

Geir Olav Toft

Rakkelhanen,  
hvorfør opptrer denne hybriden  
mellom storfugl og orrfugl?



Lundevannet markerer fylkesgrensen mellom Rogaland og Vest Agder, før den avsluttes ute i havet ved Åna Sira. I de bratte liene på vestsiden av vannet står det først storvokst furu, lengre oppe tar bjørk og lynghei over. Når vi står på en av toppene i dette heilandskapet og speider utover det gamle peneplanet, ser vi at bjørka dominerer mot vest og at barskogen dominerer mot øst. Lundevannet markerer vestgrensen for barskogsbeltet på Sørlandet.

I disse liene møtes storfugl (*Tetrao urogallus*) og orrfugl (*Tetrao tetrix*). Orrfuglen opptrer forholdsvis tallrikt i grenselandet mellom åpen hei og bjørkekledder, storfuglen opptrer i mindre mengder der barskogen dominerer og blir storvokst. På Rogalandsiden av Lundevannet er det begrensede arealer som har storfuglhabitat, og i slike områder er det hogd ut betydelige mengder gammelskog de siste 15–20 år. Den vesle storfuglpopulasjonen holder til i en randsone som er klemt inne fra to sider. Mot vest forsvinner biotopen når det skjer et skogskifte, mot øst må fuglene krysse 0,5–2 km åpent vann for å nå fram til furuskogen på den andre bredden. Den vesle storfuglpopulasjon i området er sårbar. Når det finnes mindre enn 100 individer i et område, er det stor fare for at denne store fuglen skal utryddes. Dette kan skyldes tilfeldige hendelser som jakt, men også tap av genetisk variasjon. (Storch et al. 2000).

Orrfuglen fungerer i et helt annet regime. I heiområdene er det store arealer med gunstige habitater for arten, og gjengroing sørger for at arealet øker fra år til år. Orrfuglen har en jevn utbredelse, men uten stor tetthet.

I boreale økosystemer blir storfuglen betegnet som en indikatorart for et sunt gammelskogs-samfunn, og den regnes som en paraplyart for artsdiversitet (Storch et al. 2000). Et optimalt storfuglområde har en mosaikkpreget diversitet som sørger for at denne fuglen har tilgang til nødvendige habitater året rundt. En tiurleik er som regel lokalisert til et skogsområde med særlig høy verdi for dyrelivet, her vil det finnes arter som stiller omfattende habitatmessige krav og som viser en mangfoldig økologi (Pakkala et al. 2003). Det er fragmentering og ødeleggelse av landskapet som er hovedårsak til storfuglens tilbakegang i Vest Europa. Praksis i moderne skogbruk er den dominerende negative faktoren, men sur nedbør har også vært svært ødeleggende i mange skogs økosystemer (Storch et al. 2000). I en periode førte mye sur nedbør til at skogsfuglbestanden ble sterkt redusert i et belte langs Sørlandskysten (Flor et al. 2005).

Et stykke sør for Kjellesvik i Lund kommune ligger det en tradisjonell tiurleik i gammel furuskog. I dette området hadde en rakkelhane tilhold i minst tre år. Denne bastarden mellom storfugl og orrfugl ble oppdaget i 2002, den spilte da ca. 150 m fra leiken. I 2003 og 2004 hadde fuglen flyttet inn mot hovedleiken og spilte ca 70 m fra leiken. I 2005 ble det ikke registrert noen rakkelhane i området.

---

Tittelside:

Rakkelhane er en staselig fugl. Hovedinntrykket av denne hybriden trekker klart i retning av tiur, men detaljer i drakten avslører at orrfuglen også er med i totalbildet. Foto: Geir Olav Toft

*The Rackelhahn is a handsome bird.*

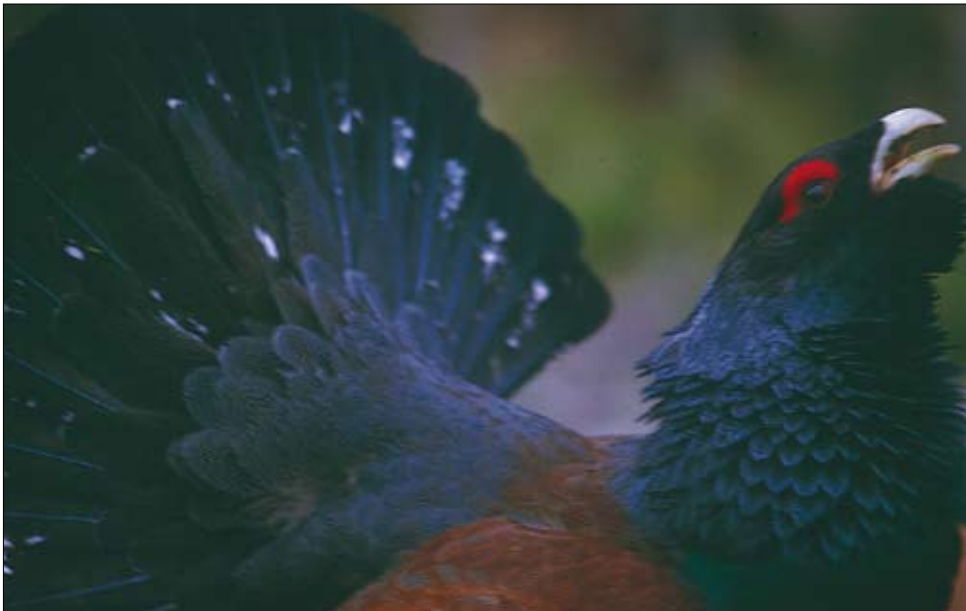


Tiur med tre røyer på svaberget, en av de to mest sentrale spillplassene i spillmosaikken. En røy har lagt seg ned og inviterer til parring. Rakkkelhanen har sin spillplass ca 70 m fra svaberget og det er fri sikt mellom de to spillplassene. Ingen røyer viste interesse for rakkkelhanen, heller ikke da bildet ble tatt. Foto: Geir Olav Toft  
*Capercaillie at main lekking site, three females present. A Hybrid is present on its site 70 m away.*

### *Hvor kommer denne hybriden fra?*

Orrfugl og storfugl er standfugler som viser liten mobilitet. Hanner blir værende i og nær selve oppvekstområdet, hunner søker et stykke ut fra dette området. Hunnfuglene vil bevege seg fra fem til opp mot tjue kilometer bort fra fødestedet, og størsteparten av disse forflytningene foregår i løpet av det første leveåret. Utvandringen skjer først og fremst i en periode på høstparten, og i en periode under spillet på vårparten. (Moss et al. 2006, Warren & Baines 2002, Willebrandt 1988). Et slikt spredningsmønster er godt tilpasset parbindingssystemet til disse artene, hvor all parring skjer på en leik.

