

• 生物学研究中的多元框架与分析层次 •

编者按:

当代生物学以研究对象的多层次性和研究方法的多样性为基本特征。不同研究框架往往因目标各异,对同一生命现象作出不同的分类与解释,并由此引出框架能否相互还原、不同分析层次如何衔接等哲学问题。本专题围绕“生物学研究中的多元框架与分析层次”,从适合度概念、蛋白质分类和自然选择机制三个方面展开讨论。魏传珂从生态学与群体遗传学的双重框架出发,讨论“适者”究竟指涉个体还是性状,指出前者以个体的生态适合度为核心,揭示自然选择的因果机制;后者以性状适合度分析和预测种群动态,二者具有不可替代的理论功能。马悦考察蛋白质功能类能否还原为结构类,指出微观结构主义虽可通过调整其主张回应多重实现,却无法化解同一一级结构承担不同功能所构成的多重决定反驳,因而结构类与功能类是两种相互独立的分类方式。邹昕宇和李建会讨论自然选择的因果效力与创造性,认为非因果论与非创造论均受限于个体视角,忽视了种群层面的属性及其作用;自然选择不仅具有真实的因果效力,也能通过提高中间变异型在种群中得到保留和扩散的概率,提高复杂变异出现的可能性。三篇文章研究对象与论证路径各有侧重,但共同表明,具体的研究框架和分析层次会影响生物学中的概念界定、分类方式与解释实践。对不同框架与层次及其关系的考察,有助于深入理解生物学知识的适用边界与理论结构。

(专题策划:魏传珂)

孰为适者?

——基于生态学与群体遗传学视域的考察

What is the Fittest? An Investigation from the Perspective of Ecology and Population Genetics

魏传珂 / WEI Chuanke

(华南师范大学科学技术与社会研究院, 广东广州, 510006)
(Institute for Science, Technology and Society, South China Normal University, Guangzhou, Guangdong, 510006)

摘要:“适者生存”中的“适者”究竟应该指涉个体还是性状? 本文主张该问题不存在单一答案,而取决于所依据的理论框架。自然选择研究横跨生态学与群体遗传学这两个在研究旨趣及方法论上截然不同的框架。在侧重揭示因果机制的生态学框架中,核心概念为生态适合度,故“适者”指涉个体;而在侧重分析预测种群动态的群体遗传学框架中,核心概念则为性状适合度,故“适者”指涉性状。唯有置

收稿日期: 2025年12月12日

作者简介: 魏传珂(1993-)男, 山东聊城人, 华南师范大学科学技术与社会研究院特聘副研究员, 研究方向为生物学哲学和一般科学哲学。Email: weichuanke@foxmail.com

于这双重框架的互补视域之中,“适者”概念的完整意涵方能得到充分的阐明。

关键词: 自然选择 适者生存 生态适合度 性状适合度

Abstract: Does “the fittest” in the “survival of the fittest” refer to the individual or the trait? This paper argues that there is no single answer to this question; rather, it depends on the theoretical framework adopted. Research on natural selection spans ecology and population genetics, the framework of which are distinct in both epistemic interests and methodological approaches. In the ecological framework, which focuses on revealing causal mechanisms, the core concept is ecological fitness, and thus “the fittest” refers to the individual. Conversely, in the framework of population genetics, which emphasizes analyzing and predicting population dynamics, the core concept is trait fitness, and thus “the fittest” refers to the trait. Only when situated within the complementary perspectives of this dual framework can the full import of the concept of “the fittest” be adequately elucidated.

Key Words: Natural selection; Survival of the fittest; Ecological fitness; Trait fitness

中图分类号: Q14; Q3 DOI: 10.15994/j.1000-0763.2026.10.001 CSTR: 32281.14.jdn.2026.10.001

达尔文的自然选择理论被赫伯特·斯宾塞(Herbert Spencer)概括为“适者生存”这一经典命题。^[1]在当代生物学哲学中,围绕“适合度”概念的讨论方兴未艾,涵盖诸多维度:例如,适合度究竟是一种因果倾向,还是一种统计属性?^{[2], [3]}如何界定适合度,以应对生物个体边界模糊性的挑战?^[4]以及在量化适合度时,应纳入哪些参数?^[5]在诸多争论中,一个根本性问题亟待回答:“适者生存”中的“适者”究竟指涉何者?探讨此问题并非为了进行术语的历史考据,而是致力于回答:在现代进化理论框架下,应如何界定“适者”,方能最大程度契合当前的理论发展与科学实践。

