

投稿類別：生物科

篇名：

脊椎動物視場與生態棲位之關聯性

作者：

林家萱。私立曉明女中。高二戊

吳昱穎。私立曉明女中。高二己

指導老師：

陳書晨老師

## 壹、前言

### 一、研究動機

經由對現實生活的觀察，發現魚類、爬蟲類、鳥類及哺乳類等，雖與人類同為脊椎動物，但有些生物的瞳孔形狀卻與人類不同。研究者以此發現為主軸，又再延伸出下列等問題：不同形狀之瞳孔，看到的視場有何不同？其視場及色覺辨認方面有何差異？而脊椎動物之視場與其生態棲位又有何種關聯？研究者欲透過本論文進行研究與探討。

### 二、研究目的

- (一) 分析脊椎動物瞳孔形狀與視場之關聯
- (二) 探究脊椎動物瞳孔形狀差異之主要因素
- (三) 分析脊椎動物之色覺辨視成因及演化
- (四) 探討脊椎動物視場與生態棲位之關聯性

## 貳、文獻探討

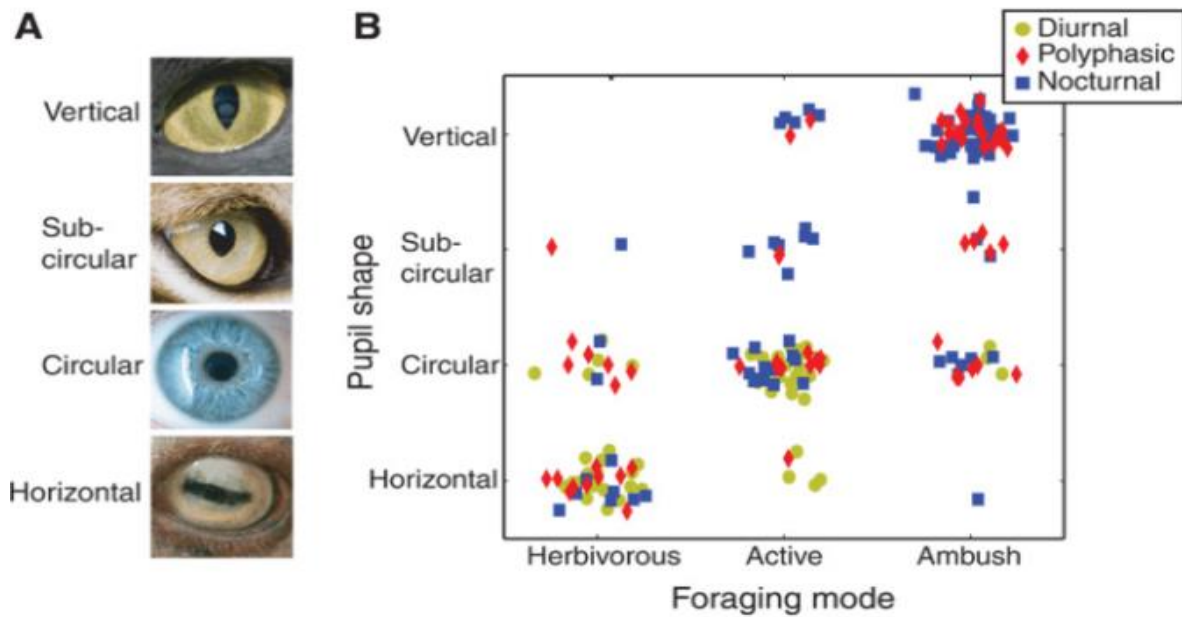
瞳孔是位於虹膜中心的開口，其大小可透過虹膜收縮調整，以調節光線進入眼睛的強度。收縮是由彼此拮抗的平滑肌完成的，在看近物或是在強光之下，呈環狀排列的瞳孔括約肌，受副交感神經刺激而收縮，可以使瞳孔縮小；在看遠物或在較暗的環境下，呈放射狀排列的瞳孔放大肌，受交感神經刺激而收縮，可以使瞳孔放大。因屬自律神經所以瞳孔收縮為神經反射。而瞳孔雖然只是個孔洞，僅依靠虹膜收縮調節進入視網膜的光線，但在脊椎動物上卻能觀察到各種不同的形狀的瞳孔形狀，而動物的瞳孔形狀由玻璃體的光學特性、視網膜的形狀和敏感度，以及物種的生存環境和需要決定。

