



Apports des données moléculaires à la taxonomie des Scléactiniaires

Patrick SCAPS

Laboratoire de biologie animale, université de Lille, Campus cité scientifique, bâtiment SN3 (biologie animale), 59 655 Villeneuve d'Ascq Cedex, France. Patrick SCAPS, patrick.scaps@univ-lille.fr

Reçu le 20/05/2024 ; accepté le 20/05/2026 ; mis en ligne le 05/07/2026 ; DOI : <https://doi.org/10.60881/bszf151-2-1>

Résumé Les scléactiniaires sont les principaux organismes constructeurs de récifs coralliens. La connaissance des limites entre espèces au sein de l'ordre des scléactiniaires ainsi que la compréhension de leurs relations phylogénétiques et de leur évolution sont essentielles pour les études de génétique des populations, de physiologie et d'écologie. Malheureusement, la morphologie des éléments squelettiques, la plasticité induite par le génotype et l'homoplasie des structures squelettiques ont présenté des défis majeurs pour la taxonomie et la systématique des scléactiniaires. Les études combinant des données morphologiques, de biologie du développement et moléculaires ont permis de clarifier, en partie, la confusion taxonomique qui règne au sein de l'ordre des scléactiniaires. Ainsi, en l'état actuel de nos connaissances, la combinaison de ces différentes données montre l'existence de deux sous-ordres au sein des scléactiniaires hermatypiques zooxanthellés. Les sous-ordres des Refertina et des Vacatina renferment respectivement 7 et 17 familles. Le genre *Solenastrea* est classé en tant qu'*incertae sedis* sa position au sein de l'ordre des scléactiniaires n'a pas encore été totalement définie.

Mots-clés Scléactiniaires, taxonomie, données moléculaires, données morphologiques.

Contribution of molecular data to the taxonomy of Scleractinian corals

Abstract Scleractinian corals are primary builders of coral reefs. The knowledge of species boundaries within the order Scleractinia, as well as a clear understanding of their phylogenetic relationships and evolution is critical for population genetics, physiological and ecological studies. Unfortunately, variable skeletal morphology, genotype induced plasticity and homoplasy of skeletal structures have presented major challenges for scleractinian coral taxonomy and systematics. Integration of genetic, developmental biology and micromorphological data helped to clarify, in part, the taxonomic confusion within the order. Thus, in the current state of our knowledge, the integration of these different data demonstrates the existence of two sub-orders within the hermatypic zooxanthellate scleractinian corals. Refertina and Vacatina suborders contain 7 and 17 families respectively. The genus *Solenastrea* is classified as *Incertae sedis*, its position within the Scleractinian order has not yet been fully defined.

Keywords Scleractinian, taxonomy, molecular data, morphological data.

Introduction

Les écosystèmes coralliens occupent un tiers des eaux tropicales mondiales (ROBERTS *et al.*, 2002) et sont parmi les écosystèmes les plus beaux et les plus diversifiés (BOWEN *et al.*, 2013 ; SHEPPARD, 2021) (Figure 1). Parmi les différents organismes sécrétant du

carbonate de calcium et participant à l'édification des récifs coralliens, les coraux durs ou scléactiniaires jouent le rôle principal. En effet, ils ont pour particularité de sécréter un squelette externe constitué de carbonate de calcium qui servira de matériel de base à la construction du récif corallien. Lorsqu'ils meurent, leurs squelettes

restés en place, servent de substrat pour la fixation de nouvelles larves. Au cours du temps les squelettes s'accumulent et forment un réseau qui sera colmaté par des sédiments carbonatés grossiers provenant principalement de débris coralliens mais également de restes de coquilles de mollusques, de tests et de piquants d'échinodermes, de spicules d'éponges, de tubes de polychètes, etc. Enfin, de nombreuses algues rouges calcifiées de forme encroûtante ou corallines

(principaux genres *Porolithon*, *Lithotamnion*, *Hydrolithon*, *Goniolithon* et *Lithophyllum*) vont croître à la surface des sédiments et vont former un ciment calcaire qui va transformer les parties anciennes du récif en une roche compacte. Ces algues jouent donc un rôle essentiel afin de consolider le récif. Quelques espèces d'éponges et de bryozoaires encroûtants participent également à la cimentation du récif (SCAPS, 2019 ; SCAPS *et al.*, 2024).



Figure 1. La partie la plus riche des récifs coralliens se trouve sous les profondeurs où les vagues se brisent, où la lumière est abondante pour la photosynthèse, où la salinité est proche de celle de la haute mer et où la température est comprise entre 20 et 29°C (Ali Reef, île de Tomia, parc national de Wakatobi, Sulawesi, Indonésie).

Figure 1. *The richest part of any coral reef lies below the depths where waves break, where light is abundant for photosynthesis, where sedimentation is low, and where salinity is near that of open ocean and where temperature is between 20 et 29°C (Ali Reef, Tomia Island, Wakatobi National Park, Sulawesi, Indonesia).*

De par leur structure variée, les scléactiniaires génèrent une très grande diversité d'habitats (fissures, crevasses, poches). Ils procurent donc aux espèces qui vivent dans les écosystèmes coralliens nourriture et protection contre les prédateurs. Au même titre que les forêts tropicales humides en milieu terrestre, les récifs coralliens constituent de véritables berceaux de biodiversité. Les récifs coralliens couvrent environ 300 000 km², une zone qui ne représente que 0,2 % de la surface océanique et moins de 0,1 % de celle des plateaux continentaux (VADON, 2022). Ils sont cependant l'un des écosystèmes les plus productifs. Leur véritable biodiversité reste encore inconnue et peut-être que seulement 10 % des espèces ont été découvertes. Les estimations du nombre d'espèces animales et végétales vivant dans les récifs sont en effet comprises 600 000 et plus de 9 millions (KNOWLTON, 2001).

