

THE EFFECTS  
OF  
CROSS AND SELF FERTILISATION  
IN THE  
VEGETABLE KINGDOM.

BY CHARLES <sup>Robert</sup> DARWIN, M.A., F.R.S.,  
ETC.

LONDON:  
JOHN MURRAY, ALBEMARLE STREET.  
1876.

*The right of Translation is reserved.*

Die Wirkungen  
der  
**Kreuz- und Selbst-Befruchtung**  
im  
**Pflanzenreich**

von  
**Charles Darwin.**

---

Aus dem Englischen übersetzt  
von  
**J. Victor Carus.**



**STUTTGART.**  
E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung (E. Koch).  
1877.

THE  
EFFECTS  
OF  
CROSS AND SELF-FERTILISATION.

---

CHAPTER I.

INTRODUCTORY REMARKS.

Various means which favour or determine the cross-fertilisation of plants—Benefits derived from cross-fertilisation—Self-fertilisation favourable to the propagation of the species—Brief history of the subject—Object of the experiments, and the manner in which they were tried—Statistical value of the measurements—The experiments carried on during several successive generations—Nature of the relationship of the plants in the later generations—Uniformity of the conditions to which the plants were subjected—Some apparent and some real causes of error—Amount of pollen employed—Arrangement of the work—Importance of the conclusions.

THERE is weighty and abundant evidence that the flowers of most kinds of plants are constructed so as to be occasionally or habitually cross-fertilised by pollen from another flower, produced either by the same plant, or generally, as we shall hereafter see reason to believe, by a distinct plant. Cross-fertilisation is sometimes ensured by the sexes being separated, and in a large number of cases by the pollen and stigma of the same flower being matured at different times. Such plants are called dichogamous, and have been divided into two sub-classes: proterandrous species,

# Erstes Capitel.

## Einleitende Bemerkungen.

Verschiedene Mittel, welche die Befruchtung durch Kreuzung bei Pflanzen begünstigen oder bestimmen. — Aus einer kreuzweisen Befruchtung herrührende Vortheile. — Selbstbefruchtung der Fortpflanzung der Species günstig. — Kurze Geschichte des Gegenstandes. — Zweck der Versuche und die Art und Weise, in welcher sie angestellt wurden. — Statistischer Werth der Messungen. — Die Versuche während mehrerer aufeinander folgender Generationen fortgeführt. — Natur der Verwandtschaft der Pflanzen in den späteren Generationen. — Gleichförmigkeit der Bedingungen, denen die Pflanzen ausgesetzt wurden. — Einige scheinbare und einige wirkliche Fehlerquellen. — Menge des benutzten Pollens. — Anordnung des Werkes. — Bedeutung der Schlussfolgerungen.

Es finden sich gewichtige und sehr zahlreiche Beweise dafür, dass die Blüthen der meisten Pflanzenarten so gebaut sind, dass sie gelegentlich oder gewöhnlich durch Kreuzung von dem Pollen einer andern Blüthe befruchtet werden, welche entweder von derselben Pflanze oder meist, zu welcher Annahme wir später noch Gründe finden werden, von einer verschiedenen Pflanze hervorgebracht wird. Befruchtung durch Kreuzung wird zuweilen dadurch sicher gestellt, dass die Geschlechter getrennt sind, und bei einer groszen Zahl von Fällen dadurch, dass der Pollen und die Narbe einer und derselben Blüthe zu verschiedenen Zeiten reif wird. Derartige Pflanzen werden dichogame genannt und sind in zwei Unterklassen vertheilt worden: proterandre Species, bei denen der Pollen vor dem Stigma reift, und protogyne Species, bei denen das Gegentheil eintritt; diese letztere Form der Dichogamie ist nicht nahezu so häufig wie die andere. Wechselseitige Befruchtung wird auch in vielen Fällen durch mechanische Vorrichtungen von wunderbarer Schönheit sichergestellt, welche die Befruchtung der Blüthen durch ihren eigenen Pollen verhindern. Es gibt eine kleine Klasse von Pflanzen, welche ich dimorphe und trimorphe genannt habe, welchen

in which the pollen is mature before the stigma, and proterogynous species, in which the reverse occurs; this latter form of dichogamy not being nearly so common as the other. Cross-fertilisation is also ensured, in many cases, by mechanical contrivances of wonderful beauty, preventing the impregnation of the flowers by their own pollen. There is a small class of plants, which I have called dimorphic and trimorphic, but to which Hildebrand has given the more appropriate name of heterostyled; this class consists of plants presenting two or three distinct forms, adapted for reciprocal fertilisation, so that, like plants with separate sexes, they can hardly fail to be intercrossed in each generation. The male and female organs of some flowers are irritable, and the insects which touch them get dusted with pollen, which is thus transported to other flowers. Again, there is a class, in which the ovules absolutely refuse to be fertilised by pollen from the same plant, but can be fertilised by pollen from any other individual of the same species. There are also very many species which are partially sterile with their own pollen. Lastly, there is a large class in which the flowers present no apparent obstacle of any kind to self-fertilisation, nevertheless these plants are frequently intercrossed, owing to the prepotency of pollen from another individual or variety over the plant's own pollen.

As plants are adapted by such diversified and effective means for cross-fertilisation, it might have been inferred from this fact alone that they derived some great advantage from the process; and it is the object of the present work to show the nature and importance of the benefits thus derived. There are, however, some exceptions to the rule of plants being constructed so as to allow of or to favour cross-fertilisation, for some

aber HILDEBRAND den passenderen Namen der Heterostylen gegeben hat; diese Klasse besteht aus Pflanzen, welche zwei oder drei verschiedene Formen darbieten, die einer wechselseitigen Befruchtung angepasst sind; so dasz sie, gleich Pflanzen mit getrennten Geschlechtern, kaum anders in jeder Generation befruchtet werden können als durch Kreuzung. Die männlichen und weiblichen Organe mancher Blüthen sind reizbar und die Insecten, welche dieselben berühren, werden mit Pollen bestäubt, welcher in dieser Weise nach anderen Blüthen hingeschafft wird. Ferner gibt es eine Klasse, in welcher die Eichen einer Befruchtung durch Pollen von der nämlichen Pflanze absolut widerstehen, aber durch Pollen von einem anderen Individuum der nämlichen Species befruchtet werden können. Es gibt auch sehr viele Species, welche mit ihrem eigenen Pollen theilweise steril sind. Endlich gibt es eine grosse Klasse, bei welcher die Blüthen zwar augenscheinlich kein Hindernis irgend welcher Art einer Selbstbefruchtung entgegenstellen; aber nichtsdestoweniger werden diese Pflanzen häufig gekreuzt und zwar in Folge des Überwiegens des Pollens von einem anderen Individuum, oder einer anderen Varietät, über den eigenen Pollen der Pflanze.

Da Pflanzen durch solche verschiedenartige und wirksame Mittel einer Befruchtung durch Kreuzung angepasst sind, so dürfte man schon aus dieser Thatsache allein schlieszen, dasz ihnen irgend ein bedeutender Vortheil aus diesem Vorgange erwüchse, und es ist der Zweck des vorliegenden Werkes, die Natur und Bedeutung der hieraus abgeleiteten Vortheile nachzuweisen. Indessen gibt es einige Ausnahmen von der Regel, dasz Pflanzen so gebaut sind, dasz sie eine Befruchtung durch Kreuzung gestatten oder begünstigen; denn einige wenige Pflanzen scheinen ausnahmslos selbst-befruchtet zu werden; doch behalten selbst diese Spuren eines Zustandes, dasz sie früher für eine Befruchtung durch Kreuzung eingerichtet gewesen sind. Diese Ausnahmen dürfen uns an der Wahrheit der obigen Regel nicht zweifeln lassen, ebensowenig wie die Existenz einiger weniger Pflanzen, welche Blüthen hervorbringen und doch niemals Samen ansetzen, uns daran zweifeln lässt, dasz die Blüthen zum Hervorbringen von Samen und zur Fortpflanzung der Species angepasst sind.

Wir müssen beständig die augenfällige Thatsache im Auge behalten, dasz die Erzeugung von Samen der hauptsächliche Zweck des Befruchtungsactes ist und dasz dieser Zweck von Zwitterpflanzen mit unvergleichlich grösserer Sicherheit durch Selbstbefruchtung erreicht wer-

few plants seem to be invariably self-fertilised; yet even these retain traces of having been formerly adapted for cross-fertilisation. These exceptions need not make us doubt the truth of the above rule, any more than the existence of some few plants which produce flowers, and yet never set seed, should make us doubt that flowers are adapted for the production of seed and the propagation of the species.

We should always keep in mind the obvious fact that the production of seed is the chief end of the act of fertilisation; and that this end can be gained by hermaphrodite plants with incomparably greater certainty by self-fertilisation, than by the union of the sexual elements belonging to two distinct flowers or plants. Yet it is as unmistakably plain that innumerable flowers are adapted for cross-fertilisation, as that the teeth and talons of a carnivorous animal are adapted for catching prey; or that the plumes, wings, and hooks of a seed are adapted for its dissemination. Flowers, therefore, are constructed so as to gain two objects which are, to a certain extent, antagonistic, and this explains many apparent anomalies in their structure. The close proximity of the anthers to the stigma in a multitude of species favours, and often leads, to self-fertilisation; but this end could have been gained far more safely if the flowers had been completely closed, for then the pollen would not have been injured by the rain or devoured by insects, as often happens. Moreover, in this case, a very small quantity of pollen would have been sufficient for fertilisation, instead of millions of grains being produced. But the openness of the flower and the production of a great and apparently wasteful amount of pollen are necessary for cross-fertilisation. These remarks are well illustrated by the plants called cleistogene, which bear on the

den kann, als durch die Vereinigung der, zwei bestimmten Blüthen oder Pflanzen angehörigen Sexualelemente. Und doch ist es eben so unverkennbar deutlich, dass zahllose Blüthen für eine Befruchtung durch Kreuzung angepasst sind, wie dasz die Zähne und Krallen eines fleischfressenden Thieres zum Ergreifen von Beute eingerichtet sind, oder dasz die Befiederung, Flügel und Haken eines Samens zu dessen Verbreitung eingerichtet sind. Es sind daher Blüthen so gebaut, dasz sie zwei Zwecke erreichen, welche in gewisser Ausdehnung antagonistisch sind, und dies erklärt viele augenscheinliche Anomalien in ihrem Bau. Die dichte Nähe der Antheren an der Narbe bei einer Menge von Species begünstigt Selbstbefruchtung und führt häufig zu derselben; dieser Zweck hätte aber viel sicherer erreicht werden können, wenn die Blüthen vollständig geschlossen worden wären, denn dann hätte der Pollen nicht vom Regen beschädigt oder von Insecten verzehrt werden können, wie es häufig geschieht. Überdies würde in diesem Falle eine sehr geringe Menge von Pollen für die Befruchtung hinreichend gewesen sein, statt dasz Millionen von Körnern producirt würden. Das Offensein der Blüthe und die Erzeugung einer groszen, augenscheinlich verschwenderischen Menge von Pollen sind aber für eine Kreuzbefruchtung nothwendig. Diese Bemerkungen erhalten durch die Pflanzen, welche cleistogene genannt werden, eine gute Erläuterung; sie tragen an demselben Stamme zwei Arten von Blüthen. Die Blüthen der einen Art sind minutiös und vollständig geschlossen, so dasz sie unmöglich gekreuzt werden können; sie sind aber auszerordentlich fruchtbar, obgleich sie eine äusserst unbedeutende Menge von Pollen produciren. Die Blüthen der anderen Art bringen vielen Pollen hervor und sind offen, und diese können durch Kreuzung befruchtet werden und werden es auch häufig. HERMANN MÜLLER hat auch die merkwürdige Entdeckung gemacht, dass es Pflanzen gibt, welche unter zwei Formen existiren; das heiszt, sie erzeugen auf verschiedenen Stämmen zwei Arten hermaphroditer Blüthen. Die eine Form trägt kleine zur Selbstbefruchtung eingerichtete Blüthen, während die andere grosze und viel mehr in die Augen fallende Blüthen trägt, die offenbar zur Kreuzbefruchtung durch Insectenhülfe eingerichtet sind.

Die Anpassung der Blüthen zu einer Kreuzbefruchtung ist ein Gegenstand, welcher mich in den letzten siebenunddreiszig Jahren interessirt hat, und ich habe eine grosze Masse von Beobachtungen ge-



same stock two kinds of flowers. The flowers of the one kind are minute and completely closed, so that they cannot possibly be crossed; but they are abundantly fertile, although producing an extremely small quantity of pollen. The flowers of the other kind produce much pollen and are open; and these can be, and often are, cross-fertilised. Hermann Müller has also made the remarkable discovery that there are some plants which exist under two forms; that is, produce on distinct stocks two kinds of hermaphrodite flowers. The one form bears small flowers constructed for self-fertilisation; whilst the other bears larger and much more conspicuous flowers plainly constructed for cross-fertilisation by the aid of insects; and without their aid these produce no seed.

The adaptation of flowers for cross-fertilisation is a subject which has interested me for the last thirty-seven years, and I have collected a large mass of observations, but these are now rendered superfluous by the many excellent works which have been lately published. In the year 1857 I wrote\* a short paper on the fertilisation of the kidney bean; and in 1862 my work 'On the Contrivances by which British and Foreign Orchids are Fertilised by Insects' appeared. It seemed to me a better plan to work out one group of plants as carefully as I could, rather than to publish many miscellaneous and imperfect observations. My present work is the complement of that on Orchids, in which it was shown how admirably these plants are constructed so as to permit of, or to favour, or to necessitate cross-fertilisation. The adaptations

---

\* 'Gardeners' Chronicle,' 1857, p. 725, and 1858, pp. 824 and 844.

'Annals and Mag. of Nat. Hist.' 3rd series, vol. ii. 1858, p. 462.

sammelt, welche aber jetzt durch die vielen ausgezeichneten Werke, welche neuerdings erschienen sind, überflüssig gemacht worden sind. Im Jahre 1857 schrieb ich<sup>1</sup> einen kurzen Aufsatz über die Befruchtung der Schwertbohne und im Jahre 1862 erschien mein Werk über die Einrichtungen zur Befruchtung britischer und ausländischer Orchideen durch Insecten. Es schien mir der Plan besser zu sein, eine Pflanzengruppe so sorgfältig wie ich nur konnte durchzuarbeiten, als viele verschiedenartige und unvollkommene Beobachtungen zu veröffentlichen. Das vorliegende Buch ist die Ergänzung desjenigen über die Orchideen, in welchem gezeigt wurde, wie bewunderungswürdig jene Pflanzen so eingerichtet sind, dass sie eine Kreuzbefruchtung gestatten, oder begünstigen, oder mit Nothwendigkeit erfordern. Die Einrichtungen zur Kreuzbefruchtung sind bei den Orchideen vielleicht augenfälliger als in irgend einer andern Pflanzengruppe; es ist aber ein Irrthum, von ihnen als von einem Ausnahmefall zu sprechen, wie es manche Schriftsteller gethan haben. Die hebelartige Wirkung der Staubfäden von *Salvia* (wie sie HILDEBRAND, Dr. W. OGLE und Andere beschrieben haben), durch welche die Antheren niedergedrückt und an den Rücken der Bienen gerieben werden, bietet eine so vollkommene Structur dar, wie bei irgend einer Orchidee zu finden ist. Schmetterlingsblüthen, wie sie von verschiedenen Autoren (z. B. von T. H. FARRER) beschrieben worden sind, bieten unzählige merkwürdige Einrichtungen zur Kreuzbefruchtung dar. Die *Posoqueria fragrans* (eine Rubiacee) ist genau so wunderbar wie die wunderbarste Orchidee. Die Staubfäden sind, der Angabe FRITZ MÜLLER'S<sup>2</sup> zufolge, reizbar, so dass, sobald ein Schmetterling eine Blüthe besucht, die Antheren explodiren und das Insect mit Pollen bedecken; eines der Filamente, welches breiter als die übrigen ist, bewegt sich dann und verschlieszt die Blüthe für ungefähr 12 Stunden, nach welcher Zeit es seine ursprüngliche Stellung wieder einnimmt. In Folge dessen kann die Narbe durch Pollen von derselben Blüthe nicht befruchtet werden, sondern nur durch den von einem Schmetterling aus irgend einer andern Blüthe gebrachten. Es könnten noch in endloser Reihe andre wunderschöne Einrichtungen zu diesem nämlichen Zwecke aufgezählt werden.

Lange ehe ich meine Aufmerksamkeit auf die Befruchtung der

<sup>1</sup> Gardener's Chronicle, 1857, p. 725, und 1858, p. 828. Annals and Magaz. of Natur. Hist., 3. Series, Vol. II. 1858, p. 462.

<sup>2</sup> Botanische Zeitung, 1866, p. 129,

for cross-fertilisation are perhaps more obvious in the Orchideæ than in any other group of plants, but it is an error to speak of them, as some authors have done, as an exceptional case. The lever-like action of the stamens of *Salvia* (described by Hildebrand, Dr. W. Ogle, and others), by which the anthers are depressed and rubbed on the backs of bees, shows a perfect structure as can be found in any orchid. Papilionaceous flowers, as described by various authors—for instance, by Mr. T. H. Farrer—offer innumerable curious adaptations for cross-fertilisation. The case of *Posoqueria fragrans* (one of the Rubiaceæ), is as wonderful as that of the most wonderful orchid. The stamens, according to Fritz Müller,\* are irritable, so that as soon as a moth visits a flower, the anthers explode and cover the insect with pollen; one of the filaments which is broader than the others then moves and closes the flower for about twelve hours, after which time it resumes its original position. Thus the stigma cannot be fertilised by pollen from the same flower, but only by that brought by a moth from some other flower. Endless other beautiful contrivances for this same purpose could be specified.

Long before I had attended to the fertilisation of flowers, a remarkable book appeared in 1793 in Germany, 'Das Entdeckte Geheimniss der Natur,' by C. K. Sprengel, in which he clearly proved by innumerable observations, how essential a part insects play in the fertilisation of many plants. But he was in advance of his age, and his discoveries were for a long time neglected. Since the appearance of my book on Orchids, many excellent works on the fertilisation of flowers, such as those by Hildebrand, Delpino, Axell,

---

\* 'Botanische Zeitung,' 1866, p. 129.

Blüthen zu richten begonnen hatte, war in Deutschland 1793 ein merkwürdiges Buch „Das entdeckte Geheimnis der Natur“ von C. K. SPRENGEL erschienen, in welchem er durch unzählige Beobachtungen deutlich nachwies, eine wie wesentliche Rolle die Insecten bei der Befruchtung vieler Pflanzen spielen. Er war aber seiner Zeit vorausgeeilt und seine Entdeckungen wurden lange Zeit hindurch vernachlässigt. Seit dem Erscheinen meines Buches über Orchideen sind viele ausgezeichnete Werke über die Befruchtung der Blüthen veröffentlicht worden, so diejenigen von HILDEBRAND, DELPINO, AXELL und HERMANN MÜLLER<sup>3</sup>, ausserdem noch zahlreiche kürzere Aufsätze. Eine Liste derselben würde mehrere Seiten anfüllen; doch ist hier nicht der Ort ihre Titel anzuführen, da wir es hier nicht mit den Mitteln, sondern mit den Resultaten der Kreuzbefruchtung zu thun haben. Niemand, welcher sich für den Mechanismus, durch welchen die Natur ihre Zwecke erreicht, interessirt, kann diese Bücher und Abhandlungen ohne das allerlebhafteste Interesse lesen.

Nach meinen eigenen Beobachtungen über Pflanzen, welche in einer gewissen Ausdehnung durch die Erfahrungen von Thierzüchtern geleitet wurden, gewann ich schon vor vielen Jahren die Überzeugung, dasz es ein allgemeines Naturgesetz sei, dasz Blüthen dazu eingerichtet sind, wenigstens gelegentlich vom Pollen einer verschiedenen Pflanze gekreuzt zu werden. SPRENGEL sah zu Zeiten dies Gesetz schon voraus, aber nur theilweise, denn es geht aus seiner Schrift nicht hervor, dasz er erkannt hätte, dasz in der Wirksamkeit irgend welche Verschiedenheit zwischen dem Pollen von der nämlichen Pflanze

---

<sup>3</sup> Sir John Lubbock hat eine interessante Zusammenfassung des ganzen Gegenstandes in seinen „British Wild Flowers considered in relation to Insects, 1875“ gegeben (deutsch von Passow: Blumen und Insecten in ihrer Wechselbeziehung. Berlin, 1877). Hermann Müller's Buch: „Die Befruchtung der Blumen durch Insecten“, Leipzig 1873, enthält eine ungeheure Zahl originaler Beobachtungen und Verallgemeinerungen. Es ist überdies unschätzbar als ein Repertorium mit Verweisungen auf beinahe Alles, was über den Gegenstand veröffentlicht worden ist. Sein Buch weicht von denen aller Übrigen darin ab, dasz es speciell aufzählt, welche Insecten-Arten, soviel bekannt ist, die Blüthen jeder Species besuchen. Er eröffnet auch noch einen neuen Gesichtspunkt dadurch, dasz er zeigt, wie die Blüthen nicht allein ihres eigenen Besten wegen für den Besuch gewisser Insecten angepasst sind, sondern wie auch die Insecten selbst ausgezeichnet dazu angepasst sind, Nectar oder Pollen aus gewissen Blüthen sich zu verschaffen. Der Werth von H. Müller's Buch kann kaum überschätzt werden. Severin Axell's Werk ist schwedisch geschrieben, so dasz ich nicht im Stande war, es zu lesen.

and Hermann Müller,\* and numerous shorter papers, have been published. A list would occupy several pages, and this is not the proper place to give their titles, as we are not here concerned with the means, but with the results of cross-fertilisation. No one who feels interest in the mechanism by which nature effects her ends, can read these books and memoirs without the most lively interest.

From my own observations on plants, guided to a certain extent by the experience of the breeders of animals, I became convinced many years ago that it is a general law of nature that flowers are adapted to be crossed, at least occasionally, by pollen from a distinct plant. Sprengel at times foresaw this law, but only partially, for it does not appear that he was aware that there was any difference in power between pollen from the same plant and from a distinct plant. In the introduction to his book (p. 4) he says, as the sexes are separated in so many flowers, and as so many other flowers are dichogamous, "it appears that nature has not willed that any one flower should be fertilised by its own pollen." Nevertheless, he was far from keeping this conclusion always before his mind, or he did not

---

\* Sir John Lubbock has given an interesting summary of the whole subject in his 'British Wild Flowers considered in relation to Insects,' 1875. Hermann Müller's work 'Die Befruchtung der Blumen durch Insekten,' 1873, contains an immense number of original observations and generalisations. It is, moreover, invaluable as a repertory with references to almost everything which has been published on the subject. His work differs from that of all others in specifying what kinds of insects, as far as

known, visit the flowers of each species. He likewise enters on new ground, by showing not only that flowers are adapted for their own good to the visits of certain insects; but that the insects themselves are excellently adapted for procuring nectar or pollen from certain flowers. The value of H. Müller's work can hardly be over-estimated, and it is much to be desired that it should be translated into English. Severin Axell's work is written in Swedish, so that I have not been able to read it.

und dem von einer anderen Pflanze bestünde. In der Einleitung zu seinem Buch (pag. 4) sagt er, da die Geschlechter in so vielen Blüten getrennt und so viele andere Blüten dichogam sind, so „scheint es als habe die Natur nicht gewollt, dass irgend eine Pflanze von ihrem eigenen Pollen befruchtet werde“. Nichtsdestoweniger war er weit davon entfernt, diese Folgerung beständig sich gegenwärtig zu halten, oder er erkannte nicht ihre vollständige Bedeutung, wie Jeder erkennen wird, welcher seine Beobachtungen sorgfältig liest; und in Folge dessen misverstand er die Bedeutung verschiedener Structureigenthümlichkeiten. Seine Entdeckungen sind aber so zahlreich, dass er einen geringen Tadel ganz wohl vertragen kann. Ein äusserst fähiger Beurtheiler, H. MÜLLER, sagt gleichfalls<sup>4</sup>: „es ist merkwürdig, in wie zahlreichen Fällen SPRENGEL richtig erkannte, dass durch die besuchenden Insecten der Blütenstaub mit Nothwendigkeit auf die Narben anderer Blüten derselben Art übertragen wird, ohne auf die Vermuthung zu kommen, dass in dieser Wirkung der Nutzen des Insectenbesuches für die Pflanzen selbst gesucht werden müsse“.

ANDREW KNIGHT erkannte die Wahrheit viel deutlicher; denn er bemerkt<sup>5</sup>: „Die Natur beabsichtigte, dass eine geschlechtliche Vermischung zwischen benachbarten Pflanzen einer und der nämlichen Species stattfinden sollte.“ Nachdem er die verschiedenartigen Mittel, durch welche Pollen von Blüthe zu Blüthe transportirt wird, soweit sie damals unvollständig bekannt waren, erwähnt hat, fügt er hinzu: „Die Natur hat noch etwas Weiteres in Absicht, als dass ihre eigenen, besondern Männchen jede Blüthe befruchten sollen.“ Im Jahre 1811 wies KÖLREUTER deutlich auf dasselbe Gesetz hin, wie es später noch ein berühmter Bastardzüchter von Pflanzen, HERBERT, gethan hat<sup>6</sup>. Aber auf keinen dieser ausgezeichneten Beobachter scheint die Wahrheit und Allgemeinheit dieses Gesetzes einen hinreichend tiefen Eindruck gemacht zu haben, um dasselbe nachdrücklich hervorzuheben und die Überzeugung davon auf Andere zu übertragen.

<sup>4</sup> Die Befruchtung der Blumen, 1873, p. 4.

<sup>5</sup> Philosophical Transactions, 1799, p. 202.

<sup>6</sup> Kölreuter, Mém. de l'Acad. de St. Pétersbourg. Tom. III. 1809 (erschienen 1811), p. 197. Nachdem er gezeigt hat, wie gut die Malvaceen für die Kreuzbefruchtung eingerichtet sind, fragt er: „An id aliquid in recessu habeat, quod hujuscemodi flores numquam proprio suo pulvere, sed semper eo aliarum suae speciei impregnentur, merito quaeritur?“ Herbert, Amaryllidaceae, with a Treatise on Cross-bred Vegetables, 1837.

see its full importance, as may be perceived by anyone who will read his observations carefully; and he consequently mistook the meaning of various structures. But his discoveries are so numerous and his work so excellent, that he can well afford to bear a small amount of blame. A most capable judge, H. Müller, likewise says :\* “ It is remarkable in how very many cases Sprengel rightly perceived that pollen is necessarily transported to the stigmas of other flowers of the same species by the insects which visit them, and yet did not imagine that this transportation was of any service to the plants themselves.”

Andrew Knight saw the truth much more clearly, for he remarks,† “ Nature intended that a sexual intercourse should take place between neighbouring plants of the same species.” After alluding to the various means by which pollen is transported from flower to flower, as far as was then imperfectly known, he adds, “ Nature has something more in view than that its own proper males should fecundate each blossom.” In 1811 Kölreuter plainly hinted at the same law, as did afterwards another famous hybridiser of plants, Herbert.‡ But none of these distinguished observers appear, to have been sufficiently impressed with the

\* ‘Die Befruchtung der Blumen,’ 1873, p. 4. His words are : “ Es ist merkwürdig, in wie zahlreichen Fällen Sprengel richtig erkannte, dass durch die Besuchenden Insekten der Blütenstaub mit Nothwendigkeit auf die Narben anderer Blüten 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.”

† ‘Philosophical Transactions,’ 1799, p. 202.

‡ Kölreuter, ‘Mém. de l’Acad. de St. Pétersbourg,’ tom. iii. 1809 (published 1811), p. 197. After showing how well the Malvaceæ are adapted for cross-fertilisation, he asks, “ An id aliquid in recessu habeat, quod hujuscemodi flores nunquam proprio suo pulvere, sed semper eo aliarum suæ speciei impregnentur, merito quaeritur? Certe natura nil facit frustra.” Herbert, ‘Amaryllidaceæ, with a Treatise on Cross-bred Vegetables,’ 1837.

1862 faszte ich meine Beobachtungen über Orchideen damit zusammen, dasz ich sagte: „die Natur schreckt vor beständiger Selbstbefruchtung zurück.“ Wenn das Wort beständig fortgelassen worden wäre, würde der Ausdruck falsch gewesen sein. Wie er da steht, halte ich ihn für richtig, wenn schon vielleicht etwas zu stark ausgedrückt, und ich sollte vielleicht den selbstverständlichen Zusatz hinzugefügt haben, dasz die Fortpflanzung der Species von allerhöchster Bedeutung ist, mag dieselbe durch Selbstbefruchtung oder durch Kreuzbefruchtung oder ungeschlechtlich durch Knospen, Ausläufer u. s. w. bewirkt werden. HERMANN MÜLLER hat der Sache einen ausgezeichneten Dienst dadurch geleistet, dasz er diesen letzteren Punkt betont hat.

Es war mir häufig der Gedanke gekommen, dasz es räthlich sein würde zu untersuchen, ob Sämlinge von in Kreuzung befruchteten Blüthen in irgend welcher Weise den aus selbstbefruchteten Blüthen gezogenen überlegen sind. Da aber von den Thieren kein Beispiel bekannt war, dass in einer einzelnen Generation irgend ein Nachtheil aus der möglichst engen Inzucht hervorgehe, so glaubte ich, dasz dieselbe Regel auch für Pflanzen gelten würde, und dasz es mit Aufopferung von gar zu viel Zeit nothwendig sein würde, Pflanzen während mehrerer aufeinanderfolgender Generationen selbst zu befruchten und zu kreuzen, um zu irgend einem Resultat zu gelangen. Ich hätte bedenken sollen, dasz derartige fein ausgearbeitete Vorrichtungen zur Begünstigung einer Kreuzbefruchtung, wie wir sie bei unzähligen Pflanzen sehen, nicht zu dem Zwecke erlangt worden sein werden, einen entfernt liegenden und unbedeutenden Vortheil zu erreichen oder einen entfernt liegenden und unbedeutenden Nachtheil zu vermeiden. Überdies entspricht die Befruchtung einer Blüthe durch ihren eigenen Pollen einer noch engeren Form von Inzucht als es bei gewöhnlichen getrennt geschlechtlichen Thieren möglich ist, so dasz ein früher eintretendes Resultat hätte erwartet werden können.

