

Mikroben und Bernstein

Einblicke in eine wenig verstandene geo-biologische Beziehung

(gehalten in der Plenarsitzung am 7. Dezember 2007)

JOACHIM REITNER
CHRISTINA BEIMFORDE
Geobiologie-GZG

Bernstein ist fossiles Baumharz (Succinit mit Derivaten der Abietinsäure – trizyklische Diterpen-Carbonsäuren), das seit dem Karbon bekannt ist und aufgrund seiner Entstehung eine exzellente Erhaltung von Organismen erlaubt. Für die Wissenschaft, insbesondere für die Geobiologie und die Paläontologie, sind vor allem Bernsteine mit Einschlüssen, sogenannte Inklusen, von besonderem Interesse. Bei diesen Einschlüssen handelt es sich um Fossilien von Insekten, Spinnen und Pflanzenresten, aber auch von Bakterien, Pilzen und Algen (Krumbiegel und Krumbiegel 2005). Durch die Einbettung im Harz werden diese Einschlüsse über Jahrmillionen hinweg perfekt konserviert. Wenig Beachtung haben bis dato Mikroinklusen wie Pilze und prokaryotische Mikroorganismen gefunden, die ebenfalls in oft exzellenter Erhaltung vorliegen. Durch Schmidt et al. (2006) wurde diese Mikrowelt erstmals eingehender erschlossen. Wichtige Erkenntnisse zur Bernsteinbildung wurden in den neukaledonischen Araucarien-Wäldern und in den Everglades in Florida gewonnen (Schmidt & Dilcher 2007), die z. T. Relikte käno- und mesozoischer Bernsteinwälder darstellen. Als wichtige Zeugnisse vergangener Erdzeitalter geben sie einen Einblick in die Evolution und die Phylo-



Joachim Reitner, Professor der Paläontologie an der Georg-August-Universität Göttingen, O. Mitglied der Göttinger Akademie seit 1998

genie von Organismengruppen, aber auch in die Paläoökologie urzeitlicher Wälder (Schönborn et al. 1999, Schmidt et al. 2006; Perrichot et al. 2007).

Als fossiles Baumharz ist Bernstein allerdings ein für Deteriorationsprozesse anfälliges Objekt (Biscula et al. 2007). Daher ist die Weiterentwicklung von Konservierungskonzepten für den Erhalt dieser kulturell und wissenschaftlich interessanten Bernsteinobjekte von großer Bedeutung.

Eine neue wissenschaftliche Diskussion über Mikroben im Bernstein ist durch Publikationen Mitte der neunziger Jahre des letzten Jahrhunderts entfacht worden (Cano & Borucki 1995), in denen behauptet wurde, daß in Bernstein eingeschlossene Mikroorganismen wieder reaktiviert worden seien, eine modifizierte Art von „Jurassic Park“.

Mikroorganismen in Bernstein

Es lassen sich eine Vielzahl von Mikroorganismen im und auf dem Bernstein nachweisen. Die grundsätzlichen Fragen, die sich dabei stellen, sind: Sind die Mikroorganismen genuiner Bestandteil des Bernsteins? Handelt es sich um Artefakte und/oder um sekundäre Besiedelungen?

Das neue Bernsteinprojekt der Göttinger Akademie der Wissenschaften hat vier Arbeitsfelder definiert, um diese Fragen zu klären:

1. Art und Natur rezenter Biofilme auf den Bernsteinen. Sie sind aufgrund von Deteriorationsprozessen ein enormes konservatorisches Problem wissenschaftlicher Bernsteinsammlungen.
2. Fossile Biofilme, die während des Harzflusses konserviert wurden.
3. Fossile Biofilme, die während der Ablagerung im Sediment oder im Wasser sekundär den Bernstein besiedelt haben.
4. Gibt es, im Bernstein eingeschlossen, Millionen Jahre alte „schlafende“ Bakterien?

