Folia faunistica Slovaca 22 (2017) 31-40

PRVONÁLEZ DRUHU *BRESSLAUIDES TERRICOLA* (FOISSNER, 1987) (CILIOPHORA, COLPODEA) NA SLOVENSKU – CYSTICKÉ ŠTÁDIÁ, EN- A EXCYSTÁCIA

Simona Benčaťová & Eva Tirjaková

Department of Zoology, Faculty of Natural Sciences, Comenius University, Ilkovičova 6, 842 15 Bratislava, Slovakia [bencatova.simona@gmail.com, tirjakova@fns.uniba.sk]

KEY WORDS

Bresslauides terricola Ciliophora encystation excystation first record resting cyst Slovakia

ABSTRACT

Bresslauides terricola (Foissner, 1987) Foissner, 1993 (Ciliophora, Colpodea) was found for the first time in the territory of Slovakia in a moss sample taken at the locality of Jesenské. The species was cultivated using the non-flooded Petri dish method and was grown on the salad and grain medium. Morphology of cultivated trophic cells, structure of resting and reproductive cysts were investigated, using live observation. Processes during encystation and excystation were observed in vivo under the light microscopy. We described the structure of resting and reproductive cysts. The obtained results were compared with the original and subsequent descriptions of this species. This is the first report of processes encystation and excystation (including timing of processes) of *Bresslauides terricola*.

ÚVOD

Rod Bresslauides zahŕňa stredne veľké až veľké, karnivorné nálevníky, vyskytujúce sa výlučne v terestrických biotopoch (Foissner 1993; Foissner 1999; Foissner et al. 2005; Foissner 2008; Capar 2012). Okrem typového druhu Bresslauides australis, do rodu Bresslauides patria d'alšie 3 druhy Bresslauides discoidues (Kahl, 1931) Foissner, 1993, B. pratensis Capar, 2012 a B. terricola (Foissner, 1987) Foissner, 1993. Zástupcovia tohto rodu patria k zriedkavo sa vyskytujúcim a na území Slovenska doteraz neboli zaznamenané. Súčasťou životného cyklu väčšiny nálevníkov je vytváranie dormantných štádií a s nimi spojené procesy en- a excystácie (Corliss & Esser 1974; Anderson 1988; Foissner 1993; Cowling 1994). Napriek tomu, že sú nevyhnutnou súčasťou životných cyklov väčšiny nálevníkov, štruktúra rezistentných cýst, ako aj procesy en- a excystácie sú relatívne slabo preskúmané.

Foissner et al. (2007) vo svojej práci uvádzajú, že detailné informácie o morfológii a fyziológii rezistentných cýst sú k dispozícii len k menej ako 40 druhom nálevníkov. I keď od tohto obdobia došlo k výraznejšiemu obohateniu údajov (Foissner 2009; Funadani et al. 2013; Khan et al. 2015 a iní), môžeme ich stále považovať za nedostatočné. Za jednu z najlepšie preskúmaných skupín v tomto smere patrí skupina Colpodea, najmä zástupcovia rodu Colpoda (Foissner 1993; Otani & Matsuoka 2010/2011; Funadani et al. 2013 a iné). Údaje o dormancii zástupcov rodu Bresslauides sú však veľmi strohé a zahŕňajú iba základnú morfológiu rezistentnej cysty. Vzhľadom na absenciu údajov o priebehu en- a excystácie, ako aj o podrobnej štruktúre rezistentných cýst tohto druhu, bolo cieľom tejto práce tieto údaje doplniť.

