



## UvA-DARE (Digital Academic Repository)

### Extreme reef environments as natural laboratories

*Mechanisms underlying coral acclimatization to future ocean conditions*

Solomon, S.L.

#### Publication date

2026

[Link to publication](#)

#### Citation for published version (APA):

Solomon, S. L. (2026). *Extreme reef environments as natural laboratories: Mechanisms underlying coral acclimatization to future ocean conditions*. [Thesis, fully internal, Universiteit van Amsterdam].

#### General rights

It is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), other than for strictly personal, individual use, unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

#### Disclaimer/Complaints regulations

If you believe that digital publication of certain material infringes any of your rights or (privacy) interests, please let the Library know, stating your reasons. In case of a legitimate complaint, the Library will make the material inaccessible and/or remove it from the website. Please Ask the Library: <https://uba.uva.nl/en/contact>, or a letter to: Library of the University of Amsterdam, Secretariat, P.O. Box 19185, 1000 GD Amsterdam, The Netherlands. You will be contacted as soon as possible.

# Samenvatting

Koraalriffen behoren tot de meest biodiverse en productieve ecosystemen ter wereld en leveren een belangrijke bijdrage aan kustbescherming, visserij en toerisme voor wereldwijd bijna een miljard mensen. Koraalriffen nemen echter snel af door de combinatie van klimaatverandering en lokale antropogene stress factoren. Rifbouwende koralen staan onder enorme druk om te acclimatiseren en/of zich aan te passen aan meerdere gelijktijdige stress factoren, maar hun vermogen om dit te doen is grotendeels onbekend. Toch blijven sommige koralen van nature bestaan in habitats met extreme omstandigheden, waar het gemiddelde en de variabiliteit van abiotische factoren (zoals temperatuur, pH, opgeloste zuurstofconcentraties en anorganische voedingsstoffen) suboptimaal lijken te zijn voor de groei en overleving van koralen. Deze extreme habitats kunnen cruciale inzichten verschaffen in het aanpassingsvermogen van koralen aan toekomstige oceaancondities. Koralen uit extreme habitats hebben vaak een verhoogde stresstolerantie, waaronder een hogere hittetolerantie, waardoor deze habitats potentiële hotspots zijn van koralen die van nature bestand zijn tegen klimaatverandering. Uit onze gegevens blijkt dat de baaien van Curaçao over het algemeen warmer zijn dan de nabijgelegen riffen langs de kust, grotere dagelijkse fluctuaties in temperatuur, pH en opgeloste zuurstof vertonen en te maken hebben met hogere niveaus van milieuverontreiniging. In dit proefschrift gebruik ik daarom de baaien van Curaçao als natuurlijke laboratoria om te onderzoeken wat de gevolgen zijn van blootstelling aan meerdere globale en lokale stress factoren voor de functionele eigenschappen van koralen, hun symbiose met algen (zoöxanthellen), en het aanpassingsvermogen van koralen aan extreme leef-omstandigheden.

