

## DIE VORZEITLICHEN SPALTPILZE UND IHRE LEBENSSPUREN.

Sammelreferat

von

**JULIUS PIA**

(Wien).

(Eingelangt am 16. März 1928.)

Das Vorkommen fossiler Bakterien wird vielfach mit — wie wir noch sehen werden, vielleicht etwas übertriebenen — Zweifeln angeführt. Jedenfalls bieten diese winzigen Körper dem Paläontologen nur selten bezeichnende Merkmale, die einen näheren Vergleich mit lebenden Formen ermöglichen. Dagegen hegt man mit Recht die Überzeugung, daß die Spaltpilze auch in der Vorzeit wichtige geologische Wirkungen hervorgebracht haben, wie wir dies ja heute allenthalben beobachten. (Vergl. etwa WALTHER, S. 621.) Es müßte deshalb möglich sein, aus diesen Wirkungen auf eine reichliche Entwicklung bestimmter physiologischer Bakteriengruppen im Absatzraum gewisser Schichten zu schließen. In der Art ihres Stoffwechsels weisen die Spaltpilze ja eine Mannigfaltigkeit auf, die von keiner anderen Organismengruppe auch nur annähernd erreicht wird. (Vergl. beispielsweise die vorzügliche Zusammenstellung bei BENECKE.)

Der Zweck der vorliegenden Übersicht ist, aus dem Schrifttum die wichtigsten Fälle zusammenzutragen, in denen man die Lebensspuren oder die fossilen Reste von Bakterien der Vorzeit zu erkennen geglaubt hat. Vollständigkeit ist bei einem solchen Unternehmen selbstverständlich nicht zu erreichen. Immerhin hoffe ich, über ältere ähnliche Versuche (GLOCK) einen gewissen Fortschritt erzielt zu haben. Meine eigene Zusammenfassung in HIRMERS Lehrbuch ist wegen des beschränkten Raumes wohl allzu knapp ausgefallen. Meine ältere Darstellung der gesteinsbildenden Spaltpilze (PIA, 1926) wird gerade den fossilen Vorkommnissen zu wenig gerecht, wie auch ein Referent angedeutet hat (DREVERMANN). ANDRÉE (1925) beschäftigt sich ebenfalls vorwiegend mit der geologischen Tätigkeit der heute lebenden Spaltpilze.

Ich habe mich im folgenden nicht ausschließlich darauf beschränkt, Arbeiten über fossile Bakterien anzuführen, sondern habe auch neuere Mitteilungen über rezente aufgenommen, die mir für das Verständnis der behandelten geologischen Vorgänge nützlich schienen und vielleicht noch nicht allgemein bekannt sind. Von einer Besprechung der eigentlichen sogenannten Bodenbakterien, wie der so wichtigen Stickstoffbakterien und anderer, habe ich im allgemeinen abgesehen. Zwar müssen wir aus biologischen Gründen annehmen, daß diese auch in der geologischen Vorzeit ähnlich wie heute tätig waren. Bestimmte Nachweise dafür in den Gesteinen selbst scheinen

Geol.B.-A. Wien



0 000001 156522

aber nicht beobachtet worden zu sein. Eine Ausnahme machen nur die Humusbakterien in fossilen Pflanzenresten (siehe 4. Abschnitt).

Daß ich diese schon vor zwei Jahren begonnene Übersicht trotz widriger Umstände (langer Krankheit) jetzt abschließen konnte, verdanke ich nur der aufopfernden Hilfe aller meiner Amtsgenossen von der Geologischen Abteilung des Naturhistorischen Museums in Wien, sowohl der „akademischen“ als der „nichtakademischen“. Es sei ihnen auch an dieser Stelle mein aufrichtiger, herzlicher Dank ausgesprochen. Ebenso allen anderen Freunden und Kollegen, die mich beim Beschaffen der einschlägigen Schriften unterstützt haben. Sollten sich trotz dieser Unterstützung Ungenauigkeiten in meine Arbeit eingeschlichen haben, so bitte ich den Leser, dies mit den erwähnten Schwierigkeiten zu entschuldigen.

Wie sich aus den einleitenden Betrachtungen ergibt, wird es am besten sein, unseren Gegenstand nach biologischen Gesichtspunkten zu gliedern.

### 1. Eisenbakterien (und Manganbakterien).

Es scheint sicher, daß ein sehr großer Teil der Eisenerze als solche sedimentiert worden ist. Nun können sich derartige Absätze allerdings auch auf rein chemischem Weg bilden. Für die rezenten Seerze beispielsweise wird ziemlich allgemein eine anorganische Entstehung angenommen. Die meisten Forscher neigen aber dazu, Lebewesen bei der Bildung der sedimentären Eisenerzlager eine wichtige Rolle zuzuerkennen. So etwa HARDER, während ELLIS (1915) dem allerdings widerspricht. Zweifellos kommen Bakterien als eisenerzbildende Organismen am meisten (wenn auch nicht ausschließlich) in Betracht. Dann hätten wir also sehr reichliche Lebensspuren dieser niedrigsten Pflanzen in den verschiedensten Formationen. Aber auch der direkte Nachweis ihrer fossilen Reste ist mehrfach versucht worden.

In Hornsteinen der oberhuronischen Biwabikschichten, die die großartigen Eisenerzlager am Westende des Lake Superior enthalten, finden sich Formen, die teils mit Bazillen, teils mit *Chlamydothrix* verglichen werden (GRUNER). HAYES scheint sich nicht klar darüber zu sein, ob die von ihm in den ordovizischen Eisenerzen von Neufundland beobachteten fädigen Reste auf bohrende Algen oder auf eisenfällende Bakterien zu beziehen sind. (Vergl. bes. S. 74.) Die jurassischen Eisenoolithe Lothringens und mehrere andere mesozoische Eisenerze Deutschlands und Frankreichs enthalten kleine, etwa 10–12  $\mu$  lange Stäbchen, die an Bazillen erinnern (BLEICHER). Aus den Ölschiefern der eozänen Green-River-Formation Nordamerikas werden fädige Bakterien ähnlich *Crenothrix* angegeben (WINCHESTER nach von DAVIS hinterlassenen Notizen), ohne daß allerdings von einer stärkeren Eisenfällung die Rede wäre. Im marinen Miozän des südostrussischen Gouvernements Samara wurde durch Doss Strukturen beobachtet, die sich auf das engste an die rezente *Gallionella ferruginea* anschließen. Nach neuen, von der bisherigen Meinung abweichenden Angaben sollen Eisenbakterien ja auch im Meerwasser leben können (NORTH und BRIDENSTINE). Die systematische Stellung von *Gallionella* ist übrigens nicht geklärt. Neuerdings wird behauptet, daß es sich nicht um Bakterienfäden, sondern um Stiele von Flagellaten handelt (CHOLODNY, MOLISCH, 1925 a). Dem steht allerdings die Angabe entgegen, daß junge Fäden deutlich in Zellen gegliedert seien (KOLKWITZ).

Systematisch und biologisch von den eigentlichen Eisenbakterien verschieden ist der durch BARGAGLI-PETRUCCI beschriebene *Bacillus ferrigenus*. Er hat die Fähigkeit, organische und weniger rasch auch anorganische Eisensalze zu oxydieren, wobei das Eisen in Form von Hydroxyd ( $\text{Fe}_2[\text{OH}]_6\text{H}_2\text{O}$ ) außerhalb der Bakterienkolonien abgesetzt wird. Auf diese Art entstehen in den warmen, borsäurehaltigen Quellen Toskanas Eisenocherüberzüge auf Algen. Der in demselben Gebiet gefundene Lagonit ist wahrscheinlich gleicher Herkunft. Man hielt ihn früher für ein Eisenborat ( $2\text{FeB}_3\text{O}_6 + 3\text{H}_2\text{O}$ ). Er ist aber nur eine Mischung von Eisenhydroxyd und Borsäure. Manchmal enthält er noch erkennbare Bakterienketten. Echte Eisenbakterien fehlen diesen Wässern, vielleicht wegen ihrer sauren Reaktion. Schließlich vermutet BARGAGLI-PETRUCCI (1915, S. 632), daß die *Terra di Siena* durch ähnliche Spaltpilze gebildet sei.

Anschließend an die Eisenbakterien sei kurz der Manganfällung durch Spaltpilze gedacht. THIEL hat eine vorläufige Übersicht über sie gegeben. Er fand zunächst, daß sulfatreduzierende Bakterien (siehe nächsten Abschnitt) ebenso wie Eisen auch Mangan aus verschiedenen anorganischen und organischen Verbindungen in unlöslicher Form ausfällen. Es handelt sich wohl zunächst um Schwefelmangan. Solche Formen wurden auch in marinen Schlammen nachgewiesen. Eine Reihe echter Eisenbakterien können ihre Scheiden statt mit Eisenocher auch mit Manganocher überziehen, was bei der nahen chemischen Verwandtschaft der beiden Metalle nicht verwunderlich ist. HOK (1926) ist geneigt, kleine Manganperoxydkonkretionen in jungtertiären Kalken der Insel Rotti auf Manganbakterien zurückzuführen.