 F_{fS}

Benčaťová S, Tirjaková E, 2017. First record of Bresslauides terricola (Foissner, 1987) (Ciliophora, Colpodea) in Slovakia – cystic stages, en- and excystation. Folia faunistica Slovaca 22: 31–40. [in Slovak, with English abstract]

Accepted 1 June 2017



Received 22 March 2016

Vzorky machu boli odobraté zo stromu na cintoríne z lokality obce Jesenské (48°18'14,76''N; 20°4'23,52''E) dňa 14. 11. 2014. Machové vankúše veľkosti cca 10 × 10 cm, boli vložené do mikroténových vreciek a následne uskladnené v laboratórnych podmienkach. Na kultiváciu nálevníkov sme použili metódu "nezavodňovaných Petriho misiek" (Vďačný & Foissner 2012). Po piatich dňoch kultivácie bola časť primárnej vzorky premiestnená na hodinové sklíčka, priemeru 68 mm, za účelom namnoženia kultúry s využitím kultivačných médií (obilný a šalátový nálev). Základnú zložku potravy tvorili menšie druhy nálevníkov rodu *Colpoda* (napr. *Colpoda steinii*) a *Euplotes* sp.

Aktívne jedince, priebeh encystácie a excystácie, ako aj jednotlivé cystické štádia sme sledovali pomocou optického mikroskopu Leica DM 1000 pri zväčšeniach (40 – 1000 ×). Pri 1000-násobnom



Obrázok 1. Aktívne štádium (trofozoit) druhu *Bresslauides terricola*.

 a – reprezentatívny trofozoit populácie z oblasti Jesenské (čierna hviezdička označuje vestibulum); b – trofozoit in vivo (biele hviezdičky označujú potravné vakuoly); KV – kontraktilná vakuola; MA – makronukleus; Mi – mikronukleus; lP – ľavé orálne polykinetidy; pP – pravé orálne polykinetidy; PV – potravná vakoula. Mierka 100 μm. S Benčaťová & E Tirjaková — Folia faunistica Slovaca 22 (2017) 31–40

tód bola použitá impregnácia protargolom podl'a Foissner 2014. Pri determinácii sme vychádzali z práce Foissner (1993). Na fotodokumentáciu bola použitá kamera Leica EC3. Kresby a schémy sú založené na pozorovaniach jedincov *in vivo* aj po impregnácii protargolom. Boli graficky upravené pomocou programu CorelDraw X6 a X7.

VÝSLEDKY

Druh *Bresslauides terricola* sme nakultivovali zo vzorky machu z lokality Jesenské (okres Rimavská Sobota). Tento druh nebol doteraz zaznamenaný na území Slovenska. V primárnych vzorkách machu sa objavil na 3. – 4. deň od navlhčenia vzorky vodou z vodovodu. Najvyššia abundancia bola sledovaná na 5. – 7. deň od začiatku kultivácie. Na kultivačných médiách excystoval veľmi rýchlo 1–2 hodiny po indukcii excystácie. Opísali sme morfológiu aktívneho jedinca, štruktúru rezistentných cýst i časový priebeh en- a excystácie.

Morfológia aktívneho jedinca

Veľkosť bunky in vivo kolísala v rozpätí dĺžky 170-250 μm a šírky 150 – 230 μm, po impregnácii protargolom 150 – 220 × 100 – 200 μm. Tvar bunky široko oválny, anteriórny a posteriórny koniec zaguľatený (obr. 1a, b). Sférický makronukleus sa nachádza v strede bunky (obr. 1a), dosahuje veľkosť 20 – 40 µm. Okolo makronukleusu je svetlá zóna, viditeľná po impregnácii protargolom (obr. 2b). Zvyčajne 5 – 6 guľovitých mikronukleusov lokalizovaných tesne vedľa makronukleusu v rôznych pozíciách (obr. 1a). Dosahujú veľkosť 2,5 – 3 μm (po impregnácii protargolom). Kontraktilná vakuola v posteriórnej časti bunky (obr. 1a, b). Kortex rigídny. Početné mukocysty vretenovitého (fusiformného) tvaru lokalizované tesne pod povrchom, v kortikálnej cytoplazme. Okolo bunky je hyalínna zóna (obr. 2c, d), viditeľná po impregnácii protargolom. Cytoplazma vyplnená veľkým počtom potravných vakuol rôznej veľkosti (obr. 1a, b; obr. 2a). Cílie dlhé 8 – 10 μm, počet somatických kinet okolo 90 – 100.

