

Zeitschrift: Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany

Herausgeber: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève

Band: 44 (1989)

Heft: 1

Artikel: Le problème de l'identité de Pandanus candelabrum P. Beauv. (Pandanaaceae), et l'étude taxonomique de ce genre en Afrique occidentale : quelques suggestions pour les récoltes optimales de matériel taxonomique de Pandanus, en particulier d'Afrique occiden...

Autor: Huynh, Kim-Lang

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-879599>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 13.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Le problème de l'identité de *Pandanus candelabrum* P. Beauv. (Pandana- ceae), et l'étude taxonomique de ce genre en Afrique occidentale — Quelques suggestions pour des récoltes optimales de matériel taxo- nomique de *Pandanus*, en particulier d'Afrique occidentale

KIM-LANG HUYNH

RÉSUMÉ

HUYNH, K.-L. (1989). Le problème de l'identité de *Pandanus candelabrum* P. Beauv. (Pandana-
ceae), et l'étude taxonomique de ce genre en Afrique occidentale — Quelques suggestions pour des
récoltes optimales de matériel taxonomique de *Pandanus*, en particulier d'Afrique occidentale. *Can-
dollea* 44: 59-74. En français, résumés français et anglais.

Pandanus candelabrum est la première espèce décrite en Afrique de ce genre, mais ni sa description
originale ni son type, dépourvu de fruits mûrs, ne permet son identification. Dans toute étude de
la taxonomie de ce genre en Afrique occidentale, il faudrait choisir entre accepter, et ne pas accepter,
la coupe axiale de drupe sur la figure 19 de la planche 26 dans l'Atlas de Gaudichaud comme caracté-
ristique de cette espèce. Dans le premier cas, son identification peut être basée sur les caractères sui-
vants: infrutescence à 3-4 syncarpes; drupes généralement uniloculaires; aiguillons piléaux présents
sur un pourcentage élevé de drupes et souvent ramifiés (ces trois caractères sont déduits du type);
paroi supérieure endocarpique de la loge séminale plus ou moins uniformément mince; apex de cette
loge aux environs du niveau médian de la drupe; base du mésocarpe supérieur à peu près au niveau
de cet apex (ces trois caractères sont déduits de cette figure). Dans le second cas, elle est une "specie
incerta"; et sa morphologie diagnostique doit être complétée par des récoltes complémentaires dans
la région de Benin, où le type a été collecté. — "Oere" ou "Oware" (dans la "Flore d'Oware et de
Benin, en Afrique" de Palisot) sont d'anciens noms de Warri (Nigéria) vers 1770. — Un grand nombre
d'échantillons étudiés dans sa révision du genre *Pandanus* en Afrique occidentale étant defectueux
soit en matériel soit en notes de récolte, l'auteur fait quelques suggestions pour que les récoltes ulté-
rieures dans ce genre soient utilisables en taxonomie. En particulier, les coordonnées géographiques
des sites de récolte devraient être indiquées, ce qui permet de localiser de façon précise ces sites et
de faciliter ou de rendre possibles les récoltes complémentaires, étant donné l'endémicité spécifique
en général étroite de ce genre en Afrique occidentale; et des précautions particulières devraient être
prises afin d'éviter un mélange possible de matériel [choisir un individu parmi les plus représentatifs
dans une "population" à récolter, puis collecter aussi bien du matériel carpique (ou staminé) que
d'autre matériel (feuille, bractée, etc.) de cet individu; autant d'individus collectés dans une popula-
tion, autant d'échantillons distincts, avec une note sur ceux-ci qu'ils proviennent de la même popula-
tion]. L'accent est aussi mis sur l'urgence de faire de nouvelles récoltes de *Pandanus* d'Afrique, en
particulier d'Afrique occidentale.

ABSTRACT

HUYNH, K.-L. (1989). The problem of the identity of *Pandanus candelabrum* P. Beauv. (Pandana-
ceae), and the taxonomic study of the genus *Pandanus* in West Africa — Some suggestions for optimal
taxonomic collections of *Pandanus*, especially from West Africa. *Candollea* 44: 59-74. In French,
French and English abstracts.

Pandanus candelabrum is the first species described in Africa of this genus, but neither its original
description nor the type, devoid of mature fruits, can permit its identification. Two options are to
face in any study of the taxonomy of the genus *Pandanus* in West Africa: accept, or not accept, the
drupe axial section in fig. 19, pl. 26, in Gaudichaud's Atlas as characteristic of this species. In the
first option, its identification can be based on the following characters: infructescence with 3-4
syncarps; drupes generally one-celled; pileus aculei present on a high percentage of drupes and fre-
quently branched (those three characters deduced from the type); endocarpic upper wall of the seed

loculus more or less evenly thin; apex of that loculus at about the middle level in the drupe; base of the upper mesocarp at about the level of that apex (those three characters deduced from that figure). In the second option, it is a "species incerta"; and its diagnostic morphology should be completed with additional, further collections in the Benin region, where the type was collected. — "Oere" or "Oware" (in Palisot's "Flore d'Oware et de Benin, en Afrique") were former names of Warri (Nigeria) about 1770. — A large number of specimens studied in his revision of the genus in West Africa being defective either in material or in collecting notes, the author makes some suggestions for further collections to be taxonomically utilizable. In particular, the geographic co-ordinates of the collecting sites should be indicated, which will permit their exact location and render possible, or facilitate, additional collections, *Pandanus* species being in general narrowly endemic in West Africa; and especial cares should be taken for not mixing material [select an individual among the most representative in a "population", then collect both carpic (or staminate) material and other material (leaves, bracts, etc.) from that individual; so many individuals collected in a population, so many distinct specimens, with notice on them that they were from the same population]. Stress is also laid on the urgency of making new collections of *Pandanus* from Africa, especially from West Africa.

1. Introduction

Dans la première édition de la "Flora of West Tropical Africa" (HUTCHINSON & DALZIEL, 1931), qui fut à cette époque un instrument de travail très utile pour l'étude des plantes à fleurs d'Afrique occidentale, Hutchinson rassemble toutes les espèces de *Pandanus* décrites du Sénégal au Cameroun sous le seul binôme *Pandanus candelabrum* P. Beauv., la première espèce de ce genre décrite en Afrique et à partir d'un matériel collecté dans la région de Benin (Nigéria). Dans la seconde édition de cette Flore, où les autres espèces connues alors dans cette aire sont toutes mises aussi en synonymie avec cette espèce, HEPPEL (1968) semble éprouver un certain doute à l'encontre de cette synonymie ("In spite of the additional collections since the first edition no progress has been made in the elucidation of the taxonomy of *Pandanus* in W. Africa"). Et ce n'est pas sans raison. En effet, aucune révision de la taxonomie de ce genre en Afrique occidentale n'a été faite depuis la première édition. Même le bon sens doit inspirer alors un tel doute: à cette époque, les études de MARTELLI & PICHI-SERMOLLI (1951) et de VAUGHAN & WIEHE (1953) ayant révélé en Afrique insulaire (Madagascar et Mascareignes) non seulement l'existence d'un très grand nombre d'espèces de ce genre mais aussi l'endémicité de la plupart d'entre elles, aucun botaniste ne peut ne pas se demander pourquoi alors il n'en existe qu'une seule en Afrique occidentale. Et, en fait, l'identité même de *P. candelabrum* n'est pas encore bien établie, même à l'heure actuelle.

2. Etat actuel de la connaissance de la morphologie diagnostique de *Pandanus candelabrum*

Depuis la parution de la "Flora of West Tropical Africa", toutes les récoltes et études, ou presque, dans ce genre du Sénégal au Cameroun ont donc été rapportées à *P. candelabrum*, qui a été identifié même en Angola (GOSSWEILER, 1953: 514). Il était aussi la seule espèce qui représentait la famille des Pandanaceae dans les flores locales (voir p. ex. ROBERTY, 1954: 373; BERHAUT, 1967: 319; POTZTAL, 1985: 683).

Toutefois, les caractères spécifiques qui peuvent permettre l'identification de cette espèce avec certitude, c'est-à-dire les caractères carpiques (voir l'alinéa suivant), sont alors encore inconnus pour la plupart. Et ceux qui sont connus — que voici — ou bien ne permettent pas cette identification, ou bien sont incertains. D'abord, comme le montre sa description originale dans la Flore de PALISOT (1804: 37), ses drupes sont uniloculaires ("Drupae uniloculares"), ou, plutôt, à prédominance uniloculaire puisqu'une drupe à 3 stigmates, donc trilobulaire, y est aussi représentée (planche XXII, fig. b). Ce caractère (drupes à prédominance uniloculaire) est commun à la plupart des espèces d'Afrique occidentale. Ensuite, dans l'Atlas de GAUDICHAUD (1841), où elle est aussi illustrée (sous le binôme *Tuckeya candelabrum*), la graine est tout entière dans la moitié inférieure de la drupe, tandis que la loge séminale a une paroi supérieure endocarpique uniformément mince, que l'apex de cette loge est aux environs du niveau médian de la drupe, et que la base du mésocarpe supérieur est à peu près au niveau de cet apex (pl. 26, fig. 19) (cette figure, qui représente une coupe

axiale de la drupe, est reproduite sur la figure 2 du présent travail); et le pileus de la plupart des drupes représentées sur cette planche montre des aiguillons exceptionnellement nombreux le long des côtes. On peut toutefois se demander quel matériel a permis à Gaudichaud de représenter ainsi la coupe axiale de la drupe de cette espèce, car il paraît certain que Palisot n'a pas récolté de matériel carpique mûr. En effet, les drupes les plus développées sur le matériel de Palisot, le type de cette espèce, n'excèdent pas 9 mm en longueur et n'ont encore ni graine ni endocarpe (HUYNH, 1984). Que ces drupes jeunes sont le matériel carpique le plus développé collecté par Palisot semble indiqué aussi par le fait que le syncarpe représenté séparé et grandeur nature dans sa Flore pour illustrer le syncarpe de cette espèce (pl. XXII, fig. a) ne mesure qu'environ 6.3 cm de long sur 4.5 cm de large: dans un tel syncarpe, les drupes les plus longues doivent avoir une longueur de l'ordre de 1 cm. Il paraît donc évident que le matériel qui a permis à Gaudichaud de représenter cette coupe axiale de drupe ne fait pas partie de celui utilisé par Palisot pour la description de *P. candelabrum* dans sa Flore. Dans ce cas, on peut se demander si Gaudichaud a bien identifié son matériel (vide infra, sous 4).

