

Gonadesiklus van die kroonkiewiet *Vanellus coronatus* op enkele binnelandse lughawens

P.C. Anderson* en O.B. Kok**

Departement Dierkunde, Universiteit van die Oranje-Vrystaat, Posbus 339, Bloemfontein, 9300 Republiek van Suid-Afrika

Ontvang 19 Mei 1989; aanvaar 31 Augustus 1989

Gonadal cycle of the crowned plover *Vanellus coronatus* at two inland airports. The gonadal cycle of 474 crowned plovers *Vanellus coronatus* collected from two inland airports during 1986/87 was investigated. Judged by the ovarian mass and the diameter of the largest visible follicle, a prominent activity peak occurs in the ovarian cycle of females during early summer. Judged by the mass, volume, histological development stages and diameter of the seminiferous tubules of the testes, a corresponding but longer activity peak also occurs among males. Although the testes of immature males are generally smaller than those of adults, some individuals are potentially capable of reproduction within their first year of life. Evidently the breeding cycle of the crowned plover is influenced to a greater extent by the relative availability of food than by environmental factors such as day length, temperature or rainfall.

Ondersoek is ingestel na die gonadesiklus van 474 kroonkiewiete *Vanellus coronatus* wat gedurende 1986/87 op twee binnelandse lughawens versamel is. Geoordeel aan die ovariummassa en deursnit van die grootste sigbare follikel vind 'n opvallende aktiwiteitspiek in die ovariumsiklus van wyfies gedurende die voorsomer plaas. Geoordeel aan die massa, volume, histologiese ontwikkelingsstadia en saadbuisdeursnit van die testes kom 'n ooreenstemmende maar langer aktiwiteitspiek ook by mannetjies voor. Hoewel die testes van onvolwasse mannetjies oor die algemeen kleiner is as dié van volwassenes, is sommige individue binne hul eerste lewensjaar potensieel tot voortplanting in staat. Klaarblyklik word die broeisiklus van die kroonkiewiet in 'n groter mate deur die relatiewe beskikbaarheid van voedsel as omgewingsfaktore soos daglengte, temperatuur of reënval beïnvloed.

* Huidige adres: McGregor Museum, Posbus 316, Kimberley, 8300

**Aan wie korrespondensie gerig moet word

Die kroonkiewiet *Vanellus coronatus* handhaaf nie alleen 'n wye verspreiding in Suider-Afrika nie (Maclean 1985), maar kom ook algemeen onder plaaslike toestande voor. As opvallende voëlsoort is verskeie veldstudies reeds op uiteenlopende aspekte van die broeigedrag van die kiewiete uitgevoer (Ade 1979; Lubke 1987; Maclean 1972, 1974; Simmons 1953; Skead 1955; Tree 1980). Geen verbandhoudende laboratoriumondersoeke is tot dusver onderneem nie, hoofsaaklik weens 'n gebrek aan genoegsame studiemateriaal. Aangesien geskikte materiaal via voëlbeheerprogramme op binnelandse lughawens verkry kon word, het dit die geleentheid gebied om ondersoek in te stel na die gonadesiklus van kroonkiewiete waaroor daar in hierdie studie gerapporteer word.

Studiegebied en Metodes

Kroonkiewiete is vir 'n tydperk van 'n jaar op die J.B.M. Hertzog- (29°06'S / 26°19'O) en B.J. Vorster-lughawens (28°48'S / 24°46'O) te Bloemfontein en Kimberley, onderskeidelik, versamel. Volgens Acocks (1988) val die gebiede onderskeidelik in die droë *Cymbopogon Themed*-veldtipe (nr. 50) en die Kalahari-doringveld met Karoo-indringing (nr. 17). Warm, sonnige somers (Oktober–April) en koue, droë winters (Mei–Augustus) met ryp word in beide gebiede ondervind. Oor die algemeen was die omgewingstemperatuur te Kimberley egter effens hoër (gemiddeld 1,8°C) en die jaarlikse reënval heelwat laer (262 teenoor 415 mm) as dié van die Bloemfontein-omgewing (Anon. 1986/87).

Vanaf Februarie 1986 tot Januarie 1987 is 355 en 119 kroonkiewiete, onderskeidelik, op 'n maandelikse grondslag op die lughaweterreine te Bloemfontein en Kimberley versamel. Voëls op die aanloopbane is gereeld voor die aankoms of vertrek van geskeduleerde passasiersvlugte met 'n 12-boor haelgeweer geskiet en so gou moontlik gevries. Onvolwasse individue is op grond van die ligbruin vlekke op die klein en marginale boverkerk-dekvere van volwassenes onderskei. Tydens latere disseksie is die lengte en breedte van die linkerkantste (groter) testis van mannetjies en die deursnit van die grootste sigbare follikel van die enkele ovarium van wyfies met 'n klein (0–130 mm) skuifbare Mitutoyomeetpasser tot die naaste 0,5 mm gemeet waarna die gonades in gebufferde formalien gefikseer is. Massabepalings van die betrokke gonades is eers in 'n latere stadium, drie tot ses maande na fiksering, op 'n elektriese balans (Mettler P.E. 360) uitgevoer. Vir histologiese ondersoek is die testes in Paraplast Plus ingebed, by 3µm gemikrotomeer en met hematoksilien-eosien gekleur. In navolging van Selander & Hauser (1965) is volumetriese bepalings (mm³) van die testes gebaseer op die formule vir die volume van 'n ellipsoïede, naamlik $V = \frac{4}{3} \pi a^2 b$ waar $a = \frac{1}{2}$ breedte en $b = \frac{1}{2}$ lengte.

