

# Theodor Boveri: Leben – Forschung – Nachwirkung

Deutsche Übersetzung und vollständige Quellennachweise  
*German translation and complete references (english texts in italics)*

## Theodor Boveri: Leben – Forschung – Nachwirkung *Theodor Boveri: Life – Research – Aftermath*

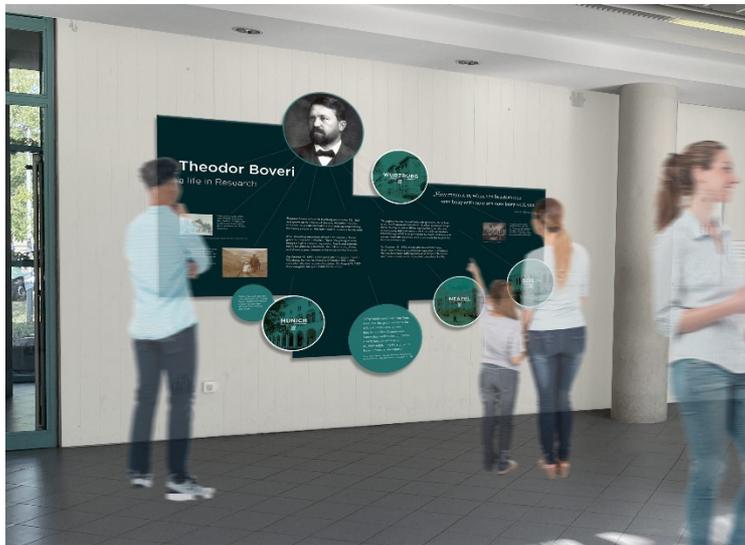
Theodor Boveri (1862–1915), Zoologe und Pionier der experimentellen Zellbiologie, zählt zu den bedeutendsten Wissenschaftlern der Universität Würzburg. In Anerkennung seiner bahnbrechenden Forschungen wurden 1993 Lehrstühle der Fakultäten für Biologie, Medizin und Chemie & Pharmazie zum „Theodor-Boveri-Institut für Biowissenschaften“ zusammengelegt, das zusammen mit dem Julius-von-Sachs-Institut und dem Institut für Humangenetik das Biozentrum bildet.

Entdecken Sie, wie Theodor Boveri mit seinem in der Ausstellung gezeigten Mikroskop die Vererbungs- und Entwicklungslehre revolutionierte. Wie ging er dabei vor? Verstand er sich mit dem Entdecker der Röntgenstrahlen? Welche Rolle spielte die erste Gasthörerin der Uni Würzburg bei seinen Forschungen? Welche Bedeutung haben seine Forschungen bis heute? Dabei beleuchtet die Ausstellung neben weltweit grundlegenden biologischen Erkenntnissen, wie wir sie alle im Schulunterricht gelernt haben, auch ein Stück Würzburger Wissenschaftsgeschichte, des Frauenstudiums und lässt den renommierten Wissenschaftler als Mensch, Ehemann und Freund sichtbar werden.

### Abbildungen, Hinweise:

- Statue Boveri: Die Büste von Theodor Boveri stammt von dem Bildhauer Adolf Hildebrand (1847–1921). Sie wurde von Röntgen beauftragt und 1920 im Zoologischen Institut enthüllt.
- Foto von Boveri. Die Aufnahme zeigt Boveri während seiner Zeit am Zoologischen Institut der Universität München. Fotograf: unbekannt, 1891 (Universitätsarchiv Würzburg: ARS 383).
- Weiterführende Hinweise:
  - Eine Zusammenfassung mit vielen Details über Theodor Boveris Leben und Werk in Würzburg findet sich auf der Homepage des Lehrstuhls für Zell- und Entwicklungsbiologie der Universität Würzburg unter: <https://www.biozentrum.uni-wuerzburg.de/zeb/research/topics/theodor-boveri/>
  - In der „Geschichte der Würzburger Zoologie“ beschreibt Ulrich Scheer das Leben, die wissenschaftliche Arbeit und die Bedeutung Theodor Boveris für die heutige Biologie: [https://www.biozentrum.uni-wuerzburg.de/fileadmin/07020100/2022/Geschichte\\_der\\_Zoologie\\_Wuerzbug.pdf](https://www.biozentrum.uni-wuerzburg.de/fileadmin/07020100/2022/Geschichte_der_Zoologie_Wuerzbug.pdf)
  - Zwei ausführliche und sehr informative Biografien über Theodor Boveri sind in Buchform erschienen:
    - Baltzer F. 1962: Theodor Boveri. Leben und Werk eines grossen Biologen 1862–1915. Wiss. Verlags-Ges., Stuttgart (englische Übersetzung: Rudnick, D. 1967: Theodor Boveri. Life and Work of a Great Biologist 1862–1915. Univ. of Calif. Press, Berkeley and Los Angeles).
    - Neumann H.A. 1998: Vom Ascaris zum Tumor. Leben und Werk des Biologen Theodor Boveri (1862–1915). Blackwell Wiss. Verlag, Berlin.

## Theodor Boveri. Ein Leben für die Forschung *Theodor Boveri. A life in Research*



Theodor Boveri wird am 12. Oktober 1862 in Bamberg geboren und wächst in einer Arztfamilie auf. Allerdings geht sein Vater lieber seinen künstlerischen Neigungen nach und verschleudert den Familienbesitz – dies führt später zu einer tiefen Lebenskrise. Doch zunächst studiert Boveri nach dem Besuch des Nürnberger Realgymnasiums in München. Dort genießt der junge Wissenschaftler hohes fachliches Ansehen, gilt aber auch als künstlerisch begabt: Er musiziert, zeichnet und zeigt großes Interesse an Literatur und bildenden Künsten.

Wenige Jahre nach seiner Berufung nach Würzburg heiratet er am 5. Oktober 1897 Marcella O’Grady (1863–1950), die zugleich seine wissenschaftliche Partnerin ist. Am 14. August 1900 kommt die Tochter Margret (1900–1975) zur Welt. Zur Familie und fränkischen Heimat verspürt Boveri zeitlebens eine tiefe Verbundenheit: Oft zieht er sich auf das elterliche Landgut in Höfen bei Bamberg zurück, um dort auszuspannen und die Natur zu genießen; Rufe an andere Universitäten lehnt Boveri ab. Ab seinem 28. Lebensjahr quälen ihn Gesundheitsstörungen mit schweren rheumatischen Schüben, so dass er Vorlesungen bisweilen im Rollstuhl abhält.

Kurz nach seinem 53. Geburtstag verstirbt Boveri nach einer Gallenblasenoperation am 15. Oktober 1915 in Würzburg. Möglicherweise litt er an einer Infektion mit Spulwürmern (Askariasis), die er sein Leben lang untersucht hat.

### Abbildungen und Zitate:

- Diese Zeichnung des elfjährigen Theodor Boveri zeigt das „Seehaus“ in Höfen. Das Landhaus der Familie war für Boveri zeitlebens ein Zufluchtsort (Fritz Baltzer: Theodor Boveri. Leben und Werk eines grossen Biologen 1862–1915. Stuttgart 1962, S. 65).
- Theodor Boveri Hand in Hand mit seiner Tochter Margret, die später als Journalistin und Schriftstellerin bekannt wurde (Universitätsbibliothek Würzburg: Nachlass Boveri 1\_0013\_Abb\_007).
- Bis 1913 wohnt die Familie Boveri in einer 6-Zimmer-Wohnung in der Pleicher Glacisstraße (heute Bismarckstraße) Nummer 8. Im April 1913 ziehen sie in eine größere Wohnung im zweiten Stock von Nummer 1 (Postkarte, Universitätsbibliothek Würzburg).

- Anlässlich des Stiftungsfestes versammelten sich 1897 alle Professoren der Universität Würzburg im Auditorium Maximum der Neuen Universität. Oberer Kreis: Boveri, Kreis darunter: Röntgen (Universitätsarchiv Würzburg: AT.2020.15).
- Gedicht von Boveri 1909: „Wozu in die Ferne schweifen, / sieh, das Gute liegt so nah, / auf die Alpen tun wir pfeifen / hier bei unserer Großmama. / Sonnige Tage, kühle Nächte, / guter Fraß und nichts zu tun, / ach, wie schön kann der Gerechte / hier im Waldesschatten ruh'n.“ Boveri während eines Ferientaufenthalts im Landhaus Höfen an seinen Physikkollegen und Freund Wilhelm Wien am 16. August 1909 (Theodor Boveri. Life and Work of a Great Biologist. By Fritz Baltzer, translated from the German by Dorothea Rudnick. Berkeley / Los Angeles, 1967).
- Zitat Boveri 1915: „Wie gemein ist es, wenn die Bestien, mit denen man sich beschäftigt hat, jetzt mit einem beschäftigt sind.“ (Boveri in einem Brief an Hans Spemann vom 2. Juli 1915, drei Monate vor seinem Tod).

