Mini Review

海洋微生物の関与する硫化ジメチルの変換・分解

Transformation and Degradation of Dimethyl Sulfide by Marine Microorganisms or by Their Products.

布施 博之

HIROYUKI FUSE

工業技術院 中国工業技術研究所

〒737-0197 広島県呉市広末広 2-2-2

Chugoku National Industrial Research Institute

2-2-2 Hirosehiro, Kure, Hiroshima 737-0197, Japan

(受付 1998年2月25日—受理 1998年3月13日)

Three ways of the transformation and degradation of dimethyl sulfide (DMS) by marine microorganisms or by their products are reviewed. DMS is transformed to methyl mercaptan and formaldehyde under oxic conditions by some strains of sulfur oxidizing bacteria and methylotrophs. DMS is transformed to dimethyl sulfoxide (DMSO) under oxic conditions by the bacterium which utilizes DMS as a sulfur source, ammonia oxidizers, methanotrophs, and photosensitizers produced by marine algae. DMS is transformed or degraded under anoxic conditions by some strains of methanogens and phototrophic bacteria.

1. はじめに

硫化ジメチル (DMS) は、陸上ではパルプ製紙工場や尿処理場などで発生する悪臭物質であるが、海洋では磯の香として親しまれてきた物質でもある。海水中では、地域的・時間的変動はあるものの、0.03~44 nM の DMS が観測され、地球上の表層海水の平均値として 3.2 nM の値が報告されており⁴⁾、それは主に藻類に由来するものと考えられている。藻類は DMS の前駆体である Dimethylsulfonium propionate (DMSP) を浸透圧調節物質として持っていると考えられており、その DMSP は酵素 (DMSP リアーゼ) の働きでアクリル酸と DMS に分解される。しかし、藻類の種によって生産・放出する DMSP・DMS の量は異なっており、大型藻類では緑藻類に多く¹²⁾、微細藻類では渦鞭毛藻類やハプト藻類に多い¹⁵⁾。このような海洋における DMS の発生については、既に内田により詳しい解説がなされている²⁸⁾。

この海洋で発生している DMS は地球上の硫黄の循環において重要な流れを形成している。生物起源の気体硫黄化合物による硫黄の大気への排出量は、化石燃料などの燃焼に伴う人為起源の硫黄の大気への排出量とほぼ等しく、地球上の生物起源の硫黄の排出量の約 40% は海洋起源の DMS であるとされている²⁵⁾。この海洋で発生する DMS は、大気中で酸化されて硫酸イオンとなる。この硫酸イオンは、上空において水蒸気が凝結して雲粒を形成するときの核となる。よって発生する DMS の量の増減は雲粒の数の増減につながり、その雲粒数の増減は太陽光の反射の増減、すなわち、地表に届く太陽光の減増をもたらす、地球の寒冷化・温暖化に寄与する事になる²⁾。

さらに DMS は特定の海域においては微細藻類の増殖にも関与していると考えられている。鉄は微細藻類にとって生育の必須元素であるが、海洋においては欠乏し易く、風によって陸から運ばれてくる塵の中の鉄が大きな供給源となっている。しかし、微

細菌類は粒子状の鉄は利用できないため、鉄が可溶化される必要があり、その作用を DMS が助けているとする説が提唱されている。すなわち、海洋上のエアロゾル中において Fe (III) の光還元反応と DMS の酸化反応が相補的に起こっているという説である³⁷⁾。

一方、海洋から大気中に出ていく DMS の量は海洋で発生する量の 10% に満たないと見積もられており、大部分の DMS は海中で、しかも主に生物によって変換・分解されている¹⁸⁾。DMS の地球規模での影響を考える上で、DMS の海中における分解は重要な意味を持っている。海洋における DMS を中心とした硫黄の主な循環を Fig. 1 に示す。ここでは、海洋微生物が関与している DMS の変換と分解について概説したい。反応からみて、主に好氣的にメタンチオール (MT) とホルムアルデヒドとなっていく系、好氣的に硫黄原子が酸化されてジメチルスルホキシド (DMSO) となっていく系、嫌氣的に変換・分解されていく系の 3 つに分けて概説する (Table 1)。

2. メタンチオールへの好氣的変換

海洋微生物以外で、好気条件下で DMS の MT へ

Fig. 1 The marine geochemical cycle of dimethyl sulfide (DMS). Dashed arrows mean that the passes are still uncertain in the sea.

