

**Instituto Tecnológico de Costa Rica**  
**Vicerrectoría de Investigación y Extensión**  
**Dirección de Proyectos**  
**Informe final de proyectos de investigación y extensión**

Documento 1: Informe técnico

Influencia de la interacción planta-microorganismos en la restauración del  
paisaje forestal del Parque Nacional Isla del Coco

Código: 1401065

Investigador coordinador

Luis Guillermo Acosta Vargas, MAP

Julio 2019

## Contenido

1. Datos generales .....	3
2. Resumen .....	3
3. Palabras clave .....	3
4. Introducción .....	4
6. Metodología .....	9
7. Resultados .....	15
8. Discusión y conclusiones .....	26
9. Recomendaciones.....	32
10. Agradecimientos.....	32
11. Referencias .....	33
12. Apéndices .....	42

## 1. Datos generales

- Código: 1401065
- Título: Influencia de la interacción planta-microorganismos en la restauración del paisaje forestal del Parque Nacional Isla del Coco
- MAP. Luis Guillermo Acosta Vargas, Coordinador
- Escuela responsable: Ingeniería Forestal
- Investigadores colaboradores: Dr. Adrián Pinto Tomas, tutor doctorado DOCINADE
- Período de ejecución: 1 enero 2016 al 31 diciembre 2018
- Permisos de investigación dados por ACMC: RESOLUCIÓN No. 2016-I-ACMIC-002, RESOLUCIÓN No. 2017-I-ACMIC-004, RESOLUCIÓN 06-2018-I-ACMIC.
- Permisos de investigación dados por la CONAGEBIO: R-012-2016-OT-CONAGEBIO

## 2. Resumen

Isla del Coco alberga un bosque tropical húmedo cuyo microbioma y ecología son poco conocidos. El bosque fue degradado por deforestación e introducción de cerdos y venados. Se analizó el microbioma asociado a la vegetación y los impactos de las especies introducida en la regeneración del bosque para la restauración del bosque. Se estableció un ensayo de exclusión donde se arrancó y cortó la vegetación para evaluar cambios del microbioma y la regeneración natural. Se secuenció por Illumina MiSeq los genes rRNA-16S e ITS para el estudio del microbioma. Se determinó que el microbioma del bosque y el ensayo son diferentes ( $p < 0,05$ ), y su diversidad y composición se mantuvo estable a pesar de los cambios inducidos en la vegetación; siendo el pH, manganeso, magnesio, limo y relación C/N las variables del suelo que influyen sobre él. Se obtuvo regeneración de los árboles endémicos *Cecropia pittieri* y *Sacoglottis holdridgei* con 35 y tres individuos; la vegetación cambio de arbustiva a herbacea dominada por pastos (*Paspalum conjugatum* 39%); donde la liana *Entada gigas* tienen un alto potencial de re-invasión, crece  $1.6 \pm 0.2$  m/mes. Se concluye que el microbioma está influenciado por variables del suelo ya que los cambios en cobertura no cambiaron su estructura y composición; la recuperación del bosque no se da por los herbívoros, un banco de semillas de especies arbóreas agotado y la ausencia de dispersores. Para restaurar el sitio, se requiere de acciones como aislar los herbívoros, translocar suelo del bosque y plantar las especies arbóreas que no se dan por regeneración natural.

## 3. Palabras clave

Isla del Coco, microbioma, restauración, especies invasoras, venado cola blanca. 16s, ITS

#### 4. Introducción

Isla del Coco fue descubierta en 1526 y para 1832 pasó a formar parte del territorio costarricense. En 1978 fue declarada Parque Nacional (Decreto Ejecutivo N°08748-A) y es considerada de importancia mundial por su riqueza natural y marina. En 1997, fue declarada Patrimonio Natural de la Humanidad por la Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura (UNESCO), y en 1998 se designó humedal de importancia internacional dentro de la Convención Relativa a los Humedales de Importancia Internacional especialmente como Hábitat de Aves Acuáticas (Convención RAMSAR) (Trusty, Kesler, & Delgado, 2006). En el 2002, el Gobierno de Costa Rica declaró a la Isla del Coco Patrimonio Histórico-Arquitectónico de Costa Rica, por las pruebas de visitas de diversos grupos humanos desde el siglo XVIII (MCJD, 2007).

Los anteriores reconocimientos dados a Isla del Coco se deben a su singularidad biológica e importancia de su conservación en beneficio de la humanidad. Por sí misma, Isla del Coco constituye un laboratorio natural por su diversidad, endemismo y procesos evolutivos; que al igual que otras islas oceánicas, constituyen ecosistemas únicos, direccionados por la evolución desarrollando faunas y floras únicas (Losos & Ricklefs, 2009), caracterizadas por un alto endemismo de gran importancia en la biodiversidad mundial (Sánchez Pacheco, Tershy, & Aguilar, 2000). Sin embargo, por su aislamiento y pequeño tamaño, en la mayoría de los casos hace altamente frágiles a los ecosistemas insulares ante cambios climáticos y la introducción de especies, al romperse sus umbrales de equilibrio y dando paso a las extinciones. Se reporta que el 75% de las extinciones han ocurrido en islas y el 67% de estas, han sido a causa de introducción de especies (Donlan et al., 2000; Sánchez Pacheco et al., 2000).

Desde el momento del descubrimiento de la Isla del Coco se han presentado una serie de hitos que han marcado el deterioro de sus bosques (J. P. Madriz-Masís, 2009). Primero, la introducción de especies de flora y fauna, contabilizando 103 especies de plantas con potencial invasor, la introducción de ratas (*Rattus rattus* y *R. norvegicus*), cerdos cimarrones en 1973 (*Sus scrofa*), gatos (*Felis silvestris catus*) y venados cola blanca en 1934 (*Odocoileus virginianus*). Los efectos nocivos de las especies invasoras sobre ecosistemas insulares y sus especies nativas son respaldados por diversas investigaciones, las cuales mencionan el estancamiento o secuestro de los procesos de sucesión, alteraciones en la diversidad y pérdida de productividad del ecosistema (Gill & Beardall, 2001; Green, O'Dowd, & Lake, 1997; Koda & Fujita, 2011; O'Dowd, Green, & Lake, 2003; Rooney & Waller, 2003). En segundo lugar, la deforestación para establecer una colonia penal entre 1879 y 1881 en Bahía Chatham, y una colonia agrícola liderada por Augusto Gissler entre 1894 y 1906, en Bahía Wafer (Montoya, 2016).

Hoy día, los efectos de la deforestación y la introducción de especies son un problema persistente y visible en Isla del Coco; ya que las áreas deforestadas y abandonadas hace más de 120 años no lograron recuperar el bosque nativo, denotando un persistente secuestro de la sucesión secundaria a pesar de que se eliminaron los agentes de disturbio, provocando que el bosque no se recupere. Por el contrario, los sitios deforestados han sido ocupados por la liana *Entada gigas* (Fabaceae), *Hypolytrum amplum* (Cyperaceae) y *Clidemia strigillosa* (Melastomataceae), quienes han creado una nueva comunidad vegetal en equilibrio muy diferente al bosque nativo (Porrás Jiménez, 2012a; Porrás-Jiménez, Acosta-Vargas, Castillo-Ugalde, & Quesada-Monge,

2014). Esta condición de secuestro sucesional es atípica al compararla con la sucesión secundaria de los bosques en continente, donde en 15-20 años se tiene un bosque secundario (Acosta-Vargas, Reyes-Cordero, Quesada-Monge, & Castillo-Ugalde, 2015). Además, Suman al problema la erosión de los suelos (Sierra, 2001) y la herbivoría selectiva sobre algunas especies afectando la regeneración y estructura de los bosques (Acosta-Vargas, 2016; Montoya, 2016).

El problema que se presenta Isla del Coco es de alta complejidad debido a tres factores, primero, el conocimiento de la ecología y sus umbrales es prácticamente inexistente; en segundo lugar, la introducción de especies de fauna dentro de una red trófica incompleta, y en tercer lugar total desconocimiento las interacciones a nivel de microorganismos del suelo en los bosques y las áreas perturbadas. Estos factores, actúan como filtros y forma sinérgica ocasionado el secuestro de la sucesión en Isla del Coco, impidiendo la recuperación del bosque nativo.

El abordaje del problema existente implica el uso de técnicas que permitan aislar efectos y cuantificar sus impactos, al tiempo que permite estudiar los procesos ecológicos asociados. Primero, el uso de cercos de exclusión los cuales logran aislar el efecto de la fauna sobre el desarrollo de la vegetación; esta metodología de experimentos de exclusión ha demostrado ser efectiva, logrando resultados positivos al cuantificar el efecto de herbívoros sobre el desarrollo de la vegetación (Clay, Holah, & Rudgers, 2005; Leader-Williams, Smith, & Rothery, 1987; Rooney & Waller, 2003; Young, Okello, Kinyua, & Palmer, 1997). El uso de cercos de exclusión permite evaluar el potencial invasor de las plantas, la reactivación el banco de semillas del suelo, mecanismos de dispersión y establecimiento de regeneración.

En segundo lugar, la aplicación de ciencias -ómicas ha abierto un nuevo panorama a las investigaciones permitiendo hurgar dentro del mundo microbiano, genético y químico. La aplicación de técnicas como metabarcoding y metagenómica, permiten acceder en diferentes grados a la estructura y composición de la comunidad de microorganismos. Estas técnicas, han reducido su costo considerablemente, permitiendo un mayor uso. En particular, el metabarcoding por medio de los genes como 16s, 18s, 28s e ITS, se estudia la microbiota desde su diversidad beta y alfa, permitiendo monitorear sus cambios en el tiempo. Posterior a este análisis, el abanico de posibilidades se abre a otras permitiendo una mejor comprensión de las funciones del microbioma.

Para actuar sobre el problema existente en Isla del Coco, se plantea responder a los siguientes objetivos:

#### Objetivo general

Evaluar la influencia de la interacción planta microorganismos en la restauración del paisaje forestal del Parque Nacional Isla del Coco.

#### Objetivos específicos

1. Estudiar la composición de los microorganismos del suelo, siguiendo un gradiente de disturbio.
2. Determinar la existencia de relaciones de beneficio (positive feedback) o perjuicio (negative feedback) entre los microorganismos reportados y las especies de plantas evaluadas.

3. Determinar la influencia de las especies introducidas en la degradación y resiliencia de las áreas perturbadas en Isla del Coco.

## 5. Marco Teórico

**Particularidades de Isla del Coco:** Isla de Coco, es una pequeña isla en el Pacífico Oriental Tropical, única en sostener un bosque tropical húmedo (UNESCO, 2019). La alta humedad existente, unido a un gran evento de dispersión de semillas hace dos millones de años (Trusty, Kesler & Delgado, 2006; Castillo et al., 1988), condicionaron el desarrollo de un bosque húmedo y nuboso únicos en el mundo, de alto endemismo y con un arreglo de especies único.

En la actualidad, se reportan 263 especies de plantas, de las cuales 37 son endémicas. De estas, 80 especies pertenecen al grupo de pteridofitas (helechos), lo que representa el 31% de la diversidad total de plantas y el 50% de las especies de helechos son endémicas (Trusty et al., 2006). La alta humedad ha favorecido la diversidad y endemismo de helechos, que iguala el endemismo de las angiospermas, condición no se ha encontrado en ninguna otra isla (Madriz, 2008). Adicionalmente, hay un componente epífita variado, dependiente de la alta humedad y de la estructura vertical del bosque; estructura que se define por especie endémica *Sacoglottis holdridgei*, representando el 45% y 43% de los estratos medio y alto, dando una condición de homogeneidad al dosel, condición que puede llegar a ser alterada con facilidad, afectando los ecosistemas que se dan en el sotobosque por efecto de cambio climático e introducción de especies (Porrás, 2012).

**Escuela de Ingeniería Forestal (EIFO) y las investigaciones en Isla de Coco:** La EIFO ha realizado investigaciones en los bosques de la Isla del Coco desde 2006, con el establecimiento de parcelas permanentes de monitoreo del bosque basal de la isla, sentando así la base para su monitoreo (Rivera, 2006). Posteriormente en 2012, se incrementa el esfuerzo de monitoreo y se amplía la red de parcelas al bosque nuboso, logrando así monitorear el bosque en el gradiente altitudinal (0-620 msnm) de la isla (Porrás Jiménez, 2012a; Porrás-Jiménez et al., 2014). Adicionalmente, se han llevado a cabo investigaciones en temas de crecimiento de bosques (Bonilla-Mata, 2017), biomasa y carbono (Castanedo-Escoto, 2017), sanidad forestal (Corrales-Retana, 2018) y genética de poblaciones (Araya, 2019). Esta presencia ha permitido identificar problemas y vacíos de conocimiento en la ecología de los bosques, los cuales ha ido resolviendo, logrando posicionar a la EIFO como referente de las investigaciones en los bosques de la isla; y dando paso al escalonamiento en nuevos temas como la restauración de ecosistemas y la ecología microbiana.

**Restauración de ecosistemas:** La restauración de ecosistemas no es una disciplina nueva, sin embargo, ha tenido mayor auge en los últimos años. La Sociedad para la Restauración Ecológica la ha definido en sentido amplio como “*el proceso de ayudar a un ecosistema que ha sido degradado, dañado o destruido*” (SER). Esto implica que para restaurar un bosque trasciende la reforestación *per se*, ya que se debe tomar en cuenta los diferentes atributos del ecosistema, más allá de la composición de las especies. Dentro del proceso, deben considerarse factores bióticos y abióticos que entran en juego como lo son especies, genética de poblaciones, integridad de procesos ecológicos, suelos, microorganismos y factores climáticos. Además, de los umbrales en procesos ecológicos, los cuales van a definir el objetivo y la meta de restauración.

En lo referente a restauración de ecosistemas, existen dos enfoques principales: la restauración activa, la cual requiere la intervención del ser humano a fin de propiciar la recuperación de ecosistema y la restauración pasiva, en la cual el ecosistema se recupera por sí mismo. En ambos casos, se parte del hecho fundamental de eliminar agentes de disturbio que no permiten la recuperación del ecosistema (López-Barrera, 2014), para lo cual se debe recurrir a diferentes procedimientos que van desde el manejo a la erradicación de especies, restitución de suelos, recuperación de conectividad, entre otras.

A escala global, se han realizado esfuerzos para la restauración de las islas, los esfuerzos incluyen iniciativas diferentes, siendo la más importante el control y la erradicación de fauna introducida (Veitch, Clout, Martin, Russell, & West, 2019); la introducción de la fauna en las islas representa la principal amenaza para la biodiversidad nativa (Jones et al., 2016). De igual manera, se han desarrollado programas de restauración enfocados a los bosques (Smith-Ramírez, Vargas, Castillo, Mora, & Arellano-Cataldo, 2017). Sin embargo, la restauración y principalmente la erradicación en islas es complejo y de alto costo (Capizzi, Baccetti, & Sposimo, 2010; Donlan, Luque, & Wilcox, 2015; Goldstein, Pejchar, & Daily, 2008), de allí que la restauración a gran escala sea propiciada mediante la regeneración natural, logrando una importante reducción de costos y esfuerzos de campo (Chazdon & Guariguata, 2016).

La restauración pasiva basada en la regeneración natural supone la presencia y el funcionamiento de procesos ecológicos como la dispersión de semillas, bancos de semillas viables, polinización, etc. En las islas, algunos de esos procesos ecológicos están ausentes (Madriz 2009), convirtiéndose en filtros para la restauración. Por estas razones, la evaluación de los procesos ecológicos es fundamental antes de implementar un programa de restauración en general y con mayor justificación para ecosistemas insulares.

