

Une larve du genre remarquable *Nannophyopsis* LIEFTINCK, 1935. Importance pour la phylogénie de la famille (Insecta: Odonata: Anisoptera: Libellulidae)

G. Fleck* & A.G. Orr**

Abstract

A remarkable larva of the penultimate stadium of the genus *Nannophyopsis* LIEFTINCK, 1935, tentatively attributable to *Nannophyopsis chalcosoma* LIEFTINCK, 1935, is described and illustrated. It is briefly compared with that of *N. clara* (NEEDHAM, 1930). Several highly derived characters present in this larva are also present in the larvae of *Diastatops* RAMBUR, 1842, suggesting a close relationship between these two genera presently placed in different subfamilies.

Key words: Odonata, Anisoptera, Libellulidae, Brachydiplacinae, Palpopleurinae, *Nannophyopsis chalcosoma*, *Nannophyopsis clara*, *Diastatops*, larva, phylogeny, Brunei.

Zusammenfassung

Eine bemerkenswerte Larve im vorletzten Stadium der Gattung *Nannophyopsis* LIEFTINCK, 1935, von der angenommen wird, dass sie *Nannophyopsis chalcosoma* LIEFTINCK, 1935 zuzuordnen ist, wird beschrieben und abgebildet. Sie wird kurz mit der Larve von *N. clara* (NEEDHAM, 1930) verglichen. Mehrere stark abgeleitete Merkmale, die in dieser Larve vorkommen, werden auch in der Larve von *Diastatops* RAMBUR, 1842 gefunden und deuten auf eine enge Verwandtschaft zwischen diesen beiden Gattungen, die derzeit in verschiedene Unterfamilien gestellt werden, hin.

Résumé

Une remarquable larve de penultième stade du genre *Nannophyopsis* LIEFTINCK, 1935, supposée être *Nannophyopsis chalcosoma* LIEFTINCK, 1935 est décrite et illustrée. Elle est brièvement comparée à celle de *N. clara* (NEEDHAM, 1930). Nombre de caractères présents chez ces larves, dont certains très dérivés, sont aussi présents chez les larves de *Diastatops* RAMBUR, 1842 et suggèrent un étroit lien de parenté entre ces deux genres pourtant classés dans deux sous-familles différentes.

Introduction

Nannophyopsis LIEFTINCK, 1935 est un étrange genre de Libellulidae d'apparence coruline (SILSBY 2001) dont les deux espèces connues sont rares et occasionnellement citées de Chine du sud et de Taïwan pour *Nannophyopsis clara* (NEEDHAM, 1930) et de

* Dr. Günther Fleck, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn, Allemagne. E-mail: gfleck@uni-bonn.de; Laboratoire d'Entomologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 45, rue Buffon, F-75005 Paris, France.

** Dr. A.G. Orr, Cooperative Research Centre for Tropical Rainforest Ecosystem Management, AES, Griffith University, Nathan, Queensland 4111, Australie. E-mail: agorr@universal.net.au

Bornéo et de l'île de Billiton pour *Nannophyopsis chalcosoma* LIEFTINCK, 1935. YEH & LIEN (1995) décrivent pour la première fois la larve bien particulière du genre à partir de *N. clara*.

L'un d'entre nous (A.G.O.), lors d'un séjour dans le nord de Bornéo, captura une étrange larve de pénultième stade. L'extrême ressemblance de cette larve avec celle de *N. clara* et le partage d'un certain nombre de caractères très spécialisés permet de l'attribuer de façon certaine au genre *Nannophyopsis* (si l'adulte n'était pas classé dans ce genre, un acte de nomenclature serait vraisemblablement nécessaire). En prenant en compte la localisation géographique et le biotope dans lequel elle a été trouvée, il est raisonnable d'attribuer cette larve à l'espèce *N. chalcosoma*. Bien que les adultes n'aient pas été observés, il est très probable que ces plus petits représentants connus des Anisoptera soient mimétiques de certains Hymenoptera (couleur métallique et premiers et derniers segments abdominaux fortement dilatés), et soient passés parfaitement inaperçus dans la lumière changeante de la forêt marécageuse où fut trouvée la larve.

La présence de caractères dont certains visiblement très dérivés, également présent chez un autre genre d'une autre sous-famille permet de s'interroger sur la pertinence de la taxonomie et de la phylogénie actuelles des Libellulidae.