### QR-Code München:

- **München: Studium (1881–1885), Promotion (1885), Habilitation (1887), Assistent**  
Nach dem Abitur mit Auszeichnung geht Boveri 1881 mit einem Stipendium der renommierten Stiftung Maximilianeum nach München. Zunächst für Geschichte und Philosophie eingeschrieben, wechselt er nach einem Semester zu Anatomie und Biologie. 1885 promoviert Boveri zum Doktor der Naturwissenschaften „summa cum laude“, 1887 habilitiert er sich in Zoologie und vergleichender Anatomie. Ab 1886 forscht Boveri am Zoologischen Institut bei Richard Hertwig. Dort erhält er nach dem Auslaufen des Lamont-Stipendiums eine Stelle als wissenschaftlicher Assistent. Boveri ist bereits so bekannt, dass ausländische Gastwissenschaftler mit ihm arbeiten wollen. Einer von ihnen ist Edmund B. Wilson, der später der führende Zellbiologe in den USA wird – die beiden verbindet eine lebenslange Freundschaft.

### QR-Code Neapel:

- **Neapel: Zoologische Station Neapel: Forschungsreisen und Veröffentlichungen (1888–1914)**  
„Wie viel glückliche Arbeit, wie viel Entdeckerfreude hat dieses Haus gesehen!“ (Boveri 1910). Von 1888 bis 1914 unternimmt Boveri acht mehrmonatige Forschungsreisen zu der von dem deutschen Zoologen Anton Dohrn gegründeten Zoologischen Station in Neapel. Die Station hat sich zu einer internationalen Drehscheibe entwickelt, an der neue Methoden und Fragen erforscht werden. Hier führt Boveri ab 1901 zusammen mit seiner Frau zahlreiche Experimente an Seeigel-Eiern durch, darunter die bahnbrechenden Experimente zur doppelten Befruchtung. Mehr als 20 seiner Veröffentlichungen beruhen auf den in Neapel erzielten Ergebnissen. Zur Zoologischen Station in Neapel siehe auch die digitale Ausstellung „Anton Dohrn und die zoologische Station in Neapel. Dokumente aus dem Nachlass des Zoologen“ der Bayerischen Staatsbibliothek unter: <https://www.bsb-muenchen.de/va/ausstellungen/anton-dohrn/> (15.7.2023).

### QR-Code Berlin:

- **Berlin: Kaiser-Wilhelm-Institut Berlin: Angebot als Gründungsdirektor (1913)**  
Ab 1911 werden sogenannte Kaiser-Wilhelm-Institute (heute: Max-Planck-Institute) gegründet, um die deutsche Wissenschaft an der Spitze der internationalen Forschung zu etablieren. Im Jahr 1912 wird Boveri die Leitung des Kaiser-Wilhelm-Instituts für Biologie in Berlin angeboten. Er ist bereit, im folgenden Jahr nach Berlin umzuziehen, lehnt aber schließlich wegen seines schlechten Gesundheitszustands ab. Dennoch hinterlässt er seine Spuren: Die institutionelle Struktur und die professionelle Architektur, die er für Berlin plant, werden weitgehend

umgesetzt. Zwei der von ihm vorgeschlagenen Abteilungsleiter, Otto Warburg und Hans Spemann (Boveris ehemaliger Assistent), werden später mit dem Nobelpreis ausgezeichnet.

### **QR-Code Würzburg:**

- **Professor für Zoologie und Direktor des Zoologischen Instituts (1893), Rektor der Universität (1905–06)**

1897, im Alter von 30 Jahren, wird Boveri als Professor für Zoologie und Direktor des Zoologischen Instituts an die Julius-Maximilians-Universität Würzburg berufen. Schnell erlangt sein Institut internationales Ansehen: Zahlreiche ausländische Wissenschaftler, vor allem aus den USA, kommen für längere Forschungsaufenthalte. Eine von ihnen ist seine spätere Frau Marcella. Trotz Anfragen von anderen Universitäten, unter anderem aus Freiburg und Berlin, bleibt Boveri seiner Wahlheimat treu. Neben seinen beruflichen Verpflichtungen engagiert er sich in der Fakultät, im Senat und im Verwaltungsausschuss der Universität Würzburg, der er von 1905 bis 1906 als Rektor vorsteht.

- **Stadt der Wissenschaft**

Würzburg hat sich zu Boveris Lebzeiten stark verändert. Innerhalb weniger Jahrzehnte verdoppelt sich die Einwohnerzahl, und die ehemalige Festungsstadt wird zu einer Hochburg der modernen Wissenschaft. In den ersten Jahren des 20. Jahrhunderts bringt die Universität mehrere bedeutende Gelehrte und Nobelpreisträger hervor. Die Zahl der Studierenden steigt sprunghaft an, und es werden neue Fachbereiche und Universitätsgebäude errichtet. Dazu gehört das Zoologische Institut am heutigen Röntgenring, das 1889 unter seinem Vorgänger Carl Semper gegründet wurde und nun von Boveri geleitet wird. Dieser wohnt in fußläufiger Entfernung zu seinem Institut in der Pleicherglaxisstraße (heute: Bismarckstraße) und wird mit zahlreichen Ehrungen bedacht: So wird er u.a. zum Geheimen Regierungsrat ernannt (1912) und erhält den Bayerischen Maximiliansorden (1913).

## **Boveri & Röntgen. Freunde so wahr wie Gold**

### ***Boveri & Röntgen. Friends as true as gold***

#### **„Mein lieber Freund!“**

Boveri und Wilhelm Conrad Röntgen (1885–1923) zählen zu den weltweit führenden Vertretern ihres Fachs. Ihre Freundschaft beruht auf gegenseitiger Hochschätzung und Zuneigung und bewährt sich auch in schwierigen Zeiten: Als sich Boveri lange Zeit mit der Entscheidung quält, ob er die Leitung des Kaiser-Wilhelm-Instituts annehmen oder absagen soll, tauscht er sich mit Röntgen aus. Dieser hält nach Boveris Tod dessen Andenken lebendig: Er verfasst eine bewegende Rede bei der Einäscherung, gibt ein Erinnerungsbuch heraus und beauftragt die Büste von Boveri. Sie stammt von Adolf Hildebrand, einem der bedeutsamsten Bildhauer seiner Zeit. Sie wird fünf Jahre nach Boveris Tod im Zoologischen Institut enthüllt und empfängt heute die Besucher:innen des Biozentrums.

#### **„Herzlichsten Dank für Ihre freundschaftlichen Worte!“**

Ein reger Briefwechsel dokumentiert die enge Freundschaft der beiden außergewöhnlichen Wissenschaftler. Darin halten sich Boveri und Röntgen über berufliche wie private Neuigkeiten auf dem Laufenden und geben sich Ratschläge. Beide verbindet ihr starker Wissendrang und Forschergeist. Sie teilen aber auch ihre Leidenschaft für klassische Musik, Urlaube in der Natur und den gleichen Sinn für Humor. Trotz vieler Ehrungen und Auszeichnungen, über die sie sich bisweilen lustig machten, gelten beide als bodenständig und bescheiden, ohne Drang nach öffentlicher Aufmerksamkeit.

#### **„Vieles gemeinsam durchlebt“**

Nachdem Marcella O’Grady ihr Gaststudium an der Universität Würzburg aufgenommen hat, empfindet Röntgen von Beginn an Sympathie für die amerikanische Biologin. Nach ihrer Heirat mit Boveri und der Geburt der Tochter Margret verbringen beide Familien häufig gemeinsame Urlaube, üblicherweise in Cadenabbia. Dieses enge familiäre Verhältnis bleibt über Boveris Tod hinaus bestehen. Davon zeugt der Briefwechsel mit Marcella und Margret Boveri, die Röntgen oft mit der Formel „Dein Onkel W. C. Röntgen“ grüßt. Marcella wiederum verwaltet Röntgens Nachlass.

#### **Abbildungen und Zitate:**

- Nachruf Röntgens auf Boveri 1915: „Ein Großer im Reiche des Geistes ist heimgegangen! [...] Boveri war ein wahrhaft vornehmer, edler Mann, von unerschöpflicher Herzensgüte. Zart und stark zugleich. Als Freund treu wie Gold, als Berater zuverlässig, die Verhältnisse klar durchschauend und objektiv beurteilend. In Freud und Leid ein warm teilnehmender, zu helfender Tat stets bereiter Gefährte. Er war ein selten vielseitig, reich begabter Mann, und teilte von diesem seinem Reichtum verschwenderisch aus. Dabei immer bescheiden, frei von Eitelkeit und Dünkel [...]“ (Wilhelm Conrad Röntgen: Nachruf. Am 19. Oktober 1915 bei der Einäscherung gesprochen. In: Erinnerungen an Theodor Boveri. Tübingen 1918, S. 161).
- Brief von Boveri an Röntgen 1910: „Wir stimmen ja, wie ich glaube sagen zu dürfen, in sehr vielen Anstrengungen überein und haben in den nun bald 17 Jahren, die wir uns kennen, vieles gemeinsam durchlebt. Auch lieben wir beiderseits ein ruhiges Dasein, womöglich in schöner Natur, mit wenigen vertrauten Menschen, mit denen man je nach gegenseitigem Bedürfnis redet oder schweigt.“ (Brief von Boveri an Röntgen vom 3. Januar 1910).
- Portrait von Theodor Boveri. Fotograf: unbekannt.
- Portrait Wilhelm Conrad Roentgen: Fotograf: unbekannt.
- Foto Mainbrücke Würzburg: Fotograf: unbekannt.