Parte de los esfuerzos de manejo de especies introducidas en el PNIC, fue el proyecto de restauración de ecosistemas en 2004, que buscó el control de especies introducidas y la recuperación del bosque nativo en las áreas deforestadas de Chatham y Wafer; proyecto que brindó información para ser considerada en futuros proyectos e investigaciones en este tema, ya que no logró su objetivo (G. Blanco conv. per., 2016)

**Comunidad microbiana:** Por lo general se ha atribuido el estancamiento o secuestro de los procesos de sucesión, alteraciones en la diversidad y la productividad a la presencia de especies invasoras animales o vegetales (Gill & Beardall, 2001; Green et al., 1997; Koda & Fujita, 2011; O’Dowd et al., 2003; Rooney & Waller, 2003). Sin embargo, investigaciones recientes han demostrado que existe una estrecha relación entre los microorganismos del suelo y los procesos de recuperación o restauración que se puedan dar en un sitio, hacía restablecer el ecosistema original. Esto se debe a microorganismos o grupos de ellos en particular, que establecen interacciones con las plantas en el sitio, tipo benéfico (generalmente micorrizas) o patógenas; las cuales favorecen la colonización de ciertas especies o por el contrario impiden o limitan el desarrollo de otras especies de plantas. Estas interacciones son conocidas como “positive feedback” y “negative feedback”, las cuales llegan a afectar la diversidad, composición y productividad de la comunidad vegetal (Bever, Platt, & Morton, 2012; Van Der Heijden et al., 2006; Vogelsang, Reynolds, & Bever, 2006).

Dentro de los efectos atribuidos a las interacciones planta microorganismos se encuentran, la invasiones de especies (Callaway, Thelen, Rodriguez, & Holben, 2004; Engelkes et al., 2008; Klironomos, 2000; Reinhart, Packer, Van der Putten, & Clay, 2003; Vogelsang et al., 2006), es el mecanismo que explica y atribuye la diversidad de plantas y la estructura de la comunidad vegetal (Bever, 2003; Klironomos, 2000; Mangan et al., 2010; Packer & Clay, 2000; Petermann, Fergus, Turnbull, & Schmid, 2008), contribuciones a la dinámica de bosques (Kardol, Cornips, van Kempen, Bakx-Schotman, & van der Putten, 2007; Middleton & Bever, 2012).

Además, se reporta que la microbiota influye sobre la formación de la materia orgánica del suelo, influenciado fertilidad y las relación carbono-nitrógeno, carbono-fosforo y carbono-azufre (Bonner, 2017; Kirkby et al., 2011), cambios asociados a especies de plantas y cultivares (Mark et al., 2005; Micallef, Shiaris, & Colón-Carmona, 2009), y a la edad y estado de desarrollo de la planta (Broeckling, Broz, Bergelson, Manter, & Vivanco, 2008; Chaparro, Badri, & Vivanco, 2014; DeAngelis et al., 2009). Un aspecto adicional va sobre la salud de las plantas, determinado mecanismos de producción de antibióticos y competencia de micronutrientes que previenen la colonización de patógenos (Doornbos, van Loon, & Bakker, 2012; Lugtenberg & Kamilova, 2009).

Sin embargo, este mundo microscópico hasta hace unos años era poco explorado y comprendido, ya que los microorganismos existentes en el suelo, cerca del 99% no son cultivables (Schloss & Handelsman, 2003, 2005), siendo esta una serie de limitantes para los estudios de ecología microbiana. Esta limitación generó un vacío de conocimiento por muchos años, resultando en la omisión en los estudios de restauración de los potenciales efectos que la microbiota tiene en el desarrollo, la estructura y la diversidad de comunidades vegetales (Bever, 2003; Klironomos, 2000; Mangan et al., 2010; Packer & Clay, 2000; Petermann et al., 2008)

Gracias a los avances en ecología de microorganismos y en técnicas estandarizadas de extracción de ADN y su posterior secuenciación, hoy día es posible conocer la diversidad, taxonomía y funciones de muchos de los microorganismos en diferentes ambientes y muestras clínicas (Daniel, 2005; Qin et al., 2010; Rasheed, 2013; Venter et al., 2004; Warnecke et al., 2007). Mediante las técnicas de metagenómica y metabarcoding, es posible realizar los estudios de ecología microbiana desde diversos enfoques, hoy día más factible de realizar por el decrecimiento en sus costos.

Para Isla del Coco, el conocimiento del microbioma de sus ecosistemas es prácticamente nulo. En recopilaciones de investigaciones (Cortés, 2012; Montoya, 2016), no se reportan trabajos relacionados con microorganismos específicos el suelo; siendo la única investigación relacionada al tema la realizada en myxomicetes (Rojas & Stephenson, 2008).

**Necesidad de actuar:** Isla del Coco es un grupo de ecosistemas únicos en el mundo, los cuales estamos llamados a conocer y obligados conservar. La EIFO, ha realizado investigaciones en Isla del Coco con las cuales se han generado conocimiento para su conservación y restauración. El continuar investigando los bosques en Isla del Coco, da la exclusividad al ITCR de consolidarse en el sitio y poder establecer observatorio en restauración de ecosistemas, procesos evolutivos y cambio climático. Todo ello gracias a las condiciones únicas de aislamiento, endemismo, especies indicadoras y estado de protección.

## 6. Metodología

**8.1 Permisos de Investigación y Accesos a los recursos genéticos:** El proyecto dentro de su periodo de ejecución contó con los permisos 2016-I-ACMIC-002, 2017-I-ACMIC-004 y 06-2018-I-ACMC otorgados por el Área de Conservación Marina Cocos y el permiso R-012-2016-CONAGEBIO-OT otorgado por la Comisión Nacional para la Gestión de la Biodiversidad (CONAGEBio) y vigente hasta el 20 de mayo de 2019, para el acceso a los recursos genéticos y bioquímicos del país, con lo cual se aseguró el cumplimiento de la normativa nacional en esta materia.

**8.2 Ubicación del proyecto:** Isla del Coco es la única isla oceánica con clima tropical húmedo en el Pacífico Oriental; posee un área de 24 km<sup>2</sup> y se ubica 500 Km al suroeste de la masa continental de Costa Rica entre los 5°30′-5°34′ N y 87°01′-87°06′ O, y es el único punto emergido de la Dorsal de Coco (Cortés, 2008); Fig. 1). Isla de Coco está dentro de la zona de convergencia intertropical, otorgándole una temperatura media anual de 25,5°C y precipitación anual entre los 5000-7000 mm (Herrera, 1986).

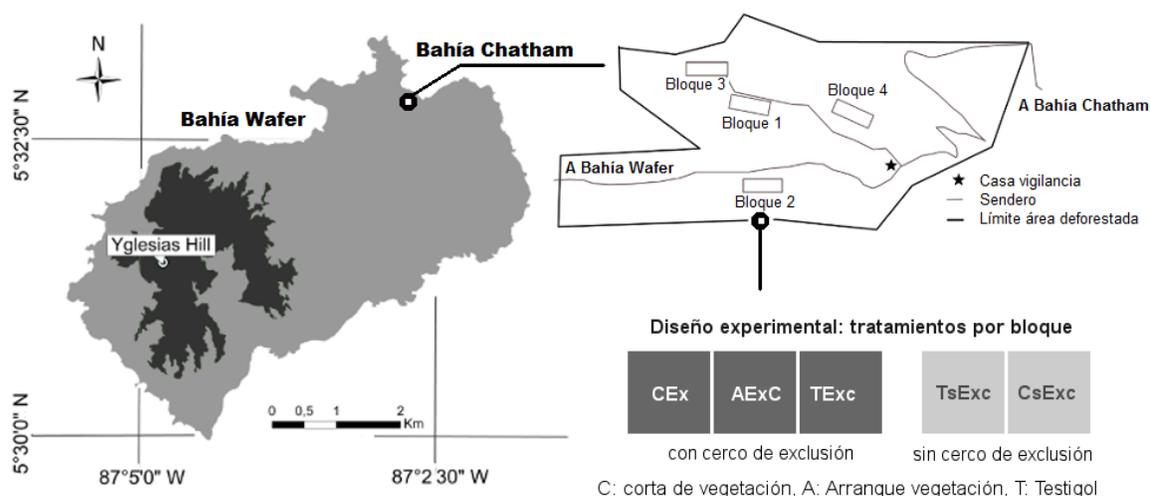


Figura 1. Ubicación del área de ensayo. Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2019.

**8.3 Población y muestra del estudio:** El área de estudio seleccionada correspondió a la ladera noreste de la Bahía Chatham, la cual cubre un área aproximada de 10 ha, las cuales fueron deforestadas y posteriormente abandonadas. Hoy día, el área tiene una cobertura relativamente homogénea conformada por arbustos, hierbas y bejucos donde dominan *Entada gigas* (Fabaceae), *Hypolytrum amplum* (Cyperaceae) y *Conostegia strigillosa* (Melastomataceae). En adelante este sector se denominará sitio alterado. Este sector presentó la particularidad de ser aislado de los otros sitios deforestados, es un bloque homogéneo en su cobertura. Es relativamente accesible para el traslado de materiales y equipos y para su posterior monitoreo.

**8.4 Diseño de investigación:** Se utilizó un diseño de bloques completamente al azar, con cinco tratamientos y cuatro repeticiones dentro del área de estudio. El experimento tiene 12 grados de libertad aceptados como suficientes para este tipo de trabajos en la literatura relacionada (Stern, 2004).

Los tratamientos a aplicados corresponden a dos procedimientos distintos de restauración pasiva con diferente técnica de eliminación de cobertura dentro del cerco de exclusión (definido más adelante) y tres niveles de testigo, los cuales son referidos como gradiente de disturbio. En detalle, los tratamientos son:

1. Restauración pasiva, eliminación por corte de la vegetación (CVExc): se aplicó utilizando machete y cortando toda la vegetación a nivel del suelo. La base ecológica que lo justifico fue la apertura de claros en bosques, que dan paso a la entrada de luz a nivel de suelo. La vegetación cortada fue deposita fuera del área de tratamiento.
2. Restauración pasiva, eliminación por arranque de la vegetación (AVExc): se aplicó arrancando las plantas con ayuda de palín o bien utilizando una palanca. Las plantas arrancadas fueron sacudidas para dejar el suelo en el área de tratamiento. La base ecológica corresponde a la apertura de claros, permitiendo la entrada de luz y la estimulación del banco de semillas al remover el suelo. Las plantas fueron colocadas fuera del cerco de exclusión.
3. Testigo positivo dentro del cerco de exclusión (TExc): Es reconocido el efecto negativo de venados y cerdos sobre la fauna (G. Blanco y V. Acuña, conv. personal, 2016), lo cual hace necesario aislar su efecto. En este caso, se colocó el cerco y no se realizaron manipulaciones adicionales.
4. Testigo negativo fuera del cerco de exclusión (TsExc): mantuvo la condición permanente de disturbio del sitio de estudio.
5. Testigo en bosque (Bq): fue el referente para analizar la microbiota del suelo bajo la cobertura de bosque nativo de la Isla, Estas fueron seleccionadas dentro de la red de parcelas permanentes de monitoreo (PPM) cercanas al área de estudio. Actúo como ecosistema de referencia.

Cada tratamiento se delimitó en el campo como una parcela de 10X10m, las cuales estuvieron agrupadas en el caso de los tratamientos dentro de cercos de exclusión. Los tratamientos y repeticiones fueron ubicados aleatoriamente. En el caso de las repeticiones fueron aleatorizadas bajo los siguientes principios:

- entre un banco de posibles puntos con pendientes menores a 40% ubicado y georreferenciados previamente.
- en cada punto georreferenciado se aleatorizó la distancia de inicio del bloque entre 0 y 40 m a partir de un punto central. De igual manera, se aleatorizó la posible ubicación alrededor del punto georreferenciado, en ocho posibles direcciones de acuerdo a los cuatro puntos cardinales y sus combinaciones: norte, noreste, este, sureste, sur, suroeste, oeste y noroeste.

En el caso de los tratamientos, fueron aleatorizados de la siguiente manera:

- Tratamientos 1, 2 y 3 se aleatorizan en cada repetición dentro del cerco de exclusión, asumiendo siempre el orden de colocación este-oeste en el campo.
- El tratamiento 4 se aleatoriza alrededor del cerco de exclusión.
- El tratamiento 5 se aleatoriza dentro de las 50 cuadrículas de dos parcelas permanentes de monitoreo en bosque, las cuales son cercanas al sitio de estudio (<400m de separación) y con retiro mayor a los 100 m del área deforestada para evitar el efecto de borde (Fig. 2).

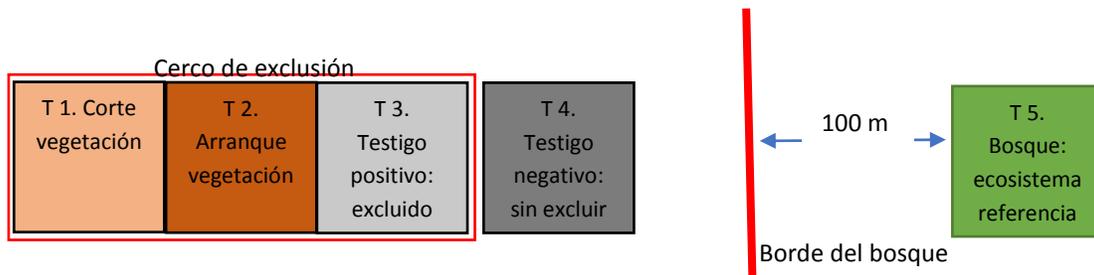


Figura 2. Distribución de los tratamientos en campo. Los tratamientos 1, 2 y 3 serán aleatorizados, por lo cual, su orden podrá variar en cada bloque.

El experimento fue establecido en junio-agosto de 2016, y fue monitoreado hasta julio de 2018, realizando tres visitas al año, cuyo objetivo fue realizar las mediciones pertinentes, muestreos de suelos y dar mantenimiento a la infraestructura en lo referente a reparaciones del cerco y eliminación de vegetación que ponga en riesgo la estabilidad del mismo.

Los ensayos fueron evaluados según las siguientes variables respuestas (Tabla 1):

Cuadro 1. Conjunto de variables a considerar y medir en el diseño experimental. Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2019.

		<b>Variabes</b>	
<b>Dependiente</b>		<b>Independientes</b>	<b>Respuestas</b>
Bosque o coberturas vegetales.		Corta de vegetación:	Reclutamiento (germinación, banco de semillas) individuos/m <sup>2</sup>
		Arranque de vegetación	Mortalidad (tasa de recambio)
			Diversidad
			Proporción plantas invasoras/plantas nativas
			Tasa de crecimiento en altura (cm) de los reclutas
			Composición de la comunidad microbiana del suelo

### 8.5 Métodos, técnicas e instrumentos de investigación.

*Parcelas de exclusión (PEX):* El efecto de venados y cerdos sobre el desarrollo de la vegetación en Isla del Coco es conocido (P. Madriz-Masís, 2008; Montoya, 2016, G. Blanco y V. Acuña, conv. per. 2016). Para evitar su efecto sobre la vegetación, se utilizaron cercos de exclusión es ampliamente reportado (Leader-Williams et al., 1987; Rooney, 2009; Young et al., 1997).

Se construyeron cuatro cercos de exclusión de 1,8 m de altura para aislar cerdos y venados. Los cercos se construyeron utilizando postes de tubos de PVC, malla ganadera de 1,4 m de altura, alambre de púas y sarán de 50% de sombra, colocado en la parte superior del cerco para crear un cierre visual o barrera, que impida el ingreso de venados y a la vez lograr los 1,8 m de

altura requeridos. Cada parcela de exclusión fue de 10 X 30 m, y su orientación en campo siguió la misma curva de nivel, esto con el fin de ubicar los tratamientos dentro de una misma condición de fertilidad y afectación por la pendiente y ubicación en la misma.

