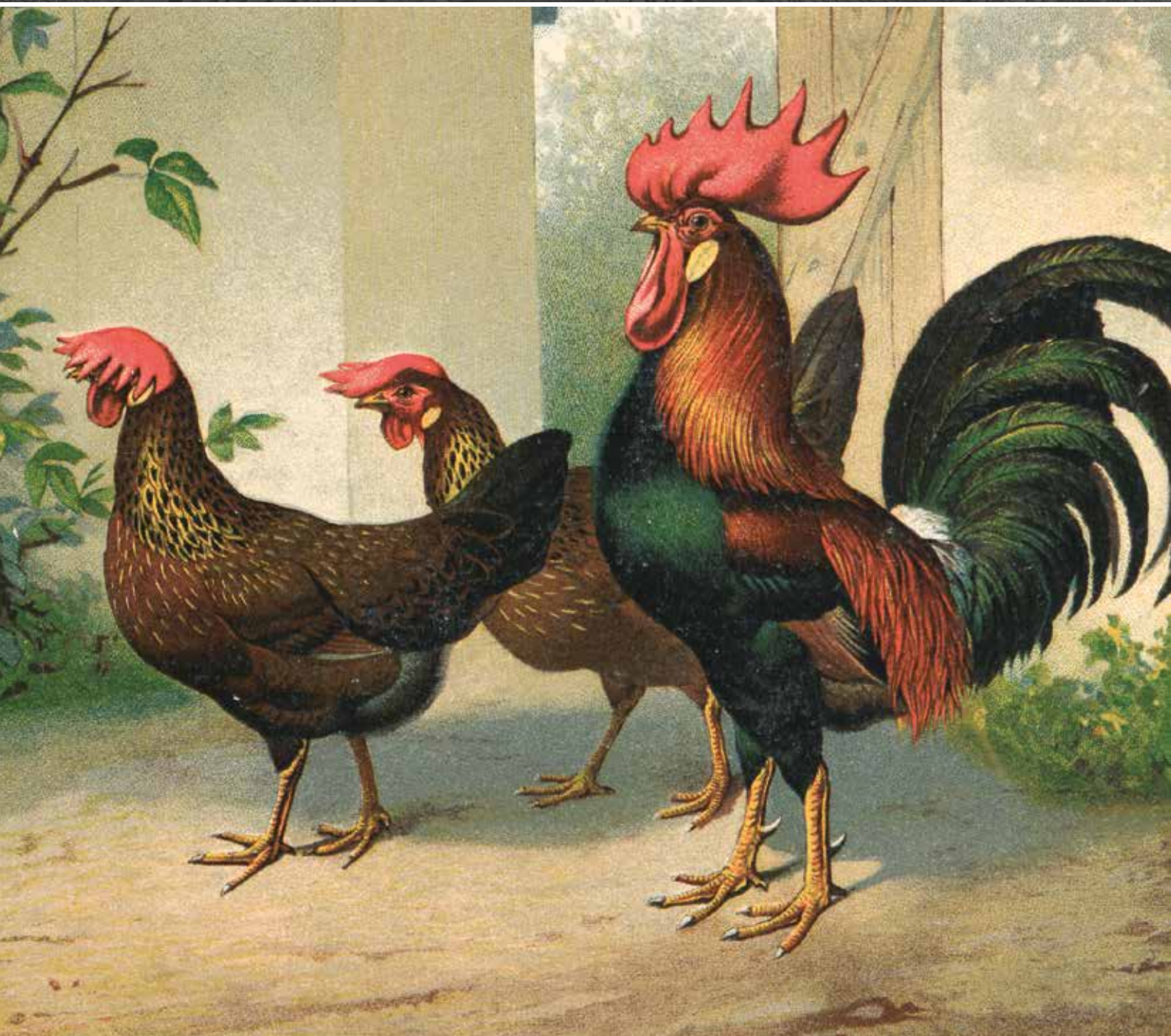


ARGGOS

Bulletin van het Veterinair Historisch Genootschap



Petra van Dam *Een voorbeeld van ecologische geschiedenis* | **Anne-Marie Oudejans**
Van miltvuurbosje naar destructie | **Boyd Berends** *Geschiedenis van het vak veterinaire
milieukunde* | **Wim Dekkers en Bert Theunissen** *Darwins onderzoek van hoenderrassen*
Bert Nederbragt *Runder mastitis in de negentiende eeuw*

NR 51 - serie 6 | **najaar 2014** | ISSN 0923-3970



Darwins 'vergeten' onderzoek naar erfelijke variatie in hoenderrassen

Charles Darwins theorie dat het wilde rode kamhoen (*Gallus gallus*) de gemeenschappelijke voorouder is van alle gedomesticeerde kippenrassen, is in de hedendaagse literatuur welbekend. Maar Darwins inventarisatie van variaties tussen en binnen gedomesticeerde hoenderrassen wordt door moderne pluimveegenetici nooit genoemd. Zij herontdekten verscheidene van Darwins variaties en beschreven ze als nieuwe wetenschappelijke bevindingen, zonder de naam van de eerste beschrijver te noemen. Bovendien beschreef Darwin een aantal kleine variaties in de structuur van het skelet die nog nooit nader bestudeerd zijn. Het 'vergeten' gedeelte van Darwins pluimveeonderzoek is het onderwerp van deze studie. Als 'bijvangst' ontdekten we in Darwins aantekeningen dat hij op de hoogte was van het bestaan van kruisgewijze erfelijkheid.

Waarom onderzocht Darwin variatie in gedomesticeerde dieren en veredelde planten?

De kunstmatige selectie die de fokkers en veredelaars van gedomesticeerde planten en dieren toepassen, was voor Darwin een belangrijke analogie ter illustratie van het mechanisme van variatie en selectie in de natuur. Wat mensen op kleine schaal doen, dat doet de natuur in het groot, zo was zijn redenering. Alle planten en dieren, wild of gedomesticeerd, variëren: organismen brengen nakomelingen voort die niet identiek zijn, maar zich in hun eigenschappen enigermate van elkaar onderscheiden. Een deel van deze variaties is erfelijk. Fokkers en plantenveredelaars signaleren deze variaties en

Abstract

A forgotten part of Darwin's poultry research

Darwin's theory that the red jungle fowl (*Gallus gallus*) is the sole ancestor of domestic chickens is acknowledged in contemporary literature on poultry genetics. However, Darwin's inventory of variations between and within domestic fowl breeds is not mentioned in modern works on poultry genetics. Later authors rediscovered several of Darwin's variations and described them as new scientific findings. Moreover, Darwin described a number of variations consisting of minor abnormalities in the structure of the skeleton which have never been studied. This 'forgotten' part of Darwin's poultry research, to which he devoted about as much time as to his better known research on pigeons, is the subject of this study. As a bonus we discovered in Darwin's annotations that he was aware of the existence of criss-cross inheritance.

kiezen die dieren en planten uit, die nuttige of opvallende variaties bezitten, bijvoorbeeld met betrekking tot grootte, kleur, productie of vruchtbaarheid. Daardoor zijn deze variaties (mits ze erfelijk zijn) in volgende generaties sterker vertegenwoordigd. Dit proces noemde Darwin in zijn *Origin of Species* (1859) kunstmatige selectie, en zijns inziens was dit het belangrijkste mechanisme ter verklaring van het ontstaan van de talloze rassen van gedomesticeerde dieren en planten.

