

Fig. 13. TEM micrographs of spermatogenesis. g: golgi apparatus. Other abbreviations as in Fig. 1.
Amblygobius phalaena (A-D), *Acentrogobius viridipunctatus* (E), *Tridentiger kuroiwae* (F).

リステは、さまざまな小管状や櫛状に発達する (Fig. 12F)。鞭毛は精子の全長と同じ長さを持ち、その軸糸構造は先端から末端まで 9+2 型である。核の先端部から 10 μm 前方にまで突出した鞭毛の先端に中心小体は観察されないが、その部分は核膜と細胞膜が層に取り囲み、膨らんでいるが、これは先体ではない (Fig. 12G)。

精子形成過程

代表的な精子形成過程が観察されたサラサハゼについて述べる (Fig. 13A–D)。

精細胞は大きな球形の核と厚い細胞質で構成される。細胞質内のゴルジ装置の近くに出現した中心小体の遠位中心子から鞭毛が細胞質の外に伸長する。この時期の核内のクロマチンは核の周辺部から濃縮が始まり、中心部より電子密度が高い (Fig. 13A)。核と中心小体が接近すると、核に鞭毛の基部となる小さな凹みが形成され、ここに遠位中心子の側面にある中心小体側方接合部が接する (Fig. 13B)。核は中心小体を基点に回転し (Fig. 13C)，中心小体が核の中央を移動して、深い鞭毛陷入域が形成される (Fig. 13D)。核内のクロマチンは点状に集まり、それらが互いに融合して小さな塊を作りて濃縮する (Fig. 13B, C)。核の側面に、クロマチンの濃縮から取り残された電子密度の低

い領域が出現する (Fig. 13D)。この領域は精子の完成にともない核の顆粒層が消失して、鞭毛の陷入域に突き抜ける核の穴が形成される。核の穴は核膜と細胞膜によって覆われ、中心小体は外部に露出することはない (Fig. 9H)。核の穴の形成過程は、サラサハゼと同様にキララハゼ (Fig. 13E) とナガノゴリ (Fig. 13F)においても観察された。

精子形態の型分け

本研究で観察したハゼ亜目魚類 38 種の精子形態の核（形、窪み、穴、くびれ、突起構造）、ミトコンドリア（数、位置）、鞭毛（数）の各部について微細構造の性状を整理すると Table 2 に示す 6 型に分けられる。そして、精子形態を模式図に示し、精子型とともに Nelson (1994) の分類体系に基づいてまとめると Table 3 になる。なお精子型の特徴を要約すると次の通りである。

I 型：核は球形から卵円形である。核は先端から側面にかけて、さまざまな大きさの窪みや穴を持つものから、それらの無いものまで多様化する。ミトコンドリアは単一で核の窪みや穴の反対側に位置する。鞭毛は 1 本である。

II 型：核は卵円形である。ミトコンドリアは小型の球形で、複数が鞭毛の基部を取り巻く。鞭毛は 1 本である。

Table 2. Six types of gobiod spermatozoa and their diagnostic features

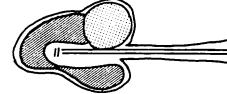
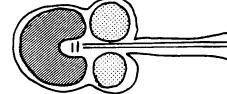
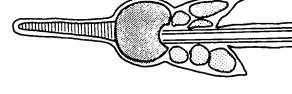
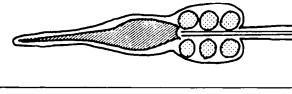
Type	Nucleus (Head)	Mitochondria	Flagellum	Spermatozoon
I	round-ovoidal; hiatus in chromatin absent, moderate or deep	single, round, unilateral	single	
II	round	numerous, single layer	single	
III	round-cone shaped	numerous, multi-layer	single	
IV	round with special anterior accessory	numerous, multi-layer	double	
V	Bell-shaped, gradually tapering off	numerous, multi-layer	single	
VI	elongate, cylindrical, entirely penetrated by flagellum	single, enclosing flagellum at base	single	

Table 3. Spermatozoa structures in gobioids (classification after Nelson, 1994)