## QR-Code Filser-Briefe:

Um Röntgen an seinem Geburtstag zu belustigen, schreibt Boveri die sogenannten „Filser-Briefe“. Diese gehen auf den Schriftsteller Ludwig Thoma zurück. Thoma erfand zu Beginn des 20. Jahrhunderts die literarische Figur des Josef Filser, eines zutiefst einfältigen katholischen Landtagsabgeordneten, der regelmäßig an seine Frau schreibt. Diese Filser-Briefe erscheinen regelmäßig in der satirischen Wochenzeitung *Simplicissimus*. Während Boveri sich 1912 zu Forschungszwecken in Neapel aufhält, wird der folgende, in Auszügen wiedergegebene „Neapolitanische Filser-Brief“ an Röntgen geschrieben, der zu seinem Geburtstag in Rom weilt (Fritz Baltzer: *Theodor Boveri. Leben und Werk eines großen Biologen. 1862–1915. Stuttgart 1962, S. 68-70*):

*„(Napoli, 22. Marzo, 1912) Eier Eckselenz! Heite schreibe ich inen nicht selbst, indem daß ich zu vüll beschefticht bin, sondern ich diktüre disen Brif an einen Kerl, wo dort bei den Tia-ter San Carlo sitzen und fir die Leite Brife schreiben, was ser bequem ist.“*

*„Am Bahnhof in Minka is mir der Thoma begegnet, der Lump, der lüberalle Freimaurer. Da hot er gsagt: No Filser, hat er gsagt, wo farst dann hin? Und wia i nachha gsagt hab nach Neappel, da hat er gsagt: Da host recht, schau dir Neapel an und stürb.“*

*„Jatz bin i schon an die 14 Tag hier und wia i Neappel recht gut angeschaut ghabt hab, da denk i mir, jatz will ich amal STÜRB sehn. Da hab i iberall gfragt: Dove STÜRB, dös hoäßt auf deitsch: Wo ist STÜRB? Da ham die Leite damische Gsi-chter gemacht und haben gsagt: Non so, dös hoäßt i woäß net, bis i amal beim Pschorrbräu an Landmann troffen und gfragt hab. Der hat sich grad bogn vor Lachn. Was hat er gsagt? Stirb hat er gsagt? Daß du verrecken sollst hat er gmoant. Jetz is mir a Licht aufganga. Ja dös passet dena ölendigen Lumpenhund und lüberalle Sozi, daß mir bidernen Zentrumsleite alle verecken teten, daß nachher sie regirn künnten und den liben Hergott und den Prinsrechten abschaffen teten.“*

*„Disen Brief habe ich ihnen nach Minken senden wölln als Gratulation zu ihnen ihren Geburzttag und ihnen alles Gute wünschen. Aber da hab i in der Zeitung geläsen, daß sie jatz in Rom sich befünden. Da hab i denkt es war doch vüll schein-ner, wann ich ihnen mindlich meine Glickwünsche ausspre-chen konnte. [...] Da kinnten mir recht füdell sein mitanand und i kunnte ihnen allerlei zeign in Neappel. I sag ihnen, da gibts Madeln, sakra di san gut gestellt!!!“*

*„Aber oans mus i jatz noch bitten, daß sie meiner Alten nix verraten wo i bin, indem daß diese im Stande wäre, auch diese Reise zu unternehmen. Freili wars schon ser schön, mit dem gelübten Weibe unter die Palmen herumzuwandeln; aber auf der weiten Reise in disem fremden Lande könnte si leicht gestollen werd'n. Also hoffe ich auf Widersehn von Ih-rem Josef Filser.“*

## **Marcella Boveri. Pionierin des Frauenstudiums** ***Marcella Boveri. Pioneer for women in academia and science***

Marcella Imelda O'Grady wird am 7. Januar 1863 in Boston geboren. Ihre Eltern irischer Abstammung sorgen für eine gute Ausbildung. Nach dem Besuch der Boston Girls' High School legt sie als erste Frau 1885 ein Abschlussexamen in Biologie am renommierten Massachusetts Institute of Technology (MIT) ab.

Ihre anschließende Lehrtätigkeit an der Bryn Mawr School für Mädchen in Baltimore ist so erfolgreich, dass sie 1887 ein Stipendium für ein Graduiertenstudium an dem Bryn Mawr College in Pennsylvania gewinnt, was damals für eine Frau höchst ungewöhnlich war. Bereits zwei Jahre später erhält sie einen Ruf als Professorin und Leiterin des Biologie-Departments am Vassar College in Poughkeepsie im Bundesstaat New York, wo sie diesen Fachbereich neu strukturiert.

Das Vassar College bietet Marcella O'Grady die Möglichkeit, ein bezahltes Sabbatical zu beantragen. Auf Empfehlung ihres Mentors Edmund B. Wilson wählt sie Boveris Würzburger Institut aus, um dort als Gastwissenschaftlerin zu arbeiten. 1896 wird sie als erste Frau für naturwissenschaftliche Studien an der Universität Würzburg zugelassen, darf sich aber nur ausnahmsweise als Gasthörerin einschreiben.

Am 4. Oktober 1897 heiraten Marcella und Theodor in den USA. Ihre Tochter Margret wird am 14. August 1900 in Würzburg geboren. 1903 veröffentlicht Marcella Boveri als Alleinautorin ihre Forschungsergebnisse. Den Plan, diese als Dissertation einzureichen, gibt sie wegen der Heirat mit dem Institutsleiter auf, sonst wäre sie die erste promovierte Frau an der Universität Würzburg geworden. Gleichwohl bleibt sie wissenschaftlich tätig, insbesondere bei den gemeinsamen Forschungsaufenthalten in Neapel, und engagiert sich mit ihrem Mann für das Studium von Frauen.

Zwölf Jahre nach dessen Tod kehrt sie 1927 in die USA zurück und setzt dort ihre akademische Karriere fort: Bis 1943 lehrt sie am Albertus-Magnus-College für Frauen in New Haven, wo sie die naturwissenschaftliche Fakultät aufbaut und als „Madame Bovary“ bekannt ist. Aus gesundheitlichen Gründen tritt sie mit 80 Jahren in den Ruhestand. Am 24. Oktober 1950 stirbt sie in New Jersey.

### **Abbildungen und Zitate:**

- Foto von Marcella Boveri. Fotograf: unbekannt (Universitätsbibliothek Würzburg).
- Zitat Wright 1997: „Von Beginn ihrer Zusammenarbeit an war Marcella Boveri nicht nur eine Helferin, sondern eine wissenschaftliche Partnerin, die an der Analyse und der theoretischen Bedeutung ihrer Experimente interessiert war. Wie viele andere Frauen erhielt sie jedoch keine offizielle Anerkennung für die gemeinsame Arbeit.“ (Margaret R. Wright: Marcella O'Grady Boveri (1863–1950): Her Three Careers in Biology. In: ISIS 88 (1997), 4, S. 627-652, Zitat S. 628).
- Zitat Boveri 1907: „Fast alle im Folgenden beschriebenen Experimente habe ich zusammen mit meiner lieben Frau durchgeführt, und diese Zusammenarbeit hat dem Ganzen in mehrfacher Hinsicht gutgetan.“ (Boveri, Einleitung Zellenstudien 6, 1907)

### **QR-Code Vitrine:**

- **Privatmikroskop von Theodor Boveri mit eingraviertem Namen „TH. BOVERI“ auf dem geschwärzten Sockel (Ernst Leitz Wetzlar, Stand Ia, Seriennummer 10966, 1887)**  
Theodor Boveri erwirbt dieses Mikroskop im Jahr 1887 von der Firma Ernst Leitz in Wetzlar, als er am Zoologischen Institut der Universität München arbeitet. Die angebaute Camera lucida (Zeichenapparat) wurde von Ernst Abbe (1840–1905) entwickelt und von verschiedenen Firmen

hergestellt. Das abgebildete Modell stammt von der Firma Bausch & Lomb Optical Co. in Rochester N.Y., USA. Der Zeichenapparat besteht aus dem großen, verstellbaren Spiegel und einem Prismensystem, das über dem Okular des Mikroskops befestigt ist und die gleichzeitige Betrachtung von Objekt und Zeichnung ermöglicht. Legt man ein Zeichenpapier neben das Mikroskop und blickt durch das Okular mit dem Prisma, so erscheint das Bild des Präparats überlagert auf dem Zeichenpapier. Auf diese Weise kann das Präparat maßstabsgetreu nachgezeichnet werden, ohne den Blick vom Mikroskop zu nehmen.

