

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE

Pedagogická fakulta

Katedra biologie a environmentálních studií

Bakalářská práce

Krytenky (Amoebozoa: Testaceolobosea) a křeménky (SAR: Euglyphida)

Lobose Testate Amoebae (Amoebozoa: Testaceolobosea)  
and Euglyphids (SAR: Euglyphida)

Adéla Fialová

Vedoucí práce: Mgr. Dagmar Říhová, Ph.D.

Studijní program: Specializace v pedagogice

Studijní obor: biologie, geologie a environmentalistika se zaměřením na vzdělávání  
– chemie se zaměřením na vzdělávání

Praha 2023

### Prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci na téma Krytenky (Amoebozoa: Testaceolobosea) a křeménky (SAR: Euglyphida) vypracovala pod vedením vedoucího bakalářské práce samostatně za použití v práci uvedených pramenů a literatury. Dále prohlašuji, že tato bakalářská práce nebyla využita k získání jiného nebo stejného titulu.

V Praze dne 10. 7. 2023

Adéla Fialová

## Poděkování

Tímto bych chtěla poděkovat paní doktorce Dagmar Říhové za cenné rady, čas a trpělivost, které mi věnovala a také za to, že mě na toto zajímavé téma navedla

.

## **ABSTRAKT**

Tato bakalářská práce se zabývá rešerší krytenek (Amoebozoa: Testaceolobosea) a křemének (SAR: Euglyphida) jakožto jednobuněčných organismů patřící mezi eukaryota. Rešerše je napsaná z ekologického hlediska. Krytenky, souhrnně označované organismy z taxonů Testaceolobosia a Filosea (Euglyphida), se vyskytují v prostředí, jako jsou rašeliniště, slané, sladké i brakické vody, vlhké půdy a rostlinné zbytky, tedy obecně ve vlhkých biotopech. Podílí se na koloběhu živin a tvoří část mikrobiální biomasy, jsou důležitou součástí ekosystému. V posledních letech se začaly používat jako bioindikátory ve studiích paleoekologie, paleohydrologie, paleoklimatu a také archeologie. Jejich výhodou je jejich vysoká abundance, schopnost vytvořit si schránku jako ochranu před vnějšími vlivy prostředí, případně možnost encystace. Dále je pro výzkum důležitý rychlý životní cyklus a specifické reakce na změny prostředí, které přináší přesné informace o analyzovaném období a prostředí. Přináší nám cenné informace o minulých klimatických podmínkách, podle kterých je možné klima a prostředí rekonstruovat, a zkoumat tak jejich vliv na současný ekosystém. Nicméně existuje diskuze ohledně jejich taxonomického zařazení, způsobená nedostatkem informací o jejich genetickém materiálu. Pokud by byly tyto informace doplněné genetickou studií, mohly by krytenky přinést další významné poznatky, vzhledem k jejich kosmopolitnímu rozšíření. V rámci této bakalářské práce byly představeny různé taxonomické čeledi na základě dostupné literatury, stejně tak byly charakterizováni vybraní zástupci.

## **KLÍČOVÁ SLOVA**

krytenky, křeménky, ekologický význam, schránka

## **ABSTRACT**

This bachelor's thesis focuses on the research of Lobose Testate Amoebae (Amoebozoa: Testaceolobosea) and Euglyphids (SAR: Euglyphida) as single-celled organisms belonging to the eukaryotes. The research is written from an ecological point of view. Amoebozoas, collectively referred to as organisms from the taxa Testaceolobosia and Filosea (Euglyphida), are found in environments such as bogs, salt, fresh and brackish waters, wet soils and plant residues, therefore generally in wet habitats. It participates in the cycle of nutrients and forms part of the microbial biomass, they are an important part of the ecosystem. In recent years, they have begun to be used as bioindicators in studies of paleoecology, paleohydrology, paleoclimate, and archeology. Their advantage is their high abundance, the ability to create a test as protection against external environmental influences, or the possibility of encysting. Furthermore, a fast life cycle and specific responses to environmental changes are important for research, which brings accurate information about the analyzed period and environment. It brings us valuable information about past climatic conditions, according to which it is possible to reconstruct the climate and the environment, and thus examine their influence on the current ecosystem. However, there is a debate regarding their taxonomic classification, caused by the lack of information on their genetic material. If this information were supplemented by a genetic study, the amoebozoa could bring other important insights, given their cosmopolitan distribution. Within this bachelor's thesis, various taxonomic families were presented based on the available literature, and selected representatives were also characterized.

## **KEY WORDS**

Testaceolobosea, Euglyphids, ecological significance, test

# OBSAH

ÚVOD .....	9
1 KRYTENKY: VÝSKYT, EKOLOGICKÁ ROLE, VÝVOJ .....	11
2 VÝZNAM KRYTENEK .....	13
2.1 Význam krytenek v paleoekologii a výhody krytenek jako bioindikátorů.....	13
2.2 Krytenky jako biologická proxy data v paleoklimatologii .....	14
2.3 Význam v paleohydrologii .....	17
3 STAVBA BUŇKY .....	19
3.1 Charakteristika schránky krytenek .....	20
4 ROZŠÍŘENÍ.....	25
5 POTRAVA.....	28
6 ROZMNOŽOVÁNÍ.....	29
7 TAXONOMIE .....	30
8 ZÁSTUPCI .....	34
8.1 Arcella dentata (Ehrenber, 1838) .....	38
8.2 Ellipsopyxis lamottei (Bonnet, 1974).....	39
8.3 Protocucurbitella danubialis (Živkovic, 1975).....	39
8.4 Centropyxis pileformis .....	40
8.5 Centropyxis trigonostoma .....	40
8.6 Centropyxis pectinata .....	40
8.7 Cyclopyxis ambigua (Bonnet a Thomas, 1960) .....	40
8.8 Diffflugia ventricosa (Deflandre, 1926) .....	40
8.9 Diffflugia bicornis (Penard, 1890).....	41
8.10 Diffflugia amphoralis (Cash a Hopkinson, 1909).....	41
8.11 Diffflugia acutissima (Deflandre, 1931).....	41
8.12 Diffflugia biconcava (Ertl, 1965).....	42
8.13 Diffflugia balcanica (Ogden a Živkovic, 1983).....	42

8.14	<i>Diffflugia acuminata</i> (Ehrenberg, 1838).....	43
8.15	<i>Diffflugia curvicaulis</i> (Penard, 1899) .....	43
8.16	<i>Diffflugia venusta</i> (Ogden, 1983).....	43
8.17	<i>Diffflugia sarissa</i> (Li Sun Tai, 1931).....	43
8.18	<i>Diffflugia curcistoma</i> .....	44
8.19	<i>Diffflugia khachmazica</i> .....	44
8.20	<i>Diffflugia immemorata</i> .....	44
8.21	<i>Diffflugia pseudoclaviformis</i> .....	44
8.22	<i>Diffflugia pyriformis</i> .....	45
8.23	<i>Diffflugia pristis</i> (Penard, 1902).....	45
8.24	<i>Diffflugia smilion</i> (Thomas, 1953).....	45
8.25	<i>Diffflugia distenda</i> (Penard, 1899) .....	46
8.26	<i>Diffflugia bicurris</i> (Gauthier-Liévre a Thomas, 1958).....	46
8.27	<i>Diffflugia urceolata</i> (Carter, 1864) .....	46
8.28	<i>Diffflugia bacilliarum</i> (Perty, 1849).....	47
8.29	<i>Nebela bohémica</i> (Taránek, 1882) .....	47
8.30	<i>Nebela collaris</i> (Ehrenberg, 1848).....	47
8.31	<i>Nebela acolla</i> (Cash a Hopkinson, 1909) .....	48
8.32	<i>Nebela aliciae</i> (Kosakyan, Gomma, Heger, Mitchell, Lara, 2013) .....	48
8.33	<i>Nebela tincta f. galeata</i> (Jung, 1936).....	48
8.34	<i>Lesquereusia nabranica</i> .....	48
8.35	<i>Lesquereusia contorta</i> .....	48
8.36	<i>Lesquereusia azerbaijanica</i> .....	49
8.37	<i>Lesquereusia macrolabiata</i> .....	49
8.38	<i>Paulinella chromatophora</i> .....	49
8.39	<i>Cyphoderia laevis</i> .....	49
8.40	<i>Sphenoderia minuta</i> .....	49
8.41	<i>Euglypha brachiata</i> .....	49

8.42	<i>Assulina scandinavica</i> .....	50
8.43	<i>Pileolus tuberosus</i> .....	50
ZÁVĚR .....		51
SEZNAM POUŽITÝCH ZDROJŮ .....		52



## ÚVOD

Krytenky, fylogeneticky známé také jako Arcellinida, Testacealobosea nebo Testacealobosia patří do superskupiny Amoebozoa. Křeménky, Euglypha, fylogeneticky patří do superskupiny SAR. Pokud je ale budeme brát z pohledu ekologického, tak jsou to organismy spadající do taxonů Testaceolobosia a Filosea (Euglyphida), souhrnně označované jako krytenky, v tomto případě se rozřazují podle jejich laločnatých nebo nitkovitých panožek (Oprávilová, Hájek, 2006). Právě z ekologického pohledu je zaměřena tato bakalářská práce. Obecně jsou to jednobuněčné organismy se schránkou patřící do říše eukaryota. Jejich historie je působivá. Existují důkazy o jejich výskytu už za dob mezozoika, což bylo před 252 až 66 miliony let (Smith et al., 2008). Vyskytují se v různorodých prostředích, jako jsou rašeliniště, brakické, sladké i slané vody a jejich sedimenty, vlhká místa a rostlinný odpad. Vykazují velkou míru adaptability na různé změny okolního prostředí a jsou tedy kosmopolitně rozšířené (Qin et al., 2011). Velkou výhodou je i to, že jsou si schopné vytvářet schránky, které jim slouží jako ochrana před nepříznivými vnějšími vlivy prostředí (Charman, 2011). Díky těmto schránkám, analýzy jejich přítomnosti, množství a druhového bohatství lze rekonstruovat minulé klimatické podmínky. Další jejich výhodou je rychlý životní cyklus nebo krátká generační doba, díky které dokáží rychle reagovat na variabilitu prostředí a poskytují tak relativně přesné informace o studovaném období a prostředí (Foissner, 2008). Pro tyto výhody mají klíčovou roli v paleoekologii, paleoklimatologii, paleohydrologii, historické hydrologii, archeologii a ve studiu trofie vody. Na rozdíl od tradičních bioindikátorů, jako jsou pylová zrna, schránky rozsivek nebo měkkýšů, výtrusy cévnatých rostlin nebo mechorosty, reagují na faktory prostředí odlišně, čehož se využívá v poslední době při výzkumu například rašelinišť (Tolonen, 1986, Medioli, Scott 1988, Gehrels et al., 2001, Charman, 2001, Booth et al., 2004, Escobar et al., 2008, Charman et al., 2008, Mitchell et al., 2008a, Ooms et al., 2011).

Rozmnožují se pomocí nepohlavního binárního dělení, což je rychlý a efektivní způsob reprodukce. Tato reprodukční strategie je dalším důvodem, proč jsou schopné tak vysoké míry adaptace a proč jsou tedy výhodné pro analýzy prostředí a klimatu (Heal, 1964, Hedley, Ogden, 1973). Získávají energii pomocí fagocytózy, což znamená, že konzumují organickou hmotu pomocí panožek (Stump, 1935, Mitchell et al., 2008a). Může se jednat o spory, bakterie, drobné řasy, menší krytenky, nálevníky, vířníky nebo hyfy mikromycet. V některých případech mohou získaný materiál používat na stavbu svých schránek (MacKinley, 1936, Clarke, 2003, Gilbert et al., 2003).

Cíle této bakalářské práce jsou následující:

1. představit význam krytenek a jejich využití ve vědních oborech, jejich stavbu a charakteristiku stavby schránek, potravu, způsob rozmnožování, taxonomii a jejich rozšíření
2. Seznámit čtenáře s vybranými zástupci krytenek podle jejich četnosti v dostupné literatuře.

Celkově lze konstatovat, že krytenky jsou fascinující skupina jednobuněčných organismů, které hrají významnou roli v oblasti ekologie a paleoekologie. Jejich schopnost adaptace, krátká generační doba, schopnost vytvářet si schránky na ochranu před vnějšími vlivy je činí zajímavými objekty studia, kterým nebyla v minulosti věnována přílišná pozornost. Studium krytenek může přinést nové a cenné poznatky nejen o minulých, ale i o současných klimatických podmínkách a jejich vlivu na ekosystémy.

# 1 KRYTENKY: VÝSKYT, EKOLOGICKÁ ROLE, VÝVOJ

Krytenky tvoří dominantní a významnou skupinu eukaryot. Mají široký výskyt a významnou roli v ekosystémech. Hojně se vyskytují na rašeliništích, kde jsou velice důležité pro koloběh živin a tvoří přibližně polovinu z celkové mikrobiální biomasy (Gilbert et al., 1998). Kromě rašelinišť se dále vyskytují ve vlhké půdě, v rostlinném odpadu, v brakické i sladké vodě. Jejich výskyt v brakické vodě je procentuálně nižší než výskyt ve sladkovodní nebo mořské vodě (Qin et al., 2011). Z jejich přirozených biotopů lze odvodit, že pro krytenky je důležitý faktor prostředí vlhkost (Clarke, 2003). Krytenky mají schopnost tvořit si schránky, které jim pomáhají v ochraně a adaptaci vůči změnám prostředí. Tato vlastnost a jejich mikroskopická velikost napomáhá jejich kosmopolitnímu rozšíření (Charman, 2001). Na druhou stranu časté odchylky v tvorbě jejich schránek, zejména tvaru, materiálu a velikosti, způsobené změnou pH, vlhkosti, dostupností materiálu na tvorbu schránek, dostupností potravy, změnou vegetace a další (Mitchell et al., 2008a), vypovídají o daném prostředí a jeho vývoji (Foissner, 2008).

Předpokládá se, že počet kosmopolitně rozšířených druhů se poměrově sníží oproti druhům vázaným na konkrétní území. Je dokonce možný nárůst hojnosti druhů vázaných na konkrétních území až o 100 % (Smith et al., 2008). Příkladem krytenek s omezeným územím je *Apodera Vas*, které se vyskytují na rašeliništích na jih od rovníku (Certes, 1989), nebo *Nebela ansata*, což je druh vyskytující se na sever od rovníku, konkrétně v Severní Americe (Heger et al., 2011, Leidy, 1879).

Vysvětlením, proč některé druhy krytenek obývají pouze jednu ze světových polokoulí, může být to, že došlo k diverzifikaci až po rozdělení prakontinentu Pangea, nebo ovlivnění přirozeného území atmosférickým prouděním, jednak se změnili klimatické podmínky a za druhé se krytenky šíří vzduchem. V dnešní době mohou být údaje o výskytu značně zkreslené především v důsledku lidského faktoru, například díky letecké dopravě. Dále změny teploty vody a množství srážek mohou ovlivňovat jejich životní cykly, stejně tak je ovlivňují intenzivní zemědělství a vysoká míra urbanizace. (Foissner, 2008, Wilkinson 2010, Wilkinson et al., 2012).

Vzhledem k jejich dlouhé evoluční historii lze krytenky považovat za velmi staré organismy. Jejich výskyt je datován až do mezozoika, tvořícího střední éru fanerozoika, tedy období před 252 až 66 miliony lety (Smith et al., 2008). Jejich stáří je jeden z důkazů jejich rychlé

adaptace na změnu prostředí. Naskýtá se tak možnost zkoumat klima Země ještě před psanými archivními záznamy.

## 2 VÝZNAM KRYTENEK

Jejich obrovské a rozmanité kosmopolitní rozšíření napomáhá zvýšení obecného zájmu o ně, především kvůli svému ekologickému významu a rychlé adaptaci. Pozitivní vliv na rozšíření své popularity mezi vědce má i to, že se vyskytují ve vodním prostředí v hojném počtu. Například pro paleoekologii je důležité také to, že jsou zachované jejich schránky v sedimentu již z holocénu (Patterson et al., 1985, Warner, 1990). Kromě těchto vlastností jsou užitečné pro vědu jejich krátkým životním cyklem, protože tak lépe a rychleji než rostliny, vypovídají o změně prostředí, většinou v rámci dnů až týdnů (Beyens, Meisterfeld, 2001). Dále jsou užitečné jejich ekologickými preferencemi, díky nimž můžeme zkoumat i vzdálenější oblasti od místa výzkumu, kdy na rozdíl od spor rostlin nabízejí přesnější informaci o dané oblasti. Je to především díky tomu, že odpovídají na faktory prostředí jinak než tradičně používané indikátory, jako jsou pylová zrna, výtrusy zbytky cévnatých rostlin a mechorostů a schránky měkkýšů nebo rozsivek (Booth, Zygmunt, 2005, Mitchell et al., 2008). V neposlední řadě jsou důležité jejich schránky, respektive jejich morfologie, která je velice různorodá. Pomocí krytenek můžeme zkoumat paleoekologii, paleoklimatologii, paleohydrologii, hydrologii, trofii vod, průběh změny výšky mořské hladiny (Tolonen, 1986, Medioli, Scott 1988, Gehrels et al., 2001, Booth et al., 2004, Escobar et al., 2008, Charman et al., 2008, Ooms et al., 2011).

### 2.1 Význam krytenek v paleoekologii a výhody krytenek jako bioindikátorů

Nejčastěji se krytenky využívají ve výzkumu paleoekologie, a proto se právě na ni zaměříme. Paleoekologie zkoumá vývoj krajiny za dob minulých, zejména se cílí na měnící se podmínky krajiny v období čtvrtohor. Nejen pomocí výzkumu krytenek je možné získat informace o přírodních podmínkách za období až několik tisíc let zpátky a je možné tyto podmínky rekonstruovat (Charman 2001). Již zmíněné výhody, že na jejich schránkách se projevuje variabilita prostředí, dále častá abundance dosahujících vysokých hodnot, rovněž jako diverzita a krátká generační doba, tedy rychlá adaptace na změny v okolím prostředí, reakce na jiné faktory než ostatní klasická bioindikátory, čímž poskytují informace o přesném místě, odkud byl vzorek odebrán, z nich dělají výhodné bioindikátory a paleoindikační organismy (Mitchell et al., 2008a). I přes tyto výhody se krytenky až do nedávné doby téměř nevyužívaly, spíše se v paleoekologii objevovaly výzkumy založené na analýze schránek dírkonošců, rozsivek, měkký a zbytků rostlin (Charman, 2001).

Data získaná pomocí těchto paleoindikačních organismů vytváří tzv. *transfer functions*, což je velmi využívaná metoda paleoekologie popisuje vztah jednotlivých druhů a variability prostředí pomocí statistiky. Tyto hodnoty jsou dále porovnávány mezi sebou v závislosti na čase (Mitchell et al., 2008a). U metody *transfer functions* jsou možné dva přístupy: *single proxy transfer functions*, využívající data založená na jednom paleoindikačním organismu, a *multi proxy transfer functions*, využívající data z více paleoindikačních organismů, přičemž je ale vhodné tyto přístupy kombinovat, a to pro získání přesnějších informací (Mitchell et al., 2013). Podle informací z *transfer functions* lze odvodit změny v DWT (vysvětleno níže), a díky nim je možné rekonstruovat klimatické podmínky z daného období. Tato metoda je založena na poměru výparu a srážkami, často spojeném se změnou klimatu (Mitchell et al., 2008a). Vzácně můžeme díky nim získat informaci o změnách pH na minerotrofních biotopech (obsahují hodně podzemní vody, přijímají vodu s vysokým množstvím minerálních látek) a jejich případnou rekonstrukci (Lamentowicz, Mitchell, 2005, Mitchell et al., 2013). Informace o biotopech syčených podzemní vodou v hojné míře z paleoekologických studií téměř nedostaneme, za prvé kvůli vyšší míře dekompozice (Jauhiainen 2002, Hájková et al., 2012), za druhé kvůli jiné závislosti na klimatu z důvodu komplexnější hydrologie (Payne 2011).

