ศักยภาพของไซยาโนแบคทีเรียในอนาคตประเทศไทย

สุรศักดิ์ ละลอกน้ำ[1,2*] และบงกช บุญบูรพงษ์[3]

[1]ภาควิชาวิทยาศาสตร์ทั่วไป และ [2]หน่วยวิจัยวิทยาศาสตร์ เทคโนโลยี และสิ่งแวดล้อม เพื่อการเรียนรู้ คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยศรีนครินทรวิโรฒ กรุงเทพฯ 10110 [3]ภาควิชาชีวเคมี คณะวิทยาศาสตร์ จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย พญาไท กรุงเทพฯ 10300

[*]E-mail:surasakl@swu.ac.th

รับบทความ: 25 กันยายน 2555 ยอมรับตีพิมพ์: 18 พฤศจิกายน 2555

บทคัดย่อ

ไซยาโนแบคทีเรียหรือสาหร่ายสีเขียวแกมน้ำเงินเป็นสิ่งมีชีวิตชนิดโพรคาริโอต ซึ่งเป็นผู้ผลิตลำดับแรกในระบบนิเวศ เนื่องจากสามารถสังเคราะห์ด้วยด้วยแสงได้ ไซยาโนแบคทีเรียพบได้ในสิ่งแวดล้อมที่มีความหลากหลาย ได้แก่ พื้นดินที่มีความชื้น บ่อน้ำ แม่น้ำ และทะเล นอกจากนี้ยังพบเจริญร่วมกับสิ่งมีชีวิตชนิดอื่นๆ เช่น ปรง และ ไดอะตอม ประเทศไทยมีการศึกษาความหลากหลายของไซยาโนแบคทีเรียในที่ที่มีความเค็ม แม่น้ำ และบ่อน้ำพุร้อน พบว่ามีความหลากหลายของไซยาโนแบคทีเรีย ที่เป็นแบบเส้นสาย และเซลล์เดี่ยว มีการศึกษาวิจัยอย่างแพร่หลายเกี่ยวกับไซยาโนแบคทีเรียและนำไปใช้ประโยชน์ในหลายด้าน ได้แก่ สิ่งแวดล้อม อุตสาหกรรมอาหาร การเกษตร การแพทย์ และพลังงานทดแทน รวมถึงการทำเป็นการท่องเที่ยวเชิงเกษตร ด้วยศักยภาพของไซยาโนแบคทีเรียที่มีความสามารถคล้ายพืชชั้นสูง และเจริญเติบโตได้เร็ว จึงมีการศึกษาวิจัยอย่างแพร่หลายเพื่อนำมาใช้ให้เกิดประโยชน์สูงสุดกับประเทศ

คำสำคัญ: ไซยาโนแบคทีเรีย ความหลากหลาย ประโยชน์ของไซยาโนแบคทีเรีย

Potential of Cyanobacteria in Thailand

Surasak Laloknam[1,2] and Bongkoj Boonburapong[3]

[1]Department of General Science, Faculty of Science, Srinakharinwirot University, Bangkok,Thailand, 10110 [2]Research Unit on Science Technology and Environment for Learning, Faculty of Science, Srinakharinwirot University, Bangkok,Thailand, 10110 [3]Department of Biochemistry, Faculty of Science, Chulalongkorn University, Bangkok, Thailand, 10300

