que l'on peut faire dans l'estuaire de la Loire montrent qu'elle n'est

jamais présente tant que les berges abritent des plantes caractéristiques des groupements halophiles telles que le Glaux maritime (*Lysimachia maritima* (L.) Galasso, Banfi & Soldano) ou l'Aster maritime (*Tripolium pannonicum* (Jacq.) Dobrocz.) [Magnanon *et al.*, 1998], ce qui démontre qu'elle ne tolère pas une trop forte salinité. En revanche, l'Angélique des estuaires apparaît, plus en amont dans l'estuaire de la Loire, au sein de **zonations végétales oligohalines**, associée à des plantes comme le Scirpe de Buenos Aires (*Eleocharis bonariensis* Nees) et le Scirpe triquètre (*Schoenoplectus triqueter* (L.) Palla) dont la présence est liée à une baisse significative du niveau de salinité (et qui présentent d'ailleurs une limite de répartition à l'aval de l'estuaire assez comparable à celle de l'Ombellifère).

La répartition actuelle de l'Angélique des estuaires dans l'estuaire de la Loire, entre Cordemais à l'aval et Mauves-sur-Loire à l'amont, confirme qu'elle craint une salinité trop élevée et ne se développe correctement que lorsque la dessalure des eaux devient significative. Mais plus que la salinité de la masse d'eau (dont le suivi serait d'ailleurs très complexe compte tenu des variations très importantes de la salinité de l'eau, non seulement dans l'espace, de bas en haut, le long de la colonne d'eau, mais aussi dans le temps), c'est **le taux de salinité dans le substrat qui sert de support à l'Angélique des estuaires qui semble devoir être déterminant** puisqu'il imprègne continuellement le système racinaire.

Des travaux menés à la fin des années 1990/début 2000 ont recoupé des valeurs de la salinité dosée dans l'eau (source : Port Autonome de Nantes-Saint-Nazaire in A.S. Crosnier, 1997) et dans les sédiments, à partir des prélèvements et analyses effectuées par A.S. Crosnier (*op.cit.*), avec la répartition et la densité des populations d'Angélique des estuaires à cette époque. Ils ont permis de **quantifier la tolérance de l'espèce vis à vis de ce facteur**. Les résultats de ces mesures sont présentés dans les paragraphes suivants.

L'Angélique des estuaires apparaît dans l'estuaire de la Loire à partir de Cordemais¹ et forme des populations faibles et éparées jusqu'à Couëron (voir figure 8), dans des secteurs exposés à des valeurs de salinité de l'eau relativement élevées, comprises entre 4 et 12 g/l en moyenne (entre 8 et 18 g/l pour les *maxima* et 2 et 8 g/l pour les *minima*). Dans les sédiments, les analyses effectuées par A.S. Crosnier (*op.cit.*) fournissent des valeurs maximales de 4,62 g de NaCl /kg en bordure de l'île du Grand Pineau à Saint-Etienne-de-Montluc et de 3,86 g/kg sur les berges de l'île de Bois au Pellerin. Cependant, ces valeurs doivent sans doute être un peu relativisées pour l'Angélique des estuaires car l'on constate clairement que toutes les stations les plus aval de l'espèce se trouvent au débouché d'étiers (rive droite : bras et étier de Cordemais, étier de la Gicquelais à Cordemais et Saint-Etienne-de-Montluc, étier de Vair à Saint-Etienne-de-Montluc et Couëron, étier de la Musse à Couëron – rive gauche : étier au nord de l'île Sardine au Pellerin, bras du Migron à Frossay, canal de Buzay au Pellerin) et sont donc localement soumises à une dilution de la salinité par des apports latéraux d'eau douce.

Les populations les plus denses d'Angélique des estuaires se développent à partir de Couëron jusqu'aux environs du pont de Bellevue (est de Nantes et Saint-Sébastien-sur-Loire). Ces zones sont marquées par une salinité plus faible que précédemment, avec un taux maximal de 3,2 g/l de NaCl dans l'eau à l'île de la Fourche à Bouguenais et de 0,474 g de NaCl /kg dans les sédiments.

En amont, la densité des populations d'Angélique des estuaires diminue rapidement en relation à la fois avec la salinité et le changement de la nature du substrat (voir 6.3). Cette partie de l'estuaire se caractérise par une forte dilution de la salinité qui ne varie plus dans l'eau qu'entre 0 et 0,5 g/l en moyenne et atteint au maximum dans les sédiments une valeur de 0,210 g/kg au port de Mauves-sur-Loire et à la Pinsonnière (la Chapelle-Basse-Mer) et de 0,117 g/kg au pont de Bellevue à Basse-Goulaine.

¹ Des observations de quelques pieds ont été faites ponctuellement plus à l'aval (Lavau/Loire) au début des années 2010, sans toutefois se maintenir d'une année à l'autre.



Figure 8 - Distribution de l'Angélique des estuaires dans l'estuaire de la Loire et la Sèvre nantaise en 2002 (d'après H. Guitton *et al.*, 2003, in Lacroix *et al.*, 2009).

Une autre démonstration de la relation de l'Angélique des estuaires avec le milieu oligohalin réside dans la **modification de l'aire de répartition de l'Angélique des estuaires intervenue dans l'estuaire de la Loire sur une vingtaine d'années à partir du début des années 1970** (figure 9). Les transformations importantes de la géométrie de l'estuaire résultant à cette époque des divers aménagements visant à faciliter la navigation et l'écoulement des crues ont en effet eu pour conséquence une accentuation de la pénétration de la marée à l'intérieur de l'estuaire, entraînant une **remontée du front de salinité (limite entre les eaux douces et les eaux saumâtres) ainsi que celle de la masse turbide constituée par les sédiments du fleuve piégés dans l'estuaire (« bouchon vaseux »)**. Parallèlement, une migration de l'aire de répartition de l'Angélique des estuaires vers l'amont du fleuve a été constatée par Pierre Dupont (*com. pers. in* Guitton *et al.*, 2003). A partir de l'aire initiale de l'Angélique des estuaires sur la Loire, dans les limites décrites par J. Lloyd (1868) entre Paimboeuf à l'aval, et Nantes à l'amont, la progression de l'espèce a atteint un maximum vers 1995. A cette date, l'Angélique des estuaires est parvenue sur les berges de la commune du Cellier, environ à 12 kilomètres à l'amont de sa limite amont ancienne, tandis que la limite aval était-elle remontée de quelques 13 kilomètres, au niveau de la commune de Saint-Etienne-de-Montluc (le gain de l'aire de répartition à l'amont étant donc compensé par des pertes à peu près équivalentes à l'aval). Depuis, **l'Angélique des estuaires s'est stabilisée quelque peu en retrait de ces limites extrêmes, entre Cordemais à l'aval, et Mauves-sur-Loire à l'amont, se situant globalement à un peu moins de 10 kilomètres plus en amont de son aire de répartition initiale.**

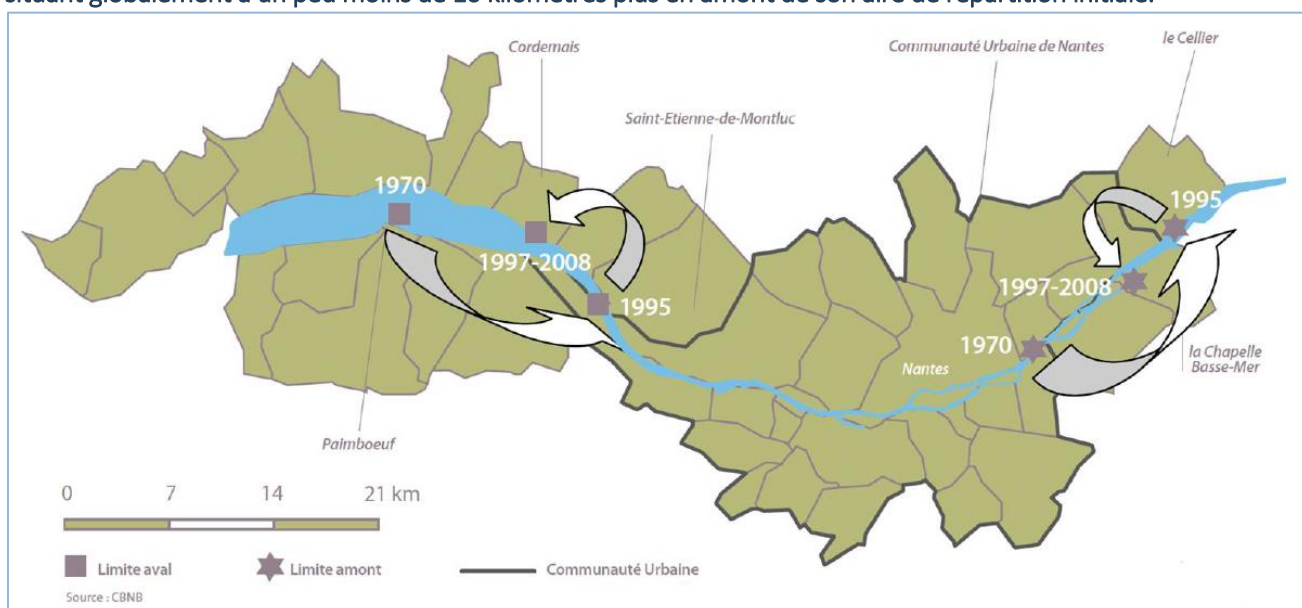


Figure 9 - Déplacement de l'aire de répartition d'*Angelica heterocarpa* dans l'estuaire de la Loire en 1970 et la période 1997-2008 suite à la remontée du front de salinité et du « bouchon vaseux » (d'après H. Guitton *et al.*, 2003, in Lacroix *et al.*, 2009)

Le **nouvel inventaire global des stations mené en 2020** (Scott, 2020) **confirme globalement cette aire** : bien que légèrement plus en amont que lors de l'inventaire de 2002, **l'extrémité amont de l'aire se maintient aux environs de Mauves-sur-Loire et l'extrémité aval au droit du bras de Cordemais**. Ce nouvel inventaire réaffirme aussi la **tendance à une remontée vers l'amont du front de salinité**, en observant :

- des stations sur les rives de la commune de Mauves-sur-Loire, à près de 2 kilomètres à l'amont de la limite d'aire amont révélée par le précédent inventaire en 2002 ;
- une densification des populations du tronçon à l'amont de Nantes, les populations les plus denses remontant maintenant à l'amont du pont de Bellevue ;
- une tendance plus accentuée des stations de l'aval de l'aire, à s'éloigner des rives du fleuve en remontant sur les étiers dont la salinité est atténuée (Mesnage, 2023).

