Martinia 38 (1) : 1–19

Disponible en ligne sur martinia.insectes.org

Martinia

Une revue du groupe Opie-odonates publiée par l'Office pour les insectes et leur environnement

Article

Nomenclature française des appendices anaux des imagos et larves d'odonates : pour l'abandon du terme « cercoïdes »

Bertrand Piney [a] ***& Régis Krieg-Jacquier*** [b]

[a] *Opie-odonates, 3, rue de la Frégate, 44470 Thouaré-sur-Loire, France ; bertrand.piney@gmail.com*
[b] *Opie-odonates, 628, route de Marboz 01440 Viriat, France ; regis.krieg.jacquier@gmail.com*

Reçu le 30 janvier 2023, Accepté le 22 décembre 2023, Publié le 5 janvier 2024

RÉSUMÉ

Les nomenclatures existant pour les odonates diffèrent d'une langue et d'un pays à l'autre. Ainsi, la désignation en langue française des appendices anaux des odonates est variable d'une publication à l'autre, diffère de celle utilisée en d'autres langues et diverge entre la larve et l'imago. Par souci de cohérence et pour éviter les méprises dans les descriptions, nous proposons ici d'harmoniser les usages français avec celui qui prévaut à l'international. Une revue la plus exhaustive possible des différentes nomenclatures utilisées dans le monde est suivie d'un argumentaire sur la pertinence de ce choix. Enfin des figures récapitulatives établissent un résumé des terminologies retenues pour les sous-ordres Zygoptera et Epiproctophora.

Mots-clés : cerque, cercoïde, épiprocte, paraprocte, terminalia, pièces terminales, appendices, terminologie.

ABSTRACT

French nomenclature for the anal appendages of odonate imagos and larvae: in favour of abandoning the term "cercoïdes".

The existing nomenclatures for odonates differs from one language and one country to another. For example, the French designation of the anal appendages of odonates varies from one publication to another, differs from that used in other languages and is not consistent between the larva and the imago. For the sake of consistency and to avoid misunderstandings in descriptions, we propose here to harmonise French usage with that prevailing internationally. The most exhaustive possible review of the different nomenclatures used around the world is followed by an argument on the relevance of this choice. Finally, dedicated figures summarise the selected terminology for the suborders Zygoptera and Epiproctophora.

Keywords: cercus, cercoid, epiproct, paraproct, terminalia, appendages, terminology, French words.

INTRODUCTION

En 1904, Heymons retint le terme de cerques pour les appendices anaux inférieurs des imagos zygoptères et introduisit celui de « cercoïdes » pour désigner les appendices anaux supérieurs des imagos anisoptères et zygoptères. Si ce terme reste aujourd'hui en usage dans la littérature francophone (à l'exception notable du Québec) il a été quasi universellement abandonné dès le milieu du XXe siècle par les autres auteurs. De même Fleck *et al.* (2020) dans leur récente publication en français ne le mentionnent plus. L'objet est ici de questionner la pertinence de cette terminologie.

Dans un premier temps, nous proposerons une revue historique des différents termes utilisés dans la littérature odonatologique jusqu'à aujourd'hui. Nous examinerons ensuite la conservation des caractères de la larve vers l'imago ainsi que la question de l'homologie de ces pièces terminales.

En conclusion, nous soutiendrons l'adoption de la terminologie retenue par Fleck *et al.* (2020) en proposant une synthèse des désignations avec les corrélations entre les deux nomenclatures.

Préambule

Avant de procéder à une revue de la terminologie utilisée au cours du XXe siècle, il convient de s'interroger sur la désignation générale à adopter. Devons-nous parler d'appendices anaux ? de pièces terminales (ou *terminalia*) ? d'expansions terminales ? d'appendices caudaux ? d'appendices abdominaux ? d'appendices préhenseurs ?

Une définition stricte du terme d'appendices, telle que publiée dans la 9e édition du dictionnaire de l'Académie française en son acception zoologique, voudrait qu'il ne soit réservé qu'aux expansions latérales du corps des Arthropodes (pattes, ailes, antennes, antennules et pièces buccales) ; il ne pourrait donc, en toute rigueur, s'appliquer aux pièces terminales des odonates. Le terme plus général de « pièces » semblerait donc plus pertinent. Toutefois celui d'appendices est très largement utilisé dans un sens plus large dans l'ensemble de la littérature entomologique : on pourra se référer à Delvare & Aberlenc (2020) où il est employé à la fois dans ce premier sens restrictif, mais aussi pour les pièces terminales. De même le TLFI (Trésor de la langue française informatisé) propose une définition plus souple : « partie adhérente ou continue d'un organe, auquel elle semble surajoutée. » On retrouve le sens de général de « prolongement » qui semble ici adapté.

Le terme d'appendices préhenseurs utilisé au Québec nous paraît quelque peu réducteur dans la mesure où il ne concerne que les imagos mâles.

Enfin, les éléments que nous examinons ici ne concernent qu'une partie des *terminalia* ou pièces terminales ; leur positionnement morphologique, à l'extrémité de l'abdomen, nous fait penser que le terme « appendices abdominaux » est moins pertinent que celui d'« appendices anaux » pour leur désignation générale. C'est celui-ci que nous retenons dans le présent article.

Nous avons par ailleurs considéré une synonymie exacte entre les substantifs cerque français et *cercus/cerci* latins utilisés dans les autres langues ainsi qu'entre *cercoïde* et *cercoïd, cercoid, cercoide*.

MATÉRIEL & MÉTHODE

Revue historique de l'utilisation du terme « cercoïde » pour les odonates

Nous avons retenu :

- les travaux initiateurs du début du XXe siècle en lien avec cette thématique :
  Handlirsch (1903, 1904), Heymons (1904), Tillyard (1917) et Crampton (1918).

- les études de référence autour de la morphologie larvaire et imaginale et en particulier Chao (1953), Asahina (1954) et Snodgrass (1954).

- la littérature postérieure à 1950 des pays ou autour des pays où le français est en usage c'est-à-dire essentiellement l'Europe occidentale et les Amériques.

La liste des travaux consultés, classés par langue, est donnée dans le tableau 1 page suivante.

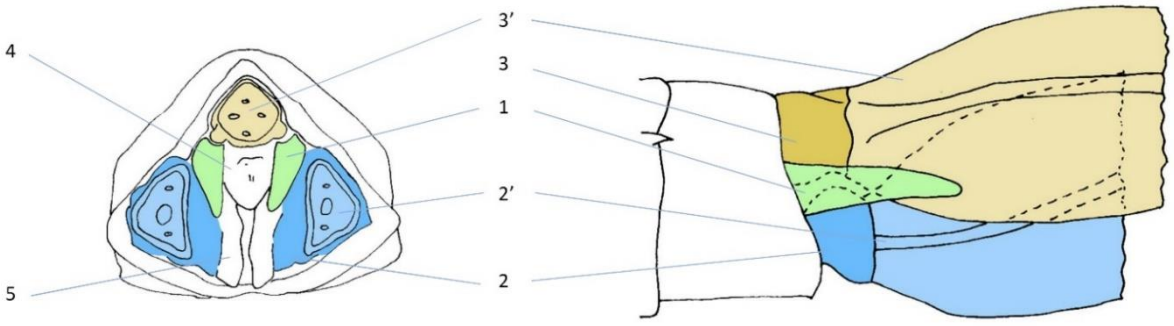
Tab. 1 - Liste des travaux consultés classés par langue et zone géographique.

