

LEBENSFÄHIGE HALOBAKTERIEN AUS ALPINEM STEINSALZ - UND IM WELTRAUM ?

VIABLE HALOBACTERIA FROM ALPINE ROCK SALT - AND IN OUTER SPACE?

Helga Stan-Lotter ⁽¹⁾

ZUSAMMENFASSUNG

Aus permo-triassischem Steinsalz wurden lebensfähige Halobakterien isoliert und näher untersucht. Einige physiologische und molekulare Eigenschaften waren ähnlich zu denen bekannter Halobakterien; die gefundenen Unterschiede zeigten jedoch, dass es sich um neue Arten handelt. Diese Mikroorganismen könnten seit der Verdunstung der Urmeere im Salz eingeschlossen überlebt haben. Da es Befunde von Halit im Weltraum gibt, sollte die Suche nach Leben auf dem Mars, die im 21. Jahrhundert von mehreren Weltraumbehörden durchgeführt werden wird, die Suche nach Halobakterien einschließen.

ABSTRACT

Viable halobacteria were isolated from Permo-Triassic rock salt and characterized in detail. Several physiological and molecular properties were similar to those of known halobacteria; some differences, however, suggested that the isolates were novel species. These micro-organisms may have survived enclosed in salt since the evaporation of the ancient brines. Since there are reports of halite in outer space, the search for life on Mars, which will be conducted in the 21st century by several space agencies, should include the search for halobacteria.

I. ENTSTEHUNG VON STEINSALZLAGERN

Im Laufe der Erdgeschichte gab es mehrmals massive Ablagerungen von Steinsalz (Halit, NaCl) und einigen anderen Mineralien. Die größten davon datieren aus dem Kambrium (vor etwa 550 Millionen Jahren vor der Gegenwart) und danach aus dem Perm und der Trias, der Zeit vor 286 bis 213 Millionen Jahren. Dazwischen und auch noch in jüngerer Zeit lagerte sich immer wieder Salz ab, jedoch in geringerem Umfang. Im Kambrium sowie Perm und Trias wurden jeweils schätzungsweise 1,3 Millionen km³ Steinsalz deponiert (Zharkov 1981), das entspricht etwa $1,5 \times 10^{15}$ Tonnen.

Zur Zeit des Perms waren alle Kontinente der Erde zu einem einzigen Großkontinent, Pangäa genannt, vereinigt. Das heutige Mitteleuropa lag in dieser Zeit fast am Äquator. Das Klima war trocken und windig, und in den Landgebieten herrschten wüstenartige Bedingungen; dadurch wurde die Bildung von Salzablagerungen begünstigt. Diese entstanden in großen Becken, die mit dem offenen Meer durch Kanäle verbunden waren.

Vor etwa 100 Millionen Jahren begann die Aufspaltung von Pangäa; die Kontinente drifteten auseinander und gleichzeitig verschoben sie sich nach Norden. Als Ergebnis dieser plattentektonischen Bewegungen sind die geologisch alten Salzablagerungen heute vorwiegend in den nördlichen Regionen der Kontinente zu finden, so in Sibirien, in Nord- und Zentraleuropa, wo sich das sogenannte Zechsteinmeer befunden hatte, in den Alpen und Karpaten (dem ehemaligen Alpenin Becken), in Texas und New Mexico, in Grönland und im arktischen Gebiet von Kanada.

Die alpinen Salzsedimente wie auch die Zechstein-Ablagerungen in England, Nord- und Mitteldeutschland entstanden im späten Perm bzw. der frühen Trias. Nach der Trias fanden im alpinen Raum keine signifikanten Salzsedimentationen mehr statt, da sich durch die Auffaltung der Alpen nicht mehr so viele große Verdunstungsbecken bilden konnten; in anderen Gegenden, zum Beispiel in Osteuropa, gab es weiter Salzablagerungen durch das zurückweichende Tethys-Meer, bis hinein ins Miozän (vor etwa 20 Millionen Jahren). Die alpinen Salzsedimente wurden nach oben geschoben und sind heute in Höhen von 500 bis 1200 Metern zu finden, überlagert von Schichten aus Ton, Sand- und Kalkstein, welche das Auswaschen des Salzes verhinderten.

