

スズメダイの産卵生態

中園, 明信
九州大学農学部附属水産実験所

竹谷, 博司
九州大学農学部附属水産実験所

塚原, 博
九州大学農学部水産学第二教室

<https://doi.org/10.15017/23291>

出版情報 : 九州大学農学部学藝雑誌. 34 (1/2), pp.29-37, 1979-12-20. 九州大学農学部
バージョン :
権利関係 :

スズメダイの産卵生態*

中園 明信・竹谷 博司†・塚原 博**

九州大学農学部附属水産実験所

**九州大学農学部水産学第二教室

(1979年8月23日受理)

Studies on the Spawning Behavior of *Chromis notata* (Temminck et Schlegel)

AKINOBU NAKAZONO, HIROSHI TAKEYA†
and HIROSHI TSUKAHARA**

Fishery Research Laboratory, Faculty of Argiculture,
Kyushu University 46-12, Tsuyazaki, Fukuoka 811-33

** Fisheries Laboratory, Faculty of Agriculture,
Kyushu University 46-02, Fukuoka 812

緒 言

スズメダイ *Chromis notata* (Temminck et Schlegel) は、南日本の浅い岩礁地帯に生息するスズメダイ科の全長 10 cm 程度の小魚である。北部九州沿岸ではその生息量が多く、水深 10 m 前後の岩礁域で潜水すると必ず見られる魚である。小型魚で骨が堅く高級魚ではないが、福岡市およびその周辺では本種の塩蔵品を“あぶつてかも”と呼び、初夏の味覚として賞味している。

本種については、藤田 (1957) による卵発生と前期仔魚の記載があるのみで、その産卵生態については明らかにされていない。筆者らは、北部九州沿岸に生息する各種の磯魚の産卵生態を潜水観察によつて研究しつつあるが、今回はスズメダイの産卵場所、産卵期、産卵と潮汐との関係、産卵行動などについての潜水観察と水槽内の実験結果について報告する。

本文にはいるに先立ち、本論文の英文要約を校閲していただいた田中達男記念生物実験所の Jack T. Moyer 氏に深謝の意を表する。

調査場所と方法

潜水観察は、Fig. 1-A に示す福岡県宗像郡津屋崎町の恋の浦で行つた。Fig. 1-B に示すように、恋の

浦では岸に沿つて 50~100 m 幅の岩礁がみられ、その沖は砂質底である。水深は岩礁の外縁部で 5~15 m で、5 m 以浅の岩礁にはホンダワラ類が密生しており、いわゆるガラモ場になつている。このようなガラモ場の辺縁部のホンダワラ類がまばらとなり、岩肌の現われた水深 5~15 m の岩礁に、スズメダイはほぼ周年にわたつて観察される。普通は多くの個体が群れを作つて中層を遊泳しており、プランクトン性の餌を摂つている。

本種の産卵を初めて観察したのは 1975 年の夏季で、その後 1978 年にかけて約 80 回の SCUBA 潜水を行い、雄の営巣と求愛、雌雄のペアによる産卵、雄の卵保護習性等を観察し写真撮影した。また、1976 年には 5 月から 8 月にかけて、海底に刺網 (長さ 10 m、高さ 1 m、目合 1 cm) を張り、スズメダイを追い込んで約 170 尾を採集し、産卵期中の生殖腺指数の変動を求めた。この資料に基づいて、スズメダイの産卵と潮汐との関係について検討した。さらに、同年 6 月 7 日より 9 月 10 日までの間、150 l 水槽 2 基にスズメダイ雌雄を飼育して産卵させ、1 尾当たりの産卵数を計測した。