Det iøynefallende sosiale spillet til leikende fugler antas å være et produkt av reproduktiv seleksjon, der hanner samler seg for å øke sjansen for å få parret seg (Höglund & Alatalo 1995). Leiken tiltrekker seg hunner, og jo flere hanner som spiller sammen, desto flere hunner kommer innom leiken, og desto flere hunner vil parre seg på leiken. Med økende leikstørrelse vil antall parringer kunne femdobles (Alatalo et al. 1992). Parringene er svært skeivt fordelt blant hannene på leiken, det er en eller noen få hanner som er involvert i disse (Höglund & Alatalo 1995, Kokko 1997). Plassering av spillterritoriet har avgjørende betydning for parrings-suksessen. Hanner som holder territorier på de mest sentrale delene av leiken vil bli foretrukket av hunnene. Men i hierarkiet på leiken vil en alfa hann på en liten leik ha en parringssuksess som tilsvarer det en beta hann vil oppnå på en stor leik (Alatalo et al. 1992). Leiksystemet gir hunnene god oversikt over kvaliteten til de ulike hannene. Når lokaliseringen av spilleterritoriet gir et sant bilde av hva en hann er god for, vil dette avsløre hannens kvalitet (Kokko et al. 1999). Ved å besøke flere leiker i området sitt, får hunnen et godt totalbilde av kvaliteten til de tilgjengelige hannene. Orrhønene får også god oversikt over hannene utenom hekketiden,



Tiuren er en kraftkar. Dette «spillegale» individet oppholdt seg 4 km fra tiurleiken der rakkelhannen holdt til. Denne tiuren endte sine dager da den begynte å gjøre utfall mot passerende biler. Foto: Geir Olav Toft

*The Capercaillie is a powerful bird.*

da er vinterflokkene sammensatt av høner og haner fra 5–10 leiker. Det er viktig at orrhøna kan evaluere hannene forholdsvis raskt, for hun oppholder seg mindre enn en time på leiken før hun vil parre seg (Rintamäki et al. 1995). Langtidsminnet til høna vil også ha betydning for valg av make (Kokko et al. 1999). Når en orrhøne først har valgt å parre seg med en hann, vil hun svært ofte være trofast mot denne hannen i påfølgende år (Höglund 2003).

Slektskap kan være en viktig regulator for å få etablert et leik system. Det viser seg at de hannene som tilhører en leik er mer i slekt med hverandre enn med hanner på andre leiker, eller med høner som besøker leiken. Og høner viser like lite slektskap til hanner på ulike leiker (Höglund et al. 1999). Når en ny hann velger å gå inn på en leik, økes leikens attraktivitet blant hunnene. Men når nykommeren neppe får parret seg, vil slektskapet til de andre hannene på leiken ha stor betydning for denne fuglen. Et nært slektskap mellom de spillende individene sørger for at alle hanner får del i en "inklusiv fitness«, en slags genpott, til delta-gerne på leiken. Når vi gjør opp en slik pott etter endt sesong, vil to avkom til en far eller en bror genetisk sett tilsvare det samme som ett eget avkom.

Det kan se ut for at en leik er en klan av slektninger, og at det nære slektskapet mellom hannene er en passiv gevinst av at de er blitt værende i sitt oppvekstområdet. Nå antar en at aktiv gjenkjennelse av nære slektninger også hører med i dette bildet (Höglund 2003). Slik gjenkjennelse er påvist hos påfugler (Hauber & Sherman 2001).

En mulig positiv bieffekt av å spille sammen med slektninger er at dette kan virke dempende på aggresjonsnivået til kamphanene på leiken.

Predasjon er en faktor som kan øke kostnadene som er forbundet med å ta del i et kollektivt spill. En leik er en ansamling av fugler som oppholder seg på samme sted, over lang tid. Dette gjør at leiken kan tiltrekke seg predatorer, og dermed øker faren for at en hann skal miste livet. Risikobildet er ujevnt fordelt på en leik, å oppholde seg i periferien av leiken vil være forbundet med høyere risiko enn å oppholde seg sentralt på leiken. Slektskap og «inklusiv fitness» vil ha en gunstig effekt, også i forhold til predasjon. Skulle en av hannene miste livet, vil likevel en del av hans gener bli ført videre gjennom slektninger. Og fuglen vil få sin del av den «inklusive fitnessen» selv etter sin død. Til og med i flere år etter sin død. Når en orrfugl vanligvis bare blir 3–4 år gammel, vil den «inklusive fitnessen» ha stor betydning når regnskapet over livstidsreproduksjonen til det enkelte individet skal gjøres opp.

Når hannene til orrfugl og storfugl blir værende i det området de blir utklekket, er det rimelig å anta at en bastard mellom disse to artene vil ha en tilsvarende atferd. Rakkelhanen på tiurleiken i Lund er med stor sannsynlighet et resultat av en hybridisering som har skjedd lokalt, og fuglen tilhørte et hybridkull. Dersom det eksisterte flere hybridhanner,  $F_1$ -hanner, i området, er det rimelig sannsynlig at også disse ville funnet fram til denne leiken. Det er mer komplisert å påvise  $F_1$ -individer blant hunner enn blant hanner. Foto av ca. 20 røyer som har vært innoft leiken gjengir utelukkende individer med normale fargetegninger. Vi vil forvente at  $F_1$ -hunner trekker ut av området når både orrhøner og røyer normalt søker bort fra oppvekstlokaliteten. Vi antar at eventuelle  $F_1$ -hunner vil besøke spillplasser som ligger minst 5–10 km fra denne leiken (Warren & Baines 2002).

### *Hybrider og hybridisering*

Det mest brukte kriteriet for å avgjøre om en morf er en egen art, er å påvise om den er reprodusert isolert, og om eventuelle hybrider er sterile. Hybrider forekommer forholdsvis sjeldent i naturen. Blant fuglene er hybridisering blitt ansett for å være en uvanlig begivenhet. Atferds-

tudier og DNA-undersøkelser har medvirket til at det nå er påvist hybrider hos ca. 10 % av alle fuglearter (Grant & Grant 1992). I mange sympatriske populasjoner, der to arter har overlappende utbredelse, vil hybridisering forekomme forholdsvis regelmessig, men ved en lav frekvens (Grant & Grant 1997).

Mange steder finner vi flere arter av hønsefugl som opptrer sympatrisk, de lever i det samme habitatet eller har delvis overlappende habitater. Hønsefuglene er en orden som skiller seg ut ved at hybridisering er forholdsvis utbredt innen slekter og mellom slekter. 21,5 % av artene hybridiserer, men disse hybridene er vanligvis sterile (Johnsgard 1983, Grant & Grant 1992). I Skandinavia er det registrert et stort antall hybrider blant hønsefugl, dette viser at hybridisering er et utbredt fenomen i området, men hybridiseringsfrekvensen er svært lav. Orrhanen står inne for en betydelig andel av de registrerte hybridene, og er overrepresentert i utvalget. Hybrider mellom lirype og orrfugl eller storfugl er godt kjent. Hybrider mellom disse artene og jerpe eller fjellrype er også registrert (Schaanning 1922, 1923, Haftorn 1971).

Hybriden mellom orrfugl og storfugl er den bastarden som registreres hyppigst i Norge. Denne bastarden opptrer så regelmessig at den har fått eget norsk navn, rakkelfugl. Ut fra oppslag i media og omtale i ornitologisk litteratur, ser det ut for at denne hybridene opptrer årlig i Sør Norge, muligens i tosifrede antall. Flere bastarder kan til og med opptre samtidig på en leik (Flor 1993). Ti individer vil tilsvare omkring 0,05 % av den norske storfuglpopulasjonen (Rolstad & Andersen 2003). Når orrfugl og storfugl hybridiserer, er det nærmest utelukkende snakk om en kryssing mellom røy og orrhane, en hybrid mellom orrhøne og tiur er nesten ukjent (Pokert et al. 1996).

