

総説

ヒル類の高次系統関係と分類体系の変遷

Higher-level phylogenetic relationships and latest classification of leeches

神林千晶^{1), 2), *}・中野隆文¹⁾Chiaki Kambayashi^{1), 2), *} and Takafumi Nakano¹⁾

ABSTRACT

Leeches in the order Hirudinida comprise approximately 700 species that are distributed worldwide and occupy diverse habitats, including freshwater, marine, and terrestrial habitats. Leeches have traditionally been classified into two main groups, Rhynchobdellida and Arhynchobdellida, on the basis of the presence or absence of a proboscis. However, recent molecular analyses using large datasets have suggested that Rhynchobdellida is a paraphyletic group, and this has led to calls for a new classification that better reflects phylogeny. In addition, recent studies have clarified the previously unresolved phylogenetic relationships among leeches and two leech-like worms, Acanthobdellida and Branchiobdellida. Here, we discuss recent trends in the higher-level phylogenetic relationships and classification of leeches.

Key Words: Hirudinea, Acanthobdellida, Branchiobdellida, Hirudinida, leech, classification, taxonomic history, molecular phylogeny

はじめに

ヒル類は体の両端部に各1個の吸盤を有することで特徴づけられる環形動物の一群である。既知種数は約700で比較的小規模な分類群でありながら、生息環境は淡水から海水さらには陸上におよび、南極大陸を除く全ての大陸ならびに深海や極圏を含むあらゆる海域に進出している (Sket and Trontelj, 2008; Phillips *et al.*, 2020)。加えてヒル類は脊椎動物から吸血する寄生虫

として有名であるが、その食性は一様でなく、無脊椎動物の体液を吸うものや、それらを捕食するものまで知られる (Sawyer, 1986)。このように多様な適応を遂げてきたヒル類の進化史に関する研究は、特に分子データに基づく系統推定が可能になってから大きく進展した。

分子系統学的な知見の蓄積により、従来の形態形質に基づいて構築された分類体系の見直しが行われてきた (e.g. Siddall *et al.*, 2001)。2000年以降の分類の変遷については長澤ほか (2008) や中野 (2013, 2017) で触れられているが、ここ数年でより大規模なデータに基づく研究成果が複数発表され、それまで未解決であった系統関係についての議論や、分類体系の改訂が進められた (Tessler *et al.*, 2018; Phillips *et al.*, 2019; Erséus *et al.*, 2020)。そこで本稿では、ヒル類の高次系統関係と分類体系の変遷について、最近の動向を含めて概説したい。なお、本稿で用いるヒル類とは、Tessler *et al.* (2018) によって提唱された体系に則り、環形動物門 Annelida Lamarck, 1802 環帯綱 Clitellata Michaelsen, 1919 ヒル亜綱 Hirudinea Lamarck, 1818 に属するヒル目 Hirudinida Siddall, Apakupakul, Burreson, Coates, Erséus, Gelder, Källersjö & Trapido-Rosenthal, 2001 を指す。近年新設された高次分類群に対する和名は中野 (2022) に、ヒル類の形態形質や用語は中野 (2010) に準ずる。

環帯綱の系統的位置

伝統的にヒル類は、いわゆる「ゴカイ」の仲間である多毛類、そして「ミミズ」の仲間である貧毛類などとともに環形動物門を構成してきた (Fauchald and Rouse, 1997)。中でも、雌雄同体で環帯を有するという特徴に加え、初期発生における卵割パターンを共有することから、ヒル類と貧毛類は従来より環帯類という1つの分類群として認識されてきた (Michaelsen,

¹⁾ 京都大学大学院理学研究科

〒606–8502 京都市左京区北白川追分町

Graduate School of Science, Kyoto University, Kyoto 606–8502, Japan

²⁾ 新潟大学大学院自然科学研究科

〒950–2181 新潟市西区五十嵐二の町 8050 番地

Graduate School of Science and Technology, Niigata University, Niigata 950–2181, Japan

* Author for correspondence (E-mail: chkambayashi@bio.sc.niigata-u.ac.jp)

