

INSTITUTO TECNOLÓGICO DE COSTA RICA

ESCUELA DE INGENIERÍA FORESTAL

COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD MICROBIANA DEL SUELO
EN TRES COBERTURAS VEGETALES DEL PARQUE
NACIONAL ISLA DEL COCO, COSTA RICA

TESIS PARA OPTAR POR EL TÍTULO DE INGENIERO FORESTAL CON EL
GRADO ACADÉMICO DE LICENCIATURA

JAIR GRANADOS CHACÓN

CARTAGO, COSTA RICA, 2021



INSTITUTO TECNOLÓGICO DE COSTA RICA

ESCUELA DE INGENIERÍA FORESTAL

COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD MICROBIANA DEL SUELO
EN TRES COBERTURAS VEGETALES DEL PARQUE
NACIONAL ISLA DEL COCO, COSTA RICA

TESIS PARA OPTAR POR EL TÍTULO DE INGENIERO FORESTAL CON EL
GRADO ACADÉMICO DE LICENCIATURA

JAIR GRANADOS CHACÓN

CARTAGO, COSTA RICA, 2021

**COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD MICROBIANA DEL SUELO EN TRES
COBERTURAS VEGETALES DEL PARQUE NACIONAL ISLA DEL COCO,
COSTA RICA**

Jair Granados-Chacón*

RESUMEN

El Parque Nacional Isla del Coco (PNIC), ubicado en el Pacífico Este Tropical a 500 km de la tierra continental de Costa Rica, es reconocido por su basta diversidad y esfuerzos de conservación. Los procesos ecológicos del ecosistema terrestre de la Isla del Coco se mantienen, en gran medida, desconocidos. Entre ellos, escasamente investigada, se encuentra la composición microbiana, responsable de los procesos bioquímicos del suelo. Este estudio permitió analizar la composición de bacterias y hongos del suelo y la influencia que tienen la temperatura media anual, elevación y variables fisicoquímicas del suelo sobre su diversidad en tres coberturas vegetales: cobertura arbustiva, bosque pluvial premontano y bosque nuboso. Se registró la temperatura de los sitios en un periodo de cuatro años utilizando sensores. Además, se recolectaron muestras de suelo del horizonte A para el análisis de la composición fisicoquímica y microbiana; además, se recolectaron muestras del horizonte O del bosque nuboso para comparar el microbioma, al ser la única cobertura con este horizonte desarrollado. Posteriormente, se extrajo el ADN de las muestras de suelo y se secuenció parcialmente la región V4 del gen que codifica para el ARNr 16S en el caso de bacterias y el Espaciador Transcrito Interno 2 (ITS-2) para hongos. Los análisis permitieron determinar diferencias entre la diversidad microbiana de los sitios, los organismos responsables de estas variaciones se distribuyeron en los filotipos bacterianos Acidobacteria, Proteobacteria y Planctomycetes mientras que para hongos los principales filotipos se ubicaron principalmente en Ascomycota y

Basidiomycota. La comunidad fúngica en el bosque nuboso no presentó diferencias en la composición entre el horizonte A y horizonte O del suelo. Las variables ambientales altitud, temperatura media anual y manganeso lograron explicar en un 59% las variaciones de la composición de bacterias entre los sitios. Finalmente, la ecología y abundancia de algunos filotipos como Sinobacteraceae, Syntrophobacteracea, Chaetomiaceae y *Trichosporon* tienen potencial de ser indicadores de la degradación de los bosques de Isla del Coco, por alteración de la fauna introducida.

Palabras claves: Isla del Coco, microbiota, diversidad microbiana, fauna invasora

*Granados-Chacón, J. 2021. *Composición y diversidad microbiana del suelo en tres coberturas vegetales del Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica. Tesis de Licenciatura.* Escuela de Ingeniería Forestal, Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica. 83 p.

ABSTRACT

The Isla del Coco National Park (PNIC), located in the Eastern Tropical Pacific at 500 km from Costa Rican continental territory, is recognized by its outstanding diversity and conservation efforts. The ecological processes of Isla del Coco's terrestrial ecosystem are poorly understood. One of them, soil microbial composition, responsible for soil biochemical processes, has not been documented yet. This study analyzes the composition of soil bacterial and fungal communities and the influence of mean annual temperature, elevation and physicochemical soil variables on such diversity in three sites with different tree coverage: shrubs, premontane rain forest and cloud forest. The temperature of the sites was registered in a period of four years using sensors. Soil samples were collected from soil horizon A for physicochemical properties and microbial analyses; likewise, samples were collected from the O horizon of the cloud forest to compare the microbiome, as it was the only coverage with this developed horizon. Subsequently, the DNA was extracted from the soil samples and the V4 region of the gene that codes for 16S rRNA for bacterial and the Internal Transcribed Spacer 2 (ITS-2) for fungi were partially sequenced. Analysis allowed to determine differences between the microbial diversity of the sites, the microorganisms responsible of these variations are phylotypes within Acidobacteria, Proteobacteria and Planctomycetes for bacterial; while for fungi, the phylotypes are primarily within Ascomycota and Basidiomycota. The soil fungal community in the cloud forest did not present differences of the composition between A horizon and O horizon. The altitude, mean annual temperature and manganese availability explained 59% of the variations in bacterial composition between sites. Finally, the ecology and abundance of the phylotypes *Sinobacteraceae*, *Syntrophobacteraceae*, *Chaetomiaceae* and *Trichosporon* have the potential to be indicators of the degradation of the forests of Isla del Coco, due to the alteration of the introduced fauna.

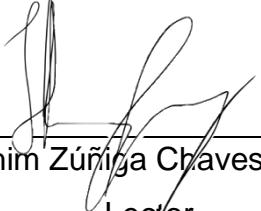
Keywords: Isla del Coco, microbiota, microbial diversity, invasive fauna.

ACREDITACIÓN

CONSTANCIA DE DEFENSA PÚBLICA DE PROYECTO DE GRADUACIÓN

Trabajo final de graduación defendido públicamente ante el Tribunal Evaluador integrado por MAP. Luis Guillermo Acosta Vargas, Lic. Esteban Herrera Herrera, M.Sc. Ibrahim Zúñiga Chaves y PhD. Adrián A. Pinto Tomás como requisito parcial para optar por el grado de Licenciatura en Ingeniería Forestal del Instituto Tecnológico de Costa Rica

Luis Guillermo Acosta Vargas, MAP.
Director de Tesis



Ibrahim Zúñiga Chaves, M.Sc.
Lector

Esteban Herrera Herrera, Lic.
Lector

Adrián A. Pinto Tomás, PhD.
Lector

Dorian Carvajal Vanegas M.Sc.
Coordinador de Trabajos Finales de
Graduación

Jair Granados Chacón
Estudiante

AGRADECIMIENTOS

A mi padre Félix Ángel Granados Sánchez y a mi madre Jeanette Chacón Arias; así como a mi hermano Félix Jaziel Granados Chacón, por su apoyo incondicional.

A Luis Guillermo Acosta Vargas, por su confianza y mentoría para llevar a cabo este trabajo, pero sobre todo por su amistad.

A los guardaparques y funcionarios del Parque Nacional Isla del Coco, por permitir llevar a cabo esta investigación.

A mis amigos Priscilla Solano Solano, Luis Alejandro Gómez Vargas, Ana Sofía Jara Solís y Valerie Elizondo, por acompañarme durante este proceso.

A los lectores Esteban Herrera Herrera, Ibrahim Zúñiga Chaves y Adrián A. Pinto Tomás, por las observaciones y recomendaciones realizadas.

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN	i
ABSTRACT	iii
ACREDITACIÓN	iv
AGRADECIMIENTOS	i
1. INTRODUCCIÓN	1
1.1. Objetivos	4
1.1.1. Objetivo general	4
1.1.2. Objetivos específicos.....	4
2. METODOLOGÍA	5
2.1. Sitio de estudio	5
2.2. Determinación de temperatura media anual	6
2.3. Muestreo de suelos para análisis químicos y de la textura del suelo.....	7
2.4. Muestreo de suelos para el análisis de microbioma y secuenciación	7
2.5. Análisis estadístico.....	10
3. RESULTADOS.....	12
3.1. Análisis de secuenciación de la comunidad de bacterias y hongos.....	12
3.2. Principales taxones del microbioma.....	13

3.3. Diversidad alfa	17
3.4. Influencia de las variables ambientales en el microbioma	18
4. DISCUSIÓN	25
5. CONCLUSIONES	34
6. RECOMENDACIONES	35
7. REFERENCIAS	36
8. ANEXOS	52

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Muestras tomadas para determinar la temperatura media anual de los sitios de estudio en los periodos 2016-2019 (Ex) y 2017-2020 (bp-P y bn). Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2021.....	19
Cuadro 2. Medias de las variables químicas y la textura del suelo por cobertura: arbustos (Ex), bosque pluvial premontano (bp-P) y bosque nuboso (bn). Errores representan desviación estándar. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($p>0,05$). Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2021.....	19

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación del Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica. A) Ubicación respecto al territorio continental de Costa Rica. B) Ubicación geográfica, principales coberturas forestales y sitios de muestreo. PPM: Parcela Permanente de Muestreo; Ex: cobertura arbustiva.	5
Figura 2. Curva de rarefacción para las secuencias obtenidas en las muestras analizadas: A. Bacterias, basada en el gen que codifica para el ARNr 16S, B. Hongos, basada en el espaciador transcritto interno 2 (ITS-2). Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2021.....	12
Figura 3. Principales filos del microbioma del suelo, según abundancias relativas de secuencias por sitio de muestreo. A: Bacterias. B: Hongos. bn.O: bosque nuboso, horizonte O; bn.A: bosque nuboso, horizonte A; bp-P: bosque pluvial premontano, horizonte A; Ex: arbustos, horizonte A. Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2021.....	15
Figura 4. Mapa de calor realizado para los 20 OTUs más abundantes por cobertura y horizonte, utilizando la distancia weighted UniFrac. Rangos de abundancias por quintiles. A: Bacterias. B: Hongos. bn.O: bosque nuboso, horizonte orgánico del suelo; bn.A: bosque nuboso, horizonte A; bp-P: bosque pluvial premontano, horizonte A; Ex: arbustos, horizonte A. Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2021.....	16
Figura 5. Variación del Índice de Shannon por año. A: diversidad de bacterias, B: diversidad de hongos. ANOVA>0,05, límites de confianza $\alpha=0,05$. Ex: cobertura arbustiva; bp-P: bosque pluvial premontano; bn.O: bosque nuboso (horizonte O del suelo); bn.A: bosque nuboso (horizonte A del suelo). Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2021.....	18

Figura 6. Temperatura media anual (línea de puntos) y mensual (línea continua) de los sitios de estudio en los periodos 2016-2019 (Ex) y 2017-2020 (bp-P y bn). Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2021.....	18
Figura 7. Escalamiento Multidimensional no métrico (nMDS), incorporando parámetros ambientales y elipses para los límites de confianza al 95%, para las cuatro comunidades bacterianas analizadas. A: Distancia Bray-Curtis (<i>Stress</i> =0,0388); B: Distancia <i>weighted</i> UniFrac (<i>Stress</i> =0,0685). Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2021.....	20
Figura 8. Escalamiento Multidimensional no métrico (nMDS), incorporando parámetros ambientales y elipses para los límites de confianza al 95%, para cuatro comunidades de hongos analizadas. A: Distancia Bray-Curtis (<i>Stress</i> =0,0867); B: Distancia <i>weighted</i> UniFrac (<i>Stress</i> =0,0923). Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2021.....	21
Figura 9. Disimilitudes porcentuales entre las comunidades de bacterias y hongos de las tres coberturas estudiadas. bn.A: bosque nuboso, horizonte A; bn.O: bosque nuboso, horizonte orgánico del suelo; bp-P: bosque pluvial premontano, horizonte A; Ex: arbustos, horizonte A. Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2021.....	23
Figura 10. Principales unidades taxonómicas operativas (OTU) bacterianas, ordenadas según porcentaje de contribución a la disimilitud entre grupos, determinado por el análisis de similitudes porcentuales (SIMPER). bn.A: bosque nuboso, horizonte A; bn.O: bosque nuboso, horizonte orgánico del suelo; bp-P: bosque pluvial premontano, horizonte A; Ex: arbustos, horizonte A. Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2021.	24
Figura 11. Principales unidades taxonómicas operativas (OTU) de hongos, ordenadas según porcentaje de contribución a la disimilitud entre grupos, determinado por el análisis de similitudes porcentuales (SIMPER). bn.A: bosque nuboso, horizonte A; bn.O: bosque nuboso, horizonte orgánico del suelo; bp-P: bosque pluvial premontano,	

horizonte A; Ex: arbustos, horizonte A. Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2021.	24
--	----

ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo 1. Clasificación taxonómica de los OTU (Operational Taxonomic Units) determinados en el estudio. Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2021.....	52
Anexo 2. Salidas del análisis estadístico en R de los modelos generales lineales simplificados, de la influencia de las variables ambientales en el Índice de Shannon para la comunidad de bacterias. Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2021..	52
Anexo 3. Salidas del análisis estadístico en R de los modelos generales lineales simplificados, de la influencia de las variables ambientales en el Índice de Shannon para la comunidad de hongos. Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2021. ...	53
Anexo 4. Salidas de las pruebas de permutaciones de los Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) en R, de la influencia de las variables ambientales en los patrones de la comunidad de bacterias. Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2021.....	54
Anexo 5. Salidas de las pruebas de permutaciones de los Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) en R, de la influencia de las variables ambientales en los patrones de la comunidad de hongos. Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2021.....	55
Anexo 6. Resultados del análisis SIMPER para bacterias. Taxonomía: k-reino, p-filo, c-clase, o-orden, f-familia, g-género, s-especie. Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2021.....	56
Anexo 7. Resultados del análisis SIMPER para hongos. Taxonomía: k-reino, p-filo, c-clase, o-orden, f-familia, g-género, s-especie. Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2021.....	73

1. INTRODUCCIÓN

La Isla del Coco es una isla oceánica ubicada en el Pacífico Tropical Este y se erige como la única formación sobre el nivel del mar de la Cordillera Volcánica del Coco; la cual se extiende entre las Islas Galápagos de Ecuador y la Península de Osa en Costa Rica (Lizano, 2012; Rojas y Alvarado, 2012). La Isla del Coco fue declarada Parque Nacional en 1978 y es reconocida mundialmente como un laboratorio natural de gran diversidad. En 1997, la UNESCO la declara Patrimonio Natural de la Humanidad; en 1998, es declarada Humedal de Importancia Internacional dentro de la Convención RAMSAR (Cortés, 2012) y, en 2019, es reconocida como Blue Park por el Marine Conservation Institute.

La condición de aislamiento les confiere a las islas oceánicas un ecosistema único y complejo (Losos & Ricklefs, 2009), lo cual la Isla del Coco refleja en su diversidad y endemismo (Trusty et al., 2006; Cortés, 2012). Sin embargo, en su ecosistema terrestre se han introducido especies de flora y fauna con potencial invasivo que amenazan su conservación (Madriz-Masís, 2009). Este hecho es preocupante ya que la introducción de especies es la principal causa de extinción de especies y alteración de ecosistemas en islas (Towns et al., 2006; Donlan & Wilcox, 2008).

Estudios han documentado efectos de los mamíferos introducidos (*Felis silvestris catus*, *Rattus rattus* y *R. norvegicus*, *Odocoileus virginianus* y *Sus scrofa*) en la degradación del bosque, por herbivoría de la regeneración de especies arbóreas (Acosta-Vargas et al., 2020; Bonilla-Mata & Acosta-Vargas, 2020), depredación y daño de frutos (Gómez, 2004; Corrales-Retana, 2018), y alteraciones del suelo por escarbaduras (Sierra, 2001; Castanedo-Escoto, 2017) con potencial de afectar la composición de la microbiota y los procesos bioquímicos del suelo (Mohr et al. 2005; Parkes et al. 2015). Estas perturbaciones aparentan ser más intensas en el bosque pluvial premontano, especialmente, en los sitios deforestados de las bahías Chatham

y Wafer, mientras que el bosque nuboso se considera un ecosistema menos perturbado (Sierra et al., 2020). Si bien se han registrado estas alteraciones, se desconoce en gran medida su impacto en el ecosistema de la Isla del Coco, ya que existen pocos estudios sobre los procesos ecológicos y de restauración del bosque.

El conocimiento de los efectos causados por los mamíferos introducidos en las interacciones de los microorganismos con los componentes de los bosques es escaso para la Isla del Coco. Investigaciones realizadas en otras islas evidencian que la introducción de fauna afecta la estructura y diversidad del microbioma (Wehr et al., 2019), reportando un aumento específico en bacterias tales como coliformes fecales, *Enterococcus* y *Leptospira*. Además, estudios similares reportan el incremento en la disponibilidad de nutrientes como el nitrógeno, asociados a las excretas (Bovino-Agostini, 2011; Dunkell et al., 2011; Wirthner et al., 2011).

Lo anterior sugiere que la microbiota del suelo puede ser un importante indicador de la degradación del sitio y de la restauración para los bosques de la Isla del Coco. Sin embargo, los microorganismos son uno de los grupos menos utilizados para el evaluar el éxito de los proyectos de restauración (Ruiz-Jaen & Mitchell Aide, 2005). Distintos estudios proponen las variables de diversidad, la abundancia y la biomasa microbiana del suelo como indicadores de restauración; sus valores son usualmente mayores en los ecosistemas de referencia y coinciden con la recuperación de procesos ecológicos como el ciclaje de nutrientes e interacciones biológicas (Harris, 2009; Dwivedi & Soni, 2011; Bonner, 2016; Eaton et al., 2017). Además, se ha propuesto promover el crecimiento de microorganismos benéficos a través del manejo y aplicación de enmiendas en el suelo, con la finalidad de acelerar el restablecimiento de la funcionalidad y diversidad del microbioma (Harris, 2009; Fierer, 2017).

La composición y actividad de las poblaciones microbianas en el suelo puede variar por aspectos físicos y químicos propios de cada tipo de suelo y por variables climáticas. Investigaciones recientes han reportado que la temperatura media anual y la elevación

sobre el nivel del mar, correlacionan con cambios en la diversidad de microorganismos (Nottingham et al., 2018; Wehr et al., 2019). De igual forma, la humedad en el suelo ha demostrado ser una importante variable predictora de la biomasa microbiana; lo cual, se ejemplifica con los bosques húmedos tropicales que suelen contener mayor biomasa microbiana (Serna-Chávez et al., 2013). Respecto a las variables químicas del suelo, el pH se reconoce como la principal variable predictora de la composición de comunidades bacterianas mostrando mayor diversidad en suelos neutros (Lauber et al., 2009; Fierer et al., 2017). Asimismo, el contenido de nutrientes o carbono orgánico condiciona la variedad y abundancia de microorganismos del suelo (Serna-Chávez et al., 2013; Fanin et al., 2014).

Ante esta situación, surge la necesidad de analizar la estructura y composición del microbioma de los suelos de la Isla del Coco y establecer comparaciones entre el bosque pluvial premontano, el bosque nuboso y los sitios degradados por deforestación, incluyendo su relación con la temperatura media anual, la altitud, la textura y las variables químicas de suelo.

1.1. Objetivos

1.1.1. Objetivo general

Analizar el microbioma del suelo en tres coberturas vegetales de la Isla del Coco y la influencia de la temperatura media anual, la altitud, la textura y las variables químicas de suelo.

1.1.2. Objetivos específicos

- a) Determinar la composición taxonómica y diversidad del microbioma del suelo en tres coberturas vegetales de la Isla del Coco.
- b) Analizar el efecto de la temperatura media anual, la altitud, la textura y las variables químicas del suelo sobre la estructura y composición del microbioma.

2. METODOLOGÍA

2.1. Sitio de estudio

El Parque Nacional Isla del Coco (PNIC), incluye la Isla del Coco, sus islotes y la porción marina correspondiente a un radio de 12 millas náuticas (22,22 km) a su alrededor, abarcando una extensión terrestre de 23,30 km² y un área marina protegida de 2 011 km² (SINAC, 2016). El PNIC se ubica en el Pacífico Tropical Este, a 500 km suroeste de la costa Pacífica de Costa Rica, en las coordenadas 5°30'-5°34' N y 87°01'-87°06' W (Cortés, 2008; Protti et al., 2012; Figura 1).

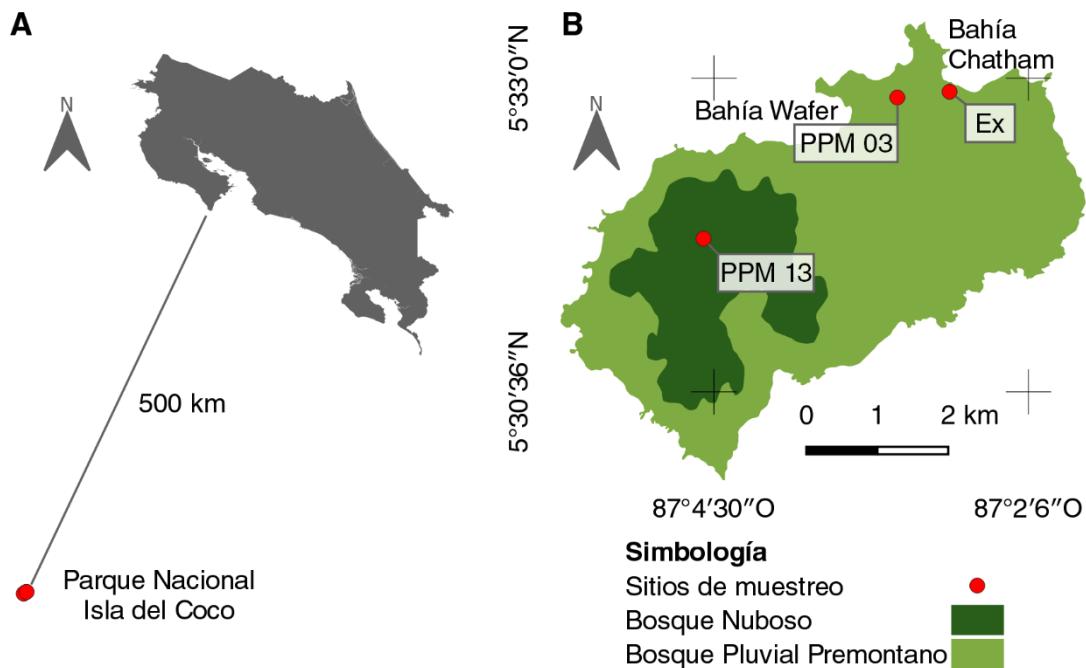


Figura 1. Ubicación del Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica. A) Ubicación respecto al territorio continental de Costa Rica. B) Ubicación geográfica, principales coberturas forestales y sitios de muestreo. PPM: Parcela Permanente de Muestreo; Ex: cobertura arbustiva.

La Isla del Coco presenta un clima húmedo tropical y se encuentra en la Zona de Convergencia Intertropical que influye directamente en sus condiciones y variaciones climáticas (Alfaro, 2008; Alfaro & Hidalgo, 2016). Presenta precipitaciones de hasta 7000 mm anuales, con un 72-75% de la precipitación acumulada anualmente entre los meses de abril y octubre y sin época seca definida (Alfaro, 2008); la temperatura superficial del aire es cercana a los 25°C (Alfaro & Hidalgo, 2016).

El presente estudio se realizó en tres diferentes coberturas vegetales, en los dos tipos de bosque de la Isla del Coco. [1] El bosque pluvial premontano (bp-P), se ubica entre los 0 y 300 msnm con una extensión aproximada de 1851,45 ha. El dosel superior alcanza entre 20-25 m de altura y es dominado por el árbol endémico *Sacoglottis holdridgei* (palo de hierro) que se acompaña de las especies *Ocotea insularis* (aguacatillo), *Euterpe precatoria* (palmito mantequilla) y *Clusea rosea* (copey); el sotobosque es ralo, compuesto por *Hypolytrum amplum* (zacatón) y arbustos de la familia Melastomataceae (Bonilla-Mata & Acosta-Vargas, 2020). [2] La cobertura arbustiva (Ex), homogénea de 1,5 m de altura, dominada por el arbusto *Clidemia strigillosa* (lengua de vaca), la liana *Entada gigas* (corazón de mar) y el pasto *H. amplum* (Acosta-Vargas et al., 2020). Esta zona representa un área degradada de 10 ha aproximadamente dentro del bp-P en la ladera noreste de la Bahía Chatham, la cual fue deforestada en 1881 para establecer una colonia penal y, posteriormente, fue abandonada (Montoya, 2016). [3] El bosque nuboso (bn), se encuentra entre los 300 y 630 msnm, con una extensión aproximada de 468,58 ha. Presenta un sotobosque dominado por el helecho arborescente endémico *Cyathea alfonsiana*, especie esciófita que se ve favorecida por el dosel formado mayormente por *S. holdridgei*, el cual puede alcanzar hasta 24 m de altura (Porras-Jiménez, 2012; Porras-Jiménez et al., 2014).

2.2. Determinación de temperatura media anual

Los datos para determinar la temperatura promedio anual para cada una de las tres coberturas se recopilaron en un periodo de tres años utilizando sensores iButton

Hygrochron (modelo DS 1923), con lecturas programadas a un intervalo de cada dos horas. Para el área deforestada se registraron 12 118 datos de octubre 2016 a julio 2019 y para el bp-P y bn de marzo 2017 a marzo 2020 se registraron 12 919 y 12 498, respectivamente. Los sensores se ubicaron en el ensayo experimental de restauración a 150 msnm (Acosta-Vargas et al, 2020) y en las Parcelas Permanentes de Muestreo (PPM) *Gygis alba* (PPM 03) a 250 msnm y Las Lanas (PPM 13), a 520 msnm (Porras-Jiménez, 2012; Figura 1). Las estaciones fueron instaladas por el proyecto de investigación *Influencia de la interacción planta-microorganismo en la restauración del paisaje forestal del Parque Nacional Isla del Coco*, coordinado por Luis Guillermo Acosta Vargas.

2.3. Muestreo de suelos para análisis químicos y de la textura del suelo

En el año 2016 se efectuó el muestreo de suelos en cada una de las coberturas para determinar la fertilidad, el pH y la textura. Para cada cobertura se recolectaron cuatro muestras compuestas de 1 kg a una profundidad de 0-20 cm, utilizando un barreno para muestreo de suelos. Posteriormente se dejaron secar al aire hasta su traslado al Centro de Investigaciones Agronómicas (CIA) de la Universidad de Costa Rica (UCR); donde se les realizó el análisis químico completo por el método KCl-OLSEN (Olsen, 1954). De este análisis se obtuvo la acidez y los contenidos de calcio, magnesio, potasio, fósforo, cobre, hierro, zinc, manganeso, carbono, nitrógeno y aluminio intercambiable. Además, se determinó la textura por medio del método de Bouyoucos (Bouyoucos, 1962).

2.4. Muestreo de suelos para el análisis de microbioma y secuenciación

Se recolectaron cuatro muestras del horizonte A (0-10 cm de profundidad) por cada cobertura, tomadas junto a las muestras recolectadas para el análisis químico y de textura del suelo, para asegurar la mayor asociación e influencia de dichas variables con la microbiota. Además, se tomaron cuatro muestras del horizonte O para el bosque

nuboso, este horizonte solo está desarrollado en este bosque, tiene un espesor aproximado de 5 cm y está conformado por una matriz de partículas de hojarasca en descomposición y raíces finas. Cada muestra se conformó por cuatro submuestras colectadas con una palita de acero inoxidable que fueron mezcladas para formar una muestra compuesta. Las muestras se colocaron en tubos cónicos de 50 ml estériles, se manipularon siguiendo técnicas asépticas para evitar la contaminación de la muestra y se codificaron para su trazabilidad.

Posteriormente, las muestras se trasladaron a las instalaciones del PNIC en Bahía Wafer, donde se colocaron en un congelador a -20°C. Para su traslado al barco, las muestras se transportaron en una hielera con abundante hielo en el menor tiempo posible (<30 min); en el barco fueron colocadas en un congelador a -20°C. Finalmente, las muestras se transportaron en una hielera con hielo seco desde el muelle en Puntarenas hasta el Centro de Investigación en Estructuras Microscópicas (CIEMIC) de la UCR en San Pedro de Montes de Oca, donde se mantuvieron a -80°C hasta el momento de su extracción.

La extracción de ADN genómico del suelo se realizó en el Laboratorio de Biología Molecular del CIEMIC. Se tomó una submuestra de entre 0,25 g siguiendo el protocolo estándar del KIT comercial PowerSoil DNA Isolation Kit de MOBIO. Como controles de calidad se aplicaron medidas espectrofotométricas con NanoDrop® 1000, calculando la relación de absorbancia A260/280 y se obtuvo la concentración en ng/uL. Posteriormente se realizó una electroforesis en gel de agarosa para determinar la integridad y el tamaño de la molécula de ADN.

El ADN extraído fue secuenciado en el Laboratorio del Dr. Garret Suen, ubicado en el Departamento de Bacteriología de la Universidad de Wisconsin-Madison, utilizando el equipo Illumina MiSeq. Para bacterias se amplificó la región V4 del gen que codifica para el ARNr 16S mediante reacción en cadena de la polimerasa (PCR) utilizando un par de cebadores bacterianos universales (F-GTGCCAGCMGCCGCGTAA; R-

GGACTACHVGGGTWTCTAAT), obteniendo secuencias de 250bp (Kozich et al., 2013). Para el análisis de hongos se amplificó el ADN correspondiente al espaciador transrito interno 2 del ARNr (ITS-2 por sus siglas en inglés), ubicado entre la región que codifica para el ARNr 5.8S y finalizando en la subunidad larga (LSU por sus siglas en inglés), obteniendo entre 300-500bp (Taylor et al., 2016).

