

How do limbs, fins, and faces develop and evolve?

人类的面孔如何从鱼形祖先演化而来?

朱幼安^{1,2}, 朱敏^{1,3*}

1. 中国科学院脊椎动物演化与人类起源重点实验室, 北京 100044;

2. Department of Organismal Biology, Uppsala University, Uppsala SE-752 36, Sweden;

3. 中国科学院大学, 北京 100049

* 联系人, E-mail: zhumin@ivpp.ac.cn

2017-01-21 收稿, 2017-03-07 修回, 2017-03-07 接受, 2017-04-25 网络版发表

国家自然科学基金(41530102)和中国科学院前沿科学重点研究项目(QYZDJ-SSW-DQC002)资助

摘要 面孔, 即脊椎动物头部的正面, 对动物机体的运作和人类社会生活有重要意义, 面孔的演化长久以来吸引着学界和大众的兴趣, 是备受关注的经典科学问题. 最近数十年来, 演化基因组学、演化发育生物学和古生物学等领域的一系列进展, 使得学界对脊椎动物面孔基本构架和面部各器官的演化有了许多新的认识. 本文对脊椎动物从鱼到人的面孔演化进行了梳理, 重点介绍了近年来在头部和颌骨的起源与演化、耳鼻眼演化、牙齿演化以及人类面部特征形成等领域的一批新知. 回顾面孔演化历程, 人类面孔许多社会属性的生理基础都可以清楚地追溯到我们与其他脊椎动物的共同祖先中.

关键词 脊椎动物, 面孔, 颌, 起源, 演化

“让科学来盘问斯芬克斯吧, 科学会揭开她那人类面孔精妙的谜团, 她会吐露, 人面的全部俊美也不过肇始于简朴的开端, 是漫长连续演进的结果.”

——W·K·格里高利^[1]

面孔, 解剖学上指人和其他脊椎动物头部的正面. 面部集中了眼、耳、鼻、口等对感觉、呼吸、摄食、交流至关重要的器官^[1], 人类(*Homo sapiens*)在社会生活中依赖面部特征和表情进行身份识别、情感表达、交流沟通和配偶选择^[2,3], 人类的面孔寄寓了妍媸美丑、喜怒哀乐乃至人之所以为人的人格存在, 英文的“人格(person)”和“人们(people)”即源自古希腊文“面孔(πρόσωπον, 拉丁化为*prosopon*)”一词.

“生物学的一切必须考虑演化方有意义”^[4]. 人类对面孔和面孔演化的认识也经历了演变. 亚里士多德在论述动物身体结构时说, “面孔(πρόσωπον)”只能用于人类, 而不称于牛、鱼等其他动物^[5]. 达尔文则已经观察到, 人类引以为傲的面部表情在其他动物

中已经出现, 并以此作为人类和其他动物共祖的证据之一^[6]. 随着演化生物学的确立和发展, 人类的面孔与其他脊椎动物的面部拥有共同的起源已是无疑的事实^[1].

生物的宏观演化发生在过去, 无法直接观测. 探索生命演化过程的科学工具包括: 主要研究现生物种的比较解剖学, 演化基因组学和演化发育生物学, 以及研究物种在地质历史时期遗存物的古生物学. 近年来, 上述学科越来越注重领域间的交叉与整合, 从多角度综合地解读演化问题. 这些发展使得学界对脊椎动物面部演化有了更为深刻的了解, 开辟了许多新的研究方向. 2005年, *Science*将“翼、鳍与面孔如何发育、演化”列为125个前沿重大科学问题之一.

脊椎动物面部有时松散地定义为仅包括鼻孔周围以及上颌的边缘^[7]. 在许多脊椎动物中, 这涵盖了头部正面的很大部分. 然而, 人类的头面部短而扁平, 使得上述狭义的面部大大缩小. 以骨骼而论, 人

引用格式: 朱幼安, 朱敏. 人类的面孔如何从鱼形祖先演化而来? 科学通报, 2017, 62: 1559–1568

Zhu Y A, Zhu M. How did our face evolve from fish-like ancestors (in Chinese)? Chin Sci Bull, 2017, 62: 1559–1568, doi: 10.1360/N972017-00097

体解剖学术语中的面部骨骼在其他脊椎动物中不仅包括狭义的面部,还包括眶部、腭部和下颌的骨骼^[8].为了与人们通常对面部的认识契合,本文对面部演化的讨论范围也包括了这些部位的结构.此外,鼻、耳、口等器官的一些内部结构虽然不见于面部外表,但它们作为面部功能结构单元的组成部分,也在本文有所涉及.

1 脊椎动物面部构架及其早期演化

骨骼支撑、包含、界定了头面各部分的器官组织,古生物学提供的演化证据大部分限于骨骼.脊椎动物的头骨可分为3大部分:膜颅、脑颅和咽颅(图1(d), (h)).膜颅是覆盖在头骨正、上面的片状骨骼;脑颅直接容纳着脑及其附属构造,因而又称为神经颅;咽颅则包括鳃弓及与鳃弓有密切关系的原始颌和舌器等^[9,10].

膜颅属于膜质骨或外骨骼系统,而脑颅和咽颅则属于软骨成骨或内骨骼系统.在较原始的脊椎动物中,内外两大骨骼系统和头骨3大部分的区别很明显,但在陆地脊椎动物特别是哺乳类中,各骨骼的分属只有通过胚胎发生和演化同源比较才能区分^[11].

脊椎动物属于后口动物,后口在演化和胚胎发育上相当于原口动物的肛门,后口和两侧对称身体的出现是之后的脊椎动物在身体最前端演化出头和脸的基础.目前已知最早的后口动物冠状皱囊动物已经拥有两侧对称身体和鳃裂的雏形^[12].这之后的几次大的演化飞跃,如从无头到有头,从无颌到有颌继续搭建脊椎动物的头面部构架.这些飞跃出现在脊椎动物演化历史的早期,发育生物学在相关研究中扮演着重要角色^[13],若干化石证据成为发育生物学理论模型重要的佐证.

