

DIE RUSSISCHE STEPPENPEST ¹⁾

K. G. Grell

Mit 4 Abbildungen.

Zu den Erscheinungen, die das Wesen einer Landschaft unter Umständen nicht weniger treffend charakterisieren können als die sie bewohnenden Pflanzen, Tiere und Menschen, gehören auch die in ihr beheimateten Seuchen. Während die meisten infektiösen Krankheiten des Menschen einen ausgesprochen kosmopolitischen Charakter haben, gibt es doch auch eine ganze Reihe von Seuchen, die in ihrem Vorkommen und in ihrer ganzen epidemiologischen Struktur an eine bestimmte Landschaft gebunden sind. Man bezeichnet sie daher mit einem der Biogeographie entlehnten Ausdruck als *endemische Seuchen*. Sie stehen mit der betreffenden Landschaft in einem ebenso innigen funktionellen Zusammenhang wie das Pflanzenkleid, das ihren Boden überzieht, und oft genügt schon der Name der Seuche, um bei dem mit den Verhältnissen Vertrauten ganz bestimmte und unter Umständen sehr konkrete Vorstellungen über den Charakter der in Frage kommenden Landschaft hervorzurufen. Jeder, der eine Zeit lang in einem Malariagebiet gelebt hat, verbindet mit diesem Begriff die Vorstellung eines Niederungslandes mit hoher durchschnittlicher Sommertemperatur; er denkt an verkrautete Sumpfflächen oder vielleicht auch an Flüsse, die sich in der Trockenzeit in schmale, von Stillwasserbuchten gesäumte Rinnsale verwandeln.

Der Epidemiologe, der sich die Aufgabe gestellt hat, die möglichen Infektionswege einer Seuche zu erforschen, wird sich aber nicht damit begnügen, eine Seuche nur als Funktion eines bestimmten Raumes zu betrachten; er wird vielmehr nach den *Faktoren* fragen, die im Einzelnen den endemischen Charakter einer Seuche bestimmen: Boden und Klima, Tier- und Pflanzenwelt, der Mensch selbst mit den besonderen Formen seines Zusammenlebens und seiner materiellen Kultur; dies alles muß er studieren, um die verschlungenen Wege zu verstehen, die der Erreger einer Seuche unter Umständen nehmen kann.

Die Vielfalt der Beziehungen zu ihrem endemischen Areal wird bei einer Seuche umso größer sein, je länger der Weg ist, den der Erreger zurücklegen muß, ehe er den Menschen als Substrat seiner Lebenstätigkeit und Vermehrung erreicht. Die Landschaftsbezogenheit wird bei einer solchen Seuche augenfälliger sein, weil die

Berührungspunkte mit den Gegebenheiten der Landschaft zahlreicher sind.

Ein eindrucksvolles Beispiel für eine solche durch und durch landschaftsbezogene und landschaftsgebundene Seuche bietet die *Pest*, deren epidemiologische Grundlagen in diesem Aufsatz geschildert werden sollen, soweit sie als endemische Seuche in dem großen südrussischen Steppengebiet zu Hause ist, das sich zwischen dem Kaspischen Meer und dem Don erstreckt.

Zuvor seien jedoch einige allgemeine Bemerkungen vorausgeschickt.

Das Wort *Pest* hat auch heute noch nicht seine Schrecken verloren. In früheren Jahrhunderten war die *Pest* oder *Pestilenz* die Seuche schlechthin, die im Gefolge von Krieg und Hungersnot als apokalyptischer Reiter über die Lande raste: Dörfer, Städte, ja ganze Länder in ihrem Gluthauch verzehrend. Die Geschichte des „schwarzen Todes“ ist schon oft dargestellt worden²⁾. Ihre Bedeutung in früheren Jahrhunderten sei nur durch eine Zahl verdeutlicht: in den Jahren 1347 bis 1350 starben in Europa 25 Millionen Menschen an *Pest*, d. h. etwa ein Viertel der damaligen Gesamtbevölkerung.

Auch heute ist die *Pest* keineswegs erloschen. Es sterben alljährlich, vor allem in Indien, viele Hunderttausende an dieser verheerenden Seuche, die eine Inkubationszeit von nur wenigen Tagen hat und die Mehrzahl der Erkrankten auf das Sterbelager bringt.

In Europa freilich ist die *Pest* in den letzten 200 Jahren mehr und mehr zurückgegangen. Abgesehen von einzelnen sporadischen Epidemien ist es nicht mehr zu größeren Pestausbrüchen gekommen. Aber noch im Jahre 1713 erkrankten in Wien 10 000 Menschen an *Pest*, von denen ca. 85 Proz. starben.

Was ist der Grund für den Rückgang der *Pest* in Europa?

Die Antwort auf diese Frage gibt uns die Epidemiologie. Überall, wo *Pest* auftritt, ist sie in erster Linie eine Krankheit von *Nagetieren*, eine Tierseuche, eine Zoonose. Nagetiere sind es, die in der Natur das Pestbakterium beherbergen. Nicht immer kommt es bei ihnen freilich zu einer Massenerkrankung in der Art einer menschlichen Epidemie, zu einer „*Epizootie*“, wie man solche tierischen Seuchenkatastrophen genannt

¹⁾ Herrn Prof. Dr. A. Reichensperger zum 70. Geburtstag.