Encystácia, cystické štádiá a excystácia

Encystácia bola indukovaná zmenou vlhkostných pomerov (vysychanie) a nedostatkom potravných zdrojov. Nastupujúca encystácia sa v prvých etapách prejavovala zmenou veľkosti, tvaru a aktivity bunky. Veľkosť encystujúcich jedincov veľmi mierne klesala. Tvar sa zaguľacoval (obr. 3a – 3d), bunky rotovali, pričom sa postupne obmedzoval ich aktívny pohyb. Do jednej hodiny od začiatku encystácie bola prítomná aj funkčná kontraktilná vakuola na boku encystujúcej bunky. V tomto čase bol ešte diferencovaný aj peristóm. V cytoplazme boli prítomné početné potravné vakuoly (obr. 3a – 3d), ktoré sa intenzívne presúvali prúdením cytoplazmy (obr. 3b). Nestrávené zvyšky potravy boli cca po 1 hodine postupne vylučované na povrch bunky (obr. 3a – 3f). Po 2 – 3 hodinách sa pohyb cytoplazmy v bunke spomalil a sledovali sme výrazné zníženie počtu potravných vakuol (obr. 3d). Následne sa pohyb bunky aj cytoplazmy zastavil úplne. V kortikálnej vrstve cytoplazmy boli zreteľné mukocysty (obr. 3a), ktoré boli postupne vylučované na povrch. Podieľali sa na tvorbe mukózneho plášťa okolo celej bunky.

Mladé rezistentné cysty (od začatia encystácie cca do troch dní) sa vyskytovali izolovane alebo v zhlukoch. Tvar cýst bol guľovitý, výnimočne mierne



Obrázok 2. Trofozoit Bresslauides terricola po impregnácii protargolom.

a, b – bunky po impregnácii protargolom (biele hviezdičky označujú potravné vakuoly; čierna hviezdička – vestibulum; hlavičky šípok – svetlá zóna okolo makronukleusu); c, d – detail bunky (hlavičky šípok – hyalínna vrstva okolo bunky); MA – makronukleus. Mierka: (a, b) 100 μm, (c, d) 50 μm.

elipsovitý. Mladé cysty, vrátane mukózneho plášťa, boli relatívne veľké (150 – 220 μm). Mukózny plášť bol riedkej konzistencie a tvoril 20 – 45 μm hrubú, súvislú povrchovú vrstvu okolo celej cysty. Súčasťou mukózneho plášťa bola vylúčená potrava, detrit a baktérie z okolitého prostredia (obr. 3e, f; 4a, b). Postupom času bol plášť hustejší a kompaktnejší (obr. 4a, b). Endocysta a mesocysta boli bezfarebné a tvorené niekoľkými zreteľne oddelenými, relatívne tenkými vrstvami (obr. 4a), ktoré dosahovali hrúbku 3 – 5 μm. Súčasťou cytoplazmy niektorých buniek boli viditeľné 2 – 3 priehľadné bezfarebné



Obrázok 3. Proces encystácie druhu Bresslauides terricola in vivo.

a – d – začiatok procesu encystácie (elipsovité ohraničenie označuje mukocysty; hlavičky šípok ukazujú na potravné vakuoly, tenké šípky naznačujú pohyb cytoplazmy počas encystácie; hrubé šípky ukazujú na vylúčený materiál na povrchu); e, f – mladé rezistentné cysty; MP – mukózny plášť. Mierka 100 µm.

vakuoly, veľkosti 15 – 20 μm. Cytoplazma bola hnedá až žltohnedá, granulovaná. V strede bol viditeľný guľovitý makronukleus (obr. 4a, b). Mikronukleusy sme nepozorovali. plášťom dosahovali veľkosť 130 – 200 μm. Mukózny plášť zrelej cysty, vzhľadom na mukózny plášť mladej cysty, bol hustejší a kondenzovanejší. Tvoril 12,5 – 20 μm hrubú, súvislú vrstvu okolo cysty. Jeho súčasťou bol aj detrit, menej baktérie. Cytoplazma bunky bola hustejšia, v strede bol prítomný makronukleus, ktorý bol slabo viditeľný (obr. 4b).