¹⁾ Univ. Prof. Dr. Helga Stan-Lotter, Institut für Genetik und Allgemeine Biologie, Universität Salzburg, Hellbrunnerstr. 34, A-5020 Salzburg, Austria (Tel.: +43-662-8044-5756; FAX: +43-662-8044-144; e-mail: helga.stan-lotter@sbg.ac.at)

II. LEBEN IN EXTREM SALZIGEN GEWÄSSERN

Salzablagerungen entstehen heutzutage bei der Verdunstung von hypersalinen Oberflächengewässern in den wärmeren Gegenden der Erde, entweder aus natürlichen Salzseen, wie dem Toten Meer in Israel, dem Großen Salzsee in Utah, Alkaliseen in Kenya und Ägypten, oder aus vom Menschen angelegten Lagunen, wie z.B. in Salzgewinnungsanlagen, wo Meereswasser verdunstet wird. In diesen Gebieten sind die sogenannten Halobakterien zuhause, eine Gruppe von Mikroorganismen, die bei hohen Salzkonzentrationen am besten wachsen.

Beim Konzentrieren des Meereswassers überleben zunächst noch halotolerante Algen und manche kleine Krebsarten. Diese Organismen sterben bei höheren Salzkonzentrationen ab, und von den Zerfallsprodukten leben die Halobakterien. Ab Salzkonzentrationen von etwa 3 - 4 Molar (das entspricht etwa 15 - 22 % NaCl) sind die Halobakterien, d. h. Arten der Gattungen *Halobacterium*, *Haloarcula*, *Haloferax*, *Halorubrum* und *Halococcus*, die vorherrschenden Organismen. Halobakterien verleihen den Salzlaken eine auffallend rote Farbe aufgrund ihrer Pigmente, wie Karotin, Bakteriorhodopsin und Bakterioruberin, die in ihren Membranen vorhanden sind und die zum Teil eine Schutzfunktion gegenüber der starken Sonneneinstrahlung bewirken. Halobakterien können beim vollständigen Verdunsten der Salzsolen in die sich bildenden Kristalle eingeschlossen werden. Sie sind dann noch an ihrer Farbe zu erkennen; unter einem Mikroskop kann man auch sehen, dass die Zellen in den Flüssigkeitseinschlüssen des Kristalls beweglich sind. Aus Laborexperimenten ist bekannt dass Halobakterien, die in derartige Salzkristalle eingeschlossen wurden, mindestens 6 Jahre lebensfähig bleiben.

Aufgrund neuerer molekularer Untersuchungen wurden die Halobakterien von den klassischen Bakterien abgetrennt und in die Gruppe Archaeobakterien (oder Archaea) eingereiht; dies sind Mikroorganismen, die vielleicht schon in der Frühzeit der Erde (z. B. im Archaikum, vor 2,5 Milliarden Jahren) existiert haben.

III. LEBEN IM STEINSALZ

Steinsalz ist in Europa seit mehr als dreitausend Jahren bergmännisch abgebaut worden, und bis heute wird es sowohl als festes Salz wie auch in gelöster Form als Sole gewonnen, etwa in den Salzbergwerken bei Berchtesgaden, Bad Ischl und Altaussee. Von diesen Orten stammen die Proben, die wir in Zusammenarbeit mit den Salzbergwerksbetreibern erhielten. Beim Vortrieb von neuen Stollen durch Sprengungen wie auch bei den Probebohrungen in Tiefen bis zu 700 Meter unter der Oberfläche (Abb. 1) kamen Steinsalzproben nach Millionen von Jahren erstmals wieder ans Tageslicht.

Im Labor werden die Steinsalzproben rundherum mit einem Bunsenbrenner abgeflammt, um mögliche Mikroorganismen, die nachträglich durch das Hantieren auf die Oberfläche gelangt sein könnten, abzutöten. Das Salz wird mit sterilem Wasser aufgelöst; nach Zugabe von Nährstoffen werden vermehrfähige halophile Mikroorganismen in Flüssigmedien oder auf Agarplatten gezüchtet. Es kann oft Wochen oder Monate dauern, bis sich Kolonien zeigen; diese sind meist intensiv rot, rosa oder orange gefärbt und zeigen unterschiedliche Formen und Oberflächenstrukturen, was auf unterschiedliche Arten von Mikroorganismen hinweist (Stan-Lotter 2002).

Das erste Isolat, das wir aus Steinsalz erhielten, wurde *Halococcus salifodinae* BIp genannt. BIp ist die Stammbezeichnung und steht für "Bad Ischl, pink". Die Zellen sind rundlich, von etwa 0,8 μ m Durchmesser und erscheinen meist in Tetraden, die zu größeren Aggregaten zusammengelagert sind (Abb. 2). Wir untersuchten Eigenschaften dieses *Halococcus*, z.B. die Zusammensetzung der Lipide und Proteine, die Nukleinsäuresequenzen der 16S ribosomalen RNA Gene, die als diagnostisch für die Bakterien-Klassifizierung angesehen werden, die Anwesenheit bestimmter Enzyme, die Empfindlichkeit auf gewisse Antibiotika, usw. Aus allen diesen Ergebnissen wurde klar, dass das Isolat den bisher bekannten *Halococcus*-Arten zwar ähnlich ist, aber doch so viele bis dahin unbekannte Eigenschaften aufwies, dass es als neue Art anzusehen ist (Denner et al. 1994).