## 2.2 Krytenky jako biologická proxy data v paleoklimatologii

Paleoklimatologie je věda zkoumající klima během geologické minulosti, zaměřuje se na jeho studium a popis. Konkrétně se orientuje na období předinstrumentální (Bradley, 1999). Nahlíží na variabilitu klimatu z dlouhodobého hlediska, tzv. proxy data jí napomáhají k pochopení klimatických změn i jejich souvislost se změnou ekosystémů a lidské společnosti (Mock, 2007). Proxy data jsou nepřímé údaje z informací zachovaných v přírodních archivech, tedy ledovcích, stromech a sedimentech. Poskytují informace o období, ze kterého ještě nejsou psané záznamy na rozdíl od instrumentálních dat. Současná otázka je, jestli globální oteplování zapadá do dlouhodobého kontextu klimatu nebo je způsobeno pouze antropogenním vlivem (Gornitz, 2009). Právě proxy data nám přinášejí informace o přírodních podmínkách z dob minulých a musí podléhat kalibraci, tedy musí se porovnat nepřímé údaje proxy dat s referenčními daty (data které známe s určitostí a jsou z přítomnosti), díky které je možné určit míru závislosti proxy dat na klimatu a jeho změnám (Bradley, 1999).

Nejvíce se využívají čtyři kategorie informací, a to z glaciologických zdrojů, tedy z jader ledovců, z biologických zdrojů, tedy z pylových analýz a převážně z letokruhů stromů, z geologických zdrojů, z mořských a suchozemských sedimentů a z historických zdrojů. S tím souvisí i 4 kategorie paleoklimatologických indikátorů, jmenovitě mineralogické, paleontologické, geofyzikální a geochemické (Gornitz, 2009).

Krytenky se řadí mezi biologické proxy data neboli řečeno jednoduše biologický materiál. Poskytují informace za poslední desetiletí až staletí o změnách klimatu a jeho variabilitě (Birks et al. 2010). Nejvíce ceněná je jejich schopnost rychlé adaptace na změnu prostředí (Bradley, 1999).

Paleoklimatologie využívá 3 principy na rekonstrukci tehdejšího klimatu. Za prvé princip indikačních taxonů, který využívá většinou více indikačních druhů, které jsou mezi sebou porovnávány. Musí se jednat o indikační druhy, u kterých známe jejich faktory rozšíření a jejich současné podmínky pro výskyt v přírodě (maximální nebo minimální teplota, slunné nebo stinné místo, průměrné teploty měsíců apod.), jinak je analýza velice komplikovaná a musí se hledat co nejvíce podobných indikačních druhů, které se mezi sebou kombinují (Birks et al., 2010). Za druhé princip využití transferové funkce neboli kalibrační funkce, která využívá známé informace o faktorech ovlivňujících rozšíření současných druhů a z těchto informací vytváří statistický model. Jedná se o využití metody extrapolace, tedy využití známé zkušenosti na zatím neznámou oblast nebo k doplnění nedostatečných informací, v tomto případě, pokud je fosilní záznam neúplný (Birks et al., 2010). Za třetí princip moderních analogů fosilních společenstev, které pracují na základě shlukování fosilních společenstev do celků a hodnotí je jako relativní zastoupení všech taxonů. Dále se snaží najít současný vzorek, který je možný pokládat za ekvivalent fosilního vzorku a tím je považováno paleoklima za ekvivalentní dnešnímu klimatu. Nakonec se získaná data zprůměrují a využívají k rekonstrukci paleoklimatu (Birks et al., 2010). Ve většině případů se všechny 3 typy principů kombinují, aby paleoklimatologové dostali co nejpřesnější a nejkompaktnější data.

### **Porovnání získávání dat pomocí různých biologických materiálů**

Kůra, dřevo, listy, pupeny, semena, plody, kutikuly atd., souhrnně makrofosílie umožňují identifikaci na vysoké taxonomické úrovni. Kvůli jejich hmotnosti nedochází ke snadnému přemístění a vypovídají tak přímo o prostředí, odkud byly vzorky odebrány. Makrofosílie mohou být zachovány pouze v místech, kde je umožněna humifikace (rozklad organických

látek za vzniku humusu) a ulmifikace (zbytky organických látek se mění na rašelinu), nejčastěji na rozhraní dvou biogeografických území (Bradley, 1999). Společně s makrofosíliemi se často zkoumají pylová zrna, která jsou ale na rozdíl od makrofosílií unášena větrem, vodou a pomocí živočichů ve větším dosahu. Nicméně jsou unášena maximálně 500 m (Bradley, 1999) až 200 km (Prentice, 1985) od původního místa a podle vzdálenosti se dělí lokální (do 20 m), extralokální (20 m až 2 km), regionální (2 až 200 km) a extraregionální (více jak 200 km) (Prentice, 1985). Následně se ukládají do terestrických nebo sladkovodních a mořských sedimentů, čímž je umožněno uchování informace o klimatu až po dobu tisíců a milionů let, tím pádem se stává pyl součástí fosilního záznamu (Kneller, 2009).

Při využití pylové analýzy je nutné izolovat klimatický signál a odstranit klimatický šum, tedy zvolit vhodné měřítko z hlediska prostoru a času. Změny prostředí nejsou totiž samozřejmě závislé pouze na klimatu, ale jsou ovlivňovány i přírodními katastrofami nebo antropogenním vlivem (Bradley, 1999). Rekonstrukce klimatu je založena na vlastnosti pylových zrn – pylová zrna podobných druhů se morfologicky podobají. Na rozdíl od makrofosílií nevypovídají pylová zrna o vysokém taxonomickém rozlišení, umožňují identifikaci pouze v rámci rodu nebo čeledi (Bradley, 1999, Seppä, Bennett 2003). Při odběru pylových zrn se sedimentu se využívá kyselina chlorovodíková, kyselina sírová a kyselina fluorovodíková, dále se pomocí acetolýzy (rozklad přebytečného organického materiálu pomocí hydroxidu draselného, kyseliny chlorovodíkové, kyseliny octové a kyseliny sírové) získávají jednotlivá zrna, které se počítají a zkoumají pod mikroskopem. Díky známé pylové koncentraci jednotlivých segmentů získávají paleoklimatologové procentuální obsah pylu ve vzorku, z něhož je možné vytvořit pylový diagram (Bradley, 1999).

Další možným způsobem, jak získat informace o klimatu, je pomocí hmyzu. Ten nejvíce reaguje na změny teplot a podobně jako u pylových zrn využíváme jeho vlastnost shlukovat se do skupin v sedimentech nebo rašelině. Pokud se objeví shluk ve vrstvě sedimentu o známém stáří a odpovídá shlukování současného společenství, tak je možné odvodit klimatické podmínky (Elias, 2006). Hmyz se vyznačuje výhodou rychlosti adaptace, jednotlivé druhy totiž zmenšují nebo zvětšují svá teritoria na základě klimatických podmínek, na rozdíl od rostlin to zvládá relativně rychle (Coope, Broghy, 1972, Bradley 1999). Paleoklimatologie nejvíce využívá pakomáry, konkrétně jejich larvy uložené v sedimentech (Birks et al., 2014), pomocí nich lze vyvodit informace o teplotě vody



a vzduchu, znečištění těžkými kovy, hloubku jezera, objem fosforu a chlorofylu- $\alpha$  ve vodě a salinitu a kyselost vody (Velle et al., 2005). Kromě pakomárů jsou využíváni například mravenci, vosy, chrostíci a fosilie brouků (Bradley, 1999).

Pro mou bakalářskou práci je nejvýznamnější způsob získávání dat o klimatu pomocí sladkovodních a mořských organismů. Jedná se například o plankton, rozsivky, mřížovce, dírkonošce, korály, perloočky nebo krytenky. Tyto organismy v největší míře reagují na teplotu, salinitu, množství živin, kyslíku, vodíku, uhlíku a jiných stopových prvků (Bradley 1999, Gilooly, Dodson, 2000, Rautio, 2007, Dowsett, 2009).

### **2.3 Význam v paleohydrologii**

Paleohydrologie je věda zkoumající vodní režim a jeho změny pomocí proxy dat (Lane et al., 2011). Přináší nám poznatky o parametrech vodních toků, zabývá se otázkou, do jaké míry bylo ovlivnění hydrologických a klimatických podmínek způsobeno přirozeně a do jaké míry bylo způsobeno antropogenními vlivy, dále je schopna objasnit některé historické události a je nápomocna archeologickým výzkumům (File, 1991, Acot, 2005). Odlišnost od historické hydrologie je oblast zájmu, paleohydrologie se zaměřuje na období prehistorické, ze které neexistují psané historické záznamy a historická hydrologie se zaměřuje na novější období, ze které již archivní záznamy existují (Britannica online encyclopedia, 2012). Mezi archivní záznamy se řadí psané záznamy o výkyvech počasí, o výnosech zemědělců o povodních, ale i kulturní prameny, jako kalendáře, obrazy, pranostiky (Kakos, 1977, Kynčil, 1982, Svoboda et al., 2003).

Nicméně obě tyto vědy se snaží předpovídat budoucí klima na základě jejich poznatků o závislosti klimatu na hydrologických veličinách, často za pomoci metody extrapolace (Solomon et al., 2007). K dosažení nutných informací k výzkumu se využívají analýzy pylových zrn, dendrochronologie dřevin, vrstvy ledovců a vrstvy sladkovodních i mořských sedimentů (Solomon et al., 2007). Současná technologie počítačových simulací a umělé inteligence dokáže s pomocí těchto předpovědí vytvořit například trendy periodicity povodní a povodňových průtoků, které mohou být využity ve vodohospodářské praxi (Jarret, 1991, Dreyfus, 1994, Fenske, 2003).

K datování zkoumaných proxy dat v posledním století hojně využívá radiouhlíková metoda, díky které je možné určit stáří vzorků (Thordycraft et al., 2003). Je založena na schopnosti uhlíku  $^{14}\text{C}$  neustále se doplňovat do všech organismů v průběhu času, jelikož se neustále vytváří díky kosmickému záření. To znamená, že když organismus odumře, přestane se u něj

doplňovat hladina uhlíku  $^{14}\text{C}$  a pomocí poločasu rozpadu, což je doba, za kterou se rozpadne polovina původního počtu jader (u uhlíku  $^{14}\text{C}$  je to 5 730 let), je možné určit datum úmrtí analyzovaného organismu (Livingston, 2003). V případě, že chceme zajistit rekonstrukci prostředí z hlediska jeho vlhkosti a teploty vody, je vhodné využít analýzu stabilních izotopu kyslíku  $^{18}\text{O}$  ze sladkovodních fosilií (Anderson, Rosenbaum, 2007). Ta je založena na vlastnosti kyslíku  $^{18}\text{O}$  zvyšovat svůj obsah v tělech sladkovodních organismů při zvyšování výparu v prostředí, zejména v období tepla (Edwards, McAndrews, 1989). Nejnovější metoda paleohydrologie je založena na výzkumu izotopu vodíku  $^2\text{H}$ , neboli deuteria. Ta funguje na závislosti výskytu deuteria v tuku sladkovodních i terestrických organismů a změn prostředí (Sachse et al., 2012).

### 3 STAVBA BUŇKY

Krytenky jsou tvořené jednou eukaryotickou buňkou. Uvnitř nalezneme mikrotubuly a mikrofilamenta, samozřejmě jádro a další organely v cytoplazmě. Od vnějšího okolí je oddělena semipermeabilní cytoplazmatickou membránou. Na jejím povrchu se nachází schránka (Vojtková, 1988).

Cytoplazma je rozdělena na homogenní, která je vnější a více hustá, a heterogenní, která je vnitřní a méně hustá. Právě z cytoplazmy vystupují pseudopodia, ať už se jedná o retikulopodia, lobopodia nebo filopodia, a vystupují skrze pseudostom, což je ústní otvor schránky, do vnějšího prostředí. Z cytoplazmy rovněž vznikají epipodie, což jsou výběžky sloužící k přichycení buňky na povrch schránky (Ogden, Hedley 1980, Vojtková 1988).

Jádro může obsahovat jedno i více jadérek, jeho povrch tvoří dvojité membrány s póry. Navazuje na něj endoplazmatické retikulum, tvořené trubičkovitými útvary. Endoplazmatické retikulum se rozlišuje na hladké a drsné. Na drsném dochází k syntéze proteinů, na hladkém dochází k syntéze lipidů. Obě tyto látky jsou dále upravovány v Golgiho aparátu, který je tvořen soustavou diktyozomů, sloužící k následné úpravě látek z endoplazmatického retikula, a měchýřků, sloužící k roznášení již upravených látek po buňce (Smith et al., 2008).

Mitochondrie zabezpečují buněčné dýchání. Vzniká při něm energie, která dopuje životní cykly v buňce (Smith et al., 2008).

Kontraktilní vakuoly mají osmoregulační funkci, to znamená, že odstraňují z buňky vodu a metabolity v ní obsažené, resp. rozpustné. Fungují na základě systoly a diastoly, tedy opakovaným smršťováním a naplňováním, přičemž diastola trvá delší dobu. Vakuoly vytváří celý svůj systém, složený z centrální vakuoly sběracích váčků. Potravní vakuoly se vyskytují blízko ústní otvoru, pseudostomu, a jejich obsahem je pohlčená potrava. Odtud jsou živiny vstřebávány do cytoplazmy, o zbytek, nestrávenou potravu, se postarají peroxizomy (Smith et al., 2008).

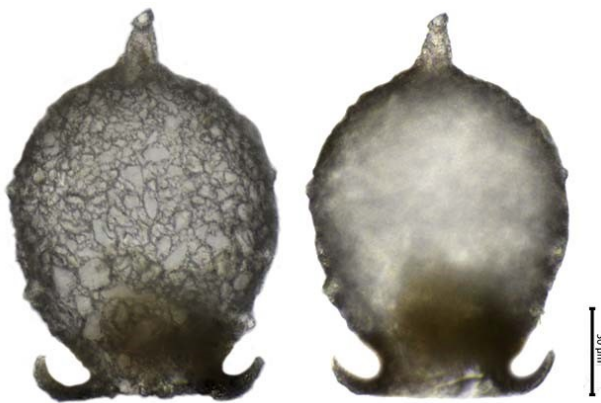
Peroxisomy slouží buňce k rozkladu potravy. Fungují na základě oxidačních enzymů, které obsahují. Jelikož se podílí na oxidaci karbohydrátů, tak také přispívají buňce tvorbou energie. Nestrávená potrava buď jde pryč z buňky nebo se používá ke konstrukci schránky dceřiné buňky (Smith et al., 2008).

### 3.1 Charakteristika schránky krytenek

Schránky jsou pro krytenky forma ochrany. Chrání je před mechanickým poškozením, vyschnutím a dalšími vlivy prostředí, nebo i predátory. Jak již bylo zmíněno výše, schránka má ústní otvor pseudostom. Jedná se nejčastěji o jednodukovitou schránku pouze s jediným pseudostomem. Samozřejmě najdeme i výjimky, ať už mají perforovanou přepážku mezi hlavní částí schránky a krčkem, což se vyskytuje u rodů *Lagenodifflugia* a *Pontigulasia*, nebo mají otvory dva, každý na opačné straně (tzv. protistojné otvory), což se vyskytuje u rodu *Amphitrema* a druhu *Archerella flavum* (Smith et al., 2008). Velikost schránek se pohybuje v rozmezí 5 až 300  $\mu\text{m}$ . Jednotlivé druhy jsou charakterizovány pomocí jejich velikosti, ale již zmíněná obrovská variabilita způsobuje to, že existuje mnoho variant lišících se převážně ve velikosti stejného druhu (Smith et al., 2008).

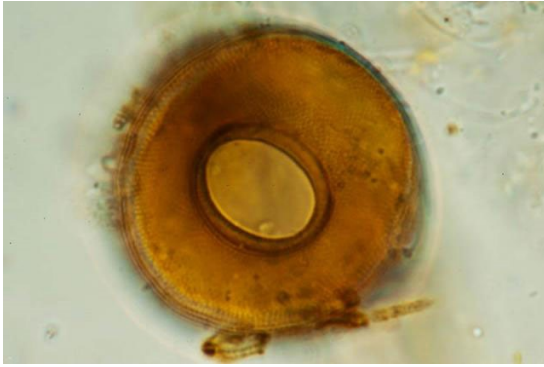
Morfologie schránek je velmi různá. Schránky se liší tvarem, stavebním materiálem, velikostí, která se běžně pohybuje od 5–300  $\mu\text{m}$ , existencí nebo neexistencí výrůstků nebo trnů (Smith et al., 2008). Podle tvaru a umístění ústního otvoru můžeme rozdělit schránky do čtyř skupin – akrostomní, centrostomní, plagiostomní a kryptostomní.

**Akrostomní schránky** mají tvar hrušky, pseudostom je nejčastěji umístěn v užší části apikálně. Můžeme je vidět např. u rodů *Difflugia*, *Heleopera* nebo *Euglypha*.



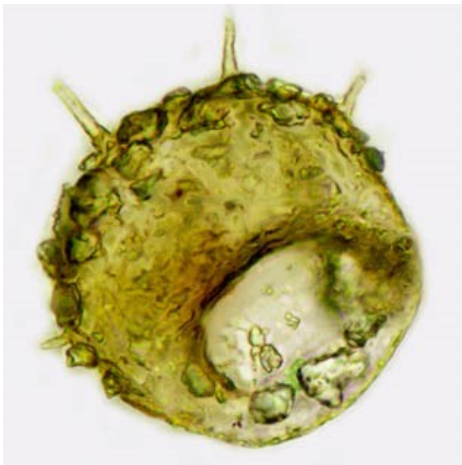
Obr.1: Akrostomní schránka - *Difflugia urceolata* var. *olla*, Naardermeer, 2022 (Siemensma, 2022)

**Centrostomní schránky** mají tvar koule, pseudostom je na ventrální straně buňky a je umístěn centrálně. Příklad je např. rod *Arcella* nebo *Cyclopyxis*.



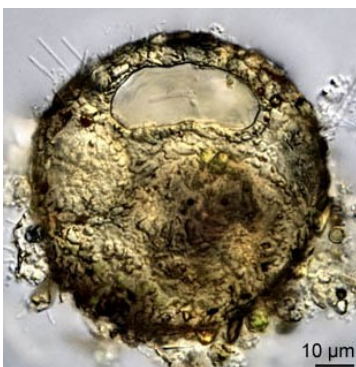
Obr.2: Centrostomní schránka – *Arcella excavata*, Nizozemí, 2022 (Siemensma, 2022)

**Plagiostomní schránky** mají tvar válce nebo koule. Pseudostom je opět na ventrální straně buňky, tentokrát blízko okraje. Příkladem může být např. rod *Centropyxis* nebo *Trinema*.