Posteriormente, los archivos *fastaq* resultantes de la secuenciación fueron procesados en el software de acceso libre Mothur 1.41.3 (Schloss et al., 2009), en el computador Kabré del Colaboratorio Nacional de Computación Avanzada (CNCA). En primera instancia se traslaparon las dos lecturas de cada secuencia (R1 y R2) producida por medio del script *make.contigs*. A continuación, se removieron las secuencias de baja calidad con el comando *screen.seqs* utilizando los siguientes parámetros: para bacterias, máxima ambigüedad = 0, máximos homopolímeros = 8, máxima longitud = 300; para hongos, máxima ambigüedad = 6, máximos homopolímeros = 12, mínima longitud = 300, máxima longitud = 600. A continuación, se agruparon las secuencias idénticas con el script *unique.seqs* para reducir el esfuerzo computacional subsiguiente. Para bacterias las secuencias se alinearon a la base de datos de referencia de genes ARNr SILVA 16S V132 (Pruesse et al., 2007) con *align.seqs* y se volvió a ejecutar *screen.seqs* para la región de interés (start = 13862, end = 23444). Para hongos, debido a su variabilidad, se saltó este paso de *align.seqs* y se retomó en *precluster*.

Posteriormente, se filtraron las secuencias con *filter.seqs* y se volvieron a agrupar las secuencias idénticas con *unique.seqs*. Luego se agruparon las secuencias similares con *pre.cluster*, utilizando el parámetro *diffs* = 2 para bacterias y para hongos *diffs* = 4 y *align=needleman* para hacer un alineamiento interno de secuencias. Se identificaron las quimeras con *chimera.uchime* y se removieron con *remove.seqs*. Seguidamente se clasificaron las secuencias (*classify.seqs*) utilizando como referencia la base de

datos Silva y se eliminaron (*remove.lineage*) los reinos Archaea y Eukaryota, mitocondrias y secuencias sin clasificar a nivel de reino.

Las secuencias únicas (singletons), se eliminaron usando *split.abund* para minimizar el sesgo debido a errores de secuenciación. Seguidamente, se calcularon las distancias entre secuencias (*dist.seqs* para bacterias y *pairwise.seqs* para hongos) para luego agruparlas con *cluster.split* (*method = opti, cutoff = 0.03* para bacterias y *method = average, cutoff = 0.05* para hongos) en unidades taxonómicas operativas (OTU). La taxonomía fue asignada a los OTU con *classify.seqs* y *classify.otu* utilizando la base de datos GreenGenes con la versión de agosto de 2013 (DeSantis et al., 2006) para bacterias y UNITEv6 (Abarenkov et al., 2010) para hongos. Se utilizó el script *rarefaction.single* para visualizar la diversidad capturada por las secuencias, luego se descartó una muestra del horizonte orgánico que no secuenció correctamente (8 secuencias) y se normalizaron los datos con *sub.sample* al número de secuencias de la muestra más pequeña: 11144 secuencias para bacterias y a 4537 para hongos. Por último, con *summary.single* se calculó la cobertura muestral (Good, 1953), el número de secuencias y el índice de Shannon (Shannon y Weaver, 1949). Para el análisis de datos se eliminaron los OTUs con ocurrencia <10 en todas las muestras.

2.5. Análisis estadístico

El análisis del microbioma se realizó en el software R v4.0.0 en RStudio v1.2.1335 (R Core Team, 2013). Primeramente, se construyó la tabla de metadatos con información de los tres sitios por estudiar conteniendo cobertura, el horizonte, la elevación (msnm), temperatura media anual (°C), textura del suelo (%) y variables químicas del suelo (cmol(+)/L, mg/L y %). Para determinar la normalidad de los datos se aplicó la prueba de Shapiro-Wilk (Shapiro & Wilk, 1965) y para la homocedasticidad la prueba de Levene (Levene, 1960). Con los datos paramétricos se utilizó un ANOVA y la prueba de Tukey, mientras que para los no paramétricos se aplicó la prueba de Kruskal-Wallis y la prueba de rangos con signo de Wilcoxon (Ríus et al., 2000).

Para determinar la abundancia relativa de los principales filos microbianos se utilizó un gráfico de barras apiladas por cobertura y para visualizar las abundancias de los principales filotipos se construyó un gráfico de mapa de calor. Para determinar los vínculos entre las variables ambientales y los patrones de la α -diversidad se utilizaron modelos generales lineales (GLM) (Hastie & Pregibon, 1992) a un nivel de significancia $\alpha=0,05$. En cuanto al análisis de β -diversidad, tanto para bacterias como para hongos se utilizó el análisis de correspondencia canónica (CCA) (Ter Braak, 1986; Legendre & Legendre, 2012). Para llevar a cabo el CCA, se realizó una construcción automática de modelo, mediante una selección de avance de dos pasos basado en el nivel de significancia alfa habitual (α) y el coeficiente ajustado de determinación múltiple (R^2_{α}) por pruebas de permutación (Blanchet et al., 2008).

Para representar las disimilitudes entre los grupos, se elaboró un Escalamiento Multidimensional no Métrico (nMDS) (Kruskal, 1964a; Kruskal, 1964b), donde se incorporaron los factores ambientales como vectores para visualizar sus direcciones respecto a las muestras; las variables fisicoquímicas representan asocio únicamente con las muestras de suelo orgánico (Ex, bp-P, bn.A). Los datos fueron previamente sometidos a la doble estandarización de Wisconsin (Legendre & Gallagher, 2001). Como parámetro de visualización para valores de Stress<0,2 se utilizan gráficas en dos dimensiones (Clarke, 1993).

Para determinar las diferencias entre los agrupamientos se realizó el Análisis de Varianza Multivariado no Paramétrico (PERMANOVA; Anderson, 2001) y Análisis de Similitud (ANOSIM) entre los grupos; donde valores de R cercanos a 1 significan disimilitud entre grupos. Además, se corrió el Análisis de Porcentajes de Similitud (SIMPER), para determinar los filotipos que explican la diferencia entre los grupos (Clarke, 1993). En todos los casos se utilizaron las distancias de similitud Bray-Curtis (Bray & Curtis, 1957) para datos de abundancia y *weighted* UniFrac, que toma en cuenta información filogenética (Hamady et al., 2010), con 9999 permutaciones.

3. RESULTADOS

3.1. Análisis de secuenciación de la comunidad de bacterias y hongos

El análisis de los tres sitios generó para bacterias 432 737 secuencias y 13 290 secuencias únicas, las cuales se agruparon en 5 107 OTUs (Operational Taxonomic Units) al 97% de similitud entre secuencias. Para hongos, se obtuvieron 106 463 secuencias y 1 733 secuencias únicas, las cuales se agruparon en 1 006 OTUs al 95% de similitud entre secuencias. Luego de la limpieza de secuencias para la comunidad de bacterias y hongos se obtuvieron respectivamente 4 217 y 984 OTUs.

Con la metodología empleada se logró capturar en buena medida la diversidad del microbioma de los sitios según la curva de rarefacción (Figura 2) y la cobertura muestral >0,95 obtenida en todas las muestras. Para ambos grupos los OTUs fueron identificados a diferentes niveles taxonómicos (Anexo 1). Para bacterias solo 625 OTUs contienen 10 o más secuencias en, al menos, una muestra, mientras que para hongos 401 OTUs cumplen dicho criterio, únicamente estos OTUs fueron utilizados en los análisis posteriores.

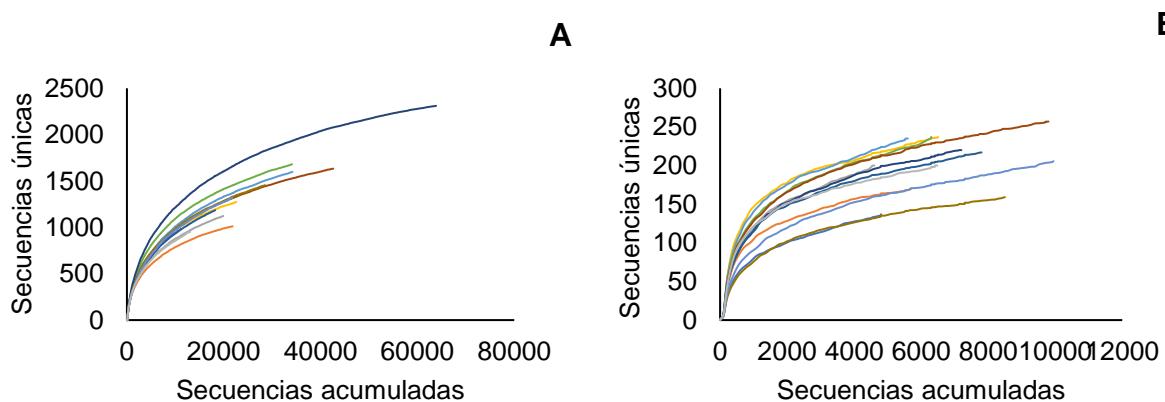


Figura 2. Curva de rarefacción para las secuencias obtenidas en las muestras analizadas: A. Bacterias, basada en el gen que codifica para el ARNr 16S, B. Hongos,

basada en el espaciador transcrito interno 2 (ITS-2). Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2021.

3.2. Principales taxones del microbioma

El estudio permitió determinar los principales filos de bacterias y hongos en los suelos analizados del PNIC, los cuales abarcan el 88,58 % y 98,82 %, respectivamente, del total de secuencias (Figura 3). Para bacterias, el filo Acidobacteria presentó la mayor abundancia relativa de secuencias (39,06 %), y mostró una tendencia de incremento en las abundancias relativas de las secuencias de las comunidades conforme aumenta la altitud (bn.A: 46,55 %; bp-P: 39,18 %; Ex: 32,65 %). Además, se observó una abundancia relativa de 37,86 % en horizonte orgánico del bosque nuboso, semejante a la encontrada en el horizonte A del bosque pluvial premontano (39,18 %). Proteobacteria fue el segundo filo bacteriano más abundante (31,41 %) y, al contrario de Acidobacteria, las abundancias relativas de las secuencias en los horizontes A tienden a ser mayores en coberturas de menor altitud (bn.A: 27,13 %; bp-P: 29,76 %; Ex: 35,59 %). Por otro lado, Planctomycetes se encontró como el tercer filo más abundante, conformado por el 9,08 % de las secuencias bacterianas; mientras que los demás filos estuvieron compuestos por menos del 5 % (Figura 3A).

Para hongos, el 24,19 % de todas las secuencias fueron asignadas solamente a nivel de reino, las cuales presentaron mayor proporción en los horizontes del bosque nuboso (bn.A: 31,79 %; bn.O: 38,67 %). El filo Ascomycota, representó la mayor abundancia relativa de secuencias de hongos (39,02 %) y explicó la mayor fracción de secuencias presentes en los horizontes A del bosque pluvial premontano (51,32 %) y de la cobertura arbustiva (56,83 %). En contraste, este filo solo explicó el 16,43 % de secuencias encontradas en el horizonte O del bosque nuboso. Basidiomycetes se presentó como el segundo filo con mayor abundancia relativa (30,18 %), explicando la mayor proporción de secuencias del horizonte orgánico del bosque nuboso (43,55 %); además, se observó un patrón donde los horizontes A de las coberturas presentan

mayor abundancia relativa de secuencias asignadas a este filo, conforme aumenta la altitud (bn.A: 34,57 %; bp-P: 23,68 %; Ex: 18,92 %). Los demás filos de hongos encontrados representaron abundancias relativas de secuencias menores a 3 % (Figura 3B).

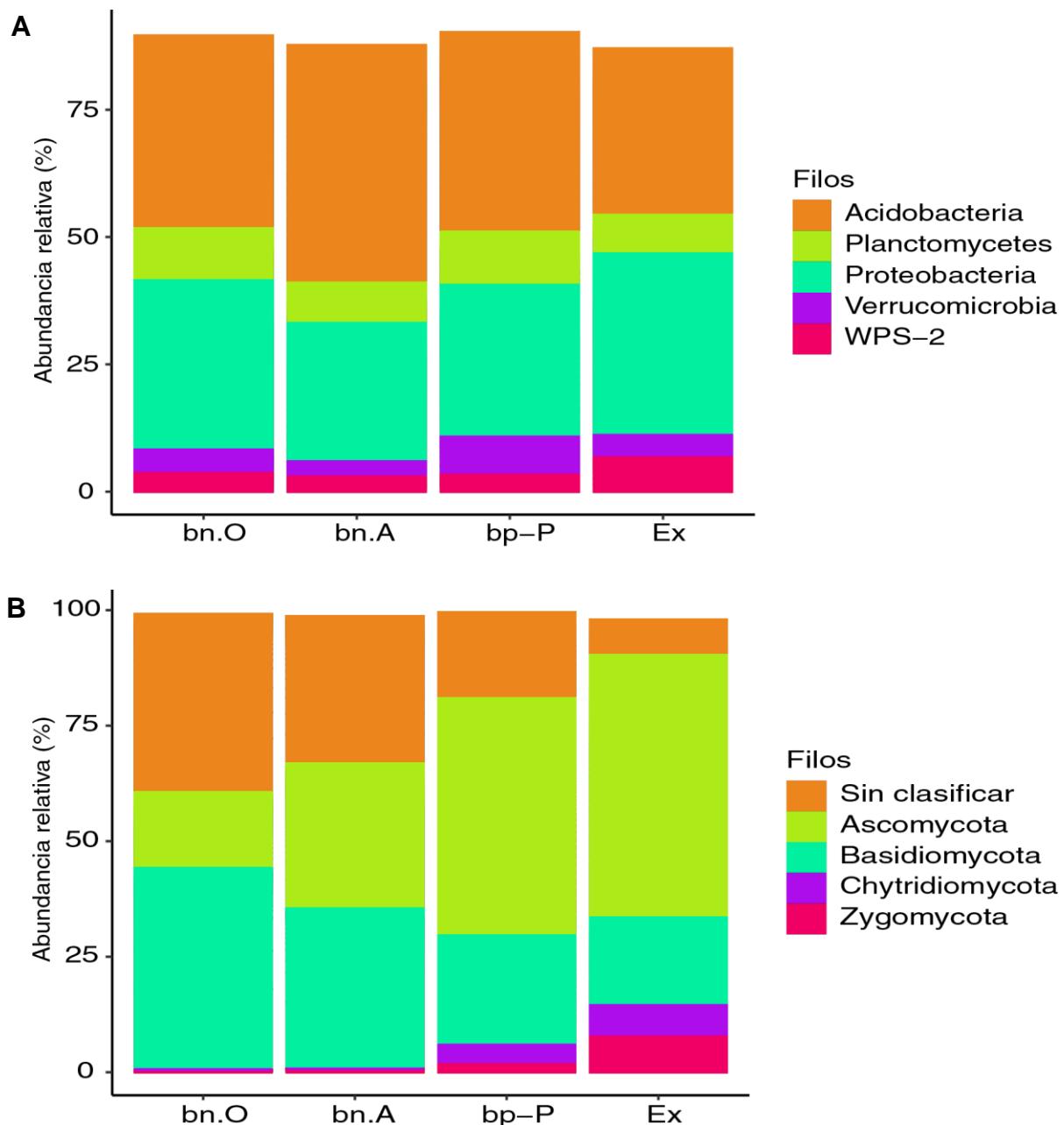


Figura 3. Principales filos del microbioma del suelo, según abundancias relativas de secuencias por sitio de muestreo. A: Bacterias. B: Hongos. bn.O: bosque nuboso, horizonte O; bn.A: bosque nuboso, horizonte A; bp-P: bosque pluvial premontano, horizonte A; Ex: arbustos, horizonte A. Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2021.

El análisis por abundancias de OTUs mostró para bacterias (Figura 4A) diferencias entre las muestras tomadas. En el horizonte orgánico del bosque nuboso (bn.O) los OTUs encontrados con mayores abundancias corresponden a *Rhodoplanes* sp 1, Koribacteraceae 1, Acidobacteria 1, Rhodospirillaceae 1 e Isosphaeraceae, este último con alta abundancia solamente en este horizonte. Para el horizonte A del bosque nuboso (bn.A), los OTUs más abundantes correspondieron a Acidobacteria 1, Rhodospirillaceae 1, Acidobacteria 2, *Candidatus Solibacter* sp 1, Acidobacteria 3, Koribacteraceae 1 y *Rhodoplanes* sp 1. Asimismo, en el bosque pluvial premontano (bp-P) los OTUs más abundantes son Acidobacteria 1 y Rhodospirillaceae 1; mientras que para la cobertura arbustiva (Ex) son Rhodospirillaceae 1, Acidobacteria 1, *Rhodoplanes* sp 1, *Candidatus Solibacter* sp 2 y Sinobacteraceae.

Además, en los horizontes A estudiados, los OTUs Sinobacteraceae, *Candidatus Solibacter* sp 2, Planctomyces y Syntrophobacteraceae muestran claramente mayor abundancia conforme disminuye la altitud. Por el contrario, *Candidatus Solibacter* sp 1, Acidobacteria 2, Acidobacteria 3 y Rhodospirillaceae 3, presentan mayores abundancias a mayores altitudes.

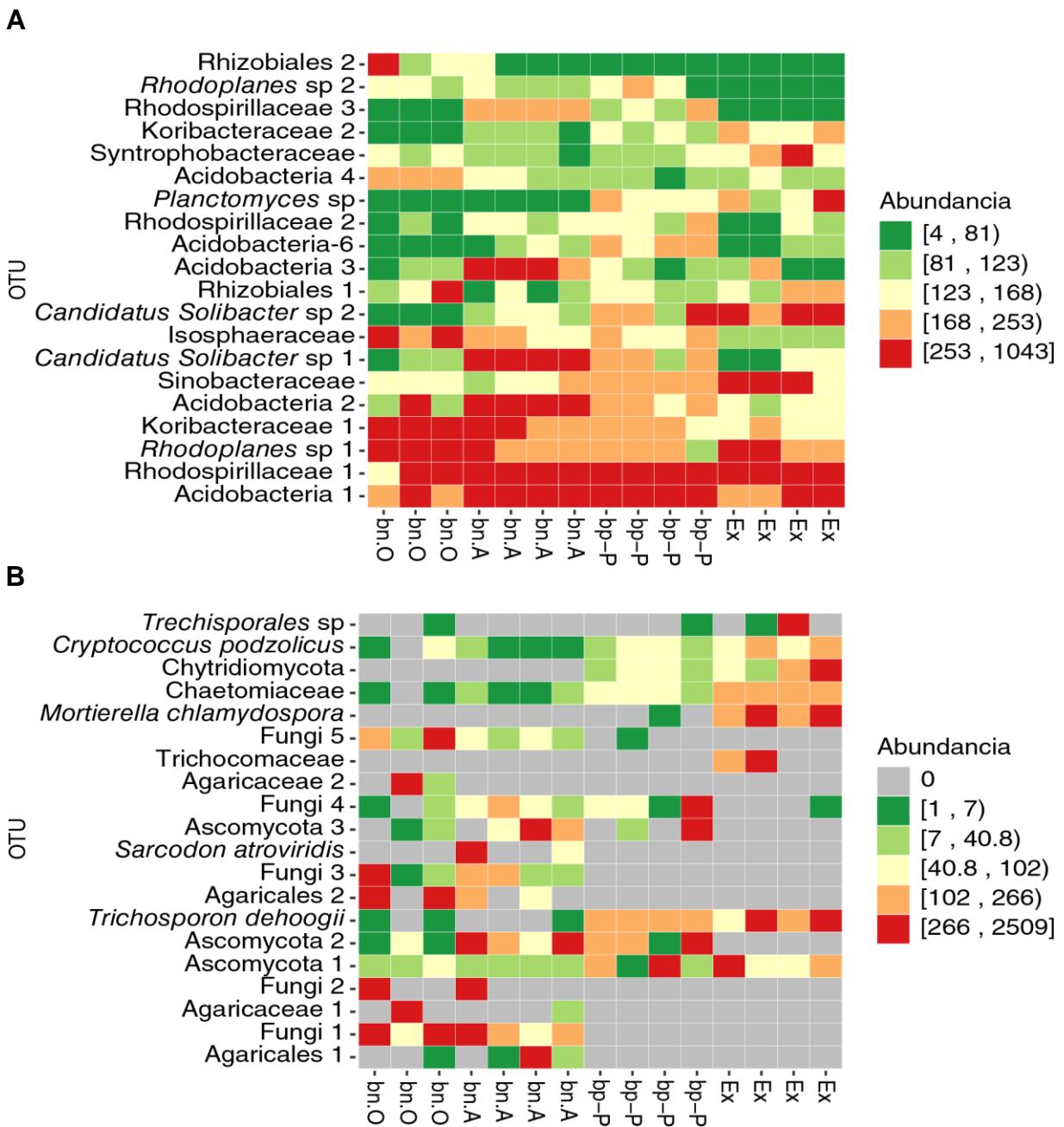


Figura 4. Mapa de calor realizado para los 20 OTUs más abundantes por cobertura y horizonte, utilizando la distancia *weighted UniFrac*. Rangos de abundancias por quintiles. A: Bacterias. B: Hongos. bn.O: bosque nuboso, horizonte orgánico del suelo;

bn.A: bosque nuboso, horizonte A; bp-P: bosque pluvial premontano, horizonte A; Ex: arbustos, horizonte A. Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2021.

Para la comunidad fúngica (Figura 4B) se observó un patrón de agrupamiento por tipo de bosque, donde los OTUs *Trichosporon dehoogii*, *Chaetomiaceae*, *Chytridiomycota*, *Cryptococcus podzolicus* y *Ascomycota 1* son propios del bosque premontano y cobertura arbustiva; mientras que *Mortierella chlamydospora* y *Trichocomaceae* se encuentran, particularmente, limitados a la cobertura de arbustos. Comparativamente, los OTUs *Fungi 1*, *Agaricales 2*, *Fungi 3*, y *Fungi 5* son los más representativos del bosque nuboso (bn.O y bn.A) debido a su frecuencia, abundancia y especificidad en esta cobertura; además, junto a *Agaricales 1*, *Agaricaceae 1*, *Fungi 2*, *Sarcodon atroviridis*, *Agaricaceae 2* son OTUs específicos del bosque nuboso. Únicamente *Ascomycota 1* se pudo encontrar en todas las muestras tomadas.

3.3. Diversidad alfa

El índice de diversidad de Shannon para la comunidad bacteriana tomó valores entre 4,81 y 5,16 (Figura 5A), los datos se distribuyeron normalmente (Shapiro-Wilk=0,1191) y su varianza es homogénea en función a los estratos (Levene=0,2079). Para la comunidad de hongos, Shannon tomó valores entre 1,97 y 4,10 (Figura 5B), los datos presentan distribución normal (Shapiro-Wilk=0,05996) y su varianza es homogénea para los sitios (Levene=0,3752).

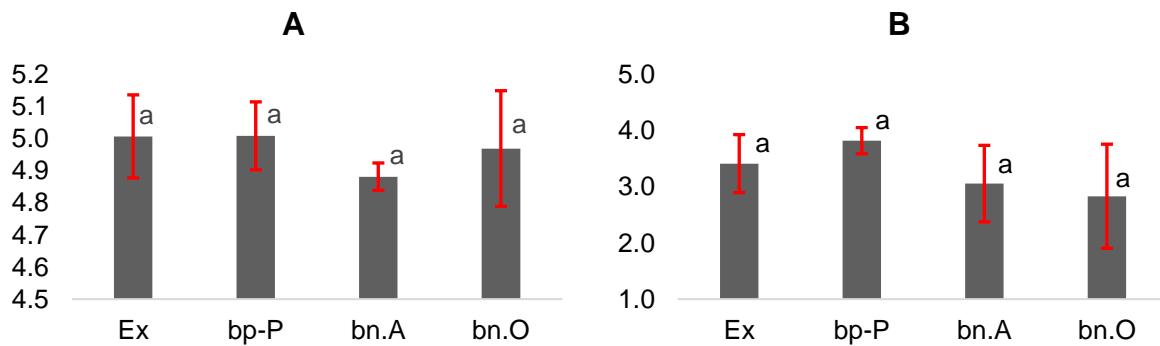


Figura 5. Variación del Índice de Shannon por año. A: diversidad de bacterias, B: diversidad de hongos. ANOVA>0,05, límites de confianza $\alpha=0,05$. Ex: cobertura arbustiva; bp-P: bosque pluvial premontano; bn.O: bosque nuboso (horizonte O del suelo); bn.A: bosque nuboso (horizonte A del suelo). Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2021.

3.4. Influencia de las variables ambientales en el microbioma

Influencia sobre la alfa diversidad: La temperatura media anual presenta valores no normales (Shapiro-Wilk $<0,05$) y su varianza respecto a los sitios no es homogénea ($\text{Levene}<2,2\times10^{-16}$). La prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis ($p<2,2\times10^{-16}$) determinó diferencias significativas entre estos (Figura 6, Cuadro 1); sin embargo, el modelo general lineal (GLM) no determina que esta variable influya en el índice de Shannon ($p>0,05$).

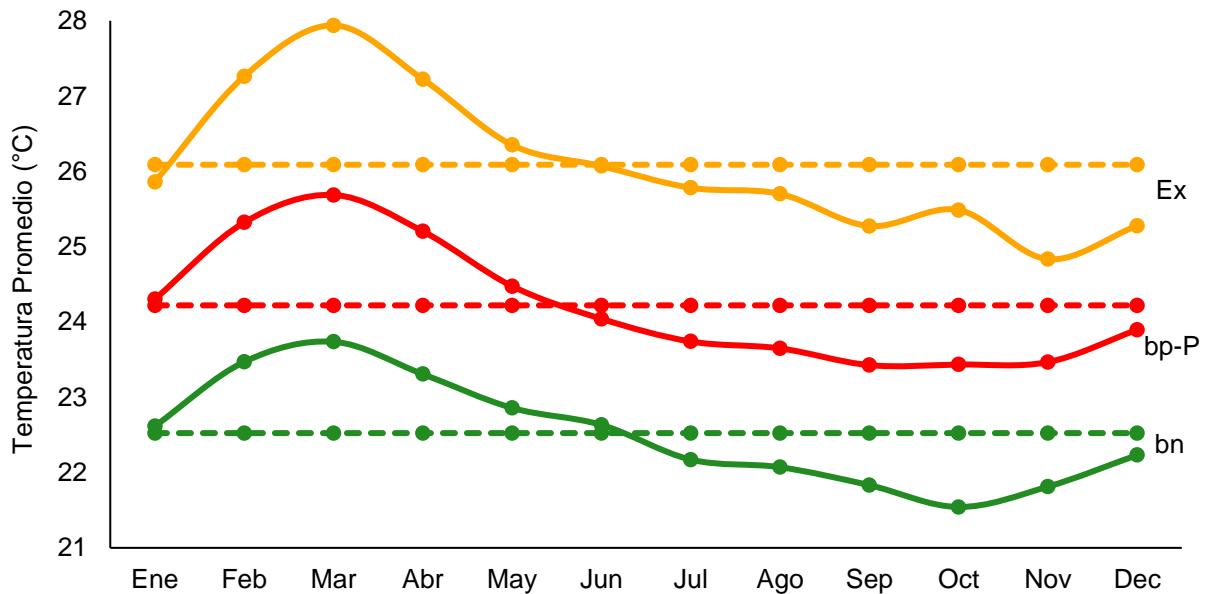


Figura 6. Temperatura media anual (línea de puntos) y mensual (línea continua) de los sitios de estudio en los períodos 2016-2019 (Ex) y 2017-2020 (bp-P y bn). Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2021.

Cuadro 1. Muestras tomadas para determinar la temperatura media anual de los sitios de estudio en los periodos 2016-2019 (Ex) y 2017-2020 (bp-P y bn). Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2021.

Sitio	T (°C)	N	Significancia
Cobertura arbustiva	26,12	12 118	a
Bosque pluvial premontano	24,20	12 919	b
Bosque nuboso	22,50	12 498	c

Al realizar los modelos lineales generales (GLM) utilizando el índice de Shannon, se determinó para bacterias que las variables químicas y la textura del suelo (Cuadro 2) influyentes sobre la diversidad son el potasio ($p=0,00194$), el calcio ($p=0,0157$), la relación C/N ($p=0,0247$), el manganeso ($p=0,0388$) y el nitrógeno ($p=0,0486$; Anexo 2). Para hongos, la arcilla ($p=0,09822$) fue la única influyente a un nivel de significancia de $\alpha=0,1$ (Anexo 3).

Cuadro 2. Medias de las variables químicas y la textura del suelo por cobertura: arbustos (Ex), bosque pluvial premontano (bp-P) y bosque nuboso (bn). Errores representan desviación estándar. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($p>0,05$). Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2021.

Variables	Ex		bp-P		bn	
Arena (%)	$50,5 \pm 5,26$	a	$35,0 \pm 1,63$	b	$55,5 \pm 6,56$	a
Limo (%)	$14,5 \pm 3,32$	a	$14,0 \pm 3,37$	a	$16,5 \pm 3,11$	a
Arcilla (%)	$35,00 \pm 4,08$	a	$51,00 \pm 4,24$	b	$27,75 \pm 5,48$	a
pH	$4,22 \pm 0,05$	a	$4,70 \pm 0,22$	b	$4,95 \pm 0,17$	b
Carbono (%)	$5,18 \pm 0,28$	a	$3,84 \pm 0,56$	b	$4,07 \pm 0,61$	b
Nitrógeno (%)	$0,44 \pm 0,05$	a	$0,30 \pm 0,07$	b	$0,21 \pm 0,03$	b
Relación CN	$11,92 \pm 1,28$	a	$13,20 \pm 2,14$	a	$19,65 \pm 1,12$	b
Acidez (cmol(+)/L)	$3,03 \pm 0,14$	a	$3,24 \pm 1,71$	a	$1,84 \pm 0,95$	a
Aluminio (cmol(+)/L)	$1,48 \pm 0,77$	a	$2,35 \pm 1,10$	a	$2,30 \pm 0,20$	a
Calcio (cmol(+)/L)	$0,20 \pm 0,03$	a	$0,21 \pm 0,03$	a	$0,14 \pm 0,01$	b
Magnesio (cmol(+)/L)	$0,18 \pm 0,01$	a	$0,36 \pm 0,03$	b	$0,36 \pm 0,08$	b

Potasio (cmol(+)/L)	$0,26 \pm 0,05$	a	$0,22 \pm 0,04$	a	$0,13 \pm 0,02$	b
CICE (cmol(+)/L)	$3,68 \pm 0,17$	a	$4,02 \pm 1,72$	a	$2,47 \pm 1,04$	a
SA (%)	$82,40 \pm 1,41$	a	$78,05 \pm 7,24$	a	$72,40 \pm 6,55$	a
Fósforo (mg/L)	$9,33 \pm 0,58$	a	$6,00 \pm 2,16$	a	$4,75 \pm 0,96$	a
Zinc (mg/L)	$1,42 \pm 0,35$	a	$1,62 \pm 0,74$	a	$1,15 \pm 0,40$	a
Hierro (mg/L)	$475,25 \pm 74,66$	a	$495,50 \pm 19,12$	a	$479,25 \pm 46,07$	a
Manganoso (mg/L)	$11,25 \pm 5,38$	a	$5,75 \pm 2,22$	a	$2,75 \pm 0,96$	b

La beta diversidad es definida por las variables ambientales: Los resultados del CCA indican para bacterias, que las variables ambientales que influyen en los patrones de las comunidades de microorganismos de los tres sitios ($p<0,05$) son la elevación, la temperatura media anual, el pH, el carbono, el nitrógeno, la relación C/N, el calcio, el magnesio, el potasio, el fósforo y el manganoso (Anexo 4). Sin embargo, la elevación ($p=0,001$), la temperatura ($p=0,001$) y el manganoso ($p=0,016$) son las que mejor explican estas variaciones, con una proporción de 59 % ($p=0,001$; R^2 ajustado=0,44) (Figura 7).