Ich wurde zuletzt durch den folgenden Umstand darauf geführt, die in dem vorliegenden Bande mitgetheilten Experimente anzustellen. Um gewisse Punkte in Bezug auf Vererbung zu ermitteln und ohne irgend wie an die Wirkung naher Inzucht zu denken, zog ich dicht bei einander zwei grosze Beete von selbstbefruchteten und gekreuzten Sämlingen aus der nämlichen Pflanze von *Linaria vulgaris*. Zu meiner Überraschung ergaben sich die gekreuzten Pflanzen, als sie voll-



truth and generality of the law, so as to insist on it and impress their belief on others.

In 1862 I summed up my observations on Orchids by saying that nature "abhors perpetual self-fertilisation." If the word perpetual had been omitted, the aphorism would have been false. As it stands, I believe that it is true, though perhaps rather too strongly expressed; and I should have added the self-evident proposition that the propagation of the species, whether by self-fertilisation or by cross-fertilisation, or asexually by buds, stolons, &c. is of paramount importance. Hermann Müller has done excellent service by insisting repeatedly on this latter point.

It often occurred to me that it would be advisable to try whether seedlings from cross-fertilised flowers were in any way superior to those from self-fertilised flowers. But as no instance was known with animals of any evil appearing in a single generation from the closest possible interbreeding, that is between brothers and sisters, I thought that the same rule would hold good with plants; and that it would be necessary at the sacrifice of too much time to self-fertilise and intercross plants during several successive generations, in order to arrive at any result. I ought to have reflected that such elaborate provisions favouring cross-fertilisation, as we see in innumerable plants, would not have been acquired for the sake of gaining a distant and slight advantage, or of avoiding a distant and slight evil. Moreover, the fertilisation of a flower by its own pollen corresponds to a closer form of interbreeding than is possible with ordinary bi-sexual animals; so that an earlier result might have been expected.

I was at last led to make the experiments recorded in the present volume from the following circumstance.

ständig erwachsen waren, offenbar grösser und lebenskräftiger als die selbstbefruchteten. Es besuchen nun unaufhörlich Bienen die Blüten dieser *Linaria* und tragen Pollen von einer zur andern; und wenn Insecten ausgeschlossen werden, bringen die Blüten äusserst wenige Samen hervor; so dass die wilden Pflanzen, von denen meine Sämlinge gezogen waren, während aller vorausgehender Generationen gekreuzt worden sein müssen. Es schien mir daher völlig unglaublich, dass die Verschiedenheit zwischen beiden Beeten mit Sämlingen nur die Folge eines einzelnen Actes der Selbstbefruchtung hätte sein können, und ich schrieb das Resultat dem zu, dass die selbstbefruchteten Samen nicht ordentlich reif geworden wären, so unwahrscheinlich es auch war, dass sich alle in diesem Zustande befunden haben sollten, oder irgend einer anderen zufälligen und unerklärlichen Ursache. Im Laufe des nächsten Jahres erzog ich zu dem nämlichen Zwecke wie vorher dicht nebeneinander zwei grosse Beete von selbstbefruchteten und gekreuzten Sämlingen der Blutnelke, *Dianthus caryophyllus*. Diese Pflanze ist gleich der *Linaria* beinahe unfruchtbar, wenn Insecten ausgeschlossen werden, und wir können dieselbe Folgerung wie früher ziehen, dass nämlich die elterlichen Pflanzen während jeder oder beinahe jeder vorausgehenden Generation gekreuzt worden sein müssen. Nichtsdestoweniger standen die selbstbefruchteten Sämlinge offenbar an Höhe und Lebenskraft den gekreuzten nach.

Meine Aufmerksamkeit wurde hierdurch auf's Höchste erregt, denn ich konnte kaum daran zweifeln, dass die Verschiedenheit zwischen den beiden Beeten die Folge davon war, dass die eine Gruppe die Nachkommen gekreuzter und die andere die Nachkommen selbstbefruchteter Blüten war. Demzufolge wählte ich, beinahe durch Zufall, zwei andre Pflanzen aus, welche sich im Gewächshause gerade in Blüthe befanden, nämlich *Mimulus luteus* und *Ipomoea purpurea*, welche beide, ungleich der *Linaria* und dem *Dianthus*, in hohem Grade fruchtbar durch Selbstbefruchtung sind, wenn Insecten ausgeschlossen werden. Einige Blüten an einer einzelnen Pflanze von beiden Species wurden mit ihrem eigenen Pollen befruchtet und andre wurden mit dem Pollen von einem verschiedenen Individuum gekreuzt; beide Pflanzen waren dabei durch ein Netz gegen Insecten geschützt. Die gekreuzten und selbstbefruchteten Samen, die in dieser Weise producirt wurden, wurden auf die gegenüberliegenden Seiten eines und des nämlichen Blumentopfes gesät und in allen Beziehungen gleich

For the sake of determining certain points with respect to inheritance, and without any thought of the effects of close interbreeding, I raised close together two large beds of self-fertilised and crossed seedlings from the same plant of *Linaria vulgaris*. To my surprise, the crossed plants when fully grown were plainly taller and more vigorous than the self-fertilised ones. Bees incessantly visit the flowers of this *Linaria* and carry pollen from one to the other; and if insects are excluded, the flowers produce extremely few seeds; so that the wild plants from which my seedlings were raised must have been intercrossed during all previous generations. It seemed therefore quite incredible that the difference between the two beds of seedlings could have been due to a single act of self-fertilisation; and I attributed the result to the self-fertilised seeds not having been well ripened, improbable as it was that all should have been in this state, or to some other accidental and inexplicable cause. During the next year, I raised for the same purpose as before two large beds close together of self-fertilised and crossed seedlings from the carnation, *Dianthus caryophyllus*. This plant, like the *Linaria*, is almost sterile if insects are excluded; and we may draw the same inference as before, namely, that the parent-plants must have been intercrossed during every or almost every previous generation. Nevertheless, the self-fertilised seedlings were plainly inferior in height and vigour to the crossed.

My attention was now thoroughly aroused, for I could hardly doubt that the difference between the two beds was due to the one set being the offspring of crossed, and the other of self-fertilised flowers. Accordingly I selected almost by hazard two other plants, which happened to be in flower in the greenhouse, namely,

behandelt; und als die Pflanzen völlig erwachsen waren, wurden sie gemessen und verglichen. Bei beiden Species waren, wie in dem Fall bei der *Linaria* und *Dianthus*, die gekreuzten Sämlinge augenfällig an Höhe und auf andre Weise den selbstbefruchteten überlegen. Ich entschloz mich daher, eine lange Reihe von Versuchen bei verschiedenen Pflanzen zu beginnen, und es wurden dieselben während der folgenden elf Jahre fortgesetzt; wir werden sehen, dasz in einer bedeutenden Majorität von Fällen die gekreuzten Pflanzen die selbstbefruchteten übertreffen. Überdies können mehrere von den ausnahmsweisen Fällen, in welchen die gekreuzten Pflanzen nicht siegreich waren, erklärt werden.

Es ist zu beachten, dasz ich der Kürze halber von gekreuzten und selbstbefruchteten Samen, Sämlingen oder Pflanzen gesprochen habe, und ich werde fortfahren dies zu thun. Diese Ausdrücke enthalten die Thatsache, dasz die Genannten das Product gekreuzter oder selbstbefruchteter Blüthen sind. Kreuzbefruchtung bedeutet immer eine Kreuzung zwischen verschiedenen Pflanzen, welche aus Samen und nicht aus Stecklingen oder Knospen gezogen worden. Selbstbefruchtung schlieszt immer ein, dasz die in Rede stehenden Blüthen mit ihrem eigenen Pollen befruchtet wurden.

Meine Versuche wurden in der folgenden Art angestellt. Eine einzelne Pflanze, wenn sie hinreichend Blüthen producirte, oder zwei oder drei Pflanzen wurden unter ein über einen Rahmen gespanntes Netz gestellt, welches grosz genug war, die Pflanze (zusammen mit dem Topfe, wenn ein solcher gebraucht wurde) zu bedecken, ohne dieselbe zu berühren. Dieser letztere Punkt ist von Bedeutung, denn wenn die Blüthen das Netz berühren, können sie von Bienen kreuzweis befruchtet werden, wie ich erfahren habe, dasz es vorkommt, und wenn das Netz feucht ist, kann der Pollen beschädigt werden. Ich benutzte zuerst weisse baumwollene Gaze mit sehr feinen Maschen, später aber eine Art Netzstoff mit Maschen von einem Zehntel-Zoll im Durchmesser; und ich fand durch Erfahrung, dasz dies alle Insecten wirksam ausschloz mit Ausnahme der *Thrips*, welche kein Netz ausschlieszen kann. An den in dieser Weise geschützten Pflanzen wurden mehrere Blüthen bezeichnet und mit ihrem eigenen Pollen befruchtet; und eine gleiche Anzahl von Blüthen an der nämlichen Pflanze, aber in einer verschiedenen Weise bezeichnet, wurden zu derselben Zeit mit Pollen von einer verschiedenen Pflanze gekreuzt. Die gekreuzten Blü-

*Mimulus luteus* and *Ipomœa purpurea*, both of which, unlike the *Linaria* and *Dianthus*, are highly self-fertile if insects are excluded. Some flowers on a single plant of both species were fertilised with their own pollen, and others were crossed with pollen from a distinct individual; both plants being protected by a net from insects. The crossed and self-fertilised seeds thus produced were sown on opposite sides of the same pots, and treated in all respects alike; and the plants when fully grown were measured and compared. With both species, as in the cases of the *Linaria* and *Dianthus*, the crossed seedlings were conspicuously superior in height and in other ways to the self-fertilised. I therefore determined to begin a long series of experiments with various plants, and these were continued for the following eleven years; and we shall see that in a large majority of cases the crossed beat the self-fertilised plants. Several of the exceptional cases, moreover, in which the crossed plants were not victorious, can be explained.

It should be observed that I have spoken for the sake of brevity, and shall continue to do so, of crossed and self-fertilised seeds, seedlings, or plants; these terms implying that they are the product of crossed or self-fertilised flowers. Cross-fertilisation always means a cross between distinct plants which were raised from seeds and not from cuttings or buds. Self-fertilisation always implies that the flowers in question were impregnated with their own pollen.

My experiments were tried in the following manner. A single plant, if it produced a sufficiency of flowers, or two or three plants were placed under a net stretched on a frame, and large enough to cover the plant (together with the pot, when one was used) without touching it. This latter point is important, for if

then wurden niemals castrirt, um die Experimente dem so ähnlich wie möglich zu machen, was im Naturzustande bei Pflanzen vorkommt, welche durch Insectenhülfe befruchtet werden. Es können daher einige von den Blüthen, welche gekreuzt wurden, nicht in dieser Weise befruchtet worden sein und sich später selbst befruchtet haben. Aber dies und einige andere Fehlerquellen werden sofort erörtert werden. In einigen wenigen Fällen von spontan selbstfruchtbaren Species wurde den Blüthen gestattet, sich unter dem Netz selbst zu befruchten, und in noch weniger Fällen wurde unbedeckten Pflanzen gestattet, von Insecten, welche dieselben beständig besuchten, reichlich gekreuzt zu werden. Darin, dass ich gelegentlich meine Methode die Versuche anzustellen abgeändert habe, liegen einige grosze Vorthelle und einige Nachtheile; wo aber irgend welche Verschiedenheit in der Behandlung eintrat, habe ich das immer bei Besprechung einer jeden Species angegeben.

Ich habe mit Sorgfalt darauf geachtet, dass die Samen durchaus gereift waren, ehe sie gesammelt wurden. Später wurden die gekreuzten und die selbstbefruchteten Samen in den meisten Fällen auf feuchten Sand auf die gegenüberliegenden Seiten eines mit einer Glasplatte bedeckten Glases gelegt, mit einer Scheidewand zwischen den beiden Gruppen, und das Glas wurde auf den Kaminsims in einem warmen Zimmer gestellt. Ich konnte auf diese Weise das Keimen der Samen beobachten. Zuweilen begannen einige wenige auf der einen Seite zu keimen vor irgend einem der anderen, und diese wurden weggeworfen. So oft aber ein Paar zu derselben Zeit keimte, wurden die beiden auf die entgegengesetzten Seiten eines Topfes gepflanzt, mit einer oberflächlichen Scheidewand zwischen ihnen, und ich fuhr in dieser Weise so lange fort, bis von einem halben Dutzend bis zu zwanzig oder mehr Sämlingen von genau demselben Alter auf den entgegengesetzten Seiten mehrerer Töpfe gepflanzt waren. Wenn einer der jungen Sämlinge zu kränkeln begann oder in irgend welcher Weise beschädigt war, wurde er ausgezogen und weggeworfen, ebenso wie sein Antagonist auf der entgegengesetzten Seite des nämlichen Topfes.

Da eine grosze Anzahl von Samen zum Keimen auf den Sand gelegt wurden, so blieben, nachdem die Paare ausgelesen waren, noch viele übrig, von denen einige sich in einem Keimungszustand befanden und andere nicht; und diese wurden dann dicht neben einander auf die entgegengesetzten Seiten eines oder zweier im Ganzen gröszerer

the flowers touch the net they may be cross-fertilised by bees, as I have known to happen; and when the net is wet the pollen may be injured. I used at first "white cotton net," with very fine meshes, but afterwards a kind of net with meshes one-tenth of an inch in diameter; and this I found by experience effectually excluded all insects excepting Thrips, which no net will exclude. On the plants thus protected several flowers were marked, and were fertilised with their own pollen; and an equal number on the same plants, marked in a different manner, were at the same time crossed with pollen from a distinct plant. The crossed flowers were never castrated, in order to make the experiments as like as possible to what occurs under nature with plants fertilised by the aid of insects. Therefore, some of the flowers which were crossed may have failed to be thus fertilised, and afterwards have been self-fertilised. But this and some other sources of error will presently be discussed. In some few cases of spontaneously self-fertile species, the flowers were allowed to fertilise themselves under the net; and in still fewer cases uncovered plants were allowed to be freely crossed by the insects which incessantly visited them. There are some great advantages and some disadvantages in my having occasionally varied my method of proceeding; but when there was any difference in the treatment, it is always so stated under the head of each species.

Care was taken that the seeds were thoroughly ripened before being gathered. Afterwards the crossed and self-fertilised seeds were in most cases placed on damp sand on opposite sides of a glass tumbler covered by a glass plate, with a partition between the two lots; and the glass was placed on the chimney-piece in a warm room. I could thus observe the germination of

Töpfe, oder zuweilen auch in zwei langen Reihen in freies Land ausgesät. In diesen Fällen fand der allerheftigste Kampf ums Leben unter den gekreuzten Sämlingen auf der einen Seite des Topfes und den selbstbefruchteten Sämlingen auf der andern Seite und zwischen den beiden Gruppen, welche in Concurrenz in dem nämlichen Topfe wuchsen, statt. Eine sehr grosze Zahl gieng ein und die höchsten der Lebengebliebenen auf beiden Seiten wurden, als sie vollständig erwachsen waren, gemessen. In dieser Weise behandelte Pflanzen wurden nahezu denselben Bedingungen unterworfen, wie die im Naturzustande wachsenden, welche bis zur Reife mitten unter einer Masse von Concurrenten zu kämpfen hatten.

Bei anderen Gelegenheiten wurden aus Mangel an Zeit die Samen, statt dasz ihnen gestattet wurde auf feuchtem Sande zu keimen, auf die entgegengesetzten Seiten von Töpfen gesät und die völlig erwachsenen Pflanzen gemessen. Diese Methode ist aber weniger genau, da die Samen zuweilen auf der einen Seite schneller keimten als auf der andern. Indessen war es nothwendig, bei einigen wenigen Species in dieser Weise vorzugehen, da gewisse Arten von Samen nicht gut keimten, wenn sie dem Lichte ausgesetzt waren, trotzdem dasz die dieselben enthaltenden Gläser auf dem Kaminsims auf der einen Seite eines Zimmers und eine Strecke von den beiden Fenstern entfernt gehalten wurden, welche nach Nord-Ost zu lagen<sup>7</sup>.

Die Erde in den Töpfen, in welchen die Sämlinge gepflanzt oder die Samen gesät wurden, war gut gemischt worden, so dasz sie ihrer Zusammensetzung nach gleichförmig war. Die Pflanzen auf den beiden Seiten wurden immer zu der nämlichen Zeit und so gleichmäszig wie möglich begossen; und selbst wenn dies nicht gethan worden wäre, würde sich das Wasser beinahe gleichmäszig auf beide Seiten verbreitet haben, da die Töpfe nicht grosz waren. Die gekreuzten und selbstbefruchteten Pflanzen wurden durch eine oberflächliche Scheidewand getrennt, welche stets nach der hauptsächlichsten Lichtquelle hingerichtet gehalten wurde, so dasz die Pflanzen auf beiden Seiten

---

<sup>7</sup> Dies trat in der deutlichsten Art ein bei den Samen von *Papaver vagum* und *Delphinium consolida*, und weniger deutlich bei denen von *Adonis aestivalis* und *Ononis minutissima*. Es keimten selten mehr als ein oder zwei Samenkörner dieser vier Species auf dem bloszen Sande, obschon sie einige Wochen liegen gelassen wurden; als aber diese Samenkörner auf Erde in Töpfen gelegt und mit einer dünnen Schicht bedeckt wurden, keimten sie sofort in groszer Anzahl.



the seeds. Sometimes a few would germinate on one side before any on the other, and these were thrown away. But as often as a pair germinated at the same time, they were planted on opposite sides of a pot, with a superficial partition between the two; and I thus proceeded until from half-a-dozen to a score or more seedlings of exactly the same age were planted on the opposite sides of several pots. If one of the young seedlings became sickly or was in any way injured, it was pulled up and thrown away, as well as its antagonist on the opposite side of the same pot.

As a large number of seeds were placed on the sand to germinate, many remained after the pairs had been selected, some of which were in a state of germination and others not so; and these were sown crowded together on the opposite sides of one or two rather larger pots, or sometimes in two long rows out of doors. In these cases there was the most severe struggle for life among the crossed seedlings on one side of the pot, and the self-fertilised seedlings on the other side, and between the two lots which grew in competition in the same pot. A vast number soon perished, and the tallest of the survivors on both sides when fully grown were measured. Plants treated in this manner, were subjected to nearly the same conditions as those growing in a state of nature, which have to struggle to maturity in the midst of a host of competitors.

On other occasions, from the want of time, the seeds, instead of being allowed to germinate on damp sand, were sown on the opposite sides of pots, and the fully grown plants measured. But this plan is less accurate, as the seeds sometimes germinated more quickly on one side than on the other. It was however necessary to act in this manner with some few species, as certain

gleichmässig beleuchtet wurden. Ich glaube nicht, dass es möglich ist, dass zwei Pflanzengruppen noch ähnlicheren Bedingungen ausgesetzt werden können, als meine gekreuzten und selbstbefruchteten Sämlinge, die unter den eben beschriebenen Verhältnissen wuchsen.

Bei der Vergleichung der beiden Gruppen verliess ich mich niemals auf das Auge allein. Allgemein wurde die Höhe jeder Pflanze auf beiden Seiten sorgfältig, und häufig mehr als einmal gemessen, nämlich während sie jung waren, zuweilen wiederum wenn sie älter und schliesslich wenn sie vollständig oder beinahe ganz erwachsen waren. In einigen Fällen aber, welche stets einzeln angeführt werden, wurden aus Mangel an Zeit nur ein oder zwei der höchsten Pflanzen auf jeder Seite gemessen. Diesem Plan, welcher kein guter ist, folgte ich niemals (ausgenommen bei den dicht zusammenstehenden Pflanzen, die ich aus den nach Einpflanzung der Paare übrig bleibenden Samen erzog), wenn nicht die höchsten Pflanzen auf jeder Seite ziemlich genau die mittlere Verschiedenheit zwischen den auf beiden Seiten wachsenden zu repräsentiren schienen. Der Plan hat indessen einige grosse Vortheile, da kränkliche oder zufällig verletzte Pflanzen, oder die Nachkommen schlecht gereifter Samen auf diese Weise eliminirt wurden. Wenn allein die höchsten Pflanzen auf jeder Seite gemessen wurden, so übertrifft ihre mittlere Höhe natürlich die sämmtlichen Pflanzen auf derselben Seite zusammengenommen. Aber bei den sehr dicht zusammenwachsenden, aus den übrigbleibenden Samen erzogenen Pflanzen betrug die mittlere Höhe der höchsten Pflanzen weniger als die der paarweise gepflanzten und zwar in Folge der ungünstigen Bedingungen, denen sie wegen des dichten Zusammendrängens ausgesetzt wurden. Da indessen unser Zweck die Vergleichung der gekreuzten und selbstbefruchteten Pflanzen ist, so hat ihre absolute Höhe wenig zu bedeuten.

Da die Pflanzen mit einem gewöhnlichen englischen Zollstab, der in Zolle und in Achtelzolle getheilt war, gemessen wurden, so habe ich es nicht für der Mühe werth gehalten, die Bruchtheile in Decimale zu verwandeln. Die durchschnittliche oder mittlere Höhe wurde nach der gewöhnlichen groben Methode dadurch berechnet, dass ich die Messungen von allen addirte und die Summe durch die Anzahl der gemessenen Pflanzen dividirte; das Resultat wird hier in Zollen und Decimalen gegeben. Da die verschiedenen Species zu verschiedenen Höhen heranwachsen, habe ich immer ausserdem noch zum Zwecke

kinds of seeds would not germinate well when exposed to the light; though the glasses containing them were kept on the chimney-piece on one side of a room; and some way from the two windows which faced the N.E.\*

The soil in the pots in which the seedlings were planted, or the seeds sown, was well mixed, so as to be uniform in composition. The plants on the two sides were always watered at the same time and as equally as possible; and even if this had not been done, the water would have spread almost equally to both sides, as the pots were not large. The crossed and self-fertilised plants were separated by a superficial partition, which was always kept directed towards the chief source of the light, so that the plants on both sides were equally illuminated. I do not believe it possible that two sets of plants could have been subjected to more closely similar conditions, than were my crossed and self-fertilised seedlings, as grown in the above described manner.

In comparing the two sets, the eye alone was never trusted. Generally the height of every plant on both sides was carefully measured, often more than once, viz., whilst young, sometimes again when older, and finally when fully or almost fully grown. But in some cases, which are always specified, owing to the want of time, only one or two of the tallest plants on each side were measured. This plan, which is not a good one, was never followed (except with the crowded

---

\* This occurred in the plainest manner with the seeds of *Papaver vagum* and *Delphinium consolida*, and less plainly with those of *Adonis æstivalis* and *Ononis minutissima*. Rarely more than one or two of the seeds of these four

species germinated on the bare sand, though left there for some weeks; but when these same seeds were placed on earth in pots, and covered with a thin layer of sand, they germinated immediately in large numbers.

einer leichteren Vergleichung die mittlere Höhe der gekreuzten Pflanzen jeder Species zu hundert genommen und habe die mittlere Höhe der selbstbefruchteten Pflanzen in Bezug auf diesen Maszstab umgerechnet. Was die dicht zusammengedrängten Pflanzen betrifft, welche aus den nach dem Einpflanzen der Paare übrigbleibenden Samen erzogen wurden und von denen nur einige der höchsten auf jeder Seite gemessen wurden, so habe ich es nicht für der Mühe werth gehalten, die Resultate noch dadurch zu compliciren, dasz ich einzelne Mittelzahlen für sie und für die Paare gebe, sondern habe ihre sämtlichen Höhen zusammenaddirt und auf diese Weise nur ein einziges Mittel erhalten.

Ich habe lange gezweifelt, ob es sich verlohne, die Messungen jeder einzelnen Pflanze zu geben, habe mich aber doch entschlossen, es zu thun, damit man sehen könne, dasz die Überlegenheit der gekreuzten Pflanzen über die selbstbefruchteten gewöhnlich nicht von dem Vorhandensein von zwei oder drei extraschönen Pflanzen auf der einen Seite oder von einigen wenigen sehr ärmlichen Pflanzen auf der andern Seite abhängt. Obgleich mehrere Beobachter im Allgemeinen ausdrücklich die Thatsache hervorgehoben haben, dasz die Nachkommen von gekreuzten Varietäten beider elterlichen Formen überlegen sind, so sind doch keine genauen Messungen mitgetheilt worden<sup>8</sup>; und ich bin keinen Beobachtungen über die Wirkungen der Kreuzung und Selbstbefruchtung der Individuen einer und derselben Varietät begegnet. Überdies erfordern Experimente dieser Art so viel Zeit, — die meinen sind während elf Jahren fortgesetzt worden, — dasz sie wahrscheinlich nicht so bald wiederholt werden.

Da nur eine mäsige Zahl von gekreuzten und selbstbefruchteten Pflanzen gemessen wurden, so war es mir von groszer Bedeutung zu erfahren, in wie weit den Mittelzahlen getraut werden kann. Ich bat daher Mr. GALTON, welcher sehr viele Erfahrungen in statistischen Untersuchungen hat, einige von meinen Messungstabellen und zwar sieben davon zu untersuchen, nämlich diejenigen von *Ipomoea*, *Digitalis*, *Reseda lutea*, *Viola*, *Limnanthes*, *Petunia* und *Zea*. Ich will noch vorausschicken, dass, wenn wir durch Zufall ein Dutzend oder zwanzig zu zwei Nationen gehörige Menschen ausläsen und dieselben

---

<sup>8</sup> Eine Zusammenfassung dieser Angaben, mit Verweisungen, ist zu finden in meinem Buche: Über das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustande der Domestification, Cap. XVII. 2. Ausg. (Übers. 1873). p. 148.

plants raised from the seeds remaining after the pairs had been planted) unless the tallest plants on each side seemed fairly to represent the average difference between those on both sides. It has, however, some great advantages, as sickly or accidentally injured plants, or the offspring of ill-ripened seeds, are thus eliminated. When the tallest plants alone on each side were measured, their average height of course exceeds that of all the plants on the same side taken together. But in the case of the much crowded plants raised from the remaining seeds, the average height of the tallest plants was less than that of the plants in pairs, owing to the unfavourable conditions to which they were subjected from being greatly crowded. For our purpose, however, of the comparison of the crossed and self-fertilised plants, their absolute height signifies little.

As the plants were measured by an ordinary English standard divided into inches and eighths of an inch, I have not thought it worth while to change the fractions into decimals. The average or mean heights were calculated in the ordinary rough method by adding up the measurements of all, and dividing the product by the number of plants measured; the result being here given in inches and decimals. As the different species grow to various heights, I have always for the sake of easy comparison given in addition the average height of the crossed plants of each species taken as 100, and have calculated the average height of the self-fertilised plant in relation to this standard. With respect to the crowded plants raised from the seeds remaining after the pairs had been planted, and of which only some of the tallest on each side were measured, I have not thought it worth while to complicate the results by giving separate averages

mäszen, es meiner Ansicht nach vorschnell sein würde, aus so kleinen Zahlen uns irgend ein Urtheil über deren mittlere Höhe zu bilden. Der Fall liegt aber bei meinen gekreuzten und selbstbefruchteten Pflanzen etwas verschieden, da sie von genau demselben Alter waren, von Anfang bis zu Ende genau denselben Bedingungen ausgesetzt wurden und von den nämlichen Eltern herrührten. Wenn nur zwei bis sechs Pflanzenpaare gemessen worden wären, hätte das Resultat offenbar wenig oder keinen Werth, ausgenommen insofern, dass sie durch Experimente, welche nach einem größeren Maszstabe mit anderen Species angestellt wurden, bestätigt wurden oder diese bestätigten. Ich will nun den Bericht über die sieben Messungstabellen mittheilen, welchen Mr. GALTON die grosse Freundlichkeit gehabt hat, mir abzufassen.

»Ich habe die Messungen der Pflanzen mit Sorgfalt und nach vielen »statistischen Methoden geprüft, um zu finden, in wie weit die Mittel der »verschiedenen Gruppen constante Verhältnisse repräsentiren, so wie sie »in gleicher Weise erscheinen würden so lange wie die allgemeinen Wachstumsbedingungen unverändert bleiben. Die hauptsächlichsten Methoden, »welche angewendet wurden, werden leicht erklärt, wenn wir eine der »kürzeren Reihen von Pflanzen als ein Beispiel auswählen, z. B. *Zea Mays*.«

*Zea mays* (junge Pflanzen).

