

Im verflossenen Jahr hat unsere Akademie einen besonders schweren Verlust durch den Tod ihres korrespondierenden Mitglieds **Dr. Theodor Boveri**, Professor der Zoologie und vergleichenden Anatomie an der Universität Würzburg, erlitten. Gehörte doch der Verstorbene zu den führenden Männern, deren geschichtliche Stellung nicht nur durch die außergewöhnliche Bedeutung ihrer Entdeckungen bedingt ist, sondern vor allem dadurch, daß sie durch die Art ihres Forschens das geistige Niveau des von ihnen bearbeiteten Wissensgebiets erhöht haben. Der Verlust ist um so schmerzlicher, als er uns einen Mann raubte, welcher auf der Höhe seines Schaffens stand, dessen Wirken auch für die Zukunft zu den höchsten Erwartungen berechnete.

Theodor Boveri wurde am 12. Oktober 1862 in Bamberg geboren als Sohn eines Arztes, der durch seine hervorragende Begabung für Musik und Malerei im künstlerischen Leben seiner Heimatstadt eine einflußreiche Rolle spielte. Die künstlerischen Neigungen des Vaters und sein warmes Interesse für Naturwissenschaften wurden auch für den Sohn bestimmend, welcher nach Absolvierung der beiden untersten Klassen des humanistischen Gymnasiums seiner Vaterstadt dasselbe verließ und

auf das Realgymnasium in Nürnberg übersiedelte, um so Gelegenheit zu haben, sich besser im Zeichnen und in den Naturwissenschaften auszubilden. Auch konnte er hier seine musikalische Begabung weiterentwickeln, da er im Hause eines Freundes seiner Eltern, des Musikdirektors Steuer, Aufnahme und Unterricht fand.

Der ursprüngliche Plan sich der Malerei zu widmen gelangte nicht zur Ausführung. Als Boveri nach bestandnem Absolutorium sich zum Besuch der Universität München entschloß (1881), entschied er sich für das Studium von Philosophie und Geschichte und machte daher nach nur neunmonatlicher Vorbereitung die für das humanistische Absolutorium nötige Ergänzungsprüfung in Griechisch, Lateinisch und Geschichte (1882) nach. Der glänzende Ausfall beider Prüfungen ermöglichte ihm die Aufnahme in das Maximilianeum. Nuncmehr entschied sich Boveri für das Studium von Medizin und Naturwissenschaften; er trat dabei in nähere Beziehung zu Kupffer, dessen Assistent er wurde und unter dessen Leitung er auch seine erste wissenschaftliche Arbeit „Beiträge zur Kenntniß der Nervenfasern“ anfertigte. Als der Verfasser dieser Zeilen zu Ostern 1885 als Nachfolger Theodor v. Siebolds die Leitung der zoologischen Staatssammlung übernahm, siedelte Boveri in das damals neu entstehende zoologische Institut über und erwarb sich unter Benützung seiner Arbeit über die Nervenfasern mit der Note summa cum laude den Dokortitel bei der philosophischen Fakultät. Für die freie Entfaltung seiner wissenschaftlichen Begabung wurde es von der größten Bedeutung, daß ihm das Lamontsche Stipendium von der Fakultät auf drei Jahre verliehen und nach Ablauf derselben auf weitere zwei Jahre verlängert wurde. Dadurch wurde es ihm ermöglicht, volle fünf Jahre seine ganze Tätigkeit ausschließlich wissenschaftlicher Forschung zu widmen, teils im zoologischen Institut der Universität München, teils in der zoologischen Station Neapel. Erst nach Ablauf dieser Zeit übernahm er im Jahre 1891 die Assistentenstelle am Münchener zoologischen Institut, doch nur auf kurze Zeit. Im

Jahre 1887 hatte sich Boveri für Zoologie und vergleichende Anatomie an unserer Universität habilitiert. Schon im Herbst 1893 konnte er einem ehrenvollen Ruf an die Universität München als Nachfolger Sempers in der Professur für Zoologie und vergleichende Anatomie Folge leisten und sich frühzeitig einen Wirkungskreis erringen, welcher allen seinen Wünschen vollauf entsprach, um so mehr als er nahe seiner Vaterstadt Bamberg lag, wo das elterliche Haus auch nach dem Tode des Vaters einen Mittelpunkt für die Familie bildete. So ist es denn begreiflich, daß er Würzburg treu blieb, als ihm das verlockende Anerbieten gemacht wurde, Weismanns Nachfolger in Freiburg zu werden. Desgleichen lehnte er es ab, die Organisation und Direktion des neu zu gründenden Kaiser-Wilhelm-Instituts für Biologie in Berlin zu übernehmen, obwohl es bei seiner Arbeitsweise für ihn sehr verführerisch war, an die Spitze einer großartig geplanten Anstalt gestellt zu werden, an der die verschiedensten Richtungen der Zell- und Erblchkeitsforschung, die morphologischen und experimentellen, vertreten und zu gegenseitiger Förderung verbunden sein sollten. Viel hat zu seiner Anhänglichkeit an Würzburg auch der Umstand beigetragen, daß er in den ersten Jahren seines Aufenthalts sich ein eigenes glückliches Heim gründen konnte. In einer seiner amerikanischen Schülerinnen, Marcella J. O'Grady, fand er die verständnisvolle Lebensgefährtin, welche dauernd an seinen wissenschaftlichen Forschungen tätigen Anteil nahm und in aufopfernder Treue ihn pflegte, als er im Winter 1914/15 schwer erkrankte und eine Zeit des Leidens für ihn begann, von der zwei Tage nach seinem 52. Geburtstag der Tod ihn erlöste.