²⁾ G. Sticker, Die Pest. 2 Teile. Gießen. A. Töpelmann, 1908 und 1910.

hat, sondern sie können unter Umständen auch gleichsam latent, aber dafür chronisch an der Pest erkranken, so wie viele Menschen Träger bestimmter Infektionskeime sind, ohne doch auffällige, akute Krankheitserscheinungen zu zeigen. Beim Menschen nimmt die Pest immer einen stürmischen, niemals einen chronischen Verlauf wie bei manchen Nagetieren. Für die pestkranken Menschen gibt es nur die Alternative des Todes oder der restlosen Wiedergesundung. Alle menschlichen Pestepidemien können daher nicht vom Menschen selbst ihren Ausgang nehmen, sondern setzen die Erkrankung von Nagetieren letzten Endes voraus, und die epidemiologische Bedeutung der Nagetiere besteht nicht nur darin, daß sie die menschlichen Epidemien unmittelbar bewirken, sondern ist vor allem in dem Umstand zu erblicken, daß sie chronisch an der Seuche erkranken können und so ein ständiges Reservoir des Seuchenerregers in der Natur bilden.

standskraft gegen Pestinfektionen besitzt. Wenn sie auch die Hausratte bisher noch nicht völlig verdrängt hat, so ist doch ohne Zweifel in diesem biologischen Vorgang einer der Hauptgründe für den Rückgang der Pest in Europa zu erblicken.

Den zweiten wichtigen biologischen Faktor in der Epidemiologie der Pest bilden die Flöhe. Obwohl ein Mensch sich unmittelbar an einer Pestratte infizieren kann, so erfolgt die Übertragung des Pestbakteriums auf den Menschen doch im allgemeinen durch die Rattenflöhe, insbesondere durch den in erster Linie auf der Hausratte vorkommenden und von dieser leicht auf den Menschen überspringenden sogen. „Pestfloh“ *Xenopsylla cheopis*. Die Steigerung der Hygiene in den letzten 200 Jahren und der damit verbundene Rückgang der Verflöhung, der ja in Deutschland vielfach zu der irrigen Ansicht vom „Aussterben der Flöhe“ geführt hat,

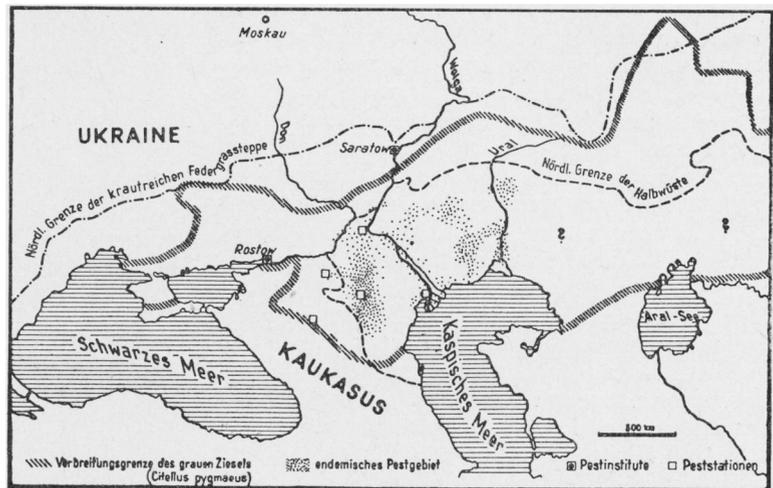


Abb. 1. Das südrussische Verbreitungsgebiet der Pest

Der praktisch wichtigste Pestbringer auf unserer Erde ist die Hausratte (*Epimys rattus*), die sich als Wohnungsungeziefer an die Fersen des Menschen geheftet und für die kosmopolitische Verbreitung dieser Seuche gesorgt hat. Die Rattenpest ist es auch, die in Indien die Hauptrolle spielt. Die Hausratte stammt ursprünglich aus dem Orient. Mit den Kreuzfahrern ist sie im 11. Jahrhundert nach Europa gekommen und hat in diesem dichtbevölkerten Kontinent die großen mittelalterlichen Pestepidemien verschuldet. Wie allgemein bekannt, ist die Hausratte in Europa seit Beginn des 18. Jahrhunderts mehr und mehr durch die kräftigere und anpassungsfähigere Wanderratte (*Epimys norvegicus*) verdrängt worden, die sich nicht so eng an den Menschen und seine Wohnungen angeschlossen hat, sondern auch im Freien lebt und anscheinend eine größere Wider-

ist ein weiterer Grund für den Rückgang der Pest auf unserem Kontinent.

Die kosmopolitische Verbreitung der Rattenpest darf uns nun aber nicht darüber hinwegtäuschen, daß es sich bei der Pest ursprünglich sicher ausschließlich um eine Krankheit der wildlebenden Nagetiere gehandelt hat und daß die Seuche erst sekundär durch den Anschluß der Hausratte an den Menschen für diesen eine so katastrophale Bedeutung erlangte. Die Einfachheit des Infektionsweges Hausratte-Floh-Mensch ist nicht als ursprünglich zu betrachten, sondern hat sich erst später herausgebildet.

