

2m11.2839.9

Université de Montréal

Phylogénie des wallabies des rochers, *Petrogale* (Marsupialia :  
Macropodidae), par hybridation ADN/ADN

par

Antoine Campeau-Péloquin

Département de sciences biologiques

Faculté des arts et sciences

Mémoire présenté à la Faculté des études supérieures  
en vue de l'obtention du grade de  
Maître ès sciences (M. Sc.)  
en sciences biologiques

Novembre 2000

©Antoine Campeau-Péloquin, 2000



QH

302

454

2001

V.002

Université de Montréal  
Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé:

Phylogénie des wallabies des rochers, *Petrogale* (Marsupialia :  
Macropodidae), par hybridation ADN/ADN

présenté par  
Antoine Campeau-Péloquin

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes:

M. Georg Baron : président rapporteur  
M. François-Joseph Lapointe : directeur de recherche  
Mme Anne Bruneau : membre du jury

Mémoire accepté le 10 février 2001

*pour Sophie, Solange*

*Jean et Mathias*

**«There is a theory which states that if ever anyone discovers exactly what the Universe is for and why it is here, it will instantly disappear and be replaced by something even more bizarre and inexplicable.»**

Douglas Adams (1995)

---

## Sommaire

Cette étude moléculaire a été entreprise afin de résoudre les relations phylogénétiques entre les wallabies des rochers (*Petrogale*) et de les comparer à celles obtenues lors d'études précédentes. Ce genre de kangourous (Marsupialia : Macropodidae) est distribué sur tout le continent australien. Il est abondamment étudié pour sa grande diversité chromosomique et pour la présence de zones d'hybridation entre certaines espèces parapatriques.

Des données moléculaires ont été obtenues pour 14 des 15 espèces de wallabies des rochers actuellement reconnues, à l'aide de la technique d'hybridation ADN/ADN, une méthode qui a l'avantage de comparer des génomes entiers ce qui maximise les chances de détecter les différences entre des espèces qui sont très apparentées et qui ont divergé très récemment. Des analyses phylogénétiques ont par la suite été réalisées à partir de matrices de distances entre paires d'espèces. Tout en démontrant l'utilité et la capacité de la technique à résoudre les relations phylogénétiques au niveau spécifique, la présente étude confirme la divergence récente des *Petrogale* des autres macropodidés, il y a 2,75 millions d'années, soit vers la fin du Pliocène.

Les données obtenues ont pu résoudre davantage les relations profondes de la lignée de *Petrogale* en plaçant le groupe monophylétique *brachyotis* à la base, suivi des groupes *xanthopus* et *lateralis/penicillata*. À l'intérieur du groupe *xanthopus*, nos

résultats contredisent les résultats d'études précédentes et indiquent que *P. xanthopus* est basal plutôt que *P. persephone*. En outre, *P. rothschildi* ferait plutôt partie du groupe *lateralis/penicillata*. De plus, les données montrent que le complexe *lateralis* est paraphylétique alors que la sous-espèce *P. l. purpureicollis* est intermédiaire entre le complexe *lateralis* et le complexe *penicillata*. Ce résultat suggère la possibilité d'introggression entre les espèces de ces deux complexes. Par contre, les données n'ont pu résoudre les relations phylogénétiques entre les espèces du complexe *penicillata*. Certaines des relations obtenues ne correspondent pas avec les résultats d'études précédentes. Néanmoins, cette étude appuie le placement des kangourous arboricoles (*Dendrolagus*), au lieu des pademelons (*Thylogale*), comme le genre frère des wallabies des rochers.

Finalement, sans rejeter d'autres hypothèses concernant la répartition géographique des wallabies des rochers en Australie, les résultats de cette étude, en confirmant l'exclusion de *P. persephone* du complexe *penicillata*, appuient l'hypothèse stipulant que l'Est de l'Australie fut séquentiellement colonisée par deux sous-groupes provenant de la région du Bouclier Australien.

---

## Table des matières

Page de titre.....	i
Identification du jury .....	ii
Sommaire .....	v
Table des matières.....	vii
Liste des tableaux.....	ix
Liste des figures.....	xi
Liste des sigles et abréviations.....	xiii
Remerciements.....	xiv

### Introduction

1.1 Présentation du projet d'étude.....	2
1.2 Position taxonomique et morphologie .....	4
1.3 Écoéthologie.....	6
1.4 Répartition géographique et origine.....	8
1.5 Historique et description des espèces .....	12
1.5.1 <i>Historique des découvertes et de la taxonomie</i> .....	12
1.5.2 <i>Définitions</i> .....	17



1.5.3 <i>Description des espèces</i> .....	19
1.6 Problématique.....	37
1.7 La technique d'hybridation ADN/ADN.....	39

## **Phylogeny of the rock-wallabies, *Petrogale* (Marsupialia: Macropodidae), based on DNA/DNA hybridisation**

2.1 Introduction.....	43
2.2 Materials and Methods.....	48
2.2.1 <i>Samples</i> .....	48
2.2.2 <i>DNA/DNA hybridisation</i> .....	49
2.2.3 <i>Matrix construction</i> .....	50
2.2.3 <i>Tree construction</i> .....	54
2.3 Results.....	55
2.4 Discussion .....	67
2.5 Conclusion.....	80

## **Conclusion**

3.1 Critique de la méthode.....	82
3.2 Importance des résultats.....	85
3.3 <i>Petrogale</i> , demain.....	86

Références .....	88
------------------	----

---

## Liste des tableaux

- Tableau I** Position taxonomique du genre *Petrogale* et des autres genres étudiés dans cette étude (soulignés). La taxonomie supra générique est tirée de Kirsch *et al.* (1997). ..... 5
- Tableau II** Résumé de la taxonomie du genre *Petrogale* de 1888 à aujourd'hui. Le symbole "+" indique que le taxon n'était pas encore connu; le symbole "-" indique que le taxon était connu, mais pas examiné lors de l'étude. Pour de plus amples informations et pour connaître la localité des spécimens types, consulter Calaby et Richardson (1988) et Eldridge et Close (1992). ..... 13
- Table III** Taxa and individuals examined in this study together with extract, collectors field numbers and locality. Common names are given in parentheses. Taxa and extracts used only as drivers are marked with an asterisk. Multiple field numbers represent extracts obtained by pooling multiple individuals. Specimens collected by T. F. Flannery are marked by a #. M. D. B. Eldridge supplied all other specimens. . 52
- Table IV** Unsymmetrised matrix of  $\Delta T_{ms}$  amongst 15 *Petrogale* and four outgroups. Number of hybrids ( $n$ ) = 944; average number of replicates per cell (not counting 57 missing values) = 3.3. Columns are labels, identified by abbreviations of the generic names or specific epithets given in rows. First line of each cell is mean  $\Delta$ , except that actual mean melting-temperatures are given for homoduplexes. Second line gives

standard deviation (SD) and number of replicates, separated by a slash. Dashes indicate 57 comparisons not made. Unweighted average SD = 0.16; correlation of SD with distance = 0.27. Initial asymmetry (for filled cells of entire matrix and whole matrix) = 16.33%; without outgroups = 21.71%. Corrections at bottoms of columns are scalar multipliers (row:column ratios) used to correct data for asymmetry for 16- and 12-species subsets (labeled taxa only, with or without outgroups) by method of Sarich and Cronin (1976). na = not applicable..... **57**

**Table V** Symmetrised matrix of  $\Delta T_{ms}$  amongst 15 *Petrogale* and four outgroups.

Columns are labels, identified by abbreviations of the generic names or specific epithets given in rows. Empty cells (italicised; see Table 4) were filled by reflection after symmetrisation by method of Sarich and Cronin (1976). When reciprocal values were missing, empty cells (italicised and boldfaced) were filled using the additive estimation method of Landry *et al.* (1996). Values in parentheses are those for the complete matrix with outgroups omitted, which was separately symmetrised. Final asymmetries (for labeled and for all *Petrogale* taxa) with and without outgroups were 11.38% and 18.32% respectively (symmetrised values for the 16- and 12-species subsets are obtainable by iterative use of column multipliers given in Table 4). ..... **59**

---

## Liste des figures

- Figure 1** Carte de distribution des espèces et des sous-espèces du genre *Petrogale* en Australie. Les noms précédés d'un *l.* représentent des sous-espèces de *P. lateralis*, et ceux précédés d'un *x.* représentent des sous-espèces de *P. xanthopus*. ..... **10**
- Figure 2** Average-consensus jackknife trees of relationships amongst 12 labeled *Petrogale* taxa, three outgroup macropodids and one outgroup phalangerid, based on symmetrised data derived from Table 4. Numbers at nodes are bootstrap pseudoreplicates supporting these associations, when these were equal or higher than 500 (out of 1000). Thin lines indicate nodes that collapse in the range-consensus jackknife trees. (a) Tree with outgroups included, arbitrarily rooted using *Phalanger orientalis*. (b) Tree with outgroups excluded, rooted using *Petrogale brachyotis* as it is sister to all other when outgroups are included. .... **63**
- Figure 3** Average-consensus jackknife trees of relationships amongst 15 *Petrogale* taxa, three outgroup macropodids and one outgroup phalangerid, based on symmetrised, reflected and sometimes estimated data of Table 4. Numbers at nodes are bootstrap pseudoreplicates supporting these associations, when these were equal or higher than 500 (out of 1000). Thin lines indicate nodes that collapse in the range-consensus jackknife trees. (a) Tree with outgroups included, arbitrarily rooted using *Phalanger*

*orientalis*. (b) Tree with outgroups excluded, rooted using *Petrogale brachyotis* as it is sister to all other when outgroups are included. Unlabeled taxa are underlined. ... 65

**Figure 4** Range-consensus jackknife tree of DNA/DNA hybridisation relationships amongst *Petrogale* taxa (based on analyses performed in Figure 2a and implemented with the three unlabeled taxa (dashed lines) according to their most probable positions), contrasted with phylogeny of Eldridge and Close (1993), for all taxa common to both studies. Arrows point to the proper species name. .... 70

---

## Liste des sigles et abréviations

ADN	Acide désoxyribonucléique
°C	Degrés Celsius
C	Canine
<i>cyt</i>	Cytochrome
$\Delta$	Valeur de distance/distance value
DNA	Desoxyribonucleic acid
kg	Kilogramme/kilogram
km	Kilomètre/kilometer
I	Incisive
M	Molaire
mtDNA	Mitochondrial DNA
MYBP	Million years before present
$\mu$ g	Microgram
PM	Prémolaire
RFLP	Restriction fragment length polymorphisms
SD	Standard Deviation
sp./spp.	Espèce/espèces
ssp.	Sous-espèce
TED	Thermal-elution device
$T_m$	Median melting temperature

---

## Remerciements

Tout d'abord, je tiens à remercier mon directeur de recherche, François-Joseph Lapointe car sans ses idées, et son financement, ce projet n'aurait jamais vu le jour. Je le remercie de m'avoir accueilli sans hésiter dans son laboratoire et de m'avoir fait confiance. Son esprit critique m'a grandement aidé dans la réalisation de mon projet. Je souhaite remercier particulièrement mon quasi codirecteur de recherche et collègue de travail, John Kirsch, avec qui j'ai partagé plusieurs matinées durant la réalisation de mes expériences, à Madison, dans le Wisconsin. Je le remercie pour son soutien moral, intellectuel et financier. Surtout, je le remercie de m'avoir fait une place dans son laboratoire et de m'avoir constamment fait confiance. Ses encouragements m'ont permis de garder confiance en moi. Finalement, merci pour l'aide technique durant les *runs*, pour votre enthousiasme dans la réalisation de l'affiche, pour les diapos, et pour vos commentaires et idées sur les premières versions de l'article.

Ce projet s'étant réalisé en grande partie à Madison, j'en profite pour remercier les gens de là-bas qui m'ont aidé. Mille mercis à James Hutcheon, Deanna Byrnes, Marc Wolman, Mark Berres et Luis Ruedas pour leur aide durant les expériences, les discussions, les encouragements et les regards complices... Merci spécialement à Bill Feeny pour son aide immense dans la réalisation des affiches et des diapos pour les conférences, pour les bières au bord du lac et pour les concerts. Finalement, je désire remercier le personnel du département de zoologie et du musée zoologique de l'Université du Wisconsin.

Tout spécialement et de tout mon cœur, je désire remercier Sophie, compagne de tous les moments, de m'avoir accompagné durant tout ce parcours, de près ou de loin, de m'avoir prodigué de précieux conseils et de m'avoir écouté attentivement. Je te remercie de ta présence que j'apprécie énormément. Merci pour tes rires et tes sourires si étourdissants.

En outre, je tiens à remercier les principaux acteurs qui en coulisse m'ont donné le courage et la persévérance pour mener ce projet à terme. Merci Pierre-Alexandre pour ton aide à tous les niveaux, pour tes encouragements, pour ta présence, et pour tout le reste... Seuls, les mots ne peuvent exprimer toute ma reconnaissance. Merci Yves de m'avoir fait rire, merci pour les bières, les *windups* et les passes bien placées, et merci de m'avoir permis de faire mes premiers pas dans le monde de l'enseignement. Je remercie mes parents, Solange et Jean, et mon frère Mathias, pour leur écoute, leurs encouragements et pour avoir paru intéressé à mes interminables exposés sur les kangourous! Merci aussi à mes amis Jérôme, Pierre, François, Donald, Isabelle, Cinthia, Charles, Richard, Geneviève et Simon, de m'avoir accompagné à différentes étapes de mon cheminement. De même, je tiens à remercier tous mes proches qui de près ou de loin m'ont aidé de leurs encouragements et de leurs oreilles attentives.

Finalement, je tiens à remercier Mark Eldridge pour ses précieux commentaires durant la rédaction de l'article et pour avoir fourni la presque totalité des échantillons de tissus. Merci également à Tim Flannery pour avoir fourni le reste des échantillons! Je remercie également les membres du jury pour leurs commentaires constructifs sur la première version de ce mémoire. Ce projet n'aurait jamais vu le jour sans l'octroi de subventions de la part du CRSNG et du FCAR à M. F.-J. Lapointe et de donations privées à M. J. Kirsch.



**«There is another theory which states  
that this has already happened.»**

Douglas Adams (1995)

# Chapitre 1

---

## **Introduction**

---

## 1.1 Présentation du projet d'étude

L'étude de la systématique des kangourous (Marsupialia : Macropodidae), s'avère un défi de taille pour les phylogénéticiens (Flannery 1989). Étant en quelque sorte l'équivalent australien des petits et des grands herbivores placentaires présents sur les autres continents, les macropodidés sont composés de près de 60 espèces présentes dans la plupart des habitats de l'Australie et de la Nouvelle-Guinée (Kirsch et Calaby 1977; Flannery 1990; Strahan 1995). Quoique les plus vieux fossiles retrouvés pour cette famille datent du début du Miocène (Clemens 1977; Woodburne *et al.* 1993), la plupart des espèces actuelles semblent avoir récemment divergé, et seulement quelques genres se sont éteints (Raven et Gregory 1946; Flannery 1989).

De cette récente évolution combinée à un très faible taux d'extinction, découle un groupe d'espèces très apparentées dont les relations phylogénétiques se sont montrées difficiles à résoudre. En 1962, Ride observe que les diverses espèces sont généralement bien différenciables. Puis, Flannery (1989), dans une étude morphologique de grande envergure, confirme la monophylie des genres de macropodidés. Toutefois après plus d'un siècle d'études anatomiques (Thomas 1888; Bensley 1903; Cabrera 1919; Raven et Gregory 1946; Tate 1948; Ride 1957, 1962, 1978; Archer 1984; Flannery 1989), cytologiques et biochimiques (Hayman et Martin 1974; Kirsch 1977; Richardson et McDermid 1978; Baverstock *et al.* 1989; Hayman 1990), il n'y a toujours pas de consensus quant aux relations intergénériques à l'intérieur de cette famille. Néanmoins, plus récemment et grâce à leurs travaux, Kirsch *et al.* (1995, 1997) ont pu éclaircir

certaines relations entre les différents genres de kangourous. Pourtant, malgré toutes ces études, les relations phylogénétiques à l'intérieur d'un genre (*Petrogale*) particulier de kangourous posent toujours problème.

Depuis près de 30 ans, le genre *Petrogale* est la cible de plusieurs études taxonomiques. Ce genre de macropodidés, endémique au continent australien, représente sans contredit le groupe le plus diversifié parmi les marsupiaux (Eldridge et Close 1993). Plusieurs approches méthodologiques (morphologie, sérologie, cytologie) ont été utilisées pour étudier la phylogénie du genre sans toutefois obtenir un consensus. Ainsi, cette étude, par l'utilisation d'une technique moléculaire différente de celles utilisées précédemment, a pour but d'éclaircir davantage les relations phylogénétiques du genre *Petrogale*. Le premier chapitre de ce mémoire traite des connaissances actuelles sur *Petrogale*. Dans l'ordre, la position taxonomique, la morphologie, l'écoéthologie, la répartition géographique et l'origine du genre *Petrogale* y sont présentées. Puis, l'historique des découvertes est brièvement présenté, suivi d'une description de chaque espèce. Enfin, la problématique et les objectifs spécifiques à l'étude ainsi que la technique moléculaire utilisée sont exposés. Le deuxième chapitre présente et discute, sous la forme d'un article scientifique, les résultats de cette recherche. Finalement, le dernier chapitre résume les résultats et discute, de façon plus globale, de leurs implications et de leurs débouchés.

---

## 1.2 Position taxonomique et morphologie

Abondamment étudiés en raison de leur grande diversité chromosomique et parmi les plus admirables des kangourous, les wallabies des rochers (*Petrogale* des noms latins *petro* ou rocher, et *gale* ou fouine ou belette), de l'anglais *rock-wallabies*, comprennent des espèces de taille moyenne (0,9 à 12 kg) au pelage brillamment coloré et souvent rayé (Sharman *et al.* 1990; Sharman et Maynes 1995). Ce genre appartient à la sous-famille des macropodins (voir Tableau 1), elle-même composée de dix autres genres, soit celui des kangourous, wallabies et wallarous (*Macropus*), du wallaby des marais (*Wallabia*), des pademelons (*Thylogale*), du quokka (*Setonix*), des wallabies à queue pointue (*Onychogalea*), des wallabies-lièvres (*Lagorchestes* et *Lagostrophus*), des kangourous arboricoles (*Dendrolagus*), et des wallabies des forêts de la Nouvelle-Guinée (*Dorcopsis* et *Dorcopsulus*) (Strahan 1995, Kirsch *et al.* 1997).

Les macropodins sont caractérisés par des membres postérieurs puissants, aux pieds longs et étroits. Leur queue est longue et large à la base, et sert à la fois de balancier lors des sauts et de troisième pied permettant la posture verticale. Les membres antérieurs sont en général petits et peu développés. Les mains ne possèdent pas de pouce préhensile. Toutefois, leurs mains leur suffisent pour amener la nourriture à la bouche (Strahan 1995). Leur formule dentaire : [I 3/1, C 0-1/0, PM 2/2, M 4/4] x 2 = 32-34), diffère de celles des autres diprotodontes où les deuxièmes et troisièmes incisives sont séparées et placées à l'arrière des premières, car elles sont rassemblées aux côtés des premières incisives de façon à former une grande lame tranchante (Nowak 1999). Les

incisives inférieures ne font pas contact directement avec les incisives supérieures, mais plutôt avec une plaque dure au niveau du palais. Quant aux quatre molaires, suite à leur éruption, elles se déplacent vers l'avant de la mâchoire, avant de tomber (sauf chez *Petrogale concinna*, voir plus loin; Strahan 1995).

**Tableau I** Position taxonomique du genre *Petrogale* et des autres genres étudiés dans cette étude (soulignés). La taxonomie supra générique est tirée de Kirsch *et al.* (1997).

---

Classe Mammalia	
Sous-Classe Marsupialia	
Ordre Diprotodontia	
Sous-ordre Phalangeriformes	Sous-ordre Macropodiformes
Super-famille Phalangoidea	Super-famille Macropodoidea
Famille Phalangeridae	Famille Macropodidae
Sous-Famille Phalangerinae	Sous-Famille Macropodinae
<i>Phalanger</i>	<i>Dendrolagus</i>
<i>Spilocuscus</i>	<i>Dorcopsis</i>
<i>Strigocuscus</i>	<i>Dorcopsulus</i>
<i>Trichosurus</i>	<i>Lagorchestes</i>
<i>Wyulda</i>	<i>Lagostrophus</i>
	<i>Macropus</i>
	<i>Onychogalea</i>
	<b><i>Petrogale</i></b>
	<i>Setonix</i>
	<i>Thylogale</i>
	<i>Wallabia</i>

---

Les wallabies des rochers se distinguent des autres macropodins par plusieurs caractéristiques morphologiques : le pied est plus court et plus large, et la plante du pied est beaucoup plus granulée et bordée de poils rigides, assurant une bonne friction lors de leurs déplacements sur les rochers. De plus, la queue est plus cylindrique, et ne sert que comme balancier en étant portée recourbée sur le dos (Sharman et Maynes 1995).

---

### 1.3 Écoéthologie

Comme leur nom l'indique, les wallabies des rochers habitent les falaises, les gorges et les pierriers, où les fissures, les grottes et les crevasses parsemées de terrasses herbeuses et d'endroits plats leur fournissent refuge et nourriture (Briscoe *et al.* 1982; Sharman et Maynes 1995). Leurs déplacements dans les milieux rocheux s'effectuent en sautant d'un point à l'autre. Les *Petrogale* sont des herbivores crépusculaires et nocturnes (Sharman et Maynes 1995). Tout comme leurs équivalents placentaires (ruminants), ils peuvent digérer la cellulose grâce à une symbiose avec des micro-organismes présents dans leur estomac (Sharman et Maynes 1995). Leur diète préférée est constituée de graminées et parfois d'autres herbacées, des feuilles et des fruits (Dawson et Ellis 1979; Briscoe *et al.* 1982). En plus de leur habileté à escalader les parois rocheuses, ils peuvent également grimper aux arbres tels que les figiers (*Ficus* spp.) afin de s'y nourrir et de s'y abriter (Sharman *et al.* 1990; Sharman et Maynes 1995).

Les wallabies des rochers vivent en colonies de tailles variables, allant de seulement une dizaine d'individus à plusieurs centaines. À l'intérieur d'une colonie, la

reproduction est réservée aux mâles dominants. Ceux-ci peuvent se reproduire durant plusieurs années (6 à 10) et même s'accoupler avec leurs propres rejetons femelles (Barker 1990; Sharman *et al.* 1990). Hormis la différence de taille entre les sexes, il n'y a pas de dimorphisme sexuel chez *Petrogale*; les femelles sont en général plus petites que les mâles (Sharman et Maynes 1995). Elles atteignent la maturité sexuelle vers un ou deux ans et donnent généralement naissance à un jeune à la fois (Sharman et Maynes 1995). La naissance est souvent suivie par un nouvel accouplement et par le développement du nouvel embryon jusqu'à celui-ci atteigne la taille de 100 cellules (Nowak 1999). L'embryon demeure dans cet état (diapause embryonnaire) jusqu'à ce que son aîné quitte la poche, meure ou soit abandonné (Strahan 1995). Ce phénomène de diapause accorde donc une seconde chance de se reproduire si les conditions environnementales ne sont pas propices. Lorsque les conditions s'y prêtent, les deux rejetons peuvent cependant être élevés en même temps. Il s'agit d'une adaptation aux conditions souvent arides rencontrées dans les terres intérieures australiennes (Strahan 1995). Contrairement aux autres kangourous, où le jeune, après avoir quitté la poche, suit la mère jusqu'à son sevrage, les jeunes wallabies des rochers demeurent réfugiés à l'abri des prédateurs, et la mère revient pour les allaiter. Ce comportement semble être une adaptation à la vie plus difficile en milieux escarpés, tels les falaises et les pierriers (Sharman et Maynes 1995).

La répartition spatiale des colonies dépend surtout de la présence de rochers et du microclimat, mais également de la présence de compétiteurs introduits (voir plus loin). Ainsi, à certains endroits, les colonies peuvent être séparées de quelques dizaines de



kilomètres, tandis que certaines autres peuvent être séparées par plus de 100 km de terrain inhabitable. Le déplacement des individus dépend alors de la présence de refuges hospitaliers entre les colonies (Sharman *et al.* 1990; Sharman et Maynes 1995).

Depuis l'introduction de nouvelles espèces, associée à la colonisation de l'Australie par les Européens, les populations de wallabies des rochers font maintenant face à des compétiteurs, tels que les lapins (*Oryctolagus cuniculus*) et les chèvres (*Capra hircus*), et à de nouveaux prédateurs, tels que les renards (*Vulpes vulpes*) et les chats domestiques (*Felis catus*). Ceci, en plus de l'augmentation constante du territoire utilisé par l'homme, contribue à la diminution de l'abondance des populations de *Petrogale* et augmente les risques associés à la dispersion (Sharman *et al.* 1990; Sharman et Maynes 1995). Ainsi, les taux d'homozygotie et les niveaux de consanguinité élevés observés chez la plupart des populations de wallabies des rochers sont explicables par l'isolement, l'effectif réduit et l'organisation sociale (où l'accès aux femelles est réservé aux mâles dominants) des colonies ainsi que par les faibles taux de dispersion (Eldridge *et al.* 1988; Sharman *et al.* 1990; Sharman et Maynes 1995). Ces divers facteurs contribuent également à la fixation rapide des réarrangements chromosomiques, caractéristique exceptionnelle des wallabies des rochers (voir Section 1.6).

