

Flagellates and ciliates as biocontrol agents for cyanobacterial blooms

Shchukina M.O.^{1*}, Kiriukhin B.A.^{1,2}, Yaltsev G.S.^{1,3}, Jiang M.X.^{4,5}, Huo D.⁶, Gong Y.C.⁴, Tikhonenkov D.V.¹

¹ Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok 109, 152742, Russia

² AquaBioSafe Laboratory, University of Tyumen, Lenin Str., 25, Tyumen, 625003, Russia

³ Ryazan State University named for S.A. Yesenin, Svobody Str., 46, Ryazan, 390000, Russia

⁴ Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Donghu South Road, No. 7, Wuhan, 430072, China

⁵ College of Advanced Agricultural Sciences, University of Chinese Academy of Sciences, Beichen West Road, No. 1, Beijing, 100049, China

⁶ Hulunbuir University, No. 83 Xuefu Road, Hailar District, Hulunbuir, Inner Mongolia, 021008, China

ABSTRACT. Harmful algal blooms (HABs), particularly cyanobacterial blooms, pose a significant global environmental threat. The existing physical and chemical control methods have significant limitations, highlighting the need for effective and environmentally safe alternatives. This review systematizes and analyses published and original data on the biotic interactions between flagellates, ciliates, and cyanobacteria and evaluates their potential as biocontrol agents. We demonstrate that mixotrophic flagellates of the genera *Ochromonas* and *Poterioochromonas* are the most promising candidates, as they combine resistance to toxic strains, the ability to actively graze on various cyanobacterial morphotypes, and the capacity to degrade secondary metabolites. Among ciliates, representatives of the genus *Nassula* show efficacy against filamentous forms. The efficacy of protist application is governed by multiple biotic and abiotic factors, including prey morphology, predator physiology, predator–prey cell ratios, environmental conditions, and interspecific interactions. Most studies are currently confined to laboratory experiments, and field validation is essential for technology scaling. Combined approaches that integrate biological control with physical or chemical methods are discussed, along with the potential use of machine learning for bloom forecasting and the optimization of inoculation parameters. We propose a conceptual design for a floating modular bioremediation station that combines biomass collection, ultrasonic colony disruption, protist-mediated grazing, and debris sedimentation as a potential solution. This work synthesizes current knowledge and outlines future research directions in protist-based biocontrol of cyanobacterial blooms.

Keywords: Protist, Harmful algal blooms, Heterotrophic flagellates, Ciliates, Cyanobacterial blooms

For citation: Shchukina M.O., Kiriukhin B.A., Yaltsev G.S., Jiang M.X., Huo D., Gong Y.C., Tikhonenkov D.V. Flagellates and ciliates as biocontrol agents for cyanobacterial blooms // Limnology and Freshwater Biology. 2026. - № 4. - P. 338–371. DOI: 10.31951/2658-3518-2026-A-4-338

1. Introduction

Harmful algal blooms (HABs), which lead to the degradation of aquatic ecosystems, are pervasive problems worldwide (Huisman et al., 2018). During blooms, massive amounts of algal biomass are produced, which impedes light penetration, reduces dissolved oxygen concentrations and water transparency (Paerl and Huisman, 2009; Huisman et al., 2018), and releases secondary metabolites, many of which are hazardous to

other organisms (Huang and Zimba, 2019), ultimately resulting in deteriorated water quality. HAB is associated with active vegetation of various taxonomic groups of phototrophic microorganisms, such as dinoflagellates and diatoms. However, in freshwater ecosystems, cyanobacteria, particularly various strains of *Microcystis aeruginosa* (Kützinger) Kützinger 1846 (Huang and Zimba, 2019), which are capable of producing more than 240 microcystin variants, typically play a dominant role in bloom formation (Wang et al., 2018).

*Corresponding author. E-mail address: moshchukina@yandex.ru (M.O. Shchukina)

Received: June 29, 2026;

Accepted after revised: July 28, 2026;

Available online: August 28, 2026

© Author(s) 2026. This work is distributed under the Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License.



The increasing frequency and intensity of cyanobacterial blooms are often linked to climate change, manifesting as rising temperatures and CO₂ levels (Visser et al., 2016), as well as to increasing anthropogenic pressure that drives eutrophication (Paerl and Huisman, 2009; Huisman et al., 2018). Reducing nutrient inputs to water bodies, particularly phosphorus compounds, is considered the most effective strategy for mitigating HAB occurrence. However, such a measure requires substantial multinational efforts, and the results may take decades to materialize (Jeppesen et al., 2005; Huisman et al., 2018).

Various physical and chemical methods are available for combating cyanobacterial blooms, including dredging, water column mixing, enhanced aeration, ultrasonic treatment, and the application of algicides, coagulants, and flocculants, among others (Kibuye et al., 2021a,b). However, all these approaches have substantial limitations, such as the risk of secondary pollution, short-lived positive effects, increased cyanotoxin production, adverse effects on non-target organisms, high economic costs, and infeasibility for widespread use, particularly at large scales (Huisman et al., 2018; Kibuye et al., 2021a,b).

Biological control of cyanobacterial blooms is considered the most promising, cost-effective, and environmentally friendly approach (Hwang et al., 2024). A wide range of organisms can be employed as biocontrol agents, including viruses (Pollard and Young, 2010), bacteria (Reim et al., 1974), protists (Dryden and Wright, 1987; Jiang et al., 2025), fungi (Zeng et al., 2020), zooplankton (Zhou et al., 2020), fish (Xie and Liu, 2001), and aquatic macrophytes (Zuo et al., 2014). Nevertheless, existing approaches to biological control face notable constraints. For instance, the introduction of macrophytes may exacerbate eutrophication (Dhote, 2007) and alter community structure (Nezbrytska et al., 2022). The use of viruses, bacteria, fungi, zooplankton, and fish for HAB management can also prove inefficient, although the underlying reasons differ among these biocontrol agent groups (Pal et al., 2020; Kang et al., 2024). In addition to producing growth inhibitors that suppress biomass development, viruses, bacteria, and fungi affect cyanobacteria through cell lysis, a process often accompanied by the release of secondary metabolites into the environment. Cyanobacteria rapidly acquire resistance to cyanophages, and the narrow host specificity of viruses substantially restricts their practical application (Higazi et al., 2025). The modes of action of bacteria and fungi against cyanobacteria remain poorly understood (Kang et al., 2024); however, their effects are considered to be predominantly indirect and are mediated by the secretion of various metabolites that may suppress not only cyanobacteria but also other organisms. Zooplankton and fish, in turn, face difficulties in consuming colonial forms and are often susceptible to cyanotoxins (Ernst et al., 2006; Kâ et al., 2012; Moustaka-Gouni and Sommer, 2020; Xu et al., 2023b). Furthermore, zooplankton grazing on cyanobacteria can lead to cell rupture, releasing secondary metabolites into the water column and facilitating their transfer to higher trophic levels (Kibuye et al., 2021b).

Among biocontrol agents, heterotrophic and mixotrophic protists are of particular interest. As key components of the microbial food web in freshwater ecosystems (Sherr and Sherr, 2016), they possess several functional advantages. As primary consumers of cyanobacteria (Dryden and Wright, 1987; Tarbe et al., 2011; Kosiba et al., 2019), they can exert topdown control without inducing major trophic shifts in the water body (Xu et al., 2023a). Given their important role as phytoplankton grazers (Dryden and Wright, 1987; Sherr and Sherr, 2016), high growth rates, ability to feed selectively, resistance to harmful secondary metabolites, and rapid response to environmental fluctuations (Payne, 2013), protists may be regarded as promising, yet still insufficiently studied agents for the biocontrol of harmful algal blooms (Shchukina et al., 2025).

Despite the considerable body of research on cyanobacterial bloom control using protists, data on the specific role of flagellates and ciliates remain fragmented and scattered. The majority of studies in this area summarize the mechanisms of HAB control and the factors influencing the application of various approaches (Kibuye et al., 2021a,b; Hwang et al., 2024). Several reviews have examined biological HAB control using different groups of aquatic organisms (Sun et al., 2018; Pal et al., 2020). However, the potential of flagellates and ciliates as biocontrol agents is only briefly addressed in these reviews and lacks a systematic synthesis.

This study is dedicated to systematizing and analysing published data, along with our own findings, on the biotic interactions between flagellates, ciliates, and cyanobacteria, with the aim of establishing a foundation for developing HAB control strategies. On the basis of this analysis, we summarize the advantages and limitations of using these protists and propose a conceptual framework for integrated cyanobacterial bloom management that employs heterotrophic and mixotrophic eukaryotic unicells. We further suggest that such a technology could incorporate machine learning methods, which would enable, among other things, the prediction of bloom onset timing and the optimization of biocontrol agent inoculation parameters.

2. Application of flagellates and ciliates for HAB control

2.1. The main mechanisms by which unicellular eukaryotic predators act on cyanobacteria

For the effective application of flagellates and ciliates as biocontrol agents, understanding the mechanisms of predator–prey interactions, including feeding modes, prey selectivity, and potential behavioral shifts within a community context, is essential. To date, very few studies have examined the feeding ecology of potential “biocontrollers” in aquatic ecosystems, with examples including the flagellate *Collodictyon triciliatum* (Nishibe et al., 2002) and the ciliate *Nassula aurea* (Canter et al., 1990). Such investigations are likely key to identifying the most effective protist agents for HAB

biocontrol. It is also important to consider cases where a predator may successfully consume various cyanobacterial strains and exhibit toxin resistance in laboratory experiments but alter its feeding strategy when engaging in antagonistic or competitive interactions with other biocontrol agents (Table 1) (Kosiba et al., 2019; Kosiba et al., 2022). Our analysis of the literature indicates that the impact of flagellates and ciliates on cyanobacteria occurs through several mechanisms. This includes direct grazing on individual cells (Chen et al., 2024), which may be selective toward particular strains or morphotypes (Takamura and Yasuno, 1983), as well as browsing on filamentous colonies (Pajdak-Stós et al., 2001; Fiałkowska and Pajdak-Stós, 2002; Xu et al., 2023a).

Protists employ diverse mechanisms for food capture and ingestion, including phagocytosis (encompassing both active prey seeking and filter feeding) and myzocytosis. In ciliates, prey is typically captured via a specialized oral apparatus, the cytostome, whereas many flagellates lack a cytostome and ingest food through a ventral groove (Leander, 2020), or the site of phagocytosis is not localized to a specific region of the cell. The feeding mechanism not only determines the mode of prey consumption but also influences associated secondary effects. For instance, filter feeding enables the capture of suspended cells from the water column but precludes the predator from affecting large colonies or filaments. Phagocytosis, which involves the engulfment of whole cells, is more versatile; however, it requires that the prey be comparable in size to the predator's cell (although exceptions are known; see Tikhonenkov et al., 2022). Myzocytosis, in contrast, allows the predator to suck out the contents of a prey cell without ingesting it entirely; however, this mechanism necessitates close physical contact with the prey. It is well established that a single protist species may employ multiple feeding strategies. For example, some ciliates can switch from filter feeding to “browsing” on the surface of cyanobacterial colonies, thereby pinching off individual cells from large aggregates (Xu et al., 2023a). This behavioral flexibility enables them to attack previously inaccessible cyanobacterial morphotypes.

The influence of predator-derived secondary metabolites on cyanobacterial cells remains poorly understood. Ciliates are known to secrete a variety of biologically active compounds, many of which are toxic to other organisms (Buonanno et al., 2020) and, in the context of cyanobacteria, can trigger the enhancement of their defensive mechanisms (Pajdak-Stós et al., 2001; Kosiba et al., 2019). Increased antioxidant enzyme activity has also been documented in some toxic strains (Combes et al., 2013). Such responses may reduce grazing efficiency and increase cyanobacterial resistance to predator pressure. The capacity of flagellates to produce secondary metabolites has received considerably less attention, although some studies suggest that cyanobacteria can mount defensive responses to the presence of grazing flagellates, as reported by Yang et al. (2009). Nevertheless, it remains unclear whether the observed defensive reactions are solely a consequence of direct physical contact with the predator or are par-

tially attributable to the metabolites it releases. One may hypothesize that, in addition to direct grazing, some protists are capable of modulating the physiological state of cyanobacteria through the release of biologically active compounds, thereby inhibiting growth, altering gene expression, or disrupting cellular metabolism. These mechanisms are well characterized for bacteria (Calvo-Bayo et al., 2025) and fungi (Zeng et al., 2020) but remain virtually unexplored in flagellates and ciliates.

2.2. Limitations and factors affecting the efficacy of cyanobacterial bloom control by flagellates and ciliates

The efficacy of flagellates and ciliates as biocontrol agents is governed by a combination of biotic and abiotic factors, including feeding selectivity, toxin resistance, interspecific interactions with other protists and cyanobacteria, predator–prey density ratios, and environmental conditions. A key limitation is that many protists are poor grazers of colonial cyanobacteria. Even when grazing does occur, it is often selective and dependent on the morphological traits of the prey. For instance, the ciliates *Paramecium* sp. and *Furgasonia blochmanni* are capable of grazing on filamentous and colonial cyanobacteria, yet they are unable to consume large colonial forms (Table 1).

To defend against grazing, cyanobacteria have evolved several protective strategies, including the formation of spherical or irregular colonies and filamentous aggregates, enhanced secretion of secondary metabolites (including large amounts of mucilage), and thickening of cell walls (Fiałkowska and Pajdak-Stós, 2002; Yang and Kong, 2012; Zhong et al., 2025). Selective grazing may exacerbate HABs, as it can alter the genetic structure of cyanobacterial populations by selecting for resistant genotypes, without necessarily reducing the overall biomass of the bloom (Fiałkowska and Pajdak-Stós, 2002; Wang et al., 2024; Huré et al., 2026; Wang et al., 2026b). This effect must be considered when flagellates and ciliates are directly inoculated, as uncontrolled biological agent may also shift the population structure toward the selection of resistant strains. Microcystin production is not necessarily a grazing-induced response (Wilken et al., 2010). Moreover, prolonged exposure of biocontrol agents to cyanobacteria may lead to a shift in species composition toward more adapted and resistant strains of the grazers, as demonstrated in experiments with *Daphnia* (reviewed in Ger et al., 2016).

Cyanobacterial defense responses are largely driven by gradual predation pressure; therefore, one possible solution would be to increase the initial density of the biocontrol agent, allowing it to rapidly consume the bulk of the cyanobacterial biomass (Burkert et al., 2001; Zhang et al., 2009) before colonial forms develop. An alternative approach could involve the application of inhibitors derived from bacteria or fungi (Mohamed et al., 2014; Zhang et al., 2022; Van Le et al., 2022) to suppress the formation of colonial cyanobacterial morphotypes.

Table 1. Documented grazing interactions between protists and cyanobacteria

Protist species	Cyanobacteria species grazed	Nature of grazing	Ability to graze toxic strains	Defensive reaction of cyanobacteria to grazing	Cysts	Study method	Notes	References
FLAGELLATES								
Family Collodictyonidae Brugerolle et al. 2002, emend. Adl et al. 2019								
<i>Collodictyon tricola</i>	<i>M. aeruginosa</i>	NR	?	-	?	LE RM	Prefers other algal species	Klaveness, 1995; Nishibe et al., 2002; Kobayashi et al., 2013
<i>Diphyllia rotans</i>	<i>M. aeruginosa</i>	NR	+	-	-	LE	High grazing rate on toxic strains. Grazing efficiency depends on environmental parameters	Bo-Ra et al., 2006; Mohamed and Al-Shehri, 2013; Shchukina et al., 2025
Class Cryptophyceae Pascher, 1913								
<i>Cryptomonas</i> sp.	<i>M. aeruginosa</i>	NR	+	-	+	LE	High predator growth rate on a medium prepared on filtrate of the culture of <i>M. aeruginosa</i>	Princiotta et al., 2019
Class Chrysophyceae Pascher, 1914								
<i>Chlorochromonas danica</i> (= <i>Ochromonas danica</i>)	<i>M. aeruginosa</i>	WP	-		-	LE	-	Cole and Wynne, 1974
<i>Ochromonas gloeopara</i> *	<i>M. aeruginosa</i> <i>Dolichospermum flos-aquae</i> (= <i>Anabaena flos-aquae</i>)	WP	?	Change in filament length, heterocyst formation	+	LE RM	Grazing efficiency depends on environmental parameters. The population growth of <i>Anabaena</i> sp. does not decrease with increasing temperature	Zhang et al., 2020; Wei et al., 2022; Zhong et al., 2025
<i>Ochromonas</i> sp.	<i>M. aeruginosa</i> <i>M. wessenbergii</i> <i>Pseudanabaena</i> sp.	WP	+	Colony formation	+	LE NO	High grazing rate on toxic strains of <i>Microcystis</i> . The predator/prey ratio is important. Increased temperature can accelerate grazing	Burkert et al., 2001; Yang et al., 2008; Van Donk et al., 2009; Yang et al., 2009; Wilken et al., 2010; Yang and Kong, 2012; Zhang et al., 2017; Zhang et al., 2021; Liu et al., 2023
<i>Paraphysomonas solis</i>	<i>M. aeruginosa</i>	WP	+	-	+	LE	High grazing rate on toxic strains	Shchukina et al., 2025
<i>Poteriospumella lacustris</i>	<i>Microcystis</i> sp. <i>Synechocystis</i> sp.	WP	+	-	+	LE	Efficiently grazes of <i>Microcystis</i> across a wide range of environmental parameters: T = 15–35 °C, pH = 6–10	Chen et al., 2024
<i>Poterioochromonas malhamensis</i> (= <i>Ochromonas malhamensis</i>)	<i>M. aeruginosa</i> <i>M. viridis</i> <i>Synechococcus</i> sp.	WP	+	-	+	LE	<i>Microcystis</i> can stimulate the growth of the protist, but the flagellate culture is no longer viable. Grazing efficiency depends on environmental parameters	Zhang et al., 1996; Zhang and Watanabe, 2001; Ou et al., 2005; Ma et al., 2018; Yan et al., 2022; Liu et al., 2023
<i>Poterioochromonas</i> sp.	<i>M. aeruginosa</i>	WP	+	-	+	LE	Grazing efficiency depends on environmental parameters and the initial predator/prey ratio	Zhang et al., 2008; Zhang et al., 2009; Zhang et al., 2010
<i>Spumella guttula</i> (= <i>Monas guttula</i>)	<i>Microcystis aeruginosa</i> <i>M. viridis</i> <i>Leptolyngbya tenuis</i> (= <i>Phormidium tenue</i>)	WP	?	-	+	LE	Grazing efficiency depends on environmental parameters	Sugiura et al., 1991; Sugiura et al., 1992; Sugiura et al., 1997; Fujimoto et al., 2007

Protist species	Cyanobacteria species grazed	Nature of grazing	Ability to graze toxic strains	Defensive reaction of cyanobacteria to grazing	Cysts	Study method	Notes	References
CILIATES								
Class Heterotricha Stein, 1859								
<i>Blepharisma americanum</i>	<i>M. aeruginosa</i>	WP	? –	–	+	LE	Reduction in biovolume and cell width of ciliates when feeding on cyanobacteria	Chapman et al., 2019
<i>Condyllostomum vorticella</i>	<i>Microcystis</i> sp.	LP	?	–	?	NO	Incapable of grazing on filamentous cyanobacteria	Takamura and Yasuno, 1983
<i>Stentor roeselii</i>	<i>M. aeruginosa</i>	NR	?		–	LE	Antagonism with the bacterium <i>Streptomyces neyagawensis</i>	Kim et al., 2007
Class Oligohymenophorea de Puytorac et al., 1974								
<i>Frontonia leucas</i>	<i>Oscillatoria prolifica</i>	NR	?	–	+	RM		Dias and Dagosto, 2006
<i>Paramecium</i> sp.	<i>Microcystis</i> sp. <i>Raphidiopsis raciborskii</i> (= <i>Cylindropermopsis raciborskii</i>)	LP	?	Formation of long filaments	–	LE	Not capable of grazing on large colonies	Xu et al., 2023a; Wang et al., 2024
<i>Paramecium</i> cf. <i>caudatum</i>	<i>Raphidiopsis raciborskii</i> (= <i>Cylindropermopsis raciborskii</i>)	WP	+	?	–	LE	The predator/prey ratio is important	Fabbro et al., 2001
<i>Vorticella</i> sp.	<i>M. aeruginosa</i>	NR	?	–	+	LE	Low resistance in the presence of toxic strains	Shchukina et al., 2025
Class Nassophorea Small & Lynn 1981								
<i>Furgasonia blochmanni</i>	<i>Phormidium</i> sp. <i>P. autumnale</i>	WP	?	Increased mucus production and sheath thickening	+	LE RM	The initial predator/prey ratio is important. Cannot graze on large mucous aggregates	Pajdak-Stós et al., 2001; Fialkowska and Pajdak-Stós, 2002
<i>Nassula</i> sp.	<i>Planktothrix agardhii</i>	WP	+	–	+	LE	Growth on the toxic strain of cyanobacteria is slow. Increased secretion of antioxidant enzymes by ciliates	Combes et al., 2013
<i>Nassula aurea</i>	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> f. <i>gracile</i>	LP	?	–	+	NO	Antagonism with other ciliates. Does not graze on mucous colonies or large filaments	Canter et al., 1990
<i>Nassula ornata</i>	<i>Oscillatoria agardhii</i>	NR	?	–	+	LE	Grazing efficiency depends on environmental parameters. Ciliates are capable of actively consuming <i>O. agardhii</i> , but in water bodies they are grazed upon by copepods and juvenile fish	Brabrand et al., 1983
<i>Pseudomicrothorax dubius</i>	<i>Phormidium autumnale</i> <i>Phormidium</i> sp.	WP	?	Formation of large filamentous aggregates, release of polysaccharides. Retraction of trichomes inside the sheaths	+	LE RM	Cannot graze on large mucous aggregates	Fialkowska and Pajdak-Stós, 1997; Pajdak-Stós et al., 2001; Fyda et al., 2009

Protist species	Cyanobacteria species grazed	Nature of grazing	Ability to graze toxic strains	Defensive reaction of cyanobacteria to grazing	Cysts	Study method	Notes	References
Class Spirotrichea Bütschli 1889								
<i>Tememena pustulata</i>	<i>M. aeruginosa</i>	NR	?	Colony formation	+	LE	The ambiguous nature of grazing, with rises and falls in the numbers of both predators and <i>M. aeruginosa</i>	Shchukina et al., 2025
Experiments with ciliate communities								
<i>Spirostomum minus</i> <i>Euplotes aediculatus</i> <i>Strobilidium</i> sp. <i>Vorticella</i> sp. <i>Paramecium tetraurelia</i>	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	WP	?	-	- - + + -	LE	The initial predator-prey ratio is important. Interactions vary among different ciliate species	Kosiba et al., 2022
<i>Spirostomum</i> sp. <i>Paramecium aurelia</i> -complex <i>Euplotes patella</i> <i>Strobilidium</i> sp.	<i>Planktothrix agardhii</i> <i>M. aeruginosa</i>	NR	+	-	- - - +	LE	Competition between ciliates; <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> is not grazed	Kosiba et al., 2019

Note:

Nature of grazing: WP – wide prey spectrum; LP – limited prey spectrum; NR – equivocal results.

Study method: LE – laboratory experiments with two strains (predator/prey, non-axenic cultures); RM – research in microcosms, mesocosms, or ponds; NO – natural observations.

* – The taxonomic and nomenclatural status require clarification.

Other designations: (+) capable of grazing/resistant; (-) not confirmed; (?) insufficient data.

Many of the studies reviewed here indicate that flagellates exhibit greater resistance to toxic cyanobacterial strains than ciliates (see Table 1). However, the presence or absence of toxins does not always unequivocally determine the efficacy of grazing. In our laboratory experiments, we observed slower grazing on non-toxic cyanobacterial cultures, which is consistent with several previous reports (Bo-Ra et al., 2006; Wilken et al., 2010; Shchukina et al., 2025). Although the production of secondary metabolites entails substantial energy and resource costs (Pančić and Kiørboe, 2018), some studies have reported higher growth rates in toxic strains compared to low-toxic or non-toxic cyanobacterial cultures (Suominen et al., 2017; Brown et al., 2025). Conversely, other research has shown the opposite pattern, with non-toxin-producing strains exhibiting higher cell division rates, particularly under the influence of abiotic or biotic factors (Kardinaal et al., 2007; Van de Waal et al., 2011). Growth retardation resulting from environmental constraints may, in turn, enable singlecelled predators to more rapidly suppress biomass increase and counteract the effects of alternative prey defense mechanisms. Furthermore, different cyanobacterial strains can produce remarkably diverse metabolites (Yancey et al., 2024; Huré et al., 2026), which may constrain the broad-scale applicability of any single clone or species of predatory protist as a biocontrol agent.