On trouve des scléactiniaires dans toutes les mers du monde y compris dans les régions tempérées et polaires depuis le milieu intertidal jusqu'aux grands fonds marins (BUDD *et al.*, 2010). Ces cnidaires possédant un squelette calcaire ont laissé un enregistrement fossile riche datant du début du Trias (BUDD *et al.*, 2010). A l'heure actuelle, on connaît environ 1400 espèces de scléactiniaires (CAIRNS, 1999 ; VERON, 2000 ; BUDD *et al.*, 2010 ; KITAHARA *et al.*, 2016) réparties en deux groupes principaux selon la présence ou non d'algues unicellulaires symbiotiques, les zooxanthelles (dinoflagellés du genre *Symbiodinium*) contenues dans les cellules de l'endoderme. Ainsi, la majorité des espèces de coraux bâtisseurs de récifs ou scléactiniaires hermatypiques (environ 800 espèces) abritent des zooxanthelles dans leurs cellules endodermiques et sont nommés, pour cette raison,

scléactiniaires zooxanthellés. On ne les rencontre que dans les eaux chaudes, claires et peu profondes des régions tropicales où les algues symbiotiques peuvent effectuer la photosynthèse. La quantité d'algues renfermée à l'intérieur des cellules endodermiques est prodigieuse (i.e. entre un et cinq millions d'algues par cm² de polype) (SCHUHMACHER, 1988). Les algues sont en grande partie responsables de la coloration de la partie vivante des scléactiniaires car elles renferment des pigments de différentes couleurs (jaune, vert, brun, rouge).

La symbiose entre les scléactiniaires et les zooxanthelles serait apparue dès le trias il y a environ 240 millions d'années (MUSCATINE *et al.*, 2005) et a complètement modifié le mode de vie des scléactiniaires en leur permettant de se développer dans des eaux pauvres en éléments nutritifs. Chaque espèce de scléactinaire renferme des espèces de zooxanthelles qui leur sont propres ce qui leur permet de mieux s'adapter aux conditions ambiantes du milieu. Les zooxanthelles peuvent également vivre sous forme libre dans le phytoplancton. Lorsqu'elles sont présentes à l'intérieur des tissus du polype elles bénéficient d'une certaine protection contre les organismes herbivores et sont à l'abri des courants susceptibles de les éloigner de la lumière. De plus, elles recueillent les déchets azotés et phosphatés provenant du métabolisme des scléactiniaires, notamment lorsqu'ils capturent et ingèrent du zooplancton, qu'elles recyclent par la photosynthèse. Elles favorisent également le processus de calcification (LALLI & PARSONS, 1995 ; SUMICH, 1996 ; BARNES & HUGHES, 1999 ; SHEPPARD *et al.*, 2009). En retour, les scléactiniaires profitent du dioxygène libéré par les algues pour la respiration et d'une grande partie (75 à 95%) des produits de la photosynthèse (SUMICH, 1996 ; FOURNIER, 2013 ; MARTIN-GARRIN & MONTAGGIONI, 2020).

La distribution bathymétrique des scléactiniaires azooxanthellés (i.e. dépourvus d'algues symbiotiques) (l'autre moitié des espèces) n'est pas limitée par la profondeur de pénétration de la lumière dans l'eau. Bien que la vitesse de calcification de ces derniers soit beaucoup moins importante que celle des scléactiniaires symbiotiques, ils sont néanmoins capables d'édifier, en milieu plus ou moins profond, des structures pouvant atteindre jusqu'à une centaine de mètres de longueur (SCAPS *et al.*, 2024).

Comprendre l'écologie, l'évolution et la biodiversité des coraux bâtisseurs de récifs est d'importance fondamentale pour préserver ces écosystèmes uniques et menacés (CARPENTER *et al.*, 2008).

Classification traditionnelle

La classification traditionnelle des scléactiniaires est basée sur les caractères provenant de l'étude du squelette. Les chercheurs du XIX^e et du début du XX^e siècle ont étudié le squelette des Scléactiniaires en détail (DANA, 1846 ; EDWARDS & HAIME, 1857 ; EDWARDS & HAIME, 1860 ; DUNCAN, 1884 ; MATTHAI, 1928). Pour une revue détaillée de l'histoire des classifications des

Scléactiniaires, voir l'article de synthèse de STOLARSKI & RONIEEWICZ (2001). Les premières classifications étaient basées sur l'étude de caractères morphologiques prenant en compte les caractéristiques du squelette visibles à l'œil nu (forme des colonies, mode de bourgeonnement, mode d'agencement des polypiérites, taille et forme des polypiérites, etc.).

Au milieu du XX^e siècle, les classifications ont continué à être basées sur l'étude de caractères macromorphologiques mais les scientifiques ont commencé à s'intéresser aux caractères microstructuraux. La classification traditionnelle a été améliorée par VAUGHAN & WELLS (1943) et par WELLS (1956). Leur travail a consisté en une révision complète des ordres en se basant sur l'étude de caractères squelettiques observés en microscopie optique d'échantillons récents et fossiles. Le système de WELLS (1956) reconnaît l'existence 5 sous-ordres et de 33 familles dont 20 toujours existantes. ALLOITEAU (1952) discerne 8 sous-ordres et 71 familles dont 36 ne renfermant que des espèces fossiles. CHEVALIER & BEAUVAIS (1987) distinguent 11 sous-ordres et 55 familles dont 25 ne contiennent que des espèces fossiles. L'avènement de la plongée sous-marine à partir du milieu du XX^e siècle a suscité un regain d'intérêt pour la classification des scléactiniaires en permettant aux scientifiques de les étudier *in situ* (BUDD *et al.*, 2010). Dans les années 1970, VERON et ses collègues ont effectué des études de terrain extensives sur les scléactiniaires de la grande barrière de corail en Australie (VERON & PICHON, 1976, 1980, 1982, VERON *et al.*, 1977 ; VERON & WALLACE, 1984 ; VERON, 1985, 1986) fournissant les premières études détaillées comprenant des informations sur les animaux vivants. A la fin du XX^e siècle, ces études ont conduit VERON (1995, 2000) à affiner la classification en ajoutant deux nouveaux sous-ordres existants (13 en tout) et quatre nouvelles familles existantes (59 familles au total dont 25 représentées exclusivement par des espèces fossiles). Cependant, les études de terrain ont également montré l'extrême variabilité intraspécifique des caractères squelettiques chez les scléactiniaires (pour une revue détaillée voir l'article de synthèse de TODD, 2008). A cet égard, VERON & PICHON (1976) ont été les premiers à appliquer le concept d'écomorphes aux scléactiniaires hermatypiques, en se basant sur le fait que des conditions écologiques particulières peuvent influencer les variations intraspécifiques du squelette.