Nach der Angabe Herrn Darwin's			In der Reihenfolge der Grösze angeordnet				
			In einzelnen Töpfen		In einer einzigen Reihe		
Col. I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.
	Ge- kreuzte	Selbstbe- fruchtete	Ge- kreuzte	Selbstbe- fruchtete	Ge- kreuzte	Selbstbe- fruchtete	Unter- schied
	Zoll	Zoll	Zoll	Zoll	Zoll	Zoll	Zoll
Topf I.	23 <sup>4</sup> / <sub>8</sub>	17 <sup>3</sup> / <sub>8</sub>	23 <sup>4</sup> / <sub>8</sub>	20 <sup>3</sup> / <sub>8</sub>	23 <sup>4</sup> / <sub>8</sub>	20 <sup>3</sup> / <sub>8</sub>	— 3 <sup>1</sup> / <sub>8</sub>
	12	20 <sup>3</sup> / <sub>8</sub>	21	20	23 <sup>2</sup> / <sub>8</sub>	20	— 3 <sup>2</sup> / <sub>8</sub>
	21	20	12	17 <sup>3</sup> / <sub>8</sub>	23	20	— 3
Topf II.	22	20	22	20	22 <sup>1</sup> / <sub>8</sub>	18 <sup>5</sup> / <sub>8</sub>	— 3 <sup>4</sup> / <sub>8</sub>
	19 <sup>1</sup> / <sub>8</sub>	18 <sup>3</sup> / <sub>8</sub>	21 <sup>4</sup> / <sub>8</sub>	18 <sup>5</sup> / <sub>8</sub>	22	18 <sup>3</sup> / <sub>8</sub>	— 3 <sup>5</sup> / <sub>8</sub>
	21 <sup>4</sup> / <sub>8</sub>	18 <sup>5</sup> / <sub>8</sub>	19 <sup>1</sup> / <sub>8</sub>	18 <sup>3</sup> / <sub>8</sub>	21 <sup>5</sup> / <sub>8</sub>	18	— 3 <sup>5</sup> / <sub>8</sub>
Topf III.	22 <sup>1</sup> / <sub>8</sub>	18 <sup>5</sup> / <sub>8</sub>	23 <sup>2</sup> / <sub>8</sub>	18 <sup>5</sup> / <sub>8</sub>	21 <sup>4</sup> / <sub>8</sub>	18	— 3 <sup>4</sup> / <sub>8</sub>
	20 <sup>3</sup> / <sub>8</sub>	15 <sup>2</sup> / <sub>8</sub>	22 <sup>1</sup> / <sub>8</sub>	18	21	17 <sup>3</sup> / <sub>8</sub>	— 3 <sup>5</sup> / <sub>8</sub>
	18 <sup>2</sup> / <sub>8</sub>	16 <sup>4</sup> / <sub>8</sub>	21 <sup>5</sup> / <sub>8</sub>	16 <sup>4</sup> / <sub>8</sub>	20 <sup>3</sup> / <sub>8</sub>	16 <sup>4</sup> / <sub>8</sub>	— 3 <sup>7</sup> / <sub>8</sub>
	21 <sup>5</sup> / <sub>8</sub>	18	20 <sup>3</sup> / <sub>8</sub>	16 <sup>2</sup> / <sub>8</sub>	19 <sup>1</sup> / <sub>8</sub>	16 <sup>2</sup> / <sub>8</sub>	— 2 <sup>7</sup> / <sub>8</sub>
Topf IV.	23 <sup>2</sup> / <sub>8</sub>	16 <sup>2</sup> / <sub>8</sub>	18 <sup>2</sup> / <sub>8</sub>	15 <sup>2</sup> / <sub>8</sub>	18 <sup>2</sup> / <sub>8</sub>	15 <sup>4</sup> / <sub>8</sub>	— 2 <sup>6</sup> / <sub>8</sub>
	21	18	23	18	12	15 <sup>2</sup> / <sub>8</sub>	+ 3 <sup>2</sup> / <sub>8</sub>
	22 <sup>1</sup> / <sub>8</sub>	12 <sup>6</sup> / <sub>8</sub>	22 <sup>1</sup> / <sub>8</sub>	18	12	12 <sup>6</sup> / <sub>8</sub>	+ 0 <sup>6</sup> / <sub>8</sub>
	23	15 <sup>4</sup> / <sub>8</sub>	21	15 <sup>4</sup> / <sub>8</sub>			
	12	18	12	12 <sup>6</sup> / <sub>8</sub>			

for them and for the pairs, but have added up all their heights, and thus obtained a single average.

I long doubted whether it was worth while to give the measurements of each separate plant, but have decided to do so, in order that it may be seen that the superiority of the crossed plants over the self-fertilised, does not commonly depend on the presence of two or three extra fine plants on the one side, or of a few very poor plants on the other side. Although several observers have insisted in general terms on the offspring from intercrossed varieties being superior to either parent-form, no precise measurements have been given;\* and I have met with no observations on the effects of crossing and self-fertilising the individuals of the same variety. Moreover, experiments of this kind require so much time—mine having been continued during eleven years—that they are not likely soon to be repeated.

As only a moderate number of crossed and self-fertilised plants were measured, it was of great importance to me to learn how far the averages were trustworthy. I therefore asked Mr. Galton, who has had much experience in statistical researches, to examine some of my tables of measurements, seven in number, namely, those of *Ipomœa*, *Digitalis*, *Reseda lutea*, *Viola*, *Limnanthes*, *Petunia*, and *Zea*. I may premise that if we took by chance a dozen or score of men belonging to two nations and measured them, it would I presume be very rash to form any judgment from such small numbers on their average heights. But the case is somewhat different with my crossed and self-fertilised plants, as they were of exactly the same

---

\* A summary of these statements, with references, may be found in my 'Variation of Animals

and Plants under Domestication,' chap. xvii., 2nd edit., 1875, vol. ii. p. 109.

»Die Beobachtungen, wie ich sie erhalten habe, sind in den Columnen »II. und III. enthalten, wo sie sicherlich auf den ersten Blick kein Anzeichen von Regelmässigkeit darbieten; sobald wir sie aber in der Reihe »ihrer Grössen anordnen, wie in den Columnen IV. und V., verändert sich »der Fall wesentlich. Wir sehen jetzt mit wenig Ausnahmen, dass die »grösste Pflanze auf der gekreuzten Seite jedes Topfes die grösste Pflanze »auf der selbstbefruchteten Seite übertrifft, dass die zweite ebenso die »zweite, die dritte die dritte übertrifft u. s. w. Unter den fünfzehn Fällen »in der Tabelle finden sich nur zwei Ausnahmen von dieser Regel. Wir »können daher zuversichtlich behaupten, dass eine gekreuzte Reihe sich »stets als eine selbstbefruchtende Reihe übertreffend herausstellen wird, immer »innerhalb der Bedingungsreihe, unter welcher das vorliegende Experiment »angestellt worden ist.«

Topf	Gekreuzte	Selbstbefruchtete	Unterschied
I.	$18\frac{7}{8}$	$19\frac{2}{8}$	+ $0\frac{3}{8}$
II.	$20\frac{7}{8}$	19	- $1\frac{1}{8}$
III.	$21\frac{1}{8}$	$16\frac{7}{8}$	- $4\frac{2}{8}$
IV.	$19\frac{6}{8}$	16	- $3\frac{6}{8}$

»Was zunächst den numerischen Werth dieses Übertreffens betrifft: »Die mittleren Werthe der verschiedenen Gruppen sind, wie in der eben »mitgetheilten Tabelle sich zeigt, so auseinanderweichend, dass ein einiger- »maszen präcises numerisches Schätzen unmöglich erscheint. Aber es »bietet sich die Betrachtung dar, ob die Verschiedenheit zwischen Topf »und Topf nicht der Reihe nach von genau derselben Bedeutung sein dürfte, »wie die der andern Bedingungen, unter denen das Wachstum der Pflanzen »modificirt worden ist. Ist dies der Fall, und nur unter dieser Bedingung, »wird es sich ergeben, dass, wenn alle Messungen sowohl von den gekreuzten »als auch von den selbstbefruchteten Pflanzen zu einer einzigen Reihe »combinirt würden, diese Reihe statistisch regelmässig sein wird. Das Ex- »periment ist in den Columnen VII. und VIII. versucht worden, wo die »Regelmässigkeit ausserordentlich deutlich hervortritt; es berechtigt uns »dazu das Mittel als vollständig verlässlich zu betrachten, und ich habe »diese Messungen projicirt und sie in der gewöhnlichen Weise dadurch »übersichtlich gemacht, dass ich aus freier Hand eine Curve durch sie »zog; aber diese Revision modificirt kaum das aus den ursprünglichen »Beobachtungen abgeleitete Mittel. In dem vorliegenden Falle und bei- »nahe in allen übrigen beträgt die Differenz zwischen den ursprünglichen »und den revidirten Mitteln noch nicht zwei Procent ihres Werthes. Es »ist ein sehr merkwürdiges Zusammentreffen, dass bei den sieben Pflanzen- »arten, deren Messungen ich untersucht habe, das Verhältnis zwischen »den Höhen der gekreuzten und der selbstbefruchteten Individuen in fünf »Fällen innerhalb sehr enger Grenzen schwankt. Bei *Zea Mays* ist es



age, were subjected from first to last to the same conditions, and were descended from the same parents. When only from two to six pairs of plants were measured, the results are manifestly of little or no value, except in so far as they confirm and are confirmed by experiments made on a larger scale with other species. I will now give the report on the seven tables of measurements, which Mr. Galton has had the great kindness to draw up for me.

“I have examined the measurements of the plants with care, and by many statistical methods, to find out how far the means of the several sets represent constant realities, such as would come out the same so long as the general conditions of growth remained unaltered. The principal methods that were adopted are easily explained by selecting one of the shorter series of plants, say of *Zea mays*, for an example.”

*Zea mays* (young plants).

As recorded by Mr. Darwin.			ARRANGED IN ORDER OF MAGNITUDE.				
Column I.			In Separate Pots.		In a Single Series.		
	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.
	Crossed.	Self-fert.	Crossed.	Self-fert.	Crossed.	Self-fert.	Difference
	Inches.	Inches.	Inches.	Inches.	Inches.	Inches.	Inches.
Pot I.	23 <sup>4</sup> / <sub>16</sub>	17 <sup>3</sup> / <sub>16</sub>	23 <sup>4</sup> / <sub>16</sub>	20 <sup>1</sup> / <sub>16</sub>	23 <sup>4</sup> / <sub>16</sub>	20 <sup>1</sup> / <sub>16</sub>	-3 <sup>1</sup> / <sub>16</sub>
	12	20 <sup>1</sup> / <sub>16</sub>	21 <sup>1</sup> / <sub>16</sub>	20	23 <sup>1</sup> / <sub>16</sub>	20	-3 <sup>1</sup> / <sub>16</sub>
	21	20	12	17 <sup>3</sup> / <sub>16</sub>	23	20	-3
Pot II.	22	20	22	20	22 <sup>1</sup> / <sub>16</sub>	18 <sup>1</sup> / <sub>16</sub>	-3 <sup>1</sup> / <sub>16</sub>
	19 <sup>1</sup> / <sub>16</sub>	18 <sup>1</sup> / <sub>16</sub>	21 <sup>4</sup> / <sub>16</sub>	18 <sup>1</sup> / <sub>16</sub>	22	18 <sup>1</sup> / <sub>16</sub>	-3 <sup>1</sup> / <sub>16</sub>
	21 <sup>1</sup> / <sub>16</sub>	18 <sup>1</sup> / <sub>16</sub>	19 <sup>1</sup> / <sub>16</sub>	18	21 <sup>1</sup> / <sub>16</sub>	18	-3 <sup>1</sup> / <sub>16</sub>
Pot III.	22 <sup>1</sup> / <sub>16</sub>	18 <sup>1</sup> / <sub>16</sub>	23 <sup>2</sup> / <sub>16</sub>	18 <sup>5</sup> / <sub>16</sub>	21	18	-3
	20	15 <sup>1</sup> / <sub>16</sub>	22	18	21	17 <sup>1</sup> / <sub>16</sub>	-3 <sup>1</sup> / <sub>16</sub>
	18	16 <sup>1</sup> / <sub>16</sub>	21	16 <sup>4</sup> / <sub>16</sub>	20 <sup>3</sup> / <sub>16</sub>	16 <sup>4</sup> / <sub>16</sub>	-3 <sup>1</sup> / <sub>16</sub>
	21	18	20	16 <sup>1</sup> / <sub>16</sub>	19 <sup>1</sup> / <sub>16</sub>	16 <sup>1</sup> / <sub>16</sub>	-2 <sup>1</sup> / <sub>16</sub>
Pot IV.	23 <sup>1</sup> / <sub>16</sub>	16 <sup>1</sup> / <sub>16</sub>	18 <sup>1</sup> / <sub>16</sub>	15 <sup>1</sup> / <sub>16</sub>	18 <sup>1</sup> / <sub>16</sub>	15 <sup>1</sup> / <sub>16</sub>	-2 <sup>1</sup> / <sub>16</sub>
	12				12	15 <sup>1</sup> / <sub>16</sub>	+3 <sup>1</sup> / <sub>16</sub>
	21	18	23	18	12	12	+0
	22 <sup>1</sup> / <sub>16</sub>	12 <sup>5</sup> / <sub>16</sub>	22 <sup>1</sup> / <sub>16</sub>	18			
	23	15 <sup>1</sup> / <sub>16</sub>	21	15 <sup>4</sup> / <sub>16</sub>			
	12	18	12	12 <sup>1</sup> / <sub>16</sub>			

›wie 100 zu 84 und bei den Anderen schwankt es zwischen 100 zu 76 „und 100 zu 86.«

›Die Bestimmung der Variabilität (durch das gemessen, was technisch der wahrscheinliche Fehler genannt wird) ist ein Problem von ›grösserer Feinheit als das, die Mittel zu bestimmen, und ich zweifle, nachdem ich viele Versuche gemacht habe, ob es möglich ist, aus diesen ›wenigen Beobachtungen brauchbare Schlüsse zu ziehen. Um in einer ›Lage zu sein, zuverlässige Resultate abzuleiten, sollten wir Messungen ›von wenigstens 50 Pflanzen in jedem Falle haben, indessen ist eine, sich ›auf die Variabilität beziehende Thatsache in den meisten Fällen sehr ›auffallend, obschon nicht bei *Zea Mays*, nämlich, dass die selbstbefruchteten Pflanzen die grösste Anzahl von ausnahmsweise kleinen Exemplaren ›enthalten, während die gekreuzten allgemeiner völlig ausgewachsen sind.«

›Diejenigen Gruppen von Fällen, in denen Messungen von einigen ›wenigen der höchsten in Reihen wachsenden Pflanzen, von denen jede ›eine Menge Pflanzen enthielt, gemacht worden sind, zeigen sehr deutlich, ›dass die gekreuzten Pflanzen die selbstbefruchteten an Höhe übertreffen, ›sie sagen aber nebenbei nichts aus über ihre respectiven mittleren Werthe. ‹Wenn es sich zufällig ereignen sollte, dass von einer Reihe bekannt ›wäre, dass sie dem Gesetz des Fehlers oder irgend einem anderen Gesetz ›folgte, und wenn die Zahl der Individuen in der Reihe bekannt wäre, ›so würde es immer möglich sein, die ganze Reihe wieder zu construiren, ›wenn ein Bruchstück derselben gegeben ist. Ich finde aber keine derartige Methode im vorliegenden Falle anwendbar. Der sich auf die Zahl ›der Pflanzen in jeder Reihe beziehende Zweifel ist von geringerer Bedeutung; die wirkliche Schwierigkeit liegt in dem Umstande, dass wir das ›von der Reihe befolgte Gesetz nicht genau kennen. Die Erfahrung an ›Pflanzen in Töpfen hilft uns nicht dieses Gesetz zu bestimmen, weil der ›Beobachtungen an derartigen Pflanzen zu wenige sind, um uns in den Stand ›zu setzen, noch mehr als die mittleren Glieder der Reihe, zu welcher ›sie gehören, mit einiger Art von Genauigkeit zu bezeichnen, während die ›Fälle, welche wir jetzt betrachten, sich auf eines ihrer Endglieder beziehen. Es gibt noch einige andere specielle Schwierigkeiten, welche ›wir nicht zu erörtern brauchen, da die eine bereits erwähnte uns Hindernis genug ist.«

Mr. GALTON gab mir gleichzeitig graphische Darstellungen, welche er von den Messungen gemacht hatte, und sie boten offenbar ziemlich regelmässige Curven dar. Diejenigen von *Zea* und *Limnanthes* bezeichnete er mit den Worten „sehr gut“. Er hat auch die mittlere Höhe von den gekreuzten und selbstbefruchteten Pflanzen in den sieben Tabellen auf eine noch correctere Methode berechnet als ich es gethan hatte und zwar dadurch, dass er die in Übereinstimmung mit statistischen Regeln abgeschätzten Höhen einiger weniger Pflanzen mit einschloss, welche abstarben, ehe sie gemessen wurden, während ich einfach die Höhen der überlebenden addirte und die Summe durch

“The observations as I received them are shown in columns II. and III., where they certainly have no *primâ facie* appearance of regularity. But as soon as we arrange them in the order of their magnitudes, as in columns IV. and V., the case is materially altered. We now see, with few exceptions, that the largest plant on the crossed side in each pot exceeds the largest plant on the self-fertilised side, that the second exceeds the second, the third the third, and so on. Out of the fifteen cases in the table, there are only two exceptions to this rule. We may therefore confidently affirm that a crossed series will always be found to exceed a self-fertilised series, within the range of the conditions under which the present experiment has been made.”

Pot.	Crossed.	Self-fert.	Difference.
I.	18 $\frac{7}{8}$	19 $\frac{3}{8}$	+0 $\frac{3}{8}$
II.	20 $\frac{7}{8}$	19	-1 $\frac{1}{8}$
III.	21 $\frac{1}{8}$	16 $\frac{7}{8}$	-4 $\frac{2}{8}$
IV.	19 $\frac{3}{8}$	16	-3 $\frac{5}{8}$

“Next as regards the numerical estimate of this excess. The mean values of the several groups are so discordant, as is shown in the table just given, that a fairly precise numerical estimate seems impossible. But the consideration arises, whether the difference between pot and pot may not be of much the same order of importance as that of the other conditions upon which the growth of the plants has been modified. If so, and only on that condition, it would follow that when all the measurements, either of the crossed or the self-fertilised plants, were combined into a single series, that series would be statistically regular. The experiment is tried in columns VII. and VIII., where the regularity is abundantly clear, and justifies us in considering its mean as perfectly reliable. I have protracted these measurements, and revised them in the usual way, by drawing a curve through them with a free hand, but the revision barely modifies the means derived from the original observations. In the present, and in nearly all the other cases, the difference between the original and revised means is under 2 per cent. of their value. It is a very remarkable coincidence

deren Anzahl dividirte. Die Differenz in unseren Resultaten ist nach einer Seite hin in hohem Grade befriedigend; denn die mittleren Höhen der selbstbefruchteten Pflanzen, wie sie Mr. GALTON erhalten hat, sind geringer als die meinigen in sämtlichen Fällen mit Ausnahme eines, in welchem sie die nämlichen sind; und dies zeigt, dasz ich die Superiorität der gekreuzten vor den selbstbefruchteten Pflanzen durchaus nicht übertrieben habe.

Nachdem die Höhen der gekreuzten und selbstbefruchteten Pflanzen genommen worden waren, wurden sie zuweilen bis dicht an die Erde abgeschnitten und eine gleiche Zahl von beiden gewogen. Diese Methode der Vergleichung gibt sehr auffallende Resultate, und ich wollte, sie wäre öfter befolgt worden. Endlich wurde häufig eine Schilderung einer irgend auffallenden Verschiedenheit in der Schnelligkeit des Keimens bei gekreuzten und selbstbefruchteten Samen, — der relativen Perioden des Blühens der aus ihnen gezogenen Pflanzen, — und ihrer Fruchtbarkeit, das heiszt der Zahl von Samenkapseln, welche sie producirten, und der mittleren Zahl von Samenkörnern, welche jede Kapsel enthielt, aufgesetzt.

Als ich meine Experimente begann, beabsichtigte ich nicht, gekreuzte und selbstbefruchtete Pflanzen für mehr als eine Generation zu erziehen; sobald aber die Pflanzen der ersten Generation in Blüthe waren, kam mir der Gedanke, noch eine weitere Generation zu erziehen, und nun verfuhr ich in der folgenden Weise. Mehrere Blüthen an einer oder mehreren der selbstbefruchteten Pflanzen wurden wiederum selbstbefruchtet und mehrere Blüthen an einer oder mehreren der gekreuzten Pflanzen wurden mit Pollen von einer anderen gekreuzten Pflanze desselben Satzes befruchtet. Nachdem ich einmal in dieser Weise begonnen hatte, wurde die nämliche Methode bis zu zehn aufeinanderfolgenden Generationen bei einigen von den Species fortgesetzt. Die Samen und Sämlinge wurden immer in genau derselben Art und Weise behandelt, wie bereits beschrieben wurde. Die selbstbefruchteten Pflanzen, mochten sie ursprünglich von einer oder von zwei Mutterpflanzen abstammen, wurden hierbei in jeder Generation so nahe eingezüchtet als möglich war, und ich hätte meinen Plan nicht verbessern können. Anstatt aber eine der gekreuzten Pflanzen mit einer andern gekreuzten Pflanze wiederum zu kreuzen, hätte ich die selbstbefruchteten Pflanzen jeder Generation mit Pollen von einer nicht verwandten

that in the seven kinds of plants, whose measurements I have examined, the ratio between the heights of the crossed and of the self-fertilised ranges in five cases within very narrow limits. In *Zea mays* it is as 100 to 84, and in the others it ranges between 100 to 76 and 100 to 86."

"The determination of the variability (measured by what is technically called the 'probable error') is a problem of more delicacy than that of determining the means, and I doubt, after making many trials, whether it is possible to derive useful conclusions from these few observations. We ought to have measurements of at least fifty plants in each case, in order to be in a position to deduce fair results. One fact, however, bearing on variability, is very evident in most cases, though not in *Zea mays*, viz., that the self-fertilised plants include the larger number of exceptionally small specimens, while the crossed are more generally full grown."

"Those groups of cases in which measurements have been made of a few of the tallest plants that grew in rows, each of which contained a multitude of plants, show very clearly that the crossed plants exceed the self-fertilised in height, but they do not tell by inference anything about their respective mean values. If it should happen that a series is known to follow the law of error or any other law, and if the number of individuals in the series is known, it would be always possible to reconstruct the whole series when a fragment of it has been given. But I find no such method to be applicable in the present case. The doubt as to the number of plants in each row is of minor importance; the real difficulty lies in our ignorance of the precise law followed by the series. The experience of the plants in pots does not help us to determine that law, because the observations of such plants are too few to enable us to lay down more than the middle terms of the series to which they belong with any sort of accuracy, whereas the cases we are now considering refer to one of its extremities. There are other special difficulties which need not be gone into, as the one already mentioned is a complete bar."

Mr. Galton sent me at the same time graphical representations which he had made of the measurements, and they evidently form fairly regular curves. He appends the words "very good" to those of *Zea* and

Pflanze kreuzen sollen, das heiszt von einer, welche zu einer verschiedenen Familie oder einem verschiedenen Stamme der nämlichen Species und Varietät gehörte. Dies wurde in mehreren Fällen als ein Zusatzexperiment ausgeführt und gab sehr auffallende Resultate. Aber der gewöhnlich befolgte Plan war der, gekreuzte Pflanzen, welche beinahe immer die Nachkommen mehr oder weniger nahe verwandter Pflanzen waren, mit den selbstbefruchteten Pflanzen jeder aufeinanderfolgenden Generation in Concurrenz zu bringen und zu vergleichen. Sie waren sämmtlich unter sehr ähnlichen Bedingungen gewachsen. Ich habe indessen durch diese Methode der Behandlung, welche in Folge eines Übersehens angefangen und dann nothwendigerweise fortgesetzt wurde, mehr gelernt, als wenn ich immer die selbstbefruchteten Pflanzen jeder der aufeinanderfolgenden Generationen mit Pollen von einem frischen Satze befruchtet hätte.

Ich habe gesagt, dasz die gekreuzten Pflanzen der aufeinanderfolgenden Generationen beinahe immer unter einander verwandt waren. Wenn die Blüthen an einer hermaphroditen Pflanze mit Pollen von einer verschiedenen Pflanze gekreuzt werden, so lassen sich die Sämlinge, die hierdurch erzogen werden, als hermaphrodite Brüder und Schwestern betrachten; diejenigen, die aus derselben Kapsel erzogen sind, sind einander so nahe wie Zwillinge oder Thiere aus demselben Wurfe verwandt. Aber in einem gewissen Sinne sind die Blüthen an einer und derselben Pflanze verschiedene Individuen und da verschiedene Blüthen an der Mutterpflanze mit Pollen gekreuzt wurden, welcher von mehreren Blüthen der väterlichen Pflanze genommen wurde, so sind solche Sämlinge im gewissen Sinne Halbbrüder oder Halbschwestern, aber einander näher verwandt als es die Halbbrüder oder Halbschwestern gewöhnlicher Thiere sind. Die Blüthen an der Mutterpflanze wurden indesz gewöhnlich mit Pollen gekreuzt, der von zwei oder mehr Pflanzen genommen wurde, und in diesen Fällen können die Sämlinge mit noch mehr Recht Halbbrüder oder Halbschwestern genannt werden. Wenn zwei oder drei Mutterpflanzen, wie es häufig vorkommt, mit Pollen gekreuzt wurden, der von zwei oder drei väterlichen Pflanzen genommen wurde (während die Samen alle untereinander gemengt waren), werden einige von den Sämlingen der ersten Generation in keiner Weise verwandt sein, während viele andere Ganz- oder Halbbrüder oder -Schwestern sein werden. In der zweiten Generation wird eine grosze Zahl der Sämlinge das darstellen, was

Limnanthes. He also calculated the average height of the crossed and self-fertilised plants in the seven tables by a more correct method than that followed by me, namely, by including the heights, as estimated in accordance with statistical rules, of a few plants which died before they were measured; whereas I merely added up the heights of the survivors, and divided the sum by their number. The difference in our results is in one way highly satisfactory, for the average heights of the self-fertilised plants, as deduced by Mr. Galton, is less than mine in all the cases excepting one, in which our averages are the same; and this shows that I have by no means exaggerated the superiority of the crossed over the self-fertilised plants.

After the heights of the crossed and self-fertilised plants had been taken, they were sometimes cut down close to the ground, and an equal number of both weighed. This method of comparison gives very striking results, and I wish that it had been oftener followed. Finally a record was often kept of any marked difference in the rate of germination of the crossed and self-fertilised seeds,—of the relative periods of flowering of the plants raised from them,—and of their productiveness, that is, of the number of seed-capsules which they produced and of the average number of seeds which each capsule contained.

When I began my experiments I did not intend to raise crossed and self-fertilised plants for more than a single generation; but as soon as the plants of the first generation were in flower I thought that I would raise one more generation, and acted in the following manner. Several flowers on one or more of the self-fertilised plants were again self-fertilised; and several

man rechte oder halbe Vettern nennen kann, untermischt mit rechten und Halbbrüdern oder -Schwestern und mit einigen durchaus gar nicht verwandten Pflanzen. Dasselbe wird in den folgenden Generationen der Fall sein; es werden hier aber viele Vettern des zweiten und noch entfernterer Grade vorhanden sein. In dieser Weise wird die Verwandtschaft in den späteren Generationen immer mehr und mehr unentwirrbar complicirt geworden sein, wobei die meisten Pflanzen in einem gewissen Grade und viele von ihnen nahe mit einander verwandt sind.

Ich habe nur noch einen weiteren Punct zu erwähnen, derselbe ist aber von der höchsten Bedeutung: nämlich, dass die gekreuzten und selbstbefruchteten Pflanzen in der nämlichen Generation so ähnlichen und gleichförmigen Bedingungen unterworfen wurden als nur möglich war. In den späteren Generationen wurden sie unbedeutend verschiedenen Bedingungen ausgesetzt in dem Masze als die Jahreszeiten verschieden wurden, und sie wurden auch zu verschiedenen Perioden gezogen. In anderen Beziehungen aber wurden sie sämmtlich gleich behandelt: sie wurden in Töpfen mit der nämlichen künstlich zubereiteten Erde gezogen, wurden zu derselben Zeit begossen und in dem nämlichen Gewächs- oder Treibhause dicht nebeneinander gehalten; sie wurden daher während der aufeinanderfolgenden Jahre keinen so groszen klimatischen Wechselfällen ausgesetzt als in der freien Luft wachsende Pflanzen es werden.

Über einige scheinbare und wirkliche Ursachen des Irrthums in meinen Experimenten. — Derartigen Experimenten wie den meinigen ist entgegen gehalten worden, dasz das Bedecken der Pflanzen mit einem Netz, wenn es auch nur auf eine kurze Zeit geschieht, so lange sie in Blüthe sind, ihre Gesundheit und Fruchtbarkeit beeinflussen kann. Ich habe keine derartige Wirkung gesehen mit Ausnahme eines Falls bei einem *Myosotis*, und hier konnte das Bedecken nicht die wirkliche Ursache der Beschädigung gewesen sein. Aber selbst wenn das Netz in unbedeutendem Grade schädlich wäre, und sicherlich war es das nicht in irgend einem hohen Grade, wie ich nach der äuszern Erscheinung der Pflanzen und nach der Vergleichung ihrer Fruchtbarkeit mit der in der Nähe wachsender nicht bedeckter Pflanzen es beurtheilen kann, so würde es meine Experimente nicht fehlerhaft gemacht haben. Denn in allen wichtigen Fällen wur-



flowers on one or more of the crossed plants were fertilised with pollen from another crossed plant of the same lot. Having thus once begun, the same method was followed for as many as ten successive generations with some of the species. The seeds and seedlings were always treated in exactly the same manner as already described. The self-fertilised plants, whether originally descended from one or two mother-plants, were thus in each generation as closely interbred as was possible; and I could not have improved on my plan. But instead of crossing one of the crossed plants with another crossed plant, I ought to have crossed the self-fertilised plants of each generation with pollen taken from a non-related plant—that is, one belonging to a distinct family or stock of the same species and variety. This was done in several cases as an additional experiment, and gave very striking results. But the plan usually followed was to put into competition and compare intercrossed plants, which were almost always the offspring of more or less closely related plants, with the self-fertilised plants of each succeeding generation;—all having been grown under closely similar conditions. I have, however, learnt more by this method of proceeding, which was begun by an oversight and then necessarily followed, than if I had always crossed the self-fertilised plants of each succeeding generation with pollen from a fresh stock.

I have said that the crossed plants of the successive generations were almost always inter-related. When the flowers on an hermaphrodite plant are crossed with pollen taken from a distinct plant, the seedlings thus raised may be considered as hermaphrodite brothers or sisters; those raised from the same capsule being as close as twins or animals of the same litter. But in one sense the flowers on the same plant are distinct

den die Blüthen unter einem Netz ebensowohl gekreuzt als auch selbst befruchtet, so dasz sie in dieser Beziehung genau gleich behandelt wurden.

