

Contribution à l'étude de la biologie de reproduction du Martin-pêcheur huppé *Alcedo cristata*

par Robert KISASA KAFUTSHI

Université de Kinshasa, Faculté des sciences, Département de Biologie, B.P. 190
Kinshasa XI, R.D. Congo

Université de Liège, Département de sciences de la vie (Biologie des organismes et
écologie), 27 Boulevard du Rectorat B22, 4000 Liège, Belgique

<bob_kisasa@yahoo.fr>

Reçu 7 janvier 2012; revu 18 juillet 2012.

Résumé

De 2004 à 2009, 127 nids du Martin-pêcheur huppé *Alcedo cristata* ont été suivis dans la région de Kinshasa (République Démocratique du Congo), en vue du comptage des œufs, et du baguage des jeunes et adultes. Au total 195 Martins-pêcheurs huppés dont 57 adultes nicheurs et 138 poussins ont été bagués dont tous les adultes et 121 poussins ont été pesés et mesurés. Les résultats obtenus montrent que le Martin-pêcheur huppé pond 2–4 œufs qu'il incube 15–16 jours. La durée d'élevage des poussins est de 16 à 17 jours. Les exigences liées au métabolisme et à l'écologie chez les jeunes peuvent expliquer le patron de croissance des poussins.

Summary

Contribution to the breeding biology of the Malachite Kingfisher *Alcedo cristata*. From 2004 to 2009, 127 nests of the Malachite Kingfisher *Alcedo cristata* were monitored in the Kinshasa region (Democratic Republic of Congo) by counting eggs and ringing chicks and adults. In total, 195 birds (57 adults and 138 fledglings) were ringed, of which all adults and 121 chicks were weighed and measured. The Malachite Kingfisher lays 2–4 eggs that are incubated 15–16 days in the burrow. The nestling period is 16–17 days. Chick metabolic and ecological demands may explain the pattern of growth of the nestlings.

Introduction

Aucune étude d'envergure n'a été envisagée pour comprendre le patron de croissance des poussins du Martin-pêcheur huppé *Alcedo cristata*. Quelques informations fragmentaires

voire anecdotiques sur cette espèce afrotropicale portent sur son régime alimentaire (Douthwaite 1976, Fry *et al.* 1992, Libois & Laudelout 2004), y compris celui des poussins (Kisasa Kafutshi 2012a, 2012b). Chez les oiseaux nidicoles, la maturation des fonctions physiologiques, la chronologie et le mode de croissance des différents organes répondent à une pression sélective et leur croissance est susceptible de mettre en évidence des paramètres plus ou moins importants pour la survie de l'oiseau (Hallet-Libois 1985). Dans la présente étude, j'ai initié de fines observations sur la croissance et le développement des poussins afin de cerner les besoins de la nichée et d'expliquer le patron de consommation de l'espèce en période de la reproduction.

Méthodes

Kinshasa, capitale de la République Démocratique du Congo, est comprise entre 4° et 5°S, 15° et 16°30'E. Presque trois quarts du territoire de sa province sont occupés par des habitations humaines, et les espaces verts périphériques n'en forment qu'environ un quart. Le climat est tropical humide, avec quatre mois de saison sèche (mi-mai à mi-septembre) et huit mois de saison des pluies (mi-septembre à mi-mai) (Koy Kasongo 2010). La pêche de subsistance y est fortement développée et la pression qui s'exerce sur les oiseaux ichtyophages et leurs sites a augmenté. La région de Kinshasa est caractérisée par l'absence de forêts, la présence de cours d'eau et caniveaux insalubres dans lesquels se développent divers insectes et le petit poisson *Gambusia affinis*. La nouvelle cité regroupe les communes de la périphérie de la région. On y trouve des étangs de pisciculture dans quelques lambeaux forestiers. C'est dans ces derniers que tous les sites de nidification et nids du Martin-pêcheur huppé ont été observés. Cette étude porte sur les sites de nidification du Monastère et des Symphonies de Nda-Gye (voir descriptions par Kisasa Kafutshi 2012a).