Als startpunt voor onze analyse van de veerkracht van koralen in de baaien van Curaçao, tijdens zowel het droge als natte seizoen, onderzochten we verschillen in de functionele eigenschappen en microbiële associaties van koraalsoorten die van nature zowel in de baaien als op aangrenzende riffen voorkomen. In **hoofdstuk 2** evalueerden we trofische voedingsstrategieën met behulp van de analyse van stabiele isotopen ( $^{13}\text{C}$  en  $^{15}\text{N}$ ) in de weefsels van drie koraalsoorten (*Siderastrea siderea*, *S. radians* en *Porites* sp.) uit twee 'extreme habitats' in de baaien en twee riffen met voor koralen meer gangbare leef-omstandigheden. Korallen zijn mixotroof, wat betekent dat ze voedingsstoffen kunnen verwerven door een dynamische combinatie van zowel autotrofie via de fotosynthese van hun zoöxanthellen als heterotrofie via de consumptie van particulier en opgelost organisch materiaal. Korallen met een hoge trofische plasticiteit, of het vermogen om de relatieve bijdrage van autotrofe en heterotrofe voeding aan hun dieet te veranderen, kunnen een verhoogde tolerantie voor omgevingsstress hebben. De trofische strategieën werden geanalyseerd tijdens één koel droog seizoen en twee warme natte seizoenen, waarvan één met aanzienlijke hittestress en één met milde hittestress, om seizoensgebonden trofische plasticiteit vast te leggen. We ontdekten dat korallen uit de baai verschillende manieren gebruiken om voedingsstoffen te verwerven, waarbij ze het volledige spectrum van trofische strategieën vertonen, variërend van voornamelijk autotrofie tot mixotrofie en heterotrofie. Dit suggereert dat geen enkele trofische strategie noodzakelijkerwijs de beste tolerantie biedt voor de combinatie van stress factoren in de baai. Verder vertoonden korallen uit beide habitats dynamische veranderingen in hun trofische strategieën tijdens verschillende seizoenen, waarbij korallen in de baai vaak een hogere trofische plasticiteit hadden in vergelijking met soortgenoten op het rif. De mogelijkheid om hun trofische strategie aan te passen aan seizoensgebonden veranderingen in fysisch-chemische omstandigheden draagt waarschijnlijk bij aan hun vermogen om te overleven onder de zeer variabele omstandigheden in de baai. Verhoogde heterotrofie wordt gewoonlijk geassocieerd met een verhoogd vermogen om weerstand te bieden aan en te herstellen van omgevingsstress, daarom veronderstelden we aanvankelijk dat korallen in de baai meer heterotroof zouden zijn in vergelijking met hun soortgenoten van het rif. Dat bleek echter niet het geval. Onze resultaten laten zien dat korallen in de baai juist iets meer autotroof waren dan korallen van het rif, wat wijst op een hoge stabiliteit

van de symbiose tussen deze koralen en hun zoöxanthellen ondanks de extremere omstandigheden in de baai.

In **hoofdstuk 3** worden de microbiële associaties van de koralen uit **hoofdstuk 2** onderzocht, waaronder de samenstelling van hun zoöxanthellen (ITS2-typen) en bacteriële gemeenschappen (16S). We ontdekten dat koralen in de baai andere zoöxanthellen met een hogere hittetolerantie herbergen dan koralen op het rif. In tegenstelling tot de trofische strategieën fluctueerde de samenstelling van de zoöxanthellen niet gedurende de seizoenen. De bacteriële gemeenschappen van beide *Siderastrea* soorten vertoonden zeer veel variatie tussen de habitats, locaties en tijdstippen, terwijl het bacteriële microbioom van *Porites* sp. stabiel bleef. Deze soort-specifieke verschillen in microbiële flexibiliteit benadrukken dat bij sommige soorten de koraalgastheer een belangrijker rol kan spelen bij het beheersen van het microbioom dan omgevingsfactoren. We ontdekten dat microbiële gemeenschappen van *Siderastrea* spp. in de baaien en tijdens de warme natte seizoenen relatief hoge percentages bacteriën geassocieerd met de zwavel- en stikstofcycli bevatten, wat een grotere metabole flexibiliteit kan verlenen aan de koralen. Zowel de samenstelling van de zoöxanthellen als van de bacteriële gemeenschappen waren zeer soort-specifiek, wat wijst op sterk door de gastheer gestuurde microbiële associaties. In combinatie met de zeer gevarieerde en dynamische trofische voedingsstrategieën van de koralen in de baai (zie **hoofdstuk 2**) suggereren deze bevindingen dat de interacties tussen de koralen, hun zoöxanthellen en hun bacteriële gemeenschappen het overleven van koralen onder de extreme leef-omstandigheden van de baai kunnen vergemakkelijken.

Er is nog weinig kennis over het acclimatisatievermogen van koralen onder meerdere gelijktijdig voorkomende stress factoren, zoals die in de toekomst worden verwacht. Mogelijk kunnen van nature stress-tolerante koralen uit extreme habitats zeer nuttig zijn voor het opbouwen van de veerkracht van koraalriffen door middel van herstelinitiatieven, hoewel het acclimatisatievermogen van deze koralen beperkt kan zijn als gevolg van lokale aanpassingen. Om de rol van fenotypische plasticiteit en lokale aanpassing van koralen aan nieuwe omstandigheden te onderzoeken, hebben we twee koraalsoorten (*Siderastrea siderea*, *Porites* sp.) wederzijds getransplanteerd van de baai naar het rif en van het rif naar de baai, en hebben we vervolgens hun belangrijkste fenotypische