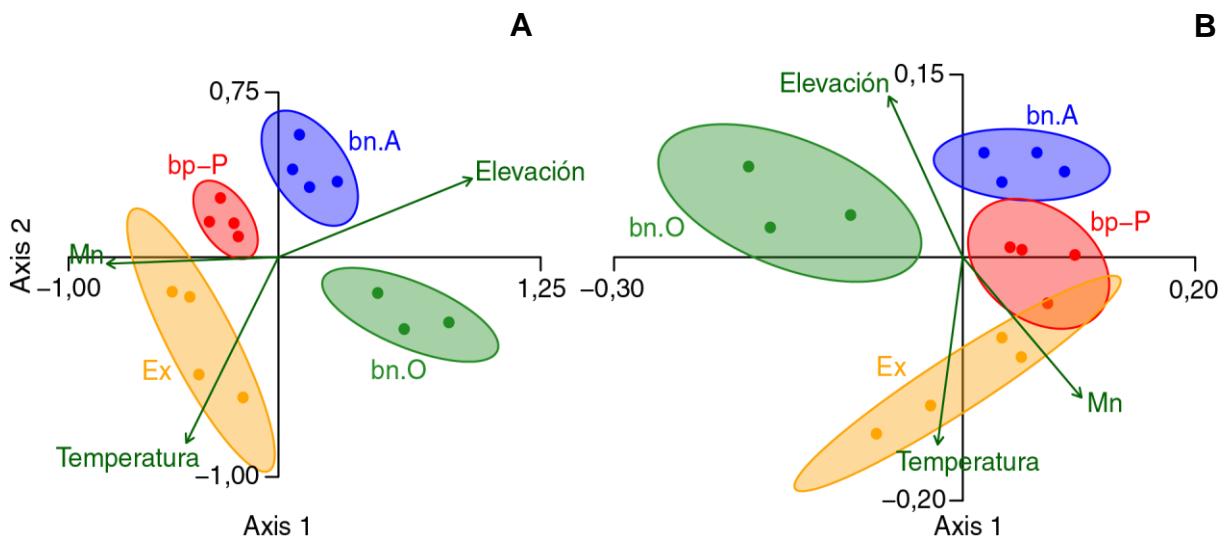


Figura 7. Escalamiento Multidimensional no métrico (nMDS), incorporando parámetros ambientales y elipses para los límites de confianza al 95%, para las cuatro comunidades bacterianas analizadas. A: Distancia Bray-Curtis ($Stress=0,0388$); B:

Distancia *weighted* UniFrac (*Stress*=0,0685). Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2021.

Para hongos, la elevación, la temperatura media anual, el pH, el carbono, el nitrógeno, la relación C/N, el calcio, el magnesio, el potasio y el manganeso son las variables ambientales estadísticamente significativas ($p<0,05$) como modelos simples (Anexo 5). Por otro lado, las variables que mejor explican los patrones observados entre la comunidad de hongos como modelo mixto ($p=0,001$, R^2 ajustado=0,09), son la elevación ($p=0,001$) y el magnesio ($p=0,044$); para un total explicado de 25 % entre los ejes (Figura 8).

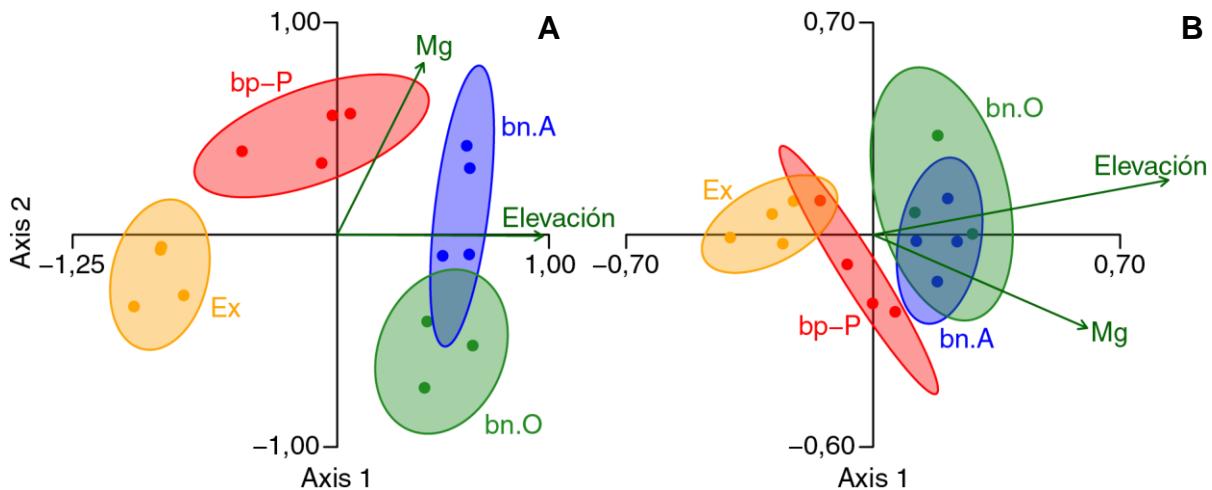


Figura 8. Escalamiento Multidimensional no métrico (nMDS), incorporando parámetros ambientales y elipses para los límites de confianza al 95 %, para cuatro comunidades de hongos analizadas. A: Distancia Bray-Curtis (*Stress*=0,0867); B: Distancia *weighted* UniFrac (*Stress*=0,0923). Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2021.

Los análisis de PERMANOVA y ANOSIM determinaron que hay diferencias significativas en la composición de la comunidad bacteriana entre los tres tipos de coberturas y los horizontes O y A del bosque nuboso (Bray-Curtis: $p=0,0001$, pairwise $p<0,05$; *weighted* UniFrac: $p=0,0001$, pairwise $p<0,05$). Para hongos, se determinaron

diferencias estadísticamente significativas entre las tres coberturas (Bray-Curtis: $p=0,0001$, pairwise $p<0,05$; *weighted* UniFrac: $p=0,0001$, pairwise $p<0,05$); en el caso de las comunidades de los horizontes O y A del bosque nuboso, las diferencias no son estadísticamente significativas (bn.A y bn.O, pairwise $>0,05$).

Al utilizar las distancias Bray-Curtis y *weighted* UniFrac en ANOSIM para las bacterias, se obtuvo un factor de agrupación elevado ($R=0,9274$; $R=0,9229$). Asimismo, para la comunidad de hongos se obtuvo un efecto del factor de agrupación aceptable para la distancia Bray-Curtis y *weighted* UniFrac ($R=0,8039$; $R=0,7166$). Estos efectos del factor de agrupación son consistentes con los análisis nMDS (Figura 7, Figura 8), explicando las diferencias entre los grupos.

Del análisis SIMPER se obtuvo que la disimilitud promedio entre los sitios de estudio es de 46,40 % para bacterias y 90,92 % para hongos (Figura 9). La disimilitud acumulada de la comunidad bacteriana entre coberturas se explica en un 25 % por 15 OTUs (2,4 %), en un 50 % por 62 OTUs (9,92 %) y en un 80 % por 231 OTUs (36,96 %). Para los hongos, la disimilitud acumulada entre los grupos se explica en un 25 % por 8 OTUs (1,99 %), en un 50 % por 29 OTUs (8,23 %) y en un 80% por 111 OTUs (27,68 %). Los OTUS más abundantes explican los mayores cambios dados por debajo del 50% en los sitios de estudio (Figura 10, Figura 11, Anexo 6, Anexo 7).

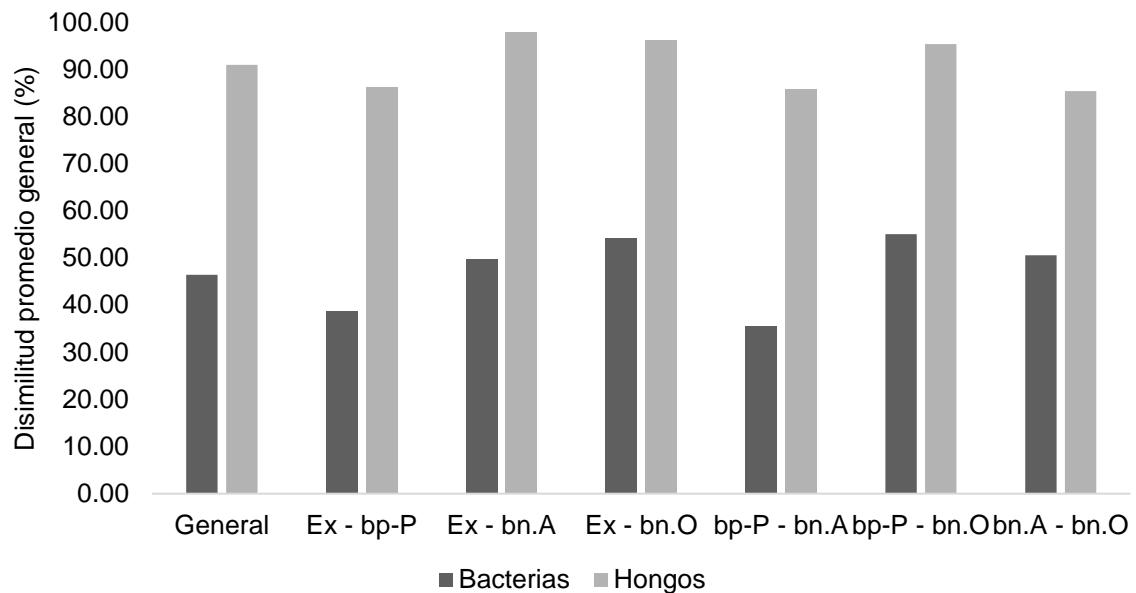


Figura 9. Disimilitudes porcentuales entre las comunidades de bacterias y hongos de las tres coberturas estudiadas. bn.A: bosque nuboso, horizonte A; bn.O: bosque nuboso, horizonte orgánico del suelo; bp-P: bosque pluvial premontano, horizonte A; Ex: arbustos, horizonte A. Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2021.

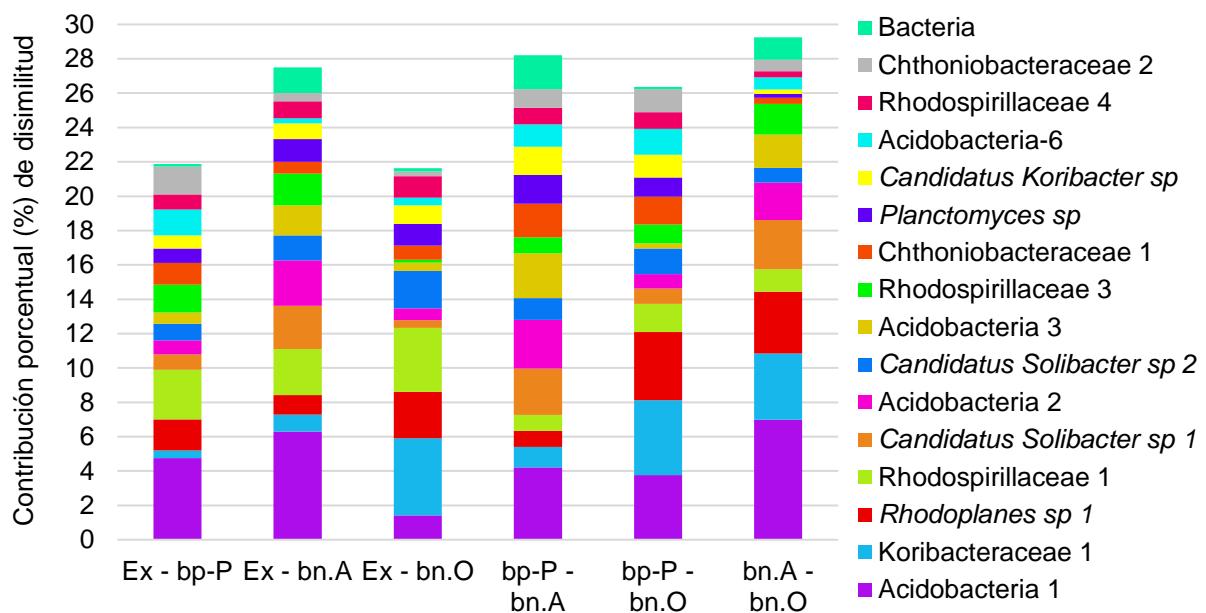


Figura 10. Principales unidades taxonómicas operativas (OTU) bacterianas, ordenadas según porcentaje de contribución a la disimilitud entre grupos, determinado por el análisis de similitudes porcentuales (SIMPER). bn.A: bosque nuboso, horizonte A; bn.O: bosque nuboso, horizonte orgánico del suelo; bp-P: bosque pluvial premontano, horizonte A; Ex: arbustos, horizonte A. Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2021.

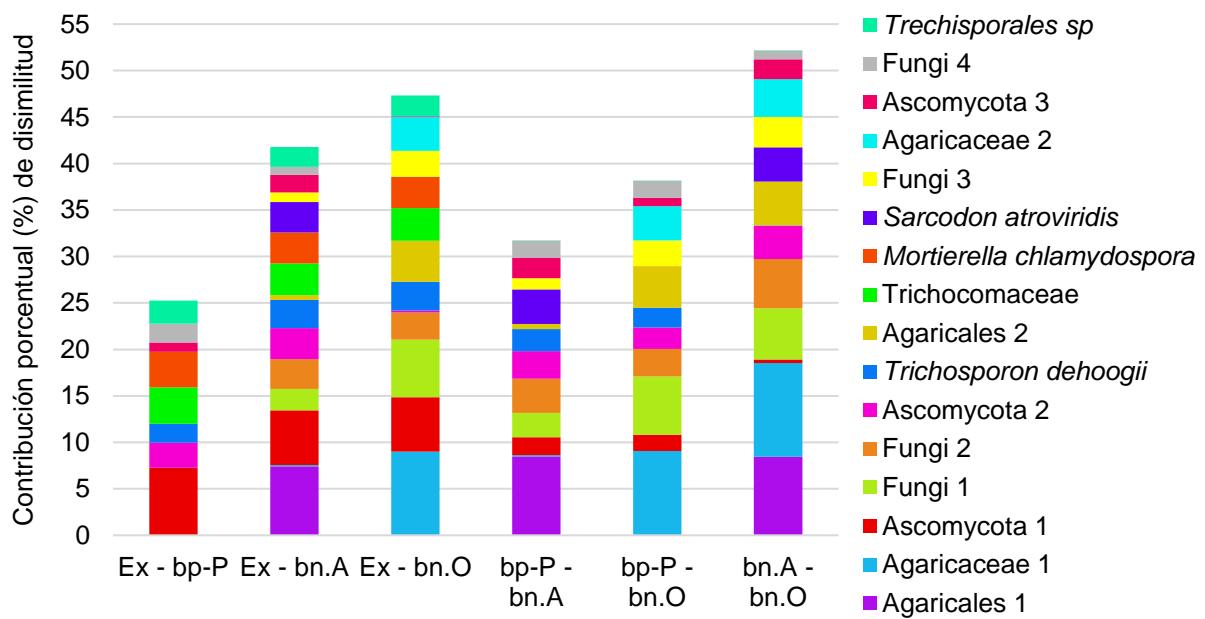


Figura 11. Principales unidades taxonómicas operativas (OTU) de hongos, ordenadas según porcentaje de contribución a la disimilitud entre grupos, determinado por el análisis de similitudes porcentuales (SIMPER). bn.A: bosque nuboso, horizonte A; bn.O: bosque nuboso, horizonte orgánico del suelo; bp-P: bosque pluvial premontano, horizonte A; Ex: arbustos, horizonte A. Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2021.

4. DISCUSIÓN

El estudio realizado permitió analizar los microbiomas del suelo en tres tipos de cobertura y la influencia de las variables ambientales en ellos, de donde se desprenden dos resultados principales. [1] El microbioma del suelo de la Isla del Coco es diferente entre las tres coberturas analizadas: bosque nuboso, bosque pluvial premontano y área deforestada con cobertura arbustiva y alta presencia de fauna invasora. [2] Las variables ambientales explican la mayoría de las diferencias observadas en la comunidad bacteriana entre las tres coberturas; no así, para la comunidad fúngica.

El microbioma del suelo de la Isla del Coco es diferente entre los sitios de estudio ($p<0,05$), concordando con la hipótesis inicial. Las diferencias encontradas entre los sitios de estudio se deben a factores bióticos y abióticos que influyen en la composición y abundancia de bacterias y hongos (Figura 7, Figura 8). La elevación es la principal variable predictora de las disimilitudes tanto de bacterias como de hongos del PNIC; lo cual concuerda, en menor escala, con cambios en el microbioma dentro de un gradiente altitudinal reportado por otros autores en ambientes tropicales (Geml et al., 2017; Nottingham et al., 2018). Se conjectura que el efecto de la elevación no es directo en el microbioma, sino que ésta ejerce una influencia en los gradientes de otras variables ambientales tales como la temperatura media anual y la disponibilidad de nutrientes. Además, la altitud podría estar influyendo en la Isla del Coco en otras variables no consideradas en esta investigación como lo son la diversidad de la cobertura vegetal, la calidad de la hojarasca, la humedad relativa, humedad en el suelo, la temperatura del suelo, la precipitación media anual y el distanciamiento espacial entre muestras, las cuales han sido identificadas como factores que afectan la composición y diversidad microbiana en otros sitios (Serna-Chávez et al., 2013; Fanin et al., 2014; Fierer, 2017; Wehr et al., 2019; Li et al., 2020).

La temperatura media anual fue la segunda variable predictora más importante sobre la diversidad microbiana del suelo de la Isla del Coco. Comparativamente, Wehr et al. (2019) encontraron que la estructura de la comunidad bacteriana es sensible a pequeñas diferencias en la temperatura media anual (~1,5°C), menores a los ~3,6°C encontrados para PNIC entre las tres coberturas (Figura 6). La influencia de la temperatura sobre el microbioma se puede expresar a través de la disponibilidad de nutrientes, ya que a menor temperatura decrece la descomposición de la materia orgánica y aumentan las limitaciones energéticas, promoviendo el desarrollo de microorganismos específicos (Nottingham et al., 2015). Lo anterior se ve reflejado en el bosque nuboso, cobertura de menor temperatura (22,50 °C), donde la disponibilidad de nutrientes tiende a ser menor (Cuadro 2) y se presenta mayor abundancia relativa de Acidobacteria (Figura 3A), filo generalmente categorizado como oligotrófico (Nemergut et al., 2010). Mientras que la cobertura arbustiva (26,12 °C) se encuentra dominada por el filo copiotrófico Proteobacteria (Figura 3A), relativamente más abundante en suelos enriquecidos en carbono (Fierer et al., 2007; Nemergut et al., 2010).

El manganeso en el suelo es el tercer componente que mejor predice la composición de la comunidad bacteriana del suelo del PNIC. Yang et al. (2013), encontraron que la diversidad de la comunidad de bacterias oxidantes de Mn(II) aumenta en respuesta a un enriquecimiento de Mn(II), y un complejo rico en carbono; e identificaron al filo Proteobacteria en los aislamientos de mayor oxidación de Mn(II). Lo cual podría explicar las diferencias en la diversidad y composición microbiana del suelo entre coberturas (Figura 7), ya que, en la cobertura arbustiva se encuentra más enriquecida de Mn y C (Cuadro 2) y presenta la mayor abundancia relativa de proteobacterias (Figura 3A). Este metal actúa en el metabolismo nitrogenado de bacterias a través de la glutamina sintetasa, la cual cataliza la biosíntesis de glutamina mediante la reacción biosintética dependiente de magnesio o manganeso, a partir de glutamato, ATP y amonio (Eisenberg et al., 2000). El amonio se ve expresado a través de la mayor

disponibilidad de nitrógeno encontrado en el suelo de la cobertura arbustiva (Cuadro 2), el cual es enriquecido a través de las deposiciones de cerdos y venados que presentan mayor actividad en este sitio (Sierra et al., 2020). Esta mayor disponibilidad de NH₄⁺ acelera la nitrificación en el suelo, proceso en el que participan gran cantidad de miembros del filo Proteobacteria (Paul, 2015), y beneficia el desarrollo de Planctomycetes anaeróbicos productores de nitrógeno atmosférico

Los principales filos de bacterias encontrados en este estudio (Figura 3A) concuerdan con librerías de ARNr 16S y genes de ARNr 16S, preparadas por una variedad de suelos a nivel global, donde Acidobacteria y Proteobacteria son frecuentemente más abundantes (Janssen, 2006), no así para Planctomycetes que se encuentra en menor proporción. Sin embargo, muchos de los OTUs identificados en este estudio no se lograron identificar a una resolución taxonómica mayor (Anexo 1), debido a que la mayor proporción de microorganismos del suelo se encuentran sin describir (Ramírez et al, 2014) y un gran porcentaje no son asociados a un género conocido (Janssen, 2006).

Acidobacteria es uno de los filos más abundantes y ampliamente distribuidos en diversos ecosistemas (Kielak et al., 2016). La mayoría de los aislamientos de este filo son bacterias aeróbicas heterótrofas y son controladas por el pH del suelo (Janssen, 2006), factor encontrado en este estudio como influyente, pero no como principal predictor de la beta diversidad bacteriana (Figura 7; Anexo 4). Respecto a su ecología, datos genómicos y metagenómicos predicen diversas capacidades para algunos de sus miembros: reducción de nitritos y nitratos, respuesta a macro y micronutrientes del suelo y expresión de transportadores activos (Kielak et al., 2016). En este estudio los OTUs *Candidatus Solibacter* sp 1 y *Koribacteraceae* 1, ejemplifican la tendencia observada del filo Acidobacteria a presentar mayor abundancia en el horizonte A y horizonte O, respectivamente, del bosque nuboso (Figura 3A, Figura 4A). Por su parte, *Candidatus Solibacter* ha sido encontrado como bacteria desnitrificante (Wu et al.,

2016) y se ha revelado que este género puede contener enzimas capaces de degradar la celulosa, pectina y hemicelulosa (Ward et al., 2009); mientras que para la familia Koribacteraceae se han descrito organismos acidófilos con celulasas, hemicelulasas, liasas de polisacáridos y pectín esterasa favorables para la degradación de materia vegetal (Levy-Booth et al., 2018). La gran abundancia relativa de estos organismos en el bosque nuboso está siendo favorecida por el sustrato donde se desarrollan, debido a una mayor magnitud de hojarasca y materia orgánica en suelo, respecto al bosque pluvial premontano (Castanedo-Escoto, 2017).

Las bacterias del filo Proteobacteria son Gram-negativas y representan la mayoría de las bacterias Gram-negativas conocidas (Berman, 2012). El orden Rhizobiales fue encontrado entre los OTUs más abundantes de la Isla del Coco (Figura 4A), dentro de este orden se pueden encontrar distintos modelos de organismos, incluyendo los patógenos animales *Brucella* y *Bartonella*, el patógeno vegetal *Agrobacterium*, los simbiontes de plantas *Sinorhizobium* y *Rhizobium*, y el metabólicamente diverso *Rhodopseudomonas* (Cameron et al., 2015). A una mayor resolución se identificaron OTUs clasificados en el género *Rhodoplanes*, los cuales han sido descritos como fotótrofos facultativos con la capacidad de desnitrificación completa (Hiraishi & Ueda, 1994). Miembros de este género se pueden encontrar habitando la rizosfera en suelos inundados (Srinivas et al., 2014) o asociado a las raíces de plantas de forma endófita (Santana et al., 2016); interesantemente, para la Isla del Coco fue encontrado con mayor abundancia en el horizonte orgánico del bosque nuboso (Figura 4A), el cual se encuentra cubierto por raíces finas, sugiriendo una estrecha relación con la vegetación.

Para la familia Rhodospirillaceae se ha descrito que su metabolismo y propiedades nutricionales varía de fotoheterótrofos a fotoautótrofos y quimioheterótrofos (Baldani et al., 2014). Sin embargo, algunos de sus miembros pueden cambiar de un modo nutricional a otro dependiendo de la disponibilidad de luz y la concentración de fuentes de oxígeno y de carbono (Díaz-Cárdenas et al., 2010); hecho que puede explicar las

diferencias observadas en las abundancias relativas por sitio de muestreo, para los OTUs asignados a esta familia (Figura 4A). De forma contrastante se encuentra la familia Syntrophobacteraceae, presentando organismos mesófilos o moderadamente termófilos, anaeróbicos estrictos con metabolismo respiratorio o fermentativo (Kuever, 2014) algunos de estos organismos han sido asociados a procesos sintróficos de la metanogénesis y se han encontrado de forma exclusiva en el rumen y colon del alce (*Alces alces*), pariente cercano del venado cola blanca (Ishaq & Wright, 2012). Por otro lado, la familia Sinobacteraceae se describe como organismos aerobios obligados y quimioorganótrofos capaces de hidrolizar urea (Zhou et al., 2008), lo cual permite especular una asociación con la fauna introducida en la Isla del Coco ya que explicaría la gran abundancia de ambas familias en la cobertura arbustiva (Figura 4A), donde la afluencia y actividad de cerdos y venados es mayor (Sierra et al., 2020).

Planctomycetes es el tercer filo de bacterias más abundante en la Isla del Coco y su ecología en los suelos es, en gran medida, desconocida. Estudios en hábitats acuáticos indican funciones metabólicas anaeróbicas ampliamente distribuidas en sus linajes que podrían darse en el suelo de la Isla del Coco. La más conocida es la oxidación anaeróbica del amonio (anammox), atribuida primeramente al género *Planctomyces*, la cual es de suma importancia en el ciclo de nitrógeno ya que libera nitrógeno fijado de vuelta a la atmósfera en forma de nitrógeno molecular (N_2) (Ward, 2008; Fuerst & Sagulenko, 2011). En la Isla del Coco, *Planctomyces* fue uno de los OTU más abundante en los sitios de menor altitud, específicamente en la cobertura arbustiva (Figura 4A); esta dominancia puede ser explicada por la mayor disponibilidad de nitrógeno en esta cobertura (Cuadro 2) al ser enriquecida por las excretas de la fauna introducida. Contrastantemente, la familia Isosphaeraceae presentó mayor abundancia relativa en el bosque nuboso, especialmente en el horizonte orgánico (Figura 4A), lo cual se explica por sus preferencias metabólicas por polisacáridos de origen vegetal. Estos organismos son comúnmente habitantes de suelos y humedales, quimiorganótrofos aeróbicos, poseen fuerte potencial hidrolítico y degradan xilano,

almidón, pectina, liquenina y laminarina (Dedysh & Ivanova, 2020). Por otro lado, la ubicación y condiciones climáticas de la Isla del Coco son de especial interés, debido a que Planctomycetes es conocido como un filo principalmente acuático (Janssen, 2006) y, al igual que Proteobacteria, es de los filos con mayor representación en el Corredor Marino Isla del Coco-Galápagos (Rojas-Jiménez, 2018). Lo anterior, genera la incógnita de si el aislamiento, alta humedad e interacción entre el mar y la tierra, propias de la Isla del Coco, son condiciones que contribuyen a explicar su alta abundancia y representación en la comunidad bacteriana.

Por su parte, las variables químicas y la textura del suelo estudiadas no logran explicar las diferencias entre las coberturas para la comunidad fúngica. Este resultado concuerda con un estudio realizado en islas subtropicales, donde la heterogeneidad del hábitat no explicó las variaciones encontradas en la beta diversidad de la comunidad de hongos; no obstante, la distancia espacial entre muestras influyó sustancialmente en la beta diversidad de hongos dentro de las islas (Li et al., 2020). Aunado a esto, autores han demostrado que la mayoría de las esporas de hongos se dispersan en cortas distancias, de centímetros a metros, evidenciando que la limitación de dispersión puede influir la comunidad de hongos a una escala de 1 km (Galante et al., 2011; Norros et al., 2012; Li et al., 2020). Además, el hábito filamentoso, común en la mayoría de los hongos habitantes de suelo les permite forzar su camino a través de diferentes sustratos (Paul, 2015). Para la Isla del Coco, este fenómeno podría explicar las disimilitudes de la beta diversidad de hongos entre las coberturas y la similitud encontrada entre el horizonte A y el horizonte orgánico del bosque nuboso (Figura 8).