### 2. Schwefelbakterien (und sulfatreduzierende Bakterien).

Der Stand unserer Kenntnis über die heute lebenden Schwefelbakterien ist bei BAVENDAMM zusammengefaßt. Wichtige Ergänzungen bezüglich der Morphologie, Biologie und besonders der geologischen Tätigkeit enthalten vor allem die Veröffentlichungen von ELLIS. Allerdings scheinen mir einzelne seiner physiologischen Ergebnisse, die mit älteren Angaben in Widerspruch stehen, einer weiteren Prüfung zu bedürfen. So wenn er *Beggiatoa* und andere Gattungen für heterotroph erklärt (1925, 1926). Sie sollen nach ELLIS nur in Wasser vorkommen, das mit organischen Stoffen verunreinigt ist. Der Schwefel in ihnen wäre nicht als Reservestoff aufzufassen. Er würde bei Nahrungsmangel nicht verbraucht, sondern ausgestoßen. Dem gegenüber scheint die ältere Ansicht von der autotrophen Ernährung vieler Schwefelbakterien, wie sie etwa bei BENECKE (S. 379) zusammengefaßt ist, doch durch zu viele sichere Versuche gestützt zu sein, als daß man sie einfach beiseite schieben könnte.

Es sei hier noch bemerkt, daß wir es in diesem Abschnitt neben den eigentlichen Schwefelbakterien vielfach mit den sogenannten sulfatreduzierenden oder desulfurierenden Spaltpilzen zu tun haben werden. (Vergl. über sie etwa HUNT, S. 562, DÜGGELI, S. 8, BENECKE, S. 371.)

WEST und GRIFFITHS haben unter dem Namen *Hillhousia* Bakterien beschrieben, die außer Schwefel auch Kalziumkarbonat — zunächst in kolloidaler Form — in ihrem Körper aufspeichern. Das könnte geologisch von

Bedeutung sein. Nach BAVENDAMM, S. 109, würde die Gattung richtig *Achromatium* heißen. (Vergl. auch GICKLHORNS *Chromatium Linsbaueri*.)

Mehrere der in der Gegenwart durch desulfurierende Bakterien gebildeten Sedimente, wie die des Schwarzen Meeres, sind zu allgemein bekannt, als daß sie hier noch einmal besprochen werden müßten. (Vergl. etwa PIA, 1926, S. 15—18.) Ergänzend sei erwähnt, daß nach ELLIS (1925) die schwarzen Sande der Clydemündung bei Glasgow durch FeS gefärbt sind. Der Schwefel stammt von einem noch nicht der Art nach bestimmten Bazillus, der aus organischen Stoffen H<sub>2</sub>S frei macht. Die Bänderung im Sediment des Bodensees wird von HUMMEL (S. 39 und 45) auf die Tätigkeit von Schwefelwasserstoff bildenden Bakterien zurückgeführt, die in einem bestimmten Abstand von der Schlammoberfläche die günstigsten Lebensbedingungen finden. Hier wird dann Schwefeleisen erzeugt. Auf die Wichtigkeit der durch Schwefelbakterien gebildeten Schwefelsäure für die Verwitterung haben BLANCK u. a. wiederholt hingewiesen.

Fossile Reste von fädigen Schwefelbakterien selbst finde ich nur an einer einzigen Stelle erwähnt. HARZ sah im miozänen Dysodil des Rieses bei Nördlingen (Bayern) Zellfäden, die er mit *Beggiatoa* oder „*Leptothrix*“ vergleicht. Leider werden sie nicht abgebildet oder näher beschrieben. (HARZ, S. 73.)

Für die viel erörterte Frage nach der Entstehung der süditalienischen und sizilischen Schwefellager wurde von mehreren Seiten auf die Tätigkeit von Schwefelbakterien hingewiesen.

BARGAGLI-PETRUCCI (1915) denkt auf Grund seiner 1914 mitgeteilten Versuche vorwiegend an Formen ähnlichem *Bacillus ferrigenus* (vergl. oben). Sie können Schwefelwasserstoff zu Wasser und Schwefel oxydieren, haben aber nicht die Fähigkeit der echten Schwefelbakterien, auch den Schwefel (der sich außerhalb ihres Körpers bildet) weiter zu verbrennen. Über die Herkunft des Schwefelwasserstoffes spricht er sich nicht entscheidend aus. Er hält sowohl vulkanische Aushauchungen, als Zersetzung von Gips, als auch Fäulnis von toten Organismen, besonders Diatomeen, für möglich. Der Umstand, daß die Schwefellager Italiens fast immer von Diatomeenabsätzen unterlagert sind, scheint dafür zu sprechen, daß diese Algenansammlungen in irgendeiner Weise für den Beginn der Bakterienwucherung günstig waren. Die feine Bänderung von Schwefel und Kalk, die man oft beobachtet, könnte durch jahreszeitlichen Wechsel der Bakterienflora erklärt werden.

Im selben Jahre wie BARGAGLI-PETRUCCI hat HUNT eine ganz vorzügliche Arbeit über die Frage der Entstehung der sizilischen Schwefellagerstätten geliefert. Auf seine Einteilung der Schwefelabsätze im allgemeinen, seine schöne Übersicht der Lagerungsverhältnisse in Sizilien und der älteren Erklärungsversuche kann hier nur hingewiesen werden. Die Hauptpunkte seiner Theorie sind folgende: Daß der Schwefel aus der teilweisen Oxydation von Schwefelwasserstoff durch den Sauerstoff der Luft in mehr oder weniger abgeschlossenen Wasserbecken entstanden ist, wird als gegeben angenommen. Die Herkunft des Schwefelwasserstoffes war aber bisher meist in unbefriedigender Weise durch postvulkanische Vorgänge oder durch Umsetzungen, die hohe Temperaturen erfordern, erklärt worden. HUNT stellt sich nun vor, daß der H<sub>2</sub>S zum kleineren Teil durch Fäulnis organischer

Stoffe, vorwiegend aber durch reduzierende Bakterien aus den Sulfaten des Meerwassers gebildet wurde. Beim Freimachen des Schwefels können Schwefelbakterien mitgeholfen haben. Chemische Überlegungen, deren Wiedergabe hier zu weit führen würde, lassen es verständlich erscheinen, daß bei diesen Vorgängen auch der mit dem Schwefel zusammen auftretende Kalk gefällt wurde. Die schon erwähnte häufige Anordnung des Schwefels in reineren, den Schichten parallelen Bändern wird, anders als bei BARGAGLI-PETRUCCI, durch Bildung von Polysulfiden und deren periodischen raschen Zerfall bei Überschuß von Schwefelwasserstoff erklärt. (Es könnte sich wohl auch darin ein Einfluß der Jahreszeiten aussprechen. Vielleicht spielt aber bei der ganzen Erscheinung Umlagerung infolge Lösung des Schwefels in Erdölen eine größere Rolle, als die besprochenen Arbeiten annehmen.) Das Aufhören der Schwefelbildung beim Beginn des Absatzes der hangenden Gipse würde mit dem Absterben der Bakterien bei zu starker Salzkonzentration zusammenhängen. (Kleine reine Schwefellinsen im Gips werden wohl mit Recht als sekundär aufgefaßt.) Der Unterschied zwischen den Ausführungen HUNTS und BARGAGLI-PETRUCCIS liegt hauptsächlich darin, daß jener mehr die Tätigkeit der Bakterien bei der Bildung des Schwefelwasserstoffes, dieser aber diejenige bei seiner Zerlegung betont. In den Grundzügen stimmen die beiden wohl unabhängig von einander entstandenen Theorien jedoch überein. Die des Amerikaners ist in manchen Einzelheiten besser durchgearbeitet. Doch scheint mir, daß sie durch BARGAGLI-PETRUCCIS Hinweise auf das regelmäßige Vorkommen von Tripel im Liegenden der Schwefelschichten (primäre Vergiftung des Tiefenwassers, die die Wucherung anaerobiontischer Spaltpilze begünstigte) und auf die eigentümliche Tätigkeit des *Bacillus ferrigenus* in wertvoller Weise ergänzt werden könnte. Sie dürfte dann infolge der Möglichkeit, eine ganze Reihe von Eigenschaften der sizilischen Schwefellager durch heute noch beobachtbare Vorgänge zu erklären, ein gutes Beispiel einer wohl begründeten geologischen Theorie sein.