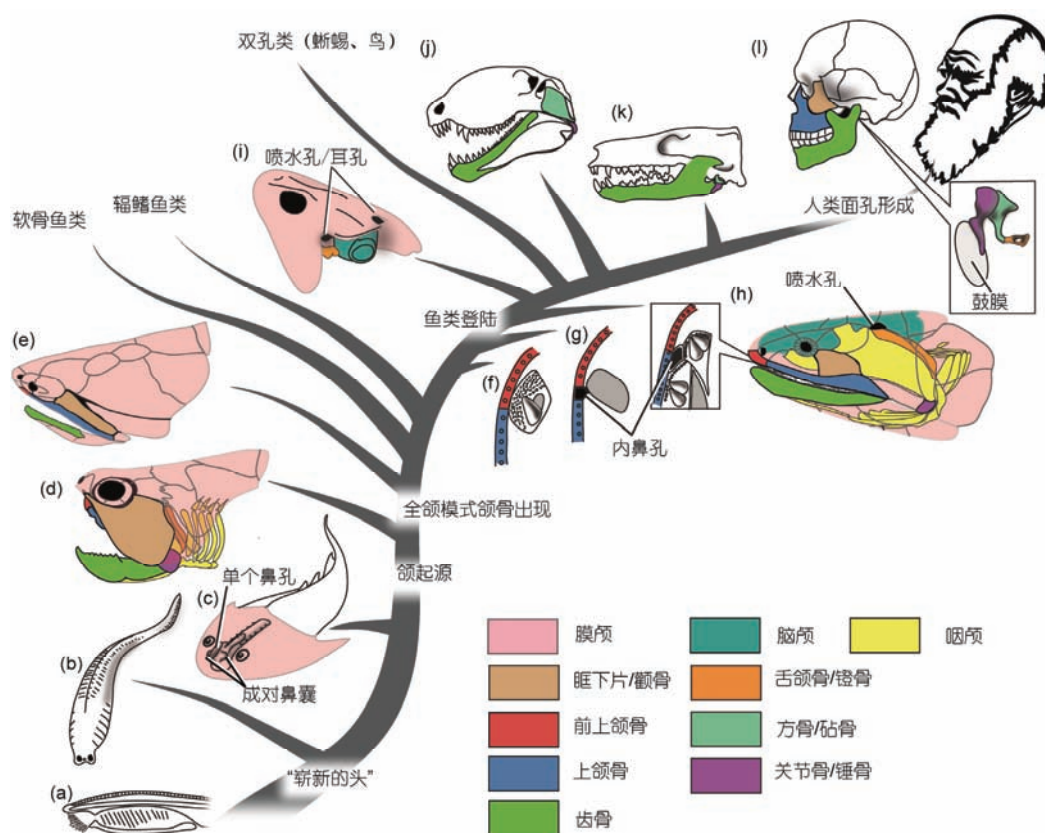


图1 脊椎动物面部的演化. (a) “无头”脊索动物文昌鱼; (b) 寒武纪原始脊椎动物海口鱼; (c) 无颌类曙鱼; (d) 盾皮鱼类粒骨鱼; (e) 全颌盾皮鱼类全颌鱼; (f) 早期肉鳍鱼类杨氏鱼; (g) 早期四足形类肉鳍鱼肯氏鱼; (h) 四足形类肉鳍鱼真掌鳍鱼; (i) 原始四足动物鱼石螈; (j) 原始合弓类异齿龙; (k) 原始哺乳动物燕兽; (l) 人类. 同源骨骼以相同色彩标示

Figure 1 The evolution of the vertebrate face. (a) “Acraniate” chordate *Branchiostoma*; (b) Cambrian vertebrate *Haikouichthys*; (c) jawless “ostracoderm” *Shuyu*; (d) placoderm *Coccosteus*; (e) maxillate placoderm *Entelognathus*; (f) early lobe-finned fish *Youngolepis*; (g) early tetrapodomorph *Kenichthys*; (h) tetrapodomorph *Eusthenopteron*; (i) early tetrapod *Ichthyostega*; (j) early synapsid *Dimetrodon*; (k) early mammal *Yanoconodon*; (l) human. Homologous bones are in the same color

文昌鱼等脊索动物的头部与躯干没有明显分化, 脊索一直延伸到头的最前端(图1(a)). 而脊椎动物有高度分化的头部, 形成脑和头骨, 被称为有头类. 在脊椎动物胚胎发育的早期, 外胚层的神经板沿胚胎纵轴下陷形成神经沟, 沟两侧的两条纵嵴, 即神经嵴细胞在之后的胚胎发育中不断迁移、变化, 形成许多重要的新结构. 神经沟进一步内卷形成神经管, 其前端膨大发育成脑, 脑的周围, 外胚层细胞分别聚集成一系列的基板(placodes), 发育成头面部许多重要的器官, 特别是鼻、眼、耳等感觉器官^[14]. 神经嵴细胞的迁移和基板等独特发育机制的出现, 大大增加了脊椎动物头部的演化潜力^[15~17].

头面部的演化飞跃使脊椎动物的摄食、呼吸、感觉官能比其他脊索动物大大提高, 从而得以开拓新的生态位, 这被称为“崭新的头”假说^[15,18]. 中国和加拿大寒武纪地层中特异保存的原始脊椎动物化石, 如昆明鱼、海口鱼、后斯普里格鱼等显示它们已经拥有明显分化的头部以及脊椎动物头面部的若干典型特征, 如眼睛、鼻囊、听囊和软骨头骨等(图1(b))^[19~21].

脊椎动物的头部在鳃弓和脑神经等处表现出类似躯干的脊椎和肌节那样的分节性. 过去曾经认为在胚胎发育阶段, 脊椎动物的头部可以追溯到一个分节的原型^[22,23], 这暗示着, 脊椎动物的头在演化中由无头祖先的前端体节凝聚组合而成. 不过, 这一假说目前受到很大挑战. 许多工作都显示, 在所有脊椎动物中, 发育机制维持着清晰的头-躯界线, 没有直接证据支持头部分节理想原型的存在, 头部的分节性可能是次生的^[24,25].

颌的出现是头面部的另一个演化飞跃. 颌的出现主要加强了有颌脊椎动物的摄食和呼吸能力, 使其得以演化出巨大的体型和极为丰富的多样性. 有颌类和无颌类头面部结构的不同不仅仅在于颌的有无, 两者在许多结构上都存在很大差异. 近十余年来, 颌由前部鳃弓直接演化而来的传统理论有了很大修正^[26~29]. 一些证据表明, 颌的前身构造迥异于其后的鳃弓, 颌弓与鳃弓的相似性可能是次生的, 颌的起源过程十分复杂^[29].