Obwohl dieser Mikroorganismus aus geologisch altem Material sich als neuartig erwies, war er vorerst nur ein Einzelisolat, und daher war der Einwand, dass es sich hier um ein Zufallsisolat, eventuell aufgrund einer Kontamination handeln könnte, nicht so leicht zu entkräften. Wir erhielten dann weitere Isolate, die so ähnlich aussahen wie Stamm BIp, jedoch aus anderen Gegenden stammten. Aus einem Bohrkern aus dem Bergwerk in Berchtesgaden hatte Professor Stetter von der Universität Regensburg ein kokkenförmiges halophiles Isolat gewonnen, übrigens schon im Jahre 1988, ehe wir mit unseren Arbeiten überhaupt angefangen hatten. Das Isolat hat die Bezeichnung BG2/2 bekommen. Ein dritter Stamm, Br3 genannt, war von Terry McGenity von der Universität Leicester aus einem Zechstein-Salzbergwerk in England isoliert worden. Alle drei Stämme sind Halokokken, mit Durchmessern von etwa 0,8 μ m, und wachsen in Aggregaten, wie in Abb. 2 zu sehen; sie zeigten Ähnlichkeiten in der Pigmentierung, der Kolonie-Form und vielen anderen biochemischen und molekularen Merkmalen. Diese Ergebnisse ließen darauf schließen, dass in geographisch entfernten

Salzablagerungen, die aus dem gleichen geologischen Erdzeitalter stammen, sehr ähnliche lebensfähige *Halococcus*-Arten vorkommen. Darüberhinaus konnten wir acht Jahre nach der ersten Probennahme im Salzbergwerk Bad Ischl nochmals einige neue Stämme aus Steinsalz isolieren, die sich als identisch mit *Halococcus salifodinae* BIP erwiesen (Stan-Lotter et al. 1999). Alle Isolate waren unabhängig voneinander von verschiedenen Personen zu verschiedenen Zeiten gemacht worden; dies zeigte, dass die Isolierung von lebensfähigen Halokokken aus geologisch altem Steinsalz reproduzierbar ist. Die Ergebnisse sind zumindest kompatibel mit der Vorstellung, dass die halophilen Kokken die Überreste von Mikroorganismen sein könnten, die schon vor Millionen von Jahren die hypersalinen Meere bewohnten.

Ein weiteres neues Isolat aus Steinsalz, das wir kürzlich beschrieben haben (Stan-Lotter et al. 2002), wurde *Halococcus dombrowskii* genannt, nach dem Arzt Heinz Dombrowski, der schon um 1960 über die Isolierung von lebensfähigen *Bacillus*-Arten aus Zechsteinsalz berichtet hat. Dieser Stamm unterscheidet sich etwas von den sonstigen *Halococcus*-Arten; er wächst bevorzugt als Diplokokken in kleinen Aggregaten (Abb. 3).

Wir haben insgesamt etwa 60 verschiedene Kolonietypen von halophilen Mikroorganismen erhalten, die sich kultivieren lassen und die wir näher untersuchen. Darüberhinaus verwenden wir die modernen Nachweismethoden, die auf der Polymerase-Ketten-Reaktion (PCR) beruhen, mit deren Hilfe in Umweltproben, wie z.B. auch aufgelöstem Steinsalz, das Vorhandensein von Mikroorganismen gezeigt werden kann, ohne dass sie kultiviert werden. Mit der PCR haben wir bisher Hinweise für die Existenz von 123 Klonen (Halobakterien-Arten) erhalten, die sich in mindestens 12 verschiedene Gruppen ordnen lassen. Die Teilsequenzen von 16S rRNA-Genen erlaubten die Zuordnung zu bekannten Halobakterien; jedoch war keine der neu gefundenen Sequenzen identisch mit bisher beschriebenen Sequenzen (Radax et al. 2001, Stan-Lotter et al. 2003). Dies zeigte, dass mit grosser Wahrscheinlichkeit eine Vielzahl von noch unbekanntem Arten im Steinsalz vorhanden ist.