の変換を行うと考えられる微生物として、硫黄酸化細菌の *Thiobacillus* 属の一部の細菌とメチロトロフの *Hyphomicrobium* 属の一部の細菌がいる。*Thiobacillus* 属の細菌では、非好酸性的絶対独立栄養細菌である *Thiobacillus thioparus* の TK-m 株¹⁴⁾, DW-44 株³⁾や種が未同定な *Thiobacillus* 様細菌 E3~E7²⁶⁾等について DMS の分解が報告されている。*Hyphomicrobium* 属の細菌の中で DMS を資化できるものとして S 株⁵⁾, EG 株²⁷⁾, I55 株³⁶⁾等が単離されている。DMS のメチル基については、*Hyphomicrobium* 属の細菌では、主にホルムアルデヒドに酸化してからセリン経路によって取り込むに対し、*Thiobacillus* 属の細菌では、さらに二酸化炭素に酸化してからカルビンサイクルにより取り込むと推定されている¹⁶⁾。

海洋でもやはり、DMS を資化できる *Thiobacillus* 属の細菌が知られている。しかし、*Hyphomicrobium* 属の細菌については報告はなく、別のメチロトロフの細菌による分解が報告されている。

2.1. 硫黄酸化細菌による変換

海洋で MT への変換を行うと考えられる *Thiobacillus* 属の細菌として、*T. thioparus* T5 株と *Thiobacillus* ASN-1 株の 2 株が報告されている^{31,32)}。両株とも DMS を MT 経由の経路で資化しているがその反応様式は異なっているものと推定されている。*T. thioparus* T5 株は、非海洋性の *Thiobacillus* 属の細菌で推定されてきた経路と同じように、DMS は最初 DMS モノオキシゲナーゼの働きでメチル基に酸素が添加され MT とホルムアルデヒドが生じ、MT はさらにメタンチオールオキシダーゼの働きで H_2S とホルムアルデヒドと過酸化水素を生成する。この株は酸素の存在下でしか DMS を資化できない。これに対し、*Thiobacillus* ASN-1 株は、DMS や MT からのメチル基をメチルトランスフェラーゼの働きでコバラミンキャリアーに転移し、さらにそのメチル基をテトラヒドロ葉酸へ移してホルムアルデヒドに酸化するものと推定されている。この株は酸素の存在しない状態でも硝酸イオンを電子受容体として DMS を資化して生育することが可能である。また、この株は DMS 以外に二硫化ジメチル、硫化ジエチル、二硫化ジエチル、硫化ジプロピル、硫化ジブチル、二硫化ジブチル等を基質として生育可能である。今まで見出された DMS 資化菌の中でこの *Thiobacillus* ASN-1 株が増殖速度、DMS

Table 1 Microorganisms concerning degradation or transformation of DMS

DMS transformation	Marine microbes	Non-marine microbes
Oxic DMS transformers via methanethiol	Sulfur oxidizers <i>Thiobacillus</i> (Methylotrophs)	Sulfur oxidizers <i>Thiobacillus</i> Methylotrophs <i>Hyphomicrobium</i>
Oxic DMS transformers via DMSO	(DMS utilizers for sulfur source) Ammonia oxidizers <i>Nitrosococcus</i> Methanotrophs Algae	DMS utilizers for sulfur source <i>Rhodococcus</i> <i>Alcaligenes</i> <i>Acinetobacter</i> Ammonia oxidizers <i>Nitrosomonas</i> Heterotrophs <i>Pseudomonas</i>
Anoxic DMS transformers	Methanogens <i>Methanobolus</i> (<i>Methanococcoides</i>) (<i>Methanosarcina</i>) Phototrophs (<i>Thiocystis</i>) (<i>Rhodospirillum</i>) <i>Thiocapsa</i> <i>Rhodobacter</i> (Sulfate reducers)	Methanogens <i>Methanohalophilus</i> Sulfate reducers (<i>Desulfotomaculum</i>)