Classification phylogénétique

Etant donné la forte plasticité phénotypique des caractères squelettiques sous différentes conditions environnementales, les scientifiques ont cherché de nouveaux caractères plus fiables. C'est avec cet objectif qu'ont débuté, à partir des années 1990, les recherches de marqueurs moléculaires. Les analyses phylogénétiques moléculaires ont profondément changé la façon de classer les scléactiniaires hermatypiques. Ainsi, elles ont montré que les caractères morphologiques utilisés dans la classification

traditionnelle ne coïncident pas forcément avec les données moléculaires. Si ces dernières ont bien confirmé la monophylie du clade des scléactiniaires (FUKAMI *et al.*, 2008 ; BUDD *et al.*, 2010) ; en revanche, elles ont montré que certaines espèces qui, auparavant, étaient considérées comme apparentées sur la base de critères morphologiques, sont éloignées au plan génétique (ROMANO & PALUMBI, 1996, 1997 ; ROMANO & CAIRNS, 2000 ; CHEN *et al.*, 2002 ; LE GOFF-VITRY *et al.*, 2004 ; FUKAMI *et al.*, 2004, 2008 ; HUANG *et al.*, 2009 ; KITAHARA *et al.*, 2010 ; STOLARSKI *et al.*, 2011).

Les premières études de phylogénie moléculaire ont montré que l'on peut scinder l'ordre des scléactiniaires en deux lignées majeures nommées clade *Complexa* et clade *Robusta* (ROMANO & PALUMBI, 1996, 1997). Ces deux clades majeurs auraient divergé il y a plus de 200 millions d'années. Le clade *Robusta* regroupe les taxons dont le squelette massif ou en forme de plaque est relativement solide et fortement calcifié tandis que le clade *Complexa* regroupe les taxons dont le squelette de morphologie complexe est moins fortement calcifié. Une troisième lignée a été identifiée à travers des taxons basaux représentés uniquement par des formes solitaires azooxanthellés et dont la position est incertaine (FUKAMI *et al.*, 2008 ; KITAHARA *et al.*, 2010).

Etant donné la non congruence des données moléculaires et macromorphologiques, de nouveaux caractères reposant sur une analyse plus fine de la morphologie ont été recherchés dans le but de trouver une éventuelle adéquation entre données morphologiques et données moléculaires. Ainsi, la réévaluation du processus de biominéralisation et de croissance squelettique de même que la découverte de nouveaux caractères micromorphologiques nécessitant l'emploi d'un microscope électronique à balayage (forme des dents et des granules le long des marges et des faces des septes) et microstructuraux impliquant l'observation en microscopie électronique à balayage de coupes fines transversales polies (CUIF *et al.*, 2003 ; STOLARSKI, 2003, BENZONI *et al.*, 2007 ; BUDD & STOLARSKI, 2009, 2011 ; GITTEBERGER *et al.*, 2011) ont corroboré le nombre grandissant de données génétiques (STOLARSKI, 2000 ; CUIF *et al.*, 2003 ; STOLARSKI, 2003 ; CUIF & DAUPHIN,

2005 ; BUDD & STOLARSKI, 2009, 2011 ; JANIESZEWSKA *et al.*, 2015). De ce fait, les études de phylogénie reposent dorénavant sur des analyses combinées de caractères morphologiques (macromorphologie, micromorphologie, microstructure) et moléculaires. Cette approche intégrée morpho-moléculaire a été utilisée pour les révisions taxonomiques de nombreux genres, familles et espèces (FUKAMI *et al.*, 2000 ; STEFANI *et al.*, 2007 ; WALLACE *et al.*, 2007 ; BENZONI *et al.*, 2007, 2010, 2011, 2012, 2014 ; FLOT *et al.*, 2011 ; GITTEBERGER *et al.*, 2011 ; HUANG *et al.*, 2011, 2016 ; PINZON & LAJEUNESSE, 2011 ; BUDD *et al.*, 2012 ; KITAHARA *et al.*, 2012a, 2012b ; KITANO *et al.*, 2014 ; PINZON *et al.*, 2013 ; ARRIGONI *et al.*, 2014a, 2014b, 2016a, 2016b, 2017, 2019, 2021, 2023 ; SCHMIDT-ROACH *et al.*, 2014 ; HUANG *et al.*, 2014a, 2014b, 2016 ; LUZON *et al.*, 2017 ; CAPEL *et al.*, 2020 ; OKU *et al.*, 2020 ; JUKIEWICZ *et al.*, 2022 ; SEIBLITZ *et al.*, 2022 ; ARRIGONI *et al.*, 2023).

En se basant sur les caractéristiques morphologiques du développement embryonnaire ainsi que sur des données moléculaires de plusieurs espèces, OKUBO (2016) propose de renommer les clades informels *Complexa* et *Robusta*. Les scléactiniaires du clade *Complexa* sont désormais dénommés sous le nom de sous-ordre des *Refertina*, du latin *refertus*, signifiant plein et ceux du clade *Robusta* sont désignés sous le nom de sous-ordre des *Vacatina*, du latin *vacatus*, signifiant vide. En effet, au cours de l'embryogenèse chez les espèces du sous-ordre des *Vacatina* il y a mise en place d'un blastocœle au cours de l'embryogénèse tandis qu'il n'y a pas formation de blastocœle ou alors celui-ci est très restreint chez les espèces du sous-ordre des *Refertina*.

En l'état actuel de nos connaissances, la classification des scléactiniaires hermatypiques zooxanthellés basée sur des études intégrant à la fois des données morphologiques (macromorphologie, micromorphologie et microstructure) et moléculaires est représentée dans le **Tableau I**. Les sous-ordres des *Refertina* et des *Vacatina* renferment respectivement 7 et 17 familles. Le genre *Solenastrea* est classé en tant qu'*incertae sedis*, sa position au sein de l'ordre des scléactiniaires n'a pas encore été totalement définie.

Tableau I. Classification actuelle des scléactiniaires hermatypiques zooxanthellés (d'après le World Register of Marine Species WoRMS).