---

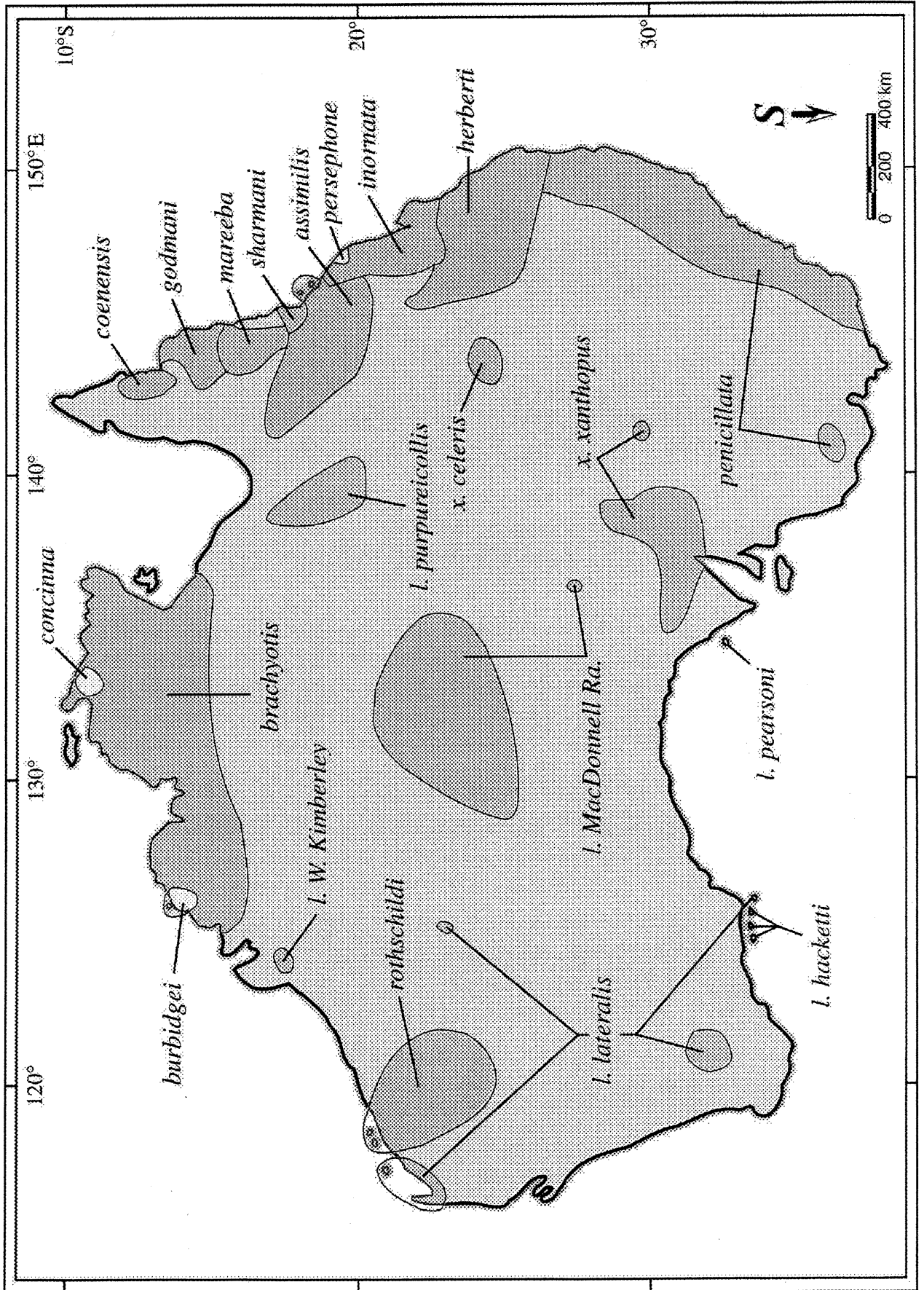
## 1.4 Répartition géographique et origine

Les *Petrogale* sont retrouvés exclusivement sur le continent australien et sur quelques îles côtières; ils sont absents de la Tasmanie et de la Nouvelle-Guinée où d'autres

macropodidés sont cependant retrouvés (Figure 1). *Petrogale* est souvent décrit comme l'équivalent occidental de *Thylogale*, puisque ce dernier est présent seulement sur la côte orientale, tandis que *Petrogale* est réparti sur tout le continent (Briscoe *et al.* 1982). Toutefois, d'autres études suggèrent au contraire que les kangourous arboricoles (*Dendrolagus*), présents majoritairement en Nouvelle-Guinée, représentent le genre frère des wallabies des rochers (Ziegler 1977; Baverstock *et al.* 1989).

Selon Kirsch *et al.* (1997), les *Petrogale* seraient les derniers macropodidés à diverger, il y a environ 3 millions d'années, soit vers la fin du Pliocène. En comparaison, le genre *Macropus* se serait diversifié il y a 7 millions d'années, durant le Miocène (Kirsch *et al.* 1997). Le genre *Petrogale* aurait débuté sa radiation entre 20 et 25 millions d'années après celle des macropodidés (Flannery 1989; Kirsch *et al.* 1997). Deux hypothèses furent émises quant à l'origine géographique du genre. Briscoe *et al.* (1982), assument une origine occidentale du genre et présumant que deux sous-groupes ont séquentiellement traversé les terres centrales arides pour envahir la région du *Great Dividing Range* où ils ont ensuite effectué une radiation adaptative rapide (Sharman *et al.* 1990; Sharman et Maynes 1995). Eldridge et Close (1997), suggèrent une origine orientale du genre suivie d'une colonisation du Centre de l'Australie. Ils suggèrent également que les populations actuelles de l'Ouest, du Nord et de l'Est australien, soient issues de la population du Centre de l'Australie (Eldridge et Close 1997).

**Figure 1** Carte de distribution des espèces et des sous-espèces du genre *Petrogale* en Australie. Les noms précédés d'un *l.* représentent des sous-espèces de *P. lateralis*, et ceux précédés d'un *x.* représentent des sous-espèces de *P. xanthopus*.



---

## 1.5 Historique et description des espèces

### 1.5.1 Historique des découvertes et de la taxonomie

Depuis la description de la première espèce de *Petrogale* en 1825, 26 formes de wallabies des rochers furent décrites, incluant diverses espèces et sous-espèces (pour une revue complète de l'histoire des découvertes de *Petrogale*, consulter Eldridge, 1997). Jusqu'à ce jour, les études taxonomiques sur le genre *Petrogale* n'ont pu s'entendre sur le nombre exact d'espèces (Tableau 2). Bien que certaines espèces possèdent des traits morphologiques caractéristiques, plusieurs *Petrogale* de la côte est ne peuvent être différenciés autrement que par le nombre, la taille et la morphologie de leurs chromosomes (caryotype) (Briscoe *et al.* 1982; Eldridge *et al.* 1988; Eldridge *et al.* 1989). En fait, au lieu des 22 chromosomes retrouvés habituellement chez les macropodidés, nombre présumé ancestral (Eldridge *et al.* 1992a; voir aussi Hayman 1977), le nombre de chromosomes varie d'une espèce à l'autre, passant de  $2n = 16$  à  $2n = 22$  (Eldridge *et al.* 1992b). Par conséquent, la plus récente revue taxonomique du genre *Petrogale*, effectuée par Eldridge et Close (1993), désignait 20 races chromosomiques, réparties en 15 espèces. Cette division du genre en 15 espèces fut une tâche difficile, principalement en raison du manque de barrières à la reproduction démontré par certaines espèces de la côte est pouvant produire des hybrides viables (Eldridge et Close 1992).

**Tableau II** Résumé de la taxonomie du genre *Petrogale* de 1888 à aujourd'hui. Le symbole "+" indique que le taxon n'était pas encore connu; le symbole "-" indique que le taxon était connu, mais pas examiné lors de l'étude. Pour de plus amples informations et pour connaître la localité des spécimens types, consulter Calaby et Richardson (1988) et Eldridge et Close (1992).

Taxons décrits	Thomas 1888	Iredale et Troughton 1934	Tate 1948	Marlow 1965
<i>Petrogale brachyotis</i> Gould 1841	<i>P. brachyotis</i>	<i>P. brachyotis brachyotis</i>	-	<i>P. brachyotis brachyotis</i>
<i>Petrogale brachyotis signata</i> Thomas 1926b	+	<i>P. brachyotis signata</i>	-	<i>P. brachyotis signata</i>
<i>Petrogale longmani</i> Thomas 1926a	+	<i>P. brachyotis longmani</i>	-	<i>P. longmani longmani</i>
<i>Petrogale venustula</i> Thomas 1926b	+	<i>P. brachyotis venustula</i>	-	<i>P. longmani venustula</i>
<i>Petrogale wilkinsi</i> Thomas 1926a	+	<i>P. wilkinsi</i>	-	<i>P. wilkinsi</i>
<i>Petrogale penicillata</i> Gray 1825	<i>P. penicillata</i>	<i>P. penicillata</i>	<i>P. penicillata penicillata</i>	<i>P. penicillata penicillata</i>
<i>Petrogale herberti</i> Thomas 1926b	+	<i>P. inornata herberti</i>	<i>P. penicillata herberti</i>	<i>P. penicillata herberti</i>
<i>Petrogale inornata</i> Gould 1842	<i>P. inornata</i>	<i>P. inornata inornata</i>	<i>P. inornata inornata</i>	<i>P. inornata inornata</i>
<i>Petrogale assimilis</i> Ramsay 1877	<i>P. penicillata</i>	<i>P. inornata inornata</i>	<i>P. inornata inornata</i>	<i>P. inornata inornata</i>
<i>Petrogale puella</i> Thomas 1926b	+	<i>P. inornata puella</i>	<i>P. inornata puella</i>	<i>P. inornata puella</i>
<i>Petrogale mareeba</i> Eldridge et Close 1992	+	+	+	+
<i>Petrogale sharmani</i> Eldridge et Close 1992	+	+	+	+
<i>Petrogale godmani</i> Thomas 1923	+	<i>P. inornata godmani</i>	<i>P. inornata godmani</i>	<i>P. inornata godmani</i>
<i>Petrogale coenensis</i> Eldridge et Close 1992	+	+	+	+
<i>Petrogale purpureicollis</i> Le Souef 1924	+	<i>P. inornata purpureicollis</i>	<i>P. inornata purpureicollis</i>	<i>P. inornata purpureicollis</i>
<i>Petrogale lateralis</i> Gould 1842	<i>P. lateralis</i>	<i>P. lateralis</i>	<i>P. penicillata lateralis</i>	<i>P. lateralis lateralis</i>
	+	+	+	+
	+	+	+	+
<i>Petrogale lateralis hacketti</i> Thomas 1905	+	<i>P. hacketti</i>	<i>P. penicillata hacketti</i>	<i>P. lateralis hacketti</i>
<i>Petrogale pearsoni</i> Thomas 1922	+	<i>P. pearsoni</i>	-	<i>P. lateralis pearsoni</i>
<i>Petrogale rothschildi</i> Thomas 1904	+	<i>P. rothschildi</i>	-	<i>P. rothschildi</i>
<i>Petrogale xanthopus</i> Gray 1855	<i>P. xanthopus</i>	<i>P. xanthopus xanthopus</i>	<i>P. xanthopus xanthopus</i>	<i>P. xanthopus xanthopus</i>
<i>Petrogale celeris</i> Le Souef 1924	+	<i>P. xanthopus celeris</i>	<i>P. xanthopus celeris</i>	<i>P. xanthopus celeris</i>
<i>Petrogale persephone</i> Maynes 1982	+	+	+	+
<i>Petrogale burbridgei</i> Kitchener et Sanson 1978	+	+	+	+
<i>Petrogale concinna</i> Gould 1842	<i>P. concinna</i>	<i>Peradorcas concinna concinna</i>	<i>Per. concinna concinna</i>	<i>Per. concinna concinna</i>
<i>Petrogale concinna canescens</i> Thomas 1909	+	<i>Peradorcas concinna canescens</i>	<i>Per. concinna canescens</i>	<i>Per. concinna canescens</i>
<i>Petrogale concinna monastria</i> Thomas 1926	+	<i>Peradorcas concinna monastria</i>	<i>Per. concinna monastria</i>	<i>Per. concinna monastria</i>

<b>Troughton 1967</b>	<b>Ride 1970</b>	<b>Poole 1979</b>	<b>Briscoe et al. 1982</b>	<b>Strahan 1983</b>
<i>P. brachyotis brachyotis</i>	<i>P. brachyotis</i>	<i>P. brachyotis</i>	<i>P. brachyotis</i>	<i>P. brachyotis</i>
<i>P. brachyotis signata</i>	<i>P. brachyotis</i>	<i>P. brachyotis</i>	<i>P. brachyotis</i>	<i>P. brachyotis</i>
<i>P. longmani longmani</i>	<i>P. penicillata longmani</i>	<i>P. brachyotis longmani</i>	<i>P. brachyotis</i>	<i>P. brachyotis</i>
<i>P. longmani venustula</i>	<i>P. penicillata (longmani)</i>	<i>P. brachyotis</i>	<i>P. brachyotis</i>	<i>P. brachyotis</i>
<i>P. wilkinsi</i>	<i>P. penicillata wilkinsi</i>	<i>P. brachyotis</i>	<i>P. brachyotis</i>	<i>P. brachyotis</i>
<i>P. penicillata</i>	<i>P. penicillata penicillata</i>	<i>P. penicillata penicillata</i>	<i>P. penicillata penicillata</i>	<i>P. penicillata penicillata</i>
<i>P. inornata herberti</i>	<i>P. penicillata herberti</i>	<i>P. penicillata herberti</i>	<i>P. penicillata herberti</i>	<i>P. penicillata herberti</i>
<i>P. inornata inornata</i>	<i>P. penicillata inornata</i>	<i>P. penicillata inornata</i>	<i>P. inornata (race inornata)</i>	<i>P. inornata race inornata</i>
<i>P. inornata assimilis</i>	<i>P. penicillata inornata</i>	<i>P. penicillata assimilis</i>	<i>P. inornata (race assimilis)</i>	<i>P. inornata race assimilis</i>
<i>P. inornata puella</i>	<i>P. penicillata (inornata)</i>	<i>P. penicillata puella</i>	<i>P. inornata (race puella)</i>	<i>P. inornata race puella</i>
+	+	<i>P. penicillata ssp. nov. 3</i>	<i>P. inornata (race Mareeba)</i>	<i>P. inornata race Mareeba</i>
+	+	<i>P. penicillata ssp. nov. 4</i>	<i>P. inornata (race Mt. Claro)</i>	<i>P. inornata race Mt. Claro</i>
<i>P. inornata godmani</i>	<i>P. godmani</i>	<i>P. penicillata godmani</i>	<i>P. godmani (race godmani)</i>	<i>P. godmani race godmani</i>
+	+	+	<i>P. godmani (race Cape York)</i>	<i>P. godmani race Cape York</i>
<i>P. inornata purpureicollis</i>	<i>P. purpureicollis</i>	<i>P. penicillata purpureicollis</i>	<i>P. lateralis (race purpureicollis)</i>	<i>P. lateralis race purpureicollis</i>
<i>P. lateralis</i>	<i>P. penicillata lateralis</i>	<i>P. penicillata lateralis</i>	<i>P. lateralis (race lateralis)</i>	<i>P. lateralis race lateralis</i>
+	+	<i>P. penicillata ssp. nov. 1</i>	<i>P. lateralis (race MacDonnell Ranges)</i>	<i>P. lateralis race MacDonnell Ranges</i>
+	+	<i>P. penicillata ssp. nov. 2</i>	<i>P. lateralis (race West Kimberley)</i>	<i>P. lateralis race West Kimberley</i>
<i>P. hacketti</i>	<i>P. penicillata hacketti</i>	<i>P. penicillata hacketti</i>	<i>P. lateralis (race hacketti)</i>	<i>P. lateralis race hacketti</i>
<i>P. pearsoni</i>	<i>P. penicillata pearsoni</i>	<i>P. penicillata pearsoni</i>	<i>P. lateralis (race lateralis)</i>	<i>P. lateralis race lateralis</i>
<i>P. rothschildi</i>	<i>P. rothschildi</i>	<i>P. rothschildi</i>	<i>P. rothschildi</i>	<i>P. rothschildi</i>
<i>P. xanthopus xanthopus</i>	<i>P. xanthopus</i>	<i>P. xanthopus xanthopus</i>	<i>P. xanthopus xanthopus</i>	<i>P. xanthopus xanthopus</i>
<i>P. xanthopus celeris</i>	<i>P. xanthopus</i>	<i>P. xanthopus celeris</i>	<i>P. xanthopus celeris</i>	<i>P. xanthopus celeris</i>
+	+	<i>Petrogale sp. nov. 1</i>	<i>P. persephone</i>	<i>P. persephone</i>
+	+	<i>P. burbidgei</i>	<i>P. burbidgei</i>	<i>P. burbidgei</i>
<i>Per. concinna concinna</i>	<i>Per. concinna</i>	<i>Petrogale concinna concinna</i>	-	<i>Petrogale concinna concinna</i>
<i>Per. concinna canescens</i>	<i>Per. concinna</i>	<i>Petrogale concinna canescens</i>	<i>Petrogale concinna canescens</i>	<i>Petrogale concinna canescens</i>
<i>Per. concinna monastria</i>	<i>Per. concinna</i>	<i>Petrogale concinna monastria</i>	-	<i>Petrogale concinna monastria</i>



Calaby et Richardson 1988	Sharman et al. 1990	Eldridge et Close 1992	Strahan 1995
<i>P. brachyotis</i>	<i>P. brachyotis</i>	-	<i>P. brachyotis</i>
<i>P. brachyotis</i>	<i>P. brachyotis</i>	-	<i>P. brachyotis</i>
<i>P. brachyotis</i>	<i>P. brachyotis</i>	-	<i>P. brachyotis</i>
<i>P. brachyotis</i>	<i>P. brachyotis</i>	-	<i>P. brachyotis</i>
<i>P. brachyotis</i>	<i>P. brachyotis</i>	-	<i>P. brachyotis</i>
<i>P. penicillata</i>	<i>P. penicillata penicillata</i>	<i>P. penicillata</i>	<i>P. penicillata</i>
<i>P. penicillata</i>	<i>P. penicillata herberti</i>	<i>P. herberti</i>	<i>P. herberti</i>
<i>P. inornata</i>	<i>P. inornata</i>	<i>P. inornata</i>	<i>P. inornata</i>
<i>P. assimilis</i>	<i>P. assimilis</i>	<i>P. assimilis</i>	<i>P. assimilis</i>
<i>P. assimilis</i>	-	<i>P. assimilis</i>	<i>P. assimilis</i>
<i>P. assimilis</i>	race Mareeba	<i>P. mareeba</i>	<i>P. mareeba</i>
<i>P. assimilis</i>	race Mt. Claro	<i>P. sharmani</i>	<i>P. sharmani</i>
<i>P. godmani</i>	<i>P. godmani</i>	<i>P. godmani</i>	<i>P. godmani</i>
<i>P. godmani</i>	<i>P. godmani</i>	<i>P. godmani</i>	<i>P. godmani</i>
<i>P. lateralis</i>	<i>P. godmani</i> race Cape York	<i>P. coenensis</i>	<i>P. coenensis</i>
<i>P. lateralis</i>	<i>P. lateralis purpureicollis</i>	-	<i>P. lateralis purpureicollis</i>
<i>P. lateralis</i>	<i>P. lateralis lateralis</i>	-	<i>P. lateralis lateralis</i>
<i>P. lateralis</i>	<i>P. lateralis</i> race MacDonnell Ranges	-	<i>P. lateralis</i> race MacDonnell Ranges
<i>P. lateralis</i>	<i>P. lateralis</i> race West Kimberley	-	<i>P. lateralis</i> race West Kimberley
<i>P. lateralis</i>	<i>P. lateralis hacketti</i>	-	<i>P. lateralis hacketti</i>
<i>P. lateralis</i>	<i>P. lateralis pearsoni</i>	-	<i>P. lateralis pearsoni</i>
<i>P. rothschildi</i>	<i>P. rothschildi</i>	-	<i>P. rothschildi</i>
<i>P. xanthopus</i>	<i>P. xanthopus xanthopus</i>	-	<i>P. xanthopus xanthopus</i>
<i>P. xanthopus</i>	<i>P. xanthopus celeris</i>	-	<i>P. xanthopus celeris</i>
<i>P. persephone</i>	<i>P. persephone</i>	-	<i>P. persephone</i>
<i>P. burbidgei</i>	<i>P. burbidgei</i>	-	<i>P. burbidgei</i>
<i>Petrogale concinna</i>	-	-	<i>P. concinna concinna</i>
<i>Petrogale concinna</i>	<i>P. concinna canescens</i>	-	<i>P. concinna canescens</i>
<i>Petrogale concinna</i>	-	-	<i>P. concinna monastria</i>

### 1.5.2 Définitions

Avant d'approfondir davantage cette discussion, il importe de définir les termes ou catégories taxonomiques qui seront fréquemment employés dans ce mémoire.

**Espèce**, catégorie taxonomique sous le genre et, pour les organismes sexués, se définit généralement par l'une des deux façons suivantes :

1. *Définition morphologique de l'espèce.* Un groupe d'individus qui se distingue morphologiquement, physiologiquement ou biochimiquement d'autres groupes par quelques caractéristiques.
2. *Définition biologique de l'espèce.* Un groupe d'individus qui peuvent potentiellement se reproduire entre eux mais qui ne peuvent se reproduire avec d'autres groupes d'individus (Mayr 1981).

Cette dernière définition de l'espèce, puisqu'elle se base sur des relations génétiques mesurables au lieu de caractéristiques physiques parfois subjectives, est préférée des biologistes systématiciens. Cependant, elle s'avère difficile à vérifier en pratique car elle nécessite la connaissance des capacités de reproduction entre individus (Primack 1993). Toutefois, la définition de l'espèce pour le genre *Petrogale* diffère, en raison de la grande ressemblance morphologique de plusieurs espèces et de la capacité de s'hybrider démontrée par certaines espèces parapatriques. Ainsi, chez *Petrogale*, une espèce se définit comme un taxon qui possède assez de barrières à la reproduction envers d'autres taxons pour maintenir une identité génétique distincte, même s'il y a introgression avec

d'autres espèces (parapatriques; Eldridge et Close 1992). En général, les hybrides sont stériles (Close et Lowry 1990; Close et Bell 1997).

**Sous-espèce.** Dans son aire de distribution, une espèce peut posséder plusieurs populations qui sont géographiquement isolées. Dans le cas où les individus de ces populations sont différents d'une population à l'autre, que ce soit par leur taille, leur forme, leur couleur, leurs chromosomes ou par leurs caractéristiques biochimiques, ces populations sont qualifiées de sous-espèces. Dans tous les cas, les sous-espèces d'une espèce peuvent se reproduire entre elles.

**Race**, semblable à la sous-espèce, se définit comme une population géographiquement isolée d'une espèce, mais dont les individus, en général, ne sont pas différents entre les populations. Toutefois, dans le cas des *Petrogale*, malgré qu'elles soient qualifiées de races, les races West Kimberley et MacDonnell Ranges de *P. lateralis* sont considérées comme des sous-espèces (Eldridge et Close 1997). De plus, la distinction entre la race et la sous-espèce est parfois très subjective et souvent floue.

**Groupe**, se définit comme une association d'espèces partageant des caractéristiques quelconques. Chez *Petrogale*, les 15 espèces sont divisées en trois groupes en fonction de leur caryotype (Briscoe *et al.* 1982).

**Complexe**, subdivision à l'intérieur d'un groupe, se définit comme une association d'espèces apparentées.

**Clade**, est un terme utilisé en cladistique et se définit comme un groupe taxonomique représenté par une branche sur un cladogramme ainsi que toutes les branches qui en descendent.

### **1.5.3 Description des espèces**

Briscoe *et al.* (1982) divisèrent le genre en trois groupes majeurs. Le premier est le groupe *brachyotis* composé de *P. brachyotis*, *P. burbidgei* et *P. concinna*. Le second est le groupe *xanthopus* composé de *P. xanthopus*, de *P. persephone* et de *P. rothschildi*. Finalement, le dernier est le groupe *lateralis/penicillata* composé de *P. lateralis* et de toutes les espèces de la côte est, hormis *P. xanthopus* et *P. persephone*. Ce dernier peut également être subdivisé en deux autres complexes, soit le complexe *lateralis* qui inclut les taxons du Centre et de l'Ouest australien et le complexe *penicillata* qui inclut les taxons de l'Est australien (Briscoe *et al.* 1982). Les pages suivantes présentes brièvement chacune de ces espèces, regroupées selon les trois groupes majeurs. Pour les données de tailles, les valeurs entre parenthèses (lorsque présentes) représentent les moyennes. Pour certains taxons, l'étendue des mesures n'est pas spécifiée car elles furent effectuées seulement sur un individu. Ces données sont tirées de Strahan (1995).

