

# 进化论中适合度概念的哲学解析

## Philosophical Analysis of the Concept of Fitness in Evolution

杨粲然 / YANG Canran

(江西省、中国科学院庐山植物园碳中和与生态系统碳汇重点实验室, 江西九江, 332900)  
(Lushan Botanical Garden, Jiangxi Province and Chinese Academy of Sciences, Jiangxi Provincial Key Laboratory of Carbon Neutrality and Ecosystem Carbon Sink, Jiujiang, Jiangxi, 332900)

**摘要:** 在进化论中如何准确定义适合度的概念一直饱受争议。该概念的混淆导致很多重要的生物学、哲学问题难以解决, 例如“适者生存”的同义反复问题, 适合度的测量问题, 自然选择的对象问题等。厘清并准确理解适合度的含义也是阐明达尔文自然选择学说的前提条件。基于哲学分类的方法, 本文从本体论、认识论、方法论三个哲学角度对适合度概念进行分析, 进而回答上述问题。

**关键词:** 适合度 本体论 认识论 方法论

**Abstract:** How to accurately define the concept of fitness in evolutionary theory has been controversial. The confusion of this concept has led to many important biological and philosophical problems that are difficult to solve, such as the tautology of “survival of the fittest”, the measurement of fitness, and the object of natural selection. Clarifying and accurately understanding the meaning of fitness is also a prerequisite for clarifying Darwin's theory of natural selection. Based on the method of philosophical classification, this paper analyzes the concept of fitness from three philosophical perspectives of ontology, epistemology and methodology, and then answers the above questions.

**Key Words:** Fitness; Ontology; Epistemology; Methodology

中图分类号: Q111; N031 DOI: 10.15994/j.1000-0763.2026.06.006 CSTR: 32281.14.jdn.2026.06.006

## 引言

进化论是生物学重要的理论之一。它告诉我们世界上的所有生物都有一个共同的祖先, 生物进化的轨迹形成一个树的样子。而促使进化发生的最重要机制是自然选择, 达尔文的自然选择学说就是解释“适者生存”的过程。在解释“适者生存”过程中, 需要使用适合度(fitness)概念来明确进化变化的对象。因此, 要理解自然选择的进化, 就需要首先理解适合度的含义。持自然选择学说的学者认为, 如果

生物体的性状存在随机变异, 且某些变异性状会给携带它们的有机体以优势, 即提高它们的适合度, 那么这些有机体就会产生更多的后代(适者生存), 并且这些后代也将拥有这些有利的性状。莱翁汀(Richard C. Lewontin)将其归纳为达尔文进化的三个原则: 表型变异; 差异适合度; 适合度是可遗传的。<sup>[1]</sup>在莱翁汀的归纳中, 适合度是可遗传的, 而不是特征是可遗传的, 这似乎令人费解。本文将在后续论述中回答这一问题, 因为这与适合度概念的定义密切相关, 对适合度概念的定义是深入探讨自然选择学说和进化论的前提。

收稿日期: 2025年7月2日

作者简介: 杨粲然(1991-)女, 重庆人, 江西省、中国科学院庐山植物园碳中和与生态系统碳汇重点实验室助理研究员, 研究方向为生物学哲学。Email: 413156443@qq.com

什么是适合度?如何测量适合度?如何解决“适者生存”的同义反复问题?自然选择的对象到底是个体还是特征抑或是适合度?是否存在一个可以应用于解释所有可能进化系统的适合度概念?适合度是“计数book-keeping”的统计概念还是具有因果力的属性概念?关于适合度概念的问题在哲学界、生物学界争议了颇久,至今仍在继续。<sup>[2]</sup>导致这些争议的主要原因是大家把不同含义的适合度混为一谈,而没有一个清晰的系统性分类,本文希望从一个经典的哲学划分角度——本体论、认识论、方法论——对“适合度”这个概念进行分析,来尝试解决以上部分问题。