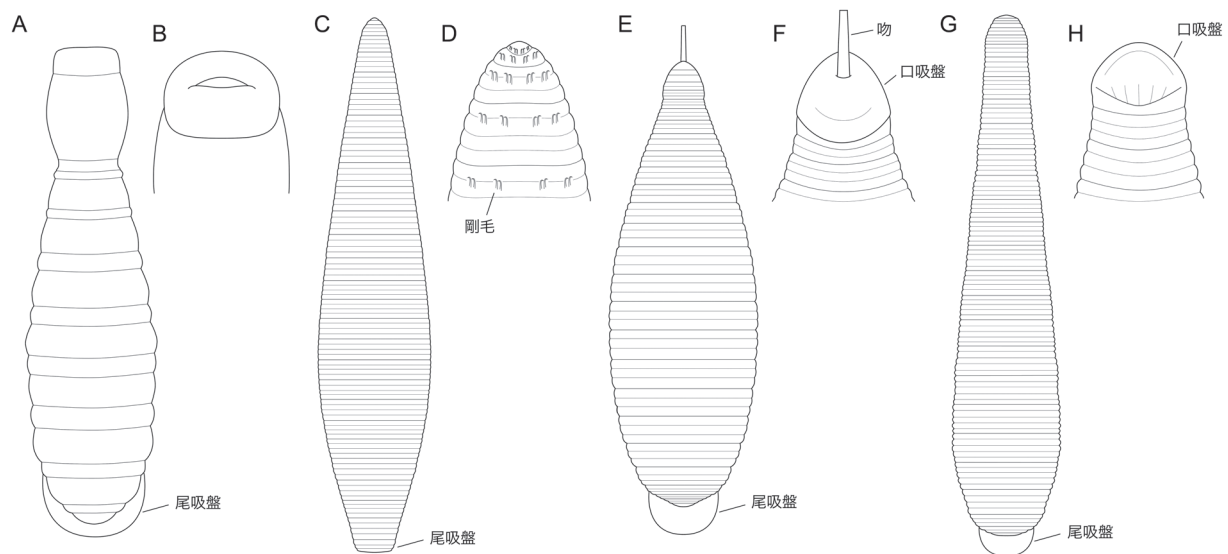


図1. ヒル亜綱に属する主要系統の背面観と頭部の腹面観の模式図。A-B. ヒルミミズ目；C-D. ケビル目；E-F. ヒル目ヒラタビル形亜目；G-H. ヒル目チスイビル形亜目。

1919; Anderson, 1966). このヒル類と貧毛類の近縁性は、両者の中間的な形態を示すケビル類とヒルミミズ類の存在によっても支持されてきた (Sawyer, 1986). ケビル類は、寒帯から亜寒帯にかけて分布する1科2属2種によって構成される遺存的な分類群で、主にサケ科魚類から吸血する外部寄生虫として知られる (Bielecki *et al.*, 2014). ヒルミミズ類はザリガニを中心とした淡水棲の甲殻類に片利共生するグループであり、北半球から約150種が知られている (Gelder, 1996; Brinkhurst and Gelder, 2001). これらのグループはいずれも体の後端に吸盤 (尾吸盤) を有し、寄生性である点でヒル類に類似する一方、特にケビル類は頭部5体節に剛毛をもつという貧毛類に共通した特徴も示す (図1).

その後の比較形態学的な研究により、ヒル類は特に淡水棲貧毛類であるオヨギミミズ科 Lumbriculidae Claus, 1872 に近縁であることが示唆された (Brinkhurst, 1999). 分子系統解析が主流になると、実際にこの仮説を支持する結果が次々に発表された (Siddall *et al.*, 2001; Erséus and Källersjö, 2004). さらに、近年行われたトランスクリプトーム解析に基づく系統推定でも、環帯類の単系統性に加え、ヒル類およびヒルミミズ類がオヨギミミズ科と姉妹群となるグループであることを示す系統関係が強固に支持されている (Erséus *et al.*, 2020). 同時に側系統群であることが明らかになった貧毛類については、それまで用いられてきた貧毛亜綱 Oligochaeta Grube, 1850 を解体し、主要な系統を目レベルに分割する体系が提唱されている (Schmelz *et al.*, 2021). な

お、従来環帯類の分類階級は安定しなかったが、最も一般的に用いられてきた綱レベルとして扱うことが Schmelz *et al.* (2021) によっても支持されている。環形動物門における高次系統関係については小林 (2021) に詳しいため、こちらも参照されたい。

ヒル亜綱内の系統関係

現在、ケビル類とヒルミミズ類、ヒル類を合わせてヒル亜綱が形成されているが (Tessler *et al.*, 2018), これら3グループ間の系統関係については、分子系統解析が導入されてからも統一した見解が得られない状況が続いた。ケビル類とヒル類が最も近縁になり、この単系統群に対してヒルミミズ類が姉妹群を形成するという系統関係は、形態 (Sawyer, 1986; Purschke *et al.*, 1993; Siddall and Bureson, 1995; Brinkhurst, 1999), 分子 (Martin, 2001), そしてその両方を用いた研究 (Marotta *et al.*, 2008) によって示されてきた (図2A). その一方で、ヒルミミズ類とヒル類が姉妹関係にあるとする仮説も、分子 (Siddall and Bureson, 1998; Siddall *et al.*, 2001; Erséus and Källersjö, 2004; Rousset *et al.*, 2008), そして形態と分子データを合わせた系統解析に基づいて提唱されてきた (Apakupakul *et al.*, 1999; Gelder and Siddall, 2001) (図2B). さらに一部の分子系統解析によれば、ケビル類とヒルミミズ類の単系統性も示されていた (Trontelj *et al.*, 1999; Martin *et al.*, 2000) (図2C). いずれにせよ、これらの系統学的研究の過程において、Siddall *et al.* (2001) によってヒル亜

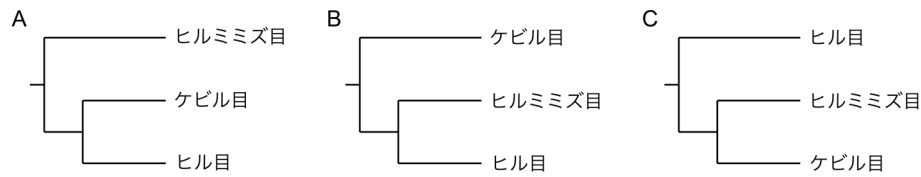


図2. ヒル亜綱に属する3目の主要な系統仮説.