Ganz anders und ungleich komplizierter ist nämlich noch heute der Weg des Pesterregers in den endemischen Arealen der Pest, die man (nicht ganz zutreffend) als „Pestherde“ bezeichnet hat. Unter den großen Pestgebieten der eurasiatischen Ländermasse, von denen die größ-

ten in Mittelasien und in der Mongolei liegen, ist für uns Europäer vor allem das große Steppengebiet der aralo-kaspischen Senke von Interesse. Mit einem westlichen Ausläufer, dem Gebiet der Don- und Nordkaukasussteppen, dessen wesentlichen Teil die Kalmückenrepublik bildet, ragt dieses endemische Pestareal — gleichsam als „Vorposten“ der großen asiatischen Seuchenherde — in den europäischen Raum hinein. Von diesem Gebiet westlich der unteren Wolga soll daher im folgenden ausschließlich die Rede sein (Abb. 1).

Erst zu Beginn dieses Jahrhunderts wurde dieser Raum von dem Pesterreger erobert. 1912 wurde hier in dem Dorf Zawetnoje (im heutigen Oblast Rostow) der erste Pestfall gemeldet. Aber das endemische Areal hat sich seitdem von Jahr zu Jahr vergrößert und immer wieder kleinere und größere Pestepidemien unter der Bevölkerung namentlich der Kalmückensteppe veranlaßt.

Der Sowjetische Staat, der die planmäßige und vor allem prophylaktische Seuchenbekämpfung von Anfang an mit großer Energie betrieben hat, schenkte diesem Seuchenraum daher allergrößte Beachtung. Er schuf eine große Antipestorganisation, die dem Volkskommissariat für Gesundheitswesen in Moskau unmittelbar unterstellt war. Es kann nicht bestritten werden, daß durch diese Organisation die Pestgefahr diesseits der Wolga weitgehend gebannt werden konnte, so daß in den letzten Jahren vor dem Kriege praktisch keine Epidemien mehr aufgetreten sind.

Die Voraussetzung für die Pestbekämpfung bildete die wissenschaftliche Klärung der epidemiologischen Zusammenhänge. Zu diesem Zweck wurde das endemische Areal mit einem Netz von Peststationen und Pestpunkten überzogen, die unter der Leitung der beiden großen Pestinstitute in Rostow und Saratow arbeiteten. Namentlich die unmittelbar in der Steppe liegenden zahlreichen Pestpunkte, kleine Laboratorien, an denen meist je ein Arzt, ein Zoologe und eventuell ein Bakteriologe arbeiteten, haben das wissenschaftliche Material geliefert, auf Grund dessen man sich heute ein ziemlich vollständiges Bild von den verschlungenen Wegen machen kann, die der Pesterreger zurücklegt, bevor er zum Menschen gelangt und von den edaphischen, meteorologischen und biologischen Faktoren, die diesen Weg bestimmen.

Die Pest ist in dem betrachteten Gebiet eigentlich eine sehr menschenferne Seuche. Sie ist eine Krankheit der wildlebenden Nagetiere der Steppe, eine Naturseuche, und der Mensch wird nunmehr zufällig in den Teufelszirkel der Infektionen miteinbezogen. Die menschliche Pest tritt hier gleichsam am Rande einer Naturkatastrophe auf, die lange vorher die wildlebenden Nagetiere der Steppe befiel. Sie ist wie das Auf-

flackern eines Strohschobers, den der verirrte Funke eines Steppenbrandes entzündet hat, das letzte Glied in einer langen Kette von Zoonosen, die zwischen der Steppe und den Siedlungen der Menschen ausgespannt ist.

Die Untersuchungen russischer Forscher haben gezeigt, daß der größte Teil der Steppennagetiere an der Pest erkranken und daher die Infektion im Prinzip auch auf den Menschen übertragen kann. Erwiesen wurde die „Fähigkeit“ der Pestübertragung bisher für die folgenden Nagerarten:

Familie	Arten
Hasen (Leporidae):	Feldhase (<i>Lepus europaeus</i>)
Springmäuse (Dipodidae):	Großer Pferdespringer (<i>Alactaga jaculus</i>) Kleiner Pferdespringer (<i>Alactaga elater</i>) Salzboden-Springmaus (<i>Alactagulus acantion</i>) Pfeil-Springmaus (<i>Dipus sagitta</i>) Kleine Springmaus (<i>Scirtopoda telumi</i>)
Echte Mäuse (Murinae):	Wanderratte (<i>Epimys norvegicus</i>) Hausratte (<i>Epimys rattus</i>) Hausmaus (<i>Mus musculus</i>)
Wühlmäuse (Microtinae):	Gemeine Feldmaus (<i>Microtus arvalis</i>) Gesellige Feldmaus (<i>Microtus socialis</i>) Steppenlemming (<i>Lagurus lagurus</i>) Mull-Lemming (<i>Ellobius talpinus</i>)
Hamster (Cricetinae)	Gemeiner Hamster (<i>Cricetus cricetus</i>) Zwerghamster (<i>Cricetulus migratorius</i>)
Rennmäuse (Gerbillinae):	Tamarisken-Rennmaus (<i>Meriones tamariscinus</i>) Gelbe Sandrennmaus (<i>Pallasiomys meridianus</i>)
Hörnchen (Sciurinae):	Steppenmurmeltier (<i>Marmota bobac</i>) Graues Ziesel (<i>Citellus pygmaeus</i>)

Der Pesterreger ist also keineswegs wählerisch; er ist nicht — wie so mancher andere Parasit — nur an eine bestimmte Wirtsart angepaßt, ja er ist sogar, abgesehen vom Menschen selbst, auch auf ganz andere Säugetiere, wie das Kamel oder den Steppeniltis (*Putorius evermanni*), übertragbar. Diese **Vielwirtigkeit** (*Euryzoidie*) des Pesterregers bildet die Voraussetzung für die große Mannigfaltigkeit der Infektionswege. Sie gibt der Pestepidemiologie das Gepräge.