1. Bernstein ist ein für Biodeterioration anfälliges Objekt – aufgezeigt anhand der Königsberger Bernsteinsammlung

Die Königsberger Bernsteinsammlung wird für die Stiftung Preußischer Kulturbesitz seit 1958 im Geowissenschaftlichen Zentrum der Universität Göttingen treuhänderisch aufbewahrt und verwaltet. Sie besteht aus knapp 18.000 Einzelstücken. Darunter sind mehr als 14.200 Inkluden tierischer und pflanzlicher Organismen, 2.500 Rohbernsteine (Varietäten und Naturformen) und annähernd 1.300 ur- und frühgeschichtlich sowie neuzeitlich

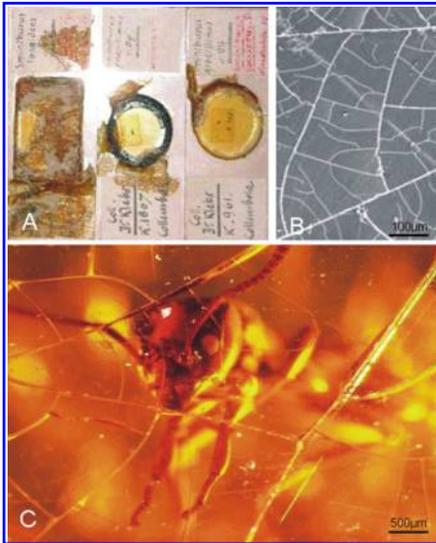


Abbildung 1: Versprödung von Bernsteinobjekten aus der Königsberger Bernsteinsammlung. A: Eingebettete Inklusionspräparate mit Verwitterungserscheinungen am Einbettungsmaterial (Kanadabalsam); B: Bernsteinoberfläche mit Craquelé-Struktur (FEM-Aufnahme); C: Bernstein mit Inkluse und oberflächlicher Rissbildung

bearbeitete Bernsteinobjekte. Viele der heute in der Sammlung befindlichen Bernsteinvarietäten und Naturformen sind rissig und z. T. zerbrochen (Abb. 1). Auch die kunsthandwerklichen Exponate weisen z. T. beträchtliche Schäden auf (Reich & Reitner 2005).

Die Verwitterung von Bernstein basiert auf Wechselwirkungen zwischen physikalischen, chemischen und biologischen Faktoren. Bei der Verwitterung von Bernstein sind die ablaufenden chemisch-physikalischen Prozesse weitgehend bekannt (z. B. Grassegger-Schön & Grüner 2002). In sauerstoffhaltiger Umgebung finden abbauende Oxidationsprozesse statt, die durch katalytisch wirkende Faktoren wie Licht, UV-Strahlung und Wärme beschleunigt werden. Temperaturunterschiede können zu Spannungen im Bernstein führen und Aufbrüche der Harzstrukturen verursachen. Außerdem entweichen im Laufe der Zeit monoterpene organische Verbindungen, die im Bernstein als „Weichmacher“ fungieren. In der Folge versprödet der Bernstein und bildet aufgrund des Volumenschwundes und auftretender Spannungen eine Craquelé-Struktur an der Oberfläche aus, die im fortgeschrittenen Stadium zum Zerfall der oberflächennahen Strukturen führt (Abb. 1).

Mikrobielle Prozesse, die zur Verwitterung der Bernsteine beitragen, sind hingegen nur unzureichend bekannt. Im Allgemeinen wird der unerwünschte Abbau bzw. die Schädigung von Materialien durch Mikroorganismen als sogenannte Biodeterioration bezeichnet (Weber 1993). Die

