

VRAI OU FAUX

Deux individus d'espèces différentes sont-ils interféconds ?

Dans certains cas, oui. Les hybrides peuvent même être fertiles, ce qui complique la définition des espèces.

Hervé Le Guyader

Si la notion d'espèce paraît intuitive, elle pose en réalité des difficultés majeures. Aujourd'hui, la plupart des biologistes s'accordent à définir une espèce comme un groupe d'individus interféconds et isolés des autres sur le plan de la reproduction. Cette définition semble indiquer que des couples formés d'individus n'appartenant pas à la même espèce ne peuvent pas procréer. Pourtant, l'existence d'hybrides indique une réalité plus nuancée.

En pratique, les biologistes se fondent sur un ensemble de critères pour rattacher des individus à la même espèce : même habitat, ressemblances morphologiques, physiologiques, génétiques, comportementales, etc. Les études qui ont conduit à inclure le critère d'isolement reproductif – et à fonder la définition de l'espèce sur lui – concernent surtout certains groupes, tels les oiseaux, les mammifères, les papillons ou les escargots.

En dehors de ces groupes, la situation est plus confuse. Ainsi, chez les plantes à fleurs, des espèces différentes se croisent fréquemment, en particulier au sein d'un même genre. De nombreuses espèces cultivées sont des hybrides. C'est le cas par exemple des choux (genre *Brassica*). Chez les bactéries, l'existence d'une parasexualité (un échange de matériel génétique par des ponts cytoplasmiques) a permis de généraliser le concept d'espèce. Néanmoins, l'observation d'importants échanges de gènes par des transferts dits horizontaux, surtout *via* des virus, rend problématique une telle généralisation.

Même au sein des groupes « modèles », des croisements interspécifiques existent.

Les exemples sont nombreux : le zébrule résulte du croisement d'un cheval et d'un zèbre, le turkoman de celui d'un chameau et d'un dromadaire, etc. Souvent, les hybrides sont stériles, donc incapables de transmettre leur patrimoine génétique. Buffon l'avait déjà souligné pour les mulets, issus d'un croisement entre un cheval et un âne. Cependant, les hybrides peuvent aussi être fertiles. C'est le cas des tigrons, nés d'un tigre et d'une lionne : ils peuvent se reproduire avec les tigres, les lions et les tigrons !

Des hybrides fertiles nés en milieu naturel

Le plus souvent, de tels croisements n'ont lieu qu'en captivité et sont plus ou moins artificiellement provoqués. Parfois, des hybrides fertiles naissent en milieu naturel, ce qui brouille encore plus les frontières. En Afrique, l'éléphant de savane et l'éléphant de forêt ont longtemps été rassemblés dans la même espèce, dont ils étaient considérés comme deux sous-espèces (*Loxodonta africana africana* et *Loxodonta africana cyclotis*), car ils pouvaient se croiser. En 2001, le généticien américain Alfred Roca et ses collègues du Kenya ont montré qu'il n'y a pas eu de brassage génétique significatif entre les deux groupes, que l'on doit donc classer en deux espèces distinctes. En d'autres termes, leurs hybrides sont si rares que l'on considère qu'il y a isolement reproductif, même si les représentants des deux groupes ont la possibilité physiologique de se croiser.



© Brown's Catridge 200

De même, les ours blancs (*Ursus maritimus*) et les grizzlis (*Ursus arctos horribilis*, une sous-espèce des ours bruns) appartiennent à deux espèces différentes, mais peuvent produire des hybrides fertiles. Une série de travaux de phylogénie moléculaire (l'étude des relations de parenté à partir de l'analyse des séquences d'ADN) ont même montré que les ours blancs actuels sont issus d'une hybridation entre leurs anciennes populations et les grizzlis, il y a 12 000 ans. Ainsi, une lignée d'hybrides fertiles peut donner lieu à une espèce à part entière.

Les espèces physiologiquement interfécondes sont donc plus nombreuses que prévu. Dans la plupart des cas, cependant, les croisements restent rares, pour des raisons variées. Elles sont par exemple comportementales (absence d'attraction entre les individus) ou écologiques (les deux espèces n'ont pas le même habitat ou, dans le cas des plantes, les mêmes insectes pollinisateurs). Ces barrières reproductives peuvent changer, ce qui conduit à des frontières fluctuantes entre les espèces.