La filogenia de la comunidad fúngica presenta una alta dominancia de los filos Ascomycota y Basidiomycota respecto a los demás filos; sin embargo, gran cantidad de secuencias se identificaron únicamente a nivel de reino (Figura 3B). Ascomycota es el filo de hongos más rico en especies y representa aproximadamente el 75 % de todas las especies de hongos descritas, por lo que su diversidad y ecología es muy

amplia (Paul, 2015). Los únicos dos OTUs de este linaje clasificados a una mayor resolución taxonómica (Figura 4B: Trichocomaceae y Chaetomiaceae, clase Sordariomycetes), pertenecen al subfilo Pezizomycotina, el cual contabiliza la mayor diversidad filogenética, de especies y funcional dentro de Ascomycota (Paul, 2015). Trichocomaceae alberga organismos de *Aspergillus* y *Penicillium* a los cuales se les atribuye ser benéficos de plantas, patogénicos y micotoxigénicos (Yu et al., 2008); sin embargo, con los resultados obtenidos en el presente estudio no es posible establecer una relación directa que explique su ocurrencia y abundancia en Isla del Coco. Chaetomiaceae se caracteriza por su carácter mesófilo, termotolerante y termofílico; sus miembros mesófilos son categorizados según rangos de temperatura óptima de crecimiento usualmente a partir de los 25°C (Van den Brink et al., 2015), explicando la mayor abundancia de este OTU en la cobertura arbustiva de la Isla del Coco, que posee una temperatura media anual de 26,12 °C (Figura 3B). Además, es común encontrar organismos pertenecientes a Chaetomiaceae en el suelo, la hojarasca, la madera en descomposición y el estiércol (Barbosa et al., 2012, X. Wang, 2018); así mismo, se ha encontrado gran abundancia relativa de esta familia y de la clase Sordariomycetes en abono orgánico, producido a partir de estiércol (Wen et al., 2020).

Los OTUs más abundantes de Basidiomycota (Figura 3B) pertenecen al subfilo Agaricomycotina, grupo de hongos más grande de este linaje (Margulis & Chapman, 2009). Este subfilo incluye el orden Agaricales, también conocidos como hongos con branquias; la mayoría son saprófitos, alimentándose de restos vegetales en suelos y madera podrida, u hongos ectomicorrízicos que absorben azúcares de las raíces de árboles y arbustos (Money, 2016). Esta relación simbiótica entre plantas y hongos aumenta la capacidad de la planta de obtener y minerales desde dentro y fuera de la rizosfera, a través del micelio del hongo que puede extenderse en el suelo circundante y abarcar áreas amplias (Duffy & Cassells, 2003; Margulis & Chapman, 2009). Los hongos micorrízicos y los descomponedores presentan un rango de especialización hacia su sustrato, mostrando preferencias por familias o géneros; no obstante, en

muchos casos las bases genéticas, fisiológicas o ecológicas de esta especialización son inciertas (Paul, 2015). Tal es el caso de la familia de plantas Cyperaceae, comúnmente conocida por no presentar relación con hongos micorrílicos, evento recientemente desmentido al determinarse diversas asociaciones con micorrizas arbusculares; sin embargo, la proporción de ectomicorizas es mucho menor (Muthukumar et al., 2004). Lo anterior explicaría la gran abundancia y ocurrencia exclusiva de los OTUs identificados como Agaricales y Agaricaceae en ambos horizontes del bosque nuboso (Figura 4B); mientras que, en este sitio, la alta dominancia de *Hypolytrum amplum* (Cyperaceae), condiciones escasas de material en descomposición y la alteración del suelo por escarbáduras de los cerdos salvajes (*Sus scrofa*) pueden ser factores que limitan el desarrollo de organismos formadores de ectomicorizas. Por otro lado, del orden de los Tremellomycetes se obtuvo con alta representatividad el OTU *Trichosporon dehoogii* en la cobertura arbustiva y bosque pluvial premontano (Figura 4B): a este género se le conoce por su capacidad de hidrolizar urea (Colombo et al., 2011) y se ha encontrado una alta abundancia relativa (0,4328) en heces de cerdos salvajes (Soteras et al., 2017); lo que sugiere ser importante indicador de la degradación del sitio producto de la intensa actividad de cerdos y venados en estos sitios (Sierra et al., 2020).

Por otro lado, perteneciente al filo Zygomycota, se encontró con alta abundancia el OTU *Mortierella chlamydospora* casi de forma exclusiva en la cobertura arbustiva (Figura 4B). El género *Mortierella* es un hongo saprófito de crecimiento rápido con preferencia por compuestos lábiles de C, tomando un papel importante en las etapas tempranas de descomposición (Paul, 2015). Además, es un colonizador temprano de raíces con potencial de incrementar la eficiencia del consumo de nutrientes de la planta (Ozimek & Hanaka, 2021). Las especies *M. chlamydospora* y *M. indohii* se han encontrado como endófitos en raíces de plantas, presentando un crecimiento intercelular en las células corticales (Ansel & Young, 1982). Los resultados obtenidos

sugieren que la distribución y abundancia de los hongos de la Isla del Coco puede estar influida por una limitación de la dispersión y por la fauna introducida.

La Isla del Coco es un laboratorio vivo, con condiciones propias para la investigación y donde aún hay mucho por descubrir; los 6 113 OTUs encontrados de hongos y bacterias, su abundancia relativa, diversidad filogenética y presencia diferenciada en el suelo, sugieren procesos ecológicos e interacciones antes desconocidas para las coberturas vegetales de la Isla del Coco. Estos novedosos hallazgos sugieren que microorganismos del suelo miembros de las familias bacterianas Syntrophobacteraceae o Sinobacteraceae, así como de la familia y género de hongos Chaetomiaceae y *Trichosporon*, tienen potencial de ser indicadores de la degradación de los bosques, por alteración de la fauna introducida. Finalmente, esta investigación permite dirigir nuevas interrogantes que relacionen el microbioma del suelo con las principales presiones identificadas que amenazan la composición y estructura de los bosques de la Isla del Coco; estos son mortalidad contrastante con la regeneración y reclutamiento de especies de dosel (Bonilla-Mata & Acosta-Vargas, 2020), el impacto negativo de las especies invasoras principalmente en el bosque pluvial premontano (Madriz-Masís, 2009; Acosta-Vargas et al., 2020) y el potencial efecto del cambio climático sobre el bosque nuboso (Porras-Jiménez et al., 2014).

5. CONCLUSIONES

El microbioma del suelo de la Isla del Coco es diferente entre las coberturas vegetales abordadas y señala que la microbiota tiene potencial de ser utilizada como un indicador de la degradación de los bosques. Además, las variaciones observadas se deben a factores bióticos y abióticos que interactúan con el medio terrestre. Por otra parte, la elevación, la temperatura y la disponibilidad de manganeso en el suelo son los principales factores ambientales predictores de las variaciones observadas de la comunidad bacteriana. Sin embargo, se desconoce el origen de una proporción considerable de este fenómeno, lo que sugiere que otras condiciones características del PNIC y contrastantes entre sitios, no tomadas en cuenta en este estudio, pueden explicar mejor estas variaciones.

La predominancia de los filos Proteobacteria y Planctomycetes, usualmente asociados a ambientes marinos y acuáticos, permite especular la posibilidad de organismos con la capacidad de habitar también en el ambiente marino y eventos que pueden mediar en su ocurrencia y permanencia.

Las variables ambientales tomadas en cuenta en este estudio no logran explicar las variaciones de la comunidad fúngica. Al tomar como referencia estudios a nivel global, se considera que otros factores ambientales relacionados con el clima, como la humedad relativa o la precipitación media anual, podrían explicar en mayor proporción el patrón de la comunidad fúngica. Otra posibilidad es que el marcador ITS y utilizar solamente 500 pb no sean suficientes.

La ecología y alta abundancia de filotipos microbianos asociados a la fauna como *Syntrophobacteraceae*, *Sinobacteraceae*, *Chaetomiaceae* y *Trichosporon* en sitios donde la fauna introducida es más recurrente, sugieren que este fenómeno es influyente en el microbioma fúngico.

6. RECOMENDACIONES

Analizar, a mayor profundidad, las funciones del microbioma y principales filotipos a través de rutas metabólicas. Repetir el análisis usando ASVs y bases de datos más actualizadas, así como realizar análisis metagenómicos y cultivar los filotipos más abundantes para realizar experimentos que contribuyan a comprender su ecología y evolución.

Evaluar el microbioma del suelo en las perturbaciones por escarbaderos causados por los cerdos, con la hipótesis de encontrar alteraciones en la composición microbiana. Esto porque muchos organismos son específicos de microambientes como los agregados del suelo donde hay poca concentración de oxígeno (Fierer, 2017).

Realizar una modelación exhaustiva de las variables ambientales que influyen en las variaciones y abundancias de las comunidades de microorganismos, considerando la transformación de datos para mejorar el coeficiente de correlación de Pearson (r , $\alpha=0,05$) y las relaciones lineales entre las variables explicativas y la variable respuesta (Serna-Chávez et al., 2013). Asimismo, considerar estudiar la influencia de variables no tomadas en cuenta en este estudio como la disponibilidad de humedad en el suelo, la temperatura del suelo, la humedad relativa y la precipitación media anual.

Estudiar las relaciones entre plantas y microorganismos del suelo entre los sitios; específicamente, la influencia de composición química de la hojarasca sobre la estructura de la comunidad microbiana, lo cual se ha estudiado poco y se ha encontrado concluyente en otras investigaciones (Fanin et al., 2013; Fanin et al., 2014). Asimismo, investigar las posibles fuentes de Mn, variable que explica la composición bacteriana de la Isla del Coco.

7. REFERENCIAS

- Abarenkov, K., Nilsson, R. H., Larsson, K.-H., Alexander, I. J., Eberhardt, U., Erland, S., Høiland, K., Kjøller, R., Larsson, E., Pennanen, T., Sen, R., Taylor, A. F. S., Tedersoo, L., Ursing, B. M., Vrålstad, T., Liimatainen, K., Peintner, U., & Köljalg, U. (2010). The UNITE database for molecular identification of fungi – recent updates and future perspectives. *New Phytologist*, 186(2), 281-285. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03160.x>
- Acosta-Vargas, L., Rovere, A. E., Camacho-Sandoval, J. (2020). Effectiveness of two treatments to promote tree regeneration: implications for forest restoration in the Isla del Coco National Park, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 68(Suppl. 1), S103-S114.
- Alfaro, E. J. (2008). Ciclo diario y anual de variables troposféricas y oceánicas en la Isla del Coco, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 56(2), 19-29.
- Alfaro, E. J. & Hidalgo, H. G. (2016). Climate of an oceanic island in the Eastern Pacific: Isla del Coco, Costa Rica, Central America. *Revista de Biología Tropical*, 64(1), S59-S74.
- Anderson, M. J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26(1), 32-46.
- Ansel, P. J., Young, T. W. K. (1982). Association of *Mortierella chlamydospora* and *Mortierella indohii* with plants in culture. *Microbios Letters*, 19, 193–244.
- Baldani, J. I., Videira, S. S., dos Santos Teixeira, K. R., Reis, V. M., de Oliveira, Schwab, S., A. L. M., de Souza, E. M., Pedraza, R. O., Baldani, V. L. D., Hartmann, A. (2014). The Family Rhodospirillaceae. In E. Rosenberg, E. F. DeLong, S. Lory, E. Stackebrandt, F. Thompson (eds.), *The Prokaryotes*:

Alphaproteobacteria and Betaproteobacteria (533–618). Springer, Berlin, Heidelberg. doi: 10.1007/978-3-642-30197-1_300

Barbosa, F. R., Raja, H. A., Shearer, C. A., Gusmão, L. F. P. (2012) Three *Chaetomium* species (Chaetomiaceae, Ascomycota) from the semiarid region of Brazil. *Sitientibus série Ciências Biológicas* 12(1), 115–118.

Berman, J. J. (2012). *The Alpha Proteobacteria. Taxonomic Guide to Infectious Diseases*, 25–31. doi:10.1016/b978-0-12-415895-5.00005-2

Blackwell, M. (2011). The Fungi: 1, 2, 3 ... 5.1 million species? *American Journal of Botany*, 98(3), 426–438. doi:10.3732/ajb.1000298

Blanchet, F. G., Legendre, P., & Borcard, D. (2008). Fordward Selection of Explanatory Variables. *Ecology*, 89(9), 2623-2632.

Bonilla-Mata, R., & Acosta Vargas, L. G. (2020). Dynamic and growth of the forests of the Isla del Coco National Park, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 68(Suppl. 1), S89-S102.

Bonner, M. (2016). *Restoration of soil microbes and organic matter through tropical reforestation* [Doctor of Philosophy Thesis]. School of Agriculture and Food Science, The University of Queensland.

Bouyoucos, G. J. (1962). Hydrometer method improved for making particle size analysis of soils. *Agronomy Journal*, 54(5), 464-465.

Bovino-Agostini, V., Bruland, G. L., Litton, C. M., Evensen, C. I. (2011). *Spatial and temporal dynamics and efects of feral pigs (Sus scrofa) on Enterococci in soil and runoff of a forested watershed in Hawaii* [Master of Science Thesis]. Manoa, University of Hawaii. Recovered from: <http://hdl.handle.net/10125/101404>

- Bray, J. R. & Curtis, J. T. (1957). An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs* 27(4), 325-349.
- Cameron, T. A., Zupan, J. R., & Zambryski, P. C. (2015). The essential features and modes of bacterial polar growth. *Trends in Microbiology*, 23(6), 347–353. doi:10.1016/j.tim.2015.01.003
- Castanedo-Escoto, J. C. (2017). *Estimación de la biomasa y carbono orgánico sobre el suelo de los bosques del Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica Según Zona de Vida* [Tesis de Licenciatura]. Escuela de Ingeniería Forestal, Instituto Tecnológico de Costa Rica.
- Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18(1), 117–143.
- Colombo, A. L., Padovan, A. C. B., & Chaves, G. M. (2011). Current Knowledge of *Trichosporon* spp. and Trichosporonosis. *Clinical Microbiology Reviews*, 24(4), 682–700. doi:10.1128/cmr.00003-11
- Corrales-Retana, I. (2018). *Estado fitosanitario de la población de Sacoglottis holdridgei (Cuatrec.) y caracterización del lepidóptero frugívoro, en el Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica*. Tesis de Licenciatura. Escuela de Ingeniería Forestal, Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica. 30 pp.
- Cortés, J. (2008). Historia de la investigación marina de la Isla del Coco, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 56(2), 1-18.
- Cortés, J. (2012). Marine biodiversity of an Eastern Tropical Pacific oceanic island, Isla del Coco, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 60(3), 131-185.
- Dedysh, S. N. and Ivanova, A. A. (2020). Isosphaeraceae. In M. E. Trujillo, S. Dedysh, P. DeVos, B. Hedlund, P. Kämpfer, F. A. Rainey, W. B. Whitman, *Bergey's*

Manual of Systematics of Archaea and Bacteria. <https://doi.org/10.1002/9781118960608.fbm00375>

DeSantis, T. Z., Hugenholtz, P., Larsen, N., Rojas, M., Brodie, E. L., Keller, K., Huber, T., Dalevi, D., Hu, P., & Andersen, G. L. (2006). Greengenes, a Chimera-Checked 16S rRNA Gene Database and Workbench Compatible with ARB. *Applied and Environmental Microbiology*, 72(7), 5069-5072. <https://doi.org/10.1128/AEM.03006-05>

Díaz-Cárdenas, C., Rubiano-Labrador, C. and Baena, S. (2019). *Tistlia*. In M. E. Trujillo, S. Dedysh, P. DeVos, B. Hedlund, P. Kämpfer, F. A. Rainey, W. B. Whitman, *Bergey's Manual of Systematics of Archaea and Bacteria*. <https://doi.org/10.1002/9781118960608.gbm01691>

Donlan, C. J. & Wilcox, C. (2008). Diversity, invasive species and extinctions in insular ecosystems. *Journal of Applied Ecology*, 45(4), 1114-1123.

Duffy, E. M., & Cassells, A. C. (2003). ROOT DEVELOPMENT | Mycorrhizae. *Encyclopedia of Applied Plant Sciences*, 1107–1115. doi:10.1016/b0-12-227050-9/00043-0

Dunkell, D. O., Bruland, G. L., Evensen, C. I. & Walker, M. J. (2011). Effects of feral pig (*Sus scrofa*) exclusion on Enterococci in runoff from the forested headwaters of a Hawaiian watershed. *Water Air and Soil Pollution*, 221(1), 313–326.

Dwivedi, V., & Soni, P. (2011). A review on the role of soil microbial biomass in eco-restoration of degraded ecosystem with special reference to mining areas. *Journal of Applied and Natural Science* 3(1), 151 -158

Eaton, W. D., Shokralla, S., McGee, K. M., Hajibabaei, M. (2017). Using metagenomics to show the efficacy of forest restoration in the New Jersey Pine Barrens.

Eaton, W. D., Shokralla, S., McGee, K. M., & Hajibabaei, M. (2017). Using metagenomics to show the efficacy of forest restoration in the New Jersey Pine Barrens. *Genome*, 60(10), 825–836. doi:10.1139/gen-2015-0199

Egidi, E., Delgado-Baquerizo, M., Plett, J. M., Wang, J., Eldridge, D. J., Bardgett, R. D., Maestre, F. T., Singh, B. K. (2019). A few Ascomycota taxa dominate soil fungal communities worldwide. *Nature Communications*, 10(1). doi:10.1038/s41467-019-10373-z

Eisenberg, D., Gill, H. S., Pfluegl, G. M. U., y Rotstein, S. H. (2000). Structure-function relationships of glutamine synthetases. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1477(1-2), pp. 122-145.

Erlacher, A., Cernava, T., Cardinale, M., Soh, J., Sensen, C. W., Grube, M., Berg, G. (2015). Rhizobiales as functional and endosymbiotic members in the lichen symbiosis of *Lobaria pulmonaria* L. *Frontiers in Microbiology*, 6. doi: 10.3389/fmicb.2015.00053

Fanin N, Fromin N, Buatois B, Hättenschwiler S (2013) An experimental test of the hypothesis of non-homeostatic consumer stoichiometry in a plant litter-microbe system. *Ecol Lett* 16:764–772

Fanin, N., Hättenschwiler, S., & Fromin, N. (2014). Litter fingerprint on microbial biomass, activity, and community structure in the underlying soil. *Plant and Soil*, 379(1-2), 79–91. doi:10.1007/s11104-014-2051-7

Fierer, N., Bradford, M. A., & Jackson, R. B. (2007). TOWARD AN ECOLOGICAL CLASSIFICATION OF SOIL BACTERIA. *Ecology*, 88(6), 1354–1364.

- Fierer, N. (2017). Embracing the unknown: Disentangling the complexities of the soil microbiome. *Nature Reviews Microbiology*, 15(10), 579-590. <https://doi.org/10.1038/nrmicro.2017.87>
- Frey-Klett, P., Garbaye, J., & Tarkka, M. (2007). The mycorrhiza helper bacteria revisited. *New Phytologist*, 176(1), 22–36. doi:10.1111/j.1469-8137.2007.02191.x
- Fuerst, J. A., & Sagulenko, E. (2011). Beyond the bacterium: planctomycetes challenge our concepts of microbial structure and function. *Nature Reviews Microbiology*, 9(6), 403–413. doi:10.1038/nrmicro2578
- Galante, T. E., Horton, T. R. & Swaney, D. P. (2011). 95% of basidiospores fall within 1 m of the cap: a field-and modeling-based study. *Mycologia*, 103(6), 1175-1183.
- Geml, J., Morgado, L. N., Semenova-Nelsen, T. A., & Schilthuizen, M. (2017). Changes in richness and community composition of ectomycorrhizal fungi among altitudinal vegetation types on Mount Kinabalu in Borneo. *New Phytologist*, 215(1), 454–468. doi:10.1111/nph.14566
- Gómez, J. R. (2004). *Estudio denso-poblacional de los roedores introducidos y su impacto sobre la fauna nativa en la Isla del Coco* [Tesis de maestría]. Universidad Nacional de Costa Rica, Heredia, Costa Rica.
- Good, I. J. (1953). The population frequencies of species and the estimation of population parameters. *Biometrika* 40(3/4), 237-264.
- Hamady, M., Lozupone., C., and Knight, R. (2010). Fast UniFrac: facilitating high-throughput phylogenetic analyses of microbial communities including analysis of pyrosequencing and PhyloChip data. *The ISME Journal* 4, 17–27.

- Harris, J. (2009). Soil Microbial Communities and Restoration Ecology: Facilitators or Followers? *Science*, 325(5940), 573–574. doi:10.1126/science.1172975
- Hartmann, M., Niklaus, P. A., Zimmermann, S., Schmutz, S., Kremer, J., Abarenkov, K., Lüscher, P., Widmer, F., & Frey, B. (2014). Resistance and resilience of the forest soil microbiome to logging-associated compaction. *The ISME journal*, 8(1), 226–244.
- Hastie, T. J. and Pregibon, D. (1992). Generalized linear models. In J. M. Chambers and T. J. Hastie (Eds.), *Statistical Models in S*. Wadsworth & Brooks/Cole.
- Hiraishi, A., & Ueda, Y. (1994). *Rhodoplanes* gen. nov., a New Genus of Phototrophic Bacteria Including *Rhodopseudomonas rosea* as *Rhodoplanes roseus* comb. nov. and *Rhodoplanes elegans* sp. nov. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 44(4), 665–673. doi:10.1099/00207713-44-4-665
- Ishaq, S. L., Wright, A. D. G. (2012). Insight into the bacterial gut microbiome of the North American moose (*Alces alces*). *BMC Microbiology*, 12(212).
- Janssen, P. H. (2006). Identifying the Dominant Soil Bacterial Taxa in Libraries of 16S rRNA and 16S rRNA Genes. *Applied and Environmental Microbiology*, 72(3), 1719–1728. doi:10.1128/AEM.72.3.1719–1728.2006
- Kielak, A. M., Barreto, C. C., Kowalchuk, G. A., van Veen, J. A., & Kuramae, E. E. (2016). The Ecology of Acidobacteria: Moving beyond Genes and Genomes. *Frontiers in Microbiology*, 7:744. doi: 10.3389/fmicb.2016.00744
- Kozich, J. J., Westcott, S. L., Baxter, N. T., Highlander, S. K., & Schloss, P. D. (2013). Development of a Dual-Index Sequencing Strategy and Curation Pipeline for Analyzing Amplicon Sequence Data on the MiSeq Illumina Sequencing Platform.

Applied and Environmental Microbiology, 79(17), 5112-5120.
<https://doi.org/10.1128/AEM.01043-13>

Kruskal, J. B. (1964a). Multidimensional scaling by optimizing goodness-of-fit to a nonmetric hypothesis. *Psychometrika* 29(1), 1–28.

Kruskal, J. B. (1964b). Nonmetric multidimensional scaling: a numerical method. *Psychometrika* 29(2), 115–129.

Kuever, J. (2014). The Family Syntrophobacteraceae. In E. Rosenberg, E. F. DeLong, S. Lory, E. Stackebrandt, F. Thompson (eds.), *The Prokaryotes: Alphaproteobacteria and Betaproteobacteria* (289–299). Springer, Berlin, Heidelberg. doi: 10.1007/978-3-642-30197-1_300

Lauber, C., Knight, R., Hamady, M. & Fierer, N. (2009). Soil pH as a predictor of soil bacterial community structure at the continental scale: a pyrosequencing-based assessment. *Applied and Environmental Microbiology* 75, 5111–5120.

Legendre, P., & Gallagher, E. D. (2001). Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129(2), 271–280. doi:10.1007/s004420100716

Legendre, P., & Legendre, L. (2012) *Numerical Ecology*. 3rd English ed. Elsevier.

Levene, H. (1960). "Robust tests for equality of variances". In I. Olkin, H. Hotelling, et al. (Eds.). *Contributions to Probability and Statistics: Essays in Honor of Harold Hotelling* (pp. 278–292). Stanford University Press.

Levy-Booth, D. J., Giesbrecht, I. J. W., Kellogg, C. T. E. et al. (2019). Seasonal and ecohydrological regulation of active microbial populations involved in DOC, CO₂, and CH₄ fluxes in temperate rainforest soil. *The ISME Journal*, 13, 950–963. <https://doi.org/10.1038/s41396-018-0334-3>

- Li, S., Wang, P., Chen, Y., Wilson, M. C., Yang, X., Ma, C., Lu, J., Chen, X., Wu, J., Shu, W., Jiang, L. (2020). Island biogeography of soil bacteria and fungi: similar patterns, but different mechanisms. *The ISME Journal*, 14, 1886–1896.
- Lizano, O. (2012). Rasgos morfológicos alrededor de la Isla del Coco y de sus montes submarinos vecinos, Pacífico de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 60(3), 43-51.
- Losos, J. B., & Ricklefs, R. E. (2009). Adaptation and diversification on islands. *Nature*, 457(7231), 830.
- Madriz-Masís, J. P. (2009). El Parque Nacional Isla del Coco (PNIC): Una isla oceánica invadida. *Biocenosis* 22(1-2), 12.
- Margulis, L., & Chapman, M. J. (2009). *Kingdoms and Domains* (4th ed.), 379–409. Elsevier. doi:10.1016/b978-0-12-373621-5.00004-0
- Mohr, D., Cohnstaedt, L. W., & Topp, W. (2005). Wild boar and red deer affect soil nutrients and soil biota in steep oak stands of the Eifel. *Soil Biology and Biochemistry*, 37(4), 693-700. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.10.002>
- Money, N. P. (2016). Fungal Diversity. In S. C. Watkinson, L. Boddy, & N. P. Money (eds.), *The Fungi* (3rd ed.), 1-36. Elsevier.
- Montoya, M. (2016). Isla del Coco: Marine Ecosystem. In M. Kappelle (Ed.), *Costa Rican Ecosystems* (pp. 192-244). Chicago: University of Chicago Press.
- Morrison, E. S., Thomas, P., Ogram, A., Kahveci, T., Turner, B. L., & Chanton, J. P. (2020). Characterization of Bacterial and Fungal Communities Reveals Novel Consortia in Tropical Oligotrophic Peatlands. *Microbial Ecology*. doi:10.1007/s00248-020-01483-z

- Muthukumar, T., Udayan, K., & Shanmughavel, P. (2004). Mycorrhiza in sedges – An Overview. *Mycorrhiza*, 14(2), 65-77.
- Nemergut, D. R., Cleveland, C. C., Wieder, W. R., Washenberger, C. L., & Townsend, A. R. (2010). Plot-scale manipulations of organic matter inputs to soils correlate with shifts in microbial community composition in a lowland tropical rain forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 42(12), 2153–2160.
- Norros, V., Penttilä, R., Suominen, M. & Ovaskainen, O. (2012). Dispersal may limit the occurrence of specialist wood decay fungi already at small spatial scales. *Oikos*, 121(6), 961-974.
- Nottingham, A. T., Whitaker, J., Turner, B. L., Salinas, N., Zimmermann, M., Malhi, Y., & Meir, P. (2015). Climate Warming and Soil Carbon in Tropical Forests: Insights from an Elevation Gradient in the Peruvian Andes. *BioScience*, 65(9), 906–921.
- Nottingham, A. T., Fierer, N., Turner, B. L., Whitaker, J., Ostle, N. J., McNamara, N. P., Bardgett, R. D., Leff, J. W., Salinas, N., Silman, M. R, Kruuk, L. E. B., Meir, P. (2018). Microbes follow Humboldt: temperature drives plant and soil microbial diversity patterns from the Amazon to the Andes. *Ecology*, 99(11), 2455–2466
- Olsen, S. R. (1954). *Estimation of available phosphorus in soils by extraction with sodium bicarbonate*. US Department of Agriculture.
- Ozimek, E.; Hanaka, A. (2021). *Mortierella* Species as the Plant Growth-Promoting Fungi Present in the Agricultural Soils. *Agriculture*, 11(1), 7. <https://dx.doi.org/10.3390/agriculture11010007>
- Parkes, J. P., Easdale, T. A., Williamson, W. M., & Forsyth, D. M. (2015). Causes and consequences of ground disturbance by feral pigs (*Sus scrofa*) in a lowland New Zealand forest. *Land Degradation and Development*, 26(1), 103–113.