美國《Science Advances》期刊第一卷第七期〈Why do animal eyes have pupils of different shapes?〉中的研究調查顯示：1. 動物的瞳孔形狀與生態棲位呈現高度相關 2. 瞳孔形狀差異為逐漸演化而成，與環境關係密切。

### 一、動物瞳孔形狀與生態棲位

生態棲位是物種所處生存環境及其生活方式的總稱，為動物的生活習性和物種間的生物互動方式。如圖一，透過調查四種陸生動物的基本瞳孔形狀，與動物的活動時間、覓食方式即其生態棲位的關係，能夠瞭解動物的生態棲位是否與瞳孔形狀相關。

圖一：動物瞳孔形狀與活動時間、覓食方式之關係圖。



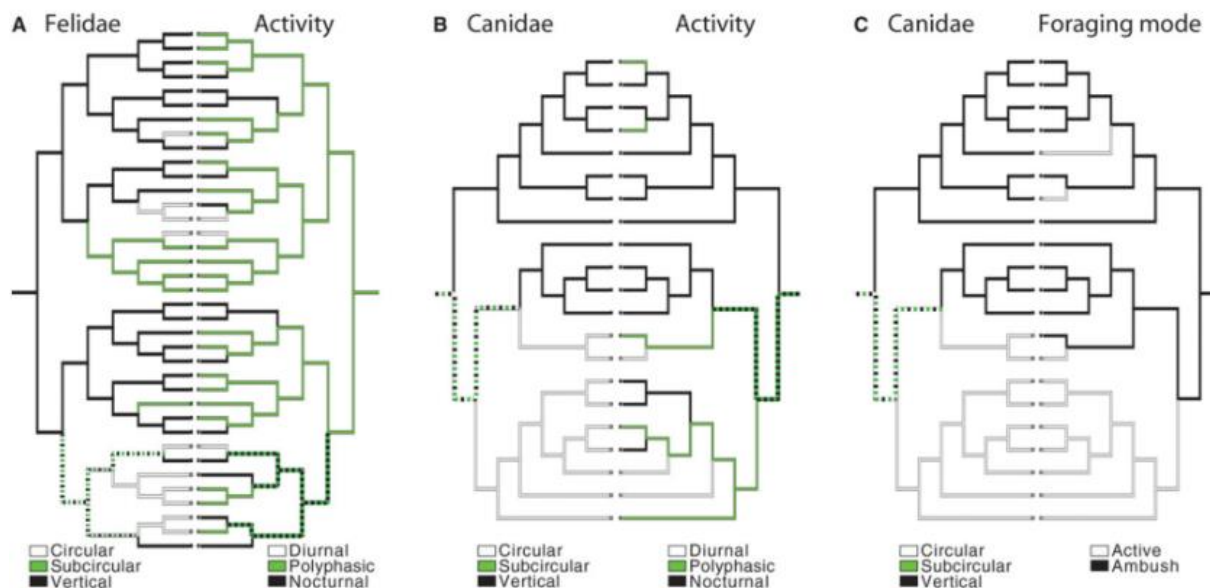
圖一資料來源：Martin S. Banks, William W. Sprague, Jürgen Schmoll, Jared A. Q. Parnell, & Gordon D. Love (2015, August 7). Why do animal eyes have pupils of different shapes? *Science Advances*. 1(7).  
<https://advances.sciencemag.org/content/1/7/e1500391#F4>

圖一之 (A) 由上至下分別為家貓的垂直狹縫瞳孔、大山貓的橢圓形瞳孔、人的圓形瞳孔與山羊的水平瞳孔，以四種瞳孔形狀調查出圖一之 (B) 瞳孔形狀與覓食方式和晝夜活動之關係圖，縱軸是瞳孔形狀，由上至下分別為豎瞳 (Vertical)、橢圓瞳孔 (Sub-Circular)、圓瞳 (Circular)、橫瞳 (Horizontal)；橫軸為覓食模式，由左至右分別為草食性獵物 (Herbivorous)、掠食者 (Active)、伏擊掠食者 (Ambush)。而每個點代表一個物種，再以顏色區分晝夜活動：黃色、紅色和藍色分別代表日間 (Diurnal)、晝夜 (Polyphasic) 和夜間 (Nocturnal)。從圖一中能夠觀察到瞳孔形狀與生態棲位之間的緊密關聯：橫瞳多為草食性動物，而圓瞳多為晝夜活動的掠食者，豎瞳則多為伏擊掠食者。

