



系统科学与
系统管理丛书

*The Structure of
Evolutionary Theory*

进化论的结构

——生命演化研究的方法论基础

董国安 著



 系统科学与
系统管理丛书

The Structure of
*E*volutionary Theory

进化论的结构

——生命演化研究的方法论基础

董国安 著



责任编辑:喻 阳

装帧设计:肖 辉

图书在版编目(CIP)数据

进化论的结构——生命演化研究的方法论基础/董国安 著.

-北京:人民出版社,2011.7

ISBN 978-7-01-010043-2

I. ①进… II. ①董… III. ①进化论-研究 IV. ①Q111

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2011)第 136755 号

进化论的结构

JINHUALUN DE JIEGOU

——生命演化研究的方法论基础

董国安 著

人民出版社 出版发行

(100706 北京朝阳门内大街 166 号)

北京龙之冉印务有限公司印刷 新华书店经销

2011 年 7 月第 1 版 2011 年 7 月北京第 1 次印刷

开本:710 毫米×1000 毫米 1/16 印张:22.75

字数:360 千字 印数:0,001—3,000 册

ISBN 978-7-01-010043-2 定价:46.00 元

邮购地址 100706 北京朝阳门内大街 166 号

人民东方图书销售中心 电话 (010)65250042 65289539

总 序

我们正生活在一个大转变的年代。这一转变的重要标志是人与社会、人与自然之间展开了一场新的对话。这场对话的内容之一是系统科学的产生和复杂性探索的兴起。

20 世纪 40 年代以来,以系统科学和复杂性探索为主要代表的新兴学科的产生,标志着人类科学研究又进入了一个新的历史时期,科学发展正经历着一场历史性转变。和以往几次重大科学革命一样,这次科学变革也将改变世界的科学图景,革新传统的科学认识和方法,引起科学思维方式的重大变革。

系统科学和复杂性探索相生相伴、共同发展,成为当今世界科学发展的前沿和热点,甚至被称为“21 世纪的科学”。这一领域的研究目前已是硕果累累,一片繁荣。各种系统理论不断发展成熟,新的复杂性探索正在逐步深化。在这群雄并起、学派纷争的系统复杂性探索中,我们认为,其研究进路大致在四个层面展开:第一,在各门具体科学层面或特定领域中的系统复杂性研究,这既是各门具体科学研究的重大课题,也是系统复杂性研究的重要阵地。第二,以跨学科、交叉性的研究进路,探讨不同复杂系统之间的共性,建构系统复杂性突现和演化的一般性理论和思维范式。这不仅是系统复杂性研究的核心目标和宗旨,而且也代表了整个科学发展的一个重要趋势。第三,从哲学的层面对系统复杂性的一般理论进行提升和抽象,以期建构一个相对形而上的概念体系和逻辑框架,为认识客观世界提供一种新的视角。由此,系统科学的哲学研究是科学哲学的一个具有挑战性的新课题。第四,将系统复杂性理论和方法应用于解决现实的复杂问题,特别是组织管理系统问题,是系统复杂性研究的一个重要领域和进路。系统复杂性与系统管

理相交叉的综合研究,不仅为管理科学带来范式性的变革,而且也为系统复杂性研究提供独特的发展资源。

事实表明,系统复杂性研究乃是一个生机勃勃、纷繁复杂、充满挑战和机遇的领域。有人认为,正如伽利略为牛顿建立简单系统理论铺平了道路一样,目前,建立复杂系统理论的研究纲领和统一范式正处于一个需要“牛顿”出现的“伽利略”时代。因此,我们要在这个领域开展有效的研究,逐步形成一个具有相对共识的研究纲领,就需要“立足本土、紧盯前沿,海纳百川、继承创新,扎扎实实、默默耕耘”,用系统复杂性方法来指导系统复杂性研究。我们以为,首先,要切实追踪和把握系统科学和复杂性探索的前沿和趋势,系统搜索和重点研读国内外相关理论著作,特别是得到国际学界认可的重要著作和教材,并对其中某些学科、学派的观点进行深入研究和推介。其次,在这一基础上力图按上述四个层面的进路,对包括系统思想、系统理论、系统方法、系统哲学、系统应用等展开扎扎实实的研究,特别要把构建一个与当代这一领域研究成果相适应的、有我们自己特色的关于系统科学和复杂性的理论框架及其应用作为奋斗目标。第三,加强与国际国内学术界同行的合作与交流,加强学术对接与对话,逐步形成具有共识的研究纲领和统一范式,进而形成这一领域的研究共同体和“学派”。人们期待并相信,复杂系统理论的“牛顿”终将会出现。