单从字面理解,“适者生存”具有其局限性。自然选择研究的核心,在于种群内性状的动态演变,这不仅关乎生物的生存能力,更关键的是其繁殖能力。尽管这一口号因历史渊源与修辞上的简练仍被广泛沿用,但在严谨的学术讨论中,必须将其置于更精确的自然选择原则之上加以剖析。在当前进化论哲学文献中,对自然选择原则的表述至少存在两种具有代表性的形式:一种聚焦于生物个体的适合度比较,例如罗伯特·布兰登(Robert N. Brandon)将其表述为:“若在环境E中,生物体a比生物体b更适合,则(很可能)a在E中比b更能获得繁殖上的成功。”([6], p.11)另一种则聚焦于性状的适合度比较,如艾略特·索伯(Elliott

Sober)将其表述为:“如果性状A在种群中的适合度高于性状B,并且在不存在其他进化力量干扰且A与B均被完美遗传的理想条件下,那么性状A在种群中的频率将会上升。”([7], p.575)

既然存在两类设定了不同适合度载体的自然选择原则,那么一个问题便随之浮现:“适者生存”中的“适者”究竟应指涉个体,还是性状?现有研究文献对此问题呈现出截然对立的两种观点。一些哲学家主张,适合度从根本上应被理解为生物个体所具有的一种属性。^{[8], [9]}而另一些哲学家则认为,性状适合度才是现代进化理论的核心概念。^{[10]-[12]}

针对这一争论,本文主张:对于“何为适者”这一问题并不存在一个单一且排他的答案。理由在于,针对自然选择现象的研究实际上横跨了生态学与群体遗传学这两个在认识论旨趣及方法论上截然不同的框架。在这两种迥异的视域中,自然选择原则承担着殊异的理论功能,进而导致了“适者”指涉对象的分野:在侧重提供因果解释的生态学框架中,自然选择原则是一个解释性原则,基于个体的生态适合度不可或缺,故“适者”指涉生物个体;而在侧重统计分析的群体遗传学框架中,自然选择原则是一个预测性原则,性状适合度则居于核心地位,故“适者”应指涉性状。唯有置于这双重框架的互补视域之中,“适者”概念的完整意

涵方能得到充分的显现。

一、自然选择理论的双重架构： 生态学框架与群体遗传学框架

当代关于自然选择的研究，在理论架构上呈现出一种显著的二元性：其一为旨在揭示进化内在因果机制的生态学框架，其二为专注于形式化描述和预测种群性状频率动态的群体遗传学框架。这种理论视域的分野并非新见，而是早已被敏锐的生物学家与哲学家所洞察。正如玛乔里·格林（Marjorie Grene）所言：“我们必须明确区分‘遗传学选择’与‘达尔文式选择’：前者是纯粹统计性的，而后者则是基于环境且具有因果性的。它们虽共享同一名称，实质却是两个截然不同的概念。”（[13]，p.30）同样地，萨米尔·奥卡沙（Samir Okasha）也强调：“群体遗传学模型（刻意地）对基因型间适合度差异的成因保持沉默……若要完整理解进化过程，就必须进一步探究导致这些适合度差异的生态因素。”^[14]

自然选择理论之所以包含这两个不同的框架，归根结底源于科学探究面对不同目标时需采用不同的方法论。这种理论分殊并非特例，而是科学实践的自然结果。

为理解这种分殊的合理性，可以考虑一个日常情境：假设面对一枚已知“有偏差的骰子”。若任务是解释“为何这枚骰子有偏差”，就需检查骰子的物理结构，如其质地分布是否均匀、内部是否含有磁性材料等，关注的是其物理构造与因果机制。然而，若任务是预测“投掷100次中6点朝上的次数”，更便捷而精确的做法则是：通过多次试投获取统计结果，总结其概率倾向，并以此进行预测。此过程无需依赖检测内部结构的仪器。可见，针对不同的科学任务，我们会采纳截然不同的研究方法。