颌起源的异位理论^[26,28]认为, 口腔发育调控基因的异位表达, 诱导改变了神经嵴细胞的迁移与分布, 从而导致颌的出现. 该机制在无颌类中已经存在, 但由于无颌类头部中央鼻-垂体复合体的阻挡, 无法通过此机制形成颌. 在有颌类中, 鼻囊和鼻孔均

成对分裂, 并与垂体分开, 这就为颌的形成提供了条件. 化石无颌类曙鱼的头部结构为该理论提供了佐证^[27,28], 它的鼻囊已经开始成对分开, 并与脑垂体分离, 但仍只有一个位于头顶中线的鼻孔(图1(c)), 这保存了颌起源前的一个中间状态, 说明有颌类相对无颌类头面部结构的许多新特征是在颌的最终起源前逐步演化而来的.

随着颌的起源, 现代有颌类头面部的基本架构已经演化出来, 人类的许多面孔结构甚至可以追溯到最早的有颌脊椎动物——盾皮鱼类中. 如人类的颧骨与盾皮鱼类膜颅的眶下片是同源的^[30].

2 边缘颌骨的出现

原始颌仅包括上颌的腭方软骨和下颌的麦氏软骨, 它们形成一对软骨颌弓, 属于内骨骼系统的咽颅. 有颌类一出现, 原始颌周边来自膜颅的一系列膜质骨骼就开始加固并逐渐取代了原始颌的功能, 这使得颌能演化出极为多样的形态, 适应不同的摄食方式.

最原始的有颌脊椎动物类群是盾皮鱼类. 典型的盾皮鱼类颌骨构造比较简单, 原始颌仍然是颌的重要组成部分, 同时, 前上腭片、后上腭片和下腭片3对膜质骨来源的骨板加入上下颌, 执行咬合、撕裂等功能. 这些膜质骨板都位于口腔内侧^[31](图1(d)).

硬骨鱼类是包括人类在内脊椎动物演化的主线, 硬骨鱼类颌骨的构造要复杂得多^[9,10], 也有3对主要的膜质颌骨: 前上颌骨(在人类中仅存孑遗)、上颌骨和下颌的齿骨, 但都位于口的边缘. 在大部分硬骨鱼和许多四足动物中, 边缘颌骨内侧还有构成腭的一系列颌骨, 但经过长期演化在人类中已经消失或退入鼻咽腔内. 此外, 原始硬骨鱼类的下巴和喉咙腹面还覆盖着一系列片状骨骼.

硬骨鱼类这种较复杂的、由许多膜质骨片拼成的颌骨称为“全颌状态”, 全颌状态中的边缘颌骨成为脊椎动物面部的主要骨骼组成部分. 相对地, 盾皮鱼类的颌骨则称为“原颌状态”, 两种状态之间差别巨大, 且发育生物学证据也因缺少可供比较的现生物种而十分有限, 因此过去对它们的演化关系一直不太清楚. 最近, 在中国云南上志留统中发现了一批保存完好的志留纪有颌类化石^[32,33], 为研究边缘颌骨和硬骨鱼类的起源提供了难得的化石证据.

这些化石中包括了一些十分特别的盾皮鱼类,

它们拥有典型的盾皮鱼身体和硬骨鱼全颌状态的颌骨,是带羽恐龙那样的过渡化石^[34~36]。其中的全颌鱼已经演化出一套近乎完整的硬骨鱼模式全颌状态颌骨^[35](图1(e)),最近报道的麒麟鱼形态要更原始一些^[36],它有一副“不完全的全颌”,展现了向全颌状态演化的中间状态。麒麟鱼已经演化出与面部其他骨片相接的边缘膜质颌骨,但其形态比较原始,更类似盾皮鱼类的内侧颌部骨板。这一发现支持硬骨鱼类的边缘颌骨(上颌骨、前上颌骨和齿骨)系由盾皮鱼类的3对颌部骨板演化而来。这样,人类的颌骨就能和其他许多面部结构一起,一直追溯到我们古老的远祖——盾皮鱼类中。

3 面部器官的演化

颌出现之后,包括人类在内的大部分脊椎动物头面部基本框架已经形成。不过,随着脊椎动物各支系的适应性演化,特别是从水中到陆地生活的巨大环境变化,面部的眼、耳、鼻、口等器官继续产生一系列演变,人类的五官就是这些演变的产物。

3.1 鼻的演化

鼻子在鱼类中主要是一种嗅觉器官。大多数无颌类的鼻囊是单个的,与口腔和垂体相连,只有一个位于中线的开孔;而有颌类的鼻囊分裂为一对,各有鼻孔与外界相连,与垂体分开。鼻的这种演化可能与颌的起源密切相关^[27,28]。

有颌类的鼻孔往往被皮瓣(如软骨鱼类中)和膜质骨(如硬骨鱼类中)分隔为前后两对外鼻孔,以使水流单向流经鼻囊。四足动物只剩下一对外鼻孔,另有一对内鼻孔向内通往口腔,这样四足动物就能够将鼻子次生地改造为一种呼吸器官。与四足动物关系最近的化石肉鳍鱼类中已经存在内鼻孔(图1(h)),这说明内鼻孔的演化在水中就已经完成了。不仅如此,化石证据还难得地保存了内鼻孔演化的一个中间状态。

早泥盆世的肯氏鱼是在中国发现的早期四足形类肉鳍鱼,其后外鼻孔表现为一对位于口缘前上颌骨和上颌骨之间的缺刻(图1(g))。这正是后外鼻孔向内鼻孔演化的关键过渡状态,确证了内鼻孔与后外鼻孔同源^[37],说明在肉鳍鱼类的早期演化中,上颌骨和前上颌骨曾裂开然后又重新相接^[38]。发育生物学的研究表明,唇裂、腭裂等面部发育缺陷与胚

胎发育时期相关部位*Bmp*, *Shh+ptc*基因表达缺失有关。正是人类面部发育缺陷的基因基础,在我们的鱼形祖先中为后外鼻孔“漂移”进入口腔提供了通道^[38]。

羊膜类是完全适应陆地生活的脊椎动物。羊膜类延续至今的两大分支是合弓类(演化出哺乳类)和双孔类(包括大多数传统定义的爬行类,演化出鸟类)。在适应陆地生活的演化中,这两大分支平行地发展出许多相似的构造以增强各自五官的功能,如次生腭、鼻甲、耳蜗等。