Was Boveri eine hervorragende Stellung in der Geschichte der biologischen Wissenschaften für alle Zeiten sichert, sind seine klassischen Untersuchungen über Reifung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies. Sie sind zum größten Teil in der Jenaischen Zeitschrift (zugleich auch selbständig unter dem Namen „Zellenstudien“ als eine Reihe fortlaufender Hefte), zum Teil in anderweitigen Zeitschriften (Archiv für Entwick-

lungsmechanik, den Sitzungsberichten der Gesellschaft für Morph. und Physiol. in München und der physikal.-med. Gesellschaft in Würzburg) erschienen, andere wurden in den Festschriften für Kupffer, R. Hertwig und Roux veröffentlicht; sie bilden eine fortlaufende, zugleich auch ihrer Bedeutung nach aufsteigende Reihe beginnend mit der Habilitationsschrift: Über die Bildung der Richtungskörper bei *Ascaris megaloccephala* und *lumbricoides*, endigend mit der Abhandlung: Über die Entstehung der Eugsterschen Zwitterbienen, welche kurze Zeit vor seinem Tod erschienen ist. In gleichem Sinn wie der Lehrer arbeiteten die meisten seiner Schülerinnen und Schüler. Es ist staunenswert, mit welcher zielbewußter Energie Boveri es verstand, den Strom der Forschung in ein gemeinsames Bett zu leiten und auf ein einheitliches Ziel zu lenken. In letzter Instanz gingen alle diese Arbeiten darauf hinaus, das große Problem der morphologischen Grundlage der Vererbung aufzuhellen.

Boveri ging bei seinen Untersuchungen vom Askarisei aus, welches damals durch die Arbeiten Schneiders, Nußbaums, Carnoys, vor allem aber E. van Benedens als ein außergewöhnlich günstiges Objekt erkannt worden war; er gab die erste genaue Darstellung der Richtungskörperbildung und wies im Anschluß an O. Hertwig nach, daß es sich bei diesem Prozeß um eine wiederholte Zellteilung handelt, bei welcher der überwiegend größte Teil des Protoplasma dem Ei zufällt, während die Richtungskörper fast nur aus Kernmasse bestehen; er widerlegte zugleich die Auffassung van Benedens und Weismanns, welche den Satz aufgestellt hatten, daß mit dem Richtungskörper Substanzen spezifischer Beschaffenheit ausgestoßen würden, nach Weismann das ovogene Chromatin, nach van Beneden die männliche Komponente des hermaphroditen Kerns. Auch gegen die berühmte Hypothese Weismanns von der durch die Reifeteilung bedingten Reduktion des Chromatins auf die Hälfte, der Chromosomen auf die halbe Zahl nahm er Stellung, indem er die Ansicht vertrat, daß die Chromosomenreduktion schon im Keimbläschen erfolgt sei, eine Ansicht, die er später

im weiteren Verlaufe seiner Untersuchungen rückhaltlos zugunsten der Weismannschen Lehre zurückgenommen hat.

Wichtiger noch als der erste Teil der Askaris-Untersuchungen war der zweite den Befruchtungsprozeß behandelnde Abschnitt. Aus ihm sind drei Punkte von fundamentaler Bedeutung hervorzuheben. Der erste betrifft die Beschaffenheit der Vererbungssubstanz. Aus seinen Untersuchungen über die Befruchtung des Seeigeleies hatte O. Hertwig den Schluß gezogen, daß die bei der Befruchtung sich vereinigenden Kerne des Eies und des Samenfadens, Eikern und Samenkern, Träger der Vererbung seien, daß das in ihnen enthaltene Chromatin oder Nuklein die die Vererbung der väterlichen und mütterlichen Eigenschaften vermittelnde Substanz, das Idioplasma Nägelis, darstelle. Für die Charakteristik dieser Substanz war dann von großer Tragweite die Entdeckung Flemmings geworden, daß das Chromatin sich bei der Kernteilung zu bestimmt gestalteten Körpern, für welche Waldeyer den Namen „Chromosomen“ eingeführt hat, organisiere. E. van Beneden verdankte man weiterhin die Entdeckung, daß im Askarisei die Chromosomen in gleicher Zahl in Ei- und Samenkern, noch ehe das Material derselben sich in der Furchungsspindel vereinigt, auftreten und daß daher die Chromosomen der Furchungsspindel zur Hälfte vom Samenkern, zur Hälfte vom Eikern stammen, oder anders ausgedrückt, daß sie zur Hälfte väterlicher, zur Hälfte mütterlicher Herkunft sind. Diese für die Vererbungslehre fundamental wichtige Entdeckung konnte Boveri durch seine äußerst genauen Beobachtungen aufs glänzendste bestätigen.