Dans ces deux sites, 127 nids ont été suivis pendant la période de septembre 2004 à avril 2009, pour le comptage des œufs (à l'aide d'une lampe de terrier muni d'un petit miroir), pour le baguage des jeunes et dans la mesure du possible des adultes après l'ouverture du nid. Ce suivi a permis de déterminer quelques variables de la reproduction. La taille de ponte est le nombre des œufs observés dans un nid. La durée d'incubation a été estimée comme le temps entre la ponte du premier œuf et la naissance du premier poussin, bien que l'on ne sache pas pour cette espèce si l'incubation ne commence pas avant la ponte du dernier œuf (dans ce cas, la période d'incubation serait l'intervalle entre la ponte du dernier œuf et l'éclosion du premier). La durée de l'incubation dérivée des cas connus (n = 94 pontes) étant de 15 jours (voir Résultats), cela permet l'estimation de la date de ponte du premier œuf à partir de la date d'éclosion du premier œuf, pour les nids dans lesquels je ne l'ai pas observée directement (n = 6 pontes). L'âge et la durée d'élevage de 121 jeunes ont été estimés à partir des observations directes de leur naissance à la sortie de nid (cela a été possible une fois les œufs repérés et suivis régulièrement) La durée d'élevage a été estimée comme

l'intervalle de jours entre la naissance du premier poussin et la sortie du nid du dernier poussin. Le succès de reproduction est le rapport correspondant au nombre total des jeunes produits au nombre total des œufs pondus dans un site pendant la période de l'étude.

L'ouverture des nids et le baguage des nichées ont été effectués après l'éclosion de tous les œufs du nid, pour éviter l'abandon des œufs (un seul cas observé dans cette étude). Pour ce faire, il est nécessaire de creuser un accès indépendant du tunnel d'envol à l'aide d'une pelle appropriée. L'accès est pratiqué, soit latéralement, soit derrière le nid en fonction de la disposition des lieux. Les jeunes sont capturés et bagués entre le 3ème et le 16ème jour après l'éclosion. Les mesures étaient réalisées à l'aide d'un peson (100 g avec une précision de 1 g) et d'un pied à coulisse (précision 0,1 mm). Puis, ils sont relâchés au nid et enfin l'accès crée est soigneusement refermé tout en évitant l'éboulement du nid. La masse corporelle ainsi que diverses mensurations ont été relevées à intervalles réguliers (un ou deux jours) de la manière suivante: longueur de la mandibule supérieure, de l'extrémité antérieure de la narine à la pointe du bec; longueur de la mandibule inférieure, de la pointe du bec à la base; longueur de la première rémige primaire, de la base à l'extrémité; longueur de la première rémige secondaire, de la base à l'extrémité; longueur des rectrices, de la base à l'extrémité; longueur du tarse gauche, de la base à l'extrémité; taille du corps, de l'extrémité du bec à l'extrémité du croupion sans rectrices.

Résultats

Les pontes ont été observées exclusivement pendant la saison pluvieuse, le nombre de pontes le plus important ayant été enregistré entre février et avril (Fig. 1).

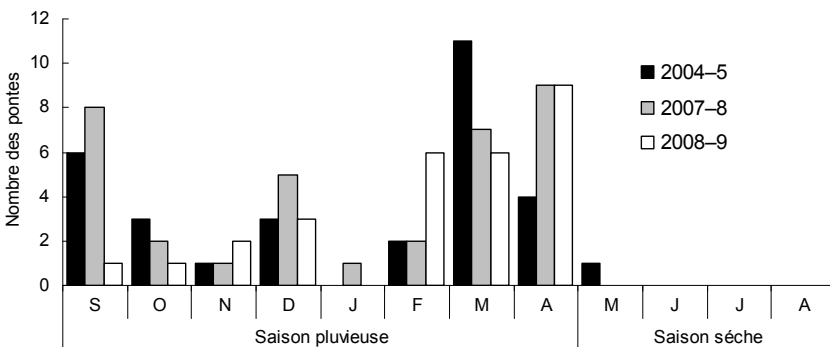


Figure 1. Distribution du mois de ponte pour les 94 pontes du Martin-pêcheur huppé observées dans la région de Kinshasa. Le seul nid de mai était du début du mois, et tous les nids de septembre étaient de la deuxième partie du mois.