Nous sommes particulièrement reconnaissants au Dr Kamariah Abu Salim et à l'Université du Brunei Darussalam qui ont organisé et financé le voyage de A.G.O. ainsi qu'au Dr Joe et à Mme Bharathi Charles pour leur hospitalité tout au long de son séjour au Brunei. Nous remercions le Dr W.C. Yeh (Taïwan) pour sa constante gentillesse, prompt à répondre à toute question et pour le prêt d'une précieuse exuvie de dernier stade de *N. clara*, ainsi que Catherine Brunet et Rainer Sonnenberg pour la relecture du manuscrit.

Description larvaire de *Nannophyopsis chalcosoma* LIEFTINCK, 1935 (supposition)

Matériel et habitat: une larve d'avant dernier stade conservée dans de l'éthanol à 95°. Sungei Lumut, Brunei, 9 mars 2003. A.G. Orr, récolteur. Cette larve a été trouvée dans un enchevêtrement de racines sous la berge d'une petite mare d'un mètre de profondeur en forêt alluviale marécageuse. Les caractéristiques physiques ainsi que l'odonatofaune de cette localité ont été décrites par ORR (2001) sous la rubrique "site 21".

Pénultième stade. Larve d'apparence frêle (Fig. 1), très petite, déprimée dans le sens dorso-ventral, de couleur générale brun clair avec des motifs jaunâtres et rosâtres et quelques ponctuations noires (Fig. 10), recouverte de très petites soies épineuses et pratiquement dépourvue de longues soies filiformes à l'exception du rudiment de plaque frontale, du sub-mentum et des pattes où elles peuvent être assez abondantes et dans une moindre mesure des antennes, de la face ventrale de l'occiput et des marges latérales du thorax où elles apparaissent plus clairsemées.

Tête. Excessivement étirée transversalement, plus de deux fois plus large que longue; marge antérieure proéminente et anguleuse; antennes bien développées au flagelle long et fin et aux scape et pédicelle très trapus, avec près de leur base, côté postérieur, une petite tache circulaire noire; partie fonctionnelle des yeux bien développée, s'étendant largement latéralement et s'avancant de façon notable antérieurement (Fig. 1); présence

