

## **DESCRIPTION DU KOUPREY PAR ACHILLE URBAIN**

#### **Alexandre HASSANIN** <sup>1</sup>

Communication présentée à la séance de l'Académie Vétérinaire de France Parc zoologique de Paris - 23 octobre 2014

# **RÉSUMÉ**

Le Kouprey est un bœuf sauvage, aussi appelé bœuf gris du Cambodge, qui a très probablement disparu depuis les années 1980. Il fut décrit par le Pr. Achille Urbain en 1937 sous le nom scientifique de *Bos* (*Bibos*) sauveli, l'utilisation du sous-genre *Bibos* suggérant des affinités phylogénétiques avec le Gaur et le Banteng, deux bovins sauvages que l'on rencontre encore au Cambodge. Je décris ici le contexte de la découverte du Kouprey, sa distribution géographique au XX<sup>e</sup> siècle, puis ses caractéristiques morphologiques.

Mots-Clés: Kouprey; Bos sauveli; Mammalia; Bovidae; Cambodge; Muséum national d'Histoire naturelle.

#### **ABSTRACT**

The Kouprey is a wild ox, also known as Cambodian grey ox, which probably disappeared since the 1980s. It was described scientifically by Pr. Achille Urbain in 1937 under the name of Bos (Bibos) sauveli, the subgenus Bibos suggesting phylogenetic affinities with Gaur and Banteng, two wild oxen which are still living in Cambodia. Here I describe the context of the Kouprey's discovery, its geographic distribution in the 20th century and its morphological characteristics.

Key-Words: Kouprey; Bos sauveli; Mammalia; Bovidae; Cambodia; Muséum national d'Histoire naturelle.

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Institut de Systématique, Évolution, Biodiversité - ISYEB - UMR 7205 - CNRS, MNHN, UPMC; UPMC Univ. Paris 06, Sorbonne Universités; 57 rue Cuvier, CP51, F-75005, Paris, France; E-mail: Hassanin@mnhn.fr

#### **INTRODUCTION**

Le Kouprey est une espèce de bœuf sauvage du Cambodge décrite en 1937 par le Pr. Achille Urbain sous le nom scientifique de *Bos (Bibos) sauveli*. Cette espèce est actuellement classée « en danger critique d'extinction » par l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN, 2014), mais tout porte à croire que ce taxon s'est définitivement éteint dans les années 1980. Alors que les écrits des années 1870 révèlent que le Kouprey était à cette époque le plus commun des trois bœufs sauvages du Cambodge (Janneau, 1870 ; Garnier, 1873), déjà en 1937, lors de sa description par Urbain, il était considéré comme rare. Conscient d'assister à une chute brutale des effectifs en raison d'une trop forte pression cynégétique, le Dr. Dufossé préconisait, dès 1918, d'en interdire la chasse. Avec le recul, on regrette fortement que son avis n'ait pas abouti à la mise en place de mesures de protection drastiques.

Aujourd'hui, que reste-t-il du Kouprey? Finalement, assez peu d'éléments, ce qui explique d'ailleurs très certainement toutes les polémiques autour de son statut taxonomique (pour plus de détails à ce sujet, lire Hassanin [2015]). La littérature scientifique est peu fournie, puisque à peine quelques dizaines de références bibliographiques portent sur le Kouprey. Et il nous reste en outre seulement quelques dizaines de photographies (mettant en scène le plus souvent des chasseurs qui posent fièrement devant l'objectif) et un émouvant film documentaire réalisé par Charles H. Wharton en 1952. Quant au matériel propre à effectuer des analyses morphologiques ou génétiques, très peu subsiste, ce qui est assez problématique pour en savoir davantage. A ma connaissance, il n'existe que quatre squelettes complets de l'animal, tous provenant de mâles : deux au Muséum national d'Histoire naturelle à Paris (MNHN) et deux autres à l'Université de Harvard (Museum of Comparative Zoology). On compte également quelques dizaines de trophées de chasse, conservés soit dans des musées, soit chez des particuliers. Comme c'est souvent le cas pour les trophées de ruminants sauvages, la quasi-totalité de ceux de Kouprey proviennent de mâles âgés, la taille des cornes étant le critère cynégétique par excellence. Parfois, certains massacres réapparaissent lors de ventes aux enchères. En 2007, un premier trophée avait été adjugé pour la somme de 39 000 € à l'hôtel des ventes Les Andelys. En 2014, les « cornes du dernier kouprey », estimées entre 40 000 et 50 000 €, n'ont apparemment pas trouvé preneur à l'hôtel des ventes de Drouot. L'espèce Bos sauveli est pourtant inscrite à l'Annexe I de la convention sur le commerce international des espèces de faune et de flore sauvages menacées d'extinction (CITES), mais les spécimens collectés antérieurement à la signature de la convention de Washington (1973) échappent malheureusement à cette règlementation. Si, par je ne sais quel miracle, il subsistait encore quelques koupreys dans la nature (on se doit de rêver un peu!), j'ai bien peur que de telles pratiques commerciales ne les abattent à tout jamais.

### LA DÉCOUVERTE DU KOUPREY PAR ACHILLE URBAIN

C'est probablement en 1935 que le Pr. Achille Urbain entend parler pour la première fois du Kouprey. François Edmond-Blanc (1947) fait en effet référence à une conférence réalisée par Omer Sarraut à ce sujet au Grand Amphithéâtre du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris. Fils d'Albert Sarraut, ancien gouverneur de l'Indochine (1912-1914; 1917-1919), Omer Sarraut a été initié dès ses 14 ans à la chasse aux grands animaux. C'est ainsi qu'en vingt-cinq années passées en Indochine il fait malheureusement un grand carnage, abattant près de 400 grands bovidés (gaurs, bantengs, buffles d'eau, koupreys), 150 tigres, une centaine d'éléphants, etc. (Burnand *et al.*, 2009). À partir de 1936, Achille Urbain entretient des échanges épistolaires avec René Sauvel, vétérinaire au nord du Cambodge depuis 1929 (Borrel, 2014). Malgré ses obligations en tant que directeur du Parc zoologique de Paris (zoo

de Vincennes) depuis 1934, Achille Urbain se rend en personne au Cambodge en 1937 pour y recueillir les éléments nécessaires à la description du Kouprey. Sur place, René Sauvel a, de toute évidence, bien préparé l'arrivée du Pr. Urbain. En juillet 1936, il a en effet capturé un jeune mâle au nord du Cambodge, près du village de Tchep. Il offre cet animal à Urbain qui le ramène au zoo de Vincennes où il survit jusqu'en 1940. La veille de l'arrivée d'Achille Urbain au nord du Cambodge, René Sauvel a également chassé un mâle de 7 ans, que le professeur peut observer pour parfaire sa description du Kouprey. Pour finir, René Sauvel offre aussi une tête naturalisée d'un vieux mâle² (**Figure 1**). Dès son retour à Paris, Urbain rédige une note qu'il soumet au *Bulletin de la Société Zoologique de France*, dans laquelle il décrit « Le kou-prey ou bœuf gris cambodgien » (Urbain, 1937a). Le même article est publié dans la revue *Mammalia*, mais sous un intitulé légèrement différent : « Le kou-prey ou bœuf sauvage cambodgien » (Urbain, 1937b).

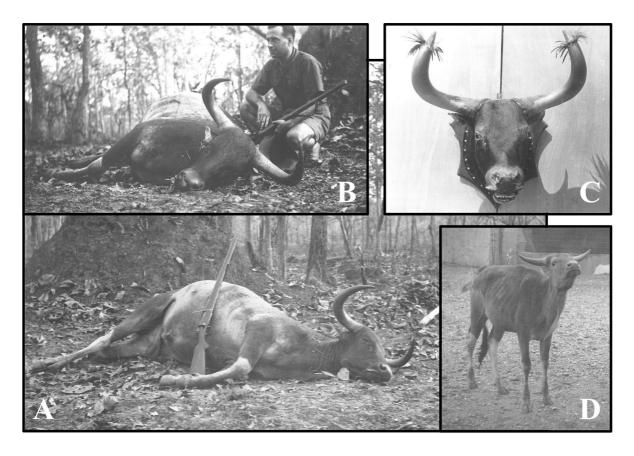


Figure 1. Les trois éléments offerts par le Dr. Vét. René Sauvel pour permettre la description scientifique du Kouprey par le Pr. Achille Urbain. (A) Un mâle de sept ans tué la vielle de l'arrivée d'Achille Urbain au nord du Cambodge (B) Le même animal pris en compagnie du Dr. Sauvel. (C) Une tête naturalisée d'un vieux mâle. Le taxidermiste de Saigon, A. Pietri, a malheureusement réalisé une chimère, puisque les étuis cornés de kouprey sont associés à une peau de bovin domestique (Edmond-Blanc, 1947). (D) Un jeune mâle, âgé de 2 ans, capturé près du village de Tchep au nord du Cambodge. La photographie a été réalisée à son arrivée au Parc zoologique de Paris en 1937. (Crédit photographique Achille Urbain).