Ten einde die relatiewe beskikbaarheid van insekte, die stapelvoedsel van die kroonkiewiet in ope grasveld (Kok & Anderson 1989), op die J.B.M. Hertzog-lughawe te bepaal, is vyftig putvalle in vyf transekte van tien elk op die lughaweterrein uitgeplaas. Elke putval, bestaande uit 'n oopgesnyde koeldrankblikkie (350 ml)

wat gelyk met die grondoppervlak ingeplant en een derde met gliserien gevul is, is maandeliks vir 'n aaneenlopende tydperk van drie dae operatief gelaat waarna die inhoud verwyder en die potensieële prooi-items geïdentifiseer en getel is.

'n Hewlett Packard Visicalc Plus-pakket is vir die statistiese verwerking van die data gebruik. Onderlinge ouderdomsverskille in die gonadesiklus en vergelykings tussen die gonadesiklus en verskillende omgewingsfaktore is deur middel van meervoudige regressie-ontledings waarby alle waarnemings betrokke is, uitgevoer.

Resultate en Bespreking

Gonadesiklus

Mannetjies

Duidelike seisoensvariasie in testismassa kom by die kroonkiewiete van die J.B.M. Hertzog- en B.J. Vorsterbevolkings voor (Figuur 1). Afgesien van die opvallende toename in gemiddelde massa gedurende Augustus–November, is 'n tweede maar kleiner piek aan die end van die somerseisoen by mannetjies van die eersgenoemde bevolking waarneembaar. Hoewel die maandelikse gemiddelde waardes van onvolwassenes feitlik deurgaans laer is as dié van volwassenes, bestaan daar 'n positiewe korrelasie in die seisoenale patroon van die testismassa tussen die twee ouderdomsgroepe ($F_{10,4} = 16,67$; $p < 0,01$). Soos geïllustreer in Figuur 2, stem die seisoensvariasie in testisvolume van die onderskeie bevolkings- en ouderdomsgroepe ook grootliks met dié

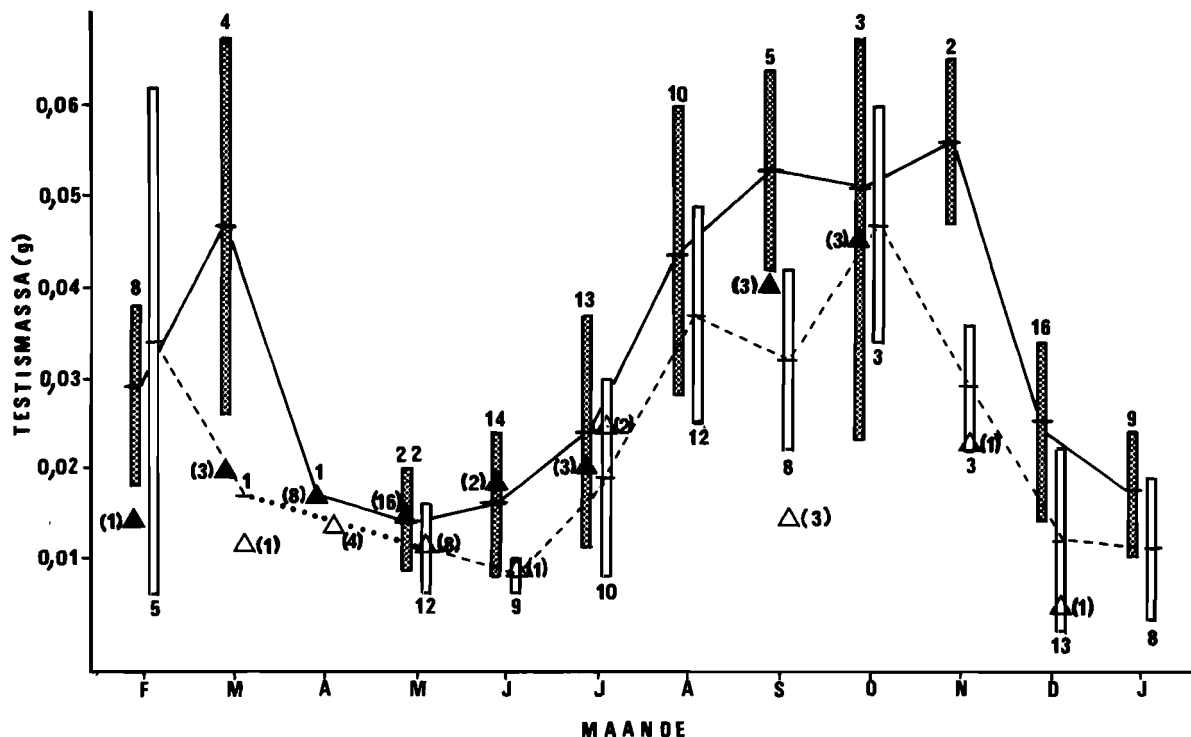
van die testismassa ooreen ($F_{10,4} = 63,45$; $p < 0,01$).

