

SCIENTIFIC REPORTS



OPEN

La reintroducción de mamíferos confiscados y desplazados corre el riesgo de exogamia e introgresión en las poblaciones naturales, como prueban los orangutanes de subespecies divergentes

Graham L. Banes^{1,2,3}, Biruté M. F. Galdikas⁴ y Linda Vigilant²

Los mamíferos confiscados y desplazados son llevados a menudo a santuarios, donde la reintroducción al medio natural puede ser un objetivo explícito. Sin embargo, al recoger involuntariamente animales de diferentes poblaciones de origen, estos esfuerzos corren el riesgo de reintroducir individuos que no han estado en contacto genético durante periodos de tiempo significativos. Usando análisis genéticos y datos de 44 años del Campo Leakey, un lugar de rehabilitación de orangutanes en Borneo, hemos determinado el grado mínimo en el que orangutanes representantes de taxones no nativos, aislados geográficamente y reproductivamente, fueron reintroducidos en la población salvaje circundante. Descubrimos que dos hembras reintroducidas eran de una subespecie no nativa, y hasta la fecha han producido al menos 22 descendientes híbridos y con introgresión, de los cuales al menos 15 viven. Dado que se cree que las subespecies de orangután de Borneo divergieron de un ancestro común hace aproximadamente 176.000 años, con una diferenciación notable en los últimos 80.000 años, destacamos la necesidad de una evaluación adicional de los efectos de la hibridación de orangutanes de diferentes taxones, particularmente a raíz de los ~1.500 orangutanes a la espera de una reintroducción urgente. Debido a que el número de mamíferos en peligro de extinción está aumentando en santuarios de todo el mundo, subrayamos la necesidad de reexaminar las reintroducciones históricas, para evaluar la extensión y los efectos de las translocaciones *de facto* en el pasado.

Las poblaciones de grandes mamíferos en peligro de extinción se ven cada vez más afectados por los humanos, y pueden vivir – incluso en entornos salvajes o semisalvajes – bajo gestión humana intensiva (p. ej. turones de pies negros, *Mustela nigripes*¹; tamarinos león dorado, *Leontopithecus rosalia*²; rinocerontes blancos del norte, *Ceratotherium simum cottoni*³; tortugas gigantes de la Española, *Chelonoidis hoodensis*⁴). Aunque el cumplimiento de la ley y la implicación de la comunidad tradicionalmente se han mostrado efectivos en la gestión convencional de la custodia, cada vez son más necesarias medidas más invasivas para asegurar la viabilidad a largo plazo de las poblaciones amenazadas^{5,6}. Por ejemplo, en el macizo de Virunga en Ruanda, la estrecha vigilancia de animales individuales – facilitando la detección y el tratamiento de afecciones médicas – ha llevado a un incremento anual del 4.1% ± 0.09% en el número de gorilas de montaña (*Gorilla beringei beringei*) en los grupos acostumbrados a la observación humana, frente a una disminución

¹División de Antropología Física, Departamento de Arqueología y Antropología, Universidad de Cambridge, Pembroke Street, Cambridge, CB2 3QY, Reino Unido. ²Instituto Max Plank de Antropología Evolutiva, Deutscher Platz 6, 04103 Leipzig, Alemania. ³Instituto de Biología Computacional CAS-MPG, 320 Yue Yang Road, Shanghai 200031, República Popular de China. ⁴Departamento de Arqueología, Universidad Simon Fraser, 8888 University Drive, Burnaby, B.C., V5A 1S6, Canada. La correspondencia y las solicitudes de material deben ser dirigidas a G.L.B. (email: graham_banes@eva.mpg.de)

Recibido: 12 de noviembre de 2015

Aceptado: 04 de febrero de 2016

Publicado: 25 de febrero de 2016

anual $0.7\% \pm 0.06\%$ en el número de congéneres no acostumbrados⁷. Por su parte, la cría proactiva en cautividad de pandas gigantes ha dado como resultado el nacimiento de numerosa descendencia mediante la inseminación artificial, produciendo crías tanto para su exhibición en zoológicos como para su introducción al medio natural, revirtiendo así eficazmente el declive de una especie bandera de la conservación⁸. Si bien la intervención directa puede ser necesaria para la conservación eficaz de la fauna, los efectos no deseados pueden dañar en última instancia a las poblaciones. Por ejemplo, la muerte de todos los perros salvajes africanos (*Lycaon pictus*) en estudio en el Ecosistema del Serengeti ha sido atribuida a un programa de vacunación contra la rabia, el cual podría haber puesto inadvertidamente en peligro las respuestas inmunes de los perros debido a su inmovilización, vacunación y colocación de collares rastreadores⁹, si bien los efectos perjudiciales de este programa siguen siendo debatidos¹⁰.

Otra forma de intervención humana es la ubicación de animales en peligro de extinción en santuarios. Como resultado de la disminución de hábitats adecuados y de las capturas ilegales, los mamíferos de gran tamaño en peligro de extinción son a menudo completamente desplazados de las poblaciones silvestres, y pueden ser relocalizados en santuarios para su cuidado a corto o largo plazo^{11,12}. Sin embargo, al recoger inadvertidamente animales de varios, y potencialmente desconocidos, puntos de origen, estos centros pueden mezclar involuntariamente individuos de poblaciones que no han estado en contacto genético durante considerables periodos de tiempo. Si los santuarios están en disposición de ofrecer cuidados de por vida, con escaso o nulo cruce, esta mezcla de orígenes genéticos pueden resultar de poca importancia. Sin embargo, a menudo la reintroducción en la población silvestre es el objetivo principal de los santuarios, suponiendo que las preocupaciones sobre las enfermedades y un hábitat adecuado sean debidamente atendidas¹²⁻¹⁴. Dado que esto puede llevar a una translocación *de facto*, es importante investigar las posibles consecuencias examinando las translocaciones, deliberadas o involuntarias, de mamíferos en el pasado.

La hibridación de individuos genéticamente distantes puede, en algunas circunstancias, aumentar la adecuación biológica de la población¹⁵⁻¹⁷. Por ejemplo, la introducción de 8 hembras de puma de Texas (*Puma concolor stanleyana*) en una población remanente de 50 pumas norteamericanos (*P. c. coryi*) aproximadamente dobló la diversidad genética estimada de la población, y se vinculó a una marcada reducción de rasgos nocivos asociados a la reproducción de individuos emparentados, tales como colas retorcidas, criptorquidia y baja calidad de esperma¹⁸⁻²⁰. Los indicadores de salud y supervivencia mejoraron, y el tamaño de la población se triplicó en 15 años²¹. En lobos grises (*Canis lupus*), la llegada de un solo lobo a una población escandinava, proveniente de sólo dos individuos, en situación de cuello de botella fue suficiente para incrementar radicalmente la diversidad genética (heterocigosidad) y aumentar exponencialmente el crecimiento de la población²². Ciertamente, se ha demostrado que la introducción de nuevas variaciones genéticas en poblaciones silvestres pequeñas o genéticamente empobrecidas ayuda, a través de múltiples generaciones, a aumentar la diversidad genética, revertir los signos de depresión endogámica e incrementar el tamaño de la población en varios taxones animales²³⁻²⁵.