大多数哺乳类以及原始的灵长类,如狐猴、猫、狗等的鼻端湿润、无毛,称为鼻镜(rhinarium)。而包括人类在内的较进步灵长类则具有干燥的鼻端,称为“干鼻”(haplorhine),以及与鼻端连续的上唇,即人中(philtrum)。这些变化可能与嗅觉在灵长类中的退化有关^[39,40]。现生的眼镜猴类也具有干鼻,是该类群与高等灵长类起源有密切关系的重要证据之一。

3.2 眼的演化

眼的演化是演化生物学的经典问题。相关研究主要集中在脊椎动物和其他各大动物门类眼的演化差异上,以及眼睛这样的精密构造如何通过渐进演化形成^[41]。眼的发育过程可以侧面反映脊椎动物眼的早期演化。

脊椎动物眼睛的基本构造被称为“相机式”,很早已确立,现生的七鳃鳗几乎已经具有脊椎动物眼睛的一切重要结构。在之后的演化中,脊椎动物眼睛的基本构造保持稳定,各类群之间仅在调焦手段、视杆细胞与视锥细胞的比例、视网膜供血系统、泪腺和眼睑等附属器官这些细节上演化出一些差异^[42]。

脊椎动物眼睛的绝大部分很难保存成化石,给追踪其演化带来一定困难。例外的是,组成眼球外壁的巩膜有时产生膜质骨成分的巩膜骨环。另外有些动物的眼球巩膜后壁包有软骨质的巩膜杯,此杯在某些盾皮鱼类中产生骨膜骨化,精细保存了眼球和附属血管、神经、肌肉的形状^[43]。动眼肌可在脑颅侧壁和骨化的巩膜软骨杯上留下肌痕,据此复原的盾皮鱼类动眼肌模式显示了介于无颌类和现生有颌类之间的状态^[44]。

3.3 耳的演化

在脊椎动物主要面部器官中,要数耳的演化改变最大,这与声波在固、液、气不同介质中传播方式

的巨大差异有关。

内耳是最原始、最基本的耳, 鱼类只有内耳。内耳是充满内淋巴液的一系列囊和管(膜迷路), 其形态可部分地反映在包围它的脑颅骨骼上(骨迷路)。内耳可能与侧线器官有共同起源, 二者在神经结构、感觉原理和发育过程上都有许多相似之处^[45], 并且与脊椎动物祖先体表的纤毛(见于现生脊索动物幼体阶段)有演化上的联系^[18,46]。鱼类感知水中振动主要靠侧线器官, 内耳则司平衡感觉, 但鲨鱼(属软骨鱼类板鳃类)和骨鳔类(属硬骨鱼类真骨类)的内耳均独立地演化出听觉能力^[47]。骨鳔类的前端椎骨变形为4对与鳔连接的韦氏小骨, 可将经鳔传导并放大的水中声音导入内耳形成听觉, 这称为韦伯氏器, 是与四足动物中耳的鼓膜和听小骨平行演化的结构。

耳在四足动物中发展出中耳、外耳等附属构造, 次生地成为主要的听觉器官。在鱼类中, 内耳通过内淋巴管开口于体外(如盾皮鱼类、软骨鱼类), 或完全封闭(如大多数硬骨鱼类)。随着鱼类向四足动物的演化, 出现了内耳到外界新的通路, 这就是中耳。中耳的开口系由鱼类的喷水孔演变而来。喷水孔是颌弓与舌弓之间相当于鳃裂的开孔, 在鱼类中主要是进水(如鳗鱼)或吸入空气的通道^[48](图1(h))。在一些肉鳍鱼类和早期四足动物中, 喷水孔是位于膜颅后部的一对缺刻^[49], 继而演变为耳孔(图1(i))。

声波在空气中的振动比水中微弱得多, 四足动物因此需要通过鼓膜和听小骨等中耳构造将声音放大并传导入内耳。胚胎发育证据显示, 四足动物的听小骨镮骨与舌颌骨同源。舌颌骨原本是舌弓的一部分, 在鱼类中, 舌颌骨一端控制鳃盖的活动, 或参与颌的悬挂, 一端则靠在脑颅包围着内耳的听囊侧壁上。在四足动物中, 舌颌骨一端与鳃盖脱离, 一端通过由脑颅的听区裂(otic fissure)演变来的前庭窗穿透脑颅进入内耳中, 成为镮骨。化石证据显示, 最早期的四足动物舌颌骨/镮骨十分粗壮, 声音传导功能可能较弱^[49,50](图1(i))。

哺乳类拥有脊椎动物中最为强大的听觉, 在其所在的合弓类支系演化中已经打下基础(图1(j))。合弓类的下颌和颌关节逐渐简化, 齿骨增大成为唯一的下颌骨并形成新的齿骨-鳞骨颌关节, 使得过去参与形成颌关节的一些骨骼, 如方骨和关节骨(它们分别是原始颌的腭方软骨和麦氏软骨的后端)解放出来, 形成新的、更灵敏的听小骨传导链(图1(k))。最近

研究显示, 哺乳类的中耳构造在许多靠近哺乳类的合弓类中多次独立地演化出来, 相似的基因组和发育机制基础上的异时发育, 可能是中耳这种复杂结构能够多次起源、趋同演化的原因^[51]。

除单孔类外, 多数哺乳类具有发达的外耳, 其耳孔下陷形成深的外耳道, 动耳肌控制着软骨支撑的耳廓(pinna), 像雷达天线一样迅速转向声音的来源, 耳廓内的褶皱和毛发进一步帮助捕捉声波。人类和进步的灵长类虽具有耳廓, 但其功能已经在相当程度上退化。有趣的是, 人类还保留着动耳肌, 但只有部分人可以主动控制; 另有少数人耳廓外缘长有一小的结节, 称“达尔文结节”, 是哺乳动物祖先尖形耳廓的痕迹。

3.4 牙齿的演化

牙齿是颌骨的重要补充, 是大多数脊椎动物的重要摄食构造。在人类中, 牙齿还与容貌、发声等密切相关。牙齿的演化一直是面孔演化研究中受到高度关注的一个方向, 涵盖了众多的科学问题^[52,53]。