### Groupe *brachyotis*

Les trois espèces du groupe *brachyotis* sont morphologiquement et chromosomiquement distinctes et sont caractérisées par un caryotype dramatiquement modifié qui contient plusieurs fusions et transpositions centromériques ainsi que plusieurs régions d'hétérochromatine centromérique (Sharman *et al.* 1990; Eldridge *et al.* 1992b).

***Petrogale brachyotis*** Gould, 1841 (*Short-eared rock-wallaby*)  $2n = 20$

#### **Taille**

*Longueur de la tête et du corps*

435 – 550 (492) mm (mâles)

405 – 485 (456) mm (femelles)

*Longueur de la queue*

387 – 550 (479) mm (mâles)

320 – 520 (441) mm (femelles)

*Poids*

3,2 – 5,6 (4,4) kg (mâles)

2,2 – 4,7 (3,7) kg (femelles)

#### **Description**

Autre espèce commune, *P. brachyotis* fut le deuxième wallaby des rochers à être découvert, aux environs de Hanover Bay, sur la côte ouest australienne (Eldridge 1997). Gould (1841) jugeait que *P. brachyotis* était apparentée à *P. penicillata*, tandis que Thomas (1888) considérait que *P. brachyotis* était plutôt apparentée à *P. inornata*. Au niveau morphologique, l'espèce se distingue par ses oreilles courtes et uniformément colorées et sa grande taille (Sharman *et al.* 1995c). Trois populations géographiquement distinctes sont reconnues: la race Kimberley (aussi *P. b. brachyotis*), la race de la rivière Victoria, et la race d'Arnhem Land. La

coloration du pelage, unique pour chacune des races, est généralement uniforme sur le dos avec des bandes blanches de tailles variables. Faisant exception à la norme chez les wallabies des rochers, *P. brachyotis* est sympatrique avec *P. burbidgei* et *P. concinna*. De plus, ces trois espèces sont très semblables au niveau génétique (Eldridge *et al.* 1992b). Leurs caryotypes dérivés et la présence de grandes quantités d'hétérochromatine centromérique sur leurs cinq plus grands chromosomes les différencient des autres *Petrogale* (Sharman *et al.* 1990).

***Petrogale burbidgei*** Kitchener et Sanson, 1978 (*Monjon*)  $2n = 16$

### Taille

*Longueur de la tête et du corps*

306 – 353 (322) mm

*Longueur de la queue*

264 – 290 (276) mm

*Poids*

960 – 1430 (1258) g

### Description

Même si cette espèce est commune, *P. burbidgei* ne fut que récemment découverte dans la région de Kimberley en raison de sa petite taille (1,3 kg, la plus petite espèce de *Petrogale*) et de sa grande ressemblance avec *P. concinna*, tant au niveau morphologique que génétique. Son pelage est olive avec une marbrure fauve et noire (Kitchener et Sanson 1978). L'espèce se distingue de *P. concinna* par ses oreilles plus courtes. *P. burbidgei* est sympatrique avec *P. brachyotis* sur une partie de son aire de répartition (Eldridge *et al.* 1992b). Comme *P. brachyotis* et *P. concinna*, *P. burbidgei* diffère des autres wallabies des rochers par son

caryotype et par la présence de grandes quantités d'hétérochromatine centromérique (Sharman *et al.* 1990).

***Petrogale concinna*** Gould, 1842 (*Nabarlek*)  $2n = 16$

### Taille

*Longueur de la tête et du corps*

290 – 350 (319) mm

*Longueur de la queue*

220 – 310 (297) mm

*Poids*

1,05 – 1,5 (1,3) kg (saison sèche)

1,07 – 1,7 (1,4) kg (saison des pluies)

### Description

Jusqu'à la découverte de *P. burbidgei*, *P. concinna* était la plus petite espèce de tous les macropodidés connus. Cette espèce rare fut découverte en 1839 durant un voyage du *H. M. S. Beagle* dans la région de la côte nord-ouest australienne; elle fut ensuite décrite par Gould en 1842 (Eldridge 1997). Gould la nomma *Petrogale concinna*, mais elle fut par la suite classifiée dans le genre *Peradorcas* en raison de sa caractéristique, unique chez les marsupiaux, de produire continuellement des molaires qui croissent à l'arrière de la mâchoire et migrent vers l'avant pour s'user, tomber et être remplacées par de nouvelles dents. Néanmoins, *P. concinna* est caryotypiquement et génétiquement plus apparentée à *P. burbidgei* qu'à tout autre *Petrogale* (Eldridge *et al.* 1992a). Pour cette raison, l'espèce fut réintégrée au sein du genre *Petrogale* (Calaby et Richardson 1988). Trois sous-espèces sont décrites soit *P. c. concinna*, *P. c. monastria* et *P. c. canescens*.

Morphologiquement, l'espèce ressemble à *P. burbidgei*, mais s'en distingue par ses oreilles plus longues. Son pelage est roux pâle, marbré de gris et de noir sur le dos, et gris blanc sur le ventre et la poitrine (Sanson 1995). Tout comme *P. brachyotis* et *P. burbidgei*, *P. concinna* diffère des autres wallabies des rochers par son caryotype ( $2n = 16$ ) et par la présence de grandes quantités d'hétérochromatine centromérique (Sharman *et al.* 1990).

#### Groupe *lateralis/penicillata*

Le groupe *lateralis/penicillata* est composé de deux complexes d'espèces apparentées, soit le complexe *lateralis*, incluant six taxons (appartenant à une seule espèce), et le complexe *penicillata*, incluant huit espèces. Les modifications caryotypiques à l'intérieur de ce groupe varient (Eldridge *et al.* 1991b; Eldridge et Close 1992).

#### **Complexe *lateralis***

Tous les taxons du complexe *lateralis* diffèrent de ceux du complexe *xanthopus* (décrit plus loin) par l'absence d'extrémités euchromatiques sur la majorité de leurs autosomes (Eldridge et Close 1997). Deux des six taxons, soit *P. l. hacketti* et la race West Kimberley, diffèrent par un caryotype de  $2n = 20$ , causé par une fusion centrique.



*Petrogale lateralis* Gould, 1842 (*Black-footed rock-wallaby*)  $2n = 20$  ou 22

### Taille

#### *Petrogale lateralis lateralis*

*Longueur de la tête et du corps*

497 – 529 (512) mm (mâles)

446 – 486 (472) mm (femelles)

*Longueur de la queue*

483 – 605 (551) mm (mâles)

407 – 516 (490) mm (femelles)

*Poids*

4,1 – 5,0 (4,5) kg (mâles)

3,1 – 3,8 (3,5) kg (femelles)

#### *Petrogale lateralis purpureicollis*

*Longueur de la tête et du corps*

521 – 610 (548) mm (mâles)

490 – 570 (524) mm (femelles)

*Longueur de la queue*

450 – 606 (562) mm (mâles)

470 – 532 (507) mm (femelles)

*Poids*

6,0 – 7,1 (6,5) kg (mâles)

4,7 – 5,7 (5,0) kg (femelles)

#### *Petrogale lateralis hacketti*

*Longueur de la tête et du corps*

506 – 570 (533) mm

*Longueur de la queue*

460 – 574 (533) mm

*Poids*

4,8 – 5,3 (5,0) kg

#### *Petrogale lateralis* race West Kimberley

*Longueur de la tête et du corps*

475 mm

*Longueur de la queue*

527 mm

*Poids*

3,5 kg

#### *Petrogale lateralis pearsoni*

*Longueur de la tête et du corps*

480 – 570 (539) mm

*Longueur de la queue*

320 – 510 (400) mm

*Poids*

2,3 – 4,5 (3,4) kg

#### *Petrogale lateralis* race MacDonnell Ra.

*Longueur de la tête et du corps*

450 – 521 (491) mm (mâles)

*Longueur de la queue*

507 – 597 (558) mm (mâles)

*Poids*

2,8 – 4,5 (4,1) kg (mâles)

### Description

Autrefois abondante et commune dans l'Ouest australien, *P. lateralis* y fut découverte au milieu du 19<sup>ème</sup> siècle (Eldridge 1997). Cette espèce comprend six formes chromosomiques différentes divisées en quatre sous-espèces et deux races (également considérées comme des sous-espèces) soit *P. l. lateralis*, *P. l. hacketti*, *P. l. pearsoni*, *P. l. purpureicollis*, la race West Kimberley et la race MacDonnell Ranges (voir Figure 1; Eldridge et Close 1995h). Toutes sont allopatriques et

dispersées dans le Centre et l'Ouest australien, tant sur le continent que sur les îles côtières (Eldridge *et al.* 1991a). De façon générale, toutes les formes se ressemblent, à l'exception de *P. l. purpureicollis* qui se distingue par la pigmentation pourpre en certains endroits de son pelage (Eldridge et Close 1995b). De plus, *P. l. purpureicollis* a des affinités géniques avec certaines espèces de la côte est (Eldridge *et al.* 1991b). Lors d'expériences d'hybridation en captivité, *P. l. purpureicollis* a produit des rejets viables avec *P. inornata*, mais non avec la race MacDonnell Ranges (Close et Bell 1997). Au niveau du caryotype, *P. l. purpureicollis* diffère des autres sous-espèces par la forme caractéristiques de deux chromosomes. Ainsi, il est probable que cette sous-espèce est en fait une espèce à part entière (Eldridge *et al.* 1991b; Eldridge et Close 1995b; Eldridge *et al.* 2000).

### **Complexe *penicillata***

Toutes les espèces du complexe *penicillata* possèdent un chromosome 7 acrocentrique dérivé (7a) et des extrémités euchromatiques sur le chromosome 1. Les chromosomes 3 et 4 acrocentriques dérivés (3a et 4a) sont présents chez la plupart des espèces du complexe (Eldridge et Close 1997). De façon générale, les espèces de ce complexe ne peuvent être différenciées sur la base de leur morphologie.

*Petrogale assimilis* Ramsay, 1877 (*Allied rock-wallaby*)  $2n = 20$

### Taille

*Longueur de la tête et du corps*

470 – 590 (512) mm (mâles)

445 – 550 (496) mm (femelles)

*Longueur de la queue*

409 – 545 (497) mm (mâles)

445 – 550 (487) mm (femelles)

*Poids*

4,7 kg (mâles)

4,3 kg (femelles)

### Description

Le premier spécimen de cette espèce très commune fut découvert à la fin du 19<sup>ème</sup> siècle sur l'île Palm durant le voyage du *Chevert*. Lors de la description de l'espèce, Ramsay considérait *P. assimilis* comme étant plus apparentée à *P. penicillata* qu'aux autres *Petrogale*. De plus, lors de la première révision taxonomique du genre, Thomas (1888) estimait que *P. assimilis* était un synonyme de *P. penicillata* et ne lui accorda pas le statut d'espèce (Eldridge 1997). Au niveau morphologique, *P. assimilis* ressemble à *P. inornata*, *P. sharmani* et *P. mareeba* (Eldridge et Close 1995a). En fait, ces deux dernières espèces ont longtemps été considérées comme des races chromosomiques de *P. assimilis* (Eldridge *et al.* 1988). La coloration du pelage varie selon le type d'habitat où l'espèce est retrouvée. De façon générale, la robe est brun gris sur le dos et plus pâle, plutôt brun sable au niveau ventral. Comme la majorité des espèces de la côte est, *P. assimilis* s'identifie plus facilement par son caryotype (Eldridge et Close 1995a).

*Petrogale coenensis* Eldridge et Close, 1992 (*Cape York rock-wallaby*)  $2n = 22$

### Taille

*Longueur de la tête et du corps*

540 – 565 mm (mâles)

440 – 510 mm (femelles)

*Longueur de la queue*

485 – 540 mm (mâles)

470 – 500 mm (femelles)

*Poids*

4,3 – 5,0 kg (mâles)

4,0 – 4,2 kg (femelles)

### Description

Cette espèce rare du Nord de la côte est australienne, autrefois considérée comme une race au sein de *P. godmani*, se vit récemment attribuer le titre d'espèce en raison de son caryotype distinct (Eldridge *et al.* 1989; Eldridge et Close 1992). Au niveau morphologique, *P. coenensis* ressemble à *P. godmani*, mais peut être facilement différenciée par son caryotype qui a retenu certaines caractéristiques ancestrales. Ainsi, la similarité génique entre ces deux espèces pourrait résulter d'une introgression importante, attribuable aux événements d'hybridation (discuté dans la prochaine section; Eldridge *et al.* 1989). *P. coenensis* a un pelage brun gris sur le dos et plus pâle au niveau ventral; elle possède une bande plus pâle voire même chamois sur les joues. Comme la majorité des espèces de la côte est, *P. coenensis* s'identifie plus facilement par son caryotype (Eldridge et Close 1995d).

*Petrogale godmani* Thomas, 1923 (*Godman's rock-wallaby*)  $2n = 20$

### Taille

*Longueur de la tête et du corps*

505 – 570 (533) mm (mâles)

495 – 528 (508) mm (femelles)

*Longueur de la queue*

520 – 640 (566) mm (mâles)

480 – 540 (505) mm (femelles)

*Poids*

5,2 kg (mâles)

4,3 kg (femelles)

### Description

Cette espèce commune fut découverte à Black Mountain, dans le Nord du Queensland, lors d'une expédition subventionnée par le *Godman Trust* (Eldridge et Close 1995e). Lors de sa découverte, elle fut décrite comme ressemblant à *P. assimilis*, mais avec des caractéristiques distinctes dans la coloration et la morphologie crânienne (Eldridge 1997). De fait, *P. godmani* ressemble aussi à *P. inornata*, *P. sharmani* et *P. mareeba*. Elle se distingue par son pelage de couleur chamois ou cannelle sur les pattes. Comme la majorité des espèces de la côte est, *P. godmani* s'identifie plus facilement par son caryotype. Les données moléculaires sont contradictoires et indiquent d'une part que l'espèce est plus près de *P. assimilis* au niveau caryotypique et d'autre part qu'elle est plus près de *P. coenensis* au niveau génique, avec qui elle partage des allèles uniques sur quatre loci (Eldridge *et al.* 1989). À l'extrémité sud de son aire de répartition, une étroite zone d'hybridation se forme entre *P. godmani* et *P. mareeba* (Eldridge et Close 1995e).

*Petrogale herberti* Thomas, 1926a (*Herbert's rock-wallaby*)  $2n = 22$

### Taille

*Longueur de la tête et du corps*

502 – 615 (562) mm (mâles)

470 – 566 (517) mm (femelles)

*Longueur de la queue*

510 – 660 (572) mm (mâles)

510 – 571 (530) mm (femelles)

*Poids*

5,0 – 6,7 (6,0) kg (mâles)

3,7 – 4,9 (4,3) kg (femelles)

### Description

Abondante et commune dans le sud-est du Queensland, *P. herberti* fut découverte lors d'une expédition au compte du *British Museum* (Eldridge 1997). Elle fut longtemps classée comme une sous-espèce de *P. inornata* ou de *P. penicillata* (Eldridge et Close 1995f). Elle se distingue par son pelage plutôt brun gris sur le dos et blanc chamois sur le ventre et la poitrine, et sa bande noire partant du front jusqu'aux épaules. Le caryotype de *P. herberti* est très similaire à celui de *P. penicillata*, mais s'en distingue par son chromosome 4 submétacentrique et autapomorphique (Eldridge *et al.* 1990), c'est-à-dire que ce type de chromosome dont le centromère du chromosome 4 est décentré, est un caractère dérivé et possédé seulement par *P. herberti*. À l'opposé, *P. penicillata* est caractérisé par un chromosome 4 acrocentrique (centromère positionné à l'extrémité du chromosome) et apomorphique (caractère dérivé et possédé par plus d'un taxon; voir Eldridge *et al.* 1990). Ces deux espèces sont parapatriques et une zone d'hybridation est

présente à la jonction de leur territoire (Bee et Close 1993; Eldridge et Close 1995f).

***Petrogale inornata*** Gould, 1842 (*Unadorned rock-wallaby*)  $2n = 22$

### Taille

*Longueur de la tête et du corps*

507 – 570 (535) mm (mâles)

454 – 560 (507) mm (femelles)

*Longueur de la queue*

490 – 640 (548) mm (mâles)

430 – 560 (504) mm (femelles)

*Poids*

3,4 – 5,6 (5,0) kg (mâles)

3,1 – 5,0 (4,2) kg (femelles)

### Description

Découverte lors d'un voyage du *H. M. S. Beagle*, cette espèce commune doit son nom à l'absence de caractères distinctifs (ornements) sur le pelage (Eldridge 1997). En fait, au niveau morphologique, *P. inornata* ressemble à *P. sharmani*, *P. mareeba* et *P. assimilis*, mais s'en distingue par son caryotype (Eldridge et Close 1995h). *P. inornata* est parapatrique avec *P. herberti* au sud de son territoire et avec *P. assimilis* au nord de son territoire (Eldridge *et al.* 1990). Au niveau caryotypique, l'espèce est cependant plus proche des espèces retrouvées au nord de son aire de répartition géographique qu'à *P. penicillata* et *P. herberti* (Eldridge *et al.* 1990).

*Petrogale mareeba* Eldridge et Close, 1992 (*Mareeba rock-wallaby*)  $2n = 18$

### Taille

*Longueur de la tête et du corps*

425 – 548 (485) mm (mâles)

425 – 500 (471) mm (femelles)

*Longueur de la queue*

420 – 530 (486) mm (mâles)

415 – 467 (441) mm (femelles)

*Poids*

4,5 kg (mâles)

3,8 kg (femelles)

### Description

Autrefois considérée comme une race de l'espèce *P. assimilis*, *P. mareeba* se vit attribuer le rang d'espèce en raison de son caryotype distinct (Eldridge *et al.* 1988). Il s'agit d'une espèce commune qui se retrouve au Nord du Queensland (Eldridge et Close 1995g). Morphologiquement semblable à *P. inornata*, *P. assimilis* et *P. sharmani*, son pelage est brun gris sur le dos et plus pâle sur le ventre et la poitrine. Elle est parapatricque avec *P. godmani*, *P. sharmani* et *P. assimilis*. Au niveau caryotypique, *P. mareeba* est très apparentée à *P. sharmani* (Eldridge *et al.* 1988).



***Petrogale penicillata* Gray, 1825 (*Brush-tailed rock-wallaby*)  $2n = 22$**

**Taille**

*Longueur de la tête et du corps*

529 – 586 (557) mm (mâles)

510 – 570 (536) mm (femelles)

*Longueur de la queue*

510 – 700 (611) mm (mâles)

500 – 630 (563) mm (femelles)

*Poids*

5,5 – 10,9 (7,9) kg (mâles)

4,9 – 8,2 (6,3) kg (femelles)

**Description**

Première espèce de wallabies des rochers à être décrite, *P. penicillata* se retrouve dans le sud-est de l'Australie (Eldridge 1997). Commune dans le Queensland, elle est menacée d'extinction en Nouvelle Galles du Sud. Cette menace provient des activités humaines et de l'introduction de prédateurs (renard) et de compétiteurs (chèvre et lapin) (Eldridge et Close 1995c). Des populations férales de *P. penicillata* sont également présentes en Nouvelle-Zélande (Wodzicki et Flux 1967) et à Hawaii (Lazell *et al.* 1984). Au niveau morphologique, l'espèce diffère des autres *Petrogale* par la présence d'un blason blanc sur la poitrine et d'une brosse, produite par la présence de poils plus longs, au bout de la queue (Eldridge et Close 1995c). *P. penicillata* est caryotypiquement apparentée à *P. herberti*, espèce parapatrique avec laquelle partage une zone d'hybridation (Eldridge *et al.* 1990).

*Petrogale sharmani* Eldridge et Close, 1992 (*Sharman's rock-wallaby*)  $2n = 20$

### Taille

*Longueur de la tête et du corps*

490 – 530 (511) mm (mâles)

455 – 475 (465) mm (femelles)

*Longueur de la queue*

500 – 532 (515) mm (mâles)

435 – 482 (465) mm (femelles)

*Poids*

4,4 kg (mâles)

4,1 kg (femelles)

### Description

Auparavant considérée comme la race du Mont Claro de l'espèce *P. assimilis*, *P. sharmani* s'est récemment vu attribuer le rang d'espèce en raison des différences caractéristiques de son caryotype (Eldridge *et al.* 1988; Eldridge et Close 1992). Cependant, elle est morphologiquement identique à *P. assimilis* et *P. mareeba*, deux espèces parapatriques. Son pelage est brun gris sur le dos et plus pâle sur le ventre et la poitrine. Elle est caryotypiquement très apparentée à *P. mareeba* (Eldridge *et al.* 1988). Des hybrides mâles infertiles furent obtenus en captivité entre ces deux espèces (Close et Bell 1997).

### Groupe *xanthopus*

Les espèces du groupe *xanthopus* ont toutes conservé le caryotype ancestral (plésiomorphe) pour *Petrogale*, soit  $2n = 22$  (Sharman *et al.* 1990). Elles sont réparties à l'Est, au Centre et à l'Ouest de l'Australie (Figure 1). En plus d'être

allopatriques, elles sont aisément différenciables par leurs caractéristiques morphologiques.

***Petrogale persephone*** Maynes, 1982 (*Proserpine rock-wallaby*)  $2n = 22$

### Taille

*Longueur de la tête et du corps*

501 – 640 (581) mm (mâles)

526 – 630 (575) mm (femelles)

*Longueur de la queue*

580 – 676 (623) mm (mâles)

515 – 624 (582) mm (femelles)

*Poids*

5,6 – 8,8 (7,2) kg (mâles)

4,1 – 6,4 (5,2) kg (femelles)

### Description

Récemment découverte et considérée comme vulnérable, *P. persephone* est la seule espèce de la côte est australienne qui soit génétiquement différente des autres espèces de la région, soit les espèces du complexe *penicillata* (Maynes 1982; Eldridge *et al.* 1992a). L'occupation graduelle de son territoire par des compétiteurs plus efficaces, tel que *P. inornata*, pourrait expliquer la répartition réduite de cette espèce (Sharman *et al.* 1995a). *P. persephone* a un pelage plutôt foncé noir, avec le bout de la queue jaune blanc. Malgré plusieurs différences morphologiques, génétiques et écologiques, *P. persephone* peut, en captivité, produire des hybrides fertiles avec *P. xanthopus* (Close et Bell 1997).

*Petrogale rothschildi* Thomas, 1904 (*Rothschild' rock-wallaby*)  $2n = 22$

### Taille

*Longueur de la tête et du corps*

532 – 592 (559) mm (mâles)

463 – 526 (500) mm (femelles)

*Longueur de la queue*

580 – 704 (636) mm (mâles)

539 – 613 (570) mm (femelles)

*Poids*

5,0 – 6,6 (6,1) kg (mâles)

3,7 – 5,3 (4,1) kg (femelles)

### Description

Découverte au début du 20<sup>ème</sup> siècle près de Cossack, sur la côte ouest australienne (Eldridge 1997), *P. rothschildi* est une espèce commune. Avec un poids moyen de plus de six kg et une taille moyenne, sans la queue, dépassant 55 cm (chez les mâles), *P. rothschildi* est le plus grand des wallabies des rochers (Sharman *et al.* 1995b). Semblable à *P. lateralis*, elle s'en distingue par l'absence d'une bande noire sur la tête et par ses oreilles plus courtes et uniformément brunes. Certaines populations sont vulnérables aux prédateurs introduits comme le renard (Sharman *et al.* 1995b). La position taxonomique de cette espèce demeure confuse. Les données caryotypiques indiquent que *P. rothschildi* est apparentée à *P. xanthopus* tandis que les données géniques de séquences d'ADN mitochondrial indiquent que l'espèce est apparentée à *P. lateralis* (Eldridge 1997).

***Petrogale xanthopus* Gray, 1855 (Yellow-footed rock-wallaby)  $2n = 22$**

**Taille**

***Petrogale xanthopus xanthopus***

*Longueur de la tête et du corps*

480 – 650 (600) mm

*Longueur de la queue*

570 – 700 (690) mm

*Poids*

6 – 11 kg

***Petrogale xanthopus celeris***

*Longueur de la tête et du corps*

560 – 600 (580) mm

*Longueur de la queue*

565 – 675 (520) mm

*Poids*

6 – 12 kg

**Description**

Probablement la plus belle de toutes les *Petrogale*, *P. xanthopus* fut découverte dans la chaîne de montagnes des Flinders dans le Queensland (Eldridge 1997). Autrefois abondantes, les populations de cette espèce sont menacées par la présence de l'homme et par l'introduction de nouveaux prédateurs et compétiteurs (Sharman *et al.* 1995d). Vivement coloré, son pelage est très distinctif : dos roux gris, oreilles orange, bande blanche sur les joues, queue orange avec anneaux noirs, pattes antérieurs orange et hanches blanches. Deux sous-espèces sont décrites soient *P. x. xanthopus*, retrouvée plus au sud, et *P. x. celeris*, retrouvée plus au nord (*Adavale Basin*) (voir Figure 1; Sharman *et al.* 1995d). Tout comme *P. persephone*, *P. xanthopus* a un caryotype ressemblant à la forme ancestrale des *Petrogale* (Eldridge *et al.* 1992a). L'espèce est ainsi plus apparentée à *P. persephone* qu'aux autres espèces de la côte est australienne. Finalement, tel qu'énoncé précédemment, *P. xanthopus* peut, en captivité, produire des hybrides fertiles avec *P. persephone* (Close et Bell 1997).