自然选择理论中的双重框架与此有相通之处。

假设观测发现，某大山雀种群中“长喙”性状的频率在过去几十年持续上升。若要解释这一现象，就需进行生态学考察，探寻其内在

因果机制：可能是长喙个体在获取食物时更具优势；也可能是“长喙”基因与另一优势基因连锁，其频率上升是针对其他性状的自然选择过程的副产物；甚至可能仅仅是随机遗传漂变的结果。此类研究的典型例子是伯纳德·凯特尔韦尔（Bernard Kettlewell）对英国桦尺蛾黑化现象的研究：其研究表明，工业污染导致树干地衣死亡并被煤烟熏黑，彻底改变了背景环境；在此环境下，黑色型个体因具备更佳的视觉伪装而显著降低了被鸟类捕食的频率，因此导致了黑化基因在种群中的定向扩散。^{[15]，[16]}

反之，若旨在预测未来“长喙”性状的频率变化趋势与速率，情况则不同。一个简便有效的方法是收集并分析该种群的历史数据。如果数据显示“长喙”性状每年以约1%的速度增长，则可合理预测下一年其比例也将增加约1%。现实中种群变化往往更为复杂，此时可以借助回归分析等统计手段处理数据，进而做出预测。在当代研究中，这种基于大数据的纯统计分析尤为常见。例如，肖恩·拜尔斯（Sean Byars）等人仅仅利用弗雷明汉心脏研究（Framingham Heart Study）的医学数据库，通过统计模型得出结论：自然选择仍在通过差异化生育率作用于现代人类群体，并据此预测了女性初育年龄提前、绝经期推迟等进化趋势。^[17]在此类研究中，所依赖的仅仅是对被研究群体各项信息的统计和分析，而并未涉及具体的生物学机制。

综上所述，自然选择理论中的生态学框架与群体遗传学框架，分别映射了不同的研究目的与方法策略。尽管这两个框架内涵深广，且在实际科学实践中常呈交织干涉之态，但二者在理论旨趣上的核心分野依然清晰可辨。正因这种结构性的差异，在这两个截然不同的框架之下，所涉及的“适合度”概念也在形式和内涵上存在着不同。

二、双重框架下的适合度概念分殊： 生态适合度和量化的繁殖适合度

在侧重于因果机制解释的生态学框架内，

其核心概念是生态适合度 (ecological fitness)。丹尼尔·丹尼特 (Daniel Dennett) 将其界定为生物体解决环境所提出“设计难题” (design problem) 的能力。^[18] 据此, 高生态适合度的生物, 即指在应对特定环境挑战时表现更为优异的个体。例如, 长喙大山雀比短喙个体能更有效地摄取石缝深处的食物, 这赋予了前者更高的生存与繁殖概率。藉由这一优势性状的遗传传递, 长喙性状在后续世代种群中的频率随之上升。这正是从生态学进路解释性状演化的基本逻辑。

在此框架下, 适合度的载体始终是生物个体, 而非性状本身。尽管在一些非严格的表述中会出现“长喙比短喙更适合”的说法, 但这实质上是“拥有长喙的个体比拥有短喙的个体能更好地适应环境”的省略式表达。在严格的生态学因果解释中, 讨论性状本身的“适合”是一种范畴错置——性状本身无法进食、交配或躲避天敌, 因而无从谈起是否“适合”环境。真正与环境发生交互、并在生存斗争中作为实体存在的, 始终是具体的生物个体。

诚然, 生态适合度对于揭示自然选择的因果机制至关重要, 但这并不意味着它能独立支撑自然选择理论的全部。正如亚历山大·罗森伯格 (Alexander Rosenberg) 所尖锐指出的, 生态适合度这一概念“在哲学家与生物学家眼中总是显得缺乏吸引力”。^([19], p.165) 之所以如此, 是因为生态适合度存在多个方面的局限性。而其中一个局限性就体现在预测功能的匮乏上: 单纯依赖生态适合度, 难以让我们准确预测种群内性状频率的动态演变趋势。

这首先是因为生态适合度本质上是非量化的。举例而言, 即便通过生态学考察确认长喙有助于大山雀更好地解决“获取石缝深处食物”这一设计难题, 我们仍无法仅凭此判断该性状在下一代中的频率会具体提升多少。此外, 同一性状可能在应对某一环境压力时具备优势, 却在面对其他生态挑战时表现出劣势; 在此类情形下, 仅凭功能性描述甚至难以判断该性状的频率在后续世代中将上升还是下降。