Définir ces frontières n'est pas seulement une marotte de biologistes : c'est un paramètre clef des politiques de protection de la faune et de la flore. En effet, deux populations distinctes doivent être traitées indépendamment si elles appartiennent à des espèces différentes, et les hybrides ne sont pas pris en compte par ces politiques.

Hervé LE GUYADER est professeur à l'Université Pierre et Marie Curie et directeur du Laboratoire Systématique, adaptation, évolution (CNRS-UPMC-MNHN).

Angkor

genèse d'une mégalopole

Connue pour ses temples et statues au cœur de la forêt cambodgienne, Angkor se révèle avoir été un vaste complexe urbain mêlant pratiques religieuses, agriculture, réseaux hydrauliques et échanges commerciaux.

Ch. Pottier, P. Bâty, J.-B. Chevance et J. Estève

Découverte pour le monde occidental au milieu du XIX^e siècle, la cité d'Angkor est célèbre pour ses monuments en pierre ornés de statues, de sculptures et d'inscriptions gravées, perdus dans l'arrière-pays cambodgien. Pendant plus d'un siècle de présence archéologique française à Angkor, durant lequel se sont succédé explorateurs, épigraphistes, architectes et archéologues, l'attention s'est surtout portée sur les inscriptions et les temples – les vestiges visibles. Les inscriptions traitant essentiellement des affaires des temples – divinités, fondateurs souvent royaux –, la reconstruction de l'histoire khmère qui avait été ensevelie, avec ses temples, dans la forêt, était surtout une histoire religieuse articulée autour des dynasties royales.

Depuis la réouverture du site d'Angkor il y a une vingtaine d'années, une nouvelle génération d'archéologues s'intéresse à d'autres aspects de la civilisation angkorienne, notamment l'histoire de l'aménagement de la région d'Angkor et l'urbanisme de ses capitales successives. Couplées aux approches classiques telles que l'étude des inscriptions et l'analyse architecturale, de nouvelles techniques et méthodes sont désormais à l'œuvre sur le terrain, permettant des découvertes qui complètent notre connaissance d'Angkor et des grands sites voisins. Elles touchent tant à la genèse de cette cité qu'à sa nature même : elles montrent, d'une part, que le site a été occupé bien plus tôt qu'on ne le pensait

© Matthew Williams-Ellis/Robert Harding World Imagery/Corbis

et, d'autre part, qu'à son apogée, entre les IX^e et XIV^e siècles, Angkor était une vaste mégalopole établie sur un réseau hydraulique complexe.

L'histoire reconstituée d'après les rares sources épigraphiques et monumentales fait naître Angkor au début du VIII^e siècle, avec le roi Jayavarman II. Une inscription plus tardive relate notamment comment ce roi, alors jeune prince khmer, était rentré de Java (dont on débat encore pour savoir s'il s'agit ou non de l'île de Java actuelle) et avait unifié le pays khmer divisé. Ce royaume était connu des Chinois sous le nom du royaume du Tchenla et s'étendait du Cambodge jusqu'au Nord-Est de l'actuelle Thaïlande et au Sud du Vietnam. Au fil de ses pérégrinations qui réunifièrent diverses principautés, Jayavarman II régna en diverses villes et finit sa vie à Hariharâlaya – une cité identifiée par les inscriptions dans la région de Roluos, à une quinzaine de kilomètres au Sud-Est d'Angkor.

Mais Jayavarman II restera surtout célèbre pour avoir été sacré souverain universel en 802 sur le Mahendraparvata, l'actuel plateau de Phnom Kulen qui domine la plaine d'Angkor au Nord-Est. Jayavarman II apparaît non seulement comme le premier « roi suprême » à régner à Angkor, mais aussi et surtout comme le créateur de la royauté angkorienne, de ses titres et de certains cultes qui ont perduré lors des dynasties ultérieures. Avec lui commence, pour les historiens, la période angkorienne où se succèdent les capitales dans la région d'Angkor, jusqu'à son abandon au XV^e siècle, pour des causes multiples (émergence des puissances voisines, évolution des réseaux marchands, altération des infrastructures, variabilité des moussons), mais selon un processus encore énigmatique.