Freilich darf uns nun aber die Leichtigkeit, mit der bei den verschiedensten Nagerarten experimentell Pestinfektionen erzielt werden können, nicht darüber hinwegtäuschen, daß doch die praktische epidemiologische Rolle der einzelnen Arten sehr verschieden zu bewerten ist.

Die einen sind auf Grund ihrer Lebensweise, ihrer Verbreitung und ihrer Populationsdichte für Massenerkrankungen gleichsam prädestiniert, andere Arten sind zwar pestempfindlich, aber ihre biologischen Verhältnisse bewirken, daß sie als Überträger nur eine geringe oder gar keine Rolle spielen. Formen, die, wie die in der obigen Aufstellung nicht aufgeführte Blindmaus (*Spalax*) oder auch der Mull-Lemming (*Ellobius talpinus*), nach Maulwurfsart tief unten in der Erde, leben und mit anderen Nagerarten nur selten in Berührung kommen, sind von vornherein als Pestverbreiter ungeeignet, so charakteristische Steppenbewohner sie auch sonst sein mögen.

Andere Arten, wie etwa die für die eurasiatischen Steppen so bezeichnenden, in ihrem Habitus an kleine Känguruhs erinnernden Springmäuse (Dipodidae) oder die Hamster (Cricetinae), sind zwar sehr beweglich, aber sie treten doch im allgemeinen nur sporadisch auf; ihre epidemiologische Bedeutung ist daher verhältnismäßig gering.

Die Hauptrolle als Pestüberträger spielen naturgemäß solche Arten, die an und für sich schon in großer Zahl in der Steppe vorkommen, darüber hinaus aber in manchen Jahren eine ausgesprochene Massenvermehrung zeigen, wie wir es bei uns in den sogen. „Mäusejahren“ erleben, in denen die Populationsdichte in beträchtlichem Maße ansteigt. Das Zustandekommen solcher periodischer Massenfluktuationen ist ein heute noch

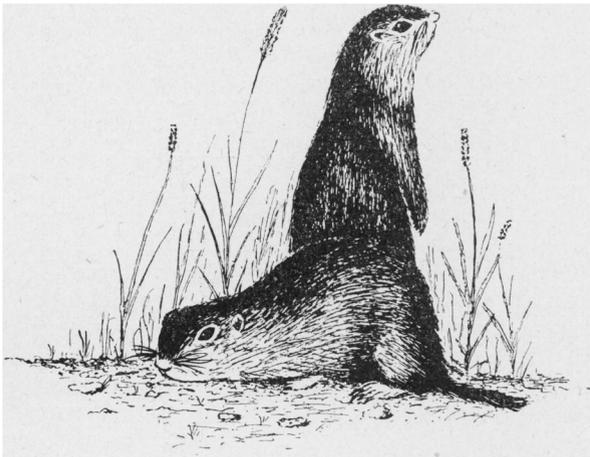


Abb. 2. Das graue Ziesel (*Citellus pygmaeus*)

nicht in allen Einzelheiten völlig geklärtes Problem der sogen. Populationsphysiologie, eines jungen Zweiges der biologischen Wissenschaft, der nicht nur für die Praxis der Schädlingsbekämpfung und Hygiene, sondern auch für die moderne Genetik steigend an Bedeutung gewinnt. Vor allem die Wühlmäuse (Microtinae) und der Steppenlemming sind in diesem Zusammenhang zu nennen, und in den menschlichen Behausungen schließen sich ihnen die Hausmäuse an. Diese Formen stellen daher auch ständige und bei allen Bekämpfungsmaßnahmen zu berücksichtigende Glieder in der Infektkette der Pest dar.

Die große Mehrzahl der genannten Arten sind aber vom epidemiologischen Standpunkt aus nur Zwischenträger, d. h. sie geben die Fackel der Infektion weiter, aber sie entzündeten sie nicht.

Das ständige Reservoir der Seuche wird vielmehr von einer Nagerart gebildet, welche zu der in den paläarktischen Steppen so ver-

breiteten Gattung der Ziesel (*Citellus*) gehört. Diese Ziesel bilden mit der Art *Citellus citellus*, die in Sachsen und Schlesien vorkommt, auch einen Bestandteil der deutschen Fauna. In ihrem ganzen Erscheinungsbild erinnern sie an kleine Murmeltiere, mit denen sie ja auch nahe verwandt sind, und richten sich wie diese oft und gerne auf ihren Hinterbeinen auf, um über die Steppengräser hinweg nach etwaigen Feinden, wie dem Steppenadler oder dem Steppeniltis, Ausschau zu halten (Abb. 2). Die Ziesel sind es, die man unter allen Steppennagetieren am häufigsten zu sehen bekommt, da sie auch bei Tage aus ihren unterirdischen Bauten hervorkommen und stets gesellig leben. Im Gebiet der Don- und Nordkaukasussteppen ist es das sogen. Graue Ziesel (*Citellus pygmaeus*), welches als Pestreservoir in Frage kommt und daher entsprechend dem gestellten Thema eine besonders ausführliche Behandlung verdient.