Cette espèce étant la première du genre *Pandanus* décrite en Afrique, toute étude de la taxonomie de ce genre dans cette aire cherche donc d'abord à bien connaître ses caractères diagnostiques, en particulier les caractères carpiques, déduits de matériel carpique mûr (le matériel carpique jeune ne permet pas une identification d'espèce dans ce genre). Les caractères carpiques — dont les suivants: dimensions et forme de la drupe, et surtout sa structure, de laquelle plusieurs caractères diagnostiques de première importance peuvent être déduits; dimensions et forme du syncarpe (forme oblongue, ovoïde, subsphérique, etc.) — sont, en effet, les caractères spécifiques essentiels chez une espèce de *Pandanus*, ce qui explique pourquoi tous les traitements taxonomiques dans ce genre sont basés exclusivement, ou presque, sur eux (voir p. ex. WARBURG, 1900: clé des sections et clés des espèces sous les sections; MARTELLI, 1904 et STONE, 1970: clés des espèces sous les sections; ST. JOHN, 1975: 55-56); les autres caractères (feuille, habitus, bractée, fleur mâle, etc.), s'ils y sont parfois utilisés, ne le sont qu'à titre accessoire. Et les études nombreuses depuis bientôt un siècle ont confirmé l'importance primordiale des caractères carpiques dans la taxonomie de ce genre. Toutefois, étant immature, le matériel carpique du type de *P. candelabrum* ne permet de déduire aucun caractère carpique diagnostique important, à part des drupes à prédominance uniloculaire et une infrutescence à 3-4 syncarpes (HUYNH, 1984). Dans une tentative de combler dans une certaine mesure cette lacune, HUYNH (1984) a utilisé Letouzey 8717, récolté en juin 1967 à Mayo Darle (6°28'N 11°33'E) (LETOUZEY, 1968: 80), au Cameroun, qu'il a rapporté à cette espèce après une comparaison avec son type. (Letouzey 8717 a aussi des drupes à prédominance uniloculaire et une infrutescence polysyncarpique; sa feuille a une queue d'environ 10 cm, deux plis latéraux inermes, et des épines costales présentes presque jusqu'à la base du limbe; le type de *P. candelabrum* ne porte pas de feuilles, mais sa bractée foliacée basale montre ces trois caractères foliaires, ce qui indique qu'ils doivent s'observer aussi sur la feuille de cette espèce.) Toutefois, l'appartenance de Letouzey 8717 à *P. candelabrum* — comme de n'importe quel autre échantillon d'Afrique occidentale — reste discutable puisqu'il ne peut être comparé avec son type en ce qui concerne les dimensions et surtout la structure de la drupe, celui-ci étant sans drupes mûres.

Peu heureuse aussi est la tentative par le professeur Harold St. John de combler cette lacune du type de *P. candelabrum* dans sa révision taxonomique des *Pandanus* du continent africain en utilisant FHI.55974, récolté à sa demande par D. P. Stanfield en mai 1965 aux bords de Epe Lagoon (donc aux environs de 6°37'N 3°59'E), au Nigéria, et qu'il rapporte à cette espèce. Cet échantillon, conservé à BISH! et à FHI! (ces deux matériels n'ont pas été étudiés par le présent auteur) mais aussi à BR!, K! et L!, correspond au type de *P. candelabrum* par son infrutescence qui peut être 3-syncarpique, mais en diffère par le nombre de ses stigmates, lesquels sont au nombre de 2 dans le cas général des drupes, et de 1, 3 ou 4 sur les autres (St. John, msc.); de plus, ses feuilles sont denticulées sur les deux plis latéraux. Les drupes de FHI.55974 sont donc à prédominance biloculaire, et cet échantillon relève donc d'une autre espèce, même d'une autre section, le caractère uniloculaire ou pluriloculaire de la drupe servant même à distinguer entre sections dans ce genre (voir p. ex. WARBURG, 1900: clé des sections).

3. Ce qu'il faut faire pour compléter la connaissance de la morphologie diagnostique de *Pandanus candelabrum*

Tout cela montre simplement l'étendue du problème, et l'ampleur de la tâche qui reste à faire pour connaître les caractères carpiques indispensables à l'identification de cette espèce mais encore inconnus: dimensions et forme du syncarpe apical de l'infrutescence à l'état mûr (le syncarpe apical doit être diagnostique d'espèce dans le cas de *P. candelabrum*, car sur les infrutescences polysyncarpiques observées entières jusqu'à présent parmi les espèces d'Afrique occidentale, il est toujours plus grand que les autres syncarpes et, pour cette raison, ses drupes aussi sont toujours les plus longues de l'infrutescence); dimensions (surtout longueur) et structure de la drupe mûre. D'abord, il faut établir où le type de *P. candelabrum* a été collecté, puis y faire de "bonnes" récoltes complémentaires, étant donné l'endémicité spécifique généralement étroite de ce genre en Afrique occidentale (HUYNH, 1988c: 112). Aucune mention de lieu ni de région de récolte n'a été trouvée sur cet échantillon, mais PALISOT (1804: 37) indique dans sa Flore que cette espèce "croît en abondance ... sur les bords du fleuve Formose, à peu de distance d'Agathon". Son échantillon doit donc avoir été collecté aux bords de ce cours d'eau et dans les environs de cette localité. Ce "fleuve Formose", à en juger par une carte d'atlas de 1770 (fig. 1), correspond à l'actuelle rivière du Benin dans la moitié en aval de son parcours de la ville de Benin à l'Océan atlantique, et dans l'autre moitié à l'actuelle rivière Ogba, qui prend source aux environs de cette ville et qui, chemin faisant vers l'Océan atlantique, se termine à la ville de Koko (6°02'N 5°29'E), où elle rejoint l'actuelle rivière du Benin; quant au cours supérieur de la rivière Formose représenté sur cette carte, en amont de la ville de Benin, il est imaginaire. Toutefois, "Agathon" n'a pu être retrouvée, même pas par le Service de la Documentation géographique de l'Institut Géographique National de France, pourtant bien pourvu pour ce genre de recherche. Cette petite localité, selon toute vraisemblance, doit se trouver dans les environs de la ville de Benin, pour les raisons suivantes. D'abord, PALISOT (1804: 38) parle d'une espèce de Benin ("L'espèce que j'ai rapportée de Benin ... Les Noirs de Benin n'en font aucun usage ..."). Ensuite, cette ville se trouve bien sur les bords de la rivière Formose (fig. 1). En troisième lieu, au cours de son voyage en Afrique, Palisot ne semble pas avoir séjourné ailleurs que dans cette ville et dans la ville d'Oware et dans les environs (vide infra, sous 5), ce qui indique que le "Benin" dont il est ainsi question dans PALISOT (1804: 38) est bien la ville de Benin, et non le "Royaume de Benin" qui existe aussi à cette époque (fig. 1).

Pour ces récoltes, il faudrait d'abord recenser toutes les populations de *Pandanus* dans la région de Benin, y faire systématiquement des collections, puis les identifier, car il est probable, voire certain, que d'autres espèces s'y trouvent aussi, même dans de mêmes sites. En Afrique occidentale, en effet, deux espèces ou plus peuvent croître ensemble dans une même aire ou dans un même site, et plusieurs cas en ont été observés: par exemple, *P. lachaisei* Huynh et *P. tiassaleensis* Huynh, dans la région de Lamto-Tiassalé, en Côte-d'Ivoire (HUYNH, 1988a); *P. chevalieri* St. John, *P. pseudochevalieri* Huynh et *P. parachevalieri* Huynh, à Kollangui, en Guinée (HUYNH, 1988c); ou *P. raynallii* Huynh et *P. laferrerei* Huynh, aux Chutes du Farako, au Mali (HUYNH, 1988d); ou *P. fretownensis* Huynh et *P. problematicus* Huynh, à la Heddle's farm dans la presqu'île de Freetown, en Sierra Leone (HUYNH, 1988e). Plus la flore de *Pandanus* d'une région est étudiée, plus les chances sont grandes d'y observer de tels cas [voir celui, par exemple, des trois espèces maliennes dont la plante mâle seule est connue trouvées à 11°16'31''N 5°30'47''W (HUYNH, 1988c: 113)]. Ce sera probablement le cas aussi de la région de Benin. Identifier ces récoltes, cela signifie — dans le contexte de l'endémicité spécifique de ce genre en Afrique occidentale — comparer leur morphologie avec les caractères diagnostiques déjà connus de *P. candelabrum*, la seule espèce de ce genre décrite à ce jour au Nigéria. Et cette identification doit aboutir à l'un ou l'autre des cas suivants: soit qu'elles relèvent toutes d'une seule et même espèce; soit, plus probablement, de deux espèces différentes, ou plus.

Les caractères diagnostiques de *P. candelabrum* doivent être déduits, en premier lieu, de son type, décrit en détail dans HUYNH (1984). Les voici: infrutescence à 3-4 syncarpes (il est possible que certaines infrutescences ont jusqu'à 5 syncarpes, ce nombre étant observé chez d'autres espèces d'Afrique occidentale); drupes à prédominance uniloculaire; épis florifères mâles d'environ 13.5 cm longs; rachis d'environ 1.5 cm large; bractées proprement dites (bractées supérieures) spatulato-