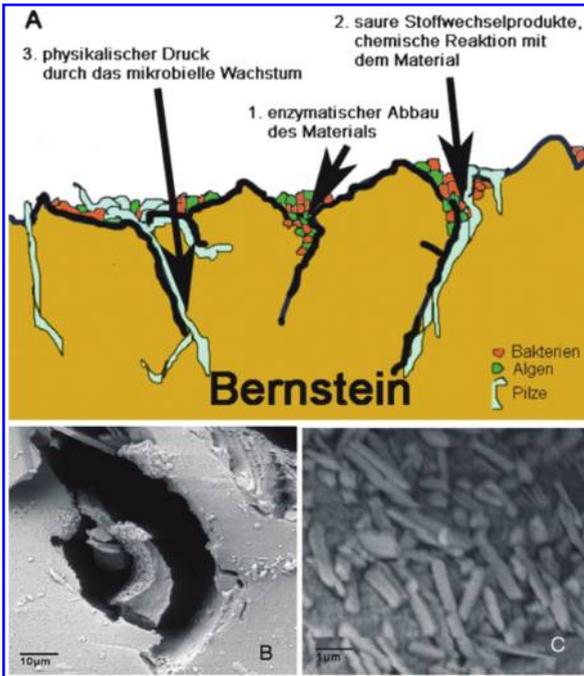


Abbildung 2: Schematische Darstellung von Biodeteriorationsprozessen (A); B und C: Feldemissionsrasterelektronenmikroskopische (FEM) Aufnahmen einer Bernsteinprobe aus der Königsberger Bernsteinsammlung; Akkumulation von Bakterien (Biofilm) in Vertiefung der Bernsteinoberfläche

Schädigung kann generell durch verschiedene Vorgänge hervorgerufen werden (Abb. 2):

1. die Komponenten des Materials werden enzymatisch abgebaut und als Nahrung genutzt,
2. saure Stoffwechselprodukte der Mikroorganismen gehen chemische Reaktionen mit dem Material ein und führen zu Verfärbungen und zur Auflösung mineralischer Bestandteile des Materials (Kurakov et al. 1999),
3. die Schädigung erfolgt durch physikalischen Druck, der durch das Wachstum von Mikroorganismen hervorgerufen wird.

Eine Besiedelung von Bernstein durch Bakterien und/oder Pilze kann verschiedene Ursachen haben. Auf der Harzoberfläche abgelagerte organische Komponenten von Staub und organische Aerosole können einigen heterotrophen Mikroorganismen als Nahrungsquelle dienen (Warscheid 1990). Möglicherweise kann Bernstein auch direkt von heterotrophen Mikroor-

ganismen wie z. B. chemoorganotrophen Bakterien und Pilzen als Nahrungsquelle genutzt werden. Weiterhin können autotrophe Organismen durch die Akkumulation produzierter Biomasse Nährstoffe für heterotrophe Mikroorganismen liefern. Sie ermöglichen oder erleichtern hierdurch eine sukzessive Entwicklung komplexer mikrobieller Gesellschaften (Crispim & Gaylarde 2004). Die Geschwindigkeit der Biodeterioration ist abhängig vom Ausmaß der Besiedelung und von den mikrobiellen Arten, die sich auf dem Bernstein angesiedelt haben. Das Ausmaß und die Zusammensetzung der mikrobiellen Gemeinschaft sind wiederum abhängig von klimatischen Faktoren und von der Verfügbarkeit von Ressourcen wie Wasser und Nährstoffen im Bernstein.

Obwohl bekannt ist, daß Mikroorganismen eine zentrale Rolle bei der Zerstörung von Materialien spielen (z. B. Gorbushina et al. 2003; Urzì & Krumbein 1994; Rölleke et al. 1996), werden sie in Konservierungskonzepten häufig nicht berücksichtigt.

Verfahren zur Konservierung von Bernstein basieren zumeist auf der Verwendung von polymeren Materialien zur Imprägnierung und Konsolidierung der Bernsteine. Häufig werden natürliche Substanzen wie Baumharze (z. B. Dammarharz, Kanadabalsam), Insektenharze (z. B. Schellack) oder Wachse (z. B. Paraffin) verwendet. Als Alternativen hierzu haben sich synthetische Lacke und Kunstharze bewährt (Hoffeins 2001). Durch die Einbettung in Natur- oder Kunstharz wird der Bernstein vor Oxidationsprozessen und Bruch geschützt. Allerdings können an den Grenzflächen zwischen Konsolidierungsmitteln und Material Spannungen auftreten, die zu Spannungsrissen führen können (Sattler 1992). Überdies ist nicht bekannt, welchen Zeitraum die verwendeten Harze überdauern, ohne selbst zu altern.

