

植物界異花受精和 自花受精的效果

达尔文著

科学出版社

植物界异花受精和 自花受精的效果

C. 达尔文著

萧 輔 季道藩 刘祖洞譯

科学出版社

1959

CHARLES DARWIN
THE EFFECTS OF CROSS AND SELF FERTILISATION
IN THE VEGETABLE KINGDOM
(SECOND EDITION)
JOHN MURRAY, ALBEMARLE STREET, LONDON, 1916

內 容 介 紹

‘植物界异花受精和自花受精的效果’(1876)是达尔文生平重要著作之一，也是他比較晚年的著作之一。这本中譯本是根据1916年第二版譯出的。

关于植物界异花受精惊人的适应性，特別關於昆虫与植物受精的关系，达尔文很早即感到極大的兴趣。为此他曾作了很多的觀察和研究，先后写了近十篇有关植物受精問題的論著，其中最主要的是‘不列顛和外國兰花植物虫媒受精的技巧’(1862)和‘植物界异花受精和自花受精的效果’二書，而本書更是在前一著作的基础上，积十一年的試驗成果，所作的關於植物受精問題全面而总结性的論著。

寫作本書的目的，达尔文指出：‘…因为植物以如此多样的和有效的方式來适应异花受精，所以單就这一事實大致可以推論植物这一过程中所获得的巨大利益；本書目的就是在于說明如此所得到的利益的性質及其重要性’；并且指出本書內容‘主要是討論异花受精的方法，而是討論异花受精的結果’。

全書計分十二章。第一章緒論，詳細說明寫作本書的目的、前人研究、試驗方法以及全書布局。第二至六章分別列述各種不同種屬植物試驗經過和結果；所用試驗材料廣泛涉及到30個科，52個屬，57個物种，而且各物种中还有不同的变种和品系。第七至九章分別總結分析异花受精和自花受精的植株高度、重量、体素活力及种子生产等方面的差异，証實了异花受精的有利性。第十一章結合試驗材料及所引述的前人研究，論述了植物界受精的方法以及昆虫習性和受精的关系。最后第十二章作出了全書的總結。

本書最重要的結論是‘…异花受精一般是有利的，而自花受精时常是有害的…’；同时指出‘…异花受精的好处有賴于亲本性因素的某种程度的分化…’；这不仅在生物科學上合理地解釋了植物异花受精的适应性及其受精的本質，而且在農業实践上也正如达尔文所指出：‘农艺学家和园艺学家在实践觀點上可以从我們已得到的結論里學得一些东西。先进的米丘林學說關於受精過程所作的唯物主义的解釋、以及在農業生产上采用的一些杂交复壯的措施，都正是在达尔文这一伟大的論点上进一步輝煌的發展。因此，凡生物科学工作者和農業科学工作者都有研讀本書的必要。

本書供有关生物、農業的大专学校教師与研究所研究工作者参考。

植物界异花受精和
自花受精的效果

[英] C. 达尔文著

董 輔 季道藩 劉祖潤譯

科学出版社出版 (北京朝陽門大街117号)
北京市書刊出版業營業許可證出字第061号

中国科学院印刷厂印刷 新华書店總經售

1959年2月第一版 書號：1632 字數：283,000
1959年2月第一次印刷 開本：287×1092 $\frac{1}{16}$

(京) 精：1—530 印張：14 $\frac{4}{9}$
平：1—1,550

定价：(10) 精裝 2.60元
 平裝 2.00元

目 录

第一章 緒論.....	1
有利于或断定植物异花受精的各种方式——由于异花受精所获得的利益——自花受精有利于物种的繁衍——这一課題的簡史——試驗的目的及試驗进行的情况——度量的統計數值——連續若干世代进行的試驗——以后世代中植株亲緣关系的性質——对处理植株各种条件的一致性——誤差上几个明显而真实的原因——施用花粉的数量——工作的布置——結論的重要性。	
第二章 旋花科 (Convolvulaceae).....	15
牵牛花 (<i>Ipomoea purpurea</i>), 連續十代中异花受精和自花受精植株間在高度和結实力上的比較——异花受精植株具有較大的体素活力——同株异花間杂交比較异株間杂交对于后代的效果——一个新品系杂交的效果——命名为“英雄”的自花受精植株的后裔——連續异花受精和自花受精各世代生长、生活力及結实力的总结——自花受精植株以后世代的花药具有少量的花粉，以及它們第一批形成的花朵的不育性——由自花受精植株形成的花朵一致的色澤——异株間杂交的有利性有賴于它們体素上的差异。	
第三章 元參科 (Scrophulariaceae)、苦苣苔科 (Gesneriaceae)	
唇形科 (Labiatae)等	32
沟酸浆 (<i>Mimulus luteus</i>)；最初四代异花受精和自花受精植株的高度、生活力及結实力——一个新的、高的和自花能孕力强的品种的出現——自花受精植株間杂交产生的后代——和新品系杂交的效果——同一植株花朵間杂交的效果——关于沟酸浆 (<i>Mimulus luteus</i>) 的总结——毛地黃 (<i>Digitalis purpurea</i>)，异花受精植株的优越性——同一植株花朵間杂交的效果——荷包花屬 (<i>Calceolaria</i>)——柳穿魚 (<i>Linaria vulgaris</i>)—— <i>Verbascum thapsus</i> —— <i>Vandellia nummularifolia</i> ——閉花受精的花朵——苦苣苔 (<i>Gesneria pendulina</i>)——紅花鼠尾草 (<i>Salvia coccinea</i>)——牛至 (<i>Origanum vulgare</i>)，异花受精植株由于氮質而大量增加——山牽牛 (<i>Thunbergia alata</i>)。	
第四章 十字花科 (Cruciferae)、罂粟科 (Papaveraceae)、木犀草科 (Resedaceae) 等	49
甘蓝 (<i>Brassica oleracea</i>)，异花受精和自花受精的植株——新品系杂交对后代重量的巨大影响——蜂室花 (<i>Iberis umbellata</i>)——罂粟花 (<i>Papaver vagum</i>)——花菱草 (<i>Eschscholtzia californica</i>)，新品系杂交产生的幼苗不比自花受精的幼苗更健壯，但具有較大的結实力——黃木犀草 (<i>Reseda lutea</i>) 和木犀草 (<i>R. odorata</i>)，許多不受孕于自己花粉的个体——三色堇 (<i>Viola tricolor</i>)，异花受精的惊人效果——一点紅 (<i>Adonis aestivalis</i>)——飞燕草 (<i>Delphinium consolida</i>)—— <i>Viscaria oculata</i> ，异花受精植株略高于自花	