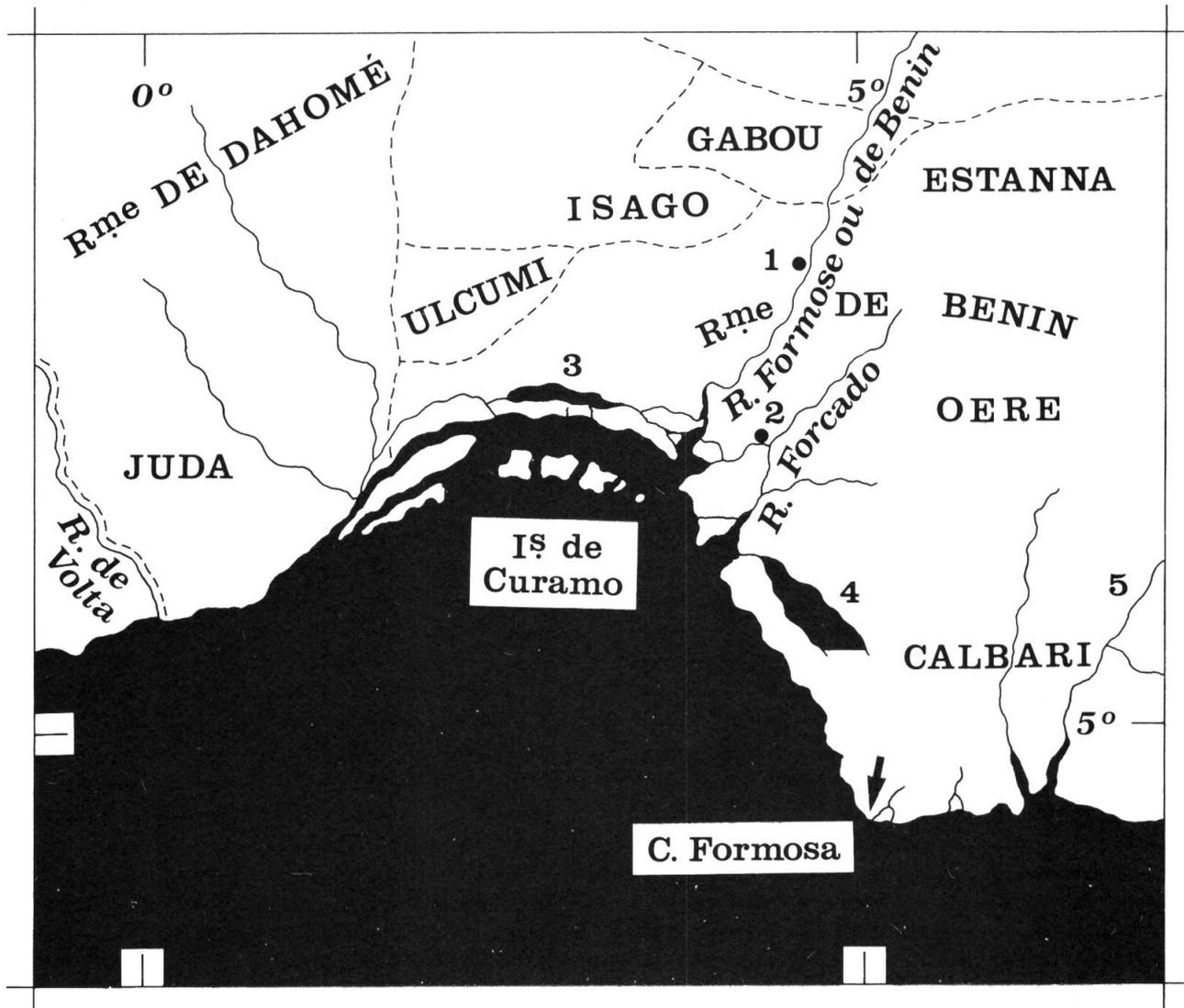


Fig. 1.— Le Royaume de Benin, dans son cadre géographique de 1770: 1, "Benin" (cette localité correspond à l'actuelle Benin City, 6°19'N 5°41'E); 2, "Oere" (cette localité correspond à l'actuelle ville de Warri, 5°36'N 5°46'E); 3, "L. de Curamo" (ce lac est représenté en noir sur la carte); 4, "Lac qui communique au Calbari" (ce lac sans nom, en noir aussi sur la carte, est représenté seulement en partie sur la carte-source); 5, "R. Real ou Calbari" (cette rivière, dont seul un tiers du cours qu'elle a sur la carte-source est représenté, correspond à l'actuelle rivière Calabar). — *Remarque*: les deux longitudes indiquées en haut sur la carte se rapportent au méridien de Paris, adopté sur la carte-source; "Estanna", "Oere" (à droite de "R. Forcado") et "Calbari" sont probablement des provinces du (Royaume) "Rme de Benin"; "Gabou" et "Ulcumi" sont probablement des royaumes aussi; "C. Formosa" (4°17'N 6°05'E) (flèche) est le cap près duquel la branche principale de l'actuel fleuve Niger rejoint l'Océan atlantique; la rivière sans nom juste à gauche de la "R. Real ou Calbari" correspond à l'actuelle Cross River, en réalité beaucoup plus longue que l'actuelle rivière Calabar; à gauche de la "R. de Volta" (l'actuel fleuve Volta), c'est la "Côte d'Or" (l'actuel Ghana); pour l'identité de la (rivière) "R. Formose ou de Benin", voir texte, sous 3; les longitudes des coordonnées géographiques indiquées ci-dessus se rapportent au méridien de Greenwich, et les noms ou expressions reproduits tels quels de la carte-source sont entre guillemets; celle-ci est la carte N° 10 ("carte de la Haute et de la Basse Guinée, depuis la Rivière de Sierra Leona, jusqu'au Cap Negro") dans "Atlas de toutes les parties connues du globe terrestre, dressé pour l'histoire philosophique et politique des établissements et du commerce des européens dans les deux Indes" (54 cartes de M. Bonne, ingénieur hydrographe de la Marine, gravées par André), édité à Paris en 1770 par l'Imprimerie Royale.

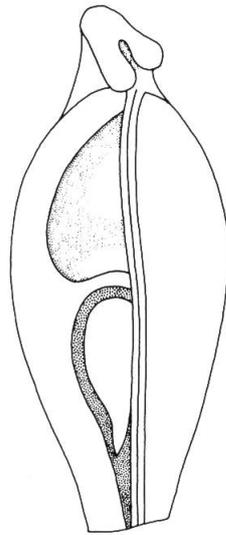


Fig. 2. — *Tuckeya (Pandanus) candelabrum*: coupe axiale d'une drupe uniloculaire [reproduction, avec agrandissement d'environ 2 fois, de la figure 19 de la planche 26 dans l'Atlas de Gaudichaud (1841)].

naviculaires, membraneuses à la partie inférieure; bractées foliacées (bractées inférieures) toutes inermes sur les deux plis latéraux, à queue jusqu'à 10 cm longue, à denticulation costale toute antrorse et présente jusqu'à la base du limbe ou presque (il est donc probable que la feuille a aussi une queue d'environ 10 cm, les deux plis latéraux inermes, et une denticulation costale présente jusqu'à la base du limbe ou presque). Aucun de ces caractères n'est propre à cette espèce. Excepté peut-être celui-ci, déduit aussi du type: les aiguillons piléaux sont souvent ramifiés (GAUDICHAUD, 1841, pl. 26, fig. 12; HUYNH, 1984: fig. 10; fig. 3 du présent travail); par contre, chez les autres espèces d'Afrique occidentale où des aiguillons piléaux ont été aussi observés, ceux-ci étaient toujours simples, non ramifiés. Un autre caractère remarquable de *P. candelabrum* est la coupe axiale de sa drupe, telle qu'elle est représentée dans l'Atlas de GAUDICHAUD (1841, pl. 26, fig. 19) (fig. 2 du présent travail). Une telle structure de drupe — où la loge séminale a une paroi supérieure endocarpique uniformément mince et un apex aux environs du niveau médian de la drupe, et où la base du mésocarpe supérieur est à peu près au niveau de cet apex — n'a été jusqu'à présent observée chez aucune autre espèce d'Afrique occidentale. Une reconnaissance de *P. candelabrum* est donc possible sur la base de cette coupe axiale de drupe. Elle est encore plus sûre si elle est basée aussi sur deux autres caractères carpiques, déduits du type, qui sont d'une part une infrutescence polysyncarpique et d'autre part des drupes à prédominance uniloculaire (voir ci-dessus, dans cet alinéa). Il est possible que cette figure dans l'Atlas représente le cas général des drupes sur le matériel utilisé par Gaudichaud. Il reste néanmoins le problème d'établir si ce matériel relève bien de cette espèce (vide infra, sous 4).

Un autre problème est d'établir si le matériel récolté par Palisot appartient bien, dans sa totalité, à une seule et même espèce, ou s'il est un mélange. Cette question, en apparence incongrue, est toutefois bien fondée si cette récolte est placée dans le contexte des années 1786-1787, période du séjour de Palisot en Afrique (BURDET, 1979) [le capitaine Landolphe, chef de l'expédition à laquelle participa Palisot, quitta Rochefort le 17 juillet 1786 (KEAY, 1962: 59)], et au cours de laquelle fut sans doute faite cette récolte (voir CHEVALIER, 1938: X). A cette époque, en effet, aussi bien le genre *Pandanus* que la flore africaine sont à peine connus [il a été décrit pour la première fois en 1754 (WARBURG, 1900: 43)]; et bien qu'un certain nombre de travaux aient été consacrés à sa taxonomie, la connaissance de sa différenciation spécifique dans son ensemble est alors encore très rudimentaire; par conséquent, le concept de l'espèce dans ce genre est alors encore flou, mais celui-ci s'avérera — avec les nombreuses études de sa taxonomie depuis cette date — avoir une morphologie macroscopique comme microscopique très différenciée, on peut dire même extrêmement

différenciée. PALISOT (1804: 37), en outre, semble très impressionné par les caractères suivants de cette espèce, mais qui se révèlent par la suite assez communs chez les *Pandanus* d'Afrique occidentale: tronc nu, à rameaux se relevant avec une touffe de feuilles à l'extrémité comme les branches d'un lustre, et à étamines d'odeur suave. Le fait même qu'il est "porté à croire" qu'elle est "la même" espèce que "le *Pandanus Spurius* de Rumphius" (PALISOT, 1804: 38), indigène de l'île d'Amboine (Indonésie) et qui appartient à la section *Pandanus (Keura)* (MARTELLI 1904: 299) — dont on peut dire qu'elle est à l'antipode de la section *Souleyetia* où *P. candelabrum* a sa place — en dit longuement déjà sur le degré de la connaissance taxonomique de ce genre à cette époque. Et, en fait, pour un botaniste d'alors, une aire grande comme le Nigéria, ou même comme l'Afrique occidentale, n'héberge qu'une seule espèce de *Pandanus*. Même un siècle plus tard, POBÉGUIN (1906: 295) considère tous les *Pandanus* en Afrique occidentale comme relevant d'une seule et même espèce; et CHEVALIER (1920) invariablement rapporte toutes ses récoltes au Sénégal, en Guinée et au Mali à *P. heudelotianus* (Gaudich.) Balf. f., la seule espèce connue alors dans l'aire où sont ces pays. Aussi est-il possible, voire certain, qu'en collectant son matériel, Palisot n'ait pris aucune précaution pour lui éviter un éventuel mélange. Mais quelles précautions aurait-il pu prendre? Et pourquoi aurait-il dû en prendre?: n'était-il pas clair, à ses yeux, qu'il n'y avait qu'une seule espèce de *Pandanus* dans l'aire de récolte? Même les récoltes faites en Guinée quelque 120 ans plus tard — donc à une époque où la différenciation spécifique dans ce genre était bien plus connue et où le savoir-faire taxonomique était bien plus affiné — n'ont pas échappé à ce défaut qu'est le mélange de matériel (HUYNH, 1988c: 108 et 112-114).

