

5.2. Inteelt, uitteelt en incest bij dieren en mensen.

Paul A.M. van Dongen © 2021

*Binnen alle volken zijn regels gemaakt met wie men wel en niet mag trouwen.
Sommige van deze regels bevorderen inteelt, andere gaan inteelt tegen.*

Samenvatting

Optimale sekspartners voor voortplanting zijn individuen die niet te nauw en niet te ver verwant zijn. Bij te verre verwantschap hebben we misschien te maken met een andere soort, en dan zijn nakomelingen onvruchtbaar. Bij te nauwe verwantschap volgen soms de nadelen van inteelt. Nadelige gevolgen van inteelt zijn extra sterfte, erfelijke ziektes, minder vitaliteit en minder vruchtbaarheid van het nageslacht. Kwantitatieve gegevens worden gepresenteerd over de gevolgen van inteelt. Incestvermijding komt voor bij mensen en dieren. Bij veel diersoorten is er relatief weinig inteelt, doordat mannetjes of vrouwtjes hun geboortegroep verlaten, en doordat individuen instinctief minder paren met de individuen met wie ze zijn opgegroeid (die instinctieve inteelt-vermijding heet het Westermarck-effect).

Bij mensen blijkt het Westermarck-effect ook uit de seksuele aantrekking door erfelijke overeenkomst tussen verwanten die gescheiden opgroeiden en als volwassenen zijn herenigd. Er zijn in allerlei culturen verschillende huwelijksregels. Deze huwelijksregels worden wel 'incesttaboes' genoemd, maar dat is een foute term. Meestal gaan die huwelijksregels niet over huwelijken tussen nauwe verwanten. Sommige huwelijksregels bevorderen juist inteelt en andere gaan inteelt tegen.

- Samenvatting
- 1. Inleiding
- 2. Algemene principes
 - 2.1. Identificeren van soortgenoten
 - 2.2. Identificeren van verwanten
- 3. Partnerkeuze en inteelt bij dieren
 - 3.1. Huisdieren en proefdieren
 - 3.2. De keuze van sekspartners door dieren in het wild
- 4. Partnerkeuze en inteelt bij mensen
 - 4.1. Huwelijksregels
 - 4.2. De praktijk
 - 4.3. *Phenotype matching* bij de mens
 - 4.4. Het Westermarck-effect
 - 4.5. De gevolgen van inteelt en uitteelt bij de mens
- 5. Biologische en culturele evolutie van voortplanting
 - 5.1. Biologische evolutie van inteeltvermijding
 - 5.2. Culturele evolutie van inteeltvermijding
 - 5.3. Een hypothetische tijdschaal

1. Inleiding

Incest

Incest en inteelt zijn onderwerpen waar mensen zo emotioneel op reageren, dat een afstandelijk bespreking moeilijk is. Het klassieke voorbeeld van incest is de mythe van **Oedipus**. Het Lot had beschikt dat Oedipus zijn vader zou doden en zijn moeder zou huwen. Zonder het te weten doodde Oedipus inderdaad zijn vader, en trouwde met zijn moeder, lokaste. Hij werd daardoor koning van Thebe, en verwekte vier kinderen bij haar. Vanwege deze incest werden Oedipus, lokaste, hun kinderen en de stad Thebe zwaar gestraft. De Oedipus-legende is door **Sigmund Freud** (1913) be-

schouwd als de grondslag voor de psychoanalyse: het Oedipus-complex. In de loop van zijn leven heeft Freud deze theorie enkele malen aangepast (Simon en Blass 1991).

Voor **Immanuel Kant** was incest een 'vleselijke zonde' (*crimen carnis*), maar het was geen tegennatuurlijk misdrijf. „*Volgens het natuurinstinct is incest een 'natuurlijke vleselijke zonde' (crimen carnis secundum naturam) want het is gemeenschap tussen beide geslachten, dus het is niet tegennatuurlijk, want dieren maken hier geen onderscheid en bedienen zich van het andere geslacht zonder onderscheid.*” (Kant en Collins 1974, p. 391). Kant wist weinig van dieren.

Lange tijd meenden filosofen en antropologen dat mannetjesdieren seks hadden bij iedere gelegenheid, terwijl bijvoorbeeld Aristoteles en Darwin al wisten dat er bij dieren ook inteeltvermijding voorkomt. **Claude Lévi-Strauss** meende (1) dat er geen beperkingen waren voor het seksueel gedrag van dieren, (2) dat het incest-taboe de eerste beperking van seksueel gedrag inhield, (3) dat het een cultureel verbod was dat uitsluitend voor mensen gold, en (4) dat 'de mens pas mens werd bij het ontstaan van het incestverbod'. Dit zijn misvattingen (zie tekstkader 'Lévi-Strauss').

Inteelt

Overal doen verhalen de ronde over dorpen, dalen of eilanden waarvan de inwoners generaties lang met elkaar trouwden en waar geen import van nieuwe mannen of vrouwen was. Grootschalige achterlijkheid en idiotie zouden het gevolg zijn. Dergelijke gemeenschappen zijn nooit gevonden. Als er een dorp zou zijn met grootschalige achterlijkheid, dan zou dat dorp al lang uitgestorven of uitgeroeid zijn. Die verhalen zijn alleen maar gemaakt om de eigen gemeenschap beter te laten lijken dan andere gemeenschappen.

Een empirische benadering

De enige manier om toetsbaar over incest of inteelt te spreken is strikt empirisch.

'**Incest**' is een negatief cultureel waardeoordeel over een seksuele handeling. 'Incest' wordt in twee betekenissen gebruikt.

- In het alledaags westerse taalgebruik betekent incest 'seks tussen nauwe verwanten', zoals vader-dochter of broer-zus. Maar, let wel, zelfs dit is niet in alle culturen verboden.
- In de antropologie wordt het woord 'incest' gebruikt voor een seksuele handeling die volgens de culturele regels van het volk verboden is. In de praktijk komen alle denkbare huwelijksregels wel ergens voor (tabel 4).

Ik vermijd hier verder het woord 'incest', maar ik spreek (1) over seks tussen nauw-verwanten, of (2) over cultureel verboden seks. We zien in sectie 4.3. dat het vrij vaak voorkomt, dat nauwe verwanten die gescheiden opgroeien, later een seksuele liefdesrelatie krijgen – in veel gevallen zonder dat ze weten dat ze verwant zijn. De betrokkenen en hun hulpverleners noemen dit liever 'seksuele aantrekking door erfelijke overeenkomst' dan 'incest'.

Inteelt is relevant bij huwelijks- en zwangerschapsadviezen en voor kwekers van dieren en planten. Bij inteelt is de mate van verwantschap relevant.

2. Algemene principes

De selectie van seks-partners

De selectie van seks-partners bij dieren is gebaseerd op intuïtieve keuzes.

1. Is dit een soortgenoot van me (sectie 2.1.)?
2. Is dit een goede ouder voor mijn kinderen (*good genes* en eventueel goede ouderzorg)? Dat bespreek ik hier niet.
3. Is dit een nauwe verwant (sectie 2.2.)?

De selectie van seks-partners bij mensen is ook gebaseerd op intuïtieve keuzes, en op invloeden van de ouders en de samenleving.

2.1. Identificeren van soortgenoten

Het biologische soortbegrip

Meestal gebruikt men de volgende definitie van een soort: een soort bestaat uit alle individuen die zich onder natuurlijke omstandigheden onderling kunnen voortplanten en daarbij vruchtbare nakomelingen krijgen. Het biologische soortbegrip hangt samen met seksuele voortplanting (King 1993). Als één populatie organismen in twee populaties opsplijst, evolueren beide populaties verder. Beide populaties gaan letterlijk uit elkaar groeien.

1. Als individuen uit beide populaties kort na de splitsing bij elkaar komen, zijn de paringen normaal vruchtbaar, en is het nageslacht vruchtbaar. Dan behoren beide populaties nog tot dezelfde soort – immers zo is het begrip 'soort' gedefinieerd. Naarmate populaties van één soort minder verwant zijn, worden bastaarden van kruisingen geleidelijk minder vruchtbaar. Bij muizen was die onvruchtbaarheid gerelateerd aan gebieden op de chromosomen (White e.a. 2012).
2. Als individuen uit beide populaties vele generaties na de splitsing bij elkaar komen, zijn de paringen vaak vruchtbaar, maar is het nageslacht onvruchtbaar. Dan behoren beide populaties niet meer tot dezelfde soort, maar wel tot hetzelfde genus (geslacht¹), want zo is het begrip 'genus' gedefinieerd. We zullen in de secties 3.2.2. bij dieren en 4.5.2. bij mensen zien dat deze afname van vruchtbaarheid een geleidelijk proces is.
3. Als individuen uit beide populaties nog langere tijd na de splitsing bij elkaar komen, zijn de paringen (in principe) niet meer vruchtbaar. Dan behoren beide populaties niet meer tot hetzelfde genus.

¹ Het is spijtig dat het Nederlandse woord voor 'genus' 'geslacht' is, want het zelfstandig naamwoord 'geslacht' wordt ook voor 'seks' of 'gender' gebruikt.

Verwantschap

Er zijn in het westen veel verschillende manieren om de mate van verwantschap te benoemen.

Gangbare indelingen zijn:

- Telling volgens het **Romeinse recht**. Men stelt de meest nabije gemeenschappelijke voorouder vast, en telt voor beide personen het aantal geboortes tot de gemeenschappelijke voorouder op. Het Nederlandse burgerlijk recht volgt de Romeinse telling.
- Telling volgens het **Canonieke recht**, zoals vastgelegd in het concilie van Lateranen (1215). Men stelt de meest nabije gemeenschappelijke voorouder vast, en welke persoon het verst verwijderd is van de gemeenschappelijke voorouder; vervolgens telt men voor deze persoon het aantal geboortes tot de gemeenschappelijke voorouder op. Voor personen van dezelfde generatie is de graad volgens het Canonieke recht de helft van de graad volgens het Romeinse recht. Het burgerlijk recht in België en Frankrijk volgt de Canonieke telling.

In figuur 1 meld ik de graden van verwantschap volgens de Romeinse telling. De Nederlandse termen 'neef', 'nicht', 'achterneef' en 'achternicht' e.d. zijn niet-eenduidig en leiden tot verwarring. De meeste Engelse termen zijn preciezer (zie figuur 7).

Voor Nederlandse teksten: zie www.geneaknowhow.net/faq/recht/verwantschap.htm en www.geneagri.nl/overdesite/gradentl.htm.

Voor Engelse teksten zie www.ancestry.com of www.cyndislist.com/cousins.htm.

	Verwantschaps- graad, Romeins	Verwantschaps- graad, Canoniek	Verwantschaps- coëfficiënt (r)	Inteelt- coëfficiënt (F)
Ééneijge tweeling			1 (1)	
Ouder/kind	1	1	½ (0,5)	¼
Broer/zus	2	1	½ (0,5)	¼
Halfbroer/zus	2	1	¼ (0,25)	1/8
Oom/nicht	3	2	¼ (0,25)	1/8
Dubbele neef/nicht	4	2	¼ (0,25)	1/8
Neef/nicht (<i>first cousin</i>)	4	2	1/8 (0,125)	1/16
Achterneef/nicht (<i>first cousin once removed</i>)	6	3	1/16 (0,0625)	1/32
Achterachterneef/nicht (<i>second cousin</i>)	8	4	1/32 (0,03125)	1/64

Dieren moeten intuïtief, 'op het gevoel' (zonder determinatielijsten) een sekspartner uitzoeken. Het is belangrijk dat de sekspartner een soortgenoot is, anders leidt de paring tot onvruchtbaar nageslacht. Door erfelijke leersystemen blijven evoluerende dieren hun soortgenoten herkennen (hoofdstuk 3.2.).

Soortkruisingen zijn niet altijd nadelig

Overigens zijn soortkruisingen niet altijd nadelig. Er zijn twee uitzonderingen.

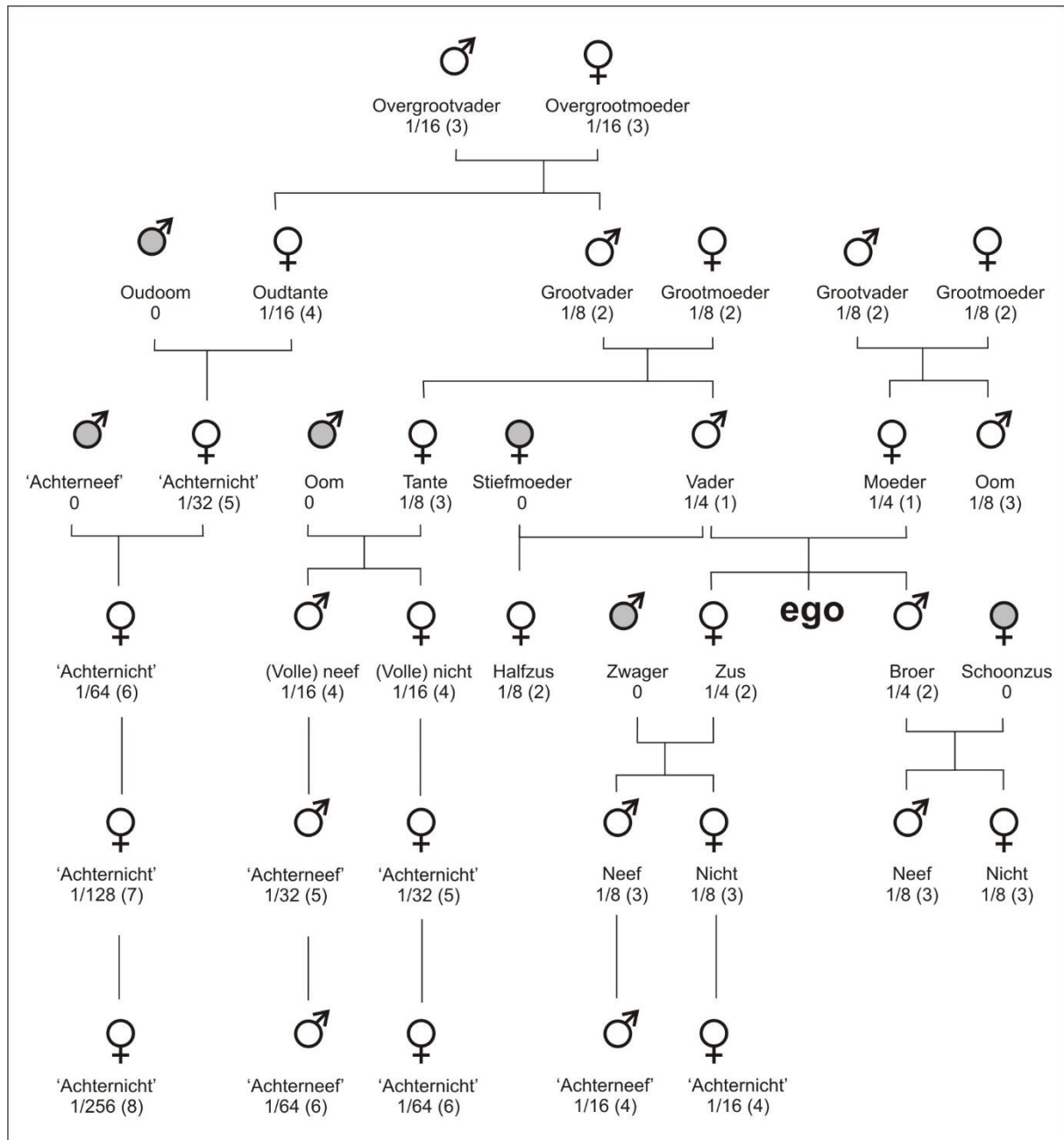
Onterecht soortonderscheid. Vogelaars zien in het wild regelmatig hybriden van soortkruisingen (Cockrum 1952). Deze zijn soms minder vruchtbaar (Baker en Boylan 1999). Hebben de betrokken vogels een 'determinatiefout' gemaakt, of worden ze minder kieskeurig als ze er niet in slagen een voorkeurspartner te bemachtigen? Vogelkenner onderscheiden vaak soorten op basis van uiterlijk of zang, zonder onderlinge vruchtbaarheid te testen. De 'vogelsoorten' die de vogelaar onderscheidt, zijn niet altijd afzonderlijke soorten volgens de geneticus.

Nieuwe soortvorming. Er zijn verscheidene voorbeelden van nieuwe soorten die ontstaan zijn door een soortkruising (Pennisi 2016).

Soms zijn die nakomelingen onderling seksueel vruchtbaar, of ze planten zich ongeslachtelijk voort (parthenogenese). Na soortkruisingen bij hagedissen ontstaan nieuwe soorten die zich ongeslachtelijk voortplanten (Cole 1984, Sinclair e.a. 2010). Binnen deze ongeslachtelijke lijnen (klonen) is de erfelijke variatie klein. In een stabiele omgeving kan dit gedurende veel generaties succesvol zijn. Het is de vraag of deze individuen zich ongeslachtelijk blijven voortplanten, en of deze nakomelingen zonder seksuele voortplanting op de lange termijn de competitie kunnen winnen met hagedissen die zich wel seksueel voortplanten.

2.2. Identificeren van verwanten**2.2.1. Verwantschap**

Verwantschap is een belangrijk concept in modellen en theorieën over evolutie. Er zijn twee verschillende methoden om de mate van bloedverwantschap tussen mensen of dieren te meten: (1) aan de hand van de stamboom, en (2) aan de hand van het DNA.



Figuur 1. Stamboom met daarin de Nederlandse namen van verwanten, de inteeltcoëfficiënt t.o.v. EGO en tussen haakjes de Romeinse graden van verwantschap. De grijze tekens staan voor niet-bloedverwanten.

Verwantschap volgens stambomen

Op basis van een stamboom kan men voor ieder paar individuen de mate van verwantschap berekenen. Daarvoor zijn er twee methodes gangbaar (zie tekstkader 'Verwantschap'):

- de traditionele 'graden van verwantschap' volgens het Romeinse of het Canonieke recht;

- de inteeltcoëfficiënt (F) of de verwantschapscoëfficiënt (r) uit de populatiegenetica².

² De waarde van de verwantschapscoëfficiënt is in de meeste situaties ongeveer tweemaal de inteeltcoëfficiënt. Ik gebruik liever het begrip inteeltcoëfficiënt, F, omdat het gangbare symbool voor de verwantschapscoëfficiënt (r) ook gebruikt wordt voor correlatiecoëfficiënt

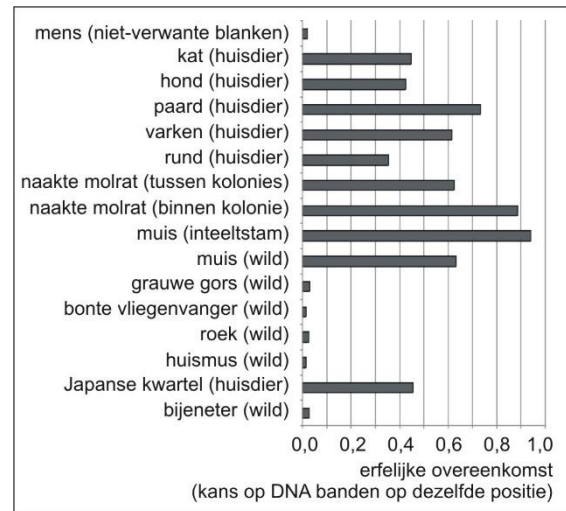
Als de stamboom simpel is (zoals in figuur 1), is de inteeltcoëfficiënt de kans dat beide individuen dezelfde allelen van een gen hebben, doordat die allelen van hetzelfde allel afstammen. De inteeltcoëfficiënt (F) is een continue parameter, die varieert tussen 0 en 1. Figuur 1 toont de inteeltcoëfficiënten in een dergelijke stamboom, en de verwantschapsgraad volgens de Romeinse telling tussen haakjes.

Beperkingen van de inteeltcoëfficiënt uit stambomen

De berekening van de inteeltcoëfficiënt heeft de volgende beperkingen.

1. Men gaat uit van de aanname dat de stamboom de werkelijke afstammingsrelaties afbeeldt, maar we weten dat dit niet altijd het geval is.
2. Men gaat uit van de aanname dat de stamouders niet onderling verwant zijn, en andere aangetrouwde familieleden ook niet (recent) verwant zijn. Maar "Een persoon heeft 2 ouders, 4 grootouders, 8 overgrootouders enz. Over 32 generaties is het aantal voorouders groter dan de wereldbevolking. Dat kan natuurlijk niet. Ongeacht de universele incesttaboes, zijn al onze voorouders min of meer ver aan elkaar verwant." (Dobzhansky 1972, p. 65). Als je ver genoeg terug gaat, zijn alle mensen (en ook alle dieren en alle levende wezens) aan elkaar verwant (Theobald 2010); dus stammen ALLE allelen af van de allelen van het eerste organisme.
3. Men gaat uit van de aanname dat de paringen random waren in een oneindig grote populatie (geen assortatieve paarvorming). Maar we weten dat er steeds selectieve partnerkeuze is.
4. Het was al lang bekend dat de inteeltcoëfficiënt volgens de stamboommethode relaties waarvan we weten dat ze verschillend zijn, bijvoorbeeld als er sprake is van een dubbele neef/nicht-huwelijk, toch als hetzelfde berekenen (Wright 1922).
5. Als men de inteeltcoëfficiënt tussen twee individuen volgens de stamboommethode berekent, vindt men (zoals verwacht) steeds hogere waarden, naarmate men meer generaties in het onderzoek betreft (Allen 1965).

Dit zijn onoplosbare problemen gekoppeld aan de inteeltcoëfficiënt, die binnen de stamboommethode niet oplosbaar zijn (Wright 1922). Tot voor kort was de inteeltcoëfficiënt volgens de stamboommethode de minst slechte methode om verwantschap te berekenen. Maar men kan nu bloedverwantschap beter meten met DNA dan met inteeltcoëfficiënten uit stambomen.



Figuur 2. Erfelijke variatie bij sommige vogels en zoogdieren, uitgedrukt als het aantal DNA-banden op dezelfde positie bij DNA-fingerprinting, gebaseerd op gegevens van Reeve e.a. (1990); bij huisdieren is de overeenstemming (= inteelt) veel groter dan tussen de meeste dieren in het wild, maar er zijn uitzonderingen.

De relevantie van bloedverwantschap voor het optreden van erfelijke afwijkingen wordt besproken in sectie 3.1. voor dieren, en in sectie 4.5.1. voor mensen.

DNA-maten voor verwantschap

Het meten van verwantschap kan ook fundamenteel anders benaderd worden: met DNA-onderzoek (figuur 2, Jeffreys e.a. 1985, Ackerman e.a. 2017). Ieder organisme heeft een unieke 'DNA-vingerafdruk'. Men kan de overeenkomsten in DNA-strengen meten. Die overeenkomst kan men in 3 situaties meten.

1. De DNA-overeenkomst tussen twee individuen, bijvoorbeeld tussen man en vrouw die kinderen willen krijgen.
2. Ook binnen afzonderlijke individuen kan men de mate van homozygositeit meten: in welke mate zijn beide chromosomen in een chromosomenpaar identiek. Dus in welke mate zijn beide chromosomen identiek door afstamming. Het komt voor dat beide chromosomen over een grote lengte identiek zijn. Dat kwam voor bij 28%-90% van de mensen in gemeenschappen met veel inteelt, en slechts bij 2%-26% van de mensen in gemeenschappen met weinig inteelt (Pemberton e.a. 2012). Door recente inteelt ontstaan lange strengen homozygoot DNA, waarin relatief veel allelen voorkomen voor milde of ernstige erfelijk afwijkingen (Szpiech e.a. 2013).

3. Als eenmaal de mate van homozygositeit binnen één individu bepaald is, kan men de gemiddelde DNA-overeenkomst voor individuen binnen een populatie berekenen (Reeve e.a. 1990). Figuur 2 toont die overeenkomsten voor enkele soorten vogels en zoogdieren. Het valt op dat er grote verschillen zijn. De overeenkomsten zijn het grootst bij inteeltstammen van muizen, maar ook daar is de overeenkomst niet 100%. Verder zijn er vooral grote overeenkomsten bij huisdieren. Bij mensen (in dit geval blanken) en dieren in het wild zijn er meestal weinig overeenkomsten. Uitzonderingen zijn de naakte molrat en wilde muizen. De verwantschap tussen naakte molratten kan verklaard worden uit hun voortplantingssysteem (sectie 3.2.4.). We moeten nog bezien of de grote overeenkomst tussen wilde muizen reproduceerbaar is.

De waarde van homozygositeit is een exacte maat voor de mate van verwantschap. Hierbij spelen de problemen die voor de inteeltcoëfficiënt uit stamboomgegevens gelden, niet meer. Tegenwoordig kan men de DNA homozygositeit omrekenen tot een inteeltcoëfficiënt, zoals die in tabel 2 wordt gepresenteerd (Leutenegger e.a. 2003).

2.2.2. Inteelt

Inteelt en *selfish genes*

Door 'The genetical theory of natural selection' (Fisher 1930) en 'Genetics and the origin of species' (Dobzhansky 1937) is er een nieuwe consensus onder wetenschappers ontstaan over de evolutieleer: het neodarwinisme. Er zijn kwantitatieve populatie-genetische modellen geformuleerd: "*Het elementaire evolutieproces ... is verandering in gen-frequentie.*" (Wright 1933). Dit is verder ontwikkeld tot de theorie van verwanteselectie (Maynard Smith 1964)³. In de loop der evolutie zijn die allelen succesvol, waarvan de frequentie verhoogd is ten koste van alternatieve allelen van hetzelfde gen, ongeacht in welke individuen die allelen voorkomen. Dit is gepopulariseerd tot de metafoor van *selfish genes* (Dawkins 1976). Hoe kunnen dieren nageslacht maken met zoveel mogelijk hun eigen allelen? Het antwoord is simpel: door te paren met nauwverwante dieren, dus zoveel mogelijk inteelt (May 1979, Kokko en Ots 2006). Dan hebben de nakomelingen inderdaad het meeste van de eigen allelen. "*Verwanteselectie heeft een potentieel implosief evolutionair gevolg. Als er geen*

beperkingen zouden zijn, zou er een sterk selectievoordeel zijn van inteelt, gecombineerd met herkenning van en samenwerking tussen verwanten. De ideale omstandigheden zouden zijn incestueuze paringen tussen ouders en hun kinderen, en tussen broers en zussen, binnen nauw verbonden familiegroepen die zich zelfzuchtig gedragen tegen equivalente eenheden. Zo'n voortplantingssysteem zou het ontstaan van extreem altruïsme en extreme samenwerking tussen gezinsleden bevorderen, omdat een groot deel van de genen van de altruïsten en van de ontvangers van het altruïsme door gemeenschappelijke afstamming identiek zouden zijn. Maar natuurlijk er is een grote beperking; dat is de welbekende afname in vitaliteit door de afname van heterozygositeit." (E.O. Wilson 1976, p. 211). Hoe ontstaat een evenwicht tussen de voordelen van verwanteselectie en de nadelen van inteeltdepressie? Daar gaat dit hoofdstuk over.

