

• 专题：生物学哲学 •

编者按：

近年来，随着当代生命科学的迅速发展，生物学哲学在科学哲学中的作用和地位变得越来越重要。萨卡尔（Sahotra Sarkar）等在《生物学哲学指南》一书导言中总结道：“生物学哲学做的事情，包括一个谱系，谱系的一端是对某些一般性哲学问题的讨论，并用生物学的例子阐释或证实相关观点；另一端是对生物学实践中凸显出来的概念和方法论问题的讨论。”^①本期组织了四篇专题研究论文，以期反映国内生物学哲学的一些前沿研究进展。杨仕健、张煌以“个体”概念的演变为线索，阐述了自然选择理论在当代的抽象化与扩展进程；张鑫、李建会探讨了经典遗传学与分子遗传学之间的理论还原问题；双修海、陈晓平比较了迈尔的经验目的论与康德的先验目的论作为进化生物学哲学基础的合理性；杨维恒基于语境论立场分析了基因调控网络中的“信息”概念。总的来说，上述学者在萨卡尔所描述的谱系两端都做了卓有成效的研究。我们期待该专题能带来学术界对生物学哲学更多的关注，并推动相关研究的进一步发展。

从“个体”概念看自然选择理论的抽象化与扩展

On the Abstraction and Extension of the Natural Selection Theory Through the Concept of “Individual”

杨仕健 /YANG Shijian¹ 张煌 /ZHANG Huang²

(1. 厦门大学哲学系, 福建厦门, 361005; 2. 国防科技大学国家安全与军事战略研究中心, 湖南长沙, 410073)
(1. Department of Philosophy, Xiamen University, Xiamen, Fujian, 361005; 2. Research Center of National Security and Military Strategy, National University of Defense Technology, Changsha, Hunan, 410073)

摘要：上世纪西方学界关于自然选择单位与层次的讨论，可视为一个更大的进程，即自然选择理论的抽象化与扩展的开端。本文以“个体”概念的演变为线索，描绘出关于该进程的一幅完整图景，并整理出三个维度，其一是自然选择从有机体层次向其它组织层次的扩展，其间奠定了自然选择理论抽象化的两个基本框架——经典进路和复制子进路；其二是从共时结构到历时结构的扩展；其三是选择对象从典范实体向非典范实体的扩展。本文指出，复制子进路具有启发价值，但经典进路更适合构建一般性的抽象框架，未来进化理论发展的方向应当是不同维度的进一步综合，以及进化生物学与其它生物学学科的“扩展综合”。

关键词：生物学个体 自然选择理论 达尔文式个体 进化跃迁

Abstract: Discussions on units and levels of natural selection by Western academia during the last century can be viewed as the beginning of a larger process, that is, the abstraction and extension of the natural selection theory. Following the changing concept of “biological individual” as a clue, this paper portrays a complete picture of this process and identifies three dimensions: the first is the extension of the natural selection theory from the

基金项目：国家社科基金重大项目“生物哲学重要问题研究”（项目编号：14ZDB171）。

收稿日期：2017年10月10日

作者简介：杨仕健（1979-）男，广东汕头人，厦门大学哲学系助理教授，研究方向为生物学哲学。Email: yangsj@xmu.edu.cn

张煌（1984-）男，江西南昌人，国防科技大学国家安全与军事战略研究中心助理研究员，研究方向为科学哲学、科技伦理学。Email: zhanghuangnudu@163.com

① Sarkar, S., Plutynski, A. 'Introduction' [A], Sarkar, S., Plutynski, A. (Eds) *A Companion to the Philosophy of Biology* [C], Malden: Blackwell, 2008, xvii.

organism level to other levels of organization. The classical approach and replicator approach are two basic frameworks for theoretical abstraction established through this process. The second dimension is the theoretical extension from a synchronic structure to a diachronic one. The third is the extension of the theoretical application from paradigmatic to non-paradigmatic entities. This paper points out that the replicator approach has heuristic values, but the classical approach is more suitable for constructing a general and abstract framework. The future development of evolutionary theory is proposed to aim at further synthesis of various dimensions and the “Extended Synthesis” of evolutionary biology with other biological disciplines.

Key Words: Biological individual; Natural selection theory; Darwinian individual; Evolutionary transitions
 中图分类号: N0 文献标识码: A DOI:10.15994/j.1000-0763.2018.05.001

“个体”是现代进化生物学的核心概念,对个体的分析和划界是研究的基本前提和出发点。比如,科学家要计算某群体的适应度,必须对群体中包含的个体进行划分并计数,而世代、性状、表现型等概念也紧紧的依赖于对个体的界定。要对生物学个体进行划界,先要有一套作为划界标准的个体性质,即生物学个体性(biological individuality)。对生物学个体性的理解大致有两类思想来源,一类是有机体(organism)概念,主要基于进化生物学之外的生理学、免疫学等领域的经验知识,另一类主要来自进化生物学,特别是自然选择理论,戈弗雷-史密斯(P. Godfrey-Smith)将此标准所界定的个体,称为“达尔文式个体”(Darwinian individual)^{①[1]}。