- Zealand conifer–angiosperm forest. *New Zealand Journal of Ecology*, 39(1), 34–42.
- Paul, E. A. (2015). *Soil Microbiology, Ecology and Biochemistry* (4th Ed.). Academic Press. San Diego.
- Porras-Jiménez, M. A. (2012). *Dinámica de los bosques del Parque Nacional Isla del Coco, Área de Conservación Marina Isla del Coco* [Tesis de Licenciatura]. Escuela de Ingeniería Forestal, Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica.
- Porras-Jiménez, M. A., Acosta-Vargas, L. G., Castillo-Ugalde, M., Quesada-Monge, R. (2014). Estructura y composición florística del bosque nuboso de la Isla del Coco. *Revista Tecnología en Marcha*, 27, 22-36.
- Protti, M., González, V., Freymueller, J., Doelger, S. (2012). Isla del Coco, on Cocos Plate, converges with Isla de San Andrés on the Caribbean Plate, at 78 mm/yr. *Revista de Biología Tropical*, 60(3), 33-41.
- Pruesse, E., Quast, C., Knittel, K., Fuchs, B. M., Ludwig, W., Peplies, J., & Glöckner, F. O. (2007). SILVA: A comprehensive online resource for quality checked and aligned ribosomal RNA sequence data compatible with ARB. *Nucleic Acids Research*, 35(21), 7188-7196. DOI: <https://doi.org/10.1093/nar/gkm864>
- R Core Team. (2013). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing. <http://www.R-project.org/>
- Ramírez, K. S., Leff, J. W., Barberan, A., Bates, S. T., Betley, J., Crowther, T. W., ... Fierer, N. (2014). Biogeographic patterns in below-ground diversity in New York City's Central Park are similar to those observed globally. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1795). doi:10.1098/rspb.2014.1988

- Ríus, F., Barón, F. J., Sánchez, E., & Castañeda, L. (2000). *Bioestadística*.
- Rojas-Jiménez, K. (2018). Microorganismos del corredor marino Isla del Coco-Galápagos: diversidad funcional y de especies. *Tecnología en Marcha*, 31(4), 157-166. DOI: <https://doi.org/10.18845/tm.v31i4.3974>
- Rojas, W. y Alvarado, G. E. (2012). Marco geológico y tectónico de la Isla del Coco y la región marítima circunvecina, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 60(3), 15-32.
- Ruiz-Jaen, M. C., & Mitchell Aide, T. (2005). Restoration success: How is it being measured? *Restoration ecology*, 13(3), 569–577.
- Santana, R. S. M., Fernandes, G. W., Ávila, M. P., Reis, M. P., de Araújo, F. M. G., Salim, A. C. M., Oliveira, G., Chartone-Souza, E., Nascimento, A. M. A. (2016). Endophytic Microbiota Associated with the Roots Tips and Leaves of *Baccharis dracunculifolia*. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 59.
- Schloss, P. D., Westcott, S. L., Ryabin, T., Hall, J. R., Hartmann, M., Hollister, E. B., Lesniewski, R. A., Oakley, B. B., Parks, D. H., Robinson, C. J., Sahl, J. W., Stres, B., Thallinger, G. G., Horn, D. J. V., & Weber, C. F. (2009). Introducing mothur: Open-Source, Platform-Independent, Community-Supported Software for Describing and Comparing Microbial Communities. *Applied and Environmental Microbiology*, 75(23), 7537-7541. <https://doi.org/10.1128/AEM.01541-09>
- Serna-Chávez, H. M., Fierer, N., van Bodegom, P. M. (2013). Global drivers and patterns of microbial abundance in soil. *Global Ecology and Biogeography*, 22(10), 1162–1172
- Shannon, C. E., Weaver, W. (1949). *The mathematical theory of communication*. University of Illinois Press. Urbana, IL, EEUU. 144 pp

- Shapiro, S. S. & Wilk, M. B. 1965. An analysis of variance test for normality (complete samples). *Biometrika* 52(3/4) 591–611.
- Sierra, C. (2001). El cerdo cimarrón (*Sus scrofa*, Suidae) en la Isla del Coco, Costa Rica: Escarbaduras, alteraciones al suelo y erosión. *Revista de Biología Tropical*, 49(3/4), 1158-1170.
- Sierra, C., Baldi, M., & Jiménez, L. (2020). *Implementación del plan de especies exóticas e invasoras en el Parque Nacional Isla del Coco: Estudio poblacional de cerdos y venados* (p. 28). Fundación Tropos.
- SINAC (Sistema Nacional de Áreas de Conservación, CR). (2016). *Propuesta de actualización del Plan General de Manejo del Parque Nacional Isla del Coco 2017-2026*. Eds. H. Acevedo, V. Obando y Y. Villalobos. San José, Costa Rica. 143 p.
- Soteras, F., Ibarra, C., Geml, J., Barrios-García, M. N., Domínguez, L. S., & Nouhra, E. R. (2017). Mycophagy by invasive wild boar (*Sus scrofa*) facilitates dispersal of native and introduced mycorrhizal fungi in Patagonia, Argentina. *Fungal Ecology*, 26, 51–58. doi:10.1016/j.funeco.2016.11.008
- Srinivas, A., Sasikala, C., & Ramana, C. V. (2014). *Rhodoplanes oryzae* sp. nov., a phototrophic alphaproteobacterium isolated from the rhizosphere soil of paddy. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 64(7), 2198–2203. doi:10.1099/ijss.0.063347-0
- Taylor, D. L., Walters, W. A., Lennon, N. J., Bochicchio, J., Krohn, A., Caporaso, J. G., & Pennanen, T. (2016). Accurate Estimation of Fungal Diversity and Abundance through Improved Lineage-Specific Primers Optimized for Illumina Amplicon Sequencing. *Applied and Environmental Microbiology*, 82(24), 7217-7226. DOI: <https://doi.org/10.1128/AEM.02576-16>

- Tebo, B. M., Bargar, J. R., Clement, B. G., Dick, G. J., Murray, K. J., et al. (2004) Biogenic manganese oxides: Properties and mechanisms of formation. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 32(1), 287–328
- Ter Braak, C. J. F. (1986) Canonical Correspondence Analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67(5), 1167-1179.
- Towns, D.R., Atkinson, I.A.E. & Daugherty, C.H. (2006) Have the harmful effects of introduced rats on islands been exaggerated? *Biological Invasions*, 8,863-891
- Trusty, J. L., Kesler, H. C., Delgado, G. H. (2006). Vascular flora of Isla del Coco, Costa Rica. *Proceedings-California Academy of Sciences*, 57(1/11), 247.
- Van den Brink, J., Facun, K., de Vries, M., & Stielow, J. B. (2015). Thermophilic growth and enzymatic thermostability are polyphyletic traits within Chaetomiaceae. *Fungal Biology*, 119(12), 1255–1266. doi:10.1016/j.funbio.2015.09.011
- Wang, S., Meade, A., Lam, H-M., Luo, H. (2020). Evolutionary timeline and genomic plasticity underlying the lifestyle diversity in Rhizobiales. *mSystems* 5(4). <https://doi.org/10.1128/mSystems.00438-20>.
- Wang, X. W., Yang, F. Y., Meijer, M., Kraak, B., Sun, B. D., Jiang, Y. L., ... Houbraken, J. (2018). Redefining Humicola sensu stricto and related genera in the Chaetomiaceae. *Studies in Mycology*, 93, 65-153. doi:10.1016/j.simyco.2018.07.001
- Ward, B. B. (2008). Nitrification in Marine Systems. In D. G Capone, D. A. Bronk, M. R. Mulholland, E. J. Carpenter, *Nitrogen in the Marine Environment*, 199–261. doi:10.1016/b978-0-12-372522-6.00005-0

- Ward, N. L., Challacombe, J. F., Janssen, P. H., et al. (2009). Three genomes from the phylum Acidobacteria provide insight into the lifestyles of these microorganisms in soils. *Applied and Environmental Microbiology*. 75(7), 2046–2056
- Wehr, N. H., Kinney, K. M., Nguyen, N. H., Giardina, C. P., & Litton, C. M. (2019). Changes in soil bacterial community diversity following the removal of invasive feral pigs from a Hawaiian tropical montane wet forest. *Scientific Reports*, 9(1), 1-9. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-48922-7>
- Wirthner, S., Frey, B., Busse, M. D., Schutz, M. & Risch, A. C. (2011). Effects of wild boar (*Sus scrofa* L.) rooting on the bacterial community structure in mixed-hardwood forest soils in Switzerland. *European Journal of Soil Biology*, 47(5), 296–302. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2011.07.003>
- Wen, Y. C., Li, H.Y., Lin, Z. A. et al. (2020). Long-term fertilization alters soil properties and fungal community composition in fluvo-aquic soil of the North China Plain. *Scientific Reports*, 10, 7198. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-64227-6>
- Wu, L., Nie, Y., Yang, Z., & Zhang, J. (2016). Responses of soil inhabiting nitrogen-cycling microbial communities to wetland degradation on the Zoige Plateau, China. *Journal of Mountain Science*, 13(12), 2192–2204. doi:10.1007/s11629-016-4004-5
- Yang, W., Zhang, Z., Zhang, Z., Chen, H., Liu, J., Ali, M., Liu, F., Li, L. (2013). Population Structure of Manganese-Oxidizing Bacteria in Stratified Soils and Properties of Manganese Oxide Aggregates under Manganese-Complex Medium Enrichment. *PLoS ONE*, 8(9): e73778. doi:10.1371/journal.pone.0073778
- Yu, J., Payne, G. A., Campbell, B. C., Guo, B., Cleveland, T. E., Robens, J. F., Keller, N. P., Bennett, J. W., Nierman, W. C., Steinbach, W. J. (2008) Mycotoxin

production and prevention of aflatoxin contamination in food and feed. In G. H. Goldman, S. A. Osmani (eds), *The aspergilli: Genomics, medical aspects, biotechnology, and research methods*, 457-472. CRC Press, Taylor and Francis Group, Boca Raton.

Zhou, Y., Zhang, Y.-Q., Zhi, X.-Y., Wang, X., Dong, J., Chen, Y., Lai, R., Li, W.-J. (2008). Description of *Sinobacter flatus* gen. nov., sp. nov., and proposal of Sinobacteraceae fam. nov. *International Journey of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 58(1), 184–189. doi:10.1099/ijss.0.65244-0

8. ANEXOS

Anexo 1. Clasificación taxonómica de los OTU (Operational Taxonomic Units) determinados en el estudio. Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2021.

Taxon	Bacterias				Hongos			
	OTUs	OTUs Acumul.	Contr. %	Acumul. %	OTUs	OTUs Acumul.	Contr. %	Acumul. %
Especie	54	54	1,28	1,28	149	149	15,14	15,14
Género	540	594	12,81	14,09	20	169	2,03	17,17
Familia	1573	2167	37,30	51,39	118	287	11,99	29,17
Orden	997	3164	23,64	75,03	116	403	11,79	40,96
Clase	522	3686	12,38	87,41	98	501	9,96	50,91
Filo	223	3909	5,29	92,70	232	733	23,58	74,49
Reino	308	4217	7,30	100,00	251	984	25,51	100,00

Anexo 2. Salidas del análisis estadístico en R de los modelos generales lineales simplificados, de la influencia de las variables ambientales en el Índice de Shannon para la comunidad de bacterias. Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2021.

Variables	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
Temperatura	0,02006	0,01953	1,027	0,323
Elevación	-0,00026	0,000174	-1,507	0,156
Arena	-0,00392	0,003232	-1,213	0,253
Limo	0,004111	0,011038	0,372	0,717
Arcilla	0,003064	0,00305	1,005	0,339
pH	-0,14893	0,08976	-1,659	0,128
Carbono	0,03283	0,04479	0,733	0,48
Nitrógeno	0,58262	0,25959	2,244	0,0486 *
Relación CN	-0,0187	0,007084	-2,64	0,0247 *
Acidez	0,02056	0,02827	0,727	0,484
Aluminio	0,01554	0,04243	0,366	0,722
Calcio	1,7968	0,6184	2,906	0,0157 *
Magnesio	-0,4104	0,3278	-1,252	0,239
Potasio	1,30265	0,31298	4,162	0,00194 **

CICE	0,02213	0,02695	0,821	0,431
SA	0,003483	0,005133	0,679	0,513
Fósforo	-0,00049	0,003256	-0,15	0,883
Zinc	0,09444	0,06107	1,546	0,153
Hierro	2,19E-04	7,32E-04	0,299	0,771
Manganoso	0,00278	0,001169	2,377	0,0388 *

Signif. codes: 0 ‘***’ 0,001 ‘**’ 0,01 ‘*’ 0,05 ‘.’ 0,1 ‘ ’ 1

Anexo 3. Salidas del análisis estadístico en R de los modelos generales lineales simplificados, de la influencia de las variables ambientales en el Índice de Shannon para la comunidad de hongos. Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2021.

Variables	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
Temperatura	0,08097	0,11129	0,728	0,48
Elevación	-0,002	0,00144	-1,387	0,189
Arena	-0,02545	0,01598	-1,593	0,14229
Limo	-0,05095	0,05513	-0,924	0,377169
Arcilla	0,02613	0,01433	1,823	0,09822.
pH	0,03361	0,52371	0,064	0,95
Carbono	-0,1809	0,2306	-0,784	0,45104
Nitrógeno	0,7186	1,6293	0,441	0,668566
Relación CN	-0,0582	0,04399	-1,323	0,215
Acidez	-0,0223	0,1497	-0,149	0,885
Aluminio	-0,04478	0,22029	-0,203	0,843
Calcio	2,1585	4,2858	0,504	0,62543
Magnesio	0,4383	1,8168	0,241	0,814246
Potasio	1,4405	2,6344	0,547	0,596517
CICE	-0,01127	0,14384	-0,078	0,939
SA	-0,00929	0,026971	-0,345	0,7375
Fósforo	-0,00082	0,016842	-0,049	0,962
Zinc	0,133	0,3488	0,381	0,711
Hierro	-0,00408	0,003576	-1,141	0,281
Manganoso	0,007469	0,010604	0,704	0,497

Signif. codes: 0 ‘***’ 0,001 ‘**’ 0,01 ‘*’ 0,05 ‘.’ 0,1 ‘ ’ 1

Anexo 4. Salidas de las pruebas de permutaciones de los Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) en R, de la influencia de las variables ambientales en los patrones de la comunidad de bacterias. Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2021.

Variables	ChiSquare	F	Pr(>F)	Pr(>F) Model
Elevación	0,20991	4,2009	0,001 ***	0,001***
Temperatura	0,1897	3,6819	0,001 ***	0,001***
Arena	0,08246	1,4523	0,157	0,162
Limo	0,04338	0,7148	0,698	0,721
Arcilla	0,08954	1,5969	0,104	0,109
pH	0,19266	4,2101	0,001 ***	0,001 ***
Carbono	0,12987	2,4955	0,015 *	0,015 *
Nitrógeno	0,18074	3,8494	0,003 **	0,001 ***
Relación CN	0,18071	3,8485	0,001 ***	0,002 **
Acidez	0,07225	1,2499	0,24	0,239
Aluminio	0,06992	1,2048	0,27	0,289
Calcio	0,14176	2,7876	0,008 **	0,01 **
Magnesio	0,15605	3,1575	0,005 **	0,005 **
Potasio	0,1723	3,6049	0,001 ***	0,001 ***
CICE	0,07456	1,295	0,225	0,257
SA	0,10604	1,9483	0,062 .	0,047 *
Fósforo	0,141	2,7687	0,001 ***	0,001 ***
Zinc	0,06885	1,1842	0,295	0,261
Hierro	0,05548	0,9327	0,468	0,465
Manganeso	0,13226	2,5532	0,016 *	0,019 *

Signif. codes: 0 ‘***’ 0,001 ‘**’ 0,01 ‘*’ 0,05 ‘.’ 0,1 ‘ ’ 1

Anexo 5. Salidas de las pruebas de permutaciones de los Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) en R, de la influencia de las variables ambientales en los patrones de la comunidad de hongos. Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2021.

Variables	ChiSquare	F	Pr(>F)	Pr(>F) Model
Elevación	0,8113	1,7759	0,001 ***	0,001 ***
Temperatura	0,7858	1,7129	0,001 ***	0,001 ***
Arena	0,5427	1,0943	0,166	0,196
Limo	0,467	0,9274	0,693	0,698
Arcilla	0,5286	1,0628	0,269	0,272
pH	0,7988	1,6982	0,001 ***	0,001 ***
Carbono	0,6761	1,401	0,006 **	0,011 *
Nitrógeno	0,7717	1,6312	0,001 ***	0,001 ***
Relación CN	0,7304	1,5307	0,003 ***	0,004 **
Acidez	0,4834	0,9633	0,564	0,565
Aluminio	0,5001	0,9997	0,486	0,482
Calcio	0,6704	1,3874	0,008 **	0,009 **
Magnesio	0,7153	1,4942	0,005 **	0,006 **
Potasio	0,7081	1,4771	0,005 **	0,003 **
CICE	0,4947	0,988	0,516	0,497
SA	0,5975	1,2182	0,055 .	0,059 .
Fósforo	0,5266	1,0584	0,378	0,388
Zinc	0,5065	1,0139	0,418	0,408
Hierro	0,4416	0,8726	0,843	0,84
Manganeso	0,647	1,3325	0,02 *	0,019 *

Signif. codes: 0 ‘***’ 0,001 ‘**’ 0,01 ‘*’ 0,05 ‘.’ 0,1 ‘ ’ 1

Anexo 6. Resultados del análisis SIMPER para bacterias. Taxonomía: k-reino, p-filo, c-clase, o-orden, f-familia, g-género, s-especie. Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2021.

OTU	Taxonomía	Dis. Prom.	Contrib. %	Acum. %	Media Ex	Media bp-P	Media bn.A	Media bn.O
Otu0001	o_Ellin6513	2,141	4,614	4,614	322	657	954	249
Otu0004	f_Koribacteraceae	1,175	2,533	7,147	172	181	266	655
Otu0003	g_Rhodoplanes	1,083	2,334	9,482	317	178	242	606
Otu0002	f_Rhodospirillaceae	1,04	2,242	11,72	617	394	348	216
Otu0007	g_Candidatus_Solibacter	0,7967	1,717	13,44	113	174	366	78
Otu0005	c_TM1	0,781	1,683	15,12	122	186	387	165
Otu0009	g_Candidatus_Solibacter	0,6421	1,384	16,51	273	203	126	40,3
Otu0011	o_Ellin6513	0,5905	1,272	17,78	106	95,8	281	84,7
Otu0018	f_Rhodospirillaceae	0,5855	1,262	19,04	17,8	143	203	23,3
Otu0020	g_DA101	0,5059	1,09	20,13	89,8	181	41,8	6
Otu0014	g_Planctomyces	0,5046	1,087	21,22	179	165	46,3	43,3
Otu0024	g_Candidatus_Koribacter	0,46	0,9913	22,21	124	150	33	6,67
Otu0012	o_iii1-15	0,4302	0,9272	23,14	80,8	196	103	33,3
Otu0026	f_Rhodospirillaceae	0,4217	0,9088	24,05	142	112	43,8	8
Otu0023	g_DA101	0,4135	0,8911	24,94	34	158	82	13
Otu0046	p_GAL15	0,4041	0,871	25,81	4,75	14,3	155	23,3
Otu0035	p_WPS-2	0,3865	0,8328	26,64	148	24,3	31	78,7
Otu0008	f_Isosphaeraceae	0,3737	0,8054	27,45	94,8	165	181	231
Otu0006	f_Sinobacteraceae	0,3577	0,7709	28,22	245	226	151	150
Otu0032	p_WPS-2	0,3392	0,7309	28,95	117	100	46,8	9,67
Otu0019	g_Rhodoplanes	0,3277	0,7061	29,65	28,5	125	114	136
Otu0022	o_Rhizobiales	0,3233	0,6966	30,35	64,3	57	78	186
Otu0041	g_DA101	0,3025	0,6519	31	42	102	1,5	0
Otu0039	o_Ellin6513	0,3015	0,6497	31,65	16,3	45	121	30,7
Otu0016	f_Syntrophobacteraceae	0,2997	0,6459	32,3	189	109	88,5	125
Otu0038	g_Candidatus_Koribacter	0,2932	0,6318	32,93	65,8	14,8	45,3	116
Otu0049	f_Thermomonosporaceae	0,289	0,6227	33,55	5,75	7,75	21,3	129
Otu0013	f_Rhodospirillaceae	0,2881	0,6208	34,17	90,8	157	134	64,3
Otu0010	o_Rhizobiales	0,2872	0,619	34,79	154	125	92,8	165
Otu0025	s_iriomotensis	0,2838	0,6115	35,4	92,8	50	74,8	149
Otu0030	g_Candidatus_Koribacter	0,2737	0,5899	35,99	54,5	85,8	130	32,3
Otu0017	f_Koribacteraceae	0,273	0,5883	36,58	167	122	106	63

Otu0037	g__Nitrospira	0,2713	0,5847	37,17	91	61	38,5	5
Otu0015	o__Ellin6513	0,2641	0,5691	37,74	111	87	114	191
Otu0067	f__Koribacteraceae	0,2573	0,5546	38,29	3	6	29,8	107
Otu0028	o__Solibacterales	0,2484	0,5354	38,83	68,5	53,3	84	150
Otu0051	o__Ellin6513	0,2452	0,5284	39,36	27,5	8,75	21,5	111
Otu0048	f__auto67_4W	0,2419	0,5214	39,88	27	15,5	13,5	113
Otu0063	o__Ellin6513	0,2389	0,5148	40,39	11,3	2,5	46,8	90,3
Otu0029	f__Bradyrhizobiaceae	0,2218	0,4779	40,87	81,5	106	44,5	72,3
Otu0034	g__Candidatus_Solibacter	0,2176	0,4689	41,34	51,3	104	51,5	24
Otu0065	o__Ellin6513	0,2171	0,4678	41,81	65,5	29,8	3,25	53
Otu0031	g__Rhodoplanes	0,2157	0,4648	42,27	59,5	100	80,3	30,3
Otu0021	g__Candidatus_Koribacter	0,2152	0,4638	42,73	75	105	114	56,7
Otu0033	p__WPS-2	0,213	0,459	43,19	107	40,5	72,8	65
Otu0062	f__Thermogemmatisporaceae	0,2108	0,4543	43,65	74	35,3	12,3	0,667
Otu0066	o__Ellin6513	0,2056	0,4432	44,09	13,5	72,3	7	0
Otu0076	c__Betaproteobacteria	0,2004	0,4319	44,52	3	39	70	8,33
Otu0052	c__Acidobacteria-5	0,1973	0,4252	44,95	8,5	64,5	55,8	5,33
Otu0044	g__Candidatus_Xiphinema_tobacter	0,197	0,4245	45,37	55,5	76	32	5
Otu0069	o__Rhizobiales	0,1943	0,4188	45,79	4,5	15	21	88
Otu0036	o__Myxococcales	0,1886	0,4064	46,2	90	60,5	20,8	58,7
Otu0055	o__CCU21	0,1865	0,4019	46,6	4,75	19,8	30,3	81
Otu0139	o__Bacillales	0,1853	0,3993	47	69,3	5,75	0,75	0
Otu0043	g__Candidatus_Koribacter	0,1842	0,397	47,4	79	58	38,8	9,33
Otu0082	p__GAL15	0,1817	0,3916	47,79	10,3	21,3	71,5	5,67
Otu0085	f__Koribacteraceae	0,1783	0,3841	48,17	7,5	6	10,5	81,3
Otu0131	o__Ellin6513	0,1718	0,3703	48,54	65,8	2,75	4,75	11,3
Otu0097	f__Koribacteraceae	0,1713	0,3692	48,91	67,3	16,5	8	4
Otu0107	s__tuberum	0,1711	0,3686	49,28	66,3	11,8	4,25	15,3
Otu0047	g__Rhodoplanes	0,1708	0,3681	49,65	46	65,5	41	6
Otu0071	f__Koribacteraceae	0,1705	0,3675	50,02	10,3	30,8	66,5	10,7
Otu0075	f__Gemmataceae	0,1646	0,3546	50,37	5,75	53,5	38,5	1,67
Otu0110	f__Sinobacteraceae	0,1642	0,3538	50,72	3	3,5	60,8	15,7
Otu0053	p__GAL15	0,1628	0,3507	51,07	62	45,3	40	3
Otu0061	f__Gemmataceae	0,1611	0,3473	51,42	12,3	21	66,5	43,7
Otu0040	f__Sinobacteraceae	0,1601	0,3449	51,77	66,5	30,8	47,5	77
Otu0060	g__Rhodoplanes	0,1577	0,3398	52,11	7	24,5	47,8	62,3
Otu0068	g__Planctomyces	0,1577	0,3398	52,45	15,5	14,8	23,3	78
Otu0056	o__WD2101	0,1574	0,3392	52,79	24,8	21	18,5	77,3

Otu0102	f__Rhodospirillaceae	0,1559	0,3361	53,12	0	2,25	49,8	27,7
Otu0054	o__11-24	0,1549	0,3339	53,46	30,3	62	29	5,33
Otu0106	o__Ellin6513	0,1539	0,3316	53,79	38	0,5	9,75	40,7
Otu0090	f__Rhodospirillaceae	0,1531	0,3299	54,12	17	9	8,25	72
Otu0164	o__Ellin329	0,1496	0,3224	54,44	57,3	3	1,75	1
Otu0045	f__Ellin515	0,1482	0,3193	54,76	64,3	59,5	30,3	20,3
Otu0077	f__Gemmataceae	0,1421	0,3063	55,07	3,25	44	41,3	8
Otu0073	p__WPS-2	0,137	0,2951	55,36	58,8	27,3	29,5	8,33
Otu0027	o__Solibacterales	0,1359	0,2929	55,65	99	72,5	81	105
Otu0080	f__Sinobacteraceae	0,1355	0,292	55,95	36	10,5	11,3	57,3
Otu0081	g__Pedomicrobium	0,1348	0,2905	56,24	7,25	26,8	39	16,7
Otu0104	f__Acidobacteriaceae	0,1343	0,2895	56,53	50,3	17,3	2,75	15,3
Otu0058	o__Ellin6513	0,1322	0,2849	56,81	16,3	55,8	31	30
Otu0109	p__WPS-2	0,1188	0,2561	57,07	50,3	12,8	7	8,33
Otu0116	f__RB40	0,1186	0,2557	57,32	46,5	12,3	12	3,67
Otu0042	g__Candidatus_Solibacter	0,1183	0,255	57,58	70,3	53,3	42,8	34
Otu0132	f__Koribacteraceae	0,1178	0,2538	57,83	0,5	5,25	30	36
Otu0187	f__Koribacteraceae	0,1161	0,2503	58,08	0	0,25	44	1,67
Otu0072	c__Acidobacteria-5	0,1155	0,2489	58,33	35,5	46,5	11	13,7
Otu0165	f__Thermogemmatisporaceae	0,1139	0,2454	58,58	0	0	35,3	20,3
Otu0079	f__Rhodospirillaceae	0,1113	0,2398	58,82	42,5	11	20,8	45,7
Otu0100	o__MLE1-12	0,1106	0,2384	59,05	0,25	39,8	12,3	5,33
Otu0128	f__auto67_4W	0,1106	0,2384	59,29	8,25	1,75	9,25	48
Otu0093	f__Thermogemmatisporaceae	0,11	0,237	59,53	33	33,8	12	2,67
Otu0186	f__Thermogemmatisporaceae	0,1084	0,2337	59,76	40	5,25	0	0
Otu0050	f__Koribacteraceae	0,1081	0,2331	60	41,8	51	43,5	16,7
Otu0086	c__TM1	0,1075	0,2316	60,23	14,8	30,3	40,5	5
Otu0059	f__Isosphaeraceae	0,106	0,2285	60,46	35,5	52,3	17	20,3
Otu0064	f__Thermomonosporaceae	0,1059	0,2283	60,68	43,3	30	18,3	34,3
Otu0178	o__CCU21	0,1053	0,227	60,91	0,5	3,75	39,5	2,67
Otu0111	f__Gemmataceae	0,105	0,2262	61,14	1,25	8	14,3	44,3
Otu0142	p__WPS-2	0,1049	0,226	61,36	4,25	1,75	8,75	44,7
Otu0136	f__Thermogemmatisporaceae	0,1039	0,2239	61,59	10	4,5	41,5	5,67
Otu0115	o__iii1-15	0,1034	0,2229	61,81	5	28,8	25,5	0,667
Otu0098	f__Ellin515	0,09688	0,2088	62,02	11,5	30,5	33,5	2,67
Otu0140	o__[Pedosphaerales]	0,09627	0,2075	62,23	36,5	15	2,25	13
Otu0147	o__Solibacterales	0,09627	0,2075	62,43	3,75	3,5	7,25	45

Otu0121	f__Koribacteraceae	0,095	0,2047	62,64	9,5	4,75	10,5	43
Otu0089	o__Actinomycetales	0,09473	0,2041	62,84	18,8	12,5	12,8	47,7
Otu0150	p__WPS-2	0,09441	0,2035	63,05	28,3	20,5	1,25	0,333
Otu0091	p__FCPU426	0,09331	0,2011	63,25	33,8	13,3	11,5	37,7
Otu0176	o__[Pedosphaerales]	0,09325	0,201	63,45	1,25	1	5,5	40,7
Otu0074	o__Ellin6513	0,09211	0,1985	63,65	37,5	25,3	15,5	40
Otu0087	f__Acetobacteraceae	0,09199	0,1982	63,84	40,5	25,3	8,25	25,7
Otu0120	f__Isosphaeraceae	0,08952	0,1929	64,04	14,5	28,8	6	0,333
Otu0094	g__Candidatus_Solibacter	0,08904	0,1919	64,23	25	30	22,8	3,33
Otu0195	o__Ellin6513	0,08674	0,1869	64,42	30,3	0	2	9
Otu0126	f__0319-6A21	0,08663	0,1867	64,6	3,25	23,8	24,8	1
Otu0135	s__massiliensis	0,08606	0,1855	64,79	32,8	16,8	3,5	5,33
Otu0154	f__Sinobacteraceae	0,0858	0,1849	64,97	5	4	5,75	39,3
Otu0070	f__Rhodospirillaceae	0,08534	0,1839	65,16	46	19,5	37,8	43,3
Otu0078	f__Gemmataceae	0,08476	0,1827	65,34	4,5	30,3	32,8	25,3
Otu0184	p__WPS-2	0,08404	0,1811	65,52	1,25	0,5	6,5	36
Otu0156	f__Rhodospirillaceae	0,08379	0,1806	65,7	36,5	8,5	6,5	6,67
Otu0181	o__Ellin6513	0,08326	0,1794	65,88	0	0	7	34,7
Otu0105	p__WPS-2	0,0826	0,178	66,06	33,8	23,8	7,25	13,7
Otu0143	p__Actinobacteria	0,08194	0,1766	66,24	33,3	11,5	16,8	5,33
Otu0057	p__WPS-2	0,08129	0,1752	66,41	23,3	42,5	43,3	29,7
Otu0092	f__Thermogemmatisporaceae	0,08112	0,1748	66,59	33,5	16,3	26,8	14
Otu0118	f__NB1-i	0,08109	0,1748	66,76	35,8	14,5	15,3	4
Otu0161	f__Gemmataceae	0,08044	0,1733	66,93	0	27,8	10	0,667
Otu0099	f__Rhodospirillaceae	0,07849	0,1692	67,1	27,3	24,5	8	3,33
Otu0084	s__vannielii	0,07835	0,1689	67,27	19,8	33	33	11,3
Otu0158	f__Gemmataceae	0,07752	0,1671	67,44	0	25,3	14	3,33
Otu0101	f__auto67_4W	0,07688	0,1657	67,6	24	21	7,5	23,7
Otu0218	f__Acidobacteriaceae	0,07583	0,1634	67,77	0,75	0	2,75	33,7
Otu0199	o__Ellin6513	0,07527	0,1622	67,93	0	0	8	29,7
Otu0141	o__Myxococcales	0,07503	0,1617	68,09	6	23,3	16,3	0
Otu0334	f__Rhodospirillaceae	0,07285	0,157	68,25	27,3	0	0,5	1
Otu0163	f__Koribacteraceae	0,0725	0,1562	68,41	4	5,5	4,75	30,3
Otu0198	f__Thermogemmatisporaceae	0,07239	0,156	68,56	25,3	8,25	0	0
Otu0113	g__Rhodoplanes	0,07211	0,1554	68,72	7,5	28	12	1,33
Otu0114	f__Koribacteraceae	0,07192	0,155	68,87	7,5	16	30,8	11,3
Otu0342	f__Thermogemmatisporaceae	0,07185	0,1548	69,03	0,5	0,5	27,3	1
Otu0083	f__Gemmataceae	0,07174	0,1546	69,18	30,8	30,3	24,3	10