---

## 1.6 Problématique

Les découvertes effectuées, depuis la venue des techniques moléculaires, ont grandement aidé à la compréhension de l'histoire évolutive des wallabies des rochers. La majorité des travaux entrepris utilisèrent des techniques cytologiques (étude des chromosomes) pour résoudre la phylogénie des *Petrogale* (Briscoe *et al.* 1982; Sharman *et al.* 1990; Eldridge et Close 1993). L'étude des chromosomes permet de faire des distinctions chromosomiques entre des espèces morphologiquement similaires. Si les découvertes ont contribué à complexifier l'étude phylogénétique du genre, elles ont également contribué à entretenir son intérêt (Eldridge et Close 1993, 1997).

Ainsi, plusieurs facteurs motivent l'étude taxonomique du genre *Petrogale* (voir Chapitre 2). Par exemple, le caryotype ancestral est retrouvé seulement chez quatre des 15 espèces, soit *P. lateralis* (seulement quatre des six sous-espèces), *P. persephone*, *P. rothschildi* et *P. xanthopus* (Eldridge *et al.* 1992a). Les espèces restantes sont donc caractérisées par divers changements chromosomiques, allant du simple au complexe (Eldridge et Close 1993). Ce sont ces réarrangements chromosomiques qui ont permis de différencier la majorité des espèces du complexe *penicillata*, difficilement différenciables morphologiquement. En effet, géographiquement, elles sont réparties de façon à former une chaîne d'espèces parapatriques (voir Figure 1; Eldridge *et al.* 1989). De plus, à leurs frontières communes, la plupart de ces espèces partagent des zones d'hybridation (Woodruff 1973). Or, l'étude des caryotypes a démontré que certains réarrangements chromosomiques présents chez plus d'une espèce l'étaient par

introgression (Sharman *et al.* 1990; Eldridge *et al.* 1991b; Eldridge et Close 1993). Plusieurs auteurs suggérèrent donc que l'hybridation puisse expliquer la présence d'introgression de certains réarrangements chromosomiques (Sharman *et al.* 1990; Eldridge *et al.* 1991b). De façon comparable, certains réarrangements chromosomiques homoplasiques sont également explicables par de la convergence (Chapitre 2; Eldridge *et al.* 1990; Sharman *et al.* 1990; Eldridge *et al.* 1991b). Malgré l'importance des réarrangements chromosomiques, il est généralement accepté que la spéciation chez *Petrogale* soit principalement causée par une réponse à l'environnement car la répartition des espèces semble contrôlée par les facteurs climatiques (Sharman *et al.* 1990). Par conséquent, les réarrangements chromosomiques contribuent à la spéciation en favorisant l'établissement de barrières à la reproduction dans les zones d'hybridation entre espèces parapatriques (Sharman *et al.* 1990).

La plus récente et complète phylogénie du genre *Petrogale*, fut publiée après plusieurs années de recherche sur les caryotypes (Eldridge 1991; Eldridge et Close 1993, 1997). Cependant, bien que la plupart des relations à l'intérieur des différents groupes y soient résolues, plusieurs relations profondes demeurent irrésolues. En outre, ces relations ne correspondent pas totalement à celles obtenues avec d'autres techniques (voir Chapitre 2; Briscoe *et al.* 1982; Cathcart 1986; Graham 1987; Bee et Close 1990).

Cette étude fait suite à la suggestion, faite par Eldridge et Close (1993), d'étudier la phylogénie des *Petrogale* en utilisant d'autres techniques puisque, seules, l'étude des chromosomes et l'étude de la morphologie ne peuvent répondre à toutes les

interrogations. Ainsi, par l'utilisation d'une nouvelle approche expérimentale, cette étude vise à établir les relations phylogénétiques entre les wallabies des rochers en utilisant la technique d'hybridation ADN/ADN (Section 1.7; Sibley et Ahlquist 1981; Sibley et Ahlquist 1990; Werman *et al.* 1996). Plus particulièrement, cette étude tente de répondre aux questions suivantes : 1) L'hybridation ADN/ADN est-elle une méthode expérimentale adéquate pour résoudre les relations phylogénétiques entre espèces ayant divergé très récemment? 2) Comment les relations phylogénétiques obtenues pour le genre *Petrogale* se comparent-elles aux autres études? 3) Au niveau des relations intergénériques, lequel de *Dendrolagus* ou de *Thylogale*, représente le genre frère de *Petrogale*? Par conséquent, le chapitre suivant présente, de façon plus approfondie, la démarche suivie pour répondre à ces questions, et discute des résultats obtenus.

De plus, cette étude fait partie d'un plus grand projet visant à évaluer et à trouver des solutions aux problèmes liés à la présence d'hybrides dans les analyses phylogénétiques. Par conséquent, l'utilité de l'hybridation ADN/ADN pour détecter la présence d'hybrides en analyse phylogénétique sera également évaluée.

---

## 1.7 La technique d'hybridation ADN/ADN

Cette technique utilise avantageusement la propriété qu'a l'ADN de se dissocier à des températures dépassant 60 °C et de se réassocier lorsque refroidit. Ainsi, il est possible de former des hybrides, en réassociant de l'ADN simple-brin marqué radioactivement avec de l'ADN simple-brin non marqué provenant de la même espèce (hybride



homologue) ou d'une espèce différente (hybride hétérologue). Le principe de cette technique repose sur la stabilité thermique des hybrides ainsi produits. La cohésion des ADN doubles-brins est assurée par des liaisons hydrogènes entre des paires de bases : Adénine-Thymine et Cytosine-Guanine. Pour un hybride homologue (les deux simples-brins d'ADN proviennent de la même espèce) la cohésion est maximale, c'est-à-dire que toutes les paires de bases peuvent s'apparier. Dans le cas d'un hybride hétérologue (les simples-brins d'ADN proviennent de deux espèces distinctes), il existe des différences entre les séquences des fragments et toutes les bases ne peuvent pas s'apparier. Plus les différences sont grandes, plus la cohésion est faible (faible stabilité thermique) et plus les ADN doubles-brins se dissocient à faible température (Britten *et al.* 1974; Sibley et Ahlquist 1981; Werman *et al.* 1996). En comparant les températures de dissociation modales ou médianes (en fonction du nombre d'ADNs dissociés, calculé en comptant la radioactivité) des hybrides hétérologues aux hybrides homologues, des valeurs de distances (ou  $\Delta_s$ ) sont obtenues. Ces valeurs sont ensuite compilées dans une matrice de distances qui sera utilisée par les algorithmes de reconstruction phylogénétique (Werman *et al.* 1996).

Cette technique fut choisie en raison des considérations suivantes : premièrement, la radiation rapide et récente de *Petrogale* implique un faible taux de divergence des séquences génétiques. Deuxièmement, le signal phylogénétique peut possiblement être brouillé par des événements de convergence et d'introgession. Ces deux facteurs compliquent les analyses cladistiques qui reposent sur (i) des caractères homologues (ce qui n'est pas le cas avec de la convergence) et (ii) sur un modèle d'arbres dichotomiques où les réticulations ne sont pas permises (ce qui n'est pas le cas avec de l'introgession)

(Sharman *et al.* 1990). Troisièmement, la détection des événements d'introgression peut s'avérer impossible avec (i) certaines techniques comparant seulement des petites régions spécifiques du génome, comme le séquençage de gènes mitochondriaux, puisque l'ADN mitochondrial est transmis uniquement de façon maternelle; ou, avec (ii) des techniques utilisant les caractères morphologiques, puisque la plupart des espèces de *Petrogale* (espèces du groupe *lateralis/penicillata*) sont à peu près impossible à différencier (Briscoe *et al.* 1982; Sharman *et al.* 1990; Eldridge et Close 1992). Or, cette technique à l'avantage de comparer des génomes entiers au lieu des séquences de quelques gènes. Ainsi, les risques de biais liés à l'utilisation de séquences courtes et probablement convergentes sont réduits. De même, les chances de détecter les différences entre espèces apparentées ayant divergé très récemment sont maximisées. Finalement, tel qu'énoncé précédemment, cette étude fait partie d'un projet explorant les problèmes liés à la présence d'hybrides dans une phylogénie. L'hybridation ADN/ADN permet, et ce assez facilement, de créer des hybrides "artificiels" en combinant l'ADN de deux espèces. Par conséquent, cette technique s'avère intéressante pour étudier la position d'hybrides naturels par rapport aux hybrides artificiels dans une phylogénie.

Toutefois, contrairement à l'analyse de séquences d'ADN, cette méthode nécessite de relativement grandes quantités d'ADN. En effet, pour obtenir une matrice de distances complète,  $n \times n$  comparaisons, où  $n$  représente le nombre de taxons, doivent être effectuées. Pour cela et en raison des faibles quantités d'ADN disponibles pour certains taxons du genre *Petrogale*, quelques comparaisons ne purent être effectuées dans le cadre de cette étude.

## Chapitre 2

---

# **Phylogeny of the rock-wallabies, *Petrogale* (Marsupialia: Macropodidae), based on DNA/DNA hybridisation**

---

## 2.1 Introduction

Rock-wallabies, of the macropodid genus *Petrogale*, are abundantly studied and unusual amongst marsupials due to their exceptional chromosomal diversity. *Petrogale* is comprised of small to medium sized (0.9 to 12 kg) species. Rock-wallabies are found throughout Australia and on many offshore islands, but not in Tasmania nor in New Guinea (Sharman *et al.* 1990; Eldridge *et al.* 1991b; Sharman and Maynes 1995). Since the description of the first species, *Petrogale penicillata* (brush-tailed rock-wallaby), by Gray in 1825, 26 different taxa of rock-wallabies have been described (Eldridge 1997). From then on, studies on the genus, based on various types of data (morphological and molecular), have not been able to reach a consensus on the number of distinct species and their relationships (see review in Eldridge 1997). In their taxonomic review of the genus, Eldridge and Close (1993) designated 15 different species, divided in 20 chromosomal races. In fact, though some species have distinguishable morphological traits, many eastern *Petrogale* cannot be distinguished by means other than their karyotypes (i.e. number, size, shape, C-banding and G-banding patterns of their chromosomes; for complete karyotypic analyses, see various papers by Eldridge *et al.* 1988-1992; Eldridge and Johnston 1993; Eldridge and Pearson 1997). Karyotypic differences amongst *Petrogale* are accounted for by chromosomal rearrangements, such as centric shifts, inversions and fusions (Eldridge and Close 1993). Thus, the number of chromosomes varies amongst species, ranging from  $2n = 16$  to  $2n = 22$ . Found in four of the 15 species of *Petrogale*, a  $2n = 22$  karyotype is regarded as primitive for all macropodids (Rofe 1979; Briscoe *et al.* 1982; Hayman 1990; Sharman *et al.* 1990; Eldridge *et al.* 1992a).

According to Kirsch *et al.* (1997), *Petrogale* was the last of the macropodids to undergo a radiation, around 3 million years before present (MYBP), during the late Pliocene. Since *Petrogale* possesses a similar karyotype to the genus *Thylogale* and because the latter is distributed only in eastern Australia, both are regarded as east-west vicars within Australia (Briscoe *et al.* 1982). For these reasons, Briscoe *et al.* (1982) believed that the genus originated in Western Australia, on the Australian Shield. Assuming a western origin, it is also presumed that two subgroups of *Petrogale* have sequentially crossed the central artesian basins and invaded the Great Dividing Range in Eastern Australia. This hypothesis explains the presence of two genetically distinct clades in this area (Sharman *et al.* 1990; Sharman and Maynes 1995). Eldridge and Close (1997) otherwise suggested that *Petrogale* arose from a *Thylogale*-like ancestor, in eastern Australia and then spread throughout the continent. However, molecular evidence (Baverstock *et al.* 1989) and a suggestion by Ziegler (1977), based on anatomy, indicate that the predominantly New Guinean tree-kangaroos (*Dendrolagus*) may represent the sister-group of *Petrogale*. Nevertheless, the hypothesis of extinction at the continental scale, leading to the actual patchy distribution cannot be ruled out. In any case, *Petrogale* demonstrate a recent and rapid radiation (Eldridge and Close 1993), providing an interesting challenge for phylogenetic studies.

Such a challenge is reinforced by other peculiar observations. For example, eastern *Petrogale* are distributed in an unbroken chain of parapatric species along the Great Dividing Range (Figure 1), except for a gap of 70 kilometers that separates

*P. coenensis* from *P. godmani* (Eldridge *et al.* 1989). In contrast, species of the Australian Shield are allopatric, except for the group constituted of *P. brachyotis*, *P. burbidgei*, and *P. concinna*, the latter two being embedded in the former's distribution area (Eldridge *et al.* 1992b). Furthermore, all of *P. lateralis* subspecies are allopatric (Eldridge *et al.* 1991a). Additionally, the great chromosomal diversity is not always reflected in morphologic or genetic diversity. For example, species distributed along the Great Dividing Range are morphologically similar but clearly distinguishable chromosomally (Briscoe *et al.* 1982; Eldridge and Close 1992). Conversely, some subspecies of *P. lateralis* are morphologically distinguishable, but chromosomally similar (e.g. with its purple-colored fur, *P. l. purpureicollis* is easily distinguished from *P. l.* MacDonnell Ranges race with its rather plain fur; see Sharman *et al.* 1990; Eldridge *et al.* 1991a; Eldridge *et al.* 1991b). Similarly, morphologically, *P. xanthopus* is strikingly different from the other *Petrogale*, but its karyotype is quite similar to the ancestral karyotype (Eldridge and Close 1993).

Eastern *Petrogale* are characterised by the presence of hybrid zones (Woodruff 1973) amongst parapatric species, and by the ability of allopatric species to produce hybrids as well (Close and Lowry 1990; Sharman *et al.* 1990; Eldridge and Close 1992; Close *et al.* 1996; Close and Bell 1997). Despite the fact that many of these hybrids are sterile, some fertile females can mate with the parental species, thus producing backcross hybrids (Close and Bell 1997). These hybridisation events are probably responsible in part for the great chromosomal diversity observed amongst *Petrogale* species. In fact, Eldridge and Close (1993) found a relationship between the number of hybrid/contact

zones and the number of chromosome rearrangements that characterises any given species of the *penicillata* complex. The absence of (or reduction in) barriers to reproduction observed in *Petrogale* challenges our conception of the biological species.

Also, it has been postulated from karyotypic studies that, depending on the magnitude of the chromosomal rearrangement, the presence of homoplasies could be explained either by introgression events or by independent origins, i.e. by convergence, (Eldridge *et al.* 1990; Sharman *et al.* 1990; Eldridge *et al.* 1991b). For example, because the rearrangement needed to obtain the inverted chromosome 5 (5i) involves almost the entire chromosome, it is unlikely to have originated and survived to become fixed more than once in contiguous taxa (Eldridge *et al.* 1990). Therefore, if the presence of this rearrangement in *Petrogale* taxa does not result from recent common ancestry, then it must result from introgression rather than multiple independent origins. In contrast, widespread and less substantial rearrangements involving only a small portion of the chromosome, such as those that gave rise to acrocentric chromosome 3 and 4 (3a and 4a), may result either from multiple independent origins (convergence) or from introgression (Eldridge *et al.* 1991b). Finally, phylogenetic relationships amongst rock-wallabies obtained by karyotypic analyses correspond only partially to those inferred using other techniques, such as mitochondrial-DNA (mtDNA) sequencing (Cathcart 1986), allozyme electrophoresis (Briscoe *et al.* 1982), restriction fragment length polymorphisms (RFLP) of mtDNA (Bee and Close 1990), synaptonemal complexes of hybrids (Eldridge *et al.* 1988), and hair structural morphology (Graham 1987).

After many years of thorough taxonomic study of *Petrogale*, Eldridge and Close (1993) stressed the need to investigate the phylogenetic relationships with other techniques, in order to compare the results and further explore the problems associated with homoplasy and introgression. First, the recent and rapid radiation of *Petrogale* implies a low level of sequence divergence. Second, the phylogenetic signal is blurred by events such as convergence and hybridisation. These two factors complicate cladistic analyses because parsimony is based on homologous characters and on a dichotomous tree model in which reticulations are not allowed (Sharman *et al.* 1990). Third, hybridisation events may not be detectable with techniques comparing only specific and small fractions of the genome, such as mtDNA sequencing, since the mitochondrial genome is maternally inherited.

The aim of the present study is to establish phylogenetic relationships amongst rock-wallabies using DNA/DNA hybridisation (Sibley and Ahlquist 1981; Sibley and Ahlquist 1990; Werman *et al.* 1996), a particular technique that has the advantage of comparing whole genomes rather than sequences of a few genes, thus maximising the probabilities of detecting differences between closely related species. Even though DNA/DNA hybridisation is usually used to study phylogenetic relationships at the generic, familial or ordinal level, it has nonetheless proven that it could resolve species-level affinities (Kirsch *et al.* 1993; Kirsch and Springer 1993; Kirsch *et al.* 1995). Not only the results of this study will be compared with previous results (Briscoe *et al.* 1982; Sharman *et al.* 1990; Eldridge and Close 1993), but also they will provide the phylogeny that will be later used to study the phylogenetic positioning of known *Petrogale* hybrids.



This study is part of a larger project, which aims are to evaluate and find solutions to the problems associated with hybridisation and reticulation in phylogenetic analyses. We believe that this is the first DNA/DNA hybridisation study that deals with so closely related taxa of which some could potentially be hybrids.

---

## 2.2 Materials and Methods

### 2.2.1 Samples

Soft tissues were taken from freshly killed animals and preserved in ca. 95% ethanol. Thus, 16 *Petrogale* taxa, including 14 full species, were compared. Due to the particularity of the technique, which produces distance data, cross comparisons between each taxon are required ( $n \times n$  comparisons for  $n$  taxa). This and the fact that the DNA compared must be very clean and pure, means that relatively large amounts of DNA are needed. For these reasons, and due to the low quantity of DNA available for some taxa, we were not able to perform cross comparisons amongst all *Petrogale* species and subspecies. Only one species, *P. concinna* (nabarlek), formerly known as *Peradorcas concinna* (Sanson 1995), is absent from our work. Previous studies have shown that it was closely related to *P. brachyotis* (short-eared rock-wallaby) and *P. burbidgei* (monjon) (Eldridge *et al.* 1992b). The taxa used and labeled for comparisons (except for a few that were used only as drivers) are listed in Table 3.

Four taxa were used to root the tree: *Dendrolagus matschiei*, *Thylogale billardierii*, *Macropus eugenii* of the Macropodidae, and *Phalanger orientalis* of the Phalangeridae. Previous studies demonstrated the close relationship of *Dendrolagus* and *Thylogale* to *Petrogale*, and it is presumed that *Thylogale* has the ancestral karyotype of all macropodids (Kirsch 1977; Rofe 1978; Briscoe *et al.* 1982). Also belonging to the macropodines, *Macropus* is, though to a lesser degree, closely related to *Petrogale* (Flannery 1989; Kirsch *et al.* 1995). Finally, *Phalanger* represent a candidate for the next-nearest family of the macropodids (the outgroup to all kangaroos is not surely known: see Aplin and Archer 1987; Springer and Kirsch 1991). In part, these taxa were chosen to mimic the experimental design of Kirsch *et al.* (1995), and in part because the use of more than one outgroup seems good practice in molecular phylogenetic studies (Smith 1994).

### **2.2.2 DNA/DNA hybridisation**

DNA was prepared from soft tissues (usually liver or spleen), preserved in 95% ethanol. Procedures for purification, sizing, fractionation, iodination, hybridisation, and thermal elution followed those outlined in previous papers (see Hutcheon *et al.* 1998), except that amounts of driver DNA were reduced to 15 µg from 25µg or more.

Considering the high number of comparisons required and the limited amount of material available, our experimental design aimed at three replicates per pairwise comparisons. However, the number of replicates was lower when quantities of DNA

were low or due to experimental error (usually, leakage of the hybrids during incubation). Moreover, data collected for labels of *P. assimilis*, *P. coenensis* and *P. rothschildi* were eliminated *a posteriori* due to their poor quality (i.e. low percent hybridisation or when the heterologs had higher median melting temperatures - hereafter referred as  $T_{ms}$  - than the homolog, leading to negative  $\Delta T_{ms}$ , i.e. differences in  $T_{ms}$  between homologous and heterologous hybrids). Finally, in order to approximate the phylogenetic positions of *P. l. MacDonnell Ranges* race and of *Thylogale stigmatica* (for which quantities of DNA were extremely low) these taxa were included in only one series of comparisons (i.e. no replication) with other taxa. Thus, *P. l. MacDonnell Ranges* race was included in a series of comparisons where *P. l. purpureicollis* was used as a label, whereas *T. stigmatica* was included in a series of comparisons where *T. billardierii* was used as a label.

Distances amongst taxa were calculated from elution profiles indexed as  $T_{ms}$ , beginning at 70 °C to minimise the variance caused by the low-temperature secondary peak, which may be caused by the presence of poorly matched paralogous sequences (Fox and Schmid 1980; Bleiweiss and Kirsch 1993b).

### **2.2.3 Matrix construction**

Because the high outgroup-to-ingroup distances may compromise determination of ingroup affinities, we followed Kirsch *et al.*'s (1995) recommendations to perform separate analyses with outgroups sequentially removed.

A total of four matrices (with both outgroups and all labeled taxa, with outgroups but without poorly labeled taxa, without outgroups but with all labeled taxa, and without outgroups nor poorly labeled taxa) were thus constructed. Each matrix was built using the  $\Delta T_m$ s calculated across concatenated runs with each label (i.e. using the mean of all homologous comparisons) on our custom-made thermal-elution device (TED). Matrices were then symmetrised by the method of Sarich and Cronin (1976). With matrices comparing all *Petrogale* taxa, where cross-comparisons were missing, symmetrisation was based only on the measured, common column and row values, and the missing values were then reflected from their reciprocals. Moreover, when the reciprocal values were also missing (cross-comparisons between the three unlabeled taxa), the missing values were estimated using the additive method of Landry *et al.* (1996).

**Table III** Taxa and individuals examined in this study together with extract, collectors field numbers and locality. Common names are given in parentheses. Taxa and extracts used only as drivers are marked with an asterisk. Multiple field numbers represent extracts obtained by pooling multiple individuals. Specimens collected by T. F. Flannery are marked by a #. M. D. B. Eldridge supplied all other specimens.

Taxa	Extract no.	Field no.	Locality
<i>Petrogale assimilis</i> * (Allied rock-wallaby)	2242*	S-988	Mt. Elliot, Queensland
<i>Petrogale brachyotis</i> (Short-eared rock-wallaby)	2251	S-1325	Buckingham Bay, Northern Territory
<i>Petrogale burbidgei</i> (Monjon)	2252	S-982, S-983	Mitchell Plateau, Western Australia
<i>Petrogale coenensis</i> * (Cape York rock-wallaby)	2245*	S-947	'Artemis', Queensland
<i>Petrogale godmani</i> (Godman's rock-wallaby)	2232	S-948	Mt. Elephant, Queensland
<i>Petrogale herberti</i> (Herbert's rock-wallaby)	2228	S-466	'Armagh', Queensland
<i>Petrogale inornata</i> (Unadorned rock-wallaby)	2231	S-462	Pine Mountain, Queensland
<i>Petrogale lateralis lateralis</i> (Black-footed rock-wallaby)	2240	S-972	Nangeen Hill, Western Australia
<i>Petrogale lateralis purpureicollis</i> (Black-footed rock-wallaby)	2233, 2241*	S-1091	Cloncurry, Queensland
<i>Petrogale mareeba</i> (Mareeba rock-wallaby)	2244	S-492	'Glen Harding', Queensland
<i>Petrogale penicillata</i> (Brush-tailed rock-wallaby)	2229, 2243*	S-766	Jenolan Caves, New South Wales
<i>Petrogale persephone</i> (Proserpine rock-wallaby)	2254	S-1102, S-869	Woodwark Bay, Queensland; Gloucester Island, Queensland
<i>Petrogale rothschildi</i> * (Rothschild's rock-wallaby)	2285*	S-1627	Barlee Range, Western Australia
<i>Petrogale sharmani</i> (Sharman's rock-wallaby)	2227	S-427	'Taravale', Queensland
<i>Petrogale xanthopus xanthopus</i> (Yellow-footed rock-wallaby)	2256	S-1250, S-1327	Adelaide Zoo, South Australia
<i>Petrogale lateralis</i> MacDonnell Ranges race *	2234 *	S-1041	Locality unknown
<i>Dendrolagus matschiei</i> # (Huon tree-kangaroo)	2270	MO-10	Papua-New Guinea
<i>Macropus eugenii</i> (Tammar wallaby)	2236	391	Garden Island, Western Australia
<i>Phalanger orientalis</i> # (Northern common cuscus)	2272	-	Papua-New Guinea
<i>Thylogale billardieri</i> (Tasmanian pademelon)	2235	S-1091	Tasmania
<i>Thylogale stigmatica</i> * (Red-legged pademelon)	2274 *	-	Locality unknown

### 2.2.3 Tree construction

Phylogenetic trees were calculated with all and subsets of the data presented in Table 4 (after symmetrisation and, when required, estimation of missing values) using the FITCH program in the PHYLIP package (version 3.5c; Felsenstein, 1993), employing the Cavalli-Sforza & Edwards (1967), the global branchswapping, and the subreplicate options, and randomly varying the input order of taxa 100 times (i.e. P=0, G, S, J=100). Phylogenies were validated using both Krajewski and Dickerman's (1990) adaptation of bootstrapping for distance data and Lapointe *et al.*'s (1994) taxonomic jackknife for weighted trees. For the bootstraps, a majority-rule consensus of 1000 pseudoreplicate trees was generated in each case. For the jackknives, 5000 random multiple-deletions of taxa were performed with sampling proportionate to the entire range of matrices having at least four taxa, the minimum required to calculate an unrooted additive tree, and the result expressed as a least-squares tree calculated from average pathlengths observed over all jackknife pseudoreplicates. However, an exhaustive jackknife (all 3796 subreplicates) was performed for the 12-taxa subset. Topological discrepancies (where nodes collapse) between the average-consensus jackknife trees and the range-consensus jackknife trees (strict consensus of the minimum and maximum pathlengths observed over all jackknife pseudoreplicates) were also noted. For both the bootstrap and jackknife analyses, each pseudoreplicate matrix was separately symmetrised, reflected, and estimated (if necessary), prior to tree construction. Again following Kirsch *et al.*'s (1995) recommendations, and in order to complement our analyses, we built and validated trees with different combinations of outgroups. However, due to the large number of trees generated, results will not be shown but only discussed below. Finally, because of the

large number of missing comparisons for *P. l. MacDonnell Ranges* race and *T. stigmatica*, their respective relationship with other taxa will not be shown.