受精植株，但有較強的結實力——香石竹 (*Dianthus caryophyllus*)，异花受精植株和自花受精植株四个世代的比較——新品系杂交的巨大影响——自花受精植株花朵一致的顏色——野西瓜苗 (*Hibiscus africanus*)。

第五章 簾牛兒苗科 (Geraniaceae)、豆科 (Leguminosae)、柳叶菜科 (Onagraceae)等.....70

Pelargonium zonale, 扦插繁殖的植株間的杂交沒有益处——小旱金蓮 (*Tropaeolum minus*)——*Limnanthes douglasii*——黃羽扇豆 (*Lupinus luteus*) 和絲狀羽扇豆 (*L. pilosus*)——紅花菜豆 (*Phaseolus multiflorus*) 和菜豆 (*P. vulgaris*)——香豌豆 (*Lathyrus odoratus*)，它的品种在英國从来没有發生天然的个体間杂交——豌豆 (*Pisum sativum*)，它的品种很少个体間杂交，但它们个体間杂交有很高的利益——*Sarothamnus scoparius*，异花受精具有惊人的效果——芒柄花 (*Ononis minutissima*)，其閉花受精的花朵——关于豆科的总结——丁字草 (*Clarkia elegans*)——*Bartonia aurea*——留香蓮 (*Passiflora gracilis*)——芹菜 (*Aptium petroselinum*)——山蘿卜 (*Scabiosa atropurpurea*)——萐蕓 (*Lactuca sativa*)——歐洲桔梗 (*Specularia speculum*)——*Lobelia ramosa*，二个世代杂交的优势——*Lobelia fulgens*——粉蝶花 (*Nemophila insignis*)，杂交的强大优势——琉璃苣 (*Borago officinalis*)——南芥 (*Nolana prostrata*)。

第六章 茄科 (Solanaceae)、櫻草科 (Primulaceae)、蓼科 (Polygoneae)等.....94

矮牵牛 (*Petunia violacea*)，异花受精和自花受精四个世代的比較——用新品系杂交的效果——在第四代自花受精植株上花朵顏色的一致性——烟草 (*Nicotiana tabacum*)，异花受精和自花受精植株在高度上的相等——用另一种亚变种杂交对后代在高度上的巨大影响，但在結實力上沒有影响——仙客來 (*Cyclamen persicum*) 的异花受精幼苗比自花受精幼苗有巨大的优越性——*Anagallis collina*——立金花 (*Primula veris*)——等长花柱的立金花变种，它的結實力，由于用新品系杂交結实力的大量提高——荞麦 (*Fagopyrum esculentum*)——蕎麥 (*Beta vulgaris*)——紫叶美人蕉 (*Canna warscewiczi*)，异花受精和自花受精植株在高度上相等——玉米 (*Zea mays*)——*Phalaris canariensis*。

第七章 异花受精和自花受精植株高度和重量的总结118

被度量的物种和植株的数目——表列結果——关于用新品系杂交所产生后代的初步意見——十三个特殊討論的事例——自花受精植株以另一株自花受精植株或以老品系个体間杂交植株进行异花受精的效果——結果的总结——关于同品系异花受精和自花受精的初步意見——二十六个例外事例的討論，在这些事例中异花受精植株在高度上并没有大量地超过自花受精植株——这些事例的大多数并非异花受精有利性的規律的真正例外——結果的总结——异

花受精和自花受精植株的相对重量。	
第八章 异花受精和自花受精植株在体素活力上以及其他方面的差异	142
异花受精植株具有較大的体素活力——大量密植的效果——与他种植物的竞争——自花受精植株更易于遭受早期死亡——异花受精植株一般比自花受精植株先开花——同株上花朵間杂交的無效——事例的叙述——异花受精的有利效果对后代的传递——亲緣很近的亲系植株間杂交的效果——在几个世代里进行自花受精和栽培在相似的条件下，植株上花朵色澤的一致性。	
第九章 异花受精和自花受精对种子生产的影响	156
异花受精和自花受精亲系的植株的結实力，这两組植株都是在同样情况下受精的——第一次异花受精和自花受精的亲本植株的結实力，以及它們异花受精和自花受精的后代再度杂交和自花受精时的結实力——花朵用它們自己花粉受精时和用同株异花的花粉受精时，它們結实力的比較——自交不孕的植株——自交不争的原因——高度自花受精能孕变种的出現——自花受精除了确保种子生产外，在某些方面显然是有利的——由异花受精和自花受精的花朵而来的种子的相对重量和發芽率。	
第十章 受精的方法	180
昆虫被隔离时植物的不孕性和結实力——花朵用异花受精的方法——有利于自花受精的結構——花朵的結構和显著性間的关系；昆虫的采訪和异花受精利益間的关系——花朵用一个不同植株的花粉受精的方法——这种花粉的較大受精力——風媒的物种——由風媒物种轉变为虫媒物种——蜜腺的起源——風媒植物的性别普通是分开的——由雌雄异花轉变为雌雄同花——树木的性别常常是分开的。	
第十一章 昆虫習性和花朵受精的关系	214
昆虫在它們可能的时候，一直采訪同一物种的花朵——这种習性的原因——蜂类辨認同一物种花朵的方法——花蜜的突然分泌——某些花朵的花蜜对某些昆虫沒有誘惑力——蜂类的勤勉，以及短時間內采訪的花朵数——由蜂类而起的花冠穿孔——工作中所显示的技巧——蜜蜂受到土蜂所穿的小孔的利益——習性的影响——把花朵穿孔的动机在于节省時間——着生密集的花朵首先被穿孔。	
第十二章 一般的总结	225
异花受精証明是有益的，而自花受精是有害的——有关的物种在便利异花受精和避免自花受精的方法上大不相同——这两个过程的利益和損害有賴于性因素分化的程度——不利的影响并不是由于亲本中病理趋向的綜合——植物在自然或栽培状态下邻近生长在一起时所經受的条件的性質，以及这些条件的影响——关于分化了的性因素的相互作用的理論考察——实际的教訓——两性的發生——和杂种的結合比較起来，异花受精和自花受精的效果間，以及异长花柱植物的合法和不合法結合的效果間的密切相关。	