Langue	Travaux	Zone géographique couverte
français (France)	Aguesse (1968)	Europe Occidentale, Nord de l'Afrique et Iles atlantiques
	Bitsch (1979)	-
	d'Aguilar *et al.* (1985)	Europe et Afrique du Nord
	d'Aguilar & Dommanget (1998)	Europe et Afrique du Nord
	Wendler & Nüß (adaptations françaises 1994 et 1997)	France, Europe septentrionale et centrale
	Heidemann & Seidenbusch (adaptation française 2002)	France (sauf Corse) et Allemagne
	Grand & Boudot (2004)	France, Belgique et Luxembourg
	Dijkstra & Lewington (adaptation française 2007)	Europe
	Boudot *et al.* (2017)	France, Belgique, Luxembourg et Suisse
	Fleck *et al.* (2020)	-
	Dijkstra *et al.* (adaptation française 2021)	Europe
	Smallshire & Swash (adaptation française 2022)	Europe
(Belgique)	Goffart *et al.* (2006)	Belgique
(Suisse)	Robert (1958)	Europe
	Robert & Brochard (2018)	Europe
allemand	Wildermuth (2008)	Europe
	Wildermuth & Martens (2019)	Europe
	Lehmann & Nüß (2015)	Europe septentrionale et centrale.
italien	Conci & Nielsen (1956)	Italie
hollandais	NVL (2002)	Pays-Bas
anglais (Royaume-Uni)	Corbet (1999)	-
	Askew (2004)	Europe
	Dijkstra & Lewington (2006)	Europe
	Dijkstra *et al.* (2020)	Europe
	Smallshire & Swash (2020)	Europe
anglais (auteur allemand, édité aux Pays-Bas)	Heckman (2006, 2008)	Amérique du Sud
américain (Canada)	Walker (1953, 1958)	Canada et Alaska
	Walker et Corbet (1975)	Canada et Alaska
français (Québec)	Robert (1962) – en français	Québec
	Pilon & Lagacé (1998) – en français	Québec
américain (États-Unis)	Westfall & May (1996)	Amérique du Nord
	Garrison *et al.* (2006, 2010)	Amériques
	Paulson (2009, 2011)	Amérique du Nord
	Needham *et al.* (2014)	Amérique du Nord
	Tennessen (2019)	Amérique du Nord

Les termes mentionnés dans les tableaux 2 à 5 sont ceux utilisés par les auteurs dans leurs ouvrages donc dans la langue de rédaction. Le sous-ordre Epiproctophora a été utilisé, il comprend les infra-ordres des Anisoptera et des Epiophlebioptera.

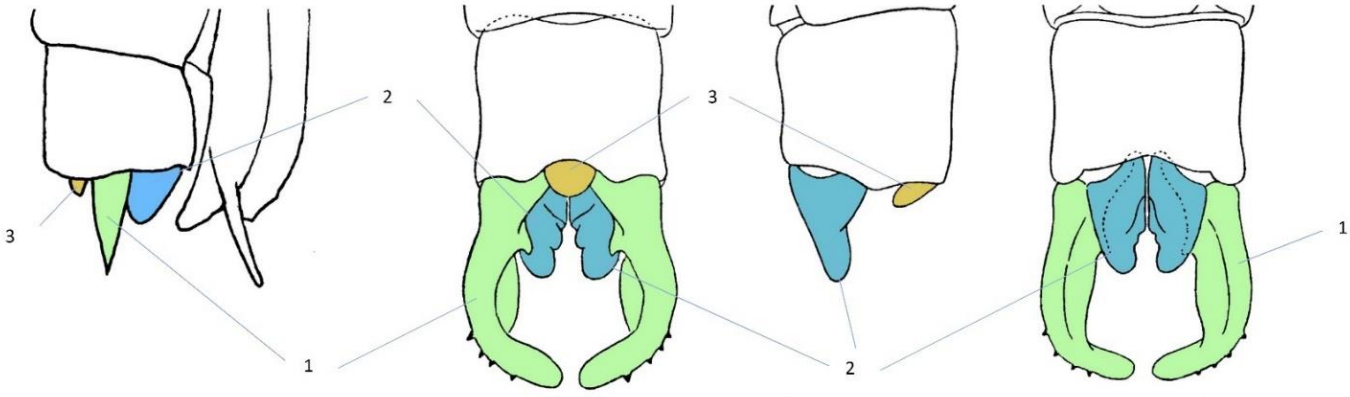
La numérotation des appendices 1, 2, 3, etc. telle que retenue dans le présent article est arbitraire, c'est celle choisie pour les figures et tableaux ci-après. Elle permet de désigner les appendices indépendamment de la terminologie qui leur est associée.

Enfin, il convient de préciser que la morphologie de la larve est celle de son stade final, F0.



Mnais, mâle, d'après Asahina 1954. *Lestes macrostigma*, mâle, d'après Conci & Nielsen 1956.

Fig. 1 - Repères utilisés dans le tableau 2 pour désigner les appendices des larves du sous-ordre ZYGOPTERA.



Vue latérale Vue dorsale Vue latérale (Cerci non représentés) Vue ventrale

Lestes dryas, femelle. *Lestes virens vestalis*, mâle, d'après Conci & Nielsen 1956.

Fig. 2 - Repères utilisés dans le tableau 3 pour désigner les appendices des imagos du sous-ordre ZYGOPTERA.

Tab. 2 - Vue d'ensemble de la terminologie utilisée pour les larves du sous-ordre ZYGOPTERA.

	1	**2**	**2'**	**3**	**3'**	**4**	**5**
Handlirsch 1903	Zäpfchen	-	Cercus	-	Appendix dorsalis	-	-
Heymons 1904	Cercoide (Zäpfchen)	Basalstück der Appendix (lateralis)	Appendix lateralis = cercus	Basalstück des Appendix dorsalis	Appendix dorsalis	Lamina supraanalis	Lamina subanalis
Tillyard 1917	Cercoïd	Eleventh urosternite	Cercus	Eleventh urotergite	Appendix dorsalis	Lamina supra-analis	Lamina sub-analis
Walker 1953	c.	Paraproct	Lateral lamella	Epiproct	Median lamalla	-	-
Asahina 1954	Cercus	Paraproct - Base of lateral gill	Lateral gill	Epiproct - Base of dorsal gill	Dorsal gill	Lamina supraanalis	Lamina subanalis (laminae subanales)
Snodgrass 1954	Cercus ('cercoïd')	Paraproct	Lateral gill	Epiproct	Dorsal gill	-	-
Conci & Nielsen 1956	Cerci	Lamelle inferiori o laterali		Lamella superiore o dorsale		-	-
Robert 1958	-	Branchies caudales				-	-
Robert 1962	-	Lamelle respiratoire latérale		Lamelle respiratoire dorsale		-	-
Aguesse 1968	Cerques	Lames infra-anales	Lamelles ou branchies latéro-ventrales	Lame supra-anale	Lamelle ou branchie médio-dorsale	-	-
d'Aguilar *et al.* 1985 **d'Aguilar & Dommanget 1998**	-	Lamelles caudales latérales		Lamelle caudale médiane		-	-
Corbet 1999	Cercus [texte]	Base of paraproct	Lateral caudal lamella Paraproct [texte]	Base of epiproct	Median caudal lamella Epiproct [texte]	-	-
Grand & Boudot 2006	-	Lamelles caudales				-	-
		Paraproctes		Épiprocte			
Westfall *et al.* 1996	Cercus (1)	Paraproct	Lateral gill	Epiproct	Median gill	-	-
NVL 2002	Cerci	Paraprocten		Epiproct		-	-
Askew 2004	-	Lateral caudal lamellae		Median caudal lamella		-	-
Heckman 2008	Cerci	Paraprocts		Epiproct		-	-
Tachet *et al.* 2010	Cerque	Paraprocte	Lamelle caudale	Épiprocte	Lamelle caudale	-	-
Wildermuth & Martens 2019	Cercus - Cerci	Paraprokte		Epiprokt		-	-
Fleck *et al.* 2020	Cerques	Joints basaux et branchies caudales				-	-

(1) "sometimes called "cercoïds", implying they are not homologous with cerci of other orders, but this view is not generally supported."

Tab. 3 - Vue d'ensemble de la terminologie utilisée pour les imagos du sous-ordre ZYGOPTERA.

	1	2	3
Handlirsch 1903	Cercus	Lamina subanalis + 11. Sternit	11. Tergit
Heymons 1904	Cercoide	Cercus	Kleiner Knopf
Tillyard 1917	Superior appendage (male) Anal appendages (femelle)	Inferior appendages (male) Absent or rudimentary (femelle)	-
Crampton 1918	Cercus - cerci	Paraproct	Epiproct - pygidium - supraanal plate
Walker 1953	"superior anal appendage known as cerci, cercoïds or superior anal appendages (…) abbreviating to superior appendages" [texte]	"inferior anal appendage homologus with paraprocts"[texte]	-
Asahina 1954	App. Sup. - cercus	Paraprocts and app. Inf.	Epiproct (rudiment of median gill)
Snodgrass 1954	-	-	-
Conci & Nielsen 1956	Cerco - cerci	Lamina subanale	Lamina sopraanale
Robert 1958	Appendices supérieurs	Appendices inférieurs	-
Robert 1962	Appendices anaux supérieurs	Appendices anaux inférieurs	-
Aguesse 1968	Appendices supérieurs - Cercoïdes	Appendices infrérieurs Cerques pairs des mâles Petits sclérites chez les femelles	Petit sclérite supra-anal, peu visible
Bitsch 1979	Cerques	Paraproctes et processus	-
d'Aguilar *et al.* 1985 **d'Aguilar & Dommanget 1998**	Cercoïdes	Cerques	-
Wendler & Nüß 1994, 1997, Éd. fr.	Cercoïdes	Appendices anaux inférieurs Cerques	-
Westfall *et al.* 1996	Cercus - superior appendage	Paraproct - inferior appendage	Epiproct
Corbet 1999	Superior appendage	Inferior appendage	-
NVL 2002	Cerci	Paraprocten	Epiproct
Askew 2004	Superior appendage	Inferior appendage	-
Grand & Boudot 2006 **Boudot *et al.* 2017**	Cercoïdes	Cerques	-
Dijkstra & Lewington 2006 **Dijkstra *et al.* 2020**	Upper appendages	Lower appendages	-
Dijkstra & Lewington 2007 Éd. fr. **Dijkstra et al. 2021 Éd. fr.**	Cercoïdes	Cerques	-
Heckman 2008	Superior anal appendages - cerci	Inferior ventral appendages - paraprocts	-
Paulson 2009, 2011	Cerci (upper appendages in males)	Paraprocts	-
Garrison *et al.* 2010	Cercus - cerci	Paraprocts	-
Lehmann & Nüß 2015	Obere Anhänge (Cerci)	Unterere Anhänge (Paraprokte)	
Wildermuth & Martens 2019	Obere Hinterleibsanhänge (Cerci)	Unterere Hinterleibsanhänge (Paraprokte)	-
Smallshire & Swash 2020	Upper appendages	Lower appendages	-
Smallshire & Swash 2022 Éd. fr.	Cercoïdes	Cerques	-
Fleck *et al.* 2020	Cerques	Paraproctes	-

