

Gibt es Leben im Vostok-See?

Roland Psenner (Innsbruck)

Zusammenfassung

Einer der bemerkenswertesten Eisbohrkerne aus der Antarktis, der uns Aufschluss über das Klima der letzten 420 000 Jahre lieferte, stammt – wie sich gegen Ende der Bohrung herausstellte – aus der Eiskecke über einem 14 000 km² grossen und etwa 1000 m tiefen See, der nach der russischen Station Vostok getauft wurde. Der 3623 m lange Vostok-Eiskern hat viele Fragen über historische Klimaschwankungen beantwortet, gleichzeitig jedoch eine Reihe von Rätseln aufgegeben, die wahrscheinlich noch lange nicht gelöst werden können. Eines davon betrifft die Entstehung des Sees vor mehreren Millionen Jahren, ein anderes die Frage, ob es im Vostok-See Leben gibt, und wenn ja, welche Formen es angenommen hat und welchen Weg die Evolution gegangen ist. Da Leben im Prinzip überall dort existieren kann, wo es flüssiges Wasser gibt, und da Mikroorganismen auch im angefrorenen Eis des Vostok-Sees gefunden wurden, können wir davon ausgehen, dass es auch im Vostok-See Leben gibt. Ein ungelöstes technisches Problem, an dem die Beantwortung dieser Fragen hängt, ist immer noch die Beprobung des Seewassers, da man bisher keine Möglichkeit kennt, Wasser ohne mögliche Kontamination des Sees zu entnehmen. Damit bleibt der Vostok-See im Zentrum der Untersuchungen und – notgedrungen – der Spekulationen über das Leben in Extremlebensräumen, er liefert aber gleichzeitig Anregungen für die Exploration ausserirdischer Himmelskörper, die ähnliche Bedingungen aufweisen, wie z. B. niedrige Temperaturen und von mehreren Kilometern Eis bedeckte Ozeane oder Seen.

The secret life of Lake Vostok

One of the most remarkable Antarctic ice cores, spanning the last 420 000 years of climate history, comes from a 14 000 km² large and approximately 1000 m deep lake, called Vostok after the Russian station in East Antarctica. The core with a length of 3623 m has answered many questions regarding climate oscillations, at the same time, however, it has raised a number of enigmas which will not be solved soon. One of them regards the origin of the lake several million years ago, another one the question whether there is life in Lake Vostok, and, if so, which forms it may have adopted and which way the evolution might have gone. Since life does exist at any place where there is liquid water and since microorganisms have been found also in the accreted ice of the lake, we can assume that Lake Vostok does harbour life. An unsolved technical problem, however, prevents us from finding reliable answers, and this is how to sample the lake, for we do not have a method to collect water without the risk of contamination. So Lake Vostok remains at the center of research and – necessarily – of speculations about life in extreme environments. At the same time it provides inspiration for the exploration of extraterrestrial bodies which show similar conditions, such as low temperatures and oceans covered by several km of ice.

Schlagwörter: Antarktis – Eisökosysteme – Leben im Eis – Limnologie – Mikroorganismen – subglaziale Seen

1 EINLEITUNG

Als 1996 ein Artikel in der Zeitschrift Nature erschien (KAPITSA et al., 1996), der auf einen riesigen, von mehreren Kilometern Eis bedeckten See in der Antarktis hinwies, waren Klimaforscher ebenso wie Biologen und Geochemiker in heller Aufregung über die Möglichkeiten

eines Einblicks in die Vergangenheit der Erdgeschichte und der Evolution. Dass der Eiskern über dem Vostok-See eines der längsten und besten Klimaarchive der Erde darstellte, mit dem alle anderen Klimarekonstruktionen aus Bohrkerne, Seesedimenten usw. verglichen wurden, war bereits vorher eine Sensation (PETIT et al., 1999). Mit einem Alter

von 420 000 Jahren überspannt der Vostok-Bohrkern 4 Warm- und 4 Eiszeiten und erlaubte eine exakte Datierung mit hoher zeitlicher Auflösung. Klimaforschung war das ursprüngliche Interesse an der Bohrung, und die Vostok-Station wurde nicht ganz zufällig auf einer absolut planen Fläche errichtet. Was die Forscher zu Beginn des Unternehmens nicht wussten, war, dass diese Eisfläche einen 14 000 km² grossen und etwa 1000 m tiefen See bedeckt. Bis in eine Tiefe von 3310 m fand man «normales» Gletschereis, das aus Schnee und Firn unter hohem Druck gebildet wurde und ungestörte Informationen über die Temperatur und die Zusammensetzung der Atmosphäre und der Niederschläge der letzten 420 000 Jahre enthielt. Zwischen 3310 und 3539 m Tiefe fand man stark deformierte Gletschereisschichten (SOUCHEZ et al., 2000), darunter jedoch traf man auf so genanntes angefrorenes Eis oder Wassereis (accretion ice), das Staub und grobe Gesteinspartikel enthielt (JOUZEL et al., 1999). In 3623 m Tiefe, also etwa 130 m oberhalb der Wasserfläche des Vostok-Sees, der an dieser Stelle von 3750 m dickem Eis bedeckt ist, entschloss man sich, die Bohrung zu stoppen.

Das Bohrloch, gefüllt mit 65 t Kerosin und chlorierten und fluorierten Kohlenwasserstoffen, ist noch offen: wenn die letzten 130 m bis zur Wasseroberfläche durchbohrt werden, könnte man theoretisch die erste flüssige Probe aus dem Vostok-See gewinnen. Dass das Unterfangen nicht so einfach ist, liegt nicht nur an der grossen Eisdicke und den harten Bedingungen der Antarktis, sondern vor allem daran, dass man bisher nicht weiss, wie man Wasser entnehmen könnte, ohne den See mit Bohrflüssigkeit zu verschmutzen, obwohl es regelmässige Tagungen und Beratungen darüber gibt.

Seit seiner Entdeckung sind viele Artikel über die Morphologie, die Entstehung, die Hydrologie und die Paläoklimatologie des Vostok-Sees erschienen, über die Biologie des Sees herrscht aber weiterhin Unklarheit. Dieser Artikel versucht, die Eigentümlichkeiten des Sees darzustellen und Daten und Argumente für und wider die Existenz von Leben in den eisigen und dunklen Tiefen des Vostok-Sees gegeneinander abzuwägen.

2 MORPHOLOGIE, PHYSIK, CHEMIE

Interessanterweise kennt man sehr viele Einzelheiten über die Morphologie des See-

beckens, die Dicke der Eisschicht, die chemische Zusammensetzung des Gletschereises und des angefrorenen See-Eises sowie über die Aufenthaltszeit des Wassers. Auch über die Zirkulationsbedingungen unter Eis ist seit den Artikeln von WÜEST und CARMACK (2000) bzw. WALSH (2002) vieles bekannt, wenn man auch zugeben muss, dass ein grosser Teil dieses Wissens auf theoretischen Annahmen (Wärmefluss, Eigenschaften von Eis und Wasser usw.) und Eisdickenmessungen beruht.

Aus seismologischen, magnetischen und gravimetrischen Untersuchungen nahmen STUDINGER et al. (2003) eine Bruchlinie entlang des Ostufers des Sees an. Der Vostok-See dürfte also tektonischen Ursprungs sein: ein 400 km langes und 10 km tiefes sedimentäres Becken liegt unmittelbar unter dem Westufer des Sees. Aus Hochfrequenz-Radioechocholotungen vom Flugzeug aus kennen wir inzwischen nicht nur die Dimensionen des Sees, sondern wir wissen auch, dass es noch mehr als 100 solcher Wasserkörper gibt (SIEGERT, 2005), die jedoch alle wesentlich kleiner sind als der Vostok-See (Abb. 1).

