



西伯利亞虎母子在雪中嬉戲，攝於美國水牛城動物園（圖片來源：Davepape, Public domain, via Wikimedia Commons）

# 虎年談虎保育

## The Year of Tiger, and Their Conservation

朱于飛 | 國立臺灣師範大學僑生先修部生物學科

Chu, Yu-Fei | Discipline of Biology, Academy of Preparatory  
Programs for Overseas Chinese Students,  
National Taiwan Normal University

提到大型貓科動物，總令人想到健壯的老虎、迅捷的花豹，以及威猛的獅子。其中，老虎又有森林之王的美譽。而牠們在地球上的故事，也相當豐富，充滿了傳奇色彩。本文將以生物學史的觀點，回顧半世紀以來，各種老虎保育的動態與趨勢。

傳統上，以外型和分布地區為老虎做分類。西元 2004 年，研究人員以分子遺傳 (molecular genetics) 的工具，分析了數百隻老虎樣本的染色體 DNA (chromosomal DNA)，並與傳統分類學的資料互相對照，確定全球的老虎亞種曾有 9 種亞種，依照鑑定年份排序，為孟加拉虎 (Bengal tiger, *Panthera tigris tigris*, 1758)、裏海虎 (Caspian tiger, *Panthera tigris virgata*, 1815)、西伯利亞虎 (Amur tiger, *Panthera tigris altaica*, 1844)、爪哇虎 (Javan

tiger, *Panthera tigris sondaica*, 1844)、華南虎 (South China tiger, *Panthera tigris amoyensis*, 1905)、峇里虎 (Bali tiger, *Panthera tigris balica*, 1912)、蘇門達臘虎 (*Panthera tigris sumatrae*, 1929)、印度支那虎 (Indochinese tiger, *Panthera tigris corbetti*, 1968)，以及最新鑑定出來的馬來亞虎 (Malayan tiger, *Panthera tigris jacksoni*, 2004)。其中裏海虎、爪哇虎、峇里虎，已經在上個世紀滅絕。

根據研究顯示，大型貓科動物的豹屬 (*Panthera*) 遠祖，約於 1,000 多萬年前，出現於現今的中南半島 (Indochinese Peninsula) 與中國南方，隨後漸漸分化出兩支動物群，其中一支是雲豹 (clouded leopard, *Neofelis nebulosa*)，另外一支包含雪豹 (snow leopard, *Panthera uncia*)、花豹 (leopard, *Panthera pardus*)、獅子 (lion, *Panthera leo*)、老虎 (tiger, *Panthera tigris*)，以及美洲豹 (*Panthera onca*)。最原始的老虎化石，於中國和印尼爪哇 (Java) 發現，約有 200 萬年歷史，而粒線體

DNA (mitochondrial DNA) 分析的結果顯示，當代老虎的物種遺傳特性約在 11 萬年前定型，比其他大型貓科動物都晚，之後才向外播遷適應，分化出不同的亞種。老虎的亞種發展，或許和約 75,000 年前，印尼的多峇超級火山 (Toba supervolcano) 爆發有關。此次爆發威力相當巨大，火山灰隨著爆發沖上天空，遮蔽了地球大氣層，使陽光減少，氣溫減低，帶來全球性的冰河期。多峇火山爆發所留下的火山口，現今成為一個巨大的火山湖地形，長度近 100 公里，寬度達 30 公里，深度達 500 公尺，可見

已於 20 世紀中滅絕的裏海虎，1899 年攝於德國柏林動物園 (圖片來源：Unknown author, Public domain, via Wikimedia Commons)



在當時，這場災難的滅絕性甚大。除了使得當時的原始人類大規模喪命之外，還造成亞洲象 (Asiatic elephant, *Elephas maximus*) 往北方遷移到中國的雲南、華南一帶。而老虎在那之後，開始原地向外輻射播遷，分化出現今已知的 9 種亞種。棲息在中南半島與中國南方的原始老虎，約於 67,300 年前在蘇門達臘 (Sumatra)，適應成為現今之蘇門達臘虎。另外約於 52,900 年前向西建立孟加拉虎族群，約 33,800 年前向東建立華南虎族群，約 27,600 年

