HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	世界最寒冷地に生息するサル類 : 上高地のニホンザル群で進化した水生昆虫や魚類の捕食行動
Author(s)	東城, 幸治; 竹中, 將起
Citation	低温科学, 81, 199-205
Issue Date	2023-03-20
DOI	10.14943/lowtemsci.81.199
Doc URL	http://hdl.handle.net/2115/89093
Type	bulletin (article)
Note	第二章：恒温動物（哺乳類）
File Information	21_p199-205_LT81.pdf

Instructions for use

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

低温科学 81 （2023） 199-205
doi: 10.14943/lowtemsci. 81. 199

世界最寒冷地に生息するサル類・上高地のニホンザル群で進化した水生昆虫や魚類の捕食行動

東城　幸治[1, 2)]，竹中　將起[1, 2)]

2022 年 12 月 8 日受付，2023 年 1 月 5 日受理

サル類は熱帯や亜熱帯を中心に分布し，下北半島のニホンザル集団が「北限のサル」である．気温的には中部山岳域（上高地・志賀高原など）が世界最寒の生息域で，上高地には 4 群約 200 頭のニホンザルが生息する．このうち 3 群に属する複数個体が，厳冬季に水生昆虫類やイワナ類を捕食していることが究明された．サル類一般に，水を苦手とすることから，世界的な「サル類の行動・生態学」の観点からは驚愕的な行動といえる．本稿では，メディアとの連携により撮影された動画の分析から，餌資源の乏しい厳冬季に，水温の高い湧水を含む緩流条件下で，まず水草食が進化し，次いで水生昆虫食を介して魚食行動が進化したとするシナリオを提唱する．

Monkeys in the world's coldest region - Predatory behavior of aquatic insects and fish evolved in the Japanese macaque group in the Kamikochi region

Koji Tojo[1] and Masaki Takenaka[2]

Monkeys, which are mainly distributed in the tropics and subtropics, do not prefer cold environments, and Japanese macaques inhabiting the Shimokita Peninsula in the Japanese Archipelago are considered to be at the "Northern limit of monkeys". Monkeys inhabiting the alpine and sub-alpine zones of the central mountainous region of Japan, where the temperature is lower than that of the Shimokita Peninsula, are considered to be inhabiting the coldest environments for primates in the world, the Kamikochi area being such location. About 200 Japanese macaques inhabit the Kamikochi area, and consisting of four troupes currently. Among them, it was found that at least some individuals belonging to three of the troupes prey on aquatic insects and char fish during the severe winter. Since it is also well known that monkeys generally dislike water, this is a startling behavior from the viewpoint of the global "ethology and ecology of monkeys". Herein, we review the process leading up to clarifying the fishing behavior of Japanese macaques in the Kamikochi area, and the results of analyzing video images obtained by introducing a large number of automatic filming systems in cooperation with a major professional media organization. In addition, we propose a scenario whereby during severe winters when food resources are scarce under relatively mild water conditions due to moderate temperature water flows from underground springs, herbivorous behavior evolved first, and subsequently evolved to diet for aquatic insects, and further adapting the fishing.

キーワード：ニホンザル，越冬戦略，食性，魚食，DNA メタバーコーディング
Japanese macaque, wintering, diet, fishing, DNA metabarcoding

連絡先
東城　幸治
信州大学　学術研究院　理学系
〒390-8621　長野県松本市旭 3-1-1
Tel. 0263-37-3341
e-mail：ktojo@shinshu-u.ac.jp
1）長野県松本市旭 3-1-1　信州大学学術研究院理学系
Biology Department, Faculty of Science, Shinshu University, Asahi 3-1-1, Matsumoto, Nagano 390-8621
2）長野県松本市旭 3-1-1　信州大学山岳科学研究所
Institute of Mountain Science, Shinshu University, Asahi 3-1-1, Matsumoto, Nagano 390-8621