---

## 2.3 Results

Tables 4 and 5 provide the unsymmetrised and symmetrised  $\Delta T_m$ s (or  $\Delta$ s) for the 19 x 19 matrix generated in this study, including three unlabeled taxa (*P. assimilis*, *P. coenensis* and *P. rothschildi*). Mean melting temperatures (rather than zeroes) are given for homologous cells in the unsymmetrised matrix so that the varying performance of labels (i.e. mean homoduplex melting temperatures) can be appreciated. In cases of missing values, reflection (and in three cases, estimation) followed symmetrisation, which was based only on known, common row and column measurements. Numbers in parentheses in Table 5 are symmetrised  $\Delta$ -values when outgroups were omitted. The 'Corrections' listed at the bottom of Table 4 are the initial row:column ratios used to adjust column values for asymmetry, for the first 16 species, including 12 labeled ingroup taxa and four outgroup taxa. Iterations of the symmetrisation algorithm (i.e. multiplication of column values followed by recalculation of row:column ratios) were continued until average percentage asymmetry did not decline further. Hence, 7 and 12 correction cycles were performed for the 16- and 12-species subsets respectively. Because the derivation of symmetrised data from a complete matrix is straightforward, Tables of symmetrised values corresponding to the 16- and 12-species subsets of Table 4 are not presented.



Figures 2 and 3 show average-consensus jackknife trees based on the symmetrised, reflected and estimated (if necessary) data of Table 4. Figure 2 shows topologies obtained with inclusion of the three unlabeled taxa, whereas Figure 3 shows topologies obtained with exclusion of the three unlabeled taxa. Both figures show topologies obtained (a) with and (b) without inclusion of the outgroup taxa (*D. matschiei*, *M. eugenii*, *T. billardierii* and *P. orientalis*). Bootstrap support values are shown on each of Figures 2 and 3, when equal or higher than 500 (out of 1000). Thin lines indicate nodes that collapse in the range-consensus jackknife trees.

As expected,  $\Delta T_{ms}$  recorded in Table 4 indicated that all *Petrogale* are closer to each other than they are to outgroups. The distances amongst *Petrogale* ranged from 0.01 °C to 2.51 °C (intraspecific average distance = 1.01 °C). Trees based on the complete (16 x 16) matrix confirmed these observations (i.e. short distances between *Petrogale* taxa) and provide the same positioning of outgroup taxa (see Figure 2a). Amongst outgroups, *Dendrolagus* was positioned as the sister group of *Petrogale*. Next were *Thylogale*, *Macropus* and *Phalanger* (rooting on *Phalanger* is, of course, arbitrary). However, trees based on the augmented (19 x 19) matrix placed *Dendrolagus* within the *Petrogale* lineage. Trees including *Thylogale stigmatica* showed that it was closer to *T. billardierii* than to any other macropodids. Within the *Petrogale* lineage, relationships similar to previous studies were distinguishable, and can be subdivided into three groups.

**Table IV** Unsymmetrised matrix of  $\Delta T_{ms}$  amongst 15 *Petrogale* and four outgroups. Number of hybrids ( $n$ ) = 944; average number of replicates per cell (not counting 57 missing values) = 3.3. Columns are labels, identified by abbreviations of the generic names or specific epithets given in rows. First line of each cell is mean  $\Delta$ , except that actual mean melting-temperatures are given for homoduplexes. Second line gives standard deviation (SD) and number of replicates, separated by a slash. Dashes indicate 57 comparisons not made. Unweighted average SD = 0.16; correlation of SD with distance = 0.27. Initial asymmetry (for filled cells of entire matrix and whole matrix) = 16.33%; without outgroups = 21.71%. Corrections at bottoms of columns are scalar multipliers (row:column ratios) used to correct data for asymmetry for 16- and 12-species subsets (labeled taxa only, with or without outgroups) by method of Sarich and Cronin (1976). na = not applicable.

	Phala	Dendr	Macro	Thylo	brach	burbi	godma	herbe	inorm	later	purpu	maree	penic	perse	sharm	xanth	assim	coene	roths
<i>P. orientalis</i>	84.30 0.05/3	9.53 0.03/2	10.08 0.25/3	10.11 0.47/3	10.70 0.12/3	10.54 0.90/3	10.70 0.10/3	10.47 0.09/3	10.64 0.19/3	10.25 0.28/3	10.61 0.10/3	9.05 1.29/3	11.16 0.28/3	10.05 0.47/3	10.67 0.12/3	10.65 0.11/3	-	na/0	na/0
<i>D. matschiei</i>	10.61 0.06/2	82.83 0.11/6	3.36 0.12/3	2.85 0.21/3	3.41 0.06/3	3.01 0.35/3	2.95 0.14/3	2.81 0.05/2	2.91 0.06/3	3.08 0.16/3	3.06 0.07/3	2.94 0.04/3	3.36 0.13/3	2.77 0.08/2	3.09 0.20/3	2.83 0.32/3	-	na/0	na/0
<i>M. eugenii</i>	10.66 0.07/2	2.05 0.08/3	84.10 0.17/6	2.65 0.14/3	3.31 0.31/3	2.85 0.22/3	2.89 0.08/3	2.66 0.15/3	2.57 0.17/3	2.79 0.29/3	2.79 0.23/3	2.65 0.12/3	3.18 0.06/3	2.67 0.02/3	2.87 0.13/3	2.84 0.03/3	-	na/0	na/0
<i>T. billardieri</i>	10.55 0.28/2	1.79 0.11/3	2.79 0.15/3	84.29 0.14/6	2.83 0.15/3	2.93 0.27/3	2.68 0.15/3	2.32 0.02/3	2.36 0.04/3	2.54 0.04/3	2.33 0.04/3	2.34 0.09/3	2.73 0.06/3	2.46 0.17/2	2.46 0.08/3	2.52 0.21/3	-	na/0	na/0
<i>P. brachyotis</i>	10.59 0.01/2	1.61 0.06/3	2.97 0.15/3	2.48 0.11/3	84.44 0.23/6	0.92 0.15/3	1.28 0.25/3	1.18 0.17/3	1.08 0.03/2	1.16 0.04/2	1.31 0.19/3	1.08 0.06/3	2.28 0.18/2	1.12 0.07/3	1.21 0.33/3	1.18 0.12/3	-	na/0	na/0
<i>P. burbidgel</i>	10.52 0.13/2	1.68 0.09/3	3.14 0.29/3	2.51 0.17/3	0.89 0.19/3	84.45 0.15/6	1.17 0.12/2	1.11 0.00/2	1.01 0.10/3	1.27 0.14/3	1.37 0.12/3	1.15 0.08/3	1.53 0.20/3	1.18 0.17/3	1.20 0.18/3	1.22 0.08/3	-	na/0	na/0
<i>P. godmani</i>	10.57 0.11/2	1.53 0.19/3	2.97 0.08/3	2.72 0.06/3	1.58 0.07/3	1.31 0.21/3	84.09 0.09/12	0.33 0.13/3	0.10 0.10/3	0.93 0.07/3	0.56 0.21/9	0.30 0.09/3	0.75 0.26/3	1.13 0.15/3	0.38 0.03/3	1.20 0.08/3	-	na/0	na/0
<i>P. herberti</i>	10.67 0.06/2	1.89 0.10/3	3.17 0.10/3	2.98 0.47/3	1.57 0.13/3	1.52 0.13/3	0.65 0.11/3	83.86 0.08/6	0.26 0.14/3	0.89 0.07/3	0.51 0.03/3	0.41 0.04/3	0.52 0.27/3	1.19 0.07/3	0.51 0.06/3	1.33 0.22/3	-	na/0	na/0
<i>P. inornata</i>	10.43 0.34/2	1.81 0.05/3	3.23 0.15/3	2.57 0.27/3	1.55 0.22/3	1.47 0.18/3	0.50 0.19/3	0.22 0.02/3	83.80 0.35/12	0.88 0.12/3	0.81 0.12/9	0.28 0.06/3	0.59 0.18/3	1.03 0.05/3	0.31 0.03/3	1.15 0.09/3	-	na/0	na/0
<i>P. l. lateralis</i>	10.64 0.41/2	1.62 0.16/3	2.96 0.17/3	2.62 0.21/3	1.32 0.10/3	1.34 0.10/2	0.65 0.30/3	0.59 0.09/3	0.46 0.26/3	84.17 0.08/6	0.84 0.21/3	0.52 0.04/3	0.76 0.04/2	0.90 0.13/3	0.72 0.11/2	1.04 0.06/3	-	na/0	na/0
<i>P. l. purpureicollis</i>	10.67 0.14/2	1.59 0.10/3	2.96 0.15/3	2.65 0.35/3	1.57 0.22/3	1.27 0.27/3	0.45 0.12/8	0.36 0.08/3	0.53 0.28/9	0.68 0.09/3	83.99 0.16/15	0.51 0.06/3	0.70 0.12/3	1.13 0.27/3	0.40 0.06/3	1.01 0.08/3	-	na/0	na/0
<i>P. mareeba</i>	9.60 1.57/2	1.78 0.13/3	2.95 0.14/3	2.44 0.08/3	1.32 0.21/2	1.46 0.25/3	0.20 0.04/3	0.18 0.09/3	-0.01 0.12/3	0.75 0.16/3	0.34 0.08/3	83.29 0.07/6	0.42 0.08/3	0.92 0.08/3	0.20 0.06/3	1.03 0.11/3	-	na/0	na/0
<i>P. penicillata</i>	10.69 0.09/2	1.63 0.21/3	2.83 0.27/3	2.59 0.18/2	1.35 0.16/3	1.36 0.23/3	0.57 0.27/3	-0.10 0.27/3	-0.01 0.27/3	0.74 0.12/3	0.55 0.11/3	0.34 0.22/3	84.52 0.30/5	0.96 0.16/3	0.44 0.25/3	1.12 0.19/3	-	na/0	na/0
<i>P. persephone</i>	10.67 0.05/2	1.86 0.01/3	3.21 0.29/3	2.91 0.11/3	1.69 0.07/2	1.76 0.18/3	1.42 0.11/3	1.35 0.13/3	1.20 0.13/3	1.50 0.25/2	1.47 0.15/3	1.53 0.03/3	1.60 0.29/3	83.64 0.11/6	1.49 0.21/3	1.55 0.30/3	-	na/0	na/0
<i>P. sharmani</i>	10.67 0.03/2	1.63 0.06/3	2.79 0.30/3	2.47 0.12/3	1.62 0.25/3	1.44 0.30/3	0.44 0.33/3	0.19 0.02/3	-0.05 0.17/3	0.86 0.12/3	0.47 0.09/3	0.09 0.14/3	0.54 0.16/3	1.14 0.32/3	84.44 0.26/6	1.25 0.31/2	-	na/0	na/0
<i>P. x. xanthopus</i>	10.79 0.31/2	1.72 0.03/3	2.94 0.17/3	2.63 0.15/3	1.72 0.11/3	1.45 0.07/3	1.13 0.09/3	1.05 0.08/3	1.19 0.02/3	1.14 0.04/3	1.15 0.04/3	1.16 0.02/3	1.53 0.31/3	1.06 0.08/2	1.19 0.12/3	84.10 0.10/5	-	na/0	na/0
<i>P. assimilis</i>	10.86 0.10/2	2.43 0.04/3	3.73 0.16/3	3.38 0.21/3	2.27 0.24/3	2.08 0.14/3	1.19 0.11/3	1.05 0.14/3	1.10 0.17/3	1.65 0.11/3	1.28 0.10/3	0.97 0.09/3	1.60 0.15/3	1.93 0.18/3	1.14 0.24/3	2.00 0.14/3	-	na/0	na/0
<i>P. coenensis</i>	10.79 0.19/2	1.97 0.12/3	3.57 0.28/3	3.16 0.21/3	1.77 0.13/3	1.47 0.44/3	0.89 0.59/2	0.48 0.00/2	0.37 0.19/3	1.05 0.13/3	0.89 0.16/3	0.45 0.07/3	0.85 0.21/2	1.28 0.03/3	0.55 0.06/3	1.37 0.09/3	-	na/0	na/0
<i>P. rothschildi</i>	10.57 0.48/2	3.04 0.04/2	4.09 na/1	3.41 0.04/2	2.51 0.01/2	2.36 0.23/2	1.59 0.02/2	1.43 0.01/2	1.72 0.18/2	1.60 0.19/2	1.70 0.04/2	1.80 0.08/2	2.21 0.08/2	1.98 0.08/2	1.92 0.04/2	2.36 0.06/2	-	na/0	na/0
Corrections (16)	0.980	1.573	0.944	0.967	0.863	0.894	0.952	1.136	1.107	0.916	0.940	0.968	0.792	1.185	0.941	0.998			
Corrections (12)					0.852	0.856	1.013	1.449	1.526	0.846	0.918	0.924	0.652	1.408	0.993	1.053			

**Table V** Symmetrised matrix of  $\Delta T_{ms}$  amongst 15 *Petrogale* and four outgroups. Columns are labels, identified by abbreviations of the generic names or specific epithets given in rows. Empty cells (italicised; see Table 4) were filled by reflection after symmetrisation by method of Sarich and Cronin (1976). When reciprocal values were missing, empty cells (italicised and boldfaced) were filled using the additive estimation method of Landry *et al.* (1996). Values in parentheses are those for the complete matrix with outgroups omitted, which was separately symmetrised. Final asymmetries (for labeled and for all *Petrogale* taxa) with and without outgroups were 11.38% and 18.32% respectively (symmetrised values for the 16- and 12-species subsets are obtainable by iterative use of column multipliers given in Table 4).

	Phala	Dendr	Macro	Thylo	brach	burbi	godma	herbe	inom	later	purpu	maree	penic	perse	sharm	xanth	assim	coene	roths
<i>P. orientalis</i>	0	14.57	9.49	9.73	9.25	9.48	10.19	11.95	11.82	9.43	10.02	8.84	8.88	11.82	10.08	10.62	10.71	10.64	10.43
<i>D. matschiei</i>	10.47	0	3.16	2.74	2.95	2.71	2.81	3.21	3.23	2.83	2.89	2.87	2.67	3.26	2.92	2.82	3.71	3.01	4.65
<i>M. eugenii</i>	10.52	3.13	0	2.55	2.86	2.56	2.75	3.04	2.85	2.57	2.64	2.59	2.53	3.14	2.71	2.83	3.51	3.36	3.85
<i>T. billardieri</i>	10.41	2.74	2.63	0	2.45	2.63	2.55	2.65	2.62	2.34	2.2	2.29	2.17	2.89	2.32	2.51	3.25	3.04	3.28
<i>P. brachyotis</i>	10.45	2.46	2.8	2.39	0	0.83	1.22	1.35	1.2	1.07	1.24	1.06	1.81	1.32	1.14	1.18	1.96	1.53	2.17
					( 0	0.81	1.28	1.69	1.60	1.00	1.22	0.98	1.46	1.56	1.18	1.25	1.97	1.54	2.18 )
<i>P. burbidgei</i>	10.38	2.57	2.96	2.42	0.77	0	1.11	1.27	1.12	1.17	1.29	1.12	1.22	1.39	1.13	1.22	1.87	1.32	2.12
					( 0.77	0	1.17	1.59	1.50	1.09	1.28	1.04	0.98	1.64	1.17	1.30	1.84	1.30	2.09 )
<i>P. godmani</i>	10.43	2.34	2.8	2.62	1.37	1.18	0	0.38	0.11	0.86	0.53	0.29	0.6	1.33	0.36	1.2	1.13	0.85	1.51
					( 1.37	1.16	0	0.47	0.15	0.80	0.52	0.27	0.48	1.57	0.37	1.27	1.19	0.89	1.59 )
<i>P. herberti</i>	10.53	2.89	2.98	2.87	1.36	1.37	0.62	0	0.29	0.82	0.48	0.4	0.41	1.4	0.48	1.33	1.2	0.55	1.63
					( 1.36	1.34	0.65	0	0.39	0.77	0.48	0.37	0.33	1.65	0.50	1.41	1.50	0.69	2.05 )
<i>P. inornata</i>	10.29	2.77	3.04	2.47	1.34	1.32	0.48	0.25	0	0.81	0.77	0.27	0.47	1.21	0.29	1.15	1.22	0.41	1.91
					( 1.34	1.30	0.50	0.32	0	0.76	0.76	0.25	0.38	1.43	0.30	1.22	1.63	0.55	2.56 )
<i>P. l. lateralis</i>	10.5	2.48	2.79	2.52	1.14	1.2	0.62	0.67	0.51	0	0.79	0.51	0.61	1.06	0.68	1.04	1.52	0.97	1.47
					( 1.15	1.18	0.65	0.84	0.68	0	0.78	0.47	0.49	1.25	0.70	1.10	1.42	0.90	1.38 )
<i>P. l. purpureicollis</i>	10.53	2.43	2.79	2.55	1.36	1.14	0.43	0.41	0.59	0.63	0	0.5	0.56	1.33	0.38	1.01	1.21	0.84	1.61
					( 1.36	1.12	0.45	0.52	0.79	0.59	0	0.46	0.45	1.57	0.39	1.07	1.20	0.83	1.59 )
<i>P. mareeba</i>	9.47	2.72	2.78	2.35	1.14	1.31	0.19	0.21	-0.01	0.69	0.32	0	0.33	1.08	0.19	1.03	0.95	0.44	1.76
					( 1.15	1.29	0.20	0.26	-0.01	0.65	0.32	0	0.27	1.28	0.19	1.09	0.88	0.41	1.63 )
<i>P. penicillata</i>	10.54	2.49	2.66	2.49	1.17	1.22	0.54	-0.11	-0.01	0.68	0.52	0.33	0	1.13	0.42	1.12	1.27	0.68	1.76
					( 1.17	1.20	0.57	-0.14	-0.01	0.64	0.51	0.31	0	1.33	0.43	1.19	1.03	0.55	1.42 )
<i>P. persephone</i>	10.53	2.84	3.02	2.8	1.46	1.58	1.35	1.54	1.33	1.38	1.39	1.5	1.27	0	1.41	1.55	2.27	1.51	2.33
					( 1.47	1.56	1.42	1.93	1.78	1.29	1.37	1.39	1.03	0	1.45	1.65	2.68	1.78	2.75 )
<i>P. sharmani</i>	10.53	2.49	2.63	2.38	1.4	1.29	0.42	0.22	-0.06	0.79	0.44	0.09	0.43	1.34	0	1.25	1.08	0.52	1.81
					( 1.41	1.27	0.44	0.27	-0.07	0.74	0.44	0.08	0.35	1.58	0	1.33	1.11	0.54	1.87 )
<i>P. x. xanthopus</i>	10.64	2.63	2.77	2.53	1.49	1.3	1.08	1.2	1.32	1.05	1.09	1.13	1.22	1.25	1.12	0	1.99	1.37	2.35
					( 1.49	1.28	1.13	1.50	1.77	0.98	1.07	1.05	0.98	1.47	1.16	0	2.12	1.46	2.51 )
<i>P. assimilis</i>	10.71	3.71	3.51	3.25	1.96	1.87	1.13	1.2	1.22	1.52	1.21	0.95	1.27	2.27	1.08	1.99	0	0.46	0.96
					( 1.97	1.84	1.19	1.50	1.63	1.42	1.20	0.88	1.03	2.68	1.11	2.12	0	1.08	2.09 )
<i>P. coenensis</i>	10.64	3.01	3.36	3.04	1.53	1.32	0.85	0.55	0.41	0.97	0.84	0.44	0.68	1.51	0.52	1.37	0.46	0	0.89
					( 1.54	1.30	0.89	0.69	0.55	0.90	0.83	0.41	0.68	1.78	0.54	1.46	1.08	0	1.63 )
<i>P. rothschildi</i>	10.43	4.65	3.85	3.28	2.17	2.12	1.51	1.63	1.91	1.47	1.61	1.76	1.76	2.33	1.81	2.35	0.96	0.89	0
					( 2.18	2.09	1.59	2.05	2.56	1.38	1.59	1.63	1.42	2.75	1.87	2.51	2.09	1.63	0 )

The first group closely corresponds to the *lateralis/penicillata* group described by Briscoe *et al.* (1982) which included an eastern *penicillata* complex (composed of all eastern taxa except for *P. persephone*) and a western *lateralis* complex (composed of Australian Shield subspecies of *P. lateralis*), with the exception that the *lateralis* complex appears paraphyletic and includes *P. rothschildi*. However, topological relationships within this group vary depending on the matrix used (see Figures 2 and 3). Exclusion of unlabeled taxa provides better resolution, while inclusions of outgroup taxa affects relationships amongst taxa of the eastern complex and increases bootstrap and jackknife support. However, inclusion of outgroup taxa does not modify relationships amongst taxa of the western complex, and thus *P. l. purpureicollis* is intermediate between the eastern complex and *P. l. lateralis*. While decreasing resolution and bootstrap and jackknife support, inclusion of the three unlabeled taxa also results in inconsistent positioning depending on the presence or absence of outgroups (e.g. position of *P. coenensis* in Figure 3). In a similar way, *P. rothschildi* pairs with *P. l. lateralis* when outgroups are excluded (Figure 3b), but occurs at the base of the *lateralis/penicillata* group when outgroups are included (Figure 3a). Finally, when included, *P. l. MacDonnell Ranges* race is either placed between *P. l. lateralis* and *P. l. purpureicollis* when outgroups are excluded or grouped with *P. rothschildi* when outgroups were included.

The second group corresponds partly to the *xanthopus* group of Briscoe *et al.* (1982), does not include *P. rothschildi* and is paraphyletic in most of our analyses (Figure 2, 3b). It is composed of *P. x. xanthopus* and *P. persephone* only. The positions of these two taxa vary depending on the presence of outgroups in our analyses (Figures 2 and 3).

*P. x. xanthopus* and *P. persephone* formed a monophyletic clade only with the inclusion of unlabeled taxa and outgroups (Figure 3a).

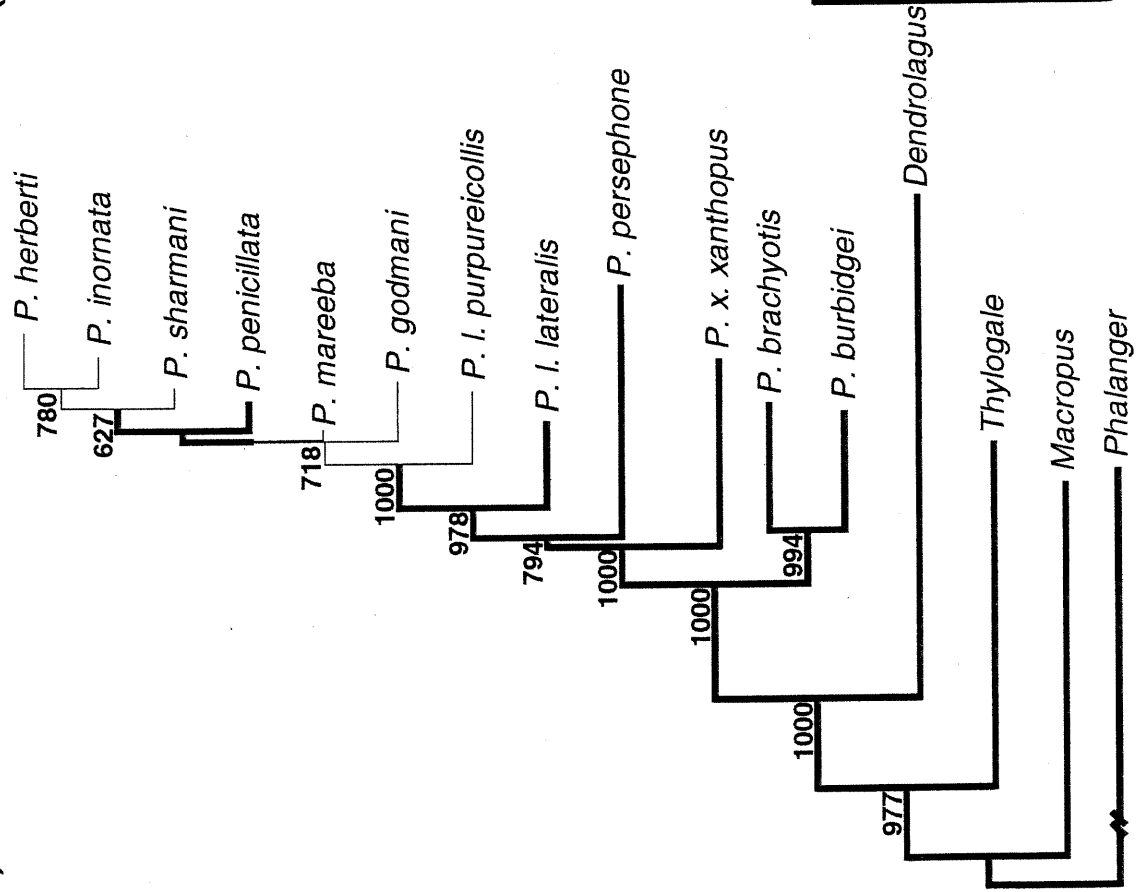
The third group is composed of *P. brachyotis* and *P. burbidgei*, and in all of our analyses is resolved as monophyletic and appears at the base of the *Petrogale* lineage.

