

彩色視覺的演化

分析靈長類動物的視覺色素後，科學家發現人類彩色視覺的演化並不尋常，而大腦也有出人意料的極強適應力。

撰文／賈可布斯（Gerald H. Jacobs）、納森（Jeremy Nathans）
翻譯／涂可欣

重點提要

- 人類和一些靈長類動物的彩色視覺有別於非靈長類哺乳動物。
- 人類和這些靈長類動物的彩色視覺稱為三色型，因為它仰賴視網膜上三種光活化色素。
- 分析這些視覺色素基因，可以讓我們了解人類和其他靈長類如何從和一般哺乳動物僅有的兩種感光色素演化出三色視覺。
- 作者將人類視覺色素基因放到小鼠基因組中，製造出有三色視覺的小鼠。這個實驗揭露了哺乳動物的腦有驚人的可塑性。

我們看見的世界色彩繽紛，從金盞花的豔麗橘色到汽車底盤的暗鐵灰色，從冬日天空的淡灰藍到祖母綠寶石的晶瑩翠綠。驚人的是，只要夠亮，絕大多數的人都可以只利用三種固定波長的光，就可以混合重現任何的顏色，這是因為人類眼睛裡的視網膜（負責感光並將視覺資訊傳給大腦的數層神經細胞）僅使用三種感光色素來產生彩色視覺，這種特性稱為三色型（trichromacy）。所以電腦和電視螢幕使用紅、綠和藍三種顏色的像素，就能夠製造出人類所感受的完整光譜。

雖然靈長類普遍擁三色視覺，但它卻不是動物界的常態，其他哺乳動物幾乎全都是雙色視覺（使用兩種視覺色素來產生彩色視覺），少數夜行性哺乳動物更只有一種視覺色素。不過也有些鳥類、魚類和爬行動物擁有四種視覺色素，可看到人

類看不見的紫外光。由此看來，靈長類的三色型視覺並不尋常，它是如何演化出來的？根據過去幾十年的研究，以及近期在遺傳學、分子生物學和神經生理學的調查，我們獲得了意外的解答，也驚訝地發現，靈長類的腦其實具有高度的彈性。

視覺色素的演化之路

50多年前，科學家就測量出人類三種彩色視覺色素的感光範圍，現在我們已經知道精確的波長數值。每種色素會吸收光譜上特定波長範圍內的光，並各自有吸收效率最佳的波長。短波長色素（S）的吸收峰值約為430奈米（一奈米為10億分之一公尺），中波長色素（M）的吸收峰值

▶ 黑猩猩和人類一樣，可以分辨其他哺乳動物看不到的顏色。當觀畫者欣賞康丁斯基畫作所見到的內容，反映出的是圖畫顏料和照明的特性，以及觀畫者的彩色視覺系統。



約為530奈米，長波長色素（L）的吸收峰值約為560奈米（這些波長接近人類眼中的藍光470奈米、綠光520奈米和黃光580奈米）。

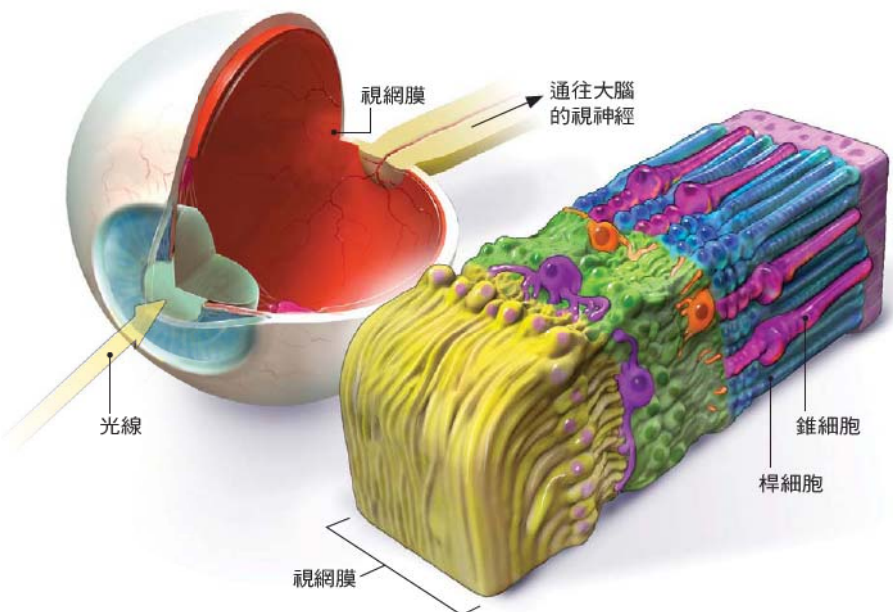
這些色素位於錐細胞的細胞膜上，是由蛋白質和可吸收光波的視黃醛（一種維生素A衍生物）組成。錐細胞是視網膜上接收光的神經細胞，因為形狀呈錐形而得名。當色素吸收光波後，會引發一連串分子反應，造成錐細胞興奮，興奮的錐細胞又會活化視網膜上的其他神經元，最後將訊息經由視神經傳遞到大腦。