IV. WIE ALT SIND DIE HALOBAKTERIEN AUS STEINSALZ ?

Das pflanzliche und tierische Leben in Kambrium, Perm und Trias ist aufgrund vieler Fossilienfunde gut dokumentiert. Über mikrobielles Leben in diesen Zeiten ist allerdings wenig bekannt. Mikroorganismen sind mit dem freien Auge nicht sichtbar, und daher ist die eindeutige Identifizierung von Mikrofossilien viel schwieriger als die von größeren Fossilien. Aus den Abdrücken von Bakterien und anderen einfachen Lebensformen von der Größe einiger tausendstel Millimeter, die man mit guten Mikroskopen sichtbar machen kann, ergeben sich allenfalls Vorstellungen über die Morphologie, aber es können kaum sonstige Aussagen gemacht werden. Dennoch gibt es viele Hinweise, dass Mikroorganismen bereits vor 3,5 bis 3,8 Milliarden Jahren existiert haben, und dass sie seit damals, wie auch heute, mit Sicherheit überall vorhanden waren.

Es gibt zahlreiche neuere Berichte von der Existenz einer reichhaltigen "unterirdischen" Biosphäre; damit sind lebensfähige Mikroorganismen gemeint, die man in großen Tiefen in Gesteinen, Sedimenten und Aquiferen gefunden hat (Fredrickson, Onstott 2002). Auch diese unterirdischen Mikrobenfunde werfen die Frage auf, ob sie genauso alt sein können wie ihre Umgebung - das gleiche Problem, wie es bei den aus Steinsalz isolierten Halobakterien vorliegt. Eine direkte Altersbestimmung ist bei Mikroorganismen schwierig, da meist nicht sehr viel Zellmaterial vorhanden ist. Wenn gar nur ein einzelnes Bakterienisolat vorliegt, ist die Aufgabe derzeit nicht zu lösen, denn die Masse einer durchschnittlichen Bakterienzelle beträgt nur etwa ein Picogramm (10^{-12} g); das ist zu wenig für Datierungsmethoden.

Andrerseits ist die Datierung von Sedimenten und Evaporiten weltweit anerkannt und auch präzise. Zur Bestimmung des Alters von Steinsalzablagerungen wurden hauptsächlich Schwefelisotopen-Messungen und palynologische Analysen angewandt. Die massenspektrometrische Bestimmung des Verhältnisses von S^{32} zu S^{34} Isotopen, das für geologische Proben charakteristisch ist, ergab eindeutig, dass die alpinen Salzsedimente dem späten Perm bzw. der frühen Trias zuzuordnen sind (Pak, Schauburger 1981). Die zweite Methode erfordert Pollen- oder Sporenfunde von ausgestorbenen Pflanzen, die nach morphologischen Kriterien identifiziert werden und, zusammen mit stratigraphischen Informationen, geologischen Zeitabschnitten zugeordnet werden. In den 50er und 60er Jahren wurden von dem Wiener Paläontologen Professor Wilhelm Klaus umfangreiche palynologische Untersuchungen durchgeführt. Abb. 4 zeigt zwei seiner Mikrophotographien von einzelnen Sporen der Gattung *Lueckisporites*. Die Strukturen der Sporen, ihre komplexen Oberflächen sowie ihre Luftsäcke, die an beiden Seiten angebracht sein können, sind oft bemerkenswert gut konserviert. Sowohl im permischen alpinen Steinsalz wie auch im norddeutschen Zechsteinsalz wurden die gleichen Arten von *Lueckisporites* gefunden sowie auch einige weitere gemeinsame Sporentypen. Die Sporenart *Gigantosporites hallstattensis* dagegen scheint charakteristisch für permische alpine Regionen zu sein und kommt u.a. im Hallstätter Salz vor (Klaus 1963).



Abb. 1: Tiefenbohrung im alpinen Steinsalz. Gewinnung von Bohrkernen mit 5 cm Durchmesser, vor der Entnahme aus der metallischen Bohrhülse.