为了反映近年来我们这一小小的研究共同体在这一领域耕耘的成果,我们组织编辑了《系统科学与系统管理丛书》。这批著作以系统科学和复杂性探索前沿理论研究为核心,既有推介国外有影响的系统复杂性研究的翻译著作,也有我们自己的研究成果和心得;既有适用于高等学校的系统科学教材,也有我们对系统复杂性的理论和应用进行研究的学术性专著;既有复杂性探索的基础理论,也有复杂性方法的应用研究。无论是哪个层面的研究成果,我们都要求它们既坚持理论性和学术性,又顾及普及性和读者群;既具有国际性和前瞻性,又保持特色性和创新性。我们打算以此《丛书》建构自身的生长基点,探求进一步的发展形式;我们也期望本《丛书》是一个开放的学术平台,能得到国内同行的关注与支持。坚持下去,渐成规模,形成特色,产生效应,为中国的系统科学研究和复杂性探索贡献绵薄之力!

感谢研究共同体中的学长、同仁及我的学生们的积极参与!

感谢人民出版社的鼎力支持!

颜 泽 贤

2004 年 6 月于羊城

目 录

导 言	001
第 1 章 进化论公理化的几个方案	014
1.1 鲁斯论进化论的结构	014
1.1.1 所有的进化研究都预设群体遗传学	015
1.1.2 进化论的公理化是可能的吗?	018
1.2 玛丽·威廉斯的公理化方案	021
1.2.1 公理和定义	021
1.2.2 族和亚族	024
1.2.3 达尔文毕奥卡	026
1.2.4 玛丽公理化方案的恰当性	033
1.3 遗传学理论的结构主义重构	036
1.3.1 结构主义的理论观概述	037
1.3.2 抽象的交配演算	039
1.3.3 性状—因子遗传学(经典遗传学)的核心 (CFG)	041
1.3.4 分子遗传学(MOLGEN)	044
1.3.5 从 CFG 到 MOLGEN 的还原	047
1.4 进化论的语义观重构	052
1.4.1 汤普森的方案	053
1.4.2 劳埃德的重构方案	056
1.5 进化生物学的理论化及其多样性	060
1.5.1 学科的定义问题	060
1.5.2 语义观的不恰当性	064
1.5.3 为什么进化论不是一个统一的理论?	067

第2章 达尔文的理论观与论证方法	071
2.1 关于《物种起源》论证结构的几种重构方案	071
2.1.1 达尔文是否遵循假说—演绎法?	071
2.1.2 最佳解释推理	077
2.1.3 模型与假设:两种论证途径	078
2.1.4 达尔文的总体论证策略	081
2.2 一个多元论的分析	085
2.2.1 《物种起源》的总体框架	085
2.2.2 达尔文是不是归纳主义者?	090
2.2.3 达尔文是怎样使用类比方法的?	099
2.2.4 最佳解释推理与回应反驳策略	103
2.3 达尔文为什么采用多种论证模式	107
第3章 进化解释的两种模式	110
3.1 进化论的统计特征及其意义	110
3.1.1 工具主义命题及其论证	111
3.1.2 对工具主义命题的反驳	115
3.1.3 进化论的统计特征有不同的来源	121
3.2 动力学的解释模式	125
3.2.1 索伯尔的类比	125
3.2.2 索伯尔类比的不恰当性	126
3.3 统计学的解释模式	128
3.3.1 自然选择的多层实现模型	129
3.3.2 对自然选择多层实现模型的批评	131
3.4 两种解释模式的关系	138
3.4.1 群体遗传学的“翻译手册”	138
3.4.2 依随关系不能统一两种解释模式	141
第4章 进化生物学中的规律问题	144
4.1 进化过程的复杂性与严格定律	145
4.1.1 什么是自然定律	145

