

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích Přírodovědecká fakulta

**Teplotní preference vodních studenokrevných živočichů a jejich vliv na
mezidruhové interakce**

Diplomová práce

Zuzana Lovčí

Školitel: doc. MgA. Ing. David Boukal, Ph.D.

Konzultant: RNDr. Ing. Vojtěch Kolář

České Budějovice 2020

Lovčí Z., (2020): Teplotní preference vodních studenokrevných živočichů a jejich vliv na mezidruhové interakce [Thermal Preferences of Aquatic Ectotherms and Their Impact on Species Interactions. Mgr. Thesis, in Czech.] – 53 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation

Temperature alters species interaction strengths, which can lead to cascading effects at population and community levels. This thesis reviews current knowledge on predator-prey interactions along vertical thermal gradients in freshwaters and experimentally tests temperature and microhabitat preferences of larvae of two interacting dragonfly species, *Aeshna cyanea* (predators) and *Sympetrum sanguineum* (prey). The experiment confirmed prior expectations from thermal game theory for the predator but also showed that microhabitat choice may override thermal preferences in the prey. These findings could help increase the realism of current predictions of the consequences of climate change on freshwater ecosystems.

Prohlášení

Prohlašuji, že svoji diplomovou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své diplomové práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

.....
V Českých Budějovicích dne 22. 5. 2020

.....
Podpis

Poděkování

Ráda bych tímto poděkovala svému školiteli Davidu Boukalovi za vedení práce a poskytnutí cenných rad při konzultacích, které přispěly ke vzniku této práce. Dále bych ráda poděkovala svému konzultantovi Vojtěchu Kolářovi především za pomoc při statistickém zpracování a vyhodnocování dat, veškeré rady a neustálé dodávání optimismu. Další poděkování patří Lumíru Gvoždíkovi za jeho ochotu, poskytnutí zázemí ve Studenci a pomoc s nastavením experimentálních podmínek v laboratoři. Šárce Otáhalové děkuji za pomoc v terénu při odchytu larev vážek a Monice Šugerkové za pomoc v laboratoři během experimentu. V poslední řadě bych ráda poděkovala svým blízkým, kamarádům a rodině za velkou trpělivost a podporu po celou dobu mého psaní.

Cíle práce

1. Provést literární rešerši a shrnout, jak teplota ovlivňuje interakce mezi vodními ektotermy a diskutovat jejich význam na celé společenstvo.
2. Provést experiment s dvěma druhy vybranými vodními bezobratlými na gradientu přirozené teploty a data analyzovat pomocí pokročilých statistických metod.
3. Provést srovnání získaných dat s dosavadními publikovanými znalostmi.

OBSAH

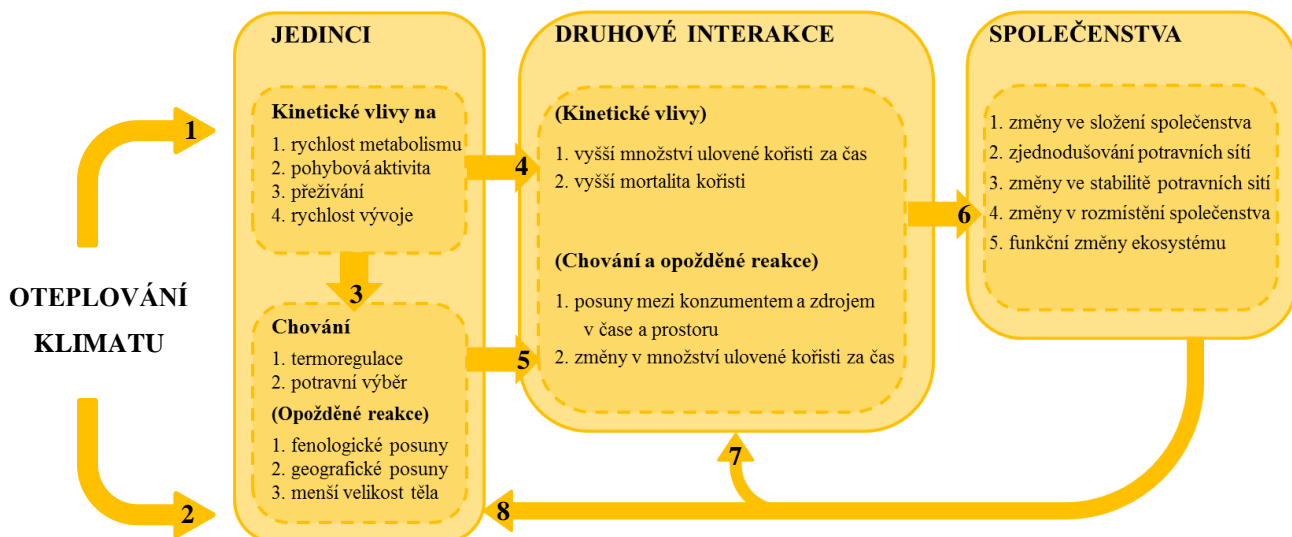
Úvodní komentář	1
Klimatické změny	1
Přímé vlivy teploty na studenokrevné živočichy	2
Nepřímé vlivy teploty na studenokrevné živočichy	3
Vliv teploty a rizika predace na výběr mikrohabitatu a chování jedinců	5
Vliv vertikálního gradientu teploty na chování ektotermů	7
Shrnutí	12
Zdroje k úvodnímu komentáři	13
Rukopis	22
Abstract	23
Introduction	24
Material and methods	26
Results	30
Discussion	32
Acknowledgements	36
Author contributions	36
References	37
Tables	43
Figures	46
Supplementary material	50

Úvodní komentář

Klimatické změny

Dlouhodobé oteplování podporované zvýšenou koncentrací skleníkových plynů v atmosféře se projevuje klimatickými změnami, které mohou v budoucnu dále sílit a mít drastický dopad na planetu Zemi. Člověk svým chováním přispívá k probíhajícím klimatickým změnám, které zahrnují zvýšení teplot prostředí a jejich zvýšenou fluktuaci včetně častějších teplotních extrémů a redistribuci dešťových srážek, způsobující jejich nedostatek nebo nadbytek v různých částech Země ve srovnání s referenčními hodnotami před rokem 1850 (IPCC, 2018). Postupným oteplováním bude mimo jiné docházet k výraznějšímu zvyšování průměrných teplot společně s minimálními teplotami během zimy a jara. Zároveň se počet dní s extrémně vysokými teplotními výkyvy (tzv. *heat waves*) bude oproti studeným dnům navyšovat a mít delší dobu trvání a vyšší intenzitu, která bude přispívat k zvýšenému odparu vody z krajiny a dlouhotrvajícímu období sucha (IPCC, 2018).

Zvýšení teplot prostředí může mít přímé i nepřímé dopady na většinu organismů od jednotlivce, po populace až celá společenstva (Obr. 1). Přímé vlivy teploty působí na samotného jedince, a to například změnami průběhu fyziologických dějů a rozdílným chováním (Obr. 1, šipky 1 a 2). Nepřímé vlivy teploty mohou způsobovat změny ve struktuře a rovnováze populací a společenstev, např. změnami chování (Obr. 1, šipka 3) a mezidruhových interakcí (Obr. 1, šipky 4 a 5), a tím nepřímo ovlivňovat jedince (Obr. 1, šipky 6-8; Anderson et al., 2001; Beveridge et al., 2010; Boukal et al., 2019). Z těchto důvodů je důležité poznat, jak teplota ovlivňuje fyziologii a životní cykly jednotlivých druhů a jejich vzájemné interakce. V následující rešeršní části mé diplomové práce se věnuji přímým i nepřímým vlivům teploty a jejich vlivu na výběr mikrohabitátů u ektotermních živočichů. Detailně jsem se pak zabývala vlivem vertikálního teplotního gradientu na chování jedinců a mezidruhové interakce.



Obr. 1: Přehled popisující přímé vlivy oteplování na fyziologické (šipka 1) a behaviorální (šipka 2) procesy jedince přes druhové interakce (šipky 4 a 5) až ke společenstvům (šipka 6). Kinetické vlivy prostřednictvím teploty přímo a nepřímo ovlivňují chování a opožděné reakce u jedinců (šipka 3). Šipky 7 a 8 znázorňují zpětnou vazbu změn struktury a dynamiky společenstva a druhových interakcí na jedince. Převzato a upraveno podle Boukal et al. (2019).

Přímé vlivy teploty na studenokrevné živočichy

Teplota významně ovlivňuje fyziologické pochody u všech organismů (Obr. 1, šipka 1). Důležitá je především pro studenokrevné živočichy (ektotermny), u nichž hraje teplota prostředí klíčovou roli v regulaci životně důležitých funkcí organismu (Angilletta et al., 2004; Boukal et al., 2019; Huey & Kingsolver, 1989). Oteplování u nich zvyšuje kinetickou energii biochemických reakcí, a tak urychluje fyziologické procesy (Bernardo & Spotila, 2006; Dell et al., 2011; Pörtner & Farrell, 2008). Mezi hlavní fyziologické procesy spojené s přímými vlivy teploty patří metabolismus, jehož rychlost se mění s teplotou a velikostí těla (Angilletta & Dunham, 2003). Metabolická teorie ekologie popisuje závislost mezi teplotou, velikostí těla a metabolismem, kdy se rychlost metabolismu významně zvyšuje u menších jedinců při vyšších teplotách (Brown & West, 2004).

Rychlost metabolismu následně ovlivňuje rychlost vývoje a růstu ektotermních živočichů. Při rychlejším metabolismu dochází k urychlení vývoje ve vyšší míře než u růstu, a proto jedinci dosahují menší konečné velikosti těla (Obr. 1, šipky 1 a 3). Tento jev charakterizovaný asymetrií mezi teplotní závislostí rychlosti vývoje a růstu je tzv. *temperature size rule*, kdy teplota ovlivňuje velikost těla ektotermních organismů (Angilletta & Dunham, 2003; Daufresne et al., 2009). Změny v rozsahu tělesné velikosti se společně s teplotou liší napříč ektotermny a mezi vodními a suchozemskými taxony, kdy suchozemské

taxony vystavené proměnlivým teplotám vykazují méně výrazné změny ve velikostech těla než vodní taxony (Forster et al., 2012; Horne et al., 2015). Rozdílná velikost těla může být ovlivněna spolu s teplotou také množstvím dostupného kyslíku, jehož koncentrace ve vodě je závislá na teplotě (Dodds & Whiles, 2010; Lampert & Sommer, 1997). Někteří jedinci tak mohou být ve vyšší teplotě naopak větší, pokud mají k dispozici dostatek kyslíku pro pokrytí vyšších metabolických nákladů (Atkinson et al., 2006; Frazier et al., 2001; Klok & Harrison, 2013).

Zrychlení metabolismu zvyšuje také energetické nároky jedinců při vyšších teplotách, které musí být kompenzovány vyšším příjmem potravy nebo snížením aktivity (Obr. 1, šipky 3-5; Lemoine & Shantz, 2016; Rall et al., 2012; Vucic-Pestic et al., 2011) při dlouhodobém a sníženém příjmu potravy jinak dochází ke hladovění, prodloužení doby vývoje (Sentis et al., 2012; Vucic-Pestic et al., 2011; Zuo et al., 2012) a případně i vymírání vyšších trofických úrovních (Brose et al., 2006; Rosenblatt & Schmitz, 2016).

Oteplení může také ovlivňovat chování jednotlivých druhů. Ektotermové jsou citliví k teplotě a mění své chování, které může zahrnovat termoregulaci, teplotní orientaci a adaptaci (Obr. 1, šipky 1-3; Abram et al., 2017; Cadena & Tattersall, 2009; Johansson, 2000; Rome, 2007). Změny v aktivitě a chování ektotermů mohou být pozorovány na úrovni mezidruhových i vnitrodruhových interakcí, např. mezi predátory a jejich kořisti (Obr. 1, šipky 4 a 5; Abrahams, et al. 2007; Hammond et al., 2012; Pink & Abrahams, 2016). Oteplování totiž zvyšuje aktivitu ektotermů a tím přispívá k vyššímu predančnímu tlaku na kořist (Obr. 1, šipka 4) díky vyšší pravděpodobnosti setkávání jedinců kořisti s predátory (viz kapitola *Vliv teploty a rizika predace na výběr mikrohabitatu a chování jedinců*).

Nepřímé vlivy teploty na studenokrevné živočichy

Nepřímé vlivy teploty neovlivňují jedince přímo, ale mohou způsobovat změny v interakcích mezi jedinci a populacemi. Mezi tyto nepřímé vlivy patří například změny v množství a kvalitě potravy, kompetitorů nebo predátorů (Obr. 1, šipky 7-8; Beveridge et al., 2010; Brose et al., 2006; Uszko et al., 2017), které následně s dalšími abiotickými vlivy ovlivňují strukturu a stabilitu společenstev.

Sílu a komplexitu potravních sítí ovlivňuje kromě počtu trofických úrovní a množství predátorů také přítomnost zdrojů a dostupnost různorodé potravy. Potravní výběr a kvalita potravy se může u hmyzu a ostatních ektotermů měnit vlivem teploty (Obr. 1, šipka 1-3; Carreira et al., 2017; Lemoine & Shantz, 2016; Rho & Lee, 2017; Rosenblatt & Schmitz, 2016). Například O’Gorman et al. (2016) ukázali, jak se vlivem oteplování mění potravní

preferenci pstruha *Salmo trutta* v jeho přirozeném teplotním gradientu vůči dominujícím larvám pakomárů (Chironomidae) a méně početným larvám muchniček (Simuliidae), kdy v teplejší vodě pstruzi preferovali právě larvy muchniček. Vyšší preference pstruha pro larvy muchniček v teplejších vodách mohly být ovlivněny potřebou vyšší energeticky hodnotné potravy kvůli vyšším metabolickým požadavkům.

Jak již bylo řečeno v předchozí kapitole, zrychlení fyziologických procesů při vyšších teplotách vede k rychlejšímu zpracování potravy a potenciálně častějšímu hladovění, které často motivuje jedince k vyšší aktivitě a hledání potravy (Obr. 1, šipky 1 a 4; Sentis et al., 2012; Vucic-Pestic et al., 2011). Při nedostatečném množství dostupné potravy se proto ektotermové snaží svou aktivitu naopak snížit, a tím zpomalit metabolickou činnost přechodem do chladnějšího prostředí (viz kapitola *Vliv vertikálního gradientu teploty na chování ektotermů*; Huey & Slatkin, 1976; Rho & Lee, 2017). Vliv teploty na rychlost metabolismu a míru aktivity proto může nepřímo ovlivňovat chování ektotermů spojené s predačním rizikem (Obr. 1, šipky 7 a 8).

Vliv teploty na mezidruhové interakce může nepřímo působit na rychlost predace (Obr. 1, šipky 2 a 5) skrze teplotně podmíněné změny velikosti těla (viz *temperature size rule* výše, kapitola *Přímé vlivy teploty na studenokrevné živočichy*). Absolutní i relativní velikost těla přitom významně ovlivňuje sílu trofických interakcí a strukturu potravních sítí, které jsou u vodních ektotermů silněji vázány na velikost jedinců než u terestrických druhů (Brose et al., 2006; Petchey et al., 2008; Sentis et al., 2017). Například rozdílně velké larvy vážek druhů *Libellula lydia* a *L. luctuosa* se více predují oproti stejně velkým jedincům, kteří mezi sebou pouze kompetují o potravu nebo kvalitu stanoviště (Wissinger, 1989). Změny v poměrech velikosti mezi predátorem a kořistí tak mohou vést např. k zjednodušení potravních sítí nebo mít za následek kolaps vodních potravních sítí (Obr. 1, šipka 6; Binzer et al., 2012; Sentis et al., 2017).

Celkem lze říci, že vlivy vyšších konstantních teplot na fyziologické procesy jsou dobře známy (Angilletta et al., 2006; Boukal et al., 2019; Brown et al., 2004). Řada studií se zabývala zejména vlivem krátkodobého oteplení (Abram et al., 2017; Dell et al., 2014; Johansson, 2000; Sentis et al., 2015), zatímco studií věnujících se vlivu teplotní variability prostředí na aktivitu, pohyb a trofické interakce ektotermů je nedostatek. Následující část rešerše se proto věnuje predaci a teplotě, které významně ovlivňují chování jedinců predátora a kořisti společně s jejich mikrohabitatovými preferencemi.

Vliv teploty a rizika predace na výběr mikrohabitatu a chování jedinců

K významným procesům ovlivňujícím predaci patří výběr stanoviště (mikrohabitatu) predátorem a kořistí. Kořist si v nepřítomnosti predátora obvykle vybírá optimální mikrohabitat, kde jsou hojné potravní zdroje, ale v jeho přítomnosti je často nucena využívat suboptimální mikrohabitat méně bohatý na zdroje obživy (Beerens et al., 2015; Luttbeg & Sih, 2004; Schmitz, 2007), což má za následek např. zpomalení růstu a vývoje či snížení zdatnosti jedinců (Obr. 1, šipky 7 a 8). Predátoři se naopak vyskytují převážně v mikrohabitacích, kde jsou početné zdroje kořisti. Pokud jim ale navíc hrozí riziko predace z vyšších trofických úrovní, může to omezit jejich výběr mikrohabitatu podobně jako u jejich vlastní kořisti (Lima, 2002; Rosenheim, 2004). Kvalita mikrohabitatu je tedy posuzována i podle intenzity predačního rizika.

Pokud odhlédneme od rizika predace, tak se výběr jednotlivých mikrohabitatů u většiny druhů v první řadě liší na základě jejich fyziologických omezení, např. teplotní tolerance (Angilletta et al., 2006; Freitas et al., 2007; Huey & Kingsolver, 1989). Teplotní podmínky a tolerance ektotermů společně s hodnotou teplotního optima, tj. teploty ideální pro průběh většiny fyziologických dějů (Angilletta et al., 2002), ovlivňují míru a efektivitu osídlení jednotlivých mikrohabitatů daným druhem. Například nízká teplotní tolerance omezuje aktivitu vodních ektotermů pokud okolní teplota dosáhne extrémně nízkých či vysokých hodnot (Bates et al., 2013; Sears et al., 2011). Druhy s širší ekologickou nikou jsou proto schopny obývat více mikrohabitatů než druhy s úzkou ekologickou nikou.

