

# 群体选择理论的科学史考察\*

邹笑笑<sup>1,2</sup>

(1. 北京师范大学哲学与社会学学院, 北京 100875;  
2. 武汉生物工程学院生物工程系, 湖北 武汉 430415)

**摘要** 利他主义的进化是生物学的经典问题之一, 对该问题的解决始终和自然选择发生的层次联系在一起。自达尔文运用群体选择的思想对人和动物的利他行为予以解释之后, 群体选择理论经历了生长、衰败、沉寂和新生。其间产生的有影响力的亲缘选择理论、互惠利他理论和自私的基因理论一度被认为成功地规避了群体层次的选择而解释了利他主义的进化。20 世纪 90 年代, 受多元主义思潮的影响, 对群体选择理论进行再度审视发现, 个体与群体并不是二元对立的矛盾, 而是从不同的视角对利他主义的进化给予了解释, 提出了多层次选择理论。群体选择理论和曾经的替代理论被统一到新的理论框架之下, 成为相互补充、相互联系的力量。然而, 任何理论的成功都必须经过历史的检验, 关于利他主义的进化可能还存在更深刻的统一机制, 多层次选择理论也必将面临未来生物学发展的进一步审查。

**关键词** 利他主义; 自然选择的层次; 群体选择理论; 多层次选择理论; 达尔文

**中图分类号:** C 02 **文献标识码:** A **文章编号:** 1008-3456(2012)05-0108-05

生物体有两大本能——生存和繁衍, 生存和繁衍的能力被称为生物体的适合度。任何有利于提高生物体适合度的性状和行为将在自然选择中被保留下来, 反之则被逐渐淘汰。因此, 以牺牲自身的适合度而提高其他个体的适合度的利他行为显然与自然选择的核心思想不符。然而, 生物界存在不少稳定的利他现象, 如何解释利他的进化与自然选择之间的矛盾, 是进化生物学中一个经典的难题。这个难题首先被达尔文敏锐地注意到了。为了给这个难题一个合理的解释, 达尔文将自然选择所适用的基本对象从个体层次上升到群体层次, 为群体选择理论日后的发展和建立提供了重要的思想资源。本文将从达尔文对利他难题的解决方案出发, 梳理考察 150 年来围绕群体选择理论产生的争论和发展, 并对当代的一些有关观点进行评论, 以期帮助人们更全面地了解利他主义的进化机制, 为人们深入理解自然选择发生的层次提供一种多元化的视角。

## 一、萌芽: 群体选择理论在利他行为与自然选择冲突之间

在 1859 年出版的《物种起源》一书中, 达尔文对生命的起源和进化给出了合理的解释。他强调物种

在生存斗争的过程中经过自然选择的作用, 有利于生物体生存的性状被保留下来, 不利于生物体生存的性状被逐渐淘汰, 由此产生新的物种, 从而实现生物的进化。该理论所关注的是生物体个体的利益, 认为自然选择的本质是个体的差别性生存, 因此, 自然选择的单位和发生的层次必然是在个体的层次。达尔文的自然选择理论也因此被称作“个体选择理论”。但动物和人类中存在一些利他的行为和特质, 难以用自然选择理论进行解释。例如蜜蜂不惜牺牲自己的生命来蜇刺入侵者, 狒狒和汤姆逊瞪羚在遇到天敌时给同伴发出信号掩护同伴撤退, 特别是在人类中表现出来的一些特质——同情、慈悲、信任、英雄主义等——都似乎与基于个体利益的自然选择不符。按照基于个体利益的假设, 任何不利于个体生存和繁衍的性状都将在生存斗争中处于劣势, 具有利他倾向的个体不可能在生存竞争中胜出, 因此, 利他行为不可能得到进化。如何给种种利他行为的进化提供一个合理的解释, 成为困扰达尔文以及后来的进化生物学家的一个真正的理论困难, 这就是所谓的“利他难题”。

经过思考, 达尔文对自然选择理论进行了“特设性”修改。他认为自然选择的单位通常是个体, 但在

收稿日期: 2012-01-13

\* 中国博士后科学基金项目“生命伦理学的当代视野”(20090460231)。

作者简介: 邹笑笑(1982-), 女, 讲师, 博士, 北京师范大学博士后; 研究方向: 微生物生理、生物学哲学。E-mail: freeunlimit@gmail.com