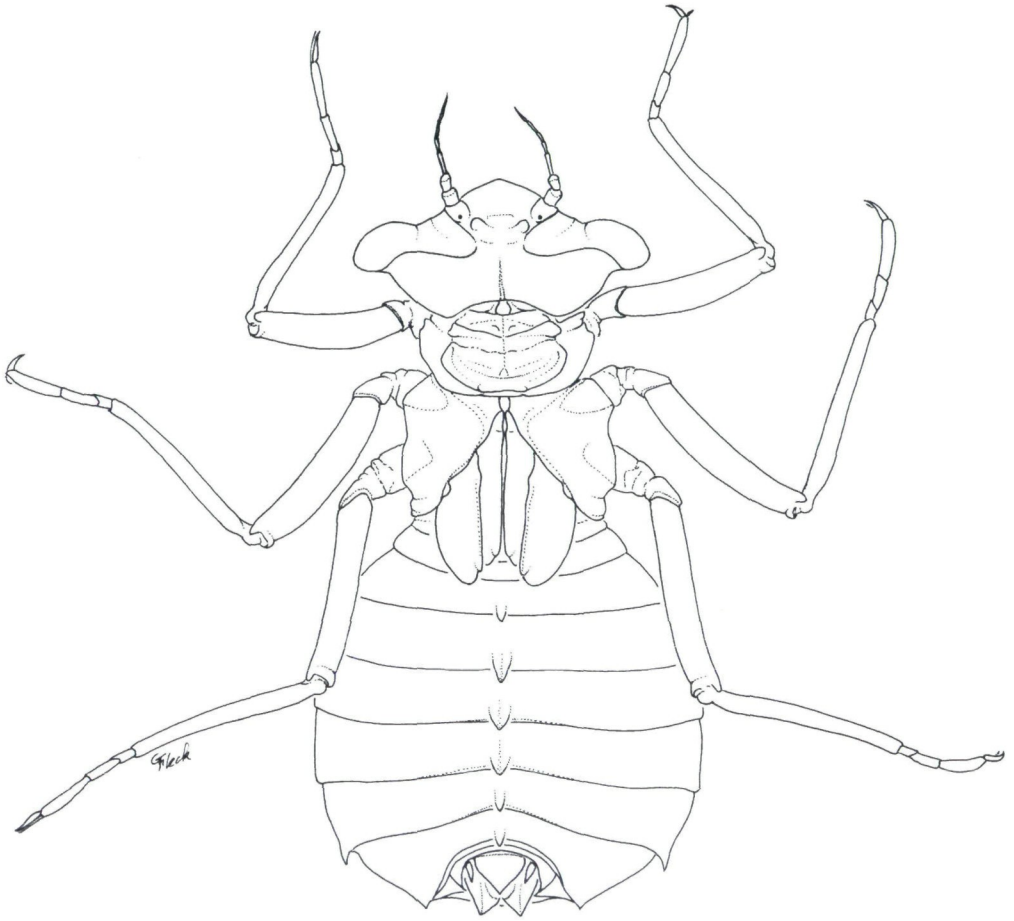
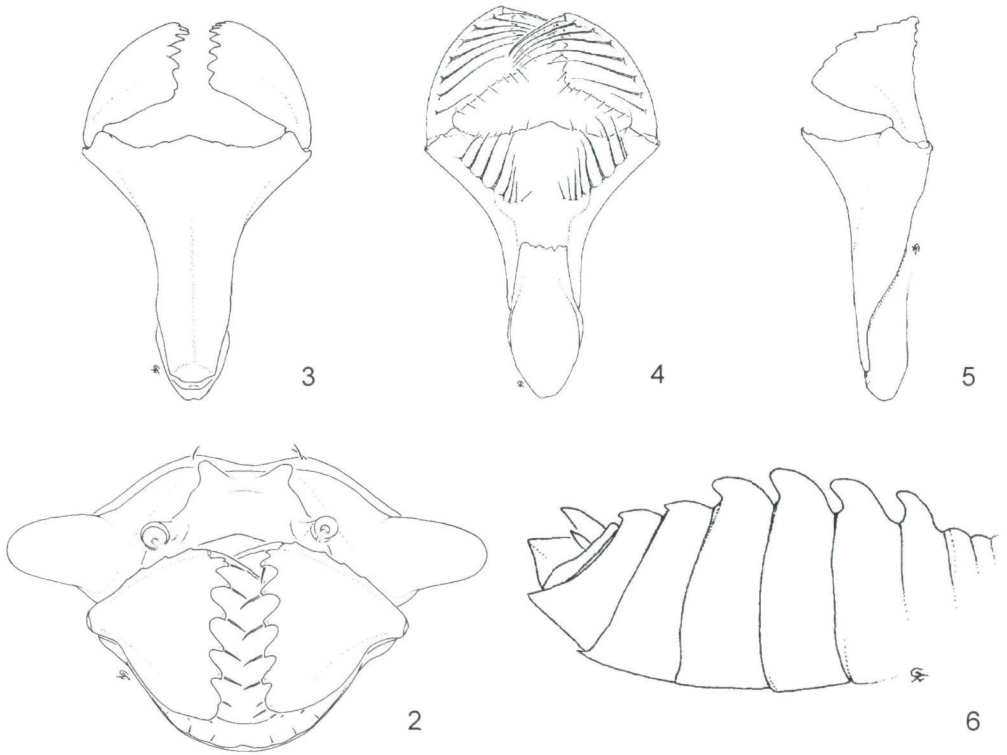


Fig. 1: *Nannophyopsis chalcosoma*, habitus général en vue dorsale, soies non représentées.

de deux protubérances situées entre les yeux, légèrement en arrière des antennes (Figs. 1 - 2); occiput présentant près de la suture post-frontale, un peu en arrière de la partie non fonctionnelle de chaque œil, quelques soies noires, robustes, fortement érigées, légèrement déprimées et de largeur quasi constante sur toute leur longueur (Fig. 2); marge postérieure de l'occiput concave et avec de longues soies épineuses de disposition grossièrement horizontale et dirigées vers l'extérieur; marges latérales de l'occiput fortement convergentes; masque long et étroit dans sa partie basale, l'articulation submentum-mentum atteignant juste le niveau des metacoxae; face externe du mentum avec une gouttière médiane longitudinale (Fig. 3); face dorsale du mentum avec deux séries de 8 ou 9 soies ("mental setae") (Fig. 4); partie apicale du mentum fortement dirigée vers le bas (Fig. 5); marge distale du mentum faiblement ondulée et ne possédant aucune soie à son apex; palpes avec 7 soies palpaies; marge distale des palpes fortement échancrée, chacune des 6 dents formée ne portant qu'une seule seta raptore (Figs. 2, 4).