前向南建立印度支那虎族群。馬來亞虎則是在最近一次冰河時期，約 13,000 至 25,000 年前，由印度支那虎分出。至於在史前時期繼續向亞洲東北方播遷的老虎，約在 12,000 年前才建立西伯利亞虎族群。從歷史來看，最先分化的是孟加拉虎，最後分化的是西伯利亞虎，而印度支那虎與馬來亞虎為同期各自在其分布地區適應，因而產生之姊妹分類群 (sister taxa)。換言之，牠們彼此之間為親緣關係最接近之亞種。



德國柏林動物園的蘇門達臘虎 (圖片來源: Captain Herbert, CC BY-SA 3.0, via [https://en.wikipedia.org/wiki/File:Sumatran\\_Tiger\\_Berlin\\_Tierpark.jpg](https://en.wikipedia.org/wiki/File:Sumatran_Tiger_Berlin_Tierpark.jpg))

一隻圈養的華南虎向後方樹幹噴灑尿液做氣味標記領域

亞種的分化與建立，是物種在各地棲息地的地形與氣候環境條件之下，累積多代繁殖、適應而成的結果。時間越長，適應越穩定，各地分化的差異越大。通常來說，北方的動物體型偏大、體色偏淡，南方的動物則是體型偏小、體色偏深。生態學上有兩種理論可以解釋此現象：伯格曼定律 (Bergmann's rule) 與格羅格定律 (Gloger's rule)。伯格曼定律由德國解剖生理學家 Carl Bergmann (1814-1865) 歸納提出。在炎熱地區生活的動物，體內新陳代謝所

產生之熱能，需要較為快速逸散，以免蓄積在體內造成體溫過高，體型小，因而具有較大的體表面積與體積比值 (surface area to volume ratio)，令其散熱快；反之，在寒冷地帶生活的動物，體型大，具有較小的體表面積與體積比值，令其散熱慢，不易失溫。格羅格定律則由德國動物學家 Constantin Gloger (1803-1863) 歸納提出。在炎熱地區生活的動物，其體色較深，較有利於在日照強度高的環境下，減少紫外線曝曬帶來的傷害；而在寒冷地區生

存活的動物則相反，日照強度相對低，紫外線傷害機率相對也較低，因而無需較深的體色。而近代的分子生物學家，也發現了一種與體重控制相關的基因，名為*Adh7*。已知具有*Adh7* 隱性基因的小鼠，體型較小、體重較輕。蘇門達臘虎是現存老虎當中體型最小的亞種，研究人員在蘇門達臘虎也發現有*Adh7* 的隱性基因，或許是牠們以小體型適應叢林生活的原因之一。

西伯利亞虎分布於西伯利亞 (Siberia)、中國東北，與朝鮮半島 (Korean Peninsula) 北方，1988 年，被訂定為韓國漢城奧運會的吉祥物。牠們是 6 種老虎之中，體型最大的，體長可超過 200 公分。由於生存於北方地區，西伯利亞虎的毛髮也是 6 種老虎當中最長的。華南虎是產於中國的品種，分布於長江以南，體長約 140 公分，不如西伯利亞虎。由於在歷史上，華南虎的分布相當廣泛，因此在華人文



(圖片來源：China's Tiger, CC BY-SA 3.0, via [https://en.wikipedia.org/wiki/File:JenB\\_Marking\\_Territory.JPG](https://en.wikipedia.org/wiki/File:JenB_Marking_Territory.JPG))



華南虎飲水，攝於上海(圖片來源：Shanghai gallery, CC BY-SA 1.0, via <http://www.world66.com/asia/northeastasia/china/shanghai/lib/gallery/World66>)