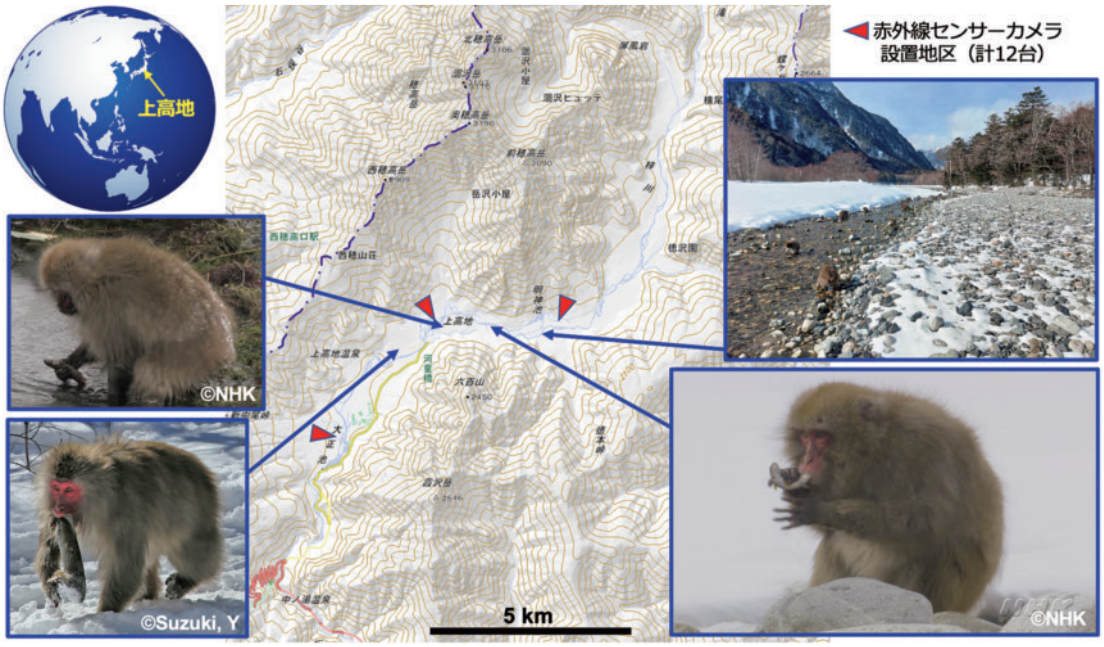

図 1：上高地でのニホンザル調査・研究サイトと撮影された水生昆虫食・魚食の画像.

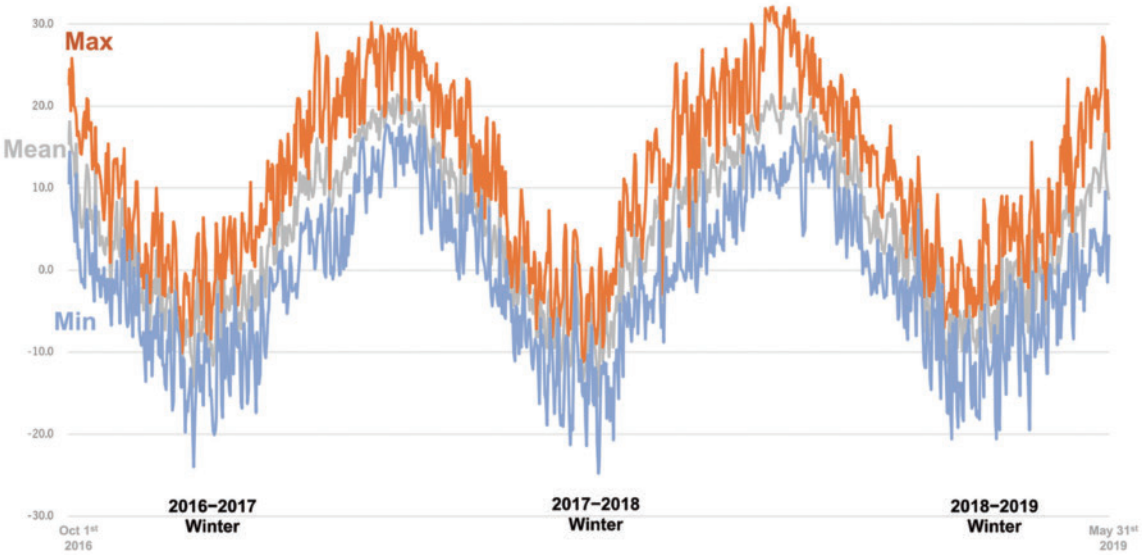

図 2：上高地（明神地区）における冬季 3 シーズンを含む気温変化（2016 年 10 月 1 日から 2019 年 5 月 31 日）．毎日の最高気温・最低気温・平均気温のグラフ（信州山の環境科学センターによる計測データ）.

