

**ZONOCERUS** Stål, 1873 - Pyrgomorphinae**1/6***Zonocerus* Stål, 1873a, p. 51

Espèce-type : *Gryllus elegans* Thunberg, 1815, par désignation subséquente de Kirby (1910, p. 315), redésignation par la C.I.N.Z. (1971, opinion 969)

Genre afrotropical comprenant deux espèces : *Z. variegatus* d'Afrique occidentale et centrale, seule espèce présente dans notre zone d'étude, et *Z. elegans*, d'Afrique centrale (Angola, R.D. Congo ...) et australe.

**Clé** Clés pour distinguer les deux espèces : Dirsh (1966, 1970) - Schouteden (1914) - Vuillaume (1955a).

***Zonocerus variegatus*** (Linné, 1758)

(Criquet puant, Variegated grasshopper, Harlekenschrecke)

*Gryllus Locusta variegatus* Linné, 1758, p. 432

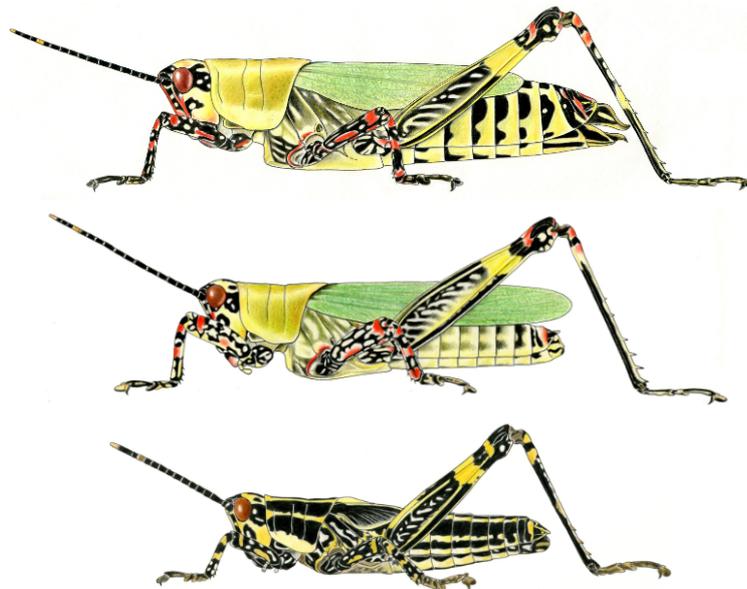
Type "America", perdu (Stål, 1873b, Kevan, 1962b et Marshall, 1983). Néotype (= holotype mâle de *Gryllus opacus* Thunberg, 1815), ZI Uppsala, désigné par Kevan (1962b)

Le Criquet puant, appelé également et beaucoup plus joliment Criquet bigarré ou panaché, est une espèce commune et un ravageur localement important de diverses cultures en régions forestière et préforestière. On se reportera pour plus de précisions sur cette espèce à notre synthèse (Chiffaud & Mestre, 1990) ainsi qu'à celles de Chapman *et al.* (1986), De Gregorio (1989a,b), COPR (1982), Steedman (1990) et Toye (1982). Les divers

travaux sur la bio-écologie postérieurs à ces synthèses en complètent les conclusions.

On peut à ce sujet se reporter à notre mise à jour bibliographique (2017) disponible sur notre site [Acridafrica](http://Acridafrica). La bibliographie indiquée ici n'en est qu'une partie, celle surtout axée sur la bio-écologie ou celle utile pour la répartition géographique.

*Zonocerus variegatus*  
femelle et mâle  
d'après Mestre (1988)  
et dernier stade juvénile mâle  
d'après Chiffaud & Mestre  
(1990)



- Syn.** *Acrydium sanguinolentum* De Geer, 1773, p. 489-490, pl. 40 : f. 9. Type perdu (Stål, 1873b). Néotype désigné par Kevan (1963a) = holotype de *Gryllus opacus* Thunberg [Stål, 1873b, p. 16, avec *Zonocerus variegatus*]  
*Gryllus opacus* Thunberg, 1815, p. 255. Type sans précision, sans localité. Holotype mâle, ZI Uppsala [Stål, 1873b, p. 16, avec *Zonocerus variegatus*]  
*Gryllus laevis* Thunberg, 1824, p. 393, 400-401. Type sans précision, localité inconnue ("Brasilia", par erreur). Holotype femelle (Kevan, 1963a), ZI Uppsala [Stål, 1873b, p. 17, avec *Zonocerus variegatus*]

**Citations bibliographiques**

*Acrydium sanguinolentum*  
-- De Geer, 1773, p. 489-490, pl. 40 : f. 9  
-- Olivier, 1791, p. (212, Criquet sanguinolent), 227  
*Acrydium variegatum*  
-- Olivier, 1791, p. (211, Criquet bigarré), 222

*Gryllus variegatus*  
-- Fabricius, 1775, p. 290 ~ 1781, p. 366 ~ 1787, p. 237 ~ 1793, p. 54  
*Gryllus Locusta variegatus*  
-- Gmelin, 1790, p. 2076  
-- Linné, 1758, p. 432 ~ 1764, p. 144 ~ 1767, p. 700

*Poecilocerus sanguinolentus*  
-- Audinet-Serville, 1831, p. 276 ~ 1838, p. 598-599  
*Poecilocera sanguinolenta*  
-- Burmeister, 1838, p. 624  
-- Graber, 1876, p. 84, 93, 138, pl. 9 : f. 114  
-- Walker, 1870a, p. 543

