

Amebas testadas (*Amoebozoa: Arcellinida*) en Lagos de Centroamérica: Estado actual y perspectivas futuras

Testate Amoebae (Amoebozoa: Arcellinida) in lake of Central America: Current Status and Future Perspectives

Andrea Rodas Morán¹ 

¹Escuela de Estudios de Postgrados, Facultad de Ingeniería, Universidad de San Carlos de Guatemala

Dirección para recibir correspondencia: ducuchu@gmail.com

Recibido: 24/05/2024

Revisión: 17/09/2024

Aceptado: 23/09/2024

Resumen

Las amebas testadas, protistas unicelulares con cubiertas protectoras denominadas testa, tienen un importante rol en los ecosistemas acuáticos y son indicadores sensibles de cambios ambientales. A pesar de su relevancia, su estudio en regiones neotropicales ha sido escasamente abordado. Este estudio consistió en una revisión bibliográfica de publicaciones de amebas testadas en ecosistemas lacustres de Centroamérica desde 1950 hasta la actualidad, utilizando diversas bases de datos académicas. Se clasificaron todos los artículos encontrados según tipo de publicación, año de publicación, afiliación de los autores y lagos estudiados además de extraer una lista de las especies de amebas testadas identificadas en cada país. Se encontraron cuatro artículos científicos, con una suma de 65 especies de amebas testadas distribuidas en tres países (Guatemala, El Salvador y Costa Rica). Esta limitada cantidad de investigaciones contrasta con la diversidad de especies identificadas, lo que evidencia la necesidad de investigaciones en la región y el desarrollo de capacidades de investigación a nivel local. Se recomienda el fortalecimiento de la investigación en Centroamérica para profundizar en la biodiversidad regional y su función ecológica, esenciales para la conservación de los ecosistemas lacustres.

Palabras claves: Biodiversidad, tecamebas, bioindicadores, ecosistemas lacustres.

Abstract

Testate amoebae, unicellular protist with protective coverings called tests, play an important role in aquatic ecosystems and are sensitive indicators of environmental changes. Despite their significance, their study in Neotropical regions has been insufficiently addressed. This study consisted of a bibliographic review of publications on testate amoebae in Central American lake ecosystems from 1950 to the present, utilizing various academic databases. All found articles were classified according to the type of publication, year of publication, authors' affiliations, and studied lakes, in addition to compiling a list of testate amoebae species identified in each country. Four scientific articles were found, with a total of 65 species of testate amoebae distributed across three countries (Guatemala, El Salvador, and Costa Rica). This limited amount of research contrasts with the identified species diversity, highlighting the need for further investigations in the region and the development of local research capabilities. It is recommended to strengthen research in Central America to delve into regional biodiversity and its ecological function, essential for the conservation of lake ecosystems.

Key words: Biodiversity, thecamoebians; bioindication, lake ecosystems.



Introducción

Las amebas testadas son un grupo de protistas unicelulares y polifiléticos, reconocidos por su distintiva cubierta protectora llamada testa (Singh et al., 2015). Esta testa es rígida, generalmente presenta una única cámara y una abertura conocida como pseudostoma. La formación de la testa puede ser autógena o puede incorporar material externo mediante un proceso de cementación; su forma y tamaño varían según la especie (Medioli & Scott, 1988). Estas características particulares de la testa facilitan la identificación taxonómica de cada especie.

En los ecosistemas acuáticos, las amebas testadas juegan un papel crucial en el flujo y ciclo de materia y energía dentro de las redes tróficas microbianas (Beyens & Meisterfeld, 2001). Su amplia distribución en hábitat que incluyen lagos, suelos, musgos y turberas, las convierte en excelentes indicadores de las condiciones ambientales. Debido a su capacidad para reflejar cambios ambientales se han utilizado en estudios paleolimnológicos para inferir las condiciones pasadas de cuerpos de agua (Ellison, 1995; Kihlman & Kauppila, 2012; Prentice et al., 2018).