## 二、動物瞳孔形狀與演化

另外，也能從演化方面了解瞳孔形狀差異緣由。演化是指族群裡的遺傳性狀在世代之間的變化，為物競天擇下適者生存、不適者淘汰的演化過程。動物的基因遺傳在經過多個世代後逐漸演變出不同的性狀，稱為「趨異演化」，而藉由觀察物種的演化過程，能夠了解瞳孔形狀差異的原因，是一開始就存在的亦或是因環境差異而演化所致。如圖二，從貓科動物與犬科動物的演化歷程出發，利用最大簡約法建構出演化樹，再以祖先樹狀圖分析瞳孔形狀、活動時間和覓食方式之關係。

圖二：貓科和犬科動物的瞳孔形狀、活動時間和覓食方式之祖先樹狀圖。



圖二資料來源：Martin S. Banks, William W. Sprague, Jürgen Schmolle, Jared A. Q. Parnell, & Gordon D. Love (2015, August 7). Why do animal eyes have pupils of different shapes? *Science Advances*. 1(7). <https://advances.sciencemag.org/content/1/7/e1500391#F4>

圖二中的虛線表示不確定的狀態，而兩種顏色組成的虛線表示有兩種可能的狀態。左側為瞳孔形狀，白、綠、黑三色分別代表圓瞳（Circular）、橢圓形瞳孔（Subcircular）、豎瞳（Vertical）；而右側為活動時間（白色：晝行性、綠色：晝夜活動、黑色：夜行性）或覓食模式（白色：掠食者、黑色：伏擊掠食者）。（A）為貓科動物活動時間與瞳孔形狀比較。（B）為犬科動物活動時間與瞳孔形狀比較。（C）為犬科動物覓食模式與瞳孔形狀比較。而由於貓科動物間並無覓食模式的差異，因此沒有貓科動物的瞳孔形狀變化與覓食模式變化的比較。

貓科動物的演化分析顯示，現代貓科動物的最後一個共同祖先是夜間或晝夜活動的伏擊掠食者，具有豎瞳。圖二之（A）觀察到橢圓形瞳孔為從祖先狀態進化了兩到四次的結果，而圓瞳則為進化了六次。而貓科動物的瞳孔形狀與覓食模式沒有顯著相關性，是因為該家族的覓食方式幾乎沒有變化。這些結果顯示和貓科動物與和動物活動時間相關的豎瞳和橢圓形瞳孔的獨立進化是一致的。而犬科動物的演化分析顯示，最後一個共同祖先是一個晝夜活動的伏擊掠食者，具有橢圓形瞳孔。圖二之（B）、（C）豎瞳與圓瞳各為進化了兩次後的結果。犬科動物瞳孔形狀與活動時間和覓食模式有顯著關係，結果顯示犬科動物活動時間和覓食模式與瞳孔形狀的進化是一致的。

瞳孔形狀在血統內和血統之間發生了多次的轉變，而這些轉變通常與特定的生態棲位有關：日間活動且主動覓食的具有圓瞳，夜間活動且伏擊覓食的具有豎瞳，以及被捕食者具有橫瞳。在這些族群中，瞳孔形狀變化的次數意味著瞳孔的形狀是隨著環境而變化的，而不是因為共同祖先的存在。(Martin S. Banks et al., 2015)