Wat die histologiese ontwikkeling van die testes betref, kon ses stadia soortgelyk aan dié van die rooivink (*Euplectes orix*) (Roos & Kok 1977) in die spermatogenetiese siklus onderskei word. Tydens stadium 1 is die testes van minimale grootte. Naasliggende saadbuisies, wat die kleinste deursnit van al die stadia handhaaf (75–140 μm ; $\bar{x} = 104 \mu\text{m}$), word deur groot areas interstisiële weefsel van mekaar geskei. Elke saadbuis bevat 'n enkele ry spermatogonia teen die basaalmembran, met 'n paar primêre spermatosiete en spermatogonia wat 'n gedeeltelike tweede ry in sommige gevalle vorm. Die wit testiskapsel is in hierdie stadium 'n ligte, kompakte struktuur.

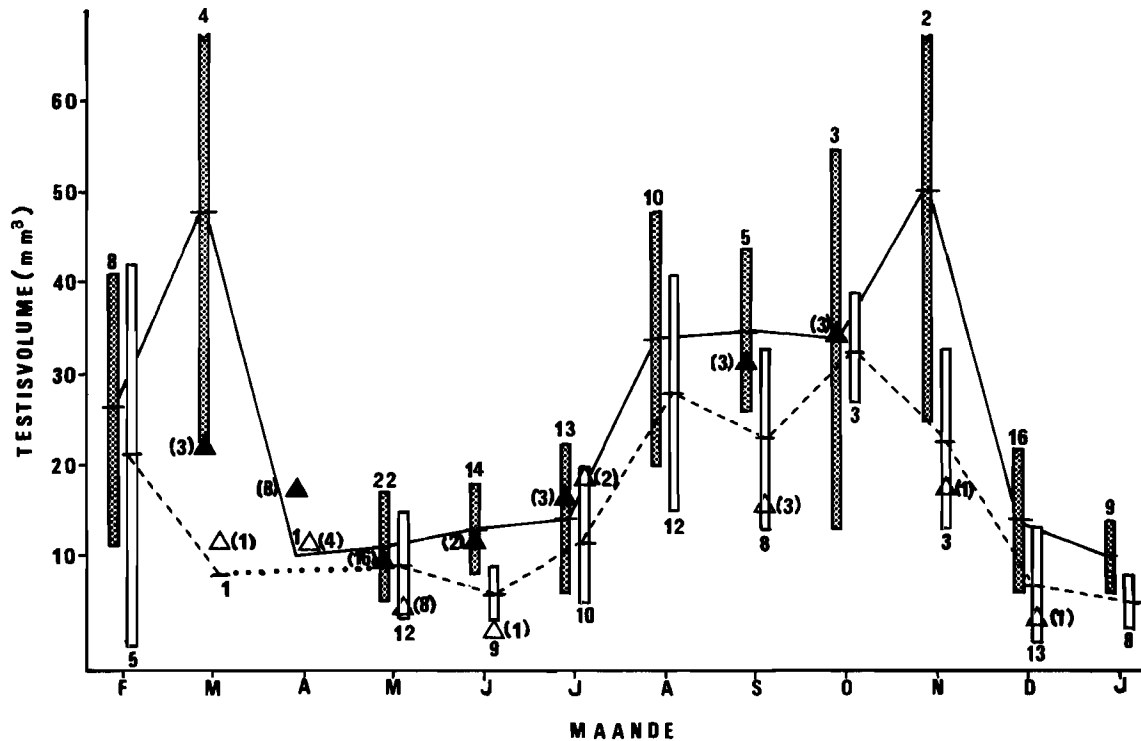
Stadium 2 toon 'n toename in testisvolume en saadbuisdeursnit (105–200 μm ; $\bar{x} = 153 \mu\text{m}$) ten opsigte van die vorige stadium. Hoewel die saadbuisies soms deur stroke interstisiële weefsel geskei word, is die wande meestal in kontak met mekaar. Twee of meer volledige rye met spermatogonia, primêre spermatosiete en selfs sekondêre spermatosiete kom voor.

Tydens stadium 3 is die grootste gedeelte van die saadbuis, wat 'n gemiddelde deursnit van 213 μm beslaan (omvang 170–395 μm), met vyf of meer lae sekondêre spermatosiete bokant die basale ry spermatogonia gevul.

Kenmerkend van stadium 4 is die verskyning van spermatiedes wat die buislumen uitvoer. Die saadbuisdeursnee varieer tussen 205 en 405 μm met 'n gemiddelde waarde van 269 μm .



Figuur 1 Seisoens- en bevolkingsvariasie in die testismassa van kroonkiewietmannetjies. Maandelikse gemiddeldes (horisontale lyne), standaardafwykings (donker en oop kolomme vir volwasse en onvolwasse individue onderskeidelik) en monstergroottes (syfers bo of onder kolomme) word vir die J.B.M. Hertzog-bevolking aangetoon. Soliede en oop driehoekes met monstergroottes tussen hakies verwys onderskeidelik na die gemiddelde waardes van volwasse en onvolwasse individue van die B.J. Vorsterbevolking. Stippellyn, geen data vir die bepaalde maand nie.



Figuur 2 Seisoens- en bevolkingsvariasie in die testisvolume van kroonkiewietmannetjies. Sien Figuur 1 vir verklarings.

Volle spermatogenetiese aktiwiteit word gedurende stadium 5 bereik wanneer vrye spermatozoa in 'n mindere of meerdere mate in die lumina van die meeste saadbuisies voorkom. Die gemiddelde saadbuisdeursnit ($401 \mu\text{m}$) is die grootste van al die stadia en kan wissel van 265 tot $540 \mu\text{m}$. Op hierdie stadium vertoon die testiskapsel nie meer so kompakte as in stadium 1 nie.