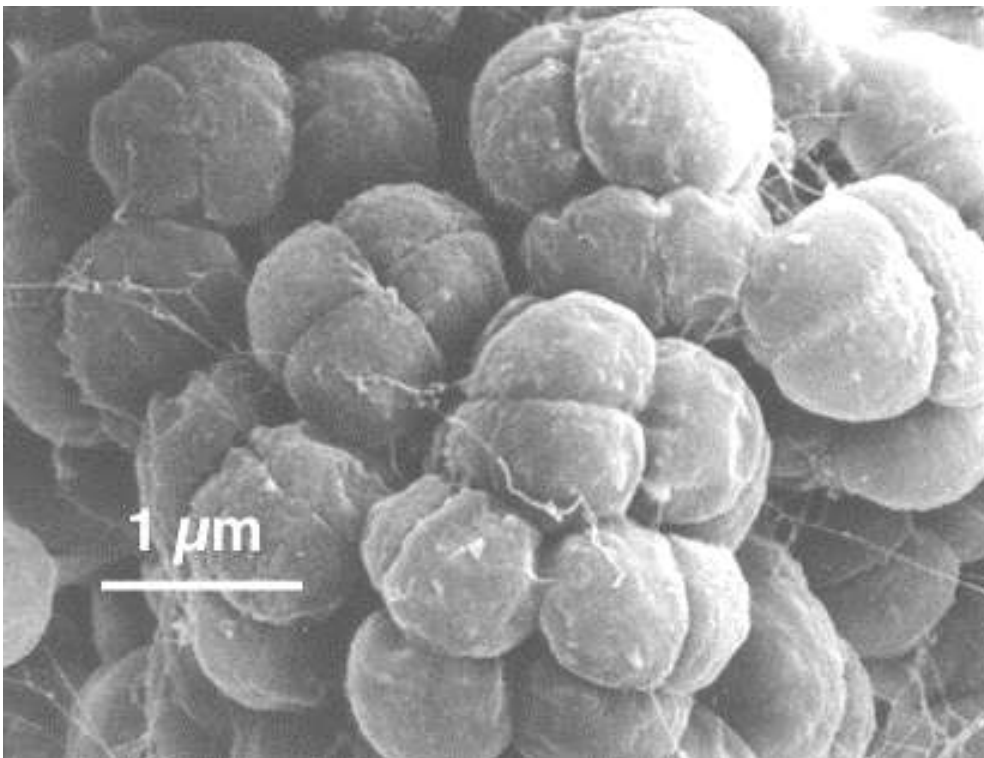


Abb. 2: Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme von Aggregaten von *Halococcus salifodinae* - Zellen. Mehrere Stämme dieser Halobakterien-Art wurden aus alpinem Steinsalz (von den Bergwerken Bad Ischl und Berchtesgaden) isoliert, außerdem auch aus Zechsteinsalz in England.