Da es unmöglich ist, so minutiöse pollentragende Insecten wie *Thrips* abzuhalten, so können Blüthen, welche mit ihrem eigenen Pollen zu befruchten beabsichtigt wurde, zuweilen später noch mit Pollen gekreuzt worden sein, welcher durch diese Insecten von einer andern Blüthe auf derselben Pflanze hergebracht wurde; wie wir aber später sehen werden, bringt eine Kreuzung dieser Art keinerlei Wirkung, oder höchstens nur eine unbedeutende hervor. Wenn zwei oder mehr Pflanzen nahe aneinander unter dasselbe Netz gestellt wurden, wie es häufig geschah, so besteht allerdings eine wirkliche, wenn auch nicht grosze Gefahr, dasz die Blüthen, von denen angenommen wurde, dasz sie selbstbefruchtet waren, später mit Pollen befruchtet wurden, welcher von einem *Thrips* von einer verschiedenen Pflanze hergebracht wurde. Ich habe gesagt, dass die Gefahr nicht grosz ist, weil ich häufig gefunden habe, dasz Pflanzen, welche mit sich selbst steril sind, wenn sie nicht von Insecten unterstützt werden, auch unfruchtbar blieben, wenn mehrere Pflanzen der nämlichen Species unter ein und dasselbe Netz gestellt wurden. Wenn indessen die Blüthen, welche von mir angenommenermassen selbstbefruchtet worden waren, in irgend welchem Falle später von einem *Thrips* durch Pollen gekreuzt wurden, welcher von einer verschiedenen Pflanze gebracht war, so werden gekreuzte Sämlinge unter den selbstbefruchteten mit enthalten gewesen sein; es ist aber besonders zu beachten, dasz dieses Vorkommen dahin streben würde, irgend welche Superiorität in der mittleren Höhe und Fruchtbarkeit der gekreuzten über die selbstbefruchteten Pflanzen zu vermindern und nicht zu vergröszern.

Da die Blüthen, welche gekreuzt wurden, niemals castrirt wurden, so ist es wahrscheinlich oder selbst beinahe gewisz, dasz ich zuweilen nicht im Stande war, sie wirksam durch Kreuzung zu befruchten und dasz sie später spontan selbstbefruchtet wurden. Dies wird höchst wahrscheinlich bei dichogamen Species eingetreten sein; denn ohne grosze Sorgfalt ist es nicht leicht wahrzunehmen, ob ihre Narben bereit sind befruchtet zu werden, wenn die Antheren sich öffnen. Da aber die Blüthen gegen Wind, Regen und den Zutritt von Insecten geschützt waren, so wird in allen Fällen der von mir auf die Narben-Oberfläche gelegte Pollen, so lange derselbe unreif war, meist dort geblieben sein, bis die Narbe reif war, und dann werden die Blüthen gekreuzt

individuals, and as several flowers on the mother-plant were crossed by pollen taken from several flowers on the father-plant, such seedlings would be in one sense half-brothers or sisters, but more closely related than are the half-brothers and sisters of ordinary animals. The flowers on the mother-plant were, however, commonly crossed by pollen taken from two or more distinct plants; and in these cases the seedlings might be called with more truth half-brothers or sisters. When two or three mother-plants were crossed, as often happened, by pollen taken from two or three father-plants (the seeds being all intermingled), some of the seedlings of the first generation would be in no way related, whilst many others would be whole or half-brothers and sisters. In the second generation a large number of the seedlings would be what may be called whole or half first-cousins, mingled with whole and half-brothers and sisters, and with some plants not at all related. So it would be in the succeeding generations, but there would also be many cousins of the second and more remote degrees. The relationship will thus have become more and more inextricably complex in the later generations; with most of the plants in some degree and many of them closely related.

I have only one other point to notice, but this is one of the highest importance; namely, that the crossed and self-fertilised plants were subjected in the same generation to as nearly similar and uniform conditions as was possible. In the successive generations they were exposed to slightly different conditions as the seasons varied, and they were raised at different periods. But in other respects all were treated alike, being grown in pots in the same artificially prepared soil, being watered at the same time, and kept close together in the same greenhouse or hothouse. They were

worden sein, wie beabsichtigt wurde. Trotzdem ist es in hohem Masse wahrscheinlich, dasz selbstbefruchtete Sämlinge auf diese Weise zuweilen unter die gekreuzten Sämlinge eingeschlossen wurden. Die Wirkung wird wie in dem früheren Fall die sein, irgend welche mittlere Superiorität der gekreuzten über die selbstbefruchteten Pflanzen nicht zu übertreiben, sondern zu vermindern.

Irrthümer, welche aus den beiden eben genannten Ursachen herühren und aus noch anderen — so wenn einige der Samenkörner nicht durchaus reif gewesen wären, obschon ich mir Mühe gab, diesen Irrthum zu vermeiden, oder weil irgend eine der Pflanzen kränkelte oder in nicht wahrnehmbarer Weise beschädigt war — werden in denjenigen Fällen in groszer Masse eliminirt worden sein, wo viele gekreuzte und selbstbefruchtete Pflanzen gemessen wurden und ein Mittel gezogen wurde. Einige dieser Fehlerquellen werden auch dadurch eliminirt worden sein, dasz den Samenkörnern gestattet wurde, auf bloßem feuchten Sande zu keimen und dasz sie paarweise gepflanzt wurden; denn es ist nicht wahrscheinlich, dasz schlecht gereifte und ordentlich reif gewordene oder kranke und gesunde Samen zu genau derselben Zeit keimten. Dasselbe Resultat wird in den verschiedenen Fällen erlangt worden sein, in welchen nur einige wenige der höchsten, schönsten und gesündesten Pflanzen auf jeder Seite der Töpfe gemessen wurden.

KÖLREUTER und GÄRTNER haben gezeigt<sup>9</sup>, dasz bei einigen Pflanzen mehrere, selbst bis zu fünfzig bis sechzig Pollenkörner zur Befruchtung aller Eichen im Ovarium nothwendig sind. NAUDIN fand gleichfalls bei *Mirabilis*, dasz, wenn nur eines oder zwei von deren sehr groszen Pollenkörnern auf die Narbe gelegt wurden, die aus solchen Samen erzeugten Pflanzen zwerghaft waren. Ich war daher sorgfältig bemüht, einen reichlich genügenden Vorrath von Pollen zu geben und bedeckte meist die Narbe damit; ich gab mir aber nicht irgend welche specielle Mühe, genau dieselbe Menge auf die Narben der selbstbefruchteten und gekreuzten Pflanzen zu legen. Nachdem ich während zweier Jahre in dieser Weise vorgegangen war, erinnerte ich mich, dasz GÄRTNER, obschon ohne irgend welche directen Beweise, gemeint hatte, dasz ein Überschusz von Pollen vielleicht schädlich

<sup>9</sup> Kenntniss der Befruchtung, 1844, p. 345. Naudin, Nouvelles Archives du Muséum, Tom. I., p. 27.

therefore not exposed during successive years to such great vicissitudes of climate as are plants growing out of doors.

*On some apparent and real Causes of Error in my Experiments.*—It has been objected to such experiments as mine, that covering plants with a net, although only for a short time whilst in flower, may affect their health and fertility. I have seen no such effect except in one instance with a *Myosotis*, and the covering may not then have been the real cause of injury. But even if the net were slightly injurious, and certainly it was not so in any high degree, as I could judge by the appearance of the plants and by comparing their fertility with that of neighbouring uncovered plants, it would not have vitiated my experiments; for in all the more important cases the flowers were crossed as well as self-fertilised under a net, so that they were treated in this respect exactly alike.

As it is impossible to exclude such minute pollen-carrying insects as Thrips, flowers which it was intended to fertilise with their own pollen may sometimes have been afterwards crossed with pollen brought by these insects from another flower on the same plant; but as we shall hereafter see, a cross of this kind does not produce any effect, or at most only a slight one. When two or more plants were placed near one another under the same net, as was often done, there is some real though not great danger of the flowers which were believed to be self-fertilised being afterwards crossed with pollen brought by Thrips from a distinct plant. I have said that the danger is not great, because I have often found that plants which are self-sterile, unless aided by insects, remained sterile when several plants of the same species were placed

sei; und es ist von SPALLANZANI, QUATREFAGES und NEWPORT<sup>10</sup> erwiesen worden, dass bei verschiedenen Thieren ein Excesz der Samenflüssigkeit die Befruchtung gänzlich verhindert. Es war daher nothwendig, zu ermitteln, ob die Fruchtbarkeit der Blüthen durch Anwendung einer im Ganzen geringen und einer äusserst groszen Menge Pollen auf die Narbe beeinflusst würde. Dem entsprechend wurde eine sehr kleine Masse von Pollenkörnern auf die eine Seite des groszen Stigma bei vierundsechzig Blüthen von *Ipomoea purpurea* gelegt, und eine grosze Masse von Pollen über die ganze Oberfläche des Stigma in vierundsechzig andern Blüthen. Um das Experiment zu variiren, bestand die Hälfte der Blüthen beider Sätze aus solchen an Pflanzen, welche aus selbstbefruchteten Samen erzogen waren und die andere Hälfte aus Blüthen an Pflanzen aus gekreuzten Samen. Die vierundsechzig Blüthen mit einem Überschusz von Pollen ergaben einundsechzig Kapseln, und nach Ausschluss von vier Kapseln, von denen eine jede nur ein einziges kränkliches Samenkorn enthielt, enthielten die übrigen im Mittel 5,07 Samen auf die Kapsel. Die vierundsechzig Blüthen, in denen nur wenig Pollen auf die eine Seite der Narbe gelegt war, ergaben dreiundsechzig Kapseln und nach Ausschluss einer Kapsel, aus derselben Ursache wie vorhin, enthielten die übrigen im Mittel 5,129 Samen. Die mit wenig Pollen befruchteten Blüthen ergaben hiernach eher mehr Kapseln und Samen als die mit einem Excesz befruchteten; die Differenz ist aber zu unbedeutend, um von irgend einer Bedeutung zu sein. Andererseits waren die Samen, welche von den mit Excesz von Pollen befruchteten Blüthen erzeugt wurden, ein wenig schwerer als die anderen; denn 170 von ihnen wogen 79,67 Gran, während 170 Samen aus den Blüthen mit sehr wenig Pollen 79,20 Gran wogen. Als beide Gruppen von Samen auf feuchten Sand gelegt worden waren, boten sie in der Schnelligkeit des Keimens keine Verschiedenheit dar. Wir können daher schlieszen, dass meine Versuche durch irgend eine unbedeutende Verschiedenheit in der Menge des angewandten Pollens nicht beeinflusst wurden; in allen Fällen war eine hinreichende Menge angewendet worden.

Die Reihenfolge, in welcher unser Gegenstand in dem vorliegenden Bande behandelt werden soll, ist die folgende. Zuerst wird in den Capiteln II—VI eine lange Reihe von Versuchen mitgetheilt werden.

<sup>10</sup> Philosophical Transactions, 1853, p. 253—258.

under the same net. If, however, the flowers which had been presumably self-fertilised by me were in any case afterwards crossed by Thrips with pollen brought from a distinct plant, crossed seedlings would have been included amongst the self-fertilised ; but it should be especially observed that this occurrence would tend to diminish and not to increase any superiority in average height, fertility, &c., of the crossed over the self-fertilised plants.

As the flowers which were crossed were never castrated, it is probable or even almost certain that I sometimes failed to cross-fertilise them effectually, and that they were afterwards spontaneously self-fertilised. This would have been most likely to occur with dichogamous species, for without much care it is not easy to perceive whether their stigmas are ready to be fertilised when the anthers open. But in all cases, as the flowers were protected from wind, rain, and the access of insects, any pollen placed by me on the stigmatic surface whilst it was immature, would generally have remained there until the stigma was mature ; and the flowers would then have been crossed as was intended. Nevertheless, it is highly probable that self-fertilised seedlings have sometimes by this means got included amongst the crossed seedlings. The effect would be, as in the former case, not to exaggerate but to diminish any average superiority of the crossed over the self-fertilised plants.

Errors arising from the two causes just named, and from others,—such as some of the seeds not having been thoroughly ripened, though care was taken to avoid this error—the sickness or unperceived injury of any of the plants,—will have been to a large extent eliminated, in those cases in which many crossed and self-fertilised plants were measured and an average

Später werden Tabellen gegeben werden, welche in einer zusammengedrängten Form die relativen Höhen, Gewichte und Fruchtbarkeit der Nachkommen der verschiedenen gekreuzten und selbstbefruchteten Species angeben. Eine andere Tabelle gibt die auffallenden Resultate, welche einer Befruchtung von Pflanzen, welche während mehrerer Generationen entweder selbstbefruchtet oder mit Pflanzen gekreuzt worden waren, die während der ganzen Zeit unter nahezu gleichen Bedingungen gehalten wurden, mit Pollen von Pflanzen eines verschiedenen Satzes, welche verschiedenen Bedingungen ausgesetzt gewesen waren, folgten. In den Schlusscapiteln werden verschiedene verwandte Punkte und Fragen von allgemeinem Interesse erörtert werden.

Wer nicht speciell sich für den Gegenstand interessirt, braucht nicht die sämtlichen Einzelheiten zu lesen, obschon sie, wie ich glaube, einigen Werth besitzen und nicht alle summarisch dargestellt werden können. Ich würde aber dem Leser vorschlagen, als ein Beispiel die Experimente an *Ipomoea* im II. Capitel zu nehmen, welchen dann noch diejenigen an *Digitalis*, *Origanum*, *Viola* oder dem gemeinen Kohl zugefügt werden können, da in allen diesen Fällen die gekreuzten Pflanzen den selbstbefruchteten in einem ausgesprochenen Grade, aber nicht völlig in derselben Art und Weise, überlegen sind. Als Beispiele von selbstbefruchteten Pflanzen, welche den gekreuzten gleich oder überlegen sind, sollten die Versuche an *Bartonia*, *Canna* und der gemeinen Erbse gelesen werden, aber im letzteren Falle und wahrscheinlich auch in dem der *Canna* kann der Mangel irgend welcher Superiorität in gekreuzten Pflanzen erklärt werden.

Für den Versuch wurden Species ausgewählt, welche zu weit von einander verschiedenen Familien gehören und welche verschiedene Länder bewohnen. In einigen wenigen Fällen wurden Versuche an mehreren Gattungen, die zu derselben Familie gehören, angestellt und diese sind zusammengruppirt; die Familien selbst aber sind nicht in irgend welcher natürlichen Ordnung, sondern in der angeordnet worden, welche für meinen Zweck am passendsten war. Die Experimente sind ausführlich mitgetheilt worden, da mir die Resultate hinreichenden Werth zu besitzen scheinen, um die Details zu rechtfertigen. Hermaphrodite Blüthen tragende Pflanzen können in noch näherer Inzucht fortgepflanzt werden, als es mit doppelt geschlechtlichen Thieren der Fall ist, und sind daher sehr geeignet, auf die Natur und die Ausdehnung der guten Wirkungen einer Kreuzung und auf die üblen Wir-



struck. Some of these causes of error will also have been eliminated by the seeds having been allowed to germinate on bare damp sand, and being planted in pairs; for it is not likely that ill-matured and well-matured, or diseased and healthy seeds, would germinate at exactly the same time. The same result will have been gained in the several cases in which only a few of the tallest, finest, and healthiest plants on each side of the pots were measured.

Kölreuter and Gärtner\* have proved that with some plants several, even as many as from fifty to sixty, pollen-grains are necessary for the fertilisation of all the ovules in the ovarium. Naudin also found in the case of *Mirabilis* that if only one or two of its very large pollen-grains were placed on the stigma, the plants raised from such seeds were dwarfed. I was therefore careful to give an amply sufficient supply of pollen, and generally covered the stigma with it; but I did not take any special pains to place exactly the same amount on the stigmas of the self-fertilised and crossed flowers. After having acted in this manner during two seasons, I remembered that Gärtner thought, though without any direct evidence, that an excess of pollen was perhaps injurious; and it has been proved by Spallanzani, Quatrefages, and Newport,† that with various animals an excess of the seminal fluid entirely prevents fertilisation. It was therefore necessary to ascertain whether the fertility of the flowers was affected by applying a rather small and an extremely large quantity of pollen to the stigma. Accordingly a very small mass of pollen-grains was

\* 'Kenntniss der Befruchtung,' 1844, p. 345. Naudin, 'Nouvelles Archives du Muséum,'

tom. i. p. 27.

† 'Transactions Philosophical Soc.' 1853, pp. 253-258.

kungen naher Inzucht oder der Selbstbefruchtung Licht zu werfen. Der bedeutungsvollste Schlusz, zu dem ich gelangt bin, ist der, dasz der blosze Act der Kreuzung an und für sich nicht gut thut. Das Gute hängt davon ab, dasz die Individuen, welche gekreuzt werden, unbedeutend in ihrer Constitution von einander verschieden sind, und zwar in Folge davon, dass ihre Vorfahren mehrere Generationen hindurch unbedeutend verschiedenen Bedingungen, oder dem was wir in unserer Unwissenheit „spontane Abänderung“ nennen, ausgesetzt gewesen sind. Diese Folgerung steht, wie wir hernach sehen werden, in nahem Zusammenhang mit verschiedenen bedeutungsvollen physiologischen Problemen, so z. B. den Vortheilen unbedeutender Veränderungen in den Lebensbedingungen, und diese wieder stehen in der engsten Beziehung zu dem Leben selbst. Es wirft dies auch Licht auf den Ursprung der beiden Geschlechter und auf ihre Trennung oder Vereinigung in dem nämlichen Individuum, und endlich auf den ganzen Gegenstand des Hybridismus, welcher eines der grössten Hindernisse für die allgemeine Annahme und die Ausbreitung des wichtigen Grundsatzes der Entwicklung darbietet.

Um Misverständnisse zu vermeiden, gestatte ich mir zu wiederholen, dasz im ganzen Verlauf dieses Buches eine gekreuzte Pflanze, ein gekreuzter Sämling oder Samenkorn einen von gekreuzter Abkunft bedeutet, d. h. einen, welcher von einer mit dem Pollen einer verschiedenen Pflanze einer und derselben Species befruchteten Blüthe herrührt; und dasz eine selbstbefruchtete Pflanze, ein selbstbefruchteter Sämling oder Samen einen von selbstbefruchteter Abkunft bedeutet, d. h. einen von einer Blüthe herrührenden, welcher mit Pollen von derselben Blüthe oder zuweilen, wenn es in dieser Weise angegeben wird, von einer andern Blüthe an der nämlichen Pflanze befruchtet worden ist.

---

placed on one side of the large stigma in sixty-four flowers of *Ipomœa purpurea*, and a great mass of pollen over the whole surface of the stigma in sixty-four other flowers. In order to vary the experiment, half the flowers of both lots were on plants produced from self-fertilised seeds, and the other half on plants from crossed seeds. The sixty-four flowers with an excess of pollen yielded sixty-one capsules; and excluding four capsules, each of which contained only a single poor seed, the remainder contained on an average 5·07 seeds per capsule. The sixty-four flowers with only a little pollen placed on one side of the stigma yielded sixty-three capsules, and excluding one from the same cause as before, the remainder contained on an average 5·129 seeds. So that the flowers fertilised with little pollen yielded rather more capsules and seeds than did those fertilised with an excess; but the difference is too slight to be of any significance. On the other hand, the seeds produced by the flowers with an excess of pollen were a little heavier of the two; for 170 of them weighed 79·67 grains, whilst 170 seeds from the flowers with very little pollen weighed 79·20 grains. Both lots of seeds having been placed on damp sand presented no difference in their rate of germination. We may therefore conclude that my experiments were not affected by any slight difference in the amount of pollen used; a sufficiency having been employed in all cases.

The order in which our subject will be treated in the present volume is as follows. A long series of experiments will first be given in Chapters II. to VI. Tables will afterwards be appended, showing in a condensed form the relative heights, weights, and fertility of the offspring of the various crossed and self-fertilised

species. Another table exhibits the striking results from fertilising plants, which during several generations had either been self-fertilised or had been crossed with plants kept all the time under closely similar conditions, with pollen taken from plants of a distinct stock and which had been exposed to different conditions. In the concluding chapters various related points and questions of general interest will be discussed.

Anyone not specially interested in the subject need not attempt to read all the details; though they possess, I think, some value, and cannot be all summarised. But I would suggest to the reader to take as an example the experiments on *Ipomœa* in Chapter II.; to which may be added those on *Digitalis*, *Origanum*, *Viola*, or the common cabbage, as in all these cases the crossed plants are superior to the self-fertilised in a marked degree, but not in quite the same manner. As instances of self-fertilised plants being equal or superior to the crossed, the experiments on *Bartonia*, *Canna*, and the common pea ought to be read; but in the last case, and probably in that of *Canna*, the want of any superiority in the crossed plants can be explained.

Species were selected for experiment belonging to widely distinct families, inhabiting various countries. In some few cases several genera belonging to the same family were tried, and these are grouped together; but the families themselves have been arranged not in any natural order, but in that which was the most convenient for my purpose. The experiments have been fully given, as the results appear to me of sufficient value to justify the details. Plants bearing hermaphrodite flowers can be interbred more closely than is possible with bisexual animals, and are there-

fore well-fitted to throw light on the nature and extent of the good effects of crossing, and on the evil effects of close interbreeding or self-fertilisation. The most important conclusion at which I have arrived is that the mere act of crossing by itself does no good. The good depends on the individuals which are crossed differing slightly in constitution, owing to their progenitors having been subjected during several generations to slightly different conditions, or to what we call in our ignorance spontaneous variation. This conclusion, as we shall hereafter see, is closely connected with various important physiological problems, such as the benefit derived from slight changes in the conditions of life, and this stands in the closest connection with life itself. It throws light on the origin of the two sexes and on their separation or union in the same individual, and lastly on the whole subject of hybridism, which is one of the greatest obstacles to the general acceptance and progress of the great principle of evolution.

In order to avoid misapprehension, I beg leave to repeat that throughout this volume a crossed plant, seedling, or seed, means one of crossed *parentage*, that is, one derived from a flower fertilised with pollen from a distinct plant of the same species. And that a self-fertilised plant, seedling, or seed, means one of self-fertilised *parentage*, that is, one derived from a flower fertilised with pollen from the same flower, or sometimes, when thus stated, from another flower on the same plant.

## CHAPTER XII.

## GENERAL RESULTS.

Cross-fertilisation proved to be beneficial, and self-fertilisation injurious—Allied species differ greatly in the means by which cross-fertilisation is favoured and self-fertilisation avoided—The benefits and evils of the two processes depend on the degree of differentiation in the sexual elements—The evil effects not due to the combination of morbid tendencies in the parents—Nature of the conditions to which plants are subjected when growing near together in a state of nature or under culture, and the effects of such conditions—Theoretical considerations with respect to the interaction of differentiated sexual elements—Practical lessons—Genesis of the two sexes—Close correspondence between the effects of cross-fertilisation and self-fertilisation, and of the legitimate and illegitimate unions of heterostyled plants, in comparison with hybrid unions.

THE first and most important of the conclusions which may be drawn from the observations given in this volume, is that cross-fertilisation is generally beneficial, and self-fertilisation injurious. This is shown by the difference in height, weight, constitutional vigour, and fertility of the offspring from crossed and self-fertilised flowers, and in the number of seeds produced by the parent-plants. With respect to the second of these two propositions, namely, that self-fertilisation is generally injurious, we have abundant evidence. The structure of the flowers in such plants as *Lobelia ramosa*, *Digitalis purpurea*, &c., renders the aid of insects almost indispensable for their fertilisation; and bearing in mind the prepotency of pollen from a distinct individual over that from the same individual, such plants will almost certainly have been crossed during many or

## Zwölftes Capitel.

### Allgemeine Resultate.

Kreuzbefruchtung als wohlthätig nachgewiesen und Selbstbefruchtung als schädlich. — Verwandte Species weichen bedeutend in Bezug auf die Mittel ab, durch welche Kreuzbefruchtung begünstigt und Selbstbefruchtung vermieden wird. — Die Wohlthat und der Schaden der zwei Processe hängt von dem Grade der Differenzirung in den sexualen Elementen ab. — Die schädlichen Wirkungen sind nicht Folge der Combination krankhafter Anlage in den Eltern. — Natur der Bedingungen, denen die Pflanzen ausgesetzt sind, wenn sie im Naturzustande oder unter der Cultur nahe beisammen wachsen, und die Wirkungen derartiger Bedingungen. — Theoretische Betrachtungen in Bezug auf die gegenseitige Einwirkung differenzirter Sexualelemente. — Entstehung der zwei Geschlechter. — Nahe Übereinstimmung zwischen den Wirkungen der Kreuzbefruchtung und Selbstbefruchtung und der legitimen und illegitimen Verbindungen heterostyler Pflanzen im Vergleich mit hybriden Verbindungen.

Die erste und bedeutungsvollste Folgerung, welche aus den in diesem Bande gegebenen Beobachtungen gezogen werden kann, ist die, dass Befruchtung durch Kreuzung meist wohlthätig und Selbstbefruchtung schädlich ist. Dies zeigt sich durch den Unterschied an Höhe, Gewicht, constitutioneller Kraft und Fruchtbarkeit der Nachkommen aus gekreuzten und selbstbefruchteten Blüten, und in der Zahl der von den elterlichen Pflanzen producirtten Samenkörner. In Bezug auf den zweiten dieser beiden Sätze, nämlich, dass Selbstbefruchtung meist schädlich ist, haben wir ausserordentlich reichliche Beweise. Der Bau der Blüten in solchen Pflanzen, wie *Lobelia ramosa*, *Digitalis purpurea* etc. macht die Hülfe von Insecten für ihre Befruchtung beinahe unentbehrlich; und wenn man sich des Überwiegens des Pollens von einem verschiedenen Individuum über den von dem nämlichen Individuum erinnert, werden derartige Pflanzen beinahe sicher während

all previous generations. So it must be, owing merely to the prepotency of foreign pollen, with cabbages and various other plants, the varieties of which almost invariably intercross when grown together. The same inference may be drawn still more surely with respect to those plants, such as *Reseda* and *Eschscholtzia*, which are sterile with their own pollen, but fertile with that from any other individual. These several plants must therefore have been crossed during a long series of previous generations, and the artificial crosses in my experiments cannot have increased the vigour of the offspring beyond that of their progenitors. Therefore the difference between the self-fertilised and crossed plants raised by me cannot be attributed to the superiority of the crossed, but to the inferiority of the self-fertilised seedlings, due to the injurious effects of self-fertilisation.

With respect to the first proposition, namely, that cross-fertilisation is generally beneficial, we likewise have excellent evidence. Plants of *Ipomœa* were intercrossed for nine successive generations; they were then again intercrossed, and at the same time crossed with a plant of a fresh stock, that is, one brought from another garden; and the offspring of this latter cross were to the intercrossed plants in height as 100 to 78, and in fertility as 100 to 51. An analogous experiment with *Eschscholtzia* gave a similar result, as far as fertility was concerned. In neither of these cases were any of the plants the product of self-fertilisation. Plants of *Dianthus* were self-fertilised for three generations, and this no doubt was injurious; but when these plants were fertilised by a fresh stock and by intercrossed plants of the same stock, there was a great difference in fertility between the two sets of seedlings, and some difference in their height. *Petunia* offers a nearly



vieler oder sämtlicher früherer Generationen gekreuzt worden sein. Dies musz, einfach in Folge des Überwiegens fremden Pollens, bei dem Kohl und bei verschiedenen anderen Pflanzen der Fall sein, deren Varietäten beinahe ausnahmslos sich unter einander kreuzen, wenn sie zusammen wachsen. Dieselbe Folgerung kann noch sicherer in Bezug auf diejenigen Pflanzen gezogen werden, wie *Reseda* und *Eschscholtzia*, welche mit ihrem eigenen Pollen unfruchtbar, aber fruchtbar mit dem von irgend einem anderen Individuum sind. Diese verschiedenen Pflanzen müssen daher während einer langen Reihe früherer Generationen gekreuzt worden sein und die künstlichen Kreuzungen in meinen Experimenten können die Lebenskraft der Nachkommen über die ihrer Vorfahren hinaus nicht vermehrt haben. Der Unterschied zwischen den selbstbefruchteten und gekreuzten Pflanzen, die ich gezogen habe, kann daher nicht der Überlegenheit der gekreuzten zugeschrieben werden, sondern der Inferiorität der selbstbefruchteten Sämlinge, und zwar in Folge der schädlichen Wirkungen der Selbstbefruchtung.

Was den ersten Satz betrifft, nämlich, dasz Befruchtung durch Kreuzung meist wohlthätig ist, so haben wir gleichfalls ausgezeichnete Beweise. Pflanzen von *Ipomoea* wurden neun aufeinanderfolgende Generationen hindurch untereinander gekreuzt; sie wurden dann wiederum untereinander gekreuzt und zu derselben Zeit mit einer Pflanze eines frischen Stammes, d. h. mit einer aus einem anderen Garten gebrachten gekreuzt; die Nachkommen dieser letzteren Kreuzung verhielten sich zu den untereinander gekreuzten Pflanzen an Höhe wie 100 zu 78 und an Fruchtbarkeit wie 100 zu 51. Ein analoges Experiment mit *Eschscholtzia* gab ein ähnliches Resultat, so weit die Fruchtbarkeit in Betracht kommt. In keinem von diesen Fällen war irgend eine der Pflanzen das Product einer Selbstbefruchtung. Pflanzen von *Dianthus* wurden drei Generationen lang selbstbefruchtet, und dies war ohne Zweifel schädlich; als aber diese Pflanzen mit einem frischen Stamme und mit untereinander gekreuzten Pflanzen derselben Pflanze befruchtet wurden, fand sich eine bedeutende Verschiedenheit in der Fruchtbarkeit zwischen den zwei Sätzen von Sämlingen und etwas Verschiedenheit in ihrer Höhe. *Petunia* bietet einen nahezu parallelen Fall dar. Bei verschiedenen anderen Pflanzen sind die wunderbaren Wirkungen einer Kreuzung mit einem frischen Stamme in der Tabelle C zu sehen. Es sind auch mehrere Schilderungen des

parallel case. With various other plants, the wonderful effects of a cross with a fresh stock may be seen in Table C. Several accounts have also been published\* of the extraordinary growth of seedlings from a cross between two varieties of the same species, some of which are known never to fertilise themselves; so that here neither self-fertilisation nor relationship even in a remote degree can have come into play. We may therefore conclude that the above two propositions are true,—that cross-fertilisation is generally beneficial and self-fertilisation injurious to the offspring.