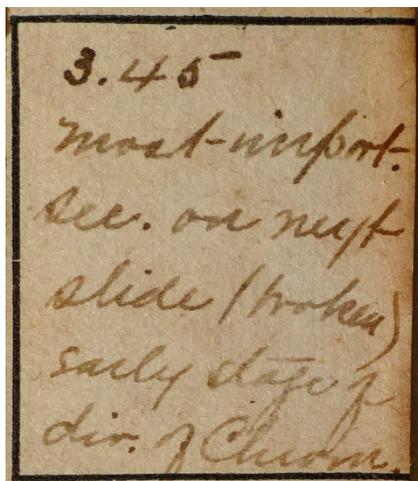
– **Aufbewahrungsbox für 100 Objektträger von Theodor Boveri (Replik von Ulrich Scheer)**

Diese buchähnliche Aufbewahrungsbox trägt auf der Rückseite den handschriftlichen Vermerk von Theodor Boveri „Neapel 1901/02, Experimente an Echinoideneiern“. Er und seine Frau Marcella bereiten die Dias im Rahmen ihrer berühmten Dispersionsexperimente mit Seeigel-Eiern vor, die sie während ihres Winteraufenthalts in der Zoologischen Station von Neapel 1901/02 durchführen. Die Dias enthalten alle Informationen, auf denen Boveri seine Chromosomentheorie der Vererbung aufbaut. Sie sind von Boveri beschriftet und datiert. Auf der Innenseite des Kastendeckels befindet sich eine handschriftliche Liste aller enthaltenen Dias. Es gibt vier solcher Kästen mit insgesamt 455 Objektträgern.

– **Geschlossene Mappe zur Aufbewahrung von 20 mikroskopischen Präparaten, die von Theodor Boveri benutzt wurden**

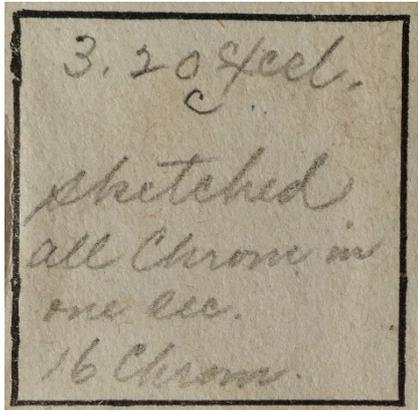
– **Mikroskopische Objektträger mit Beschriftungen von Marcella Boveri (Replik von Ulrich Scheer)**

Diese drei Objektträger enthalten Schnitte von Seeigel-Embryonen. Marcella Boveri schreibt wahrscheinlich 1902 handschriftlich darauf:



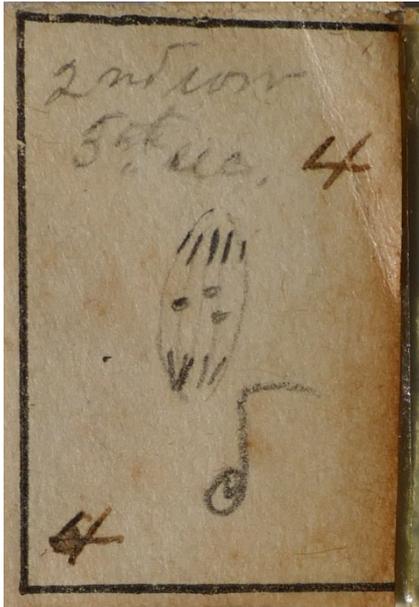
„3.45 most-important. See on next slide (broken) early stage of div[ision] of chrom[osomes].“

„3.45 das Wichtigste. Siehe nächster Objektträger (zerbrochen) frühes Stadium der Chromosomenteilung.“



„3.20 [...] sketched, all chrom[osomes] in one sec[tion]. 16 Chrom[osomes].“

„3.20 [...] skizziert, alle Chromosomen in einem Abschnitt. 16 Chromosomen.“



*„2nd row 5th section”, below sketch of a mitosis.*

*„2. Reihe 5. Abschnitt“, unten Skizze einer Mitose.*

– **Abbildung Vitrinenhintergrund**

Marcella Boveri: Ueber Mitosen bei einseitiger Chromosomenverbindung. In: Jenaer Zeitschrift für Naturwissenschaften 37 (1903), S. 401-446, hier S. 401.

## **Frauen an der Universität Würzburg. Auf dem Weg zur Gleichstellung** ***Women at the University of Würzburg. On the path to gender equality***

Schon vor Beginn des offiziellen Frauenstudiums bewerben sich einige Frauen erfolglos um einen Studienplatz an der Universität Würzburg. Doch erst mit Marcella O'Gradys Zulassung als Gasthörerinnen kommt 1896 Bewegung in diese Angelegenheit. 1901 übernehmen andere bayerische Universitäten diese Regelung. Am 21. September 1903 bewilligt Prinzregent Luitpold von Bayern das Frauenstudium. In Würzburg lässt man mit Barbara Heffner, Grete Ehrenberg und Margarete Räntsch die ersten drei Studentinnen im Wintersemester 1903/04 zu.

Inzwischen hat sich das Geschlechterverhältnis bei den Studierenden gewandelt. Im Wintersemester 1999/2000 schreiben sich erstmals mehr Frauen als Männer an der Universität Würzburg ein und auch bei den Promotionen ist nahezu ein Gleichstand erreicht. Im Bereich der Habilitation dominieren jedoch nach wie vor die Männer. Auf der Ebene der Professorinnen und Professoren sind im Jahr 2022 nur 27,6 % der Stellen an der Universität Würzburg von Frauen besetzt.

Deshalb wird für die Förderung von Frauen in der Wissenschaft seit 2014 der Marcella-Boveri-Preis von der Fakultät für Biologie vergeben. Die von der damaligen Universitätsfrauenbeauftragten Prof. Dr. Marie-Christine Dabauvalle 2018 gegründete Gender Equality Academy unterstützt zudem Frauen aller Qualifikationsstufen in ihrer akademischen Karriere.

### **Abbildungen und Zitate:**

- Foto mit Familie Boveri (vorne Mitte): Die Aufnahme im Kreise von Institutsmitgliedern stammt vermutlich aus dem Jahr 1908. Auffallend ist der hohe Frauenanteil, der auf Gastwissenschaftlerinnen aus den USA zurückzuführen ist. Fotograf: unbekannt (Universitätsbibliothek Würzburg: Nachlass Boveri, 1-0037, Ab. 0021r).
- Zitat Satzinger 2009: „Das Ehepaar Boveri trug somit entscheidend dazu bei, dass die Universität Würzburg zwischen 1900 und 1914 zu einem Zentrum des naturwissenschaftlichen Frauenstudiums wurde und förderte den Kampf für das Frauenstudium international und in Deutschland.“ (Helga Satzinger: Differenz und Vererbung. Geschlechterordnungen in der Genetik und Hormonforschung 1890–1950. Köln 2009).
- Anteil von Frauen in akademischen Laufbahnen an den deutschen Hochschulen (gemittelte Werte für alle deutschen Hochschulen). Vergleich zwischen 1990 und 2011. Die entsprechenden Zahlen nur für die Universität Würzburg sind ähnlich.
- Foto Universität Würzburg: Hauptgebäude der JMU am Sandering. Fotograf: unbekannt.

## **Bestimmt der Zellkern die Vererbung? Experimente mit hybriden Merogonen** ***Does the cell nucleus dictate heredity? Hybrid merogone experiments***

Wo befinden sich die Erbanlagen: im Kern oder im Zytoplasma der Eizelle? Diese Frage treibt Boveri zu Beginn seiner wissenschaftlichen Karriere um. Erstmals unternimmt er im Frühjahr 1889 an der Zoologischen Station in Neapel den Versuch, die Rolle des Kerns für Vererbungs- und Entwicklungsprozesse experimentell aufzuklären. Sein genialer Forschungsansatz besteht darin, aus einem Seeigelei den Kern zu entfernen und durch den Kern einer anderen Seeigelart zu ersetzen.

Durch Schütteln von Seeigeleiern gelingt es Boveri mechanisch, Eifragmente ohne den mütterlichen Kern zu erzeugen. Sie werden mit Spermien einer anderen Seeigelart befruchtet, deren Larven besondere Merkmale besitzen. Boveri simuliert also eine „natürliche“ Methode des Kerntransfers: die Einführung eines Spermienkerns durch Besamung. Das Resultat erscheint eindeutig: Die sogenannten Merogon-Larven sind kleiner (da haploid) und entwickeln sich zu Larven mit väterlichem Aussehen.

Stolz publiziert Boveri seine Schlussfolgerung im gleichen Jahr: „Und damit ist auch der Satz, dass lediglich der Kern Vererbungsträger sei, bewiesen“. Damit scheint eine der zentralen Fragen seiner Zeit entschieden. Boveris Arbeit erregt großes Aufsehen und wird ins Englische übersetzt. Allerdings gibt es viel Kritik und nach etlichen Wiederholungen des Versuchs muss Boveri einsehen, dass diese nicht eindeutig sind. Später kann er mit anderen Ansätzen die Rolle des Kerns als Vererbungsträger beweisen.