众所周知,自然选择理论是进化生物学乃至整个现代生物学的基石,而“个体”则是构成自然选择理论不可或缺的概念。“个体”概念的发展与自然选择理论的扩展演变是互相界定、相辅相成的过程。国内学界对20世纪以来西方学界关于自然选择单位与层次的讨论已有所关注,然而对其背景问题——自然选择理论的扩展,仍然少有研究。本文试图以“个体”概念的演变为线索,描绘出一幅自然选择理论在当代扩展演变的完整图景,并整理出三个维度:其一是选择对象从有机体层次上的个体向其它组织层次的扩展,这一维度上的讨论奠定了自然选择理论抽象化的两条基本进路——经典进路和复制子进路;其二是从共时结构到历时结构的演变;其三是选择对象从典范实体(paradigmatic entities)即有性繁殖的高等动植物,向形形色色的非典范实体的扩展。

一、从有机体层次到多层次组织的扩展

1. 达尔文的自然选择理论与“公认观点”

在《物种起源》正文中,“个体”一词被频繁使用,凡是涉及物种内的变异、繁殖、生存斗争、遗传的描述,均离不开个体概念的运用。达尔文《物种起源》一书引言中说道:

“每一物种所产生的个体数,远远多于可能生存的个体数,因而生存斗争频繁发生,于是对于任何生物,如果它发生变异,不管这种变异多么微弱,只要在复杂且有时变化无常的生活条件下以任何方式对自身有利,就会有更好的生存机会,从而被自然所选择。根据遗传原理,任何被选择了的变种都倾向于扩增其新的,被修改了的形态。”^[2]

不难看出,达尔文提出的自然选择理论有具体的描述对象,主要是指动植物有机体,它们因为个体繁殖的分化导致群体的平均性状变化,从而发生进化。不过,根据奥马利(M. A. O. Malley)的考证分析,达尔文在理论上还是相信自然选择具有普适性,可作用于所有的生命对象,包括和一般动植物看上去很不一样的生物实体。^[3]也就是说,上文所描述的自然选择过程实际蕴含着一个抽象的机制,该机制并不只局限于描述动植物有机体,其中的“个体”一词,可以指有机体个体,也可泛指不同组织层次上的生物实体。不过,限于当时的研究条件,达尔文只研究了动植物有机体构成的群体,未能在实践中研究自然选择机制的抽象化和扩展问题。

①21世纪以来,西方学界出现了一系列以“达尔文式”(Darwinian)为前缀的术语,如达尔文式个体,达尔文式群体,达尔文式过程等。“达尔文式”作为形容词在这里是表示“通过自然选择而进化”的意思。

20世纪40年代完成的第二次达尔文革命——进化综合 (Evolutionary Synthesis) 运动, 以自然选择模式为核心, 对基因、有机体和群体三个层次上的实体在进化中的角色和相互作用进行了描述。这幅图景中, 自然选择作用于表现型, 有机体 (organism) 是表现型的承载者, 而在有机体层次之下的基因, 以及有机体层次之上的群体、物种, 它们是否能在作为“自然选择作用对象”的意义上被称为“个体”, 进化综合理论体系仍然没有讨论这些问题, 它和达尔文的理论一样, 都只把有机体个体视为自然选择的单位, 这种观点被统称为“公认观点” (received view)。^[4]

到了20世纪下半叶, 随着生物学研究广度与深度的不断扩展, 人们开始关注和讨论自然选择是否能作用于其它层次上单元的问题。早期的争论来自对动物群体中利他行为的解释, 这些解释可分为群组选择 (group selection)^①和基因选择 (gene selection) 两派。随着生物学哲学的兴起, 第一代生物学哲学家们参与其中, 促使讨论焦点从具体的选择单位与层次问题, 转向自然选择理论本身的抽象化与扩展应用。戈弗雷-史密斯将自然选择理论的抽象化分为经典进路 (classical approach) 与复制子进路 (replicator approach) 两类。^[5] 经典进路主要从群组选择派的观点衍生而来, 复制子进路主要由基因选择观点衍生而来, 这两种进路成为了后来进化生物学理论发展的重要方法论框架。

2. “经典进路”的兴起与发展

自然选择过程之抽象化表征, 被引用最多的是路翁廷 (R. Lewontin) 在1970年提出的版本。他从达尔文的自然选择理论中提炼出这三个原则:^[6]

(1) 群体中的个体具有不同的形态、生理和行为 (表现型的变异);

(2) 不同的表现型具有不同的生存和繁殖速率 (分化的适应度);

(3) 父母和亲代具有遗传关联 (适应度可遗传)。

他认为, 只要具备这三个原则, 群体就可通过自然选择发生进化, 而不需要考虑具体的实现

机制, 比如遗传的具体机制。

威姆萨特 (W. Wimsatt) 认为, 路翁廷表述的这三个要素, 可压缩为“可遗传的适应度差异” (heritable variance in fitness)。这构成了进化发生的充分必要条件, 以及作为自然选择单位的必要条件, 但不是充分条件, 因为满足这一条件的实体可能本身是自然选择的单位, 也可能只是由选择的单位所组成。^[7] 梅纳德·史密斯 (J. Maynard Smith) 提出类似的表述: “如果一个群体具有增殖 (multiplication, 简称M)、变异 (variation, 简称V)、遗传 (heredity, 简称H), 并且其中某些变异改变了增殖的几率, 这个群体将会进化, 使得群体中的成员具有适应 (adaptation)”。^[8] 格里塞默 (J. Griesemer) 将梅纳德·史密斯所说的“变异改变了增殖的几率”改称“适应度的差异” (fitness differences, 简称F), 并指出, 增殖 (M)、变异 (V)、遗传 (H) 三者只是带来了群体的进化, 但其进化不一定通过自然选择进行, 即这三者只是生物实体作为进化单位的必要条件, 只有M、V、H、F这四者的共同存在才构成作为自然选择单位的充分条件。^[9]

