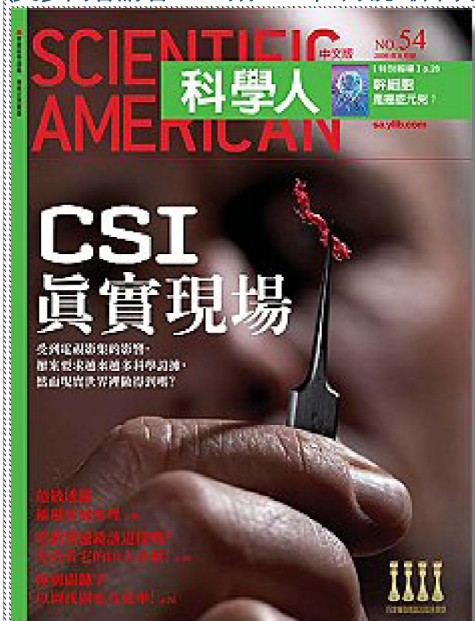


科學人

察顏觀色 鳥類更勝一籌

我們一直認為，人類站在演化頂峰，視覺系統理當勝過其他動物，但事實卻告訴我們，鳥類察顏觀色的能力遠勝過人類。

文/葛史密 (Timothy H. Goldsmith) 翻譯/黃榮棋
(更多內容請看No.54期2006年8月號《科學人》雜誌)



我們常以為人類的視覺系統是演化的極致：這套視覺系統讓我們有立體視覺、可以辨識遠距離的物體、四處遊走無礙。我們善於辨識他人，也能單從臉部表情解讀出對方的情緒。

事實上，我們仰賴視覺之深，讓我們難以想像其他生物擁有的不同感官世界，譬如夜晚出獵的蝙蝠，得倚靠傾聽自己所發出高頻波的回音，才能尋找到小昆蟲。

無疑的，我們對色覺 (color vision) 的認識，主要來自人類所能看見的東西。舉例來說，研究人員可以讓合作的受測者進行實驗，而輕易得知不同顏色的混合色看起來會不會一樣。

雖然，科學家在記錄其他各種不同物種的神經元活動上，已經得到支持證據，但一直到1970年代初期才明白，許多脊椎動物（主要是非哺乳動物）可以看到人類看不到的光譜範圍：近紫外光 (near ultraviolet)。

紫外光視覺的發現源自昆蟲研究，而且是出自一位傑出的英國人拉巴克爵士 (Sir John Lubbock, Lord Avebury) 的好奇心。拉巴克是達爾文的朋友兼鄰居，也是國會議員、銀行家、考古學家與博物學家。

《科學人》雜誌封面

1882年之前，有一次他發現到，在紫外光的照射下，螞蟻會將蛹搬運到黑暗之處或波長較長的光照之處。之後，從1900年代中期開始，奧地利博物學家弗里希 (Karl von Frisch) 及其學生（以及學生的學生）陸續發現，蜜蜂與螞蟻不僅可以辨識紫外光，還會將天然光線中的紫外光當做天體羅盤的一部份。



(圖/《科學人》提供)

許多昆蟲可以看到紫外光的這項發現，曾讓人們誤以為，這部份的光譜替昆蟲開了一條感官密道，而這是牠們的掠食者（鳥類）所看不到的。不過，事實卻非如此。過往35年的研究指出，鳥類、蜥蜴、龜以及許多魚類的視網膜，都含有紫外光受器。

那為什麼哺乳動物會這麼不同呢？什麼因素讓哺乳動物的色覺能力變差了？尋找答案的過程讓人發現了一個迷人的演化故事，同時也讓人對鳥類豐富非凡的視覺世界，有了全新的見解。

色覺的演化

想了解這些發現，我們最好先對生物的色覺有些基本認識。首先，我們必須摒除一個常見的誤解。沒錯，正如許多小孩從學校學到的，物體吸收了光線的某些波長，然後反射其餘的波長，而我們所看到的物體顏色，則與它反射出來的波長有關。只不過，顏色並不是光的性質，也不是將光反射回來的物體的性質。顏色，其實是腦子產生出來的感覺。

脊椎動物的色覺始於視網膜裡的錐細胞，再透過神經細胞將視覺訊號傳輸到大腦。每個錐細胞都含有一種視色素，由不同型的視蛋白 (opsin) 與一個稱為視黃醛 (retinal, 非常類似維生素A) 的小分子相連而成。

視色素一旦吸收了光線（更精確的說法是吸收了稱為光子的特定能量單元），新增加的能量就會改變視黃醛的形狀，因而引發一連串的分​​子事件，造成錐細胞的興奮。錐細胞興奮之後會活化視網膜的神經元，其中有一組神經元會引發視神經產生神經衝動，將相關的光訊息傳給大腦。

