

Edgar Knapp
1906 bis 1978

Von

THEODOR BUTTERFASS

Botanisches Institut der Universität Frankfurt



Edgar Knapp

Am 18. Oktober 1978 starb im 73. Lebensjahr an seinem Ruhesitz Ofter-
schwang im Allgäu der emeritierte Direktor des Max-Planck-Instituts für Pflan-
zengenetik in Ladenburg am Neckar, EDGAR KNAPP. Damit ist eine Persönlich-
keit dahingegangen, deren wissenschaftliche Leistungen nicht so allgemein be-
kannt sind wie sie es verdienen.

Geboren wurde EDGAR WOLFRAM KNAPP am 15. Mai 1906 im Ortsteil Tonbach der Gemeinde Baiersbronn im württembergischen Schwarzwald als Sohn des Lehrers WILHELM KNAPP und seiner Ehefrau MARIE-LOUISE geb. EBERLE. Er besuchte die Oberrealschule in Eßlingen am Neckar, wo er 1925 die Reifeprüfung ablegte. Nach zehn Semestern Studium in Tübingen, München, Berlin und Uppsala wurde er 1930 als Schüler von KARL VON GOEBEL in München zum Dr. phil. promoviert. Er arbeitete dann in Jena bei OTTO RENNER, in Göttingen bei FRITZ VON WETTSTEIN (in diese Zeit fällt auch ein vierwöchiger Aufenthalt an der Zoologischen Station in Neapel) und in München, 1932—1936 in Berlin-Dahlem im Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie bei CARL CORRENS, nach dessen Tod beim Nachfolger FRITZ VON WETTSTEIN. Dazwischen lag ein halbjähriger Aufenthalt in Königsberg bei KURT MOTHES; dieser Aufenthalt (nach der Habilitation am 5. August 1935 in Berlin) diente der Erlangung einer Dozentur für Botanik und Vererbungslehre in Berlin (23. November 1936). Am 15. Mai 1936 hatte er am Kaiser-Wilhelm-Institut für Züchtungsforschung in Münchenberg unter WILHELM RUDOLF die Nachfolge von HANS STUBBE als Leiter der Abteilung für Mutationsforschung angetreten, die er bis Mitte 1941 innehatte, unterbrochen durch sieben Monate aktiven Wehrdienst und sieben Monate Tätigkeit als dienstverpflichteter Angestellter (Dolmetscher für nordische Sprachen) beim Oberkommando der Wehrmacht. Vom 1. August 1941 an war er, die ersten Monate vertretungsweise, Direktor des Instituts für Vererbungswissenschaft der Universität Straßburg, vom 1. November 1941 an als ordentlicher Professor für Genetik. Dort war er bis zum Kriegsende tätig.

Zunächst hatte er dann mit der Familie in Tübingen Zuflucht gefunden. 1947 treffen wir ihn für ein Jahr als Saatzuchtleiter der Firma Samen-Pfitzer in Stuttgart-Fellbach, im darauffolgenden Sommer in der Firma Garvens Samenzucht in Hannover. Im Herbst 1948 begann er bei der Kleinwanzlebener Saatzucht A.G. (früher Rabbethge & Giesecke GmbH) in Einbeck als wissenschaftlicher Mitarbeiter des Saatzuchtleiters Dr. SCHNEIDER; nach dessen Tod (1949) war er einer der beiden Saatzuchtleiter für Rübenzüchtung. Zeitweilig hatte er sich vertretungsweise auch mit der Züchtung von Getreide und anderen landwirtschaftlichen Kulturpflanzen zu befassen.

Am 1. Mai 1952 wurde er zum Leiter der Zweigstelle Rosenhof des Max-Planck-Instituts für Züchtungsforschung (Erwin-Baur-Institut), 1953 zum wissenschaftlichen Mitglied der Max-Planck-Gesellschaft ernannt. Die Zweigstelle wurde am 1. April 1960 in das selbständige Max-Planck-Institut für Pflanzen-genetik umgewandelt, dessen Direktor er wurde. 1953 ernannte ihn die Universität Heidelberg zum Honorarprofessor. Am 31. Mai 1974 wurde er von der Max-Planck-Gesellschaft emeritiert.

Verheiratet war er seit 1942 in erster Ehe mit MARGOT geb. LABROT; aus der Ehe sind zwei Söhne hervorgegangen. Seit 1965 war er mit MARIE-LOUISE geb. STAHL in zweiter Ehe verbunden.

Sein wissenschaftliches Lebenswerk gliedert sich in drei Abschnitte, die sich weit überlappen, deren Schwerpunkte aber aufeinander folgen. Anfänglich waren es, unter dem Einfluß von GOEBEL, Morphologie und Entwicklungsgeschichte von Moosen und Algen mit Abstechern in die Entwicklungsphysiologie gewesen. Bald gesellte sich, hauptsächlich unter dem Einfluß von F. VON WETTSTEIN, die Genetik dazu, die schnell alles andere verdrängte. Nach dem Krieg trat die angewandte Genetik, die Züchtungsforschung, in den Vordergrund. Die mehrjährige Tätigkeit in Zuchtbetrieben hatte frühere Neigungen zur angewandten

Genetik, von der Mutationszüchtung (1937c, 1938a, 1940a) bis zu unveröffentlichten Versuchen gegen Kriegsende, den Sanddorn, *Hippophae rhamnoides*, reicher an Vitamin C zu machen, verstärkt, so daß er nach der Übernahme des Rosenhofs mit Arbeiten zur Züchtungsforschung beginnen konnte, die ihn bis zur Emeritierung begleiteten. Er baute am Rosenhof ein leistungsfähiges Institut auf, das auch seinen Mitarbeitern Möglichkeiten bot, sich zu entfalten.