综上所述, 在经典进路的分析中, 人们努力把抽象的自然选择机制从达尔文描述的具体过程中提炼和分离出来, 这一机制中的“个体”已成为抽象的概念, 可指称任何具体组织层次上的实体。经典进路不同版本表述中, 都包含了变异、遗传、分化的适应度这三个基本要素, 是这个抽象意义上的“个体”的基本属性。

接下来的议题是自然选择抽象原理在多层次组织上的运用。路翁廷在1970年的论文中, 尝试将他给出的自然选择抽象原理逐一的运用在染色体、基因、细胞、有机体、亲族 (kin)、群体等多个层次上。([6], pp.2-15) 然而, 这仍然不是真正意义上的“多层次选择” (multilevel selection, 简称MLS), 因为他没有考虑多层次上同时发生自然选择的情形。达姆思 (J. Damuth) 将MLS定义为: “我们试图考虑一个嵌套的生物组织层级上同时发生的两个或多个层次上的实体间的自然选择的情况”。^[10] 对于MLS, 多数层次上的单元会承担双

①国内文献习惯于将 group selection 译为“群体选择”, 并将 population 译为“种群”。笔者认为, 在21世纪以来的进化生物学哲学文献中, population 和 individual 在语义上都有脱离特定生物组织层次的倾向, population 不一定指构成物种的群体, 去掉“种”字, 译为“群体”可能较为合适, 对于 group 一词, 则建议译为“群组”, 以区别于 population 一词, 同时也凸显出其介于个体与群体中间层次的位置。

重角色,一方面其组分是低层次上的自然选择的对象,另一方面它们自身又成为本层次上的自然选择单位,于是类似于抽象化了的“个体”概念,“群组”一词也不再具体指称有机体构成的群组,而是指称这种抽象意义上的双重角色。同时,原来传统的“个体—群体”框架也被扩展为“个体—群组—群体”的三层次框架,如图1所示。奥卡沙(S. Okasha)在其著作中则用了“颗粒(particle)—聚集(collective)—群体”的表述,其内涵是相同的。^[11]

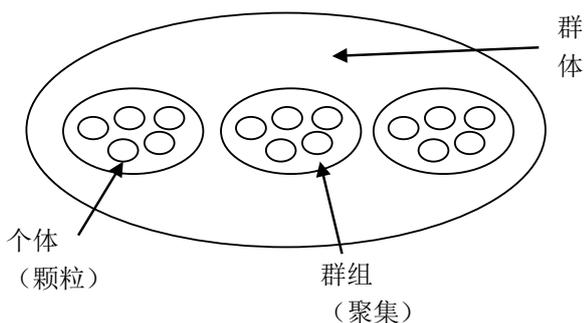


图1 三层次框架的示意图

达姆思指出,根据人们对“群组选择”概念的两种不同理解,实际上存在着两种不同的MLS模型。第一类模型将“群组选择”解读为群组层面的作用对群组分个体的适应度影响,是基于组分个体的生存与繁殖来定义群组适应度,模型推导出来的主要是在整个群体中不同类型个体的比例变化,简称为MLS1;第二类模型将“群组选择”解读为不同类型群组的频率变化,直接基于群组的持存与生成来定义群组适应度,模型推导出来的主要是群体中不同类型群组的比例变化,简称为MLS2。^([10], p.410)达姆思认为,过去人们错误的将MLS1和MLS2理解为互斥的不同过程,实际上没有一个模型可以单独的代表MLS,两者都是MLS的不同方面,采取哪一个模型取决于待解释问题所处层次。比如,利他行为是个体层面的性状,对其解释适合用MLS1模型。威尔逊(D. S. Wilson)所建立的性状组(trait-group)模型即是MLS1的典型例子:首先,一个群体中的个体有自私和利他两类,两者先混在一起,然后聚集为若干群组,这些群组中有的利他个体比例低,有的利他个体比例高,在每个群组内部,利他个体都具有比较低的适应度,但利他个体比例高的群组,群组层次的适应度比较高。这样,群组内的选择有利于自私个体,群组间的选择则有利于利

他个体,那么最后的选择结果取决于这两种选择的叠加作用。^[12]先前温-爱德华兹(V. C. Wynne-Edwards)试图用群组层次上的选择,来解释利他性的进化,但未论及群组层次的适应度分化如何对个体层次的适应度产生影响。达姆思指出,温-爱德华兹使用的是MLS2模型,这对于解释个体层面的性状进化是不够的。^([10], p.411)奥卡沙认为,MLS1和MLS2的重要区别是:在MLS2中,在群组层次上一定会有确定存在的父母—后代关系;在MLS1中,群组的作用只是在群体中产生内部结构,从而影响个体的适应度。群组的结构会重复出现,但不见得存在父母—后代关系。比如黏菌的聚集集体,并没有父母与后代关系,因此不适用于MLS2模型,但可适用于MLS1模型。^([11], p.58)