Určení teplotních specialistů (stenotermních druhů) či generalistů (eurytermních druhů) je v podstatě řízeno směnou znaků mezi optimální tělesnou teplotou a fyziologickou výkonností druhu. Specialisté mají užší teplotní toleranci a výskyt v blízkosti jejich teplotního optima jim umožňuje větší míru energetického zisku. Generalisté mají naopak širší teplotní toleranci, a proto mohou obývat více mikrohabitatů s odlišnou teplotou, ale mají v optimu např. nižší efektivitu trávení či zpracování potravy ve srovnání se specialisty (Angilletta et al., 2006; Asbury & Angilletta, 2010; Mitchell & Angilletta, 2009).

Výběr stanoviště v teplotně heterogenním prostředí se také řídí fyzickou kondicí jedince, mírou jeho pohybové aktivity a preferovanými mikrohabitaty, ve kterých jsou teploty blízko optimálních hodnot. Ektotermové obecně upřednostňují výskyt a aktivitu v teplotách blízko svému teplotnímu optimu, aby nemuseli vynakládat velké množství energie (Angilletta et al., 2002). Například haterie *Sphenodon punctatus* je aktivní při nižších teplotách během večera, kdy začíná shánět potravu, ale přes den se musí vyhřívat na slunci, aby se její aktivita nesnížila při chladné noci. Haterie sice preferuje nízké teploty, ale

zároveň potřebuje akumulovat teplo, aby mohla efektivněji lovit. Toto termoregulační chování haterii umožňuje trávit delší dobu v rozmezí jejich preferovaných teplot (Corkery et al., 2013).

Společné vlivy teploty a rizika predace mohou hrát zásadní roli v přežívání jedinců, ovlivňovat mezidruhové interakce a následně strukturu potravních sítí (Obr. 1, šipky 1, 2, 4-6). Většina studií zabývajících se termální biologii ektotermů ale donedávna opomíjela vliv biotických dějů včetně interakcí mezi predátory a jejich kořistí. Mitchell & Angilletta (2009) proto vytvořili tzv. termální teorii her (*thermal game theory*), která zahrnuje vzájemnou interakci abiotických faktorů (teplota) i biotických faktorů (predátor-kořist), aby poukázala na vliv trofických interakcí mezi predátorem a jeho kořistí na rozdílné teplotní a mikrohabitatové preference v teplotně heterogenním prostředí. Tato teorie předpovídá, že kořist vyhledává mikrohabitaty na základě její teplotní preference a rizika predace, zatímco predátor upřednostňuje mikrohabitaty na základě hustoty kořisti. Aby kořist snížila riziko predace, může reagovat např. snížením aktivity, přechodem do mikrohabitatu s nižší teplotou, agregačním chováním v mikrohabitatu s vyšší teplotou, morfologickými změnami či omezením příjmu potravy (Abrams, 2007; Orizaola & Braña, 2003; Relyea, 2003; Sandblom et al., 2016). Naopak predátor reaguje na přítomnost kořisti častějším výskytem v teplém prostředí pro urychlení fyziologických pochodů (tj. metabolismus, trávení a aktivita), které zvyšují efektivitu lovu kořisti. Tyto mechanismy tak potenciálně ovlivňují fyziologické pochody a teplotní preference kořisti (výskyt v užším nebo širším rozmezí teplot) v závislosti na aktivitě predátora.

Následný rozvoj termální teorie her vedl k novému pohledu na termoregulační chování vodních ektotermů. Například Gvoždík et al. (2013) testovali predikce této teorie u larev čolků *Ichthyosaura alpestris* (kořist) v interakci s larvami vážek *Aeshna cyanea* (predátor) na vertikálním gradientu teploty. Predikce termální teorie her se potvrdily pouze u kořisti, která se v přítomnosti predátora vyhýbala svému teplotnímu optimu (teplejším mikrohabitatům), zatímco predátor se pohyboval napříč gradientem nezávisle na přítomnosti či pohybu kořisti v prostoru. Tattersall et al. (2012) pak ukázali, jak kompetice a hierarchie mezi raky *Procambarus clarkii* ovlivňuje jejich chování a teplotní mikrohabitatové preference. Dominantní jedinci zůstávali více v blízkosti jejich preferovaných teplot v porovnání s podřízenými jedinci, kteří trávili více času v mikrohabitatech mimo jejich teplotní optimum. Vliv hierarchie a kompetice na teplotní adaptace byla také prokázána např. u ještěrek *Lacerta oxycephala*. Dominantní jedinci se nacházeli ve vegetaci, kde využívali střídání vysokých teplot a stínu, tj. optimalizovali svojí tělesnou teplotu. Ostatní jedinci

šplhající po skalách a zdech byli po celý den vystaveni vysokým teplotám mimo jejich teplotní optimum (Scheers & Damme, 2002). Teplotní mikrohabitatové preference tak u jedinců se stanovenou hierarchií odpovídaly predikcím termální teorie her.

Výběr mikrohabitatů je dále ovlivněn celou řadou abiotických a biotických faktorů včetně rizika predace (Broitman et al., 2009; Pink & Abrahams, 2016; Schmitz, 2007). Intenzita predace a teplotní variabilita v mikrohabitatech se například často liší v průběhu dne a noci, a proto se ektotermové musejí těmto změnám přizpůsobovat. Typickým příkladem je denní vertikální migrace zooplanktonu a některých druhů ryb (Lampert, 1989; Lass et al., 2000; Meester et al., 1995), která je kromě teploty také podmiňována predacním tlakem. Tento příklad ukazuje, že jedinci se musí přizpůsobovat měnícím se podmínkám prostředí například pohybem v teplotně heterogenním prostředí, kterým se zabývá následující část rešerše.

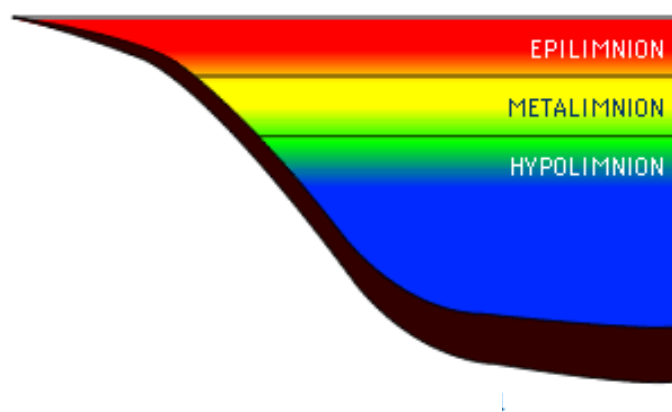
Vliv vertikálního gradientu teploty na chování ektotermů

Termální stratifikace a vertikální gradient podmínek prostředí ve stojatých vodách

Vertikální gradient teploty se v přírodních podmínkách často vyskytuje ve stojatých vodách, tj. teplota se mění v závislosti na hloubce (Dodds & Whiles, 2010; Lampert & Sommer, 1997; Wetzel, 1976). Průběh sezóny ovlivňuje míru stratifikace stojatých vod společně s činností větru umožňující cirkulaci (promíchávání) vody. Vodní nádrže se tak rozdělují na základě rozsahu cirkulace vody na amiktické vody (bez cirkulace, např. jezero Vanda na Antarktidě; Kalff, 2002), meromiktické vody (částečně cirkulované, např. jezero Malawi v Africe; Pilskaľn, 2004) a holomiktické vody (zcela cirkulované). Podle četnosti cirkulace vody se dále holomiktické vody dělí na polymiktické vodní nádrže (promíchání několikrát za rok, např. jezero Müggelsee v Německu; Adrian et al., 1999), dimiktické vodní nádrže (promíchání 2x ročně, např. jezero Mentoda v Severní Americe; Dodds & Whiles, 2010), monomiktické vodní nádrže (promíchání 1x ročně, např. jezero Titicaca v Jižní Americe; Cross et al., 2001) a oligomiktické vodní nádrže (žádné promíchání, nebo maximálně 1x ročně).

Pro oblasti mírného pásu jsou typické dimiktické vodní nádrže, u kterých se teplotní stratifikace objevuje v letním a zimním období a k cirkulaci vody dochází na jaře a na podzim. Zvyšující se teplota během jara umožňuje roztátí ledové plochy nádrže, a tak může činností větru docházet k promíchání celého objemu vodní nádrže (tzn. shodná teplota v celé nádrži). První teplotní stratifikace probíhá v letních měsících, kdy horní vrstva vody blízko hladiny bývá působením slunečního záření nejteplejší a nejlehčí, zatímco s hloubkou studená

voda klesá kvůli její vyšší hustotě. Větrné podmínky způsobují promíchávání vodních mas po hranici teplotní skočné vrstvy, tzv. termokliny, v níž dochází k prudkému poklesu teploty. Teplotně stratifikovaná voda je proto v létě rozdělena na tři teplotní vrstvy označované jako svrchní epilimnion, střední přechodný metalimnion a spodní hypolimnion (Obr. 2). Ochlazování na podzim způsobuje promíchání vody v epilimnionu a hypolimnionu, které tak narušuje stratifikaci a vede k ustálení teploty na 4°C v celém vodním sloupci. K druhému teplotnímu rozvrstvení vodní nádrže poté dochází během zimy, kdy je povrch hladiny pokryt vrstvou ledu a voda u dna nádrže má teplotu okolo 4°C (Boehrer & Schultze, 2008; Dake & Harleman, 1969; Lampert & Sommer, 1997).



Obr. 2: Teplotně stratifikovaná voda ve vodní nádrži se znázorněním jednotlivých vodních vrstev a změnou teploty v závislosti na hloubce (červená barva = nejvyšší teplota, modrá barva = nejnižší teplota). Převzato z práce Wetzel (1976).

Podobně jako teplota se mění během dne i koncentrace a rozpustnost kyslíku ve vodním sloupci. Množství rozpuštěného kyslíku je ovlivněno povětrnostními podmínkami spolu s teplotou prostředí, množstvím primární a sekundární produkce. Vítr přispívá k promíchávání vodní masy a vede tak k rovnoměrné distribuci kyslíku v závislosti na hloubce nádrže, která dále souvisí s prohříváním vody. I když vyšší teplota snižuje množství rozpuštěného kyslíku ve vodě, ve stratifikované vodní nádrži bývá nejvíce prokysličený teplý epilimnion, který je zásoben kyslíkem především z fotosyntézy a v menší míře z atmosféry prostřednictvím difúze vzdušného kyslíku. Naopak v hypolimniu obvykle dochází k částečnému nedostatku kyslíku (hypoxii) nebo jeho celkovému vyčerpání (anoxii) díky rozkladným procesům a nízké intenzitě světla, která omezuje činnost fotosyntetizujících organismů (Dodds & Whiles, 2010; Lampert & Sommer, 1997).

Typickým příkladem hypoxických až anoxických vod jsou proto stratifikovaná eutrofizovaná jezera či hlubší tůň s velkým množstvím rozkládající se organické hmoty na dně, která spotřebovává kyslík. K eutrofizaci jezer dochází při zvýšeném obsahu fosforu

a dusíku vedoucí k přemnožení planktonu a sinic tzv. vodního květu, který při odumření způsobí nedostatek kyslíku a následný úhyn ryb a dalších organismů (Lampert & Sommer, 1997). Jinak je tomu u mělkých tůní, které jsou během letních měsíců teplejší a většinou netrpí nedostatkem kyslíku v závislosti na teplotě intenzitě světla a povětrnostních podmínkách (Zdorovenova et al., 2016). Tyto změny ve vodním prostředí ovlivňují aktivitu a chování ektotermů, kterému se věnuje následující podkapitola: Vliv termální stratifikace a vertikálního gradientu podmínek prostředí na chování ektotermů.

Vliv termální stratifikace a vertikálního gradientu podmínek prostředí na chování ektotermů

Teplotně stratifikované prostředí umožňuje ektotermům vybírat si mezi různými typy mikrohabitátů v souladu s jejich preferencemi spojenými s teplotou, množstvím kyslíku a dostupností potravy. V jednotlivých vrstvách vody se mění teplota i koncentrace kyslíku během dne. Na tyto změny ektotermové často reagují, aby optimalizovali průběh fyziologických procesů, tj. metabolismu, trávení, vývoje a růstu (viz kapitola *Přímé vlivy teploty na studenokrevné živočichy*, Angilletta et al., 2002). Řada pohyblivých ektotermů upřednostňuje teplé a dostatečně okysličené prostředí poblíž hladiny v epilimnionu. Toto chování je výhodné především v prostředí s dostatečným množstvím potravy vzhledem k rychlejšímu trávení (Hammond et al., 2012; Lampert et al., 2003; Lass et al., 2000). Naopak při vyčerpání nebo nedostatku potravy se ektotermové přesouvají do chladnějšího prostředí, aby tak snížili svou aktivitu a výdej energie (Angilletta et al., 2006; Scheers & Damme, 2002).

U většiny ektotermů se také vyvinuly behaviorální termoregulační mechanismy sloužící k přizpůsobení či vyvarování se suboptimálním tělesným teplotám (Obr. 1, šipky 2 a 3). Termoregulace umožňuje studenokrevným živočichům přiblížit se jejich stálé tělesné teplotě v měnících se teplotních podmínkách (Angilletta et al., 1999; Goller et al., 2014; Kirchof et al., 2017). Vodní organismy se tak mohou v teplotně stratifikované vodě přesouvat do různých teplotních vrstev v souladu s jejich teplotními preferencemi nebo se od nich odklánět vlivem mezidruhových interakcí (Obr. 1, šipky 2 a 5), např. mezi predátorem a kořistí (Abrams, 2000; Gvoždík et al., 2013; Mitchell & Angilletta, 2009), čemuž se věnuje následující část rešerše.

Vliv termální stratifikace a vertikálního gradientu podmínek prostředí na interakce mezi predátorem a kořistí

Vliv teplotně variabilního prostředí na chování predátora a kořisti spojené s mikrohabitatovými a teplotními preferencemi je popsán v termální teorii her (Mitchell & Angilletta, 2009). Tato teorie byla testována pouze na larvách čolků (Gvoždík et al., 2013) a raků (Tattersall et al., 2012; viz kapitola *Vliv teploty a rizika predace na výběr mikrohabitatů a chování jedinců*). Ostatní studie se většinou zaměřovaly na tyto preference odděleně a sledovaly spíše antipredační chování kořisti než obou druhů dohromady. I přes tyto odlišnosti jejich výsledky naznačují určitý soulad s termální teorií her. Například studie (Eklöv, 1997; Eklöv & Persson, 1995) se zabývala trofickými interakcemi mezi piscivorním okounem *Perca fluviatilis* (predátor) a juvenilní okouna a plotice *Rutilus rutilus* (kořist). Přítomnost predátora přiměla juvenilní okouny ke snížení aktivity a přechodu na kryptické chování v chladném hypolimniu, které poskytovalo okounovi bezpečný úkryt před predátorem (Čech et al., 2005; Sajdlová et al., 2018). Tato behaviorální adaptace pomáhala okounovi snižovat predanční tlak a zvyšovala tak jeho šanci na přežití, zatímco juvenilní plotice se aktivně pohybovala napříč celým vodním sloupcem, a tím zvyšovala pravděpodobnost setkávání s predátorem. Zatímco výsledky pro juvenilní okouny jsou v souladu s termální teorií her, výsledky pro plotici jí odporují a naznačují, že termální teorii her je v tomto případě nutné doplnit o další mechanismy, např. rozdílnou schopnost různých druhů kořisti uniknout predátorovi.

Dalším příkladem související s predikcemi termální teorií her je denní vertikální migrace řady vodních organismů (Loose & Dawidowicz, 1994; Meester et al., 1995). Preference mikrohabitatů ve větších hloubkách s nedostatkem kyslíku, nižší teplotou a intenzitou světla mohou být vhodnou adaptací snižující predanční tlak predátorů (Obr. 1, šipka 5), kteří reagují na pohybující se kořist a jsou často přítomni zejména v teplejších mikrohabitatech, typicky v epilimnionu (Lampert et al., 2003). Studie na rybách a zooplanktonu prokázaly, jak predanční riziko nutí kořist posunout se do chladného hypoxického hypolimnia, který by bez přítomnosti predátora nevyužívala (Domenici et al., 2007; Lass et al., 2000; Sakwińska & Dawidowicz, 2005). Zvýšený predanční tlak v horních vrstvách vody (teplejších) tak může ovlivňovat pozici vertikálně migrujícího zooplanktonu ve vodním sloupci. Například hrotnatky *Daphnia magna* (teplotní optimum 20-21°C; Giebelhausen & Lampert, 2001; Stich & Lampert, 1981) reagují na měnící se polohu

predátora slunky *Leucaspius delineatus* přesunem z teplejších mikrohabitátů blízko vodní hladiny do chladnějších mikrohabitátů u dna (Loose & Dawidowicz, 1994).

Teplota může také ovlivňovat formu obrany kořisti před predátorem (Eklöv & Persson, 1995; Mitchell & Angilletta, 2009). Řada studií potvrdila, že kořist se vyhýbá teplotním vrstvám vody obsahující predátory nebo jejich chemické signály (Gerald & Spezzano, 2005; Lampert, 1989). Naopak přítomnost chemických signálů kořisti podporuje útočné chování predátora (Smolinský & Gvoždík, 2012). Polčák & Gvoždík (2014) prokázali, že čolci a mloci mění své obranné strategie na základě aktuální tělesné teploty: s vyšší teplotou se snaží predátorům vyhnout přechodem do chladnějšího prostředí, zatímco při jejím poklesu dochází ke strnulosti. Častější přítomnost predátora v teplejším prostředí je obvykle spojována s útekem pronásledované kořisti predátorem do chladnějšího prostředí.

Na základě rozdílů v pohybové zdatnosti a predačního rizika si proto různé druhy vyvinuly rozdílné strategie pohybu v teplotně heterogenním prostředí pro vyrovnání se s přítomností predátora, např. výskytem v teplém prostředí umožňujícím rychlejší růst (Obr. 1, šipky 1 a 4). Některé studie např. zjistily, že pulci při vysokém predačním tlaku paradoxně vyhledávají teplejší vodu, aby rychleji dosáhli určité velikosti, která znemožňuje predátorovi (např. larvám vážek) je chytit (Anderson et al., 2001; Travis et al., 1985). Podobná antipredační strategie byla zaznamenána u larev vážek rodu *Leucorrhinia*, které v teplé vodě urychlují růst hřbetních trnů (Mikolajewski & Johannes, 2004). Naopak únik kořisti do chladnějších vod vlivem predace může vést k pomalému růstu, jak bylo ukázáno např. u perlooček *Daphnia magna* (Fiksen, 1997; Loose & Dawidowicz, 1994; Moore et al., 1996), nebo larev čolků (Smolinský & Gvoždík, 2009).