eigenschappen (groei, metabolisme, fotofysiologie, biomassa) na 0, 4 en 12 maanden gemeten (**Hoofdstuk 4**). Korallen afkomstig van het rif hadden een hoge overleving en behielden hoge calcificatie snelheden na transplantatie in de baai, wat aantoonde dat ze in staat zijn tot acclimatisatie aan deze nieuwe extremere condities via fenotypische plasticiteit. Voor beide soorten ging deze plasticiteit echter ten koste van hun fitness, aangezien beide soorten risico liepen op energetische tekorten, zoals blijkt uit de lage weefselbiomassa en lage fotosynthese:respiratie (P:R) verhoudingen in vergelijking met korallen afkomstig van de baai. Maar gezien de bevindingen van **Hoofdstuk 2** dat beide soorten een hoge trofische plasticiteit hebben, is het mogelijk dat deze energetische tekorten kunnen worden gecompenseerd door verhoogde heterotrofie. Korallen afkomstig van de baai hadden verminderde calcificatie snelheden na transplantatie naar het koelere en stabielere rif, ondanks het behoud van hoge P:R-ratios, wat suggereert dat hun groei alleen in hun oorspronkelijke habitat kan worden geoptimaliseerd vanwege specialisatie. Deze bevinding ondersteunt de hypothese dat blootstelling aan de variabiliteit van meerdere stress factoren gespecialiseerde genotypen bevordert in plaats van een verhoogde fenotypische plasticiteit. Het acclimatisatievermogen van korallen afkomstig van de baai lijkt dus te worden beperkt door specialisatie. Dit kan een belemmering zijn voor het gebruik van korallen van de baai als broedmateriaal om van nature stress-tolerante korallen te verkrijgen voor herstelinitiatieven op de koelere riffen. Gezien het substantiële acclimatisatievermogen van korallen afkomstig van het rif biedt onze studie hoop voor het voortbestaan van deze soorten onder de toenemende druk van lokale en globale stress factoren, hoewel een afname van hun fitness compenserende strategieën vereist voor overleving en succes op lange termijn onder toekomstige oceaanomstandigheden.

De opwarming van de oceaan is één van de grootste bedreigingen voor koraalriffen wereldwijd, daarom hangt de toekomst van koraalriffen zoals we die nu kennen af van hun vermogen om snel een verhoogde hittetolerantie te verkrijgen. Sommige korallen kunnen hun hittetolerantie verhogen na blootstelling aan extremere omstandigheden door een proces dat lijkt op het afharderen van planten, waarbij korallen een 'omgevingsgeheugen' opbouwen dat hen voorbereidt om hittestress te weerstaan en/of hiervan te herstellen. Korallen uit een warmere en zeer variabele omgeving zoals de baaien hebben daarom de neiging om een verhoogde hittetolerantie te hebben, maar hun vermogen om deze

tolerantie te behouden na acclimatisatie aan koelere en stabielere omstandigheden kan beperkt zijn. Na een jaar wederzijdse transplantatie voerden we een 10-daags hittestress experiment uit waarbij koralen uit de vier transplantatiegroepen werden blootgesteld aan ofwel verhoogde hittestress ofwel de omgevingstemperatuur (**Hoofdstuk 5**). We ontdekten dat voor beide soorten de koralen afkomstig van de baai een hogere hittetolerantie hadden in vergelijking met de koralen afkomstig van het rif, wat grotendeels werd verklaard door hun associaties met hittetolerante zoöxanthellen. Opmerkelijk genoeg was een jaar acclimatisatie aan de warmere omstandigheden in de baai voldoende voor *S. siderea* afkomstig van het rif om hun hittetolerantie aanzienlijk te verhogen door de samenstelling van hun symbionten te verschuiven naar de meer hittetolerante zoöxanthellen. Toch verkregen *S. siderea* koralen getransplanteerd van het rif naar de baai niet zo'n hoge hittetolerantie als de *S. siderea* koralen afkomstig van de baai, wat aangeeft dat ook aanpassingen van de gastheer zelf nodig zijn om dezelfde weerstand te bereiken als de koralen afkomstig van de baai. Daarentegen waren *Porites* koralen getransplanteerd van het rif naar de baai niet in staat om hun hittetolerantie te verhogen, ondanks een verschuiving naar meer hittetolerante zoöxanthellen, wat laat zien dat het vermogen om hittetolerantie te verkrijgen soort-specifiek is. Korallen die van de baai naar het rif werden getransplanteerd, behielden hun hittetolerantie na een jaar transplantatie, wat aantoont dat het omgevingsgeheugen behouden blijft ondanks acclimatisatie aan de koelere en stabielere omstandigheden op het rif. *S. siderea* had over het algemeen de hoogste hittetolerantie, maar groeide niet goed wanneer deze van de baai naar het rif werd getransplanteerd en miste daarom dezelfde mate van acclimatisatievermogen aan nieuwe omstandigheden als *S. siderea* afkomstig van het rif (**Hoofdstuk 4**). Alles bij elkaar genomen demonstreren deze resultaten de rol van de abiotische omgeving en gastheer-symbiont interacties bij het bevorderen van de veerkracht van koralen en hun tolerantie voor hittestress. *S. siderea* koralen afkomstig van het rif hebben een opmerkelijk vermogen om zowel te acclimatiseren aan nieuwe extreme stress omstandigheden als hittetolerantie te verwerven wanneer ze worden afgehard door tijdelijke blootstelling aan stress-verhogende regimes in natuurlijke habitats zoals de baai of in kwekerijen, waardoor ze potentieel geschikt zijn voor herstelinspanningen op koraalriffen. Hun vermogen om deze verhoogde tolerantie langdurig te