## 參、研究方法

### 一、研究方法

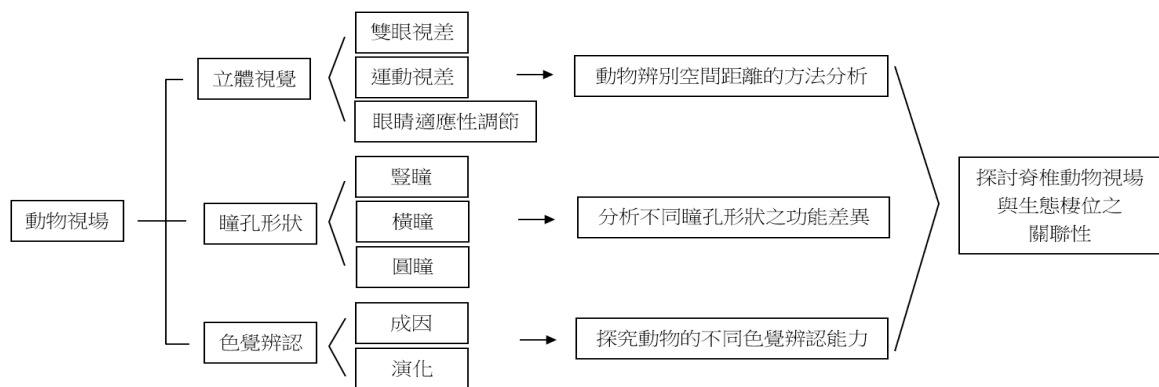
本研究一開始藉由「觀察法」發現許多的物種有不同的瞳孔形狀，接著透過「文獻分析法」，利用電腦與手機等資訊軟體設備上網搜尋相關文獻資料，並同時閱讀相關相關之報章雜誌，再對搜集來的資料進行探究、歸納及分析。

### 二、研究流程

經由觀察許多動物後，發現有許多生物的瞳孔形狀與人類不同，因此產生出下列等疑惑——不同形狀之瞳孔，看到的一切與人類視場有何不同；為什麼會有不同的瞳孔形狀。而研究者決定以「動物的視場」為分析主軸，並將其分為「立體視覺」、「瞳孔形狀」及「色覺辨認」此兩面向。「立體視覺」分成雙眼視差、運動視差、眼睛的適應性調節，而「瞳孔形狀」分別以豎瞳、橫瞳及圓瞳探討，最後「色覺辨視」方面則是細分成其成因與演化，最終探討脊椎動物視場與生態棲位之關聯性。

### 三、研究架構

圖三：研究架構圖



圖三資料來源：研究者繪製

## 肆、研究分析與結果

視場為在不轉動頭部以及眼睛的情況下，依據視覺能力在任一瞬間所見的畫面，而不同的視覺能力在視場內也有所不同。研究者將影響動物視線範圍的因素分成立體視覺、瞳孔形狀與色覺辨認三個方面分析，了解視場與生態為之關聯性。

### 一、立體視覺

立體視覺是眼睛在觀察事物時所具有的立體及空間感，感知物體的深度和距離。

「立體視覺是視覺器官對三維空間各種物體的遠近、前後、高低、深淺和凸凹的感知能力。」（段昌敏，2011）

### （一）雙眼視差

雙眼視差是指動物的眼睛在不同角度下所看到的不同視線範圍會重疊，而透過大腦將重疊範圍下些微的差距整合後，即可判斷出眼睛到物體之間的精確距離關係。所以當重疊部分越多，兩眼之間角度越小，相對的視線範圍也會跟著會減少。

### （二）運動視差

運動視差是在自身與物體相對運動時所產生的，景物的尺寸和位置在視網膜的投射發生變化，產生景深。當物體為相同速度，所觀察到的物體較近時移動較快，較遠時移動較慢。以鴿子為例，因為沒有雙眼視差，所以利用上下擺動頭部產生的運動視差判斷物體遠近。

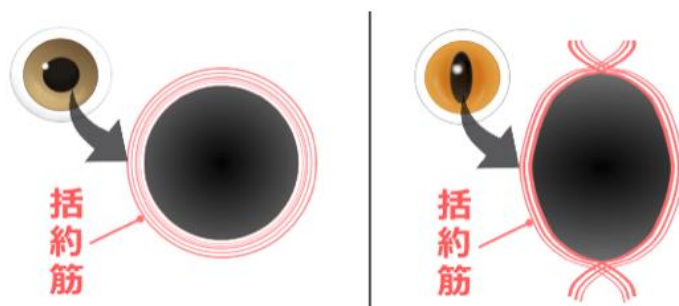
### （三）眼睛的適應性調節

適應性調節指的是眼睛的主動調焦行為，眼睛調整焦距是由睫狀肌與懸韌帶調節水晶體，透過在焦點前後不同程度的散焦以辨識距離。

## 二、瞳孔形狀分類

瞳孔可分為單孔或多孔，一般多為圓型瞳孔、垂直狹縫瞳孔或水平瞳孔。圓瞳的收縮是通過環狀肌，而狹縫瞳孔的閉合則涉及另外兩個橫向壓縮開口的肌肉，以允許更大的透光面積與幅度變化，如圖四。