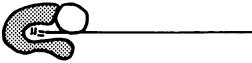
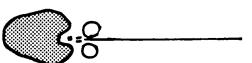
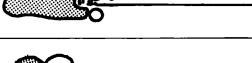
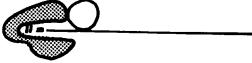
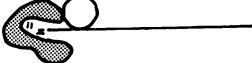
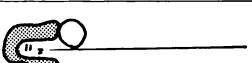
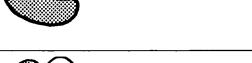
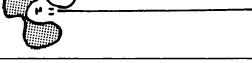
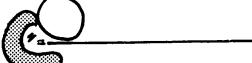
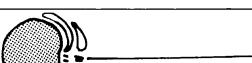
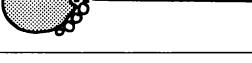
Family	Subfamily	Species	Spermatozoon structure	Type
Rhyacichthyidae		<i>Rhyacichthys aspro</i>		I
Odontobutidae		<i>Odontobutis obscura</i>		III
		<i>Odontobutis interrupta</i>		III
		<i>Odontobutis platycephala</i>		III
Eleotridae	Eleotrinae	<i>Eleotris fusca</i>		I
		<i>Eleotris acanthopoma</i>		I
		<i>Eleotris melanosoma</i>		I
Butinae		<i>Butis butis</i>		I
		<i>Butis amboinensis</i>		I
		<i>Bostrychus sinensis</i>		I
Gobiidae	Oxudercinae	<i>Periophthalmus modestus</i>		I
		<i>Scartelaos histophorus</i>		I
		<i>Boleophthalmus pectinirostris</i>		I
Sicydiinae		<i>Sicyopterus japonicus</i>		II
Amblyopinae		<i>Odontamblyopus lacepedii</i>		II
Gobionellinae		<i>Acanthogobius flavimanus</i>		II
		<i>Rhinogobius sp. CB</i>		I

Table 3. (Continued)

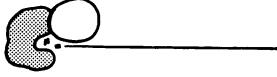
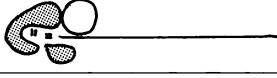
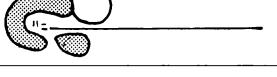
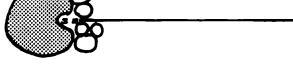
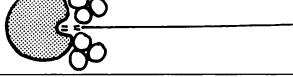
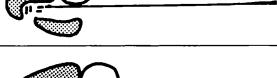
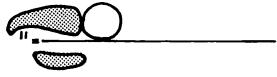
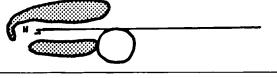
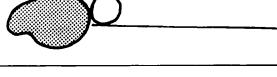
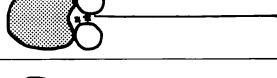
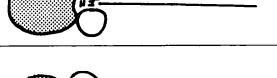
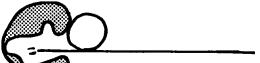
Family	Subfamily	Species	Spermatozoon structure	Type
Gobiidae	Gobionellinae	<i>Rhinogobius</i> sp. DA		I
		<i>Tridentiger kuroiwae</i>		I
		<i>Tridentiger brevispinis</i>		I
		<i>Gymnogobius breunigii</i>		III
		<i>Gymnogobius urotaenia</i>		III
		<i>Gymnogobius petschiliensis</i>		III
		<i>Luciogobius guttatus</i>		III
		<i>Leucopsarion petersii</i>		IV
Gobiinae		<i>Eviota prasina</i>		I
		<i>Amblygobius phalaena</i>		I
		<i>Acentrogobius viridipunctatus</i>		I
		<i>Acentrogobius pflaumii</i>		I
		<i>Pleurosicya muscarum</i>		I
		<i>Valenciennea longipinnis</i>		II
		<i>Paragobiodon echinocephalus</i>		II
		<i>Cryptocentrus caeruleomaculatus</i>		II
		<i>Bryaninops yongei</i>		II

Table 3. (Continued)