Table I. Current classification of hermatypic zooxanthellate scleractinian corals (according to the World Register of Marine Species WoRMS).

Ordre des Scleractinia

Sous-Ordre des Refertina

Famille Acroporidae Verrill, 1901

Genres *Acropora*, *Alveopora*, *Anacropora*, *Astreopora*, *Enigmopora*, *Isopora*, *Montipora*

Famille Agariciidae Gray, 1847

Genres *Agaricia*, *Gardineroseris*, *Helioseris*, *Leptoseris*, *Pavona*

Famille Dendrophylliidae Gray, 1847

Genre *Turbinaria*

Famille Euphylliidae Milne Edwards & Haime, 1857

Genres *Coeloseris*, *Ctenella*, *Euphyllia*, *Fimbriaphyllia*, *Galaxea*

Famille Pachyseridae Benzoni & Hoeksema, 2023

Genre *Pachyseris*

Famille Poritidae Gray, 1840

Genres *Bernardpora*, *Goniopora*, *Porites*, *Stylaraea*

Famille Rhizangiidae d'Orbigny, 1851

Genre *Pseudosiderastrea*, *Siderastrea*

Sous-ordre des Vacatina

Famille Astrocoeniidae Koby, 1890

Genres *Palauastrea*, *Stephanocoenia*, *Stylocoeniella*

Famille Cladocoridae Milne Edwards & Haime, 1857

Genre *Cladocora*

Famille Coscinaraeidae Benzoni, Arrigoni, Stefani & Stolarski, 2012

Genres *Anomastrea*, *Coscinaraea*, *Craterastrea*, *Horastrea*

Famille Diploastraeidae Chevalier & L. Beauvais, 1987

Genre *Diploastrea*

Famille Faviidae Milne Edwards & Haime, 1857

Sous-Famille Faviinae Milne Edwards & Haime, 1857

Genres *Colpophyllia*, *Diploria*, *Favia*, *Manicina*, *Mussismilia*, *Pseudodiploria*

Sous-Famille Mussinae Ortmann, 1890

Genres *Isophyllia*, *Mussa*, *Mycetophyllia*, *Scolymia*

Famille Fungiidae Dana, 1846

Genres *Cantharellus*, *Ctenactis*, *Cycloseris*, *Danafungia*, *Fungia*, *Halomitra*, *Heliofungia*, *Lithophyllon*, *Lobactis*, *Pleuractis*, *Podabacia*, *Polyphyllia*, *Sandalolitha*, *Sinuorota*, *Zoopilus*

Famille Leptastreidae Rowlett, 2020

Genre *Leptastrea*

Famille Lobophylliidae Dai & Horng, 2009

Genres *Acanthastrea*, *Acanthophyllia*, *Australophyllia*, *Cynarina*, *Echinomorpha*, *Echinophyllia*, *Homophyllia*, *Lobophyllia*, *Micromussa*, *Moseleya*, *Oxypora*, *Paraechinophyllia*, *Sclerophyllia*

Famille Meandrinidae Gray, 1847

Genres *Dendrogyra*, *Dichocoenia*, *Eusmilia*, *Meandrina*

Famille Merulinidae Milne Edwards & Haime, 1857

Genres *Astraeosmilia*, *Astrea*, *Australogyra*, *Boninastrea*, *Catalaphyllia*, *Caulastraea*, *Coelastrea*, *Cyphastrea*, *Dipsastraea*, *Echinopora*, *Favites*, *Goniastrea*, *Hydnophora*, *Leptoria*, *Merulina*, *Mycedium*, *Orbicela*, *Oulophyllia*, *Paragoniastrea*, *Paramonastrea*, *Pectinia*, *Physophyllia*, *Platygyra*, *Trachyphyllia*

Famille Montastraeidae Yabe & Sugiyama, 1941

Genre *Montastraea*

Famille Oculinidae Gray, 1847

Genres *Oculina*, *Schizoculina*

Famille Oulastreidae Vaughan, 1919

Genre *Oulastrea*

Famille Plerogyridae Rowlett, 2020

Genres *Blastomussa*, *Nemenzophyllia*, *Physogyra*, *Plerogyra*

Famille Plesiastreidae Dai & Horng, 2009

Genre *Plesiastrea*

Famille Pocilloporidae Gray, 1840

Genres *Madracis*, *Pocillopora*, *Seriatopora*, *Stylophora*

Famille Psammocoridae Chevalier & L. Beauvais, 1987

Genre *Psammocora*

Scleractinia *incertae sedis* : genre *Solenastrea*

Conclusion

Au cours des deux dernières décennies, les analyses combinées de caractères morphologiques et moléculaires couplées à l'étude du développement embryonnaire ont conduit à de nombreux remaniements significatifs de la classification des scléactiniaux hermatypiques. Elles ont notamment permis de distinguer de nouvelles familles, d'établir les synonymies

au niveau des noms de genres et d'espèces et de décrire de nouvelles espèces (QUECK *et al.*, 2023).

L'accessibilité à des marqueurs moléculaires de plus en plus nombreux ainsi que les progrès analytiques des méthodes phylogénétiques et l'échantillonnage d'un nombre plus important d'espèces incluant notamment des espèces de scléactiniaux azooxanthellés vivant en profondeur (les analyses de phylogénie moléculaire ont

principalement porté sur les coraux hermatypiques) sont susceptibles d'être à l'origine d'autres classifications dans un proche avenir mais elles laissent également entrevoir l'espoir de voir dans un futur proche une classification stable de l'ordre des scléractiniaires.