某些情况下,也可以是群体或者物种。在《物种起源》一书中,达尔文提到了基于物种的利益而产生的适应和进化:“野生动物某些偶然的、奇特的习性,如果对该物种有利,通过自然选择的作用,可以形成新的本能。”<sup>[1]266</sup>对于社会性昆虫的某些个体的不育行为,达尔文写道:“如果这些昆虫是群居的,每年产生若干能工作而不能生殖的个体对该社群有利的话,那么我看这是由于自然选择的结果,便不会有什么特别的困难。”<sup>[1]289</sup>在《人类的起源》一书中,达尔文将社会性昆虫作为解释社会本能的模型,指出人类的道德与低等动物的社会本能之间一脉相承的进化关系。在另一篇文章中有一段文字清晰地表明了达尔文的群体选择思想,他写道“对于同一个族群来说,高的道德标准对于这个个体和他的后代来说很可能是有利的,但是不要忘了,一个族群中的道德个体越多、道德水平越高,那么这个族群在与其他族群竞争的时候就越能表现出显著的优势。”<sup>[2]166</sup>这段表述非常接近于后来的群体选择理论,即对个体不利的行为和特性之所以得以进化,是因为它提高了该个体所在的群体在面对其他群体的时候的竞争力。

可见,达尔文的自然选择理论包含了群体层次的选择,这标志着群体选择理论的萌芽。但他没有探讨群体选择的机制,也没有说明自然选择在哪些情况下发生在群体的层次。可以说,达尔文只是对利他行为的进化提供了以群体选择思想进行解释的可能性,他对自然选择的理解还是主要集中在个体选择的层次。

## 二、成长:群体选择理论在一个世纪内缓慢而艰难地发展

达尔文之后的100年内,利他问题引起了相当的关注,但是利他行为得以进化的机制却没有得到深入的探讨。达尔文思想的继承者们随意地使用群体选择思想来解释那些用个体选择无法解释的进化现象。“生物学家们只是凭直觉来判断该在哪个层次上解释适应与进化。也许他们在一、三、五采用个体选择,在二、四、六采用群体选择。”<sup>[3]5</sup>群体选择的基本机制迫切需要一种正规的探讨和科学的突破。

对群体选择理论的科学论证起始于群体遗传学的建立。进入20世纪30年代,Fisher、Haldane和Wright共同建立了群体遗传学,为进化理论建立了数学基础。群体遗传学把生物的进化定义为一个群体内部基因频率的变化。如果某个基因突变能使生

物体具有生存优势,即使这个优势非常微弱,也能够自然选择的作用下逐渐扩散到整个群体。群体遗传学的建立使人们开始从基因的角度认识进化的问题。这3位奠基者都思考过群体选择的问题,但只有Wright认为群体选择在进化中发挥了重要作用,Fisher和Haldane认为群体层次的选择与个体层次的选择相比较是不重要的。可以说,在20世纪50年代以前,只有群体选择理论的种子,还没有产生真正的群体选择理论。

进入20世纪60年代,Edwards通过对红松鸡的社会行为的研究提出了“种群调节”理论<sup>[4]</sup>。他认为,每个种群所在的栖息地都有一个最适宜的种群密度,种群密度的大小取决于当地可用资源的多少。他发现,动物实际所生产的后代数量远远小于他们可能生产的后代的数量,这种对生殖力的节制是控制种群数量维持在一个合适水平的有效手段。当种群密度过大的时候,群体中会出现繁殖力下降、杀婴和自发的迁徙行为,以此降低种群的密度,使种群密度回复到最适值附近。Edwards认为,自然界中广泛存在的这些行为都是个体为了群体的利益而做出的自我牺牲,只能用群体选择理论来进行解释。

群体选择理论经过近一个世纪的混乱之后,终于依靠Edwards在动物行为学方面所搜集的大量证据而得到了初步的确立。人们认识到,要解释这些利他行为必须从个体的利益上升到群体的利益。