化的故事與成語中登場的老虎，如虎姑婆、武松打虎、虎落平陽被犬欺，其原型大多是當時出沒於鄉鎮山區的華南虎。老虎在華人文化中，多有凶猛矯健，或是勇猛萬夫莫敵之意涵，如三國演義中的五虎將、虎賁將軍、虎牢關等。值得一提的是，臺灣民間素有民俗禁忌，認為生肖屬虎的人，不宜參與喜事，如擔任婚禮之花童、伴郎、伴娘，也不可進新娘房、產房，以免帶來煞氣，

甚至因此在虎年的嬰兒出生率也是各生肖年中最低的。然而，筆者任教時，接觸的歷屆海外華裔學生，都表示沒有聽說過這些習俗，在其家鄉也沒有虎年出生率最低之現象。不僅沒有虎年禁忌，有些家庭還會購買虎頭鞋和虎頭帽供子女穿戴，望其活力四射如虎討吉祥。此一民俗之地區生活圈差異，或仍有待相關領域專業學者人士探討研究。

印度支那虎，得名自中南半島的舊稱印度支那（Indochina），棲息於緬甸、泰國、越南、寮國一帶，有時候會在當地名勝看到經由收費讓遊客拍合照的老虎，多為印度支那虎。孟加拉虎出沒於孟加拉與印度，又稱為印度虎，是目前數量最多的老虎亞種。曾出現在導演李安 2012 年的電影作品「少年 Pi 的奇幻漂流」當中，和主角一起在海上漂流的老虎，即是孟加拉虎。蘇門達臘虎分布於印尼，是現存 6 種老虎當中體型最小的，也是目前印尼境內唯一的老

虎物種。馬來西亞境內則有馬來亞虎。由於馬來半島北接泰國，故馬來西亞的老虎過去被認為是印度支那虎的一群，直到 2004 年，研究人員進行 DNA 檢驗，比較之後，才確立馬來西亞的老虎，應被重新分類為馬來亞虎，而非印度支那虎。

目前，6 種老虎都是保育類物種，在各國野外的生存並不樂觀。許多老虎的棲息地與族群，都在減少當中。造成老虎族群減少的原因，以人為



美國辛辛那提動物園圈養的印度支那虎（圖片來源：Kabir Bakie, CC BY-SA 2.5, via [https://en.wikipedia.org/wiki/File:Tiger\\_032.jpg](https://en.wikipedia.org/wiki/File:Tiger_032.jpg)）

捕獵和環境開發為主。對虎皮與虎骨的需求，甚至是貴族為了顯示勇氣而獵虎，促使了持續的人為獵殺。而老虎在野外的領域與生存空間需求相當廣大，如遭公路與農場闢建，以及採礦等人為開發干擾，牠們只好退居更深的山區，但是有限的棲息地，能夠支持的老虎數量，總是不如受到開發干擾之前的多。以華南虎為例，從諸多歷史記載、小說故事與鄉野傳說，可知以往在長江流域與中國南方一帶，頗有機會在山區撞見老虎。但隨著人為的獵

殺與經濟開發，華南虎已有至少 30 年，在野外未有蹤跡紀錄，已經被判定為在野外絕種（extinct in the wild），當今只有在少數的動物園，才有華南虎的存活個體。最大型的西伯利亞虎，生存於物產豐饒的森林地區，在中國境內，曾因缺乏保育觀念的緣故，在農場開發的過程中，被有計劃地獵殺，餘下不到 30 隻，目前正在由中國官方積極挽救中。在印尼，由於熱帶雨林資源的商業開採，目前蘇門達臘虎的族群也在快速減少之中。印度支那虎、孟

加拉虎，以及馬來亞虎的棲息地面積也正在各自倒退之中。

至於 3 種已經滅絕的老虎，峇里虎約於 1930 年在印尼滅絕，棲息於伊朗、伊拉克、阿富汗一帶的裏海虎滅絕於 1970 年左右，爪哇虎則滅絕於 1980 年代的印尼。換句話說，這 3 種老虎的絕種，都在短短的 20 世紀內，前後相距僅約 50 年，由於人類的獵殺以及干擾而發生。在動物學家尚未得以