Items in parentheses are still uncertain

に対する収量ともに最も優れていた。

2.2. メチロトロフによる変換

de Zwart 等はオランダの汽水域より、DMS を炭素・エネルギー源として生育するメチロトロフの細菌を単離した。本菌は硫化水素を追加的なエネルギー源として利用できるが、硫化水素そのものに独立栄養的に生育することはできなかった。16 SrDNA の解析から、暫定的に *Methylophaga sulfidoformans* として報告した⁶⁾。最近、DDBJ 上に同一の著者らによって *Methylophaga marina*, *Methylophaga sulfidoformans*, *Methylophaga thalassica* の3種の DMS 酸化細菌の 16 SrDNA の塩基配列が登録されている。なお、これらの細菌が、*Hyphomicrobium* 属の細菌と同じ様に MT を経て DMS を利用しているかどうかについては言及されていない。

3. ジメチルスルホキシドへの好气的変換

海洋以外から分離された好気条件下での DMS から DMSO への変換に関与する微生物としては、脱硫細菌 (DMS を硫黄源として生育) の *Rhodococcus* 属・*Alcaligenes* 属・*Acinetobacter* 属の細菌、ピートバイオフィルターから単離された *Pseudomonas* 属の細菌、アンモニア酸化細菌の *Nitrosomonas* 属の細菌が報告されている。*Rhodococcus* sp. SY1 株はジベンゾチオフェンを硫黄源として生育する菌として単離され、DMS も硫黄源として利用可能である。代謝中間体から DMS も DMSO を經由して分解されているものと推定される²⁴⁾。*Alcaligenes* sp. E1, *Acinetobacter* sp. 20 B は DMS を硫黄源として生育する菌で、*Acinetobacter* sp. 20 B からは既に DMS を DMSO に酸化する DMS オキシゲナーゼの遺伝子が単離され、塩基配列が決定されている^{11,24)}。

Pseudomonas acidovorans DMR-11 株は DMS 分解のためのピートバイオフィルターから単離された菌である³⁵⁾。この菌は DMS を DMSO へ定量的に変換するが、それ以上分解することはできない。また、高濃度の DMSO の存在下では逆に DMSO から DMS への変換を行う。無細胞抽出液による DMS から DMSO への反応では補酵素として NADPH を必要とする。アンモニア酸化細菌 *Nitrosomonas europaea* の菌体懸濁液は DMS を DMSO へ変換することが可能であった¹³⁾。この場合、反応はこれ以上進まない。アンモニア酸化を行うアンモニアモノオキシゲナーゼは広い基質特異性を持ち、コメタボリズムによって DMS を酸化しているとされている。

海洋からは、DMS を硫黄源として利用できる細菌の単離の報告はあるが、詳しい解析は進んでいない。*P. acidovorans* DMR-11 株のような従属栄養細菌で DMS を DMSO に変換する菌の報告はない。海洋性アンモニア酸化細菌についてはやはり DMS の酸化が行われている。この他に海洋関連では、メタン資化性菌、光増感剤による光化学反応の関与によって DMS から DMSO への変換が行われることが見いだされている。

DMSO で反応が止まっている場合、DMSO は嫌気条件下でジメチルスルホキシドレダクターゼやトリメチルアミンオキシドレダクターゼなどの作用で再び DMS に還元されることになる^{22,33)}。海域においては、一般に DMSO の濃度の方が DMS の濃度より高く、その硫黄循環における意義は今後十分に検討を要するものと思われる。DMS を DMSO へ変換する反応は、海洋表層の DMS 濃度を減少させる方向に働くはずであり、それは大気への DMS の放出を減少させる方向に働くことになるものと考えられる。