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> Ce trophée a, semble-t-il, été rétrocédé à René Sauvel. Il est réapparu en décembre 2014 lors d'une vente aux enchères aux Andelys. Sachant qu'il s'agit d'un des deux spécimens de référence ayant servi à la description de l'espèce *Bos sauveli*, on ne peut que regretter que cet objet, d'intérêt scientifique et historique pour le MNHN, tombe entre les mains d'un collectionneur de trophées de chasse.

# OÙ POUVAIT-ON CROISER LE KOUPREY AU XX<sup>E</sup> SIÈCLE ?

Achille Urbain reste très vague quant à la distribution géographique du Kouprey. Il commence son article en indiquant qu' « Il existe dans certaines régions du Nord Cambodge un bœuf sauvage différent du Gaur (Bos (Bibos) gaurus H. Smith) et du Banteng (Bos (Bibos) banteng Raffles) ». En 1949, Sauvel fournit une carte précisant les limites géographiques des deux zones où ont été observés des koupreys. La première, appelée « tache Urbain », est celle d'où proviennent tous les spécimens étudiés par Urbain (Figure 2). Située sur la rive droite du Mékong, elle est délimitée au nord par les montagnes Dangreck qui marquent la frontière avec la Thaïlande et le Laos, à l'ouest par une ligne qui s'étend du village d'Anlong Veng jusqu'aux montagnes des Koulens et à l'est par une ligne qui part du village de Kompong Sralao pour aller jusqu'au village de Tchep. La seconde, appelée « tache Coolidge » par Sauvel (1949), est située sur la rive gauche du Mékong à l'est de la ville de Kratié et à environ 250 km à vol d'oiseau de la tache Urbain. Elle se situe entre deux affluents du Mékong, le Preck Té au nord et le Preck Chlong au sud, et cela jusqu'aux premiers contreforts de la chaîne annamitique à l'est, qui marque la frontière avec le Vietnam (Figure 2). Wharton (1957) puis Pfeffer & Kim-San (1967) mentionnent une troisième zone, appelée ici « tache Wharton » située dans la Réserve de Lomphat sur la rive gauche du Mékong et au sud de son affluent, la Srepok.

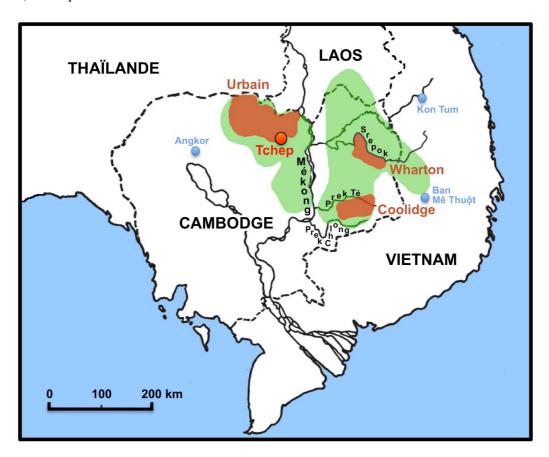


Figure 2. Distribution géographique du Kouprey et des forêts-clairières au XX° siècle. Carte modifiée d'après Pfeffer & Kim-San (1967). Les trois zones où ont été collectés des koupreys sont indiquées en rouge ; il s'agit des taches Urbain, Coolidge et Wharton. Le village de Tchep, d'où proviennent les trois spécimens étudiés par Achille Urbain, est signalé par un cercle rouge. Les forêts-clairières sont surlignées en vert ; elles incluent également les trois zones à koupreys.

Comme l'écrit Sauvel (1949), « le Kou-Prey est l'hôte permanent de la forêt-clairière ». La carte fournie par Pfeffer & Kim-San (1967) montre d'ailleurs que les forêts-clairières couvrent toutes les zones où ont été observés des koupreys. Ainsi, ces auteurs suggèrent que les koupreys devaient autrefois peupler « toute la zone de forêts-clairières du centre de l'Indochine, c'est-à-dire le nord et l'est du Cambodge et l'ouest du Viet-Nam », où Fraisse (1955) indique qu'il a chassé des koupreys dans la région comprise entre Kon Tum et Ban Mê Thuột (**Figure 2**).

# LE KOUPREY, UN ANIMAL SIGNALÉ BIEN AVANT SA DESCRIPTION SCIENTIFIQUE!

Dans son article de 1937, Achille Urbain écrit à propos du Kouprey que sa « présence a été signalée par quelques rares auteurs, en particulier par le docteur DUFOSSÉ (1) et plus récemment par R. VITTOZ (<sup>2</sup>). » Ces auteurs, d'ailleurs les seuls référencés dans la note d'Urbain, ont décrit cet animal respectivement en 1930 et 1933. Dufossé (1930) indique que l'on « distingue au Cambodge trois variétés de bœufs sauvages, le gris et le rouge, qui ont tous deux le même habitat, les mêmes mœurs et se chassent de la même façon, et le Gaur ». Puis, il fournit une description morphologique assez détaillée du Kouprey, allant même jusqu'à publier ce qui pourrait être la première photographie de l'animal (Figure 3). On y apprend notamment que le Kouprey « n'est pas catalogué au muséum de Paris », qu'il « devient malheureusement assez rare », alors que « Jadis, cette variété était la plus répandue au Cambodge ». Dans un ouvrage antérieur, daté de 1918, le Dr. Dufossé avait déjà rédigé un long paragraphe sur le Kouprey, préconisant notamment d'en interdire la chasse afin d'éviter son extinction. En cherchant encore un peu, on se rend compte que le Kouprey était déjà mentionné et bien décrit dans plusieurs livres publiés par des explorateurs français du début du XX<sup>e</sup> siècle, comme Henri Maître (1912), mais aussi de la fin du XIX<sup>e</sup> siècle, comme Edgard Boulangier (1888), Jean Moura (1883), Francis Garnier (1873) et Gustave Janneau (1870).

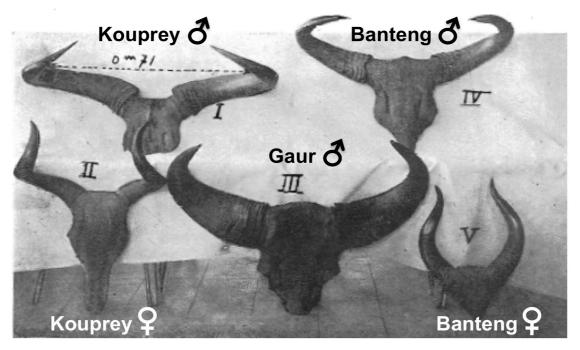


Figure 3. Massacres des trois espèces de bœufs sauvages du Cambodge (Dufossé, 1930). (Crédit photographique Dr. Dufossé).

Plus étonnant encore, la Ménagerie du Jardin des Plantes a accueilli en 1871, soit soixante-six ans avant la description scientifique du Kouprey, deux bœufs vivants en provenance du Cambodge. L'un était de toute évidence un beau kouprey mâle adulte (arrivé le 9 juillet et mort le 15 novembre, probablement à cause des premières gelées hivernales). Le second a été taxidermisé au MNHN et est actuellement conservé au Muséum d'histoire naturelle de Bourges ; il ressemble davantage à un zébu domestique, bien que son cornage soit tout à fait original (**Figure 4**). L'étude morphologique et moléculaire menée par Hassanin *et al.* (2006) suggère que ce dernier spécimen est soit issu de la domestication du Kouprey, soit un hybride entre une femelle kouprey et un mâle zébu.

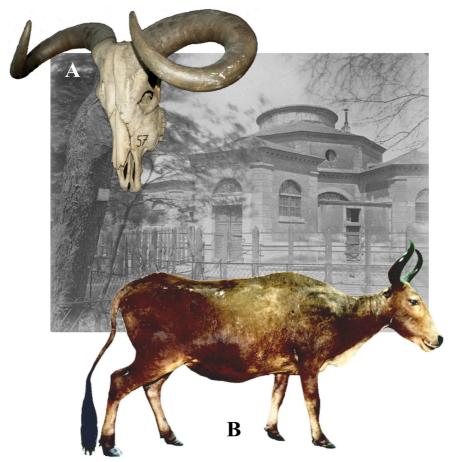


Figure 4. Bœufs du Cambodge arrivés vivants à la Ménagerie du Jardin des Plantes en 1871. (A) Crâne d'un mâle kouprey (MNHN 1871-350), arrivé le 9 juillet et mort le 15 novembre, probablement à cause des premières gelées hivernales (Crédit photographique Alexandre Hassanin). (B) Spécimen taxidermisé (MNHN 1871-576) (Crédit photographique Muséum d'histoire naturelle de Bourges). En arrière plan, la Rotonde de la Ménagerie en 1885. (Crédit photographique Bibliothèque du MNHN).