譯名索引 243

第一章 緒論

有利于或断定植物异花受精的各种方式——由于异花受精所获得的利益——自花受精有利于物种的繁衍——这一课题的简史——试验的目的及试验进行的情况——度量的统计数值——连续若干世代进行的试验——以后世代中植株亲缘关系的性质——对处理植株各种条件的一致性——误差上几个明显而真实的原因——施用花粉的数量——工作的布置——结论的重要性。

我們拥有丰富而有力的証据，可以証明大多数的植物花朵是这样构成的，它們是随时地或惯常地借助于另一花朵的花粉而异花受精，授粉花朵或者生于同一植株上，或者如我們将在以后看到的，我們有理由可以相信，授粉花朵一般是着生于不同植株上的。异花受精往往是由于两性的隔离才得以保証，在大多数情况下是由于同一花朵上的花粉和柱头在不同的時間成熟。这样的植物被称之为雌雄异熟植物 (*dichogamous*)，且可分成两个亚群：雄蕊先熟种 (*proterandrous species*)，这些物种的花粉先于柱头而成熟；雌蕊先熟种 (*proterogynous species*)，在这里恰成相反的情况；后一种雌雄异熟类型远不如前一种来得普遍。在很多情况下，异花受精也是由于阻止用本身花粉来受精的非常精巧的机械装置，才得以保証。还有一小部分的植物，我称之为二型花的 (*dimorphic*) 和三型花的 (*trimorphic*) 植物，但赫尔岱勃倫 (Hildebrand) 曾給予更恰当的名字，把它叫做异长花柱植物 (*heterostyled*)；这一群植物包含有二、三种适应于相互受精的不同型式，因此它們像两性隔离的植物一样，在每一世代里几乎没有不是杂交的。有些植物的雄性器官和雌性器官是易于感受刺激的，当昆虫触及花朵时即被花粉所粘染，因而花粉被传遞到其他的花朵里去了。还有一类植物，它的胚珠完全拒絕由同一植株的花粉来受精，但是能由同一物种的其他个体的花粉来受精。也有許多物种对自己的花粉是部分不孕的。最后，有一大类植物它們的花朵对于自花受精沒有任何明显的阻碍，但是这些植物仍是經常杂交的，这是由于另一植株或另一品种的花粉优越于本株花粉的缘故。

因为植物以如此多样的和有效的方式来适应异花受精，所以单就这一事实大致可以推論植物从这一过程中所获得的巨大利益；本書的目的就是在于說明如此所得的利益的性质及其重要性。虽然，对于植物长得适合于或者有利于杂交的規律还有一些例外，这是因为某些少数植物似乎不可避免地要自花受精，但是这些植物也保留有以往曾經适应于异花受精的痕迹。这些例外并不足以使我們怀疑上述規律的真

实性，也正像存在有許多植物，它們形成花朵而却一直不結种子，但并不会使我們就怀疑到花朵不是适应于种子生产和物种的繁衍的。

我們必須經常記住这一明显的事實，即受精作用的主要目的就是产生种子；并且这一目的达到在雌雄同花植物(hermaphrodite plants)里，由于自花受精，远比由于两个不同的花朵或植株的性因素(sexual elements)的結合具有更大的可靠性。然而这是十分显然的，無數的花朵却是适应于异花受精的，正好像食肉兽的爪牙适应于捕捉食餌一样，也正好像种子上的茸毛、翅翼及钩子是适应于种子的传播一样。所以，花朵是长得可以得到在某种程度上处于对立状态的两种东西，这就說明了花朵构造上許多显著的变形。許多植物物种的花粉和柱头紧密的靠近，有利于并且常常引起自花受精；但是如果花朵能够完全閉合，那么这一目的将可能安全地达到，因为这样花粉将不像时常所發生的会被雨水所损伤或被昆虫所吞噬。进一步說，在这种情况下極少量的花粉就足以进行受精，而用不着产生千百万粒的花粉。但是花朵的开放和显然是浪費的大量花粉的产生，乃是异花受精所必要的。這許多論点用所謂閉花受精(cleistogene)的植物可以充分地說明，这种植物在同一植株上着生有两种花朵。一种花朵是很小而完全閉合的，所以它們不可能杂交；但是它們却大量地結实，尽管所产生的花粉是極其微量的。另一种花朵产生了大量的花粉而且是开放的；因而它們可能而且往往是杂交的。赫爾曼·穆勒(Hermann Müller)也曾有过很不平凡的發見，即某些植物存在有两种类型，也就是說在不同的植株上产生有两种雌雄同花的花朵。一种类型着生有許多构造上适于自花受精的小花，而另一种类型着生有許多較大而且比較鮮艳的花朵，显然有利于昆虫的帮助而异花受精；但如沒有昆虫的帮助，这种花朵是不能产生种子的。