Les variables de nidification pour les premières et les deuxièmes nichées sont présentées dans le Tableau 1: il n'y a aucune différence significative entre les valeurs des premières et des deuxièmes nichées (Mann-Whitney U, $P > 0,05$). La taille de ponte était de 2-4 œufs (soit 32 pontes de deux œufs, 55 de trois et sept pontes de quatre); en plus, cinq œufs ont été trouvés détruits dans un nid qui a semblé récemment abandonné. Sur les 257 œufs pondus dans l'ensemble ($n = 94$ pontes), 138 jeunes ($n = 67$ nichées) ont pu survivre et être élevés, bagués et envolés. La destruction des nids paraît la cause principale de la diminution de taux de reproduction pour les secondes nichées (Kisasa Kafutshi & Aloni Komanda 2011, Kisasa Kafutshi 2012). Cette destruction peut être involontaire (le sable utilisé dans les constructions anarchiques des maisons au voisinage des sites de nidification est extrait sur les falaises de nidification occasionnant ainsi la destruction des nids, des œufs et parfois des jeunes) ou volontaire (l'oiseau est souvent piégé, chassé et tué comme concurrent indésirable aux pisciculteurs lorsqu'il installe son nid au voisinage des étangs). Les nids ayant survécu à la destruction étaient soigneusement nettoyés par les couples nicheurs avant de les réutiliser pour de nouvelles pontes, ce qui justifierait l'absence des ectoparasites chez tous les oiseaux capturés.

Jusqu'à l'âge d'environ trois jours, les poussins étaient nus, aveugles, avec la mandibule inférieure plus longue que la supérieure (les deux mandibules étant noires), et deux des trois doigts soudés. Visiblement, seuls leur taille et leur poids changeaient (Tableau 2). Le plumage des jeunes émerge essentiellement entre le 5ème et le 9ème jour (Fig. 2). Les gaines des plumes sont perceptibles sous la peau dès le 5ème jour. Les rémiges primaires et secondaires percent les premières puis les ptéryles spinales, ventrales émergent aux environs du 7ème jour. Les rectrices, les plumes des faces dorsales et latérales de la tête, des ptéryles humérales et fémorales émergent aux environs du 9ème jour et les trois doigts sont libres, les yeux sont ouverts et la mandibule supérieure dépasse légèrement l'inférieure (de 2,8 mm). Dès le 11ème jour, tout le corps des poussins est couvert à la fois des fourreaux et des plumes. Et enfin, du 13 au 17ème jour tout le corps des poussins est complètement couvert de plumes.

La masse pondérale a été croissante jusqu'au 13ème jour. A partir de cet instant, la courbe a plafonné (Fig. 3). La courbe présente deux phases de croissance: une augmentation du poids caractérisée par l'émergence de plumes et l'ouverture d'yeux (9-13ème jour) puis une perte de poids d'environ 0,8 g à la sortie du nid.

Le Tableau 2 permet de voir à quel point de développement les jeunes se trouvent lorsqu'ils quittent le nid, et de déterminer les structures ayant terminé leur croissance et celles qui continuent encore à grandir après l'envol. Lorsqu'ils quittent le nid, les jeunes avaient presque la taille corporelle des adultes, mais toutes les structures chez les poussins continuent à croître après l'envol. Cependant les différents rapports de tailles obtenus montrent que cette croissance varie d'une structure à l'autre. Le tarse et la rémige primaire ont pratiquement leur taille adulte tandis que les mandibules, les rectrices et les rémiges secondaires doivent encore croître de manière substantielle (Tableau 2).

Tableau 1. Variables de nidification pour la première et deuxième nichée chez le Martin-pêcheur huppé. Les données présentées sont: moyenne \pm écart type (n) minimum–maximum.