# PRINCIPALES CARACTÉRISTIQUES MORPHOLOGIQUES DU KOUPREY

La note publiée en 1937 par Achille Urbain est une description du Kouprey. Elle ne comporte pas véritablement de diagnose permettant de caractériser le Kouprey par rapport aux espèces supposées proches, comme le Banteng et le Gaur. Dans les paragraphes ci-dessous, j'ai essayé de compléter la description de l'animal en réalisant systématiquement des comparaisons avec les deux autres espèces de bovins sauvages du Cambodge, de façon à faire émerger les caractéristiques propres au Kouprey.

Apparence générale - Urbain (1937) considère qu'il s'agit d'un « animal très gracieux dont la morphologie externe est tout à fait différente de celle des Gaurs et des Bantengs ». De

même, Sauvel (1949) indique qu'il est « fin et longiligne », alors que le Gaur est « massif et trapu » et qu'il est capable de courir à 32 km/h, tandis que le Banteng ne dépasserait pas les 25 km/h. Cette impression de légèreté et de vitesse se dégage très nettement lors du visionnage du documentaire réalisé par Charles H. Wharton en 1952 (http://www.arkive.org/).

*Taille au garrot* - Urbain (1937) indique que le Kouprey « diffère du Banteng par sa grande stature puisque certains sujets peuvent atteindre 1,90 m ». Cette valeur est probablement surestimée par Urbain, car, selon Sauvel (1949), qui a observé et chassé des dizaines de koupreys entre 1929 et 1939, la taille au garrot n'est pas supérieure à 1,80 m. Ainsi, le Kouprey était certainement d'une taille intermédiaire entre le Banteng (1,5-1,7 m) et le Gaur (1,7-1,85 m) (Francis, 2008).

**Pelage** - Pour Urbain (1937), le pelage du Kouprey, « entièrement gris chez les jeunes et les femelles, est d'un beau noir mat chez les vieux taureaux avec des neigeures aux épaules et sur la croupe ». Sauvel (1949) précise toutefois que le pelage des femelles est gris légèrement brun. Pour Wharton (1957), les très jeunes koupreys sont de couleur roux clair (« reddish »), un peu comme les jeune bantengs, et deviennent gris à partir de quatre ou cinq mois, à la fin du mois de mai. Chez les femelles et les mâles du Gaur, le pelage est brun foncé. Chez le Banteng, aussi appelé « bœuf rouge », les femelles sont de couleur fauve orangé, alors que les mâles présentent d'importantes variations géographiques : ceux de Java sont chocolat foncé ; ceux du Cambodge présentent une teinte assez proche des femelles, même s'ils ont tendance à foncer avec l'âge ; ceux de Bornéo ont une coloration intermédiaire. Le pelage du Kouprey est donc très distinct de ses congénères du Cambodge.

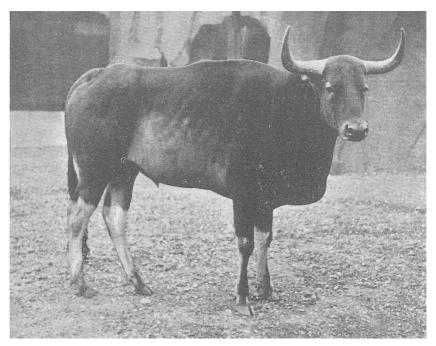
**Balzanes** - Dans sa description, Urbain (1937) précise que le Kouprey possède « quatre balzanes haut chaussées ». Cette caractéristique est en fait partagée avec les autres représentants du sous-genre *Bibos*, à savoir le Banteng et le Gaur. Chez le Kouprey, l'avant des balzanes antérieures est toutefois orné d'une bande de poils très foncés qui se termine en s'évasant sur le sabot (Sauvel, 1949 ; Pfeffer & Kim-San, 1967).

Fanon – Un fanon proéminent est décrit par tous les auteurs qui ont pu voir des koupreys mâles (Urbain, 1937; Sauvel, 1949; Wharton, 1957; Pfeffer & Kim-San, 1967). Il s'agit d'un repli cutané qui peut atteindre 40 cm de largeur au niveau du poitrail (Pfeffer & Kim-San, 1967). Bien que moins développé, il est aussi bien visible sur les femelles. Même si de tels replis peuvent être observés chez les bantengs et les gaurs mâles, ils n'excèdent jamais 20 cm. Ainsi, le fanon constitue une caractéristique tout à fait remarquable du Kouprey.

Cornes - Comme indiqué par Urbain (1937), les cornes du Kouprey « sont cylindriques largement écartées, recourbées en avant chez le taureau et en forme de lyre chez la vache ; elles possèdent parfois, surtout chez les vieux mâles, à quelques centimètres de leurs extrémités, une collerette très curieuse constituée par les parties superficielles de la corne qui s'écaillent sous l'influence du fouissage répété du sol auquel ces animaux se livrent fréquemment ». Je ne rentrerai pas ici dans le débat concernant l'origine supposée de la collerette de kératine. Je rappellerai simplement que Sauvel (1949) s'oppose sur ce point à Urbain (1937), puisqu'il considère que cette collerette apparaît chez les vieux mâles suite à une diminution de leur activité sexuelle. En revanche, il me paraît important de préciser que les cornes des koupreys, qu'il s'agisse des mâles ou des femelles, se distinguent facilement de celles portées par leurs homologues bantengs et gaurs, comme déjà relevé par Dufossé en 1930. Il s'agit là aussi d'une caractéristique morphologique de ce taxon.

#### **CONCLUSION**

En 1939, Urbain publie deux notes identiques pour désigner comme holotype de l'espèce Bos (Bibos) sauveli le jeune mâle capturé en juillet 1936 par René Sauvel aux environs du village de Tchep, dans le nord du Cambodge. Choisir un animal vivant comme spécimen de référence peut poser des problèmes en zoologie, car ses caractéristiques morphologiques sont censées évoluer au cours du temps. Cet animal est maintenu en captivité au Parc zoologique de Paris jusqu'en 1940, date à laquelle il meurt pour faire ensuite son entrée dans les collections d'Anatomie Comparée du MNHN sous le N° 1940-51<sup>3</sup>. En décembre 1939, il n'a que 4 ans (Figure 5) et n'exhibe pas encore toutes les caractéristiques d'un mâle adulte de 7 ou 8 ans, notamment la double courbure vers l'arrière et l'intérieur de la partie supérieure des cornes. Sa morphologie générale n'est donc pas encore tout à fait caractéristique de l'espèce. L'utilisation d'autres spécimens de référence (paratypes), intégrant par exemple une femelle et un mâle adultes, aurait pourtant permis d'améliorer la description en faisant davantage ressortir le dimorphisme sexuel et le polymorphisme intraspécifique. Malheureusement, Achille Urbain n'avait que peu de matériel à sa disposition car l'animal était déjà très rare en 1937. La tête naturalisée en sa possession (Figure 1C), que l'on peut considérer comme le paratype, n'avait que peu d'utilité pour la description du Kouprey puisque le trophée en question n'est autre qu'une chimère composée d'une peau de bovin domestique associée à des étuis cornés d'un vieux mâle kouprey (Edmond-Blanc. 1947 : observations personnelles). Cette description incomplète, conjuguée à l'absence de diagnose de l'espèce Bos sauveli, expliquent, selon moi, les nombreuses controverses publiées autour du statut taxonomique du Kouprey tout au long du XX<sup>e</sup> siècle et même jusqu'à une période très récente (pour plus de détails à ce sujet, lire Hassanin [2015]).



**Figure 5.** Holotype de l'espèce *Bos (Bibos) sauveli*. En 1939, Achille Urbain décide de désigner cet animal vivant de 4 ans comme spécimen de référence de l'espèce décrite en 1937. Il s'agit du même animal que celui de la figure 1D. Il a vécu au Parc zoologique de Paris jusqu'en 1940. (Crédit photographique Achille Urbain).

<sup>&</sup>lt;sup>3</sup> Les étuis cornés de l'holotype du Kouprey ont malheureusement été perdus ou plus vraisemblablement volés dans les collections d'Anatomie Comparée du MNHN.

