

昆蟲複眼視覺 研究與仿生應用

文・圖／楊恩誠

先讓我們瞭解一下複眼（compound eye）這個視覺器官。複眼是由很多個小眼（ommatidia）組成，單顆複眼少則一兩百個（例如螞蟥），多達數千個（例如蜻蜓）。每個單眼可分為光學構造與神經構造兩部分：光學構造包括最外層的角膜（cornea）及圓錐晶體（crystal cone），可將光線集中、聚焦到神經構造上的視官柱體（rhabdome）；神經構造主要為8-9個感光細胞（photoreceptor）及接續其後的神經細胞，感光細胞的部分細胞膜會形成緻密的皺褶，皺褶的細胞膜上鑲嵌著無數的感光色素（photopigments）而形成視官柱體，感光細胞延伸穿過基底膜（basement membrane）就形成神經元的軸突（axon），軸突的末端以突觸（synapse）和視神經元接觸，將視覺神經訊號往大腦內傳遞。

複眼在距今超過5億年前的寒武紀時期快速演化，而這套視覺系統使得地球上種類最多的昆蟲可以成功地適應各種生態環境。雖然每個小眼的接受域僅僅1-2度之間，但整個複眼所涵蓋的範圍相當大，以蜻蜓為例，幾乎360度皆在其視野範圍內，因此任何風吹草動，無論躲避天敵還是尋找獵物、交配對象，都很難逃得出偵測。利用複眼系統的特性來建造更好的人工視覺（artificial vision）是令人期待的新科技，例如複眼數位相機仿製其成像特性，取其廣角度、低像差、對移動物體偵測的高精準度及無限景深等優點（2013年發表，Nature 497, 95-99. doi:10.1038/nature12083），還有模仿火蟻（*Solenopsis fugax*）及小蠹蟲（*Hylastes nigrinus*）的小型複眼，在複眼相機的半球形表面鋪滿了180個成像單元（imaging element），也就是人造小眼（artificial ommatidia）。

昆蟲的完美飛行

但這樣的視覺器官並非沒有缺點，受限於小眼的排列間距所以空間解像力較差，所形成的視覺影像不若人類的鏡眼，不過仍然有很不錯的時間解析力（temporal resolution）。例如，蜜蜂複眼中的光感受器對於閃爍敏感的極限（flicker fusion threshold）約為200 Hz，遠高於人類的60 Hz。雄蒼蠅在空中追逐雌蒼蠅攔截行為，或是蜻蜓追捕空中獵物，在高速飛行中能精準地攔截、纏鬥、捕捉目標。蒼蠅一旦起飛，可在0.15秒內加速至每小時10公里的速度，在飛行時轉向的角速度可達每秒6個旋轉，即2,160度。這些「空戰」技能若能研究透徹，必定能對現代航太、國防科技有極大助益。

除了昆蟲的飛行需要仰賴複眼視覺，昆蟲的降落也完全由視覺所控制。蒼蠅不僅可以在水平面降落，也可以在垂直面平穩降落（圖1），到底是如何辦到的呢？早在1960年，固特曼（Goodman）等人就提出一系列降落姿勢的研究。研究中指出，昆蟲的降落姿勢是一種固定的行為模式。當物體與昆蟲之間距離縮短，或物體迅速膨大時，都可引發昆蟲探足降落。將其觸角移除或遮蔽單眼，對降落行為的進行沒有太大的影響，但若把牠的複眼遮蔽，則不論距離、物體大小，或是光亮度改變，都無法引發其探足的降落行為，顯示昆蟲是利用複眼所接收到的光影或光影流（optical flow）來調控降落姿勢，因此在降落時不會造成體壁與降落面的碰撞。目前光影流應用在無人機的控制技術已臻成熟，可參考