[*]E-mail:surasakl@swu.ac.th

Abstract

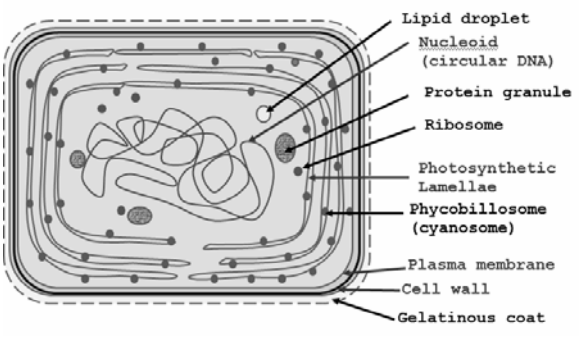
Cyanobacteria (blue-green algae) are eukaryote, primary producer in ecosystem and photosynthetic organisms. These organisms found in various environments, moisture soils, ponds, rivers and seas as well as symbiosis with other organisms as Cycad and Diatoms. In Thailand, we found cyanobacteria in high saline environment and hot springs. Single cell and filamentous cyanobacteria were found. There are many applications of cyanobacteria such as environment, food industry, agriculture, medicine and renewable energy as well as an agro-tourism. Because of potential function of cyanobacteria like higher plant and growth faster also cyanobacteria were extensively to research for maximum benefit for the country.

Keywords: cyanobacteria, diversity, application of cyanobacteria

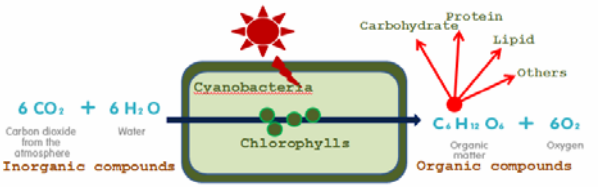
บทนำ:

ไซยาโนแบคทีเรีย (cyanobacteria) หรือสาหร่ายสีเขียวแกมน้ำเงิน (blue-green algae) เป็นสิ่งมีชีวิตที่อยู่ในอาณาจักรมอเนอรา (Monera Kingdom) ดิวิชันไซยาโนไฟตา (Division Cyanophyta) และเป็นสิ่งมีชีวิตชนิดโพรคาริโอต (prokaryote) ไม่มีเยื่อหุ้มออร์แกเนลล์ มีสารพันธุกรรมและรงควัตถุที่ใช้ในการสังเคราะห์ด้วยแสงได้ (ภาพที่ 1) รงควัตถุที่ใช้ในการสังเคราะห์ด้วยแสงของไซยาโนแบคทีเรียอยู่ในไทลาคอยด์ (thylakoid) ที่แยกออกจากส่วนไซโทพลาสซึม คลอโรฟิลล์เอ (chlorophyll a) อยู่ที่เยื่อหุ้มไทลาคอยด์ (thylakoid membrane) และที่ผิวชั้นนอกของเยื่อหุ้มไทลาคอยด์ มีลักษณะเป็นเม็ดเล็กๆ ติดอยู่ประกอบไปด้วยไฟโคบิลิโปรตีน เรียกว่า ไฟโคบิลิโซม (phycobilisomes) ไฟโคไซยานิน (phycocyanin) ไฟโคอิริทริน (phycoerythrin) และอัลโลไฟโคไซยานิน (allophycocyanin) โดยกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงของไซยาโนแบคทีเรียจะเปลี่ยนพวกสารอนินทรีย์ ได้แก่ น้ำ และ คาร์บอนไดออกไซด์ ให้เป็นสารอินทรีย์ ได้แก่ น้ำตาลกลูโคส และผลพลอยได้ เป็นออกซิเจน ด้วยไซยาโนแบคทีเรียเป็นผู้ผลิตในระบบนิเวศซึ่งเป็นแหล่งอาหารและพลังงานของสิ่งมีชีวิตชนิดอื่น ๆ ดังนั้นจึงมีการเปลี่ยนน้ำตาลกลูโคสที่สร้างขึ้นไปเป็นสารอินทรีย์ชนิดอื่นๆ ได้แก่ กรดอะมิโน กรดไขมัน และกรดนิวคลิอิก (ภาพที่ 2) (ยุวดี พีรพรพิศาล, 2549; อุดมลักษณ์ มณีโชติ, 2552; Hagemann and Erdmann, 1997)