Schon die Dissertation (1930a) zeigt, wie überaus sorgfältig er arbeitete, daß er äußerst kritisch und skeptisch war gegenüber allen nicht gut gesicherten Deutungen und vor allem eine tiefe Abneigung verspürte gegenüber teleologischen Betrachtungen. Die begriffliche Klarheit ging ihm schon damals über alles. Das hat ihm auch in späteren Jahren öfter in den Verdacht eines „Schulmeisters“ gebracht, verständlicherweise, aber zu Unrecht; der Scharfsinn, den manche an ihm mit Recht gerühmt haben, fand hier seinen Ausdruck, auch wenn in der Dissertation noch nicht so viel Gelegenheit dafür war wie später.

Die Dissertation zeigt auch schon einen weiteren Wesenszug, der ihn öfter anecken ließ, ihn aber ehrt, nämlich die Tatsache, daß ihm „diplomatisches“ Vorgehen oder gar Opportunismus zuwider war. Was er tat, tat er aus Überzeugung, und wenn er von etwas überzeugt war, sagte er es auch. GOEBEL hatte den Begriff der „kongenitalen Verwachsung“ geprägt; als GOEBELS Doktorand nennt er den Ausdruck „Verwachsung“ in dem Zusammenhang „irreführend“, weil streng genommen unzutreffend, und er sagt frei heraus, der Ausdruck habe schon viel Unheil angerichtet.

Das Ergebnis der Dissertation ist über die sorgfältige Beschreibung von Fakten (siehe unten) und die wertvollen Vergleiche hinaus negativ: Die Hüllen der untersuchten Lebermoose sind weder für die Archegonien noch für die Embryonen von erkennbarem Nutzen. Versuche stützen den aus Vergleichen gewonnenen Schluß; gegenteilige Behauptungen waren nicht ausreichend belegt. Seine Ergebnisse zur Morphologie aber haben tiefer gewirkt als gemeinhin angenommen. Das wird deutlich bei einem Vergleich der von KARL MÜLLER (Freiburg) verfaßten zweiten und dritten Auflage der Lebermoosbände in Rabenhorsts Kryptogamen-Flora (1906—1916 bzw. 1951—1958). Wo KNAPP Kritik geübt hatte, wurde geändert, oft ohne ausdrückliche Nennung seines Namens (das war in einem solchen Werk gar nicht anders möglich). Niemandem war es z. B. vorher aufgefallen, daß die Jungermanieae einen spitzen, in die Achse eindringenden Embryo ausbilden, die Jubuleae aber einen stumpfen, mehr aufsitzenden. Die Gattungen *Marsupella* und *Gymnomitrium* werden jetzt anders unterschieden als früher, nachdem KNAPP gezeigt hat, daß das Vorhandensein oder Fehlen eines Perianths nicht das generelle Unterscheidungsmerkmal ist. Er wies dann nach (1933b), daß das Lebermoos *Macvicaria* keineswegs als isolierte Form in die Nähe der Lophoziaaceae gehört, wie der Beschreiber geglaubt hatte, sondern in die nächste Nachbarschaft von *Madotheca*, wenn nicht überhaupt zu dieser Gattung, ein Schluß, der später die lebhafteste Zustimmung V. SCHIFFNERS fand.

Einige kleinere Arbeiten (1930b, 1931, 1933a, d) schlossen die erste Periode ab. Besonders bemerkenswert ist darunter die Notiz über *Geosiphon* (1933d), in der zum erstenmal die getrennte Kultur der beiden Partner geschildert und dadurch endgültig nachgewiesen wird, daß der eine ein Pilz ist, und zwar ein Phycomycet, *Geosiphon* also mit *Botrydium* nichts zu tun hat. Außerdem zeigte er, daß die Partner (der zweite ist *Nostoc*) in der Natur immer wieder neu zusammentreffen. 1931 gelang es ihm als erstem, durch Zentrifugieren die Polarität von Pflanzenzellen (Eier und Zygoten von *Cystoseira*) reproduzierbar zu

beeinflussen und nachzuweisen, daß auch der Eintritt des Spermiums Polarität erzeugt.

Im Jahre 1931 begann KNAPP, sich genetisch mit dem Lebermoos *Sphaerocarpos donnellii* zu befassen; C. E. ALLEN hatte damit unter dem Einfluß von EDUARD STRASBURGER wegweisende Arbeiten zur Tetradenanalyse begonnen, die aber an der schlechten und unzuverlässigen Sporenkeimung krakten. Schon 1902 hatte CORRENS auf die Vorteile der Tetradenanalyse für die Genetik hingewiesen, und WETTSTEIN hatte bereits versucht, den Zusammenhang der Tetraden bei *Funaria* durch besondere Maßnahmen künstlich zu verlängern; der Durchbruch gelang ihm noch nicht. Bei *Sphaerocarpos* aber bleiben die Sporen auch im reifen Zustand in Tetraden vereinigt; so keimen sie, und die Pflänzchen können dann getrennt werden. Die Keimungsschwierigkeiten, die ALLEN zu schaffen gemacht hatten, konnte KNAPP dadurch überwinden, daß er gut ausgereifte Tetraden oder Sporogone vor der Aussaat mindestens zwei bis drei Monate lang in Wasser aufbewahrte. Dann keimen normale Sporen zu 90 bis 100 %. Damit hatte er eine unentbehrliche Vorbedingung für zuverlässige Tetradenanalysen geschaffen. Die genetischen Studien an *Sphaerocarpos* beschäftigten KNAPP bis zu seinem Tode und brachten ihm höchst bemerkenswerte Erfolge. Zunächst, in seiner Habilitationsschrift (1935a), ging es um den Versuch einer Unterscheidung und Einordnung von physiologischen und genetischen Strahlenwirkungen an ein und demselben Objekt. Die durch Röntgenstrahlen erzeugten Zellschäden, so zeigte sich, waren nur zum Teil primär genetisch bedingt; hinzu kamen erhebliche allgemein physiologische Ursachen.