*Muestreo de suelos para análisis físico-químico:* Se realizó en Año 0 y Año 2; se tomó una muestra compuesta por bloque, en el tratamiento testigo positivo dentro del cerco de exclusión y en el bosque en las cuadrículas seleccionadas dentro de las parcelas permanentes de monitoreo. Cada muestra se compuso de cinco sub-muestras, tomadas de 0 a 20 cm de profundidad utilizando un barreno para muestreo de suelos. Las muestras se tomaron en zig-zag. Entre cada bloque, el equipo utilizado fue lavado, no así entre sub-muestras de un mismo sitio.

Las cinco sub-muestras de suelo se colocaron dentro de un balde plástico limpio donde se mezclaron. Finalmente, se tomó una muestra de un kilogramo de suelo en una bolsa plástica y se rotuló para posterior análisis. Las muestras fueron almacenadas hasta el momento de su traslado dejando las bolsas plásticas abiertas para que secan al aire; al momento de su traslado se cerraron las bolsas y transportaron a temperatura ambiente hasta las instalaciones del Centro de Investigaciones Agronómicas (CIA) de la Universidad de Costa Rica (UCR), para su posterior análisis.

Se realizó un análisis químico completo por el método KCI-OLSEN (para acidez, calcio, magnesio, fósforo, potasio, cobre, hierro, cinc, manganeso). Además, se incluyó de aluminio intercambiable y carbono y nitrógeno total. El análisis físico se realizó para determinar la textura del suelo basado en sus componentes: arena, arcilla y limo.

*Muestreo de suelos para análisis de microbiota:* este muestreo se realizó en tres ocasiones, en el Año 0, correspondiente a la línea base, por medio del cual se obtiene el patrón de comparación en los posibles cambios en la microbiota, surgidos producto de los tratamientos implementados (ver tratamientos del diseño experimental). Posteriormente se muestreo en los Año 1 y Año 2, con lo cual se busca determinar los cambios que la microbiota pudo sufrir tras los cambios de cobertura. Los muestreos se realizaron en un periodo corto de tiempo, en el intermedio lluviosa (julio- agosto); con ello se buscó minimizar las fluctuaciones de las poblaciones dadas por cambios ambientales (Kieft, 1987).

Se tomó una muestra por bloque en el Año 0, bajo la cobertura original del sitio y en bosque como referente, en total se obtuvieron ocho muestras. Para los Años 1 y 2, se tomó una muestra por cada tratamiento y repetición, en total se tomaron 16 muestras en cada año. La muestra se formó a partir de cuatro sub-muestras entre los 0-10 cm de profundidad utilizando un barreno para muestreo de suelos. Para el Año 0, las muestras se tomaron junto a la muestra para análisis físico-químico, para así asegurar el asocio e influencia de la química del suelo a la microbiota.

Las muestras fueron manipuladas utilizando guantes de nitrilo, que se descartaron entre cada muestra. Las muestras se mezclaron dentro de una bolsa plástica nueva, de donde posteriormente se tomó una muestra en volumen equivalente a un tubo Falcon de 50 ml, el cual estaba estéril. Cada tubo, se codificó para su identificación y posterior trazabilidad de los resultados, y cuando así correspondió, se utilizó el mismo código de la muestra para análisis físico-químico. El equipo de muestreo fue lavado y esterilizado por flameo entre muestras, no así entre sub-muestras de un mismo sitio ya que las mismas serían mezcladas. Barrenos y

palitas de muestreo luego de flameados fueron ambientados, tomando una primera muestra de suelo, esto con el fin de evitar efectos en la microbiota por la alta temperatura.

*Traslado de muestras de suelos para análisis de microbioma:* La cadena de custodia de frío, necesaria para preservar el ADN de la comunidad microbiana fue el siguiente: después de recolectadas las muestras de suelo en los tubos Falcon, se colocaron en un congelador a  $-20^{\circ}\text{C}$  en las instalaciones del Parque Nacional Isla del Coco hasta su traslado al barco. Para su traslado al barco, fueron transportadas dentro de una hielera con abundante hielo picado que envolvió las muestras y procurando el menor tiempo de traslado (no mayor a 30 minutos). En el barco, fueron colocadas en un congelador a  $-20^{\circ}\text{C}$ . Del muelle en Puntarenas al Centro de Investigación en Estructuras Microscópicas (CIEMic) de la Universidad de Costa Rica (UCR), las muestras fueron transportadas en hielera utilizando hielo seco. Una vez en el CIEMic, las muestras se almacenaron en un congelador a  $-80^{\circ}\text{C}$ , hasta su procesamiento, y manteniendo un respaldo en caso de ser necesario.

*Extracción de ADN genómico de suelos:* se realizó en los laboratorios del CIEMic. En el laboratorio, se tomó una sub-muestra de entre 0,25gr y se siguió el protocolo estándar para extracción de ADN genómico descrita en kit comercial PowerSoil DNA Isolation Kit de MOBIO (<https://mobio.com/media/wysiwyg/pdfs/protocols/12888.pdf>) (protocolos de extracción dados en cada kit) ([http://www.protocol-online.org/prot/Molecular\\_Biology/DNA/DNA\\_Extraction\\_\\_\\_Purification/](http://www.protocol-online.org/prot/Molecular_Biology/DNA/DNA_Extraction___Purification/)).

*Control de calidad del ADN extraído:* se implementaron

- Medidas espectrofotométricas con Nanodrop® 1000 para determinar la pureza, usando como indicador la relación de absorbancias a las longitudes de onda de 260nm y 280nm (ratio A260/A280).
- Electroforesis en gel de agarosa, para determinar la integridad y el tamaño de la molécula de ADN y/o productos de amplificación.

*Secuenciación:* El ADN extraído fue enviado al Departamento de Bacteriología de la Universidad de Wisconsin, donde fue secuenciado utilizando Illumina MiSeq. Para el análisis de bacterias se secuenció la región 16srRAN en los vectores V3-V4 con lo cual se obtuvieron secuencias de 250bp. Para el análisis de hongos se utilizó la región ITS (Internal transcribed spacer), en particular el ITS2 donde se obtienen entre 300bp y 500bp.

*Evaluación de ensayos:* Al cierre del primer año, los sitios de los tratamientos presentaron una ocupación por pastos, para evaluar la cobertura se utilizó el Método de Braun-Blanquet para la estimación de coberturas (Newton, 2007). En cada visita, dentro de cada tratamiento se registró la regeneración de las especies arbóreas, las cuales fueron identificadas y marcadas con un código único en una placa de aluminio. A cada árbol se le midió la altura en metros utilizando una vara telescópica; en árboles  $>1.5\text{m}$  de altura, se midió el diámetro en milímetros a 1.3m de altura, utilizando una cinta diamétrica. Adicionalmente, las variables antes descritas (Cuadro 1).

La cobertura de herbáceas, de hojarasca, suelo desnudo y roca fue estimada por el Método Braun-Blanquet (Newton, 2007). En cada unidad experimental, se tomaron al azar diez puntos de muestreo de  $1\text{m} \times 1\text{m}$  y, se dejó un metro alrededor para evitar el efecto borde. En el caso de la liana *E. gigas*, se realizó una medición de los rebrotes que crecían sobre los cercos, provenientes de los bordes de la vegetación remanente. A cada brote se midió su longitud total,

número de brotes secundarios y longitud del brote secundario. Esta especie, es la que presentó el mayor potencial de reinvasión del sitio.

*Procesamiento y análisis de datos:* Para el ensamble y análisis de la información de secuenciación se utilizó el software de acceso libre Mothur 1.41.3. siguiendo el procedimiento descrito por (Cox & Dill-McFarland, 2018b), Como medidas de depuración se eliminaron los singletons (secuencias únicas) antes de hacer la matriz de distancias, luego en los análisis estadísticos se trabajó con los OTU con 10 o más secuencias en al menos una de las muestras, como medida estándar para facilitar el computo de grandes matrices.

Se aplicó prueba de Shapiro Wilk para determinar la normalidad de los datos y, la prueba de Friedman para la homocedasticidad. En datos paramétricos se aplicó un ANOVA y en no paramétricos se aplicó las pruebas de Kruskal-Wallis y Friedman, y la prueba de comparaciones múltiples Mann-Whitney.

Para el análisis multivariado se utilizó escalamiento no métrico multidimensional (nMDS : Non-metric multidimensional scaling)(Clarke, 1993) ya que utiliza una matriz de similitud Bryan Curtis que permite valores nulos, el valor de significancia de la prueba se da cuando el  $Stress < 0,2$ . El nMDS es un método de mapeo (Paliy & Shankar, 2016) por lo que se acompaña de la prueba de análisis de similitudes (ANOSIM: Analysis of Similarity), para determinar las similitudes entre coberturas de los diferentes tratamientos y el análisis de porcentajes de similitud (SIMPER: Similarity percentage analysis) (Clarke, 1993), con el cual se determinó las especies que dan la diferencia entre los tratamientos. En todos los casos se utilizó distancias Bray-Curtis o Jaccard y 9999 permutaciones.

Para análisis de la microbiota se utilizó el procedimiento descrito por (Cox & Dill-McFarland, 2018a) en R, el cual se compone de una serie de pruebas como Escalamiento Multidimensional no Métrico (NmMS), Análisis de Correspondencia Canónico, Análisis de Varianza Multivariado no Paramétrico (PERMANOVA por sus siglas en inglés) modelos mixtos, modelos lineales y gráficos. Los datos de secuenciación de los Años 0 (línea base), 1 y 2 se utilizaron para analizar los cambios en la estructura de la microbiota con respecto a índices de diversidad, efecto de tratamientos y cambios de cobertura. Para el análisis de la influencia de las variables del físicoquímicas del suelo sobre la diversidad de la comunidad de bacterias y hongos, se utilizó un subconjunto de datos de secuenciación del Año 0 y 2, ya que para el Año 1 no hay análisis de suelos, ya que estas variables no sufren cambios significativos en periodos cortos de tiempo en sitios estables.

Los datos fueron analizados utilizando el software estadístico PAST versión 3.21 liberada en octubre, 2018 (Hammer, Harper, & Ryan, 2001) y R v3.4.3 en RStudio v1.1.383.

## 7. Resultados

Se presentan los resultados obtenidos por objetivo específico:

### **OE1: Estudiar la composición de los microorganismos del suelo, siguiendo un gradiente de disturbio.**

**Análisis de la secuenciación de comunidad de bacterias y hongos:** El análisis conjunto de tres mediciones, generó para bacterias 1301422 secuencias, las cuales se agruparon en 7802 OTU (Operational Taxonomic Units) al 97% de similitud entre secuencias. Para hongos se obtuvieron 257898 secuencias, las cuales agruparon en 1640 OTU al 95% de similitud entre secuencias. Con la secuenciación se logró en buena medida capturar la diversidad del microbioma de los sitios, según la curva de rarefacción (Fig. 3).

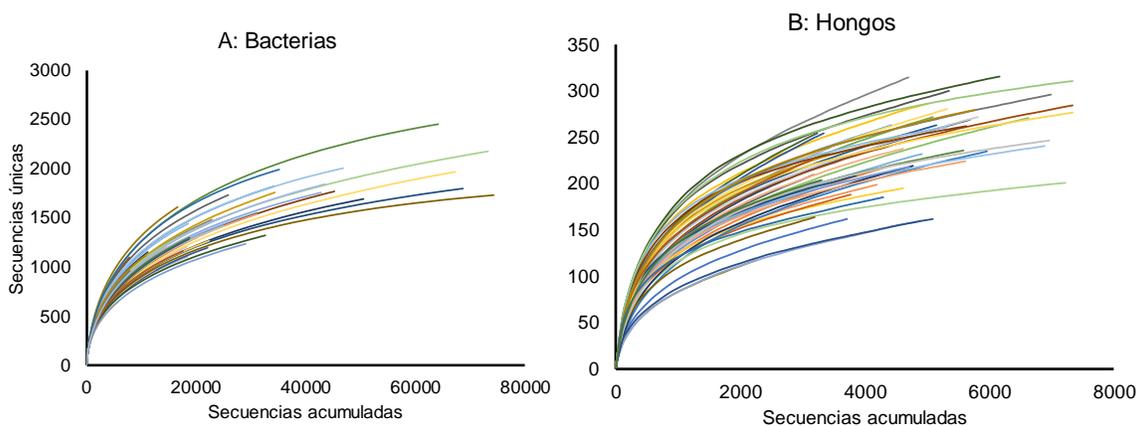


Figura 3. Curva de rarefacción para las secuencias obtenidas en las muestras analizadas: A. Bacterias basada en el gen 16s, B. Hongos basada en el gen ITS. Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2019.

**Diversidad del ensayo:** luego de la limpieza de secuencias, para las tres mediciones se obtuvo para la comunidad de bacteriana 5487 OTU con más de dos secuencias, los cuales fueron identificados a diferentes niveles taxonómicos, en su mayoría a nivel de familia (33.6%) y 694 (1,96%) OTU se clasificaron a nivel de reino (Fig. 4A, Fig. 4C, Apéndice 5). En términos de abundancia solo 381 OTU, contenían más de 10 secuencias en al menos una muestra; este grupo de OTU se utilizó en los análisis posteriores, como medida estándar para análisis.

Para la comunidad de hongos se obtuvieron 1515 OTU luego de la limpieza, los cuales fueron identificados a diferentes niveles taxonómicos, a nivel de familia un 12,28% y 22,2% se clasificaron a reino (Fig. 4B, Fig. 4D, Apéndice 6). En términos de abundancia solo 422 OTU, contenían más de 10 secuencias en al menos una muestra; este grupo de OTU se utilizó en los análisis posteriores.

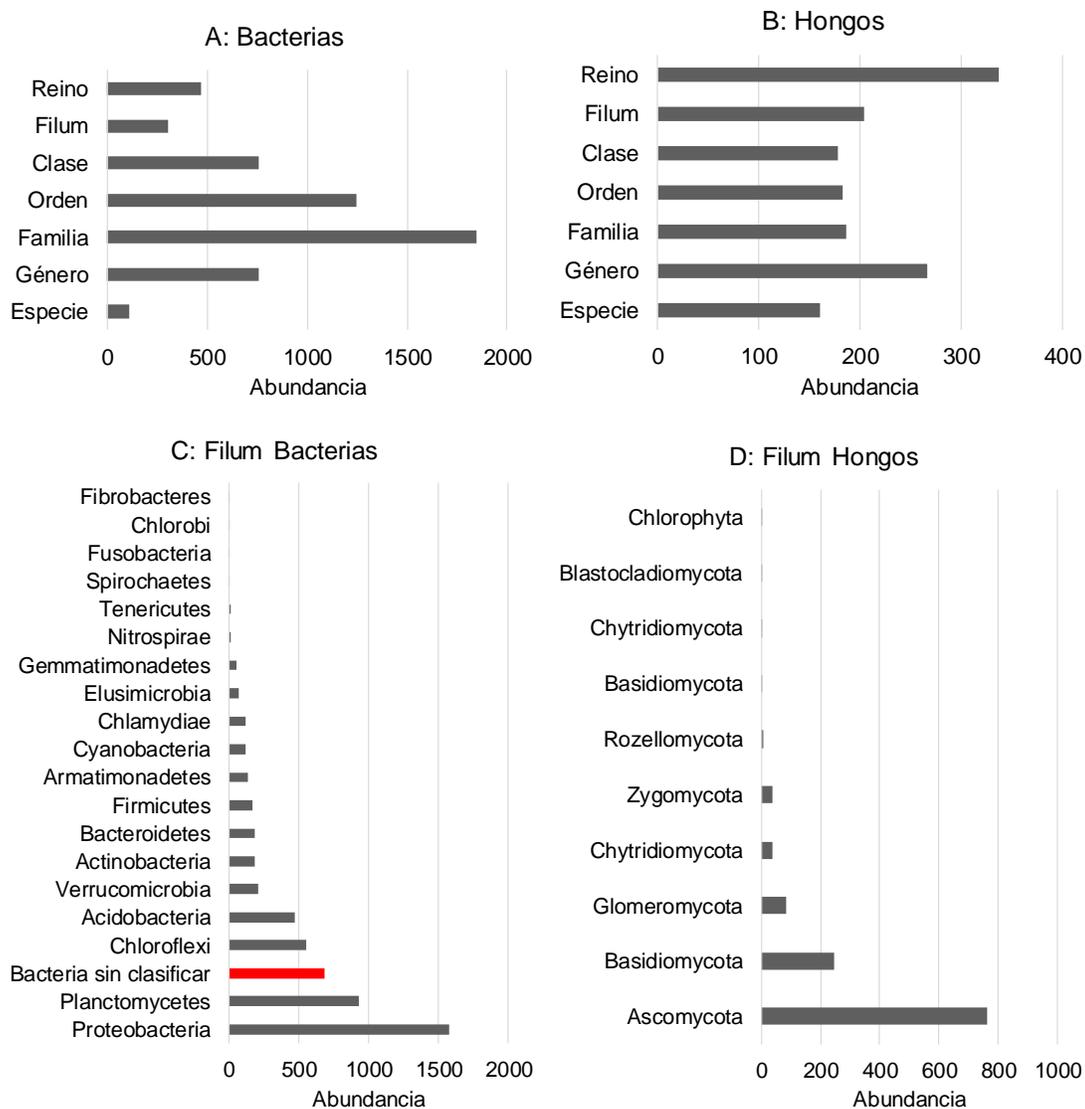


Figura 4. Distribución taxonómica de los OTU (Operational Taxonomic Units) determinados en el ensayo de restauración: A-C. Bacterias, B-D. Hongos. Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2019.