在论证之前,本文对宏观生物学尺度“适者生存”问题中的适合度概念给予了说明,以限定后文所要论证的范围是微观生物学尺度的,从而避免引入不必要的混淆情况。宏观生物学尺度是指物种即物种以上(例如进化分支)的尺度,而本文提及的微观尺度是指物种以下的生物学尺度,例如种群。宏观尺度与微观尺度上的“生存”有不同含义,在微观生物学尺度上,“生存”通常是指生物体持续存在,以生长、繁殖为主要手段。而宏观尺度上的“生存”除了可以表示为物种持续存在(进化分支的长度很长),还可以表示为其具有较强的进化能力(进化分支的长度较短,但进化分支的数量很多)。研究宏观尺度的生物学家既要调查物种的起源,也要研究它们的持久性和稳定性,宏观尺度的“适合”是一种更广泛的适合度概念,而在本文中相关的适合度论证仅限于微观尺度。

## 一、本体论的适合度

本体论是对实际存在的研究,即存在什么实体或什么类型的实体。<sup>[3]</sup>笔者认为,以往研究中讨论的本体论的适合度有两种,一种是本体论的类型适合度(抽象的实体,一种属性,共相),另一种是本体论的个体适合度(具体的实体)。学界普遍认可个体具体的适合度含义,即实际繁殖了多少后代,或存活了多久等。

然而,作为类型的本体论适合度遭到了部分学者反对,即他们认为适合度可能并不是生物的固有属性,<sup>[4]</sup>因此本小节将主要讨论关于类型的本体论适合度。

关于类型的本体论适合度在以往研究中因作者关注点不同而产生了多种命名,如倾向性适合度,<sup>[5],[6]</sup>特有适合度(vernacular fitness)、<sup>[7]</sup>本性说的适合度、<sup>[4]</sup>块适合度(block fitness)、<sup>[8]</sup>特征适合度、<sup>[9]</sup>生态适合度<sup>[10]</sup>等。承认本体论适合度是指,适合度在个体的一生中是固定的,而不管它实际适合度的多少。在这一概念定义下,如果生命体所处的环境选择是确定的,那么对应的特征在该环境下的适合度就是确定的。本体论适合度是一种理想属性,和实际情况可能并不一致,这是因为具有某种特征的生物繁殖的数量往往并不相同,实际适合度实际上是由个体的所有特征与环境的相互作用共同决定的。例如在特定环境下,具有某种特征的生物体可能并不利于其在该环境中生存,但由于拥有这一特征的生命体往往拥有其他有利的特征,导致拥有这种特征的个体数量却在种群中增加。

反对本体论适合度的学者持有相似的核心观点,即适合度不是选择的对象,它只能通过选择后的结果——统计后代数量的实际值来估算。此外,由于无法将自然选择、随机漂变、发育和遗传等过程完全分解开来,导致作为自然选择结果的适合度无法估计。并且由于我们也无法定量各种特征适合度的交互作用,那么认为自然选择独立地起作用是没有意义的。因此这种与统计相关,且随附于复杂系统过程的适合度并不意味着以一种本体论上的形式存在,我们不能对其有本体论承诺。<sup>[7]</sup>

倾向性往往被认为是物体的本质属性,例如“磁性”或“易碎性”。但是倾向性的适合度不是这种属性,它是一种概率属性,例如一个硬币,被投掷后,两面朝上的结果均为50%。概率倾向性表现的是可能结果的机会分布。学界普遍承认第一种倾向性属性的本体论地位,但持反对意见的学者认为,作为概率结果的倾向性属性的本体论地位仍值得商榷,因为它仍然只能通过统计结果来估计。<sup>[6]</sup>

支持本体论适合度的学者认为适合度不能基于实际的生存和繁殖来定义，应该以具有它们的生物体的物理特征来定义。个体适合度是个体在特定环境和特定群体中生存和繁殖的倾向——以其预期后代数量来衡量。（[6]，p.458）具有某特征的群体的类型适合度是平均的具有某特征的个体适合度，由于理想状态下所有条件都是均同的，因此类型适合度也等于个体适合度（这里的个体适合度不是指个体的实际适合度）。不过只有在确定了种群生存的所有细节后，才能具体说明特定情况下的本体论适合度。