其次, “更好地解决设计难题”对于预测

种群动态而言, 既非充分条件, 亦非必要条件。就充分性而言, 更高的生态适合度未必能转化为更多的后代或性状频率的上升。设想两只老虎: 一只拥有超强的运动能力、良好的抗病力和出色的消化功能; 另一只则先天肌肉萎缩、抗病力弱且消化功能差。表面上看, 前者无疑更适应环境, 具有更高的生态适合度。但若前者完全不育, 其基因便无法传递, 相关性状的频率也就无从上升。就必要性而言, 性状频率的上升未必依赖于其解决了任何特定的设计难题。理查德·莱文斯 (Richard Levins) 与理查德·陆文顿 (Richard Lewontin) 曾提出一个经典案例: 某昆虫群体因基因突变出现一种使产卵量翻倍的性状, 该性状凭借繁殖优势迅速扩散, 却导致幼体密度激增、种内竞争加剧, 反而恶化了群体的生存状况。^([20], p.81) 正如他们所指出的, 很难断言“产卵率增加”这一性状究竟解决了何种环境提出的设计难题。

鉴于生态适合度在预测力上的局限, 旨在描述种群动态的群体遗传学框架必须引入一种截然不同的概念——基于繁殖结果定义的量化适合度。这一概念有效地规避了生态视角的短板: 首先, 它直接锚定于繁殖结果, 而这正是决定下一代性状频率分布的关键参数; 其次, 其可量化的特质使得对性状频率变化的精确预测成为可能。该进路通过将复杂的生态学细节“黑箱化”, 把原本多维度的环境适应性约简为单一的数值, 从而可以在纯粹的统计层面上对适合度进行处理。

在此框架下, 适合度依据载体的不同, 区分为个体适合度 (individual fitness) 与性状适合度 (trait fitness)。^[12]

个体适合度通常被界定为个体产生特定数量后代的倾向, 该倾向在形式上表现为一种概率分布。例如, 一只大山雀的适合度可能体现为如下分布: 30% 的概率无后代, 40% 的概率产出1个后代, 30% 的概率产出2个后代。为便于理论处理, 通常计算该分布的数学期望作为适合度的标量值 (本例中为1)。据此, 若另一只大山雀的适合度期望值为1.2, 则可判定后者的适合度更高。

需要强调的是,“预期子代数量”仅为最一般且粗略的量化标准。在实际研究中,适合度的定义常需根据具体生物情境进行修正。例如,在克隆繁殖的生物(如颤杨)中,基于后代数量的定义从根本上已不适用。^[4]此外,在跨代际的长期演化视角下,仅考察单一世代的“预期子代数量”往往并不充分。首先是生殖时机的影响。假设生物A与B均进行自体繁殖且子代总数相同,但生活史策略不同:A在第5年一次性产下5个子代;B则从第1年起连续5年每年产下1个子代。尽管二者绝对子代数相同,但由于B的子代能更早开始繁殖,其种群规模将呈指数级增长。计算可知,至第5年时,A仅有5个子代,而B的后代总数(含子、孙代等)可高达31个。显然,仅依据子代总数判定二者适合度相同是有失偏颇的。其次是后代质量与数量的权衡。假设个体C预期产出10个后代,但因亲代投资匮乏,子代存活至繁殖龄的概率仅为5%;而个体D虽预期仅产下2个后代,却会对子代投入大量资源,使存活率高达90%。若仅统计“初生子代数量”,C优于D;但若考察“能存活到繁殖年龄的预期后代数量”,个体D(1.8个)则显著高于C(0.5个)。在这种情况下,判定个体D的适合度高于C显然更符合演化理性的逻辑。针对上述诸多反常情形,理论上我们均可针对具体案例构建出更契合直觉的特定度量标准。然而,正如约翰·比蒂(John Beatty)和苏珊·芬森(Susan Finsen)所指出,此类“例外状况”在数量上可能是无限的。^([5], p.20)因此,寻求一种能普适于所有生物学情境的统一量化标准似乎是徒劳的。这也解释了为何在当前的生物学研究与哲学讨论中,“预期子代数量”作为一种基础的启发式指标,尽管粗略,却依然被广泛保留和使用。