Par ailleurs la mise à jour en 2025 par le CBN de Brest du suivi de la station la plus aval de Cordemais (Chasseloup, 2025) confirme l'évolution régressive de la population déjà constatée en 2020, moins de 10 pieds étant comptabilisés sur les rives du bras de Cordemais alors qu'on en dénombrait plusieurs dizaines en 2015 et 2017 (près de 90 cette année-là). P. Chasseloup (*op. cit.*) indique : « Cette diminution forte et rapide des effectifs entre 2017 et 2020 est peu compréhensible sur un plan physiologique et géomorphologique car les milieux accueillant l'Angélique sur le site se sont globalement maintenus, même si les mégaphorbiaies oligohalines ont probablement légèrement régressé à la faveur des roselières à phragmite. Les causes de la régression de l'Angélique sur le site sont ainsi probablement à chercher ailleurs et possiblement du côté de l'évolution du gradient de salinité des eaux de l'estuaire. »

6.2. Fréquence de submersion

Comme l'ont démontré C. Figureau et P. Richard (1990), l'Angélique des estuaires occupe une **position altitudinale précise au sein de la zone de balancement des marées, définie par sa fréquence de submersion pendant la période estivale**, c'est-à-dire, le plus souvent, en conditions proches de l'étiage. Les mesures effectuées dans le cas de l'estuaire de la Loire ont permis de situer l'Angélique des estuaires à Nantes dans l'intervalle compris entre la cote de 2,40 m NGF et celle de 3,67 m NGF. Depuis, diverses observations ont montré que la limite supérieure se situe plutôt aux alentours de 3,80 m NGF. **Ces cotes correspondent ainsi, approximativement, pour la limite inférieure (2,40 m NGF), au niveau moyen des pleines mers estivales et pour la limite supérieure (3,80 m NGF), au plus haut niveau atteint par les pleines mers de vives eaux d'été, lors d'épisodes exceptionnels de surcote en conditions de plus fort débit de la Loire ou de situation dépressionnaire**. La hauteur d'eau dans l'estuaire est en effet régie, non seulement par le coefficient de marée, mais aussi par le débit fluvial et les basses pressions atmosphériques associées à des vents d'ouest à sud-ouest. De ce fait, les submersions dans l'estuaire présentent un caractère partiellement imprévisible, s'écartant parfois sensiblement des calculs théoriques de l'annuaire des marées.

L'Angélique se situe, par conséquent, dans la **partie supérieure de la zone de marnage, assez nettement au-dessus du niveau atteint systématiquement à toutes les marées** (pleines mers de mortes eaux) et au contact inférieur du domaine strictement terrestre, hors d'eau en été (figure 10).

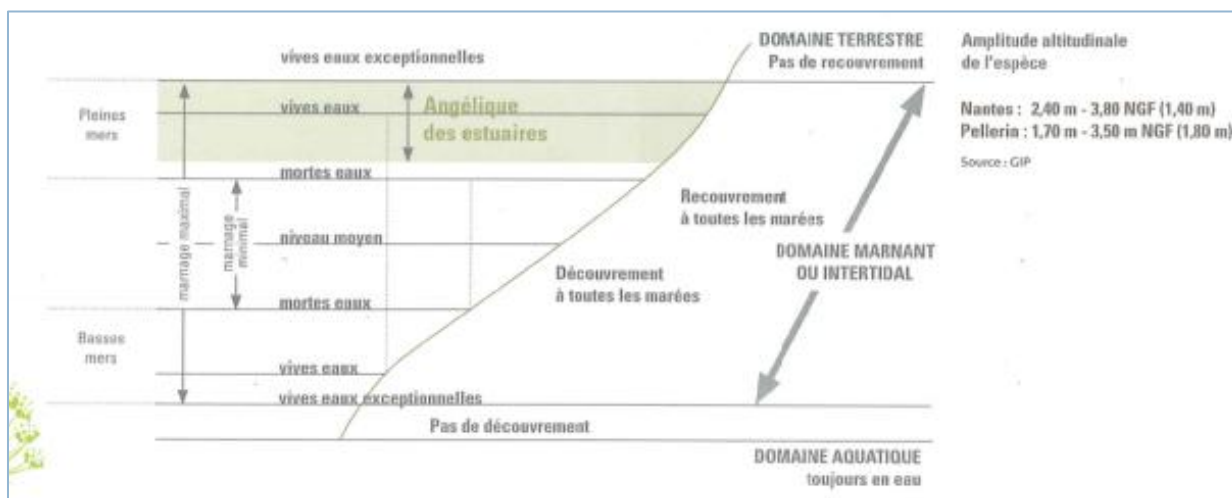


Figure 10 - Zone de développement de l'Angélique des estuaires dans la partie supérieure de la zone de marnage (extrait de P. Lacroix, C. Figureau, J. Garcia-Melgares, 2009).

Cette amplitude est soumise à variation en fonction de la situation dans l'estuaire. Ainsi, au Pellerin, à l'aval de l'aire de répartition de l'espèce dans l'estuaire de la Loire (et dans la zone de plus fort marnage de tout l'estuaire), l'Angélique occupe une situation nettement plus basse, calée entre environ 1,70 m NGF et 3,50 m NGF. **En réalité, l'Angélique des estuaires se rencontre en position basse principalement sur des berges fortement artificialisées (quais bétonnés, perrés maçonnés, estacades).** Sur des berges de vase colmatée, elle occupe un espace plus restreint, concentré sur la partie supérieure de la zone de marnage (3 m à 3,80 m NGF à Nantes).

Pour la Sèvre nantaise, le bureau d'études Biotope a relevé en 2020 la présence de pieds d'Angélique à la Chaussée des moines à Vertou (extrémité amont de l'aire sur la rivière) entre les cotes 1,60 et 3 m NGF.

De par sa position à l'intérieur de la zone supérieure de balancement des marées, l'Angélique des estuaires est soumise à des fréquences de submersion variant au cours de l'année en fonction du niveau du fleuve et suivant le cycle des marées (28 jours). **C'est pourquoi elle connaît, en alternance, des périodes de submersion et d'émersion de durées et de fréquences très variables.** Pendant les mois d'hiver, les phases d'immersion plus fréquentes et durables déterminent une phase nettement hygrophile, au cours de laquelle elle présente une activité végétative importante (développement de l'appareil foliaire), d'autant plus que les températures, et l'ensoleillement sont faibles et ne favorisent pas le ressuyage des vases durant les périodes d'émersion. A partir de la fin du printemps (juin), les phases d'émersion sont de plus en plus fréquentes et durables. Elles s'accompagnent d'une augmentation moyenne des températures et d'un ensoleillement de plus en plus important qui placent les plantes dans des conditions plus mésophiles. Même en période hivernale, l'Angélique des estuaires semble exiger un assec temporaire, car un dépérissement rapide a été constaté lors d'une expérimentation de mise en culture au Jardin Botanique de Nantes au cours de laquelle l'espèce a été placée accidentellement en situation d'hélophyte avec un niveau d'eau constant arrivant à mi-hauteur des pots. En fait, une présence marquée d'eau ne semble même pas obligatoire puisqu'en conditions expérimentales, la présence d'un film d'eau au fond d'une soucoupe placée sous le pot suffit à un très bon développement. Bernard (1991) in J.-P. Reduron (2007) va même plus loin en considérant que l'espèce pousse beaucoup mieux en terrain normal (terre franche). La présence d'un système racinaire tubérisé important doit sans aucun doute être interprétée comme un indice biologique de ce caractère mésophile.

On peut supposer que la situation de l'Angélique des estuaires sur le profil transversal des berges a dû évoluer de la même façon que des changements importants déjà décrits sont intervenus dans sa répartition longitudinale. En effet, on relève une **augmentation très importante du marnage dans l'estuaire de la Loire depuis un siècle.** Comme le montre la figure 11 ci-contre, depuis les années 1980, après les derniers dragages d'approfondissement dans l'estuaire aval, **le marnage en vives eaux est régulièrement supérieur à 6 mètres à Nantes lorsque le débit à Montjean-sur-Loire est inférieur à 200 m³/s. Il est alors supérieur à celui de Saint-Nazaire.** Ainsi, l'amplitude altitudinale de l'Angélique des estuaires a-t-elle potentiellement pu augmenter.

L'amplitude altitudinale de l'Angélique des estuaires dans l'estuaire de la Loire reste dans tous les cas, inférieure à 2 m, ce qui explique le caractère très linéaire de la distribution de l'Ombellifère qui s'étend le long des berges sans s'en éloigner jamais beaucoup latéralement. La pente des berges est le facteur qui détermine l'extension latérale des populations d'Angélique des estuaires. Ainsi, bien que celle-ci soit capable de coloniser des berges de pentes très variables, depuis des digues subverticales jusqu'aux replats vaseux, on constate que les berges aux pentes les plus faibles et les grandes plages en forme de crique sont densément peuplées par l'espèce. De par leur configuration, elles sont en effet favorables, d'une part, aux dépôts de sédiments vaseux et d'autre part, à l'accumulation des graines qui trouvent des conditions favorables pour germer. A l'inverse, lorsque les pentes sont importantes, l'Angélique des estuaires ne peut se développer que dans une bande très étroite peu favorable à l'accumulation de nombreuses graines.

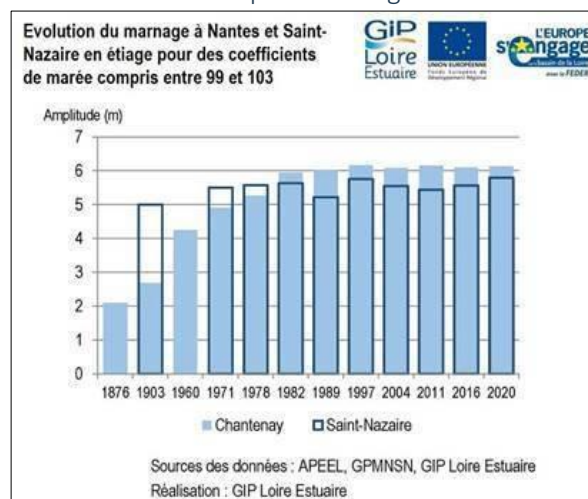


Figure 11 – Evolution du marnage dans l'estuaire de la Loire sur la période 1876-2020 (Source : GIP Loire estuaire)

6.3. Nature du substrat

Bien que l'Angélique semble capable de s'installer sur des substrats très variés, tels que vases compactes, remblais, enrochements récents ou non, digues, appontements, souches d'arbres, sables vaseux, il apparaît clairement que **les plus belles stations colonisent des vases colmatées, relativement compactes**. En réalité, il convient de bien distinguer la nature du substrat dans lequel va se développer le système racinaire, de la nature de la berge, qui sert de support à ce substrat.

Le substrat est le plus souvent constitué de vases qui se trouvent soit dans des interstices, soit en nappes. **L'Angélique des estuaires occupe préférentiellement la partie supérieure des berges vaseuses**, caractérisée par des dépôts épais, compacts et relativement ressuyés, qui peuvent être assimilés à la partie supérieure du schorre. Elle se trouve également sur des vases plus molles en situation plus basse, à la limite de la slikke. Elle ne colonise par contre pas la « crème de vase » (assimilable à la slikke), semi-liquide, qui est trop instable pour la plupart des végétaux, à l'exception du Scirpe triquètre (*Schoenoplectus triqueter*) et du Scirpe de Buenos-Aires (*Eleocharis bonariensis*) qui en occupent la partie supérieure. Exceptionnellement, dans la partie amont de l'aire de répartition de l'Angélique des estuaires, le substrat des stations de l'espèce peut être de nature différente, telle que de la terre végétale, du sable vaseux ou du sable limoneux.