笔者倾向于承认适合度的本体论地位。首先，硬币两面朝上的概率均为50%，这不一定需要我们投掷无数次并统计结果来估计，我们可以用硬币及投掷的物理基础来解释（硬币材质均一，投掷过程处于理想状态，落地时候只有正面和反面朝上两种结果等）。再如，一个均一的旋转圆盘，被划分成不同颜色的扇形，一个固定指针在圆盘中央，当圆盘被旋转并停止的时候，指针对应不同颜色扇形的概率与扇形的角度值相关，并不需要通过无数次地旋转圆盘来统计结果。同样，生物的类型适合度尽管具有概率倾向性，但也是其对应的特征和环境等物理基础来实现的。如果特征是确定的，那么适合度就应该是确定的，这就回答了在本文“引言”中提到的关于莱翁廷的问题。我们都承认特征是遗传的，那么他认为相应的适合度是可遗传的也就可以理解的了。由此可见，自然选择的对象既可以是特征也可以是特征所对应的适合度，因为它们都具有相同的本体论地位。第二，用同义反复来反对本体论适合度的学者可能需要灵活的时间视角来审视自然选择的过程。反对者默认了先有特征，然后环境

等因素与特征相互作用，最后才有适合度。但是尽管本体论的类型适合度是根据统计后代估算的，但是它并不是特征与环境等因素相互作用的结果。如果不把特定环境下特征的适合度作为预先存在的实体，我们就始终无法将自然选择和漂变、遗传等“进化噪音”区分开来，也就永远无法理解自然选择进化的规律，进化生物学也就成为一门纯粹描述性的科学了。图1可以帮助读者更直观的了解笔者的这一想法<sup>①</sup>。

## 二、认识论的适合度

基于一些本体论的承诺，科学家已经对某些自然现象形成一套可用规律总结的认识。从抽象性和数学化的理论标准来看，物理学是最先进的科学。受物理学家研究模式的影响，上世纪以费希尔（Ronald A. Fisher）为代表的现代综合生物学家们不断探究自然选择的数学形式理论来解释生物的进化现象。70年代初，普赖斯（George R. Price）<sup>[11]</sup>首次提出的普赖斯方程（price equation）是进化科学中的关键方程之一，该方程作为抽象思考进化理论的基础，适用于描述任何进化现象。

普赖斯方程用一种简单的数学语言描述了一个群体从一代到另一代的进化过程。这个方程在不同研究中有各种等价的推导，本文主要引用奥卡沙（Samir Okasha）的三个推导版本。（[12]，pp.19-26）

假设一个包含n个实体的P群体， $z_i$ 是群体中个体i的特征值， $w_i$ 是个体i的绝对适合度。P群体的平均特征为

$$\bar{z} = \frac{1}{n} \sum_i z_i$$

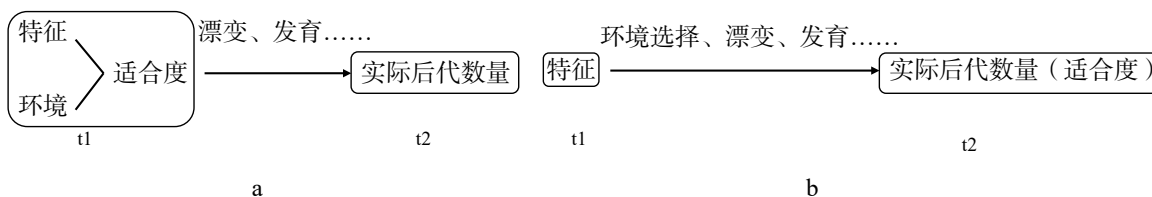


图1 两种解释模型

①图1a是笔者认同的模型，图1b是反对本体论适合度的学者的模型。t表示时间，框内表示同时存在的实体，直线表示相关决定关系，带箭头的直线表示因果关系。

平均适合度为

$$\bar{w} = \frac{1}{n} \sum_1^n w_i$$

P群体的所有后代组成了O群体,如果进化发生,那么P群体的平均特征 $\bar{z}$ 和O群体的平均特征 $\bar{z}_0$ 就是不同的。普赖斯方程将平均属性值的总变化表示为 $\Delta\bar{z} = \bar{z}_0 - \bar{z}$ 。将 $z$ 、 $w$ 代入方程导出:

$$\bar{w}\Delta\bar{z} = \text{Cov}(w, z) + E(w\Delta z) \quad (1.1) \quad ([12], p.22)$$

当等式两边同时除以 $\bar{w}$ 时,便可得到普赖斯方程的另一个版本:

$$\Delta\bar{z} = \text{Cov}(\omega, z) + E_w(\Delta z) \quad (1.2)$$

从这个方程可以直观地看出,两代群体平均特征变化由自然选择和适合度加权后的遗传偏差两部分组成。方程1.2里的 $\text{Cov}(\omega, z)$ 是 $z_i$ 和相对适合度 $\omega_i$ 之间的协方差,而不是绝对适应度 $w_i$ ;  $E_w(\Delta z)$ 是数量 $\Delta z_i$ 的适合度加权平均值,而不是数量 $w_i\Delta z_i$ 的简单平均值。

由于 $E_w(\Delta z) = E(\Delta z) + \text{Cov}(\omega, \Delta z)$ ,代入1.2得:

$$\Delta\bar{z} = \text{Cov}(\omega, z') + E(\Delta z) \quad (1.3)$$

$\text{Cov}(\omega, z')$ 是一个实体的相对适合度与其子代的平均特征值之间的协方差,而不是它自己的特征值;  $E(\Delta z)$ 是亲代和后代性状偏离的简单平均值,不由适合度加权。尽管 $\text{Cov}(\omega, z')$ 没有像 $\text{Cov}(\omega, z)$ 那样有明显的生物学解释,但方程(1.3)等式右边的术语中只有一个包含了“ $\omega$ ”,这表明在区分自然选择的影响方面,它比方程(1.2)表征得更好。

方程(1.1)、(1.2)和(1.3)里面包含了绝对适合度和相对适合度,相对适合度既可与自身特征共变也可与子代特征共变。普赖斯方程除了以上三种形式以外,还有多种推导形式,但需要注意的是这三个方程实际上并无优劣之分,因为这三个方程是描述同一事物的不同方式。这就好比我们看著名的“鸭兔图”,我们既可以说它画的是一只鸭子,也可以说是一只兔子,不同的答案仅取决于我们看这副图的角度(图2)。

同样关于另外两种认识论适合度的争论与

包容性适合度(inclusive fitness)和群体适合度(group fitness)有关。当自然选择的对象是没有相互作用的独立个体时,我们可以使用简单的个体适合度概念。然而自然界中还有大量的互助共生、利他主义现象。具有利他性的个体其适合度往往降低或低于其帮助的对象,但是这种不利于自身的特征却能在群体中扩散。要解释这些反常特征的进化,就需要引入新的适合度,即包容性适合度或群体适合度。包容性适合度对应的自然选择观是亲缘选择,群体适合度对应的则是多层次选择。

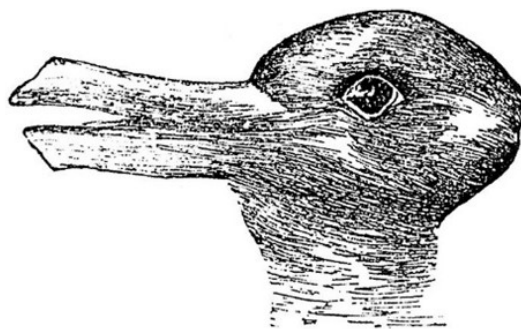


图2 鸭兔图

包容性适合度理论是汉密尔顿(William D. Hamilton)提出的社会性特征进化理论,他将适合度分为直接的、非社会的组成部分(直接适合度,即后代的数量),和通过帮助或损害具有相同基因的其他个体的社会行为,间接的、社会的组成部分(间接适合度)。汉密尔顿法则概括了这一点,即当这些因素(成本和收益的关联性加权)的总和为正时,社会性特征会被选择。例如,当利他者减少后代数量的成本大于通过增加亲缘后代数量获得的间接适合度时,利他主义的亲缘选择就会发生。<sup>[13]</sup>