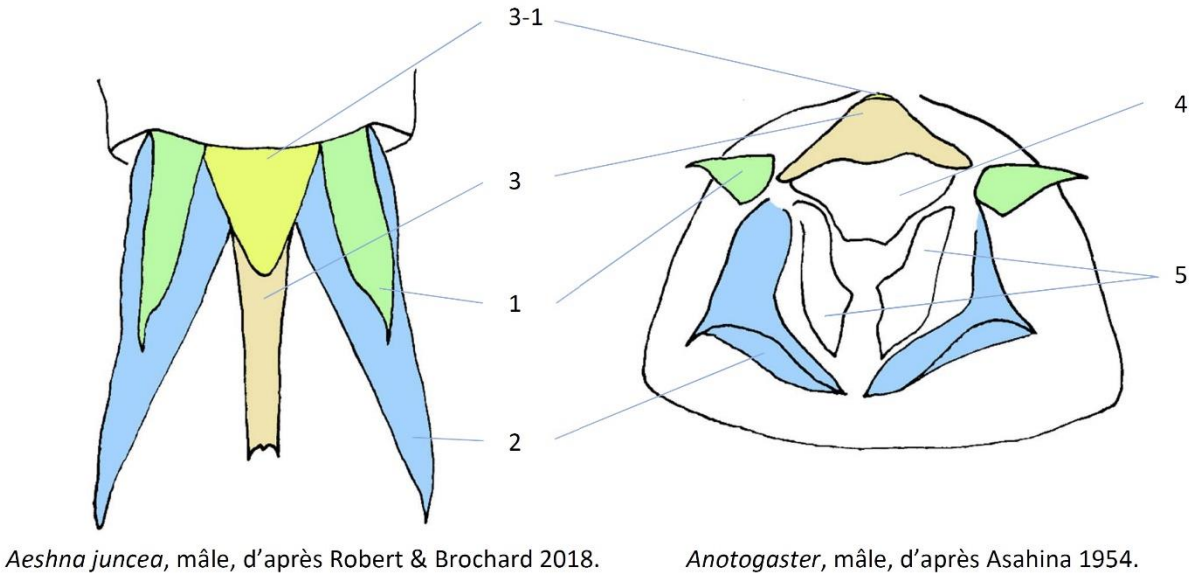


Fig. 3 - Repères utilisés dans le tableau 4 pour désigner les appendices des larves du sous-ordre EPIPROCTOPHORA.

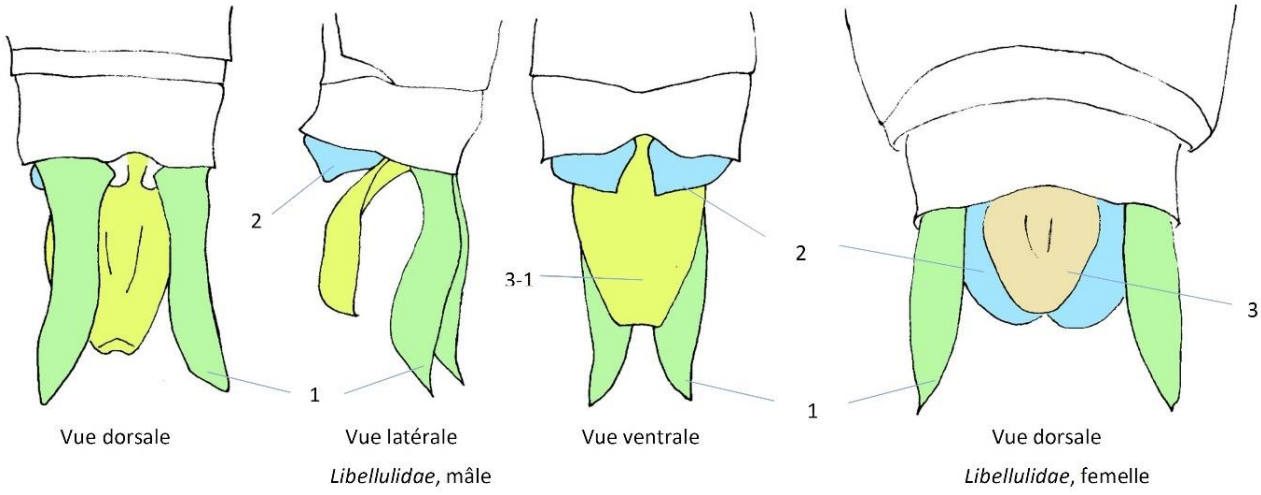


Fig. 4 - Repères utilisés dans le tableau 5 pour désigner les appendices des imagos du sous-ordre EPIPROCTOPHORA.

Tab. 4 - Vue d'ensemble de la terminologie utilisée pour les larves du sous-ordre EPIPROCTOPHORA.

	1	2	3	3-1 (mâles)	4	5
Handlirsch 1903	Cercus	Lamina subanalis	Lamina supraanalis	Tergit 11	-	-
Heymons 1904	Cercoïd	Appendix lateralis = Cercus	Appendix dorsalis	Basalstück des Appendix dorsalis	Lamina supraanalis	Lamina subanalis
Tillyard 1917	Cercoïd	Cercus	Appendix dorsalis	Process from which inferior appendage of male imago is developed	Lamina supra-analis	Lamina sub-analis
Walker 1953	Lateral appendage (« cercoïd ») probably the true cerci [texte]	Inferior appendage (paraproct) (1)	Superior appendage (epiproct) or appendix dorsalis [texte] (2)	-	-	-
Asahina 1954	Cercus	Paraproct	Epiproct	Dorsal process of epiproct	Lamina supraanalis	Lamina subanalis (laminae subanales)
Snodgrass 1954	Cercus ('Cercoïd')	Paraproct	Epiproct	-	-	-
Conci & Nielsen 1956	Cerci	Lamina sottoanale	Lamina sopraanale	Lamina maschile	-	-
Robert 1958	Cerci ou cercoïdes	Cerques ou valves latérales	Épiprokt	Appendice inférieur	-	-
Robert 1962	Appendices anaux latéraux	Appendices anaux inférieurs	Appendices anaux supérieurs	-	-	-
Walker 1958 Walker & Corbet 1975	Lateral appendages - cerci	Inferior appendages - paraprocts	Superior appendage - epiproct	Male projection	-	-
Aguesse 1968	Cercoïdes	Cerques lames infra-anales	Lame supra-anale	Repli dorsal	-	-
Bitsch 1979	Cerques	Paraproctes	Épiprocte	-	Valves périanales - Valvules telsonniennes	
					Lamina supra-analis	Laminae infra-anale
d'Aguilar *et al.* 1985 d'Aguilar & Dommanget 1998	Cerques	Paraproctes	Épiprocte	Expansion	-	-
Corbet, 1999	Cercus	Paraproct	Epiproct	-	-	-
Askew 2004	Cercus - cerci	Paraproct	Epiproct	Projection	-	-
Grand & Boudot 2006	Cerques	Paraproctes	Épiprocte	Expansion	-	-
Heckman 2006	Cercus - cerci	paraproct	-	Epiproct	-	-
Wildermuth 2008	Cercus - cerci	Paraproct	Epiproct	-	-	-
Tachet *et al.* 2010	Cerque	Paraprocte	Épiprocte			
Needham *et al.* 2014	Cerci	Paraprocts	Epiproct	Basal tubercle	-	-
Tennessen 2019	Cercus - cerci	Paraproct	Epiproct	Dorsobasal tubercle	-	-
Wildermuth & Martens 2019	Cercus - Cerci	Paraprokte	Epiprokt	Basalhöcker des Epiprokts	-	-
Fleck *et al.* 2020	Cerques	Paraprocte	Épiprocte	-	Valves anales	

(1) "often called the cerci (…) anatomically they appear to be paraprocts or *lamina subanales*"
(2) "(anatomically appears to be) epiproct or *lamina supra-analis"*

Tab. 5 - Vue d'ensemble de la terminologie utilisée pour les imagos du sous-ordre EPIPROCTOPHORA.