4.1.2	关于严格定律	147
4.1.3	怎样理解进化现象的复杂性	149
4.2	进化的偶然性命题	155
4.2.1	进化史事件的唯一性	156
4.2.2	进化史事件的偶然性	157
4.3	先验定律与局部的经验定律	158
4.3.1	模型与先验定律	159
4.3.2	从事实概括到规律概括的连续统	161
4.4	进化定律的类型	163
4.4.1	公认观点的规律标准不是先天合理的	163
4.4.2	解释目标决定解释性原理的类型	167
第5章	选择与适应	172
5.1	自然选择原理解释和预见功能	172
5.1.1	什么是自然选择?	172
5.1.2	同义反复问题的几种解决方案	181
5.1.3	自然选择原理的误用	188
5.2	对适合度的不同解释及其问题	194
5.2.1	生态学定义和群体遗传学定义	194
5.2.2	适合度的倾向解释	200
5.2.3	适合度作为未定义的初始词项	207
5.2.4	生物学家怎样使用适合度概念?	209
5.3	适应主义的解释纲领	213
5.3.1	什么是适应主义?	213
5.3.2	适应主义与可检验性问题	217
5.3.3	发育约束问题:适应主义与反适应主义的 互补关系	223
第6章	选择的层次与单位	228
6.1	关于选择单位的问题	228
6.1.1	问题的起因与演变	228

6.1.2	单位与层次	233
6.2	利他主义的进化模型	238
6.2.1	利他主义进化的群体选择模型	238
6.2.2	亲族选择理论	242
6.2.3	基因选择理论	246
6.3	多层选择论中的争论	249
6.3.1	协变与关联	249
6.3.2	实在与约定	255
6.4	关于物种选择的争论	260
6.4.1	大进化与物种选择	261
6.4.2	物种的聚合性状与突现性状	264
第7章	物种概念及其哲学问题	269
7.1	分类学与物种概念	269
7.1.1	阶元与单元	269
7.1.2	定义物种的方法	271
7.2	物种概念的本体论问题	274
7.2.1	物种是个体还是集合?	275
7.2.2	多元论与实在论	282
7.2.3	三维实体与四维实体	293
7.3	分类学与科学哲学	297
7.3.1	分类学的基础	297
7.3.2	谱系的推导及其困难	300
第8章	依随、还原与统一	308
8.1	个体的生态学性质与群体的遗传学性质	308
8.1.1	适合度的物理基础	308
8.1.2	对依随关系的分析	312
8.1.3	解释性还原与理论还原的条件	317
8.2	大进化与小进化	326
8.2.1	大进化及其进化速率问题	326

8.2.2 大进化向小进化的还原	331
主要参考文献	335
索 引	346

导 言

本书讨论进化论的结构,涉及进化论的公理化、进化解释、进化规律、选择单位与选择层次、适应主义纲领与适合度定义以及物种概念的本体论地位等问题。这个研究域属于生物学哲学,特别是进化生物学哲学。近半个世纪以来,这个研究领域吸引了一大批生物学家和哲学家。这个现象也许不是偶然的。站在科学哲学家的角度看,进化论的特殊性质使它成为一般科学哲学和方法论的特殊“标本”,对它的分析可以加深我们对科学理论性质的理解;站在生物学家角度看,这些研究清理了进化生物学的一些基本概念,为进化生物学的理论化创造了条件。

进化生物学(evolutionary biology)是研究生物进化过程和生物多样性的学科,它的两条基本原理——普遍变异和自然选择——是由达尔文提出的。达尔文的进化论是以大量的生物学事实为基础的,但是,这些事实多来自博物学家的观察,不能把有关微观变异机制的研究与进化现象联系起来。在20世纪30—40年代,进化论与遗传学实现了综合。这项成就主要应当归功于费希尔(R. A. Fisher)、霍尔丹(J. B. S. Haldane)、赖特(Sewall Wright)、杜布赞斯基(Theodosius Dobzhansky)以及迈尔(Ernst Mayr)等。综合进化论不仅有了实验室研究的基础,而且有了完善的群体生物学方法。进化生物学这个学科名称,正是为了表明综合进化论与达尔文时代的进化论相比,有了完善的实验方法和数量模型。进化生物学开始了定量研究,在某些方面更接近于物理学那样的精密科学。