- Zonocerus elegans* (Err. dét., non présent en Afrique de l'Ouest)  
 -- Chopard, 1931, p. 628
- Zonocerus elegans elegans* (Err. dét., non présent en Afrique de l'Ouest)  
 -- Baccetti, 2004, p. 27
- Zonocerus sanguinolentus*  
 -- Kirby, 1902a, p. 83
- Zonocerus variegatus*  
 -- Abderahim *et al.*, 2018, p. 2590, 2592, 2596  
 -- Ademolu *et al.*, 2013a, p. 375-381 ~ 2013b, p. 41-44  
 -- Agarwala, 1953, p. 58, 59, 62, 68, fig. 72 ~ 1954, p. 301, 304, 312, 317  
 -- Amatobi, 1984, p. 70-76, 2 figs.  
 -- Anya, 1973, p. 64-76, 4 figs.  
 -- Appert, 1957, p. 46-47, fig. 4  
 -- Appert & Deuse, 1982, p. 66, 67, fig. 10  
 -- Bamidele & Muse, 2012, p. 61-73 ~ 2014, p. 72-75, 2 figs.  
 -- Baumgart, 1995, 19-28, 8 figs.  
 -- Bellier *et al.*, 1969, p. 87, 92  
 -- Bernays *et al.*, 1975, p. 33-45 ~ 1977a, p. 391-404, 4 figs. ~ 1977b, p. 85-87, 1 pl.  
 -- Biller *et al.*, 1994, p. 615-619, 1 fig.  
 -- Blackith & Verdier, 1961, p. 266, 267, 269  
 -- Boisson, 1961, p. 28  
 -- Bolívar, 1884b, p. 458 (clé), 460-461, 497 ~ 1886a, p. 342 ~ 1889b, p. 151 ~ 1893b, p. 175 ~ 1894, p. clxii ~ 1904c, p. 418 ~ 1905b, p. 225 ~ 1908c, p. 91  
 -- Boppré, 1991, p. 153-157  
 -- Boppré & Fischer, 1993, p. 1-21, 8 photos ~ 1994, p. 107-126 ~ 1999, p. 141-149  
 -- Bormans, 1881, p. 216  
 -- Brédo, 1929, p. 600-604, figs. 226-229  
 -- Brunel & De Gregorio, 1978, p. 103-123.  
 -- Bruner, 1920, p. 103  
 -- Buyckx, 1962, p. 358, 359, 614-615, figs. 239, 427  
 -- Chapman, 1961, p. 263-265, 269, figs. 1a,b, 4 ~ 1962, p. 11, 17-18, 60, figs. 4 (carte), 43 ~ 1964, p. 120  
 -- Chapman & Page, 1979, p. 271-288  
 -- Chapman *et al.*, 1977, p. 427-437, 6 figs. ~ 1978, p. 229-242, 10 figs. ~ 1986, p. 479-505.  
 -- Chevalier, 1931, p. 146-147, 254, 255, 256  
 -- Chiffaud & Mestre, 1990 ~ 1991a, p. 3 ~ 1991b, p. 1-16, 2 figs. (la pl. sans légende en p. 2 est une erreur éditeur, illustrent *Z. elegans*) ~ 1992, p. 330  
 -- Chopard, 1921, p. 53, pl. 2 : f. 7 ~ 1958a, p. 142  
 -- CINZ, 1971, p. 88-91  
 -- COPR, 1982, p. 42-44, fig. 10, carte 11  
 -- Cornes & Riley, 1972, p. 7  
 -- Coulibaly, 1969  
 -- Couturier *et al.*, 1984, p. 155, 156, 173-175, 177, 178, figs. 20-21  
 -- Dahdouh *et al.*, 1978, p. 476, 477, fig. 8  
 -- Davey *et al.*, 1959a, p. 82
- Zonocerus variegatus* (suite)  
 -- De Grégorio, 1978, 21p., 11 figs. ~ 1979, p. 761-773, 2 pls. ~ 1981, p. 27-32 ~ 1982, p. 245-255, 4 figs. ~ 1987a, p. 29-44, 8 figs. ~ 1987b (thèse) ~ 1988, p. 111-126 ~ 1989a, p. 3-14 ~ 1989b, p. 137-147  
 -- De Grégorio & Brunel, 1977, p. 642-652  
 -- De Grégorio & Duverger-Nedellec, 1984, p. 291-302  
 -- De Grégorio & Lauga, 1981, p. 15-23, 2 figs.  
 -- De Grégorio & Léonide, 1980, p. 103-105  
 -- Delarze & Jungclaus-Delarze, 1987, p. 11, fig. 1  
 -- Delarze & Le Gall, 1989, p. 277  
 -- Delattre, 1973, p. 50, 51, 52, pl. 10 : f. 50  
 -- Descamps, 1953, p. 599, 603, 605 ~ 1954, p. 176, 178, 180 ~ 1965a, p. 937 ~ 1965b, p. 1308 ~ 1968, p. 539, 540  
 -- Descamps & Le Breton, 1973, p. 107  
 -- Dialoke, 2013  
 -- Diop, 1987, p. 25, 45, 46, 47, 54, 79, 117, 134, 135, 141, 144  
 -- Dirsh, 1963b, p. 208 ~ 1964, p. 51 ~ 1965, p. 147, 148, fig. 109 ~ 1966, p. 69-70, fig. 27 ~ 1968, p. 429, 466, 468-469, tab. 2 (hors texte), figs. 11, 34 ~ 1970, p. 60-62, fig. 16 ~ 1975, p. 67, 68, fig. 26.1  
 -- Douro Kpindou *et al.*, 2000, p. 109-116  
 -- Duranton & Lecoq, 1980, p. 153, 156, 158, 160, figs. 2, 4, 6  
 -- Duranton *et al.*, 1982, nb. pages, figs. 59, 247, 441.7, 599 ~ 1987, p. 178, 183, 237, pl. II : f. 54, pl. 54 : f. 1-4  
 -- Eze, 2010, p. 1206-1211  