### *Fertile hybrider, tilbakekryssing og artsdannelse*

Hybridisering er lokalt relativt vanlig mellom orrfugl og storfugl, og noen av disse hybridene er fertile (Grant & Grant 1997).  $F_1$ -hanner er ofte fertile, men de har svært varierende sædkvalitet,  $F_1$ -hunner er sterile (Porkert et al. 1996). Det er lite sannsynlig at det vil forekomme tilbakekryssing mellom bastarder ute i naturen når alle undersøkte  $F_1$ -hunner har vært sterile og når disse hønsefuglene har et kjønnsavhengig spredningsmønster. Kryssing mellom en  $F_1$ -hann og en røy er påvist på leik (Flor 1993). På en orreleik kan røyer bli tiltrukket av  $F_1$ -hanner som spiller der, men orrhøner vil søke til orrhanene på leiken. På en tiurleik vil røyene søke til tiuren, de ignorerer  $F_1$ -hannen fullstendig. Orrhøner er ikke blitt observert i en slik situasjon (Porkert et al. 1996, Porkert et al. 1998, denne undersøkelsen).

$F_1$ -hybrider tilbakekrysser til storfugl, muligens også til orrfugl, men i samsvar med Haldane's regel er det bare hannene som tilbakekrysses (Klaus et al. 1989, Porkert et al. 1996). Ved tilbakekryssinger antar en at fertiliteten vil øke for  $F_2$ - og  $F_3$ -hybrider. Ved slik videre kryssing får vi mange varianter som vil ha et marginalt innslag fra den opprinnelige hybridene. Vi vet så godt som ingenting om hvordan hybrid hunner reagerer på kurtise og hvordan de responderer på de spesielle kurtisesignalene som hannene bruker (Grant & Grant 1997).  $F_2$ - og  $F_3$ -hybrider er registrert i naturen. Det begrensede innslaget av bastard karakterer vi finner hos slike fugler gjør det ofte svært vanskelig å skille dem fra reinrasede individer (Pokert et al. 1996). For å kunne avsløre denne type tilbakekryssing er det nødvendig å undersøke genetiske markører. Dette vil samtidig gi oss informasjon om hvor vanlig slik hybridisering er i ulike storfuglpopulasjoner.

Hybridisering kan gi opphav til nye arter. Hybridene mellom storfugl og svartnebbstorfugl (*Tetrao parvirostris*) gir oss en pekepinn om at en slik form for artsdannelse også kan være mulig blant fuglene. Disse to artene hybridiserer der de møtes eller har overlappende utbre-



Tiuren skrider rundt på leiken med strukket hals. Infralyd produseres under spillet og det er mulig at røyene kan oppfatte denne på stor avstand. Spillet er svært kraftfullt, men virker ganske statisk når det sammenlignes med orrhanens energirike og sprudlende leik. Foto: Geir Olav Toft

*The Capercaillie's display is fairly static, compared to the energetic Black Grouse. Infrasonds are produced during the display.*

delse, hybridene er fertile og viser forbedrede morfologiske karaktertrekk (Klaus et al. 1989, Grant & Grant 1997).

Ved en artsdannelse er det en hel del genetikk som må falle på plass. Det må etableres en genetisk basis for at det skal kunne skje en morfologisk differensiering, og det må etableres en genetisk basis for at det skal kunne skje en reprodutiv isolasjon.

Å utvikle en slik reprodutiv isolasjon viser seg å ta svært lang tid, derfor blir det helt avgjørende å få etablert andre isoleringsmekanismer som kan fungere raskt. Ser vi nærmere på funksjonen av parringsmekanismen og en parring til motsatt kjønn, får vi en antydning om at isolasjon før parring kan oppstå på et langt tidligere stadium i en artsdannelsesprosess enn isolasjon etter parring. Evne til å lære gjennom en parringsmekanisme vil kunne holde to arter atskilt i den lange og avgjørende perioden, fram til det er blitt utviklet mekanismer som sørger for isolasjon etter parring. Først når slike mekanismer er etablert, blir det umulig å få fram levedyktige hybrider. Når det går svært langsomt å utvikle isolasjonsmekanismer som skal være virksomme etter parring, tyder dette på at det eksisterer et marginalt behov for å styrke de isolasjonsmekanismene som allerede er i funksjon før parring (Grant & Grant 1997).

Isolasjon fra andre arter omfattes av to signalsett: sang og morfologi, i dette må det også inngå atferdsmessige responser på disse signalene.

Kulturelt overførte egenskaper spiller en sentral rolle i isolasjonssystemene til en rekke fuglearter. Sang er ofte en kulturelt arvable egenskap som må læres gjennom en parringsliggende prosess. Selv på et så viktig område som valg av make, er det mange eksempler på at

avkommet ikke arver et rigid handlingsmønster. Ungfugler må svært ofte preges på foreldrenes fenotype for å bli satt i stand til å gjøre et sikkert valg av make som voksen.

Evolusjon av reprodutiv isolasjon er det samme som evolusjon av forskjeller i sang og morfologi (Grant & Grant 1997).

### *Kollektivt eller solitært*

Når mange orrhaner samles på store leiker og få spiller solitært, indikerer dette vitale populasjoner. Når det er små leiker og mange hanner som spiller solitært, indikerer dette populasjoner med liten tetthet, eller populasjoner som er i tilbakegang. (Bossert 1996).

Men forstyrrelser kan påvirke dette bildet betydelig. Forstyrrelser på leiken skyldes først og fremst menneskelig aktivitet eller predasjon.

Det har skjedd en eksplosjon i aktiviteter som tilhører sekkebegrepet rekreasjon og friluftsliv; motorisert ferdsel i utmark, bygging av fritidsboliger, alpinanlegg, løypetraseer og jakt.



Orrhanen har en fantastisk fargeprakt og viser en enorm energiutfoldelse under spillet. Første fase: fuglen er framoverbøyd, den produserer en boblende lyd som høres på kilometers avstand. Foto: Geir Olav Toft

*Black Grouse bowing forward, producing a bubbling sound that may be heard several kilometers away.*



Andre fase: Fuglen retter seg opp og «sjoer». Denne lyden bærer forholdsvis kort. Foto: Geir Olav Toft

*Second phase, the bird straightens and produces a sound that reaches far shorter.*



Orrhanen vil rett som det er slå med vingene og sprette en meter opp i været. Denne sentralt plasserte hannen har et tydelig sår etter kamp. Foto: Geir Olav Toft

*The Black Grouse regularly batters its wings and leaps into the air.*



Innimellom gjør orrhanen korte fluktutfall under spillet. Foto: Geir Olav Toft

*Bursts of flight are sometimes added to the play.*



Etablering av et finmasket nettverk av skogsbilveier sørger for enkel tilgjengelighet til de fleste områder. Samlet er påvirkningene fra menneskelige aktiviteter blitt svært omfattende, og de har nådd opp til et historisk klimaks.

Ansamlinger av spillende fugler kan tiltrekke seg predatorer, men predasjon på leiken er en variabel størrelse. På to orreleiker i Lund kommune er det konstatert at hønsehauk har slått orrfugl på leiken, ved tre anledninger er det registrert at orrfugl har avbrutt spillet på grunn av jaktende hønsehauk.