In de natuur zien we een analoog proces, zei Darwin. In plaats van kunstmatige selectie vindt hier natuurlijke selectie plaats. In de strijd om het bestaan worden die organismen geselecteerd die het beste aan die strijd zijn aangepast. En de best aangepasten, dat zijn de organismen die erfelijke variaties bezitten die ze een voorsprong geven in de concurrentie met hun soortgenoten. Het gaat om 'survival of the fittest', of preciezer, om het doorgeven van voordelige variaties aan het nageslacht. Door de constante verandering die planten en dieren op deze manier ondergaan, zijn in de loop van de tijd de soorten ontstaan.¹

Darwin publiceerde zijn hoofdwerk onder tijdsdruk: zijn collega Alfred Russel Wallace had soortgelijke evolutionaire ideeën en Darwin wilde zijn theorie daarom zo snel mogelijk bekendmaken. De *Origin of Species* is zodoende een beknopte versie van het veel omvangrijkere werk dat Darwin eigenlijk had willen schrijven. Over kunstmatige selectie had hij veel meer materiaal verzameld dan hij in de *Origin* kwijt

^a W. Dekkers, voormalig pluimveedeskundige bij fokbedrijven Cobb en Euribrid, Jan van Eyckstraat 20, 5831 BN Boxmeer; wim.dekkers@kpnmail.nl. Prof.dr. L.T.G. Theunissen, Descartes Centre for the History and Philosophy of the Sciences and the Humanities, Universiteit Utrecht.

kon. In de jaren 1860 besloot hij dit materiaal, aangevuld met vele nieuwe gegevens, alsnog te publiceren, en dit resulteerde in *The Variation of Animals and Plants under Domestication* (1868).

Het boek bevat een uitvoerig overzicht van de variaties die worden aangetroffen bij onder andere honden, katten, paarden, ezels, varkens, runderen, schapen, geiten, konijnen, duiven, kippen, eenden, ganzen, kalkoenen, parelhoenders en veredelde planten. Tenslotte publiceerde Darwin in dit werk ook zijn gedachten over erfelijkheid, waaronder zijn pangensis-hypothese (Het werk van Mendel was Darwin onbekend).

Behalve als een staalkaart van het variëren van gedomesticeerde organismen, moest *The Variation* ook Darwins stelling onderbouwen dat kunstmatige selectie een goede analogie is voor natuurlijke selectie in de natuur. Eén van de strategieën die Darwin daarbij toepaste, was aantonen dat sommige van de moderne huisdieren afstammen van niet meer dan één wilde voorouderlijke soort. Die ene voorouder moest dan door kunstmatige selectie omgevormd zijn tot de grote verscheidenheid aan rassen die we vandaag de dag van de betreffende soort kennen, wat een overtuigende illustratie opleverde hoeveel er met kunstmatige selectie wel te bereiken was. En als kunstmatige selectie al zo machtig was, wat kon natuurlijke selectie, die over veel langere perioden werkte, dan wel niet tot stand brengen?

In hoofdstuk VII van *The Variation* werden de kippenrassen besproken. Hieruit, en uit zijn aantekeningen en correspondentie blijkt dat Darwin ongeveer evenveel tijd besteedde aan het bestuderen van variatie in kippenrassen als aan variatie in duiven, zijn klassieke voorbeeld van de werking van kunstmatige selectie.

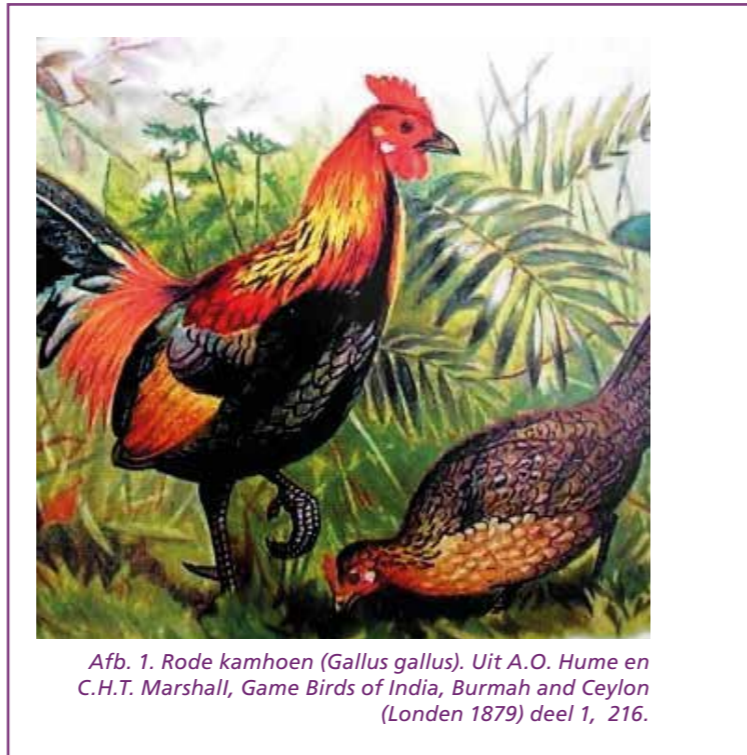
Darwins kippenonderzoek

Darwin behandelde vier soorten van wilde kamhoenders:

- rode kamhoen (*Gallus gallus*)
- Sonnerathoentje (*Gallus sonneratii*)
- Lafayettehoentje (*Gallus lafayettii*)
- groene Javahoentje (*Gallus varius*).

Vervolgens beargumenteerde hij zijn stelling dat het Aziatische rode kamhoen of bankivahoentje (Darwin gebruikte de oude naam *Gallus bankiva*) de gemeenschappelijke voorouder is van alle gedomesticeerde kippenrassen. Onder andere deed hij dit door een aantal moderne rassen met elkaar te kruisen. Het feit dat dit kruisen altijd lukte en vruchtbare nakomelingen opleverde, bewees nog eens dat alle rassen tot dezelfde soort behoorden. Een bewijs voor de gemeenschappelijke afstamming van alle kippenrassen van het rode kamhoen zag Darwin in het feit dat er bij gekruiste dieren vaak kenmerken tevoorschijn kwamen die de beide ouders niet hadden, maar die wél voorkwamen bij het rode kamhoen. Dit waren de zogenaamde terugslagen, atavismen of 'reversions', zoals Darwin ze noemde.

Darwin werd bij deze kruisingsexperimenten geholpen door



Afb. 1. Rode kamhoen (*Gallus gallus*). Uit A.O. Hume en C.H.T. Marshall, *Game Birds of India, Burmah and Ceylon* (Londen 1879) deel 1, 216.

William Bernhardt Tegetmeier (1816-1912), een autoriteit op het gebied van de duiven- en pluimveefokkerij en de bijenteelt, en keurmeester bij pluimveetoonstellingen. Hij importeerde in 1869 als eerste enkele kippen van het ras Witte Leghorn in Groot-Brittannië. Het betrof een haan en twee hennen, die de eerste prijs gewonnen hadden op een pluimveetoonstelling in New York in 1868.² Tegetmeier was een essentiële schakel tussen Darwin en de wereld van duiven- en pluimveefokkers.

Via Tegetmeier kreeg Darwin exemplaren van zes zeer verschillende gedomesticeerde kippenrassen. In geen van deze rassen kwam de kleurslag voor die kenmerkend is voor het rode kamhoen. Tegetmeier verzekerde Darwin dat deze kippen ook in de generaties daarvoor deze veerleur niet hadden vertoond. Maar toen Darwin de rassen onderling kruiste, trof hij onder de nakomelingen nu en dan kippen aan met bruinachtige, goudkleurige, oranje of roodachtige veren: de veerleuren van het rode kamhoen. Hier manifesteerde zich volgens Darwin een 'reversion' naar de gemeenschappelijke voorouderlijke soort, het rode kamhoen.

