

利他还是利己

——生命文化视角下的选择

江文富 贾 栗 编著

利他还是利己

——生命文化视角下的选择

江文富 贾 栗 编著

Lita Haishi Liji



高等教育出版社·北京
HIGHER EDUCATION PRESS BEIJING

内容简介

利他主义是生命文化研究中的一个充满趣味性的核心问题,是生命观的思考中一个很重要的维度。达尔文的进化学说,给出了生物学中最神秘的一个难题——优胜劣汰要求每个生物个体都必须最大化自己生命的适合度。既然如此,我们如何来解释万千世界中存在的大量的利他行为?

这是一个非常吸引人的难题。近年来,社会学、心理学、文化学都从各个角度给予了一定程度的解释。本书介绍了国外关于解决这个难题的各种精巧的假说和构思,分析了各个学者在解释力方面存在的缺陷,最后从一个新的视角,提出了自己的一个解决方法。本书力图建立一个完整的解释体系,基本上涵盖了当前解释利他难题的各种理论,希望可以为研究该领域的学者提供一定的参考。

本书可供各大院校生命文化教育课程参考和选用。

图书在版编目(CIP)数据

利他还是利己?生命文化视角下的选择/江文富,
贾栗编著. --北京:高等教育出版社,2014.
ISBN 978-7-04-038968-5

I. ①利… II. ①江… ②贾… III. ①生命哲学-
研究 IV. ①B083

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2013)第 285794 号

策划编辑 李光跃
责任印制 毛斯璐

责任编辑 李光跃 李 融

封面设计 赵 阳

出版发行 高等教育出版社
社 址 北京市西城区德外大街 4 号
邮政编码 100120
印 刷 国防工业出版社印刷厂
开 本 787mm × 1092mm 1/16
印 张 13.5
字 数 220 千字
购书热线 010-58581118

咨询电话 400-810-0598
网 址 <http://www.hep.edu.cn>
<http://www.hep.com.cn>
网上订购 <http://www.landaco.com>
<http://www.landaco.com.cn>
版 次 2014 年 1 月第 1 版
印 次 2014 年 1 月第 1 次印刷
定 价 28.50 元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题,请到所购图书销售部门联系调换
版权所有 侵权必究
物 料 号 38968-00



前言

达尔文自然选择学说提供了一种利己主义的生命观——强调生存竞争，以此建立的生命行为准则是：个体的一切行为都是为了自身获得好处。例如，南极洲帝企鹅为了减少自己被海豹吃掉的危险，会互相推搡把其他个体推到海里以检查是否有海豹存在。

但是这种行为准则难以解释自然界普遍存在的利他行为：吸血蝙蝠吸到血液以后，遇到挨饿的同类，会补充血液给这些蝙蝠；在某些鸟类种群中，处在哺育期的个体总会得到其他个体的帮助，如抵御天敌进攻，有些个体甚至会帮助哺育幼鸟；长尾黑颞猴在逃跑时发出信号，提醒同类天敌的到来，也把危险吸引到自己身边。这是自然选择学说的困境。

目前盛行的几种个体选择理论，如亲缘选择理论、互惠理论等，都存在一些解释力方面的局限性，而首次在国内引入副产品互助理论，来补充和完善其中的一些缺陷，并尝试性地对动物的一次性利他行为进行分类。

我们发现，众多利他模型都是根据某种利他行为的结果出发而建，并不表现实际进化过程的因果机制，之前的各种理论对利他行为的解释也只不过具有分类的意义。对于生命观中的利他两难问题的解决途径，目前看来，只有系统地对已有的各种利他行为进行分类，才能找出彼此的联系和区别。在本书中，作者找到了一个新的分类角度，依据此角度建立了一个新的分类体系，并且指出了仍存在的不足和未来的研究方向。

本书围绕着“利他”这一主题展开讨论，在一定程度上关注的是行为的效果，而并非是行为的动机。比如，互惠理论的形而上学预设便是行为理性。即使存在大量的动物的利他行为，到目前为止大家仍偏向于动物没有行为动