## 三、衰败:群体选择理论在知名进化论者反对中昙花一现

Edwards的群体选择理论建立后,刚刚在学界引起了一定的反响,就立即遭到Lack、Williams、Hamilton、Smith和道金斯等一大批知名进化论学者的强烈反对。反对的原因首先是Edwards没有对群体选择理论建立有效的预测和验证的数学模型,不具备科学理论应有的可检验性;另一个重要原因是当时正处于新达尔文主义时期,新达尔文主义在个体水平上研究生物进化,忽略群体的概念。群体选择理论显然不符合当时流行的新达尔文主义范式,在他们看来,Edwards对群体选择理论的倡导是历史的倒退。

真正为群体选择理论宣判死刑的是Williams。他在1966年出版的《适应与自然选择》一书中提出,自然选择的单位必须能够精确地复制自己,只有基因和无性繁殖的个体可以作为自然选择的单位,群

体和有性繁殖的个体则不能<sup>[5]</sup>。群体层次的选择虽然在理论上是存在的,但是在实际进化过程中,其强度非常弱,与个体层次的选择强度比较起来可以忽略不计。

这本进化生物学的经典著作以清晰的逻辑澄清了自然选择的层次问题,群体选择理论从此进入全面的黑暗期,但凡涉及“群体选择”的说法都遭到拒斥。一时间,“群体选择”一词成为了进化生物学的禁忌。就这样群体选择理论一经建立就迅速衰败,仿佛昙花一现。

## 四、沉寂:群体选择理论被 3 种解释利他行为的理论所替代

群体选择理论衰败后,为了给利他行为的进化机制寻找合理的解释,一些学者在不断地探讨。其中,有 3 种代表性的理论(亲缘选择理论、互惠利他理论、自私的基因理论)成功地替代了群体选择理论而对利他行为的进化机制予以了合理的解释,使群体选择理论陷入沉寂。

### 1. 亲缘选择理论

Hamilton 在 1964 年发表的《社会行为的遗传进化》一文中运用内涵适合度概念和亲缘选择思想成功地解释了近亲个体间的利他行为<sup>[6]</sup>。内涵适合度是 Hamilton 的亲缘选择理论的核心概念,它不以个体的存活和生殖为尺度,而以个体在同种的后代中成功传播的与自身相同的基因的概率为尺度。内涵适合度包括 2 个部分:一个是直接的、个体的部分,它通过个体自身的存活和繁殖而产生;另一个是间接的、社会的部分,它通过帮助亲属存活和繁殖的利他行为而产生。对于没有利他行为的个体,内涵适合度就简化为经典的达尔文主义意义上的个体适合度。能够在获得进化上的成功的利他行为必须满足 Hamilton 法则规定的条件。个体之间的亲缘关系越近,发生利他行为的可能性就越大。

### 2. 互惠利他理论

互惠利他理论首先由 Trivers 于 1971 年提出<sup>[7]</sup>,后经 Smith、Axelrod 和 Hamilton 发展完善,成为解释非亲缘性利他行为的进化机制的一个主要力量。该理论认为,非亲缘个体之间的利他行为是互惠性的,一个个体冒着降低自己适合度的风险帮助另一个与自己无血缘关系的个体,是为了日后与受益者相遇时得到一定的回报,这是一种相互交换适合度的行为。合作可以使个体得到单方作用或者

双方竞争所无法达到的好处,从而赢得自然选择的胜利。所以,表面上的利他实际上是为了日后的获益,所谓利他是“为了群体的利益”这种解释是没有必要的,也是站不住脚的。

### 3. 自私的基因理论

道金斯运用“基因的自私性”这一基本法则解释了生物个体的自私性和利他性<sup>[8]</sup>。道金斯认为,个体和群体都只是基因用来复制自己和传递自己的载体。基因的自私性常常会导致个体的自私性,“在进化过程中物种(或群体)的利益比个体(或基因)的利益更重要是一种人为的错误猜测。”<sup>[8]2</sup>“一旦我们以审视的眼光看待生物这些明显的利他行为时,我们就会发现这些行为的背后隐藏着出于自私的伪装。”<sup>[8]6</sup>在道金斯的自私的基因理论中,基因才是自然选择的基本单位,但基因或个体基本上是等价的,“基因选择理论”只是“个体选择理论”的一个翻版。正因为如此,道金斯认为他本人的理论是对达尔文理论的正统延续,“是新达尔文主义正统逻辑的延伸。虽然达尔文不曾以这样的方式来表达它,但我相信他会完全赞同我的观点。”<sup>[8]1</sup>