Po 5 – 7 dňoch od indukcie encystácie boli sformované zrelé rezistentné cysty (obr. 4b). S mukóznym



Obrázok 4. Mladé a zrelé rezistentné cysty a rozmnožovacie cysty in vivo.

a – mladé (3-dňové) rezistentné cysty; b – mladé a zrelé (7-dňové) rezistentné cysty; c, d – vznik rozmnožovacích cýst (hlavičky šípok ukazujú na deliacu líniu); EN – endocysta; MA – makronukleus; MC – mesocysta; MP – mukózny plášť. Mierka 100 μm.

V rámci životného cyklu sme sledovali aj reprodukciu prostredníctvom rozmnožovacích cýst. Po 6 až 16 h od vytvorenia mladej cysty (pluripotentná cysta) došlo k vytvoreniu deliacej línie (brázdy), ktorá pokračovala rozdelením bunky na dva až štyri tomity (obr. 4c, d). Najčastejšie sme sledovali vytvorenie rozmnožovacích cýst s dvomi tomitmi (obr. 5a – 5f). Aj na povrchu rozmnožovacej cysty bol prítomný mukózny plášť hrúbky 15 – 30 μ m. Súčasťou každej excystujúcej bunky bola excystačná vakuola (obr. 5a – 5e). Proces excystácie prebehol pomerne rýchlo (do pol hodiny od vytvorenia deliacej línie).



Obrázok 5. Rozmnožovacie cysty in vivo.

a – f – priebeh procesu excystácie rozmnožovacích cýst (čísla označujú jednotlivé tomity); EXV – excystačná vakuola; MA – makronukleus; MP – mukźony plášť. Mierka 100 μm.

Sledovali sme aj proces excystácie rezistentných cýst. Excystácia bola indukovaná návratom vlhkostných pomerov a pridaním potravných zdrojov. Prvé známky začínajúcej excystácie sme zaznamenali veľmi rýchlo, asi 1 – 2 h od zaliatia vzorky. Sledovali sme vytvorenie excystačnej vakuoly (obr. 6b,c) a transparentného priestoru medzi cystickou stenou a excystujúcou bunkou. Po 2 h bol viditeľný asynchrónny pohyb regenerujúcej bunky v rámci rezistentnej cysty. Excystačná vakuola postupne zväčšovala svoj objem, tvorila jednu tretinu až polovicu bunky. Expanzia vakuoly bola pravdepodobne spôsobená difúziou vody z vonkajšieho prostredia. Funkčná kontraktilná vakuola sa objavila



a – e – priebeh procesu excystácie (hviezdičky označujú regenerujúcu bunku); f – prázdna rezistentná cysta; EXV – excystačná vakuola; MA – makronukleus; MP – mukózny plášť; TM – transparentná membrána. Mierka 100 µm.

až u jedincov opúšťajúcich cystu. Nezaznamenali sme prítomnosť excystačnej a funkčnej kontraktilnej vakuoly v rovnakom čase v rámci jednej bunky.

Cytoplazma excystujúcej bunky bola svetlejšia a redšia ako v cyste, čo bolo pravdepodobne spôsobené absorbciou vody bunkou. Bunka regenerovala v rámci tenkej membrány (endocysty?) (obr. 6a – 6c). Pohybom regenerujúceho jedinca a tlakom excystačnej vakuoly došlo k roztrhnutiu cystickej steny vrátane mukózneho plášťa. Excystačný pór nebol prítomný. V čase opúšťania cysty bol už dobre viditeľný aj peristóm a regenerujúca ciliatúra. Bunka sa dostala do vonkajšieho prostredia úplne zregenerovaná. Prázdna cysta sa zachovala v prostredí krátky čas, postupne došlo k deštrukcii (obr. 6f). Celý proces excystácie trval 3 – 4 hodiny. Mladšie rezistentné cysty excystovali rýchlejšie (2 – 3 h). Excystácia zrelých rezistentných cýst bola výrazne ovplyvnená nielen vlhkosťou, ale aj ponukou potravy v prostredí. Začala krátko (do 1h) po pridaní potenciálnej potravy (nálevníky rodu Colpoda a *Euplotes*) do kultúry.