综合理论的巨大成功经常使人们忽略这样一个事实:进化论与遗传学的综合并不意味着已经建立了统一的进化理论。更为严重的是,由于进化现象的复杂多样性,关于不同进化现象的理论之间甚至可能没有统一的基础。然而,近来一些关于进化论结构和性质的研究大都暗含着统一进化论的假定,基于这一假定的某些争论不可能有结果。例如,进化论的统计特征究竟源自认识还是源自实体的性质的问题,在假定统一进化论的情况下就

是一个无解问题。可是,几乎所有的争论者都有这样的假定,他们或者给出实在论的解释,或者给出工具论的解释,没有注意到双方的证据分别来自不同的进化理论。莫克威蒂斯(V. B. Smocovitis)认为,建立统一的进化生物学的努力,体现了文艺复兴的世界观。^①

在我们谈论进化论的综合时,“synthesis”一词表达了什么意思呢?最容易定义的一种情况是理论还原。但是,这个综合肯定不仅仅只有这样一种意义。萨卡尔(Sahotra Sarkar)说到了除了理论还原以外的两层意思:第一,开始相互独立的科学结构(模型、理论、学科等)被统一起来;第二,在综合的结构中,各个被统一起来的部分之间存在着认识上的等价性(epistemic parity)。这里的等价性与理论还原不同,后者强调还原理论具有优越性,有比被还原理论更大的解释力,而认识上的等价性拒斥这种优越关系。^②什么是认识上的等价性?萨卡尔没有说。迈尔谈到的一种情况也许可以例示这种等价性。达尔文主义者坚信渐进性的变异才是进化的材料,而孟德尔主义者主张进化是通过激烈的突变而形成的。在20世纪头30年遗传学的进展表明:“这两类突变不过是连续变化序列的两极,都可以用相同的遗传机制说明。”^③在这种综合的情况下,就没有必要区分大突变与小突变的概念了,从而两者在认识上等价。

按照萨卡尔的看法,费希尔在1918年的《基于孟德尔遗传假定的近缘关系》一文是实现从生物统计学到孟德尔遗传学的还原的一个标志。生物统计学派的代表有高尔顿(Francis Galton)和皮尔森(Karl Pearson)等。他们注重对连续变异性状的统计研究,得到了三个重要的统计规律:连续性状的正态分布,亲缘关系的相关性,子代退行律。这些统计性质都是关于群体的,不涉及个体的遗传,与孟德尔定律是潜在相容的。费希尔要做的事情是:基于孟德尔的遗传假定计算出亲缘关系的相关性,进而得到与生物统计学家相似的结果。费希尔所使用的遗传定律不仅推出了生物统计学派关于群体的那些统计规律,也能解释个体的遗传。因此,这里实现了从生物统计

① V. B. Smocovitis(1996). *Unifying Biology*. Princeton University Press, pp. 162 - 163.

② Sahotra Sarkar (2004), Evolutionary Theory in the 1920s: The Nature of the “Synthesis”. *Philosophy of Science* 71:1215 - 1226.

③ 迈尔:《生物学哲学》,涂长晟等译,辽宁教育出版社1993年版,第472页。

学到孟德尔遗传学的还原。萨卡尔认为,这个还原还有两点不能令人满意:没有推出子代退化律,额外假定一个性状由无数独立的遗传因子决定。^①

实际上,在费希尔之后,进化生物学的统一还有赖于其他的理论还原。在分子生物学诞生以后,生物学家和哲学家提出了把孟德尔遗传学还原为分子遗传学的任务,这个任务也没有完成。如果这种理论还原在原则上是不可能的,我们就不可能在基因组结构变化与生物进化效应之间找到一一对应的关系,也不能把适应与其分子基础完全对应起来。理论还原在原则上是否可能,是进化生物学家向科学哲学家提出的一个重要问题。科学哲学家已经对此有许多回应。但是,无论是否定的回答还是肯定的回答,都不足以说服进化生物学家。理论还原这个老问题,仍然困扰着进化生物学最前沿的探索。