**Diversidad alfa:** El índice de diversidad de Shannon para la comunidad bacteriana tomo valores de entre 5,13 y 5,79 (Fig. 5), los datos se distribuyeron normalmente (Shapiro-Wilk=0,01888) y su varianza es homogénea para los tratamientos (Levene=0,7929). Para la comunidad fúngica, Shannon tomo valores de entre 2,91 y 4,74 (Fig. 5), y los datos no tienen una distribución normal (Shapiro-Wilk=0,0004) y su varianza es homogénea para los tratamientos (Levene=0,5238).

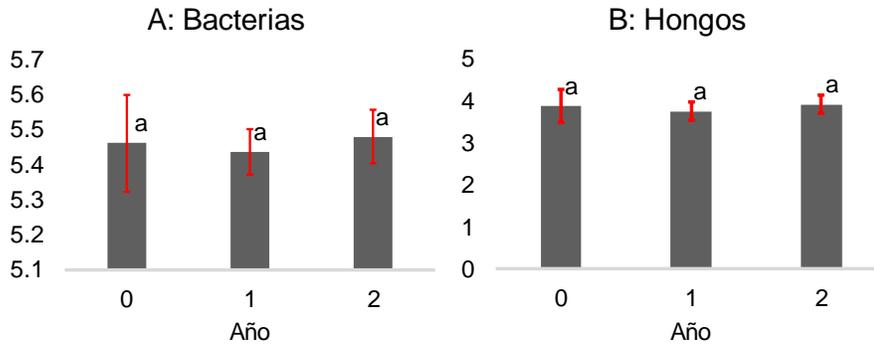


Figura 5. Variación del Índice de Shannon por año. A: diversidad de bacterias (ANOVA  $>0,05$ ), B: diversidad de hongos (Kruskal-Wallis  $>0,05$ , Límites de confianza  $\alpha=0,05$ ). Parque Nacional Isla del Coco, 2019.

Según el gradiente de disturbio propuesto (corta de vegetación, arranque de vegetación, testigo excluido, testigo sin exclusión y bosque como ecosistema de referencia), la microbiota se mantuvo estable, mostrando en los análisis el agrupamiento consistente de los tratamientos (Fig. 6, Fig. 7)

**OE 2: Determinar la existencia de relaciones de beneficio (positive feedback) o perjuicio (negative feedback) entre los microorganismos reportados y las especies de plantas evaluadas.**

La metodología, los datos recopilados y las pruebas estadísticas empleadas, permitieron determinar que para el periodo del ensayo no hay interacciones específicas especie de plantas vs microorganismos. En su lugar, permitieron determinar otro tipo de interacciones y asociaciones que se detallan a continuación.

Para bacterias, el ANOVA utilizando el índice de Shannon, no determinó diferencias en la diversidad de los sitios para los tratamientos ( $p= 0,478$ ) y la edad del ensayo ( $p= 0,688$ ). Para los bloques, indicó diferencias significativas ( $p=0,0475$ ); sin embargo, en la prueba de Tukey ( $p>0,05$ ) ninguna de las comparaciones es significativa, efecto atribuido al incluir el bosque como un tratamiento. De igual manera al reclasificar los tratamientos por tipos de cobertura (Ver OE 3), el ANOVA determina diferencias significativas ( $p= 0,0321$ ), significancia que no se refleja en la prueba de Tukey ( $p> 0,05$ , Apéndice 1).

El análisis por Escalamiento Multidimensional no Métrico (NmMS siglas en inglés), sugiere la formación de tres grupos: Bosque, Bloque 2 y juntos los Bloques 1, 3 y 4 (Stress= 0.1156,  $r^2x=0.8802$ ,  $r^2y=0.2677$ ; Fig. 6) las cuales son significativas (PERMANOVA y ANOSIM con  $R=0,9451$ ,  $p=0,0001$  y pairwise= $0,001$ ). Este grupo es estadísticamente significativo para el ANOVA ( $p=0,00581$ ) y la prueba de Tukey (Bloque 2-Bloques 134  $p= 0,015$ , Bosque-Bloques 134  $p= 0,041$  y Bosque-Bloque2  $p=0.828$ ), utilizando el índice de diversidad de Shannon. En adelante se trabaja con estos grupos naturales, al no haber diferencias entre los tratamientos y las coberturas.

Para hongos utilizando el índice de diversidad de Shannon, la prueba de Kruskal-Wallis no determinó diferencias entre la diversidad (Shannon datos no normales para hongos) para la edad

del ensayo ( $p=0,2062$ ), bloques ( $p=0,7421$ ) y coberturas ( $p=0,2135$ ). Para tratamientos la prueba indicó diferencias significativas ( $p=0,0499$ ), y en la Prueba de Rangos de Wilcoxon el tratamiento de arranque de vegetación presenta diferencias, entre el testigo sin exclusión y el bosque a un valor de alfa  $<0.1$  ( $p=0,078$ ), lo cual denota la separación del bosque; sin embargo, el estándar de las pruebas de significancia es con  $\alpha=0,05$ , por lo cual no es significativo.

El análisis NmMS sugiere al igual que lo hace para bacterias la formación de tres grupos: Bosque, Bloque 2 y juntos los Bloques 1, 3 y 4, las cuales son significativas (PERMANOVA y ANOSIM con  $R=0,6922$ ,  $p=0,0001$  y  $\text{pairwise}=0,001$ ). Para el caso de hongos utilizando el índice de Shannon, este grupo es estadísticamente no fue significativo (Kruskal-Wallis= $0,144$  y Wilcoxon $>0,29$  en todas las comparaciones, Apéndice 3).

En adelante, las pruebas para determinar las variaciones en las comunidad bacteriana y fúngica se hacen asociadas a este nuevo grupo (Bosque, Bloque 2 y Bloques 1,3,4), ya que se determinó que los tratamientos aplicados y los cambios en la composición de vegetación no influyen sobre la diversidad de la comunidad de bacterias y hongos del del suelo (Fig. 7).

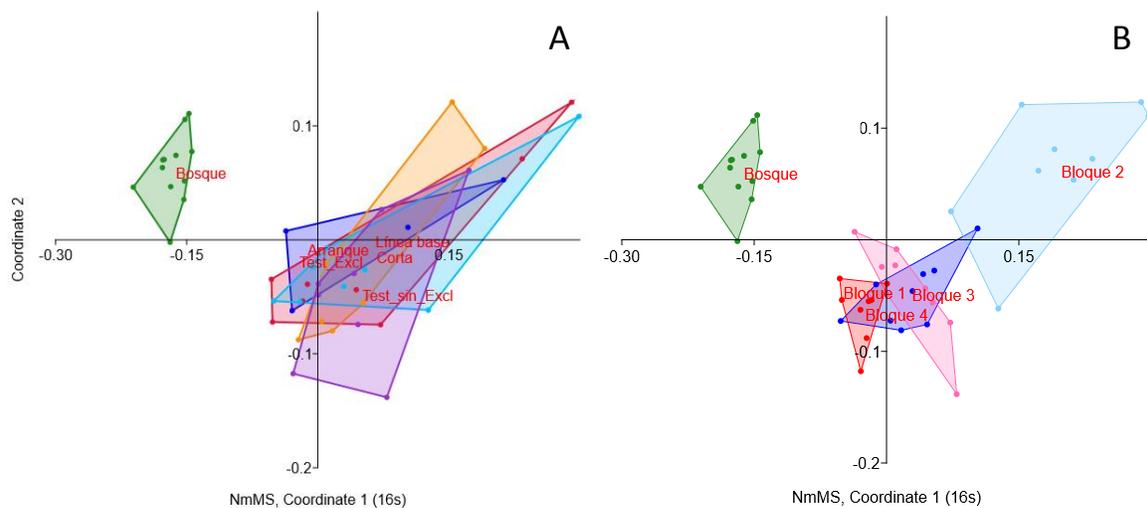


Figura 6. Comportamiento de la comunidad de bacterias asociada a bloques y tratamientos determinado por Escalamiento Multidimensional no Métrico para bacterias: A: Análisis por tratamientos (Stress: 0,1154,  $r^2$  0,8809, 02624), B: Análisis por bloques considerando la separación del tratamiento Bosque como como referencia (Stress: 0,1156,  $r^2$  0,8822, 02677), Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2019.

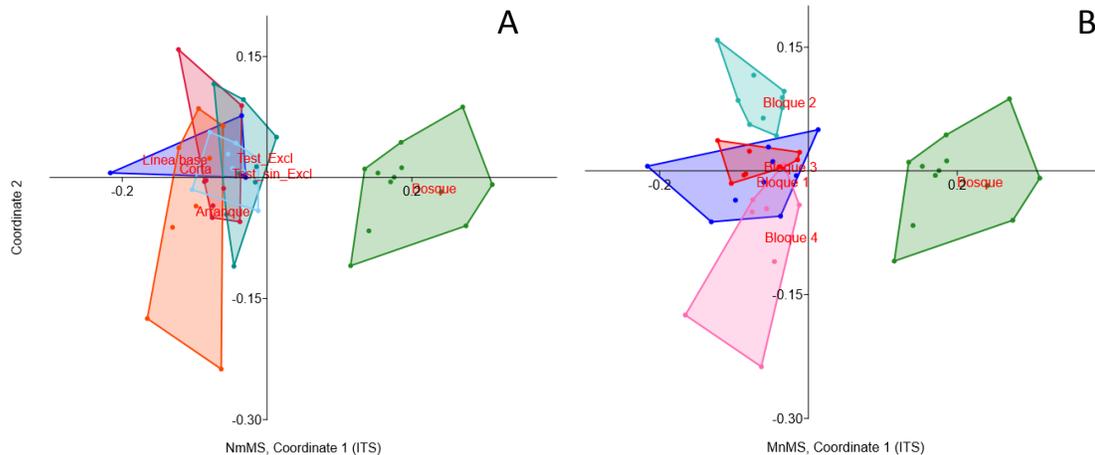


Figura 7. Comportamiento de la comunidad fúngica asociada a bloques y tratamientos determinado por Escalamiento Multidimensional no Métrico: A: Análisis por tratamientos (Stress: 0,1637,  $r^2$  0,6311, 0,1397), B: Análisis por bloques considerando la separación del tratamiento Bosque como como referencia (Stress: 0,1637,  $r^2$  0,6311, 0,1397), Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2019.

#### **Influencia de las variables fisicoquímicas del suelo en la microbiota.**

Para este análisis se utilizó un subconjunto de datos constituido por datos del Año 0 (línea base) y el Año 2. De las 18 variables estudiadas la prueba de comparación de rangos de Wilcoxon, mostró diferencias estadísticas significativas ( $p < 0,05$ ) en los valores obtenidos entre el Año 0 y Año 2 para carbono (C), calcio (Ca), potasio (K), fósforo (P), cinc (Zn), arena y arcilla.

Las pruebas por medio de modelos lineales generales (MLG) utilizando el índice de Shannon indican que para bacterias las variables que inciden sobre la diversidad son limo ( $p = 0,0134$ ), la relación carbono/nitrógeno ( $p = 0,0259$ ) y manganeso ( $p = 0,00456$ ), y para hongos el manganeso ( $p = 0,0349$ ) y pH ( $p = 0,0975$ ) a un nivel de significancia menor  $\alpha = 0,1$  (Apéndice 2, Apéndice 4).

Complementario al modelo lineal general, el análisis multivariado por medio del análisis de correspondencia canónico (CCA) se determinó que, para bacterias y hongos, 50% las variables ambientales correlacionan positiva o negativamente, hacia los dos mayores grupos dados por Bosque y Bloques. Donde variables como pH, arcilla, magnesio (Mg), radio C/N, nitrógeno (N), fósforo (P) y manganeso (Mn) son de mayor peso. Relacionado con los resultados de los MGL, en el caso del Mg para hongos este correlaciona negativamente con los grupos formados por el Bloque 2 y Bloque 134, los cuales tienen los menores valores ( $1,77 \pm 0,02$  cmol/L, Fig. 8). Para limo correlaciona negativo para el bosque, la relación C/N para el grupo Bloque 134 y el Mn correlaciona positivamente al Bloque 134 (Fig. 9).

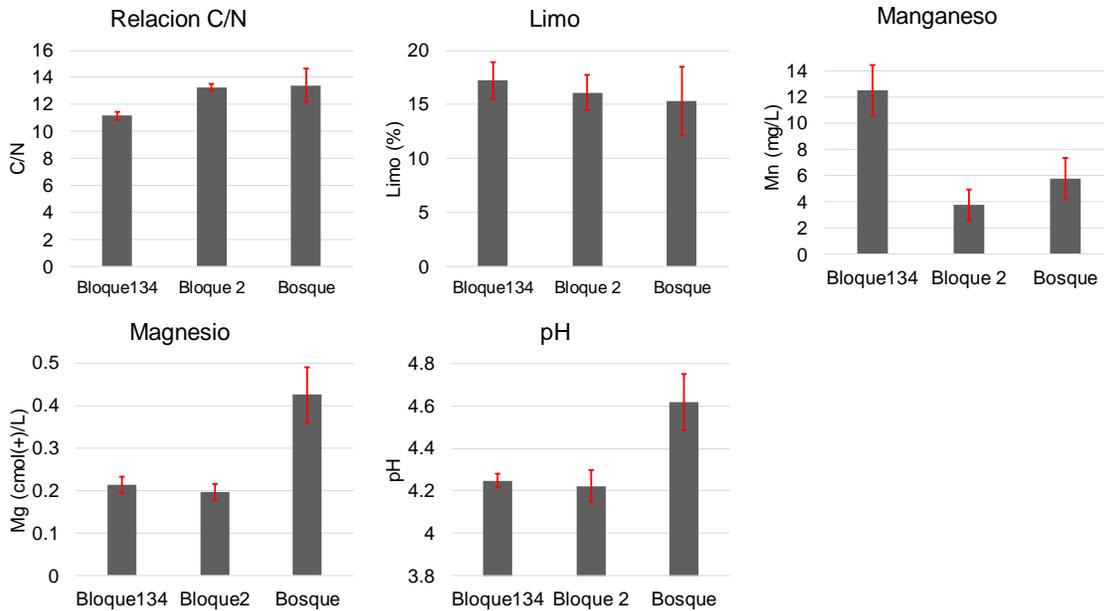


Figura 8. Comportamiento de las variables de suelo: relación carbono/nitrógeno, limo y magnesio en los grupos naturales: barras con intervalo de confianza  $\alpha=0.05$ . Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2019.