Omfattende forstyrrelse fra menneskelige aktiviteter kan resultere i at en leik blir forlatt. I områder som utsettes for stressende aktiviteter vil orrhanene begynne å veksle mellom kollektivt og solitært spill. Det kan lenge være et reversibelt forhold i dette, men over tid vil det foregå en forskyvning mot solitært spill. Stressende ytre forhold kan dermed indusere endringer i parbindingssystemet, fra en tilstand der høner oppsøker hanner på leiken, til en tilstand der hanner søker etter hunner og derfor spiller i habitater som brukes av hunner. Dersom hunner unngår åpne leiker i områder som utsettes for hyppige forstyrrelser, vil det resultere i at hanner som spiller solitært får en høyere reprodutiv suksess enn hanner som spiller kollektivt. Dette kan åpne opp for at det skal spres en genetisk disposisjon for solitært spill, noe som vil kunne medføre en reduksjon i antall tradisjonelt leikende hanner (Zeitler 2000).

Studier av en orrfuglpopulasjon hvor det bare forekommer solitært spill, har konkludert med at de mest sannsynlige forklaringene på dette fenomenet må søkes i aldersstruktur, habitat og lav populasjonstetthet. Men genetiske forskjeller kunne også være med i dette bildet (Höglund & Stohr 1997).

### *Hybrid på spillplassen*

Når en rakkelhane opptre på en leik er det stor forskjell på de interaksjonene dette medfører på en tiurleik og på en orreleik. På en orreleik kan det nye regimet fullstendig forandre strukturen på leiken.

Vi finner en rangering av dominans som gjenspeiles i størrelse og vekt til de tre fuglene. En orrhane veier 1–1,5 kg, en rakkelhanen veier 3–3,5 kg, og en tiur veier 4–4,5 kg (Haftorn 1971). Rakkelhanen er bare ca. 30 % lettere og mindre enn tiuren, men nær hele 300 % tyngre og betraktelig større enn orrfuglen. På en dominansskala faller den mellom disse to artene, men forholdsvis nær tiuren. På leiken vil rakkelhanen opptre dominant sammen med orrhaner, men blir subdominant sammen med tiur, selv om den vil kunne yppe seg innimellom.

Når en rakkelhane opptre på en orreleik kan vi få følgende utvikling:

- Orrfuglene beholder sine spillplasser, rakkelhanen spiller i utkanten av leiken (Flor et al. 2005).
- Orrfuglene taper sentrale spillplasser til rakkelhanen (Flor et al. 2005).
- Orrfuglene forsvinner fra leiken (Zeitler 2000).

Når en rakkelhane opptre på en tiurleik kan vi få følgende situasjoner:

- Tiurene beholder sine spillplasser, rakkelhanen spiller i utkanten av leiken (Porkert et al. 1999).
- Rakkelhanen spiller solitært i tilknytning til leiken (Porkert et al. 1997, denne undersøkelsen).
- Rakkelhanen spiller solitært i større avstand fra leiken (Porkert et al. 1997, denne undersøkelsen).

På grunn av sin totale dominans vil en rakkelhane kunne fortrenge orrhanene fra de sentrale territoriene på leiken. Orrhanene kan gi opp spillet og forlate en leik når en rakkelhane slår seg til hos dem. Fuglene vil flytte ut til midlertidige spillplasser og returnerer først til den tradisjonelle leiken etter timer eller dager. Fra å være samlet på et areal på 0.4 hektar kan orrhanene spre seg ut over et areal på 180 hektar. Dette hendelsesforløpet samsvarer med det reaksjonsmønsteret som er blitt registrert ved omfattende menneskelige forstyrrelser (Zeitler 2000).

På en tiurleik er situasjonen svært annerledes fordi rakkelhanen må opptre subdominant overfor tiur. En rakkelhane vil ofte fungere som en satellitt nær leiken, eller opptre solitært et stykke fra leiken. I enkelte tilfeller kan den holde et territorium med lav kvalitet på selve leiken.

På leiken i Lund oppholdt rakkelhanen seg første året på en solitær spillplass ca. 150 m fra den sentrale leiken. De to siste årene oppholdt den seg ca. 70 m fra den sentrale leiken. Det var fri sikt fra rakkelhanens solitære spillplass til leiken og bastarden fungerte som en satellitt til leiken. På den sentrale leiken kunne det være opptil 12 røyer samtidig. Hunnene viste aldri noen interesse for bastarden, de flokket seg om den dominante tiuren og parret seg med denne.

## Diskusjon

### *Hva må til for at det skal skje hybridisering?*

Storfugl og orrfugl er to arter som har flere samsvarende livsløpsstrategier, likevel vil røya produsere hybrider mens orrhøna nærmest aldri vil forbindes med dette.

Ser vi nærmere på livsløpsstrategiene til disse to arene, finer vi at:

Begge artene er svært stasjonære. Hanner blir værende i oppvekstområdet, hunner flytter et kort stykke.

Begge artene har et leiksystem. Hunner velger make ut fra strengt angitte kriterier, få hanner får parret seg og en leik fungerer som en klan av slektninger.

Begge artene har kjønnsdimorfisme på to områder.

For det første er det en utpreget polymorfisme som gjør at hanner og hunner blir svært forskjellige av utseende.

For det andre er det kjønnsrelaterte forskjeller i størrelse og vekt, hanner er større enn hunner. Hos orrfugl er forholdet mellom hunn og hann omkring 1 : 1,3 både når det gjelder størrelse og vekt, de to kjønnene er forholdsvis jevnstore. Hos storfugl er forholdet mellom hunn og hann omkring 1 : 1,4 for størrelse og helt opp mot 1 : 2 for vekt. Den kjønnsrelaterte forskjellen i vekt er svært betydelig og det viser seg at dette får uventet stor betydning når livsmiljøet endres.

Det er mange artsspesifikke og kvalitetssikrende atferdstrekk som er knyttet til orrhønas og røyas parringsatferd, derfor skal det svært mye til for at en hunn skal velge en make av feil art. Hunnfuglene er svært individselektive og er i stand til å reagere på små forskjeller i kvalitet hos hannene, noe de kan måle i øyeblikket. Samtidig er disse hønsefuglene utstyrt med et langtidsminne og vil derfor også selekttere en hann ut fra tidligere erfaringer. Hunnen vil dessuten gjenkjenne en hann hun har parret seg med tidligere og hun vil ofte holde fast ved denne hannen i flere år. Det ser også ut for at disse fuglene har evne til å skille mellom nære slektninger og individer de er mindre i slekt med.

Alle disse intrikate mekanismene skal sikre at hunnen finner en best mulig make, men samtidig sikrer dette også at de to nærstående artene forblir isolert fra hverandre. Dette er



Orrhøne på leiken, fuglen vandrer omkring, pusser seg og ser seg om. Den nærmeste hannen «fryser» til i en framoverbøyd positur. Foto: Geir Olav Toft

*Female lekking, preening.*

isolasjon før parring. De isolasjonsmekanismene som er virksomme etter parring er også godt utviklet i og med at alle undersøkte  $F_1$ -hunner er sterile og ved at de fleste  $F_1$ -hanner i det minste har redusert fertilitet. Med flere sett av godt utviklede isolasjonsmekanismer er det ikke underlig at en hybridisering mellom disse to hønsfuglene blir unntak fra det normale.