Dass die Strukturen und Bewegungen des Eises über dem Vostok-See und in seinem Einzugsgebiet komplexer sind als ursprünglich angenommen, haben TIKKU et al. (2004) vor kurzem dargelegt. Der See weist zwei Becken von 1200 und 500 m Tiefe auf, die von einem 240 m tiefen Rücken getrennt sind, und die Eisströme werden von der

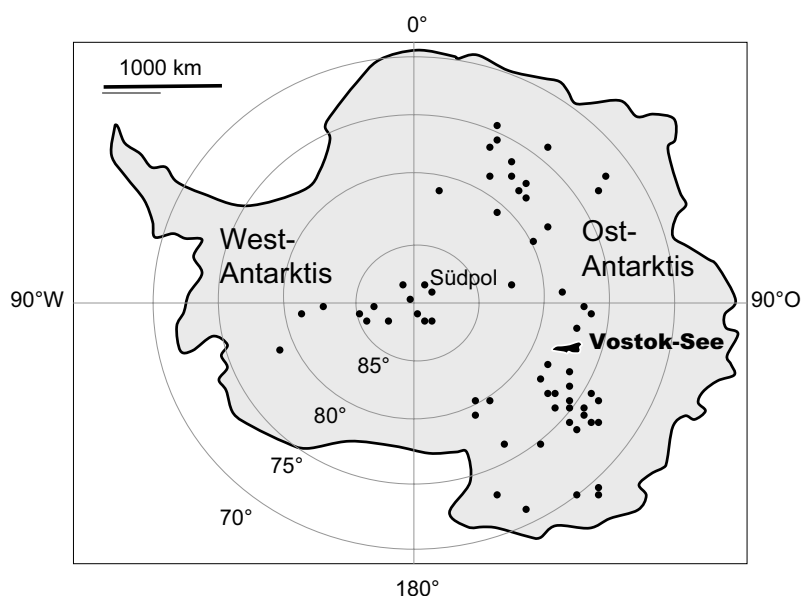


Abb. 1. Lage des Vostok-Sees und anderer subglazialer Seen in der Antarktis. Verändert nach SIEGERT (2005).

Fig. 1. Location of Lake Vostok and other subglacial lakes in Antarctica. Modified after SIEGERT (2005).

Morphologie des Einzugsgebietes beeinflusst: im nördlichen Teil des Sees bewegen sie sich ziemlich genau in West-Ost-Richtung, während sie im südlichen Teil (in dem die Station liegt) nach Südosten bzw. nach Südsüdosten umgelenkt werden (Abb. 2).

Die grösste Überraschung jedoch lieferten die Bedingungen an der Grenzschicht zwischen Wasser und Eis.

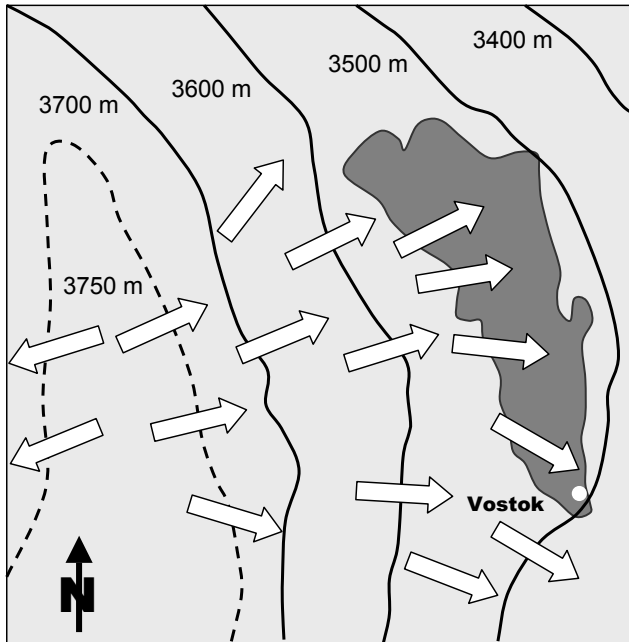


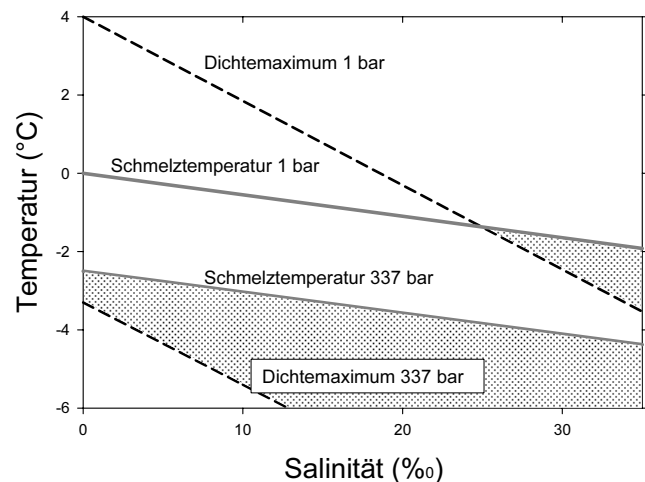
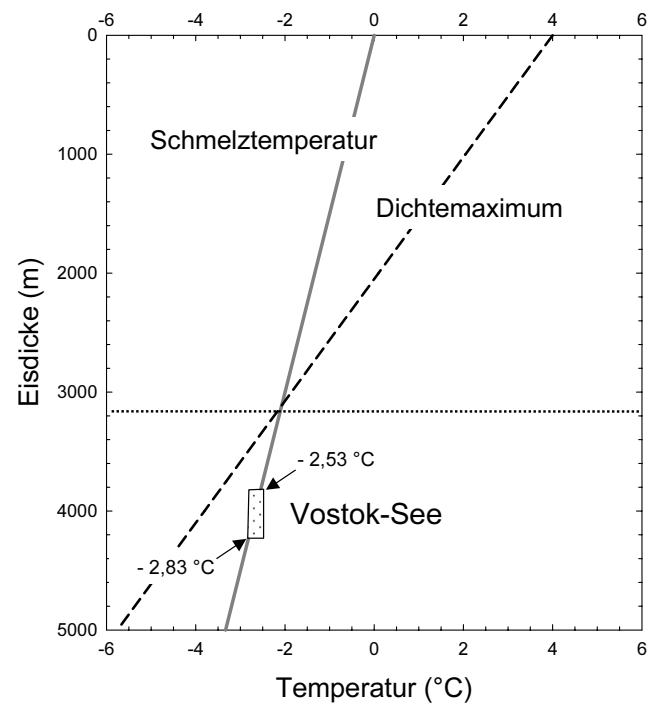
Abb. 2. Höhenlinien und Fließrichtung des Eises im Einzugsgebiet des Vostok-Sees. Verändert nach SIEGERT (2005).

Fig. 2. Altitude lines and flow direction of ice in the catchment of Lake Vostok. Modified after SIEGERT (2005).

Abb. 3. Temperatur, Dichte, Druck und Salinität; (a) Abnahme der Schmelztemperatur und der Temperatur maximaler Dichte mit zunehmendem Druck bzw. mit zunehmender Eisdicke; das Rechteck zeigt die Tiefe und die Schmelztemperaturen des Vostok-Sees von Nordwesten (links unten) bis Südosten (rechts oben). Verändert nach WÜEST und CARMACK (2000). (b) Abnahme der Schmelztemperatur und des Dichtemaximums in Abhängigkeit von der Salinität bei normalen Druckverhältnissen (1 bar) und im Vostok-See (337 bar). Die schraffierten Flächen weisen auf die Bereiche hin, wo es zu instabilen Bedingungen kommt. Verändert nach SOUCHEZ et al. (2000).

Fig. 3. Temperature, density, pressure, and salinity. (a) Decrease of the melting temperature and the temperature of maximum density with increasing pressure, i.e. ice thickness; the rectangle shows depth and melting temperatures of Lake Vostok from the north-western edge (below left) to its south-eastern part (above right). Modified after WÜEST and CARMACK (2000). (b) Decrease of the melting temperature and the density maximum under normal pressure (1 bar) and in Lake Vostok (337 bar). The shaded areas indicate unstable conditions. Modified after SOUCHEZ et al. (2000).