 -- Faber, 1909, p. 264-265, fig. 30  
 -- Fazoranti & Olagunju, 1985, p. 681-685  
 -- Finot, 1908, p. 29 (*Zonoceras* sic)  
 -- Fischer & Boppré, 1997, p. 267-281  
 -- Fishpool & Popov, 1994, p. 327  
 -- Forsyth, 1996, p. 18, 21, 35, 96, 117, 160  
 -- Ghaffar & Spencer, 1971, p. 37  
 -- Gillon, 1973a, p. 19, 40 ~ 1974a, p. 133 ~ 1974b, p. 458-460, 520-521, 523 (clé) ~ 1983, p. 300, 308  
 -- Golding, 1934a, p. 289 ~ 1940a, p. 543-550 ~ 1946, p. 9, 10-11, 13-14, 17, 20, 24, 34 ~ 1947, p. 80 ~ 1948, p. 521, 550-551, 579-583, 585, carte n°8  
 -- Hargreaves, 1926, p. 26 ~ 1927, p. 479-481 ~ 1928, p. 18 ~ 1929, p. 21-22 ~ 1933, p. 20 ~ 1937, p. 514  
 -- Heinrichs & Barrion, 2004, p. 74-76, 113, 114 (clé), figs. 70-71, 143-145  
 -- Hendrickx, 1943, p. 16-20, 3 figs.  
 -- Idowu, 1995, p. 247-252 ~ 1996, p. 1-6 ~ 1997, p. 199-203 ~ 2000, p. 119-125  
 -- Idowu & Modder, 1996, p. 7-14  
 -- Idowu & Sonde, 2003, p. 350-355  
 -- Iheagwam, 1979a, p. 760-765, 1 fig. ~ 1979b, p. 792-796, 1 fig. ~ 1980, p. 530-536, 2 figs. ~ 1981a, p. 458-464 ~ 1981b, p. 149-154, 1 fig. ~ 1983a, p. 339-341 ~ 1983b, p. 10-15, 1 fig. ~ 1985, p. 55-58, 1 fig.  
 -- Iheagwam & Ene-Obong, 1985, p. 157-163, 1 fig., 1 pl.
- Zonocerus variegatus* (suite)  
 -- Jacques-Felix, 1935, p. 33, 40-42, fig. 3  
 -- Jago, 1967b (clé), p. 242 ~ 1968, p. 224  
 -- Jerath, 1965, p. 243-251 ~ 1968, p. 27-32, 38, fig. 1  
 -- Joern & Gaines, 1990, p. 426, 430-432, 450-452, fig. 14.8, 14-9  
 -- Johnsen, 1970, p. 128, 130 ~ 1981a, p. 83 ~ 1981b, p. 152, fig. 1  
 -- Johnston, 1956, p. 160-162 ~ 1968, p. 97-98  
 -- Karny, 1907, p. 294  
 -- Karsch, 1888c, p. 355-356 ~ 1893, p. 82  
 -- Kaufmann, 1965, p. 426-436  
 -- Kekeunou, 2007, p. 64-66  
 -- Kekeunou *et al.*, 2007a, p. 457-462 ~ 2007b, p. 219-233, 1 fig. ~ 2010, p. 399-407, 4 figs. ~ 2014a, p. 88-101, 5 figs. ~ 2014b, p. 1529-1536 ~ 2015b, p. 125-134, 3 figs. ~ 2017, p. 239-243, 1 fig.  
 -- Kevan, 1956b, p. 974 ~ 1962b, p. 135 1963a, p. 74 75, 94, pl. 5 : f. 17-18 ~ 1969, p. 72-74 ~ 1977, p. 221-230  
 -- Kevan & Roy, 1971, p. 262  
 -- Kirby, 1910, p. 316  
 -- Knetsch, 1939, p. 6, 7, 19, 23, 30, figs. 1.30, 12.1  
 -- Koman, 1983, p. 118-125  
 -- Krauss, 1878, p. 60  
 -- Lamborn, 1914, p. 198, 203, 207, 212, pls. 19, 25 : f. 2  
 -- Launois, 1978b, p. 40, 49, 76-77, pl. D3 : f. 89, figs. 1-4  
 -- Launois-Luong, 1978b, p. 238, 239, 240 ~ 1980b, p. 776, 781, 783-784, 804-809, figs. 3-7  
 -- Launois-Luong & Launois, 1987, p. 178, 183, 237, pl. II : f. 54, pl. 54 : f. 1-4  
 -- Launois-Luong & Lecoq, 1989, p. 17-19, 1 carte  
 -- Lecoq, 1977, p. 4 ~ 1978a, p. 656, 657-658, 666, 670, fig. 42 ~ 1978b, p. 243, 244, 245, 246, 248 ~ 1980b (clé), p. 535, 537, photo 1 ~ 1984, p. 231, 232, 233 ~ 1988, p. 30-31, 117, figs. non numérotées  
 -- Lecoq & Kekeunou, 2019, p. 254-259, 3 photos  
 -- Le Gall & Mestre, 1986, p. 46, 60  
 -- Le Gall *et al.*, 1998, p. 9-13, 3 figs ~ 2003, p. 435-440, 5 figs  
 -- Mallamaire, 1934, p. 441-444, 446, 469, pl. 1 ~ 1937, p. 21-23, pl. 4 ~ 1948, p. 632, 633  
 -- Mancion & Alibert, 1936, p. 39  
 -- Mariño-Pérez, 2020, p. 30-32, figs. 1i, 7, 10, 11, 16  
 -- Mariño-Pérez & Song, 2017, p. 90, 95, 98, 103-105, figs. 4A, 9, 10  
 -- Marshall, 1983, p. 394,  
 -- Mayné, 1914, p. 590-593, figs. 195-196 ~ 1917, p. 6, 8, 9, 22, 74, 80, pl. 5 : f. 3  
 -- McCaffery, 1982, p. 111-115  
 -- McCaffery & Page, 1978, p. 465-472 ~ 1982, p. 85-90  
 -- McCaffery *et al.*, 1978, p. 589-606  
 -- Medler, 1980, p. 37  
 -- Messi *et al.*, 2006, p. 23-30, 3 figs.  
 -- Mestre, 1988, p. 58-59, fig. 1, 1 carte