	Première nichée		Deuxième nichée		Dans l'ensemble	
Intervalle (jours) entre deux pontes du même couple (n = nombre des deuxièmes pontes)					46,4 \pm 30,62 (37)	28–111
Taille de pontes (n = nombre de pontes)		2,3 \pm 0,57 (57)	2–4	2,8 \pm 0,45 (37)	2–4	2,5 \pm 0,59 (94)
Durée d'incubation (n = nombre des pontes)		15,1 \pm 0,36 (57)	15–16	15,2 \pm 0,50 (37)	15–17	15,0 \pm 0,49 (94)
Taille de nichées (n = nombre des nichées)		2,5 \pm 1,33 (40)	0–4	2,5 \pm 1,10 (27)	0–3	2,7 \pm 0,97 (67)
Durée d'élevage (n = nombre des nichées)		16,1 \pm 0,34 (40)	16–17	16,2 \pm 0,27 (27)	16–17	16,1 \pm 0,31 (67)
Jourées produits (n = nombre de nichées)		2,7 \pm 0,73 (40)	2–4	2,8 \pm 0,54 (27)	2–4	2,8 \pm 0,62 (67)
Durée de nidification (incubation + élevage) (n = nombre de nichées)		31,4 \pm 0,62 (40)	31–33	31,0 \pm 0,52 (27)	31–33	31,1 \pm 0,58 (67)
Succès de reproduction (% des jeunes envolés par rapport au nombre total des œufs pondus)		87,7		45,5		67,3

Tableau 2. Données morphométriques (mm) et masse corporelle (g) de 121 poussins et de 57 adultes du Martin-pêcheur huppé.

Age (jour)	Mandibule supérieure	Mandibule inférieure	Tère rémige primaire	Tère rémige secondaire	Rectrices	Tarse	Taille du corps	Masse
3	9,8 \pm 0,6	10,2 \pm 0,7	–	–	–	5,4 \pm 0,7	55,9 \pm 5,5	6,4 \pm 0,5
5	13,9 \pm 1,9	14,1 \pm 1,8	–	–	–	6,2 \pm 0,8	61,0 \pm 4,5	7,9 \pm 0,5
7	16,1 \pm 1,3	16,0 \pm 1,7	–	–	–	6,8 \pm 0,6	66,0 \pm 4,1	9,2 \pm 0,5
9	18,1 \pm 1,4	17,8 \pm 1,6	21,8 \pm 6,4	9,7 \pm 2,1	7,0 \pm 3,4	7,0 \pm 0,0	66,7 \pm 3,2	11,3 \pm 0,9
11	20,3 \pm 1,3	19,8 \pm 1,1	23,5 \pm 6,6	10,7 \pm 2,2	10,0 \pm 2,3	7,0 \pm 0,5	71,0 \pm 4,2	13,1 \pm 0,8
13	22,0 \pm 1,0	21,0 \pm 1,0	26,8 \pm 4,0	13,0 \pm 1,9	10,4 \pm 2,0	7,1 \pm 0,0	73,3 \pm 4,0	14,7 \pm 0,7
15	23,0 \pm 0,8	22,1 \pm 1,0	30,1 \pm 3,6	13,6 \pm 1,5	12,2 \pm 1,7	7,1 \pm 0,6	75,5 \pm 2,3	14,3 \pm 0,4
16 (J16)	24,1 \pm 1,1	23,2 \pm 1,1	32,7 \pm 3,8	14,8 \pm 1,7	13,1 \pm 1,8	7,2 \pm 0,4	78,0 \pm 1,3	14,3 \pm 0,4
Adultes (A)	35,0 \pm 0,3	33,0 \pm 0,2	39 \pm 1,1	22,0 \pm 3,3	19,0 \pm 0,8	8,0 \pm 0,1	120,0 \pm 2,7	17,0 \pm 1,8
Rapport J16:A	0,69	0,70	0,84	0,67	0,69	0,90	0,65	0,84



Figure 2. Photos illustratives des caractéristiques morphologiques des poussins du Martin-pêcheur huppé de l'éclosion à la sortie du nid. Les numéros indiquent l'âge des poussins (jours après l'éclosion).