DISKUSIA

Napriek intenzívnym výskumom nálevníkov v terestrických biotopoch na Slovensku (Tirjaková 1988; Vďačný & Tirjaková 2006; Bartošová & Tirjaková 2008; Holecová et al. 2012 a ďalšie) nebol doteraz druh Bresslauides terricola na našom území zaznamenaný. Podľa údajov Foissner (1993), Foissner (1999), Foissner et al. (2005) a Foissner (2008) bol tento druh izolovaný výlučne z terestrických biotopov. Prvá populácia tohto druhu bola izolovaná z hrabanky borovicového lesa v Afrike (Keňa) (Foissner 1993; Foissner 1999). Ďalšie údaje pochádzajú z Austrálie, populácia bola izolovaná z hrabanky oblasti Ayers Rock (Foissner 1993). Na základe týchto údajov považoval Foissner (1993) tento druh za druh viazaný svojím rozšírením na južnú pologul'u (Gondwana), ale údaje z posledného obdobia tento predpoklad vyvracajú. Sám Foissner et al. (2005) izolovali tento druh z hrabanky a pôdy bukového lesa neďaleko Salzburgu (Rakúsko) a následne Foissner (2008) z hrabanky a vrchnej vrstvy piesčitej pôdy na východnom pobreží Singapuru (juhovýchodná Ázia). Rozšírenie zo severnej pologule sme potvrdili aj našimi výsledkami. Naše výsledky tiež potvrdzujú väzbu daného druhu na terestrické biotopy a rozširujú údaje o výskyte z machu, ktoré doteraz absentovali. Vzhľadom na málo pozitívnych údajov o výskyte tohto druhu (napriek intenzívnym výskumom pôdnej mikrofauny nielen v Európe ale celosvetovo), i prvonález z územia Slovenska naznačujú, že ide o pomerne zriedkavý (vzácny?) druh. Túto skutočnosť potvrdzuje aj veľkosť bunky (150 – 250 µm), na základe ktorej je malá pravdepodobnosť prehliadnutia tohto druhu vo vzorkách.

Porovnaním morfometrických údajov našej populácie s populáciami Foissner (1993) sa vyskytli len minimálne rozdiely vo veľkosti bunky *in vivo*. Foissner (1993) uvádza veľkosť dvoch pozorovaných populácií – africkej a austrálskej (150 – 200 × 120 – 170 μ m vs. 180 – 260 × 140 – 200 μ m). Jedince našej populácie dosahovali veľkosť 170 – 250 × 150 – 230 μ m, čím spadajú do veľkostného rozpätia uvedených populácií.

Počet, tvar a veľkosť makronuklea a mikronukleusov, prítomnosť mukocýst ako aj základná štruktúra somatickej ciliatúry súhlasí s údajmi charakterizujúcimi daný druh (Foissner 1993). Podobne aj v rámci životného cyklu, zahŕňajúceho aktívne trofické štádium, reprodukčnú a rezistentnú cystu (Burt et al. 1941; Stout 1955; Foissner 1993), sme nezaznamenali odlišnosti.

Procesy en- a excystácie bývajú, najmä u terestrických druhov, primárne ovplyvnené vlhkosťou, ktorú Yamaoka et al. (2004) považuje za nadradený faktor. Okrem vlhkosti, významný vplyv na en- a excystáciu majú potravné zdroje (Yonezawa 1986, Gutiérrez et al. 1990 a Tomaru 2002). Významný vplyv potravných zdrojov na procesy excystácie sme zaznamenali aj u druhu Bresslauides terricola. Potvrdzuje to fakt, že v primárnych vzorkách sa tento druh objavil až po 3 – 4 dňoch od navlhčenia vzorky machu. Maximálnu početnosť dosiahol na 5. – 7. deň po kultivácii a namnožení primárnej potravy. V kultúrach, po pridaní potravných zdrojov (Colpoda, Euplotes) excystoval veľmi rýchlo v priebehu niekoľkých hodín. Po vyčerpaní potravy napriek dostatočnej vlhkosti, došlo pomerne rýchlo k encystácii.