*Zonocerus variegatus* (suite)

- Mestre & Chiffaud, 1997, p. 115 ~ 2006, p. 17, 303-305, 1 fig. non numérotée, 1 carte
- Mestre *et al.*, 2001, p. 311
- Modder, 1984a, p. 527-531 ~ 1984b, p. 239-247 ~ 1986, p. 41-52 ~ 1994, p. 391-406 ~ 1996, p. 157-163 ~ 1997, p. 283-291, 2 figs.
- Modder & Tamu, 1996, p. 189-196
- Muse, 1998, p. 33-38, 2 figs. ~ 2000, p. 1-6, 2 figs ~ 2007, p. 17-26, 5 figs
- Nwana, 1984, p. 273-278, 2 figs.
- Ogiangbe *et al.*, 2007, p. 108, 110, fig. 2
- Okonkwo *et al.*, 2011, p. 393-404
- Otte, 1994b, p. 94-95
- Oyidi, 1967 ~ 1968a ~ 1968b ~ 1972a ~ 1972b ~ 1974, p. 86-87 ~ 1976, p. 84, 92 ~ 1977, p. 4, 13, 19 ~ 1978, p. 5, 10, 11 ~ 1985, p. 60, 62, 63, 65, 66
- Page, 1978, p. 270-277, 4 figs ~ 1980, p. 621-633, 7 figs.
- Page & McCaffery, 1979, p. 277-288, 10 figs.
- Page *et al.*, 1980, p. 151-163, 7 figs
- Paraíso *et al.*, 1992, p. 133-141, 5 figs. ~ 2012, p. 25-26, 51
- Pastre *et al.*, 1988, p. 10, 80-85, 4 figs. non numérotées
- Peacock, 1913, p. 214, 216, 218-219, pls. 26, 27 : f. 2
- Phipps, 1962, p. 14, 16, 20 ~ 1965, p. 306 ~ 1970, p. 322 ~ 1971, p. 71-97, 1 fig.

*Zonocerus variegatus* (suite)

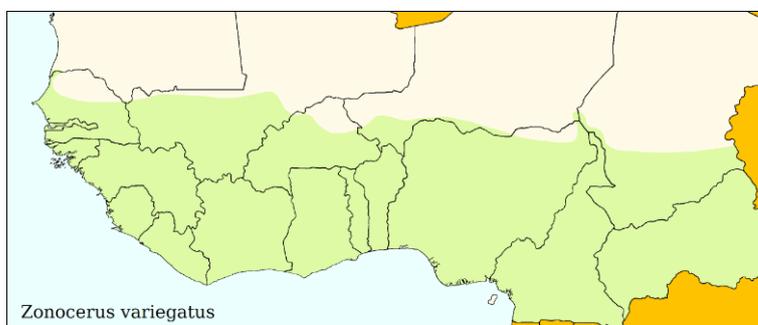
- Popov, 1985c, p. 45, 60-62, 105, fig. 13, pl. 1 ~ 1988, p. 1, 15, 36-37, 46-48, figs. 6, 24 ~ 1989, p. 30-31, figs. non numérotées
- Popov *et al.*, 1990, p. 72-73, pl. 5
- Pujol, 1957, p. 246
- Rehn, 1901b, p. 121 ~ 1914, p. 99
- Risbec, 1950a, p. 120, 424-425
- Risbec & Mallamaire, 1949, p. 73
- Rowell & Hemp, 2015, p. 161-163, 164, figs. Pyrg. 180-183, carte Pyrg. 28
- Roy, 1960, p. 200 ~ 1962, p. 118-119 ~ 1964a, p. 1174 ~ 1969a, p. 209, 222, 231 ~ 2003, p. 320-321, 379, 385
- Roy & Mestre, 2020, p. 82, 98, 100
- Schmutterer, 1969, p. 32
- Schouteden, 1914, p. 466-470, figs. 1, 2, pls. 13: f. 1-2, 14 ~ 1931, p. 22-23, fig. 4
- Seino & Njoya, 2018, p. 104, 105, 106, 107,, 108, fig. 1f
- Seino *et al.*, 2013a, p. 13-19, figs. 1-5 ~ 2013b, p. 294, 295, 296, 297 ~ 2013c, p. 29, 31, 32, fig. 1f
- Silvie *et al.*, 1989, p. 276
- Sjöstedt, 1910, p. 4 ~ 1931b, p. 3
- Song *et al.*, 2020, p. 3, 4, 5, fig. 1-3
- Stauffer & Whitman, 1997, p. 248-251, 253-255, 264-265, figs.. 12.17, 12.21, 12.22
- Stål, 1873b, p. 16-17 (partie)
- Steedman, 1990, p. 124-127, figs. 127-128, pl. 4
- Tamu, 1995, p. 329-338, 4 figs.

*Zonocerus variegatus* (suite)

- Tamu & Modder, 1997, p. 341-347, 1 fig.
- Taylor, 1972b, p. 661-667, 1 fig.
- Timbilla & Lawson, 2014, p. 3472-3478, 3 figs.
- Timbilla *et al.*, 2015, p. 1-15, 5 figs
- Toye, 1969, p. 125-127, pl. 1a,b ~ 1970, p. 19-28, 5 figs. ~ 1971, p. 384-392, 2 figs. ~ 1982, p. 1-7
- Tuzet & Zuber-Vogeli, 1953, p. 487-494, 4 figs.
- Uvarov, 1928, p. 312-315, fig. 110 ~ 1966, p. 204, 370, 402 ~ 1977, nb. pages, figs. 91-93
- Vayssière, 1955, p. 242
- Vayssière & Mimeur, 1924, p. 189 ~ 1925, p. 208-210, pl. 2 : f. 4 ~ 1926, p. 7-8, pl. 4 : f. 4
- Vilardebo, 1948, p. 324-329, figs. ~ 1953, p. 448-450, 3 figs. ~ 1954a ~ 1954b, p. 302-310, 9 figs.
- Vuillaume, 1953a, p. 451-452 ~ 1953c, p. 161-170 ~ 1954a, p. p. 147-156, 8 figs. ~ 1954b, p. 242-249, 5 figs. ~ 1954c, p. 489-494, 6 figs ~ 1955a, p. 121-198, 27 figs. ~ 1955b, p. 161-193, 7 figs.
- Vuillet, 1934, p. 873-875
- Waller *et al.*, 2007, p. 114-115 (*Zonoceros* sic)
- Whitman, 1990, p. 359, 366, 370, 372, 374, 376, 377, fig. 12.5, pl. 1 : f. c
- Youdeowei, 1974
- Zacher, 1921, p. 141
- Zahid *et al.*, 2021, p. 105