3. 复制子进路的兴起与发展

复制子进路衍生自“基因选择”派的观点。其代表人物道金斯(R. Dawkins)在《自私的基因》一书中指出,有机体、群组都不能长期稳定存在,群体虽长期存在,但经常发生混合,还有染色体也是如此,它们都因稳定性和独立性不够,不足以成为自然选择的单位,只有基因那样的稳定自我复制的实体才能充当选择的单位。他构造了“复制子”一词来表示这类自我复制和延续的实体,而有机体、群组、群体等则被统称为“运载器”(vehicles),是保存和扩增它所承载的复制子的机器。^[13]

赫尔(D. Hull)承接了道金斯的复制子概念,但有更深刻的考虑。在他看来,经典进路中的“个体—群组—群体”框架虽然脱离了对具体组织层级的指称,但仍表示了部分和整体的层级结构关系。他的意图是要完全脱离对于组织层级关系的依赖,就好比当年爱因斯坦脱离对日常空间经验的依赖,采用非欧几何代替欧式几何作为物理学的空间概念框架。赫尔先将一般意义上的个体界定为“时空局部化的历史性整体”,然后按照功能的不同区分出两类个体——复制子和作用子。复制子是“在复制中直接传递其结构的实体”,作用子是“作为一个凝聚的整体与环境相互作用,使得复制是分化的”。^[14]他后来对“复制子”做了更加精致的界定:复制子是“在前后相继的复制中大体完整的传递其结构的实体”。^[15]在道金斯那里,只有复制子是自然选择的单位,运载器的存在和

作用是附属于复制子的；赫尔则将单一的“自然选择单位”概念消解为两种承担不同功能的个体，两者都是自然选择的单位。基于赫尔的概念体系，不同组织层次上的实体，从基因、染色体、有机体，到群体、物种，如果符合特定的条件和前提，都可在某种程度上被灵活视为复制子或作用子。

复制子进路明显偏离了经典自然选择理论的思路，从一开始就受到经典进路学派的诸多批评。这些批评主要可分为两类：一类是针对复制子概念“以偏概全”的问题，如阿维塔（E. Avital）和雅各布隆卡（E. Jablonka）从文化遗传、行为印记等非基因遗传（non-genetic inheritance）现象出发，认为父母与后代的相似才是根本的，可遗传性（heritability）不一定需要自我复制其结构的微粒，复制子只是信息传递的一种特定机制。^[16]戈弗雷-史密斯也认为，复制子概念只包含了经典模式所概括现象中的子集，适应度变异的复制子是通过自然选择而进化的充分条件，但不是必要条件。（[5]，p.36）另一类批评是针对复制子进路背后的不恰当预设，如格里塞默指出，复制子的忠实拷贝、长寿等特征，作用子的整体性等，被视为解释进化的基本属性，但它们实际上也是进化的产物，需要根据进化做出解释。（[9]，p.71）戈弗雷-史密斯则批评了复制子进路背后的“作用者观点”（agential view），此观点预设进化过程中某些实体，为了追求某些目标和实现利益，（通过自我复制）长期持存并使用策略。他认为，进化并不需要预设某些实体的长期存在，只要有新的实体的连续产生，而新的实体与原来的实体可能有相似也有不同。（[5]，p.37）

总的来说，复制子进路摆脱了对生物组织层级的依赖，建立了一套具有启发性的功能层级，促使人们关注原先在组织层级视角下被忽略的生物属性。但如上所述，此框架也包含了一些难以克服的不足之处，比如这套预设的复制子—作用子功能层级，未能解释层级自身的生成问题，对这类问题的讨论和解决，带来了另一个热门议题——“进化跃迁”（evolutionary transitions）议题。

二、从共时结构到历时结构的扩展

“进化跃迁”是指生物组织低层次单元在进化

过程中聚集，涌现出个体性，“跃迁”为高层次上的组成单元的过程。对该环节的重视和讨论，代表了进化生物学思想从共时视角到历时视角的转换，意味着人们不再把生物组织层级以及相关的属性视为自然选择发生作用的给定舞台和条件，而是将其视为一个整体的历时结构，须根据进化而做出解释。

巴斯（L. Buss）在1987年出版的《个体性的进化》一书中，首次提出了进化语境中的“跃迁”概念。书名中“个体性”一词，是指基因组成同一性、早期的种质隔离、细胞发育分化等后生动物的特性，这些特性被新达尔文主义者当作给定的外生参数，而巴斯注意到，首先这些假设并不是对于所有的分类群都成立，即使成立，也是进化的产物，需要根据进化做出解释。他的解释途径是关注细胞层次的选择与跃迁，并和有机体层次的选择综合在一起。^[17]巴斯把研究进化跃迁的进路分为“基因的（genic）”和“层级的（hierarchical）”两种。这种二分类似于复制子进路和经典进路，但不完全相同，因为基因进路需要具体的预设并依赖于特定的问题语境。他本人倾向于“层级的”方法。（[17]，pp.174-179）