Základná štruktúra rezistentných cýst zodpovedá údajom v práci Foissner (1993). Potvrdili sme prítomnosť špecifického mukózneho plášťa nielen na povrchu rezistentných, ale aj rozmnožovacích cýst. Predpokladáme, podobne ako Foissner (1993), že mukózny plášť na povrchu cýst pochádza z obsahu vylúčeného početnými mukocystami. Podľa Foissner (1993) a Bourland et al. (2014) je prítomnosť podobného mukózneho plášťa charakteristická pre viaceré druhy nálevníkov triedy Colpodea, napríklad Colpoda inflata, Colpoda variabilis, Colpoda cavicola, Colpoda tripartita, Bryophryoides ocellatus a Bresslauides discoideus. Naopak, u druhu Bresslauides pratensis absentuje (Capar 2012), čo vylučuje rodovú charakteristiku prítomnosti mukózneho plášťa. Mukózny plášť sa vyskytuje na povrchu cýst aj u iných skupín nálevníkov napr. niektorí zástupcovia skupiny Rhynchostomatia (Vďačný a Foissner 2012), Hypotrichia (Foissner 1993; Vďačný et al. 2010) a pod. Súčasťou mukózneho plášťa u Bresslauides terricola boli aj baktérie, ktoré sa ale zrejme nepodieľali (nakoľko ide o dravce) na potravných zdrojoch v prvých etapách po excystácii, ako je to známe u bakteriovorných druhov (Foissner 1993; Rawlinson & Gates 1985). Funkciou mukózneho plášťa, vďaka zhlukovaniu cýst do skupín, by mohlo byť aj zvýšenie prežívania cýst v období nedostatku vlhkosti. Známe je zoskupovanie cýst prostredníctvom mukózneho plášťa aj u druhov *Colpoda cavicola* zo skupiny Colpodea a *Kahliella matisi* zo skupiny Hypotrichia (Foissner 1993; Vďačný et al. 2010).

Pokiaľ ide o vnútornú štruktúru, súčasťou cytoplazmy niektorých zrelých rezistentných cýst boli 2 – 3 transparentné, ohraničené vakuoly, veľkosti 15 – 20 μm. Výskyt a veľkosť týchto vakuol uvádza aj Foissner (1993). Vakuoly boli priehľadné, obsahovali len filtrovanú tekutinu bez štruktúry. Funkcia vakuol je nejasná, predpokladáme, že by mohli byť pozostatkom potravných vakuol. Zachovávajú sa v cyste relatívne krátku dobu (maximálne do 3 dní od nástupu encystácie).

Za najdôležitejší znak začínajúcej excystácie považujeme, podobne ako Funadani et al. (2013), objavenie sa excystačnej vakuoly. Podľa Hashimoto (1963), Nakamura & Matsusaka (1991), Holt (1971), Foissner (1993), Müller (2007), Funadani et al. (2013) a Benčaťová et al. (2016) je jej prítomnosť charakteristická nielen pre Bresslauides terricola, ale aj pre viaceré druhy nálevníkov (Parentocirrus hortualis, Colpoda cucullus, Didinium nasutum, Histriculus cavicola, Meseres corlissi, Oxytricha fallax a iné). Kontraktilná vakuola sa objavuje, u excystujúceho jedinca až po zániku excystačnej vakuoly, v prvých etapách po opustení cysty. Podľa Beers (1966) a Funadani et al. (2013), excystačná a kontraktilná vakuola sa počas procesu excystácie nikdy neobjavujú súčasne čo môžeme potvrdiť aj u druhu Bresslauides terricola.