1．はじめに

ヒト *Homo sapiens* を除く霊長類（いわゆるサル類）は熱帯や亜熱帯を分布の中心とする．多くのサル類は低温環境にはほとんど生息しておらず，本州中北部に生息するニホンザル *Macaca fuscata* は例外的な存在であり，下北半島に生息するニホンザル集団が「北限のサル」とされる．ただし，中部山岳の高山帯（夏季）や亜高山帯に生息するニホンザル集団の方が，下北半島をはじめとする東北地方の北部集団よりも，より低い気温の環境下で生息している．すなわち，上高地や志賀高原の亜高山帯で越冬しているニホンザル集団が世界最寒地に生息するサル類となる．サル類の分布域や集団サイズを規定するものとして「越冬戦略」は最重要事項であり，越冬できるか否かは集団維持の可否に直接関与する．

本研究で注目する上高地は，厳冬季には気温が－20℃を下回り，年によっては－25℃を下回る（図 1，2）．上高地の玄関口とされる釜トンネルよりも標高の高い地域

に，現在，約 200 頭のニホンザルが生息しており，4 群が形成されている．冬季の上高地はほぼ全面が雪に覆われ，厳しい餌不足となる．槍ヶ岳山麓（標高約 2,600 m）の槍沢を源流とし，上高地を貫流する梓川は，冬季の水位低下により横尾地区から明神地区までの流程に沿った約 10 km 弱がほぼ伏流し，本流の河原は雪原状態となる．ただし，梓川に流入する支流のうち，湧水が占める割合が大きく水量が豊富な支流などでは表流水もみられる．また，明神地区から大正池にかけての約 10 km の流程では，冬季にも表流水が確認されるが，その流量は極めて減少しており，本流であっても浅く緩やかな流れとなる．これらの表流水の流域は冬季の上高地において数少ない雪に覆われていない環境となる．このような上高地で越冬するニホンザルによる，凍らない河川環境における採餌行動は，彼らの越冬戦略の重要な特徴といえる．

このような背景下，ここ数年の上高地のニホンザル集団を対象とした調査・研究により，梓川の水生生物に依存した興味深い越冬戦略が明らかとなってきた．本稿では，一連の調査・研究に関する着想や研究の展開過程を紹介するとともに，これまでに明らかとなった成果について，我々自身の既報の 2 つの論文を引用しながら総説する．

2. 上高地のニホンザルにおける糞内 DNA のメタバーコーディング

2.1 糞内 DNA のメタバーコーディング実行の経緯

著者らは 20 年近くに渡り，上高地地域での水生昆虫類に関する様々な調査・研究を実施してきた．その過程で，梓川の水位が低下する冬季に，ニホンザルが浅瀬の石礫をひっくり返して水生昆虫類を捕食する行動をしばしば観察してきた．当初，我々は「餌資源が乏しい冬季には水生昆虫類が有用なタンパク源なのだろう」といった程度の理解であり，「多くの研究者が，日本各地のニホンザル集団を対象とした調査・研究を展開してきたはずであり，こうした行動もよく知られているのだろう」と考えていた．

2017 年度からの 2 年間，英国バーミンガム大学の Milner 教授をはじめ，同教授の研究室の 2 名の博士研究員を，それぞれ特別招聘教授と特任助教として信州大学山岳科学研究所にユニット招聘し（Milner 教授の 10 カ月間の滞在は，学振「外国人研究者招聘事業（長期）」の支援による），上高地での陸水生態学の共同研究に着手し，冬季も含めて定期的な上高地調査を実施する機会を得た．この共同研究は，気候変動が危惧される状況下，世界の氷河地域の陸水生態系モニタリングの一環として，氷河や雪渓を水源とする表流水を主とする沢と，いったん地下浸透した湧出地下水を主とする沢との間における水生昆虫群集の差異や降雨・出水時の撹乱耐性などの比較調査を目的とするものであった（Milner et al., 2020; Windsor et al., 2021）．この調査から，上高地の地下水を起源とする細流では，水温が年間を通して 5－6℃に維持されていることや，降雨後の撹乱の程度は低く抑えられ，水生昆虫類の種多様性や現存量が大きなことが判明した（Milner et al., 2020）．

こうした調査・研究を展開する中，欧州の陸水生態学者である Milner 教授らにとって，上高地のニホンザルが冬季にも雪深い上高地にとどまることや，冬季の餌資源として水生昆虫を利用していることは大きな驚きであり，彼らが文献検索をして辿り着くような国際誌では，こうした行動は全く報じられていないとの指摘を受けた．我々も文献を検索してみたところ，確かに和文や英語の書籍などではニホンザルの水生昆虫類の摂食行動に触れた報文があるものの，海外の研究者の理解には及び難いものと思われた．しかしながら，ニホンザルによる水生昆虫食そのものは既に報告されており，論文化する上での新規性を訴えるためには新たな試行が必要であると考え，冬季におけるニホンザルの糞内 DNA をメタゲノム解析することとした．これにより，捕食対象種群の特定や水生昆虫類への依存の程度がある程度明らかになるものと期待された．