Theoretische gevolgen van inteelt

In iedere populatie zijn er wel schadelijk recessieve allelen, afhankelijk van de voorgeschiedenis van die populatie (Bengtsson 1978, zie sectie 4.5.1.). Zolang er een dominant allel tegenover dit schadelijke allel staat, heeft zo'n schadelijk allel geen negatief effect. Stel nu dat een man een recessief allel voor een bepaalde ziekte heeft, dat zo zeldzaam is dat het verder niet in de populatie voorkomt. De kans voor iedere dochter of zoon dat zij of hij dit schadelijke allel heeft is $\frac{1}{2}$. Stel verder dat zijn zoon met zijn dochter trouwt; dan is de kans dat zij beiden dit schadelijke allel hebben $\frac{1}{4}$. Maar als zij beiden dit allel hebben dan is voor iedere nakomeling de kans $\frac{1}{4}$ dat deze ook werkelijk de ziekte krijgt.

Hoe groot is de kans bij een gegeven ouderpaar dat twee (gunstige of ongunstige) allelen die van hetzelfde allel afstammen, in één nakomeling samenkomen? Die twee allelen zijn dan 'identiek door afstamming'. De kans dat twee dergelijke allelen bij elkaar komen, heeft te maken met de mate van verwantschap van beide ouders. De gebruikelijke onderbouwing van het afwijzen van inteelt is dat bij inteelt de kans groter wordt dat recessieve schadelijke allelen samen komen, wat tot erfelijke aandoeningen leidt (Fareed en Afzal 2017). Maar bij inteelt is ook de kans groter dat gunstige recessieve allelen samenkomen – met gunstige gevolgen. Dat is op zich een logisch correcte tegenwerping tegen het idee dat inteelt schadelijk is. We zullen in sectie 4.5.1. echter empirische gegevens presenteren dat inteelt bij mensen meestal schadelijk is.

Inteelt heeft nog een andere theoretische nadeel (zie tekstkader 'Nadelen van inteelt').

³ In hoofdstuk 4.1. licht ik toe waarom ik liever niet over de *inclusive fitness* theorie van Hamilton (1964a,b) spreek.

Nadelen van inteelt (Bateson 1983, aangepast)

1. Grotere kans dat schadelijke recessieve allelen bij elkaar komen, zodat erfelijke ziektes ontstaan.
2. Er zijn minder verschillende allelen op dezelfde erfelijke locus, zodat minder combinaties kunnen ontstaan die gunstig kunnen zijn.
3. De nakomelingen zijn niet variabel genoeg om een variabele omgeving het hoofd te bieden.
4. De nakomelingen hebben meer onderlinge overeenkomst, waardoor de onderlinge competitie toeneemt.
5. Bij inteelt neemt de variatie in immuun-eiwitten (MHC) af, en is er afweer tegen minder pathogene organismen.

Van sommige genen is de heterozygoot in het voordeel, zoals bij sikkelcelanemie ⁴, maar bij inteelt neemt de frequentie van heterozygoten af. Bij inteelt neemt ook de algemene variatie af; daardoor kunnen organismen minder weerstand bieden aan veranderende omgevingen. Bij inteelt neemt het aantal verschillende immuun-eiwitten af. Dan hebben organismen afweer tegen minder ziekteverwekkers.

Eliminatie van schadelijke allelen?

Inteelt vergroot de kans op het verschijnen van erfelijk recessieve ziektes. Als individuen met die ziektes minder nakomelingen krijgen, is inteelt (in principe) een methode om allelen voor erfelijke ziektes te elimineren. Het verwijderen van schadelijke allelen door inteelt wordt *purging* genoemd (Leberg en Firmin 2008). *“Als een eerder uitgeteelde samenleving begint te intelen [...], dan zullen de schadelijke recessieve allelen die tijdens de uitteelt geaccumuleerd zijn, zich uiten door de homozygositeit, en er zal vrij sterke inteeltdepressie zijn. Maar na enige tijd zullen deze allelen uit de populatie geëlimineerd worden, zodat een nieuw evenwicht bereikt wordt, en er zal weinig tot geen inteeltdepressie meer zijn [...], of de populatie sterft natuurlijk uit – en dat doen veel populaties.”* (Moore en Ali 1984). Als men eenmaal een succesvolle inteeltstam heeft, bijvoorbeeld van muizen of ratten, kan men de leden van die stam zonder probleem verder intelen (sectie 3.1.).

⁴ Het gen voor hemoglobine komt voor in twee varianten: HbA en HbS. Mensen met twee HbS-allelen hebben de ziekte sikkelcelanemie: ze hebben afwijkende rode bloedcellen en bloedarmoede, maar ze zijn beschermd tegen malaria. Mensen met één HbA- en één HbS-allel hebben normale rode bloedcellen en geen bloedarmoede, maar ze zijn wel beschermd tegen malaria. Mensen met twee HbA-allelen hebben normale rode bloedcellen, maar ze zijn niet beschermd tegen malaria.

Het herkennen van verwanten

Volgens het neodarwinisme gaat het in de evolutie vooral om het voortbestaan van allelen, en daarvoor is het gunstig om verwanten te bevoordelen (hoofdstuk 4.1. en 4.3.). Dat veronderstelt wel dat dieren hun verwanten kunnen herkennen. Maar dieren hebben geen helder idee van verwantschap. Volgens mij is het een antropomorfe uitdrukking om bij dieren over verwantenherkenning te spreken. Dieren differentiëren hun soortgenoten aan de hand van de volgende principes:

- Is hij/zij een nestgenoot, of een kind van mijn moeder of vader? Dit proces wordt ‘eerder samengaan’ genoemd. In de eenvoudigste situatie herkent een moeder haar eigen kinderen; en deze kinderen herkennen hun moeder en hun nestgenoten. Herkenning door eerder samengaan veronderstelt dat dieren elkaar individueel onderscheiden.
- Lijkt hij/zij op mezelf of op mijn vader, moeder, broers of zussen? Dit proces wordt *phenotype matching* genoemd. Bateson (1982, 1983 ⁵) heeft gesuggereerd dat er tussen individuen met erg grote erfelijke gelijkenis minder seksuele aantrekking zou zijn, maar dat wordt tegengesproken door de seksuele aantrekking door erfelijke overeenkomst tussen verwanten die gescheiden opgegroeid zijn (sectie 4.3.).

2.2.3. Praktijk: verwantschap en inteelt**Evolutie, bijna uitsterven en flessenhalzen**

Evolutie is een grillig proces: populaties groeien en krimpen. En populaties splitsen zich af of versmelten. Soms is een soort zo succesvol dat zeer veel nakomelingen overleven. Dan zijn er veel (verwante en niet-verwante) soortgenoten voorhanden om mee te paren.

⁵ Nadere inspectie van de tabellen van Bateson overtuigt mij niet dat zijn conclusies uit zijn gegevens volgen.

Nadelen van uitteelt (Bateson 1983, aangepast)

1. Allelen waardoor een organisme aangepast is aan een concrete omgeving, raken verloren of onderdrukt.
2. Een samenstel van allelen die gezamenlijk nodig zijn voor aanpassing, wordt opgesplitst door recombinatie.
3. Bij polygyne soorten, verliest de verspreidende sekse het voordeel dat extra nauw verwante nakomelingen aanwezig zijn, en dat de allelen van diens ouders frequenter zijn in de volgende generatie.
4. Infectie door pathogene organismen op of in de partner wordt meer waarschijnlijk.
5. Migratie naar een andere populatie is riskant en het succes is onzeker.
6. Vaardigheden die de verspreidende sekse heeft verworven, passen niet in de nieuwe omgeving.
7. Ouderzorg wordt verstoord doordat gewoonten die beide partners in verschillende omgevingen hebben verworven, niet bij elkaar aansluiten.

Maar in twee situaties zijn paringen tussen verwante individuen niet te vermijden.

1. Het kan voorkomen dat een klein aantal individuen een nieuwe, geïsoleerde plek bereikt, en deze succesvol bevolkt. We zullen daar voorbeelden van zien in sectie 3.2.4. voor dieren, en in sectie 4.5.1. voor mensen. Als een groep een episode doormaakt dat een klein aantal individuen de voorouders zijn van een grotere groep, noemt men dat een flessenhals (*bottleneck*).
2. Soms is een soort bijna uitgestorven, maar enige tijd later komen er toch weer meer individuen. Een voorbeeld daarvan is de wisent, de Europese bizon. Deze was in 1921 in het wild uitgestorven, terwijl er in dierentuinen nog 56 exemplaren leefden, die deels verwant waren. Door een speciaal fokprogramma is het aantal toegenomen: nu leven er weer kudde van enkele duizenden wisenten in Oost-Europa.

Als de leden van een populatie afstammen van relatief weinig voorouders, en als paringen met leden van andere populaties niet mogelijk zijn, dan zijn de opties intelen of uitsterven. De voorouders van de huidige jachtluipaarden hebben op grote schaal ingeteeld (sectie 3.2.4.).

De gevolgen van inteelt

Informatie over de gevolgen van inteelt is belangrijk voor het behoud van bedreigde diersoorten, voor het kweken in dierentuinen, voor het kweken van optimale rasdieren, en voor het geven van voortplantingsadvies aan mensen.

Bij inteelt is de kans groter dat schadelijke recessieve allelen bij elkaar komen, maar door inteelt met de juiste selectie kunnen die allelen (in principe) juist geëlimineerd worden. Er is een inteeltexperiment uitgevoerd met fruitvliegjes. Een deel van deze vliegjes zat in een omgeving met veel onderlinge competitie, en een ander deel juist niet (Swindell en Bouzat 2006). Bij de vliegjes in een niet-competitieve omge-

ving werd het nageslacht minder gezond en minder vruchtbaar, maar in de competitieve omgeving bleven ze gezond en vruchtbaar. Ook in een experiment met meeltorren bleven stammen met sterkere selectie voor mannetjes langer voortbestaan (sectie 3.1.). In de competitieve omgeving werden schadelijke allelen sneller verwijderd. Bij sommige speciaal gekweekte dieren vond men geen nadelige gevolgen van inteelt, maar in deze gevallen "is er een strenge selectie geweest waardoor de zwakken en onvruchtbaren geëlimineerd zijn, en na zulke selectie zijn de nadelige gevolgen van inteelt ongetwijfeld voor lange tijd verhindert, maar dit bewijst geenszins dat er geen nadelige gevolgen geproduceerd zijn." (Wallace 1889, geciteerd uit Westermarck 1891, p. 337).

De gevolgen van uitteelt

Er zijn gunstige en ongunstige gevolgen beschreven van uitteelt. Kruisingen tussen populaties hebben vaak gunstige gevolgen: de bastaarden zijn superieur aan de oorspronkelijke populatie, bijvoorbeeld in vitaliteit, gezondheid of vruchtbaarheid. Dit noemt men heterosis. Maar kruising tussen populaties kan ook nadelige gevolgen hebben (zie tekstkader 'Nadelen van uitteelt'). Als leden van verschillende populaties gekruist worden, kan het voorkomen dat de nakomelingen juist minder vitaal en minder vruchtbaar zijn (Edmands 2007). De gebruikelijke interpretatie is dat binnen populaties de allelen goed op elkaar afgestemd zijn, maar dat door kruising groepen allelen bij elkaar komen die niet goed bij elkaar aansluiten. Dit wordt later besproken bij luipaardkickers (sectie 3.3.2.) en mensen (sectie 4.5.2.). Het meest treffend zien we dat bij soortkruisingen, waarbij de genen van beide partners zo verschillend zijn dat de nakomelingen meestal onvruchtbaar zijn. Maar een soortkruising kan ook de eerste stap zijn in de vorming van een nieuwe soort (Pennisi 2016).

2.2.4. Vermindering van de kans op inteelt

Gedrag

Er zijn twee verschillende manieren waardoor dieren de kans op inteelt verkleinen.

Blijven of verspreiden? Individuele dieren hebben de volgende gedragsopties (Bengtsson 1978).

- Blijven in hun geboortegebied en daar proberen voort te planten. Dit heeft het voordeel dat de kans op overleven groter is, maar het nadeel dat de kans op inteelt groter is.
- Vertrekken uit hun geboortegebied en proberen voort te planten in een nieuw gebied. Dit heeft het voordeel dat de kans op inteelt kleiner is. Maar dit is riskant gedrag. Relatief veel zwervers overlijden of vinden geen sekspartners.

Bij veel soorten verlaten vooral de mannetjes, of vooral de vrouwtjes bij geslachtsrijpheid hun geboortegebied (Darwin 1876, Westermarck 1891). Dat is beschreven bij insecten, vissen, amfibieën, vogels en zoogdieren (Pusey en Wolf 1996). Bij sommige soorten vertrekken de zoons of dochters op eigen initiatief, en bij andere soorten worden de zoons of dochters weggejaagd. Als zoons of dochters de groep verlaten, vermindert dat de kans op inteelt. Bij koolmeesjes is verspreiding gevonden, maar *“individuele koolmeesjes lijken paringen met verwanten niet te vermijden: zij verspreiden en paren dan met wie ze maar ontmoeten.”* (Moore en Ali 1984). Na verspreiding wordt de kans om een nauwe verwant te treffen wel kleiner.

Vermijden van seks met verwanten. Bij veel diersoorten hebben individuen zelden seks met nauwe verwanten (sectie 3.2.). Aristoteles (*Historia animalium*) meldde dat de mannetjes van kamelen en paarden weigerden met hun moeder te paren. Ook Darwin (1876, p. 334) meldt voorbeelden dat reuen en hengsten weigeren te paren met nauwverwanten.

3. Partnerkeuze en inteelt bij dieren

3.1. Huisdieren en proefdieren

Inteeltdepressie

Kwekers hebben nadelige gevolgen van inteelt bij planten en dieren beschreven. Bij voortdurende inteelt overleven er minder nakomelingen, neemt de vruchtbaarheid af, en hebben de nakomelingen vaker last van infectieziektes (Ralls e.a. 1988, Liberg e.a. 2005, Swindell en Bouzat 2006, Edmands 2007, Dolgin e.a. 2007, zie ook sectie 3.1.). Darwin (1876) en Westermarck (1891, p. 335-338) beschreven dat inteelt bij planten en dieren meestal leidt tot

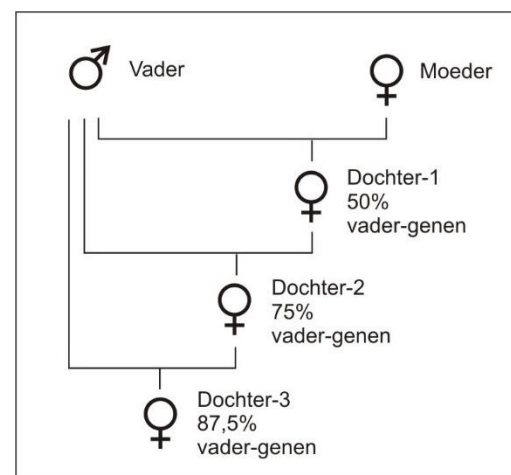
zwakker nageslacht: inteeltdepressie. Ralls e.a. (1988) hebben bij 38 soorten zoogdieren met bekende stamboom uit 7 dierentuinen of onderzoekinstellingen gemeten of inteelt tussen broer en zus, of tussen ouder en kind tot extra sterfte bij het nageslacht leidt. Er was een groot verschil tussen soorten. Bij sommige soorten - zoals de ringstaartlemur en de manenwolf - had inteelt geen invloed op de sterfte bij nakomelingen. Bij andere soorten - zoals de bruinrugtamarin en de moormaki - was de sterfte bij inteelt meer dan 50 procentpunten hoger dan bij niet-verwante individuen. Gemiddeld was de oversterfte 33 procentpunten bij inteelt tussen ouders en hun kinderen of tussen broer en zus. Soms is nauwe inteelt bij dieren desastreus, en soms heeft men geen schadelijke gevolgen van nauwe inteelt waargenomen.

Line breeding

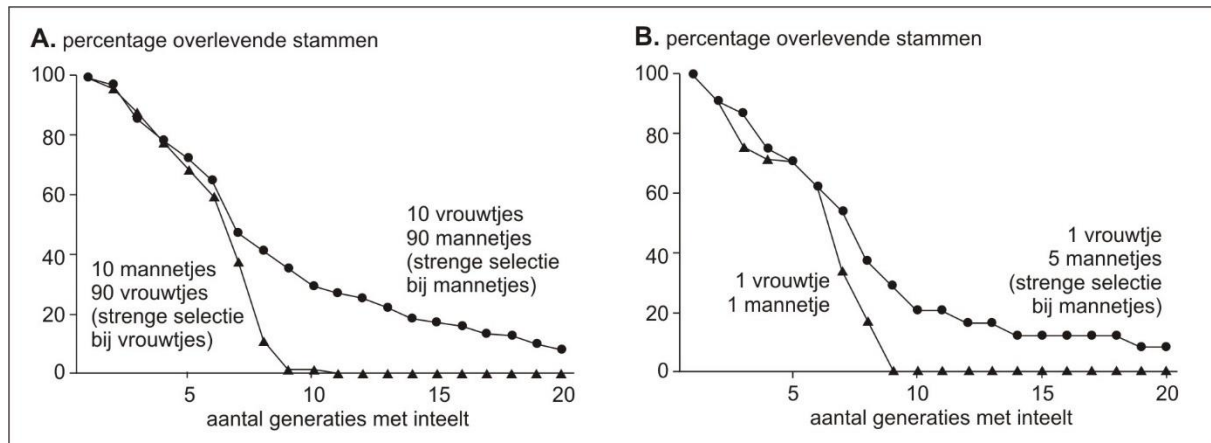
Sommige kwekers gebruiken *line breeding* om gewenste eigenschappen die in één individu aanwezig zijn, in het nageslacht extra frequent te laten voorkomen. Daartoe kruisen ze een individu met zijn kinderen en kleinkinderen, en eventueel verder (figuur 3). Daardoor komt een steeds hoger percentage van de genen van één ouder in het nageslacht.

Inteeltstammen van muizen

Het is niet *a priori* te voorspellen of inteelt schadelijk is. Dat komt doordat het erfelijke uitgangsmateriaal grotendeels onbekend is, en doordat concrete allelen toevallig verdwijnen of



Figuur 3. **Line-breeding**, met daarbij hoeveel procent van de vader-genen bij de dochter, kleindochter en achterkleindochter voorkomen. Dergelijke inteelt komt voor bij kwekers van paarden, bij Zoroastranen, Mormonen en sla-venhouders (Weinberg 1955, p. 36), en in romans (Jones 1975).



Figuur 4. De gevolgen van broer/zus-inteelt bij meeltorren: na enkele generaties zijn de meeste stammen uitgestorven. Als er strenge selectie voor mannetjes is, overleven de stammen iets langer (gegevens van Lumley e.a. 2015).

overblijven bij inteelt. In 1960 is een experiment gepubliceerd over broer/zus-inteelt bij muizen over veel generaties (Bowman en Falconer 1960). Hiervoor werden 20 lijnen muizen gedurende veel generaties ingeteeld. In de meeste lijnen nam de vruchtbaarheid af bij deze zware inteelt: na 5 generaties waren 17 van de 20 lijnen uitgestorven. Later stierven nog 2 lijnen uit. Één lijn bleef leven en behield zijn vruchtbaarheid. Bij deze lijn (1 van de 20) had langdurige, zware inteelt geen nadelig gevolg, tenminste niet in de beschermde omgeving van het laboratorium. Door dergelijke procedures zijn er inteeltstammen gemaakt van muizen en ratten die veel decennia als proefdier gebruikt worden.

Inteelt bij meeltorren

De gevolgen van broer/zus-inteelt gedurende meer dan 40 generaties zijn onderzocht bij de kastanjebruine rijstmeelkever. Er ontstonden inteeltstammen, maar het percentage overlevende stammen nam geleidelijk af (figuur 4, Lumley e.a. 2015); dit is inteeltdepressie. De mate van inteeltdepressie hing af van de geslachtsverhouding in de kweekruimtes. Er werden 4 verschillende situaties onderzocht: 10 vrouwtjes met 90 mannetjes, 10 mannetjes met 90 vrouwtjes, 1 vrouwtje met 5 mannetjes, en 1 mannetje met 1 vrouwtje. Stammen waarbij veel mannetjes om weinig vrouwtjes concurreerden, overleefden het langst. Omgekeerd waren stammen waarbij veel vrouwtjes om weinig mannetjes concurreerden, toch snel uitgestorven. Dus bij sterke selectie onder de mannetjes zijn de nadelige gevolgen van inteelt iets kleiner.

Goudhamsters

De goudhamster is een populair huisdier. Alle goudhamsters stammen waarschijnlijk af van een nest van één vrouwtje met 12 jongen die in 1930 in Syrië gevangen zijn. Alle huidige goudhamsters zijn dus het product van verre-gaande inteelt. Hun vruchtbaarheid is groot. Er zijn inmiddels veel varianten (rassen) van goudhamsters. Waarschijnlijk is veel van deze variatie veroorzaakt door mutaties die na 1930 zijn opgetreden.

Conclusie: inteelt en het nageslacht bij dieren

Volgens de theorie heeft inteelt nadelige gevolgen voor het nageslacht. Maar in individuele gevallen is bij dieren de invloed van inteelt op het nageslacht niet te voorspellen. Dat geldt zelfs voor nauwe inteelt tussen ouder en kind, of tussen broer en zus. De gevolgen van inteelt zijn afhankelijk van het genetisch materiaal, en dat is grotendeels onbekend. Soms is inteelt zeer schadelijk en soms helemaal niet.

3.2. De keuze van sekspartners door dieren in het wild

Vroeger meende men dat dieren een gedetailleerde erfelijke *template* van een geschikte sekspartner zouden hebben. Nu is duidelijk dat veel dieren erfelijke* gespecialiseerde leersystemen hebben waarmee ze hun sociale partners en sekspartners identificeren (hoofdstuk 3.2.).

Hieronder bespreek ik voorbeelden van de praktijk van de keuze van sekspartners bij verschillende soorten gewervelde dieren. De voorbeelden zijn zo gekozen dat ze de algemene principes toelichten en dat ze de grote variaties in de natuur tonen.

3.2.1. Vissen

Stekelbaarsjes

Sociale imprinting. Er is een verschil tussen sociale en voortplantingsvoorkeuren van het driedoornig stekelbaarsje. Stekelbaarsjes zwemmen in scholen, wat voor- en nadelen voor de individuen heeft (Frommen e.a. 2007, hoofdstuk 5.1.). Als stekelbaarsjes voor schoolvorming de keuze hebben tussen bekende verwanten en onbekende niet-verwanten, kiezen ze vooral voor de bekende verwanten om een school te vormen. Als ze de keuze hebben tussen onbekende verwanten en onbekende niet-verwanten vormen ze toch vooral scholen met hun verwanten: kennelijk hebben verwanten stimuli die schoolvorming bevorderen. In scholen van verwante individuen is er minder agressie en meer samenwerking dan in scholen van niet-verwante individuen. Als stekelbaarsjes echter ingeteeld zijn, hebben ze geen voorkeur meer voor verwanten of niet-verwanten (Frommen e.a. 2007). Dit alles wijst erop dat stekelbaarsjes scholen vormen op basis van *self-referent phenotype matching* voor 'geur'; bij ingeteelde stekelbaarsjes is er weinig verschil tussen chemische stimuli.

Seksuele imprinting. De voorkeuren voor sekspartners zijn anders. Voor sekspartners kregen vrouwtjesstekelbaarsjes de keuze tussen een bekende broer en een onbekend mannetje. Dan kiezen ze vooral voor het onbekende mannetje: ze zijn gemiddeld twee maal vaker bij het onbekende mannetje dan bij de bekende broer; kennelijk zenden individuen stimuli uit die de kans op paringen met verwanten verminderen (Frommen en Bakker 2006). Ook voor de keuze van sekspartners gebruiken vrouwtjes stekelbaarsjes *self-referent phenotype matching*, maar dan juist voor de voorkeur voor het ongelijke. Overigens is het wel waarschijnlijk dat de reacties van mannetjes en vrouwtjes op de rode buik van het mannetje, en van mannetjes op de opgezwollen buik van de vrouwtje door erfelijk vastgelegde tekenstimuli veroorzaakt worden.

Zebravisjes

Als volwassen vrouwtjes van zebravissen de keuze hebben voor sekspartner tussen een onbekende broer en een onbekend niet-verwant mannetje, kiezen ze vooral het niet-verwante mannetje (Gerlach en Lysiak 2006). Ze selecteren op basis van 'geur'. Maar mannetjes zebravissen hebben daarentegen geen voorkeur voor verwante of niet-verwante vrouwtjes. Vrouwtjes van stekelbaarsjes en zebravissen vermijden inteelt door minder te paren met individuen die hetzelfde ruiken als

zijzelf of hun familie. Daarom denk ik dat inteeltvermijding ouder is dan de afsplitsing van vissen en viervoeters (400 Mya, *megayears ago*, miljoen jaar geleden).

3.2.2. Amfibieën

De gevolgen van uutteelt bij luipaardkikkers: soortvorming in actie

Ook paringen tussen verre verwanten van dezelfde soort hebben nadelen. De luipaardkikker leeft in een groot, gevarieerd deel van Noord-Amerika: in hete en koude gebieden, in droge en vochtige gebieden, en in het laagland en in de bergen. Luipaardkikkers uit 6 verschillende USA staten (Vermont, New Jersey, Florida, Wisconsin, Louisiana en Texas) zijn verzameld, en kruisingen zijn in het laboratorium onderzocht (dus binnen de soort maar met individuen uit verschillende staten, Moore 1946). Kruisingen tussen individuen uit nabije staten gaven normale nakomelingen. Maar naarmate de afstand tussen de geboortegronden van de ouders groter was, groeiden de nakomelingen trager en hadden meer afwijkingen – en wel zo ernstig dat ze in het wild waarschijnlijk niet hadden overleefd. Dit toont het proces van geleidelijke soortvorming – en dus erfelijke isolatie.