Vliv teploty spolu s rizikem predace tedy mohou ovlivňovat mikrohabitatové a teplotní preference ektotermů v teplotně heterogenním prostředí. Změny spojené s chováním, aktivitou a predací řízené přímými a nepřímými teplotními vlivy tak mohou ovlivňovat dynamiku populací a strukturu potravních sítí. Z tohoto důvodu je důležité studovat mechanismy a děje spojené s variabilní teplotou a interakcemi mezi predátorem a kořistí, abychom mohli předpovídat následky budoucích změn klimatu na jedince, populace a ekosystémy.

Shrnutí

Teplota ovlivňuje u ektotermních živočichů celou škálu životních pochodů od metabolismu (Brown et al., 2004), přes vývoj a růst (Angilletta & Dunham, 2003) až po chování spojené s aktivitou (Angilletta, 2009; Huey et al., 2012) a mezidruhovými interakcemi, například mezi predátorem a jeho kořistí (Pink & Abrahams, 2016).

Síla trofické interakce mezi predátorem a kořistí je regulována teplotou prostředí, která ovlivňuje jejich chování i míru aktivity (Berlow et al., 2009; Dell et al., 2014; Relyea, 2001). Přítomnost predátora v teplejších mikrohabitátech může nutit kořist setrvávat ve více teplotně rozdílných mikrohabitátech či v chladnějších částech mikrohabitu. Mitchell & Angilletta (2009) popisují tyto děje v termální teorii her, ve které kořist simultáně optimalizuje energetické ztráty termoregulací a vyhýbá se predátorovi, který zároveň reaguje na chování kořisti. Tato teorie poskytuje predikce toho, jak by měla aktivita a zranitelnost kořisti ovlivňovat její výběr mikrohabitu s určitou teplotou.

Teplotní stratifikace stojatých vod přispívá k rovnoměrnému rozmístění celé řady druhů vodních ektotermů na základě jejich teplotních preferencí a funkcí v ekosystému (Boscarino et al., 2007; Dodds & Whiles, 2010; Gray & Kingsford, 2003). Juvenilní okouni se například v přítomnosti predátora stahují do chladného hypolimnia, zatímco plotice zůstávají v teplém epilimnionu vzhledem k efektivní rychlosti plavání, které umožňují uniknout před predátorem (Čech et al., 2005; Eklöv & Persson, 1995; Henseler et al., 2020). Vzhledem k nedostatečnému množství informací popisujících vliv teplotních preferencí na mezidruhové interakce u vodních ektotermů v malých stojatých vodách jsem se ve svém experimentu zaměřila na larvy dvou běžných druhů vážek. Oba druhy (*Aeshna cyanea* jako predátor i *Sympetrum sanguineum* jako kořist) obývají strukturně podobná stanoviště s ponořenou vegetací a vyhledávají i podobné teplotní optimum (Smolinský & Gvoždík, 2009; Suhling et al., 2015). Cílem experimentu bylo otestovat, zda přítomnost predátora či kořisti mění teplotní preference druhého druhu ve vertikálním teplotním gradientu. Předpokládala jsem v souladu s dosavadními publikacemi, že (1) predátor i kořist se budou samostatně vyskytovat většinu času v blízkosti svého teplotního optima, (2) riziko predace bude kořist nutit trávit více času mimo její teplotní optimum v chladnější vodě, 3) v přítomnosti kořisti se predátor bude pohybovat směrem k ní a opustí svoje teplotní optimum.

Zdroje k úvodnímu komentáři

- Abrahams, M. V., Mangel, M., & Hedges, K. (2007). Predator-Prey Interactions and Changing Environments: Who Benefits? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1487), 2095–2104.
- Abram, P. K., Boivin, G., Moiroux, J., & Brodeur, J. (2017). Behavioural Effects of Temperature on Ectothermic Animals: Unifying Thermal Physiology and Behavioural Plasticity. *Biological Reviews*, 92(4), 1859–1876.
- Abrams, P. A. (2000). Character Shifts of Prey Species that Share Predators. *American Naturalist* 156(4), S45–S61.
- Abrams, P. A. (2007). Habitat Choice in Predator-Prey Systems: Spatial Instability Due to Interacting Adaptive Movements. *The American Naturalist*, 169(5), 581–594.
- Adrian, R., Walz, N., Hintze, T., Hoeg, S., & Rusche, R. (1999). Effects of Ice Duration on Plankton Succession during Spring in a Shallow Polymictic Lake. *Freshwater Biology*, 41(3), 621–634.
- Anderson, M. T., Kiesecker, J. M., Chivers, D. P., & Blaustein, A. R. (2001). The Direct and Indirect Effects of Temperature on a Predator-Prey Relationship. *Canadian Journal of Zoology*, 79(10), 1834–1841.
- Angilletta, M. J. (2009). *Thermal Adaptation: A Theoretical and Empirical Synthesis*. Oxford University Press.
- Angilletta, M. J., Bennett, A. F., Guderley, H., Navas, C. A., Seebacher, F., & Wilson, R. S. (2006). Coadaptation: A Unifying Principle in Evolutionary Thermal Biology. In *Physiological and Biochemical Zoology* 79(2), 282–294.
- Angilletta, M. J., & Dunham, A. E. (2003). The Temperature-Size Rule in Ectotherms: Simple Evolutionary Explanations May Not Be General. *The American Naturalist*, 162(3), 332–342.
- Angilletta, M. J., Hill, T., & Robson, M. A. (2002). Is Physiological Performance Optimized by Thermoregulatory Behavior? A Case Study of the Eastern Fence Lizard, *Sceloporus undulatus*. *Journal of Thermal Biology*, 27(3), 199–204.
- Angilletta, M. J., Montgomery, L. G., & Werner, Y. L. (1999). Temperature Preference in Geckos: Diel Variation in Juveniles and Adults. *Herpetologica*, 55(2), 212–222.
- Angilletta, M. J., Steury, T. D., & Sears, M. W. (2004). Temperature, Growth Rate, and Body Size in Ectotherms: Fitting Pieces of a Life-History Puzzle. *Integrative and Comparative Biology*, 44(6), 498–509.
- Asbury, D. A., & Angilletta, M. J. (2010). Thermodynamic Effects on the Evolution of Performance Curves. *American Naturalist*, 176(2), E40–E49.

- Atkinson, D., Morley, S. A., & Hughes, R. N. (2006). From Cells to Colonies: At What Levels of Body Organization Does the “Temperature-Size Rule” Apply? *Evolution and Development*, 8(2), 202–214.
- Bates, A. E., McKelvie, C. M., Sorte, C. J. B., Morley, S. A., Jones, N. A. R., Mondon, J. A., Birt T. J., Quinn, G. (2013). Geographical Range, Heat Tolerance and Invasion Success in Aquatic Species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1772), 20131958.
- Beerens, J. M., Frederick, P. C., Noonburg, E. G., & Gawlik, D. E. (2015). Determining Habitat Quality for Species that Demonstrate Dynamic Habitat Selection. *Ecology and Evolution*, 5(23), 5685–5697.
- Berlow, E. L., Dunne, J. A., Martinez, N. D., Stark, P. B., Williams, R. J., & Brose, U. (2009). Simple Prediction of Interaction Strengths in Complex Food Webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(1), 187–191.
- Bernardo, J., & Spotila, J. R. (2006). Physiological Constraints on Organismal Response to Global Warming: Mechanistic Insights from Clinally Varying Populations and Implications for Assessing Endangerment. *Biology Letters*, 2(1), 135–139.
- Beveridge, O. S., Petchey, O. L., & Humphries, S. (2010). Direct and Indirect Effects of Temperature on the Population Dynamics and Ecosystem Functioning of Aquatic Microbial Ecosystems. *Journal of Animal Ecology*, 79(6), 1324–1331.
- Binzer, A., Guill, C., Brose, U., & Rall, B. C. (2012). The Dynamics of Food Chains under Climate Change and Nutrient Enrichment. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1605), 2935–2944.
- Boehrer, B., & Schultze, M. (2008). Stratification of Lakes. *Reviews of Geophysics*, 46(2).
- Boscarino, B. T., Rudstam, L. G., Mata, S., Gal, G., Johannsson, O. E., & Mills, E. L. (2007). The Effects of Temperature and Predator-Prey Interactions on the Migration Behavior and Vertical Distribution of *Mysis relicta*. *Limnology and Oceanography*, 52(4), 1599–1613.
- Boukal, D. S., Bideault, A., Carreira, B. M., & Sentis, A. (2019). Species Interactions under Climate Change: Connecting Kinetic Effects of Temperature on Individuals to Community Dynamics. *Current Opinion in Insect Science*, 35, 88-95.
- Broitman, B. R., Szathmary, P. L., Mislán, K. A. S., Blanchette, C. A., & Helmuth, B. (2009). Predator-Prey Interactions under Climate Change: The Importance of Habitat Vs Body Temperature. *Oikos*, 118(2), 219–224.

- Brose, U., Jonsson, T., Berlow, E. L., Warren, P., Banasek-Richter, C., Bersier, L., Blanchland, J. L., Brey, T., Carpenter, S. R., Blandenier, M. C., Cushing, L., Dawah, H. A., Dell, T., Edwards, F., Harper-Smith, S., Jacob, U., Ledger, M. E., Martinez, N. D., Memmott, J., Mintenbeck, K., Pinnegar, J. K., Rall, B. C., Rayner, T. S., Reuman, D. C., Ruess, L., Ulrich, W., Williams, R. J., Woodward, G., Cohen, J. E. (2006). Consumer-Resource Body-Size Relationships in Natural Food Webs. *Ecology*, *87*(10), 2411–2417.
- Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M., & West, G. B. (2004). Toward a Metabolic Theory of Ecology. *Ecology*, *85*(7), 1771–1789.
- Cadena, V., & Tattersall, G. J. (2009). The Effect of Thermal Quality on the Thermoregulatory Behavior of the Bearded Dragon *Pogona vitticeps*: Influences of Methodological Assessment. *Physiological and Biochemical Zoology*, *82*(3), 203–217.
- Carreira, B. M., Segurado, P., Laurila, A., & Rebelo, R. (2017). Can Heat Waves Change the Trophic Role of the World's Most Invasive Crayfish? Diet Shifts in *Procambarus clarkii*. *PLoS ONE*, *12*(9), 1–15.
- Čech, M., Kratochvíl, M., Kubečka, J., Drašík, V., & Matěna, J. (2005). Diel Vertical Migrations of Bathypelagic Perch Fry. *Journal of Fish Biology*, *66*(3), 685–702.
- Corkery, I., Bell, B. D., & Nelson, N. J. (2013). Behavioral Thermoregulation of the Tuatara, *Sphenodon punctatus*, under Hydric and Digestive Constraints. *Herpetological Conservation and Biology*, *9*(1), 29–37.
- Cross, S. L., Baker, P. A., Seltzer, G. O., Fritz, S. C., & Dunbar, R. B. (2001). Late Quaternary Climate and Hydrology of Tropical South America Inferred from an Isotopic and Chemical Model of Lake Titicaca, Bolivia and Peru. *Quaternary Research*, *56*(1), 1–9.
- Dake, J. M. K., & Harleman, D. R. F. (1969). Thermal Stratification in Lakes: Analytical and Laboratory Studies. *Water Resources Research*, *5*(2), 484–495.
- Daufresne, M., Lengfellner, K., & Sommer, U. (2009). Global Warming Benefits the Small in Aquatic Ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *106*(31), 12788–12793.
- Dell, A. I., Pawar, S., & Savage, V. M. (2011). Systematic Variation in the Temperature Dependence of Physiological and Ecological Traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *108*(26), 10591–10596.
- Dell, A. I., Pawar, S., & Savage, V. M. (2014). Temperature Dependence of Trophic Interactions are Driven by Asymmetry of Species Responses and Foraging Strategy. *Journal of Animal Ecology*, *83*(1), 70–84.
- Dodds, W., & Whiles, M. (2010). *Freshwater Ecology*. Elsevier.

- Domenici, P., Lefrançois, C., & Shingles, A. (2007). Hypoxia and the Antipredator Behaviours of Fishes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1487), 2105–2121.
- Eklöv, P. (1997). Effects of Habitat Complexity and Prey Abundance on the Spatial and Temporal Distributions of Perch (*Perca fluviatilis*) and Pike (*Esox lucius*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54(7), 1520–1531.
- Eklöv, P., & Persson, L. (1995). Species-Specific Antipredator Capacities and Prey Refuges: Interactions between Piscivorous Perch (*Perca fluviatilis*) and Juvenile Perch and Roach (*Rutilus rutilus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 37(3), 169–178.
- Fiksen, O. (1997). Allocation Patterns and Diel Vertical Migration: Modeling the Optimal Daphnia. *Ecology*, 78(5), 1446–1456.
- Forster, J., Hirst, A. G., & Atkinson, D. (2012). Warming-Induced Reductions in Body Size Are Greater in Aquatic than Terrestrial Species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(47), 19310–19314.
- Frazier, M. R., Woods, H. A., & Harrison, J. F. (2001). Interactive Effects of Rearing Temperature and Oxygen on the Development of *Drosophila melanogaster*. *Physiological and Biochemical Zoology*, 74(5), 641–650.
- Freitas, V., Campos, J., Fonds, M., & Van der Veer, H. W. (2007). Potential Impact of Temperature Change on Epibenthic Predator–Bivalve Prey Interactions in Temperate Estuaries. *Journal of Thermal Biology*, 32(6), 328–340.
- Gerald, G. W., & Spezzano, L. C. (2005). The Influence of Chemical Cues and Conspecific Density on the Temperature Selection of a Freshwater Snail (*Melanoides tuberculata*). *Journal of Thermal Biology*, 30(3), 237–245.
- Giebelhausen, B., & Lampert, W. (2001). Temperature Reaction Norms of *Daphnia magna*: The Effect of Food Concentration. *Freshwater Biology*, 46(3), 281–289.
- Goller, M., Goller, F., & French, S. S. (2014). A Heterogeneous Thermal Environment Enables Remarkable Behavioral Thermoregulation in *Uta stansburiana*. *Ecology and Evolution*, 4(17), 3319–3329.
- Gray, C. A., & Kingsford, M. J. (2003). Variability in Thermocline Depth and Strength, and Relationships with Vertical Distributions of Fish Larvae and Mesozooplankton in Dynamic Coastal Waters. *Marine Ecology Progress Series*, 247, 211–224.
- Gvoždík, L., Černická, E., & Van Damme, R. (2013). Predator-Prey Interactions Shape Thermal Patch Use in a Newt Larvae-Dragonfly Nymph Model. *PLoS ONE*, 8(6), e65079.

- Hammond, J. I., Luttbeg, B., Brodin, T., & Sih, A. (2012). Spatial Scale Influences the Outcome of the Predator-Prey Space Race between Tadpoles and Predatory Dragonflies. *Functional Ecology*, 26(2), 522–531.
- Henseler, C., Nordström, M. C., Törnroos, A., Snickars, M., & Bonsdorff, E. (2020). Predation Risk and Competition Affect Habitat Use of Adult Perch, *Perca fluviatilis*. *Journal of Fish Biology*, 96(3), 669–680.
- Horne, C. R., Hirst, A. G., & Atkinson, D. (2015). Temperature-Size Responses Match Latitudinal-Size Clines in Arthropods, Revealing Critical Differences between Aquatic and Terrestrial Species. *Ecology Letters*, 18(4), 327–335.
- Huey, R. B., Kearney, M. R., Krockenberger, A., Holtum, J. A. M., Jess, M., & Williams, S. E. (2012). Predicting Organismal Vulnerability to Climate Warming: Roles of Behaviour, Physiology and Adaptation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1596), 1665–1679.
- Huey, R. B., & Kingsolver, J. G. (1989). Evolution of Thermal Sensitivity of Ectotherm Performance. *Trends in Ecology & Evolution*, 4(5), 131–135.
- Huey, R. B., & Slatkin, M. (1976). Cost and Benefits of Lizard Thermoregulation. *The Quarterly Review of Biology*, 51(3), 363–384.
- IPCC. (2018). *Global Warming of 1.5°C. An IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1.5°C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response to the threat of climate change.*
- Johansson, F. (2000). The Slow—Fast Life Style Characteristics in a Suite of Six Species of Odonate Larvae. *Freshwater Biology*, 43(2), 149–159.
- Kalff, J. (2002). *Limnology: inland water ecosystems*. Prentice Hall.
- Kirchhof, S., Hetem, R. S., Lease, H. M., Miles, D. B., Mitchell, D., Müller, J., Rödel, M., Sinervo, B., Wassenaar, T., Murray, I. W. (2017). Thermoregulatory Behavior and High Thermal Preference Buffer Impact of Climate Change in a Namib Desert Lizard. *Ecosphere*, 8(12), e02033.
- Klok, C. J., & Harrison, J. F. (2013). The Temperature Size Rule in Arthropods: Independent of Macro-Environmental Variables but Size Dependent. *Integrative and Comparative Biology*, 53(4), 557–570.
- Lampert, W. (1989). The Adaptive Significance of Diel Vertical Migration of Zooplankton. *Functional Ecology*, 3(1), 21–27.
- Lampert, W., McCauley, E., & Manly, B. F. J. (2003). Trade-Offs in the Vertical Distribution of Zooplankton: Ideal Free Distribution with Costs? *Proceedings of the Royal Society of London*.

Series B: Biological Sciences, 270(1516), 765–773.