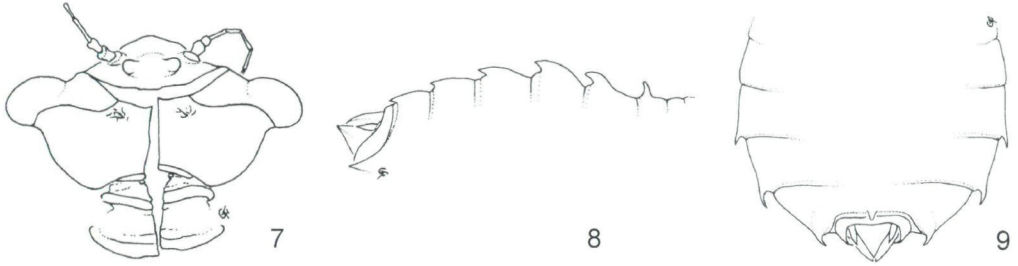


Figs. 2 - 6: *Nannophyopsis chalcosoma* (2) tête avec masque, vue de face; (3) masque, vue ventrale; (4) masque, vue dorsale; (5) masque, vue latérale gauche; (6) abdomen, vue latérale droite.

Thorax. Prothorax bien développé; propleuron bipartite avec quelques grandes soies sur l'épiméron; bouclier prothoracique quelque peu réduit et en arc de cercle; pattes longues et robustes aux fémurs déprimés; fémurs et tibias annelés de bandes sombres (Fig. 10) et pourvues de fortes et très longues soies épineuses; ptérothèques avec des marges costales parallèles.

Abdomen. Large et légèrement déprimé; épines dorsales sur les segments 4 à 9, les quatre premières bien développées et à l'apex fortement arrondi, les deux dernières nettement moins développées et à l'apex plus effilé (Fig. 6); marges latérales pourvues de soies épineuses des segments 4 à 9, augmentant en nombre et en taille des segments 4 à 8, celles du segment 9 irrégulièrement réparties et de taille nettement plus réduite que celles du segment 8; présence d'un peigne de soies robustes et coniques sur la marge postérieure ventrale des segment 8 et 9, celui du segment 9 plus fort; épines latérales moyennement développées sur le segment 8, celles du segment 9 très réduites; dixième segment petit et encastré dans le neuvième; pyramide anale petite, paraproctes et épiprocte massifs et de taille comparable.

Mensurations. Longueur totale hors pattes, hors antennes, pyramide anale incluse 7,3 mm; largeur maximale de la tête: 2,9 mm; largeur maximale de l'abdomen: 3,8 mm; longueur de la patte postérieure griffes incluses: 6,3 mm.



Figs. 7 - 9: *Nannophyopsis clara* (7) tête, vue dorsale (exuvie); (8) abdomen, vue latérale droite; (9) abdomen, vue dorsale.

Dernier stade. La larve de pénultième stade étant fort proche de sa dernière mue larvaire, nombre de caractères du dernier stade sont visibles par transparence au travers de la cuticule. La larve de dernier stade, mis à part sa taille et des fourreaux alaires, toutes proportions gardées, distinctement plus grands, ne devrait présenter que fort peu de différences avec l'avant dernier stade.

Tête. Présence de longues soies claires entre et légèrement en arrière des deux protubérances frontales; les fortes soies noires longues et robustes de l'occiput (près de la suture post-frontale, un peu en arrière de la partie non fonctionnelle des yeux) formant deux touffes nettes, d'une demie douzaine de soies chacune et de part et d'autre de l'axe sagittal, ces touffes, vers l'extérieur et le long de la marge non fonctionnelle des yeux, suivies de longues soies claires; face dorsale du mentum avec deux séries de 9 ou 10 soies ("mental setae"); marge distale du mentum faiblement ondulée avec, comme chez le stade précédent, trois décrochements et ne possédant aucune soie à son apex; palpes avec 8 soies palpales près du bord externe; marge distale des palpes pratiquement identique à celle du pénultième stade: fortement échancrée, chacune des 6 dents ainsi formées ne portant qu'une seule seta raptore; crochets articulés longs.