更加徹底地認識這些不同亞種的老虎的外型、行為、遺傳特色，以及採取行動加以保育以前，牠們已經永遠消失在這個世界上。目前，世界各國也正在積極透過大學研究機構、動物園，以及各國政府的合作，制定保育政策與棲地經營管理，並不定時實施老虎野放計畫並加以追蹤，希望能夠增加老虎在野外繁殖的成功率，以及實現長居久安的終極目標。2007 年時估計，含專業運行的動物園在內，全球老虎的圈養個體約有 15,000 至 20,000



爪哇虎，攝於 1938 年 (圖片來源：Andries Hoogerwerf (29 August, 1906-5 February, 1977), Public domain, via Wikimedia Commons)

隻，其中有 1,131 隻為確認血統並加以追蹤的個體 (421 隻西伯利亞虎、295 隻蘇門達臘虎、78 隻華南虎、210 隻孟加拉虎、14 隻印度支那虎、113 隻馬來亞虎)，為各動物園鑑定與繁殖計畫記錄在案可查者。而其他的圈養老虎個體，有很大比例是圈養於設備簡陋的私人動物園、繁殖場、馬戲團，或是私人住宅。由於無法確認個體來源，以及可能在飼主未有鑑定及管理的情況下，發生不同亞種間的混種雜交，這些在專業動物園之外，由私人圈養的

老虎個體，無法被納入妥善管理的國際交流與繁殖計畫中。

在各種亞種的保育工作中，計畫規模最大的是西伯利亞虎，又稱東北虎。現今研究西伯利亞虎成果最透徹的，是占地利之便的中國學者。當今的西伯利亞虎，大約有 500 隻野生個體，數量上遠勝目前僅存於各地動物園不足 100 隻、被認為遲早會絕種的華南虎；但是西伯利亞虎的族群遺傳品

質，卻是各種老虎當中最不佳，有嚴重的近親交配 (inbred) 跡象。原來在清朝時期，因為在東北設有禁墾令，原先就居於東北森林的西伯利亞虎，不至於受干擾；但是到了 20 世紀，因為毛皮交易的需求以及開墾解禁，西伯利亞虎開始遭遇大量獵殺。到了六十年代，中國文化大革命，正是「超英趕美」、「大躍進」火熱之際。那時需要大量砍伐森林取得木材做為燃料，居於森林的老虎，在開採過程中，會干擾人類的推進，被政府官方公告為有害動

物，並設有獎勵獵殺制度。除此之外，再加上傳統中藥材的市場誘因，導致獵殺，西伯利亞虎的數量劇減，與同一時期華南虎面臨的情況相同。到了八十年代，據估計西伯利亞虎最多只剩下 35 隻，數量不足，因而導致嚴重的近親交配，將加速其物種的衰退滅絕。在國際動物專家學者的呼籲下，中國政府官方改變對國內東北虎的經營態度，公告東北虎為「國寶」的地位，列入中國國家一級保護動物名單當中，禁止獵殺。八十年代



遭獵殺的峇里虎，攝於 1920 年代 (圖片來源：M. Zanveld, Public domain, via Wikimedia Commons)



Huid van een Balinese tijger.  
Foto: Rijksmuseum van  
Natuurlijke Historie, Leiden.

72

峇里虎的全身毛皮，約於 20 世紀前期

中期，我國和韓國公告禁止虎骨交易 (筆者註：臺灣在 1989 年公告野生動物保育法之前，也曾因為殺虎進補及老虎產品交易登上新聞，而在國際保育圈裡聲名狼藉，近 20 年後才有所翻轉，得到信任)。九十年代初，中國終於公告嚴格禁止交易虎骨及一切虎產品，並為其設立重大刑責。