Men hvordan kan en hunn likevel velge å parre seg med en hann av feil art? Og hvorfor kan det virke som om orrhøna er mer selektiv og har mindre grad av feilvurdering enn røya?

Det finnes flere forklaringsmodeller for når det vil forekomme hybridisering.

- a) Små populasjoner, populasjoner i tilbakegang, populasjoner som nærmer seg kollaps.
  - b) Skeiv kjønnsfordeling.
  - c) Randpopulasjoner.
  - d) Uerfarne ettåringer med mangelfull eller manglende pregning på hanner av egen art.
  - e) «Spillgalskap».
- a) Små populasjoner i et område, populasjoner i tilbakegang, eller populasjoner i kollaps. At en populasjon reduseres eller forsvinner fra et område er svært ofte knyttet opp mot habitatforringelse, habitatødeleggelse eller stort jakttrykk. De to viktigste årsakene til at habitatet forringes er moderne skogsdriftformer og forurensing, i form av sur nedbør. Stort jakttrykk har gjentatte ganger vist seg å kunne desimere en populasjon. Resultatet blir mange tomme spillplasser og stor avstand mellom spillende storfugl.

- b) Skeiv kjønnsfordeling. Dette er et fenomen som først og fremst utvikles på to måter: Stort jakttrykk på tiur vil raskt redusere antall hanner til et faretruende lavt nivå. Skeiv, kjønnsrelatert overlevelse hos voksne fugler og skeiv, kjønnsrelatert overlevelse hos kyllinger. Sviktende mattilgang er underliggende faktor, dette slår særlig negativt ut for kyllinger og for hanekyllinger spesielt. Resultatet blir mange tomme spillplasser og stor avstand mellom spillende storfugl.
- c) Randpopulasjon. I ytterkanten av utbredelsesområdet til en art går det ofte en slags gradient fra tett bestand mot glissen bestand, til vi ender opp ved yttergrensen for artens utbredelse.
- d) Uerfarne ungfugler. PREGING på hanner av egen art kompliseres når all yngelpleie utføres av hunnen. Hanekyllinger i eget kull blir en viktig parringsmodell for unge hønekyl-linger. Om de unge hannene dør før de vokser til, vil parringen til motsatt kjønn bli ufullstendig, mangelfull eller manglende. Slike hunner kan ha lettere for å bli tiltrukket av hanner fra en nærstående art, ikke minst når de søker etter en leik for første gang. Mangelfull preging vil forekomme når habitatet forringes og vi får skeiv, kjønnsrelatert overlevelse.
- e) «Spillegalskap». Begrepet betegner en tilstand som karakteriseres av store atferdsendringer i parringstiden. Slike fugler har blant annet mistet normal evne til å vise frykt for mennesker, de oppsøker uvanlige lokaliteter, gjerne der det er store og bevegelige objekter. Det ser ut for at fenomenet først og fremst er knyttet til storfugl.

Av disse fem årsaksregimene leder de tre første fram til samme slutt punkt, det fjerde er knyttet opp mot det andre, mens det femte, «spillegalskap» vil fungere svært annerledes.

Det er nærmest utelukkende storfugl som viser en atferd vi betegner som «spillegalskap». Det ser ut for at en liten andel av storfuglpopulasjonen går inn i denne tilstanden i parringstiden. I Lund kommune opptre det minst ett «spillegalt» individ hvert andre til tredje år. Tar vi utgangspunkt i at det finnes en populasjon på 1000 individer innenfor kommunegrensene, et estimat som synes urimelig høyt, blir det et nøkternt anslag om vi antar at 0,5 % av populasjonen viser en slik tilstand. På landsplan vil 0,5 % tilsvare 100 individer, dersom den norske



Rackelhanen er stor og kraftig og har mange felles trekk med tiuren i atferd. Under spillet skrider den rundt med strukket hals som en tiur, men plutselig gjør den et statisk hopp. Dette siste er et trekk fra orrfugl. Haleviften er stor og flott, de nederste fjærene er svakt lyreformet. Øyekammen er stor, litt mindre enn hos orrhanen, men betydelig større enn hos tiur. Foto: Geir Olav Toft

*The Rackelhahn sometimes appears similar to a male Capercaillie.*

populasjonen er på omkring 200 000 individer om våren (Rolstad & Andersen 2003). Lite er kjent om hvordan fenomenet «spillegalskap» virker, men det kan tenkes at en slik tilstand kan påvirke hunnens valg av make og dermed kunne forklare det misforholdet i hybridisering som eksisterer mellom storfugl og orrfugl. Men om «spillegalskap» var involvert i hybridiseringsprosessen skulle det kunne resultere i en jevn forekomst av hybrider i hele utbredelsesområdet, i både tid og rom. Dette ser ikke ut til å være tilfellet, blant annet fordi rakkelfugl kan være overrepresentert i enkelte områder, kan opptre sporadisk, og først og fremst blir registrert i Sør Norge.

Det vil likevel være interessant å vite mer om hvordan «spillegalskap» påvirker røyas valg av make, og hvordan en slik egenskap spres i populasjonen.

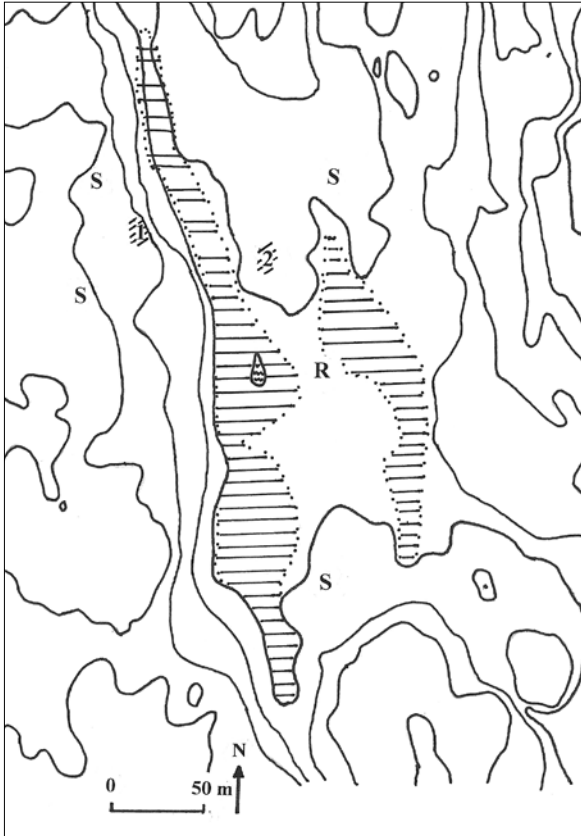
De tre første forholdene tar for seg ulike prosesser der de underliggende årsakssammenhengene varierer mye, men alle resulterer i at det blir mange tomme leiker og stor avstand mellom et fåtall aktive leiker.