Otu0096	o__JG30-KF-AS9	0,07138	0,1538	69,34	34,5	23,3	22,3	14
Otu0134	o__Ellin6513	0,0709	0,1528	69,49	5,25	12,5	13	34
Otu0137	f__EB1003	0,07041	0,1517	69,64	1,25	22,5	19,5	5,33
Otu0117	o__32-20	0,07027	0,1514	69,79	12,5	22,8	10,3	1,67
Otu0122	f__Koribacteraceae	0,0702	0,1513	69,94	30,5	16,5	12,5	4
Otu0153	g__Candidatus_Solibacter	0,06957	0,1499	70,09	9,75	4,5	12,8	31
Otu0175	c__Ktedonobacteria	0,06906	0,1488	70,24	4,25	14,8	23	0
Otu0108	f__Acidobacteriaceae	0,06886	0,1484	70,39	25,5	23,3	4,75	26,7
Otu0281	f__Sinobacteraceae	0,06881	0,1483	70,54	0	0,75	25,8	2,33
Otu0180	f__Syntrophobacteraceae	0,06843	0,1475	70,69	4,25	2,5	18,8	19
Otu0145	f__Sinobacteraceae	0,06825	0,1471	70,83	12,5	9,75	4	27,3
Otu0279	c__EC1113	0,06803	0,1466	70,98	0,5	0,25	25,5	2,67
Otu0095	o__ii1-15	0,06768	0,1459	71,12	8,75	27	24,5	12
Otu0173	o__Ellin329	0,06767	0,1458	71,27	8,25	3,25	2,5	30,7
Otu0172	f__Gemmataceae	0,06631	0,1429	71,41	0	23,5	6,75	0,667
Otu0127	o__Ellin6513	0,06622	0,1427	71,56	4,25	19,8	23,8	12,7
Otu0189	o__Ellin6513	0,06587	0,142	71,7	5,5	23,5	0	1,33
Otu0144	p__Proteobacteria	0,06546	0,1411	71,84	1,5	18	7,75	23
Otu0217	g__Opitutus	0,06512	0,1403	71,98	2,5	1,25	1,75	29,7
Otu0119	p__WPS-2	0,06432	0,1386	72,12	15,8	18,5	24	0
Otu0149	f__Ktedonobacteraceae	0,06371	0,1373	72,26	20,5	10	23,3	4,33
Otu0124	c__TM1	0,06369	0,1373	72,39	18	8,75	9,5	30,7
Otu0288	o__Ellin6513	0,06354	0,1369	72,53	0	1,5	23,8	2
Otu0112	f__Gemmataceae	0,06348	0,1368	72,67	16,5	26,5	18,8	6
Otu0088	g__Candidatus_Solibacter	0,06347	0,1368	72,8	14,5	27	28,5	15,7
Otu0146	f__Rhodospirillaceae	0,06344	0,1367	72,94	16,5	11	16	13,3
Otu0325	o__Rhodospirillales	0,06335	0,1365	73,08	24	0,5	2	1,33
Otu0182	g__Opitutus	0,06326	0,1363	73,21	7,5	3,75	2,25	27,7
Otu0138	f__Koribacteraceae	0,06293	0,1356	73,35	1	8,75	13,5	25,7
Otu0227	f__Syntrophobacteraceae	0,06261	0,1349	73,48	23,3	1,25	4,75	7,33
Otu0157	o__Rhizobiales	0,06256	0,1348	73,62	14,5	17,5	4	0,333
Otu0196	o__Solibacterales	0,06229	0,1342	73,75	3,75	1,75	5	28
Otu0129	o__Actinomycetales	0,06219	0,134	73,89	18,3	10,5	5,5	22,3
Otu0372	g__Pedomicrobium	0,06138	0,1323	74,02	0	0	23,5	0
Otu0213	c__TM1	0,06132	0,1322	74,15	2,5	6	23,3	1,67
Otu0168	f__EB1003	0,06118	0,1318	74,28	1,25	22	3,5	0
Otu0310	k__Bacteria	0,06086	0,1312	74,41	0	0	23	0,667
Otu0268	o__Bacillales	0,06074	0,1309	74,54	22	6,5	0	2,67
Otu0269	f__Gemmataceae	0,06061	0,1306	74,68	23,3	3,25	1,5	1,67

Otu0133	c__TM1	0,06026	0,1299	74,81	16,8	24	13,8	2,33
Otu0203	f__Pirellulaceae	0,0599	0,1291	74,93	22,3	8	1	2,33
Otu0225	o__WD2101	0,05971	0,1287	75,06	0,5	1	5	25,3
Otu0170	c__Betaproteobacteria	0,0594	0,128	75,19	2,5	19,5	5,75	3
Otu0155	f__Chitinophagaceae	0,05815	0,1253	75,32	9,75	7,25	5,5	24,7
Otu0130	g__Candidatus_Xiphinema_tobacter	0,05799	0,125	75,44	5	23,3	12,8	8,33
Otu0167	o__iii1-15	0,05784	0,1246	75,57	5,75	17	6,25	0
Otu0123	c__Betaproteobacteria	0,05773	0,1244	75,69	5,25	18,5	21	4
Otu0208	g__Burkholderia	0,05677	0,1223	75,81	16,5	4,75	3	16
Otu0169	o__MLE1-12	0,05666	0,1221	75,93	3,75	3,75	11	25,3
Otu0230	o__Ellin6513	0,05612	0,1209	76,06	5,5	0,25	17	9
Otu0103	o__Actinomycetales	0,05548	0,1196	76,18	11,3	14,5	18,5	32
Otu0162	o__Myxococcales	0,05511	0,1188	76,29	4,25	10,3	21	11,3
Otu0238	f__Isosphaeraceae	0,05499	0,1185	76,41	21,3	2,25	4	1,67
Otu0151	g__Candidatus_Solibacter	0,05493	0,1184	76,53	4,5	9	9,5	27
Otu0174	g__Candidatus_Koribacter	0,05466	0,1178	76,65	9,5	19	5,5	0,667
Otu0239	o__Rhodospirillales	0,0543	0,117	76,77	19,5	3,5	1,25	10
Otu0338	f__Rhodospirillaceae	0,05376	0,1159	76,88	16,8	0,75	0,25	10
Otu0393	f__Gemmataceae	0,05361	0,1155	77	20,3	0,25	0,5	0
Otu0232	f__RB40	0,05321	0,1147	77,11	17	3,5	6,75	6,67
Otu0221	s__massiliensis	0,0527	0,1136	77,23	2,75	3,25	1,25	24
Otu0312	o__Streptophyta	0,0519	0,1118	77,34	18,3	2	3,5	6
Otu0264	f__Caulobacteraceae	0,05176	0,1115	77,45	20,8	4,25	1,75	4,67
Otu0194	f__Thermogemmatisporaceae	0,05174	0,1115	77,56	5,5	10,8	17,8	2,33
Otu0197	g__Rhodoplanes	0,05168	0,1114	77,67	18	9,75	0,75	2,33
Otu0183	o__Ellin6513	0,05165	0,1113	77,78	16,3	9	1,75	4,33
Otu0263	p__GAL15	0,05084	0,1096	77,89	0	0	0	23,7
Otu0237	f__Rhodospirillaceae	0,05047	0,1088	78	14,5	9,5	0,5	0
Otu0459	s__ruber	0,05047	0,1088	78,11	19,3	0	0	0
Otu0216	o__Ellin6513	0,04974	0,1072	78,22	4,75	10	18,3	0,667
Otu0125	f__Rhodospirillaceae	0,04897	0,1055	78,32	19,5	11,5	20,3	15,7
Otu0148	g__Mycobacterium	0,04877	0,1051	78,43	21	15,3	6	10
Otu0280	o__iii1-15	0,04869	0,1049	78,53	7	10	4,5	0
Otu0202	c__JG37-AG-4	0,04814	0,1038	78,64	3,75	11	15,8	0,333
Otu0226	o__WD2101	0,04805	0,1036	78,74	18,8	5,25	4	2,33
Otu0219	f__Sinobacteraceae	0,0478	0,103	78,84	11,8	6,75	0,75	13,7
Otu0241	f__Koribacteraceae	0,04767	0,1027	78,95	1,5	16,3	6,75	0
Otu0236	o__Ellin329	0,04755	0,1025	79,05	15	10,3	0,75	5,33

Otu0193	f__Syntrophobacteraceae	0,04747	0,1023	79,15	12,5	6,5	15,3	3,33
Otu0283	f__Xanthomonadaceae	0,04738	0,1021	79,25	16,5	6,75	0	3
Otu0572	f__Thermogemmatisporaceae	0,04693	0,1011	79,35	0	0	18	0
Otu0353	f__Thermogemmatisporaceae	0,04659	0,1004	79,45	1	3,25	17	1,67
Otu0332	o__Ellin5290	0,0464	0,09999	79,55	14,8	8,5	0	0
Otu0287	p__GAL15	0,04639	0,09998	79,65	0,25	3,25	16,8	1,67
Otu0549	f__Ktedonobacteraceae	0,04617	0,0995	79,75	17,5	0,25	0	0
Otu0306	f__Spirochaetaceae	0,04606	0,09926	79,85	0	0	3,5	19,3
Otu0290	c__Alphaproteobacteria	0,0458	0,0987	79,95	2,25	1,5	3	20
Otu0333	o__DS-18	0,04568	0,09844	80,05	11,5	2,25	11	0
Otu0316	f__Syntrophobacteraceae	0,04532	0,09766	80,15	2	0,25	7,75	17
Otu0503	f__Acetobacteraceae	0,04518	0,09737	80,25	17,3	0	0	0
Otu0314	c__TM1	0,04506	0,09711	80,34	2	0,5	3,75	19
Otu0231	g__Candidatus_Solibacter	0,04476	0,09647	80,44	16,8	8,5	5	1
Otu0255	f__Rhodospirillaceae	0,04454	0,09599	80,53	0	0	4,75	16,7
Otu0286	f__Acidobacteriaceae	0,04407	0,09498	80,63	2,75	1,25	1,25	19,7
Otu0171	g__Candidatus_Solibacter	0,04405	0,09492	80,72	2,5	8,75	9	18,3
Otu0271	c__Ktedonobacteria	0,04396	0,09473	80,82	11	11,5	0,25	0
Otu0250	g__Candidatus_Solibacter	0,04392	0,09465	80,91	8,25	2,5	3	18,3
Otu0233	g__Acidisoma	0,04377	0,09433	81,01	9,75	3	3,25	18,3
Otu0229	p__WPS-2	0,04377	0,09432	81,1	16,5	1,5	3	8,33
Otu0152	f__Chitinophagaceae	0,04308	0,09284	81,2	7,25	14,3	8,25	17,3
Otu0282	k__Bacteria	0,04281	0,09225	81,29	2,75	0	14,8	6
Otu0224	f__Chthonomonadaceae	0,04273	0,09209	81,38	12,3	10,3	3,5	0,333
Otu0426	p__WPS-2	0,04238	0,09133	81,47	13,5	0	0,75	6
Otu0331	p__WPS-2	0,04228	0,09112	81,56	15,5	3,75	1	5,67
Otu0251	f__Gemmataceae	0,04217	0,09088	81,65	16,3	4,5	2	5,33
Otu0267	c__ABS-6	0,04208	0,09069	81,74	6,5	14,5	2,75	0
Otu0300	c__Deltaproteobacteria	0,04208	0,09068	81,83	1,25	2,25	16	1
Otu0389	f__Caulobacteraceae	0,04184	0,09017	81,92	15,3	3	0,25	0
Otu0305	f__Rhodospirillaceae	0,04174	0,08996	82,01	15	1,75	3,5	5,33
Otu0166	f__Ellin515	0,04163	0,08971	82,1	3,5	16	8	12,7
Otu0315	o__WD2101	0,04154	0,08952	82,19	0,5	0	2,75	17,7
Otu0407	f__Thermogemmatisporaceae	0,04133	0,08907	82,28	14,8	2,25	0	0
Otu0210	o__Rhizobiales	0,04133	0,08906	82,37	1,75	6	3,25	17,3
Otu0192	f__Isosphaeraceae	0,04126	0,08891	82,46	2	16,8	4,75	4,33
Otu0177	o__iii1-15	0,04058	0,08746	82,55	4	9,75	15,3	6,33
Otu0434	o__Ellin6513	0,04017	0,08658	82,64	0	0	15	1

Otu0303	o__Solibacterales	0,04006	0,08634	82,72	6,5	0,75	3,5	15
Otu0383	f__Rhodospirillaceae	0,04005	0,08632	82,81	0	0,25	2,75	17
Otu0190	f__Gemmataceae	0,03999	0,08618	82,89	3	10,5	10	15,7
Otu0313	f__Haliangiaceae	0,03984	0,08585	82,98	14,3	5	0,25	1,67
Otu0425	g__Cupriavidus	0,03964	0,08543	83,07	14,5	2,25	0,25	0,333
Otu0370	f__Gemmataceae	0,03942	0,08495	83,15	13	6,5	1,5	0,333
Otu0329	o__Rhizobiales	0,03912	0,0843	83,23	1,25	3,25	1,25	17
Otu0205	c__ABS-6	0,03909	0,08424	83,32	9,75	12,5	6,75	0,667
Otu0211	o__B07_WMSP1	0,03906	0,08418	83,4	12	11,5	3,25	2
Otu0240	f__Gemmataceae	0,03894	0,08391	83,49	1,5	1,5	8	13
Otu0352	f__Acidobacteriaceae	0,03891	0,08385	83,57	13,3	5,5	0,25	1
Otu0335	f__Thermogemmatisporaceae	0,03872	0,08344	83,65	0,75	2,25	14,5	1,33
Otu0385	k__Bacteria	0,03861	0,08321	83,74	1,5	3,5	13,5	0
Otu0362	g__Phenylobacterium	0,03851	0,083	83,82	14,3	3,25	0	3,33
Otu0421	g__Burkholderia	0,03849	0,08295	83,9	13,5	3,5	0	0
Otu0235	o__32-20	0,03791	0,0817	83,98	2,75	13,5	1,25	0
Otu0262	g__Gemmata	0,03766	0,08115	84,07	1,75	3,5	6,25	16,3
Otu0322	f__Isosphaeraceae	0,03724	0,08025	84,15	13,8	2,75	0,25	5,33
Otu0266	o__Solibacterales	0,03617	0,07795	84,22	4,5	12,8	1	4,33
Otu0274	o__MLE1-12	0,03577	0,07709	84,3	2	2	4,25	16
Otu0291	k__Bacteria	0,03564	0,07681	84,38	8	10,8	0	0
Otu0373	o__Rhodospirillales	0,03526	0,07599	84,45	0,5	0,5	8	8
Otu0415	f__Rhodospirillaceae	0,03513	0,07571	84,53	0,25	2	12,5	0,667
Otu0397	f__EB1003	0,03509	0,07562	84,61	0	6,25	8,75	0
Otu0272	o__Myxococcales	0,03504	0,07552	84,68	2	3	2	16
Otu0417	o__MLE1-12	0,03485	0,0751	84,76	4,75	0,5	11,8	1,33
Otu0292	g__Candidatus_Xiphinema_tobacter	0,03478	0,07495	84,83	11	7	5,25	0,333
Otu0301	o__Solibacterales	0,03471	0,0748	84,91	6	4,5	3,5	13,7
Otu0302	o__Actinomycetales	0,03446	0,07426	84,98	7,25	5,5	1,25	9,33
Otu0324	f__Rhodospirillaceae	0,03434	0,074	85,05	2	0,75	3,5	14
Otu0252	f__Gemmataceae	0,03433	0,07399	85,13	3,75	2,75	10	11,7
Otu0206	o__Ellin329	0,03411	0,07351	85,2	11,8	8	2,5	8,67
Otu0200	f__Rhodospirillaceae	0,03398	0,07323	85,27	5	14,5	5,5	4,67
Otu0296	f__Rhodospirillaceae	0,03382	0,07289	85,35	9,5	7,5	0,25	0
Otu0349	g__Candidatus_Solibacter	0,03382	0,07288	85,42	0,75	1,5	8,25	11,3
Otu0278	f__Thermogemmatisporaceae	0,03373	0,07269	85,49	7,5	7,75	2	0
Otu0330	f__Rhodospirillaceae	0,0337	0,07263	85,57	0	0	5,25	12,7

Otu0401	o__WD2101	0,03357	0,07234	85,64	0,5	0,75	2,75	14,3
Otu0382	f__Gemmataceae	0,03355	0,0723	85,71	0	2,75	12,3	2,67
Otu0277	g__Candidatus_Koribacter	0,03353	0,07226	85,78	1,75	12	4,5	0
Otu0326	c__Gemmatimonadetes	0,03346	0,07211	85,86	5,75	3,75	1	12
Otu0531	c__Ktedonobacteria	0,03343	0,07205	85,93	0	2	11,8	0,333
Otu0359	f__Sinobacteraceae	0,03337	0,07192	86	1,75	3	1,5	13,7
Otu0317	o__Ellin329	0,03335	0,07187	86,07	10,8	6,25	0,25	1
Otu0363	f__Gemmataceae	0,03335	0,07187	86,14	0	0,5	1,75	14,3
Otu0259	o__WD2101	0,0333	0,07177	86,21	11,8	6,75	2,25	2,67
Otu0384	c__Gemmatimonadetes	0,0333	0,07177	86,29	10	4,25	0	0
Otu0191	c__Gammaproteobacteria	0,0333	0,07176	86,36	7,5	12	8,5	3,33
Otu0522	p__WPS-2	0,03306	0,07126	86,43	12,5	0	0	0,333
Otu0185	f__Acetobacteraceae	0,033	0,07111	86,5	13	8,25	3,5	9
Otu0248	f__Thermogemmatisporaceae	0,03286	0,07081	86,57	12,8	6,75	5,5	1
Otu0160	f__Syntrophobacteraceae	0,03274	0,07057	86,64	12,8	6,5	13,3	16
Otu0179	f__Acidimicrobiaceae	0,03248	0,07	86,71	16,5	8	10	6,33
Otu0340	f__Rhodospirillaceae	0,03213	0,06925	86,78	9,25	8,5	1,25	0,333
Otu0247	o__iii1-15	0,03184	0,06863	86,85	2	8	12	2
Otu0276	f__Gemmataceae	0,03183	0,0686	86,92	0	10,8	5,25	0,333
Otu0356	o__MLE1-12	0,03154	0,06798	86,99	1,25	0,5	3,75	13
Otu0285	g__Rhodoplanes	0,03154	0,06797	87,05	8,75	7,75	1,5	1
Otu0541	f__Acetobacteraceae	0,03127	0,06738	87,12	0,5	0	1,25	13,7
Otu0337	f__Methylocystaceae	0,0312	0,06723	87,19	12	2,75	2,75	1
Otu0207	f__Gemmataceae	0,03118	0,06719	87,26	3,25	10,3	12,8	5,33
Otu0458	p__SBR1093	0,03117	0,06718	87,32	0,5	2	11,5	0,333
Otu0381	f__Gemmataceae	0,03112	0,06706	87,39	1,25	3,75	11,8	0,667
Otu0294	f__Gemmataceae	0,03106	0,06694	87,46	3	11	7,5	1,67
Otu0159	o__iii1-15	0,03099	0,06678	87,52	6,25	13,5	10,5	4,33
Otu0371	f__Thermogemmatisporaceae	0,03097	0,06674	87,59	10	3,75	0	0
Otu0234	o__Ellin6067	0,03095	0,06667	87,66	2,25	11,3	1	0
Otu0429	f__Thermogemmatisporaceae	0,03092	0,06665	87,72	1	3,25	9,25	0
Otu0507	s__japonica	0,03055	0,06584	87,79	11,5	0,5	0,25	0
Otu0228	f__Thermogemmatisporaceae	0,03036	0,06542	87,86	2	10,3	2,25	0
Otu0336	o__Ellin329	0,03026	0,06521	87,92	0	10,8	3,25	0,667
Otu0260	o__Solibacterales	0,03023	0,06515	87,99	0,5	3	8,25	9
Otu0453	f__Isosphaeraceae	0,03004	0,06474	88,05	11,3	2	0,25	0,667
Otu0420	f__Sinobacteraceae	0,02995	0,06455	88,11	0,25	0	1,5	13

Otu0215	f__auto67_4W	0,0299	0,06444	88,18	3,25	6,75	2,5	13,3
Otu0398	p__WPS-2	0,02972	0,06404	88,24	5,75	0,75	2,5	8,67
Otu0395	f__Thermogemmatisporaceae	0,02963	0,06385	88,31	0,25	6,75	6,5	1,33
Otu0246	p__GAL15	0,02962	0,06383	88,37	12	7	3,5	5,67
Otu0364	f__Rhodospirillaceae	0,02942	0,06339	88,43	7	1,75	2	7,67
Otu0435	f__Rhodospirillaceae	0,02929	0,06312	88,5	0	0,5	0,75	13
Otu0428	f__Thermogemmatisporaceae	0,02929	0,06312	88,56	4,75	0	6	3,67
Otu0451	o__Ellin329	0,02929	0,06312	88,62	9,75	1,75	0,25	4
Otu0600	f__Rhodospirillaceae	0,02922	0,06296	88,69	11	0	0,25	0,667
Otu0265	f__Conexibacteraceae	0,02913	0,06279	88,75	5,5	4,75	4,25	13
Otu0568	c__Ktedonobacteria	0,02898	0,06246	88,81	0	0,25	11	0
Otu0220	f__Thermogemmatisporaceae	0,02865	0,06174	88,87	0,25	10,5	0	0
Otu0358	f__Rhodospirillaceae	0,02862	0,06169	88,94	1	2,5	3,25	11,7
Otu0339	f__Gemmataceae	0,0284	0,06121	89	11,5	2	4,5	2,67
Otu0411	f__Thermogemmatisporaceae	0,02833	0,06106	89,06	7,75	6,25	0	0
Otu0450	o__MLE1-12	0,02828	0,06094	89,12	0,75	0,5	1,5	12,3
Otu0304	f__Syntrophobacteraceae	0,02821	0,06079	89,18	2	10	5,5	1,33
Otu0492	c__Gammaproteobacteria	0,02816	0,06069	89,24	9,5	0,5	0	4
Otu0626	f__Acetobacteraceae	0,02813	0,06062	89,3	10,5	0	0	0,667
Otu0212	o__Myxococcales	0,02813	0,06061	89,36	3,75	7,75	7	12,7
Otu0651	c__Gemmatimonadetes	0,0281	0,06055	89,42	10,8	0	0	0
Otu0289	g__Pedosphaera	0,02802	0,06039	89,48	4,25	2,25	2	13
Otu0275	c__Ktedonobacteria	0,02791	0,06015	89,54	0	7,5	7,5	4,67
Otu0243	f__Isosphaeraceae	0,02789	0,0601	89,6	4,75	10,8	1,75	7
Otu0320	o__MLE1-12	0,02785	0,06003	89,66	3,75	3,25	1,75	12,3
Otu0223	f__Acidobacteriaceae	0,02769	0,05968	89,72	3,5	10	2,75	7,67
Otu0609	g__Kaistobacter	0,02753	0,05934	89,78	10,3	0,75	0	0
Otu0273	f__Rhodospirillaceae	0,02746	0,05917	89,84	10	7,75	4,75	0,667
Otu0309	o__11-24	0,02731	0,05885	89,9	1	10	0,75	0
Otu0500	o__Solibacterales	0,02724	0,0587	89,96	0,25	1,75	10	1
Otu0449	o__Solibacterales	0,02717	0,05856	90,02	0,75	1	0,5	12
Otu0308	c__Pla4	0,02709	0,05838	90,08	5	8,5	2,5	7
Otu0457	o__Ellin6513	0,02708	0,05837	90,13	9,75	2,75	1,5	1,33
Otu0455	g__Candidatus_Solibacter	0,02707	0,05834	90,19	9,25	1,25	3,5	1,33
Otu0293	f__0319-6A21	0,02706	0,05831	90,25	0,75	10,3	1,25	1,33
Otu0477	f__Ellin515	0,02681	0,05777	90,31	0,5	0,75	3	11
Otu0245	g__Candidatus_Solibacter	0,02663	0,05738	90,37	3,75	6,75	3	11,7

Otu0432	f__Rhodospirillaceae	0,0265	0,0571	90,42	0,75	0	1	11,7
Otu0483	c__EC1113	0,02648	0,05707	90,48	0,25	0	1,75	11,3
Otu0402	o__RB41	0,02635	0,05678	90,54	1	7,25	4,25	0
Otu0467	f__Syntrophobacteraceae	0,02628	0,05664	90,59	0,75	0	2	11
Otu0242	f__Rhodospirillaceae	0,02621	0,05647	90,65	12	7	2,75	6
Otu0253	o__Myxococcales	0,02618	0,05643	90,71	2,5	8,5	6,5	0,333
Otu0427	f__Isosphaeraceae	0,02617	0,0564	90,76	8	6	0,25	0
Otu0439	g__FFCH10602	0,02609	0,05622	90,82	0,25	9,5	1,5	0
Otu0487	o__WD2101	0,02608	0,0562	90,87	0	0	0,75	11,7
Otu0222	f__Polyangiaceae	0,02599	0,05601	90,93	4	6,25	3,5	11,3
Otu0258	g__Phenylobacterium	0,02597	0,05597	90,99	10,8	3,5	3,75	9,67
Otu0204	f__Gemmataceae	0,02579	0,05557	91,04	5,5	9	8,5	9,67
Otu0462	f__Gemmataceae	0,02575	0,05549	91,1	0	0,25	0,25	11,7
Otu0257	o__Solibacterales	0,02569	0,05537	91,15	6,25	5	3,75	11
Otu0295	f__Rhodospirillaceae	0,02567	0,05531	91,21	6,75	5	7,75	2
Otu0249	o__FAC88	0,02558	0,05512	91,26	10,5	6,5	5,25	3,67
Otu0416	f__Gemmataceae	0,02558	0,05512	91,32	0	0,25	3,5	10
Otu0516	f__RB40	0,02555	0,05506	91,37	3,75	0	1	8,33
Otu0512	f__[Chthoniobacteraceae]	0,0255	0,05496	91,43	7,25	3,5	0,75	0,333
Otu0254	g__Pedosphaera	0,02546	0,05487	91,48	2,25	5,25	6,25	11,3
Otu0244	c__BD7-11	0,02542	0,05479	91,54	2,75	3,5	3,5	12,3
Otu0354	f__Gemmataceae	0,02531	0,05456	91,59	9	3,5	0,5	2
Otu0367	o__Rhizobiales	0,0253	0,05452	91,65	3,75	3	7	1,33
Otu0481	g__Phenylobacterium	0,02525	0,05441	91,7	9,5	2	0,25	1
Otu0327	s__acidophilus	0,02525	0,05441	91,76	6,75	6,5	2	0,333
Otu0307	f__Gemmataceae	0,02523	0,05437	91,81	0	3,5	6,25	7,33
Otu0323	c__BD7-11	0,0252	0,05431	91,87	7	1,5	4,25	7,67
Otu0201	o__MLE1-12	0,02505	0,05399	91,92	5,5	10,3	5	10
Otu0365	f__Gemmataceae	0,025	0,05389	91,97	2	5,25	9,25	2
Otu0318	p__Actinobacteria	0,0249	0,05366	92,03	8,25	6,5	1,5	4,67
Otu0486	o__Solibacterales	0,02482	0,05348	92,08	0	0	6,5	6,67
Otu0400	g__Gemmata	0,02481	0,05347	92,13	0,25	0,75	3	10,3
Otu0490	f__Ellin515	0,0248	0,05345	92,19	0	0	1,5	10,7
Otu0256	g__Streptomyces	0,02476	0,05337	92,24	0	9,25	0	0
Otu0319	o__Myxococcales	0,02466	0,05315	92,29	2,75	9,75	3	0,667
Otu0377	o__Ellin6513	0,02459	0,053	92,35	1,75	2	0,25	10
Otu0341	f__Gemmataceae	0,02431	0,05239	92,4	0,5	8,25	6,5	2,33
Otu0615	f__Isosphaeraceae	0,02427	0,0523	92,45	9	0,75	0	0
Otu0347	f__Gemmataceae	0,02427	0,0523	92,5	1	5	7,75	2

Otu0465	g__Telmatospirillum	0,0242	0,05215	92,56	0,25	0	1,5	10,3
Otu0369	f__Syntrophobacteraceae	0,02415	0,05205	92,61	6,25	6,25	0,5	0
Otu0511	p__Chloroflexi	0,0241	0,05194	92,66	9	1,75	0,75	0
Otu0297	o__MLE1-12	0,02409	0,05191	92,71	6,5	6,75	2	0,667
Otu0299	f__Gemmataceae	0,02408	0,05189	92,76	6	6,75	7	2
Otu0412	f__Thermogemmatisporaceae	0,02406	0,05184	92,82	0,5	9	0	0
Otu0413	c__TM1	0,02402	0,05177	92,87	8,75	2,5	2,75	0
Otu0422	f__Thermogemmatisporaceae	0,0239	0,0515	92,92	7,75	3,25	1,25	0
Otu0464	c__Gammaproteobacteria	0,02381	0,05132	92,97	9,5	2	2,25	1,33
Otu0284	f__Gemmataceae	0,02353	0,05071	93,02	2	5,5	5	9,67
Otu0419	g__Candidatus_Solibacter	0,02341	0,05046	93,07	4	1,25	7,75	2,33
Otu0638	c__Ktedonobacteria	0,02321	0,05002	93,12	8,75	0,25	0,5	0
Otu0628	f__MND4	0,02315	0,04989	93,17	0	0,25	8,75	0,333
Otu0328	f__Isosphaeraceae	0,02308	0,04975	93,22	3,75	6,25	2,25	6,67
Otu0437	o__Solibacterales	0,02307	0,04972	93,27	0	8,75	0	0
Otu0214	o__Ellin6513	0,023	0,04957	93,32	5,5	7,75	10,3	7
Otu0539	f__Acetobacteraceae	0,02294	0,04944	93,37	3,25	0,5	1,25	9,33
Otu0471	f__Gemmataceae	0,02289	0,04932	93,42	0	0,75	1,25	10
Otu0605	f__[Thermodesulfobacteriaceae]	0,02283	0,0492	93,47	0	0	8,75	0
Otu0350	f__[Chthoniobacteraceae]	0,02282	0,04918	93,52	6,5	4	0,25	6,33
Otu0677	f__Syntrophobacteraceae	0,02272	0,04897	93,57	0	0	8,5	0,667
Otu0510	f__Sinobacteraceae	0,02261	0,04873	93,61	0	0	1,75	9
Otu0361	f__Gemmataceae	0,02245	0,04838	93,66	2,5	2,25	3,25	10,7
Otu0311	f__Chitinophagaceae	0,02236	0,04818	93,71	6,25	5,25	1,5	3
Otu0508	p__WPS-2	0,02219	0,04783	93,76	0	0	2	8,33
Otu0495	f__Rhodospirillaceae	0,02214	0,04772	93,81	1,25	0	4	6,67
Otu0424	o__Solibacterales	0,02205	0,04752	93,85	0,25	6	5	0,333
Otu0613	o__JG30-KF-AS9	0,02197	0,04735	93,9	7,25	2,5	0,25	0
Otu0673	f__Rhodospirillaceae	0,02191	0,04723	93,95	8,25	0,25	0	0
Otu0433	o__MLE1-12	0,02178	0,04694	94	5,25	2	6,5	1,67
Otu0378	g__Fimbriimonas	0,0217	0,04677	94,04	4,75	4	0,5	5,33
Otu0409	c__Gammaproteobacteria	0,02157	0,04648	94,09	0,25	4,5	6,25	1,67
Otu0270	p__Actinobacteria	0,02154	0,04643	94,14	4,25	3	6,25	9,67
Otu0403	f__Rhodospirillaceae	0,02143	0,04618	94,18	3,75	2,25	8	1
Otu0528	k__Bacteria	0,02128	0,04587	94,23	0	0	1	9,33
Otu0346	f__Isosphaeraceae	0,02105	0,04536	94,27	3	5,75	1,25	6,33
Otu0390	f__Gemmataceae	0,02098	0,04521	94,32	6,25	3	2,25	5,33
Otu0595	k__Bacteria	0,02078	0,04479	94,36	2,75	0,75	0,75	7,67