綱におけるこれら3系統群を目レベルに、すなわちケビル目 *Acanthobdellida* Livanow, 1905, ヒルミミズ目 *Branchiobdellida* Holt, 1965, ヒル目として扱うべきであることが提唱され、この分類体系が現在でも一般に受け入れられている。

このように、ヒル亜綱に属する3目の系統関係については様々な議論が展開されてきたが、Williams *et al.* (2013) や Tessler *et al.* (2018) によって、一部の研究で用いられてきた配列データの中にサンプルの誤同定や実験時のコンタミネーションに由来するものが含まれることが指摘された。これによる誤った系統推定がなされている可能性を排除するため、Tessler *et al.* (2018) による一部配列の新規決定、そして網羅的タクソンサンプリングに基づく分子系統解析が行われた結果、ヒル亜綱の中ではケビル目とヒル目が最も近縁になり、その単系統群に対してヒルミミズ目が姉妹群を形成することが強く支持された (図2A)。

その翌年には Phillips *et al.* (2019) による、ゲノムワイドに取得された配列データに基づく系統推定の結果が公開された。ここで使用された超保存領域 (ultra-conserved element; UCE) は高次系統関係を推定する上で有用とされ、実際に様々な分類群に適用されてきている (e.g. Van Dam *et al.*, 2019; Camacho *et al.*, 2022)。ところが、Phillips *et al.* (2019) がはじめに発表したのは、ケビル目がヒル目に内包され、特にウオビル科 *Piscicolidae* Johnston, 1865 と姉妹群を形成することを示す、全く新たな仮説であった。ただし、ここで使用されたヒル種の配列データには宿主DNAに由来する配列が混入していたことが判明し、当該論文は一度撤回された。その後、改めて宿主由来のリードを除いた再解析が行われ、改訂版が出版されることとなった。改訂版では、ケビル目とヒル目を姉妹群とする Tessler *et al.* (2018) の結果が支持されており、現在これが最も有力な系統仮説と考えられている。

ヒル目内の系統関係

伝統的にヒル類は、口から突出する吻を有する吻蛭

目 *Rhynchobdellida* Blanchard, 1894 と、それを欠く吻無蛭目 *Arhynchobdellida* Blanchard, 1894 に二分されてきた (Blanchard, 1894)。しばしば後者は、口腔に顎をもつ顎蛭目 *Gnathobdellida* Vaillant, 1890 ともない咽蛭目 *Pharyngobdellida* Johansson, 1913 に分割された (Johansson, 1913; Autrum, 1939; Caballero y Caballero, 1952)。一方、Sawyer (1986) は顎の有無による分類は適当でないと考え、むしろ咽頭の形質状態に着目することで、吻無蛭目をチスイビル形亜目 *Hirudiniformes* Caballero y Caballero, 1952 とイシビル形亜目 *Erpobdelliformes* Sawyer, 1986 に分類した。このような形態ベースで提唱された分類体系は、やはり分子データに基づいて検証されてきた (図3)。

従来、吻蛭目にはヒラタビル科 *Glossiphoniidae* Vaillant, 1890, エラビル科 *Ozobranchidae* Pinto, 1921, ウオビル科の3科が含まれ、これらは形態学的に単系統群を形成すると考えられてきた (Sawyer, 1986; Siddall and Bureson, 1995)。しかしながら、ミトコンドリアと核の複数遺伝子の配列を用いた分子系統解析では、ヒラタビル科がヒル目の残りの分類群から構成される単系統群と姉妹関係になり、吻蛭目が側系統群になることを示す結果が得られた (Siddall and Bureson, 1998; Apakupakul *et al.*, 1999)。より大規模なデータセットを用いた Tessler *et al.* (2018) の解析でも、やはり吻蛭目の側系統性が支持されたことから、系統関係を反映した分類体系を構築するため、ヒラタビル科からなるヒラタビル形亜目 *Glossiphoniiformes* Tessler & De Carle, 2018 ならびにエラビル科とウオビル科を含むカイヨウビル形亜目 *Oceanobdelliformes* Tessler & De Carle, 2018 が新設された (Tessler *et al.*, 2018)。ところが、ゲノムデータに基づく解析では、ヒラタビル形亜目がカイヨウビル形亜目と姉妹群を形成する、つまり吻蛭目が単系統群を形成する可能性が再び提示されている (Phillips *et al.*, 2019; Erséus *et al.*, 2020)。ヒラタビル形亜目の系統的位置については、依然として議論が続いている。

その一方、吻無蛭目については一貫して単系統群であることが支持されてきた (Apakupakul *et al.*, 1999; Borda and Siddall, 2004)。ただし、吻蛭目の解体に合