That certain plants, for instance, *Viola tricolor*, *Digitalis purpurea*, *Sarothamnus scoparius*, *Cyclamen persicum*, &c., which have been naturally cross-fertilised for many or all previous generations, should suffer to an extreme degree from a single act of self-fertilisation is a most surprising fact. Nothing of the kind has been observed in our domestic animals; but then we must remember that the closest possible interbreeding with such animals, that is, between brothers and sisters, cannot be considered as nearly so close a union as that between the pollen and ovules of the same flower. Whether the evil from self-fertilisation goes on increasing during successive generations is not as yet known; but we may infer from my experiments that the increase if any is far from rapid. After plants have been propagated by self-fertilisation for several generations, a single cross with a fresh stock restores their pristine vigour; and we have a strictly analogous result with our domestic animals.† The good effects of cross-fertilisation are transmitted by plants to the next generation; and judging from the varieties of

\* See 'Variation under Domestication,' ch. xix. 2nd edit. vol. ii. p. 159.

† Ibid. ch. xix. 2nd edit. vol. ii. p. 159.

auszerordentlichen Wachsthums von Sämlingen aus einer Kreuzung zwischen zwei Varietäten einer und derselben Species veröffentlicht worden<sup>1</sup>, von denen einige, wie bekannt ist, sich niemals selbst befruchten, so dasz hier weder Selbstbefruchtung noch Verwandtschaft, selbst in einem entfernten Grade, mit in's Spiel gekommen sein kann. Wir können daher schlieszen, dasz die obigen zwei Sätze richtig sind, — dasz Befruchtung durch Kreuzung meist wohlthätig und Selbstbefruchtung den Nachkommen schädlich ist.

Dasz gewisse Pflanzen, so beispielsweise *Viola tricolor*, *Digitalis purpurea*, *Sarothamnus scoparius*, *Cyclamen persicum* etc., welche von Natur für viele oder sämtliche frühere Generationen durch Kreuzung befruchtet worden sind, bis zu einem äusserst hohen Grade durch einen einzigen Act der Selbstbefruchtung leiden, ist eine äusserst überraschende Thatsache. Nichts der Art ist bei unseren domesticirten Thieren beobachtet worden. Wir müssen uns aber dabei daran erinnern, dasz die möglichst enge Inzucht bei solchen Thieren, d. h. zwischen Brüdern und Schwestern, auch nicht für nahebei so eng betrachtet werden kann, wie die zwischen dem Pollen und den Eichen einer und derselben Blüthe. Ob der Schaden, der einer Selbstbefruchtung folgt, sich während aufeinanderfolgender Generationen verstärkt, ist bis jetzt noch nicht bekannt; wir können aber aus meinen Experimenten folgern, dasz die Zunahme, wenn irgend eine solche besteht, bei weitem nicht rapid ist. Nachdem Pflanzen durch Selbstbefruchtung für mehrere Generationen fortgepflanzt worden sind, stellt eine einzige Kreuzung mit einem frischen Stamme ihre frühere Lebenskraft wieder her; und wir haben ein streng analoges Resultat bei unseren domesticirten Thieren<sup>2</sup>. Die guten Wirkungen einer Befruchtung durch Kreuzung werden bei Pflanzen der nächsten Generation übermittelt, und, nach den Varietäten der gemeinen Erbse zu urtheilen, auf viele spätere Generationen. Dies kann aber einfach eine Folge des Umstandes sein, dasz gekreuzte Pflanzen der ersten Generation äusserst lebenskräftig sind und ihre Lebenskraft wie jeden anderen Character ihren Nachkommen überliefern.

Trotz des Nachtheils, welchen viele Pflanzen durch Selbstbefruch-

<sup>1</sup> s. Über das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustande der Domestication, Bd. II. Cap. 19.

<sup>2</sup> ebenda, am nämlichen Orte.

the common pea, to many succeeding generations. But this may merely be that crossed plants of the first generation are extremely vigorous, and transmit their vigour, like any other character, to their successors.

Notwithstanding the evil which many plants suffer from self-fertilisation, they can be thus propagated under favourable conditions for many generations, as shown by some of my experiments, and more especially by the survival during at least half a century of the same varieties of the common pea and sweet-pea. The same conclusion probably holds good with several other exotic plants, which are never or most rarely cross-fertilised in this country. But all these plants, as far as they have been tried, profit greatly by a cross with a fresh stock. Some few plants, for instance, *Ophrys apifera*, have almost certainly been propagated in a state of nature for thousands of generations without having been once intercrossed; and whether they would profit by a cross with a fresh stock is not known. But such cases ought not to make us doubt that as a general rule crossing is beneficial, any more than the existence of plants which, in a state of nature, are propagated exclusively by rhizomes, stolons, &c.\* (their flowers never producing seeds), should make us doubt that seminal generation must have some great advantage, as it is the common plan followed by nature. Whether any species has been reproduced asexually from a very remote period cannot, of course, be ascertained. Our sole means for forming any judgment on this head is the duration of the varieties of our fruit trees which have been long propagated by grafts or buds. Andrew Knight formerly maintained that under these circumstances they always become weakly, but this conclusion

---

\* I have given several cases in my 'Variation under Domestication,' ch. xviii. 2nd edit. vol. ii. p. 152.

tung erleiden, können sie doch in dieser Weise unter günstigen Bedingungen viele Generationen hindurch fortgepflanzt werden, wie durch meine Experimente erwiesen wird, und besonders durch das Lebenbleiben derselben nämlichen Varietäten der gemeinen Erbse und der spanischen Wicke mindestens ein halbes Jahrhundert hindurch. Dieselbe Folgerung gilt wahrscheinlich auch für mehrere andere exotische Pflanzen, welche niemals oder äusserst selten hier in England durch Kreuzung befruchtet werden. Aber diese sämtlichen Pflanzen ziehen, soweit Versuche mit ihnen angestellt worden sind, aus einer Kreuzung mit einem frischen Stamme einen bedeutenden Vortheil. Einige wenige Pflanzen, so z. B. *Ophrys apifera*, sind beinahe sicher im Naturzustande Tausende von Generationen fortgepflanzt worden, ohne einmal untereinander gekreuzt worden zu sein; und ob dieselben durch eine Kreuzung mit einem frischen Stamme einen Vortheil erhalten, ist nicht bekannt. Derartige Fälle dürfen uns aber nicht daran zweifeln lassen, dasz der allgemeinen Regel nach Kreuzung wohlthätig ist, ebensowenig wie die Existenz von Pflanzen, welche im Naturzustande ausschliesslich durch Rhizome, Ausläufer<sup>3</sup> etc. (da ihre Blüten niemals Samen produciren) fortgepflanzt werden, uns daran zweifeln lässt, dasz die Zeugung durch Samen irgend einen groszen Vortheil darbieten musz, da es der von der Natur gewöhnlich befolgte Plan ist. Ob irgend eine Species ungeschlechtlich seit einer sehr weit zurückliegenden Zeit fortgepflanzt worden ist, kann natürlich nicht ermittelt werden. Das einzige Mittel, was wir besitzen, um uns irgend ein Urtheil über diesen Punkt zu bilden, ist die Dauer der Varietäten unserer Fruchtbäume, welche lange Zeit hindurch durch Senker oder Pfropfreiser fortgepflanzt worden sind. ANDREW KNIGHT behauptete früher, dasz sie unter diesen Umständen immer schwächlich werden; diese Folgerung ist aber von Anderen mit groszer Wärme bestritten worden. Ein neuerer und kompetenter Beurtheiler, Professor ASA GRAY<sup>4</sup>, neigt sich auf die Seite von ANDREW KNIGHT; auch mir scheint dies nach den Beweismitteln, die ich zu sammeln im Stande gewesen bin, die wahrscheinlichere Ansicht zu sein, trotz vieler entgegenstehender That-sachen.

<sup>3</sup> Ich habe mehrere Fälle angeführt in meinem Buche: Über das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustande der Domestication, Bd. II. Cap. 18.

<sup>4</sup> Darwiniana: Essays and Reviews pertaining to Darwinism. 1876, p. 338.

has been warmly disputed by others. A recent and competent judge, Prof. Asa Gray,\* leans to the side of Andrew Knight, which seems to me, from such evidence as I have been able to collect, the more probable view, notwithstanding many opposed facts.

The means for favouring cross-fertilisation and preventing self-fertilisation, or conversely for favouring self-fertilisation and preventing to a certain extent cross-fertilisation, are wonderfully diversified; and it is remarkable that these differ widely in closely allied plants,†—in the species of the same genus, and sometimes in the individuals of the same species. It is not rare to find hermaphrodite plants and others with separated sexes within the same genus; and it is common to find some of the species dichogamous and others maturing their sexual elements simultaneously. The dichogamous genus *Saxifraga* contains proterandrous and proterogynous species.‡ Several genera include both heterostyled (dimorphic or trimorphic forms) and homostyled species. *Ophrys* offers a remarkable instance of one species having its structure manifestly adapted for self-fertilisation, and other species as manifestly adapted for cross-fertilisation. Some con-generic species are quite sterile and others quite fertile with their own pollen. From these several causes we often find within the same genus species which do not produce seeds, while others produce an abundance, when insects are excluded. Some species bear cleistogene flowers which cannot be crossed, as well as perfect flowers, whilst others in the same genus

\* 'Darwiniana: Essays and Reviews pertaining to Darwinism,' 1876, p. 338.

† Hildebrand has insisted strongly to this effect in his valuable observations on the fer-

tilisation of the Gramineæ: 'Monatsbericht K. Akad. Berlin,' Oct. 1872, p. 763.

‡ Dr. Engler, 'Bot. Zeitung,' 1868, p. 833.

Die Mittel zur Begünstigung einer Befruchtung durch Kreuzung und zur Verhinderung einer Selbstbefruchtung, oder umgekehrt zur Begünstigung einer Selbstbefruchtung und zur Verhinderung einer Befruchtung durch Kreuzung bis zu einem gewissen Grade, sind wunderbar verschiedenartig; und es ist merkwürdig, dass dieselben in nahe verwandten Pflanzen weit von einander verschieden sind<sup>5</sup>, in den Species der nämlichen Gattung und zuweilen in den Individuen einer und der nämlichen Species. Man findet nicht selten hermaphroditische Pflanzen und andere mit getrennten Geschlechtern innerhalb desselben Genus, und man findet gewöhnlich einige von den Species dichogam, während andere ihre sexualen Elemente gleichzeitig reifen. Die dichogame Gattung *Saxifraga* enthält proterandrische und proterogyne Species<sup>6</sup>. Mehrere Gattungen enthalten sowohl heterostyle (dimorphe oder trimorphe Formen), als auch homostyle oder gleichgriffliche Species. *Ophrys* bietet ein merkwürdiges Beispiel von einer Species dar, deren Bau offenbar zur Selbstbefruchtung angepasst ist, und andere Species, welche ebenso offenbar zur Kreuzbefruchtung angepasst sind. Einige zu der nämlichen Gattung gehörige Species sind mit ihrem eigenen Pollen vollkommen unfruchtbar, und andere vollkommen fruchtbar. Aus diesen verschiedenen Ursachen finden wir häufig innerhalb einer und der nämlichen Gattung Species, welche keine Samenkörner produciren, wenn Insecten ausgeschlossen werden, während andere auszerordentlich reichlich Samenkörner hervorbringen. Einige Species tragen cleistogene Blüten, welche nicht gekreuzt werden können, ebensowohl wie vollkommene Blüten, während andere in der nämlichen Gattung niemals cleistogene Blüten hervorbringen. Einige Species existiren unter zwei Formen, von denen die eine augenfällige Blüten trägt, welche zur Kreuzbefruchtung angepasst sind, während die andere nicht in die Augen fallende Blüten trägt, welche zur Selbstbefruchtung angepasst sind, und endlich bieten andere Species in derselben Gattung nur eine einzige Form dar. Selbst bei den Individuen einer und der nämlichen Species variirt der Grad der Unfruchtbarkeit mit sich selbst bedeutend, so bei *Reseda*. Bei polygamen

---

<sup>5</sup> Hildebrand hat dies sehr stark betont in seinen werthvollen Beobachtungen über die Befruchtung der Gramineen, in: Monatsberichte d. K. Preusz. Akad. Berlin, Oct. 1872, p. 763.

<sup>6</sup> Dr. Engler, in: Botanische Zeitung, 1868, p. 833.

never produce cleistogene flowers. Some species exist under two forms, the one bearing conspicuous flowers adapted for cross-fertilisation, the other bearing inconspicuous flowers adapted for self-fertilisation, whilst other species in the same genus present only a single form. Even with the individuals of the same species, the degree of self-sterility varies greatly, as in *Reseda*. With polygamous plants, the distribution of the sexes differs in the individuals of the same species. The relative period at which the sexual elements in the same flower are mature, differs in the varieties of *Pelargonium*; and Carrière gives several cases,\* showing that the period varies according to the temperature to which the plants are exposed.

This extraordinary diversity in the means for favouring or preventing cross- and self-fertilisation in closely allied forms, probably depends on the results of both processes being highly beneficial to the species, but directly opposed in many ways to one another and dependent on variable conditions. Self-fertilisation assures the production of a large supply of seeds; and the necessity or advantage of this will be determined by the average length of life of the plant, which largely depends on the amount of destruction suffered by the seeds and seedlings. This destruction follows from the most various and variable causes, such as the presence of animals of several kinds, and the growth of surrounding plants. The possibility of cross-fertilisation depends mainly on the presence and number of certain insects, often of insects belonging to special groups, and on the degree to which they are attracted to the flowers of any particular species in preference to other flowers,—all circumstances likely to change.

---

\* 'Des Variétés,' 1865, p. 30.



Pflanzen ist die Vertheilung der Geschlechter bei den Individuen einer und der nämlichen Species verschieden. Die relative Periode, in welcher die Sexualelemente in der nämlichen Blüthe reif sind, ist bei den Varietäten von *Pelargonium* verschieden; und CARRIÈRE führt verschiedene Fälle an<sup>7</sup>, welche zeigen, dass die Periode je nach der Temperatur variirt, welcher die Pflanzen ausgesetzt werden.

Diese auszerordentliche Verschiedenartigkeit in den Mitteln zur Begünstigung oder Verhinderung einer Kreuzbefruchtung und Selbstbefruchtung in nahe verwandten Formen hängt wahrscheinlich davon ab, dass die Resultate beider Prozesse den Arten im hohen Grade wohlthätig, aber in vieler Weise einander direct entgegengesetzt und von variablen Bedingungen abhängig sind. Selbstbefruchtung sichert die Hervorbringung einer groszen Menge von Samenkörnern, und die Nothwendigkeit oder der Vortheil dieses Umstandes wird durch die mittlere Lebensdauer der Pflanze bestimmt sein, welche zum groszen Theil von der Ausdehnung abhängt, in welcher die Samenkörner und Sämlinge der Zerstörung ausgesetzt sind. Diese Zerstörung ist eine Folge der verschiedenartigsten und variabelsten Ursachen, so z. B. der Gegenwart von Thieren verschiedener Art und dem Wachsthum umgebender Pflanzen. Die Möglichkeit einer Kreuzbefruchtung hängt hauptsächlich von dem Vorhandensein und der Anzahl gewisser Insecten ab, häufig von Insecten, welche zu speciellen Gruppen gehören, und von dem Grade, in welchem sie von den Blüthen irgend einer besonderen Art angezogen werden gegenüber den Blüthen anderer, — alles Umstände, welche gern wechseln. Überdies weichen die Vortheile, welche einer Kreuzbefruchtung folgen, bedeutend bei verschiedenen Pflanzen von einander ab, so dass wahrscheinlich verwandte Pflanzen häufig in verschiedenem Grade aus einer Kreuzbefruchtung Vortheil erhalten. Unter diesen äusserst complicirten und schwankenden Bedingungen, wobei zwei einander etwas entgegengesetzte Zwecke zu erreichen sind, nämlich der sicheren Fortpflanzung der Species und das Hervorbringen durch Kreuzung befruchteter lebenskräftiger Nachkommen, ist es nicht überraschend, dass verwandte Formen eine auszerordentlich grosze Verschiedenartigkeit in den Mitteln darbieten, welche beide Zwecke begünstigen. Wenn Selbstbefruchtung, wie zu vermuthen Grund vorhanden ist, in manchen Beziehungen wohlthätig ist, obgleich

<sup>7</sup> Des Variétés, 1865, p. 30.

Moreover, the advantages which follow from cross-fertilisation differ much in different plants, so that it is probable that allied plants would often profit in different degrees by cross-fertilisation. Under these extremely complex and fluctuating conditions, with two somewhat opposed ends to be gained, namely, the safe propagation of the species and the production of cross-fertilised, vigorous offspring, it is not surprising that allied forms should exhibit an extreme diversity in the means which favour either end. If, as there is reason to suspect, self-fertilisation is in some respects beneficial, although more than counterbalanced by the advantages derived from a cross with a fresh stock, the problem becomes still more complicated.

As I only twice experimented on more than a single species in a genus, I cannot say whether the crossed offspring of the several species within the same genus differ in their degree of superiority over their self-fertilised brethren; but I should expect that this would often prove to be the case from what was observed with the two species of *Lobelia* and with the individuals of the same species of *Nicotiana*. The species belonging to distinct genera in the same family certainly differ in this respect. The effects of cross- and self-fertilisation may be confined either to the growth or to the fertility of the offspring, but generally extends to both qualities. There does not seem to exist any close correspondence between the degree to which the flowers of species are adapted for cross-fertilisation, and the degree to which their offspring profit by this process; but we may easily err on this head, as there are two means for ensuring cross-fertilisation which are not externally perceptible, namely, self-sterility and the prepotent fertilising influence of pollen from another individual. Lastly, it has been

dies mehr als aufgewogen wird durch die einer Kreuzung mit einem verschiedenen Stamme folgenden Vortheile, so wird dieses Problem noch weiter complicirt.

Da ich nur zweimal an mehr als einer Species in einer Gattung experimentirte, so kann ich nicht angeben, ob die gekreuzten Nachkommen der verschiedenen Species innerhalb einer und derselben Gattung in dem Grade ihrer Überlegenheit über ihren selbstbefruchteten Geschwistern verschieden sind; ich möchte aber erwarten, dasz es sich herausstellen möchte, dasz dies häufig der Fall ist, und zwar nach dem was ich bei den zwei Species von *Lobelia* und bei den Individuen der nämlichen Species von *Nicotiana* beobachtet habe. Die zu verschiedenen Gattungen in einer und derselben Familie gehörigen Species weichen in dieser Beziehung sicher von einander ab. Die Wirkungen einer Kreuzung und einer Selbstbefruchtung können entweder auf das Wachsthum oder auf die Fruchtbarkeit der Nachkommen beschränkt sein, erstrecken sich aber meistens auf beide Eigenschaften. Es scheint keine irgendwie nahe Übereinstimmung zwischen dem Grade, in welchem die Blüthen von Species, die zur Kreuzbefruchtung angepasst sind, durch diesen Procesz Vortheil erhalten, und dem zu bestehen, in welchem ihre Nachkommen hierdurch profitiren; wir können uns aber in Bezug auf diesen Punkt leicht irren, da es zwei Mittel zur Sicherstellung der Kreuzbefruchtung gibt, welche äusserlich nicht wahrnehmbar sind, nämlich Unfruchtbarkeit mit sich selbst und der überwiegend befruchtende Einfluss des Pollens von einem anderen Individuum. Endlich ist in einem früheren Capitel gezeigt worden, dasz die durch eine Kreuzung und Selbstbefruchtung auf die Fruchtbarkeit der elterlichen Pflanze hervorgebrachte Wirkung nicht immer derjenigen entspricht, welche in Bezug auf die Höhe, Lebenskraft und Fruchtbarkeit bei den Nachkommen hervorgebracht wird. Dieselbe Bemerkung ist auch auf gekreuzte und selbstbefruchtete Sämlinge anwendbar, wenn diese als elterliche Pflanzen benutzt werden. Dieser Mangel an Übereinstimmung hängt wahrscheinlich mindestens zum Theil davon ab, dasz die Anzahl der hervorgebrachten Samen hauptsächlich durch die Anzahl der Pollenröhren bestimmt wird, welche die Eichen erreichen, und dies wird wiederum von der Wechselwirkung zwischen dem Pollen und der Absonderung oder den Geweben der Narbenoberfläche bestimmt, während das Wachsthum und die constitutionelle Kraft der Nachkommen hauptsächlich nicht nur von der Anzahl der die Eichen erreichenden Pollen-

shown in a former chapter that the effect produced by cross and self-fertilisation on the fertility of the parent-plants does not always correspond with that produced on the height, vigour, and fertility of their offspring. The same remark applies to crossed and self-fertilised seedlings when these are used as the parent-plants. This want of correspondence probably depends, at least in part, on the number of seeds produced being chiefly determined by the number of the pollen-tubes which reach the ovules, and this will be governed by the reaction between the pollen and the stigmatic secretion or tissues; whereas the growth and constitutional vigour of the offspring will be chiefly determined, not only by the number of pollen-tubes reaching the ovules, but by the nature of the reaction between the contents of the pollen-grains and ovules.

There are two other important conclusions which may be deduced from my observations: firstly, that the advantages of cross-fertilisation do not follow from some mysterious virtue in the mere union of two distinct individuals, but from such individuals having been subjected during previous generations to different conditions, or to their having varied in a manner commonly called spontaneous, so that in either case their sexual elements have been in some degree differentiated. And secondly, that the injury from self-fertilisation follows from the want of such differentiation in the sexual elements. These two propositions are fully established by my experiments. Thus, when plants of the *Ipomœa* and of the *Mimulus*, which had been self-fertilised for the seven previous generations and had been kept all the time under the same conditions, were intercrossed one with another, the offspring did not profit in the least by the cross. *Mimulus*

schläuchen bestimmt wird, sondern auch von der Beschaffenheit der Wechselbeziehung zwischen dem Inhalte der Pollenkörner und Eichen.

Es gibt noch zwei andere bedeutungsvolle Folgerungen, welche aus meinen Beobachtungen abgeleitet werden können: erstens, dasz die Vortheile einer Kreuzbefruchtung nicht Folgen irgend einer mysteriösen Kraft bei der blösen Vereinigung zweier verschiedener Individuen sind, sondern davon, dasz derartige Individuen während der früheren Generationen verschiedenen Bedingungen ausgesetzt worden sind, oder dasz sie in einer gewöhnlich spontan genannten Art und Weise so variirt haben, dasz in beiden Fällen ihre sexualen Elemente in einem gewissem Grade differenzirt worden sind; und zweitens, dasz der einer Selbstbefruchtung folgende Schaden das Resultat des Mangels einer derartigen Differenzirung in den sexualen Elementen ist. Diese beiden Sätze werden durch meine Experimente vollständig sicher gestellt. Wenn hiernach Pflanzen der *Ipomoea* und von *Mimulus*, welche für sieben vorausgehende Generationen selbstbefruchtet und die ganze Zeit unter denselben Bedingungen gehalten worden waren, untereinander gekeuzt wurden, so zogen die Nachkommen nicht im Mindesten aus dieser Kreuzung einen Vortheil. *Mimulus* bietet einen anderen instructiven Fall dar, indem er zeigt, dasz die Wohlthat einer Kreuzung von der früheren Behandlungsweise der Vorfahren abhängt: Pflanzen, welche acht vorausgehende Generationen hindurch selbstbefruchtet worden waren, wurden mit Pflanzen gekreuzt, welche die gleiche Zahl von Generationen hindurch untereinander gekreuzt worden waren, wobei alle Pflanzen soweit als möglich unter denselben Bedingungen gehalten worden sind. Sämlinge aus dieser Kreuzung wurden in Concurrrenz mit anderen von derselben selbstbefruchteten Mutterpflanze nach einer Kreuzung mit einem frischen Stamme erhalten gezogen; und die letzteren Sämlinge verhielten sich zu den ersteren an Höhe wie 100 zu 52, und an Fruchtbarkeit wie 100 zu 4. Ein genau paralleles Experiment wurde mit *Dianthus* angestellt, nur mit dem Unterschied, dasz die Pflanzen nur für die drei vorhergehenden Generationen selbstbefruchtet worden waren; und das Resultat war ähnlich, wenn schon nicht so stark ausgesprochen. Die vorstehenden zwei Fälle, wo die Nachkommen von *Ipomoea* und *Eschscholtzia*, die aus einer Kreuzung mit einem frischen Stamme herrührten, den untereinander gekreuzten Pflanzen des alten Stammes ebenso überlegen

offers another instructive case, showing that the benefit of a cross depends on the previous treatment of the progenitors: plants which had been self-fertilised for the eight previous generations were crossed with plants which had been intercrossed for the same number of generations, all having been kept under the same conditions as far as possible; seedlings from this cross were grown in competition with others derived from the same self-fertilised mother-plant crossed by a fresh stock; and the latter seedlings were to the former in height as 100 to 52, and in fertility as 100 to 4. An exactly parallel experiment was tried on *Dianthus*, with this difference, that the plants had been self-fertilised only for the three previous generations, and the result was similar though not so strongly marked. The foregoing two cases of the offspring of *Ipomœa* and *Eschscholtzia*, derived from a cross with a fresh stock, being as much superior to the intercrossed plants of the old stock, as these latter were to the self-fertilised offspring, strongly supports the same conclusion. A cross with a fresh stock or with another variety seems to be always highly beneficial, whether or not the mother-plants have been intercrossed or self-fertilised for several previous generations. The fact that a cross between two flowers on the same plant does no good or very little good, is likewise a strong corroboration of our conclusion; for the sexual elements in the flowers on the same plant can rarely have been differentiated, though this is possible, as flower-buds are in one sense distinct individuals, sometimes varying and differing from one another in structure or constitution. Thus the proposition that the benefit from cross-fertilisation depends on the plants which are crossed having been subjected during previous generations to somewhat different conditions,

waren, wie diese den selbstbefruchteten **Nachkommen**, unterstützen im hohen Grade dieselbe **Folgerung**. Eine Kreuzung mit einem frischen Stamme oder mit einer anderen Varietät scheint immer im hohen Grade wohlthätig zu sein, mögen nun die mütterlichen Pflanzen mehrere frühere Generationen hindurch untereinander gekreuzt oder selbstbefruchtet worden sein. Die Thatsache, dass eine Kreuzung zwischen zwei Blüthen an einer und der nämlichen Pflanze keine oder nur sehr geringe gute Wirkungen äusert, ist gleichfalls eine starke Bestätigung unserer Folgerungen; denn die Sexualelemente in den Blüthen an einer und der nämlichen Pflanze können nur selten differenzirt worden sein, obgleich dies wohl möglich ist, da Blüthenknospen in einem gewissen Sinne verschiedene Individuen sind und zuweilen von einander im Bau oder in der Constitution variiren und verschieden werden. Es wird hiernach der Satz, dass die Wohlthat aus einer Befruchtung durch Kreuzung davon abhängt, dass die Pflanzen, welche gekreuzt werden, während vorausgehender Generationen etwas verschiedenen Bedingungen unterworfen worden sind, oder dass sie aus irgend welchen unbekanntem Ursachen so variirt haben, als wenn sie in dieser Weise ausgesetzt worden wären, von allen Seiten her sicher befestigt.

Ehe ich weiter gehe, musz die Ansicht, welche von mehreren Physiologen vorgebracht worden ist, erwähnt werden, dass die Nachteile, welche einer zu nahen Inzucht bei Thieren und ohne Zweifel, wie sie auch sagen würden, aus der Selbstbefruchtung bei Pflanzen folgen, das Resultat der Zunahme irgend einer krankhaften Neigung oder Schwäche der Constitution sind, welche den nahe verwandten Eltern oder den zwei Geschlechtern hermaphroditischer Pflanzen gemeinsam zukommen. Unzweifelhaft ist der Schaden häufig auf diese Weise entstanden; es ist aber ein vergeblicher Versuch, diese Ansicht auf die zahlreichen in meinen Tabellen mitgetheilten Fälle auszudehnen. Man musz sich daran erinnern, dass eine und dieselbe Mutterpflanze beides, sowohl selbstbefruchtet als gekreuzt wurde, so dass, wenn sie kränklich gewesen wäre, sie ihre krankhafte Neigung zur Hälfte auf ihre gekreuzten Nachkommen überliefert haben würde. Es wurden aber Pflanzen zum Experiment ausgewählt, welche vollkommen gesund erschienen. Einige von ihnen wuchsen wild oder waren die unmittelbaren Nachkommen wildwachsender Pflanzen, oder waren kräftig gedeihende gewöhnliche Gartenpflanzen. In Anbetracht der Anzahl von

or to their having varied from some unknown cause as if they had been thus subjected, is securely fortified on all sides.

Before proceeding any further, the view which has been maintained by several physiologists must be noticed, namely, that all the evils from breeding animals too closely, and no doubt, as they would say, from the self-fertilisation of plants, is the result of the increase of some morbid tendency or weakness of constitution common to the closely related parents, or to the two sexes of hermaphrodite plants. Undoubtedly injury has often thus resulted; but it is a vain attempt to extend this view to the numerous cases given in my Tables. It should be remembered that the same mother-plant was both self-fertilised and crossed, so that if she had been unhealthy she would have transmitted half her morbid tendencies to her crossed offspring. But plants appearing perfectly healthy, some of them growing wild, or the immediate offspring of wild plants, or vigorous common garden-plants, were selected for experiment. Considering the number of species which were tried, it is nothing less than absurd to suppose that in all these cases the mother-plants, though not appearing in any way diseased, were weak or unhealthy in so peculiar a manner that their self-fertilised seedlings, many hundreds in number, were rendered inferior in height, weight, constitutional vigour, and fertility to their crossed offspring. Moreover, this belief cannot be extended to the strongly marked advantages which invariably follow, as far as my experience serves, from intercrossing the individuals of the same variety or of distinct varieties, if these have been subjected during some generations to different conditions.