目前针对牙齿的起源主要有内起源说(inside-out hypothesis)和外起源说(outside-in hypothesis)两种假说。鲨鱼的楯鳞(又称皮齿), 原始鱼类骨甲的小齿突等膜质骨结构单元在组织结构、发育过程和基因表达方面均与牙齿十分相似^[54], 牙齿和这些单元被统称为“齿元(odontode)”^[55~57]。分子生物学和发育生物学研究证明齿元各类型是同源的, 有共同的发育机制^[53,58,59], 但各类型之间如何演化, 目前尚无定论。外起源说认为牙齿是由类似于骨甲小齿突和皮齿的某种体表齿元演化而来^[9], 由间充质细胞与外胚层相互作用形成^[53,60,61]。与此相对, 内起源说则认为牙齿由类似无颌类花鳞鱼口咽小齿的内部齿元演化而来, 由间充质细胞与内胚层相互作用形成^[62]。过去十余年, 牙齿的内起源说与外起源说之间有过激烈的争论^[61,63,64], 此外还有折中的假说——内外共同起源说^[65]。

盾皮鱼类膜质颌骨上已经有与牙齿十分相似的齿突, 但这是否算是真正的牙齿, 学界还有激烈的争论^[66~68]。一般来说, 牙齿与其他齿元类型的主要区别在于牙齿通常由被称为牙板(dental lamina)的上皮褶皱层发育而来^[57]。牙板是牙齿能有规律地生长和替换的基础, 如在鲨鱼中, 从同一个牙板开始, 不同世代的牙齿像传送带一样先后生长出来, 构成一个齿

簇,早期硬骨鱼类下颌前端的齿旋也与此相似。人类的乳齿与恒齿也发育于一个牙板,构成一个齿簇的不同世代^[69]。不同之处在于,四足动物和人类通过牙根骨组织的重吸收使上一世代的牙齿原地松落,而鲨鱼则不断将老的牙齿推出口外脱落^[60]。重吸收的替换模式早在志留纪的原始硬骨鱼类中已经存在^[69]。

釉质覆盖牙的冠面,是脊椎动物身体最硬的组织。釉质是在牙齿起源之后才发生的,最早出现在原始硬骨鱼类的身体鳞片表面,可能起到防御作用。现生一些硬骨鱼类鳞片的硬鳞质与釉质同源。釉质从鳞片上次生地移动、整合入牙齿,这也反映了齿元各类型密切的演化关系^[70,71]。

大多数鱼类和爬行类牙齿形态单一,称为同型齿;哺乳类各牙齿的形态则分异度高^[72],形态稳定,化石保存较多,是分类、演化、古生态乃至地球化学研究的重要证据。人类的臼齿因没有咀嚼粗硬食物的需要而缩小,这可能在发育过程中受到级联抑制机制的调控^[73]。

4 人类面部特征的形成

现代人类面孔社会生活功能的生理基础之一是发达的表情肌。与表情肌同源的肌肉可以追溯到最早的脊椎动物中,由第7对脑神经(面神经)控制。在无颌类中,这些肌肉主要与泵水呼吸有关,随着颌的出现和脊椎动物的登陆,它们发展成为辅助颌与舌、咽动作的一组肌肉^[74,75]。只有在哺乳类特别是人类中,这组肌肉才转移、扩散到面部,并被用于表达和交流。所以,鱼、鸟和爬行类的脸在人看来往往显得冷酷而呆板,猫狗则有讨人欢心的模样。

表情肌直接附着于皮肤上,从而可以迅速改变面部的形态^[76,77]。表情肌特别集中在眼、外耳、触须和唇的周围,这些肌肉同时具有控制五官(眼开闭、嘴吮吸、耳转动)与表达情绪的功能^[76,78],两者有时是密切相关的。例如,人类认真倾听时收紧前额、抬

起眉毛,被认为与其他哺乳类用前额肌肉和相连的动耳肌使耳廓转向前部的动作有关,但在人类中,前额肌肉已经不再与动耳肌相连,甚至动耳肌都已失去作用,这一动作成为纯粹的表情^[75]。

除人类外的大多数哺乳类在口鼻周围长有具触觉感知功能的硬须。演化基因组研究表明,硬须在人类中的缺失与特定基因的表达缺失有关^[79]。现代人类的面孔大体是裸露的,可能与散热需要及伴随的发达汗腺有关,但有集中的毛发生长区域,如眉毛和胡须^[80],这些毛发集中区的功能主要是在面部辨识、两性区别等社会生活方面^[2,80,81]。

从解剖学角度看,现代人类与猿的面部区别已经很小,已经灭绝的一系列人科或人属成员展示了两者的过渡形态。有理论认为,人类扁平的面孔、扩大的脑颅等特征是猿的幼态持续^[82,83]。此外,人类许多面部形态的演化,如面部的宽窄、鼻子的大小等,既是审美、社群认同等社会生活中的重要元素^[84],也直接受到气候等环境因素的影响^[85]。

演化基因组学研究发现,与猿和其他脊椎动物相比,现代人类有更多的基因组用来调控面孔特征的细节差别,这使得现代人类个体之间的面部差异比其他动物更为繁杂多样^[86]。细化的面部差异帮助发展出复杂的身份识别以及社会关系,是现代人类文明建立的基础之一。

经过漫长的演化,五官俱全,血肉丰满,人们或崇敬、或鄙夷、或爱恋、或憎恨的面孔出现了。由于人的面部附加了繁多的社会心理意义^[87],我们容易忘记它依然是从面貌大不相同,并且在多数情况下无所谓美丑、喜怒和好恶的祖先演变而来,就其生物学基础而言,与鱼眼蛇睛、牛唇马嘴并没有本质的区别。人类的面孔和人类自身一样,只是生命演化历史的一小部分。这部历史如此宏大,以至于仅仅撷取其中的这一小段,人们就已惊叹于其精密、复杂和曲折,值得一代代学者的努力,持续发掘其中蕴含的丰富信息。

致谢 感谢高福主编的约稿,感谢编委和审稿人的宝贵意见。

参考文献

- 1 Gregory W K. Our Face from Fish to Man. New York: Hafner Publishing Company, 1929
- 2 Rhodes G. The evolutionary psychology of facial beauty. *Annu Rev Psychol*, 2006, 57: 199–226