### **Abbildungen und Zitate:**

- Freischwimmende Seeigellarven (pluteus), ein wichtiger Modellorganismus für Boveris Forschung (Größe ~ 0.4 mm). Fotograf: Georg Krohne.
- Zitat Boveri 1912: „In der Zeit, seit wir hier zusammen sind, haben wir uns fast ausschließlich mit der Frage der Bastardisierung von enukleierten Eifragmenten beschäftigt. Wie ich seit langem weiß, ist dies das schwierigste Experiment, das man mit Seeigel-Eiern machen kann - aber ich fühle mich verpflichtet, diese Angelegenheit zu einem definitiven Abschluss zu bringen, und hoffe, ihn bis zum Osten zu erreichen.“ (Boveri aus Neapel, 19. Februar 1912).
- Grafik: Kreuzung von zwei verschiedenen Seeigelarten mit unterscheidbaren Larvenformen (plutei) durch In-vitro-Fertilisation. Die resultierenden Hybridlarven sind in Form und Aussehen intermediär. Wenn der Eikern vor der Befruchtung entfernt wird, weisen die Larven nur väterliche Merkmale auf (alle Mikroaufnahmen unter Verwendung von Original-Objekträgern von Ulrich Scheer und Georg Krohne).

### **QR-Code „Wie forschte Boveri?“ • „How did Boveri carry out his research?“:**

- **Spulwurm und Seeigel: Modellorganismen**  
Boveri arbeitet mit zwei Modellorganismen: mit dem Pferdespulwurm (*Ascaris*) und dem Seeigel (*Echinoidea*). Mit wenigen großen Chromosomen ist ersterer besonders für Chromosomenanalysen geeignet. Die Eier von Seeigeln haben wiederum den Vorteil, dass sie sich im Reagenzglas befruchten lassen und ihre Entwicklung im lebenden Zustand verfolgt, aber auch manipuliert werden kann. Fadenwürmer und Seeigel sind heute noch wichtige Modellorganismen. Allerdings werden statt Spulwürmern deutlich kleinere Fadenwürmer verwendet: *Caenorhabditis elegans* ist nur 1 mm lang, einfach zu züchten und im Gegensatz zu *Ascaris* für Menschen ungefährlich.
- **Mikroskopieren und Zeichnen: Kleines sichtbar machen**  
Das Mikroskop ist Boveris wichtigstes Forschungsinstrument. Aus heutiger Sicht beeindruckt,

wie genau er damit nicht nur Strukturen, sondern auch dynamische Vorgänge in Zellen aufspürt. Boveri stehen sehr gute Mikroskope zur Verfügung, deren optische Eigenschaften kaum schlechter waren als die heutiger Durchlichtmikroskope.

Limitierend wirkt sich eher die Präparation des biologischen Materials aus, vor allem dessen Fixierung. Sieht man „echte“ Strukturen oder Artefakte? Boveri benutzt daher häufig unterschiedliche Fixierungen. Dabei ist die Anfärbung des Materials entscheidend. Nur die Eisen-Hämatoxylin-Färbung ermöglicht es Boveri, den gesamten Teilungszyklus der winzigen Centrosomen zu beschreiben. Erst mit der Einführung der Fluoreszenzmikroskopie gelingt es in jüngerer Zeit, definierte Zellstrukturen hochaufgelöst und in lebenden Zellen darzustellen. Mit der neuesten Entwicklung, der ultrahochauflösenden Lichtmikroskopie (Super-Resolution-Mikroskopie), ist es sogar möglich, dynamische Abläufe in lebenden Zellen auf molekularer Ebene zu erforschen.

Um seine mikroskopischen Beobachtungen festzuhalten, fertigt Boveri Zeichnungen an. Sie faszinieren bis heute durch ihre Anschaulichkeit, Detailgenauigkeit und künstlerische Ästhetik. An der Mikrofotografie bemängelt er, dass sie nur eine Fokusebene scharf abbildet. In seinen Illustrationen führt Boveri dagegen mehrere Ebenen zeichnerisch zusammen: So entstehen plastisch wirkende Abbildungen. Ein wichtiges Hilfsmittel bildet hierbei der Zeichenspiegel. Er ist am Okular des Mikroskops montiert und erlaubt die simultane Ansicht von Objekt und Zeichnung. Inzwischen kann man Aufnahmen einzelner Fokusebenen mit einer Bildbearbeitungssoftware zu einem dreidimensionalen Bild zusammenzuführen (Focus Stacking).

– **Weiterführende Hinweise:**

Die „Virtual Boveri Library“ des Lehrstuhls für Zell- und Entwicklungsbiologie bietet den freien online-Zugang zu allen Publikationen von Theodor Boveri an: <https://www.biozentrum.uni-wuerzburg.de/zeb/research/topics/theodor-boveri/a-virtual-boveri-library/>. Zudem lassen sich viele Abbildungen als hochaufgelöste Dateien herunterladen.

Mikroskopische Originalpräparate Boveris: Eine Übersicht der noch vorhandenen Präparate findet sich auf der Homepage der Universität Würzburg unter der Rubrik „Sammlungen“: <https://www.uni-wuerzburg.de/blickportal/sammlungen/sammlung-mikroskopische-praeparate-von-theodor-boveri/>. Dabei handelt es sich vor allem um die Präparate von Versuchen an Seeigel-Embryonen, die Theodor Boveri und seine Frau Marcella an der Zoologischen Station Neapel durchgeführt haben.

Weiterführende Literatur:

- Scheer, U., 2014. Historical roots of centrosome research: discovery of Boveri's microscope slides in Würzburg. *Philos. Trans. R. Soc. B* 369: 20130469. <https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0469>
- Scheer, U., 2018. Boveri's research at the Zoological Station Naples: Rediscovery of his original microscope slides at the University of Würzburg. *Marine Genomics* 40, 1-8. <https://doi.org/10.1016/j.margen.2018.01.003>

**QR-Code Vitrine:**

– **Mikrotom, verwendet von Theodor Boveri für die Herstellung von Paraffinschnitten (R. Jung Heidelberg, Seriennummer 7058, erworben 1906)**

Boveri verwendet dieses Schlittenmikrotom zur Herstellung von Dünnschnitten (~ 5 µm) zum Mikroskopieren. Das biologische Material wird fixiert, dehydriert und in Paraffin eingebettet. Der fertige Paraffinblock wird auf den verstellbaren Halter montiert, das Messer bewegt sich über den Block hin und her. Nach jedem Durchgang wird der Block um die gewünschte Dicke des Schnitts angehoben. Die Schnitte werden dann auf einen Objektträger aus Glas übertragen,

entparaffiniert und eingefärbt. Schließlich werden sie mit einem geeigneten Einbettungsmedium mit einem Deckglas abgedeckt. Zu Boveris Zeiten wurde Kanadabalsam als Einbettungsmedium verwendet, das leider vergilbt und gelegentlich mit der Zeit schrumpft. Mikrotome sind auch heute noch sehr wichtige Instrumente in der Biologie und Medizin.

- **Mikroskop (Carl Zeiss Jena, eingeführt 1898, Leihgabe Ulrich Scheer)**  
Dieses große Forschungsmikroskop ist wegen seines auffälligen Griffs als „Bierseidel Mikroskop“ bekannt. Theodor Boveri benutzt ein Mikroskop dieses Typs, wie das große Hintergrundbild zeigt. Dieses Foto wurde um 1907 aufgenommen und zeigt Boveri in seinem Arbeitszimmer, vor ihm auf dem Tisch steht sein Bierseidel Mikroskop, das er laut Rechnungsbuch 1905 gekauft hatte. Leider existiert das Originalmikroskop nicht mehr.
- **Seziermikroskop (Ernst Leitz Wetzlar, erworben 1905)**
- **Pappmappe für mikroskopische Präparate mit Etiketten von Theodor Boveri (Replik von Ulrich Scheer)**  
Diese Pappmappe enthält 20 mikroskopische Präparate und ist von Theodor Boveri handschriftlich mit „*Ascaris meg. Richtungskörperbildung, Totalpräparate*“ betitelt. Sie zeigt eine Sammlung von Präparaten mit Anmerkungen Boveris. Die Präparate sind noch in gutem Zustand und können mit einem normalen Durchlichtmikroskop untersucht werden. Solche Mappen mit zweiteiliger Klappe werden auch heute noch hergestellt.
- ***Ascaris megalocephala* (Präparate, Biozentrum der Universität Würzburg)**  
Die Modellorganismen von Theodor Boveri: *Ascaris megalocephala* (heute *Parascaris equorum*), ein parasitischer Spulwurm der Pferde und des Seeigels.
- **Abbildung Vitrinenhintergrund**  
Theodor Boveri mit Mikroskop in seinem Arbeitszimmer im Zoologischen Institut der Universität Würzburg. Aufnahme: Atelier Bauer, Würzburg (Universitätsbibliothek Würzburg: Nachlass Boveri, Digitalisat Nr. 1\_0027\_Abb\_0015).

## **Genetische Verschiedenheit. Den Geheimnissen der Vererbung auf der Spur** *Genetic Diversity. Tracing the mysteries of heredity*

Um 1900 ist ungeklärt, wie die Vererbung auf Zellebene abläuft, wobei die zentrale Frage dem Sitz der Erbinformationen gilt. Damals nimmt man unter anderem an, dass jedes Chromosom die gesamten Erbinformationen beinhaltet. Durch Versuche mit doppeltbefruchteten Seeigeleiern kann Boveri jedoch beweisen, dass jedes Chromosom andere Teile der Erbinformation und somit verschiedene Merkmale trägt und dass die Gesamtheit der Chromosomen für eine normale Entwicklung notwendig ist.