結 果

1. スズメダイの雌雄と体長

スズメダイの体色は、普通雌雄ともに褐色で、外見によつて雌雄を判別することは困難である。しかし、

*九州大学農学部附属水産実験所業績 No. 138

†現在 パシフィック航業株式会社

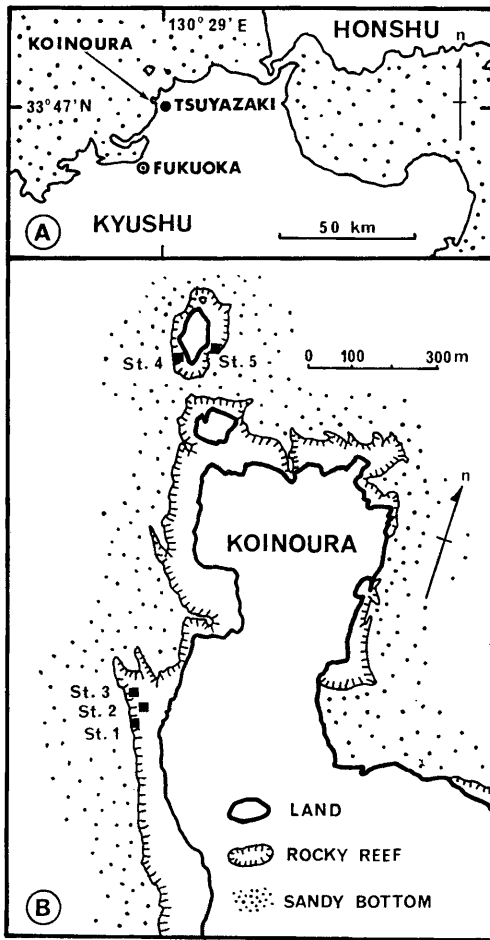


Fig. 1. Map of northern Kyushu (A) and rocky reefs at Koinoura (B). Spawning behavior of *Chromis notata* (Temminck et Schlegel) was observed at stations 1~5.

6~8月の産卵期中は、雄は体色が黒ずむとともに背鰭、臀鰭の外縁および尾鰭の上下縁が青色を帯びる。これに反して、雌は褐色が薄くなり、体色は銀白色に近くなるために、潜水観察によっても雌雄の判別は容易である。

雌雄の体長をみるために、Fig. 2 に本研究で採集した171尾の雌雄別の体長分布(標準体長)を示した。恋の浦で見られるスズメダイは、雌雄の大部分が体長9.0 cm以下であった。しかし、雄の平均体長は7.3 cm、雌は6.7 cmで、雌より雄の方がやや大きい傾向が認められた。雌雄比をみると、雄の割合が雌より多くなっているが、これは大部分の標本を産卵期中に採集したため、海底から離れて泳ぐ雌よりも営巢

して海底近くに居る雄が刺網に掛かりやすかつたためと思われる。潜水観察によれば、雌に比して雄が特に多い傾向は認めなかつた。

目合1 cmの刺網に掛かる最小の個体は、体長約4.5 cmであつたが、生殖腺の肉眼観察によると生殖腺は十分に大きく、性成熟に達していた。スズメダイ科の中には、雌雄同体の種も知られているが(Fricke and Fricke, 1977; Moyer and Nakazono, 1978)、本種は小型の時から雌雄の別が明瞭で雌雄異体と考えられる。

2. 雄の営巣となわばり行動

スズメダイの生息場所は、ホンダワラ類が比較的少ない水深5 m以深の岩礁で、普通は中層に群れを作って遊泳している。しかし、産卵期の6~8月の間は他の月に較べて遊泳する水深が深くなり、海底近くを泳ぐようになる。この間、スズメダイの産卵はほぼ半月の周期で行われ、1回の産卵は1~2日で行われる。

雄は産卵行動の1~2日前になると、Fig. 3-Aに示すような、岩が入り組んだ複雑な地形の海底の岩穴や岩の割れ目などに営巣する。1975~1978年の間に、このような雄の営巣場所を恋の浦で5カ所観察したが(Fig. 1-B, St. 1~5)、岩穴や岩の割れ目などに富んだ場所で、そのいずれも比較的狭く、普通直径が5~7 mであつた。

営巣中の雄は、Fig. 3-Bにみられるように、巣穴の中の小石や砂を除いたり、付着生物を取除き産卵床を清掃する。個々の巣穴の大きさは、雄がやつと入る位であつたが、雄はその巣穴を中心とした狭い範囲になわばりを持つており、他の雄が侵入して来るとそれをつついて追い払つた。また、Fig. 4に示すように、隣接した巣穴の雄がともに巣穴から飛出して、お互いに威嚇し合うのがしばしば観察された。さらに、相手が居なくても、1尾の雄が時に巣穴から飛出して早い速度で上方に20~30 cm泳ぎ上り、す早く自分の巣穴に戻る動作がみられた。このような動作は、自分の巣穴の存在を他の雄に示すためと考えられる。

3. 産卵行動

スズメダイの産卵行動を初めて観察したのは1975年6月26日で、場所は恋の浦のSt. 1であつた(Fig. 1-B)。さらに、1976年の産卵期には、恋の浦のSt. 1~5で産卵行動を詳細に観察した。

産卵行動の最初の徴候は、雄の営巣場所に2~15尾の小群に分かれた雌が泳いで来ることであつた。これらの雌の群れは、海底から50 cmほど上方を遊泳していたが、雌の群れが通りかかると、そのあたりの雄

は次々に巣穴から飛出して、Fig. 5-A に示すように、雌に向かって早い速度で泳ぎ寄る。雄はこのようなして 30~40 cm 泳ぐと、Fig. 5-B, C のように急に体