2.2 想定外であったサケ科魚類 DNA の検出

2017－2019 年にかけての冬季（1－4 月）の 3 シーズンに，ニホンザルの同一個体・同一時期の糞を重複して解析することを回避するため，採取する日や採取場所を大きく変えるなどして（同じ日に複数の糞便試料を採取する場合には，上流側・明神地区，下流側・大正池地区の約 10 km の流程内における可能な限り離れた地点から）糞便試料を採取し，冷凍保存した．これらの糞便試料のうち，2017 年の 5 試料，2018 年の 15 試料，2019 年の 18 試料，合計 38 試料について，糞内 DNA のメタゲノム解析を実施したところ，水生昆虫類の DNA 配列が少なくとも全 3 冬季にわたる 18 サンプルから検出された（Milner et al., 2021）．得られた DNA 配列のうち，相同性検索の結果や検出された DNA リード数を表 1 に示す．リファレンス配列との一致率が低い配列データについては結果から除外しているため，リファレンス配列が GenBank に登録されていないことで結果から除外されているケースも考えられる（すなわち，表 1 として示し

表 1：2017–2019 年の冬季に上高地で採取したニホンザルの糞便試料（全 38 サンプル）から検出された陸水域に生息する動物由来と考えられる DNA の相同性検索結果と検出されたリード数

Phylum 門	Class 綱	Order 目	Family 科	Genus 属 /species 種	% similarity	% coverage	検出リード数
Chordata 脊索動物門	Actinopterygii 条鰭綱	Salmoniformes サケ目	Salmonidae サケ科	*Salmo trutta* ブラウントラウト	100	100	2,745
Mollusca 軟体動物門	Gastropoda 腹足綱	Sorbeoconcha 吸腔目	Tateidae カワツボ科	*Potamopyrgus antipodarum* コモチカワツボ	99.7	100	16,103
			Semisulcospiridae カワニナ科	*Semisulcospira dolorosa* キタノカワニナ	100	100	179
Arthiropoda 節足動物門	Hexanauplia 六幼生綱	Cyclopoida キクロプス目	Cyclopidae ケンミジンコ科	*Mesocyclops leuckarti*	99.7	100	6,842
	Insecta (Hexapoda) 昆虫綱（六脚綱）	Plecoptera カワゲラ目	Nemouridae オナシカワゲラ科	*Nemoura fulva* オナシカワゲラ	98.7	100	6
			Chloroperlidae ミドリカワゲラ科	*Sweltsa* sp. セスジミドリカワゲラ属の一種	90.6	100	61
		Diptera 双翅（ハエ）目	Tipulidae ガガンボ科	*Tipula* sp. ガガンボ属の一種	94.9	100	440
			Dixidae ホソカ科	*Dixa* sp. ホソカ属の一種	90.4	100	6
			Chironomidae ユスリカ科	*Conchapelopia* sp. ヒメユスリカ属の一種	93.2	100	203
			Chironomidae ユスリカ科	Gen. sp. ユスリカ科の一種	87.5	100	2,547

た結果は，餌動物相を過小評価している可能性がある）．

この結果，カワゲラ目 Plecoptera や双翅（ハエ）目 Diptera 昆虫類が多く検出され，中でもミドリカワゲラ科 Chloroperlidae やユスリカ科 Chironomidae，ガガンボ科 Tipulidae の昆虫類は DNA リード数としても多く検出された．この他の節足動物として，甲殻類のケンミジンコ *Mesocyclops leuckarti* の DNA リード数も多く検出されたが，体サイズが小さいことから，水草などを摂食する際に付随して摂食された可能性や，後述するような餌として捕食した魚類の胃内容物由来である可能性も考えられる．このような水生昆虫類などの DNA がニホンザルの糞内から検出されることは想定していたものの，38 糞のうちの 7 サンプルから（2 割近い糞サンプルから）サケ科 Salmonidae 魚類の DNA が検出されたことは驚きであった．他に，水生巻貝類 2 種の DNA も 9 サンプルから検出されており，うち 1 種は最多の DNA リード数であった．以上のことから，冬季・上高地のニホンザルは，多様な陸水域の生物を餌資源として利用している可能性が示唆された．