Pourtant, les vestiges matériels de cette histoire sont rares et méconnus : alors que deux des résidences de Jayavarman II

L'ESSENTIEL

■ **Jusque dans les années 1990, l'archéologie angkorienne se concentrait sur l'étude des temples et des inscriptions.**

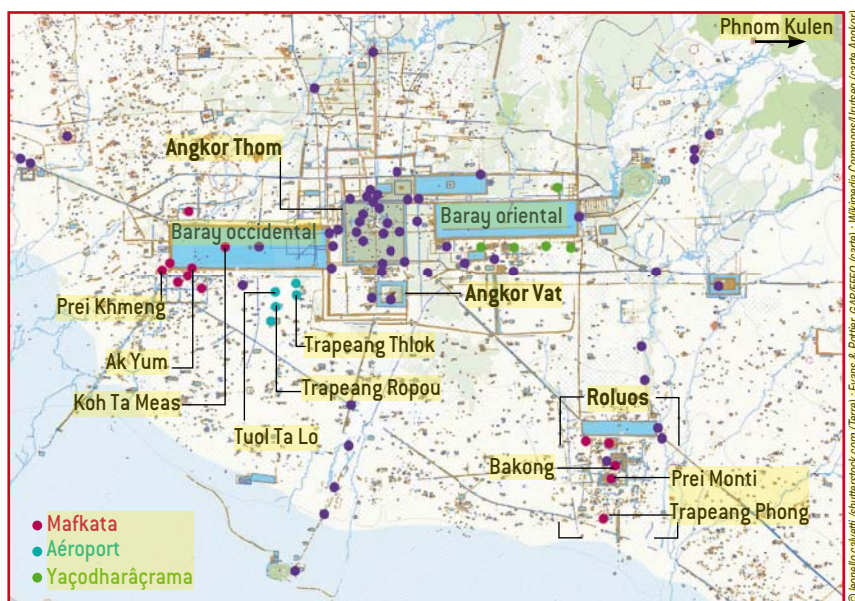
■ **Depuis une vingtaine d'années, de nouvelles méthodes permettent de préciser l'histoire de l'aménagement d'Angkor et son urbanisme.**

■ **Un vaste réseau d'agglomérations, de chaussées, de rizières et d'installations hydrauliques se dessine autour des temples, faisant d'Angkor une imposante mégalopole.**

1. COMME LA PLUPART DES TEMPLES D'ANGKOR, le temple d'Angkor Vat est entouré d'une douve rectangulaire, reliée au vaste réseau hydraulique d'Angkor par des canaux et des digues.



2. LE SITE D'ANGKOR, au Cambodge, s'étend bien au-delà de ses principaux monuments, les temples d'Angkor Vat, d'Angkor Thom, comme le montrent les digues et tertres (ci-contre en marron) et les bassins et canaux (en bleu) repérés par l'étude topographique du terrain. De nombreuses missions sont en cours depuis 1992 (points) pour compléter ces données.



ont été localisées à Roluos et au Phnom Kulen, aucune inscription n'a pour l'instant permis d'attribuer avec certitude le moindre édifice à ce souverain, ni même à son successeur et fils Jayavarman III. Cette méconnaissance ne concerne pas seulement leurs règnes, de 802 à 877. Elle s'étend aussi bien avant, puisque quelques inscriptions et monuments importants datant de la fin du VII^e siècle (avant la naissance attribuée à Angkor) ont aussi été retrouvés dans la région, sans que l'on sache à quelle cité ou capitale ils correspondent. De fait, pendant deux siècles environ, des noms de rois et de cités, de capitales éphémères, sont associés à Angkor, sans qu'il n'ait été possible pour l'instant de les relier à des vestiges du site.

Comme Jayavarman II, ses successeurs ont fait construire dans la région d'Angkor des temples monumentaux dont certains, pyramidaux, au cœur de leurs capitales successives. Ils les ont associés à une quantité croissante d'infrastructures telles que d'immenses réservoirs (les *baray*), des bassins, et des réseaux de chaussées et de canaux... Certains sont désormais célèbres, tels Suryavarman II (1113-env. 1150), bâtisseur d'Angkor Vat qui reste l'apogée de l'architecture khmère, et Jayavarman VII (1181-env. 1215), souverain bouddhiste fondateur de la dernière capitale, Angkor Thom, carré parfait de trois kilomètres de côté centré sur le temple du Bayon aux fameuses tours à visages.