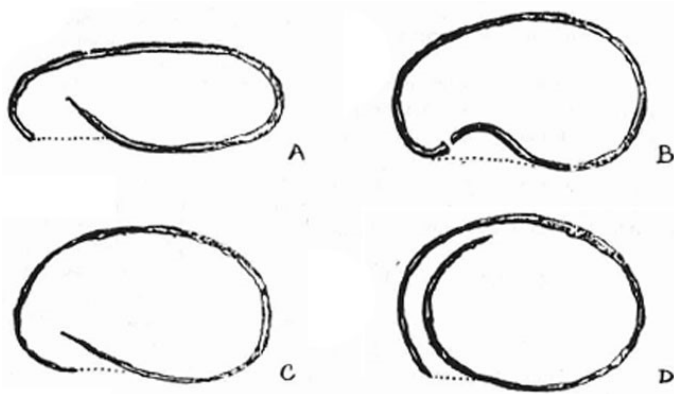


Obr.3: Plagiostomní schránka – *Centropyxis aculeata* (Siemensma, 2023)

Poslední typem schránky je typ **kryptostomní**, má tvar opět válce nebo koule. Rozdíl je v tom, že pseudostom je zanořený dovnitř do schránky. Příkladem je rod *Plagiopyxis* (Beyens, Meisterfeld, 2001, Bobrov, Mazei 2004).



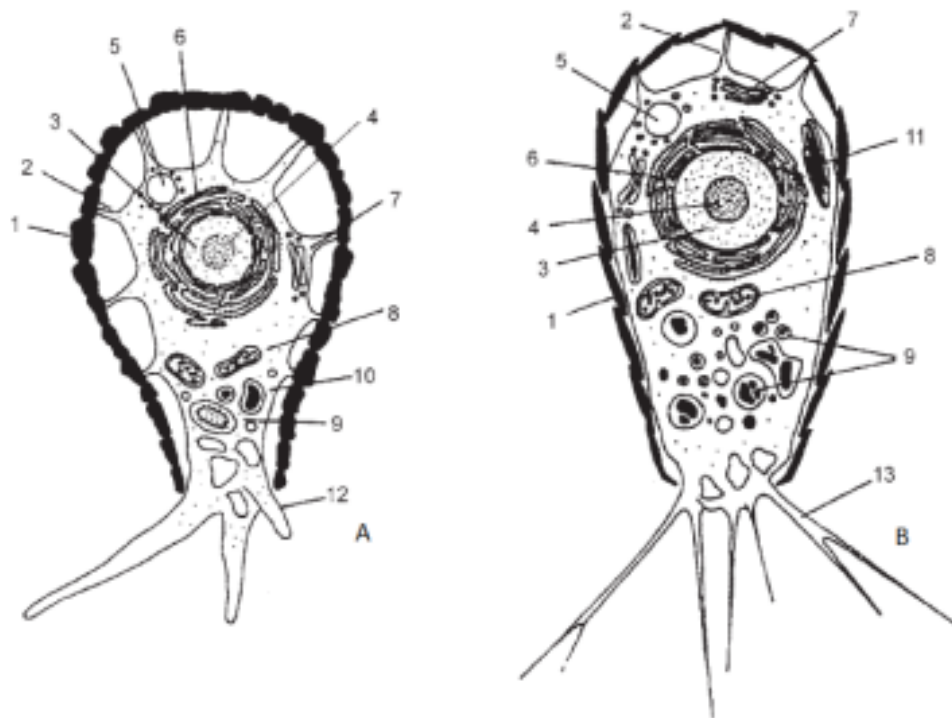
Obr.4: Kryptostomní schránka – *Plagiopyxis labiata* (Siemensma, 2021)



Obr.5: Zanoření pseudostomu. A – *plagiopyxis labiata*, b – *Plagyopyxis penardi*, c – *Plagiopyxis declivis*, d – *Plagiopyxis callida* (Gauthier-Liévre, Thomas, 1958)

Schránky krytenek můžeme kromě tvaru rozlišovat i podle obsahu, respektive použití stavebního materiálu. Můžou být tvořeny za prvé z křemičitých nebo vápenitých materiálů, idiosomat. Idiosomata můžou mít různý tvar, kulaté, oválné, tyčinkovité nebo čtvercovité destičky uložené v organickém cementu. Pokud je vrstva organického cementu vyšší, je schránka odolnější vůči rozkladu a může být přetrvávána v pylových zrnech, jako například rod *Assulina* ze superskupiny SAR (Payne et al., 2012).

Za druhé mohou být tvořeny z nerostných úlomků, xenosomat. Z okolí mohou využít například pylová zrna, zrnka písku, schránky rozsivek nebo destičky ze schránek jiných krytenek. Jedná se o schránky aglutinované, tedy slepené. Jednotlivé komponenty jsou slepené pomocí organického cementu (Ogden, Hedley 1980). Za třetí může být schránka tvořena pseudochitinovým materiálem, tedy organickou bílkovinou. V tomto případě může být z jedné homogenní vrstvy nebo z více stavebních bloků (Charman et al., 2000). Na výzkumu paleoekologie se nejvíce podílejí právě schránky z idiosomat. Tento typ schránek se v rašeliništích relativně snadno rozkládá, záleží pak na typu rašeliniště, jaká je míra zachování. Liší se u ombrotrofních rašeliništích, tedy vystupujících nad okolní terén a přijímající pouze vodu ze srážek, a minerotrofních rašelinišť, obsahující terénní deprese, přijímající tedy vodu z půdy (Mitchell et al., 2008b).



Obr.6: Obecná stavba těla krytenky: A) zástupce z řádu Arcellinida (*Diffugia* sp.), B) zástupce z řádu Euglyphida (*Euglypha* sp.); 1) schránka, 2) epipodie, 3) jádro, 4) jadérko, 5) kontraktilní vakuola, 6) endoplazmatické retikulum, 7) diktyozom, 8) mitochondrie, 9) potravní měchýřky, 10) měchýřek s xenosomaty, 11) měchýřek s idiosomaty, 12) lobopodie, 13) filopodie. Převzato z publikace MAZEI & TSYGANOV (2006).

Podle Mitchella et al. (2008b) se mohou krytenky rozdělovat do skupin. První jsou krytenky, které si tvoří schránku pouze z bílkovinné hmoty. Pro jejich schránky jsou charakteristické žluté barvy až bezbarvost a průsvitnost. Jedná se například o rody *Arcella* nebo *Hyaloshenia*. Další skupinu tvoří krytenky s idiosomatickou schránkou, které využívají vylučovanou hmotu jako organický cement a v ní jsou pravidelně uspořádána idiosomata, která si samy krytenky syntetizují. Idiosomata mohou být křemičitého původu, jako mají například rody *Euglypha* nebo *Trinema*, nebo vápenitého původu, jako například rod *Paraquadrulla*. Některé druhy mohou mít i silný organický povlak na povrchu schránky, příkladem je rod *Assulina*. Třetí skupinu tvoří krytenky, které využívají materiál dostupný v okolí a pokrývají jím svůj povrch v podobě xenosomat, například rody *Diffugia*, *Centropyxis*, *Cyclopyxis*. Rod *Nebela* využívá pro tvorbu svých xenosomat idiosomata kořistí.

Ve většině případů platí, že suchozemské druhy jsou menší než vodní (Wanner, 1999, Mitchell et al., 2008a, Yang et al., 2010). U skupiny Lobosea bychom našli menší variabilitu než u skupiny Filosea (Bobrov, Mazei, 2004).

Se zvyšující se vlhkostí v okolí se zvyšuje pravděpodobnost výskytu ostnů na schránkách, případně se zvyšuje jejich počet (Bobrov et al., 1999). Jak je již zmíněno výše, tvar schránek krytenek může být velice různorodý. Záleží převážně na podmínkách okolního prostředí, krytenky se vlastně adaptují pomocí změn schránky (Wanner, Meisterfeld, 1994, Wanner, 1999).



## 4 ROZŠÍŘENÍ

Jak je již zmíněno výše, krytenky jsou kosmopolitně rozšířené, vyskytují se od polární oblasti po tropickou (Ogden, Hedley, 1980). Distribuce krytenek záleží mnohých faktorech, jako je vlhkost půdy, zastoupení minerálních látek v půdě, chemismus vody, potravní nabídka, okolní vegetace (Mitchell et al., 2000a, Charman, 2001, Payne, 2001, Mitchell et al., 2008a, Jassey et al., 2011a, Jassey et al., 2011b).

Jedním z nejdůležitějších faktorů je právě vlhkost (Charman, 2001). Záleží nejen na procentuální vlhkosti neboli obsah vody v substrátu, ale i do jaké hloubky se voda vyskytuje od povrchu. Tento faktor se vyjadřuje jako DWT, zkratka z anglického dept to water table. Pokud je DWT v záporných hodnotách, znamená to, že je dané území potopeno pod hladinou, naopak pokud nabývá kladných hodnot, území existuje nad hladinou vody. Čím větší kladná hodnota, tím hlouběji voda zasahuje do půdy (Bobrov et al., 1999, Booth, Zygmunt, 2005). Samozřejmě záleží, na jakou dobu je prostředí ovlivněno vlhkostí. Pokud je ovlivněno krátkodobě, dostávají se do popředí jiné faktory a nabývají jinou důležitost (Jassey et al., 2011b). Ve vodních a vlhkých biotopech se vyskytují převážně krytenky s akrostomním typem schránky. Naopak v terestrických biotopech bychom našli krytenky s plagiostomním nebo kryptostomním typem schránky-viz kapitola 3.1 Charakteristika schránek krytenek (Mitchell et al., 2008b).

Minerální bohatost vody je důležitá pro diverzitu vegetace a s tím spojeným výskyt organismů, ale pouze na území eutrofních, tedy vysokým obsahem minerálních látek, zejména je důležitá koncentrace vápníku (Malmer, 1986, Hájek et al., 2006). Na území oligotrofních, tedy s nízkým obsahem minerálních látek, je faktor minerální bohatosti pro krytenky téměř zanedbatelný (Booth, Zygmunt, 2005). S minerální bohatostí úzce souvisí pH vody a její konduktivita, tedy schopnost vody vést elektrický proud související s koncentrací rozpuštěných solí ve formě iontů (Pouličková et al., 2005). Tyto faktory nejzřetelněji ovlivňují koncentrace ionty vápníku a hořčíku (Pouličková et al., 2005). Nicméně jednotlivé studie se v rozřazení prvků podle jejich významu pro výskyt krytenek rozcházejí. Některé práce zdůrazňují přítomnost železa a niklu (Payne, 2011), další křemíku (Hájková et al., 2011) nebo kyslíku a sodíku (Lamentowicz et al., 2011). V některých studiích byl i dokázán vliv nitrátů a fosfátů (Hájková et al., 2011, Mieczan, 2009). Čím více jsou rašeliniště minerálně bohaté, tím vyšší počet druhů krytenek se na daném území většinou vyskytuje, na vrchovištích je například až o 65 taxonů méně než na minerálně

bohatých rašeliništích (Lamentowicz et al., 2010, Hájková et al., 2011). Většina studií zkoumající minerální bohatost, pH a konduktivitu vody pracuje s daty naměřenými přímo v dané oblasti, ale studie Opravilové a Hájka z roku 2006 pracuje s daty z dlouhodobějšího hlediska a jejich výsledky se liší. Jejich studie nedokázala velký vliv minerální bohatosti spojenou s pH a konduktivitou vody na vegetaci ani na výskyt mikroorganismů z hlediska těchto faktorů (Opravilová, Hájek, 2006).

Druhové složení vegetace je ovlivněno faktory výše, nicméně jinak reagují na změny mechorosty a jinak cévnaté rostliny. Výskyt krytenek je více ovlivňován právě výskytem mechorostů (Hájková, Hájek, 2004, Lamentowicz et al., 2010). Protože krytenky potřebují materiál na stavbu schránek, vyskytují se hojněji v prostředí, kde převládají mechorosty se složitější stélkou (Mazei, Bubnova, 2007, Mieczan, 2010, Payne, 2011, Mieczan, 2012). Například na území, kde se vyskytuje mnoho zástupců z rodu *Sphagnum*, tedy na území minerálně chudých, můžeme najít velké množství krytenek, i když nejsou příliš druhově diverzifikované. Stélka rašeliníků a hyalocyty, specializované buňky schopné zadržovat vodu, jim vytvářejí perfektní prostředí z hlediska stability, ale na druhou stranu rašeliníky snižují pH v okolí jejich výskytu a uvolňují do okolí fenolické sloučeniny, čím stabilní podmínky výrazně ovlivňují (Hájková, Hájek, 2004, Lamentowicz et al., 2010, Mieczan, 2010, Jassey et al., 2011a, Jassey et al., 2011b, Lamentowicz et al., 2011).

U rašeliníků je také podstatné, jestli sběr dat probíhal pouze na zelené části, cca horních 5 cm, nebo jestli byla zahrnuta i podzemní část, kde dochází k odumírání (Schitchen et al., 2006, Lamentowicz et al., 2011, Sullivan, Booth, 2011). Rozdíl mezi těmito výzkumy může být velký, protože v odumřelé části se vyskytují schránky krytenek několik let staré (Booth, Zygmunt, 2005).

Celkově vyplývá, že mixotrofní druhy mají hojnější výskyt ve vrchní vrstvě stélky a ve spodní vrstvě se vyskytují mnohé druhy většinou s xenosomatickými schránkami—viz kapitola 3.1 Charakteristika schránek krytenek (Mazei, Bubnova, 2007, Mieczan, 2009). Na těchto územích dochází i ke kompetičnímu vyloučení, kde je většinový výsledek převaha mixotrofních krytenek ve vyšších vrstvách a heterotrofních krytenek ve vrstvách nižších (Mazei, Bubnova, 2007, Mieczan, 2009, Jassye et al., 2011a).

Naopak na území, kde se vyskytují převážně hnědé mechy, konkrétně čeled' *Amblystegiaceae*, tedy území minerálně bohatší, se objevuje vyšší druhová diverzita. Sice mají hnědé mechy jednodušší stélky a neobsahují hyalocyty, takže nevytvářejí přirozeně

stabilní prostředí, ale poskytují vhodný materiál v dostatečném množství na stavbu schránek krytenkám (Lamentowicz et al., 2011).

Mnoho studií se zaměřilo na výskyt krytenek především v rašeliništích, kde převládá rod *Sphagnum*. Většinou se jedná o ekologické studie např. z Kanady a ze Spojených států (Charman, Warner, 1992, Charman, Warner, 1997, Booth 2001, Booth, 2002, Payne et al., 2006), z Irska (Swindels et al., 2009), z Velké Británie (Woodland et al., 1998), z Ruska (Bobrov et al., 1999), z Maďarska a Rumunska (Schnitche et al., 2006), z Řecka (Payne, Mitchell, 2007), z Nového Zélandu (Charman 1997, Wilmshurst et al., 2003), z Polska (Lamentowicz, Mitchell, 2005), z Francie a ze Švýcarska (Mitchell et al., 1999). Mnoho z těchto autorů je v této bakalářské práci často zmiňováno, a právě díky nim máme spoustu údajů. Nicméně vztah krytenek s prostředím, respektive jeho závislosti na pH půdy nebo obsahu vápníku v půdě, byl zatím zkoumán zřídka (Opravilová, Hájek, 2006, Lamentowicz et al., 2011.).

Z těchto studií po celém světě vyplývá, že na abundanci a diverzitu krytenek má vliv i klima, podnebí, UV záření a potrava, a to s tím, že k nejmarkantnějším změnám v abundanci krytenek dochází v létě a v průběhu roku se mění i jejich preference (Gilbert et al., 2003, Boot, Zygmunt, 2005, Warner et al., 2007, Lara et al., 2011).

## 5 POTRAVA

Z 2000 druhů krytenek patří většina k heterotrofním organismům (Mitchel et al., 2008a). Svá pseudopodia využívají k fagocytóze, pomocí níž přijímají potravu. Druh potravy záleží na biotopu a ročním období. Jedná se především o spory, bakterie, drobné řasy, hyfy mikromycet, ale i nálevníky, vířníky nebo menší krytenky (Clarke 2003, Gilbert et al., 2003). Výběr potravy také záleží na velikosti pseudostomu, který omezuje její velikost (Clarke, 2003). Výjimkou jsou například *Pontigulasia vas*, *Lesquereusia spiralis*, *Diffflugia coronata* nebo *Diffflugia urceolata*, které používají své panožky na rozlomení schránky kořisti a pohlčení jejího obsahu (Stump, 1935). Stumpův výzkum byl založen na sledování již zmíněných krytenek při pohlcování vláknité řas *Spirogyra*, přičemž zjistil, že *Lesquereusia spiralis* trvalo devět hodin, aby vyprázdnila sedm buněk řasy. Menší druhy se živí bakteriemi, kvasinkami, houbami, řasami a detritem, větší druhy se živí nálevníky, amébami, vířníky nebo dokonce menšími krytenkami, například *Nebela collaris*. Ta potom, co pohltní jinou krytenku, využije její schránku na stavbu dceřiné schránky (Mackinlay, 1936).

Některé krytenky jsou mixotrofní. Obsahují zoochlorelly, endosymbiotické řasy nebo sinice ve své protoplastně. Vyskytují se tedy v prostředí takovém, aby jejich symbiont měl dostatek slunečního svitu. Kromě prostředí symbiontovi pomáhají tím, že mají průhlednou schránku. Přizpůsobení se je naprosto logické, protože jsou na svých symbiontech naprosto závislé, nepřežijí bez nich v zatemněném prostředí (Schönborn, 1965, Corbet, 1973). Nicméně například *Paulinella chromatophora*, která neobsahuje žádné potravní vakuoly, na druhou stranu obsahuje dvě symbiotické sinice rodu *Synechococcus*, takže se předpokládá, že je na sto procent autotrofní (Kies, Kremer, 1979, Clarke, 2003). Jako další autotrofní organismus z rodu *Paulinella*, bychom mohli označit například druh *Paulinella ovalis*. Rod *Paulinella* patří do čeledi Paulinellidae, tedy do říše Rhizaria.

## 6 ROZMNOŽOVÁNÍ

Nejčastější způsob rozmnožování u krytenek je nepohlavní binární dělení. Pohlavní rozmnožování je vzácné (Schönborn, Peschke, 1990, Mignot, Raikov 1992). Nejdříve musí rodičovská buňka sehnat materiál na schránku dceřiné buňky, ať už idiosomata nebo xenosomata, ukládá ho blízko jádro do měchýřků (Hedley, Ogden, 1973). Následně při dělení dochází k přesunu stavebního materiálu z měchýřků do cytoplazmy a dál na okraj panožek, kde jsou přidržovány pomocí mikrofilament. Pseudostomem vystupují panožky do vnějšího prostředí a vytváří dutinu, na jejíž povrchu je stavební materiál nanášen a ukládán. Díky tomu vzniká schránka dceřiné buňky, které je přilehlá na buňku rodičovskou. K fixaci dochází díky organickému cementu (Hedley, Ogden, 1974). Obecně je míra reprodukce nižší než u většiny prvoků (Heal, 1964).

Nová schránka dceřiné buňky je nejdříve měkká, postupem času tvrdne. Před mitózou zatáhne panožky dovnitř a začne se dělit. Velikost, počet reprodukčních cyklů i struktura se může vždy lišit, záleží na teplotě, množství potravy, množství cytoplazmy předané od rodičovské buňky, množství materiálu na schránku a dalších vnějších faktorech. Různé práce uvádějí počet cyklů od 2 do 100, a to v závislosti na sledovaných podmínkách a druhu (Clarke, 2003). Existuje předpoklad, že roční období ovlivňuje reprodukci také, ale jelikož víme, že ji ovlivňuje teplota, tento předpoklad se nabízí (Lousier, 1984, Schönborn, 1992b). Obecně platí, že menší druhy mají vyšší počet reprodukčních cyklů než druhy s větší schránkou (Charman et al., 2000).