Le type de *P. candelabrum* pouvant ainsi être un mélange, une identification de ces récoltes complémentaires doit donc se baser en premier lieu sur les caractères carpiques de cet échantillon, les caractères carpiques étant les caractères spécifiques essentiels chez une espèce de ce genre (vide

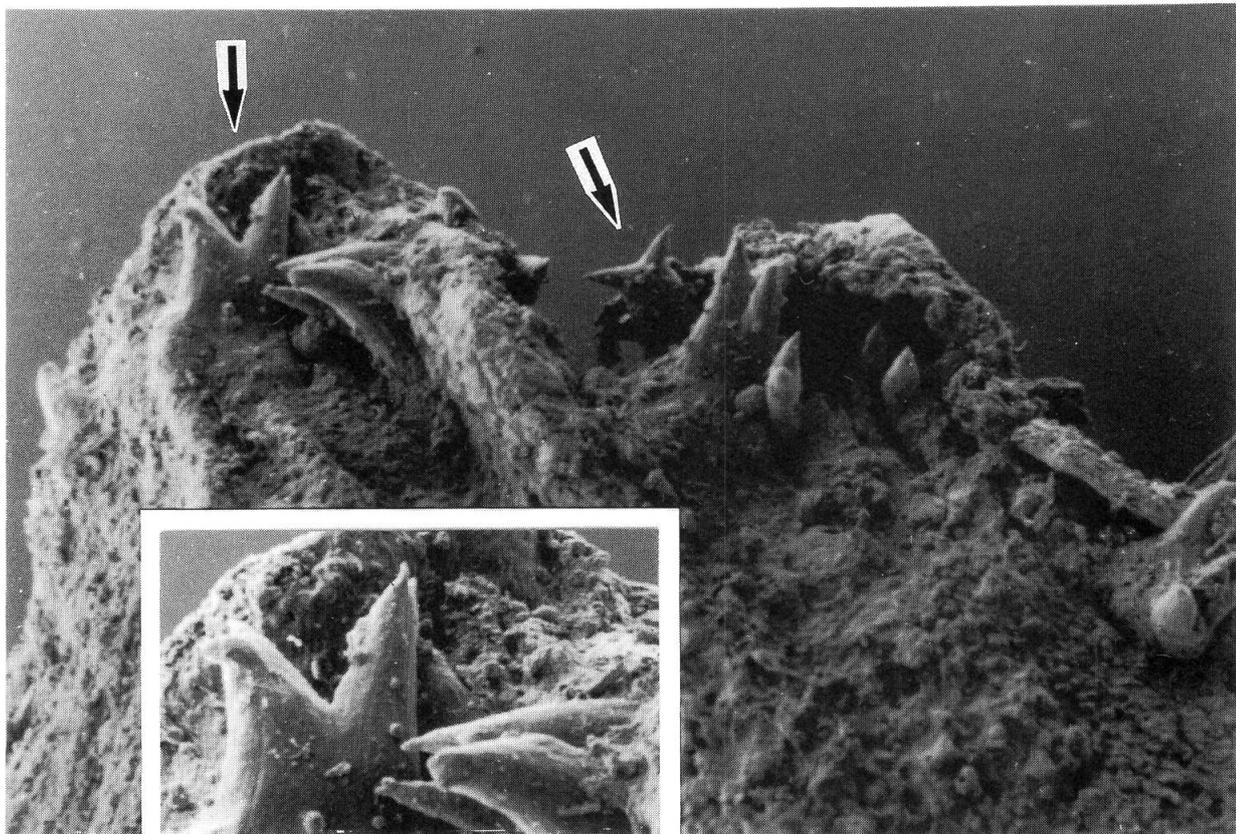


Fig. 3. — *Pandanus candelabrum* (lectotype, G!): partie apicale d'une drupe 2-stigmatique d'environ 9 mm longue, avec ses aiguillons piléaux [douze au moins sont visibles, dont deux bifurqués (flèches)] (MÉB). $\times 50$. — Encart: détail de l'aiguillon bifurqué gauche et des trois autres aiguillons juste à sa droite. $\times 90$.

supra, sous 2). [Le matériel carpique de cet échantillon relève, selon toute vraisemblance, d'une seule et même espèce. En effet, il comprend d'une part des drupes très jeunes et encore en place sur deux rachis d'infrutescence, et d'autre part des drupes isolées, nettement plus grandes, d'environ 9 mm longues (HUYNH, 1984); et aussi bien parmi celles-ci que parmi les autres drupes, s'observent des aiguillons piléaux nombreux et souvent ramifiés (fig. 3).] En d'autres termes, sur les caractères suivants: infrutescence polysyncarpique; drupes à prédominance uniloculaire; aiguillons piléaux présents sur un pourcentage élevé de drupes et souvent ramifiés (ce caractère sert de caractère d'appoint, du moins en l'état actuel de la connaissance dans ce genre, étant donné que les aiguillons piléaux n'ont été observés que chez un certain nombre d'espèces d'Afrique occidentale, et chez une telle espèce, que sur un certain pourcentage de ses drupes). En second lieu, sur la coupe axiale de drupe représentée dans l'Atlas de GAUDICHAUD (1841, pl. 26, fig. 19) (fig. 2 du présent travail), c'est-à-dire sur les caractères suivants: paroi supérieure endocarpique de la loge séminale uniformément mince; apex de cette loge aux environs du niveau médian de la drupe; base du mésocarpe supérieur à peu près au niveau de cet apex. Il est possible qu'une de ces récoltes, faite parmi les individus femelles de 5-6 m de haut dans la région de Benin [cette hauteur est indiquée sur le type de cette espèce (HUYNH, 1984: 342)] et avec les précautions les plus rigoureuses afin d'éviter un possible mélange de matériel sur elle (vide infra, sous 5), est "complète" (matériels carpiques mûr et jeune; feuilles; bractées) et montre ces six caractères carpiques. Il sera alors évident que le matériel-source de cette coupe axiale de drupe (fig. 2) appartient bien à *P. candelabrum*. Il faudra alors décrire les caractères carpiques diagnostiques encore manquants de cette espèce (voir au début de ce chapitre), et aussi sa feuille, à partir de cette récolte, sans oublier d'y vérifier aussi ses caractères bractéaux déduits du type (vide supra, sous 2) étant donné que celui-ci peut être un mélange. Une fois bien connus, les caractères macroscopiques et anatomiques de cette feuille permettront d'identifier la plante mâle de cette espèce, aussi parmi les individus de 5-6 m de haut dans la région de Benin, et de la décrire (longueur de l'inflorescence mâle et de ses épis florifères, etc.). Cette identification a les meilleures chances d'être bien fondée si elle est faite sur des individus mâles provenant de mêmes populations que des individus femelles dont l'appartenance à cette espèce est indiquée par leurs caractères carpiques, étudiés au préalable. Le terme "population" s'entend ici non comme "un ensemble d'individus d'une même espèce vivant en un même lieu", comme dans sa définition la plus simple, mais comme "un ensemble d'individus d'une même espèce occupant une niche dans une biocoenose déterminée" (ARNAUD & EMIG, 1986: 71). Pour ces récoltes complémentaires, il faudrait qu'un taxonomiste bien au fait des problèmes taxonomiques dans ce genre étudie systématiquement toutes les populations de *Pandanus* dans la région de Benin, et sans doute pendant plusieurs années. En effet, pour des raisons inconnues, certaines populations de ce genre demeurent obstinément stériles ou durant de longues périodes.

Mais il ne serait pas étonnant si aucune des futures récoltes dans la région de Benin ne correspondait aux caractères carpiques de *P. candelabrum* mentionnés ci-dessus. En effet, il existe en Afrique occidentale certains facteurs susceptibles de faire disparaître des *Pandanus*: perte naturelle de terres arables; désertification galopante dans certains pays (Mali, Burkina Faso, etc.); déforestation extensive et intensive pour diverses raisons (cultures de plantes commerciales, bois de chauffage ou de cuisine, etc.), qui est à l'origine de la disparition de quelque 0.6% des formations forestières de ce continent chaque année selon l'Organisation des Nations unies pour l'alimentation et l'agriculture (FAO) (DORY, 1987: 30); en particulier, utilisation par les indigènes de certains organes de la plante de ce genre, surtout de la feuille pour la confection de divers objets de vannerie (nattes, etc.) (voir p. ex. POBÉGUIN, 1906: 295), ce qui nécessite l'abattage d'arbres. Dans de telles catastrophes, naturelles ou causées par l'Homme, l'endémicité étroite de la plupart des espèces d'Afrique occidentale peut leur être fatale. Ainsi, *P. heudelotianus* (Sénégal; Gambie?), par exemple, semble déjà éteint, probablement par suite de l'extension de cultures d'arachides au Sénégal "depuis l'époque coloniale" (DORY, 1987: 30). En Afrique insulaire, on a remarqué aussi que des espèces de ce genre ont disparu, de façon dramatique. Ainsi, des quelque 18 espèces endémiques de l'île Maurice, décrites ou redécrites par VAUGHAN & WIEHE (1953), "only 5-6 species can now be found and soon studying our *Pandanus* will be fossil botany" (comm. pers. du Dr R. E. Vaughan, 22.2.1984) (à retenir que le Dr Vaughan connaît bien et Maurice et les *Pandanus* dans cette île). Aussi, ne peut-on écarter la possibilité que *P. candelabrum* se soit déjà éteint.

Ces immenses problèmes posés par la recherche des caractères diagnostiques complémentaires de *P. candelabrum* indiquent qu'il faut sans doute plusieurs années, sinon des dizaines d'années, pour être en mesure d'identifier avec certitude cette espèce, à supposer qu'elle existe encore jusqu'au moment où on la retrouve.