Die wahrscheinlich ebenfalls in diesem Zusammenhang wichtigen Arbeiten von GATTO und INGRIA sind mir leider nicht zugänglich.

Zu erwägen wäre, ob in Wasserbecken, die Schwefelbakterien und gelöste Karbonate, aber keine sulfatreduzierenden Bakterien enthalten, nicht auch Gips abgesetzt werden kann.

Sehr eigentümlich ist die vermutete Bildung von Kaolin durch Schwefelbakterien oder verwandte Formen (LOGAN, WINCHELL). Im Karbon (und in der Kreide?) von Indiana kommen Kaolinbänke vor, die den Schichten an einer Transgressionsfläche oder in deren Nähe regelmäßig eingelagert sind. Vulkanische Erscheinungen fehlen dem Gebiet. LOGAN stellt sich vor, daß der Kaolin aus pyritführenden Schiefen durch bakterielle Einwirkung hervorgegangen ist. Versuche mit *Beggiatoa*-ähnlichen Formen unterstützen diese Meinung. Die Tätigkeit der Bakterien wäre eine mannigfaltige gewesen. Zunächst sollen sie bei der Entstehung von Schwefelsäure mitwirken. Vielleicht bilden sie aus gelöstem Eisensulfat (Eisenvitriol) und Aluminiumsulfat (Alaun) Halotrichit (Eisenaluminiumsulfat), der sich mit Kieselsäure zu Kaolin umsetzt. Schließlich sollen sie aber auch Kaolin selbst fällen, und zwar sowohl außerhalb als innerhalb der Zellen. Die Ergebnisse müßten wohl nachgeprüft werden, da weder mit Lösungen von genau bekannter Zusammensetzung noch mit Reinkulturen gearbeitet wurde. Vergl.

zur Frage der Beteiligung von Bakterien an der Kaolinbildung auch BLANCK und RIESER, besonders S. 35 und 47, deren Untersuchungen sich allerdings in einer ganz anderen Richtung bewegen als die LOGANS und ein im wesentlichen verneinendes Ergebnis geliefert haben.

DOSS hat mit recht überzeugenden Gründen dargelegt, daß die Bildung sedimentärer Schwefelkieslagerstätten nur unter Mitwirkung von desulfurierenden Bakterien und Schwefelbakterien möglich ist. Verschiedene ältere Sedimente, wie die Posidionenschiefer des Jura, der Kupferschiefer des deutschen Perm und faziell entsprechende paläozoische Absätze Nordamerikas stammen wahrscheinlich aus Meeresbecken mit ähnlichen biologischen Verhältnissen wie das heutige Schwarze Meer (POMPECKJ, SCHUCHERT, TRASK). Für den Kupferschiefer hat SCHNEIDERHÖHN die Rolle der Bakterien besonders klar entwickelt. Am wichtigsten waren die desulfurierenden Bakterien. Der von ihnen erzeugte Schwefelwasserstoff wurde zum größten Teil zur Ausfällung von Cu- und Fe-Sulfidgelen verbraucht. Etwas diffundierte aber nach oben und diente hier Schwefelbakterien zur Nahrung. Verbesserte optische Verfahren machten es möglich, diese Schwefelbakterien in vererztem Zustand ziemlich sicher nachzuweisen. Auch im liassischen Posidionenschiefer wurden sie gefunden. Die ursprünglich in ihrem Körper vorhandenen Schwefeltröpfchen sind in Kupferkies bzw. Schwefelkies verwandelt, offenbar sehr rasch nach dem Tode, da sie sonst nicht erhalten wären. Bemerkenswert ist, daß nach geologischen Schätzungen der Gehalt des Kupferschiefermeeres an Metallsalzen gerade von jener Größenordnung war, die auf Spaltpilze nicht giftig wirkt, sondern ihr Wachstum sogar anregt.

BASTIN hat sich besonders mit der Tätigkeit sulfatreduzierender Bakterien bei der Entstehung der sulfatischen Blei- und Zinkerze des Mississippitales, an der Grenze zwischen Missouri, Kansas und Oklahoma, beschäftigt. Er stellt sich vor, daß hier zwei Grundwasserkörper zusammentrafen. Ein Strom kam vom „Ozarkian Uplift“ herab. Er führte reichlich Sulfate und die gelösten Metalle (als Chloride, Karbonate o. dgl.). Das Grundwasser in der Tiefe dagegen war salzig und reich an sulfatreduzierenden Bakterien, die Schwefelwasserstoff bildeten. Ihre Energiequelle wären die hier vorhandenen Bitumina gewesen. Sie lebten anaërobiontisch. Der Schwefelwasserstoff fällte die gelösten Metalle aus. Die Vorgänge sind ähnlich wie die für den Kupferschiefer angenommenen, hätten sich hier aber im Grundwasser, nicht in einem offenen Wasserbecken abgespielt.

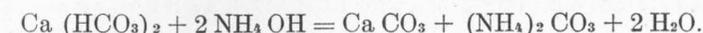
Es sei noch daran erinnert, daß die durch die Schwefelbakterien erzeugte Schwefelsäure unter sonst geeigneten Umständen kalkige Schalen rasch auflöst. Wenn wir in dunklen, pyritführenden Juraschiefern von Mariatal bei Preßburg an der Donau die Fossilien nur als schattenhafte Abdrücke ohne Spur einer erhaltenen Schale finden (SCHAFFER), wird dies wohl auf die Tätigkeit solcher Bakterien zurückzuführen sein. In der Gegenwart wurde dieser Vorgang bekanntlich an der Küste des Golf du Lion, in der Lagune von Thau bei Cette beobachtet. (SUDRY; ANDRÉE, 1920, S. 112.)

### 3. Kalkbakterien.

Wohl über keine Gruppe gesteinsbildender Spaltpilze ist in den letzten Jahren so viel verhandelt worden wie über die kalkfällenden Bakterien. Es

würde viel zu weit führen, alle einschlägigen Veröffentlichungen hier zu besprechen. Wir besitzen auch eine Anzahl von Zusammenstellungen darüber (ANDRÉE, 1915, GLOCK, WETZEL, 1923). Nur die wichtigsten Linien des wissenschaftlichen Streites sollen hervorgehoben werden. Die wichtigste Vorfrage, nach dem Kalkgehalt des Meerwassers, ist scheinbar immer noch nicht vollkommen gelöst. Die jüngste deutsche Expedition fand das Wasser an keiner Stelle des Südatlantischen Ozeans mit Kalk gesättigt, so daß rein anorganische Kalkfällung im Meer wenig wahrscheinlich ist (PRATJE, S. 201).

Gelegentliche Beobachtungen über Kalkfällung durch Spaltpilze finden sich vielfach im Schrifttum verstreut (NADSON, GICKLHORN, WEST und GRIFFITHS usw.). Die Aufmerksamkeit der Geologen wurde auf diese Verhältnisse aber erst durch die Arbeiten des zu früh verstorbenen DREW gelenkt. Er gelangte zu der Überzeugung, daß denitrifizierende Bakterien in den warmen Meeren eine geologisch wichtige Rolle als Kalkbildner spielen. Besonders glaubte er eine Art, *Pseudomonas calcis*, herausheben zu müssen. KELLERMAN hat (teilweise zusammen mit SMITH) diese Form in morphologischer und chemischer Hinsicht näher untersucht. Der Vorgang bei der Kalkbildung wäre nach ihm etwa folgendermaßen darzustellen:



Wird das Kalzium nicht als Bikarbonat, sondern als Sulfat geboten, so hätten wir die bekannte Formel:



wobei angenommen ist, daß das Ammoniak schon mit durch die Atmung gebildeter Kohlensäure verbunden ist.

Die so gewonnenen Erkenntnisse schienen nun die Entstehung vieler bisher rätselhafter Kalke zu erklären. Dieser Weg wurde von einer großen Reihe von Forschern beschritten. Wir nennen nur VAUGHAN, HOK, KLÄHN, TARR, PRAVOSLAVLEV mit ihren Arbeiten über die Bahamaoolithe, tertiäre Kalke der Sundainseln, die weiße Schreibkreide, präkambrische Kalke usw. Wenn dabei vorwiegend an DREWS *Pseudomonas calcis* gedacht wurde, so haben doch neue Untersuchungen ergeben, daß die Kalkfällung keineswegs auf diese Art beschränkt ist, sondern einer ganzen Reihe verschiedener Formen zukommt. (VAUGHAN, 1924, MOLISCH, 1925 b, LIPMAN, 1924.) Nach WETZEL (1926) würde in dem etwas brackischen Wasser des Flusses Loa in Chile sogar die sonst als Eisenbakterium bekannte *Crenothrix* Kalk fällen.