En los ecosistemas lacustres, las amebas testadas (organismos bentónicos), juegan un rol esencial como consumidores primarios (Medioli & Scott, 1988). En investigaciones limnológicas se han utilizado como bioindicadores de la calidad del agua (Qin et al., 2016; Roe & Patterson, 2014) y para identificar la presencia de contaminación por metales pesados (Nasser et al., 2020; Neville et al., 2014), ya que su diversidad es influenciada por las propiedades fisicoquímicas de los ecosistemas lacustres, destacando en particular la temperatura, pH, junto con la altitud y las condiciones climáticas (Qin et al., 2024).

En los últimos 200 años, se han identificado más de 1,900 especies o subespecies de amebas testadas, aunque las estimaciones sugieren que la cifra real podría alcanzar las 4,000 (Beyens & Meisterfeld, 2001; Smith et al., 2008).

A pesar del amplio estudio de su biodiversidad en musgos y pantanos, principalmente en Canadá y Europa, persiste un vacío de conocimiento significativo en lo que respecta a ambientes lacustres, especialmente en las zonas neotropicales (da Silva et al., 2022).

Asimismo, y aun reconociendo su importancia ecológica y taxonómica, las investigaciones sobre las amebas testadas en las regiones neotropicales, particularmente en Centroamérica, han sido escasas. Esta carencia de estudios en las zonas neotropicales se contrasta marcadamente con la concentración de investigaciones en las regiones templadas del hemisferio norte, generando así una brecha importante en la comprensión de estos organismos en dichos ambientes (Sigala et al., 2016).

Este desequilibrio en la investigación resalta la necesidad imperante de profundizar en las características únicas y el papel ecológico que desempeñan las amebas testadas en los ecosistemas de Centroamérica, caracterizada esta región geográfica, por su diversidad climática y geológica que, incluye tanto tierras bajas como montañas. Estas últimas poseen una biodiversidad muy importante, albergando más del 85% de las especies mundiales de anfibios, aves y mamíferos (Rahbek et al., 2019).

Esta investigación tiene como objetivo proporcionar un análisis del estado actual del conocimiento sobre las amebas testadas (*Amoebozoa: Arcellinida*) en los lagos de Centroamérica, mediante la revisión de estudios previos, proporcionando una herramienta de referencia de las especies de amebas testadas reportadas en la región.

Materiales y método

Para la recolección de datos, se llevó a cabo una revisión exhaustiva en bases de datos académicas, Google Académico, LaReferencia, Scielo, Science Direct y Lilacs, así como en GBIF (*Global Biodiversity Information Facility*), una plataforma global dedicada a la información sobre biodiversidad. Se utilizaron palabras clave como "testate amoebae", "arcellinida", "lake" y "tecamoebian" en combinación con cada país de Centroamérica. Los términos fueron combinados usando operadores booleanos "AND" y "OR". Las búsquedas, realizadas en marzo de 2024, incluyeron documentos en inglés y español, abarcando publicaciones tanto indizadas como no indizadas.

Crterios de inclusi3n

Se incluyeron estudios que documentaron la recolecci3n de amebas testadas en lagos con enfoques limnol3gico, ecol3gico o paleolimnol3gico, publicados desde 1950 hasta la fecha.

Análisis de la informaci3n

A partir de las publicaciones recopiladas, se desarrollaron dos bases de datos. La primera comprende los metadatos de los estudios identificados, incluyendo a3o y tipo de publicaci3n, afiliaci3n de los autores, y característiclas de los lagos estudiados como origen, tipo y altitud, ademl1s del enfoque del estudio (ecol3gico, de diversidad o paleolimnol3gico).

La segunda base de datos se compuso de una lista detallada de las especies de amebas testadas encontradas en cada pa3s. La taxonomía de las amebas testadas es compleja y frecuentemente sujeta a debate y cambio. Los investigadores adoptan diferentes criterios para clasificar especies, variedades y ecofenotipos. Ante esta heterogeneidad en la identificaci3n y clasificaci3n taxon3mica, se opt3 por una estrategia inclusiva.