Despite ample evidence of the ability of protists to degrade secondary metabolites of cyanobacteria, this issue remains largely unexplored. Using *Ochromonas gloeopara* as a model, possible mechanisms of microcystin degradation have been proposed based on transcriptomic analysis (Zhang et al., 2018). This process is thought to involve lysosomal enzymes, reactive oxygen species generated in vacuoles during prey digestion, as well as glutathione and glutathione-S-transferases. Microcystin biodegradation has been studied in more detail in bacteria (Nybom, 2013). The proposed mechanism comprises three stages: cleavage of the cyclic structure, hydrolysis of the linear molecule to a tetrapeptide, and subsequent breakdown into smaller peptides and amino acids. Various studies confirm that microcystin biodegradation does not produce toxic byproducts; however, the fate of microcystin derivatives remains poorly understood. Decarboxylation and demethylation have been suggested as alternative biodegradation pathways, although this aspect also remains unresolved (Nybom, 2013).

Some potential biocontrol agents are capable not only of grazing on cyanobacteria but also of utilizing their metabolic products for growth. Examples include certain strains of *Poterioochromonas malhamensis* (Ou et al., 2005) and *Cryptomonas* sp. (Princiotta et al., 2019). These predator cultures not only survived in the presence of toxic cyanobacteria or their secondary metabolites but also exhibited rapid growth, although they subsequently lost viability. Such biocontrol agents may be applicable for managing short-term HAB outbreaks. The rapid growth of these protists, followed by biomass die-off, could potentially exert a lesser impact on the trophic structure of the water body when they are employed in biotechnological applications.

The efficacy of grazing can be substantially influenced by the nature of interspecific interactions between predator and prey, as well as by interactions among different biocontrol agents themselves. A pertinent example is the complex relationship between the ciliate *Vorticella* sp. and filamentous cyanobacteria, which can even assume a mutualistic character. Specifically, *Vorticella* sp. utilizes the filaments of *Anabaena* sp. both as a substrate and as an additional source of nutrients (Kerr, 1983; Pratt and Rosen, 1983; Canter et al., 1990; Canter et al., 1992). Furthermore, water currents generated by the ciliary action of these ciliates enhance nutrient delivery to the surface of cyanobacterial filaments (Pratt and Rosen, 1983), while the attached vorticellids themselves may serve as an additional protective barrier against other predatory ciliates (Canter et al., 1990). Interactions between biocontrol agents and their prey, as well as between predators and other non-target hydrobionts, remain extremely poorly understood. Some studies have examined the interactions of multiple potential biocontrol agents in the management of HABs (e.g., Kosiba et al., 2019; 2022). However, such observations are typically ancillary and rarely constitute the primary focus of research. Consequently, the available data do not yet permit reliable predictions regarding the compatibility of different protists for controlling cyanobacterial blooms.

The initial predator-to-prey cell ratio is a critical determinant of biocontrol efficacy. When predator density is insufficient, one can at best expect low growth rates and weak grazing on cyanobacteria, as demonstrated in an experiment with *Paramecium* cf. *caudatum* (Fabbro et al., 2001). Under such conditions, the protist may switch to more readily available food sources, as observed for one strain of *Ochromonas* sp. (Burkert et al., 2001). It is also conceivable that cyanobacteria may suppress predator development under these circumstances; however, the precise mechanisms underlying such suppression, whether mediated by secondary metabolites, elevated pH, oxygen depletion, or other factors, require further investigation (Burkert et al., 2001). Conversely, the use of an excessively dense protist culture may also have negative consequences, as shown in an experiment with the ciliate *Furgasonia blochmanni* (Fiałkowska and Pajdak-Stós, 2002), where increased protist density triggered an enhanced defensive response in cyanobacteria, manifested by increased mucilage production and cell wall thickening.

In addition to biotic interactions, the efficacy of protists as biocontrol agents is influenced by environmental parameters. In our view, careful consideration of these parameters is essential, as it defines the operational range and optimal conditions for applying a given biocontrol agent. The growth rates and grazing efficiencies of flagellates have been shown in numerous experiments to depend on temperature, pH, nutrient concentrations (N and P), light intensity, and other factors (Ma et al., 2018; Wei et al., 2022). Some protists, although tolerant to toxic cyanobacterial strains, can only be effective within a narrow temperature range, such as 20°C for *Paraphysomonas solis* (Shchukina et al., 2025) and certain strains of *Ochromonas* sp. (Burkert et

al., 2001). However, this does not preclude their potential utility. The temperatures most favorable for cyanobacterial growth and proliferation exceed 25°C (Paerl and Huisman, 2009; Visser et al., 2016), whereas peak microcystin production may occur at lower temperatures, around 18–20°C (Peng et al., 2018). The results from our own experiments indicate that co-cultivation of *P. solis* and *M. aeruginosa* at 20°C led to a marked reduction in intracellular microcystin concentrations. Moreover, at this temperature, *P. solis* efficiently grazed on both toxic and non-toxic strains of *M. aeruginosa* across three pH levels (5, 7, and 9), with complete consumption of cyanobacteria occurring as early as day 2 of the experiment under slightly acidic conditions. In our preliminary experiments with another cyanobacterial grazer, *Poterioochromonas malhamensis*, which were conducted at 25°C under various light intensities (0, 20, 40, 60, and 100 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$). One-way ANOVA confirmed a significant effect of light intensity on both grazing rate and microcystin degradation rate ($p < 0.001$ for both). According to Tukey's HSD post-hoc test, maximum values for both parameters were recorded at 40 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$. At this light level, the grazing rate was significantly higher than in darkness ($p < 0.05$) and at 20 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ($p < 0.001$), while the microcystin degradation rate was significantly higher than in the absence of light ($p < 0.001$). Although both parameters were slightly elevated at 40 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ compared to 60 and 100 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, these differences were not statistically significant ($p > 0.05$).

Thus, although biological approaches to cyanobacterial bloom control involving flagellates and ciliates have certain drawbacks and limitations, some of these challenges can be addressed through careful selection of appropriate biocontrol agents. While a single “universal” protist species effective across a wide range of temperatures is lacking, this limitation can be compensated by selecting a clone optimally suited to the thermal regime of a given water body or by constructing a consortium of predatory species adapted to diverse abiotic and biotic conditions.

2.3. Evaluation of promising biocontrol agents

Numerous studies have been conducted worldwide to evaluate the potential of using flagellates and ciliates for cyanobacterial bloom management (Table 1). The majority of these publications report the results of laboratory experiments, with only a handful of studies focusing on natural community analyses or on the application of biocontrol in microcosms and mesocosms. A review of the literature indicates that flagellates and ciliates not only exhibit tolerance to cyanobacteria but also demonstrate the ability to actively graze on various cyanobacterial morphotypes and degrade secondary metabolites. The efficacy of these protists is highly variable and is governed by multiple factors, including the structural organization of cyanobacterial populations (predominantly unicellular versus colonial), the predator-to-prey cell density ratio, hydrophysical and hydrochemical environmental conditions, and interspe-

cific interactions both among biocontrol agents themselves and between agents and their prey.

Our analysis of the compiled data (Table 1) indicates that mixotrophic flagellates of the genera *Ochromonas* and *Poterioochromonas* (family Chrysophyceae) are the most promising candidates for the biocontrol of cyanobacteria, particularly *Microcystis* spp. Their broad strain diversity, ability to form cysts and degrade toxins, and active grazing on cyanobacteria render them the most versatile biocontrol agents for HAB management. Another chrysomonad, *Poteriospumella lacustris*, has also been shown experimentally to actively graze on cyanobacterial cells, including toxic strains, across a wide range of environmental conditions. However, the fact that only a single study (Chen et al., 2024) is currently available precludes a comprehensive assessment of the potential of this predator.

Flagellates and ciliates have been shown to be capable of grazing on filamentous cyanobacteria; however, ciliates – particularly some species of the genus *Nassula* – are more effective in this regard (Table 1). Nevertheless, even these ciliates cannot ingest overly large filaments. It is reasonable to assume that mechanical disruption of cyanobacterial filaments would render the cells more accessible to grazers.

On the basis of our analysis of the available literature, the flagellates *Collodictyon* sp., *Diphyllaea rotans*, *Cryptomonas* sp., and the ciliates *Stentor roeselii*, *Frontonia leucas*, *Vorticella* sp., *Nassula ornata*, and *Tetmemena pustulata* appear to be less promising as biocontrol agents; however, this assessment remains preliminary. In this context, the conflicting results obtained for *Vorticella* sp. (Kosiba et al., 2022; Shchukina et al., 2025) and *Collodictyon* sp. (Klaveness, 1995; Nishibe et al., 2002; Kobayashi et al., 2013) are particularly telling. Although these protists are capable of grazing on cyanobacteria, they exhibit poor viability in the presence of toxic strains, prefer other algae as food sources, engage in mutualistic relationships with their prey, or compete with other predators. Similar inconsistencies have been reported for the flagellate *Diphyllaea rotans* and the ciliate *Tetmemena pustulata* (Table 1). A more robust evaluation of the tolerance and efficacy of such organisms as cyanobacterial bloom biocontrol agents will require further experimental and field-based investigations.

3. Elements of cyanobacterial bloom control technologies

3.1. Combined approaches to cyanobacterial bloom control

The use of combined approaches incorporating various physical, chemical, and biological methods can circumvent the limitations and drawbacks of single-approach cyanobacterial bloom control strategies.

3.1.1. Physico-biological control strategy

Combining physical and biological treatments against cyanobacteria has yielded positive results under laboratory conditions. For example, ultra-

sound treatment promotes the disruption of colonial *Microcystis* morphotypes, thereby enabling flagellates of the genus *Ochromonas* to effectively graze on cyanobacterial cells that were previously inaccessible within colonies (Zhang et al., 2021). The use of ultrasound alone, without the subsequent application of protists, is not advisable, as high ultrasound frequencies carry the risk of cell damage (including to non-target organisms) and the release of toxic metabolites into the environment. The drawbacks of this approach also include its high cost.

3.1.2. Chemico-biological control strategy

Combinations of chemical and biological methods also appear promising. For example, laboratory experiments have shown that octanoic acid, which has an inhibitory effect on *Microcystis* sp., accelerates the grazing of cyanobacteria by the chrysomonad *Poterioochromonas malhamensis* (Yan et al., 2024). Another option for integrating chemical and biological approaches is the use of flocculation – the aggregation of algae into larger particles (flocs) for rapid sedimentation, in combination with a protist community. Flocculation of *M. aeruginosa* typically employs various types of clays (Pan et al., 2006), bentonite and kaolinite (Verspagen et al., 2006), lake sediments (Pan et al., 2006; Zou et al., 2006), or biodegradable chitosan (Zou et al., 2006). Although flocculation is considered an inexpensive, safe, and environmentally friendly method for HAB control, it has significant drawbacks, including the risk of reblooming, increased toxin release, bottom siltation, and difficulties in determining the appropriate dosage. Furthermore, flocculation is effective only in deep water bodies, and repeated applications may be required for the complete removal of cyanobacterial biomass (Peng et al., 2019; Lüring et al., 2020). It is conceivable that combining flocculation with a protist consortium could increase the efficacy of this approach. In a related study, Lee et al. (2024) immobilized bacteria on the surface of montmorillonite clay using calcium or manganese cations as bridging agents between negatively charged clay and bacterial cells. By analogy, the potential of a predatory protist community in combination with flocculation may also be considerable; however, this assumption requires dedicated investigation.

3.1.3. Combining protist species as biocontrol agents

In the context of combining various HAB control strategies, the potential joint application of flagellates and ciliates with other organisms warrants consideration. For example, bacteria such as *Bacillus* sp., *Brevibacillus* sp., *Leuconostoc* sp., *Paucibacter* sp., *Streptomyces lushanensis*, inhibit cyanobacterial growth by indirectly affecting these cells through the secretion of antibiotics, biosurfactants, amino acids, alkaloids, or other enzymes (Reim et al., 1974; Zhang et al., 2022; Van Le et al., 2022). Allelochemicals produced by macrophytes, including phenolic compounds, fatty acids,

terpenoids, and alkaloids, disrupt the photosynthetic and enzymatic systems in cyanobacteria and compromise cell membrane integrity (e.g. Wu et al., 2015). It is plausible that the combined action of multiple biocontrol agents may suppress cyanobacterial growth more rapidly than the application of individual groups of organisms alone. When assembling potential consortia, including those comprising multiple protist species, it is important to consider the absence of pronounced antagonistic interactions among biocontrol agents, the likelihood of predation, similarity in environmental requirements, and the potential for mutualistic relationships with the prey. However, the validity and practical relevance of these criteria require further experimental validation.

3.2. Practical aspects of biocontrol agent inoculation

Direct inoculation of both individual protist species and species consortia for cyanobacterial control has been applied primarily in laboratory experiments (see Table 1), with a number of studies also conducted in mesocosms (see Table 1) and artificial reservoirs (Kobayashi et al., 2013). Direct predator inoculation for HAB management in a water body requires substantial biomass, which must be produced in advance. Moreover, the feeding selectivity of different protists favours the use of species consortia, as a truly universal biocontrol agent does not appear to exist. The use of protist cysts appears to be the optimal solution for scaling up biocontrol technologies and facilitating logistics, since maintaining live cultures locally is costly, whereas encysted forms can be stored for years. Most protists with potential for HAB biocontrol and cyanotoxin degradation possess dormant stages, which could greatly simplify their cultivation, storage, and application for cyanobacterial bloom management.

Natural populations of cyanobacteria, such as *Microcystis*, consist of a mixture of numerous strains (Kurmayer et al., 2002); therefore, a promising approach might be the creation of an artificial protist consortium comprising several species that target different cyanobacterial morphotypes and are tolerant of a range of environmental conditions. Such a strategy should account for interspecific interactions between the selected predator species and the dominant plankton community in the target water body. For instance, many ciliates secrete toxic secondary metabolites and exhibit antagonistic behavior toward other predators. These effects are less studied in flagellates. Given widespread distribution and high abundance of flagellates in aquatic ecosystems, it is reasonable to assume that even in the presence of antagonistic interactions, artificial increasing of the populations of naturally occurring cyanobacterial grazers in a given water body would yield positive outcomes. This is a crucial consideration, as one of the risks associated with biological control is the introduction of invasive species. Furthermore, the use of a protist consortium could also prevent a shift in the cyanobacterial population toward dominance by a single morphotype.

It is important to note that uncontrolled biomanipulation carries serious ecological risks, which are not confined to the possible introduction of invasive species. The introduction of protists into an ecosystem and artificial maintenance of their high densities could substantially alter food web structure, interspecific interactions, and community composition. Despite the recognized importance of flagellates and ciliates in microbial loop functioning (Sherr and Sherr, 2016), current knowledge on the consequences of artificially regulating protist populations in aquatic ecosystems remains insufficient for reliable prediction and assessment of potential ecological outcomes. Accordingly, any biocontrol strategies should be preceded by a thorough evaluation of potential longterm ecological effects and accompanied by subsequent ecosystem monitoring.

Direct inoculation may be most appropriate for small, enclosed, and/or artificial water bodies. In large aquatic ecosystems, accurate estimation of the required biocontrol agent biomass is challenging due to the patchy distribution of cyanobacteria and high associated uncertainty. Errors in determining the predator–prey ratio are critical: underestimating predator density will fail to halt the bloom, whereas overestimation can trigger enhanced cyanobacterial defense responses, cause predators to switch to non-target prey, lead to mass mortality of the biocontrol agent itself, and result in secondary pollution of the water body with decomposition products.

3.3. Floating modular bioremediation stations

The design of mobile, autonomous modular stations represents a promising direction for HAB management in aquatic ecosystems. This approach combines the mechanical collection of cyanobacterial biomass using skimmer-like units with intensive protist-based treatment localized within a bioreactor. Unlike the direct introduction of biocontrol agents into open water, such systems isolate the working biomass within the reactor, while also allowing for the on-site cultivation of the biocontrol agents themselves (for example, the installations described in the works Kusterer et al., 2008; Zhu et al., 2019; Meyer, 2026). The incorporation of additional modules for the mechanical disruption of colonies or filamentous aggregates within the bioreactor would render the prey more accessible and accelerate cyanobacterial consumption. In our view, it is advisable to use consortia of flagellates and ciliates, selected for optimal adaptation to the environmental parameters of the target ecosystem and for resistance to cyanotoxins, rather than monocultures, as biocontrol agents. Such floating installations could potentially enable controlled HAB bioregulation without the risks of invasive species introduction or the sedimentation of decomposition products from dead biocontrol agent biomass and their metabolic exudates. Various autonomous systems for water pollution control already exist (Sheng et al., 2013; Cui et al., 2018), as do bioreactors for cultivating microorganisms outside laboratory settings (Zhu et al., 2019; Meyer, 2026). An example of

a floating reactor is the modified system developed by Cui et al. (2018), in which the combined use of macrophytes and bacteria on a zeolite–limestone substrate enables the removal of total nitrogen, total phosphorus, and ammonium nitrogen ($\text{NH}_4^+\text{-N}$). Integrating such systems with protist consortia could address the challenges of HABs and concurrent secondary metabolite degradation, while minimizing ecological disruption by confining the treatment process within the installation. Such systems could be deployed in both large and small water bodies, potentially with automated operation. However, a key challenge remains the removal of dead predator biomass and incompletely digested cyanobacterial remains from bioreactors.

3.4. Machine learning for cyanobacterial bloom forecasting

Machine learning methods, such as CatBoost and XGBoost, can be employed to determine the optimal timing of inoculation and to select the most suitable protist species. These algorithms, which belong to the family of gradient boosting on decision trees, are capable of addressing both classification tasks (e.g., species selection) and regression problems (e.g., predicting inoculation timing or biocontrol efficacy). The model is trained on historical datasets that include water temperature, nutrient concentrations, cyanobacterial density and morphology, and the observed biocontrol outcomes. On the basis of the identified nonlinear relationships, CatBoost or XGBoost can classify the current state and recommend an optimal operational strategy (Salamah et al., 2026). The advantages of these methods include high predictive accuracy, robustness against overfitting, and built-in handling of missing values and categorical features, particularly in CatBoost, making them well-suited for real-time decision-making in HAB management (Wu et al., 2025; Wang et al., 2026a).

In addition to gradient boosting, Random Forest methods can also be applied to predict the optimal inoculation timing and to select suitable protist species for cyanobacterial bloom control. This ensemble method constructs decision trees in parallel and averages their predictions, which ensures high robustness to noise and facilitates straightforward interpretation of the results (Zhang et al., 2026; Xu et al., 2026). For more complex scenarios that require capturing temporal dependencies in long-term observational datasets, recurrent neural networks, such as LSTM and GRU, are promising, as they are capable of learning from sequential data and uncovering hidden patterns (Recknagel et al., 2025).

However, all of the aforementioned methods require labelled training data, that is, data from previously successful cyanobacterial bloom control scenarios. Reinforcement learning (RL) offers an alternative approach. In this framework, an agent (the model) interacts with the environment (a water body or its simulation) by sequentially selecting control parameters, specifically, the protist species, timing of introduction, and quantity of biocontrol agent inoculum. The model then receives a reward signal that reflects biocontrol performance, such as the reduction in cyanobacterial

biomass or the duration of the control effect. Through trial and error, the agent learns from this feedback and autonomously develops a control strategy that adapts to the current state of the ecosystem without requiring pre-labelled successful decision data (Pyo et al., 2025). This approach is particularly promising under fluctuating environmental conditions, where bloom dynamics may shift unpredictably.

The choice of a specific method depends on the complexity of the task at hand, the volume and quality of available data, as well as the computational resources and operational speed requirements. Tree-based models, such as CatBoost, XGBoost, and Random Forest, are faster to train and require less hyperparameter tuning, as they have relatively few critical parameters, including tree depth, minimum samples per leaf, and learning rate. This simplifies the assessment of feature importance and makes these models well suited for scenarios with limited computational resources (Recknagel et al., 2025; Wu et al., 2025). In contrast, neural network approaches have the potential to achieve higher accuracy when long time series and complex nonlinear interactions are involved; however, they demand greater computational power and careful «architecture selection» and often function as “black boxes”, that is, they are difficult to interpret and explain (Recknagel et al., 2025; Wang et al., 2026a). In practice, it is advisable to test multiple model types, striking a balance between predictive accuracy and resource demands for the specific conditions of a given water body (Wang et al., 2026a).

4. Conceptual scheme of a modular bioremediation station for cyanobacterial bloom control

Below, we present a possible design for a floating modular bioremediation station for HAB control using protists. The system is a vertically oriented floating platform capable of moving toward a HAB hotspot to collect surface cyanobacterial biomass and subsequently purify the water. A schematic representation of the design is shown in Figures 1 and 2. This technology could be deployed in a water body either during an active bloom or at an early stage, immediately after a HAB outbreak has been detected, which, in large water bodies, could be accomplished via drones or satellite imagery. The device is divided into five modules.

The first module is a skimmer-funnel with a lid and adjustable flow capacity. It collects the surface water layer containing cyanobacteria. Biomass collection can be achieved through various means: adjusting the skimmer immersion depth, deploying guide booms or hoses, or using pumps to generate localized suction and water flow. The selection of the appropriate mechanism depends on site-specific characteristics, such as water depth, surface area, and the presence of currents.

The second module is a compartment for the disruption of colonial cyanobacterial morphotypes. One of the limitations of using flagellates and ciliates is their inability to break down large colonies. This module is designed to overcome that constraint. The chamber

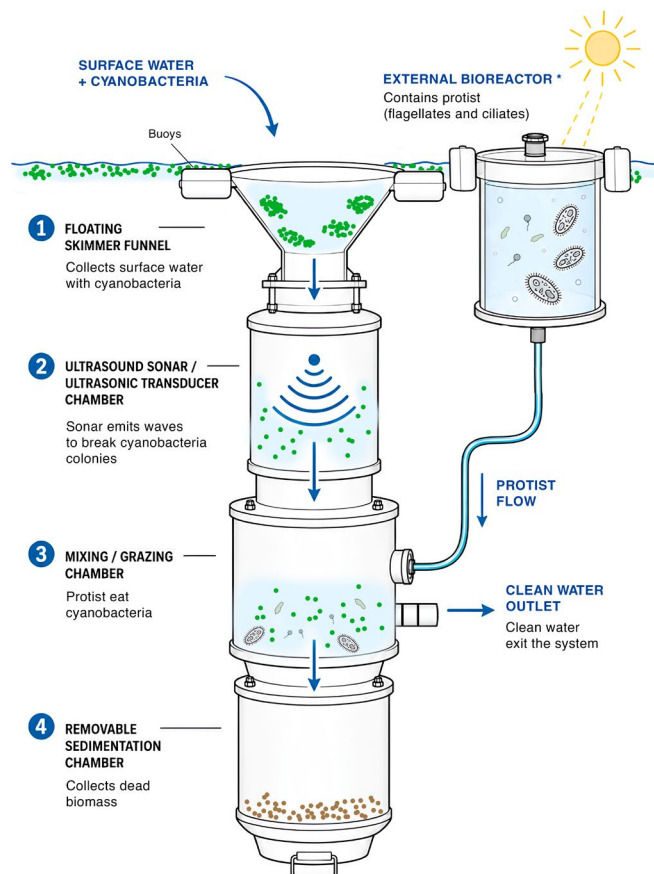


Fig.1. Conceptual design of a floating modular bioremediation station for HAB management. * – The diagram shows a single bioreactor; multiple independent bioreactor-fermenters may be included for the cultivation of several protist species or strains.