Große Aufmerksamkeit widmete KNAPP dem Zahlenverhältnis der beiden Geschlechter in den Tetraden dieses diözischen Lebermooses. Nach Röntgenbestrahlung waren die Männchen vermehrt, teils durch Selektion, teils aber auch durch Umwandlung aus Weibchen durch Beschädigung des X-Chromosoms (1935a). Die zuletztgenannte Beobachtung führte zu einer Studie über das Heterochromatin bei *Sphaerocarpos* (1935b) und einer kleinen Auseinandersetzung mit LORBEER und HEITZ, in der KNAPP (1939a, b) 1943c) recht behalten hat. Umwandlungsmännchen sind aber steril, wenn sie kein Y-Chromosom enthalten (1939a). Mindestens der größte Teil des X-Chromosoms enthält keine lebensnotwendigen Gene. Abgesehen von den die Weiblichkeit bestimmenden Faktoren ließen sich aber andere Gene dort nachweisen. Die Geschlechtsbestimmung beschäftigte ihn in der Folge eingehend auch unter allgemeinen Gesichtspunkten (1943a, 1944b). Der Fortschrittsbericht über Vererbung (1944b) besteht zur Hälfte aus einer tief eindringenden zusammenfassenden Analyse „Genetik der Geschlechtsbestimmung“; aus einer anderen Stelle des Berichts kann man schon Vorbehalte gegen MOEWUS herauslesen. In einer Rezension (1943d) erwiesen sich KNAPPS Auffassungen teilweise auch als abweichend von denen von MAX HARTMANN.

Beinahe nebenbei gelang ihm die wahrscheinlich erste Artkreuzung bei Lebermoosen, aus der Nachkommen erhalten wurden, nämlich zwischen *Sphaerocarpos texanus* und *S. donnellii* (1936a).

Doch zurück zur Tetradenanalyse. Da *Sphaerocarpos* ungeordnete Tetraden ausbildet, ist mit Hilfe eines einzigen Merkmalspaars die Frage nicht zu entscheiden, ob die homologen Chromosomen im ersten oder im zweiten Schritt der Reduktionsteilung getrennt werden (Präreduktion bzw. Postreduktion), sondern man braucht hier zwei Merkmalspaare. Die allgemeine Ansicht war zunächst gewesen, die Präreduktion sei universell. Dem widersprachen aber neuere Erfahrungen. KNAPP (1936c) legte nun die verschiedenen Denkmöglich-

keiten und ihre Konsequenzen dar und bestätigte genetisch den Befund von ALLEN und LORBEER, die auf cytologischem Wege die ausschließliche Präreduktion der Geschlechtschromosomen nachgewiesen hatten. Damit war ein Bezugspunkt (erstes Merkmalspaar) gefunden. Spaltet ein Allelenpaar wie das Geschlecht, so liegt Präreduktion vor, wenn nicht, Postreduktion. Postreduktion findet sich mit genspezifisch verschiedener relativer Häufigkeit. Sie ist aber nicht, wie lange geglaubt worden war, die Folge der Postreduktion ganzer Chromosomen, sondern sie kann, wie KNAPP darlegt, auch die Folge von Crossing-over im Vierstrangstadium bei Präreduktion der Spindelansatzpunkte sein. Die Präreduktion der Spindelansatzpunkte war für *Drosophila*, *Zea* und *Neurospora* bereits nachgewiesen worden, aber nicht unwidersprochen geblieben. Eine weitere Arbeit (1937a) bringt einen Sprung nach vorn. Crossing-over findet bei *Sphaerocarpos* immer im Vierstrangstadium statt, und eine bestimmte Stelle des Chromosoms wird immer präreduziert. Es liegt nahe, diese Stelle als die Spindelansatzstelle zu deuten. Eine auf der Postreduktionshäufigkeit aufgebaute Chromosomenkarte stimmt gut mit einer Karte überein, die unabhängig davon aus Koppelungsanalysen erhalten wurde. In einer viel später erschienenen Arbeit mit E. MÖLLER (1955c) werden die Ergebnisse vertieft; auch bei *Sphaerocarpos* vermindert ein Crossing-over anscheinend die Wahrscheinlichkeit des Eintretens eines zweiten Crossing-over im gleichen, nicht aber im anderen Chromosomenarm (positive Interferenz). Im Lauf der Zeit konnten bei *Sphaerocarpos* etwa 400 Mutanten isoliert werden, die sich auf ungefähr 180 Loci verteilen.