Species, welche versucht wurden, wäre es beinahe absurd, zu vermuthen, dasz in allen diesen Fällen die Mutterpflanzen, obschon sie in keinerlei Weise erkrankt erschienen, schwach oder in einer so eigenthümlichen Weise ungesund gewesen wären, dasz ihre selbstbefruchteten Sämlinge, und zwar viele Hunderte an Zahl, hierdurch an Höhe, Gewicht, constitutioneller Kraft und Fruchtbarkeit ihren gekreuzten Nachkommen nachstehend gemacht worden wären. Überdies lässt sich diese Annahme nicht auf die scharf ausgesprochenen Vortheile ausdehnen, welche, soweit meine Erfahrung reicht, ausnahmslos dem Untereinanderkreuzen der Individuen einer und der nämlichen Varietät oder verschiedener Varietäten folgen, wenn diese während einiger Generationen verschiedenen Bedingungen unterworfen worden sind.

Es ist offenbar, dasz, wenn zwei Sätze von Pflanzen während mehrerer Generationen verschiedenen Bedingungen ausgesetzt werden, dies zu keinem wohlthätigen Resultat führen kann, soweit eine Kreuzung in Betracht kommt, wenn nicht ihre sexualen Elemente hierdurch mit afficirt werden. Dasz jeder Organismus bis zu einer gewissen Ausdehnung durch eine Veränderung seiner Umgebung afficirt wird, wird wie ich vermuthe nicht bestritten werden. Es ist kaum nothwendig, über diesen Punkt Beweise anzuführen; wir können den Unterschied zwischen individuellen Pflanzen einer und derselben Species wahrnehmen, welche an etwas schattigeren oder sonnigeren, trockenen oder feuchten Stellen gewachsen sind. Pflanzen, welche für mehrere Generationen unter verschiedenen Climates oder zu verschiedenen Zeiten des Jahres fortgepflanzt worden sind, überliefern auch verschiedene Constitutionen auf ihre Sämlinge. Unter derartigen Umständen wird die chemische Constitution ihrer Säfte und die Beschaffenheit ihrer Gewebe häufig modificirt<sup>8</sup>. Viele andere derartige Thatsachen könnten noch angeführt werden. Kurz, jede Veränderung in der Function eines Theils hängt wahrscheinlich mit irgend einer entsprechenden, wenn schon häufig vollkommen un wahrnehmbaren Veränderung in der Structur oder Zusammensetzung zusammen.

<sup>8</sup> Zahlreiche Fälle zusammen mit den Verweisungen sind mitgetheilt in meinem Buche: Über das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustande der Domestication, Bd. II. Cap. 23. Was Thiere betrifft, so hat Mr. Brackenridge gezeigt (*A Contribution to the Theory of Diathesis*, Edinburgh, 1869), dasz die verschiedenen Organe der Thiere durch Unterschiede in der Temperatur und Nahrung zu verschiedenen Thätigkeitsgraden erregt werden und in gewisser Ausdehnung ihnen angepasst werden.

It is obvious that the exposure of two sets of plants during several generations to different conditions can lead to no beneficial results, as far as crossing is concerned, unless their sexual elements are thus affected. That every organism is acted on to a certain extent by a change in its environment, will not, I presume, be disputed. It is hardly necessary to advance evidence on this head; we can perceive the difference between individual plants of the same species which have grown in somewhat more shady or sunny, dry or damp places. Plants which have been propagated for some generations under different climates or at different seasons of the year transmit different constitutions to their seedlings. Under such circumstances, the chemical constitution of their fluids and the nature of their tissues are often modified.\* Many other such facts could be adduced. In short, every alteration in the function of a part is probably connected with some corresponding, though often quite imperceptible change in structure or composition.

Whatever affects an organism in any way, likewise tends to act on its sexual elements. We see this in the inheritance of newly acquired modifications, such as those from the increased use or disuse of a part, and even from mutilations if followed by disease.† We have abundant evidence how susceptible the reproductive system is to changed conditions, in the many instances of animals rendered sterile by confinement; so that they will not unite, or if they unite do not

\* Numerous cases together with references are given in my 'Variation under Domestication,' ch. xxiii. 2nd edit. vol. ii. p. 264. With respect to animals, Mr. Brackenridge has well shown ('A Contribution to the Theory of Diathesis,' Edinburgh, 1869) that

the different organs of animals are excited into different degrees of activity by differences of temperature and food, and become to a certain extent adapted to them.

† 'Variation under Domestication,' ch. xii. 2nd edit. vol. i. p. 466.

Was nur immer einen Organismus in irgend einer Weise afficirt, strebt in gleicher Weise dahin, auf seine sexualen Elemente zu wirken. Wir sehen dies in der Vererbung neuerlangter Modificationen, wie z. B. der in Folge des vermehrten Gebrauchs oder Nichtgebrauchs eines Theils und selbst durch Verstümmelungen, wenn diesen eine Krankheit folgte, hervorgebrachten<sup>9</sup>. Wir haben äusserst reichliche Beweise dafür, wie empfänglich das Fortpflanzungssystem für veränderte Bedingungen ist in den vielen Beispielen, wo Thiere durch Gefangenschaft unfruchtbar gemacht werden; sie verbinden sich nun nicht mehr, oder wenn sie sich begatten, bringen sie keine Nachkommen hervor, obschon auch die Gefangenschaft bei weitem nicht eng zu sein braucht; ebenso wie Pflanzen durch die Cultur steril gemacht werden. Aber kaum irgend welche Fälle bieten noch auffallendere Beweise dafür dar, wie mächtig eine Veränderung in den Lebensbedingungen auf die Sexualelemente wirkt, als die bereits mitgetheilten von Pflanzen, welche in dem einen Lande vollständig unfruchtbar mit sich selbst sind, und wenn sie in ein anderes Land gebracht werden, selbst schon in der ersten Generation eine reichliche Menge selbstbefruchteter Samen ergeben.

Aber man kann nun sagen: zugegeben, dass veränderte Bedingungen auf die Sexualelemente wirken, wie können zwei oder mehr Pflanzen, welche entweder in ihrem Heimatlande oder in einem Garten dicht bei einander wachsen, verschieden beeinflusst werden, insofern sie ja genau denselben Bedingungen ausgesetzt zu sein scheinen? Obschon diese Frage bereits in Betracht gezogen worden ist, verdient sie von verschiedenen Gesichtspunkten aus noch eine weitere Betrachtung. In meinen Versuchen an *Digitalis purpurea* wurden einige Blüthen an einer wilden Pflanze selbstbefruchtet und andere wurden mit Pollen von einer anderen Pflanze, die in einer Entfernung von zwei oder drei Fusz wuchs, gekreuzt. Die aus den so erhaltenen Samenkörnern gezogenen gekreuzten und selbstbefruchteten Pflanzen brachten Blüthenstengel hervor, die sich der Zahl nach wie 100 zu 47, und der Höhe nach im Mittel wie 100 zu 70 verhielten. Es war daher die Kreuzung zwischen diesen zwei Pflanzen im hohen Grade wohlthätig; wie können aber ihre Sexualelemente durch das verschiedenen Bedingungen Ausgesetztsein differenzirt worden sein? Wenn die

<sup>9</sup> Über das Variiren im Zustande der Domestication, Bd. II. Cap. 12.

produce offspring, though the confinement may be far from close; and of plants rendered sterile by cultivation. But hardly any cases afford more striking evidence how powerfully a change in the conditions of life acts on the sexual elements, than those already given, of plants which are completely self-sterile in one country, and when brought to another, yield, even in the first generation, a fair supply of self-fertilised seeds.

But it may be said, granting that changed conditions act on the sexual elements, how can two or more plants growing close together, either in their native country or in a garden, be differently acted on, inasmuch as they appear to be exposed to exactly the same conditions? Although this question has been already considered, it deserves further consideration under several points of view. In my experiments with *Digitalis purpurea*, some flowers on a wild plant were self-fertilised, and others were crossed with pollen from another plant growing within two or three feet's distance. The crossed and self-fertilised plants raised from the seeds thus obtained, produced flower-stems in number as 100 to 47, and in average height as 100 to 70. Therefore the cross between these two plants was highly beneficial; but how could their sexual elements have been differentiated by exposure to different conditions? If the progenitors of the two plants had lived on the same spot during the last score of generations, and had never been crossed with any plant beyond the distance of a few feet, in all probability their offspring would have been reduced to the same state as some of the plants in my experiments,—such as the intercrossed plants of the ninth generation of *Ipomœa*,—or the self-fertilised plants of the eighth generation of *Mimulus*,—or the offspring from

Vorfahren der zwei Pflanzen während der letzten zwanzig Generationen an dem nämlichen Orte gelebt hätten und niemals mit irgend einer Pflanze jenseits einer Entfernung von einigen wenigen Fuszen gekreuzt worden wären, so würden aller Wahrscheinlichkeit nach ihre Nachkommen auf denselben Zustand herabgebracht worden sein, wie einige von den Pflanzen in meinen Experimenten, — so die untereinander gekreuzten Pflanzen der neunten Generation von *Ipomoea*, oder die selbstbefruchteten Pflanzen der achten Generation von *Mimulus*, oder die Nachkommen von Blüthen der nämlichen Pflanze, und in diesem Falle würde eine Kreuzung zwischen den zwei Pflanzen von *Digitalis* keinen Vortheil hervorgebracht haben. Es werden aber Samen häufig durch natürliche Mittel weit zerstreut, und eine der obigen zwei Pflanzen oder irgend einer ihrer Vorfahren kann aus grösserer Entfernung hergekommen sein, aus einem schattigeren oder sonnigeren, trockeneren oder feuchteren Orte, oder auch von einer verschiedenen Art von Boden, welcher andere organische oder unorganische Stoffe enthielt. Wir wissen nach den schönen Untersuchungen der Herren LAWES und GILBERT<sup>10</sup>, daz verschiedene Pflanzen sehr verschiedene Mengen unorganischer Substanzen erfordern und consumiren. Aber auch die Menge im Boden wird wahrscheinlich keinen so groszen Unterschied für die verschiedenen Individuen irgend einer Species ausmachen, als anfangs zu erwarten wäre; denn die umgebenden Species mit verschiedenen Bedürfnissen werden, je nachdem sie in grösseren oder geringeren Zahlen existiren, dahin streben, eine jede Species in Bezug auf das, was sie aus dem Boden erhalten kann, in einer Art von Gleichgewicht zu erhalten. Dies wird selbst in Bezug auf Feuchtigkeit während trockener Jahreszeiten gelten; und wie mächtig der Einflusz von ein wenig mehr oder weniger Feuchtigkeit im Boden auf das Vorhandensein und die Verbreitung von Pflanzen ist, zeigt sich häufig sehr gut auf alten Weidefeldern, welche noch Spuren früherer Furchen und Leisten darbieten. Da aber die verhältnismässige Zahl der umgebenden Pflanzen an zwei benachbarten Stellen nur selten genau dieselbe ist, so werden nichtsdestoweniger die Individuen einer und derselben Species in Bezug auf das, was sie von Boden absorbiren können, etwas verschiedenen Bedingungen ausgesetzt sein. Es ist überraschend, wie das reichliche Wachsthum eines Satzes von Pflanzen andere mit ihnen

<sup>10</sup> Journal of the Royal Agricultural Society of England, Vol. XXIV. P. I.

flowers on the same plant,—and in this case a cross between the two plants of *Digitalis* would have done no good. But seeds are often widely dispersed by natural means, and one of the above two plants or one of their ancestors may have come from a distance, from a more shady or sunny, dry or moist place, or from a different kind of soil containing other organic or inorganic matter. We know from the admirable researches of Messrs. Lawes and Gilbert\* that different plants require and consume very different amounts of inorganic matter. But the amount in the soil would probably not make so great a difference to the several individuals of any particular species as might at first be expected; for the surrounding species with different requirements would tend, from existing in greater or lesser numbers, to keep each species in a sort of equilibrium, with respect to what it could obtain from the soil. So it would be even with respect to moisture during dry seasons; and how powerful is the influence of a little more or less moisture in the soil on the presence and distribution of plants, is often well shown in old pasture fields which still retain traces of former ridges and furrows. Nevertheless, as the proportional numbers of the surrounding plants in two neighbouring places is rarely exactly the same, the individuals of the same species will be subjected to somewhat different conditions with respect to what they can absorb from the soil. It is surprising how the free growth of one set of plants affects others growing mingled with them; I allowed the plants on rather more than a square yard of turf which had been closely mown for several years, to grow up; and nine species

---

\* 'Journal of the Royal Agricultural Soc. of England,' vol. xxiv. part i.

gemischt wachsende beeinflusst; ich gestattete den Pflanzen, auf etwas mehr als einem Quadratyard von Rasen, welcher mehrere Jahre hindurch kurz gemäht worden war, aufzuwachsen, und neun Species unter zwanzig wurden hierdurch ausgetilgt; ob dies aber gänzlich eine Folge davon war, dasz die Arten, welche aufwachsen, den andern die Nahrung raubten, weisz ich nicht.

Samen liegen häufig mehrere Jahre hindurch schlummernd im Boden, und keimen, wenn sie durch irgend welche Mittel, so durch grabende Thiere, der Oberfläche nahe gebracht werden. Wahrscheinlich werden sie durch den bloszen Umstand, dasz sie lange im Schlummer gelegen haben, afficirt werden; denn Gärtner glauben, dasz das Hervorbringen von gefüllten Blüthen und von Frucht hierdurch beeinflusst wird; überdies werden Samen, welche während verschiedener Jahre gereift sind, während des ganzen Verlaufs ihrer Entwicklung verschiedenen Graden von Wärme und Feuchtigkeit ausgesetzt worden sein.

Im letzten Capitel wurde gezeigt, dasz Pollen häufig von Insecten auf beträchtliche Entfernungen von Pflanze zu Pflanze geschafft wird. Es kann daher eine der elterlichen Pflanzen oder der Vorfahren unserer zwei Pflanzen von *Digitalis* mit einer entfernt stehenden unter etwas verschiedenen Bedingungen wachsenden Pflanze gekreuzt worden sein. In dieser Weise gekreuzte Pflanzen produciren häufig eine ungewöhnlich grosze Anzahl von Samen; ein auffallendes Beispiel dieser Thatsache wird von der *Bignonia*, die früher erwähnt wurde, dargeboten, welche bei FRITZ MÜLLER mit Pollen von einigen benachbarten Pflanzen befruchtet wurde, und kaum irgend welchen Samen ansetzte, aber im hohen Grade fruchtbar war, wenn sie mit Pollen von einer entfernt wachsenden Pflanze befruchtet wurde. Sämlinge aus einer Kreuzung dieser Art wachsen mit groszer Lebenskraft und überliefern ihre Kraft ihren Nachkommen. Diese werden daher in dem Kampfe um's Leben meist die Sämlinge von Pflanzen besiegen und zum Aussterben bringen, welche lange Zeit nahe bei einander unter den nämlichen Bedingungen gewachsen sind, und werden in dieser Weise dazu neigen, sich zu verbreiten.

Wenn zwei, gut ausgesprochene Verschiedenheiten darbietende, Varietäten gekreuzt werden, so weichen ihre Nachkommen in den späteren Generationen bedeutend in äusseren Merkmalen von einander ab, und dies ist eine Folge der Häufung oder des Verkümmerns einiger

out of twenty were thus exterminated; but whether this was altogether due to the kinds which grew up robbing the others of nutriment, I do not know.

Seeds often lie dormant for several years in the ground, and germinate when brought near the surface by any means, as by burrowing animals. They would probably be affected by the mere circumstance of having long lain dormant; for gardeners believe that the production of double flowers and of fruit is thus influenced. Seeds, moreover, which were matured during different seasons, will have been subjected during the whole course of their development to different degrees of heat and moisture.

It was shown in the last chapter that pollen is often carried by insects to a considerable distance from plant to plant. Therefore one of the parents or ancestors of our two plants of *Digitalis* may have been crossed by a distant plant growing under somewhat different conditions. Plants thus crossed often produce an unusually large number of seeds; a striking instance of this fact is afforded by the *Bignonia*, previously mentioned, which was fertilised by Fritz Müller with pollen from some adjoining plants and set hardly any seed, but when fertilised with pollen from a distant plant, was highly fertile. Seedlings from a cross of this kind grow with great vigour, and transmit their vigour to their descendants. These, therefore, in the struggle for life, will generally beat and exterminate the seedlings from plants which have long grown near together under the same conditions, and will thus tend to spread.

When two varieties which present well-marked differences are crossed, their descendants in the later generations differ greatly from one another in external characters; and this is due to the augmentation



von diesen Characteren und des Wiedererscheinens früherer durch Rückschlag; und dasselbe wird, wie wir beinahe mit Sicherheit annehmen können, mit irgend welchen unbedeutenden Verschiedenheiten in der Constitution ihrer sexuellen Elemente eintreten. Wie dem auch sein mag, meine Experimente weisen darauf hin, dass eine Kreuzung von Pflanzen, welche lange Zeit hindurch beinahe, wenn schon nicht vollständig gleichen Bedingungen ausgesetzt worden sind, das mächtigste von all' den Mitteln ist, irgend einen Grad von Verschiedenartigkeit in den Sexualelementen zu bewahren, wie es sich in der Superiorität der untereinander gekreuzten über den selbstbefruchteten Sämlingen in den späteren Generationen zeigt. Nichtsdestoweniger strebt allerdings die fortgesetzte Kreuzung in dieser Weise behandelter Pflanzen untereinander dahin, eine derartige Verschiedenartigkeit zu verwischen, wie sich aus dem verminderten Vortheile ergibt, welcher einer Kreuzung derartiger Pflanzen untereinander folgt, im Vergleich mit dem aus einer Kreuzung mit einem frischen Stamme. Es scheint, wie ich hinzufügen will, wahrscheinlich, dass Samenkörner ihre endlosen merkwürdigen Anpassungen zur weiten Verbreitung<sup>11</sup> nicht nur zu dem Zwecke erhalten haben, dass die Sämlinge hierdurch in den Stand gesetzt werden, neue und passende Heimstätten zu finden, sondern auch damit die Individuen, welche lange Zeit den nämlichen Bedingungen ausgesetzt gewesen sind, sich gelegentlich mit einem frischen Stamme kreuzen.

Aus den vorstehenden verschiedenen Betrachtungen können wir, wie ich meine, folgern, dass wir in dem obigen Falle von *Digitalis* und selbst in dem Falle von Pflanzen, welche Tausende von Generationen hindurch in dem nämlichen Bezirk gewachsen sind, wie es häufig bei Species eingetreten sein musz, welche einen bedeutend beschränkten Verbreitungsbezirk haben, geneigt sind, den Grad, bis zu welchem die Individuen absolut denselben Bedingungen ausgesetzt worden sind, zu überschätzen. Es besteht mindestens keine Schwierigkeit in der Annahme, dass derartige Pflanzen hinreichend verschiedenen Bedingungen ausgesetzt worden sind, um ihre sexuellen Elemente verschiedenartig zu machen; denn wir wissen, dass eine für einige Generationen in einem anderen Garten in dem nämlichen District fortgepflanzte Pflanze

---

<sup>11</sup> s. Prof. Hildebrand's ausgezeichnete Abhandlung: Verbreitungsmittel der Pflanzen, 1873.

or obliteration of some of these characters, and to the reappearance of former ones through reversion; and so it will be, as we may feel almost sure, with any slight differences in the constitution of their sexual elements. Anyhow, my experiments indicate that crossing plants which have been long subjected to almost though not quite the same conditions, is the most powerful of all the means for retaining some degree of differentiation in the sexual elements, as shown by the superiority in the later generations of the intercrossed over the self-fertilised seedlings. Nevertheless, the continued intercrossing of plants thus treated does tend to obliterate such differentiation, as may be inferred from the lessened benefit derived from intercrossing such plants, in comparison with that from a cross with a fresh stock. It seems probable, as I may add, that seeds have acquired their endless curious adaptations for wide dissemination,\* not only that the seedlings should thus be enabled to find new and fitting homes, but that the individuals which have been long subjected to the same conditions should occasionally intercross with a fresh stock.

From the foregoing several considerations we may, I think, conclude that in the above case of the *Digitalis*, and even in that of plants which have grown for thousands of generations in the same district, as must often have occurred with species having a much restricted range, we are apt to over-estimate the degree to which the individuals have been subjected to absolutely the same conditions. There is at least no difficulty in believing that such plants have been subjected to sufficiently distinct conditions to differentiate their sexual elements; for we know that a plant

---

\* See Prof Hildebrand's excellent treatise, 'Verbreitungsmittel der Pflanzen,' 1873.

als ein frischer Stamm dient und bedeutende Befruchtungskraft besitzt. Die merkwürdigen Fälle von Pflanzen, welche irgend ein anderes Individuum derselben Species befruchten und von ihm befruchtet werden können, die aber durchaus unfruchtbar mit ihrem eigenen Pollen sind, werden verständlich, wenn die von mir vorgebrachte Ansicht richtig ist, nämlich, dasz die Individuen einer und der nämlichen im Naturzustande nahe bei einander wachsenden Species nicht wirklich während mehrerer früherer Generationen ganz den nämlichen Bedingungen ausgesetzt gewesen sind.

Einige Naturforscher nehmen an, dasz in allen Wesen eine eingeborene Neigung besteht, zu variiren und in der Organisation fortzuschreiten, und zwar unabhängig von äusseren Einwirkungen; und wie ich vermuthete, werden sie hieraus die unbedeutenden Verschiedenheiten erklären wollen, welche sämmtliche Individuen einer und der nämlichen Species sowohl in äusseren Merkmalen, als in der Constitution unterscheiden, ebenso wie die Unterschiede in beiden Beziehungen zwischen nahe verwandten Varietäten. Nicht zwei Individuen kann man finden, welche vollständig einander gleich sind; so, wenn wir eine Anzahl von Samenkörnern aus der nämlichen Kapsel und so sehr als möglich unter gleichen Bedingungen säen, keimen sie doch mit verschiedenartiger Schnelligkeit und wachsen mehr oder weniger kräftig. Sie widerstehen der Kälte und anderen ungünstigen Bedingungen verschieden, ein und das nämliche Gift oder dieselbe Krankheit wird aller Wahrscheinlichkeit nach, wie es unserer Erfahrung nach bei Thieren derselben Species der Fall ist, in etwas verschiedener Weise auf dieselben wirken. Sie haben eine verschiedene Kraft<sup>12</sup>, ihre Charactere ihren Nachkommen zu überliefern; und viele analoge That-sachen könnten noch mitgetheilt werden. Wenn es nun wahr wäre, dasz im Naturzustande nahe bei einander wachsende Pflanzen während vieler früherer Generationen absolut den nämlichen Bedingungen ausgesetzt gewesen wären, so würden derartige Verschiedenheiten wie die eben speciell angeführten vollständig unerklärlich sein, sie sind aber in einer gewissen Ausdehnung in Übereinstimmung mit den eben vorgebrachten Ansichten zu begreifen.

Da die meisten von den Pflanzen, an welchen ich Versuche angestellt habe, in meinem Garten oder in Töpfen unter Glas gezogen

<sup>12</sup> Vilmorin, citirt von Verlot, Des Variétés, p. 32, 38, 39.

propagated for some generations in another garden in the same district serves as a fresh stock and has high fertilising powers. The curious cases of plants which can fertilise and be fertilised by any other individual of the same species, but are altogether sterile with their own pollen, become intelligible, if the view here propounded is correct, namely, that the individuals of the same species growing in a state of nature near together, have not really been subjected during several previous generations to quite the same conditions.

Some naturalists assume that there is an innate tendency in all beings to vary and to advance in organisation, independently of external agencies; and they would, I presume, thus explain the slight differences which distinguish all the individuals of the same species both in external characters and in constitution, as well as the greater differences in both respects between nearly allied varieties. No two individuals can be found quite alike; thus if we sow a number of seeds from the same capsule under as nearly as possible the same conditions, they germinate at different rates and grow more or less vigorously. They resist cold and other unfavourable conditions differently. They would in all probability, as we know to be the case with animals of the same species, be somewhat differently acted on by the same poison, or by the same disease. They have different powers\* of transmitting their characters to their offspring; and many analogous facts could be given. Now, if it were true that plants growing near together in a state of nature had been subjected during many previous generations to absolutely the same conditions, such differences as those just specified would be quite inexplicable; but they

---

\* Vilmorin, as quoted by Verlot, 'Des Variétés,' pp. 32, 38, 39.

wurden, müssen noch einige wenige Worte über die Bedingungen hinzugefügt werden, denen sie ausgesetzt wurden, ebenso wie über die Wirkungen der Cultur. Wenn eine Species zuerst in Cultur genommen wird, so kann sie einer Veränderung des Climas ausgesetzt werden oder nicht; sie wächst aber immer in bearbeitetem und mehr oder weniger gedüngtem Boden; sie wird auch gegen Concurrrenz mit anderen Pflanzen geschützt. Die auszerordentliche Bedeutung dieses letzteren Umstandes wird durch die Menge von Species erwiesen, welche in einem Garten gedeihen und sich vervielfältigen, aber nicht existiren können, wenn sie nicht vor anderen Pflanzen geschützt werden. Werden sie in dieser Weise gegen Concurrrenz geschützt, so sind sie im Stande, das, was sie nur immer aus dem Boden bedürfen, wahrscheinlich häufig sogar im Überschusz zu erlangen, und sie werden hierdurch einem groszen Wechsel von Bedingungen ausgesetzt. Es ist wahrscheinlich zum hauptsächlichsten Theile Folge dieser Ursache, dasz sämmtliche Pflanzen mit seltenen Ausnahmen, nachdem sie einige Generationen hindurch cultivirt worden sind, variiren. Die Individuen, welche bereits angefangen haben zu variiren, werden sich durch Hülfe der Insecten untereinander kreuzen, und dies erklärt die äusserste Verschiedenartigkeit des Characters, welche viele unserer seit langem cultivirten Pflanzen darbieten. Es ist aber zu beachten, dasz das Resultat im hohen Grade durch den Grad ihrer Variabilität und die Häufigkeit der Kreuzungen unter einander bestimmt werden wird; denn wenn eine Pflanze sehr wenig variirt, wie die meisten Species im Naturzustande, so neigen häufige Kreuzungen unter einander dahin, derselben Gleichförmigkeit des Characters zu geben.

Ich habe zu zeigen versucht, dasz bei Pflanzen, welche von Natur in einem und demselben Districte wachsen, ausgenommen in dem ungewöhnlichen Falle, wo jedes Individuum von genau derselben Verhältniszahl anderer Species mit gewissem Absorptionsvermögen umgeben wird, eine jede unbedeutend verschiedenen Bedingungen ausgesetzt sein wird. Dies gilt nicht für die Individuen einer und derselben Species, wenn sie in gereinigtem Boden in demselben Garten cultivirt wird. Wenn aber ihre Blüthen von Insecten besucht werden, so werden sie sich unter einander kreuzen; und dies wird ihren Sexualelementen während einer beträchtlichen Zahl von Generationen einen hinreichenden Bestand von Verschiedenartigkeit geben, dasz eine Kreuzung wohlthätig ist. Überdies werden Samen häufig ausgetauscht oder aus anderen Gärten

are to a certain extent intelligible in accordance with the views just advanced.

As most of the plants on which I experimented were grown in my garden or in pots under glass, a few words must be added on the conditions to which they were exposed, as well as on the effects of cultivation. When a species is first brought under culture, it may or may not be subjected to a change of climate, but it is always grown in ground broken up, and more or less manured; it is also saved from competition with other plants. The paramount importance of this latter circumstance is proved by the multitude of species which flourish and multiply in a garden, but cannot exist unless they are protected from other plants. When thus saved from competition they are able to get whatever they require from the soil, probably often in excess; and they are thus subjected to a great change of conditions. It is probably in chief part owing to this cause that all plants with rare exceptions vary after being cultivated for some generations. The individuals which have already begun to vary will intercross one with another by the aid of insects; and this accounts for the extreme diversity of character which many of our long cultivated plants exhibit. But it should be observed that the result will be largely determined by the degree of their variability and by the frequency of the intercrosses; for if a plant varies very little, like most species in a state of nature, frequent intercrosses tend to give uniformity of character to it.

I have attempted to show that with plants growing naturally in the same district, except in the unusual case of each individual being surrounded by exactly the same proportional numbers of other species having certain powers of absorption, each will be subjected to

mit einer verschiedenen Bodenart bezogen; und die Individuen einer und der nämlichen cultivirten Species werden hierdurch einem Wechsel von Bedingungen ausgesetzt werden. Wenn die Blüthen nicht von unseren heimischen Insecten besucht werden, oder nur sehr selten, wie es bei der gemeinen Erbse und der spanischen Wicke und allem Anscheine nach auch bei dem Tabak der Fall ist, welcher im Treibhause gehalten wird, so wird jede Verschiedenartigkeit in den Sexualelementen, die durch eine Kreuzung unter einander verursacht wird, zu verschwinden neigen. Dies scheint bei den eben erwähnten Pflanzen eingetreten zu sein; denn sie wurden dadurch, dasz sie unter einander gekreuzt wurden, nicht wohlthätig beeinflusst, obschon eine Kreuzung mit einem frischen Stamme ihnen einen bedeutenden Vortheil brachte.