Im Rahmen einer Pilotstudie wurden folgende Untersuchungen an der Königsberger Bernsteinsammlung durchgeführt:

A. Feldemissionsrasterelektronenmikroskopie (FEM)

Einen Eindruck von dem mikrobiellen Befall der Königsberger Bernsteinsammlung geben feldemissionsrasterelektronenmikroskopische Analysen (Abb. 3, 4). Die Aufnahmen geben Aufschluß über die Oberflächenbeschaffenheit der Objekte und über die Besiedlungsformen und -dichten vorhandener Mikroorganismen. Die Oberflächen der Bernsteinobjekte sind z. T. stark mit Pilzhyphen überzogen. Besonders in Rissen und Vertiefungen der Bernsteinoberflächen siedeln vermehrt Bakterien (Abb. 2) und Pilze (Abb. 3). Diese Akkumulation resultiert vermutlich aus der Anhäufung von Nährstoffen und Feuchtigkeit und dem strukturellen Schutz in diesen Be-

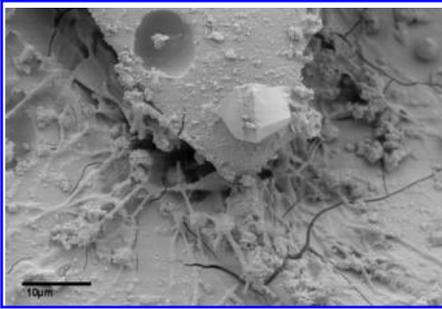


Abbildung 3: Analyse der Bernsteinoberfläche mittels Feldemissions-Rasterelektronenmikroskopie. Pilzhyphe in Bernsteinvertiefung.

reichen der Bernsteinoberfläche. Anhand der Beispiele wird deutlich, daß alter, rissiger und spröder Bernstein offensichtlich günstige Nischen für die Ansiedlung von Mikroorganismen bietet und daher besonders anfällig für Biodeteriorationsprozesse ist.

B. Kultivierung

Mit Hilfe von Selektivmedien wurden zwei Pilztaxa von Objekten der Königsberger Bernsteinsammlung isoliert. Über die DNA-Sequenzanalyse wurden beide Isolate der Gattung *Aspergillus* zugeordnet (Abb. 4). Diese Schimmelpilze gehören zur Abteilung der Schlauchpilze (Ascomycota). Vertreter dieser Gattung leben saprophytisch und sind in allen aeroben Umgebungen vorzufinden. Viele *Aspergillus*-Arten können in nährstoffarmen

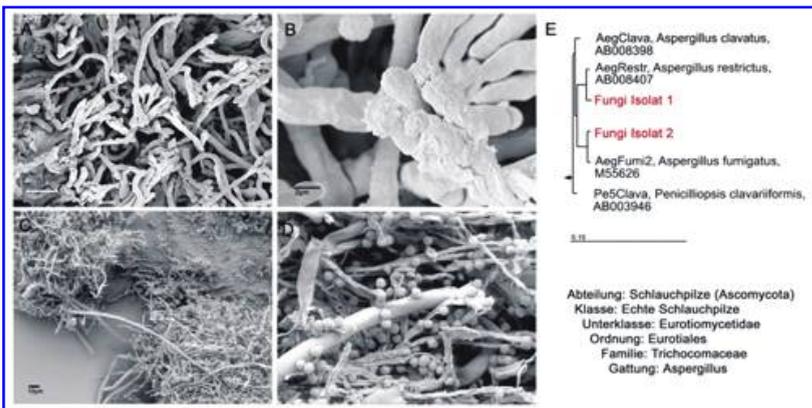


Abbildung 4: FEM-Aufnahmen isolierter Pilze (*Aspergillus*). Rezenter Aufwuchs auf Objekten der Königsberger Bernsteinsammlung; A-B: Bernstein-Isolat 1, C-D: Bernstein-Isolat 2, E: Ausschnitt aus einem Stammbaum mit den Isolaten 1 und 2 (erstellt mit dem Programm ARB).