Der wichtigste Aspekt dabei ist die enorme Eisdicke von 4200 bis 3700 m, denn sie bewirkt, dass die Temperatur maximaler Dichte im Vostok-See niedriger ist als die Schmelztemperatur des Eises (Abb. 3a). Diese Bedingungen, die auch für Ozeane gelten, werden ab einer Eisdicke von 3170 m erreicht, d. h. sie betreffen den gesamten Vostok-See. Dabei spielt es keine sehr grosse Rolle, ob der Vostok-See reines Wasser oder Wasser einer bestimmten Salinität enthält, denn in beiden Fällen kommt es beim Schmelzen zu einer instabilen Situation, d. h. das Wasser ist nicht geschichtet. Inzwischen wissen wir, dass es auch Gezeiten im Vostok-See gibt, die zu einer regelmässigen



Schwankung der Oberfläche von etwa 4 mm führen (WENDT et al., 2005). Zusammen mit Luftdruckveränderungen, die die Oberfläche im Lauf von Tagen und Wochen um bis zu 40 mm heben und senken können, kommt es zu einem Transport von etwa 10 Millionen m³ Wasser.

Die Lufttemperaturen an der Vostok-Station sind sehr niedrig (hier wurde der niedrigste je registrierte Wert von -89,3 °C gemessen), die Eistemperatur nimmt aber mit jedem Meter Tiefe um durchschnittlich 0,02201 °C zu, so dass wir an der Eis-Wasser-Grenzschicht einen Wert von etwa -2,88 °C erhalten. Dieser Gradient entspricht einem Erdwärmefluss von 50 mW m⁻², wie er für dieses Gebiet zu erwarten ist. Da das Eis von Nordwesten in südöstliche Richtung fließt (Abb. 2), entsteht auf einer Strecke von 250 km ein Gefälle von 40 m (etwa 0,16‰), das durch eine Eisdickendifferenz von ca. 400–500 m kompensiert wird (Abb. 4).

Damit ergeben sich für das Nord- und Südende des Sees unterschiedliche Bedingungen für das Schmelzen bzw. Frieren des Wassers. WÜEST und CARMACK (2000) haben die Durchmischung des Wasserkörpers in einem dreidimensionalen Modell erklärt, wobei sie zwischen Süs-

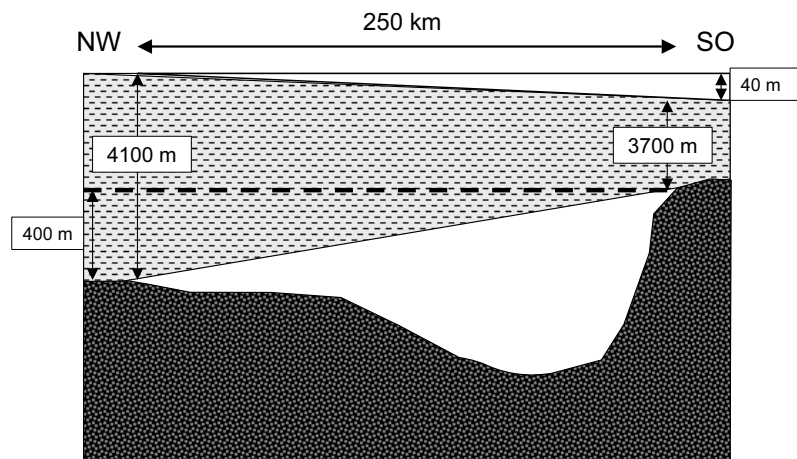


Abb. 4. Schematischer Längsschnitt durch den Vostok-See. Die unterschiedliche Eisdicke führt dazu, dass die Schmelztemperaturen am Nordwestende des Sees um etwa 0,3 °C niedriger sind als am Südostende. Verändert nach SIEGERT et al. (2001).

Fig. 4. Schematic length section through Lake Vostok. Difference in ice thickness lead to lower (~0.3 °C) melting temperatures at the north-western end of the lake. Modified after SIEGERT et al. (2001).

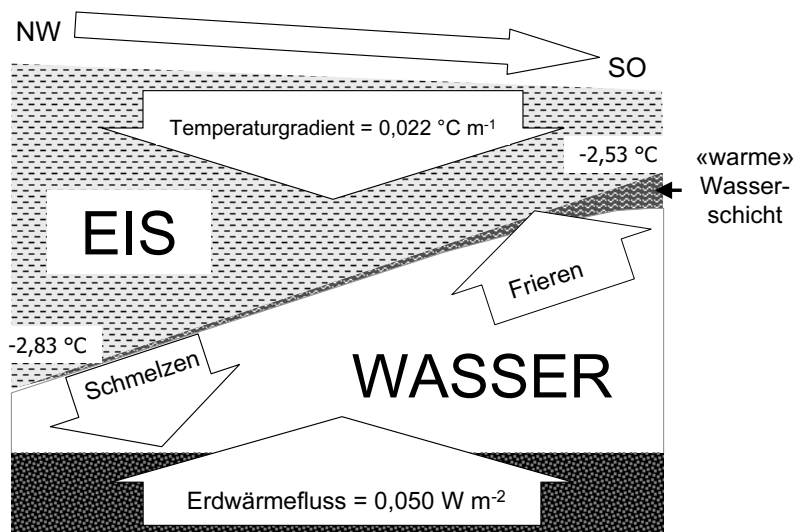


Abb. 5. Schematische Darstellung der Eis-Wasser-Grenzschicht entlang eines NW-SO-Transektes (s. Abb. 4). Das Gletschereis schmilzt im Nordwestteil des Sees und friert im Südosten an die Eisdecke an. Im Schmelzbereich entsteht eine ca. 6 cm dicke, im Anfriembereich eine etwa 70 cm dicke stabile Schicht. Verändert nach WÜEST und CARMACK (2000).

Fig. 5. Schematic presentation of the ice-water boundary layer along a NW-SE transect (see Fig. 4). The glacial ice melts in the north-western part of the lake and freezes in the south-eastern region, creating a ~6 cm thick layer of warm water in the melting area and a ~70 cm layer of warm water in the freezing area. Modified after WÜEST and CARMACK (2000).

und Salzwasserbedingungen unterschieden. In beiden Fällen – ob der Vostok-See grössere Konzentrationen an Salz enthält, ist noch nicht entschieden – wird der gesamte Wasserkörper durchmischt – mit Ausnahme einer dünnen («warmen») Schicht unmittelbar unter dem Eis. Diese Stagnationsschicht hat am Südostende des Sees, wo das Wasser an die Eisdecke anfriert, eine Dicke von etwa 0,7 m, am Nordwestende jedoch (Schmelzbereich des Gletschereises) ist sie nur wenige cm dick. Beim Anfrieren wird Wärme frei, und das Wasser ist dort relativ stabil geschichtet. Die Abschmelzraten entlang des Westufers betragen im nördlichen Abschnitt des Vostok-Sees laut SIEGERT et al. (2000) etwa 6–20 cm pro Jahr, die Anfrierraten im zentralen und südöstlichen Teil des Sees liegen bei etwa 2–6 cm pro Jahr.

Anlass für alle hier beschriebenen Untersuchungen und Überlegungen (wie z. B. des Schmelzens und Anfrierns von Eisschichten) war die Struktur des Bohrkerns. Er wies einen Übergang von ungestörten

Eisablagerungen bei 3310 m Tiefe (was einem Alter von etwa 420 000 Jahren entspricht) zu einer massiv gestörten Schichtung auf, die jedoch ebenfalls aus Gletschereis besteht und bis in 3539 m reicht (Abb. 6). Im Laufe von wenigen cm geht diese Ablagerung in eine mit Einsprengeln durchsetzte Schicht über, deren Kristallstruktur und chemische Zusammensetzung gänzlich anders ist als das darüber liegende Gletschereis. Dieser Abschnitt des Kerns stammt offensichtlich nicht aus der Atmosphäre, sondern aus dem Vostok-See selbst, und endet in 3609 m Tiefe, gefolgt von einer weiteren Schicht, die keine sichtbaren Einsprengel enthält und sich bis 3623 m fortsetzt, wo die Bohrung – vorläufig – endet. Wie die folgenden 130 m bis zur Wasserfläche aussehen, ist unbekannt.