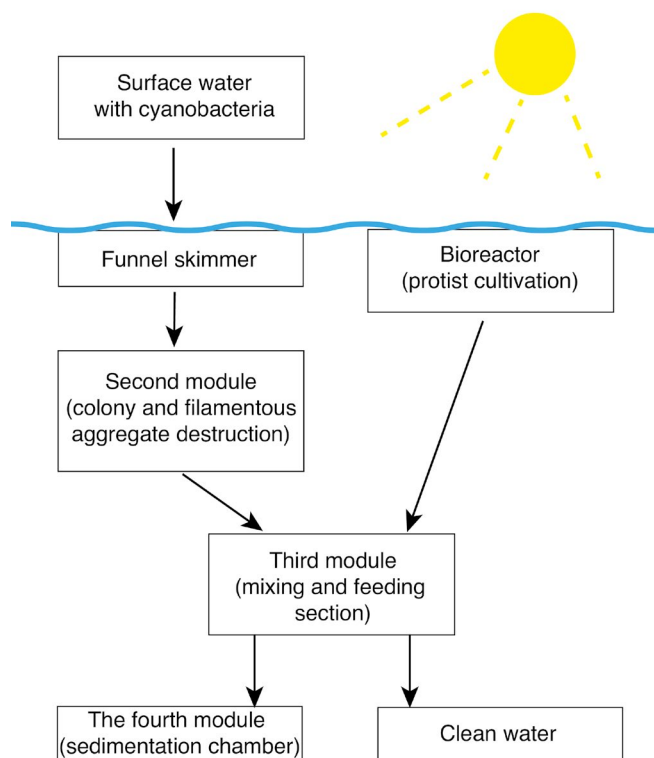


Fig.2. Functional schematic of a floating bioreactor for HAB management.

employs a low-frequency ultrasonic emitter (sonar) to disrupt the colonies without causing complete cell lysis.

The third module is a mixing chamber, where ultrasonically treated cyanobacteria and protists from the external bioreactor are introduced. This is where grazing of the cells takes place. The purified water is returned to the water body through a filtration system that minimizes the release of undigested residues and protists themselves.

The fourth module is a removable sedimentation chamber for settling dead biomass and cyanobacterial debris. This module reduces the risk of re-contaminating the water body and eutrophication. The chamber requires cleaning once per season or as needed, since large culture volumes are not necessary for grazing. The sediment could potentially be reused as fertilizer or biofuel.

The fifth module is an external bioreactor-fermenter, which is used for the cultivation and maintenance of various biocontrol agent cultures. It is connected to the mixing chamber via a tube. The bioreactor may be positioned near the water surface to take advantage of natural light, which is beneficial for cultivating light-dependent flagellates, but it can also be equipped with artificial lighting and placed at any suitable location.

Water entering the skimmer passes through a system of optical and fluorescence sensors that record the spectral characteristics of cells and aggregates. The resulting data are processed using machine learning algorithms that classify cyanobacteria by taxonomic group, estimate their concentration, and determine their morphotype (colonial, filamentous, or unicellular) (Meirkhanova et al., 2024; Fernández-Manteca et al., 2025). Real-time analysis enables rapid selection, from the bioreactor, of the protist culture most effective against the identified cyanobacterial type under prevailing environmental conditions. However, the portability of such technologies is currently limited, and collecting a standard sample followed by rapid analysis using spectrophotometric methods appears to be a more realistic approach. On the basis of the data obtained, the most effective protist culture is delivered from the corresponding bioreactor into the mixing chamber. This approach requires multiple independent bioreactors, each containing a distinct biocontrol agent strain. Although cyanobacteria are expected to be grazed by protists without cell wall disruption, the water entering the skimmer may still contain cyanotoxins. One potential approach to addressing this issue could involve the use of biofilms harboring bacteria capable of releasing enzymes into the surrounding medium to degrade extracellular microcystin (Kumar et al., 2019; Morón-López et al., 2020). The device could be powered by solar panels or batteries, enabling automated operation. A system of buoys keeps the device afloat, and the addition of motors would allow it to be moved across the water body.

The described device does not need be vertically oriented, as shown in the diagrams (Figs. 1 and 2). Such a conceptual design would require further engineering refinement and field testing in water bodies. These solutions would be particularly relevant for artificial

reservoirs and aquaculture facilities. Their automation, combined with the use of machine learning for bloom analysis and prediction, could maximize the effectiveness of HAB management efforts.

5. Conclusion

Flagellates and ciliates hold significant promise as biocontrol agents against cyanobacterial blooms. Currently, the most promising candidates are mixotrophic flagellates, particularly members of the genera *Ochromonas* and *Poterioochromonas*, which combine resistance to toxic strains with the ability to actively graze on various cyanobacterial morphotypes and degrade secondary metabolites. Among ciliates, representatives of the genus *Nassula* can be regarded as the most effective against HABs caused by filamentous cyanobacteria. However, a more comprehensive evaluation of their potential requires testing for their ability to graze on unicellular and colonial forms, as well as for their resistance to toxic strains.

The efficacy of protist application is governed by a combination of factors, including prey morphology and defense mechanisms, predator physiology and ecology, the initial predator–prey cell ratio, hydrophysical and hydrochemical environmental conditions, and interspecific interactions.

Evaluations of the efficacy of protists for HAB control are currently largely confined to laboratory experiments. Consequently, the use of flagellates and ciliates should be considered a promising approach that nonetheless requires further experimental and field validation. The most promising strategies for HAB management appear to be integrated approaches that combine biological control with physical or chemical methods, together with machine learning–based prediction tools to optimize the timing of interventions.

As one possible solution, we propose a conceptual design for a floating modular bioremediation station that collects surface cyanobacterial biomass, ultrasonically disrupts colonies, enables protists to graze in a mixing chamber, allows sedimentation of debris, and includes a bioreactor-fermenter for biocontrol agent cultivation. The device could potentially operate autonomously, using machine learning–based analysis to select the most appropriate protist species for the prevailing bloom type.

At the same time, key challenges include the search for more versatile and robust biocontrol agents, the study of their ecological interactions, and the scaling up of safe HAB control technologies for natural and artificial aquatic ecosystems through microcosm and mesocosm experiments.

Acknowledgements

This work was supported by the Russian Science Foundation grant no. (grant no. 24-44-00093) <https://rscf.ru/project/24-44-00093/>. The work of Jiang M.X. and Gong Y.C. was financially supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 32361133561).

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

References

- Bo-Ra K., Shin-ichi N., Baik-Ho K. et al. 2006. Grazing and growth of the heterotrophic flagellate *Diphyllia rotans* on the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa*. *Aquatic Microbial Ecology* 45: 163–170. DOI: [10.3354/ame045163](https://doi.org/10.3354/ame045163)
- Brabrand Å., Faafeng B.A., Källqvist T. et al. 1983. Biological control of undesirable cyanobacteria in culturally eutrophic lakes. *Oecologia* 60: 1–5. DOI: [10.1007/BF00379311](https://doi.org/10.1007/BF00379311)
- Brown S.M., Blaszcak J.R., Shriver R.K. et al. 2025. Growth and anatoxin-a production of *Microcoleus* (Cyanobacteria) strains from streams in California, USA. *Harmful Algae* 144: 102834. DOI: [10.1016/j.hal.2025.102834](https://doi.org/10.1016/j.hal.2025.102834)
- Buonanno F., Catalani E., Cervia D. et al. 2020. Natural Function and Structural Modification of Climacostol, a Ciliate Secondary Metabolite. *Microorganisms* 8(6): 809. DOI: [10.3390/microorganisms8060809](https://doi.org/10.3390/microorganisms8060809)
- Burkert U., Hyenstrand P., Drakare S. et al. 2001. Effects of the mixotrophic flagellate *Ochromonas* sp. on colony formation in *Microcystis aeruginosa*. *Aquatic Ecology* 35: 11–17. DOI: [10.1023/A:1011454313607](https://doi.org/10.1023/A:1011454313607)
- Calvo-Bayo I., Bolívar-Galiano F., Romero-Noguera J. 2025. Algicidal Bacteria: A Sustainable Proposal to Control Microalgae in the Conservation and Restoration of Stone Cultural Heritage. *Sustainability* 17(23): 10610. DOI: [10.3390/su172310610](https://doi.org/10.3390/su172310610)
- Canter H.M., Heaney S.I., Lund J.W.G. 1990. The ecological significance of grazing on planktonic populations of cyanobacteria by the ciliate *Nassula*. *New Phytologist* 114: 247–263. DOI: [10.1111/j.1469-8137.1990.tb00397.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1990.tb00397.x)
- Canter H.M., Walsby A.E., Kinsman R. et al. 1992. The effect of attached vorticellids on the buoyancy of the colonial cyanobacterium *Anabaena lemmermannii*. *British Phycological Journal* 27: 65–74. DOI: [10.1080/000716192000650081](https://doi.org/10.1080/000716192000650081)
- Chapman I.J., Franklin D.J., Turner A.D. et al. 2019. Predator-prey interactions between the ciliate *Blepharisma americanum* and toxic (*Microcystis* spp.) and non-toxic (*Chlorella vulgaris*, *Microcystis* sp.) photosynthetic microbes. *Aquatic Microbial Ecology* 83: 211–224. DOI: [10.3354/ame01913](https://doi.org/10.3354/ame01913)
- Chen S., Xie W., Lin X. et al. 2024. Controlling toxic *Microcystis* blooms: The power of a novel microalgal predator *Potieriospumella lacustris* in water safety improvement. *Journal of Cleaner Production* 441: 141011. DOI: [10.1016/j.jclepro.2024.141011](https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2024.141011)
- Cole G.T., Wynne M.J. 1974. Endocytosis of *Microcystis aeruginosa* by *Ochromonas danica*. *Journal of Phycology* 10(4): 397–410. DOI: [10.1111/j.1529-8817.1974.tb02732.x](https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1974.tb02732.x)
- Combes A., Dellinger M., Cadel-six S. et al. 2013. Ciliate *Nassula* sp. grazing on a microcystin-producing cyanobacterium (*Planktothrix agardhii*): impact on cell growth and in the microcystin fractions. *Aquatic Toxicology* 126: 435–441. DOI: [10.1016/j.aquatox.2012.08.018](https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2012.08.018)
- Cui N., Chen G., Liu Y. et al. 2018. Comparison of two different ecological floating bio-reactors for pollution control in hyper-eutrophic freshwater. *Scientific Reports* 8(1): 14306. DOI: [10.1038/s41598-018-32151-5](https://doi.org/10.1038/s41598-018-32151-5)
- Dhote S. 2007. Role Of Macrophytes In Improving Water Quality Of An Aquatic Eco-system. *Journal of Applied Sciences and Environmental Management* 11: 133–135.
- Dias R., Dagosto M. 2006. Feeding behavior of *Frontonia leucas* (Ehrenberg) (Protozoa, Ciliophora, Hymenostomatida) under different environmental conditions in a lotic system. *Revista Brasileira De Zoologia* 23(3): 758–763. DOI: [10.1590/S0101-81752006000300021](https://doi.org/10.1590/S0101-81752006000300021)
- Dryden R.C., Wright S.J.L. 1987. Predation of cyanobacteria by protozoa. *Canadian Journal of Microbiology* 33: 471–482. DOI: [10.1139/m87-080](https://doi.org/10.1139/m87-080)
- Ernst B., Hoeger S.J., O'Brien E. et al. 2006. Oral toxicity of the microcystin-containing cyanobacterium *Planktothrix rubescens* in European whitefish (*Coregonus lavaretus*). *Aquatic Toxicology* 79: 31–40. DOI: [10.1016/j.aquatox.2006.04.013](https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2006.04.013)
- Fabbro L., Baker M., Duivenvoorden L. et al. 2001. The effects of the ciliate *Paramecium* cf. *caudatum* Ehrenberg on toxin producing *Cylindrospermopsis* isolated from the Fitzroy River, Australia. *Environmental Toxicology* 16: 489–497. DOI: [10.1002/tox.10007](https://doi.org/10.1002/tox.10007)
- Fernández-Manteca M.G., García B.G., Álvarez S.D. et al. 2025. Comprehensive Raman spectroscopy analysis for differentiating toxic cyanobacteria through multichannel 1D-CNNs and SHAP-based explainability. *Talanta* 292: 127845. DOI: [10.1016/j.talanta.2025.127845](https://doi.org/10.1016/j.talanta.2025.127845)
- Fiałkowska E., Pajdak-Stós A. 2002. Dependence of Cyanobacteria defense mode on grazer pressure. *Aquatic Microbial Ecology* 27: 149–157. DOI: [10.3354/ame027149](https://doi.org/10.3354/ame027149)
- Fiałkowska E., Pajdak-stós A. 1997. Inducible defence against a ciliate grazer *Pseudomicrothorax dubius*, in two strains of *Phormidium* (cyanobacteria). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 264: 937–941. DOI: [10.1098/rspb.1997.0129](https://doi.org/10.1098/rspb.1997.0129)
- Fujimoto N., Ohno N., Tanaka K. et al. 2007. Degradation of the cyanobacterial hepatotoxin microcystin by bacteria isolated from a monoxenic culture of the flagellate *Monas guttula*. *Jpn. J. Water Treat. Biol* 43: 99–111. DOI: [10.2521/jswtb.43.99](https://doi.org/10.2521/jswtb.43.99)
- Fyda J., Nosek J., Wiackowski K. et al. 2009. Effects of grazers' species identity on cyanobacteria in bitrophic and tritrophic food webs. *FEMS Microbiology Ecology* 68(3): 329–339. DOI: [10.1111/j.1574-6941.2009.00676.x](https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2009.00676.x)
- Ger K.A., Urrutia-Cordero P., Frost P.C. et al. 2016. The interaction between cyanobacteria and zooplankton in a more eutrophic world. *Harmful Algae* 54: 128–144. DOI: [10.1016/j.hal.2015.12.005](https://doi.org/10.1016/j.hal.2015.12.005)
- Higazi M., Kolan D., Cattan-Tsaushu E. et al. 2025. Nitrogen availability shapes evolution of phage resistance in cyanobacteria. *The ISME Journal* 19(1): wraf180. DOI: [10.1093/ismejo/wraf180](https://doi.org/10.1093/ismejo/wraf180)
- Huang I.S., Zimba P.V. 2019. Cyanobacterial bioactive metabolites – A review of their chemistry and biology. *Harmful Algae* 86: 139–209. DOI: [10.1016/j.hal.2018.11.008](https://doi.org/10.1016/j.hal.2018.11.008)
- Huisman J., Codd G.A., Paerl H.W. et al. 2018. Cyanobacterial blooms. *Nature Reviews Microbiology* 16: 471–483. DOI: [10.1038/s41579-018-0040-1](https://doi.org/10.1038/s41579-018-0040-1)
- Huré A., Le Meur M., Duval C. et al. 2026. Metabolite diversity of *Microcystis* strains shows tight correspondence to genotype and may contribute to ecotype specificities. *Communications Biology* 9: 305. DOI: [10.1038/s42003-026-09599-7](https://doi.org/10.1038/s42003-026-09599-7)
- Hwang S.-O., Cho I.-H., Kim H.-K. et al. 2024. Toward a brighter future: enhanced sustainable methods for preventing algal blooms and improving water quality. *Hydrobiology* 3: 100–118. DOI: [10.3390/hydrobiology3020008](https://doi.org/10.3390/hydrobiology3020008)
- Jeppesen E., Søndergaard M., Jensen J.P. et al. 2005. Lake responses to reduced nutrient loading – an analysis of contemporary long-term data from 35 case studies. *Freshwater biology* 50: 1747–1771. DOI: [10.1111/j.1365-2427.2005.01415.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01415.x)
- Jiang M., Gong Y., Tikhonenkov D. 2025. Feeding of Vampirellid Amoeba (Leptophryidae) on Cyanobacteria. *Inland Water Biology* 18: 1504–1509. DOI: [10.1134/S1995082925601376](https://doi.org/10.1134/S1995082925601376)
- Kâ S., Mendoza-Vera J.M., Bouvy M. et al. 2012. Can tropical freshwater zooplankton graze efficiently on cyanobacteria? *Hydrobiologia* 679: 119–138. DOI: [10.1007/s10750-011-0860-8](https://doi.org/10.1007/s10750-011-0860-8)

- Kang M., Jeong S., Ko S.-R. et al. 2024. Biotechnological approaches for suppressing *Microcystis* blooms: insights and challenges. *Applied Microbiology and Biotechnology* 108: 466. DOI: [10.1007/s00253-024-13260-w](https://doi.org/10.1007/s00253-024-13260-w)
- Kardinaal W.E., Tonk L., Janse I. et al. 2007. Competition for light between toxic and nontoxic strains of the harmful cyanobacterium *Microcystis*. *Applied and environmental microbiology* 73: 2939–2946. DOI: [10.1128/AEM.02892-06](https://doi.org/10.1128/AEM.02892-06)
- Kerr S.J. 1983. Colonization of blue-green algae by *Vorticella* (Ciliata: Peritrichida). *Transactions of the American Microscopical Society* 102(1): 38–47. DOI: [10.2307/3225923](https://doi.org/10.2307/3225923)
- Kibuye F.A., Zamyadi A., Wert E.C. 2021. A critical review on operation and performance of source water control strategies for cyanobacterial blooms: Part I-chemical control methods. *Harmful Algae* 109: 102099. DOI: [10.1016/j.hal.2021.102099](https://doi.org/10.1016/j.hal.2021.102099)
- Kibuye F.A., Zamyadi A., Wert E.C. 2021. A critical review on operation and performance of source water control strategies for cyanobacterial blooms: Part II-mechanical and biological control methods. *Harmful Algae* 109: 102119. DOI: [10.1016/j.hal.2021.102119](https://doi.org/10.1016/j.hal.2021.102119)
- Kim B., Hwang S., Kim Y. et al. 2007. Effects of Biological Control Agents on Nuisance Cyanobacterial and Diatom Blooms in Freshwater Systems. *Microbes and Environments* 22: 52–58. DOI: [10.1264/jsme2.22.52](https://doi.org/10.1264/jsme2.22.52)
- Klaveness D. 1995. *Colodictyon triciliatum* H. J. Carter(1865)-- a common but fixation-sensitive algalivorous flagellate from the limnoplagic. *Nordic journal of freshwater research. Drottningholm* 70: 3–11. DOI: [10.1078/1434-4610-00083](https://doi.org/10.1078/1434-4610-00083)
- Kobayashi Y., Hodoki Y., Ohbayashi K. et al. 2013. Grazing impact on the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* by the heterotrophic flagellate *Colodictyon triciliatum* in an experimental pond. *Limnology* 14(1): 43–49. DOI: [10.1007/s10201-012-0384-6](https://doi.org/10.1007/s10201-012-0384-6)
- Kosiba J., Krztoń W., Koreivienė J. et al. 2022. Interactions between ciliate species and *Aphanizomenon flos-aquae* vary depending on the morphological form and biomass of the diazotrophic cyanobacterium. *International Journal of Environmental Research and Public Health* 19(22): 15097. DOI: [10.3390/ijerph192215097](https://doi.org/10.3390/ijerph192215097)
- Kosiba J., Wilk-Woźniak E., Krztoń W.J.H. 2019. The effect of potentially toxic cyanobacteria on ciliates (Ciliophora). *Hydrobiologia* 827(1): 325–335. DOI: [10.1007/s10750-018-3783-9](https://doi.org/10.1007/s10750-018-3783-9)
- Kumar P., Hegde K., Brar S.K. et al. 2019. Novel fluidized-bed biofilm reactor for concomitant removal of microcystin-LR and organics. *Chemical Engineering Journal* 359: 99–111. DOI: [10.1016/j.cej.2018.11.119](https://doi.org/10.1016/j.cej.2018.11.119)
- Kurmayer R., Dittmann E., Fastner J. et al. 2002. Diversity of Microcystin Genes within a Population of the Toxic Cyanobacterium *Microcystis* spp. in Lake Wannsee (Berlin, Germany). *Microbial Ecology* 43: 107–118. DOI: [10.1007/s00248-001-0039-3](https://doi.org/10.1007/s00248-001-0039-3)
- Kusterer A., Krause C., Kaufmann K. et al. 2008. Fully automated single-use stirred-tank bioreactors for parallel microbial cultivations. *Bioprocess and Biosystems Engineering* 31: 207–215. DOI: [10.1007/s00449-007-0195-z](https://doi.org/10.1007/s00449-007-0195-z)
- Leander B.S. 2020. Predatory protists. *Current Biology* 30: R510–R516. DOI: [10.1016/j.cub.2020.03.052](https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.03.052)
- Lee J.W., Jeong S.-Y., Kim T.G. 2024. Effects of Montmorillonite-Cation-Microorganism Complexes on Photosynthetic Activity, Growth, and Precipitation of *Chlorella vulgaris* and *Microcystis aeruginosa*. *Microbiology and Biotechnology Letters* 52: 372–382. DOI: [10.48022/mbl.2408.08015](https://doi.org/10.48022/mbl.2408.08015)
- Liu S., Feng W., Tang Y. et al. 2023. Isolation and identification of two mixotrophic flagellates and their feeding on *Microcystis*. *International Journal of Science* 10(5): 7–15.
- Lüring M., Kang L., Mucci M. et al. 2020. Coagulation and precipitation of cyanobacterial blooms. *Ecological Engineering* 158: 106032. DOI: [10.1016/j.ecoleng.2020.106032](https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2020.106032)
- Ma M., Gong Y., Hu Q. 2018. Identification and feeding characteristics of the mixotrophic flagellate *Poterioochromonas malhamensis*, a microalgal predator isolated from outdoor massive *Chlorella* culture. *Algal Research* 29: 142–153. DOI: [10.1007/s11356-022-18614-3](https://doi.org/10.1007/s11356-022-18614-3)
- Meir Khanova A., Marks S., Feja N. et al. 2024. Spectral Algal Fingerprinting and Long Sequencing in Synthetic Algal-Microbial Communities. *Cells* 13(18): 1552. DOI: [10.3390/cells13181552](https://doi.org/10.3390/cells13181552)
- Meyer B.L. 2026. Bioreactor Stages. In: Meyer B.L. (Ed.), *Designing Farms in Space: Balances for Life Support, Food and Settlement*. Springer Nature Switzerland. Cham, pp. 257–280. DOI: [10.1007/978-3-032-04395-5_8](https://doi.org/10.1007/978-3-032-04395-5_8)
- Mohamed Z.A., Al-Shehri A.M. 2013. Grazing on *Microcystis aeruginosa* and degradation of microcystins by the heterotrophic flagellate *Diphyllia rotans*. *Ecotoxicology and environmental safety* 96: 48–52. DOI: [10.1016/j.ecoenv.2013.06.015](https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2013.06.015)
- Mohamed Z.A., Hashem M., Alamri S.A. 2014. Growth inhibition of the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* and degradation of its microcystin toxins by the fungus *Trichoderma citrinoviride*. *Toxicon* 86: 51–58. DOI: [10.1016/j.toxicon.2014.05.008](https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2014.05.008)
- Morón-López J., Nieto-Reyes L., Molina S. et al. 2020. Exploring microcystin-degrading bacteria thriving on recycled membranes during a cyanobacterial bloom. *Science of The Total Environment* 736: 139672. DOI: [10.1016/j.scitotenv.2020.139672](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.139672)
- Moustaka-Gouni M., Sommer U. 2020. Effects of Harmful Blooms of Large-Sized and Colonial Cyanobacteria on Aquatic Food Webs. *Water* 12 (6): 1587. DOI: [10.3390/w12061587](https://doi.org/10.3390/w12061587)
- Nezbrytska I., Usenko O., Konovets I. et al. 2022. Potential Use of Aquatic Vascular Plants to Control Cyanobacterial Blooms: A Review. *Water* 14(11): 1727. DOI: [10.3390/w14111727](https://doi.org/10.3390/w14111727)
- Nishibe Y., Kawabata Z., Nakano S. 2002. Grazing on *Microcystis aeruginosa* by the heterotrophic flagellate *Colodictyon triciliatum* in a hypertrophic pond. *Aquatic microbial ecology* 29(2): 173–179. DOI: [10.3354/ame029173](https://doi.org/10.3354/ame029173)
- Nybom S. 2013. Biodegradation of cyanobacterial toxins. In: Petre M (ed) *InTech*, Rijeka, pp. 147–170. DOI: [10.5772/55511](https://doi.org/10.5772/55511)
- Ou D., Song L., Gan N. et al. 2005. Effects of microcystins on and toxin degradation by *Poterioochromonas* sp. *Environmental Toxicology: An International Journal* 20(3): 373–380. DOI: [10.1002/tox.20114](https://doi.org/10.1002/tox.20114)
- Paerl H.W., Huisman J. 2009. Climate change: a catalyst for global expansion of harmful cyanobacterial blooms. *Environmental microbiology reports* 1: 27–37. DOI: [10.1111/j.1758-2229.2008.00004.x](https://doi.org/10.1111/j.1758-2229.2008.00004.x)
- Pajdak-Stós A., Fiałkowska E., Fyda J. 2001. *Phormidium autumnale* (Cyanobacteria) defense against three ciliate grazer species. *Aquatic Microbial Ecology* 23: 237–244. DOI: [10.3354/AME023237](https://doi.org/10.3354/AME023237)
- Pal M., Yesankar P.J., Dwivedi A. et al. 2020. Biotic control of harmful algal blooms (HABs): A brief review. *Journal of Environmental Management* 268: 110687. DOI: [10.1016/j.jenvman.2020.110687](https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2020.110687)
- Pan G., Zhang M.-M., Chen H. et al. 2006. Removal of cyanobacterial blooms in Taihu Lake using local soils. I. Equilibrium and kinetic screening on the flocculation of *Microcystis aeruginosa* using commercially available clays and minerals. *Environmental Pollution* 141: 195–200. DOI: [10.1016/j.envpol.2005.08.041](https://doi.org/10.1016/j.envpol.2005.08.041)
- Pančić M., Kjørboe T. 2018. Phytoplankton defence mechanisms: traits and trade-offs. *Biological Reviews* 93:

1269–1303. DOI: [10.1111/brv.12395](https://doi.org/10.1111/brv.12395)

Payne R.J. 2013. Seven reasons why protists make useful bioindicators. *Acta Protozoologica* 52(3): 105–113. DOI: [10.4467/16890027AP.13.0011.1108](https://doi.org/10.4467/16890027AP.13.0011.1108)

Peng G., Martin R.M., Dearth S.P. et al. 2018. Seasonally relevant cool temperatures interact with N chemistry to increase microcystins produced in lab cultures of *Microcystis aeruginosa* NIES-843. *Environmental science & technology* 52: 4127–4136. DOI: [10.1021/acs.est.7b06532](https://doi.org/10.1021/acs.est.7b06532)

Peng L., Lei L., Xiao L. et al. 2019. Cyanobacterial removal by a red soil-based flocculant and its effect on zooplankton: an experiment with deep enclosures in a tropical reservoir in China. *Environmental Science and Pollution Research* 26: 30663–30674. DOI: [10.1007/s11356-018-2572-3](https://doi.org/10.1007/s11356-018-2572-3)

Pollard P.C., Young L.M. 2010. Lake viruses lyse cyanobacteria, *Cylindrospermopsis raciborskii*, enhances filamentous-host dispersal in Australia. *Acta Oecologica* 36: 114–119. DOI: [10.1016/j.actao.2009.10.007](https://doi.org/10.1016/j.actao.2009.10.007)

Pratt J.R., Rosen B.H. 1983. Associations of species of *Vorticella* (Peritrichida) and planktonic algae. *Transactions of the American Microscopical Society* 102(1): 48–54. DOI: [10.2307/3225924](https://doi.org/10.2307/3225924)

Princiotta S.D., Hendricks S.P., White D.S. 2019. Production of Cyanotoxins by *Microcystis aeruginosa* Mediates Interactions with the Mixotrophic Flagellate *Cryptomonas*. *Toxins* 11(4): 223. DOI: [10.3390/toxins11040223](https://doi.org/10.3390/toxins11040223)

Pyo J., Baek S.-S., Abbas A. et al. 2025. Improving reservoir water quality by optimizing weir operations with reinforcement learning and SWAT. *Ecohydrology & Hydrobiology* 25: 100679. DOI: [10.1016/j.ecohyd.2025.100679](https://doi.org/10.1016/j.ecohyd.2025.100679)

Recknagel F., Shan K., Adrian R. et al. 2025. Early warning of harmful cyanobacteria blooms based on high frequency in situ monitoring and intelligible machine learning modeling: The case study of Lake Müggelsee (Germany). *Water Research* 287: 124514. DOI: [10.1016/j.watres.2025.124514](https://doi.org/10.1016/j.watres.2025.124514)

Reim R.L., Shane M.S., Cannon R.E. 1974. The characterization of a *Bacillus* capable of blue-green bactericidal activity. *Canadian Journal of Microbiology* 20: 981–986. DOI: [10.1139/m74-152](https://doi.org/10.1139/m74-152)

Salamah S.K., Kheimi M., Zounemat-Kermani M. 2026. Integrating ensemble and contrastive learning with explainable AI for modeling eutrophication-driven algal risks. *Environmental Monitoring and Assessment* 198: 462. DOI: [10.1007/s10661-026-15320-2](https://doi.org/10.1007/s10661-026-15320-2)

Shchukina M.O., Zagumyonnyi D.G., Belyaev A.O. et al. 2025. Isolation of novel clones of predatory protists and their grazing on toxic and non-toxic *Microcystis aeruginosa* Kützinger, 1846, a prevalent cyanobacterium linked to harmful algal blooms. *Protistology* 19: 298–317. DOI: [10.21685/1680-0826-2025-19-4-3](https://doi.org/10.21685/1680-0826-2025-19-4-3)

Sheng Y., Qu Y., Ding C. et al. 2013. A combined application of different engineering and biological techniques to remediate a heavily polluted river. *Ecological Engineering* 57: 1–7. DOI: [10.1016/j.ecoleng.2013.04.004](https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2013.04.004)

Sherr E.B., Sherr B.F. 2016. Phagotrophic Protists: Central Roles in Microbial Food Webs. In: Glibert, P.M., Kana, T.M. (Eds.), *Aquatic Microbial Ecology and Biogeochemistry: A Dual Perspective*. Springer International Publishing, Cham, pp. 3–12. DOI: [10.1007/978-3-319-30259-1_1](https://doi.org/10.1007/978-3-319-30259-1_1)

Sugiura N., Inamori Y., Ouchiya T. et al. 1992. Degradation of cyanobacteria, *Microcystis* by microflagellate, *Monas guttula*. *Water Science and Technology* 26: 2173. DOI: [10.2521/jswtb.43.99](https://doi.org/10.2521/jswtb.43.99)

Sugiura N., Inamori Y., Sudo R. et al. 1991. Effects of Physicochemical Factors on Graze and Decomposition of Blue-green alga, *Microcystis aeruginosa* by Mastigophora, *Monas guttula*. *Japanese Journal of Water Treatment Biology* 27: 111–116. DOI: [10.2521/jswtb.27.111](https://doi.org/10.2521/jswtb.27.111)

Sugiura N., Nishimura O., Inamori Y. et al. 1997.

Grazing characteristics of musty-odor-compound-producing *Phormidium tenue* by a microflagellate, *Monas guttula*. *Water Research* 31: 2792–2796. DOI: [10.1016/S0043-1354\(97\)00115-2](https://doi.org/10.1016/S0043-1354(97)00115-2)

Sun R., Sun P., Zhang J. et al. 2018. Microorganisms-based methods for harmful algal blooms control: A review. *Bioresource Technology* 248: 12–20. DOI: [10.1016/j.biortech.2017.07.175](https://doi.org/10.1016/j.biortech.2017.07.175)

Suominen S., Brauer V.S., Rantala-Ylinen A. et al. 2017. Competition between a toxic and a non-toxic *Microcystis* strain under constant and pulsed nitrogen and phosphorus supply. *Aquatic Ecology* 51: 117–130. DOI: [10.1007/s10452-016-9603-2](https://doi.org/10.1007/s10452-016-9603-2)

Takamura N., Yasuno M. 1983. Food selection of the ciliated protozoa, *Condyllostoma vorticella* (Ehrenberg) in Lake Kasumigaura. *Japanese Journal of Limnology* (Rikusuigaku Zasshi) 44: 184–189. DOI: [10.3739/rikusui.44.184](https://doi.org/10.3739/rikusui.44.184)

Tarbe A.-L., Unrein F., Stenuite S. et al. 2011. Protist Herbivory: a Key Pathway in the Pelagic Food Web of Lake Tanganyika. *Microbial Ecology* 62: 314–323. DOI: [10.1007/s00248-011-9817-8](https://doi.org/10.1007/s00248-011-9817-8)

Tikhonenkov D.V., Mikhailov K.V., Gawryluk R.M. et al. 2022. Microbial predators form a new supergroup of eukaryotes. *Nature* 612(7941): 714–719. DOI: [10.1038/s41586-022-05511-5](https://doi.org/10.1038/s41586-022-05511-5)

Van de Waal D.B., Verspagen J.M.H., Finke J.F. et al. 2011. Reversal in competitive dominance of a toxic versus non-toxic cyanobacterium in response to rising CO₂. *The ISME Journal* 5: 1438–1450. DOI: [10.1038/ismej.2011.28](https://doi.org/10.1038/ismej.2011.28)

Van Donk E., Cerbin S., Wilken S. et al. 2009. The effect of a mixotrophic chrysophyte on toxic and colony-forming cyanobacteria. *Freshwater Biology* 54: 1843–1855. DOI: [10.1111/j.1365-2427.2009.02227.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02227.x)

Van Le V., Ko S.-R., Kang M. et al. 2022. Algicide capacity of *Paucibacter aquatile* DH15 on *Microcystis aeruginosa* by attachment and non-attachment effects. *Environmental Pollution* 302: 119079. DOI: [10.1016/j.envpol.2022.119079](https://doi.org/10.1016/j.envpol.2022.119079)

Verspagen J., Visser P., Huisman J. 2006. Aggregation with clay causes sedimentation of the buoyant cyanobacteria *Microcystis* spp. *Aquatic Microbial Ecology* 44: 165–174. DOI: [10.3354/ame044165](https://doi.org/10.3354/ame044165)

Visser P.M., Verspagen J.M., Sandrini G. et al. 2016. How rising CO₂ and global warming may stimulate harmful cyanobacterial blooms. *Harmful algae* 54: 145–159. DOI: [10.1016/j.hal.2015.12.006](https://doi.org/10.1016/j.hal.2015.12.006)

Wang X., Wang P., Wang C. et al. 2018. Microcystin biosynthesis in *Microcystis aeruginosa*: Indirect regulation by iron variation. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 148: 942–952. DOI: [10.1016/j.ecoenv.2017.11.059](https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2017.11.059)

Wang Z., Huang X., Wu Y. et al. 2024. Defense against *Paramecium* predation via long filament morphology favors the survival of *Raphidiopsis raciborskii* populations. *Harmful Algae* 137: 102678. DOI: [10.1016/j.hal.2024.102678](https://doi.org/10.1016/j.hal.2024.102678)

Wang W., Han P., Zhang C. et al. 2026. An explainable ensemble machine-learning framework for short-term forecasting of algal blooms across contrasting Lake systems. *Ecological Informatics* 95: 103695. DOI: [10.1016/j.ecoinf.2026.103695](https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2026.103695)

Wang Z., Wu Y., Xiao P. et al. 2026. Phenotypic defense drives cyanobacterial resurgence (*Raphidiopsis raciborskii*) and predator collapse (*Paramecium*): a challenge for cyanobacteria control and water management. *Process Safety and Environmental Protection*: 108868. DOI: [10.1016/j.psep.2026.108868](https://doi.org/10.1016/j.psep.2026.108868)

Wei J., Li X., Xu X. et al. 2022. Elevated temperature mitigates the prolonged effect of high nitrogen on *Microcystis aeruginosa* removal through mixotrophic *Ochromonas gloeopara* grazing. *Science of The Total Environment* 820: 153267. DOI: [10.1016/j.scitotenv.2022.153267](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.153267)

- Wilken S., Wiezer S., Huisman J. et al. 2010. Microcystins do not provide anti-herbivore defence against mixotrophic flagellates. *Aquatic microbial ecology* 59: 207–216. DOI: [10.3354/ame01395](https://doi.org/10.3354/ame01395)
- Wu X., Wu H., Ye J. et al. 2015. Study on the release routes of allelochemicals from *Pistia stratiotes* Linn., and its anti-cyanobacteria mechanisms on *Microcystis aeruginosa*. *Environmental Science and Pollution Research* 22: 18994–19001. DOI: [10.1007/s11356-015-5104-4](https://doi.org/10.1007/s11356-015-5104-4)
- Wu Y., Xian B., Xiang X. et al. 2025. Identification of key feature variables and prediction of harmful algal blooms in a water diversion lake based on interpretable machine learning. *Environmental Research* 276: 121491. DOI: [10.1016/j.envres.2025.121491](https://doi.org/10.1016/j.envres.2025.121491)
- Xie P., Liu J. 2001. Practical Success of Biomanipulation using Filter-Feeding Fish to Control Cyanobacteria Blooms: A Synthesis of Decades of Research and Application in a Subtropical Hypereutrophic Lake. *The Scientific World Journal* 1(1): 276487. DOI: [10.1100/tsw.2001.67](https://doi.org/10.1100/tsw.2001.67)
- Xu D., Hu Y., Yang S. et al. 2026. Explainable daily warning of algal concentration exceedance from SHAP-guided temperature and light thresholds. *Journal of Environmental Chemical Engineering* 14: 123014. DOI: [10.1016/j.jece.2026.123014](https://doi.org/10.1016/j.jece.2026.123014)
- Xu W., Zhu H., Zhang L. et al. 2023. “Surface Browsing” May Allow “Filter-Feeding” Protozoa to Exert Top-Down Control on Colony-Forming Toxic Cyanobacterial Blooms. *Environmental Science & Technology* 57: 10331–10338.
- Xu J., Chang X., MacIsaac H.J. et al. 2023. Is a lower-toxicity strain of *Microcystis aeruginosa* really less toxic? *Aquatic Toxicology* 263: 106705. DOI: [10.1016/j.aquatox.2023.106705](https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2023.106705)
- Yan H., Li Q., Chen B. et al. 2022. Identification and feeding characteristics of the mixotrophic flagellate *Poterioochromonas malhamensis*, a microalgal predator isolated from planting water of *Pontederia cordata*. *Environmental Science and Pollution Research* 29: 40599–40611. DOI: [10.1007/s11356-022-18614-3](https://doi.org/10.1007/s11356-022-18614-3)
- Yan H., Li Q., Liu X. et al. 2024. Octanoic acid helps *Poterioochromonas malhamensis* control toxic *Microcystis* sp. *Journal of Applied Phycology* 36: 2531–2543. DOI: [10.1007/s10811-024-03301-2](https://doi.org/10.1007/s10811-024-03301-2)
- Yancey C.E., Hart L., Hefferan S. et al. 2024. Metabologenomics reveals strain-level genetic and chemical diversity of *Microcystis* secondary metabolism. *mSystems* 9: e0033424. DOI: [10.1128/msystems.00334-24](https://doi.org/10.1128/msystems.00334-24)
- Yang Z., Kong F., Shi X. et al. 2008. Changes in the morphology and polysaccharide content of *Microcystis aeruginosa* (Cyanobacteria) during flagellate grazing 1. *Journal of Phycology* 44: 716–720. DOI: [10.1111/j.1529-8817.2008.00502.x](https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2008.00502.x)
- Yang Z., Kong F., Zhang M. et al. 2009. Effect of filtered cultures of flagellate *Ochromonas* sp. on colony formation in *Microcystis aeruginosa*. *International review of hydrobiology* 94: 143–152. DOI: [10.1002/iroh.200811103](https://doi.org/10.1002/iroh.200811103)
- Yang Z., Kong F.J.J.o.L. 2012. Formation of large colonies: a defense mechanism of *Microcystis aeruginosa* under continuous grazing pressure by flagellate *Ochromonas* sp. *Journal of Limnology* 71: 61–66. DOI: [10.4081/jlimnol.2012.e5](https://doi.org/10.4081/jlimnol.2012.e5)
- Zeng G., Gao P., Wang J. et al. 2020. Algicidal molecular mechanism and toxicological degradation of *Microcystis aeruginosa* by white-rot fungi. *Toxins* 12: 406. DOI: [10.3390/toxins12060406](https://doi.org/10.3390/toxins12060406)
- Zhang K., Qi T., Shen M. et al. 2026. Time cumulative effects and machine learning-driven forecasting of cyanobacterial blooms in data-sparse eutrophic lakes. *Journal of Hydrology* 668: 134966. DOI: [10.1016/j.jhydrol.2026.134966](https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2026.134966)
- Zhang L., Gu L., Wei Q. et al. 2017. High temperature favors elimination of toxin-producing *Microcystis* and degradation of microcystins by mixotrophic *Ochromonas*. *Chemosphere* 172: 96–102. DOI: [10.1016/j.chemosphere.2016.12.146](https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2016.12.146)
- Zhang L., Lyu K., Wang N. et al. 2018. Transcriptomic Analysis Reveals the Pathways Associated with Resisting and Degrading Microcystin in *Ochromonas*. *Environmental Science & Technology* 52:11102–11113. DOI: [10.1021/acs.est.8b03106](https://doi.org/10.1021/acs.est.8b03106)
- Zhang L., Wang Z., Wang N. et al. 2020. Mixotrophic *Ochromonas* Addition Improves the Harmful Microcystis-Dominated Phytoplankton Community in In Situ Microcosms. *Environmental Science & Technology* 54: 4609–4620. DOI: [10.1021/acs.est.9b06438](https://doi.org/10.1021/acs.est.9b06438)
- Zhang L., Yang J., Liu L. et al. 2021. Simultaneous removal of colonial *Microcystis* and microcystins by protozoa grazing coupled with ultrasound treatment. *Journal of Hazardous Materials* 420: 126616. DOI: [10.1016/j.jhazmat.2021.126616](https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2021.126616)
- Zhang X., Hu H., Men Y. et al. 2010. The effect of *Poterioochromonas* abundance on production of intra-and extracellular microcystin-LR concentration. *Hydrobiologia* 652: 237–246. DOI: [10.1007/s10750-010-0335-3](https://doi.org/10.1007/s10750-010-0335-3)
- Zhang X., Hu H.-Y., Hong Y. et al. 2008. Isolation of a *Poterioochromonas* capable of feeding on *Microcystis aeruginosa* and degrading microcystin-LR. *FEMS Microbiology Letters* 288: 241–246. DOI: [10.1111/j.1574-6968.2008.01355.x](https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.2008.01355.x)
- Zhang X., Hu H.-Y., Men Y.-j. et al. 2009. Feeding characteristics of a golden alga (*Poterioochromonas* sp.) grazing on toxic cyanobacterium *Microcystis aeruginosa*. *Water Research* 43: 2953–2960. DOI: [10.1016/j.watres.2009.04.003](https://doi.org/10.1016/j.watres.2009.04.003)
- Zhang X., Watanabe M.M. 2001. Grazing and growth of the mixotrophic chrysomonad *Poterioochromonas malhamensis* (Chrysophyceae) feeding on algae. *Journal of Phycology* 37: 738–743. DOI: [10.1046/j.1529-8817.2001.00127.x](https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2001.00127.x)
- Zhang X., Watanabe M.M., Inouye I.J.J.o.P. 1996. Light and Electron Microscopy of Grazing by *Poterioochromonas Malhamensis* (chrysophyceae) on a Range of Phytoplankton TAXA1. *Journal of Phycology* 32: 37–46. DOI: [10.1111/j.0022-3646.1996.00037.x](https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1996.00037.x)
- Zhang Y., Li J., Hu Z. et al. 2022. Transcriptome analysis reveals the algicidal mechanism of *Brevibacillus laterosporus* against *Microcystis aeruginosa* through multiple metabolic pathways. *Toxins* 14: 492. DOI: [10.3390/toxins14070492](https://doi.org/10.3390/toxins14070492)
- Zhong W., Wang Y., Wang Y. et al. 2025. Mixotrophic flagellate *Ochromonas gloeopara* promotes heterocyst production in cyanobacteria with altered filament length. *Harmful Algae* 145: 102844. DOI: [10.1016/j.hal.2025.102844](https://doi.org/10.1016/j.hal.2025.102844)
- Zhou X., He Y., Li H. et al. 2020. Using flocculation and subsequent biomanipulation to control microcystis blooms: A laboratory study. *Harmful Algae* 99: 101917. DOI: [10.1016/j.hal.2020.101917](https://doi.org/10.1016/j.hal.2020.101917)
- Zhu C., Zhai X., Xi Y. et al. 2019. Progress on the development of floating photobioreactor for microalgae cultivation and its application potential. *World Journal of Microbiology and Biotechnology* 35: 190. DOI: [10.1007/s11274-019-2767-x](https://doi.org/10.1007/s11274-019-2767-x)
- Zou H., Pan G., Chen H. et al. 2006. Removal of cyanobacterial blooms in Taihu Lake using local soils. II. Effective removal of *Microcystis aeruginosa* using local soils and sediments modified by chitosan. *Environmental pollution* 141: 201–205. DOI: [10.1016/j.envpol.2005.08.042](https://doi.org/10.1016/j.envpol.2005.08.042)
- Zuo S., Wan K., Ma S.M. et al. 2014. Combined allelopathic potential of aquatic plants species to control Algae. *Allelopathy Journal* 34: 315–324.

Жгутиконосцы и инфузории как агенты биоконтроля цианобактериальных цветений



Щукина М.О.^{1*}, Кирюхин Б.А.^{1,2}, Яльцев Г.С.^{1,3}, Чжан М.Х.^{4,5}, Хо Д.⁶, Гонг И.С.⁴, Тихоненков Д.В.¹

¹ Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, 152742, Россия

² Лаборатория AquaBioSafe, Тюменский государственный университет, ул. Ленина, 25, Тюмень, 625003, Россия

³ Рязанский государственный университет имени С.А. Есенина, ул. Свободы, 46, Рязань, 390000, Россия

⁴ Институт гидробиологии, Китайская академия наук, Южная дорога Дунху, No. 7, Ухань, 430072, Китай

⁵ Колледж передовых сельскохозяйственных наук, Университет Китайской академии наук, Бэйчэнь Силу, No. 1, Пекин, 100049, Китай

⁶ Хулунбуирский университет, ул. Сюэфу, No. 83, Хайлар, 021008, Китай

АННОТАЦИЯ. Вредоносное цветение водорослей (ВЦВ), в частности, цианобактериальное цветение, представляет собой глобальную экологическую проблему. Существующие физические и химические методы борьбы с ВЦВ имеют существенные ограничения, что определяет необходимость поиска эффективных и экологически безопасных альтернатив. В данном обзоре систематизированы и проанализированы литературные и собственные данные о биотических взаимодействиях жгутиконосцев и инфузорий с цианобактериями, а также оценен их потенциал в качестве агентов биоконтроля. Показано, что наиболее перспективными для контроля ВЦВ являются миксотрофные жгутиконосцы родов *Ochromonas* и *Poterioochromonas*, сочетающие устойчивость к токсичным штаммам, способность к активному выеданию различных морфотипов цианобактерий и деградации вторичных метаболитов. Среди инфузорий эффективность против нитчатых форм проявляют некоторые представители рода *Nassula*. Эффективность применения протистов определяется комплексом биотических и абиотических факторов: морфологией жертвы, физиологией хищника, соотношением численности клеток, параметрами среды и межвидовыми взаимодействиями. Отмечено, что большинство исследований ограничено лабораторными экспериментами, и для масштабирования технологий необходимы полевые испытания. Рассмотрены комбинированные подходы, сочетающие биологический контроль с физическими или химическими методами, а также возможности использования машинного обучения для прогнозирования сроков цветения и оптимизации параметров инокуляции. В качестве одного из перспективных решений предложена концептуальная схема плавучей модульной станции биоремедиации, включающей сбор биомассы, ультразвуковое разрушение колоний, выедание цианобактерий протистами и осаждение детрита. Работа обобщает современные знания и определяет направления дальнейших исследований в области биорегулирования ВЦВ с использованием протистов.

Ключевые слова: протисты, гетеротрофные жгутиконосцы, ВЦВ, инфузории, цианобактериальное цветение

Для цитирования: Щукина М.О., Кирюхин Б.А., Яльцев Г.С., Чжан М.Х., Хо Д., Гонг И.С., Тихоненков Д.В. Жгутиконосцы и инфузории как агенты биоконтроля цианобактериальных цветений // Limnology and Freshwater Biology. 2026. - № 4. - С. 338–371. DOI: 10.31951/2658-3518-2026-A-4-338

1. Введение

Вредоносное цветение водорослей (ВЦВ), приводящее к деградации водных экосистем, является повсеместной проблемой во всем мире

(Huisman et al., 2018). При цветении происходит образование огромного количества водорослевой биомассы, препятствующей проникновению света, снижение концентрации растворенного кислорода и прозрачности (Paerl and Huisman, 2009; Huisman

*Автор для переписки. Адрес e-mail: moshchukina@yandex.ru (М.О. Щукина)

Поступила: 29 июня 2026;

Принята после доработки: 28 июля 2026;

Опубликована online: 28 августа 2026

© Автор(ы) 2026. Эта работа распространяется под международной лицензией Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0.



et al., 2018), выделение вторичных метаболитов, многие из которых опасны для других организмов (Huang and Zimba, 2019), что приводит к ухудшению качества воды. ВЦВ связано с активной вегетацией различных таксономических групп фототрофных микроорганизмов, например, динофлагеллат и диатомовых водорослей. Однако в пресноводных экосистемах доминирующую роль в формировании ВЦВ обычно играют цианобактерии, особенно различные штаммы *Microcystis aeruginosa* (Kützing) Kützing 1846 (Huang and Zimba, 2019), способные продуцировать более 240 вариантов микроцистина (Wang et al., 2018).