Mutationsversuche mit ultravioletem Licht an frei im Wasser schwimmenden Spermien von *Sphaerocarpos* (1937b, 1939c, d) eröffneten neue Möglichkeiten, denn Spermien absorbieren die Strahlung fast nur im Kern, kaum beeinflusst von Hindernissen. Mit Hilfe dieses Systems, das auch in den Händen anderer Autoren noch viel versprochen hätte, aber später seltsamerweise kaum benutzt wurde, waren KNAPP und Mitarbeiter (1939c, d) imstande, das erste genauere Wirkungsspektrum der Mutagenese durch ultraviolettes Licht aufzunehmen. Es stimmte mit dem Absorptionsspektrum der Nucleinsäuren überein, und KNAPP schloß daraus als erster auf eine Beteiligung der „Thymonucleinsäure“ (Desoxyribonucleinsäure) an der Strahlenwirkung. Das war logisch, denn daß Chromosomen auch Ribonucleinsäure enthalten, war noch nicht bekannt. Und hätte man es gewußt, wäre man vielleicht sogar versucht gewesen, der Ribonucleinsäure die entscheidende Funktion zuzuschreiben, denn die Desoxyribonucleinsäure stellte man sich entsprechend der herrschenden Tetranucleotidhypothese von LEVENE als eine wenig abwandbare Substanz vor, die „natürlich“ nicht selber die Erbsubstanz sein könne (1944a). Diese suchte KNAPP, wenn auch zögernd, weiterhin in den Proteinen. Die Zeit war noch nicht reif für den nächsten Schritt.

Versuche zur künstlichen Mutagenese durch Röntgenstrahlen, die schon bei den Studien an Geschlechtschromosomen von *Sphaerocarpos* eine Rolle gespielt hatten, wurden auch auf *Antirrhinum majus* und *Hordeum* ausgedehnt, nachdem die Übernahme der Abteilung für Mutationsforschung in Müncheberg im Jahre 1936 durch KNAPP dies nahegelegt hatte. Die Bestrahlung von gequollenen Samen bzw. Karyopsen erwies sich als stärker mutagen und allgemein störender als die von trockenen; Wiedertrocknen vor der Bestrahlung hob den Effekt auf, wenn die Vorquellung nicht länger als z. B. 8 Stunden gedauert hatte (1939e, g). Nur der Wasserzustand der empfindlichen Bereiche scheint demnach entscheidend zu sein; eine länger dauernde Vorquellung allerdings erzeugte irreversible

Veränderungen. Eine umfangreiche, zusammen mit R. KAPLAN veröffentlichte Arbeit (1942) bringt Einzelheiten und Erweiterungen dazu und präzisiert die Ergebnisse.

Theoretische Arbeiten mit eingehenden begrifflichen Klärungen (1938b, 1940c, 1941, 1943a), darunter auch ein erfolgreicher Vorschlag zur Änderung der genetischen Nomenklatur bei *Antirrhinum majus*, wie auch die Deutungen der experimentellen Ergebnisse in anderen Veröffentlichungen jener Zeit geben Gelegenheit, die scharfe analytische Begabung KNAPPS zu bewundern.

Beim Arbeiten mit *Antirrhinum* achtete KNAPP auch auf das (bisher hier unbekannte) Vorkommen von Haploiden. Unter jeweils etwa 2000 Pflanzen fand er im Mittel eine Haploide. Durch genetische Markierung konnte er zeigen (1939f), daß von 122 Haploiden mindestens neun ein väterliches Genom enthielten. *Antirrhinum* war zwar schon das fünfte Beispiel für eine solche Androgenese; wie sie entsteht, konnte auch KNAPP nur vermuten und ist meines Wissens bis heute unbekannt.

Die Nachkriegszeit brachte für KNAPP die endgültige Wendung zur angewandten Botanik. Mit der Übernahme der Zweigstelle Rosenhof wandte er sich insbesondere der Züchtungsforschung an Zuckerrüben zu, für die er aus seiner Tätigkeit bei der Kleinwanzlebener Saatzucht A. G. Erfahrungen mitbrachte. Daß er eine Pflanze und nicht ein Problem in den Mittelpunkt stellte, ist nicht überall richtig verstanden worden. Er stand mit seinem Entschluß in der Tradition ERWIN BAURS; CORRENS hatte die Gegenposition eingenommen. KNAPP sah in der Bearbeitung einer nur 150 Jahre alten und damit noch lange nicht erschöpfend durchgezüchteten Kulturpflanze besondere Möglichkeiten. Die Zuckerrübe ist die einzige in Mitteleuropa entstandene weltweit angebaute „große“ Kulturpflanze; von ihr stammen heute immerhin 40 % der Weltzuckerproduktion. Der Gedanke war richtig; das Ergebnis mußte verhältnismäßig bescheiden bleiben, denn Pflanzenzüchtung ist experimentelle Evolution und deshalb auf lange Zeiten angewiesen, und Züchtungsforschung ist noch zeitraubender als Züchtung, weil sie als Erfolgsmesser den Züchtungsversuch anschließen muß. Auf diesem Hintergrund sind zwei Jahrzehnte eine viel zu kurze Zeit für endgültige Erfolge.

Erreichbar war ein Abtasten der Möglichkeiten, und so finden wir KNAPP ab 1952 außer mit der Weiterführung der *Sphaerocarpos*-Arbeit mit einer ganzen Reihe von Problemen des Anbaus und der Züchtung von Zuckerrüben beschäftigt. Er zeigte (1954a), daß die Saatgutinfektion mit *Cercospora beticola* nicht so relativ belanglos ist wie früher geglaubt, sondern auf dem Wege einer erheblich früheren Infektion der Pflanzen auch in stark verseuchten Anbaugebieten zu Ertragseinbußen führt, die 10 % übersteigen können. Er fand ferner (1954b), daß der Schadpilz auf dem Feld mindestens bis ins übernächste Jahr aushalten, also wenigstens eine Zwischenfrucht infektionsfähig überdauern kann.