behouden na her-acclimatisatie aan de stabielere omstandigheden op het rif blijft echter onbekend en zou de focus moeten zijn van toekomstig onderzoek. Voor een aantal soorten, zoals *S. siderea*, kunnen de baaien dus dienen als een nuttige kwekerij om koralen te 'primen' voordat ze worden uitgeplant, om zo een verhoogde hittetolerantie van deze koralen te bevorderen.

In **hoofdstuk 6** bediscussieer ik de bredere implicaties van al deze bevindingen, en geef ik suggesties voor toekomstig onderzoek naar koralen in de baaien. Daarnaast analyseer ik de bruikbaarheid van de baaien als natuurlijke laboratoria om het aanpassingsvermogen van koralen onder toekomstige oceaanomstandigheden te onderzoeken en bespreek ik de mogelijkheden om koraalpopulaties in de baai te gebruiken als broedmateriaal voor proactieve herstelmaatregelen. Mijn proefschrift identificeert een nieuwe potentieel klimaatveranderingsbestendige populatie van koralen die zeer nuttig kan zijn voor het opbouwen van de veerkracht van koraalriffen op lokale schaal. Mijn onderzoek naar de functionele eigenschappen en microbiële associaties van koralen uit deze van nature extreme omgeving bevordert ons begrip van mechanismen die ten grondslag liggen aan tolerantie voor toekomstige oceaanomstandigheden. De resultaten benadrukken dat de aanwezigheid van flexibele strategieën voor het verwerven van energie de veerkracht van koralen bevordert om variabele en extreme milieuomstandigheden te weerstaan. Bovendien biedt dit proefschrift waardevolle inzichten in het toekomstige aanpassingsvermogen van koralen in een tijdperk van snelle klimaatverandering en intensivering van lokale stress factoren.

# Summary

Coral reefs are among the most biodiverse and productive ecosystems on the planet, supporting nearly a billion people worldwide through coastal protection, fisheries, and tourism. However, they are rapidly declining under the combined pressures of climate change and local anthropogenic stressors. Reef-building corals are under immense pressure to acclimatize and/or adapt to multiple co-occurring stressors, however, their capacity to do so is largely unknown. Yet, some corals naturally persist in habitats with extreme conditions, where the mean and variability of abiotic factors (e.g., seawater temperatures, pH, dissolved oxygen concentrations, and inorganic nutrients) are considered sub-optimal for coral growth and survival. These extreme habitats can provide crucial insights into the adaptive capacity of corals under future ocean conditions. Corals from extreme habitats tend to have increased stress tolerance, including higher heat tolerance, making these habitats potential hotspots of naturally climate-change resistant corals. Our data show that marine inland bays in Curacao are generally warmer than nearby fringing reefs, display larger daily fluctuations in temperature, pH and dissolved oxygen levels, and face higher levels of anthropogenic pollution. In this thesis, I utilized these highly variable, multi-stressor inland bay habitats as natural laboratories to investigate the functional traits, coral-algal symbiosis dynamics, and adaptive capacity of corals under multiple global and local stressors using a combination of field- and laboratory- based methods.