Увеличение частоты и интенсивности цианобактериальных цветений зачастую связано с изменением климата, проявляющемся в повышении температуры и уровня CO₂ (Visser et al., 2016), а также с повышением уровня антропогенной нагрузки, приводящем к усилению эвтрофикации (Paerl and Huisman, 2009; Huisman et al., 2018). Считается, что сокращение поступления питательных веществ в водоемы, в особенности соединений фосфора, было бы наиболее эффективным способом решения проблемы возникновения ВЦВ. Однако такое решение требует существенных межнациональных усилий, а результат может быть получен спустя десятилетия (Jeppesen et al., 2005; Huisman et al., 2018).

Существуют физические и химические способы борьбы с цветением цианобактерий, среди которых дноуглубление, перемешивание водной толщи, усиление аэрации, ультразвуковая обработка, применение альгицидов, коагулянтов и флокулянтов и т.п. (Kibuye et al., 2021a; b). Все эти методы имеют существенные ограничения, включая возможность вторичного загрязнения, кратковременность положительного эффекта, увеличение выработки токсинов цианобактериями, воздействие на не целевые организмы, существенные экономические затраты, невозможность повсеместного применения, особенно в больших масштабах (Huisman et al., 2018; Kibuye et al., 2021a; b).

Биологический метод регулирования цианобактериальных цветений рассматривается как наиболее перспективный, экономически выгодный и экологически безопасный (Hwang et al., 2024). В качестве агентов биоконтроля могут быть использованы различные организмы: вирусы (Pollard and Young, 2010), бактерии (Reim et al., 1974), протисты (Dryden and Wright, 1987; Jiang et al., 2025), грибы (Zeng et al., 2020), зоопланктон (Zhou et al., 2020), рыбы (Xie and Liu, 2001), водные растения (Zuo et al., 2014). Существующие биологические методы контроля также не лишены недостатков. Например, применение макрофитов может усиливать эвтрофикацию водоема (Dhote, 2007) и изменять структуру сообществ (Nezbrytska et al., 2022). Регулирование ВЦВ при помощи вирусов, бактерий, грибов, зоопланктона и рыб также может быть неэффективным, однако причины различаются в зависимости от группы агентов биоконтроля (Pal et al., 2020; Kang et al., 2024). Одним из механизмов воздействия вирусов, бактерий и грибов на цианобактерии, помимо

выделения ингибиторов роста, подавляющих развитие биомассы, является лизис клеток жертвы, который нередко сопровождается выделением в среду вторичных метаболитов. Цианобактерии быстро приобретают устойчивость к цианофагам, а высокая специфичность вируса к определенным штаммам существенно ограничивает возможности их применения (Higazi et al., 2025). Механизмы воздействия бактерий и грибов на цианобактерии все еще малоизучены (Kang et al., 2024), однако отмечается, что их действие в основном косвенное и опосредовано выделением различных метаболитов, которые могут подавлять не только цианобактерии, но и другие организмы. Зоопланктон и рыбы, в свою очередь, испытывают трудности при потреблении в пищу колониальных форм и часто неустойчивы к цианотоксинам (Ernst et al., 2006; Kâ et al., 2012; Moustaka-Gouni and Sommer, 2020; Xu et al., 2023b). Кроме того, выедание зоопланктоном цианобактерий может сопровождаться разрывом их клеток и выходом в среду вторичных метаболитов с их последующей передачей на более высокие трофические уровни (Kibuye et al., 2021b).

Среди агентов биоконтроля особый интерес представляют гетеротрофные и миксотрофные протисты, являющиеся ключевыми компонентами микробной пищевой сети пресноводных экосистем (Sherr and Sherr, 2016) и обладающие рядом функциональных преимуществ. Они, как первичные потребители цианобактерий (Dryden and Wright, 1987; Tarbe et al., 2011; Kosiba et al., 2019), могут осуществлять «контроль сверху», не вызывая серьезных трофических изменений в водоеме (Xu et al., 2023a). Ввиду их важной роли как хищников фитопланктона (Dryden and Wright, 1987; Sherr and Sherr, 2016), высокой скорости размножения, способности к селективному питанию, устойчивости к вредным вторичным метаболитам и быстрой реакции на изменения среды (Payne, 2013), протистов можно рассматривать как перспективных, но требующих дальнейшего изучения агентов биоконтроля ВЦВ (Shchukina et al., 2025).

Несмотря на значительное количество исследований, посвященных контролю цианобактериальных цветений с использованием протистов, данные о роли жгутиконосцев и инфузорий остаются фрагментарными и разрозненными. Большинство работ по данной проблематике обобщают механизмы борьбы с ВЦВ и факторы, влияющие на применение различных методов (Kibuye et al., 2021a, b; Hwang et al., 2024). Существует несколько обзоров, рассматривающих метод биологического контроля ВЦВ с использованием различных групп гидробионтов (Sun et al., 2018; Pal et al., 2020). Однако потенциал жгутиконосцев и инфузорий как агентов биоконтроля ВЦВ рассматривается в них кратко и не имеет систематического обобщения.

Данное исследование посвящено систематизации и анализу литературных и собственных данных по биотическим взаимодействиям жгутиконосцев и инфузорий с цианобактериями, которые могли бы лечь в основу разработки способов

регуляции ВЦВ. На основе проведенного анализа мы обобщили преимущества и ограничения применения этих протистов и предложили концептуальную схему комплексной борьбы с цианобактериальным цветением с использованием гетеротрофных и миксотрофных эукариотических одноклеточных. Предполагается, что в состав такой технологии могут быть интегрированы методы машинного обучения, которые позволят, в частности, прогнозировать сроки начала цветения и оптимизировать параметры инокуляции агентов биоконтроля.

2. Применение жгутиконосцев и инфузорий для контроля ВЦВ

2.1. Основные механизмы воздействия одноклеточных эукариотических хищников на цианобактерии

Для эффективного применения жгутиконосцев и инфузорий в качестве агентов биоконтроля необходимо понимание механизмов взаимодействия хищника и жертвы, включая особенности питания, селективность потребления и возможные изменения поведения в составе сообщества. К настоящему времени крайне мало работ, рассматривающих анализ питания потенциальных «биоконтролеров» в водных экосистемах, как, например, жгутиконосца *Collodictyon triciliatum* (Nishibe et al., 2002) или инфузории *Nassula aurea* (Canter et al., 1990). Вероятно, именно подобные исследования являются ключом к поиску наиболее эффективных агентов биоконтроля ВЦВ среди протистов. Следует учитывать случаи, когда в лабораторных экспериментах хищник может успешно поглощать различные штаммы цианобактерий, проявлять устойчивость к токсинам, но может изменить стратегию питания, вступая в антагонистические или конкурентные взаимоотношения с другими агентами биоконтроля (Таблица 1) (Kosiba et al., 2019; Kosiba et al., 2022). Анализ исследований показал, что воздействие жгутиконосцев и инфузорий на цианобактерии реализуется несколькими путями. Это прямое выедание отдельных клеток (Chen et al., 2024), в том числе селективное по отношению к определенным штаммам или морфотипам (Takamura and Yasuno, 1983), а также объедание нитчатых колоний (Pajdak-Stós et al., 2001; Fiałkowska and Pajdak-Stós, 2002; Xu et al., 2023a).

Протисты используют различные механизмы захвата и потребления пищи, включая фагоцитоз (активный поиск и захват пищи и фильтрационное питание) и мизоцитоз. У инфузорий захват жертвы обычно осуществляется с помощью специализированного ротового аппарата – цитостомы, тогда как у многих жгутиковых форм цитостом отсутствует и поглощение пищи происходит в вентральной бороздке (Leander, 2020), или же место фагоцитоза не имеет конкретной локализации в клетке. Механизм захвата пищи предопределяет не только способ потребления жертвы, но и побочные эффекты. Например, фильтрационное питание позволяет захватывать взвешенные клетки из

воды, но при этом не дает возможности хищнику влиять на крупные колонии или нити. Фагоцитоз, предполагающий заглатывание целых клеток, более универсален, но требует, чтобы размер жертвы был сопоставим с размером клетки хищника (хотя известны исключения, см. Tikhonenkov et al., 2022). Мизоцитоз, напротив, позволяет высасывать содержимое клетки, не заглатывая ее целиком, однако этот механизм требует плотного контакта с жертвой. Известно, что один и тот же вид протиста может использовать разные механизмы захвата пищи. Например, некоторые инфузории способны переключаться с фильтрационного питания на «объедание» поверхности колоний цианобактерий, отщипывая отдельные клетки от крупных агрегатов (Xu et al., 2023a). Это позволяет атаковать ранее недоступные формы цианобактерий.

Малоизучен вопрос о влиянии вторичных метаболитов хищников на клетки цианобактерий. Инфузории способны выделять различные биологически активные соединения, многие из которых могут быть токсичными для других организмов (Buonanno et al., 2020), а в случае с цианобактериями – инициировать усиление их защитных механизмов (Pajdak-Stós et al., 2001; Kosiba et al., 2019). Для некоторых токсичных штаммов также отмечено увеличение активности антиоксидантных ферментов (Combes et al., 2013). Такие изменения могут снижать эффективность выедания и повышать устойчивость цианобактерий к давлению со стороны хищников. В значительно меньшей степени изучена способность жгутиконосцев продуцировать вторичные метаболиты, хотя отдельные исследования указывают на возможность ответных защитных реакций цианобактерий на присутствие питающихся ими флагеллят, как, например, в работе Yang et al. (2009). При этом до сих пор остается неясным, являются ли наблюдаемые защитные реакции исключительно следствием прямого контакта с хищником или частично обусловлены действием выделяемых им метаболитов. Можно предположить, что помимо прямого выедания некоторые протисты способны влиять на физиологическое состояние цианобактерий посредством выделения биологически активных соединений, вызывая ингибирование роста, изменение экспрессии генов или нарушение клеточного метаболизма. Подобные механизмы воздействия хорошо известны для бактерий (Calvo-Bayo et al., 2025) и грибов (Zeng et al., 2020), однако для жгутиконосцев и инфузорий остаются практически неизученными.

2.2. Ограничения и факторы эффективности контроля цианобактериальных цветений со стороны жгутиконосцев и инфузорий

Эффективность применения жгутиконосцев и инфузорий в качестве агентов биоконтроля определяется совокупностью биотических и абиотических факторов, включая селективность их питания, устойчивость к токсинам, межвидовые взаимодействия

Таблица 1. Взаимодействия между протистами и цианобактериями в процессе выедания

Вид протиста	Вид цианобактерии	Характер выедания	Способность выедать токсичные штаммы	Защитная реакция цианобактерий на выедание	Наличие цист у протиста	Метод изучения	Примечания	Источник
Семейство Colodictyonidae Brugerolle et al. 2002, emend. Adl et al. 2019								
<i>Colodictyon trilineatum</i>	<i>M. aeruginosa</i>	НР	?	-	?	ЛЭ МЭ	Предпочитает другие виды микроводорослей	Klavness, 1995; Nishibe et al., 2002; Kobayashi et al., 2013
<i>Diphyllia rotans</i>	<i>M. aeruginosa</i>	НР	+	-	-	ЛЭ	Высокая скорость выедания токсичных штаммов. Эффективность выедания зависит от параметров среды	Bo-Ra et al., 2006; Mohamed and Al-Shehri, 2013; Shchukina et al., 2025
Класс Scurptorophyceae Pascher, 1913								
<i>Cryptomonas</i> sp.	<i>M. aeruginosa</i>	НР	+	-	+	ЛЭ	Высокая скорость роста хищника на среде из фильтрата культуры <i>M. aeruginosa</i>	Princiotta et al., 2019
Класс Chrysophyceae Pascher, 1914								
<i>Chlorochromonas danica</i> (= <i>Ochromonas danica</i>)	<i>M. aeruginosa</i>	ШС	+	-	+	ЛЭ	-	Cole and Wynne, 1974
<i>Ochromonas gloeopara</i> *	<i>M. aeruginosa</i> <i>Dolichospermum flos-aquae</i> (= <i>Anabaena flos-aquae</i>)	ШС	?	Изменение длины нитей Образование гетероцист	+	ЛЭ МЭ	Эффективность выедания зависит от параметров среды. При повышении температуры не снижает рост популяции <i>Anabaena</i> sp.	Zhang et al., 2020; Wei et al., 2022; Zhong et al., 2025
<i>Ochromonas</i> sp.	<i>M. aeruginosa</i> <i>M. wiesenbergii</i> <i>Pseudanabaena</i> sp.	ШС	+	Образование колоний	+	ЛЭ ПН	Высокая скорость выедания токсичных штаммов <i>Microcystis</i> . Важно соотношение численности хищник/жертва. Повышение температуры может ускорять выедание	Burkert et al., 2001; Yang et al., 2008; Van Donk et al., 2009; Yang et al., 2009; Wilken et al., 2010; Yang and Kong, 2012; Zhang et al., 2017; Zhang et al., 2021; Liu et al., 2023
<i>Paraphysomonas solis</i>	<i>M. aeruginosa</i>	ШС	+	-	+	ЛЭ	Высокая скорость выедания токсичных штаммов	Shchukina et al., 2025
<i>Poteriospumella lacustris</i>	<i>Microcystis</i> sp. <i>Synechocystis</i> sp.	ШС	+	-	+	ЛЭ	Эффективно потребляет цианобактерий в широком диапазоне параметров среды: T = 15–35 °C, pH = 6–10	Chen et al., 2024
<i>Poterioochromonas malhamensis</i> (= <i>Ochromonas malhamensis</i>)	<i>M. aeruginosa</i> <i>M. viridis</i> <i>Synechococcus</i> sp.	ШС	+	-	+	ЛЭ	Микроцисты могут стимулировать рост протиста, но культура жгутиконосцев в дальнейшем нежизнеспособна. Эффективность выедания зависит от параметров среды	Zhang et al., 1996; Zhang and Watanabe, 2001; Ou et al., 2005; Ma et al., 2018; Yan et al., 2022; Liu et al., 2023
<i>Poterioochromonas</i> sp.	<i>M. aeruginosa</i>	ШС	+	-	+	ЛЭ	Эффективность выедания зависит от параметров среды и изначального соотношения численности хищник/жертва	Zhang et al., 2008; Zhang et al., 2009; Zhang et al., 2010
<i>Spumella guttula</i> (= <i>Monas guttula</i>)	<i>Microcystis aeruginosa</i> <i>M. viridis</i> <i>Leptolyngbya tenuis</i> (= <i>Phormidium tenue</i>)	ШС	?	-	+	ЛЭ	Эффективность выедания зависит от параметров среды	Sugiura et al., 1991; Sugiura et al., 1992; Sugiura et al., 1997; Fujimoto et al., 2007

Вид протиста	Вид цианобактерии	Характер выедания	Способность выедать токсичные штаммы	Защитная реакция цианобактерий на выедание	Наличие цист у протиста	Метод изучения	Примечания	Источник
ИНФУЗОРИИ								
Класс Heterotricheea Stein, 1859								
<i>Blepharisma americanum</i>	<i>M. aeruginosa</i>	ШС	? –	–	+	ЛЭ	Снижение биомассы и ширины клеток инфузорий при питании цианобактериями	Charpman et al., 2019
<i>Condylostomum vorticella</i>	<i>Microcystis</i> sp.	ОС	?	–	?	ПН	Не способен выедать нитчатых цианобактерий и формы с шипами	Takamura and Yasuno, 1983
<i>Stentor roeselii</i>	<i>M. aeruginosa</i>	НР	?	–	–	ЛЭ	Антагонизм с бактерией <i>Streptomyces peyogadensis</i>	Kim et al., 2007
Класс Oligohymenophorea de Puytorac et al., 1974								
<i>Frontonia leucas</i>	<i>Oscillatoria prolifica</i>	НР	–	–	–	МЭ	–	Dias and Dagosto, 2006
<i>Paramecium</i> sp.	<i>Microcystis</i> sp. <i>Raphidiopsis raciborskii</i> (= <i>Cylindropermopsis raciborskii</i>)	ОС	?	Формирование длинных нитей	–	ЛЭ	Не способен выедать крупные колонии	Xu et al., 2023a; Wang et al., 2024
<i>Paramecium</i> cf. <i>caudatum</i>	<i>Raphidiopsis raciborskii</i> (= <i>Cylindropermopsis raciborskii</i>)	ШС	+	?	–	ЛЭ	Важно соотношение численности хищник/жертва	Fabbro et al., 2001
<i>Vorticella</i> sp.	<i>M. aeruginosa</i>	НР	?	–	+	ЛЭ	Слабая устойчивость в присутствии токсичных штаммов	Shchukina et al., 2025
Класс Nassophorea Small & Lynn 1981								
<i>Furgasonia blochmanni</i>	<i>Phormidium</i> sp. <i>P. autumnale</i>	ШС	?	Усиление образования слизи и утолщение оболочек	+	ЛЭ МЭ	Важно изначальное соотношение численности хищник/жертва. Не способна выедать крупные слизистые скопления цианобактерий	Pajdak-Stós et al., 2001; Fiałkowska and Pajdak-Stós, 2002
<i>Nassula</i> sp.	<i>Planktothrix agardhii</i>	ШС	+	–	+	ЛЭ	Рост на токсичном штамме цианобактерий медленный. Увеличение выделения антиоксидантных ферментов инфузорией	Combes et al., 2013
<i>Nassula aurea</i>	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> f. <i>gracile</i>	ОС	?	–	+	ПН	Антагонизм с другими инфузориями. Не выедает слизистые колонии или нити большого размера	Canter et al., 1990
<i>Nassula ornata</i>	<i>Oscillatoria agardhii</i>	НР	?	–	+	ЛЭ	Эффективность выедания зависит от параметров среды. Инфузории способны к активному потреблению <i>O. agardhii</i> , но в водоемах выедаются копеподами и молодь рыбы	Brabrand et al., 1983

Вид протиста	Вид цианобактерии	Характер выедания	Способность выедать токсичные штаммы	Защитная реакция цианобактерий на выедание	Наличие цист у протиста	Метод изучения	Примечания	Источник
<i>Pseudomicrothorax dubius</i>	<i>Phormidium autumnale</i> <i>Phormidium</i> sp.	ШС	?	Образование крупных нитчатых агрегатов, выделение полисахаридов. Втягивание трихом внутри оболочек	+	ЛЭ МЭ	Не может выедать крупные слизистые скопления	Fiałkowska and Pajdak-Stós, 1997; Pajdak-Stós et al., 2001; Fyda et al., 2009
Класс Spirotrichea Bütschli 1889								
<i>Tetmemena pustulata</i>	<i>M. aeruginosa</i>	НР	?	Образование колоний	+	ЛЭ	Неоднозначный характер выедания, с подъемами и спадами численности хищника и <i>M. aeruginosa</i>	Shchukina et al., 2025
Эксперименты с сообществами инфузорий								
<i>Spirostomum minus</i> <i>Euplotes aedicularis</i> <i>Strobilidium</i> sp. <i>Vorticella</i> sp. <i>Paramecium tetraurelia</i>	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	ШС	?	-	- - + + -	ЛЭ	Важно изначальное соотношение численности хищник/жертва. Взаимодействия вариabельны для разных видов инфузорий	Kosiba et al., 2022
<i>Spirostomum</i> sp. <i>Paramecium aurelia</i> -complex <i>Euplotes patella</i> <i>Strobilidium</i> sp.	<i>Planktothrix agardhii</i> <i>M. aeruginosa</i>	НР	+	-	- - - +	ЛЭ	Конкуренция между инфузориями, не выедают <i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	Kosiba et al., 2019

Примечание:

Характер выедания: ШС – широкий спектр потребления жертвы, ОС – ограниченный спектр потребления жертвы, НР – неоднозначные результаты. * – Таксономический и номенклатурный статус требуют уточнения.
Метод изучения: ЛЭ – лабораторные эксперименты для двух штаммов хищник/жертва (не аксеничные культуры), МЭ – исследования в микрокосме, мезокосме или прудах, ПН – природные наблюдения.
Иные обозначения: (+) способен выедать/устойчив; (-) не подтверждено; (?) недостаточно данных.

ствия с другими протистами и цианобактериями, соотношение плотности хищника и жертвы, а также параметры среды. Одним из ключевых ограничений является то, что многие протисты плохо выедают колониальные формы цианобактерий. Даже если выедание происходит, оно часто носит селективный характер, связанный с морфологическими особенностями жертвы. Например, инфузории *Paramecium* sp. и *Furgasonia blochmanni* способны выесть нитчатые и колониальные формы цианобактерий, однако они не могут потреблять крупные колониальные формы (Таблица 1).

Для защиты от выедания цианобактерии имеют некоторые формы защиты, среди которых образование шаровидных или бесформенных колоний и нитчатых агрегатов, усиление выделения вторичных метаболитов, включая выделение большого количества слизи, образование более толстых клеточных стенок (Fiałkowska and Pajdak-Stós, 2002; Yang and Kong, 2012; Zhong et al., 2025). Избирательное или селективное выедание может привести к усугублению ВЦВ, так как оно способно изменять генетическую структуру популяций цианобактерий, отбирая устойчивые генотипы, при этом общая их биомасса может не снижаться (Fiałkowska and Pajdak-Stós, 2002; Wang et al., 2024; Huré et al., 2026; Wang et al., 2026b). Этот эффект необходимо учитывать при прямом инокулировании жгутиконосцев и инфузорий, поскольку неконтролируемая биологическая регуляция может также приводить к сдвигу структуры популяций в сторону отбора устойчивых штаммов. При этом выделение микроцистина не обязательно является реакцией на выедание (Wilken et al., 2010). Вместе с тем, длительное воздействие цианобактерий на агентов биоконтроля может привести к смещению видового разнообразия в сторону более адаптированных и устойчивых штаммов хищников, как было показано на дафниях (см. Ger et al., 2016).

Защитные реакции цианобактерий во многом вызваны постепенным давлением со стороны хищника, поэтому решением проблемы могло бы быть увеличение начальной концентрации клеток агента биоконтроля, который выел бы основную биомассу цианобактерий быстро (Burkert et al., 2001; Zhang et al., 2009), до возникновения колониальных форм. Альтернативой может быть внесение в водоем ингибиторов, полученных от бактерий или грибов (Mohamed et al., 2014; Zhang et al., 2022; Van Le et al., 2022), подавляющих образование колониальных форм цианобактерий.

Многие рассматриваемые нами работы показывают, что жгутиконосцы проявляют большую устойчивость к токсичным штаммам цианобактерий, чем инфузории (см. Таблицу 1). При этом наличие или отсутствие токсинов у цианобактерий не всегда однозначно определяет эффективность их выедания. В проведенных нами лабораторных экспериментах отмечается более медленное выедание нетоксинопродуцирующих культур цианобактерий (Shchukina et al., 2025), что согласуется с некоторыми предыдущими исследованиями (Vo-

Ra et al., 2006; Wilken et al., 2010). Несмотря на то, что производство вторичных метаболитов требует больших затрат энергии и ресурсов (Pančić and Kjørboe, 2018), в некоторых работах отмечается более высокая скорость роста токсичных штаммов по сравнению со слабotoксичными или нетоксичными культурами цианобактерий (Van de Waal et al., 2011; Suominen et al., 2017; Brown et al., 2025). В ряде исследований наблюдается обратная ситуация, когда скорость клеточного деления выше у нетоксипродуцирующих штаммов, особенно под влиянием абиотических или биотических факторов (Kardinaal et al., 2007; Van de Waal et al., 2011). Вероятно, задержка роста за счет лимитирования параметров среды может позволить одноклеточным хищникам быстрее подавлять увеличение биомассы и нивелировать эффекты образования иных форм защиты жертвы. При этом, разные штаммы цианобактерий способны выделять совершенно непохожие метаболиты (Yancey et al., 2024; Huré et al., 2026), что может приводить к ограничению универсальности использования одного клона или вида хищного протиста в качестве агента биоконтроля.

Несмотря на многочисленные сведения о способности протистов к разложению вторичных метаболитов цианобактерий, этот вопрос остается практически неизученным. На примере *Ochromonas gloeopara* были предложены возможные механизмы деградации микроцистина на основе транскриптомного анализа (Zhang et al., 2018). Предполагается, что в этом процессе принимают участие лизосомальные ферменты, активные формы кислорода, образующиеся в пищеварительных вакуолях, а также глутатион и глутатион-S-трансферазы. Более подробно биodeградация микроцистина изучена на примере бактерий (Nybom, 2013). Механизм предполагает три этапа: разрушение циклической структуры, гидролиз линейной молекулы до тетрапептида, а затем до более мелких пептидов и аминокислот. Различные исследования подтверждают, что конечные продукты биodeградации микроцистинов не токсичны, в то время как промежуточные продукты, а именно линейная форма микроцистина, могут быть слабotoксичными. При этом вопрос о цикле производных микроцистина остается слабоизученным (Nybom, 2013).