Ausgehend von den gründlichen Untersuchungen von F. V. OWEN in den USA begann KNAPP mit Arbeiten zur Ausnützung der Pollensterilität für die Heterosis- und die Triploidiezüchtung. Er fand (1955b) auch in europäischen Zuckerrübensorten *ms*-Allele, das sind Allele, die nur gemeinsam mit einem nicht näher aufgeklärten, aber rein mütterlich vererbten Plasmazustand Pollensterilität erzeugen. Durch Ausnützen dieser zweifachen Verankerung des Merkmals ist es verhältnismäßig leicht möglich, auch europäische Stämme pollensteril zu machen und sie, das ist entscheidend, trotz dieser Anlage generativ weiterzuführen. Damit war das Fundament für die wirtschaftliche Erzeugung annähernd

reinen Hybridsaatguts geschaffen. Die genetischen Grundlagen wurden erheblich erweitert (1969a, b), zum Teil gemeinsam mit H.-A. LAUBE, wobei sich der Befund von R. K. OLDEMEYER bestätigte, daß auch bei gleichem Grad der Pollensterilität der zu dieser Sterilität führende Genotyp verschieden sein kann (1969b). Damit war aber die Grenze des lohnenden Aufwands erreicht, und die Analysen wurden abgebrochen. Besonders auch für die Herstellung von rein triploiden Sorten, die höhere Leistungen versprechen, ist der Einsatz der Pollensterilität unentbehrlich. Er hat sich heute, entscheidend gefördert durch die Arbeiten von KNAPP, bei der Züchtung von *Beta*-Rüben auch in Europa allgemein durchgesetzt (Überblick: 1972). Die Parasterilität (Selbststerilität) wäre für den gleichen Zweck vielleicht auch in Frage gekommen (1955b); die Pollensterilität als die zuverlässigere und auch sonst vorteilhaftere Lösung hat Arbeiten über die Parasterilität in den Hintergrund treten lassen, obwohl der Gedanke daran KNAPP zeitlebens nicht losgelassen hat.

Die genetische Einzelfruchtigkeit war ein weiteres von KNAPP aufgegriffenes Ziel (frühe Übersichten: 1958a, 1960a). (Die normalerweise zwei- bis fünf-früchtige Saatguteinheit führt zum Aufgang mehrerer Pflanzen an der gleichen Stelle; die überflüssigen Pflanzen müssen von Hand entfernt werden.) Ausgehend von Stämmen, die V. F. SAVITSKY in den USA gefunden hatte, begann KNAPP 1952 mit Arbeiten über die genetischen Grundlagen und die züchterische Bedeutung der Einzelfruchtigkeit (1962, 1967a, c). Die Abweichung „einzelfruchtig“ hängt von vielen Genen ab und wird nicht rein rezessiv vererbt. Die genetische Grundlage ist außerdem bei einzelfruchtigen Stämmen unabhängiger Herkunft verschieden (1967a, c).

Ganz besonders wichtig erschien KNAPP die weitere Erforschung des Werts der Polyploidie für die Zuckerrübenzüchtung (1957a, 1969c, Übersichten: 1956, 1958a, 1966b). 1957a fand er in einer anisoploiden, d. h. diploide, triploide und tetraploide Pflanzen enthaltenden Sorte eine deutliche Überlegenheit der Triploiden im Zuckerertrag, auch gegenüber den Diploiden. (Erst der Einsatz der Pollensterilität machte es später möglich, den Anteil der Triploiden von damals etwa 50 % auf annähernd 100 % zu erhöhen.) Es war anscheinend die erste Veröffentlichung über die relative Zusammensetzung einer anisoploiden Sorte nach Ploidiestufen und über Leistungsvergleiche von Zuckerrüben verschiedener Ploidiestufen im Mischbestand unter normalen Anbaubedingungen. Dann aber (1969c) stieß KNAPP gemeinsam mit H.-A. LAUBE auf so starke Konkurrenzwirkungen zwischen benachbart wachsenden Pflanzen verschiedener Ploidiestufen vor allem zugunsten der Triploiden, daß sich die früher von vielen erhoffte sehr starke Überlegenheit dieser Triploiden auch im Reinbestand auf eine in mehrjährigen Versuchen nur noch eben meßbare Überlegenheit reduzierte. Diese Erkenntnis war zwar enttäuschend, aber sie zeigte auch, daß die tetraploiden Rüben im Reinbestand keineswegs so schlecht abscheiden wie im Mischbestand, und die theoretisch zu erwartende Mehrleistung tetraploider Rüben sich vielleicht doch früher realisieren ließe, als anfangs befürchtet. Weitere Arbeiten in der Richtung hat KNAPP Mitarbeitern überlassen; die Arbeiten mußten später aus äußeren Gründen eingestellt werden.

Kurz erwähnt sei noch eine Arbeit zur genetischen Herkunft der Zuckerrüben (1957b, mit M. MÜNDLER) und eine Arbeit über die Farbstoffe der *Beta*-Rüben (1966a, mit H. VOIGT). Einige Kurzberichte (1966c, 1967b) waren das Ergebnis umfangreicher und ausgedehnter Versuche, bestimmte Mutanten von *Antirrhinum majus* (mut. *hemiradialis*, *divaricata*, zum Teil auch *centroradialis*)

in Handelssorten einzukreuzen und auf diese Weise radiärblütige Antirrhinen zu züchten, die keine Löwenmäulchen mehr haben und zum Teil abgerundete Blütenstände besitzen. Sie kamen unter der zusammenfassenden Sortenbezeichnung „*Antirrhinum* Juliwa“ in den Handel; holländische und amerikanische Züchter entwickelten sie weiter, z. B. zu der Sorte Bright Butterflies.