Thorax. Ptérothèques fortement plissées, mais une fois dépliées atteignant sans doute la marge antérieure du sixième segment abdominal.

Abdomen. Epines dorsales et latérales en nombre inchangé et sans doute de proportion équivalente, relativement au reste du corps, à celles du pénultième stade (aucun plissement détectable); organisation des soies épineuses des marges latérales de l'abdomen identique à celle du stade précédent; marge postérieure ventrale des segments abdominaux 7 à 9 avec un peigne de soies robustes et coniques, le peigne du segment 7 composé de soies moins fortes et plus éparées que celles des deux autres peignes.

Comparaison avec la larve de *Nannophyopsis clara*

Les larves des deux espèces ont des morphologies et, pour les larves vivantes, des motifs colorés très proches. Toutefois la larve attribuable *N. chalcosoma* se différencie aisément de celle de *N. clara* par: (a) des parties fonctionnelles des yeux plus étendues latéralement et (b) des marges latérales occipitales plus convergentes, conférant ainsi à la tête une forme plus étirée transversalement (Figs. 1, 7), (c) des épines dorsales des seg-

ments abdominaux 4 à 7 plus fortes et aux apex nettement arrondis (pointus chez *N. clara*, Figs. 6, 8), (d) des épines latérales uniquement sur les segments abdominaux 8 et 9, celles du segment 9 atrophiées (parfaitement définies et présentes sur les segments 7, 8 et 9 chez *N. clara*, Figs. 1, 9). Les structures du masque, souvent considérées comme spécifiques, sont pratiquement identiques chez les deux espèces, à noter cependant l'existence d'une dizaine de soies mentales et de huit soies palpales chez la larve supposée de *N. chalcosoma*, opposables à une douzaine de soies mentales (douze d'après YEH & LIEN 1995, onze sur l'exuvie à notre disposition) et neuf soies palpales chez *N. clara*. Cette faible différence du nombre de soies n'est peut être pas représentative de la spécificité de ces deux caractères, étant donné la très petite taille de notre échantillon et la variabilité intraspécifique du nombre de ces soies chez de nombreuses espèces.

Diagnose générique larvaire

Les larves du genre *Nannophyopsis* sont très particulières, et ne devraient poser aucun problème d'identification. Elles sont caractérisées par: (1) une marge frontale très avancée et anguleuse; (2) des antennes bien développées avec les deux premiers articles massifs, les suivants longs et assez fins; (3) près de la base des antennes, coté postérieur, une petite tache circulaire noire (non observée chez *N. clara*); (4) deux protubérances situées entre les yeux, légèrement en arrière des antennes; (5) une touffe de soies noirâtres sur l'occiput près de l'extrémité de la partie non fonctionnelle des yeux; (6) une partie fonctionnelle des yeux bien développée, s'étendant remarquablement transversalement; (7) un mentum long et étroit dans sa partie basale, atteignant le niveau des metacoxae; (8) une marge distale du mentum ondulée; (9) un apex de la marge distale du mentum dépourvu de soies; (10) des soies palpales insérées très près de la bordure externe des palpes labiaux, de sorte que celle-ci apparaît ondulée en vue latérale ou faciale (voir Figs. 2 et 5); (11) une marge distale des palpes labiaux portant de profondes échancrures; (12) la présence d'une seule seta raptore par dent labiale; (13) un crochet articulé relativement robuste et long; (14) un prothorax bien développé; (15) des pattes longues; (16) un abdomen assez court et très large, déprimé dorso-ventralement; (17) des épines dorsales sur les segments abdominaux 4 à 9; (18) un dixième segment abdominal assez réduit et bien encastré dans le neuvième segment; (19) une pyramide anale courte et assez massive; (20) une apparence peu velue liée à une relative rareté de grandes soies filiformes et à la présence sur tout le corps de petites soies épineuses.