3.1. DMS を硫黄源として生育する細菌

DMS を硫黄源として生育できる菌が広島湾より分離されており、菌学的性状より *Pseudomonas* 属に類縁と推定される。この菌は DMS 以外にも硫化ジェチルや二硫化ジメチルも硫黄源として生育可能であり、DMS を DMSO に変換する。

3.2. アンモニア酸化細菌

海洋性のアンモニア酸化細菌である *Nitrosococcus oceanus* に関しても非海洋性の *N. europaea* と

同様に DMS を DMSO に変換することが可能であった¹³⁾。アンモニアの存在下では *N. oceanus* のほうが *N. europaea* に比較して変換の速度が遅いが、アンモニアがない場合には逆であった。

3.3. メタン資化性菌

海洋から分離されたメタン資化性菌においても DMS を DMSO に変換することが認められた。メタン資化性菌のメタンモノオキシゲナーゼ (MMO) には可溶型のものと膜結合型のものがあることが知られているが、どちらの MMO を持つ菌でもほぼ同様の変換がみられた。反応機構については、まだ詳しい検討はなされていないが、MMO はアンモニアモノオキシゲナーゼに似ていて、やはり広い基質特異性を持つことから、そのコメタボリズムによって DMS を酸化している可能性が高いのものと考えられる。

3.4. 光増感剤による光化学反応

DMS は短波長の紫外線により分解を受けるが、可視光に関しては吸収がないため、そのままでは比較的安定である。しかし、ある種の色素等の微量の光増感剤の存在により、可視光によって速やかに酸化を受けるようになる。こうした光増感剤による反応は、下記のような 2 種の反応機構で表される¹⁾。

Type (I)

Type (II)

(Ps: 光増感剤 $O_2\Delta_g$: 一重項酸素)

すなわち、光増感剤が光エネルギーによって励起され、直接に基質を酸化するか、励起された光増感剤が一重項酸素を生成し、それが基質を酸化するという機構である。どちらの機構によるかは基質濃度などによって決まる。この機構により、DMS はほぼ化学量論的に DMSO に酸化される。藻類をはじめ植物の持つ物質の中にこうした光増感作用をもつものがあることが明らかとなった^{8,9)}。生体内に存在する光増感剤の作用は、一般には生体に備わっている防護機構によって抑えられていると考えられているが、それが何らかの形で体外に出た場合に DMS の光酸化を行うことになるものと考えられる。

4. 嫌気的変換・分解

海洋以外の試料からは、エジプトのアルカリ塩湖から *Methanohalophilus zhilinae*²¹⁾、アメリカのアルカリ塩湖から *Methanohalophilus oregonense*²⁰⁾と命名された2種の好アルカリ性・好(耐)塩性の嫌気的に DMS を分解して生育するメタン生成細菌が単離された。また、*Desulfotomaculum* 属と思われる DMS 分解能を待った好熱性硫酸還元菌も単離されている²⁸⁾。

一方、海洋関連では、同様のメタン生成細菌の他、光合成細菌によっても DMS の変換・分解がおこることが知られている。また、硫酸還元菌の作用による分解も示唆されている。

4.1. メタン生成細菌

嫌気的条件下で DMS からメタンを生成する細菌として *Methanobacillus* *siciliae* HI350(メキシコ湾の油井)²³⁾, *M. siciliae* T4/M(海底泥)²³⁾, *Methanococcoides* 属様の GS-16 株(塩性湿地泥)¹⁹⁾, *Methanosarcina* 属様の MPT4 株(塩性湿地泥)⁷⁾ が単離されている(括弧内は単離源)。これらの菌はいずれも DMS, メタノール, トリメチルアミンなどを基質として生育できるが、蟻酸、水素は利用できない。酢酸, MT については MPT4 株は利用できるが, GS-16 株は利用できない。*M. siciliae* は酢酸は利用できない。また、二酸化ジメチルについては MPT4 株, GS-16 株ともに利用できない。DMS の代謝に関しては、