花朵对于异花受精的适应性是我近三十年来感到兴趣的課題，同时我也收集过大量的觀察材料，但是由于最近發表的許多优秀著作使我的这些觀察材料变成为多余的了。1857年我曾写了¹⁾一篇关于菜豆(kidney bean)受精的短文，并且在1862年發表了我的論著“論不列顛和外国兰花植物借助于昆虫而受精的技巧”(“On the contrivances by which British and Foreign Orchids are Fertilised by insects”)。我認為尽我可能地來仔細地研究一群植物，要比發表許多零星而不完整的觀察更有意义。我目前这本著作是关于兰花(Orchids)論著的补充，在該一論著中已曾指出这些植物多

1) ‘园丁的記錄’(‘Gardeners' Chronicle’) 1857年，第725頁以及1858年第828頁。‘博物学記錄和杂志’(‘Annals and Mag. of Nat. Hist.’) 第三集二卷，1858年，第462頁。

么巧妙地构造成允許、或便利、或需要异花受精。异花受精的适应性在兰科 (Orchidaceae) 植物中或許比較其他任何植物群是更显然些,但如果像有些作者們認為这是一种例外情况,那就錯誤了。鼠尾草屬 (*Salvia*) 的雄蕊的杆状作用 (level-like action) (赫尔岱勃倫、W. 俄格里博士 [Dr. W. Ogle] 及其他学者都曾描述过), 由于花藥受到蜂背的压迫和磨擦, 显示出其构造的完善, 也正像任何兰科植物中所發見到的一样。許多作者們都曾描述过蝶形花, 例如 T. H. 法萊尔先生 (Mr. T. H. Farrer) 就提出对异花受精無數奇妙的适应性。*Posoqueria fragrans* (茜草科 [Rubiaceae] 的一种) 的情况就是奇异得像最奇异的兰花一样。根据弗里茨·繆勒 (Fritz Müller)¹⁾的記錄, 它的雄蕊是易于感受刺激的, 因而当蛾子采訪花朵的时候, 花藥立刻爆裂, 而使昆虫滿身蒙被花粉; 其中一根花絲比較其他花絲略寬, 于是移动而閉合了花朵, 并約 12 小时后花絲恢复到原来的位置。因此, 柱头不可能由同一花朵的花粉受精, 而只能由蛾子携带其他許多花朵的花粉而受精。为了达到同样的目的, 有無數其他美妙的技巧可以逐一地列举出来。

远在我注意花朵受精問題以前, 1793 年就曾出版了一本著名的德文著作, 即 C. K. 斯帕伦介尔 (C. K. Sprengel) 所著“揭露自然的秘密”(Das Entdeckte Geheimniss der Natur), 在这本書里他用無數的觀察, 充分証明了某些昆虫在很多植物受精过程中占有非常重要的地位。可惜他的見解超过了他的时代, 因而他的發見长时期的为世人所忽視。自从我关于兰科植物的著作出版以后, 許多关于花朵受精的論著, 例如赫尔岱勃倫、狄厄平諾 (Delpino)、阿賽尔 (Axell) 和赫尔曼·繆勒²⁾, 以及許多短文絡續發表出来了。列举这些文献将会占据很多的篇幅, 而且这里也不是提出論文題目的适当場合, 因為我們在这本書里不是討論异花受精的方法, 而是討論异花受精的結果。凡对自然界达成其目的机制感到兴趣的人, 没有会閱讀这些書本和記錄而不赋有最热烈的情緒。

根据我自己在植物方面的觀察和在某种程度上由于动物育种家們經驗的引导,

1) ‘植物学杂志’(‘Botanische Zeitung’), 1866 年, 第 129 頁。

2) 約翰·勒鮑克爵士 (Sir John Lubbock) 曾将赫尔曼·繆勒‘大不列顛野生花朵与昆虫关系的商榷’(‘British Wild Flowers considered in relation to Insects’) (1875) 的全文作了一个很有兴味的摘要。赫尔曼·繆勒的著作‘虫媒花朵的受精’(‘Die Befruchtung der Blumen durch Insekten’) (1873) 中包含有無數原始的觀察和法則。而且, 这一篇著作对于这一問題上已發表的論文都是極有价值的索引。他的論著与其他所有学者的論著不同, 他根据所知的, 專門研究了每一种植物的花朵何种昆虫采訪的問題。并且, 他开辟了一个新的領域, 不仅說明了花朵为了本身的利益, 适应于某些昆虫的采訪, 而且說明了昆虫本身为了从某些花朵中获得蜜腺和花粉也有很精巧的适应。H. 繆勒著作的价值可能并非过高的評价, 把它翻譯成英文, 乃是極其必要的。薩維林·阿賽尔 (Severin Axell) 的著作是用瑞典文写的, 因而我还不能够讀它。