老虎的生存，非常依賴森林及其中的生物，因此唯有森林地帶能提供老虎棲息。牠們是有領域性

的大型貓科動物，彼此的領域既不重疊，也不共享，活動力又強。根據估算，一隻成年雄性西伯利亞虎，為尋找交配對象，在繁殖季節時，可以行動達 1,000 公里之遠；而若要支持 20 隻育幼之雌性西伯利亞虎，需要總面積達 8,000 平方公里完整、不零碎的棲地。除面積需求之外，老虎為食肉動物，以捕殺大型草食動物如牛、鹿、野豬為食，一年至少 50 隻，方能維持最低需求，雌虎育幼帶仔期間，此需求則更大。據估計，若要能穩定支持一隻老虎

的食物需求，則在其領域中需要有五倍以上之獵物數量，也就是 250 至 500 隻的草食動物，若要承載如此多的草食動物，將更需要大面積的棲息地。當今世界各地，由於人類活動的開發拓殖，這樣的環境所剩無幾，使得老虎的生存條件更顯嚴峻。以往老虎習慣與人類保持距離，而近期在印度，已常有報導老虎主動侵入村莊傷害人類的新聞，這在以往是罕見的。人類的活動，壓縮到老虎的空間，重疊越來越多，衝突也越來越大。

回到西伯利亞虎的保育研究，20 世紀初，在中國東北要遇見老虎不是難事。筆者學齡時期的參考書，也提及東北居民上山採人參時，有可能會遇到老虎，但是現況卻非如此。根據學者研究，大興安嶺、小興安嶺、長白山，這些指標性區域的老虎，早就分別在 1960、1970、1980 年左右消失。在當代整個中國東北，野生東北虎的數量，學者估計僅有 20 多隻，一半在吉林，一半在黑龍江，其他約有至少 480 隻野生個體，全都在俄羅斯，或中俄



(圖片來源：Leiden museum, Public domain, via Wikimedia Commons)



遭獵殺的峇里虎，攝於 1911 年 (圖片來源：Oskar Vojnich, Public domain, via Wikimedia Commons)

邊界一帶。現今中國政府將老虎列為國家級重要物種，予以嚴格保護，也編列經費讓學者能研究、追蹤。對老虎的保護，還能帶來另一個功能，就是抑制狼群。同樣居住於森林地帶，老虎的生育率、胎數、生長速度，皆比不上狼。但老虎的力量卻遠勝於狼，因此在野外，老虎有時會去爭奪狼的食物。食物獲取不易時，此舉將使狼的族群繁衍遭遇壓力，也就減低了狼群襲擾人類村莊的能力。此消彼長，一旦老虎的數量減少，狼群就有機會增長，到

時，物種在區域勢力的關係，會重新洗牌，可能增加狼群騷擾人類的機率。因此研究報告指出，老虎是森林的關鍵物種 (keystone species)，如果森林老虎的數量不足，會對森林生態系的平衡帶來巨大的影響。如今西伯利亞虎在東北雖然尚能勉強立足，但在現代依然難免有人虎衝突的發生。在 2013 年時，新華社曾經報導，黑龍江省發生野生西伯利亞虎多次闖進當地林場居民住家，攻擊並獵食黃牛，造成數頭黃牛死傷的事件。雖然西伯利亞虎的保



護，在生物學上，有其指標性及重要性，但是一頭牛的損失，對一個農戶來說，價值也是非常可觀。在臺灣，筆者曾聽家人述及，外祖父以往曾在經濟拮据的時刻，賣了家裡唯一的耕牛，換得兒女讀高中的學費。牛的力氣大，對農戶是很重要的協同工作夥伴，無牛則只好由人自行以人力耕地。而這樣一頭牛，對老虎來說，卻只是大約一個星期所需的熱量，因此如果要維持一隻老虎一年的生存，食物來源的需求依然龐大。雖然中國政府在保育東北虎

的政策之下，對民間遭到東北虎獵食的牲畜，設有補助制度。然而人虎衝突在當今的社會，不分國家地區，依然是一個複雜的難題。

目前全球野生老虎不足 4,000 隻，當代剩餘的野外棲息地面積，僅占歷史紀錄的 7%，與 20 世紀初，野外還有近 100,000 隻老虎的景況相比，差異極大。國際自然保護聯盟 (International Union for Conservation of Nature, IUCN) 在多年前已將老虎列