Zeitgleich entdeckt der US-Amerikaner Walter S. Sutton (1877–1916), dass die Chromosomen einer Heuschreckenart klare Unterschiede in Form und Größe aufweisen. Beide Beobachtungen belegen die Unterschiedlichkeit von Chromosomen auf genetischer wie auf morphologischer Ebene. Aufgrund ihrer Größenunterschiede kann Sutton das Verhalten der einzelnen Chromosomen während der Keimzellreifung (Meiose, siehe Hintergrundbild) verfolgen.

Mit der Wiederentdeckung der Arbeiten von Gregor J. Mendel (1822–1884) erkennen beide Forscher um 1900, dass ihre zytologischen Befunde eine erstaunliche Parallele mit dessen Vererbungsgesetzen aufweisen. Da Boveri und Sutton ihre Erkenntnis 1902 zeitgleich publizieren, spricht man zu Recht von der Sutton-Boveri- bzw. der Boveri-Sutton-Chromosomen-Theorie der Vererbung. Zunächst kontrovers diskutiert, zählt sie inzwischen zum biologischen Grundwissen und liefert den zellbiologischen Hintergrund für die Mendelschen Regeln.

### **Abbildungen und Zitate:**

- Porträt von Walter S. Sutton. Fotograf: unbekannt, ca. 1915 (University of Kansas Medical Center Archives, Kansas City, USA).
- Porträt von Gregor J. Mendel. Abbildung: Fotograf und Datum unbekannt (William Bateson: Mendel's Principles of Heredity. A Defence. London 1902. Online: [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Gregor\\_Mendel\\_Monk.jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Gregor_Mendel_Monk.jpg) ).
- Zitat Sutton 1902: „Abschließend möchte ich auf die Wahrscheinlichkeit hinweisen, dass die paarweise Vereinigung von väterlichen und mütterlichen Chromosomen und ihre anschließende Trennung bei der reduzierenden Teilung [...] die physikalische Grundlage des Mendelschen Vererbungsgesetzes bilden kann.“ (Sutton, 1902).

### **Grafik Meiose:**

- **Meiose**  
Herstellung von 1 aus 2. Aus einer diploiden Ausgangszelle werden durch die beiden meiotischen Teilungen 4 haploide Gameten gebildet. Der Einfachheit halber wird davon ausgegangen, dass die Ausgangszelle nur ein Chromosomenpaar hat, eine mütterliche (rot) und eine väterliche (grün-blau) Kopie.  
Die Chromosomen sind nach der Verdoppelung dargestellt, so dass jedes aus zwei Schwesterchromatiden besteht. Das Ergebnis der Meiose sind 4 Keimzellen, jede mit nur einem Chromosom, entweder dem mütterlichen oder dem väterlichen (Illustration von Lara Herrmann).

### **QR-Code W.S. Sutton:**

- **Walter S. Sutton (1877–1916)**  
Sutton studiert zunächst Ingenieurwesen an der Universität von Kansas, schreibt sich dann aber

für Biologie ein. In seiner Magisterarbeit untersucht er die Spermatogenese von *Brachystola*, einer Heuschrecke mit sehr großen Chromosomen. Im Jahr 1901 wechselt er an die Columbia University, um mit Boveris Freund, dem Zell- und Entwicklungsbiologen Edmund B. Wilson (1856–1939), zusammenzuarbeiten. Hier schreibt Sutton seine beiden klassischen Arbeiten „On the morphology of the chromosome group in *Brachystola magna*“ („Zur Morphologie der Chromosomengruppe bei *Brachystola magna*“, 1902) und „The chromosomes in heredity“ („Die Chromosomen in der Vererbung“, 1903), in denen er die Verbindung zwischen den Mendelschen Gesetzen und den Chromosomen herstellt. Bevor er seinen Dokortitel in Zoologie erwirbt, arbeitet Sutton zwei Jahre lang als Vorarbeiter auf den Ölfeldern von Kansas. Anschließend nimmt er ein Medizinstudium an der Columbia University auf, das er 1907 mit einem Dokortitel abschließt. Er arbeitet als Chirurg zunächst in New York, später in Kansas City.

#### **QR-Code G. J. Mendel:**

– **Gregor J. Mendel (1822–1884)**

Mendel führt im Klostergarten der Brünner Abtei St. Thomas zahlreiche Kreuzungsversuche mit Erbsenpflanzen durch und beschreibt die Vererbung verschiedener Merkmale. Die Ergebnisse, die heute als Mendels Vererbungsregeln bekannt sind, wurden 1866 veröffentlicht, gerieten aber in Vergessenheit, bevor sie 1900 wiederentdeckt wurden.

**Pionier der Krebsforschung. Vom Naturexperiment  
zur Entstehung bösartiger Tumoren**  
***A pioneer of cancer research. From natural experiment  
to the development of malignant tumours***

Nach der künstlichen Befruchtung von Seeigeleiern beobachtet Boveri öfters ein merkwürdiges Teilungsverhalten: Statt der normalen Zweiteilung teilen sich einige Eier in drei oder vier Zellen, Blastomere genannt. Wie kam das? Boveri stellt fest, dass der Auslöser hierfür eine Doppelbefruchtung ist. Die entstehenden Eizellen enthalten drei Chromosomensätze (einen von der Eizelle und zwei von den beiden Samenzellen) und statt der üblichen zwei Zentrosomen entweder vier oder manchmal sogar drei. Auf diese Weise entstehen vier- oder dreipolige mitotische Gebilde (so genannte Tetraster und Triaster), die um die Chromosomen konkurrieren.

Das Resultat ist ein chromosomales Chaos mit ungleicher Verteilung der Chromosomen auf die Zellen der „Simultandreier“ bzw. „Simultanvierer“. Ihre weitere Entwicklung ist unterschiedlich: Viele sterben, andere entwickeln sich nicht weiter oder zerfallen in Einzelzellen, manche werden zu pathologischen Monsterlarven mit unterschiedlichsten Missbildungen.

Boveri findet heraus, dass nur ein kompletter Chromosomensatz eine normale Entwicklung garantiert. Fehlen dagegen einzelne Chromosomen, können geschwulstartige Bildungen entstehen. Dies führt Boveri zum Krebsproblem. In seinem Werk „Zur Frage der Entstehung maligner Tumoren“ argumentiert er 1914, dass ein unkontrolliertes Zellwachstum und die Tumorentstehung genetische Ursachen hat, ausgelöst durch einen fehlerhaften Chromosomenbestand. Dank dieser Schrift gilt Boveri als Wegbereiter der heutigen Krebsforschung.

**Abbildungen und Zitate:**

- Zitat Boveri 1902: „Zur Erklärung des extrem variablen Ergebnisses der doppelten Befruchtung bleibt nur die Annahme, dass es die falsche Chromosomenkombination ist, die die Dispergierung für den Embryo so ruinös macht.“ (Theodor Boveri: Über mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns. In: Verhandlungen der Physikalisch-Medizinischen Gesellschaft Würzburg 35 (1902), S. 67-90).
- Titelseite Buch: Theodor Boveri: Zur Frage der Entstehung maligner Tumoren [On the Question of the Development of Malignant Tumours]. Jena 1914.
- Abbildung Wucherung: Tumorartige Wucherung von Zellen in das Innere einer Seeigel-Blastula, hervorgerufen durch fehlerhaften Chromosomenbestand nach Doppelbefruchtung. (Boveri 1907, Fig. 79).
- Zitat Boveri 1904: „Die Urzelle des Tumors [...] ist nach meiner Hypothese eine einzelne Zelle, die infolge eines abnormen Prozesses eine bestimmte, aber falsche Chromosomenkombination besitzt.“ (Boveri, 1914).

**Grafik Chromosomenlotterie:**

- **Chromosomenlotterie durch doppelte Befruchtung**  
Die mikroskopische Aufnahme eines Originalpräparats (Paraffinschnitt) zeigt ein doppelt befruchtetes Seeigel-Ei mit einer dreipoligen Teilungsfigur. Die vielen kleinen Chromosomen (schwarz gefärbt) liegen dicht gepackt zwischen den drei Spindelpolen. Der Übersichtlichkeit halber wird davon ausgegangen, dass der Chromosomensatz nur aus drei Chromosomen (rot, grün-blau, orange) besteht. Es sind jeweils drei, die aus dem einzelnen Ei und den beiden Spermienkernen stammen.

Die Chromosomen sind aufgrund der tripolaren Teilungsebene ungleichmäßig verteilt, und einem Blastomer fehlt das grün-blaue Chromosom.

Nach der Trennung der Blastomere in kalziumfreiem Meerwasser ( $-Ca^{2+}$ ) kann ihre weitere Entwicklung getrennt verfolgt werden. Wenn ein vollständiger Chromosomensatz vorhanden ist, entwickelt sich eine normale Pluteus-Larve (es spielt keine Rolle, ob ein bestimmtes Chromosom in doppelter oder dreifacher Kopie vorliegt, es müssen nur alle drei verschiedenen Chromosomen vorhanden sein).

Die Blastomere mit dem fehlenden Chromosom entwickelt sich zu einer Blastula, einer hohlen Zellkugel, die mit wuchernden Zellen gefüllt ist, und bleibt in diesem Stadium stehen (Illustration von Lara Herrmann).