3.2.3. Vogels

Inteeltvermijding bij Canadese ganzen.

Inteeltvermijding is experimenteel onderzocht bij Canadese ganzen. Eieren van deze soort werden naar nesten van andere Canadese ganzen verplaatst. Als niet-verwante mannetjes en vrouwtjes samen opgroeien in hetzelfde nest, paren ze niet. Als broer en zus in een verschillend nest opgroeien, en als ze later bij elkaar komen, paren ze wel (Aberle e.a. 1963). Bij Canadese ganzen is er soortherkenning op basis van *family-referent phenotype matching*, en is er inteeltvermijding op basis van eerder samengaan.

Verschillen tussen soorten mezen

Het ontstaan van de voorkeur voor sekspartners is experimenteel onderzocht bij meesjes (Slagsvold e.a. 2002). Eitjes van koolmeesjes werden in het wild in nesten van pimpelmeesjes gelegd en door pimpelmeesjes uitgebroed. Als volwassenen behandelden deze koolmeesjes pimpelmeesjes als hun soortgenoten, en zij probeerden ermee te paren. Toch is dit patroon niet algemeen. Als men omgekeerd eitjes van pimpelmeesjes door koolmeesjes laat uitbroeden, houden de meeste pimpelmeesjes een voorkeur voor de eigen soort en niet voor koolmeesjes. Er zijn dus soortverschillen tus-

sen verwante vogelsoorten. Koolmezen hebben *family-referent phenotype matching*, maar pimpelmezen niet. De voorkeuren van pimpelmezen moeten nog verder onderzocht worden: kiezen zij op basis van *self-referent phenotype matching*, of op basis van erfelijk vastgelegde soort-eigen stimuli?

Parent-referent phenotype matching bij zebrovinken

De voorkeuren voor sekspartners zijn experimenteel onderzocht bij zebrovinken. Onderzoekers plakten bij broedpaartjes van zebrovinken een rode of een blauwe veer op hun voorhoofd. Van de nakomelingen hiervan vertoonden de vrouwtjes een voorkeur voor mannetjes met een rode of blauwe veer, respectievelijk (Witte en Sawka 2003, Witte en Capers 2006). Voor de vrouwtjes was er dus *parent-referent phenotype matching*. Maar voor de mannetjes hadden kleurige veren bij het broedpaar geen invloed op hun voorkeur. Er is een witte variant van zebrovinken, waarbij het vrouwtje van nature een lichtoranje snavel heeft, en het mannetje dieper oranje tot rood. De snavels van de broedparen werden geleverd met nagellak. Er waren twee groepen broedparen: vrouwtjes oranje / mannetjes rood; en vrouwtjes rood / mannetjes oranje. Toen de mannetjes hieruit volwassen waren, werd hun voorkeur voor vrouwtjes met verschillende snavelkleuren gemeten. Daarbij waren er 8 tinten variërend van lichter oranje dan normaal tot dieper rood dan normaal. Als een mannetje grootgebracht was door een vrouwtje met een rode snavel, prefereerde hij vrouwtjes met nog dieper rode snavels; en omgekeerd, als een mannetje grootgebracht was door een vrouwtje met een oranje snavel, prefereerde hij vrouwtjes met nog lichter oranje snavels (ten Cate e.a. 2006). Witte zebrovinken onderscheiden mannetjes en vrouwtjes op basis van eerdere ervaringen. Er is dus *parent-referent phenotype matching*, maar met een voorkeur voor extremere verschillen.

3.2.4. Zoogdieren

Bij allerlei knaagdieren komen minder paringen voor tussen nestgenoten dan tussen niet-nestgenoten (Pusey 1987, Pusey en Wolf 1996). Met DNA-onderzoek is aangetoond dat prairiehonden en grienden (een soort dolfijn) minder gepaard hebben met bloedverwanten dan volgens toeval zou gebeuren (Amos e.a. 1993).

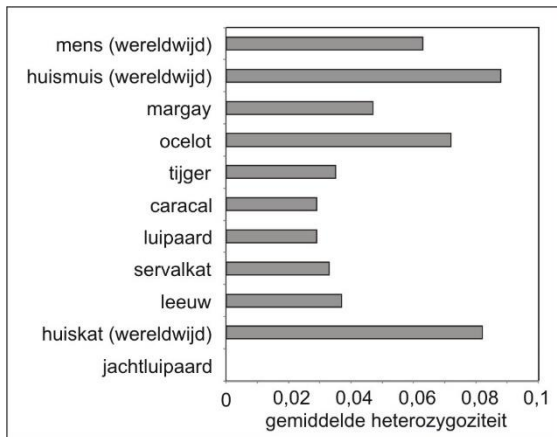
Naakte molratten

Naakte molratten hebben een bijzonder voortplantingssysteem (Jarvis 1981, Faulkes e.a.

1997). Zij leven in grote, ondergrondse kolonies van 25 – 300 individuen met één vruchtbaar vrouwtje, de 'koningin', die nakomelingen krijgt, en een of twee mannetjes die met de koningin paren. De overige leden van de kolonie zijn nakomelingen van de koningin; zij zijn niet seksueel actief, maar zij dragen wel bij aan de verzorging van de jongen, aan de verdediging van het nest, en aan het verzamelen van voedsel. De sociale structuur bij de naakte molrat lijkt op die bij de sociale insecten, zoals mieren en honingbijen. Er zijn in het wild vooral grote kolonies van naakte molratten gevonden; daarom neemt men aan dat kolonies van naakte molratten vooral ontstaan doordat een grote kolonie opsplijt. De erfelijke variatie binnen en tussen kolonies van naakte molratten is zeer klein: op basis van DNA-gelijkenis is voor naakte molratten een inteeltcoëfficiënt geschat van 0,45 (Reeve e.a. 1990, zie ook figuur 2). Dat is de grootste waarde die voor een wilde populatie gemeten is; groter dan tussen broer en zus bij mensen, en is bijna even groot als bij een inteeltstam muizen. Dit wordt toegeschreven aan inteelt gedurende veel generaties (maar hierover is nog discussie Ciszek 2000, Braude 2000). De niet-voortplantende nestleden van naakte molratten verhinderen de komst van nieuwkomers; zij belemmeren de komst van nieuwe genen en bevoordelen zo hun eigen genen (O'Riain en Jarvis 1997). Maar als de koningin de keuze heeft, prefereert ze een nieuwkomer (Clarke en Faulkes 1997, Ciszek 2000). Het is in overeenstemming met de theorie van verwantenselectie dat de kolonieleden nieuwkomers afweren, en het is in overeenstemming met de theorie van inteeltvermijding dat de koningin nieuwkomers prefereert. Kennelijk wint de koningin zelden: de nestgenoten lijken succesvol in het afweren van nieuwkomers, en daardoor is de inteeltcoëfficiënt zo hoog. Het voorbeeld van de naakte molratten toont aan dat langdurige strenge inteelt in bijzondere omstandigheden succesvol kan zijn bij zoogdieren in het wild.

Jachtluipaarden

Jachtluipaarden zijn prachtige, razendsnelle roofdieren. Zij leven vooral ten zuiden van de Sahara, maar zij zijn een bedreigde diersoort. Jachtluipaarden hebben onderzoekers verrast doordat zij binnen de soort een extreem kleine genetische variatie hebben: van 52 gen-loci bij 55 individuen was er niet één heterozygoot, terwijl bij andere onderzochte zoogdieren de gemiddelde heterozygotiteit varieerde van 2,9% tot 8,8% (figuur 5). Bij jachtluipaarden kon huid van het ene individu zonder problemen bij een ander individu getransplanteerd worden, wat wijst op immunologische overeenkomst



Figuur 5. De gemiddelde heterozygositeit bij enkele soorten zoogdieren, vooral katachtigen, gebaseerd op gegevens van O'Brien e.a. (1985). Voor verscheidene gen-loci van veel individuen is het percentage heterozygote allelen gemeten. Let wel: voor jachtluipaarden is dit echt 0%.

(O'Brien e.a. 1983, 1985). Men schat dat ongeveer 12 kya (*kiloyears ago*) jachtluipaarden bijna uitgestorven waren (O'Brien e.a. 1987, Menotti-Raymond en O'Brien 1993, Driscoll e.a. 2002) en dat de populatie sinds die tijd langzaam aan het herstellen is. Er zijn allerlei tekenen van inteelt. Er is weinig variatie in immuun-eiwitten (Yuhki en O'Brien 1990), waardoor er bescherming tegen minder infectieziekten is. De kwaliteit van het sperma is gering en er sterven veel jonge dieren; dat geldt voor jachtluipaarden in dierentuinen en in het wild (O'Brien e.a. 1985). Jachtluipaarden zijn een voorbeeld van evolutie in werking: een soort sterft bijna uit, inteelt is onvermijdelijk, en de soort komt moeizaam terug, waarbij het overleven op lange termijn nog lang niet zeker is.

Dolfijnen in het wild

Bij tuimelaars in Australië is de mate van inteelt bij dolfijn-moeders en hun nakomelingen gemeten aan de hand van het DNA. Naarmate er meer inteelt was, overleefden de nakomelingen slechter; het verschil was groot: wel een factor 2 (Frère e.a. 2010). Bij grotere inteelt nam de leeftijd van het spenen toe.

Edelherten op een Schots eiland

Voor de westkust van Schotland ligt het eiland Rum van ruim 100 km². Hier leven edelherten in het wild. In een onderzoek werden alle edelherten betrokken die sinds 1981 geboren waren, d.i. de tijd dat het maximale aantal edelherten voor dat gebied bereikt was. Daardoor was er stevige concurrentie tussen de dieren. Van 2530 edelherten waren er DNA-gegevens,

zodat voor hen de mate van inteelt geschat kon worden. Hiervan waren er 10 individuen die de nakomeling waren van een vader-/dochter-paring. In allerlei opzichten was inteelt ongunstig: onder andere (1) het geboortegewicht, (2) de overleving gedurende de eerste 2 levensjaren, (3) het voortplantingssucces, en (4) overleving van de nakomelingen (Huisman e.a. 2016). Vooral in het voortplantingssucces gedurende het hele leven was er een groot effect. Het levenslang voortplantingssucces is de beste maat voor evolutionair succes. Voor vrouwtjes met de meeste inteelt was het levenslang voortplantingssucces gedaald tot 28%, en voor mannetjes zelfs tot 5%.

Konijnen in Australië

In 1859 heeft Thomas Austin 12 konijnen in Australië losgelaten om erop te kunnen jagen, met desastreuze gevolgen (Williams e.a. 1995). De konijnen hebben zich enorm uitgebreid ten koste van de oorspronkelijke soorten: zij vormen een echte plaag, die nauwelijks kon worden bestreden. Doordat de populatie startte met een klein aantal individuen, heeft er op grote schaal inteelt plaatsgevonden. Dit is een voorbeeld van enorme groei van een populatie ondanks strenge inteelt. Als we de voorbeelden van de jachtluipaarden en de Australische konijnen vergelijken, valt op dat inteelt soms tot grote problemen leidt, en soms tot enorme successen – in termen van het aantal nakomelingen. Er zijn veel andere voorbeelden dat geïmporteerde soorten planten en dieren (exoten) zich sterk verspreiden en een plaag vormen ten koste van de inheemse soorten. Bij deze exoten heeft een populatie met inteelt de concurrentiestrijd met aanwezige soorten toch gewonnen.

3.2.5. Primaten

Het verband is onderzocht tussen mate van inteelt en kindersterfte voor de leeftijd van 6 maanden bij 16 primatensoorten in dierentuinen en onderzoeksinstellingen (Ralls en Ballou 1982). Bij 15 van de 16 kolonies was de sterfte bij ingeteelde nakomelingen tot 2 maal groter dan bij niet-ingeteelde nakomelingen.

Makaken

Er zijn veel verschillende soorten makaken met verschillend sociaal gedrag. Zij leven allen in communes (hoofdstuk 5.1.) met veel mannetjes en veel vrouwtjes. In het wild verlaten de meeste zonen rond de puberteit de groep en komen mannetjes uit andere groepen; daarvoor zijn er voor de vrouwtjes voortdurend nieuwe mannetjes (Sade 1968). Als migratie tussen gemeenschappen mogelijk is, wordt

daardoor de kans op inteelt kleiner. De dochters blijven in de kolonie, dus in principe is inteelt tussen vader en dochter mogelijk, maar tussen broer en zus minder, doordat de broers meestal vertrekken. Voor het onderzoek naar inteelt bij makaken moeten we onderscheid maken tussen groepen in het wild en groepen die in gevangenschap gehouden worden. DNA-onderzoek toont dat ook mannetjes makaken in gevangenschap relatief weinig kinderen bij hun dochters verwekken (Pusey 2005).

Resusapen. Bij resusapen hebben de vrouwtjes een voorkeur voor mannetjes die ze niet uit hun vroege jeugd kennen, dus die niet hun vader kunnen zijn (Manson en Perry 1993). In hun vruchtbare periode verblijven ze vooral bij niet-verwante mannetjes, en weren ze mannetjes af waarmee ze misschien verwant zijn. Bij resusapen in het wild paarden zonen die in de gemeenschap bleven, zelden met hun moeder (Sade 1968). Maar één mannetje dat in de groep bleef, werd na gevechten dominant over zijn moeder, en paarde toch met haar, waarbij hij het initiatief nam (Sade 1968). In een andere kolonie resusapen in gevangenschap was er slechts één volwassen mannetje, terwijl ook zijn moeder aanwezig was. Gedurende verscheidene oestruscycli presenteerde de moeder zich seksueel waarbij de zoon aanvankelijk niet paarde, ook niet na aandrang, maar uiteindelijk had zij toch succes (Meier 1969, p. 69, "*If you can't be with the one you love, love the one you're with*", Stephen Stills, 1970).

Japane makaken. Bij Japanse makaken komt homoseksueel gedrag tussen vrouwtjes algemeen voor. Opmerkelijk genoeg is er ook inteeltvermijding voor homoseksueel gedrag; vrouwtjes beklimmen hun zussen niet (Chapais e.a. 1997).

Berberapen. Het verband tussen seksueel gedrag en verwantschap is onderzocht in een kolonie half-wilde berberapen (Kuester e.a. 1994). Bij berberapen is er een nauwe sociale band in de vrouwelijke lijn. Bij verwanten aan moederszijde kwamen paringen slechts voor in 3% van de mogelijke combinaties met $F \geq 0,015$. Bij verwanten aan vaderszijde was er geen enkele inteeltvermijding (Kuester e.a. 1994).

Bavianen

Er zijn verscheidene soorten bavianen met verschillende sociale structuren (Stammach 1987, Jolly 2007). Alle bavianen leven in 'troepen'⁶ van enkele tientallen individuen: volwas-

sen mannen en vrouwen en hun kinderen. Mannetjes en vrouwtjes bavianen vertonen gedrag dat inteelt minder waarschijnlijk maakt. Bij bavianen verlaten de meeste mannetjes hun troep als zij geslachtsrijp worden. Vrouwtjes blijven bij hun troep (Packer 1979). Bavianen vermijden seks met de nakomelingen van hun moeder; ze kunnen deze onderscheiden, omdat ze van jongs af gezamenlijk opgegroeid zijn met de nakomelingen van hun moeder. Een vrouwtjes anubis-baviaan heeft in haar vruchtbare periode een voorkeur voor mannetjes die pas tijdens haar leven in de troep gekomen zijn, en die dus niet haar vader of broer kunnen zijn (Packer 1979). Er was weinig geslachtsverkeer tussen mannetjes en de vrouwtjes die hun dochters konden zijn (Pusey 2005). Er waren weinig nakomelingen uit inteeltrelaties, en de meeste daarvan leefden kort (Pusey en Wolf 1996). Bij mandrials waren er relatief weinig nakomelingen uit relaties met $F = \frac{1}{4}$ (vader/dochter, moeder/zoon, zus/broer, Charpentier e.a. 2005).

Gibbons

Gibbons leven in monogame paartjes met hun kinderen in hun territorium. Als de zoons en dochters geslachtsrijp worden, zijn er verscheidene opties: (1) ze worden uit het territorium verjaagd door de ouder van hetzelfde geslacht, (2) ze verwerven een naburig territorium, al dan niet met hulp van hun ouders, (3) ze vertrekken en gaan zwerven, (4) of ze blijven langere tijd bij hun gezin (Tilson 1981, Bartlett 2007). Zwervende mannetjes vervangen of verdringen mannetjes in andere territoria, of blijven alleen (Brockelman e.a. 1998). Als de vader of moeder overlijdt of verdwijnt, komen paringen met een van hun kinderen voor: hieruit werd een kennelijk gezond kind geboren (Tilson 1981). Wellicht zijn de nadelen van inteelt voor gibbons lager dan de risico's van verspreiding.

Gorilla's

Gorilla's leven in polygyne harems. In zo'n harem is de zilverrug het enige mannetje dat aan de voortplanting deelneemt. De dochters blijven meestal in de harem; dus in principe is inteelt tussen vader en dochter mogelijk. Er zijn echter weinig copulaties waargenomen tussen de zilverrug en zijn dochters (Pusey 2005). Maar in kleine, geïsoleerde populaties van berggorilla's is inteelt onvermijdelijk: dan zijn de chromosomenparen over 34%-38% van hun lengte homozygoot (Xue e.a. 2015). Dat is een sterkere inteelt dan in de meest ingeteelde mensen-gemeenschappen.

⁶ Zie hoofdstuk 5.1. voor de sociale structuur bij bavianen.

Chimpansees

Chimpansees leven in gemeenschappen van veel mannetjes en veel vrouwtjes, en hun kinderen. Voor de geslachtsrijpheid trekken meisjes veel met hun (half)broers op. Maar rond de geslachtsrijpheid vertrekken de meeste meisjes, en daardoor is inteelt met hen zeldzaam. Vrouwtjes van een gemeenschap reageren meestal met agressie op een nieuw vrouwtje; zo'n nieuw vrouwtje is immers een potentiële concurrent. De mannetjes interveniëren dan vaak ten gunste van het nieuwe vrouwtje, dat voor hen een extra kans op nakomelingen is (Pusey 1980, Nishida 1989). Als geslachtsrijpe vrouwtjes toch in de gemeenschap blijven, hebben ze minder contact met hun (half)broers (Pusey 1980). Bij chimpansees zijn paringen tussen een vrouwtje en haar volwassen zonen mogelijk, maar zeldzaam, doordat de mannetjes meestal geen initiatief nemen en de vrouwtjes zich verzetten (Goodall 1986, p. 467, Pusey 1980, 2005, Constable e.a. 2001). Maar in de gemeenschap van Gombe bleven twee dominante volwassen mannetjes met hun moeder paren. Van de 14 onderzochte chimpansees was er één verwekt door een zoon van zijn moeder (Constable e.a. 2001). Dit jong stierf in zijn jeugd bij een epidemie van hondenschurft; het verband met inteelt is onduidelijk. Als vrouwtjes toch in de gemeenschap bleven, waren paringen met hun volwassen broers mogelijk. Sommige mannetjes copuleerden nooit met hun zussen, en andere mannetjes vrij vaak; bij dergelijke copulaties verzetten de zussen zich vaak; dat is seksueel geweld (Pusey 2005).

Bonobo's

Ook bonobo's leven in gemeenschappen van veel mannetjes en veel vrouwtjes, en hun kinderen. Er is minder onderzoek gedaan bij bonobo's in het wild dan bij chimpansees. Daardoor is er minder bekend over bonobo's. Ook bij bonobo's verlaten de jonge vrouwtjes voor de geslachtsrijpheid de groep, waarmee voor hen de kans op inteelt minder wordt. Maar als de mannetjes volwassen worden, zijn paringen tussen moeder en zoon mogelijk. Bonobo's paren weliswaar in alle denkbare combinaties, maar er zijn nog geen paringen in het wild tussen moeder en haar volwassen zoon waargenomen (Hohmann e.a. 1999). We moeten wel bedenken dat er pas na langer onderzoek moeder/zoon-paringen bij chimpansees zijn waargenomen. Zoveel onderzoek is er nog niet bij bonobo's gedaan. Bij bonobo's in gevangenschap is met DNA vastgesteld wie de vader en moeder was. In 31% van de bonobo's waren vader en moeder verwant (vader-dochter, moeder-zoon, broer-zus of verder

verwant tot $F = 0,0625$). Van de inteelt-bonobo's stierf 35% binnen één jaar, en van de niet-inteelt-bonobo's 13% (Van Coillie e.a. 2008).

4. Partnerkeuze bij mensen

4.1. Huwelijksregels

De gemeenschappen van onze voorouders

Zo'n 6 miljoen jaar geleden leefden de gemeenschappelijk voorouders van chimpansees, bonobo's en mensen. Zij zagen er ongetwijfeld uit als harige mensapen. Zij leefden waarschijnlijk in groepen van 20 – 150 mannetjes, vrouwtjes en hun kinderen in een groepsterritorium. Volwassen individuen hadden vermoedelijk zelden seks met nauwe verwanten. Bij de puberteit verlieten de meisjes meestal hun geboortegebied. In allerlei concrete situaties gebruikten ze kreten en geluiden met verschillende betekenissen, zoals de huidige chimpansees, maar ze hadden nog niets dat leek op de taal van de huidige mensen (hoofdstuk 7.2.).

Huwelijksregels en inteelt-vermijding

Toen er eenmaal mensen met grote hersenen en taal ontstaan waren, werden in iedere samenleving expliciete huwelijksregels gemaakt. Bij ieder volk zijn er regels over wie met wie mag of moet trouwen (Lévi-Strauss 1949, Keesing 1975). Een deel van deze regels zijn verbodsregels, een deel benoemt de voorkeurshuwelijken, en een deel de verplichte huwelijken. Lévi-Strauss (1949) noemde huwelijksregels het 'incest-verbod'. Hij kende het incestverbod mythische proporties toe: *"alleen in het incest-verbod vinden we een overgang van natuur naar cultuur, van dierlijk naar menselijk leven"* (Lévi-Strauss 1956, p. 278). Het is jammer dat men huwelijksregels de naam 'incestverbod' gegeven heeft, omdat de associatie met het begrip 'incest', in de gangbare betekenis, onvermijdelijk, maar vaak onjuist is: *"de voorschriften die antropologen 'incest taboes' noemen, verbieden zelden huwelijke tussen nauwe verwanten."* (Thornhill 1991, p. 248). Sommige huwelijksregels bevorderen inteelt, en andere gaan inteelt tegen (sectie 5.2.2.).

Claude Lévi-Strauss

Lévi-Strauss was een Belgisch antropoloog. Hij claimde dat het incestverbod het eerste morele voorschrift was in de evolutie van de mens: “...als de sociale structuur al een begin had, kan dit alleen bestaan hebben in het incestverbod omdat [...] het incestverbod in feite een transformatie is van de biologische condities van paren en voortplanten – en we weten dat er daarvoor geen regels bestaan bij dieren. Dit dwong hen om uitsluitend in een kunstmatig net van taboes en verplichtingen vereeuwigd te worden. Daar, en uitsluitend daar, vinden we de overgang van natuur naar cultuur, van dier naar mens...” (Lévi-Strauss 1960, p. 278). Lévi-Strauss koesterde zijn hypothese dat ‘de mens pas mens werd bij het ontstaan van huwelijksregels (of het incestverbod)’.

Lévi-Strauss wist dat inteelt-vermijding bij makaken beschreven was: “... de observaties van Hamilton tonen dat vertrouwde zelfs bij makaken het seksueel verlangen vermindert.” (Lévi-Strauss e.a. 1969, p. 31). Maar hij meende ten onrechte dat er bij mensapen zeker geen inteeltvermijding was. “Al is er grote onzekerheid over het seksueel gedrag van de mensapen en over het monogame of polygame leven van gorilla’s en chimpansees, het is zeker dat deze grote mensapen totaal geen seksueel onderscheid maken tussen hun nauwe verwanten.” (Lévi-Strauss e.a. 1969, p. 31). In de tijd van Lévi-Strauss was er weinig bekend over het gedrag van apen en mensapen.

4.1.1. Algemene principes**Verwantschap als cultureel begrip**

‘Verwantschap’ wordt gebruikt als een biologisch, of een sociaal begrip. Morgan (1871) analyseerde de woorden die verschillende volken gebruiken om verwantschappen te beschrijven. Het blijkt dat sommige talen veel meer verschillende woorden hebben om verwantschappen te differentiëren (figuur 6). Ook aangetrouwde en geadopteerde personen kunnen als verwanten worden benoemd, en ook bijvoorbeeld een voedster. Woorden voor bloedverwantschap, zoals ‘dochter’, ‘zoon’, ‘oom’, ‘tante’, enz. worden ook in een sociale context voor niet-bloedverwanten gebruikt (Sahlins 2012). Bij verscheidene volken wordt het woord ‘vader’ gebruikt voor alle broers van de biologische vader, of ook van de biologische moeder. De woorden ‘oom’ en ‘opa’ worden ook gebruikt voor niet-bloedverwanten met wie men een positieve relatie heeft. In het Nederlands en Engels gebruikt men hetzelfde woord voor grootvader aan vaders- of moederskant, terwijl het Zweeds onderscheid maakt tussen ‘*farfar*’ en ‘*morfar*’.