圖四：圓瞳與豎瞳之瞳孔括約肌



圖四資料來源：子猫のへや（2019年12月）。猫の目と視覚のすべて。

<https://www.konekono-heya.com/karada/eye.html#five>

圖四之左圖與右圖分別為圓瞳與豎瞳之瞳孔括約肌。人的圓瞳之瞳孔括約肌為環狀，收縮時依舊保持環狀。而貓的豎瞳之瞳孔括約肌則為垂直拉長，收縮時為垂直收緊。由於特殊形狀的肌肉，貓的瞳孔像狹縫一樣狹窄。「例如家貓和壁虎的垂直縫瞳孔面積在收縮前後就分別變化了135倍和300倍，而人的圓瞳面積只能變化約15倍。」(Martin S.



Banks et al., 2015) 雖然收縮幅度較小，但是晝夜活動需要的就是能夠在夜晚充分吸收光線，同時又足以在白天防止過多的光線的圓瞳。

### (一) 豎瞳

豎瞳常見於伏擊掠食者，伏擊掠食者需要透過埋伏，等待獵物的出現，而且豎瞳放大與收縮時的透光面積變化幅度較大，雖然透過圖一能夠觀察到豎瞳與生態棲位有明顯關係，但是卻不了解其中因素。以下是對豎瞳的進一步分析：

圖五：不同程度的散焦和豎瞳的影像質量



圖五資料來源：Martin S. Banks, William W. Sprague, Jürgen Scholl, Jared A. Q. Parnell, & Gordon D. Love (2015, August 7). Why do animal eyes have pupils of different shapes? *Science Advances*. 1(7).  
<https://advances.sciencemag.org/content/1/7/e1500391#F4>

如上圖，圖五中的左圖為垂直狹縫的所見之不同距離（中間等距）的三個十字。相機聚焦在最近的十字上，其他兩個都比焦點更遠。而所有三個十字的垂直分支都比水平分支清晰，兩個較遠的十字的水平分支則都相當模糊。右圖為使用垂直狹縫光圈的相機拍攝，具有深度變化場景的照片。相機聚焦在玩具鳥上，因此較近的物體變得模糊，但由於光圈的垂直拉長，導致垂直比水平方向明顯要更模糊。

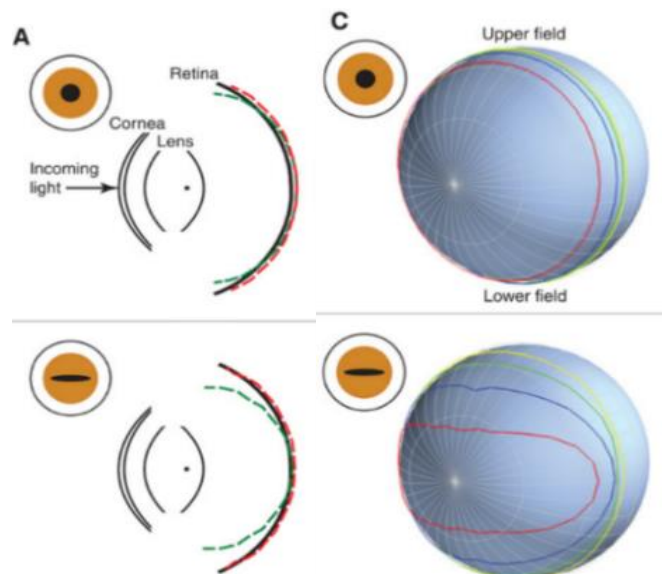
藉圖五能夠得知，瞳孔為垂直狹縫的像散景深，與水平輪廓相比，縱向的景深更大，即因散焦而產生的模糊更少。眼睛的焦距前後的對像都具有不同的模糊效果，因此水平輪廓的視網膜圖像比垂直方向的圖像更加模糊，也顯示了自然場景下的像散景深。(Martin S. Banks et al., 2015)