Mais depuis les années 1990, alors qu'une équipe de l'École française d'Ex-

trême-Orient (EFEO) dirigée par Jacques Gaucher explorait l'enceinte d'Angkor Thom et y mettait au jour les traces d'un dense réseau urbain constitué de tertres, de bassins et de voiries, une seconde équipe de l'EFEO menée par l'un de nous (Christophe Pottier) renouvelait la cartographie archéologique de ces capitales. Complétée en collaboration avec l'Université de Sydney, cette carte montre combien, au-delà de la concentration des grands temples, Angkor était constituée d'une myriade de fondations pieuses plus modestes, de villages, de bassins, de parcelles de rizières, façonnant une imposante mégalopole qui s'étendait sur quelque 1 000 kilomètres carrés.

Sur la piste d'une mégalopole

Depuis l'inscription d'Angkor sur la liste du patrimoine mondial en 1992, avec la coopération du Cambodge et de son Autorité pour l'aménagement et la sauvegarde de la région d'Angkor (APSARA), plus d'une quinzaine de programmes archéologiques se sont développés, dont plusieurs missions s'attachent à comprendre les diverses facettes de l'organisation complexe et de l'histoire des aménagements opérés par la civilisation angkorienne (voir la figure 2).

C'est notamment le cas de la mission Mafkata (Ch. Pottier/EFEO) qui a pour objectif d'étudier l'apparition de la centralisation et de la géométrisation des cités angkoriennes. Le passage à cette organi-

sation semble avoir marqué la genèse de l'urbanisme d'Angkor entre les premières occupations humaines et le X^e siècle. Le programme de recherches archéologiques sur les sites de Phnom Kulen (Jean-Baptiste Chevance/Archaeology & Development) vise quant à lui à étudier l'ancienne cité de Mahendraparvata qui s'est développée sur le plateau de Phnom Kulen, au Nord-Est de la région d'Angkor, et qui semble avoir été une des capitales marquantes du règne de Jayavarman II et des débuts de la période angkorienne.

La mission Yaçodharâçrama (Julia Estève et Dominique Soutif/EFEO) examine les *âçrama*, des lieux d'asile et de retraite spirituels construits par le roi Yaçovarman I^{er} à la fin du IX^e siècle et répartis sur tout le territoire angkorien. Et les fouilles préventives de l'aéroport de Siem Reap (Pierre Bâty/INRAP), à l'Ouest d'Angkor Vat, étudient des installations villageoises construites en périphérie d'Angkor entre les IX^e et XIV^e siècles. Centrées sur l'étude des habitats d'un point de vue chronologique, morphologique et économique, elles visent aussi à comprendre les interactions de ces différents groupes d'habitats avec les temples et les champs qui leur sont associés.

Toujours en cours, ces missions, qui mêlent les fouilles archéologiques, le recueil sur le terrain de données et d'artefacts et leur analyse, la télédétection et le balayage de la région par LiDAR héliporté (un faisceau laser infrarouge qui, en se réfléchissant sur le relief depuis un hélicoptère,

fournit un modèle topographique précis du terrain), offrent dès à présent une vision plus claire de l'histoire d'Angkor et de son organisation.

Une longue occupation avant Angkor

Tout d'abord, il apparaît que le site d'Angkor s'est établi dans une région loin d'être vierge, occupée depuis les périodes préhistoriques. Les premières campagnes de fouilles de la mission Mafkata, en 2000-2005, ont en effet mis au jour deux nécropoles préhistoriques dans la région du Baray occidental – un immense réservoir de huit kilomètres sur deux creusé au XI^e siècle. La première, Prei Khmeng, a permis d'étudier et de dater du VI^e siècle les débuts de l'hindouisation à Angkor : un des premiers temples brahmaniques construits dans la région y est superposé sans interruption à des occupations domestiques et funéraires remontant jusqu'au début de notre ère. La seconde, Koh Ta Meas, au cœur même du baray, est encore plus ancienne : datant de l'âge du bronze, elle atteste d'une occupation humaine à Angkor depuis presque 4000 ans.

Au-delà de ce pan préhistorique, les fouilles de la Mafkata ont aussi confirmé

■ LES AUTEURS

Christophe POTTIER est architecte et archéologue à l'École française d'Extrême-Orient (EFO). Il dirige la mission Mafkata.