**Distribution géographique**

"Ashanti" (Kirby, 1902a) - **Bénin** (Baumgart, 1995 • Chiffaud & Mestre, 1990 • Douro Kpindou *et al.*, 2000 • Fishpool, *comm. pers.* • Fishpool & Popov, 1984 • Jerath, 1965 • Mallamaire, 1948 • Mestre, 1988 • Mestre & Chiffaud, 1997, 2006 • Mestre *et al.*, 2001 • Modder, 1997 • Paraíso *et al.*, 1992, 2012 • Popov *et al.*, 1990 • *mat. exam.*) - **Burkina Faso** (Chiffaud & Mestre, 1990 • Dahdouh *et al.*, 1978 • Dirsh, 1965 • Duranton & Lecoq, 1980 • Lecoq, 1977, 1978a, 1984 • Mallamaire, 1948 • Mestre, 1988 • Mestre & Chiffaud, 1997, 2006 • Popov *et al.*, 1990) - **Cameroun** (Bolívar, 1884b, 1908c • Bruner, 1920 • Chiffaud & Mestre, 1990 • Descamps, 1953, 1954 • Dirsh, 1965, 1966, 1970 • Faber, 1910 • Jago, 1968 • Johnsen, 1970 • Karsch, 1888c • Kekeunou *et al.*, 2007, 2010, 2014a • Kevan, 1956b • Kirby, 1902a • Krauss, 1878 • Messi *et al.*, 2006 • Mestre, 1988 • Mestre & Chiffaud, 1997, 2006 • Popov *et al.*, 1990 • Seino & Njoya, 2018 • Seino *et al.*, 2013b,c • Sjöstedt, 1910 • *mat. exam.*) - **Côte d'Ivoire** (Baccetti, 2004 • Chevalier, 1931 • Chiffaud & Mestre, 1990 • Couturier *et al.*, 1984 • Delarze & Jungclaus-Delarze, 1987 • Delarze & Le Gall, 1989 • Dirsh, 1965 • Finot, 1908 • Gillon, 1973a, 1974a,b • Le Gall & Mestre, 1986 • Mallamaire, 1937, 1948 • Mestre, 1988 • Mestre & Chiffaud, 1997, 2006 • Popov, 1985c, 1988 • Popov *et al.*, 1990 • Vilardebo, 1948 • Vuillaume, 1954 • Vuillet, 1934 • *mat. exam.*) - **"French Sudan"** (Dirsh, 1966 • Golding, 1948) - **Gambie** (Bolívar, 1893b • Golding, 1948 • Johnsen, 1981a • Mestre, 1988 • Mestre & Chiffaud, 2006 • *mat. exam.*) - **Ghana** (Chapman, 1961, 1962, 1964 • Chiffaud & Mestre, 1990 • Dirsh, 1964, 1965, 1966, 1970 • Golding, 1948 • Jago, 1967b, 1968 • Johnsen, 1970 • Kaufmann, 1965 • Mestre, 1988 • Mestre & Chiffaud, 1997, 2006 • Mestre *et al.*, 2001 • Popov *et al.*, 1990 • Timbilla & Lawson, 2014 • *mat. exam.*) - **"Golfe de Guinée"** (a priori Guinée Équatoriale continentale) (Bolívar, 1886a) - **Guinée** (Bolívar, 1904c • Chiffaud & Mestre, 1990 • Chopard, 1958a • Dirsh, 1963b • Golding, 1948 • Jacques-Felix, 1935 • Jago, 1968 • Johnsen, 1970 • Koman, 1983 • Mallamaire, 1937, 1948 • Mestre, 1988 • Mestre & Chiffaud, 1997, 2006 • Popov *et al.*, 1990 • Pujol, 1957 • Roy, 2003 • Vilardebo, 1948, 1953, 1954b • *mat. exam.*) - **"Guinée"** (Karsch, 1888c) - **Guinée-Bissau** (Bolívar, 1908c) - **Liberia** (Chiffaud & Mestre, 1990 • Dirsh, 1964, 1965, 1966, 1970 • Fishpool, *comm. pers.* • Jerath, 1965 • Johnsen, 1970, 1981b • Mestre, 1988 • Mestre & Chiffaud, 1997, 2006 • Popov *et al.*, 1990) - **Mali** (Boisson, 1961 • Chiffaud & Mestre, 1990 • Chopard, 1931 • Davey *et al.*, 1959a • Descamps, 1965a,b • Dirsh, 1970 • Jago, 1968 • Mallamaire, 1948 • Mestre, 1988 • Mestre & Chiffaud, 1997, 2006 • Popov, 1985c, 1988 • Popov *et al.*, 1990 • Vayssière & Mimeur, 1924 • *mat. exam.*) - **Mauritanie** (Mestre & Chiffaud, 1997, 2006 • *mat. exam.*) - **Niger** (Chiffaud & Mestre, 1990, 1991a, 1992 • Dirsh, 1964 • Fishpool, *comm. pers.* • Fishpool & Popov, 1984 • Kirby, 1902a • Launois-Luong, 1978b, 1980b • Mallamaire, 1948 • Mestre, 1988 • Mestre & Chiffaud, 1997, 2006 • Popov *et al.*, 1990 • *mat. exam.*) - **Nigeria**