Ein Gegner ist dieser ganzen Betrachtungsweise in dem eben erwähnten LIPMAN erstanden. Der Kern seiner Einwände liegt darin, daß nach seinen Versuchen alle in Betracht kommenden meerischen Bakterien nur dann Kalk fällen, wenn ihnen das Kalzium in einer organischen Verbindung reichlich geboten wird. Ich vermag nicht zu glauben, daß dieses Ergebnis allgemein gilt. Hofrat MOLISCH und Professor KLEIN haben mir Einblick in Versuche gestattet, die derzeit am Pflanzenphysiologischen Institut der Wiener Universität ausgeführt werden. Diese haben ergeben, daß unter sonst gleichen Umständen die Kalkfällung ausbleibt, wenn man destilliertes Wasser verwendet, aber sofort eintritt, wenn man Wasserleitungswasser zusetzt. In diesen Kulturen muß der gefällte Kalk offenbar aus dem gelösten

Bikarbonat stammen. MOLISCH gibt auch ausdrücklich an, daß das im Meerwasser vorhandene Kalzium genügt, um einen Kalkniederschlag zu erzeugen. Allerdings wird dieser vermehrt, wenn man eine Kalziumverbindung zusetzt, die aber auch anorganisch sein kann. In derselben Richtung weisen die Ergebnisse von SMITH (1926). Übrigens fand dieser auch, daß die denitrifizierenden Bakterien nach Art des *Bacterium calcis* in Reinkulturen eine viel geringere Fähigkeit zur Kalkfällung zeigen als gewisse andere Ammoniakbildner. (Offenbar solche, die organische Stoffe zersetzen. Vergl. auch VAUGHAN, 1924.)

Auch fossile Reste, die auf Kalkbakterien bezogen werden, sind beschrieben worden. Sie fanden sich in Dünnschliffen durch eigentümliche, *Gallatinia* genannte Strukturen in algonkischen Kalken des Gallatin-Tales in Montana, Nordamerika. Ich halte die Gallatinien für anorganische Bildungen. Doch beweist dies nichts gegen die Echtheit der Bakterienreste. Diese wurden von WALCOTT als *Micrococcus* sp. bezeichnet.

#### 4. Saprophytische Bakterien.

##### a) Bakterien in fossilen Pflanzenresten.

In dieser Gruppe sind die Angaben über fossil erhaltene Spaltpilzzellen besonders häufig. Daneben kommen aber auch hier wieder Lebensspuren in Betracht. VAN TIEGHEM hat sich eingehend mit dem lebenden *Bacillus amylobacter* beschäftigt, der in verwesenden Pflanzenteilen die Zellulosemembranen zerstört. Er fand, daß ganz dieselben Zerstörungerscheinungen sich in den verkieselten Pflanzenresten des Oberkarbons von St. Etienne in Frankreich nachweisen lassen, und glaubte, in den Schiffern auch die Bakterien selbst zu erkennen. Er war überzeugt, daß es sich im Karbon und in der Gegenwart um dieselbe Art handle. In der gleichen Richtung bewegen sich die neuen Untersuchungen von KALACHNIKOWA über die Zerstörung der Zellulose in den Geweben rezenter Farne. Merkwürdigerweise werden dabei die älteren Arbeiten von VAN TIEGHEM, RENAULT usw. gar nicht erwähnt. Man vergleiche auch die gute, knappe Übersicht bei BENECKE, S. 375, aus der freilich die Ungeklärtheit vieler physiologischer Fragen erhellt.

Eine Zeitlang wurde dann von vielen die Rolle der Spaltpilze sehr hoch veranschlagt, freilich oft ohne genügende Kenntnis der geologischen Tatsachen (LEMIERE). Von überragender Bedeutung auf dem Gebiet sind die Untersuchungen B. RENAULTS. Auch er glaubte, daß die Spaltpilze bei der Entstehung der Kaustobiolithe eine entscheidende Rolle spielen und daß die verschiedenen Bakterienfloren hauptsächlich dafür verantwortlich sind, ob aus einer Pflanzenanhäufung Braunkohle, Steinkohle, Anthrazit wird. Dies setzt natürlich voraus, daß die chemische Umwandlung sich verhältnismäßig rasch vollzieht, solange die Pflanzenreste noch nahe der Oberfläche liegen, so daß sie nach ihrer Einbettung in tiefere Erdschichten nur mehr zusammengedrückt und getrocknet werden. Auch können dann die kohlenstoffreicheren Kohlenarten nicht — oder doch nur ausnahmsweise — aus den kohlenstoffärmeren hervorgehen. In der Tat hat RENAULT diese Voraussetzungen durch anderweitige Gründe, besonders durch das Studium der Kohlengerölle, zu beweisen gesucht. Der Meinung, daß torfartige Pflanzenanhäufungen im wesentlichen steril seien, ist er durch seine Angaben über

rezente Torfbakterien entgegengetreten. Manche seiner Ansichten sind heute mit Recht verlassen. Doch wird gerade in jüngster Zeit die Bedeutung der Bakterien und anderer Pilze für die Vertorfung und die ersten Schritte der Inkohlung — etwa bis zur Braunkohle — wieder sehr betont. Ihre Tätigkeit soll dabei im wesentlichen eine zerstörende sein, indem sie die Zellulose verbrauchen, während das Lignin nicht so weitgehend abgebaut, sondern nur in andere organische Verbindungen übergeführt wird (FISCHER). Die Bildung der Steinkohle aus Braunkohle wäre dagegen ein rein chemischer Vorgang. Näher auf diese Fragen einzugehen, ist hier nicht der Platz.

Die fossilen Bakterien selbst hat RENAULT eingehend untersucht. Auch den Veränderungen, die sie in den Resten höherer Pflanzen hervorgerufen haben, ist er nachgegangen. Seine Ergebnisse darüber hat er in einer ganzen Reihe von Arbeiten niedergelegt. Einige von ihnen haben einen zusammenfassenden Charakter (1896a, 1899—1900). Vergl. auch die Besprechung von KAUNHOWEN, die demjenigen gute Dienste leisten wird, dem RENAULTS große Arbeit von 1899—1900 nicht zur Hand ist. Eine Zusammenstellung der bis zum Jahr 1896 beschriebenen Arten findet man bei MESCHINELLI. Es ist unmöglich, hier mehr als ein paar Beispiele anzuführen. Die Arten stammen teils aus inkohlten, teils aus verkieselten oder verkalkten Pflanzenteilen. Auch in jenen schienen die Bakterien ihr ursprüngliches Volumen so ziemlich bewahrt zu haben. Wären sie so stark geschwunden wie die Reste höherer Pflanzen, so wären sie wohl überhaupt nicht sichtbar. In manchen Ligniten treten Spaltpilze so massenhaft auf, daß RENAULT sagt, man heize, wenn man sie verwendet, zum guten Teil mit Bakterien (1899, S. 954).

Die lebenden Bakterien werden nach sehr verschiedenen Gesichtspunkten eingeteilt und benannt. Für den Paläontologen kommt innerhalb der größeren physiologischen Gruppen nur die äußere Gestalt der Reste in Betracht.

*Micrococcus* sind kleine kugelige Körperchen, manchmal mit einer deutlichen Membran, oft von weniger als 1  $\mu$  Durchmesser. Teilungszustände wurden fossil häufig beobachtet. Die wichtigsten der beschriebenen Arten sind in zeitlicher Reihenfolge:

Aus dem Unterkarbon *M. devonicus* Ren. (der Name beruht auf einer jetzt verlassenen Altersbestimmung der Pflanzenschichten von Saalfeld, vergl. LIEBE und ZIMMERMANN) *M. esnostensis* Ren., *M. priscus* Ren., *M. Zeilleri* Ren.

Aus dem Oberkarbon *M. Carbo* Ren., *M. Guignardi* Ren., *M. hymenophagus* Ren.

Aus dem Perm *M. petrolei* Ren., der mit besonderen Varietäten aber auch schon im Unter- und Oberkarbon auftritt.

Für die mesozoischen Mikrokokken mögen *M. Trigeri* Ren. und *M. sarlatensis* Ren. aus dem Jura sowie eine unbenannte Art aus der Kreide (ELLIS, 1915) als Beispiele dienen.

Aus dem Eozän wird ein *M. lignitum* Ren. beschrieben. Dieselbe Art soll bis ins Pliozän hinaufreichen. Endlich sei der in rezenten Torfen beobachtete *M. paludis* Ren. erwähnt.