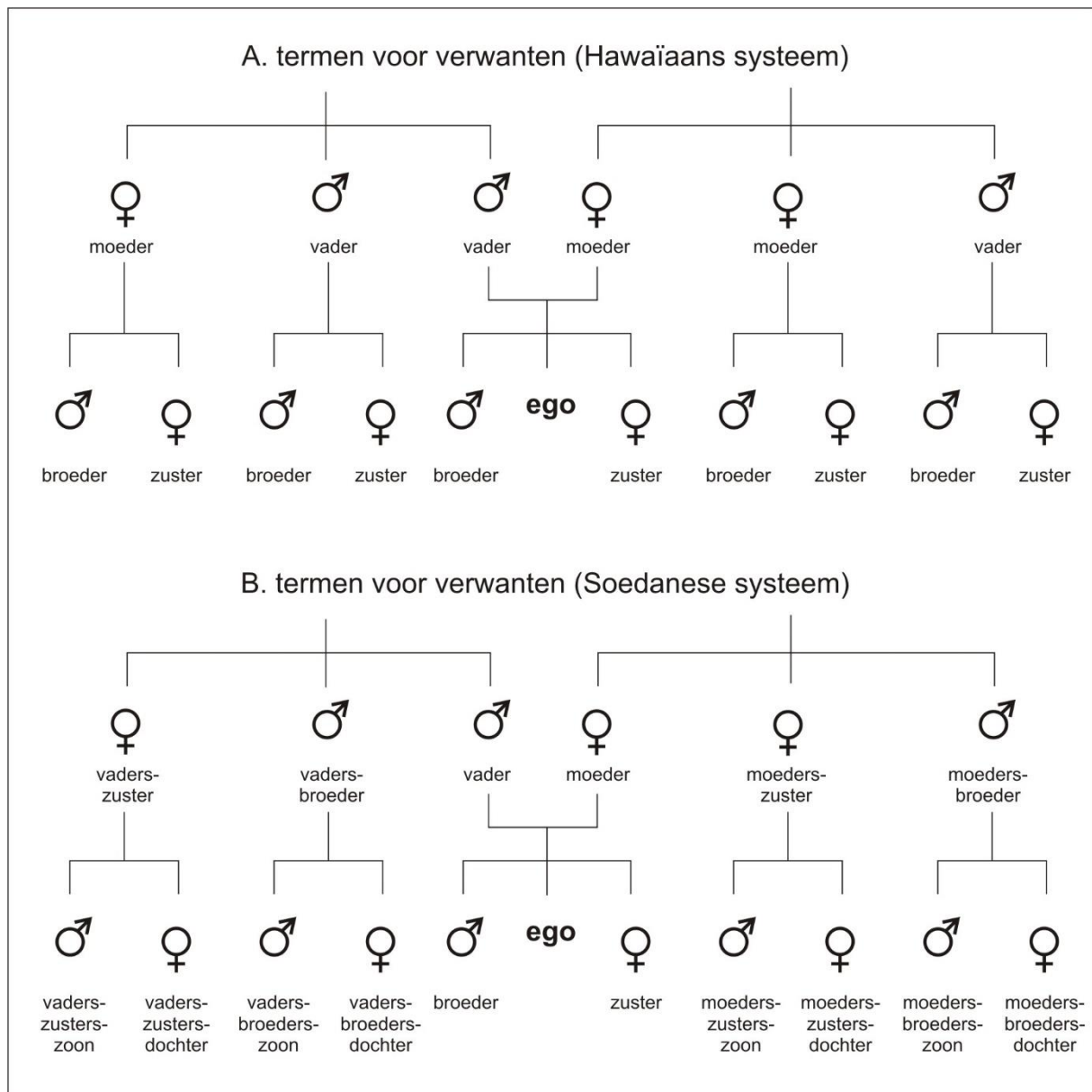
Endo- en exogamie

Bij veel groepen mag men uitsluitend met een lid van de eigen groep trouwen (**endogamie**). Cruciaal is hier (en in andere gevallen) wat als ‘de eigen groep’ wordt gedefinieerd (hoofdstuk 4.3.). Binnen veel religies zijn uitsluitend huwelijken binnen dezelfde religie toegestaan. In het westen was er een sterke groepsdruk op katholieken en protestanten om alleen binnen hun geloof te huwen. De protestantse vorsten in het UK en Nederland mogen uitsluitend met een protestant trouwen. In het huidige Israël geldt de Joodse wet, dat Joodse mannen en vrouwen uitsluitend met Joden mogen trouwen;

er is wel een kerkelijk, maar geen burgerlijk huwelijk. Jehova’s Getuigen moeten met een ander lid van de Jehova’s Getuigen huwen; doen ze dat niet, dan worden ze uit de geloofsgemeenschap verstoten. In het kastensysteem van de Hindoes was men verplicht binnen de eigen kaste te huwen – dus endogamie voor de kaste. Maar binnen de kasten onderscheidt men afstammingslijnen in de mannelijke lijn. Kinderen van broers mogen niet onderling huwen – dus **exogamie** voor een deel van de biologische familie. In Zuid-Afrika onder de Apartheid mocht men uitsluitend een lid van het eigen ras huwen, waarbij men gemakshalve negeerde dat het begrip ras bij mensen niet wetenschappelijk onderbouwd kan worden. Ook in de USA waren interracial seks en huwelijken lange tijd bij wet verboden. Bij de *native* Amerikanen en Australiërs zijn er veel clans met een mythische voorouder, een **totem** (McLennan 1869). Deze stammen benoemen zichzelf vaak met de naam van dit totemdier. Seks of een huwelijk met een lid van dezelfde clan is taboe (Frazer 1910). Totem-exogamie heeft niets te maken met inteeltvermijding. Het totem-huwelijksverbod verbiedt huwelijken tussen verre bloedverwanten binnen een totem, en het staat huwelijken met nauwe bloedverwanten buiten de totem toe (van den Berghe 1983).

4.1.2. Huwelijksregels bij verschillende volken**De farao’s in Egypte**

In het antieke Egypte was monogamie de norm, al had de farao veel bijvrouwen (Betzig 2010). Bij gewone Egyptenaren waren huwelijken tussen broer en zus zeldzaam, terwijl neef/nicht-, oom/nicht-, en tante/neef-huwelijken vrij frequent waren. Maar bij de farao’s van de 17^e



Figuur 6. In allerlei culturen gebruikt men verschillende terminologieën om verwanten te benoemen. Als voorbeeld toon ik de systematiek van het Hawaïaanse systeem dat in naamgeving het minst differentieert, en van het Soedanese systeem dat in naamgeving het meest differentieert.

en 18^e dynastie (1650 – 1295 BCE) kwamen ook broer/zus-huwelijken voor (Scheidel 1996). Toen geloofde men dat ‘de koninklijke bloedlijn versterkt werd’ door broer/zus-huwelijken. Een beroemde farao uit die periode is Toetanchamon. DNA-onderzoek toont aan dat zijn vader en moeder broer en zus waren (Hawass e.a. 2010). Bij Toetanchamon zijn afwijkingen aan de botten van zijn voeten aangetroffen; in zijn familie zijn andere misvormingen aangetroffen (Hawass e.a. 2010). Wellicht zijn 2 dochters van hem dood geboren. Ook bij de latere Ptolemeïsche dynastie (305-30 BCE) waren broer/zus-huwelijken frequent; de beroemdste persoon hieruit was Cleopatra (eigenlijk Cleo-

patra VII), die aanvankelijk met haar broers getrouwd was. Bij haar broers kreeg ze geen kinderen, maar later wel één bij Caius Julius Caesar, en drie bij Marcus Antonius. Er zijn geen gegevens over het opgroeien van faro-kinderen: probeerde men seksuele desinteresse tussen broer en zus te voorkomen door hen gescheiden te houden?

De bevolking in Romeins Egypte

In het oude Egypte waren broer/zus-huwelijken buiten de koninklijke familie lange tijd zeldzaam. Maar tijdens de Romeinse bezetting van Egypte (1^e en 2^e eeuw) waren er veel broer/zus-huwelijken bij de gewone Egyptische be-

volking: 30% in de steden, en 9% op het platteland (Hopkins 1980, Shaw 1992, Scheidel 1996); bij zo'n huwelijk was de man bij voorkeur ouder dan de vrouw. Lang niet iedereen kon met broer of zus trouwen, want vaak waren er niet genoeg (of te veel) oudere broers in een gezin. Daarom is 30% broer/zus-huwelijken in de steden ongeveer het maximaal haalbare: waarschijnlijk was het broer/zus-huwelijk toen de sociale norm in de steden (Scheidel 1996). In die periode is een ononderbroken reeks broer/zus-huwelijken van 4 generaties beschreven. Bij deze populatie was de kindersterfte op zich al groot: 52,6%. Bij de broer/zus-huwelijken was de kindersterfte 60,2% – 69,7% (Scheidel 1996). Er was dus extra sterfte in de inteelthuwelijken. Vooralsnog is het een raadsel waarom de gewone Egyptenaren tijdens de Romeinse bezetting een tijd lang de voorkeur gaven aan broer/zus-huwelijken (Frandsen 2009). Toen de Romeinse bezetters het Romeinse recht strenger afdwongen vanaf het jaar 212 CE, namen broer/zus-huwelijken af. Dergelijke huwelijken werden alleen bestraft als er kinderen verwekt waren (Hopkins 1980).

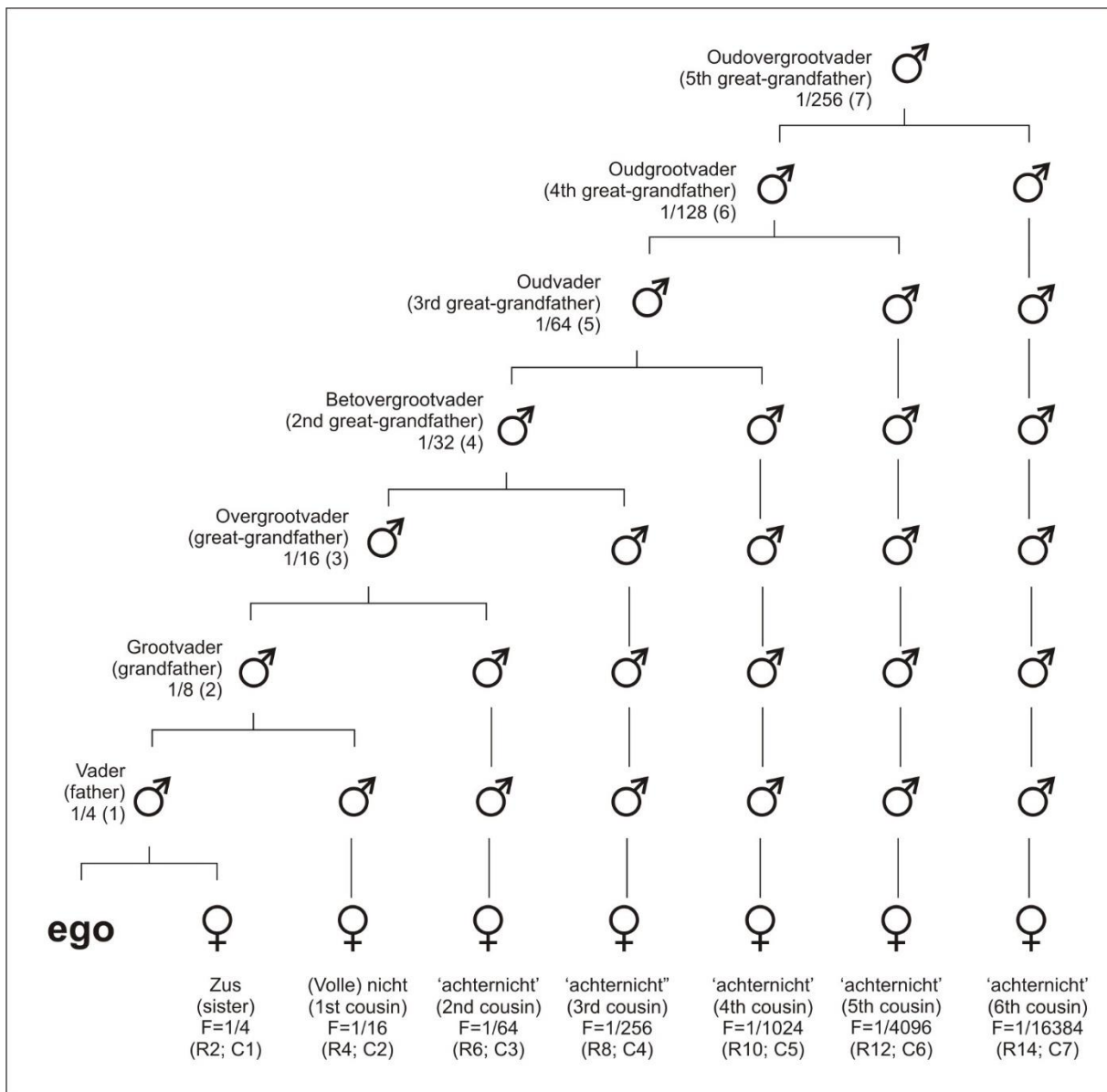
Huwelijken in het Zoroastrisme

In de Perzische rijken was het Zoroastrisme de staatsgodsdienst. De Perzen geloofden in de ongeschapen god Ahoera Mazda (Ohrmazd), de god van het Goede, en de eveneens ongeschapen Ahriman, de god van het Kwaad. De grote mythische profeet van Ahoera Mazda was Zarathustra, in het Grieks Zoroaster, daardoor heet het geloof 'zoroastrisme'. Het hoofdelement in het Zoroastrisme is de strijd tussen Ahoera Mazda en Ahriman: tussen Goed en Kwaad. Volgens Zoroaster schreef Ahoera Mazda hem het *xwedodah* voor, het 'naastverwanten-huwelijk'. Daarop antwoordde Zoroaster: *"Ik vind het slecht, hard en vreemd om het naastverwanten-huwelijk zo frequent te maken."* Ahoera Mazda antwoordde *"Ik zou het met u eens zijn, ware het niet dat dit het meest voortreffelijke van alles is."* (Frandsen 2009, p. 73). Hiermee herhaalden mensen de praktijk van de schepping. *"Dit was de meest oorspronkelijke vorm van voortplanting, en de mensheid zou deze praktijk nooit verlaten moeten hebben."* (Frandsen 2009, p. 73; zie tekstkader 'Inteelt in scheppingsverhalen en religieuze geschriften'). Het ideale huwelijk was tussen moeder/zoon, vader/dochter, en broer/zus. Zo'n naastverwanten-huwelijk was de belangrijkste manier waarop mensen de positie van de goede Ahoera Mazda in de schepping konden versterken ten koste van de positie van Ahriman (Skjaervø 2011). Geslachtsgemeenschap was belangrijk, ongeacht

of hieruit nageslacht voortkwam (Frandsen 2009, p. 68). Ahriman, de god van het Kwaad, probeerde het naastverwanten-huwelijk te voorkomen, omdat dit zijn positie verzwakte, en hij hier geen verweer tegen had (Frandsen 2009, p. 68). Het naastverwanten-huwelijk, was de belangrijkste religieuze plicht. Ahoera Mazda, Zoroaster en de priesters (Magi) erkenden wel dat het naastverwanten-huwelijk een moeilijke opdracht was, ook voor de meest toegewijde gelovigen (Scheidel 2005, Frandsen 2009). Het huwelijksvoorschrift in het Zoroastrisme is uniek: er is en was geen andere beschaving die dergelijke sterke inteelt voorschreef⁷. Volgens het Zoroastrisme leidt het huwen met naastverwanten tot maximale liefde en genegenheid (Frandsen 2009, p. 73). In het Zoroastrisme was het een zonde om ongehuwd te zijn. Er was polygynie toegestaan; een man kan gelijktijdig met zijn moeder, zus en dochter getrouwd zijn, maar ook met andere vrouwen die niet met een naastverwanten man konden of wilden trouwen. Was er werkelijk op grote schaal geslachtsgemeenschap tussen naastverwanten? *"Het valt niet te ontdekken dat deze praktijk in historische tijden werd uitgevoerd door koningen en priesters, en op onbekende schaal door de algemene bevolking."* (Skjaervø 2011). Er waren veel eigentijdse getuigenissen van omringende volken, waaruit men nu concludeert dat het naastverwanten-huwelijk inderdaad een gangbare praktijk was (Scheidel 1996, Frandsen 2009). Er zijn geen gegevens over het opgroeien van kinderen: probeerde men seksuele desinteresse tussen verwanten te voorkomen, bijvoorbeeld door de kinderen gescheiden te laten opgroeien?

Van 559 BCE tot 651 CE was het Zoroastrisme de staatsgodsdienst in Perzië, maar daarna domineerde de Islam. In de Islam was het naastverwanten-huwelijk streng verboden, en het nam geleidelijk af in Perzië. Vanwege vervolging door moslims migreerden veel Zoroastranen naar India. In het Perzië vanaf de 15^e eeuw beschouwde men een neef/nicht-huwelijk als een naastverwanten-huwelijk. Er is nog geen systematisch DNA-onderzoek gedaan aan Zoroastranen die tussen 559 BCE en 651 CE overleden zijn; met dergelijk onderzoek kan men achterhalen hoe vaak en gedurende hoeveel generaties naastverwanten-huwelijken bij Zoroastranen inderdaad voorkwamen. De huidige Zoroastranen in Iran en India vertonen genetisch meer overeenkomsten dan andere volken; de grootste geneti-

⁷ Omdat dit het religieus voorschrift was, was dit – per definitie – geen incest.



Figuur 7. Een stamboom over 7 generaties. In het Nederlands zijn de namen voor verwanten in opgaande lijn tot de 64^e generatie eenduidig en goed gedefinieerd (<http://stamboomvragenforum.nl/index.php?action=printpage;topic=114.0>). Overeenstemming over de naamgeving in neergaande lijn is er minder. Voor de namen voor zijlijnen is er zo weinig overeenstemming dat wel voorgesteld is om alles in het Nederlands 'achterneef'/'achternicht' te noemen. De Engelse terminologie is exacter: 1st, 2nd, 3rd enz. cousins worden hierin gedefinieerd.

sche overeenstemming was tussen Zoroastriëse priesters in India (Lopez e.a. 2017). Dit wijst in ieder geval op sterke endogamie.

Het klassiek Romeinse huwelijksrecht

Volgens het Romeinse huwelijksrecht was bloedverwantschap een huwelijksbelemmering; dat gold voor verwantschap tot de zesde graad (in de Romeinse telling), d.i. *second cousins* (F = 1/64, figuur 7). Dat gold ook voor aangehuwde verwanten en voor verwantschap door adoptie. Men mocht op één moment met

slechts één persoon getrouwd zijn, maar echtscheiding was mogelijk. De keizer had daarnaast veel bijvrouwen (Betzig 2010). Aanvankelijk waren huwelijken tussen de verschillende klassen (patriciërs en plebejers) verboden (endogamie), maar dit verbod werd snel opgeheven. Een Romeins burger mocht niet met een slaaf of met een vrijgelaten slaaf huwen.

Joodse huwelijksregels

De Joodse huwelijksregels zijn te vinden op 3 plaatsen in de Tenach (het Oude Testament):

Inteelt in scheppingsverhalen en religieuze geschriften

In het **Egyptische scheppingsverhaal** kreeg de schepper Kheperi twee kinderen, Shu en Tefnut, die gemeenschap met elkaar hadden en Geb en Nut verwekten; Geb en Nut hadden gemeenschap en verwekten Osiris, Seth, Isis en Nephthys. Osiris en Isis huwden met elkaar.

Het **Griekse scheppingsverhaal** startte met het oerprincipe Gaia. De zoon en echtgenoot van Gaia was Uranos. Hun kinderen, Kronos en Rhea, hadden gemeenschap en kregen de kinderen Demeter, Hera, Hades, Hestia, Poseidon en Zeus. De oppergod Zeus trouwde met zijn zus Hera en had daarnaast vele minnaressen.

In het **Zoroastrisme** was de goede Ahoera Mazda (of Ohrmazd) de ongeschapen schepper. Ahoera Mazda schiep 6 Amesha Spentas, de oerprincipes van de wereld. Een van deze 6 was Spandarmat, die overeenkomt met Moeder Aarde. Uit het zaad van Ahoera Mazda op Spandarmat (die zijn dochter maar door deze daad ook zijn vrouw was) ontsprong Gayomart, de 'Blessed Man', die evenwel geen menselijk vorm had. Toen Gayomart stierf, viel zijn zaad op de Aarde (Spandarmat, die zijn moeder maar door deze daad ook zijn vrouw was), en hieruit ontstonden de eerste man en vrouw, Mashye en Mashyane. Zij hadden seks en kregen een tweeling, een jongen en een meisje, die zo aantrekkelijk waren dat hun ouders hen opaten. Daarom zorgde Ahoera Mazda dat pasgeboren baby's minder aantrekkelijk waren, zodat ze konden overleven. Vervolgens kregen Mashye en Mashyane nog 6 tweelingen, steeds een jongen en een meisje, die met elkaar trouwden en kinderen kregen. Door het naastverwanten-huwelijk moesten mensen de schepping herhalen.

In het **boek Genesis** van de Tenach (het Oude Testament) hadden zonen en dochters van Adam en Eva geen andere keuze dan met elkaar huwen. Dat deden ze ook. Ook de zonen en dochters van Noach konden alleen met elkaar huwen. Dat deden ze ook. Volgens Genesis was de aartsvader Abraham getrouwd met zijn halfzus van vaderszijde.

Leviticus 18, Leviticus 20 en Deuteronomium 27. Er zijn overeenkomsten en verschillen tussen deze drie bronnen; voor een overzicht, zie <http://en.wikipedia.org/wiki/incest>. Sommige van deze regels hebben niets te maken met biologische verwantschap en het risico op erfelijke afwijkingen bij het nageslacht. Zo mogen mannen en vrouwen volgens de Tenach niet trouwen met hun schoon- of stiefouder, of met hun schoon- en stiefkinderen. De Tenach verbiedt niet expliciet huwelijken tussen vader en dochter, of tussen moeder en zoon, maar volgens de Talmoed (de officiële uitleg van de wet) is dat zo evident fout dat het niet verboden hoeft te worden.

Christelijke huwelijksregels

In het Christendom waren er aanvankelijk zeer strenge huwelijksbeperkingen: huwelijken waren toegestaan als er minstens 7 generaties tussen beide partners lagen⁸. Dit was gebaseerd op een uitspraak van Isidorus van Sevilla rond het jaar 600. (Het moest het heilige getal 7 zijn, want God had de wereld in 6 dagen geschapen en rustte de 7^e dag.) Dit is uniek: er is geen andere beschaving die zo sterke uiteelt voorschreef. Het vergde zorgvuldige huwelijkslijsten over veel generaties om dergelijke verre verwantschap te traceren. Overtredingen van deze regel konden bestraft worden met verwijdering uit de kerk of ontbin-

ding van het huwelijk. De 7^e-graads regel leidde tot problemen, daarom is deze regel later bij het 4^e Concilie van Lateranen in 1215 versoepeld tot de 4^e graad van de Canonieke telling ($F = 1/256$, *3rd cousins*). (Het moest het bijzondere getal 4 zijn, omdat er 4 *humores* en 4 elementen waren.) Voor huwelijken tussen nauwer verwante personen moest men toestemming (dispensatie) bij de kerk aanvragen. Vooral voor adellijke personen werd dispensatie verleend. In principe erkende de Roomse kerk geen echtscheidingen.

Huwelijksregels in de Islam

In de Islam is het huwelijk zeer belangrijk. "En dit is onder Zijn tekenen, dat Hij uit uw midden echtgenoten voor u schiep, opdat gij er rust in moogt vinden, en Hij heeft liefde en tederheid onder u geplaatst." (Koran 30:21). "O gij jonge mannen! Een ieder die in staat is om te trouwen dient te trouwen, want dit zal hem helpen om zijn blik neer te slaan en zijn schaamte te bewaren." (Al-Boekhari). Binnen de Islam is het huwelijk de enige toegestane relatie tussen man en vrouw. Een man mag met maximaal 4 vrouwen trouwen, maar hij moet deze vrouwen gelijk behandelen. Seks buiten het huwelijk is streng verboden en wordt (in principe) zwaar bestraft. In de Islam is het verboden dat een man huwt met zijn moeder, dochter, zus, zus van vader of moeder, dochter van zijn broer of zuster, halfzussen, zijn schoonmoeder, zijn schoondochter, zijn stiefdochter en stiefmoeder. Dus ook huwelijken met enkele niet-bloedverwanten zijn verboden. De Profeet

⁸ Dan is $F = 0,00006 = 1/16384$, fig 2, of de 7^e graad volgens de Canonieke telling, de 14^e graad in de Romeinse telling, *6th cousins*.

Mohammed heeft huwelijken tussen neef en nicht toegestaan, maar niet aanbevolen. In veel moslimlanden wordt het neef/nicht-huwelijk cultureel gestimuleerd (zie 4.5.1.). De Koran verbiedt huwelijken met polytheïsten (vers 2,221). Volgens de gangbare interpretatie echter mag een moslimman wel met een Jodin of Christenvrouw trouwen, maar een moslima moet met een moslim trouwen. Het idee hierachter is dat de man het geloof van zijn gezin bepaalt.

Mormoonse huwelijksregels

De Christelijke geloofsgemeenschap De Heiligen der Laatste Dagen ('Mormonen') is in 1830 in New York gesticht. Bij hen waren huwelijken tussen alle verwanten toegestaan. Voor de nakomelingen van Adam en Eva of van Noach waren nauwe verwanten de enige beschikbare huwelijkspartners (zie tekstkader 'Inteelt in scheppingsverhalen en religieuze geschriften'); daarom zou het huwelijk met naastverwanten natuurlijk zijn, en niet door God verboden. Omdat ook polygynie was toegestaan, kon een man gelijktijdig met vrouwen gehuwd zijn die in directe lijn van elkaar afstammen, zoals moeder en dochter (zoals bij *line-breeding*, figuur 4). Tussen 1846 en 1869 migreerden de Mormonen naar Utah, maar in 1892 werd het huwelijk tussen nauwe verwanten door de staat Utah verboden (Weinberg 1955, p. 36).