(Ademolu *et al.*, 2013a,b • Amatobi, 1984 • Anya, 1973 • Bamidele & Muse, 2012, 2014 • Bernays *et al.*, 1975, 1977 • Chapman & Page, 1979 • Chiffaud & Mestre, 1990 • Cornes & Riley, 1972 • Dialoke, 2013 • Dirsh, 1964, 1965, 1966, 1970 • Eze, 2010 • Fasoranti & Olagunju, 1985 • Golding, 1934a, 1940a, 1946, 1947, 1948 • Idowu & Modder, 1996 • Idowu & Sonde, 2003 • Iheagwam, 1980, 1981a, 1981b, 1983a, 1983b • Jago, 1968 • Jerath, 1965, 1968 • Johnsen, 1970 • Lamborn, 1914 • McCaffery, 1982 • McCaffery & Page, 1978, 1982 • McCaffery *et al.*, 1978 • Medler, 1980 • Mestre, 1988 • Mestre & Chiffaud, 1997, 2006 • Nwana, 1984 • Okonkwo *et al.*, 2011 • Oyidi, 1967, 1968ab, 1972ab, 1974, 1976, 1977, 1978, 1985 • Page, 1978, 1980a, 1980b • Page & McCaffery, 1979 • Peacock, 1913 • Popov *et al.*, 1990 • Tamu, 1995 • Tamu & Modder, 1997 • Taylor, 1972b • Toye, 1969, 1970, 1971, 1982 • *mat. exam.*) - **R. centrafricaine** (Chiffaud & Mestre, 1990) - **Sénégal** (Audinet-Serville, 1831, 1838 • Bolívar, 1884b • Chiffaud & Mestre, 1990 • Descamps & Le Breton, 1973 • Diop, 1987 • Dirsh, 1964, 1965 • Golding, 1948 • Jago, 1968 • Krauss, 1878 • Mestre, 1988 • Mestre & Chiffaud, 1997, 2006 • Pastre *et al.*, 1988 • Popov *et al.*, 1990 • Risbec, 1950a • Roy, 1962, 1969a • Walker, 1870a • Zacher, 1921 • *mat. exam.*) - **"Sénégalie"** (Burmeister, 1838) - **Sierra Leone** (Bolívar, 1905b • Chiffaud & Mestre, 1990 • Dirsh, 1964, 1965, 1966, 1970 • Golding, 1948 • Hargreaves, 1926, 1927, 1928, 1930, 1933, 1937 • Jago, 1968 • Kevan & Roy, 1971 • Kirby, 1902a • Mestre, 1988 • Mestre & Chiffaud, 1997, 2006 • Phipps, 1962, 1965, 1970 • Popov *et al.*, 1990 • Roy, 1964a • Roy & Mestre, 2020 • Sjöstedt, 1931b • *mat. exam.*) - **"Soudan nigérien"** (= Mali) (Vayssière & Mimeur, 1925, 1926) - **Tchad** (Abderahim *et al.*, 2018 • Chiffaud & Mestre, 1990 • Descamps, 1990 • Golding, 1948 • Mestre, 1988 • Mestre & Chiffaud, 1997, 2006 • Popov *et al.*, 1990 • Silvie *et al.*, 1989 • *mat. exam.*) - **Togo** (Bolívar, 1894 • Chiffaud & Mestre, 1990 • De Grégorio, 1978, 1979, 1981, 1982, 1987a,b, 1988 • De Grégorio & Brunel, 1977 • De Grégorio & Duverger-Nedellec, 1984 • De Grégorio & Lauga, 1981 • De Grégorio & Léonide, 1980 • Fishpool, *comm. pers.* • Fishpool & Popov, 1984 • Karsch, 1893 • Mallamaire, 1948 • Mancion & Alibert, 1936 • Mestre, 1988 • Mestre & Chiffaud, 1997, 2006 • Mestre *et al.*, 2001 • Popov *et al.*, 1990 • Vayssière, 1955 • *mat. exam.*) - **AO** (Appert, 1957 • Boppré & Fischer, 1993 • Chevalier, 1931 • Chiffaud & Mestre, 1991b • COPR, 1982 • Fischer & Boppré, 1997 • Duranton *et al.*, 1982, 1987 • Gillon, 1983 • Jago, 1968 • Kevan, 1977 • Kirby, 1910 • Launois, 1978b • Launois-Luong & Launois, 1987 • Launois-Luong & Lecoq, 1989 • Lecoq, 1978b, 1980b, 1988 • Mallamaire, 1948 • Phipps, 1971 • Popov, 1985c, 1988, 1989 • Popov *et al.*, 1990 • Pujol, 1957 • Risbec, 1950a • Risbec & Mallamaire, 1949 • Roy, 1960 • Steedman, 1990 • Uvarov, 1928 • Vayssière, 1955 • Vayssière & Mimeur, 1925, 1926 • Youdeowei, 1974)

L'espèce est surtout fréquente, parfois très abondante, dans les zones forestière et guinéenne. La limite nord de l'aire de répartition est plus ou moins celle de la zone soudanienne.

Si c'est déjà en partie le cas dans la zone des savanes préforestières guinéennes, elle se localise dans cette vaste région soudanienne de plus en plus sèche aux milieux humides favorables, dépressions et mares plus ou moins pérennes, les zones irriguées, les bords des rivières et des fleuves comme le Sénégal ou le Niger et leurs bassins d'inondation (delta intérieur du Niger au Mali, pourtour du lac Tchad...) qui permettent une occasionnelle expansion de l'espèce sous climat sahélien.

### Iconographie

L'espèce étant commune, visuellement attrayante et facile à photographier, on trouve de nombreuses photographies d'imagos et de juvéniles sur Internet, ainsi que sur *Z. elegans* (avec parfois des erreurs de détermination). Elle est même illustrée sur quelques timbres postaux (Mariño-Pérez, 2020). Ces deux espèces très bigarrées, dont les aires de répartition sont légèrement chevauchantes hors de notre zone d'étude, sont cependant très caractéristiques et faciles à distinguer.