を反転して方向を変え、今度は Fig. 5-D のように、各鰭を広げて、尾鰭を左右に小さく振りながら、ゆっくりと自分の巣穴に向かって泳ぐ。このような雄の特

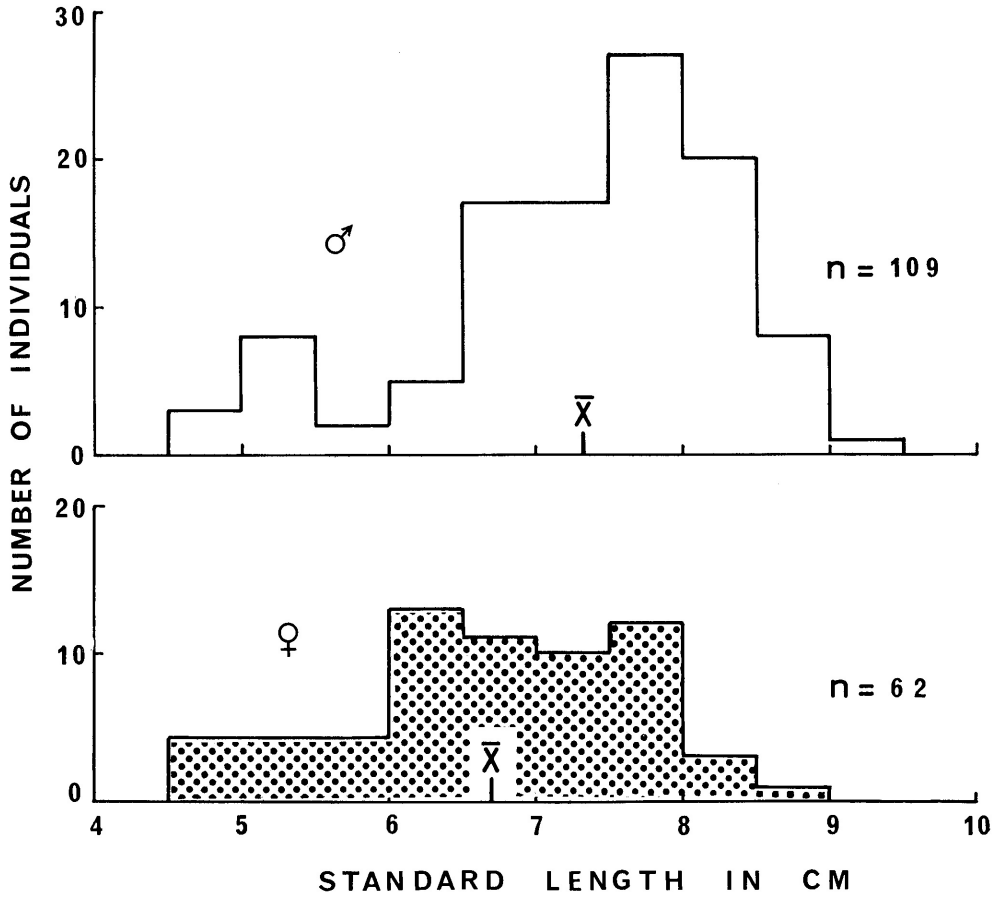


Fig. 2. Histograms showing the standard length of male and female *C. notata* collected during the spawning season of 1976.

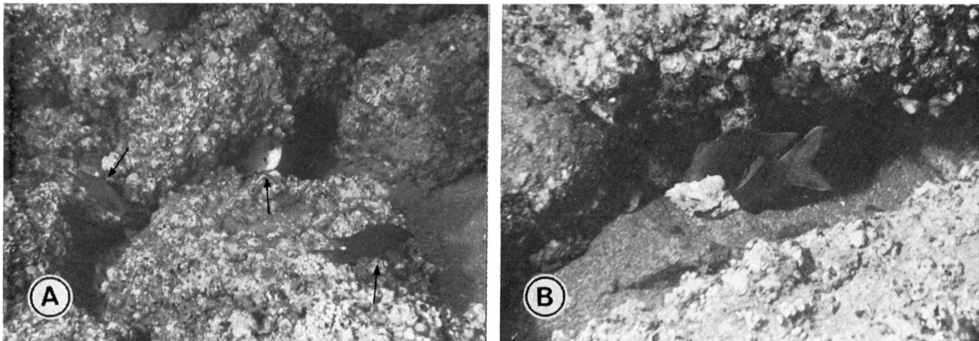


Fig. 3. Underwater photographs of nesting males. A: Three males (arrows) guarding their nests at the spawning site, B: A male removing a small shell from his nest that had been placed there by a diver.

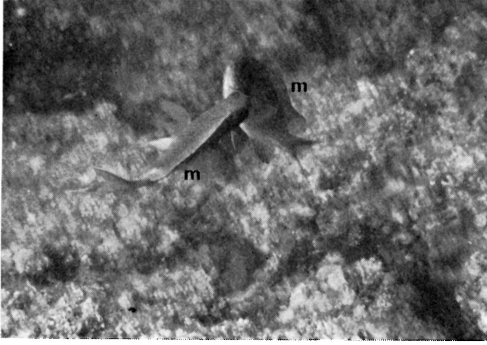


Fig. 4. An underwater photograph of the aggressive display of two males at the spawning site. m: A male.