目前族群數量最多的孟加拉虎 (圖片來源：Seemaleena, CC BY-SA 4.0, via [https://en.wikipedia.org/wiki/File:Adult\\_male\\_Royal\\_Bengal\\_tiger.jpg](https://en.wikipedia.org/wiki/File:Adult_male_Royal_Bengal_tiger.jpg))

為瀕危物種 (endangered species)，即估計整體族群數量於過去 10 年內減少 70% 以上，或棲息地嚴重減少、發生棲地破碎化 (habitat fragmentation) 等因素，導致未來發生滅絕為可預期之事實者。2014 年時狀態依舊，老虎整體族群數量呈現下降趨勢，而部分亞種更列為極危 (critically endangered)，即族群數量減少 90% 以上，伴隨棲息地嚴重減少，或未來 10 年內滅絕機率大於 50%。

整體說來，老虎的保育，需要考量的資訊，包括生物地理學 (biogeography)、分子遺傳學、族群生態學 (population ecology)，與群落生態學 (community ecology)，還需要政治經濟環境的配合與協調，才有成功的可能。西伯利亞虎的復育 (restoration) 是一個令人振奮的進行中案例。上世紀中期，野外個體約 35 隻，到西元 2010 年時，各國動物園圈養個體繁殖達到約有 420 隻，整體族群數目顯著增加。透過妥善的個體圈養管理，

並經遺傳檢驗分析證實，圈養西伯利亞虎的繁殖，其基因多樣性程度，並未低於野外個體。印度支那虎則較為特別，在歐美各國動物園飼養的老虎，原先多數認定為印度支那虎，但經分子檢驗以後，發現其中大部分為馬來亞虎。此一研究結果，印度支那虎相對成為少數，使得與牠們相關的圈養管理優先次序，以及國際交流配對的策略，需要重新作出調整。而孟加拉虎由於較多私人圈養，以及馬戲團繁殖，是最頻繁在各國輸入

與輸出的老虎亞種，也是最多在管理者不知情狀態下，參與混種配對的亞種，根據估計，全球的圈養老虎，無論純種與否，至多可能有三分之一具有孟加拉虎血統。分子遺傳學的檢驗，也為復育老虎提供可靠的參考。從博物館取得已經滅絕的裏海虎的樣本，經粒線體DNA的分析顯示，目前6種老虎亞種中，與其親緣關係最相近的，是西伯利亞虎。換言之，如果有朝一日，欲在中亞地區執行裏海虎的原地復育，則西伯利亞虎會是最適合的再引入



一隻馬來亞虎休息中，攝於馬來西亞國家動物園(圖片來源：Tu7uh, CC BY 3.0, via <https://en.wikipedia.org/wiki/File:MalayanTiger.jpg>)

(reintroduction) 選擇。同樣的分析也顯示，已經在印尼滅絕的峇里虎、爪哇虎，若欲執行原地復育，最適合考慮的再引入選擇是蘇門達臘虎。

而有一種特殊的老虎，偶爾會出現在新聞報導中，就是白老虎 (white tiger)。白色的動物，在歷史上多有紀錄。皇帝出外狩獵時，偶有獵獲白鹿、白熊之記載，偏遠地區的縣治或國家部族，偶爾也會在朝貢時，獻上白兔、白虎、白狐、白烏鴉等動

物。由於少見，白色的動物在古時，都被視為太平盛世的吉祥象徵。對於白色動物，大眾較為熟悉的名詞是白化 (albinism)，亦即白子 (albino)。遺傳學上，動物白子的產生，是因為體內的黑色素細胞 (melanocyte) 缺乏合成黑色素 (melanin) 的能力。正常的動物，其體內皆具有一種酵素，稱為酪胺酸酶 (tyrosinase)，參與催化一系列複雜的生化反應，在下游使黑色素的分子得以合成，顯現於毛髮與其他組織當中。如果缺乏酪胺酸