Dans un contexte où les rives de la Loire sont presque en totalité d'origine artificielle (à l'exception de certaines îles), suite aux nombreux endiguements, différents types de berges servent de support sous-jacent aux populations d'Angélique. Ces berges ont en commun de présenter une certaine capacité d'accumulation de vases, qui dépend de la nature des matériaux utilisés et des modalités d'assemblage. **A un certain degré d'accumulation de la vase, la nature de la berge artificielle devient indifférente** pour l'Angélique des estuaires qui ainsi, peut coloniser en populations importantes autant des perrés maçonnés, que des enrochements ou des poutres en béton, etc. En effet, la juxtaposition de blocs de dimension moyenne (≈ 350 mm) provoque une sédimentation accélérée par une perte de charge dans les interstices.

Des pieds isolés s'implantent quant à eux sur les ouvrages d'art en bois, en béton ou en pierres maçonnés, voire sur des épaves qui présentent des fissures plus ou moins remplies de vases.

L'Angélique des estuaires présente un **comportement épiphytique accidentel** sur les troncs des vieux saules arborescents (*Salix alba* mais aussi *S. x rubens*) qui ont la particularité de posséder une écorce épaisse et fissurée. Toutefois, il n'a jamais été fait d'observation de pieds se développant à même l'écorce nue. En revanche, les Angéliques en position d'épiphyte ont systématiquement été observées sur des arbres âgés, atteints régulièrement par la marée, sur lesquels se forme un manchon de mousses (*Plagiomnium affine* et *Eurynchium* sp. selon C. Figureau et P. Richard, 1990) sur une hauteur d'environ 1 mètre. Les graines portées par le fleuve sont piégées dans les tiges des mousses où elles trouvent un milieu en permanence humide, favorable à la germination et au développement de la jeune plantule dont les racines explorent le manchon bryophytique dans lequel elles s'ancrent. A un stade plus avancé de la plante, les racines pénètrent dans la partie supérieure de l'écorce, pour rejoindre le fond des fissures plus riche en matière organique. Les conditions trophiques sont moins favorables à un développement optimum, mais une faible proportion de plantes arrive néanmoins jusqu'à la production grainière.



Figure 12 - Pied d'Angélique des estuaires en position d'épiphyte (Photo J. Le Bail)

Mais l'Angélique des estuaires n'est pas une espèce épiphyte au sens strict dans la mesure où la grande majorité de la population est terrestre, alors que ce qui caractérise une vraie plante épiphyte réside dans l'accomplissement complet de son cycle biologique sur une autre plante sans jamais être en relation avec le sol. De plus, les épiphytes vraies sont totalement inféodées au développement d'un manchon de mousses sans quoi ces espèces ne peuvent survivre. Si la survie de l'Angélique des estuaires ne dépend évidemment pas de manière exclusive de la croissance de quelques pieds sur des troncs de saules arborescents couverts de mousses, ce comportement se rapproche cependant très fortement de celui des quelque 28 000 espèces épiphytes répertoriées dans le monde.

Pour la plupart des Angéliques des estuaires en position d'épiphyte, l'arrivée à un stade feuillé important associé à un ancrage somme toute médiocre, les rend vulnérable à la puissance du courant qui finit souvent par les détacher. C'est pourquoi, des plants dérivant peuvent être observés dans le courant. D'ailleurs, si les conditions sont favorables sur la berge à l'endroit de l'échouage, ces pieds peuvent s'enraciner.

6.4. Degré de luminosité

Il a été constaté dans l'estuaire de la Loire que les plus gros effectifs de population se retrouvent principalement en situation d'ombre (sous couvert arboré) ou demi-ombre (à proximité d'un bouquet d'arbres ou d'arbustes). Sur les bords de Loire, cette tendance sciaphile se rencontre lorsque les groupements végétaux à Angélique des estuaires se développent sous le couvert de frênaies, peupleraies ou saulaies, ou en alternance avec ces boisements. Cependant, le suivi de populations d'Angélique des estuaires effectué par le CBN de Brest sur la période 2004-2011 a mis en évidence le fait que certaines stations aux effectifs nombreux ne donnaient en réalité que très peu de pieds fleuris (Mesnage, 2013). Ce cas se rencontre par exemple dans des saulaies arbustives à Saule roux-cendré (*Salix atrocinerea* L.) se caractérisant par une strate herbacée très peu recouvrante, en raison d'un ombrage important porté par les arbustes au feuillage dense. Dans cette situation de faible concurrence végétale par les herbacées de nombreuses graines d'Angélique des estuaires germent, mais ces pieds végètent par la suite et montent rarement à fleur en raison d'un ombrage trop important à ce stade. **Tout en présentant des effectifs très élevés, ces stations produisent par conséquent très peu de graines et ne jouent qu'un rôle négligeable dans la reproduction de l'espèce et sa pérennisation dans l'estuaire.** Elles correspondent à la définition de **stations-puits**, à la différence de stations-sources qui présentent une importante production grainière.

Le suivi des populations en Loire a révélé une architecture plus ramifiée et des **taux de production grainière plus élevés dans les formations de milieux ouverts** (phalaridaie, mégaphorbiaie à *Oenanthe crocata* L.) et à l'opposé une architecture moins ramifiée et des taux de production de graines nettement plus faibles pour les formations boisées (saulaie arborescente à *Salix alba* L. et *S. x rubens* Schrank, ou forêt intermédiaire).

7. Génétique

Une **étude sur la variabilité génétique de l'Angélique des estuaires a été réalisée entre 2005 et 2010 sur l'estuaire de la Loire** par l'équipe du CERE de l'Université Catholique d'Angers (Pablo Simo, Isabelle Mettais et Elisabeth Lambert), avec le soutien financier de la DREAL des Pays de la Loire. Réalisée avec la collaboration du CBN de Brest et du Jardin Botanique de Nantes, cette étude a porté sur un échantillon de 12 stations réparties régulièrement le long de l'estuaire et a été pratiquée sur des folioles. La caractérisation de la diversité génétique a été effectuée à partir de plusieurs types de marqueurs moléculaires jugés complémentaires : isoenzymes, marqueurs RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA) et marqueurs ISSR (Inter-Simple Sequence Repeats).

Les résultats de cette étude (I. Méttais *et al.*, 2009 ; I. Méttais *et al.*, 2010) ont d'abord montré que l'Angélique des estuaires présente un **niveau relativement élevé de diversité génétique** : indice de diversité génétique de Nei de 0,1800 (isoenzymes) et de 0,2786 (RAPD + ISSR). Celle-ci **se manifeste d'abord à l'intérieur des stations (68 % de la diversité globale étudiée), mais également entre les stations (32 % de la diversité étudiée)**. La variabilité inter-stations est à relier à la distribution discontinue des stations d'Angélique des estuaires le long de la Loire et à un phénomène d'isolement reproductif relatif de certaines populations. Des changements temporels de fréquence allélique ont été observés sur des stations étudiées sur un pas de temps de 2 ans (2005 puis 2007), qui démontrent une dynamique d'échanges qui semblent suffisants pour contrebalancer la différenciation génétique.

Enfin, l'étude montre qu'il existe une **nette corrélation entre la proximité génétique des individus et la proximité géographique des stations qui les abritent**. La population ligérienne d'Angélique des estuaires correspond ainsi à une **métapopulation**, caractérisée par un ensemble de stations (ou sous-populations) plus ou moins séparées géographiquement, mais interconnectées par le biais d'échanges de matériel génétique. Les relations entre les différentes stations semblent s'effectuer par le mécanisme de dispersion des fruits (munis de tissus de flottaison) par l'eau, à la faveur des mouvements de marée et des crues.

Une autre étude génétique sur l'Angélique des estuaires à l'initiative du CBN Sud-Atlantique en collaboration avec le laboratoire « Biodiversité, gènes et communautés » de l'Université de Bordeaux 1 a été publiée en 2012 dans le cadre du « plan de conservation des berges à Angélique » sur le bassin Adour-Garonne (Castagné *et al.*, 2012). Elle emploie d'autres techniques d'investigation (basées sur les marqueurs microsatellites nucléaires et chloroplastiques) et porte sur l'ensemble de l'aire de répartition de l'espèce (estuaires de la façade atlantique française), avec toutefois une première phase d'étude portant plus spécifiquement sur les populations d'Angélique des estuaires du sud-ouest qui présentent une grande ressemblance morphologique avec d'autres espèces d'Angélique laissant supposer l'existence d'hybridations ou d'introgessions. **Les questions auxquelles tente de répondre cette étude sont d'abord d'ordre taxonomique** (différences génétiques entre *Angelica heterocarpa*, *Angelica sylvestris* subsp. *sylvestris*, et deux autres taxons plus montagnards - *Angelica sylvestris* subsp. *bernardae* Reduron et *Angelica razulii* Gouan. -, et statut taxonomique des individus à morphologie intermédiaire) ; et d'autre part concerne la structuration des populations des différents taxons observés dans la dition (les populations sont-elles génétiquement homogènes ou différenciées sur l'aire de répartition ?). **Les premiers résultats obtenus montrent des différences génétiques importantes entre les différents foyers géographiques de populations, ce qui plaide pour des unités de conservation indépendantes.** Plus surprenant, ils ne permettent pas d'observer de différenciation entre les taxons du genre *Angelica*, ce qui ne veut pas dire que les taxons soient des espèces à part entière. Une hypothèse est avancée quant aux différences morphologiques observées qui pourraient être dues à des gènes représentant une toute petite partie du génome alors que la plupart du génome est soumis à flux de gènes. Les différences taxonomiques observées sur le plan morphologique semblent correspondre à des adaptations locales à l'environnement de berges pour *A. heterocarpa*. **On pourrait donc se trouver ici dans un cas de spéciation sympatrique. En termes de protection il semble ainsi judicieux de préserver un *continuum* de milieux pour préserver la dynamique évolutive.**

Des études moléculaires plus récentes montrent qu'*A. heterocarpa* pourrait être un simple écotype d'*A. sylvestris* (Gonzalez Toral *et al.*, 2023 in Lazare 2024). Cependant ces résultats restent à confirmer, le travail de Castagne *et al.* (*op. cit.*) ayant montré que des taxons non séparables dans une étude, en l'occurrence *A. sylvestris* et *A. razulii*, peuvent appartenir à des clades distincts dans une autre.