## **Seiner Zeit voraus: Boveri hatte Recht!** ***Ahead of his time: Boveri was right!***

Boveri liefert mit – aus heutiger Sicht – eher einfachen Mitteln bahnbrechende Forschungsergebnisse und formuliert wegweisende Theorien. Sie haben sich glänzend bestätigt und bilden die Grundlage der modernen Biologie. Drei Beispiele sollen dies verdeutlichen. Sie lassen sich den heutigen Forschungsfeldern Zellbiologie (Centrosomen, siehe Punkt 1), Vererbung (Kontinuität der Chromosomen, siehe Punkt 2) und Entwicklungsbiologie (maternale Faktoren, siehe Punkt 3) zuordnen und belegen die Breite von Boveris Untersuchungen.

### **Abbildung und Zitat:**

- Titelseite Buch: Theodor Boveri: Zur Frage der Entstehung maligner Tumoren. Jena 1914, Titelblatt.
- Zitat Wilson 1918: „Das Werk von Theodor Boveri hat die biologische Wissenschaft um einige der interessantesten Entdeckungen und fruchtbarsten neuen Erkenntnisse unserer Zeit bereichert. Aber darüber hinaus zeichnet es sich durch eine besondere Qualität der konstruktiven Phantasie, durch eine Sicherheit des Verständnisses und eine Eleganz der Beweisführung aus, die es fast ebenso sehr zu einem Kunstwerk wie zu einem wissenschaftlichen Werk machen.“ (Edmund B. Wilson: Erinnerungen an Theodor Boveri. Tübingen 1918, S. 67).

### **1. Centrosomen: Taktgeber der Zellteilung • *Centrosomes: Pacemakers of cell division***

An frühen Teilungsstadien von Ascaris- und Seeigeleiern beobachtet Boveri, dass die Bildung des Spindelapparats durch zwei punktförmige Zellstrukturen ausgelöst wird. In den frühen Stadien der Zellteilung in den Eiern von Ascaris und Seeigeln beobachtet Boveri, dass die Bildung des Spindelapparats durch zwei punktförmige Zellstrukturen ausgelöst wird. 1888 nennt er diese Strukturen „Zentrosomen“ und beschreibt ihre erstaunliche Fähigkeit, das strahlenförmige Wachstum von feinen Fasern auszulösen. Die um jedes Zentrosom gebildeten strahlenförmigen Sternchen werden schließlich in einen Spindelapparat umgewandelt. Dieser treibt die Trennung der Chromosomen während der Mitose an

Heutzutage bezeichnet man die von Boveri beschriebenen „Fasern“ als Mikrotubuli. Erst in den 1980er Jahren gelingt der Nachweis, dass Centrosomen tatsächlich die Bildung von Mikrotubuli aus ihren Grundbausteinen Tubulin auslösen. Werden isolierte Centrosomen zusammen mit dem Protein Tubulin in einem zellfreien System inkubiert, bilden sich spontan „Strahlensonnen“. Ohne Centrosomen passiert nichts: Sie wirken also tatsächlich als Kristallisationskeime für das Auswachsen der Mikrotubuli. Im Fluoreszenzmikroskop lässt sich dieser Vorgang direkt beobachten. Heutzutage werden Centrosomen auch als MTOCs bezeichnet (Mikrotubuli organisierende Centren).

- **QR-Code Spindelapparat**: Die Zeichnung von Boveri aus dem Jahr 1910 zeigt einen voll entwickelten Spindelapparat während der ersten Teilung einer Ascaris-Ei. Die Chromosomen sind in der Metaphasenplatte angeordnet. Die Strahlen des Spindelapparats gehen von den Zentrosomen (schwarz gefärbt) an den Spindelpolen aus (Boveri, 1900).
- **QR-Code Aster-Bildung in vitro**: Dieses Bild zeigt isolierte Zentrosomen (helle Punkte) als Keimbildner von Mikrotubuli-„Strahlen“ (Fasern) in einem zellfreien System (Immunfluoreszenzmikroskopie mit Anti-Tubulin-Antikörpern (Fluoreszenzmikroskopische Aufnahme mit Anti-Tubulin-Antikörpern: Marie-Christine Dabauvalle).
- **Zitat Boveri 1897**: „Das Centrosoma ist das eigentliche Teilungsorgan der Zelle, es vermittelt die Kern- und Zellteilung.“ (Boveri, 1887).

## 2. Kontinuität der Chromosomen: Ordnung im Zellkern • *Continuity of chromosomes: order in the cell nucleus*

Chromosomen lassen sich nur während der Mitose erkennen. In der Interphase, dem Zeitraum bis zur nächsten Mitose, sind sie mit dem normalen Mikroskop unsichtbar. Zerfallen sie dann in ihre Bestandteile oder bleiben sie bestehen, nur eben in aufgelockerter Form? Ohne die Kontinuität der Chromosomen von einer Zellgeneration zur nächsten wäre ihre Rolle als Vererbungsträger kaum verständlich.

Durch genaue Analyse der nach einer Mitose entstehenden Tochterkerne kommt Boveri 1892 zu dem Schluss: „Chromosomen sind selbständige Gebilde, die diese Selbständigkeit auch im ruhenden Kern bewahren“. Er argumentiert, dass sie sich nicht auflösen, sondern bestimmte Kern-Territorien besetzen. Boveris Fazit wird in jüngster Zeit durch die neue Methode des Chromosome Painting überzeugend bestätigt: Chromosomen behalten ihre Individualität und Kontinuität über Zellgenerationen hinweg.

- **QR-Code Chromosomenterritorien in einem Zellnukleus:** Dieser optische Schnitt zeigt die räumliche Verteilung aller Chromosomenpaare in einem Interphase-Zellkern. Man kann die Anordnung der Chromosomen in dieser menschlichen Bindegewebszelle erkennen. Auffällig ist, dass sich die unterschiedlich gefärbten Chromosomenterritorien kaum überlappen, sondern deutlich voneinander getrennt sind. Die Zahlen geben die Chromosomenzahlen an, X und Y bezeichnen die Geschlechtschromosomen (Thomas Cremer, LMU München). Für weitere Informationen siehe: Cremer, T. and Cremer, M.: Chromosome territories. *Cold Spring Harbor Perspect. Biol.* 2010; 2:a003889. <https://doi.org/10.1101%2Fcshperspect.a003889> ; Cremer, T., Cremer, M., Cremer C.: Der Zellkern- eine Stadt in der Zelle. Teil 1: Chromosomenterritorien und Chromatindomänen. 2016. *Biologie unserer Zeit* 46:290-299. <https://doi.org/10.1002/biuz.201610601> .
- **QR-Code 3D-Darstellung der Chromosomenpaare 18 & 19:** 3D-Darstellung der räumlichen Verteilung der Chromosomenpaare 18 und 19 im Zellkern einer menschlichen Bindegewebszelle. Die vorderen und hinteren Pole des Zellkerns wurden abgeschnitten, die Außenseite des Zellkerns ist blau, die Innenseite weiß. Die Chromosomen sind einzeln nach der Chromosomenmalmethode eingefärbt. Man sieht, dass sie klar abgegrenzte Kerngebiete besetzen - Chromosom 18 liegt in der Kernperipherie, Chromosom 19 im Zentrum des Kerns (Thomas Cremer, LMU München).
- **Zitat Boveri 1910:** „Und so bleibt nur die Möglichkeit, daß die Beschaffenheit des Plasmas es ist, welche das Schicksal der in ihm liegenden Chromosomen nach der einen oder anderen Richtung bestimmt.“ (Boveri, 1910).

## 3. Entwicklung, Differenzierung und Rolle des Cytoplasmas • *Development, differentiation and role of the cytoplasm*

Nach der Befruchtung teilt sich die Eizelle durch eine rasche Abfolge von Mitosen. Alle Zellen enthalten in der Regel den gleichen Chromosomenbestand und damit die gleiche genetische Information. Aber wie entwickeln sie sich in unterschiedliche Zelltypen wie Muskelzellen, Nervenzellen, Blutzellen etc.? Diese Frage wird zu Boveris Zeiten heftig und kontrovers diskutiert; bis heute stellt sie ein zentrales Problem der Biologie dar.

Eine merkwürdige Entdeckung führt Boveri auf die richtige Spur. Kurz vor der zweiten Furchungsteilung von *Ascaris*-Eiern kommt es in einer der beiden Zellen zu einer deutlich erkennbaren Verkleinerung (Diminution) der Chromosomen, die man mit dem Mikroskop gut erkennen kann. Nur wenige Organismen zeigen solche Chromosomenveränderungen. Mit Hilfe von Zentrifugierungsversuchen kann Boveri als Erster beweisen, dass das Cytoplasma eine entscheidende Rolle bei diesem

embryonalen Differenzierungsvorgang spielt. Er nimmt zu Recht an, dass seine Beobachtung ein generelles Prinzip der Entwicklung und Differenzierung widerspiegelt. Tatsächlich kennt man heutzutage eine Vielzahl von maternalen Faktoren (z. B. Transkriptionsfaktoren), die sich im Cytoplasma der Eizelle befinden und Kernfunktionen steuern.