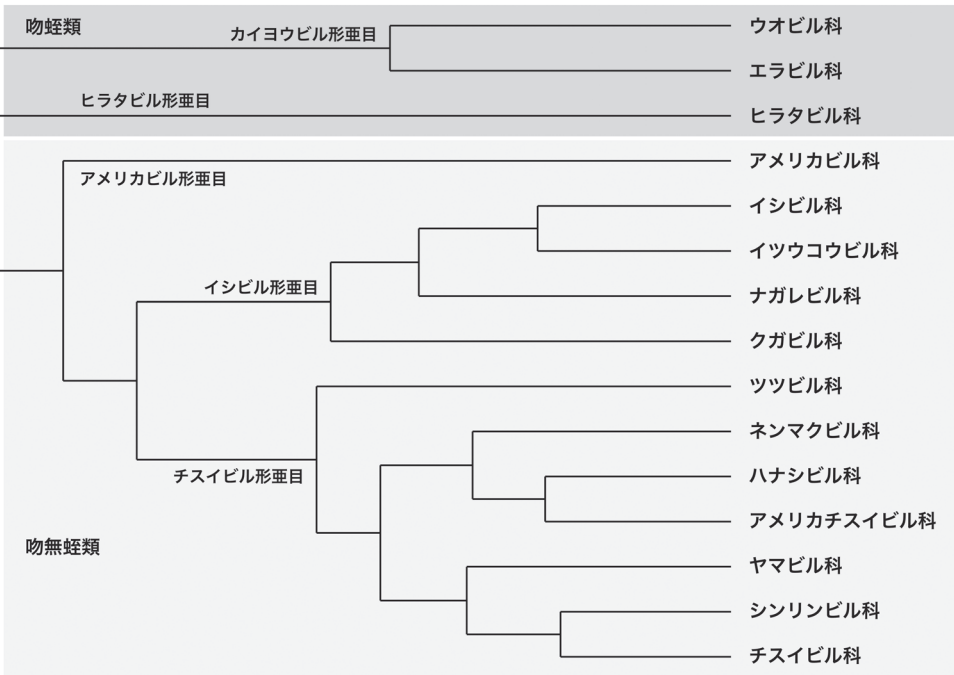


図3. ヒル亜綱の高次系統関係. Nakano *et al.* (2018), Tessler *et al.* (2018), Phillips *et al.* (2019) を参考に作成. 枝の長さは分岐年代などには比例していない.

わせ、吻無蛭目も従来から用いられてきたイシビル形
 亜目とチスイビル形亜目、そして新設のアメリカビル
 形亜目 *Americobdelliformes* Siddall, De Carle & Tessler,
 2018 に分割された (Tessler *et al.*, 2018). なお、最近
 のヒル目での分類体系の整理に対応する形で、ケビル
 目においてもケビル形亜目 *Acanthobdelliformes* Cios,
 De Carle, Świątek, Tessler & Utevsky, 2022 が設立されて
 いる (De Carle *et al.*, 2022).

ヒル目の最新の分類体系

Tessler *et al.* (2018) によって提唱されたヒル目を構成する5亜目と、各亜目に属する分類群について以下に紹介する(表1, 図3)。各科の所属はTessler *et al.* (2018) に従ったが、解析に含まれていない科についてはNakano *et al.* (2018) を参考に、情報を更新した。

1. ヒラタビル形亜目

本亜目はヒラタビル科のみによって構成されるが、その既知種数は200を越え、ヒル目で最も多様な科として知られている (Sket and Trontelj, 2008)。全て淡水棲であり、咽頭に有する吻を突き刺すことで脊椎動物の血液または無脊椎動物の体液を吸う (Sawyer, 1986)。

目の配列や産卵形態に基づき、本科はヒラタビル亜科 Glossiphoniinae Autrum, 1939, チヌビル亜科 Haementeriinae Autrum, 1939, ミズドリビル亜科 Theromyzinae Sawyer, 1986 の3亜科に分類されてきた (Sawyer, 1986). 分子系統解析によってチヌビル亜科の単系統性は支持されているが、残る2亜科の妥当性について未だ十分に支持された結果は得られていない (Light and Siddall, 1999; Siddall *et al.*, 2005; De Carle *et al.*, 2017; Bolotov *et al.*, 2022).

2. カイヨウビル形壱目

本亜目はエラビル科とウオビル科によって構成され、その名の通り、ヒル目の中で唯一海洋進出を果たしたグループとして知られる。両科とも海産の種を含むことから、カイヨウビル形亜目の共通祖先において、淡水から海水への進出イベントが生じたと考えられる (Sket and Trontelj, 2008)。分子系統解析の結果、特にウオビル科では海水適応した複数の系統で、独立に汽水や淡水環境への回帰が生じたことも示されている (Utevsky and Trontelj, 2004; Williams and Bureson, 2006; Utevsky *et al.*, 2007; Bolotov *et al.*, 2020)。また、両科ともヒラタビル形亜目と同様に吻を有する。主にエラビル科はカメ類、ウオビル科は魚類から吸血するが、後者では無

表1. ヒル目における最新の分類体系

目	亜目	科
ヒル目 Hirudinida Siddall, Apakupakul, Burrenson, Coates, Erséus, Gelder, Källersjö & Trapido-Rosenthal, 2001	ヒラタビル形亜目 Glossiphoniiformes Tessler & De Carle in Tessler <i>et al.</i> (2018)	ヒラタビル科 Glossiphoniidae Vaillant, 1890
	カイヨウビル形亜目 Oceanobdelliformes Tessler & De Carle in Tessler <i>et al.</i> (2018)	エラビル科 Ozobranchidae Pinto, 1921 ウオビル科 Piscicolidae Johnston, 1865
	アメリカビル形亜目 Americobdelliformes Siddall, De Carle & Tessler in Tessler <i>et al.</i> (2018)	アメリカビル科 Americobdellidae Caballero y Caballero, 1956
	イシビル形亜目 Erpobdelliformes Sawyer, 1986	イシビル科 Erpobdellidae Blanchard, 1894 イツウコウビル科 Gastrostomobdellidae Richardson, 1971 クガビル科 Orobdeidae Nakano, Ramlah & Hikida, 2012 ナガレビル科 Salifidae Johansson, 1910 ツツビル科 Cylicobdellidae Ringuelet, 1972 ヤマビル科 Haemadipsidae Blanchard, 1893 チスイビル科 Hirudinidae Whitman, 1886 アメリカチスイビル科 Macrobdeidae Richardson, 1969 ネンマクビル科 Praobdeidae Sawyer, 1986 ハナシビル科 Semiscocidae Ringuelet, 1972 シンリンビル科 Xerobdeidae Ringuelet, 1954
	チスイビル形亜目 Hirudiniformes Caballero y Caballero, 1952	