Die spermatogenetiese siklus word voltooi wanneer regressie van die testes (stadium 6) plaasvind. Bundels spermatozoa beweeg dan as eenhede saam met ander seltipes en puinselle in die lumen in. Vroeë stadia van regressie kan soms met stadium 5 verwar word, behalwe dat die testiskapsel 'n meer losse en geskeurde voorkoms as gevolg van die wisseling in testisvolume vertoon.

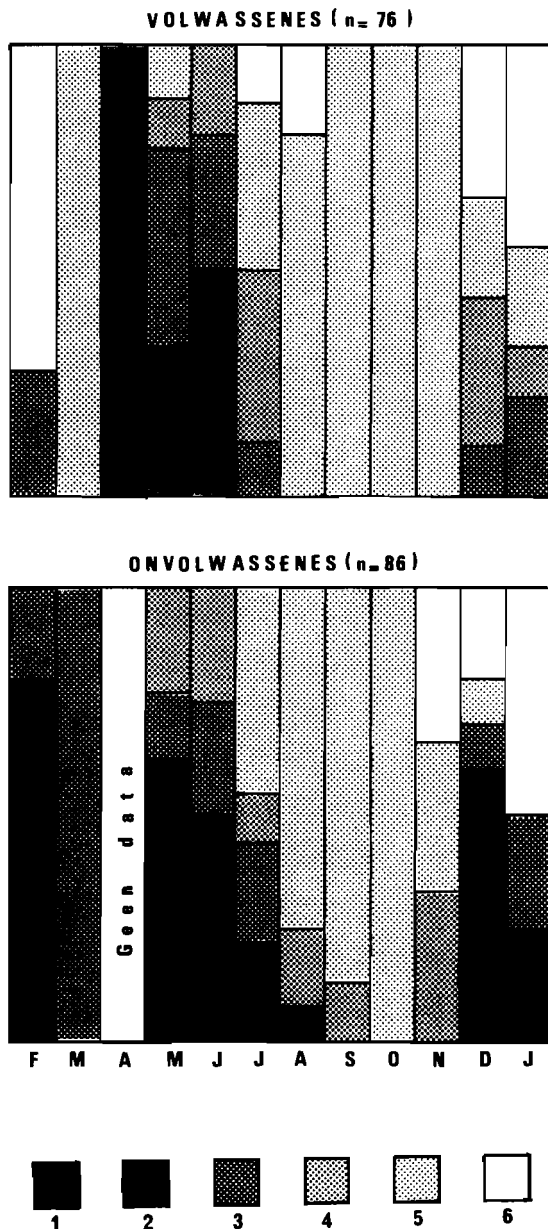
Bogenoemde ontwikkelingsstadia ondersteun die voorafgaande aanduidings dat die gonade-aktiwiteit van kroonkiewietmannetjies jaarliks in twee piekperiodes plaasvind. Die vyfde histologiese stadium, wat op spermatogenetiese aktiwiteit dui waardeur mannetjies potensieel tot voortplanting in staat gestel word, oorheers naamlik vanaf Augustus tot November, en weer gedurende Maartmaand by volwasse individue (Figuur 3). In die tydperk daartussen word 'n sterk mate van testisregressie ondervind. Die feit dat 'n spermatogenetiese ontwikkelingspiek ook by onvolwassenes voorkom, dui daarop dat mannetjies potensieel in staat is om tydens hul eerste lewensjaar te kan voortplant. Hoewel die gemiddelde saadbuisdeursnit waardeur spermatogenetiese aktiwiteit weerspieël word (Selander & Hauser 1965), by onvolwassenes deurgaans kleiner is as dié van volwassenes (Tabel 1), stem die piekperiodes en seisoenale patroon van beide ouderdomsgroepe grootliks met dié van die histologiese stadia ooreen.

Tabel 1 Seisoensvariasie in die saadbuisdeursnit van die testes van kroonkiewietmannetjies van die J.B.M. Hertzog-bevolking

Maand	Volwassenes			Onvolwassenes		
	<i>n</i>	\bar{x}	S.A.	<i>n</i>	\bar{x}	S.A.
Februarie	2	414	84	3	159	33
Maart	3	336	33	1	204	—
April	1	159	—	—	—	—
Mei	9	228	96	11	186	66
Junie	10	180	36	8	159	45
Julie	7	288	63	9	264	97
Augustus	8	390	57	12	336	105
September	5	402	42	8	378	48
Oktober	3	513	21	3	462	21
November	—	—	—	2	354	57
Desember	6	318	72	7	202	66
Januarie	5	387	135	2	297	99

Wyfies

Die aktiwiteitsiklus van die enkele gonade van kroonkiewietwyfies van die J.B.M. Hertzog-bevolking word deur die maandelikse gemiddelde ovariummassa weerspieël (Figuur 4). 'n Duidelike piek kom gedurende September en Oktober by volwassenes voor. By onvolwassenes vertoon die ooreenstemmende piek egter minder opvallend. Desnieteenstaande bestaan daar 'n positiewe korrelasie ($F_{10,4} = 21,84$; $p < 0,01$) in die algemene seisoenale patroon van die twee ouderdomsgroepe. Aangesien parallelle ontwikkeling ($F_{10,4} =$



Figuur 3 Seisoensvariasie in die histologiese stadia van die testes van kroonkiewiete. Donker na ligte arsering verteenwoordig onderskeidelik stadia 1 tot 5, terwyl die oop kolomme na stadium 6 verwys.