性状适合度是指某一性状在特定环境中,其相对频率在代际间发生变化的统计学期望。在一般情况下,其数值在形式上等于种群中所有携带该性状个体的适合度的平均值。^([2], p.277)例如,若某大山雀种群中有三只具长喙的个体,其适合度分别为3、4、8,则长喙性

状的适合度即为三者的算术平均值5。

鉴于性状适合度与个体适合度之间存在的数值依赖关系,直觉上似乎暗示:个体适合度才是更根本的概念。正如查尔斯·彭斯(Charles Pence)和格兰特·拉姆齐(Grant Ramsey)所指出的,在此视角下,“性状适合度直接寄生于个体适合度之上,必须提供一个个体适合度模型才能理解性状适合度”。^([9], p.872)正是基于这一依赖关系,一些哲学家主张:适合度概念在根本上应当被视为个体的属性。

若这一推论成立——即在群体遗传学框架下,个体适合度是最核心的概念,且考虑到生态适合度本质上亦是个体的属性——那么针对“孰为适者”这一问题,似乎便有了一个统一的答案:个体。然而,部分哲学家提出了强有力的反驳论证:在群体遗传学的理论建构与实证研究中,真正发挥核心作用的实际上是性状适合度。

三、性状适合度在群体遗传学框架中的关键地位

关于个体适合度与性状适合度在群体遗传学框架中的相对重要性,索伯曾直言不讳:“个体适合度是一个无用的概念。”^([12], p.337)这一判断基于一个重要原因:定量化的个体适合度基本不具备可测性,因而难以依赖它来开展科学研究。这一判断初看似有悖直觉,因为在进化生物学与生物学哲学的文献中,关于个体适合度的表述比比皆是。例如,诸多论文都会探讨“某个具有性状X的生物的适合度是多少”。然而,细察此类表述即可发现,它们大体可分为两类:一类源自理想化的假设情境,即直接设定生物个体拥有某个适合度数值;另一类则是概念上的混淆,即将本应属于性状的适合度错误地归属于个体。

鉴于个体适合度通常被理解为一种概率性倾向,我们不妨追问:应如何测量某一单体对象的概率化倾向?让我们回到投掷骰子的类比。若要测定某枚骰子的概率性倾向,我们需要依托大数定律进行大量重复实验,通过频率

来逼近其概率。然而,这一方法在生物个体身上完全失效——因为每个生物的生命只有一次。我们无法让同一只生物反复重启其生命历程,以测定其产生后代的概率分布。针对单个生物,我们能记录的仅仅是其实际的繁殖结果。但这仅是一个单次事件的数据,根本不足以推导出概率分布。正如仅凭一次投掷结果,绝对无法判断一枚骰子各个面朝上的概率分布。当然,存在一个显著的特例:若某一个体被确证为完全不育,我们便可确定其适合度为0。

理论上,由于个体的适合度由其性状与环境共同决定,若能找到大量在性状与所处环境上完全一致的个体,或可通过统计该群体的繁殖结果来间接推断个体适合度。然而在真实的生物世界,尤其对于大型动物而言,这样的“完全一致”群体几乎不存在。正如在一群羊中,我们很难找到两只在基因型、表型及其所处环境上完全相同的个体。

相比之下,性状适合度在满足特定统计条件时是可测量的。当种群规模足够庞大或观测的代际跨度足够长时,研究者便可依据实际观测到的繁殖数据进行统计学分析,从而推断某一性状的适合度分布。这一可测性的确立,依赖于一个核心的统计学前提:在样本量足够大的集合中,除了被考察的目标性状外,影响个体生存与繁殖的其他遗传背景与环境因素可被视为随机分布或相互抵消的。在此条件下,依据大数定律,随着样本量的增加,个体层面的随机波动被统计平均所平滑,代际间生物数量的实际变化率将逐渐收敛于其理论上的预期变化率。因此,宏观层面的统计数据便足以作为该性状适合度预期的有效表征。需强调的是,性状适合度的可测性有其明确前提:群体规模需达到统计学要求。若某一群体中仅有一个个体,这并不意味着此时性状适合度依然可被测得。准确地说:在此极端情形下,个体适合度和性状适合度均因样本量不足而不可测得。