Die zweite wichtige Verallgemeinerung bezieht sich auf das Verhalten der Chromosomen während der Zeit zwischen zwei aufeinanderfolgenden Teilungen. Schon Rabl hatte den Satz aufgestellt und durch sorgfältige Untersuchungen zu stützen gesucht, daß die Chromosomen in dieser Zeit, in welcher sie optisch nicht nachweisbar sind, nicht wie man allgemein annahm aufgelöst werden, sondern erhalten bleiben und nur in ihrem Gefüge gelockert und daher unsichtbar werden. Boveri

trat mit aller Bestimmtheit für diese „Individualitätstheorie der Chromosomen“ ein, indem er auf das genaueste verfolgte, wie die bei einer Teilung aus den Mutterchromosomen hervorgegangenen Tochterchromosomen in den ruhenden Kern übergehen und bei der nächstfolgenden Teilung in gleicher Weise und Anordnung, wie sie verschwunden waren, als Mutterchromosomen dieser Teilung wieder sichtbar werden; er wies ferner darauf hin, daß jede durch Zufälligkeiten einmal bedingte Erhöhung der Chromosomenzahl sich dauernd erhalte. Boveri vergleicht die Chromosomen Organismen, welche im Kernraum eingeschlossen sind, sich durch Teilung vermehren und abwechselnd Perioden der Vermehrung und der scheinbaren Ruhe durchmachen, wobei letztere die Zeit ihrer größten physiologischen Aktivität bedeute, ihrer Beeinflussung der Zelltätigkeit.

Der dritte wichtige Punkt ist die Entdeckung des Centrosoma, in deren Verdienst er sich mit E. van Beneden teilt. Schon früher hatten andere Forscher an den Spitzen der Spindeln die Polkörperchen beobachtet und ihnen, da sie die Ausgangszentren für die Spindelfasern und die Protoplasmastrahlung bilden, eine wichtige aktive Rolle bei der Zellteilung beigemessen. Das Neue an den Untersuchungen van Benedens und Boveris war der Nachweis, daß die Centrosomen besondere Teilungsorgane der Zelle seien, welche sich durch die Generationsfolge der Zellen verfolgen lassen, sich durch biskuitförmige Einschnürung vermehren und durch ihre eigene Teilung die Kern- und Zellteilung auslösen. Daß bei der Befruchtung die bis dahin teilungsunfähige Eizelle ihre Teilungsfähigkeit wieder gewinnt, führt Boveri darauf zurück, daß dem mit allem für die Teilung nötigen Material versehenen, aber des Centrosoma entbehrenden Ei durch das Centrosoma des Spermatozoon ein neues Teilungsorgan eingepflegt werde. So wurde Boveri dazu geführt, in der Einführung des Centrosoma das Wesentliche der Befruchtung zu erblicken.

In Ausdehnung seiner Untersuchungen auf eine größere Zahl mariner verschiedenen Tierstämmen zugehöriger Arten konnte Boveri feststellen, daß in einer Reihe fundamentaler Erschei-

nungen vollkommene Übereinstimmung im Tierreich herrsche: daß die Zahl der Chromosomen für jede Spezies konstant ist, daß die Chromosomen zur Hälfte vom Vater, zur anderen Hälfte von der Mutter stammen, daß bei beiden Reifeteilungen die Zahl der Chromosomen die gleiche ist und die Hälfte der für die betreffende Art charakteristischen Zahl beträgt, daß die beiden Reifeteilungen echte Zellteilungen sind. Damit hatte er einen sicheren Ausgangspunkt für weitere Forschungen gewonnen. Es galt nunmehr in das Wechselverhältnis von Protoplasma, Centrosomen und Chromosomen tiefer einzudringen und den Anteil, welcher den einzelnen Zellbestandteilen bei der Zellteilung, Befruchtung und Vererbung zukommt, auf das genaueste und mit möglichst exakten Methoden festzustellen. Damit betrat er ein Gebiet, auf welchem er die Genialität seiner Untersuchungsweise aufs glänzendste entfalten konnte. Schon in seinen ersten Arbeiten hatte sich Boveri als ein Beobachter ersten Ranges erwiesen. Auch scheinbar nebensächliche Dinge, z. B. geringfügige Abweichungen vom normalen Verlauf fanden bei ihm genaueste Berücksichtigung und gewannen durch die Art, wie er sie theoretisch zu verwerten wußte, eine überraschende Bedeutung. Derartige zufällige Abweichungen waren für ihn willkommene Naturexperimente; zu ihnen gesellte er im Fortgang seiner Forschungen immer mehr das methodisch durchdachte und durchgeführte Experiment, eine Forschungsweise wie sie damals zum Studium der Befruchtungsvorgänge von O. und R. Hertwig zum ersten Male angewandt wurde; er entwickelte sich dabei zu dem unübertroffenen Meister experimenteller Zellforschung, als welcher er in alle Zukunft gelten wird. Unübertroffen ist dabei auch die geistige Durchdringung des durch Beobachtung und Experiment gewonnenen Tatsachenmaterials, die außergewöhnliche Schärfe des Urteils, mit der er die Tragweite der einzelnen Erscheinungen abzuschätzen und aus den gewonnenen Resultaten neue Probleme zu entwickeln wußte. Helfend standen ihm dabei zur Seite die nie ermüdende Energie, mit welcher er sich in ein Problem vertiefen und in jahrelanger Arbeit es

zu durchdenken wußte, und ein hohes Maß von Phantasie, welche seiner Forschung neue Bahnen eröffnete. So gestaltete sich Boveris Arbeitsweise die letzten Jahrzehnte seines Lebens zu einem Kunstwerk wissenschaftlicher Forschung, bei dem jede Untersuchung sich organisch aus der vorausgegangenen entwickelte.