科學家很早以前就知道錐細胞視覺色素吸收的光譜範圍，但人類的視覺色素基因和對應的蛋白質序列，卻直到1980年代才由作者之一納森發現。從基因序列來看，M和L色素幾乎一模一樣，後續實驗證實，兩種蛋白質感光波長的差異來自364個胺基酸中不同的那三個胺基酸。

實驗顯示，M和L色素基因位於X染色體上，彼此相鄰。X染色體是性染色體，男性有一個X染色體和一個Y染色體，女性則有兩個X染色體。從常見的紅綠色盲多發生於男性，以及基因的遺傳模式來看，這些基因位於X染色體並不令人意外。相對的，S色素基因則位於7號染色體，它的基因序列和M、L色素基因則只有少許相似。

到了1990年代中期，科學家又將人類的三個視覺色素基因與其他動物比對，獲得了豐富的基因演化資訊。幾乎所有的脊椎動物都帶有與S色素非常相近的基因序列，意味著短波長視覺色素基因的某些版本，是古老的彩色視覺元素；與M和L視覺色素類似的基因在脊椎動物也很常見，因此這兩個基因也可能歷史悠久。但哺乳動物之中，只有部份靈長類同時擁有類似M和L視覺色素基因，顯示這是近期才演化出來的。

大部份非靈長類哺乳動物只有一種類似靈長類M或L的較長波長視覺色素，也同



▲視網膜是位於眼球後方的一層神經細胞，可將視覺資訊透過視神經傳遞到腦部。彩色視覺仰賴錐細胞，這種錐狀的感覺細胞含有由光活化的色素。視網膜上還有另一種感光細胞，稱為桿細胞，負責光線微弱時的視覺，通常不參與彩色視覺。桿細胞和錐細胞通稱為光受體，它們的前方還有其他協助視覺的細胞。

樣位於X染色體上。由這些特徵我們可以推測，靈長類譜系在演化初期獲得兩個較長波長視覺色素基因的可能途徑：X染色體上較長波長視覺色素的基因重複了，後來基因發生突變，形成兩個相像但感光波長不同的M和L色素。

在生殖細胞形成的過程中，有一個方法會讓基因重複。當產生卵或精子的細胞分裂時，配對的染色體通常會互換DNA，稱為重組（recombination），偶爾交換的遺傳物質不平均，便導致其中一個染色體多了額外的基因，後來發生有用的突變，天擇留下了那些重複的基因，讓有助生存的突變基因遺傳給後代，進而在族群中擴散開來。

在靈長類彩色視覺的例子中，S視覺色素再加上「新的」M和L視覺色素所構成的三色視覺，在某些環境下應該比雙色視覺具天擇優勢，例如更容易在一片綠葉背景中看到成熟水果的顏色，而雙色視覺動物則因為無法分辨可見光中紅、黃、綠的差異，難以看出這種對比。覓食水果能力的提升，極可能幫助因為突變而獲得三色

關於作者



賈可布斯（左）是美國加州大學聖巴巴拉分校心理系和神經科學研究所的教授，發表了200多篇有關視覺系統的論文，他解開新世界靈長類三色型視覺的遺傳機制。納森的研究主題是人類視覺色素的基因和對應蛋白質的結構，他是約翰霍普金斯大學分子生物學系及醫學院遺傳學、神經科學和眼科教授，並且是霍華休斯醫學研究中心的研究員。

視覺的個體生存，讓突變基因在族群中散佈開來。

這個「基因重複後突變成DNA序列歧異」的想法，是解釋靈長類M和L視覺色素基因演化的合理機制，這樣的事件在其他類型的基因也發生過。就拿製造血紅素（血液中負責攜帶氧氣的蛋白質）的基因為例，當胚胎還在子宮內的第二個月起，會開始製造胚胎型血紅素，它的基因和成人型血紅素基因似乎源自同一基因，之後兩個重複的基因突變，對氧氣有不同的親和力；參與免疫系統抗體反應的免疫球蛋白，也同樣是源自一個原型基因，在形成重複基因後演變出許多變異型。