Pese a esto, la hibridación e introgresión de representantes de linajes genéticamente divergentes puede tener efectos negativos en la adecuación general de la población, como se ejemplifica en la falta de fertilidad común en crías resultantes del cruce de diferentes especies²⁶⁻²⁸. Un menor nivel de adecuación biológica, denominado depresión exogámica, puede ser también observado tras la hibridación de subespecies, o de otras poblaciones que pueden haber divergido independientemente²⁶, particularmente si ocupan distintos tipos de hábitats o si no ha habido intercambio genético en los últimos 500 años¹⁵. La depresión exogámica puede ocurrir a través de la alteración de los complejos de genes adaptados a las condiciones locales, incluso dando lugar potencialmente a combinaciones o mutaciones dañinas^{28,29}. Aunque hay menos evidencias empíricas de la depresión exogámica que de la depresión endogámica, se piensa que sus consecuencias son de magnitud similar en, y después de, la segunda generación de crías²⁹. Esta demora puede ser atribuida a la recombinación: mientras los híbridos de primera generación heredan juegos intactos de cromosomas de cada linaje parental, estos cromosomas se recombinan en las generaciones subsecuentes, interrumpiendo las interacciones epistáticas positivas entre los alelos parentales²⁸. Anomalías en el desarrollo, genéticas y de otros tipos han sido documentadas en una amplia gama de taxones animales exogámicos, incluyendo peces^{30,31}, invertebrados^{32,33}, aves³⁴ y mamíferos^{35,36} y son revisadas en mayor profundidad por Edmands²⁹. En algunos casos, sobre todo cuando una población es pequeña, tal hibridación e introgresión puede conducir a "enjambres de híbridos", en los cuales los individuos con introgresión "inundan" la población original, llevándola a la extinción²⁶. Dado que nuestra comprensión de la depresión exogámica ha avanzado sustancialmente en las últimas décadas, hay razones para preocuparse de que las reintroducciones históricas hayan sido nocivas para la adecuación biológica de las poblaciones silvestres.

Más de 2.560 individuos pertenecientes a las cuatro especies de grandes simios están confinados en santuarios: *c.* 963 chimpancés (*Pan troglodytes*), *c.* 72 bonobos (*P. paniscus*), *c.* 106 gorilas (*Gorilla gorilla*) (Pan African Sanctuary Alliance, comunicación personal, 17 de enero de 2016) y *c.* 1.516 orangutanes (*Pongo spp.*)¹⁴. Para muchos santuarios, la reintroducción es la meta final. Sin embargo, la situación es especialmente apremiante para los orangutanes, dada la declaración del gobierno indonesio de que todos los santuarios deben ser vaciados rápidamente mediante reintroducciones, habiéndose incumplido la fecha límite para hacerlo de finales de 2015³⁷. En base a estudios genéticos y morfológicos, ahora se sabe que los orangutanes comprenden dos especies en las islas de Borneo (*Pongo pygmaeus*) y Sumatra (*P. abelii*), con tres subespecies aisladas geográfica y reproductivamente en Borneo: *P. p. wurmbii* en el Kalimantan Central y el sur del Kalimantan Occidental, *P. p. morio* en el Kalimantan Septentrional, el Kalimantan Oriental y Sabah, y *P. p. pygmaeus* en el norte del Kalimantan Occidental y Sarawak. Se piensa que todas las subespecies de Borneo comparten un ancestro común hace alrededor de 176.000 años, antes de propagarse a diferentes refugios después de las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno³⁸. En los últimos 80.000 años se ha dado una diferenciación particularmente pronunciada de la población³⁹, con

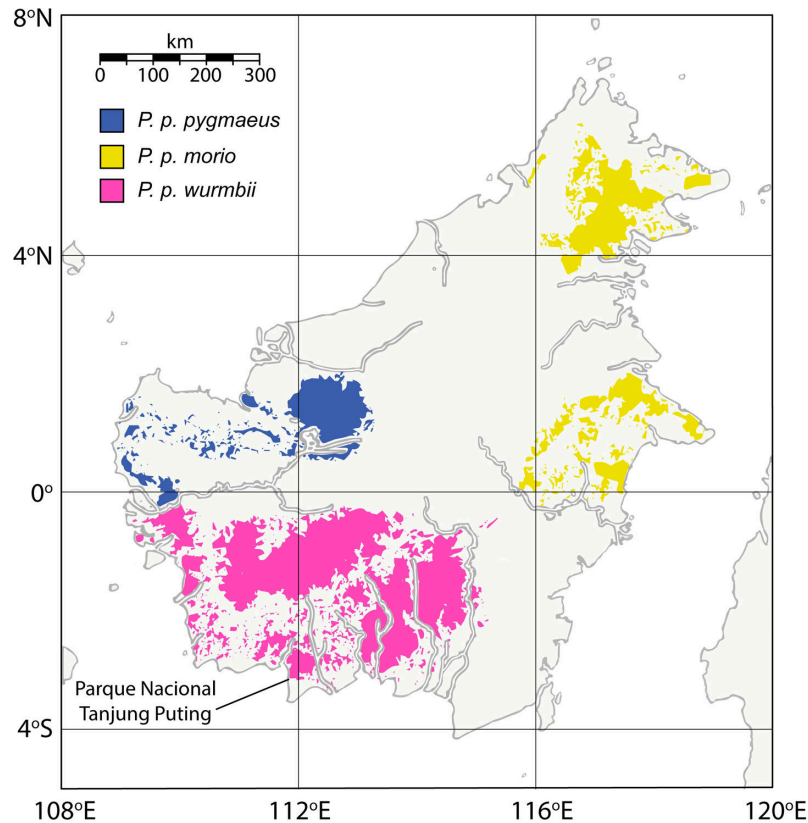


Figura 1. Distribución de las subespecies de orangután en Borneo, en relación con el Parque Nacional Tanjung Puting. Tres subespecies divergieron desde un ancestro común durante las fluctuaciones climáticas de hace aproximadamente 176.000 años³⁸, con una diferenciación pronunciada de la población desarrollándose en los últimos 80.000 años³⁹. El *Pongo pygmaeus pygmaeus* está restringido al norte del Kalimantan Occidental y Sarawak, y está fundamentalmente aislado, por el río Kapuas, del *P. p. wurmbii*, al sur del Kalimantan Occidental y en el Kalimantan Central. El *P. p. morio* se encuentra en el Kalimantan Oriental, el Kalimantan Septentrional y Sabah, y está aislado de las otras dos subespecies por ríos, montañas y distancia geográfica. La figura (incluido el mapa base) ha sido dibujada con Adobe Illustrator CC 2015 (<http://www.adobe.com/illustrator>); la distribución de los orangutanes sigue lo descrito previamente⁷⁷.

orangutanes actualmente separados por ríos y barreras montañosas esencialmente infranqueables^{38,40,41} (Fig. 1). Aunque no son siempre recíprocamente monofiléticos^{38,42}, potencialmente como resultado de la intervención humana mediante translocaciones⁴², las subespecies pueden ser típicamente observadas en diferentes clados en un árbol filogenético de la molécula de ADN mitocondrial, que se hereda por vía materna⁴³.

Sin embargo, en 1971 – cuando Galdikas y Brindamour crearon el Campo Leakey en el parque nacional de Tanjung Puting, un lugar pionero en investigación y reintroducción– todos los orangutanes fueron clasificados como una sola especie, *P. pygmaeus*. Durante 14 años, Galdikas y Brindamour rehabilitaron y liberaron al medio natural a más de 90 orangutanes excautivos o desplazados en el Campo Leakey, en el promontorio más meridional del Kalimantan Central^{44,45}. La mayoría fueron confiscados del cautiverio ilegal para el comercio de mascotas. Aunque muchos fueron translocados desde zonas próximas al Parque Nacional, otros venían de más lejos: si bien no se cree que ninguno fuera capturado en Sumatra, varios fueron transferidos desde la capital provincial de Palangka Raya, a c. 470 kilómetros de Tanjung Puting, y otros desde la cautividad en Java. A pesar de esto, Yeager⁴⁶ afirmó que al menos una hembra joven de Sumatra fue reintroducida en el Campo Leakey antes de 1981⁴⁶, aunque Galdikas responde que ésta parecía morfológicamente de Borneo, no se reprodujo, y se declaró su muerte en 1994. Además, Galdikas afirma haber rechazado orangutanes que parecían tener su origen en Sumatra⁴⁴, aunque admite que sólo la morfología es insuficiente para diagnosticar la especie. Yeager⁴⁶ también sugirió que orangutanes tanto del este como del oeste de Borneo fueron probablemente reintroducidos en el Campo Leakey, y potencialmente se han cruzado con la población silvestre. A pesar de esto, Galdikas asumió – en base a sus notas de las décadas de los 70 y los 80 sobre la procedencia de los individuos – que la mayoría de los orangutanes que reintrodujo habrían sido originarios del parque nacional Tanjung Puting y de las áreas circundantes.