- Lampert, W., & Sommer, U. (1997). *Limnoecology: The Ecology of Lakes and Streams*. Oxford University Press.
- Lass, S., Boersma, M., Spaak, P. (2000). How Do Migrating Daphnids Cope with Fish Predation Risk in the Epilimnion under Anoxic Conditions in the Hypolimnion? *Journal of Plankton Research*, 22(7), 1411–1418.
- Lemoine, N. P., & Shantz, A. A. (2016). Increased Temperature Causes Protein Limitation by Reducing the Efficiency of Nitrogen Digestion in the Ectothermic Herbivore *Spodoptera exigua*. *Physiological Entomology*, 41(2), 143–151.
- Lima, S. L. (2002). Putting Predators Back into Behavioral Predator–Prey Interactions. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(2), 70–75.
- Loose, C. J., & Dawidowicz, P. (1994). Trade-Offs in Diel Vertical Migration by Zooplankton: The Costs of Predator Avoidance. *Ecology*, 75(8), 2255–2263.
- Luttbegg, B., & Sih, A. (2004). Predator and Prey Habitat Selection Games: The Effects of How Prey Balance Foraging and Predation Risk. *Israel Journal of Zoology*, 50(2-3), 233–254.
- Meester, L. De, Weider, L. J., & Tollrian, R. (1995). Alternative Antipredator Defences and Genetic Polymorphism in a Pelagic Predator–Prey System. *Nature*, 378(6556), 483–485.
- Mikolajewski, D. J., & Johannes, F. (2004). Morphological and Behavioral Defenses in Dragonfly Larvae: Trait Compensation and Cospecialization. *Behavioral Ecology*, 15(4), 614–620.
- Mitchell, W. A., & Angilletta, M. J. (2009). Thermal Games: Frequency-Dependent Models of Thermal Adaptation. *Functional Ecology*, 23(3), 510–520.
- Moore, M. V., Folt, C. L., & Stemberger, R. S. (1996). Consequences of Elevated Temperatures for Zooplankton Assemblages in Temperate Lakes. *Archiv Fur Hydrobiologie*, 135(3), 289–319.
- O’Gorman, E. J., Ólafsson, Ó. P., Demars, B. O. L., Friberg, N., Guðbergsson, G., Hannesdóttir, E. R., Jackson, M. C., Johansson, L. S., McLaughlin, Ó B., Ólafsson, J. S., Woodward, G., Gíslason, G. M. (2016). Temperature Effects on Fish Production across a Natural Thermal Gradient. *Global Change Biology*, 22(9), 3206–3220.
- Orizaola, G., & Florentino B. (2003). Response of Predator-Naive Newt Larvae to Food and Predator Presence. *Canadian Journal of Zoology*, 81(11), 1845–1850.
- Petchey, O. L., Beckerman, A. P., Riede, J. O., & Warren, P. H. (2008). Size, Foraging, and Food Web Structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(11), 4191–4196.
- Pilskaln, C. H. (2004). Seasonal and Interannual Particle Export in an African Rift Valley Lake: A 5-Yr Record from Lake Malawi, Southern East Africa. *Limnology and Oceanography*, 49(4),

964–977.

- Pink, M., & Abrahams, M. V. (2016). Temperature and Its Impact on Predation Risk within Aquatic Ecosystems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 73(6), 869–876.
- Polčák, D., & Gvoždík, L. (2014). Should I Stay or Should I Go? The Influence of Temperature and Sex on Predator-Induced Responses in Newts. *Animal Behaviour*, 89, 79–84.
- Pörtner, H. O., & Farrell, A. P. (2008). Ecology: Physiology and Climate Change. *Science*, 322(5902), 690–692.
- Rall, B. C., Brose, U., Hartvig, M., Kalinkat, G., Schwarzmüller, F., Vucic-Pestic, O., & Petchey, O. L. (2012). Universal Temperature and Body-Mass Scaling of Feeding Rates. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1605), 2923–2934.
- Relyea, R. A. (2001). The Relationship Between Predation Risk and Antipredator Responses in Larval Anurans. *Ecology*, 82(2), 541–554.
- Relyea, R. A. (2003). Predator Cues and Pesticides: A Double Dose of Danger for Amphibians. *Ecological Applications*, 13(6), 1515–1521.
- Rho, M. S., & Lee, K. P. (2017). Temperature-Driven Plasticity in Nutrient Use and Preference in an Ectotherm. *Oecologia*, 185(3), 401–413.
- Rome, L. C. (2007). The Effect of Temperature and Thermal Acclimation on the Sustainable Performance of Swimming Scup. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1487), 1995–2016.
- Rosenblatt, A. E., & Schmitz, O. J. (2016). Climate Change, Nutrition, and Bottom-Up and Top-Down Food Web Processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 31(12), 965–975.
- Rosenheim, J. A. (2004). Top Predators Constrain the Habitat Selection Games Played by Intermediate Predators and Their Prey. *Israel Journal of Zoology*, 50(2–3), 129–138.
- Sajdlová, Z., Frouzová, J., Draštík, V., Jůza, T., Peterka, J., Prchalová, M., Říha, M., Vašek, M., Kubečka, J., Čech, M. (2018). Are Diel Vertical Migrations of European Perch (*Perca fluviatilis* L.) Early Juveniles under Direct Control of Light Intensity? Evidence from a Large Field Experiment. *Freshwater Biology*, 63(5), 473–482.
- Sakwińska, O., & Dawidowicz, P. (2005). Life History Strategy and Depth Selection Behavior as Alternative Antipredator Defenses among Natural *Daphnia hyalina* Populations. *Limnology and Oceanography*, 50(4), 1284–1289.
- Sandblom, E., Clark, T. D., Gräns, A., Ekström, A., Brijs, J., Sundström, L. F., Odelström, A., Adill, A., Aho, T., Jutfelt, F. (2016). Physiological Constraints to Climate Warming in Fish Follow Principles of Plastic Floors and Concrete Ceilings. *Nature Communications*, 7(1), 11447.

- Scheers, H., & Van Damme, R. (2002). Micro-Scale Differences in Thermal Habitat Quality and a Possible Case of Evolutionary Flexibility in the Thermal Physiology of Lacertid Lizards. *Oecologia*, *132*(3), 323–331.
- Schmitz, O. J. (2007). Predator Diversity and Trophic Interactions. *Ecology*, *88*(10), 2415–2426.
- Sears, M. W., Raskin, E. M., & Angilletta, M. J. (2011). The World Is not Flat: Defining Relevant Thermal Landscapes in the Context of Climate Change. *Integrative and Comparative Biology*, *51*(5), 666–675.
- Sentis, A., Binzer, A., & Boukal, D. S. (2017). Temperature-Size Responses Alter Food Chain Persistence across Environmental Gradients. *Ecology Letters*, *20*(7), 852–862.
- Sentis, A., Gémard, C., Jaugeon, B., & Boukal, D. S. (2017). Predator Diversity and Environmental Change Modify the Strengths of Trophic and Nontrophic Interactions. *Global Change Biology*, *23*(7), 2629–2640.
- Sentis, A., Hemptinne, J. L., & Brodeur, J. (2012). Using Functional Response Modeling to Investigate the Effect of Temperature on Predator Feeding Rate and Energetic Efficiency. *Oecologia*, *169*(4), 1117–1125.
- Sentis, A., Morisson, J., & Boukal, D. S. (2015). Thermal Acclimation Modulates the Impacts of Temperature and Enrichment on Trophic Interaction Strengths and Population Dynamics. *Global Change Biology*, *21*(9), 3290–3298.
- Smolinský, R., & Gvoždík, L. (2009). The Ontogenetic Shift in Thermoregulatory Behaviour of Newt Larvae: Testing the “Enemy-Free Temperatures” Hypothesis. *Journal of Zoology*, *279*(2), 180–186.
- Smolinský, R., Radovan, & Gvoždík, L. (2012). Interactive Influence of Biotic and Abiotic Cues on the Plasticity of Preferred Body Temperatures in a Predator–Prey System. *Oecologia*, *170*(1), 47–55.
- Stich, H. B., & Lampert, W. (1981). Predator Evasion as an Explanation of Diurnal Vertical Migration by Zooplankton. *Nature*, *293*(5831), 396–398.
- Suhling, F., Suhling, I., & Richter, O. (2015). Temperature Response of Growth of Larval Dragonflies – an Overview. *International Journal of Odonatology*, *18*(1), 15–30.
- Tattersall, G. J., Luebbert, J. P., LePine, O. K., Ormerod, K. G., & Mercier, A. J. (2012). Thermal Games in Crayfish Depend on Establishment of Social Hierarchies. *Journal of Experimental Biology*, *215*(11), 1892–1904.
- Travis, J., Keen, W. H., & Julianna, J. (1985). The Role of Relative Body Size in a Predator-Prey Relationship between Dragonfly Naiads and Larval Anurans. *Oikos*, *45*(1), 59.

- Uszko, W., Diehl, S., Englund, G., & Amarasekare, P. (2017). Effects of Warming on Predator-Prey Interactions - a Resource-Based Approach and a Theoretical Synthesis. *Ecology Letters*, 20(4), 513–523.
- Vucic-Pestic, O., Ehnes, R. B., Rall, B. C., & Brose, U. (2011). Warming Up the System: Higher Predator Feeding Rates but Lower Energetic Efficiencies. *Global Change Biology*, 17(3), 1301–1310.
- Wetzel, R. G. (1976). *Limnology*. W. B. Saunders Company, Philadelphia.
- Wissinger, S. A. (1989). Seasonal Variation in the Intensity of Competition and Predation Among Dragonfly Larvae. *Ecology*, 70(4), 1017–1027.
- Zdorovenova, G., Palshin, N., Zdorovenov, R., Golosov, S., Efremova, T., Gavrilenko, G., & Terzhevnik, A. (2016). The Oxygen Regime of a Shallow Lake. *Geography, Environment, Sustainability*, 9(2), 47–57.
- Zuo, W., Moses, M. E., West, G. B., Hou, C., & Brown, J. H. (2012). A General Model for Effects of Temperature on Ectotherm Ontogenetic Growth and Development. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1734), 1840–1846.

1 **The impact of thermal stratification on individual thermal**
2 **preferences and predator-prey interactions in freshwater**
3 **ectotherms**

4
5
6 Zuzana Lovčí* a, Vojtěch Kolář a,b, Lumír Gvoždík c, David S. Boukal a,b

7
8
9
10 a Faculty of Science, University of South Bohemia, 370 05 České Budějovice,
11 Czech Republic

12 b Institute of Entomology, Biology Centre CAS, 370 05 České Budějovice, Czech Republic

13 c Institute of Vertebrate Biology CAS, Studenec 122, 67502 Koněšín, Czech Republic

14
15 * Corresponding author: Zuzka.Lovci@seznam.cz

16
17 (Intended for submission to Animal Behaviour)

18

19 **Abstract**

20 Temperature dependence of species interactions can have a profound effect on food
21 web structure and community dynamics, but our understanding of species interactions in
22 thermally variable or thermally heterogeneous environments is limited. Standing waters are a
23 typical example of a habitat with widespread vertical thermal stratification, which affects
24 microhabitat choice of many freshwater ectotherms. Microhabitat choice in these habitats is
25 also affected by predation risk. However, little is known about the joint effects of thermal
26 stratification and predation risk on microhabitat and thermal preferences of freshwater
27 ectotherms and their consequences for predator-prey interactions. We tested how the
28 presence of a vertical thermal gradient and the interacting species affects microhabitat choice
29 and thermal preferences of the predators and their prey using dragonfly larvae (*Aeshna*
30 *cyanea* as predators and *Sympetrum sanguineum*) as a case study. We found that while the
31 predators stayed close to their thermal optimum along the thermal gradient, the vertical
32 position of the prey was driven mainly by their microhabitat preference. Interaction between
33 the predator and their prey lead to microhabitat shifts and hence different body temperature
34 of both species, but the vertical distance between predator and prey was little affected. We
35 conclude that testing thermal preferences of interacting species along natural thermal
36 gradients will contribute to better predictions of future consequences of the ongoing climate
37 change for freshwater biota.

38

39 **Keywords**

40 thermal preferences; dragonfly larvae, microhabitat shift; predator-prey interaction; vertical
41 thermal gradient; behavioural thermoregulation

42

43 **Introduction**

44 Temperature has both direct and indirect influence on species interactions including
45 predation rates, which play a key role in food web and community structuring (Anderson et
46 al., 2001; Beveridge, Petchey & Humphries, 2010; Boukal et. al., 2019). High temperatures
47 typically increase short-term strength of predation rates through increased predator search
48 rates and decreased time required to handle and digest captured prey (Iles, 2014; Rall et al.,
49 2012; Sentis et al., 2012). Higher temperature also elevates metabolic rate and hence
50 individual energy requirements, which can increase starvation risk when resources are scarce
51 (Binzer et al., 2012; Sentis et al., 2012; Vucic-Pestic et al., 2011).

52 Environmental temperature also affects individual behaviour and activity connected
53 with microhabitat shifts, which could lead to consumer-resource mismatches in time and
54 space (Amarasekare, 2015; Damien & Tougeron, 2019). While mobile predators may search
55 for places with a high prey density to increase foraging efficiency and hence their fitness
56 (Abram et al., 2017; Brose et al., 2008; Sih, Englund & Wooster, 1998), prey may respond to
57 predation risk by various behaviours (David, Salignon & Perrot-Minnot, 2014; Lima,
58 Mitchell & Roth, 2003). They can decrease individual activity (Johansson, 2000; Schmitz,
59 Rosenblatt & Smylie, 2016; Suhling & Lepkojus, 2001) or aggregate in conspecific groups
60 (Abrams, 2007; Johannesen, Dunn, & Morrell, 2014; Sih, 1984). One of the most common
61 strategies is predator avoidance, which could force the prey away from its optimal
62 microhabitat (Loose & Dawidowicz, 1994; Mitchell & Angilletta, 2009; Pierce, 1988).

63 Temperature dependence of species interactions is usually studied under constant
64 temperatures. This contrasts with our limited understanding of species interactions in
65 thermally variable or thermally heterogeneous environments (Boukal et al., 2019; Parmesan,
66 2006; Schär et al., 2004). Standing freshwaters are a typical example of a thermally
67 heterogeneous habitat because they are often thermally stratified, with the upper layers being
68 significantly warmer than the bottom (Boehrer & Schultze, 2008; Dodds & Whiles, 2010;
69 Lampert & Sommer, 1997). Predation is the dominant interspecific interaction shaping
70 freshwater food webs and communities, and it is therefore important to understand how
71 thermal stratification affects predator-prey interactions in order to predict future effects of
72 climate warming on freshwater food webs (Boukal et al., 2019; Pink & Abrahams, 2016;
73 Woodward et al., 2010).

74 Vertical thermal stratification commonly present in standing waters allows
75 individuals to choose preferred temperature across the gradient according to their thermal
76 preferences (Dodds & Whiles, 2010) and other factors such as prey availability or predation

77 risk (Abrams, 2007; Huey & Slatkin, 1976; Sears, Raskin & Angilletta, 2011). Mobile
78 ectotherms thermoregulate by selecting microhabitats with close-to-preferred temperature to
79 reduce the variability of body temperature in thermally heterogenous environments (Dillon
80 et al., 2009; Kurdíková, Smolinský, & Gvoždík, 2011; Mitchell & Angilletta, 2009). Their
81 microhabitat choice can be modulated by predation risk and prey availability as they
82 influence activity, behavioural thermoregulation, foraging rate of the predator and mortality
83 risk of the prey (Abrams, 2007; Luttbeg & Sih, 2004; Mitchell & Angilletta, 2009; Pierce,
84 1988).

85 Thermal game theory developed for ectothermic vertebrates predicts how predation
86 risk and thermally heterogenous condition affect thermal microhabitat use of predators and
87 prey: while prey should to stay in (colder) unpreferred patches under predation risk, predator
88 should track the prey but often remain in preferred warmer patches (Mitchell & Angilletta,
89 2009). On the other hand, thermal preferences could partially overlap with microhabitat
90 preferences especially in shallow water, where temperature does not vary much across the
91 entire water column.

92 A typical example of a pattern consistent with the thermal game theory is the daily
93 vertical migration of zooplankton (Gliwicz, 1986; Lampert, 1989; Meester, Weider &
94 Tollrian, 1995) to reduce their predation risk by moving into deeper and typically colder and
95 hypoxic strata (Domenici, Lefrançois & Shingles, 2007). Similar pattern is known for fish in
96 lakes and reservoirs (Čech et al., 2005; Hugie & Dill, 1994; Sajdlová et al., 2018). These
97 studies showed that prey moves away from the warm epilimnium to the cold hypolimnic
98 water to decrease predation risk.

99 Little is known about how thermal and microhabitat preferences jointly affect
100 interspecific interactions of aquatic ectotherms along realistic thermal gradients. Most
101 aquatic organisms occupy shallow waters with a well developed vertical thermal gradient
102 (e.g. shallow pond and littoral zones of lakes, shallow shelf sea; Tittensor et al., 2010),
103 leading to frequent predator-prey interactions in these habitats. Understanding their
104 interactions on the vertical thermal gradient would contribute to better predictions of future
105 consequences of warming on species interactions and local communities, but such studies are
106 surprisingly rare. Gvoždík, Černická, & Van Damme (2013) studied thermal preferences of
107 predatory dragonfly nymphs and newt larvae as their prey in a vertical thermal gradient.
108 They showed that predator and prey behaviour responded to each other by changing their
109 thermal microhabitat use, but prey was much more influenced by presence of predator and
110 moved to suboptimal temperatures in agreement with the predictions of the thermal game

111 theory. However, little is known about how microhabitat and thermal preferences jointly
112 influence predator-prey interactions because most studies focused on only one of these
113 preferences. Moreover, these studies focused mostly on ectothermic vertebrates and omitted
114 aquatic insects, which represent the most abundant and diverse group of animals in small
115 freshwater pools (Hershey et al., 2010). Their interactions along natural thermal gradients
116 are essentially unknown.

117 To fill these gaps, we ran a laboratory experiment to quantify the effect of
118 interspecific interactions on thermal preferences of predators and their prey on a vertical
119 thermal gradient typically present in small standing water bodies. We used larvae of two
120 common dragonfly species, *Aeshna cyanea* as predators and *Sympetrum sanguineum* as prey.
121 We hypothesized that, in line with the thermal game theory, (1) predators and prey will spend
122 most of the time near their own thermal optimum in the absence of the other species, (2)
123 predation risk will force prey out of its thermal optimum to colder water, and (3) predators
124 will move closer to the prey when present and hence possibly leave their thermal optimum as
125 well (Fig. 1). We also tested the effect of thermal gradient compared to constant temperature
126 on vertical positions of the predator and prey to disentangle their thermal and microhabitat
127 preferences.