Inteelt in koninklijke families

Volgens sommige scheppingsverhalen hadden de goddelijke scheppers seks met hun nakomelingen bedreven – en hun goddelijke nakomelingen op aarde (keizers en koningen) moeten dat ook doen. In koninklijke families van verscheidene volken kwamen huwelijken tussen naaste verwanten voor, terwijl dit voor gewone mensen niet was toegestaan. Dat is boven beschreven voor de Egyptische farao's. Een goddelijke heerser van de Inca's trouwde met zijn zus, evenals de Keltische prins in het oude Ierland. Dat kwam ook voor bij de heersers van de Calusa (een indianenstam in Florida), op Hawaï en Madagaskar (Weinberg 1955, p. 34-35, Goggin en Sturtevant 1964). In Afrika huwden de koningen van Gonzales en Gabon met hun dochters, terwijl de koninginnen met hun zoons huwden. Sommigen trekken in twijfel of in koninklijke families ouder/kind- of broer/zus-huwelijken met seks en nakomelingen wel regelmatig voorkwamen (Bixler 1982). Zij suggereren dat het soms halfbroer/halfzus betrof, maar ook halfbroers/halfzussen zijn nauw verwant ($F = 1/8$). Of men suggereert dat het in koninklijke families alleen schijnhuwelijken zonder seks betrof. Alleen met DNA-onderzoek kan men aantonen of er sprake is

van een broer/zus-huwelijk met nakomelingen; en dat is voor de ouders van Toetanchamon bevestigd (Hawass e.a. 2010). Meestal had de koning veel bijvrouwen. Inteelthuwelijken binnen de koninklijke lijn zouden noodzakelijk zijn om 'het koninklijk bloed zuiver te behouden'. De heerser had zo'n hoge, en soms zelfs goddelijke, status, dat geen enkele andere huwelijkskandidaat waardig genoeg was (Westermarck 1891, p. 333).

Linguïstische exogamie

Een opmerkelijke variant treffen we aan bij sommige volken in het Amazone-gebied. Bij die volken mag men alleen huwen met een partner die een andere taal spreekt: linguïstische exogamie (Jackson 1983, Hunley e.a. 2007). Eigenlijk is dit een bizarre regel die contact tussen echtelieden onnodig belemmert. Maar net als alle huwelijksregels wordt ook deze overtreden.

Patri- of matrilokaal?

Veel culturen zijn patri- of matrilokaal d.w.z. het pasgetrouwde stel blijft respectievelijk in de familie van de man of de vrouw. Dit is wel vergeleken met sekse-afhankelijk verspreiding bij allerlei diersoorten, maar dat is een onjuiste vergelijking, want sekse-afhankelijk verspreiding bij dieren gaat juist vooraf aan de vorming van seksuele relaties. Overigens leert de praktijk dat het onderscheid patri- versus matrilokaal nogal ideaaltypisch is: individuen gaan hier vaak flexibel en pragmatisch mee om (Lee 1979, Chagnon 1983).

Huwelijksregels in de Nederlandse wet

De Nederlandse wet verbiedt huwelijken tussen bloedverwanten in de opgaande en neergaande lijn; hetzelfde verbod geldt voor adoptiekinderen (Burgerlijk Wetboek, boek 1, artikel 41). In geval van adoptiekinderen kan de minister ontheffing verlenen om gewichtige redenen, wat meestal zwangerschap betekent. Het Nederlandse strafrecht (artikel 249) verbiedt seks ('ontucht') met minderjarige kinderen en adoptiekinderen, en met personen die aan iemands gezag zijn toevertrouwd, zoals onderwijzer, leidinggevende, opzichter, arts, verpleger, e.d.

4.2. De praktijk

Thorndike (1923, p. 22) meende dat inteeltvermijding een *Human Universal* is: "*Er is waarschijnlijk geen natuurlijke neiging dat je niet de liefde bedrijft met iemand bekend als het kind van je moeder. Toch is die neiging veel meer bijna universeel dan vele andere die aangetoond instinctief zijn.*"

Inteelt en seksueel misbruik

Er rust bijna overal een taboe op seks tussen vader en dochter, en tussen broer en zus. Door dit taboe is het moeilijk om betrouwbare gegevens over dergelijk seksueel contact te krijgen. Volgens gegevens van justitie waren er tussen 0,2 - 9 gevallen per miljoen inwoners in Zweden, Nieuw Zeeland, Canada, het UK en de USA (Weinberg 1955, p. 37-39). Bij onderzoek met enquêtes vindt men veel hogere frequenties: 0,25% - 2% van de vrouwen in westerse landen zegt ooit geslachtsgemeenschap gehad te hebben met vader of broer (Kinsey e.a. 1953, Russell 1983, van den Berghe 1983, Erickson 2005): ongeveer even vaak met de vader als met een (meestal oudere) broer⁹. Bij justitie worden echter vader-/dochter-cases 5 – 10 maal vaker aangemeld dan broer/zus-cases (Weinberg 1955, van den Berghe 1983, p. 96). Bijna altijd was er drang of dwang, die het jongere meisje niet kon weerstaan. Naar schatting is 0,01‰ – 0,1‰ van de geboortes in het westen het product van seks tussen vader-dochter of broer-zus (Adams en Neel 1967, Cavalli-Sforza en Bodmer 1971). Het is aannemelijk dat een deel van de zwangerschappen van nauwe verwanten door spontane of kunstmatige abortus beëindigd is. Overigens worden niet alle nakomelingen uit dergelijke paringen onderkend, omdat de familie soms bedrog pleegt bij de aangifte (Wells e.a. 1988). Het is nog een open vraag of erfelijkheid een rol speelt in de kans dat iemand in feite met een nauwe verwant seks heeft. Ik heb geen statistische gegevens over seks en huwelijken tussen naaste verwanten bij niet-westerse volken – vermoedelijk lag dat te gevoelig.

Het meest gerucht makende recente voorval is wel van Josef Fritzl in Oostenrijk, dat in 2008 ontdekt werd. Deze man heeft met zijn dochter Elisabeth vanaf haar 11^e jaar seks gehad, en heeft haar tussen haar 18^e en 42^e jaar heimelijk opgesloten in een speciaal gebouwde kelder; daar heeft hij 7 kinderen bij haar verwekt, zoals DNA-onderzoek bevestigde. Van de 7 kinderen overleed er één kort na de geboorte.

Als alleen verwanten als partner beschikbaar zijn

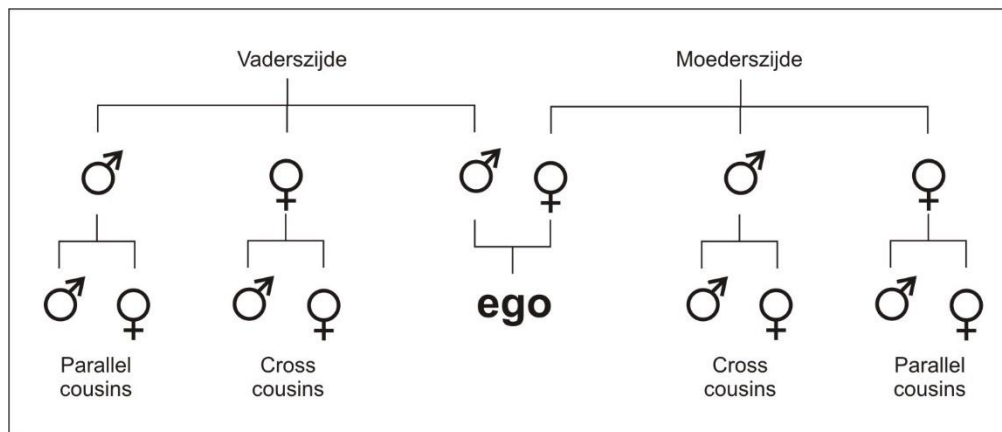
Soms zijn er alleen verwanten aanwezig als huwelijkspartner. De Joodse Tenach vermeldt het verhaal van Lot en zijn dochters (Genesis

19). Na het vertrek van Lot en zijn dochters uit Sodom, waren er voor zijn dochters geen geschikte huwelijkskandidaten beschikbaar, en zijn dochters besloten hun vader dronken te maken en seks met hem te hebben. Hieruit werden twee zonen geboren. Dit verhaal wordt in de Joodse en Christelijke traditie erkend; in de Joodse geschriften werden de dochters hiervoor niet bestraft. In de islam-traditie wordt dit verhaal niet erkend, *“omdat God nooit een profeet in zulk een lastige situatie gebracht heeft dat zijn dochters hem dronken zouden voeren en ontucht met hem zouden plegen”*. Er zijn meer voorbeelden van “nood breekt wet”. *“In de 18e eeuw was het in de Amerikaanse kolonisatiegrens, en in geïsoleerde delen van het Britse platteland, niet ongebruikelijk dat de oudste dochter haar moeder opvolgde als echtgenote van haar eigen vader.”* (May 1979, p. 193).

Neef/nicht-huwelijken

Er zijn grote verschillen in de waardering van neef/nicht-huwelijken. In 8 staten van de USA zijn neef/nicht-huwelijken een misdrijf, en in 22 staten is dit een overtreding, terwijl neef/nicht-huwelijken in andere staten zijn toegestaan (Farrow en Juberg 1969, Bittles 2005). Omgekeerd beschouwt men in veel samenlevingen een huwelijk tussen sommige neef/nicht-combinaties als het optimale huwelijk; dat geldt voor moslims, Hindoes in Zuid-India, Han-Chinezen en veel kleinschalige niet-westerse volken. Neef/nicht-huwelijken kwamen voor in arme en rijke families: in de arme families was hierdoor de bruidsschat minder een probleem, en in de rijke families werd zo opsplitsing van familiebezit voorkomen. Bij de Yanömamö was het ideale huwelijk voor een man met zijn vaders-zusters-dochter of met zijn moedersbroers-dochter (dit zijn *cross-cousins*). Maar het is verboden dat een man trouwt met zijn vadersbroers-dochter of met zijn moeders-zusters-dochter (dat zijn *parallel-cousins*, figuur 8). Door praktische beperkingen werden deze huwelijksregels vaak overtreden om überhaupt een geschikte partner te kunnen vinden (Lévi-Strauss 1949). Chagnon (1983, p. 143) beschrijft een voorval dat een man trouwde met de achterkleindochter van zijn oudoom (zie figuur 9). Dit werd als verboden huwelijk beschouwd, en het leidde tot een groot conflict en uiteindelijk de opsplitsing van het dorp. Let wel: dit staat volledig los van bloedverwantschap: bij de Yanömamö was het ideale huwelijk tussen *cross-cousins* ($F = 1/8$), terwijl voor dit ‘incestueuze’ huwelijk de verwantschap veel kleiner was ($F = 1/128$).

⁹ Het komt ook voor dat jongens slachtoffer zijn van seksueel geweld binnen het gezin, maar 5 maal minder dan meisjes; ook dan is meestal een man de dader. Het komt voor dat vrouwen of meisjes de dader zijn, maar zeer zelden (Salazar e.a. 2005).



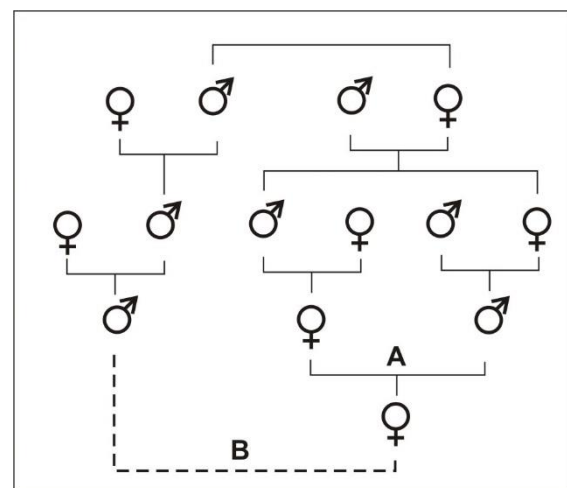
Figuur 8. Verschillende varianten bij neef-/nicht huwelijken. In het Engels en bij veel volken worden cross en parallel cousins strikt onderscheiden, en bij veel volken mag het ene type cousins wel trouwen, maar het andere niet.

De regels en de praktijk bij de Trobianders
Malinowski (1929) heeft beroemd onderzoek gedaan bij de Trobianders (op een eilandengroep ten noordoosten van Nieuw-Guinea). Er zijn verscheidene huwelijks- en seksverboden; overtreding van deze verboden zou leiden tot een bovennatuurlijke straf, die door magie teniet kon worden gedaan, tot sociale straffen, of tot zulke schande dat de dader geacht werd zelfmoord te plegen. Het belangrijkste taboe is een huwelijk tussen broer en zus. In feite wordt er toch vrij vaak getrouwd tussen verwanten, vooral binnen de Malasi-clan. De Trobianders geven (zoals alle mensen) een fraaiere beschrijving van hun eigen samenleving dan de werkelijkheid. In iedere samenleving met zelfrespect verklaren de leden dat hun leven wel volgens de regels verloopt: ze bevuilen niet hun eigen nest. "Die verhalen leiden tot de antropologische leerstelling dat de oorspronkelijke volken onberispelijk zouden zijn, immanent wettelijk, en inherente en automatische volgers van de gewoontes." (Malinowski 1929, p. 429). In de praktijk werden verboden huwelijken zelden zwaar bestraft, terwijl andere misdrijven, zoals belediging van het stamhoofd, wel met de dood bestraft konden worden.

Gemiddelde verwantschap binnen groepen
Chagnon (1983) heeft de gemiddelde inteeltcoëfficiënt uit stambomen berekend voor 13 Yanömamö-dorpen, die tot twee afstammingslijnen behoorden. In een lijn varieerde de gemiddelde inteeltcoëfficiënt van 0,031 – 0,045, maar in een andere lijn was die hoger van 0,046 – 0,0,83 (ter vergelijking: voor neef/nicht zonder verwante voorouders geldt $F = 0,0625$). Deze hoge verwantschap in de eerste lijn was te herleiden tot één stamvader die 11 vrouwen had, en 43 kinderen die overleefden, en tot de

regel dat bij voorkeur *cross cousins* huwden. In dorpen met hogere verwantschap was meer sociale cohesie en waren er minder opsplitsingen. Ik hoop dat dergelijke verbanden tussen biologische verwantschap en sociale cohesie ook in andere groepen empirisch onderzocht worden.

Tabel 1 toont de inteeltcoëfficiënt voor enkele plaatsen, volken en landen, berekend aan de hand van stambomen. Er zijn grote verschillen, die vooral samenhangen met culturele huwelijksregels en met de grootte van de populatie. In de Indiase staat Andhra Pradesh was er een klein verschil tussen religies: Brahmanen



Figuur 9. Stamboom bij de Yanömamö. Het huwelijk bij A is tussen cross cousins, wat het ideaal bij de Yanömamö was. Het huwelijk B, met de stippellijn, is volgens de Yanömamö verboden (incest), en leidde tot een groot conflict en opsplitsing van het dorp (Chagnon 1983).

Tabel 1. De inteeltcoëfficiënt voor enkele plaatsen en volken, berekend vanuit bekende stambomen. (Strikt genomen mag dit niet zo vergeleken worden, omdat deze getallen op verschillende manieren berekend zijn.)

Plaats, land, volk	Inteeltcoëfficiënt (F)	Bron
Niet-westerse volken		
Mumbai (India)	0,001 – 0,013	Sanghvi 1966
Inuit	0,003	May1979
Navaho (N. Amerika)	0,014	Allen 1965
Andrah Pradesh (India)	0,015 – 0,048	Sanghvi 1966
Saoedi-Arabië platteland	0,0312	Abdulkareem e.a. 1998
Saoedi-Arabië Riyad region	0,0227	Al Husain en Al Bunyan 1997
Tristan da Cuñha	0,035	May1979
Namowei-teri (Yanömamö)	0,030 – 0,045	Chagnon 1983
Shamatari (Yanömamö)	0,046 – 0,0835	
Europese populaties		
Nederland	0,00009	McCullough en O'Rourke 1986
Engeland en Wales	0,00026	
België	0,0005	
Noord-Italië	0,00065	
Corsica	0,00235	
Geïsoleerde groepen in Europa		
Bologna valleien	0,0003	McCullough en O'Rourke 1986
Orkney eilanden	0,0018	
Andorra	0,0031	
Las Hurdes (Spanje)	0,0042	
Hohenzollern	0,013	
Irish Tinkers (Dublin)	0,032	
Religieuze groepen		
Amish	0,0166	Dorsten e.a. 1999
Hutterites	0,02	May1979
Dunkers (Pennsylvania)	0,025	
Samaritanen	0,046	Roberts en Bonne 1973

(hoogste kaste) 0,019; Harijans (laagste kaste) 0,029; Moslims 0,025; Christenen 0,029 (Sanghvi 1966). In Nederland was de gemiddelde inteeltcoëfficiënt zeer laag: 0,00009 (McCullough en O'Rourke 1986). Tabel 2 toont de inteeltcoëfficiënt voor 52 verschillende volken, berekend aan de hand van DNA-gegevens (data van Leutenegger e.a. 2011). Deze varieerde van < 0,0005 tot 0,095.

Ook een voorkeur voor het vreemde?

Mensen hebben uit zichzelf minder vaak seks met individuen waarmee ze zijn opgegroeid; dat leidt tot enige exogamie¹⁰. Er zijn veel anekdotes dat niet alleen overeenkomsten tussen mensen, maar dat ook verschillen tot extra seksuele aantrekking leiden. *“Liefde ... ontstaat alleen uit tegenstellingen; en hoe groter die tegenstellingen zijn, hoe sterker de aantrekking. Dat zou ik met duizend levens-*

verhalen kunnen bewijzen” (Bernardin de Saint-Pierre 1784, geciteerd uit Westermarck 1891, p. 353 - 354). Darwin vermoedde dat er bij de mens ook een neiging naar exogamie is: *“... het zou best kunnen dat mannen in vroege tijden meer opgewonden werden door vreemde vrouwen dan door hen met wie ze gewoonlijk leefden.”* (Darwin 1875, p. 104). Daarnaast is er sterke ondersteuning voor seksuele aantrekking tussen gelijkende partners (zie sectie 4.3.), maar zover ik weet, is seksuele aantrekking door verschillen tussen mensen niet wetenschappelijk onderzocht. Ik weet alleen dat er seksfilms met interracial seks zijn – dus kennelijk is daar een markt voor.

¹⁰ In termen van beleving: men heeft enige voorkeur voor het vreemde.

Tabel 2. De inteeltcoëfficiënt voor 52 verschillende volken, berekend aan de hand van DNA-gegevens (data van Leutenegger e.a. 2011).

			Inteeltcoëfficiënt (F)	
Afrika		Biaka-Pygmeeën	0,005	
		Mbuti-Pygmeeën	0,005	
		San	0,004	
		Bantoe-Noordelijk	0,003	
		Bantoe-Zuidelijk	0,002	
		Yoruba	0,001	
Europa		Mandenka	0,003	
	Frankrijk	Fransen	0,004	
		Frans-Basken	0,004	
	Italië	Noord-Italianen	0,002	
		Toscanen	0,002	
		Sardinië	0,006	
	Orkney eilanden	Orcadiërs	0,002	
	Rusland	Russen	0,001	
		Adygei	0,003	
	Midden Oosten	Algerije	Mozabieten	0,014
Israël		Bedoeïnen	0,041	
		Druzen	0,032	
		Palestijnen	0,020	
Azië	Pakistan	Balochi	0,049	
		Brahui	0,024	
		Brurusho	0,009	
		Hazara	0,012	
		Kalash	0,026	
		Makrani	0,042	
		Pathan	0,032	
		Sindhi	0,031	
		China	Dai	0,007
			Daur	0,000
			Han	0,000
			Hezhen	0,005
			Lahu	0,008
	Miaozu		0,002	
	Naxi		0,000	
	Oroqen		0,002	
	She		0,003	
	Tu		0,001	
	Tujia		0,009	
	Oigoeren		0,004	
	Xibo		0,000	
	Yizu		0,002	
		Mongolië	Mongolen	0,000
		Siberië	Yakut	0,008
		Cambodja	Cambodjanen	0,003
		Japan	Japanners	0,005
	Amerika	Brazilië	Karitiana	0,059
Surui			0,095	
Colombia		Colombianen	0,030	
Mexico		Maya	0,005	
	Pima	0,040		
Oceanië	Bougainville	Rotokas-sprekers	0,003	
	Nieuw-Guinea	Papoea's	0,013	

4.3. *Phenotype matching* bij de mens

Gelijkenis tussen partners

In allerlei opzichten zijn er overeenkomsten tussen de meeste huwelijkspartners (Bereczkei e.a. 2002, 2004): dat betreft onder andere uiterlijk, 'ras', socio-economische status, IQ, scholing, persoonlijkheid, aantrekkelijkheid, beroepskeuze en lichaamsmaten. De correlaties zijn weliswaar klein, maar statistisch significant. Voor een onderzoek kregen proefpersonen de foto te zien van een man of een vrouw, en vervolgens de foto's van 4 vrouwen of mannen respectievelijk, waaronder de partner; de proefpersonen moesten uit de 4 foto's de vermoedelijke echtgenoot selecteren. Dat lukte een beetje: die selectie was 6 – 9 procentpunten beter dan volgens toeval; dit kleine verschil was wel statistisch significant (Bereczkei e.a. 2002, 2004). Er is dus enige uiterlijke overeenkomst tussen getrouwde mensen ("soort zoekt soort").

Parent-referent phenotype matching

Het volksgeloof wil dat mannen op vrouwen vallen die op hun moeder lijken, en vrouwen op gelijkenis met hun vader. Dat is wetenschappelijk onderzocht met hetzelfde fotoselectie-experiment als boven beschreven. Die overeenkomsten tussen de ouder van het andere geslacht en de eigen partner zijn groter dan tussen de echtelieden zelf. Als proefpersonen een foto van de vader van een vrouw hadden, selecteerden ze haar echtgenoot 13 procentpunten beter dan volgens toeval (Bereczkei e.a. 2004). Als proefpersonen een foto van de moeder van een man hadden, selecteerden ze zijn echtgenote 16 procentpunten beter dan volgens toeval (Bereczkei e.a. 2002, 2004). Naarmate mannen en vrouwen positiever oordeelden over hun moeder of vader (respectievelijk), selecteerden zij een partner die meer op hun moeder/vader leek. Voor vrouwen is er een kleine, maar statistisch significante correlatie tussen haar- en oogkleur van de vader en van de partner ($r = 0,13$ en $r = 0,20$ resp.). Ook voor mannen is er een kleine, maar statistisch significante correlatie tussen haar- en oogkleur van de moeder en van de partner ($r = 0,15$ en $r = 0,16$ resp., Little e.a. 2003). Vrouwen die een goede verstandhouding met hun vader hadden, vonden gezichten meer aantrekkelijk waarvan de gezichtsmaten overeenkwamen van die van hun vader (Wiszevska e.a. 2007).

Seksuele aantrekking door erfelijke overeenkomst

Er zijn veel anekdotes van seksuele aantrekking tussen broer en zus die gescheiden opgroeien en elkaar als volwassenen ontmoeten.

Na adoptie komt het vaker voor dat broer en zus trouwen, ook bij tweelingen, zonder dat zij hun verwantschap weten (Segal 2008). Soms ontdekten de echtelieden na vele jaren huwelijk bij toeval dat ze broer en zus waren: bijvoorbeeld doordat de biologische moeder op zoek ging naar haar kinderen, of doordat het bij erfelijkheidsonderzoek ontdekt werd. Na vroege scheiding komt het voor dat vader en dochter verliefd worden terwijl ze weten dat ze vader en dochter waren, en verder leven als een getrouwd paar (Weinberg 1955, p. 95). Dat gold ook voor de schrijfster Anaïs Nin en haar vader Joaquin Nin. Zij heeft de ontmoeting met haar vader toen zij 30 jaar was, beschreven in haar dagboeken. Beiden waren gefraspeerd door de gelijkenis; voor beiden voelde het niet als een vader/dochter-relatie aan. Zij werden verliefd en kregen een relatie (Erickson 2005). Dit noemt men seksuele aantrekking door erfelijke overeenkomst (*genetic sexual attraction*¹¹).

Er zijn enkele pogingen ondernomen om seksuele aantrekking door erfelijke overeenkomst wetenschappelijk te onderzoeken. Weinberg (1955, p. 78-79) heeft 6 broer/zus-paren beschreven die vanaf hun vroegste jeugd gescheiden opgegroeid zijn, en die op volwassen leeftijd herenigd zijn. Ze werden verliefd en kregen een seksuele relatie; er zijn geen aanwijzingen voor dwang of schuldgevoelens, terwijl ze wisten dat ze broer en zus waren. Enkelen hiervan zijn getrouwd. In 1975 werd in het UK de wet van kracht dat adoptiekinderen van 18 jaar of ouder hun biologische verwanten mochten kennen. Tot ieders verrassing ontstonden er bij meer dan de helft van de gevallen sterke erotische gevoelens, dus tussen ouders en kinderen, tussen broers en zussen, of tussen zussen onderling, die wisten wat hun biologische relatie was. Het was opvallend dat de ander vaak zo vertrouwd aanvoelde (Greenberg en Littelwood 1995). Het ligt voor de hand dat er bij seksuele aantrekking door erfelijke overeenkomst tussen adoptiekinderen sprake is van *self-referent phenotype matching*. "Ze vinden allen dat zij op de een of andere manier zichzelf in de ander ontdekken..." (Greenberg en Littelwood 1995), wat inderdaad zou kunnen wijzen op *self-referent phenotype matching*. Men zou per individu details van de geboorte en de adoptie moeten overzien, om te weten of er ook sprake kan zijn van *parent-referent phenotype matching*.

¹¹ Gonyo (1987) gebruikte deze uitdrukking voor het eerst (geciteerd uit Greenberg en Littlewood 1995).

Beleving: afkeer of afschuw voor seks tussen verwanten?

De oude denkers verwoordden hun ideeën over de aard van de mens vanzelfsprekend in termen van belevingen, emoties en motivaties. Plato meldde dat de gedachte aan seks tussen verwanten niet eens in mensen opkwam. Thomas van Aquino (1273) meldde dat *'een incestueus huwelijk tegen de natuurwet (lex naturalis) en tegen het natuurlijk instinct (instinctus naturae) is'* (zoals dat toen verwoord werd, geciteerd uit Arnhart 2005). Later hebben Mandeville (1714) en Hutcheson (1725) gediscussieerd of er van nature al dan niet een afschuw voor seks tussen verwanten is.

Uitspraken over gedrag zijn in principe toetsbaar, maar uitspraken over belevingen niet. Laten we eerst kijken naar het gedrag van chimpansees. Bij chimpansees verlaten de meisjes rond de geslachtsrijpheid de eigen gemeenschap; dus er is weinig kans voor vader/dochter- of broer/zusparingen. Weinig mannetjes chimpansees nemen het initiatief om met hun moeder te paren, maar incidenteel gebeurt dat toch. In haar vruchtbare periode ontloopt de moeder haar zonen, of als die toch avances maken, verzet de moeder zich – meestal tevergeefs.