很多年以前我就已經相信这是自然界的一般規律，花朵适应于来自不同植株的花粉的杂交，这至少是时常如此的。斯帕伦介尔当时預見了这个規律，但这只是逐步的，因为沒有显示出他能够預知同株花粉和异株花粉在其活力上有任何不同之处。在他所著書籍的緒論中(第4頁)，他曾提到因为有如此多的花朵两性分离，而有如此多的花朵雌雄异熟，“这正說明了自然不願意任何花朵被其自己花粉所受精”。但是他远不能把这个結論經常地記在心里，或者是他不能見到这个結論的全部重要性，而这是每一个細讀其著作的人都能体会到的；并且他因此而錯解了各种不同构造的意义。然而，他的發見是如此的丰富，他的工作是如此的細致，因而他完全能够担负起这一点点的过错。一位最能干的評論家 H. 穆勒同样地說道¹⁾：“这是值得注意的，在很多的情况下斯帕伦介尔已正确地注意到，借助于昆虫采訪花朵，而把同种其他植株上的花粉轉运到柱头上来，乃是必要的；但是他并沒有想像到这种轉运对植物本身作了一些甚么”。

安东尼·納依特 (Andrew Knight) 对这一真理看得更加清楚，因为他指出了²⁾：“自然企圖在同种的相邻植株間應發生有性的交配”。他在暗指了当时还不完全了解的由一朵花到另一朵花轉运花粉的各种方式以后，进一步說道：“自然比每一朵花必要用其本身的雄性因素而受精有更远大的見解”。科魯特尔 (Kölreuter) 在 1811 年也正像后来另一著名的植物杂交家赫伯特³⁾ (Herbert) 一样，暗示了同样的規律。但是，这些杰出的研究家們沒有一个对这一規律的真实性和普遍性有足够深刻的印象，以致能坚持这一規律而使之深印到別人的信念中去。

1862 年我总结了我在兰花植物上的觀察，而指出“自然厭弃永恒的自花受精”。假使把永恒二字刪去，那末这句名言将成为錯誤的了。事实是如此，我相信虽然这可能是比較太強調了一些，但这是真理；并且我應該补充一下这显而易見的原則，就是說不論自花受精、或异花受精、或無性的芽、匍匐茎和其他等繁殖，物种的繁衍总是極其重要的。赫爾曼·穆勒在反复地坚持后一論点上曾作了杰出的貢獻。

1) ‘花朵的受精’(‘Die Befruchtung der Blumen,’) 1873 年第 4 頁。他这样写道：‘Es ist merkwürdig, in wie zahlreichen Fällen Sprengel richtig erkannte, dass durch die Blüthenstaubmit Nothwendigkeit auf die Narben anderer Blüthen derselben Art übertragen wird, ohne auf die Vermuthung zu kommen, dass in dieser Wirkung der Nutzen des Insektenbesuches für die Pflanzen selbst gesucht werden müsse’。

2) ‘哲学彙報’(‘Philosophical Transactions’) 1799 年，第 202 頁。

3) 科魯特尔，‘Mém. de l'Acad. de St. Pétersbourg’，第三卷 1809 年(1811 年出版)，第 197 頁。在闡述薊葵科(Malvaceae)如何完善地适应于异花受精以后，他問道：‘An id aliquid in recessu habeat, quod hujuscemodi flores nunquam proprio suo pulvere, sed semper eo aliarum suea speciei impregnentur, merito quaeritur? Certe natura nil facit frustra.’ 赫伯特，‘石蒜科(Amaryllidaceae)，关于蔬菜杂交育种的一篇論文’，1837 年。

这件事时常萦绕在我脑海里，試驗异花受精的幼苗是否在某种程度上优越于自花受精的幼苗，这一定是很有意义的。但因为在动物里就没有一个人所知晓的例証，那是由最可能接近的一次近亲交配（即兄弟与姊妹的交配）所产生的世代中表現了任何有害的影响，我想这同一規律在植物里也是正确的；同时为了获得任何的結果，那末在許多連續世代中进行自花受精和异花受精必然要化費太多的时间。我應該回想到我們在植物里所見到的許多有利于异花受精奇异的适应性，它們一定不可能是为了获得很远的和很輕微的利益或为了避免很远的和很輕微的損害而产生的。此外，一个花朵受精于自己的花粉，比較一般雌雄同体动物（Bi-sexual animals）可能的交配是有着更为接近的型式；所以可以較早地預期到結果。

終于由于以下所述的情况，促使我进行了本書所記錄的許多試驗。为了断定有关于遺傳方面的某些問題，并沒有任何意識想到近亲的相互交配的效果，我把来自柳穿魚（*Linaria vulgaris*）同一株上的自花受精和异花受精的幼苗培育在两个相邻很大的苗床上。使我惊异的是当充分长成的时候，异花受精植株显然比自花受精的植株更高大而更健壮。蜂类川流不息地采訪柳穿魚的花朵，而把花粉相互传递着，但是如果昆虫被隔絕，花朵就只能生产極少的种子，所以我所用来产生幼苗的野生植株，在其先前世代必然都是杂交的。所以說两个苗床上植株的差异只是由于一次自花受精的行为，这似乎是难以置信的；同时我把这种結果归之于自花受精的种子没有完好的成熟，但未必所有的情况都是如此，或者这是由于其他偶然的和不易了解的原因。第二年我为了同一目的，曾在两个相邻的苗床上培育了自花受精和异花受精的香石竹（*Dianthus caryophyllus*）的幼苗。香石竹也像柳穿魚屬一样，如果昆虫被隔絕开来，它几乎是不孕的；同时我們也可以获得与上述相同的推論，就是我所用的母本必然是在每一先前世代，或者几乎是每一先前世代中都是杂交的。然而，自花受精的幼苗在高度和生长势上是显然比較异花受精幼苗为差。