1932年,霍尔丹在《进化的原因》一书中总结了以往遗传学、细胞学以及生物化学的成果,使经典遗传学和群体遗传学被综合起来。按照萨卡尔的意见,霍尔丹的综合包括以下方面:(1)假定基因产生确切的化学效应;(2)种间遗传差异与种内的相似;(3)当少数几个具有较大效应的基因有差别时,更多的是导致种内差别;(4)假定某些物种形成过程是由于倍数性变化引起的。经典遗传学与群体遗传学被综合起来了。但是,由于群体遗传学的适合度概念包含着自然选择的成分,就使得群体遗传学的效应不能仅由孟德尔定律来解释。于是,这种综合还只能被看作是在两个学科之间找到了认识上的等价性。认识上等价的两个理论被综合到同一个理论系统中,意味着它们之间有什么关系呢?对这个问题的哲学讨论,也是建立统一的进化生物学所不能回避的。

与上述进化论能否统一问题相联系,进化论的结构问题主要关心的是:进化论是否(应当)具有像成熟的物理学理论那样的结构?典型的物理学理论究竟是什么样的?进化生物学能否给出决定论的定律并依据它进行预见?当我们试图把引起群体分化和物种形成的进化力综合起来并用于预见基因流动的范围和方向时,这些哲学问题就是必须要回答的。

按照公认观点,科学理论是一个陈述集合,这些陈述都是关于真实的现

① Sahotra Sarkar (2004), Evolutionary Theory in the 1920s: The Nature of the "Synthesis". *Philosophy of Science* 71:1215-1226.

象系统的描述。在这个集合中,有少数几个陈述是作为普遍的定律来使用的。由这些假说与关于边界条件的事实陈述的合取,能够推出可检验的陈述。每当这些可检验的陈述被证明是真的,构成理论的那些规律陈述就得到了某种程度的确证。规律陈述的解释力和预见力首先在于其具有经验意义,其次在于它的普遍性。关于科学理论的这种模型被叫做“假说—演绎法”。可以按照假说—演绎的模型来理解进化论的结构吗?有些学者坚信进化论具有这种假说—演绎结构,并企图为达尔文进化论提供一个公理演绎的形式。有些生物学家,比如迈尔、阿亚拉(F. J. Ayala)等,认为这样的理论结构模型是以物理学为基础的,不能适合于进化生物学。但是,生物学家和哲学家都已经认识到进化生物学的复杂情况:不存在严格意义的进化定律,预见一个具体的进化现象几乎是不可能的。

有些哲学家提出了另一种理论结构模型,常被叫做语义观(the semantic conception)。按照这种观点,一个科学理论是一个模型(或者模型类),而模型是对一类理想系统的描述,定律只是对这类理想系统的定义。科学解释、科学预见都是模型的应用过程。这样,在科学理论中的那些定律陈述就不是关于真实系统的描述,其意义就在于它所定义的理想系统;同时,定律的普遍性也不成问题,因为只要模型被应用于某类真实系统,就可以认为该定律对于这类真实系统来说是普遍的。这似乎为重构进化论提供了一个可行的方案:既照顾到了进化生物学的实际情况,又坚持了科学理论的标准。有些哲学家已经按照这个方案对进化论以及群体遗传学进行了处理。

究竟怎样来理解进化论的结构,不仅涉及进化论研究的方法论,而且还关系到进化论的科学地位。波普尔(K. Popper)曾经质疑进化论、特别是自然选择原理的可检验性问题。波普尔理解的科学预见是定律和边界条件陈述的演绎后承。既然进化论给不出这种预见,而且任何结果都与理论相容,因而就受到并非完善科学的指控。为进化论的科学地位进行辩护的途径之一是,把这种高度理想化的科学解释观看作是有问题的。至于自然选择原理的同义反复问题,到现在为止还没有一个令人完全满意的说明。解决了这样的问题,就能帮助生物学家制定更富有成效的研究方案,摒除那些原则上不能实现的研究目标。

进化生物学中的许多争论是由于一些基本概念定义不清造成的。这些

概念包括物种、选择的层次、适合度以及随机性等。由于对这些概念有不同的理解,生物学家所给出的进化模型和进化史描述也是不同的。这就给进化生物学的统一设置了障碍。

通过统计群体中某种类型的比例,可以给出该类型适合度的操作定义。但是,用这种适合度的大小来定义一种类型的适应性,就得到一个循环定义。而且,当我们把自然选择原理解释为差别繁殖,并用适合度的差别来解释差别繁殖时,就陷入同义反复。避免这种情况的出路是对适合度概念进行恰当的定义,或者把它作为一个不必要的概念加以消除。生物学家还没有最终确定选择什么方案。