In seiner letzten Arbeit über Zuckerrüben (1975) geht KNAPP der Frage nach, ob es apomiktische Zuckerrüben gibt. Der Beweis, so schließt er, steht aus.

Einen größeren Kreis erreichte er mit seinem umfassenden Beitrag (1958a) zur zweiten Auflage des Handbuchs der Pflanzenzüchtung. Der Wert dieses Artikels für die Zuckerrübenzüchtung läßt sich schwer ermessen; er dürfte noch für lange Zeit erheblich bleiben. Der Beitrag wurde auch ins Japanische übersetzt.

Das wissenschaftliche Werk von KNAPP wäre unvollständig beschrieben, wenn man einen Umstand außer acht ließe. Ein großer Teil seiner Tätigkeit am Rosenhof bestand von Anfang an und vollends dann, als der Neubau des Institutsgebäudes geplant und ausgeführt wurde, in der Erfüllung von Aufgaben, deren Ergebnisse sich nicht als Veröffentlichungen unter seinem Namen niederschlugen. Sein auf Sparsamkeit bedachtes Naturell stand öfter im Zwiespalt mit der Einsicht, daß erst (maßvolle) Großzügigkeit fruchtbares wissenschaftliches Arbeiten erlaubt. Die Bedingungen für ein solches fruchtbares Arbeiten auch seiner Mitarbeiter hatte er in der kurzen Zeit erst von Grund auf schaffen müssen. Insofern sind alle aus dem Institut hervorgegangenen Arbeiten zu diesem wichtigen Teil auch sein Werk.

Seine vieljährige Mitarbeit in der Arbeitsgruppe „Genetik und Züchtung“ des „Institut International de Recherches Betteravières“ war geschätzt und anerkannt, und auch bei praktischen Züchtern im In- und Ausland erfreute er sich eines großen Ansehens.

HANS BURGEFF hatte den Wunsch geäußert, KNAPP möge den Nachruf auf ihn für diese Berichte verfassen. Er hat sich dieser Aufgabe mit großer Gründlichkeit unterzogen (1978). Am 18. Februar 1978 gab er beim Gedächtniskolloquium für BURGEFF in Würzburg eine abgewogene und allseits mit großer Zustimmung aufgenommene Darstellung von Person und Lebenswerk, aus der die persönliche Anteilnahme sprach. Niemand ahnte, daß er sein wissenschaftliches Wirken mit diesem Vortrag abschließen mußte. Es war ein würdiger Abschluß.

Ernstere Fehler sind ihm in seinem Werk erspart geblieben, weil er, auch seinen Mitarbeitern gegenüber, lieber mit einer Ansicht zurückhielt, wenn sie ihm angreifbar erschien. Schon die Dissertation belegt die emotionsarme Einstellung KNAPPS zur Arbeit sowie seine kaum zu überbietende Nüchternheit. Beide Eigenschaften waren der kritischen Objektivität des Urteils günstig. Begeistertes Vorwärtstürmen und intuitives Vermuten von Zusammenhängen ohne zunächst allzu große Bedenken waren nicht seine Art. Freilich konnte er eben deshalb auch andere nicht begeistern, ließ aber seine Mitarbeiter gewähren, wenn ihm das Vorgehen begründbar erschien. Seine Stärke lag dann in der Kritik verschwommener Ansätze und unscharfer Denkweise. Sich Argumenten zu beugen, wenn sie ihm einleuchtend vorkamen, war er immer bereit, und es machte ihm nichts aus, Mitarbeiter eigens darauf hinzuweisen, wenn neue Erkenntnisse einmal nicht ihm, sondern ihnen recht zu geben schienen. Sein Pflichtbewußtsein war überaus stark. Früher habe er einen trockenen Humor gehabt, wird berichtet; später war davon wenig mehr zu spüren.

Das von ihm aufgebaute Institut wurde am 30. Juni 1978, wenige Monate vor seinem Tode, aufgelöst.

EDGAR KNAPP war ein Wissenschaftler und Mensch, dessen sich insbesondere seine ehemaligen Mitarbeiter, aber nicht nur diese, dankbar erinnern. Sein wissenschaftliches Werk hält das Gedächtnis an ihn in einem weiteren Kreise wach.

Mehreren Kollegen sowie der Generalverwaltung der Max-Planck-Gesellschaft danke ich für verschiedene Hilfen.