1995年，梅纳德·史密斯和绍特马里（E. Szathmáry）出版了《进化中的大跃迁》一书。他们指出，该书是关于进化过程中复杂性提高的机制和原因的，复杂性的提高来自于进化历程中数量不多的关于遗传信息传递方式的“大跃迁”（major transitions）。“大跃迁”是指一系列进化史上的重要转变事件，包括五个主要最重要的起源事件：染色体的起源、真核细胞的起源、有性繁殖的起源、多细胞有机体的起源、（昆虫）社会群落的起源。他们强调，大跃迁的共同点是：原先独立复制的多个生物学对象转变成一个独立的复制子彼此依赖的组成部分。^[18]梅纳德·史密斯基于复制子进路，把进化跃迁视为遗传信息传递方式的转变，因而更多着眼于从分子到基因、细胞的跃迁过程，而对细胞层次之上的跃迁着墨较少。对此，格里塞默批评道，复制子不足以作为进化跃迁的单位，因为复制子是根据基因在信息传递中的功能而定义的，没有表征发育环节的功能，合理的进化跃迁单位必须既是发育的单元，也是遗传的单元。（[9]，p.77）

米绍(R. E. Michod)把适应度(fitness)作为解释跃迁的核心概念,认为进化跃迁是低层次单元通过合作将适应度从低层次交换(trade)到高层次的过程。米绍的研究包括从基因到合作基因网络的跃迁,从基因网络到细胞的跃迁,从单细胞到多细胞有机体的跃迁等。他将单细胞有机体称为“最初的个体”,^[19]可见个体的概念已被抽象的使用,不只是指称具体的有机体,这属于经典进路或前述的层级进路的思路;与此同时,他又使用了等位基因概念和群体遗传学模型,这属于基因进路。奥卡沙认为,基因进路和层级进路是互补的,而不是互斥的,米绍的工作,体现了两种方法很好的结合。([11], pp.227-228)

奥卡沙的学生克拉克(E. Clarke)站在经典进路立场做了理论的抽象化与整合的工作。她先借用威姆萨特对自然选择的简要表述,将进化跃迁定义为“群体中表现出来的可遗传的适应度差异在组织层次间的转换”,即把跃迁理解为自然选择从一个组织层次的群体变换到另一个组织层次的过程,然后又使用前述的“三层次框架”,对进化跃迁进行抽象化表征(如图2所示):跃迁之前的群体处于状态1,组分个体间存在自然选择,跃迁的过程中,个体逐渐聚集为多个中间层次的群组,群组个体性逐渐提升,最终跃迁为状态2中的“有机体”,而原来由个体(颗粒)构成的群体则跃迁为“有机体”构成的群体。^[20]

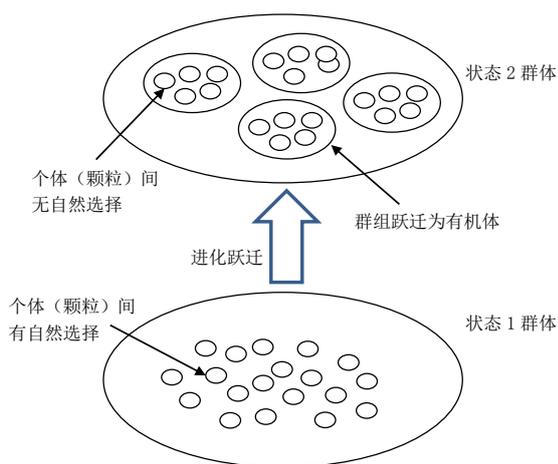


图2 克拉克所定义的“进化跃迁”抽象示意图

三、从典范实体到非典范实体的扩展

生物学哲学初创时期,人们主要关注最成熟

的进化生物学成果,对于发展中的分子生物学、微生物学等研究缺乏关注。如今,生物学哲学家们紧密跟踪前沿生物学进展,与生物学家密切交流合作,越来越多的关注之前所忽视的非典范生物实体,包括无性繁殖的动植物、微生物群落、微生物与动植物的共生群落等。它们的个体划界本身存在诸多争议,如何将之前建立的表征和解释进化的概念体系和理论框架运用于这些生物实体?相关的研究大致包括这两类:一类是以前述经典的“达尔文式个体”判断标准为基准,对各种不同生物实体,根据其符合标准的程度分类,试图建立起完整的表征体系;另一类则从某些非典范生物实体的具体属性出发,对前一类工作建立的表征体系进行分析和修改。