群体适合度是指个体所组成群体的整体适合度,奥卡沙根据研究人员关注的焦点不同区分了两种群体适合度。群体适合度1指一个集体中的个体产生的后代个体的数量,群体适合度2指一个集体所产生的后代集体的数量。([12], p.51)两种群体适合度对应两种多层次选择类型。亲缘选择理论和多层次选择理论都可以用于解释进化中的重大转变(the major evolutionary transitions),即以前独立的实体(如基因、细胞、生物体)联合起来形成一个新的

更高层次的集体（如基因组、多细胞生物体、专性群居社会）。两种选择理论在形式上是等价的，它们可以以不同形式的普赖斯方程相互推导。因此普遍认为，包容性适应理论和多层次选择理论代表了独立的，但本质上是可互换的，解释社会性特征进化现象的理论方法。

尽管包容性适合度和群体适合度都可以解释利他主义的进化现象。但包容性适合度不适用于没有亲缘关系的生物，例如不同物种的互利共生，因为它们的亲缘系数无法度量。在自然界中存在很多没有亲缘关系的个体之间相互作用并作为一个整体共同进化的现象。而多层次的群体选择既能解释包容性适合度可以解释的现象也能解释其不能覆盖的情况。因此，根据奥卡姆的剃刀原理，为了追求理论的简洁性，多层次选择的群体适合度应该适用性更好。认知成功具有多样性，从认识论的结果主义<sup>[14]</sup>来说，笔者选择的最优解释只是取决于是否达到实际的目的，而不仅仅是是否接近真理。

### 三、方法论的适合度

因为不同生物有不同的生命周期和生长繁殖模式，所以科学家对适合度的表征十分多样化，甚至对同一物种，生物学家根据不同研究目的都有各自的测量标准。笔者将在这一节讨论以往研究中的一些衡量适合度的具体方法。

首先，在大部分研究中科学家都以生物繁殖成功的后代数量来表征适合度。以这种方式来衡量适合度的前提就是定义生物个体，只有明确什么是一个个体，才能对所有个体进行计数。戈弗雷-史密斯（Peter Godfrey-Smith）将这种用于计量进化现象中后代数量的个体称为达尔文个体（Darwinian individuals）。有机体和达尔文个体概念是有区别的，有机体是新陈代谢的单位，它可以或不可以繁殖。达尔文个体是繁殖实体，它可能有也可能没有生物体的代谢特征。例如病毒是达尔文个体，它们没有生物体的代谢特征，而一些共生的集体可能是非达尔文个体的有机体。<sup>[15]</sup>但是鉴于某些生物复杂的生命周期，如何定义这些物种的达尔文

个体又是一个复杂的问题。比如真菌可以分化产生有丝分裂孢子（无性孢子或分生孢子）或产生减数分裂孢子交配（有性孢子：子囊孢子或担孢子）。适合度既可以通过测量生长或有丝分裂也可以通过减数分裂孢子形成来评估。普林格尔（Anne Pringle）和泰勒（John W. Taylor）认为针对不同的实验问题需要从不同的角度来分析。例如，与无性繁殖重要性相关的问题可能需要对单个分株进行计数，而与种群遗传多样性相关的问题需要对单个基因进行计数。因此关注一个复杂生命周期的某一个方面，或一个适合度的单一度量（例如无性孢子的数量）是合适的。通过了解适合度各种度量对象是如何关联的，可以帮助我们在度量生物体具体某一方面时选择合适的度量标准。<sup>[16]</sup>