**Habitus** (juv.: Boppré & Fischer, 1993 • Buyckx, 1962 • Chiffaud & Mestre, 1990 • De Grégorio, 1978, 1979, 1987a,b • Dirsh, 1968 • Lecoq & Kekeunou, 2019 • Mayné, 1914 • Page, 1978 • Popov, 1989 • Rowell & Hemp, 2015 • Schouteden, 1914, 1931 • Vilardebo, 1948 • Vuillaume, 1954a ≠ *im.*: Boppré & Fischer, 1993 • Brédo, 1929 ♀ • Buyckx, 1962 ♂♀ • Chiffaud & Mestre, 1990 ♂♀ • Chopard, 1921 • COPR, 1982 ♂ • De Geer, 1773, sous *A. sanguinolentum* • De Grégorio, 1979, 1987b • Delattre, 1973 • Dirsh, 1965 ♂, 1966 ♀, 1968 ♂, 1970 ♂, 1975 ♂ • Duranton *et al.*, 1987 ♂♀ • Faber, 1910 • Heinrichs & Barrion, 2004 • Iheagwam, 1979b ♂♀ • Jacques-Felix, 1935 ♀ • Kevan, 1963a, holotypes ♂ *G. opacus* et *G. laevis* • Launois, 1978b ♂♀ • Launois-Luong & Launois, 1987 ♂♀ • Lecoq, 1980b, 1988 ♀ • Lecoq & Kekeunou, 2019 ♀ • Mallamaire, 1934 • Mariño-Pérez & Song, 2017 ♂ • Mayné, 1914, 1917 • Mestre, 1988 ♀ • Mestre & Chiffaud, 2006 ♀ • Page, 1978 • Pastre *et al.*, 1988 ♀ • Popov, 1985c, 1988 ♂ • Popov *et al.*, 1990 ♀ • Rowell & Hemp, 2015 • Schouteden, 1914 ♂ • Seino & Njoya, 2018 • Seino *et al.*, 2013c ♀ • Steedman, 1990 ♂ • Uvarov, 1928 ♂ • Vayssière & Mimeur, 1925, 1926 • Vilardebo, 1948 ♂♀ • Vuillaume, 1954a, 1955a, ♂♀) - **Autres morph.** (juv.: Chiffaud & Mestre, 1990 • De Grégorio, 1987a, b ≠ *im.*: Agarwala, 1953 • Chiffaud & Mestre, 1990 • De Grégorio, 1978, 1979 • Graber, 1876, sous *P. sanguinolenta* • Heinrichs & Barrion, 2004 • Launois, 1978 • Lecoq, 1988 • Mestre, 1988 • Pastre *et al.*, 1988 • Youdeowei, 1974) - **Anat.** (génit. ♂: Dirsh, 1965 ≠ spz.: Tuzet & Zuber-Vogeli, 1953 ≠ spz.: Tuzet & Zuber-Vogeli, 1953) - **Ooth.** (Brédo, 1929 • Chapman, 1961 • Chiffaud & Mestre, 1990 • Duranton *et al.*, 1982 • Popov *et al.*, 1990 • Toye, 1970 • Vuillaume, 1954a) - **Cytogén.**: Seino *et al.*, 2013a

La mosaïque et l'étendue des biotopes humides favorables, très variables selon les pays et les régions, rendent la limite nord sur la carte plus ou moins approximative et à préciser. Du fait également, comme pour beaucoup d'autres espèces, de l'absence d'informations ou de collectes dans certaines parties de ces régions septentrionales.

L'espèce est commune dans les régions tropicales humides d'Afrique centrale. Sa limite orientale s'étend sur une ligne allant depuis le nord de l'Angola jusqu'à l'Éthiopie, en passant par la R.D Congo, l'Ouganda, et l'ouest du Kenya.



*Acrydium sanguinolentum*  
d'après De Geer (1773)



Mali 1978, *Lopocerus sic*

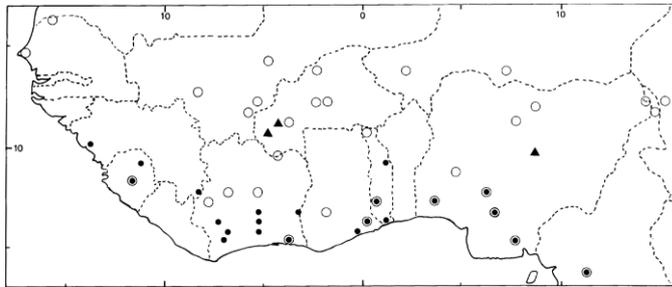
### Bio-écologie

Nous ne faisons ici qu'un bref résumé des connaissances bio-écologiques et renvoyons pour plus de détails aux synthèses indiquées en introduction. La bibliographie indiquée se limite également à quelques références.

*Zonocerus variegatus* une espèce herbi-thamnicole qui apprécie les milieux plus ou moins ouverts à végétation herbacée et ligneuse basse, particulièrement ceux remaniés par l'homme, plantations, cultures diverses, jachères et friches, jardins et divers milieux à végétation secondaire, par exemple les abords de villages ou les bords de pistes. Il est absent des savanes purement graminéennes, notamment des savanes hautes à Andropogonées (Gillon, 1973a, 1974a).

### Cycle vital

L'espèce est univoltine avec un long développement embryonnaire mais très variable selon les conditions éco-climatiques générales. La carte ci-dessous fait une synthèse des cycles observés selon les régions.



○ pop. saison des pluies, ● pop. saison sèche  
 ● pop. saison sèche et saison des pluies, ▲ intermédiaire  
 d'après Chiffaud & Mestre (1990)

Dans les régions nord-soudaniennes, le passage de la saison sèche se fait sous forme d'oeufs avec une longue diapause embryonnaire. Les éclosions ont lieu à partir de février et les juvéniles s'observent jusqu'en juillet. Les imagos sont essentiellement abondants au coeur de la saison des pluies, de juillet à septembre, disparaissant progressivement ensuite jusqu'en novembre, voire décembre.