自然选择是达尔文主义最核心的概念,但遗憾的是,就是这样一个根本概念也没有得到充分的定义。迈尔等生物学家相信选择是一个两步过程:变异的产生+不利变异被剔除。不利变异的剔除机制在于生存竞争。现在的问题是:生存竞争究竟发生在个体之间、基因之间还是群体以及物种之间?如果从差别绝灭的角度来理解选择,有着不同结构的群体也将是差别绝灭的。一个个体的不利性状可能是增进群体利益的必要条件,个体选择与群体选择的压力可以是方向相反的。在建立进化模型时,如何区分不同的选择力以及如何估计所有选择力的合力,是一个困难的问题。

进化是物种增殖的过程,只有新物种不断形成,才会有生命世界的多样性。可是,物种概念的定义却又是一个令人头疼的问题。相信同种生物具有共同本质的类型学物种概念,已经被进化生物学家放弃了。进入 20 世纪 50 年代以后,生物学家发明了新的分类理论——数值表型学和系统发育系统学。这些进展给我们确定物种之间进化关系的研究提供了理论基础。系统学的目的在于给出一个自然的系统,从而显示多样性的生命世界固有秩序。生物学家在不同场合下使用物种概念,都是指自然阶层系统中最基本的一级。生物学家的难题是怎样确定物种单元并把它归于阶层系统的物种阶元。这里提出的哲学问题是:从本体论上应当如何理解物种这样的实体?它是实在的吗?我们应当从种内成员之间共时的关系还是历时关系来定义物种?物种究竟是类还是个体?

进化现象之间的关系通常都具有统计性质。即使在一个没有任何选择压力的群体中,一种基因频率的变化总是多多少少偏离根据哈代-温伯格定律计算出来的理论结果的。统计性质究竟是来自我们的知识状况还是来自

进化过程的本性？有些哲学家认为，统计性质来自我们对某些初始条件的无知，随着知识的增加，就会减少这种统计性质，进化过程是决定性的；也有些哲学家认为，进化过程本身就是非决定论的，因而进化论的统计性质不会因为知识的进步而减少。^① 如果把随机漂变看作是初始条件不确定的产物，生物学家就应当努力去发现作为初始条件的新事实，直至把随机漂变解释为这些条件的产物；如果生物学家相信随机漂变仅仅是抽样错误，就要给出区分决定性的选择力与抽样错误的方法。

在我看来，统一进化生物学，进而统一生物学，是生物学家和哲学家的追求；而追求统一生物学的进路却是不同的，这种不同又来自对自然选择等概念的不同理解。从过程的角度来看，自然选择就是一个筛选机制，结果是保留更合适的生物设计型式；从工程上分析生物设计与环境之间的作用机制就成了这种研究的重要工作，对具体的适应现象给出因果解释是基本目的，要求对选择单位的实在论解释。从结果的角度来看，自然选择是差别繁殖，结果是多样性的形成；利用统计学的方法分析群体遗传组成的变化成了这种研究的重要工作，对群体中基因型频率给出统计解释是基本目的，不要求对选择单位进行实在论解释。不论是按照过程分析进路还是按照结果分析进路来统一进化生物学，其合理性都没有被认真论证过。真正合理的统一途径应该是把结果分析还原为过程分析，而不是用一个排斥另一个。假如这种还原在原则上不可能实现，统一的追求就没有什么根据了。我们现在还不能确定这种还原到底是否在原则上可能，但进化生物学的现状至少表明这种还原是十分困难的。我们可以把“对于个体的决定论解释是否可能”的问题暂且放下，而提出“对于群体的统计解释是否必要”的问题。进化生物学的实际状况提示我们：两种解释模式不能相互替代，对于理解进化过程都有不可或缺的价值。我把自己的这个观点也叫做“多元论”。

接受了进化论中存在不同的解释进路的观点，也就容易明确进化生物学的多学科特点。被叫做进化论的那个实体，其实是由多个理论构成的，每个理论都有着自己特有的建构途径和论证方法。即使是经常被看作单一理论的自然选择学说，也可以有不同的解释。既然如此，我们就没有理由要求对进化论的重构一定要符合“公认观点”给出的科学理论结构框架，或者是

^① 李建会：《进化论统计特性根源的哲学解释》，载《自然辩证法通讯》2001年第4期。