Honey Bee Aerobatics的報導（<http://www.abc.net.au/catalyst/stories/3318902.htm>）。

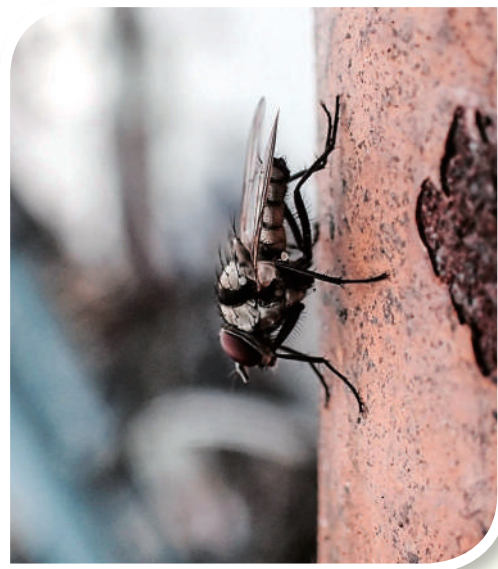


圖1：蒼蠅降落在垂直立面上。

複眼色覺機制

複眼視覺當然不只是用來偵測交配對象或獵物的移動特性，同時也對目標物的顏色、形狀做辨識。昆蟲具有辨識形狀與顏色的能力，最早是由Karl von Frisch（1973年諾貝爾生理醫學獎得主）以蜜蜂為研究對象，用行為學實驗得到證實。由於小眼內每一個感光細胞對光波長各有不同的敏感度（即光譜感度，spectral sensitivity），所以只要有具備不同光譜感度的感光細胞，該複眼即可能具有分辨不同波長的色覺能力。例如，蜜蜂的複眼中感光細胞有3類，分別對紫外光（350 nm）、藍色光（440 nm）、綠色光（540 nm）敏感（圖2），而人類眼睛中光感受器的3種視錐細胞（cone cell）分別對藍色光（437 nm）、綠色光（533 nm）、紅色光（564 nm）最敏感。人類看到的彩色影像都是由這3種視錐細胞的光譜感度所決定，藉由重疊3色光的影像重建我們的彩色影像。為了一窺蜜蜂的彩色世界，我們依蜜蜂3種光譜感度製造出3種濾鏡，再用電腦將透過這些濾鏡所拍得影像

Animal Eye Specific Image System

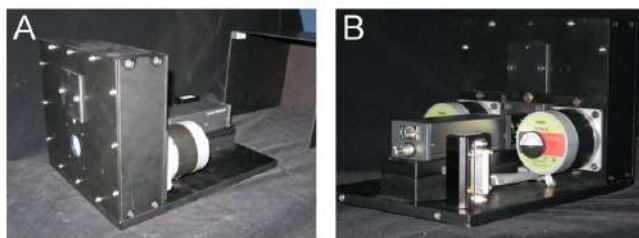
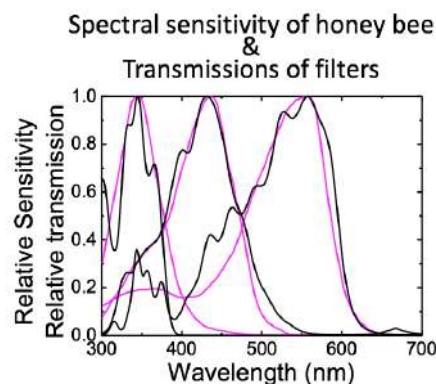