8. Groupements végétaux à Angélique des estuaires

J.-M. et J. Géhu (1978) ont apporté des éléments descriptifs précieux sur la situation initiale des groupements à *Angelica heterocarpa* avant qu'un certain nombre de modifications majeures soient apportées aux estuaires dans le cadre de leur aménagement industrialo-portuaire. Des travaux plus récents ont été engagés par le Conservatoire botanique national de Brest sur la typologie des habitats (S. Magnanon, P. Dupont, F. Bioret, 1998) dans l'estuaire de la Loire et poursuivis dans le cadre du plan de conservation montrent une évolution de la situation phytosociologique de l'espèce. Enfin, plus récemment J.-J. Lazare et F. Bioret (2006) ont décrit une nouvelle mégaphorbiaie oligohaline à *Angelica heterocarpa* dans l'estuaire de l'Adour et J.-J. Lazare (2006) a proposé pour la Nive une nouvelle sous-association de la mégaphorbiaie initialement décrite par J.-M. et J. Géhu (1978).

Angelica heterocarpa montre une assez large amplitude phytosociologique et fréquente des végétations appartenant à des groupements végétaux de milieux ouverts des mégaphorbiaies (classe des *FILIPENDULO ULMARIAE-CONVOLVULETEA SEPIUM* Géhu & Géhu-Franck 1987) surtout et dans une moindre mesure aux roselières (classe des *PHRAGMITI AUSTRALIS-MAGNOCARICETEA ELATAE* Klika in Klika & V. Novák 1941) et des prairies humides des *AGROSTIETEA STOLONIFERAE* Müller & Görs 1969. Mais elle se développe bien également dans des ripisylves et boisements alluviaux et forêts riveraines du fleuve qui relèvent des *POPULO ALBAE-SALICETEA ALBAE* B. Foucault & T. Cornier 2020 et des *POPULETALIA ALBAE* Braun-Blanquet ex Tchou 1948.

Elle se trouve très fréquemment associée à des espèces telles que la Salicaire (*Lythrum salicaria* L.), le Sénéçon aquatique (*Jacobaea* Groupe *aquatica/erratica*), la Baldingère (*Phalaris arundinacea* L.), le Liseron (*Convolvulus sepium* L.), l'Œnanthe safranée (*Œnanthe crocata* L.) et la Renoncule rampante (*Ranunculus repens* L.).

Angelica heterocarpa* se rencontre typiquement dans des mégaphorbiaies oligohalines de la zone de balancement des marées des estuaires** appartenant à l'alliance du *Calystegio sepium - Althaeion officinalis* B. Foucault 2011. Dans les estuaires de la Loire, de la Charente et de la Gironde, il s'agit du ***Calystegio sepium-Angelicetum heterocarpace Géhu & Géhu-Franck 1978 (= *Convolvulo sepium-Angelicetum heterocarpace*), différencié par *Angelica heterocarpa*

qui en constitue la caractéristique d'association, accompagnée par *Convolvulus sepium* (*Phragmites australis* L. et *Ranunculus repens* y étant également fréquentes). Celui-ci est représenté par deux sous-associations, l'une à physionomie de phragmitaie, située à la base du groupement et développée à l'aval des estuaires (***oenanthetosum foucaudii***), qui se caractérise par *Phragmites australis*, *Oenanthe foucaudii*, *Althaea officinalis*, *Apium graveolens*, *Bolboschoenus maritimus*, et l'autre (***oenanthetosum crocatae***), située à des niveaux plus élevés ou plus à l'amont, caractérisée par *Phalaris arundinacea*, *Oenanthe crocata* et *Scrophularia aquatica*. En Loire, d'après la synthèse récente établie par le CBN de Brest sur la base d'un jeu de 64 relevés phytosociologiques réalisés sur la période 1997-2015, seule la sous association à *Oenanthe crocata* (*oenanthetosum crocatae*) est représentée (Mesnage et Guitton, 2020), celle à *Oenanthe foucaudii* étant plus méridionale, décrite dans les estuaires de la Gironde et de la Charente.

Par la suite, J.M. Géhu (1995) semble avoir élevé dans un catalogue syntaxonomique ces deux sous-associations au rang d'association (sans réviser leur définition floristique) en créant *l'Angelico heterocarpae-Phragmitetum communis* (J.-M. Géhu et J. Géhu 1976) em. à la place du *Calystegio -Angelicetum oenanthetosum lachenalii* et *l'Angelico heterocarpae-Phalaridetum arundinaceae* (J.-M. Géhu et J. Géhu 1976) em. à la place du *Calystegio -Angelicetum oenanthetosum crocatae*. C'est toutefois la synnomenclature initiale qui a été conservée par les auteurs récents d'articles sur les groupements à *Angelica heterocarpa*.

Une troisième sous-association *typicum* du *Calystegio -Angelicetum* a été décrite plus récemment par J.-J. Lazare (2006) dans l'estuaire de la Nive, qui est dépourvue des espèces différentielles des deux autres sous-associations.

Dans l'estuaire de l'Adour, J.-J. Lazare et F. Bioret (2006) ont décrit une autre mégaphorbiaie oligohaline, très proche de la précédente, qu'ils nomment *Senecio aquatici-Oenanthetum crocatae* J.-J. Lazare & F. Bioret 2006. Propre à la zone de balancement de la marée dynamique de l'Adour et de ses affluents de la zone maritime et de la Bidassoa, cette association est caractérisée par la combinaison d'*Oenanthe crocata*, *Jacobaea aquatica* et *Helosciadium nodiflorum*. Elle abrite les populations d'*Angelica heterocarpa* de l'Adour.

Angelica heterocarpa se trouve, en outre, dans d'autres mégaphorbiaies se rangeant dans les communautés eutrophiles du *Convolvulion sepium* Tüxen in Oberdorfer 1957. C'est notamment le cas d'un groupement nitrophile à Aster lancéolé (*Symphotrichum lanceolatum* (Willd.) G.L.Nesom) mis en évidence par S. Magnanon, P. Dupont et F. Bioret (1998), plus pauvre en espèces que le *Calystegio -Angelicetum* et qui s'étend dans la partie amont de l'aire de l'Angélique des estuaires en Loire, en situation légèrement moins humide. C. Mesnage et H. Guitton (2020) mettent aussi en évidence dans la synthèse réalisée plus récemment sur l'estuaire de la Loire, un lot de relevés marqué par la présence de l'Aster lancéolé. Ils émettent l'hypothèse d'une **communauté dérivée à Aster lancéolé entrant en concurrence avec la mégaphorbaie oligohalophile du *Calystegio-Angelicetum***.

Mesnage et Guitton (*op. cit.*) distinguent également une variation à *Phragmites australis* du *Calystegio sepium - Angelicetum heterocarpae oenanthetosum crocatae*. Celle-ci peut être mise en lien avec ce que Géhu & Géhu-Franck ont nommé en 1978 : « *l'Angelico heterocarpae - Phragmitetum communis* ». Ce groupement correspond cependant à une roselière saumâtre décrite dans la partie inférieure des estuaires de la Gironde et de la Loire (2 relevés dans la partie aval de l'aire de répartition « historique » de l'Angélique des estuaires, à Paimboeuf et à Cordemais) mais qui n'a pas été retenue dans les synthèses récentes du prodrome des végétations de France (PVF2), classant plutôt cette variation de la partie plus aval des estuaires dans la sous association sus-citée « *oenanthetosum foucaudii* » du *Calystegio -Angelicetum*.

Angelica heterocarpa pousse également dans les trois estuaires de la Loire, de la Charente et de la Gironde, au sein d'un **groupement végétal en position de terrasse alluviale, sur le bourrelet de berge, qui associe des espèces prairiales** telles que *Schedonorus arundinaceus* (Schreb.) Dumort. (= *Festuca arundinacea*), *Plantago major*, *Rumex obtusifolius* à des espèces de la mégaphorbiaie (*Oenanthe crocata*, *Lythrum salicaria*, *Senecio aquaticus*, *Phalaris arundinacea* ...) Il s'agit du « *Festucetum arundinaceae* » évoqué par J.-M. Géhu et J. Géhu (1978) et du « groupement hygronitrophile à *Festuca arundinacea* » de S. Magnanon, P. Dupont et F. Bioret (1998).

L'Angélique des estuaires pousse aussi fréquemment dans les **linéaires de forêts de bois tendre et de bois durs** où elle bénéficie d'une moindre concurrence végétale par les herbacées. En Loire, cet habitat constitue un biotope majeur pour l'espèce et accueille parmi les plus belles populations de l'estuaire, plus ou moins en association avec un sous-étage relevant de la mégaphorbiaie oligohaline, du groupement nitrophile à Aster lancéolé, voire du

bourrelet de berge à *Schedonorus arundinaceus* auxquels s'incorpore *Epipactis helleborine*. *Angelica heterocarpa* se trouve ainsi dans des variantes mésotrophes de saulaie blanche relevant des *Populo albae-Salicetea albae*, et s'intègre plus haut à la chênaie-ormie à *Fraxinus angustifolia* relevant de l'*Ulmion minoris* (Oberdorfer 1953) Seytre et Renaux in Renaux, Timbal, Gauberville, Thébaud, Bardat, Lalanne, J.-M. Royer et Seytre 2019.

Enfin, *Angelica heterocarpa* pénètre dans des groupements rudéraux des *ARTEMISIETEA VULGARIS* Lohmeyer, Preising & Tüxen ex von Rochow 1951 ou des saulaies arbustives à *Salix atrocinerea*, sans constituer toutefois des biotopes très favorables à l'espèce.

Sur les berges des embouchures de la Loire, mais aussi de la Gironde et de la Charente, J.-M. et J. Géhu (1978) situent la mégaphorbiaie oligohaline à *A. heterocarpa* du *Calystegio-Angelicetum* au sein de la série suivante, des niveaux topographiques les plus bas, aux plus hauts :

- vase à *Eleocharis bonariensis* (= *Scirpus striatulus* = *Eleocharis amphibia*) (« association à *Eleocharis amphibia* » décrite par les mêmes auteurs en 1972),
- roselière à *Oenanthe lachenalii* (« *Calystegio-Angelicetum oenanthesum lachenalii* »),
- association *Angelica heterocarpa* et *Convolvulus sepium* (« *Calystegio-Angelicetum oenanthesum crocatae* ») ou saulaie blanche riveraine,
- « terrasse alluviale à *Festucetum arundinaceae* » ou boqueteaux relictuels « d'*Alno-Ulmion* thermophile à *Ulmus carpinifolia* (= *U. minor*), *Fraxinus excelsior* et *Fraxinus angustifolia* ».

En Loire, un groupement à Scirpe triquètre (*Schoenoplectus triqueter*) complète la série décrite par J.-M. et J. Géhu à la base du profil, sur vases liquides.

9. Aire de répartition

L'Angélique des estuaires est une **espèce endémique de la façade atlantique française** (eu-atlantique sublittorale d'après P. Dupont, 1962), cantonnée à quelques estuaires, du nord vers le sud, **Loire, Charente, Gironde, Adour, Nivelle et Bidassoa** (figure 13).