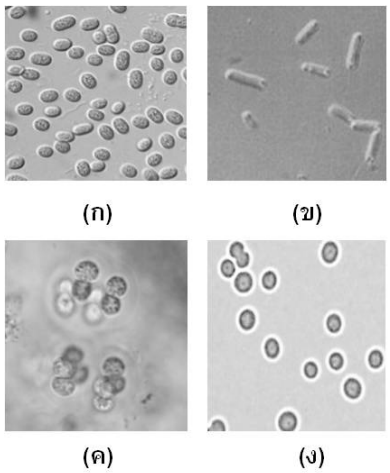
ลักษณะสัณฐานหรือรูปร่างของไซยาโนแบคทีเรียมี 2 แบบ คือ แบบเซลล์เดี่ยว (single cell cyanobacteria) หรือไม่เป็นแบบเส้นสาย (non-filamentous cyanobacteria) รูปร่างจะมีลักษณะเป็นเซลล์กลม (coccus) หรือเป็นท่อน (bacillus) ซึ่งอาจอยู่เป็นเซลล์เดี่ยวหรืออยู่ร่วมกันเป็นโคโลนี เช่น *Synechococcus Aphanothece Eucapsis* และ *Synechocytis* (ภาพที่ 3) และแบบเส้นสาย (filamentous cyanobacteria) เป็นการที่เซลล์เรียงตัวต่อกันเป็นแถวโดยในแต่ละแถวอาจจะมีลักษณะเป็นเซลล์กลมเรียงต่อกัน หรือเป็นสี่เหลี่ยมเรียงต่อกันก็ได้ ความยาวของแถวขึ้นอยู่กับชนิดของไซยาโนแบคทีเรีย และในแต่ละแถวเรียงต่อกันจะมีเยื่อหุ้ม (sheath) เรียกว่า ไทรโคม (trichome) ซึ่งอาจจะมีการแตกกิ่งของไทรโคม ตัวอย่างไซยาโนแบคทีเรียชนิดเส้นสาย ได้แก่ *Oscillatoria Tolypothrix Anabaena* และ *Nostoc* (ภาพที่ 4) (ยุวดี พีรพรพิศาล, 2549; อุดมลักษณ์ มณีโชติ, 2552; Hagemann and Erdmann, 1997)



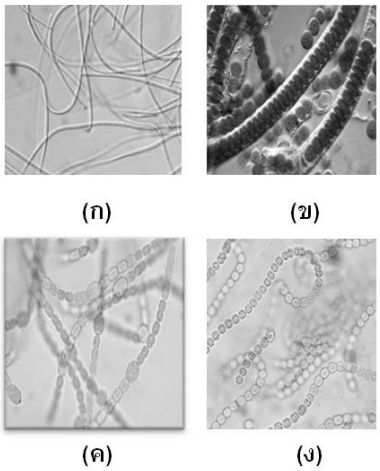
ภาพที่ 1 โครงสร้างของไซยาโนแบคทีเรีย



ภาพที่ 2 กระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงของไซยาโนแบคทีเรีย

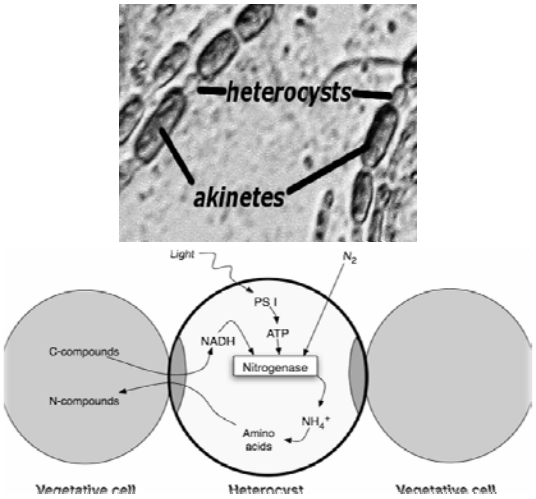


ภาพที่ 3 ไซยาโนแบคทีเรียไม่เป็นเส้นสาย (ก) *Synechococcus* (ข) *Aphanothece* (ค) *Eucapsis* (ง) *Synechocytis*