Некоторые потенциальные агенты биоконтроля способны не только выесть цианобактерии, но и использовать продукты их метаболизма для роста. Примером могут служить некоторые штаммы *Poteroochromonas malhamensis* (Ou et al., 2005) и *Cryptomonas* sp. (Princiotta et al., 2019). Культуры хищников не просто выживали в присутствии токсичных цианобактерий или их вторичных метаболитов, а показывали стремительный рост, но в дальнейшем теряли свою жизнеспособность. Применение таких агентов биоконтроля возможно для регулирования кратковременной вспышки ВЦВ. Быстрый рост этих протистов с отмиранием биомассы потенциально может оказать меньшее влияние на трофическую структуру водоема при их использовании в биотехнологиях.

Эффективность выедания может существенно определяться особенностями межвидовых взаимодействий хищника и жертвы, а также взаимодействиями различных агентов биоконтроля между собой. Примером служат сложные связи между инфузорией *Vorticella* sp. и нитчатыми цианобактериями, которые даже могут приобретать мутуалистический характер. Так, *Vorticella* sp. использует нити *Anabaena* sp. в качестве субстрата и дополнительного источника биогенов (Kerr, 1983; Pratt and Rosen, 1983; Canter et al., 1990; Canter et al., 1992). При этом токи воды, создаваемые ресничками инфузорий, усиливают поступление питательных веществ к поверхности нитей цианобактерий (Pratt and Rosen, 1983), а сами прикрепленные вортицеллы служат дополнительным защитным барьером против других хищных инфузорий (Canter et al., 1990). Вопросы взаимодействия хищных агентов биоконтроля с жертвой, между собой, а также между хищниками и другими гидробионтами изучены крайне слабо. В некоторых исследованиях рассматриваются взаимодействия нескольких потенциальных биоконтролеров при регулировании ВЦВ, например, в работах Kosiba et al., 2019, 2022, однако подобные наблюдения обычно имеют вспомогательный характер и редко становятся основной целью исследования. В результате существующие данные пока не позволяют надежно прогнозировать совместимость различных видов протистов для контроля цианобактериальных цветений.

Существенное значение для эффективности биоконтроля имеет исходное соотношение численности клеток хищника и жертвы. При недостаточной плотности культуры хищника в лучшем случае можно ожидать низкую скорость его роста и слабое выедание цианобактерий, как было показано в эксперименте с *Paramecium* cf. *caudatum* (Fabbro et al., 2001). Возможно, что при низкой численности протист может переключиться на более доступную пищу, как это наблюдалось для одного из штаммов *Ochromonas* sp. (Burkert et al., 2001). Не исключено также, что в такой ситуации цианобактерии могут подавить развитие хищника, однако конкретные механизмы такого подавления, например, действие вторичных метаболитов, повышение pH, дефицит кислорода или иные факторы, требуют дальнейшего изучения (Burkert et al., 2001). С другой стороны, использование чрезмерно плотной культуры протистов может иметь негативный эффект, как было показано в эксперименте с инфузорией *Furgasonia blochmanni* (Fiałkowska and Pajdak-Stós, 2002), где с увеличением численности протиста происходило усиление защитной реакции цианобактерий, проявлявшейся в увеличении выделения слизи и образовании толстых клеточных оболочек.

Помимо биотических взаимодействий, эффективность применения протистов в качестве агентов биоконтроля зависит от параметров среды. На наш взгляд, учет параметров среды важен, поскольку он определяет диапазон и наиболее благоприятные условия для применения агента биоконтроля.

Скорость роста жгутиконосцев и эффективность выедания ими во многих экспериментах зависит от температуры, pH, концентрации биогенных элементов (N и P), освещенности и других факторов (Ma et al., 2018; Wei et al., 2022). Некоторые протисты хотя и обладают устойчивостью к присутствию токсичных штаммов цианобактерий, могут применяться лишь при температуре 20°C, как, например, *Paraphysomonas solis solis* (Shchukina et al., 2025) и некоторые штаммы *Ochromonas* sp. (Burkert et al., 2001). Однако это не исключает возможности их использования. Температуры, наиболее способствующие росту и размножению цианобактерий, превышают 25 °C (Paerl and Huisman, 2009; Visser et al., 2016), тогда как пик активного продуцирования микроцистина может достигаться при более низких температурах, около 18–20 °C (Peng et al., 2018). Результаты наших собственных экспериментальных исследований показывают, что при совместном культивировании *P. solis solis* и *M. aeruginosa* при 20 °C отмечено резкое снижение концентрации внутриклеточного токсина микроцистиса. Кроме того, жгутиконосцы *P. solis solis* при данной температуре успешно выедали клетки токсичного и нетоксичного штаммов *M. aeruginosa* при трех вариантах pH среды (5, 7, 9), причем в слабокислой среде полное выедание цианобактерий происходило уже на второй день эксперимента. Наши предварительные эксперименты с другим потребителем цианобактерий, *Poterioochromonas malhamensis*, показали, что при температуре 25°C и различных условиях освещенности (0, 20, 40, 60, 100 мкмоль фотонов м⁻²с⁻¹). Однофакторный анализ ANOVA подтвердил статистическую значимость влияния интенсивности света как на скорость выедания ($p < 0.001$), так и на скорость деградации микроцистина ($p < 0.001$). Согласно апостериорному тесту Тьюки (Tukey HSD), максимальные значения обоих показателей наблюдались при 40 мкмоль фотонов м⁻²с⁻¹. В частности, скорость выедания при данном уровне освещения была статистически значимо выше, чем в темноте ($p < 0.05$) и при 20 мкмоль фотонов м⁻²с⁻¹ ($p < 0.001$), тогда как скорость деградации микроцистина значимо превышала показатели в условиях отсутствия света ($p < 0.001$). Хотя при 40 мкмоль фотонов м⁻²с⁻¹ оба параметра были несколько выше, чем при 60 и 100 мкмоль фотонов м⁻²с⁻¹, выявленные различия не являлись статистически значимыми ($p > 0.05$).

Таким образом, хотя биологические подходы контроля цианобактериальных цветений с помощью жгутиконосцев и инфузорий имеют ряд недостатков и ограничений, некоторые проблемы могут быть преодолены за счет правильного подбора агентов биоконтроля, а отсутствие «универсального» вида протиста, эффективного при различных температурах, компенсируется возможностью выбора клона, оптимально работающего в температурных условиях конкретного водоема, а также возможностью создания консорциума хищных видов, адаптированных к различным абиотическим и биотическим факторам.

2.3. Оценка перспективных агентов биоконтроля

В мире было проведено множество исследований, рассматривающих потенциал использования жгутиконосцев и инфузорий для регулирования цианобактериальных цветений (Таблица 1). В основном эти публикации представляют результаты лабораторных экспериментов, и лишь единичные работы нацелены на анализ сообществ в естественных водоемах или на применение биоконтроля в микро- и мезокосмах. Анализ литературы показывает, что жгутиконосцы и инфузории демонстрируют не только устойчивость в присутствии цианобактерий, но и способность к активному выеданию их разных морфотипов и деградации вторичных метаболитов. Эффективность применения протистов носит вариативный характер, определяемый структурной организацией цианобактериальных популяций (преимущественно одиночные или колониальные клетки), соотношением плотности клеток хищника и жертвы, гидрофизическими и гидрохимическими параметрами среды, межвидовыми взаимодействиями самих агентов биоконтроля между собой и с жертвой.

Анализ систематизированного нами материала (Таблица 1) показывает, что наиболее перспективными для биоконтроля цианобактерий, в частности *Microcystis* spp., являются миксотрофные жгутиконосцы рода *Ochromonas* и *Poterioochromonas* из семейства Chrysophyceae. Большое разнообразие штаммов, способность к образованию цист и деградации токсинов, активное выедание цианобактерий делают их наиболее универсальными агентами биоконтроля ВЦВ. Другая хризомонада *Poteriospumella lacustris* в экспериментах также показала способность к активному поглощению цианобактерий, в том числе токсичных штаммов, в широком диапазоне параметров среды. Однако наличие единственной работы Chen et al. (2024) не позволяет в полной мере оценить перспективность данного хищника.

Показано, что жгутиконосцы и инфузории способны выедать нитчатые формы цианобактерий, однако инфузории, например, некоторые представители рода *Nassula* sp., справляются с этим эффективнее (Таблица 1). Но при этом даже они не могут поглощать слишком крупные нити. Логично предположить, что механическое разрушение цианобактериальных нитей сделало бы их клетки более доступными для потребления.

На основании анализа имеющихся в литературе данных жгутиконосцы *Collodictyon* sp., *Diphyllaea rotans*, *Cryptomonas* sp. и инфузории *Stentor roeselii*, *Frontonia leucas*, *Vorticella* sp., *Nassula ornata*, *Tetmemena pustulata*, представляются менее перспективными в качестве агентов биоконтроля, однако такая оценка остается предварительной. Показательны в этом смысле противоречивые результаты исследований инфузорий *Vorticella* sp. (Kosiba et al., 2022; Shchukina et al., 2025) и жгутиконосцев *Collodictyon* sp. (Klaveness, 1995; Nishibe et al., 2002; Kobayashi et al., 2013). Эти протисты способны потреблять цианобактерии, но при этом демонстрируют слабую жизнеспособность в присутствии токсичных штаммов, предпочитают другие водоросли в качестве кормового объекта, вступают в мутуалистические взаимоотношения с жертвой или конкурируют с другими хищниками. Аналогичные противоречия отмечены для жгутиконосца *Diphyllaea rotans* и инфузории *Tetmemena pustulata* (Таблица 1). Более точная оценка устойчивости и эффективности таких организмов в качестве агентов биоконтроля цианобактериальных цветений возможна после проведения дополнительных экспериментальных и полевых исследований.

3. Элементы технологий контроля цианобактериальных цветений

3.1. Комбинированные подходы контроля цианобактериальных цветений

Применение комбинированных подходов, включающих в себя разные сочетания физических, химических и биологических методов позволяет обойти ограничения и/или недостатки одиночных способов борьбы с цианобактериальными цветениями.

3.1.1. Физико-биологический подход

В лабораторных условиях совмещение физических и биологических воздействий на цианобактерии показало положительные результаты. Например, обработка ультразвуком способствует разрушению колониальных форм *Microcystis*, что позволяет жгутиконосцам рода *Ochromonas* эффективно выедать клетки цианобактерий, которые были ранее недоступны в составе колоний (Zhang et al., 2021). Одиночное же применение ультразвуковой обработки без использования протистов нецелесообразно, т.к. при высоких частотах сохраняется риск разрушения клеток (в том числе не целевых), и высвобождение токсичных метаболитов в среду. К недостаткам такого подхода можно отнести его экономическую затратность.

3.1.2. Химико-биологический подход

Перспективными представляются также комбинации химических и биологических методов. Например, в лабораторных экспериментах показано, что применение октановой кислоты, оказывающей ингибирующее воздействие на *Microcystis* sp., ускорило процесс выедания цианобактерий хризомонадой *Poterioochromonas malhamensis* (Yan et al., 2024). Другим вариантом совместного применения химических и биологических методов является использование флокуляции (сбор водорослей в более крупные хлопья (флокулы) для их последующего быстрого осаждения) с сообществом протистов. Обычно, для флокуляции *M. aeruginosa* используют нескольких типов глин (Pan et al., 2006), бентонит и каолинит (Verspagen et al., 2006), озерные осадки

(Pan et al., 2006; Zou et al., 2006), биоразлагаемый хитозан (Zou et al., 2006). Хотя метод флокуляции сам по себе считается недорогим, безопасным и экологически чистым способом борьбы с ВЦВ, он не лишен существенных недостатков, среди которых возможность возникновения повторного цветения, усиление выделения токсинов, заиливание дна, сложности в подборе дозировки. Кроме того, флокуляция эффективна только в глубоководных водоемах, а для полного удаления биомассы цианобактерий часто требуется ее повторное применение (Peng et al., 2019; Lürling et al., 2020). Можно предположить, что применение флокуляции с комплексом протистов могло бы увеличить эффективность применения данного метода. Дело в том, что похожий подход предложен Lee et al. (2024), в котором бактерии были предварительно иммобилизованы на поверхности монтмориллонитовой глины с использованием катионов кальция или марганца в качестве связующего звена между отрицательно заряженной глиной и клетками. Возможно, потенциал применения сообщества хищных протистов в сочетании с флокуляцией также весьма высок, однако прояснение данного вопроса требует специальных исследований.

3.1.3. Совместное использование различных биоконтролеров

В рамках обсуждения комбинирования различных методов регулирования ВЦВ следует упомянуть о возможном совместном применении жгутиконосцев и инфузорий с другими организмами. Например, для ингибирования роста цианобактериальных клеток используются бактерии, такие как *Bacillus* sp., *Brevibacillus* sp., *Leuconostoc* sp., *Paucibacter* sp., *Streptomyces lushanensis*, которые способны оказывать не прямое, а косвенное воздействие на цианобактерий посредством выделения антибиотиков, биосурфактантов, аминокислот, алкалоидов или иных ферментов (Reim et al., 1974; Zhang et al., 2022; Van Le et al., 2022). Аллелохимические вещества макрофитов, среди которых фенольные соединения, жирные кислоты, терпеноиды и алкалоиды, нарушают функционирование фотосинтетических и ферментативных систем цианобактерий, а также нарушают целостность клеточной мембраны, как, например, в работе Wu et al. (2015). Представляется, что совместное действие нескольких биоконтролеров может подавлять рост цианобактерий быстрее, чем применение различных групп организмов по отдельности. При формировании потенциальных консорциумов, в том числе и для групп состоящих из нескольких видов протистов, важно учитывать отсутствие между агентами биоконтроля выраженных антагонистических взаимодействий, вероятность хищничества, сходство требований к параметрам среды, а также возможность возникновения мутуалистических отношений с жертвой. Однако обоснованность и практическая значимость данных критериев требуют дальнейшей экспериментальной проверки.

3.2. Аспекты прямой инокуляции биоконтролеров

Прямое инокулирование как определенных видов, так и комплексов видов протистов для борьбы с цианобактериями применялось в основном в рамках лабораторных экспериментов (см. Таблицу 1). Также есть ряд исследований, выполненных в мезокосмах (см. Таблицу 1) и в искусственных водоемах (Kobayashi et al., 2013). Прямая инокуляция хищника для контроля ВЦВ в водоеме требует большого объема его биомассы, которую необходимо предварительно нарастить. При этом селективность питания различных протистов создает предпосылки к использованию комплекса видов, так как универсального агента биоконтроля, по-видимому, не существует. Оптимальным решением для масштабирования технологий биоконтроля и облегчения логистики представляется использование цист простейших. Локальное поддержание живых культур сопряжено с высокими затратами, тогда как инцистированные формы могут храниться годами. Большинство протистов, являющихся перспективными для разработки технологий борьбы с ВЦВ деградации цианотоксинов, имеют покоящиеся стадии, что может существенно упростить их культивирование, хранение и использование для регулирования цианобактериальных цветений.

Природные популяции цианобактерий, таких как *Microcystis*, включают смесь многочисленных штаммов (Kurmayer et al., 2002), поэтому, возможно, перспективным решением было бы создание искусственного консорциума протистов из нескольких видов, нацеленных на разные морфотипы цианобактерий и устойчивых при различных условиях среды. Такой подход должен учитывать наличие межвидовых взаимодействий между используемыми видами хищников и доминирующим комплексом планктона природного объекта. Так, многие инфузории выделяют токсичные вторичные метаболиты, а также проявляют антагонизм в присутствии других хищников. Для жгутиконосцев такие эффекты менее изучены. Учитывая широкую распространенность жгутиконосцев в водоемах, их искусственное внесение вряд ли приведет к серьезным экологическим рискам. Вероятно, даже при наличии конкуренции между разными видами хищников, увеличение общей численности жгутиконосцев усилит давление на цианобактерии. Это важный момент, поскольку одним из рисков применения биологического контроля является занесение инвазивных видов. Применение комплекса протистов могло бы также предотвратить сдвиг популяции цианобактерий в сторону доминирования какого-либо морфотипа.

Следует учитывать, что неконтролируемая биоманипуляция сопряжена с серьезными экологическими рисками, которые не ограничиваются только возможной интродукцией инвазивных видов. Внесение протистов в экосистему и искусственное поддержание их высокой численности могут существенно изменить структуру пище-

вых сетей, характер межвидовых взаимодействий и состав биологических сообществ. Несмотря на важную роль жгутиконосцев и инфузорий в функционировании микробной петли (Sherr and Sherr, 2016), имеющихся сведений о последствиях искусственного регулирования численности протистов в водных экосистемах пока недостаточно для надежного прогнозирования и оценки возможных экологических эффектов. Поэтому любые стратегии биоконтроля должны сопровождаться предварительной оценкой потенциальных долгосрочных экологических последствий и последующим мониторингом состояния экосистемы.

Прямое инокулирование может быть целесообразно преимущественно в небольших замкнутых и/или искусственных водоемах. В крупных водных экосистемах точный расчет необходимой биомассы агента биоконтроля затруднен из-за мозаичности распределения цианобактерий и высокой погрешности. Ошибки в определении соотношения численности хищника и жертвы критичны: заниженная плотность хищника не остановит цветение, а ее превышение может привести к усилению защитных механизмов цианобактерий, переходу хищника к питанию другими (не целевыми) организмами, массовой гибели самого агента биоконтроля и вторичному загрязнению водоема продуктами распада.

3.3. Плавающие модульные станции биоремедиации

В качестве перспективного направления для регулирования ВЦВ в водных экосистемах можно рассматривать проектирование мобильных автономных модульных станций. Метод сочетает в себе механический сбор биомассы цианобактерий при помощи скиммероподобных установок и локализованную внутри биореактора интенсивную обработку протистами. В отличие от внесения агентов биоконтроля в открытую воду, данные установки изолируют рабочую биомассу внутри реактора. При этом в них же возможно культивирование самих агентов биоконтроля (например, установки, описанные в работах Kusterer et al., 2008; Zhu et al., 2019; Meyer, 2026). Внедрение в биореактор дополнительных систем для механического разрушения колоний или нитчатых агрегатов сделало бы жертву более доступной и позволило ускорить процесс потребления цианобактерий. По нашему мнению, в качестве агентов биоконтроля целесообразно использовать не монокультуры, а консорциумы жгутиконосцев и инфузорий, наиболее адаптированных под параметры среды водной экосистемы и устойчивых к токсинам цианобактерий. Подобные плавающие установки потенциально позволили бы осуществлять контролируемое биорегулирование ВЦВ без риска инвазии или осадения на дно продуктов распада отмершей биомассы агентов биоконтроля и их прижизненных выделений. В настоящее время уже существуют различные автономные системы для контроля загрязнения воды (Sheng et al., 2013; Cui et al., 2018) и биореакторы для культивирования микроорганизмов вне лабораторных условий

(Zhu et al., 2019; Meyer, 2026). В качестве примера плавающего реактора можно привести модернизированную систему, разработанную Cui et al. (2018). В ней совместное использование макрофитов и бактерий на субстрате из цеолита и известняка позволяет проводить очистку воды от общего азота, общего фосфора и аммонийного азота ($\text{NH}_4^+ - \text{N}$). Комбинирование подобных установок с консорциумами протистов позволит решить проблему выедания цианобактерий с сопутствующей деградацией вторичных метаболитов, сочетающееся с минимальным вмешательством в водную экосистему за счет локализации технологического процесса внутри установки. Подобные системы могли бы применяться как на крупных водных объектах, так и на небольших водоемах, в т.ч. с использованием автоматизации. Однако существует необходимость в выводе отмершей биомассы самих хищников и не до конца переваренных остатков цианобактерий из биореакторов.

3.4. Прогнозирование с помощью машинного обучения

Для определения оптимального времени инокуляции и выбора наиболее подходящего вида протиста могут быть использованы методы машинного обучения, например, CatBoost или XGBoost. Эти алгоритмы относятся к семейству градиентного бустинга на деревьях решений. Модель обучается на исторических данных, включающих температуру воды, концентрацию биогенных элементов, плотность и морфологию цианобактерий, а также итоговую эффективность биоконтроля. На основе выявленных нелинейных зависимостей CatBoost или XGBoost классифицируют текущую ситуацию и рекомендуют оптимальный режим работы (Salamah et al., 2026). Преимущества этих методов – высокая точность, устойчивость к переобучению, встроенная обработка пропусков и категориальных признаков (особенно у CatBoost), что делает их удобными для принятия оперативных решений при регулировании ВЦВ (Wu et al., 2025; Wang et al., 2026a).

Помимо градиентного бустинга для контроля цветений цианобактерий может применяться алгоритм случайного леса (Random Forest). Этот ансамблевый метод строит деревья решений параллельно и усредняет их прогнозы, что обеспечивает высокую устойчивость к шуму и позволяет легко интерпретировать результаты (Zhang et al., 2026; Xu et al., 2026). В более сложных случаях, когда необходимо улавливать временные зависимости в многолетних рядах наблюдений, перспективны рекуррентные нейронные сети, такие как, LSTM и GRU, способные обучаться на последовательных данных и выявлять скрытые закономерности (Recknagel et al., 2025).

Однако все перечисленные методы требуют размеченных обучающих данных, т.е. данных о ранее успешных сценариях регулирования цветений цианобактерий. Альтернативой может служить обучение с подкреплением (Reinforcement Learning, RL). В этом случае агент (модель) взаимодействует со средой (водоемом или его симуляцией), после-

довательно выбирая параметры управления – вид протиста, время введения и количество культуры агента биоконтроля. Затем модель получает оценку результативности, отражающую эффективность биоконтроля, например, снижение биомассы цианобактерий или продолжительность эффекта от применения биоконтроля. Обучаясь на основе обратной связи, модель методом проб и ошибок самостоятельно вырабатывает стратегию, адаптируемую к текущему состоянию экосистемы, без необходимости в предварительно размеченных данных об успешных решениях (Puo et al., 2025). Такой подход особенно перспективен в условиях нестабильных параметров среды, когда динамика цветения может меняться непредсказуемо.

Выбор конкретного метода определяется сложностью решаемой задачи, объемом и качеством доступных данных, а также вычислительными ресурсами и требованиями к оперативности. Древовидные модели (CatBoost, XGBoost, Random Forest) быстрее обучаются и требуют меньше настройки, так как количество критически важных параметров, таких как глубина дерева, минимальное число объектов в листе или скорость обучения, невелико. Это упрощает оценку вклада каждого фактора и делает модели удобными при ограниченных вычислительных ресурсах (Recknagel et al., 2025; Wu et al., 2025). Нейросетевые подходы потенциально способны дать более высокую точность при наличии длинных временных рядов и сложных нелинейных взаимодействий, однако требуют больших вычислительных затрат и «подбора архитектуры», а также работают как «черный ящик», т.е. являются сложными для объяснения и трудноинтерпретируемыми (Recknagel et al., 2025; Wang et al., 2026a). На практике целесообразно тестировать несколько типов моделей, находя компромисс между точностью прогноза и ресурсоемкостью в условиях конкретного водоема (Wang et al., 2026a).

4. Концептуальная схема модульной станции биоремедиации для контроля цианобактериальных цветений с использованием живых культур протистов

Ниже мы предлагаем возможную схему устройства плавучей модульной станции биоремедиации для контроля ВЦВ с использованием протистов. Установка представляет собой вертикально ориентированную плавучую платформу способную перемещаться к очагу ВЦВ для сбора поверхностной биомассы цианобактерий и последовательной очистки воды. Схематическое изображение конструкции приведено на Рис. 1 и 2. Подобная технология может быть развернута в водоеме как в активной стадии цветения, так и на начальной стадии, сразу после обнаружения очага ВЦВ, что на крупных водоемах можно делать с помощью дронов или спутниковых снимков. Устройство разделено на пять основных модулей.