Omdat het rode kamhoen als enige voorouder van de huidige rassen een belangrijk element vormde in Darwins bewijsvoering voor zijn evolutietheorie, reageerde hij fel als die voorouderlijke status ter discussie werd gesteld. Paul Broca, Frans chirurg, fysioloog en antropoloog schreef in 1859 in het *Journal de Physiologie* dat kippen van staartloze gedomesticeerde pluimveerassen fysiologisch gezien niet het rode kamhoen als voorouder kunnen hebben, maar moeten afstammen van een andere wilde hoendersoort die geen staart heeft.³ Eerder had Coenraad Jacob Temminck, de oprichter van het Rijksmuseum van Natuurlijke Historie (nu Naturalis Biodiversity

Center) in Leiden, beweerd dat de gedomesticeerde hoenders afstamden van zeven voorouderlijke soorten die deels nog in het wild leefden en deels waren uitgestorven. Een van die voorouderlijke soorten was het staartloze hoentje, aldus Temminck. Staartloze wilde kamhoenders werden nog aangetroffen in Ceylon (Sri Lanka), meende hij. Temminck gaf deze soort de wetenschappelijke naam *Gallus ecaudatus* (ecaudatus betekent staartloos).⁴

Charles Darwin leverde in *The Variation* scherpe kritiek op deze beweringen, overigens zonder Temminck te noemen.⁵ Hij schreef dat Broca waarschijnlijk was misleid door de suggestie dat staartloze hoenders nog in het wild voor zouden komen op Ceylon. Maar dit idee, vervolgde hij, werd gelogenstraft door twee kenners, te weten Edgar Leopold Layard, koloniaal ambtenaar en ornitholoog, en de Nederlands-Duitse arts, botanicus en zoöloog Edward Frederik Kelaart, die hem vanuit Ceylon hadden laten weten dat een dergelijke staartloze vorm daar niet voorkwam. De reden voor Darwins kritische reactie was uiteraard dat, indien er op Ceylon een wilde kamhoendersoort zonder staart voorkwam, dit de voorouder zou kunnen zijn van een gedomesticeerd staartloos kippenras. Dit zou dan in tegenspraak zijn met de stelling dat alle gedomesticeerde kippenrassen het rode kamhoen als gemeenschappelijke voorouder hebben.

De vraag is nu natuurlijk nog wel waar Temminck zich op baseerde toen hij beweerde dat er staartloze hoenders op Ceylon voorkwamen. In de collectie van Naturalis Biodiversity Center in Leiden zijn twee opgezette, staartloze Lafayettehoenders (*Gallus lafayettii*), beide hanen, aanwezig. Waarschijnlijk zijn deze kippen als spontane mutatie in het wild ontstaan, want zij vertonen geen enkel kenmerk dat erop wijst dat ze nakomelingen zijn van een kruising met gedomesticeerde, staartloze kippen. Deze exemplaren zijn beide afkomstig uit de oorspronkelijke privécollectie van Temminck. Ze zijn verzameld vóór 1820, het jaar dat hij directeur van het Rijksmuseum van Natuurlijke Historie in Leiden werd. Temmincks beschrijving van *Gallus ecaudatus* is gebaseerd op deze dieren.⁶

Staatloosheid heeft een negatieve invloed op de vruchtbaarheid. Staartveren fungeren als stabilisator bij de paring. Het ontbreken van deze veren heeft tot gevolg dat er meer onvolledige paringen plaats vinden. Door het verliezen van het evenwicht glijdt de haan van de hen af voordat de cloacagus met de overdracht van het sperma heeft plaats gevonden. Bovendien hebben staartloze hoenders een dichte dons laag rond de cloaca hetgeen een bijkomende belemmering voor de zaadoverdracht is.⁷

Onze hypothese is, dat door dit nadeel staartloze hoenders in het wild minder nakomelingen krijgen dan normale dieren. Ze sterven op den duur uit. Natuurlijke selectie vindt plaats. Klaarblijkelijk kwam vóór 1820 de variatie staartloosheid bij het Lafayettehoentje in het wild voor in Ceylon, daar Temminck twee exemplaren met deze variatie opnam in zijn verzameling. Tussen 1846-1854 waren deze hoenders waarschijnlijk reeds uitgestorven, omdat Layard en Kelaart aan Darwin meedeelden dat zij gedurende deze periode staartloze hoenders niet

konden vinden in het oerwoud. Zij concludeerden onterecht dat er nooit staartloze Lafayettehoenders in Ceylon geleefd hadden en dat Temminck ongelijk had.

Darwins 'vergeten' werk aan variaties bij kippenrassen

Wat is er in later jaren over Darwins kippenonderzoek gepubliceerd? Edward Brown vatte het gedeelte van het onderzoek dat de afstammingskwestie behandelde samen in zijn *Races of Domestic Poultry*, dat in 1906 verscheen. Frederick Bruce Hutt, een Amerikaanse pluimveegeneticus, maakte in 1949 een uittreksel van Browns tekst en nam dit op in zijn standaardwerk *Genetics of the Fowl*.⁸ Hutt's boek diende decennialang als standaardwerk voor pluimveegenetici, zodat Darwins onderzoek algemeen bekend werd bij deze groep wetenschappers.

Veel van wat Darwin in *The Variation of Plants and Animals* beschreef, is echter door latere generaties vergeten. Dit betreft met name het onderzoek naar variaties in gedomesticeerde kippenrassen. Ook voor F.B. Hutt bleven deze gegevens onbekend. Hutt verrichtte monnikenwerk door alle variaties in de kip die van 1901 tot 1948 ontdekt waren, in zijn standaardwerk *Genetics of the Fowl* te publiceren. Met Darwins *The Variation* bleef hij echter onbekend, want hij bestudeerde geen pluimveeliteratuur van vóór 1900, en in de ná 1900 verschenen literatuur trof hij geen vermelding van Darwins variatiestudie aan.

Hutt was zijn literatuuronderzoek bewust in 1900 begonnen, omdat dit het jaar was waarin William Bateson verslag uitbracht over zijn kruisingsexperimenten met kippenrassen met verschillende kamvormen.⁹ Hiermee leverde hij een bewijs dat de wetten van Mendel voor dieren evengoed gelden als voor erwten. Het gevolg van Hutt's onbekendheid met *The Variation* van Darwin is, dat de eerste rapportage van sommige variaties in Hutt's standaardwerk aan een latere onderzoeker wordt toegeschreven.

Daarom willen we allereerst nagaan welke variaties door Darwin zijn beschreven. Elke variatie die Darwin behandelde is gecontroleerd op het voorkomen ervan in twee standaardwerken: *Genetics of the Fowl* van Hutt, en *Poultry Breeding and Genetics* van R.D. Crawford uit 1990.¹⁰ Door deze werkwijze kunnen we vaststellen

- welke van Darwins variaties thans 'bekend' en 'onbekend' zijn;
- bij welke variatie Darwin onterecht dacht, dat het een variatie betrof. Zijn vergissingen ontstonden doordat zijn informant incorrecte of onvolledige informatie had verstrekt;
- bij welke variatie Darwin twijfelde. Traditie bij gedomesticeerde kippen op door inkruising met wilde kamhoenders of ontstond variatie in wilde en gedomesticeerde kippen onafhankelijk van elkaar?
- bij welke variatie de eerste beschrijver een andere was dan tot nu toe werd aangenomen.

De onbekende variaties betreffen variaties met vrij kleine

afwijkingen in de structuur van het skelet of hebben betrekking op de toonhoogten van het kraaien van de hanen.

Overzicht van Darwins kippenvariëaties

Tussen haakjes is het totaal aantal door Darwin beschreven variëaties vermeld.

Achter de afkortingen is het aantal weergegeven.