Struktur und Zusammensetzung dieses so genannten accretion ice 1 und 2 geben den Forschern seit Beginn der Entdeckung Rätsel auf. So fragten sich z. B. SOUCHEZ et al. (2002) «What is the deepest part of Vostok ice core telling us»? Sie stützen sich dabei vor allem auf die Untersuchung

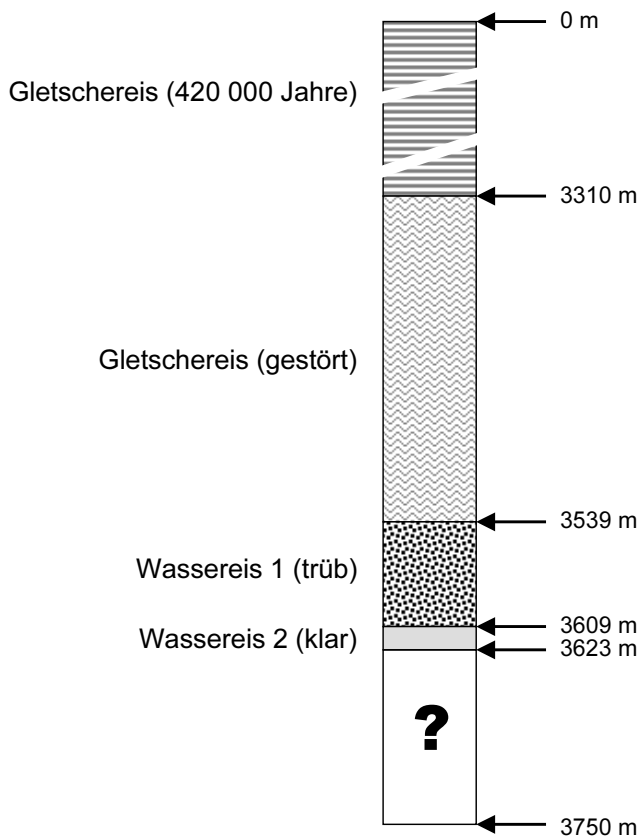


Abb. 6. Struktur des Vostok-Bohrkerns. Verändert nach SOUCHEZ et al. (2000).

Fig. 6. Structure of the Vostok ice core. Modified after SOUCHEZ et al. (2000).

von Wasserstoff-, Sauerstoff- und Heliumisotopen, die alle darauf hindeuten, dass das so genannte «accretion ice» angefrorenes Seewasser ist, das ich im Folgenden deshalb Wassereis nenne. Die Konzentration von Helium und vor allem die Verteilung von ^3He zu ^4He führte sie zu der Annahme, dass das Wassereis etwa 15 000 Jahre alt sei.

SOUCHEZ et al. (2003) griffen das Modell von WÜEST und CARMACK (2000) wieder auf und nahmen aufgrund der chemischen Zusammensetzung und Isotopenverteilung des Wassers an, dass das Seewasser einen etwas höheren Salzgehalt (weniger als 1‰) hat, wodurch eine thermohaline Zirkulation zustande kommt. Aus der Verschiebung von Gefrierpunkten durch unterschiedliche Drücke (Dicke der Eisdecke) bzw. Salzgehalte ergeben sich einige interessante Konstellationen, wie SOUCHEZ et al. (2002) zeigten: da die Dichte des Wassers mit abnehmender Temperatur, d. h. bei Annäherung an den Gefrierpunkt, unabhängig von der Salinität zunimmt, ergibt sich immer eine instabile Schichtung, worauf auch WÜEST und CARMACK (2000) hinwiesen. SOUCHEZ et al. (2000) sehen eine seltsame Situation dann auftreten, wenn Gletscherschmelzwasser aus dem Gletscherbett oberhalb des Sees mit einer Salinität von etwa 0,1‰ oder weniger auf das Wasser im Vostok-See trifft, das nach ihren Annahmen eine Salinität von etwa 0,4‰ aufweist. Wenn beide Wässer bei ihrem druckabhängigen Gefrierpunkt liegen, ist der Gefrierpunkt des Seewassers niedriger (Abb. 3) als der des Gletscherschmelzwassers. Es entsteht eine Wärmediffusion vom Schmelzwasser ins Seewasser und umgekehrt eine Salzdifusion vom Seewasser ins Gletscherschmelzwasser. Da die thermische Diffusivität um zwei Größenordnungen höher ist als die Diffusivität von Ionen (was unter anderem die bekannten «Salzfinger» an der Meeresoberfläche bedingt), kühlt das einströmende Schmelzwasser aus dem Gletscherbett schneller ab, als es Salze aufnimmt. Auf die Unterkühlung dieses Wassers folgt das Frieren in Form von Frazil-Eis, das sind kleine Eiskristalle, die aufschwimmen und mit dem dazwischen eingeschlossenen Wasser an der Unterseite der Eisdecke anfrieren. Dabei können sie an Ort und Stelle vorhandene Mineralpartikel, die ebenfalls aus dem Gletscherbett stammen, aufnehmen, vor allem, wenn es sich um flache Glimmerpartikel handelt. SOUCHEZ und Mitarbeiter (2003) nahmen dabei an, dass es etwa 16 000 Jahre dauert, bis dieses Eis den See überquert und die Vostok-Station erreicht, die sich mit einer Geschwindigkeit von etwa 4 m pro Jahr auf das südöstliche Ufer zu bewegt.

DE ANGELIS et al. (2004), die das angefrorene Eis sehr genau untersuchten, schlugen eine plausible Erklärung

für die unterschiedliche Zusammensetzung der beiden See-Eis-Schichten vor: die obere Wasser-Eis-Schicht («accretion ice 1») entsteht unmittelbar nach dem Auftreten des Gletschereises auf die Seefläche, so zu sagen «am Ufer». Dieses Eis enthält Partikel aus dem Gletscherabrieb und – was ich annehme – angefrorenes Schmelzwasser vom Gletscherbett. Es schrammt nach etwa 11 km über die aus dem Seegrund aufragenden Felsen hinweg, aus denen Natriumchlorid und Sulfatsalze stammen könnten, die dieses Eis enthält (Abb. 7), ein wichtiger Hinweis für die folgenden Überlegungen zu den Organismen im Vostok-See (BULAT et al., 2004). Das Wassereis 2 hingegen entsteht über grösseren Seetiefen und enthält daher keine sichtbaren Einschlüsse.

Für die Bedingungen des Lebens interessant ist der Hinweis von DE ANGELIS und Mitarbeitern (2004) auf den Chemismus des Wassereises: Natrium, Fluorid und Nitrat scheinen ziemlich gleichmässig verteilt zu sein, während Sulfat und Ammoniumsulfate bevorzugt in Einschlüssen oder an Kristallgrenzen zu finden sind. CULLEN und BAKER (2002) fanden in einer experimentellen Untersuchung an diesen Kristallgrenzen vor allem Magnesiumsulfate. Wir können also davon ausgehen, dass das im Nordwesten des Sees abschmelzende Gletschereis den Vostok-See laufend mit Ionen, gelöster organischer Substanz und mit Partikeln aus dem atmosphärischen Niederschlag versorgt. Dazu kommen noch die bei der Firn- und Eisbildung ins feste Eis eingeschlossenen Gase (hauptsächlich Sauerstoff und Stickstoff) sowie Pflanzenpollen, Pilzsporen und Bakterien: einige von ihnen könnten diese Reise durchs Eis (die mindestens eine halbe Million Jahre dauert) in lebensfähigem Zustand oder sogar als aktive Zellen in einem mikrobiellen Habitat im Gletschereis überdauern, wie PRICE (2000) postulierte. Das Wasser des Vostok-Sees wird dabei in einem Zyklus von etwa 20 000 Jahren erneuert; es erreicht den See in fester Form (Gletschereis) und verlässt den See wieder als Wassereis («accretion ice»). In einem Artikel in der Neuen Zürcher Zeitung stellte WÜEST (2000) die Frage, ob die im Eis entstandenen Clathrate (Käfige aus Wassermolekülen, die Gase aus der Atmosphäre unter grossem Druck als Gashydrate einschliessen) sich im Wasser lösen oder «aufrahmen», d. h. sich an der Unterseite der Eisdecke anreichern. Da laufend