128

129 **Material and methods**

130

131 **Laboratory experiment**

132 Experiments were conducted in June 2019 in a walk-in room with controlled
133 temperature 11.7 ± 0.2 °C in thermal gradient treatments and 20.2 ± 0.04 °C in constant
134 temperature treatments at the Institute of Vertebrate Biology in Studenec (Czech Republic).
135 We used last-instar larvae of *Aeschna cyanea* (total length: mean \pm SD = 3.74 ± 0.25 cm, N
136 = 76) as predators and intermediate-instar larvae of *S. sanguineum* (total length: mean \pm SD
137 = 0.78 ± 0.2 cm, N = 399). Both species are common and widespread in small standing
138 waters in central Europe and often occur together at localities with well-developed
139 submerged vegetation. *Aeschna cyanea* larvae use a mixture of sit and wait (ambush) and
140 active strategy to hunt for prey, while *S. sanguineum* larvae are more sedentary (Cham,
141 2012; Corbet, 2004; Dolný, Bárta, & Harabiš, 2016; Klecka & Boukal, 2014).

142 *Aeschna cyanea* larvae were collected in a small pond in Pořešín (GPS:
143 48.7741236N, 14.5001775E) and *S. sanguineum* larvae in a small sandpit near Mladošovice
144 (GPS: 48.9542333N, 14.6984639E). Before the experiment, all larvae were acclimated for at

145 least three days to lab conditions in a walk-in room with 15L:9D photoperiod and daily
146 fluctuating temperatures (range: 8–17 °C; mean \pm SD: 12.1 \pm 2.2 °C) to mimic late spring to
147 early summer conditions in the natural habitats and prevent excessive moulting of the larvae.
148 Predators were kept individually in white plastic cups (water volume = 0.3L). Each cup
149 contained a small piece of submerged plant (*Typha angustifolia*) as a perching site. Predators
150 were fed daily *ad libitum* with commercially available chironomid larvae throughout the
151 experiment. Prey were randomly sorted in groups of five individuals and kept in cups of the
152 same type and with the same water volume as the predators, and fed daily *ad libitum* with a
153 mixture of zooplankton (mostly *Daphnia* gr. *longispina* and some *Acanthocyclops robustus*)
154 caught in a fishpond near the Studenec village (GPS: 49.2239500N, 16.0547572E)
155 throughout the experiment.

156 We used the same experimental design as in Marek & Gvoždík (2012) and Gvoždík
157 et al. (2013). The behavioural assays were run in eight glass aquaria (60 cm length x 10 cm
158 depth x 40 cm height) filled with 20 L of unchlorinated well water. An additional aquarium
159 with the same experimental setup was used to measure the vertical thermal gradient with
160 eight probes located each 5 cm in the water column and connected to two Hobo UX120-
161 006M dataloggers (Onset, USA) during the whole experiment. Aquaria were filled ca. 12
162 hours prior to each assay to accomplish thermal stratification of the water column (25.3 \pm
163 0.03 °C at the surface and 14.1 \pm 0.14 °C at the bottom), achieved by a 50W heater
164 (Eheim/Jäger, Wüstenrot, Germany) located 5 cm below the water surface (Fig. S1).

165 The heater was separated from the rest of the aquarium by a plastic net (mesh size 2
166 mm) to keep the animals away from the heater. The aquaria were also equipped with a
167 sloping bottom covered by a grey plastic net (mesh size 2 mm), enabling individuals to move
168 throughout the water column across the thermal gradient. Individual aquaria were separated
169 by cardboard to prevent behavioural interference between individual replicates. After each
170 experimental day all water from aquarium was drained with cleaner syphon and then each
171 aquarium was refilled with new water.

172 The range of the thermal gradient used in the experiment was chosen to include
173 preferred temperatures of both dragonfly larvae. The experimental gradient corresponded to
174 typical water temperatures in small standing waters in Central Europe in late spring and early
175 summer (V. Kolář, D. Boukal, unpublished data), and covered the preferred temperature
176 (23.2 \pm 1.1 °C) and most of the temperature range reported for another Czech population of
177 *A. cyanea* (19.6–26.4 °C; Smolinský & Gvoždík, 2009). Thermal preferences of *S.*
178 *sanguineum* are unknown but are probably similar to the thermal optima of larval growth in

179 the congeneric *S. vulgatum* (26.6 ± 0.6 °C) and *S. striolatum* (28.4 ± 0.9 °C; Suhling *et al.*,
180 2015). The temperature of the treatments without the vertical thermal gradient (19.1 ± 0.3
181 °C, hereafter 19 °C) was chosen to fall within the range of the experimental gradient and
182 temperatures found in natural habitats.

183 All trials ran for 7 hours between 10:00am and 4:00pm. One hour before the start of
184 each trial (9:00am), five individuals of prey and in predator-prey treatment immediately
185 followed by one predator were successively released in the middle of the water surface of
186 each aquarium. Individuals were randomized across five experimental treatments differing in
187 the predator-prey combinations and in the presence of the thermal gradient: (1) only predator
188 at constant temperature (19 °C), (2) only prey at constant temperature (19 °C), (3) only
189 predator in thermal gradient, (4) only prey in thermal gradient, and (5) both predator and
190 prey in the thermal gradient. For logistic reasons, we could not concurrently run experiments
191 in the thermal gradient and in the constant temperature. On a given day, we thus ran either
192 treatments 1, 2 and 3 with the thermal gradient randomly assigned to individual aquaria, or
193 ran only treatments 4 and 5 with the constant temperature randomly assigned to individual
194 aquaria. In total, 25 replicates were run for each treatment.

195 During the trials, each aquarium was checked by one of us (ZL) every hour (i.e., 7
196 observations per trial). Vertical position of all individuals in the water column was visually
197 scored to the nearest 2.5 cm using lines drawn on the side of each aquarium. Vertical
198 position of all individuals was transformed into thermal position using recorded data from
199 eight probes of two dataloggers located in the additional aquarium (see above). Each animal
200 was used only once in the experiment. All individuals of predator ($N = 76$) survived; and
201 only 6 prey individuals died ($N = 5$ trials) and 21 were eaten by predator ($N = 11$ trials)
202 during the experiment. Results from these trials were discarded and replaced by new ones.

203

204 **Data analyses**

205 We used linear mixed effect models (LMMs, Bates *et al.*, 2015) to test the effect of
206 thermal gradient and interaction of the predator and its prey on their vertical position and
207 thermal preference. We used the mean position of all five *S. sanguineum* individuals as a
208 measure of the prey response because they could not be individually marked and tracked in
209 time.

210 First, we tested if the thermal gradient as compared to constant temperature altered
211 the vertical position of prey and predator individuals to distinguish between the strength of
212 possible microhabitat and thermal preferences in each species. Second, we tested if the

213 presence of prey and predation risk respectively altered the position of the predators and the
214 prey in the vertical thermal gradient to assess the impact of predator-prey interaction on
215 thermal and microhabitat preferences of the predators and their prey. We thus run this
216 analysis separately for prey and predators. Moreover, we chose to describe the response of
217 predator and prey individuals to the presence of the other species in the vertical thermal
218 gradient in terms of both vertical position and body temperature because the relationship
219 between local position and temperature was non-linear. Third, we estimated the effect of
220 predator-prey interaction on the distance between predators and their prey. To this end, we
221 calculated the mean distance between predator and prey during each observation in each trial
222 when both species were released together, and compared it to a “virtual” distance in the
223 absence of predation risk calculated as the mean distance between predator and prey during
224 each observation in trials when they were released separately. To determine the mean
225 “virtual” distance, we paired predator with prey based on replications of the same day and
226 time. Thus, in some cases because of unbalanced desing of experiment, one predator and/or
227 prey was used for calculation multiple times due to lack of treatments in each day.

228 Preliminary inspection of the data also suggested that the vertical position of the
229 larvae varied over time and the temporal change was often non-linear/approximately
230 unimodal. We thus included the time (hours from the start of the assay) as a second-order
231 polynomial in the analyses. Dates of assay and aquarium identity were included as random
232 intercepts in all models to account for potential variation in experimental conditions across
233 space and time. We did not detect any long-term trends in the data that would require the
234 inclusion of the date of assay as a continuous predictor.

235 Each analysis included a set of seven candidate models, where treatment and time
236 (linear or non-linear) and their all possible interactions except the model only with linear and
237 non-linear interaction were used (see Table S1). To identify the most parsimonious models
238 in each analyses, we used the Akaike information criterion corrected for small sample size
239 (AICc) and selected the most parsimonious model with the lowest AICc and identified other
240 plausible models with $\Delta\text{AICc} \leq 6$ (Burnham & Anderson, 2004).

241 We ran all analyses in R software version 3.4.4 (R Development Core Team, 2018).
242 The LMMs were implemented in the *lme4* package version 1.1-12 (Bates et al., 2015),
243 significant differencies among treatment means were calculated using Post-hoc Tukey tests
244 in the *lsmeans* package version 2.30 (Lenth, 2018), model results summarized using the
245 *sjPlot* package version 2.3.1 (Lüdecke, 2017), and model residuals checked using the
246 DHARMA package version 0.3.0 (Hartig, 2020).

247

248 **Results**

249

250 *Effect of thermal gradient on predator and prey microhabitat choice*

251 Larvae of *A. cyanea* were found in shallow water and preferred shallower parts in the
252 thermal gradient (7.3 ± 0.5 cm) as compared to a constant temperature (18.6 ± 0.9 cm; Fig.
253 2a and Table S2), such that their body temperature was significantly higher in the thermal
254 gradient than in the treatment with the constant temperature (Fig. 2b and Table S2). On the
255 other hand, larvae of *S. sanguineum* preferred deeper water than the larvae of *A. cyanea* in
256 both the thermal gradient (mean depth \pm SE = 25.4 ± 0.3 cm) and the constant temperature
257 (24.2 ± 0.3 cm). Surprisingly, we detected no significant effect of the gradient on their spatial
258 position (Fig. 2a and Table S2). This also meant that their body temperature was
259 significantly lower in the thermal gradient than in the treatment with the constant
260 temperature (Fig. 2b and Table S2).

261 Microhabitat choice both prey (*S. sanguineum*) and predator (*A. cyanea*) in the
262 presence or absence of the vertical thermal gradient was best described by a full model
263 including the treatment, nonlinear change over time, and their statistical interaction; all other
264 models were clearly inferior (Tables S1 and 1). Larvae of *A. cyanea* larvae moved first
265 upward and then downward over time in the thermal gradient, whereas the temporal trend in
266 the constant temperature was weaker (Fig. 3a-3b). On the other hand, the larvae of *S.*
267 *sanguineum* tended to move upwards over time in the constant temperature, while we
268 detected no such temporal trend in the thermal gradient (Fig. 3c-3d).

269

270 *Behavioural responses of predators and prey in the thermal gradient*

271 Both predators and prey individuals responded to the presence of the other species in the
272 vertical thermal gradient, although their relative position remained unchanged: predators
273 always stayed in shallower water, whereas prey occurred in colder water close to the bottom
274 of the aquarium (Fig. 2a and Table S2). Predators moved towards the prey when present
275 (mean depth \pm SE: prey absent, 7.3 ± 0.5 cm; prey present, 10.7 ± 0.7 cm). Prey shifted
276 closer to the bottom when assayed together with a predator (predator absent, 25.4 ± 0.3 cm;
277 predator present: 27.5 ± 0.3 cm; Fig. 2a and Table S2).

278 Spatial position of the predators and prey during the trial were best described by a
279 full model including the presence/absence of the other species, nonlinear temporal trend, and
280 their statistical interaction. Other models were clearly inferior (Table S1). Predator moved

281 upward and then downward over time in both treatments. Prey tended to move downward
282 over time when assayed together with a predator, while there was almost no temporal trend
283 in the absence of the predator (Fig. 3e-3h and Table 1).

284 The results for predator and prey body temperature preferences were qualitatively
285 identical to the results for their spatial position, but we detected some minor quantitative
286 differences as the vertical thermal profiles varied between replicates. Predator body
287 temperature was higher in the absence of prey (mean temperature \pm SE: 23.2 ± 0.7 °C) than
288 in the presence of prey (21.5 ± 0.9 °C). Prey preferred colder microhabitats in the absence of
289 the predator (15.0 ± 0.4 °C) and especially in its presence (14.4 ± 0.5 °C; Fig. 2b and Table
290 S2).

291 Spatial position of the predators and prey during the trial were best described by a
292 full model including the presence/absence of the other species, nonlinear temporal trend, and
293 their statistical interaction. Other models were clearly inferior except one model describing
294 the prey body temperature without the non-linear temporal effect (Table 2). Prey body
295 temperature tended to increase over time in both treatments, while predators reached highest
296 body temperature in the second half of the trial in both treatments (Fig. 4a-4d).

297

298 *Effect of predation risk on predator-prey distance in thermal gradient*

299 The calculated distance between predator and prey individuals in the thermal gradient tended
300 to vary over time but the differences between both treatments (i.e., presence or absence of
301 the other species) were minor. That is, the distance at a given time was similar when both
302 species were assayed together (mean vertical distance \pm SE: after 1 hour: 16.4 ± 1.0 cm; after
303 4 hours: 20.1 ± 0.9 cm; at the end 18.3 ± 1.0 cm) and alone (after 1 hour: 18.4 ± 1.1 cm; after
304 4 hours 20.7 ± 1.0 cm; at the end 18.3 ± 1.3 cm). Nevertheless, the model including all
305 explanatory variables with a non-significant effect of treatment, nonlinear trend over time
306 and their statistical interaction was the only parsimonious one (Tables S1 and S2). Based on
307 the model, the distance tended to peak halfway through the assay, especially when both
308 species were assayed together (Fig. 4e-4f and Table 2).

309

310

311 **Discussion**

312 Temperature dependence of trophic interaction plays a major role in food web
313 structure and stability, with important implications for ecosystem functioning and
314 biodiversity due to increasing or decreasing in species interaction strengths (Boukal et al.,
315 2019; Uszko et al., 2017; Woodward et al., 2010; Zhang et al., 2017). Impact of temperature
316 on trophic interactions is well understood in the context of constant temperatures. On the
317 other hand, the effect of daily and seasonal variation and extreme temperatures on trophic
318 interactions is complex and available data more fragmentary (Boukal et al., 2019; Donat &
319 Alexander, 2012; Schär et al., 2004; Stoks et al., 2017). This also applies to the role of
320 spatial variation in temperature, which is particularly common in aquatic ecosystems.

321 Trophic interaction strengths are strongly affected by prey encounter rates (Dell,
322 Pawar & Savage, 2014), which can be modified by the mutual behavioural responses of the
323 predators and their prey, e.g. as described by thermal game theory (Mitchell & Angilletta,
324 2009). Our study focused on the impact of vertical thermal gradient on predator and prey
325 behaviour in a system mimicking small standing waters.

326

327 ***Effect of thermal gradient on predator and prey microhabitat choice***

328 We found that vertical thermal gradient may differentially affect microhabitat
329 preferences of predators and prey. In our experiment, larvae of *A. cyanea* stayed mostly in
330 the middle of the water column when exposed to constant temperature and without prey, but
331 they switched to shallow parts of the experimental arena close to the water surface in a
332 vertical thermal gradient, which is typical for many smaller water bodies during the late
333 spring to early autumn growing season (J. Mocq et al., unpublished data). This contrasted
334 with the near constant spatial position of *S. sanguineum* larvae, which occurred in deeper
335 parts of the experimental arena close to the bottom in all treatments.

336 This was surprising because the larvae of *A. cyanea* and *S. sanguineum* often occupy
337 shallow littoral zones with warm water and submerged macrophyte vegetation used as a
338 refuge or hunting place (Corbet, 2004; Dolný et al., 2016). Although nothing is known on
339 their thermal preferences and vertical positioning in natural environment, we obtained
340 similar preferred temperatures of *A. cyanea* as did Smolinský & Gvoždík (2009). Preferred
341 temperatures of *S. sanguineum* are unknown; Suhling et al. (2015) reported optimum
342 temperature for growth in 15 species of Libellulidae (mean \pm SE: 28.1 ± 0.5 °C) including the
343 congeners *S. vulgatum* (26.6 ± 0.6 °C) and *S. striolatum* (28.4 ± 0.9 °C). We assume that *S.*

344 *sanguineum* should have a similar thermal optimum, which is much higher than the mean
345 body temperature of *S. sanguineum* in our study (15.0 ± 0.4 °C).

346 Mobile ectotherms can choose their preferred microhabitats based on the thermal or
347 water depth preferences, which may differ and hence lead to mismatches in one or both
348 criteria (Andersson, Krockenberger & Schwarzkopf, 2010; Sanders, Vogel, & Knop, 2015).
349 We found that the position of *S. sanguineum* was almost unchanged between constant
350 temperature and thermal gradient, which implies that *S. sanguineum* preferred a deep
351 microhabitat close to bottom independent of temperature in our experiment contrary to our
352 first hypothesis. In natural habitats, *S. sanguineum* larvae occur mainly near the bottom (V.
353 Kolář and D. Boukal, pers. observ.) and may thus strongly prefer this microhabitat. We
354 cannot exclude that the observed thermal preferences of the *S. sanguineum* larvae were
355 partially modified by thermal acclimation to the conditions during initial maintenance at
356 lower temperatures in the laboratory before the assays, but consider it unlikely given that
357 metabolic rates in *Sympetrum* do not change with long-term acclimation in different thermal
358 regimes and only respond to acute temperatures (Sentis, Morisson & Boukal, 2015).
359 Moreover, we found no trend of acclimation length on the behaviour of experimental
360 animals.

361 Except Gvoždík et al. (2013), who tested the thermal and microhabitat preferences of
362 aquatic ectotherms, we are aware of only two other studies focusing on terrestrial ectotherms
363 that also compared thermal and microhabitat preferences in a single-species setting. They
364 tested the preferences in the scincid lizards *Carlia rubrigularis* (Andersson, Krockenberger
365 & Schwarzkopf, 2010), *C. pectoralis* and *C. munda* (Valentine, Roberts & Schwarzkopf,
366 2007) for three microhabitat types differing in substrate, fully crossed with three different
367 temperatures. The lizards always selected warmer microhabitats regardless of the substrate.
368 This suggests that the relative importance of thermal and microhabitat preferences is taxon
369 specific.