Afkortingen:

- O tot nu toe onbekende variëaties
 - F foutieve toeschrijving van een variëatie
 - T twijfelachtige variëatie
 - R variëatie waarvan huidige eerste rapporteur een andere is.
1. SKELET (40) – O 31 – R 6
 - 1.1 Schedel, wervelkolom, borstkas (30) – O 23 – R 6
 - 1.2 Extremiteten (10) – O 8
 2. HUIDSTRUCTUUR (16)
 - 2.1 Kam (9)
 - 2.2 Spoor (4)
 - 2.3 Vetklier (1)
 - 2.4 Andere variëaties huidstructuur
 - 2.4.1 Vergrote oorlellen (1)
 - 2.4.2 Vlies tussen tenen (1)
 3. BEVEDERING (18) – F 1
 - 3.1 Verdeling (2)
 - 3.2 Lengte (7)
 - 3.3 Structuur (8) – F 1
 - 3.4 Groeisnelheid (1)
 4. KLEUR BEVEDERING (20) – T 1
 - 4.1 Pigment patroon in individuele veren (6) – T 1
 - 4.2 Dons (14)
 5. PIGMENTATIE HUID, POTEN EN OORLELLEN (6) – F 1
 - 5.1 Huid (3) – F 1
 - 5.2 Poten (2)
 - 5.3 Oorlellen (1)
 6. EIEREN (8)
 - 6.1 Aantal (1)
 - 6.2 Grootte (2)
 - 6.3 Schaal (5)
 7. GEDRAG (10) – O 4
 - 7.1 Karakter (2)
 - 7.2 Duur en toonhoogte kraaien hanen (8) – O 4.

Totaal aantal door Darwin beschreven variëaties:	118
Aantal onbekende variëaties (O):	35
Aantal onterechte toeschrijvingen (F):	2
Aantal twijfelachtige variëaties (T):	1
Aantal variëaties waarvan blijkt, dat de naam van de huidige eerste beschrijver incorrect is (R):	6

Omdat Darwin het rode kamhoen als de gemeenschappelijke voorou-

der van alle gedomesticeerde kippenrassen zag, nam hij dit hoen als standaard en vergeleek hij elk kenmerk dat hij in een gedomesticeerde kip ontdekte met het overeenkomstige kenmerk van het rode kamhoen. Bijvoorbeeld, Darwin telde het aantal paar ribben van een gedomesticeerde kip en vergeleek dit met het aantal in het rode kamhoen. Indien de eigenschap bij de gedomesticeerde kip afweek, noemde hij dit kenmerk een variëatie. Dezelfde methode paste hij overigens toe op alle dieren en planten die hij in *The Variation* beschreef en waarvan hij vermoedde, dat ze een gemeenschappelijke voorouder hadden.

Een aantal van de door Darwin ontdekte variëaties zullen we hier bespreken.

Zijdevederigheid

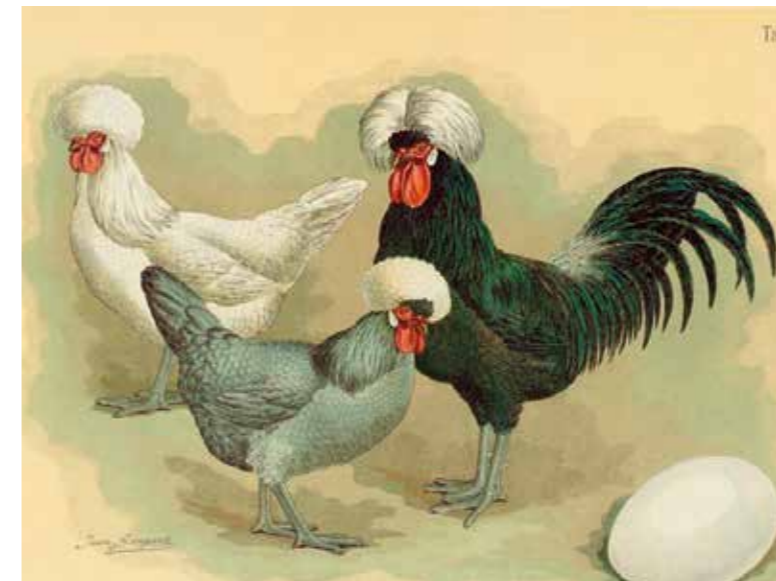
Een veer bestaat uit een schacht met aan weerszijden daarvan de zogenaamde 'veervanen'. Deze veervanen worden gevormd door baarden (zijtakken) die voorzien zijn van kleine weerhaakjes. Deze haakjes grijpen in elkaar, waardoor de vanen aaneengesloten zijn. Bij zijdevederigheid zijn de weerhaakjes anders gevormd en ze grijpen niet meer in elkaar; hierdoor zijn de veervanen niet glad en gesloten, maar lijken ze op haren.¹¹

Zijdehoenders vertonen deze variëatie. Ze behoren tot een zeer oud, van oorsprong Chinees ras. Marco Polo vertelde over deze vreemde hoenders toen hij in de dertiende eeuw terugkeerde van zijn reizen.¹² De eerste zijdehoenders werden omstreeks 1850 in Engeland geïmporteerd. In 1852 verscheen dit kippenras in Groot-Britannië voor het eerst op een pluimveeten-toonstelling.¹³

In het voorjaar van 1859 kruiste Darwin een Spaanse haan (normale bevedering) met een zijdehoen-hen (zijdevederigheid). De nakomelingen hadden normale veren.¹⁴ Darwin was verwonderd. Om zeker te zijn van zijn waarneming liet hij zijn adviseur Tegetmeier tegen financiële vergoeding de kruising van het Spaanse ras met het zijdehoenderras herhalen. In 1863 kwam Tegetmeier tot hetzelfde resultaat als Darwin.¹⁵

Zwarte pigmentering van bindweefsel

In de onderhuid en in het buik- en beenvlies bevinden zich sterke afzettingen van zwart pigment, zodat ook de botten, spieren en bovenhuid, die zelf volledig vrij van pigment zijn, zwart gekleurd lijken.¹⁶ Evenals zijn tijdgenoten was Darwin gefascineerd door deze variëatie. Zijdehoenders vertonen dit kenmerk. In een pluimveeboek, geschreven door de pastoor Wilhelm Riedel uit Beieren, las Darwin dat er in Duitsland een kippenras met normale veren en zwarte pigmentering van bindweefsel voorkwam.¹⁷ Bovendien vond hij in een boek van de Spaanse natuuronderzoeker Félix Manuel de Azara, dat er in Paraguay een hoenderras bestond dat zwarte pigmentering van bindweefsel vererfde. Het vlees werd gebruikt als medicijn voor



Afb. 2. Hollandse kuifhoenders. Uit J. Bungartz, *Geflügel-Album Abtheilung I Hühner 60 Tafeln* (Lechenich 1885) plaat 39. Afb. 3. Schedels A. Rode kamhoen (*Gallus gallus*) – haan B. Hollands kuifhoen met kuifknobbel – haan. Uit C. Darwin, *The Variation of Animals and Plants under Domestication* (Londen 1868) deel 1, 262.

zieken.¹⁸ Samuel Birch, archeoloog en vertaler van klassieke Chinese teksten, maakte op verzoek van Darwin een overzicht van de gedomesticeerde dieren en planten die beschreven zijn in een Chinese encyclopedie uit 1596. Hierin werden hoenders met zwarte veren, botten en vlees vermeld.¹⁹

Krulvederigheid

De schacht van de veer is niet meer recht maar kronkelt, waardoor de veren krullen.²⁰ Darwin schreef dat kippen met gekrulde veren in India voorkwamen.²¹ Deze informatie ontving Darwin van de zoöloog Edward Blyth, de beheerder van het museum van het Aziatisch Genootschap in Calcutta. Tevens deelde Blyth Darwin mee, dat de beroemde Schotse ontdekkingsreiziger, arts en zendeling Dr. David Livingstone in zijn boek *Missionary Travels and Researches in South Africa* (1857) had vermeld, dat hij gedomesticeerde kippen met gekrulde veren had gezien in een dorp in het binnenland van Angola.²²