第一类工作中,以戈弗雷-史密斯的“空间表征法”以及赫尔的“复制子—作用子”体系影响最广。因为达尔文式群体的基本属性——变异、遗传、适应度分化,都以繁殖为前提,戈弗雷-史密斯把对“达尔文式个体”的表征化归为对“繁殖者”(reproducer)的表征。他把“繁殖者”分为三类:(1)集合繁殖者(collective reproducers)如高等动物个体,其特点是其组成部分(细胞)也具有繁殖能力;(2)简单繁殖者(simple reproducers)如细菌细胞,其自身内部包含独立繁殖的机制,该机制不是来自于更低层次组分的繁殖,这是处于最低层次的独立繁殖者;(3)被支撑的繁殖者(scaffolded reproducers)如病毒和染色体等,其繁殖附属于更大的繁殖者(通常是简单繁殖者)繁殖过程的一部分,不能独立繁殖,但仍形成世系(lineages)。回顾前述“三层次框架”,“集合繁殖者”正对应着“群组”层次上的单元。接下来,他以“集合繁殖者”的三个有代表性的判断标准为坐标建立起一个三维表征空间,这三个标准分别是:瓶颈化(bottleneck,简称B,指个体在世代间隔中经历一个单细胞或简单多细胞的狭窄化阶段)、种质/体质细胞隔离(germ/soma distinction,简称G)、整合性(integration,简称I,包括内部分工、边界和功能整合)。不同的生物实体,根据其B、G、I的高低,落在了这个表征空间的某个特定位置。如图3所示,野牛群是B、G、I都最低的例子;海绵因其身体所有部分都可进行断裂繁殖,具有中等程度的整合性(I);黏菌的黏变形体,一方面具

有中等程度的整合性 (I) 和繁殖分工 (G), 另一方面是由大量单细胞聚集而成, 不是从瓶颈化繁殖体生长出来的, 因此 B 为零; 橡树以种子繁殖, 具有高的 I 和 B, 中等的 G; 颤杨通过匍匐茎繁殖, 具有高的 I, 中等的 B 和 G。高程度的 B、G、I 指示了“典范的繁殖者”, 低程度的 B、G、I 则指示了“边缘化的繁殖者”。([5], p.95)

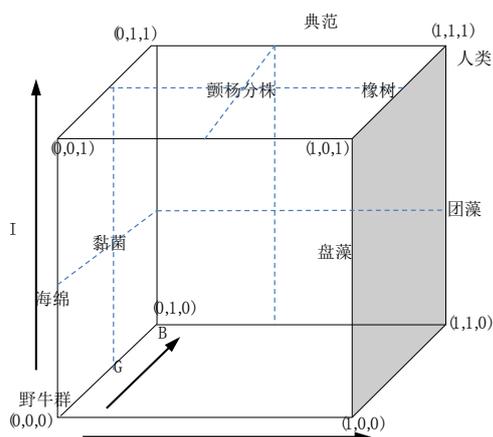


图3 戈弗雷-史密斯对“繁殖者”的空间表征

第二类工作中, 近年来被讨论最多的对象是生物膜 (biofilm) 与共生功能体 (holobiont)。生物膜是不同物种微生物通过胞外聚合物基质结合在一起共同生活的群落, 其中不同的原核生物相互接触, 协同完成复杂的新陈代谢反应过程, 并能频繁的进行平行基因传递。生物膜具有生命周期, 包括了附着、粘结、成熟和脱离四个阶段, 不同的环境条件下会产生不同的生物膜结构, 在生命周期中有不同的外来菌株进入或离开。叶列谢夫斯基 (M. Ereshefsky) 和佩德罗索 (M. Pedroso) 先对照了戈弗雷-史密斯的体系, 指出生物膜没有生殖瓶颈 (B), 有中等的种质/体质分化 (G) 和至少中等以上的整合性 (I), 没有清晰的亲代-子代世系, 因此总体上不符合“达尔文式个体”标准, 不过平行基因传递的存在可在生物膜内分享基因变异的新颖性, 起到类似生殖瓶颈的效果。他们又对照了赫尔的体系, 认为生物膜不能完全传递其基因组成, 因此不是复制子, 但是作为凝聚的整体, 与环境的相互作用对组分复制子有统一效应 (unitary effect), 因此符合作作用子的标准。^[21] 因此, 虽然生物膜不满足经典进路的繁殖标准, 但仍可归属为进化个体。他们以此为案例, 进一步提倡不依赖于繁殖的“进化个体性” (evolutionary individuality) 标准。^[22] 杜利特

尔 (W. F. Doolittle) 则提出更激进的观点: 可将群落内的相互作用模式 (interaction pattern) 视为复制子, 其以“招募” (recruitment) 作为信息复制的机制, 不一定要求遗传物质或微生物世系的精准传递, 这好比一个乐队, 其演出并不需要保持同样的人员。^[23] 克拉克则提出反对看法, 指出生物膜不具备遗传机制来传递进化新颖性, 内部协同作用还不具备整体效应, 因此总的来说不满足路翁廷 1970 年总结的自然选择抽象原理的三个原则, 自然选择只是作用于组分细胞上。^[24] 由此可见, 双方的分歧集中在对“自然选择”的理解上, 经典进路派的哲学家仍恪守路翁廷提出的自然选择抽象原理, 而杜利特尔作为科学家则对相关概念持有比较宽松的理解。