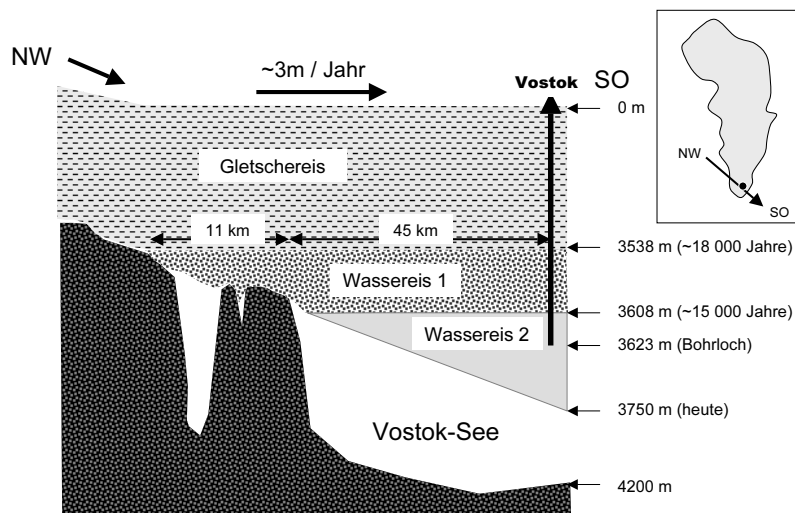


Abb. 7. Modell für die Entstehung und das Alter der zwei Wassereisschichten (angefrorenes Eis oder «accreted ice») bei der Passage des Gletschereises über den südöstlichen Bereich des Vostok-Sees. Verändert nach DE ANGELIS et al. (2004).

Fig. 7. Model for the generation and the age of the two water ice layers («accreted ice») during the passage across the south-eastern part of the Lake Vostok. Modified after DE ANGELIS et al. (2004).

Sauerstoff aus dem schmelzenden Gletschereis nachgeliefert wird und offenbar keine Clathrate im angefrorenen Eis zu finden sind (MCKAY et al., 2003), muss sich die Sauerstoffkonzentration im Seewasser dauernd erhöhen, sofern es keine Abbauvorgänge wie z. B. Oxydation organischer Substanz durch Bakterien gibt. Das angefrorene See-Eis enthält auf jeden Fall kaum gelöste Gase, so dass sich im Lauf der Zeit grosse Mengen an Sauerstoff, Stickstoff und anderen atmosphärischen Gasen im Seewasser anreichern mussten: sollte es also keine Senken für diese Gase geben, müsste die Grenze der Löslichkeit nach etwa einer Million Jahren erreicht sein und Clathrate entstehen. Da diese leichter sind als Wasser, müssten sie, wie WÜEST schreibt, «aufrahmen» und im angefrorenen Eis zu finden sein – was offensichtlich nicht der Fall ist. Laut Wüest könnte das darauf hindeuten, dass der Vostok-See während der letzten Eiszeiten (also etwa alle 100 000 Jahre) durchfror und ausgeräumt wurde; man kann diese Befunde jedoch auch als Ergebnis biologischer oder chemischer Prozesse interpretieren, die Sauerstoff (und Stickstoff) zehren.

3 KÜHLTRANSPORT, LEBENSRAUM, ÖKOSYSTEM?

Nach den erwähnten physikalischen und chemischen Befunden stellen sich drei Fragen: Weist der Vostok-See zu-

mindest einige Eigenschaften auf, die ihn als Lebensraum für (Mikro-)Organismen geeignet erscheinen lassen? Wie gelangen Organismen in den See? Wie werden Mikroorganismen aus dem See – wenn es sie dort gibt – in das Wassereis eingelagert, so dass wir sie im Bohrkern zu Gesicht bekommen und untersuchen können? Sollten sich intakte Zellen im tiefsten Teil des Bohrkerns nachweisen lassen, müssen wir uns weiters überlegen, ob diese Organismen im Vostok-See leben oder in totem bzw. inaktivem Zustand die lange Reise von der Atmosphäre über das Gletschereis in den Vostok-See überstanden haben und dann ins Wassereis eingefroren wurden: leben oder überleben, das ist hier die Frage. Wie man von der Zahl der im Wassereis eingeschlossenen Bakterien (weniger als zehn bis einige hundert pro Milliliter) auf die Abundanzen im Vostok-See schliessen kann, ist ebenfalls unsicher: es könnten um die 1000 Zellen pro Milliliter Seewasser sein, was ein planktisches Nahrungsnetz – sollte es überhaupt bakterivore Protisten geben – eher ausschliesst.

Zur ersten Frage (geeignete Umweltbedingungen) kann man generell feststellen, dass im Vostok-See flüssiges Wasser, gelöste Gase, Salze und organische Substanzen vorhanden sind, die Bakterien einen Stoffwechsel ermöglichen sollten. Die Konzentration an gelösten Stoffen dürfte relativ niedrig sein, was bei Temperaturen um $-2,8\text{ °C}$ nur sehr langsames Wachstum erlauben sollte (POMEROY und WIEBE, 2001). Als Grundlage für den mikrobiellen Stoffwechsel ist nicht nur an organisches Material aus dem Gletschereis, sondern auch an chemo-litho-auto-trophe Lebensweisen zu denken. AMEND und TESKE (2005) betonen dabei die Rolle von Schwefel, z. B. die Disproportionierung elementaren Schwefels in reduzierte und oxidierte Formen ($4\text{S}^0 + 4\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{SO}_4^{2-} + 3\text{H}_2\text{S} + 2\text{H}^+$), während nach PEDERSEN (2000) Wasserstoff und Kohlendioxid aus geogenen Prozessen eine zentrale Rolle spielen. Durch methanogene Bakterien werden diese Ausgangssubstanzen in Methan ($4\text{H}_2 + \text{CO}_2 \rightarrow \text{CH}_4 + 2\text{H}_2\text{O}$) oder Essigsäure ($4\text{H}_2 + 2\text{CO}_2 \rightarrow \text{CH}_3\text{COOH} + 2\text{H}_2\text{O}$) umgewandelt, die an der Basis eines einfachen mikrobiellen Nahrungsnetzes stehen könnten. BULAT et al. (2004) griffen dieses Thema auf und stellten – in Anlehnung an das Modell in Abbildung 7 – phylogenetische Befunde von Bakterien aus dem Wassereis vor. Nach einem strikten Verfahren, das alle bekannten Kontaminationen auszuschliessen versuchte, kamen die Autoren zum Schluss, dass es im Vostok-See Bakterien gibt, die mit jenen aus hydrothermalen Quellen verwandt sind. Als Nachweis dienten ihnen bestimmte Abschnitte der ribosomalen RNA, eine Methode, die auch

von PRISCU et al. (1999) und ABYZOV et al. (2004) verwendet wurde. Da bei solchen Untersuchungen, die in der Regel auf Extraktion, Amplifikation und Sequenzierung von DNA-Abschnitten beruhen, neben typischen kälteliebenden Bakterien immer wieder Allerweltskeime detektiert wurden, weiss man, dass die Gefahr der Kontamination sehr hoch ist: dabei spielen in erster Linie die Bohrflüssigkeit als Lebensraum für Kohlenwasserstoffe abbauende Bakterien, aber auch die unsterile Entnahme und Lagerung eine Rolle. BULAT et al. (2004) versuchten deshalb, alle bekannten Verunreinigungen zu vermeiden bzw. die als Kontamination bekannten Keime auszuschliessen, so dass als einzig mögliche Kandidaten drei chemolithoautotrophe Bakterien übrig blieben, die sonst in heissen Lebensräumen wie z. B. Hydrothermalquellen vorkommen, also einem Habitat, das man im Vostok-See nicht ohne weiteres erwarten würde; lokale Kontamination durch thermophile Keime kann man in diesem Lebensraum guten Gewissens ausschliessen. Als mögliche Quelle für diese Organismen sahen sie Geothermie: Seewasser, das in Felsritzen eindringt, über die das Eis hinwegschrammt, könnte diese Organismen schliesslich in das anfrierende Eis befördern (Abb. 7). Ob das kalte Seewasser für solche Gruppen einen geeigneten Lebensraum darstellt, ist zu bezweifeln, ihre Stoffwechselprodukte könnten aber das Leben anderer Mikroorganismen gestatten.