References

- ALLOITEAU, J. (1952).- Embranchement des cœlentérés. In: J. Piveteau (ed.), *Traité de Paléontologie*, Masson, Paris : 376-684.
- ARRIGONI, R., BERUMEN, M.L., TERRANEO, T.I., CARAGNANO, A., BOUWMEESTER, J. & BENZONI, F. (2014a). Forgotten in the taxonomic literature: resurrection of the scleractinian coral genus *Sclerophyllia* (Scleractinia, Lobophylliidae) from the Arabian Peninsula and its phylogenetic relationships. *Syst. Biodiv.*, doi: 10.1080/14772000.2014.978915
- ARRIGONI, R., RICHARDS, Z.T., CHEN, C.A., BAIRD, A.H. & BENZONI, F. (2014b).- Taxonomy and phylogenetic relationships of the coral genera *Australomussa* and *Parascolymia* (Scleractinia, Lobophylliidae). *Contrib. Zool.*, **83**, 195-215.
- ARRIGONI, R., BERUMEN, M.L., CHEN, C.A., TERRANEO, T.I., BAIRD, A.H., PAYRI, C. & BENZONI, F. (2016a). Species delimitation in the reef coral *Echinophyllia* and *Oxypora* (Scleractinia, Lobophylliidae) with a description of two new species. *Mol. Phylogenet. Evol.*, **105**, 146-159.
- ARRIGONI, R., BENZONI, F., HUANG, D., FUKAMI, H., CHEN, C.A., BERUMEN? M.L., HOOGENBOOM, M., THOMSON, D.P., HOEKSEMA, B.W., BUDD; A.F., ZAYASU, Y., TERRANEO, T.I., KITANO, Y.G. & BAIRD, A.H. (2016b).- When forms meet genes: revision of the scleractinian genera *Micromussa* and *Homophyllia* (Lobophylliidae) with a description of two new species and one new genus. *Contrib. Zool.*, **85**, 387-422.
- ARRIGONI, R., BERUMEN, M.L., HUANG, D., TERRANEO, T.I., & BENZONI, F. (2017).- *Cyphastrea* (Cnidaria: Scleractinia: Merulinidae) in the Red Sea: phylogeny and a new reef coral species. *Invert. Syst.*, **31**, 141-156.
- ARRIGONI, R., BERUMEN, M.L., STOLARSKI, J., TERRANEO, T.I., & BENZONI, F. (2019).- Uncovering hidden coral diversity: a new cryptic lobophylliid scleractinian from the Indian Ocean. *Cladistics*, **35**, 301-328.
- ARRIGONI, R., HUANG, D., BERUMEN, M.L., BUDD, A.F., MONTANO, S., RICHARDS, Z.T., TERRANEO, T.I., & BENZONI, F. (2021).- Integrative systematics of the scleractinian coral genera *Caulastrea*, *Erythrastrea* and *Oulophyllia*. *Zool. Scr.*, **50**, 509-527.
- ARRIGONI, R., STOLARSKI, J., TERRANEO, T.I., HOEKSEMA, B.W., BERUMEN, M.L., PAYRI, C., MONTANO, S & BENZONI, F. (2023). Phylogenetics and taxonomy of the scleractinian coral family Euphylliidae. *Contrib. Zool.*, **92**, 130-171.
- BARNES, R.S.K. & HUGHES, R.N. (1999).- *An introduction to marine ecology*. 3rd Edition. Blackwell Sciences Limited.
- BENZONI, F., STEFANI, F., STOLARSKI, J., PICHON, M., MITTA, G. & GALLI, P. (2007).- Debating phylogenetic relationships of the scleractinian *Psammocora*: molecular and morphological evidences. *Contrib. Zool.*, **76**, 35-54.
- BENZONI, F., STEFANI, F., PICHON, M. & GALLI, P. (2010).- The name game: morpho-molecular species boundaries in the genus *Psammocora* (Cnidaria, Scleractinia). *Zool. J. Linn. Soc.*, **160**, 421-456.
- BENZONI, F., ARRIGONI, R., STEFANI, F. & PICHON, M. (2011).- Phylogeny of the coral genus *Plesiastrea* (Cnidaria, Scleractinia). *Contrib. Zool.*, **80**, 231-249.
- BENZONI, F., ARRIGONI, R., STEFANI, F. & STOLARSKI, J. (2012).- Systematics of the coral genus *Craterastrea* (Cnidaria, Anthozoa, Scleractinia) and description of a new family through combined morphological and molecular analysis. *Syst. Biodiv.*, **10**, 417-433.
- BENZONI, F., ARRIGONI, R., WAHEED, Z., STEFANI, F. & HOEKSEMA, B.W. (2014).- Phylogenetic relationships and revision of the genus *Blastomussa* (Cnidaria: Anthozoa: Scleractinia) with description of a new species. *Raffles Bull. Zool.*, **62**, 358-378.
- BOWEN, B.W., ROCHA, L.A., TOONEN, R.J. & KARL, S.A. (2013).- The origins of tropical marine biodiversity. *Trends Ecol. Evol.*, **28**, 359-366.
- BUDD, A.F. & STOLARSKI, J. (2009).- Searching for new morphological characters in the systematics of scleractinian reef corals: comparison of septal teeth and granules between Atlantic and Pacific Mussidae. *Acta Zool.*, **90**, 142-165.
- BUDD, A.F. & STOLARSKI, J. (2011).- Corallite wall and septal microstructure in scleractinian reef corals: comparison of molecular clades within the family Faviidae. *J. Morphol.*, **272**, 66-88.
- BUDD, A.F., ROMANO, S.L., SMITH N.D. & BARBEITO M.S. (2010).- Rethinking the phylogeny of scleractinian corals : a review of morphological and molecular data. *ICB.*, **50**, 411-427.
- BUDD, A.F., FUKAMI, H., SMITH, N.D., KNOWLTON, N. (2012).- Taxonomic classification of the reef coral family Mussidae (Cnidaria; Anthozoa: Scleractinia). *Zool. J. Linn. Soc.*, **166**, 465-529.
- CAIRNS, S.D. (1999).- Species richness of recent Scleractinia. *Atoll Res. Bull.*, **459**, 1-46.
- CAPEL, K.C.C., LOPEZ, C., MOLTO-MARTIN, I., ZILBERBERG, C., CREED, J.C., KNAPP, I.S.S., HERNANDEZ, M., FORSMAN, Z.H., TOONEN, R.J. & KITAHARA, M.V. (2020).- *Atlantia*, a new genus of Dendrophylliidae (Cnidaria, Anthozoa, Scleractinia) from the eastern Atlantic. *PeerJ*, **8**, e8633.
- CHEN, C.A., WALLACE, C.C. & WOLSTENHOLME, J. (2002).- Analysis of the mitochondrial 12S rRNA gene supports a two-clade hypothesis of scleractinian corals. *Mol. Phylogenet. Evol.*, **23**, 137-149.