Importance phylogénétique

Les larves du genre néotropical *Diastatops* RAMBUR, 1842 ressemblent étonnamment à celles du genre *Nannophyopsis*, même si elles montrent quelques différences notoires comme des yeux terminés en pointe et des épines latérales du neuvième segment abdominal très longues qui sont des caractères très spécialisés (voir FLECK 2003). En plus de présenter un motif de colorations très proche (la curieuse petite tache circulaire noire à la base des antennes en est un exemple), les larves de *Diastatops* partagent avec celle de *Nannophyopsis* le remarquable caractère (4) (apparemment unique parmi les Libelluloidea, et, a priori, homologue chez ces deux genres) ainsi que les caractères (2), (6), (7),

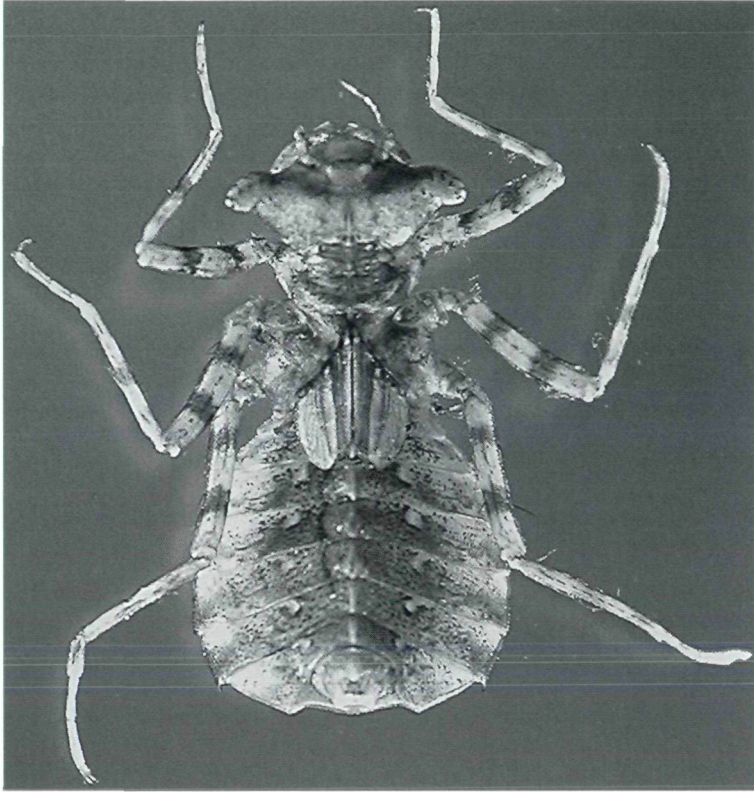


Fig. 10: *Nannophyopsis chalcosoma*, photo de l'habitus général en vue dorsale.

(8), (10), (11), (12), (13), (14), (15), (16) et (20) de la diagnose générique du genre *Nannophyopsis* énumérés ci-dessus. Le caractère (3) est présent chez *N. chalcosoma* et *Diastatops pullata* (BURMEISTER, 1839), mais n'a pu être observé chez les autres espèces.

Il semble que les caractères (3), (4), (6), (7), (8), (10), (12), (13), (14) et probablement aussi les caractères (16) et (20) soient dérivés, si l'on prend comme groupes externes les Corduliidae s.s. (groupe frère) et les Macrodiplacinae (souvent considéré comme le groupe le plus basal des Libellulidae, élevé au rang de famille par certains auteurs). Les autres caractères partagés sont généralement difficiles à polariser étant donné leur variabilité dans les groupes externes. D'un point de vue strictement larvaire, *Diastatops*, genre placé dans les Palpopleurinae, semble plus proche de *Nannophyopsis*, genre placé lui, dans les Brachydiplacinae, que d'autres genres de Palpopleurinae tels *Palpopleura* RAMBUR, 1842 (matériel étudié: *P. jucunda* RAMBUR, 1842, Gabon) ou *Perithemis* HAGEN, 1861 (matériel étudié: *P. lais* (PERTY, 1834), Guyane française) qui ont des larves très différentes. Ainsi la minuscule larve de *Perithemis* est assez superficiellement semblable à un petit Sympetrinae et ne semble partager avec *Diastatops* ou *Nannophyopsis* que le caractère (20), la larve de *Palpopleura* ressemble étonnamment à certaines larves de Sympetrinae comme les *Crocothemis* BRAUER, 1868 et ne partage que les caractères

(7) et (20) avec *Diastatops* ou *Nannophyopsis*, caractères de faible valeur ici puisque présents chez de nombreuses espèces de diverses sous-familles de Libellulidae.