Die Hoffnung, exotische Keime zu finden, die im Laufe der Jahrtausende dauernden Isolation im Vostok-See spezifische Anpassungen entwickelt haben könnten, ist aus den oben erwähnten Gründen (es stehen nur kleine Mengen Eis zu Verfügung, die Kontaminationsgefahr ist hoch, die Anzahl der Zellen niedrig) gering. Da die Generationszeiten im Bereich von Monaten und Jahren liegen, was Mittelwerte aus kalten Ökosystemen (PRISCU et al., 1998; SATTLER et al., 2001) und dem tiefen Untergrund (SCHIPPERS et al., 2005) vermuten lassen, und Faktoren, die Mutationen forcieren bzw. zu einer Auswahl der besten Mutanten führen, wenig ausgeprägt sind, ist nicht mit einer raschen Evolution neuer Eigenschaften zu rechnen. Ausserdem darf man nicht vergessen, dass der Vostok-See nicht vollkommen von der Aussenwelt abgeschlossen ist, sondern über die Atmosphäre, wahrscheinlich auch vom Gletscherbett des Einzugsgebietes und – wie BULAT und Mitarbeiter meinen – aus Hydrothermalquellen ständig mit neuen Organismen beliefert wird.

Welche Organismen wurden, neben den bereits erwähnten thermophilen Chemolithoautotrophen gefunden? ABYZOV (1993) und ABYZOV et al. (2004) verwendeten

eine Reihe von Methoden (Licht- und Elektronenmikroskopie, Radioisotopen, phylogenetische Charakterisierung, Isolierung), um die im Gletschereis vorhandenen Organismen zu beschreiben. Sie fanden neben stäbchen- und coccoförmigen Bakterien fädige Formen (Actinomyceten) und Cyanobakterien, aber auch Hefen, Pilzsporen und Myzelien, Algen (darunter einige Kieselalgen) sowie Pflanzenreste und anderes organisches Material. Genetisch identifiziert wurde *Bacillus subtilis* und *B. licheniformis*, *Nocardioopsis antarcticus* sowie *Cryptococcus albidus*, eine Hefe. Beimpfung von flüssigen und festen Medien gab für Proben aus 1500 bis 2400 m Tiefe bei 39 Versuchen 6 positive Ergebnisse, d. h. dass einige Zellen auf geeigneten Nährböden oder in passender Nährlösung durchaus wachsen können, das Wasser des Vostok-Sees dürfte jedoch für die meisten kein geeignetes Nährmedium darstellen. Dass diese Zellen – sollte es sich nicht um Kontaminationen handeln – nicht nur durch schmelzendes Gletschereis in den Vostok-See eingebracht werden, sondern ihn über das anfrierende Wassereis wieder verlassen können, zeigten MITSKEVICH et al. (2001), die Bakterien und Algen auch im Wassereis aus Tiefen von 3534 bis 3611 m beschrieben, wo sie zwischen 130 und 960 Zellen pro ml fanden, also weniger als im darüber liegenden Gletschereis. Unregelmässige Schwankungen in der Abundanz führten MITSKEVICH und Mitarbeiter auf periodisches Auf und Ab der Eisbildung zurück. POGLAZOVA et al. (2001), die sowohl glaziale als auch Wassereis-Proben untersuchten, beschrieben Coccen, kleine Stäbchen, Mikroalgen, Pollen höherer Pflanzen, Actinomyceten-Filamente, Hefezellen, Pilzhyphen und -conidien. Die Autorin und ihre Mitarbeiter unterschieden drei Gruppen: erstens Organismen, die in allen Schichten (Gletscher- und Wassereis) vorkommen; dazu gehörten einzellige Bakterien, einzellige und koloniebildende Cyanobakterien, Actinomyceten, Pilzhyphen und Pilzsporen. Hauptsächlich im Wassereis fanden sich Bakterien der Gruppen *Cytophaga*, *Caulobacter* und *Pleurocapsa*. Da *Cytophaga*-Zellen in 3555 m Tiefe zusammen mit Moränenmaterial gefunden wurden, nahmen POGLAZOVA und Mitarbeiter an, dass sie aus dem Gletscherbett stammen; wenn die Beobachtungen von WADHAM et al. (2004), die lebende Bakterien im Bett eines arktischen Gletschers fanden, auf den Vostok-See übertragbar sind, stellt das Schmelzwasser aus dem Gletscherbett eine weitere Quelle für den Eintrag von Mikroorganismen dar. *Caulobacter* trat in relativ grossen Zahlen im Wassereis in 3565 m Tiefe auf, war aber im Gletschereis – aus dem dieser Organismus wohl stammen dürfte – selten anzu-

treffen. Zellen, die aussahen wie Cyanobakterien aus der Gruppe *Pleurocapsa*, wurden in der tiefsten untersuchten Probe (3611 m) gefunden; sie zeigten höhere Fluoreszenz als vergleichbare Zellen aus verschiedenen Horizonten des Gletschereises. Die dritte Gruppe schliesslich bilden jene Formen, die nur im Gletschereis auftraten, wie z. B. grosse stäbchenförmige Zellen, die Bodenbakterien ähneln.

Während die russischen Autoren die Lebensfähigkeit der im Gletschereis gefundenen Zellen diskutierten, wobei Aussehen, Fluoreszenz und (zum Teil) Kultivierbarkeit darauf hinweisen, dass einige Zellen tatsächlich die lange Reise aus der Atmosphäre in den Vostok-See überleben dürften, charakterisierte PRICE (2000) das Gletschereis der Antarktis als mikrobielles Habitat: beim Übergang vom Schnee zu Firn und Eis entstehen so genannte Venen, mikrometerdicke, mit hochkonzentrierten Salzlösungen gefüllte, anaerobe Kanäle, die einen Lebensraum für Bakterien bilden, d. h. langsames Wachstum ermöglichen könnten. Wenn die an hohe Salzkonzentrationen, niedrigen pH und Abwesenheit von Sauerstoff angepassten Bakterien aus diesen Venen beim Schmelzen des Gletschereises in den Vostok-See gelangen, ändern sich die Lebensbedingungen allerdings schlagartig: hoher Sauerstoffdruck, aber um viele Grössenordnungen niedrigere Konzentration sämtlicher gelösten Verbindungen, was die Stoffwechselraten sehr stark verlangsamten oder unterbinden würde.

So betrachtet bietet weder die eine (manche Zellen bleiben während des «Kühltransports» lebensfähig) noch die andere Alternative (angepasste Zellen finden ein «Habitat» im Gletschereis) konkrete Hinweise auf einen «Lebensraum Vostok-See». Um diese Frage zu entscheiden, bleibt wohl nur eine Möglichkeit, und die lautet: Wir brauchen Wasserproben aus dem Vostok-See – und am besten auch aus dem Sediment (siehe Kapitel 5).

4 ENTSTEHUNG DES VOSTOK-SEES

Ist der Vostok-See vielleicht nicht nur ein Lebensraum für einige angepasste Bakterien, sondern ein Ökosystem, d. h. enthält er Nahrungsnetze (oder zumindest Überreste davon), die bereits vor der antarktischen Vergletscherung da waren, wie z. B. Nematoden oder Protozoen? In diesem Fall hätte der Vostok-See eine sehr lange «Diät» hinter sich, von einem normalen, von Phytoplankton und terrestrischer Vegetation gesteuerten Nahrungsnetz bis zur heutigen Situation eines kalten, lichtlosen und extrem nährstoffarmen Gewässers. Die dafür in Frage kommenden Zeiträume liegen bei einigen Millionen Jahren (DREWRY, 1975), wobei

SIEGERT (2005) jedoch annimmt, dass bei der Vergletscherung der Antarktis das gesamte Becken des Vostok-Sees vom Eis ausgeräumt wurde. Als Beweis dafür nennt er den Astrolabe Subglacial Trough in Wilkes Land, ein Becken, das von 4776 m Eis bedeckt ist, der dicksten Eisschicht, die man in der Antarktis findet. Am Gletschertor liegt ein kleiner subglazialer See, der vom Wasser gespeist wird, das am Gletscherbett aus dem schmelzenden Eis entsteht. Wenn diese Situation zu Beginn der Vergletscherung auch auf den Vostok-See zutraf, dann dürfte er ausser Bakterien keine Organismen beherbergen, die im See überleben und wachsen können, und auch das vom Gletscher abgetragene Material im Einzugsgebiet des Vostok-Sees, das laufend in den See transportiert wird, dürfte kaum Spuren ehemaliger Böden und Vegetation enthalten. Diese Frage, die eng mit der Frage nach dem «Ökosystem Vostok-See» zusammenhängt, lässt sich wohl nur dadurch beantworten, dass Wasserproben und ein Sedimentkern aus dem See entnommen werden.