其次，过去往往将生物个体整个生命周期的繁殖后代数量作为其适合度，但是这忽略了在生命周期内繁殖时间对适合度的影响。布罗默（Jon E. Brommer）等人认为，测量适合度时应该了解被测个体的繁殖时间如何影响其绝对适合度。<sup>[17]</sup>具体来说，当生殖时间是适应性的重要组成部分时，它可能会导致对适合度的估计值有很大的偏差。例如在群体增长规模不受限的条件下，假使生物个体第一次繁殖的年龄是可遗传的，那么所有个体在生命周期早期便开始繁殖会提高适合度。

第三，考虑到繁殖差异在进化和生态方面的重要意义，科学家们提出各种指数来衡量这些差异。通过分析21种适合度差异的衡量标准之后，科柯（Hanna Kokko）等认为，即使都是测量后代繁殖数量，但衡量差异的标准是有差异的。遗憾的是，既没有对繁殖差异的唯一定义，也没有对不同样本量做出“正确”测量的标准，每一种测量标准都有各自对适合度差异的定义。<sup>[18]</sup>

最后，繁殖只是生存策略中的一种，许多生物系统（如多物种群落，无性生长物种等）只能通过适合度的非繁殖定义才能得到满意的解释。部分学者呼吁我们需要一个更广义的方法论适合度概念。皮科克（Kent A. Peacock）和布沙尔（Frédéric Bouchard）认为差异持续（物

种对能量资源的控制)比差异繁殖是对适合度更广义,更有用的理解。<sup>[10], [19]</sup>

综上所述,科学方法取决于科学的目标是什么,任何科学家在使用不同适合度测量方法的时候都应该考虑所研究的生物学问题和所选测量标准之间的逻辑联系,只有与初始问题相关并且这种相关性是充分合理的情况下该适合度才是有意义的。

## 结 论

从本体论、认识论、方法论三个角度可以对进化理论中的适合度概念问题进行比较清晰的回答。

首先,笔者倾向于承认类型适合度的本体论地位,因为承认了类型适合度的本体论地位也就避免了同义反复的问题。此外只有承认了其本体论地位才能用普赖斯方程来理解通过自然选择的进化(普赖斯方程中的特征、适合度协方差项测量的是特征和适合度的相关程度,当两者完全相关时,就等于本体论的特征适合度),否则我们就无法区分自然选择和遗传漂变的部分,进化就成了一个纯描述的科学,而不能解释其规律。当然,如果否认本体论的适合度,那么也就可以从本质上反对自然选择是进化的原因,反对进化有规律可言。

在认识论上,我们不需要一个统一的适合度概念,因为科学家基于不同的本体论信念,认识世界的方式是不同的,不同的视角引导科学家做出了不同的回答,问哪种自然选择观是正确的这本身就有问题。尽管不同理论都能解释相同的现象,但我们往往会根据对科学的信念只接受其中一种,例如对于包容性适合度和群体适合度的选择笔者更倾向于后者,因为包容性适合度只适用于合作进化的前期,而群体适合度适用于整个进化转变过程。鉴于奥卡姆的剃刀原理,接受群体适合度会让理论变得更简洁。认识论适合度像桥梁一样,将我们观察到的生物世界与生物进化的本质连接起来。

在适合度的测量方法上,笔者持多元主义态度。由于生物是进化而来的,不同物种有不

同的生命周期和生长繁殖方式,因此根据不同的研究目的,适合度需要有不同的表征方法。科学家需要寻找更好的适合度测量方法来表征类型适合度,从而让我们更好的认识生物进化的原理。