Para contabilizar el n3mero de especies en los ecosistemas acuáticos de Centroam3rica, se utilizaron los nombres taxon3micos tal como se reportan en los estudios consultados.

Se emple3 estadística descriptiva para analizar las bases de datos, determinando el tipo y n3mero de estudios por pa3s, los autores de las publicaciones, y la diversidad de especies y géneros de amebas testadas reportadas por pa3s.

Resultados

Se identificaron cuatro art3culos sobre amebas testadas en Centroam3rica. Estos incluyen un estudio sobre la diversidad de amebas testadas en lagos y lagunas de Costa Rica y Guatemala (Laminge, 1973), un análisis de la diversidad en un lago volcánico de Costa Rica (Betancur & Acevedo, 2016), un estudio ecol3gico enfocado en un lago eutr3fico de tierras medias en Guatemala (Rodas et al., 2022), y una investigaci3n paleolimnol3gica en El Salvador a trav3s de un lago de origen volcánico (Wojew3dka- Przybył et al., 2022). Tres de los estudios identificados

(Laminge, 1973; Rodas-Moran, 2022; Wojew3dka- Przybył et al., 2022) fueron publicados en revistas con factor de impacto, pero solo dos de ellos incluyen en sus afiliaciones instituciones del pa3s donde se ubican los lagos estudiados (ver tabla 1).

Tabla 1. Cantidad de especies y géneros de amebas testadas en Centroam3rica

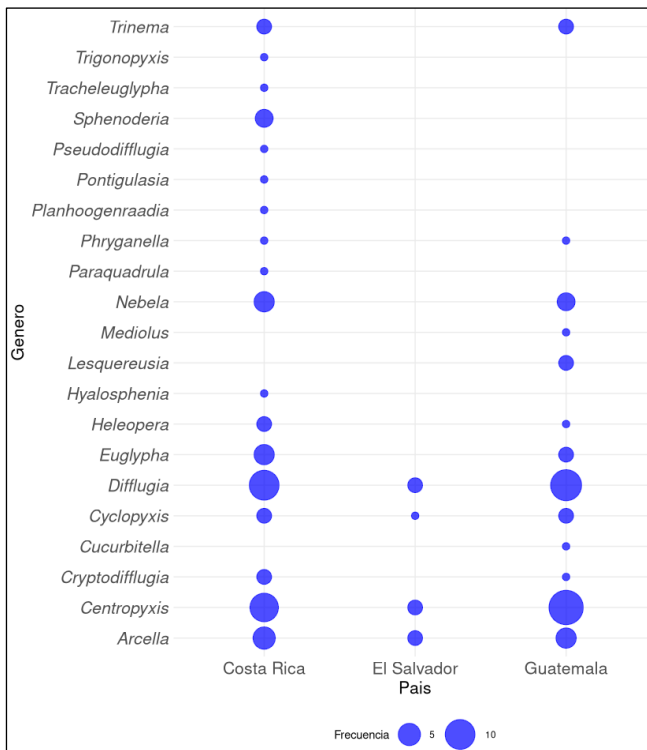
G3nero	N3mero de especies	Especies en todos los pa3ses	Pa3s
<i>Arcella</i>	6	<i>Arcella discoides</i>	CR, GT, SV
<i>Centropyxis</i>	14	<i>Centropyxis aculeata</i>	CR, GT, SV
<i>Cryptodiffugia</i>	2	<i>Cryptodiffugia penardi</i>	CR, GT
<i>Cucurbitella</i>	1		GT
<i>Cyclopyxis</i>	2	<i>Cyclopyxis kahli</i>	CR, GT, SV
<i>Difflugia</i>	15	<i>Difflugia oblonga</i> , <i>Difflugia urceolata</i>	CR, GT, SV
<i>Euglypha</i>	5	<i>Euglypha laevis</i> , <i>Euglypha rotunda</i>	CR, GT
<i>Heleopera</i>	2	<i>Heleopera petricola</i>	CR, GT
<i>Hyalosphenia</i>	1		CR
<i>Lesquereusia</i>	2		GT
<i>Nebela</i>	4		CR, GT
<i>Paraquadrula</i>	1		CR
<i>Phryganella</i>	1	<i>Phryganella acropodia</i>	CR, GT
<i>Planhoogenraadia</i>	1		CR
<i>Pontigulasia</i>	1		CR
<i>Pseudodiffugia</i>	1		CR
<i>Sphenoderia</i>	2		CR
<i>Tracheleuglypha</i>	1		CR
<i>Trigonopyxis</i>	1		CR
<i>Trinema</i>	2	<i>Trinema enchelys</i> , <i>Trinema lineare</i>	CR,GT