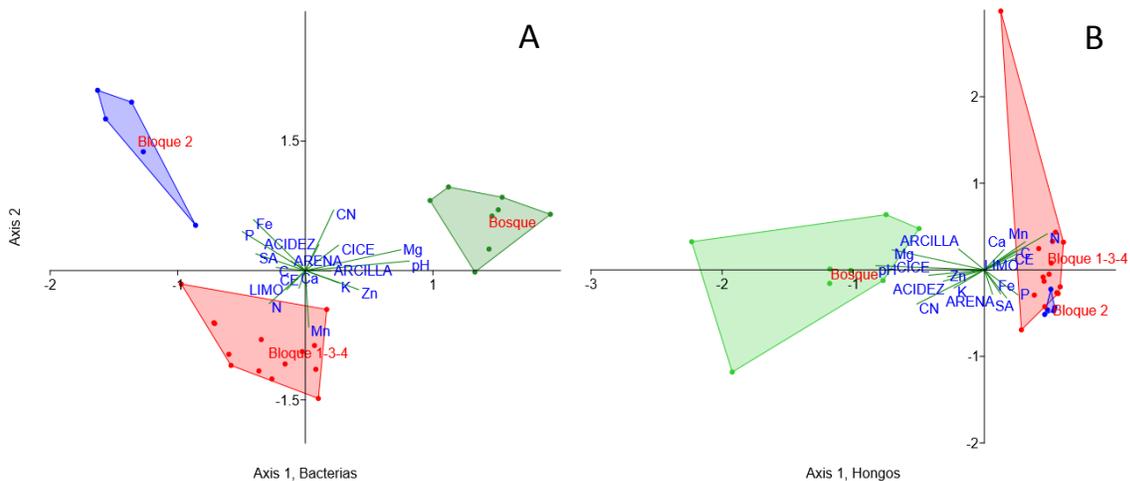


Figura 9. Análisis de Correspondencia Canónico correlacionando de las variables ambientales con los sitios de estudio y especies: A. Bacterias, B. Hongos. Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2019.

Las diferencias encontradas entre las comunidades son propias de la condición preexistente del sitio, asociadas a condiciones físico-químicas del suelo, mismas que fueron estables en el tiempo ya que el gradiente de disturbio implementado en el ensayo, no tuvo efecto modificando la estructura del microbioma del área de ensayo hacia el microbioma de referencia (bosque) o bien, hacia un nuevo microbioma definido por las nueva cobertura de pastos

establecida en el sitio (Ver OE 3), como se demostrado con las diferentes pruebas realizadas. Esta condición llevó a evaluar el microbioma desde la riqueza y abundancias de especies del sitio. Para bacterias el PERMANOVA y ANOSIM dieron diferencias significativas entre los tres grupos (Bosque, Bloque2 y Bloque134;  $p= 0.001$ , pairwise  $p<0,05$ ). Utilizando distancias Bray-Curtis y Jaccard en ANOSIM, la prueba indicó un alto efecto del factor de agrupación ( $R= 0,95$ ) explicando las diferencias entre los grupos. En el caso de hongos, ANOSIM dio diferencias significativas entre los grupos siendo mayores para el análisis utilizando distancia Jaccard ( $R= 0,8543$ ,  $p= 0,0001$ ). Para distancia Bray-Curtis la diferencia es significativa ( $p=0.001$ ) aunque el factor de agrupación pierde efecto ( $R=0,6473$ ), el cual se evidencia en el análisis de comparaciones (pairwise), entre Bloque2 y Bloque134 no hay diferencias ( $p=0,0804$ ). Estas diferencias son consistentes con el NmMS (Fig 10, Fig 11)

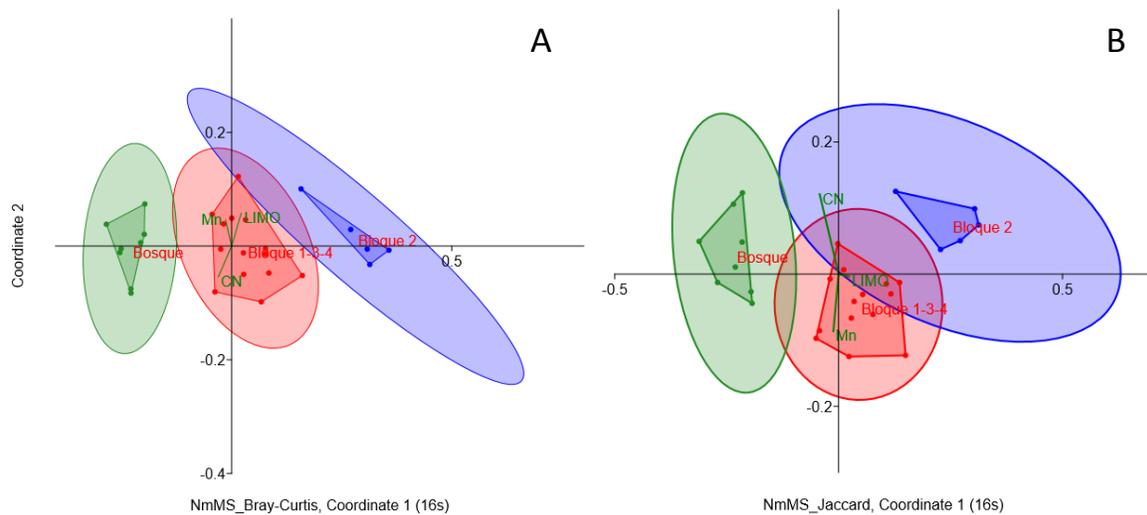


Figura 10. Modelación mediante Escalamiento Multidimensional no Métrico (NmMS), incorporando las variables de suelos estadísticamente significativas y elipses al 95%, para la comunidad de bacteriana presente en los tres grupos naturales (Bosque, Bloque 2, Bloque 134) A: Distancia Bray- Curtis (16s, Stress=0.1056,  $r^2$ : 0,8915-0,003); B. Distancia Jaccard (Stress=0,098,  $r^2$ : 0,9075-0,0585). Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2019.

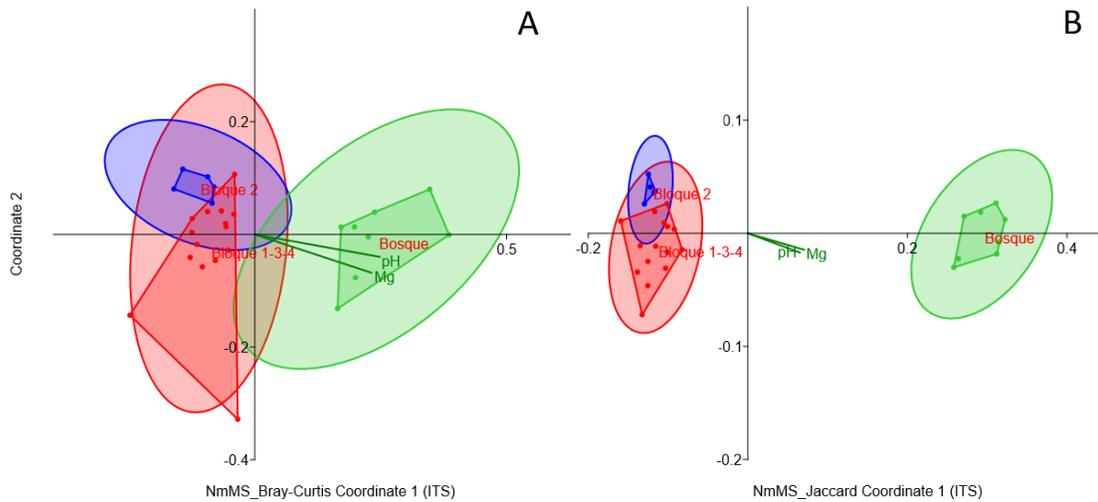


Figura 11. Modelación mediante Escalamiento Multidimensional no Métrico (NmMS), incorporando las variables de suelos estadísticamente significativas y elipses al 95%, para la comunidad fúngica presente en los tres grupos naturales (Bosque, Bloque 2, Bloque 134) A: Distancia Bray-Curtis (ITS, Stress=0,1673,  $r^2$  0,6283-0,1369); B. Distancia Jaccard (Stress=0,174,  $r^2$  0.8067-0.0388,). Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2019.

Finalmente, se presenta el análisis de similitudes (ANOSIM) para determinar las especies que explican la disimilitud entre los grupos, donde los hongos, es la comunidad que más disimilitud presenta alcanzando un 78%, versus un 38.6% de la comunidad bacteriana. Este resultado es consistente con los resultados anteriores y complementa los resultados del ANOSIM (Fig. 12).

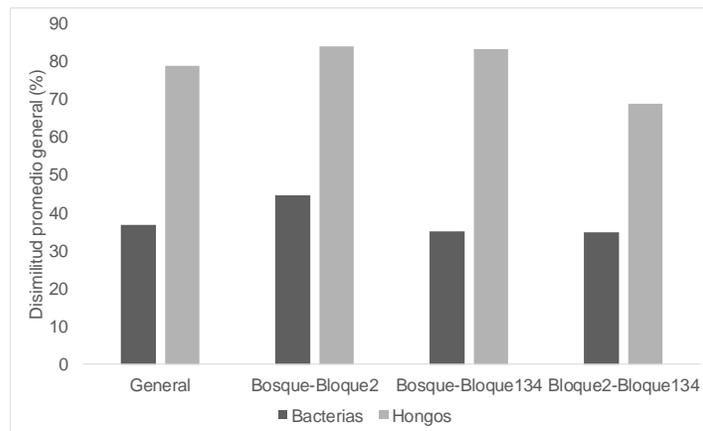


Figura 12. Disimilitudes porcentuales del por los tres grupos naturales del ensayo para bacterias y hongos. Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2019

En términos de especies, las disimilitudes porcentuales son explicadas entre los grupos es dada por un grupo de especies de mayor abundancia. De acuerdo por el análisis SIMPER, en bacterias las disimilitudes entre grupos se explican en un 50% por 58 (13,6%) especies, mientras que el 80% es explicado por 182 (42,6%) especies, el restante 20% lo acumulan 240

(56,2) especies. En hongos el 50% lo constituyen 36 (10%) especies, el 80% de la disimilitud lo acumulan 119 (33.6%) especies y el restante 20% agrupa 235 (66,4%) especies. Se observa en los promedios generales que hay un balance en la representación de bacterias y hongos, donde los mayores cambios se dan bajo el 50% de la disimilitud, donde se ubican las especies de mayor abundancia, mismas que definen la estructura poblacional (Fig. 12, Fig.13, Apéndice 5, Apéndice 6)

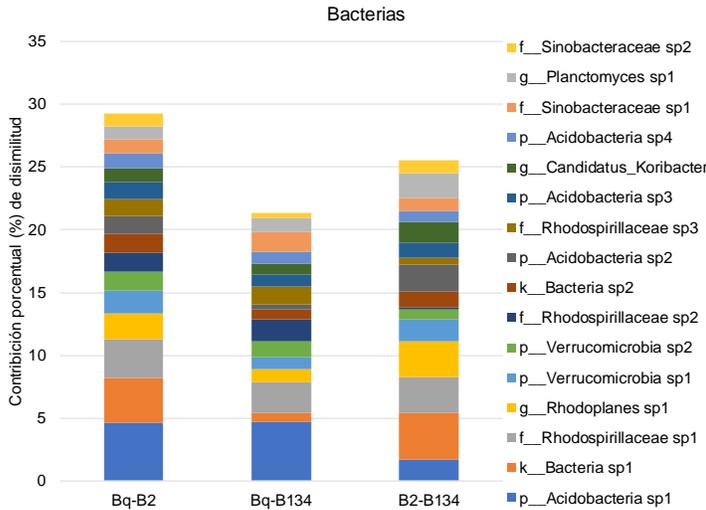


Figura 12. Principales 16 especies de bacterias determinadas por el análisis de similitudes porcentuales (SIMPER) graficadas por su aporte porcentual a la disimilitud entre grupos. Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2019.

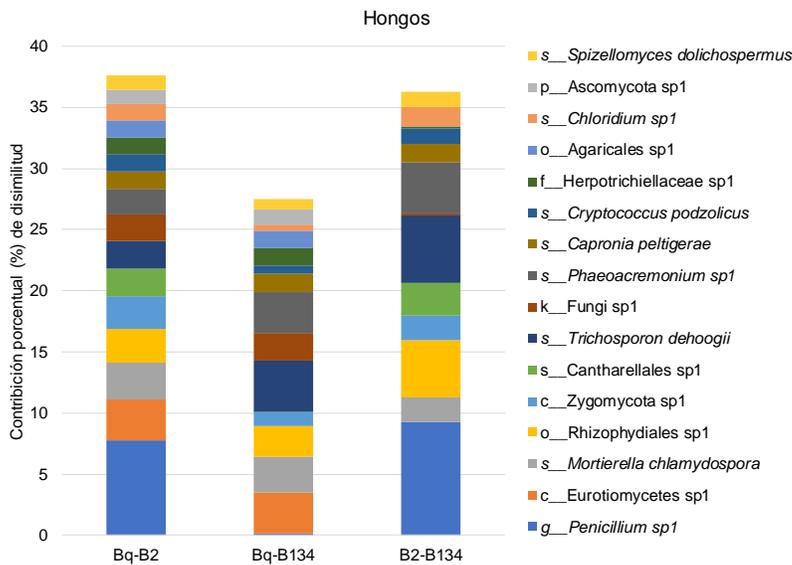


Figura 13. Principales 16 especies de hongos determinadas por el análisis de similitudes porcentuales (SIMPER) graficadas por su aporte porcentual a la disimilitud entre grupos. Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2019.

**OE 3: Determinar la influencia de las especies introducidas en la degradación y resiliencia de las áreas perturbadas en Isla del Coco. (Artículo)**

**Regeneración de especies arbóreas:** Entre los tratamientos de corta y arranque de la vegetación, no hay diferencias en su efectividad para estimular la regeneración de las especies arbóreas (Kruskal-Wallis =0.3377), el testigo excluido reportó dos individuos en el borde por lo que no es atribuible al tratamiento y, el testigo sin exclusión no reportó regeneración.

Durante el periodo experimental de 22 meses, se registraron 63 individuos, 58 de *Cecropia pittieri* y cinco de *Sacoglottis holdridgei*; de ellos, dos fueron individuos preexistentes al ensayo y tres que germinaron del banco de semillas del suelo. A dos meses de iniciado el ensayo, se observó regeneración de *C. pittieri* junto con algunos pastos, a los siete meses se registran 32 individuos con una altura promedio de  $43.8 \pm 9.8$  cm ( $n= 32$ ; SD: 28.16), correspondiendo momento de mayor reclutamiento de regeneración. A los 15 meses, se reportaron 49 individuos vivos; cantidad que decayó a los 22 meses a 38 individuos (Fig. 14 ), distribuidos en 35 árboles ( $437.5$  árboles/ha) de *C. pittieri* y tres ( $37.5$  árboles/ha) de *S. holdridgei*; con altura promedio de  $2.37 \pm 0.43$ m ( $n=42$ ; SD= 1.43).