The same major relationships are obtained with trees built with different combinations of outgroups, regardless of the presence or absence of unlabeled taxa (not shown). Thus, in these trees, *P. x. xanthopus* is positioned closer to the root than is *P. persephone*. Similarly, *P. l. lateralis* is always placed at the base of the *lateralis* complex. However, and most importantly, in every analysis performed with outgroup *Phalanger* included, the three unlabeled taxa (*P. assimilis*, *P. coenensis* and *P. rothschildi*) always grouped together. In the eastern *penicillata* complex, the association of *P. herberti*, *P. inornata*, and *P. sharmani* is obtained in 10 trees out of 12. The first exception is obtained in the tree built with unlabeled taxa and with only *Thylogale* and *Macropus* as outgroups taxa. In this case, *P. coenensis* is placed as the sister to *P. herberti* and *P. inornata*. The second exception is obtained in the tree built with labeled taxa and only with the outgroup *Thylogale*. In this case, *P. penicillata* associates with *P. herberti* as sister to the pair formed by *P. sharmani* and *P. inornata*. In all analyses excluding unlabeled taxa, *P. godmani* is consistently placed at the base of the *penicillata* complex, followed by *P. penicillata* (except in one case, see above), and *P. mareeba*.

**Figure 2** Average-consensus jackknife trees of relationships amongst 12 labeled *Petrogale* taxa, three outgroup macropodids and one outgroup phalangerid, based on symmetrised data derived from Table 4. Numbers at nodes are bootstrap pseudoreplicates supporting these associations, when these were equal or higher than 500 (out of 1000). Thin lines indicate nodes that collapse in the range-consensus jackknife trees. (a) Tree with outgroups included, arbitrarily rooted using *Phalanger orientalis*. (b) Tree with outgroups excluded, rooted using *Petrogale brachyotis* as it is sister to all other when outgroups are included.

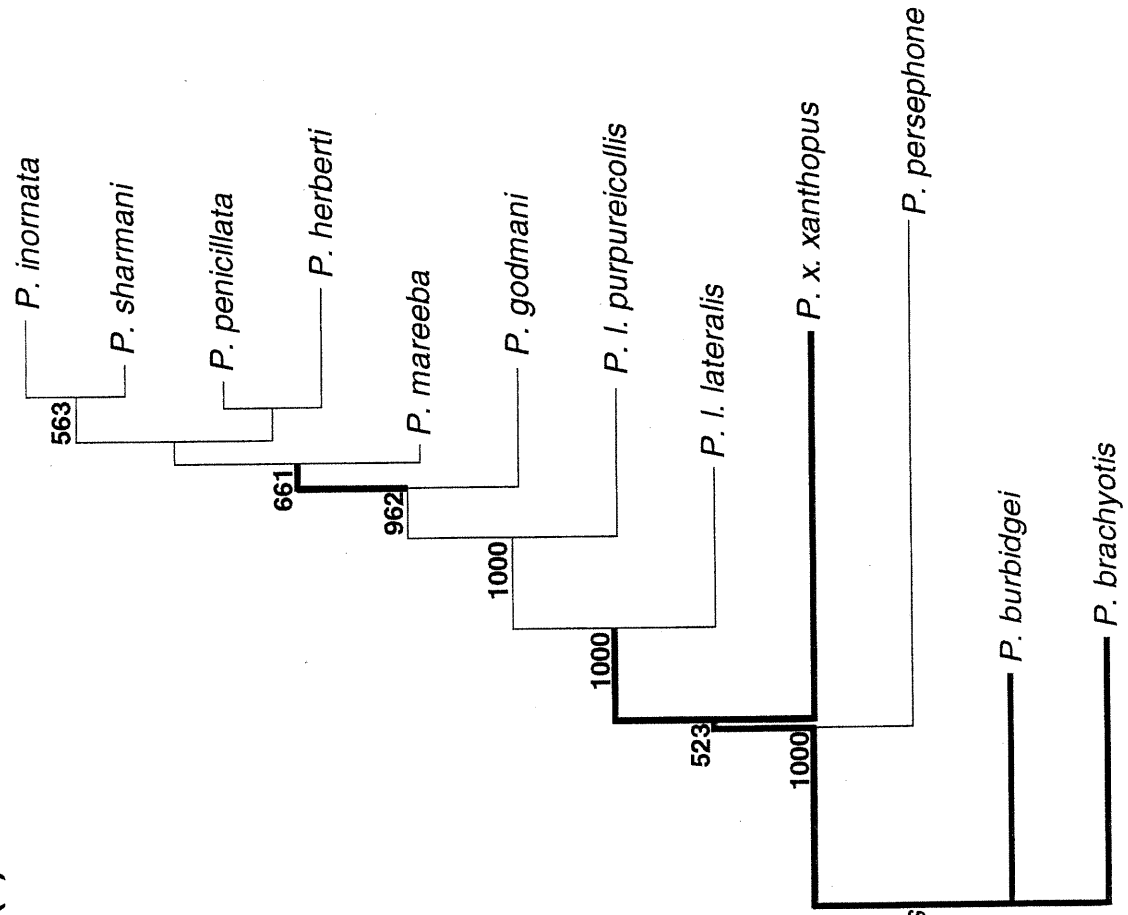


(a)



Scale = c. 0.1 °C

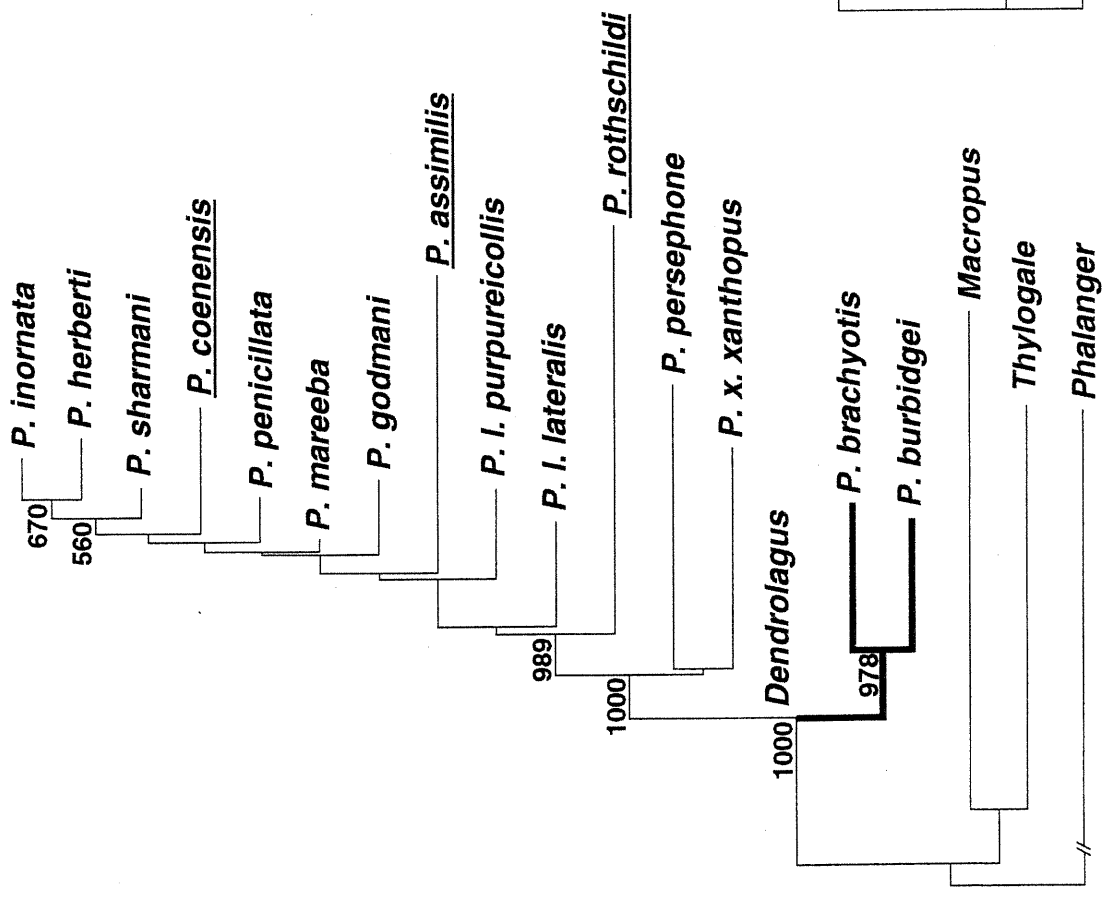
(b)



Scale = c. 0.1 °C

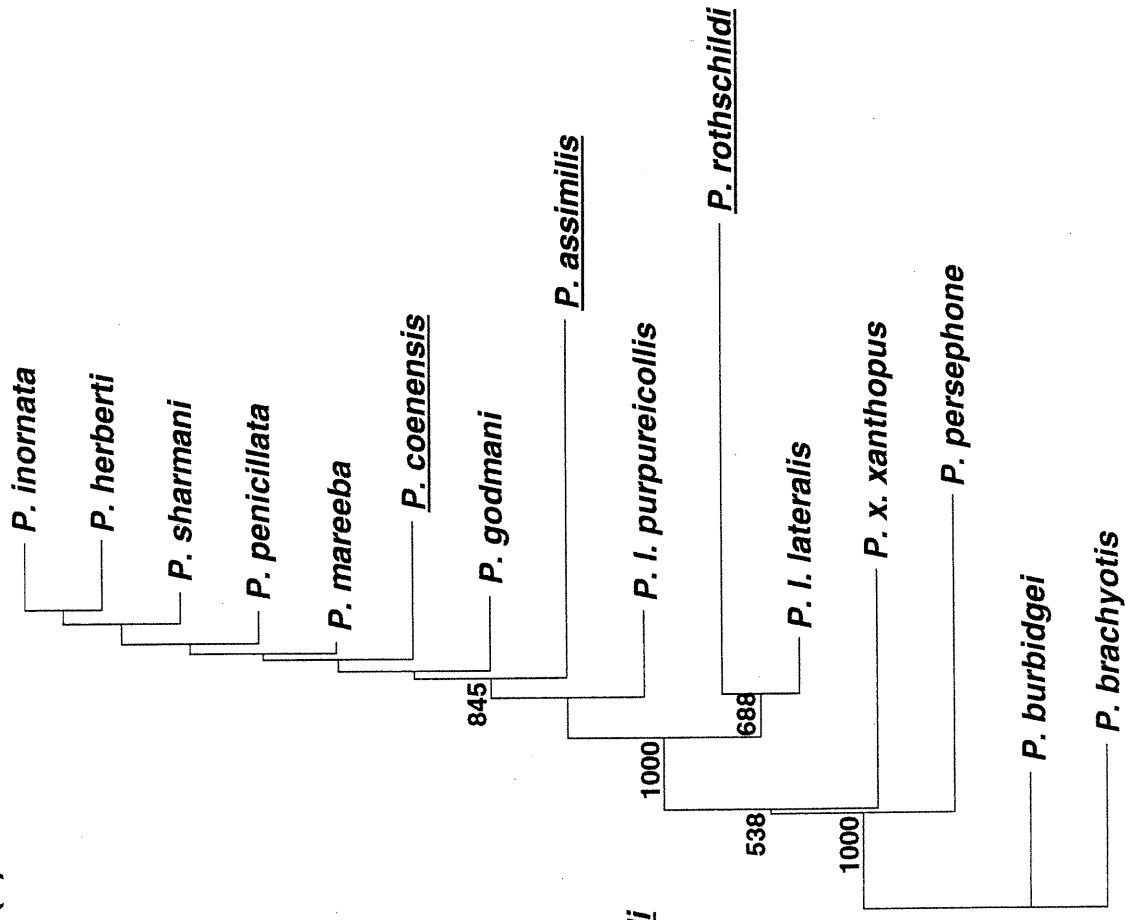
**Figure 3** Average-consensus jackknife trees of relationships amongst 15 *Petrogale* taxa, three outgroup macropodids and one outgroup phalangerid, based on symmetrised, reflected and sometimes estimated data of Table 4. Numbers at nodes are bootstrap pseudoreplicates supporting these associations, when these were equal or higher than 500 (out of 1000). Thin lines indicate nodes that collapse in the range-consensus jackknife trees. (a) Tree with outgroups included, arbitrarily rooted using *Phalanger orientalis*. (b) Tree with outgroups excluded, rooted using *Petrogale brachyotis* as it is sister to all other when outgroups are included. Unlabeled taxa are underlined.

(a)



Scale = c. 0.1 °C

(b)



Scale = c. 0.1 °C

---

## 2.4 Discussion

This study uses DNA/DNA hybridisation to resolve phylogenetic relationships amongst species of the macropodine genus *Petrogale*. In general, DNA/DNA hybridisation experiments are used to study relationships at the generic, familial or ordinal level (Sibley and Ahlquist 1990; Springer and Kirsch 1990; Bleiweiss *et al.* 1994; Hutcheon *et al.* 1998; Kirsch and Mayer 1998). However, previous studies have shown that species could be discriminated (Kirsch *et al.* 1993; Kirsch and Springer 1993; Kirsch *et al.* 1995), and the present study further demonstrated that good resolution can be obtained with DNA/DNA hybridisation for closely related taxa, such as species of *Petrogale*. Our study provides new evidence of the resolution capabilities of this method when dealing with very short distances. Experimental methods that generate distances are subject to experimental error, such as inaccuracies and imprecisions, (although small for DNA/DNA hybridisation; see Bleiweiss and Kirsch 1993a,b) which may greatly affect the computation of an optimal tree (Kirsch *et al.* 1995). Because this error is amplified when very short internodes are included (as it is the case here), and can lead to poor estimates of relationships of ingroup taxa and location of the root, we followed Kirsch *et al.*'s (1995) recommendations to perform a series of analyses with and without outgroups. Nevertheless, and contrary to Kirsch *et al.* (1995), in our analyses, the presence of outgroups yielded more stable trees, both for the jackknife and bootstrap analyses.

Though this study does not aim at resolving phylogenetic relationship within *Thylogale*, inclusion of *T. stigmatica* also supports the notion that intrageneric distances are shorter than intergeneric ones (or, at least, that genera like *Thylogale* cohere). Moreover, when previous results are considered, the proposition that *T. thetis* and *T. stigmatica* are closer to each other than either is to *T. billardierii* (as one might expect of hybridising species) is confirmed (JAW Kirsch, unpublished data).

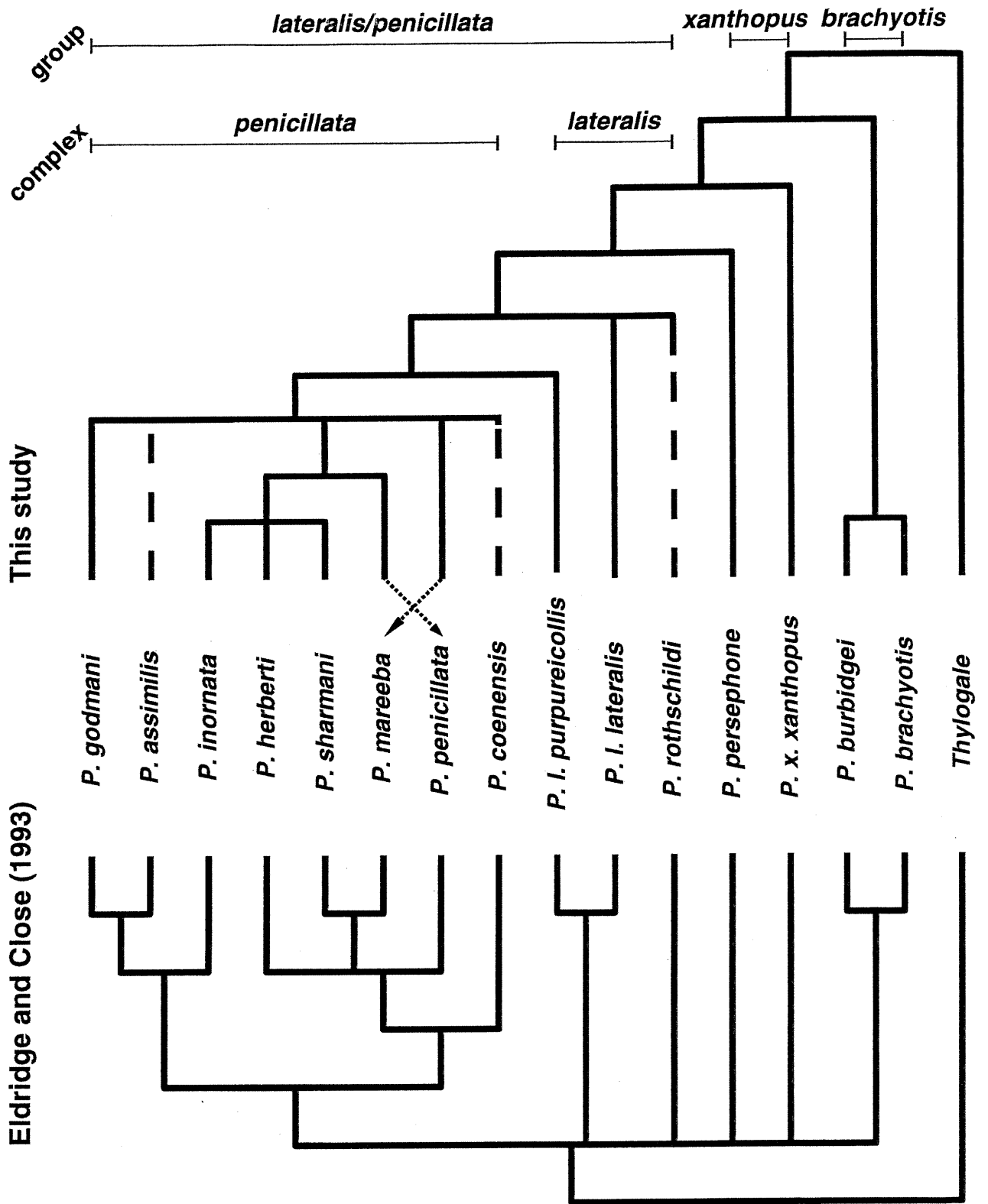
Quick examination of the  $\Delta T_m$  distance data supports previous phylogenetic studies, in indicating that the radiation of *Petrogale* is rather recent (Sharman *et al.* 1990; Eldridge and Close 1993; Kirsch *et al.* 1997). In fact, rough calculations (using the overall mean  $\Delta T_m$  for all *Petrogale*), assuming a rate of divergence of about 1 million years per 0.44 °C of difference (Kirsch *et al.* 1997) and by calibrating for percent sequence divergence with a factor of 1.2 (see Springer *et al.* 1992), indicate that divergence of *Petrogale* from other macropodids occurred approximately at 2.75 MYBP, during the late Pliocene.

Inclusion of the three unlabelled taxa (*P. assimilis*, *P. coenensis* and *P. rothschildi*) leads to unstable (FITCH) topologies and consistent grouping of these three taxa (topologies not shown). However, when separately included, each taxon was placed as in Figure 3 (Jackknife topology). In fact, branch-lengths for these taxa are relatively long compared to branch-lengths of other *Petrogale* taxa. Their grouping together might be due to the familiar long-branch attraction problem (Felsenstein 1978). This inconsistency in topology clearly demonstrates the limit of the estimation method in

recovering missing values when dealing with extremely short distances. For these reasons, conclusions on phylogenetic relationships amongst the *Petrogale* lineage are based on the topologies obtained with unlabeled taxa excluded. Furthermore, relationships between unlabeled taxa and other *Petrogale* were examined *a posteriori* based on the entire series of analyses performed.

A range-consensus jackknife tree of DNA/DNA hybridisation relationships amongst *Petrogale* taxa, based on analyses performed in Figure 2a and implemented with the three unlabeled taxa according to their most probable positions, is contrasted with the latest phylogeny of *Petrogale* based on karyotype data (Eldridge and Close 1993), and illustrates six points that are particularly noteworthy (Figure 4): (i) resolution at the base of the tree, (ii) position of the pair formed by *P. brachyotis* and *P. burbidgei* at the root of the *Petrogale* lineage, (iii) support for the placement of *P. x. xanthopus* and *P. persephone* outside the *lateralis/penicillata* group, (iv) consistent placement of *P. l. purpureicollis* as sister to the *penicillata* complex, (v) monophyly of the *penicillata* complex but lack of support for Eldridge and Close's (1993) relationships within the *penicillata* complex, and (vi) inclusion of *P. rothschildi* within the *lateralis* complex. Our data also support previous results that the predominantly New Guinean *Dendrolagus* is the sister group to *Petrogale* (not shown in Figure 4; Ziegler 1977; Baverstock *et al.* 1989; Kirsch *et al.* 1995).

**Figure 4** Range-consensus jackknife tree of DNA/DNA hybridisation relationships amongst *Petrogale* taxa (based on analyses performed in Figure 2a and implemented with the three unlabeled taxa (dashed lines) according to their most probable positions), contrasted with phylogeny of Eldridge and Close (1993), for all taxa common to both studies. Arrows point to the proper species name.





In their chromosome phylogeny of *Petrogale*, Eldridge and Close (1993) could not resolve relationships at the base of their tree. Thus, taxa of the *lateralis* and *penicillata* complexes, the *xanthopus* group and the *brachyotis* group were associated in a hexatomy at the base (Figure 4). Sharman *et al.* (1990), in their reticulate diagram of chromosomal evolution in *Petrogale*, partly resolved these basal relationships, placing *P. persephone* next to the root, followed by *P. rothschildi* and *P. x. xanthopus*. Moreover, mtDNA cytochrome *b* (*cyt b*) sequence data (CJ Metcalfe and MDB Eldridge, unpublished data) placed *P. persephone* at the base, as a sister to a dichotomy formed by *P. x. xanthopus* and the *brachyotis* complex. All these taxa are then positioned as a sister to the *lateralis/penicillata* group, which includes *P. rothschildi*. Our results, including or excluding unlabeled taxa, and for any combinations of outgroups, show resolution at the base of the tree, and so are consistent in placing *P. brachyotis* and *P. burbidgei* at the root of the *Petrogale* lineage (Figure 4). Our tree further resolved the placement of the *xanthopus* group as between the *brachyotis* group and the *lateralis/penicillata* group, and this in every analysis performed. However, positions of taxa of the *xanthopus* group are unstable, and vary depending on the inclusion or exclusion of outgroups. Thus, like Sharman *et al.*'s (1990) cytological study and the *cyt b* phylogeny (CJ Metcalfe and MDB Eldridge, unpublished data), *P. persephone* is positioned between the *brachyotis* group and *P. x. xanthopus*, but only in the absence of outgroups. However, with the inclusion of outgroups, relationships between *P. x. xanthopus* and *P. persephone* depend upon the presence of unlabelled taxa (see Figures 2a and 3a). Notwithstanding results obtained with the unlabelled taxa (i.e. pairing of *P. x. xanthopus* with *P. persephone*), bootstrap and jackknife analyses provide better support for the basal position of *P. x. xanthopus*

obtained when the tree is rooted (79% compared to 52% for the reverse relationship when the tree is unrooted).

The placement of the *brachyotis* group, *sensu* Briscoe *et al.* (1982), at the base of the tree conflicts with previous studies (see Sharman *et al.* 1990, Eldridge *et al.* 1992b; O'Neill *et al.* 1997; CJ Metcalfe and MDB Eldridge, unpublished data). The group is distributed in Northern Australia and includes morphologically dissimilar taxa such as *P. burbidgei*, the smallest of the rock-wallabies (half the size of *P. brachyotis*), and *P. concinna*, unique amongst marsupials in having continuously erupting molars (Sanson 1995). For this reason, the latter was once placed in a genus of its own (*Peradorcas*), but molecular evidence suggested that it was closer to *P. burbidgei* and *P. brachyotis* than to any other *Petrogale*. It is by the complexity of their chromosome rearrangements and by the presence of significant amounts of constitutive heterochromatin, that these three taxa differ from other *Petrogale* (Eldridge *et al.* 1992b). Because high heterochromatin is not present in *Thylogale* or any other *Petrogale* species, it is considered to represent an apomorphic state for the group. The *brachyotis* group is clearly distinct from other *Petrogale*, and seems to have been isolated in northern Australia for a long period (Maynes 1989). For these reasons, Eldridge *et al.* (1992b) hypothesised that the chromosome 3a, found throughout the *lateralis/penicillata* group and also in the *brachyotis* group, has been derived independently in these two groups, rather than having a single origin and then introgressing throughout *Petrogale* populations. Our results showing monophyly of the *brachyotis* group, highly supported by bootstrap and jackknife values, further support this hypothesis of convergent evolution in *Petrogale*.