Nota. CR: Costa Rica, GT: Guatemala, SV: El Salvador

Los registros de la tabla anterior indican la presencia de amebas testadas en tres cuerpos de agua en Guatemala, cuatro en Costa Rica y uno en El Salvador. En total se contabilizaron 65 especies de amebas testadas, distribuidas en veinte géneros. Los m1s representativos fueron *Difflugia*, que constituye el 23% de las especies identificadas, seguido por *Centropyxis*

con un 21%, *Arcella* con un 9% y *Euglypha* con un 8%. Hay 21 especies que solo se encuentran en Costa Rica, y 14 especies solo en Guatemala (Materiales suplementarios, tabla 1, figura 1). Solo cinco especies se reportan en los tres países: *Arcella discoides*, *Centropyxis aculeata*, *Cyclopyxis kahli*, *Diffflugia oblonga* y *Diffflugia urceolata*.

Figura 1. Gráfico de burbujas de los géneros taxonómicos de amebas testadas por país.



urceolata), mientras que tres presentan relación con metales y semi-metales (*A. discoides*, *C. aculeata* y *D. oblonga*) (Freitas et al., 2022). Aunque no se determinaron correlaciones directas con características ambientales particulares de los lagos, que mayoritariamente son de origen volcánico a excepción de la Laguna de Chichoj en Guatemala, de origen tectónico, esta diversidad geológica podría influir en la composición de los ensambles de amebas testadas. Factores como el potencial de hidrógeno (pH) y la presencia de minerales en el agua y sedimento pueden reflejar adaptaciones específicas a las condiciones locales, subrayando la necesidad de investigaciones más detalladas para esclarecer estas relaciones.

Entre los estudios enfocados en lagos y lagunas volcánicas de Mesoamérica, se encuentra la investigación llevada a cabo en el cráter del volcán Nevado de Toluca, en México, particularmente en el Lago El Sol y el Lago La Luna, ubicados a una altitud de 4,200 metros sobre el nivel del mar (msnm). En estos cuerpos de agua, se identificaron un total de 18 taxones (Caballero et al., 2022), lo que contrasta con los 34 taxones reportados en la Laguna de Barva, Costa Rica (Betancur y Acevedo, 2016). Aunque la diversidad específica de protistas protozoos en estos entornos no ha sido plenamente explorada, es importante destacar que la región montañosa de Costa Rica ha sido reconocida como un área de mega-diversidad, especialmente por su flora (Rahbek et al., 2019). Laminger (1973) también observó un aumento en la cantidad de especies en Costa Rica en comparación con México, lo que subraya la importancia de continuar la investigación sobre amebas testadas en la región. Esto es particularmente crítico en países como Honduras, Nicaragua y Panamá, donde hasta el momento no se han realizado estudios específicos.

Discusión de resultados

Se observó que las familias predominantes en los ecosistemas lacustres fueron Difflogiidae, Centropyxidae y Arcellidae, un hallazgo que concuerda con lo registrado en investigaciones previas en regiones neotropicales (Sigala et al., 2016).