脊椎動物に寄生するものも知られる (Sawyer, 1986).
なお、ウオビル科は形態形質をもとに3亜科18族に分類
されてきたが (Sawyer, 1986; Epshtein *et al.*, 1994), いず
れの分類体系も形態と分子データを用いた解析では支
持されていない (Williams and Burrenson, 2006).

3. アメリカビル形亜目

本亜目は顎をもたず貧毛類などを丸呑みにする巨食
性の分類群であり、南米チリに生息する陸棲のアメリカ
カビル *Americobdella valdiviana* (Philippi, 1872) のみで
構成される。これまで本種はイシビル形亜目 (Borda
and Siddall, 2004), チスイビル形亜目 (Nakano *et al.*,
2012), さらにその両方で構成される単系統群
(Tessler *et al.*, 2018) に対して姉妹群を形成することが
示されてきたが、いずれの仮説も十分に支持されてお
らず、その系統的位置は未だ明確になっていない。

4. イシビル形亜目

本亜目は顎を欠く肉食性の種のみからなり、従来は
形態形質に基づき、淡水棲のイシビル科 *Erpobdellidae*
Blanchard, 1894 とナガレビル科 *Salifidae* Johansson, 1910
のみが認められてきた (Sawyer, 1986)。主にアジアに
分布する陸棲のイツウコウビル科 *Gastrostomobdellidae*
Richardson, 1971 は咽頭の形質状態からチスイビル形
亜目に属すると考えられてきたが、分子データに基づ
く系統関係を考慮し、現在はイシビル形亜目に分類さ
れている (Oceguera-Figueroa *et al.*, 2011; Nakano *et al.*,
2012, 2018)。なお、従来イツウコウビル科に含められ
てきた、特に東アジアで多様化しているクガビル属
Orobdeella Oka, 1895 は (Richardson, 1971; Sawyer,
1986), 近年は独立した科とみなすことが妥当と考え
られ、クガビル科 *Orobdeidae* Nakano, Ramlah & Hikida,
2012 が設立されている (Nakano *et al.*, 2012)。これま
で、Nakano *et al.* (2018) によってイシビル科とイツウ

コウビル科が単系統群を形成することが示されているが、現在認められているイシビル形亜目4科の系統関係について未だ詳細は明らかになっていない。

5. チスイビル形亜目

本亜目には吸血性、捕食性、巨食性の種が含まれるが、従来の形態ベースの分類は分子データを用いて大きく見直されてきた (Borda *et al.*, 2008; Phillips and Siddall, 2009; Phillips *et al.*, 2010; Borda and Siddall, 2011). 現在は、顎をもつヤマビル科 Haemadipsidae Blanchard, 1893, チスイビル科 Hirudinidae Whitman, 1886, アメリカチスイビル科 Macrobdellidae Richardson, 1969, ネンマクビル科 Praobdellidae Sawyer, 1986, ハナシビル科 Semiscolecidae Ringuelet, 1972, シンリンビル科 Xerobdellidae Ringuelet, 1954, そして顎をもたないツツビル科 Cylicobdellidae Ringuelet, 1972 の7科で構成される (Phillips and Siddall, 2009; Phillips *et al.*, 2010). ヒル目の共通祖先は吸血性と考えられているが、吻を欠くアメリカビル形亜目、イシビル形亜目、チスイビル形亜目の祖先は巨食性と考えられている (中野, 2013). さらに、チスイビル形亜目において唯一無顎の巨食性であるツツビル科は残り6科で構成される単系統群に対して姉妹関係にあることから、その後の系統で顎を獲得し、二次的に吸血性が発達したものと考えられる (中野, 2013).

おわりに

本稿ではヒル類の高次系統関係と分類体系の変遷について紹介してきた。これまでヒル類の高次分類体系は安定しない状況が続いていたが、近年 Tessler *et al.* (2018) によって提唱された分類体系は、より大規模なデータセットを用いて構築された頑健な系統関係に基づいており、信頼性は高いものと考えられる。それでもなお、現行の体系が更新される可能性は否定できない。特に、環帯綱が属する環形動物門は大部分がかつて多毛綱 Polychaeta Grube, 1850 として扱われてきたグループによって占められているが、これは明らかに側系統群であり、分割の必要性が指摘されている (小林, 2021). この多毛綱の再編成に際して、最近環帯類を亜目に位置づける体系も提唱されている (Rouse *et al.*, 2022). 環形動物門全体を俯瞰したとき、その高次分類体系には一定の妥当性があり、今後 Rouse *et al.* (2022) が提唱した分類体系が広く受け入れられるようになれば (例えば Read, 2023), それに応じて環帯類