*Bacillus* bildet Stäbchen von einigen Mikron Länge, mit gerundeten Enden. Nicht selten hängen mehrere von ihnen zu kurzen Ketten oder zu

Gruppen zusammen. Der Zerfall in Sporen wird mehrfach beschrieben. Wichtigere Arten sind:

Aus dem Unterkarbon *B. exiguus* Ren., *B. moscovianus* Ren., *B. vorax* Ren.

Aus dem Oberkarbon *B. Carbo* Ren., *B. gomphosoideus* Ren., *B. gramma* Ren., *B. ozodeus* Ren.

Im Perm tritt *B. gramma* wieder auf. Dazu kommt *B. Tieghemi* Ren.

In Organismenresten aus dem Gault fand ELLIS (1915) zwei verschiedene Arten von Bazillen. Sie seien hier erwähnt, obwohl die pflanzliche Natur der sie enthaltenden Gewebe nicht sicher feststeht.

Aus dem Oligozän werden *B. Zsilianus* Ren. und *B. Grand'Euryi* Ren. beschrieben. In einem jungtertiären Holz erkannte TUSZON Bakterien, die zu benennen er ablehnt. In rezenten Torfen fanden sich *B. agilis* Ren. und *B. rigidus* Ren.

Bei mehreren der aufgezählten Arten von *Micrococcus* und *Bacillus* unterscheidet RENAULT nach der Größe noch Varietäten. Die Trennung der Spezies ist manchmal wohl zu stark durch die Rücksicht auf das geologische Auftreten beeinflusst. So scheinen die Varietäten des *M. devonicus* von *M. Guignardi* und *M. hymenophagus* morphologisch nicht verschieden zu sein (1900, S. 57).

*Cladothrix* begreift verzweigte Fäden aus stäbchenförmigen Zellen. Zu dieser Gattung wird — ob mit Recht, scheint nicht ganz sicher — außer einer Art aus rezenten Torfen (*Cl. Martyi* Ren.) auch eine karbonische Form gestellt. Sie wurde ursprünglich als *Bacillus colletus* Ren. beschrieben und hätte daher wohl richtig *Cladothrix colletta* zu heißen, nicht *Cl. anthracis* Ren., da zur Änderung des Artnamens kein Grund war. (RENAULT, 1900, S. 142.)

Zu *Archaeothrix* werden gewisse feine Röhrchen gerechnet, die stellenweise im verkieselten devonischen Torf von Rhynie (Schottland) massenhaft auftreten. Sie mögen Scheiden fadenförmiger Bakterienkolonien sein, so beispielsweise *A. contexta* Kidst. und Lang. Besser werden sie aber wohl als Spaltalgen betrachtet.

Endlich wären noch die sogenannten Zoogloen zu erwähnen. So bezeichnet man Anhäufungen von Bakterien, die sich in faulenden Algenmassen u. dgl. heute sehr häufig finden. Zweifelhafte solche Gebilde werden schon aus kambrischen Schichten angeführt. (RENAULT, 1900, S. 37.) In den eben erwähnten mitteldevonischen Schichten gleichen sie oft auffallend den rezenten Kolonien (KIDSTON und LANG). Auch in karbonischen pflanzenführenden Kieseln und Kalken sind sie eine gewöhnliche Erscheinung.

RENAULT hat versucht, zwischen den von ihm beobachteten fossilen Bakterien nicht nur morphologische, sondern auch biologische Unterschiede festzustellen. Arten wie *Micrococcus Guignardi* und *M. esnostensis* sollen mehr die oberflächlichen Schichten der Zellmembranen auflösen, während *Micrococcus hymenophagus*, *M. priscus* usw. auch die Mittellamellen angreifen. Die Bazillen (*B. Tieghemi*, *B. gramma*, *B. ozodeus*, *B. vorax*, *B. gomphosoideus*) erscheinen in Geweben, die durch Mikrokokken schon stark verändert sind, und zerstören sie vollends. Pilzhyphen werden dagegen überhaupt fast nicht angegriffen. Wie schon erwähnt, soll auch die Art der chemischen Ver-

änderung der Pflanzenreste von den vorhandenen Bakterien abhängen. *Micrococcus petrolei* und *M. Carbo* scheinen besonders den Sauerstoff der Zellwände benützt zu haben, während der Wasserstoff größtenteils erhalten blieb. Andere Arten hätten mehr Wasserstoff verbraucht. Auch die Entstehung der unterkarbonischen Blätterkohlen von Toula in Rußland wird auf die Tätigkeit eigentümlicher Bakterien, des *Micrococcus Zeilleri*, des *Bacillus moscovianus* und des *B. exiguus*, zurückgeführt, die die Gewebe der Bothrodendren bis auf die Kutikeln zerstörten, dann aber infolge übermäßiger Anhäufung ihrer eigenen Stoffwechseleerzeugnisse abstarben. Alle die angeführten Arten lebten jedenfalls nach Analogie der rezenten Torfbakterien anaërobiontisch. Manche Arten waren an ganz bestimmte Lebensbedingungen angepaßt. Beispielsweise fanden sich *Bacillus ozodeus* und *B. gramma* nur im Inneren von Farnsporangien. Allerdings scheinen gerade bei diesen Arten die Einwendungen gegen ihre Deutung als Bakterien recht begründet. (Siehe den 6. Abschnitt.)

#### b) Bakterien in fossilen Knochen.

Bei der mikroskopischen Untersuchung fossiler Knochen findet man oft bezeichnende Veränderungen des Gewebes, wie sie heute durch Bakterien hervorgerufen werden. Die Kanäle sind erweitert und enthalten manchmal auch erkennbare Reste der Spaltpilze. Schließlich zerfällt der Knochen ganz. Es wird genügen, zwei Beispiele anzuführen: Mikrokokken in Knochenplatten der Panzerfische *Bothriolepis* und *Cocosteus* aus dem Devon von Kanada und Schottland (MOODIE, 1923) und dieselbe Gattung in Ichthyoduriliten von *Pleuracanthus* aus französischem Perm. (RENAULT, 1900, S. 14.) Die Bakterien aus in Koproolithen eingeschlossenen Knochenteilen, die besser zu untersuchen sind, werden wir sogleich besprechen.

#### c) Bakterien in Koproolithen.

B. RENAULT, der auch diese Formen behandelt hat (1896, 1899—1900), unterscheidet unter ihnen zwei biologische Gruppen.

Die einen finden sich in der Masse des Koproolithen selbst. Hier sind *Bacillus permiensis* Ren. und Bertr., *B. granosus* Ren., *B. lallyensis* Ren. und *B. flaccidus* Ren. zu nennen. Auch zoogloenartige Anhäufungen kommen vor.

Andere bewohnten und zerstörten die Knochenstückchen, die in den Koproolithen räuberischer Tiere eingeschlossen sind. Hier sind vor allem die verschiedenen Varietäten von *Micrococcus lepidophagus* Ren. und Roche zu nennen, ferner *Bacillus lepidophagus* Ren. und *B. lepidophagus arcuatus* Ren. Sowohl die Gestalt dieser Arten als die Zerstörungen, die sie in den Knochengeweben hervorrufen, sollen auffallend an die Bakterien erinnern, die heute die Karies der Zähne verursachen.

Die genannten Arten sind aus dem Perm beschrieben worden. Doch soll *Micrococcus lepidophagus* auch in unterkarbonischen Koproolithen Schottlands vorkommen.

*Bacillus hilarius* Ren. (1900, S. 150) scheint ein Nomen nudum zu sein. Auch das genaue Alter konnte ich nicht ermitteln.

## 5. Pathogene Bakterien.

Die Ähnlichkeit mancher der zuletzt besprochenen Spaltpilze mit denen der Zahnkaries leitet uns hinüber zu der Frage, ob wir auch das Vorhandensein echter pathogener Bakterien für die geologische Vorzeit nachweisen können. Wie bei den saprophytischen Bakterien beruht auch hier unsere Kenntnis vorwiegend auf den Mitteilungen eines Forschers: R. L. MOODIE hat seine Ergebnisse 1923 in einem zusammenfassenden Werk niedergelegt, in dem er auch andere fossile Spaltpilze behandelt. Versteinerte Reste der pathogenen Bakterien selbst scheinen bisher nicht gefunden worden zu sein. Dagegen werden eine Reihe von Krankheiten fossiler Tiere genannt, die nur durch Schizomyzeten hervorgerufen sein könnten. Der Nachweis solcher Zustände aus den Hartteilen der Tiere allein ist allerdings in vielen Fällen nicht eindeutig. Am besten belegt dürfte wohl das Auftreten von Eiterungen sein (Osteomyelitis oder Periostitis), die auf das Vorhandensein von Staphylokokken, Streptokokken, Pneumokokken oder ähnlichen Formen schließen lassen. Solche Erscheinungen werden schon aus dem Perm, von einem *Edaphosaurus* aus Texas, angegeben. Näher auf den Gegenstand der Paläopathologie einzugehen, würde hier wohl zu weit führen. Es muß auf MOODIE verwiesen werden, dessen Ergebnisse allerdings stellenweise mit Vorsicht zu verwenden sind. Vergl. auch ABEL und ADAMI.