殊な動作は、signal jump (Abel, 1961) と呼ばれる求愛行動で、その一連の動作を Fig. 6 に示した。雄の求愛行動の際には、普通このような signal jump が行われたが、時には雄は巣穴から飛出していきなり自分の巣穴の方を向き、尾鰭を振るわせることもあつた。さらに、雄はこのような求愛行動を行う際には、

潜水者にも聞き取れるクッ、クッ、クッ、クッと1秒間に3～5回続く短音を発していた。すなわち、雄は求愛行動と発音とによつて雌を自分の巣穴に誘うと考えられる。

雄は、このような動作と発音とによる求愛を繰り返すが、その内に1尾の雌が雄について巣穴に入り、すぐに生殖腔から長さ約5mmの産卵管を出し、巣穴の上面や側面に卵を産み付け始める。Fig. 7-A に産卵中の雌雄を示したが、雌は小さきみに体を震わせながら、巣穴の中をゆつくりと往復して卵を産み付けてゆく。その間、雄は雌の直ぐ近くで待機し、ときどき卵を確かめるように、吻で岩面に触れたり、あるいはFig. 7-B に示すように、雌の背をついたりする。そして、雌が卵を産み付けると、雄は生殖腔を岩面に近付け、体を小さきみに震わせて放精しながら前進し、卵を受精させる。

このようなペアによる産卵と受精は、長時間にわたつて繰り返されるために、1回の潜水で全過程を見ることはできなかった。しかし、水槽内で産卵させた場

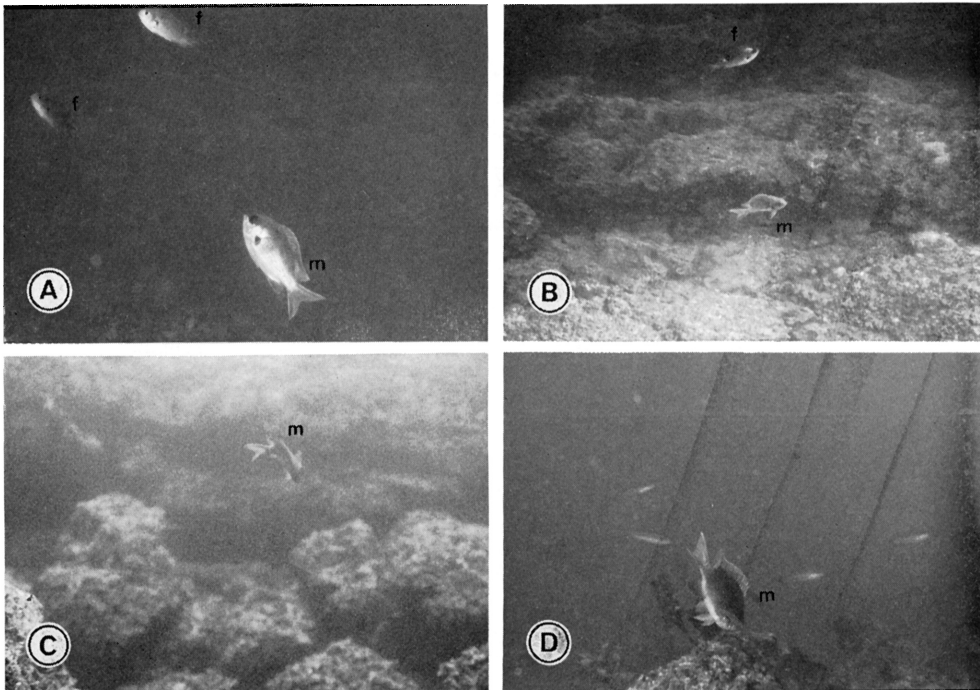


Fig. 5. Underwater photographs showing the courtship display of males. A: A male rushing toward a female passing above his nest, B, C: A male turning sharply at the peak of upward rush, D: A male swimming slowly toward his nest after the upward rush. His fins are fully expanded and his caudal fin is waving. m: A male, f: A female.