ภาพที่ 4 ไซยาโนแบคทีเรียชนิดเส้นสาย (ก) *Oscillatoria* (ข) *Tolypothrix* (ค) *Anabaena* (ง) *Nostoc*

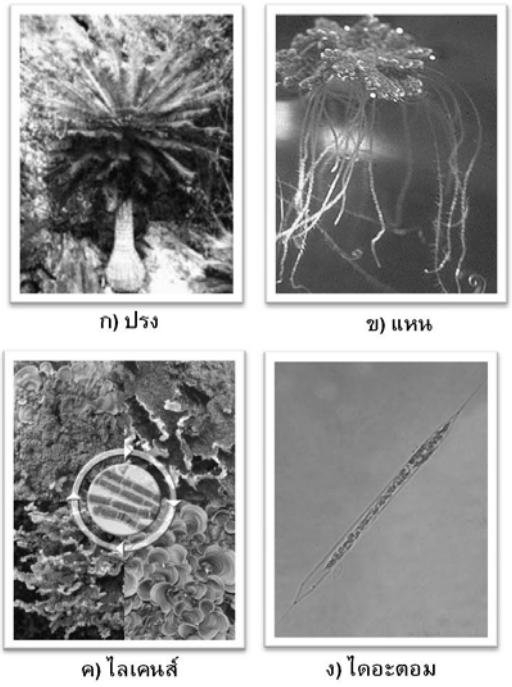
นอกจากนี้ไซยาโนแบคทีเรียบางชนิดสร้างเซลล์ลักษณะพิเศษ เช่น อะคีนิท (akinete) ใช้สำหรับการสืบพันธุ์แบบไม่อาศัยเพศ และเฮเทอโรซีสต์ (heterocyst) ใช้สำหรับการตรึงไนโตรเจนในอากาศ (ภาพที่ 5) (Venkataraman, 1981; Viets, 1965; Wolk et al., 1994)



ภาพที่ 5 อะคินีท และเฮเทอโรซีสต์ ของอะนาบีนา

การที่ลักษณะของเฮเทอโรซีสต์มีผนังเซลล์หนาเพื่อป้องกันไม่ให้ออกซิเจนเข้าไปภายในเซลล์เนื่องจากออกซิเจนเป็นตัวยับยั้งการทำงานของเอนไซม์ไนโตรจีเนสในกระบวนการตรึงไนโตรเจน (nitrogen fixation) เป็นการที่ไนโตรเจนจากบรรยากาศเข้าไปภายในเซลล์และเปลี่ยนเป็นแอมโมเนียมโดยเอนไซม์ไนโตรจีเนส จากนั้นจะเปลี่ยนเป็นกรดอะมิโนโดยอาศัยเมแทบอลิซึมของกรดอะมิโน และส่งต่อไปยังเซลล์ถัดไป (ภาพที่ 5) (Wolk et al., 1994; Venkataraman, 1981; Viets, 1965)

ไซยาโนแบคทีเรียพบได้ในสิ่งแวดล้อมต่างๆ เช่น ในบ่อน้ำ ทะเล ดินที่มีความชื้น และบริเวณที่มีสภาพแวดล้อมรุนแรง เช่น ดินเค็ม ทะเลทราย และน้ำพุร้อน นอกจากนี้ยังพบไซยาโนแบคทีเรียอาศัยร่วมกับสิ่งมีชีวิตชนิดอื่นๆ เช่น ปรง แหน ไลเคนส์ และไดอะตอม (ภาพที่ 6) (ยุวดี พีรพรพิศาล, 2549; อุดมลักษณ์ มณีโชติ, 2552; Hagemann and Erdmann, 1997)