De los 63 individuos registrados, 21 se monitorearon de la primera a la quinta medición, entre la segunda y cuarta medición se reclutaron 31 árboles (Fig. 14). La mortalidad se registró en todas las mediciones y no presentó un patrón regular. Al final del periodo experimental, se registraron 25 individuos de *C. pittieri* muertos; de ellos, 21 mueren por causas de selección natural y, los cuatro restantes que regeneraron en el tratamiento de corta sin exclusión fueron comidos por herbívoros, en este tratamiento no se registraron más reclutamientos.

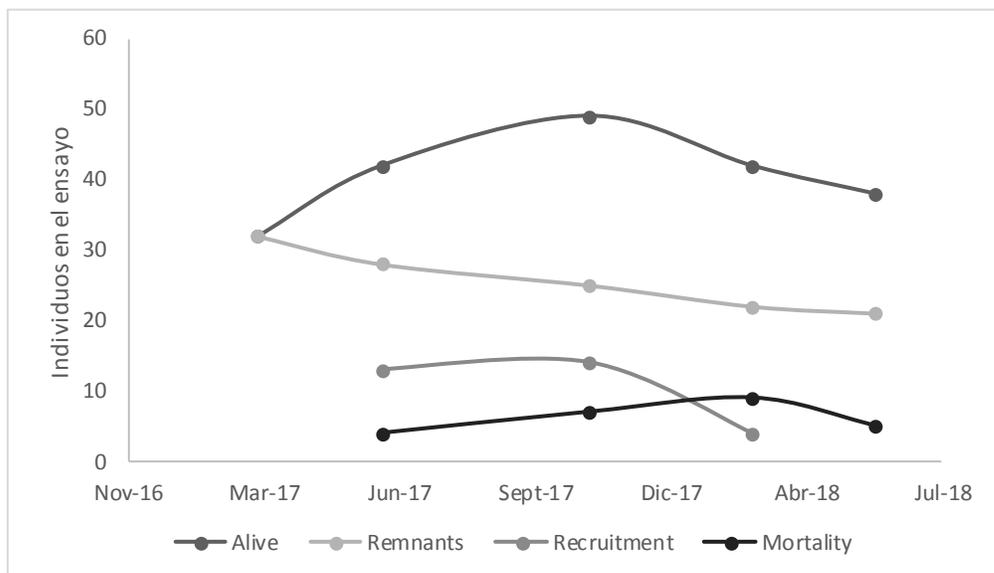


Figura 14. Regeneración, reclutamiento y mortalidad las de especies arbóreas registradas en el ensayo de restauración. Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2018.

**Cambio de cobertura:** Luego de 22 meses de periodo experimental, las unidades experimentales donde se aplicaron los tratamientos de corta de vegetación y arranque de vegetación dentro de los cercos de exclusión lograron recuperar su cobertura al 100%, y los

testigos conservaron su cobertura vegetal original. En términos de cobertura no hay diferencias entre tratamientos (Kruskal-Wallis  $p < 0,3528$ ). Sin embargo, la comunidad vegetal presentó cambios en la estructura y la composición de especies entre los testigos y la corta y arranque de vegetación.

Se registraron 16 especies (Apéndice 7); en términos de estructura, la vegetación paso de arbustos de hasta 1.5m de alto de *Clidemia strigillosa* e *Hypolytrum amplum*, a una densa cobertura de pastos y algunas hierbas y helechos de hasta 60cm de alto, dominada por *Paspalum conjugatum* P.J. Bergius 1772 y *Nephrolepis biserrata* (Sw.) Schott 1834.

El NmMS, sugiere la formación de dos grupos (stress: 0.1152, Fig. 15), debido a los cambios que se presentaron en la composición de especies. El primero de los dos grupos corresponden a la cobertura que se estableció en las unidades experimentales donde se aplicaron los tratamientos de corta de vegetación y arranque de vegetación y, el segundo a la cobertura original presente en los testigos sin exclusión y en tres de los testigos excluidos. El testigo excluido del Bloque 4, cambió su cobertura siendo más afín al grupo de los tratamientos de corta y arranque (Fig. 14). La prueba ANOSIM comprobó que los grupos sugeridos por el análisis NmMS presentan diferencias entre sus muestras ( $p = 0.0349$ ), aunque la disimilaridad es baja ( $R = 0.2951$ ) y, se dan entre TsEx y AEx ( $p = 0.0284$ ).

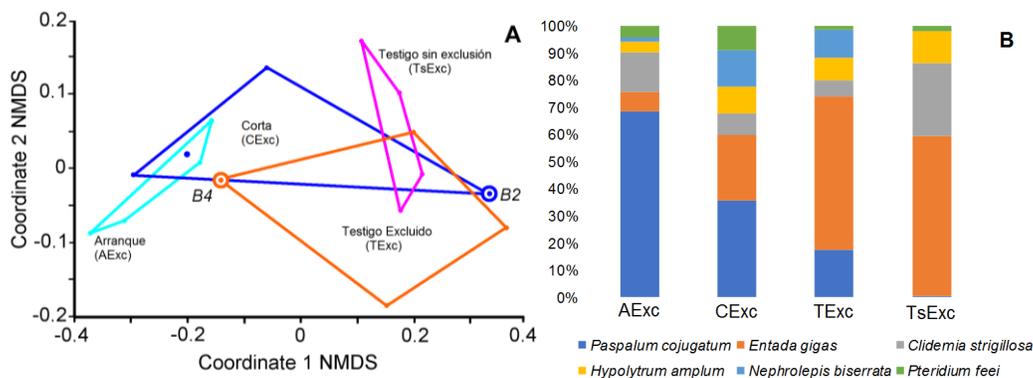


Figura 15. Resultados del análisis multivariado. A. Agrupaciones por medio del Escalamiento Multidimensional no Métrico (NmMS) de la cobertura; B. Aporte porcentual de las seis principales especies que establecen la similitud del 34.77%, determinado por el análisis de porcentajes de similitud (SIMPER) entre los tratamientos evaluados en el ensayo de restauración. Parque Nacional Isla del COCO, Costa Rica, 2018.

Las diferencias entre TsEx y AEx analizadas por la prueba SIMPER, se explicó en un 80.24% de la disimilaridad de tres especies: *P. conjugatum* en un 39%, *E. gigas* un 28.19% y *C. strigillosa* un 12.4% (Fig. 15, Apéndice 7). La similitud global entre tratamientos fue del 26.08%.

**Reocupación del sitio por especies de la cobertura original:** Las especies *Entada gigas*, *C. strigillosa* e *H. amplum*, no lograron recolonizar el sitio luego de aplicados los tratamientos (Fig. 3). *Entada gigas*, presentó una alta capacidad de reocupación del sitio desde el borde de la vegetación original remanente. Esta liana reportó un crecimiento del brote principal de  $1.6 \pm 0.2$

m/mes (n=38, SD=0.6164), y produjo en promedio  $6.7 \pm 1.6$  (n=38, SD=4.5772) brotes secundarios con una longitud de  $1.2 \pm 0.27$  m (n=38, SD=0.8229).

## 8. Discusión y conclusiones

### **OE 1. Estudiar la composición de los microorganismos del suelo, siguiendo un gradiente de disturbio.**

La ecología microbiana es una ciencia en desarrollo, donde día a día se dan nuevos hallazgos. Esto implica que como país no podemos quedar rezagados en el estudio y desarrollo de la ecología microbiana. Sin embargo, el conocimiento en microbiomas es escaso, las relaciones existentes poco conocidas y se está en constante desarrollo tecnológico de cara a generar mejores prácticas y resultados (Knight et al., 2018). Para Costa Rica, este proyecto es pionero en describir y aplicar la ecología microbiana para conocer sus interacciones con agentes bióticos y abióticos, así como un medio para la promover y evaluar la restauración de ecosistemas.

La predicción ligada al Objetivo Específico 1, de que se dieran cambios en el microbioma relacionados a los niveles de disturbio o tratamientos aplicados, no se cumple, y en términos de la estructura y composición del microbioma, este se mantiene estable y resiliente en el tiempo ante las intervenciones realizadas. Donde las mayores diferencias se dan entre el bosque y el área de estudio (Fig. 6, Fig. 7). Prueba de ello es que las evaluaciones al año y los dos años no sufren cambios, a pesar de intervenciones y los cambios en la composición de la cobertura, la diversidad del microbioma se mantiene. En este sentido, hay evidencia que los cambios en la comunidad de microorganismos responden a escalas mayores de tiempo (Arnold, 2016; Gellie, Mills, Breed, & Lowe, 2017). De igual manera, se conoce que cambios a pequeña escala pueden ser perceptibles por la sensibilidad del microbioma a cambios (Wubs, van der Putten, Bosch, & Bezemer, 2016). Sin embargo, para observar dichos cambios dependerá de cruzar los umbrales que mantienen estable al microbioma, donde variables químicas del suelo han sido reportadas como determinantes (Bonner, 2017).

El poco efecto causado por los tratamientos en Isla de Coco, se puede explicar por su estado de conservación y a la escala de los disturbios al aplicar los tratamientos, donde la matriz circundante a los bloques mantiene conectividad permitiendo que el microbioma se mantenga con poca variación, especialmente en microorganismos de vida libre que se encuentran en los interespacios. Además, los sitios donde se aplicó los tratamientos recuperaron en poco tiempo la cobertura.

En la diversidad alfa de bacterias y hongos reportadas para Isla del Coco, en promedio el Índice de Shannon fue mayor para bacterias ( $5.46 \pm 0.04$ ) que para hongos ( $3.85 \pm 0.13$ ), sin embargo, este es dependiente del número de especies (OTU), que para bacterias se reportó un mayor número. Entre periodos de medición no presentó variaciones significativas (Fig. 5), indicando así que, en términos del número de especies compartidas entre sitios se mantuvo. Comparativamente, los resultados para Isla del Coco a los reportados para bosques de la Zona Norte de Costa Rica, cuyo valor es de  $2.57 \pm 0.05$  para bacterias y  $2.25 \pm 0.14$  ((McGee, Eaton, Porter, Shokralla, & Hajibabaei, 2019); en apariencia indican que la diversidad de Isla del Coco es mayor, aunque este índice toma valores máximos acordes a las especies reportadas; por lo cual, esta afirmación puede ser errónea. Las diferencias en diversidad reportadas, son de esperar

por las diferentes variables del suelo y la cobertura entre sitios que cambian a mayor escala (Fierer, 2017), además del enfoque de la investigación donde McGee et al. (2019) hacia el microbioma asociado a la rizosfera de dos especies forestales vs el estudio en Isla del Coco que utiliza el interespacio (bulksoil), siendo este último más diverso (Baldrian, 2016).

En lo referente a filo reportados, estos tienen múltiples funciones entre sus especies se presentan a continuación información de algunos:

- Proteobacteria es el que más abundante, con gran diversidad de procesos metabólicos haciendo difícil establecer un rol general del filo en el ambiente terrestre (Janssen 2006), aunque, algunas de las especies del filo se involucran en el ciclo del fósforo y otros procesos biogeoquímicos (Aislabie et al., 2006; Stein, 2018).
- Acidobacteria. Es de alta dominancia en suelos (Janssen 2006) y muy diverso metabólicamente (Kielak, Barreto, Kowalchuk, van Veen, & Kuramae, 2016). De su ecología se conoce en mayoría especies heterotróficas y se conoce que utilizan el nitrato como fuente de N.
- Planctomycetes, el segundo filo más abundante en Isla del Coco, este es un filo principalmente marino y en menores cantidades en ambientes terrestres (Buckley, Huangyutham, Nelson, Rumberger, & Thies, 2006). Su ecología es desconocida y se cree que fueron esenciales en el origen de la metanogénesis y metanotrofia (Chistoserdova et al., 2004). En un estudio realizado en el Corredor Marino Isla del Coco-Galápagos es uno de los filos con alta representación en las aguas marinas (Rojas-Jiménez, 2018). El hecho de haber emergido del fondo marino y la alta precipitación en la isla, pueden haber permitido que este filo sea tan abundante, dando un carácter particular. Sin embargo, son requeridos mayores estudios.
- En hongos, los filo son pocos y se concentra en Ascomycota el cual engloba un gran número de funciones (MYCO-AUL, 2019) y es de mayor abundancia a nivel global (Tedersoo et al., 2014). Sin embargo, es de real importancia la presencia de especies de la familia Nectriaceae, ya que el género *Nectria* ha sido reportado como causal de mortalidad en melina (*Gmelina arborea*) en la Zona Norte del país (M. Guevara conv.pers, 2018), y a su vez reportado por Corrales-Retana (2018) en árboles de *S. holdridgei* en Isla del Coco, especie que enfrenta en la actualidad tasas de mortalidad altas. Este, es un primer indicio para ver qué papel juegan las especies de Nectriaceae en los bosques de la Isla; donde además, se reportan los géneros *Fusidium* del cual se derivó un antibiótico y *Fusarium*, el cual contiene especies saprofitas y patógenas como el *Fusarium oxysporum*, el cual fue determinado dentro de las muestras de Isla del Coco, con un 91% de similitud de la secuencia. *F. oxysporum* causa la enfermedad de la marchitez de gran importancia en cultivos agrícolas (Seminis, 2017)

## **OE2 Determinar la existencia de relaciones de beneficio (positive feedback) o perjuicio (negative feedback) entre los microorganismos reportados y las especies de plantas evaluadas**

La evaluación de la microbiota no mostró asociaciones o interacciones planta-microorganismo que se pudieran asociar las especies y los cambios de cobertura inducidos. La predicción para el objetivo fue observar un cambio significativo en la composición del microbioma, en su lugar la

cobertura cambio significativamente pero no la estructura y composición del microbioma, este patrón de cambios donde la diversidad alfa de las plantas estaban poco relacionados con los observados en los diferentes grupos del microbioma fue reportado por Prober et al. (2015) .

El carácter único de la flora de la Isla y del gran número de especies de bacterias y hongos determinadas a niveles taxonómicos bajos (reino, filo, orden y clase) y los endemismos asociados, no permitieron determinar asociaciones directas de entre especies para su búsqueda en literatura. Por tal motivo, para la determinación de las interacciones, se requiere de estudios de expresión de genes y funciones, así como y el establecimiento de ensayos en ambiente controlado (Mangan et al., 2010), requeridos para determinar como este gran número de posibles nuevas especies interactúan y se modelan en procesos clave de las plantas.

Dentro de las interacciones que se pueden presentar se asocian a:

- Nutrición de las plantas, donde se reporta a Mycorrhiza y Rhizobia ayudando a las plantas a tomar el fosforo y el nitrógeno (Bais, Weir, Perry, Gilroy, & Vivanco, 2006; Van Der Heijden, Bardgett, & Van Straalen, 2008), sin embargo estos géneros no se identificaron, aunque se presume que pueden estar entre las 60 especies reportadas al orden Rhizobiales.
- En la salud de las plantas, se han determinado mecanismos de producción de antibióticos y competencia de micronutrientes que previenen la colonización de patógenos (Doornbos et al., 2012; Lugtenberg & Kamilova, 2009), y modulan el sistema inmune (Van der Ent et al., 2009). Este efecto en la salud, lo puede estar cumpliendo especies del filo bacteriano Actinomycetes, grupo reconocido en la producción de antibioticos, entre ellos Streptomyces (Madigan & Martinko, 2005) o bien hongos como *Fusidium* sp presente en Isla del Coco.
- La edad de la planta y la etapa o estado de desarrollo afectan el microbioma (Broeckling et al., 2008; Chaparro et al., 2014; DeAngelis et al., 2009). Las coberturas comparadas incluyen plantas con ciclos de vida muy variado.