	1	2 + apex of 2	3 (femelle)	3-1 (mâles)	(mâles) (2)
Handlirsch 1903	Cercus	11. Sternit + Laminae subanales	-	Lamina supraanalis	11. Tergit
Heymons 1904	Cercoïd	11. Sternit + Lamina subanalis	Appendix dorsalis	Lamina supraanalis	Lamina accessoria
Tillyard 1917 (1)	Cercoïd - Superior appendages	Sternite 11	Tergite 11 (?)	Inferior appendage	Tergite 11 (?)
Crampton 1918	Cercus - cerci	Paraproct	-	Epiproct - pygidium - supraanal plate	-
Chao 1953 (1)	Superior anal appendage [mâle] Anal appendage [femelle]	Sternit 11 + Inferior anal lamina	Supra anal plate	Inferior anal appendage	Tergit 11
Walker 1953	Cercoïd or superior anal appendage "known as cerci, cercoïds or superior anal appendages (…) abbreviating to superior appendages" [texte]	Paraproct	-	Inferior appendage	-
Asahina 1954	Cercus	Paraproct	Epiproct	Inferior appendage	Lamina accessoria
Snodgrass 1954	Cercus ('Cercoïd')	Paraproct	Epiproct	Epiproct	-
Conci & Nielsen 1956	Cerco - cerci	Lamina subanale	Lamina sopraanale	Paracerco	-
Robert 1958	Appendices supérieurs	-	-	Appendice inférieur	-
Robert 1962	Appendices anaux supérieurs	-	-	Appendice anal inférieur	-
Aguesse 1968	Cercoïdes - appendices supérieurs	Deux sclérites latéraux-ventraux	-	Lame supra-anale Appendice inférieur impair	-
Bitsch 1979	Cerques imaginaux	Paraproctes	Épiprocte	Appendice inférieur	-
d'Aguilar *et al.* 1985 **d'Aguilar & Dommanget 1998**	Cercoïdes	-	-	Lame supra-anale	-
Wendler & Nüß 1994, 1997, Éd. fr.	Cercoïdes	-	-	Lame supra-anale	-
Corbet, 1999	Cerci [texte] Anal appendage [femelle]	-	Supra anal plate [femelle]	Epiproct [texte]	-
NVL 2002	Cerci	Paraprocten	-	Epiproct	-
Askew 2004	Superior appendage	Paraproct	-	Inferior appendage	-
Garrison *et al.* 2006	Cercus	Epiproct [sur femelle, erreur probable sur la figure]	-	Epiproct	-
Heckman 2006	Cerci	-	-	Epiproct	-
Grand & Boudot 2006 **Boudot *et al.* 2017**	Cercoïdes	-	-	Lame supra-anale	-

Dijkstra & Lewington 2006 **Dijkstra *et al.* 2020**	Upper appendages	-	-	Lower appendage	-
Dijkstra & Lewington 2007 Éd. fr. **Dijkstra *et al.* 2021 Éd. fr.**	Cercoïdes	-	-	Lame supra-anale	-
Wildermuth 2008	Appendices superiores (cerci)	-	-	Appendix inferior (Epiprokt)	-
Paulson 2009, 2011	Cercus - cerci (upper appendages in males)	-	-	Epiproct (single lower appendage)	-
Needham *et al.* 2014	Cerci	-	-	Epiproct	-
Lehmann & Nüß 2015	Obere Anhänge (Cerci)	-	-	Unterer, unpaariger Anhang (Epiprokt)	
Wildermuth & Martens 2019	Obere Hinterleibsanhänge (Cerci)	-	-	Unterer Hinterleibsanhang (Epiproct)	-
Fleck *et al.* 2020	Cerques	Paraproctes	-	Épiprocte	-

(1) Tillyard et Chao mentionnent aussi les valves anales des larves qu'on ne retrouve que chez Pfau (2002) et que Asahina (1954) et Bitsch (1979) considèrent comme absentes chez les imagos.

(2) La *Lamina accessoria* non dissociée de l'épiprocte pour les femelles ne semble pas visible sans dissection, on pourra se référer à Asahina (1954) et Pfau (2002) pour plus de détails.

Résultats de la revue historique

Nous ne pouvons assurer avoir examiné de façon exhaustive l'ensemble de la littérature odonatologique. Cependant la liste des ouvrages consultés nous fait penser que nous avons une vue d'ensemble satisfaisante de la terminologie utilisée sur la seconde partie du XXe siècle.

Le terme de *cercoide* est proposé par Heymons (1904) lors d'échanges soutenus avec Handlirsch (1903, 1904). Heymons soutenait, contrairement à Handlirsch, que les appendices « 1 » ne sont pas de vrais cerques mais des structures secondaires qu'il baptise *cercoïdes*, dans le sens de « de la forme des cerques » (les vrais cerques « *true cerci* » étant, d'après Heymons, les appendices « 2 »). Ce schéma est ensuite repris par Tillyard (1917). À l'inverse de ces deux auteurs, Crampton (1918) retient *cerci* pour les appendices « 1 » et propose *paraproct* et *epiproct* pour les appendices « 2 » et « 3 » des imagos.

La période suivante jusqu'en 1950 n'a pas été détaillée, on pourra se référer à Asahina (1954) et Klass (2008) pour une vue d'ensemble des différentes publications où la question de la terminologie à retenir est débattue sans arriver à un consensus. En ce qui concerne la France, Martin (1931) utilise Appendices supérieurs - Appendice(s) inférieur(s) et Rostand (1935) retient la terminologie de Tillyard (1917) qui est alors l'ouvrage de référence.

Les travaux détaillant la morphologie de Asahina (1954) et Snodgrass (1954) documentent l'abandon du terme *cercoïdes* et retiennent celui de *cercus/cerci* pour les appendices « 1 ».

De même Conci & Nielsen (1956) ne retiennent pas le terme de *cercoïde* dans leur ouvrage en italien. En revanche Robert (1958) et Aguesse (1968) continuent de l'utiliser. Contrairement aux deux auteurs précédents, Pilon & Lagacé (1998), dans leur ouvrage consacré aux libellules du Québec, retiennent le terme de cerques pour les appendices « 1 ». Il est à souligner que le terme *cercoïde* n'a jamais été en usage dans la littérature francophone au Québec (Robert, 1962 - M. Savard, in litt., 13 nov. 2022).

On notera que Robert (1958) propose bien l'équivalence *cercoïdes* – *cerci* (appendices « 1 ») mais il conserve pour autant le terme de cerques pour les appendices « 2 », qui du coup ne se retrouvent plus être synonymes de *cerci*. Il conserve cette équivalence (*cercoïdes* = *cerci*) dans son ouvrage sur les larves, dont il n'a pu achever la publication de son vivant (Robert & Brochard, 2018). Le terme de cerques, en équivalence à paraproctes et *cercus* (!) pour les appendices « 2 » est aussi retenu.

Aguesse (1968) ne retient le terme *cercoide* que pour les imagos.

Bitsch (1979), est, à notre connaissance, le premier dans la littérature francophone à préconiser l'emploi de cerque en remplacement de *cercoïde* en s'appuyant sur Snodgrass (1954) et à proposer une terminologie cohérente. Pour autant *cercoïde* continue à être largement utilisé dans les ouvrages postérieurs en langue française : d'Aguilar *et al.* (1985), d'Aguilar & Dommanget (1998), Wendler & Nüß (adaptations françaises 1994 et 1997), Grand & Boudot (2004), Goffart *et al.* (2006), Dijkstra & Lewington (adaptation française 2007), Boudot *et al.* (2017), Dijkstra *et al.* (adaptation française 2021), Smallshire & Swash (adaptation française 2022).

L'adaptation en français de l'ouvrage sur les larves et exuvies de Heidemann & Seidenbusch (2002) ne retient pas le terme cercoïde et souligne que les termes « cerques et *cercoïdes* ne sont pas utilisés uniformément dans la littérature odonatologique ».

C'est finalement Fleck *et al.* (2020) qui entérinent, en français, l'abandon du terme *cercoïdes* au chapitre 12 consacré aux odonates de l'ouvrage « les Insectes du Monde ».