La población actual del Campo Leakey comprende aproximadamente 60 individuos, incluyendo 8 orangutanes hembra reintroducidas. Dos hembras reintroducidas más han muerto recientemente. La totalidad de las 10 hembras se han reproducido: en un caso, las crías están ahora en su cuarta generación. Dado que algunas paternidades son conocidas⁴⁷, y que el éxito reproductivo de las hembras y sus maternidades están bien documentados como consecuencia de cuatro décadas de observación del

comportamiento por parte de Galdikas, hemos determinado la composición taxonómica de los orangutanes en el Campo Leakey en base a su ADN mitocondrial. Propusimos la hipótesis de que orangutanes de múltiples especies o subespecies fueron translocados y reintroducidos, y desde entonces se han cruzado con la población silvestre.

Métodos

Se recogieron muestras fecales de orangutanes en y alrededor del área de estudio del Campo Leakey, y se extrajo ADN genómico, tal como ha sido descrito previamente⁴⁷. La variación de las secuencias de ADN mitocondrial normalmente concuerda con el origen geográfico del orangután, y por lo tanto el análisis de las secuencias de individuos de procedencia desconocida puede ayudar a inferir su probable origen y afiliación taxonómica⁴³. Amplificamos 397 pb de ADN mitocondrial, principalmente abarcando un tramo primario de variación en la región control, con los primers Pp-5' (5'-GCACTTAACCTCACCATC-3') y Pp-3' (5'-AAACAAGGGACCACTAAC-3')⁴¹. Cada reacción de 25 µl de volumen constaba de 2.76 µl de Buffer PCR 10x (Bioline), 1.03 µl de MgCl₂ 50 mM, 1.38 µl de dNTP mix 10 mM, 0.83 µl de BSA 10 mg/ml, 0.134 µl de cada primer, 0.28 µl de Taq polimerasa (Life Technologies), 15.7 µl de ddH₂O y 2.75 µl de ADN. Las condiciones del ciclo de amplificación fueron las siguientes: desnaturalización inicial a 94 °C durante 12 minutos; 40 ciclos de 94 °C durante 40 segundos, 61 °C durante 30 segundos y 72 °C durante un minuto; y una extensión final a 72 °C durante 10 minutos. Para evitar la amplificación de las copias nucleares de inserciones mitocondriales ("numts"), las cuales se han demostrado problemáticas en anteriores estudios de taxones de ADNmt de homínidos⁴⁸, también amplificamos ~1500 pb de ADN mitocondrial en una única PCR - abarcando completamente la región control del ADN mitocondrial - para asegurarse de que las secuencias más largas resultantes coincidían con los segmentos amplificados más cortos (Banes & Galdikas, en preparación). En todos los casos, las secuencias fueron concordantes y no se detectaron numts.

Las secuencias fueron corregidas manualmente con MEGA 6.06⁴⁹ y alineadas usando MUSCLE⁵⁰ con secuencias publicadas de 20 orangutanes de Borneo y 4 de Sumatra de origen geográfico conocido (Warren *et al.*, 2001⁴³, algunos actualizados por Arora *et al.*, 2010³⁸). Los números de acceso para estas secuencias publicadas se detallan en el cuadro complementario S1. Aunque según los informes estaban generados a partir de amplicones de 287 pb, se encontraron algunas secuencias publicadas tan cortas como de 164 pb de longitud, mientras que las versiones actualizadas eran de hasta 452 pb de longitud. En consecuencia, para inferir con fiabilidad un árbol filogenético, acortamos nuestra alineación a 235 pb para abarcar la mayor parte de las secuencias de datos publicadas. Los árboles filogenéticos se infirieron usando un algoritmo bayesiano de MrBAYES 3.2.4⁵¹ con el modelo HKY+I de sustitución de nucleótidos, tal como se han seleccionado con arreglo al criterio de información bayesiano (BIC) en el jModelTest 2.1.6⁵². Aplicamos cuatro series independientes a la temperatura por defecto de 0.2, con 10 millones de generaciones a partir de un árbol generado aleatoriamente, tomando muestras cada 100 generaciones. El primer 25% de árboles generados antes de la convergencia fueron descartados. Las secuencias que se agruparon en clados con aquellas de orangutanes de origen geográfico conocido se consideró que habían descendido ancestralmente, de esas regiones, y por lo tanto son del mismo taxón. Se combinó esta información con datos familiares de nuestro estudio anterior⁴⁷ para evaluar el grado en el cual los orangutanes reintroducidos se habían cruzado con la población silvestre.

Resultados

Las secuencias de la región control del ADN mitocondrial fueron generadas a partir de 10 orangutanes adultos (1 macho, 9 hembras) supuestamente sin parentesco, que fueron reintroducidos a la vida silvestre en el Campo Leakey en las décadas de los 70 y 80. Una secuencia adicional fue obtenida de la cría de primera generación (Siswi) de una hembra reintroducida ahora fallecida (Siswoyo), y se asumió que representaba a esta hembra dado que el ADNmt es heredado por vía materna casi clónicamente. De los 11 fundadores representados, cinco haplotipos - etiquetados de la A a la E - fueron observados en la alineación. De estos, dos (A y B) eran idénticos a secuencias previamente publicadas (números de acceso GenBank AJ391121.1 y AJ391108.2, respectivamente), mientras tres (C, D y E) eran nuevos (números de acceso GenBank KU523975-KU523977). El haplotipo C presentaba una inserción que fue confirmada mediante la secuenciación de un producto de PCR amplificado del mismo extracto de ADN. Cada haplotipo D y E presentaba una transición, en diferentes bases, cuando se compararon con las secuencias publicadas. Estas transiciones eran consistentes con todas las secuencias generadas a partir de ambos protocolos de PCR.

El análisis filogenético colocó los cinco haplotipos observados en clados con los orangutanes de Borneo de origen geográfico conocido (Fig. 2; cuadro suplementario S2). Si fueran originalmente derivados de poblaciones de la amplia región que rodea el Campo Leakey, se esperaría que los cinco haplotipos observados se agruparan en el árbol con el clado de los orangutanes de Borneo de *P. p. wurmbii*. Hallamos que el ADNmt de nueve orangutanes, que comprenden cuatro haplotipos (B: N = 5, C: N = 1, D: N = 1 y E: N = 2) en efecto estaban encuadrados en este clado. Además se halló que dos hembras, Rani y Siswoyo, compartían un haplotipo (A) que se agrupaba en el árbol con los ADNmt derivados de las subespecies *P. p. pygmaeus* del norte del Kalimantan Occidental o Sarawak (Fig. 1).