伏擊掠食者例如：獅子、獵豹等，他們無法使用運動視差，因為在狩獵時，頭部移動會向獵物暴露其位置，因此他們必須依靠雙眼視差和眼睛的適應性調節。而豎瞳對伏擊掠食者而言便是極佳的器官，它有助於視差以及散焦模糊來估計與被捕食者的距離，當知道了距離後，便能進行獵捕。當獵物是垂直輪廓且距離較遠時，立體視覺便能更好的判斷物體與周圍的差異；而當獵物是水平輪廓且距離較近時，景深效果就會更有用。因此此種水平排列的豎瞳組合有助於掠食者對獵物的體型、距離等資訊進

行估計因此大部分掠食動物具有豎瞳。"This is the right arrangement to maximize stereo and blur as cues to distance simultaneously." (Martin S. Banks et al., 2015)

## (二) 橫瞳

圖六：羊眼形狀的瞳孔模型



圖六資料來源：Martin S. Banks, William W. Sprague, Jürgen Schmol, Jared A. Q.

Parnell, & Gordon D. Love (2015, August 7). Why do animal eyes have pupils of different shapes? *Science Advances*. 1(7).

<https://advances.sciencemag.org/content/1/7/e1500391#F4>

圖六的左圖為從上方觀察的羊眼模型示意圖，以圓瞳及橫瞳做對比。上方的圖為圓瞳，下方的圖為具有相同面積的橫瞳。黑色曲線從左到右分別代表角膜（Cornea）、晶狀體（Lens）和視網膜（Retina），紅色和綠色的虛線曲線分別代表垂直輪廓和水平輪廓的焦點表面。而右圖為圓瞳和橫瞳的通量。等高線代表恆定通量的區域：分別為 80%，60%，40%和 20%的紅色、藍色、綠色和黃色。其中通量定義為最終入射到視網膜上的入射光的比例。

圖六左圖紅線和綠線之間的差異是散光的一種表現。於橫瞳中水平線的焦點較垂直線更靠近眼睛的前部。當物體靠近時，焦點的表面會向眼睛後方移動，因此水平輪廓比垂直輪廓更好地聚焦。而右圖顯示瞳孔形狀所引起的另一種光學效果，彩色輪廓線表示光進入眼睛不同的通量。對於圓瞳，等通量輪廓在眼睛背面呈圓形；而對於橫瞳，等通量輪廓是水平拉伸的，有利於動物前後的視覺功能，因為它減少了刺眼陽光對於視網膜的衝擊。而且這些動物中，大部分在瞳孔的頂部都具有黑體，有助於減少過多的陽光，也有利眼睛沿著地面捕獲所需光線。

透過圖片的分析能夠得出結論，陸地上被捕食者的最佳瞳孔形狀是往水平方向上拉長。此外，橫瞳還可以助於他們更清楚的看見周遭地形的樣貌，同時還利於水平全景視圖，以察覺沿地面接近的掠食者。而山羊與馬等動物在吃草時，他們的眼睛可轉至多 50 度，隨時注意以保自身安危，儘管眼睛長在兩側，也可以快速向前方移動。



### (三) 圓瞳

人類的圓瞳常見於獅子、老虎、獵豹及狼等大型獵物上，這些動物都屬於大型的食肉動物，往往是活躍的掠食者，而且主要是在白天狩獵，這通常也是狩獵者的特徵。大型貓科和犬科，如獅子或狼，可以在夜間精準狩獵。他們通過圓型瞳孔做到這一點，也使他們在黑暗環境下增加了隱身能力。如果動物有圓瞳，這意味著它們的視野並不是特別寬，但為了狩獵者需要的更好的深度感知，這是一種權衡。

而圓瞳介於豎瞳與橫瞳之間，雖然沒有提供其他瞳孔形狀的那種有明確優勢方面的視覺，但是由他們的自身的大小和力量、成群狩獵的傾向或是智力，都有助於克服來自圓瞳孔的任何限制。換句話說，他們能夠在狩獵期間或在危急的情況下，在遠處獵殺，並在最後一刻進行轉換更正。