ここでサケ科魚類として扱った DNA 配列は，実際の DNA バーコード領域（ミトコンドリア DNA COI 領域）の配列として相同性検索した場合，ブラウントラウト *Salmo trutta* の登録配列と 100％一致した．本来，上高地地域に自然分布するサケ科魚類はイワナ *Salvelinus leucomaenis* であるが，約 100 年前（大正後期から昭和初期）に長野県が移殖放流事業としてブラウントラウトやカワマス *Salvelinus fontinalis*，ヒメマス *Oncorhynchus nerka*，ヤマメ *Oncorhynchus masou* の養殖・放流を上高地・明神地区で展開した経緯がある（坂田，1973）．この後，1939 年には，地元の漁業組合が明神地区の養魚場と放流事業を長野県から引き継ぎ，結果として上高地にはブラウントラウトとカワマスが定着し，イワナとの交雑が進んでいる．本研究でニホンザルの調査研究の対象とする上高地地域では，イワナ，ブラウントラウト，カワマス 3 種の交雑系統が生息しているような状況にあり，母系遺伝するミトコンドリア DNA 配列データだけで，いずれかの種と識別することは不可能な状況である．このような種識別の問題はあるにせよ，上高地のニホンザルがこれらの交雑個体を捕食している可能性が強く示唆されることとなった．

3. イワナ類を咥え，食べるニホンザルの写真提供

上高地のニホンザルの糞内からサケ科魚類の DNA が検出されたことを受け，2021 年 11 月末に，魚食の可能性を示唆した論文を英誌 Scientific Reports に公表したところ（Milner et al., 2021），国内外の多くのメディアに報道いただけた．これらの報道に触れた写真家の後藤昌美氏（北海道）と鈴木裕子氏（埼玉県）から，「2019 年 1 月 4 日の上高地で，ニホンザルが大きなイワナを咥えて歩き，その後に雪上に座り込んで食べる姿を撮影してい

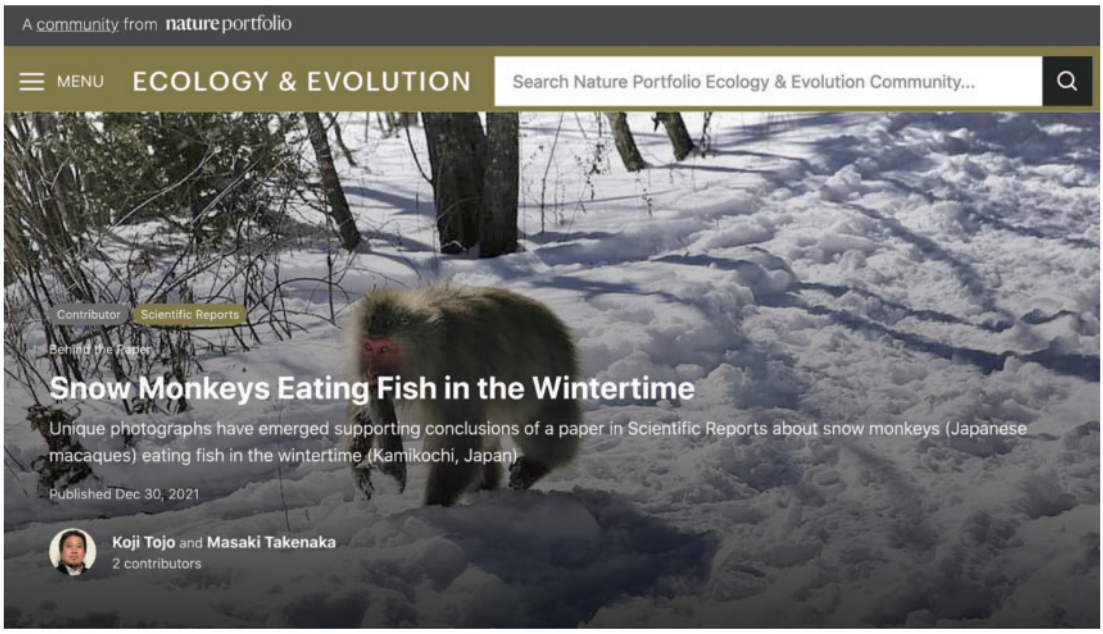

図 3：冬季・上高地のニホンザルにおける魚食行動進化の可能性を報じた論文（Milner et al., 2021）に関する Nature Portfolio, Ecology & Evolution でのオンライン記事.