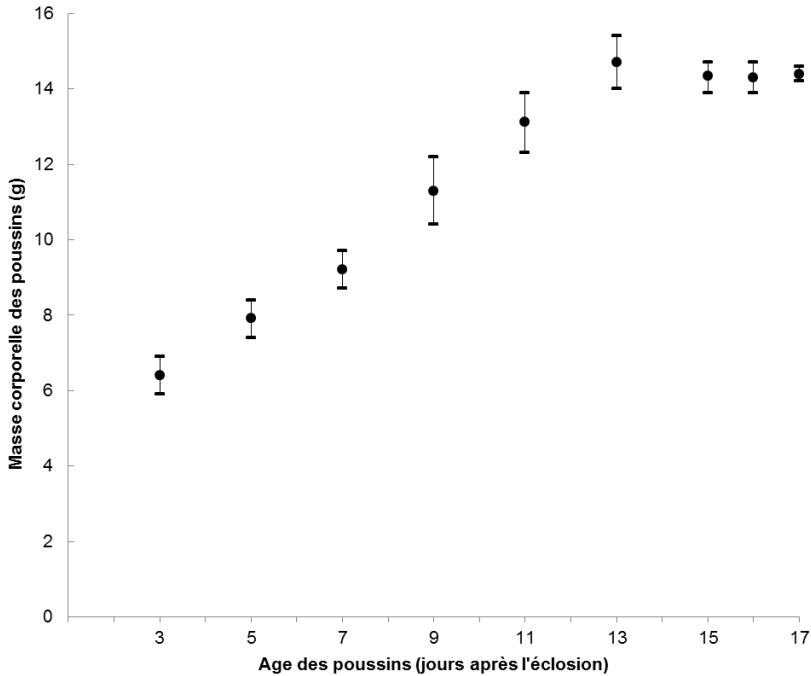


Figure 3. Croissance pondérale de 121 poussins (seulement sept le 17ème jour) du Martin-pêcheur huppé (moyenne ± écart-type).

Des 57 adultes bagués et relâchés, 12 ont été recapturés les années suivantes dans le même site mais avec des partenaires différents. Deux sur 138 jeunes bagués et relâchés ont été recapturés comme adultes nicheurs, 1–3 ans après avoir quitté les nids.

Discussion

Dans la région de Kinshasa, la ponte du Martin-pêcheur huppé a été observée uniquement en saison des pluies. Au sud du Katanga en République Démocratique du Congo, Lippens & Wille (1976) ont observé sa ponte en saison sèche comme en saison pluvieuse (déjà à partir de janvier). Au Kenya, c'est aussi pendant la saison des pluies que les pontes ont été observées (Imboma & Nalianya 2007). C'est probablement la disponibilité de la nourriture, fortement corrélée avec la latitude, qui serait un facteur déterminant de l'activité reproductrice (Morel & Morel 1971). A Kinshasa comme au Katanga, à chaque saison sèche, les feux de brousse sont

provoqués dans les savanes herbeuses pour préparer le sol à l'agriculture sur brûlis. Les étangs sont vidangés (une des techniques les plus utilisées habituellement pendant la saison sèche pour capturer les poissons et nettoyer les étangs). Ces deux pratiques contribueraient à la diminution de la disponibilité des petits poissons et insectes exploités par le Martin-pêcheur huppé et pourraient expliquer l'absence de ponte pendant la saison sèche dans la région de Kinshasa.

La taille des pontes du Martin-pêcheur huppé varie de deux à quatre (mode trois) œufs. Lippens & Wille (1976) parlent de trois œufs et Woodall (2001) de trois à quatre.

La durée d'incubation et d'élevage chez le Martin-pêcheur huppé est de 31–33 jours; il est court comparativement aux autres espèces de la famille. Chez le Martin-pêcheur d'Europe *Alcedo atthis*, elle est de 46–48 jours (21 jours d'incubation et 25–27 d'élevage des poussins: Doucet 1971, Hallet-Libois 1985), et pour le Martin-pêcheur pie *Ceryle rudis* 44 jours (18 d'incubation et 26 d'élevage: Reyer 1980). La taille de l'espèce ainsi que le climat pourraient expliquer la durée de nidification (Ricklefs 1968).

La première partie de la courbe de croissance pondérale des poussins (Fig. 3) présente une allure sigmoïdale. L'augmentation du poids est particulièrement prononcée entre le 5ème et le 13ème jour (soit 6–15 g). Par la suite, les jeunes maigrissent concomitamment avec la restriction alimentaire partielle (Kisasa Kafutshi 2012) et, au moment de l'envol, ils pèsent *c.* 14 g. Ce fait a été aussi signalé chez le Martin-pêcheur d'Europe (Hallet-Libois 1985). La perte de masse corporelle ne modifie pas les autres paramètres de la croissance tels que la taille corporelle et la maturation des fonctions (Tableau 3).