这 3 种替代理论均没有涉及“群体”这一概念而对利他行为的产生机制给予了合理的解释。亲缘选择理论引入“内涵适合度”这一概念,对经典的达尔文主义意义上的个体适合度进行了进一步地扩展与深化,对亲缘之间的利他行为给予了合理解释。而互惠利他理论则对非亲缘利他行为给予了合理解释,认为只要个体再次相遇的机会足够大,互惠利他就可以获得进化上的稳定性。如果说这 2 种理论分别对两类不同的利他行为给予了合理的解释,那么自私的基因理论则是从基因层次上对二者的一个概括。自私的基因理论认为个体的行为无论是自私的还是利他的,也无论利他行为发生在有亲缘关系的个体之间还是没有亲缘关系的个体之间,归根结底都是基因自私的表现,自然选择只能发生在基因层次。这种对基因的狂热迷恋是生物学从传统的博物学研究进入分子生物学研究的产物,具有明显的时代特点。

## 五、新生:群体选择理论成为多层次选择理论的重要组成部分

在群体选择理论陷入沉寂的时候,仍然有学者在默默地为群体选择理论而努力。1967 年,Hamilton 在《科学》杂志上发表了一篇名为《不寻常的性

比》的论文<sup>[9]</sup>,列举了自然界中存在的性比不平衡的现象(即雄性和雌性的数量比例偏离1:1的现象),并对这种现象给出了理论上的解释。当初,Williams在反驳群体选择理论的时候提到了一个判决性实验,该实验就涉及自然界中的性比。只是由于当时没有在自然界中找到这样的证据,从而宣判了群体选择理论的死刑。现在,证据找到了,但此时群体选择理论已经被彻底抛弃,当进化生物学家们读到Hamilton的这篇文章时,没有将它与Williams的判决性实验联系在一起,反而从个体选择的角度对其进行解读。原本用来证明群体选择理论的性比失衡案例仅仅因为迟到了一步而被当做个体选择理论的全面胜利来解读,实在是历史的谬误。

不过,Hamilton本人没有放弃对性比失衡案例的研究。他在20世纪70年代陆续发表了几篇文章,坚持认为这种现象只能运用群体选择理论才能得到解释。到了80年代,终于有人将Hamilton的论点与Williams的判决性实验联系起来。1981年,加利福尼亚大学伯克利分校的Colwell在《自然》杂志上发表了一篇论文<sup>[10]</sup>,论证群体选择理论的正确性。这篇文章将一部分进化生物学家拉回了群体选择理论的阵营,而且,Williams本人也因此接受了群体选择理论在实际中的合理性。与此同时,一些进化生物学家也在积极地为群体选择理论寻找证据。Wade为群体选择理论建立了数学模型,并且为群体选择理论搜集了实验室证据<sup>[11-12]</sup>。在现实的证据面前,就连当初宣判群体选择理论死刑的Williams也主动放弃了原先的观点,接受了群体选择理论在实际中的合理性。

随着后现代哲学思潮的兴起,以及分子生物学的研究从狂热逐渐走向理性,人们对一种多元理论的需求呼之欲出,多层次选择理论便应运而生。

20世纪90年代末,Wilson在Wade的基础上建立了多层次选择理论的理论框架,并且阐述了在实践中如何运用多层次选择理论的方法<sup>[13]</sup>。多层次选择理论认为自然选择及其适应通常发生在多个层次上,既可以是群体层次,也可以是个体层次或者基因层次。不同层次的选择可能是相互矛盾的,例如减数驱动就是基因层次的选择与个体层次的选择相矛盾的结果。但在大多数情况下,处于同一个个体中的基因是和平共处的,这样才能保证个体的利益。同样的道理,个体层次的选择也常常与群体层次的选择相矛盾。个体之间可以采取互利互惠的原