Dans le détail et sur la base des connaissances les plus récentes, l'Angélique est présente :

- dans l'**estuaire de la Loire**, en Loire-Atlantique (44), sur le territoire de 22 communes, sur un linéaire total d'environ **55 kilomètres** entre Cordemais à l'aval (il est à noter que quelques pieds d'Angélique des estuaires ont été observés en 2013 plus à l'aval à Lavau-sur-Loire, mais non revus par la suite), et Mauves-sur-Loire en amont, ainsi que sur la Sèvre nantaise (affluent de la Loire dont la confluence est située à Nantes) où elle remonte sur quelques **6 kilomètres**, jusqu'au seuil de la chaussée des moines à Vertou² ;
- dans l'**estuaire de la Charente**, en Charente-Maritime (17), elle a été observée récemment (Lefort, 2022) sur quelques secteurs localisés sur la Charente de Rochefort à Saintes (environ **cinquante kilomètres**) et sur **quelques kilomètres** le long de la Boutonne (affluent de la Charente qui s'y jette à Cabariot), jusqu'à Chamdolent, (en outre, le Conservatoire botanique national Sud-Atlantique – CBNSA - soupçonne sa présence dans l'estuaire de la Seudre) ;
- dans l'**estuaire de la Gironde**, dans le département de la Gironde (33), sur le territoire de 14 communes, sur environ 20 kilomètres à partir de BRAUD-ET-SAINT-LOUIS (limite aval mise en évidence en 2015, au sein de canaux en retrait des berges de la Gironde), puis vers l'amont sur **environ 70 kilomètres sur la Dordogne**, jusqu'à SAINT-PEY-DE-CASTETS (données CBNSA, 2015), et environ **70 kilomètres sur la Garonne**, jusque vers Langon (PREIGNAC, données CBNSA 2017) ;
- dans l'**estuaire de l'Adour**, on l'observe dans les départements des Landes (40) et Pyrénées-Atlantiques (64), sur la base des données postérieures à 2012, sur l'**Adour (environ 25 kilomètres)** de Bayonne à SAINT-JEAN-DE-MARSACQ (en 2007 elle était observée jusqu'à SAINT-GEOURS-DE-MAREMNE un peu plus à l'amont mais aucune prospection systématique n'a été entreprise depuis sur cette partie sud de l'aire de distribution – com. pers., S. Lorient CBNSA, 2024) ainsi que sur la Nive (affluent de l'Adour à Bayonne) et le Gave de Pau.

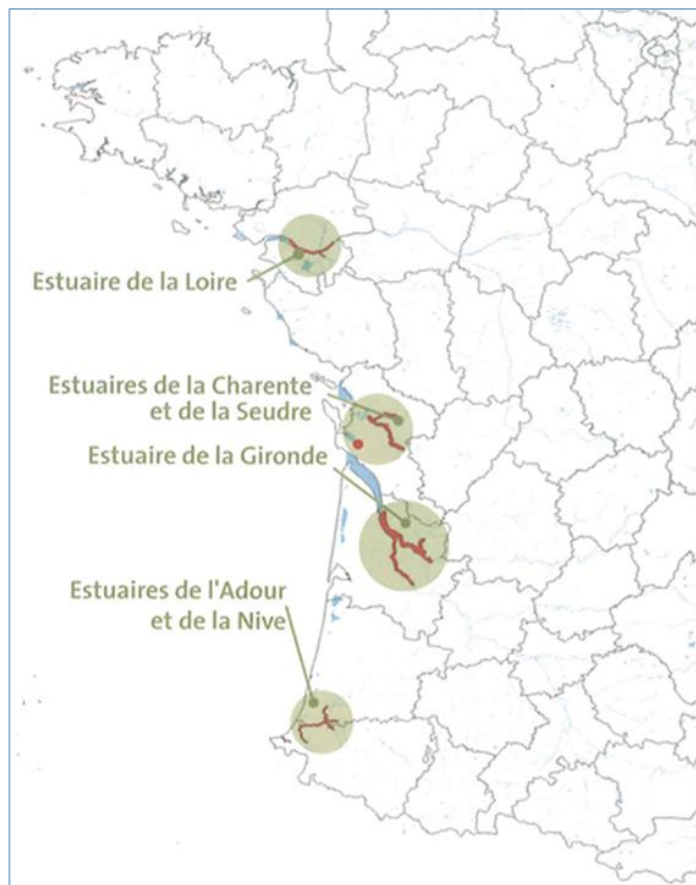


Figure 13 - Répartition mondiale de l'Angélique des estuaires (extrait de P. Lacroix, C. Figureau, J. Garcia-Melgares, 2009)

Des stations sont également connues plus au sud sur la **Nivelle** en amont de Saint-Jean-de-Luz jusqu'à Saint-Pée-sur-Nivelle, ainsi que sur la **Bidassoa** en amont de Hendaye dans les environs de Biriattou. Les dates d'observation de ces

² L'inventaire global des populations de l'estuaire de la Loire actualisé en 2020 (Scott, 2020) montre peu de différences avec celui établi au début des années 2000 (Guitton *et al.*, 2003), les limites de présence amont et aval restant globalement les mêmes : Bras de Cordemais à l'aval, berge nord de la Loire à l'amont du pont de Mauves pour l'amont, ce qui pousse cette limite 2 km plus à l'amont qu'en 2002.

stations datent de 2007 et 2011 pour la plus récente (données CBNSA). Des nouvelles prospections seraient à entreprendre pour actualiser la répartition sur ces petits fleuves.

La limite septentrionale de répartition de l'espèce connue actuellement reste l'estuaire de la Loire. Pourtant, une population d'Angélique observée par le CBN de Brest au début des années 2000 a fait débat à l'embouchure de la Laïta, située en limite des départements du Morbihan et du Finistère. Dans des habitats très semblables à ceux qu'occupent l'Angélique des estuaires dans l'estuaire de la Loire, cette population présentait des caractères intermédiaires entre *Angelica sylvestris* et *Angelica heterocarpa* sans possibilité sur le plan morphologique de véritablement la rattacher à l'une ou l'autre.

Les estuaires français abritent des **métapopulations distinctes d'Angélique des estuaires, sans contact direct**, dont les effectifs sont évalués ainsi d'après les études de dénombrement effectuées plus ou moins récemment par les Conservatoires botaniques nationaux³ :

- de **l'ordre de 50 000 individus dans l'estuaire de la Gironde** (évaluation datant de la fin des années 2000 (2007-2012) mais qui semble pouvoir être revue à la baisse compte-tenu des habitats fortement dégradés observés en 2023 sur la Gironde et la Garonne (com. pers. S. Lorot - CBNSA, 2024) ;
- de **15 000 à 25 000 individus dans l'estuaire de la Loire**. Le suivi des populations réalisé en Loire par le Conservatoire Botanique National de Brest sur des stations de référence a montré que les inventaires de 2002 avaient sans doute sous-estimé le nombre d'individus. Estimé alors à 15 000 individus, on sait aujourd'hui que la population ligérienne compte plusieurs dizaines de milliers d'individus. Le nouvel inventaire global qui a été mené en Loire en 2020 (Scott, 2020) afin de réévaluer l'aire de répartition et les effectifs a en effet confirmé une fourchette d'effectif plus haute que celle évaluée en 2002, dont la médiane se situe à peu près à 23000 individus ;
- environ **1 000 individus dans l'estuaire de l'Adour** (Blanchard & Caze, 2006) ;
- environ **500-1000 individus dans l'estuaire de la Charente** (en 2022, 591 pieds recensés, cf. Lefort, 2022).

En tenant compte de ces éléments, **on pourrait estimer la population mondiale à près de 100 000 individus toutes classes d'âges confondues, et considérer que la population ligérienne en représente le quart.**

³ Dans l'estuaire de la Gironde, le Conservatoire botanique Sud-Atlantique (F. Blanchard, G. Caze, 2006) a évalué par extrapolation un nombre de pieds par section fluviale de 5 kilomètres, avec une pression d'échantillonnage sur le terrain de 121 mailles prospectées sur 426 concernées par l'espèce.

Une évaluation globale de la métapopulation de l'estuaire de la Loire a été effectuée en 2002 par le Conservatoire botanique national de Brest dans le cadre d'un inventaire exhaustif des stations (H. Guitton, P. Lacroix, O. Brindejonc, 2003), par dénombrement systématique des individus pour les stations inférieures à 10 pieds, puis par classes d'effectifs au-delà. De plus, entre 2004 et 2011, un suivi annuel des populations (pieds fleuris) a été mis en place par le Conservatoire botanique national de Brest sur un échantillon de stations représentatif de la diversité phytoécologique de la métapopulation ligérienne. Des comptages plus précis dans les stations suivies ont laissé ainsi supposer que le chiffre de 15000 pieds évalué en 2002 pour la population ligérienne était probablement largement sous-estimé. L'évaluation reconduite en 2020 sur l'estuaire de la Loire selon la même méthode que celle de 2002 (Scott, 2020), quoiqu'avec une pression d'observation un peu plus conséquente (Mesnage, 2023), a ainsi estimé la population à environ 23000 individus.