た」とする情報が信州大学に寄せられ，その際の写真の提供を受けた．これらの一連の写真は大きなインパクトがあり，Scientific Reports を出版する Nature Portfolio のオンライン・サイト Ecology & Evolution において，先の論文執筆の関連記事としての執筆を勧めていただいた（図 3，Tojo and Takenaka, 2022a）.

4. イワナ類を獲える瞬間の動画撮影

後藤・鈴木両氏により撮影された写真から，上高地のニホンザルがイワナ類を食べていることは明らかとなったものの，この段階では，活きたイワナ類を捕獲したのか？　あるいは水位の低下などにより瀕死となったような個体や死体を捕獲したのか？　については依然として判断がつかない状況であった．写真の画像からは，捕食されているイワナ類から血液が垂れ落ちている状況や，胸鰭がピンと張っていたり，魚体が柔らかそうに見えるなど，長く冷凍状態にあったり死後硬直しているようには見えなかった（Tojo and Takenaka, 2022a）．また，2 シーズンに渡って採取した 7/38 の糞試料からサケ科魚類の DNA が検出されたことからも，偶発的な魚食というよりは恒常的に魚食をしている可能性が高いものと予想していた．何より，冬季の上高地を歩いてきた経験から，活きたイワナ類は頻繁に観察されるものの，死体や瀕死の個体を見かけたことは一度もなく，そうした個体を捕食している可能性は低いと考えていた．しかしながら，上高地のニホンザルが活きた魚類を捕獲する瞬間が目撃されたことはなく，直接的な証拠は皆無であった.

4.1 NHK との共同研究：イワナ類を獲える瞬間の動画撮影に成功

このような状況下，NHK の自然系番組「ダーウィンが来た！」の撮影クルー（代表・林浩介ディレクター）との共同研究がスタートし，2022 年 1 月から 3 月にかけて，上高地でのニホンザルの行動・生態調査・撮影が実施された（Tojo and Takenaka, 2022b）．約 2 週間弱の密着撮影，および 12 台の赤外線センサーカメラを 1 −3 月に長期設置することでの撮影に挑んだ．撮影場所やセンサーカメラの設置箇所は図 1 に示した通りである（Takenaka et al., 2022）.

上高地内のニホンザル集団は 4 群に分かれて行動しているとされるが（信州大学山岳科学研究拠点・泉山茂之氏私信），このうちの 3 群を日によって代えながら追跡した．冬季の上高地のニホンザルは，基本的には梓川本流や，湧水起源の支流周辺で過ごすことが多く，センサーカメラにも多くの動画が記録された．そして遂に，活きたイワナ類を捕獲する瞬間の動画撮影に成功した．カメラマンによる直接撮影が 6 回，センサーカメラによる撮影が 8 回（表 2），合計 14 回の魚食行動を動画として記録することができた（Takenaka et al., 2022）．さらに，これらの動画以外に，イワナ類とは同定できなかったものの，捕獲の場所や状況から，魚食行動であると推察さ

表 2：2022 年の冬季（1–3 月）の上高地に設置した赤外線センサーカメラの撮影画像の分析結果

カメラ	撮影開始	最終日	稼働日数	撮影終了理由	センサー起動数	サル映り	魚探索サル撮影数	魚捕獲挑戦回数	魚捕食回数	水中を物色	河道歩行	河道座位	飲水	その他
岳沢①	1 月 31 日	3 月 19 日	48	カメラ回収のため 3/23	169	56	1	0	0	32	26	0	0	9
岳沢②	1 月 31 日	3 月 4 日	33	カメラ回収のため 3/23	63	46	7	1	0	41	25	0	1	3
焼岳①	1 月 30 日	2 月 16 日	18	雪埋，データ量飽和	382	118	8	0	0	78	82	12	0	38
焼岳②	2 月 1 日	2 月 24 日	24	カメラズレ，雪埋，データ量	148	133	46	18	1	97	77	14	0	10
焼岳③	2 月 20 日	2 月 24 日	5	データ量飽和(データ破損？)	432	181	175	100	4	214	71	32	0	89
焼岳④	1 月 31 日	2 月 23 日	24	データ量飽和	158	149	7	1	0	102	114	25	0	57
焼岳⑤	2 月 1 日	2 月 24 日	24	データ量飽和	155	122	27	16	1	66	109	56	1	28
明神①	1 月 31 日	2 月 21 日	22	雪埋，カメラ回収 3/23	269	118	51	30	2	11	33	0	1	90
明神②	2 月 1 日	2 月 21 日	21	データ量飽和	156	95	24	4	0	45	42	0	3	49
明神③	1 月 30 日	2 月 1 日	5	データ量飽和	161	0	0	0	0	0	0	0	0	0
明神④	1 月 31 日	3 月 21 日	50	データ量飽和	133	104	3	1	0	36	42	2	4	81
明神⑤	1 月 31 日	2 月 4 日	5	データ量飽和	158	0	0	0	0	0	0	0	0	0
合　計					2,384	1,122	349	171	8	722	621	141	10	454

れる動画が 6 回撮影されていた（表 2；Takenaka et al., 2022）.