ภาพที่ 6 สิ่งมีชีวิตที่ไซยาโนแบคทีเรียอาศัยอยู่ร่วมกัน

ประเทศไทยมีการศึกษาความหลากหลายทางชีวภาพของไซยาโนแบคทีเรีย พบแหล่งที่มีไซยาโนแบคทีเรีย ดังนี้ น้ำพุร้อน นาเกลือ นาข้าว แหล่งน้ำเสีย และบริเวณที่ใช้สำหรับการเดินทางขนส่งทางน้ำ และมีการศึกษาในหลายภาคของประเทศไทย พบว่า ไซยาโนแบคทีเรียที่พบส่วนมากอยู่ในกลุ่ม *Anabaena* sp. และ *Nostoc* sp. ซึ่งสามารถพบได้ทั่วไปทุกภาค มีหลายหน่วยงานที่ทำการศึกษามีทั้งภาครัฐบาลและภาคเอกชน โดยเฉพาะหน่วยงานวิจัยตามมหาวิทยาลัยต่าง ๆ เช่น มหาวิทยาลัย เชียงใหม่ สมาคมสาหร่ายและแพลงก์ตอน และสถาบันวิทยาศาสตร์และเทคโนโลยีแห่งประเทศไทย (Thailand Institute of Scientific and technological Research: TISTR) ซึ่งจะมีการเก็บรวบรวมสายพันธุ์ของสาหร่ายไว้หลายชนิด

ประโยชน์ของไซยาโนแบคทีเรีย

มีการนำไซยาโนแบคทีเรียมาใช้ประโยชน์ในหลาย ๆ ด้าน ได้แก่

1) ด้านเทคโนโลยีสิ่งแวดล้อม มีการนำไซยาโนแบคทีเรียมาใช้ในการบำบัดน้ำเสียและเพิ่มปริมาณออกซิเจน เช่น *Calothrix marchica* และ *Gloeocapsa gelatinosa* นำมาใช้ในการบำบัดสารตะกั่วออกจากสิ่งแวดล้อม *Nostoc piscinale* ใช้ในการกำจัดน้ำมันเครื่อง

2) อุตสาหกรรมอาหาร มีการนำ *Spirulina* sp. และ *Anabaena siamensis* มาใช้เป็นสารสี และอาหารเสริมสำหรับผู้บริโภค เนื่องจากไซยาโนแบคทีเรียเป็นแหล่งโปรตีนและมีรงควัตถุหลายชนิดได้แก่ แคโรทีน ไฟโคไซยานิน และคลอโรฟิลล์ สารมานำมาทำสีผสมอาหารได้ นอกจากนี้ยังมีการพัฒนานำ *Nostoc commune* หรือเรียกว่า star shot มีชื่อภาษาญี่ปุ่นว่า อิชิคุราเกะ (ishikurage) มาทำเป็นอาหารญี่ปุ่นเพราะเมื่อโตจะมีลักษณะเป็นก้อนกลม ๆ และนำไปประดับในอาหารญี่ปุ่น (ภาพที่ 7) นอกจากนี้มีการนำสไปรูไลนามาทำเป็นผลิตภัณฑ์อาหารเสริมอย่างแพร่หลาย (ภาพที่ 8)

ภาพที่ 7 การนำนอสตอกมาทำเป็นส่วนผสมของอาหารญี่ปุ่น

ภาพที่ 8 ผลิตภัณฑ์ที่ได้จากสไปรูไลนา

ด้วยความต้องการอาหารเสริมจากสไปรูไลนาสูงในประเทศไทยมีการส่งเสริมและทำเป็นฟาร์มหลายแห่ง เช่น ฟาร์มบุญสม ที่จังหวัดเชียงใหม่ มีการเลี้ยงสไปรูไลนาเพื่อให้ได้เป็นผลิตภัณฑ์ที่หลากหลาย ได้แก่ อาหารเสริม ไอศกรีม และผลิตภัณฑ์อื่น ๆ ที่มีมูลค่าสูง รวมถึงการท่องเที่ยวเชิงการเกษตร เพื่อศึกษาการผลิตสไปรูไลนาตั้งแต่กระบวนการเลี้ยงสไปรูไลนา และการเก็บเกี่ยวผลผลิตในระดับอุตสาหกรรม (ภาพที่ 9)