Family	Subfamily	Species	Spermatozoon structure	Type
Gobiidae	Gobiinae	<i>Fusigobius humeralis</i>		II
		<i>Favonigobius gymnauchen</i>		I
Microdesmidae	Ptereoleotrinae	<i>Ptereoleotris hanae</i>		V
Schindleriidae		<i>Schindleria</i> sp.		VI

III型：核は球形から円柱形である。ミトコンドリアは小型の球形で、多数が集合して鞭毛の基部を複層に取り巻く。鞭毛は1本である。

IV型：核は球形で、核の先端部に角錐形の特異な付属構造を持つ。ミトコンドリアは大小さまざまな不定形で、多数が集合して鞭毛の基部を筒状に取り巻く。鞭毛は2本である。

V型：核は釣り鐘状で、先端部に向かって細長く尖る。ミトコンドリアは小型の球形で、多数が集合して、核の赤道部から鞭毛の基部までを筒状に取り巻く。鞭毛は1本である。

VI型：核は円柱形で、1本の鞭毛が核の中央を貫通して先端部から突き出て長く伸長する。ミトコンドリアは単一で、核の基底部に接して鞭毛を輪状に取り巻く。鞭毛は1本である。

考 察

精子形成過程、特に核の窪みの特性

I型の精子の多くは、核の先端部から側面にさまざまな大きさの窪みや穴を持つことが判明した。中でもチヂブモドキ、トカゲハゼ、ナガノゴリ、スマチチブ、サラサハゼ、キララハゼ、スジハゼのTEM像において、核の先端部から側面にかけての一部分に顆粒層が見られず、さまざまな形の核の穴が鞭毛陷入域に突き抜けて形成されていた(Figs. 3C, 4C, 6G, 7C, 9H, 10B, 10C)。また、キララハゼのSEM像では、核の表面に穴が開口し、鞭毛陷入域の最深部に位置した中心小体が表面に露出していた(Fig. 10A)。サラサハゼでは、変態中の精細胞で、核の先端部に核の穴が形成される過程が明らかになった(Fig. 13A-D)。それらは、①精細胞が変態をはじめると、核内の顆粒が濃縮して電子密度を増す。②この時期、核の先端に濃縮から

取り残されて電子密度の低い領域が発現する。③精子が完成すると、電子密度の低い領域では、核の顆粒層の一部が消失して、結果的に核の穴が鞭毛陷入域に突き抜けて形成される。

サラサハゼの精子形成過程で、核が中心小体を基点に回転することが確認された(Fig. 13B, C)。スズキ目魚類の多くの精子では、中心小体とミトコンドリアの最大径を通る縦断面をみると、核の左右が不相称であり、「スズキ型精子」と呼ばれる。この特徴は、精子形成過程中に、核が基底部の外に位置した中心小体を基点に回転し、止まった位置に起因することが知られている(Mattei, 1991; Hara and Okiyama, 1998)。したがって、ハゼ亜目のI型精子の核が、精子形成過程において中心小体を基点に回転する「スズキ型精子」の特徴を共有することは、精子形態の面からもハゼ亜目魚類のスズキ目への帰属を裏付けるとともに、I型がハゼ亜目精子の基本形であることを示唆している。さまざまな性状の窪みや穴については、その機能的意義は不明であるが、①核の左右不相称化現象に伴う形態の特化や、②ミトコンドリアの单一化に伴うアンバランスの解消又は助長などが考えられる。

精子形態と分類体系

本研究で観察したハゼ亜目魚類38種とI-VIの精子型との関係は、Table 3に整理される。なおこの類型によると、既報の4種(マハゼ[Morisawa, 1982]は今回の対象種に含まれるので除外)のうち、*Periophthalmus papilio* (Mattei, 1970)はIII型、*Knipowitschia* 属の1種(Baccetti, et. al., 1989)と*Hypseleotris galii* (Jamieson, 1991)はいずれもI型に該当する。