4.2　赤外線センサーカメラにより撮影された動画の分析

表 2 に示したように，カメラマンによる密着撮影でも決定的な瞬間が捉えられたが，設置した 12 台のカメラのデータも極めて貴重である．梓川周辺での行動が多く撮影されたため，記録メディアのデータ容量が飽和することで撮影が終了となることが多く，中には設置から 5 日後には撮影が終了してしまったセンサーカメラも 3 台にのぼった．12 台のカメラ全体で，赤外線を感知した回数が 2,384 回，このうちニホンザルが撮影されていたのが 1,122 回で（他は，キツネやタヌキ，アナグマや登山者など），このうちイワナ類を探索するような行動がみられたのが 349 回，実際に捕獲を試みた行動は 171 回にもおよんだ．互いに離れた 3 地区（それぞれ異なる群れが行動している地域）にそれぞれ 2 −5 台ずつ設置したものの，いずれの地区（群れ）においても魚食行動が観察された．岳沢湿原地区におけるセンサーカメラの設置は 2 台だけであり，捕獲を試みた行動は 1 回だけ（捕獲できず）撮影されたような結果ではあったものの，この地区ではカメラマンが魚食行動を 2 回撮影している．また，観察対象とした 3 群の全てにおいて魚食行動が観察され，同じ群内でも異なる個体が魚食していることも明らかとなった．

次に，イワナ類の捕獲が確認された 14 回の動画が撮影された日時データから，当時の気象条件についての分析を実施したところ，時間帯や気候条件には特段の傾向はみられなかった．小雪が舞う程度の降雪日における魚食行動も観察された（Takenaka et al., 2022）.

以上の結果から，少なくとも 3 群に属する上高地のニホンザルの複数個体において魚食行動が確認されたこととなり，当初の予想通りに，恒常的に魚食行動が生じていることが明らかとなった．

5. 上高地のニホンザルにおける魚食行動の進化

上高地をはじめとする中部山岳域や本州東北部の山岳域では，雪深いニホンザルの生息地域も多く存在している．では，こういった地域集団でも魚食行動は進化しているのだろうか？　少なくともこれまでに魚食行動の報告は皆無（脚注）であることから，その可能性は低いように思われる．上高地同様に中部山岳域の亜高山帯に生息し，温泉に浸かるというユニークな行動を進化させた集団として，志賀高原（渋温泉・地獄谷）のニホンザルは世界的にもよく知られている．この周辺地域にもイワナが生息する渓流は多々みられるものの，魚食行動は知られていない．冬季にはゲートが閉鎖され，ごく一部の冬山登山者だけが入り込む上高地とは異なり，人間の居住地が近く，スキー場や温泉などのリゾートも近接するだけに，志賀高原の集団に魚食行動が進化していたとすれば，何らかの目撃事例があっても良さそうである．そもそも志賀高原では，魚食行動自体が生じていないと考えられる．

では，どうして上高地の集団内に魚食行動が生じ，進化したのであろうか？　我々は，極めてユニークな上高地の地史が影響しているものと考えている．焼岳火山群の活動により，火山噴出物が梓川の流路を堰き止めたこ