A pesar de no encontrar interacciones claras, si se logró determinar la existencia de microbiomas diferentes asociados al Bosque y al área de ensayo que se dividió en Bloque2 y Bloque 134, los cuales según investigaciones (Bonner, 2017; McGee et al., 2019; Ngugi et al., 2018) están ligados a factores relacionados con los suelos como ha sido reportado en diversas investigaciones. De las variables del suelo manganeso, magnesio, relación C/N, limo y pH reportadas de significancia en la diversidad alfa, han sido reportadas correlacionando con la microbiota (Baldrian, 2016; Bonner, 2017; Fierer, 2017; McGee et al., 2019), sin embargo su efecto no se puede estandarizar.

Un factor por estudiar es el efecto de la humedad del suelo en la estructura de la microbiota reportado como predictor de la biomasa microbiana (Fierer, 2017), principalmente en relación al Bloque2, ya que este por su posición en la parte alta de la ladera, se presume que el agua se pierde antes que los otros sitios, además es un sitio con gravas asociadas al suelo.

### **OE3 Determinar la influencia de las especies introducidas en la degradación y resiliencia de las áreas perturbadas en Isla del Coco.**

Efecto de tratamientos en la regeneración de especies arbóreas del PNIC: El proceso de regeneración natural, es influenciado por múltiples factores bióticos y abióticos (Whitmore,

1998). Para Isla del Coco, la polinización, dispersión de semillas y la regeneración natural son procesos ecológicos pobremente conocidos.

Los tratamientos aplicados, fueron pensados para activar la regeneración natural al aumentar la temperatura, permitir la entrada de luz y liberar espacio y nutrientes. Además, en el tratamiento arranque de vegetación, se removió el suelo, simulando la caída de árboles en el bosque, exponiendo así el banco de semillas enterrado.

Isla del Coco al igual que otras islas, está sujeto al aislamiento de la masa continental, lo cual le confiere limitaciones en procesos ecológicos como la polinización y dispersión de semillas, como resultado de la ausencia de especies clave o grupos funcionales (Cushman, 1995). En el PNIC, hay reportadas 16 especies de árboles para sus bosques (Porrás Jiménez, 2012b; Porrás-Jiménez et al., 2014). De estas especies, solo *Cecropia pittieri* con 58 individuos y *Sacoglottis holdridgei* con cinco individuos reportaron regeneración en el ensayo, lo cual indica un banco de semillas pobre y la ausencia del proceso de dispersión de semillas para las especies arbóreas. *Sacoglottis holdridgei*, es la especie de mayor abundancia e importancia en el dosel. Al igual que otras especies de la familia Humiriaceae por tipo y tamaño de fruto, su dispersión debe ser realizada por mamíferos y algunas aves específicas (Hammel, Grayum, Herrera, & Zamora, 2015; Bufalo, Galetti, & Culot, 2016; Fernandez-Vega, Covey, & Ashton, 2017), dispersores que están ausentes en Isla del Coco. Por ende, la dispersión para *S. holdridgei* se limita a la gravedad y por acción del agua, tomando estos mecanismos reportados para la especie continental *Sacoglottis trichogyna* Cuatrec. 1968 (Hartshorn, 1978). Estos mecanismos de dispersión son insuficientes para colonizar las áreas deforestadas en el PNIC, donde la pérdida del bosque se dio desde la parte alta de la montaña hasta su base, y la dispersión de manera lateral es poco probable.

De igual manera, el banco de semillas de *S. holdridgei* está agotado por el largo periodo transcurrido desde la deforestación del sitio en 1881 a la fecha, se espera que todas las semillas hayan superado su periodo de dormancia y viabilidad, asumiendo un periodo similar a la especie continental *S. trichogyna* que es de 18 a 24 meses (Hartshorn, 1978). (Garwood, 1983), propone que la dormancia en especies tropicales ha sido reemplazada por los tiempos de dispersión, que para esta especie se ha observado que tiene fructificación durante la mayor parte del año, con lo cual asegura su provisión de semillas.

En el caso de *C. pittieri*, esta especie presentó los mayores valores de regeneración, aunque la distribución espacial de la regeneración es irregular, y no condicionada por la presencia de árboles madre cercanos a las áreas de ensayo. El género *Cecropia* es dispersado por murciélagos (Horsley, Bicknell, Lim, & Ammerman, 2015), que favorecen la germinación al pasar las semillas por tracto digestivo (Carvalho, Silva, Rocha, & Almeida, 2018), pero están ausentes en el PNIC (Isaac Chinchilla conv. per.). Además, se reporta que es dispersada por aves y mamíferos (Fleming & Williams, 1990; Medellín, 1994). Se ha observado el pinzón de cocos (*Pinaroloxias inornata*), visitando los frutos de esta especie, lo cual supone que está ocupando esta función por su hábito de alimentación. Esto a su vez, supone patrones de dispersión irregulares, condicionados a la existencia de sitios de percha. (Stiles & Skutch, 2007), reportan dentro de los hábitos alimenticios del pinzón de cocos, la visita y consumo de frutos de diferentes plantas.

En lo referente al banco de semillas, se reporta para el género *Cecropia* una viabilidad mayor a 62 meses (Holthuijzen y Boerboom en(Lamprecht, 1989). Condición que supone una mayor disponibilidad de semillas para su desarrollo natural. Sin embargo, el banco de semillas no mostró mayor estímulo por alguno de los tratamientos de corta o arranque de vegetación. Por el patrón espacial de la regeneración, la condición de sitio y el cerco de exclusión, fueron los factores que favorecieron el establecimiento de regeneración de *C. pittieri*.

De las especies restantes del dosel, *Ocotea insularis* (Meisn.) Mez, 1889 y *Euterpe precatoria* Mart. var. *longevaginata* (Mart.) A.J. Hend., 1995, son dispersadas por aves (Stevenson, Cardona, Acosta-Rojas, Henao-Díaz, & Cárdenas, 2017). Sin embargo, al igual que las especies anteriores, la falta de dispersores y un banco de semillas agotado hace que no se registraran en el ensayo.

Los herbívoros introducidos al PNIC tienen un fuerte impacto sobre la regeneración del bosque. El efecto nocivo de los herbívoros en islas ha sido estudiado en distintas partes del mundo y comprobado utilizando cercos de exclusión (Côté et al., 2014; Relva, Nunez, & Simberloff, 2010). Los resultados obtenidos, confirman la fuerte presión que los herbívoros tienen sobre la regeneración, ya que regeneración de las especies arbóreas solo se estableció dentro de los cercos de exclusión, caso contrario en testigos y tratamiento de corta sin cerco de exclusión. En el tratamiento de corta sin cerco de exclusión, se contabilizó regeneración de *C. pittieri* y *S. holdridgei* en la primera medición, para la segunda medición la regeneración marcada no estaba y se encontró pruebas de presencia de venados cola blanca en las unidades experimentales. De forma consistente, en las cuatro unidades experimentales sin cerco de exclusión donde se cortó la vegetación no se ha registrado regeneración de las especies arbóreas, confirmando que estas especies son palatables. La regeneración de estas especies es consumida por herbívoros en su estado de plántulas y brinzales (Guillermo Blanco-Segura conv. per.).

*Entada gigas* y otras especies en la nueva cobertura: *Entada gigas*, *H. amplum* y *C. strigillosa* son las especies que dominan en el área donde se estableció el ensayo (Fig. 15b, Testigo Sin Exclusión), al ocupar el sitio por un largo periodo de tiempo, la predicción era que estas mismas especies llegaran a ocupar el sitio, después de aplicados los tratamientos de corta y arranque de la vegetación. Sin embargo, la predicción no se dio, demostrando que estas especies tienen baja capacidad de ocupar nuevamente el sitio desde su banco de semillas o por rebrote. Solo en el caso de *E. gigas*, que tiene gran capacidad de invasión desde los bordes de la cobertura original, por lo cual requirió de control en los cercos.

Otro factor que influyó en el cambio de la cobertura fue la alta disponibilidad de semillas viables del pasto *P. conjugatum* en el banco de semillas del suelo; esta especie, no se reportó al momento de eliminar la vegetación en los tratamientos de corta y arranque de vegetación. *Paspalum conjugatum*, presentó alta capacidad de ocupación del sitio, llegando a representar el 55% de cobertura a los siete meses, tiene altas tasas de crecimiento en el sitio y formó un manto denso. Otros estudios, han reportado que los pastos tienen un efecto negativo sobre el desarrollo de la regeneración, composición y estructura del bosque (Flory & Clay, 2010b, 2010a; Litton, Sandquist, & Cordell, 2006). Según el comportamiento observado y el reportado, *P. conjugatum* está impidiendo que regeneración principalmente de *C. pittieri* se establezca; efecto que queda comprobado con la disminución del reclutamiento, que a partir de los 15 meses se reduce considerablemente hasta los 22 meses, donde no se registra ingreso alguno (Fig. 14). *Paspalum*

*conjugatum*, forma un manto denso de hasta 60cm de alto, que impide la entrada de luz y suprime cualquier plántula que germine. Esta condición, implica que se debe de realizar una nueva intervención controlando el *P. conjugatum* o bien, plantando árboles con una altura mayor a 50 cm, que en promedio es la altura que alcanza este pasto, como estrategia de restauración del sitio.

*Paspalum conjugatum* y *E. gigas*, son las especies de mayor importancia al momento de definir los cambios en la cobertura registrados (Fig. 15). Por lo cual, deben de ser considerados prioritarios al momento de definir indicadores de éxito de la restauración, por su capacidad de detener y modificar la regeneración natural de las especies arbóreas del PNIC.

Acciones para la restauración del PNIC: La estrategia para restaurar el área de estudio, incluye una serie de acciones secuenciales para lograrlo. En primer lugar, se debe de dar el retiro de los herbívoros del sitio, ya que las especies del dosel son consumidas en su estadio de plántulas y brinzales, logando escapar del efecto del ramoneo una vez que logran alcanzar una altura superior a la del venado. En segundo lugar, se requiere controlar la liana *E. gigas*, especie que se comprobó puede ser manejada por medio de su corta o arranque por su baja capacidad de rebrote según resultados del ensayo, requiriendo un control menor por rebrotes que se presenten y crecimiento desde los bordes. En tercer lugar, dejar el sitio responder por sí mismo, donde se espera el establecimiento de árboles de *C. pittieri*, árbol pionero presente en el banco de semillas del suelo y es dispersado. Cuarto, una vez establecida la sombra de *C. pittieri*, se hace la introducción de las otras especies del dosel como *O. insularis* y *S. holdridgei*. Para *S. holdridgei* se ha observado que su crecimiento se favorece cuando está bajo sombra parcial (Acosta-Vargas no publicado), condición de especie tolerante a la sombra esperada por el reporte de *S. trichogyne* (Fernandez-Vega et al., 2017).

#### Conclusiones:

- El gradiente de disturbio empleado no tuvo efectos sobre la diversidad y la estructura de la microbiota ya que esta depende más de variables asociadas del suelo que de la cobertura vegetal, así la alfa diversidad del microbioma no cambió ante los cambios drásticos de alfa diversidad en plantas.
- La extensión del disturbio fue insuficiente para inducir los cambios esperados.
- El microbioma analizado está conformado de especies mayormente de vida libre, no asociadas a especies particulares de plantas, lo cual no permite determinar interacciones entre plantas microorganismos, al menos con la metodología empleada.
- La comunidad de microorganismos es altamente resiliente, ya que en las evaluaciones post aplicación de tratamientos se mantuvo poco alterada en su estructura.
- El microbioma de Isla del Coco presenta rasgos propios por la composición de sus filo, donde su origen se asocia al filo Plactomycetes de origen marino y que es sustentado en tierra por la alta humedad de la isla, esta condición, es de importancia de comprobar a través de monitores asociados a cambio climático.
- Se concluye que los herbívoros tienen un fuerte impacto negativo, la ausencia de dispersores, junto con un banco de semillas agotado, son las principales causas por las cuales se reporta una baja regeneración y representatividad de especies arbóreas. Condición

que limita la capacidad de regeneración natural del sitio. Por lo tanto, la opción viable para el restablecimiento del bosque en las áreas deforestadas requiere de una serie de etapas que incluyen la propagación y posterior plantación en el sitio de las especies arbóreas nativas.

#### 9. Recomendaciones

- Para restaurar el bosque de la Isla del Coco se deben de erradicar los herbívoros introducidos ya que estos limitan la capacidad de establecimiento de la regeneración.
- Estudio comparativo entre microbiomas de Costa Rica a fin de mapear la diversidad de microbiomas en el país.
- Realizar experimentos en ambiente controlado para estudiar y determinar las interacciones que se dan entre plantas y microorganismos, dando énfasis a las interacciones y asociaciones dadas en la rizosfera.
- Aplicar otras ciencias omicas, para mejor comprensión y respuesta de preguntas en problemas ambientales, como genómica, transcriptómica, metabolómica. Es supone escalar en la complejidad, tecnificación y especialización de las investigaciones
- Aislar y secuenciar las especies de *Nectria* reportadas por Corrales-Retana (2018) en *Sacoglottis holdridgei*, y buscar su relación con las especies de Nectriaceae encontradas en suelos. Esto supondría una fuente de explicación de las causas de mortalidad de esta especie, al describir posibles rutas de contagio y permanencia de reservorios de la enfermedad en suelos. Los resultados, por la condición aislada, pueden sugerir mecanismos y rutas de acción para resolver los problemas de mortalidad presentada en plantaciones de melina (*Gmelina arborea*) en el país.
- Implementar los conocimientos generados en la diversidad de hongos y bacterias de Isla del Coco en otras disciplinas como el descubrimiento de antibióticos de grupos promisorios como los Actinomicetes, u hongos con aplicaciones industriales como las levaduras máxime por el gran número de especies sin describir a nivel de reino y filo.
- Generar los metagenomas necesarios para ahondar en el conocimiento de la diversidad de hongos y bacterias de la Isla.
- Monitorear la estructura de la microbiota, como un indicador de cambio climático ya que su composición tiene altos porcentajes de grupos reportados para ambientes marinos y dulce acuícolas.

#### 10. Agradecimientos

A la Vicerrectoría de Investigación del ITCR, por el financiamiento de esta propuesta de investigación y acompañamiento durante la misma.

Al Área de Conservación Marina Cocos, al Parque Nacional Isla del Coco y sus funcionarios por el apoyo, coordinación y respaldo y recursos brindados al proyecto.

A la Escuela de Ingeniería Forestal y el Centro de Investigación en Innovación Forestal, por el respaldo y apoyo brindado al proyecto en diferentes gestiones y recursos propios.

Al Centro de Investigaciones en Estructuras Microscópicas (CIEMIC) de a UCR, por la facilitación de instalaciones y equipos para el almacenamiento de muestras, extracción de muestras y espacio de oficina para trabajo.

Al Centro de Investigaciones Agronómicas de la UCR.

Al Dr. Adrián Pinto Tomás, la MSc. Catalina Murillo, MSc. Ibrahim Zúñiga y demás integrantes del Grupo GISiHM, por sus valiosos aportes en la ejecución, dirección y análisis de resultados.

Al Dr. Garret Suen de la Universidad de Wisconsin y su equipo del Laboratorio de Bacteriología, por su apoyo en capacitación y seguimiento en el análisis de 16s e ITS.

A Mónica Araya, Rafael Bonilla, Irene Corrales y Juan Carlos Castanedo, quienes, con su amor, compromiso y profesionalismo, se unieron a las investigaciones en Isla del Coco por medio de sus trabajos de graduación en la Licenciatura en Ingeniería Forestal.

A Felipe Chacón, por su apoyo con la toma de fotografías aéreas del ensayo y bosques de la isla.