合、1回の産卵に要するのは、Table 1 に示すように、1時間から3時間20分であった。

雄の求愛行動やペアによる産卵は、多くの巣穴で一斉に行われるのではなく、個々の巣穴で散発的に行われており、巣穴によつてかなりの時間的な差が認められた。このために、1つの場所ではほぼ終日、あるいは前日の午後と翌日の午前中に求愛や産卵が観察されるのが普通であった。また、産卵直後と思われる卵の認められる巣穴においても、雄が求愛行動を行っており、雄は自分の巣穴で複数の雌に産卵させると考えられた。このため、1976年の6月12日と6月27日に、4カ所の巣穴より産卵後間もない卵塊の一部を採集し卵の発生段階を調べた。その結果、同じ巣穴から採集した卵にも発生段階の異なる数種の卵が含まれていた。そこで、藤田(1957)の卵発生の記載および筆者らの卵発生の観察結果に基づき、各々の卵の産卵時刻を推定し、その結果を Fig. 8 に示した。これによれば、それぞれの巣穴では、早朝より夕刻にかけて3~4尾の雌が産卵したと推定される。

4. 卵の保護

産卵が終わると、雌は産卵管を引き込みながらすぐに巣穴から離れる。しかし、雄は卵が孵化するまで巣

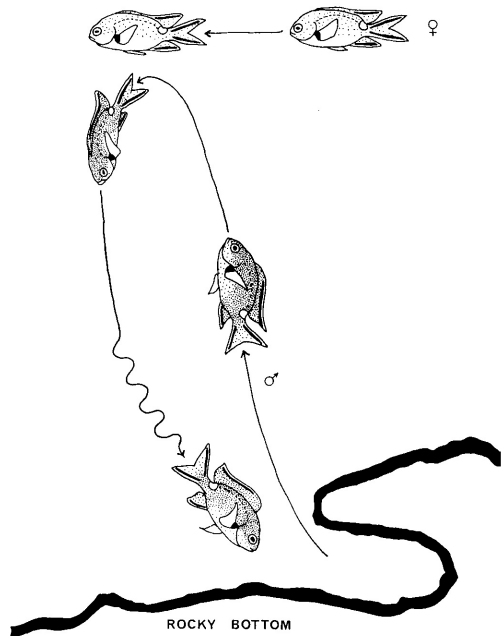


Fig. 6. Schematic representation of courtship display of a male.

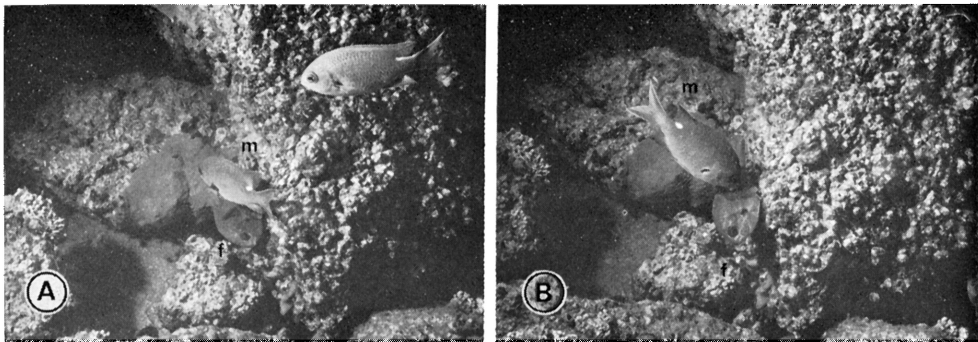


Fig. 7. Underwater photographs of a spawning pair. A: A female laying eggs while the male waiting by the side, B: A male pecking the female with his snout, m: A male, f: A female.

		TIME OF DAY													
DATE	NEST	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
JUNE, 12	A	[Horizontal bar spanning from approximately 6:00 to 16:00]													
JUNE, 27	B	[Horizontal bar spanning from approximately 7:00 to 14:00]													
	C	[Horizontal bar spanning from approximately 7:00 to 14:00]													
	D	[Horizontal bar spanning from approximately 8:00 to 16:00]													

Fig. 8. Estimated spawning time of *C. notata*. Horizontal bars show the spawning time estimated from the developmental stages of the eggs collected from four different nest (A~D). The eggs in each nest were composed of 3~4 kinds of eggs in different stages.

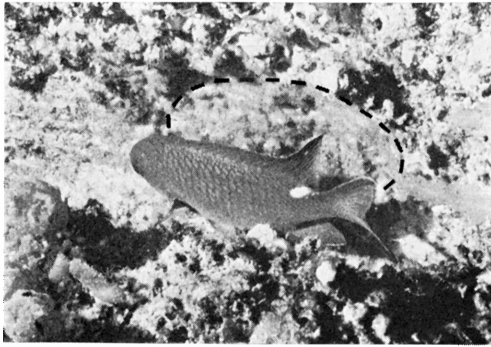


Fig. 9. An underwater photograph of a male guarding and fanning the eggs. The area surrounded with a broken line shows newly laid eggs.