In manchen Jahren erkrankten diese Ziesel in der Kalmückensteppe an Pest. Von Zeit zu Zeit bricht unter ihnen eine Epizootie aus. Sie sterben ebenso am schwarzen Tod wie die Menschen, und ihre von Pestbakterien erfüllten Kadaver liegen dann an den betreffenden Stellen in der Steppe herum. Eine der Hauptaufgaben der russischen Pestlaboratorien war, solche Epizootien festzustellen und durch geeignete Bekämpfungsmaßnahmen zu lokalisieren, so daß ein Weiterumsichgreifen des Steppenbrandes verhindert wurde.

Die von den toten Zieseln abspringenden Flöhe übertragen die Infektion auf andere Individuen und unter Umständen auch auf andere Nagetiere der Steppe. In dieser Beziehung würden sich die Ziesel nicht von den übrigen Steppennagetieren unterscheiden, wenn die Krankheit bei ihnen nicht auch einen chronischen Verlauf nehmen könnte. Erst dadurch erhalten sie die epidemiologische Bedeutung des Pestreservoirs. Sie können den Erreger in der Zeit zwischen den Epizootien, d. h. während des Winterschlafs aufbewahren, ohne akut zu erkranken, und verschaffen ihm somit einen ständigen Unterschlupf in der Natur.

In dem Bestreben, die Epidemiologie der Pest aufzuklären, haben die russischen Forscher der Antipestorganisation daher ihr Hauptaugenmerk der Ökologie dieses Reserviertieres zugewandt und hierbei sehr interessante Zusammenhänge aufgedeckt.

Das Verbreitungsgebiet (Abb. 1) des grauen Ziesels³⁾ geht über die Wolga hinaus bis an den Saissan-See am Rande des Altai-Gebirges im Osten. Während die Grenzen seines Artareals hier nicht genau festliegen, bildet im Westen

³⁾ Vergl. K. G. Grell. Pestvorkommen und Zieselverbreitung, in Zeiss, Seuchenatlas. Gotha. Perthes. 1942.

der Stromlauf des Dnjepr eine charakteristische, natürliche Verbreitungsschranke. Westlich des Dnjepr, in der Ukraine, wird es vom Perlziesel (*Citellus guttatus*) abgelöst, das sich durch seine helle Fleckung leicht von ihm unterscheiden läßt.

Innerhalb seines Verbreitungsareals ist das graue Ziesel nun aber durchaus nicht gleichmäßig verteilt. In manchen Gebieten tritt es nur fleckenweise auf oder fehlt ganz, in anderen findet es sich häufiger, wobei die Populationsdichte außerordentlich verschieden sein kann.

Ein Maß für die Dichte der Zieselpopulation, d. h. für die Zahl der Individuen auf einer gegebenen Fläche, bietet die Menge der Löcher, die in die unterirdischen Zieselbaue führen, denn die Ziesel bauen sich wie so viele Nagetiere unterirdische Wohnkammern und Gänge. Durch genaue kartographische Erfassung der Zieselhöhlendichte im endemischen Pestgebiet haben die russischen Zoologen festgestellt, daß sich ein Gebiet größter Populationsdichte in einer Breite von 50—100 km von Stalingrad über Elista bis zur Manytschniederung erstreckt. Hier finden sich stellenweise bis zu 1500 Zieselhöhlen pro ha. Durch die Salzsümpfe des Manytsch wird von ihm ein weiteres Gebiet größter Populationsdichte abgetrennt, das sich etwa von Salzk bis zum Kumafluß hinzieht. Es zeigte sich nun, daß sich diese Gebiete größter Wohndichte des Ziesels auch ungefähr mit den Bezirken der stärksten Pestepizootien unter den Tieren decken. Damit der Funke der Infektion von einem Individuum auf das andere überspringen kann, ist also eine bestimmte Populationsdichte erforderlich.

Hierfür sprechen auch die Beobachtungen, die man bei den Epizootien selbst machte. In einem Fall z. B. zeigte sich, daß eine Epizootie aus einem infizierten Bezirk nur in solche Nachbargebiete übergrieff, in denen über 50 Höhlen auf einen Hektar kamen, während solche mit 4—8 pro ha verschont blieben.

Angesichts dieser Tatsachen ist die Frage nach den Faktoren, welche die Wohndichte des Ziesels bestimmen, von entscheidender epidemiologischer Bedeutung.