Hybridisering mellom storfugl og orrfugl er først og fremst blitt knyttet til områder hvor storfuglpopulasjonen er i tilbakegang, og til områder hvor det er blitt etablert en svært skeiv kjønnsfordeling. Det er ytre forhold, mangel på passende habitat og redusert mattilgang gjennom året, som sørger for at en storfuglpopulasjon kan bli redusert eller slått helt ut. Det er først og fremst to årsaker til dette; virkninger av moderne skogbruk, og forurensning, særlig sur nedbør. Habitatet forringes eller ødelegges ved hogst. Sur nedbør reduserer produksjonen av biomasse i et økosystem, og kan føre til omfattende skogsdød. Resultatet blir fragmentering av habitatet og dette medfører at mattilgangen gjennom året blir redusert, færre fugler kan overleve i området, populasjonene avtar. Når mattilgangen reduseres er kyllinger spesielt sårbare. Begrenset mattilgang vil raskt få konsekvenser for overlevelsen til hanekyllinger hos storfuglen. Disse kyllingene har høyere metabolske behov enn hønekylinger. Overlevelsen til hanekyllinger reduseres og som en konsekvens av dette vil svært få tiurer, om noen, nå flygedyktig alder. Vi får utviklet en skeiv kjønnsfordeling i populasjonen, og tilgangen på hanner vil bli sterkt redusert i deler av utbredelsesområdet. Et slikt fenomen er ukjent hos orrfugl. Hos denne litt mindre hønsefuglen blir det ikke etablert en skeiv kjønnsfordeling. Forholdet mellom hanner og hunner vil holde seg rimelig konstant, selv under ugunstige ytre forhold og i



Rakkellhanen er blåsvart på sidene der tiuren er brun, på vingene har håndsvingfjærene hvite fjærpenner, som hos orrfugl. Haleviften er framoverbøyd som hos orrfugl og bak på ryggen er det en liten «pukkel» som hos orrfugl. Lydbildet er noe ganske for seg selv. En rapping, som på et vis kan ha elementer fra en tiur. Foto: Geir Olav Toft

*The Rakkelhahn has a strange sound, with a faint resemblance to that of the the male Capercaillie.*



Spillkomplekset eller spillområdet dekker et areal på ca 200 x 300 m når vi tar med solitære spillplasser rundt de to sentrale spillplassene. Spillplass 1 ligger på kanten av en bratt brink, spillplass 2 ligger på et svakt skrånende svaberg. Innbyrdes avstand mellom disse er ca. 80 m.

S – solitær spillplass for tiur

R – solitær spillplass for rakkelhane

1 og 2 – sentrale spillplasser der røyer samles og parring foregår.

*Display complex, about 200 x 300 m*

*S – solitarily playing Capercaillie male*

*R – solitarily playing Racklehahn*

*1 and 2 – central lekking sites where females appear and copulate*

habitater med dårlig mattilgang. Kjønnfordelingen i en stor og en liten populasjon er forholdsvis jevn. Dermed blir det flere hanner som er tilgjengelige pr. hunn enn det som er tilfellet hos storfugl. Orrhøna finner en orrhane, røya finner ingen tiur. Det ser ut for at dette er den viktigste årsaken til at en orrhøne ikke vil hybridisere med en tiur. Denne markerte forskjellen mellom de to nærstående artene har sitt utspring i ulike vekst- og livsløpsstrategier.

Når både hogst og sur nedbør samvirker over store områder, skapes det en kraftig negativ synergieffekt. Under slike forhold kan skogsfuglpopulasjonene kollapse og bli utryddet. I et slikt område ble tiuren slått ut aller først, deretter forsvant røya, så rakkelhannen, så ble orrhannen borte, og helt til slutt forsvant orrhøna. Det gikk 3–5 år mellom hver av disse hendelsene (Porkert 2000). Den store tiuren viser seg å være mest sårbar og blir den første av disse hønssefuglene som slås ut når habitatet forringes og mattilgangen reduseres. Antall tiur i habitatet vil falle dramatisk.

I populasjoner som rammes av kollaps vil antall hybridiseringer øke merkbart, forekomsten av rakkelfugl stiger markert like før storfuglen forsvinner fra et område (Porkert 2000). Under slike forhold har tiurpopulasjonen vært sterkt redusert i lang tid. Det kan derfor se ut for at det tallmessige misforholdet mellom kjønnene må bli svært stort før dette vil utløse hybridisering.

Lundevann og spillplassen ved Kjellesvik ligger i grenselandet mellom Sørvestlandet og Sørlandet.

*Study site on the border between the southern and southwestern parts of the country.*



I et langstrakt og smalt område vest for Lundevann går vestgrensen for barskogbeltet på Sørlandet. Klimatisk representerer dette også et grenseområde, flere insektarter har sin vestgrense omtrent her. Området burde vernes på grunn av sine spesielle kvaliteter, mange steder har skogen fremdeles et urskogspreg.

*Border area for coniferous forests along Lundevann.*

Hønsefuglene er i utgangspunktet svært stasjonære fugler, og denne egenskapen legger sterke begrensninger for hvor langt en røy kan bevege seg ut fra kjerneområdet i eget revir. Også når den søker etter en make. Et avtagende antall tiur vil resultere i en økende avstand mellom aktive leiker og flere og flere spillplasser står tomme. Under slike forhold kan hunnen få problemer med å nå fram til en aktiv tiurleik, og finne en make av sin egen art. Hybridiseringer mellom storfugl og orrfugl har ofte sammenheng med slike forhold. Det er rimelig å anta at en røy først vil gjennomføre reviret på jakt etter en make av egen art, før den vil oppsøke en orreleik. I et slikt regime vil parringer som medfører hybridisering først kunne skje et godt stykke ut i parringstiden. Om situasjonen er slik, vil det resultere i at hybridkull blir lagt seint i eggleggingsesongen. Hybridkull vil dermed kunne få redusert overlevelse, tilsvarende det vi finner hos tidlig omlagte kull.

Det er flere andre forhold som også kan samvirke til at hybridiseringsfrekvensen til røy og orrhøne blir forskjellig.

Når få eller ingen hanekyllinger vokser til, vil hønedyllingene til storfuglen få mangelfull eller manglende pregning på hannen til egen art. Der det også er etablert en skeiv kjønnsfordeling i storfuglpopulasjonen vil et samvirke mellom disse to faktorene kunne senke terskelen for hybridisering.

Orrfuglen viser flokkatferd utenom hekketiden og fugler fra flere leiker vil holde sammen i vinterfloker som streifer noe omkring. Storfuglen er knyttet til reviret året rundt. Denne forskjellen gjør orrfuglen noe mer mobil enn sin større slektning, og sørger for at orrhønas preging på motsatt kjønn blir robust og godt utviklet.

Oppdagelsesaspektet trekker også i orrfuglens favør, orreleiken høres langt bedre enn en tiurleik. Den åpne og frie lokaliseringen av de fleste orreleiker og det voldsomme lydbildet som skapes der, sørger for at en orreleik kan registreres og lokaliseres på flere kilometers avstand. Tiurens spill er svært annerledes og kan bare registreres på kort avstand. Men enkelte av komponentene i tiurens lydbylde inneholder infralyd, og denne vil kunne registreres på stor avstand (Moss & Lockie 1979). Selv om vi kan oppleve at forholdet i lydoppdagelse er minst 1/10 i favør av orrfugl, vil en røy kunne ha en svært annerledes opplevelse av lydbildet og hun kan være i stand til å oppfatte tiurleiken på stor avstand.