- **1. Beobachtung • Observation:** Ascaris-Ei beim Übergang vom 2-Zellen- zum 4-Zellen-Stadium. Die späteren Keimzellen entwickeln sich aus der unteren Zelle, die sich normal teilt. In der oberen Zelle findet eine Chromosomenfragmentierung statt. Die Enden der Chromosomen (rot, eingekreist) werden vom Spindelapparat nicht erkannt, verbleiben an Ort und Stelle und werden schließlich abgebaut. Alle somatischen Zellen stammen von der oberen Zelle ab und enthalten ein reduziertes Chromosomeninventar. **Grafik Beobachtung • Observation:** Ascaris-Ei bei der zweiten Teilung. Ausgeschnittene Chromosomenenden.
- **2. Deutung • Interpretation:** Eine „Substanz“ ist im Ascaris-Ei ungleichmäßig verteilt und findet sich nur am oberen Pol des Eies. Nach der ersten Teilung befindet sich die Substanz nur in der oberen Zelle, wo sie eine Veränderung des Chromatins im Zellkern bewirkt, so dass die Chromosomen bei der folgenden Teilung fragmentieren. **Grafik Deutung • Interpretation:** Eizelle im Zwei-Zellen-Stadium. Substanz. Löst programmierte DNA-Eliminierung aus.

## **Auf den Schultern von Boveri stehen. Bedeutung für die aktuelle Forschung *Standing on Boveri's Shoulders. Significance for current research***

Wir haben uns auf Spurensuche begeben und gefragt, ob Boveris Fragestellungen auch heute noch eine Rolle spielen und mit modernen Methoden weiter erforscht werden. Manchmal sind die Bezüge nicht sofort ersichtlich, denn Boveris Theorien über die chromosomalen Mechanismen der Vererbung und Entwicklung zählen heute zu den selbstverständlichen Grundlagen der Biologie. Aber wie viel Scharfsinn, experimentelles Geschick und Wissen waren hierfür notwendig?

In anderen Fällen ist der Bezug zu Boveris Forschungen deutlicher, da es immer noch um die gleichen Fragen geht: Wie erfolgt die Regulation des Zellzyklus und der Zellteilung? Wie können Krebszellen diese Kontrollmechanismen unterlaufen? Welche Mechanismen sind dafür verantwortlich, dass sich vor jeder Mitose das diffus verteilte Chromatin plötzlich in distinkte Chromosomen umwandelt? Welche funktionelle Bedeutung haben Centrosomen für das Leben einer Zelle? Wie steuern cytoplasmatische Faktoren die Differenzierung von Zellen bei der Entwicklung von Organismen? Und so gilt heute noch für viele Forscher:innen des Biozentrums das Bonmot des englischen Zellbiologen und Krebsforschers Henry Harris: „Auf den Schultern von Boveri stehend“. International renommierte Wissenschaftler werden von der Physikalisch-Medizinischen Gesellschaft Würzburg und dem Theodor-Boveri-Preiskomitee mit der „Theodor-Boveri-Lecture“ am Biozentrum geehrt.

### **Abbildung:**

- Das Biozentrum der Universität Würzburg aus der Luft. Foto: JMU.

### **Lehrstühle und zentrale Forschungseinrichtungen des Biozentrums (Theodor-Boveri-Institut, Julius-von-Sachs-Institut, Institut für Humangenetik) der Universität Würzburg. Stand: Juli 2023**

#### **– Lehrstühle:**

- Biochemie
- Biochemie II
- Biochemie und Molekularbiologie
- Biochemie und Zellbiologie
- Bioinformatik
- Biotechnologie und Biophysik
- Entwicklungsbiochemie
- Humangenetik
- Mikrobiologie
- Molekulare Pflanzenphysiologie und Biophysik (Botanik I)
- Neurobiologie und Genetik
- Ökophysiologie der Pflanzen (Botanik II)
- Pharmazeutische Biologie
- Tierökologie und Tropenbiologie (Zoologie III)
- Verhaltensphysiologie und Soziobiologie (Zoologie II)
- Zell- und Entwicklungsbiologie (Zoologie I)

#### **– Zentrale Forschungseinrichtungen:**

- Metabolomik
- Zentrale Abteilung für Mikroskopie

#### **– QR-Code Lehrstühle • *Chairs of the Biocenter:***

- <https://www.biozentrum.uni-wuerzburg.de/einrichtungen/lehrstuehle/>

#### **– QR-Code Zentrale Forschungseinrichtungen • *Central Research Facilities (Core Units):***

- <https://www.biozentrum.uni-wuerzburg.de/einrichtungen/zentrale-forschungseinrichtungen-1/>
- **QR-Code Forschungsschwerpunkte • *Research Priorities at the Biocenter:***
  - <https://www.biozentrum.uni-wuerzburg.de/forschung/>

## Impressum der Ausstellung

Die Ausstellung geht auf eine Initiative von Ulrich Scheer, einem der Nachfolger von Boveris Lehrstuhl, zurück. Sie wurde im Rahmen eines einjährigen Lehrprojekts 2019/20 von den folgenden Studierenden der Professur für Museologie der Universität Würzburg entwickelt: Salome Angulo-Hammes, Natascha Benedikt, Franziska Engelhard, Hanne Franken, Eike Franz, Anna Glombitza, Sarah Gormely, Svea Hagemeister, Edna Elisa Horst, Tessa Knobling, Marie-Sophie Kämpf, Anna Koehler, Luisa Koesterke, Leopold Kunert, Jingyi Lang, Paula Lerchbaumer, Jost-Peter Liebig, Madlin Marene, Lisa-Marie Micko, Nadja Möhler, Hanna Oberhauser, Johanna Rieger, Han Tsay, Luisa Wesch und Nienke Wüst (Leitung von Guido Fackler, Ulrich Scheer und Inga Benedix).

Das Layout und die Gestaltung wurden 2020 von Studierenden des Fachbereichs Design der Fachhochschule Würzburg-Schweinfurt entworfen: Lara Herrmann, Janina Kürschner, Fiona Kurtz, Deborah Schultheis und Magdalena Soetebeer (Leitung: Claudia Frey). Elisabeth Sell und Maren Roth von der Biologiedidaktik der Universität Würzburg waren am Begleitprogramm beteiligt (Leitung Sabine Gerstner).

Nach der Corona-Pandemie initiierte Guido Fackler die Realisierung der Ausstellung im Jahr 2022/23. Christina Rüttinger-Kirchner (Perspektivenwechsel – visuelle Gestaltung im Raum) war für die finale Gestaltung und technische Planung verantwortlich. Ulrich Scheer steuerte sein Wissen und sein Bildarchiv bei. Brooke Morriswood übersetzte alle Texte ins Englische. Günter Bröner kümmerte sich um die organisatorischen und finanziellen Belange, Oliver Schön war zusammen mit den Mitarbeitern der Biozentrum-Werkstatt für die technische Umsetzung verantwortlich, Markus Kiunke löste IT-Fragen und Wolfgang Rössler hielt alle Fäden zusammen.

Das Ausstellungsteam bedankt sich beim Universitätsbund Würzburg, den Lehrstühlen des Biozentrums, dem Verein zur Förderung der Biomedizinischen Forschung und der Physikalisch-Medizinischen Gesellschaft für die finanzielle Unterstützung, bei der Universität Würzburg für die Renovierung und neue Beleuchtung des Ausstellungsraums, bei Schömig Digitaldruck für den Druck und schließlich bei den Sprechern des Biozentrums, Wolfgang Rössler und Utz Fischer, für ihre Unterstützung und ihr Vertrauen.

## Öffnungszeiten und Begleitprogramm

Die Dauerausstellung ist im Biozentrum der Universität Würzburg werktags zu besichtigen von Montag bis Freitag von 9:00–17:00 Uhr, der Eintritt ist frei. Allgemeine Informationen zur Ausstellung unter: [i-tbi@biozentrum.uni-wuerzburg.de](mailto:i-tbi@biozentrum.uni-wuerzburg.de) . Für Schulklassen aus Würzburg und Umgebung wird ein kostenloses Begleitprogramm zum Mitmachen, Zielgruppe angeboten (z.B. Gymnasien, Stufe 9 und 12: „Modellorganismen in der Forschung: gestern und heute“). Anmeldung unter: [didaktik.biologie@uni-wuerzburg.de](mailto:didaktik.biologie@uni-wuerzburg.de) .

## Haftungsausschluss • Disclaimer

Wir haben uns bemüht, alle Rechte bezüglich der verwendeten Texte und Abbildungen zu klären. In einigen Fällen ist es uns trotz intensiver Recherche nicht gelungen, die Rechteinhaber zu klären. Bei etwaigen Rechtsansprüchen wenden Sie sich bitte an uns: [i-tbi@biozentrum.uni-wuerzburg.de](mailto:i-tbi@biozentrum.uni-wuerzburg.de) . • *We have made every effort to clarify all rights regarding the texts and illustrations used. In some cases, despite intensive research, we have not succeeded in clarifying the rights holders. In the event of any legal claims, please contact us at: [i-tbi@biozentrum.uni-wuerzburg.de](mailto:i-tbi@biozentrum.uni-wuerzburg.de) .*