Kuifknobbel (wieling van schedeldak)

Kuifhoenderrassen hebben een kromming van het schedeldak. Deze verhoging wordt kuifknobbel genoemd. De uitwas vergroot het oppervlak van het schedeldak en er is dus meer ruimte voor veren. De kuifveren zijn ingeplant op dit uitgroei-sel.²³ Darwin beschreef de anatomie van de kuifknobbel zeer uitvoerig. Hij nam drie tekeningen van schedels met kuifknobbels op in *The Variation*.²⁴ De kuifknobbel was een geliefd onderzoeksobject voor anatomen sinds de publicatie uit 1656 hierover door de Franse arts, chemicus en botanist Petri Borelli. Alle anatomen vóór Darwin schreven hier uitsluitend vanuit een anatomische gezichtshoek over. Darwin bestudeerde eveneens de anatomie, maar hij onderzocht ook de invloed van kunstmatige selectie

op de grootte en de porositeit van de kuifknobbel. Hij stelde vast, dat de kuif van het ras Hollands kuifhoen aanvankelijk waarschijnlijk klein was; maar door voortdurende selectie door kippenfokkers werd deze groter, en rustte dan op een vlezig oppervlak. Tenslotte werd de kuif nog groter, en de schedel zelf werd meer en meer uitpuilend totdat hij zijn buitengewone structuur verkreeg. Hoe groter de kuif werd, des te poreuzer werd het schedeldak van de uitstulping. Bij een grote kuifknobbel had het dak zoveel gaten, dat er een pen doorheen in de hersenen geslagen kon worden zonder enig bot te raken. Door het voortdurend selecteren van de pluimveefokkers op een grotere kuif zijn er een aantal wijzigingen in de schedelstructuur ontstaan, zoals een verandering van de vorm van de opening van de neusgaten en van de breedte van het voorhoofdsbeen.²⁵ Darwin formuleerde de algemeen geldende regel, dat wanneer men op een bepaald uitwendig (exterieur) kenmerk van generatie op generatie selecteert, er onbedoelde wijzigingen in het skelet kunnen optreden. Hij noemde een aantal voorbeelden, waaronder het selecteren op een steeds bredere rozenkam bij het kippenras Hamburg. Door deze voortdurende selectie wordt de vorm van het voorhoofd steeds vlakker.²⁶

Darwins visie op dit onderwerp is tegenwoordig nog steeds actueel, gezien de huidige discussie over de nadelen voor het dierenwelzijn die ontstaan door het doorfokken op bepaalde uiterlijke kenmerken door fokkers van gezelschapsdieren. Een voorbeeld hiervan is het door blijven fokken op een zo kort mogelijke snuit bij kortschedelige honden- en kattenrassen. Hierdoor kunnen ademhalingsproblemen ontstaan.²⁷

Hennenederigheid

De Engelsman Sir John Saunders Sebright, een bekende fok-

ker van pluimvee, runderen, honden en andere dieren, fokte rond 1800 de Sebright kriel. In tegenstelling tot de meeste dwerghoenders, die een kleine variant zijn van hun veel grotere evenbeeld, is de Sebright van oorsprong een krielhoen. Typerend voor dit ras is dat de hanen en de hennen veel op elkaar lijken – een geniale vondst van Sebright. Hij heeft dit gedaan door de hanen 'hennenvederig' te fokken. Dat wil zeggen dat de hanen het secundaire geslachtskenmerk qua bevedering missen: de sierveren ontbreken.²⁸ Sebright hield zijn fokschema geheim.

Darwin vermoedde dat Sebright een driewegkruising uitgevoerd had om de kriel te fokken. Volgens hem kruiste Sebright een gewone kriel met een Hollands kuifhoen. De vrouwelijke nakomelingen werden gepaard met de haan van een kriel die de variatie 'hennenvederigheid' bezat. Daarna vond er volgens Darwin een zorgvuldige selectie in de volgende generaties plaats.²⁹

Het grote publiek kent de Amerikaanse geneticus en Nobelprijswinnaar Thomas Hunt Morgan (1866-1945) alleen van de experimenten met fruitvliegen (*Drosophila melanogaster*). Maar hij hield zich ook met kippenkruisingen bezig, en publiceerde in 1919 en 1920 over de genetische achtergrond van 'hennenvederigheid'.³⁰

Extra ribben

Doordat Darwins variatie-onderzoek aan kippen 'vergeten' werd, is van een aantal variaties de eerste rapportage toegeschreven aan een latere onderzoeker. Een voorbeeld hiervan is het voorkomen van een extra paar ribben. Normaal heeft een kip zeven paar ribben. De zevende rib eindigt niet op het borstbeen, maar is een 'valse rib'. Darwin nam in twee skeletten van het Turkse kippenras Sultan de variatie van een extra achtste paar ribben waar.³¹ Aan het hof van de Turkse Sultan werd dit ras gehouden als puur sierras, dus niet voor ei- of vleesproductie. Het was voor de inwoners van het Ottomaanse Rijk verboden om deze dieren zelf te houden, alleen de Sultan bezat het ras. In het Turks werden ze Serai-Tavuk genoemd, hetgeen 'kippen van de Sultan' betekent.³² Niettemin slaagde men erin om Sultankippen per boot naar Engeland te zenden. In januari 1854 ontving Miss Elizabeth Watts een vijftal dieren. Men probeerde meer dieren te importeren, maar dat mislukte. Miss Watts ging met de dieren verder fokken.³³

Darwin verkreeg van Elizabeth Watts twee skeletten van het Sultanras.³⁴ Deze skeletten bevinden zich nu in het depot van de ornithologische afdeling van het Natural History Museum, dat zich in Tring, Engeland, bevindt. Darwin schonk ze in 1868 aan het British Museum. In 1883 werden ze opgenomen in de skeletcollectie van het pas geopende Natural History Museum.³⁵

In 1955 ontdekten de endocrinologen Earl en Erina Herrick bij toeval de mutatie van het achtste ribbenpaar, toen zij hormoononderzoek bij kippen deden. Dit paar extra ribben is eveneens 'vals' en lijkt enigszins op het zevende paar. Om zeker te zijn van deze ontdekking voerden ze een grootschalig onderzoek uit bij het ras Witte Leghorn en bij nakomelingen

van kruisingen van Witte Leghorn met vleesrassen. In 1956 volgde een publicatie in het wetenschappelijke tijdschrift *Poultry Science*.³⁶ In het artikel werd niet vermeld dat Darwin deze variatie reeds beschreven had.