-
- 3 Dutton D. The Art Instint: Beauty, Pleasure, and Human Evolution. Oxford: Oxford University Press, 2009
 - 4 Dobzhansky T. Nothing in biology makes sense except in the light of evolution. *Am Biol Teach*, 1973, 35: 125–129
 - 5 Thompson D. The History of Animals—Aristotle. London: John Bell, 1907
 - 6 Ekman P. Darwin and Facial Expression: A Century of Research in Review. Cambridge: Malor Books, 2006
 - 7 Kardong K V. Vertebrates: Comparative Anatomy, Function, Evolution. 6th ed. Dubuque: McGraw-Hill, 2012
 - 8 Fairgrieve S I, Oost T S. Human Skeletal Anatomy: Laboratory Manual and Workbook. Springfield: Charles C Thomas, 2001
 - 9 Romer A S, Parsons T S. The Vertebrate Body. 5th ed. Philadelphia: W. B. Saunders Company, 1977
 - 10 Zhu M, Qiu Z X. Introduction to Vertebrata. In: Zhu M, ed. Palaeovertebrata Sinica, Volume I, Fishes, Fascile 1, Agnathans. Beijing: Science Press, 2015. 1–80
 - 11 Hall B K. Bones and Cartilage: Developmental Skeletal Biology. Amsterdam: Elsevier, 2005
 - 12 Han J, Conway Morris S, Ou Q, et al. Meiofaunal deuterostomes from the basal Cambrian of Shaanxi (China). *Nature*, 2017, 542: 228–231
 - 13 Oisi Y, Ota K G, Kuraku S, et al. Craniofacial development of hagfishes and the evolution of vertebrates. *Nature*, 2013, 493: 175–180
 - 14 Schlosser G. Evolutionary origins of vertebrate placodes: Insights from developmental studies and from comparisons with other deuterostomes. *J Exp Zool*, 2005, 304B: 347–399
 - 15 Schlosser G. How old genes make a new head: Redeployment of *Six* and *Eya* genes during the evolution of vertebrate cranial placodes. *Integr Comp Biol*, 2007, 47: 343–359
 - 16 Manzanares M, Wada H, Itasaki N, et al. Conservation and elaboration of Hox gene regulation during evolution of the vertebrate head. *Nature*, 2000, 408: 854–857
 - 17 Shimeld S M, Holland P W H. Vertebrate innovations. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2000, 97: 4449–4452
 - 18 Gans C, Northcutt R G. Neural crest and the origin of the vertebrates: A new head. *Science*, 1983, 220: 268–274
 - 19 Shu D G, Luo H L, Conway Morris S, et al. Lower Cambrian vertebrates from South China. *Nature*, 1999, 402: 42–46
 - 20 Shu D G, Conway Morris S, Han J, et al. Head and backbone of the Early Cambrian vertebrate *Haikouichthys*. *Nature*, 2003, 421: 526–529
 - 21 Conway Morris S, Caron J B. A primitive fish from the Cambrian of North America. *Nature*, 2014, 512: 419–422
 - 22 Goodrich E S. Studies on the Structure and Development of Vertebrates. London: Macmillan, 1930
 - 23 De Beer G R. The Development of the Vertebrate Skull. Oxford: Oxford University Press, 1937
 - 24 Kuratani S. Is the vertebrate head segmented?—Evolutionary and developmental considerations. *Integr Comp Biol*, 2008, 48: 647–657
 - 25 Lours-Calet C, Alvares L E, El-Hanfy A S, et al. Evolutionarily conserved morphogenetic movements at the vertebrate head-trunk interface coordinate the transport and assembly of hypopharyngeal structures. *Dev Biol*, 2014, 390: 231–246
 - 26 Shigetani Y, Sugahara F, Kawakami Y, et al. Heterotopic shift of epithelial-mesenchymal interactions in vertebrate jaw evolution. *Science*, 2002, 296: 1316–1319
 - 27 Gai Z K, Donoghue P C J, Zhu M, et al. Fossil jawless fish from China foreshadows early jawed vertebrate anatomy. *Nature*, 2011, 476: 324–327
 - 28 Gai Z K, Zhu M. The origin of the vertebrate jaw: Intersection between developmental biology-based model and fossil evidence. *Chin Sci Bull*, 2012, 57: 3819–3828 [盖志琨, 朱敏. 颌的起源: 发育生物学假说与化石实证的交叉. *科学通报*, 2012, 57: 1937–1947]
 - 29 Miyashita T. Fishing for jaws in early vertebrate evolution: A new hypothesis of mandibular confinement. *Biol Rev*, 2016, 91: 611–657
 - 30 Gai Z K, Yu X B, Zhu M. The evolution of the zygomatic bone from Agnatha to Tetrapoda. *Anat Rec*, 2016, 300: 16–29
 - 31 Young G C. Placoderms (armored fish): Dominant vertebrates of the Devonian period. *Annu Rev Earth Planet Sci*, 2010, 38: 523–550
 - 32 Zhao W J, Zhu M. A review of Silurian fishes from Yunnan, China and related biostratigraphy. *Palaeoworld*, 2015, 24: 243–250
 - 33 Zhao W J, Zhu M. A review of the Silurian fishes from China, with comments on the correlation of fish-bearing strata. *Earth Sci Front*, 2014, 21: 185–202
 - 34 Zhu M, Zhao W J, Jia L T, et al. The oldest articulated osteichthyan reveals mosaic gnathostome characters. *Nature*, 2009, 458: 469–474
 - 35 Zhu M, Yu X B, Ahlberg P E, et al. A Silurian placoderm with osteichthyan-like marginal jaw bones. *Nature*, 2013, 502: 188–193
 - 36 Zhu M, Ahlberg P E, Pan Z H, et al. A Silurian maxillate placoderm illuminates jaw evolution. *Science*, 2016, 354: 334–336
 - 37 Janvier P. Wandering nostrils. *Nature*, 2004, 432: 23–24
 - 38 Zhu M, Ahlberg P E. The origin of the internal nostril of tetrapods. *Nature*, 2004, 432: 94–97
 - 39 Smith T D, Rossie J B, Bhatnagar K P. Evolution of the nose and nasal skeleton in primates. *Evol Anthropol*, 2007, 16: 132–146
 - 40 Fleagle J G. Primate Adaptation and Evolution. Amsterdam: Elsevier, 2013
 - 41 Lamb T D, Collin S P, Pugh E N Jr. Evolution of the vertebrate eye: Opsins, photoreceptors, retina and eye cup. *Nat Rev Neurosci*, 2007, 8: 960–976
 - 42 Schwab I R. Evolution's Witness: How Eyes Evolved. Oxford: Oxford University Press, 2012