Tot zover het gedrag. Nu bega ik de wetenschappelijke zonde om over belevingen van chimpansees te spreken. De meeste mannetjes chimpansees zijn **'niet geïnteresseerd'** in seks met hun moeder, maar sommige **'willen'** toch seks met hun moeder in haar vruchtbare periode. Ook vrouwtjes chimpansees zijn **'niet geïnteresseerd'** in van seks met hun volwassen zoon. Maar als hun volwassen zoon avances maakt, hebben ze een **'afkeer'** van seks met hem. Als ze eenmaal door hun volwassen zoon verkracht zijn, ontwikkelen ze **'afschuw'** voor seks met hun zoon.

Ik vermoed dat precies hetzelfde voor mensen zou gelden, als er geen invloeden van culturele regels of andere vooroordelen zouden zijn. Weinig mannen bij de mens nemen het initiatief om met hun moeder, zuster of dochter geslachtsgemeenschap te hebben, als ze van jongs af met hen opgegroeid zijn, maar incidenteel gebeurt dat toch. Dan verzetten de vrouwen zich meestal. Bij de mens denken de meeste mannen niet eens aan seks met hun moeder, zuster of dochter; dat idee staat zo ver weg dat ze er niet eens afschuw voor ontwikkeld hebben. Alleen sommige mannen willen dan toch seks met hun zuster, dochter of moeder, en ze nemen daar het initiatief toe. De meeste vrouwen zijn niet geïnteresseerd in seks met hun vader, broer of volwassen zoon, als ze met deze verwanten zijn opgegroeid. Als deze mannen toch avances maken, hebben de meeste vrouwen daar een afkeer van. Vrouwen meldden een grotere afkeer van broer/zus-seks dan mannen (Fessler en Navarrete 2004). Maar als ze eenmaal onder dwang seks met vader, broer of zoon gehad hebben, ontwikkelen ze waarschijnlijk 'afschuw' voor seks met hen.

Als vrouwen niet met vader, broer of zoon zijn opgegroeid, ontstaat vaak verliefdheid en vrijwillige seks. De betrokkenen noemen dit niet 'incest', maar de omgeving soms wel.

Men kan een afkeer aanleren door culturele invloeden zonder eigen negatieve ervaringen voor mensen van een ander 'ras' of met een andere seksuele voorkeur. Zo kan men ook een afkeer aanleren voor seks met verwanten. Na dit leerproces beleeft men de afkeer als een authentiek, eigen gevoel. Overigens beschouwt men in sommige culturen seks en huwelijken tussen ouders en kinderen, en tussen broers en zussen eerder als iets belachelijks en bespottelijks dan als iets afschuwelijks (van den Berghe 1983, p. 92).

Er is een complex verband tussen moeder-kind hechting en seksuele aantrekking. *"De hechting die zo belangrijk is voor het overleven van baby's, verhindert dat later rijpe seksuele aantrekkingskracht ontstaat voor het object van hechting, en maakt de meeste mensen aversief 'alleen al bij de gedachte eraan'."* (Gates 2005, p. 151). Het zou boeiend zijn te weten welke stimuli een rol spelen bij seksuele aantrekking door erfelijke overeenkomst – en welke stimuli bij hechting zonder seksuele aantrekking.

4.4. Het Westermarck-effect

Opgroeien en seksuele aantrekking

Edvard Westermarck (1891) heeft een standaardwerk gepubliceerd over huwelijken in alle tijden en culturen, met enkele vermeldingen

van diergedrag. Dit boek geeft een schat van antropologische gegevens over zeer variabele huwelijksregels bij volken en culturen (zie ook tabel 4), inclusief voorbeelden van culturen die huwelijken tussen nauwe verwanten ($F \geq \frac{1}{4}$) toestaan of bevorderen. Westermarck is beroemd geworden door zijn conclusie dat de kans op seksuele aantrekking minder is bij mensen of dieren die in hun vroege jeugd samen opgegroeid zijn. *"Zo zou er een instinct kunnen ontstaan dat krachtig genoeg was om schadelijke seksuele verenigingen te voorkomen. Dat zou zich natuurlijk uiten als een afkeer voor seksuele vereniging met anderen met wie men opgegroeid was, en deze zouden in feite bloedverwanten zijn, zodat het gevolg survival of the fittest zou zijn. We weten niet of de mens dit gevoel geërfd heeft van zijn voorouders, of dat het pas als een unieke menselij-*

ke verworvenheid geëvolueerd is." (Westermarck 1891, p. 352-353). *"De wet kan dan een zoon verbieden met zijn moeder te trouwen, of een broer met zijn zus, maar de wet kan niet voorkomen dat hij zoiets zou verlangen als dit een natuurlijk verlangen zou zijn. Waar komt die voorkeur vandaan? Het thuis wordt zuiver gehouden van incestueuze schending noch door wetten, noch door gewoonte, noch door opvoeding, maar door een instinct dat onder normale omstandigheden seksuele liefde tussen de nauwste verwanten psychisch onmogelijk maakt."* (Westermarck 1891, p. 319). Nu we weten dat 0,25% - 2% van de westerse vrouwen geslachtsgemeenschap meldt met vader of broer, concluderen we dat 'psychisch onmogelijk' te sterk uitgedrukt is.

Empirische ondersteuning voor het Westermarck-effect

Om het Westermarck-effect te onderzoeken, kan men onderzoeken: (1) niet-verwanten die tezamen opgroeien, of (2) nauw-verwanten die gescheiden opgroeien. Over beide situaties zijn gegevens voorhanden.

Alle kinderen in een Israëliëse **kibboets** groeiden op in leeftijdsgroepen. Er zijn bijna 3.000 huwelijken onderzocht. Hiervan waren slechts 14 huwelijken tussen kinderen uit dezelfde leeftijdsgroep, en hiervan waren er geen die de eerste 6 levensjaren samen opgegroeid waren (Shepher 1971). Bij interviews meldden leden van een kibboets vooral onderlinge positieve broer/zus-gevoelens (Spiro 1979). Ze melden zelden aversie (Shor en Simchai 2009), want mensen hebben nu eenmaal zelden aversie voor hun broers of zussen. Veel oorzaken van partnerkeuze zijn waarschijnlijk niet toegankelijk voor bewuste ervaring; de vermelde redenen zijn vaak niet de oorzaken (zie Lieberman e.a. 2003, hoofdstuk 10.3.).

In China, Korea en Taiwan was het lang de gewoonte om de aanstaande bruid op zeer jonge leeftijd (meestal binnen een jaar na geboorte) te adopteren, soms zelfs voor de geboorte van de aanstaande echtgenoot. Dit worden '**minor marriages**' genoemd, in tegenstelling tot de '**major marriages**', waarbij de man en vrouw elkaar pas zien als volwassenen. De analyse was gebaseerd op 20.000 huwelijken. Het is niet bevorderlijk voor een huwelijk als man en vrouw al zeer jeugdig samen opgroeien: er waren dan 40% minder nakomelingen, er waren 3 maal meer echtscheidingen, en de vrouwen hadden twee maal vaker buitenechtelijke seks (Wolf 2005B). Soms weigerden de betrokkenen gewoon te trouwen (van den Berghe 1983). Na een verdere analyse herformuleerde Wolf (2005B) het Westermarck-effect in termen van beleving: (1) als

mensen voor de leeftijd van 10 jaar samen leven en samen spelen, zijn er minder onderlinge erotische gevoelens, (2) dat geldt vooral als ze voor de leeftijd van 3 jaar bij elkaar gekomen zijn, en (3) vooral de leeftijd van de jongste partner wanneer ze bij elkaar komen, heeft gevolgen voor het al dan niet ontstaan van erotische aantrekkingskracht.

Volgens mij wordt het Westermarck-effect nog sterker onderbouwd door seksuele aantrekkingskracht door erfelijke overeenkomst (zie boven). Dit toont hoe sterk de instinctieve onderlinge aantrekkingskracht tussen nauwverwanten zou zijn, als ze niet vanaf hun jeugd samen opgegroeid zijn, dus zonder Westermarck-effect.

Een geslachtsverschil in inteeltvermijding?

Er is waarschijnlijk een geslachtsverschil in de inteeltvermijding bij mensen. Ellis suggereerde dat vrouwen waarschijnlijk sterker inteelt vermijden dan mannen, en Westermarck was het daarmee eens (beiden geciteerd uit Wolf 2005B). Er zijn verschillen tussen mannen en vrouwen in de investering in het nageslacht, en daarmee in hun seksueel gedrag (Symons 1980, van den Berghe 1983). Het is voor een vrouw een fors evolutionair nadeel als ze bevrucht wordt door een minder geschikte man, zodat ze minder goed nageslacht krijgt, maar daar wel veel in investeert, terwijl ze in die tijd ook beter nageslacht had kunnen krijgen. Voor mannen is dat biologisch risico kleiner. Als broer en zus vanaf hun vroege jeugd samen opgegroeid zijn, wordt seks zelden door beiden verlangd. Als toch seks tussen broer en zus voorkomt, zijn het bijna altijd de mannen die het initiatief tot seks nemen. Vaak wordt seks afgedwongen door vaders of oudere broers, terwijl de dochters of zussen weerstand bieden (Erickson 2005, p. 170). Bij seks tussen nauwe verwanten in de USA was 97% van de daders man, en 92% van de slachtoffers was vrouw (Geiser 1979). Bijna altijd was het meisje degene die de seksuele relatie verbrak (Maisch 1972, p. 195). Vrouwen meldden een grotere afkeer van broer/zus-seks dan mannen (Fessler en Navarrete 2004). *"Deze asymmetrisch afwijzing van incest door vrouwen wordt voorspeld door de asymmetrische ouderinvestering in het nageslacht. Een foute partnerkeuze reduceert de fitness van een vrouw meer dan die van een man. Hoe groter de fout hoe duurdere de gevolgen voor de vrouw zijn. Aangezien incest een van de meest riskante voortplantingsstrategieën voor vrouwen is, bevordert selectie vrouwen die incest krachtig verwerpen, vooral na de puberteit."* (Van den Berghe 1983, p.98).

4.5. De gevolgen van inteelt en uitteelt bij de mens

4.5.1. Erfelijke afwijkingen bij inteelt

De gevolgen van inteelt op het nageslacht zijn zo grillig, dat echte conclusies pas mogelijk zijn na onderzoek bij grote aantallen mensen. Darwin meende in 1868 dat neef/nicht-inteelt nadelen had, maar in 1875 concludeerde hij dat de risico's erg meevielen (zie tekstkader 'Darwin over inteelt en inteeltvermijding'). Hier toon ik dat onderzoek bij grote aantallen mensen toch tot empirisch onderbouwde, kwantitatieve conclusies leidt.

Erfelijke ziektes bij nakomelingen van vader/dochter of broer/zus

Er zijn enkele wetenschappelijke publicaties over de gezondheid van nakomelingen van geslachtsgemeenschap tussen nauwe verwanten (samengevat door Bittles 2005). Er zijn gegevens over 193 cases verzameld. Daar

was er even veel vader/dochter-inteelt als broer/zus-inteelt, terwijl moeder/zoon-inteelt slechts éénmaal (= 0,5%) voorkwam. Met de gebruikte methoden werd slechts 46% van de kinderen als 'normaal' beoordeeld. Al met al waren er ernstige fysieke en psychische afwijkingen bij 39% van de nakomelingen, en 14% was overleden. Het hoge percentage van 39% afwijkingen komt waarschijnlijk niet alleen door inteelt op zich, maar ook door eerder bestaande ziektes, psychopathologie en afwijkingen bij de ouders, de jonge leeftijd van de moeder, en de gevolgen van mislukte abortussen. Er zijn veel meer en veel betere gegevens beschikbaar over de nakomelingen van neef/nicht-huwelijken (zie onder). Op grond van deze gegevens en op grond van kwantitatieve verwantschap schatte Bittles (2005) een verwachte extra mortaliteit bij de nakomelingen van vader/dochter of broer/zus van 16% - 20%-punten. Dit stemt redelijk overeen met het gevonden percentage van 14%-punten.

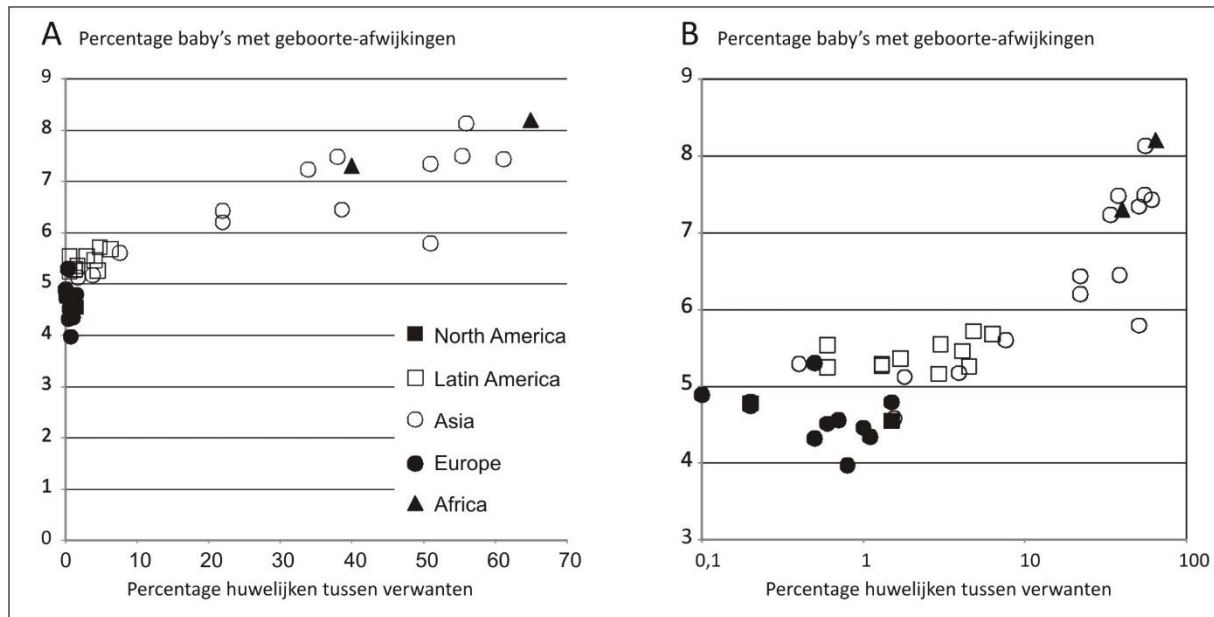
Darwin over inteelt en inteeltvermijding

Charles Darwin was met zijn nicht getrouwd. Hij is in de opeenvolgende drukken van *The variation of animals and plants under domestication* (1868, 1875) geleidelijk van mening veranderd over de gevolgen van inteelt en over de basis van het inteeltvermijding.

Medische gevolgen. In de uitgave van 1868 benadrukte hij de nadelen van inteelt en de voordelen van uitteelt. *"Er zijn inmiddels veel gegevens gepubliceerd dat de nakomelingen van ouders die niet verwant zijn, meer levenskrachtig en vruchtbaar zijn dan de nakomelingen van mensen die nauw verwant zijn."* (p. 123). Maar in 1875 schreef hij: *"Of huwelijken tussen verwanten zoals die bij beschaafde volken toegestaan zijn (bijvoorbeeld neef/nicht-huwelijken), en die bij gedomesticeerd dieren niet als nauwe inteelt worden beschouwd, enige schade bij het nageslacht opleveren, zal nooit met zekerheid bekend worden, tenzij een bevolkingsonderzoek uitgevoerd is met deze vraagstelling. Mijn zoon, George Darwin, heeft nu alles gedaan wat met statistisch onderzoek mogelijk was, en hij heeft de conclusie getrokken [...] dat de huidige aanwijzingen voor enige schade strijdig zijn, maar dat eventuele schade hooguit zeer klein is."* (p. 104). Ik denk echter dat mijn conclusies van sectie 4.5.1. zo sterk onderbouwd zijn dat de kans klein is dat deze nog op belangrijke punten gewijzigd zullen worden.

Instinctieve inteeltvermijding. In de uitgave van 1868 benadrukte Darwin dat inteeltvermijding bij de mens een erfelijke basis heeft. *"dus iedere geringe voorkeur die ontstaat door seksuele opwinding door iets nieuws of door een andere oorzaak, en die leidt tot uitteelt in plaats van inteelt, zou versterkt worden door natuurlijke selectie, en zou daardoor instinctief worden, want individuen met deze aangeboren voorkeur zouden meer nakomelingen krijgen. Ontaarde wilde volken zouden zo onbewust hun afkeer of zelfs hun afschuw van incestueuze huwelijken verworven hebben, in plaats dat ze door observeren en redeneren de nadelen van inteelt ontdekt zouden hebben. Dat die afschuw soms faalt, is geen valide argument tegen de bewering dat het gevoel instinctief is, want ieder instinct faalt af en toe, of wordt teniet gedaan, zoals dat soms gebeurt met ouderliefde of sociale neigingen."* (p. 123-124). Maar in de uitgave van 1875 meent hij dat er geen sterk erfelijke instinct voor inteeltvermijding is bij de mens. *"Hoewel er bij mensen geen sterk overgeërfd gevoel tegen incest lijkt te zijn, is het goed mogelijk dat mannen in vroege tijden meer opgewonden werden door vreemde vrouwen dan door de vrouwen met wie ze lang geleefd hadden."* (Darwin 1875, p. 104).

Ik denk dat mijn conclusies van sectie 5 voldoende onderbouwd zijn: mensen en veel andere dieren zitten erfelijk zo in elkaar, dat de kans kleiner is dat ze paren met individuen met wie ze opgegroeid zijn. In de praktijk is dit instinctieve inteeltvermijding.



Figuur 10. Het verband tussen het percentage huwelijken tussen (achter)neef/nicht en het optreden van aangeboren afwijken bij 39 landen (gegevens van Christianson e.a. 2006 en Tadmouri 2008). Helaas zijn de gegevens van neven en nichten en van achterneven en achternichten niet opgesplitst. A. Figuur met lineaire assen, die bij het nulpunt beginnen. B. Figuur met logaritmische X-as en lineaire Y-as, die bij de waarde 3 begint.

Vroeggeboorte en sterfte bij neef/nicht-huwelijken

In de 19^e eeuw waren neef/nicht-huwelijken in Engeland gebruikelijk. Rond 1870 was er politieke opwinding in Engeland omdat er was voorgesteld om een groot statistisch onderzoek te verrichten naar de gevolgen van neef/nicht-huwelijken voor het nageslacht. Charles Darwin en zijn neef Galton waren voorstander van zo'n onderzoek, maar het plan werd verworpen, omdat dit onderwerp te gevoelig lag (Bittles 2005). De oversterfte bij het nageslacht van neef/nicht-huwelijken is bestudeerd door Bittles en Neel (1994), gebaseerd op 23 publicaties uit 7 landen van 1953 tot 1993. Zij bestudeerden de sterfte tussen 6 maanden na conceptie en 10 jaar na geboorte. Er waren tussen landen sowieso grote verschillen in sterftekans: van 3% in Japan, tot 40% in Brazilië. De sterfte bij de kinderen uit neef/nicht-huwelijken was groter dan bij de totale bevolking. Gemiddeld was het verschil 4 procentpunten. Uit dergelijk onderzoek heeft men geschat hoeveel letale genen in de algemene populatie aanwezig zijn, d.i. recessieve genen die bij de homozygoot leiden tot overlijden: 1,4% - 2,2% van de koppels mensen in het westen hebben dezelfde letale genen (Dobzhansky 1970, Bittles en Neel 1994). Overigens leidden neef/nicht-huwelijken in India tot meer nakomelingen dan huwelijken tussen niet-verwanten; dat kwam doordat de vrouw in de neef/-

nicht-huwelijken op jongere leeftijd al kinderen kreeg. Al met al was er in India geen verschil in het aantal overlevende kinderen (Bittles e.a. 1991).

Aangeboren afwijkingen bij (achter)neef/nicht-huwelijken

Om de kans op aangeboren afwijkingen bij huwelijken tussen bloedverwanten te berekenen, heb ik de grootste vergelijkbare bestanden verzameld voor verscheidene landen.

- Tadmouri (2008) geeft de frequentie van huwelijken tussen neef en nicht ($F = 1/16$), of tussen achterneef en -nicht ($F = 1/64$) in veel landen. Helaas zijn de gegevens van neef/nicht en achterneef/achternicht niet opgesplitst.
- Christianson e.a. (2006) hebben het grootste bestand gepubliceerd over aangeboren afwijkingen bij levend-geborenen over de hele wereld. Daarvoor hebben zij alle aangeboren afwijkingen geregistreerd, zowel mild als ernstig.

Deze bestanden heb ik verzameld tot gegevens over 39 landen, die in figuur 10 staan. Figuur 10A is de simpelste figuur met lineaire assen die op het nulpunt beginnen. Daarin zien we dat er een tweedeling is tussen landen met weinig (< 10%) of met veel (> 20%) huwelijken tussen bloedverwanten. Dezelfde datapunten staan in figuur 10B, met een logaritmische as, en een verticale as die niet bij 0 begint. Er is



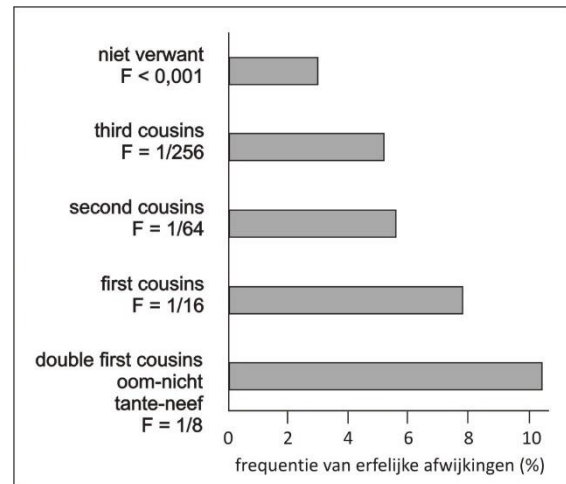
Figuur 11. Een voorbeeld van een milde erfelijke afwijking (syndactylie).

een sterk verband tussen het percentage huwelijken tussen bloedverwanten en het percentage aangeboren afwijkingen. In landen met minder dan 1% huwelijken tussen bloedverwanten is het percentage aangeboren afwijkingen gemiddeld 5%. Hierbij zitten ook milde erfelijke afwijkingen, zoals syndactylie (figuur 11). Gegeven de schadelijke genen die er nu eenmaal bij de mensen aanwezig zijn, lijkt 3% - 5% aangeboren afwijkingen het laagst haalbare percentage voor huwelijken tussen niet-verwanten. In landen met meer dan 20% huwelijken tussen bloedverwanten is het percentage aangeboren afwijkingen 1,0 – 3,4 procentpunten hoger. In deze landen zijn 20% - 65% van de huwelijken afgesloten tussen bloedverwanten. Uit deze gegevens kunnen we het extra risico schatten op aangeboren afwijkingen bij een neef/nicht-huwelijk; dat extra risico is gemiddeld 5,5 procentpunten, dus een verdubbeling.

Nadat ik deze schatting gemaakt had (in oktober 2010), zag ik de resultaten van een onderzoek met enquêtes in de UK met meer dan 11.000 baby's. Van de geënquêteerden had 3% een erfelijke afwijking¹². Bij neef/nicht-huwelijken (vooral Pakistani) was dit 6%, dus ook een verdubbeling (Sheridan e.a. 2013). Ook in Brazilië nam het percentage erfelijke afwijkingen toe, naarmate de huwelijkspartners nauwer verwant waren (figuur 12, Weller e.a. 2012). Voorlichting aan neef/nicht-koppels is dan ook gewenst. In het westen ziet men de laatste eeuw zoveel nadelen van neef/nicht-huwelijken, dat deze nu veel minder voorkomen; en veel westerse neef/nicht-paren blijven kinderloos.

Volgens de theorie zouden bij inteelt met selectie na enkele generaties de schadelijke

¹² Het verschil met de eerder gemelde 5% komt vooral door de gebruikte criteria voor 'afwijking'.



Figuur 12. Het percentage (vooral milde) erfelijke afwijkingen is hoger naarmate de ouders nauwer verwant zijn, gegevens uit Brazilië van Weller e.a. 2012).

genen geleidelijk verdwijnen (*purging*). In de onderzochte moslimlanden zijn er al veel generaties neef/nicht-huwelijken, maar er is nu nog een nadelig effect meetbaar, dus de nadelige allelen zijn nog aanwezig. Het lijkt erop dat bij deze volken in het verleden de gevolgen van *purging* en mutaties elkaar teniet deden, zodat de frequentie van erfelijke afwijkingen redelijk constant bleef¹³.

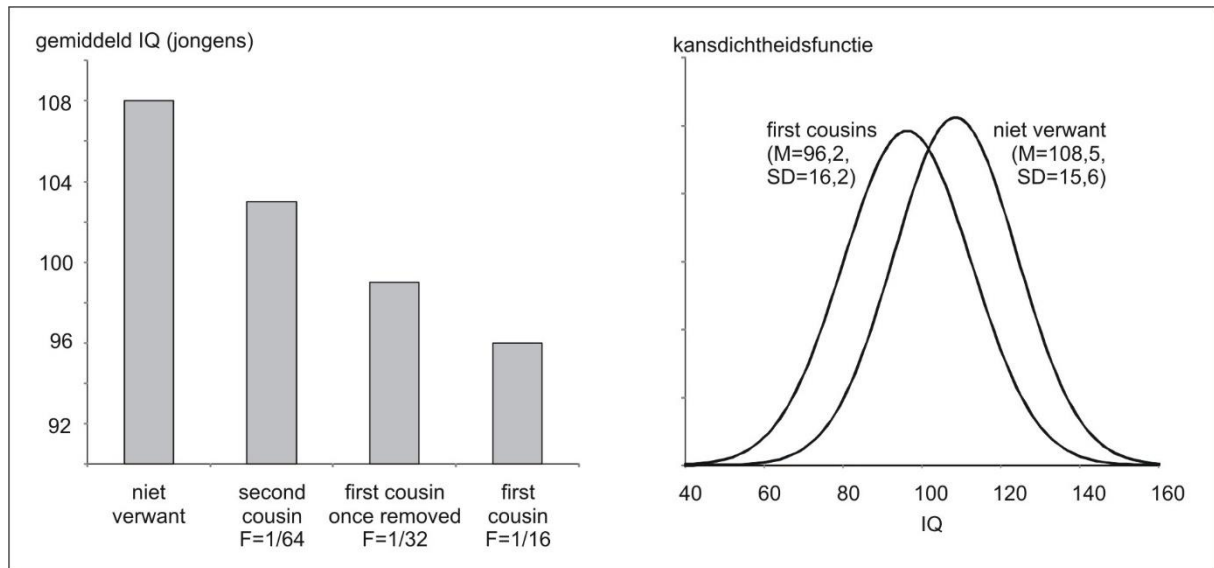
Men zou kunnen vermoeden dat er bij neef/nicht-huwelijken ook kans is dat goede genen bijeen komen, bijvoorbeeld voor sportprestaties. Maar Westermarck (1891) meldt al dat bij topsporters de nakomelingen uit neef/nicht-huwelijk ondervertegenwoordigd zijn. Dus er is geen gunstig effect van huwelijken tussen verwanten op het nageslacht gevonden.