#### Remerciements

J'exprime toute ma gratitude à Véronique Guérin-Faublée, petite-fille du Pr. Achille Urbain, qui a eu la délicate attention de m'envoyer plusieurs photographies originales réalisées par son grand-père. Un grand merci aux deux experts anonymes pour leurs commentaires sur la première version de ce manuscrit.

#### **BIBLIOGRAPHIE**

- Borrel T. 2014. Achille Urbain (1884-1957), de la gloire à l'oubli. Un vétérinaire pasteurien au Muséum national d'Histoire naturelle. Volume 1. Thèse de l'Université de Lyon 1.
- Boulangier E. 1888. Un hiver au Cambodge : chasses au tigre, à l'éléphant et au buffle sauvage, souvenirs d'une mission officielle remplie en 1880-1881. 2e édition, Tours, A. Mame.
- Burnand T, Edmond-Blanc F, Fiasson R, Sarraut O, Sauvel R, Vielle A. 2009. Grandes chasses coloniales. Tome I, Indochine. Paris, Montbel.
- Cheminaud G. 1939. Mes Chasses au Laos. Paris, Payot.
- Dufossé M. 1918. Monographie de la circonscription résidentielle de Kompong-Thom. Saigon, Imprimerie de l'union Nguyen-Van-Cua.
- Dufossé M. 1930. Chasse et Tourisme au Cambodge et Sud Indochine, Paris, Société des Éditions d'Extrême Asie.
- Edmond-Blanc F. 1947. A contribution of the knowledge of the Cambodian wild Ox or Kouproh. Journal of Mammalogy 28: 245-8.
- Fraisse J. 1955. Coups de feu dans la jungle. Chasses indochinoises. Paris, La Toison d'Or.
- Francis CM. 2008. A Field Guide to the Mammals of South-east Asia. London, New Holland.
- Garnier F. 1873. Voyage d'exploration en Indo-Chine. Tome second. Paris, Librairie Hachette et Cie
- Hassanin A. 2015. Controverses autour du statut taxonomique du Kouprey. Le Bulletin Sauvage 1 : 11-22.
- Hassanin A, Ropiquet A, Cornette R, Tranier M, Pfeffer P, Candegabe P, Lemaire M. 2006. Has the kouprey (*Bos sauveli* Urbain, 1937) been domesticated in Cambodia? Comptes Rendus Biologies 29: 124-35.
- Janneau GJA. 1870. Manuel pratique de langue cambodgienne. Saigon, Imprimerie Impériale. Maître H. 1912. Les jungles Moï. Mission Henri Maître (1909-1911). Paris, Indochine Sud-Centrale, Emile Larose.
- Moura J. 1883. Le royaume du Cambodge. Tome Premier. Paris, Ernest Leroux.
- Pfeffer P, Kim-San O. 1967. Le Kouprey, *Bos (Bibos) sauveli* Urbain, 1937; Discussion systématique et statut actuel. Hypothèse sur l'origine du Zébu (*Bos indicus*). Mammalia 31:521-36.
- Sauvel R. 1949. Le Kou-Prev ou Bœuf gris du Cambodge. Terre et Vie 96 : 89-109.
- UICN 2014. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.2. <a href="http://www.iucnredlist.org">http://www.iucnredlist.org</a>. Téléchargé le 30 Octobre 2014.
- Urbain A. 1937a. Le Kou Prey ou bœuf gris cambodgien. Bulletin de la Société Zoologique de France 62 : 305-7.
- Urbain A. 1937b. Le kou-prey ou bœuf sauvage cambodgien. Mammalia 1 : 257-8.
- Urbain A. 1939. Note complémentaire sur le bœuf sauvage du Cambodge (*Bos (Bibos) sauveli* Urbain). Bulletin du Muséum XI : 519-20.
- Urbain A. 1939. Une nouvelle espèce de bovidé asiatique. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences 209 : 1006-7.

## **Le Bulletin Sauvage 1**(1): 1-10, 2015

Vittoz R. 1933. Étude zootechnique de l'élevage et de l'exploitation des bovins du Sud Indochinois en Cochinchine. Bulletin Économique de l'Indochine, décembre 1933. Wharton CH. 1957. An ecological study of the kouprey, *Novibos sauveli* (Urbain).

Monographs of the Institute of Science and Technology, Manila 5: 1-107.

## CONTROVERSES AUTOUR DU STATUT TAXONOMIQUE DU KOUPREY

#### Alexandre HASSANIN<sup>1</sup>

Communication présentée à la séance de l'Académie Vétérinaire de France Parc zoologique de Paris - 23 octobre 2014

## **RÉSUMÉ**

Le Kouprey est un bœuf sauvage du Cambodge décrit sous le nom scientifique de *Bos (Bibos) sauveli* Urbain, 1937. Je décris ici les controverses autour de son statut taxonomique. L'animal est en effet considéré par certains scientifiques comme une espèce à part entière, parfois placée dans son propre genre (*Novibos*), alors que d'autres auteurs ne voient en lui qu'un simple hybride issu d'un croisement entre deux espèces sauvages ou entre le Zébu domestique et le Banteng. Chacune des hypothèses est discutée au regard des données morphologiques, écologiques, éthologiques et moléculaires actuellement disponibles sur le Kouprey et les taxons proches.

Mots-Clés: Kouprey; Bos sauveli; Cambodge; taxonomie; phylogénie; transfert génétique; hybridation.

#### **ABSTRACT**

The Kouprey is a wild ox of Cambodia, which was described under the name of Bos (Bibos) sauveli Urbain, 1937. Here I describe the controversy about its taxonomic status. Indeed, some scientists described the animal as a full species, sometimes placed in its own genus Novibos, whereas other authors suggested that it was just a hybrid resulting from a cross either between two wild species or between domesticated zebu and banteng. Each hypothesis is discussed in the light of morphological, ecological, ethological and molecular data currently available on the Kouprey and closely related taxa.

Key Words: Kouprey; Bos sauveli; Cambodia; taxonomy; phylogeny; introgression; hybridisation.

\_

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Institut de Systématique, Évolution, Biodiversité - ISYEB - UMR 7205 - CNRS, MNHN, UPMC ; UPMC Univ. Paris 06, Sorbonne Universités ; 57 rue Cuvier, CP51, F-75005, Paris, France ; E-mail: Hassanin@mnhn.fr

#### **INTRODUCTION**

Le Kouprey est un bœuf sauvage du Cambodge décrit en 1937 par le Pr. Achille Urbain sous le nom scientifique de *Bos (Bibos) sauveli*, l'utilisation du sous-genre *Bibos* indiquant une proximité phylogénétique avec le Gaur et le Banteng, deux bovins sauvages toujours présents en Asie du Sud-Est. Déjà considéré comme très rare au début du XX<sup>e</sup> siècle, il est fort probable que le Kouprey se soit définitivement éteint dans les années 1980. Comme développé lors de la première partie de cet article (Hassanin, 2015), très peu d'informations et de matériels sont disponibles sur cette espèce. Ce manque de données tangibles a très vite alimenté toutes sortes d'hypothèses taxonomiques, certaines reposant sur une réelle argumentation scientifique, d'autres plus ou moins farfelues.

# CONTROVERSES SUSCITÉES PAR LES DONNÉES MORPHOLOGIQUES, ÉCOLOGIQUES ET ÉTHOLOGIQUES

## Un nouveau genre pour le Kouprey?

En 1940, Harold Jefferson Coolidge réalise une étude approfondie d'un mâle adulte tué par François Edmond-Blanc en 1939 et actuellement conservé à l'Université de Harvard (*Museum of Comparative Zoology*) (**Figure 1**). Il est convaincu que le Kouprey est très divergent des autres espèces de la sous-tribu Bovina<sup>2</sup> et propose alors de le classer dans un genre à part, nommé *Novibos*. Son point de vue n'est pas approuvé par la communauté scientifique, à l'exception de Wharton (1957). Finalement, la quasi-totalité des auteurs choisissent de conserver le Kouprey dans le genre *Bos*. Quelques auteurs, à l'instar de Denis Geraads (1992), ont néanmoins proposé d'élever *Bibos* au rang de genre, alors qu'il était jusque-là considéré comme un sous-genre de *Bos*.



Figure 1. Illustration du kouprey mâle adulte étudié par Coolidge en 1940. (Crédit photographique Harold Jefferson Coolidge).

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> Selon la classification proposée par Hassanin (2014), la sous-tribu Bovina inclut six espèces du genre *Bos* : *B. primigenius* (Aurochs), *B. bison* (Bison), *B. gaurus* (Gaur), *B. javanicus* (Banteng), *B. mutus* (Yack) et *B. sauveli* (Kouprey).