- CHEVALIER, J.P. & BEAUVAIS, L. (1987).- Ordre des Scléactinaires. In: P.P. Grassé (ed), *Traité de Zoologie, Cnidaires, Anthozoaires*, Masson, Paris: 403-764.
- CUIF, J.P., LECOINTRE, G., PERRIN, C., TILLIER, A. & TILLIER, S. (2003).- Patterns of septal biomineralization in Scleractinia compared with their 28S rRNA phylogeny: a dual approach for a new taxonomic framework. *Zool. Scr.*, **32**, 459–473.
- CUIF, J.P. & DAUPHIN, Y. (2005).- The two-step mode of growth in the scleractinian coral skeletons from the micrometre to the overall scale. *J. Struct. Biol.*, **150**, 319–331.
- DANA, J. (1846).- United States exploring expedition during the years 1838, 1839, 1840, 1841, 1842 under the command of Charles Wilkes, U.S.N. Zoophytes volume VII. Philadelphia; C. Sherman.
- DUNCAN, P.M. (1884).- Revision of the families and genera of the sclerodermic Zoantharia, Ed. & H., or Madreporaria (M. Rugosa) excepted). *Zool. J. Linn. Soc.*, **18**, 1-204.
- EDWARDS, H.M. & HAIME, J. (1857).- Histoire naturelle des Coralliaires ou polypes proprement dits volume 1 et 2. Paris: Librairie encyclopédique de Roret.
- EDWARDS, H.M. & HAIME, J. (1860).- Histoire naturelle des Coralliaires ou polypes proprement dits volume 3. Paris: Librairie encyclopédique de Roret.
- FLOT, J-F., BLANCHOT, J., CHARPY, L., CRUAUD, C., LICUANAN? W.Y., NAKANO, Y., PAYRI, C & TILLIER, S. (2011).- Incongruence between morphotypes and genetically delimited species in the coral genus *Stylophora*: phenotypic plasticity, morphological congruence, morphological stasis or interspecific hybridization? *BMC Ecol.*, **11**, 22.
- FOURNIER, A. (2013).- *The story of symbiosis with zooxanthellae, or how they enable their host to thrive in a nutrient poor environment*. BioSciences Master Review, Ecole normale supérieure de Lyon.
- FUKAMI, H., OMORI, M. & HATTA, M. (2000).- Phylogenetic relationships in the coral family Acroporidae, reassessed by inference from mitochondrial genes. *Zool. Sci.*, **17**, 689–696.
- FUKAMI, H., BUDD, A.F., PAULAY, G., SOLE-CAVA, A., CHEN, C.A., IWAO, K. & KNOWLTON, N. (2004).- Conventional taxonomy obscures deep divergence between Pacific and Atlantic corals. *Nature*, **427**, 832-835.
- FUKAMI, H., CHEN, C.A., BUDD, A.F., COLLINS, A., WALLACE, C., CHUANG, Y-Y., CHEN, C., DAI, C.F., IWAO, K., SHEPPARD, C. & KNOWLTON, N. (2008).- Mitochondrial and nuclear genes suggest that stony corals are monophyletic but most families of stony corals are not (Order Scleractinia, Class Anthozoa, Phylum Cnidaria). *PlosOne*, **3**, e3222.
- GITTENBERGER, A., REIJNEN, B.T. & HOEKSEMA, B.W. (2011).- A molecularly based phylogeny reconstruction of mushroom corals (Scleractinia: Fungiidae) with taxonomic consequences and evolutionary implications for life history traits. *Contrib. Zool.*, **80**, 107–132.
- HUANG, D., MEIER, R., TODD, P.A. & CHOU, L.M. (2009).- More evidence for pervasive paraphyly in scleractinian corals: systematic study of Southeast Asian Faviidae (Cnidaria; Scleractinia) based on molecular and morphological data. *Mol. Phylogen. Evol.*, **50**, 102-116.
- HUANG, D., LICUANAN, W.Y., BAIRD? A.H. & KUKAMI, H. (2011).- Cleaning up the ‘Bigmessidae’: Molecular phylogeny of scleractinian corals from Faviidea, Merulinidae, Pectinidae and Trachyphylliidae. *BMC*, **11**, 37.
- HUANG, D., BENZONI, F., FUKAMI, H., KNOWLTON, N., SMITH, N.D. & BUDD, A.F. (2014a).- Taxonomic classification of the reef coral families Merulinidae, Montastraeidae and Diploastraeidae (Cnidaria: Anthozoa: Scleractinia). *Zool. J. Linn. Soc.*, **171**, 277–355.
- HUANG, D., BENZONI, F., ARRIGONI, R., BAIRD, A.H., BERUMEN, M.L., BOUWMEESTER, J., CHOU, L.M., FUKZAMI, H., LICUANAN, W.Y., LOVELL, E.R., MEIER, R., TODD, P.A. & BUDD, A.F. (2014b).- Towards a phylogenetic classification of reef corals: the Indo-Pacific genera *Merulina*, *Goniastrea* and *Scapophyllia* (Scleractinia, Merulinidae). *Zool. Scr.*, **43**, 531-548.
- HUANG, D., ARRIGONI, R., BENZONI, F., FUKAMI, H., KNOWLTON, N., SMITH, N.D., STOLARSKI, J., CHOU, L.M. & BUDD, A.F. (2016).- Taxonomic classification of the reef coral family Lobophylliidae (Cnidaria: Anthozoa: Scleractinia). *Zool. J. Linn. Soc.*, **178**, 436–481.
- JANISZEWSKA, K., STOLARSKI, J., KITAHARA, M.V., NEUSER, R.D. & MAZUR, M. (2015).- Microstructural disparity between basal micrabaciids and other Scleractinia: new evidence from Neogene *Stephanophyllia. Lethaia*, **48**, 417–428.
- JUSZKIEWICZ, D.J., WHITE, N.E., STOLARSKI, J., BENZONI, F., ARRIGONI, R., HOEKSEMA, B.W., WILSON, N.G., BUNCE, M. & RICHARDS, Z.T. (2022).- Phylogeography of recent *Plesiastrea* (Scleractinia: Plesiastreidae) based on an integrated taxonomic approach. *Mol. Phylogen. Evol.*, **172**, 107469.
- KERR, A.M. (2005).- Molecular and morphological supertree of stony corals (Anthozoa, Scleractinia) using matrix representation parsimony. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.*, **80**, 543-558.
- KITAHARA, M.V. (2011).- Morphological and molecular systematics of scleractinian corals (Cnidaria, Anthozoa) with emphasis of deep-water species. PhD thesis, James Cook University, Townsville, Australia.
- KITAHARA, M.V., CAIRNS, S.D., STOLARSKI, J., BLAIR, D. & MILLER, D.J. (2010).- A comprehensive phylogenetic analysis of the Scleractinia (Cnidaria, Athozoa) based on mitochondrial COI sequence data. *PlosOne*, **5**, e11490.
- KITAHARA, M.V., CAIRNS, S.D., STOLARSKI, J. & MILLER, D.J. (2012a).- Deltocyathiidae, an early-diverging family of Robust corals (Anthozoa, Scleractinia). *Zool. Scr.*, **42**, 201–212.