穴に留まり、卵の捕食者から卵を守るとともに卵の世話をする。恋の浦ではササノハベラ *Pseudolabrus japonicus* (Houttuyn) が主要な卵の捕食者で、しばしば巣穴に侵入するのが観察されたが、スズメダイの雄はこれを激しく攻撃し追い払うのがみられた。また、雄は卵を保護している間は、Fig. 9 に示すように、尾鳍でゆつくりと扇いで卵に水流を送っているのが観察された。

スズメダイの卵は長径約 0.8 mm, 短径約 0.4 mm, 長径の一端に付着糸を持つ付着卵で、巣穴の上面や側面に一層に産み付けられていたが、底面にはみられなかった。水槽内で産卵された卵は、水温約 20°C で孵化まで 88 時間を要した。この際の孵化は午前 9 時頃であったが、実際の産卵場所では昼間に孵化するのを観察しておらず、本種も他のスズメダイ科の魚、例えばクマノミ *Amphiprion clarkii* Bleeker (Moyer and Bell, 1976) と同様に日没後に孵化するものと推測される。

5. 産卵期

スズメダイの産卵期を調べるため、1976 年の 5～8 月に採集した 171 尾の生殖腺指数 ($GI = \frac{GW}{BW} \times 100$) を求め、その変動を Fig. 10 に示した。また、同図には産卵と潮汐との関係を見るために、満月日と新月日、潜水観察による産卵の有無を示した。

まず、雌雄の GI の変動についてみると、5 月下旬以降雌雄ともに急速に増大し始め、6、7 月には変動しながら高い値を保つ。その後 8 月下旬には雌雄ともに低下する。6、7 月の間は、雌雄ともに同じ日にピークがみられ、変動傾向は雌雄で類似している。さらに、雌の GI が 7 以上のものは透明卵が形成されてお

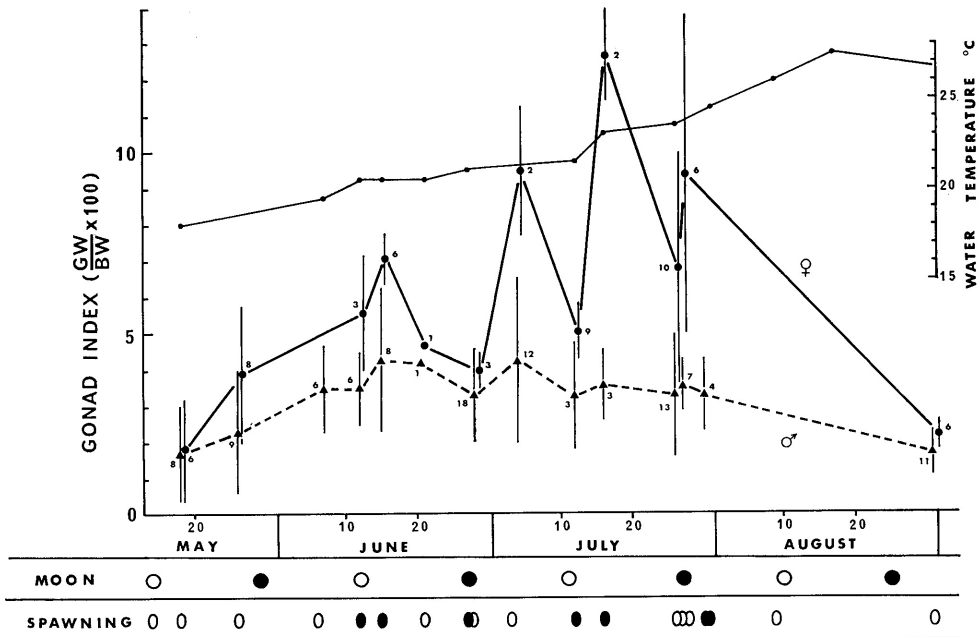


Fig. 10. Change of average gonad index during the spawning season of 1976. Vertical bars show the upper and lower limits of gonad indices. Small figures near the symbols show the number of specimens. Open ellipse; not spawning, solid ellipse; spawning.

Table 1. Results of spawnings in aquaria. The number of eggs spawned were determined by direct counting under a binocular microscope except for I, in which the eggs hatched before counting. The number, ca. 30,000 was estimated from the largeness of the clutch. I, II and III are from the same pair.

	Standard length (cm)		Date	Age of the moon	Time	Time required (min)	No. of eggs spawned	Water temp. (°C)
	♂	♀						
I	8.4	8.2	11, June	13.1	16:55-17:55	60	ca. 30,000	20.5
II			23, June	25.1	18:55-20:40	105	32,112	22.2
III			26, July	28.5	in the morning	—	24,885	23.0
IV	8.4	7.9	20, June	22.1	12:20-15:42	202	14,335	22.0
V	8.5	8.2	20, June	22.1	14:05-16:36	151	12,411	22.0

り、産卵しているか、あるいは産卵が近いと考えられた。そこで、GIのピークの出現と潮汐との関係をみると、いずれのピークも大潮日から小潮日の間にみられ、小潮日から大潮日の間にはGIの低下が認められた。つぎに、潜水観察によつて産卵の有無を確かめた結果、同じ恋の浦でも場所が異なると産卵日は多少異なる傾向が認められたが、やはり産卵は大潮日から小潮日にかけて観察された。