## 6. Kritisches.

Daß das Wiedererkennen fossiler Bakterien sehr schwierig ist, liegt auf der Hand. Angaben über solche werden deshalb im allgemeinen mit viel Zweifel aufgenommen — oft gewiß mit Recht. Eingehender hat sich C. E. BERTRAND mit den Pseudobakterien beschäftigt. Er kommt zu folgendem Ergebnis: RENAULTS *Bacillus gramma*, *B. gomphosoideus* und *B. ozodeus* sind keine Bakterien, sondern eigentümliche Membranverzerrungen der zerdrückten Zellen des Tapetum von Sporangien. Ein Teil dessen, was als *Micrococcus Guignardi* beschrieben ist, erweist sich als stark veränderte Plastiden, der Hauptsache nach wohl Chromatophoren, höherer Pflanzen. Doch gehört der Typus der Art nicht zu diesen. Limonitkörner, die wie Mikrokokken aussehen, sind sehr häufig und eine stets gegenwärtige Fehlerquelle. RENAULT hat sie jedoch nur selten mißgedeutet. Er war sich dieser Gefahr auch wohl bewußt. (Vergl. 1900, S. 90, 121, 153.)

Die Bedeutung dieser Kritik, die nur in einer kurzen Note veröffentlicht wurde, ist von Vielen sehr hoch — vielleicht zu hoch veranschlagt worden. Es ist gewiß zuzugeben, daß zahlreiche Angaben über fossile Bakterien mehr oder weniger verdächtig sind und der Überprüfung bedürfen. Eine Klärung wird aber nur durch weitere eingehende Untersuchungen erreicht werden, nicht dadurch, daß man den Gegenstand als aussichtslos beiseite schiebt. ELLIS (1915) hat sich entschieden dafür eingesetzt, daß es mit den heutigen Mitteln möglich sei, fossile Bakterien sehr sicher als solche zu erkennen. Gleichzeitig weist er mit vollem Recht darauf hin, daß versteinerte Spaltpilze nicht in den rezenten gleichwertige Arten eingereiht werden können. Er lehnt es deshalb ebenso wie TUZSON ab, für diese Reste Artnamen zu verwenden.

## Schrifttum.

Die Arbeiten sind im Text mit dem Namen des Verfassers angeführt. Nur so weit es notwendig war, wurde auch die Jahreszahl und allenfalls noch ein Buchstabe beigelegt.

Die Zahlen, die in diesem Verzeichnis hinter den einzelnen Arbeiten stehen, deuten an, auf welche Kapitel der vorstehenden Übersicht sie sich hauptsächlich beziehen. Sie fehlen bei Werken über Bakterien im allgemeinen.

Eine Anzahl von Veröffentlichungen, besonders in technischen und medizinischen Zeitschriften, sind mir unter den gegenwärtigen Umständen nicht zugänglich. Sie sind in der folgenden Liste durch ein vorgesetztes † bezeichnet. Mit einigen im Text schon erwähnten Ausnahmen dürften sie in späteren, von mir benützten Zusammenfassungen genügend berücksichtigt sein.

- ABEL, O., Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart 1912. 5.
- † ADAMI, J. G., The antiquity of bacteria. (Medical contributions to the study of evolution. New York 1918, S. 16.) 5.
- ANDRÉE, K., Besprechung mehrerer Arbeiten von DREW und VAUGHAN. (Neues Jahrb. f. Min. usw., 1915 I, S. — 349 — f.) 3.
- Geologie des Meeresbodens. Bd. II: Bodenbeschaffenheit, Nutzbare Materialien am Meeresboden. Leipzig 1920. 2, 3.
- Geologische Tätigkeit der Organismen. (W. SALOMON, Grundzüge der Geologie. Bd. I: Allgemeine Geologie, S. 715, Stuttgart 1925.)
- BARGAGLI-PETRUCCI, G., Studi sulla flora microscopica della regione boracifera Toscana. III. Il *Bacillus ferrigenus* n. sp.; IV. L'origine biologica della Lagonite. (Nuovo Giorn. Botan. Ital., N. R., Bd. 20, S. 497, Firenze 1913.) 1, 2.
- Studi sulla flora microscopica della regione boracifera Toscana. V. L'ossidazione biologica dell'idrogeno solforato. (Ebend., Bd. 21, S. 267, 1914.) 2.
- Una ipotesi biologica sulla deposizione dello zolfo durante l'epoca gessoso-solfifera. (Rendic. Acc. dei Lincei, R. 5, Bd. 24, Sem. 1, S. 631 und 761, Roma 1915.) 2.
- BASTIN, E. S., A hypothesis of bacterial influence in the genesis of certain sulfid ores. (Journ. of Geol., Bd. 34, S. 773, Chicago 1926.) 2.
- BAVENDAMM, W., Die farblosen und roten Schwefelbakterien des Süß- und Salzwassers. Grundlinien zu einer Monographie. (Pflanzenforschungen, herausgeg. v. R. KOLKOWITZ, H. 2, Jena 1924.) 2.
- BENECKE, W., und JOST, L., Pflanzenphysiologie. Bd. I: Stoffwechsel, bearb. v. W. Benecke. Jena 1924.
- BERTRAND, C. E., Figures bactériiformes dues a des causes diverses, épaisissements cellulaires, plastides libérées, précipités ferrugineux. (Assoc. Française Av. Sc., C. R. 38e sess. Lille 1909, S. 600, Paris 1910.) 6.
- BLANCK, E., und RIESER, A., Über die chemische Veränderung des Granits unter Moorbedeckung. Ein Beitrag zur Entstehung des Kaolins. (Chemie der Erde, Bd. 2, S. 15, Jena 1926.) 2.
- und ZAPFF, L., Über Tiefenverwitterungserscheinungen im mittleren Buntsandstein des Rheinhardswaldes. (Ebend., S. 446.) 2.
- BLEICHER, Sur la structure microscopique du minéral de fer oolithique de Lorraine. (Comptes Rend. Ac. Sc. Paris, Bd. 114, S. 590, Paris 1892.) 1.

- Cholodny, N., Zur Morphologie der Eisenbakterien *Galionella* und *Spirophyllum*. (Ber. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 42, S. 35, Berlin 1924.) 1.
- Doss, B., Melnikowit, ein neues Eisenbisulfid, und seine Bedeutung für die Genesis der Kieslagerstätten. (Zeitschr. f. prakt. Geol., Bd. 20, S. 453, Berlin 1912.) 1, 2.
- Drevermann, F., Besprechung von Pia, Pflanzen als Gesteinsbildner. (Die Rundschau, 1927, H. 14.)
- †Drew, G. H., Report of preliminary investigations on the marine denitrifying Bacteria, made at Port Royal, Jamaica and at Tortugas during May and June 1911. (Carnegie Instit. of Washington, Depart. of marine biol., Year-book 10, S. 136, Washington 1911a.) 3.
- The action of some denitrifying Bacteria in tropical and temperate seas, and the bacterial precipitation of calcium carbonate in the sea. (Journ. Marine Biol. Assoc., N. R., Bd. 9, S. 142, Plymouth 1911b.) 3.
- †— Report of investigations on marine Bacteria carried on at Andros Island, Bahamas, British West Indies in May 1912. (Carnegie Inst. of Washington, Depart. of marine biol., Year-book 11, S. 136, Washington 1912.) 3.
- †— On the precipitation of calcium carbonate in the sea by marine Bacteria and on the action of denitrifying Bacteria in tropical and temperate seas. (Papers from Marine Biol. Labor. at Tortugas. Carnegie Instit. of Washington, Public. No. 182, S. 7, Washington 1914.) 3.
- Düggeli, M., Die Schwefelbakterien. (Neujahrsbl. Naturforsch. Ges. in Zürich auf das Jahr 1919, 121. Stück.) 2.
- Ellis, D., Fossil Micro-organisms from the Jurassic und Cretaceous rocks of Great Britain. (Proc. Roy. Soc. Edinburgh, Bd. 35, S. 110, Edinburgh 1915.) 1, 4.
- The structure and mode of life of the Sulphur-bacteria and their values as indicators of pollution. (Journ. R. Techn. Coll. Glasgow, 1924, S. 127, Glasgow 1924a.) 2.
- An investigation into the structure and life-history of the Sulphur-Bacteria (I). (Proc. Roy. Soc. Edinburgh, Bd. 44, S. 153, Edinburgh 1924b.) 2.
- An investigation into the cause of the blackening of the sand in parts of the Clyde estuary. (Journ. R. Technic. Coll. Glasgow, 1925, S. 144, Glasgow 1925.) 1, 2.
- Part I — *Thioporphyrta volutans* (Ellis) — a new genus of Sulphur-Bacteria: Part II — The Sulphur-Bacteria as aids in the study of polluted waters. (Journ. R. Techn. Coll. Glasgow, 1926, S. 165, Glasgow 1926.) 2.
- Fischer, F., Neuere Forschungen zur Entstehung der Kohlen. (Zeitschr. d. Deutsch. Geol. Ges., Bd. 77, Abhandl., S. 534, Berlin 1925.) 4.
- †Gatto, M., Nuove ipotesi sulla formazione dei giacimenti solfiferi. (Rassunta industr. solf., anno 28, n. 8, p. 1, Caltanissetta 1916.) 2.
- Gieckhorn, J., Zur Morphologie und Mikrochemie einer neuen Gruppe der Purpurbakterien. (Ber. d. Deutsch. Botan. Ges., Bd. 39, S. 312, Berlin 1921.) 2, 3.
- Glock, W. S., Algae as limestone makers and climatic indicators. (Amer. Journ. of Sc., R. 5, Bd. 6, S. 377, New Haven 1923.)
- Gruner, J. W., The origin of sedimentary iron formations: the Biwabik formation of the Mesabi Range. (Econ. Geol., Bd. 17, S. 407, Lancaster 1922.) 1.
- Contributions to the geology of the Mesabi Range with special reference to the magnetites of the iron-bearing formation West of Mesaba. (Minnesota Geol. Surv. Bull., No. 19, Minneapolis 1924.) 1.