In erster Linie wird diese natürlich durch das Nahrungsangebot reguliert. Das Ziesel nährt sich von den Blättern und Speicherorganen der Steppenpflanzen. Freilich sind es nicht so sehr die sogen. „Leitformen“, d. h. die typischen Vertreter der Steppenassoziation, wie etwa das Federgras (*Stipa*), das weiten Gebieten der süd-russischen Steppen das Gepräge gibt, sondern die unscheinbaren, aber sehr anpassungsfähigen ephemeren Pflanzen, eigentlich die „Unkräuter“, die auch in der Dürreperiode des Sommers noch eine genügende Feuchtigkeitsmenge aufnehmen können. Vor allem liebt das Ziesel das sogen. Knöllchenrispengras (*Poa bulbosa vivipara*),

dessen Blätter, Wurzeln und Brutknospen ihm in der ganzen Vegetationszeit zur Verfügung stehen. Seinen Flüssigkeitsbedarf deckt es vor allem durch Abfressen des Wermuth (*Artemisia*).

Diese seine Lieblingspflanzen sind nun aber an eine ganz bestimmte Pflanzenformation gebunden. Es ist die Wermuthsteppe oder Halbwüste⁴⁾, in der das Ziesel umso häufiger vorkommt, je mehr sie durch fleckenweises Auftreten von Salzpflanzen oder anderer Elemente den Charakter einer komplexen Pflanzenassoziation annimmt. Die reine Federgrassteppe dagegen, d. h. die vom Menschen unbeeinflusste natürliche Pflanzenformation, die Wiese oder der reine Salzsumpf werden von ihm gemieden.

Die Tatsache, daß es die ephemeren Unkräuter sind, die die Hauptnahrung des Ziesels bilden, ist aber nun noch insofern bedeutsam, als ja gerade sie es sind, die sich im Gefolge der menschlichen Weidewirtschaft einstellen und vermehren. Wenn die natürliche Pflanzengesellschaft, etwa das Federgras, vom Vieh abgefressen und zertreten wird, so sind es die Unkräuter, die erhalten bleiben, ja sogar zunehmen. Die Weidewirtschaft des Menschen selbst ist es daher gewesen, die zu einer Ausbreitung des Ziesels geführt hat und weiter führt. Der Mensch selbst hat es dem Ziesel ermöglicht, seinen Lebensraum zu vergrößern. Indem er die Natursteppe in die Weidesteppe verwandelte, verschaffte er ihm neue ökologische Möglichkeiten. Man hat diese Zusammenhänge geradezu durch das Schlagwort „Mit der Weidewirtschaft kommt die Pest!“ zum Ausdruck gebracht. Neben der Weidewirtschaft hat auch der steigende Getreideanbau innerhalb des endemischen Pestgebietes die Lebensmöglichkeiten des Ziesels vergrößert, ja man kann sagen, daß es sich hierbei immer mehr zu einem landwirtschaftlichen Schädling entwickelt hat. Seine Bekämpfung war daher nicht nur vom hygienischen, sondern auch vom ökonomischen Standpunkt aus geboten. Sie ist unter der Leitung der russischen Antipestorganisation in großem Umfange durchgeführt worden, wobei Tausende von Landarbeitern einen Kordon bildeten und systematisch die Gebiete größter Zieselhöhlendichte abgingen. Sie erfolgte meist durch Vergasung der Tiere in ihren Höhlen mit Chlorpikrin.

Mit der Vegetation hängt die Bodenart eng zusammen. Der trockene, fleckenweise von Löß durchsetzte Salzboden wird von den Tieren bevorzugt, da er das Gedeihen der Halophyten zuläßt und locker genug ist, um den Tieren die Anlage ihrer Wohnbauten zu gestatten. Wenn man vielfach gesagt hat, die Pest sei in Rußland

⁴⁾ Walter, Die Vegetation des Europäischen Rußland. Berlin. Parey. 1942.

an den Salzboden gebunden, so hat man diesen Zusammenhang damit auf eine sehr einfache Formel gebracht, die aber ihren Sinn verliert, sobald man die biologischen Verhältnisse außer Acht läßt.

Innerhalb des Gebietes, in welchem die Populationsdichte herrscht, die die Voraussetzung für das Zustandekommen einer Pestepizootie unter den Zieseln bildet, sind diese Epizootien nun aber an ganz bestimmte Zeiten im Jahresablauf gebunden. Und dies ist wieder in der Biologie des Ziesels begründet. Das Auftreten einer Pestepizootie ist natürlich zunächst an die Zeitspanne gebunden, in welcher die Tiere aktiv lebensfähig sind. Die Zeit des aktiven Lebens ist aber verhältnismäßig kurz. Etwa Mitte bis Ende März erwachen die Tiere aus dem Winterschlaf, aber schon Anfang Juli begeben sich die meisten wieder in ihre Wohnkammer zurück, so daß die große Mehrzahl der Tiere also von Juli bis März schläft. Die lange Dauer der Ruheperiode beruht darauf, daß der Winterschlaf zunächst ein reiner Trockenschlaf ist, wie er von vielen Tieren tropischer Steppengebiete ausschließlich durchgeführt wird. Das Vertrocknen der Steppenpflanzen, deren Wassergehalt in der heißen Dürreperiode auf 2—4 Proz. des Gesamtgewichts sinkt, zwingt die Tiere, sich weit früher schlafen zu legen als die Nagetiere unserer Breiten.

In dieser kurzen Zeitspanne von März bis Juli spielt sich also das Leben der meisten Ziesel ab. Schon bald nach dem Erwachen aus dem Winterschlaf findet die Begattung statt. Nach einer Tragezeit von etwa 23 Tagen werden die Jungen durchschnittlich etwa Mitte April zur Welt gebracht. Sie bleiben dann noch etwa einen Monat in dem elterlichen Bau, so daß es Mitte Mai bis Juni wieder zu einer Zerstreuung der Zieselfamilie kommt.