の反応式が推定されている。また、経路としては MT を経由することが推定されている。

4.2. 光合成細菌

最初に DMS を変換できる光合成細菌として単離されたのは紅色硫黄細菌の *Thiocystis* 属と紅色非硫黄細菌の *Rhodospirillum* 属と推定される菌であった³⁴⁾。両株とも H₂S の存在下で DMS の変換を行い、*Thiocystis* 属様の株ではほぼ定量的に DMS を DMSO に変換することが可能であった。その後、紅色硫黄細菌の *Thiocapsa roseopersicina* が単離された³⁰⁾。この株は H₂S の非存在下で DMS を電子供与体として光の存在下で増殖することができ、やはり DMS から DMSO を定量的に生成した。還元力と硫黄の量比から

の反応が起こっているものと推定されている。さらに、*Rhodobacter sulfidophilus* も同様の菌として単離され、DMS の酸化に関与する酵素はペリプラズマに存在し、DMSO レダクターゼとは別の酵素であることが確認された¹⁰⁾。

4.3. 硫酸還元菌

阻害剤などを用いた研究によって、塩性湿地の底泥中では、生成された DMS はメタン生産菌のみでなく、硫酸還元菌によっても分解されていることが推定されている。DMS 濃度が 10 μM 以下の時は、80% 以上の DMS 分解が硫酸還元と関与しているとされている¹⁷⁾。

5. おわりに

以上のように海洋における DMS の変換・分解には、多種多様な微生物が関与している。それらの多くは近年明らかになってきたものであり、その個々の代謝に関しては未解明なものも多く、今後の研究に興味を持たれる。また、これ以外の他の微生物の関与を示唆する結果も得られている。さらに、実際の海域でそれらの微生物がどう分布し、どう DMS の変換・分解に関わっているのかについては、今後の課題といえるであろう。

文 献

- 1) Brimblecombe, P. and D. Shooter. 1986. Photo-oxidation of dimethylsulphide in aqueous solution. *Mar. Chem.* **19**: 343-353.
- 2) Charlson, R. J., J. E. Lovelock, M. O. Andreae and S. G. Warren. 1987. Ocean phytoplankton, atmospheric sulphur, cloud albedo and climate. *Nature* **326**: 655-661.
- 3) Cho, K. S., M. Hirai and M. Shoda. 1991. Degradation characteristics of hydrogen sulfide, methanethiol, dimethyl sulfide and dimethyl disulfide by *Thiobacillus thioparus* DW44 isolated from peat biofilter. *J. Ferment. Bioeng.* **71**: 384-389.
- 4) Cooper, W. J. and P. A. Matrai. 1989. Distribution of dimethyl sulfide in the oceans: a review. in "Biogenic Sulfur in the Environment" ed. by E. S. Saltzman and W. J. Cooper. American Chemical Society, Washington, DC. pp. 140-151.
- 5) De Bont, J. A. M., J. P. van Dijken and W. Harder. 1981. Dimethyl sulphoxide and dimethyl sulphide as a carbon, sulphur and energy source for