5 BEPROBUNG

MONTAGNAT et al. (2001) wiesen darauf hin, dass die Kontamination des Bohrkernes durch Kerosen und FCKW ein grosses Problem bei Kristalluntersuchungen darstellt, was ebenso für die chemische Analytik und für die mikrobiologischen Untersuchungen gilt. SCHOCK et al. (2005) haben sich diesem Problem, vor allem der Untersuchung von Spuren organischer Substanz in Eisbohrkernen gewidmet, und Dietmar WAGENBACH (nicht publiziert) hat einen Schmelz-Filtrationsapparat entwickelt, der gleichzeitig die Analyse gelösten organischen Kohlenstoffs und mikrobielle Untersuchungen erlaubt. Wie kommt man also zu unkontaminierten Eis- oder besser noch zu Wasserproben aus dem Vostok-See? Proben aus dem Eiskern können relativ gut dekontaminiert (also von der Bohrflüssigkeit gereinigt) werden, und eine Kontrolle durch chemische und physikalische Messungen ist möglich, bei der Suche nach Mikroorganismen jedoch ist weder perfekte Dekontamination noch eine absolute Kontrolle möglich, da es um einige Zellen pro cm^3 geht, d. h. um Femtogramm oder maximal Picogramm pro Gramm, wenn man die Biomasse als Mass heranzieht. Das bedeutet aber, dass auch bei einer Entnahme von Wasserproben nicht nur steril vorgegangen werden muss (d. h. keine lebenden Keime eingeschleppt werden dürfen), sondern auch keine DNA, RNA usw. von aussen ins Wasser gelangen darf.

Wie könnte man sich solch eine Entnahme vorstellen? Die einfachste Methode bestünde wohl darin, das bestehende, mit Bohrflüssigkeit gefüllte Loch zu verwenden, das etwa 130 m oberhalb des Sees endet. Man könnte bis unmittelbar an den Eisrand bohren, dann etwa 50 m Bohrflüssigkeit aus dem Bohrloch entfernen und schliesslich die Eiskecke durchstossen: damit hätte man einen Unterdruck erzeugt, die Bohrflüssigkeit würde nicht in den Vostok-See gelangen, sondern das Seewasser würde die Bohrflüssigkeit verdrängen, etwa 50 m nach oben steigen und frieren. Dieses angefrorene Seewasser würde dann wieder als Bohrkern heraufgeholt. Auch wenn es zu keiner Freisetzung von Gasen aus Gashydraten (Champagner-Effekt) kommen und keine Bohrflüssigkeit den See verschmutzen sollte, müsste man doch lange warten, bis das eindringende Wasser gefroren ist und auf die übliche Weise erbohrt werden kann. Das aufsteigende Seewasser würde durch die Bohrflüssigkeit kontaminiert werden; dies und die Möglichkeit, dass der Bohrkopf sich verläuft, würden das Unternehmen ad absurdum führen. Ausserdem besteht bei dieser Vorgangsweise keine Möglichkeit, einen Blick in den See zu werfen oder an Sedimentproben heranzukommen.

Die technisch bessere Lösung bestünde darin, mit heissem Dampf – also ohne Verwendung von Bohrflüssigkeit – relativ rasch bis in die Nähe des Wassers vorzudringen, die Dampferzeugung an Ort und Stelle stellt allerdings ein logistisches Problem dar. Danach wird eine mit Kabeln versorgte Thermosonde ins Bohrloch gelassen, die sich mit Hitze bis zur Eis-Wasser-Grenzschicht durchschmilzt, wobei das überstehende Wasser wieder gefriert. Im Vostok-See angekommen, schickt die Sonde einen so genannten Hydrobot aus, der Aufnahmen macht, Messungen (Temperatur, Fliessgeschwindigkeit, Salinität usw.) durchführt und Wasser und Sedimentproben sammelt, die er ebenfalls an Ort und Stelle analysiert. Das Gerät müsste technisch ausgefeilt sein, da es nicht an die Oberfläche zurückkommt. Um Wasser aus der Tiefe zu holen, das man für bestimmte physikalisch-chemische Analysen und biologische Untersuchungen benötigt, müsste man eine Sonde entwickeln, die sich nach der Beprobung wieder durch das Eis nach oben bewegt. Von manchen wird der Vostok-See deshalb als Experimentierfeld für die Entwicklung und Erprobung von Weltraumsonden gesehen, die für die Exploration vergleichbarer Systeme (die Jupitermonde Europa und Io zum Beispiel) benötigt werden. Ob ein so einmaliges und vom Menschen unberührtes Gewässer wie der Vostok-See zu Experimentierzwecken verwendet

werden soll? Mein Vorschlag wäre, ihn, so lange wir keine absolut saubere Methode zur Beprobung haben, in seinem eisigen Dunkel zu lassen.

6 SCHLUSSFOLGERUNG

Der Vostok-See ist und bleibt ein Faszinosum für die Wissenschaft und für die Allgemeinheit. Nach allem, was wir über extreme Lebensformen unter Mikroorganismen und die Bedingungen im See wissen, können wir annehmen, dass Bakterien im Wasser des Vostok-Sees nicht nur überleben, sondern auch wachsen. Welche Gruppen das sind, welche Nahrungsquellen sie nutzen, an welchen Orten sie in grösseren Dichten vorkommen und ob sie ein primitives Nahrungsnetz bilden, werden wir wohl erst dann erfahren, wenn wir eine unkontaminierte Wasserprobe aus dem See erhalten. Da die Abundanzen etwa 3 Grössenordnungen unter denen in Oberflächengewässern liegen und auch kleiner sein dürften als im darüber stehenden Gletschereis, ist eine absolut sterile Entnahmetechnik Voraussetzung für alle weiteren Untersuchungen. Sollte es gelingen, auch einen Sedimentkern zu entnehmen, würden wir Aufschlüsse über die antarktische Vergletscherung, die Entstehung und die Entwicklung des Vostok-Sees und die mögliche Evolution seiner Organismen erhalten.

7 VERDANKUNGEN

Ich möchte mich bei Birgit Sattler, John Priscu und Dietmar Wagenbach für wertvolle Hinweise und noch nicht publizierte Daten bedanken, ganz besonders dankbar bin ich Alfred (Johnny) Wüest für seine kritischen Bemerkungen zum Manuskript und Marlies Gloor für die redaktionelle Bearbeitung. Fritz Jüttner sei ebenfalls gedankt, er hat mich dazu bewogen, diesen Artikel zu schreiben.

8 LITERATUR

ABYZOV, S.S. 1993. Microorganisms in the Antarctic ice. *Antarctic Microbiology*, in E.I. FRIEDMANN (Ed.). Wiley, New York, 265–295.

ABYZOV, S.S., MITSKEVICH, I.N. & POGLAZOVA, M.N. 1998. Microflora of the deep glacier horizons of Central Antarctica. *Microbiology* (translated from Russian) 67, 451–458.

ABYZOV, S.S., MITSKEVICH, I.N., POGLAZOVA, M.N., BARKOV, N.I., LIPENKOV, V.YA., BOBIN, N.E., KOUDRYASHOV, B.B., PSHKEVICH, V.M. & IVANOV, M.V. 2001. Microflora in the basal

strata at Antarctic ice core above the Vostok Lake. *Advances in Space Research* 28, 701–706.

ABYZOV, S.S., HOOVER, R.B., IMURA, S., MITSKEVICH, I.N., NAGANUMA, T., POGLAZOVA, M.N. & IVANOV, M.V. 2004. Use of different methods for discovery of ice-entrapped microorganisms in ancient layers of the Antarctic glacier. *Advances in Space Research* 33, 1222–1230.