11,73; $p < 0,01$) van makroskopiese follikels terselfdertyd plaasvind (Figuur 5), kan ovariummassa as sodanig as 'n betroubare aanwyser van gonade-aktiwiteit beskou word. By geleentheid is 'n follikel met 'n maksimum deursnit van 21,0 mm in Novembermaand teëgekomp, terwyl die kleinste waardes (0,1 mm) telkens in Junie en Julie gemeet is. In die geval van kroonkiewiete van die B.J. Vorster-bevolking is die betrokke seisoenale patrone minder opvallend, moontlik vanweë onvoldoende monstergroottes.

Indien die gonade-aktiwiteit van die geslagte onderling vergelyk word, is dit opmerklik dat die hoofpieke van wyfies sowat 'n maand later as dié van mannetjies 'n aanvang neem (vgl. Figure 1 en 2 met 4 en 5). Dit is in ooreenstemming met die bevindinge van Lehrman

(1964) en Lofts & Murton (1966) dat die voortplantingsontwikkeling van wyfies oor die algemeen deur die paringsgedrag (visueel, akoesties en takties) van mannetjies gestimuleer word, vandaar die tydsvertraging in aktiwiteitspieke tussen die geslagte. Volgens aanduidings (enkele geringe individue van bekende ouderdom) kan kroonkiewietwyfies reeds in hul eerste lewensjaar, meer spesifiek na 11 maande, by voortplantingsaktiwiteite betrokke raak.

Omgewingsinvloede

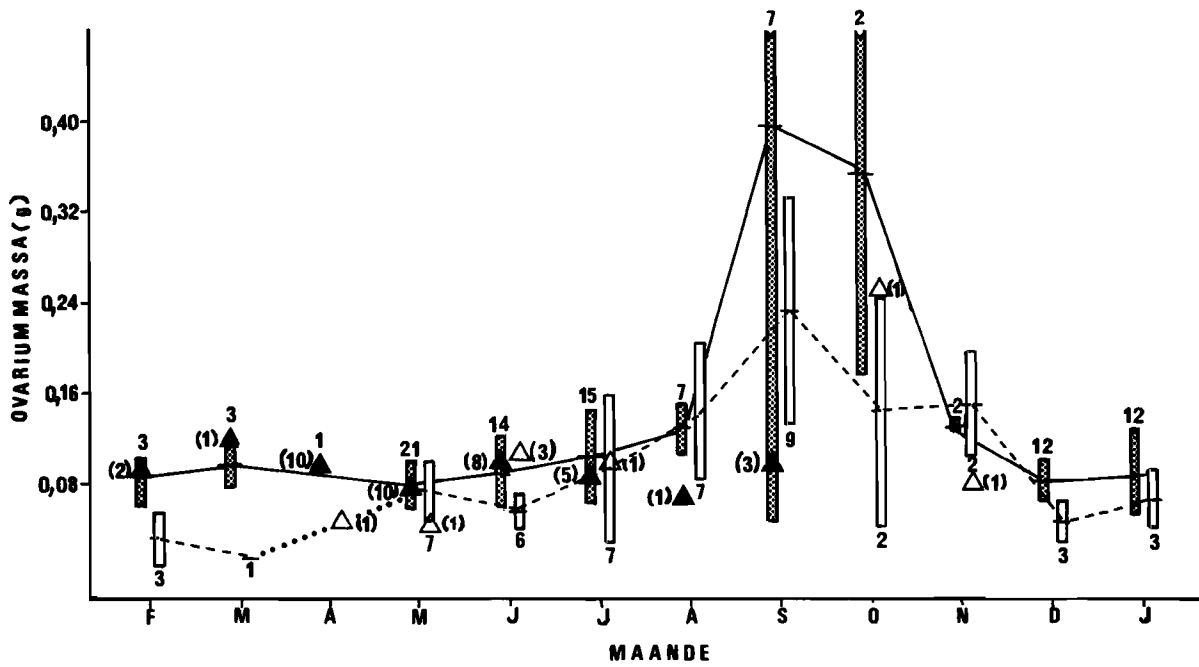
Die jaarlikse broeisiklus van voëls word deur endosowel as eksogene faktore beheer (Immelman 1971). Die endogene siklus is nie 'n onafhanklike, gereelde herhaling van sekere prosesse nie, maar wel 'n outonome gevolg van fisiologiese gebeure wat deur heersende eksterne stimuli geïnduseer word. Om dus 'n aanduiding te kry van die vernaamste omgewingsfaktore wat die broeisiklus van kroonkiewiete beïnvloed, is die broeiaktiwiteit van die J.B.M. Hertzog-bevolking, soos deur die gonadesiklusse van die voëls weerspieël, met die onderstaande omgewingsgebeurtenisse vergelyk.