Na podmínkách prostředí závisí i tvorba cyst. Ty se tvoří při nepříznivých podmínkách, jako je sucho, chlad, nedostatek potravy nebo nedostatek kyslíku. Při encystaci dochází ke snížení objemu cytoplazmy, a tím pádem i počtu organel obsažených v cytoplazmě a dochází k vytvoření membrány, které je velice odolná. U některých druhů dochází i k zavření ústního otvoru křemičitanovou zátkou nebo bílkovinnou membránou. Encystované krytenky nemusí přečkávat nepříznivé podmínky na tom samém místě, mohou být šířeny vodou, větrem, pokud je sucho, nebo na těle živočichů (Ogden, Henley, 1980).

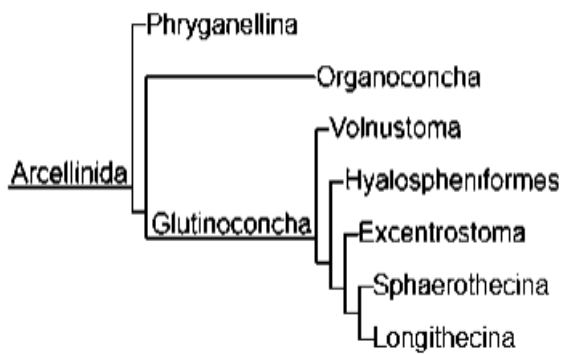
## 7 TAXONOMIE

Zařazení do systému bylo vždy komplikované a stále není pevně ustanoveno. Dříve se řadily do kořenonožců neboli Rhizopoda, kvůli tomu, že mají lobopodie, dnes se většinou řadí do Amoebozoa, do třídy Tubulinea (Hausmann, Holzmann, 2003). Kmen Rhizopoda byli nepříbuzné eukyrotické organismy s proměnlivým tvarem těla, kam se dříve kromě krytenek (Testacea) řadily i měňavky (Amoebina). Charakteristická pro ně byla fagocytóza a encystace (Říhová Ambrožová, 2007).

Postupem času se jejich místo v systému neustále měnilo, nejznámější je pravděpodobně zařazení (z fylogenetického hlediska) řádu Testacealobosea, neboli Testacealobosia nebo Arcellinida do třídy Tubulinea do říše Amoebozoa a do domény Eukaryota. Přitom řád Arcellinida je rozdělen na podřády Difflogiina, Arcellina a Phryganellina (Porter, Meisterfeld, Knoll, 2003, Nikolaev et al., 2005, Kosakyan et al., 2016). Podřád Difflogiina obsahuje čeledi Centropyxidae, Difflogiidae, Distomatopyxidae, Heleoperidae, Hyalospheniidae, Lamtopyxidae, Lesquereusiidae, Nebelidae, Paraquadrealidae, Plagiopyxidae a Trigonopyxidae (Lara et al., 2008). Podřád Arcellina obsahuje čeledi Arcellidae, Microchalmyiidae a Microcoryciidae (Cavalier-Smith, Chao, Oates, 2004). A v neposlední řadě podřád Phryganellidae zahrnující čeledi Geamphorella, Jungia, Oopyxis, Pseudawerintzewia a Pseudonebela (Cavalier-Smith, Chao, Oates, 2004).

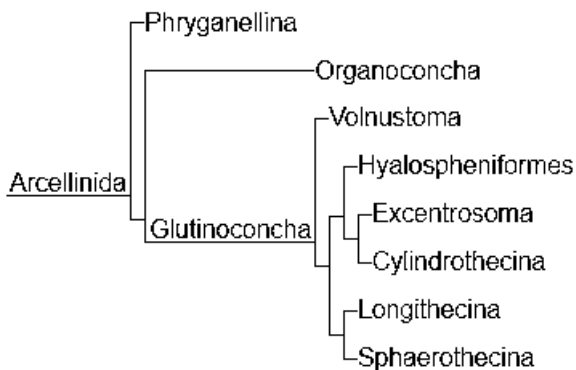
V posledních letech, konkrétně v roce 2019 a 2022 došlo opět k úpravě systému. Nejdříve byl řád Arcellinida rozdělen na podřády Phryganellina, Glutinoconcha a Organoconcha. Podřád Phryganellidae zahrnuje čeledi Phryganellidae a Crytodifflogiidae, podřád Organoconcha zahrnuje pouze jednu čeleď, a to Microchlamyiidae a podřád Glutinoconcha zahrnuje čeledi Heleoperidae a Hylosheniidae, dále pak čeledi Centropyxidae, Plagiopyxidae, Lesquereusiidae, Difflogiidae, Distomatopyxidae, Lamtopyxidae, Netzeliidae a Arceliidae (Adl et al., 2012; Lahr et al., 2019). O další tři roky později byl systém upraven-był obohacen o nový infrařád *Cylindrotehcina*, patřící do podřádu Glutinoconcha (González-Miguéns et al., 2022).

### Phylogeny of Arcellinida in 2019



Obr.7:                   Fylogenetický                   systém                   Arcellinida                   2019  
(Lahr et al., 2019)

### Phylogeny of Arcellinida in 2022



Obr.8:                   Fylogenetický                   systém                   Arcellinida                   2022  
(González-Miguéns, 2022)

Nyní se podíváme na fylogenetický systém křemének ze superskupiny SAR. Euglyphida se řadí do říše Rhizaria a obsahují čeledi Cyphoderiidae, Euglyphidae, Paulinellidae a Trinematidae a dále několik rodů s nejistým taxonomickým zařazením-například *Ampullataria*, *Euglyphidion*, *Heteroglypha* a *Matsakision* (Siemensma, 2021).

Pro taxonomii krytenek je důležitá morfologie a morfometrie. Dělí se především podle panožek, i když nejsou většinou vidět (Corbet, 1973). Některé rozdělení využívá i jejich buněčné znaky, jako je počet jadérek v jádře a přítomnost nebo nepřítomnost symbiotických řas. Pokud mají laločnaté panožky neboli lobopodie, jedná se o skupinu Amoebozoa, řád Arcellinida. Pokud mají nitkové panožky neboli filopodia nebo síťovité panožky neboli retikulopodia, jedná se o Rhizaria, řád Euglyphida (Beyens, Meisterfeld, 2001, Charman, 1999). U rozdělení krytenek podle více kritérií než podle jejich panožek, jsou problémovější

případy, kdy se jednotlivé krytenky liší typem panožek, ale mají podobné schránky (Beyens, Meisterfeld, 2001). Pokud budeme pročitat literaturu o taxonomii, najdeme 2 myšlenkové proudy, jakým způsobem se krytenky rozdělují. Jednou skupinou jsou tzv. *splitters*. To znamená, že autor rozlišuje co nejvíce taxomů, jejich forem a variant. Druhou skupinou jsou tzv. *lumpers*, kde autor naopak shromažďuje taxony do jakýchsi typů (Beyens, Meisterfeld, 2001).

Některé studie vybuodovaly systematickou klasifikaci na základě schránky, kde zkoumaly složení schránky, její tvar a velikost. Zatímco tvar a velikost schránky udávaly jednodušší rozřazení, tak složení schránky z hlediska použitého materiálu poskytovalo přesnější zařazení druhů do taxonomie. Hlavním kritériem bylo, jestli je schránka z organické nebo anorganické hmoty a ze kterých minerálních prvků (Anderson, 1988, Meisterfeld, 2002). V pozdějších letech bylo díky molekulární fylogenetice toto rozřazení do systematické klasifikace prokázáno jako nepřesné, protože některé organismy patřící do různých evolučních linií měli shodné nebo podobné složení schránek (Lara et al., 2008). Studium jednotlivých genů a transkripčních dat Arcellinida potvrdilo vztahy mezi liniemi dle tvaru schránek. Novodobé druhy byly porovnávány se zachovalými fosiliemi a jejich podobnost ve tvaru schránek potvrdila hypotézu a fenotypové kontinuitě (Porter et al., 2003, Gomma et al., 2012, Gomma et al., 2017, Dumack et al., 2019, Lahr et al., 2019, Dumack et al., 2020, Lahr, 2021, Soler-Zamora et al., 2021). Tak se vytvořil předpoklad, že organismy, které jsou si tvarově podobné, jsou příbuzné organismy. Tím pádem došlo k tomu, že byly připisovány nalezené zkameněliny do již známých druhů a rodů (Farooqui et al., 2014, Singh et al., 2015, Bobrov a Mazei, 2020, Nasser et al., 2021).

V nedávné době bylo prokázáno, že typ schránky úzce souvisí s prostředím a že postupná adaptace na podmínky ekosystému se projevila na změnách tvaru schránek. Například se objevují stlačené tvary schránek, vytvářejí se na nich nové boční otvory, nebo se jejich velikost v průběhu času zmenšuje. Proto se stává, že i relativně vzdálené druhy jsou si podobné (Fournier et al., 2015, Mulot et al., 2017, Koenig et al., 2018, Marcisz et al., 2020, Gonzáles-Miguéns et al., 2021). Nicméně některé druhy, je možné že až téměř polovina, nejsou dostatečně prozkoumané a nemáme dostatek informací o jejich genetické informaci (Lahr et al., 2019).

Jelikož se změnilo postavení krytenek v taxonomii, dochází v různých publikacích k rozporu. Někteří autoři popisují jednotlivé druhy s různými charakteristickými znaky, které si navzájem odporují (Mitchell et al., 2008). Zmatek v zařazení způsobují faktory



prostředí jak abiotické, jako jsou chemický a fyzikální stav půdy, povětrnostní podmínky, světlo, voda, vzduch, tak biotické, jako jsou kompetice mezi druhy o zdroje, rozklad uhynulých organismů, symbiózy druhů atd. Tyto faktory způsobují vyšší vnitrodruhovou variabilitu schránek z hlediska morfologie a morfometrie, obzvláště kvůli různé dostupnosti materiálu na schránku (Bobrov, Mazei, 2004). Velký vliv na variabilitu schránek má i genetika, jelikož za kontrolovaných laboratorních podmínek variabilita roste (Schönborn, 1992a). Na základě této variability by se mohlo dát předpovídat změny prostředí a zároveň spolehlivě rekonstruovat prostředí zpět v čase, alespoň pokud by se detailně popsal vztah mezi vnějšími faktory prostředí a morfologií a morfometrií schránek (Mitchell et al., 2008a). Tuto schopnost využívá již zmíněná paleoekologie.

U krytenek, stejně jako u jiných prvoků, se používá koncept morfodruhů (Finlay et al., 1996). Morfodruhy neboli morfotypy jsou skupiny taxonů podobných vzhledem, ale hranice mezi jednotlivými taxony nejsou zřetelně definované. Jednotlivé morfotypy se definují na základě jejich fenotypu, ale jak je zmíněno výše, podobně znaky sdílejí různé taxony, a naopak jednotlivé taxony mají odlišné charakteristické vlastnosti, proto se jedná o složité rozhodnutí, jestli se jedná o jediný morfotyp, kde došlo k vysoké vnitrodruhové variabilitě, nebo o více podobných morfotypů (Foissner, Korganova, 2000, Kosakyan et al., 2013).

Vymezování morfotypů místo vymezování biologických druhů je výhodnější z hlediska genetického. Proč nemůžeme definovat biologické druhy krytenek pomocí genetiky? Krytenky se totiž téměř nikdy nerozmnožují pohlavně, a kdybychom se rozlišovali podle biologických druhů, docházelo by ke dvěma extrémům. Jedním z nich by byl případ, kdy by každý jedinec představoval svůj vlastní druh, a druhým z nich by byl opak, tedy že by všichni jedinci patřili do jednoho druhu s obrovskou variabilitou (Charman, 1999). Pokud se zaměříme na genotyp, tak různé genotypy mohou patřit k jednomu morfotypu, a zároveň se jeden genotyp může nacházet u více morfotypů (Medioli, Scott, 1983).

V některých publikacích se krytenky rozřazují z ekologického pohledu a to do dvou fylogenetických linií, konkrétně do Amoebozoa a SAR, dále se také dělí podle typu panožek na Lobosea, kam spadají krytenky s laločnatými panožkami a Filosea, kam spadají krytenky s nitkovitými panožkami. Nejbohatší skupinou je právě Lobosea (Beyens, Meisterferld, 2001, Adl et al., 2012).

## 8 ZÁSTUPCI

Zástupci byli vybráni podle četnosti v dostupné literatuře. Níže je jmenný seznam dále popsaných čeledí a rodů. Následuje stručná charakteristika jednotlivých čeledí a vybraných zástupců.

Čeleď: Arcellidae

Rod: *Arcella*

Druh: *Arcella dentata*

Čeleď: Centropyxidae

Rod: *Centropyxis*

Druh: *Centropyxis pileiformis*, *Centropyxis trigonostoma*, *Centropyxis pectinata*, *Ellipsopyxis lamottei*, *Protocucurbitella danubialis*

Čeleď: Trigonopyxidae

Rod: *Cyclopyxis*

Druh: *Cyclopyxis ambigua*

Čeleď: Difflogiidae

Rod: *Difflogia*

Druh: *Difflogia ventricosa*, *bicornis*, *amphoralis*, *acutissima*, *balcanica*, *acuminata*, *curcicaulis*, *venusta*, *sarissa*, *curcistoma*, *immerota*, *pseudoclaviformis*, *pyriformis*, *pristis*, *smillion*, *distenda*, *bicruris*, *urceolata*, *bacilliarium*

Čeleď: Hyalospheniidae

Rod: *Nebela*

Druh: *Nebela bohemika*, *collaris*, *acolla*, *aliciae*, *tincta* f. *galeata*

Čeleď: Lesquereusiidae

Rod: *Lesquereusia*

Druh: *Lesquereusia nabranica*, *contorta*, *azerbaijanica*, *macrolabiata*

Čeleď: Paulinellidae

Rod: *Paulinella*

Druh: *Paulinella chromatophora*

Čeleď: Cyphoderiidae

Rod: *Cyphoderia*

Druh: *Cyphoderia laevis*

Čeleď: Euglyphidae

Rod: *Sphenoderia*

Druh: *Sphenoderia minuta*

Rod: *Euglypha*

Druh: *Euglypha brachiata*

Rod: *Assulina*

Druh: *Assulina scandinavica*

Čeleď: Trinematidae

Rod: *Pileolus*

Druh: *Pileolus tuberosus*

Do čeledi Arcellidae prvně popsanou v roce 1843 Ehrenbergem patří rody *Arcella*, *Galeripora* a *Antarcella*. Rod *Arcella* a rod *Galeripora* mají pseudostom široký asi jako polovina šířky jejich schránky a obsahuje 2 nebo více jader. Rod *Antarcella* se neliší pseudostomem, ale má pouze jedno jádro. Schránky jsou většinou chitinózní, kulovité s jasně ohraničeným kruhovitým pseudostomem (Ehrenberg, 1843, Siemensma, 2022).

Čeleď Centropyxidae zahrnuje rod *Centropyxis*. Schránka bývá kulovitá až oválná, hladká, složená z organických látek, minerálních částic a částí schránek rozsivek. Pseudostom je většinou nerovný, ve tvaru kruhu, není uprostřed šířky schránky, ale je posunutý ke straně.

Čeleď Trigonopyxidae obsahuje rody *Trigonopyxis*, *Geopyxella*, *Cyclopyxis* a *Cornuapyxis*. Obecně jsou to organismy s radiálně symetrickou schránkou s pseudostomem přesně uprostřed. Rod *Geopyxella* má podobný tvar schránky jako rod *Cornuapyxis* (viz dále), ale vyskytuje se ve vlhké půdě. Rod *Cyclopyxis* má schránku z jedné strany drsnou obsahující velká zrna písku, z druhé strany hladkou, celkově často obsahuje minerální látky. Rod *Cornuapyxis* má zploštělou schránku, zepředu je kruhovitá, z boku je polokulovitá. Povrch je většinou hladký se zrnky písku, vyskytuje se v tropických oblastech v mechových

polštářích. Schránka rodu *Trigonopyxis* je opět z předního pohledu kulovitá, z bočního polokulovitá, často žlutá až hnědá, pseudostom je ve tvaru nepravidelného trojúhelníku (Tsyganov et al., 2016).

Nejvíce informací v dostupné literatuře je o rodu *Diffugia*, česky rozlitka. Nejstarší druh je *Diffugia Leclerc* z roku 1815 (Mazei, Tsyganov, 2006, Mazei, Warren, 2012). Tento rod je charakterizován jeho aglutinovou schránkou, většinou podlouhlého, kulovitého nebo válcovitého tvaru, i když některé formy mohou mít schránku zploštělou (Ogden, Meisterfeld, 1989). Schránka je často pokryta minerálními látkami, nebo je dvojitá a je tvořena částmi křemíku spojenými organickým cementem, schránka tedy je z xenosomat. Typ xenosomat záleží na druhu prostředí, ve kterém se rozlitky nacházejí (Meisterfeld, Mitchell, 2008). Taxonomie druhů je založena na tvaru a složení schránek organismů, které jsou většinou neprůhledné. Proto je i tato taxonomie nezávislá na cytoplazmě, jelikož by srovnávání bylo velice obtížné (Ogden, 1983). Za poslední století bylo možno prozkoumat pouze u několika případů jejich cytoplazmatické struktury, jako je tvar nebo počet jader a tvar a velikost pseudopodií (Penard, 1902, Penard, 1905, Awerinzew, 1907, Štěpánek, 1952, Ogden a Meisterfeld, 1989, Chardez, 1991a). Rod *Diffugia* obsahuje přibližně 300 popsáných druhů, nicméně některé jsou popsány neadekvátně z důvodu nízkého počtu diagnostických rysů a jejich obrovské morfologické variability. Proto je možné, že je ve skutečnosti počet druhů jiný (Štěpánek, 1952, Ogden, 1983, Meisterfeld a Mitchell, 2008). Často totiž vytváří schránky, které se nepatrně liší jedna od druhé v omezeně velkém místě výskytu, přitom patří do stejného druhu. Proto se v minulosti stalo, že více druhů bylo popsáno jako několik variant jednoho druhu (viz Gaunthier-Liévre a Thomas, 1958).

Čeď Hyalospheniidae tvoří schránky ve tvaru hrušky, složené z organických látek a křemičitanových destiček, v některých případech využívají i schránky rozsivek. Často mají žlutohnědou barvu nebo jsou bezbarvé. Patří sem rody *Alabasta*, *Alocodera*, *Apodera*, *Certesella*, *Cornutheca*, *Gibbocarina*, *Hyalosphenia*, *Longinebela*, *Mrabella*, *Nebela*, *Padaunigiella*, *Planocarina*, *Porosia* a *Quadrullella*. Rod *Alabasta* má schránku s vypouklým pseudostomem, složenou z křemičitanových destiček nebo schránek jiných organismů. Velice charakteristickou schránku má rod *Alocodera*, vyznačuje se hruškovitou schránkou s dvěma prohlubněmi, která vypadá, jako kdyby byla částečně zaškrvena. Dvě prohlubně má na své schránce i rod *Porosia*, ale na rozdíl od rodu *Alocodera* má schránku spíš zaoblenou. Stlačenou elipsoidní schránku s výrazným krčkem má rod *Apodera*, podobnou má i rod *Certesella* nebo *Longinebela*. Schránku s výrazným krčkem mají i rody

*Cornutheca* a *Gibbocarina*, nicméně schránka je protáhlá. Často je složená ze schránek jiných živočichů, zbarvená do žluta. Rod *Hyalosphenia* má hladkou zakulacenou schránku, výjimka je druh *Hyloshenia punctata*, který má schránka tečkovanou. Schránku složenou z malých čtverečků schránek jiných organismů má rod *Mrabella*, je velmi protáhlá a zploštělá, stejně tak schránky rodu *Quadrulella*. Rod *Nebela* má charakteristickou zaoblenou schránku, téměř kulovitou, s ohraničeným pseudostomem. Může být lehce nažloutlá, často složená ze schránek jiných organismů a minerálních látek. Podobá se jí i schránka rodu *Planocarina*, ale ta je více protáhlá než schránka rodu *Nebela*. Rod *Padaungiella* lze jednoduše poznat podle hruškovité schránky s dlouhým širokým krkem, tvarem připomíná baňku. Podle této vlastnosti také dostal své jméno, odvozené od menšiny Padang. Ženy v této menšině nosí na krku kovové prstence, takže mají dlouhé krky, přezdívá se jim tzv. žirafí ženy (Siemensma, 2023).