酶，或是因為受到溫度與酸鹼值的影響，干擾酪胺酸酶的功能，將無法順利合成黑色素。白化動物之所以呈現全白的身體特徵，是因為基因變異，因而缺乏有效的酪胺酸酶，導致牠們缺乏合成色素的能力，因而造成白化動物通體全白。以我們常見的白兔為例，除了全身白毛以外，連眼睛也是紅色的，這是因為眼睛的虹膜 (iris) 也缺乏製造黑色素的能力，從而呈現出眼內血管的顏色所致。不過白老虎的身上仍然保有黑色的條紋，只是深度較淺。另外，牠們的眼睛呈現淡藍色。因此，白老虎既非如白兔

一般通體全白，眼睛也非紅色，顯然不是遺傳白化所致的白子現象。

白老虎的成因與白化並不相同，而是來自於另一種稱為白變 (leucism) 的遺傳表現結果。目前世界各國動物園或動物飼養機構中的白老虎，都是源自1951年於印度野外捕獲的一隻雄性白色孟加拉虎，所繁衍出的後代。研究人員從十幾隻的白老虎身上獲取DNA樣本以後，加以檢驗，發現黑色素細胞合成的黑色素，有色澤偏棕或黑的真黑素 (eumelanin)，



新加坡動物園的白老虎，注意其眼睛為藍色 (圖片來源：Basile Morin, CC BY-SA 4.0, via [https://en.wikipedia.org/wiki/File:Standing\\_white\\_tiger.jpg](https://en.wikipedia.org/wiki/File:Standing_white_tiger.jpg))

與色澤偏黃或紅的棕黑素 (pheomelanin)。而有一基因 *Slc45a2*，在白老虎身上發生了突變 (mutation)，使得其通過轉錄 (transcription)，在蛋白質轉譯 (translation) 階段表達時，第 447 號胺基酸由丙胺酸 (alanine) 換成了纈胺酸 (valine)，構成突變蛋白質。SLC45A2 蛋白質是一種氫離子運輸蛋白 (proton transporter)，此一突變使其運輸氫離子的功能減弱，導致細胞內部承裝黑色素的黑色素體 (melanosome) 內部的酸鹼值改變，pH 值異常，連帶影響其中的酪

胺酸酶的活性，減低了酪胺酸酶的功能，從而降低了黑色素的製造量。人類也有因 *Slc45a2* 隱性基因所導致的遺傳性狀，稱為眼部皮膚白化 (oculocutaneous albinism)，使得個體眼睛虹膜呈現蒼白極淺色澤。另外老虎還有一個參與胚胎時期形成條紋的基因 *Edn3*，在白老虎身上無異常，而 *Edn3* 可強化身體局部表現真黑素，因此缺乏棕黑素的白老虎，不具一般老虎擁有之亮橙色，但黑色條紋依然清晰可見，可見老虎的底色和條紋，分屬不同基因控制。某種

程度來說，白老虎比較像是顏色被刷淡了的老虎，而非白子。除了白老虎以外，圈養個體中尚發現有淺黃底棕色紋的金虎 (golden tiger)，與全身通白僅尾部有條紋的雪虎 (snow tiger)，都比白老虎更加少見。前者乃因真黑素的合成受到抑制，後者則是真黑素與棕黑素的合成皆受到抑制，因而產生如此的外觀。

雖然目前各地圈養的白老虎，因為近親交配以維持此性狀之緣故，而時有出現發育異常或身體缺陷之個體，但白老虎本身並不是攜帶缺陷基因的老虎亞種或族群。對於白老虎的目擊與捕捉，最早可追溯至蒙兀兒帝國 (Mughal Empire) 的阿克巴大帝 (Akbar the Great, 1556-1605) 時期，距今有至少 400 多年的近代紀錄。顯然，白老虎在野外可以順利存活並繁殖，代代相傳。因此，研究學者認為白老虎不是遺傳缺陷 (genetic defect)，而是老虎遺傳多樣性 (genetic diversity) 的一種。