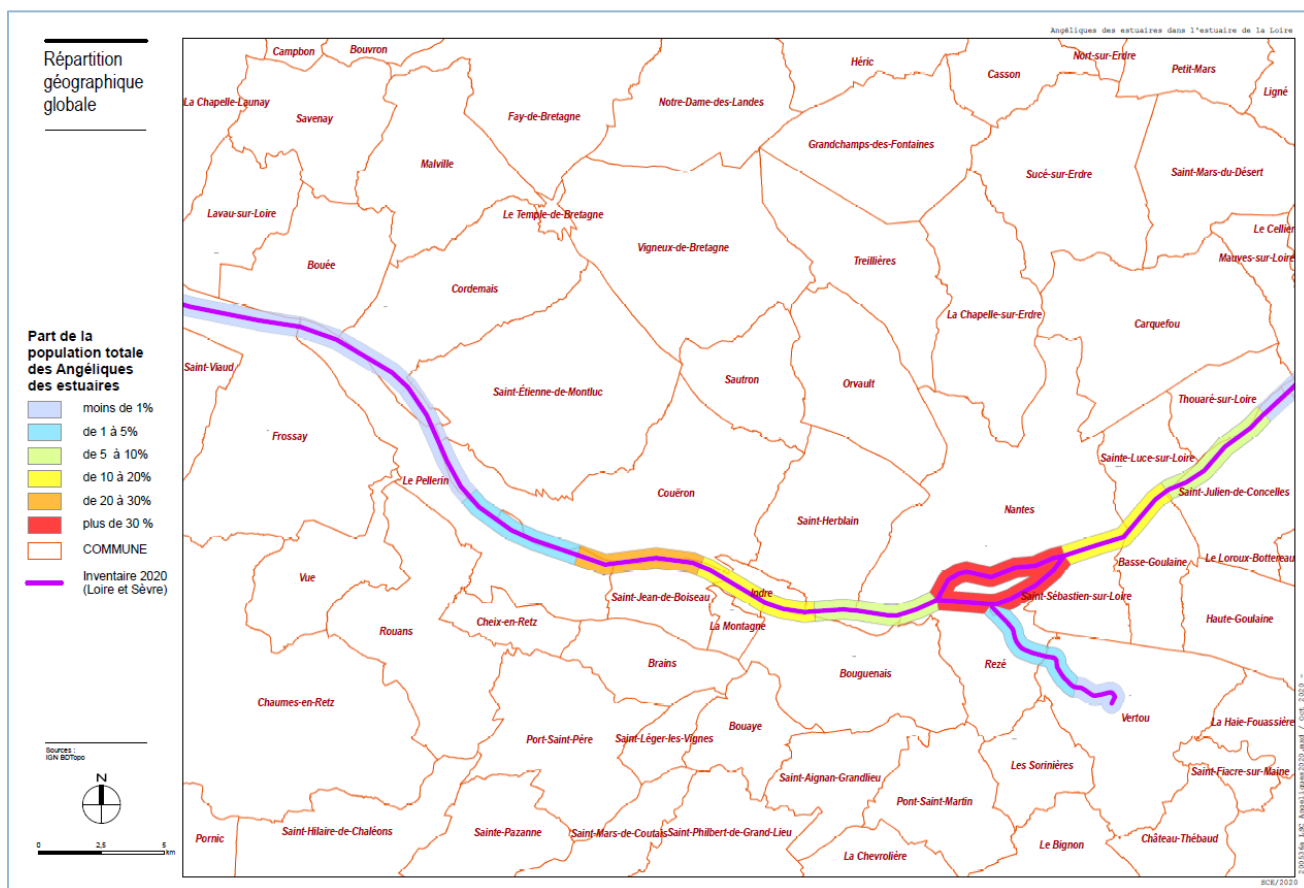


Figure 14 – Répartition de la population d'Angélique des estuaires sur la Loire et la Sèvre nantaise en 2020 (Extrait de Scott, 2020 « actualisation de l'inventaire de l'Angélique des estuaires dans l'estuaire de la Loire »)

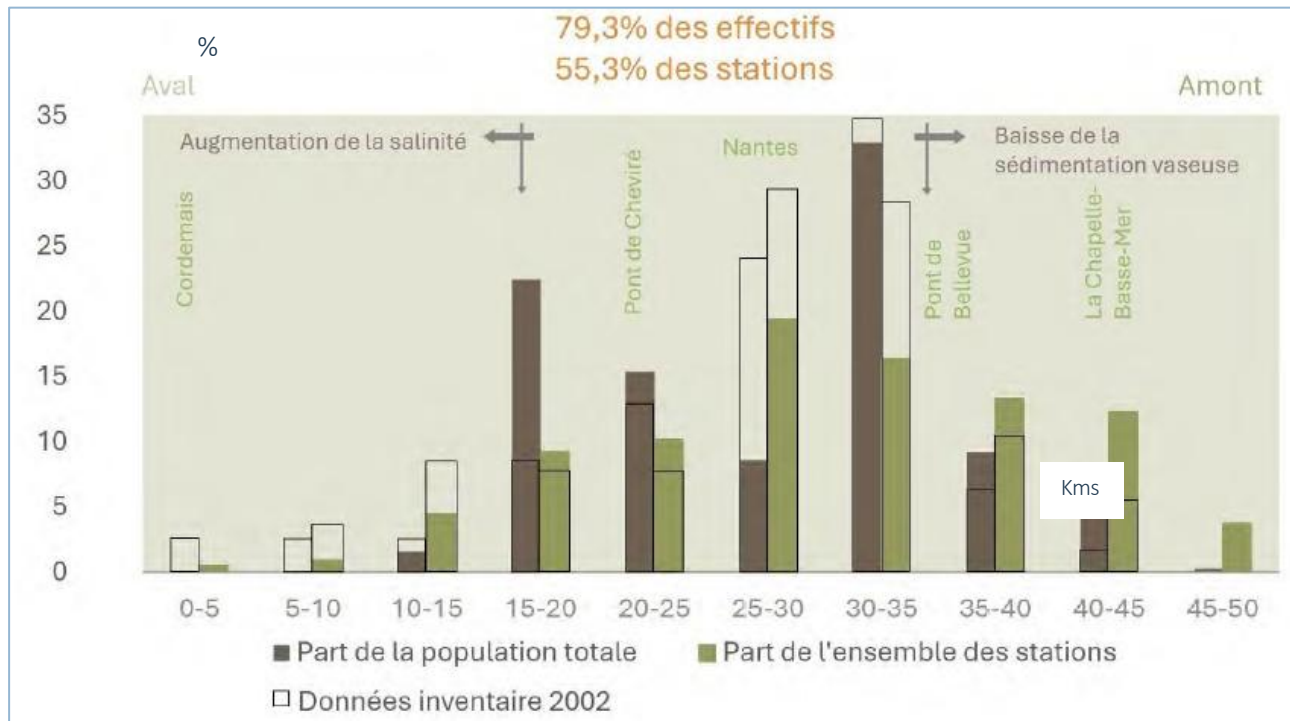


Figure 15 – Distribution longitudinale de l'Angélique des estuaires dans l'estuaire de la Loire en 2020, mise en comparaison avec celle relevée en 2002 (d'après Scott, 2020 in Corbeaux *et al.*, 2024)

En Gironde comme en Loire, les dénombrements d'Angélique des estuaires ont révélé l'existence d'une distribution longitudinale des effectifs de l'espèce à l'intérieur des deux estuaires, orientée suivant une distribution « en cloche ». **Les fortes densités sont observées au cœur de l'aire de répartition et correspondent à des conditions écologiques optimales.** Elles décroissent progressivement vers l'amont et vers l'aval, au fur et à mesure que l'on s'approche des limites de répartition. En Loire, cette répartition est interprétée comme la conséquence de

l'influence vers l'aval d'un facteur de salinité croissante, et vers l'amont, d'une sédimentation devenant progressivement sablo-vaseuse puis sableuse, facteurs tous les deux défavorables à l'Angélique des estuaires. L'inventaire global des populations réalisé en 2020, mis en comparaison avec le précédent (2002) tend à montrer un glissement vers l'amont du cœur de l'aire (à mettre en lien avec la remontée du front de salinité), sans toutefois qu'il n'y ait de compensation sur une extension de l'aire vers l'amont qui est contrainte par la qualité du substrat peu favorable (figure 15). L'aire globale tendrait ainsi à se réduire.

La comparaison des inventaires des stations d'Angélique des estuaires en Loire et Sèvre nantaise de 2002 et 2020 met en évidence les résultats principaux suivants quant à l'évolution de la répartition des populations sur cette période (Mesnage, 2023) :

- extension de l'aire de répartition vers l'amont d'environ deux kilomètres, la limite de répartition aval restant inchangée, située au niveau du Bras de Cordemais ;
- densification nette des populations et du niveau d'enjeu des stations sur les tronçons amont de l'aire, entre la Chapelle-Basse-Mer et jusqu'à l'aval immédiat du pont de Bellevue (Basse-Goulaine) ;
- retrait en arrière des rives de la Loire, le long des étiers, sur les tronçons de l'aval de l'aire semblant s'accroître : absence de l'Angélique constatée en 2020 sur les rives de l'Île de Bois (Le Pellerin, à hauteur du canal de la Martinière) ;
- amélioration sensible de l'état des populations dès lors que la réfection de berges artificialisées intègre la présence de l'Angélique des estuaires (exemple des perrés des quais du Pellerin).
- stabilité au cours du temps de certaines populations en termes d'effectifs, d'enjeux et de localisation (exemples de certains tronçons des berges de l'île de Nantes, du quai Fougerat à Couëron, de l'étier du Canal de Buzay, de l'écluse des Champs Neufs).

Par ailleurs, des inventaires complémentaires effectués par le Conservatoire botanique national de Brest (P. Lacroix, C. Figureau, 2006) ont montré qu'il existe ponctuellement des stations d'Angélique des estuaires dans les étiers et bras latéraux du lit majeur de la Loire soumis à l'influence des marées, à l'aval de Nantes. Les effectifs des stations sont généralement faibles car le développement de l'Angélique dans les étiers semble souvent être limité par la densité de la végétation (roselières, ronciers) qui opère une concurrence végétale défavorable à l'espèce ou parfois par l'existence d'un pâturage sur les berges jusqu'en bordure de l'étier. Ces observations mettent cependant en évidence l'existence **d'un gradient écologique latéral de distribution de l'Angélique dans le lit majeur de la Loire qui complète le gradient longitudinal déjà observé le long du chenal.**

10. Valeur patrimoniale et protection réglementaire

L'Angélique des estuaires est une des rares espèces végétales endémiques de France, de la même façon que l'association à *Angelica heterocarpa* du *Calystegio-Angelicetum* constitue un syntaxon endémique de la façade atlantique française. De surcroît, l'inféodation de cette espèce aux milieux très convoités par l'homme que sont les estuaires, introduit une forte menace quant au maintien durable de l'Angélique des estuaires dans ces espaces largement investis par les activités industrialo-portuaires et urbaines.

L'Angélique des estuaires est **évaluée comme « quasi menacée » au titre des deux listes rouge régionales couvrant son aire de répartition** : Pays de la Loire (Dortel *et al.*, 2015) et Nouvelle Aquitaine (CBN Sud Atlantique, 2018).

On peut signaler que l'Angélique des estuaires a figuré par le passé dans le Red Data book de l'Union mondiale pour la conservation de nature (UICN), comme espèce vulnérable pour le monde et pour la France.

Elle est par ailleurs citée à l'Annexe 1 (« espèce interdite à la cueillette, le ramassage, la coupe ou le déracinage intentionnels ») de la Convention relative à la conservation de la vie sauvage et du milieu naturel de l'Europe (Convention de Berne du 19 septembre 1979).

Les protections réglementaires dont bénéficie l'Angélique des estuaires sont à la mesure de l'enjeu patrimonial qu'elle représente. **L'Angélique des estuaires est non seulement visée par des textes réglementaires à l'échelle nationale mais aussi au niveau européen ; en outre son habitat est lui aussi protégé à l'échelle européenne au travers de la directive européenne du 21 mai 1992 (dite « directive Habitats »).**

Au niveau national, l'Angélique des estuaires fait partie des **espèces végétales protégées sur l'ensemble du territoire français par l'arrêté interministériel du 20 janvier 1982**, modifié par les arrêtés du 15 septembre 1982 puis du 31 août 1995. Elle est classée dans l'annexe I qui regroupe les taxons faisant l'objet d'une **protection totale, interdisant « en tout temps et sur tout le territoire national de détruire, de colporter, de mettre en vente, de vendre ou d'acheter et d'utiliser tout ou partie des spécimens sauvages de ces espèces sauvages présents sur le territoire national, à l'exception des parcelles habituellement cultivées »**.