### (四) 多孔

最常見的例子就是壁虎，壁虎瞳孔收縮時會形成垂直四個小孔。當瞳孔完全收縮時，四個小堆疊瞳孔會減少進入眼睛的光總量，同時仍然使多焦鏡頭的不同部分能夠接收光。首先，他們的眼睛有多焦鏡片。這意味著鏡頭的不同部分將不同波長聚焦在眼睛的光敏細胞上。結果是眼睛能感知到的所有顏色的光線都增加了焦點。其次，當夜間壁虎的瞳孔在高光條件下完全收縮時，它會沿著垂直縫隙形成兩組針孔。夜間壁虎必須看好才能在晚上四處走動和打獵。大眼睛和瞳孔的高度光敏細胞和短焦距，不僅使夜間觀看和捕捉獵物成為可能，而且還有助於壁虎在黑暗環境下看到顏色。

### (五) 其他

雖然在此粗略地將瞳孔做了分類，不過在自然界中還有許多的例外，比如南美洲栗鼠是個有著豎瞳的草食性動物，以及狐獴雖是獵食者卻有橫瞳等等。更多的是各種形狀的瞳孔，例如 w 型的烏賊瞳孔使他們在海中能靠著微弱的光線看見清楚影像。而蛙類的瞳孔形狀各式各樣，有圓瞳、豎瞳、橫瞳，更有些是呈心形的。

## 三、色覺辨認

脊椎動物能辨認出顏色之原因，其最大功臣為負責接收光波之視網膜及接收訊號後負責轉換成主觀認知之腦部皮質區。於視網膜方面，如一層薄膜般覆蓋於眼睛內部下方，由許多不同細胞組成，一層薄膜中再經過細數後，總共分成十層，而其中由外向內數之第二層為感光細胞所在，內含桿狀細胞及錐狀細胞，其兩者相互配合，促成脊椎動物對色覺之感知。視桿細胞為負責與於夜晚（低亮度）時接收光波同時也是負責感應光亮，相反視錐細胞則為負責於早上（高亮度）時接收光波同時負責色絕之感應。然而各種脊椎動物間視錐細胞又由不同種類之視錐蛋白組成，其負責接收不同長度之波長光譜。因此，其內涵之種類蛋白數愈多，則動物可看到之色彩愈豐富，反之，則愈少。

(一) 脊椎動物之色覺辨認特色

人類僅含有一種視桿細胞，及三種視錐細胞，分別感應紅光、藍光及綠光。然而於脊椎動物中，色覺之辨識方面，人類並非舉世無雙，鳥類、兩棲類及爬蟲類的所含之視錐細胞最多，共有四種，分別可以感應紅色、藍色、綠色及紫色，為四色視覺，可以看到五個光譜帶且部分鳥、兩棲與爬蟲類之視錐細胞可助於牠們看到紫外線。而一些夜行性鳥類之視桿細胞會較人類分布的多，使其於夜晚能看得清晰許多。然而，能看見如此多色彩之動物可不只這兩類之生物，還有魚類，棘魚是最早擁有彩色視覺之動物，部份深海魚，雖然沒有如此多種之視錐細胞，不過他們卻擁有多種視桿蛋白，且各種視桿蛋白都適應各自所對應之特殊波長光，使其縱使位於深海漆黑區，還是能夠捕捉周圍微量光線。最後，對於色覺辨認最低之脊椎動物為哺乳類，大部分哺乳類僅含有一種視桿細胞及兩種視錐細胞，因此能夠看到的色彩偏少。歸納演化先後順序與視桿、視錐細胞之數目，如表一。

表一：脊椎動物之演化先後順序與視桿、視錐細胞之數目

脊椎動物類別	魚類	兩生類	爬蟲類	鳥類	哺乳類
演化先後順序	第一演化出現	第二演化出現	第三演化出現	第四演化出現	
視桿細胞	多種	一種	一種	一種	一種
視錐細胞	三種	四種	四種	四種	人類--三種 大部分--兩種