Eastman (1969) suggère que chez les poussins inexpérimentés des martins-pêcheurs, le mouillage constant des plumes suite aux tentatives répétées de pêche est une cause majeure de mortalité juvénile. La nécessité d'un vol rapide et précis pour la pêche et d'une protection efficace du corps contre l'eau pourraient expliquer la maturité des rémiges primaires au moment de la sortie du nid. Ce fait a également été observé chez le Martin-pêcheur d'Europe (Hallet-Libois 1985), dont les jeunes sont encore nourris quelques jours après la sortie du nid. Il est cependant difficile de confirmer le nourrissage de jeunes du Martin-pêcheur huppé quelques jours après l'envol. Tous les nids étaient très secs, et ne présentaient aucun signe de vie après l'envol des poussins. Le nombre faible des jeunes recapturés ne serait-il pas imputable d'une part à l'existence d'une structure sociale basée sur une territorialité stricte et l'intolérance des adultes reproducteurs vis-à-vis de leurs jeunes une fois envolés comme chez le Martin-pêcheur d'Europe (Libois 1994) et d'autre part à la quiétude du site ?

La croissance du bec est régulière mais lente (Tableau 2). Il en résulte qu'à l'envol, le bec des jeunes est beaucoup plus petit que celui des adultes (69–70 %). Cela signifierait qu'un long bec n'est pas un élément capital pour la survie des oiseaux, c'est-à-dire pour la pêche (O'Connor 1977). Chez le Martin-pêcheur d'Europe, les jeunes sont capables de se nourrir eux-mêmes dès l'envol et ce malgré leur petit bec (Codourey 1967, Hallet-Libois 1985).

Jusqu'au 5ème jour environ, la mandibule inférieure des poussins du Martin-pêcheur huppé dépasse la supérieure, ensuite c'est le contraire à partir du 9ème jour (Tableau 2). Ce fait a été aussi signalé chez d'autres alcédinidés comme le Martin-pêcheur d'Europe (Hallet-Libois 1985) et l'Alcyon géant *Megaceryle maxima* (Dowsett 1971). On peut dès lors se demander si ces différences répondent à une fonction. Les poussins des martins-pêcheurs sont nourris avec des poissons entiers qui sont engagés tête la première dans leur gosier. Chez les petits poussins qui réclament la nourriture en dressant le cou verticalement et dont la dimension du bec est faible, la présence d'une mandibule inférieure plus grande faciliterait le positionnement de la proie. Par contre, pour la préhension une mandibule supérieure légèrement plus grande que l'inférieure est probablement plus commode. Hallet-Libois (1985) note que les différences s'inversent au moment où les jeunes commencent à rester seuls, lorsqu'ils sont capables d'assurer eux-mêmes leur thermorégulation par l'acquisition des plumes; ils se tiennent alors à l'entrée de la chambre, la tête tournée vers le tunnel et le nourrissage se fait dans une position horizontale. Dans ces conditions, l'avantage pour tous les jeunes alcédinidés d'avoir une mandibule inférieure plus longue serait indiscutablement moindre. Chez le Martin-pêcheur canadien *Megaceryle alcyon*, la thermorégulation augmente avec la croissance et le développement du plumage, les plumes ne jouant toute fois un rôle isolant qu'une fois sorties de leur fourreau (Hamas 1994). Ces observations sont vraisemblablement transposables au Martin-pêcheur huppé. Ces trois espèces ont en effet des mœurs fort semblables: nidification saisonnière dans le terrier, jeunes nus et aveugles à l'éclosion et restant plus d'une semaine au nid.

Les paupières se forment puis s'ouvrent dès le 9ème jour après l'éclosion. Lorsque les parents arrêtent le réchauffement, les poussins sont donc capables de voir. Ceci faciliterait le nourrissage, les jeunes pouvant mieux se positionner pour quémander la becquée (Hallet-Libois 1985).