4. Conclusion

Dans l'étude de la taxonomie du genre *Pandanus* en Afrique occidentale, le taxonomiste doit choisir entre les deux attitudes suivantes en ce qui concerne *P. candelabrum*. Ou bien, il accepte la coupe axiale de drupe sur la figure 19 de la planche 26 dans l'Atlas de GAUDICHAUD (1841) (fig. 2 du présent travail) comme caractéristique de cette espèce. Ou bien, il ne l'accepte pas.

La première attitude est justifiée, parce qu'il n'existe aucun fait indiquant que le matériel-source de cette figure ne relève pas de cette espèce. En effet, pour aller de l'avant, la science botanique doit aussi s'appuyer sur des acquis du passé, jusqu'à ce qu'ils s'avèrent non ou mal fondés. Et dans le cas du genre *Pandanus*, l'histoire de sa connaissance est pour ainsi dire jalonnée de telles rectifications [voir, par exemple, le cas de la structure de la drupe de *P. vitiensis* Martelli (ST. JOHN, 1975: 77), ou celui de la confusion entre carpelodes et staminodes chez *P. brosimos* Merr. & Perry et *P. palustris* Thouars (HUYNH, 1982 et 1983)]. Ainsi, certains faits indiquent que le type de *P. welwitschii* Rendle peut être un mélange (HUYNH, 1988b: 22; 1988c: 114-115); toutefois, en attendant de pouvoir le prouver, on continue néanmoins à se baser sur les caractères diagnostiques déduits de cet échantillon pour identifier cette espèce. Dans le cas de *P. candelabrum*, si la coupe axiale de drupe sur la figure 19 de la planche 26 dans l'Atlas de GAUDICHAUD (1841) est acceptée comme caractéristique de cette espèce, celle-ci peut alors être identifiée sur la base des caractères suivants: infrutescence à 3-4 syncarpes; drupes à prédominance uniloculaire; paroi supérieure endocarpique de la loge séminale uniformément mince; apex de cette loge aux environs du niveau médian de la drupe; base du mésocarpe supérieur à peu près au niveau de cet apex. Les deux premiers caractères sont déduits du type; les autres, de cette figure. Aucune autre espèce d'Afrique occidentale connue ne présente l'ensemble de ces caractères. Une présence fréquente d'aiguillons piléaux, souvent ramifiés (fig. 3), déduite aussi du type, peut servir de caractère diagnostique d'appoint.

Mais la seconde attitude peut aussi se justifier. En effet, la drupe représentée sur la figure 19 de la planche 26 dans l'Atlas de GAUDICHAUD (1841) n'est pas du type de *P. candelabrum*; et il n'est pas possible d'établir d'où elle provient. Et, vu le caractère défectueux de cet échantillon et de la description originale de cette espèce, on peut se demander sur quoi s'est basé Gaudichaud pour identifier ainsi le matériel qu'il a utilisé. Aussi, à supposer que cette identification est correcte, serait-ce par pur hasard. Dans le cas où la coupe axiale de drupe sur cette figure n'est pas acceptée comme caractéristique de *P. candelabrum*, celui-ci serait une espèce incertaine — d'autres le sont aussi, dont *P. tectorius* Parkinson, bien connu sous ce rapport — étant donné qu'il ne peut être identifié ni par sa description originale (PALISOT, 1804) ni par les trois caractères carpiques qui ont pu seuls être déduits du matériel employé pour cette description (infrutescence à 3-4 syncarpes; drupes à prédominance uniloculaire; aiguillons piléaux présents sur un pourcentage élevé de drupes et souvent ramifiés). Et il devrait être considéré comme tel dans les traitements taxonomiques de ce genre — et aussi dans les traitements de flores locales, en particulier pour le Nigéria, où il a été trouvé —, en attendant de bien connaître, par des récoltes complémentaires, les autres caractères nécessaires à son identification (longueur de la drupe mûre; divers caractères spécifiques relevant de la structure de la drupe mûre; dimensions et forme du syncarpe apical mûr); et ces caractères diagnostiques d'espèce sont bien plus sûrs que les trois caractères carpiques mentionnés ci-dessus, dans cet alinéa. C'est aussi une attitude raisonnable, susceptible, en plus, de permettre à la taxonomie de ce genre de progresser. En effet, l'étude de la taxonomie du genre *Pandanus* en Afrique occidentale par le présent auteur y a révélé l'existence de plusieurs de ses espèces, dont certaines ont été auparavant trouvées par le professeur St. John (HUYNH, 1987b, 1988c et 1988e); et il n'y a aucun doute que le nombre de ses espèces y sera encore bien plus grand, quand toute cette vaste aire géographique aura été bien connue au plan floristique. Dans ce contexte, si l'on arrive un jour à bien établir l'identité de *P. candelabrum* et s'il s'avère alors qu'une espèce nouvelle décrite du

Nigéria ne soit autre que *P. candelabrum* lui-même — les espèces extra-nigérianes ne sont pas envisagées ici, étant donné l'endémicité spécifique bien établie de ce genre en Afrique occidentale et la distance qui sépare la région de Bénin (où a été trouvé *P. candelabrum*) des pays voisins —, rien ne s'oppose à la réduire à un statut de synonyme. C'est un procédé souvent employé dans la taxonomie de ce genre.

La Science, dont la Botanique systématique, ne doit pas se contenter de demi-sciences, encore moins de demi-vérités. Il n'est sans doute pas très heureux que des connaissances soi-disant acquises soient remises en question. Dans le cas de *P. candelabrum*, toutefois, ces connaissances se rapportent à un genre où la taxonomie comme la récolte du matériel taxonomiquement utilisable sont difficiles, souvent génératrices d'erreurs, et à une époque où la connaissance de la flore africaine comme de la différenciation spécifique dans ce genre n'est encore qu'à ses débuts. Il est maintenant temps de procéder à un réexamen de ces connaissances à la lumière des données actuelles sur la différenciation spécifique dans ce genre, qui résultent des études nombreuses et intensives de sa taxonomie depuis bientôt un siècle, et faites avec des moyens et méthodes d'investigation nouveaux et bien plus efficaces. Ce réexamen de connaissances anciennement acquises est, par ailleurs, à l'ordre du jour dans ce genre, notamment aux programmes d'étude actuels de sa taxonomie, dont celui du présent auteur. Un périodique réexamen de données acquises est un facteur important de progrès; et, à ce point de vue, l'histoire de la connaissance du genre *Pandanus* en général et de sa taxonomie en particulier, surtout depuis un demi-siècle, est une brillante illustration.

5. Appendice: quelques suggestions pour des récoltes optimales de matériel taxonomique de *Pandanus* en Afrique occidentale

Etant donné d'une part la possibilité que le type de *P. candelabrum* soit un mélange, et d'autre part la nécessité de nouvelles collections pour bien établir l'identité de cette espèce — deux problèmes dont il est question ci-dessus —, il paraît utile de mettre à la disposition des botanistes herborisant en Afrique occidentale quelques suggestions afin que leurs récoltes de *Pandanus* soient taxonomiquement utilisables et de façon optimale. Ces suggestions sont tirées de l'expérience obtenue par le présent auteur de son étude de ce genre en Afrique occidentale, mais aussi d'observations faites sur le terrain récemment par quelques botanistes, dont certaines à sa demande [p. ex. le Père Denis Malgras P. B., du Diocèse de Sikasso, Mali, à qui le présent auteur doit un grand nombre de récoltes de *Pandanus* dans cette région, faites à sa demande, et plusieurs observations originales sur le terrain, dont certaines ont été rapportées dans un travail précédent (HUYNH, 1988c: 113)]. Elles s'ajoutent utilement aux conseils déjà donnés par STONE (1983), et pourraient s'appliquer aussi à l'Afrique orientale. Ces nouvelles récoltes sont nécessaires et urgentes pour une meilleure connaissance de la taxonomie de ce genre en Afrique occidentale. D'abord, elles sont nécessaires, étant donné d'une part l'endémicité spécifique généralement étroite de ce genre dans cette aire (on peut dire que chaque région d'Afrique occidentale a ses propres espèces de *Pandanus*) et d'autre part, le faible nombre des échantillons qui ont pu y être collectés. Ces derniers, en outre, ont été récoltés surtout le long d'un certain nombre de grands axes routiers. Et de vastes zones n'ont pas encore été visitées pour récolte (par exemple, tout le matériel de *Pandanus* collecté en Guinée provient du seul plateau de Fouta Djallon), ou déjà visitées mais n'ont encore fourni aucun échantillon (par exemple, aucun matériel de *Pandanus*, semble-t-il, n'a été récolté de l'arrière-pays du Cameroun et du Gabon, pourtant déjà exploré par des botanistes et dont il est établi avec certitude qu'il y existe des *Pandanus*). De plus, la plupart de ces échantillons ne comprennent que du matériel non-carpique, et n'ont donc virtuellement aucune chance d'être un jour identifiés avec certitude. Ensuite, ces nouvelles récoltes sont urgentes parce qu'elles devraient être faites assez rapidement, au moins dans certaines régions (Mali, Burkina Faso, etc.), avant que ne s'éteignent les espèces encore inconnues qui s'y trouvent (vide supra, sous 3): elles serviront plus tard à l'identification de ces espèces.

Dans le genre *Pandanus*, chaque organe de la plante peut, à des degrés divers, servir à distinguer entre espèces. Toutefois, étant donné le nombre vraisemblablement très grand de ses espèces en Afrique occidentale mais dont la plupart restent inconnues par le fait que cette aire n'a été généralement

visitée pour récolte que de façon très partielle et sporadique — et compte tenu aussi du risque d'extinction qui menace actuellement les espèces qui s'y trouvent —, il paraît indiqué de consacrer le peu de ressources humaines disponibles d'abord à un recensement systématique de ces espèces afin d'en signaler celles qui sont encore inconnues. Aussi faut-il établir une hiérarchie de priorité de récolte à but taxonomique pour les organes de la plante de ce genre. Comme il est dit ci-dessus (sous 2), les caractères spécifiques essentiels chez une espèce de *Pandanus* sont ses caractères carpiques, déduits de matériel carpique mûr. Etant ainsi déterminant dans la taxonomie de ce genre, par conséquent très précieux, le matériel carpique mûr récolté doit donc être abondant pour pouvoir ensuite être distribué à plusieurs herbiers afin aussi d'être préservé du risque d'une éventuelle perte totale (le matériel carpique type de *P. kamerunensis* Warb., par exemple, semble maintenant totalement perdu). Heureusement, l'infrutescence est l'un des organes les moins difficiles à récolter dans ce genre. Quand il est mûr, le syncarpe des *Pandanus* d'Afrique occidentale prend une couleur jaunecclair. Mais il est taxonomiquement utilisable déjà au stade où il a encore une couleur vert-foncé: ses dimensions définitives, comme la longueur définitive de la drupe, sont alors déjà atteintes; et les éléments morphologiques de celle-ci (endocarpe; mésocarpe supérieur et inférieur; loge séminale, etc.) sont aussi déjà bien formés.