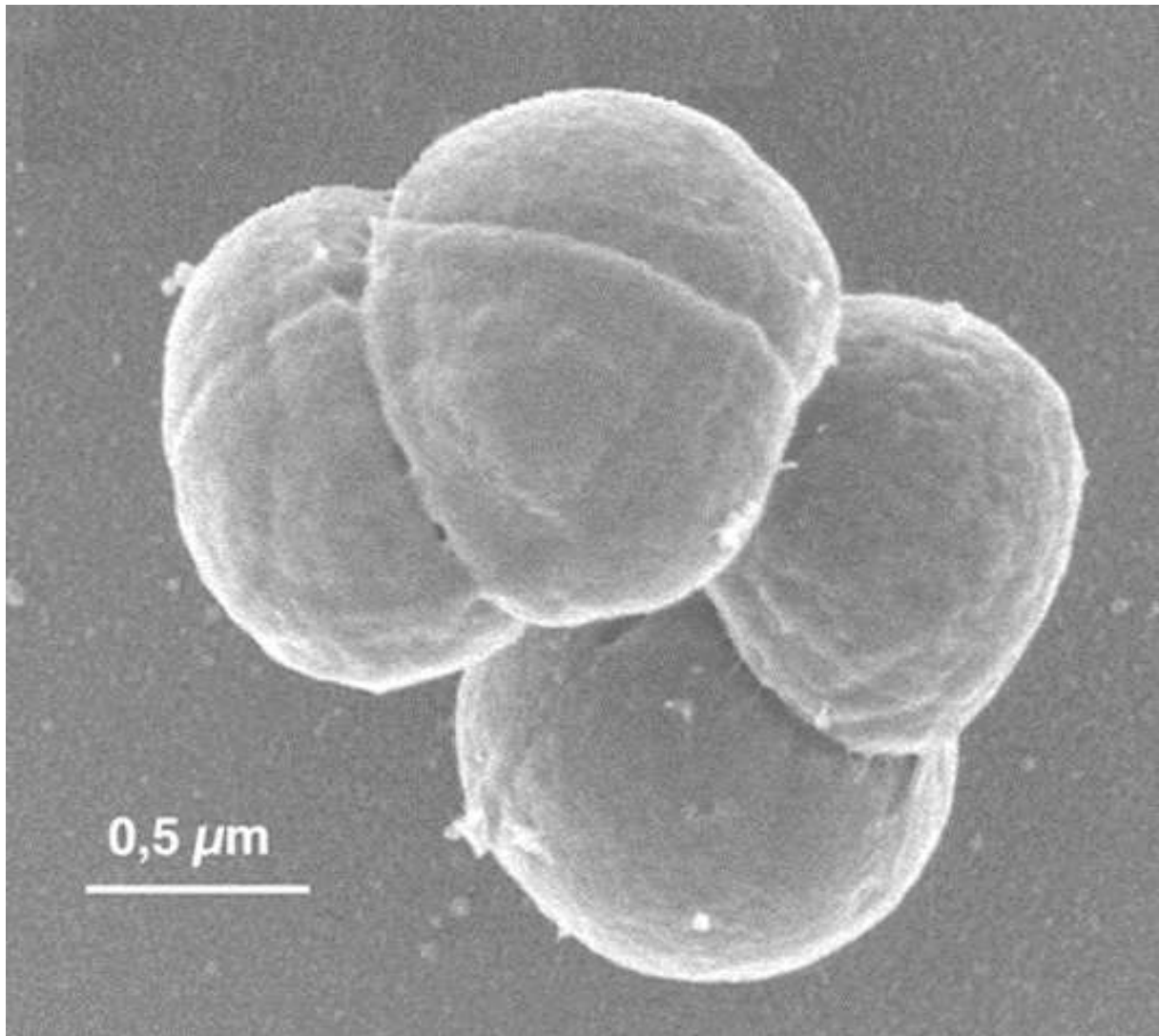


Abb. 3: Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme von *Halococcus dombrowskii*, einem neuen Isolat aus permischem Steinsalz.

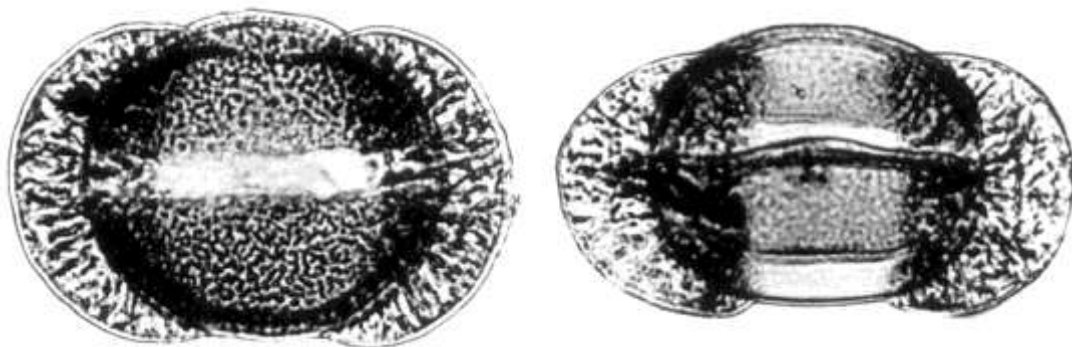


Abb. 4: Mikrophotographien von *Lueckisporites virkkiae* (links) und *Lueckisporites microgranulatus* (rechts), modifiziert nach Klaus (1963). Die Sporenkörner sind länglich-oval, ca. 60 - 64 μm lang und etwa 35 - 40 μm breit. Die Luftsäcke (sacci) sind beidseitig am Zentralkörper angesetzt. Vorkommen/Fundorte: Sandstein- und Tonschichten des alpinen oberen Perms, alpines Steinsalz, Zechsteinsalz.

V. EXTRATERRESTRISCHER HALIT

Die Suche nach Leben im Weltraum

Mehrere Raumfahrtbehörden, wie die National Aeronautics and Space Agency (NASA) und die European Space Agency (ESA), haben als eines ihrer wichtigsten Ziele die Suche nach Leben im Weltraum erklärt. Wie das Leben auf der Erde entstand, wissen wir bis jetzt nicht; es ist auch nicht geklärt, ob das Leben überhaupt auf unserer Erde selbst entstanden ist, oder vielleicht vom Weltraum auf die Erde gelangt ist - für beide Hypothesen gibt es Hinweise.

Es gab schon länger Überlegungen, auf den der Erde benachbarten Planeten Venus und Mars nach Lebensspuren zu suchen, da die Entstehung dieser Planeten im ungefähr gleichen Zeitraum erfolgte wie die der Erde, und die frühe geologische Vergangenheit dieser Himmelskörper wahrscheinlich recht ähnlich war. Die Experimente, die die Viking Landfahrzeuge der NASA 1976/77 auf der Oberfläche des Mars mit Marsboden durchführten, waren speziell auf den Nachweis von Mikroorganismen ausgerichtet. Zwar wurden die Ergebnisse dieser Experimente dann allgemein als negativ für das Vorliegen von Beweisen für mikrobiologische Aktivität beurteilt; jedoch konzentrieren sich seit der Entdeckung von bakterienähnlichen Mikrofossilien im Meteorit ALH84001 (McKay et al. 1996), der nachweislich vom Mars stammt, die Pläne zur Suche nach Leben auf dem Mars vorwiegend doch wieder auf das Auffinden von Mikroorganismen. Darüberhinaus wurden seit Sommer 2000 mit der Mars Orbiter Camera (MOC) besonders eindrucksvolle Bilder von Formationen auf der Marsoberfläche erhalten (http://www.msss.com/mars_images/index.html), die wie Rinnen, Kanäle und sedimentartig geschichtete Gesteine aussehen, und die auf das frühere oder vielleicht auch rezente Vorhandensein von Wasser schließen lassen. Die damit erhaltenen Informationen haben der Suche nach Leben auf dem Mars zusätzlich neuen Auftrieb gegeben.