- 43 Burrow C J, Jones A S, Young G C. X-ray microtomography of 410 million-year-old optic capsules from placoderm fishes. *Micron*, 2005, 36: 551–557
- 44 Young G C. Early evolution of the vertebrate eye—Fossil evidence. *Evol: Educ Outr*, 2008, 1: 427–438
- 45 Popper A N, Platt C, Edds P L. Evolution of the vertebrate inner ear: An overview of ideas. In: Webster D B, Fay R R, Popper A N, eds. *The Evolutionary Biology of Hearing*. New York: Springer-Verlag, 1992. 49–57
- 46 Lowenstein O. Lateral line detectors. In: Cahn P, ed. *Lateral Line Detectors*. Bloomington: Indiana University Press, 1967. 3–12
- 47 Maisey J G, Lane J A. Labyrinth morphology and the evolution of low-frequency phonoreception in elasmobranchs. *C R Palevol*, 2010, 9: 289–309
- 48 Graham J B, Wegner N C, Miller L A, et al. Spiracular air breathing in polypterid fishes and its implications for aerial respiration in stem tetrapods. *Nat Commun*, 2014, 5: 3022
- 49 Brazeau M D, Ahlberg P E. Tetrapod-like middle ear architecture in a Devonian fish. *Nature*, 2006, 439: 318–321
- 50 Clack J A. *Gaining Ground—The Origin and Evolution of Tetrapods*. 2nd ed. Bloomington: Indiana University Press, 2012
- 51 Luo Z X. Developmental patterns in Mesozoic evolution of mammal ears. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 2011, 42: 355–380
- 52 Teaford M F, Smith M M, Ferguson M W J. *Development, Function and Evolution of Teeth*. Cambridge: Cambridge University Press, 2000
- 53 Smith M M, Johanson Z. Origin of the vertebrate dentition: Teeth transform jaws into a biting force. In: Dial K P, Shubin N H, Brainerd E L, eds. *Great Transformations in Vertebrate Evolution*. Chicago: The University of Chicago Press, 2015. 1–29
- 54 Goodrich E S. On the scales of fish, living and extinct, and their importance in classification. *J Zool*, 1907, 12: 751–773
- 55 Ørving T. Phylogeny of tooth tissues: Evolution of some calcified tissues in early vertebrates. In: Miles A E W, ed. *Structural and Chemical Organization of Teeth*. New York: Academic Press, 1967. 45–110
- 56 Schaeffer B. The dermal skeleton in fishes. In: Andrews S M, Miles R S, Walker A D, eds. *Problems in Vertebrate Evolution*. London: Academic Press, 1977. 25–52
- 57 Reif W E. Evolution of dermal skeleton and dentition in vertebrates: The odontode regulation theory. *Evol Biol*, 1982, 15: 287–368
- 58 Fraser G J, Graham A, Smith M M. Developmental and evolutionary origins of the vertebrate dentition: Molecular controls for spatio-temporal organisation of tooth sites in osteichthyans. *J Exp Zool*, 2006, 306B: 183–203
- 59 Debiais-Thibaud M, Oulion S, Bourrat F, et al. The homology of odontodes in gnathostomes: Insights from *Dlx* gene expression in the dogfish, *Scyliorhinus canicula*. *BMC Evol Biol*, 2011, 11: 307–1–307–14
- 60 Huyseune A, Sire J Y, Witten P E. Evolutionary and developmental origins of the vertebrate dentition. *J Anat*, 2009, 214: 465–476
- 61 Blais S A, MacKenzie L A, Wilson M V H. Tooth-like scales in Early Devonian eugnathostomes and the ‘outside-in’ hypothesis for the origins of teeth in vertebrates. *J Vertebr Paleontol*, 2011, 31: 1189–1199
- 62 Van der Bruggen W, Janvier P. Denticles in thelodonts. *Nature*, 1993, 364: 107
- 63 Rücklin M, Giles S, Janvier P, et al. Teeth before jaws? Comparative analysis of the structure and development of the external and internal scales in the extinct jawless vertebrate *Loganellia scotica*. *Evol Dev*, 2011, 13: 523–532
- 64 Huyseune A, Sire J Y, Witten P E. A revised hypothesis on the evolutionary origin of the vertebrate dentition. *J Appl Ichthyol*, 2010, 26: 152–155
- 65 Fraser G J, Cerny R, Soukup V, et al. The odontode explosion: The origin of tooth-like structures in vertebrates. *BioEssays*, 2010, 32: 808–817
- 66 Smith M M, Johanson Z. Separate evolutionary origins of teeth from evidence in fossil jawed vertebrates. *Science*, 2003, 299: 1235–1236
- 67 Young G C. Did placoderm fish have teeth? *J Vertebr Paleontol*, 2003, 23: 987–990
- 68 Rücklin M, Giles S, Janvier P, et al. Development of teeth and jaws in the earliest jawed vertebrates. *Nature*, 2012, 491: 748–751
- 69 Chen D L, Blom H, Sanchez S, et al. The stem osteichthyan *Andreolepis* and the origin of tooth replacement. *Nature*, 2016, 539: 237–241
- 70 Qu Q M, Haitina T, Zhu M, et al. New genomic and fossil data illuminate the origin of enamel. *Nature*, 2015, 526: 108–111
- 71 Qu Q M, Sanchez S, Zhu M, et al. The origin of novel features by changes in developmental mechanisms: ontogeny and three-dimensional microanatomy of polyodontode scales of two early osteichthyans. *Biol Rev*, 2016, 92: 1189–1212
- 72 Harjunmaa E, Seidel K, Hakkinen T, et al. Replaying evolutionary transitions from the dental fossil record. *Nature*, 2014, 512: 44–48
- 73 Evans A R, Daly E S, Catlett K K, et al. A simple rule governs the evolution and development of hominin tooth size. *Nature*, 2016, 530: 477–480
- 74 Ziermann J M, Miyashita T, Diogo R. Cephalic muscles of Cyclostomes (hagfishes and lampreys) and Chondrichthyes (sharks, rays and holocephalans): Comparative anatomy and early evolution of the vertebrate head muscles. *Zool J Linn Soc*, 2014, 172: 771–802
- 75 Noden D M, Francis-West P. The differentiation and morphogenesis of craniofacial muscles. *Dev Dyn*, 2006, 235: 1194–1218
- 76 Burrows A M. The facial expression musculature in primates and its evolutionary significance. *BioEssays*, 2008, 30: 212–225