光越強，視色素吸收到的光子數目就越多，每個錐細胞的興奮程度也越大，所感受到的光也就越亮。但個別錐細胞能傳送的訊息相當有限：錐細胞本身並無法告知大腦讓它興奮的波長有多長。這是因為錐細胞對不同波長的吸收能力不同，而且，每個視色素的差異在於其吸收光譜，也就是對不同波長的吸收率差異。

同一個視色素可能對兩種不同波長的吸收能力一樣好，但即使這兩種波長的光子能量不同，錐細胞也無法將之區分開來，因為這兩種光都會改變視黃醛的形狀，因而引發同樣的分​​子事件，造成錐細胞的興奮。錐細胞唯一能做的事，就是細數吸收到的光子數目，它是無法分辨兩種不同波長的。因此，強度強但不易被吸收的波長，與強度弱但容易被吸收的波長，可能會在錐細胞造成同樣的興奮程度。

因此，我們要下的重要結論是：大腦要能看到顏色，就必須比較來自兩種或兩種以上、含有不同視色素的錐細胞的反應。含有兩種以上不同錐細胞的視網膜，辨色能力會比較強。

可用以辨別不同錐細胞的視蛋白，讓我們找到了研究色覺演化的方法。透過比對視蛋白基因的核酸鹼基（或稱DNA字母）序列，研究人員就能找出不同錐細胞視蛋白以及不同物種間視蛋白的演化關係。

研究出來的演化樹顯示，視蛋白是種古老的蛋白質，早在現今居住地球上的優勢動物類群出現之前就已經存在了。

我們可以追溯出脊椎動物四種錐細胞視色素的演化路徑，名稱分別反應出它們最敏感的光譜波段：長波長、中波長、短波長與紫外光。所有主要脊椎動物類群的視網膜中，都同時含有桿細胞與錐細胞。桿細胞負責弱光下的視覺，它含有視紫質（rhodopsin）這種視色素。就構造與吸收光譜特性而言，視紫質與中波長錐色素最為相似；幾億年前，視紫質從這些中波長錐色素演化了出來。

鳥類有四種光譜特性不同的錐色素，分別來自這四條演化路徑。但哺乳動物通常只有兩種錐色素，一種對紫光最敏感，另一種則對長波長的光敏感。哺乳動物錐色素減少的原因，可能是哺乳動物剛在2億4500~6500萬年前的中生代演化出來時，體型小、潛匿且夜行。善用夜晚的演化結果是，哺乳動物的眼睛越來越依賴光敏感性高的桿細胞，而變得不依靠色覺過活。

於是哺乳動物喪失了祖先曾經擁有四種錐色素中的兩種，而這些錐色素則仍保存在多數的爬行類與鳥類身上。

6500萬年前，恐龍滅絕，讓哺乳動物有了特化的新機會，於是哺乳動物開始多樣起來。有一群動物（包括了人類與其他現存舊世界的靈長類祖先）變成了晝行性動物，散佈到森林裡頭，並將果實納為重要的食物。花果顏色通常會與周遭樹葉產生對比，但哺乳動物只有一種對長波長敏感的錐色素，勢必無法看出綠色、黃色與紅色光譜波段中的對比。還好演化工具箱裡有一個方法，可以解決這些靈長類的問題。

卵子與精子形成的過程中，偶爾會在細胞分裂時出現部份染色體互換不對等的狀況，使得某個配子的染色體多出一個或數個基因。如果後代持續保有這些重複的基因，天擇就有可能將其中有用的突變保留下來。

正如美國史丹佛大學的納森（Jeremy Nathans）與哈葛尼斯（David Hogness）所指出的，我們祖先舊世界靈長類的視覺系統，在過去4000萬年就發生過這種事情。生殖細胞的DNA不對等互換，以及長波長色素重複基因的後續突變，創造出了第二種對長波長敏感的色素，只不過最敏感的波長已經變了。因此，這支靈長類族系就與其他哺乳動物不同，擁有三種（而非兩種）錐色素以及三色色覺（trichromatic color vision）。

這套系統雖然有了改善，卻沒有提供我們最佳的顏色視覺。我們的色覺依舊是演化改造工程的结果，比起鳥類與許多爬行類及魚類的四色視覺系統，我們還是少了一個色素。而我們的遺傳背景，也讓我們在另一方面吃了虧。

我們對長波長敏感的兩個色素基因都位在X染色體上，因為男性只有一個X染色體，一旦其中一個色素基因發生突變，受害男性分辨紅色與綠色的能力就會下降。女性則比較不常出現這類色盲，因為如果其中一條X染色體的色素基因出現問題，她們還可以利用另一條X染色體的**健康**基因製造出色素。

哺乳動物演化初期所喪失的視網膜組成，並不只是錐色素而已。鳥類與爬行類的錐細胞都含有**彩色**油滴，而哺乳動物的錐細胞卻不再含有這些油滴。

光必須先穿過這些含有大量類胡蘿蔔素（carotenoid）的油滴，才能到達錐色素所在、錐細胞外節（outer segment）裡的疊膜。因此油滴的功能就像個過濾器，濾掉短波長，讓視色素的吸收頻譜變窄，減少了不同色素間吸收光譜的重疊部份。就理論而言，這會增加鳥類可以分辨的顏色數目。