370

371 ***Behavioural responses and predator-prey interactions in the thermal gradient***

372 Temperature heterogeneity and predation risk can modify thermal and microhabitat choice of
373 predator and prey individuals (Eklöv & Persson, 1995; Gvoždík et al., 2013; Mitchell &
374 Angilletta, 2009). As we have just discussed, thermal preferences of both predators and their
375 prey in a vertical thermal gradient may not be fully separable from their microhabitat
376 preferences. Previous studies also showed that the thermal preferences can change
377 dynamically in the presence of the other species (Abram et al., 2017; Angilletta et al., 2006).

378 For example, taking the refuge in cold hypolimnium is often an effective antipredator
379 strategy in fish (Čech et al., 2005; Sajdlová et al., 2018) and zooplankton (Lampert,
380 McCauley & Manly, 2003; Loose & Dawidowicz, 1994; Meester et al., 1995). This
381 behaviour gives rise to the diel vertical migration, during which the prey changes their
382 vertical position in the water column under predation risk, when stayed in their unpreferred
383 cold hypolimnium, sometimes with low oxygen level (Domenici et al., 2007; Lass et al.,
384 2000).

385 In our experiment, larvae of *S. sanguineum* in our experiment responded to predation
386 risk by moving to even deeper and colder water, which is in line with our second hypothesis.
387 The effects of predation risk on prey behaviour including their thermal preferences can also
388 be modified by prey defense traits such as escape capability. For example, slow-swimming
389 juvenile perch (*Perca fluviatilis*) typically occur in a less preferred rock habitat or in the cold
390 hypolimnion during the day and migrate to the warmer epilimnion only during night to avoid
391 predation from large piscivorous perch, while the faster-swimming roach (*Rutilus rutilus*)
392 can escape the predator and occupy the epilimnion with high predation risk even during the
393 day (Čech et al., 2005; Eklöv & Persson, 1995). Daily vertical migration as an antipredator
394 strategy is also common in zooplankton (Lampert et al., 2003; Loose & Dawidowicz, 1994).
395 This implies that the growth-survival trade off influencing microhabitat and thermal
396 preferences shifts over time. We focused on these preferences only during the day in our
397 experiment and thus cannot exclude that they prey would have moved to shallower water
398 during the night.

399 Predators may pursue prey in colder water, which would decrease their fitness due to
400 slower development if they remained in such microhabitats for longer periods of time. We
401 found that *A. cyanea* larvae shifted to deeper and colder water in the presence of the
402 ‘benthic’ prey. This suggests that the predator was motivated to approach the prey regardless
403 of temperature, which is consistent with our third hypothesis. On the other hand, frequent
404 occurrence in the upper warm layers of water is commonly related to maximization of the
405 physiological processes including feeding, growth and development to increase fitness
406 through faster metamorphosis and reproduction (Martin & Huey, 2008; Ward et al., 2010).
407 Predators thus often move to warmer water after foraging time to accelerate digestion and
408 decrease prey handling time (McPeck, 2004; Mitchell & Angilletta, 2009; Sentis et al.,
409 2012). Our experiment was not designed to observe this behaviour as we have kept the
410 predators satiated before the experiment and its duration was relatively short. Additional
411 studies with predators differing in hunger levels would be needed to explore this issue.

412 Our observed behaviour of *A. cyanea* thus corresponds to the thermal game theory
413 (Mitchell & Angilletta, 2009) and corroborates the findings of previous studies on juvenile
414 fish (Čech et al., 2005; Sajdlová et al., 2018), newt larvae (Smolinský & Gvoždík, 2012),
415 shrimps (Gal, Rudstam & Johannsson, 2004) and crayfish (Tattersall et al., 2012). Gvoždík
416 et al. (2013) findings partially varied from predictions of the thermal game theory (Mitchell
417 & Angilletta, 2009) due to an asymmetric behavioural response of the predator dragonfly
418 larvae *A. cyanea* and the prey newt larvae *Triturus alpestris*: prey presence did not affect
419 habitat choice of the predator but the predator presence initiated a thermoregulatory
420 behaviour in the prey. These partly contrasting results signify the importance of
421 understanding links between shifts in microhabitat and thermal preferences in predator-prey
422 interactions in thermal gradients to predict the consequences of climate change on freshwater
423 food webs.

424

425 ***Effect of predation risk on predator-prey distance in thermal gradient***

426 Distances between predators and prey are influenced by many factors such as visual
427 detection capabilities (Luttbeg, Hammond & Sih, 2009), predator lethality (Mitchell &
428 Angilletta, 2009), predator-prey cue intensity (Ferris & Rudolf, 2007). We found that the
429 distance between predator and average prey spatial positions was almost independent of the
430 presence of the other species, which could explain the similar distance between predators
431 and prey in both treatments. Our results are consistent with an initial fleeing response by the
432 prey, followed by a later pursuit in the water column by the predators. Nevertheless, the
433 response of the predators to prey presence was rather weak. Predators mostly did not attack
434 or hunt prey during the experiment, probably due to the fact that they were saturated before
435 the experiment. On the other hand, a sit-and-wait predator such as *A. cyanea* may stay in its
436 preferred microhabitat or hunting place to capture moving prey (Johansson & Suhling, 2004;
437 Pierce, 1988), and our results may hold across varying predator satiation levels.

438

439

440 **Conclusion**

441 Varying temperatures can influence predator and prey microhabitat preferences and
442 alter predation rates (Buckley, Ehrenberger & Angilletta, 2015; Pink & Abrahams, 2016).
443 Vertical thermal gradients can be viewed as a spatial counterpart of the gradual temporal
444 changes in environmental temperature, typically assumed in studies on the effects of global
445 warming on biota (Boukal et al., 2019; Gvoždík et al., 2013). In our experiment, we found
446 that vertical thermal gradient affects microhabitat choice of the predators but not the prey,
447 which may alter predator-prey encounter rates and trophic interaction strengths in freshwater
448 ecosystems. The difference between expected thermal preferences and microhabitat choice
449 of the prey in our study suggests that temperature is not always the key factor determining
450 the spatial distribution of individuals in thermal gradients. On the other hand, the impact of
451 behavioural responses to predation risk and prey presence on the respective thermal
452 preferences of the prey and predators was relatively small, suggesting a limited role of
453 predator and prey behaviour in the effect of warming on trophic interactions. We conclude
454 that studies using more realistic thermal environments could contribute to better predictions
455 of the future impact of climate change on species interactions, community and ecosystem
456 functioning.

457

458 **Acknowledgements**

459 We thank Šárka Otáhalová for help with collecting dragonfly larvae in the field and
460 Monika Šugerková for providing chironomid larvae. This study was supported by the Grant
461 Agency of the Czech Republic (Project number: 17-15480S). VK and ZL were further
462 supported by the Grant Agency of the University of South Bohemia (GAJU 116/2019/P).

463

464 **Author contributions**

465 ZL, VK, DSB and LG designed the experiment; ZL and VK conducted/performed the
466 experiments; VK and ZL analysed the data with additional input from DSB; ZL wrote the
467 first version of draft, VK, DSB and LG provided comments and all authors revised the
468 manuscript.

469

470

471 **References**

- 472 Abram, P. K., Boivin, G., Moiroux, J., & Brodeur, J. (2017). Behavioural Effects of Temperature on
473 Ectothermic Animals: Unifying Thermal Physiology and Behavioural Plasticity. *Biological*
474 *Reviews*, 92(4), 1859–1876.
- 475 Abrams, P. A. (2007). Habitat Choice in Predator-Prey Systems: Spatial Instability Due to Interacting
476 Adaptive Movements. *The American Naturalist*, 169(5), 581–594.
- 477 Amarasekare, P. (2015). Effects of Temperature on Consumer-Resource Interactions. *Journal of*
478 *Animal Ecology*, 84(3), 665–679.
- 479 Anderson, M. T., Kiesecker, J. M., Chivers, D. P., & Blaustein, A. R. (2001). The Direct and Indirect
480 Effects of Temperature on a Predator-Prey Relationship. *Canadian Journal of Zoology*, 79(10),
481 1834–1841.
- 482 Andersson, M., Krockenberger, A., & Schwarzkopf, L. (2010). Experimental Manipulation Reveals
483 the Importance of Refuge Habitat Temperature Selected by Lizards. *Austral Ecology*, 35(3),
484 294–299.
- 485 Angilletta, M. J., Bennett, A. F., Guderley, H., Navas, C. A., Seebacher, F., & Wilson, R. S. (2006).
486 Coadaptation: A Unifying Principle in Evolutionary Thermal Biology. In *Physiological and*
487 *Biochemical Zoology* 79(2), 282–294.
- 488 Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using
489 lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 201–210.
- 490 Beveridge, O. S., Petchey, O. L., & Humphries, S. (2010). Direct and Indirect Effects of Temperature
491 on the Population Dynamics and Ecosystem Functioning of Aquatic Microbial Ecosystems.
492 *Journal of Animal Ecology*, 79(6), 1324–1331.
- 493 Binzer, A., Guill, C., Brose, U., & Rall, B. C. (2012). The Dynamics of Food Chains under Climate
494 Change and Nutrient Enrichment. *Philosophical Transactions of the Royal Society B:*
495 *Biological Sciences*, 367(1605), 2935–2944.
- 496 Boehrer, B., & Schultze, M. (2008). Stratification of Lakes. *Reviews of Geophysics*, 46(2).
- 497 Boukal, D. S., Bideault, A., Carreira, B. M., & Sentis, A. (2019). Species Interactions under Climate
498 Change: Connecting Kinetic Effects of Temperature on Individuals to Community Dynamics.
499 *Current Opinion in Insect Science*, 35, 88-95.
- 500 Brose, U., Ehnes, R. B., Rall, B. C., Vucic-Pestic, O., Berlow, E. L., & Scheu, S. (2008). Foraging
501 Theory Predicts Predator-Prey Energy Fluxes. *Journal of Animal Ecology*, 77(5), 1072–1078.
- 502 Buckley, L. B., Ehrenberger, J. C., & Angilletta, M. J. (2015). Thermoregulatory Behaviour Limits

- 503 Local Adaptation of Thermal Niches and Confers Sensitivity to Climate Change. *Functional*
504 *Ecology*, 29(8), 1038–1047.
- 505 Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2004). Multimodel Inference. *Sociological Methods &*
506 *Research*, 33(2), 261–304.
- 507 Čech, M., Kratochvíl, M., Kubečka, J., Draštík, V., & Matěna, J. (2005). Diel Vertical Migrations of
508 Bathypelagic Perch Fry. *Journal of Fish Biology*, 66(3), 685–702.
- 509 Cham, S. (2012). *Field Guide to the Larvae and Exuviae of British Dragonflies Damselflies*
510 *(Zygoptera) and Dragonflies (Anisoptera)*. British Dragonfly Society.
- 511 Corbet, P. S. (2004). *Dragonflies: Behaviour and Ecology of Odonata*. Harley Books.
- 512 Damien, M., & Tougeron, K. (2019). Prey–Predator Phenological Mismatch under Climate Change.
513 *Current Opinion in Insect Science*, 35, 60–68.
- 514 David, M., Salignon, M., & Perrot-Minnot, M. J. (2014). Shaping the Antipredator Strategy:
515 Flexibility, Consistency, and Behavioral Correlations under Varying Predation Threat.
516 *Behavioral Ecology*, 25(5), 1148–1156.
- 517 Dell, A. I., Pawar, S., & Savage, V. M. (2014). Temperature Dependence of Trophic Interactions are
518 Driven by Asymmetry of Species Responses and Foraging Strategy. *Journal of Animal*
519 *Ecology*, 83(1), 70–84.
- 520 Dillon, M. E., Wang, G., Garrity, P. A., & Huey, R. B. (2009). Thermal Preference in *Drosophila*.
521 *Journal of Thermal Biology*, 34(3), 109–119.
- 522 Dodds, W., & Whiles, M. (2010). *Freshwater Ecology*. Elsevier.
- 523 Dolný, A., Bárta, D., & Harabiš, F. (2016). *Vážky České republiky*. Academia.
- 524 Domenici, P., Lefrançois, C., & Shingles, A. (2007). Hypoxia and the Antipredator Behaviours of
525 Fishes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1487),
526 2105–2121.
- 527 Donat, M. G., & Alexander, L. V. (2012). The Shifting Probability Distribution of Global Daytime
528 and Night-Time Temperatures. *Geophysical Research Letters*, 39(14), 1–5.
- 529 Eklöv, P., & Persson, L. (1995). Species-Specific Antipredator Capacities and Prey Refuges:
530 Interactions between Piscivorous Perch (*Perca fluviatilis*) and Juvenile Perch and Roach
531 (*Rutilus rutilus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 37(3), 169–178.
- 532 Ferris, G., & Rudolf, V. H. W. (2007). Responses of Larval Dragonflies to Conspecific and
533 Heterospecific Predator Cues. *Ecological Entomology*, 32(3), 283–288.
- 534 Gal, G., Rudstam, L. G., & Johannsson, O. E. (2004). Predicting *Mysis relicta* Vertical Distribution
535 in Lake Ontario. *Archiv Für Hydrobiologie*, 159(1), 1–23.

- 536 Gliwicz, M. Z. (1986). Predation and the Evolution of Vertical Migration in Zooplankton. *Nature*,
537 320(6064), 746–748.
- 538 Gvoždík, L., Černická, E., & Van Damme, R. (2013). Predator-Prey Interactions Shape Thermal
539 Patch Use in a Newt Larvae-Dragonfly Nymph Model. *PLoS ONE*, 8(6), e65079.
- 540 Hartig, F. (2020). DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level/ Mixed) Regression
541 Models.
- 542 Hershey, A. E., Lamberti, G. A., Chaloner, D. T., & Northington, R. M. (2010). Aquatic Insect
543 Ecology. *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates*, (pp. 659–
544 694), Elsevier.
- 545 Huey, R. B., & Slatkin, M. (1976). Cost and Benefits of Lizard Thermoregulation. *The Quarterly*
546 *Review of Biology*, 51(3), 363–384.
- 547 Hugie, D. M., & Dill, L. M. (1994). Fish and Game: A Game Theoretic Approach to Habitat
548 Selection by Predators and Prey. *Journal of Fish Biology*, 45, 151–169.
- 549 Iles, A. C. (2014). Toward Predicting Community-Level Effects of Climate: Relative Temperature
550 Scaling of Metabolic and Ingestion Rates. *Ecology*, 95(9), 2657–2668.
- 551 Johannesen, A., Dunn, A. M., & Morrell, L. J. (2014). Prey Aggregation Is an Effective Olfactory
552 Predator Avoidance Strategy. *PeerJ*, 2(1627), 1–16.
- 553 Johansson, F. (2000). The Slow—Fast Life Style Characteristics in a Suite of Six Species of Odonate
554 Larvae. *Freshwater Biology*, 43(2), 149–159.
- 555 Johansson, F., & Suhling, F. (2004). Behaviour and Growth of Dragonfly Larvae along a Permanent
556 to Temporary Water Habitat Gradient. *Ecological Entomology*, 29(2), 196–202.
- 557 Klecka, J., & Boukal, D. S. (2014). The Effect of Habitat Structure on Prey Mortality Depends on
558 Predator and Prey Microhabitat Use. *Oecologia*, 176(1), 183–191.
- 559 Kurdíková, V., Smolinský, R., & Gvoždík, L. (2011). Mothers Matter Too: Benefits of Temperature
560 Oviposition Preferences in Newts. *PLoS ONE*, 6(8), e23842.
- 561 Lampert, W. (1989). The Adaptive Significance of Diel Vertical Migration of Zooplankton.
562 *Functional Ecology*, 3(1), 21–27.
- 563 Lampert, W., McCauley, E., & Manly, B. F. J. (2003). Trade-Offs in the Vertical Distribution of
564 Zooplankton: Ideal Free Distribution with Costs? *Proceedings of the Royal Society of London.*
565 *Series B: Biological Sciences*, 270(1516), 765–773.
- 566 Lampert, W., & Sommer, U. (1997). *Limnoecology: The Ecology of Lakes and Streams*. Oxford
567 University Press.
- 568

- 569 Lass, S., Boersma, M., Spaak, P. (2000). How Do Migrating Daphnids Cope with Fish Predation
570 Risk in the Epilimnion under Anoxic Conditions in the Hypolimnion? *Journal of Plankton*
571 *Research*, 22(7), 1411–1418.
- 572 Lenth, R. V. (2018). Least-Squares Means: The R Package Lsmeans.
- 573 Lima, S. L., Mitchell, W. A., & Roth, T. C. (2003). Predators Feeding on Behaviourally Responsive
574 Prey: Some Implications for Classical Models of Optimal Diet Choice. *Evolutionary Ecology*
575 *Research*, 5(7), 1083–1102.
- 576 Loose, C. J., & Dawidowicz, P. (1994). Trade-Offs in Diel Vertical Migration by Zooplankton: The
577 Costs of Predator Avoidance. *Ecology*, 75(8), 2255–2263.
- 578 Lüdtke, D. (2017). sjPlot: Data Visualization for Statistics in Social Science.
- 579 Luttbeg, B., Hammond, J. I., & Sih, A. (2009). Dragonfly Larvae and Tadpole Frog Space Use
580 Games in Varied Light Conditions. *Behavioral Ecology*, 20(1), 13–21.
- 581 Luttbeg, B., & Sih, A. (2004). Predator and Prey Habitat Selection Games: The Effects of How Prey
582 Balance Foraging and Predation Risk. *Israel Journal of Zoology*, 50(2-3), 233–254.
- 583 Marek, V., & Gvoždík, L. (2012). The Insensitivity of Thermal Preferences to Various Thermal
584 Gradient Profiles in Newts. *Journal of Ethology*, 30(1), 35–41.
- 585 Martin, T. L., & Huey, R. B. (2008). Why “Suboptimal” Is Optimal: Jensen’s Inequality and
586 Ectotherm Thermal Preferences. *The American Naturalist*, 171(3), 102–118.
- 587 McPeck, M. A. (2004). The Growth/Predation Risk Trade-Off: So What Is the Mechanism? *The*
588 *American Naturalist*, 163(5), 88–111.
- 589 Meester, L. De, Weider, L. J., & Tollrian, R. (1995). Alternative Antipredator Defences and Genetic
590 Polymorphism in a Pelagic Predator–Prey System. *Nature*, 378(6556), 483–485.
- 591 Mitchell, W. A., & Angilletta, M. J. (2009). Thermal Games: Frequency-Dependent Models of
592 Thermal Adaptation. *Functional Ecology*, 23(3), 510–520.
- 593 Parmesan, C. (2006). Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual*
594 *Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37, 637–669.
- 595 Pierce, C. L. (1988). Predator Avoidance, Microhabitat Shift, and Risk-Sensitive Foraging in Larval
596 Dragonflies. *Oecologia*, 77(1), 81–90.
- 597 Pink, M., & Abrahams, M. V. (2016). Temperature and Its Impact on Predation Risk within Aquatic
598 Ecosystems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 73(6), 869–876.
- 599 Rall, B. C., Brose, U., Hartvig, M., Kalinkat, G., Schwarzmüller, F., Vucic-Pestic, O., & Petchey, O.
600 L. (2012). Universal Temperature and Body-Mass Scaling of Feeding Rates. *Philosophical*
601 *Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1605), 2923–2934.