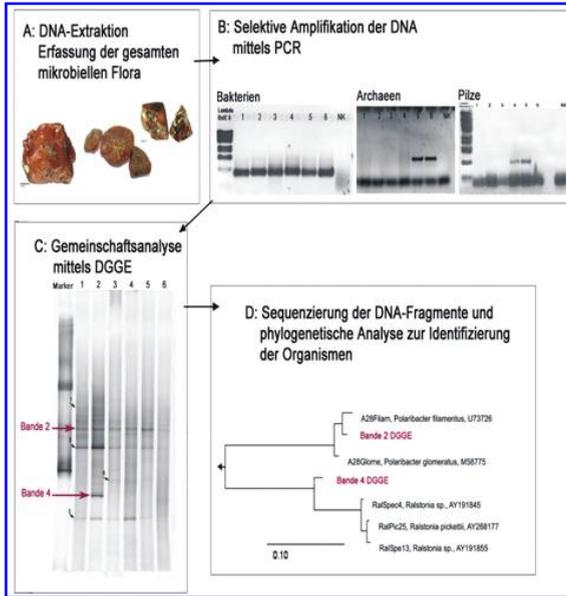


Abbildung 5: Molekularbiologische Analyse von Biofilmen auf Bernsteinen der Königsberger Sammlung. Nachgewiesen wurden Archaea, diverse Bakterien (*Polaribacter* & *Ralstonia*) sowie Pilze (s. Abb. 4).

Umgebungen bestehen, indem sie Salz- und Stickstoffquellen (Ammoniak und Nitrate) verwerten.

C. Detektion und Identifizierung der Mikroorganismen

Für die Diversitätsanalyse der mikrobiellen Flora wurde Material von Objekten der Königsberger Bernsteinsammlung entnommen. Über eine Kombination aus mechanischen und enzymatischen Verfahren wurde DNA aus diesen Proben extrahiert. Aus dem DNA-Extrakt wurde mit Hilfe genspezifischer Primer in einer Polymerasekettenreaktion selektiv rDNA von Bakterien und Pilzen amplifiziert. In allen ausgewählten Objekten der Königsberger Bernsteinsammlung konnte auf diesem Weg rDNA von Bakterien nachgewiesen werden. Zwei von sechs Bernsteinproben enthielten zusätzlich rDNA von Pilzen und Archaeen (Abb. 5). Eine anschließende denaturierende Gradientengelelektrophorese (DGGE) ermöglichte nun die weitere Auftrennung der rDNA-Fragmente.

Als Beispiel ist in Abbildung 5 ein Fingerprinting der bakteriellen Gemeinschaften auf sechs ausgewählten Objekten der Königsberger Bernsteinsammlung dargestellt. Die Anzahl der Banden im DGGE-Gel ist ein Maß