- KITAHARA, M.V., STOLARSKI, J., CAIRNS, S.D., BENZONI, F., STAKE, J.L. & MILLER, D.J. (2012b).- The first modern solitary Agariciidae (Anthozoa, Scleractinia) revealed by molecular and microstructural analysis. *Invertebr. Syst.*, **26**, 303–315.
- KITAHARA, M.V., FUKAMI, H., BENZONI, F. & HUANG, D. (2016).- The new systematics of Scleractinia: integrating molecular and morphological evidence. *In*: S. Goffero & Z. Dubinsky (eds.), *The Cnidaria, Past, Present and Future*. Doi:10.1007/978-3-319-31305-4_4.
- KITANO, Y.F., BENZONI, F., ARRIGONI, R., SHIRAYAMA, Y., WALLACE, C.C. & FUKAMI, H. (2014).- A phylogeny of the family Poritidae (Cnidaria, Scleractinia) based on molecular and morphological analyses. *PLoS One*, **9**, e98406.
- KNOWLTON, N. (2001).- The future of coral reef. *PNAS*, **98**, 5419–5425.
- LALLI, C.M. & PARSONS, T.R. (1995).- *Biological oceanography: an introduction*. UK Butterworth-Heinemann Limited, Oxford.
- LE GOFF-VITRY, M.C., ROGERS, A.D., & BAGLOW, D. (2004).- A deep-sea slant on the molecular phylogeny of the Scleractinia. *Mol. Phylogenet. Evol.*, **30**, 167–177.
- LUZON, K.S., LIN, M.F., ABLAN LAGMAN, Ma.C.A., LICUANAN, W.R.Y., & CHEN, C.A. (2017).- Resurrecting a subgenus to genus: *Fimbriaphyllia* (order Scleractinia; family Euphylliidae; clade V). *PeerJ*, **5**, e4074.
- MARTIN-GARIN, B. & MONTAGGIONI, L. (2020).- *Coraux et récifs. Des origines à un futur incertain*. Presses Universitaires de Provence.
- MATTHAI, G. (1928).- A monograph of the recent meandroid *Astræidae*. *Catalogue of the Madreporarian Corals in the British Museum (Natural History)*, **7**, 1–288.
- MUSCATINE, L., GOIRAN, C., LAND, L., JAUBERT, J., CUIF, J.P. & ALLEMAND, D. (2005).- Stable isotopes (δ C-13 and δ N-15) of organic matrix from coral skeleton. *PNAS.*, **102**, 1525–1530.
- OKU, Y., IWAO, K., HOEKSEMA, B.W., DEWA, N., TACHIKAWA, H., KOIDO, T. & FUKAMI, H. (2020).- *Fungia fungites* (Linnaeus, 1758) (Scleractinia, Fungiidae) is a species complex that conceals large phenotypic variation and a previously unrecognised genus. *Contrib. Zool.*, **89**, 188–209.
- OKUBO, N. (2016).- Restructuring the traditional suborders in the order Scleractinia based on embryogenetic morphological characteristics. *Zool. Sci.*, **33**, 116–123. doi:10.2108/zs150094.
- PINZON, J.H., & LAJEUNESSE T.C. (2011).- Species delimitation of common reef corals in the genus *Pocillopora* using nucleotide sequence phylogenies, population genetics and symbiosis ecology. *Mol. Evol.*, **20**, 311–325.
- PINZON, J.H., SAMPAYO, E., COX, E., CHAUKA, L.J., CHEN, C.A., VOOLSTRA, R. & LAJEUNESSE T.C. (2013).- Blind to morphology: genetics identifies several widespread ecologically common species and few endemics among Indo-Pacific cauliflower corals (*Pocillopora*, Scleractinia). *J. Biogeogr.*, **40**, 1595–1608.
- QUEK, Z.B.R., JAIN, S.S., RICHARDS, Z.T., ARRIGONI, R., BENZONI, F., HOEKSEMA, B.W., CARVAJAL, J.I., WILSON, N.G., BAIRD, A.H., KITAHARA, M.V., SEIBLITZ, I.G.L., VAGA, C.F. & HUANG, D. (2023).- A hybrid-capture approach to reconstruct the phylogeny of Scleractinia (Cnidaria: Hexacorallia). *Mol. Phylogenet. Evol.*, **186**, Article 107867. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2023.107867>
- ROBERTS, C.M., McCLEAN, C.J., VERON, J.E.N., HAWKINS, J.P., ALLEN G.R., McALLISTER, D.E., MITTEREMEIER, C.G., SCHUELER, F.W., SPALDING, M., WELLS, F., VYNNE, C. & WERNER, T.B. (2002).- Marine biodiversity hotspots and conservation priorities for tropical reefs. *Science*, **295**, 1280–1284.
- ROMANO, S.L. & PALUMBI, S.R. (1996).- Evolution of scleractinian corals inferred from molecular systematics. *Science*, **271**, 640–642.
- ROMANO, S.L. & PALUMBI, S.R. (1997).- Molecular evolution of a portion of the mitochondrial 16S ribosomal gene region in scleractinian corals. *J. Mol. Evol.*, **45**, 397–411.
- ROMANO, S.L. & CAIRNS, S.D. (2000).- Molecular phylogenetic hypotheses for the evolution of scleractinian corals. *Bull. Mar. Sci.*, **67**, 1043–1068.
- ROWLETT, J. (2020).- *Indo-Pacific Corals*. Rowlett (self-published).
- SCAPS, P. (2019).- *Coraux constructeurs de récifs des Caraïbes*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris ; Biotope, Mèze.
- SCAPS, P., ALLARD, G. & ADER, D. (2024).- *Indonésie : une incroyable biodiversité*. Imprimerie Depresse, Valence.
- SCHMIDT-ROACH, S., MILLER, K.J., LUNDGREN, P. & ANDREAKIS, N. (2014).- With eyes wide open: a revision of species within and closely related to the *Pocillopora damicornis* species complex (Scleractinia; Pocilloporidae) using morphology and genetics. *Zool. J. Linn. Soc.*, **170**, 1–33.
- SCHUHMACHER, H. (1988).- Development of coral communities on artificial reef types over 20 years (Eilat, Red Sea). *Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium, Townsville*, **3**, 379–384.
- SEIBLITZ, I.G.L., VAGA, C.F., CAPEL K.C.C., CAIRNS, S.D., STOLARSKI J., QUATTRINI, A.M. & KITAHARA, M.V. (2022).- Caryophylliids (Anthozoa, Scleractinia) and mitochondrial gene order: insights from mitochondrial and nuclear phylogenomics. *Mol. Phylogenet. Evol.*, **175**, 107565.
- SHEPPARD, C. (2021).- *Les récifs coralliens*. ChronoSciences, EDP Sciences.
- SHEPPARD, C., DAVY, S. & PILLING, G. (2009).- *The biology of coral reefs*. Oxford University Press Inc. New York.
- STEFANI, F., BENZONI, F., PICHON, M., CANCELLIERE, C & GALLI, P. (2007).- A multidisciplinary approach to the definition of species boundaries in branching