通往三色視覺的兩個途徑

不過，靈長類三色視覺演化的真實故事，更為複雜有趣，其中一條重要線索是它來自兩個不同的遺傳機制。靈長類可分為舊世界靈長類和新世界靈長類，舊世界靈長類在非洲撒哈拉以南地區和亞洲演化，包括長臂猿、黑猩猩、大猩猩和人類，新世界物種在中南美洲演化，包括狨猴、獼猴和松鼠猴。

人類和其他舊世界靈長動物在X染色體上都帶有M和L視覺色素基因，具有三色視覺。然而幾十年來，當另一位作者賈可布斯在研究新世界靈長動物的彩色視覺時，他發現僅有一小部份雌性擁有三色視覺，所有雄性和大約1/3雌性則無法偵測中、長波長的色差，屬於標準的雙色視覺。因此，三色視覺並不是靈長類共有的特徵。

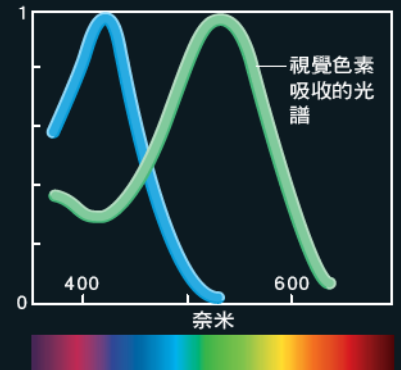
為了解釋這件有趣的事情，幾位科學家研究了新世界猴的錐細胞視覺色素基因的數目和排列，結果發現大部份物種都有一個短波長視覺色素基因（應該是位於非性染色體上），和一個位於X染色體上的較長波長視覺色素基因。換句話說，牠們的視覺色素基因和其他雙色視覺的哺乳動物相似。既然如此，為什麼其中有些個體具

[基礎知識]

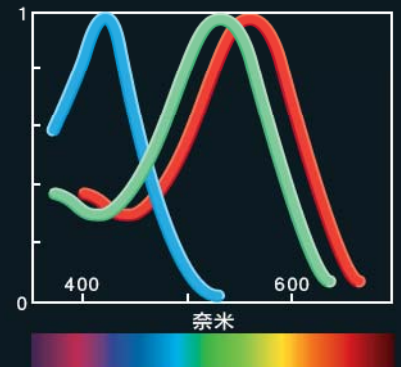
兩種哺乳動物的彩色視覺

大部份哺乳動物都是雙色視覺，具有兩種視覺色素（下圖上方），一種吸收短波長的光（藍色曲線），一種吸收較長波長的光（綠色曲線）。但人類和部份靈長類擁有三色視覺（下圖下方），能看見更多顏色，因為牠們有三種視覺色素，一個短波長視覺色素（藍色曲線），和兩個吸收中、長波長（綠色和紅色曲線）的視覺色素。

雙色視覺



三色視覺



有三色視覺呢？

答案是新世界靈長類的基因庫中有多個X染色體視覺色素基因的版本，稱為對偶基因（alleles），它們的DNA序列有些微差異。許多基因都有對偶基因，不過，對偶基因DNA序列的小變異，很少造成功能上的差異，但新世界靈長類X染色體上的視覺色素對偶基因卻會讓視覺色素吸收不同波長的光。舉例來說，松鼠猴這種典型的新世界靈長類，基因庫中有三種性聯錐細胞視覺色素對偶基因：第一種製造的蛋白質類似人類的M視覺色素，第二種製造出類似人類的L視覺色素，第三種製造的蛋