Le nombre des syncarpes dans une infrutescence est un caractère spécifique important, et doit donc figurer sur les notes de récolte. La plupart des espèces d'Afrique occidentale identifiées à ce jour ont une infrutescence monosyncarpique. Chez d'autres, elle est polysyncarpique (2-5 syncarpes). Chez d'autres, enfin, les deux types d'infrutescence s'observent, parfois sur un même individu: dans ce cas, il est à établir in situ lequel des deux est prédominant.

La forme et les dimensions du syncarpe étant deux caractères spécifiques importants, il est utile qu'elles figurent aussi sur les notes de récolte, et qu'un ou deux syncarpes soient laissés entiers (dans le cas d'une infrutescence polysyncarpique, c'est le syncarpe apical). Ces syncarpes permettront aux taxonomistes qui étudient la récolte de se faire une idée exacte de la forme du syncarpe de l'espèce récoltée, et aussi de l'illustrer par photographie dans le cas où la récolte apporte des éléments nouveaux (par exemple, description d'une espèce nouvelle, ou déjà décrite mais où la forme du syncarpe n'est pas encore connue ou illustrée). Si, pour une raison quelconque, aucun des syncarpes récoltés ne peut être laissé entier, il est utile que les trois photos suivantes en soient prises au préalable et jointes à l'échantillon, avec une indication des dimensions du syncarpe photographié (longueur, largeur et, si possible, épaisseur): une photo où figure la plus grande face intercostale du syncarpe ou une de ses deux plus grandes faces intercostales (cas où ses deux plus grandes faces intercostales sont plus ou moins aussi larges l'une que l'autre); une deuxième, où est montrée une coupe transversale passant par le plus grand diamètre transversal du syncarpe; et une troisième, où est représentée une coupe axiale du syncarpe passant par la ligne médiane de la plus petite face intercostale et par la côte opposée à cette face. (Dans le cas où un seul syncarpe entier est disponible, il est possible d'en obtenir ces trois photos de la manière suivante: après avoir pris la première photo, scier le syncarpe transversalement et prendre la deuxième photo; ensuite, scier longitudinalement les deux moitiés transversales ainsi obtenues du syncarpe, puis coller deux à deux ces quatre quarts de syncarpe nouvellement obtenus de manière à en faire deux moitiés longitudinales de syncarpe et prendre la troisième photo.) La première photo illustre la forme du syncarpe, laquelle varie d'une espèce à l'autre. La deuxième donne une idée exacte de la coupe transversale du syncarpe, coupe dont la forme varie aussi d'une espèce à l'autre; grâce aussi à cette photo, il est possible d'évaluer de façon satisfaisante le plus grand diamètre transversal du trognon du syncarpe, diamètre qui varie aussi d'une espèce à l'autre. La troisième permet de connaître de façon précise la forme de la coupe longitudinale du syncarpe (la forme de cette coupe varie aussi d'une espèce à l'autre, et peut être assez différente de la forme du syncarpe, laquelle est sur la première photo), et aussi la forme de la coupe longitudinale du trognon du syncarpe (la forme de cette coupe aussi, varie d'une espèce à l'autre); par cette photo, il est également possible de savoir si les drupes apicales du syncarpe sont clairement plus longues, ou plus courtes, ou plus ou moins aussi longues, que les drupes les plus longues au niveau moyen du syncarpe.

Il faut aussi sécher les syncarpes rapidement après leur récolte. En effet, les syncarpes qui n'ont pas pu être mis rapidement au séchage commencèrent à pourrir (ce pourrissement se reconnut facilement au fait que l'épicarpe était devenu noir en certains points de leur surface); et aucun séchage,

si parfait fût-il, n'a permis par la suite de les scier en deux moitiés entières, soit longitudinales soit transversales (il est intéressant d'obtenir entières ces moitiés de syncarpe, car elles permettent d'avoir de bonnes photos pour illustrer la coupe longitudinale ou transversale du syncarpe).

Si un syncarpe doit être divisé en fragments pour être distribué à des herbiers, il est nécessaire d'accompagner chacun de ces fragments d'une note indiquant les dimensions de ce syncarpe et le nombre des syncarpes de l'infrutescence (dans le cas d'une infrutescence polysyncarpique, indiquer aussi le niveau de ce syncarpe: syncarpe apical, subapical, basal, etc.). Il est utile d'y joindre aussi une copie des trois photos dont il est question plus haut. Cette note et ces photos seront montées ensemble avec ce fragment de syncarpe. L'étude de ce matériel carpique, par la suite, se trouve facilitée encore plus s'il y a aussi une note indiquant de quelle partie du syncarpe provient un tel fragment (par exemple, de la partie située entre telle et telle distances de son apex ou de sa base).

Les bractées proprement dites de l'inflorescence femelle (de l'infrutescence, plus tard) ou mâle — à ne pas les confondre avec les bractées foliacées, plus bas, qui se distinguent d'elles par la présence d'une queue — peuvent servir à distinguer entre espèces. Elles n'ont été toutefois collectées que de façon sporadique. En Afrique occidentale, sur les échantillons où elles ont pu être étudiées (parce que récoltées), ces bractées sont spatulato-naviculaires, membraneuses à la partie inférieure, et denticulées aux marges comme sous la nervure médiane. *P. djalonensis* Huynh (Guinée) fait exception à cette règle: ces bractées y sont ensiformes, coriaces de haut en bas, cornées à la gaine, et complètement inermes (HUYNH, 1987a).

La feuille est l'organe le moins agréable à collecter de la plante des *Pandanus* à cause de ses épines, parfois redoutables. En outre, il est difficile de la récolter juste au niveau de son insertion sur la branche, ce qui explique pourquoi un grand nombre d'échantillons ne portent que des feuilles amputées de leur gaine. De telles feuilles sont utilisables en taxonomie, car elles permettent d'observer presque tous les caractères foliaires spécifiques, dont les suivants: denticulations marginale et costale, veines secondaires et tertiaires, divers degrés de "brillance" de la face adaxiale du limbe, et aussi d'autres caractères (voir deux alinéas plus bas). Néanmoins, la gaine peut avoir une signification taxonomique importante [par exemple, dans la section *Dauphinensia* ou dans le sect. *Acrostigma* subsect. *Papilionati* (voir STONE, 1974: 507 et 525)].

Dans la section *Souleyetia*, où la plupart des espèces d'Afrique occidentale ont leur place, la plante adulte a deux types de feuille à utiliser en taxonomie (voir p. ex. RENDLE, 1894, tab. 347, figure principale): l'un à la touffe apicale de la plante, l'autre à la touffe terminale des rameaux et formé de feuilles beaucoup plus courtes. Il est donc nécessaire de préciser sur les échantillons quelles feuilles ont été prélevées de rameaux, et quelles autres de la touffe apicale. De plus, la longueur de la feuille et la longueur la plus grande de ses épines marginales étant deux caractères spécifiques, et la seconde étant en rapport étroit avec la première, les feuilles à récolter doivent être choisies parmi les plus longues. En outre, il est d'intérêt de les monter entières, plus tard, sur les échantillons; aussi est-il utile de les plier en accordéon avant de les sécher.

La partie apicale de la feuille, sur les quelque quarante centimètres supérieurs de celle-ci, est diagnostique d'espèce. Récoltée entière — ce qui n'est pas toujours le cas —, elle permet d'y observer les caractères spécifiques suivants. D'abord, c'est la forme qu'y prend la partie apicale du limbe, immédiatement sous la queue (c'est-à-dire immédiatement sous le point de confluence des deux plis latéraux), quand elle est regardée de face. Entre les deux espèces angolaises *P. welwitschii* et *P. bilobatus* St. John, par exemple, cette forme est très différente (HUYNH, 1988b: comparer pl. II, fig. 3 avec pl. VII, fig. 3). Puis, ce sont les deux plis latéraux, qui sont denticulés ou inermes selon les espèces. L'expérience indique que s'ils sont abondamment denticulés sur quelques feuilles d'un échantillon (par exemple, d'une dizaine à une vingtaine d'épines sur chacun d'eux), ils ont aussi une denticulation plus ou moins abondante sur les autres feuilles; par conséquent, la présence d'une denticulation sur ces plis peut être considérée comme un caractère spécifique chez l'espèce représentée par cet échantillon. Par contre, s'ils n'y portent qu'une ou deux épines, ils sont inermes ou ne portent aussi qu'une ou deux épines sur les autres feuilles. Ensuite, c'est la longueur de la queue, dans sa mesure la plus grande. En quatrième lieu, les épines costales dans la queue peuvent être clairement plus longues, ou plus courtes, ou plus ou moins aussi longues, que les épines marginales de mêmes niveaux; elles peuvent aussi faire totalement ou partiellement défaut (p. ex. chez

P. angolensis Huynh: HUYNH, 1988b): ces caractères doivent être vérifiés sur un grand nombre de feuilles pour pouvoir être considérés comme spécifiques.

Bien qu'elle n'ait été collectée que de façon sporadique, l'inflorescence mâle des *Pandanus* d'Afrique occidentale est, dans une certaine mesure, diagnostique d'espèce. Ainsi, ses épis florifères varient d'une espèce à l'autre quant à leur longueur la plus grande (de quelque 4 cm à 28 cm). Chez *P. gossweileri* St. John (Angola), en outre, les épis florifères supérieurs sont de façon marquante plus courts que les inférieurs (leurs longueurs les plus grandes sont respectivement de 3.8 cm et de 11 cm), ce qui est exceptionnel (HUYNH, 1988b). Et chez une espèce inconnue du Nigéria (Onochie FHI.33422, K!, Nigeria, Delta Province, Kagarko), les épis mâles sont pourvus de pistillodes. Toutefois, le problème est d'identifier de façon sûre cette inflorescence. Elle peut être identifiée sans problème si elle provient de la même population [entendue dans le sens d'"un ensemble d'individus d'une même espèce occupant une niche dans une biocoenose déterminée" (ARNAUD & EMIG, 1986: 71)] qu'un matériel carpique mûr. Un tel échantillon mâle est de grand intérêt, en raison de la possibilité de l'identifier avec certitude. Il est donc important que le botaniste collecteur y indique clairement, ainsi que sur l'échantillon fructifère, qu'ils ont été récoltés de la même population, tout en leur donnant deux numéros de récolte différents (voir deux alinéas plus bas). Si elle provient d'une autre population que ce matériel carpique, mais du même site, son identification est éventuellement possible, mais à condition de faire une comparaison soigneuse de leur matériel foliaire. Il faut donc récolter des inflorescences mâles de *Pandanus* toujours avec un abondant matériel foliaire.