Name/Herkunft	Methode/n zur Identifizierung	Literaturzitat
<u>Meteoriten:</u>		
Nakhla + andere SNC (vom Mars)	EM ^a , Infrarotspektrometrie	Gooding (1992)
Murchison (+ andere)	EM ^a , Röntgenanalyse	Barber (1981)
Monahans (Asteroid)	Raman spektrometrie	Zolensky et al. (1999)
Zag (Asteroid)	EM ^a ; RELAX ^b	Whitby et al. (2000)
<u>Mond</u>		
Europa (Jupitermond)	Infrarotspektrometrie	McCord et al. (1998)

^a (analytische) Elektronenmikroskopie

^b "Ultrasensitive resonance ionization mass spectrometer for Xenon"

Tabelle 1. Halit im Weltraum

Halit im Weltraum

Tabelle 1 zeigt eine Zusammenstellung der bisherigen Berichte von extraterrestrischem Halit bzw. Hinweisen für Salzvorkommen. Die sogenannten SNC Meteoriten, die nach den Initialen der Fundorte Shergotty in Indien, Nakhla in Ägypten und Chassigny in Frankreich, benannt wurden, stammen vom Mars; sie enthalten Spuren von Halit, wie auch der Murchison-Meteorit und andere Chondriten. In Monahans in Texas fielen im Jahr 1998 mehrere Teile eines Meteoriten zur Erde und wurden kurz nach ihrem Aufprall untersucht. Sie enthielten ungewöhnlich große Halitkristalle von 1-3 mm Durchmesser, die mit bloßem Auge sichtbar waren, sowie Sylvit (KCl) und Wassereinschlüsse. Das Alter dieser Meteoriten wurde auf etwa 4,7 Milliarden Jahre bestimmt. Im Zag-Meteorit, der im Natural History Museum in London, England, deponiert war, wurden ebenfalls Halitkristalle entdeckt; die gleichzeitige Anwesenheit von bestimmten Xenon-Isotopen, die aus Iodisotopen entstehen, die es auf der Erde nicht gibt, bestätigte den extraterrestrischen Ursprung des Halits. Die Ergebnisse der Meteoritenanalysen ließen auch vermuten, dass die Entstehung von Salzevaporiten schon ein sehr frühes Ereignis im Sonnensystem gewesen sein muss.

Die Galileo-Sonde, die den Jupitermond Europa umkreist, entdeckte mittels des an Bord vorhandenen Magnetometers Fluktuationen, die als magnetische Effekte von leitfähigen Strömungen nahe der Oberfläche interpretiert wurden - sehr wahrscheinlich aufgrund eines salzigen Ozeans.

VI. AUSBLICK

Halobakterien scheinen sehr lange Lebensfähigkeit in trockenen Umgebungen wie z.B. Steinsalz zu besitzen; weiters gibt es Halitfunde in außerirdischen Proben. Daher erscheint es plausibel, in der Suche nach Leben im Weltraum speziell eine Suche nach Halobakterien einzuplanen.

Wir möchten herausfinden, ob Halobakterien überhaupt die Verhältnisse auf anderen Planeten wie dem Mars überleben könnten. Dazu haben wir begonnen, Experimente mit einer sogenannten Mars-Simulationskammer (Österreichische Akademie der Wissenschaften, Graz) durchzuführen, die das Testen mikrobiellen Überleben unter atmosphärischen Marsbedingungen ermöglicht (Stan-Lotter et al. 2003).