Tanto Rani como Siswoyo se han cruzado con machos nativos del Campo Leakey, pariendo crías híbridadas que - en base a la paternidad y al seguimiento de la población a largo plazo - se sabe que han sufrido introgresión desde entonces. (Fig. 3). Rani (n. ~1969) fue reintroducida antes de su maduración sexual, habiendo sido confiscada en Java. Los descendientes de Rani incluyen siete crías de primera generación, una de las cuales murió, cinco crías conocidas de segunda generación, y dos crías conocidas de tercera generación, una de las cuales murió. A excepción de las dos crías fallecidas, que murieron en la infancia, se presume que todos los descendientes conocidos de Rani están vivos y no se conoce que ninguno

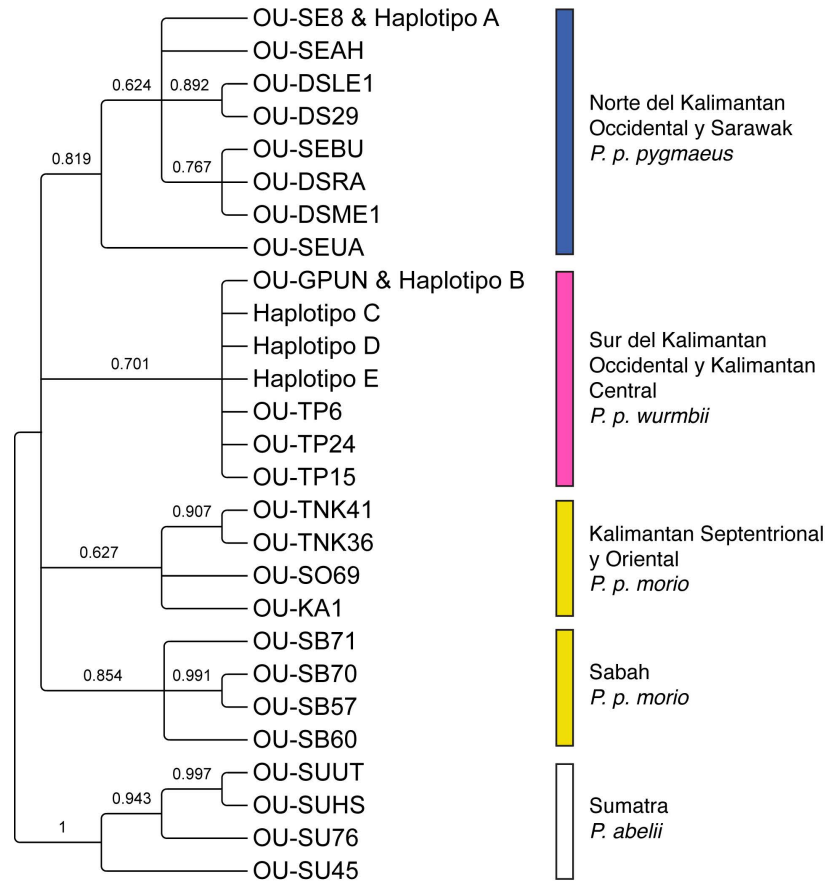


Figura 2. Relaciones evolutivas para una alineación de 235 pb de 27 secuencias únicas de ADN de orangután, comprendiendo un tramo primario de variación dentro de la región control del ADN mitocondrial considerado diagnóstico de subespecies. Cinco haplotipos están representados a partir del Campo Leakey, junto a secuencias publicadas de haplotipos de 20 orangutanes de Borneo y 4 de Sumatra de origen geográfico conocido^{38,43}.

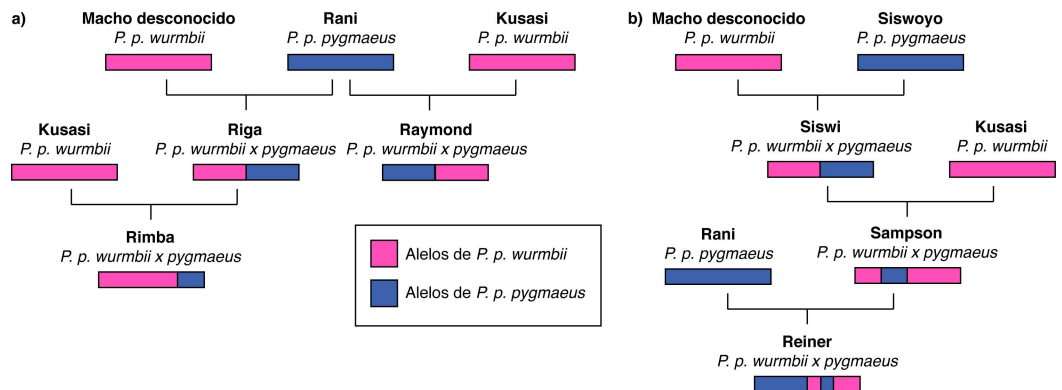


Figura 3. Se sabe que el cruzamiento de Rani (a) y Siswoyo (b) con machos nativos ha dado como resultado descendencia hibridada. Para ilustrar la introgresión posterior, este diagrama se basa en la suposición de que el 50% de los alelos nativos de cada subespecie se heredan siempre uniformemente: así, por ejemplo, “Rimba” es tres cuartos *Pongo pygmaeus wurmbii* y un cuarto *P. p. pygmaeus*. La figura ilustra ejemplos de la extensión de la mezcla conocida que ha ocurrido dentro y entre estos linajes a lo largo de múltiples generaciones. En la práctica, como se detalla en el texto, los descendientes directos de Rani ascendían al menos a 14 individuos hibridados y/o con introgresión a lo largo de 3 generaciones. Los de Siswoyo ascendían al menos a 8 en 2 generaciones. Al menos 9 de sus descendientes combinados son machos probablemente capaces de engendrar descendencia. Su rendimiento reproductivo es desconocido, pero inevitablemente ha dado como resultado más mezcla con otros linajes.

haya necesitado intervenciones veterinarias. Siswoyo (~1962 - 1991) era una hembra adolescente en el momento de su reintroducción, habiendo sido confiscada también en Java. Sus descendientes son comparativamente menos, con sólo cinco crías de primera generación y tres de segunda. Dos de las crías de Siswoyo murieron en la infancia; la infección a continuación de su último embarazo supuso la muerte de la propia Siswoyo, diez días después del parto. Su única hija, Siswi, produjo una cría mortinada, una hija que murió en la infancia, y un hijo que requirió frecuentes intervenciones médicas, habiendo quedado ciego de su ojo derecho después de un accidente causado por humanos en 1993. Se le vio por última vez con 16 años de edad, antes de desaparecer en el bosque (Galdikas, datos no publicados) y potencialmente ha muerto. Aunque en mal estado, Sampson fue capaz de lograr al menos una paternidad como macho sin disco facial antes de su marcha del área de estudio⁴⁷. Siswi recibió cirugía que le salvo la vida en 1997, para reparar un intestino perforado, y desde entonces ha sido médicamente incapaz de concebir (Galdikas, datos no publicados).

Discusión

Nuestros resultados proporcionan evidencia genética de que individuos de subespecies de orangután no nativos fueron translocados e introducidos en una población silvestre de orangutanes, y desde entonces se han hibridado y sufrido introgresión a lo largo de múltiples generaciones. Se puede asumir que los 22 descendientes conocidos de Rani y Siswoyo – de los cuales al menos 15 están todavía vivos – llevan consigo un “cóctel” de genes que normalmente no se daría en el medio natural, constando de ADN mitocondrial heredado vía materna específico de *P. p. pygmaeus*, cromosomas Y heredados de padres *P. p. wurmbii*, y una mezcla de genes autosómicos derivados de cada subespecie. Tal descendencia es improbable que esté localizada en el área de estudio del Campo Leakey: aunque se cree que las hembras son filopátricas, los machos se dispersan por amplios espacios vitales que pueden ser de más de 2500 ha⁵³. De los descendientes de Rani, al menos seis son machos que podrían ser sexualmente maduros; de los de Siswoyo, al menos tres podrían engendrar descendencia. Por lo tanto, es altamente probable que el cruce y la producción de descendencia con introgresión esté ocurriendo en otros lugares del Parque Nacional Tanjung Puting, potencialmente lejos del propio Campo Leakey, como consecuencia de la introducción de Rani y Siswoyo.