机。但是对于人类来说，考虑行为动机，考虑行为背后蕴含的文化，则是必需的一个研究过程。

本书以《利他还是利己——生命文化视角下的选择》为名，而之前同类型的研究丛书，大都从生物学意义上来解决问题（利用适合度判断，根据是个体的存活与后代数目），而人类独有的文化特征对利他行为的影响并不包括在内，由此考虑现实中的利他行为难免存在很大的局限性。这一不足可以在新的维度——生命文化的视角下得到弥补。在这个视角下，结合生命与文化不同层面的整合，才能全面诠释利他主义的内涵，真正揭示利他主义产生的根源和传承的有效机制，使利他主义走出利益与道德的伦理困境。

这也是对当下生命观困惑的一种回答，是对正在兴起的一股生命文化研究热潮的回应。在人类社会交往的过程中，经常会遇到选择利他行为还是利己行为的问题，如何抉择，是一种智慧。希望本书可以提供这种智慧的源泉。

编者

2013年9月

郑重声明

高等教育出版社依法对本书享有专有出版权。任何未经许可的复制、销售行为均违反《中华人民共和国著作权法》，其为人将承担相应的民事责任和行政责任；构成犯罪的，将被依法追究刑事责任。为了维护市场秩序，保护读者的合法权益，避免读者误用盗版书造成不良后果，我社将配合行政执法部门和司法机关对违法犯罪的单位和个人进行严厉打击。社会各界人士如发现上述侵权行为，希望及时举报，本社将奖励举报有功人员。

反盗版举报电话 (010) 58581897 58582371 58581879

反盗版举报传真 (010) 82086060

反盗版举报邮箱 dd@hep.com.cn

通信地址 北京市西城区德外大街4号 高等教育出版社法务部

邮政编码 100120



目 录

1	第一章 达尔文难题
1	一、问题的提出：达尔文难题
3	二、达尔文的解决方案：一种群体选择思想
4	三、达尔文解决方案的继续：群体选择理论
10	四、群体选择理论的哲学反思
15	第二章 亲缘选择理论
15	一、广义适合度与亲缘选择理论
18	二、亲缘系数与汉密尔顿法则
19	三、亲属之间的相互识别
22	四、亲缘选择的进化机制——基因理论
25	五、基因理论面临的困境
28	六、亲缘选择与基因理论的哲学分析
32	第三章 互惠利他理论及其博弈论模型
32	一、互惠利他理论的内容与必要条件
34	二、互惠利他理论的观察证据
36	三、互惠理论的标准重复囚徒困境模型
39	四、修正的囚徒困境模型
43	五、厨师困境模型

49 | **第四章 互惠利他博弈论模型中的进化稳定策略分析**

- 49 | 一、模型中的进化稳定性策略
- 52 | 二、模型中稳定策略对合作进化的解释
- 54 | 三、模型中进化稳定策略的特征
- 55 | 四、互惠利他理论模型的行为理性预设
- 56 | 五、互惠利他的哲学反思

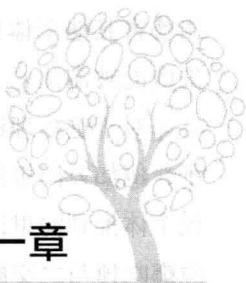
59 | **第五章 间接互惠理论及其模型**

- 59 | 一、间接互惠理论的源起
- 61 | 二、基于印象分数的声誉机制
- 64 | 三、基于名声的声誉机制
- 65 | 四、对两种声誉机制的整合研究
- 66 | 五、一种特殊的声誉机制——标签
- 67 | 六、声誉传递
- 70 | 七、四种机制的比较研究
- 73 | 八、间接互惠的实验研究及未来的发展方向
- 85 | 九、间接互惠的哲学反思

87 | **第六章 达尔文难题的解决途径——利他行为的分类**

- 87 | 一、国外对副产品互助理论的研究
- 101 | 二、副产品互助理论对利他行为的解释
- 103 | 三、纯粹利他行为的解释
- 107 | 四、多层选择理论及其缺陷
- 113 | 五、利他行为解释体系的综合分析
- 115 | 六、理论的因果机制分析
- 117 | 七、结论