- Harder, E. C., Iron-depositing Bacteria and their geologic relations. (U. S. Geol. Surv. Prof. Pap. 113, Washington 1919.) 1, 2.
- Harz, C. O., Über den Dysodil. (Botan. Centralbl., Bd. 37, S. 39 und 72, Cassel 1889.) 2.
- Hayes, A. O., Wabana iron ore of Newfoundland. (Canada Geol. Surv., Memoir 78 = Geol. Ser. No. 66, Ottawa 1915.) 1.
- Hirmer, H., Handbuch der Paläobotanik. Mit Beiträgen von J. Pia und W. Troll. Bd. I: Thallophyta — Bryophyta — Pteridophyta. München und Berlin 1927.
- Hok, T. S., On a Young-Tertiary limestone of the Isle of Rotti with Coccoliths, Calci- and Manganese-peroxide-spherulites. (Proc. Akad. van Wetensch. Amsterdam, Bd. 29, S. 1095, Amsterdam 1926.) 1, 3.
- Over de samenstelling en het ontstaan van krijt- en mergelgesteenten van de Molukken. (H. A. Brouwer, Geologische onderzoekingen in den Oostelijken Oost-Indischen Archipel. Jaarb. v. h. Mijnw. in Ned. Oost-Ind., 1926, Verhandl., s'Gravenhage 1927.) 3.
- Hummel, K., Über Sedimentbildung im Bodensee. (Geol. Archiv, Bd. 2, S. 35, Königsberg 1923.) 2.
- Hunt, W. F., The origin of the sulphur deposits of Sicily. (Econ. Geol., Bd. 10, S. 543, Lancaster 1915.) 2.
- †Ingria, R., Appunti sull'origine dei giacimenti solfiferi della Sicilia. (Rassunta industr. solf., anno 29, n. 2, S. 4; n. 3, S. 3, Caltanissetta 1917.) 2.
- Kalachnikova, A., Destructeurs anaerobies de la cellulose dans les tissus de *Todea barbara* et *Osmunda regalis* et indices de l'existence possible de bactéries de fermentation de cellulose dans l'ère paléozoïque. (Bull. Com. Géol. Leningrad, Bd. 41, 1922, H. 2—5, S. 95, Leningrad 1926.) 4.
- Kaunhowen, F., Über einige Mikroorganismen der fossilen Brennstoffe. (Nach B. Renault.) (Zeitschr. f. prakt. Geol., Bd. 9, S. 46 und 97, Berlin 1901.) 4.
- Kellerman, K. F., und Smith, N. R., Bacterial precipitation of calcium carbonate. (Journ. Washington Ac. of Sc., Bd. 4, S. 400, Washington 1914.) 3.
- Kellerman, K. F., Relation of bacteria to deposition of calcium carbonate. (Bull. Geol. Soc. of Amer., Bd. 26, S. 58, New York 1915.) 3.
- Kidston, R., and Lang, W. H., On Old Red Sandstone plants showing structure, from the Rhynie chert bed, Aberdeenshire. Part V. The Thallophyta etc. (Transact. Roy. Soc. Edinburgh, Bd. 52, S. 855, Edinburgh 1921.) 4.
- Klähn, H., Die Entstehung der Kalke in Süßwasserseen und im Meere. — Ein Vergleich. (Zeitschr. d. Deutsch. Geol. Ges., Bd. 77, Monatsber., S. 3, Berlin 1925a.) 3.
- Senone Kreide mit und ohne Feuersteine. Eine geochemische Studie. (Neues Jahrb. f. Min. usw., Beilagebd. 52, Abt. B, S. 402, Stuttgart 1925b.) 3.
- Vergleichende paläolimnologische, sedimentpetrographische und tektonische Untersuchungen an miozänen Seen der Schwäbischen Alb. (Neues Jahrb. f. Min. usw., Beilagebd. 55, Abt. B, S. 274, Stuttgart 1926.) 3.
- Kolkwitz, R., Schizomyzetes. (Kryptogamenflora der Mark Brandenburg, herausgeg. v. Botan. Verein d. Prov. Brandenburg, Bd. 5, Pilze 1, Leipzig 1915.)

- Lemière, L., Sur la transformation des végétaux en combustibles fossiles. Essai sur le rôle des ferments. (Comptes Rend. Congr. géol. internat., 8me sess., Paris 1900, Bd. 1, S. 502, Paris 1901.) 4.
- Liebe, K. Th., und Zimmermann, E., Blatt Saalfeld. (Erläut. z. Geol. Spezialk. v. Preußen, Lfg. 40, Gradabt. 71, No. 19, Berlin 1888.) 4.
- †Lipman, C. B., Does denitrification occur in sea water? (Science, N. R., Bd. 56, S. 501, New York 1922.) 3.
- A critical and experimental study of D r e w s bacterial hypothesis on  $CaCO_3$  precipitation in the sea. (Carnegie Instit. of Washington, Public. 340 = Papers from Depart. of Marine Biology, Bd. 19, S. 181, Washington 1924.) 2.
- Logan, W. N., Kaolin of Indiana. (Depart. of Conservation State of Indiana, Publ. No. 6, Divis. of Geol., Indianapolis 1919.) 2.
- Meschinelli, A., Fungorum fossilium omnium hucusque cognitorum iconographia. Editio ultima, Vicetiae 1902. 4.
- Molisch, H., Botanische Beobachtungen in Japan. VIII. Mitteilung. Die Eisenorganismen in Japan. (Sc. Rep. Tohoku Univers., 4th ser., Biology, Bd. 1, S. 135, Sendai 1925a.) 1.
- Über Kalkbakterien und andere kalkfällende Pilze. (Centralbl. f. Bakteriol., II. Abt., Bd. 65, S. 130, Jena 1925b.) 3.
- †Moodie, R. L., Mesozoic pathology and bacteriology. (Science, N. R., Bd. 43, S. 425, New York 1916a.) 5.
- †— Bacteriologic and pathologic evidence in past geologic ages. (Transact. Chicago Pathol. Soc., Bd. 10, S. 84, Chicago 1916b.) 5.
- †— Studies in paleopathology; general consideration of the evidences of pathological conditions found among fossil animals. (Annals of Medical Hist., Bd. 1, S. 374, New York 1917.) 5.
- †— Ancient Bacteria and the beginning of disease. (Scientif. Monthly, Bd. 11, S. 362, New York 1920.) 4, 5.
- †— Bacteria in the American Permian. (Science, N. R., Bd. 54, S. 194, New York 1921a.) 5.
- Status of knowledge of mesozoic pathology. (Bull. Geol. Soc. Amer., Bd. 32, S. 321, New York 1921b.) 5.
- Historical sketch of paleopathology. (Bull. Geol. Soc. Amer., Bd. 33, S. 197, New York 1922.) 5.
- Paleopathology. An introduction to the study of ancient evidences of disease. Urbana, Ill., 1923. 4, 5.
- Nadson, G.: Die Mikroorganismen als geologische Faktoren. I. Über die Schwefelwasserstoffgärung im Weissowo-Salzsee und über die Beteiligung der Mikroorganismen bei der Bildung des schwarzen Schlammes (Heilschlammes). (Russisch.) (Arbeiten d. Comm. z. Erforsch. d. Mineralseen b. Slawjansk. St. Petersburg 1903. Deutsch. Auszug i. Bot. Centralbl., Bd. 96, S. 591, Berlin 1904.) 2, 3.
- North, Ll., und Bridenstine, I. J., Some notes on iron-depositing Bacteria. (Econ. Geol., Bd. 17, S. 392, Lancaster 1922.) 1.
- Pia, J., Pflanzen als Gesteinsbildner. Berlin 1926.