Čeď Lesquereusiidae je známá pro své zahnuté schránky tvořené převážně křemičitanovými destičkami a částečně minerálními látkami. Zahrnuje rody *Microquadrula*, *Paraquadrula*, *Pomoriella* a *Lesquereusia*. Rod *Microquadrula* má výraznou zahnutou schránku pokrytou čtvercovými destičkami z křemičitanu s kruhovitým pseudostomem. Je podobná rodu *Quadrulella* (viz výše). Rod *Paraquadrula* má velice podobnou schránku jako rod *Microquadrula*, nicméně je spíš zaoblená až vejčitá. Mořský druh *Pomoriella* má opět výrazně zahnutý krček schránky, složenou ze zaoblených obdélníků křemičitanu s kruhovým pseudostomem. Rod *Lesquereusia* má velmi variabilní tvar schránky. Krk je asymetrický, zahnutý, často připojený ke zbytku schránky celou svou délkou nebo naopak téměř odškrcený. Na rozdíl od rodu *Pomoriella* se spíše jedná o sladkovodní druh (Siemensma, 2021).

Čeď Paulinellidae obsahuje rod *Paulienella*. Tento rod má schránku z křemičitých destiček, které jsou lehce zaoblené. Tvarem je vejčitá, nestlačená s malým pseudostomem. Buňka často obsahuje endosymbionty, hlavně sinice (Siemensma, 2021).

Čeď Cyphoderiidae patřící do říše Rhizaria zahrnuje rody *Cyphoderia*, *Campascus*, *Corythionella*, *Messemvriella* a *Pseudocorythion*. Rod *Cyphoderia*, česky křivulěnka, má charakteristicky zakřivenou schránku s krátkým, válcovitým krčkem, filopodia jsou dlouhá a tenká. Rod *Campascus* má schránku oválnou, ve spodní části zaoblenou s výrůstkem, lehce připomínající tvarem PET lahev. Protáhlou, vejčitou, u pseudostomu stlačenou schránku má mořský rod *Corythionella*. Podobnou schránku má i rod *Messemvriella*, ale je užší. Tyto dva rody lze rozlišit na základě tvaru použitých křemičitanových destiček, rod *Corythionella* je

má neuspořádané, ale rod *Messemvriella* je má kruhové, pravidelně se překrývající. Stlačenou schránku vejčitého tvaru, úzkým krkem a širokým, ostře lemovaným pseudostomem má rod *Pseudocorythion* (Siemensma, 2021).

Do čeledi Euglyphidae, neboli křeménkovitých, jsou zařazeny rody *Assulina*, *Euglypha*, *Pareuglypha*, *Placocista*, *Sphenoderia*, *Tracheleuglypha*, *Trachelocorythion* a *Valkanovia*. Obecně by se dalo říci, že schránky této čeledi jsou složeny z oválných nebo kruhovitých destiček a s kruhovým pseudostomem. Rod *Assulina* má většinou hnědé schránky oválného tvaru, z obou stran stlačené. Pseudostom má vroubkovaný okraj. Relativně velké schránky s velkou variabilitou má rod *Euglypha*, kvůli této variabilitě je velice těžké identifikovat jednotlivé druhy. Žluté nebo průhledné schránky se špičatým výrůstkem na konci schránky má rod *Pareuglypha*. Rod *Placocista* má oválnou schránku, která je z obou stran stlačená. Podobnou má i rod *Trachelocorythion*, nicméně se odlišuje pseudostomem, který je nepravidelně ohraničený. Oválnou, nicméně nestlačenou schránku, mají rody *Tracheleuglypha* a *Sphenoderia*. Lze je rozlišit podle tvaru destiček, rod *Sphenoderia* má spíše kruhové, rod *Tracheleuglypha* je má kruhové či oválné, nicméně na některých místech schránky chybí. Rod *Valkanovia* má vejčitou schránku u protáhlých destiček, od jiných rodů se liší svým pseudostomem, který je ohraničený lemem (Siemensma, 2023).

### **8.1 Arcella dentata (Ehrenber, 1838)**

Druh *Arcella dentata* s českým názvem štitovka zubatá patří do rodu *Arcella*. Jedná se o charakteristický druh tohoto rodu (průměrně dosahuje velikosti 100 až 110  $\mu\text{m}$ , s velikostí kruhového otvoru 30 až 35  $\mu\text{m}$ . Štitovky zubaté z moldavských vod dosahují až 150  $\mu\text{m}$ , z českých sladkých vod 120 až 150  $\mu\text{m}$  (Bartoš, 1954, Vikol, 1992)). Schránka je většinou žlutá až tmavě hnědá, kolem otvoru se vyskytují malé póry a na povrchu schránky 12 až 13 radiálních ostnů. Uvnitř je bezbarvá endoplazma, 2 jádra, 2 až 7 kontraktálních vakuol a 2 až 3 lobopodie (Snegovaya, Alekperov, 2010).

## 8.2 *Ellipsopyxis lamottei* (Bonnet, 1974)

Jedná se o druh se zploštělou schránkou oválného tvaru, dosahující 103 až 135  $\mu\text{m}$  na délku a 71 až 75  $\mu\text{m}$  na šířku obsahující vápenité destičky. Obvykle má 2 až 3 lobopodie, jedno jádro, 3 až 7 kontraktálních vakuol a světle hnědou endoplazmu (Snegovaya, Alekperov, 2010). Tento druh byl poprvé objeven u Pobřeží slonoviny sousedící s Ghanou, Burkinou Faso, Libérií, Mali a Guineou v roce 1974. Jeho výskyt je omezený na území Jižní Ameriky a Indonésie (Foissner, 2006), nicméně byl i vzácně nalezen v národním parku v Thajsku v ponořeném vlhkém půdním mechu (Golemansky, Todorov, 2000).

## 8.3 *Protocucurbitella danubialis* (Živkovic, 1975)

Jedná se o rod objevený již v roce 1958 v Africe, konkrétně v Ugandě a v Burkina Faso, nicméně jeho objevitelé nerozlišili jednotlivé druhy, pouze popsali *Protocucurbitella coroniformis* var. *ecornis* a *Protocucurbitella coroniformis* var. *pusilla* lišící se podle absence nebo existence ostnů, podle polohy ostnů a podle morfologie otvoru ve schránce. Ostny se mohou objevovat ve středu fundu, na bocích fundu symetricky od středu, přičemž každý je jinak velký, nebo podobně velké ostny zarovnané do řad (Siemensma, 2023). O 17 let později byl objeven nový druh *Protocucurbitella danubialis* Živkovic v povodí řeky Dunaje až do hloubky 17 m a byl prohlášen za endemický druh tehdejší Jugoslávie (Živkovic, 1975). Schránka dosahuje velikosti 168 až 190  $\mu\text{m}$  do délky a 125 až 150  $\mu\text{m}$  na šířku, má soudečkovitý tvar s apikálním koncem s 1 až 5 trny a překrývající se mi destičkami z minerálních látek. Schránky se vyskytují většinou v šedé barvě až průhledné, s velkým kruhovitým otvorem, 12 až 13 zuby mezi nimiž je vroubkovaná membrána. Endoplazma má světle hnědou barvu, vystupuje z ní 2 až 5 lobopodií. Avšak o 9 let později byl tento druh objeven na území Belgie Chardezem a Gasparem, kteří jej sbírali v mělké zátocce řeky Kamčatky ze sapropelových usazenin, bohatých na spory, řasy a pylová zrna, čímž vyvrátili, že by byl druh *Protocucurbitella danubialis* endemit tehdejší Jugoslávie. O další dva roky později popsal Chardez nový druh *Protocucurbitella nitrata* (Snegovaya, Alekperov, 2010). V současné době existují 4 druhy toho rodu (Snegovaya, Alekperov, 2010).

#### **8.4 Centropyxis pileformis**

Druh vyskytující se hojně v sedimentech řek v období jara. Jeho schránka narůstá do 165 až 180  $\mu\text{m}$  na délku a 150 až 150  $\mu\text{m}$  na šířku, má vejčitý tvar. Povrch schránky je inkrustován anorganickými částicemi, endoplazma je bezbarvá s 1 až 3 kontraktilními vakuolami. Obvykle se u tohoto druhu objevují 2 až 3 lobopodie (Snegovaya, Alekperov, 2023).

#### **8.5 Centropyxis trigonostoma**

Druh s relativně malou schránkou, 70 až 80  $\mu\text{m}$  na délku a 80 až 90  $\mu\text{m}$ , která má neobvyklý tvar – trojúhelníkový tvar se zaoblenými vrcholy. Povrch schránky obsahuje písčité částice různého tvaru, uvnitř obsahuje šedou endoplazmu, 3 až 6 kontraktilních vakuol a 1 až 2 lobopodia (Snegovaya, Alekperov, 2023).

#### **8.6 Centropyxis pectinata**

Druh s kuželovitým až trojúhelníkovým tvarem schránky, dosahující velikosti 100 až 120  $\mu\text{m}$  do délky a 50 až 60  $\mu\text{m}$  do šířky. Endoplazma je šedá, často jsou pozorovány druhy s 1 až 2 pseudopodii (Snegovaya, Alekperov, 2023).

#### **8.7 Cyclopyxis ambigua (Bonnet a Thomas, 1960)**

Relativně malý druh vůči ostatním dosahující velikosti schránky 42 až 45  $\mu\text{m}$  na šířku a 40 až 55  $\mu\text{m}$  na délku s 10 až 15  $\mu\text{m}$  širokým pseudostomem. Vyskytuje se hojně v půdě (Siemensma, 2021). Vzácně byl druh nalezený v řece Kamčatce, je popsán jako přibližně stejně široký, ale dosahoval do délky až o 25 až 35  $\mu\text{m}$  více a schránka obsahovala křemičité destičky (Snegovaya, Alekperov, 2010).

#### **8.8 Diffflugia ventricosa (Deflandre, 1926)**

Druh s protáhlou zakřivenou schránkou, která je zakřivená ve druhé třetině své délky (Deflandre, 1926). Chardez jej popsal jako druh s schránkou velkou 164 až 296  $\mu\text{m}$  na délku a 50 až 89  $\mu\text{m}$  na šířku. Porovnával druh *Diffflugia ventricosa* s *Diffflugia acuminata*, a došel k závěru, že hlavním rozdílem je tvar schránky. *Diffflugia ventricosa* má hruškovitý tvar schránky, zatímco *Diffflugia acuminata* má zaoblený válcovitý tvar schránky (Chardez, 1973). Ogden k popisu *Diffflugia ventricosa* dodal informaci, že je schránka složená ze směsi křemene, částí schránek rozsivek a bičíkovců, a tak je vytvořen nepravidelný povrch



(Ogden, 1983) Nicméně tyto informace nekorelují s informacemi Chardeze a Deflandra, což opět může dokazovat vysokou morfologickou variabilitu (Mazei, Warren, 2012).

### **8.9 *Diffflugia bicornis* (Penard, 1890)**

Je charakterizován jako druh s malou oválnou schránkou, dosahující délky pouze 50 až 60  $\mu\text{m}$  a šířky 35 až 45  $\mu\text{m}$ . Povrch schránky je tvořen zrnky písku. Jako obvykle nastal spor, jestli *Diffflugia bicornis* není ten samý druh jako *Diffflugia elegans*. Sám Penard tyto druhy označil za identické v roce 1902, ale o 18 let později opět považoval *Diffflugia bicornis* jako odlišný druh od *Diffflugia elegans* (Penard, 1902, Mazei, Warren, 2012). V roce 1983 doplnil popis Ogden a Živkovic. Uvedli, že schránka je oválná až kulovitá s drsným povrchem tvořeným částicemi křemíku, částmi schránek rozsivek a bičíkovců. Popisují větší jedince, konkrétně o velikosti 93 až 91  $\mu\text{m}$  na délku a 36 až 53  $\mu\text{m}$  na šířku, tím pádem uvádí, že druhy *Diffflugia elegans* a *Diffflugia bicornis* lze snadno rozlišit na základě jejich rozdílné velikosti schránek (Ogden, Živkovic, 1983). Nicméně některé studie uvádí, že *Diffflugia bicornis* je identický druh s *Diffflugia bacilliarum* (Mazei, Warren, 2012).

### **8.10 *Diffflugia amphoralis* (Cash a Hopkinson, 1909)**

Cash a Hopkinson tento druh popsali jako organismy s chitinózní schránkou, do které jsou začleněny zrnka písku. Kromě písku obsahuje křemičitanové destičky, které jsou uspořádány těsně na sebe a jsou malé, takže vytvářejí hladký povrch. Většinou dosahuje délky 115  $\mu\text{m}$  a šířky 70  $\mu\text{m}$  (Ogden, 1983, Ogden, 1984, Cash a Hopkinson, 1909).

### **8.11 *Diffflugia acutissima* (Deflandre, 1931)**

Georges Deflandre popsal v roce 1931 *Diffflugia acutissima* s předpokladem, že se jedná o jiný druh, než je *Diffflugia acuminata*. Podle jeho popisu lze tyto dva druhy rozlišit podle tvaru jejich schránek, *Diffflugia acutissima* má nápadný velmi ostrý tvar schránky ve tvaru cigarety (Deflandre, 1931). Ogden a Živkovic o 52 let později pokračovali v analýze druhu a popsali jeho schránku jako rovnoměrně se zužující a končící ostrým výrůstkem. Je složená především z křemičitých částic v organickém cementu vytvářející hladký povrch. Na délku naměřili 178 až 245  $\mu\text{m}$  a na šířku pouze polovinu, tedy 80 až 124  $\mu\text{m}$  (Ogden a Živkovic, 1983). Rozměry naměřené a uvedené studií Ogdena a Živkovic relativně odpovídaly rozměrům naměřeným studií Deflandera (Mazei, Warren, 2012). Nicméně studie z roku 1983 rovněž uvádí, že složení organického cementu *Diffflugia acutissima* a *Diffflugia acuminata* je stejné, vyjadřuje tedy názor, že nutné získat další informace o *Diffflugia*

*acutissima* a zároveň o *Diffflugia acuminata* k porovnání, aby bylo možné zodpovědět otázku, zda se jedná o rozdílné nebo ekvivalentní druhy (Ogden a Živkovic, 1983, Mazei, Warren, 2012). V Alžírsku byly objeveny a popsány exempláře zařazené do toho druhu, ale byly uvedeny jako gigantické formy. Měřily totiž 260 až 295  $\mu\text{m}$  na délku a 100 až 190  $\mu\text{m}$  na šířku (Gauthier-Liévre a Thomas, 1958). V přírodní rezervaci Naardermeer v Nizozemsku byly objeveny rovněž exempláře odpovídající popisu gigantické formy druhu *Diffflugia acutissima*, ale tentokrát Siemensma uvádí, že některé schránky byly tak zploštělé, že odpovídaly více popisu druhu *Diffflugia biconcava* – viz níže (Siemensma, 2021).

### **8.12 *Diffflugia biconcava* (Ertl, 1965)**

Druh s hruškovitou nebo oválnou schránkou, laterálně stlačenou. Ertl ji popsal jako vydutou z obou stran neboli bikonkávní (odtud vychází název *Diffflugia biconcave*). Schránka je většinou tvořena z kombinace menších a větších křemičitanových destiček, které jsou obvykle ploché a vytváří tak hladký povrch schránky. Na délku měří 100 až 143  $\mu\text{m}$ , na šířku 66 až 96  $\mu\text{m}$ . Ertlova studie bylo založena na výzkumu vzorků odebraných na Slovensku z rýžových polí (Ertl, 1965). Studie z Nizozemska, konkrétně z přírodní rezervace Naardermeer, uvádí podobný tvar schránek, avšak liší se ve velikosti. Siemensma tento druh popisuje větší, měřící 149 až 190  $\mu\text{m}$  na délku a 78 až 104  $\mu\text{m}$ . Uvádí, že se jedná o vysoce variabilní druh, což dokazují tato měření (Siemensma, 2021). Velice podobný druh je *Diffflugia balcanica* – viz níže.

### **8.13 *Diffflugia balcanica* (Ogden a Živkovic, 1983)**

Opět se jedná o druh se schránkou oválného nebo hruškovitého tvaru, Ogden a Živkovic jej popsali jako tvar listu. Opět je laterálně stlačená, konkávní z obou stran s hladkým povrchem tvořeným malými a velkými křemičitanovými destičkami. Jediné, v čem se liší od *Diffflugia biconcava*, je velikost. *Diffflugia balcanica* má na délku 111 až 114  $\mu\text{m}$  a na šířku 79 až 82  $\mu\text{m}$ . Jedná se tedy o větší druh, než popisuje Ertl v roce 1965. Ogden a Živkovic ve své studii píší, že zatím nebyl popsán druh s podobnými vlastnostmi. Lze tedy předpokládat, že o studii Ertla nevěděli (Ogden a Živkovic, 1983). Opět byly nalezeny vzorky v Nizozemsku v přírodní rezervaci Naardermeer Ferry Siemensmem, a opět byly o desítky mikrometrů větší. Siemensma popisuje organismy jako 149 až 190  $\mu\text{m}$  dlouhé a uvádí, že se pravděpodobně jedná o stejné druhy rodu *Diffflugia*.

### **8.14 *Diffflugia acuminata* (Ehrenberg, 1838)**

Organismus s válcovitou protáhlou schránkou pokrytou různě velkými křemičitými částicemi nebo úlomky schránek rozsivek a bičíkovců. Do délky dosahuje 150 až 300  $\mu\text{m}$  a do šířky 70 až 120  $\mu\text{m}$  (Ehrenberg, 1838). Nicméně byly objeveny i exempláře lišící se ve tvaru, velikosti a složení schránky, konkrétně se schránkou z nepravidelných písčitých zrn a dosahující velikosti 193 až 382  $\mu\text{m}$  na délku a 72 až 123  $\mu\text{m}$  na šířku (Ogden, 1979, Ogden a Hedley, 1980, Ogden a Živkovic, 1983, Ogden, 1984).

### **8.15 *Diffflugia curvicaulis* (Penard, 1899)**

Druh, který má průhlednou relativně velkou schránku trubkovitého tvaru, která je tvořena velkými plochými písčitými zrny. Délka schránka dosahuje 170 až 200  $\mu\text{m}$  (Penard, 1899). Byly vedeny spory, jestli jsou *Diffflugia curvicaulis* a *Diffflugia acuminata* rozdílné nebo odlišné druhy. Analyzovaly se různé vzorky, jejich rozdíl v průhlednosti schránky a zakřivení. Otázkou bylo, jestli se nejedná pouze o jinou variantu stejného rodu. Nicméně o necelé století později se došlo k závěru, že se jedná o odlišné druhy, které se liší především strukturou schránky a jejím tvarem (Ogden a Hedley, 1980). Zkoumané exempláře byly popsány jako organismy mající zakřivenou trubicovitou schránku, složenou z křemičitých částic spojených organickým cementem, tedy celkově mající hladký povrch (Ogden a Hedley, 1980).