Parringsatferden til de to artene kan også ha betydning. Det er enklere for en orrhane å parre seg med en røy enn for en tiur å parre seg med en orrhøne på grunn av hunnens paringsatferd. Kryssingsforsøk som er utført med fugler i fangenskap, har dessuten vist at tiuren vanskelig kan parre seg med en orrhøne, den får problemer på grunn av størrelsesforskjeller. Orrhøna blir sjelden befruktet (Porkert et al. 1996).

Endelig vil habitatforskjeller gjøre det mer sannsynlig at en røy skal finne fram til en orreleik enn at en orrhøne skal finne fram til en tiurleik. Det skal mer til for at en art som hører hjemme i skogsbrun og åpne landskap skal søke inn i tykk skog, enn at en skogsfugl skal bevege seg ut i en randsone mot åpent landskap.

Stort jakttrykk, og ikke minst selektiv jakt på tiur, har vist seg å ha samme virkning som en kollaps i populasjonen. Forekomsten av rakkelfugl stiger når tiuren skytes ut. Orrfugl er knapt blitt utsatt for tilsvarende selektiv jakt, men en populasjon av denne hønsefuglen vil også kollapse om den utsettes for et stort jakttrykk.

### *Hvordan kan det ha skjedd en hybridisering i dette området?*

Storfuglpopulasjonen vest for Lundevann er liten på grunn av at habitatet er begrenset. Habitatet er langstrakt og smalt, på langs av området er det jevn individtetthet, på tvers av området er det avtagende individtetthet og arten går ut når habitatet forsvinner mot vest.

Storfuglen lever sympatriske med orrfugl i området, og de to artene har delvis overlappende habitater. Tiurleiken er plassert i et område der skogen brytes opp og snart går over i hei. Fra leiken kan vi høre orrfugl i spill mot flere retninger. Leiken må regnes som middels stor når det er 4–5 tiurer som spiller i området, og kjerneområdet av leiken dekker et areal på vel 50 dekar (Rolstad & Andersen 2003). Opptil fem spillende hanner og opptil tolv røyer er registrert samtidig, det gir et misforhold på minst 2,4 : 1 i forholdet mellom hunner og hanner.

Avstander mellom aktive tiurleiker i området er ikke nøyaktig kjent. I følge lokalbefolkningen finnes det et leikområde knapt 4 km nord for denne leiken. Dette gir oss en pekepinn om at det er normal tetthet mellom leiker i området, for en leik har gjerne et omland med en radius på 1–2 km (Wegge et al. 2003). Selv om storfuglpopulasjonen er begrenset, tyder disse forholdene på at det finnes en rimelig levedyktig storfuglpopulasjon i området, det ser også ut for å være en rimelig nærhet mellom aktive leiker. Det er ikke snakk om noen påfallende skeiv kjønnsfordeling, og det ser ikke ut for at arten er i tilbakegang.

I Skottland har storfuglpopulasjonen vist tilbakegang de siste tiår, dette er blitt relatert til klimaforandringer og menneskelige aktiviteter (Moss et al. 2001). Så langt kan det se ut for at



forholdene er noe annerledes på vår side av Nordsjøen, men i en randpopulasjon vil slike påvirkninger kunne få store konsekvenser.

Sur nedbør har satt sine spor i Sør Norge, men belastningen fra slik forurensing har avtatt merkbart det siste tiåret.

Det er hogd ut en hel del gammelskog i området, dette er et kritisk viktig habitat for storfulgen. Når terrenget ofte er ulendt og vanskelig framkommelig, er det fremdeles brukbart store arealer med urørt skog. Slike områder kan ha et urskogspreget, men vekstforholdene varierer mye og trærne har ikke alltid like stor størrelse. Denne skogen vil få stå fram til nye skogsbilveier sørger for at flere områder i dette unike økosystemet kan bli rasert.

Når det opptrer en rakkellhane i dette området, er det vanskelig å forbinde dette med at en røy ikke har funnet fram til en tiurleik. Selv om populasjonen er liten, er det jevn individtetthet i området, og det er en høy andel av hanner i forhold til hunner. Under slike stabile forhold må forklaringer muligens søkes i mer uvanlige årsaksforhold.

«Spillegalskap» kunne være et forklaringsalternativ når minst to «spillegale» hanner er blitt registrert i kommunen i løpet av de siste seks år. Normalt vil en hann høre hjemme i et annet område når den registreres 4 km eller 8 km fra en leik. Disse observasjonene har likevel sannsynliggjort at en røy i en slik tilstand vil kunne opptre i omlandet til leiken ved Kjellesvik. Men når det ser ut for at bastarder opptrer rimelig uavhengig av en forekomst av «spillegale» individer, virker det lite sannsynlig å kople sammen disse fenomenene.

De spesielle forholdene som gjelder i en randpopulasjon, kan muligens bringe oss nærmere en forklaring. Når vi beveger oss ut fra et kjerneområde og inn i et marginalområde, vil vi samtidig bevege oss langs en gradient fra stor individtetthet til avtagende individtetthet. Denne gradienten vil ikke være noe kontinuum, men avhenger av den lokale ressurstilgangen i habitatmosaikken. Det er mulig at en røy kan ha funnet fram til fram til et gunstig habitat i et slikt grenseland i den perioden hun var i bevegelse bort fra fødestedet. Om hun slår seg til i et slikt isolert revir, kan det på et senere tidspunkt bli vanskelig for henne å finne fram til en make av egen art. Når det dessuten fins en god orrfuglbestand i tilgrensende habitater, vil dette samlet utgjøre et regime som kan sannsynliggjøre en hybridisering.

Det er helt spesielle forutsetninger som må tilfredsstilles for at de isolasjonsmekanismene som er etablert mellom disse to artene skal settes ut av spill. De spesielle forholdene som råder i et randområde kan ha medvirket til dette, men flere andre faktorer er fullt mulige og likeverdige alternativer. Hva som egentlig har utløst en hybridisering mellom en røy og en orrhane på denne lokaliteten er ikke kjent. Vi blir til slutt stående der i undring.

Det er trist å tenke på at en eneste jeger vil kunne rive bort hele storfuglpopulasjonen i dette unike området, bare for sin egen fornøynelses skyld. Ett menneske, helt alene. I mangel på undring?

## Takk

En stor takk til Harald Lygren, Harald Nærland og Helge Helland for mange trivelige timer sammen i felt, og for villig framskaffelse av felldata og bildemateriale. Takk til John Skar-tveit for nyttige kommentarer til et tidligere utkast av dette manuskriptet.