Placement of taxa of the *xanthopus* group outside the *lateralis/penicillata* group is supported by previous results (Briscoe *et al.* 1982; Sharman *et al.* 1990; Eldridge and Close 1993). Furthermore, it supports Briscoe *et al.*'s (1982) hypothesis that the two eastern *Petrogale* lineages, the *penicillata* group and the *xanthopus* group, were established by different colonisation events. However, their relative positions on the tree (Figure 4) and the relatively great pathlength distance separating the subspecies *P. x. xanthopus* from *P. persephone* (see Figure 2 and 3) are not consistent with the suggestion that the latter is a relict species (Briscoe *et al.* 1982), ancestral to the full species *P. xanthopus*. Both species possess the plesiomorphic karyotype ( $2n = 22$ ), but they differ in morphology, ecology and distribution (Eldridge *et al.* 1992a). *P. xanthopus* is large, brightly coloured, and is found in the semi-arid zone of southern Australia. The medium-sized *P. persephone* is found in a restricted area of tropical coastal Queensland (Maynes 1982). Our DNA/DNA hybridisation data resolved relationships between these species; (i) *P. x. xanthopus* was placed at the base and (ii) the *xanthopus* group is paraphyletic. In contrast, the *cyt b* phylogeny (CJ Metcalfe and MDB Eldridge, unpublished data) placed *P. persephone* at the root of the tree, and grouped *P. x. xanthopus* with the *brachyotis* and the *lateralis/penicillata* groups.

While our results provide further evidence of the monophyly of the *penicillata* complex, resolution within the clade is limited and conflicts with previous studies. First, in almost all of our analyses, *P. godmani* is placed at or next to the base of the *penicillata* complex; *P. assimilis* occupies the basal position only in the absence of *Dendrolagus*.

This placement of *P. assimilis* at the base of the *penicillata* complex might be explained by the presence of *P. l. purpureicollis*. In fact, these two allopatric taxa share karyotypic homologies, probably resulting from introgression events, as suggested by Eldridge *et al.* (1991b). Although *P. assimilis* and *P. l. purpureicollis* are allopatric, crossing of the apparent gap by occasional dispersants may enable the two species to hybridise, and thus enable introgression of chromosome rearrangements.

In contrast to the results of Eldridge and Close (1993), never are *P. assimilis* and *P. godmani* grouped in a clade in our analyses; instead they are paraphyletic at the base of the *penicillata* complex (Figure 4). In accordance with our results, electrophoretic data also separated *P. assimilis* from *P. godmani* (Briscoe *et al.* 1982). However, in their chromosomal phylogeny of the *lateralis/penicillata* group, Eldridge *et al.* (1991b) showed that *P. assimilis* and *P. godmani* were more closely related to each other than they were to other *Petrogale* species. Sharman *et al.* (1990) showed a similar affinity in their diagram of chromosomal relationships. Eldridge *et al.* (1989) argued that even though both species are separated in the east by *P. mareeba* and *P. sharmani*, they could have arisen from a common ancestor, and then been separated after invasion of *P. mareeba* in their territories. Still, the placement of *P. assimilis* must be interpreted with caution, since estimation and reflection of missing values (as is the case for *P. assimilis vis-à-vis P. rothschildi* and *P. coenensis*), in a data set composed of very small distances between taxa, may not resolve topological relationships amongst closely related species (Kirsch *et al.* 1995; Lapointe and Kirsch 1995; Landry *et al.* 1996).

Second, the consensus tree shows a clade composed of *P. herberti*, *P. inornata*, and *P. sharmani* (Figure 4). Even if relationships within this clade are variable, most of the analyses performed grouped these three taxa. In fact, this association is partly congruent with geographical distributions, as *P. herberti* and *P. inornata* are parapatric species (Briscoe *et al.* 1982). Even though *P. sharmani* is allopatric to both, it is separated from *P. inornata* by less than 200 km, an area actually occupied by *P. assimilis*. In contrast, morphological, allozymic, mtDNA (Briscoe *et al.* 1982), and chromosomal (Eldridge *et al.* 1990) data grouped *P. inornata* with *P. assimilis* and *P. godmani*, in a clade distinct from that of the other members of the *penicillata* complex (Eldridge and Close 1993). Moreover, Eldridge *et al.* (1988) and Sharman *et al.* (1990), showed that *P. sharmani* was more closely related to *P. mareeba* than to any other *Petrogale*, and that *P. inornata* did not belong within the *P. herberti* clade. Nevertheless, our tree suggests a larger clade that encompasses the *inornata/herberti/sharmani* clade, and *P. penicillata*. This second clade is then part of larger clade composed of all eastern *Petrogale* taxa (except for *P. persephone*). In contrast to the tree of Eldridge and Close (1993), our analyses do not divide the *penicillata* complex into distinct clades, but actually provides low resolution throughout the complex. Again, caution is essential in interpreting the results for reasons previously mentioned.

Notwithstanding analyses done with unlabeled taxa, we never obtained a grouping of *P. inornata* and *P. godmani*, but *P. inornata* always grouped either with *P. sharmani* or *P. herberti*. Furthermore, when excluding outgroups, *P. herberti* pairs with *P. penicillata*. These two taxa are parapatric and a similar pairing was found by Eldridge

*et al.* (1991b) in their most favored phylogeny of the *penicillata* complex. Thus, and as stated by Eldridge *et al.* (1991b) for their chromosomal phylogeny, it seems that there is no definitive DNA/DNA hybridisation phylogeny for the *penicillata* complex.

Concerning the *lateralis* complex, our analyses indicate that *P. l. purpureicollis*, the most easterly-distributed taxon within the complex, is consistently positioned as the sister group to the *penicillata* complex. Interestingly, chromosomally similar *P. l.* MacDonnell Ranges race is either placed between *P. l. lateralis* and *P. l. purpureicollis* or grouped with *P. rothschildi*, when outgroups are excluded or included respectively; but never associates with *P. l. purpureicollis*. While *P. l. lateralis* retains the plesiomorphic karyotype (similar to *Thylogale*), *P. l. purpureicollis* differs chromosomally from the former by having acrocentric chromosomes 3 and X (3a and Xp) (Eldridge *et al.* 1991a). Furthermore, all eastern *Petrogale* taxa except for *P. inornata* possess chromosome 3a (Eldridge *et al.* 1988; Eldridge *et al.* 1989; Eldridge *et al.* 1990), and chromosome Xp is characteristic of *P. penicillata* and is also found in *P. godmani*, *P. assimilis*, and *P. inornata* (Eldridge *et al.* 1991a). In addition, allozyme data suggested that some alleles have introgressed between the *penicillata* and *lateralis* complexes (Briscoe *et al.* 1982). Moreover, *P. l. purpureicollis* differs from other taxa of the *lateralis* complex by its larger size, lack of distinct coat markings and unique purple coloration found around the head and neck (Eldridge *et al.* 1991a). All of these evidences concord with our placement of *P. l. purpureicollis* between the remainder of the *lateralis* complex and the *penicillata* complex. Eldridge *et al.* (1991a) reached conclusions similar to ours, affirming that while *P. l. purpureicollis* is, by its karyotype, a member of the

*lateralis* complex, it is the most divergent of the group and shows affinity to the *penicillata* complex. Furthermore, Sharman *et al.* (1990) hypothesised introgression events between members of the *penicillata* complex and *P. l. purpureicollis*. Also, *cyt b* data indicate a trichotomy composed of *P. l. purpureicollis*, and both *penicillata* and *lateralis* complexes (CJ Metcalfe and MDB Eldridge, unpublished data). In addition, Eldridge *et al.* (2000) recommended, after a thorough molecular study based mainly on comparisons of mtDNA sequences and RFLPs, that *P. purpureicollis* be reinstated as a full species (*Petrogale purpureicollis* Le Souef 1924). In fact, they found that *P. l. purpureicollis* was phylogenetically more related to *P. penicillata* and *P. assimilis* than to *P. lateralis*, and that meiosis was severely disrupted in *P. l. purpureicollis* X *P. l.* MacDonnell Ranges race female hybrids. Our study supplements the evidence that *P. l. purpureicollis* is well differentiated from other *P. lateralis*, and that it could be elevated to the rank of full species.

Finally, our results further resolve the chromosome phylogeny of Eldridge and Close (1993), by including *P. rothschildi* with the *lateralis* complex. Its position amongst members of this group varies with the type of analyses performed. *P. rothschildi*, a large rock-wallaby, is found in the Hamersley Ranges of Western Australia, not far from one of the regions occupied by *P. l. lateralis* (Sharman *et al.* 1995b). Like *P. l. lateralis*, *P. rothschildi* retains the plesiomorphic karyotype (Eldridge *et al.* 1992a). In fact, its karyotype resembles that of *P. persephone*, but Briscoe *et al.*'s (1982) allozyme data demonstrated that *P. rothschildi* has strong affinities with *P. l. lateralis*. Likewise, *cyt b* data (CJ Metcalfe and MDB Eldridge, unpublished data) associated *P. rothschildi* with

the *lateralis* complex. However, phylogenies derived from chromosomal relationships failed to associate these species (Sharman *et al.* 1990; Eldridge and Close 1993). Instead, because of its possession of the plesiomorphic karyotype, *P. rothschildi* was placed at the base of the *Petrogale* lineage, within the *xanthopus* group.

Although not the focus of the present study, knowledge of the sister genus of *Petrogale* could provide better understanding of the radiation of *Petrogale*. Considering karyotypic similarities of *Thylogale* with *Petrogale* and the frequent use of *Thylogale* as outgroup in serological and cytological studies (Kirsch 1977; Baverstock *et al.* 1989; Eldridge and Close 1993), and since both genera are regarded as east-west vicars within Australia (Briscoe *et al.* 1982), it is normal to presume their phylogenetic proximity. Nevertheless, the placement of the chromosomally very different *Dendrolagus* ( $2n = 12$  or 14; Hayman and Martin, 1974) as the sister genus to *Petrogale* is supported by Kirsch *et al.*'s (1995) DNA/DNA hybridisation experiments, Baverstock *et al.*'s (1989) albumin-serology data, and Ziegler's (1977: 137) conjecture that *Dendrolagus* originated in New Guinea from "quite possibly a rock-inhabiting form similar to recent *Petrogale*". Similarly, earlier serological tests using whole sera (Kirsch 1977) suggested this affinity, although one anatomical study indicates that *Dendrolagus* is distinct from other macropodids (Flannery 1989).



---

## 2.5 Conclusion

This study further demonstrates the usefulness of DNA/DNA hybridisation in phylogenetic studies and its adequacy and capacity for resolving relationships at the species level. Moreover, it confirms previous divergence time estimates (Kirsch *et al.* 1997) and reveals that divergence of *Petrogale* from other kangaroos is very recent. While it could not resolve all relationships amongst *Petrogale*, in part because of the recent radiation of *Petrogale* and because of the presence of introgressed characters throughout taxa, our analyses confirm previous studies regarding major groups and further resolve relationships amongst these groups. Hence, the *brachyotis* group appears to be at the base of the *Petrogale* lineage, while the *xanthopus* group (minus *P. rothschildi*) is placed between the former and the *lateralis/penicillata* group. While not rejecting other possible hypotheses for the current distribution of *Petrogale* within Australia, our data provide support for Briscoe *et al.*'s (1982) hypothesis that eastern Australia was colonised by two subgroups that originated from the Australian Shield region.

Regardless, uncertainty remains about the positions of taxa within the *penicillata* complex. The interrelationships of these eight eastern taxa indicated by DNA/DNA hybridisation are not well resolved and do not entirely reflect groupings supported by other studies. Our studies of *Petrogale* are continuing, and the use of tree-building algorithms allowing for reticulation might prove useful in resolving relationships within this complex and taxonomically challenging genus.

## Chapitre 3

---

### **Conclusion**

---

### 3.1 Critique de la méthode

Les résultats obtenus démontrent l'utilité de la méthode d'hybridation ADN/ADN dans les études phylogénétiques et sa capacité à résoudre les relations phylogénétiques au niveau spécifique. Cette étude nous permet donc de conclure que l'hybridation ADN/ADN est une méthode expérimentale appropriée pour résoudre les relations phylogénétiques entre des espèces qui ont très récemment divergé, telles que les espèces du genre *Petrogale*. De plus, et tel que mentionné précédemment, comme cette méthode compare des génomes entiers, elle s'avère d'autant plus appropriée pour discerner les différences entre des espèces partageant des caractères homoplasiques acquis par introgression.

Malgré ses avantages, l'hybridation ADN/ADN manque de popularité. Plusieurs facteurs peuvent expliquer cette impopularité, le principal étant les fortes critiques (Marks *et al.* 1988; Sarich *et al.* 1989) qu'ont engendrées les études tentant de résoudre les relations évolutives entre les hominoïdes (homme, gorille et chimpanzé; voir Sibley et Ahlquist 1987, 1987; Caccone et Powell 1989; Sibley *et al.* 1990). De plus, une autre critique des méthodes produisant des distances, comme l'hybridation ADN/ADN, est que les matrices incomplètes ne peuvent être analysées phylogénétiquement (Cracraft 1987; Lanyon 1992), et que les matrices (complètes ou non) générées ne peuvent être combinées (Kluge et Wolf 1993; Miyamoto et Fitch 1995). Même, si les études récentes ont démontré qu'il était possible d'outrepasser ce problème (Lapointe et Kirsch 1995; Landry *et al.* 1996; Kirsch *et al.* 1997), il semble qu'elles n'aient eu que peu d'effet sur la popularité de cette méthode. Cependant, cette étude a démontré les limites des méthodes

d'analyses phylogénétiques lorsqu'elles font face à des matrices incomplètes. Effectivement, puisque les distances entre les espèces de *Petrogale* sont si courtes, une légère erreur d'estimation de distances manquantes a un effet proportionnellement plus grand que si les distances entre les taxons étaient longues.

Outre les critiques négatives à l'égard de cette méthode, l'hybridation ADN/ADN est une méthode assez coûteuse: le matériel est dispendieux et le temps requis pour effectuer un minimum de comparaisons est très long. Certainement, l'impopularité de la technique n'aide pas à réduire les coûts du matériel. En Amérique du Nord, seulement un laboratoire est équipé pour effectuer efficacement des expériences d'hybridation ADN/ADN. De plus, les quantités d'ADN qu'elle nécessite sont relativement grandes, comparées aux quantités requises pour l'amplification et le séquençage d'ADN par exemple, et sont souvent difficiles à obtenir. Dans le contexte actuel où les espèces animales sont souvent menacées d'extinction et bénéficient d'une plus grande protection (Eldridge 1998), il peut s'avérer très difficile de répéter les expériences, faute de matériel biologique. Finalement, la nécessité d'utiliser des marqueurs radioactifs, tel l'iode, émettant des rayons gamma comportant des risques pour la santé, bien que très faibles, réduit davantage l'attrait de cette méthode.

En ce qui a trait au projet visant à évaluer et à trouver des solutions aux problèmes liés à la présence d'hybrides ou à l'introggression dans les analyses phylogénétiques, cette méthode ne s'est pas avérée aussi efficace qu'espéré. Dans un premier temps, l'emploi de l'hybridation ADN/ADN fut privilégié car cette technique

compare l'ensemble du génome. Or, l'introgression ne devant affecter que certains gènes ou complexes de gènes, son effet confondant devrait normalement être dilué dans l'ensemble du génome et ainsi, les "vraies" relations phylogénétiques devraient être résolues. Toutefois, les résultats obtenus en comparant des hybrides naturels connus avec les autres espèces furent étonnants. En effet, les distances obtenues s'avèrent le plus souvent négatives. Par conséquent, ces résultats indiquent que l'ADN d'un hybride ressemble davantage à l'ADN de toute autre espèce qu'à lui-même. La possibilité que ces résultats soient dus à des erreurs expérimentales, quoique probable demeure faible. En effet, la constance et la reproductibilité de ces résultats suggèrent qu'ils soient corrects. À l'inverse, les hybrides artificiels (obtenus en mélangeant l'ADN de deux espèces) se positionnèrent à peu près entre les deux espèces parentes. Ce résultat était attendu car, puisque l'ADN de l'hybride était identique aux ADN des deux parents, les distances obtenues envers les parents étaient nulles. Or, la comparaison de ces deux résultats très différents, suggère que l'ADN des hybrides naturels subit des transformations importantes qui sont incompatibles avec la technique d'hybridation ADN/ADN et avec les algorithmes actuels de reconstruction phylogénétiques qui ne tolèrent pas de distances négatives dans les matrices. Un parallèle peut être tracé en comparant les résultats obtenus avec les trois espèces dont le marquage radioactif n'a pas fonctionné (*P. assimilis*, *P. coenensis* et *P. rothschildi*). Tout comme pour les hybrides naturels, la majorité des distances obtenues ( $\Delta T_{ms}$ ) était négative. On pourrait donc présumer que ces individus soient en réalité des hybrides.

---

### 3.2 Importance des résultats

La phylogénie dévoilée dans cette étude représente la première du genre *Petrogale* présentée depuis la publication de la phylogénie chromosomique d'Eldridge et Close en 1993. En outre, les résultats obtenus dans cette étude apportent une contribution originale aux connaissances accumulées sur les wallabies des rochers. Ainsi, contrairement aux études de RFLP (Bee et Close 1990) et aux études morphologiques (voir Tableau 2) qui n'ont trouvé que peu de différences entre les espèces de *Petrogale*, ainsi qu'aux études d'allozymes (Briscoe *et al.* 1982) et de caryotypes (Sharman *et al.* 1990; Eldridge et Close 1993) qui ont seulement résolu les relations à l'intérieur des trois groupes de *Petrogale* (*brachyotis*, *lateralis/penicillata* et *xanthopus*), cette étude a permis de résoudre les relations profondes (ou relations inter-groupes). De plus, malgré que certaines différences existent entre cette étude et les précédentes en ce qui a trait aux relations intra-groupes, elle confirme presque entièrement la composition spécifique des trois groupes majeurs déjà identifiés. Seul le positionnement de *P. rothschildi* à l'intérieur du groupe *lateralis/penicillata* ou plus précisément à l'intérieur du complexe *lateralis*, au lieu du groupe *xanthopus*, diffère. De plus, cette étude supporte les hypothèses suggérées stipulant que *P. l. purpureicollis* serait en fait une espèce à part entière et non une sous-espèce de *P. lateralis* (Eldridge *et al.* 1991a, 2000; Eldridge et Close 1995b).

D'autre part, par l'utilisation de plusieurs groupes externes (afin d'enraciner notre phylogénie), il fut possible d'éclaircir la question du genre frère de *Petrogale*. Ainsi, à l'inverse d'autres études plaçant le genre *Thylogale* comme genre frère des wallabies des

rochers (Kirsch *et al.* 1977; Flannery *et al.* 1989; Eldridge et Close 1993), cette étude place le genre *Dendrolagus* comme genre frère du genre *Petrogale* et confirme donc les études de Ziegler (1977), de Baverstock *et al.* (1989) et de Kirsch *et al.* (1995). Le genre *Dendrolagus* étant composé de kangourous arboricoles, ce résultat est important car il permet d'expliquer comment des kangourous, qui descendent vraisemblablement d'espèces arboricoles (Strahan 1995), ont pu se réadapter à la vie dans les arbres. Effectivement, tels les wallabies des rochers, l'ancêtre des kangourous arboricoles avait probablement la capacité de se déplacer sur les troncs couchés des figuiers pour s'y nourrir de feuilles (voir Chapitre 1; Strahan 1995).

---

### 3.3 *Petrogale*, demain

Même si cette étude répond aux souhaits d'Eldridge et de Close (1993) en apportant une nouvelle vision de la phylogénie des *Petrogale*, basée sur une technique expérimentale différente, plusieurs incertitudes demeurent quant aux relations phylogénétiques entre les espèces du complexe *penicillata*. Puisque les espèces parapatriques de ce groupe s'hybrident fréquemment à leurs frontières communes, il apparaît évident que des événements d'introggression ont eu cours. Or, les méthodes classiques de reconstruction phylogénétiques sont inaptes pour résoudre de telles relations où la réticulation est présente.

Actuellement, l'intérêt majeur d'étudier la phylogénie des *Petrogale*, outre leur grande et exceptionnelle diversité chromosomique et les considérations écologiques de

conservation des espèces, réside principalement dans le fait qu'il est possible d'obtenir des hybrides viables en captivité et donc de travailler avec l'ADN d'hybrides naturels issus d'espèces connues. Dans le cadre du projet étudiant la réticulation en analyse phylogénétique, l'intérêt de la présente étude est de fournir la phylogénie de base des wallabies des rochers. Ainsi, cette phylogénie doit servir d'outil de travail et de comparaison lorsque des hybrides seront inclus dans la phylogénie. Malheureusement, tel que mentionné précédemment, les expériences préliminaires effectuées avec des hybrides naturels et artificiels furent peu concluantes. En fait, elles ouvrent des portes à de nouvelles recherches, tant au niveau phylogénétique qu'au niveau des mécanismes de la reproduction. Ainsi, pour poursuivre les études sur les hybrides, il sera nécessaire de trouver une technique moléculaire capable de déceler de très fines différences entre les espèces. Le travail avec des individus hybrides s'effectue à la frontière de la phylogénie et de la génétique des populations. Par conséquent, la combinaison d'outils de recherche provenant de ces deux domaines ou en quelque sorte l'hybridation de ces deux sciences (!), maximisera les chances de succès dans un projet d'une telle envergure. Par ailleurs, l'utilisation d'algorithmes de reconstruction phylogénétique permettant la réticulation (événements d'introggression), pourrait s'avérer utile pour résoudre les relations phylogénétiques à l'intérieur du genre *Petrogale*. Servant de modèles biologiques, la poursuite de l'étude de ces petits kangourous permettra une meilleure compréhension des processus de spéciation ainsi que des mécanismes impliqués dans la reproduction. En outre, une meilleure définition du concept d'espèce permettra de protéger plus efficacement la diversité biologique de cette planète.



## Références

- Adams, D. (1995). "The Hitch Hiker's Guide to the Galaxy. A trilogy in five parts."  
(Heinemann: London.)
- Aplin, K., et Archer, M. (1987). Recent advances in marsupial systematics with a new  
syncretic classification. Dans 'Possums and opossums studies in evolution'. (A. M,  
ed.) pp. xv-lxxii. (Surrey Beatty & Sons Pty Ltd: Chipping Norton, New South  
Wales.)
- Archer, M. (1984). The Australian marsupial radiation. Dans 'Vertebrate zoogeography  
and evolution in Australasia'. (M. Archer et G. Clayton, eds.) pp. 633-808.  
(Hesperian Press: Perth.)
- Barker, S. C. (1990). Behaviour and social organisation of the allied rock-wallaby  
*Petrogale assimilis*. Ramsay, 1877 (Marsupialia: Macropodidae). *Australian  
Wildlife Research* **17**, 301-311.
- Baverstock, P. R., Richardson, B. J., Birrell, J., et Krieg, M. (1989). Albumin  
immunologic relationships of the macropodidae (Marsupialia). *Systematic  
Zoology* **38**, 38-50.
- Bee, C. A., et Close, R. L. (1993). Mitochondrial DNA analysis of introgression between  
adjacent taxa of rock wallabies *Petrogale* species (Marsupialia: Macropodidae).  
*Genetical Research* **61**, 21-37.
- Bensley, B. A. (1903). On the evolution of the Australian Marsupialia: with remarks on  
the relationships of the Macropodidae (Marsupialia). *Transactions of the Linnaen  
Society, London (Zoology)* (2) **9**, 83-217.
- Bleiweiss, R., et Kirsch, J. A. W. (1993a). Experimental analysis of variance for DNA  
hybridization: I. Accuracy. *Journal of Molecular Evolution* **37**, 504-513.