La littérature de langue anglaise ou américaine consultée (après 1950) ne retient pas le terme de *cercoïd* : Corbet (1999), Askew (2004), Dijkstra & Lewington (2006), Dijkstra *et al.* (2020), Garrison *et al.* (2006, 2010), Heckman (2006, 2008), Needham *et al.* (2014), Paulson (2009, 2011), Smallshire & Swash (2020), Tennessen (2019), Westfall & May (1996). Walker (1953) le mentionne cependant en alternative à *cercus*, en précisant que les *cercoïds* correspondent probablement aux « *true cerci* »; notons que son ouvrage est antérieur aux travaux de Asahina (1954) et Snodgrass (1954). Il n'est plus mentionné dans les tomes suivants : Walker (1958), Walker et Corbet (1975).

Concernant la littérature allemande, seuls ont été consultés : Wildermuth (2008), Lehmann & Nüß (2015) et Wildermuth & Martens (2019) : aucun de ces ouvrages ne retient le terme de *cercoïde*. Il en est de même pour les Pays-Bas (NVL, 2002).

Conservation des caractères et problème de la cohérence terminologique entre la larve et l'imago

Les odonates sont des insectes hétérométaboles (plus précisément hémimétaboles) dont le développement est progressif, sans stade immobile différencié (nymphose) entre la larve et l'imago. Les transformations musculaires chez l'individu ténéral achèvent la métamorphose qui s'est accompagnée des nombreuses transformations qui conduiront à la morphologie de l'imago, mais « la conservation des caractères » demeure.

Heymons (1904), qui, rappelons-le, introduisit le terme de *cercoïde* pour les appendices « 1 », intègre dans son article la « conservation des caractères » qu'il détaille dans son texte et ses figures. Il propose une terminologie cohérente entre la larve et l'imago. Ainsi les appendices « 1 » (qu'il nomme *cercoides*) de la larve deviennent-ils ceux de l'imago. L'appendice « 3-1 » (qu'il nomme « *appendix dorsalis* ») de la larve mâle Anisoptera devient celui de l'imago. Concernant les appendices « 2 » (qu'il nomme « *cerci* ») du mâle Zygoptera adulte, il précise qu'ils proviennent de la base des appendices « 2 » de la larve (qu'il nomme « appendix lateralis »).

De la même manière, l'illustration proposée par Robert (1958) d'une larve « débarrassée artificiellement de la peau larvaire », ou individu pharate, montre bien la continuité entre l'appendice « 3 » de la larve et celui de l'imago. Il mentionne aussi clairement dans son ouvrage sur les larves la continuité entre les appendices « 1 » de la larve et ceux de l'imago. « De chaque côté de l'épiprocte [appendice « 3 »] et à son niveau se trouvent deux prolongements plus petits [appendices « 1 »], les *cercoïdes* (*cerci*), d'où sortent les appendices supérieurs de l'imago. L'appendice inférieur du mâle adulte [appendice « 3-1 »] est placé sur la base de l'épiprocte de la larve. » (Robert & Brochard, 2018). Cette continuité entre les appendices de la larve et de l'imago est aussi explicitée par Snodgrass (1954) ou par Walker (1953).

Aguesse (1968), dans un tableau résumé des « relations entre les pièces terminales de l'abdomen des larves et celles présentes chez les imagos », mentionne, en consacrant l'incohérence de la terminologie, que les cerques des larves « deviennent » les *cercoïdes* des imagos et les lames infra-anales des larves de zygoptères (appendices « 2 ») « deviennent » les cerques des imagos.

Homologie et rappel des conclusions de Asahina (1954), Snodgrass (1954) et Klass (2008)

Heymons (1904) retient le terme de cerci (« *true cerci* ») pour les appendices « 2 » en soutenant leur homologie avec les autres ordres d'insectes et réfute la nature « cercale » des appendices « 1 » qu'il nomme en conséquence *cercoïdes*.

Asahina (1954) établit une étude très complète sur ce sujet nous rappelons ici ses conclusions :

« (…) Heymons' idea, that the larval Anisopterous paraproct itself [appendice « 2 » figure 3], or the larval Zygopterous paraproct together with the gill plate [appendices « 2 + 2' » figure 1], or the adult Zygopterous inferior appendage [appendice « 2 » figure 2], are all homologous to the insect cercus, is quite unreasonable. »

« It is reasonable to conclude that cercus must be, against the idea of Heymons, its cercoid itself, unless one would give a definition that the cercus should be a process arisen from the paraproct. »

De la même manière Snodgrass (1954) réfute le terme de *cerci* pour les appendices « 2 » et conclut :

« On anatomical evidence, therefore, the writer sees no reason for not regarding the "cercoids" [appendices « 1 »] as true cerci, and the anal lobes as the epiproct and the paraprocts in both the larva and the adult. »

C'est Klass (2008) qui, dans une étude très détaillée, où on trouvera une revue des différents auteurs ayant travaillé sur ce sujet, statue sur la « *cercal nature* » des appendices « 1 » :

« The interpretation of terminal appendages in Odonata as the true cerci is supported by musculature data, and it is shown that previous counter-arguments are invalid. »

DISCUSSION ET CONCLUSION

En accord avec la conservation des caractères, la terminologie utilisée chez les imagos doit être cohérente avec celle utilisée chez la larve.

En cas de maintien du terme *cercoïdes* pour les appendices « 1 » de l'imago, il conviendrait alors de le retenir pour la larve contrairement à l'usage quasi généralisé pour ces pièces de : cerques, *cerci*.

De la même manière, en cas de maintien du terme cerques pour les appendices « 2 » de l'imago Zygoptera, il conviendrait alors de le retenir pour les appendices « 2 » de la larve.

Asahina (1954) et Snodgrass (1954) ont exclu cette dernière possibilité comme nous l'avons rappelé au paragraphe précédent. En conséquence le terme de cerques utilisé pour les appendices inférieurs (appendices « 2 ») des imagos mâles Zygoptera ne peut être maintenu.

Par ailleurs Klass (2008) démontre que les appendices « 1 » s'apparentent aux *cerci*. Le terme *cercoïde* pour ces pièces est donc à remplacer par cerques.

L'utilisation de cerque (*cercus*/*cerci*) pour les imagos permettra également de faciliter les échanges avec les odonatologues des autres pays pour lesquels cet usage est quasi (nous ne prétendons pas à l'exhaustivité) universellement adopté.

Les tableaux 2 à 5 montrent néanmoins que la littérature consultée utilise très largement les termes « superior appendages » ou « upper appendages » et « inferior appendage(s) » ou « lower appendage(s) », en complément de *cercus*/*cerci*, *epiproct*, *paraproct*.

La conservation des caractères entre la larve et l'imago ne se trouve alors plus explicitée, ce qui peut être source de confusion. En effet, le « superior appendage » de la larve Epiproctophora mâle devient alors l'« inferior appendage » chez l'imago et la lame supra-anale (épiprocte) se trouve être synonyme d'« inferior appendage ». De la même manière, les *cerci* ou « lateral appendages » de la larve Epiproctophora deviennent les « superior appendages » chez l'imago.

Pfau (2002) précise ainsi dans son étude : « The names "inferior appendage(s)" and "superior appendages", however, are avoided. These are responsible for having misled several investigators, as well as text book authors and popular writers (...). »

Enfin, l'imago procédant de la larve, le choix de la terminologie de cette dernière pour l'imago, en accord avec la conservation des caractères, apparait comme légitime. L'usage des termes « appendice(s) inférieur(s) » et « appendices supérieurs » pour les imagos est donc acceptable mais pas nécessairement recommandable.