種類が最も多いI型は、球形から卵円形の核に凹凸、窪みや穴を持ち、ミトコンドリアが単一なことが特徴である。I型は他のすべてのハゼ亜目魚類と姉妹群を形成すると考えられているツバサハゼ科をはじめ、多数の種によって共有された。しかし、I型を特徴づける核の窪みや穴は、位置、大きさ、深さが多様化している。ツバサハゼ科ツバサハゼ、カワアナゴ科のテンジクカワアナゴ、チチブモドキ、オカメハゼ、ノコギリハゼ、ヤエヤマノコギリハゼ、ジャノメハゼの窪みの位置は、核の側面にある。これに対してハゼ科のトカゲハゼ、ナガノゴリ、ヌマチチブ、ナシヨウミドリハゼ、サラサハゼ、キララハゼ、スジハゼ、ウミタケハゼ、ヒメハゼでは、核の窪みや穴が側面から先端までさまざまであることに加え、大きさも多様である。キララハゼ属の2種キララハゼとスジハゼの精子は、核の穴の位置は同じであるが、その形状は、前者では鞭毛陷入域の最深部、すなわち核の先端部付近の表面に接して位置した中心小体が、核の先端部に飛び出したように見える程大きいのに対し、後者では著しく小さい。またミトコンドリアの位置は、前者では核の穴の反対側、後者では同じ側にある。この事例から同属内における変異が明らかにされた。

I型に属するハゼ科4種トビハゼ、ムツゴロウ、シマヨシノボリ、クロヨシノボリの精子の核は球形で、表面が不規則に凹凸し、明瞭な窪みを持たない特徴が共通する。しかし、トビハゼ、ムツゴロウが帰属する *Oxudercinae* には、先端部付近に大きな窪みを持つトカゲハゼが存在する。この亜科については、さらに関連の他属の情報を重ねて検討する必要がある。このように、I型精子はいくつかの亜型に区分される可能性があり、今後の研究が期待される。

II型精子では、核の全表面に不規則な凹凸が観察されるが、窪みを持たないこと、ミトコンドリアが複数で鞭毛の基部を取り巻くことが共通する。しかし、核に形成される鞭毛の陷入域が浅く、*Amblyopinae* のワラスボと *Gobionellinae* のマハゼではこの中に中心小体が位置するが、*Gobiinae* に属する5種では、鞭毛の基部となる中心小体が核の外に位置する傾向が見られた。ミトコンドリアについては、大部分の種が球形で鞭毛の基部を取り巻く。しかし、*Sicydiinae* のボウズハゼのミトコンドリアは棒状であることが注目された。

ドンコ科ドンコ属3種はIII型精子に分類された。ドンコでは電子顕微鏡用固定を施した精巢内の精

子を観察したのに対し、コウライドンコとセマダラドンコではホルマリン固定標本から採取した精巢内の精子を観察したために、細胞膜の破壊などで微細構造の確認は不可能となり、3種の結果を同列には比較できない。しかしドンコ科の3種は、ドンコ→コウライドンコ→セマダラドンコの順に核の伸長と括れの位置が異なり、この科内において精子の核が球形から長軸方向に伸長する形態の極性がみとめられた。しかし、その詳細については、今後さらに電子顕微鏡用に固定した試料に基づいた観察例を増やして確認する必要がある。一方、同じくIII型のハゼ科 *Gobionellinae* のウキゴリ属3種、ビリング、ウキゴリ、スミウキゴリの精子の核について検討すると、ウキゴリ、スミウキゴリでは球形であるのに対し、ビリングでは円柱形である。このことは、同じ属内で核が伸長する点で、ドンコ科ドンコ属内における変異に類似する。なおIII型のハゼ科 *Gobionellinae* のビリングとミミズハゼの精子は、核が長い円柱形で先端に窪みを持ち、鞭毛陷入域が浅く、ミトコンドリアが小型の球形で、鞭毛の基部を複層に取り巻くなど、特異な性状を共有する。両属の関係については、分子遺伝学的解析（向井貴彦、私信）の結果からも近縁である事が示唆されており、精子形態が系統を反映している可能性を示すものとして注目された。しかし、III型に類型化された3種ドンコ科セマダラドンコ、ハゼ科 *Gobionellinae* のビリングとミミズハゼにおける形態的な共通性については、各々の科・亜科内で独立に獲得されたものと考える方が妥当と思われる。