#### Les tenants de l'origine hybride

L'hypothèse d'une origine hybride du Kouprey est récurrente tout au long du XX<sup>e</sup> siècle. Dès 1939, Guy Cheminaud considère que le Kouprey est issu du croisement entre un gaur mâle et une femelle banteng. Son seul argument n'est pas très scientifique. Je le cite : « Je ne peux pas croire que la vieille terre tropicale d'Asie avec sa civilisation antique donne asile à des espèces inconnues surtout parmi les bovidés. Avant même que la science mammalogique d'Occident soit née, toutes les espèces d'animaux sauvages, y compris leurs variétés, étaient archi-connues des Asiatiques. » L'avenir ne lui donne pas raison puisqu'une nouvelle espèce de Bovidae, *Pseudoryx nghetinhensis*, est décrite en 1993 à la frontière entre le Vietnam et le Laos (Dung *et al.*, 1993).

François Edmond-Blanc (1947) est convaincu que le Kouprey est né d'une hybridation entre le Banteng et l'un des trois taxons suivants : Gaur, Buffle ou Zébu. Ses quatre arguments sont tous éco-éthologiques : (1) l'animal est rare sur toute sa distribution ; (2) des koupreys ont été vus au milieu de troupeaux de bantengs; (3) les koupreys mâles n'ont jamais été signalés en compagnie de femelles ; et (4) les femelles koupreys n'ont jamais été observées avec leur progéniture. Les deux derniers arguments seront contredits plus tard par le film de Charles H. Wharton, où l'on peut voir un troupeau de koupreys constitué de plusieurs mâles et femelles accompagnés de leurs veaux. Le deuxième argument n'a aucune valeur scientifique car la formation de troupeaux mixtes n'a rien d'anormal. Qui irait remettre en question le statut du Gnou, du Zèbre et de la Girafe, sous prétexte qu'ils se côtoient dans les savanes africaines? De facon paradoxale, Edmond-Blanc (1947) indique qu'il a lui-même observé une femelle gaur avec son petit au milieu d'un troupeau de bantengs. Si l'on suit sa logique, il faudrait alors également remettre en question le statut du Gaur et/ou du Banteng. Le premier argument, à savoir la rareté du Kouprey en 1939 (date à laquelle Edmond-Blanc se rend au Cambodge pour ramener un kouprey dans les collections de l'Université de Harvard) est aussi très critiquable. Déjà en 1918, le Dr. Dufossé nous alertait sur le fait que l'espèce était en danger critique d'extinction.

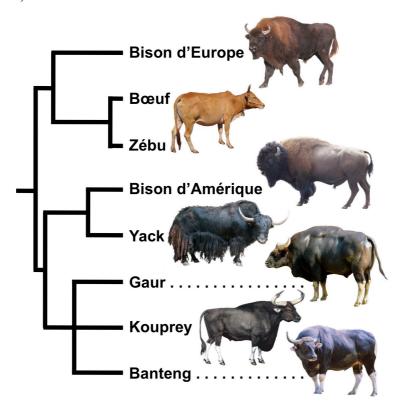
L'hypothèse d'une origine hybride du Kouprey est aussi soutenue par Bohlken (1958) sur la base d'une étude craniométrique. Mais, trois ans plus tard, l'auteur reviendra sur ses conclusions en reconnaissant que le Kouprey appartient bel et bien à une espèce à part entière, dont le taxon le plus proche serait le Banteng (Bohlken, 1961).

## ANALYSES DES SÉQUENCES D'ADN DU KOUPREY

#### Premières données moléculaires sur le Kouprey

En 2001 sont publiées les premières séquences d'ADN de Kouprey (Hassanin *et al.*, 2001). Il s'agit d'un court fragment du gène mitochondrial du cytochrome b (*cytb*, 243 nucléotides [nt]) et du promoteur du gène nucléaire de la lactoferrine (*Lf*, 327 nt). L'objectif de l'article où elles apparaissent n'est pourtant pas de tester le statut systématique du Kouprey, mais plutôt celui de l'énigmatique « Linh duong », un bovidé décrit à partir de cornes atypiques sous le nom de *Pseudonovibos spiralis* (Peter & Feiler, 1994). Cette étude moléculaire permet de montrer que cette espèce n'existe pas, puisque les mystérieuses cornes appartiennent en fait au bœuf domestique et qu'elles ont été artificiellement modifiées par l'Homme. En outre, à l'issue des analyses phylogénétiques, la position du Kouprey est alors incertaine par rapport au Yack, au Bison et au bœuf domestique, en raison du trop faible nombre de sites informatifs (séquences trop courtes) et d'un échantillonnage taxonomique n'incluant ni Banteng, ni Gaur.

Il a fallu attendre 2004 pour pouvoir véritablement tester le statut taxonomique du Kouprey à l'aide de données moléculaires (Hassanin & Ropiquet, 2004). Pour cela, trois marqueurs moléculaires, incluant le promoteur nucléaire Lf et deux gènes mitochondriaux, le cytb et la deuxième sous-unité de la cytochrome c oxydase (cox2) sont séquencés chez la plupart des espèces de la sous-tribu des Bovina. A noter que les séquences du Kouprey sont obtenues grâce à une extraction d'ADN réalisée à partir d'un échantillon osseux de l'holotype de  $Bos\ sauveli$  (MNHN 1940-51). Les résultats phylogénétiques montrent que le Kouprey est proche du Banteng et du Gaur et qu'il présente sept signatures nucléotidiques diagnostiques dans le gène cytb (Figure 2). Les datations moléculaires suggèrent que les trois taxons du sous-genre Bibos – Kouprey, Banteng et Gaur – auraient divergé au début du Pléistocène, entre 2,6 et  $2,3 \pm 0,5$  millions d'années.



**Figure 2. Position phylogénétique du Kouprey.** (d'après Hassanin & Ropiquet, 2004) (Crédits photographiques : Alex Auer pour le bison d'Europe, Brent Huffman pour le banteng de Java, Nicolas Puillandre pour le bison d'Amérique et Alexandre Hassanin pour le Zébu, le Gaur et le Yack). L'illustration du Kouprey a été modifiée d'après Helmut Diller. L'arbre a été reconstruit à partir de trois marqueurs moléculaires (*cytb*, *cox2* et *Lf*) représentant un alignement total de 2 065 nt.

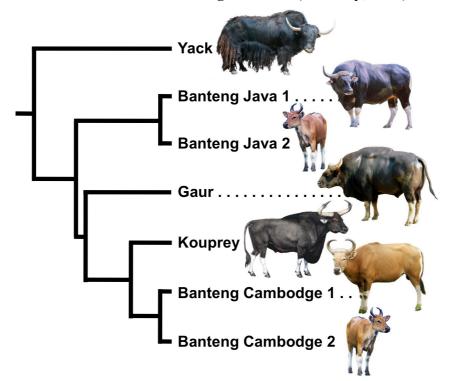
#### Résurgence de l'hypothèse impliquant une origine hybride du Kouprey

Lors de l'étude menée par Hassanin & Ropiquet (2004), seuls des bantengs de Java avaient été inclus dans l'échantillonnage taxonomique. Or l'espèce *Bos javanicus* est trouvée non seulement sur l'île de Java, mais aussi sur l'île de Bornéo et dans plusieurs pays de la péninsule indochinoise, notamment au Cambodge. En 2006, Galbreath et ses collaborateurs séquencent le gène du *cytb* chez deux bantengs du Cambodge. Retrouvant dans les séquences cinq des sept signatures détectées sur l'holotype du Kouprey par Hassanin & Ropiquet (2004),

\_

<sup>&</sup>lt;sup>3</sup> Les estimations ont été réalisées sur la base d'un point de calibration (correspondant aux premiers fossiles de Bovidae entre 18 et 20 millions d'années) et des taux de substitutions nucléotidiques dans l'arbre moléculaire.

ils concluent hâtivement que le Kouprey est un hybride entre Banteng et Zébu (**Figure 3**), s'inspirant, de toute évidence, des écrits publiés antérieurement par Cheminaud (1939), Edmond-Blanc (1947) et Bohlken (1958). Sûrs de leur « découverte génétique », ils font alors un fort tapage médiatique autour de l'origine supposée hybride du Kouprey. Interviewé sur *CBS News*, Gary Galbreath suggère même de mettre un terme à tous les programmes de conservation en faveur du Kouprey : « *It is surely desirable not to waste time and money trying to locate or conserve a domestic breed gone wild* » (Callaway, 2007).



**Figure 3. Origine hybride du Kouprey?** (d'après Galbreath *et al.*, 2006) (Crédits photographiques: Brent Huffman pour le banteng mâle de Java, Mary Plage pour la femelle banteng et Alexandre Hassanin pour le banteng mâle du Cambodge, le Gaur et le Yack). L'illustration du Kouprey a été modifiée d'après Helmut Diller. L'arbre a été reconstruit à partir d'un alignement du gène mitochondrial du *cytb* (1 140 nt).