On notera par ailleurs que le sous-ordre Epiproctophora (Bechly, 1996), comprenant les infra-ordres des Anisoptera et des Epiophlebioptera, doit son nom à la conservation de l'épiprocte (dénommé aussi lame supra-anale - appendices « 3-1 ») de la larve chez l'imago mâle des taxons de ce sous ordre :

« Adult males with development of a secondary epiproctal projection as single appendix inferior (maybe a plesiomorphy), which is bifurcate in the groundplan (apomorphy). »

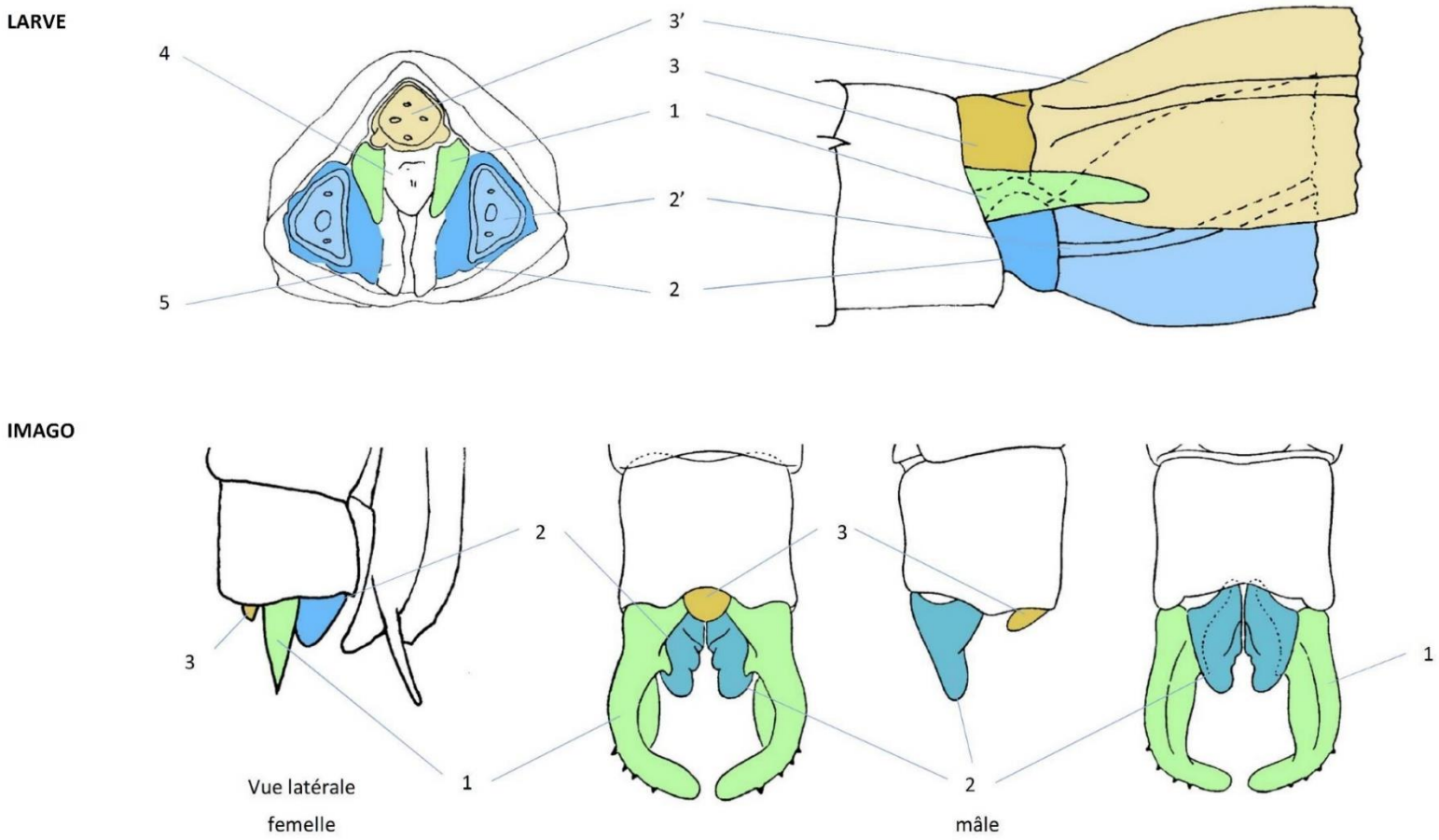
C'est pourquoi l'usage d'épiprocte de préférence à lame supra-anale nous semble aussi à privilégier, c'est en effet son strict équivalent (épiprocte signifiant littéralement au-dessus de l'anus).

En conclusion, il nous parait donc légitime de recommander l'usage de la terminologie cerque (*cerus*/*cerci*), paraprocte et épiprocte pour les appendices « 1 », « 2 » et « 3 » des odonates aux stades larvaire et imaginal.

Les figures 5 et 6, établissent un résumé des terminologies retenues pour les sous-ordres Zygoptera et Epiproctophora. Les figures 7 et 8, donnent les corrélations entre les deux nomenclatures.

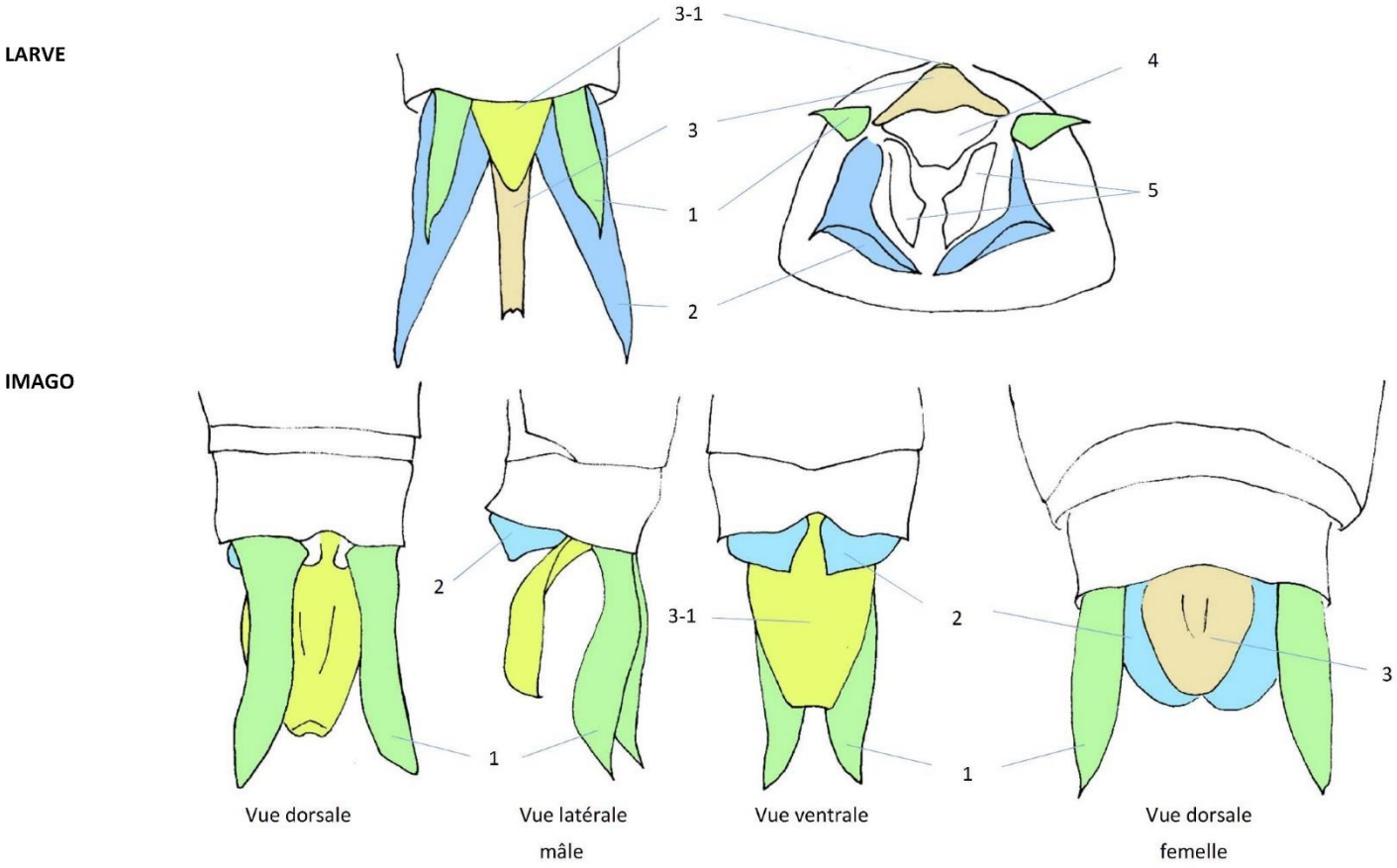
Remerciements

Nos remerciements s'adressent à Michel Savard pour nous avoir communiqué une vision d'ensemble des termes français utilisés en Amérique du Nord, à Jean-Pierre Boudot et aux relecteurs de la revue *Martinia* pour leurs remarques pertinentes lors de la soumission du présent article.