表一資料來源：研究者繪製

(二) 色覺辨認演化史

從表一可以發現脊椎動物之演化順序為魚類、兩生類、爬蟲類、鳥類、哺乳類，然而色覺辨認強度，魚類、兩生類、爬蟲類、鳥類，皆大於哺乳類，究竟為什麼經過不斷演化後，色覺辨認方面，卻是倒退走——視桿細胞由多種漸漸演變至一種；視錐細胞由三種演變至兩種。

雖然目前還無法掌握色盲基因流傳至哺乳類之原因，不過對於哺乳類而言，色覺之退化似乎不是缺陷，相反的，反而還是一種優勢。“**We don't yet know exactly what kept these seemingly disadvantaged monkeys alive and flourishing—but what is becoming clear is that colorblindness is an adaptation not a defect.**” (Vinicius Donisete Goulart,2016) 如同上訴引文，哺乳類動物於色覺辨認方面確實有所退步，不過，這反而能讓牠們不要過度依賴色彩，強化其對圖形之敏銳度，及其他五官之敏感度，如：聽覺、嗅覺等，增加其發現天敵之機率，更利於生存。

四、研究結果

大型掠食者在埋伏時，為了不被發現無法使用運動視差，因此必須依靠豎瞳的立體視覺和散焦來估計與被捕食者之距離。身為被捕食者一草原動物，偏於食物鏈下層。其

生活環境，常被太陽光照射且又必須隨時眼觀四方避免被捕食，因此擁有視域範圍極廣泛，同時能減少光從上方進入眼睛內部的橫瞳。然而，不論是掠食或是被捕食者，身為哺乳類的他們色覺辨認方面都有明顯不足，但也正因為如此，更能夠使他們加強發現獵物及掠食者的敏捷度。爬蟲類以壁虎為例，出沒時間為夜晚因此有高度光敏細胞、短焦距且還能控制光線多寡的多孔瞳孔，不僅使夜間能觀看和捕捉獵物，而且還助於其在低光條件下能看見顏色。而深海魚類一般生活在 200 米以下水域中，多為食肉性，偏於深海食物鏈中上層的位置，生活環境較黑暗，其視桿細胞種類多元，利於其捕捉微弱光線。

## 伍、研究結論與建議

### 一、結論

「**Evolution** 指的是生物為了適應環境變遷而在身體結構上（稱作性狀）做出的改變」（李讚虔，2013）。研究者認為動物會有各種形狀之瞳孔原因為一其所位之生態中所扮演的角色不同，生態環境及所扮演之角色不同所致。且研究者還發現，於演化的過程中，不全然能演化出適合該生物生存之所在地的器官及構造。然而，有些動物正因為有著這些看似退化之構造，才能夠自行（或與同伴）發展出克服該構造之能力，而這也是演化無法賦予牠們的。

### 二、建議

人類無法像深海魚類般擁有多元的視桿細胞；無法像爬蟲類般於夜晚能控制光線進入瞳孔之多寡；沒有如草食動物般廣闊的視場；也無法像肉食動物般能用視差將目標物精準地鎖定。然而，我們可以利用仿生學之概念，仿用上訴動物視場之長處，並應用於科技，造福人類福祉，例如模仿於夜晚行動之生物其視場，或許能製造出能於黑暗更易捕捉光線之科技，讓人行走於夜晚時，能更安全，周圍視野更清晰。

## 陸、參考資料

- Martin S. Banks, William W. Sprague, Jürgen Schmoll, Jared A. Q. Parnell, & Gordon D. Love (2015, August 7). Why do animal eyes have pupils of different shapes? *Science Advances*, **1(7)**. <https://advances.sciencemag.org/content/1/7/e1500391#F4>
- 段昌敏（2011 年 11 月 17 日）。什麼是立體視覺。新州周報，33 版。
- 子猫のへや（2019 年 12 月）。猫の目と視覚のすべて。  
<https://www.konekono-heya.com/karada/eye.html#five>
- Vincius Donisete Goulart (2016, June 20). Being Colorblind Actually an Advantage? And if not, why did almost all of the monkeys of South America evolve to be so?  
<https://reurl.cc/GmXpg3>
- 李讚虔（2013 年 11 月 21 日）。退化？進化？不如說是演化－《退化原來是進化》書評。  
<https://pansci.asia/archives/50583>