En los estudios realizados, se reportaron únicamente cinco especies de amebas testadas para los tres países examinados. De las cinco amebas testadas encontradas, cuatro de ellas están relacionadas con el potencial de hidrógeno (*A. discoides*, *C. aculeata*, *D. oblonga*, y *D.*

La investigación sobre amebas testadas en Centroamérica no se ha realizado tan rápidamente como en el ámbito global. No obstante, durante la última década, se ha percibido un incremento en el interés por este campo, con un mayor número de estudios realizados en este lapso que en los cincuenta años anteriores. La escasez de afiliaciones locales en las publicaciones indica una falta de grupos de investigación consolidados en este tema, contrastando con la situación en países como Canadá, Brasil o Europa (da Silva et al., 2022). Esta circunstancia representa una oportunidad para desarrollar las

capacidades de investigación locales y fomentar el estudio de estos organismos en Centroamérica.

La región Centroamericana enfrenta el desafío de conciliar la creciente demanda agrícola con la conservación de la biodiversidad y sus servicios ecosistémicos. Esta situación ha conllevado una disminución notable de la cobertura forestal y de la biodiversidad. El estrés ambiental derivado de la actividad humana (Harvey et al., 2021) ha resultado en una pérdida significativa de hábitats. En este contexto, el estudio de las amebas testadas emerge como una herramienta valiosa para el monitoreo ambiental (Booth, 2001), la evaluación de la contaminación, especialmente en áreas afectadas por la minería (Nasser et al., 2020), y la restauración ecológica (Fournier et al., 2012), en especial en ecosistemas lacustres vulnerables, como la Laguna de Chichoj (Rodas-Moran et al., 2022), donde se ha demostrado que las amebas testadas son indicadores de la calidad del agua y pueden aportar información clave para la investigación paleoambiental. Esta aplicación se evidencia en la primera investigación paleolimnológica en Centroamérica que utiliza a las amebas testadas como indicadores del cambio climático (Wojewódka-Przybył et al., 2022).

Conclusiones

A pesar del incremento en el interés y los estudios sobre amebas testadas en la última década a nivel mundial, aún existe una notable falta de investigación en la región Centroamericana. Las investigaciones sobre amebas testadas, aunque limitadas, destacan su potencial como bioindicadores para monitorear la salud de ecosistemas lacustres (Rodas-Moran et al., 2022) y su respuesta ante el cambio ambiental (Wojewodka-Przbyl et al., 2022), además de estar presentes en múltiples ecosistemas (Laminger, 1973; Betancur & Acevedo, 2016).

Lo anterior subraya la necesidad de una mayor exploración en áreas subrepresentadas, como Honduras, Nicaragua y Panamá, además de continuar procesos de investigación en Guatemala, Costa Rica y el Salvador.

Promover la colaboración internacional y fortalecer la investigación local son pasos esenciales para

fomentar el estudio de estos organismos, para comprender mejor la biodiversidad regional, su papel ecológico en mejora de la conservación y gestión integral del recurso hídrico.

Los hallazgos de estas investigaciones pueden ser utilizados para monitorear la calidad del agua y la salud de los ecosistemas, como base para la toma de decisiones informadas en temas de conservación de ecosistemas lacustres. Esto podría lograrse por medio de estudios regionales por medio de convocatorias de entes como el CSUCA (Consejo Superior Universitario Centroamericano) o apoyar a estudiantes de maestría o doctorado nacionales con tutores expertos en estos organismos.

Agradecimientos

Al Doctorado en Cambio Climático y Sostenibilidad de la Facultad de Ingeniería y al Laboratorio de Investigación Química y Ambiental (LIQA) de la Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia de la Universidad de San Carlos de Guatemala.

Financiamiento

Este trabajo fue financiado con recursos propios de la autora.

Conflicto de interés

La autora declara no tener ningún tipo de conflicto de interés que pudiera haber influido en esta investigación.

Como citar este documento

Rodas-Morán, A. E. (2024). Amebas testadas (*Amoebozoa: Arcellinida*) en Lagos de Centroamérica: Estado actual y perspectivas futuras. *Agua, Saneamiento & Ambiente*, 19(1), 1-7. <https://doi.org/10.36829/08ASA.v19i1.1663>

Consentimiento informado

No aplica.