我的注意力是被完全提起来了，因为我不能不再怀疑两个苗床上的差別是由于其中之一是杂交的后代，而另一个是自花受精的后代。因此，我几乎是随意地选择了两株別种植物，即沟酸浆（*Mimulus luteus*）和牵牛花（*Ipomoea purpurea*），它們当时正在溫室內开花；它們与柳穿魚屬和石竹屬不同，当昆虫隔絕时仍能高度的自花受孕。这两个物种的单一植株上有些花朵以自己花粉受精，而另一些花朵則以另一植株的花粉杂交；并且这两种植物都是用网罩保护来隔絕昆虫的。这样杂交和自花受精产生的种子被播种在同一花盆的两对边，各方面处理都相同；在植株完全长成时进行度量和比較。也正如柳穿魚屬和石竹屬一样，在这两个物种里异花受精的幼苗在高度

上及其他方面都显著較自花受精者占优势。所以我决定开始长期一系列的多种植物的試驗，这些試驗會連續进行在以后的十一年中；我們將可見到在絕大多數情况下，异花受精植株是胜于自花受精植株的。并且其中异花受精植株不能占胜的一些例外情况，也是可以解释的。

應該注意的是，为了簡捷起見，我曾称呼，以后也将繼續这样称呼、杂交的和自花受精的种子、幼苗或植株；这些名詞的含意，就是指它們是异花受精或自花受精花朵的产物。异花受精总是指用种子繁殖出来的，而不是用扦插或芽接繁殖出来的个别植株間的杂交。自花受精总是指这些花朵是用自己的花粉而受精的。

我的試驗是在下列情况下进行的。如果生产足量花朵的一个单株或二、三棵植株，放在张有网罩的架子下面，那末这个网罩一定要大到足够复盖着植株（当植株盆栽时，应連盆罩住）且不致使植株接触到它。后面的一点是重要的，因为假使花朵和网罩相接触，正如我所發現的，花朵会因蜂类而被杂交；并且当网罩潮湿时，花粉会受到損害。开始我曾使用网眼極細的“白棉布网”，但是以后我使用一种网眼直径十分之一吋的网子；由于經驗，我發現这种网子除了薊馬以外，可以有效地隔絕了所有的昆虫，但却沒有一种网子是能隔絕薊馬的。在这样保护下的許多植株上的一些花朵都被用其自己的花粉受精并記以符号；同时在同一植株上以等数的花朵用別一植株的花粉进行杂交并記以另一种符号。杂交的花朵从来不进行去雄，这样可以使得試驗材料尽量与植株在自然条件下借助于昆虫而受精發生的情况相似。所以可能有些花朵曾經被进行杂交，但却沒有这样受精成功，而后来进行了自花受精。但是这种以及其他某些錯誤的根源将会及时地予以討論。在一些少数的情况下，天然自花受精的物种，花朵在网內任它們自己受精；而在更少数的情况下，沒有用网复罩的植株任其由不断來訪的昆虫进行自由地受精。在我偶然改变我进行試驗的方法中，有某些很大的利益方面，也有某些不利之处；但在处理方法有所不同时，总在討論各物种的标题下予以这样的說明。

注意到收获前所采收的种子都已經徹底成熟。以后在大多数情况下都把异花受精和自花受精的种子放在一只玻璃杯內兩对边的湿沙上，两組間隔开，杯上盖以玻片；并且把杯子放在温暖房間的爐邊。这样我能够看到种子的發芽。有时一边的少數种子比另一边的任何种子更早發芽，那末那些种子便被刪去。但每当两边有一对种子同时發芽时，便把它們移植到一个花盆表面隔开的两对边。这样我进行移植，直到在許多花盆內的两对边各移植上年齡恰恰相同的成对的幼苗半打以至于 10 对或更多时为止。如两株幼苗中有一株有病，或者受到任何方面的損害，这些幼苗即被拔

起而抛弃，同时同一盆內对边的对手也就被拔掉。

因为有大量的种子放在沙上發芽，所以在成对植株选出以后，还有許多种子被留下来，这些留下的种子，有些已經在發芽状态，而另一些还没有；这些种子便稠密地播种在一个或二个比較大的花盆的两对边，或者有时播种在田間的两个长行里。在这种情况下，在盆中一边的异花受精植株間和在盆中另一边的自花受精植株間，以及同一盆內生长在競爭下的两組植株之間，进行着最严酷的生存競爭。大量的植株迅即死亡，在盆两边生存者最高的植株在到达其成长完全时测量其高度。在这样方式下处理的植株，都受到几乎和生长在自然情况下相同的条件，它們必須在一群競爭者之中进行競爭以至于成熟。

由于時間不足，在另一些时候，种子不放在湿沙上發芽，而把它們直接分別播种在花盆的两对边，至成长完全时，測量植株高度。但是这种方法的正确性較差些，因为有些时候一边的种子比另一边的种子發芽較快。然而对某些少数物种就必須要采用这种方法，因为某些种子在露光下就不能很好地發芽；虽然把放置种子的杯子放在室內爐邊的一面，而离开向东北面的两个窗戶有相当的距离¹⁾。

移植幼苗用和播种种子用的花盆的土壤曾經全面拌和，因而使土壤的組成很均匀。两边的植株經常在同时灌水，灌水量亦尽量使其相等；事实上即使不是这样做，水分也会非常均匀分布到盆的两对边的，因为这些盆是很小的。异花受精和自花受精植株用一个表面隔板在土面上隔开，隔板的方向是經常对着主要光綫照射的方向，这样两边上的植株获得相等的光照。我不相信能有比我所用上述方法栽植异花受精和自花受精幼苗还能使两組植株受到更为紧密相似的条件。

在比較两組植株时，单憑肉眼总是不可信的。在一般情况下，两对边植株的高度总是細致地度量，时常不止一次，而是在幼苗期有时在稍大的时候，以及最后在成长完全或几乎完全的时候。但是在有些情况下，由于時間不够，只有每对最高的一二植株进行度量，这些情况总是加以注明的。这种方法是不好的，是根本不常用的（除非在成对植株栽植后，用剩余下来的种子直播所产生的稠密植株利用这种方法），除非每边最高的植株似乎可以公正地代表两边植株的平均差异，否则是根本不用的。然而这种方法也有其很大的优点，因为有病的，偶然受到損害的，或者成熟不良的种子所产生的植株，可以从而淘汰了。在仅度量每边最高植株的时候，它們的平均高度当