ภาพที่ 9 หน้าเวปไซต์ของฟาร์มบุญสม

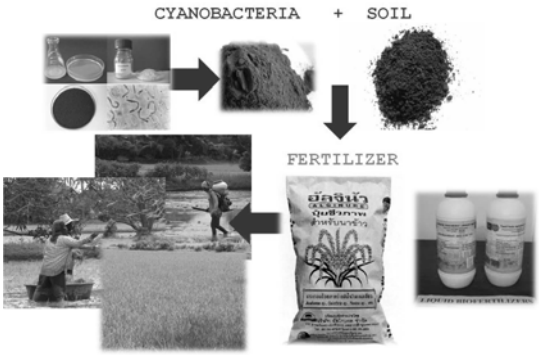
นอกจากนี้ยังมีโครงการในพระราชดำริของพระบาทสมเด็จพระเจ้าอยู่หัวที่เกี่ยวข้องกับการผลิตสไปรูไลนา ที่มีการถ่ายทอดเทคโนโลยีอยู่ที่พระราชวังจิตรลดารโหฐาน ซึ่งที่ผลิตภัณฑ์ที่ได้มีการแปรรูปในหลายรูปแบบ และมีการสั่งซื้อผ่านระบบออนไลน์ (ภาพที่ 10)

3) ทางด้านการแพทย์มีการนำไซยาโนแบคทีเรียมาผลิตเอนไซม์เอสเทอเรสจากสไปรูไลนา การผลิตยาต้านแบคทีเรียจาก *Anabaena* และ *Phormidium* นอกจากนี้ยังมีการผลิตสารต้านอนุมูลอิสระไฟโคไซยานินและแคโรทีนจากสไปรูไลนา

4) ทางด้านการเกษตรมีการผลิตไซยาโนแบคทีเรียที่ได้จากนาข้าวที่มีสมบัติในการตรึงไนโตรเจนช่วยในการเพิ่มผลผลิตทางด้านการเกษตร โดยผลิตออกมาในรูปเม็ดและน้ำ เช่น อัลจินัว (alginure) สรุปเป็นแผนภาพการผลิตและการนำไปใช้คร่าวๆ ดังภาพที่ 11 นอกจากนี้ยังมีการวิจัยที่ศึกษาโดยใช้ไซยาโนแบคทีเรียเป็นต้นแบบกลไกของพืชชั้นสูง เพื่อพัฒนาให้นำพืชเศรษฐกิจไปปลูกในพื้นที่มีความเค็มสูงได้ เช่น การศึกษายีนทนเค็มของ *Aphanothece halophytica* ได้แก่ betaine transporter, betaine synthesis

enzymes และ sodium proton antiporter ใส่ในไซยาโนแบคทีเรียที่ไวต่อความเค็ม *Synechococcus* ให้ *Synechococcus* PCC 7942 สามารถทำ PCC 7942 เจริญเติบโตในน้ำเค็มได้ (สุรศักดิ์ ละลอกน้ำ, 2554; บงกช บุญบูรพงษ์ และคณะ, 2554; Laloknam et al., 2006; Waditee et al., 2002, 2005)

ภาพที่ 10 หน้าเวปไซต์ของโครงการในพระราชดำริของพระบาทสมเด็จพระเจ้าอยู่หัวที่เกี่ยวกับการผลิตสไปรูไลนา การผลิตสไปรูไลนา และการเผยแพร่