Daglengte

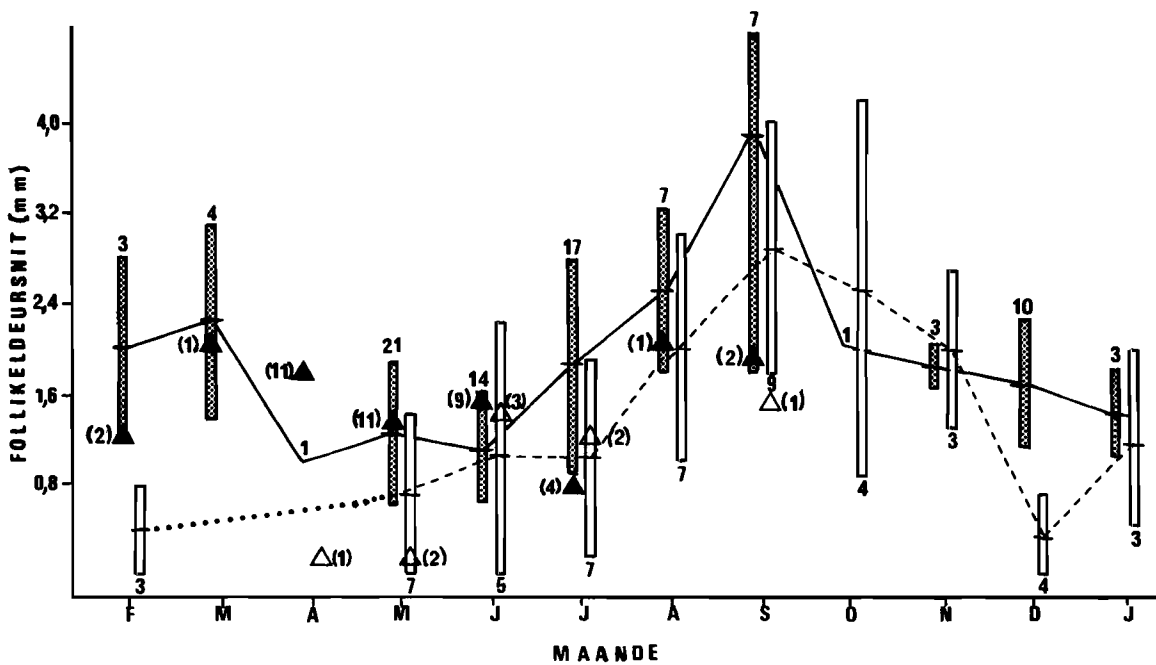
Die reëlmatige seisoensverandering in daglengte word as 'n belangrike omgewingsfaktor in die gonade- en ander siklusse van voëls beskryf (Bissonnette 1977; Farner 1967; Immelman 1970). Geen betekenisvolle korrelasie tussen daglengte aan die een kant en testismassa of -volume van kroonkiewietmannetjies aan die ander kant kon egter in hierdie studie aangetoon word nie ($F_{4,96} = 1,14$ en $1,01$ onderskeidelik; $p > 0,05$). 'n Oorsaaklike verband word in elk geval uitgeskakel deurdat 'n duidelike toename in gonade-aktiwiteit reeds plaasvind voordat 'n toename in daglengte ondervind word (Figuur 6A). Dieselfde tendens geld vir die gonadesiklus van wyfies (Figuur 6A). Implisiet beteken dit dat daar ook geen direkte verband tussen daglengte en die vroulike gonadesiklus (ovariummassa en follikeldeursnit) bestaan nie ($F_{4,96} = 0,12$ en $0,19$ onderskeidelik; $p > 0,05$). Die vinnige ontwikkeling van die gonades van beide geslagte gedurende Augustus en September pas nogtans in met die algemene gedagte (Menaker & Keatts 1968) dat die broeitoestand van die meeste voëlsoorte eerder deur toenemende as absolute daglengte beïnvloed word.

Temperatuur

Die gonadesiklus van verskeie voëls toon 'n positiewe korrelasie met omgewingstemperatuur (Immelman 1971), en volgens Marshall (1949) en Threadgold (1960) kan spermatogenese by sommige voëlsoorte selfs deur strawwe wintertoestande vertraag word. Geen betekenisvolle korrelasie kon egter tussen temperatuur en die onderskeie gonadesiklusse van die kroonkiewiet gedemonstreer word nie ($F_{4,96} = 0,36$; $0,30$ en $0,01$; $0,06$ vir mannetjies en wyfies, onderskeidelik; $p > 0,05$). Aangesien die toename in gonade-aktiwiteit by beide geslagte reeds in Junie 'n aanvang neem (Figuur 6B), is 'n oorsaaklike verband in elk geval uitgesluit. Soos blyk uit die geografiese variasie van die broeiperiodes van



Figuur 4 Seisoens- en bevolkingsvariasie in die ovariummassa van kroonkiewietwyfies. Sien Figuur 1 vir verklaring.