Die stärkste Konzentration der Individuen findet daher Anfang bis Mitte März, wenn sich die Tiere begatten, vor allem aber Mitte Mai bis Juni, wenn die Jungen die elterlichen Bauten verlassen, statt. In diesen Zeiten bestehen daher auch die stärksten Pestepizootien unter den Zieseln. Die geringe Immunität der jungen Ziesel, die stärkere Anfälligkeit der gravide gewordenen Weibchen und die starke Vermehrung der Flöhe in dieser Zeit sind weitere die Epizootie begünstigende Faktoren.

Alle Daten im Jahreskalender des Ziesels sind letzten Endes davon abhängig, wann die Tiere aus dem Winterschlaf erwachen. Wird das Erwachen durch ein spät einsetzendes Tauwetter, also durch einen verspäteten Frühlingsbeginn, hinausgezögert, so treten auch die übrigen Lebenserscheinungen um eine entsprechende Zeit verschoben auf. Damit verspäten sich auch die

Pestepizootien. So war beispielsweise im Jahre 1928 ein ausgesprochen spätes Frühjahr. Damit verzögerte sich auch die Auswanderung der jungen Ziesel und die damit verbundene Kontaktmöglichkeit der Individuen. Der erste Epizootieherd wurde dementsprechend erst am 19. Juli, der letzte noch am 1. August (sonst Mai und Juni) festgestellt. So spielt also auch der meteorologische Faktor eine nicht unbedeutende Rolle für die Epidemiologie der Pest.

Wie kann sich nun der Mensch, der das endemische Pestgebiet bewohnt, infizieren?

Es leuchtet ein, daß es zunächst die sommerlichen Epizootien der Ziesel sind, die für den Menschen gefährlich werden können. Nur allzu leicht kann er bei der Ernte mit dem pestkranken Ziesel in Berührung kommen. Ein Kind spielt vielleicht mit dem unbeholfenen, siechen Tier. Früher führte auch wohl die gewerbsmäßige Jagd der Ziesel, deren Pelz verwertet und dessen Fett in Notzeiten geschätzt wurde, vielfach zu direkten Übertragungen. Nach dem Weltkrieg hat man daher den Handel mit Zieselfellen in dem endemischen Pestgebiet verboten. Selbst der Hirte, der sich bei Nacht auf dem Steppenboden ausstreckt, ist nicht sicher vor einer Infektion. Untersuchungen haben gezeigt, daß die Flöhe der Ziesel einen großen Teil ihres Daseins gar nicht in dem Pelz der Tiere verbringen, sondern sich, vor allem bei Nacht, aus dem Bau herausbegeben, um sich in der Nähe des Loches im Sande aufzuhalten. Als man den wahren Zusammenhang noch nicht kannte, hat man daher geradezu von einer „Infiziertheit der Steppe“ selbst gesprochen.

Im großen und ganzen scheint aber dieser direkte Weg, der zu den Sommerepidemien führt und in dem unmittelbaren Kontakt des Menschen mit dem Reservoirtier besteht, nur eine untergeordnete Rolle zu spielen.

Der häufigere, man möchte sagen, sichere Weg scheint vielmehr der indirekte zu sein. Denn das Ziesel ist im Gegensatz zur Hausratte doch noch ein recht menschenfernes Wildtier. Ist einmal eine Pestepizootie unter den Zieseln ausgebrochen, so glimmt der Funke der Infektion zunächst weiter unter den Steppennagetieren. Er springt über auf andere Arten, in erster Linie natürlich auf solche, die mit dem Ziesel in einem engeren ökologischen Kontakt stehen. Und da ist vor allem der in der Steppe ebenfalls so überaus häufige *Steppenlemming* (*Lagurus lagurus*) zu nennen, der sein Nest in den verlassenem Zieselbauten anlegt und mitunter sogar von dem Fleisch der toten Ziesel fressen soll. Außerdem springen die wenig wählerischen Zieselflöhe leicht auf den Steppenlemming über. Dieser ist epidemiologisch noch deshalb besonders wichtig und als

Zwischenträger prädestiniert, weil er, wie seine Namensvettern in der nordischen Tundra, ein Nagetier mit ausgesprochenen Massenfluktuationen ist. Treten in solchen „Lemmingjahren“ Epizootien auf, so ist die Wahrscheinlichkeit eines Weiterumsichgreifens des Steppenbrandes der Pest natürlich sehr vergrößert.

Der Steppenlemming hat selbst eigentlich wenig Berührung mit dem Menschen; aber er gibt die Infektion weiter an die Wühl- und Hausmäuse. Diese leben den Sommer über in der Steppe, sammeln sich aber mit Beginn der kalten Jahreszeit in den menschlichen Behausungen und Kornvorräten, in den aufgetürmten Strohdienen und in den Lagerhäusern, so daß im Winter reichlich Gelegenheit zu einer Infektion des Menschen besteht, wenn erst einmal sein Wohnungsungeziefer damit befallen ist. Die winterlichen Pestepidemien verdanken also stets vorausgegangenen Mäuseepizootien ihre Entstehung.