最后笔者来尝试回答本文在引言中提出的几个问题。

1.什么是适合度?答:没有一个统一的适合度概念,但从哲学上可以划分为本体论适合度,认识论适合度和方法论适合度三大类。

2.如何测量适合度?答:没有一个统一的适合度测量标准,科学家往往从所研究的问题出发选择合适的测量方法。

3.如何解决“适者生存”的同义反复问题?答:只有对特征适合度做出本体论承诺才有可能避免同义反复的问题。

4.自然选择的对象到底是个体还是特征抑或是适合度?答:若承认了特征适合度的本体论地位,那么自然选择的因果对象既可以是特征也可以是该特征所对应的适合度。

5.有没有一个可以应用于解释所有可能进化系统的适合度概念?答:没有一个统一的认识论适合度概念,科学家基于不同的信仰对进化现象提出不同的解释,基于不同的解释角度,绝对适合度,相对适合度,包容性适合度,群体适合度……都可以应用。

6.适合度到底是一个“计数”的统计概念还是具有因果力的属性?答:要回答这个问题还是基于是否对适合度有本体论承诺。如果承认,那么适合度具有因果属性;如果不承认,那么适合度就是一个纯粹的统计概念。

## [参 考 文 献]

- [1] Lewontin, R. C. 'The Units of Selection'[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1970, 1: 1-18.
- [2] Rosenberg, A., Bouchard, F. 'Fitness'[DB/OL]. <https://plato.stanford.edu/archives/fall2021/entries/fitness/>. 2015-09-18.
- [3] Bricker, P. 'Ontological Commitment'[DB/OL]. <https://plato.stanford.edu/archives/win2016/entries/ontological-commitment/>. 2014-11-03.
- [4] 张鑫、李建会.“适者生存”是同义反复吗?[J]. 科学

- 技术哲学研究, 2017, 34 (3) : 8–12.
- [5] Pence, C. H., Ramsey, G. A. 'New Foundation for the Propensity Interpretation of Fitness'[J]. *The British Journal for the Philosophy of Science*, 2013, 64(4): 851–881.
- [6] Drouet, I., Merlin, F. 'The Propensity Interpretation of Fitness and the Propensity Interpretation of Probability'[J]. *Erkenntnis*, 2014, 80(S3): 457–468.
- [7] Matthen, M., Ariew, A. 'Two Ways of Thinking about Fitness and Natural Selection'[J]. *The Journal of Philosophy*, 2022, 99(2): 55–83.
- [8] Ramsey, G. 'Block Fitness'[J]. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 2006, 37(3): 484–498.
- [9] Walsh, D. M. 'Four Pillars of Statisticalism'[J]. *Philosophy, Theory, and Practice in Biology*, 2017, 9(1): 1–18.
- [10] Peacock, K. A. 'The Three Faces of Ecological Fitness'[J]. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 2011, 42(1): 99–105.
- [11] Price, G. R. 'Selection and Covariance'[J]. *Nature*, 1970, 227: 520–521.
- [12] Okasha, S. *Evolution and the Levels of Selection*[M]. New York: Oxford University Press, 2006.
- [13] Hamilton, W. D. 'The Genetical Evolution of Social Behaviour. I'[J]. *Journal of Theoretical Biology*, 1964, 7(1): 1–16.
- [14] Rinard, S. 'Equal Treatment for Belief'[J]. *Philosophical Studies*, 2019, 176(7): 1923–1950.
- [15] Godfrey-Smith, P. 'Individuality and Life Cycles'[A], Pradeu, T., Guay, A. (Eds.) *Individuals Across the Sciences*[C], New York: Oxford University Press, 2014, 85–102.
- [16] Pringle, A., Taylor, J. W. 'The Fitness of Filamentous Fungi'[J]. *Trends in Microbiology*, 2002, 10(10): 474–481.
- [17] Brommer, J. E. 'Reproductive Timing and Individual Fitness'[J]. *Ecology Letters*, 2002, 5: 802–810.
- [18] Kokko, H. 'Measures of Inequality Are Not Equal'[J]. *The American Naturalist*, 1999, 154(3): 358–382.
- [19] Bouchard, F. 'Darwinism Without Populations: A More Inclusive Understanding of the “Survival of the Fittest”'[J]. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 2011, 42(1): 106–114.

[责任编辑 王巍 谭笑]