122	第七章 新的探索 —— “动物个性” 方法对利他难题的诠释
122	一、利他行为分类方法的缺陷
123	二、“动物个性” 研究方法的国内外研究进展
131	三、分析利他行为的“动物个性” 研究方法
138	第八章 利他和利己在随附性角度下的综合
138	一、雪堆博弈
140	二、群体选择与互惠、间接互惠
143	三、个体选择与群体选择之间的随附性
147	第九章 利他难题的新的整合视角
147	一、各种学科研究范式的不可通约性
152	二、利他行为的多学科综合研究
155	第十章 生命——文化视角下的利他主义进化模式
155	一、利他主义进化的“基因 - 谜米” 模式
163	二、利他主义进化的“基因 - 文化” 模式
169	第十一章 文化生命视角下利他难题新的表达
169	一、文化基因之间的相互作用
172	二、文化的利他行为
176	第十二章 拉卡托斯的文化“利他” 理论
176	一、拉卡托斯的文化进化论
184	二、文化的“利他” 行为
194	三、未来之路
198	参考文献



第一章

达尔文难题

一、问题的提出：达尔文难题

被称为“20 世纪的达尔文”的美国生物学家恩斯特·迈尔曾经这样评价达尔文：“伟大的思想家塑造了一个又一个历史时代的基本概念。路德和加尔文唤起了宗教改革，而洛克、莱布尼兹、伏尔泰和卢梭则推动了启蒙运动。当代思想极大程度上与查理·达尔文的影响有关。”^①

产生如此重大的影响，原因只有一个——达尔文的理论建立了某种范式。达尔文（Charles Robert Darwin, 1809—1882）在 1859 年出版的《物种起源》一书中，对于生命从低级到高级、从简单到复杂的进化，给予了说明。^② 达尔文明确指出，“一切生物都有高速率增加的倾向，因此不可避免地就出现了生存斗争”。“由于产生的个体比可能生存的多，在各种情况下一定要发生生存斗争，或者同种的这一个体同另一个体斗争，或者同异种的个体的斗争，或者同物理的生活条件斗争。”^③

这些文字说明了达尔文进化论研究纲领的“硬核”是自然选择学说。生物会过度繁殖，但是自然资源是非常有限的，生物个体的行为往往是抢夺满足自身的资源。为了在恶劣的环境中实现自身生殖率的最大化，个体不惜做

① Ernst Mayr. Darwin's Influence on Modern Thought. Scientific American, 2000, 283 (7): 78

② 达尔文. 物种起源. 周建人, 叶笃庄, 方宗熙译. 北京: 商务印书馆, 1995: 145

③ 达尔文. 物种起源. 周建人, 叶笃庄, 方宗熙译. 北京: 商务印书馆, 1995: 78

出伤害其他个体的行为，这就是生存竞争。在竞争中获胜的个体得以保存，失败的被淘汰。

对于这一理论，有充分的实验观察证据。自然界存在大量优胜劣汰的例子，例如，南极洲帝企鹅为了减少自己被海豹吃掉的危险，会互相推搡把其他个体推到海里以检查是否有海豹存在。黑头鸥以其他个体的幼鸥为食。雌螳螂吃掉与之交配的雄螳螂……大量事实说明了生存斗争的残酷性。

但是对于这一理论，也存在着很多可以证伪的实验证据。首先，动物界存在着大量的利他主义行为（altruistic behavior）。吸血蝙蝠吸到血液以后，遇到挨饿的蝙蝠，会补充血液给这些蝙蝠；在某些鸟类种群中，处在哺育期的个体总会得到其他个体的帮助，抵御天敌进攻，有些个体甚至会帮助哺育幼鸟；长尾黑颞猴在逃跑时发出信号，提醒天敌的到来，另外也把危险吸引到自己身边。社会性昆虫（蚂蚁、黄蜂、蜜蜂、白蚁等）群体中，不育的工蜂或工蚁帮助建造和保护蜂窝或蚁窝，觅食和抚育幼虫，自己却没有后代。其次，人类社会也有大量利他行为，比如施舍乞丐等慈善行为。人们经常为了他人而毫不犹豫地牺牲自己的利益。达尔文说：“那些准备献出自己生命的人，而不是背叛他的同志，就像许多野蛮人已经做的那样，常常不能留下遗传有他高贵本性的后代^①”。