- Bleiweiss, R., et Kirsch, J. A. W. (1993b). Experimental analysis of variance for DNA hybridization: II. Precision. *Journal of Molecular Evolution* **37**, 514-524.
- Bleiweiss, R., Kirsch, J. A. W., et Matheus, J. C. (1994). DNA-DNA hybridization evidence for subfamily structure among hummingbirds. *Auk* **111**, 8-19.
- Briscoe, D. A., Calaby, J. H., Close, R. L., Maynes, G. M., Murtagh, C. E., et Sharman, G. B. (1982). Isolation, introgression and genetic variation in rock-wallabies. Dans "Species at Risk: Research in Australia". (R. H. Groves et W. D. L. Ride, eds) pp. 73-87. (Australian Academy of Science: Canberra.)
- Britten, R. J., Graham, D. E., et Neufeld, B. R. (1974). Analysis of repeating DNA sequences by reassociation. Dans "Methods in enzymology. Vol. 29". (L. Grossman et K. Moldane, eds.) pp. 363-418. (Academic Press: New York.)
- Cabrera, A. (1919). '*Genera mammalium, Monotremata, Marsupialia.*' (Museo Nacional de Ciencias Naturales: Madrid.)
- Caccone, A., et Powell, J. R. (1989). DNA divergence among hominoids. *Evolution* **43**, 925-942.
- Calaby, J. H., et Richardson, B. J. (1988). Macropodidae. Dans "Zoological Catalogue of Australia. V. Marsupialia". (D. W. Walton, ed.) pp. 60-80. (Australian Government Publishing: Canberra.)
- Cathcart, C. A. (1986). Mitochondrial DNA analysis in related species of *Petrogale* rock wallabies. M. Sc. Thesis, Macquarie University.

- Cavalli-Sforza, L. L., et Edwards, A. W. F. (1967). Phylogenetic analysis: models and estimation procedures. *American Journal of Human Genetics* **19**, 233-257.
- Clemens, W. A. (1977). Phylogeny of marsupials. Dans 'The biology of marsupials'. (B. Stonehouse et D. P. Gilmore, eds.) pp. 51-68. (Macmillan: London.)
- Close, R. L., et Bell, J. N. (1997). Fertile hybrids in two genera of wallabies: *Petrogale* and *Thylogale*. *Journal of Heredity* **88**, 393-397.
- Close, R. L., Bell, J. N., Dollin, A. E., et Harding, H. R. (1996). Spermatogenesis and synaptonemal complexes of hybrid *Petrogale* (Marsupialia). *Journal of Heredity* **87**, 96-107.
- Close, R. L., et Lowry, P. S. (1990). Hybrids in marsupial research. *Australian Journal of Zoology* **37**, 259-267.
- Cracraft, J. (1987). DNA hybridization and avian phylogenetics. Dans 'Evolutionary Biology. Vol. 21'. (M. K. Hecht, B. Wallace et G. T. Prance, eds.) pp. 47-96. (Plenum Press: New York.)
- Dawson, T. J., et Ellis, B. A. (1979). Comparison of the diets of yellow-footed rock-wallabies and sympatric herbivores in Western New South Wales. *Australian Wildlife Research* **6**, 245-254.
- Eldridge, M. D. B. (1991). Chromosome rearrangements and speciation in rock wallabies *Petrogale*. Ph. D. Thesis, Macquarie University.
- Eldridge, M. D. B. (1997). Taxonomy of rock-wallabies, *Petrogale* (Marsupialia: Macropodidae). II. An historical review. *Australian Mammalogy* **19**, 113-122.

Eldridge, M. D. B. 1998. Trouble in paradise? Pp. 25-31. Nature Australia.

Eldridge, M. D. B., et Close, R. L. (1992). Taxonomy of rock wallabies, *Petrogale* (Marsupialia: Macropodidae). I. A revision of the eastern *Petrogale* with the description of three new species. *Australian Journal of Zoology* **40**, 605-625.

Eldridge, M. D. B., et Close, R. L. (1993). Radiation of chromosome shuffles. *Current Opinion in Genetics and Development* **3**, 915-922.

Eldridge, M. D. B., et Close, R. L. (1995a). Allied rock-wallaby *Petrogale assimilis*. Dans "Mammals of Australia". (R. Strahan, ed.) pp. 365-366. (Smithsonian Institution Press: Washington.)

Eldridge, M. D. B., et Close, R. L. (1995b). Black-footed rock-wallaby *Petrogale lateralis*. Dans "Mammals of Australia". (R. Strahan, ed.) pp. 377-381. (Smithsonian Institution Press: Washington.)

Eldridge, M. D. B., et Close, R. L. (1995c). Brush-tailed rock-wallaby *Petrogale penicillata*. Dans "Mammals of Australia". (R. Strahan, ed.) pp. 383-385. (Smithsonian Institution Press: Washington.)

Eldridge, M. D. B., et Close, R. L. (1995d). Cape York rock-wallaby *Petrogale coenensis*. Dans "Mammals of Australia". (R. Strahan, ed.) pp. 370-371. (Smithsonian Institution Press: Washington.)

Eldridge, M. D. B., et Close, R. L. (1995e). Godman's rock-wallaby *Petrogale godmani*. Dans "Mammals of Australia". (R. Strahan, ed.) pp. 373-374. (Smithsonian Institution Press: Washington.)

- Eldridge, M. D. B., et Close, R. L. (1995f). Herbert's rock-wallaby *Petrogale herberti*. Dans "Mammals of Australia". (R. Strahan, ed.) pp. 374-375. (Smithsonian Institution Press: Washington.)
- Eldridge, M. D. B., et Close, R. L. (1995g). Mareeba rock-wallaby *Petrogale mareeba*. Dans "Mammals of Australia". (R. Strahan, ed.) pp. 382-383. (Smithsonian Institution Press: Washington.)
- Eldridge, M. D. B., et Close, R. L. (1995h). Unadorned rock-wallaby *Petrogale inornata*. Dans "Mammals of Australia". (R. Strahan, ed.) pp. 376-377. (Smithsonian Institution Press: Washington.)
- Eldridge, M. D. B., et Close, R. L. (1997). Chromosome and evolution in rock-wallabies, *Petrogale* (Marsupialia: Macropodidae). *Australian Mammalogy* **19**, 123-135.
- Eldridge, M. D. B., Close, R. L., et Johnston, P. G. (1990). Chromosomal rearrangements in rock wallabies, *Petrogale* (Marsupialia: Macropodidae). III. G-banding analysis of *Petrogale inornata* and *Petrogale penicillata*. *Genome* **33**, 798-802.
- Eldridge, M. D. B., Close, R. L., et Johnston, P. G. (1991a). Chromosomal rearrangements in rock wallabies, *Petrogale* (Marsupialia: Macropodidae). IV. G-banding analysis of the *Petrogale lateralis* complex. *Australian Journal of Zoology* **39**, 621-627.
- Eldridge, M. D. B., Dollin, A. E., Johnston, P. G., Close, R. L., et Murray, J. D. (1988). Chromosomal rearrangements in rock wallabies, *Petrogale* (Marsupialia: Macropodidae). I. The *Petrogale assimilis* species complex: G-banding and synaptonemal complex analysis. *Cytogenetics and Cell Genetics* **48**, 228-232.

- Eldridge, M. D. B., et Johnston, P. G. (1993). Chromosomal rearrangements in rock wallabies, *Petrogale* (Marsupialia: Macropodidae). VIII. An investigation of the nonrandom nature of karyotypic change. *Genome* **36**, 524-534.
- Eldridge, M. D. B., Johnston, P. G., et Close, R. L. (1991b). Chromosomal rearrangements in rock wallabies, *Petrogale* (Marsupialia: Macropodidae). V. Chromosomal phylogeny of the *lateralis/penicillata* group. *Australian Journal of Zoology* **39**, 629-641.
- Eldridge, M. D. B., Johnston, P. G., et Close, R. L. (1992a). Chromosomal rearrangements in rock wallabies, *Petrogale* (Marsupialia: Macropodidae). VI. Determination of the plesiomorphic karyotype: G-banding comparison of *Thylogale* with *Petrogale persephone*, *P. xanthopus*, and *P. l. lateralis*. *Cytogenetics and Cell Genetics* **61**, 29-33.
- Eldridge, M. D. B., Johnston, P. G., Close, R. L., et Lowry, P. S. (1989). Chromosomal rearrangements in rock wallabies, *Petrogale* (Marsupialia: Macropodidae). II. G-banding analysis of *Petrogale godmani*. *Genome* **32**, 935-940.
- Eldridge, M. D. B., Johnston, P. G., et Lowry, P. S. (1992b). Chromosomal rearrangements in rock wallabies, *Petrogale* (Marsupialia: Macropodidae). VII. G-banding analysis of *Petrogale brachyotis* and *P. concinna*: species with dramatically altered karyotypes. *Cytogenetics and Cell Genetics* **61**, 34-39.
- Eldridge, M. D. B., et Pearson, D. J. (1997). Chromosomal rearrangements in rock wallabies, *Petrogale* (Marsupialia: Macropodidae). IX. Further G-banding studies of the *Petrogale lateralis* complex: *P. lateralis pearsoni*, the West Kimberley race, and a population heterozygous for a centric fusion. *Genome* **40**, 84-90.

- Eldridge, M. D. B., Wilson, A. C. C., Metcalfe, C. J., Dollin, A. E., Bell, J. N., Johnson, P. M., Johnston, P. G., et Close, R. L. (2000). Taxonomy of rock-wallabies, *Petrogale* (Marsupialia: Macropodidae). III. Molecular data confirms the species status of the purple-necked rock-wallaby *Petrogale purpureicollis* Le Souef 1924. *Australian Journal of Zoology* soumis.
- Felsenstein, J. (1978). Cases in which parsimony or compatibility methods will be positively misleading. *Systematic Zoology* **27**, 401-410.
- Felsenstein, J. (1993). PHYLIP, phylogenetic inference package, program and documentation, version 3.5c. University of Washington, Seattle.
- Flannery, T. F. (1989). Phylogeny of the Macropodoidea: a study in convergence. Dans "Kangaroos, Wallabies and Rat-Kangaroos". (G. Grigg, P. Jarman et I. Hume, eds) pp. 1-46. (Surrey Beatty & Sons Pty Limited: New South Wales, Australia.)
- Flannery, T. F. (1990). 'The mammals of New Guinea.' (Robert Brown & Associates: Carina, Australia.)
- Fox, G. M., et Schmid, C. W. (1980). Related single copy sequences in the human genome. *Biochimica Biophysica Acta* **609**, 349-363.
- Graham, A. (1987). "Morphology of rock-wallaby hair: analysis of species differences." Honours Thesis, Macquarie University.
- Gould, J. (1841). On two new species of kangaroos (*Macropus manicatus* and *M. brachyotis*) from Swan River. *Proceedings of the Zoological Society of London* **1840**, 127-128.



- Gould, J. (1842a). "A monograph of the Macropodidae, or family of kangaroos. Pt. 2." (J. Gould: London.)
- Gould, J. (1842b). On two new species of kangaroos (*Petrogale concinna* and *Halmaturus binoe*). *Proceedings of the Zoological Society of London* **1842**, 57-58.
- Gray, J. E. (1825). Dans "The Animal Kingdom, arranged in conformity with its organisation, by the Baron Cuvier, member of the Institute of France &c. With additional descriptions of species hitherto named, and of many not before noticed. Vol. 3 The class Mammalia". (1825-1835) (E. Griffith, C. H. Smith et E. Pidgeon. eds) (G B, Whittaker: London.)
- Gray, J. E. (1855). Description of a new species of *Petrogale*. *Proceedings of the Zoological Society of London* **1854**, 249.
- Hayman, D. L. (1977). Chromosome number - constancy and variation. Dans 'The biology of marsupials'. (B. Stonehouse et D. P. Gilmore, eds.) pp. 27-48. (Macmillan: London.)
- Hayman, D. L. (1990). Marsupial cytogenetics. *Australian Journal of Zoology* **37**, 331-349.
- Hayman, D. L., et Martin, P. G. (1974). "Mammalia I: Monotremata and Marsupialia. Animal cytogenetics, 4: Chordata 4." (Gebrüder Borntrager: Berlin-Stuttgart.)
- Hutcheon, J. M., Kirsch, J. A. W., et Pettigrew, J. D. (1998). Base-compositional biases and the bat problem. III. The question of microchiropteran monophyly. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* **353**, 607-617.

- Iredale, T., et Troughton, E. L. G. (1934). A checklist of the mammals recorded from Australia. *Memoirs of the Australian Museum* **6**, 41-45.
- Kirsch, J. A. W. (1977). The comparative serology of Marsupialia, and a classification of marsupials. *Australian Journal of Zoology supplementary series* **52**, 1-152.
- Kirsch, J. A. W., Bleiweiss, R., Dickerman, A. W., and Reig, O. A. (1993). DNA/DNA hybridization studies of carnivorous marsupials. III. Relationships among species of *Didelphis*. *Journal of Molecular Evolution* **1**, 75-97.
- Kirsch, J. A. W., et Calaby, J. H. (1977). The species of living marsupials: an annotated list. Dans 'The biology of marsupials'. (B. Stonehouse et D. P. Gilmore, eds.) pp. 9-26. (Macmillan: London.)
- Kirsch, J. A. W., Lapointe, F.-J., et Foeste, A. (1995). Resolution of portions of the kangaroo phylogeny (Marsupialia: Macropodidae) using DNA hybridization. *Biological Journal of the Linnean Society* **55**, 309-328.
- Kirsch, J. A. W., Lapointe, F.-J., et Springer, M. S. (1997). DNA-hybridisation studies of marsupials and their implications for metatherian classification. *Australian Journal of Zoology* **45**, 211-280.
- Kirsch, J. A. W., et Mayer, G. C. (1998). The platypus is not a rodent: DNA hybridization, amniote phylogeny and the palimpsest theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* **353**, 1221-1237.
- Kirsch, J. A. W., et Springer, M. S. (1993). Timing of the molecular evolution of New Guinean marsupials. *Science in New Guinea* **19**, 147-156.

- Kitchener, D. J., et Sanson, G. D. (1978). *Petrogale burbidgei* (Marsupialia: Macropodidae), a new rock-wallaby from Kimberley, Western Australia. *Records of the Western Australia Museum* **6**, 269-285.
- Kluge, A. G., et Wolf, A. J. (1993). Cladistics: what's in a word? *Cladistics* **9**, 183-199.
- Krajewski, C., et Dickerman, A. W. (1990). Bootstrap analysis of phylogenetic trees derived from DNA hybridization distances. *Systematic Zoology* **39**, 383-390.
- Landry, P.-A., Lapointe, F.-J., et Kirsch, J. A. W. (1996). Estimating phylogenies from lacunose distance matrices: additive is superior to ultrametric estimation. *Molecular Biology and Evolution* **13**, 818-823.
- Lanyon, S. M. (1992). Phylogeny and classification of birds a study in molecular evolution. *Condor* **94**, 304-307.
- Lapointe, F.-J., et Kirsch, J. A. W. (1995). Estimating phylogenies from lacunose distance matrices, with special references to DNA hybridization data. *Molecular Biology and Evolution* **12**, 266-284.
- Lapointe, F.-J., Kirsch, J. A. W., et Bleiweiss, R. (1994). Jackknifing of weighted trees: validation of phylogenies reconstructed from distance matrices. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **3**, 256-267.
- Lazell, J. D., Sutterfield, T. W., et Giezentanner, W. D. (1984). The population of rock wallabies (genus *Petrogale*) on Oahu Hawaii. *Biological Conservation* **30**, 99-108.

- Le Souef, A. S. (1924). Notes on some rock-wallabies, genus *Petrogale*, with descriptions of two new species. *Australian Zoologist* **3**, 272-276.
- Marks, J., Schmid, C. W., et Sarich, V. M. (1988). DNA hybridization as a guide to phylogeny: relations of the Hominoidea. *Journal of Human Evolution* **17**, 169-786.
- Marlow, B. (1965). "Marsupials of Australia." (Jacaranda Press: Melbourne.)
- Maynes, G. M. (1982). A new species of rock-wallaby, *Petrogale persephone* (Marsupialia: Macropodidae), from Proserpine, central Queensland. *Australian Mammalogy* **5**, 47-58.
- Maynes, G. M. (1989). Zoogeography of the macropodoidea. Dans "Kangaroos, Wallabies and Rat-kangaroos". (G. Grigg, P. Jarman et I. Hume, eds) pp. 47-66. (Surrey Beatty and Sons: New South Wales.)
- Mayr, E. (1981). Biological classification: toward a synthesis of opposing methodology. *Science* **214**, 510-516.
- Miyamoto, M. M., et Fitch, W. M. (1995). Testing species phylogenies and phylogenetic methods with congruence. *Systematic Biology* **44**, 64-76.
- Nowak, R. M. (1999). "Walker's Mammals of the World." (John Hopkins University Press: Baltimore.)
- O'Neill, R. J. W., Eldridge, M. D. B., Crozier, R. H., et Graves, J. A. M. (1997). Low levels of sequence divergence in rock wallabies (*Petrogale*) suggest a lack of positive directional selection in SRY. *Molecular Biology and Evolution* **14**, 350-353.

- Poole, W. E. (1979). The Status of the Australian Macropodidae. Dans "The Status of Endangered Australian Wildlife". (M. J. Tyler, ed.) pp. 11-27. (Royal Zoological Society of South Australia: Adelaide.)
- Primack, R. B. (1993). 'Essentials of Conservation Biology.' (Sinauer Associates Inc.: Sunderland, Massachusetts.)
- Ramsay. (1877). Description of a supposed new species of Rock-wallaby from the Palm Islands; on the north-east coast of Australia, proposed to be called *Petrogale assimilis*. *Proceedings of the Linnean Society of N.S.W.* **1**, 359-361.
- Raven, H. C., et Gregory, K. (1946). Adaptive branching of the kangaroo family in relation to habitat. *American Museum Novitates* **1309**, 1-15.
- Richardson, B. J., et McDermid, E. M. (1978). A comparison of genetic relationships within the Macropodidae as determined from allozyme, cytological and immunological data. *Australian Mammalogy* **2**, 43-52.
- Ride, W. D. L. (1957). *Protemnodon parma* (Waterhouse) and the classification of related wallabies (*Protemnodon*, *Thylogale*, and *Setonix*). *Proceedings of the Zoological Society of London* **128**, 327-346.
- Ride, W. D. L. (1962). On the use of generic names for kangaroos and wallabies (Subfamily Macropodinae). *Australian Journal of Science* **24**, 367-372.
- Ride, W. D. L. (1970). "A Guide to the Native Mammals of Australia." (Oxford University Press: Melbourne.)

- Ride, W. D. L. (1978). An historical introduction to studies on the evolution and phylogeny of the Macropodidae. *Australian Mammalogy* **2**, 1-14.
- Rofe, R. (1978). G-banded chromosomes and the evolution of Macropodidae. *Australian Mammalogy* **2**, 53-63.
- Rofe, R. H. (1979). "G-banding and chromosomal evolution in the Marsupials." Ph.D. Thesis, University of Adelaide.
- Sanson, G. D. (1995). Nabarlek *Peradorcas concinna*. Dans "Mammals of Australia". (R. Strahan, ed.) pp. 371-372. (Smithsonian Institution Press: Washington.)
- Sarich, V. M., et Cronin, J. E. (1976). Molecular systematics of the primates. Dans "Molecular Anthropology, Genes, and Proteins in the Evolutionary Ascent of the Primates". (M. Goodman et R. E. Tashian, eds) pp. 141-170. (Plenum Press: New York.)
- Sarich, V. M., Schmid, C. W., et Marks, J. (1989). DNA hybridization as a guide to phylogenies: a critical analysis. *Cladistics* **5**, 3-32.
- Sharman, G. B., Close, R. L., et Maynes, G. M. (1990). Chromosome evolution, phylogeny and speciation of rock wallabies (*Petrogale*: Macropodidae). *Australian Journal of Zoology* **37**, 351-363.
- Sharman, G. B., et Maynes, G. M. (1995). Rock-wallabies *Petrogale*, *Peradorcas*. Dans "Mammals of Australia". (R. Strahan, ed.) pp. 363-364. (Smithsonian Institution Press: Washington.)

- Sharman, G. B., Maynes, G. M., Eldridge, M. D. B., et Close, R. L. (1995a). Proserpine rock-wallaby *Petrogale persephone*. Dans "Mammals of Australia". (R. Strahan, ed.) pp. 386-387. (Smithsonian Institution Press: Washington.)
- Sharman, G. B., Maynes, G. M., Eldridge, M. D. B., et Close, R. L. (1995b). Rothschild's rock-wallaby *Petrogale rothschildi*. Dans "Mammals of Australia". (R. Strahan, ed.) pp. 388-389. (Smithsonian Institution Press: Washington.)
- Sharman, G. B., Maynes, G. M., Eldridge, M. D. B., et Close, R. L. (1995c). Short-eared rock-wallaby *Petrogale brachyotis*. Dans "Mammals of Australia". (R. Strahan, ed.) pp. 367-368. (Smithsonian Institution Press: Washington.)
- Sharman, G. B., Maynes, G. M., Eldridge, M. D. B., et Close, R. L. (1995d). Yellow-footed rock-wallaby *Petrogale xanthopus*. Dans "Mammals of Australia". (R. Strahan, ed.) pp. 391-393. (Smithsonian Institution Press: Washington.)
- Sibley, C. G., et Ahlquist, J. E. (1981). The phylogeny and relationships of the ratite birds as indicated by DNA-DNA hybridization. Dans "Evolution Today". (G. G. E. Scudder et J. Reveal, eds) pp. 301-335. (Carnegie-Mellon University: Pittsburgh.)
- Sibley, C. G., et Ahlquist, J. E. (1984). The phylogeny of the hominoid primates as indicated by DNA-DNA hybridization. *Journal of Molecular Evolution* **20**, 2-15.
- Sibley, C. G., et Ahlquist, J. E. (1987). DNA hybridization evidence of hominoid phylogeny: results from an expanded data set. *Journal of Molecular Evolution* **26**, 99-121.
- Sibley, C. G., et Ahlquist, J. E. (1990). "Phylogeny and classification of birds : a study in molecular evolution." (Yale University Press: London.)

- Sibley, C. G., Comstock, J. A., et Ahlquist, J. E. (1990). DNA hybridization evidence of hominoid phylogeny: a reanalysis of the data. *Journal of Molecular Evolution* **30**, 202-236.
- Smith, A. B. (1994). Rooting molecular trees: problems and strategies. *Biological Journal of the Linnean Society* **51**, 279-292.
- Springer, M. S., Davidson, E. H., et Britten, R. J. (1992). Calculation of sequence divergence from the thermal stability of DNA heteroduplexes. *Journal of Molecular Evolution* **34**, 379-382.
- Springer, M. S., et Kirsch, J. A. W. (1991). DNA hybridization, the compression effect, and the radiation of diprotodontian marsupials. *Systematic Zoology* **40**, 131-151.
- Springer, M. S., Kirsch, J. A. W., Aplin, K., et Flannery, T. F. (1990). DNA hybridization, cladistics, and the phylogeny of phalangerid marsupials. *Journal of Molecular Evolution* **30**, 298-311.
- Strahan, R. (1983). "The Australian Museum complete book of Australian mammals." (Angus and Robertson: Sydney.)
- Strahan, R. (1995). "Mammals of Australia." (Smithsonian Institution Press: Washington.)
- Tate, G. H. H. (1948). Results of the Archbold Expeditions. No 59. Studies on the anatomy and phylogeny of the Macropodidae (Marsupialia). *Bulletin of the American Museum of Natural History* **91**, 239-351.



- Thomas, O. (1888). "Catalogue of the Marsupialia and Monotremata in the collection of the British Museum (Natural History)." (British Museum: London.)
- Thomas, O. (1904). On a new rock-wallaby from north-west Australia. *Novitates Zoologicae* **11**, 365-366.
- Thomas, O. (1905). On some Australasian mammals. *Annals and Magazine of Natural History* **16**, 422-428.
- Thomas, O. (1909). Two new mammals from N. Australia. *Annals and Magazine of Natural History* **4**, 197-198.
- Thomas, O. (1922). A new rock-wallaby (*Petrogale*) from the islands off South Australia. *Annals and Magazine of Natural History* **9**, 681-683.
- Thomas, O. (1923). Exhibition of a new rock kangaroo from northern Queensland. *Proceedings of the Zoological Society of London* **1923**, 177-178.
- Thomas, O. (1926a). Two new rock-wallabies (*Petrogale*) discovered by Capt. G.W. Wilkins in Northern Australia. *Annals and Magazine of Natural History* **17**, 184-187.
- Thomas, O. (1926b). On various mammals obtained during Capt Wilkins's Expedition in Australia. *Annals and Magazine of Natural History* **17**, 625-635.
- Troughton, E. L. G. (1967). "Furred animals of Australia." (Angus and Robertson: Sydney.)

- Werman, S. D., Springer, M. S., et Britten, R. J. (1996). Nucleic acids I: DNA-DNA hybridization. Dans "Molecular Systematics". (D. M. Hillis, C. Moritz et B. Mable, eds.) pp. 169-203. (Sinauer Associates, Inc: Sunderland, Massachussets.)
- Wodzicki, K., et Flux, J. E. C. (1967). Guide to the introduced wallabies in New Zealand. *Tuatara* **15**, 47-59.
- Woodburne, M. O., McFadden, B. J., Case, J. A., Springer, M. S., Pledge, N. S., Power, J. D., Woodburne, J. M., et Springer, K. B. (1993). Land mammal biostratigraphy and magnetostratigraphy of the Etadunna Formation (late Oligocene) of South Australia. *Journal of Vertebrate Paleontology* **13**, 483-515.
- Woodruff, D. S. (1973). Natural hybridization and hybrid zones. *Systematic Zoology* **22**, 213-218.
- Ziegler, A. C. (1977). Evolution of New Guinea's marsupial fauna in response to a forested environment. Dans "The Biology of Marsupials". (B. Stonehouse et D. P. Gilmore, eds) pp. 117-138. (Macmillan: London.)