Contribuciones de autor

Elaboración, revisión del manuscrito, desarrollo o diseño de metodología, y análisis estadísticos, responsabilidad de liderazgo para la planificación y ejecución de la actividad de investigación: RMAE

Referencias

- Betancur, J., & Acevedo, B. (2016). Asociaciones de amebas testáceas (Protozoa : Rhizopoda), en una laguna volcánica tropical, volcán Barva, Costa Rica. *Brenesia*, 85-86, 21–29.
- Beyens, L., & Meisterfeld, R. (2001). Protozoa: Testate Amoebae. In J. P. Smol, J. B. Birks, & W. M. Last (Eds.), *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments Volumen 3: Terrestrial, Algal, and Siliceous Indicators* (pp. 121–154). Springer Netherlands.
- Booth, R. K. (2001). Ecology of testate amoebae (protozoa) in two Lake Superior coastal wetlands: Implications for paleoecology and environmental monitoring. *Wetlands*, 21(4), 564–576. [https://doi.org/10.1672/0277-5212\(2001\)021\[0564:EOTAPI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1672/0277-5212(2001)021[0564:EOTAPI]2.0.CO;2)
- Caballero, M., Sigala, I., Moreno, J., Vega-Flores, M., Oseguera, L. A., Ruiz-Fernandez, A. C., & Alcocer, J. (2022). Testate amoebae assemblages from two tropical high-mountain lakes in central Mexico during the last ~60 years. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 93, e934168. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2022.93.4168>
- Ellison, R. L. (1995). Paleolimnological analysis of Ullswater using testate amoebae. *Journal of Paleolimnology*, 13(1), 51–63. <https://doi.org/10.1007/BF00678110>
- Fournier, B., Malysheva, E., Mazei, Y., Moretti, M., & Mitchell, E. A. D. (2012). Toward the use of testate amoeba functional traits as indicator of floodplain restoration success. *European Journal of Soil Biology*, 49(1), 85–91. <https://doi.org/10.1016/J.EJSOBI.2011.05.008>
- Freitas, Y.G.C., Ramos, B.R.D., Silva, Y.G.S., Sampaio, G.S., Nascimento, L.S., Branco, C.W.C., Miranda, V.B.S. (2022). Testate amoebae: a review on their multiple uses as bioindicators. *Acta Protozoologica*, 61(1), 1–21. <https://doi.org/10.4467/16890027AP.22.001.15671>
- Harvey, W. J., Petrokofsky, G., Stansell, N., Nogué, S., Petrokofsky, L., & Willis, K. J. (2021). Forests, water, and land use change across the central american isthmus: Mapping the evidence base for terrestrial holocene palaeoenvironmental proxies. *Forests*, 12(8), 1057. <https://doi.org/10.3390/f12081057>
- Kihlman, S., & Kauppila, T. (2012). Effects of mining on testate amoebae in a Finnish lake. *Journal of Paleolimnology*, 47(1), 1–15. <https://doi.org/10.1007/s10933-011-9541-x>
- Laminger, H. (1973). Die Testaceen (Protozoa, Rhizopoda) einiger Hochgebirgsgewässer von Mexiko, Costa Rica und Guatemala. *International Revue Der Gesamten Hydrobiologie Und Hydrographie*, 58(2), 273–305.
- Medioli, F. S., & Scott, D. B. (1988). Lacustrine thecamoebians (mainly arcellaceans) as potential tools for palaeolimnological interpretations. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 62(1–4), 361–386. [https://doi.org/10.1016/0031-0182\(88\)90062-4](https://doi.org/10.1016/0031-0182(88)90062-4)
- Nasser, N. A., Patterson, R. T., Galloway, J. M., & Falck, H. (2020). Intra-lake response of Arcellinida (testate lobose amoebae) to gold mining-derived arsenic contamination in northern Canada: Implications for environmental monitoring. *PeerJ*, 8(1), e9054. <https://doi.org/10.7717/peerj.9054>
- Neville, L. A., Patterson, R. T., Gammon, P., & Macumber, A. L. (2014). Relationship between ecological indicators (Arcellacea), total mercury concentrations and grain size in lakes within the Athabasca oil sands region, Alberta. *Environmental Earth Sciences*, 72(2), 577–588. <https://doi.org/10.1007/s12665-013-2979-6>
- Prentice, S. V., Roe, H. M., Bennion, H., Sayer, C. D., & Salgado, J. (2018). Refining the palaeoecology of lacustrine testate amoebae: insights from a plant macrofossil record from a eutrophic Scottish lake. *Journal of Paleolimnology*, 60(2), 189–207. <https://doi.org/10.1007/s10933-017-9966-y>
- Qin, Y., Payne, R., Yang, X., Yao, M., Xue, J., Gu, Y., & Xie, S. (2016). Testate amoebae as indicators of water quality and contamination in shallow lakes of the Middle and Lower Yangtze Plain. *Environmental Earth Sciences*, 75(7), 627. <https://doi.org/10.1007/s12665-016-5442-7>
- Qin, Y., Bobrov, A., Puppe, D., Li, H., Man, B., Gong, J., Wang, J., Cui, Y., Gu, Y., Herzsuh, U., & Xie, S. (2024). Testate amoebae (Protozoa) in lakes of the Qinghai-Tibet Plateau: Biodiversity, community structures, and protozoic biosilicification in relation to environmental properties and climate warming. *Science of The*