那么，下一个问题就是如何解释范式存在的危机——自然界大量存在的利他行为。这也就是说，按照达尔文自然选择学说得出的“理论预测”是，如果每个个体都最大化自己的个体利益，利他行为就没有进化的可能性了。因为，利他行为在增加其他生物的适合度的同时，减少了自己的适合度。但是观察事实证伪了这一预测。这就是所谓的“达尔文难题”。

从基因角度定义的“达尔文难题”内容如下：只要假定利他性状是基因决定的原子性状，从个体选择的角度看，利他行为的进化就不符合适者生存的自然选择原理。因为利他基因的携带者在竞争中处于劣势，从而会使利他基因的扩散机会减小，直至完全绝迹。说一种行为是进化的，是说这种行为在种群中得以保存并且具有这种行为的个体在种群中的频率增加了^②。

① Charles Darwin. The Descent of Man and Selection in Relation to Sex. New York: Appleton, 1871: 163

② 董国安. 进化论的结构—生命演化研究的方法论基础. 北京: 人民出版社, 2011: 238

综上所述，达尔文学说对当世具有重要影响，原著中处处渗透着自然选择的思想，自然选择学说的核心内容是——生存竞争，优胜劣汰。有大量的观察证据证实这一观点，也存在大量的反证。根据这些反证的质疑就是我们所说的“达尔文难题”——利他行为与个体利益最大化的矛盾。从基因角度可以更详细地论述这一内容。

二、达尔文的解决方案：一种群体选择思想

那么，达尔文本人如何回应这一“达尔文难题”呢？

首先，他承认这是进化论范式下的危机。他说：“必须承认，有特别困难的事例来反对自然选择学说，其中最奇妙的一个就是同一群蚁中有两三种工蚁即不育雌蚁的明确等级。”^① 甚至认为，“这个难点，当初我认为是解释不通的，并且实际上对于我的全部学说是致命的。我所指的就是昆虫社会里的中性的（即不育的）雌虫，因为这些中性虫在身体构造上常与雄虫以及能育的雌虫有很大的差异，而且由于不育，它们不能繁殖它们的同类^②”。

其次，为了消除反常和危机，为了不改变自己核心理论，达尔文增加一个辅助假说。达尔文认为，在群居动物中，如果利他行为有利于群体利益，那么自然选择将会保留这种行为。这实际上是一种群体选择（group selection）思想，即认为自然选择可以在群体层面上起作用。

达尔文解释对象包括：（1）社会性昆虫。“对于社会性的昆虫，选择，为了达到有利的目的，不是作用于个体，而是作用于全族。因此，我们可以断言，与同群中某些成员的不育状态相关的结构或本能上的微小变异，被证明是有利的：结果能育的雄体和雌体得到了繁生，并把这种倾向——产生具有同样变异的不育的成员——传递给能育的后代^③”。他还认为经过这种选择过程的多次重复，直到在同一物种中不育的和能育的雌体之间产生巨大差异，就像我们在许多社会性昆虫里所见到的那样。达尔文相信，当他这样做时就基本上解决了社会性动物，尤其是社会性昆虫的利他与合作行为这一难点。

① 达尔文. 物种起源. 周建人, 叶笃庄, 方宗熙译. 北京: 商务印书馆, 1995: 527

② 达尔文. 物种起源. 周建人, 叶笃庄, 方宗熙译. 北京: 商务印书馆, 1995: 305-306

③ 达尔文. 物种起源. 周建人, 叶笃庄, 方宗熙译. 北京: 商务印书馆, 1995: 304-306

他认为：“只要记住选择作用可以应用于个体也可以应用于全族，而且可以由此得到所需要的结果，那么这个难点便会缩小，或者如我所相信的，便会消除。^①”（2）人类。对人类的自我牺牲精神，达尔文论辩说这种行为尽管对个体生物不利，但可能对生物群体有利：“包含有许多随时准备彼此互相帮助和为了共同的善牺牲自己的成员的部落，对大多数其他部落来说，可能是胜利者；而这也可能是自然选择”^②。