Certaines observations faites in situ par le botaniste collecteur peuvent s'ajouter utilement à la connaissance de l'espèce ou des espèces représentées par les échantillons qu'il récolte, et, plus tard, contribuer à leur reconnaissance sur le terrain. D'abord, concernant l'habitus, les *Pandanus* d'Afrique occidentale sont pour la plupart arborescents et pourvus de racines-échasses, tandis que d'autres sont buissonnants et pourvus, ou non, de telles racines; et le tronc peut présenter, ou non, des cicatrices foliaires visibles (HUYNH, 1988c: 113). De plus, chez les arborescents, le tronc peut être ramifié dès la base [p. ex. *P. gossweileri* (HUYNH, 1988b: 31)], ou seulement au sommet [p. ex. *P. bilobatus* (HUYNH, 1988b: 29)]. Les racines-échasses, suivant les espèces, sont de hauteur différente et forment autour du tronc un cône de forme variable selon qu'il est dressé ou plus ou moins étalé. Il est donc d'intérêt de noter, en particulier, cet habitus, de même que la hauteur la plus grande des individus de la population collectée et de ces racines. Une photo du cône formé par celles-ci peut aussi contribuer à la reconnaissance de l'espèce sur le terrain. Le limbe de la feuille adulte peut être plus ou moins luisant à la face adaxiale, et avoir une couleur vert-foncé ou vert-clair à l'état frais (voir p. ex. STONE, 1978: 68, pl. V). Cette variation, en particulier cette différence de couleur, observée aussi par le présent auteur sur des échantillons foliaires reçus encore frais d'Afrique occidentale, est aussi un moyen de distinguer entre espèces sur le terrain. L'habitat de la population récoltée mérite aussi une attention du botaniste collecteur: croît-elle au bord d'un marécage? d'une rivière? dans l'eau? hors de l'eau? etc. Enfin, les notes ethnobotaniques sont aussi les bienvenues, simplement pour connaissance, non pour reconnaissance d'espèce dans aire de récolte: noms vernaculaires dans tel ou tel dialecte; utilisation économique de tel ou tel organe de la plante par telle ou telle ethnie, dans tel ou tel but, etc.

Mais la précaution de loin la plus importante à prendre en récoltant du matériel taxonomique de *Pandanus* est d'éviter un mélange possible de matériel. Ce problème (mélange du matériel de récolte: voir le cas du matériel guinéen dans HUYNH, 1988c) est primordial dans toute étude taxonomique dans ce genre. Il est réel, les risques d'un mélange de matériel au moment de la récolte étant grands, mais peu de taxonomistes en sont pleinement conscients. En Afrique occidentale, en effet, deux espèces ou plus peuvent se trouver dans un même site (vide supra, sous 3). Comme il est dit ci-dessus (sous 2), les caractères spécifiques essentiels chez une espèce de *Pandanus* sont ses caractères carpiques. Et l'expérience enseigne qu'une variation observée dans un caractère carpique important entre deux espèces va toujours de pair avec une autre variation ou d'autres variations dans un autre ou d'autres de leurs caractères carpiques ou/et non-carpiques, ce qui confirme la sensibilité taxonomique des caractères carpiques du genre *Pandanus* et justifie ainsi l'emploi quasi exclusif de ces caractères dans les traitements taxonomiques de ce genre. Toutefois, pour un botaniste collecteur en pleine activité sur le terrain en Afrique occidentale, il n'y a guère le temps pour

une observation minutieuse et critique des caractères carpiques et non-carpiques entre les populations trouvées sur un site, afin d'établir si elles relèvent, ou non, d'une même espèce: une telle observation, qui nécessite beaucoup de temps et de réflexion, même pour un taxonomiste spécialiste de ce genre, ne peut être menée à bien que plus tard, dans les conditions du laboratoire. Il est donc prudent de choisir dans une population à récolter un individu parmi les plus représentatifs, puis de collecter aussi bien du matériel carpique que du matériel non-carpique de cet individu et mettre tout ce matériel sous un même numéro de récolte. Autant d'individus collectés dans une même population, autant de numéros de récolte distincts, avec une note sur les échantillons indiquant qu'ils proviennent de la même population: cette précaution est nécessaire, les botanistes n'entendant pas tous de la même manière ce qu'est "une population" (ARNAUD & EMIG, 1986) (voir aussi HUYNH, 1988c: 113, sous les trois groupes d'individus mâles dans la région de Sikasso, Mali). Au plan de la quantité du matériel taxonomiquement utilisable effectivement collecté, cette méthode de récolte est aussi bonne que n'importe quelle autre. Elle a l'avantage supplémentaire d'être rapide — aucune nécessité ne se pose d'établir si les individus à récolter appartiennent, ou non, à une seule et même espèce; et pour un botaniste collecteur en Afrique, où il y a tant de familles et d'espèces connues et inconnues à récolter et à observer, "rentabiliser" son temps est alors primordial —, et, surtout, de rendre impossible un mélange de matériel.

Les coordonnées géographiques des sites de récolte doivent aussi être indiquées sur les échantillons, afin de permettre aux taxonomistes qui étudient ces échantillons de localiser ces sites, et de faciliter ou de rendre possibles des récoltes complémentaires par d'autres botanistes étant donné l'endémicité généralement étroite des *Pandanus* d'Afrique occidentale. Ces récoltes, en effet, sont indispensables, car il n'est guère possible de collecter en une seule fois tout le matériel nécessaire à une description complète de tous les caractères spécifiques d'une espèce (caractères carpiques, staminaux, bractéaux, foliaires, etc.). En Afrique, en outre, les lieux de récolte étant parfois loin des habitations, il n'est donc pas judicieux d'indiquer simplement la localité la plus proche, comme d'habitude jusqu'à présent. De plus, villes et villages portent souvent des mêmes noms: en Sierra Leone, par exemple, il n'y a actuellement pas moins de 23 localités qui s'appellent "Njala" (voir HUYNH, 1988e: 186). Et un même nom de localité peut s'écrire assez différemment suivant les dialectes locaux et les langues extra-africaines; par conséquent, face à deux noms de localité phonétiquement semblables dans une même aire, un botaniste extra-africain n'est pas sûr s'il s'agit d'une seule ou de deux localités distinctes [par exemple, "Sasseni" et "Sassani" sont des villages guinéens différents aux abords des frontières de ce pays avec la Sierra Leone, mais sont phonétiquement presque identiques (voir HUYNH, 1988e: 180)]. Qui plus est, des villages sont parfois abandonnés pour diverses raisons (épidémies, incendies, cultures peu rentables, tarissement de points d'eau, etc.), ou changent de nom. Par ailleurs, il n'y a aucun problème pour un botaniste à déduire les coordonnées géographiques (approximatives) d'un site de récolte à partir de celles d'une carte détaillée de la région de récolte (p. ex. à 1:100.000 ou à 1:200.000); et on peut, sans difficulté, se procurer de telles cartes auprès de divers instituts géographiques (p. ex., en France, l'Institut Géographique National). Certains botanistes contemporains remplacent ces coordonnées géographiques par un point sur une carte schématisée du pays de récolte. Cette méthode d'indiquer les sites de récolte est beaucoup moins précise que la méthode des coordonnées géographiques. En outre, elle encombre inutilement les échantillons d'une étiquette supplémentaire, qui peut avantageusement être remplacée par quelques mots (les coordonnées géographiques du site de récolte) sur l'étiquette principale.

La recherche pendant des années de la position géographique de la localité-type de *P. candellabrum* ("Agathon") par le présent auteur montre bien la nécessité d'indiquer les coordonnées géographiques des sites de récolte, dont il est question ci-dessus. Cette localité étant "à peu de distance" du "fleuve Formose" selon PALISOT (1804: 37), il faut d'abord identifier ce cours d'eau. Celui-ci étant un "fleuve", il vient inévitablement à l'esprit de le faire correspondre à l'actuel fleuve Niger, le seul cours d'eau qui mérite d'être appelé ainsi dans le Sud du Nigéria. Cette idée se trouve renforcée encore par le fait que le cap près duquel la branche principale du fleuve Niger rejoint l'Océan atlantique est appelé "Cap Formosa" ou "Cap Formoso" dans les anciens atlas. De là à conclure que, vu la faible connaissance de la géographie africaine à cette époque (par exemple, des rivières, des lacs, etc. sont laissés sans noms sur la carte: fig. 1), ce "fleuve Formose" devrait être le fleuve