für die bakterielle Diversität auf den jeweiligen Bernsteinproben. Die Ergebnisse der bisherigen Analysen lassen auf eine mäßige bakterielle Diversität auf den Bernsteinproben schließen. Die Identifizierung der detektierten Mikroorganismen ist über die Sequenzanalyse der aufgetrennten rDNA-Fragmente möglich. Hierfür wurden die rDNA-Fragmente der detektierten Mikroorganismen sequenziert und mit bekannten Sequenzen in öffentlich zugänglichen Datenbanken (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/.Blast>) verglichen. Die Sequenzdaten der erfaßten Mikroorganismen wurden zur taxonomischen Einordnung in ein auf rRNA basierendes Identifikations-System (Programmpaket ARB; Ludwig et al. 2004) importiert und in einen Stammbaum eingerechnet (Abb. 5). Detektiert wurden zwei Bakterien, die zu den Taxa *Polaribacter* und *Ralstonia* gehören. Der Nachweis von *Polaribacter* ist bemerkenswert. *Polaribacter* gehört zur *Cytophaga-Flavobacterium-Bacteroides*-Gruppe und ist normalerweise ein kälteliebendes Bakterium (Gosink et al. 1998). Möglicherweise ist dies ein Hinweis auf eine sekundäre Infektion des Bernsteins während der Eiszeit, deren Biofilme sich in den feinen Rissen erhalten haben. Dieser Befund muß natürlich überprüft werden. Das zweite Taxon gehört zu den Beta-Proteobacteria, ist ein Bodenbakterium, und nahverwandte Taxa sind ausgesprochene Pflanzenpathogene (z. B. *R. solanacearum*) (Dookun et al. 2001). Welche Bedeutung dieser Befund hat, ist bis dato unbekannt, eröffnet aber ebenfalls interessante neue Aspekte der Biofilmbildung auf Bernsteinen. Möglicherweise haben sich im Laufe des Lagerungszeitraums und aufgrund des konstanten Mikroklimas (Lagerung der Bernsteine bei 22 °C und konstanter Luftfeuchtigkeit) Dominanzen ausgebildet.

Diese Untersuchungen haben erstmals gezeigt, daß es zu Biofilmbildungen auf Sammlungsmaterial von Bernstein kommt, die sich auch in den feinen Rissen des Bernsteins bilden. Noch ungeklärt ist, welche Stoffe die Mikroorganismen dort metabolisieren.

2. Fossile Biofilme und Mikroorganismen in Bernsteinen

Es gibt nur wenige Arbeiten über Mikroinkluden in Bernsteinen, obwohl diese für das Verständnis paläökologischer Zusammenhänge essentiell sind. Die ältesten Arbeiten über Mikroinkluden in Bernstein sind aus dem Karbon von Schottland bekannt (Smith 1894). Allerdings wurde erst um die Mitte der neunziger Jahre des letzten Jahrhunderts das ökologische Potential der Mikroinkluden wieder entdeckt (z. B. Waggoner 1996). In allen untersuchten Bernsteinlagerstätten unterschiedlicher Erdzeitalter fanden sich Mikroinkluden mit Pilz- und Bakterienresten. Aufgrund der exzellenten

Erhaltung ist es möglich, eine saubere morphologische Analyse durchzuführen. Von besonderem Interesse sind die Ergebnisse aus dem Bernstein der unteren Obertrias (Carnium) der Dolomiten (Schmidt et al. 2006). Die Bernsteine stammen aus der Santa Croce-Formation und dort aus einem Paläoboden. Die Diversität von Mikroinkluden ist extrem hoch und umfaßt Algen, Pilze, Ciliaten, Thekamöben und unterschiedliche Bakterien inklusive Cyanobakterien. Die Daten lassen eine nahezu komplette Rekonstruktion eines triassischen Mikroenvironments zu. Diese Erhaltung im Bernstein stellt ein exzellentes Fenster in die mesozoische Vergangenheit dar, wie es sonst von keiner anderen Erhaltungsform bekannt ist.

Die beobachteten Mikroinkluden sind ein fossiler genuiner Bestandteil des Bernstein und nicht durch spätere Infektionen verursacht. Noch nicht untersucht wurden die mikrobiellen Prozesse, die bei der Ablagerung im Sediment und auch im Meerwasser den Bernstein verändert haben. Dies ist ein Ziel der laufenden Untersuchungen.