演化優勢？

三色視覺比雙色視覺更容易在綠葉叢中分辨出成熟水果的顏色，增進辨別成熟水果的能力是三色視覺促進生存的優勢之一，使得三色型視覺基因能在靈長類族群中散佈。

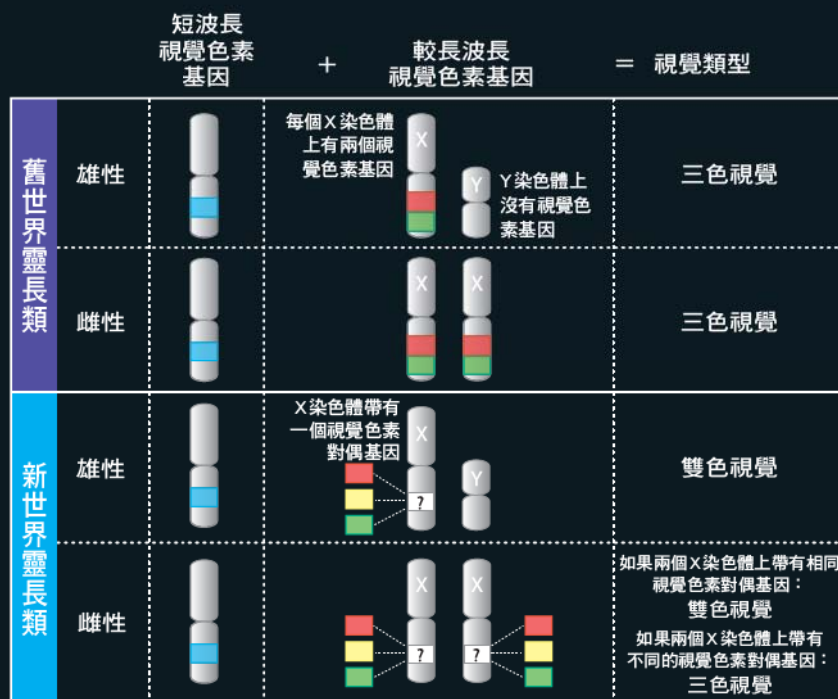


[基因組合]

靈長類彩色視覺的兩種設計

新、舊世界靈長類的三色視覺的遺傳基礎並不相同。兩群生物都有一個短波長視覺色素（藍色），位於非性染色體上。舊世界靈長類還有兩個較長波長視覺色素（紅色和綠色），位於X染色體上，因此雄性（有一個X染色體）和雌性（有兩個X染色體）動物都有三種視覺色素，產生三色視覺。

新世界靈長類的基因庫中有三種不同的較長波長視覺色素變異型（對偶基因，位於X染色體上，以紅、黃和綠色表示），但每個X染色體上只帶有一個對偶基因，因此只有當兩個X染色體上剛好有不同視覺色素的母猴才擁三色視覺。



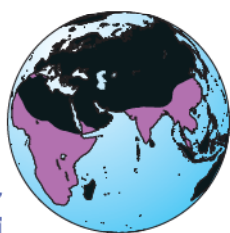
白質吸收波長介於這兩者之間。

雌松鼠猴擁有兩個X染色體，牠可能遺傳到兩個吸光波長不同的對偶基因（兩個X染色體上帶有不同的基因型）而獲得三色視覺，但也有1/3母松鼠猴的兩個X染色體都遺傳到相同的視覺色素對偶基因，因此和公猴一樣只有雙色視覺。我們可以想像新世界靈長類的三色視覺是比舊世界靈長類三色視覺差的版本。

新、舊世界靈長類彩色視覺的差異提供了研究兩群生物彩色視覺演化的機會。這兩類靈長動物譜系在1億5000萬年前開始分開，那時非洲和南美洲漸漸遠離，兩者的遺傳隔離大約在4000萬年前完成。有人可能會懷疑新、舊世界靈長類是在分開後各自演化出兩種三色視覺機制。兩群生物剛開始時都是雙色視覺，具有標準哺乳動物的一個短波長視覺色素和一個較長波長視覺色素。上面討論過，舊世界靈長類較長波長視覺色素基因變成兩份後，序列逐漸不同；而新世界靈長類較長波長視覺色素的基因序列則直接發生變化，接下來的突變讓族群中存在著多種中、長波長視覺色素對偶基因。

然而，比較X染色體上視覺色素基因對應的胺基酸序列，卻又指出另一個不同的演變過程。所有新、舊世界靈長類的M視覺色素都帶有一組由三個胺基酸的序列，使得視覺色素最佳吸收波長為530奈米，而所有的L視覺色素都有兩組那三個胺基酸序列，讓最佳吸收波長為560奈米。研究其他較長波長視覺色素的吸收光譜，我們知道其他胺基酸序列的改變，可以讓視覺色素的最佳吸光波長改變。由此看來，新、舊靈長類不像是各自獨立演化出相同的胺基酸序列，而使得牠們較長波長視覺色素有相同的吸光範圍。

比較可能發生的事情，應該是新、舊世界靈長類的共同祖先原本就帶有目前在新世界靈長類可見到的不同對偶基因，這是兩群生物邁向三色視覺的第一步（參見第71頁〈靈長類三色視覺的演化〉），可能在新、舊世界靈長類譜系分隔前，哺乳動物的較長波長視覺色素基因就發生過數次突變，形成不同的對偶基因（我們假設中間型也是原本就有的了，因為它的胺基酸序列中也含有區別M和L視覺色素的一組三個胺基酸序列，其吸收光譜介於兩個視