则,使得群体的适合度更高,社会性昆虫就是这样的群体。随着生物科学史的发展,现在Wilson的多层次选择理论可以说已经获得了全面的胜利,这样一来,群体选择理论便成为多层次选择理论中不可或缺的重要组成部分,标志它真正获得了新生。

## 六、结 语

对群体选择理论的科学史考察,不但有助于我们全面了解利他主义的进化机制,而且也为我们深入理解自然选择发生的层次提供了一种全新的多元化视角。现在,大多数的进化论学者都承认群体选择理论的合理性,当初坚决反对群体选择理论的学者也多皈依了多层次选择理论的阵营。不过,仍然有一些学者发出反对的声音,例如道金斯至今不承认群体选择理论的合理性,坚持认为自然选择只能发生在基因的层次。然而,反对者毕竟只是少数,Wilson的多层次选择理论可以说已经获得了全面的胜利,它使利他的进化可以在多层次的考察上获得解释,并且使生物学上的“层次”这一概念深入人心。当然,任何理论都是时代的产物,任何理论的成功都必须经过历史的检验,关于利他主义的进化可能存在着更深刻的统一机制,多层次选择理论也必将面临未来生物学发展的进一步审查。

## 参 考 文 献

- [1] [英]达尔文.物种起源[M].舒德干,译.西安:陕西人民出版社,2001.
- [2] DARWIN C. The descent of man, and selection in relation to sex[M]. Princeton: Princeton University Press, 1981.
- [3] SOBER E, WILSON D S. Unto others: the evolution and psychology of unselfish behavior[M]. Cambridge: Harvard University Press, 1999.
- [4] EDWARDS V C. Animal dispersion in relation to social behavior[M]. Edinburgh: Oliver and Boyd Publishing, 1962.
- [5] WILLIAMS G C. Adaptation and natural selection: a critique of some current evolutionary thought[M]. Princeton: Princeton University Press, 1966.
- [6] HAMILTON W D. The genetical evolution of social behavior I and II[J]. Journal of Theoretical Biology, 1964, 7(1): 17-52.
- [7] TRIVERS R L. The evolution of reciprocal altruism[J]. Quarterly Review of Biology, 1971, 46(1): 35-57.
- [8] [英]道金斯.自私的基因[M].卢允中,张岱云,译.长春:吉林人民出版社,1998.
- [9] HAMILTON W D. Extraordinary sex ratios[J]. Science, 1967, 156(28): 477-488.
- [10] COLWELL R K. Group selection is implicated in the evolution

- of female-biased sex ratios[J]. *Nature*, 1981, 290(2):401-404.
- [11] WADE M J. An experimental study of group selection[J]. *Evolution*, 1977, 31(1):134-153.
- [12] WADE M J. An experimental study of kin selection[J]. *Evolution*, 1980, 34(5):844-855.
- [13] WILSON D S. Altruism and organism: disentangling the themes of multilevel selection theory[J]. *The American Naturalist*, 1997, 150(1):122-134.

## A Historical Study of Group Selection

ZOU Xiao-xiao<sup>1,2</sup>

(1. *College of Philosophy and Sociology, Beijing Normal University, Beijing, 100875;*  
2. *Department of Bioengineering, Wuhan Bioengineering Institute, Wuhan, Hubei, 430415*)

**Abstract** Altruism evolution is one of the classic issues in evolutionary biology, the solution to which is always related to the levels of natural selection. The group selection theory has experienced the development, deterioration, extinction and resurrection since Darwin used the idea of group selection to explain the altruistic behavior. In the period of deterioration, three influential theories were regarded to evade group selection successfully which explained the evolution of altruism. In 1990s the re-examination of group-selection theory, influenced by multi-cultural trend of thoughts, revealed that individual and group were not contradiction of dual-opposition yet explained the altruism from different perspectives, thus suggesting multi-level selection theory. Group-selection theory and its substitute theory have been included in the new theoretical framework and become the forces of mutual complementation and mutual relations. However, the success of any theory must pass the test of history, the evolution of altruism may also exist in a more profound unified mechanism, and multilevel selection theory will face a further review of future biological development.

**Key words** altruism; levels of natural selection; group selection theory; multilevel selection theory; Darwin

(责任编辑:刘少雷)