本研究で多くの種を含むハゼ科 *Gobionellinae* は、I・II・III・IV型を含み、精子形態においても多様化が進んでいることが明らかになった。特にIV型のシロウオの精子は、核の先端部に角錐形の付属構造が接着し、鞭毛が2本であることなどの特異な形質を持つことで、*Gobionellinae* の内でも著しく特化したものと考えられる。

V型のオオメワラスボ科クロユリハゼ亜科のハナハゼの精子は、核の先端部が細長く尖った釣り鐘形で、SEM像によると、核の先端部から赤道部にかけて、1枚の連続した膜に覆われている。この膜はTEM像によると、核の基底部からの膜の上に先端部からの膜が重なり、赤道部で渦巻き状を呈して膨らむ性状を示した。これらの特異な形態は、本種でのみ見られたが、その系統的意味は不明である。

VI型のシラスウオ属魚類の精子は、核の中央を

鞭毛が貫通して先端部から突き出た特異な形態を持ち、硬骨魚類中でも報告されたことのない極めて特化した形状を示すものとして注目された。これまでの精子の基本概念では、鞭毛の基部となる中心小体は、核の基底部に形成される鞭毛陷入域に位置するとされていた。シラスウオ精子の特異な構造の起源については、*Gobiinae* キララハゼ精子で明らかにされた、核の先端部の穴に鞭毛の基部となる中心小体が飛び出したように見える現象に着目すると、中心小体の飛び出しがさらに加速され、核より先に鞭毛が伸長した可能性が考えられる。しかし、両者間の形態的相違は非常に大きい。いずれにしても、シラスウオ精子は、ハゼ亜目精子全体に共通する枠組みの中の多様化現象において、最も特化した形態を代表するものと言える。シラスウオ科は、ハゼ亜目への帰属が最近明らかにされた種で (Johnson and Brothers, 1993)，亜目内における分類学的位置は全く解っていない。しかし、その精子形態の特徴は、ハゼ亜目の分類体系における本科の位置づけを再検討する上で、重要な知見を提供すると考えられる。

上述のように、38種について観察された多様な精子形態は6型に類別されたが、IV, V, VI型は、いずれも1種だけに見られた特異な形状をしていることが判明した。しかし、本研究の観察例は、著しく多様化したハゼ亜目魚類の中の一部にすぎないこと、またハゼ亜目の分類体系も未だ流動的であることなど、この類型の系統的評価には未だ多くの問題が残されている。

これまで魚類における精子形態の系統的意義については、おもに既往の分類体系との対応を中心に議論されてきた (Jamieson, 1991; Mattei, 1991; Hara and Okiyama, 1998)。精子独自の立場から系統を論じたものは、Jamieson and Grier (1993) によるトビウオ上科とカダヤシ科の研究に限られる。彼らは「分類群を通して得られた質の良い微細構造の情報」を詳細に整理した結果に基づいて、分岐分類学的解析を行った。今回の研究では、可能な限り多くの分類群の採集を試みたが、試料入手の限界も関係して質の良い微細構造の結果を比較する条件を満たすことが出来なかった。そこで、近年発表された分子遺伝学に基づく系統仮説 (Akihito et al., 2000; Wang et al., 2001; Thacker, 2003) を参考に、今回の類型との関連性を検討した。これらの研究は基本的には Nelson (1994) の分類体系を採用しているが、供試標本の組成と種類数ばかりか、系統構築においても、Akihito et al. (2000) は

原始的なツバサハゼを含めた無根系統樹に基づいているのに対し、Wang et al. (2001) およびThacker (2003) はツバサハゼを除きドンコ科を外群とした有根系統樹に基づいているなど、大きく異っているために、厳密な相互の比較が難しい。