以上のように、恋の浦におけるスズメダイの産卵は、水温が20°Cを超え始める6月中旬に始まるが、その後8月にかけての大潮から小潮の間に行われることが明らかになった。Fig. 10は1976年の結果で8月中旬の標本が欠けているが、例年の潜水観察によると8月中旬まで産卵がみられた。

6. 水槽内での産卵

野外調査では計測できない1尾の雌の産卵数、産卵回数、1回の産卵に要する時間などを知る目的で、1976年6月中旬から7月下旬にかけて150l水槽でスズメダイ雌雄のペアを飼育した。水槽内では、雄は底に作った石組の中を巣穴とし、野外での観察と同様の求愛行動を行い、雌を誘つて産卵させた。

水槽内での産卵を5例観察したが、その結果をTable 1にまとめて示した。このうちI~IIIは1つの水槽に収容した同一ペアによるもので、IV、Vは別水槽に飼育した多数の個体から、産卵しそうなペアを選び、150l水槽に移して産卵させたものである。これらの産卵は、いずれも小潮から大潮にかけて行われ、産卵の周期は野外での結果と相違していた。さらに、4例(I、III、IV、V)では昼間に産卵がみられたが、1例(II)では夕刻に産卵が始まり夜間まで続いた。1尾の雌が1回に産む卵数は12,000~32,000粒であつたが、この内の3例(I~III)は同一ペアによるもので、1尾の合計産卵数は80,000粒強であつ

た。

以上のように、飼育実験によつてスズメダイが多回産卵であること、さらに、産卵数は藤田(1957)が体長11.8cmの個体で計測した卵巣卵数31,370粒よりも多く、体長8.1cmの雌が80,000粒余の卵を産むことが明らかになった。

考 察

本研究では、南日本の沿岸で生息数の多いスズメダイの産卵行動を潜水観察し、スズメダイの雄の営巣、なわばり行動、求愛行動、ペア形成、産卵と受精、卵の保護という一連の過程を明らかにした。

スズメダイ科の産卵行動については、多くの研究がみられるが(Clark, 1971; Russell, 1971; 本田・今井, 1973; 岡本, 1973a, b; Fishelson *et al.*, 1974; Moyer, 1975など)、スズメダイ科の魚はいずれも付着卵を産み、普通雄が、稀れに *Pomacentrus leucoris* Gilbert (Breder and Coates, 1933) のように雌雄が卵を孵化まで保護する。このため、営巣から卵の保護までの過程は、いずれの魚種でもほぼ類似しており、Reese (1964) は一般的に(1)なわばりの設定、(2)巣穴の選定、(3)巣穴の清掃、(4)求愛とペア形成、(5)産卵と受精、(6)卵の保護という6つの過程がみられることを明らかにした。今回のスズメダイの産卵行動でも、前述のとおり、これとほぼ同様の過程を認めたが、なわばりの設定と巣穴の選定はほぼ同時に行われ、そのなわばりの広さは狭くて巣穴の広さと大差がなかつた。Moyer (1975) は、今回のスズメダイと同様に群れ生活をしているナガサキスズメダイ *Pomacentrus nagasakiensis* Tanaka において、なわばりと巣穴の区別が困難であると述べている。

スズメダイ科のなわばり行動については、前述の多

くの研究者が述べているが、Moyer (1975) は、(1) なわばり性が強く、常になわばりを持つている種、

(2) 産卵の際だけなわばりを作る種、さらに、この両者の中間型として(3) 一部の雄のみが常になわばりを持ち、他の雄は産卵の際だけなわばりを作る種の3型が認められることを明らかにした。今回のスズメダイでは、なわばり行動がみられるのは営巣から卵の孵化までの短期間であった。また、ナガサキスズメダイのように、一部の個体が次の産卵まで巣穴に留まることもなかった。すなわち、今回のスズメダイは(2)型に属している。また、そのなわばりの広さは前述のように狭くて巣穴と大差がなく、1尾の雄は1個の巣穴しか持たなかった。これに反してスズメダイ科の中には、*Abudefduf abdominalis* (Quoy and Gaimard) (Reese, 1964) のように雄がなわばり内に数個の巣穴を持つ種類も知られている。

以上のように、今回のスズメダイは、他のスズメダイ科の魚と比較した場合、雄1尾が1つの巣穴しか持たず、そのなわばりの範囲は狭くて巣穴と大差がないこと、さらに、なわばり行動がみられるのは、産卵の際だけに限られるなどの特徴が認められた。

スズメダイの産卵期は、6月中旬から8月にかけてで、この間潮汐と関連して例年約5回の産卵がみられた。Moyer (1975) は、ナガサキスズメダイの産卵が満月の前に高頻度で行われることを明らかにしたが、今回のスズメダイの産卵は満月、新月にかかわらず大潮から小潮にかけて行われていた。すべての雌が産卵期中に約5回の産卵を行うかどうか確認できなかったが、飼育実験によると体長8.1 cmの雌が3回にわたり、80,000粒余の卵を産むことが確認された。