To begin our assessment of mechanisms of coral resilience within the inland bays, we investigated differences in the functional traits and microbial associations of conspecifics that naturally persist both within the bays and on adjacent fringing reefs in both dry and wet seasons. In **Chapter 2**, we evaluated trophic strategies using tissue stable isotopes ( $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ ) of three coral species (*Siderastrea siderea*, *S. radians*, and *Porites* sp.)

from two inland bay habitats and two fringing reefs with more benign conditions. Reef-building corals are mixotrophs, meaning that they can acquire nutrients through a dynamic combination of both autotrophy via photosynthesis of algal symbionts and through heterotrophy via feeding on particulate and dissolved organic matter. Corals with high trophic plasticity, or the ability to change the relative contribution of autotrophic and heterotrophic nutrition to their diet, may have increased tolerance to environmental stress. Trophic strategies were assessed during one cool, dry season and two warm, wet seasons, one with significant heat stress and one with mild heat stress, to capture seasonal trophic plasticity. Overall, we found that bay corals utilize diverse modes of nutrient acquisition, exhibiting the full spectrum of trophic strategies from primarily autotrophy, mixotrophy, and heterotrophy. This diversity of trophic strategies suggests that no one strategy necessarily confers tolerance to multiple, co-varying stressors. Further, corals from both habitats demonstrated dynamic trophic strategies across seasons, however bay corals tended to have higher trophic plasticity compared to reef conspecifics. This ability to adjust their trophic strategies to seasonal changes in physicochemical conditions likely contributes to their ability to persist under the highly variable inland bay conditions. Increased heterotrophy is associated with increased ability to resist and recover from environmental stress, therefore, we originally hypothesized that bay corals would be more heterotrophic compared to reef conspecifics. Unexpectedly, our results indicated that bay corals were overall slightly more autotrophic than reef corals, suggesting high stability of coral-algal symbioses within the bays despite the more extreme conditions.

In **Chapter 3**, the microbial associations of the corals from **Chapter 2** were investigated, including their algal symbiont communities (ITS2 types) and bacterial community composition (16S). We found that inland bay corals hosted distinct and more thermally tolerant algal symbiont communities compared to reef corals. Unlike trophic strategies, these coral-algal associations did not fluctuate across seasonal timepoints for corals from either the bay or reef habitats. For both *Siderastrea* species, bacterial communities were highly dynamic across habitats, sites, and timepoints, while the bacterial microbiome of *Porites* sp. remained more stable. These species-specific differences in microbial flexibility highlight that, for some species, the coral host may play a more significant role in controlling the microbiome than environmental factors. We found that

microbial communities of *Siderastrea* spp. contained higher proportions of bacteria associated with sulfur and nitrogen cycling in the inland bays and during the warm, wet seasons, which may confer higher metabolic flexibility to coral hosts. Both algal symbiont and bacterial communities were highly species-specific, indicative of clear host-driven microbial associations. Therefore, given the highly varied and dynamic trophic strategies of bay corals found in **Chapter 2**, our findings suggest that diverse nutritional linkages between coral hosts, algal symbionts, and bacterial communities may facilitate coral survival under extreme environmental conditions.

Significant knowledge gaps remain on the acclimatization capacity of corals under multiple co-occurring stressors expected in the future. Additionally, naturally stress-tolerant corals from extreme environments may be highly useful for building reef resilience through restoration initiatives, however, their acclimatization capacity may be limited due to local adaptation. To assess the role of phenotypic plasticity and local adaptation in coral responses to novel conditions, we reciprocally transplanted two coral species (*Siderastrea siderea*, branching *Porites*) between an inland bay and a fringing reef, and measured key phenotypic traits (growth, metabolism, photo-physiology, biomass) after 0, 4, and 12 months (**Chapter 4**). Reef-origin corals had high survival and maintained high calcification rates within the bay habitat, demonstrating high acclimatization capacity via phenotypic plasticity. However, for both species, this plasticity came at the expense of fitness tradeoffs given that both species were at risk for energetic deficits as evidenced by low tissue biomass and/or low photosynthesis:respiration (P:R) ratios compared to bay natives. Yet, given the findings from **Chapter 2** that these species have high trophic plasticity, it is possible that these energetic deficits may have been compensated for through increased heterotrophy. Bay-origin corals had reduced calcification rates under the cooler, more stable reef conditions despite maintaining high P:R ratios, suggesting that their growth may only be optimized in their native habitats due to environmental specialization. Overall, this finding supports evidence that multi-stressor variability promotes more specialized genotypes, rather than increased phenotypic plasticity. Thus, the acclimatization capacity of bay-origin corals may be limited by environmental specialization. This may hinder the utility of bay-origin corals to serve as broodstock to supply naturally stress-

tolerant corals for restoration initiatives on cooler, more stable reefs. Given the substantial acclimatization capacity of reef-origin corals, our study provides some hope for the persistence of these species under intensifying local and global stressors, although fitness trade-offs will require compensatory strategies for long-term survival and success under future ocean conditions.