Kippenonderzoek en erfelijkheid

Darwin ging er bij kruisingen meestal van uit dat de kenmerken van de nakomelingen een gemiddelde waren van de kenmerken der beide ouders. Men sprak indertijd van 'blending inheritance'. Hij was zich echter bewust van het feit dat er talrijke uitzonderingen bestonden op deze voor hem algemene regel. De tweede vorm van erfelijkheid die Darwin kende, was dominantie. In *The Variation*, in het hoofdstuk over zijn 'provisoriale' erfelijkheidstheorie pangenesis meldde hij: 'Hybrids and mongrels are generally intermediate in character between the two parent-forms, yet occasionally they closely resemble one parent in one part and the other parent in another part, or even in their whole structure.'³⁷

In het hoofdstuk over kruisingen somde hij eigenschappen op die dominant vererven bij muizen, duiven, kippen, konijnen, honden, schapen, varkens en bij zes plantensoorten. Afb. 5 Zilverpel + Afb.6 Goudpel
Wij kunnen aantonen dat ook Darwin weet had van een derde vorm van vererving, namelijk kruisgewijze erfelijkheid. Zilverpel-kippen hebben zilver-zwart gestreepte veren en goudpel-kippen zijn goud-zwart gestreept. Wanneer een goudpel-haan gepaard wordt met een zilverpel-hen zijn onder de nakomelingen alle haantjes zilverpel en alle hennetjes goudpel. De zonen vertonen het kenmerk van de moeder en de dochters het kenmerk van de vader. Dit wordt kruisgewijze erfelijkheid genoemd.³⁸



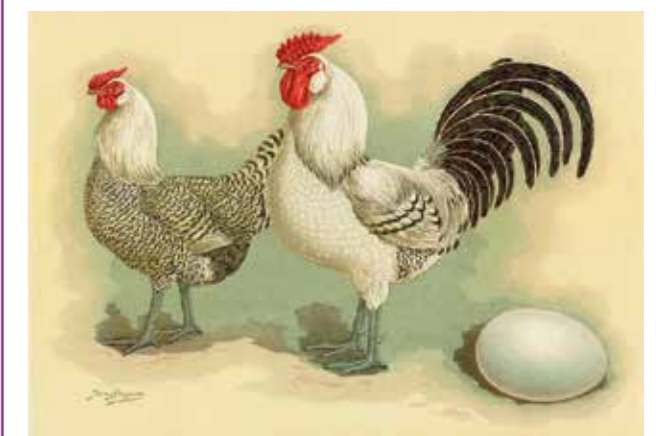
Afb. 4. Sebright kriel (hennenvederigheid). Uit J. Bungartz, *Geflügel-Album Abteilung I Hühner 60 Tafeln* (Lechenich 1885) plaat 53.

In 1972 publiceerde F.M. Lancaster een artikel waarin hij vermeldde dat B.P. Brent deze vorm van vererving compleet beschreven had in de *Poultry Chronicle* van 1855 en dat Tegetmeier deze beschrijving overnam in *The Poultry Book*, dat in 1856 uitkwam.³⁹ Lancaster legde geen verband tussen Brent en Tegetmeier enerzijds en Darwin anderzijds. Ook Bernard Peirce Brent (1822-1867), een pluimvee- en duiven-deskundige, en een verre nazaat van Isaac Newton, was een van Darwins adviseurs op pluimveegebied. Dat Darwin van het verschijnsel kruisgewijze erfelijkheid via zijn adviseurs op de hoogte was, wordt bewezen door zijn persoonlijk exemplaar van *The Poultry Book* van Tegetmeier. Dit boek bevindt zich in de Darwinafdeling van de universiteitsbibliotheek van Cambridge. Naast de tekst op bladzijde 119 waar Tegetmeier de complete beschrijving van de kruisgewijze erfelijkheid van de goudpel-zilverpelkruising vermeldde, plaatste Darwin een potloodstreep. Op een blanco pagina achterin het boek noteerde hij een kort lijstje met belangrijke pagina's, en pagina 119 is hierin opgenomen.

Tegetmeier vermeldde niet dat er bij de omgekeerde (reciproke) kruising geen kruisgewijze erfelijkheid optreedt: alle nakomelingen van de zilverpel-haan x goudpel-hen paring vertonen het kenmerk zilverpel, zowel haantjes als hennetjes. Deze informatie kwam ook niet voor in Brents artikel in de *Poultry Chronicle*. In *The Variation* vermeldde Darwin echter: 'Now, as a general rule, when two species or races are crossed reciprocally, the offspring do not differ.'⁴⁰ Het geslacht van de ouders maakte volgens hem bij het kruisen niets uit. Hierbij baseerde hij zich op de 'wederkerigheidswet' van de Duitse plantkundige Joseph Gottlieb Kölreuter (1733-1806), die pionierswerk op het gebied van plantenkruisingen verrichtte.⁴¹ De enige uitzondering op deze regel was volgens Darwin de vruchtbaarheid van de nakomelingen, die bij reciproke kruisingen verschillend kon zijn.⁴² Darwin is dus niet op de hoogte geweest van het feit dat Kölreuters wederkerigheidswet niet opgaat voor het kenmerk goudpel/zilverpel.

In de twintigste-eeuwse literatuur over genetica wordt vaak vermeld, dat Doncaster en Raynor de eersten waren die over kruisgewijze erfelijkheid publiceerden (1906).⁴³ Zij kruisten twee kleurvariëteiten van een nachtvlindersoort (*Abraxas grossulariata*) en vonden kruisgewijze erfelijkheid in de kleur van de vleugels van de nakomelingen. Bij de omgekeerde kruising trad er geen kruisgewijze erfelijkheid op en hadden mannelijke en vrouwelijke nakomelingen dezelfde vleugelkleur.⁴⁴ Dit veroorzaakte destijds onder genetici een sensatie, omdat de uitkomst niet voldeed aan de wederkerigheidswet, maar vooral omdat het resultaat niet te verklaren leek met de pas herontdekte wetten van Mendel.

Al in 1850 beschreef de Engelse plattelandstominee Edward Saul Dixon het eerste bekende geval van kruisgewijze erfelijkheid in de tweede druk van zijn boek *Ornamental and Domestic Poultry*.⁴⁵ Het betrof een kruising van twee dieren van een Engels vechthoenras. Bij de haan was de huid van de loopbenen zwart gekleurd en bij de hen had deze een gele kleur. Bij



Afb. 5. Zilverpellen. Uit J. Bungartz, *Geflügel-Album Abteilung I Hühner 60 Tafeln* (Lechenich 1885) plaat 30.
Afb. 6. Goudpellen. Uit J. Bungartz, *Geflügel-Album Abteilung I Hühner 60 Tafeln* (Lechenich 1885) plaat 28.

vier opeenvolgende broedsels van dezelfde haan en hen constateerde de kippenfokker dat steeds alle haankuikens gele en alle henkuikens zwarte poten hadden. Er trad dus kruisgewijze erfelijkheid op. Het is zeer wel mogelijk dat Darwin, die alle literatuur op fokkerijgebied op relevante informatie doorzocht, ook van dit geval op de hoogte was. Dixon vermeldde niet of er ook een omgekeerde kruising werd uitgevoerd.⁴⁶ Doncaster en Raynor waren dus niet de eersten die over kruisgewijze erfelijkheid publiceerden, maar ze wezen er wel als eersten op dat kruisgewijze erfelijkheid niet optreedt bij de omgekeerde kruising.

In 1910 ontdekte de Amerikaanse geneticus Thomas Hunt Morgan in kruisingen met fruitvliegen dat een kenmerk dat kruisgewijs vererft op de geslachtschromosomen ligt. Morgan sprak nu over geslachtsgebonden erfelijkheid.⁴⁷ In 1912 toonden de Amerikaanse genetici Alfred Sturtevant, assistent van Morgan, en Charles Davenport met kruisingsproeven aan dat de genen die de veerkleuren zilver en goud bepalen, zich op de geslachtschromosomen bevinden.⁴⁸ Bij de goud-zilverpelkruisingen is er dus sprake van geslachtsgebonden erfelijkheid.

Tegenwoordig is de goud-zilverpelkruising van groot praktisch nut voor de kippenfokkerij. Al direct na het uitkomen kunnen kuikens op grond van hun donskleur in haantjes en hennetjes onderscheiden worden. Wereldwijd wordt deze kruising als basis gebruikt voor de productie van bruine leghennen.⁴⁹ De huidige betekenis van deze kruising heeft Darwin nooit voorzien.

Discussie

Hoe is het te verklaren dat met name de kleine variaties in de skeletstructuur van kippen alleen door Darwin beschreven zijn en niet door latere onderzoekers? Onze suggestie is dat dit te maken heeft met de opkomst van de Mendeliaanse genetica na 1900, die met zich meebracht dat de belangstelling van erfelijkheidsonderzoekers zich op zogenoemde kwalitatieve eigenschappen concentreerde.