文 献

- Abel, E. F. 1961 *Freiwasserstudien über das Fortpflanzungsverhalten des Mönckfisches *Chromis chromis* Linné, einem Vertreter der Pomacentriden im Mittelmeer.* *Z. Tierpsychol.*, 18(4): 441-449
- Breder, C. M., Jr. and C. W. Coates 1933 *Reproduction and eggs of *Pomacentrus leucocoris* Gilbert.* *Amer. Mus. Nov.*, 612: 1-6
- Clarke, T. A. 1971 *Territory boundaries, courtship, and social behavior in the garibaldi, *Hypsypops rubicunda* (Pomacentridae).* *Copeia*, 1971(2): 295-299
- Fishelson, L., D. Popper and A. Avidor 1974 *Biosociology and ecology of pomacentrid fishes around the Sinai Peninsula (northern Red Sea).* *J. Fish. Biol.*, (1974) 6: 119-133
- Fricke, H. W. and S. Fricke 1977 *Monogamy and sex change by aggressive dominance in coral reef fish.* *Nature*, 266: 830-832
- 藤田矢郎 1957 *スズメダイの卵発生と仔魚前期.* *魚類学雑誌*, 6(4/5/6): 87-90
- 本田晴朗・今井貞彦 1973 *ナガサキスズメダイの飼育水槽における蕃殖と初期発生.* *鹿児島大学水産学部紀要*, 22(1): 95-106
- Moyer, J. T. 1975 *Reproductive behavior of the damselfish *Pomacentrus nagasakiensis* at Miyake-jima, Japan.* *Japan. J. Ichthyol.*, 22(3): 151-163
- Moyer, J. T. and L. J. Bell 1976 *Reproductive behavior of the anemonefish *Amphiprion clarkii* at Miyake-jima, Japan.* *Japan. J. Ichthyol.*, 23(1): 23-32
- Moyer, J. T. and A. Nakazono 1978 *Protandrous hermaphroditism in six species of the anemonefish genus *Amphiprion* in Japan.* *Japan. J. Ichthyol.*, 25(2): 101-106
- 岡本一志 1973a *オヤビッチャの産卵行動について そのI. マリンパビリオン (串本海中公園)*, 2(5): 6-7
- 岡本一志 1973b *オヤビッチャの産卵行動について そのII. マリンパビリオン (串本海中公園)*, 2(6): 2-3
- Reese, E. S. 1964 *Ethology and marine zoology.* *In "Oceanography and Marine Biology Annual Review,"* Vol. 2, ed. by H. Barnes, George Allen and Unwin Ltd., London, pp. 455-488
- Russel, B. C. 1971 *Underwater observation on the reproductive activity of the demoiselle *Chromis dispilus* (Pisces: Pomacentridae).* *Mar. Biol.*, 10: 22-29

Summary

The pomacentrid fish, *Chromis notata* (Temminck et Schlegel) is found around shallow rocky reefs in southern Japan, and is one of the important commercial fishes at the northern coast of Kyushu. In the present study, spawning behavior of the fish was studied with the help of SCUBA, during the period from 1975 to 1978, at Tsuyazaki, northern Kyushu.

Results obtained are summarized as follows:

1) The spawning of *C. notata* starts at the middle of June when the water temperature reaches 20°C, and ends at the middle of August. During the breeding season, spawning occurs about five times at intervals of about a half month. Each spawning period lasts for one or two days during a week from the spring tide to the neap tide.

2) Males of *C. notata* start to prepare the nests in holes or crevices in the rock, one or two days before the spawning. The males show territorial behavior and guard the nest against the conspecific males. Usually, the nests tend to be concentrated over a relatively narrow area of sea bottom.

3) On the day of spawning, females swim around above the nests of males in schools of 2~15 individuals. When females come near to the nest, the male displays a typical 'signal jump' and entices a female into his nest.

4) Soon after entering the nest, the female extends her ovipositor and starts to lay eggs on the inner surface of the nest. After the female lays eggs for a while, the male spawns and fertilizes the eggs.

5) Spawning by pairs kept in aquaria lasted for 1~3 hours, and females laid 12,000~32,000 eggs per spawning. A female laid eggs three times during the period from June 11 to July 26, 1976 and the total number of eggs amounted to more than 80,000.

6) After spawning, the female leaves the nest, but the male guards and fans the eggs until they hatch 3~4 days later. Males seem to take care of eggs laid by 3~4 females at one time.

7) In this report, the sequence of behavior from nesting to care of eggs is described, and underwater photographs of each phase are presented. Differences of spawning behavior between *C. notata* and several other pomacentrid fishes are discussed.