Ocean warming is one of the greatest threats to coral reefs globally, therefore, the future of coral reefs as we know them today depends on their ability to rapidly gain increased heat tolerance. Some corals may be able to increase their heat tolerance following exposure to more extreme conditions through the process of stress-hardening, whereby corals gain 'environmental memory' that primes them to resist and/or recover from heat stress. Corals from warmer, highly variable environments such as the inland bays tend to have increased heat tolerance, however, their ability to maintain their tolerance following acclimatization to cooler, more stable conditions may be limited. Following one year of reciprocal transplantation, we conducted a 10-day heat stress experiment in which corals from all four transplant groups were exposed to heat stress or ambient temperatures (**Chapter 5**). We found that for both species, bay natives had higher heat tolerance compared to reef natives, which was largely explained by their associations with thermally tolerant algal symbionts. Remarkably, one year of acclimatization to the warmer inland bay conditions was sufficient for *S. siderea* transplanted from the reef to the bay to significantly increase their heat tolerance by shuffling their algal symbiont profiles to host thermally tolerant symbiont communities. Nonetheless, given that reef-to-bay *S. siderea* did not gain as high heat tolerance as bay natives, host mechanisms may be necessary to achieve the same bleaching resistance as bay natives. In contrast, reef-to-bay *Porites* were not able to increase their heat tolerance, despite shuffling to host more thermally tolerant symbionts, highlighting that the ability to gain heat tolerance may be species specific. Corals transplanted from the bay to the reef maintained their heat tolerance following one year of transplantation, demonstrating retention of environmental memory despite acclimatization to cooler, more stable reef conditions. Bay-origin *S. siderea* had the highest heat tolerance overall but nonetheless did not grow well when transplanted to the reef and hence lacked the same degree of acclimatization capacity to novel conditions as reef-origin *S. siderea* (**Chapter 4**). Overall, these findings highlight the role of the abiotic

environment and host-symbiont interactions in both promoting resilience vs. sensitivity to heat stress. Reef-origin *S. siderea* have remarkable capacity to both acclimatize to novel, extreme multi-stressor conditions and acquire heat tolerance when exposed to stress-hardening regimes in habitats like the bay or in ex situ nurseries, making them potentially more suitable for restoration efforts on reefs. However, their ability to maintain this enhanced tolerance following re-acclimatization to native, more stable conditions remains unknown and should be the focus of future research. The inland bay may serve as a useful coral nursery to prime corals prior to out-planting to promote increased heat tolerance of some, but not all species.

In **Chapter 6**, I examine the broader implications of our findings, discuss their significance, and suggest avenues of future research on inland bay corals. I assess the utility of the inland bays to serve as natural laboratories to investigate the adaptive capacity of corals under future ocean conditions and discuss the potential for bay coral populations to serve as broodstock for proactive restoration initiatives. My thesis identifies a new, potentially climate-change resistant population of corals that may be highly useful for building reef resilience at a local-scale. Our investigation into the functional traits and microbial associations of corals from a naturally extreme environment advances our understanding of mechanisms that underlie tolerance to future ocean conditions. This work highlights that flexible energy acquisition strategies promote coral resilience to highly variable and more extreme environmental conditions. Further, this thesis provides valuable insights into the future adaptive capacity of corals in an era of rapid climate change and intensifying local stressors.

# Author Contributions

**Chapter 2** | SLS: Investigation, Formal analysis, Visualization, Writing – Original Draft Preparation. JDG: Writing – Review & Editing, Supervision (supporting). EMC: Investigation, Writing – Review & Editing. VS: Conceptualization, Investigation, Writing – Review & editing, Funding Acquisition, Resources, Project administration, Supervision (lead).