在群体遗传学框架中,性状适合度占据核心地位的另一关键论据在于:即便在理论上能够掌握每个个体的适合度,仅凭个体间的适合度差异仍无法有效预测种群的演化方向。这意

味着,如果将“适者”锚定于个体,“适者生存”这一命题将无法承担预测原则的功能。唯有当“适者”指涉性状时,这一口号方能契合群体遗传学框架下的科学实践。

由于个体的适合度是由其整体性状组合与环境交互决定的,而个体往往承载着高度复杂的性状组合,这导致种群内部存在显著的异质性。常见的情形是:某些携带性状A的个体比携带性状B的个体适合度更高,但另一些携带性状B的个体却反过来比携带性状A的个体适合度更高。以大山雀为例,我们固然能发现一只长喙个体的适合度高于某只短喙个体,但同样不难发现一只短喙个体因在飞行能力、抗寒性或避敌能力等性状上表现优异,其适合度反而高于前者。在此情况下,若试图通过比较个体适合度来预测进化方向,将陷入逻辑困境:我们不能仅根据“存在某个A个体适合度高于某个B个体”,就推断性状A的频率将上升;因为同样可以依据“存在某个B个体适合度高于某个A个体”,得出性状B频率上升的相反预测。这两个推断在逻辑上互相排斥,无法同时成立。为了进行有效的预测,我们必须转向群体层面的比较:即计算携带不同性状的个体群体的平均繁殖成效,通过比较性状A与性状B的性状适合度,来预判其代际间的相对频率变化。这正凸显了性状适合度在演化预测中不可替代的关键作用。

此外,尽管在诸多情境下,性状适合度的数值在形式上可视为由个体适合度计算得出,但其本质上表征的是性状在群体内相对频率变化的统计学期望。必须指出的是,在某些例外状况中,支配性状频率变化的关键变量,并不能被还原为生物个体的属性。因此,在涉及此类变量的情境中,单纯依赖个体适合度将无法对演化趋势做出有效预测。([10], pp.35-36)为了阐明这一点,我们考虑以下两个群体:

假设第一个群体仅由两个个体组成,且二者均采取无性繁殖模式。这两个个体除分别携带竞争性性状X与Y外,其余生物学特征完全一致。关于二者的适合度设定如下:携带性状X的个体有100%概率产生5个后代;而携带性

状Y的个体则表现出波动性,有50%的概率产生2个后代,50%的概率产生10个后代。现在,我们来分析下一世代中性状X与Y的预期频率分布。直观上看,Y个体预期后代数量的数学期望值为 $6(0.5 \times 2 + 0.5 \times 10)$,高于X个体的5,因此性状Y在下一世代中的预期频率将会更高。然而,计算结果却展示了相反的图景:在下一世代,有50%的概率群体由5个X个体和2个Y个体组成(此时X频率为 $5/7$);另有50%的概率由5个X个体和10个Y个体组成(此时X频率为 $5/15$)。综合计算可得,性状X在子代中的预期频率实际上是 $11/21$,高于性状Y的 $10/21$ 。这也就意味着,在该小规模群体中,性状X实际上具有更高的适合度。

$$\text{性状X} = \frac{1}{2} \left(\frac{5}{7} \right) + \frac{1}{2} \left(\frac{5}{15} \right) = \frac{11}{21}$$

$$\text{性状Y} = \frac{1}{2} \left(\frac{2}{7} \right) + \frac{1}{2} \left(\frac{10}{15} \right) = \frac{10}{21}$$

考察第二个群体,其规模扩大至20个个体,同样采取无性繁殖模式。初始状态下,携带性状X与性状Y的个体各10个,其余生物学特征完全一致。个体适合度设定维持不变:每个携带性状X的个体依然稳定产生5个后代;而携带性状Y的个体,亦依然维持50%概率产生2个后代、50%概率产生10个后代的分布。然而,在此规模下,演化趋势将发生逆转。计算表明,在下一代中,具有性状X的个体数量预期为50个(5×10),而具有性状Y的个体数量预期将达到60个($2 \times 5 + 10 \times 5$)。这意味着,在下一代中,性状Y的预期频率会高于性状X的预期频率。这一结果与第一个小规模群体中的趋势截然相反。

$$\text{性状X} = \frac{5 \times 10}{5 \times 10 + 2 \times 5 + 10 \times 5} = \frac{5}{11}$$

$$\text{性状Y} = \frac{2 \times 5 + 10 \times 5}{5 \times 10 + 2 \times 5 + 10 \times 5} = \frac{6}{11}$$