Geïsoleerde gemeenschappen met inteelt

Er zijn wetenschappelijke gegevens over erfelijke afwijkingen in geïsoleerde populaties.

1. In het Palestijnse bedoeïenen-dorp El-Sayyid in de Negev-woestijn komt erfelijke doofheid voor (Scott e.a. 1995, Sandler e.a. 2005). Dit dorp is 200 jaar geleden gesticht door één stamvader. Na 7 generaties zijn er nu 3500 leden, waarvan ongeveer 2% doof is. De stichter had 5 zonen, en het allel voor recessieve doofheid kon worden herleid tot twee van deze zonen.

¹³ Het lijkt erop dat in de evolutie een mutatiefrequentie is ontstaan, zodat de mutatiebelasting voor de volgende generatie acceptabel bleef, maar dat voldoende variatie voor evolutie bleef ontstaan.



Figuur 13. De gevolgen van inteelt op het IQ van het nageslacht (gegevens van Badaruddoza 2004). A. Steeds grotere inteelt leidt tot een lager gemiddeld IQ. B. De kansdichtheidsfuncties van de groepen met de meeste en de minste inteelt overlappen sterk.

- Op het Polynesische eiland Pingelap is 10% van de inwoners volledig kleurenblind. De oorsprong daarvan is getraceerd (Sacks 1997). In 1775 trof een tyfoon Pingelap, waarbij slechts 20 personen overleefden. De leider daarvan bleek een recessief allel te bezitten dat bij homozygoten volledige kleurenblindheid veroorzaakt (zelf was hij niet kleurenblind).
- Het bekendste voorbeeld uit Nederland is de Volendam-ziekte, waarvan inmiddels het gen geïdentificeerd is (Barth e.a. 2008, Namavar 2011).
- In een kleine Koerdische gemeenschap in zuid-Turkije is het Unertan-syndroom aangetroffen bij enkele individuen; dat is een combinatie van lopen op handen voeten en mentale retardatie (Tan 2008).
- Verder zijn er bijvoorbeeld nadelige gevolgen van inteelt beschreven bij de Amish in de USA, en bij families in Iran (Dorsten e.a. 1999, Motlagh e.a. 2008). Door het *founder effect* komen in Noordoost-Canadese gemeenschappen autosomaal recessieve erfelijke ziektes vaker voor (De Braekeleer en Gauthier 1996).

Dit betrof gemakkelijk herkenbare erfelijke afwijkingen in een geïsoleerde gemeenschap met een klein aantal stichters en daarna onvermijdelijke inteelt. De doofheid en de kleurenblindheid waren lastig maar niet levensbedreigend. De Volendam-ziekte en het Unertan-syndroom zijn wel ernstig.

IQ en lengte bij neef/nicht-huwelijken

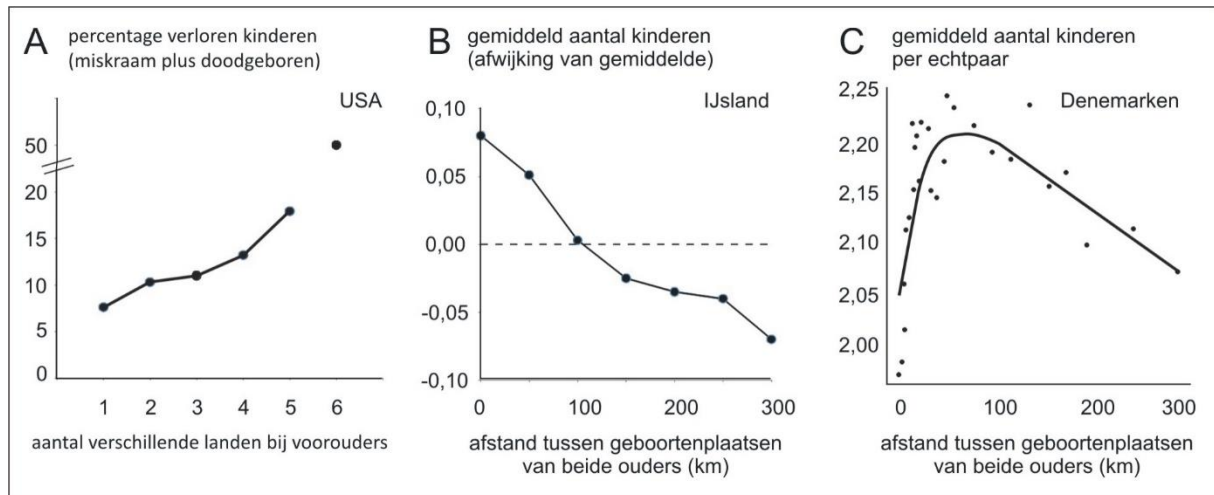
In een groot onderzoek bij kinderen tussen 6 en 11 jaar in India heeft men het verband tussen verwantschap van de ouders op het IQ van de kinderen bepaald (Badaruddoza 2004). Er waren 4 gradaties van verwantschap: *first cousins*, *first cousins once removed*, *second cousins* en niet verwant. Hoe meer de ouders verwant waren, hoe lager het gemiddelde IQ van de kinderen was (figuur 13A). Vergelijken met niet-verwante ouders was het IQ van kinderen van *first cousins* 12,2 IQ-punten lager. Figuur 13B toont de verdeling van IQs bij kinderen en niet-verwante ouders en van *first cousins*: er is een grote overlap tussen beide verdelingen. Een dergelijk verschil kan men alleen vinden als IQ minstens in enige mate erfelijk is (hoofdstuk 3.5.)

Een klein effect van inteelt op de lichaamslengte is ontdekt. In een groot onderzoek met meer dan 35.000 mensen uit verscheidene populaties in Europa of van Europese afkomst bleek dat de nakomelingen van neef/nicht-huwelijken gemiddeld 3 cm korter waren dan de nakomelingen van niet-verwante ouders (McQuillan e.a. 2012).

Inteelt en het nageslacht

De belangrijkste conclusies zijn:

- In individuele gevallen is bij mensen de invloed van inteelt op het nageslacht niet te voorspellen. Dat geldt zelfs voor nauwe inteelt tussen ouders en kinderen, of tussen broer en zus. De gevolgen van inteelt zijn afhankelijk van het genetisch materiaal, en dat is grotendeels onbekend. En als het er-



Figuur 14. Uitteelt bij mensen leidt tot iets minder (10%) voortplantingssucces. Gegevens van Bresler 1970, Helgason e.a. 2008B en Labouriau en Amorim 2008 (figuren gebaseerd op data of hertekend).

felijk materiaal in de toekomst bekend zou zijn, zal het meestal zeer moeilijk zijn die grote hoeveelheid gegevens te interpreteren.

2. Voor grote groepen mensen zijn er wel concrete statistische getallen te melden:
 - Er zijn nu eenmaal in ieder bevolkingsgroep schadelijke allelen. Bij een huwelijk tussen niet-verwanten is daardoor de kans op (milde tot ernstige) aangeboren afwijkingen 3% - 5%.
 - De oversterfte bij nakomelingen van vader/dochter- of broer/zus-huwelijken is ongeveer 14 procentpunten.
 - De oversterfte bij nakomelingen van neef/nicht-huwelijken is ongeveer 4 procentpunten.
 - De extra kans op aangeboren afwijkingen bij nakomelingen van neef/nicht-huwelijken is 5 procentpunten.
 - Voor de nakomelingen van verdere verwantschappen dan achterneef-nicht ($F < 1/64$) is het extra risico voor aangeboren afwijkingen verwaarloosbaar.

Onderzoek aan de nakomelingen van neef/nicht-huwelijken is geschikt om erfelijk recessieve autosomale aandoeningen te ontdekken. Hiermee zijn inmiddels tientallen allelen geïdentificeerd van autosomale, erfelijk recessieve, intellectuele aandoeningen (Najmabadi e.a. 2011, Musante en Ropers 2014).

4.5.2. De gevolgen van uitteelt

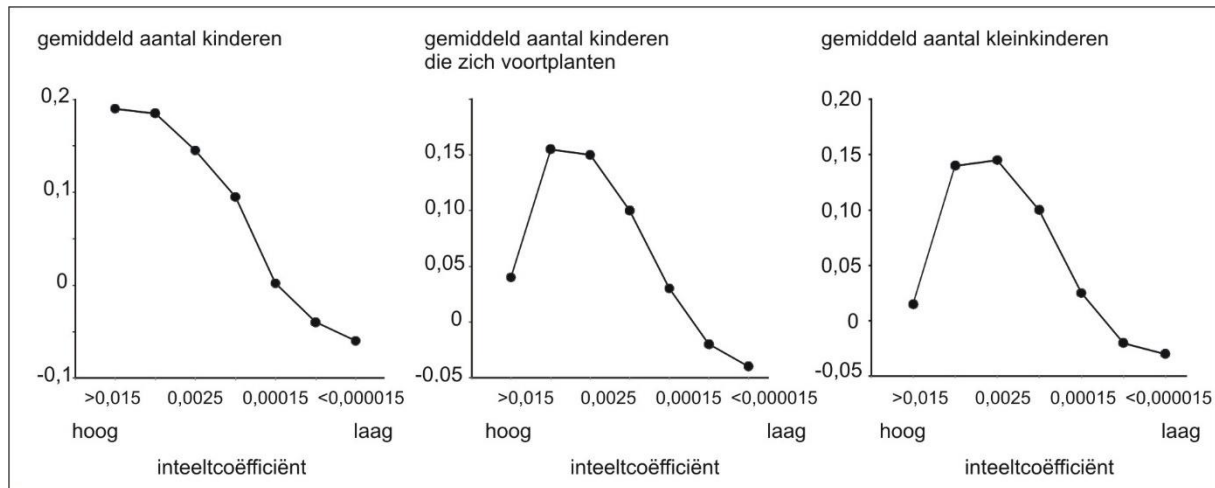
Nadelen van uitteelt

In de wetenschappelijke literatuur is er weinig aandacht voor uitteelt bij mensen, maar in de

paar gepubliceerde onderzoeken wordt er consistent een klein (< 10%) nadelig effect van uitteelt op de vruchtbaarheid gevonden (figuur 14). Dat is tot nu toe gevonden in de USA, IJsland en Denemarken. Dat kleine negatieve effect wordt gevonden als verre verwantschap op verschillende manieren gemeten wordt: het aantal verschillende landen bij de voorouders, de afstand tussen de geboorteplaatsen van beide ouders, of de inteeltcoëfficiënt (Bresler 1970, Helgason e.a. 2008a,b, Labouriau en Amorim 2008). Nadelige effecten van uitteelt treden op als men het aantal nakomelingen meet, of het aantal kinderen dat door miskraam of doodgeboorte verloren is (zie ook volgende alinea). De effecten zijn steeds klein. Per extra verschillend geboorteland van de voorouders nam het aantal overleden kinderen toe met 2 procentpunten (figuur 14A). De hoogste en laagste waardes verschillen minder dan 10% van het gemiddelde (figuur 14B,C); dat is voor individuele mensen onmerkbaar (het verschil tussen gemiddeld 1,9 en 2,1 kinderen). Zo'n klein verschil wordt alleen bij zeer groot onderzoek statistisch significant.

Optimale kruisingen bij mensen

Helgason e.a. (2008a) hebben de gevolgen van inteelt en uitteelt bij mensen in IJsland onderzocht. Er waren gegevens over meer dan 160.000 echtparen en hun nageslacht over een periode van 160 jaar. Dankzij een goede registratie in IJsland kon men de inteeltcoëfficiënt berekenen tot 10 generaties terug. De resultaten staan in figuur 15.



Figuur 15. Uitteelt bij mensen leidt tot iets minder (10%) voortplantingssucces. Als men niet alleen het aantal nakomelingen bestudeert, maar ook het aantal vruchtbare nakomelingen, blijkt ook een ongunstig effect van inteelt (figuren van Helgason e.a. 2008A, hertekend.)

Hoe verder de ouders verwant waren, hoe minder kinderen ze gemiddeld kregen (figuur 15A); de verschillen zijn klein. Speciaal verhelderend zijn de gegevens voor het aantal kinderen dat zich voortplant, en voor het aantal kleinkinderen (figuur 15B,C). Het meest succesvol zijn echtparen met een inteeltcoëfficiënt tussen 0,0156 en 0,00098 (d.i. zoals voor *second* en *third cousins*). In tegenstelling tot figuur 15A zien we in figuur 15B en C ook kleine, maar statistisch significante nadelige gevolgen van enige inteelt ($F > 0,015$, nauwer verwant dan *second cousins*). Dit wordt verklaard doordat nakomelingen van ouders met $F > 0,015$ gemiddeld iets korter leefden (Helgason e.a. 2008a). Als de ouders van een kind verder verwant zijn dan $F = 0,001$ ¹⁴, is de vruchtbaarheid 10% lager. Dit is een klein, maar statistisch significant negatief effect van uitteelt. Bij IJslanders is er optimale kruising bij huwelijken tussen *second* en *third cousins*. Dit effect kon in IJsland aangetoond worden voor personen met een gescheiden voorgeschiedenis van minstens 160 jaar tot maximaal 10 generaties. Maar volken van de mensheid hebben een (min of meer) gescheiden voorgeschiedenis van 80.000 jaar of 4000 – 5000 generaties, dus grotere uitteelt dan bij IJsland voorkomt. Paringen van mensen uit lang-gescheiden volken leiden wel tot nakomelingen. Maar er zijn geen kwantitatieve gegevens over de vruchtbaarheid van koppels met een zeer lange gescheiden voorgeschiedenis.

¹⁴ Dat is een verwantschapsgraad groter dan 12 in de Romeinse telling, of groter dan 6 in de Canonieke telling.

4.5.3. Psychische gevolgen van seks met verwanten

Er zijn grote verschillen tussen situaties van seks met verwanten. Hebben we te maken met vrijwillig 'dokterje spelen' door twee kinderen voor de puberteit (Dixson 1998, p. 161-164)? Is er sprake van dwang door een van de twee? Of hebben we te maken met verliefde volwassenen?

Dwang

Vaak is er bij seks tussen verwanten sprake van verkrachting of dat de vader of een oudere broer dwang of drang gebruikt om seks te hebben met een dochter of zus. Seks onder dwang met een nauwe verwant leidt tot schade bij de vrouw. Vrouwen hebben grotere mentale problemen bij gedwongen seks door een gezinslid dan bij gedwongen seks door een vreemde (Bender en Blau 1937). In termen van beleving: (1) de vrouw zal meestal een afkeer hebben van seks met een nauwe verwant, maar (2) er is meestal ook een verwarrende familiale verbondenheid met vader, broer of oom, (3) de vrouw staat meestal alleen, want ze wordt bedreigd als ze de relatie bekend maakt, (4) als de vrouw de relatie bekend maakt, wordt ze vaak niet geloofd, (5) de moeder kan of wil haar dochter meestal niet steunen, (6) er is schaamte voor seks tussen nauw-verwanten, en (7) in dergelijke situaties met ongelijke macht kiezen slachtoffers vaak deels partij voor de dader (het Stockholm syndroom). "Als de betrokkenen samen opgegroeid zijn, wordt incest zelden of nooit door beiden verlangd. Het wordt met dwang uitgeoefend door vaders of broers, en het wordt vreselijk gevonden door dochters of zussen."

(Erickson 2005, p. 170). Dit kan leiden tot psychische schade, seksuele stoornissen, psychoses en zelfmoord (Salazar e.a. 2005, Maniglio 2011, Bebbington e.a. 2011). Van de adolescente prostituees in Minnesota meldde 75% seksueel misbruik door een nauwe verwant (Geiser 1979, p. 60).

Verliefde volwassenen

Als jonge meisjes gescheiden van vader en broers opgegroeid zijn, komt het voor dat vader en dochter, of broer en zus later verliefd op elkaar worden, en een seksuele relatie krijgen (sectie 4.3.). Als twee verwante volwassenen een liefdesrelatie willen – ongeacht of ze weten dat ze verwant zijn –, kunnen ze een bevredigende relatie ontwikkelen. Wanneer de maatschappij of rechters dit bestraffen, zijn er onnodige verliezers.

5. Biologische en culturele evolutie van voortplanting

5.1. Biologische evolutie van inteeltvermijding

De gevolgen van inteelt en uitteelt

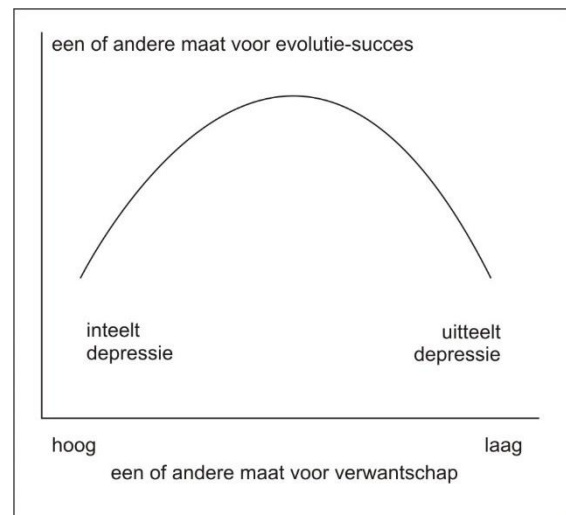
Natuurlijke selectie is een strenge boekhouder en geen perfectionist en zeker geen moralridder. Verbreiding van de eigen allelen leidt tot succes – en dat is het dan.

Inteelt

Inteelt is vaak ongunstig voor het nageslacht (Fareed en Afzal 2017). De gemiddelde oversterfte bij inteelt bij dieren en mensen is zo ernstig dat inteelt een relevante factor is in biologische evolutie (secties 3.1. en 4.5.1.).

Uitteelt

Maar ook uitteelt heeft nadelige gevolgen bij mensen en andere dieren (secties 3.1. en 4.5.2.). In het algemeen leiden alleen paringen met soortgenoten tot vruchtbare nakomelingen. Dieren kiezen intuïtief sekspartners die op henzelf, hun ouders of hun nestgenoten lijken. Waarschijnlijk is dit een zeer oud erfelijk overblijfsel uit de tijd dat geslachtelijke voortplanting ontstond, waarbij het evolutionair belangrijk was om soortkruisingen te vermijden. Een belangrijk criterium is: *'lijkt de ander op mijzelf, mijn ouders en mijn nestgenoten'* (Rushton 2009, *phenotype matching* = soort-zoekt-soort), of in termen van beleving 'voelt de ander vertrouwd'.



Figuur 16. Schematische figuur van optimaal kruisen.

Optimale kruisingen

Bij optimale kruisingen bij dieren en mensen is de kans op inteelt en soortkruisingen klein. Dat werd al onderkend door Wright (1933): *“Enige uitteelt is gunstig, maar niet teveel.”* Er is een optimum waar het netto-effect van inteelt en uitteelt het gunstigst is: dat noemt men optimale kruisingen (Shields 1983, Bateson 2005, Grindeland 2008). Voor de mensen in IJsland heeft Helgason e.a. (2008a) dit optimum vastgesteld: van *second* tot *third cousins* (figuur 15B,C). Maar er zijn grote verschillen tussen volken, culturen en landen in de inteeltcoëfficiënt (tabel 1 en 2); daarom kan dit optimum bij ander volken of landen anders zijn dan bij IJslanders. Alleen na onderzoek aan enorm grote aantallen mensen kan men het optimale bereik voor uitteelt vaststellen.

Figuur 16 geeft een schema voor optimale kruisingen. Of een kruising optimaal is, is gereleerd aan de mate van verwantschap.

5.1.1. Ethologie van inteeltvermijding

Inteeltvermijding bij diersoorten

Inteeltvermijding is wijdverspreid in de natuur. Het komt voor bij gewervelde dieren, inclusief vissen; waarschijnlijk was er al inteelt-vermijding bij de gemeenschappelijke voorouder van vissen en viervoeters, dus 400 Mya. Ook bij insecten zien we inteelt-vermijding; misschien is inteelt-vermijding al veel ouder dan 400 Mya, of is de inteelt-vermijding bij insecten onafhankelijk ontstaan.

Eigenlijk is het uitzonderlijk om soorten zonder inteeltvermijding aan te treffen. Bij de naakte molrat komt in de natuur nauwe inteelt voor, waarschijnlijk als product van natuurlijke selectie in hun speciale (eusociale) omstandigheid.

Als bij gibbons een ouder overleden of vertrokken is, komt ook inteelt tussen ouder en kind voor; wellicht zijn de nadelen van inteelt bij gibbons met de resterende ouder geringer dan de risico's van verspreiding.

Een absolute afwezigheid van inteelt zou een raar product van natuurlijke selectie zijn, want bij kleine populaties is inteelt de enige methode om uitsterven te vermijden. Als je niet kunt paren met niet-verwanten die toch een beetje op je lijken, zijn de opties (1) toch te paren met verwanten, of (2) te paren met individuen die wat minder op je lijken. Het alternatief is uitsterven (sectie 4.2.).

Sekse-afhankelijke verspreiding

Er zijn twee soorten gedragingen die leiden tot inteeltvermijding: (1) sekse-afhankelijke verspreiding, en (2) weinig of geen seks hebben met nestgenoten.

Bij veel primatensoorten zien we een sekse-afhankelijke verspreiding, waardoor de kans op inteelt vermindert. Dat is een soort-eigen patroon: bij de meeste apensoorten vertrekt het mannetje, maar bij sommige het vrouwtje. Bij onze naaste verwanten, de chimpansee en de bonobo, vertrekt het vrouwtje. Ook in de grote meerderheid van mensen-culturen (69%) vertrekt de vrouw, en bij slechts 13% de man (van den Berghe 1983, p. 98); dat lijkt een erfenis van onze gemeenschappelijke voorouder met de chimpansee. Bij veel primatensoorten is nauwe inteelt in principe mogelijk doordat sommige verwante volwassenen in dezelfde groep leven. Toch is ook dan nauwe inteelt relatief zeldzaam (sectie 2.2.3.).

Geen of minder seks met nestgenoten

Tijdens hun vroege leven leren dieren de stimuleuseigenschappen van hun moeder, hun nestgenoten en hun soortgenoten. Deze leerinhouden gebruiken ze later bij hun sociaal en seksueel gedrag. Wanneer zeer jonge dieren blootgesteld worden aan andere stimuli dan van hun moeder of soortgenoten, worden ze op de 'foute' stimuli ingeprent. Er zijn verschillende processen van sociale en seksuele inprenting (hoofdstuk 3.2.). Er zijn inmiddels veel experimenten uitgevoerd dat vissen, vogels en zoogdieren minder seks hebben met groepsgenoten waarmee ze opgegroeid zijn dan met onbekende soortgenoten.

Seksuele aantrekking door erfelijke overeenkomst

De gevolgen van adoptie bij mensen tonen dat erfelijke overeenkomst tot seksuele aantrekking kan leiden tussen individuen, als zij als kind niet bij elkaar geweest zijn. Als volwassenen na adoptie met hun biologische verwanten

herenigd worden, ontstaat vaak intense erotische aantrekking – ook als ze weten dat ze nauw-verwant zijn (sectie 4.3.). *“Ze vonden allen dat ze op een of andere manier zichzelf in de ander ontdekten, en ze zochten opzettelijk naar fysieke gelijkenissen en emotionele affiniteiten. [...] Vier van de negen informanten meldden dat ze de lichaamsgeur van de ander herkenden, en twee vrouwen meldden dat zij eerder een verhouding gehad hadden met mannen die leken op hun biologische verwante.”* (Greenberg en Littlewood 1995, p. 37).

5.1.2. Genetica van inteeltvermijding

In hoofdstuk 3.1. heb ik een overzicht gegeven van de criteria voor directe en indirecte aanwijzingen voor een rol van erfelijkheid. Er zijn nu nog geen directe aanwijzingen dat inteeltvermijding erfelijk is. De heritabiliteit van inteeltvermijdingsgedrag is nog niet onderzocht. Alleen de erfelijkheid van het verwerpen van neef/nicht-huwelijken is onderzocht; de heritabiliteit daarvan was 0,35 (Martin e.a. 1986). Er zijn nu alleen indirecte aanwijzingen dat inteeltvermijdingsgedrag deels erfelijk is (zie onder).

Vergelijking tussen soorten

De essentie van seksuele voortplanting is dat nakomelingen ontstaan uit het DNA van beide ouders. Door seksuele voortplanting wordt de erfelijke variatie groter, en kunnen allelen uit verschillende lijnen bij elkaar komen. Seksuele voortplanting is de enige manier waarop organismen de gunstige eigenschappen in hun populatie die in verschillende lijnen ontstaan zijn, bij toeval 'bij elkaar kunnen sprokkelen' in één genoom. Een nadeel van seksuele voortplanting is dat een geschikte partner gevonden moet worden, en dat ook schadelijke allelen bij elkaar komen. Maar seksuele voortplanting is zo wijdverbreid bij levende organismen, dat men algemeen aanneemt dat de biologische voordelen van seks opwegen tegen de nadelen van seks (Becks en Agrawal 2010, Speijer e.a. 2015). Inteeltvermijding komt breed voor in het dierenrijk. Ik speculeer dat erfelijke inteeltvermijding in de evolutie ontstaan is kort na het ontstaan van geslachtelijke voortplanting.