Si l'on accepte l'hypothèse de Galbreath et al. (2006), il faut admettre que l'origine du Kouprey est récente, puisque postérieure à la domestication des zébus (entre 8 000 et 10 000 ans avant le présent) et donc directement liée aux activités humaines. Le génome mitochondrial étant transmis par la lignée maternelle, cette hypothèse implique que le Kouprey soit né du croisement entre une femelle banteng et un mâle zébu. De prime abord, un tel scénario paraît plausible car d'une part, des séquences de cytb de Kouprey ont été détectées chez un bœuf domestique du Cambodge (Hassanin et al., 2006) et d'autre part, des lignées domestiques hybrides issues de croisements entre Banteng et Zébu ont déjà été identifiées sur des bases moléculaires (e.g., Nijman et al., 2003). Les taxons hybrides ainsi caractérisés possèdent généralement un ADN mitochondrial identique à la lignée parentale maternelle car leur origine récente n'a pas laissé suffisamment de temps pour que des mutations se fixent dans leur génome. En conséquence, si le Kouprey est bien une forme hybride, comme avancé par Galbreath et al. (2006), on s'attendrait à trouver une parfaite identité de séquence entre son ADN mitochondrial et celui de la population de Banteng qui lui a donné naissance. Cependant, ce n'est pas du tout le cas, puisque la séquence de l'holotype du Kouprey diffère par 1,25 % de celles des bantengs cambodgiens, ce qui est très supérieur aux distances observées entre différentes populations cambodgiennes de bantengs (0,27 %, n

= 3), de zébus (0,12 %, n = 5) ou de gaurs (0,06 %, n = 2) (Hassanin & Ropiquet, 2007a). En fait, cette divergence est du même ordre que celle détectée entre les zébus (*Bos primigenius indicus*) et les bœufs domestiques sans bosse (*Bos primigenius taurus*) (1,23 %). Or ces deux sous-espèces, qui sont parfois élevées au rang d'espèce (*B. indicus* et *B. taurus*), se sont séparées entre 0,3 et 2 millions d'années (Achilli *et al.*, 2008; Hiendleder *et al.*, 2008). En accord avec ces estimations, la divergence entre l'holotype du Kouprey et les bantengs du Cambodge est datée à 1,34 ± 0,45 millions d'années (Hassanin & Ropiquet, 2007b). Cette date étant très largement antérieure à la période de domestication des zébus par l'Homme, on peut en conclure que les données mitochondriales ne soutiennent pas une origine hybride du Kouprey. Enfin, il est important de noter que rien dans les séquences de l'holotype du Kouprey ne permet de faire un quelconque rapprochement avec le Zébu. L'hypothèse de Galbreath *et al.* (2006) est donc spéculative puisqu'elle n'est fondée sur aucune argumentation scientifique.

De facon étonnante, Galbreath et al. (2006) ne comparent pas les séquences de cytb des bantengs cambodgiens avec celles précédemment publiées sur les bantengs indonésiens. Les analyses réalisées par Hassanin & Ropiquet (2007a) indiquent pourtant que les bantengs d'Indonésie divergent en moyenne de ceux du Cambodge par 4,2 %, soit une distance identique à celle qui les sépare d'une autre espèce, le Gaur (B. gaurus). De telles différences pourraient justifier de créer une nouvelle espèce pour les bantengs du Cambodge. Cependant, seulement deux arguments permettent de soutenir une telle hypothèse. Le premier est d'ordre biogéographique, puisque l'isolement insulaire des bantengs en Indonésie a pu favoriser un événement de spéciation. Le deuxième concerne le pelage des bantengs mâles du Cambodge. dont la couleur fauve orangé diffère nettement de la couleur marron chocolat ou noir de leurs homologues d'Indonésie. Cela dit, les bantengs cambodgiens et indonésiens partagent toute une série de caractéristiques morphologiques qui les distinguent du Kouprey et du Gaur et qui justifient leur regroupement au sein de la même espèce Bos javanicus : les femelles et les jeunes mâles arborent une belle couleur fauve orangé, unique au sein des espèces de Bovina; les cornes des femelles et des mâles sont différentes de celles décrites chez les autres bovins ; chez les mâles, la peau qui relie la base des deux cornes forme un durcissement blanchâtre; et tous les individus, quel que soit leur âge ou leur sexe, ont l'arrière-train marqué par un large disque blanc.

# Hypothèse alternative : le Banteng du Cambodge a été introgressé par le Kouprey au cours du Pléistocène

Les divergences morphologiques entre le Kouprey et le Banteng du Cambodge s'opposent à la proximité de leurs séquences mitochondriales. Pour expliquer cela, Hassanin & Ropiquet (2007a) proposent que l'ADN mitochondrial de *B. sauveli* a été transmis à l'ancêtre des bantengs cambodgiens lors d'un ou de plusieurs croisements interspécifiques impliquant une femelle kouprey et un banteng mâle. Cette hypothèse est en totale contradiction avec celle de Galbreath *et al.* (2006) dans la mesure où elle reconnaît la nature sauvage du Kouprey et suggère une origine hybride des bantengs cambodgiens. Cette hypothèse est pourtant la seule à rendre compte de la divergence nucléotidique de 1,25 % qui sépare les bantengs cambodgiens de l'holotype du Kouprey. En effet, elle suppose que l'événement d'hybridation a eu lieu au cours du Pléistocène, il y a 1,34 ± 0,45 millions d'années d'après nos datations moléculaires (Hassanin & Ropiquet, 2007b). Sur le plan comportemental, il faut accepter qu'une femelle kouprey ait pu un jour être admise dans une population de bantengs. Ensuite, l'action du temps a pu favoriser la fixation du génome

mitochondrial du Kouprey dans la population ancestrale des bantengs cambodgiens, soit par dérive, soit par sélection.

Le transfert de l'ADN mitochondrial d'une espèce à une autre, aussi appelé « introgression mitochondriale » par les généticiens, est un phénomène assez fréquent chez les mammifères. Pour des raisons qui ne seront pas détaillées ici, les populations introgressées ne sont, après quelques générations, pratiquement pas affectées par des modifications morphologiques. De nombreux cas ont été documentés chez les Bovidés. Le plus souvent, l'introgression est observée lorsque des espèces sauvages, comme le Banteng, le Gaur, le Bison d'Amérique ou le Yack, se sont retrouvées en compétition avec des troupeaux domestiques pour l'accès aux ressources alimentaires (Nijman et al., 2003; Halbert et al., 2005). D'autres études ont aussi mis en évidence des introgressions mitochondriales entre des espèces sauvages, notamment chez l'ancêtre du Bison d'Europe (Verkaar et al., 2004; Hassanin et al., 2013) et celui des bouquetins et des chèvres sauvages (genre Capra; Ropiquet & Hassanin, 2006). Le Kouprey et le Banteng sont des espèces proches qui se côtoyaient autrefois pacifiquement dans les forêts-clairières du Cambodge (Sauvel, 1949; Wharton, 1957; Pfeffer, 1969). Les données issues des expériences d'hybridation montrent par ailleurs que le Banteng est capable de s'hybrider en captivité avec la plupart des espèces du genre Bos (Van Gelder, 1977). En conséquence, toutes les conditions étaient réunies pour rendre possible une hybridation entre le Banteng et le Kouprey dans leur milieu naturel.