-
- 77 Huber E. *Evolution of Facial Musculature and Facial Expression*. Oxford: Johns Hopkins Press, 1931
- 78 Diogo R, Wood B A, Aziz M A, et al. On the origin, homologies and evolution of primate facial muscles, with a particular focus on hominoids and a suggested unifying nomenclature for the facial muscles of the Mammalia. *J Anat*, 2009, 215: 300–319
- 79 McLean C Y, Reno P L, Pollen A A, et al. Human-specific loss of regulatory DNA and the evolution of human-specific traits. *Nature*, 2011, 471: 216–219
- 80 Sadr J, Jarudi I, Sinha P. The role of eyebrows in face recognition. *Perception*, 2003, 32: 285–293
- 81 Muscarella F, Cunningham M R. The evolutionary significance and social perception of male pattern baldness and facial hair. *Ethol Sociobiol*, 1996, 17: 99–117
- 82 Jones D, Brace C L, Jankowiak W, et al. Sexual selection, physical attractiveness, and facial neoteny: Cross-cultural evidence and implications. *Curr Anthropol*, 1995, 36: 723–748
- 83 Gould S J. A biological homage to Mickey Mouse. *Ecotone*, 2008, 4: 333–340
- 84 Barber N. The evolutionary psychology of physical attractiveness: Sexual selection and human morphology. *Ethol Sociobiol*, 1995, 16: 395–424
- 85 Harvati K, Weaver T D. Human cranial anatomy and the differential preservation of population history and climate signatures. *Anat Rec*, 2006, 288A: 1225–1233
- 86 Sheehan M J, Nachman M W. Morphological and population genomic evidence that human faces have evolved to signal individual identity. *Nat Commun*, 2014, 5: 4800
- 87 Bond M H. *Beyond the Chinese Face: Insights from Psychology*. Oxford: Oxford University Press, 1991



朱敏

中国科学院古脊椎动物与古人类研究所研究员。主要从事古鱼类学及相关地层学、古生物地理学研究，为解决古生物学与演化生物学领域一些长期争论不休的科学问题提出了有影响力的新假说并提供关键实证。国家杰出青年科学基金获得者，科技部重点领域创新团队负责人，国家“万人计划”领军人才，瑞典皇家科学院第三期阿特迪讲座主讲嘉宾。曾获中国青年科技奖、中国青年科学家奖、国家自然科学基金二等奖和何梁何利科技进步奖等。

Summary for “人类的面孔如何从鱼形祖先演化而来?”

How did our face evolve from fish-like ancestors?

ZHU YouAn^{1,2} & ZHU Min^{1,3*}

¹Key Laboratory of Vertebrate Evolution and Human Origins of Chinese Academy of Sciences, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044, China;

²Department of Organismal Biology, Uppsala University, Uppsala SE-752 36, Sweden;

³University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

* Corresponding author, E-mail: zhumin@ivpp.ac.cn

Face, the frontal portion of the head of vertebrates, plays a crucial role in the physical and social life in human and other animals. The face of human is thought to represent one's identity and personality. Indeed, the word “person” or “people” in modern English is the etymological descendant of the ancient Greek word “πρόσωπον” or *prosopon*. It was only later realized that similar facial features shared by human and other vertebrates have common origins. Since then, the evolution of face has long been the spotlight issue in evolutionary biology. A series of important advances in evolutionary genomics, evolutionary developmental biology and paleontology has renewed our understanding of the vertebrate face evolution from fish to human. In this paper we briefly reviewed some of these advances following the steps of the vertebrate facial evolution from the architecture of craniates, “a new head”, to the emergence of the expressive mask in human. The “new head”, with supporting skull and novel sensory organs, vastly improved the sensory and overall evolutionary potentials of vertebrates. The developmental foundation of this innovation is the migration of neural crest cells and the formation of placodes. The origin of jaw is another key innovation in the rise of modern jawed vertebrate face. The traditional hypothesis that takes the jaw as the derivative of the anterior gill arch is under challenge. The intersection of developmental biology and paleontological evidences contributes to a well-supported new model, in which the disassociation of the naso-hypophyseal complex is a prerequisite for the origin of the jaw. The similarity between jaws and gill arches might be secondary. The recent discovery of Silurian maxillate placoderms illuminates the origin of marginal dermal jaw bones that leads to the primary functional jaw bones in most modern vertebrates including ourselves. We now have a clear picture of how facial organs such as noses, eyes, ears and teeth adapt to great transitions in vertebrate evolution such as that from water to land. The nose, originally an olfactory organ, secondarily adapts to become a part of the respiration system in the rise of terrestrial vertebrates. Early Devonian tetrapodomorph fish *Kenichthys* shows a rare transitional condition in the evolution of the nose, in which the premaxilla and maxilla split to display a notch, representing the posterior external nostril before it moved into the oral cavity to become the choana. The ear, after various innovative transformations, especially the incorporation of the novel middle ear and pinna, is modified to become an exquisite sound detection apparatus from its original function of balance. In contrast, the design of the camera-type eyes in all vertebrates is hardly changed since its initial emergence, with minor changes in its auxiliary organs. Competing hypotheses are forwarded to explain the origin and evolution of tooth and dentition. The enamel, the hardest tissue in vertebrate body first emerged on the surface of dermal scales in early bony fishes as a protection, and only covered the teeth secondarily. The pharyngeal muscles, which first evolved for feeding and respiration, immigrate to the frontal region of face in mammals to become mimetic muscles that control the facial gestures. All these shifts in the structures and functions of vertebrate faces finally result in the advent of facial features in modern *Homo sapiens*. In light of the facial evolution in our mammalian close relatives, the polishing of our hominine mask with personality has dual evolutionary controlling factors, physical and social. In addition, the foundation of the dominant importance of face in human social life lies in the modification of the facial traits in the common ancestors of human and other animals over deep time.

vertebrate, face, jaw, origin, evolution

doi: 10.1360/N972017-00097