ここでは供試標本の共通性が高い Akihito et al. (2000) の結果を参考に、本研究との対応を Fig. 14 に整理し、他の研究も一部参考にして検討した。Akihito et al. (2000) によって分類された6クラスターおよび非クラスターと、本研究による精子型との関係は Table 4 のように整理される。

これによるとクラスター1, 2, 3 はすべてI型精子であるが、系統図におけるこれらクラスターの位置関係においては、クラスター1, 2 とクラスター3は異なる根を持って分離されている。この性状は一部 Wang et al. (2001) の分岐図においてもみとめられる。これに対し、クラスター4はI型精子とII型精子が混在し、精子形態において多様化がみとめられる。これはクラスター4がハゼ科の3亜科 (*Gobionellinae*, *Oxudercinae*, *Amblyopinae*) の混成であり、これらの系統関係については Wang et al. (2001) および Thacker (2003) においても一致しないなど、その単系統性に疑問があることに起因していると考えられる。クラスター5には共通種ではないが近縁分類群のハナハゼ1種が含まれ、特異な形態のV型精子が対応するようである。クラスター6はカワアナゴ亜科の2属を含むが、精子形態の情報はない。なお、この体系ではドンコとヤナギハゼ属の1種は非クラスターの分類群として扱われている。ドンコを含むドンコ科にはIII型精子が対応するが、ヤナギハゼ属についての精子情報はない。先に述べたように、Wang et al. (2001) および Thacker (2003) は、共にドンコ科 (ツバサハゼを除き) が他の全てのハゼ亜目 (ツバサハゼを除く) と姉妹群関係にあるとしており、ハゼ亜目の起源をめぐるツバサハゼ科とドンコ科の関係を考える上で、I型精子とIII型精子の分化が注目される。

このようにI型精子はいくつかの科、または亜科に共有され、精子の類型と Akihito et al. (2000) の系統仮説との対応に不明瞭な部分もあったが、精子形態の情報は系統を反映している可能性が大きく、流動的なハゼ亜目の分類体系の構築にあたり、今後も精子形態に関する知見を充実させる必要がある。