在这两个群体中,个体适合度本身并未发生变化。因此,无论将X个体与Y个体的个体适合度界定为何种相对大小,其界定结果都无法始终与种群内性状的预期频率变化方向保持

一致。这便意味着,倘若“适者生存”中的“适者”所指涉的是个体,那么这一命题必然在特定情形下失效。在本案例中,两个群体的唯一差异在于群体规模,而预期性状频率趋势的不同,纯粹源于规模差异所引发的统计学效应。这一效应在投资学中已有类似洞察:在投资规模较小时,具有较高方差、较低预期收益的项目,可能比较低方差、较高预期收益的项目更容易实现正回报;然而在投资规模较大时,后者凭借更稳定的高预期收益,通常展现出更优的整体表现。

针对这种群体规模大小会影响种群内频率变化趋势的情形,进化生物学家确实提供了相应的适合度公式。例如,约翰·吉莱斯皮(John H. Gillespie)在其经典研究中就提出了一种明确包含群体规模的性状适合度定义。([21], p.604)在其理论框架下,性状适合度的计算不再仅仅依赖平均子代数,而是同时包含三项关键参数:所有具有该性状的个体在单一世代中的平均子代数量、子代数目的方差,以及群体规模。而且依据此公式,可以逻辑一致地宣称:在第一个群体中性状X的性状适合度较高,而在第二个群体中性状Y的性状适合度较高。但是,这种适合度公式是性状适合度的衡量标准,而不能是关于个体适合度的指标。单纯的群体规模无法被视为个体所具有的属性。

综合而言,在群体遗传学框架下的理论和实践中,性状适合度,而非个体适合度,在发挥着关键的作用。

四、生态适合度与性状适合度的功能差异

前文已述,尽管生态适合度在揭示种群性状频率变化的因果机制方面至关重要,但在预测种群动态方面却显力不从心。为此,演化生物学家引入了量化的繁殖适合度概念。此时,我们需要进一步追问:这种定量化的性状适合度,是否具备实质性的解释力?若答案是肯定的,那么关于“孰为适者”的统一答案似乎便指向了“性状”。

试考虑以下问题:为何大山雀群体中“长

喙”性状的频率会上升?基于量化性状适合度的回答似乎只能是:“因为‘长喙’比‘短喙’具有更高的性状适合度。”然而,这种解释在很大程度上是空洞的。从定义上看,“具有更高的性状适合度”本身就意味着“预期在群体中频率上升”。这种解释并没有提供增量的认知价值,因此难以被视为实质性解释。

诚然,这可以被视为一种倾向性解释,但其解释力在哲学上备受质疑。^{[22], [23]}正如同一块玻璃碎了,如果我们仅仅诉诸这块玻璃的“易碎性”来解释它为何破碎,实际上并没有给出任何实质性的解释。要给出实质性的解释,真正需要诉诸的是玻璃的分子结构等微观物理事实。

同理,要实质性地解释大山雀群体中的性状频率变化,便需要诉诸具有不同性状的大山雀在与环境交互过程中的生态差异,指出“长喙”这一性状带来的具体优势。而此时,所依赖的是生态适合度,而非定量化的性状适合度。因此,性状适合度也无法取代生态适合度在自然选择理论中所承担的角色。

综上所述,生态适合度与性状适合度分别在生态学框架与群体遗传学框架中,承担着彼此不可替代的角色。

结 语

针对自然选择现象的研究,实质上横跨了生态学与群体遗传学这两个在认识论旨趣及方法论预设上截然不同的解释框架。在这两种迥异的视域中,“适者生存”这一口号承担着殊异的理论功能,进而导致“适者”的指涉对象随之分野:在侧重因果机制的生态学框架中,该口号应被视为一个解释性原则,即个体生态适合度的差异为自然选择提供了实质性的因果说明,故“适者”被锚定于生物个体;而在侧重统计分析的群体遗传学语境下,该口号则应被视为一个预测性原则,即性状适合度的差异有效地预测了演化的方向,故“适者”指涉性状。这种框架依赖式的回答,恰恰彰显了自然选择理论本身所蕴含的丰富层次与内在张力。