Dans les zones forestière et guinéenne, la situation est plus complexe et d'apparence hétérogène avec existence ou non de deux vagues d'apparition des juvéniles et des imagos, et, dans les deux cas d'une diapause embryonnaire plus ou moins longue. Quand ces deux populations sont signalées, avec une présence sous forme juvénile ou imaginale toute l'année, on distingue classiquement d'après les imagos, une population de saison sèche, une autre de saison des pluies, populations d'abondance inégale et peu ou pas chevauchantes à l'état imaginal. La première, la plus abondante, correspond schématiquement à des éclosions en fin d'année et apparition des imagos en début d'année suivante (décembre-janvier à juin), la seconde avec des éclosions démarrant avec la saison pluvieuse et des imagos au coeur de celle-ci jusqu'à l'arrivée de la saison sèche (juin-juillet à novembre). Mais en fait, ainsi que le montre la carte, des situations avec seulement l'une ou l'autre de ces populations ont été également signalées dans ces mêmes zones méridionales. Nous renvoyons aux synthèses indiquées pour plus de détails sur les

interprétations parfois contradictoires de cette variabilité réelle ou apparente (échantillonnage inadapté ?) qu'il serait trop long d'analyser ici.

Sur le terrain, le développement juvénile se fait en 6 stades (Ademolu *et al.*, 2013 ; De Gregorio, 1987a ; Kekeunou *et al.*, 2014a ; Popov, 1990). En élevage, des nombres différents, notamment 5 stades, ont été parfois signalés en proportion significative (Chapman *et al.*, 1977 ; Iheagwam, 1980).

### Grégarisme

A l'éclosion, le premier stade montre un comportement fortement grégaire, tant dans la journée que pendant la nuit où les insectes se concentrent en grimpant sur les tiges et en se serrant les uns contre les autres. Les femelles ayant tendance à pondre de manière groupée sur certains sites à l'ombre de la végétation, on peut avoir de grandes quantités de juvéniles éclosant aux mêmes endroits. Ce comportement grégaire se maintient pendant le début du développement juvénile mais la cohérence des groupes devient plus lâche chez les stades âgés, notamment à partir du quatrième stade qui mènent une vie de plus en plus solitaire. Les imagos ont également un comportement le plus souvent solitaire, même si des densités locales élevées peuvent être observées mais la part du véritable grégarisme de la concentration engendrée par les caractéristiques du milieu est difficile à apprécier. Le regroupement des pontes dans des zones ombragées favorables entraîne une concentration parfois importante des femelles.

De petits vols (quelques mètres ou dizaines de mètres) sont possibles notamment chez les individus les plus macroptères. Les imagos présentent en effet une grande variabilité morphométrique (taille et forme) individuelle ou populationnelle (y compris en rapport avec les saisons) concernant aussi le développement alaire (brachyptérisme prononcé à macroptérisme).

### Régime alimentaire

L'espèce est très polyphage et ambivore. Des listes de la diversité des plantes consommées pourront être trouvées dans De Gregorio & Brunel (1977), Koman (1983) et Chiffaud & Mestre (1990). Bernays *et al.* (1975), notamment, ont analysé le lien entre plantes consommées et développement et survie de l'insecte. Ils montrent que beaucoup de plantes observées ingérées dans la nature ne permettent pas une bonne survie de l'insecte, notamment de nombreux ligneux, alors même qu'elles font partie des cultures soumises à dégâts.

Cette large polyphagie fait que de nombreuses cultures sont parfois attaquées avec des dégâts pouvant être importants du fait de la fréquence et de l'abondance de l'insecte dans les zones forestière et guinéenne. Parmi ces cultures, nous citerons le manioc qui est une des plantes préférées dans ses zones de culture, mais aussi divers ligneux comme les caféiers ou les *Citrus*, ainsi que les bananiers et diverses plantes maraichères ou ornementales. En dehors des dégâts sur les feuilles et fleurs des plantes en développement, les attaques sur les jeunes pousses sont un des problèmes fréquents, dont les pépinières de ligneux. La lutte chimique a été longtemps la méthode privilégiée dans les cultures de rente, notamment sur les concentrations du premier stade juvénile.

**Aposématisme et alimentation**

*Zonocerus* a une coloration générale très voyante, clairement aposématique, tant chez les juvéniles que chez les imagos. De fait, divers Vertébrés ont été signalés comme évitant leur consommation malgré des données parfois contradictoires. Une consommation humaine après cuisson (bouilli, frit) est cependant pratiquée en divers endroits.

Comme d'autres Pyrgomorphidae, le Criquet puant possède une glande répugnatoire débouchant dorsalement entre les deux premiers tergites abdominaux dont les sécrétions à l'odeur désagréable sont à l'origine du qualificatif de puant. La consommation de plantes contenant des alcaloïdes et le stockage de ceux-ci par l'insecte a été mis en évidence (Bernays *et al.*, 1977b ; Biller *et al.*, 1994). Ces substances toxiques sont un élément important pour la répulsivité défensive de l'insecte, y compris de ses oeufs.

Parmi ces plantes, *Chromolaena odorata*, Astéracée invasive objet de nombreuses publications, qui, arrivée dans les années 1930, a rapidement colonisé l'Afrique tropicale humide formant des fourrés bas parfois très denses. L'insecte se montre très attiré par cette plante riche en alcaloïdes pyrrolizidiniques et leur présence conjointe a été souvent soulignée, montrant des milieux favorables pour *Zonocerus* (voir entre autres Boppré & Fischer, 1993, 1994, Modder, 1996, et Timbilla *et al.*, 2015). Même si la plante offre gîte et couvert favorables à l'insecte, ainsi que des sites pour les pontes à l'abri de son couvert, elle ne permet pas une bonne survie globale de l'insecte. L'accès facile aux alcaloïdes de la plante paraît un des éléments importants de cette relation. La part des divers facteurs de cette "association" reste donc encore à préciser.