### **8.16 *Diffflugia venusta* (Ogden, 1983)**

Jedná se o variantu druhu *Diffflugia pyriformis*, kterou původně popsal Penard v roce 1902. Ogden ji popsal jako organismus s válcovitým tvarem, který se do dvou třetin délky pomalu rozšiřuje, následně se prudce zužuje a vytváří tak jakýsi tupý hrot. Schránka je tvořena pravidelně uspořádanými částmi schránek rozsivek a křemičitých destiček o malé až středně velké velikosti. Délka schránky se pohybuje od 174 do 188  $\mu\text{m}$ , šířka dosahuje od 68 do 76  $\mu\text{m}$  (Ogden, 1983). Opět se vzorky velice podobaly *Diffflugia microcaviformis* (Kourova, 1925) a *Diffflugia accuminata* (Ehrenberg, 1838) a opět dochází v publikacích k rozporu, zda se jedná o ekvivalentní vzorky nebo odlišné druhy.

### **8.17 *Diffflugia sarissa* (Li Sun Tai, 1931)**

Schránka toho druhu dosahuje do šířky 83  $\mu\text{m}$  a do délky 155  $\mu\text{m}$ , otvor tvoří přibližně 40 % průměru a je lemovaný prstencem zrn z minerálních látek (Siemensma, 2021). Zužuje se

směrem ke koncům, jak přednímu, tak zadnímu, a vytváří tak šiškovitý tvar. Její povrch je nepravidelně pokrytý destičkami z křemičitanu. Jedná se o relativně vzácný druh. Byl popsán v roce 1958 Gautierem-Lievrem a Thomasem (Gauthier-Lievre, Thomas, 1958), o 4 roky později popsal *Diffflugia sarissa var. minima* Golemansky (Golemansky, 1962). Vyskytuje se v tropickém pralese Guinejské republiky, v Lenkoranu v Ázerbájdžánu nebo ve sladkých vodách Číny (Snegovaya, Alekperov, 2010, Siemensma, 2021).

### **8.18 *Diffflugia curcistoma***

Sladkovodní druh s protáhlou schránkou, laterálně zploštělou. Dosahuje velikosti 85 až 95  $\mu\text{m}$  na délku a 65 až 75  $\mu\text{m}$  na šířku. Povrch je pokryt malými křemičitanovými destičkami, endoplazma je zářivě hnědá. Obvykle se u nich objevuje 3 až 5 krátkých lobopodií (Snegovaya, Alekperov, 2023).

### **8.19 *Diffflugia khachmazica***

Druh se schránkou fazolovitého tvaru, lehce zahnutou, o délce 90 až 100  $\mu\text{m}$  a šířce 50 až 65  $\mu\text{m}$ . Apikální komplex je většinou čtverhranný a až 15 až 20  $\mu\text{m}$  široký. Endoplazma je bezbarvá, v některých případech může být i světle zelená, velice vzácně se objevují 1 až 2 lobopodie (Snegovaya, Alekperov, 2023).

### **8.20 *Diffflugia immemorata***

Druh se schránkou ve tvaru kapky, její povrch je pokrytý různě velkými písčítými částicemi. Dorůstá délky 80 až 90  $\mu\text{m}$  a šířky 60 až 70  $\mu\text{m}$ . Endoplazma je obvykle šedá, mají 1 až 3 lobopodie (Snegovaya, Alekperov, 2023).

### **8.21 *Diffflugia pseudoclaviformis***

Druh podobný druhu *Diffflugia claviformis* (Penard, 1899) a *Diffflugia microclaviformis* (Kourov, 1925), liší se pouze velikostí schránky. Objevuje se v Kamčatském kraji v Rusku. Schránka dosahuje 120 až 145  $\mu\text{m}$  do délky a 65 až 80  $\mu\text{m}$  do šířky, schránka obsahuje organický cement a křemičitanové destičky dosahující různé velikosti. Menší křemičitanové destičky se shlukují kolem otvoru ve schránce, který měří v průměru 25 až 30  $\mu\text{m}$ , větší destičky jsou umístěné v jeho střední části. Uvnitř je bezbarvá endoplazma, 1 až 3 kontraktální vakuoly a 2 až 5 lobopodií (Snegovaya, Alekperov, 2010).

## 8.22 *Diffflugia pyriformis*

Tento druh byl několikrát špatně zařazen a stále způsobuje časté diskuze. Například Ehrenberg v roce 1832 ji považoval za identickou s *Diffflugia oblonga* a její popis byl upraven tak, aby tento předpoklad byl správný (Ehrenberg, 1832). Rozlišení těchto druhů bylo možné pomocí DNA sekvencí (Siemensma, 2021). Siemensma uvádí, že schránka má nepravidelný tvar připomínající tvarem hrušku dorůstající 140 až 200  $\mu\text{m}$  s drsným povrchem. Na druhou stranu podle studie Snegovayové a Alekperova má tento druh vyskytující se v sedimentech Kamčatky světle hnědou endoplazmu se zelenými inkluzemi, 1 až 3 lobopodie, 3 až 5 kontraktilní vakuoly a dlouhou schránku s dvěma malými ostny. Dosahuje 195 až 220  $\mu\text{m}$  na délku a do šířky je poloviční, cca 88 až 100  $\mu\text{m}$ . Podobně tento druh popsali Gauthier-Lievre a Thomas v roce 1958, tentokrát vyskytující se na Pobřeží slonoviny (Snegovaya, Alekperov, 2010).

## 8.23 *Diffflugia pristis* (Penard, 1902)

Organismus se schránkou vejčitého tvaru s kruhovým pseudostomem lemovaným minerálními zrny. Dosahuje velikosti 45 až 65  $\mu\text{m}$ . Byl nalezen ve sladké vodě Švýcarska (Siemensma, 2021), v okrese Lankaran v Ázerbájdžánu, nebo například ve sladkých vodách Maďarska (Varga, 1963). Jiná studie popisuje protáhlou světle hnědou schránku a s její velikostí 42 až 50  $\mu\text{m}$  ji zařazuje mezi nejmenší druhy. Povrch schránky je pokrytý plochý křemičitými destičkami, které jsou uloženy těsně vedle sebe. Pseudostom je líčen jako kruhovitý s pravidelným okrajem (Snegovaya, Alekperov, 2010).

## 8.24 *Diffflugia smilion* (Thomas, 1953)

Druh popsáný Thomasem v roce 1953, o 5 let později jej popsal Gaunthier-Lievre opět ve spolupráci s Thomasem, přičemž oba tyto popisy se lišily. V roce 1953 ho Thomas popsal jako druh vyskytující se v Belgii a Francii, dosahující velikosti schránky 210 až 220  $\mu\text{m}$ . Uvádí, že je menší o přibližně 20 až 40  $\mu\text{m}$  než *Diffflugia scalpellum* (Penard, 1899), nicméně také uvádí, že se jedná o stejný druh. Jejich rozdílem je jejich výskyt – *Diffflugia smilion* byl objeven v mělké vodě a *Diffflugia Scalpellum* v hloubce 30 až 100 m. Studie Thomase a Gaunthier-Liévera z roku 1958 naopak uvádí, že se jedná o druh vyskytující se v Africe, dosahující velikosti schránky 275 až 300  $\mu\text{m}$ . Obě tyto studie se shodují, že schránka je oboustranně souměrná, od kruhovitého otvoru (30 až 50  $\mu\text{m}$ ) se rozšiřuje a přibližně ve druhé třetině délky se opět zužuje, má tedy válcovitý tvar. Schránka je složena z částí

rozsivek a křemenných částic, čímž vzniká hladký povrch (Siemensma, 2021). Přibližně podobný popis nám přináší studie Snegovayové a Alekperova, která zkoumala *Diffflugia smilion* vyskytující se v menších jezerech Ázerbájdžánu. Uvádí, že schránka dorůstá 165 až 190  $\mu\text{m}$  na délku a 40 až 60  $\mu\text{m}$  na šířku, má hruškovitý tvar s kaudálním koncem. Taktéž schránka obsahuje křemenné části. Nově se uvádí, že i bezbarvou cytoplazmu, 3 až 5 lobopodií a 3 až 6 kontraktálních vakuol (Snegovaya, Alekperov, 2010).

### **8.25 *Diffflugia distenda* (Penard, 1899)**

Druh se schránkou dosahující velikosti 199 až 270  $\mu\text{m}$  na délku a 47 až 64  $\mu\text{m}$  na šířku. Tvar schránky je hruškovitý, většinou je složena z částiček křemene, méně často i z částí schránek rozsivek a bičíkoců, převážně má hladký povrch (Penard, 1899, Ogden, 1983, Ogden, 1984). Opět byly pochyby o rozlišení od *Diffflugia acuminata*, ale v tomto případě se zmíněné druhy liší signifikantně v šířce své schránky (Ogden, 1983, Mazei a Warren, 2012).

### **8.26 *Diffflugia bicruris* (Gauthier-Liévre a Thomas, 1958)**

Gauthier-Liévre a Thomas popsali tento druh o velikosti schránky 188 až 193  $\mu\text{m}$  na délku a 77 až 86  $\mu\text{m}$  na šířku již v roce 1958 (Gauthier-Liévre a Thomas, 1958). O 25 let později jej popsal Ogden. Popis relativně odpovídal, ale ve velikosti se neshodli. Ogden uvádí, že velikost toho druhu je 202 až 207  $\mu\text{m}$  na délku a 95 až 115  $\mu\text{m}$  na šířku (Ogden, 1983). *Diffflugia distenda* a *Diffflugia bicruris* jsou si velmi podobné, liší se pouze v počtu výrůstků na schránce, a proto je některé studie uvádí jako jeden druh (Mazei a Warren, 2012).

### **8.27 *Diffflugia urceolata* (Carter, 1864)**

Byly popsány dvě varianty *Diffflugia urceola v. sphaerica*, charakteristická svým kruhovitým tvarem a délkou 250 až 300  $\mu\text{m}$  a otvorem širokým 70 až 120  $\mu\text{m}$  (Playfair, 1917) a *Diffflugia urceolata v. olla*, charakteristická svými malými ostny (Leidy, 1879). Podle studie Todorova a Golemanskyho je nemožné rozlišit tyto varianty, protože mezi nimi existuje nepřeborné množství “meziformem” jako například *Diffflugia urceolata lageniformis* (Wallich, 1864), která se liší od výše zmíněných forem větší délkou (až o 80  $\mu\text{m}$ ) a ústním otvorem až dvakrát větším nebo *Diffflugia urceolata minor* (Deflandre, 1926), která se liší od předchozích velikostí – je přibližně o 120  $\mu\text{m}$  kratší a 270  $\mu\text{m}$  užší, otvor má rovněž menší až o 120  $\mu\text{m}$  (Siemensma, 2021) a uvádějí tedy, že by tyto formy měly být považované za synonyma. Ve své studii je popisují jako organismy, vyskytující se v Bulharsku, největší ze svého rodu s charakteristickým tvarem schránky (Todorov, Golemansky, 2007). Druhy

z Khalanbulanchského rezervoáru v Ázerbájdžánu studované Snegovayovou a Alekperovem jsou popisovány jako organismy se schránkou o šířce 115 až 140  $\mu\text{m}$  a o délce 185 až 220  $\mu\text{m}$ . Na schránce, která často obsahovala organický cement, byly nalezeny většinou 3 ostny u aborálního konce. Uvnitř byla nalezena světle žlutá endoplazma a 1 až 3 lobopodie (Snegovaya, Alekperov, 2010). V jiné literatuře je zase uvedeno, že *Diffflugia urceolata* jsou organismy se schránkou vejčitého nebo kulovitého tvaru, obsahující minerální zrna nebo části rozsivek. V mnoha případech jsou tato zrna a části stmeleny organickým materiálem. Je to druh s mnoha jádry, konkrétně byly nalezeny druhy s 8 až 60 jádry, na druhou stranu většinou nemají ostny, případně jsou velmi malé (Snegovaya, Alekperov, 2010).

### **8.28 *Diffflugia bacilliarum* (Perty, 1849)**

Schránka *Diffflugia bacilliarum* je tvořena částmi schránek rozsivek nebo křemičitanovými destičkami spojenými organickým cementem. Tvar je většinou oválný nebo hruškovitý (Ogden, 1980b). Schránka dorůstá do velikosti 57 až 103  $\mu\text{m}$  a 36 až 47  $\mu\text{m}$  do šířky (Ogden a Hedley, 1980).

### **8.29 *Nebela bohémica* (Taránek, 1882)**

Druh s nažloutlou až hnědou schránkou hruškovitého tvaru. V některých případech je složena pouze z organického cementu, v jiných zase může být složena z kruhovitých až oválných destiček. Na délku měří 85 až 125  $\mu\text{m}$ , na šířku 61 až 105  $\mu\text{m}$ . Je spekulace, že se jedná o stejný druh jako je *Nebella collaris*, protože je téměř nemožné tyto dva druhy rozeznat (Taránek, 1882, Siemensma, 2022).

### **8.30 *Nebella collaris* (Ehrenberg, 1848)**

Dosahuje velikosti 95 až 115  $\mu\text{m}$  na délku a 74 až 81  $\mu\text{m}$ . Je popisován jako druh se žlutohnědou schránkou, tvořenou pouze organickým cementem nebo destičkami anorganických látek ve tvaru kruhu nebo oválu. Zvláštnost této schránky, tedy většinou bez idiosomat, vysvětluje ve své studii MacKinley v roce 1936, a to tím, že v okolním prostředí při vzniku schránky bylo nedostatek potravy (Siemensma, 2022). Je pravděpodobné, že se jedná o stejný druh jako *Nebella bohémica*. Tímto problémem se Kosakyan, Gomma, Mitchell, Heger a Lara zabývají ve svém výzkumu (Kosakyan, Gomma, Mitchell, Heger a Lara, 2012). Uvádějí, že kvůli nedostatku informací o rekombinaci genomu a nedostatku

indikátorů potřebných k přesné identifikaci jednotlivých druhů je téměř nemožné tuto otázku zodpovědět (Mayer, 1964, Nasonova et al., 2010, Lahr et al., 2011, Kosakyen et al., 2012).

### **8.31 *Nebela acolla* (Cash a Hopkinson, 1909)**

Organismus se schránkou širší než delší – na šířku měří 90 až 70  $\mu\text{m}$  a na délku 35  $\mu\text{m}$ . Schránka je eliptická průhledná vystavěná z malých kulatých destiček. Byla zkoumána a popsána v Anglii (Cash a Hopkinson, 1909).

### **8.32 *Nebela aliciae* (Kosakyan, Gomma, Heger, Mitchell, Lara, 2013)**

Charakterizován hruškovitou schránkou, laterálně stlačenou, na každé straně se vyskytuje malý pór. Dosahuje do délky 104 až 115  $\mu\text{m}$  a do šířky měří 76 až 93  $\mu\text{m}$ . Byl nalezen v Bulharsku (Todorov a Bankov, 2019) nebo v suchých meších Kostariky (Kosakya et al., 2012). Tento druh je velice podobný druhu *Nebela tincta f. galeata*, nicméně se tyto dva druhy odlišují ve velikosti schránek (Siemensma, 2021).

### **8.33 *Nebela tincta f. galeata* (Jung, 1936)**

Druh s laterálně stlačenou schránkou hruškovitého tvaru s póry na bočních stranách. Schránka je tvořena malými oválnými idiosomaty. Dorůstá do velikosti 140 až 150  $\mu\text{m}$  do délky (některé studie uvádějí 130 až 146  $\mu\text{m}$ ), je tedy větší než jí podobný druh *Nebela aliciae*. Byl nalezen například v Nizozemsku v Haaksbergenu, konkrétně v suchém mechu (Siemensma, 2023).

### **8.34 *Lesquereusia nabranica***

Druh vyskytující se v sedimentech v pramenité vodě s hojným zastoupením vodním rostlin. Schránka je podlouhlá, zakřivená, dorůstá do délky 145 až 160  $\mu\text{m}$  a do šířky 100 až 120  $\mu\text{m}$ . Povrch je prostoupen křemičitanovými destičkami, endoplazma je světle hnědá obsahující několik kontraktilních vakuol a 2 až 5 lobopodií (Snegovaya, Alekperov, 2023).

### **8.35 *Lesquereusia contorta***

Druh vyskytující se v menších řekách skalnatých oblastí. Schránka je mírně zploštělá, hruškovitého tvaru, pokrytá tenkými křemičitanovými destičkami relativně stejné velikosti. Patří mezi větší druhy, dorůstá do délky 145 až 160  $\mu\text{m}$  a šířky 90 až 100  $\mu\text{m}$ . Ve většině případů se objevuje s 1 až 5 lobopodiemi (Snegovaya, Alekperov, 2023).



### **8.36 *Lesquereusia azerbaijanica***

Tento druh byl popsán v pramenitých vodách Ázerbájdžánu, tvar schránky je podobný ostatním druhům z rodu *Lesquereusia*, ale dosahuje menší velikosti. Většinou dorůstá 84 až 105  $\mu\text{m}$  na délku a 63 až 75  $\mu\text{m}$  na šířku. Endoplazma je světle žlutá nebo bezbarvá (Snegovaya, Alekperov, 2023).

### **8.37 *Lesquereusia macrolabiata***

Druh s bezbarvou endoplazmou a schránkou, která je širší než delší. Na šířku má totiž 105 až 120  $\mu\text{m}$  a na délku pouze 90 až 100  $\mu\text{m}$ . Na kuželovitém krčku je umístěn apikální otvor, povrch schránky je pokryt dlouhými, tenkými křemičitanovými destičkami (Snegovaya, Alekperov, 2023).

### **8.38 *Paulinella chromatophora***

Druh s fotosyntetickými endosymbionty, pravděpodobně sinicového původu. Dosahuje 20 až 30  $\mu\text{m}$ , schránka je vejčitá, nestlačená, složená z křemičitých destiček. Hojně se vyskytuje zejména na jaře ve sladké vodě (Clarke, 2003, Kies, Kremer, 1979, Clarke 2003).

### **8.39 *Cyphoderia laevis***

Druh s bezbarvou až lehce žlutou zaoblenou schránkou, dosahující malých velikostí. Na délku dorůstá 35 až 50  $\mu\text{m}$ , na šířku 41 až 61  $\mu\text{m}$ . Většinou má jedno až dvě jádra (Penard, 1902).

### **8.40 *Sphenoderia minuta***

Schránka je složená z kruhovitých destiček uspořádaných do několika řad. Tvarem je spíše vejčitá až zaoblená s výrazným krčkem. Jedná se o relativně malý druh, dosahující 28 až 33  $\mu\text{m}$  do délky a 20 až 21  $\mu\text{m}$  do šířky (Deflandre, 1931).

### **8.41 *Euglypha brachiata***

Tento druh má úzkou, dlouhou schránku s pseudostomem, který je dvakrát ohraničen zubatými destičkami. Dosahuje délky 104 až 128  $\mu\text{m}$  a šířky 30 až 37  $\mu\text{m}$ . Často se vyskytuje v sedimentech (Leidy, 1879).

#### **8.42 *Assulina scandinavica***

Druh s vejčitou, stlačenou schránku. Mladší schránky bývají zbarvené do žluté barvy, starší do hnědé barvy. Pseudostom je oválný, stejně tak destičky, ze kterých se schránka skládá. Byly naměřeny jedinci od 60 do 150  $\mu\text{m}$  dlouzí (Ehrenberg, 1848).

#### **8.43 *Pileolus tuberosus***

Velmi výraznou schránku má rod *Pileolus tuberosus*, tvarem připomíná granát. Schránka je malá, vejčitá s kruhovým pseudostomem, na jejím povrchu jsou kruhové hrbolky. Dosahuje pouze 25  $\mu\text{m}$  na délku a 15  $\mu\text{m}$  na šířku. Vyskytuje se v rhizosféře květiny bromélie (Siemensma, 2021).