西班牙馬德里動物園的白老虎 (圖片來源：Xauxa (Håkan Svensson), CC BY-SA 3.0, via [https://en.wikipedia.org/wiki/File:MadridZoo-Panthera\\_tigris\\_tigris.jpg](https://en.wikipedia.org/wiki/File:MadridZoo-Panthera_tigris_tigris.jpg))

虎年佳期，願世上所有的老虎，都能享有美好願景，繼續以牠們充滿力量又不失優雅身形的存在，為我們呈現著更多精彩美妙的故事。

#### 參考文獻

- Shu-Jin Luo, Jae-Heup Kim, Warren E. Johnson, Joelle van der Walt, Janice Martenson, Naoya Yuhki, Dale G. Miquelle, Olga Uphyrkina, John M. Goodrich, Howard B. Quigley, Ronald Tilson, Gerald Brady, Paolo Martelli, Vellayan Subramaniam, Charles McDougal, Sun Hean, Shi-Qiang Huang, Wenshi Pan, Ullas K. Karanth, Melvin Sunquist, James L. D. Smith, Stephen J. O'Brien. (2004). Phylogeography and Genetic Ancestry of Tigers (*Panthera tigris*). PLOS Biology.
- S. O'Brien, Shu-Jin Luo, W. Johnson. (2005). Molecular Genetic Analysis Reveals Six Living Subspecies of Tiger, *Panthera tigris*. Environmental Science.
- 羅述金、Jae-Heup Kim、Warren E. Johnson、Dale G. Miquelle、黃世強、潘文石、James L. D. Smith、Stephen J. O'Brien (2006)。中國及其他區域野生虎的系統地理學和遺傳起源研究進展。動物學研究。
- Virginia Morell. (2007). Can The Wild Tiger Survive? Science.
- Shu-Jin Luo. (2010). The Status of the Tiger in China. Cat News Special Issue Nr 5.
- Shu-Jin Luo, Warren E. Johnson, James L. David Smith, and Stephen J. O'Brien. (2010). What Is a Tiger? Genetics and Phylogeography. In *Tigers of the World, the Science, Politics and Conservation of Panthera tigris* (2nd edition).
- Carlos A. Driscoll, Shu-Jin Luo, David MacDonald, Eric Dinerstein, Igor Chestin, Olga Pereladova, Stephen J. O'Brien. (2011). Restoring Tigers to the Caspian Region. Science.
- 朱于飛、吳慧雯、陳芝婷、黃仲義 (2012)。臺北市立動物園亞洲熱帶雨林區孟加拉虎行為豐富化策略比較。動物園學報。
- Xiao Xu, Gui-Xin Dong, Xue-Song Hu, Lin Miao, Xue-Li Zhang, De-Lu Zhang, Han-Dong Yang, Tian-You Zhang, Zheng-Ting Zou, Ting-Ting Zhang, Yan Zhuang, Jong Bhak, Yun Sung Cho, Wen-Tao Dai, Tai-Jiao Jiang, Can Xie, Ruiqiang Li, Shu-Jin Luo. (2013). The Genetic Basis of White Tigers. Current Biology.
- Xiao Xu and Shu-Jin Luo. (2014). How the White Tiger Lost Its Color, but Kept Its Stripes. Science China Life Sciences.
- Yue-Chen Liu, Xin Sun, Carlos Driscoll, Dale G. Miquelle, Xiao Xu, Paolo Martelli, Olga Uphyrkina, James L.D. Smith, Stephen J. O'Brien, Shu-Jin Luo. (2018). Genome-wide Evolutionary Analysis of Natural History and Adaptation in the World's Tigers. Current Biology.
- Shu-Jin Luo, Yue-Chen Liu, and Xiao Xu. (2019). Tigers of the World: Genomics and Conservation. Annual Review of Animal Biosciences.