La **Directive Habitats** a pour objet la « *conservation des habitats naturels ainsi que de la flore et de la faune sauvages* ». Elle prévoit la constitution d'un réseau écologique européen cohérent (dénommé « Natura 2000 ») de zones spéciales de conservation proposées par chaque état membre, abritant des habitats et des espèces d'intérêt communautaire figurant respectivement aux annexes I et II de la directive. Les mesures prises par les états membres en vertu de la directive doivent assurer le maintien ou le rétablissement des espèces ou des habitats d'intérêt communautaire dans un état de conservation favorable.

L'Angélique des estuaires est inscrite à l'annexe II de cette Directive qui comprend la liste des espèces animales et végétales d'intérêt communautaire dont la conservation nécessite la désignation de zones spéciales de conservation. En outre, il s'agit d'une **espèce prioritaire** ce qui renforce l'obligation de désignation de zones spéciales de conservation pour en assurer le maintien.

Elle figure également à l'annexe IV qui dresse la liste des espèces animales et végétales d'intérêt communautaire nécessitant une protection stricte.

De plus, l'Angélique des estuaires se développe au sein de trois habitats présents dans l'estuaire de la Loire visés par l'annexe I de la directive Habitats qui dresse la liste des habitats naturels d'intérêt communautaire dont la conservation nécessite la désignation de zones spéciales de conservation :

- **mégaphorbiaies oligohalines** (code **6430-5** dans les cahiers d'habitats Natura 2000 tome 3 : habitats humides),
- **saulaies arborescentes à saule blanc** (code **91E0*-1** dans les cahiers d'habitats Natura 2000 tome 1 : habitats forestiers) **prioritaire**,
- **forêts mixtes de *Quercus robur*, *Ulmus laevis*, *Ulmus minor*, *Fraxinus excelsior*, ou *Fraxinus angustifolia* riveraines des grands fleuves (*Ulmion minoris*) (91F0)**.

11. Etat de conservation des populations de l'espèce et de son habitat

L'Angélique des estuaires a subi des modifications sensibles de ses aires de répartition à l'intérieur des estuaires, au moins en Loire et dans la Gironde. Ainsi, F. Blanchard et G. Caze (2006) ont constaté une érosion des stations situées à l'aval de l'estuaire de la Gironde et formulent l'hypothèse d'une augmentation de la salinité comme cause possible du phénomène. Ils ont par ailleurs observé la disparition de stations anciennes situées à l'amont de l'aire de répartition, sur la Garonne, qui pourrait être due à une modification des conditions de gestion des berges.

En Loire, les nombreux aménagements réalisés au cours des derniers siècles et plus particulièrement au cours des dernières décennies (endiguements, dragages, déroctages des seuils naturels ...) dans un objectif de navigation, ont profondément marqué la géomorphologie et la dynamique du fleuve. Ils se sont traduits par une diminution des vasières et du linéaire de berges, un approfondissement du chenal de navigation, ainsi que par un abaissement du lit du bief fluvio-maritime. Ils ont ainsi eu d'importantes répercussions sur la propagation de la marée, avec pour conséquence une augmentation du marnage, de la vitesse du courant, des phénomènes d'érosion et plus particulièrement une remontée du front de salinité et du bouchon vaseux qui a joué directement sur la répartition dans l'estuaire des conditions propices au développement de l'Angélique des estuaires.

Ainsi bien que le linéaire occupé par l'Angélique des estuaires soit resté relativement constant, comme déjà indiqué au chapitre 6, une migration de l'aire de répartition de l'Angélique des estuaires vers l'amont du fleuve a été constatée par Pierre Dupont (*com. pers. in* H. Guitton, P. Lacroix, O. Brindejonc, 2003) à partir du début des années 1970, parallèlement au déplacement des conditions écologiques favorables à l'espèce (sédimentation vaseuse et salinité modérée), en réponse aux modifications anthropiques de l'estuaire. Les inventaires plus récents tendent à montrer que la tendance d'une remontée du front de salinité se poursuit avec une probable érosion de la population la plus en aval (Chasseloup, 2025) et une densification des populations vers l'amont (Scott, 2020).

Aux conséquences directes des aménagements, se rajoutent les conséquences indirectes liées à la modification du fonctionnement écologique estuarien comme c'est le cas, par exemple, dans l'estuaire de la Loire, puisque la plus grande pénétration de la marée dans l'estuaire a augmenté le marnage et occasionne des problèmes d'érosion, accentués encore par le batillage, appelant des programmes de confortement de berges. Repoussée d'une dizaine de kilomètres vers l'amont, par l'augmentation de la salinité à l'aval de l'estuaire et par les conditions de sédimentation, l'Angélique des estuaires présente de fortes densités au cœur même de l'agglomération nantaise : lors de l'inventaire de 2002 près de 70 % de la population se trouvait sur les berges de la Loire et de la Sèvre nantaise à l'intérieur de la ceinture du périphérique nantais, entre les deux ponts par lesquels il traverse le fleuve (Guitton *et al.*, 2003). L'inventaire de 2020 met en évidence une proportion un peu plus faible sur ce tronçon, avec cependant des proportions similaires avec celles de 2002 pour les berges du cœur de l'agglomération autour de l'île de Nantes, avoisinant 30% de la population totale (Scott, 2020). Des situations comparables se retrouvent dans les autres estuaires français où d'importantes populations d'Angélique des estuaires sont au contact de zones fortement urbanisées ou industrialisées.

L'Angélique des estuaires a été soumise depuis quelques décennies dans l'ensemble de son aire à une pression d'aménagement forte sur son biotope, avec une tendance importante à l'artificialisation (aménagement de quais, franchissements par des voies de communication, création de sentiers piétonniers ou cyclables le long des berges, rudéralisation des habitats ...). L'évolution qualitative des habitats de l'Angélique des estuaires montre ainsi une tendance à une perte de typicité et de diversité.

Une évolution de la situation phytosociologique de l'Angélique des estuaires a été montrée, avec la migration vers l'amont de l'Angélique des estuaires, qui ne permet pas de retrouver en Loire la roselière saumâtre à Angélique des estuaires relevée par J.-M. et J. Géhu à Paimboeuf au début des années 1970. Par ailleurs, on a vu l'apparition avec la dissémination d'une espèce nord-américaine, l'installation d'un groupement à *Aster lanceolé* (*Symphyotrichum lanceolatum*) appauvri d'un point de vue floristique en comparaison de la mégaphorbiaie oligohaline.

De plus, et de manière plus globale sur les différents estuaires, on peut déplorer **une rudéralisation des habitats à Angélique des estuaires, avec comme corollaire une forte pénétration par des espèces invasives** comme les Renouées asiatiques (*Reynoutria japonica* Houtt., notamment), le Noyer du Caucase (*Pterocarya fraxinifolia* (Lam.) Spach), l'Ailanth glanduleux (*Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle), en Loire. **Le nouvel inventaire mené sur la Loire en 2020 (Scott, *op. cit.*) montre qu'un nombre de stations bien supérieur à celui relevé en 2002 est soumis à une ou plusieurs pressions** : près de 70% contre 40% en 2002. Les pressions principales relevées sont l'artificialisation des berges par aménagement ainsi que la présence d'espèces exotiques envahissantes : *Aster lanceolé* (*Symphyotrichum lanceolatum*), Renouée du Japon (*Reynoutria japonica*), Robinier (*Robinia pseudo-acacia*), Erable negundo (*Acer negundo*) et Buddleia (*Buddleja davidii*) principalement.

Dans le bassin de l'Adour, l'Angélique des estuaires est concurrencée par *Baccharis halimifolia* (*com. pers.* J.-J. Lazare (1994) *in* J.-P. Reduron, 2007). Dans l'estuaire de la Gironde, d'autres xénophytes envahissantes menacent : *Sycios angulatus*, *Alternanthera philoxeroides*, *Parthenocissus* spp., etc.

L'état de la population dressé en 2022 sur l'estuaire de la Charente (Lefort, 2022) n'indique pas de pressions particulières. En revanche les premiers inventaires d'actualisation de la répartition sur la Gironde et la Garonne menés en 2023 par le CBNSA ont permis de constater une forte progression des atteintes entraînant une dégradation des habitats : érosion des berges et forte présence d'espèces exotiques envahissantes (S. Lorient, *com. pers.*, 2024).

Tendances d'évolution

Il est impossible d'émettre un avis sur l'évolution globale des populations d'Angélique des estuaires puisqu'il n'existe aucune donnée ancienne à laquelle comparer les estimations actuelles d'effectifs. La disparition des stations situées à l'amont et à l'aval de l'estuaire de la Gironde a probablement eu un impact assez négligeable sur le plan quantitatif à l'échelle de la métapopulation, car les densités d'Angélique des estuaires sont faibles aux extrémités de son aire de répartition.

Le suivi annuel des pieds fleuris réalisé en Loire entre 2004 et 2011 par le Conservatoire botanique national de Brest sur un échantillon de stations a pu montrer qu'il existe des variations interannuelles assez importantes (de l'ordre de 25 % d'une année sur l'autre) qui sont liées à des variations du succès reproducteur de l'espèce (pour des raisons restant à analyser). A l'échelle des stations, on peut observer des évolutions rapides d'effectifs, en relation notamment avec une modification des modalités de gestion (exemple d'une station majeure pour l'estuaire de la Loire dont les effectifs de pieds fleuris ont chuté de 93 % entre 2004 et 2006, suite à l'abandon de l'entretien par fauche depuis 2000 et à cause de la progression de ronciers). Toutefois, il semble difficile d'extrapoler ces résultats à l'échelle de l'estuaire dans le sens d'une tendance d'évolution définie. Toujours sur l'estuaire de la Loire, l'inventaire global de 2020 (Scott, 2020) tend également vers cette conclusion car si une densification des stations est observée à l'amont, à l'aval on observe une dynamique assez forte avec la disparition de stations et l'apparition de nouvelles (Mesnage, 2023).

Sur les autres estuaires de la façade atlantique, la tendance d'évolution des populations sur la période récente n'a pas été étudiée. Cependant, les inventaires qui ont été entrepris en 2023 par le CBNSA pour préciser les limites amont/aval sur la Gironde et la Garonne ont permis de constater de fortes pressions et dégradations des berges qui laissent penser que les populations ont régressé sur ces estuaires.