- Total Environment*, 913, 169661.
<https://doi.org/10.1016/J.SCITOTENV.2023.169661>
- Rahbek, C., Borregaard, M. K., Colwell, R. K., Dalsgaard, B., Holt, B. G., Morueta-Holme, N., Nogues-Bravo, D., Whittaker, R. J., & Fjelds , J. (2019). Humboldt’s enigma: What causes global patterns of mountain biodiversity?. *Science*, 365(6458), 1108–1113.
<https://www.science.org/doi/10.1126/science.aax0149>
- Rodas-Mor n, A. E., Avenda o, C., Sigala, I., & Oliva-Hernandez, B. E. (2022). First ecological analysis of lacustrine testate amoebae in Guatemala: A case study from the highland Lake Chichoj. *Journal of Limnology*, 81(1).
<https://doi.org/10.4081/JLIMNOL.2022.2082>
- Roe, H. M., & Patterson, R. T. (2014). Arcellacea (Testate Amoebae) as Bio-indicators of Road Salt Contamination in Lakes. *Microbial Ecology*, 68(2), 299–313. <https://doi.org/10.1007/s00248-014-0408-3>
- da Silva, Y. G., Sampaio, G. S., Ramos, B. R. D., Freitas, Y. de G. C., Nascimento, L., Branco, C. W. C., & Miranda, V. B. D. S. (2022). Testate amoebae (Amorphea, Amoebozoa, Cercozoa) as bioindicators: a scientometric review. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 34(1), e20.
<https://doi.org/10.1590/S2179-975X0722>
- Sigala, I., Lozano-Garc a, S., Escobar, J., P rez, L., & Gallegos-Neyra, E. (2016). Testate Amoebae (Amebozoa: Arcellinida) in Tropical Lakes of Central Mexico. *Revista de Biolog a Tropical*, 64(1), 377–397.
- 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), e0135593.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0135593>
- Smith, H. G., Bobrov, A., & Lara, E. (2008). Diversity and biogeography of testate amoebae. *Biodiversity and Conservation*, 17(2), 329–343.
<https://doi.org/10.1007/s10531-007-9260-9>
- Wojew dka-Przyby , M., Krahn, K. J., Hamerl k, L., Macario-Gonz lez, L., Cohuo, S., Charque o-Celis, F., Cisneros, A., Hoelzmann, P., Yang, H., Rose, N. L., Zawisza, E., P rez, L., & Schwalb,
- A. (2022). Imprints of the Little Ice Age and the severe earthquake of AD 2001 on the aquatic ecosystem of a tropical maar lake in El Salvador. *The Holocene*, 32(10), 1065–1080.
<https://doi.org/10.1177/09596836221106965>