DANKSAGUNG

Ich möchte mich herzlich bedanken bei Mag. Michael Mayr, Salinen Austria, für die Hilfe beim Erhalt von Steinsalz-Proben, bei Chris Frethem, University of Minnesota, und Prof. Gerhard Wanner, Universität München, für die rasterelektronenmikroskopischen Bilder von *Halococcus dombrowskii* bzw. *Halococcus salifodinae*, bei Dr. Helmut Lammer, Dr. Norbert Kömle und Dr. Günter Kargl (alle Österreichische Akademie der Wissenschaften, Graz) für die Hilfe bei der Benützung der Mars-Simulationskammer sowie bei allen jetzigen und früheren Mitarbeiter/n/innen an der Universität Salzburg bzw. Wien für die molekularbiologischen, biochemischen und taxonomischen Untersuchungen von Halobakterien-Isolaten. Die experimentellen Arbeiten wurden vom Fonds zur Förderung der Wissenschaften, Wien, unterstützt (Projekte P9144-MOB, P13995-MOB und P16260-B07).

ANHANG I: LITERATUR

- Barber D.J. 1981. Matrix phyllosilicates and associated minerals in C2M carbonaceous chondrites. *Geochim. Cosmochim. Acta* **45**, 945-970.
- Denner E.B.M., McGenity T.J., Busse H.-J., Wanner G., Grant W.D., Stan-Lotter H. 1994. *Halococcus salifodinae* sp.nov., an Archaeal isolate from an Austrian salt mine. *Int. J. System. Bacteriol.* **44**, 774-780.
- Fredrickson J.K., Onstott T.C. 2002. Leben im Tiefengestein. *Spektrum der Wissenschaft, Dossier* **3/2002**, 16-21.
- Gooding J.L. 1992. Soil mineralogy and chemistry on Mars: Possible clues from salts and clays in SNC meteorites. *Icarus* **99**, 28 - 41.
- Klaus W. 1963. Sporen aus dem südalpinen Perm (Vergleichsstudie für die Gliederung nordalpiner Salzserien). *Jb. Geol. B.-A.* **106**, 229-364, Wien.
- McCord T.B., Mansen G.B., Fanale F.P., Carlson R.W., Matson D.L., Johnson T.V., Smythe W.D., Crowley J.K., Martin P.D., Ocampo A., Hibbitts C.A., Granahan J.C. 1998. Salts on Europa's surface detected by Galileo's near Infrared Mapping Spectrometer. The NIMS team. *Science* **280**, 1242-1245.

- McKay D.S., Gibson E.K.Jr., Thomas-Keprta K.L., Vali H., Romanek C.S., Clemett S.J., Chillier X.D.F., Maechling C.R., Zare R.N. 1996. Search for past life on Mars: Possible relic biogenic activity in Martian meteorite ALH 84001. *Science* **273**, 924-930.
- Pak E., Schauburger O. 1981. Die geologische Datierung der ostalpinen Salzlagerstätten mittels Schwefelisotopenuntersuchungen. *Verh. Geol. B.-A., Jahrg.* **1981**, 185-192.
- Radax C., Gruber G., Stan-Lotter H. 2001. Novel haloarchaeal 16S rRNA gene sequences from Alpine Permo-Triassic rock salt. *Extremophiles* **5**, 221-228.
- Stan-Lotter H., McGenity T.J., Legat A., Denner E.B.M., Glaser K., Stetter K.O., Wanner G. 1999. Very similar strains of *Halococcus salifodinae* are found in geographically separated Permo-Triassic salt deposits. *Microbiology* **145**, 3565-3574.
- Stan-Lotter H. 2002. Mikroorganismen in permischen Salzsedimenten. *Spektrum der Wissenschaft, Dossier* 3/2002, 10 - 13.
- Stan-Lotter H., Pfaffenhuemer M., Legat A., Busse H.J., Radax C., Gruber C. 2002. *Halococcus dombrowskii* sp. nov., an Archaeal isolate from a Permo-Triassic Alpine salt deposit. *Int. J. System. Evol. Microbiol.* **52**, 1807-1814.
- Stan-Lotter H., Radax C., Gruber C., Legat A., Pfaffenhuemer M., Wieland H., Leuko S., Weidler G., Kömle N., Kargl G. 2003. Astrobiology with haloarchaea from Permo-Triassic rock salt. *Int. J. Astrobiol.* (in press).
- Whitby J., Burgess R., Turner G., Gilmour J., Bridges J. 2000. Extinct ¹²⁹I halite from a primitive meteorite: evidence for evaporite formation in the early solar system. *Science* **288**, 1819-1821.
- Zharkov M.A. 1981. *History of Paleozoic Salt Accumulation*. Springer Verlag, Berlin.
- Zolensky M.E., Bodnar R.J., Gibson E.K., Nyquist L.E., Reese Y., Shih C.Y., Wiesman H. 1999. Asteroidal water within fluid inclusion-bearing halite in an H5 chondrite, Monahans (1998). *Science* **285**, 1377-1379.