Am schönsten kommt diese Eigenart der Arbeitsweise Boveris in seinen Untersuchungen über die Natur der Chromosomen zum Ausdruck. Sollte der Beweis erbracht werden, daß nicht das Protoplasma, sondern die Chromosomen die Träger der Vererbung sind, so mußte bei gleichbleibendem Protoplasma experimentell das Massenverhältnis des väterlichen zum mütterlichen Chromatin abgeändert und geprüft werden, ob dann im Laufe der Entwicklung eine gleichsinnige Verschiebung der Vererbungsrichtung nachweisbar sei. Von den nach dieser Richtung unternommenen Experimenten haben das allergrößte Aufsehen die Untersuchungen hervorgerufen, für welche später die Bezeichnung „Merogonie“ geprägt worden ist. O. und R. Hertwig hatten gezeigt, daß Seeigeleier, welche durch Schütteln ihres Eikerns beraubt worden waren, sich bei der Befruchtung mit Hilfe der eingedrungenen Samenkerns weiterentwickelten und sich teilten. Boveri kombinierte dieses Experiment mit Bastardierung. Indem er durch geeignete Art der Besamung das Eindringen vieler Samenfäden (Polyspermie) verhinderte und so eine normale Entwicklung erzielte, gelang es ihm Larven zu züchten, welche in bezug auf ihre Zellsubstanz mütterlicher, in bezug auf ihre Kerne rein väterlicher Herkunft waren; er suchte nun weiter den allerdings bisher noch nicht sichergestellten Beweis zu erbringen, daß solche Larven ausschließlich väterliche Eigenschaften besitzen.

Das Experiment war noch nach zwei anderen Richtungen bedeutungsvoll. Erstens widerlegte es die vor allem von E. van Beneden vertretene Lehre, daß Ei- und Samenkerns als geschlechtlich differenzierte Kerne „Halbkerns“ seien, die sich durch die Befruchtung zu einem „Ganzkern“ ergänzen müßten, indem es zeigte, daß die Chromosomen des Vaters für sich

allein schon alle für eine normale Entwicklung nötigen Eigenschaften besitzen. Das Resultat fand später eine Ergänzung durch die Untersuchungen über künstliche Parthenogenesis, d. h. die durch künstliche Reize ausgelöste Entwicklung reifer, unbefruchteter Eier, aus denen hervorging, daß auch die Chromosomen des in diesen Fällen allein vorhandenen Eikerns in gleicher Weise für die Entwicklung ausreichen, daß der aus Ei- und Samenkern bestehende Furchungskern somit ein „doppeltes Sortiment“ von Chromosomen besitzt, ein väterlich und ein mütterlich abgestimmtes. Zweitens wurde aber auch das Experiment wichtig, weil es zeigte, daß die Chromosomenzahl einen bestimmenden Einfluß auf die Kerngröße und die Zahl und Größe der am Ende der Furchung vorhandenen Zellen ausübt. Vergleicht man Larven gleicher Größe, von denen die einen aus merogonen, die anderen aus normal befruchteten Eiern sich entwickelt haben, so besitzen die ersteren die doppelte Zellenzahl der letzteren, dementsprechend auch kleinere Zellen und kleinere Kerne. Daß dies Verhalten dadurch bedingt ist, daß merogone Eier nur die halbe Chromosomenzahl der befruchteten Eier besitzen, wird dadurch weiter bewiesen, daß die gleiche Proportionalität von Chromosomenzahl, Kerngröße, Zahl und Größe der Zellen sich auch beim Vergleich von Larven aus befruchteten und künstlich parthenogenetischen Eiern ergibt.

Boveri hatte nun ferner die interessanten Erscheinungen der „partiellen Befruchtung“ kennengelernt. Das Wesen derselben besteht darin, daß das gesamte Ei sich teilt, bevor Ei- und Samenkern sich vereinigt haben. Die Folge davon ist, daß der Samenkern unverändert in eine Furchungskugel zu liegen kommt und mit dem vom Eikern abstammenden Kern derselben auf dem Stadium der Zwei- oder Vierteilung des Eies verschmilzt, daß im weiteren Verlaufe Larven entstehen, bei denen je nach dem früheren oder späteren Eintritt der Kernverschmelzung die Hälfte oder ein Viertel der Zellen zwar das väterliche und mütterliche Chromosomensortiment enthält, der Rest dagegen nur das mütterliche.

In den rein mütterlichen Bezirken sind dementsprechend die Zellen und Kerne kleiner und zahlreicher als in den Bezirken, in denen es zur partiellen Befruchtung gekommen war. War in den bisher besprochenen Fällen die Chromosomenzahl im Vergleich zur Norm auf die Hälfte verringert, so gelang es Boveri andererseits auch Material zu gewinnen, bei welchem die Chromosomenzahl verdoppelt worden war. Das tritt ein, wenn experimentell in einem geeigneten Moment die Zellteilung unterdrückt wird, so daß zwar die Chromosomen sich auf die doppelte Zahl vermehren, das Ei und sein Centrosoma dagegen ungeteilt bleiben. Dann erhält man Larven, deren Kerne die doppelte Zahl der Chromosomen besitzen, bei denen im Vergleich zur Norm die Zellen und Kerne in halber Zahl vorhanden sind, dafür aber bedeutendere Größe erreichen.