Takmer kompletná regenerácia excystujúceho jedinca prebieha ešte v rámci cystickej bunky. Tenká, transparentná membrána sa do vonkajšieho prostredia dostáva iba čiastočne alebo zostáva v rámci cysty. Transparentná membrána (endocysta?) spolu s excystujúcim jedincom cystickú bunku neopúšťa na rozdiel od niektorých iných druhov triedy Colpodea (napr. Colpoda cucullus), kde regenerujúca bunka opúšťa cystu spoločne s transparentnou membránou v rámci ktorej dochádza k regenerácii jedinca (Funadani et al. 2013). Prítomnosť a funkciu tejto membrány vo vonkajšom prostredí počas excystácie (regenerácie jedinca) potvrdzujú aj práce Beers (1945), Gutiérrez et al. (1981), Kamra & Sapra (1991) a Benčaťová et al. (2016) u viacerých druhov rôznych skupín nálevníkov.

Uvoľnenie excystujúceho jedinca z cysty sa uskutočňuje roztrhnutím cystickej steny asynchrónnym pohybom excystujúceho jedinca. Tento spôsob (absencia excystačného póru) je charakteristický pre väčšinu zástupcov triedy Colpodea (Foissner 1993).

POĎAKOVANIE

Práca vznikla s podporou grantu MŠ VEGA v rámci projektu 1/0114/16. Poďakovanie patrí aj Mgr. Viktórii Čabanovej za pomoc pri odbere vzoriek v teréne.

LITERATÚRA

- Anderson OR, 1988. Comparative protozoology, ecology, physiology, life history. Springer Verlag, New York Inc. 482 pp.
- Bartošová P, Tirjaková E, 2008. Diversity and ecology of ciliates (Alveolata: Ciliophora) living in the bark and decaying wood mass in Slovakia. Acta Protozoologica 47: 173–187.
- Benčaťová S, Tirjaková E, Vďačný P, 2016. Resting cysts of Parentocirrus hortualis Voss, 1997 (Ciliophora, Hypotrichia), preliminary notes on encystation and various types of excystation. European Journal of Protistology 53: 45–60.
- Beers CD, 1945. The excystment process in the ciliate Didinium nasutum. Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society 61: 264–275.
- Beers CD, 1966. The excystment process in the ciliate Nassula ornate Ehrbg. Journal of Protozoology 13: 79–83.
- Bourland WA, Wendell L, Hampikian G, Vďačný P, 2014. Morphology and phylogeny of Bryophryoides ocellatus n. g., n. sp. (Ciliophora, Colpodea) from in situ soil percolates of Idaho, U.S.A. European Journal of Protistology 50: 47–67.
- Burt RL, Kidder GW & Claff CL, 1941. Nuclear reorganization in the family Colpodidae. Journal of Morfology 69: 537–561.
- Capar S, 2012. Morfology and morphometry of Bresslauides pratensis n. sp., a new soil ciliate (Ciliophora, Colpodea) from Turkey. European Journal of Protistology 48: 252–260.
- Corliss JO, Esser SC, 1974. Comments on the role of the cyst in the life cycle and survival of free-living protozoa. Transactions of the American Microskopical Society 93: 578–593.
- Cowling AJ, 1994. Distribution and adaptation. In: Darbyshire J. F. Soil protozoa. CAB International, Wallingford, pp. 16–19.
- Foissner W, 1993. Colpodea (Ciliophora). Protozoenfauna 4/1. Gustav Fischer Verlag Stuttgart, New York. 798 pp.
- Foissner W, 1999. Notes on the soil ciliate biota (Protozoa, Ciliophora) from the Shimba Hills in Kenya (Africa): diversity and description of three new genera and ten new species. Biodiversity and Conservation 8: 319–389.
- Foissner W, 2008. Notes on soil ciliates from Singapore with description of Suturothrix monoarmata nov. ge., nov. spec. (Protozoa, Ciliophora). Soil organisms 80: 81–97.
- Foissner W, 2009. The stunning, glass-covered resting cyst Maryna umbrellata (Ciliophora, Colpodea). Acta Protozoologica 48: 223–243.
- Foissner W, Berger H, Xu K, Zechmeister-Boltenstern S, 2005. A huge, undescribed soil ciliate (Protozoa: Ciliophora) diversity in natural forest stands of Central Europe. Biodiversity and Conservation 14: 617–701.