**Chapter 3** | MEP: Investigation, Formal Analysis, Visualization, Writing – Original Draft Preparation, Funding Acquisition. SLS: Investigation, Formal Analysis, Writing – Review & Editing. VS: Conceptualization, Investigation, Writing – Review & Editing, Funding Acquisition, Resources, Project Administration, Supervision (supporting). KDC: Writing – Review & Editing, Funding Acquisition, Resources, Project Administration, Supervision (lead)

**Chapter 4** | SLS: Conceptualization, Investigation, Formal Analysis, Visualization, Writing – Original Draft Preparation, Funding acquisition. CRAL: Investigation, Formal Analysis, Writing – Review & Editing. RM: Investigation, Formal Analysis, Visualization, Writing – Review & Editing. MEP: Investigation, Visualization, Writing – Review & Editing. KWJ: Investigation, Writing – Review & Editing. SS: Investigation, Formal Analysis, Writing – Review & Editing. RMZ: Formal Analysis, Writing – Review & Editing. VS: Conceptualization, Investigation, Writing – Review & Editing, Funding Acquisition, Resources, Project Administration, Supervision (lead)

**Chapter 5** | SLS: Conceptualization, Investigation, Formal Analysis, Visualization, Writing – Original Draft Preparation, Funding acquisition. RM: Investigation, Formal Analysis, Visualization, Writing – Review & Editing. SS: Investigation, Formal Analysis, Writing – Review & Editing. MEP: Investigation, Visualization, Writing – Review & Editing. KWJ: Investigation, Writing – Review & Editing. JH: Formal Analysis, Writing – Review & Editing. VS: Conceptualization, Investigation, Writing – Review & Editing, Funding Acquisition, Resources, Project Administration, Supervision (lead)

# Curriculum Vitae

Sarah L. Solomon was born on March 4, 1996, in Columbus, Ohio, USA. Growing up in the Midwestern US, she developed an affinity for understanding the natural world by exploring the forests, streams, and wetlands of Ohio. This curiosity fueled her scholarship and evolved into a passion for coral reef ecology. She obtained a B.Sc. in evolution, ecology and organismal biology and a B.A. in French, language and cultural studies from The Ohio State University in 2018. During her bachelor's studies, she worked as a volunteer and research assistant in Dr. Andréa Grottoli's laboratory, where her interest in coral reef ecology research began. Here, she completed a senior thesis where she investigated how corals managed their energy reserves following annual coral bleaching. This position afforded her with many opportunities to conduct independent research, collaborate across departments with Dr. Agus Muñoz-Garcia to develop laboratory methods, assist several Ph.D. students with their project goals, train other undergraduate students, share her work at local and national symposia and conferences, accompany the group on several fieldwork trips to Hawai'i, and author her first first-author publication. Thus, this transformative research experience in tandem with close mentoring from Dr. Grottoli and Dr. Muñoz-Garcia was integral to advancing her career as a scientist.

After graduating from OSU, Sarah worked as an intern at El Verde Field Station in Puerto Rico, where she supported research efforts for the Luquillo Long-Term Ecological Research (LTER) Program. As an intern, Sarah re-connected with nature as she lived remotely in the rainforest and explored her curiosity about tropical ecology. As a team, the cohort of interns collected data on the effects of tropical storms on tree diversity and rainforest structure.

Following this opportunity, Sarah moved from the US to The Netherlands to pursue her Ph.D. with Dr. Verena Schoepf at The University of Amsterdam. Her research goals for her Ph.D. were centered on increasing our understanding of the physiological mechanisms underlying coral resilience to rapid climate change. Sarah investigated the acclimatization and adaptive capacity of naturally stress-tolerant corals

from inland bay environments in Curaçao, under supervision of Dr. Verena Schoepf, Prof. Dr. Jef Huisman, Prof. Dr. Mark JA Vermeij, and Dr. ir. Jasper M de Goeij.