Darwin begon zijn studie van kippen-, duiven-, eenden- en konijnenskeletten in 1855. Van 1846 tot 1854 had hij zich intensief beziggehouden met onderzoek naar de classificatie en biologie van eendenmossellen - kreeftachtigen die zich vasthechten aan harde oppervlakken en hun voedsel filteren uit het zeewater.⁵⁰ Door zijn acht jaar durende microscopisch onderzoek aan eendenmossels had Darwin zich tot een uitstekend anatoom ontwikkeld die zeer kleine afwijkingen van het standaardtype kon onderscheiden. Het was deze vaardigheid die hem in staat stelde de talrijke kleine verschillen in kippenskeletten vast te stellen.

Het merendeel van Darwins onbekend gebleven variaties betreft zulke kleine afwijkingen. Hij vond slechts enkele grote skeletvariaties zoals het reeds genoemde extra paar ribben. Deze in het oog springende variaties zijn vanzelfsprekend wel herontdekt en beschreven door latere onderzoekers.

De auteurs van de moderne pluimveehandboeken gingen met hun literatuurstudie niet verder terug dan het jaar 1900, en ze lieten bestudering van *The Variation* dus achterwege. Toch was het allerminst onmogelijk geweest dat ze op de hoogte waren geraakt van Darwins variaties, namelijk via het werk van de geneticus Bateson, die Darwins werk wél nauwgezet had gelezen. William Bateson (1861-1926) was een pionier op het gebied van de erfelijkheidsleer en een belangrijk voorvechter van de Mendeliaanse genetica.⁵¹ Hij was geïnteresseerd in de genetische achtergrond van variaties, maar hij vond in de hoofdstukken V en VI (duiven) en hoofdstuk VII (hoenders) van Darwins werk geen bruikbare informatie voor zijn genetisch onderzoek.

Hij schreef:

It is unfortunate that Darwin's own experiments with poultry and pigeons were so complex that it is now impossible to disentangle the results or to use them for the purposes of these deductions.

He records the most complicated unions of birds of different breeds, some homo-, some hetero-zygotes, some exhibiting simple and others compound allelomorphs, and in the statement of results the all-important distinctions between the

generations and the offspring of the several individual birds are often not observed.⁵²

De achtergrond van deze opmerking is dat Bateson en Darwin verschillende doelstellingen hadden. Bateson was op zoek naar kenmerken die met behulp van de net (in 1900) herontdekte Mendelwetten verklaard konden worden. Dat wil zeggen: kenmerken die duidelijke kwalitatieve verschillen vertonen en op grond daarvan in verschillende klassen in te delen zijn. Voorbeelden van zulke kwalitatieve kenmerken bij kippen die Bateson bestudeerde, zijn verscheidene kamvormen, zijdevederigheid/normale bevedering en witte/gele kleur van de huid. Hij stelde vast dat de overerving inderdaad volgens de wetten van Mendel verliep.⁵³

Darwin daarentegen wilde aantonen dat alle planten en dieren variëren. Van een aantal gedomesticeerde soorten, zoals de kip, wilde hij bovendien laten zien dat ze afstamden van één gemeenschappelijke voorouder. Dit deed hij door de atavismen die optraden bij kruisingen te bestuderen. Het ging Darwin niet alleen om kenmerken waarbij afzonderlijke, scherp begrensde klassen zijn te onderscheiden, maar ook om zogenoemde kwantitatieve kenmerken zoals lichaamsafmetingen, eiproductie, agressiviteit enz. Deze kenmerken vertonen graduele verschillen. Darwin inventariseerde dus alle soorten kenmerken, zowel kwalitatief als kwantitatief.

Kwantitatieve kenmerken lenen zich niet of nauwelijks voor Mendeliaanse kruisingen omdat er meestal sprake is van zeer vele, onbekende genen die elk een kleine invloed op het kenmerk uitoefenen. Hier komt nog bij dat kwantitatieve variaties volgens Bateson helemaal niet erfelijk waren, maar toegeschreven moesten worden aan de omgevingsomstandigheden waaronder planten en dieren opgroeiden (voeding, verzorging e.d.). Hierin volgde Bateson de Nederlandse plantkundige en geneticus Hugo de Vries, die eveneens van mening was dat kwantitatieve eigenschappen geen genetische achtergrond hadden en daarom niet overgeërfd konden worden.⁵⁴

Er is een tweede reden waarom Bateson een deel van Darwins variaties niet gebruikte voor zijn genetisch onderzoek. Veel van de anatomische variaties die Darwin bij kippen beschreef waren inwendig. Het zou voor Bateson erg tijdrovend zijn geweest de genetische achtergrond van deze variaties met behulp van kruisingsproeven te bestuderen. De ouders en de nakomelingen moesten gedood worden om ze op skeletvariaties te kunnen onderzoeken. Dus zolang een dier voor kruisingen wordt gebruikt kan het niet onderzocht worden, en zodra het onderzocht is kan het niet meer voor kruisingen worden gebruikt. Bovendien is sectie verrichten op grote aantallen dieren zeer arbeidsintensief. Bateson had zijn handen al vol aan de vele uitwendige variaties bij kippenrassen die nog Mendeliaans verklaard moesten worden. Ook de inwendige variaties liet Bateson in zijn werk zodoende onvermeld. Met als gevolg dat alleen de kwalitatieve variaties in Darwins boek *The Variation* die ook door Bateson werden bestudeerd bij latere onderzoekers bekend zijn geworden. Evenals Bateson richtten zij zich in het Mendeliaanse tijdperk op makkelijk te bestuderen externe, kwalitatieve variaties. Voor kwantitatieve

kenmerken was alleen interesse wanneer er een economisch belang mee verbonden was (melk-, eieren- of vleesproductie). Veel van Darwins kleine variaties voldeden niet aan deze criteria en raakten zodoende in de vergetelheid.

Suggestie vervolgonderzoek

Een overzicht van alle variaties in gedomesticeerde dieren en veredelde planten die Darwin beschreef in deel 1 van *The Variation of Animals and Plants under Domestication* is tot nu toe niet gepubliceerd.

Om dit ontbrekende overzicht samen te stellen dienen hoofdstukken 1-6 en 8-10 onderzocht te worden op een soortgelijke wijze die toegepast is in onze studie van hoofdstuk 7 met betrekking tot de door Darwin beschreven variaties in kippenrassen.

Dankbetuiging

Zeer erkentelijk zijn wij de volgende personen voor de nuttige adviezen:

Gerard Albers, R&D Hendrix Genetics, Boxmeer

Hein van Grouw, Bird Group, The Natural History Museum, Tring, Engeland

Ferry Leenstra, Wageningen UR Livestock Research, Lelystad.