Bibliographie

- Abbayes (des) H., Claustres G., Corillion R. et Dupont P., 1971 – *Flore et végétation du Massif armoricain. t. I. Flore vasculaire*. Presses universitaires de Bretagne, 1226 p.
- Bernard C., 1991 - *Etude biosystématique, caryosystématique et phytochimique des taxons du genre Angelica L., se développant en France*. Paris, Muséum National d'Histoire Naturelle, Thèse de Doctorat en Sciences, spécialité Biologie végétale, 419 p.
- Blanchard F., Caze G., 2006 - *L'angélique des estuaires en Aquitaine : premiers éléments de synthèse*. Audenge : Conservatoire botanique national Sud-Atlantique, 19 p.
- Bonnier G. et De layens G., 1894 – *Flore complète et portative de la France, de la Suisse et de la Belgique*. 426 p.
- Castagne H., Revardel E. Quenesson A., 2012 – *Apport préliminaire de la génétique : un complexe d'espèces du genre Angelica sur la façade atlantique*. Bordeaux : Conservatoire botanique national Sud-Atlantique, 44 p.
- Chasseloup P., 2025 - *Evolution des populations d'Angélique des estuaires et de Scirpe triquètre - Station réservoir du bras et de l'étier de Cordemais (Loire-Atlantique). Bilan des suivis 2025*. Nantes Métropole. Nantes : Conservatoire botanique national de Brest, 15 p. (Compte-rendu d'expertise).
- Corbeaux A., Flavenot T., Mesnage C., 2024 - *Angélique des estuaires et Scirpe triquètre, enjeux de la biodiversité métropolitaine. De la conservation de ces espèces, à la préservation du milieu estuarien : guide technique à l'attention des acteurs de l'aménagement et des gestionnaires*. Nantes : Nantes Métropole, 43 p.
- Corbeaux A., Lacroix P., Mesnage C., 2016 - *Plan de conservation unifié en faveur de l'Angelique des estuaires et du Scirpe triquètre : 2015-2020*. Conservatoire botanique national de Brest / Nantes Métropole, 17 p.
- Corillion R., 1982 - *Flore et végétation de la vallée de la Loire (cours occidental : de l'Orléanais à l'estuaire)*, Paris, 736 p.
- Coste H., 1906 – *Flore descriptive et illustrée de la France, de la Corse et des contrées limitrophes*. Librairie A. Blanchard, Paris, Tome III, 807 p.
- Crosnier A.S., 1997 – *Etude de la végétation de l'estuaire de la Loire. Priorité aux espèces utilisables en techniques végétales*. Rapport de stage de fin d'études MST IMACOF. Nantes : Conservatoire Régional des Rives de la Loire et de ses Affluents, 79 p.
- Dupont P., 1962 – *La flore atlantique européenne*. Toulouse, 412 p.
- Figureau C., Féraud P., 2001 - *Projet d'arrêté de protection de biotope Couëron. Dossier scientifique : Quais de la Loire à Angelica heterocarpa*, Nantes, Société des Sciences Naturelles de l'Ouest de la France, 41 p. + annexes
- Figureau C., Féraud P., 2002 – *Expérimentations sur la création d'un biotope boisé à Angelica heterocarpa à l'occasion d'un déplacement de plantes menacées sur un quai en voie d'aménagement. Essais de « levée au champ »*. Jardin Botanique de la Ville de Nantes (Service des Espaces Verts), Port Autonome Nantes Saint-Nazaire, 19 p. + annexe.
- Figureau C., Marsac M., Garcia-melgares J., 2004 - *Restauration d'un habitat à Angelica heterocarpa dans le cadre de l'opération Ile de Nantes secteur 1*. Ville de Nantes - SEVE/Jardin Botanique, 16 p. + annexes.
- Figureau C., Richard P., 1990 – *Angelica heterocarpa* Ll. Ecologie et répartition dans le sud armoricain. Jardin Botanique de Nantes, *Index Seminum* : 18-24.
- Flavenot T., 2024 - *Plan de conservation unifié en faveur de l'Angélique des estuaires et du Scirpe triquètre : 2024-2029*. Nantes : Nantes Métropole, 32 p.
- Fournier P., 1934-1940 – *Les quatre flores de France, Corse comprise*. nouveau tirage (2000), édition Dunod, p.686
- Gehu J. M., 1995 - *Résumé typologique des milieux littoraux de France. Schéma synoptique hiérarchisé des végétations côtières. (Document provisoire)*. Bailleul, Centre international de Phytosociologie, 70 p.
- Gehu J. M., Gehu J., 1978 - Les groupements à *Angelica heterocarpa* des estuaires atlantiques français. *Coll. Phytosoc.*, vol. 5 : 359-362.
- Goasduff C., 2006 - *Etude de la germination des semences d'ombellifères. Cas particulier des graines de l'angélique des Estuaires (Angelica heterocarpa Lloyd)*. Conservatoire Botanique National de Brest, Rapport de stage / licence de Biologie des Organismes et des Populations, 12 p. + annexes.
- Guitton H., Lacroix P., Brindejonc O., 2003 - *Etude préalable à un plan de conservation en faveur de l'Angélique des estuaires dans l'Estuaire de la Loire (Angelica heterocarpa Lloyd)*. Communauté urbaine de Nantes / Fonds européen de développement. Nantes : Conservatoire botanique national de Brest, 44 p.

- Lacroix P., Figureau C., 2006- *Plan de conservation de l'angélique des estuaires (Angelica heterocarpa Lloyd) dans l'estuaire de la Loire. Bilan du programme d'actions 2005-2006*. Nantes Métropole-Communauté. Urbaine Nantes : Conservatoire Botanique National de Brest et Jardin botanique de la ville de Nantes, non paginé.
- Lacroix P., Figureau C., Garcia-Melgares J., 2009 - *Angélique des estuaires, un enjeu de la biodiversité. De la conservation d'une espèce à la préservation du milieu estuarien : guide à l'attention des acteurs de l'aménagement et des gestionnaires*. Nantes : Nantes Métropole, 37 p.
- Lazare J.-J., 2006 – Les habitats à *Angelica heterocarpa* Lloyd de la Nive (Pyrénées-Atlantiques). *J. Bot. Soc. Bot. France* 36 : 63-70.
- Lazare J.-J., 2024 - L'angélique des estuaires : exemple d'espèce mythique. *Botanique*, 10 : 7-10.
- Lazare J.-J. et Bioret F., 2006 – Associations végétales nouvelles du littoral du Pays basque. *J. Bot. Soc. Bot. France* 34 : 71-80.
- Lefort T., 2022, Site N2000 « Estuaire et basse vallée de la Charente » Mise en place d'un suivi sur l'Angéliques des estuaires *Angelica heterocarpa* LPO France : Rochefort-sur-mer. DREAL Nouvelle Aquitaine 13 p.
- Lloyd J., 1868 - *Flore de l'Ouest de la France ou description des plantes qui croissent spontanément dans les départements de : Charente-Inférieure, Deux-Sèvres, Vendée, Loire-Inférieure, Morbihan, Finistère, Côtes-du-Nord, Ille-et-Vilaine*. éd. 2. Nantes : Librairie J. Forest Ainé, 644 p.
- Lloyd J., Gadeceau E. (éds), 1897 - *Flore de l'Ouest de la France ou description des plantes qui croissent spontanément dans les départements de : Charente-Inférieure, Deux-Sèvres, Vendée, Loire-Inférieure, Morbihan, Finistère, Côtes-du-Nord, Ille-et-Vilaine*. éd. 5. Nantes : R. Guist'hau, Imprimeur-Libraire, 1 vol. (CXXV-458 p.).
- Magnanon S., Dupont P., Bioret F., 1998 - *Angelica heterocarpa dans l'estuaire de la Loire : répartition, écologie, menaces. Propositions de mesures de gestion.*, Brest : Conservatoire Botanique National de Brest, DIREN Pays de la Loire 25 p + cartes et annexes.
- Mesnage C., 2013 - *Plan de conservation de l'Angélique des estuaires. Suivi des populations de l'estuaire de la Loire par échantillonnage. Bilan des huit années de suivi (période 2004-2011)*. Nantes Métropole. Nantes : Conservatoire botanique national de Brest, 5 p. (Note)
- Mesnage C., Guitton H., 2020 – *Eléments de synthèse sur les communautés végétales des berges de la Loire abritant l'Angélique des estuaires (Angelica heterocarpa J.Lloyd), le Scirpe triquètre (Schoenoplectus triquetus (L.) Palla)* Nantes Métropole. Nantes : Conservatoire botanique national de Brest, 14p.
- Mesnage C., 2023 - *Etat et enjeux des populations d'Angélique des estuaires de l'estuaire de la Loire. Compléments à l'analyse comparée des inventaires de 2002 et 2020 et mise à jour de la carte de répartition et densités*. Nantes Métropole. Nantes : Conservatoire botanique national de Brest, 8 p. (Note).
- Metais I., Simo Santalla P., Lambert E., Lacroix P., Figureau C., 2009 – *Stratégies de conservation de l'Angélique des estuaires : apport de l'étude de la variabilité génétique*. AFPP – Deuxième conférence sur l'entretien des espaces verts, jardins, gazons, forêts, zones aquatiques et autres zones non agricoles. Angers 28 et 29 octobre 2009 : 279-290.
- Metais I., Simo P., Lambert E. et al., 2010 - *Note de présentation sur l'étude de la diversité génétique chez l'Angélique des estuaires (Angelica heterocarpa Lloyd) à l'aide de marqueurs isoenzymatiques, RAPD et ISSR. (CSRPN du 18 janvier 2010)*, CEEA (Université Catholique de l'Ouest), 8 p.
- Scott L., 2020 - *Angélique des estuaires dans l'estuaire de la Loire : croisement des enjeux de préservation et d'aménagement du territoire - Lot 1 : actualisation de l'inventaire de l'Angélique des estuaires dans l'estuaire de la Loire*. Nantes Métropole. Nantes : SCE Aménagement-Environnement, 63 p. + atlas cartographique.
- Reduron J.-P., 2007 - Ombellifères de France, 1. Monographie de Ombellifères (Apiceae) et plantes alliées, indigènes, naturalisées, subspontanées, adventices ou cultivées de la flore française. *Bulletin de la Société botanique du Centre-Ouest. Numéro spécial*, 26.
- Reduron J.-P., Muckenstrum B., 2005 – *Angelica heterocarpa : une espèce d'intérêt chimique*. Conservatoire Botanique de la Ville de Mulhouse. Synthèse du séminaire angélique des estuaires du 7 octobre 2005 à Nantes (Nantes Métropole, DIREN Pays de la Loire, Conservatoire Botanique National de Brest, Jardin Botanique de Nantes).
- Tison J.-M. & Foucault B. (de) (coord.), 2014 - *Flora Gallica. Flore de France*. Mèze : Biotop éditions, XX-1195 p.
- Tutin T. & Heywood V. & Burges N.-A. & Moore D.-M. & Valentine D.-H. & Walters S. & Webb D.-A. (éds), 1968 - *Flora Europaea*, 2. Rosaceae to Umbelliferae. Cambridge University Press, 455 p. + cartes.



**SIÈGE ET ANTENNE
BRETAGNE**

52 allée du Bot
29200 Brest
02 98 41 88 95

**ANTENNE
PAYS DE LA LOIRE**

28bis rue Babonneau
44100 Nantes
02 40 69 70 55

SUIVEZ-NOUS **ET**
sur les réseaux sociaux
et sur notre site web
cbnbrest.fr

**SIÈGE ET ANTENNE
BRETAGNE**

**ANTENNE
PAYS DE LA LOIRE**

SUIVEZ-NOUS **ET**
sur les réseaux sociaux