Spektakulär waren natürlich die Arbeiten von Cano & Borucki, die 1995 in „Science“ publiziert wurden. Sie gaben an, eine Bakterien-Spore, die sie aus dem Abdomen einer Biene des Dominikanischen Bernsteins (25–40 Millionen Jahre) isoliert hatten, wieder reaktivieren und kultivieren zu können. Phylogenetische Untersuchungen (16srDNA) ergaben eine verwandtschaftliche Beziehung zu *Bacillus sphaericus*. Alle weiteren Versuche, aus dem festen Inneren des Bernsteins intakte DNA zu isolieren, schlugen jedoch fehl. Es handelt sich vermutlich um Bakterien-Sporen und Biofilme, die in kleinen Rissen und Frakturen wuchsen, in vergleichbarer Art wie von uns beschrieben. Durch Oberflächenreinigung werden diese nicht entfernt. Eine Reaktivierung dormanter Spezies konnte durch weitere Untersuchungen nicht bestätigt werden.

Es ist geplant, im laufenden Projekt alte DNS zu isolieren. Diese Untersuchungen können allerdings nur in geeigneten Reinraum-Laboren durchgeführt werden, um Kontaminationen zu vermeiden.

Bernsteine sind ein ideales Medium zum Studium fossiler Mikroorganismen und deren biochemischer Reste. Neben den morphologischen Resten sind auch chemische „Fossilien“, sog. Biomarker, im Bernstein eingeschlossen, die ebenfalls im laufenden Bernsteinprojekt untersucht werden.

Literatur

- Amann, R.I., Ludwig, W., Schleifer, K.H., 1995: Phylogenetic Identification and In Situ Detection of Individual Microbial Cells without Cultivation. *Microbiological Reviews* 59 (1), S. 143–169

- Biscula, C., Nascimbene, P., Elkin, L. and Grimaldie, D., 2007: A detailed study of deterioration in fossil resins and implications for conservation of amber fossils. Fossils X3: Insects, Arthropods, Amber, Vitoria-Gasteiz, Spain, May 4–9, 2007, Abstracts, S. 68
- Crispim, C.A., Gaylarde, C.C., 2004: Cyanobacteria and Biodeterioration of Cultural Heritage: a Review. *Microbiological Ecology* 49, S. 1–9
- Fischer, S.G., Lerman, L.S., 1983: DNA fragments differing by single base-pair substitutions are separated in denaturing gradient gels: Correspondence with melting theory, *Proc. Natl. Acad. Sci., USA*, 80, S. 1579–1583
- Cano, R.J. & Borucki, M.K., 1995: Revival and identification of bacterial spores in 25–40-million-years-old Dominican amber. *Science* 268:1060–1064
- Dookun, A., Saumtally, S. & Seal, S., 2001: Genetic diversity in *Ralstonia solanacearum* strains from Mauritius using restriction fragment length polymorphisms. *Jour. Phytopathology*, 149, 51–55
- Gorbushina, A.A., Heyrman, J., Dornieden, T., Gonzalez-Delvalle, M., Krumbein, W.E., Laiz, L. Petersen K., Saiz-Jimenez, C., Swings, J., 2003: Bacterial and fungal diversity and biodeterioration problems in mural painting environments of St. Martins church (Greene-Kreienzen, Germany). *International Biodeterioration and Biodegradation* 53, S. 13–24
- Gosink, J.J., Woese, C.R. & Staley, J.T., 1998: *Polaribacter* gen.nov, with three new species, *P. irgensii* sp. nov., *P. franzmannii* sp. nov. and *P. filamentus* sp.nov., gas vacuolate polar marine bacteria of the *Cytophaga-Flavobacterium-Bacteroides* group and reclassification of „*Flectobacillus glomeratus*“ as *Polaribacter glomeratus* comb.nov. *Internat. Jour. System. Bacteriol.*, 48, 223–235
- Grassegger-Schön, G. & Grüner, F., 2002: Alterungssimulation und technische Messungen an Bernstein und Konservierungsmitteln für die Königsberger Bernsteinsammlung. Unveröffentlichter Bericht, Otto-Graf-Institut (FMFA) [32–422.000.001]: 1–8, Stuttgart
- Hoffeins, H.W., 2001: On the preparation and conservation of amber inclusions in artificial resin. *Polish Journal of Entomology*, Vol. 70 S. 215–219
- Krumbiegel, G. & Krumbiegel, B., 2005: Bernstein – Fossile Harze aus aller Welt. Goldschnecke Verlag im Quelle & Meyer Verlag GmbH & Co., Wiebelsheim
- Kurakov, A.V., Somova, N.G., Ivanovskii, R.N., 1999: Micromycetes Populating Limestone and Red Brick Surfaces of the Novodevichii Convent Masonry, *Microbiology* 68, S. 232–241
- Ludwig et al., 2004: ARB: a software environment for sequence data. *Nucleic Acids Research*, Vol. 32, S. 1363–1371
- Perrichot, V., Néraudeau, D., Nel, A., De Ploëg, G. 2007: A reassessment of the Cretaceous amber deposits from France and their palaeontological significance. *African Invertebrates* 48, 213–227.
- Reich, M. & Reitner, J., 2005: Ursachen der Bernsteinalterung und Konservierungsvorschläge für Inkluden der ehemaligen Königsberger Bernsteinsammlung des Geowissenschaftlichen Zentrums der Universität Göttingen. Unveröffentlichter Abschlußbericht für das Nds. Ministerium für Wissenschaft und Kultur: 16 S., Göttingen
- Rölleke, S., Muyzer, G., Wawer, C., Wanner, G. & Lubitz, W., 1996: Identification of bacteria in a biodegraded wall painting by denaturing gradient gel electrophoresis of