但是，笔者认为，其实这样的辅助性假说无法解决根本问题。这种群体选择的思想与达尔文以个体选择为单位的思想相矛盾。而且，如此简单的群体选择理论解释力实在有限，根本无法回答社会性昆虫中存在的复杂问题，更不用说具有自己独特的文明特征和文化特质的人类群体了。

综上所述，达尔文承认范式存在危机，增加了辅助性假说，即有利于群体利益的利他行为被保存。这样的解释普遍存在于达尔文有关社会性昆虫和人类的论述中，但是理论存在问题。

三、达尔文解决方案的继续：群体选择理论

此后，也有很多学者都赞同达尔文的群体选择思想，但是直到 19 世纪末和 20 世纪初，群体选择思想都未被广泛接受。比如现代新达尔文主义者费希尔（R. A. Fisher）、霍尔丹（J. B. S. Haldane）等都怀疑群体选择思想的重要性。但是也存在少数支持者，比如现代行为科学的创始人康罗·洛伦兹（Konrad Lorenz）通过研究指出，人类在继承动物抑制攻击、相互合作方面发扬光大。^③

1902 年，克鲁泡特金（Peter Kropotkin，1842—1921）研究了个体的合作与利他现象，指出合作才是有机体进化的自然法则。

作为达尔文的继承者，克鲁泡特金着重于研究群体内部的“互助”。他与达尔文的区别在于——不认为进化的控制因素是生存竞争（虽然没有对生物界的生存竞争进行完全的否认），而认为这一主导因素应该是互助，是生物有

① 达尔文. 物种起源. 周建人, 叶笃庄, 方宗熙译. 北京: 商务印书馆, 1995: 20

② Charles Darwin. The Descent of Man and Selection in Relation to Sex. New York: Appleton, 1871: 166

③ 康罗·洛伦兹. 攻击与人性. 王守珍译. 北京: 作家出版社, 1987: 67

机体进化的自然法则。

克鲁泡特金的观点是,“互助”有利于提升所在群体的竞争力。动物个体不能脱离群体而单独生存,群内无竞争而群间有竞争。群内互助性的强弱影响自然选择,在自然选择中,群内互助性强的群体取得优势,而群内互助性弱的群体处于劣势。作为生物的一个物种的人类,是群内互助性最强的群体。而随着互助和合作的增强,总有一天会消除竞争。他说:“不论是在动物界还是在人类中,竞争都不是规律。它在动物中只限于个别的时期才有,而自然选择也不需要它而另有更好的用武之地。以互助和互援的办法来消除竞争,便能创造更好的环境。”克鲁泡特金强调:“‘不要竞争!竞争永远是有害于物种的,你们可以找到许许多多避免竞争的办法!’这是自然的倾向,虽然不是永远为人们所充分认识,但它是永远存在的。”^①

为了论证这个观点,他举了很多昆虫、鸟类以及哺乳类动物的群居生活的例子来佐证。比如蚂蚁,彼此之间的完美合作,分工互助,使得小小的蚂蚁可以在自然界抵御天敌,而且顽强生存。蜜蜂的生存环境也很恶劣,单独的蜜蜂个体很容易被鸟类吃掉,但是蜜蜂非常团结,很少内斗,如果有蜜蜂带着花粉过来,或者迷了路,会收到帮助。鸟类和哺乳类动物中也可以常常看到这种联合与互助的现象。

以上现象产生的原因是,合群的行为具有进化优势。因为“合群生活使最弱的昆虫、最弱的鸟类和最弱的哺乳动物能抵抗最可怕的猛禽和猛兽,保护自己不受伤害。合群生活能使动物长寿;使动物消耗最少的精力来养育后代,并且在生殖力很低的情况下仍能保持它们的数目;它使合群动物能迁移到其他地方去寻找新居”。克鲁泡特金强调,“在任何环境中合群都最有利于生存竞争。那些自愿地或不自愿地放弃合群生活的动物,是注定要衰退的;而那些最懂得如何团结的动物……却仍能获得最大的生存和进一步进化的可能。最高级的脊椎动物,特别是人类,就是这个论断的最好证明”。因此,他得出结论说:“最适者是最合群的动物;而合群性看来既能直接保证物种的幸福,又能减少精力的浪费,间接促进智力的增长,于是成为进化的主要因素。”^②