Considérant maintenant le point de vue imaginal, rien n'indique, et de loin, un quelconque lien de parenté entre *Nannophyopsis* et *Diastatops* ou tout autre Palpopleurinae. Les Palpopleurinae sont généralement définis par les caractères alaires suivants (voir RIS 1909 et FRASER 1957): (1') arculus entre Ax1 et Ax2; (2') secteurs de l'arcus soulevés dès la base, jamais longuement fusionnés; (3') marge costale de l'aile antérieure avec une sinuosité dans sa partie anténodale (absent du genre *Perithemis*); (4') dernière anténodale incomplète; (5') côté basal du triangle discoïdal de l'aile postérieure aligné avec l'arcus; (6') Cuspl (= «midrib») droite; (7') Bqs présentes. *Nannophyopsis* ne possède aucun de ces caractères hormis le caractère (1'), que l'on retrouve dans de très nombreux genres et dans toutes les sous-familles, ainsi que dans les groupes externes et qui représente très probablement une plésiomorphie. Comme la nervation alaire des Palpopleurinae est très homogène, et que le caractère (3') paraît être unique au sein des odonates, il semblerait que cette sous-famille forme un groupe naturel.

Cette surprenante dualité entre larve d'un côté et adulte de l'autre peut se résoudre de plusieurs façons:

- Soit *Nannophyopsis* est effectivement apparenté à *Diastatops* et appartient au clade considéré monophylétique des Palpopleurinae. Ce cas de figure soulève d'intéressantes questions d'adaptation et de diversité imaginale. Il remet en cause la primauté des caractères adultes dans la taxonomie et la phylogénie du groupe et par voie de conséquence la monophylie des Brachydiplacinae bien sûr, mais aussi la monophylie et la pertinence d'autres sous-familles dont les définitions et les relations qui les lient sont basées sur des caractères imaginaires et alaires. Il apparaît ainsi que chaque sous-famille montre une diversité imaginaire plus grande que ce qui était admis jusqu'à maintenant, diversité brouillant souvent les pistes taxonomiques et phylogénétiques. De récents travaux semblent étayer cette hypothèse (voir ci-dessous). Une variante de ce cas de figure est de considérer les Palpopleurinae comme polyphylétiques avec le clade (*Nannophyopsis* + *Diastatops*) (+ *Zenithoptera* SÉLYS, 1869?) non directement apparenté aux autres genres. En effet, les larves des genres *Diastatops*, *Palpopleura* et *Perithemis* sont très différentes les unes des autres, et aucun caractère ou même combinaison de caractères ne semble les unir, alors que toutes les autres sous-familles ou groupes monophylétiques montrent une certaine cohésion larvaire. Le remarquable caractère (3') serait alors apparu par convergence dans différentes lignées.

Remarque: loin de s'opposer à cette hypothèse, il semble que certains genres de libellules présents en région néotropicale possèdent un proche homologue en région asiatique. Ainsi, l'apparence générale de la larve du genre *Elasmothermis* WESTFALL, 1988 est si proche de celle du genre *Onychothermis* BRAUER, 1868 qu'elles pourraient appartenir à un même genre; de même, entre autres exemples, le genre *Macrodiplax* BRAUER, 1868 possède une espèce asiatique et une autre américaine et les genres *Agrionoptera* BRAUER, 1864 et *Misagria* KIRBY, 1889 sont étrangement ressemblants et pourraient être groupe frère comme semble l'indiquer une première analyse de leur ADN mitochondrial (FLECK, non publié).

- Soit *Nannophyopsis* n'est pas apparenté à *Diastatops* ni à un quelconque Palpopleurinae. Les caractères larvaires seraient alors apparus par convergence, peut-être pour répondre