謝 辞

本研究について、高野和則名誉教授（琉球大

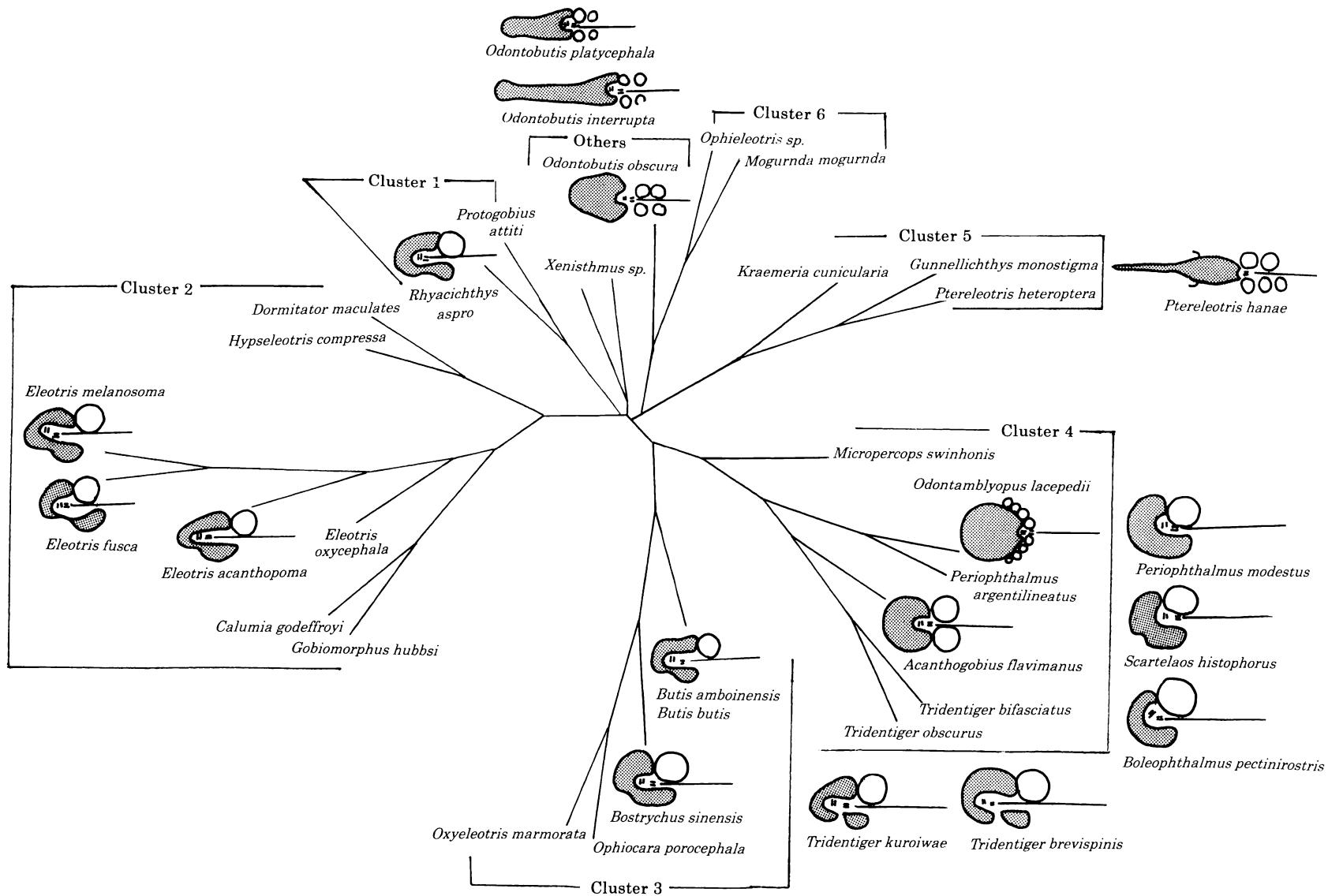


Fig. 14. Phylogenetic relationships of gobioid fishes (Akihito et. al., 2000) and spermatozoon structures of selected species.

Table 4. Comparison between molecular phylogeny (Akihito et al., 2000) and spermatozoa types in gobioid fishes

Molecular Phylogeny	Types of Spermatozoa	Common species in both studies	Related species in the present study
Cluster 1	Type I	<i>Rhyacichthys aspro</i>	
2	Type I	<i>Elotris melanosoma</i> <i>Eleotris fusca</i> <i>Eleotris acathopoma</i>	
3	Type I	<i>Butis amboinensis</i> <i>Bostrychus sinensis</i>	<i>Butis butis</i>
4	Type I II	<i>Odontamblyopus lacepedii</i> <i>Acanthogobius flavimanus</i>	<i>Periophthalmus modestus</i> <i>Scartelaos histophorus</i> <i>Boleophthalmus pectinirostris</i> <i>Tridentiger kuroiwae</i> <i>Tridentiger brevispinis</i>
5	Type V		<i>Ptereoleotris hanae</i>
6			
Others	Type III	<i>Odontobutis obscura</i>	<i>Odontobutis interrupta</i> <i>Odontobutis platycephala</i>

学), 沖山宗雄名誉教授(東京大学), 渡邊良朗教授(東京大学海洋研究所)から懇切なご助言をいただいた。琉球大学理学部の吉野哲夫氏と神奈川県立生命の星・地球博物館の瀬能宏氏には、ハゼ亜目魚類についてご教示をいただくと共に標本を提供していただいた。

標本の入手について琉球大学熱帯生物圏研究センター瀬底実験所の仲村茂夫氏, 琉球大学理学部の立原一憲氏と鹿谷法一氏, 琉球大学大学院理工学研究科の津波古優子氏と宮平徳子氏, 大阪市立自然史博物館の波戸岡清峰氏, 宮内庁侍従職の坂本勝一氏と池田祐二氏, 京都大学アジア・アフリカ地域研究研究科の岩田明久氏, 横須賀市自然・人文博物館の林公義氏, 鹿島建設葉山水産研究室の萩原清司氏(現・横須賀市自然・人文博物館), 東海大学海洋学部の秋山信彦氏と北野忠氏, 千葉県立中央博物館の須之部友基氏, 九州大学農学部の竹垣毅氏, 東京学芸大学生物学教室の狩野賢司氏, 長崎大学水産学部の田北徹氏と竹村暁氏, 佐賀県有明水産振興センターの川原逸朗氏, 和歌山県立熊野高等学校の池田博美氏の協力を受けた。東京大学海洋研究所の向井貴彦氏(現・東京大学