- 602 R Development Core Team (2018). R: a Language and Environment for Statistical Computing. *R*
603 *Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.*
- 604 Sajdlová, Z., Frouzová, J., Draštík, V., Jůza, T., Peterka, J., Prchalová, M., Říha, M., Vašek, M.,
605 Kubečka, J., Čech, M. (2018). Are Diel Vertical Migrations of European Perch (*Perca*
606 *fluviatilis L.*) Early Juveniles under Direct Control of Light Intensity? Evidence from a Large
607 Field Experiment. *Freshwater Biology*, 63(5), 473–482.
- 608 Sanders, D., Vogel, E., Knop, E. (2015). Individual and Species-Specific Traits Explain Niche Size
609 and Functional Role an Spiders as Generalist Predators. *Journal Animal Ecology*, 84(1), 134-
610 142.
- 611 Schär, C., Vidale, P. L., Lüthi, D., Frei, C., Häberli, C., Liniger, M. A., & Appenzeller, C. (2004).
612 The Role of Increasing Temperature Variability in European Summer Heatwaves. *Nature*,
613 427(6972), 332–336.
- 614 Schmitz, O. J., Rosenblatt, A. E., & Smylie, M. (2016). Temperature Dependence of Predation Stress
615 and the Nutritional Ecology of a Generalist Herbivore. *Ecology*, 97(11), 3119–3130.
- 616 Sears, M. W., Raskin, E. M., & Angilletta, M. J. (2011). The World Is Not Flat: Defining Relevant
617 Thermal Landscapes in the Context of Climate Change. *Integrative and Comparative Biology*,
618 51(5), 666–675.
- 619 Sentis, A., Hemptinne, J. L., & Brodeur, J. (2012). Using Functional Response Modeling to
620 Investigate the Effect of Temperature on Predator Feeding Rate and Energetic Efficiency.
621 *Oecologia*, 169(4), 1117–1125.
- 622 Sentis, A., Morisson, J., & Boukal, D. S. (2015). Thermal Acclimation Modulates the Impacts of
623 Temperature and Enrichment on Trophic Interaction Strengths and Population Dynamics.
624 *Global Change Biology*, 21(9), 3290–3298.
- 625 Sih, A. (1984). The Behavioral Response Race Between Predator and Prey. *The American Naturalist*,
626 123(1), 143–150.
- 627 Sih, A., Englund, G., & Wooster, D. (1998). Emergent Impacts of Multiple Predators on Prey. *Trends*
628 *in Ecology & Evolution*, 13(9), 350–355.
- 629 Smolinský, R., & Gvoždík, L. (2009). The Ontogenetic Shift in Thermoregulatory Behaviour of
630 Newt Larvae: Testing the “Enemy-Free Temperatures” Hypothesis. *Journal of Zoology*, 279(2),
631 180–186.
- 632 Smolinský, Radovan, & Gvoždík, L. (2012). Interactive Influence of Biotic and Abiotic Cues on the
633 Plasticity of Preferred Body Temperatures in a Predator–Prey System. *Oecologia*, 170(1), 47-
634 55.
- 635 Stoks, R., Verheyen, J., Dievel, M. Van, & Tüzün, N. (2017). Daily Temperature Variation and

- 636 Extreme High Temperatures Drive Performance and Biotic Interactions in a Warming World.
637 *Current Opinion in Insect Science*, 23, 35–42.
- 638 Suhling, F., & Lepkojus, S. (2001). Differences in Growth and Behaviour Influence Asymmetric
639 Predation among Early-Instar Dragonfly Larvae. *Canadian Journal of Zoology*, 79(5), 854–860.
- 640 Suhling, F., Suhling, I., & Richter, O. (2015). Temperature Response of Growth of Larval
641 Dragonflies – an Overview. *International Journal of Odonatology*, 18(1), 15–30.
- 642 Tattersall, G. J., Luebbert, J. P., LePine, O. K., Ormerod, K. G., & Mercier, A. J. (2012). Thermal
643 Games in Crayfish Depend on Establishment of Social Hierarchies. *Journal of Experimental*
644 *Biology*, 215(11), 1892–1904.
- 645 Tittensor, D. P., Mora, C., Jetz, W., Lotze, H. K., Ricard, D., Berghe, E. V., & Worm, B. (2010).
646 Global Patterns and Predictors of Marine Biodiversity Across Taxa. *Nature*, 466(7310), 1098–
647 1101.
- 648 Uszko, W., Diehl, S., Englund, G., & Amarasekare, P. (2017). Effects of Warming on Predator-Prey
649 Interactions - a Resource-Based Approach and a Theoretical Synthesis. *Ecology Letters*, 20(4),
650 513–523.
- 651 Valentine, L. E., Roberts, B., & Schwarzkopf, L. (2007). Mechanisms Driving Avoidance of Non-
652 Native Plants by Lizards. *Journal of Applied Ecology*, 44(1), 228–237.
- 653 Vucic-Pestic, O., Ehnes, R. B., Rall, B. C., & Brose, U. (2011). Warming Up the System: Higher
654 Predator Feeding Rates but Lower Energetic Efficiencies. *Global Change Biology*, 17(3), 1301–
655 1310.
- 656 Ward, A. J. W., Hensor, E. M. A., Webster, M. M., & Hart, P. J. B. (2010). Behavioural
657 Thermoregulation in Two Freshwater Fish Species. *Journal of Fish Biology*, 76(10), 2287–
658 2298.
- 659 Woodward, G., Perkins, D. M., & Brown, L. E. (2010). Climate Change and Freshwater Ecosystems:
660 Impacts across Multiple Levels of Organization. *Philosophical Transactions of the Royal*
661 *Society B: Biological Sciences*, 365(1549), 2093–2106.
- 662 Zhang, L., Takahashi, D., Hartvig, M., & Andersen, K. H. (2017). Food-Web Dynamics under
663 Climate Change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1867).
- 664

665 **Tables**

666 **Table 1:** Plausible models of the effect of the constant temperature compared to the thermal
667 gradient on the vertical position (cm) of prey and predator individuals and the effect of
668 predator-prey interactions on water depth preferences in the thermal gradient of predator or
669 prey. Predictors: Trt1 = constant temperature vs. thermal gradient, Trt2 = presence or
670 absence of the interacting species, Time = time from start of the assay; see Methods for more
671 details. Results given as parameter estimates (mean and 95% CI) with parameter significance
672 (p). Significant effects are in bold ($p < 0.05$). Intercept = location of predator or prey in
673 constant temperature (for Trt1) or predator or prey assayed alone (for Trt2) halfway during
674 the experiment after 3.5 hrs. σ^2 = the fixed effects variance; ICC = the intraclass correlation
675 coefficient; $\tau_{00 \text{ Date}}$ = random intercept variance of date; $\tau_{00 \text{ Aquarium}}$ = random intercept variance
676 of aquarium; N_{Date} = number of experimental dates; N_{Aquarium} = number of aquaria; Marginal
677 R^2 = variance explained only by fixed effects, Conditional R^2 = total variance explained by the
678 entire model.

679

680 **Table 2:** Plausible models of the effect of predator-prey interaction on the thermal
681 preferences of predator and prey and their (hypothetical) vertical distance in the thermal
682 gradient, with parameter estimates (mean and 95% CI) and significance (p). Predictors: Trt2
683 = presence or absence of the interacting species, Trt3 = effect of the presence of the
684 interacting species on the distance, Time = time from start of the assay; see Methods for
685 more details. Significant effects in bold ($p < 0.05$). Intercept = body temperature of predator
686 or prey assayed alone (for Trt2) and vertical distance calculated from predator and prey
687 positions when assayed alone halfway during the experiment after 3.5 hrs in the thermal
688 gradient (for Trt3). For details see Table 1.

689

690

Table 1

Predictors	Predator (effect of gradient)		Predator (effect of interaction)		Prey (effect of gradient)		Prey (effect of interaction)	
	Estimates	p	Estimates	p	Estimates	p	Estimates	p
(Intercept)	16.46 (14.16 – 18.76)	<0.001	27.69 (25.58 – 29.81)	<0.001	10.86 (7.60 – 14.12)	<0.001	9.52 (7.40 – 11.64)	<0.001
Trt1	11.15 (8.18 – 14.13)	<0.001	-	-	-2.23 (-5.62 – 1.16)	0.2	-	-
Trt2	-	-	-3.06 (-4.72 – -1.40)	<0.001	-	-	-1.39 (-2.30 – -0.49)	0.003
Time	25.70 (-0.22 – 51.61)	0.05	23.12 (3.18 – 43.06)	0.02	13.26 (3.92 – 22.61)	0.005	6.20 (-4.17 – 16.56)	0.24
Time ²	-10.64 (-36.55 – 15.28)	0.42	-26.15 (-46.09 – -6.22)	0.01	6.88 (-2.47 – 16.23)	0.15	-3.07 (-13.44 – 7.30)	0.56
Trt1 * Time	-2.35 (-39.36 – 34.67)	0.90	-	-	-6.89 (-20.23 – 6.45)	0.31	-	-
Trt1 * Time ²	-15.78 (-52.79 – 21.24)	0.40	-	-	-10.03 (-23.37 – 3.31)	0.14	-	-
Trt2 * Time	-	-	18.71 (-9.49 – 46.90)	0.19	-	-	-14.63 (-29.58 – 0.32)	0.06
Trt2 * Time ²	-	-	1.39 (-26.81 – 29.58)	0.92	-	-	9.64 (-5.32 – 24.59)	0.21
Random Effects								
σ^2	89.12		51.74		11.58		14.53	
τ_{00} Date	6.16		9.78		13.83		6.28	
τ_{00} Aquarium	0		1.82		5.86		5.43	
ICC	-		0.18		0.63		0.45	
N _{Date}	23		16		23		16	
N _{Aquarium}	8		8		8		8	
Observations	357		350		385		364	
Marginal R ²	0.28		0.11		0.05		0.03	
Conditional R ²	NA		0.27		0.65		0.46	

Table 2

Predictors	Predator (effect of interaction)		Prey (effect of interaction)		Predator-prey distance	
	Estimates	p	Estimates	p	Estimates	p
(Intercept)	23.24 (22.21 – 24.26)	<0.001	14.99 (14.30 – 15.69)	<0.001	18.91 (16.74 – 21.08)	<0.001
Trt2	-1.63 (-2.91 – -0.34)	0.013	-0.48 (-0.80 – -0.17)	0.003	-	-
Trt3	-	-	-	-	0.08 (-1.31 – 1.46)	0.91
Time	5.49 (-2.42 – 13.40)	0.17	8.00 (4.31 – 11.59)	<0.001	4.80 (-11.38 – 20.98)	0.56
Time ²	-12.60 (-20.51 – -4.69)	0.002	-3.04 (-6.68 – 0.61)	0.10	-14.09 (-30.27 – 2.10)	0.09
Trt2 * Time	12.76 (1.57 – 23.94)	0.03	-4.39 (-9.64 – 0.87)	0.10	-	-
Trt2 * Time ²	-1.89 (-13.08 – 9.30)	0.74	4.35 (-0.91 – 9.60)	0.11	-	-
Trt3 * Time	-	-	-	-	22.30 (-1.92 – 46.52)	0.07
Trt3 * Time ²	-	-	-	-	-16.37 (-40.59 – 7.85)	0.19
Random Effects						
σ^2	8.14		1.79		37.74	
τ_{00} Date	3.97		0.65		6.95	
τ_{00} Aquarium	0.97		0.58		4.69	
ICC	0.38		0.41		0.24	
N _{Date}	16		16		16	
N _{Aquarium}	50		8		8	
Observations	350		364		392	
Marginal R ²	0.12		0.06		0.04	
Conditional R ²	0.45		0.44		0.27	

695

696 **Figures**

697 **Fig. 1:** Hypothesized responses of the predators (*A. cyanea*; panels a and c) and prey (*S.*
698 *sanguineum*; panels b-c) to a vertical thermal gradient in the absence (a, b - the first
699 hypothesis) and presence (c – the second and third hypothesis) of the other species. Grey
700 silhouette = hypothetical position (based on the position when assayed alone), black
701 silhouette = observed position, black arrow = microhabitat/thermal preference shift, red
702 arrows = thermal optimum of each species; blue hatching = extent of the water column
703 accessible to the individuals. For details see Methods.

704

705 **Fig. 2:** Spatial (panel a) and thermal (panel b) preferences (mean \pm SE) of *A. cyanea* (red)
706 and *S. sanguineum* (blue) larvae in experimental tanks under constant temperature (19°C)
707 and thermal gradient conditions (13.2–25.4°C), pooled over all observations during the trial.
708 Location = depth (distance from water surface). Significant differences based on the post-
709 hoc Tukey tests (*: $p < 0.05$; **: $p < 0.01$; ***: $p < 0.001$; n.s.: $p > 0.05$, see Table S2 for
710 details). Treatments: A_19 = *Aeshna* in 19 °C; A_G = *Aeshna* in thermal gradient; I_A =
711 *Aeshna* interacting with *Sympetrum* in thermal gradient; S_19 = *Sympetrum* in 19 °C; S_G =
712 *Sympetrum* in thermal gradient; I_S = *Sympetrum* interacting with *Aeshna* in thermal
713 gradient.

714

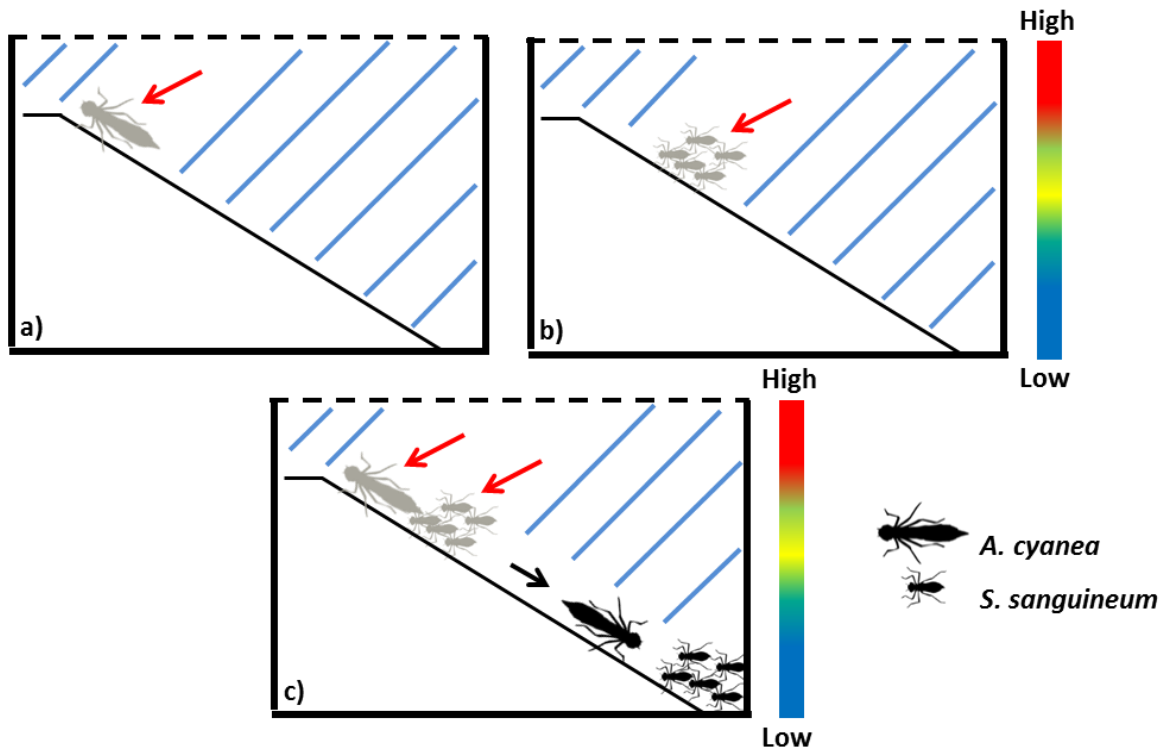
715 **Fig. 3:** Temporal changes in predator (panels a-b, e-f) and prey (panels c-d, g-h) vertical
716 microhabitat preferences in thermal gradient (panels a, c, e-h) and in constant temperature
717 (panels b-d) when assayed separately (panels a-d, e and g) and together (panels f-h). Y – axis
718 the same for panels a-b; c-d; e-f- g-h.

719

720 **Fig. 4:** Temporal changes in thermal preferences of predator (panels a-b) and prey (panels c-
721 d) when assayed separately (panels a and c) and together (panels b and d) in thermal gradient
722 and temporal changes in calculated distance (= depth difference) between predator and prey
723 in the thermal gradient when assayed separately (panel e) and together (panel f). Y – axis the
724 same for panels a-b; c-d; e-f.