ภาพที่ 11 สรุปการผลิตอัลจินัวและการนำไปใช้ประโยชน์

5) ด้านการวิจัย เนื่องจากไซยาโนแบคทีเรียมีกลไกคล้ายคลึงกับพืชชั้นสูงคือมีกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง ดังนั้นนักวิจัยจึงเลือกใช้ไซยาโนแบคทีเรียเป็นตัวอย่างในการศึกษากลไกบางชนิดเพื่อเป็นข้อมูลพื้นฐานในการปรับปรุงพืชต่อไป เช่น มีการศึกษากลไกการทนเค็มของไซยาโนแบคทีเรียทนเค็ม *Aphanothece halophytica* พบว่ามีกลไกอย่างน้อย 2 กลไก ที่ทำให้ไซยาโนแบคทีเรียชนิดนี้สามารถทนเค็มได้ คือ กลไกการแลกเปลี่ยนอิออนโดยใช้โซเดียมโปรตอนแอนติพอร์เตอร์ (Na^+/H^+ antiporter) และกลไกการสะสมสารออสโมโพรเทคแทนต์ (osmoprotectant accumulation) โดยผ่านการสังเคราะห์สารไกลซีนบีเทนด้วยเอนไซม์ GSMT (glycine sarcosine methyl transferase) และ DMT (dimethyl transferase) และการนำเข้าโดยกลุ่มของโปรตีนที่เยื่อหุ้มเซลล์ บีเทนทรานสพอร์เตอร์ (betaine transporter) โดยมีการถ่ายโอนยีนส์ของกลุ่มเอนไซม์และทรานสพอร์เตอร์จากไซยาโนแบคทีเรียทนเค็ม *A. halophytica* เข้าสู่ไซยาโนแบคทีเรียนน้ำจืด *Synechococcus* PCC7942 พบว่า ไซยาโนแบคทีเรียน้ำจืดที่มียีนส์เหล่านั้นสามารถเจริญเติบโตได้ในน้ำทะเล (สุรศักดิ์ ละลอกน้ำ, 2554; บงกช บุญบูรพงษ์ และคณะ, 2554; Laloknam et al., 2006; Waditee et al., 2002, 2005)

6) แหล่งพลังงานทดแทน เนื่องจากไซยาโนแบคทีเรียมีการเจริญเติบโตที่เร็วการพืชชั้นสูง และเป็นแหล่งชีวโมเลกุลที่ดี คาร์โบไฮเดรต โปรตีน และไขมัน ซึ่งสามารถนำใช้เป็นแหล่งพลังงานทดแทนได้จากกระบวนการเมแทบอลิซึมของสิ่งมีชีวิต เช่น การผลิตไบโอเอทานอล (bioethanol) การผลิตไบโอดีเซล (biodiesel) และการผลิตไบโอไฮโดรเจน (biohydrogen) เพราะศักยภาพของไซยาโนแบคทีเรียสามารถ

ตรึงไนโตรเจนในอากาศ การตรึงคาร์บอนไดออกไซด์สำหรับการสังเคราะห์ด้วยแสง โดยสามารถใช้พลังงานแสงจากดวงอาทิตย์ ดังนั้นจึงเป็นแหล่งพลังงานสะอาด ซึ่งงานวิจัยในประเทศไทยมีการสนับสนุนจากหลายภาคส่วนและระหว่างประเทศ เช่น การปิโตรเลียมแห่งประเทศไทย (ปตท.) สถาบันวิทยาศาสตร์และเทคโนโลยีแห่งประเทศไทย (วว.) มหาวิทยาลัยเมโจะ ประเทศญี่ปุ่น (Meijo University, Japan) และมหาวิทยาลัยต่างๆ ทั่วโลก

บทสรุป

ไซยาโนแบคทีเรียเป็นสิ่งที่มีชีวิตที่มีประโยชน์หลายด้าน โดยเฉพาะเป็นทางเลือกในการผลิตพลังงานทดแทน ได้แก่ เอทานอล ไบโอดีเซล และไบโอไฮโดรเจน ที่มีการผลิตจากพื้นฐานของเมแทบอลิซึมของสิ่งมีชีวิต ได้แก่ กระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง การหายใจแบบไม่ใช้ออกซิเจน ได้เป็นเอทานอล และการสกัดน้ำมันจากเยื่อหุ้มเซลล์ เพื่อใช้ในการทำไบโอดีเซล ที่สามารถผลิตได้โดยแหล่งธรรมชาติ ดังนั้นไซยาโนแบคทีเรียจึงเป็นทางเลือกที่ดีในการใช้เป็นแหล่งพลังงานทดแทนในอนาคต