Sin embargo, dado el tamaño y la escala del programa de reintroducción, Rani y Siswoyo pueden resultar ser únicamente la punta del iceberg. Galdikas estima que, de los 90 orangutanes que introdujo en el Campo Leakey, al menos 80 probablemente estaban vivos en el momento en el que el programa terminó, aunque un cierto número ha desaparecido en el bosque⁴⁵. Esos incluyen dos machos y una hembra que fueron confiscados al mismo dueño que Siswoyo, aunque éste los adquirió en momentos diferentes y por lo tanto potencialmente de diferentes fuentes. Es plausible que estos orangutanes puedan ser *P. p. pygmaeus* u otra subespecie por completo. Se sabe que al menos 15 hembras reintroducidas en el Campo Leakey han producido, acumuladamente, al menos 78 descendientes a lo largo de hasta cuatro generaciones, de los cuales al menos 61 se presumía o se sabía que estaban vivos a finales de 2011. Con la excepción de un macho adolescente, toda la descendencia fallecida era de corta edad, de los cuales al menos uno fue mortinado. Por lo tanto, no está claro en qué medida la población natural ha experimentado la introducción de otros alelos no nativos, los cuales podrían incluso incorporar aquellos de los orangutanes de Sumatra⁴⁶. El anterior testimonio de Yeager sobre orangutanes de Sumatra en Tanjung Puting se agrava por el hecho de que se sabe que ha habido translocación de animales entre las dos islas a través del comercio de mascotas: mediante pruebas genéticas, dos individuos de Borneo poseídos por particulares fueron identificados en Sumatra en 2006 y 2009, y fueron consecuentemente repatriados en 2011 para su reintroducción en la Reserva de Fauna Salvaje de Lamandau de Borneo (A E Leiman, comunicación personal, 1 de mayo de 2015). El asunto es aún más confuso debido a informes contradictorios sobre el alcance de la reintroducción en Tanjung Puting. Se sabe que el gobierno indonesio ha puesto en libertad orangutanes excautivos en otros dos lugares del Parque Nacional a lo largo de los 80 y 90. La misma Galdikas informa de que, a pesar de que cesó la reintroducción en el Campo Leakey en 1985, liberó más de 200 orangutanes en el Parque Nacional más amplio hasta 1995, cuando suspendió todas estas reintroducciones en conformidad con el cambio en la ley indonesia. A pesar de esto, Yeager⁴⁶ informó de que más de 180 orangutanes fueron liberados en el Parque Nacional más amplio entre 1977 y 1997⁴⁶. Afirmaciones parecidas fueron hechas por Spalding, que está de acuerdo en que muchas puestas en libertad tuvieron lugar después de 1995, tanto en el Campo Leakey como en otros lugares del Parque Nacional^{54,55}. En el caso de todas estas reintroducciones – incluidas las de Galdikas – pocos registros están publicados o disponibles públicamente para precisar el número exacto de animales liberados, o cuándo o dónde sucedieron esas liberaciones. Se han hecho pocos intentos de documentar sus resultados^{45,46}.

Los efectos del cruce de distintos taxones de orangutanes siguen sin estar claros, particularmente en lo que se refiere a su salud y viabilidad reproductiva. En 1985, tales preocupaciones habían llevado a los zoológicos a gestionar sus orangutanes como dos poblaciones separadas, de especies distintas⁵⁷, aunque el potencial para la exogamia entre las subespecies de Borneo aún no ha recibido atención significativa. Es destacable que Siswoyo y sus descendientes han experimentado un escaso éxito reproductivo, una pobre salud reproductiva, alta mortalidad infantil y mala salud en general – problemas que puede caracterizar la depresión exogámica. En comparación, sin embargo, Rani y sus descendientes han disfrutado de uno de los mayores éxitos reproductivos de cualquier matrilineaje del lugar. Por lo tanto, nuestros datos son demasiado pocos para determinar el grado en el que estos factores pueden estar vinculados a su introgresión – y, dado el lento ritmo de reproducción de los orangutanes, que normalmente se reproducen sólo una vez cada ocho años – muy pocas generaciones de descendencia están disponibles para estudiar y potencialmente correlacionar estos efectos. No obstante, hay un consenso general en la literatura en que las subespecies de orangután no deben ser hibridadas en el medio natural. Los argumentos contra la hibridación han ido desde los morales y éticos⁵⁸⁻⁶⁰ hasta el temor a reducir la fertilidad⁶¹ y la preocupación porque las características diferenciadoras

sean preservadas independientemente^{62,63}. Sin embargo, los efectos genéticos de la exogamia son particularmente preocupantes a la luz de las substanciales diferencias que han evolucionado en cada subespecie, en cuanto a morfología, hábitat, dieta y ecología del comportamiento⁶⁴, en sus decenas de miles de años de evolución independiente³⁹, todo lo cual puede contribuir a la depresión exogámica¹⁵.

A pesar de esto, hay evidencias de hibridación en otros taxones de primates a lo largo de las fronteras de distribución de diferentes especies y subespecies. Gonder *et al.* (2011) observó un gran número de alelos privados compartidos entre los chimpancés del Golfo de Guinea (*Pan troglodytes ellioti*) y del Camerún Meridional (*P. t. verus*), sugiriendo una introgresión reciente en una supuesta zona híbrida⁶⁵. Charpentier *et al.* (2012) identificó la hibridación natural del papión de Anubis (*Papio anubis*) y el papión amarillo (*P. cynocephalus*) en la cuenca del Amboseli al sur de Kenia. Esta hibridación era notablemente asimétrica: se dispersaron más papiones de Anubis entre las poblaciones de papiones amarillos que viceversa, y fueron más exitosos reproductivamente⁶⁶. Tales tasas asimétricas de flujo de genes han sido también observadas desde los macacos Rhesus (*Macaca mulatta*) a los macacos cangrejeros (*M. fascicularis*)⁶⁷ y, ancestralmente, desde los chimpancés occidentales (*Pan troglodytes verus*) a los centrales (*P. t. troglodytes*) y orientales (*P. t. schweinfurthii*)⁶⁸. A pesar de que las explicaciones conductuales para el cruce ancestral son especulativas, se cree que la hibridación más reciente implica una ventaja adaptativa: los papiones con mayor ascendencia de papiones de Anubis podrían estar, por lo tanto, mejor adaptados para la supervivencia entre papiones amarillos no mezclados, por ejemplo⁶⁶. Sin embargo, en la mayoría de los casos mencionados anteriormente, los efectos a largo plazo de los fenómenos de hibridación recientes son desconocidos, y un aparente vigor híbrido puede aún dar paso a depresión exogámica. Además, la mayoría de los fenómenos de hibridación ocurrieron en ausencia de barreras físicas obstructivas, sucediendo por el contrario entre poblaciones directamente adyacentes o separadas por una extensión de terreno que podría, en teoría, ser atravesada durante la vida de un individuo. De hecho, algunos investigadores han cuestionado la validez de las unidades taxonómicas de los chimpancés centrales (*Pan troglodytes troglodytes*) y orientales (*P. t. schweinfurthii*), señalando que la variación en estos chimpancés puede ser descrita mejor como siguiendo un patrón de creciente diferenciación genética con el incremento de la distancia⁶⁹. Por el contrario, las subespecies de orangután están separadas por barreras fluviales y montañosas en gran medida insalvables, que limitan el potencial de introgresiones a gran escala y han garantizado la evolución independiente de las subespecies de Borneo durante aproximadamente 80.000 años^{38,39}.