关于共生功能体, 笔者在“国际生物学的历史、哲学和社会学研究协会” 2011 年大会报告中给出的定义是: “一个共生功能体是由多细胞动植物有机体和生活在其体内的微生物群落组成的一个共生复合体。” 按照代际间传递共生菌的方式, 共生功能体可分为纵向传递 (vertical transmission) 和横向传递 (horizontal transmission) 两类。纵向传递指寄主 (host) 体内的共生菌 (symbiont) 会随着生殖细胞一同传递给下一代, 横向传递是指寄主在出生后从周围环境中摄取共生菌, 后者是当前生物学哲学界在讨论共生群落个体性时的焦点。戈弗雷-史密斯认为, 横向传递的共生功能体可被视为有机体, 但不是达尔文式个体, 理由是体内共生菌不是从亲代传递过来, 因而整体上不具备亲代-子代关系, 不符合繁殖者标准。([1], p.29) 布思 (A. Booth) 也认同戈弗雷-史密斯的看法, 并指出, 如要将共生功能体视为作用子, 还需解释不同物种是如何结合为复制子的。总的来说, 他不排斥作用子观点, 但提倡多元主义的视角。^[25] 后来杜利特尔和布思使用了对生物膜表征的类似思路, 认为共生功能体中的相互作用模式也构成了自然选择的单位。^[26]

基于对共生功能体的生物组织层级结构的仔细分析, 笔者建议, 可将共生菌的繁殖视为整个共生功能体的相关功能组件的发育过程, 这一过程发生在寄主的瓶颈化过程 (即寄主从受精卵发育成幼体的过程) 之后, 时间上没有交叉, 因此寄主的瓶颈化过程也可被视为整个共生功能体的

瓶颈化过程,同时因为共生菌细胞只与寄主的体质细胞接触,其变异并不会导致寄主种质细胞的变异,因此也可被划归为共生功能体的体质细胞,符合种质/体质分离标准。由此推知,共生功能体其实符合戈弗雷-史密斯的“繁殖者”标准,并不需要预设新的概念体系。总的来说,杜利特尔对生物膜和共生功能体的表征方案使用了“作用模式”和“招募”等一系列有待澄清的概念,使得概念体系变得冗余,不符合奥卡姆剃刀的原则——“如无需要,勿增实体”。

四、不同维度的综合

综上所述,自然选择理论在当代的扩展演变,包括三个维度:维度一是自然选择对象域从有机体层次到多层次组织上的扩展,自然选择单位与层次的讨论可视为这一维度上的前期工作,推动了自然选择理论抽象化的讨论,并建立起两类理论框架:在经典进路中,个体、群组、群体等概念脱离了具体的组织层次,指称抽象的“多层次”框架中的相对关系层级;在复制子进路中,复制子和作用子概念则完全脱离了与组成结构关系的关联,而指称一组功能关系层级。这两种框架,构成了后续研究的基本思路和方法。维度二是从共时结构到历时结构的演变,维度三是选择对象从典范实体向非典范实体的扩展。整个发展过程如图4所示。接下来,笔者就未来研究中可能比较重要的几个方面给出自己的看法。

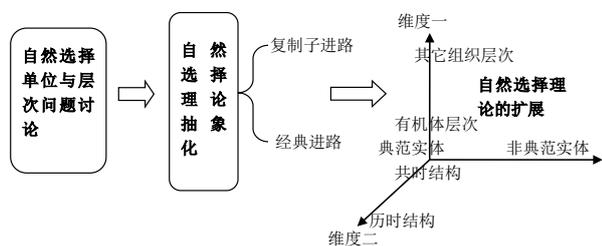


图4 自然选择理论当代扩展的逻辑示意图

第一,维度二和维度三有必要走向进一步综合。如前所述,在维度三上,随着对于非典范生物的研究不断拓展和深入,原先用于判定达尔文式个体或自然选择单位的预设标准与对非典范生物实体的观察现象经常不相符,这种概念与对象间的张力将长期存在。这意味着,试图从典范生物身上提取出一系列属性,“一劳永逸”建立普适

的进化解释框架和概念体系是不现实的,因为典范生物本身就是漫长进化的产物。对此,合理的做法是不要把解释框架与解释对象看成是截然二分的,要意识到解释框架中的要素也是需要进化解释的对象,从而一起纳入“进化跃迁”的历时结构中。在这个历时结构中,唯一被给定的是自然选择理论的硬核——变异、适应度分化、遗传三个原则。这三个要素具有逻辑自洽性,不依赖于具体的经验内容,由此衍生出的机制,比如前述的MLS1和MLS2模型,可以作为模块被灵活的组合使用。类似于“某物是不是个体?”的问题,不再是静态的非黑即白的问题,而需要动态的、历时的描述分析。比如关于共生功能体的个体性问题,可以转化为对其进化跃迁过程的解释。在进化史中它们很可能经历了不同阶段,具备不同的个体性:开始先聚集为松散的群组,后来变成相对比较紧凑的群组,然后跃迁为个体性比较低的个体,最后产生一整套维持和提升个体性的机制,从而形成个体性更高的个体。

第二是经典进路与复制子进路在实际运用中的取舍关系,对此需要区分不同的场合。生物学家如梅纳德·史密斯和米绍,关心的是对具体的跃迁过程进行解释和描述,复制子进路虽然因其特定预设而具有局限性,但如果具体问题语境符合其预设,则能在特定问题的解释中发挥其理论价值。生物学哲学家们关心的则是建立一套一般性的抽象理论框架,此时经典进路更加合适,因为其使用的是抽象的个体、群组和自然选择机制,不依赖于具体的预设属性,因而比复制子进路有更高的理论普适性。