Schriftenverzeichnis

- 1930a Untersuchungen über die Hüllorgane um Archegonien und Sporogonien der akrogynen Jungermaniaceen. Diss. — Bot. Abh. (Hrsg. K. GOEBEL), H. 16, 168 S.
- b Hepatikologische Studien. I. Ist die Entwicklung des Lebermoosperianths von der Befruchtung abhängig? *Planta* (Berlin) **12**, 354—361.
- 1931 Entwicklungsphysiologische Untersuchungen an Fucaceen-Eiern. I. Zur Kenntnis der Polarität der Eier von *Cystosira barbata*. *Planta* (Berlin) **14**, 731—751.
- 1933a Ein neues *Oedocladium* aus Nord-Amerika (*Oed. Wettsteinii*). *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* **51**, 40—43.
- b Hepatikologische Studien. II. Was ist *Macvicaria fossombronioides* Nichols.? *Ann. Bryol. (Den Haag)* **6**, 62—73.
- c Karl von Goebel †. *Ann. Bryol. (Den Haag)* **6**, 136—139.
- d Über *Geosiphon pyriforme* Fr. Wettst., eine intrazelluläre Pilz-Algen-Symbiose. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* **51**, 210—216.
- 1935a Untersuchungen über die Wirkung von Röntgenstrahlen an dem Lebermoos *Sphaerocarpus*, mit Hilfe der Tetraden-Analyse. I. Habil.-Schrift. — *Z. ind. Abst.- und Vererbungslehre* **70**, 309—349. Vortragsreferat ebenda, S. 532.
- b Zur Frage der genetischen Aktivität des Heterochromatins, nach Untersuchungen am X-Chromosom von *Sphaerocarpus Donnellii*. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* **53**, 751—760.
- 1936a Heteroploidie bei *Sphaerocarpus*. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* **54**, 346—361.
- b (mit H. SCHREIBER) Die Beeinflussung der Lebensfähigkeit, der Formbildung und des Geschlechtes durch Röntgenstrahlen. *Strahlentherapie* **55**, 32—47. Vortragsreferat in *Fortschr. Gebier Röntgenstrahlen* **52**, Kongreßheft, 79 (1935).
- c Zur Genetik von *Sphaerocarpus*. (Tetradenanalytische Untersuchungen). *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* **54**, (58)—(69).
- 1937a Crossing-over und Chromosomenreduktion. *Z. ind. Abst.- und Vererbungslehre* **73**, 409—418.
- b Mutationsauslösung durch ultraviolettes Licht bei dem Lebermoos *Sphaerocarpus Donnellii* Aust. *Z. ind. Abst.- und Vererbungslehre* **74**, 54—69.
- c Künstliche Mutationsauslösung in der Pflanzenzüchtung. *Forschungsdienst* **4**, 551—562.
- 1938a Die Mutation. *Handb. Pflanzenzüchtg.* **1**, 178—199.
- b Über genetisch bedeutsame Zellbestandteile außerhalb der Chromosomen. (Eine theoretische Untersuchung). *Biol. Zbl.* **58**, 411—425.
- c Über Fragen der Geschlechtsbestimmung, nach Untersuchungen an *Sphaerocarpus*. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* **56**, (36)—(37).
- 1939a (mit I. HOFFMANN) Geschlechtsumwandlung bei *Sphaerocarpus* durch Verlust eines Stückes des X-Chromosoms. *Chromosoma* (Berlin) **1**, 130—146.
- b Über den Verlust von Stücken des X-Chromosoms von *Sphaerocarpus Donnellii* und über dadurch bedingte Geschlechtsumkehrung. *Dtsch. Ges. Vererbungswiss., Ber. 13. Jahresvers. Würzburg 1938*, III—IV.
- c (mit A. REUSS, O. RISSE und H. SCHREIBER) Quantitative Analyse der mutationsauslösenden Wirkung monochromatischen UV-Lichtes. *Naturwissenschaften* **27**, 304.
- d (mit H. SCHREIBER) Quantitative Analyse der mutationsauslösenden Wirkung monochromatischen Lichtes in Spermatozoiden von *Sphaerocarpus*. *Proc. 7th Intern. Genet. Congr. Edinburgh 1939. J. Genet., Suppl.*, 175—176 (1941).
- e Untersuchungen zur Frage der Abhängigkeit der Strahlenempfindlichkeit vom Quellungszustand. *Fortschr. Geb. Röntgenstrahlen* **60**, Tagg.-Heft, 79—80.
- f Haploide Pflanzen von *Antirrhinum majus*. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* **57**, 371—379.
- g Mutabilität und physiologischer Zustand. *Naturwissenschaften* **27**, 839—840.