	Ch.Y		Ch.17	Ch.11	Ch.14
	SRY5'	SRY3'	BFG	SPTBN1	TG
	11	1123	1113355	23344	22223444444556
	3939	53820	673483735	27925702	12388846795344489350
	8238	119043	1447154361	86409979	81545622460212977601
Kouprey Holotype 1940-51 M	CACG	ATACTT	GCTGCTGATC	GTCCGCTC	GGCGCTAGTGCGCGGAAGAC
Banteng Cambodge CKM4 M	-GT-	-*G-CC		AT	TA-AA-A-GG
Banteng Cambodge CHM24 M	-GT-	-*G-CC	A	AT	TA-AA-A-GG
Banteng Cambodge 1876-535 M	-GT-	-*G-CC	M	AT	TA-AA-A-GG
Banteng Cambodge CKM23 F	????	??????		AT	TA-AA-A-GG
Banteng Java Lisieux M	-GT-	-*G-CC	G	AT	TA-AA-A-GG
Banteng Java 1967-1689 F	????	??????	<mark>R</mark> ??	AT	TA-AA-A-GG
Bœuf commun France M	-GT-	-*C	A*CA-GAG	T-ATAT	RT-RYR-T
Bœuf commun NCBI M	-GT-	-*C	A*CA-GAG	T-ATAT	ACT-ATA-T
Zébu Vietnam M	-GT-	-*C	A* <mark>YR</mark> -GAG	T-ATAT	AR-T
Zébu Cambodge M					T-AG <u>C-</u>
Gaur Cambodge M					-AT***-TTG <mark>MY</mark>
Gaur Ménagerie Paris F	????	??????		AG	TA-A-G

**Figure 4. Séquences nucléaires de l'holotype du Kouprey.** Sur cet alignement d'ADN sont listés uniquement les 48 sites nucléotidiques identifiés comme variables entre le Kouprey, le Banteng, le Zébu et le Gaur (Hassanin & Ropiquet, 2007b). Les cinq fragments nucléaires séquencés incluent deux régions non codantes du gène SRY, localisé sur le chromosome Y (SRY5' et SRY3') et trois introns appartenant à des gènes autosomaux localisés sur des chromosomes différents (FGB sur le chromosome 17, SPTBN1 sur le chromosome 11 et TG sur le chromosome 14). Les sites nucléotidiques hétérozygotes sont surlignés en jaune.

## Épilogue moléculaire : l'apport des séquences nucléaires

Les données mitochondriales ne permettent en aucun cas d'aboutir aux conclusions proposées par Galbreath *et al.* (2006). Les séquences montrent en fait que les bantengs du Cambodge constituent une population atypique qui a divergé des autres bantengs, soit par spéciation, soit en raison d'une hybridation avec le Kouprey. Bien que les données morphologiques privilégient cette dernière hypothèse, il était nécessaire de séquencer des gènes nucléaires, appartenant en particulier au chromosome Y, afin de vérifier que leur phylogénie soutient bien l'existence de l'espèce *Bos javanicus*. Aussi, en 2007, avons-nous ainsi séquencé quatre gènes nucléaires, dont trois gènes autosomaux et un gène du

chromosome Y, chez une diversité de bovins sauvages et domestiques (Hassanin & Ropiquet, 2007b). D'un côté, les séquences nucléaires des bantengs du Cambodge se sont révélées quasiment identiques à celles des bantengs de Java, démontrant ainsi que ces deux populations appartiennent bien à la même espèce, *Bos javanicus*. De l'autre côté, les séquences nucléaires du Kouprey sont apparues divergentes de celles des autres bovins, confirmant ainsi son statut d'espèce à part entière (Figure 4). Ainsi, la présence d'un ADN mitochondrial proche de celui du Kouprey chez les bantengs du Cambodge s'explique par une introgression par une ou plusieurs femelles koupreys au cours du Pléistocène inférieur, il y a 1,34 ± 0,45 millions d'années.

# LE KOUPREY A-T-IL ÉTÉ DOMESTIQUÉ ?

En 2006, nous avons la chance de pouvoir analyser un spécimen taxidermisé conservé au Muséum d'histoire naturelle de Bourges depuis 1931 (Hassanin et al., 2006). Cet animal avait été ramené vivant à la Ménagerie du Jardin des Plantes en 1871. Il est référencé dans le catalogue des collections d'Anatomie Comparée du MNHN sous le numéro 1871-576 (voir figure 4B de l'article précédent; Hassanin, 2015). A l'occasion d'une visite à Bourges en 2003, le Pr. Michel Tranier remarque l'étrange aspect de cet animal, notant quelques ressemblances morphologiques avec le Kouprey. Cette observation suscite une étude morphologique et moléculaire plus poussée. La première difficulté a été de sexer l'animal. Le test d'amplification moléculaire développé par Kageyama et al. (2004) nous permet de conclure qu'il s'agit d'un mâle, sans pour autant réussir à obtenir une séquence du chromosome Y<sup>5</sup>. L'ADN mitochondrial étant conservé en plus grande quantité dans notre extrait, nous avons tout de même réussi à produire deux courtes séquences du gène cvtb. L'analyse de ces séquences mitochondriales révèle que le spécimen de Bourges est très proche de l'holotype du Kouprey. Nous avons alors proposé deux hypothèses pour expliquer la morphologie très particulière de cet animal, l'une impliquant la domestication du Kouprey, l'autre suggérant une origine hybride de ce spécimen entre une femelle kouprey et un taureau de race domestique.

Plus récemment, le séquençage enfin possible des marqueurs nucléaires sur le spécimen de Bourges a montré que celui-ci possède des séquences autosomales hétérozygotes Kouprey/Zébu et un chromosome Y de type Zébu. Ainsi, ce spécimen n'est autre qu'un hybride F1 entre un zébu mâle et une femelle kouprey (Handschuh & Hassanin, 2013). La morphologie atypique de cet hybride pourrait expliquer pourquoi les explorateurs français du XIX<sup>e</sup> siècle ont décidé de le ramener vivant en France en 1871. À cette époque, le Kouprey était encore l'espèce de bœuf sauvage la plus commune au Cambodge (Janneau, 1870; Garnier, 1873). D'ailleurs, Jean Moura (1883) indique l'existence d'un « bœuf sauvage à poils grisâtres, grand, élancé, fin de jambes et admirablement coiffé<sup>6</sup>, que les Khmers recherchent pour opérer des croisements avec l'espèce domestique ». Ce témoignage nous incite à nous interroger sur les motivations mêmes des Cambodgiens à réaliser de tels croisements entre bœufs sauvages et bœufs domestiques. Était-ce pour améliorer les caractéristiques physiques, physiologiques ou immunologiques des races bovines? Le fait que de telles hybridations soient encore pratiquées au Cambodge<sup>7</sup> et que la capture de bovins

-

<sup>&</sup>lt;sup>4</sup> Par ailleurs, aucun site nucléotidique hétérozygote n'a été détecté dans les gènes autosomaux, alors qu'un hybride interspécifique F1 est censé en comporter à chaque site variable entre les deux espèces parentales.

<sup>&</sup>lt;sup>5</sup> Cela n'a été possible que plus récemment, grâce à l'amélioration de nos protocoles de biologie moléculaire.

<sup>&</sup>lt;sup>6</sup> Tous les caractères énumérés ici par Jean Moura (1883) indiquent que l'espèce décrite correspond bien au Kouprey.

<sup>&</sup>lt;sup>7</sup> J'ai pu voir des hybrides Zébu X Banteng et Zébu X Gaur lors d'un séjour au Cambodge en 2005.

sauvages vivants soit attestée par les bas-reliefs du temple de Bayon (Angkor, XIIIe siècle ; **Figure 5**) laisse penser que l'hybridation est une pratique ancestrale des paysans cambodgiens. D'un autre côté, la façon dont sont élevés les animaux en Asie du Sud-Est favorise aussi les croisements fortuits entre taxons sauvages et races domestiques, probablement sans même que l'Homme n'ait à intervenir. En effet, la plupart des animaux domestiques sont souvent laissés en liberté à proximité des villages, facilitant ainsi d'éventuels accouplements avec des espèces sauvages.



**Figure 5. Bas-reliefs du temple de Bayon (Angkor, XIII<sup>e</sup> siècle)**. (Crédit photographique Alexandre Hassanin). De toute évidence, l'animal capturé est un taureau sauvage. Son allure générale est celle d'un Kouprey ou d'un Banteng. La forme des cornes et la présence de ce qui semble être un fanon à l'avant du poitrail suggèrent toutefois qu'il pourrait s'agir d'un Kouprey. Attaché à l'arbre par une corde, il est encadré et maintenu immobile par une dizaine d'hommes armés de bâtons et/ou de lances.

La domestication directe du Kouprey n'en demeure pas moins une hypothèse plausible pour expliquer toute la diversité du cheptel bovin cambodgien. En effet, Janneau (1870) écrit dans son dictionnaire à propos du « kôu préy, bœuf sauvage le plus commun » : « Des deux espèces, c'est d'ailleurs celle qui peut le mieux s'élever, mais il est très difficile aux indigènes de s'en procurer actuellement. J'ai pu en voir un spécimen chez un Chinois du village de Sangkor dans Kompong-Thom; cet animal pris jeune s'attelait très bien et était doué d'une grande résistance. » Comment alors imaginer que la grande civilisation khmère ait raté cette occasion de domestiquer le Kouprey? Le séquençage génomique des multiples races domestiques du Cambodge permettra sans doute d'éclaircir cette question.