[参考文献]

- [1] Spencer, H. *The Principles of Biology (Volume 1)* [M]. London, Edinburgh: Williams and Norgate, 1864.
- [2] Mills, S., Beatty, J. 'The Propensity Interpretation of Fitness' [J]. *Philosophy of Science*, 1979, 46: 263–286.
- [3] Walsh, D. M., Ariew, A., Matthen, M. 'Four Pillars of Statisticalism' [J]. *Philosophy, Theory, and Practice in Biology*, 2017, 9(1): 1–18.
- [4] Bouchard, F. 'Evolution, Fitness and the Struggle for Persistence' [D]. Durham: Duke University, 2004.
- [5] Beatty, J., Finsen, S. 'Rethinking the Propensity Interpretation—A Peek Inside Pandora's Box' [A], Ruse, M. (Ed.) *What the Philosophy of Biology Is* [C], Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Publishers, 1989, 17–30.
- [6] Brandon, R. *Adaptation and Environment* [M]. Princeton: Princeton University Press, 1990.
- [7] Sober, E. 'A Priori Causal Models of Natural Selection' [J]. *Australasian Journal of Philosophy*, 2011, 89(4): 571–589.
- [8] Brandon, R. N. 'Adaptation and Evolutionary Theory' [J]. *Studies in History and Philosophy of Science Part A*, 1978, 9(3): 181–206.
- [9] 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.
- [10] Sober, E. 'Two Faces of Fitness' [A], Singh, R. S., Krimbas, C. B., Paul, D. B., et al. (Eds.) *Thinking About Evolution: Historical, Philosophical, and Political Perspectives* [C], Cambridge: Cambridge University Press, 2000, 309–321.
- [11] Walsh, D. M., Lewens, T., Ariew, A. 'The Trials of Life: Natural Selection and Random Drift' [J]. *Philosophy of Science*, 2002, 69(3): 452–473.
- [12] Sober, E. 'Trait Fitness Is Not a Propensity, but Fitness Variation Is' [J]. *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 2013, 44(3): 336–341.
- [13] Grene, M. 'Statistics and Selection' [J]. *The British Journal for the Philosophy of Science*, 1961, 12(45): 25–42.
- [14] Okasha, S. 'Population Genetics' [A], Zalta, E. N., Nodelman, U. (Eds.) *The Stanford Encyclopedia of Philosophy (Summer 2024 Edition)* [EB/OL]. <https://plato.stanford.edu/archives/sum2024/entries/population-genetics/>. 2025–10–15.

- [15] Kettlewell, H. B. D. 'Selection Experiments on Industrial Melanism in the Lepidoptera'[J]. *Heredity*, 1955, 9(3): 323–342.
- [16] Kettlewell, H. B. D. *The Evolution of Melanism: The Study of a Recurring Necessity*[M]. Oxford: Clarendon Press, 1973.
- [17] Byars, S. G., Ewbank, D., Govindaraju, D. R., et al. 'Natural Selection in a Contemporary Human Population'[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2010, 107(suppl_1): 1787–1792.
- [18] Dennett, D. *Darwin's Dangerous Idea*[M]. New York: Simon and Schuster, 1995.
- [19] Rosenberg, A. *Darwinian Reductionism: Or, How to Stop Worrying and Love Molecular Biology*[M]. Chicago: University of Chicago Press, 2008.
- [20] Levins, R., Lewontin, R. *The Dialectical Biologist*[M]. Cambridge, MA: Harvard University Press, 1985.
- [21] Gillespie, J. H. 'Natural Selection for Within-Generation Variance in Offspring Number'[J]. *Genetics*, 1974, 76(3): 601–606.
- [22] Mackie, J. L. *Truth, Probability and Paradox*[M]. Oxford: Oxford University Press, 1973.
- [23] Armstrong, D. M. *A Materialist Theory of the Mind*[M]. London: Routledge & Kegan Paul, 1968.
- [责任编辑 王巍 谭笑]