- growth of *Hyphomicrobium* S. J. Gen. Microbiol. **127**: 315–323.
- 6) de Zwart, J. M. M. and J. G. Kuenen. 1996. Aerobic DMS degradation in microbial mats. in "Biological and Environmental Chemistry of DMSP and Related Sulfonium Compounds" ed. by R. P. Kiene, P. T. Visscher, M. D. Keller and G. O. Kirst. Plenum Press, New York and London. pp. 413–426.
 - 7) Finster, K., Y. Tanimoto and F. Bak. 1992. Fermentation of methanethiol and dimethylsulfide by a newly isolated methanogenic bacterium. Arch. Microbiol. **157**: 425–430.
 - 8) Fuse, H., O. Takimura, K. Kamimura, K. Murakami and Y. Yamaoka. 1997. Oxidation of dimethyl sulfide by plant pigments. J. Mar. Biotechnol. **5**: 158–161.
 - 9) Fuse, H., O. Takimura, K. Kamimura, K. Murakami, Y. Yamaoka and Y. Murooka. 1995. Transformation of dimethyl sulfide and related compounds by cultures and cell extracts of marine phytoplankton. Biosci. Biotech. Biochem. **59**: 1773–1775.
 - 10) Hanlon, S. P., R. A. Holt, G. R. Moore and A. G. McEwan. 1994. Isolation and characterization of a strain of *Rhodobacter sulfidophilus*: a bacterium which grows autotrophically with dimethylsulphide as electron donor. Microbiology **140**: 1953–1958.
 - 11) Horinouchi, M., K. Kasuga, H. Nojiri, H. Yamane and T. Omori. 1997. Cloning and characterization of genes encoding an enzyme which oxidizes dimethyl sulfide in *Acinetobacter* sp. Strain 20 B. FEMS Microbiol. Lett. **155**: 99–105.
 - 12) 飯田 遙, 中村 弘二, 徳永 俊夫. 1985. 海藻中のジメチルサルファイドおよびジメチル- β -プロピオチンについて. 日本水産学会誌. **51**: 1145–1150.
 - 13) Juliette, L. Y., M. R. Hyman and D. J. Arp. 1993. Inhibition of ammonia oxidation in *Nitrosomonas europaea* by sulfur compounds: thioethers are oxidized to sulfoxides by ammonia monooxygenase. Appl. Environ. Microbiol. **59**: 3718–3727.
 - 14) Kanagawa, T. and D. P. Kelly. 1986. Breakdown of dimethyl sulphide by mixed cultures and by *Thiobacillus thioparus*. FEMS Microbiol. Lett. **34**: 13–19.
 - 15) Keller, M. D., W. K. Bellows and R. R. L. Guillard. 1989. Dimethyl sulfide production in marine phytoplankton. in "Biogenic Sulfur in the Environment" ed. by E. S. Saltzman and W. J. Cooper. American Chemical Society, Washington, DC. pp. 167–182.
 - 16) Kelly, D. P. 1988. Oxidation of sulphur compounds. Symp. Soc. Gen. Microbiol. **42**: 65–98.
 - 17) Kiene, R. P. and P. T. Visscher. 1987. Production and fate of methylated sulfur compounds from methionine and dimethylsulfoniopropionate in anoxic salt marsh sediments. Appl. Environ. Microbiol. **53**: 2426–2434.
 - 18) Kiene, R. P. and T. S. Bates. 1990. Biological removal of dimethyl sulfide from sea water. Nature **345**: 702–705.
 - 19) Kiene, R. P., R. S. Oremland, A. Catena, L. G. Miller and D. G. Capone. 1986. Metabolism of reduced methylated sulfur compounds in anaerobic sediments and by a pure culture of an estuarine methanogen. Appl. Environ. Microbiol. **52**: 1037–1045.
 - 20) Liu, Y., D. R. Boone and C. Choy. 1990. *Methanohalophilus oregonense* sp. nov., an methylotrophic methanogen from an alkaline, saline aquifer. Int. J. Syst. Bacteriol. **40**: 111–116.
 - 21) Mathrani, I. M., D. R. Boone, R. A. Mah, G. E. Fox and P. P. Lau. 1988. *Methanohalophilus zhilinae* sp. nov., an alkaliphilic, halophilic, methylotrophic methanogen. Int. J. Syst. Bacteriol. **38**: 139–142.
 - 22) McEwan, A. G., H. G. Wetzstein, O. Meyer, J. B. Jackson and S. J. Ferguson. 1987. The periplasmic nitrate reductase of *Rhodobacter capsulatus*; purification, characterization and distinction from a single reductase for trimethylamine-N-oxide, dimethylsulphoxide and chlorate. Arch. Microbiol. **147**: 340–345.
 - 23) Ni, S. and D. R. Boone. 1991. Isolation and characterization of a dimethyl sulfide-degrading methanogen, *Methanobus siciliae* HI350, from an oil well, characterization of *M. siciliae* T4/MT, and emendation of *M. siciliae*. Int. J. Syst. Bacteriol. **41**: 410–416.
 - 24) Omori, T., Y. Saiki, K. Kasuga and T. Kodama. 1995. Desulfurization of alkyl and aromatic sulfides and sulfonates by dibenzothiophene-desulfurizing *Rhodococcus* sp. strain SY1. Biosci. Biotech. Biochem. **59**: 1195–1198.
 - 25) Schwartz, S. E. 1988. Are global cloud albedo and climate controlled by marine phytoplankton? Nature **336**: 441–445.
 - 26) Smith, N. A. and D. P. Kelly. 1988. Isolation and physiological characterization of autotrophic sulphur bacteria oxidizing dimethyl disulphide as sole source of energy. J. Gen. Microbiol. **134**: 1407–1417.
 - 27) Suylen, G. M. H. and J. G. Kuenen. 1986. Chemostat enrichment and isolation of *Hyphomicrobium* EG. Antonie van Leeuwenhoek **52**: 281–293.
 - 28) Tanimoto Y. and F. Bak. 1994. Anaerobic degradation of methylmercaptan and dimethyl sulfide by newly isolated thermophilic sulfate-reducing bacteria. Appl. Environ. Microbiol. **60**: 2450–2455.
 - 29) 内田有恆. 1995. 硫化ジメチルの分布とその生