#### **CONCLUSION**

Après soixante-dix ans de controverses autour du Kouprey, on peut conclure que les analyses moléculaires donnent finalement raison au Pr. Achille Urbain. Le Kouprey est bien une espèce de bœuf sauvage à part entière, qui partage très probablement des affinités phylogénétiques avec le Banteng et le Gaur, justifiant ainsi l'existence du sous-genre *Bibos*. Ce dernier point reste néanmoins encore trop peu soutenu par les phylogénies moléculaires, qui se heurtent actuellement à trois aspects liés à l'évolution des Bovina : leur rapide radiation

récente au cours du Plio-Pléistocène, la propension des taxons sauvages à s'hybrider entre eux lors de contacts secondaires (évolution réticulée) et la capacité des races domestiques à se croiser avec les populations sauvages. Ainsi, pour mieux comprendre la phylogénie des bovins sauvages, il conviendra non seulement d'augmenter le nombre de marqueurs génétiques, mais aussi de séquencer une grande diversité de populations sauvages et domestiques. Seule une approche de phylogénomique populationnelle permettra de mettre en lumière toute la complexité liée à l'évolution passée, mais aussi actuelle, des bovins sauvages et domestiques du Cambodge.

#### Remerciements

Un grand merci aux deux experts anonymes pour leurs commentaires sur la première version de ce manuscrit.

#### **BIBLIOGRAPHIE**

- Achilli A, Olivieri A, Pellecchia M, Uboldi C, Colli L, Al-Zahery N, Accetturo M, Pala M, Hooshiar Kashani B, Perego UA, Battaglia V, Fornarino S, Kalamati J, Houshmand M, Negrini R, Semino O, Richards M, Macaulay V, Ferretti L, Bandelt HJ, Ajmone-Marsan P, Torroni A. 2008. Mitochondrial genomes of extinct aurochs survive in domestic cattle. Current Biology 18: R157-8.
- Bohlken H. 1958. Vergleichende untersuchungen an wildrindern (Tribus Bovini Simpson, 1945). Zoologische Jahrbücher 68: 113–202.
- Bohlken H. 1961. Der Kouprey, *Bos* (*Bibos*) *sauveli* Urbain 1937. Zeitschrift für Säugetierkunde 26: 193-254.
- Callaway E. 2007. Mystery ox finds its identity. Nature 449: 124.
- Cheminaud G. 1939. Mes Chasses au Laos. Paris, Payot.
- Coolidge HJ. 1940. The Indo-Chinese forest ox or kouprey. Memoirs of the Museum of Comparative Zoolögy at Harvard College 54 : 421-531.
- Dufossé M. 1918. Monographie de la circonscription résidentielle de Kompong-Thom. Saigon, Imprimerie de l'union Nguyen-Van-Cua.
- Dung VV, Giao PM, Chinh NN, Tuoc D, Arctander P, MacKinnon J. 1993. A new species of living bovid from Vietnam. Nature 363: 443-5.
- Edmond-Blanc F. 1947. A contribution of the knowledge of the Cambodian wild Ox or Kouproh. Journal of Mammalogy 28 : 245-8.
- Galbreath GJ, Mordacq JC, Weiler FH. 2006. Genetically solving a zoological mystery: was the kouprey (*Bos sauveli*) a feral hybrid? Journal of Zoology 270: 561-4.
- Garnier F. 1873. Voyage d'exploration en Indo-Chine. Tome second. Paris, Librairie Hachette et Cie.
- Geraads D. 1992 Phylogenetic analysis of the tribe Bovini (Mammalia, Artiodactyla). Zoological Journal of the Linnean Society 104: 193-207.
- Halbert ND, Ward TJ, Schnabel RD, Taylor JF, Derr JN. 2005. Conservation genomics: disequilibrium mapping of domestic cattle chromosomal segments in North American bison populations. Molecular Ecology 14: 2343–62.
- Handschuh M, Hassanin A. 2013. Pure Banteng *Bos javanicus* persist in southern Preah Vihear province, central Cambodia, despite apparent hybridisation with domestic cattle. Natural History Bulletin of the Siam Society 59: 57-60.
- Hassanin A. 2015. Description du Kouprey par Achille Urbain. Le Bulletin Sauvage 1 : 1-10.

- Hassanin A. 2014. Systematic and Evolution of Wild Cattle. In: Ecology, Evolution and Behaviour of Wild Cattle: Implications for Conservation. Melletti M, Burton J. ed. Cambridge, University Press, 7-22.
- Hassanin A, Ropiquet A. 2004. Molecular phylogeny of the tribe Bovini (Bovidae, Bovinae) and the taxonomic status of the kouprey, *Bos sauveli* Urbain 1937. Molecular Phylogenetics and Evolution 33: 896-907.
- Hassanin A, Ropiquet A. 2007a. What is the taxonomic status of the Cambodian banteng (*Bos javanicus*) and does it have close genetic links with the kouprey (*Bos sauveli*)? Journal of Zoology 271: 246-52.
- Hassanin A, Ropiquet A. 2007b. Resolving a zoological mystery: the kouprey is a real species. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 274: 2849-55.
- Hassanin A, An J, Ropiquet A, Nguyen TT, Couloux A. 2013. Combining multiple autosomal introns for studying shallow phylogeny and taxonomy of Laurasiatherian mammals: Application to the tribe Bovini (Cetartiodactyla, Bovidae). Molecular Phylogenetics and Evolution 66: 766-75.
- Hassanin A, Ropiquet A, Cornette R, Tranier M, Pfeffer P, Candegabe P, Lemaire M. 2006. Has the kouprey (*Bos sauveli* Urbain, 1937) been domesticated in Cambodia? Comptes Rendus Biologies 29: 124-35.
- Hassanin A, Seveau A, Thomas H, Bocherens H, Billiou D, Nguyen BX. 2001. Evidence from DNA that the mysterious 'linh duong' (*Pseudonovibos spiralis*) is not a new bovid. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Series III 324 : 71-80.
- Hiendleder S, Lewalski H, Janke A. 2008. Complete mitochondrial genomes of *Bos taurus* and *Bos indicus* provide new insights into intra-species variation, taxonomy and domestication. Cytogenetic and Genome Research 120: 150-6.
- Janneau GJA. 1870. Manuel pratique de langue cambodgienne. Saigon, Imprimerie Impériale.
- Kageyama S, Yoshida I, Kawakura K, Chikuni K. 2004. A novel repeated sequence located on the bovine Y chromosome: its application to rapid and precise embryo sexing by PCR. Journal of Veterinary Medical Science 66: 509-14.
- Moura J. 1883. Le royaume du Cambodge. Tome Premier. Paris, Ernest Leroux.
- Nijman IJ, Otsen M, Verkaar EL, de Ruijter C, Hanekamp E, Ochieng JW, Shamshad S, Rege JE, Hanotte O, Barwegen MW, Sulawati T, Lenstra JA. 2003. Hybridization of banteng (*Bos javanicus*) and zebu (*Bos indicus*) revealed by mitochondrial DNA, satellite DNA, AFLP and microsatellites. Heredity 90: 10-6.
- Peter WP, Feiler A. 1994. A new bovid species from Vietnam and Cambodia (Mammalia, Ruminantia). Zoologische Abhandlungen. Staatliches Museum für Tierkunde in Dresden 48: 169-76.
- Pfeffer P, Kim-San O. 1967. Le Kouprey, *Bos (Bibos) sauveli* Urbain, 1937; Discussion systématique et statut actuel. Hypothèse sur l'origine du Zébu (*Bos indicus*). Mammalia 31:521-36.
- Pfeffer P. 1969. Considérations sur l'écologie des forêts claires du Cambodge oriental. Terre et Vie 23 : 3-24.
- Ropiquet A, Hassanin A. 2006. Hybrid origin of the Pliocene ancestor of wild goats. Molecular Phylogenetics and Evolution 41: 395-404.
- Sauvel R. 1949. Le Kou-Prey ou Boeuf gris du Cambodge. Terre et Vie 96 : 89-109.
- UICN 2014. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.2. <a href="http://www.iucnredlist.org">http://www.iucnredlist.org</a>. Téléchargé le 30 Octobre 2014.
- Urbain A. 1937. Le Kou Prey ou bœuf gris cambodgien. Bulletin de la Société Zoologique de France 62 : 305-7.
- Van Gelder RG. 1977. Mammalian hybrids and generic limits. American Museum Novitates 2635: 1–25.

### **Le Bulletin Sauvage 1**(1): 11-22, 2015

- Verkaar EL, Nijman IJ, Beeke M, Hanekamp E, Lenstra JA. 2004. Maternal and paternal lineages in cross-breeding bovine species. Has Wisent a hybrid origin? Molecular Biology and Evolution 21: 1165-70.
- Wharton CH. 1957. An ecological study of the kouprey, *Novibos sauveli* (Urbain). Monographs of the Institute of Science and Technology, Manila 5: 1-107.