- Pompeckj, J. F., Das Meer des Kupferschiefers. (Branca-Festschr., Leipzig 1914, S. 444.) 2.
- Kupferschiefer und Kupferschiefermeer. (Zeitschr. d. Deutsch. Geol. Ges., Bd. 72, 1920, Monatsber., S. 329, Berlin 1921.) 2.
- Pratje, O., Geologische Tiefseeforschungen auf der Deutschen Atlantischen Expedition. (Zeitschr. d. Deutsch. Geol. Ges., Bd. 79, Monatsber., S. 194, Berlin 1927.) 3.
- Pravoslavlev, P., Protogener toter Kalk (Bakterieller Kalk). (Trav. Soc. Natur. Leningrad, Bd. 54, Lfg. 4, Sect. de Géol. et de Min., S. 3, Leningrad 1924.) Russ. m. deutsch. Ausz. 3.
- Renault, B., Recherches sur les Bactériacées fossiles. (Ann. Sc. Natur., R. 8, Botan., Bd. 2, S. 275, Paris 1896a.) 4.
- Bassin houiller et permien d'Autun et d'Épinac. Fasc. 4, flore fossile, 2me partie. (Études gites minér. de la France. Paris, Minist. des trav. publ., 1896b.) 4.
- Sur la constitution des lignites. (Le Naturaliste, Bd. 20 = R. 2, B<sup>1</sup> 12, S. 221, Paris 1898.) 4.
- Sur quelques Microorganismes des combustibles fossiles. (Bull. Soc. de l'industrie minér., R. 3, Bd. 13, S. 865, St. Etienne 1899, und Bd. 14, S. 5, 1900.) 4.
- Du rôle de quelques bactériacées fossiles au point de vue géologique. (Comptes Rend. Congr. Géol. internat., 8me sess. Paris 1900, Bd. 1, S. 646, Paris 1901a.) 4.
- †— Note sur la fermentation de la houille. (Bull. Soc. Natur. Ain, 1901, S. 18, 1901b.) 4.
- Schaffer, F. X., Die Fauna des Dachschiefers von Mariathal bei Preßburg (Ungarn). (Jahrb. Geol. Reichsanst. Wien, Bd. 49, 1899, S. 649, Wien 1900.) 2.
- Schneiderhöhn, H.: Chalkographische Untersuchung des Mansfelder Kupferschiefers. (Neues Jahrb. f. Min. usw., Beilagebd. 47, S. 1, Stuttgart 1923.) 2.
- †— Erzführung und Gefüge der Mansfelder Kupferschiefer. (Metall und Erz, Bd. 23, S. 143, 1926.) 2.
- Schuchert, Ch., The conditions of black shale deposition as illustrated by the Kupferschiefer and Lias of Germany. (Proc. Amer. Philos. Soc., Bd. 54, S. 259, Philadelphia 1915.) 2.
- Smith, N. R.: Report on a bacteriological examination of „chalky mud“ and sea-water from the Bahama Banks. (Carnegie Instit. of Washington Public. Nr. 344 = Papers from Depart. of Marine Biol., Bd. 23, S. 67, Washington 1926.) 3.
- †Sudry, L., L'Etang de Thau. Essai de Monographie océanographique. (Ann. Instit. Océanograph., Bd. 1, H. 10, Monaco 1910.) 2.
- Tarr, W. A., Is the chalk a chemical deposit? (Geol. Mag., Bd. 62, S. 252, London 1925.) 3.
- Thiel, G. A., Manganese precipitated by microorganisms. (Econ. Geol., Bd. 20, S. 301, Lancaster 1925.) 1.
- †Trask, P. D., The origin of the Mansfeld Kupferschiefer, Germany. A review of the current literature. (Econ. Geol., Bd. 20, S. 746, Lancaster 1925.) 2.
- Tuzson, J., Monographie der fossilen Pflanzenreste der Balatonseegegend. (Result. d. wissensch. Erforsch. d. Balatonsees, Bd. 1, Tl. 1, Anhang: Paläontologie, Bd. 4, Wien 1911, Nr. 1.) 4.
- Van Tieghem, Ph., Sur le *Bacillus amylobacter* et son rôle dans la putréfaction des tissus végétaux. (Bull. Soc. Bot. de France, Bd. 24, S. 128, Paris 1877.) 4.

- Van Tieghem, Ph., Identité du *Bacillus Amylobacter* et du vibrion butyrique de M. Pasteur. (Comptes Rend. Ac. Sc. Paris, Bd. 89, S. 5, Paris 1879a.) 4.
- Sur le ferment butyrique (*Bacillus Amylobacter*) à l'époque de la houille. (Ebund., S. 1102, Paris 1879b.) 4.
- Vaughan, Th. W., Remarks on the geology of the Bahama Islands, and on the formation of the Floridian and Bahama oolites. (Journ. Washington Ac. of Sc., Bd. 3, S. 302, Washington 1913.) 3.
- Preliminary remarks on the geology of the Bahamas, with special reference to the origin of the Bahaman and Floridian oolites. (Papers from Mar. Biol. Labor. at Tortugas = Carnegie Instit. of Washington, Publ. Nr. 182, S. 47, Washington 1914.) 3.
- Chemical and organic deposits of the sea. (Bull. Geol. Soc. Amer., Bd. 28, S. 933, New York 1917.) 3.
- Oceanography in its relations to other earth sciences. (Journ. Washington Ac. of Sc., Bd. 14, S. 307, Washington 1924.) 3.
- Walcott, Ch. D., Pre-Cambrian Algonkian Algal flora. (Cambr. Geol. and Pal., Bd. 3, Nr. 2 = Smiths. Misc. Coll., Bd. 64, Nr. 2, S. 75, Washington 1914.) 3.
- Discovery of Algonkian Bacteria. (Proc. U. S. Nation. Ac. of Sc., Bd. 1, S. 256, Washington 1915.) 3.
- Evidences of primitive life. (Ann. Rep. Smithson. Inst. for 1915, S. 235, Washington 1916.) 3.
- Walther, J., Allgemeine Paläontologie. Geologische Fragen in biologischer Betrachtung. Berlin 1919—1927.
- West, G. S., und Griffiths, B. M., The lime-sulphur Bacteria of the genus *Hillhousia*. (Ann. of Bot., Bd. 27, S. 83, London 1913.) 2, 3.
- Wetzel, W., Sedimentpetrographie. (Fortsehr. d. Mineral. usw., Bd. 8, S. 101, Jena 1923.) 3.
- Kalkfällende Organismen und ihre Produkte im Loa-Becken der mittleren Atacama-Wüste. (Centralbl. f. Min. usw., Abt. B, 1926, S. 354, Stuttgart 1926.) 3.
- †Winchell, A. N., Logans explanation of the origin of Indianas Kaolin. (Econ. Geol., Bd. 16, S. 481, Lancaster 1921.) 2.
- Winchester, D. E., Oil shale of the Rocky Mountain region. (U. S. Geol. Surv. Bull., 729, Washington 1923.) 1.

#### Nachtrag.

Nachdem das vorstehende Referat gesetzt war, wurde ich noch auf folgende Arbeiten über fossile Bakterien aufmerksam:

- Clarke, J. M., Lester Park or the „Cryptozoon ledge“. (New York State Mus. Bull. No. 177, Ann. Rep. No. 68, 1914, S. 18, Albany 1915.) 3.
- Zallessky, D., Histoire naturelle d'un charbon. (Mém. Com. Géol., N. R., H. 139, Petersburg 1915.) 1, 4.

Die Arbeit von Clarke enthält nur einen kurzen Hinweis auf das Vorkommen von Bakterien in kambrischen Cryptozoen. Zallessky beschreibt zwei Arten aus einer permischen Algenkohle, *Cladothricinium Pancratovi* n. g. et sp. und *Micrococcus myxophilus* n. sp. Jene Art ist fadenförmig, verzweigt und mit Limonit überkrustet. Leider wird sie nicht mit Renaults *Cladothrix colleta* verglichen.