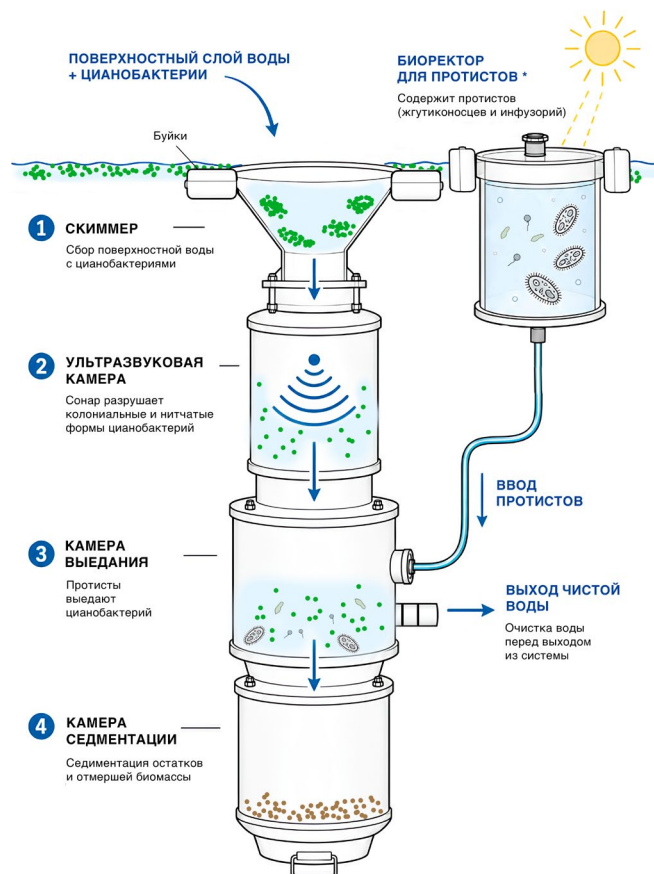


Рис.1. Концептуальная схема устройства плавучего модульной станции биоремедиации для регулирования ВЦВ. * – на схеме показан один биореактор; для культивирования нескольких видов или штаммов протистов может быть предусмотрено несколько независимых биореакторов-ферментеров.

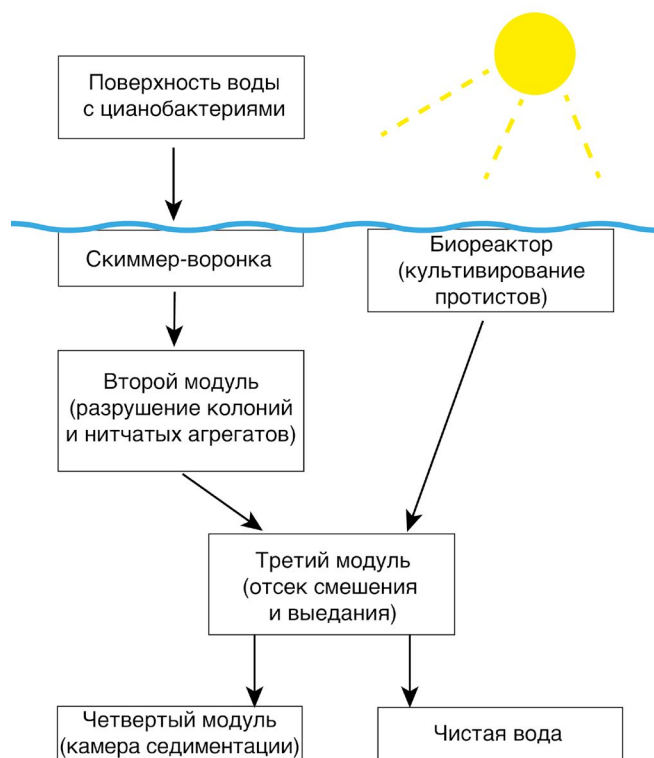


Рис.2. Концептуальная схема работы плавучего биореактора для регулирования ВЦВ.

Первый модуль представляет собой скиммер-воронку с крышкой с возможностью регулировки пропускной способности. Он собирает поверхностный слой воды с цианобактериями. Сбор биомассы может осуществляться разными способами: регулировкой уровня погружения скиммера, направляющими бонами или шлангами, насосами для создания локального всасывания и течения. Выбор механизма зависит от характеристик акватории (глубины, площади, наличия течения и др.).

Второй модуль – отсек для разрушения колониальных форм. Одним из недостатков использования жгутиконосцев и инфузорий является их неспособность разрушать крупные колонии. Наличие данного модуля позволяет обойти это ограничение. В камере используется ультразвуковой излучатель (сонар) на низких частотах, чтобы разрушать колонии без полного разрушения клеток.

Третий модуль – камера смешения, куда поступают обработанные ультразвуком цианобактерии и протисты из внешнего биореактора. Здесь происходит выедание клеток. Очищенная вода выходит обратно в водоем через систему фильтрации, минимизирующую выход непереваренных остатков и самих протистов.

Четвертый модуль – съемная камера седиментации для осаждения мертвой биомассы и остатков цианобактерий. Наличие данного модуля снижает риск повторного загрязнения водного объекта и эвтрофикации. Очистка модуля требуется раз в сезон или по мере необходимости, так как для выедания не нужны огромные объемы культур. Осадок потенциально можно использовать как удобрение или биотопливо.

Пятый модуль представляет собой внешний биореактор-ферментер, необходимый для наращивания и содержания культур различных агентов биоконтроля. Он соединен трубкой с камерой смешения. Биореактор может быть расположен у поверхности воды для доступа естественного света, который необходим для культивирования светозависимых культур жгутиконосцев, но может быть оснащен искусственным освещением и размещен в любом месте.

Вода, поступающая в скиммер, проходит через систему оптических и флуоресцентных датчиков, регистрирующих спектральные характеристики клеток и агрегатов. Полученные данные обрабатываются с использованием алгоритмов машинного обучения, которые позволяют классифицировать цианобактерии по таксономической принадлежности, оценивать их концентрацию и определять морфотип (колониальный, нитчатый, одноклеточный) (Meirkhanova et al., 2024; Fernández-Manteca et al., 2025). Анализ в режиме реального времени дает возможность оперативно подбирать из биореактора культуру того протиста, который наиболее эффективен против выявленного типа цианобактерий при текущих параметрах среды. Однако на сегодняшний день портативность подобных технологий ограничена, и более реалистичным представляется отбор стандартной пробы с последующим быстрым

анализом с помощью спектрофотометрических методов. В зависимости от полученных данных из соответствующего биореактора в камеру смешения подается культура того протиста, который наиболее эффективен против данного типа цианобактерий. Реализация такого подхода предполагает наличие нескольких независимых биореакторов, каждый из которых содержит отдельный штамм агента биоконтроля. Хотя предполагается, что цианобактерии будут выедаться протистами без разрушения их клеточной стенки, вода, поступающая в скиммер, может содержать цианотоксины. В перспективе, для решения этой проблемы, можно было бы использовать биопленки с бактериями, способными выделять ферменты в среду для разложения внеклеточного микроцистина (Kumar et al., 2019; Morón-López et al., 2020). Для энергообеспечения устройства можно использовать солнечные батареи или аккумуляторы, что позволит автоматизировать процесс. За счет системы буйков устройство может оставаться на поверхности воды, а при дополнительной установке двигателей возможно перемещение биореактора по акватории.

Описанное устройство не обязательно имеет вертикальную ориентацию, как показано на схеме (Рис. 1 и 2). Подобная концептуальная схема требуют инженерной доработки и проверки на водоемах. Такие решения были бы особенно актуальны для искусственных водоемов и аквахозяйств, а их автоматизация в совокупности с использованием нейросетей для анализа и прогнозирования цветений в водных объектах позволят достичь максимального эффекта в борьбе с ВЦВ.

5. Заключение

Жгутиконосцы и инфузории обладают значительным потенциалом в качестве агентов биоконтроля цианобактериальных цветений. Наиболее перспективными на сегодняшний день являются миксотрофные жгутиконосцы, прежде всего представители родов *Ochromonas* и *Poterioochromonas*, сочетающие устойчивость к токсичным штаммам, способность к активному выеданию различных морфотипов цианобактерий и деградации вторичных метаболитов. Среди инфузорий некоторых представителей *Nassula* sp. можно считать наиболее эффективными для борьбы с ВЦВ, вызванным нитчатыми формами цианей. Однако для более точной оценки необходима проверка на способность выедания одиночных клеток и колониальных форм, а также на устойчивость к токсичным штаммам.

Эффективность применения протистов определяется совокупностью факторов, среди которых морфология и защитные механизмы жертвы, физиология и экология хищника, исходное соотношение численности клеток хищника и жертвы, гидрофизические и гидрохимические параметры среды и межвидовые взаимодействия.

Оценка эффективности применения протистов для контроля ВЦВ в настоящее время ограничена в основном лабораторными экспериментами,

поэтому применение жгутиконосцев и инфузорий следует рассматривать как перспективный, но требующий дальнейшей экспериментальной и полевой проверки метод. Наиболее перспективными в борьбе с цветением цианобактерий представляются комбинированные подходы, сочетающие биологический контроль с физическими или химическими методами, а также методы прогнозирования ВЦВ на основе машинного обучения, обеспечивающие оптимизацию сроков вмешательств.

В качестве одного из возможных решений мы предлагаем концептуальную схему плавучей модульной станции биоремедиации, обеспечивающего сбор поверхностной биомассы цианобактерий, ультразвуковое разрушение колоний, выедание клеток цианобактерий протистами в камере смешения, осаждение формирующегося осадка/детрита и биореактор-ферментер для культивирования агентов биоконтроля. Устройство потенциально может автономно перемещаться по акватории и регулировать культивируемый вид протиста для контроля ВЦВ с использованием машинного обучения для выбора оптимального хищника в зависимости от типа цветения.

При этом актуальными задачами остаются поиск наиболее универсальных и устойчивых агентов биоконтроля, изучение их экологических взаимодействий и масштабирование безопасных технологий контроля ВЦВ для естественных и искусственных водных экосистем на основе экспериментов в микро- и мезокосмах.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Благодарности

Данная работа выполнена при поддержке Российского научного фонда (грант № 24-44-00093) <https://rscf.ru/project/24-44-00093/>. Работа Цзяна М.Х. и Гун Ю.Ч. была выполнена при финансовой поддержке Национального фонда естественных наук Китая (№ 32361133561).

Список литературы

Bo-Ra K., Shin-ichi N., Baik-Ho K. et al. 2006. Grazing and growth of the heterotrophic flagellate *Diphyllia rotans* on the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa*. *Aquatic Microbial Ecology* 45: 163–170. DOI: [10.3354/ame045163](https://doi.org/10.3354/ame045163)

Brabrand Å., Faafeng B.A., Källqvist T. et al. 1983. Biological control of undesirable cyanobacteria in culturally eutrophic lakes. *Oecologia* 60: 1–5. DOI: [10.1007/BF00379311](https://doi.org/10.1007/BF00379311)

Brown S.M., Blaszcak J.R., Shriver R.K. et al. 2025. Growth and anatoxin-a production of *Microcoleus* (Cyanobacteria) strains from streams in California, USA. *Harmful Algae* 144: 102834. DOI: [10.1016/j.hal.2025.102834](https://doi.org/10.1016/j.hal.2025.102834)

Buonanno F., Catalani E., Cervia D. et al. 2020. Natural Function and Structural Modification of Climacostol, a Ciliate Secondary Metabolite. *Microorganisms* 8(6): 809. DOI:

[10.3390/microorganisms8060809](https://doi.org/10.3390/microorganisms8060809)

Burkert U., Hyenstrand P., Drakare S. et al. 2001. Effects of the mixotrophic flagellate *Ochromonas* sp. on colony formation in *Microcystis aeruginosa*. *Aquatic Ecology* 35: 11–17. DOI: [10.1023/A:1011454313607](https://doi.org/10.1023/A:1011454313607)

Calvo-Bayo I., Bolívar-Galiano F., Romero-Noguera J. 2025. Algicidal Bacteria: A Sustainable Proposal to Control Microalgae in the Conservation and Restoration of Stone Cultural Heritage. *Sustainability* 17(23): 10610. DOI: [10.3390/su172310610](https://doi.org/10.3390/su172310610)

Canter H.M., Heaney S.I., Lund J.W.G. 1990. The ecological significance of grazing on planktonic populations of cyanobacteria by the ciliate *Nassula*. *New Phytologist* 114: 247–263. DOI: [10.1111/j.1469-8137.1990.tb00397.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1990.tb00397.x)

Canter H.M., Walsby A.E., Kinsman R. et al. 1992. The effect of attached vorticellids on the buoyancy of the colonial cyanobacterium *Anabaena lemmermannii*. *British Phycological Journal* 27: 65–74. DOI: [10.1080/00071619200650081](https://doi.org/10.1080/00071619200650081)

Chapman I.J., Franklin D.J., Turner A.D. et al. 2019. Predator-prey interactions between the ciliate *Blepharisma americanum* and toxic (*Microcystis* spp.) and non-toxic (*Chlorella vulgaris*, *Microcystis* sp.) photosynthetic microbes. *Aquatic Microbial Ecology* 83: 211–224. DOI: [10.3354/ame01913](https://doi.org/10.3354/ame01913)

Chen S., Xie W., Lin X. et al. 2024. Controlling toxic *Microcystis* blooms: The power of a novel microalgal predator *Potteriospumella lacustris* in water safety improvement. *Journal of Cleaner Production* 441: 141011. DOI: [10.1016/j.jclepro.2024.141011](https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2024.141011)

Cole G.T., Wynne M.J. 1974. Endocytosis of *Microcystis aeruginosa* by *Ochromonas danica*. *Journal of Phycology* 10(4): 397–410. DOI: [10.1111/j.1529-8817.1974.tb02732.x](https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1974.tb02732.x)

Combes A., Dellinger M., Cadel-six S. et al. 2013. Ciliate *Nassula* sp. grazing on a microcystin-producing cyanobacterium (*Planktothrix agardhii*): impact on cell growth and in the microcystin fractions. *Aquatic Toxicology* 126: 435–441. DOI: [10.1016/j.aquatox.2012.08.018](https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2012.08.018)

Cui N., Chen G., Liu Y. et al. 2018. Comparison of two different ecological floating bio-reactors for pollution control in hyper-eutrophic freshwater. *Scientific Reports* 8(1): 14306. DOI: [10.1038/s41598-018-32151-5](https://doi.org/10.1038/s41598-018-32151-5)

Dhote S. 2007. Role Of Macrophytes In Improving Water Quality Of An Aquatic Eco-system. *Journal of Applied Sciences and Environmental Management* 11: 133–135.

Dias R., Dagosto M. 2006. Feeding behavior of *Frontonia leucas* (Ehrenberg) (Protozoa, Ciliophora, Hymenostomatida) under different environmental conditions in a lotic system. *Revista Brasileira De Zoologia* 23(3): 758–763. DOI: [10.1590/S0101-81752006000300021](https://doi.org/10.1590/S0101-81752006000300021)

Dryden R.C., Wright S.J.L. 1987. Predation of cyanobacteria by protozoa. *Canadian Journal of Microbiology* 33: 471–482. DOI: [10.1139/m87-080](https://doi.org/10.1139/m87-080)

Ernst B., Hoeger S.J., O'Brien E. et al. 2006. Oral toxicity of the microcystin-containing cyanobacterium *Planktothrix rubescens* in European whitefish (*Coregonus lavaretus*). *Aquatic Toxicology* 79: 31–40. DOI: [10.1016/j.aquatox.2006.04.013](https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2006.04.013)

Fabbro L., Baker M., Duivenvoorden L. et al. 2001. The effects of the ciliate *Paramecium* cf. *caudatum* Ehrenberg on toxin producing *Cylindrospermopsis* isolated from the Fitzroy River, Australia. *Environmental Toxicology* 16: 489–497. DOI: [10.1002/tox.10007](https://doi.org/10.1002/tox.10007)

Fernández-Manteca M.G., García B.G., Álvarez S.D. et al. 2025. Comprehensive Raman spectroscopy analysis for differentiating toxic cyanobacteria through multichannel 1D-CNNs and SHAP-based explainability. *Talanta* 292: 127845. DOI: [10.1016/j.talanta.2025.127845](https://doi.org/10.1016/j.talanta.2025.127845)

Fiałkowska E., Pajdak-Stós A. 2002. Dependence of Cyanobacteria defense mode on grazer pressure. *Aquatic Microbial Ecology* 27: 149–157. DOI: [10.3354/ame027149](https://doi.org/10.3354/ame027149)

- Fiałkowska E., Pajdak-stós A. 1997. Inducible defence against a ciliate grazer *Pseudomicrothorax dubius*, in two strains of *Phormidium* (cyanobacteria). Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences 264: 937–941. DOI: [10.1098/rspb.1997.0129](https://doi.org/10.1098/rspb.1997.0129)
- Fujimoto N., Ohno N., Tanaka K. et al. 2007. Degradation of the cyanobacterial hepatotoxin microcystin by bacteria isolated from a monoxenic culture of the flagellate *Monas guttula*. Jpn. J. Water Treat. Biol 43: 99–111. DOI: [10.2521/jswtb.43.99](https://doi.org/10.2521/jswtb.43.99)
- Fyda J., Nosek J., Wiąckowski K. et al. 2009. Effects of grazers' species identity on cyanobacteria in bitrophic and tritrophic food webs. FEMS Microbiology Ecology 68(3): 329–339. DOI: [10.1111/j.1574-6941.2009.00676.x](https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2009.00676.x)
- Ger K.A., Urrutia-Cordero P., Frost P.C. et al. 2016. The interaction between cyanobacteria and zooplankton in a more eutrophic world. Harmful Algae 54: 128–144. DOI: [10.1016/j.hal.2015.12.005](https://doi.org/10.1016/j.hal.2015.12.005)
- Higazi M., Kolan D., Cattán-Tsaushu E. et al. 2025. Nitrogen availability shapes evolution of phage resistance in cyanobacteria. The ISME Journal 19(1): wraf180. DOI: [10.1093/ismejo/wraf180](https://doi.org/10.1093/ismejo/wraf180)
- Huang I.S., Zimba P.V. 2019. Cyanobacterial bioactive metabolites – A review of their chemistry and biology. Harmful Algae 86: 139–209. DOI: [10.1016/j.hal.2018.11.008](https://doi.org/10.1016/j.hal.2018.11.008)
- Huisman J., Codd G.A., Paerl H.W. et al. 2018. Cyanobacterial blooms. Nature Reviews Microbiology 16: 471–483. DOI: [10.1038/s41579-018-0040-1](https://doi.org/10.1038/s41579-018-0040-1)
- Huré A., Le Meur M., Duval C. et al. 2026. Metabolite diversity of *Microcystis* strains shows tight correspondence to genotype and may contribute to ecotype specificities. Communications Biology 9: 305. DOI: [10.1038/s42003-026-09599-7](https://doi.org/10.1038/s42003-026-09599-7)
- Hwang S.-O., Cho I.-H., Kim H.-K. et al. 2024. Toward a brighter future: enhanced sustainable methods for preventing algal blooms and improving water quality. Hydrobiology 3: 100–118. DOI: [10.3390/hydrobiology3020008](https://doi.org/10.3390/hydrobiology3020008)
- Jeppesen E., Søndergaard M., Jensen J.P. et al. 2005. Lake responses to reduced nutrient loading – an analysis of contemporary long-term data from 35 case studies. Freshwater biology 50: 1747–1771. DOI: [10.1111/j.1365-2427.2005.01415.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01415.x)
- Jiang M., Gong Y., Tikhonenkov D. 2025. Feeding of Vampirellid Amoeba (Leptophryidae) on Cyanobacteria. Inland Water Biology 18: 1504–1509. DOI: [10.1134/S1995082925601376](https://doi.org/10.1134/S1995082925601376)
- Kâ S., Mendoza-Vera J.M., Bouvy M. et al. 2012. Can tropical freshwater zooplankton graze efficiently on cyanobacteria? Hydrobiologia 679: 119–138. DOI: [10.1007/s10750-011-0860-8](https://doi.org/10.1007/s10750-011-0860-8)
- Kang M., Jeong S., Ko S.-R. et al. 2024. Biotechnological approaches for suppressing *Microcystis* blooms: insights and challenges. Applied Microbiology and Biotechnology 108: 466. DOI: [10.1007/s00253-024-13260-w](https://doi.org/10.1007/s00253-024-13260-w)
- Kardinaal W.E., Tonk L., Janse I. et al. 2007. Competition for light between toxic and nontoxic strains of the harmful cyanobacterium *Microcystis*. Applied and environmental microbiology 73: 2939–2946. DOI: [10.1128/AEM.02892-06](https://doi.org/10.1128/AEM.02892-06)
- Kerr S.J. 1983. Colonization of blue-green algae by *Vorticella* (Ciliata: Peritrichida). Transactions of the American Microscopical Society 102(1): 38–47. DOI: [10.2307/3225923](https://doi.org/10.2307/3225923)
- Kibuye F.A., Zamyadi A., Wert E.C. 2021. A critical review on operation and performance of source water control strategies for cyanobacterial blooms: Part I-chemical control methods. Harmful Algae 109: 102099. DOI: [10.1016/j.hal.2021.102099](https://doi.org/10.1016/j.hal.2021.102099)
- Kibuye F.A., Zamyadi A., Wert E.C. 2021. A critical review on operation and performance of source water control strategies for cyanobacterial blooms: Part II-mechanical and biological control methods. Harmful Algae 109: 102119. DOI: [10.1016/j.hal.2021.102119](https://doi.org/10.1016/j.hal.2021.102119)
- Kim B., Hwang S., Kim Y. et al. 2007. Effects of Biological Control Agents on Nuisance Cyanobacterial and Diatom Blooms in Freshwater Systems. Microbes and Environments 22: 52–58. DOI: [10.1264/jsme2.22.52](https://doi.org/10.1264/jsme2.22.52)
- Klaveness D. 1995. *Collodictyon triciliatum* H. J. Carter(1865)-- a common but fixation-sensitive algalivorous flagellate from the limnopolagial. Nordic journal of freshwater research. Drottningholm 70: 3–11. DOI: [10.1078/1434-4610-00083](https://doi.org/10.1078/1434-4610-00083)
- Kobayashi Y., Hodoki Y., Ohbayashi K. et al. 2013. Grazing impact on the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* by the heterotrophic flagellate *Collodictyon triciliatum* in an experimental pond. Limnology 14(1): 43–49. DOI: [10.1007/s10201-012-0384-6](https://doi.org/10.1007/s10201-012-0384-6)
- Kosiba J., Krztoń W., Koreivienė J. et al. 2022. Interactions between ciliate species and *Aphanizomenon flos-aquae* vary depending on the morphological form and biomass of the diazotrophic cyanobacterium. International Journal of Environmental Research and Public Health 19(22): 15097. DOI: [10.3390/ijerph192215097](https://doi.org/10.3390/ijerph192215097)
- Kosiba J., Wilk-Woźniak E., Krztoń W.J.H. 2019. The effect of potentially toxic cyanobacteria on ciliates (Ciliophora). Hydrobiologia 827(1): 325–335. DOI: [10.1007/s10750-018-3783-9](https://doi.org/10.1007/s10750-018-3783-9)
- Kumar P., Hegde K., Brar S.K. et al. 2019. Novel fluidized-bed biofilm reactor for concomitant removal of microcystin-LR and organics. Chemical Engineering Journal 359: 99–111. DOI: [10.1016/j.cej.2018.11.119](https://doi.org/10.1016/j.cej.2018.11.119)
- Kurmayer R., Dittmann E., Fastner J. et al. 2002. Diversity of Microcystin Genes within a Population of the Toxic Cyanobacterium *Microcystis* spp. in Lake Wannsee (Berlin, Germany). Microbial Ecology 43: 107–118. DOI: [10.1007/s00248-001-0039-3](https://doi.org/10.1007/s00248-001-0039-3)
- Kusterer A., Krause C., Kaufmann K. et al. 2008. Fully automated single-use stirred-tank bioreactors for parallel microbial cultivations. Bioprocess and Biosystems Engineering 31: 207–215. DOI: [10.1007/s00449-007-0195-z](https://doi.org/10.1007/s00449-007-0195-z)
- Leander B.S. 2020. Predatory protists. Current Biology 30: R510-R516. DOI: [10.1016/j.cub.2020.03.052](https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.03.052)
- Lee J.W., Jeong S.-Y., Kim T.G. 2024. Effects of Montmorillonite-Cation-Microorganism Complexes on Photosynthetic Activity, Growth, and Precipitation of *Chlorella vulgaris* and *Microcystis aeruginosa*. Microbiology and Biotechnology Letters 52: 372–382. DOI: [10.48022/mbi.2408.08015](https://doi.org/10.48022/mbi.2408.08015)
- Liu S., Feng W., Tang Y. et al. 2023. Isolation and identification of two mixotrophic flagellates and their feeding on *Microcystis*. International Journal of Science 10(5): 7–15.
- Lürling M., Kang L., Mucci M. et al. 2020. Coagulation and precipitation of cyanobacterial blooms. Ecological Engineering 158: 106032. DOI: [10.1016/j.ecoleng.2020.106032](https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2020.106032)
- Ma M., Gong Y., Hu Q. 2018. Identification and feeding characteristics of the mixotrophic flagellate *Poterioochromonas malhamensis*, a microalgal predator isolated from outdoor massive *Chlorella* culture. Algal Research 29: 142–153. DOI: [10.1007/s11356-022-18614-3](https://doi.org/10.1007/s11356-022-18614-3)
- Meir Khanova A., Marks S., Feja N. et al. 2024. Spectral Algal Fingerprinting and Long Sequencing in Synthetic Algal-Microbial Communities. Cells 13(18): 1552. DOI: [10.3390/cells13181552](https://doi.org/10.3390/cells13181552)
- Meyer B.L. 2026. Bioreactor Stages. In: Meyer B.L. (Ed.), Designing Farms in Space: Balances for Life Support, Food and Settlement. Springer Nature Switzerland. Cham, pp. 257–280. DOI: [10.1007/978-3-032-04395-5_8](https://doi.org/10.1007/978-3-032-04395-5_8)
- Mohamed Z.A., Al-Shehri A.M. 2013. Grazing on *Microcystis aeruginosa* and degradation of microcystins by the heterotrophic flagellate *Diphyllia rotans*. Ecotoxicology and environmental safety 96: 48–52. DOI: [10.1016/j.ecoenv.2013.06.015](https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2013.06.015)