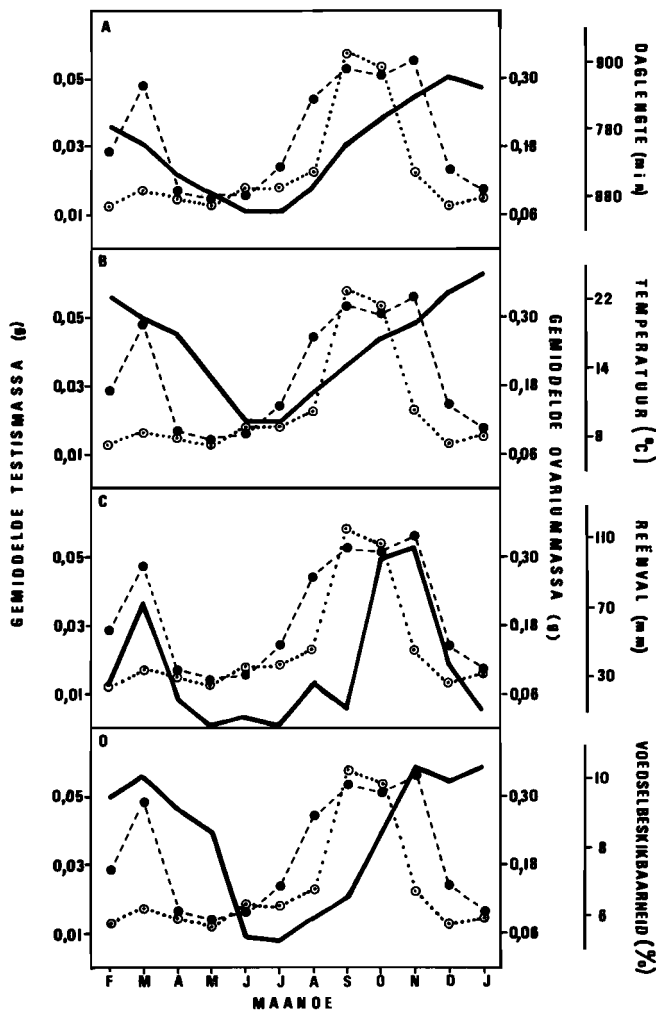


Figuur 5 Seisoens- en bevolkingsvariasie in die follikeldeursnit van kroonkiewietwyfies. Sien Figuur 1 vir verklaring.

kroonkiewiete mag omgewingstemperatuur moontlik wel 'n indirekte invloed op broei-aktiwiteit uitoefen. In tropiese gebiede, waar somer- en wintertemperature grootliks ooreenstem, kom die broeipieke byvoorbeeld gedurende Junie–Julie voor (Macworth-Pread & Grant 1957). Met 'n toename in breedtegraad vanaf die trope, gepaard met 'n afname van die beskikbare broeitijd (somermaande) word broeipieke egter in 'n toenemende mate tot die warmer somermaande beperk (Maclean 1985; Macworth-Pread & Grant 1962, 1970).

Reënval

Die invloed van reën op die broei-aktiwiteit van voëls kan direk of indirek van aard wees. Voëlsoorte wat aan die einde van die reënseisoen broei, word waarskynlik indirek deur die effek van reën op die plantegroei, insekbevolking, ensovoorts, beïnvloed (Woodall 1971). Hierteenoor moet vroeë broeiers reeds in die broeitoeestand verkeer voordat die opvallende gevolge van die reën sigbaar word. Reënval self kan in sulke gevalle dus as 'n moontlike prikkel vir broei-aktiwiteit beskou word



Figuur 6 Verband tussen omgewingsfaktore en die gonadesiklus van volwasse kroonkiewiete van die J.B.M. Hertzogbevolking gedurende 1986/87. Gebroke lyn, testismassa; stippeellyn, ovariummassa; volstreep, omgewingsfaktor.

(Immelman 1970). Laasgenoemde tendens blyk op manlike kroonkiewiete van toepassing te wees, want die maande met die hoogste gonade-aktiwiteit stem met reënvalpeike ooreen (Figuur 6C). Daar bestaan dan ook 'n positiewe korrelasie tussen reënval aan die een kant en testismassa of -volume aan die ander kant ($F_{4,96} = 11,19$ en $14,03$ onderskeidelik; $p < 0,05$). Anders as in die geval van manlike individue vind die maksimum ontwikkeling van die ovaria van wyfies twee maande voor die hoof-reënvalpiek plaas (Figuur 6C). Geen betekenisvolle korrelasie kon dan ook in hierdie verband aangetoon word nie ($F_{4,96} = 0,11$ en $0,93$ vir die ovariummassa en follikeldeursnit, onderskeidelik; $p > 0,05$).

Voedselbeskikbaarheid

In ooreenstemming met die algemene bevindinge van Lofts, Murton & Westwood (1966) kon 'n definitiewe verband tussen gonade-aktiwiteit en relatiewe beskikbaarheid van voedsel by beide geslagte aangetoon word. Statisties betekenisvolle korrelasies is naamlik tussen die algehele voedselbeskikbaarheid soos deur putvalle bepaal aan die een kant, en testis- en ovariummassa aan

die ander kant ($F_{4,96} = 16,43$ en $11,69$ vir mannetjies en wyfies onderskeidelik; $p < 0,05$) verkry. Van die vier belangrikste insekordes wat by die putvalle betrokke was, die Coleoptera, Hymenoptera, Isoptera en Orthoptera, maak die Isoptera en Coleoptera verreweg die belangrikste komponent in die dieetsamestelling van die kroonkiewiet uit, beide wat die frekwensie van voorkoms en persentasie droëmassa betref (Kok & Anderson 1989). Voedselbeskikbaarheid blyk dus een van die belangrikste regulerende faktore in die gonadesiklus van die kroonkiewiet in ope grasveld te wees.