① 克鲁泡特金.互助论:进化的一个要素.李平沅译.北京:商务印书馆,1997:76

② 克鲁泡特金.互助论:进化的一个要素.李平沅译.北京:商务印书馆,1997:62-63

这里可能存在两个原因致使当时的互助论并未得到广泛认可。第一，理论的内容过于简单，而且很多地方粗糙与含糊。第二，人们当时把互助误认为是一种简单的适应，并没有把它看作影响进化的主导因素。也正由于这两个原因，在克鲁泡特金之后的几十年中，虽然生物学家们的野外考察和实验室观察为个体间的合作和利他现象提供了大量例证，但是利他现象的理论研究没有得到应有的重视。

群体选择思想的转机发生在 20 世纪 50 年代。群体选择思想开始受到一些生物学家的重视。其中包括赖特（S·Wright）和埃默森（Emerson）。

“赖特认为群体选择可能是自然选择中一种重要的力量。赖特曾假设：群体适应可以增加种群的规模，并且增加迁移的速度。在种群之间的竞争中，这被假定为一个决定性的因素。”^①

生态学家和研究白蚁的专家埃默森是群体选择理论的重要支持者。“他认为：自然选择可以作用于群体层次，比如衰老，就是一种能为物种带来好处的现象，衰老的出现就是为了从群体中剔除老弱个体，以便为更强壮的年轻个体腾出位置从而有利于种群，并且还有助于缩短世代数，以便进化可以对不断改变着的环境做出迅速的反应。”^②在埃默森看来，“和生物个体一样，群体单位也会展现出类似分工、整合、发育、生殖、内部恒定、生态导向以及调适等作用，能展现出自我调节到最佳生存状态所需的能力。”^③

直到 20 世纪 60 年代，随着群体生物学和动物行为学的发展，研究者们开始热衷于研究动物的利他行为。1962 年，维恩·爱德华兹（V. C. Wynne-Edwards）出版了《与社会行为相关的动物离中趋势》（国内有的将其译为《与社会行为相关的动物扩散》）一书，阐释了动物的社会行为，并提出了群体选择理论（Theory of Group Selection）^④。该理论主张，遗传进化是在生物种群层次上实现的，当生物个体的利他行为有利于种群利益时，这种行为为特

① 李建会，项晓乐．超越自我利益：达尔文的“利他难题”及其解决．自然辩证法研究，2009（9）：2

② 克鲁泡特金．互助论：进化的一个要素．李平沅译．北京：商务印书馆，1997：76

③ 海伦娜·克罗宁．蚂蚁与孔雀——耀眼羽毛背后的性选择之争．杨玉龄译．上海：上海科学技术出版社，2001：416

④ Wynne-Edwards V. C. Animal Dispersion in Relation to Social Behavior. Edinburgh: Oliver and Boyd, 1962

征就可能随种群利益的最大化而得以保存和遗传。

此理论存在很多观察证据。个体经常会为了群体利益而牺牲自己，例如，某些鸟类发现天敌的时候，会发出警告声给同伴，然后致自己于不利之地。维恩·爱德华兹在群体选择基础上解释了合作与利他行为。