- 合成. “微生物のガス代謝と地球環境 (微生物の生態20)”. 松本聰編. 学会出版センター. pp. 145-163.
- 30) Visscher P. T. and H. van Gernerden. 1991. Photoautotrophic growth of *Thiocapsa roseopersicina* on dimethyl sulfide. FEMS Microbiol. Lett. **81**: 247-250.
- 31) Vissher, P. T. and B. F. Taylor. 1993. A new mechanism for the aerobic catabolism of dimethyl sulfide. Appl. Environ. Microbiol. **59**: 3784-3789.
- 32) Vissher, P. T. and B. F. Taylor. 1993. Aerobic and anaerobic degradation of a range of alkyl sulfides by a denitrifying marine bacterium. Appl. Environ. Microbiol. **59**: 4083-4089.
- 33) Weiner, J. H., D. P. MacIssac, R. E. Bishop and P. T. Bilous. 1988. Purification and properties of *Escherichia coli* dimethyl sulfoxide reductase, an iron-sulfur molybdoenzyme with broad substrate specificity. J. Bacteriol. **170**: 1505-1510.
- 34) Zeyer, J., P. Eicher, S. G. Wakeham and R. P. Schwarzenbach. 1987. Oxidation of dimethyl sulfide to dimethyl sulfoxide by phototrophic purple bacteria. Appl. Environ. Microbiol. **53**: 2026-2032.
- 35) Zhang, L., I. Kuniyoshi, M. Hirai and M. Shoda. 1991. Oxidation of dimethyl sulfide by *Pseudomonas acidovorans* DMR-11 isolated from peat biofilter. Biotechnol. Lett. **13**: 223-228.
- 36) Zhang, L., M. Hirai and M. Shoda. 1991. Removal characteristics of dimethyl sulfide, methanethiol and hydrogen sulfide by *Hyphomicrobium* sp. I55 isolated from peat biofilter. J. Ferment. Bioeng. **72**: 392-396.
- 37) Zhuang, G., Z. Yi, R. A. Duce and P. R. Brown. 1992. Link between iron and sulphur cycles suggested by detection of Fe (II) in remote marine aerosols. Nature **355**: 537-539.