Remerciements

Cet article constitue un des chapitres de ma thèse. Mes très sincères remerciements au Dr Alain Vanderpoorten et au Dr Johan Michaux pour leurs directives et l'opportunité qu'ils m'ont accordée de faire mon doctorat et de le soutenir à l'université de Liège.

Bibliographie

- CODOUREY, J. (1967) Becs anormaux chez le martin-pêcheur et la pie. *Nos Oiseaux*, 29: 99–100.
- DOUCET, J. (1971) Contribution à l'étude de la mue des rémiges et des rectrices chez le Martin-pêcheur d'Europe. *Gerfaut* 61: 14–42.

- DOUTHWAITE, R.J. (1976). Fishing techniques and foods of the Pied Kingfisher on Lake Victoria in Uganda. *Ostrich* 47: 153–160.
- DOWSETT, R.J. (1971) Growth of nestling Giant Kingfishers, *Ceryle maxima*. *Ostrich* 42: 297–298.
- EASTMAN, R.M. (1969) *The Kingfishers*. Collins, Londres.
- FRY, C.H., FRY, K. & HARRIS, A. (1992) *Kingfishers: Bee-Eaters and Rollers*. Christopher Helm, London.
- HALLET-LIBOIS, C. (1985) Modulations de la stratégie alimentaire chez le Martin-pêcheur (*Alcedo atthis*). *Cah. Ethol. appl.* 5: 1–206.
- HAMAS, M.J. (1994) Belted Kingfisher (*Ceryle alcyon*). Pp. 45–60 in POOLE, A. & GILL, F. (eds), *The Birds of North America*, vol. 3(84). Academy of Natural Sciences, Philadelphia.
- IMBOMA, T.S. & NALIANYA, N. (2007) The breeding success and seasonal distribution of the Malachite Kingfisher (*Alcedo cristata*) along the Nairobi River. *Ostrich* 78: 510.
- KISASA KAFUTSHI, R. (2012a) Le régime alimentaire du Martin-pêcheur huppé *Alcedo cristata* pendant la période de reproduction dans la région de Kinshasa (R.D. Congo). *Malimbus* 34 : 17–28.
- KISASA KAFUTSHI, R. (2012b) Réponses du Martin-pêcheur huppé *Alcedo cristata* à la perturbation de ses sites de nidification. *Malimbus* 34: 29–38.
- KISASA KAFUTSHI, R. & ALONI KOMANDA, J. (2011) The impact of soil texture on the selection of nesting sites by the Malachite Kingfisher (Alcedinidae: *Alcedo cristata* Pallas 1764). *Ostrich* 82: 243–246.
- KOY KASONGO, R. (2010) *Amélioration de la Qualité des Sols Sableux du Plateau des Batéké (RD Congo) par Application des Matériels Géologiques et des Déchets Organiques Industriels Locaux*. Thèse, Université de Gent.
- LIBOIS, R.M. (1994) Démographie du Martin-pêcheur (*Alcedo atthis*): incidences climatiques sur le succès reproducteur. *Gerfaut* 84: 19–38.
- LIBOIS, R.M & LAUDELOUT, A. (2004) Food niche segregation between the Malachite Kingfisher (*Alcedo cristata*), and the Pied Kingfisher (*Ceryle rudis*) at Lake Nokoué, Benin. *Ostrich* 75: 32–38.
- LIPPENS, L. & WILLE, H. (1976) *Les Oiseaux du Zaïre*. Lannoo. Tielt.
- MOREL, G. & MOREL, M.Y. (1971) Adaptations écologiques. *Ostrich* suppl. 8: 331.
- O'CONNOR, R. J. (1978) Growth strategies in nestling passerines. *Living Bird* 16: 209–238.
- REYER, U.H. (1980) Flexible helper structure as an ecological adaptation in the Pied Kingfisher (*Ceryle rudis* L.). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 6: 219–227.
- RICKLEFS, R.E. (1968) Patterns of growth in birds. *Ibis* 110: 419–451.
- WOODALL, P.F. (1991) Morphometry, diet and habitat in the kingfishers (Aves: Alcedinidae). *J. Zool. Lond.* 223: 79–90.