舊世界靈長類

牠們在非洲和亞洲演化了數百萬年，目前成員包括了大猿（人類、紅毛猩猩、大猩猩、巴諾布猿和黑猩猩）以及長臂猿、獼猴、山魈和狒狒。大約在4000萬年前，非洲和南美洲大陸完全分開後，舊世界靈長類便和生活在中、南美洲的新世界靈長類分隔了。



◀ 彩面狒狒

覺色素之間)。在新、舊世界靈長類分道揚鑣後，一隻雌舊世界靈長動物的基因組發生了罕見的重組錯誤，導致牠剛好帶有兩個不同的較長波長視覺色素基因，這個罕見的意外讓X染色體上同時帶有M和L對偶基因，也因此讓後代雄性也能和雌性一樣享有三色視覺。

這個遺傳新設計帶給動物強烈的天擇優勢，使得僅有一個較長波長視覺色素基因的X染色體就此從舊世界靈長類的基因庫中消失。而地域和遺傳上已經完全分開的新世界靈長類，則繼續保存著三種較長波長對偶基因的原始系統。

不可或缺的隨機性

科學家研究新、舊靈長動物彩色視覺時另一個意外發現是三色型視覺的隨機性。我們這裡所說的不是基因的隨機突變而讓動物獲得三色視覺的基因。生物學家發現，某個有益的性狀透過隨機而演化出來後，通常會穩固下來，也就是每個個體在發育時，細胞的運作都會完全依照預定的藍圖產生性狀。然而，靈長類彩色視覺的隨機事件，看起來在個體、甚至每個錐細胞的發育過程中，都扮演著重要且關鍵的角色。

要解釋隨機性對三色視覺的助益，我們必須先說明錐細胞將色彩訊息傳到大腦的方式。舊世界靈長類的三種視覺色素只不過是擁有三色視覺的第一步，由於錐細胞無法傳達像波長之類的資訊，神經系統得處理各個光受體送來的訊息。光受體會因特定波長範圍內的光刺激而活化，然而送出的信號並不能透露吸收光的波長。舉例來說，某個光受體接收了100個較佳波長的光子和1000個較差波長的光子時，產生的訊息強弱可能是一樣的，視覺神經系統必須比較鄰近帶有不同視覺色素錐細胞所發生的反應，才能辨別顏色。

最理想的比對狀況是每個錐細胞只有一種視覺色素，而帶有不同視覺色素的錐細

胞必須隨機排列。事實上，靈長類視網膜上的錐細胞確實也符合這種理想狀況。然而每個錐細胞都有三種視覺色素基因，它是如何「決定」要表現哪一型視覺色素基因，我們並不完全清楚。

細胞是透過轉錄因子來啟動基因，轉錄因子這類蛋白質會與DNA結合，當它們黏附在啟動子（promoter）這種基因調控區附近，會促使細胞進行一連串反應，依據遺傳編碼來合成蛋白質。對帶有短波長視覺色素的光受體來說，是在胚胎發育時轉錄因子活化了S色素基因，而且有一些未知的機制來抑制中、長波長視覺色素基因的表現。

但對新世界靈長類而言，還有其他機制控制了錐細胞內較長波長視覺色素基因的表現，而這牽涉到隨機性。如果雌猴的兩個X染色體上的視覺色素對偶基因是不同的，錐細胞要表現哪一個對偶基因，則全



▲白腹蜘蛛猴

新世界靈長類

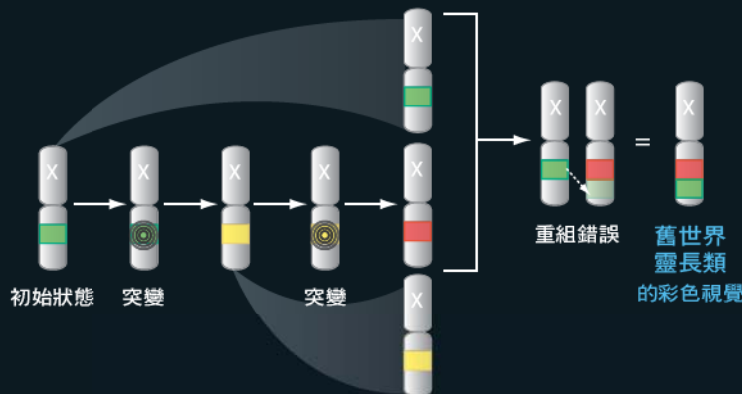
生長於中、南美洲，體型一般比舊世界靈長類來得嬌小，包括狨猴、塔馬林猴、松鼠猴、蜘蛛猴、吼猴和卡布欽猴。