Niger, il n'y a qu'un pas. Un botaniste "africaniste" bien connu et bien documenté sur l'Afrique occidentale, étant consulté, a aussi désigné le fleuve Niger comme l'ancien "fleuve Formose". L'identité du "fleuve Formose" ainsi considérée comme acquise, les deux déductions suivantes ont été faites. D'abord, cet "Agathon" serait l'actuelle localité côtière d'Akassa (4°19'N 6°02'E), juste à gauche de la branche principale du fleuve Niger. Ensuite, l'"Oware" (dans la "Flore d'Oware et de Benin, en Afrique" de Palisot) serait l'actuelle ville d'Owerri (5°29'N 7°02'E), à l'est du fleuve Niger, en raison de leur ressemblance phonétique. Toutefois, Chevalier (1938: X) l'identifie à l'actuelle ville de Warri (5°36'N 5°46'E), à l'ouest de ce fleuve, sans cependant indiquer la source qui lui permet de déduire cette identification (voir à la fin de cet alinéa). C'est grâce à une carte d'atlas de 1770 (fig. 1) fournie par le Service de la Documentation géographique de l'Institut Géographique National de France — auquel le présent auteur a finalement demandé d'effectuer une recherche à ce sujet — que l'identité du "fleuve Formose" a pu être établie, et que celle de "Oware" complètement éclaircie. Sur cette carte, en effet, ce cours d'eau correspond non au fleuve Niger, mais à l'actuelle rivière du Benin dans la moitié en aval de son parcours de Benin à l'Océan atlantique, et dans l'autre moitié à l'actuelle rivière Ogba (vide supra, sous 3); tel qu'il y est représenté, il apparaît effectivement comme un fleuve — ce qui explique pourquoi Palisot, qui a sans doute utilisé une telle carte, l'a ainsi appelé —, mais son cours supérieur, en amont de Benin, est, en réalité, imaginaire; y figurent aussi les deux localités "Benin" et "Oere", à gauche et à droite de ce cours d'eau, à l'emplacement des actuelles villes de Benin et de Warri. Et ces deux localités anciennes correspondent, sans doute, à "Benin" et "Oware" dans le titre de l'ouvrage de Palisot. En effet, aucune autre localité sur cette carte ne peut être rapprochée, de près ou de loin, par sa consonance à "Oware". (On y trouve trois autres localités de part et d'autre de la rivière Formose: à l'ouest de cette rivière, ce sont "Karam" et "Jabum", sur les bords septentrionaux du Lac de Curamo; à l'est, c'est "Poloma", sur la côte, là où le large estuaire de la "R. Forcado" touche l'Océan atlantique, mais à droite.) Du même coup, d'autres problèmes se trouvent élucidés. Ainsi, on comprend pourquoi Oware [ou Owara (Keay, 1962: 59)] et Warri, bien qu'en apparence phonétiquement dissemblables, sont une seule et même localité. De même, il devient évident que la Flore de Palisot est essentiellement, sinon exclusivement, une flore des deux régions autour de ces deux localités, étant donné aussi la courte durée de son séjour et l'état des voies de communication en Afrique à cette époque (en raison de ces deux facteurs peu favorables, il est probable que Palisot n'a pas séjourné ailleurs que dans ces deux localités et dans les environs) ["Notre botaniste resta plus d'un an à proximité de la rivière Formose, explorant notamment les lieux de traite nommés Oware (Warri) et Bénin et y formant des herbiers qu'il expédia à Laurent de Jussieu" (CHEVALIER, 1938: X)]. Par conséquent, Agathon est vraisemblablement un petit village dans les environs de Benin (vide supra, sous 3).

Enfin, toute autre note de terrain relative à la flore africaine est susceptible d'accroître sa connaissance. Mais ces notes, comme celles dont il est question ci-dessus, ne peuvent être utiles que si elles figurent sur les échantillons, afin qu'elles puissent être consultées par les taxonomistes qui étudient ces échantillons, peut-être des dizaines d'années, voire des siècles, plus tard. Ainsi, au cours de cette révision des *Pandanus* d'Afrique occidentale par le présent auteur, que de fois s'est posée la nécessité de compléter les notes de récolte trouvées sur des échantillons étudiés, par d'autres, qui sont très importantes pour la connaissance des espèces concernées mais que les botanistes collecteurs n'ont pas consignées sur les échantillons. Dans certains cas, ces notes complémentaires, heureusement, ont pu être obtenues (le cas, par exemple, de *P. laferrerei* ou de *P. sierraleonensis* Huynh, en ce qui concerne leur site-type: HUYNH, 1988d et 1988e). Dans d'autres, non.

REMERCIEMENTS

L'auteur désire exprimer ses plus vifs remerciements au Service de la Documentation géographique de l'Institut Géographique National de France (M. J. C. Dupuis, chef de la Cartothèque; M. J. C. Faure, chargé des requêtes de l'auteur) pour la recherche qu'il a effectuée à sa demande pour l'identification du "fleuve Formose" et de la localité "Agathon"; aux Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève, aux Royal Botanic Gardens de Kew, au Jardin botanique national de Belgique, et au Rijksherbarium de Leiden, pour le prêt du matériel. Il ne saurait, non plus, oublier la Bibliothèque des Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève (responsable: M. H.-M. Burdet), qui a rapidement répondu à ses nombreux emprunts au cours de ces dernières années, sans lesquels ses recherches auraient subi des retards considérables.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ARNAUD, P.-M. & EMIG, Ch. C. (1986). La population, unité fonctionnelle de la Biocoenose. *Colloq. Nat. CNRS "Biologie des Populations"* (Lyon): 69-72.
- BERHAUT, J. (1967). *Flore du Sénégal* (éd. 2). Dakar.
- BURDET, H.-M. (1979). *Auxilium ad botanicorum graphicem*. Genève.
- CHEVALIER, A. (1920). *Exploration botanique de l'Afrique occidentale française — Tome I: Enumération des plantes récoltées*. Paris.
- CHEVALIER, A. (1938). *Flore vivante de l'Afrique occidentale française — Tome I: Gymnospermes et premières familles d'Angiospermes (Casuarinées aux Buxacées)*. Paris.
- DORY, D. (1987). Comment enrayer la disparition des forêts tropicales. *Le Monde diplomatique*, Février 1987: 30-31.
- GAUDICHAUD, C. (1841). *Botanique du voyage ... sur ... la Bonite, Atlas*. Paris.
- GOSSWEILER, J. (1953). Nomes indigenas de Plantas de Angola. *Agron. Angol.* 7: I-X et 1-587.
- HEPPER, F. N. (1968). *Flora of West Tropical Africa* (ed. 2), vol. 3, part 1. London.
- HUTCHINSON, J. & J. M. DALZIEL (1931). *Flora of West Tropical Africa*, vol. 2, part 1. London.
- HUYNH, K.-L. (1982). La fleur mâle de quelques espèces de Pandanus subg. Lophostigma (Pandanaeae) et sa signification taxonomique, phylogénique et évolutive. *Beitr. Biol. Pflanzen* 57: 15-83.
- HUYNH, K.-L. (1983). Carpelloides or staminodes? Problems in the genus Pandanus (Pandanaeae), and their taxonomic significance. *Bot. J. Linn. Soc.* 87: 177-192.
- HUYNH, K.-L. (1984). Etude des Pandanus (Pandanaeae) d'Afrique occidentale (1^{re} partie). *Bull. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris*, 4^e sér., 6, sect. B, *Adansonia* 3: 335-358.
- HUYNH, K.-L. (1987a). Etude des Pandanus (Pandanaeae) d'Afrique occidentale (4^e partie): Pandanus djalonensis et P. insolitus. *Webbia* 41: 155-165.
- HUYNH, K.-L. (1987b). Etude des Pandanus (Pandanaeae) d'Afrique occidentale (5^e partie): Espèces du Sénégal, de la Gambie et de la Guinée-Bissau. *Candollea* 42: 129-146.
- HUYNH, K.-L. (1988a). Etude des Pandanus (Pandanaeae) d'Afrique occidentale (2^e partie): Espèces nouvelles de la Côte d'Ivoire et du Burkina Faso. *Bot. Jahrb. Syst.* 109: 343-362.
- HUYNH, K.-L. (1988b) ("1987"). Etude des Pandanus (Pandanaeae) d'Afrique occidentale (7^e partie): Espèces de l'Angola. *Garcia de Orta, Bot.* 9: 17-34.
- HUYNH, K.-L. (1988c). Etude des Pandanus (Pandanaeae) d'Afrique occidentale (8^e partie): Espèces nouvelles de la Guinée. *Bot. Jahrb. Syst.* 110: 95-116.
- HUYNH, K.-L. (1988d). Etude des Pandanus (Pandanaeae) d'Afrique occidentale (10^e partie): Espèces nouvelles du Mali. *Bot. Helv.* 98: 27-38.
- HUYNH, K.-L. (1988e). Etude des Pandanus (Pandanaeae) d'Afrique occidentale (11^e partie): Espèces nouvelles de la Sierra Leone. *Bot. Helv.* 98: 171-194.
- KEAY, R. W. J. (1962). Botanical collectors in West Africa prior to 1860. *C. R. 4^e réunion AETFAT*, 1961: 55-68.
- LETOUZEY, R. (1968). Les botanistes au Cameroun. *Flore du Cameroun* 7: 5-110.
- MARTELLI, U. (1904). Pandani asiatici nuovi. *Boll. Soc. Bot. Ital.* 1904: 298-304.
- MARTELLI, U. & R. PICHI-SERMOLLI (1951). Les Pandanacées récoltées par Henri Perrier de la Bâthie à Madagascar. *Mém. Inst. Sci. Madagascar, Sér. B, Biol. Vég.* 3(1): 1-174.
- PALISOT DE BEAUVOIS, A. M. F. J. (1804). *Flore d'Oware et de Benin, en Afrique*. Paris.
- POBÉGUIN, H. (1906). *Essai sur la flore de la Guinée française*. Paris.
- POTZTAL, E. (1985). Pandanaeae. In: BRUNEL, J. F., P. HIEPKO & H. SCHOLZ (éds), *Flore analytique du Togo, Phanérogames*. Englera 4.
- RENDLE, A. B. (1894). Tropical African Screw Pines. *J. Bot.* 32: 321-327.
- ROBERTY, G. (1954). *Petite flore de l'Ouest-Africain*. Paris.
- ST. JOHN, H. (1975). Revision of the genus Pandanus Stickman (part 38): Pandanus in Fiji, First Group (except Section Pandanus). *Pacific Sci.* 29: 55-77.
- STONE, B. C. (1970). New and critical species of "Pandanus" from Madagascar. *Webbia* 24: 579-618.
- STONE, B. C. (1974). Towards an improved infrageneric classification in Pandanus (Pandanaeae). *Bot. Jahrb. Syst.* 94: 459-540.
- STONE, B. C. (1978). Revisio Pandanacearum (Part I): Pandanus subgenera Coronata Martelli and Acrostigma (Kurz) Stone — Flora Malesiana, Precursores. *Fed. Mus. J. (N. Ser.)* 23: 1-73.
- STONE, B. C. (1983). A guide to collecting Pandanaeae (Pandanus, Freycinetia, and Sararanga). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 70: 137-145.
- VAUGHAN, R. E. & P. O. WIEHE (1953). The genus Pandanus in the Mascarene Islands. *J. Linn. Soc. Bot.* 55: 1-32.
- WARBURG, O. (1900). Pandanaeae. In: ENGLER, A. (éd.), *Das Pflanzenreich* 3 (= IV.9). Leipzig.