## ZÁVĚR

V této bakalářské práci jsem se zaměřila na rešerši krytenek z ekologického hlediska, zahrnující taxony Testaceolobosia a Filosea (Euglyphida), obecně jednobuněčné organismy patřících do říše eukaryota. Vyskytují se na vlhkých místech nebo ve vodním prostředí, většinou bychom je našli v rašeliništích, ve sladkých, v mořských, brakických vodách a v jejich sedimentech, ve vlhké půdě nebo v rostlinném odpadu. Stává se z nich tak důležitá složka ekosystému. Podílí se na koloběhu živin a tvoří část mikrobiální biomasy (Gilbert et al., 1998). Jsou závislé na vlhkosti, pH a chemismu vody, ale i na zastoupení minerálních látek v půdě, dostupnosti potravy a materiálu na stavbu schránek, i na okolní vegetaci (Mitchell et al., 2000a, Charman, 2001, Payne, 2001, Foissner, 2008, Mitchell et al., 2008a, Jassey et al., 2011a, Jassey et al., 2011b).

V posledních letech se začaly hojně využívat ve studiích paleoklimatu, paleoekologie, paleohydrologie, archeologii (Tolonen, 1986, Charman, 2001, Gehrels et al., 2001, Booth et al., 2004, Escobar et al., 2008, Charman et al., 2008, Mediolli, Scott 1988, Ooms et al., 2011). Vzrůstající zájem o ně podporují jejich nemalé výhody: vysoká abundance ve vlhkém a vodním prostředí, schopnost vytvářet si schránky nebo schopnost encystace a jejich zachování v sedimentech, krátký a rychlý životní cyklus, specifická odpověď na změny okolního prostředí a datujeme je až do mezozoika. To vše z nich dělá příhodné bioindikátory a paleoindikační organismy (Mitchell et al., 2008a).

Nicméně stále se vedou spory o zařazení a o systém krytenek (viz Zástupci). Často se několik variant stejného druhu považuje za druhy různé, na druhou stranu se odlišné druhy označují pouze za jiné varianty (viz Gaunthier-Liévre a Thomas, 1958). Stále máme nedostatek informací o genetickém materiálu *Arcellinida* (Mayer, 1964, Nassonova et al., 2010, Lahr et al., 2011, Kosakyen et al., 2012) a jejich popis je často neadekvátní z důvodu nízkého počtu diagnostických rysů (Štěpánek, 1952, Ogden, 1983, Meisterfeld a Mitchell, 2008), což vede k těmto neshodám. Přesnému rozlišení ani nepomáhá jejich vysoká variabilita, ovlivněná biotickými i abiotickými podmínkami (Bobrov, Mazei, 2004).

Z práce vyplývá předpoklad, že krytenky nám mohou přinést mnoho zajímavých a nových informací, pokud se podrobí přesnějšímu genetickému výzkumu (Mediolli, Scott, 1983, Foissner, Korganova, 2000, Kosakyan et al., 2013). Proto se domnívám, že by se této fascinující skupině eukaryotických organismů měla věnovat větší pozornost, jelikož by nám mohly přinést množství informací nejen o klimatu a jeho vlivu na ekosystém.

## SEZNAM POUŽITÝCH ZDROJŮ

- ACOT, P., 2005. *Historie a změny klimatu*. Nakladatelství Karolinum, 237 s.
- ADL, S. M., SIMPSON, A. G. B., LANE, C. E., LUKEŠ, J., BASS, D., BOWSER, S. S. et al., 2012. The revised classification of Eukaryotes. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, **59**(5): 429-493. DOI: 10.1111/j.1550-7408.2012.00644.x
- ADL, S. M., SIMPSON, A. G., LANE, C. E., LUKEŠ, J., BASS, D., BOWSER, S. S., BROWN, M. W., BURKI, F., DUNTHORN, M., HAMPL, V., HEISS, A., HOPPENRATH, M., LARA, E. et al., 2012. "The Revised Classification of Eukaryotes". *Journal of Eukaryotic Microbiology*, **59**(5): 429–514. DOI:10.1111/j.1550-7408.2012.00644.x
- ANDERSON, L. & J. G. ROSENBAUM, 2007. *Holocene paleohydrology of the upper Colorado River from lake sediment studies on the White River plateau*. Colorado. Proceedings of the GSA Annual Meeting, Denver, p. 159-1.
- ANDERSON, O. R., 1988. *Testate Amoebae (Classes: Lobosea and Filosea)*. Comparative Protozoology: Ecology, Physiology, Life History. Springer-Verlag, New York.
- AWERINZEW, S., 1907. Über einige Arten gehäuset-ragender Rhizopoden des Süßwassers. *Arch. Protistenkd.* **8**: 86–94.  
[https://www.zin.ru/journals/protistology/num7\\_3/mazei\\_7-3.pdf](https://www.zin.ru/journals/protistology/num7_3/mazei_7-3.pdf)
- BARTOŠ, E., 1954. *Korennozci radu Testacea*. Vydavatel'stvo slovenskej akademie vied. Bratislava, s. 1-187.
- BEYENS, L. & MEISTERFELD, R., 2001. 7. Protozoa: testate amoebae. in: SMOL, J. P., BIRKS, H. J. B. & LAST, W. M. (eds.): *Tracking environmental change using lake sediments*. Vol. 3: Terrestrial, algal and siliceous indicators. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 121-153. DOI:10.1007/0-306-47668-1
- BIRKS, H. J. B., HEIRI, O., SEPPÄ, H. & BJUNE, A. E., 2010. Strengths and weaknesses of quantitative climate reconstructions based on late-Quaternary biological proxies. *The Open Ecology Journal.*, **3**: 68–110. <https://core.ac.uk/download/pdf/33038469.pdf>
- BIRKS, J., BATTARBEE, R., MACKAY, A. & OLDFIELD, F., 2014. *Global change in the Holocene*. Routledge, 480 s.

- BOBROV, A. & MAZEI, Y., 2004. Morphological variability of testate amoebae (Rhizopoda : Testacealobosea : Testaceafilosea) in natural populations. *Acta Protozoologica*, **43**(2): 133-146. <https://www.semanticscholar.org/paper/Morphological-Variability-of-Testate-Amoebae-in-Bobrov-Mazei/115abe9e38bf6557ad1a3c8f118ab6c93d77d961>
- BOBROV, A. & MAZEI, Y., 2020. *Frenopyxis stierlitzii* gen. nov., sp. nov.—new testate amoeba (Amoebozoa: Arcellinida) from the urban parks with notes on the systematics of the family Centropyxidae Jung, 1942. *Zootaxa*, Vol. 4885. DOI: 10.11646/zootaxa.4885.3.4
- BOBROV, A. A., CHARMAN, D. J. & WARNER, B. G., 1999. Ecology of testate amoebae (Protozoa: Rhizopoda) on peatlands in western Russia with special attention to niche separation in closely related taxa. *Protist*, **150**(2): 125-136. DOI: 10.1016/S1434-4610(99)70016-7
- BOBROV, A. A., CHARMAN, D. J. & WARNER, B. G., 2002. Ecology of testate amoebae from oligotrophic peatlands: specific features of polytypic and polymorphic species. *Biology Bulletin of the Russian Academy of Sciences*, **29**: 605-617. DOI: 10.1023/A:1021732412503
- BRADLEY, R. S., 1999. *Paleoclimatology*. Academy Press, 614 s.
- CAVALIER-SMITH, T., CHAO, E.E.-Y. & OATES, B., 2004. Molecular phylogeny of Amoebozoa and the evolutionary significance of the unikont *Phalansterium*. *European Journal of Protistology*, **40**(1): 21–48. DOI: 10.1016/j.ejop.2003.10.001 Reference page.
- CLARKE, K. J., 2003. *Guide to the identification of soil protozoa - testate amoebae*, Freshwater Biological Association, Ambleside.
- DEFLANDRE, G., 1931. Thecamoebiens nouveaux ou peu connus, I. *Ann. Protistol.*, **3**: 81–95. <https://ru.scribd.com/document/629987129/Guide-to-Testate-Amoebae-pdf>
- DOWSETT, H. J., 2009. Foraminifera. In GORNITZ, V. (ed.): *Encyclopedia of Paleoclimatology and Ancient Environments*. Springer, s. 338–339.
- DREYFUS, H. L., 1994. *What computers still can't do*. MIT Press, Cambridge (MA, USA), 96 p.
- DUMACK, K., GORZEN, D., GONZ' ALEZ-MIGU'ENS, R., SIEMENSMA, F., LAHR, D. J. G., LARA, E. & BONKOWSKI, M., 2020. Molecular investigation of Phryganella

- acropodia Hertwig et Lesser, 1874 (Arcellinida, Amoebozoa). *European Journal of Protistology*, Vol. 75. DOI:10.1016/j.ejop.2020.125707
- DUMACK, K., KAHLICH, C., LAHR, D. J. G. & BONKOWSKI, M., 2019. Reinvestigation of Phryganella paradoxa (Arcellinida, Amoebozoa) Penard 1902. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, **66**(2). DOI: 10.1111/jeu.12665
- EDWARDS, T. W. D. & J. H. MCANDREWS, 1989. Paleohydrology of a Canadian shield lake interfered from 18O sediment cellulose. *Canadian Journal of Earth Science*, **26**(9): 1850-1859. DOI:10.1139/e89-158
- EHRENBERG, G. C., 1838. *Die Infusionstierchen als Vollkommene Organismen*. Verlag. von Leopold Voss, Leipzig.
- ELIAS, S. A., 2006. Quaternary beetle research: the state of the art. *Quaternary Science Reviews*, **25**(15-16), s. 1731–1737. DOI: 10.1016/j.quascirev.2006.05.002
- ERTL, M., 1965. Zur Kenntnis der Testaceenfauna der slowakischen Reislefelder. *Hydrobiologia*, **26**: 13–20. DOI: 10.1016/S0003-9365(87)80073-8
- FAROOQUI, A., AGGARWAL, N. & JHA, N., 2014. Thecamoebians from Late Permian Gondwana sediments of peninsular India. *European Journal of Protistology*, **50**(1). DOI: 10.1016/j.ejop.2013.05.003
- FENSKE, J., 2003. *Application of paleohydrology to corps flood frequency analysis*. U.S. Army Corps of Engineers, RD-47, 28 p.
- FILE, D., 1991. *Weather facts*. Oxford University Press, Oxford (UK), 142 s.
- FOISSNER, W., 2006. Biogeography and dispersal of micro-organisms: A Review emphasizing protists. *Acta Protozoologica*, **45**(2): 111- 136. Corpus ID: 1640503
- FOISSNER, W., 2008. Protist diversity and distribution: some basic considerations. *Biodiversity and Conservation*, **17**: 235-242.  
<https://link.springer.com/article/10.1007/s10531-007-9248-5>
- FOURNIER, B., LARA, E., JASSEY, V. E. J. & MITCHELL, E. A. D., 2015. Functional traits as a new approach for interpreting testate amoeba palaeo-records in peatlands and assessing the causes and consequences of past changes in species composition. *The Holocene*, **25**(9). DOI: 10.1177/0959683615585842

- GAUTHIER-LIÉVRE, L. & THOMAS, R., 1958. Les genres Diffluqia, Pentagonia, Maghrebria et Hooqenraadia (Rhizopodes testacés) en Afrique. *Archiv für Protistenkunde*, **103**: 241-370. <https://www.abebooks.com/Genres-Difflugia-Pentagonia-Maghrebria-Hoogenraadia-Rhizopodes/30627048247/bd>
- GILBERT, D., AMBLARD, C., BOURDIER, G. & FRANCEZ, A. J., 1998. The microbial loop at the surface of a peatland: structure, function, and impact of nutrient input. *Microbial Ecology*, **35**: 83-93. DOI: 10.1007/s002489900062
- GILLOOLY, J. F. & DODSON, S. F., 2000. *Latitudinal patterns in the size distribution and seasonal dynamics of new world, freshwater cladocerans*. *Limnology and oceanography*. 45, s. 22–30.
- GODEANU, S., 1972. Espèces nouvelles de thecamoebiens (Protozoa, Rhizopoda, Arcellinida). *Rev. Roum. Biol. (ser. Zool.)*, **17**(4): 227- 236. <https://arcella.nl/difflugia-bipartis/>
- GOLEMANSKY, V. & TODOROV, M., 2000. Testate amoebae (Protozoa: Rhizopoda) from Thailand. *Acta Protozoologica*, **39**(4): 337-344. [https://www.researchgate.net/publication/279668135\\_Testate\\_amoebae\\_Protzoa\\_Rhizopoda\\_from\\_Thailand](https://www.researchgate.net/publication/279668135_Testate_amoebae_Protzoa_Rhizopoda_from_Thailand)
- GOLEMANSKY, V. & TODOROV, M., 2000. Testate amoebae (Protozoa: Rhizopoda) from Thailand. *Acta Protozoologica*, **39**(4): 337-344. [https://www.academia.edu/47588359/Testate\\_Amoebae\\_Protzoa\\_Rhizopoda\\_from\\_Thailand](https://www.academia.edu/47588359/Testate_Amoebae_Protzoa_Rhizopoda_from_Thailand) and
- GOMAA, F., LAHR, D. J. G., TODOROV, M., LI, J. & LARA, E., 2017. A contribution to the phylogeny of agglutinating Arcellinida (Amoebozoa) based on SSU rRNA gene sequences. *European Journal of Protistology*, **59**. DOI: 10.1016/j.ejop.2017.03.005
- GOMAA, F., TODOROV, M., HEGER, T. J., MITCHELL, E. A. D. & LARA, E., 2012. SSU rRNA Phylogeny of Arcellinida (Amoebozoa) Reveals that the Largest Arcellinid Genus, Diffluqia Leclerc 1815, is not Monophyletic. *Protist*, **163**(3). DOI: 10.1016/j.protis.2011.12.001
- GONZALEZ-MIGUÉNS, R., CARMEN, S.-Z., VILLAR, M., VILLAR-DEPABLO, TODOROV, M. & LARA, E., 2021. Multiple convergences in the evolutionary history of the testate amoeba family Arcellidae (Amoebozoa: Arcellinida: Sphaerothecina): when the

ecology rules the morphology. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **194**(4). DOI: 10.1093/zoolinnean/zlab074

GONZÁLEZ-MIGUÉNS, R., TODOROV, M., BLANDENIER, Q., DUCKERT, C., PORFIRIO-SOUSA, A. L., RIBEIRO, G. M., RAMOS, D., LAHR, D. J. G., BUCKLEY, D., LARA, E., 2022. "Deconstructing Diffflugia: The tangled evolution of lobose testate amoebae shells (Amoebozoa: Arcellinida) illustrates the importance of convergent evolution in protist phylogeny". *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **175**: 107557. DOI:10.1016/j.ympev.2022.107557

GORNITZ, V., 2009. Paleoclimate proxies, an Introduction. In Gornitz, V. (ed.): Encyclopedia of Paleoclimatology and Ancient Environments. *Springer*, s. 716–721. DOI:10.1007/978-1-4020-4411-3

HAUSMANN, K. & HOLZMANN, N., 2003. *Protozoologie*. Praha: Academia.

HEGER, T. J., BOOTH, R. K., SULLIVAN, M. E., WILKINSON, D. M., WARNER, B. G., ASADA, T., MAZEI, Y., MEISTERFELD, R. & MITCHELL, E. A. D., 2011. Rediscovery of *Nebela ansata* (Amoebozoa: Arcellinida) in eastern North America: biogeographical implications. *Journal of Biogeography*, **38**(10): 1897-1906. <https://www.dora.lib4ri.ch/wsl/islandora/object/wsl:3982>

HYALOSPHENIA SUBFLAVA C. Hopkinson, 1909 in GBIF Secretariat (2022). GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/39omei>

CHARDEZ, D., 1973. Sur Diffflugia ventricosa Deflandre 1926 (Rhizopode Thecamoebien). *Rev. Verviet. Hist. Natur.*, **30**: 57–60.

CHARDEZ, D., 1991a. Note sur Diffflugia humilis sp. n. (Protozoa: Rhizopoda: Testacea). *Acta Protozoologica*, **30**(1): 45–47. ISSN/ISBN: 0065-1583

CHARMAN, D. J., 2001. Biostratigraphic and palaeoenvironmental applications of testate amoebae. *Quaternary Science Reviews*, **20**(16-17): 1753-1764. DOI: 10.1016/S0277-3791(01)00036-1

CHARMAN, D. J., 2001. Biostratigraphic and palaeoenvironmental applications of testate amoebae. *Quaternary Science Reviews*, **20**(16-17): 1753-1764. DOI: 10.1016/S0277-3791(01)00036-1

JARRETT, R. D., 1991. *Paleohydrology and its value in analyzing floods and droughts*. U.S. Geological Survey, Water-Supply Paper, 2375: 105-116.