[演化關鍵]

靈長類三色視覺的演化

比較新、舊世界靈長類的視覺色素基因，可揭露舊世界靈長動物和一些新世界雌猴獲得三色視覺的演化關鍵。



新世界靈長類的基因庫
其中有三種性聯視覺色素對偶基因

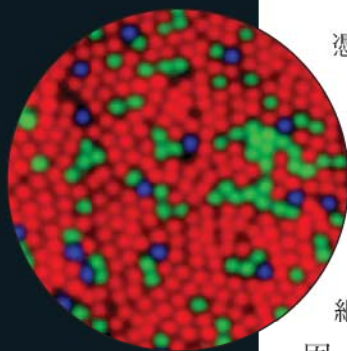
新、舊靈長動物的共同祖先在X染色體上有一個吸收較長波長的視覺色素基因（最左綠色），經歷突變後，基因庫中有了三種較長波長的視覺色素對偶基因（以綠、黃和紅色表示）；現代新世界靈長類仍保存了這些改變。在新、舊世界靈長動物譜系分隔之後，一隻雌的舊

世界靈長動物發生了重組（精子或卵形成過程中配對染色體交換遺傳物質）錯誤，將兩個不同的視覺色素對偶基因排在同一個X染色體上（最右）。由於這種條件對雌、雄動物都有天擇優勢，因此成為今日舊世界靈長類的標準形式。

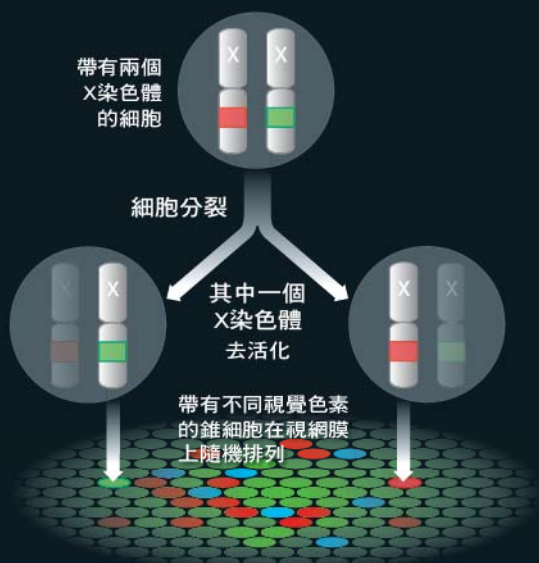
[隨機選擇]

視網膜上細胞的隨機排列

每個錐細胞內都帶有三種視覺色素基因，但只有一個基因會活化，其他兩個視覺色素基因則關閉起來。我們還不清楚選擇表現短波長視覺色素基因機制的細節，但決定表現哪一個較長波長視覺色素基因的機制卻似乎是隨機的，而視網膜上兩種較長波長錐細胞的分佈看來也呈隨機排列（右圖為電腦模擬圖）。

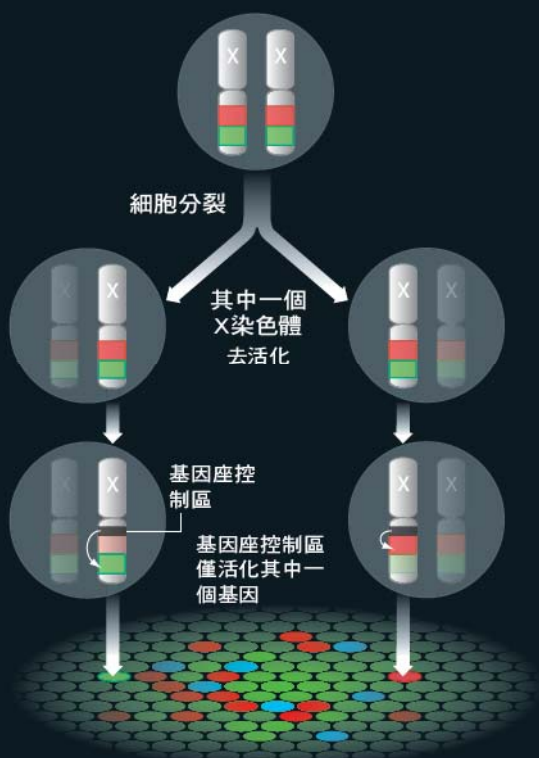


新世界靈長類的隨機彩色視覺



◀ 新世界靈長類是透過X去活化作用來選擇哪一個較長波長視覺色素基因會表現。在胚胎發育初期，雌性的細胞會隨機關閉一個X染色體，如果兩個X染色體上帶有不同的視覺色素對偶基因，每個錐細胞去活化一個X染色體後，視網膜上中、長波長錐細胞便會隨機的排列。