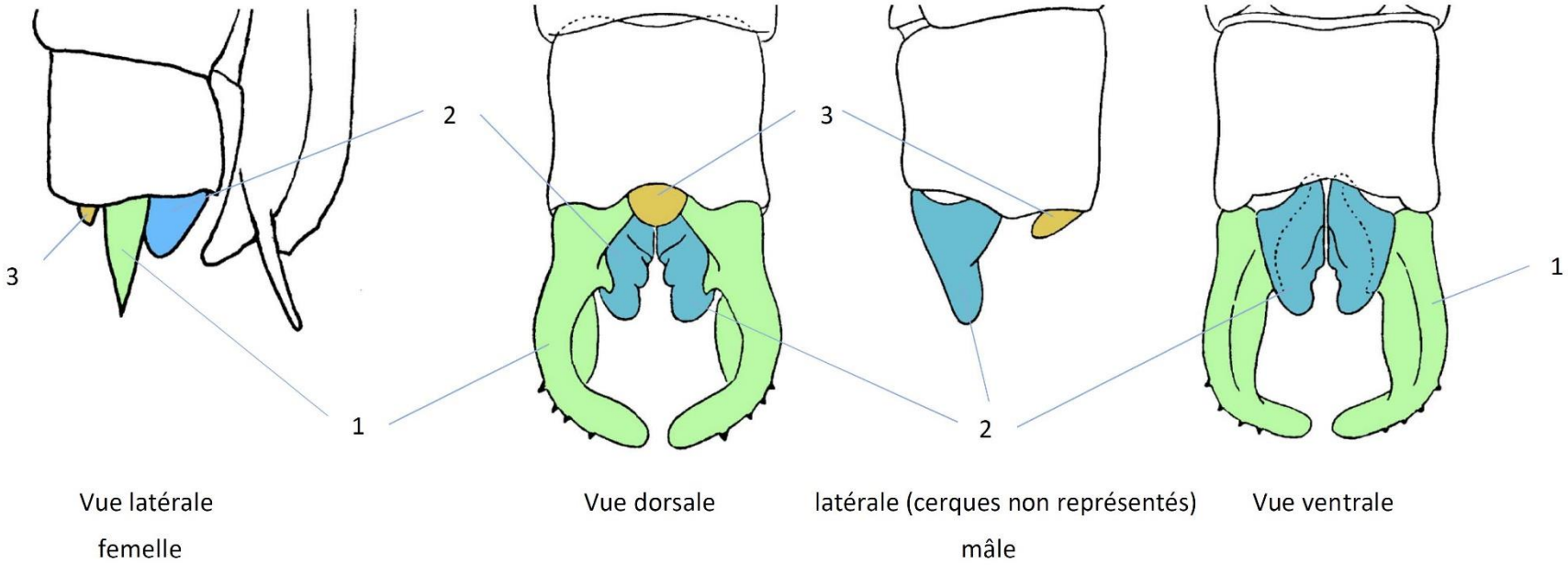
1	2	3	4	5
Cerques	Paraproctes	Épiprocte	Valves anales	
	2' lamelles latérales	3' lamelle dorsale ou médiane	Valve supra-anale	Valves infra- anales

Fig. 5 - Vue d'ensemble de la terminologie proposée pour les taxons du sous-ordre ZYGOPTERA.



1	2	3	4	5
Cerques	Paraproctes	Épiprocte	Valves anales	
		3-1 larve mâle : processus ou expansion (Imago mâle : lame supra-anale)	Valve supra-anale	Valves infra- anales

Fig. 6 - Vue d'ensemble de la terminologie proposée pour les taxons du sous-ordre EPIPROCTOPHORA.



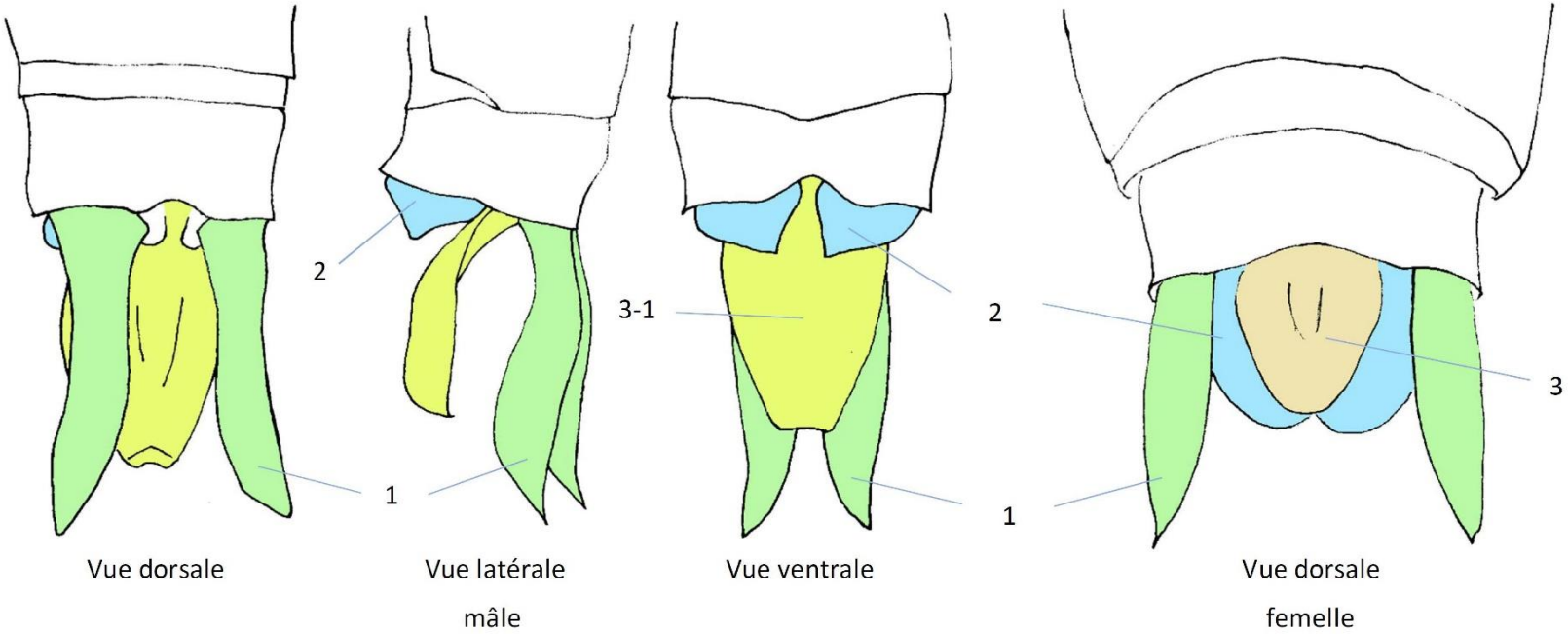
« ANCIENNE » NOMENCLATURE :

1	2	3
Cercoïdes	Cerques	-

NOMENCLATURE PROPOSÉE :

1	2	3
Cerques	Paraproctes	Épiprocte

Fig. 7 - Corrélations entre désignations pour les taxons du sous-ordre ZYGOPTERA.



« ANCIENNE » NOMENCLATURE :

1	2	3
Cercoïdes	-	-
		3-1 : Imago mâle : lame supra-anale

NOMENCLATURE PROPOSÉE :

1	2	3
Cerques	Paraproctes	Épiprocte
		(3-1 : Imago mâle : lame supra-anale)

Fig. 8 - Corrélations entre désignations pour les taxons du sous-ordre EPIPROCTOPHORA.

Bibliographie

Asahina, S. (1954). A morphological study of a relict dragonfly Epiophlebia superstes Selys (Odonata, Anisozygoptera). Tokyo, Japan Society for the Promotion of Science, 153 p., 71 pl.

Aguilar, J. d', Dommanget, J.L. & Préchac, R. (1985). Guide des Libellules d'Europe et d'Afrique du Nord. Delachaux & Niestlé, 342 p.

Aguilar, J. d' & Dommanget, J.L. (1998). Guide des Libellules d'Europe et d'Afrique du Nord, 2e édition. Delachaux & Niestlé, 463 p.

Aguesse, P. (1968). Les odonates de l'Europe occidentale, du nord de l'Afrique et des îles atlantiques. Masson, 258 p.

Askew, R. R. (2004). The dragonflies of Europe (revised edition). Harley books, 308 p.

Bechly, G. (1996). Morphologische Untersuchungen am Flügelgeäder der rezenten Libellen und deren Stammgruppenvertreter (Insecta; Pterygota; Odonata) unter besonderer Berücksichtigung der Phylogenetischen Systematik und des Grundplanes der *Odonata. - Petalura, spec. vol. 2: 402 pp, 3 tabls, 111 figs (revised edition with 60 pages English appendix on the phylogenetic system of odonates). Page : https://bechly.lima-city.de/anisozyg.htm#epiproctophora consultée le 17 déc. 2022.

Bitsch, J. (1979). Morphologie générale des Insectes. Abdomen. Ordre des Odonates. In : Grassé P.P. (Éd.), Traité de Zoologie – T VIII – Fasc II, 352-359.

Boudot, J.-P., Grand, D., Wildermuth, H. & Monnerat, C. (2017). Les Libellules de France, Belgique, Luxembourg & Suisse. Biotope, Mèze, (Coll. Parthénope), 2e éd., 456 p.