- 1940a Züchtung durch Mutationsauslösung. Handbuch Pflanzenzüchtg. 1, 541—562.
 b (mit W. HOFFMANN) Röntgenbestrahlungen beim Hanf. Züchter 12, 1—9.
 c Erbliche und nichterbliche Eigenschaften? Erbarzt 8, 39—43.
- 1941 Die Bezeichnung der „Gene“ von *Antirrhinum majus*, nebst Bemerkungen zur genetischen Nomenklatur und Begriffsbildung. Z. ind. Abst.- und Vererbungslehre 79, 253—266.
- 1927 (mit R. KAPLAN) Beeinflussung der Mutationsauslösung und anderer Wirkungen der Röntgenstrahlen bei *Antirrhinum majus* durch Veränderung des Quellungs-zustandes der zu bestrahlenden Samen. Z. ind. Abst.- und Vererbungslehre 80, 501—550.
- 1943a Bemerkungen zu Geschlechtsbestimmungsfragen. Flora (Jena), N.F. 37, 139—151.
 b Deutsche Beiträge zur Vererbungsforschung im letzten Jahrzehnt. Forsch. und Fortschr. 19, 202—211. Auch in Spanisch: Invest. y Progr. 14, 267—289.
 c Ist das heterochromatische X-Chromosom von *Sphaerocarpus* in seiner ganzen Länge lebensnotwendig? Naturwissenschaften 31, 570—571.
 d Besprechung: MAX HARTMANN, Die Sexualität. Gött. Gelehrte Anz. 205, 314—317.
- 1944a Das Problem der Erbsubstanz. Naturwissenschaften 32, 139—147.
 b Vererbung. Fortschr. Bot. 11, 223—249.
 c Eckhard Kuhn. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 61, 344—349.
- 1950 Grundfragen der experimentellen Mutationsauslösung in ihrer Bedeutung für die praktische Pflanzenzüchtung. DLG-Nachr. Pflanzenzucht, Sonderdr., 20 S.
- 1954a Zur Frage der Bedeutung der Übertragung von *Cercospora beticola* durch das Rübensaatgut. Zucker 7, 91—97.
 b Können *Cercospora*-Infektionsquellen im Feld über mehrere Jahre erhalten bleiben? Zucker 7, 169—170.
 c Kombinierte Prüfung von 6 Zuckerrübensorten auf Leistung und Resistenz gegen *Cercospora*. Z. Zuckerind. 4, 382—385.
- 1955a *Cercospora* und Ultraschall. Zucker 8, 329.
 b Zur plasmonisch kontrollierten Pollensterilität der Zuckerrüben. Züchter 25, 231—236.
 c (mit E. MÖLLER) Tetradenanalytische Auswertung eines 3-Punktversuchs bei *Sphaerocarpus Donnellii* Aust. Z. ind. Abst.- und Vererbungslehre 87, 298—310.
- 1956 The significance of polyploidy in sugar beet breeding. Proc. Intern. Genet. Symp., Cytologia (Tokyo), Suppl., 300—304 (1957).
- 1967a Die genetischen Grundlagen der Einzelfrüchtigkeit sowie Stand und Aussichten an den Leistungseigenschaften einer polyploiden Zuckerrübensorte (Kleinwanz-lebener Polybeta). Z. Zuckerind. 7, 166—169.
 b (mit M. MÜNDLER) Über die Nachkommenschaften (F_1 u. F_2) einer Kreuzung Futterrübe $\times$ Mangold. Landw. — Angew. Wiss. Nr. 57, Boden und Pflanze, II. F., 61—77.
- 1958a Beta-Rüben, bes. Zuckerrüben. Handb. Pflanzenzüchtg., 2. Aufl., 3, 196—284 (wurde ins Japanische übersetzt).
 b Zuchtmethoden bei zweijährigen Fremdbefruchtern. Vortr. Pflanzenzüchter 1, 82—107 (hrsg. DLG-Pflanzenzüchtabt.).
- 1959a Besprechung: Handbuch der Pflanzenzüchtung, 2. Aufl., Bd. 1. Z. Pflanzenzüchtg. 41, 306—310.
 b Meiotic segregation in green plants. Proc. IX Intern. Bot. Congr. Montreal, Vol. II, Abstr., 195.
- 1960a Monogermes Zucker- und Futterrübensaatgut. Dtsch. Landw. Presse 83, 65.
 b Tetrad analyses in green plants. Canad. J. Genet. Cytol. 2, 89—95.
- 1961 Max-Planck-Institut für Pflanzengenetik. Jb. Max-Planck-Ges. 1961, Teil II, 627—631.
- 1962 Données expérimentales sur la génétique des betteraves sucrières génétiquement mongogermes. C. R. 25e Congr. d'hiver, Inst. Intern. Rech. Betteravières, Bruxelles, 11—18. In Englisch ebenda, 325—331.
- 1965 (mit R. LICHTER) Bericht über einen zehnjährigen Zuckerrübensortenversuch. Zucker 18, 121—124.
- 1966a (mit H. VOIGT) Die Farbstoffe der Beta-Rüben. (Eine Übersicht über neueste Forschungsergebnisse). Z. Zuckerind. 16, 131—134. Nachtrag ebenda, 280.
 b Probleme der Polyploidie in der Pflanzenzüchtung. Umschau 1966, 729—733.

- c Eine Klarstellung. *Antirrhinum* Juliwa und Bright Butterflies. Gartenwelt 66, 506—507.
 - 1967a Die genetischen Grundlagen der Einzelfruchtigkeit sowie Stand und Aussichten der Züchtung genetisch einkieimiger (monokarper) Zuckerrüben. Z. Zuckerind. 17, 200—205.
 - b Ein neuer, gärtnerisch interessanter *Antirrhinum*-Typ mit offener Blüte. Züchter 37, 140—142.
 - c Die genetischen Grundlagen der Einzelfruchtigkeit (Monokarpie) bei *Beta vulgaris*. Tagg.-Ber. Dtsch. Akad. Landw. Wiss. Berlin 89, 189—213.
 - 1969a (mit H.-A. LAUBE) Die Beeinflussung des Hybridisierungserfolges bei Zuckerrüben durch unvollständige Pollensterilität. I.I.R.B. (Inst. Intern. Rech. Betteravières) 4, 30—36.
 - b Zur Genetik der plasmatisch kontrollierten Pollensterilität der Zuckerrübe. I.I.R.B. (Inst. Intern. Rech. Betteravières) 4, 145—159.
 - c (mit H.-A. LAUBE) Über die Konkurrenzbeziehungen zwischen Diploiden, Triploiden und Tetraploiden und deren Einfluß auf die Leistungen einer anisoploiden Zuckerrübenpopulation. Z. Pflanzenzüchtg. 62, 105—128.
 - d Polyploidie bei den Pflanzen. In: O. KONVIČKA und I. CETL (Hrsg.), Probleme der Pflanzengenetik, Bd. 1, 81—117. Olomouc.
 - 1970 Nochmals: *Antirrhinum* „Bright Butterflies“. Erwerbsgärtner 24, 593.
 - 1972 Hybridzüchtung bei Zuckerrüben. Zucker 25, 459—463.
 - 1975 Apomixis bei der Zuckerrübe? Z. Pflanzenzüchtg. 75, 1—9.
 - 1978 Hans Burgeff 1883—1976. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 91, 261—273.
- In Vorbereitung (mit W. O. ABEL): Genetik des Lebermooses *Sphaerocarpos donnellii*.

Mitherausgeber:

Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre 72 (1936/37) bis 81 (1943).
 Resumptio genetica ('s-Gravenhage) 13 (1939) bis 16 (bis 1945 [1946]).

TH. BUTTERFASS
 Botanisches Institut der Universität
 Siesmayerstraße 70
 D-6000 Frankfurt a. M. 1