Im Anschluß an die erwähnten Untersuchungen über partielle Befruchtung sei hier der letzten größeren Veröffentlichung Boveris, der Arbeit über die Eugsterschen Zwitterbienen gedacht. Dieselben zeigten die ab und zu bei Bienen auftretende Erscheinung, daß ein großer Teil der Eier sich zu hermaphroditen Individuen entwickelt, bei denen schon in der äußeren Erscheinung eine Kombination von männlichen und weiblichen Geschlechtscharakteren erkennbar ist. Da nun seit Dzierzon bekannt ist, daß bei den Bienen die Drohnen sich aus parthenogenetischen, die Königinnen und Arbeiterinnen aus befruchteten Eiern entwickeln, deutete Boveri auf Grund seiner Befunde an Seeigeleiern mit partieller Befruchtung die Bienenhermaphroditen in der Weise, daß auch hier die rechtzeitige Vereinigung von Ei- und Samenkern unterblieben sei; ein Teil der Furchungskerne sei daher rein mütterlicher Herkunft, ein anderer Teil dagegen sei durch verpütete Vereinigung des männlichen Kerns mit Abkömmlingen des Eikerns entstanden; es müßten dann die Teile, welche nur Kerne der ersten Art enthalten vermöge ihrer parthenogenetischen Entwicklung männlich, die anderen dagegen weiblich sein. Bei den Eugsterschen Hermaphroditen lag ferner ein Fall von Bastardierung vor; eine italienische Mutter war von einer deutschen Drohne befruchtet worden.

Nach den herrschenden Anschauungen über Vererbung müßten dann die männlichen Partien ausschließlich mütterliche Charaktere, die weiblichen Partien Bastardmerkmale zeigen. Durch eine äußerst sorgfältige Analyse einerseits der unterscheidenden Merkmale der deutschen und italienischen Bienen, andererseits der Merkmale der Zwitter konnte Boveri nachweisen, daß in der Tat die männlichen Partien des Zwitter rein nach der Mutter geartet waren, die weiblichen Partien dagegen Bastardcharaktere zeigten, eine willkommene Bestätigung nicht nur der zur Erklärung des Hermaphroditismus aufgestellten Hypothese von der partiellen Befruchtung, sondern auch der Deutung der Chromosomen als Vererbungsträger, eine Bestätigung, die um so wertvoller ist, als bei einem Teil der Eugstersehen Zwitter, welche von einer von deutschen Drohnen befruchteten deutschen Königin stammten, der Unterschied von Bastardcharakteren und rein mütterlichen Charakteren fehlte.

Die wichtige Rolle, welche die Chromosomen im Haushalt der Zelle spielen, konnte Boveri noch von einer anderen Seite aus beleuchten. Weismann hatte auf Grund theoretischer Erwägungen einen scharfen Unterschied zwischen somatischen und Geschlechtszellen aufgestellt; unter ersteren versteht er die Träger der Lebensfunktionen, welche zur Erhaltung des Individuums dienen, unter den letzteren die Fortpflanzungszellen, von denen die Erhaltung der Art abhängt. Boveri gelang es nun bei den Nematoden, besonders schön bei *Ascaris megalocephala* den Unterschied der beiderlei Zellen an der Beschaffenheit ihrer Chromosomen zu erweisen. Bei *Ascaris megalocephala* behalten die Chromosomen der Geschlechtszellen die Beschaffenheit bei, welche sie in der ersten Furchungsspindel besitzen; in den somatischen Zellen dagegen erfahren die Chromosomen die „Diminution“; sie stoßen ihre kolbig verdickten Enden ab, welche allmählich resorbiert werden; im übrigen lösen sie sich in zahlreiche kleine Chromosomen auf, so daß alle somatischen Zellen zur Zeit der Teilung sofort an der abweichenden Struktur ihrer Chromosomen erkannt werden können.