En las décadas siguientes a las reintroducciones en el Campo Leakey, han surgido extensas normas para facilitar mejores reintroducciones a la vida silvestre. Con el tiempo, estas normas se han centrado más explícitamente en consideraciones genéticas. En sus *Directrices para la Reintroducción de Animales Nacidos y Mantenidos en Cautividad*, la Asociación de Zoológicos y Acuarios sugirió que el genotipo de los candidatos a reintroducción “debe ser el más parecido posible” al de la población de destino, “de tal forma que las distinciones subespecíficas puedan ser mantenidas”⁷⁰. Las más recientes directrices de “mejores prácticas” de la IUCN – incluyendo aquellas para la ubicación de todas las especies de animales confiscados¹¹, además de las específicas para los simios^{71,72} – van considerablemente más lejos al exigir que las pruebas genéticas sean realizadas antes de la reintroducción. En las *Directrices para la Reintroducción y Otras Translocaciones para la Conservación* de la IUCN, se fomenta el control tanto antes como después de la puesta en libertad, además del uso y almacenamiento de muestras no invasivas para ayudar a la medición del éxito de la reintroducción¹². Las recomendaciones del gobierno indonesio de 1991⁷³ – muchas de las cuales ayudaron a sentar las bases de las directrices anteriormente mencionadas – también han conducido a cambios significativos en la ley indonesia. En 1995, el gobierno indonesio ordenó que los orangutanes sólo puedan ser reintroducidos en áreas que albergan su misma subespecie, y que los excautivos no puedan ser liberados en bosques que son el hogar de poblaciones silvestres existentes (Decreto No. 280/KPTS-II/1995).

En la práctica, sin embargo, estas directrices y legislaciones son difíciles de seguir y hacer cumplir. En muchos casos, es simplemente demasiado caro llevar a cabo test genéticos: rescatar y dar acomodo a animales desplazados tiene prioridad debido a que los fondos son extremadamente limitados. Por eso, se considera el origen de los animales desplazados como la región en la que fueron rescatados (p. ej. Tutin *et al.*⁷⁴). La falta de instalaciones de laboratorio de calidad – especialmente en los países en vías de desarrollo – también se ha demostrado problemático, llevando a Goossens *et al.*⁷⁵ a pedir el desarrollo de métodos moleculares más sencillos y baratos que puedan ser empleados en laboratorios básicos por personal inexperto⁷⁵. En el caso de los orangutanes, pocos centros de rehabilitación han llevado a cabo los test genéticos requeridos con arreglo a la ley indonesia – se cree que aquellos que lo han hecho se han basado exclusivamente en el ADN mitocondrial, que es heredado uniparentalmente y por lo tanto es insuficiente para diagnosticar híbridos – evitando la costosa amplificación y el uso de un panel de marcadores autosómicos e Y-cromosómicos geo-referenciado (Anónimo 1, comunicación personal, 2015). En algunos casos, se sabe que los orangutanes han sido reintroducidos en poblaciones silvestres viables en contravención del decreto de 1995 (Anónimo 2, comunicación personal, 2015). Es importante reconocer, sin embargo, que los esfuerzos para hacer test genéticos a los orangutanes se ven obstaculizados en gran medida por la legislación restrictiva de Indonesia y Malasia en cuanto a la mera recogida de biomateriales de especies en peligro de extinción. Además, la legislación local de Indonesia sobre la CITES ha especificado que las heces sean controladas con arreglo a la CITES: como consecuencia, la exportación de muestras recogidas de forma no invasiva a laboratorios bien equipados y financiados en el extranjero puede llevar mucho tiempo o ser poco práctica. Incluso con los test genéticos, proteger el hábitat al alcance de cada subespecie se está demostrando difícil y prohibitivo económicamente.

Nuestro estudio demuestra que la reintroducción desde santuarios puede conducir – y ha conducido – a la translocación *de facto*, lo cual puede en última instancia tener serias consecuencias para la salud y viabilidad de poblaciones silvestres amenazadas. Como consecuencia de ello, recomendamos encarecidamente el respeto

riguroso a las directrices internacionales establecidas en futuras reintroducciones, dado que los efectos de dicha introgresión pueden ser aplicados a un amplio abanico de taxones animales en peligro de extinción. Para los orangutanes, sin embargo, el problema puede requerir una atención más urgente: no habiendo logrado cumplir los plazos de una anterior declaración para cerrar todos los santuarios a finales de 2015, los legisladores están ahora estudiando opciones para cumplir urgentemente este objetivo. La sugerencia de Warren⁷⁶ de desarrollar poblaciones aisladas y mezcladas de individuos en rehabilitación puede ser un curso de acción atractivo, pero sólo resultaría una solución responsable si se puede demostrar que cruzar diferentes subespecies de orangutanes no tiene efectos nocivos.

Referencias

- Lockhart, J. M., Thorne, E. T. & Gober, D. R. In *Recovery of the black-footed ferret: progress and continuing challenges* (eds Roelle, J. E., Miller, B. J., Godbey, J. L. & Biggins, D. E.) 6–19 (US Geological Survey Scientific Investigations Report 2005-5293, 2005).
- Kierulff, M. C. M. *et al.* The golden lion tamarin *Leontopithecus rosalia*: a conservation success story. *Int. Zoo. Yearb.* **46**, 36–45 (2012).
- Platt, J. R. Eyes in the sky: crowd-funded drones could help protect Kenyan rhinos. *Sci. Am.* **308**, 32–32 (2013).
- Gibbs, J. P., Hunter, E. A., Shoemaker, K. T., Tapia, W. H. & Cayot, L. J. Demographic outcomes and ecosystem implications of giant tortoise reintroduction to Española Island, Galapagos. *PLoS ONE* **9**, e110742, doi: 10.1371/journal.pone.0110742 (2014).
- Keane, A., Jones, J. P. G., Edwards-Jones, G. & Milner-Gulland, E. J. The sleeping policeman: understanding issues of enforcement and compliance in conservation. *Anim. Conserv.* **11**, 75–82 (2008).
- Challender, D. W. S. & MacMillan, D. C. Poaching is more than an enforcement problem. *Conserv. Lett.* **7**, 484–494 (2014).
- Robbins, M. M. *et al.* Extreme conservation leads to recovery of the Virunga mountain gorillas. *PLoS ONE* **6**, e19788, doi: 10.1371/journal.pone.0019788 (2011).
- Shan, L. *et al.* Large-scale genetic survey provides insights into the captive management and reintroduction of giant pandas. *Mol. Biol. Evol.* **31**, 2663–2671 (2014).
- Burrows, R., Hofer, H. & East, M. L. Demography, extinction and intervention in a small population: the case of the Serengeti wild dogs. *Proc. R. Soc. B.* **256**, 281–292 (1994).
- Woodroffe, R. Assessing the risks of intervention: immobilization, radio-collaring and vaccination of African wild dogs. *Oryx* **35**, 234–244 (2001).
- IUCN/SSC. *IUCN Guidelines for the Placement of Confiscated Animals* (IUCN Species Survival Commission, Gland, Switzerland, 2000).
- IUCN/SSC. *Guidelines for Reintroductions and other Conservation Translocations* (IUCN Species Survival Commission, Gland, Switzerland, 2013).
- Unwin, S. *et al.* Does confirmed pathogen transfer between sanctuary workers and great apes mean that reintroduction should not occur? *Am. J. Primatol.* **74**, 1076–1083 (2012).
- Trayford, H. R. & Farmer, K. H. Putting the spotlight on internally displaced animals (IDAs): a survey of primate sanctuaries in Africa, Asia, and the Americas. *Am. J. Primatol.* **75**, 116–134 (2012).
- Frankham, R. *et al.* Predicting the probability of outbreeding depression. *Conserv. Biol.* **25**, 465–475 (2011).
- Frankham, R. Genetic rescue of small inbred populations: meta-analysis reveals large and consistent benefits of gene flow. *Mol. Ecol.* **24**, 2610–2618 (2015).
- Waller, D. M. Genetic rescue: a safe or risky bet? *Mol. Ecol.* **24**, 2595–2597 (2015).
- Hedrick, P. W. Gene flow and genetic restoration: the Florida panther as a case study. *Conserv. Biol.* **9**, 996–1007 (1995).
- Land, E. D. & Lacy, R. C. Introgression level achieved through Florida panther genetic restoration. *Endang. Sp. Update*, **7**(5), 100–105 (2000).
- Mansfield, K. G. & Land, E. D. Cryptorchidism in Florida panthers: prevalence, features, and influence of genetic restoration. *J. Wildl. Dis.* **38**, 693–698 (2002).
- Johnson, W. E. *et al.* Genetic restoration of the Florida panther. *Science* **329**, 1641–1645 (2010).
- Vilà, C. *et al.* Rescue of a severely bottlenecked wolf (*Canis lupus*) population by a single immigrant. *Proc. R. Soc. B.* **270**, 91–97 (2003).
- Westemeier, R. L. *et al.* Tracking the long-term decline and recovery of an isolated population. *Science* **282**, 1695–1698 (1998).
- Madsen, T., Shine, R., Olsson, M. & Wittzell, H. Conservation biology: restoration of an inbred adder population. *Nature* **402**, 34–35 (1999).
- Arrendal, J., Walker, C. W., Sundqvist, A.-K., Hellborg, L. & Vilà, C. Genetic evaluation of an otter translocation program. *Conserv. Genet.* **5**, 79–88 (2004).
- Rhymer, J. M. & Simberloff, D. Extinction by hybridization and introgression. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **27**, 83–109 (1996).
- Allendorf, F. W., Leary, R. F., Spruell, P. & Wenburg, J. K. The problems with hybrids: setting conservation guidelines. *Trends Ecol. Evol.* **16**, 613–622 (2001).
- Tallmon, D., Luikart, G. & Waples, R. The alluring simplicity and complex reality of genetic rescue. *Trends Ecol. Evol.* **19**, 489–496 (2004).
- Edmands, S. Between a rock and a hard place: evaluating the relative risks of inbreeding and outbreeding for conservation and management. *Mol. Ecol.* **16**, 463–475 (2007).
- Gharrett, A. J., Smoker, W. W., Reisenbichler, R. R. & Taylor, S. G. Outbreeding depression in hybrids between odd- and even-brood-year pink salmon. *Aquaculture* **173**, 117–129 (1999).
- Huff, D. D., Miller, L. M., Chizinski, C. J. & Vondracek, B. Mixed-source reintroductions lead to outbreeding depression in second-generation descendants of a native North American fish. *Mol. Ecol.* **20**, 4246–4258 (2011).
- Alstad, D. N. & Edmands, G. F. Selection, outbreeding depression, and the sex ratio of scale insects. *Science* **220**, 93–95 (1983).
- Edmands, S. Heterosis and outbreeding depression in interpopulation crosses spanning a wide range of divergence. *Evolution* **53**, 1757 (1999).
- Marr, A. B., Keller, L. F. & Arcese, P. Heterosis and outbreeding depression in descendants of natural immigrants to an inbred population of song sparrows (*Melospiza melodia*). *Evolution*, **56**, 131–42 (2002).
- Turček, F. J. & Hickey, J. J. Effect of introductions on two game populations in Czechoslovakia. *Jour. Wildl. Mgmt.* **15**, 113 (1951).
- Lacy, R. C., Petric, A. & Warneke, M. In *The Natural History of Inbreeding and Outbreeding* (ed Thornhill, N. W.) 352–374 (University of Chicago Press, 1993).
- Soehartono, T. *et al.* *Strategi dan rencana aksi konservasi orangutan Indonesia 2007–2017* (Direktorat Jenderal Perlindungan Hutan dan Konservasi Alam, Departemen Kehutanan, Jakarta, 2007).
- Arora, N. *et al.* Effects of Pleistocene glaciations and rivers on the population structure of Bornean orangutans (*Pongo pygmaeus*). *PNAS* **107**, 21376–21381 (2010).