## Litteratur:

- Alatalo, R. V., Höglund, J., Lundberg, A. & Sutherland, W. J. 1992: Evolution of black grouse leks – female preferences benefit males in larger leks. *Behav. Ecol.* 3: 53–59.
- Bossert, A. 1996. Schneehuhn- und Birkhuhnbestandsaufnahmen 1994 und 1995 in ausgewählten Gebieten der Schweizer Alpen. *Schweiz. Wildbiol. Informationsblatt* 5: 5–6.
- Flor, A. 1993. Rakkelhane parret seg med roy. *Fauna* 46: 196–197.
- Flor, A., Porkert, J. & Solheim, R. 2005. Hva skjer med storfuglen på Sørlandet? [www.thetroutbum.com/rakkelhane.html](http://www.thetroutbum.com/rakkelhane.html).
- Grant, P. R. & Grant, B. R. 1992. Hybridization of bird species. *Science* 256: 193–197.
- Grant, P. R. & Grant, B. R. 1997. Genetics and the origin of bird species. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 94: 7768–7775.
- Haftorn, S. 1971. Norges fugler. Universitetsforlaget
- Hauber, M. E. & Sherman, P. W. 2001: Self referent phenotype matching: theoretical considerations and empirical evidence. *Trends Neurosc.* 24: 604–614.
- Höglund, J. 2003. Lek-kin in birds – provoking theory and surprising new results. *Ann. Zool. Fennici* 40: 249–253.
- Höglund, J. & Alatalo, R. V. 1995. *Leks*. Princeton University Press.
- Höglund, J. & Stohr, S. 1997. A non-lekking population of Black Grouse *Tetrao tetrix*. *Journal of Avian Biology*. 28: 184–187.
- Höglund, J., Alatalo, R. V., Lundberg, A., Rintamäki, R. T. & Lindell, J. 1999. Microsatellite markers reveal the potential for kin selection on black grouse leks. *Proc. Royal. Soc. Lond. B Zool.* 258: 303–305.
- Johnsgard, P. A. 1983. *The grouse of the world*. Univ. Nebraska Press, Lincoln, USA
- Klaus, S., Andreev, A. V., Bergmann, H. H., Müller, F., Porkert, J. & Wiesner, J. 1989. *Die Auerhühner*. A.Ziemsen Verlag. Wittenberg Lutherstadt.
- Kokko, H. 1997. The lekking game: can female choice explain aggregated male displays? *J. Theor. Biol.* 187: 57–64.
- Kokko, H., Rintamäki, P. T., Alatalo, R. V., Höglund, J., Karvonen, E. & Lundberg, A. 1999. Female choice selects for lifetime lekking performance in black grouse males. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 266: 2109–2115.
- Moss, R. & Lockie, I. 1979. Infrasonic components in the song of the Capercaillie *Tetrao urogallus*. *Ibis* 121: 95–97.
- Moss, R., Oswald, J. & Baines, D. 2001. Climate changes and breeding success decline of capercaillie in Scotland. *J. Anim. Ecol.* 70: 47–61.
- Moss, R., Picozzi, N. & Catt, C. C. 2006. Natal dispersal of capercaillie *Tetrao urogallus* in northeast Scotland. *Wildl. Biol.* 12: 227–232.
- Pakkala, T., Pellikka, J. & Lindén, H. 2003. Capercaillie – a good candidate for an umbrella species in taiga forests. *Wildl. Biol.* 9: 309–316.
- Porkert, J. 2000. Die Geschichte des Aussterben des Birkhuhns (*Tetrao tetrix L.*) im Adlergebirge, Orlické hory, Nordostböhmen, Tschechien. *Cahiers d'Ethologie* 20: 277–286.
- Porkert, J., Lifjeld, J. T. & Tornberg, R. 1996. Backcrossings of Tetrao hybrids, T.tetrix male x T. urogallus female, with their parent species: a description of female offspring based on museum skins. *Aquila Ser. Zool.* 29: 33–41
- Porkert, J., Solheim, R. & Flor, A. 1997: Behaviour of a hybrid male Tetrao tetrix x T. urogallus on black grouse leks. *Wildl. Biol.* 3: 169–176.
- Porkert, J., Solheim, R. & Flor, A. 1998. Behaviour of hybrid male tetrao tetrix male x T. urogallus female on black grouse and capercaillie display grounds. *Acta Soc. Zool. Bohem.* 62: 143–153.
- Porkert, J., Solheim, R. & Flor, A. 1999: Social relations between Capercaillie and hybrid male Tetrao tetrix male x T. urogallus female on one Capercaillie display ground in S. Norway. *The 8<sup>th</sup> International Grouse Symposium, Rovaniemi, Finland*.
- Rintamäki, P. T., Alatalo, R. V., Höglund, J. & Lundberg, S. 1995. Mate sampling behaviour of black grouse females (*Tetrao tetrix*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 37: 209–215.
- Rolstad, E. & Andersen, J. 2003. Skogforvaltning og skogbehandling. *Glimt fra skogforskningen* Nr. 3 – 2003: 1–2. Institutt for skogfag, Norges landbrukskøyskole.
- Schaanning, H. Tho. L. 1922. Bjerkreims-orren. *Norsk Ornithologisk Tidsskrift.* 3: 150–169.
- Schaanning, H. Tho. L. 1923. Orre-typer. *Norsk Ornithologisk Tidsskrift.* 4: 239–269.
- Storch, I. & WPA/Bird Life/SSC Grouse Specialist Group (red). 2000: IUCN, Grouse: Status, survey and conservation action plan 2000–2004.
- Warren, P. K. & Baines, D. 2002. Dispersal, survival and causes of mortality in black grouse *Tetrao tetrix* in northern England. *Wildl. Biol.* 8: 91–97.
- Wegge, P., Kvålsgard, T., Hjeljord, O. & Sivkol, A.V. 2003. Spring spacing behaviour of capercaillie *Tetrao urogallus* males does not limit numbers at leks. *Wildl. Biol.* 9: 283–289.
- Willebrandt, T. 1988. *Demography and ecology of a black grouse (Lyrurus tetrix L) population*. Ph.D. thesis, Uppsala Universitet, Sverige.
- Zeitler, A. 2000. Human disturbance, behaviour and spatial distribution of Black Grouse in skiing areas in the Bavarian Alps. *Cahiers d'Ethologie* 20: 381–402.

## Summary

### Why does the Rackelhahn, the hybrid between the Capercaillie (*Tetrao urogallus*) female and the Black Grouse, (*Tetrao tetrix*) male occur?

A sighting of a Rackelhahn close to a Capercaillie lek in SW Norway has been reported. The hybrid appeared at this site from 2002 to 2004.

The occurrence of this hybrid is discussed. Most sightings of this hybrid coincide with forest deterioration due to modern logging practices and pollution, mostly due to acid rain.

When habitats disappear and food supplies vanish, populations plunge dramatically and a skewed sex ratio appears, with few or no males and many empty leks.

The following situations are discussed: small populations, declining populations, collapsing populations; edge populations; skewed sex ratios; inexperienced females which also suffer from insufficient or lacking imprinting on males; individuals suffering from «lekking madness» during the mating period.

Appearance of a hybrid may result from situations found in edge populations. This is my preferred explanation, but is not known to be the actual reason underlying this hybridization.

Interactions on leks are discussed. Rackel male is dominant to Black Grouse males, but subdominant to Capercaillie males.

On a Black Grouse lek: a) Black Grouse keep their territories; Rackel plays at the margins of the lek. b) Black Grouse lose central territories to Rackel, c) Black Grouse leave the lek

On a Capercaillie lek: a) Rackel plays in the outskirts of lek, b) Rackel plays solitarily close to the lek, c) Rackel plays solitarily at a further distance from the lek.

### Forfatters adresse / Author's address:

Geir Olav Toft,  
NLA Lærerhøyskolen,  
Olav Bjordalsvei 41,  
5111 Breistein.

E-post: [geir.olav.toft@lh.nla.no](mailto:geir.olav.toft@lh.nla.no)