In der Folgezeit hat Boveri den Versuch gemacht, noch

tiefer in die Konstitution der Chromosomen einzudringen; er legte sich die Frage vor: Sind die Chromosomen eines und desselben Kerns alle untereinander von gleicher Beschaffenheit, oder sind sie, wie es Weismann in seiner Determinantenlehre auseinandergesetzt hat, untereinander verschieden, so daß einem jeden von ihnen eine bestimmte, vom Schwesterchromosom verschiedene organbildende Bedeutung zukommt? In weiterer Verfolgung dieses Gedankenganges war dann zu entscheiden, ob nicht sogar innerhalb eines und desselben Chromosoms die einzelnen Teilchen untereinander verschiedenwertig seien. Zugunsten der Verschiedenwertigkeit der Chromosomen sprach der namentlich von amerikanischen Forschern für Insekten erbrachte, aber auch bei anderen Tieren (Seeigeln) sich bewahrheitende Nachweis, daß zwischen den einzelnen Chromosomen eines Kerns gesetzmäßig wiederkehrende Unterschiede in Gestalt und Größe mehr oder minder deutlich zu erkennen sind. Dabei stellte sich heraus, daß — abgesehen von den noch zu besprechenden Heterochromosomen — von jeder Chromosomenart mindestens ein Paar vorhanden ist, was man darauf zurückführt, daß die gleiche Chromosomenart notgedrungen zweimal, das eine Mal im väterlichen, das andere Mal im mütterlichen Sortiment wiederkehren muß. Es galt nun zu entscheiden, ob es nicht möglich sei, die durch morphologische Befunde wahrscheinlich gewordene Ansicht von der Verschiedenartigkeit der Chromosome durch den Nachweis einer verschiedenen physiologischen Wirksamkeit auf experimentellem Wege zu erweisen. Unterschiede in der Vererbungssubstanz werden uns nur erkennbar, wenn die in ihnen enthaltenen Anlagen sich realisieren, d. h. in bestimmten Eigenschaften der Larve oder des ausgebildeten Tieres zum Ausdruck kommen. Gelingt es einige Arten der Chromosomen aus der Entwicklung ganz oder bei einem Teil der Furchungskugeln auszuschalten, so muß sich das in der Larve, wenn es zur Organbildung kommt, in mehr oder minder intensiven Entwicklungsstörungen äußern.

Auf Grund seiner durch jahrzehntelanges Studium er-

worbenen genauen Kenntnis der bei Seeigeleiern vorkommenden Entwicklungsstörungen und auf Grund ungemein scharfsinniger, vieljähriger Gedankenarbeit entstammender Überlegungen ist es Boveri gelungen, einen aussichtsreichen Weg experimenteller Forschung zu betreten und in den durch zwei Spermatozoen befruchteten, „dispermen“ Eiern ein ausgezeichnetes zur Lösung der Frage geeignetes Objekt ausfindig zu machen. Disperme Eier teilen sich, da sie anstatt des normalen einfachen zwei Centrosomen besitzen, sofort in vier, manchmal auch nur in drei Furchungskugeln; sie entwickeln sich zunächst normal, gehen aber fast stets auf dem Blastulastadium zugrunde; äußerst selten liefern sie Gastrulae, noch seltener Pluteuslarven. Isolierte Boveri auf dem Stadium der Drei- resp. Vierteilung die einzelnen Furchungskugeln und züchtete sie getrennt für sich auf, so gingen die meisten ebenfalls im Laufe der Entwicklung zugrunde. Immerhin erhielt er eine verhältnismäßig größere Zahl von Zwerg-Gastrulae und Plutei. Am überraschendsten war dabei, daß die vier aus den Furchungskugeln desselben Eies erzüchteten Larvenformen in ihrer Entwicklungsfähigkeit meistens die größten Verschiedenheiten bekunden, der Art, daß eine Furchungskugel einen Zwergpluteus liefern kann, während die anderen früher oder später zugrunde gehen.

Boveri begründet nun an der Hand seiner reichen experimentellen Erfahrungen, weshalb weder Störungen im Protoplasma noch in den Centrosomen für diese merkwürdigen Resultate der Dispermie-Experimente verantwortlich gemacht werden können, daß dagegen bei simultaner Drei- oder Vierteilung eine unregelmäßige Verteilung der Chromosomen der drei Kerne (1 Eikern, 2 Samenkerne) eintreten muß, und daß diese es ist, welche die Entwicklungsstörungen veranlaßt. Die Zahl der Chromosomen allein kann dabei nicht maßgebend sein, da wir wissen, daß Eier, welche nur den Eikern oder nur den Samenkern, also nur die halbe Chromosomenzahl enthalten, ferner Eier mit verdoppelter Chromosomenzahl sich normal entwickeln. Und so bleibt nur übrig an qualitative

Unterschiede zu denken, daß die Chromosomen eines „Sortiments“ untereinander verschieden sind und daß bei ihrer unregelmäßigen Verteilung Kerne entstehen, welche nicht alle zur Entwicklung nötigen Arten der Chromosomen enthalten. Die referierten Untersuchungen sind von ganz außerordentlicher Tragweite; enthalten sie doch die Keime zu einer exakten biologischen Analyse der Kernsubstanzen, einer Analyse, von der Boveri mit berechtigtem Stolz sagen konnte, daß sie „den jetzigen Methoden der physiologischen Chemie völlig unzugänglich sei“, daß „hier die Biologie über analysierende Mittel von weit überlegener Feinheit verfüge“.

In diesem Versuch eine Analyse der Vererbungssubstanzen herbeizuführen, ergaben sich für ihn Anknüpfungspunkte an die damals neu aufgefundenen Resultate der Mendelschen Bastardierungsforschung. Boveri war einer der ersten, welcher auf die überraschende Übereinstimmung der Mendelschen Gesetze mit den Ergebnissen der Chromosomenforschung hinwies, eine Übereinstimmung, welche sich immer mehr bestätigt hat.