725

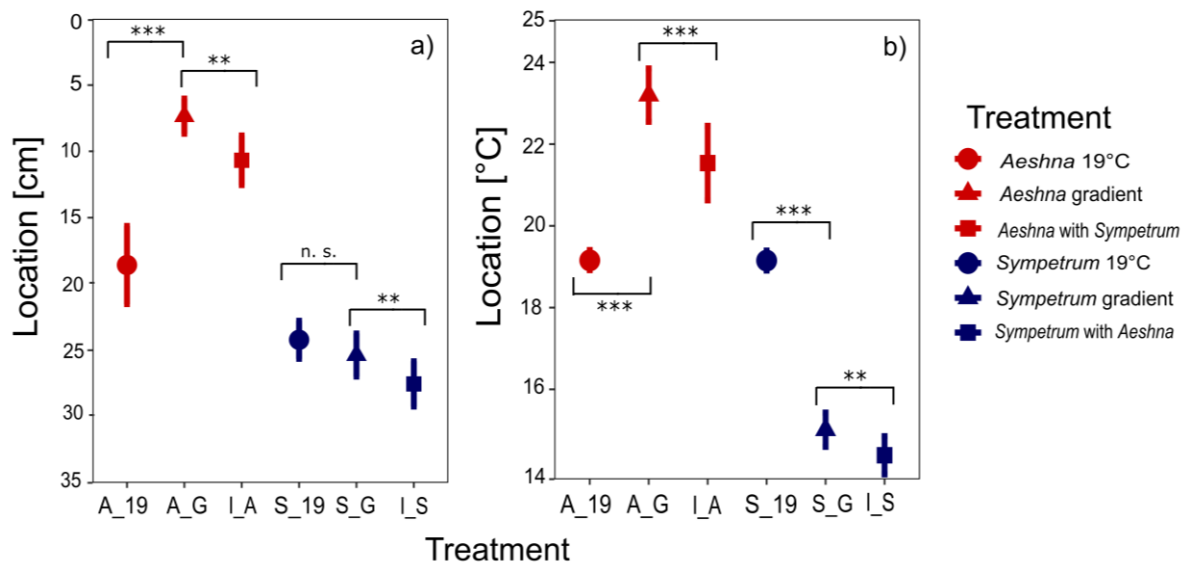
726 **Fig. 1**



727

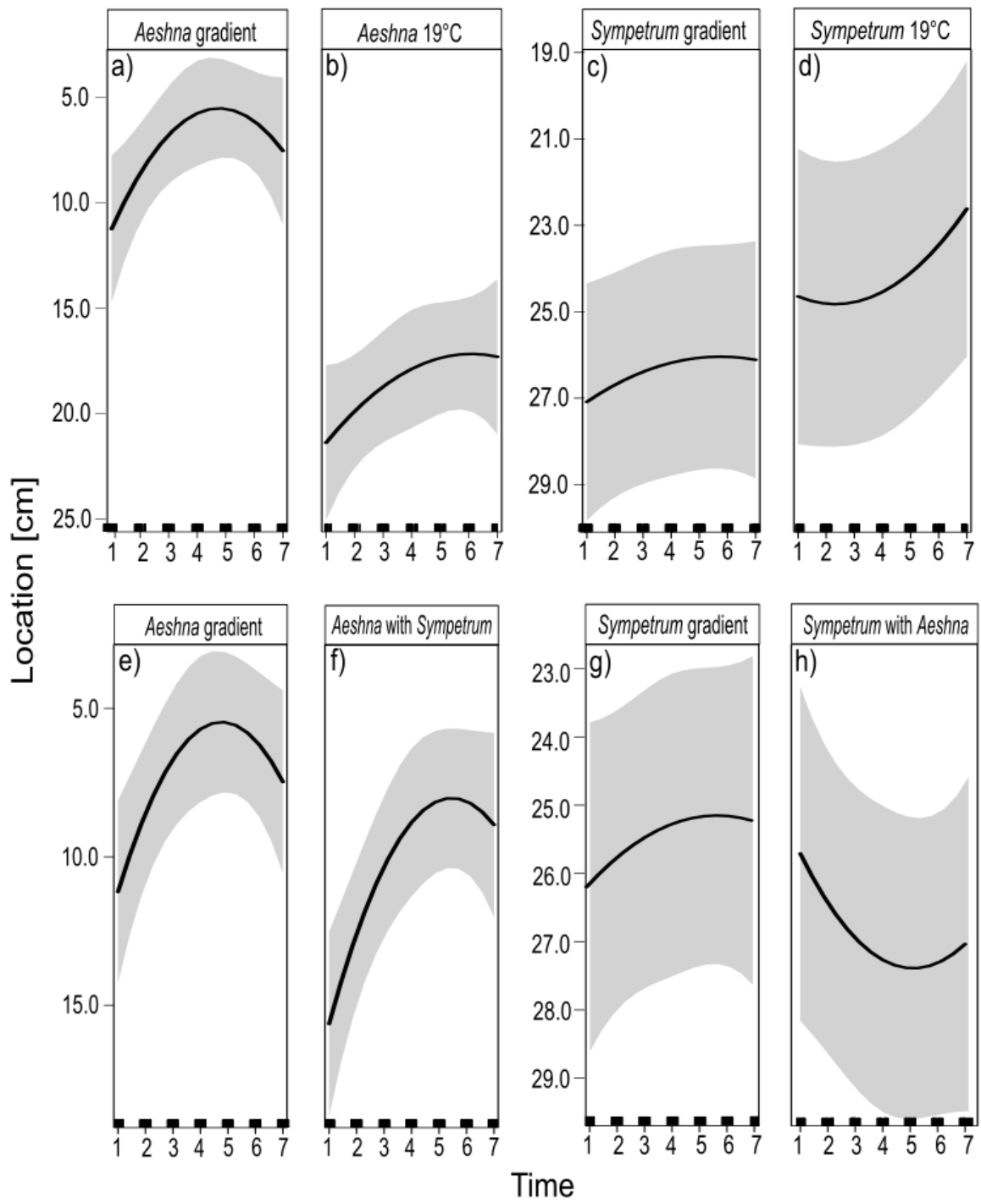
728

729 **Fig. 2**



730

731

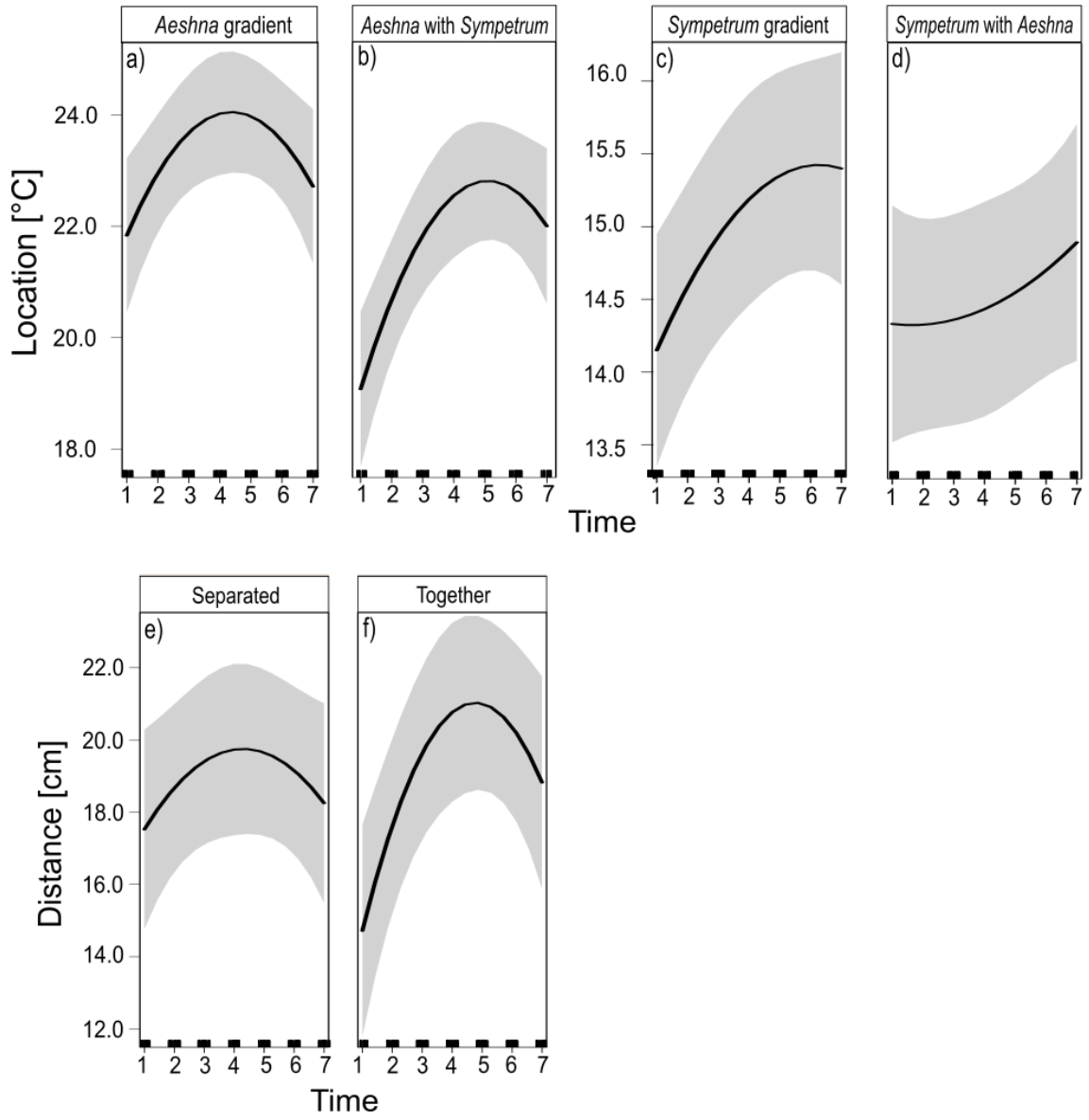


733

734

735

736 **Fig. 4**



737

738

740 **Supplementary material**

741 **Table S1:** Comparison of all models (value of ΔAIC_c , degrees of freedom df , and Akaike
 742 weight w) linking vertical position (a, b), preferred temperature (c) and distance between
 743 individuals (d) of the predators and prey to the presence or absence of the thermal gradient
 744 (a) or to the presence or absence of the other interacting species in the thermal gradient (b-d).
 745 Only fixed effect predictors shown: Trt1 = constant temperature or thermal gradient, Trt2 =
 746 presence or absence of the interacting species, Time = time from start of the assay; see
 747 Methods for more details.

a) Vertical position without the interacting species	ΔAIC_c	df	w
<i>Aeshna cyanea</i>			
Water depth ~ Trt1 * (Time + Time ²)	0	9	0.997
Water depth ~ Trt1 + Time + Time ²	11.9	7	0.003
Water depth ~ Trt1 * Time	14.3	7	<0.001
Water depth ~ Trt1 + Time	20.0	6	<0.001
Water depth ~ Trt1	30.9	5	<0.001
Water depth ~ Time	47.2	5	<0.001
Water depth ~ 1	58.2	4	<0.001
<i>Sympetrum sanguineum</i>			
Water depth ~ Trt1 * (Time + Time ²)	0	9	0.977
Water depth ~ Trt1 * Time	8.3	7	0.016
Water depth ~ Trt1 + Time + Time ²	10.4	7	0.006
Water depth ~ Trt1 + Time	12.9	6	0.002
Water depth ~ Time	15.4	5	<0.001
Water depth ~ Trt1	23.5	5	<0.001
Water depth ~ 1	26.0	4	<0.001
b) Vertical position when interacting along the thermal gradient	ΔAIC_c	df	w
<i>Aeshna cyanea</i>			
Water depth ~ Trt2 * (Time + Time ²)	0	9	0.997
Water depth ~ Trt2 + Time + Time ²	11.8	7	0.003
Water depth ~ Trt2 * Time	21.1	7	<0.001
Water depth ~ Trt2 + Time	27.9	6	<0.001
Water depth ~ Time	39.7	5	<0.001
Water depth ~ Trt2	50.8	5	<0.001
Water depth ~ 1	62.2	4	<0.001
<i>Sympetrum sanguineum</i>			
Water depth ~ Trt2 * (Time + Time ²)	0	9	0.980
Water depth ~ Trt2 * Time	8.0	7	0.018
Water depth ~ Trt2 + Time + Time ²	12.9	7	0.002

Water depth ~ Trt2 + Time	15.5	6	<0.001
Water depth ~ Trt2	18.0	5	<0.001
Water depth ~ Time	22.6	5	<0.001
Water depth ~ 1	25.1	4	<0.001

c) Preferred temperature of interacting predator and prey along the thermal gradient

	ΔAIC_c	df	w
<i>Aeshna cyanea</i>			
Temperature ~ Trt2 * (Time + Time ²)	0	9	1
Temperature ~ Trt2 + Time + Time ²	56.8	7	<0.001
Temperature ~ Trt2 * Time	68.3	7	<0.001
Temperature ~ Trt2 + Time	75.5	6	<0.001
Temperature ~ Time	89.2	5	<0.001
Temperature ~ Trt2	89.9	5	<0.001
Temperature ~ 1	103.2	4	<0.001
<i>Sympetrum sanguineum</i>			
Temperature ~ Trt2 * (Time + Time ²)	0	9	0.911
Temperature ~ Trt2 * Time	5.2	7	0.069
Temperature ~ Trt2 + Time + Time ²	8.7	7	0.012
Temperature ~ Trt2 + Time	9.6	6	0.008
Temperature ~ Time	14.4	5	<0.001
Temperature ~ Trt2	28.4	5	<0.001
Temperature ~ 1	32.9	4	<0.001

d) Distance between predator and prey

	ΔAIC_c	df	w
Distance ~ Trt2 * (Time + Time ²)	0	9	0.963
Distance ~ Trt2 + Time + Time ²	6.5	8	0.037
Distance ~ Trt2 * Time	21.8	7	<0.001
Distance ~ Trt2 + Time	29.8	6	<0.001
Distance ~ Trt2	38.8	5	<0.001
Distance ~ Time	28.9	5	<0.001
Distance ~ 1	37.9	4	<0.001

748

749

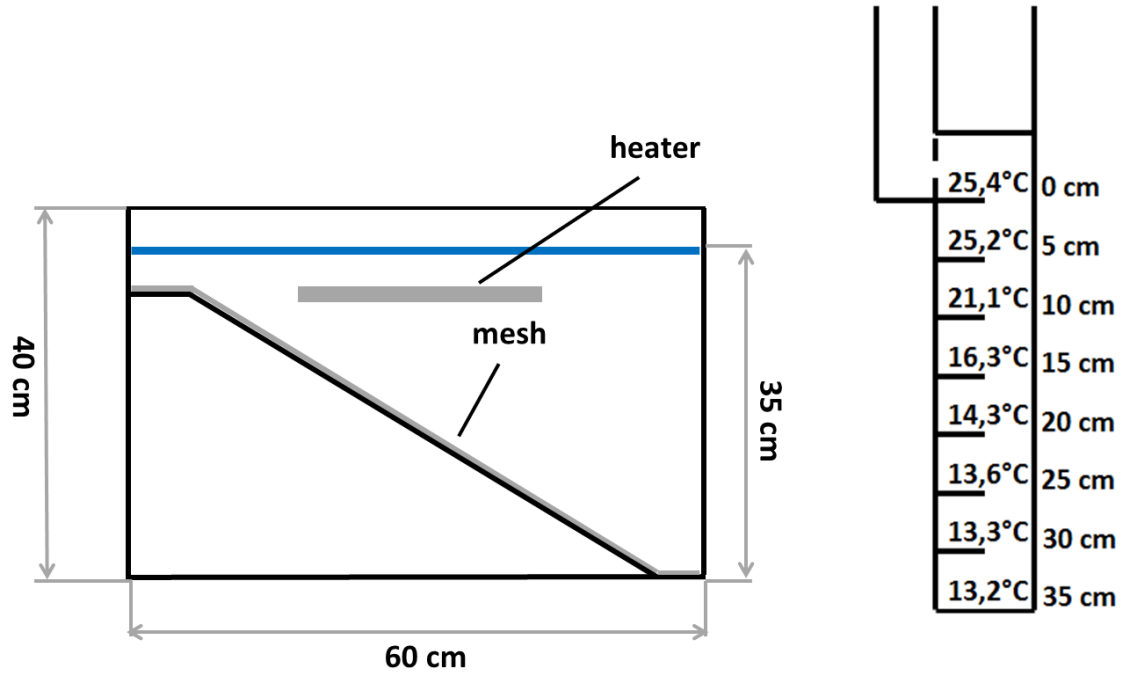
750 **Table S2:** Results of post-hoc tests from the most parsimonious LMM model. SE = standard
 751 error; DF = degrees of freedom; t = values of t -statistic. Significant values ($p < 0.05$) in bold.

Pairwise comparisons	Estimates	SE	DF	t	p
Water depth preferences (cm)					
Constant temperature vs. gradient					
<i>Aeshna</i>	-11.2	1.54	16.4	-7.26	< 10⁻⁴
<i>Sympetrum</i>	2.23	1.73	20	1.29	0.21
Only in thermal gradient					
<i>Aeshna</i> alone vs. interacting with <i>Sympetrum</i>	3.06	0.87	265	3.51	0.001
<i>Sympetrum</i> alone vs. interacting with <i>Aeshna</i>	1.39	0.46	353	3.00	0.003
Thermal preferences (°C)					
Constant temperature vs. gradient					
<i>Aeshna</i>	-11.2	1.54	16.4	-7.26	< 10⁻⁴
<i>Sympetrum</i>	4.44	0.44	20.1	10.19	< 10⁻⁴
Only in thermal gradient					
<i>Aeshna</i> alone vs. interacting with <i>Sympetrum</i>	1.59	0.40	267	4.02	< 10⁻⁴
<i>Sympetrum</i> alone vs. interacting with <i>Aeshna</i>	0.48	0.16	355	2.96	0.003
Predator-prey distance in thermal gradient					
<i>Aeshna</i> and <i>Sympetrum</i> alone vs. interacting	-0.08	0.72	384	-0.11	0.91

752

753

754 **Fig. S1:** Front (left) and side view (right) of the glass aquaria used in the experiment. Left
 755 panel: grey rectangle = heater, blue line = water surface, grey and black lines = sloping
 756 bottom covered by grey plastic mesh. Right panel: example of the thermal gradient (°C) and
 757 water depth (cm) at the positions used to score individual thermal and microhabitat
 758 preferences of the larvae. See Methods for details.



759
 760