- species of the coral genus *Psammocora* (Cnidaria, Scleractinia). *Zool. Scr.*, **37**, 71-91.
- STOLARSKI, J. (2000).- Origin and phylogeny of Guyniidae (Scleractinia) in the light of microstructural data. *Lethaia*, **33**, 13–38.
- STOLARSKI, J. (2003).- Three-dimensional micro-and nanostructural characteristics of the scleractinian coral skeleton: a biocalcification proxy. *Acta Paleontol. Pol.*, **48**, 497-530.
- STOLARSKI, J. & RONIEWICZ, E. (2001).- Towards a new synthesis of evolutionary relationships and classification of Scleractinia. *J. Paleont.*, **75**, 1090-1108.
- STOLARSKI, J., BOSSELINI, F.R., WALLACE, C.C., GOTHMAN, A.M., MAZUR, M., DOMART-COULON, I., GUTNER HOCH, E., NEUSER, R.D., LEVY, O., SHEMESH, A & MEIBOM, A. (2011).- A unique coral biomineralization pattern has resisted 40 million years of major ocean chemistry change. *Sci. Rep.*, **6**, 27579.
- SUMICH, J.L. (1996).- *An introduction to the biology of marine life*. 6th Edition, Wm. C. Brown Company Publishers, Dubuque.
- TOOD, P. (2008).- Morphological plasticity in scleractinian corals. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.*, **83**, 315-337.
- VADON, C. (2022).- *Les rusés des récifs*. Editions Quæ.
- VAUGHAN, T.W. WELLS, J.W. (1943).- Revision of the suborders, families and genera of the Scleractinia:. In: Geological society of America special papers. Vol 44. New-York: Geological Society of America.
- VERON, J.E.N. (1985).- New Scleractinia from Australian coral reefs. *Records of the Western Australian Museum*, **12**, 147-183.
- VERON, J.E.N. (1986).- *Corals of Australia and the Indo-Pacific*. Angus & Robertson Publishers, London.
- VERON, J.E.N. (1995).- *Corals in space and time: the biogeography and evolution of the Scleractinia*. University of New South Wales Press, Sydney.
- VERON, J.E.N. (2000).- *Corals of the World*. Australian Institute of Marine Sciences, Townsville.
- VERON, J.E.N. (2013).- Overview of the taxonomy of zooxanthellate Scleractinia. *Zool. J. Linn. Soc.*, **169**, 485-508.
- VERON, J.E.N. & PICHON, M. (1976).- Scleractinia of Eastern Australia. Part I. Families Thamnasteriidae, Astrocoeniidae, Pocilloporidae. *Aust. Inst. Mar. Sci. Monogr. Ser.*, **1**, 1-86.
- VERON, J.E.N. & PICHON, M. (1980).- Scleractinia of Eastern Australia. Part III. Families Agariciidae, Siderastreidae, Fungiidae, Oculinidae, Merulinidae, Mussidae, Pectiniidae, Caryophylliidae, Dendrophylliidae. *Aust. Inst. Mar. Sci. Monogr. Ser.*, **4**, 1-455.
- VERON, J.E.N. & PICHON, M. (1982).- Scleractinia of Eastern Australia. Part IV. Family Poritidae. *Aust. Inst. Mar. Sci. Monogr. Ser.*, **5**, 1-159.
- VERON, J.E.N., PICHON, M. & WJSMAN-BEST, M. (1977).- Scleractinia of Eastern Australia. Part II. Families Faviidae, Trachyphylliidae. *Aust. Inst. Mar. Sci. Monogr. Ser.*, **3**, 1-233.
- VERON, J.E.N., & WALLACE, C.C. (1984).- Scleractinia of Eastern Australia. Part V. Family Acroporidae. *Aust. Inst. Mar. Sci. Monogr. Ser.*, **6**, 1-485.
- WALLACE, C.C., CHEN, C.A., FUKAMI, H. & MUIR, P.R. (2007).- Recognition of separate genera within Acropora based on new morphological, reproductive and genetic evidence from *Acropora togianensis*, and elevation of the subgenus *Isopora* Studer, 1878 to genus (Scleractinia: Astrocoeniidae; Acroporidae). *Coral Reefs*, **26**, 231–239
- WELLS, J.W. (1956).- Scleractinia. In: R.C. Moore, R.C. (ed), *Treatise of Invertebrate Paleontology*, Lawrence, Geological Society of America and University of Kansas.