舊世界靈長類的雙重隨機彩色視覺



◀ 舊世界靈長動物的同一個X染色體上就有兩種較長波長視覺色素基因，因此在雌性細胞進行X去活化作用後，還需要第二個步驟來確保每一個錐細胞只產生一種視覺色素。雌性與雄性的視覺色素基因附近都有一段基因座控制區（LCR），會隨機與其中一個較長波長視覺色素基因交互作用，而只啟動該基因，同時讓視網膜上不同視覺色素錐細胞隨機排列。

憑X染色體的「去活化作用」。細胞在發育初期，會像丟銅板一樣，隨機關閉一個X染色體。去活化作用可以確保任何吸收較長波長光的錐細胞只表現一個對偶基因，由於這個過程是完全隨機的，結果是有約一半的細胞表現一個X染色體上的視覺色素基因，另一半表現另一個X染色體上的視覺色素基因。這種隨機性也讓雌新世界猴兩種較長波長視覺色素錐細胞能均勻分佈在視網膜上，進而產生三色視覺。

所有哺乳動物都會有X去活化作用，這對物種生存不可或缺。若沒有X去活化作用，雌性細胞會使用兩個X染色體來製造蛋白質，造成兩性間蛋白質含量的差異，而損害其中一性（或兩性）的發育。但由於舊世界靈長類每個X染色體上都有M和L視覺色素基因，X去活化作用無法讓錐細胞只表現一種視覺色素基因，因此必定還有其他的機制在作用。

納森的研究指出，舊世界靈長動物的錐細胞會製造X染色體上哪一個視覺色素基因，是由附近基因座控制區（locus control region）的序列來決定。基因座控制區可能在發育期間與某個視覺色素基因的啟動子作用而活化該基因，這種交互作用的細節仍有待釐清，但現階段證據顯示，基因座控制區的選擇是隨機的。

如果基因座控制區和啟動子的配對確實是決定錐細胞表現哪一型視覺色素基因的機制，而且是隨機選擇的，那麼檢驗舊世界靈長類視網膜上任何區域時，應該會發現M和L錐細胞呈隨機分佈。美國羅徹斯特大學的威廉斯（David Williams）和同事的研究顯示，以目前最進步的方法檢驗錐細胞的分佈，結果的確是隨機的。

意外的彩色世界

探究靈長類彩色視覺基礎的研究也指出，在視網膜和大腦中一些與中、長波長視覺有關的機制，似乎具有高度的可塑

性。雖然大腦有專門的神經線路用於比對S錐細胞和中、長波長錐細胞傳來的視覺訊息，不過大腦和視網膜在比較M和L兩種錐細胞的訊息時，似乎更能隨機應變，尤其視覺系統似乎能從經驗中學會辨認這些錐細胞的身分，監控錐細胞對視覺刺激的反應。

此外，傳送中、長波長錐細胞反應的主要神經線路，似乎不只管轄彩色視覺，它們能從L和M錐細胞信號中讀取顏色訊息，可能是高解析空間視覺構造（偵測物體的邊緣和物體與目視者間的距離）的意外驚喜，這個視覺構造久遠前就發展出來了。英國劍橋大學的莫倫（John Mollen）指出，靈長類的高解析空間視覺同樣利用了中、長波長錐細胞，神經處理空間視覺的方式也和彩色視覺一樣：將某一L或M錐細胞的活化程度與比鄰的許多L和M錐細胞的平均活化程度做比較。目前我們還沒有發現其他獨立的中、長波長彩色視覺線路。或許也沒有這個必要，如果從這角度來看，我們可以把三色視覺看成既有空間視覺系統的次要活動。

彩色視覺神經系統的高度可塑性讓我們聯想到一個有趣的問題：最早靈長類演化出三色視覺時，是發生在一個雌性靈長類

身上，牠是目前X染色體上有第二種較長波長視覺色素對偶基因靈長類的祖先。牠的腦需不需要演化出新的神經線路？還是立刻就能靈活運用這個新的視覺色素呢？獲得第三種視覺色素是否就足以將動物的彩色視覺提升到另一個層次？