各分類群の分類階級を今一度検討する必要性が生じるだろう。

また、系統関係が明らかになるにつれ、ヒル類の進化についてより堅牢な議論ができるようになってきた。特に、長らく議論的であったヒル亜綱に属する3目の関係が解かれたことで、ヒル類における吸血性の起源についての理解は大きく深まった。さらに、ヒル類はその系統内で生息環境や食性が繰り返し転換していることも示され、ヒル類の進化における可逆性の高さが明らかになってきている。とはいえ、ヒラタビル形亜目やアメリカビル形亜目の系統的位置、イシビル形亜目における科間の系統関係など、依然として未解決の問題は残されている上、現在支持されている系統関係についても今後の検証が不可欠である。Phillips *et al.* (2019) によって少数の遺伝子マーカーでは解像力が十分でないことが指摘されているように、今後はゲノムデータを活用した手法を取り入れていくことで、より正確なヒル類の進化史が復元されていくことが期待される。

謝辞

本稿の査読に際して貴重なご意見を下さった長澤和也広島大学名誉教授、ならびに匿名の査読者の方に厚く御礼を申し上げる。

文献

- Anderson D. T. 1966. The comparative early embryology of the Oligochaeta, Hirudinea and Onychophora. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales*, 91: 10–43.
- Apakupakul, K., Siddall, M. E. and Bureson, E. M. 1999. Higher level relationships of leeches (Annelida: Clitellata: Euhirudinea) based on morphology and gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 12: 350–359.
- Autrum, H. 1939. Hirudineen. Geographische Verbreitung, Stellung im System und Literatur. In Bronn, H. G. (ed.), *Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Band 4, Abt. III, Buch 4, Teil 2*, pp. 497–662, Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig.
- Bielecki, A., Cichocka, J. M., Jeleń, I., Swiątek, P., Plachno, B. J. and Piśula, D. 2014. New data about the functional morphology of the chaetiferous leech-like annelids *Acanthobdella peledina* (Grube, 1851) and *Paracanthobdella livanowi* (Epshtein, 1966) (Clitellata, Acanthobdellida). *Journal of Morphology*, 275: 528–539.
- Blanchard, R. 1894. Hirudinées de l'Italie continentale et insulaire. *Bollettino dei Musei di Zoologia ed Anatomia Comparata della R. Università di Torino*, 9: 1–81.
- Bolotov, I. N., Klass, A. L., Konopleva, E. S., Beshpalaya, Y. V.,