AMEND, J.P. & TESKE, A. 2005. Expanding frontiers in deep subsurface microbiology. *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecology* 219: 131–155.

BULAT, S.A., ALEKHINA, I.A., BLOT, M., PETIT, J.-R., DE ANGELIS, M., WAGENBACH, D., LIPENKOV, V.YA., VASILYEVA, L.P., WLOCH, D.M., RAYNAUD, D. & LUKIN, V.V. 2004. DNA signature of thermophilic bacteria from the aged accretion ice of Lake Vostok, Antarctica: implications for searching for life in extreme icy environments. *International Journal of Astrobiology* 3, 1–12.

CULLEN, D. & BAKER, I. 2002. Observation of sulfate crystallites in Vostok accretion ice. *Materials Characterization* 48, 263–269.

DE ANGELIS, M., PETIT, J.-R., SAVARINO, J., SOUCHEZ, R. & THIEMENS, M. 2004. Contribution of an ancient evaporitic-type reservoir to subglacial Lake Vostok chemistry. *Earth and Planetary Science Letters* 222, 751–765.

DREWRY, D.J. 1975. Initiation and growth of the East Antarctic ice sheet. *Journal of the Geological Society London* 131, 255–273.

JOUZEL, J. et al. 1999. More than 200 meters of lake ice above subglacial Lake Vostok, Antarctica. *Science* 286, 2138–2141.

KAPITSA, A.P., RIDLEY, J.K., ROBIN, G. DE Q., SIEGERT, M.J. & ZOTIKOV, I.A. 1996. A large deep freshwater lake beneath the ice of central East Antarctica. *Nature* 381, 684–686.

MCKAY, C.P. AND K.P.H., DORAN, P.T., ANDERSEN, D.T. & PRISCU, J.C. 2003. Clathrate formation and the fate of noble and biologically useful gases in Lake Vostok, Antarctica. *Geophysical Research Letters* 30, 1702.

MITSKEVICH, I.N., POGLAZOVA, M.N., ABYZOV, S.S., BARKOV, N.I., BOBIN, N.E. & IVANOV, M.V. 2001. Microorganisms found in the basal horizons of the Antarctic glacier above Lake Vostok. *Doklady Biological Sciences* 381, 582–585 (translated from *Doklady Akademii Nauk* 381, 420–423).

MONTAGNAT, M. et al. 2001. High crystalline quality of large single crystals of subglacial ice above Lake Vostok (Antarctica) revealed by hard X-ray diffraction. *Earth and Planetary Science* 333, 419–425.

PEDERSEN, K. 2000. Exploration of deep intraterrestrial microbial life: current perspectives. *FEMS Microbiology Letters* 185, 9–16.

- PETIT, J.-R. et al. 1999. Climate and atmospheric history of the past 420 000 years from the Vostok ice core, Antarctica. *Nature* 399, 429–436.
- POGLAZOVA, M.N., MITSKEVICH, I.N., ABYZOV, S.S. & IVANOV, M.V. 2001. Microbiological characterization of the accreted ice of subglacial Lake Vostok, Antarctica. *Microbiology* 70, 723–730 (translated from *Mikrobiologiya* 70, 838–846).
- POMEROY, L.R. & WIEBE, W.J. 2001. Temperature and substrates as interactive limiting factors for marine heterotrophic bacteria. *Aquatic Microbial Ecology* 23, 187–204.
- PRICE, P.B. 2000. A habitat for psychrophiles in deep Antarctic ice. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97, 1247–1251.
- PRISCU, J.C. et al. 1998. Perennial Antarctic lake ice: an oasis for life in a polar desert. *Science* 280, 2095–2098.
- PRISCU, J.C. et al. 1999. Geomicrobiology of subglacial ice above Lake Vostok, Antarctica. *Science* 286, 2141–2144.
- SATTLER, B., PUXBAUM, H. & PSENNER, R. 2001. Bacterial growth in supercooled cloud droplets. *Geophysical Research Letters* 28, 239–243.
- SCHIPPERS, A., NERETIN, L.N., KALLMEYER, J., FERDELMAN, T.G., CRAGG, B.A., PARKES, R.J. & JØRGENSEN, B.B. 2005. Prokaryotic cells of the deep sub-seafloor biosphere identified as living bacteria. *Nature* 433, 861–864.
- SCHOCK, M., GREILICH, S., WAGENBACH, D., PREUNKERT, S., LEGRAND, M., PETIT, J.-R., FLÜCKINGER, J., LEUENBERGER, M., HAEBERLI, W. & PSENNER, R. 2005. Dissolved organic carbon (DOC) in ice samples from non-temperated, polar and Alpine glaciers. European Geophysical Union, Vienna, 24–29 April 2005. EGU05-A-08671, 152.
- SIEGERT, M.J. 2005. Lakes beneath the ice sheet: The occurrence, analysis, and further exploration of Lake Vostok and other Antarctic subglacial lakes. *Annual Review of Planetary Science* 33, 215–245.
- SIEGERT, M.J., ELLIS-EWANS, J.C., TRANTER, M., MAYER, C. & PETIT, J.-R. 2001. Physical, chemical and biological processes on Lake Vostok and other Antarctic subglacial lakes. *Nature* 414, 603–609.
- SIEGERT, M.J.R., KWOK, C., MAYER & B. HUBBARD. 2000. Water exchange between the subglacial Lake Vostok and the overlying ice sheet. *Nature* 403, 643–646.
- SOUCHEZ, R., PETIT, J.-R., TISON, J.-L., JOUZEL, J. & VERBEKE, V. 2000. Ice formation in subglacial Lake Vostok, Central Antarctica. *Earth and Planetary Science Letters* 181, 529–538.
- SOUCHEZ, R., JEAN-BAPTISTE, P., PETIT, J.-R., LIPENKOV, V.YA. & JOUZEL, J. 2002. What is the deepest part of the Vostok ice core telling us? *Earth-Science Reviews* 69, 131–146.
- SOUCHEZ, R., PETIT, J.R., JOUZEL, J., DE ANGELIS, M. & TISON, J.-L. 2003. Reassessing Lake Vostok's behaviour from existing and new ice core data. *Earth and Planetary Science Letters* 217, 163–170.
- STUDINGER, M., KARNER, G.K., BELL, R.E., LEVIN, V., RAYMOND, C.A. & TIKKU, A.A. 2003. Geophysical models for the tectonic framework of the Lake Vostok region, East Antarctica. *Earth and Planetary Science Letters* 216, 663–677.
- TIKKU, A.A., BELL, R.E., STUDINGER, M. & CLARKE, G.K.C. 2004. Ice flow field over Lake Vostok, East Antarctica, inferred by structure tracking. *Earth and Planetary Science Letters* 227: 249–261.
- WADHAM, J.L., BOTTRELL, S., TRANTER, M. & RAISWELL, R. 2004. Stable isotope evidence for microbial sulphate reduction at the bed of a polythermal high Arctic glacier. *Earth and Planetary Science Letters* 219, 314–355.
- WALSH, D. 2002. A note on eastern-boundary intensification of flow in Lake Vostok. *Ocean Modelling* 4, 207–218.
- WENDT, A., DIETRICH, R., WENDT, J., FRITSCH, M., LUKIN, V., YUSKEVICH, A., KOKHANOV, A., SENATOROV, A., SHIBUYA, K. & DOI, K. 2005. The response of the subglacial Lake Vostok, Antarctica, to tidal and atmospheric pressure forcing. *Geophysical Journal International* 161: 41–49.
- WÜEST, A. 2000. Archaisches Leben im verborgenen Extrem? Anspruchsvolle Erkundung eines einzigartigen Ökosystems. *Neue Zürcher Zeitung* 261, 8. November 2000.
- WÜEST, A. & CARMACK, E.C. 2000. A priori estimates of mixing a circulation in the hard-to-reach water body of Lake Vostok. *Ocean Model.* 2, 29–43.

Prof. Dr. Roland Psenner, Institut für Zoologie und Limnologie, Universität Innsbruck, Technikerstrasse 25, A-6020 Innsbruck, E-Mail: roland.psenner@uibk.ac.at