第三是在上述理论发展基础上的进一步“扩展综合”(Extended Synthesis)。2008年,16位著名生物学家和科学哲学家在奥地利召开会议,提出了“扩展综合”的纲领和口号,“扩展综合”是相对于上世纪的“进化综合”运动而言,意味着进化生物学与其它生物学科进一步走向综合。实际上,前述自然选择理论在三个维度上的扩展运用已体现了这种趋势:在不同组织层次上的运用,意味着进化生物学与分子生物学、发育学、生理学等研究的综合,在非典范生物上的运用,则意味着进化生物学与植物学、微生物学、共生生物学等的综合。奥卡沙认为,从共时性到历时性的

转换,是从属于当代进化生物学理论转换的一个更大趋势——把原来视为外生的(exogenous),给定的“固定参数”内生化(endogenizing),这些外生参数在过去被看作是其它分支学科的解释对象,现在被视为本学科的解释对象,纳入到整个进化机制之中进行动态分析。([11], p.220)这意味着,“进化跃迁”将为“扩展综合”的建模和表征提供有价值的理论框架,而自然选择的抽象机制因其普适性和逻辑自洽性,将在这个框架中起着不可替代的核心作用。

[参考文献]

- [1] Godfrey-Smith, P. 'Darwinian Individuals'[A], Bouchard, F., Huneman, P. (Eds) *From Groups to Individuals*[C], Cambridge: The MIT Press, 2013: 19–25.
- [2] Darwin, C. *The Origin of Species*[M]. The Digitally Printed Version. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2009, 3.
- [3] Malley, M. A. 'What did Darwin Say about Microbes, and How did Microbiology Respond?'[J]. *Trends in Microbiology*, 2009, 17(8): 344.
- [4] Sterelny, K., Griffiths, P. E. *Sex and Death: an Introduction to Philosophy of Biology*[M]. Chicago and London: The Univ. of Chicago Press, 1999, 38.
- [5] Godfrey-Smith, P. *Darwinian Populations and Natural Selection*[M]. New York: Oxford Univ. Press, 2009, 1–2.
- [6] Lewontin, R. L. 'The Units of Selection'[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1970, 1(1): 1–2.
- [7] Wimsatt, W. 'Reductionistic Research Strategies and Their Biases in the Units of Selection Controversy'[A], Nickles, T. (Eds) *Scientific Discovery: Case Studies*[C], Dordrecht: D. Reidel, 1980, 236.
- [8] Maynard, S. J. 'How to Model Evolution'[A], Barber, B., Hirsh, W. (Eds) *The Latest on the Best, Essays on Evolution and Optimality*[C], Cambridge: MIT Press, 1987, 120.
- [9] Griesemer, J. 'The Units of Evolutionary Transition'[J]. *Selection*, 2001, 1(1): 68.
- [10] Damuth, J. 'Alternative Formulations in Multilevel Selection'[J]. *Biology and Philosophy*, 1988, 3(4): 408.
- [11] Okasha, S. *Evolution and the Levels of Selection*[M]. Oxford: Oxford Univ. Press, 2006, 47.
- [12] Wilson, D. S. 'A Theory of Group Selection'[J]. *Proceedings of the National Academy of Science*, 1975, 72(1): 143.
- [13] Dawkins, R. *The Selfish Gene*[M]. Oxford: Oxford Univ. Press, 1976, 12–20.
- [14] Hull, D. 'Individuality and Selection'[J]. *Annual Review of Ecology & Systematics*, 1980, 11(6): 311.
- [15] Hull, D. *Science as a Process*[M]. Chicago: Chicago Univ. Press, 1988, 408.
- [16] Avital, E., Jablonka, E. *Animal Traditions: Behavioural Inheritance in Evolution*[M]. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2000, 359.
- [17] Buss, L. *The Evolution of Individuality*[M]. Princeton: Princeton Univ. Press, 1987, 3–4.
- [18] Maynard, S. J., Szathmari, E. *The Major Transitions in Evolution*[M]. New York: Oxford Univ. Press, 1995, 6–8.
- [19] Michod, R. E. *Darwinian Dynamics*[M]. Princeton: Princeton Univ. Press, 1999, xi.
- [20] Clarke, E. 'Origins of Evolutionary Transitions'[J]. *Journal of Biosciences*, 2014, 39(2): 303–304.
- [21] Ereshefsky, M., Pedroso, M. 'Biological Individuality: the Case of Biofilms'[J]. *Biology and Philosophy*, 2013, 28(2): 341–345.
- [22] Ereshefsky, M., Pedroso, M. 'Rethinking Evolutionary Individuality'[J]. *PNAS*, 2015, 112(33): 10129–10131.
- [23] Doolittle, W. F. 'Microbial Neopleomorphism'[J]. *Biology and Philosophy*, 2013, 28(2): 371–373.
- [24] Clarke, E. 'Levels of Selection in Biofilms: Multispecies Biofilms are not Evolutionary Individuals'[J]. *Biology and Philosophy*, 2016, 31(2): 200–205.
- [25] Booth, A. 'Symbiosis, Selection, and Individuality'[J]. *Biology and Philosophy*, 2014, 29(5): 669–671.
- [26] Doolittle, W. F., Booth, A. 'It is the Song, not the Singer: an Exploration of Holobiosis and Evolutionary Theory'[J]. *Biology and Philosophy*, 2017, 32(1): 11–21.

[责任编辑 王巍 徐竹]