- Gofarov, M. Y., Kondakov, A. V. and Vikhrev, I. V. 2020. First freshwater mussel-associated piscicolid leech from East Asia. *Scientific Reports*, 10: 19854.
- Bolotov, I. N., Kondakov, A. V., Eliseeva, T. A., Aksenova, O. V., Babushkin, E. S., Bepalaya, Y. V., Chertoprud, E. S., Dvoryankin, G. A., Gofarov, M. Y., Klass, A. L., Konopleva, E. S., Kropotin, A. V., Lyubas, A. A., Makhrov, A. A., Palatov, D. M., Shevchenko, A. R., Sokolova, S. E., Spitsyn, V. M., Tomilova, A. A., Vikhrev, I. V., Zubrii, N. A. and Vinarski, M. V. 2022. Cryptic taxonomic diversity and high-latitude melanism in the glossiphoniid leech assemblage from the Eurasian Arctic. *Scientific Reports*, 12: 20630.
- Borda, E., Ocegüera-Figueroa, A. and Siddall, M. E. 2008. On the classification, evolution and biogeography of terrestrial haemadipsoid leeches (Hirudinida: Arhynchobdellida: Hirudiniformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 46: 142–154.
- Borda, E. and Siddall, M. E. 2004. Arhynchobdellida (Annelida: Oligochaeta: Hirudinida): phylogenetic relationships and evolution. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 30: 213–225.
- Borda, E. and Siddall, M. E. 2011. Insights into the evolutionary history of Indo-Pacific bloodfeeding terrestrial leeches (Hirudinida: Arhynchobdellida: Haemadipsidae). *Invertebrate Systematics*, 24: 456–472.
- Brinkhurst, R. O. 1999. Lumbriculids, branchiobdellidans and leeches: an overview of recent progress in phylogenetic research on clitellates. *Hydrobiologia*, 406: 281–290.
- Brinkhurst, R. O. and Gelder, S. R. 2001. Annelida: Oligochaeta including Branchiobdellidae. In Thorpe, J. H. and Covich, A. P. (eds.), *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates*. 2nd Edition, pp. 431–463, Academic Press, New York.
- Caballero y Caballero, E. 1952. Sanguijuelas de México. XVIII. Presencia de *Macrobdella decora* (Say, 1824) Verrill, 1872, en el norte del país, y nueva designación para los órdenes de Hirudinea. *Anales del Instituto de Biología de México*, 23: 203–209.
- Camacho, G. P., Franco, W., Branstetter, M. G., Pie, M. R., Longino, J. T., Schultz, T. R. and Feitosa, R. M. 2022. UCE phylogenomics resolves major relationships among ectaheteromorph ants (Hymenoptera: Formicidae: Ectatomminae, Heteroponerinae): a new classification for the subfamilies and the description of a new genus. *Insect Systematics and Diversity*, 6: 5.
- De Carle, D. B., Gajda, Ł., Bielecki, A., Cios, S., Cichocka, J. M., Golden, H. E., Gryska, A. D., Sokolov, S., Shedko, M. B., Knudsen, R., Utevsky, S., Świątek, P. and Tessler, M. 2022. Recent evolution of ancient Arctic leech relatives: systematics of Acanthobdellida. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 196: 149–168.
- De Carle, D., Ocegüera-Figueroa, A., Tessler, M., Siddall, M. E. and Kvist, S. 2017. Phylogenetic analysis of *Placobdella* (Hirudinea: Rhynchobdellida: Glossiphoniidae) with consideration of COI variation. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 114: 234–248.
- Epshtein, V. M., Utevsky, A. Y. and Utevsky, S. Y. 1994. The system of fish leeches (Hirudinea: Piscicolidae). *Genus*, 5: 401–409.
- Erséus, C. and Källersjö, M. 2004. 18S rDNA phylogeny of Clitellata (Annelida). *Zoologica Scripta*, 33: 187–196.
- Erséus, C., Williams, B. W., Horn, K. M., Halaných, K. M., Santos, S. R., James, S. W., Des Châtelliers, M. C. and Anderson, F. E. 2020. Phylogenomic analyses reveal a Palaeozoic radiation and support a freshwater origin for clitellate annelids. *Zoologica Scripta*, 49: 614–640.
- Fauchald, K. and Rouse, G. 1997. Polychaete systematics: past and present. *Zoologica Scripta*, 26: 71–138.
- Gelder, S. R. 1996. A review of the taxonomic nomenclature and a checklist of the species of the Branchiobdellae (Annelida: Clitellata). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 109: 653–663.
- Gelder, S. R. and Siddall, M. E. 2001. Phylogenetic assessment of the Branchiobdellidae (Annelida, Clitellata) using 18S rDNA, mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I and morphological characters. *Zoologica Scripta*, 30: 215–222.
- Johansson, L. 1913. Hirudineen aus dem Sudan. *Results of the Swedish Zoological Expedition to Egypt and the White Nile 1901*, 5: 1–42.
- 小林元樹 2021. 環形動物門の高次系統に関する概説. *Edaphologia*, 109: 9–17.
- Light, J. E. and Siddall, M. E. 1999. Phylogeny of the leech family Glossiphoniidae based on mitochondrial gene sequences and morphological data. *The Journal of Parasitology*, 85: 815–823.
- Marotta, R., Ferraguti, M., Erséus, C. and Gustavsson, L. M. 2008. Combined-data phylogenetics and character evolution of Clitellata (Annelida) using 18S rDNA and morphology. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 154: 1–26.
- Martin, P. 2001. On the origin of the Hirudinea and the demise of the Oligochaeta. *Proceedings of the Royal Society B*, 268: 1089–1098.
- Martin, P., Kaygorodova, I., Sherbakov, D. Y. and Verheyen, E. 2000. Rapidly evolving lineages impede the resolution of phylogenetic relationships among Clitellata (Annelida). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 15: 355–368.
- Michaelsen, W. 1919. Über die Beziehungen der Hirudineen zu den Oligochäten. *Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut*, 36: 131–153.
- 長澤和也・山内健生・海野徹也 2008. 日本産ウオビル科およびエラビル科ヒル類の目録 (1895–2008年). 日本生物地理学会会報, 63: 151–171.
- 中野隆文 2010. ヒル類の形態とその用語. タクサー日本動物分類学会誌, 29: 7–18.
- 中野隆文 2013. 東アジア産巨食性ヒル類の多様性研究. タクサー日本動物分類学会誌, 34: 2–10.
- 中野隆文 2017. クガビル科 (ヒル下綱: 吻無蛭目: イシビル形亜目) の分類と種同定のための簡易検索. *Edaphologia*, 100: 19–29.
- 中野隆文 2022. ヒル. 浅川満彦 (監修), 図説世界の吸血動物, pp. 118–145, グラフィック社, 東京.
- Nakano, T., Eto, K., Nishikawa, K., Hossman, M. Y. and Jeratthitikul, E. 2018. Systematic revision of the Southeast Asian macrophagous leeches, with the description of two new gastrostomobdellid species (Hirudinida: Arhynchobdellida: Erpobdelliformes). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 184: 1–30.
- Nakano, T., Ramlah, Z. and Hikida, T. 2012. Phylogenetic position