Otu0475	f__Gemmataceae	0,02067	0,04455	94,41	0	7,75	0	0,333
Otu0534	f__Koribacteraceae	0,02067	0,04455	94,45	0	0,25	1,75	8,33
Otu0624	g__Aquicella	0,02045	0,04406	94,5	0,5	0	7,5	1
Otu0712	o__Rhodospirillales	0,02019	0,0435	94,54	7,75	0	0	0
Otu0517	f__Spirochaetaceae	0,02015	0,04342	94,58	0,25	0,5	0,25	9
Otu0685	p__WPS-2	0,02013	0,04339	94,63	7,75	0	0	0
Otu0380	o__Elusimicrobiales	0,02011	0,04335	94,67	1	2,75	5	7,33
Otu0573	o__Ellin6513	0,02006	0,04323	94,71	0	0	0,5	9
Otu0404	f__Rhodospirillaceae	0,01998	0,04305	94,76	0	6,25	1,5	3,33
Otu0440	f__FFCH4570	0,01991	0,0429	94,8	0,25	3	2,5	7,67
Otu0474	c__Gemmatimonadetes	0,01987	0,04283	94,84	0	6	3,75	0
Otu0501	f__Isosphaeraceae	0,01978	0,04264	94,88	6,75	1,5	0	0
Otu0298	o__Myxococcales	0,01978	0,04263	94,93	7	3,25	7	5,33
Otu0446	o__11-24	0,01974	0,04255	94,97	0,25	6,75	2,5	0
Otu0466	o__JG30-KF-AS9	0,01974	0,04255	95,01	1,25	0,75	6,25	4,33
Otu0368	f__Pirellulaceae	0,01974	0,04254	95,05	2,75	4,25	1,5	8,67
Otu0639	c__Betaproteobacteria	0,01963	0,04231	95,1	0	0	0,75	8,67
Otu0887	g__Nitrospira	0,01956	0,04214	95,14	0	0	7,5	0
Otu0533	o__Methylacidiphilales	0,01953	0,04208	95,18	0,75	0,25	0,75	8,67
Otu0438	c__ABS-6	0,01949	0,042	95,22	1	7	1,25	0
Otu0509	f__Thermogemmatisporaceae	0,01945	0,04191	95,27	2,5	5,75	0	0
Otu0386	g__Gemmata	0,01939	0,04178	95,31	1	6,5	1,25	4,67
Otu0442	o__CCU21	0,01932	0,04164	95,35	0,5	3,25	6,25	2,67
Otu0375	f__EB1003	0,01929	0,04158	95,39	0	7,25	0	0
Otu0456	c__Ktedonobacteria	0,01929	0,04157	95,43	0	6,75	1,25	0
Otu0589	f__mitochondria	0,01916	0,04129	95,47	0	7,25	0	0
Otu0570	o__Ellin329	0,01915	0,04128	95,51	6,25	3	0,25	0,333
Otu0351	f__Haliangiaceae	0,01911	0,04119	95,56	1,75	6,75	2	5,67
Otu0261	o__Rhizobiales	0,01905	0,04106	95,6	2,25	5,25	6,75	7,33
Otu0396	o__MIZ46	0,01902	0,041	95,64	6	3,75	1,75	4,67
Otu0769	o__Ellin329	0,01894	0,04082	95,68	6,75	0	0	1,67
Otu0344	g__Planctomyces	0,01891	0,04074	95,72	1,25	6,25	2,5	6,33
Otu0463	c__0319-6E2	0,0189	0,04073	95,76	2	2,75	7,5	2,67
Otu0876	f__Rhodospirillaceae	0,01889	0,0407	95,8	7,25	0	0	0
Otu0852	f__Thermogemmatisporaceae	0,01881	0,04054	95,84	0	0	6,75	0,667
Otu0560	f__Thermogemmatisporaceae	0,01877	0,04045	95,88	0	1	5,25	2,67
Otu0567	p__Chloroflexi	0,01872	0,04035	95,92	3,75	0,5	2	4
Otu0749	g__4-29	0,01872	0,04033	95,96	0	0	6,25	1,67

Otu0454	f__Thermogemmatisporaceae	0,01861	0,0401	96	0,25	6,75	0	0
Otu0406	f__Acetobacteraceae	0,01855	0,03998	96,04	6	3,25	1	6,33
Otu0360	f__Gaiellaceae	0,01848	0,03983	96,08	2,5	4,5	4	9
Otu0623	f__Phycisphaeraceae	0,01839	0,03964	96,12	0	0	6,75	1
Otu0563	f__Isosphaeraceae	0,01835	0,03954	96,16	5,5	2,75	0	0
Otu0532	o__CCU21	0,01829	0,03943	96,2	1,5	6	0	0
Otu0838	f__RB40	0,01827	0,03937	96,24	0	0	7	0
Otu0525	g__Bdellovibrio	0,01821	0,03925	96,28	1	0,75	0	7,67
Otu0530	o__Ellin7246	0,01816	0,03913	96,32	2,5	5,5	0	0
Otu0751	c__Ktedonobacteria	0,01815	0,03911	96,36	6	1,25	0	0
Otu0430	o__FAC88	0,01757	0,03786	96,4	3	4,75	3,5	2
Otu0616	p__Bacteroidetes	0,01756	0,03783	96,43	0	0,75	0,25	7,67
Otu0460	f__Thermomonosporaceae	0,01752	0,03776	96,47	1,75	1,25	0,75	7
Otu0777	o__iii1-15	0,01749	0,03768	96,51	6,25	0,75	0	0
Otu0447	f__Rhodospirillaceae	0,01744	0,03758	96,55	1,25	6,25	0,75	1,33
Otu0555	c__Acidobacteria-5	0,01743	0,03756	96,58	0,25	0	1,5	7,33
Otu0526	g__Candidatus_Xiphinema_tobacter	0,01732	0,03733	96,62	0	5,75	1,5	0,333
Otu0529	o__S-BQ2-57	0,01729	0,03727	96,66	0	0	1,75	7
Otu0536	f__Chitinophagaceae	0,01726	0,0372	96,7	6,75	1	1	1,33
Otu0819	f__Thermogemmatisporaceae	0,01724	0,03716	96,73	0	0,25	5,75	1,33
Otu0518	g__Gemmata	0,01723	0,03714	96,77	0,25	0,5	1,5	7,33
Otu0593	f__Rhodospirillaceae	0,0172	0,03707	96,81	4,5	0	0	4
Otu0553	o__Ellin6513	0,01717	0,03699	96,84	0	0	2	6
Otu0558	f__Chitinophagaceae	0,01703	0,0367	96,88	0,5	0	0,75	7,33
Otu0587	f__Thermogemmatisporaceae	0,017	0,03664	96,92	0	0	1,25	6,67
Otu0691	f__Thermogemmatisporaceae	0,01696	0,03655	96,95	0	0	6,5	0
Otu0681	f__Acetobacteraceae	0,01695	0,03652	96,99	6	1	0	0
Otu0479	g__Actinomadura	0,01674	0,03608	97,03	2	1	1,5	7,33
Otu0188	c__Acidobacteria-5	0,01672	0,03604	97,06	9,75	9,75	8,5	7,33
Otu0399	o__Myxococcales	0,01667	0,03593	97,1	2,5	4,25	4	1
Otu0209	f__Syntrophobacteraceae	0,01662	0,03581	97,13	10,3	6,25	8,5	6,67
Otu0394	f__Gemmataceae	0,01657	0,0357	97,17	0,75	6,75	2,75	2
Otu0801	f__Rhodospirillaceae	0,0163	0,03513	97,21	6,25	0	0	0
Otu0569	c__Betaproteobacteria	0,01628	0,03509	97,24	0	0	1	7
Otu0774	f__Rhodospirillaceae	0,01618	0,03486	97,28	6	0,75	0,25	0
Otu0379	o__SJA-22	0,0161	0,03471	97,31	2,25	3,75	6,5	2,33

Otu0782	o_Ellin6513	0,01603	0,03455	97,34	0	0,25	2,5	5,33
Otu0445	g_Gemmata	0,01601	0,03451	97,38	0,75	3,25	1	5,67
Otu0441	f_Rhodocyclaceae	0,01595	0,03437	97,41	0	6	0	0
Otu0478	f_Thermogemmatisporaceae	0,01589	0,03423	97,45	1,5	6	2,25	0,333
Otu0355	o_Ellin329	0,01579	0,03403	97,48	2,75	4	2,25	7
Otu0649	o_Ellin6513	0,01579	0,03402	97,52	1	2,5	4,25	0
Otu0957	o_Chlamydiales	0,01572	0,03388	97,55	6	0	0	0
Otu0414	c_BD7-11	0,0157	0,03383	97,58	1,25	4,25	2,25	6,33
Otu0942	g_Mesorhizobium	0,01564	0,03371	97,62	0	0	6	0
Otu0408	f_Gemmataceae	0,01564	0,0337	97,65	2,75	2,5	3	5,67
Otu0583	f_Gemmataceae	0,01563	0,03368	97,68	1	1,25	4,75	0
Otu0513	f_0319-6A21	0,01555	0,0335	97,72	1	2	4,5	0,667
Otu0592	c_Betaproteobacteria	0,01551	0,03343	97,75	0,5	1,25	5,5	1
Otu0566	f_Chitinophagaceae	0,01549	0,03339	97,78	0,5	1	0,75	7,33
Otu0444	f_Thermogemmatisporaceae	0,01545	0,03329	97,82	2,25	2,75	3,75	0,667
Otu0594	o_Solibacterales	0,01537	0,03312	97,85	0,25	1,25	0,75	6,33
Otu0418	f_Polyangiaceae	0,01507	0,03248	97,88	2,5	2,5	2	5,67
Otu0866	p_Proteobacteria	0,01505	0,03243	97,92	5,75	0	0	0
Otu0922	o_ii1-15	0,01502	0,03237	97,95	0	0	5,75	0
Otu0933	f_Thermogemmatisporaceae	0,015	0,03233	97,98	0	0	5,75	0
Otu0695	p_WPS-2	0,0148	0,03189	98,01	3,25	0	3	0,667
Otu0614	o_Ellin6513	0,01479	0,03187	98,04	0	0,75	5,25	0
Otu0823	p_WPS-2	0,01472	0,03173	98,08	0	0	0,75	6,33
Otu0656	o_Ellin5290	0,01472	0,03172	98,11	5,25	1	0	0
Otu0699	f_Acidobacteriaceae	0,0147	0,03168	98,14	5,25	1,25	0	0,667
Otu0505	f_Gemmataceae	0,01468	0,03164	98,17	0,5	4,75	3,25	0,333
Otu0915	f_Thermogemmatisporaceae	0,01459	0,03143	98,2	0	0	4,75	1,67
Otu0491	f_Conexibacteraceae	0,01453	0,03131	98,23	4,75	1	1	4
Otu0926	f_Koribacteraceae	0,01437	0,03096	98,26	5,5	0	0	0
Otu0640	p_WPS-2	0,01411	0,0304	98,3	2	0,5	0,75	4,33
Otu1079	k_Bacteria	0,01406	0,0303	98,33	4,5	1	0	0
Otu0719	g_Kaistobacter	0,01403	0,03024	98,36	4,5	1,5	0	0
Otu0727	f_Thermomonosporaceae	0,01398	0,03013	98,39	0	0,25	0	6,33
Otu0845	g_Candidatus_Koribacter	0,01382	0,02978	98,42	4,75	0	1	0
Otu0826	f_Syntrophobacteraceae	0,0137	0,02953	98,45	0	0	4	2
Otu0815	g_Candidatus_Rhabdochlamydia	0,01369	0,0295	98,47	0,5	0	5	0

Otu0388	c__BD7-11	0,01363	0,02936	98,5	1,75	3,75	2,25	6,67
Otu0625	f__[Entotheonellaceae]	0,01352	0,02913	98,53	0	4,75	0,75	0
Otu0387	f__Gemmataceae	0,01332	0,0287	98,56	2,75	2,75	4,25	5
Otu0949	o__Solibacterales	0,0132	0,02844	98,59	5	0	0	0
Otu0803	p__WPS-2	0,01313	0,02829	98,62	0	0	0,75	5,67
Otu0895	c__EC1113	0,01306	0,02814	98,65	0	0	5	0
Otu1190	g__Skermanella	0,01306	0,02814	98,68	5	0	0	0
Otu0811	f__Gemmataceae	0,01299	0,028	98,7	5	0	0	0
Otu0814	p__WPS-2	0,01291	0,02783	98,73	0	0	0	6
Otu0944	c__Betaproteobacteria	0,01291	0,02782	98,76	0	0	4,75	0,333
Otu0773	f__Pirellulaceae	0,01289	0,02779	98,79	0	0,5	0,25	5,67
Otu0654	o__Solibacterales	0,01284	0,02767	98,81	2,25	0,5	3,75	0
Otu0730	f__Gemmataceae	0,01274	0,02746	98,84	0	0	0,75	5,33
Otu0448	f__Gemmataceae	0,01271	0,02739	98,87	0	4	0,75	1,67
Otu0732	f__Thermogemmatisporaceae	0,01263	0,02722	98,9	2,75	2,5	0	0
Otu0772	o__MLE1-12	0,01257	0,02709	98,92	3	0,25	2,25	1,67
Otu0842	g__Candidatus_Rhabdochlamydia	0,01231	0,02654	98,95	4	0	1,25	0,333
Otu0599	o__[Pedosphaerales]	0,01227	0,02644	98,98	0	0,25	0,5	5,33
Otu0763	f__Gemmataceae	0,01217	0,02624	99	0	0	0	5,67
Otu0514	p__WPS-2	0,01214	0,02616	99,03	3,75	1,75	0,25	2
Otu0562	f__Gemmataceae	0,01196	0,02578	99,05	1	4,25	0,75	0,333
Otu0646	k__Bacteria	0,01195	0,02576	99,08	4,75	0,75	1,25	0,667
Otu0867	c__Alphaproteobacteria	0,01192	0,02568	99,11	4,25	0,5	0,25	0
Otu0846	f__Gemmataceae	0,01178	0,02538	99,13	0	0	4,5	0
Otu0821	f__Thermomonosporaceae	0,01177	0,02536	99,16	0	0	4,5	0
Otu0663	g__Rhodoplanes	0,01149	0,02475	99,18	0	0,75	4	0
Otu0710	o__Actinomycetales	0,01146	0,02469	99,21	0	0	0	5,33
Otu0962	o__Ellin6513	0,01144	0,02465	99,23	0	0	4	0,667
Otu0697	k__Bacteria	0,01138	0,02452	99,26	0	3,5	1	0
Otu0578	o__Ellin6513	0,01111	0,02395	99,28	0,25	4	0	0
Otu0798	f__Thermogemmatisporaceae	0,01099	0,02368	99,3	0	0	3,75	1
Otu0758	o__WD2101	0,01091	0,02351	99,33	0	0	0,75	4,33
Otu0789	k__Bacteria	0,01087	0,02344	99,35	0	0	0,5	4,67
Otu0704	f__Gemmataceae	0,01076	0,0232	99,37	0	0	0,5	4,67
Otu1063	f__Acidobacteriaceae	0,01053	0,02269	99,4	0,25	0	0	4,67
Otu1246	f__Rhodospirillaceae	0,01052	0,02268	99,42	4	0	0	0
Otu1094	f__Isosphaeraceae	0,01041	0,02243	99,44	3	1,5	0	0
Otu0741	k__Bacteria	0,01038	0,02237	99,46	0	0	0,5	4,33

Otu0788	o_Ellin6513	0,01018	0,02193	99,49	2,5	1,25	0,75	0
Otu1040	f_Gemmataceae	0,01017	0,02191	99,51	3,75	0,25	0	0
Otu1006	s_massiliensis	0,01008	0,02172	99,53	3,5	0,5	0	0
Otu1302	k_Bacteria	0,00978	0,02108	99,55	0	0	3,75	0
Otu0948	g_FFCH10602	0,00962	0,02074	99,57	0	1	3	0
Otu0862	k_Bacteria	0,00949	0,02044	99,59	0	0	0,75	3,67
Otu0977	g_Fimbriimonas	0,00937	0,02019	99,61	0	0,25	0,25	4
Otu0564	o_RB41	0,00934	0,02014	99,63	0	3,5	0	0
Otu1237	o_Actinomycetales	0,00923	0,0199	99,65	3,5	0	0	0
Otu1084	f_Rhodospirillaceae	0,00905	0,0195	99,67	2,75	0,25	0,75	0
Otu1236	k_Bacteria	0,00894	0,01926	99,69	0	0	3	0,667
Otu0911	f_mitochondria	0,00887	0,01911	99,71	0	2,75	0,75	0
Otu1429	g_JG37-AG-70	0,00878	0,01892	99,73	0	0,75	2,75	0
Otu0864	o_Chlamydiales	0,00874	0,01884	99,75	3	0,75	0	0
Otu1552	o_JG30-KF-AS9	0,00857	0,01847	99,77	3,25	0	0	0
Otu1104	c_Ktedonobacteria	0,00851	0,01834	99,78	0	3,25	0	0
Otu1447	f_Gemmataceae	0,00851	0,01833	99,8	3,25	0	0	0
Otu1218	o_Gemmatales	0,00847	0,01825	99,82	3,25	0	0	0
Otu0648	c_Ktedonobacteria	0,00844	0,01818	99,84	0,5	2,75	0	0
Otu0875	f_Rhodospirillaceae	0,0084	0,01811	99,86	0	0	2,75	0,667
Otu1087	f_Thermogemmatisporaceae	0,00832	0,01792	99,87	0	0	3	0,333
Otu0917	p_Proteobacteria	0,00788	0,01698	99,89	0	0	0	3,67
Otu1060	f_Rhodospirillaceae	0,00781	0,01683	99,91	3	0	0	0
Otu1003	f_Chthonomonadaceae	0,00779	0,01679	99,93	3	0	0	0
Otu0768	f_mitochondria	0,00727	0,01566	99,94	0	2,75	0	0
Otu1376	g_Actinomadura	0,00721	0,01553	99,96	0	0	0	3,33
Otu1435	f_Gemmataceae	0,00717	0,01546	99,97	0	0	2,75	0
Otu1882	f_Thermogemmatisporaceae	0,00659	0,01421	99,99	2,5	0	0	0
Otu1196	p_WPS-2	0,00649	0,01399	100	2,5	0	0	0

Anexo 7. Resultados del análisis SIMPER para hongos. Taxonomía: k-reino, p-filo, c-clase, o-orden, f-familia, g-género, s-especie. Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2021.

OTU	Taxonomía	Dis. Prom.	Contrib. %	Acum. %	Media Ex	Media bp-P	Media bn.A	Media bn.O
Otu0001	o__Agaricales	3,804	4,184	4,184	0	0	629	1,33
Otu0003	f__Agaricaceae	3,742	4,116	8,3	0	0	9,75	756
Otu0005	p__Ascomycota	3,703	4,073	12,37	529	149	22,8	48,7
Otu0002	k__Fungi	3,225	3,547	15,92	0	0	194	509
Otu0004	k__Fungi	2,649	2,913	18,83	0	0	274	243
Otu0006	p__Ascomycota	2,334	2,567	21,4	0	200	283	17,7
Otu0007	s__Trichosporon_dehoogii	2,003	2,203	23,6	256	176	0,25	1
Otu0008	o__Agaricales	1,974	2,171	25,77	0	0	43	361
Otu0014	f__Trichocomaceae	1,762	1,938	27,71	291	0	0	0
Otu0016	s__Mortierella_chlamydospora	1,712	1,883	29,6	281	0,25	0	0
Otu0010	s__Sarcodon_atroviridis	1,664	1,83	31,43	0	0	278	0
Otu0009	k__Fungi	1,547	1,701	33,13	0	0	88,5	229
Otu0013	f__Agaricaceae	1,5	1,65	34,78	0	0	0	307
Otu0011	p__Ascomycota	1,27	1,397	36,17	0	73,5	161	5,33
Otu0012	k__Fungi	1,154	1,269	37,44	0,25	151	71,8	3,67
Otu0028	s__Trechisporales_sp	1,12	1,232	38,68	182	1,5	0	1,67
Otu0015	k__Fungi	1,12	1,232	39,91	0	0,25	54,3	186
Otu0019	p__Chytridiomycota	1,053	1,158	41,06	156	39,3	0	0
Otu0021	k__Fungi	0,981	1,079	42,14	0	15,5	150	0
Otu0017	f__Chaetomiaceae	0,8311	0,9141	43,06	126	60	11,5	1
Otu0018	k__Fungi	0,7978	0,8775	43,94	0	129	3,75	1
Otu0020	o__Chaetothyriales	0,7458	0,8203	44,76	0	97,3	45,3	2,67
Otu0023	k__Fungi	0,7209	0,7929	45,55	0	0	88,8	46,3
Otu0029	s__Hygrocybe_glutinipes_var_rubra	0,7138	0,7851	46,33	0	118	0	0
Otu0022	s__Cryptococcus_podzolicus	0,7035	0,7738	47,11	104	49	2,75	21,3
Otu0032	f__Mycenaceae	0,6937	0,763	47,87	0	0	112	4
Otu0036	p__Ascomycota	0,6689	0,7357	48,61	109	2	0	0
Otu0031	c__Agaricomycetes	0,6279	0,6906	49,3	0	0	103	0
Otu0025	o__Helotiales	0,6224	0,6846	49,98	41,3	0,25	21,5	89,7
Otu0037	p__Ascomycota	0,615	0,6764	50,66	0	101	0	0
Otu0024	p__Ascomycota	0,6107	0,6717	51,33	0	75,5	44,8	0

Otu0034	o__Chaetothyriales	0,5871	0,6457	51,98	0	70,8	33,8	0
Otu0027	o__Chaetothyriales	0,5823	0,6405	52,62	0	77,8	33	0
Otu0040	g__Spizellomyces	0,5625	0,6187	53,23	71,5	28	0	0
Otu0043	f__Mycenaceae	0,5588	0,6146	53,85	0	64,8	4	36,7
Otu0035	o__Chaetothyriales	0,5382	0,592	54,44	0	2,25	86,8	0
Otu0026	k__Fungi	0,5337	0,587	55,03	0	75,5	14,8	0
Otu0053	p__Ascomycota	0,5174	0,5691	55,6	23,5	65,5	1,25	0
Otu0057	p__Ascomycota	0,5127	0,5639	56,16	76,3	11,8	0	0
Otu0033	k__Fungi	0,5082	0,5589	56,72	0	39,3	64,8	0
Otu0038	k__Fungi	0,5068	0,5575	57,28	59,8	47	0	0
Otu0061	k__Fungi	0,4963	0,5459	57,82	81	0,75	1,75	0
Otu0042	o__Agaricales	0,4899	0,5389	58,36	0	79	4,5	0,667
Otu0051	o__Agaricales	0,4799	0,5279	58,89	0	32,3	52,5	0
Otu0039	s__Metarhizium_anisopliae	0,4763	0,5239	59,41	3,25	77,3	0,75	0
Otu0071	g__Mycoleptodiscus	0,4587	0,5046	59,92	76,5	0	0	0
Otu0063	f__Nectriaceae	0,4507	0,4957	60,41	73,3	1,5	0	0
Otu0030	k__Fungi	0,4478	0,4925	60,91	0	52,3	43	2
Otu0068	p__Ascomycota	0,4445	0,4889	61,4	69,5	7,25	0,25	4,33
Otu0056	s__Delicatula_integrella	0,4374	0,4811	61,88	4,25	69,3	0	0
Otu0048	f__Hypocreaceae	0,4212	0,4633	62,34	68	13	2,5	11,3
Otu0050	p__Ascomycota	0,4205	0,4625	62,8	0	22,3	55	0
Otu0052	p__Ascomycota	0,4138	0,4552	63,26	0	8,25	61	0
Otu0046	k__Fungi	0,4131	0,4544	63,71	0	0	8,25	76,7
Otu0047	o__Chaetothyriales	0,4124	0,4536	64,17	0	45,3	28,8	0
Otu0064	s__Conlarium_sp	0,4104	0,4514	64,62	65,5	5,5	0	0
Otu0058	f__Nectriaceae	0,3933	0,4326	65,05	42,5	37,5	0,25	0,333
Otu0044	c__Agaricomycetes	0,3901	0,4291	65,48	0	0	42,3	34,7
Otu0062	s__uncultured_Hyaloriacea e	0,3888	0,4276	65,91	0	64	0	0
Otu0076	p__Ascomycota	0,3757	0,4133	66,32	0	57,3	3	4,67
Otu0060	c__Agaricomycetes	0,3725	0,4097	66,73	0	0	8,25	70,3
Otu0054	o__Agaricales	0,3651	0,4016	67,13	0	0	59,8	0
Otu0045	s__Pseudorobillarda_sp	0,3646	0,401	67,53	0	43,5	28,5	1
Otu0067	f__Mycenaceae	0,3627	0,3989	67,93	0,25	59,5	0	0
Otu0041	k__Fungi	0,3453	0,3798	68,31	0	56,5	0,25	0
Otu0090	p__Ascomycota	0,3389	0,3727	68,68	55,8	0	0	0
Otu0084	c__Sordariomycetes	0,3321	0,3653	69,05	52,8	4,75	0	0
Otu0070	g__Mortierella	0,3198	0,3517	69,4	0,5	51,5	1,5	0
Otu0049	k__Fungi	0,3174	0,3491	69,75	0	31	32,5	20

Otu0065	o__Chaetothyriales	0,3154	0,347	70,1	0	0,25	9,75	55,7
Otu0089	s__Rozellomycota_sp	0,3104	0,3414	70,44	51	1	0	0
Otu0066	c__Sordariomycetes	0,302	0,3322	70,77	2,25	0	20,8	46,7
Otu0055	k__Fungi	0,2997	0,3296	71,1	0	0	49,3	0,333
Otu0073	k__Fungi	0,2937	0,3231	71,42	0	0	4,75	55,7
Otu0080	o__Agaricales	0,2705	0,2975	71,72	0	0	12,8	42,3
Otu0059	p__Ascomycota	0,2682	0,295	72,02	5,25	37,8	16	2,67
Otu0086	o__Rhizophydiales	0,2668	0,2934	72,31	0,25	43,8	0	0
Otu0087	s__Auriculariales_sp	0,2661	0,2927	72,6	17,8	3,75	2,75	33,7
Otu0085	g__Entoloma	0,2647	0,2911	72,89	0	0	43,5	0
Otu0072	f__Orbiliaceae	0,2639	0,2903	73,18	0	40	7,25	0
Otu0097	c__Agaricomycetes	0,2588	0,2846	73,47	0	42,5	0	0
Otu0083	g__Acaulospora	0,2579	0,2837	73,75	0,75	9,75	32,8	5,67
Otu0081	g__Ganoderma	0,2514	0,2765	74,03	29,3	24	0,5	0,667
Otu0069	k__Fungi	0,2437	0,268	74,3	0	5,25	5	45,3
Otu0094	p__Ascomycota	0,2344	0,2578	74,55	0	38,5	0	0
Otu0075	p__Ascomycota	0,2333	0,2566	74,81	35,5	10,8	3,25	9,67
Otu0093	k__Fungi	0,2309	0,254	75,06	0	0,25	4,5	43
Otu0118	k__Fungi	0,2239	0,2463	75,31	30,5	7,75	0	0
Otu0078	p__Ascomycota	0,2172	0,2389	75,55	0	26,5	12,3	0
Otu0082	p__Ascomycota	0,209	0,2299	75,78	0	34,3	0	0
Otu0138	f__Mycenaceae	0,2043	0,2247	76	33,5	0	0	0
Otu0092	p__Ascomycota	0,2041	0,2245	76,23	0	0	4	38,7
Otu0100	o__Spizellomycetales	0,1968	0,2165	76,45	5	28,8	0	0
Otu0103	p__Ascomycota	0,1949	0,2143	76,66	0	32	0	0
Otu0127	g__Trechisporales	0,1925	0,2118	76,87	26,8	0	0	7,67
Otu0099	o__Sordariales	0,1911	0,2102	77,08	25,8	7,5	0,75	9
Otu0091	k__Fungi	0,1909	0,21	77,29	0	23	15	0
Otu0106	p__Ascomycota	0,1907	0,2098	77,5	0	30,8	1,25	0
Otu0096	p__Ascomycota	0,1905	0,2096	77,71	0	2,75	8,5	30,7
Otu0109	p__Chytridiomycota	0,1899	0,2088	77,92	9,75	23,3	0	0
Otu0077	k__Fungi	0,1832	0,2015	78,12	0	13,8	22,8	12
Otu0101	s__Chaunopycnis_alba	0,1829	0,2012	78,32	28	3,25	1	5,33
Otu0126	s__Hydropus_sp	0,181	0,1991	78,52	2	28,5	0	0,333
Otu0095	f__Ascomycota_family_Incertae_sedis	0,1803	0,1983	78,72	0	0	9,75	27,7
Otu0155	f__Mortierellaceae	0,1799	0,1979	78,92	29,5	0	0	0
Otu0112	p__Ascomycota	0,1709	0,188	79,11	0	25,3	4,5	0
Otu0145	o__Agaricales	0,1709	0,188	79,29	28,5	0	0	0