In die Zeit, in welcher Boveri seine Untersuchungen über qualitative Unterschiede der Chromosomen anstellte, fiel die Entdeckung der geschlechtsbestimmenden Chromosomen, daß bei vielen Tieren zweierlei Spermatozoen existieren, von denen die eine Art das sogenannte x Chromosom enthält, welches der anderen Art fehlt. Da die Eier sämtlich das x Chromosom besitzen, müssen bei der Befruchtung zweierlei Individuen entstehen, solche, welche zwei und andere, welche nur ein x Chromosom in ihrem Chromosomenbestand enthalten; erstere liefern, wie die Beobachtung ergeben hat, Weibchen, letztere Männchen. Da es sich hier offenbar um qualitative Unterschiede in den Chromosomen handelt, ist es begreiflich, daß Boveri in diese interessanten Forschungen ebenfalls eingriff, teils durch eigene Untersuchungen, teils durch Untersuchungen seiner Schüler. So kamen die wichtigen Arbeiten zustande, welche zeigten, daß bei manchen Nematoden die x Chromosomen durch Verkoppelung mit anderen Chromosomen verdeckt sein können, daß ferner Rückbildung eines x Chromosoms sowohl Ursache

von Hermaphroditismus werden (*Rhabdonema nigrovenosum*), als auch die Entwicklung von Männchen am Schlusse einer Generationsfolge parthenogenetischer Weibchen veranlassen kann (Aphiden).

Wenn sich dem Gesagten zufolge Boveris Interesse in ganz besonderem Maße dem Ausbau der Chromosomenlehre zuwandte, so wurde er dadurch nicht verleitet, die wichtige Rolle zu vernachlässigen, welche dem Protoplasma und den Centrosomen zukommt. Mehrere Arbeiten, auch sie zum Teil experimenteller Natur, behandeln Verbreitung, Beschaffenheit und Teilung der Centrosomen und das Verhältnis, in welchem der zyklische Verlauf ihrer Teilungsvorgänge zum Zyklus der Chromosomenveränderungen steht. Von noch größerer Tragweite sind die Untersuchungen, welche sich auf die bestimmenden Einflüsse beziehen, die vom Protoplasma auf die Chromosomen ausgeübt werden, Untersuchungen, welche geeignet sind der Lehre von den Chromosomen als Trägern der Vererbung gewisse Einschränkungen hinzuzufügen. Besonders beweiskräftig sind in dieser Hinsicht die Experimente, welche zeigen sollen, daß die Chromosomendiminution der Askariden kein autonomer Vorgang der Chromosomen ist, sondern ein Vorgang, welcher den letzteren durch die besondere Beschaffenheit des umgebenden Protoplasma induziert wird. War es doch möglich, den Diminutionsvorgang hinauszuschieben und zu bewirken, daß die beiden ersten Furchungskugeln untereinander gleich bleiben und die ursprüngliche Chromosomenbeschaffenheit bewahren, wenn man durch Zentrifugieren eine Drehung der Furchungsspindel um  $90^\circ$  und dadurch eine gleichartige Beschaffenheit der beiden Furchungskugeln herbeiführt. Durch dieses Experiment wie durch Beobachtungen und experimentelle Erfahrungen am Echinidenei wurde Boveri dazu geführt, bei der Vererbung zweierlei Merkmale zu unterscheiden, Merkmale allgemeinerer Natur, wie sie im Furchungsprozeß gegeben sind und mit der Blastulabildung ihren Abschluß finden, und Merkmale spezieller Beschaffenheit, wie sie bei der individuellen Ausgestaltung der Organe zur Geltung kommen. Erstere sollen durch die Be-

schaffenheit des Protoplasma bedingt sein, letztere durch die Chromosomen. Auf die durch die Chromosomen übertragenen Eigenschaften will Boveri den Begriff „Vererbung“ beschränkt wissen, weil sie allein es sind, durch die sich Vater und Mutter in den Fällen unterscheiden, in denen eine erfolgreiche Befruchtung möglich ist, sei es, daß es sich um Individuen einer und derselben Art handelt oder um Individuen, welche verschiedenen einander nicht allzufern stehenden Arten angehören.

Auf den voranstehenden Seiten ist der Versuch gemacht worden aus der überreichen Ausbeute zytologischer Untersuchungen Boveris die allerwichtigsten Ergebnisse zusammenzustellen; dieselben lassen erkennen, in wie mannigfaltiger Weise die normalen Vorgänge durch Abänderungen im Chromosomenbestand und in der Beschaffenheit des Protoplasma modifiziert werden. Von diesen Erfahrungen ausgehend hat Boveri es unternommen, in einer äußerst geistvollen Schrift ein einem ihm fremden Wissensgebiet entnommenes Problem zu erörtern; es ist dies die Frage nach der Ätiologie der Geschwülste, besonders des Karzinoms. Wenn es ihm auch nicht gelungen ist, hierüber bestimmte Vorstellungen oder gar gesicherte Resultate zu gewinnen, so bieten seine Auseinandersetzungen doch eine Fülle von Anregungen und weitere Stützen für die wohl immer mehr zur allgemeinen Geltung gelangende Anschauung, daß die Ursache der Geschwülste nicht in spezifischen Krankheitserregern, sondern in mehr oder minder autonomen, wenn auch durch äußere Einflüsse beförderten Abänderungen der normalen Zelltätigkeit zu suchen ist.