39. Nater, A. *et al.* Reconstructing the demographic history of orang-utans using Approximate Bayesian Computation. *Mol. Ecol.* **24**, 310–327 (2015).
40. Goossens, B. *et al.* Patterns of genetic diversity and migration in increasingly fragmented and declining orang-utan (*Pongo pygmaeus*) populations from Sabah, Malaysia. *Mol. Ecol.* **14**, 441–456 (2005).
41. Jalil, M. F. *et al.* Riverine effects on mitochondrial structure of Bornean orang-utans (*Pongo pygmaeus*) at two spatial scales. *Mol. Ecol.* **17**, 2898–2909 (2008).
42. Kanthaswamy, S. & Smith, D. G. Population subdivision and gene flow among wild orangutans. *Primates* **43**, 315–327 (2002).
43. Warren, K. S. *et al.* Speciation and intraspecific variation of Bornean orangutans, *Pongo pygmaeus pygmaeus*. *Mol. Biol. Evol.* **18**, 472–480 (2001).
44. Galdikas, B. M. F. *Reflections of Eden*. (Little, Brown and Co., New York, 1995).
45. Galdikas, B. M. & Ashbury, A. Reproductive parameters of female orangutans (*Pongo pygmaeus wurmbii*) 1971–2011, a 40-year study at Tanjung Puting National Park, Central Kalimantan, Indonesia. *Primates*, **54**, 61–72 (2012).
46. Yeager, C. P. Orangutan rehabilitation in Tanjung Puting National Park, Indonesia. *Conserv. Biol.* **11**, 802–805 (1997).
47. Banes, G. L., Galdikas, B. M. F. & Vigilant, L. Male orang-utan bimatrimony and reproductive success at Camp Leakey in Tanjung Puting National Park, Indonesia. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **69**, 1785–1794 (2015).
48. Thalmann, O., Hebler, J., Poinar, H. N., Paabo, S. & Vigilant, L. Unreliable mtDNA data due to nuclear insertions: a cautionary tale from analysis of humans and other great apes. *Mol. Ecol.* **13**, 321–335 (2004).
49. Tamura, K., Stecher, G., Peterson, D., Filipski, A. & Kumar, S. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0. *Mol. Biol. Evol.* **30**, 2725–2729 (2013).
50. Edgar, R. C. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Res.* **32**, 1792–1797 (2004).
51. Ronquist, F. *et al.* MrBayes 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Syst. Biol.* **61**, 539–542 (2012).
52. Darriba, D., Taboada, G. L., Doallo, R. & Posada, D. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* **9**, 772–772 (2012).
53. Utami-Atmoko, S. S., Singleton, I., van Noordwijk, M. A., van Schaik, C. P. & Mitra-Setia, T. In *Orangutans: Geographic Variation in Behavioral Ecology and Conservation* (eds Wich, S. A., Utami Atmoko, S. S., Mitra Setia, T. & van Schaik, C. P.) 225–234 (Oxford University Press, 2008).
54. Spalding, L. The jungle took her. *Outside*, **23**(5), 78–90 & 189–191 (1998).
55. Spalding, L. *The Follow*. (Key Porter Books, Toronto, 1998).
56. Kuze, N. *et al.* Factors affecting reproduction in rehabilitant female orangutans: young age at first birth and short inter-birth interval. *Primates* **53**, 181–192 (2012).
57. Perkins, L. A. & Maple, T. L. North American orangutan species survival plan: current status and progress in the 1980s. *Zoo Biol.* **9**, 135–139 (1990).
58. van Bemmelen, A. C. V. Contribution to the knowledge of the geographical races of *Pongo pygmaeus* (Hoppius). *Bijdr. Dierkd.* **38**, 13–15 (1968).
59. Jones, M. L. In *Recent Advances in Primatology* (ed. Hofer, H. O.) 217–223 (Karger, Basel, 1969).
60. Mallinson, J. “Cocktail” orangutans and the need to preserve pure-bred stock. *Dodo*, **15**, 69–77 (1978).
61. Seuanez, H. N., Evans, H. J., Martin, D. E. & Fletcher, J. An inversion of chromosome 2 that distinguishes between Bornean and Sumatran orangutans. *Cytogenet. Cell Genet.* **23**, 137–140 (1979).
62. Xu, X. & Arnason, U. The mitochondrial DNA molecule of sumatran orangutan and a molecular proposal for two (Bornean and Sumatran) species of orangutan. *J. Mol. Evol.* **43**, 431–437 (1996).
63. Zhang, Y.-W., Ryder, O. A. & Zhang, Y.-P. Genetic divergence of orangutan subspecies (*Pongo pygmaeus*). *J. Mol. Evol.* **52**, 516–526 (2014).
64. van Schaik, C. P., Marshall, A. J. & Wich, S. A. In *Orangutans: Geographic Variation in Behavioral Ecology and Conservation* (eds Wich, S. A., Utami Atmoko, S. S., Mitra Setia, T. & van Schaik, C. P.) 351–362 (Oxford University Press, 2008).
65. Gonder, M. K. *et al.* Evidence from Cameroon reveals differences in the genetic structure and histories of chimpanzee populations. *PNAS* **108**, 4766–4771 (2011).
66. Charpentier, M. J. E. *et al.* Genetic structure in a dynamic baboon hybrid zone corroborates behavioural observations in a hybrid population. *Mol. Ecol.* **21**, 715–731 (2011).
67. Stevison, L. S. & Kohn, M. H. Divergence population genetic analysis of hybridization between rhesus and cynomolgus macaques. *Mol. Ecol.* **18**, 2457–2475 (2009).
68. Hey, J. The divergence of chimpanzee species and subspecies as revealed in multipopulation isolation-with-migration analyses. *Mol. Biol. Evol.* **27**, 921–933 (2010).
69. Fünfstück, T. *et al.* The genetic population structure of wild western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) living in continuous rain forest. *Am. J. Primatol.* **76**, 868–878 (2014).
70. Association of Zoos and Aquariums. *Guidelines for reintroduction of animals born or held in captivity* (Association of Zoos and Aquariums, Silver Spring, 1992).
71. Beck, B. *et al.* Best practice guidelines for the re-introduction of great apes: occasional paper of the IUCN Species Survival Commission No. 35. 1–56 (SSC Primate Specialist Group of the World Conservation Union, Gland, Switzerland, 2007).
72. Campbell, C. O., Cheyne, S. M. & Rawson, B. M. *Best practice guidelines for the rehabilitation and translocation of gibbons*. (IUCN SSC Primate Specialist Group, Gland, Switzerland, 2015).
73. Sajuthi, D. *et al.* Recommendations to the Department of Forestry of the Republic of Indonesia on the medical quarantine of orangutans intended for reintroduction. Proceedings of the Great Apes Conference, 132–136 (Indonesian Department of Forestry and Department of Tourism, Jakarta, 1991).
74. Tutin, C. E. G. *et al.* Conservation biology framework for the release of wild-born orphaned chimpanzees into the Conkouati Reserve, Congo. *Conserv. Biol.* **15**, 1247–1257 (2001).
75. Goossens, B. *et al.* Measuring genetic diversity in translocation programmes: principles and application to a chimpanzee release project. *Anim. Conserv.* **5**, 225–236 (2002).
76. Warren, K. S. *Orang-utan conservation-epidemiological aspects of health management and population genetics*. Ph.D. thesis, Murdoch University, Division of Veterinary and Biomedical Sciences, March (2001).
77. Wich, S. A. *et al.* Understanding the impacts of land-use policies on a threatened species: is there a future for the Bornean orang-utan? *PLoS ONE* **7**(11), e49142, doi: 10.1371/journal.pone.0049142 (2012).