- of gastrostomobdellid leeches (Hirudinida, Arhynchobdellida, Erpobdelliformes) and a new family for the genus *Orobodella*. *Zoologica Scripta*, 41: 177–185.
- Oceguera-Figueroa, A., Phillips, A. J., Pacheco-Chaves, B., Reeves, W. K. and Siddall, M. E. 2011. Phylogeny of macrophagous leeches (Hirudinea, Clitellata) based on molecular data and evaluation of the barcoding locus. *Zoologica Scripta*, 40: 194–203.
- Phillips, A. J., Arauco-Brown, R., Oceguera-Figueroa, A., Gomez, G. P., Beltrán, M., Lai, Y.-T. and Siddall, M. E. 2010. *Tyrannobdella rex* n. gen. n. sp. and the evolutionary origins of mucosal leech infestations. *PLoS ONE*, 5: e10057.
- Phillips, A. J., Dornburg, A., Zapfe, K. L., Anderson, F. E., James, S. W., Erséus, C., Moriarty Lemmon, E., Lemmon, A. R. and Williams, B. W. 2019. Phylogenomic analysis of a putative missing link sparks reinterpretation of leech evolution. *Genome Biology and Evolution*, 11: 3082–3093.
- Phillips, A. J., Govedich, F. R. and Moser, W. E. 2020. Leeches in the extreme: morphological, physiological, and behavioral adaptations to inhospitable habitats. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 12: 318–325.
- Phillips, A. J. and Siddall, M. E. 2009. Poly-paraphyly of Hirudinidae: many lineages of medicinal leeches. *BMC Evolutionary Biology*, 9: 246.
- Purschke, G., Westheide, W., Rohde, D. and Brinkhurst, R. O. 1993. Morphological reinvestigation and phylogenetic relationship of *Acanthobdella peledina* (Annelida, Clitellata). *Zoomorphology*, 113: 91–101.
- Read, G. B. 2023. Chapter 18. Kingdom Animalia, phylum Annelida (bristleworms & kin). In Kelly, M., Mills, S., Terezow, M., Sim-Smith, C. and Nelson, W. (eds.), *The Marine Biota of Aotearoa New Zealand. Updating Our Marine Biodiversity Inventory. NIWA Biodiversity Memoir 136*, pp. 283–297, National Institute of Water and Atmospheric Research, Wellington.
- Richardson, L. R. 1971. Gastrostomobdellidae f. nov. and a new genus for the gastroporous *Orobodella octonaria* Oka, 1895, of Japan (Hirudinoidea: Arhynchobdellae). *Bulletin of the National Science Museum (Tokyo)*, 14: 585–602.
- Rouse, G. W., Pleijel, F. and Tilic, E. 2022. *Annelida*. xiii+418 pp. Oxford University Press, Oxford.
- Rousset, V., Plaisance, L., Erséus, C., Siddall, M. E. and Rouse, G. W. 2008. Evolution of habitat preference in Clitellata (Annelida). *Biological Journal of the Linnean Society*, 95: 447–464.
- Sawyer, R. T. 1986. *Leech Biology and Behaviour Vols. I–III*. xiv+ix+x+1065+33+33 pp. Clarendon Press, Oxford.
- Schmelz, R. M., Erséus, C., Martin, P., Haaren, T. van and Timm, T. 2021. A proposed order-level classification in Oligochaeta (Annelida, Clitellata). *Zootaxa*, 5040: 589–597.
- Siddall, M. E., Apakupakul, K., Bureson, E. M., Coates, K. A., Erséus, C., Gelder, S. R., Källersjö, M. and Trapido-Rosenthal, H. 2001. Validating Livanow: molecular data agree that leeches, branchiobdellidans, and *Acanthobdella peledina* form a monophyletic group of oligochaetes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 21: 346–351.
- Siddall, M. E., Budinoff, R. B. and Borda, E. 2005. Phylogenetic evaluation of systematics and biogeography of the leech family Glossiphoniidae. *Invertebrate Systematics*, 19: 105–112.
- Siddall, M. E. and Bureson, E. M. 1995. Phylogeny of the Euhirudinea: independent evolution of blood feeding by leeches? *Canadian Journal of Zoology*, 73: 1048–1064.
- Siddall, M. E. and Bureson, E. M. 1998. Phylogeny of leeches (Hirudinea) based on mitochondrial cytochrome *c* oxidase subunit I. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 9: 156–162.
- Sket, B. and Trontelj, P. 2008. Global diversity of leeches (Hirudinea) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595: 129–137.
- Tessler, M., De Carle, D., Voiklis, M. L., Gresham, O. A., Neumann, J. S., Cios, S. and Siddall, M. E. 2018. Worms that suck: phylogenetic analysis of Hirudinea solidifies the position of Acanthobdellida and necessitates the dissolution of Rhynchobdellida. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 127: 129–134.
- Trontelj, P., Sket, B. and Steinbrück, G. 1999. Molecular phylogeny of leeches: congruence of nuclear and mitochondrial rDNA data sets and the origin of bloodsucking. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 37: 141–147.
- Utevsky, S. Y. and Trontelj, P. 2004. Phylogenetic relationships of fish leeches (Hirudinea, Piscicolidae) based on mitochondrial DNA sequences and morphological data. *Zoologica Scripta*, 33: 375–385.
- Utevsky, S. Y., Utevsky, A. Y., Schiaparelli, S. and Trontelj, P. 2007. Molecular phylogeny of pontobdelline leeches and their place in the descent of fish leeches (Hirudinea, Piscicolidae). *Zoologica Scripta*, 36: 271–280.
- Van Dam, M. H., Trautwein, M., Spicer, G. S. and Esposito, L. 2019. Advancing mite phylogenomics: designing ultraconserved elements for Acari phylogeny. *Molecular Ecology Resources*, 19: 465–475.
- Williams, J. I. and Bureson, E. M. 2006. Phylogeny of the fish leeches (Oligochaeta, Hirudinida, Piscicolidae) based on nuclear and mitochondrial genes and morphology. *Zoologica Scripta*, 35: 627–639.
- Williams, B. W., Gelder, S. R., Proctor, H. C. and Coltman, D. W. 2013. Molecular phylogeny of North American Branchiobdellida (Annelida: Clitellata). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 66: 30–42.

(受付日: 2024年3月12日, 受理日: 2024年7月12日)