Summary

A total of 474 crowned plovers *Vanellus coronatus* were collected on a monthly basis for a period of one year (1986/87) at Bloemfontein and Kimberley respectively. A prominent activity peak, based on mass and volume, occurs in the adult testis cycle from August to November followed by a minor peak in March. Immature males show a similar seasonal pattern. Six stages were identified in the histological development of the testes. Testes in stage 1 are of minimum size and the seminiferous tubules have smaller diameters than in any other stage. Full breeding condition was achieved during stage 5 when maximum development of tubules was attained and free spermatozoa were present in the lumina of at least some tubules. The spermatogenic cycle was completed when regression was initiated during stage 6. Although the tubule diameter of immature males was always smaller than those of adults, the presence of spermatozoa (stage 5) indicate that they are potentially capable of reproduction within their first year of life. In the case of females, a pronounced peak in the ovarian mass and diameter of the largest visible follicle was experienced during early summer, approximately one month after the start of the corresponding peak in the gonadal cycle of males. Apart from the relative availability of food, no significant correlation could be established between various environmental factors and the gonadal cycles of adult males and females from the J.B.M. Hertzog population. The availability of food, therefore, seems to be one of the most important regulating factors in the gonadal cycle of the crowned plover in open grassland.

Erkenning

Graag betuig ons ons dank teenoor die brandweerpersoneel verbonde aan die J.B.M. Hertzog- en B.J. Vorsterlughawens wat vir die gereelde versameling van voëls verantwoordelik was. Dank is ook verskuldig aan mnr. R.S. Schmidt vir die voorbereiding van histologiese materiaal, mev. H.S. Stern vir tegniese assistensie en mnr. C.A. van Ee vir die versorging van die figure. Die projek is gedeeltelik deur die Departement Landbou en Watervoorsiening gefinansier.

Verwysings

ACOCKS, J.P.H. 1988. Veld types of South Africa. *Mem. bot. Surv. S. Afr.* 57: 1-146.

- ADE, B. 1979. Some observations on the breeding of crowned plovers (1977). *Bokmakierie* 31: 9–16.
- ANON, 1986/87. Maandelikse weerverslag. Weerburo, Departement Omgewingsake.
- BISSONNETTE, T.H. 1977. Light and diet as factors in relation to sexual periodicity. In: Parental behavior in birds, (ed.) Silver, R. Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg.
- FARNER, D.S. 1967. The control of avian reproductive cycles. *Proc. 14th Int. Orn. Cong.*: 107–133.
- IMMELMAN, K. 1970. Environmental factors controlling reproduction in African and Australian birds — a comparison. *Ostrich*, Suppl. 8: 193–204.
- IMMELMAN, K. 1971. Ecological aspects of periodic reproduction. In: Avian biology, (eds) Farner, D.S. & King, J.R. Academic Press, New York.
- KOK, B. & ANDERSON, P.C. 1989. Dieetsamestelling van kroonkiewiete in ope grasveld. *S. Afr. Tydskr. Natuurnav.* 19: 122–125.
- LEHRMAN, D.S. 1964. The reproductive behaviour of ring doves. In: Psychobiology, the biological basis of behaviour. W.H. Freeman, San Francisco.
- LOFTS, B. & MURTON, R.K. 1966. The role of weather, food and biological factors in timing the sexual cycle of wood pigeons. *Brit. Birds* 59: 261–280.
- LOFTS, B., MURTON, R.K. & WESTWOOD, N.J. 1966. Gonadal cycles and evolution of breeding seasons in British Columbidae. *J. Zool. Lond.* 150: 249–272.
- LUBKE, R. 1987. The Humewood golf course kiewietjies. *The Naturalist* 31:25–27.
- MACLEAN, G.L. 1972. Problems of display postures in the Charadrii (Aves: Charadriiformes). *Zool. Afr.* 7: 57–74.
- MACLEAN, G.L. 1974. Egg-covering in the Charadrii. *Ostrich* 45: 167–174.
- MACLEAN, G.L. 1985. Roberts' Birds of Southern Africa. John Voelcker Voëlboekfonds, Kaapstad.
- MACWORTH-PREAD, C.W. & GRANT, C.H.B. 1957. Birds of Eastern and North-Eastern Africa. Series 1. Longmans, Green & Co. London.
- MACWORTH-PREAD, C.W. & GRANT, C.H.B. 1962. Birds of the southern third of Africa. Series 2. Longmans, Green & Co., London.
- MACWORTH-PREAD, C.W. & GRANT, C.H.B. 1970. Birds of Central and Western Africa. Series 3. Longmans, Green & Co., London.
- MARSHALL, A.J. 1949. Weather factors and spermatogenesis in birds. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 119: 711–716.
- MENAKER, M. & KEATTS, H. 1968. Extraretinal light perception in the sparrow, II. Photoperiodic stimulation of testis growth. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 60: 146–151.
- ROOS, MATILDA M. & KOK, O.B. 1977. Die gonadesiklus van die rooivink, *Euplectes orix*. *Tydskr. Natuurwet.* 17: 53–63.
- SELANDER, R.K. & HAUSER, R.J. 1965. Gonadal and behavioral cycles in the great-tailed grackle. *Condor* 67: 157–182.
- SIMMONS, K.E.L. 1953. Some aspects of the aggressive behaviour of three closely related plovers (*Charadrius*). *Ibis* 53: 115–127.
- SKEAD, C.J. 1955. A study of the crowned plover. *Ostrich* 26: 88–98.
- THREADGOLD, L.T. 1960. A study of the annual cycle of the house sparrow at various latitudes. *Condor* 62: 190–201.
- TREE, A.J. 1980. Age at which crowned plovers may breed. *Ostrich* 52: 64.
- WOODALL, P.F. 1971. Notes on a Rhodesian colony of the red bishop. *Ostrich* 42: 205–210.