Otu0074	c__Tremellomycetes	0,1709	0,188	79,48	6,25	23,3	14,3	5,67
Otu0079	s__Amauroderma_sp_BRF M_916	0,1688	0,1857	79,67	1,5	21,5	8,5	15,3
Otu0107	c__Sordariomycetes	0,1678	0,1846	79,85	10,5	0,25	19,3	0
Otu0088	k__Fungi	0,1674	0,1841	80,04	0	13	15,5	10,3
Otu0098	s__Pseudorobillarda_sp	0,1672	0,184	80,22	0	19	14	0
Otu0136	s__Lasiodiplodia_crassispo ra	0,166	0,1825	80,4	27	0,75	0	0
Otu0104	k__Fungi	0,1632	0,1795	80,58	0	0	27	0
Otu0144	c__Dothideomycetes	0,1629	0,1792	80,76	26,8	0	0	0
Otu0131	k__Fungi	0,1579	0,1737	80,93	0	24,5	1,75	0
Otu0120	p__Ascomycota	0,157	0,1727	81,11	0	19,5	8,5	0
Otu0119	s__uncultured_Hymenoscy phus_ericae complex	0,1552	0,1707	81,28	0	0	9,5	21,7
Otu0125	k__Fungi	0,1541	0,1695	81,45	0	0,5	5,25	26
Otu0115	f__Herpotrichiellaceae	0,1541	0,1695	81,62	0	0	19,5	8,33
Otu0147	s__Cephalotheca_sp	0,1529	0,1681	81,79	25	0,25	0,25	0
Otu0159	o__Helotiales	0,1488	0,1636	81,95	24,5	0	0	0
Otu0105	f__Chaetosphaeriaceae	0,1483	0,1632	82,11	22,3	7,75	2	3,67
Otu0102	g__Mortierella	0,1481	0,1629	82,28	0,75	8,5	19	1
Otu0146	s__Acaulospora_lacunosa	0,1481	0,1629	82,44	22,5	4,25	0	0
Otu0123	f__Venturiaceae	0,1444	0,1588	82,6	0	23,8	0	0
Otu0134	p__Chytridiomycota	0,1438	0,1582	82,75	20,3	5,75	0	0
Otu0143	g__Thermoascaceae	0,1424	0,1566	82,91	22	5,25	0	0
Otu0108	o__Agaricales	0,1423	0,1565	83,07	0	0	10,5	18
Otu0154	p__Ascomycota	0,1402	0,1542	83,22	22,8	0	0	0
Otu0133	p__Basidiomycota	0,1386	0,1525	83,37	2,25	0,5	4,75	23,3
Otu0139	s__Sebacina_sp_Seb14I	0,1385	0,1524	83,53	0	22,8	0	0
Otu0166	k__Fungi	0,1365	0,1502	83,68	22,3	0	0	0
Otu0153	k__Fungi	0,1349	0,1484	83,83	0	0	0,5	26,3
Otu0165	f__Sporangiaceae	0,1345	0,1479	83,97	22,3	0	0	0
Otu0114	k__Fungi	0,1316	0,1448	84,12	0,25	14,8	9,5	0
Otu0161	k__Fungi	0,1298	0,1428	84,26	21,3	0,25	0	0
Otu0142	p__Ascomycota	0,1295	0,1425	84,4	0	20,5	1	0
Otu0113	s__Meripilaceae_sp	0,1277	0,1404	84,54	6,5	17,5	0	1,33
Otu0164	p__Ascomycota	0,1274	0,1401	84,68	0	17,8	0	4,67
Otu0130	p__Ascomycota	0,1273	0,14	84,82	0	2,25	19	0
Otu0150	k__Fungi	0,1258	0,1384	84,96	20,5	0	0	0
Otu0117	o__Helotiales	0,1254	0,1379	85,1	0	2,5	7	18,7
Otu0157	g__Entoloma	0,1234	0,1357	85,24	17,8	5	0	0

Otu0116	c__Agaricomycetes	0,1226	0,1349	85,37	0,25	2,25	9,75	16
Otu0121	p__Ascomycota	0,1225	0,1347	85,51	0	15,8	6,25	4,67
Otu0140	c__Sordariomycetes	0,1215	0,1337	85,64	0	20	0	0
Otu0110	p__Ascomycota	0,1214	0,1335	85,77	10	9,5	6,5	2
Otu0183	s__Jahnulales_sp	0,1181	0,1299	85,9	19,3	0,25	0	0
Otu0122	k__Fungi	0,1168	0,1284	86,03	0	0	5,25	18,3
Otu0128	o__Chaetothyriales	0,1165	0,1282	86,16	0	0	1,5	22
Otu0151	k__Fungi	0,1159	0,1275	86,29	0	0	9,5	14
Otu0129	k__Fungi	0,1157	0,1272	86,41	0	0	10	14,3
Otu0193	g__Mycena	0,1126	0,1238	86,54	18,8	0	0	0
Otu0178	f__Auriculariales_family_Incertae_sedis	0,111	0,1221	86,66	0	0	18,3	0
Otu0156	p__Ascomycota	0,1099	0,1209	86,78	0	0	18	0,333
Otu0180	c__Sordariomycetes	0,109	0,1199	86,9	0	14,3	0	5,33
Otu0149	k__Fungi	0,1086	0,1194	87,02	1,25	17,5	0	0
Otu0111	p__Ascomycota	0,1076	0,1183	87,14	5,75	7,5	10	5,33
Otu0141	p__Ascomycota	0,107	0,1176	87,26	11,8	0,5	5,75	4
Otu0160	f__Acaulosporaceae	0,1068	0,1175	87,37	0	0	10,5	11
Otu0171	s__Sordariomycetes_sp_2_16b	0,1068	0,1175	87,49	0	15,5	4	0,333
Otu0162	c__Sordariomycetes	0,1033	0,1137	87,6	0	17	0	0
Otu0185	p__Chytridiomycota	0,0997	0,1096	87,71	14,5	3	0	0
Otu0124	p__Ascomycota	0,0995	0,1094	87,82	0	0	2,75	17,3
Otu0176	c__Agaricomycetes	0,0988	0,1087	87,93	0	0	0,25	20
Otu0175	g__Mortierella	0,0987	0,1086	88,04	16	0	0	0
Otu0132	c__Eurotiomycetes	0,0985	0,1084	88,15	0	7,5	10,3	0
Otu0204	f__Agaricaceae	0,0952	0,1047	88,25	0	15,5	0	0,333
Otu0137	p__Ascomycota	0,095	0,1045	88,36	1,75	14	3	4
Otu0135	k__Fungi	0,0926	0,1018	88,46	0	0,25	15,3	0
Otu0199	k__Fungi	0,0921	0,1013	88,56	14,8	1,5	0	0
Otu0191	p__Ascomycota	0,0916	0,1007	88,66	9,5	6,5	0,5	0
Otu0152	p__Ascomycota	0,0906	0,0997	88,76	0	0	9,75	9,67
Otu0173	f__Aliquandostipitaceae	0,0903	0,0994	88,86	0,25	0	14,8	0
Otu0187	p__Ascomycota	0,0883	0,0971	88,96	0	0	0,75	17
Otu0194	s__Trichosporon_laibachii	0,0879	0,0966	89,06	8	7,75	0	0
Otu0208	k__Fungi	0,0871	0,0958	89,15	0	0	0,5	17
Otu0207	c__Agaricomycetes	0,0868	0,0954	89,25	0	14,3	0	0
Otu0209	s__Coprinopsis_semitalis	0,0864	0,095	89,34	14,3	0	0	0
Otu0170	s__Rhizophydiump_sp_BR1	0,0845	0,093	89,43	9,75	6,25	0	1,67
Otu0172	c__Agaricomycetes	0,0841	0,0925	89,53	0	0	3,25	14,3

Otu0148	p__Ascomycota	0,0839	0,0923	89,62	0	13,8	0	0
Otu0158	s__Chloridium_sp	0,0838	0,0922	89,71	2,25	1,25	6,25	12
Otu0218	s__Fusarium_oxysporum	0,0833	0,0916	89,8	13,8	0	0	0
Otu0210	p__Ascomycota	0,0822	0,0904	89,89	0	12	2	0
Otu0226	p__Ascomycota	0,082	0,0902	89,98	0	12,3	0,25	1,67
Otu0206	s__Gliocladiopsis_curvata	0,0813	0,0894	90,07	12	2,75	0	0
Otu0174	p__Ascomycota	0,0803	0,0883	90,16	0	0	13,3	0
Otu0181	f__Chaetomiaceae	0,0801	0,0881	90,25	1,5	12,8	0	0
Otu0227	p__Ascomycota	0,0792	0,0871	90,34	0	13	0	0
Otu0211	s__Hysteriales_sp	0,0786	0,0865	90,42	3,5	10,5	0	0,333
Otu0219	s__Ceratobasidiaceae_sp	0,0782	0,0861	90,51	0,25	0,25	12,5	0
Otu0163	f__Glomeraceae	0,0779	0,0857	90,59	0	7	7,75	0
Otu0240	s__Xylaria_sp	0,0773	0,085	90,68	12,5	0,25	0	0
Otu0214	f__Nectriaceae	0,0767	0,0844	90,76	2,5	1,75	9,5	0
Otu0177	c__Sordariomycetes	0,0761	0,0837	90,85	0	0	0	15,3
Otu0212	c__Agaricomycetes	0,0755	0,083	90,93	0	12,3	0	0,333
Otu0189	p__Ascomycota	0,0749	0,0824	91,01	0	9,75	4	0
Otu0197	s__Mucor_sp	0,0731	0,0805	91,09	2,5	11,3	0	0
Otu0205	c__Agaricomycetes	0,0708	0,0778	91,17	0	0	5,75	8,67
Otu0201	g__Veronaeopsis	0,0699	0,0769	91,25	0	11,3	0,5	0,333
Otu0195	o__Chaetothyriales	0,0698	0,0768	91,33	0	0	10,8	1
Otu0238	o__Tremellales	0,0692	0,0761	91,4	0	10,8	1,25	0,333
Otu0179	k__Fungi	0,069	0,0759	91,48	0	9,75	0	4
Otu0216	k__Fungi	0,0688	0,0756	91,55	0	0	3,5	10,3
Otu0200	g__Psilocybe	0,068	0,0747	91,63	11	0	0	0
Otu0167	s__Hypodontia_sp	0,0674	0,0741	91,7	2,5	4,5	4,25	7
Otu0188	s__Eurotiomycetes_sp	0,0671	0,0738	91,78	0	11	0	0
Otu0242	o__Agaricales	0,0671	0,0738	91,85	0	0	0	13,3
Otu0169	s__Mycoleptodiscus_terrestris	0,067	0,0737	91,92	0	8	0,75	5
Otu0237	k__Fungi	0,0669	0,0736	92	0	0	11	0
Otu0245	c__Leotiomycetes	0,0662	0,0728	92,07	0	9,75	0	1,67
Otu0244	o__Chaetothyriales	0,0658	0,0724	92,14	0	0	0,75	12,3
Otu0221	s__Cylindrocarpon_sp	0,0657	0,0722	92,21	10,3	0	0,75	0
Otu0225	k__Fungi	0,0656	0,0722	92,29	10,5	0,25	0	0
Otu0182	k__Fungi	0,0652	0,0717	92,36	0	0,5	10,5	1,33
Otu0192	s__fungal_sp_YT_2014_ARM23	0,0646	0,0711	92,43	0	0	2,25	11
Otu0280	s__Trechisporales_sp	0,0645	0,0709	92,5	10,8	0	0	0
Otu0186	p__Ascomycota	0,0641	0,0705	92,57	0	10,5	0	0

Otu0239	c__Agaricomycetes	0,0639	0,0703	92,64	0	10,5	0	0
Otu0224	s__Pyrenophaetopsis_lepto spora	0,0639	0,0703	92,71	7,5	5	0	0
Otu0168	k__Fungi	0,0635	0,0698	92,78	1,25	7,75	4,75	0
Otu0184	s__Microdiplodia_sp	0,0634	0,0697	92,85	4,75	2,25	2,75	8
Otu0250	p__Ascomycota	0,0622	0,0685	92,92	10,3	0	0	0
Otu0202	g__Gliocephalotrichum	0,0622	0,0684	92,99	0	4,5	1,5	8,33
Otu0255	f__Clavicipitaceae	0,0615	0,0677	93,05	10	0	0	0
Otu0217	o__Chaetothyriales	0,0611	0,0672	93,12	0	8,5	2	0
Otu0223	p__Ascomycota	0,0606	0,0667	93,19	7,25	3,5	0	0
Otu0190	c__Sordariomycetes	0,0601	0,0661	93,25	1	8,5	2,25	0,333
Otu0220	s__Chaetosphaeria_fusifor mis	0,0599	0,0659	93,32	9,75	0	0	0
Otu0203	f__Herpotrichiellaceae	0,0588	0,0647	93,39	0	0	1,75	10,3
Otu0251	o__Helotiales	0,0577	0,0635	93,45	0	0	0,5	11,3
Otu0230	k__Fungi	0,0573	0,0631	93,51	0	0	0,25	11,3
Otu0243	p__Ascomycota	0,0573	0,063	93,58	0	9,25	0	0,333
Otu0300	o__Chaetothyriales	0,0572	0,0629	93,64	9,5	0	0	0
Otu0287	f__Glomerellaceae	0,0571	0,0628	93,7	9,25	0	0	0
Otu0235	k__Fungi	0,0567	0,0623	93,76	0,5	1,25	8,25	0,333
Otu0279	k__Fungi	0,0567	0,0623	93,83	9,25	0	0	0
Otu0276	p__Ascomycota	0,0556	0,0611	93,89	0,25	0	8,75	0,333
Otu0232	k__Fungi	0,055	0,0605	93,95	0	0	9	0
Otu0315	f__Helotiales_family_Incert ae_sedis	0,0549	0,0603	94,01	9	0	0	0
Otu0308	f__Ascobolaceae	0,0548	0,0603	94,07	9	0	0	0
Otu0309	p__Ascomycota	0,054	0,0594	94,13	9	0	0	0
Otu0261	f__Agaricaceae	0,0537	0,059	94,19	0	0	0	10,7
Otu0273	p__Ascomycota	0,0533	0,0586	94,24	0	8,75	0	0
Otu0263	k__Fungi	0,0532	0,0586	94,3	8,75	0	0	0
Otu0256	s__Xylogone_ganodermop hthora	0,0532	0,0585	94,36	0	8,75	0	0
Otu0265	o__Hypocreales	0,0525	0,0578	94,42	8,5	0	0	0
Otu0260	c__Agaricomycetes	0,0523	0,0575	94,48	0	0	1	9,67
Otu0282	p__Ascomycota	0,0521	0,0573	94,53	8,25	0,5	0	0
Otu0234	p__Ascomycota	0,052	0,0572	94,59	0	6	3,5	0
Otu0283	o__Agaricales	0,052	0,0572	94,65	0	7,25	0,75	1,33
Otu0259	g__Mortierella	0,0515	0,0567	94,71	0	0	2	9
Otu0198	s__Ascomycota_sp_r433	0,0515	0,0566	94,76	0	2,75	6,25	0
Otu0229	k__Fungi	0,0514	0,0565	94,82	0	0	4,75	5,33
Otu0231	c__Agaricomycetes	0,0513	0,0564	94,87	0	0	0	10,3

Otu0316	p__Ascomycota	0,051	0,0561	94,93	8,5	0	0	0
Otu0248	f__Helotiales_family_Incertae_sedis	0,0499	0,0549	94,99	0	0	1	9,33
Otu0196	p__Ascomycota	0,0489	0,0538	95,04	0	0	4,75	5
Otu0268	p__Ascomycota	0,0488	0,0537	95,09	0	8	0	0
Otu0277	p__Ascomycota	0,0487	0,0536	95,15	0	8	0	0
Otu0246	k__Fungi	0,0486	0,0535	95,2	0	0,25	7,75	0
Otu0222	p__Ascomycota	0,0486	0,0534	95,25	6	2,5	0,25	2
Otu0253	s__Cephalothecaceae_sp	0,0478	0,0526	95,31	7,75	0	0	0
Otu0213	k__Fungi	0,0477	0,0524	95,36	0	0,75	7,5	0
Otu0271	p__Ascomycota	0,0474	0,0522	95,41	6,25	2,25	0	0
Otu0291	s__Trechisporales_sp	0,0472	0,0519	95,46	0	7,75	0	0
Otu0257	k__Fungi	0,047	0,0517	95,51	3,75	4	1	0,333
Otu0236	p__Ascomycota	0,0464	0,0511	95,57	0	0	1,25	8,33
Otu0314	g__Penicillium	0,0464	0,051	95,62	6,75	1	0	0
Otu0293	p__Ascomycota	0,0458	0,0504	95,67	7,5	0	0	0
Otu0296	c__Sordariomycetes	0,0457	0,0502	95,72	0	7,5	0	0
Otu0319	p__Ascomycota	0,0457	0,0502	95,77	0	7,5	0	0
Otu0298	p__Ascomycota	0,0457	0,0502	95,82	0	7,5	0	0
Otu0311	s__Scedosporium_minutispora	0,0456	0,0502	95,87	0	0	7,5	0
Otu0334	p__Ascomycota	0,0456	0,0501	95,92	6,5	1,25	0	0
Otu0247	p__Ascomycota	0,0455	0,0501	95,97	0	0	6,75	1,33
Otu0312	c__Eurotiomycetes	0,0453	0,0498	96,02	7,5	0	0	0
Otu0342	c__Sordariomycetes	0,0452	0,0498	96,07	7,5	0	0	0
Otu0215	k__Fungi	0,0452	0,0497	96,12	0	0	2,75	7,33
Otu0252	k__Fungi	0,0441	0,0485	96,17	0	7,25	0	0
Otu0264	p__Ascomycota	0,0432	0,0475	96,21	7	0	0	0
Otu0258	p__Ascomycota	0,0424	0,0467	96,26	3,5	4,25	0	0
Otu0323	k__Fungi	0,0421	0,0463	96,31	0	0	1	7,67
Otu0303	s__Bionectriaceae_sp	0,0418	0,046	96,35	0,25	6,75	0	0
Otu0305	s__Melnikomyces_vietnamensis	0,0415	0,0456	96,4	6,75	0	0	0
Otu0274	f__Helotiales_family_Incertae_sedis	0,0414	0,0456	96,44	4,5	3	0	0
Otu0284	k__Fungi	0,0411	0,0452	96,49	0	0	1	7,67
Otu0289	s__Mycoleptodiscus_sp	0,041	0,0451	96,53	0	6,75	0	0
Otu0317	o__Hypocreales	0,0409	0,045	96,58	6,5	0,25	0	0
Otu0351	s__Phaeoacremonium_sp	0,0404	0,0444	96,62	5,5	2	0	0
Otu0295	k__Fungi	0,04	0,044	96,67	3,5	3,75	0	0
Otu0330	k__Fungi	0,04	0,0439	96,71	6,5	0	0	0

Otu0286	g__Mortierella	0,0399	0,0439	96,75	0	0	0,5	7,67
Otu0228	f__Ophiocordycipitaceae	0,0398	0,0438	96,8	4,5	3,25	0,75	1,67
Otu0347	k__Fungi	0,0398	0,0437	96,84	6,5	0	0	0
Otu0348	k__Fungi	0,0396	0,0435	96,89	0	6,5	0	0
Otu0304	o__Archaeorhizomycetales	0,0385	0,0423	96,93	0	5,5	1,5	0
Otu0390	c__Sordariomycetes	0,0379	0,0417	96,97	6,25	0	0	0
Otu0307	c__Sordariomycetes	0,0374	0,0412	97,01	4	2,75	0	0
Otu0310	p__Ascomycota	0,0371	0,0408	97,05	6	0	0	0
Otu0333	p__Ascomycota	0,0365	0,0402	97,09	0	6	0	0
Otu0292	o__Endogonales	0,0365	0,0401	97,13	0	0	6	0
Otu0328	k__Fungi	0,0364	0,0401	97,17	0	0	0,25	7
Otu0344	c__Agaricomycetes	0,0362	0,0398	97,21	5,75	0,25	0	0
Otu0301	k__Fungi	0,036	0,0396	97,25	0	5,75	0	0,333
Otu0325	s__Fusarium_sp_CCG_20_12	0,0358	0,0394	97,29	0	0	5,75	0,333
Otu0266	g__Glomeraceae	0,0355	0,0391	97,33	0	0	1	6,33
Otu0299	f__Agaricaceae	0,0351	0,0386	97,37	0	0	0,5	6,67
Otu0377	k__Fungi	0,0351	0,0386	97,41	5,25	0,75	0	0
Otu0352	g__Chaetomium	0,0351	0,0386	97,45	5,75	0,25	0	0
Otu0275	o__Helotiales	0,035	0,0385	97,48	0	0	1,75	5,33
Otu0326	c__Lecanoromycetes	0,035	0,0385	97,52	0	5,75	0	0
Otu0322	p__Ascomycota	0,0346	0,0381	97,56	0	0	2,25	5
Otu0346	s__Auriculariales_sp	0,0345	0,0379	97,6	4	0	0	2,33
Otu0320	s__Gliocladium_sp_NRRL_22971	0,0341	0,0375	97,64	0	0	3,75	3
Otu0373	s__Microdiplodia_sp	0,034	0,0373	97,67	5,5	0	0	0
Otu0294	s__Penicillium_herquei	0,0339	0,0373	97,71	0	0	3,5	3
Otu0269	p__Ascomycota	0,0336	0,037	97,75	0	0	5,5	0
Otu0278	s__Sordariomycetes_sp_3_KO_2013	0,0336	0,0369	97,79	3,5	0	2	0,667
Otu0374	s__Coprinopsis_stercorea	0,0334	0,0368	97,82	5,5	0	0	0
Otu0288	p__Ascomycota	0,0332	0,0365	97,86	0	0	5,5	0
Otu0272	k__Fungi	0,0332	0,0365	97,89	0	0	5,5	0
Otu0302	p__Ascomycota	0,032	0,0352	97,93	0	2,75	3	0
Otu0396	o__Hypocreales	0,032	0,0352	97,97	0	5,25	0	0
Otu0329	p__Basidiomycota	0,0317	0,0348	98	0	0	0	6,33
Otu0364	c__Agaricomycetes	0,0311	0,0343	98,03	0	0	0	6,33
Otu0335	k__Fungi	0,0308	0,0339	98,07	0	0	0,25	6
Otu0354	o__Pleosporales	0,0308	0,0339	98,1	5	0	0	0
Otu0313	o__Chaetothyriales	0,0305	0,0336	98,14	0	0	5	0

Otu0270	k__Fungi	0,0305	0,0336	98,17	0	5	0	0
Otu0343	k__Fungi	0,0304	0,0335	98,2	0	0	5	0
Otu0362	k__Fungi	0,0304	0,0334	98,24	0	5	0	0
Otu0376	s__Sporothrix_sp_KUC405 3	0,0304	0,0334	98,27	5	0	0	0
Otu0399	s__Neoscytalidium_novaeh ollandiae	0,0304	0,0334	98,3	5	0	0	0
Otu0421	p__Ascomycota	0,0303	0,0334	98,34	5	0	0	0
Otu0357	f__Bionectriaceae	0,0303	0,0334	98,37	4	1,25	0	0
Otu0349	f__Nectriaceae	0,0302	0,0332	98,4	4,25	0,5	0,5	0
Otu0420	s__Thozetella_sp_29b	0,0302	0,0332	98,44	5	0	0	0
Otu0297	k__Fungi	0,0301	0,0331	98,47	0	0	1,5	4,67
Otu0370	o__Chaetothyriales	0,0297	0,0327	98,5	0	0	1,25	4,67
Otu0384	k__Fungi	0,0294	0,0323	98,53	3,75	0	1,25	0
Otu0410	k__Fungi	0,0289	0,0318	98,57	0	4,75	0	0
Otu0327	f__Orbiliaceae	0,0287	0,0316	98,6	3,5	0,75	0	1
Otu0372	p__Ascomycota	0,0285	0,0314	98,63	0	0	0	5,67
Otu0451	k__Fungi	0,0274	0,0302	98,66	4,5	0	0	0
Otu0400	o__Endogonales	0,0274	0,0301	98,69	0	0	4,5	0
Otu0369	g__Pleosporales	0,0274	0,0301	98,72	0	4,5	0	0
Otu0388	s__uncultured_Clavariacea e	0,0268	0,0295	98,75	0	0	0	5,33
Otu0404	s__Acaulospora_lacunosa	0,0266	0,0293	98,78	2,75	0,25	1,75	0
Otu0254	c__Agaricomycetes	0,026	0,0285	98,81	0	4,25	0	0
Otu0379	s__uncultured_mycorrhiza_ (Archaeosporaceae)	0,0259	0,0285	98,84	3,75	0	0	0,667
Otu0321	p__Ascomycota	0,0258	0,0284	98,86	0	3,75	0,75	0
Otu0432	k__Fungi	0,0256	0,0281	98,89	4,25	0	0	0
Otu0463	c__Pucciniomycetes	0,0253	0,0279	98,92	4	0,25	0	0
Otu0365	s__Rozellomycota_sp	0,0253	0,0279	98,95	4	0	0,25	0
Otu0367	k__Fungi	0,0253	0,0279	98,98	0	0,25	1,25	3,67
Otu0359	p__Ascomycota	0,0251	0,0276	99	0	0	3	1,67
Otu0429	p__Ascomycota	0,0247	0,0272	99,03	4	0	0	0
Otu0383	p__Ascomycota	0,0247	0,0272	99,06	4	0	0	0
Otu0483	p__Ascomycota	0,0244	0,0268	99,08	4	0	0	0
Otu0426	p__Ascomycota	0,0244	0,0268	99,11	0	4	0	0
Otu0380	p__Ascomycota	0,0244	0,0268	99,14	0	4	0	0
Otu0443	k__Fungi	0,0243	0,0268	99,16	4	0	0	0
Otu0430	o__Archaeorhizomycetales	0,0243	0,0268	99,19	0	0	4	0
Otu0375	p__Ascomycota	0,0243	0,0267	99,22	0	4	0	0
Otu0442	k__Fungi	0,0243	0,0267	99,24	4	0	0	0

Otu0411	k__Fungi	0,0242	0,0266	99,27	0	1	3,25	0
Otu0393	f__Agaricaceae	0,0241	0,0265	99,3	3,75	0,25	0	0
Otu0476	p__Ascomycota	0,0237	0,0261	99,32	3,75	0,25	0	0
Otu0439	o__Sordariales	0,0232	0,0255	99,35	3,75	0	0	0
Otu0407	g__Teratosphaeria	0,0232	0,0255	99,37	3,75	0	0	0
Otu0401	o__Agaricales	0,0232	0,0255	99,4	0	0	0	4,67
Otu0427	k__Fungi	0,0229	0,0251	99,43	3,5	0,25	0	0
Otu0448	p__Ascomycota	0,0228	0,0251	99,45	0	3,75	0	0
Otu0336	p__Ascomycota	0,0228	0,0251	99,48	0	0	3,5	0,333
Otu0441	s__Mortierella_sp	0,0218	0,024	99,5	0	0	0	4,33
Otu0456	c__Agaricomycetes	0,0218	0,024	99,52	1	2,75	0	0
Otu0402	g__Trichoglossum	0,0214	0,0235	99,55	0	0	3,5	0
Otu0339	p__Ascomycota	0,0214	0,0235	99,57	0	3,5	0	0
Otu0435	k__Fungi	0,0213	0,0235	99,59	0	3,5	0	0
Otu0505	s__Psilocybe_sp_1_RG_2_014	0,0213	0,0234	99,62	0	3,5	0	0
Otu0471	k__Fungi	0,0213	0,0234	99,64	0	3,5	0	0
Otu0419	o__Diversisporales	0,0213	0,0234	99,66	0	0	3,5	0
Otu0455	s__Sordariomycetes_sp_3_KO_2013	0,0213	0,0234	99,69	0	3,5	0	0
Otu0473	o__Hypocreales	0,0201	0,0221	99,71	3,25	0	0	0
Otu0382	k__Fungi	0,0199	0,0219	99,73	0	0	3,25	0
Otu0391	g__Entoloma	0,0198	0,0218	99,75	0	3,25	0	0
Otu0458	f__Meruliaceae	0,0197	0,0217	99,77	0	3,25	0	0
Otu0403	s__Jahnulales_sp	0,0197	0,0217	99,8	0	3,25	0	0
Otu0527	c__Chytridiomycetes	0,0197	0,0217	99,82	3,25	0	0	0
Otu0521	g__Fusidium	0,0195	0,0214	99,84	3,25	0	0	0
Otu0486	p__Ascomycota	0,0195	0,0214	99,86	3	0,25	0	0
Otu0392	f__Agaricaceae	0,0194	0,0214	99,88	0	0	3,25	0
Otu0418	o__Agaricales	0,0185	0,0204	99,9	3	0	0	0
Otu0538	p__Ascomycota	0,0184	0,0203	99,92	0	0	0	3,67
Otu0470	f__Nectriaceae	0,0182	0,0201	99,94	0	3	0	0
Otu0542	s__uncultured_Paraglomus	0,018	0,0198	99,96	2,75	0,25	0	0
Otu0500	g__Mortierella	0,0168	0,0185	99,98	0	2,75	0	0
Otu0497	k__Fungi	0,0167	0,0184	100	0	2,75	0	0