- JASSEY, V. E. J., GILBERT, D., BINET, P., TOUSSAINT, M. L. & CHIAPUSIO, G., 2011b. Effect of a temperature gradient on *Sphagnum fallax* and its associated living microbial communities: a study under controlled conditions. *Canadian Journal of Microbiology*, **57**(3): 226-235. <https://doi.org/10.1139/W10-116>
- JASSEY, V. E. J., CHIAPUSIO, G., MITCHELL, E. A. D., BINET, P., TOUSSAINT, M. L. & GILBERT, D., 2011a. Fine-scale horizontal and vertical micro-distribution patterns of testate amoebae along a narrow fen/bog gradient. *Microbial Ecology*, **61**(2): 374-385. DOI: 10.1007/s00248-010-9756-9
- KAKOS, V., 1977. Velké povodně na Vltavě v Praze ve vztahu ke Klementinským pozorováním počasí. In: *Sborník příspěvků ze semináře k 200. výročí observatoře v Praze Klementinu (14.–16. 9. 1976)*, s. 37–42.
- KNELLER, M., 2009. Pollen analysis. In Gornitz, V. (ed.): *Encyclopedia of Paleoclimatology and Ancient Environments*. Springer, pp. 815–823. DOI:10.1007/978-1-4020-4411-3
- KOENIG, I., CHRISTINAT, K., D'INVERNO, M. & MITCHELL, E.A.D., 2018. Impact of two hot and dry summers on the community structure and functional diversity of testate amoebae in an artificial bog, illustrating their use as bioindicators of peatland health. *Mires Peat*, **21**(2018). DOI: 10.19189/MaP.2018.OMB.327
- KOSAKYAN, A., GOMAA, F., LARA, E., & LAHR, D. J., 2016. Current and future perspectives on the systematics, taxonomy and nomenclature of testate amoebae. *European Journal of Protistology*, **55** (B): 105–117. DOI: 10.1016/j.ejop.2016.02.001
- KOSAKYAN, A., GOMAA, F., MITCHELL, E., HEGER, T. & LARA, E., 2012. Using DNA-barcoding for sorting out protist species complexes: A case study of the *Nebela tinctoris-collaris-bohemica* group (Amoebozoa; Arcellinida, Hyalospheniidae). *European journal of protistology*, **49**(2). DOI: 10.1016/j.ejop.2012.08.006
- KOSAKYAN, A., GOMAA, F., MITCHELL, E., HEGER, T. J. & LARA, E. 2013. "Using DNA-barcoding for sorting out protist species complexes: A case study of the *Nebela tinctoris-collaris-bohemica* group (Amoebozoa; Arcellinida, Hyalospheniidae)". *European Journal of Protistology*, **49**(2): 222–237. DOI:10.1016/j.ejop.2012.08.006.
- KOSAKYAN, A., HEGER, T., LEANDER, B., TODOROV, M., MITCHELL, E. & LARA, E., 2011. COI Barcoding of Nebelid Testate Amoebae (Amoebozoa: Arcellinida):

- Extensive Cryptic Diversity and Redefinition of the Hyalospheniidae Schultze. *Protist*, **163**(3): 415-34. DOI: 10.1016/j.protis.2011.10.003
- KOUROVA, O., 1925. Faune Rhizopodique des bassins de Kossino. *Trudy Kosinskoi Biologicheskoi Stantsii*. **2**: 43–68 (in Russian with French summary).
- KYNČIL, J., 1982. *Excerpta z díla Ch.G. Pötzche*. Povodí Ohře, Chomutov, 33 s.
- KYNČIL, J., 1983. *Povodně v Krušných horách a jejich podhůří v letech 1784 - 1981*. Povodí Ohře, Chomutov, 109 s.
- LAHR, D. J. G., KOSAKYAN, A., LARA, E., MITCHELL, E. A. D., MORAIS, L., PORFIRIO-SOUSA, A. L., RIBEIRO, G. M., TICE, A. K., PANEK, T., KANG, S. & BROWN, M. W., 2019. Phylogenomics and Morphological Reconstruction of Arcellinida Testate Amoebae Highlight Diversity of Microbial Eukaryotes in the Neoproterozoic. *Current Biology*, **29**(6). DOI: 10.1016/j.cub.2019.01.078
- LAHR, D. J. G., KOSAKYAN, A., LARA, E., MITCHELL, E. A. D., MORAIS, L., PORFIRIO-SOUSA, A. L., RIBEIRO, G. M., PÁNEK, T., KANG, S. & BROWN, M. W., 2019. "Phylogenomics and Morphological Reconstruction of Arcellinida Testate Amoebae Highlight Diversity of Microbial Eukaryotes in the Neoproterozoic". *Current Biology*, **29**(6): 991–1001. DOI:10.1016/j.cub.2019.01.078. PMID 30827918
- LAHR, D. J., 2021. An emerging paradigm for the origin and evolution of shelled amoebae, integrating advances from molecular phylogenetics, morphology and paleontology. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, **116**(e200620). DOI: 10.1590/0074-02760200620
- LAHR, D., GRANT, J., NGUYEN, T., LIN, J. & KATZ, L., 2013. *Lahr*. PLOS 2011 alignments.
- LANE, S. N., LANDSTRÖM, C. & S. J. WHATMORE, 2011. Imagining flood futures: risk assessment and management in practice. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **369**(1942): 1784-1806. DOI: 10.1098/rsta.2010.0346
- LARA, E., HEGER, T. J., EKELUND, F., LAMENTOWICZ, M. & MITCHELL, E. A. D., 2008. Ribosomal RNA Genes Challenge the Monophyly of the Hyalospheniidae (Amoebozoa: Arcellinida). *Protist*, **159**(2). DOI: 10.1016/j.protis.2007.09.003
- LARA, E., HEGER, T. J., EKELUND, F., LAMENTOWICZ, M. & MITCHELL, E. A. D., 2008. Ribosomal RNA genes challenge the monophyly of the Hyalospheniidae (Amoebozoa: Arcellinida). *Protist*, **159**(2): 165–176. DOI:10.1016/j.protis.2007.09.003

- MARCISZ, K., JASSEY, V. E. J., KOSAKYAN, A., KRASHEVSKA, V., LAHR, D. J. G., LARA, E., LAMENTOWICZ, Ł., LAMENTOWICZ, M., MACUMBER, A., MAZEI, Y., MITCHELL, E. A. D., NASSER, N. A., PATTERSON, R. T., ROE, H. M., SINGER, D., TSYGANOV & A. N., FOURNIER, B., 2020. Testate Amoeba Functional Traits and Their Use in Paleoecology. *Frontiers in Ecology and Evolution*, **8**. DOI: 10.3389/fevo.2020.575966
- MAZEI, Y. & WARREN, A., 2012. A survey of the testate amoeba genus *Diffugia* Leclerc, 1815 based on specimens in the E. Penard and C.G. Ogden collections of the Natural History Museum, London. Part 1. Species with shells that are pointed aborally and/or have aboral protuberances. *Protistology*, **7**(3): 121-171.  
<https://core.ac.uk/download/pdf/131129964.pdf>
- MAZEI, Yu. A. & TSYGANOV, A. N., 2006. *Freshwater testate amoebae*. — Moscow : KMK, 300 p. — Russian : Мазей Ю. А., Цыганов А. Н. Пресноводные раковинные амебы.
- MEISTERFELD, R. & MITCHELL, E. A. D., 2008. *Diffugia* Leclerc, 1815. Version 02. <http://tolweb.org/Diffugia/124487/2008.09.02>. The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>
- MEISTERFELD, R., 2002. Order Arcellinida Kent, 1880, in: *An Illustrated Guide to the Protozoa*. Society of Protozoologists, Lawrence, Kansas, U.S.A, pp. 827–860.
- MITCHELL, E. A. D., BORCARD, D., BUTTLER, A. J., GROSVERNIER, P., GILBERT, D. & GOBAT, J. M., 2000a. Horizontal distribution patterns of testate amoebae (Protozoa) in a *Sphagnum magellanicum* carpet. *Microbial Ecology*, **39**: 290-300. PMID: 10882434
- MITCHELL, E. A. D., CHARMAN, D. J. & WARNER, B. G., 2008a. Testate amoebae analysis in ecological and paleoecological studies of wetlands: past, present and future. *Biodiversity and Conservation*, **17**: 2115-2137. DOI:10.1007/s10531-007-9221-3
- MOCK, C., J., 2007. Paleoclimate: Introduction. In ELIAS, S. (ed.): *Encyclopedia of Quaternary Science*. Elsevier, Amsterdam, s. 1867–1873.
- MULOT, M., MARCISZ, K., GRANDGIRARD, L., LARA, E., KOSAKYAN, A., ROBROEK, B. J. M., LAMENTOWICZ, M., PAYNE, R. J. & MITCHELL, E. A. D.,

2017. Genetic Determinism vs. Phenotypic Plasticity in Protist Morphology. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, **64**(6). DOI: 10.1111/jeu.12406
- NASSER, N. A., GREGORY, B. R. B., SINGER, D., PATTERSON, R. T. & ROE, H. M., 2021. Erugomicula, a new genus of arcellinida (Testate lobose amoebae). *Palaeontologia Electronica*, **24**(1). DOI: 10.26879/807
- NASSONOVA, E., A, SMIRNOV, FAHRNI, J. & PAWLOWSKI, J., 2009. Barcoding Amoebae: Comparison of SSU, ITS and COI Genes as Tools for Molecular Identification of Naked Lobose Amoebae. *Protist*, **161**(1): 102-15. DOI: 10.1016/j.protis.2009.07.003
- NIKOLAEV, S. I., MITCHELL, E. A. D., PETROV, N. B., BERNEY, C., FAHRNI, J. & PAWLOWSKI, J., 2005. The testate lobose amoebae (order Arcellinida Kent, 1880) finally find their home within Amoebozoa. *Protist*, **156**(2): 191–202. DOI: 10.1016/j.protis.2005.03.002
- OGDEN, C. G. & HEDLEY, R. H., 1980. *An atlas of freshwater testate amoebae*. Oxford Univ. Press, London.
- OGDEN, C. G. & MEISTERFELD, R., 1989. The taxonomy and systematics of some species of Cucurbitella, Diffflugia and Netzelia (Protozoa:Rhizopoda), with an evaluation of diagnostic characters. *European Journal of Protistology*, **25**(2): 109–128. DOI: 10.1016/S0932-4739(89)80022-7
- OGDEN, C. G. & ŽIVKOVIĆ, A., 1983. Morphological studies on some Diffflugidae from Yugoslavia (Rhizopoda, Protozoa). *Bulletin of the British Museum (Natural History) Zoology*, **44**: 341–375. <https://biostor.org/reference/64>
- OGDEN, C. G., 1979. Comparative morphology of some pyriform species of Diffflugia (Rhizopoda). *Arch. Protistenkd*, **122**: 143–153.
- OGDEN, C. G., 1980b. Shell structure in some pyriform species of Diffflugia (Rhizopoda). *Archiv für Protistenkunde*, **123**(4): 455–470. DOI: 10.1016/S0003-9365(80)80028-5
- OGDEN, C. G., 1983. Observations on the systematics of the genus Diffflugia in Britain (Rhizopoda, Protozoa). *Bull. Brit. Mus. nat. Hist. (Zool.)*, **44**: 1–73. <https://biostor.org/reference/66>
- OGDEN, C. G., 1984. Notes on testate amoebae (Protozoa: Rhizopoda) from Lake Vlasina, Yugoslavia. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Zoology*, **47**: 241–263. <https://biostor.org/reference/266149>

- OPRAVILOVÁ, V. & HÁJEK, M., 2006. The variation of testacean assemblages (Rhizopoda) along the complete base-richness gradient in fens: a case study from the Western Carpathians. *Acta Protozoologica*, **45**(2): 191-204.  
<https://www.muni.cz/vyzkum/publikace/635984>
- PATTERSON, R. T., MACKINNON, K. D., SCOTT, D. B. & MEDIOLI, F. S., 1985. Arcellaceans (“Thecamoebians”) in small lakes of New Brunswick and Nova Scotia: modern distribution and Holocene stratigraphic changes. *Journal of Foraminiferal Research*, **15**(2): 114–137. <https://carleton.ca/timpatterson/?p=215>
- PAYNE, R. J., 2011. Can testate amoeba-based palaeohydrology be extended to fens? *Journal of Quaternary Science*, **26**(1): 15-27. DOI: 10.1002/jqs.1412
- PENARD, E., 1902. *Faune rhizopodique du Bassin du Léman*. Henry Kündig, Genève.
- PENARD, E., 1905. *Les Sarcodines des Grands Lacs*. Henry Kündig, Genève.
- PERTY, M., 1849. Mikroskopische Organismen der Alpen und der Italienischen Schweiz. *Mitt. Natur. Gesell. Bern*, **164**/165: 153–176.
- PLAYFAIR, G. I., 1918. Rhizopods of Sydney and Lismore. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales*, Vol. 42: 633-675. DOI: 10.5962/bhl.part.4865
- PORTER, S. M., MEISTERFELD, R. & KNOLL, A. H., 2003. Vase-shaped microfossils from the Neoproterozoic Chuar Group, Grand Canyon: a classification guided by modern testate amoebae. *Journal of paleontology*, **77**(3): 409–429. DOI:10.1666/0022-3360(2003)077<0409:VMFTNC>2.0.CO;2
- PORTER, S. M., MEISTERFELD, R. & KNOLL, A. H., 2003. Vase-shaped microfossils from the Neoproterozoic Chuar Group, Grand Canyon: A classification guided by modern testate amoebae. *Journal of Paleontology*, **77**(3). DOI: 10.1017/s0022336000044140
- PRENTICE, C., 1985. Pollen Representation, Source Area, and Basin Size: Toward a Unified Theory of Pollen Analysis. *Quaternary research*, **23**(1): 76–86. DOI: 10.1016/0033-5894(85)90073-0
- RAUTIO, M., 2007. Cladocera. In Elias, S. (ed.): *Encyclopedia of Quaternary Science*. Elsevier, Amsterdam, s. 2029–2038.

- ŘÍHOVÁ AMBROŽOVÁ J., 2007. Encyklopedie hydrologie: výkladový slovník. Kořenonožci (Rhizopoda) [online]. [cit.2023-07-06]. Dostupné z: [http://vydavatelstvi.vscht.cz/knihy/uid\\_es-006/ebook.html?p=K020](http://vydavatelstvi.vscht.cz/knihy/uid_es-006/ebook.html?p=K020)
- SACHSE, D., BILLAULT, I., BOWEN, G.J., CHIKARAISHI, Y., DAWSON, T. E., FEAKINS, S. J., FREEMAN, K. H., MAGILL, C. R., MCINERNEY, F. A., VAN DER MEER, M. T. J., POLISSAR P., ROBINS, R. J., SACHS, J. P., SCHMIDT, H. L., SESSIONS, A. L., WHITE, J. W. C., WEST, J. B. & J. A. KAHMEN, 2012. Molecular Paleohydrology: Interpreting the Hydrogen-Isotopic Composition of Lipid Biomarkers from Photosynthesizing Organisms. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, **40**: 221-249. DOI: 10.1146/annurev-earth-042711-105535
- SEPPÄ, H. & BENNETT, K. D., 2003. Quaternary pollen analysis: recent progress in palaeoecology and palaeoclimatology. *Progress in Physical Geography*, **27**(4): 548–579. DOI:10.1191/0309133303pp394oa
- SIEMENSMA, F., 2021. Microworld: world of amoeboid organisms. *Arcella* [online]. [cit. 2023-07-01]. Dostupné z: <https://arcella.nl/>
- SINGH, V., PANDITA, S. K., TEWARI, R., VAN HENGSTUM, P. J., PILLAI, S. S. K., AGNIHOTRI, D., KUMAR, K. & BHAT, G. D., 2015. Thecamoebians (Testate Amoebae) straddling the permian-triassic boundary in the Guryul Ravine Section, India: Evolutionary and palaeoecological implications. *PLoS One*, **10**(8). DOI: 10.1371/journal.pone.0135593
- SNEGOVAYA, N. & ALEKPEROV, I., 2010. A preliminary study of the freshwater fauna of testate amoebae of southeast Azerbaijan. *Turkish Journal of Zoology*, **34**(2): 135-149. DOI: 10.3906/zoo-0709-1.
- SOLER-ZAMORA, C., GONZALEZ-MIGU, R., GUILL'EN-OTERINO, A. & LARA, E., 2021. Arcellinida testate amoebae as climate miner's canaries in Southern Spain. *European Journal of Protistology*, Vol. 81. DOI: 10.1016/j.ejop.2021.125828
- SOLOMON, S., QIN, D., MANNING, M., CHEN, Z., MARQUIS, M., AVERYT, K. B., TIGNOR, M. & H. L. MILLER, 2007. *Climate change 2007: The physical science basis. IPCC Fourth Assessment Report (AR4)*. Cambridge University Press, Cambridge, 996 pp.
- SVOBODA, J., VAŠKŮ, Z. & V. CÍLEK, 2003. *Velká kniha o klimatu země koruny české. Regia, Praha, 592 s.*

- ŠTĚPÁNEK, M., 1952. Testacea of the pond of Hrádek at Kunratice (Prague). *Historia Naturalis Pragae: National Museum, Series B*, **8**(3): 1–55.  
[https://www.zin.ru/journals/protistology/num6\\_2/snegovaya.pdf](https://www.zin.ru/journals/protistology/num6_2/snegovaya.pdf)
- TARÁNEK, K. J., 1882. *KOŘENONOŽCI (Rhizopoda)*. V Praze : nákladem vlastním. 93 s.
- THOMAS, R., 1953. Sur deux formes critiques du genre *Diffflugia* Leclerc. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **78**: 132-136.  
[https://www.researchgate.net/publication/284152779\\_A\\_survey\\_of\\_the\\_testate\\_amoeba\\_genus\\_Diffflugia\\_Leclerc\\_1815\\_based\\_on\\_specimens\\_in\\_the\\_E\\_Penard\\_and\\_CG\\_Ogden\\_collections\\_of\\_the\\_Natural\\_History\\_Museum\\_London\\_Part\\_1\\_Species\\_with\\_shells\\_that\\_are\\_pointed](https://www.researchgate.net/publication/284152779_A_survey_of_the_testate_amoeba_genus_Diffflugia_Leclerc_1815_based_on_specimens_in_the_E_Penard_and_CG_Ogden_collections_of_the_Natural_History_Museum_London_Part_1_Species_with_shells_that_are_pointed)
- THORDYCRAFT, V. R., BENITO, G., SOPENA, A., SANCHEZ-MOYA, Y. & M. RICO, 2003. *A 3,000 year rekord of extrémé floods in the Llobregat basin, North-east Spain*. Proceedings of the XVI. INQUA Congress, Paper 7-14, p. 84.
- TODOROV, M. & BANKOV, N., 2019. An Atlas of Sphagnum-dwelling testate amoebae in Bulgaria. Advanced Books. *Pensoft*, 287 pp. DOI: 10.3897/ab.e38685.
- TODOROV, M. & GOLEMANSKY, V., 2007. Morphological variability of *Diffflugia urceolata* Carter, 1864 (Testacealobosia: Difflogiidae) and taxonomical status of its varieties *D. urceolata* var. *olla* Leidy, 1879, and *D. urceolata* var. *sphaerica* Playfair, 1917. *Acta Zoologica Bulgarica*, **59**(2007): 3-10. DOI: 10.3906/zoo-0709-1
- TOLONEN, K., 1986. *Rhizopod analysis*. In Berlund BE (eds) *Handbook of holocene palaeoecology and palaeohydrology*. Wiley, Chicchester, s. 645–666.
- TSYGANOV, ANDREY & BABESHKO, KIRILL & MAZEI, 2016. *A Guide to Testate Amoebae with the Keys to Genera*
- VARGA, L., 1963. *Weitere Untersuchungen über die die aquatile Microfauna der Baradla-Höhle bei*.
- VELLE, G., BROOKS, S. J., BIRKS, H. J. B. & WILLASSEN, E., 2005. Chironomids as a tool for inferring Holocene climate: an assessment based on six sites in southern Scandinavia. *Quaternary Science Reviews*. **24**(12-13): 1429–1462.  
 DOI:10.1016/j.quascirev.2004.10.010

- VIKOL, M. M., 1992. Testate amoebae (Rhizopoda, Testacea) of the basins of the Dnestr: AN Republic of Moldova, *Instituie of Zoology*, 1-128 (in Russian).  
[https://www.researchgate.net/publication/237336067\\_The\\_fauna\\_of\\_testate\\_amoebae\\_Rhizopoda\\_Testacea\\_in\\_freshwater\\_basins\\_of\\_Apsheron\\_peninsula](https://www.researchgate.net/publication/237336067_The_fauna_of_testate_amoebae_Rhizopoda_Testacea_in_freshwater_basins_of_Apsheron_peninsula)
- WANNER, M. & MEISTERFELD, R., 1994. Effects of some environmental factors on the shell morphology of testate amebas (Rhizopoda, Protozoa). *European Journal of Protistology*, **30**(2): 191-195. DOI: 10.1016/S0932-4739(11)80029-5
- WANNER, M., 1999. A review on the variability of testate amoebae: methodological approaches, environmental influences and taxonomical implications. *Acta Protozoologica*, **38**(1): 15-29. DOI:10.4467/16890027AP.22.001.15671
- WILKINSON, D. M., 2010. Have we underestimated the importance of humans in the biogeography of free-living terrestrial microorganisms? *Journal of Biogeography*, **37**(3): 393-397. <https://www.jstor.org/stable/25654258>
- WILKINSON, D. M., KOUMOUTSARIS, S., MITCHELL, E. A. D. & BEY, I., 2012. Modelling the effect of size on the aerial dispersal of microorganisms. *Journal of Biogeography*, **39**: 89-97. DOI: 10.1111/j.1365-2699.2011.02569.x
- YANG, J., SMITH, H. G., SHERRATT, T. N. & WILKINSON, D. M., 2010. Is there a size limit for cosmopolitan distribution in free-living microorganisms? A biogeographical analysis of testate amoebae from polar areas. *Microbial Ecology*, **59**(4): 635-645.  
<https://www.jstor.org/stable/40802164>
- ŽIVKOVIC, A., 1975. Nouvelles et rares espèces de Testacea (Rhizopoda) dans la fauna Danube. *Bull.Mus.Hist.Nat., Belgrade*, **30**: 119-123.