Agradecimientos

Damos las gracias al Ministerio de Estado Indonesio de Investigación y Tecnología (RISTEK), al Ministerio de Estado de Ciencias Forestales (PHKA), al Instituto Indonesio de las Ciencias (LIPI), a la Agencia Indonesia para la Conservación de los Recursos Naturales (BKSDA) y a la Oficina del Parque Nacional de Tanjung Puting (BTNTP) por concedernos los permisos para llevar a cabo esta investigación, y a nuestra contraparte formal, S. H. Limin del CIMTROP de la Universidad Palangka Raya, por su generoso apoyo a este trabajo. Estamos en deuda con A. E. Leiman OBE, S. Brend, P. A. Racey y L. Howe, quienes fueron fundamentales para facilitar este estudio, con D. Rachmawan y los asistentes indonesios que ayudaron en la recogida de muestras, con R. J. Turton por su asistencia de laboratorio y con V. Städele por sus comentarios en una versión previa de este manuscrito. Esta investigación fue generosamente financiada por el Fondo de Expediciones de la Universidad de Aberdeen (UoA); Fondo de Pequeñas Subvenciones de la UoA; Fondo Anual de Alumni de la UoA; Fideicomiso John Reid; la Real Sociedad Geográfica con el Instituto Británico de Geógrafos; la Real Sociedad Geográfica Escocesa; el Fideicomiso Educativo Gilchrist; la Fundación Orangután del Reino Unido; la Sociedad Zoológica Norte de Inglaterra del Zoológico de Chester; College Darwin, Cambridge; la Sociedad Primate de Gran Bretaña, a través de la Beca Conmemorativa Charles A Lockwood; la Fundación ARCUS; el Centro Leverhulme para los Estudios de la Evolución Humana, Universidad de Cambridge; la Beca Ridgeway-Venn; la Fundación Miss Millie; la sección de Los Ángeles de la Asociación Americana de Cuidadores de Zoológicos; el Zoológico Henry Vilas; el Fideicomiso para la Conservación Genética del Orangután; la Sociedad Max Planck; la Academia China de las Ciencias y la Fundación Nacional de Ciencias Naturales de China (números de beca 31450110070 y 91331203). GLB fue apoyado por la Fundación Orang Utan Republik a través de la Beca de Investigación Conmemorativa 2012 LP Jenkins, y por el Servicio Alemán de Intercambio Académico (DAAD). La investigación a largo plazo llevada a cabo en el Campo Leakey, que facilitó este estudio genético, fue financiada principalmente la Fundación Internacional Orangután. Las muestras fueron exportadas desde la República de Indonesia a la Unión Europea, a través de Reino Unido, bajo los permisos 14459/IV/SATS-LN/2008 y 00459/IV/SATS-LN/2011 de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES). Este artículo fue traducido al español por Marcos González y revisado por Patricia Guijarro.

Contribuciones de los autores

G.L.B. y B.M.F.G. recogieron las muestras, G.L.B. realizó los análisis y preparo las figuras, G.L.B. y L.V. diseñaron el estudio y escribieron el manuscrito, el cual fue revisado y corregido por todos los autores.

Información adicional

Números de acceso: La secuencias nuevas se pueden encontrar en GenBank bajo los números de acceso: KU523975-KU523977.

Información suplementaria acompaña este artículo en <http://www.nature.com/srep>

Conflictos de intereses financieros: Existen conflictos de intereses financieros potenciales. BMFG continúa gestionando el Campo Leakey, y – como directora de un centro de rehabilitación de orangutanes cercano – sigue activamente implicada en la rehabilitación, reintroducción y translocación de estas especies. BMFG recibe de la Fundación Internacional Orangután un salario por su trabajo.

Traducción al español: esta traducción fue hecha a partir del manuscrito original en inglés bajo los términos de la *Creative Commons Attribution 4.0 International License*. La versión en inglés es el texto acreditado y la única versión oficialmente publicada es la de la revista *Scientific Reports*. Por favor, sólo citen y hagan referencia al artículo original.

Cómo citar este artículo: Banes, G. L. *et al.* Reintroduction of confiscated and displaced mammals risks outbreeding and introgression in natural populations, as evidenced by orang-utans of divergent subspecies. *Sci. Rep.* **6**, 22026; doi: 10.1038/srep22026 (2016).



Este trabajo está licenciado bajo *Creative Commons Attribution 4.0 International License*. Las imágenes u otro material de terceras partes en este artículo están incluidos en la licencia *Creative Commons* del artículo, al menos que sea indicado de otra manera en la línea de atribución; si el material no está incluido bajo la licencia *Creative Commons*, los usuarios necesitarán obtener permiso del poseedor de la licencia para reproducir el material. Para ver una copia de esta licencia, visite: <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>