圖2：AESIS&蜜蜂光譜感度。



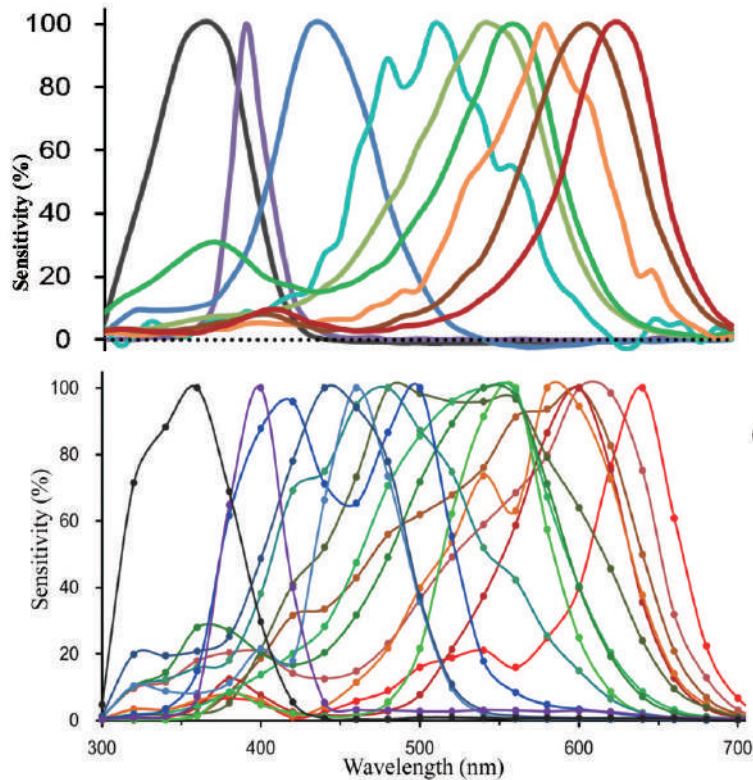


圖3：蝴蝶的光譜敏感度。

套色重建出蜜蜂複眼色覺的彩色影像。這套系統目前對於我們探討蜜蜂生態環境中的彩色世界相當有幫助，尤其是因色差（color contrast）所產生的形狀分析。

不同種類的昆蟲感光細胞的種類也不同，例如，蜻蜓（*Hemicordulia tau*）的複眼中感光細胞的光譜敏感度種類有5種，柑橘鳳蝶也有相似的5種，最近我們研究臺灣的黃賞鳳蝶發現了9種不同的光譜敏感度，更而甚者，與日本的研究團隊合作發現青帶鳳蝶的複眼中竟然高達15種之多！這已經是陸生動物中已知光譜敏感度種類最多的紀錄（圖3）。為什麼昆蟲複眼中的光譜敏感度歧異度如此之大？我們人類的眼睛中光譜敏感度種類卻只有3種，脊椎動物中鳥類最多也只有4種。昆蟲複眼中各種光譜敏感度所提供的視覺訊號都與分辨不同波長的色覺能力有關嗎？如果不是，那是否意味著某些光感受器的視覺訊號與某些特殊的視覺功能有關？這些問題都有待未來研究釐清。

另一個有趣的問題是，昆蟲複眼視覺系統所擁有分辨波長能力的色覺機制是否與靈長類動物的色覺系統一樣？要形成色覺的神經機制一定需要有視神經，可以比較不同光譜感度的光感受器所輸入的視覺訊號。換言之，視覺系統中需要有神經細胞能對不同波長的光所發送的神經訊號做出反應，這種視神經細胞稱之為「顏色拮抗細胞」（color opponent cell，簡稱COC）。以人類色覺系統為例，在通往大腦的視神經中已發現有6種COC，那麼昆蟲的色覺系統中COC有幾種呢？我們以蜜蜂為研究對象，以電生理技術在蜜蜂的大腦中做COC神經訊號的量測，到目前為止已發現有10種，由此推測蜜蜂大腦內很可能12種顏色拮抗型式都有（圖4）。有趣的是，蜜蜂腦內COC的接受

域（receptive field）幾乎涵蓋整個複眼的可視範圍，與人類COC的小範圍接受域差異很大。這些結果顯示，即使蜜蜂和人類一樣有3種不同的光感受器，但是色覺系統中以截然不同的方式有效且迅速處理來自各個小眼的訊號。

結語

從複眼的結構到大腦神經訊號處理，仍然是一條漫長的神秘道路。蜜蜂的大腦體積約只有1 mm³，包含著960,000條神經細胞，如何在如此有限的硬體內處理複雜的複眼視覺訊息，至今還只是在問問題的階段，但卻是人類師法自然的道路上，一個充滿豐富課題的方向。（本專題策畫／生機系陳世銘教授&化工系陳文章教授）



圖4：蜜蜂的大腦。

參考資料：

- [1] Yang E.-C.* and Osorio D. (1991) Spectral sensitivities of photoreceptors and lamina monopolar cells in the dragonfly, *Hemicordulia tau*. *J. Comp. Physiol. A* 169: 663-670.
- [2] Yang E.C.*, Lin H.C. and Hung Y.S. (2004) Patterns of chromatic information processing in the lobula of the honeybee, *Apis mellifera* L. *J. Insect Physiol.* 50: 913-925.
- [3] Chiao C.C., Wu W.Y., Chen S.H., Yang E.C.* (2009) Visualization of the spatial and spectral signals of orb-weaving spiders, *Nephila pilipes*, through the eyes of a honeybee. *Journal of Experimental Biology* 212: 2269-2278.
- [4] Chen P.J., Arikawa K., Yang E.C.* (2013) Diversity of photoreceptors and spectral opponency in the compound eye of golden birdwing butterfly, *Troides aeacus formosanus*. *PLoS ONE* 8(4): e62240. doi:10.1371/journal.pone.0062240.
- [5] Chen P.J., Awata H., Matsushita A., Yang E.C., Arikawa K*. (2016) Extreme spectral richness in the eye of the Common Bluebottle butterfly, *Graphium sarpedon*. *Frontiers in Ecology and Evolution* (in press).



楊恩誠小檔案

1988 年中興大學昆蟲學系畢業，之後進入臺灣師範大學生物學系神經生理研究室擔任研究助理，開始學習昆蟲視覺電生理技術，一年後，得到全額獎學金赴澳進入 Australian National University 的 Research School of Biological Sciences 深造，於 1994 年取得博士學位。續於 Centre for Visual Sciences 擔任博士後研究兩年，於 1996 年回國在中央研究院動物研究所擔任博士後研究 3 年，1999 年獲聘於中興大學昆蟲學系擔任助理教授，2005 年升等副教授。2006 年進入臺灣大學昆蟲學系服務，2010 年升等教授，2013 年起兼任昆蟲學系主任與植物醫學碩士學位學程主任。2015 年起擔任臺灣昆蟲學會理事長，2006-2015 年擔任臺灣昆蟲期刊總編輯。目前為 *Journal of Asia Pacific Entomology* 編輯委員及 *Apidologie* 期刊的國際科學委員，獲頒 2006 年 Australia Endeavour Award 及中國生物學會 100 年度「生物科學研究傑出獎」。