“爱德华兹的主要研究对象为红松鸡，这种鸟类的食物是石南属植物，它们把石南丛生的荒原，分成一块块的地盘，这些地盘显然能为其主人提供超过实际需要量的食物。每年，红松鸡种群的一小部分组成领地并繁殖，同时剩余的一部分被推入边缘地带而且常常死去。他把这一社会系统解释为阻止松鸡种群过度利用它的食物资源的适应。”^① 他在那本书中写道：“有必要假定社会组织才是进化的实体，它凭自身的能力，可以发生进步的进化，并变得更加完美”。他根据“群体调节”（population regulation）理论思考动物界的群体选择问题，并将原来解释人类种群动态的“扩散”（dispersion）概念用于研究动物行为^②。他对于限制种群大小从而避免群体饥饿的现象印象非常深刻。限制种群数量以保群体稳定的方法，是弱者所展示出来的、增加强者福利的利他行为之一。存在等级优势时，从属个体就待在一边，并抑制其繁殖活动，这样，就有利于在等级序列中的高位个体，它们的适合度可能会更高。打斗双方中攻击性不强的个体所展示的和解姿势也可以被认为是保存可以在较长时间打斗中的血液和能量的利他行为^③。“依据爱德华兹等人的观点，当一个群体达到最大限度的成员数目时，某些形式的利他行为能使其群体的生殖率降下来。这一原理就假定了两种情形：某个群体具有的基因能促使它们的繁殖甚至达到环境能支持的能力以上，这样的群体将使环境利用过度，破坏了食物资源，从而导致该群体本身的灭绝。如果一个群体所带有的基因能限制该群体的数目增长到环境允许的程度，则这个群体，因而也是它们所携带的基因，都能够在这一物种中延续下来。同理也可说明为何群体中会持

① 李建会，项晓乐。超越自我利益：达尔文的“利他难题”及其解决。自然辩证法研究，2009（9）：3

② Maynard J Smith. Group Selection//Clutton-Brock T H, Paul H Harvey. Readings in Sociobiology. San Francisco: W. H. Freeman, 1978: 20

③ 弗里德 G H, 里德莫诺斯 G J. 生物学. 田清涑, 殷莹, 马渊, 等译. 科学出版社, 2002: 295

有利他性的基因，因为具有利他性的群体比不具有利他性的群体更能存活下来。”^① 美国芝加哥大学生态学家阿利（W. C. Allee）和科特勒（M. J. Kottler）等人也持这种观点，并继续发展了这一理论。

我们在这里总结一下群体选择理论，以及群体选择理论对达尔文难题的解答。群体选择理论认为，一个群体由两个以上的子群体构成。在有些情况下，群体之间的繁殖率差别大于个体间的，就有群体选择发生。群体通过分裂并建立起新的群体来繁殖。一个个体在脱离自己原来的群体之后，可以在一个新的领地建立起一个新的领地。群体也可以灭亡或者说被淘汰。群体灭亡并不等同于个体灭亡。群体持续时间变长会促进个体进化。当然，群体选择论通常并不否认个体选择。

关于利他现象，群体选择论者的解释大概是：“有利他者存在的同类群（local deme）更容易延续并建立新群体，而自私的群体不容易保持和建立新群体并趋于绝灭。这样，从群体层次上看，就将导致利他者频率的增加。同时，群体内的个体选择又导致利他者频率的降低。两种方向不同的选择将在某一点上达到平衡。这就解释了利他与自私类型共存的多态现象。”^②

对于群体选择理论的反驳，主要来自于大卫·拉克（David Lack）、康福特（Comfort）、梅纳德·史密斯（J. Maynard Smith）、道金斯、威廉斯（G. C. Williams）等人。主要的诘难来自于两个方面：（1）群体的内部颠覆；（2）群体的稳定性。

生态学家大卫·拉克同时也是鸟类学家，他对于野生鸟类的研究结论是：任何一个物种，在任何一定的环境条件下，每窝肯定有最适度的孵卵数。

拉克与爱德华兹最大的不同在于——这个“最适合度”针对的对象是谁？个体还是群体？拉克认为是个体，而爱德华兹认为是群体。

“拉克却认为每一自私个体对每窝孵卵数的抉择以其能最大限度地抚养的数量为准。生物个体调节每窝的孵卵数，绝非出自利他性的动机。它们不会为了避免过多地消耗群体的资源而实行节制生育。动物的一些行为也许可以

① 李建会，项晓乐．超越自我利益：达尔文的“利他难题”及其解决：自然辩证法研究，2009（9）：3

② 董国安．进化论的结构——生命演化研究的方法论基础．北京：人民出版社，2011：239