Pierre BÂTY est archéologue à l'Institut national de recherches archéologiques préventives (INRAP). Il dirige les fouilles préventives de l'aéroport de Siem Reap.

Jean-Baptiste CHEVANCE dirige le programme Phnom Kulen de la Fondation *Archaeology & Development*.

Julia ESTÈVE est cofondatrice, avec Dominique Soutif, du projet Les ermitages de Yaçovarman I^{er}, au sein de l'EFO.

que le Baray occidental a été implanté sur l'emplacement d'une première cité antérieure à l'arrivée de Jayavarman II, centrée sur le temple d'Ak Yum. Quasi intégralement enseveli par la digue Sud du baray, ce temple pyramidal découvert dans les années 1930 par l'architecte français Georges Trouvé constitue le premier exemple de temple montagne caractéristique des capitales angkoriennes. Les nouvelles fouilles sur ce site ont permis d'obtenir une série de datations radiométriques qui suggèrent que son installation remonte à la fin du VI^e siècle, soit un siècle avant sa plus ancienne inscription et au tout début de l'histoire khmère, à l'époque des premiers souverains connus.

Autour d'Ak Yum, les fouilles continuent de porter sur plusieurs sites contemporains et révèlent l'étendue des aménagements de cette cité dont certaines caractéristiques – plan ouvert centré sur une pyramide, ouvrages hydrauliques en amont – annoncent déjà l'urbanisme angkorien. Il s'agirait ainsi d'une première capitale du royaume, mais on en ignore encore le nom. Les travaux se poursuivent, ce qui permettra peut-être d'y identifier l'une des anciennes cités préangkoriennes non localisées mentionnées sur les inscriptions.

Mahendraparvata, la cité perdue de Phnom Kulen

Le plateau de Phnom Kulen, la « montagne aux lychees », au sommet d'un massif situé à environ 40 kilomètres au Nord-Est d'Angkor, est une région unique du territoire angkorien. Situé à une altitude moyenne de 400 mètres, il contraste avec la plaine d'Angkor par sa couverture végétale dense et ses escarpements de grès. À la source des rivières de la région, ce massif est considéré comme la réserve d'eau d'Angkor. Il comporte nombre de vestiges archéologiques : temples, structures hydrauliques et abris rupestres qui en font l'un des sites majeurs de l'archéologie cambodgienne, dont le caractère sacré perdure.

Selon les sources épigraphiques, le roi Jayavarman II aurait établi sa résidence et sa capitale Mahendraparvata sur ce plateau à son arrivée à Angkor, à la fin du VIII^e siècle. Toutefois, peu d'études avaient confronté ces sources aux données

du terrain. Depuis 2008, la Fondation *Archaeology & Development* comble cette lacune en combinant cartographie du massif, fouilles archéologiques et étude par LIDAR.

Le vaste réseau urbain révélé suggère l'existence d'une capitale, remontant probablement au début de la période angkorien. Des chaussées imposantes, orientées selon les points cardinaux, s'étendaient sur plusieurs kilomètres. Elles reliaient les sites sacrés – tant des temples inventoriés il y a plusieurs décennies que des structures jusqu'alors inconnues. Un réseau hydraulique complexe constitué de digues, barrages, canaux et bassins complète ce schéma.

Les opérations archéologiques ont mis au jour les vestiges d'une occupation longue et variée du plateau. Une urbanisation importante couplée à un ensemble de monuments s'y est implantée au début

de la période dite angkorien. Ces temples présentent des caractéristiques architecturales et décoratives qui s'épanouiront plus tard. Certains d'entre eux ont toutefois pu précéder ce système urbain.

Après l'abandon du Phnom Kulen en tant que siège de la royauté, probablement au IX^e siècle, le Phnom reste occupé. Les caractéristiques géographiques du massif, avec ses falaises et ses rochers, constituent des abris idéaux pour le développement des ermitages. À la période postangkorien, le massif attire des pèlerins qui viennent y consacrer des statues de Bouddha. Cette renommée est encore d'actualité, car le Phnom constitue l'une des montagnes les plus sacrées du Cambodge.

Les recherches en cours relient ces vestiges à l'histoire khmère. Ce programme illustre la nécessité de croiser les sources archéologiques aux données épigraphiques.



Sondage sur le site de Phnom Kulen, mettant au jour un canal et des trottoirs.