Chao, H.-F. (1953). The external morphology of the dragonfly Onychogomphus ardens Needham. Smithsonian Miscellaneous Collections 122-6 : 56 p.

Conci, C. & Nielsen, C. (1956). Fauna d'Italia Odonata. Edizioni Calderini Bologna, 298 p.

Corbet, P. S. (1999). Dragonflies : Behaviour and Ecology of Odonata. Harley Books, Colchester, 829 p.

Crampton, G. C. (1918). A phylogenetic study of the terminal abdominal structures and genitalia of male Apterygota, ephemerids, Odonata, Plecoptera, Neuroptera, Orthoptera, and their allies. Bulletin of the Brooklyn Entomological Society, vol. XIII, No7, 49-68, 7 pl.

Delvare, G. & Aberlenc, H.-P. (2020). Chapitre 2 Morphologie des Hexapoda. In Aberlenc H.-P. (coordinateur), Les Insectes du Monde. Biodiversité. Classification. Clés de détermination des familles. Versailles, Montpellier & Plaissan, Quae & Museo éditions, Tome 1, 1192 p. ; Tome 2, 656 p.

Dictionnaire de l'Académie française, 9e édition. Définition du terme appendice. Page : https://www.dictionnaire-academie.fr/article/A9A2206 consultée le 7 janvier 2023.

Dijkstra, K.D.-B. & Lewington, R. (2006). Field Guide to the Dragonflies of Britain and Europe. British Wildlife Publishing, 320 p.

Dijkstra, K.D.-B. & Lewington, R. (2007). Guide des Libellules de France et d'Europe, Delachaux et Niestlé, 320 p.

Dijkstra, K.D.-B., Schröter, A. & Lewington, R. (2020). Field Guide to the Dragonflies of Britain and Europe. Second edition. Bloomsbury Publishing, London, 336 p.

Dijkstra, K.D.-B., Schröter, A. & Lewington, R. (2021). Guide des Libellules de France et d'Europe, Delachaux et Niestlé, 336 p.

Fleck, G., DeMarmels, J. C. & Theischinger, G. (2020). Chapitre 12 Ordre des ODONATA. In Aberlenc H.-P. (coordinateur), Les Insectes du Monde. Biodiversité. Classification. Clés de détermination des familles. Versailles, Montpellier & Plaissan, Quae & Museo éditions, Tome 1, 1192 p. ; Tome 2, 656 p.

Garrison, R. W., von Ellenrieder, N. & Louton, J. A. (2006). Dragonfly genera of the New World: an illustrated and annotated key to the Anisoptera. Johns Hopkins University Press, 384 p.

Garrison, R. W., von Ellenrieder, N. & Louton, J. A. (2010). Damselfly genera of the New World. Johns Hopkins University Press, 490 p.

Goffart, P., De Knijf, G., Anselin, A. & Tailly, M. (2006). Les Libellules (Odonata) de Belgique. Répartition, tendances et habitats. Publication du Groupe de Travail Libellules Gomphus et du Centre de Recherche de la Nature, des Forêts et du Bois, Série "Faune-Flore-Habitats", n° 1, Gembloux, 398 p.

Grand, D. & Boudot, J.-P. (2006). Les Libellules de France, Belgique et Luxembourg. Biotope, Mèze, (Collection Parthénope), 480 p.

Handlirsch, A. (1903). Zur Morphologie des Hinterleibes der Odonaten. Annalen des k. k. Naturhistorischen Hofmuseums, Wien, vol. 18-1, 117-122.

Handlirsch, A. (1904). Bemerkungen zu der Arbeit des Herrn Prof. Dr. Heymons über die Abdominalanhänge der Libellen. Annalen des k. k. Naturhistorischen Hofmuseums, Wien, vol. 19, 59-63.

Heckman, C. W. (2006). Encyclopedia of South American Aquatic Insects: Odonata – Anisoptera. Springer Dordrecht, 726 p.

Heckman, C. W. (2008). Encyclopedia of South American Aquatic Insects: Odonata – Zygoptera. Springer Dordrecht, 693 p.

Heidemann, H. & Seidenbusch, R. (2002). Larves et exuvies des libellules de France et d'Allemagne (sauf de Corse). Société française d'odonatologie, 416 p.

Heymons, R. (1904). Die Hinterleibsanhänge der Libellen und ihrer Larven. Annalen des k. k. Naturhistorischen Hofmuseums, Wien, vol. 19, 21-58.

Klass, K.-D. (2008). The Female Abdomen of Ovipositor-bearing Odonata (Insecta: Pterygota). Arthropod Systematics & Phylogeny, 66 (1): 45-142. https://doi.org/10.3897/asp.66.e31681

Lehmann, A. W. & Nüß, J. H. (2015). Libellen. Bestimmungsschlüssel für Nord-und Mitteleuropa. DJN 6. Aufgabe, 201 p.

Martin, R. (1931). Pseudo-Nevroptères et Névroptères. Histoire Naturelle de la France. 9e bis partie. Etablissements Deyrolle, Paris, 220p.

Needham, J.G., Westfall, M.J. Jr. & May, M.L. (2014). Dragonflies of North America: the Odonata (Anisoptera) fauna of Canada, the continental United States, northern Mexico and the Greater Antilles. 3rd edition. Scientific Publishers, Gainesville, FL. 657 p.

NVL Nederlandse Vereniging voor Libellenstudie (2002). De Nederlandse libellen (Odonata). Nederlandse Fauna 4. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij & European Invertebrate Survey-Nederland, Leiden, 440 p.

Paulson, D. (2009). Dragonflies and Damselflies of the West. Princeton University Press, 535 p.
Paulson, D. (2011). Dragonflies and Damselflies of the East. Princeton University Press, 538 p.
Pfau, H. K. (2002). Tandem grip mechanics and tandem linkage shifting in Odonata – reconstruction of evolution and phylogenetic significance. International Journal of Odonatology, Volume 5, Issue 2, 129-179. https://doi.org/10.1080/13887890.2002.9748184
Pilon, J.-G. & D., Lagacé, D. (1998). Les Odonates du Québec. Entomofaune du Québec Inc., 367 p.
Robert, A. (1962). Les libellules du Québec. Station biologique du Mont Tremblant. Service de la recherche. Ministère de la chasse et des pêcheries, Québec, 223 p.
Robert, P. A. (1958). Les libellules. Delachaux & Niestlé, 364 p.
Robert, P. A. & Brochard, C. (direction) (2018). Les larves de Libellules, KNNV Publishing, 320 p.
Rostand, J., 1935. La vie des libellules. Stock, Paris, 129 p.
Smallshire, D. & Swash, A. (2020). A field guide to the damselflies and dragonflies. Princeton University Press. 360 p.
Smallshire, D. & Swash, A. (2022). Guide photo des libellules d'Europe. Delachaux et Niestlé. 360 p.
Snodgrass, R.E. (1954). The dragonfly larva. Smithsonian Miscellaneous Collections 123: 1-38.
Tachet, H., Richoux, P., Bournaud, M., Usseglio-Polatera, P. (2010). Invertébrés d'eau douce. Systématique, biologie, écologie. CNRS éditions. 607 p.
Tennessen, K. J. (2019). Dragonfly Nymphs of North America. An Identification Guide. Springer Cham, 620 p. https://doi.org/10.1007/978-3-319-97776-8
Tillyard, R. J. (1917). The biology of dragonflies. Cambridge Univ. Press, 396 p.
TLFI (Trésor de la Langue Française Informatisé). Définition du terme appendice. Page : https://www.cnrtl.fr/definition/appendice consultée le 17 déc. 2022.
Walker, E.M. (1953). The Odonata of Canada and Alaska. Vol. 1. Univ. Toronto Press, Toronto, 292 p.
Walker, E.M. (1958). The Odonata of Canada and Alaska. Vol. 2. Univ. Toronto Press, Toronto, 318 p.
Walker, E.M. & Corbet, P.S. (1975). The Odonata of Canada and Alaska. Vol. 3. Univ. Toronto Press, Toronto,. 307 p.
Westfall, M. J. Jr & May, M. L. (1996). Damselflies of North America, Scientific Publishers, Gainesville, FL, 650 p
Wendler, A. & Nüß, J. H. (1994) et (1997). Libellules. Guide d'identification des libellules de France, d'Europe septentrionale et centrale. Société Française d'Odonatologie, 131 p.
Wildermuth, H. (2008). Die Falkenlibellen Europas. Die Neue Brehm-Bücherei Bd. 653, Westarp Wissenschaften, Hohenwarsleben, 496 p.
Wildermuth, H. & Martens, A (2019). Die Libellen Europas. Quelle & Meyer Verlag Wiebelsheim, 958 p.