บรรณานุกรม

บงกช บุญบูรพงษ์ อาภรณ์ บัวหลวง อรัญ อินเจริญศักดิ์ ยุวธิดา นิลผาย ปนัดดา พ่วงขวัญ อภิญญาณ บุญประกอบกูล และ สุรศักดิ์ ละลอกน้ำ. (2554). ผลของไกลซีน โพรลีน และกลูตาเมต ต่อการเจริญของไซยาโนแบคทีเรีย *Synechococcus* PCC7942, *Synechocytis* PCC6803 และ *Aphanothece halophytica* ภายใต้ภาวะปกติและภาวะที่มีความเครียดจากเกลือ. **วารสารหน่วยวิจัยวิทยาศาสตร์ เทคโนโลยี และสิ่งแวดล้อมเพื่อการเรียนรู้** 2(1): 48–58.

ยุวดี พีรพรพิศาล. (2549). **สาหร่ายวิทยา.** พิมพ์ครั้งที่ 2. เชียงใหม่: ภาควิชาชีววิทยา คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยเชียงใหม่.

สุรศักดิ์ ละลอกน้ำ. (2554). การปรับตัวของไซยาโนแบคทีเรียภายใต้ภาวะเครียดจากเกลือ. **วารสารหน่วยวิจัยวิทยาศาสตร์ เทคโนโลยี และสิ่งแวดล้อมเพื่อการเรียนรู้** 2(1): 82–88.

อุดมลักษณ์ มณีโชติ. (2552). **รายงานการประชุม เรื่อง การทบทวนระเบียนรายการสาหร่ายและแพลงก์-ตอนพืชในประเทศไทย**. กรุงเทพฯ: สำนักนโยบายและแผน.

Hagemann, M., and Erdmann, N. (1997). **Cyanobacterial nitrogen metabolism and environmental biotechnology**. In Springer Verlag. Rai, A. K. (Ed.). pp. 155–221. New Delhi: Narosa Publishing House.

Laloknam, S., Tanaka, K., Buaboocha, T., Waditee, R., Incharoensakdi, A., Hibino, T., Tanaka, Y., and Takabe, T. 2006. Halotolerant Cyanobacterium *Aphanothece halophytica* Contains a Betaine Transporter Active at Alkaline pH and High Salinity. **Appl. Environ. Microbiol.** 72(9): 6018–6026.

Venkataraman. (1981). Blue green algae: a possible remedy to nitrogen scarcity. **Curr. Sci.** (50): 253–256.

Viet, F.G. (1965). **The plant's need for and use of nitrogen: Soil Nitrogen**. Wisconsin: Society of Agon.

Waditee R, Bhuiyan MNH, Rai V, Aoki K, Tanaka Y, Hibino T, Suzuki S, Takano J, Jagendorf AT, Takabe T, Takabe T. 2005. Genes for direct methylation of glycine provide high levels of glycinebetaine and abiotic-stress tolerance in *Synechococcus* and *Arabidopsis* **Proc. Natl. Acad. Sci. USA.** 102: 1318–1323.

Waditee, R., Hibino, T., Nakamura, T., Incharoensakdi, A., and Takabe, T. 2002. Overexpression of a Na+/H+ antiporter confers salt tolerance on a freshwater cyanobacterium, making it capable of growth in sea water. **Proc. Natl. Acad. Sci**. **USA** 99: 4109–4114.

Wolk, C.P., Ernst, A., and Elhai, J. (1994). Heterocyst metabolism and development. In **The Molecular Biology of the Cyanobacteria**. Bryant, D.A. pp. 769–823. Netherlands: Kluwer Academic.