Vergelijking tussen seksen

In het algemeen vergt voortplanting een grotere investering van het vrouwtje dan van het mannetje.

- Inteelt-depressie is vooral ten nadele van het vrouwtje (van den Berghe 1983). Voor de keuze van sekspartners zijn vrouwtjes kieskeuriger dan mannetjes. Dat is inderdaad gevonden bij zebra-visjes, zebra-vinken, makaken, bavianen en mensen (zie boven).

- Voor mannetjes is de kans groter op evolutionair voordeel door inteelt. Daarom verwachten we dat vooral mannetjes het initiatief nemen tot inteelt, en dat vooral vrouwtjes zich verzetten. Dat is inderdaad gevonden bij kippen (Pizzari e.a. 2004), apen, mensapen en mensen (zie boven).

Er is ook een sekseverschil bij allerlei soorten of de vrouwtjes of de mannetjes bij adolescentie verspreiden. Iedereen gaat ervan uit dat deze sekseverschillen erfelijk zijn.

Afhankelijk van sensitieve periode?

Veel gedragingen met een erfelijke component zijn gekoppeld aan een bepaalde leeftijd. Dat zien we onder andere bij inprenting bij ganzen, bij de moeder/kind-hechting bij mensen, en bij het aanleren van liedjes bij vogels, en van taal bij mensen. Voor het Westermarck-effect bij mensen is er ook een sensitieve periode. Vooral als jongens en meisjes voor de leeftijd van 3 jaar (Wolf 2005B) of voor 6 jaar (Shepher 1971) samen optrekken, is er minder kans op erotische aantrekking.

Als in een gezin de vader aanwezig is, en als de relatie tussen vader en dochter goed is, is de menstruatieleeftijd 2 - 3 maanden later. Maar als een stiefvader aanwezig is, of een mannelijke vriend van de moeder leidt dat tot eerdere menstruatie (hoofdstuk 3.3.). Dus de geslachtsrijpheid van meisjes wordt versneld door de aanwezigheid van een potentiële sekspartner, d.i. een volwassen man anders dan de vader of broers. Ook dit is een aanwijzing voor erfelijke factoren.

Mogelijkheden tot modificatie

Naarmate erfelijkheid een grotere invloed op gedrag heeft, is het voor een samenleving moeilijker dit gedrag te veranderen.

In de kibboets was het ideaal seksuele gelijkheid in een egalitaire, androgyne, anti-burgerlijke samenleving. Naakt rondlopen was normaal, en preutsheid werd verworpen, want burgerlijk. Dat lukte, totdat de meisjes de puberteit bereikten: toen weigerden de meisjes zich openlijk naakt te vertonen. Uiteindelijk wonnen de meisjes het van de ideologische mannelijke leiders van de kibboets. Langdurige culturele druk werkte niet; dat is een aanwijzing voor een erfelijke component in deze voorkeuren.

In een dorp in Taiwan weigerden 17 van de 19 koppels van kleine huwelijken (sectie 4.4.) te trouwen. "*Geen enkele culturele regel kan zo'n sterke weigering overleven.*" (van den Berghe 1983, p. 96).

Van de westerse vrouwen meldt 0,25% – 2% geslachtsgemeenschap met vader of broer.

Menselijke, goddelijke of natuurwetten kunnen seks tussen nauwe verwanten nooit volledig uitbannen. Maar als mannen de keuze hebben, hebben ze liever een nieuwe sekspartner dan een persoon met wie ze opgegroeid zijn. Dat geldt veel sterker voor vrouwen.

Er is de uitzonderlijke religie van de Zoroastrianen, waarin het naastverwanten huwelijk het religieuze ideaal is. De geestelijke leiders van deze gemeenschap erkenden dat het naastverwanten huwelijk een moeilijke opgave was, maar zij stimuleerden de gelovigen toch deze religieuze plicht vol te houden, en zo het gedrag van de oudste scheppers te imiteren (Scheidel 1996, p. 326, Frandsen 2009). Als religie of omgeving een voorkeur niet zomaar kan ombuigen, is dat een argument dat die voorkeur ook erfelijke componenten heeft.

Wat zou er dan erfelijk zijn?

Er is een erfelijk* gespecialiseerd leersysteem dat jonge dieren de stimulus-eigenschappen van hun moeder, nestgenoten en soortgenoten aanleren (hoofdstuk 3.2.). Vogels, zoogdieren en mensen selecteren op grond van gelijkenis (*phenotype matching*) hun vrienden, bondgenoten, groepsgenoten en sekspartners. Bij mensen en bij de meeste dieren neemt vriendschappelijke aantrekking toe, en seksuele aantrekking af, naarmate jonge individuen vanaf hun vroege jeugd samen zijn opgegroeid. Dit is vermoedelijk bij mensen en dieren een erfelijk proces. Bij sommige zoogdieren, zoals de naakte molrat, is er ook seksuele aantrekking bij individuen die samen opgegroeid zijn.

Instinctieve inteeltvermijding

Ik ben het met Darwin en Westermarck eens dat vermijden van seks met nauwe verwanten instinctief gedrag is (d.i. deels erfelijk, nagevoelbaar universeel voor de soort, en evolutionair nuttig, hoofdstuk 3.1.).

5.2. Culturele evolutie van inteeltvermijding

Sinds er taal was in mensengemeenschappen, hebben machthebbers en priesters taal gebruikt om hun onderdanen beperkingen op te leggen. Er kwamen allerlei regels rond voedsel, huwelijk, seks, kleding, lichaamsversiering enz. Een centrale vraag in de culturele antropologie was het nut (de 'functie') van culturele regels. Culturele regels blijven voortbestaan, als deze maken dat het volk de concurrentiestrijd met omringende volken aankan.

Tabel 3. Redenen die verschillende auteurs aanvoeren waarom culturen huwelijken tussen naaste verwanten afgewezen of verboden hebben. Zie de tekst voor toelichting. Zie ook: <http://family.jrank.org/pages/851/Incest-Inbreeding-Taboos-Historical-Review.html>

Bron	Erfelijke afwijkingen bij nageslacht	Erfelijke afkeer van incest	Alliantie theorie	Familie conflict	Erfelijke voorkeur voor incest	Godelijk verbod	Verdeling van rijkdom
Bulak Papyrus 5 (± 1100 v.Chr.)			+				
Plato (360 v. Chr.)		+				+	+
Plutarchus (± 100)			+	+			
Tacitus (± 110)			+				
Augustinus (± 400)		+	+			+	
Gregorius I (± 600)	+					+	
Thomas van Aquino (1273)	+	+	+	+		+	
Mandeville (1714)		-					
Hutcheson (1725)		+					
Darwin (1868-1875)	+	+		+			
Tylor (1871)			+				+
Westermarck (1891)	+	+					
Ellis (1906)		+					
Frazer (1910)					+		+
Freud (1913)					+		
Malinowski (1934)				+			+
Lévi-Strauss (1949)	-	-	+				

5.2.1. Volken maken huwelijksregels

Waarom zijn huwelijksregels ontstaan?

Huwelijksregels zijn, per definitie, sociale constructen die ooit door oude machthebbers bedacht zijn. Het zijn betrekkelijk recente (< 400 kya) sociale constructen, want voor het formuleren, overdragen en handhaven van huwelijksregels is taal nodig. In de loop der geschiedenis zijn er verscheidene redenen geformuleerd dat mensen niet met nauwverwanten mogen trouwen (tabel 3).

1. Alliantie theorie: huwelijken tussen nauwe verwanten vermindert de kans op huwelijken tussen volken, en daarmee de kans op bondgenootschappen.
2. Familie conflict: seksuele relaties tussen de gezinsleden (behalve de ouders onderling) verstoren het gezin.
3. Aangeboren afwijkingen: kinderen uit seks tussen nauwe verwanten hebben meer aangeboren afwijkingen.
4. Aangeboren afkeer: mensen hebben van nature een afkeer van seks tussen nauwe verwanten.
5. Aangeboren voorkeur: volgens sommige theorieën (Freud) zouden jongens een aangeboren voorkeur hebben om met hun moeder te trouwen; culturele regels moeten dat dan tegengaan.
6. Goddelijk verbod: er is een goddelijk verbod van seks tussen nauwe verwanten; er zou een bovennatuurlijke straf op seks tussen nauwe verwanten staan.
7. Verdeling van rijkdom: vorsten en leiders hebben regels geformuleerd zodat door endogamie (of inteelt) de rijkdom binnen de

familie bleef, en dat exogamie opgelegd werd aan hun onderdanen, zodat die onderdanen niet te veel rijkdom (en macht) konden ophopen.

Huwelijksregels om schade bij het nageslacht te beperken?

Zijn huwelijksregels ontstaan bij kleinschalige, niet-westerse volken omdat men de schade bij het nageslacht waarnam? Er zijn altijd al anekdotes geweest dat de nakomelingen uit relaties tussen nauwe verwanten afwijkingen zouden hebben. Paus Gregorius I (540-604) onderschreef dit idee, en Thomas van Aquino (1273) nam dit over. Ook volgens Durham (2005) zouden huwelijken tussen nauwe verwanten verboden zijn, omdat niet-westerse volken door ervaring ontdekt hadden dat nauwe inteelt schadelijk is voor het nageslacht. Maar in het algemeen verbinden mensen bij niet-westerse volken seks tussen nauwe verwanten niet met aangeboren afwijkingen bij het nageslacht (Westermarck 1891, p. 317 - 318). Bijvoorbeeld de Trobrianders geloven dat seks tussen nauwe verwanten leidt tot ziektes bij het ouderpaar, maar niet bij het nageslacht (Malinowski 1929). Ook Lévi-Strauss (1949) ontdekte dat eventuele schade bij het nageslacht een rol zou spelen in het ontstaan van huwelijksregels. Alleen enkele volken hadden het idee dat seks tussen verwanten leidt tot afwijkingen bij het nageslacht; dat bleek achteraf een juiste causale attributie. Nog in 1955 hadden westerse wetenschappers grote moeite de schade van inteelt voor het nageslacht te onderbouwen. *“De specialisten die fysieke en mentale kwaliteiten onderzocht bij de nakome-*

lingen van incest, konden geen algemene, definitieve uitspraken doen over de gevolgen van inteelt." (Weinberg 1955, p. 227).

De alliantie-theorie

Volgens de alliantie-theorie kunnen vorsten allianties vormen door hun kinderen uit te huwelijken. Ook Tylor (geciteerd uit Westermarck 1891, p. 317) schreef: *"Onder de stammen met lage cultuur is er slechts één methode bekend om permanente allianties te onderhouden, en dat is gemengd huwen. [...] Alsmar in de geschiedenis van de wereld hadden wilde stammen maar één praktisch alternatief voor ogen: uithuwelijken of uitsterven."* *"Zo was er een continue overgang van oorlog naar uitwisseling, en van uitwisseling naar uithuwelijken. De uitwisseling van bruiden is louter het besluit van een ononderbroken proces van wederzijdse giften, die de overgang bewerkstelligen van vijandigheid naar alliantie, van angst naar vertrouwen, en van vrees naar vriendschap."* (Lévi-Strauss e.a. 1969, p. 67-68). Dit is te optimistisch: bij stammenoorlogen staan vaak krijgers tegenover broers, vaders, zonen, schoonbroers en neven (Keeley 1996). Ondanks verwantschap door afstamming en ondanks huwelijken ontstaan toch oorlogen. Allerlei huwelijken tussen Europese vorstenhuizen hebben het uitbreken van de Eerste Wereldoorlog niet kunnen voorkomen. Verwantschap is minder effectief om oorlog te voorkomen dan de alliantie-theorie veronderstelt. Dat volken hun dochters uithuwelijken om bondgenootschappen te sluiten, is een sociaal construct, dat pas gemaakt kon worden toen er een voldoende gedifferentieerde taal was ontstaan. Lévi-Strauss (1949) meende dat de alliantie-theorie het ontstaan van huwelijksregels kon verklaren. De alliantie-theorie is alleen van toepassing op de mens, maar inteeltvermijding is veel ouder dan de mens.

Waarom incestverboden als er al instinctieve inteeltvermijding is?

Enige tijd was het Westermarck-effect populair bij sociale wetenschappers. Wallace meende dat Westermarck *"het incest-probleem opgelost had"* (Wolf 2005A, p. 4). Maar in 1910 heeft de cultureel antropoloog Frazer het idee van aangeboren inteeltvermijding afgewezen. Frazer constateerde dat er in alle culturen huwelijksregels heersten die westerse onderzoekers 'incesttaboes' noemden. *"Wetten verbieden mensen te doen wat zij uit zichzelf, instinctief zouden doen. Het zou overbodig zijn dat de wet iets verbiedt en afstraft, wat de natuur zelf al verbiedt en afstraft. [...] Vanuit het wettelijk verbod op incest, zouden we dus*

niet moeten concluderen dat er een natuurlijke aversie tegen incest is. In plaats daarvan zouden we eerder moeten aannemen dat er een natuurinstinct ten gunste van incest is, en dat de wet dit onderdrukt, zoals de wet andere natuurinstincten onderdrukt." (Frazer 1910, p. 97-98). Deze redenering is overgenomen door Sigmund Freud (1913). Freud meende dat jongetjes/mannen primair geneigd zijn tot seks met hun moeder: *"Psychoanalytische onderzoekingen hebben zonder enige twijfel aange-toond dat incestueuze liefde in feite de eerste en gewone liefde is."* (Freud en Hubback 1922). Let wel: dit gaat over moeder/zoon-seks, wat uiterst zeldzaam is, en veel zeldzamer is dan vader/dochter- en broer/zus-seks. Lange tijd was in de sociale wetenschappen de algemeen aanvaarde opvatting dat er geen erfelijke basis is voor inteeltvermijding bij de mens. Van den Berghe (1983) geeft een originele andere interpretatie. Als mensenkinderen van jongs af zo vrij, intiem en naakt zouden opgroeien als mensapen, zou er vanzelf bij de puberteit sterke inteeltvermijding ontstaan. Door de kleding, de voorgeschreven preutsheid, en grotere lichamelijk afstandelijkheid kon de natuurlijke inteeltvermijding minder ontstaan, en was als extra voorzorg een huwelijksverbod nodig. Er zou dus erfelijke inteeltvermijding zijn, die bij de mens minder geworden is door culturele gewoontes, zoals kleding. Dit idee behoeft empirische toetsing.

5.2.2. Variaties in huwelijksregels

Enige tijd meende men dat de concrete regels van de afzonderlijke volken precies perfect waren voor die volken. Nu weten we dat sommige regels nuttig zijn voor de betrokkenen of het volk, sommige vooral nuttig voor de leiders, en andere ronduit schadelijk voor het volk (Sumner 1906, 29. *Harmful folkways*).

Huwelijksregels en de nakomelingen

Tabel 4 geeft een overzicht van de verschillende huwelijksverboden en -geboden (vergelijk Murdock 1967). Sommige voorschriften bevorderen inteelt, andere gaan inteelt tegen, andere bevorderen uitteelt, en weer andere hebben geen verband met bloedverwantschap. Sommige culturen **bevorderen inteelt**; dat leidt tot meer erfelijke afwijkingen.

1. Bij de Zoroastranen was het naastverwanten-huwelijk het religieuze ideaal. Er zijn geen kwantitatieve gegevens of dit ideaal door veel gelovigen gevolgd werd, en gedurende hoeveel generaties. DNA-onderzoek moet dit kunnen oplossen.

Tabel 4. Een ordening van sommige culturen, religies, volken of staten naar de mate waarin huwelijken tussen verwanten waren toegestaan of aanbevolen. Twee opmerkingen:

1. Dit is een selectie om zoveel mogelijk de variatie te tonen; over **veel meer volken** zijn gegevens gepubliceerd.
2. Dit is **sterk vereenvoudigd**: bij sommige volken zijn bijvoorbeeld alleen bepaalde neef/nicht-huwelijken toegestaan, of bij sommige volken zijn huwelijken alleen binnen dezelfde generatie toegestaan, of zijn ook huwelijken met sommige niet-bloedverwanten verboden.

	Toegestane huwelijken	Verbod bij verwantschap in Romeinse graad	Volk, cultuur, religie of staat
Huwelijk met grootste bloedverwantschap is toegestaan	Naast-verwanten huwelijk toegestaan of bevorderd (F = 1/4)	Geen verbod	Zoroastranen, de Heiligen der Laatste Dagen (= Mormonen, tot 1892)
	Broer/zus-huwelijken bij koningen (F = 1/4)	≤ 1	Farao's, Inca, Hawaï, Calusa, Madagaskar, Polynesië, e.v.a.
	Voorkeur voor broer/zus-huwelijken (F = 1/4)	≤ 2	Romeins Egypte, Veddahs*
	Huwelijken tussen halfbroer en halfzus zijn toegestaan (F = 1/8)	≤ 2	Assyriërs, Atheners, Abraham, Verscheidene volken (Coggin en Sturtevant 1964)
	Huwelijken tussen oom/nicht of tante/neef zijn toegestaan (F = 1/8)	≤ 3	Torah, Pruisen*, Ossetes*, Copper Indianen*, Reddies*, Dyak*, Tupis*
	Voorkeur voor neef/nicht-huwelijken (F = 1/16)	≤ 4	Veel Islamitische landen, Yanömamö, Ceylon*
	Neef-nicht huwelijk toegestaan (F = 1/16)	≤ 4	Islam (Koran), Jodendom, V.S.-staten: o.a. New York, Florida, Texas, California
	Neef-nicht huwelijk is overtreding (F < 1/16)	≤ 5	Inuït (Eskimo)*, Igalik*, Chippewa* V.S.-staten: o.a. Pennsylvania, Ohio, Illinois, Kansas, Montana
	Neef-nicht huwelijk is misdrijf (F < 1/16)	≤ 5	V.S.-staten: o.a. Nevada, Utah, Arizona, Oklahoma, Mississippi
	Achterneef-achternicht huwelijk toegestaan	< 6	Klassiek Romeins recht, Aht*,
	Verder dan achterneef-achternicht	< 7	Yaghans*,
Uitsluitend huwelijk met laagste bloedverwantschap is toegestaan	> 4 ^e Canonieke graad (F = 0,004)	< 8	Christendom na 1215, Tsaristisch Rusland*, Pipiles*, Peru*, Kurnai*
	> 7 ^e Canonieke graad (F = 0,00006)	< 14	Christendom 600 - 1215

* Westermarck (1891)

2. In de Christelijke geloofsgemeenschap De Heiligen der Laatste Dagen ('Mormonen') waren huwelijken tussen broer-zus, vaderdochter, en grootvader-kleindochter toegestaan, totdat dit in 1892 bij wet verboden werd.
3. Soms schreef de cultuur huwelijken tussen broer en zus voor in koninklijke families. Dit kwam ook bij de gewone bevolking voor, zoals in Egypte tijdens de Romeinse tijd en bij de Veddahs (Sri Lanka).
4. Bij de Assyriërs en Atheners mocht een man trouwen met zijn halfzus van vaderszijde, maar niet van moederszijde. Erfelijk is er echter geen verschil, behalve dat er een kans is dat een 'halfzus' van vaderszijde toch geen bloedverwant is.
5. In sommige culturen is het neef/nicht-huwelijk het cultureel ideaal. Dan is de kans op aangeboren afwijkingen bij het nageslacht 5 – 10 procentpunten groter.

Sommige culturen leggen beperkingen op waarvoor **geen biologische grondslag** is.

1. Er zijn 4 soorten neef-nicht relaties mogelijk (figuur 8): via de vaderlijke of de moederlijke lijn en *cross* en *parallel cousins* (hiervoor is er geen goed Nederlands woord). Bij sommige volken mogen *cross cousins* wel en *parallel cousins* niet trouwen. Genetisch is er echter geen verschil.
2. Soms beperkt het verbod zich niet tot bloedverwanten, maar ook huwelijken met aanverwanten zijn verboden, zoals met schoonbroers of schoonzussen, stiefouders, schoonouders, adoptief kinderen, bijvrouwen of minnaressen van de vader, of met de voedster. Dit is een onnodige beperking.
3. Soms mogen weduwen niet hertrouwen. Dit is schandelijke discriminatie van weduwen.
4. Soms is seks of een huwelijk verboden met een lid van de eigen totemgroep, ook wanneer deze niet traceerbaar bloedverwant is. Raar.
5. In het oude China waren huwelijken tussen personen met dezelfde achternaam verboden. Dit is een onnodige beperking.

Sommige huwelijksregels schrijven **sterke uitteelt** voor. Dat geldt vooral voor de Christelijke huwelijksregels van de jaren 600 - 1215. Nu weten we dat dergelijke uitteelt kleine, maar meetbare negatieve gevolgen heeft.

Sommige culturele regels werken averechts

Bij Chinezen is monogamie en levenslange trouw belangrijk. Bij hen worden sommige kinderen op zeer jonge leeftijd uitgehuwelijkt, en ze groeien vanaf zeer jonge leeftijd samen op. Dat was bedoeld om de huwelijken die door de ouders gepland waren, te beschermen en te bevorderen, maar het werkt averechts. Bij de Trobrianders is seks of een huwelijk tussen broer en zus het grootste taboe. Maar broer en zus werden op jonge leeftijd gescheiden. Dat was bedoeld om broer/zus-seks te voorkomen, maar het werkt averechts: het maakt de kans op wederzijdse erotische aantrekking juist groter.

Kunnen we de verschillen in huwelijksregels verklaren?

Er zijn grote verschillen in de huwelijksvoorschriften van verschillende volken, culturen en religies. Sommige voorschriften bevorderen inteelt, en leiden aantoonbaar tot gezondheidsschade. Andere culturele voorschriften leggen de leden van de gemeenschap beperking op die medisch onnodig zijn. Hebben deze medisch onnodige of ongunstige voorschriften misschien sociaal gunstige gevolgen, zoals bijvoorbeeld extra cohesie binnen de familie of binnen de stam, of het vormen van

coalities met de buurvallen? Of het behoud van rijkdom binnen de familie van de leiders, of het splitsen van de rijkdom van andere families dan van de leiders? Sommige regels zijn onnodig, maar desastreus voor de slachtoffers, zoals het verbod voor weduwen om te hertrouwen, of zelfs weduwen-verbranding. Van den Berghe (1983) en Thornhill (1991) hebben geprobeerd de huwelijksregels te relateren aan sociaal-economische ontwikkeling van een volk. Bijvoorbeeld: in de meeste samenlevingen met weinig of geen sociale geledingen gelden de huwelijksregels voor iedereen, en worden overtredingen mild bestraft. Maar in samenlevingen met veel geledingen gelden er andere regels voor de machthebbers dan voor het gewone volk – natuurlijk ten gunste van de machthebbers -, en worden overtredingen zwaarder bestraft (Thornhill 1991). Bij meer egalitaire volken ontstonden regels die bijdroegen tot sociale rust. Maar er zijn veel uitzonderingen.

Koninklijke broer/zus-huwelijken

Het leek speciaal moeilijk om het ontstaan van broer/zus-huwelijken te verklaren, omdat de nadelen hiervan voor het nageslacht zo groot lijken. Van den Berghe (1980) heeft berekend dat koninklijke broer/zus-huwelijken, in combinatie met polygynie (en niet te veel pech) gunstig kunnen zijn voor de allelen van de koning en zijn zus. Als zij een vruchtbare zoon krijgen, heeft deze voor 75% hun allelen; deze zoon kan dan bij veel bijvrouwen veel kinderen verwekken. Dat leidt tot veel kopieën van de allelen van het eerstgenoemde koningspaar. Inderdaad komen broer/zus-huwelijken vooral voor in de hoogste klasse in samenlevingen met veel geledingen, waarbij de vorst veel bijvrouwen heeft (Goggin en Sturtevant 1964, Gates 2005).

Tenslotte, door broer/zus-huwelijken werden opvolgingsconflicten vermeden en bleef de rijkdom binnen de koninklijke familie. Maar waarschijnlijk kwamen er vrij snel erfelijke problemen in deze koninklijke families (Alvares e.a. 2009, Hawass e.a. 2010). Ook bij het gewone volk van de Zoroastranen, Romeins Egypte en de Vedda's kwamen veel broer/zus-huwelijken voor.

Hopelijk komen er DNA-gegevens hoelang en hoe getrouw deze volken het gebod tot naastverwanten-huwelijken opvolgden.

Toevallige verschillen?

Er zijn veel verschillen in de details van de huwelijksregels tussen verschillende plaatsen in de Tenach (zie boven), en tussen verschillende staten in de USA (Farrow en Juberg 1969, Bittles 2005). Deze verschillen zijn grillig

en futiel. Er was bij het Joodse en Amerikaanse volk toentertijd geen wetenschappelijk onderbouwde kennis over voor- en nadelen van inteelt en uitteelt. Daarom denk ik dat sommige huwelijksregels vooral het product waren van toevallige of listige keuzes van leiders en priesters. Het lijkt erop dat men per ongeluk vergeten is bijvoorbeeld een huwelijk tussen vader en dochter te verbieden in de Tenach en in de wet van de staat Georgia, want ook daar vindt men dat vaders niet met dochters mogen trouwen.

5.3. Een hypothetische tijdschaal

Inteelt-vermijding is een product van biologische evolutie.

- Naar schatting is seksuele voortplanting tussen organismen zo'n 2 Gya (*gigayears ago*) ontstaan.
- Ongeveer 700 Mya (*megayears ago*) zijn dieren ontstaan. Ik schat dat dieren toen soortkruisingen vermeden door sekspartners te selecteren die op hun ouders, hun nestgenoten of henzelf lijkten: *phenotype matching*.
- Ik denk dat gewervelde dieren al minstens 400 Mya de kans op inteelt verminderden: (1) mannetjes of vrouwtjes verlaten hun gebied als ze geslachtsrijp werden, of (2) dieren paarden niet of minder met individuen waarmee ze in hun vroege jeugd zijn opgegroeid.

Huwelijksregels zijn een product van culturele evolutie.

- Gesproken taal is ontstaan tussen 1,8 en 0,4 Mya (hoofdstuk 7.2.). Voor huwelijksregels is taal nodig; daardoor zijn huwelijksregels jonger dan een miljoen jaar.