à des contraintes écologiques similaires. Ce cas de figure soulève pour la première fois le problème de la pertinence des caractères larvaires pour la taxonomie et la phylogénie de la famille. En effet, l'étude des larves de Libellulidae, par leurs "caractères moins dérivés" que ceux des adultes, ont récemment pu aider à améliorer la phylogénie et la taxonomie du groupe. Ainsi, par exemple, les genres *Nannophya* RAMBUR, 1842 et *Nannothemis* BRAUER, 1868, placés dans les Brachydiplacinae sont les groupes-frères de certains "Sympetrinae" comme *Cyanothemis* RIS, 1915, *Lepthemis* HAGEN, 1861 ou *Rhodothemis* RIS, 1911 (FLECK 2004), les genres *Micromacromia* KARSCH, 1889, *Allo-rhizucha* KARSCH, 1889 ou encore *Neodythemis* KARSCH, 1889, censés appartenir aux Tetrathemistinae, sont en réalité des Libellulinae, les genres *Onychothemis* BRAUER, 1868 (Onychothemistinae), *Elasmothemis* WESTFALL, 1988 (Trithemistinae), *Malgassophlebia* FRASER, 1956 (Tetrathemistinae) et *Olpogastra* KARSCH, 1895 (Zygonychinae) font partie d'un remarquable groupe monophylétique proche des *Zygonyx* HAGEN, 1869 (parallèlement, l'analyse de l'ADN mitochondrial donne des résultats identiques) (FLECK & al. en prép.). Les Palpopleurinae et *Nannophyopsis* seraient alors des exceptions chez les Libellulidae puisque des genres non apparentés présenteraient des larves très semblables et que des genres apparentés présenteraient des larves très différentes. Le remarquable caractère (4) et dans une moindre mesure le caractère (3) seraient alors apparus par convergence (parallélisme?) dans différentes lignées (les autres caractères dérivés, dont certains peu fréquents [comme les caractères (2), (6), (8), (10) ou (12)] se retrouvent quelquefois en partie dans d'autres genres a priori non apparentés).

Remarque: la découverte des larves de certains groupes fossiles a également eu récemment un certain impact sur la phylogénie. Ainsi, la larve des Isophlebioptera, de type zygoptère, placerait le groupe à la base des Epiroctophora et la larve de l'énigmatique famille des Aeschnidiidae (considérée comme un sous-ordre par certains auteurs) placerait cette étrange famille dans les Libelluloidea (FLECK & NEL 2003).

- Soit enfin, les caractères larvaires considérés ci-dessus comme des apomorphies sont en réalité des plésiomorphies pour le groupe – si l'on suppose que celui-ci a très fortement et très rapidement divergé des autres Libellulidae, et si l'on suppose qu'il existe de grosses lacunes phylogénétiques – et *Diastatops* représenterait un intermédiaire entre *Nannophyopsis* (placé à la base du clade et n'ayant pas encore acquis les caractères adultes dérivés) et les autres Palpopleurinae. Ce cas de figure quelque peu complexe implique que les larves les plus dérivées du clade auraient subi de nombreuses réversions.

Une des possibilités pour essayer de répondre à ce problème consisterait à séquencer l'ADN de *Nannophyopsis* et à l'intégrer dans une analyse phylogénétique.

Références bibliographiques

- FLECK G., 2003: Contribution à la connaissance des Odonates de Guyane française. Notes sur des larves des genres *Orthemis*, *Diastatops* et *Elga* (Anisoptera: Libellulidae). – *Odonatologica* 32(4): 335-344.
- FLECK G. & NEL A., 2003: Revision of the Mesozoic family Aeschnidiidae (Odonata: Anisoptera). – *Zoologica* 153: 1-172.
- FLECK G., 2004: La larve du genre *Cyanothemis* (RIS, 1915) (Odonata: Anisoptera: Libellulidae). Conséquences phylogénétiques. – *Annales de la Société Entomologique de France* 40(1): 51-58.

- FRASER F.C., 1957: A reclassification of the order Odonata. – Handbook Royal Zoological Society of New South Wales, Sydney, 133 pp.
- ORR A.G., 2001: An annotated checklist of the Odonata of Brunei with ecological notes and descriptions of hitherto unknown males and larvae. – International Journal of odonatology 4: 167-220.
- RIS F., 1909: Libellulinen monographisch bearbeitet, 1. – Collections Zoologiques du Baron Edm. de Sélys Longchamps 9: 1-120.
- SILSBY J., 2001: Dragonflies of the world. – CSIRO Publishing, Collingwood, Australie, 216 pp.
- YEH W.C. & LIEN J.C., 1995: Proven distribution of *Nannophyopsis clara* in Taiwan and morphological description of the ultimate instar larva (Odonata: Libellulidae). – Tombo 38 (1-4): 24-26.