1) 这种情形發生在罂粟花 (*Papaver tagum*) 和飞燕草 (*Delphinium consolida*) 最为明显，在一点红 (*Adonis aestivalis*) 和芒柄花 (*Ononis natrixissima*) 稍不明显。这四个物种的种子在沙土面上，虽然經過了几个星期，也很少有超过一二粒种子發芽的；但是同样这些种子放在盆里的土面上，并盖上一層薄沙，它們便迅速地大量發芽了。

然要超过同一边全部植株的平均高度。但是在由剩余种子培育出极其实密植株的情况下，其最高植株的平均高度要比成对种植的植株为低，因为它们受到极其实密的影响，生长在不良的条件之下。但是，我们为了比较异花受精和自花受精植株的目的，它们的绝对高度是没有意义的。

因为植株的度量是用一般的英国度量标准，以吋为单位，而一吋分为八等分，我认为并不值得把分数改算为小数。平均高度用一般简单的方法计算，将所有的记录相加再用植株数除总和；这里所得的结果用吋及小数表示之。因为不同物种生长高度不同，为了便于比较，我经常还用该物种异花受精植株的高度为 100，而以它作标准来计算自花受精植株的平均高度。至于由成对栽植以后剩余种子种植出来的密植株，其中只度量每边一些最高的植株，因此我认为把这些植株的平均数和成对植株的平均数分别列出，而使结果复杂化那是没有意义的，但是我把它全部的高度记录累加，从而求得一个平均数。

我很久就怀疑列出个别植株的高度记录是否有意义，但是最后我决定这样做了，因为从这里可以看出异花受精植株的优越性通常不是由于某一边二三株特别优良的植株，或者另一边少数不良的植株。虽然有些观察家用笼统的词句肯定个体间杂交的品种 (Intercrossed varieties) 的后代优越于任何一个亲本，但是没有提出精确度量的数字¹⁾；而我没有见到任何关于同一品种内植株异花受精及自花受精效果的观察。再者，这样的试验需要很长的时间——我的试验已经继续了八年——而它们也似乎不会马上再重复进行了。

因为只有少数的异花受精和自花受精植株进行度量，所以对我了解平均数的可靠程度是极其重要的。因而我就请教于在统计研究上很有经验的高尔登先生 (Mr. Galton)，请他检查我的一些度量记录表，总共七种，即牵牛花属 (*Ipomoea*)，毛地黄属 (*Digitalis*)，黄木犀草 (*Reseda lutea*) 茄菜属 (*Viola*) 苦菜属 (*Limnanthes*) 矮牵牛属 (*Petunia*) 及玉米属 (*Zea*)。我可以假定说，如果我随机调动一打或 20 个属于两个国家的人民来进行度量，从这样少数个体而对它们的平均高度即作出任何的论断，我认为那都是非常轻率的。但是这种情况和我的异花受精及自花受精植株是有些不同的，因为它们的年龄是完全相同的，它们从头至尾受到相同的条件，且是相同亲本的后代。当只有 2 至 6 对的植株进行度量时，其所得的结果显然只有很小的价值或没有价值，除非这些结果证实了或被其他物种在更大规模的试验中所证实。现在我将提出高

1) 这些报告的总结以及参考资料可以在我的‘家养下动植物的变异’书中第十七章，第二版，1815 年第二卷，第 109 页中找到。

登先生盛意为我所列出的七种度量表的报告。

“我细心地检查了植株的度量记录，并且用许多统计的方法找出代表几组植株的平均常数的可靠性的程度，所谓可靠数字就是在一般生长条件保持不变的情况下必然产生相同的结果。我所应用的主要方法用选择一个较短行的植株是很容易说明的，例如就玉米而言”。

玉米(幼小植株)(吋)

按达尔文先生 所记录的资料			按植株大小依次排列					
			单盆		单行			
直行 I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.	
第 I 盆	异花受精	自花受精	异花受精	自花受精	异花受精	自花受精	差数	
	23 ⁴ / ₈	17 ³ / ₈	23 ⁴ / ₈	20 ³ / ₈	23 ⁴ / ₈	20 ³ / ₈	-3 ¹ / ₈	
	12	20 ³ / ₈	21	20	23 ³ / ₈	20	-3 ² / ₈	
第 II 盆	21	20	12	17 ³ / ₈	23	20	-3	
	22	20	22	20	22 ¹ / ₈	18 ⁶ / ₈	-3 ⁴ / ₈	
	19 ¹ / ₈	18 ² / ₈	21 ¹ / ₈	18 ² / ₈	22	18 ⁶ / ₈	-3 ² / ₈	
第 III 盆	21 ⁴ / ₈	18 ² / ₈	19 ¹ / ₈	18 ³ / ₈	21 ⁵ / ₈	18	-3 ¹ / ₈	
	21 ¹ / ₈	18 ⁵ / ₈	23 ² / ₈	18 ⁸ / ₈	21	18	-3	
	20 ³ / ₈	15 ² / ₈	22 ¹ / ₈	18	21	17 ³ / ₈	-3 ⁸ / ₈	
第 IV 盆	18 ³ / ₈	16 ⁴ / ₈	21 ¹ / ₈	16 ⁴ / ₈	20 ³ / ₈	16 ⁴ / ₈	-3 ⁷ / ₈	
	21 ¹ / ₈	18	20 ³ / ₈	16 ² / ₈	19 ¹ / ₈	16 ² / ₈	-2 ⁷ / ₈	
	23 ³ / ₈	16 ² / ₈	18 ² / ₈	15 ² / ₈	18 ² / ₈	15 ⁴ / ₈	-2 ⁸ / ₈	
第 V 盆	21	18	23	18	12	15 ² / ₈	+3 ² / ₈	
	22 ¹ / ₈	12 ⁶ / ₈	22 ¹ / ₈	18		12 ⁶ / ₈	+0 ⁸ / ₈	
	23	15 ⁴ / ₈	21	15 ⁴ / ₈				
	12	18	12	12 ⁶ / ₈				