- Foissner W, Müller H, Agatha S, 2007. A comparative fine structural and phylogenetic analysis of resting cysts in oligotrich and hypotrich Spirotrichea (Ciliophora). European Journal of Protistology 43: 295–314.
- Funatani R, Suetomo Y, Matsuoka T, 2013. Emergence of the terestrial cilitate Colpoda cucullus from a resting cyst: Rupture of the cyst wall by active expansion of an excystment vacuole. Microbes and Enviroments 28: 149–152.
- Gutiérrez JC, Torres A, Perez-Silva J, 1981. Excystment cortical morphogenesis and nuclear processes during encystment and excystment in Laurentiella acuminata (Hypotrichida, Oxytrichidae). Acta Protozoologica 20: 145–152.
- Gutiérrez JC, Martín-González A, Matsusaka T, 1990. Toward a generalized model of encystment (cryptobiosis) in ciliates: a review and a hypothesis. BioSystems 24: 17–24.
- Hashimoto K, 1963. Formation of ciliature in excystment and induced re-encystment of Oxytricha fallax Stein. Journal of Protozoology 10: 156–166.
- Holecová M, Christophoryová J, Mrva M, Stašiov S, Štrichelová J, Šustek Z, Tirjaková E, Tuf JH, Vďačný P, Zlinská J, 2012. Biodiversity of soil micro- and macrofauna in oak-hornbeam forest ecosystem on the territory of Bratislava. Univerzita Komenského v Bratislave vo vydavateľstve UK, 144 pp.
- Holt PA, Chapman GB, 1971. The fine structure of the cyst wall of the ciliated protozoon Didinium nasutum. Journal of Protozoology 18: 604–614.
- Khan NA, Iqbal J, Siddiqui R, 2015. Stress management in cyst-forming free-living Protists: programmed cell death and/or encystment. Hidawi Publishing Corporation, BioMed Research International, 6 pp.
- Müller H, 2007. Live observation of excystment in the spirotrich ciliate Meseres corlissi. European Journal of Protistology 43: 95–100.
- Nakamura T, Matsusaka T, 1991. Effects of cyst age on encystment of the ciliate Histriculus cavicola (Kahl, 1935) (Ciliophora: Stichotrichia). European Journal

of Protistology 27: 375–380.

- Otani Y, Matsuoka T, 2010/2011. Encystment-indusing factor "starvation" in ciliated protozoan Colpoda cucullus. Protistology 6: 245–250.
- Rawlinson N, Gates M, 1985. The excystment process in the ciliate Euplotes muscicola: An integrated light and scanning electron microscopic study. Journal of Protozoology 32: 729–735.
- Stout JD, 1955: Environmental factors affecting the life history of three soil species of Colpoda (Ciliata). Transactions and Proceedings of the Royal Society of New Zeland 82: 1165–1188.
- Tirjaková E, 1988. Structures and dynamics of communities of ciliated protozoa (Ciliophora) in field communities. 1. Species composition, group dominance, communities. Biológia 43: 479–503.
- Tomaru A, 2002. Encystment-inducing factors in the ciliate Euplotes elegans. Zoological Science 19: 741–746.
- Vďačný P, Tirjaková E, 2006. First records of soil ciliates (Protozoa, Ciliophora) from classes Prostomea, Nassophorea, Spirotrichea, and Colpodea in Slovakia. Biológia 61: 509–516.
- Vďačný P, Foissner W, 2012. Monograph of the dileptids (Protista, Ciliophora, Rhynchostomatia). Denisia 31: 52–58.
- Vďačný P, Tirjaková E, Tóthová T, Pristaš P, Javorský P, 2010. Morphological and phylogenetical studies on a new soil hypotrich ciliate: Kahliella matisi spec. nov. (Hypotrichia, Kahliellidae). European Journal of Protistology 46: 319–333.
- Yamaoka M, Watoh T, Matsuoka T, 2004. Effects of salt concentration and bacteria on encystment induction in ciliated protozoan Colpoda sp. Acta Protozoologica 43: 93–98.
- Yonezawa F, 1986. Effects of various cell-free fluid on encystment in Euplotes encysticus (Ciliophora). Journal of science of the Hiroshima University (Zoology) 32: 245–254.