- Mohamed Z.A., Hashem M., Alamri S.A. 2014. Growth inhibition of the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* and degradation of its microcystin toxins by the fungus *Trichoderma citrinoviride*. *Toxicon* 86: 51–58. DOI: [10.1016/j.toxicon.2014.05.008](https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2014.05.008)
- Morón-López J., Nieto-Reyes L., Molina S. et al. 2020. Exploring microcystin-degrading bacteria thriving on recycled membranes during a cyanobacterial bloom. *Science of The Total Environment* 736: 139672. DOI: [10.1016/j.scitotenv.2020.139672](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.139672)
- Moustaka-Gouni M., Sommer U. 2020. Effects of Harmful Blooms of Large-Sized and Colonial Cyanobacteria on Aquatic Food Webs. *Water* 12 (6): 1587. DOI: [10.3390/w12061587](https://doi.org/10.3390/w12061587)
- Nezbrytska I., Usenko O., Konovets I. et al. 2022. Potential Use of Aquatic Vascular Plants to Control Cyanobacterial Blooms: A Review. *Water* 14(11): 1727. DOI: [10.3390/w14111727](https://doi.org/10.3390/w14111727)
- Nishibe Y., Kawabata Z., Nakano S. 2002. Grazing on *Microcystis aeruginosa* by the heterotrophic flagellate *Collodictyon triciliatum* in a hypertrophic pond. *Aquatic microbial ecology* 29(2): 173–179. DOI: [10.3354/ame029173](https://doi.org/10.3354/ame029173)
- Nybom S. 2013. Biodegradation of cyanobacterial toxins. In: Petre M (ed) *InTech, Rijeka*, pp. 147–170. DOI: [10.5772/55511](https://doi.org/10.5772/55511)
- Ou D., Song L., Gan N. et al. 2005. Effects of microcystins on and toxin degradation by *Poteroochromonas* sp. *Environmental Toxicology: An International Journal* 20(3): 373–380. DOI: [10.1002/tox.20114](https://doi.org/10.1002/tox.20114)
- Paerl H.W., Huisman J. 2009. Climate change: a catalyst for global expansion of harmful cyanobacterial blooms. *Environmental microbiology reports* 1: 27–37. DOI: [10.1111/j.1758-2229.2008.00004.x](https://doi.org/10.1111/j.1758-2229.2008.00004.x)
- Pajdak-Stós A., Fiałkowska E., Fyda J. 2001. *Phormidium autumnale* (Cyanobacteria) defense against three ciliate grazer species. *Aquatic Microbial Ecology* 23: 237–244. DOI: [10.3354/AME023237](https://doi.org/10.3354/AME023237)
- Pal M., Yesankar P.J., Dwivedi A. et al. 2020. Biotic control of harmful algal blooms (HABs): A brief review. *Journal of Environmental Management* 268: 110687. DOI: [10.1016/j.jenvman.2020.110687](https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2020.110687)
- Pan G., Zhang M.-M., Chen H. et al. 2006. Removal of cyanobacterial blooms in Taihu Lake using local soils. I. Equilibrium and kinetic screening on the flocculation of *Microcystis aeruginosa* using commercially available clays and minerals. *Environmental Pollution* 141: 195–200. DOI: [10.1016/j.envpol.2005.08.041](https://doi.org/10.1016/j.envpol.2005.08.041)
- Pančić M., Kiørboe T. 2018. Phytoplankton defence mechanisms: traits and trade-offs. *Biological Reviews* 93: 1269–1303. DOI: [10.1111/brv.12395](https://doi.org/10.1111/brv.12395)
- Payne R.J. 2013. Seven reasons why protists make useful bioindicators. *Acta Protozoologica* 52(3): 105–113. DOI: [10.4467/16890027AP.13.0011.1108](https://doi.org/10.4467/16890027AP.13.0011.1108)
- Peng G., Martin R.M., Dearth S.P. et al. 2018. Seasonally relevant cool temperatures interact with N chemistry to increase microcystins produced in lab cultures of *Microcystis aeruginosa* NIES-843. *Environmental science & technology* 52: 4127–4136. DOI: [10.1021/acs.est.7b06532](https://doi.org/10.1021/acs.est.7b06532)
- Peng L., Lei L., Xiao L. et al. 2019. Cyanobacterial removal by a red soil-based flocculant and its effect on zooplankton: an experiment with deep enclosures in a tropical reservoir in China. *Environmental Science and Pollution Research* 26: 30663–30674. DOI: [10.1007/s11356-018-2572-3](https://doi.org/10.1007/s11356-018-2572-3)
- Pollard P.C., Young L.M. 2010. Lake viruses lyse cyanobacteria, *Cylindrospermopsis raciborskii*, enhances filamentous-host dispersal in Australia. *Acta Oecologica* 36: 114–119. DOI: [10.1016/j.actao.2009.10.007](https://doi.org/10.1016/j.actao.2009.10.007)
- Pratt J.R., Rosen B.H. 1983. Associations of species of *Vorticella* (Peritrichida) and planktonic algae. *Transactions of the American Microscopical Society* 102(1): 48–54. DOI: [10.2307/3225924](https://doi.org/10.2307/3225924)
- Princiotta S.D., Hendricks S.P., White D.S. 2019. Production of Cyanotoxins by *Microcystis aeruginosa* Mediates Interactions with the Mixotrophic Flagellate *Cryptomonas*. *Toxins* 11(4): 223. DOI: [10.3390/toxins11040223](https://doi.org/10.3390/toxins11040223)
- Pyo J., Baek S.-S., Abbas A. et al. 2025. Improving reservoir water quality by optimizing weir operations with reinforcement learning and SWAT. *Ecohydrology & Hydrobiology* 25: 100679. DOI: [10.1016/j.ecohyd.2025.100679](https://doi.org/10.1016/j.ecohyd.2025.100679)
- Recknagel F., Shan K., Adrian R. et al. 2025. Early warning of harmful cyanobacteria blooms based on high frequency in situ monitoring and intelligible machine learning modelling: The case study of Lake Müggelsee (Germany). *Water Research* 287: 124514. DOI: [10.1016/j.watres.2025.124514](https://doi.org/10.1016/j.watres.2025.124514)
- Reim R.L., Shane M.S., Cannon R.E. 1974. The characterization of a *Bacillus* capable of blue-green bactericidal activity. *Canadian Journal of Microbiology* 20: 981–986. DOI: [10.1139/m74-152](https://doi.org/10.1139/m74-152)
- Salamah S.K., Kheimi M., Zounemat-Kermani M. 2026. Integrating ensemble and contrastive learning with explainable AI for modeling eutrophication-driven algal risks. *Environmental Monitoring and Assessment* 198: 462. DOI: [10.1007/s10661-026-15320-2](https://doi.org/10.1007/s10661-026-15320-2)
- Shchukina M.O., Zagumyonnyi D.G., Belyaev A.O. et al. 2025. Isolation of novel clones of predatory protists and their grazing on toxic and non-toxic *Microcystis aeruginosa* Kützinger, 1846, a prevalent cyanobacterium linked to harmful algal blooms. *Protistology* 19: 298–317. DOI: [10.21685/1680-0826-2025-19-4-3](https://doi.org/10.21685/1680-0826-2025-19-4-3)
- Sheng Y., Qu Y., Ding C. et al. 2013. A combined application of different engineering and biological techniques to remediate a heavily polluted river. *Ecological Engineering* 57: 1–7. DOI: [10.1016/j.ecoleng.2013.04.004](https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2013.04.004)
- Sherr E.B., Sherr B.F. 2016. Phagotrophic Protists: Central Roles in Microbial Food Webs. In: Glibert, P.M., Kana, T.M. (Eds.), *Aquatic Microbial Ecology and Biogeochemistry: A Dual Perspective*. Springer International Publishing, Cham, pp. 3–12. DOI: [10.1007/978-3-319-30259-1_1](https://doi.org/10.1007/978-3-319-30259-1_1)
- Sugiura N., Inamori Y., Ouchiya T. et al. 1992. Degradation of cyanobacteria, *Microcystis* by microflagellate, *Monas guttula*. *Water Science and Technology* 26: 2173. DOI: [10.2521/jswtb.43.99](https://doi.org/10.2521/jswtb.43.99)
- Sugiura N., Inamori Y., Sudo R. et al. 1991. Effects of Physicochemical Factors on Graze and Decomposition of Blue-green alga, *Microcystis aeruginosa* by Mastigophora, *Monas guttula*. *Japanese Journal of Water Treatment Biology* 27: 111–116. DOI: [10.2521/jswtb.27.111](https://doi.org/10.2521/jswtb.27.111)
- Sugiura N., Nishimura O., Inamori Y. et al. 1997. Grazing characteristics of musty-odor-compound-producing *Phormidium tenue* by a microflagellate, *Monas guttula*. *Water Research* 31: 2792–2796. DOI: [10.1016/S0043-1354\(97\)00115-2](https://doi.org/10.1016/S0043-1354(97)00115-2)
- Sun R., Sun P., Zhang J. et al. 2018. Microorganisms-based methods for harmful algal blooms control: A review. *Bioresource Technology* 248: 12–20. DOI: [10.1016/j.biortech.2017.07.175](https://doi.org/10.1016/j.biortech.2017.07.175)
- Suominen S., Brauer V.S., Rantala-Ylinen A. et al. 2017. Competition between a toxic and a non-toxic *Microcystis* strain under constant and pulsed nitrogen and phosphorus supply. *Aquatic Ecology* 51: 117–130. DOI: [10.1007/s10452-016-9603-2](https://doi.org/10.1007/s10452-016-9603-2)
- Takamura N., Yasuno M. 1983. Food selection of the ciliated protozoa, *Condyllostoma vorticella* (Ehrenberg) in Lake Kasumigaura. *Japanese Journal of Limnology (Rikusuigaku Zasshi)* 44: 184–189. DOI: [10.3739/rikusui.44.184](https://doi.org/10.3739/rikusui.44.184)
- Tarbe A.-L., Unrein F., Stenuite S. et al. 2011. Protist Herbivory: a Key Pathway in the Pelagic Food Web of Lake Tanganyika. *Microbial Ecology* 62: 314–323. DOI: [10.1007/s00248-011-9817-8](https://doi.org/10.1007/s00248-011-9817-8)

- Tikhonenkov D.V., Mikhailov K.V., Gawryluk R.M. et al. 2022. Microbial predators form a new supergroup of eukaryotes. *Nature* 612(7941): 714–719. DOI: [10.1038/s41586-022-05511-5](https://doi.org/10.1038/s41586-022-05511-5)
- Van de Waal D.B., Verspagen J.M.H., Finke J.F. et al. 2011. Reversal in competitive dominance of a toxic versus non-toxic cyanobacterium in response to rising CO₂. *The ISME Journal* 5: 1438–1450. DOI: [10.1038/ismej.2011.28](https://doi.org/10.1038/ismej.2011.28)
- Van Donk E., Cerbin S., Wilken S. et al. 2009. The effect of a mixotrophic chrysophyte on toxic and colony-forming cyanobacteria. *Freshwater Biology* 54: 1843–1855. DOI: [10.1111/j.1365-2427.2009.02227.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02227.x)
- Van Le V., Ko S.-R., Kang M. et al. 2022. Algicide capacity of *Paucibacter* aquatile DH15 on *Microcystis aeruginosa* by attachment and non-attachment effects. *Environmental Pollution* 302: 119079. DOI: [10.1016/j.envpol.2022.119079](https://doi.org/10.1016/j.envpol.2022.119079)
- Verspagen J., Visser P., Huisman J. 2006. Aggregation with clay causes sedimentation of the buoyant cyanobacteria *Microcystis* spp. *Aquatic Microbial Ecology* 44: 165–174. DOI: [10.3354/ame044165](https://doi.org/10.3354/ame044165)
- Visser P.M., Verspagen J.M., Sandrini G. et al. 2016. How rising CO₂ and global warming may stimulate harmful cyanobacterial blooms. *Harmful algae* 54: 145–159. DOI: [10.1016/j.hal.2015.12.006](https://doi.org/10.1016/j.hal.2015.12.006)
- Wang X., Wang P., Wang C. et al. 2018. Microcystin biosynthesis in *Microcystis aeruginosa*: Indirect regulation by iron variation. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 148: 942–952. DOI: [10.1016/j.ecoenv.2017.11.059](https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2017.11.059)
- Wang Z., Huang X., Wu Y. et al. 2024. Defense against *Paramecium* predation via long filament morphology favors the survival of *Raphidiopsis raciborskii* populations. *Harmful Algae* 137: 102678. DOI: [10.1016/j.hal.2024.102678](https://doi.org/10.1016/j.hal.2024.102678)
- Wang W., Han P., Zhang C. et al. 2026. An explainable ensemble machine-learning framework for short-term forecasting of algal blooms across contrasting Lake systems. *Ecological Informatics* 95: 103695. DOI: [10.1016/j.ecoinf.2026.103695](https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2026.103695)
- Wang Z., Wu Y., Xiao P. et al. 2026. Phenotypic defense drives cyanobacterial resurgence (*Raphidiopsis raciborskii*) and predator collapse (*Paramecium*): a challenge for cyanobacteria control and water management. *Process Safety and Environmental Protection*: 108868. DOI: [10.1016/j.psep.2026.108868](https://doi.org/10.1016/j.psep.2026.108868)
- Wei J., Li X., Xu X. et al. 2022. Elevated temperature mitigates the prolonged effect of high nitrogen on *Microcystis aeruginosa* removal through mixotrophic *Ochromonas gloeopara* grazing. *Science of The Total Environment* 820: 153267. DOI: [10.1016/j.scitotenv.2022.153267](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.153267)
- Wilken S., Wiezer S., Huisman J. et al. 2010. Microcystins do not provide anti-herbivore defence against mixotrophic flagellates. *Aquatic microbial ecology* 59: 207–216. DOI: [10.3354/ame01395](https://doi.org/10.3354/ame01395)
- Wu X., Wu H., Ye J. et al. 2015. Study on the release routes of allelochemicals from *Pistia stratiotes* Linn., and its anti-cyanobacteria mechanisms on *Microcystis aeruginosa*. *Environmental Science and Pollution Research* 22: 18994–19001. DOI: [10.1007/s11356-015-5104-4](https://doi.org/10.1007/s11356-015-5104-4)
- Wu Y., Xian B., Xiang X. et al. 2025. Identification of key feature variables and prediction of harmful algal blooms in a water diversion lake based on interpretable machine learning. *Environmental Research* 276: 121491. DOI: [10.1016/j.envres.2025.121491](https://doi.org/10.1016/j.envres.2025.121491)
- Xie P., Liu J. 2001. Practical Success of Biomanipulation using Filter-Feeding Fish to Control Cyanobacteria Blooms: A Synthesis of Decades of Research and Application in a Subtropical Hypereutrophic Lake. *The Scientific World Journal* 1(1): 276487. DOI: [10.1100/tsw.2001.67](https://doi.org/10.1100/tsw.2001.67)
- Xu D., Hu Y., Yang S. et al. 2026. Explainable daily warning of algal concentration exceedance from SHAP-guided temperature and light thresholds. *Journal of Environmental Chemical Engineering* 14: 123014. DOI: [10.1016/j.jece.2026.123014](https://doi.org/10.1016/j.jece.2026.123014)
- Xu W., Zhu H., Zhang L. et al. 2023. “Surface Browsing” May Allow “Filter-Feeding” Protozoa to Exert Top-Down Control on Colony-Forming Toxic Cyanobacterial Blooms. *Environmental Science & Technology* 57: 10331–10338.
- Xu J., Chang X., MacIsaac H.J. et al. 2023. Is a lower-toxicity strain of *Microcystis aeruginosa* really less toxic? *Aquatic Toxicology* 263: 106705. DOI: [10.1016/j.aquatox.2023.106705](https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2023.106705)
- Yan H., Li Q., Chen B. et al. 2022. Identification and feeding characteristics of the mixotrophic flagellate *Poterioochromonas malhamensis*, a microalgal predator isolated from planting water of *Pontederia cordata*. *Environmental Science and Pollution Research* 29: 40599–40611. DOI: [10.1007/s11356-022-18614-3](https://doi.org/10.1007/s11356-022-18614-3)
- Yan H., Li Q., Liu X. et al. 2024. Octanoic acid helps *Poterioochromonas malhamensis* control toxic *Microcystis* sp. *Journal of Applied Phycology* 36: 2531–2543. DOI: [10.1007/s10811-024-03301-2](https://doi.org/10.1007/s10811-024-03301-2)
- Yancey C.E., Hart L., Hefferan S. et al. 2024. Metabologenomics reveals strain-level genetic and chemical diversity of *Microcystis* secondary metabolism. *mSystems* 9: e0033424. DOI: [10.1128/msystems.00334-24](https://doi.org/10.1128/msystems.00334-24)
- Yang Z., Kong F., Shi X. et al. 2008. Changes in the morphology and polysaccharide content of *Microcystis aeruginosa* (Cyanobacteria) during flagellate grazing 1. *Journal of Phycology* 44: 716–720. DOI: [10.1111/j.1529-8817.2008.00502.x](https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2008.00502.x)
- Yang Z., Kong F., Zhang M. et al. 2009. Effect of filtered cultures of flagellate *Ochromonas* sp. on colony formation in *Microcystis aeruginosa*. *International review of hydrobiology* 94: 143–152. DOI: [10.1002/iroh.200811103](https://doi.org/10.1002/iroh.200811103)
- Yang Z., Kong F.J.J.o.L. 2012. Formation of large colonies: a defense mechanism of *Microcystis aeruginosa* under continuous grazing pressure by flagellate *Ochromonas* sp. *Journal of Limnology* 71: 61–66. DOI: [10.4081/jlimnol.2012.e5](https://doi.org/10.4081/jlimnol.2012.e5)
- Zeng G., Gao P., Wang J. et al. 2020. Algicidal molecular mechanism and toxicological degradation of *Microcystis aeruginosa* by white-rot fungi. *Toxins* 12: 406. DOI: [10.3390/toxins12060406](https://doi.org/10.3390/toxins12060406)
- Zhang K., Qi T., Shen M. et al. 2026. Time cumulative effects and machine learning-driven forecasting of cyanobacterial blooms in data-sparse eutrophic lakes. *Journal of Hydrology* 668: 134966. DOI: [10.1016/j.jhydrol.2026.134966](https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2026.134966)
- Zhang L., Gu L., Wei Q. et al. 2017. High temperature favors elimination of toxin-producing *Microcystis* and degradation of microcystins by mixotrophic *Ochromonas*. *Chemosphere* 172: 96–102. DOI: [10.1016/j.chemosphere.2016.12.146](https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2016.12.146)
- Zhang L., Lyu K., Wang N. et al. 2018. Transcriptomic Analysis Reveals the Pathways Associated with Resisting and Degrading Microcystin in *Ochromonas*. *Environmental Science & Technology* 52:11102–11113. DOI: [10.1021/acs.est.8b03106](https://doi.org/10.1021/acs.est.8b03106)
- Zhang L., Wang Z., Wang N. et al. 2020. Mixotrophic *Ochromonas* Addition Improves the Harmful Microcystis-Dominated Phytoplankton Community in In Situ Microcosms. *Environmental Science & Technology* 54: 4609–4620. DOI: [10.1021/acs.est.9b06438](https://doi.org/10.1021/acs.est.9b06438)
- Zhang L., Yang J., Liu L. et al. 2021. Simultaneous removal of colonial *Microcystis* and microcystins by protozoa grazing coupled with ultrasound treatment. *Journal of Hazardous Materials* 420: 126616. DOI: [10.1016/j.jhazmat.2021.126616](https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2021.126616)
- Zhang X., Hu H., Men Y. et al. 2010. The effect of *Poterioochromonas* abundance on production of intra-and extracellular microcystin-LR concentration. *Hydrobiologia* 652: 237–246. DOI: [10.1007/s10750-010-0335-3](https://doi.org/10.1007/s10750-010-0335-3)

Zhang X., Hu H.-Y., Hong Y. et al. 2008. Isolation of a *Poterioochromonas* capable of feeding on *Microcystis aeruginosa* and degrading microcystin-LR. *FEMS Microbiology Letters* 288: 241–246. DOI: [10.1111/j.1574-6968.2008.01355.x](https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.2008.01355.x)

Zhang X., Hu H.-Y., Men Y.-j. et al. 2009. Feeding characteristics of a golden alga (*Poterioochromonas* sp.) grazing on toxic cyanobacterium *Microcystis aeruginosa*. *Water Research* 43: 2953–2960. DOI: [10.1016/j.watres.2009.04.003](https://doi.org/10.1016/j.watres.2009.04.003)

Zhang X., Watanabe M.M. 2001. Grazing and growth of the mixotrophic chrysomonad *Poterioochromonas malhamensis* (Chrysophyceae) feeding on algae. *Journal of Phycology* 37: 738–743. DOI: [10.1046/j.1529-8817.2001.00127.x](https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2001.00127.x)

Zhang X., Watanabe M.M., Inouye I.J.J.o.P. 1996. Light and Electron Microscopy of Grazing by *Poterioochromonas Malhamensis* (chrysophyceae) on a Range of Phytoplankton TAXA1. *Journal of Phycology* 32: 37–46. DOI: [10.1111/j.0022-3646.1996.00037.x](https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1996.00037.x)

Zhang Y., Li J., Hu Z. et al. 2022. Transcriptome analysis reveals the algicidal mechanism of *Brevibacillus laterosporus* against *Microcystis aeruginosa* through multiple metabolic pathways. *Toxins* 14: 492. DOI: [10.3390/toxins14070492](https://doi.org/10.3390/toxins14070492)

Zhong W., Wang Y., Wang Y. et al. 2025. Mixotrophic flagellate *Ochromonas gloeopara* promotes heterocyst production in cyanobacteria with altered filament length. *Harmful Algae* 145: 102844. DOI: [10.1016/j.hal.2025.102844](https://doi.org/10.1016/j.hal.2025.102844)

Zhou X., He Y., Li H. et al. 2020. Using flocculation and subsequent biomanipulation to control microcystis blooms: A laboratory study. *Harmful Algae* 99: 101917. DOI: [10.1016/j.hal.2020.101917](https://doi.org/10.1016/j.hal.2020.101917)

Zhu C., Zhai X., Xi Y. et al. 2019. Progress on the development of floating photobioreactor for microalgae cultivation and its application potential. *World Journal of Microbiology and Biotechnology* 35: 190. DOI: [10.1007/s11274-019-2767-x](https://doi.org/10.1007/s11274-019-2767-x)

Zou H., Pan G., Chen H. et al. 2006. Removal of cyanobacterial blooms in Taihu Lake using local soils. II. Effective removal of *Microcystis aeruginosa* using local soils and sediments modified by chitosan. *Environmental pollution* 141: 201–205. DOI: [10.1016/j.envpol.2005.08.042](https://doi.org/10.1016/j.envpol.2005.08.042)

Zuo S., Wan K., Ma S.M. et al. 2014. Combined allelopathic potential of aquatic plants species to control Algae. *Allelopathy Journal* 34: 315–324.