Demnach kann man bei den menschlichen Pesterkrankungen in dem betrachteten Gebiet zwischen einer Sommerepidemie, die durch unmittelbaren Kontakt mit dem Pestreservoir zustandekommt und einer Herbst-Winterepidemie, die indirekt durch eine vorausgegangene Mäuseepizootie veranlaßt wird, unterscheiden.

Die wichtigsten Infektionsmöglichkeiten sind in dem Schema (Abb. 3) zusammengestellt.

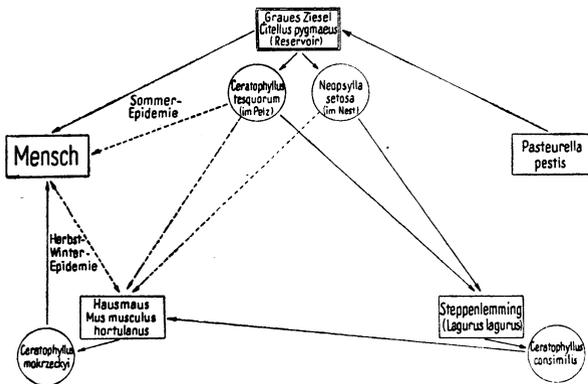


Abb. 3. Schema der Hauptinfektionswege des Pesterregers in den Gebieten, in denen das graue Ziesel (*Citellus pygmaeus*) das Reservoir darstellt. Die pestübertragenden Flöhe sind durch Kreise, die anderen Infektionsmöglichkeiten durch Stricheln der Pfeile wiedergegeben.

Natürlich sind die Wege, die dem Pesterreger durch die biologischen Verhältnisse der Steppe vorgezeichnet werden, keine streng festgelegten. Der Zufall mag in vielen Fällen mancherlei Variationen des Infektionsweges hervorrufen. Der Jäger schießt einen Steppeniltis (*Putorius eversmanni*), der vielleicht einige Tage vorher ein pestkrankes Ziesel gefressen hat. Eine Katze fängt sich in der Steppe einen kranken Pferdespringer (*Alactaga*) und verschleppt ihre Beute

in die menschlichen Wohnungen. Man könnte sich mancherlei Möglichkeiten dieser Art ausdenken. Immer aber nehmen alle Infektionen letzten Endes vom Ziesel als dem Seuchenreservoir ihren Ausgang.

Unsere Darstellung der russischen Steppenpest wäre unvollständig, wenn nicht auch die epidemiologische Bedeutung der Flöhe kurz behandelt würde. Diese ist durch sehr gründliche und interessante Untersuchungen russischer Parasitologen, insbesondere *Joff* und *Tifflor*, klargelegt worden.

Es zeigt sich, daß die meisten Nagerarten ihre spezifischen Flöhe besitzen, deren Eignung als Pestüberträger — wie insbesondere experimentelle Prüfungen ergaben — sehr verschieden ist. Es gibt „gute“ und „schlechte“ Überträger, eine Erscheinung, die man ja auch bei anderen krankheitsübertragenden Insekten, etwa den malariaübertragenden *Anopheles*-Mücken, studiert hat. Worauf diese Unterschiede im einzelnen zurückzuführen sind, kann hier nicht erörtert werden. Vor allem ist aber noch ein weiterer Umstand für die Epidemiologie wichtig, nämlich der verschiedene Grad der Wirtsspezifität. Es gibt Floharten, wie z. B. den Floh des Steppemurmeltiers, des sogen. „Bobak“, die ausgesprochen artspezifisch sind, d. h. nur auf dem Bobak angetroffen werden und nicht auf andere Nager überspringen. Andere Floharten dagegen sind nicht so wählerisch. Sie haben zwar ihren Lieblingwirt, aber sie springen auch auf andere Nager über, wenn sich ihnen eine Gelegenheit bietet, oder sie suchen sie auf, wenn ihr Wirtstier stirbt. Wie nicht anders zu erwarten, gehören die Flöhe der epidemiologisch wichtigsten Nagerarten (Ziesel, Steppenlemming, Wühl- und Hausmäuse) zu der letztgenannten Gruppe. Dadurch ist ein gegenseitiger Flohaustausch leicht möglich. Versuche haben gezeigt, daß Zieselflöhe auch leicht auf den Menschen überspringen können und an ihm Blut saugen. Das leichte Überspringen von Rattenflöhen auf Wildnagetiere, etwa in einem bisher nicht verseuchten Gebiet, kann zur Entstehung neuer endemischer Herde führen. Aus einer wenig beachteten Hasenpest kann so unter Umständen ein neuer Dauerherd der Pest hervorgehen.

Das Problem der Wirtsspezifität der Flöhe spielt auch bei der Rattenpest eine große Rolle. Während der Floh der Hausratte (*Xenopsylla cheopis*) leicht auf den Menschen überspringt, ist der Floh der Wanderratte (*Ceratophyllus fasciatus*) sehr viel „menschenscheuer“, und damit ist bei einem eventuellen Pestausbruch unter den Wanderratten die Möglichkeit einer Lokalisation der Epizootie viel eher gegeben als bei der Hausratte. In Indien kommt in manchen Gebieten auch auf den Hausratten eine Flohart vor, die eine geringere Neigung hat, den Menschen zu