如果能在雙色視覺的哺乳動物（例如小鼠）身上重現三色視覺演化的最初步驟，或許就能檢驗這些想法。我們利用基因工程，將小鼠X染色體上的M視覺色素基因換成人類的L視覺色素基因，藉此為小鼠引入了一個對偶基因。我們相信數百萬年前，雙色視覺靈長類身上發生這樣的情況。接著我們證實這個品系老鼠的錐細胞會表現人類視覺色素基因，而L視覺色素也能傳遞光訊號，效率和小鼠的M視覺色素不相上下。一如預期，表現人類L視覺色素的小鼠能夠感應的光譜，要比一般小鼠寬廣。

但我們真正的目的是要回答一個重要問題：兩個X染色體上各帶有不同視覺色素基因的母鼠，在經過X去活化作用使得視網膜上M和L錐細胞隨機排列後，除了能感應更寬的光譜外，是否也能區別較多的顏色？答案簡單卻驚人：牠們可以。

在實驗中，我們訓練同時擁有M和L錐細胞的母鼠分辨綠色、黃色、橘色和紅色，對一般小鼠來說，這些顏色都是一樣的。有了新的L視覺色素，這些小鼠似乎獲得了額外的感官經驗，意味著哺乳動物的腦天生就能夠從全新且性質不同的視覺輸入中取得資訊。

這些發現的意涵適用於所有感覺系統的演化，因為它顯示改變感覺受體基因，就可以驅動整個系統的演化。至於靈長類的三色視覺，我們從小鼠實驗得知，第一隻獲得兩種不同較長波長視覺色素的靈長類動物，肯定見到了其他同類未曾見過的彩色世界。

SA

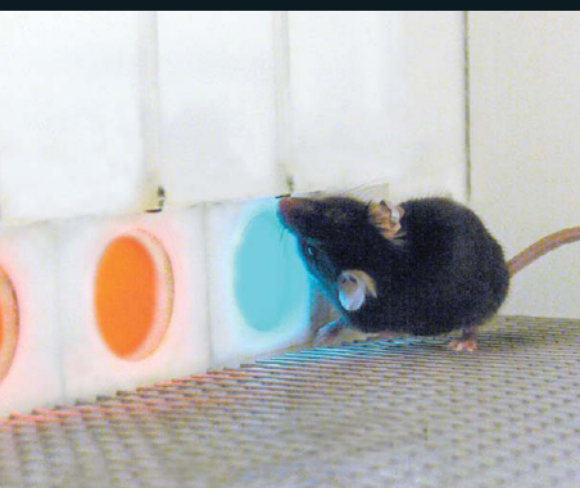
涂可欣 陽明大學神經科學研究所碩士，美國伊利諾大學遺傳所博士研究，現專職科普翻譯工作。

超級彩色視覺？



有些女性除了三種視覺色素外，還擁有額外的第四種視覺色素，她們的X染色體上其中一個較長波長視覺色素基因發生突變，而這個突變可改變視網膜的吸收光譜。科學家正積極調查這個改變是否真的能讓人看見更多顏色。目前彩色視覺檢驗還無法明確證實四色視覺的存在，如果真有人擁有這項能力，他們可能也不知道自己的特異視覺。

基因改造小鼠能夠辨別三種不同顏色的板子，顯示牠可以看見橘色，而一般雙色視覺的正常小鼠是無法區別藍色和橘色的。圖中的小鼠除了有原本的兩種視覺色素基因外，又被植入了一個人類較長波長視覺色素基因，才獲得這種辨色能力。這個實驗證明哺乳動物的腦具有驚人的可塑性，小鼠不需要特別的神經連結，就可直接詮釋新視覺色素的訊息。



延伸閱讀

The Evolution and Physiology of Human Color Vision: Insights from Molecular Genetic Studies of Visual Pigments. J. Nathans in *Neuron*, Vol. 24, No. 2, pages 299-312; October 1999.

Genetically Engineered Mice with an Additional Class of Cone Photoreceptors: Implications for the Evolution of Color Vision. P. M. Smallwood et al. in *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, Vol. 100, No. 20, pages 11706-11711; September 30, 2003.

Emergence of Novel Color Vision in Mice Engineered to Express a Human Cone Pigment. G. H. Jacobs, G. A. Williams, H. Cahill and J. Nathans in *Science*, Vol. 315, pages 1723-1725; March 23, 2007.

Primate Color Vision: A Comparative Perspective. G. H. Jacobs in *Visual Neuroscience*, Vol. 25, Nos. 5-6, pages 619-633; September 2008.