Zu den eben vorgebrachten Ansichten in Bezug auf die Ursachen der Verschiedenartigkeit der Sexualelemente und der Variabilität unserer Gartenpflanzen bin ich durch die Resultate meiner verschiedenen Experimente und ganz besonders durch die vier Fälle geführt worden, in denen äusserst unbeständige Species, nachdem sie mehrere Generationen hindurch selbstbefruchtet und unter nahezu gleichen Bedingungen gezogen worden waren, Blüthen von einer gleichmässigen und constanten Färbung hervorbrachten. Diese Bedingungen waren nahezu dieselben, wie die, welchen Pflanzen die in einem von Unkräutern reinen Garten wachsen, ausgesetzt werden, wenn sie durch selbstbefruchtete Samen an dem nämlichen Orte fortgepflanzt worden. Die Pflanzen in Töpfen waren indessen weniger heftigen Schwankungen des Climas ausgesetzt, als die im freien Lande; ihre Bedingungen aber, obschon sie für alle Individuen derselben Generation nahezu gleichförmig waren, wichen doch etwas in den aufeinanderfolgenden Generationen ab. Unter diesen Bedingungen nun behielten die Sexualelemente der Pflanzen, welche in jeder Generation unter einander gekreuzt wurden, eine hinreichende Verschiedenartigkeit während mehrerer Jahre bei, um ihre Nachkommen den selbstbefruchteten überlegen sein zu lassen; diese Überlegenheit nahm aber allmählich und offenbar ab, wie es sich aus dem Unterschied in dem Resultate einer Kreuzung mit einer der unter einander gekreuzten Pflanzen und mit einem frischen Stamme zeigte. Diese unter einander gekreuzten Pflanzen neigten auch in einigen wenigen Fällen dahin, etwas gleichförmiger in einigen ihrer äusseren Charactere zu werden, als sie es anfangs waren. Was diejenigen Pflanzen betrifft, welche in jeder Generation selbstbefruchtet wurden, so verloren ihre

slightly different conditions. This does not apply to the individuals of the same species when cultivated in cleared ground in the same garden. But if their flowers are visited by insects, they will intercross; and this will give to their sexual elements during a considerable number of generations a sufficient amount of differentiation for a cross to be beneficial. Moreover, seeds are frequently exchanged or procured from other gardens having a different kind of soil; and the individuals of the same cultivated species will thus be subjected to a change of conditions. If the flowers are not visited by our native insects, or very rarely so, as in the case of the common and sweet pea, and apparently in that of the tobacco when kept in a hothouse, any differentiation in the sexual elements caused by intercrosses will tend to disappear. This appears to have occurred with the plants just mentioned, for they were not benefited by being crossed one with another, though they were greatly benefited by a cross with a fresh stock.

I have been led to the views just advanced with respect to the causes of the differentiation of the sexual elements and of the variability of our garden plants, by the results of my various experiments, and more especially by the four cases in which extremely inconstant species, after having been self-fertilised and grown under closely similar conditions for several generations, produced flowers of a uniform and constant tint. These conditions were nearly the same as those to which plants, growing in a garden clear of weeds, are subjected, if they are propagated by self-fertilised seeds on the same spot. The plants in pots were, however, exposed to less severe fluctuations of climate than those out of doors; but their conditions, though closely uniform for all the individuals of the same



Sexualelemente allem Anscheine nach nach einigen Jahren alle Verschiedenartigkeit, denn eine Kreuzung zwischen ihnen brachte nicht mehr Vortheil als eine Kreuzung zwischen den Blüthen an der nämlichen Pflanze. Es ist aber eine noch merkwürdigere Thatsache, dasz, obgleich die Sämlinge von *Mimulus*, *Ipomoea*, *Dianthus* und *Petunia*, welche zuerst gezogen wurden, ganz excessiv in der Farbe ihrer Blüthen variirten, ihre Nachkommen, nachdem sie selbstbefruchtet worden waren und unter gleichförmigen Bedingungen einige Generationen hindurch gezogen wurden, schliesslich Blüthen trugen, die beinahe so gleichförmig in der Färbung waren, wie diejenigen bei einer natürlichen Species. In einem Falle wurden auch die Pflanzen selbst merkwürdig gleichförmig in der Höhe.

Die Folgerung, dasz die Vortheile einer Kreuzung ganz und gar von der Verschiedenartigkeit der Sexualelemente abhängen, stimmt vollkommen mit der Thatsache zusammen, dasz eine gelegentliche und unbedeutende Veränderung in den Lebensbedingungen allen Pflanzen und Thieren wohlthätig ist<sup>13</sup>. Aber die Nachkommen aus einer Kreuzung zwischen Organismen, welche verschiedenen Bedingungen ausgesetzt worden sind, erlangen in einem unvergleichlich höheren Grade Vortheil, als junge oder alte Wesen es aus einer blossen Veränderung in ihren Bedingungen thun. In diesem letzteren Falle sehen wir niemals etwas der Wirkung ähnliches, welche allgemein einer Kreuzung mit einem anderen Individuum, besonders einer Kreuzung mit einem frischen Stamme, folgt. Dies hätte vielleicht erwartet werden können, denn das In-einander-verschmelzen der Sexualelemente zweier verschiedenartigen Wesen wird die ganze Constitution in einer sehr frühen Lebensperiode afficiren, so lange die ganze Organisation noch im hohen Grade biegsam ist. Überdies haben wir anzunehmen Grund, dasz veränderte Bedingungen allgemein auf die verschiedenen Theile oder Organe eines und desselben Individuums verschieden einwirken<sup>14</sup>; und wenn wir weiter annehmen können, dasz diese nun unbedeutend verschiedenartig gewordenen Theile gegenseitig auf einander zurückwirken, so wird die Übereinstimmung zwischen den wohlthätigen

<sup>13</sup> Ich habe genügende Beweise über diesen Punkt in meinem Buche: Über das Variiren im Zustande der Domestication, Cap. 18. Bd. II. gegeben.

<sup>14</sup> s. z. B. Brackenridge, Theory of Diathesis, Edinb. 1869.

generation, differed somewhat in the successive generations. Now, under these circumstances, the sexual elements of the plants which were intercrossed in each generation retained sufficient differentiation during several years for their offspring to be superior to the self-fertilised, but this superiority gradually and manifestly decreased, as was shown by the difference in the result between a cross with one of the intercrossed plants and with a fresh stock. These intercrossed plants tended also in a few cases to become somewhat more uniform in some of their external characters than they were at first. With respect to the plants which were self-fertilised in each generation, their sexual elements apparently lost, after some years, all differentiation, for a cross between them did no more good than a cross between the flowers on the same plant. But it is a still more remarkable fact, that although the seedlings of *Mimulus*, *Ipomœa*, *Dianthus*, and *Petunia* which were first raised, varied excessively in the colour of their flowers, their offspring, after being self-fertilised and grown under uniform conditions for some generations, bore flowers almost as uniform in tint as those on a natural species. In one case also the plants themselves became remarkably uniform in height.

The conclusion that the advantages of a cross depend altogether on the differentiation of the sexual elements, harmonises perfectly with the fact that an occasional and slight change in the conditions of life is beneficial to all plants and animals.\* But the offspring from a cross between organisms which have been exposed to different conditions, profit in an incomparably higher degree than do young or old beings

\* I have given sufficient evidence on this head in my 'Variation under Domestication,' ch. xviii. vol. ii. 2nd edit. p. 127.

Wirkungen auf das Individuum, welche von veränderten Bedingungen abhängen, und denen welche von der Wechselwirkung verschiedenartig gewordener Sexualelemente abhängen, eine noch engere.

SPRENGEL, jener wunderbar genaue Beobachter, welcher zuerst zeigte, eine welche bedeutungsvolle Rolle Insecten bei der Befruchtung der Blüthen spielen, nannte sein Buch: „das entdeckte Geheimnis der Natur;“ und doch sah er nur gelegentlich, dasz der Zweck, zu welchem so viele merkwürdige und schöne Anpassungen erlangt worden sind, die Kreuzbefruchtung verschiedener Pflanzen war; und er wuzte nichts von den Vortheilen, welche die Nachkommen hieraus in Bezug auf Wachsthum, Lebenskraft und Fruchtbarkeit erlangen. Der Schleier des Geheimnisses ist aber bei weitem noch nicht gelüftet; er wird es auch nicht eher, bis wir sagen können, warum es wohlthätig ist, dasz die Sexualelemente in einer gewissen Ausdehnung verschiedenartig werden müssen, und warum, wenn diese Verschiedenartigkeit noch weiter geführt wird, Nachtheil folgt. Es ist eine auszerordentliche Thatsache, dasz bei vielen Species die mit ihrem eigenen Pollen befruchteten Blüthen entweder absolut oder in einem gewissen Grade unfruchtbar sind; dasz sie, wenn sie mit Pollen von einer anderen Blüthe an derselben Pflanze befruchtet werden, zuweilen, wenn schon selten, ein wenig fruchtbarer, wenn sie ferner mit Pollen von einem anderen Individuum oder einer anderen Varietät der nämlichen Species befruchtet werden, vollkommen fruchtbar, wenn sie aber mit Pollen von einer verschiedenen Species befruchtet werden, in allen möglichen Abstufungen unfruchtbar sind, bis äuserste Sterilität erreicht ist. Wir haben in dieser Weise eine lange Reihenfolge, an deren beiden Enden absolute Sterilität steht; — an dem einen Ende ist sie eine Folge davon, dasz die Sexualelemente nicht hinreichend verschiedenartig geworden sind, an dem anderen Ende davon, dasz dieselben in einem zu bedeutenden Grade oder in irgend einer eigenthümlichen Art und Weise verschiedenartig geworden sind.

Die Befruchtung einer der höheren Pflanzen hängt an erster Stelle von der wechselseitigen Einwirkung der Pollenkörner und der Absonderung oder den Geweben der Narbe ab, und später von der wechselseitigen Einwirkung des Inhaltes der Pollenkörner und Eichen. Nach der vermehrten Fruchtbarkeit der elterlichen Pflanzen und nach dem verstärkten Wachsthumsvermögen in den Nachkommen zu urtheilen,

from a mere change in their conditions. In this latter case we never see anything like the effect which generally follows from a cross with another individual, especially from a cross with a fresh stock. This might, perhaps, have been expected, for the blending together of the sexual elements of two differentiated beings will affect the whole constitution at a very early period of life, whilst the organisation is highly flexible. We have, moreover, reason to believe that changed conditions generally act differently on the several parts or organs of the same individual;\* and if we may further believe that these now slightly differentiated parts react on one another, the harmony between the beneficial effects on the individual due to changed conditions, and those due to the interaction of differentiated sexual elements, becomes still closer.

That wonderfully accurate observer, Sprengel, who first showed how important a part insects play in the fertilisation of flowers, called his book 'The Secret of Nature Displayed;' yet he only occasionally saw that the object for which so many curious and beautiful adaptations have been acquired, was the cross-fertilisation of distinct plants; and he knew nothing of the benefits which the offspring thus receive in growth, vigour, and fertility. But the veil of secrecy is as yet far from lifted; nor will it be, until we can say why it is beneficial that the sexual elements should be differentiated to a certain extent, and why, if the differentiation be carried still further, injury follows. It is an extraordinary fact that with many species, flowers fertilised with their own pollen are either absolutely or in some degree sterile; if fertilised with

\* See, for instance, Brackenridge, 'Theory of Diathesis,' Edinburgh, 1869.

werden beide Wirkungen durch einen gewissen Grad von Differenzirung in den Elementen begünstigt, welche wechselseitig auf einander wirken und sich verbinden, so dasz daraus ein neues Wesen gebildet wird. Wir haben hier eine gewisse Analogie mit chemischer Verwandtschaft oder Anziehung, welche nur zwischen Atomen oder Moleculen einer verschiedenen Beschaffenheit in's Spiel kommt. So sagt Professor MILLER: „Allgemein ausgedrückt ist die Neigung zu wechselseitiger „chemischer Einwirkung um so intensiver, je gröszer die Verschiedenheit in den Eigenschaften zweier Körper ist; . . . . . „aber zwischen Körpern von einem ähnlichen Character ist die „Neigung sich zu verbinden schwach.“<sup>15</sup> Dieser letztere Satz stimmt sehr gut zu den schwachen Wirkungen des eigenen Pollens einer Pflanze auf die Fruchtbarkeit der Mutterpflanze und auf das Wachsthum der Nachkommen; und der erste Satz stimmt sehr gut mit der in beiderlei Weise kraftvollen Wirkung des Pollens von einem Individuum, welches entweder dadurch, dasz es verschiedenen Bedingungen ausgesetzt war, oder durch sogenannte spontane Variation verschiedenartig geworden ist. Die Analogie schlägt aber fehl, wenn wir uns zu den negativen oder schwachen Wirkungen des Pollens einer Species auf eine verschiedene Species wenden; denn obschon einige Substanzen, welche äusserst unähnlich sind, wie beispielsweise Kohlenstoff und Chlor, eine sehr schwache Affinität für einander haben, so kann doch nicht gesagt werden, dasz die Schwäche der Affinität in derartigen Fällen von dem Grade abhängt, in welcher die Substanzen von einander verschieden sind. Es ist nicht bekannt, warum ein gewisser Betrag von Differenzirung nothwendig oder günstig für die chemische Affinität oder Verbindung zweier Substanzen ist, ebensowenig, wie für die Befruchtung oder Verbindung zweier Organismen.

Mr. HERBERT SPENCER hat diesen ganzen Gegenstand mit groszer Ausführlichkeit erörtert, und nachdem er angegeben hat, dasz sämtliche Kräfte in der ganzen Natur nach einem Gleichgewichte streben, bemerkt er, „dasz die Nothwendigkeit dieser Verbindung von Samenzellen und Keimzellen die Nothwendigkeit ist der Überwindung dieses „Gleichgewichts und der Wiederherstellung einer activen Molecular-

<sup>15</sup> Elements of Chemistry, 4. edit., 1867, Pt. I. p. 11. Dr. Frankland theilt mir mit, dasz ähnliche Ansichten in Bezug auf chemische Affinität ganz allgemein von Chemikern angenommen worden.

pollen from another flower on the same plant, they are sometimes, though rarely, a little more fertile; if fertilised with pollen from another individual or variety of the same species, they are fully fertile; but if with pollen from a distinct species, they are sterile in all possible degrees, until utter sterility is reached. We thus have a long series with absolute sterility at the two ends;—at one end due to the sexual elements not having been sufficiently differentiated, and at the other end to their having been differentiated in too great a degree, or in some peculiar manner.

The fertilisation of one of the higher plants depends, in the first place, on the mutual action of the pollen-grains and the stigmatic secretion or tissues, and afterwards on the mutual action of the contents of the pollen-grains and ovules. Both actions, judging from the increased fertility of the parent-plants and from the increased powers of growth in the offspring, are favoured by some degree of differentiation in the elements which interact and unite so as to form a new being. Here we have some analogy with chemical affinity or attraction, which comes into play only between atoms or molecules of a different nature. As Prof. Miller remarks: "Generally speaking, the greater the difference in the properties of two bodies, the more intense is their tendency to mutual chemical action. . . . But between bodies of a similar character the tendency to unite is feeble."\* This latter proposition accords well with the feeble effects of a plant's own pollen on the fertility of the mother-plant and on the growth of the offspring; and the former proposition accords well with the powerful influence in both ways of pollen from an

\* 'Elements of Chemistry,' 4th edit. 1867, part i. p. 11. Dr. Frankland informs me that similar

views with respect to chemical affinity are generally accepted by chemists.

„Veränderung in dem losgelösten Keime, ein Resultat, welches wahrscheinlich durch die Vermischung der unbedeutend verschiedenen physiologischen Elemente unbedeutend verschiedener Individuen bewirkt wird.“<sup>16</sup> Wir dürfen aber nicht zulassen, dass diese im hohen Grade verallgemeinerte Anschauung, oder die Analogie mit der chemischen Affinität, uns unsere Unwissenheit verhüllt. Wir wissen nicht, was die Beschaffenheit oder der Grad der Verschiedenartigkeit in den Sexualelementen ist, welcher einer Verbindung günstig ist, und was einer Verbindung schädlich ist, wie in dem Falle einer Verbindung verschiedener Species. Wir können nicht sagen, warum die Individuen gewisser Species bedeutend, und andere sehr wenig Vortheil haben, wenn sie gekreuzt werden. Es gibt einige wenige Species, welche eine ungeheure Zahl von Generationen lang selbstbefruchtet worden sind, und doch lebenskräftig genug sind, erfolgreich mit einer Masse umgebender Pflanzen zu concurriren. Im hohen Grade mit sich selbst fruchtbare Varietäten entstehen zuweilen unter Pflanzen welche selbstbefruchtet worden sind und unter gleichförmigen Bedingungen während mehrerer Generationen gewachsen sind. Wir können uns keine Vorstellung davon machen, warum der Vortheil einer Kreuzung zuweilen ausschliesslich auf das vegetative System und zuweilen auf das Fortpflanzungssystem gerichtet ist, gewöhnlich aber auf beides. Es ist in gleicher Weise unbegreiflich, warum einige Individuen einer und derselben Species mit ihrem eigenen Pollen unfruchtbar sind, während andere vollkommen fruchtbar sind; warum eine Veränderung des Klimas die Unfruchtbarkeit mit sich selbst unfruchtbarer Species entweder vermindert oder vermehrt, und warum die Individuen einiger Species selbst noch fruchtbarer mit Pollen von einer verschiedenen Species sind, als mit ihrem eigenen Pollen. Dasselbe gilt für viele andere That-sachen, welche so dunkel sind, dass wir in Staunen vor dem Geheimnisse des Lebens stehen.

---

<sup>16</sup> Principien der Biologie, Vol. I. p. 297 (Übers.). In meiner „Entstehung der Arten“, 1859 erschienen, habe ich von den guten Wirkungen unbedeutender Veränderungen in den Lebensbedingungen und der Kreuzbefruchtung, und den schädlichen Wirkungen bedeutender Veränderungen in den Lebensbedingungen und der Kreuzung weit von einander verschiedener Formen (d. h. Species) als von einer Reihe von That-sachen gesprochen, welche „durch ein gemeinsames aber unbekanntes Band zusammenhängen, welches in wesentlicher Beziehung zum Princip des Lebens steht.“

individual which has been differentiated by exposure to changed conditions, or by so-called spontaneous variation. But the analogy fails when we turn to the negative or weak effects of pollen from one species on a distinct species; for although some substances which are extremely dissimilar, for instance, carbon and chlorine, have a very feeble affinity for each other, yet it cannot be said that the weakness of the affinity depends in such cases on the extent to which the substances differ. It is not known why a certain amount of differentiation is necessary or favourable for the chemical affinity or union of two substances, any more than for the fertilisation or union of two organisms.

Mr. Herbert Spencer has discussed this whole subject at great length, and after stating that all the forces throughout nature tend towards an equilibrium, remarks, "that the need of this union of sperm-cell and germ-cell is the need for overthrowing this equilibrium and re-establishing active molecular change in the detached germ—a result which is probably effected by mixing the slightly-different physiological units of slightly-different individuals."\* But we must not allow this highly generalised view, or the analogy of chemical affinity, to conceal from us our ignorance. We do not know what is the nature or degree of the differentiation in the sexual elements which is favourable for union, and what is injurious for union, as in the case of distinct species. We cannot

---

\* 'Principles of Biology,' vol. i. p. 274, 1864. In my 'Origin of Species,' published in 1859, I spoke of the good effects from slight changes in the condition of life and from cross-fertilisation, and of the evil effects from great

changes in the conditions and from crossing widely distinct forms (i.e., species), as a series of facts "connected together by some common but unknown bond, which is essentially related to the principle of life."



Von einem praktischen Gesichtspunkte aus können Landwirthe und Gärtner etwas aus den Folgerungen, zu denen wir gelangt sind, lernen. Erstens sehen wir, dasz der Nachtheil einer engen Inzucht bei Thieren und einer Selbstbefruchtung bei Pflanzen nicht nothwendig von irgend einer Neigung zur Erkrankung oder Schwäche der Constitution, welche den verwandten Eltern gemeinsam eigen ist, abhängt, sondern nur indirect insofern von ihrer Verwandtschaft, insoweit sie gern einander in allen Beziehungen, mit Einschlus der geschlechtlichen Beschaffenheit, ähnlich werden; und zweitens, dasz die Vortheile einer Befruchtung durch Kreuzung davon abhängen, dasz die Sexualelemente der Eltern in einem gewissen Grade dadurch verschiedenartig geworden sind, dasz ihre Vorfahren verschiedenen Bedingungen ausgesetzt gewesen sind, oder dasz sie unter einander mit in dieser Weise exponirt gewesenen Individuen gekreuzt worden sind, oder endlich durch das, was wir in unserer Unwissenheit spontane Abänderung nennen. Wer also wünscht, nahe verwandte Thiere zu paaren, sollte sie unter so verschiedenen Bedingungen als nur möglich halten. Einige wenige Züchter haben, von ihrem scharfen Beobachtungsvermögen geleitet, nach diesem Princip gehandelt und haben Stämme derselben Thiere auf zwei oder mehreren entfernten und verschieden gelegenen Farmen gehalten. Sie haben dann die Individuen von diesen Farmen mit ausgezeichneten Resultaten gepaart<sup>17</sup>. Derselbe Plan wird auch unbewusst befolgt, sobald nur immer die an einem Orte aufgezogenen Männchen nach anderen Orten hin zur Fortpflanzung an Züchter verliehen werden. Da einige Arten von Pflanzen viel mehr durch eine Selbstbefruchtung leiden als andere, so gilt dies wahrscheinlich auch bei Thieren in Bezug auf zu nahe Inzucht. Die Wirkungen einer nahen Inzucht auf Thiere werden, wiederum nach Pflanzen zu urtheilen, in einer Verschlechterung der allgemeinen Kraft mit Einschlus der Fruchtbarkeit bestehen, ohne einen nothwendigen Verlust von Vorzüglichkeit der Form; und dies scheint das gewöhnliche Resultat zu sein.

Es ist ein gewöhnlicher Gebrauch bei Gärtnern, sich Samen von einem anderen Orte zu verschaffen, der einen verschiedenen Boden hat, und dadurch die Aufzucht von Pflanzen durch eine lange Reihe von Generationen unter denselben Bedingungen zu vermeiden; aber bei

---

<sup>17</sup> Über das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustande der Domestication Cap. 17. Bd. II.

say why the individuals of certain species profit greatly, and others very little by being crossed. There are some few species which have been self-fertilised for a vast number of generations, and yet are vigorous enough to compete successfully with a host of surrounding plants. Highly self-fertile varieties sometimes arise among plants which have been self-fertilised and grown under uniform conditions during several generations. We can form no conception why the advantage from a cross is sometimes directed exclusively to the vegetative system, and sometimes to the reproductive system, but commonly to both. It is equally inconceivable why some individuals of the same species should be sterile, whilst others are fully fertile with their own pollen; why a change of climate should either lessen or increase the sterility of self-sterile species; and why the individuals of some species should be even more fertile with pollen from a distinct species than with their own pollen. And so it is with many other facts, which are so obscure that we stand in awe before the mystery of life.

Under a practical point of view, agriculturists and horticulturists may learn something from the conclusions at which we have arrived. Firstly, we see that the injury from the close breeding of animals and from the self-fertilisation of plants, does not necessarily depend on any tendency to disease or weakness of constitution common to the related parents, and only indirectly on their relationship, in so far as they are apt to resemble each other in all respects, including their sexual nature. And, secondly, that the advantages of cross-fertilisation depend on the sexual elements of the parents having become in some degree differentiated by the exposure of their progenitors to different

allen den Arten, welche sich reichlich durch die Hülfe von Insecten oder durch den Wind kreuzen, wird es eine unvergleichlich bessere Methode sein, Samenkörner der erforderlichen Varietät zu erlangen, welche einige Generationen hindurch unter so verschiedenen Bedingungen als möglich gezogen worden ist, und sie in abwechselnden Reihen mit Samen zu säen, welche in dem alten Garten gereift sind. Die zwei Stämme werden sich dann unter einander kreuzen mit einer vollständigen Verschmelzung ihrer ganzen Organisation, und ohne irgend einen Verlust an Reinheit für die Varietät; und dies wird bei weitem günstigere Resultate ergeben, als ein bloszer Austausch von Samen. Wir haben in meinen Experimenten gesehen, wie wunderbar die Nachkommen an Höhe, Gewicht, Widerstandsfähigkeit und Fruchtbarkeit durch Kreuzung dieser Art gewonnen. So verhielten sich beispielsweise Pflanzen von *Ipomoea*, welche in dieser Weise gekreuzt wurden, zu den untereinander gekreuzten Pflanzen desselben Stammes, mit welchem sie in Concurrenz gezogen wurden, wie 100 zu 78 an Höhe und wie 100 zu 61 an Fruchtbarkeit, und Pflanzen von *Eschscholtzia* in ähnlicher Weise mit einander verglichen verhielten sich der Fruchtbarkeit nach wie 100 zu 45. Bei einer Vergleichung mit selbstbefruchteten Pflanzen sind die Resultate noch auffallender; so verhielten sich Kohlpflanzen, die aus einer Kreuzung mit einem frischen Stamme herrührten, zu den selbstbefruchteten an Gewicht wie 100 zu 22.

Blumenzüchter können aus den vier ausführlich beschriebenen Fällen lernen, dasz sie das Vermögen haben, jede flüchtige Varietät in der Färbung zu fixiren, wenn sie die Blüthen der gewünschten Art mit ihrem eigenen Pollen ein halbes Dutzend Generationen hindurch befruchten und die Sämlinge unter den nämlichen Bedingungen ziehen. Aber eine Kreuzung mit irgend einem anderen Individuum der nämlichen Varietät musz sorgfältig verhütet werden, da ein jedes seine eigene eigenthümliche Constitution hat. Nach einem Dutzend Generationen mit Selbstbefruchtung ist es wahrscheinlich, dasz die neue Varietät constant bleibt, selbst wenn sie unter etwas verschiedenen Bedingungen wächst, und es wird nun nicht länger nothwendig sein, sich gegen eine Kreuzung zwischen den Individuen der nämlichen Varietät zu verwahren.

In Bezug auf den Menschen hat mein Sohn GEORGE sich bemüht,

conditions, or from their having intercrossed with individuals thus exposed, or, lastly, from what we call in our ignorance spontaneous variation. He therefore who wishes to pair closely related animals ought to keep them under conditions as different as possible. Some few breeders, guided by their keen powers of observation, have acted on this principle, and have kept stocks of the same animals at two or more distant and differently situated farms. They have then coupled the individuals from these farms with excellent results.\* This same plan is also unconsciously followed whenever the males, reared in one place, are let out for propagation to breeders in other places. As some kinds of plants suffer much more from self-fertilisation than do others, so it probably is with animals from too close interbreeding. The effects of close interbreeding on animals, judging again from plants, would be deterioration in general vigour, including fertility, with no necessary loss of excellence of form; and this seems to be the usual result.

It is a common practice with horticulturists to obtain seeds from another place having a very different soil, so as to avoid raising plants for a long succession of generations under the same conditions; but with all the species which freely intercross by the aid of insects or the wind, it would be an incomparably better plan to obtain seeds of the required variety, which had been raised for some generations under as different conditions as possible, and sow them in alternate rows with seeds matured in the old garden. The two stocks would then intercross, with a thorough blending of their whole organisations, and with no loss of purity to the variety; and this would yield far more

---

\* 'Variation of Animals and Plants under Domestication,' ch. xvii. 2nd edit. vol. ii. pp. 98, 105.

durch eine statistische Untersuchung zu finden <sup>18</sup>, ob die Heirathen rechter Vettern durchaus schädlich sind, obschon dieses ein Grad von Verwandtschaft ist, gegen welchen bei unseren domesticirten Thieren nichts eingewendet werden würde; und nach seinen eigenen Untersuchungen, wie nach denen des Dr. MITCHELL, ist er zu dem Schlus gelangt, dasz die Beweise für einen in dieser Weise verursachten Nachtheil widersprechend sind, dasz sie im Ganzen aber darauf hinweisen, dasz letzterer sehr gering ist. Aus den in dem vorliegenden Bande mitgetheilten Thatsachen können wir schlieszen, dasz bei den Menschen die Heirathen nahe verwandter Personen, von denen die Eltern oder Vorfahren der einen Seite unter sehr verschiedenen Bedingungen gelebt haben; viel weniger schädlich sein werden, als die von Personen, welche immer an demselben Orte gelebt haben und immer denselben Lebensgewohnheiten gefolgt sind. Ich sehe auch keinen Grund daran zu zweifeln, dasz die so weit von einander verschiedenen Lebensweisen der Männer und Frauen in civilisirten Nationen, besonders in den oberen Classen, dahin neigen werden, jeden Schaden aus Heirathen zwischen gesunden und etwas verwandten Personen auszugleichen.

Von einem theoretischen Gesichtspunkte aus ist es ein Gewinn für die Wissenschaft, zu wissen, dasz zahllose Bildungseigenthümlichkeiten in hermaphroditischen Pflanzen und wahrscheinlich auch bei hermaphroditischen Thieren specielle Anpassungen zur Sicherung einer gelegentlichen Kreuzung zwischen zwei Individuen sind, und dasz die Vortheile einer solchen Kreuzung hauptsächlich davon abhängen, dasz die Wesen, welche verbunden werden, oder ihre Vorfahren etwas verschiedenartige Sexualelemente gehabt haben, so dasz der Embryo in derselben Art und Weise Vortheile erlangt, wie ihn eine reife Pflanze oder ein erwachsenes Thier durch eine unbedeutende Veränderung in den Lebensbedingungen, obschon in einem viel höheren Grade, erfährt.

Noch ein anderes und bedeutungsvolleres Resultat kann aus meiner Beobachtung abgeleitet werden. Eier und Samen sind in hohem Grade als Verbreitungsmittel dienstbar; wir wissen aber jetzt, dasz fruchtbare Eier ohne die Hülfe des Männchens hervorgebracht werden können. Es gibt auch viele andere Methoden, durch welche Organismen unge-

<sup>18</sup> Journal of Statistical Society, Juni, 1875, p. 153, und Fortnightly Review. Juni, 1875.

favourable results than a mere exchange of seeds. We have seen in my experiments how wonderfully the offspring profited in height, weight, hardiness, and fertility, by crosses of this kind. For instance, plants of *Ipomœa* thus crossed were to the intercrossed plants of the same stock, with which they grew in competition, as 100 to 78 in height, and as 100 to 51 in fertility; and plants of *Eschscholtzia* similarly compared were as 100 to 45 in fertility. In comparison with self-fertilised plants the results are still more striking; thus cabbages derived from a cross with a fresh stock were to the self-fertilised as 100 to 22 in weight.