## **Publications**

**Solomon SL**, de Goeij JM, Croasdale EM, Schoepf V (2025) Seasonality modulates coral trophic plasticity in an extreme, multi-stressor environment. *Limnology & Oceanography* 70:1466-1480.  
<https://doi.org/10.1002/lno.70046>

**Solomon SL**, Grottoli AG, Warner M, Levas S, Schoepf V, Muñoz–Garcia A (2020). Lipid class composition of annually bleached Caribbean corals. *Marine Biology* 167:7. <https://doi.org/10.1007/s00227-019-3616-z>

McLachlan RH, Price JT, **Solomon SL**, Grottoli AG (2020). Thirty years of coral heat-stress experiments: a review of methods. *Coral Reefs* 39:885-902.  
<https://doi.org/10.1007/s00338-020-01931-9>

# Acknowledgements

First and foremost, I thank Verena Schoepf for her careful, thoughtful supervision that allowed me to grow exponentially as a scientist. Your guidance throughout my Ph.D. work has made me a better investigator, writer, leader, and communicator. I am extremely grateful for your mentorship, as you fostered my independence as a researcher, consistently provided me with constructive feedback, and continuously challenged me to strive for excellence. The opportunity to work on your team has been incredible and I have learned more than I ever imagined I would, thank you! I express my gratitude to Jef Huisman for his guidance in advising me on this thesis, as your insights have greatly improved this work. I thank Mark Vermeij for his support and words of wisdom, which helped me improve how I approached challenges, especially during fieldwork in Curaçao. I thank Jasper de Goeij for his insights, which always helped me to see my own work in a different light — your input and expertise have benefitted this work. I extend my gratitude to my doctoral committee members, Maren Ziegler, Marlene Wall, Michiel Kraak, Willem Renema, Petra Visser, and Ronald Osinga, for their interest in this thesis and for their time spent reviewing it.

I thank my friends and colleagues at the University of Amsterdam, Kelly Wong Johnson, Esmeralda Alcantar, Anastasiia Barilo, Shai Slomka, Orr Bezaly, Sebastiaan Koppelle, Xi Bai, Tom Theirlynck, Kelly Latijnhouwers, Nienke van de Loosdrecht, Jan Specker, and others, you have all brightened so many of my days. I thank collaborators from the US, Maya Powell and Karl Castillo, for their vital role in making this work possible. Special thanks are owed to Kelly and Maya for their heavy-lifting and support with fieldwork in Curaçao, I could not have done it without your motivated spirits and positive energy! I thank the incredible students I have worked closely with along the way, Chris Lippens, Emily Croasdale, Riccardo Mazza, Sophia Suvacarov, Laura Misker — I am extremely grateful for your hard work and dedication in the laboratory and in the field. Chris, Emily, and Ricky, you were integral to achieving our goals in Curaçao, and you did it with the most positive attitudes, which made the work so much fun. Thank you to the supportive group of scientists and staff working at

Carmabi Research Station for their assistance and providing me with a map of the infamous Room of Requirement. Thank you to Rene van der Zande and Michelle Achlatis for your friendship and mentorship – you have been a source of inspiration. Go Bay Watch!

I'm grateful to many scientists, teachers, and mentors who have believed in me along the way. Thank you Andréa Grottoli — you are the reason I am a coral scientist. Thank you Agus Muñoz-Garcia for trusting and training me in the laboratory. You are both the reason I gained independence, confidence, and resilience early on as a scientist.

Thank you to the funders of this research, which were awarded to various co-authors, including the MacGillavry Fellowship, the Volkert van der Willigen Fund of the University of Amsterdam (UvA), the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen Ecology Fund, the Catharina van Tussenbroek Fund, Treub-Maatschappij, the Society for Integrative and Comparative Biology, Women Divers Hall of Fame, the Phycological Society of America, and the National Science Foundation. Thank you to the technicians I worked with at the UvA, Bas van Beusekom, Pieter Slot, Merijn Schuurmans, Jorien Schoorl, Kathrin Hassler, Sara Campana, Eva de Rijke, Rutger van Hall, and Bram Ebben, I am grateful for your technical assistance.

Thank you to my family and friends back home. To my parents, Janet and Brian Solomon, I owe you for everything, but especially for instilling a love for the natural world and making me feel like anything is possible. Thank you to the rest of my family, Ben Solomon and Leah, Stephen, and Liam Schlager, Harold and Pat Poston, and Sharon Solomon, for all the encouragement through the years. Thank you to Amie Musselman, Allison Guggenheimer Bower, Mckenzie Adkins, Rowan McLachlan, Emma Lenneman, Logan Pancake and Amelia Gulick, for keeping me steady. Thank you to the Ekris family, Cilia, Marius, Ilse, and Niels van Ekris and co. for making The Netherlands feel like home. Finally, thank you to my wife, Vera van Ekris, for always being my compass — your light has guided me this whole way. I love you all, and you keep me centered.