NOTEN

- 1 Charles Darwin, *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life* (Londen 1859), met name hoofdstukken 1-4.
- 2 E. W. Richardson, *A Veteran Naturalist Being the Life and Work of W.B. Tegetmeier* (Londen 1916) 98-112; D. Scrivener, *Popular Poultry Breeds* (Marlborough 2009) 108.
- 3 P. P. Broca, *Journal de Physiologie* (Parijs 1859) 361. De variatie 'staartloosheid' ontstaat door het ontbreken van een aantal wervels aan het einde van de wervelkolom. Bij een dier met staart is deze in dit gebied ingeplant.
- 4 C. J. Temminck, *Histoire naturelle générale des Pigeons et des Gallinacés* 2 dln. (Parijs 1813) dl. 2 267-272.
- 5 Darwin, *The Variation*, vol. 1, 259.
- 6 Informatie van H. van Grouw, Bird Group, Natural History Museum, Tring, Engeland.
- 7 L. C. Dunn en W. Landauer, 'The genetics of the rumpless fowl with evidence of a case of changing dominance', *Journal Genetics* 29 (1934) 217-243.
- 8 E. Brown, *Races of Domestic Poultry* (Londen 1906) 1-4; F. B. Hutt, *Genetics of the Fowl* (New York, Toronto en Londen 1949) 9-10.
- 9 Hutt, *Genetics of the Fowl*, vii, 81.
- 10 R. D. Crawford, *Poultry Breeding and Genetics* (Amsterdam, Oxford, New York en Tokio 1990).
- 11 E. Verhoef en A. Rijs, *Kippen encyclopedie* (Groningen 2001) 103-104.
- 12 C. Lewis, *Kippen in beeld* (Baarn 2010) 156.
- 13 Scrivener, *Popular Poultry Breeds*, 237.
- 14 Darwin, *The Variation* vol. 1, 241; vol. 2, 67.
- 15 Darwin, *The Variation* vol. 1, 242; Darwin Correspondence Project, Cambridge University Library: Letter 4233, Tegetmeier to Darwin, 29 June -7 July 1863.
- 16 R. Gleichauf, *Züchtungs- und Vererbungslehre für Geflügelzüchter* (Berlijn en Stuttgart 1972) 217.
- 17 Darwin, *The Variation*, vol. 1, 243.
- 18 Darwin, *The Variation*, vol. 1, 230; F. M. de Azara, *Essais sur l'histoire naturelle des Quadrupèdes de la Province du Paraguay* vol. 2 (Parijs 1801) 234.
- 19 Darwin, *The Variation*, vol. 1, 247. Professor Pan Jixing van de Academia Sinica uit Peking bewees dat de oude encyclopedie die Birch bestudeerde, de Chinese titel Bencao gangmu had en geschreven werd door Li Shizhen (1518-1593), één van de grootste Chinese kruidenkeners en acupuncturisten. Pan Jixing, 'Charles Darwin's Chinese Sources', *Isis* 75 (1984) 120-122.
- 20 Verhoef en Rijs, *Kippen encyclopedie*, 104.
- 21 Darwin, *The Variation*, 233.
- 22 Darwin Correspondence Project, Cambridge University Library: Letter 2200, Blyth to Darwin, 8 January 1858; D. Livingstone, *Missionary Travels and Researches in South Africa* (Londen 1857) 407.
- 23 Verhoef en Rijs, *Kippen encyclopedie*, 99-100.
- 24 Darwin, *The Variation* 256-257, 262-265.
- 25 Darwin, *The Variation*, vol. 2, 332-333.
- 26 Darwin, *The Variation*, vol. 1, 270.
- 27 Zie bijvoorbeeld de BBC-documentaire 'Pedigree Dogs Exposed' (Londen 19 augustus 2008).
- 28 Verhoef en Rijs, *Kippen encyclopedie*, 323.
- 29 Darwin, *The Variation*, vol. 2, 54.
- 30 T. H. Morgan, 'The genetic and operative evidence relating to secondary sexual characters', *Carnegie Institute Washington Publication* 285 (Washington 1919); T. H. Morgan, 'The genetic factor for hen-feathering in the Sebright bantam', *The Biological Bulletin* 39 (1920) 257-259.
- 31 Darwin, *The Variation* vol. 1, 267.
- 32 Lewis, *Kippen in beeld*, 160.
- 33 D. Scrivener, *Rare Poultry Breeds* (Marlborough 2006) 150-151.
- 34 Darwin, *The Variation* vol. 1, 228, voetnoot 2.
- 35 Informatie van Natural History Museum, Akeman Street, Tring, Engeland.
- 36 E. H. Herrick en E. M. Herrick, 'Rib abnormalities in fowls', *Poultry Science* 35 (1956) 191-194.
- 37 Darwin, *The Variation* vol. 2, 385.
- 38 D. Minkema, *De erfelijke basis van de veefokkerij* (Culemborg 1970) 55.
- 39 F. M. Lancaster, 'Some early records of sex-linked inheritance in fowl', *Journal of Heredity* 63 (1972) 223-224; B. P. Brent, 'Bolton Greys', *Poultry Chronicle* 2 (1855) 442; W. B. Tegetmeier, *The Poultry Book* (Londen 1856) 119.
- 40 Darwin, *The Variation* vol. 2, 385.
- 41 M. W. Strickberger, *Genetics* (New York en Toronto 1968) 220; J. G. Kölreuter, *Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen*, Zweite Fortsetzung (Leipzig 1764).
- 42 Darwin, *On the Origin of Species*, 258.
- 43 M. W. Strickberger, *Genetics* (New York en Toronto 1968) 229.
- 44 L. Doncaster en G. H. Raynor, 'On breeding experiments with Lepidoptera', *Proceedings Zoological Society* 1 (1906) 125-133.
- 45 E. S. Dixon, *Ornamental and Domestic Poultry: their History, and Management* (2e druk; Londen 1850 (1e druk 1848)) 168. Dixon Hij verwees naar een ingezonden brief van een pluimveefokker die in *The Gardeners' Chronicle and Agricultural Gazette* was gepubliceerd.
- 46 C. B. Davenport, *Inheritance in Poultry*, *Carnegie Institute Washington Publication* 52 (Washington 1906); in 1906 vond de Amerikaanse geneticus Charles Davenport, directeur van Cold Spring Harbor Laboratory, kruiswijze erfelijkheid bij een kruising van een haan met donker gekleurde poten met een hen met gele poten. Hij vermeldde niet dat Dixon hierover al in 1850 gepubliceerd had.
- 47 T. H. Morgan, 'Sex limited inheritance in Drosophila', *Science* 32 (1910) 120-122.
- 48 A. H. Sturtevant, 'An experiment dealing with sex linkage in fowls', *Journal of Experimental Zoology* 12 (1912) 499-518; C. B. Davenport, 'Inheritance in poultry', *Journal of Experimental Zoology* 13 (1912) 1-26.
- 49 Crawford, *Poultry Breeding and Genetics*, 149.
- 50 C. Darwin, *A Monograph on the Sub-Class Cirripedia, with Figures of all the Species. The Lepadidae: or Pedunculated Cirripedes* (Londen 1851); *A Monograph on the Fossil Lepadidae, or Pedunculated Cirripedes of Great Britain* (Londen 1851); *A Monograph on the Sub-Class Cirripedia, with Figures of all the Species. The Balanidae (or Sessile Cirripedes); The Verrucidae, etc.* (Londen 1854); *A Monograph on the Fossil Balanidae and Verrucidae of Great Britain* (Londen 1854).
- 51 A. G. Cock en D. R. Forsdyke, *Treasure Your Exceptions, The Science and Life of William Bateson* (Heidelberg 2008) 213.
- 52 W. Bateson en E. R. Saunders, 'The Facts of Heridity in the Light of Mendel's Discovery', *Reports to the Evolution Committee of the Royal Society* 1 (Londen 1902) 150.
- 53 Hutt, *Genetics of the Fowl*, 81, 85-88, 107, 152.
- 54 W. Bateson, *Mendel's Principles of Heredity* (Cambridge 1909); H. de Vries, *Die Mutationstheorie*, 2 dln. (Leipzig 1901-1903); M. W. Strickberger, *Genetics* (New York en Toronto 1968) 260.



Bron: Staartloze Lafayette haan (*Gallus lafayettii*) uit Temminck's privécollectie. Darwin geloofde niet dat onder hoenders in het wild de variatie staartloosheid optrad. Bron foto: Naturalis Biodiversity Center, Leiden, Collectie-nummer RMNH.AVES.224889, Verzameld Ceylon (Sri Lanka).