Das seinem Wesen am meisten sympathische Gebiet der Zellforschung hat Boveri, abgesehen von kleineren Erörterungen, nur zweimal verlassen, um sich mit vergleichend anatomischen Untersuchungen zu befassen. Beide Arbeiten fallen noch in seine Münchener Zeit; die eine behandelt die Stellungsgesetze der Septen der Hexakorallen, die andere die Frage nach der von so vielen Forschern vergeblich gesuchten Niere des Amphioxus. Besonders letztere hat seinerzeit das allergrößte Aufsehen erregt; denn die Entdeckung der an die



Segmentalorgane der Anneliden erinnernden kleinen Harnkanälchen war nicht nur eine glänzende Beobachtungsleistung, sondern wurde auch durch ungemein scharfsinnige vergleichend anatomische Erwägungen ermöglicht. Daß Boveri auch in seiner Würzburger Zeit der vergleichend anatomischen Denkweise sich nicht entfremdet hat, das lehrt seine wundervolle Rektoratsrede: „Die Organismen als historische Wesen“.

Man kann über die wissenschaftlichen Veröffentlichungen Boveris nicht sprechen, ohne einen hervorstechenden Charakterzug hervorzuheben, durch den sie alle in außergewöhnlicher Weise ausgezeichnet sind; das ist die wundervolle, geradezu klassische Darstellung, welche selbst die schwierigsten Probleme durch ihn gefunden haben. Wie in der methodischen Fortbildung seines gesamten Arbeitsgebietes, so ist auch im Aufbau jeder einzelnen Untersuchung Boveri Künstler und Forscher zugleich. Der Umstand, daß er gewohnt war mit einer außergewöhnlichen Energie jeden Gedankengang bis zu seinem Ende durchzudenken, drückt sich auch in seiner Darstellung aus und verleiht ihr eine kristallklare Durchsichtigkeit, wie sie nur von den besten Schriftstellern erreicht wird.

Diese Künstlernatur kommt vor allem in der Gedenkrede zum Ausdruck, welche Boveri bei Gelegenheit des internationalen Zoologenkongresses in Graz auf Anton Dohrn gehalten hat. Dieselbe ist ein Meisterstück von Charakteristik, in welcher die Persönlichkeit des Mannes plastisch und lebendig herausgearbeitet ist, voller Anerkennung für seine großen Eigenschaften, ohne daß aber auch verschwiegen worden wäre, was seinen Leistungen als Forscher hinderlich im Wege stand.

Daß ein Mann von der besonderen Begabung Boveris in sich die Eigenschaften zu einem hervorragenden akademischen Lehrer in ganz außergewöhnlicher Weise vereinigte, braucht kaum hervorgehoben zu werden. Er war ein Meister der freien Rede; zwar verschmähte er es durch Pathos auf seine Zuhörer zu wirken; dagegen verstand er es, durch die ruhige, folgerichtige Entwicklung seiner Gedanken, die alles Wesentliche erschöpfende Art seiner Darstellung und seine

formvollendete Sprache sie an sich zu fesseln und ihr Interesse bis zum Ende rege zu erhalten. Viel trug dazu bei die liebevolle Sorgfalt, welche er auf die Vorbereitung der Unterrichtsmittel, der Zeichnungen, Präparate und Modelle verwandte. Wie sehr er es verstanden hat, den Kreis, namentlich seiner engeren Schüler an sich zu fesseln und durch die Art seiner Unterweisung ihre wissenschaftliche Leistungsfähigkeit zu steigern, davon haben zwei seiner begabtesten Schüler, Prof. Spemann und Baltzer, in ihren dem Lehrer und Freund gewidmeten Nachrufen beredtes Zeugnis abgelegt; sie lassen erkennen, welchen mächtigen überragenden Einfluß er auf seine unmittelbare Umgebung ausübte, was aber nicht verhinderte, daß seine Schüler nicht nur mit Verehrung und Bewunderung, sondern auch mit herzlicher Anhänglichkeit an ihm emporschauten.

Boveris glänzende Erfolge als Forscher und Lehrer haben ihm in engeren und weiteren Kreisen reiche Erfolge verschafft. In verhältnismäßig jungen Jahren wurde er durch das Vertrauen seiner Würzburger Kollegen zur Führung des Rektorats berufen. Die medizinische Fakultät der Universität Marburg ernannte ihn zu ihrem Ehrendoktor. Als in Wien zum ersten Male die für biologische Forschungen bestimmte Erzherzog-Rainer-Medaille zur Verteilung gelangte, wurde sie einstimmig ihm zuerkannt. Die Akademien von München, Kopenhagen, Petersburg und die American National Academy of Sciences wählten ihn zum korrespondierenden Mitglied. Auch die höchste wissenschaftliche Auszeichnung Bayerns, der Maximiliansorden für Kunst und Wissenschaften, wurde ihm verliehen. Wie in dieser Weise die Gegenwart dem Verstorbenen reiche Anerkennung hat zuteil werden lassen, so wird auch die Zukunft seinen Namen in hohen Ehren halten. Auf viele Jahrzehnte hinaus hat Boveri einen mächtig nachwirkenden Einfluß auf den Entwicklungsgang der biologischen Forschung gewonnen. Seine Werke werden zu allen Zeiten zu den klassischen Leistungen auf dem Gebiete der Biologie gerechnet werden.