とで大正池が作られたことはよく知られているが，現在の大正池が形成されるよりも古い時代に，より巨大な堰き止め湖が形成されていたことが知られている（原山・山本，2014）．この湖底に周囲の 2,500 m 超の山岳域から運搬された大量の礫が平たく堆積し，梓川の流路に沿って横尾地区から大正池までの約 15 km もの平坦地がつづくような地形が形成されたとされる．こうした大規模な平坦地形をもつ渓谷は，国内では他に類をみない．また，緩やかな勾配の中を流下する梓川は，出水のたびに流路が変化するとともに，網状流が発達するため，小さな分流が随所に形成され，そうした分流部にもイワナ類が高密度で生息している．特に，晩秋の繁殖期にはこうした細流が繁殖場所となるため，比較的浅く小さな流れにも大型のイワナ類がたまるような状況が生じやすい．加えて，地下水の湧出も豊富であり，表流水に比べると水温が高く維持されることから，小さく緩い流れであっても氷結することもなく，こうした湧水流にはイチョウバイカモ *Ranunculus nipponicus* var. *nipponicus* などの水生植物が生育している．こうした条件が揃うような環境は上高地独特の特徴と言える．実際に，上高地のニホンザルは，冬季にこれらの小さな分水流の中で水生植物をよく摂食しており，これらの植物体に付着した水生昆虫類を摘んで食べる姿も時折観察される（Takenaka et al., 2022, Supplementary Video 5）．こうした摂食行動を進化させてきた延長上で水生昆虫食が定着し，水生植物や枯枝，さらには石礫などを持ち上げることでそれらに付着した水生昆虫類を捕食するような行動が進化し，やがては緩く浅い瀬で石礫をひっくり返すような行動へと発展していったのではないかと推察する．そして，このような石礫おこしをしながら水生昆虫を摂食している行動の最中に，驚いたイワナ類が跳ねるような場面も観察されている．こうした水音にニホンザルが敏感に反応し，以降はイワナ類を探索するような行動へと切り替わる様子も観察された（Takenaka et al., 2022, Supplementary Video 1–4）．すなわち，上高地のニホンザルの魚食行動が進化した背景には，その前適応として，水生植物食や水生昆虫食があり，これらの前適応が生じ得るような好適な条件が上高地には揃っていたと考えられる（Takenaka et al., 2022）．

脚注：科学的な文献ではないが，信州・伊那地域の民俗学的出版物である「続・狩りの語部：伊那の山峡より」（松山，1977）の中で，著者が地元の猟師から伝え聞いた話として「サルの川干し」が記されている．サルが群れで礫を転がして川の流れを変え，水量が減った（干上がった）川で魚を捕獲していたとの伝承が記されている．文章化されたニホンザルの魚食に関する唯一の出版物であるかもしれない．

参考文献

原山　智，山本　明（2014）「槍・穂高」名峰誕生のミステリー 地質探偵ハラヤマ出動．山と渓谷社，東京．352pp.

松山義雄（1977）続 狩りの語部：伊那の山峡より．法政大学出版局，東京．

Milner A.M., C. L. Docherty, F. M. Windsor, and K. Tojo (2021) Macroinvertebrate communities in streams with contrasting water sources in the Japanese Alps. *Ecology & Evolution*, **10**, 7812–7825.

Milner A. M., S. Wood, C. Docherty, L. Biessy, M. Takenaka, and K. Tojo (2021) Freshwater biota in the wintertime diet of Japanese macaques from Chubu Sangaku National Park, Japan. *Scientific Reports*, **11**, 23091

坂田　尚（1973）上高地のイワナ．大町山岳博物館（編）北アルプス博物誌 III 動物・自然保護（大町山岳博物館編）：178–182．信濃路，東京．

Takenaka M., K. Hayashi, G. Yamada, T. Ogura, M. Ito, A. M. Milner, and K. Tojo. (2022) Behavior of snow monkeys hunting fish to survive winter. *Scientific Reports*, **12**, 20324.

Tojo K. and M. Takenaka (2022a) Snow monkeys eating fish in the wintertime: Unique photographs have emerged supporting conclusions of a paper in Scientific Reports about snow monkeys (Japanese macaques) eating fish in the wintertime (Kamikochi, Japan). Nature Portfolio. URL https://ecoevocommunity.nature. com/posts/snow-monkeys-eating-fish-in-the-wintertime? fbclid =IwAR1RwXulUpzThOj0xYFt16r5qJxCWXnWiIVhscj1Z5HXUA1GKnYMzCUL–0（2022.12.4 閲覧確認）

Tojo K. and M. Takenaka (2022b) The world's first ever filming of snow monkeys fishing: Publication of an image analyses paper on their fishing behavior. Nature Portfolio. URL https: //ecoevocommunity. nature. com/posts/the-world-s-first-ever-filming-of-snow-monkeys-fishing-publication-of-an-image-analyses-paper-on-their-fishing-behavior? fbclid =IwAR1C0sS727WNSqB5AlDGQfv0VRmdANBu9UINxOuhYpTGaAEaGlKggigTD2g（2022.12.4 閲覧確認）

Windsor F. M., C. L. Docherty, N. Brekenfeld, K. Tojo, S. Krause, and A. M. Milner (2021) Hydrological, physicochemical and metabolic signatures in groundwater and snowmelt streams in the Japanese Alps. *Journal of Hydrology*, **600**, 126560.