測試鳥類的色覺

鳥類擁有四種含不同視色素的錐細胞，當然就暗示著鳥類有色覺。但要證明鳥類有色覺，則需要行為實驗來證明，鳥類有辦法分辨不同顏色的物體。這些實驗還必須要排除鳥類可能會用到的其他線索，像是亮度。研究人員雖曾對鳥類做過這類實驗，但在過去二、三十年，他們只檢視了紫外光錐細胞所扮演的角色。我先前的學生巴特勒（Byron K. Butler）與我決定利用配色技術，來探討這四種錐細胞對視覺的作用。

想知道什麼是配色，就先來看看我們自己的色覺。黃光可以同時刺激人類的兩種長波長錐細胞。我們也可以將紅光與綠光以不同比率加以混合，使其對這兩種錐細胞造成的興奮程度與黃光所造成的一模一樣，如此一來，人類受測者就無法分辨出是純黃光還是紅綠的混合光。

換言之，兩種物理特性不同的光可以得到相同的顏色；這提醒我們：色覺是腦子的產物，而腦子之所以能夠分辨光譜波段中的不同顏色，則是因為比較了這兩種長波長錐細胞的輸出結果。

知道了四種錐細胞與油滴的物理性質之後，巴特勒與我就可以計算出來，如果要使鳥類將紅綠混合光看成是特定波長的黃光時，其間的混合比率該是多少。因為人類與鳥類的視色素不完全一樣，鳥類所看到的紅綠混合光比率，應該不同於人類對同一黃光的紅綠配色比率。

假設鳥類對光的反應一如我們所預期，那麼就可以證實我們對視色素與油滴的測量結果是對的，也就可以讓我們繼續探討，對紫外光敏感的錐細胞是否會參與以及如何參與色覺過程。

我們的實驗對象是一種稱為虎皮鸚鵡（*Melopsittacus undulatus*）的澳洲小型長尾鸚鵡。我們讓鸚鵡學會將食物報償與黃光連結在一起。停在棲木上頭的長尾鸚鵡，可以看到約90公分外的兩個光源，其中一個是用來訓練鸚鵡的黃光，另一個則是各種紅綠比率的混合光。測試時，鸚鵡會飛到預期有食物報償的光源處。

如果鸚鵡飛到黃光處，小小的種子送料斗會暫時打開，鸚鵡就可以吃到種子。如果鸚鵡飛到不是黃光的地方，就吃不到食物。我們以不規則的方式改變紅綠光混合比率，同時也會改變這兩個光源的位置，以避免鸚鵡將食物與左右邊連結在一起；也會改變訓練光的強度，以免鸚鵡將亮度當做食物的線索。

在某些紅綠光的混合比率下，鸚鵡會毫不猶豫就選擇了黃色訓練光，並獲得食物報償；但是當混合比率大約是90%紅光與10%綠光時（這也是我們計算得出會與黃色訓練光同色的比率），鸚鵡就產生了困擾，做選擇時也變得遲疑了起來。

正如我們能夠預測鳥類何時會看到相同配色，我們同樣也找到證據指出，紫外光錐細胞參與了四色色覺。在這個實驗，我們訓練鸚鵡飛往紫光處取得食物，然後探討鸚鵡是否可以區分光源為紫光，還是藍光和寬頻譜近紫外光所形成的混合光。

我們發現，鸚鵡明顯可以分辨紫光與大多數的混合光，但在大約92%藍光與8%紫外光的混合比率時，鸚鵡的選擇就變得隨機了起來，這個比率與我們計算會與紫色訓練光同色的比率相同。這個結果意味著，鸚鵡會把紫外光波長看成不同顏色，而且，紫外光錐細胞參與了四色色覺系統。

超越人類感官

我們的實驗證明，鳥類的色覺使用了所有四種錐細胞。但人類很難（事實上是不可能）知道，鳥類看到的是什麼樣的顏色。鳥類不僅可以看到近紫外光，還看得到我們無法想像的顏色。讓我們做個類比，如果用一個三角形來代表人類的三色色覺，那麼鳥類的四色色覺就需要多一個空間維度來代表，得到的就是四面體或三角錐體。四面體底部上方的空間，包含了人類無法直接經驗到的各種顏色。

鳥類要如何運用這麼豐富的顏色訊息呢？在許多種鳥類當中，雄鳥都要比雌鳥鮮豔得多，因此，在研究人員發現鳥類看得到紫外光之後，他們就想去證明，人類看不到的紫外光，可能也會影響鳥類擇偶。

伊頓（Muir Eaton）在美國明尼蘇達大學時的研究，探討了139種人類無法分辨雌雄的鳥類。

(更多內容請看No.54期2006年8月號《科學人》雜誌)