- PCR-amplified gene fragments coding for 16S rRNA. *Applied and Environmental Microbiology* 62, S. 2059–2065
- Saki, R.K., Gelfand, D.H., Stoffel, S., Scharf, S.J., Higuchi, R., Horn, G.T., Mullis, K.B., Erlich, H.A., 1988: Primer-Directed Enzymatic Amplification of DNA with a Thermostable DNA Polymerase. *Science* 239, S. 487–491
- Sattler, L., 1992: Wirksamkeitskontrollen an klassischen Methoden der Steinkonservierung. *Die Geowissenschaften* 10, S. 88–89
- Schönborn, W., Dörfelt, H., Foissner, W., Krienitz, L. & Schäfer, U., 1999: A fossilized microcenosis in Triassic amber. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 46, 571–584
- Schmidt, A.R., 2006: Microorganisms and microcoenoses of Cretaceous forests – new insights from amber. In: Barrett, P.M. & Evans, S.E. (eds), 9th International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota, Natural History Museum, London, UK., 110–113.
- Schmidt, A.R., Ragazzi, E., Coppelotti, O. & Roghi, G., 2006: A microworld in Triassic amber. *Nature*, 444, 835.
- Schmidt, A & Dilcher, D., L., 2007: Aquatic organisms as amber inclusions and examples from a modern swamp forest. *PNAS*, 104, 16581–16585
- Smith, J., 1894: On the discovery of fossil microscopic plants in the fossil amber of the Ayrshire coal-field. *Trans. Geol. Soc. Glasgow*, 30, 318–323
- Torsvik, V., Salte, K., Sørheim, R., Goksøyr, J., 1990: Comparison of Phenotypic Diversity and DNA Heterogeneity in a Population of Soil Bacteria. *Applied and Environmental Microbiology* 56, S. 776–781
- Urzi, C., Krumbein, W.E., 1994: Microbiological Impacts on the Cultural Heritage. In: Krumbein, W.E., Brimblecombe, P., Cosgrove, D.E., Staniforth, S. (Eds.): *Durability and Change*. Wiley, Chichester, S. 107–135
- Waggoner, B.M., 1996: Bacteria and protists from from Middle Cretaceous amber of Ellsworth County, Kansas. *PaleoBios*, 17, 17–19
- Warscheid, T., 1990: Untersuchungen zur Biodeterioration von Sandsteinen unter besonderer Berücksichtigung der chemoorganotrophen Bakterien. Dissertation, FB Biologie Universität Oldenburg
- Weber, H., 1993: *Allgemeine Mykologie*. Gustav Fischer Verlag, Jena