大学院新領域創成科学研究科)には、ハゼ亜目魚類の分子遺伝学的解析についての私信をいただいた。

本研究の一部は公益信託ミキモト海洋生態研究助成基金, 昭和聖徳記念財団助成, 風戸研究奨励金研究費助成, 伊藤魚学研究助成金によって行われた。

引 用 文 献

- Akihito, A., T. Iwata, K. Kobayashi, T. Ikeo, H. Imanishi, Y. Ono, C. Umehara, K. Hamamatsu, Y. Sugiyama, K. Ikeda, A. Sakamoto, Fumihiro and S. Ohno. 2000. Evolutionary aspects of gobioid fishes based upon a phylogenetic analysis of mitochondrial cytochrome *b* genes. *Gene*, 259: 5–15.
- Akihito, A., K. Sakamoto, Y. Ikeda and A. Iwata. 2000. Suborder Gobioidei. Pages 1139–1310 in T. Nakabo, ed. *Fishes of Japan with pectorial keys to the species, second edition*. Tokai University Press, Tokyo.
- Baccetti, B., A. G. Burrini, G. Collodel, P. Piomboni, T. Renieri and C. Sensini. 1989. Localization of acrosomal enzymes in Arthropoda, Echinodermata and Vertebrata. *Submicrosc. Cytol. Pathol.*, 21(2): 385–389.
- Hara, M. and M. Okiyama. 1998. An ultrastructural review

- of the spermatozoa of Japanese fishes. Bull. Ocean Res. Inst., Univ. of Tokyo, 33: 1–138.
- Jamieson, B. G. M. and H. J. Grier. 1993. Influences of phylogenetic position and fertilization biology on spermatozoal ultrastructure exemplified by exocoetoid and poeciliid fish. *Hydrobiologia*, 271: 11–25.
- Jamieson, B. G. M. 1991. Fish evolution and systematics: evidence from spermatozoa. Cambridge Univ. Press, Cambridge. 319 pp.
- Johnson G. D. and E. B. Brothers. 1993. Schindleria: A pedomorphic goby (Teleostei: Gobioidei). *Bulletin of Marine Science*, 52: 441–471.
- Mattei, X. 1970. Spermogenèse comparée des poissons. Pages 57–69 in B. Baccetti ed. Comparative spermatology. Academic Press, New York.
- Mattei, X. 1991. Spermatozoon ultrastructure and its systematic implications in fishes. *Can. J. Zool.*, 69: 3038–3055.
- Morisawa, S. 1982. The fine structure of the spermatozoon of the goby, *Acanthogobius flavimanus*. Bull. St. Marianna Univ., 11: 31–37.
- Nelson, J. S. 1994. Fishes of the world, third edition. Wiley and Sons, New York. 600 pp.
- Stevenson, D. E. 2002. Systematics and distribution of fishes of the Asian goby Genera *Chaenogobius* and *Gymnogobius* (Osteichthyes: Perciformes: Gobiidae), with the description of a new species. *Species diversity*, 7: 251–312.
- Thacker C. E. 2003. Molecular phylogeny of the gobioid fishes (Teleostei: Perciformes: Gobioidei). *Mol. Phylogenet. Evol.*, 26: 354–368.
- Wang, H. Y., M. P. Tsai, J. Dean and S. C Lee. 2001. Molecular phylogeny of gobioid fishes (Perciformes: Gobioidei) based on mitochondrial 12S rRNA sequences. *Mol. Biol. Evol.*, 20: 390–408.