Florists may learn from the four cases which have been fully described, that they have the power of fixing each fleeting variety of colour, if they will fertilise the flowers of the desired kind with their own pollen for half-a-dozen generations, and grow the seedlings under the same conditions. But a cross with any other individual of the same variety must be carefully prevented, as each has its own peculiar constitution. After a dozen generations of self-fertilisation, it is probable that the new variety would remain constant even if grown under somewhat different conditions; and there would no longer be any necessity to guard against intercrosses between the individuals of the same variety.

With respect to mankind, my son George has endeavoured to discover by a statistical investigation\* whether the marriages of first cousins are at all injurious, although this is a degree of relationship which would not be objected to in our domestic animals; and he has come to the conclusion from his own researches and those of Dr. Mitchell that the evidence as to any evil thus caused is conflicting, but

\* 'Journal of Statistical Soc.' nightly Review,' June 1875.  
June 1875, p. 153; and 'Fort-

schlechtlich fortgepflanzt werden können. Warum sind nun die zwei Geschlechter entwickelt worden, und warum existiren Männchen, welche für sich selbst keine Nachkommen produciren? Die Antwort liegt, wie ich kaum zweifeln kann, in den groszen Vortheil, welcher aus einer Verschmelzung zweier etwas verschiedenartiger Individuen abgeleitet wird, und, mit Ausnahme der niedrigsten Organismen, ist dies nur mittelst der Sexualelemente möglich, da diese aus Zellen bestehen, welche vom Körper getrennt werden, welche die Keime jedes Theiles enthalten und welche im Stande sind, vollständig mit einander verschmolzen zu werden.

Es ist im vorliegenden Bande gezeigt worden, dasz die Nachkommen aus der Verbindung zweier verschiedenen Individuen, besonders wenn ihre Vorfahren sehr verschiedenen Bedingungen ausgesetzt gewesen waren, einen ungeheueren Vortheil an Höhe, Gewicht, constitutioneller Kraft und Fruchtbarkeit vor den selbstbefruchteten Nachkommen derselben elterlichen Formen besitzen; und diese Thatsache ist weitaus genügend, die Entwicklung der Sexualelemente zu erklären, d. h. die Entstehung der beiden Geschlechter.

Es ist eine verschiedene Frage hiervon, warum die zwei Geschlechter zuweilen in einem und demselben Individuum verbunden und zuweilen getrennt sind. Da bei vielen der niedrigsten Pflanzen und Thiere die Conjugation zweier Individuen, welche entweder vollkommen einander ähnlich oder in einem gewissen Grade verschieden von einander sind, eine gewöhnliche Erscheinung ist, so erscheint es, wie in dem letzten Capitel bemerkt wurde, wahrscheinlich, dasz die Geschlechter ursprünglich getrennt waren. Das Individuum, welches den Inhalt des anderen empfängt, mag das weibliche genannt werden; und das andere, welches häufig kleiner ist und freiere Ortsbewegung hat, mag das männliche genannt werden, obschon diese geschlechtlichen Namen kaum angewendet werden sollten, so lange der ganze Inhalt der zwei Formen in Eins verschmolzen wird. Der durch eine Verbindung der zwei Geschlechter in einer und derselben hermaphroditischen Form erreichte Zweck ist wahrscheinlich der, gelegentlich oder häufig Selbstbefruchtung zu gestatten, damit die Fortpflanzung der Species gesichert wird, besonders in dem Falle, wo die Organismen ihr Leben lang an demselben Orte befestigt sind. Es scheint keine irgendwie bedenkliche Schwierigkeit zu existiren, um zu begreifen, wie ein durch die Conjugation zweier, die zwei beginnenden Geschlechter

on the whole points to its being very small. From the facts given in this volume we may infer that with mankind the marriages of nearly related persons, some of whose parents and ancestors had lived under very different conditions, would be much less injurious than that of persons who had always lived in the same place and followed the same habits of life. Nor can I see reason to doubt that the widely different habits of life of men and women in civilised nations, especially amongst the upper classes, would tend to counter-balance any evil from marriages between healthy and somewhat closely related persons.

Under a theoretical point of view it is some gain to science to know that numberless structures in hermaphrodite plants, and probably in hermaphrodite animals, are special adaptations for securing an occasional cross between two individuals; and that the advantages from such a cross depend altogether on the beings which are united, or their progenitors, having had their sexual elements somewhat differentiated, so that the embryo is benefited in the same manner as is a mature plant or animal by a slight change in its conditions of life, although in a much higher degree.

Another and more important result may be deduced from my observations. Eggs and seeds are highly serviceable as a means of dissemination, but we now know that fertile eggs can be produced without the aid of the male. There are also many other methods by which organisms can be propagated asexually. Why then have the two sexes been developed, and why do males exist which cannot themselves produce offspring? The answer lies, as I can hardly doubt, in the great good which is derived from the fusion of two somewhat differentiated individuals; and with the



darstellender Individuen gebildeter Organismus durch Knospung zuerst eine monoecische und dann eine hermaphroditische Form hat entstehen lassen können; und was die Thiere betrifft, so ist die Annahme einer Knospung zu einer hermaphroditischen Form selbst nicht nöthig, denn die bilaterale Structur der Thiere deutet vielleicht darauf hin, dass sie ursprünglich durch Verschmelzung zweier Individuen gebildet wurden.

Ein schwierigeres Problem ist es, warum einige Pflanzen und augenscheinlich alle höheren Thiere, nachdem sie Hermaphroditen geworden waren, seitdem wiederum getrennt geschlechtlich geworden sind. Diese Trennung ist von einigen Naturforschern den Vortheilen zugeschrieben worden, welche einer Theilung physiologischer Arbeit folgen. Dieser Grundsatz ist verständlich, wenn ein und dasselbe Organ zu derselben Zeit verschiedene Functionen auszuführen hat; es liegt aber nicht auf der Hand, warum die männlichen und weiblichen Drüsen, wenn sie an verschiedenen Stellen eines und desselben zusammengesetzten oder einfachen Individuums angebracht sind, nicht ihre Functionen gleichmäszig gut ausführen können, ebenso wie wenn sie auf zwei verschiedenen Individuen angebracht wären. In einigen Fällen können die Geschlechter zu dem Zwecke, um eine zu häufige Selbstbefruchtung zu verhüten, wiederum getrennt worden sein; diese Erklärung scheint aber nicht wahrscheinlich zu sein, da derselbe Zweck durch andere und einfachere Mittel, wie z. B. Dichogamie, hätte erreicht werden können. Es kann sein, dass die Erzeugung der männlichen und weiblichen reproductiven Elemente und das Reifen der Eier eine zu grosse Anstrengung und ein zu grosser Aufwand von Lebenskraft für ein einzelnes Individuum war, wenn dasselbe mit einer im hohen Grade complicirten Organisation ausgerüstet war, und dass gleichzeitig kein Bedürfnis dafür vorlag, dass alle Individuen Junge producirten, und folglich, dass kein Schaden, im Gegentheil ein Vortheil daraus resultirte, dass die Hälfte von ihnen, oder die Männchen, keine Nachkommen producirten.

Noch auf einen anderen Gegenstand werfen die in diesem Bande mitgetheilten Thatsachen einiges Licht, nämlich auf die Hybridisation. Es ist notorisch, dass, wenn verschiedene Species von Pflanzen gekreuzt werden, sie mit den seltensten Ausnahmen weniger Samen produciren, als die normale Anzahl. Diese Unproductivität variirt bei den verschiedenen Species bis zu einer so vollkommenen Unfruchtbarkeit, dass nicht einmal eine leere Kapsel gebildet wird; und alle Experimenta-

exception of the lowest organisms this is possible only by means of the sexual elements, these consisting of cells separated from the body, containing the germs of every part, and capable of being fused completely together.

It has been shown in the present volume that the offspring from the union of two distinct individuals, especially if their progenitors have been subjected to very different conditions, have an immense advantage in height, weight, constitutional vigour and fertility over the self-fertilised offspring from one of the same parents. And this fact is amply sufficient to account for the development of the sexual elements, that is, for the genesis of the two sexes.

It is a different question why the two sexes are sometimes combined in the same individual and are sometimes separated. As with many of the lowest plants and animals the conjugation of two individuals which are either quite similar or in some degree different, is a common phenomenon, it seems probable, as remarked in the last chapter, that the sexes were primordially separate. The individual which receives the contents of the other, may be called the female; and the other, which is often smaller and more locomotive, may be called the male; though these sexual names ought hardly to be applied as long as the whole contents of the two forms are blended into one. The object gained by the two sexes becoming united in the same hermaphrodite form probably is to allow of occasional or frequent self-fertilisation, so as to ensure the propagation of the species, more especially in the case of organisms affixed for life to the same spot. There does not seem to be any great difficulty in understanding how an organism, formed by the conjugation of two individuals which represented the two

toren haben gefunden, dass dieselbe bedeutend durch die Bedingungen beeinflusst wird, denen die gekreuzten Species ausgesetzt werden. Der Pollen einer jeden Species ist über den irgend einer anderen Species bedeutend überwiegend, so dass, wenn der eigene Pollen einer Pflanze einige Zeit, nachdem fremder Pollen applicirt worden war, auf die Narbe gelegt wird, eine jede Wirkung des letzteren vollständig verwischt wird. Es ist auch notorisch, dass nicht nur die elterliche Species, sondern auch die aus ihnen gezogenen Bastarde mehr oder weniger unfruchtbar sind, und dass ihr Pollen häufig sich in einem mehr oder weniger abortiven Zustande befindet. Der Grad der Unfruchtbarkeit verschiedener Hybride entspricht nicht immer genau dem Grade der Schwierigkeit, die einzelnen Formen zu verbinden. Wenn Hybride fähig sind, sich unter einander fortzupflanzen, so sind ihre Nachkommen mehr oder weniger unfruchtbar, und sie werden häufig in den späteren Generationen noch unfruchtbarer; aber bis jetzt ist in allen derartigen Fällen nahe Inzucht geübt worden. Die unfruchtbaren Hybriden sind zuweilen in ihrer Natur sehr zwerghaft und haben eine schwache Constitution. Es könnten noch andere Thatsachen mitgetheilt werden, doch werden uns diese hier genügen. Die Naturforscher schrieben früher alle diese Resultate dem zu, dass die Verschiedenheit zwischen Species von der zwischen den Varietäten einer und derselben Species fundamental verschieden sei, und dies ist noch immer der Wahrspruch einiger Naturforscher.

Die Resultate meiner Experimente über Selbstbefruchtung und Kreuzbefruchtung der Individuen oder der Varietäten einer und derselben Species sind mit den eben mitgetheilten streng analog, wenn schon in einer umgekehrten Art und Weise. Bei der Majorität der Species ergeben Blüthen, die mit ihrem eigenen Pollen befruchtet sind, weniger, zuweilen viel weniger Samen, als die mit Pollen von einem anderen Individuum oder einer anderen Varietät befruchteten. Einige selbstbefruchtete Blüthen sind absolut steril; aber der Grad ihrer Unfruchtbarkeit wird im hohen Grade durch die Bedingungen bestimmt, welchen die elterlichen Pflanzen ausgesetzt gewesen sind, wie in dem Falle mit *Eschscholtzia* und *Abutilon* einzeln ausgeführt wurde. Die Wirkungen des Pollens von der nämlichen Pflanze werden durch den überwiegenden Einfluss des Pollens von einem anderen Individuum oder einer anderen Varietät verwischt, obschon der Letztere einige Stunden später auf die Narbe gebracht worden sein kann. Die Nachkommen

incipient sexes, might have given rise by budding first to a monœcious and then to an hermaphrodite form; and in the case of animals even without budding to an hermaphrodite form, for the bilateral structure of animals perhaps indicates that they were aboriginally formed by the fusion of two individuals.

It is a more difficult problem why some plants and apparently all the higher animals, after becoming hermaphrodites, have since had their sexes re-separated. This separation has been attributed by some naturalists to the advantages which follow from a division of physiological labour. The principle is intelligible when the same organ has to perform at the same time diverse functions; but it is not obvious why the male and female glands when placed in different parts of the same compound or simple individual, should not perform their functions equally well as when placed in two distinct individuals. In some instances the sexes may have been re-separated for the sake of preventing too frequent self-fertilisation; but this explanation does not seem probable, as the same end might have been gained by other and simpler means, for instance dichogamy. It may be that the production of the male and female reproductive elements and the maturation of the ovules was too great a strain and expenditure of vital force for a single individual to withstand, if endowed with a highly complex organisation; and that at the same time there was no need for all the individuals to produce young, and consequently that no injury, on the contrary, good resulted from half of them, or the males, failing to produce offspring.

There is another subject on which some light is thrown by the facts given in this volume, namely, hybridisation. It is notorious that when distinct

von selbstbefruchteten Blüthen sind selbst schon mehr oder weniger unfruchtbar, zuweilen bedeutend steril, und ihr Pollen befindet sich zuweilen in einem unvollkommenen Zustande; mir ist aber kein Fall von vollkommener Unfruchtbarkeit bei selbstbefruchteten Sämlingen vorgekommen, wie es so häufig bei Hybriden eintritt. Der Grad ihrer Unfruchtbarkeit entspricht nicht der der elterlichen Pflanzen, als sie zuerst selbstbefruchtet wurden. Die Nachkommen selbstbefruchteter Pflanzen leiden in ihrer Grösze, ihrem Gewicht und in ihrer constitutionellen Kraft häufiger und in einem bedeutenderen Grade, als die hybriden Nachkommen der grösseren Anzahl gekreuzter Species. Verminderte Höhe wird der nächsten Generation überliefert, ich habe aber nicht ermittelt, ob dies auch für verminderte Fruchtbarkeit gilt.

Ich habe an einem anderen Orte gezeigt<sup>19</sup>, dasz wir durch Verbindung dimorpher und trimorpher verschiedengriffeliger Pflanzen, welche zu einer und derselben zweifellosen Species gehören, auf verschiedene Weisen eine andere Reihe von Resultaten erhalten, welche mit denen aus der Kreuzung verschiedener Species gewonnenen genau parallel sind. Illegitim mit Pollen von einer verschiedenen, aber zu derselben Form gehörigen Pflanze befruchtete Pflanzen ergeben weniger, häufig viel weniger Samen, als sie es thun, wenn sie legitim mit Pollen von einer zu einer verschiedenen Form gehörigen Pflanze befruchtet werden. Sie ergeben zuweilen keinen Samen, nicht einmal eine leere Kapsel, gleich einer mit dem Pollen von einer verschiedenen Gattung befruchteten Species. Der Grad der Unfruchtbarkeit wird bedeutend durch die Bedingungen afficirt, denen die Pflanzen ausgesetzt gewesen sind<sup>20</sup>. Der Pollen von einer verschiedenen Form ist stark überwiegend über den von der nämlichen Form, obschon der erstere viele Stunden später auf die Narbe gebracht worden sein kann. Die Nachkommen aus einer Verbindung zwischen Pflanzen derselben Form sind mehr oder weniger unfruchtbar gleich den Hybriden, und ihr Pollen findet sich in einem mehr oder weniger abortiven Zustande; und einige ihrer Sämlinge sind so unfruchtbar und zwerghaft, wie die unfruchtbarsten Bastarde. Sie sind den Bastarden auch in verschiedenen anderen Beziehungen ähnlich, welche hier nicht im Einzelnen aufgeführt zu werden brauchen, — so darin, dasz ihre Un-

<sup>19</sup> Journal Linn. Soc., Botan., Vol. X. 1867, p. 393.

<sup>20</sup> Journal Linn. Soc., Botan., Vol. VIII. 1864, p. 180.

species of plants are crossed, they produce with the rarest exceptions fewer seeds than the normal number. This unproductiveness varies in different species up to sterility so complete that not even an empty capsule is formed; and all experimentalists have found that it is much influenced by the conditions to which the crossed species are subjected. The pollen of each species is strongly prepotent over that of any other species, so that if a plant's own pollen is placed on the stigma some time after foreign pollen has been applied to it, any effect from the latter is quite obliterated. It is also notorious that not only the parent species, but the hybrids raised from them are more or less sterile; and that their pollen is often in a more or less aborted condition. The degree of sterility of various hybrids does not always strictly correspond with the degree of difficulty in uniting the parent forms. When hybrids are capable of breeding *inter se*, their descendants are more or less sterile, and they often become still more sterile in the later generations; but then close interbreeding has hitherto been practised in all such cases. The more sterile hybrids are sometimes much dwarfed in stature, and have a feeble constitution. Other facts could be given, but these will suffice for us. Naturalists formerly attributed all these results to the difference between species being fundamentally distinct from that between the varieties of the same species; and this is still the verdict of some naturalists.

The results of my experiments in self-fertilising and cross-fertilising the individuals or the varieties of the same species, are strikingly analogous with those just given, though in a reversed manner. With the majority of species flowers fertilised with their own pollen yield fewer, sometimes much fewer seeds, than those ferti-

fruchtbarkeit dem Grade nach nicht mit der der elterlichen Pflanze übereinstimmt, — der ungleichen Unfruchtbarkeit der letzteren, wenn sie wechselseitig verbunden werden, — und der schwankenden Unfruchtbarkeit der aus derselben Samenkapsel gezogenen Sämlinge.

Wir haben in dieser Weise zwei grosse Classen von Fällen, welche Resultate ergeben, die in der auffallendsten Weise denen entsprechen, welche der Kreuzung sogenannter echter und verschiedener Species folgen. In Bezug auf die Verschiedenheit zwischen Sämlingen, welche aus gekreuzten und selbstbefruchteten Blüthen gezogen sind, finden sich gute Beweise dafür, dass diese gänzlich davon abhängt, ob die Sexualelemente der Eltern genügend verschiedenartig geworden sind, und zwar dadurch, dass sie verschiedenen Bedingungen ausgesetzt wurden oder dass sie spontan variirten. Es ist wahrscheinlich, dass beinahe dieselben Schlussfolgerungen auf die verschieden-griffeligen Pflanzen auszudehnen sind; es ist dies aber nicht der passende Ort, den Ursprung der langgriffeligen, kurzgriffeligen und mittelgriffeligen Formen zu erörtern, welche sämmtlich zu derselben Species gehören, ebenso sicher wie die zwei Geschlechter einer und derselben Species. Wir haben daher kein Recht zu behaupten, dass die Unfruchtbarkeit von Species, wenn sie zuerst gekreuzt werden, und von ihren hybriden Nachkommen durch irgend eine fundamental von derjenigen verschiedene Ursache bestimmt wird, welche die Unfruchtbarkeit der Individuen sowohl gewöhnlicher als heterostyler Pflanzen bestimmt, wenn sie in verschiedenen Weisen verbunden werden. Trotzdem weisz ich sehr wohl, dass es viele Jahre noch kosten wird, dieses Vorurtheil zu beseitigen.

Es gibt kaum irgend etwas Wunderbareres in der Natur, als die Empfindlichkeit der Sexualelemente gegen äussere Einflüsse und die Zartheit ihrer Affinitäten. Wir sehen dies darin, dass unbedeutende Veränderungen der Lebensbedingungen der Fruchtbarkeit und Lebenskraft der Eltern günstig sind, während gewisse andere und nicht grosse Veränderungen es verursachen, dass sie ohne irgend einen anscheinenden Schaden für ihre Gesundheit vollkommen unfruchtbar sind. Wir sehen, wie empfindlich die Sexualelemente jener Pflanzen sein müssen, welche mit ihrem eigenen Pollen vollkommen steril sind, aber mit dem irgend eines anderen Individuums der nämlichen Species fruchtbar sind. Derartige Pflanzen werden entweder mehr oder etwas weniger mit sich selbst unfruchtbar, wenn sie veränderten Bedingun-

lised with pollen from another individual or variety. Some self-fertilised flowers are absolutely sterile; but the degree of their sterility is largely determined by the conditions to which the parent plants have been exposed, as was well exemplified in the case of *Eschscholtzia* and *Abutilon*. The effects of pollen from the same plant are obliterated by the prepotent influence of pollen from another individual or variety, although the latter may have been placed on the stigma some hours afterwards. The offspring from self-fertilised flowers are themselves more or less sterile, sometimes highly sterile, and their pollen is sometimes in an imperfect condition; but I have not met with any case of complete sterility in self-fertilised seedlings, as is so common with hybrids. The degree of their sterility does not correspond with that of the parent-plants when first self-fertilised. The offspring of self-fertilised plants suffer in stature, weight, and constitutional vigour more frequently and in a greater degree than do the hybrid offspring of the greater number of crossed species. Decreased height is transmitted to the next generation, but I did not ascertain whether this applies to decreased fertility.

I have elsewhere shown\* that by uniting in various ways dimorphic or trimorphic heterostyled plants, which belong to the same undoubted species, we get another series of results exactly parallel with those from crossing distinct species. Plants illegitimately fertilised with pollen from a distinct plant belonging to the same form, yield fewer, often much fewer seeds, than they do when legitimately fertilised with pollen from a plant belonging to a distinct form. They sometimes yield no seed, not even an empty capsule, like

---

\* 'Journal Linn. Soc. Bot.' vol. x. 1867, p. 393.



gen unterworfen werden, wenn schon die Veränderung bei weitem nicht gross zu sein braucht. Die Eichen einer heterostylen trimorphen Pflanze werden von dem Pollen der drei Sätze von Staubfäden, die zu derselben Species gehören, sehr verschieden beeinflusst. Bei gewöhnlichen Pflanzen ist der Pollen einer anderen Varietät oder bloss eines andern Individuums der nämlichen Varietät häufig stark überwiegend gegenüber ihrem eigenen Pollen, wenn beide Sätze zu derselben Zeit auf dieselbe Narbe gebracht werden. In jenen grossen, viele Tausende verwandter Species enthaltenden Pflanzenfamilien unterscheidet das Stigma einer jeden mit einer nicht irrenden Sicherheit ihren eigenen Pollen von dem jeder andern Species.

Es lässt sich nicht daran zweifeln, dass die Unfruchtbarkeit verschiedener Species, wenn sie zuerst gekreuzt werden, und ihrer hybriden Nachkommen ausschliesslich von der Beschaffenheit oder den Affinitäten ihrer Sexualelemente abhängt. Wir sehen dies in dem Mangel irgend einer nahen Beziehung zwischen dem Grade der Unfruchtbarkeit und dem Betrag äusserer Verschiedenheit in den Species, welche gekreuzt werden; und noch deutlicher in der grossen Verschiedenheit in den Resultaten bei einer wechselseitigen Kreuzung der nämlichen zwei Species; — d. h. wenn Species A mit Pollen von B gekreuzt wird, und wenn B mit Pollen von A gekreuzt wird. Wenn wir uns vor Augen halten, was soeben über die äusserste Empfindlichkeit und die zarten Affinitäten des Reproductivsystems gesagt worden ist, warum sollte uns das irgendwie überraschen, dass die Sexualelemente jener Formen, welche wir Species nennen, in einer derartigen Weise differenzirt worden sind, dass sie unfähig, oder nur in einem geringen Grade fähig sind, aufeinander einzuwirken? Wir wissen, dass Species meist unter den nämlichen Bedingungen gelebt und ihren eigenen Character für eine viel längere Zeit beibehalten haben als Varietäten. Lange fortdauernde Domestication beseitigt, wie ich in meinem Buche „Über das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustande der Domestication“ gezeigt habe, die wechselseitige Unfruchtbarkeit, welche verschiedene, vor Kurzem erst aus einem Naturzustande entnommene Species beinahe immer darbieten, wenn sie untereinander gekreuzt werden; und wir können hiernach die Thatsache begreifen, dass die verschiedenartigsten domesticirten Rassen von Thieren nicht wechselseitig unfruchtbar sind. Ob dies aber für cultivirte Varietäten von Pflanzen gilt, ist nicht bekannt, obschon einige Thatsachen darauf

a species fertilised with pollen from a distinct genus. The degree of sterility is much affected by the conditions to which the plants have been subjected.\* The pollen from a distinct form is strongly prepotent over that from the same form, although the former may have been placed on the stigma many hours afterwards. The offspring from a union between plants of the same form are more or less sterile, like hybrids, and have their pollen in a more or less aborted condition; and some of the seedlings are as barren and as dwarfed as the most barren hybrid. They also resemble hybrids in several other respects, which need not here be specified in detail,—such as their sterility not corresponding in degree with that of the parent plants,—the unequal sterility of the latter, when reciprocally united,—and the varying sterility of the seedlings raised from the same seed-capsule.

We thus have two grand classes of cases giving results which correspond in the most striking manner with those which follow from the crossing of so-called true and distinct species. With respect to the difference between seedlings raised from cross and self fertilised flowers, there is good evidence that this depends altogether on whether the sexual elements of the parents have been sufficiently differentiated, by exposure to different condition or by spontaneous variation. It is probable that nearly the same conclusion may be extended to heterostyled plants; but this is not the proper place for discussing the origin of the long-styled, short-styled and mid-styled forms, which all belong to the same species as certainly as do the two sexes of the same species. We have therefore no right to maintain that the sterility of species when first

---

\* 'Journal Linn. Soc. Bot.' vol. viii. 1864, p. 180.

hinweisen, dass dies der Fall ist. Die Elimination der Unfruchtbarkeit durch lange fortgesetzte Domestication kann wahrscheinlich den variirenden Bedingungen zugeschrieben werden, welchen unsere domesticirten Thiere ausgesetzt worden sind, und ohne Zweifel ist es Folge dieser selben Ursache, dass sie groszen und plötzlichen Veränderungen in ihren Lebensbedingungen mit viel weniger Verlust an Fruchtbarkeit widerstehen, als natürliche Species. Nach diesen verschiedenen Betrachtungen erscheint es wahrscheinlich, dass die Verschiedenheit in den Affinitäten der Sexualelemente verschiedener Species, von welcher ihre gegenseitige Unfähigkeit zur Fortpflanzung mit einander abhängt, dadurch verursacht wird, dass sie eine sehr lange Zeit hindurch eine jede an ihre eigenen Bedingungen gewöhnt worden ist, und dass die Sexualelemente hierdurch fast fixirte Affinitäten erlangt haben. Wie sich dies auch immer verhalten mag, bei den zwei groszen Classen von Fällen, welche uns hier vorliegen, nämlich denjenigen, welche sich auf die Selbstbefruchtung und Kreuzbefruchtung der Individuen einer und derselben Species, und denjenigen, welche sich auf die illegitimen und legitimen Verbindungen heterostyler Pflanzen beziehen, ist es vollständig ungerechtfertigt, anzunehmen, dass die Unfruchtbarkeit von Species, wenn sie zuerst gekreuzt werden, und von ihren hybriden Nachkommen darauf hinweist, dass sie in irgend einer fundamentalen Art und Weise von den Varietäten oder Individuen einer und derselben Species verschieden wären.

---

crossed and of their hybrid offspring, is determined by some cause fundamentally different from that which determines the sterility of the individuals both of ordinary and of heterostyled plants when united in various ways. Nevertheless, I am aware that it will take many years to remove this prejudice.

There is hardly anything more wonderful in nature than the sensitiveness of the sexual elements to external influences, and the delicacy of their affinities. We see this in slight changes in the conditions of life being favourable to the fertility and vigour of the parents, while certain other and not great changes cause them to be quite sterile without any apparent injury to their health. We see how sensitive the sexual elements of those plants must be, which are completely sterile with their own pollen, but are fertile with that of any other individual of the same species. Such plants become either more or less self-sterile if subjected to changed conditions, although the change may be far from great. The ovules of a heterostyled trimorphic plant are affected very differently by pollen from the three sets of stamens belonging to the same species. With ordinary plants the pollen of another variety or merely of another individual of the same variety is often strongly prepotent over its own pollen, when both are placed at the same time on the same stigma. In those great families of plants containing many thousand allied species, the stigma of each distinguishes with unerring certainty its own pollen from that of every other species.

There can be no doubt that the sterility of distinct species when first crossed, and of their hybrid offspring, depends exclusively on the nature or affinities of their sexual elements. We see this in the want of any close correspondence between the degree

of sterility and the amount of external difference in the species which are crossed; and still more clearly in the wide difference in the results of crossing reciprocally the same two species;—that is, when species A is crossed with pollen from B, and then B is crossed with pollen from A. Bearing in mind what has just been said on the extreme sensitiveness and delicate affinities of the reproductive system, why should we feel any surprise at the sexual elements of those forms, which we call species, having been differentiated in such a manner that they are incapable or only feebly capable of acting on one another? We know that species have generally lived under the same conditions, and have retained their own proper characters, for a much longer period than varieties. Long-continued domestication eliminates, as I have shown in my ‘Variation under Domestication,’ the mutual sterility which distinct species lately taken from a state of nature almost always exhibit when intercrossed; and we can thus understand the fact that the most different domestic races of animals are not mutually sterile. But whether this holds good with cultivated varieties of plants is not known, though some facts indicate that it does. The elimination of sterility through long-continued domestication may probably be attributed to the varying conditions to which our domestic animals have been subjected; and no doubt it is owing to this same cause that they withstand great and sudden changes in their conditions of life with far less loss of fertility than do natural species. From these several considerations it appears probable that the difference in the affinities of the sexual elements of distinct species, on which their mutual incapacity for breeding together depends, is caused by their having been habituated for a very long period each to its own conditions, and to the sexual elements

having thus acquired firmly fixed affinities. However this may be, with the two great classes of cases before us, namely, those relating to the self-fertilisation and cross-fertilisation of the individuals of the same species, and those relating to the illegitimate and legitimate unions of heterostyled plants, it is quite unjustifiable to assume that the sterility of species when first crossed and of their hybrid offspring, indicates that they differ in some fundamental manner from the varieties or individuals of the same species.