“我所得到的观察记录列于直行 II 及 III，在这里骤然看来，它们肯定是没有规律性的。但是一旦经过了根据数字大小顺序加以排列，例如直行 IV 和 V，情况便显著地改变了。我们现在可以看到，除了少数例外，在盆里异花受精一边最大的植株高于自花受精一边最大的植株，这边第二高的高于那边第二高的，第三高的高于第三高的等等。表里十五个事件中只有二个对这个规律是例外。所以我们可以很有信心地断言：在本试验进行的条件范围以内，异花受精植株组将经常地超过于自花受精植株组。”

其次考虑到这个超

过数值的估计。正如上表所列各组平均数间是如此地不相协调，要从这里获得相当正确的估计数值似乎是不可能。但是可以考虑到这样问题，盆与盆之间的差异是否不致于像其他条件影响植株生长那样同等的重要性。如果是这样，也只有在那种情况下才可以得出这个结论，即当所有异花受精植株或自花受精植株归并成一组时，那末这组资料将表现有统计上的规律性了。试验列置在第七和第八直行中讨论，在那里规律性是很明显的，使我们有信心认为平均数是完全可靠的。我曾经用比例尺来测绘度量记录，用一般方法加以修整，根据这些资料随手绘出一条曲线，但是这种修整对从原始记录所得出的平均数几乎没有改变。在本资料中以及几乎在其他所有的情况下，原始材料和修整资料平均数间的差异是在它们平均数值的 2% 以下。在这里存在有非常显著的一致性，在我检查七种植株的度量记录中，异花受精植株对自花受精植株高度的比例有五种材

盆号	异花受精	自花受精	差数
I.	18 ⁴ / ₈	19 ³ / ₈	+0 ³ / ₈
II.	20 ⁷ / ₈	19	-1 ⁷ / ₈
III.	21 ¹ / ₈	16 ⁷ / ₈	-4 ⁸ / ₈
IV.	19 ⁶ / ₈	16	-3 ⁶ / ₈

料变异幅度是很狭小的。玉米的比率数是 100:84，而在其他植物比率数变异于 100:76 以及 100:86 之间”。

“变异量的测定（用术语所称的‘或差’（‘Probable error’）来度量）是比平均数的测定较为细致的课题，经过几次尝试以后，我怀疑从这样少量的观察中能否导引出有用的结论。为了能够作出公正的结论，我们应该在每种情况下至少有 50 株的度量记录。但是有一种事实，在大多数情况下变异量的表现都是很显著的，虽然在玉米中不是这样，那就是当异花受精植株中更普遍地成长完全时，而在较多数的自花受精植株里却包括着非常少量的样本”。

“对行里栽植的少数最高植株进行度量，而其每行包括有很多的植株，这些组群的资料很显然表现异花受精植株在高度上超过于自花受精植株，但是从这些数字不能推论出它们任何个别的平均数值。事实是这样的，如果某一数列已经知道是服从于机误差律（the law of error）或其他任何规律，并且知道了数列里包含的个体数，那末我们从已知的片断资料就可以重建其整个的数列。但是在现在的材料里我未找出这样一个适用的方法。由于每行株数所引起的疑难是次要的；真正的困难是在于我们不了解这一数列所遵循的真正规律。在盆里栽植的试验材料不能帮助我们断定其规律，因为观察的数目太少了，不能够使我们得出比该数列中项（middle terms）更多的知识，使它们还保持任何程度的正确性，而我们目下所考虑到的是关于数列上的一种极端数字。这里还有其他的特殊困难问题，那些不须再讨论了，因为上面所述的困难是主要的障碍”。

高登先生同时为我送来他从这些记录中所做出的图示，这些图示显然形成十分整匀的曲线。他对玉米属和芥菜属注上“很好”的字样。他又应用了比我所用的更正确的方法计算异花受精和自花受精植株的平均高度，他的方法就是把少数组度量高度时已经死亡的植株根据统计规律估计其高度，而把它们包括在计算平均数里；而我的方法只是把生存植株的高度相加而除以总株数。我们计算结果的差异，从一方面看是极其令人满意的，因为高登先生推算出来的结果，除了一个例外我们所得结果是相等的，其余自花受精植株的高度都比我们所得的结果为低；这个事实表示在任何情况下，我没有夸大异花受精植株对自花受精植株的优越性。

在记录了异花受精和自花受精植株的高度以后，有时把它们在靠近地面处予以收割，并取二者等数的植株秤其重量。这种比较的方法能提供出非常明显的结果，我为我以往比较经常地应用这种方法而感到幸运。最后还时常作出关于异花受精和自花受精的种子发芽速度一些显著的差异——关于从那些种子所长成的植株的开花相对时期——以及关于它们生产力（Productiveness）的记录，生产力就是指它们所生产的果穗数以及每个果穗所含的种子平均数。

* * *

当我开始我的试验时，我并没有打算去栽植异花受精和自花受精植株更多的世代；但是当第一代植株开花时，我立刻想到我将再种植一代，并以下列方式处置之。在一株或几株自花受精植株上的一些花朵曾再给予自花受精；同时在一株或几株异