A los voluntarios en Isla del Coco que dieron su colaboración en diferentes etapas del proyecto, y que sin su apoyo no hubiera sido posible lograr las metas propuestas.

## 11. Referencias

- Acosta-Vargas, L. G. (2016). Population status of the tree *Sacoglottis holdridgei* (Humiriaceae) at Isla del Coco National Park, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical/International Journal of Tropical Biology and Conservation*, 64(1), 263–275.
- Acosta-Vargas, L. G., Reyes-Cordero, D., Quesada-Monge, R., & Castillo-Ugalde, M. (2015). *Restauración del bosque seco tropical de Costa Rica: evolución del bosque y conservación de especies*. Ponencia en Congreso SIACRE presentado en Buenos Aires, Argentina. Buenos Aires, Argentina.
- Aislabie, J. M., Chhour, K.-L., Saul, D. J., Miyauchi, S., Ayton, J., Paetzold, R. F., & Balks, M. R. (2006). Dominant bacteria in soils of Marble point and Wright valley, Victoria land, Antarctica. *Soil Biology and Biochemistry*, 38(10), 3041–3056.
- Araya-Salas, M. (2019). *Estructura genética poblacional de Sacoglottis holdridgei Cuatrec. (Humiriaceae) mediante marcadores AFLPs en el Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica*. (Tesis de Licenciatura). Escuela de Ingeniería Forestal, Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica. 49 p.
- Arnold, C. (2016). Soil Has a Microbiome, Too. Recuperado 19 de mayo de 2017, de Smithsonian website: <http://www.smithsonianmag.com/science-nature/soil-has-microbiome-too-180960088/>
- Bais, H. P., Weir, T. L., Perry, L. G., Gilroy, S., & Vivanco, J. M. (2006). The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 57, 233–266.
- Baldrian, P. (2016). Forest microbiome: Diversity, complexity and dynamics. *FEMS Microbiology Reviews*, fuw040. <https://doi.org/10.1093/femsre/fuw040>
- Bever, J. D. (2003). Soil community feedback and the coexistence of competitors: Conceptual frameworks and empirical tests. *New Phytologist*, 157(3), 465–473.

- Bever, J. D., Platt, T. G., & Morton, E. R. (2012). Microbial population and community dynamics on plant roots and their feedbacks on plant communities. *Annual review of microbiology*, *66*, 265–283.
- Bonilla-Mata, R. (2017). *Evaluación de los bosques del Parque Nacional Isla del Coco - Costa Rica*. Escuela de Ingeniería Forestal, Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica.
- Bonner, M. (2017). *Restoration of soil microbes and organic matter through tropical reforestation*.
- Broeckling, C. D., Broz, A. K., Bergelson, J., Manter, D. K., & Vivanco, J. M. (2008). Root exudates regulate soil fungal community composition and diversity. *Applied and environmental microbiology*, *74*(3), 738–744.
- Buckley, D. H., Huangyutham, V., Nelson, T. A., Rumberger, A., & Thies, J. E. (2006). Diversity of Planctomycetes in soil in relation to soil history and environmental heterogeneity. *Appl. Environ. Microbiol.*, *72*(7), 4522–4531.
- Bufalo, F. S., Galetti, M., & Culot, L. (2016). Seed dispersal by primates and implications for the conservation of a biodiversity hotspot, the Atlantic forest of South America. *International Journal of Primatology*, *37*(3), 333–349.
- Callaway, R. M., Thelen, G. C., Rodriguez, A., & Holben, W. E. (2004). Soil biota and exotic plant invasion. *Nature*, *427*(6976), 731.
- Capizzi, D., Baccetti, N., & Sposimo, P. (2010). Prioritizing rat eradication on islands by cost and effectiveness to protect nesting seabirds. *Biological Conservation*, *143*(7), 1716-1727. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.04.020>
- Carvalho, M. J. N., Silva, R. S., Rocha, A. E., & Almeida, M. C. C. (2018). Levantamento fitossociológico do Mirim (*Humiria balsamifera* (Aubl.) A. St. Hil) em área de Restinga ocasionalmente alagada no projeto de assentamento Rio Pirangi, Morros-MA. *Cadernos de Agroecologia*, *13*(1).
- Castaneda-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, Cartago, Costa Rica.
- Chaparro, J. M., Badri, D. V., & Vivanco, J. M. (2014). Rhizosphere microbiome assemblage is affected by plant development. *The ISME journal*, *8*(4), 790.
- Chazdon, R. L., & Guariguata, M. R. (2016). Natural regeneration as a tool for large-scale forest restoration in the tropics: Prospects and challenges. *Biotropica*, *48*(6), 716-730. <https://doi.org/10.1111/btp.12381>
- Chistoserdova, L., Jenkins, C., Kalyuzhnaya, M. G., Marx, C. J., Lapidus, A., Vorholt, J. A., ... Lidstrom, M. E. (2004). The enigmatic planctomycetes may hold a key to the origins of methanogenesis and methylotrophy. *Molecular biology and evolution*, *21*(7), 1234–1241.
- Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, *18*(1), 117–143.
- Clay, K., Holah, J., & Rudgers, J. A. (2005). Herbivores cause a rapid increase in hereditary symbiosis and alter plant community composition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *102*(35), 12465–12470.

- Corrales-Retana, I. (2018). *Estado fitosanitario de la población de Sacoglottis holdridgei* (Cuatrec.) y caracterización del microlepidóptero frugívoro, en el Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica. Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica.
- 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). Bibliografía sobre investigaciones marinas, oceanográficas, geológicas y atmosféricas en el Parque Nacional Isla del Coco y aguas adyacentes, Pacífico de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 363–392.
- Côté, S. D., Beguin, J., de Bellefeuille, S., Champagne, E., Thiffault, N., & Tremblay, J.-P. (2014). Structuring effects of deer in boreal forest ecosystems. *Advances in Ecology*, 2014.
- Cox, M., & Dill-McFarland, K. (2018a). Rpubs - Microbiota analysis in R, UCR Workshop 2018. Recuperado 7 de junio de 2018, de [http://rpubs.com/maddieSC/R\\_SOP\\_UCR\\_Jan\\_2018](http://rpubs.com/maddieSC/R_SOP_UCR_Jan_2018)
- Cox, M., & Dill-McFarland, K. (2018b). Rpubs - Microbiota processing in mothur, UCR Workshop 2018. Recuperado 7 de junio de 2018, de [http://www.rpubs.com/maddieSc/mothur\\_SOP\\_UCR\\_Jan\\_2018](http://www.rpubs.com/maddieSc/mothur_SOP_UCR_Jan_2018)
- Cushman, J. H. (1995). Ecosystem-level consequences of species additions and deletions on islands. En *Islands* (pp. 135–147). Springer.
- Daniel, R. (2005). The metagenomics of soil. *Nature reviews microbiology*, 3(6), 470.
- DeAngelis, K. M., Brodie, E. L., DeSantis, T. Z., Andersen, G. L., Lindow, S. E., & Firestone, M. K. (2009). Selective progressive response of soil microbial community to wild oat roots. *The ISME journal*, 3(2), 168.
- Donlan, C. J., Luque, G. M., & Wilcox, C. (2015). Maximizing Return on Investment for Island Restoration and Species Conservation: Maximizing return on investment for island restoration. *Conservation Letters*, 8(3), 171-179. <https://doi.org/10.1111/conl.12126>
- Donlan, C. J., Tershy, B. R., Keitt, B. S., Wood, B., Sanchez, J. A., Weinstein, A., ... Alguilar, J. L. (2000). Island conservation action in northwest Mexico. *Proceedings of the Fifth California Islands Symposium*, 330–338.
- Doornbos, R. F., van Loon, L. C., & Bakker, P. A. (2012). Impact of root exudates and plant defense signaling on bacterial communities in the rhizosphere. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 32(1), 227–243.
- Engelkes, T., Morriën, E., Verhoeven, K. J., Bezemer, T. M., Biere, A., Harvey, J. A., ... van der Putten, W. H. (2008). Successful range-expanding plants experience less above-ground and below-ground enemy impact. *Nature*, 456(7224), 946.
- Fernandez-Vega, J., Covey, K. R., & Ashton, M. S. (2017). Tamm Review: Large-scale infrequent disturbances and their role in regenerating shade-intolerant tree species in Mesoamerican rainforests: Implications for sustainable forest management. *Forest Ecology and Management*, 395, 48–68.
- 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>

- Fleming, T. H., & Williams, C. F. (1990). Phenology, seed dispersal, and recruitment in *Cecropia peltata* (Moraceae) in Costa Rican tropical dry forest. *Journal of Tropical Ecology*, 6(2), 163–178.
- Flory, S. L., & Clay, K. (2010a). Non-native grass invasion alters native plant composition in experimental communities. *Biological Invasions*, 12(5), 1285–1294.
- Flory, S. L., & Clay, K. (2010b). Non-native grass invasion suppresses forest succession. *Oecologia*, 164(4), 1029–1038.
- Garwood, N. C. (1983). Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: A community study. *Ecological Monographs*, 53(2), 159–181.
- Gellie, N. J. C., Mills, J. G., Breed, M. F., & Lowe, A. J. (2017). Revegetation rewilds the soil bacterial microbiome of an old field. *Molecular Ecology*, n/a-n/a. <https://doi.org/10.1111/mec.14081>
- Gill, R. M. A., & Beardall, V. (2001). The impact of deer on woodlands: The effects of browsing and seed dispersal on vegetation structure and composition. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 74(3), 209–218.
- Goldstein, J. H., Pejchar, L., & Daily, G. C. (2008). Using return-on-investment to guide restoration: A case study from Hawaii. *Conservation Letters*, 1(5), 236–243. <https://doi.org/10.1111/j.1755-263X.2008.00031.x>
- Green, P. T., O'Dowd, D. J., & Lake, P. S. (1997). Control of seedling recruitment by land crabs in rain forest on a remote oceanic island. *Ecology*, 78(8), 2474–2486.
- Hammel, B. E., Grayum, M. H., Herrera, C., & Zamora, N. (2015). Manual de Plantas de Costa Rica. Dicotiledóneas (Halagaraceae-Phytolaccaceae). Vol VI. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, 131, 1–657.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2001). Paleontological statistics software: Package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, (4).
- Hartshorn, G. S. (1978). Tree falls and tropical forest dynamics. En P. B. Tomlinson & M. H. Zimmermann (Eds.), *Tropical Trees as Living Systems* (pp. 617–638). UK: Cambridge University Press.
- Herrera, W. (1986). Clima de Costa Rica. Vol. 2. *Vegetación y Clima de Costa Rica. San José, Costa Rica: Editorial Universidad Estatal a Distancia (EUNED)*.
- Horsley, T. W., Bicknell, J. E., Lim, B. K., & Ammerman, L. K. (2015). Seed dispersal by frugivorous bats in Central Guyana and a description of previously unknown plant-animal interactions. *Acta Chiropterologica*, 17(2), 331–336.
- Jones, H. P., Holmes, N. D., Butchart, S. H. M., Tershy, B. R., Kappes, P. J., Corkery, I., ... Croll, D. A. (2016). Invasive mammal eradication on islands results in substantial conservation gains. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(15), 4033–4038. <https://doi.org/10.1073/pnas.1521179113>
- Kardol, P., Cornips, N. J., van Kempen, M. M., Bakx-Schotman, J. T., & van der Putten, W. H. (2007). Microbe-mediated plant–soil feedback causes historical contingency effects in plant community assembly. *Ecological monographs*, 77(2), 147–162.

- Kieft, T. L. (1987). Microbial biomass response to a rapid increase in water potential when dry soil is wetted. *Soil Biology and Biochemistry*, 19(2), 119–126.
- 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.
- Kirkby, C. A., Kirkegaard, J. A., Richardson, A. E., Wade, L. J., Blanchard, C., & Batten, G. (2011). Stable soil organic matter: A comparison of C: N: P: S ratios in Australian and other world soils. *Geoderma*, 163(3-4), 197–208.
- Klironomos, J. N. (2000). Host-specificity and functional diversity among arbuscular mycorrhizal fungi. *Microbial biosystems: New frontiers*, 1, 845–851.
- Knight, R., Vrbanc, A., Taylor, B. C., Aksenov, A., Callewaert, C., Debelius, J., ... Dorrestein, P. C. (2018). Best practices for analysing microbiomes. *Nature Reviews Microbiology*, 16(7), 410. <https://doi.org/10.1038/s41579-018-0029-9>
- Koda, R., & Fujita, N. (2011). Is deer herbivory directly proportional to deer population density? Comparison of deer feeding frequencies among six forests with different deer density. *Forest Ecology and Management*, 262(3), 432–439.
- Lamprecht, H. (1989). *Silviculture in the tropics: tropical forest ecosystems and their tree species*. German, DE: GTZ.
- Leader-Williams, N., Smith, R. L., & Rothery, P. (1987). Influence of introduced reindeer on the vegetation of South Georgia: Results from a long-term exclusion experiment. *Journal of Applied Ecology*, 801–822.
- Litton, C. M., Sandquist, D. R., & Cordell, S. (2006). Effects of non-native grass invasion on aboveground carbon pools and tree population structure in a tropical dry forest of Hawaii. *Forest ecology and management*, 231(1-3), 105–113.
- López-Barrera, F. (2014). *Teoría vs Práctica. Lección 1.4. Diplomado en línea: Restauración de ecosistemas y servicios ambientales. Edición 2014. Fundación Internacional para la Restauración de Ecosistemas, Instituto de Ecología, A.C, El Colegio de la Frontera Sur*.
- Losos, J. B., & Ricklefs, R. E. (2009). Adaptation and diversification on islands. *Nature*, 457(7231), 830.
- Lugtenberg, B., & Kamilova, F. (2009). Plant-growth-promoting rhizobacteria. *Annual review of microbiology*, 63, 541–556.
- Madigan, M., & Martinko, J. (Eds.). (2005). *Brock Biology of Microorganisms* (11.<sup>a</sup> ed.). Recuperado de [https://www.researchgate.net/publication/41584156\\_Brock\\_Biology\\_of\\_Microorganisms\\_11th\\_edn\\_Michael\\_T\\_Madigan\\_John\\_M\\_Martinko\\_ed](https://www.researchgate.net/publication/41584156_Brock_Biology_of_Microorganisms_11th_edn_Michael_T_Madigan_John_M_Martinko_ed)
- Madriz-Masís, J. P. (2009). *El Parque Nacional Isla del Coco (PNIC): una isla oceánica invadida*. 22, 12.
- Madriz-Masís, P. (2008). *Manual de especies clave para la restauración ecológica en el Parque Nacional Isla del Coco* (p. 131) [Técnico]. Costa Rica: ACMIC.
- Mangan, S. A., Schnitzer, S. A., Herre, E. A., Mack, K. M., Valencia, M. C., Sanchez, E. I., & Bever, J. D. (2010). Negative plant-soil feedback predicts tree-species relative abundance in a tropical forest. *Nature*, 466(7307), 752–755.

- Mark, G. L., Dow, J. M., Kiely, P. D., Higgins, H., Haynes, J., Baysse, C., ... Morrissey, J. (2005). Transcriptome profiling of bacterial responses to root exudates identifies genes involved in microbe-plant interactions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *102*(48), 17454–17459.
- McGee, K. M., Eaton, W. D., Porter, T. M., Shokralla, S., & Hajibabaei, M. (2019). Soil microbiomes associated with two dominant Costa Rican tree species, and implications for remediation: A case study from a Costa Rican conservation area. *Applied Soil Ecology*, *137*, 139-153. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2019.02.007>
- MCJD. (2007). Inmuebles declarados patrimonio histórico-arquitectónico de Costa Rica. Centro de investigación y conservación del patrimonio cultura. Gobierno de Costa Rica. Recuperado 20 de junio de 2019, de Portal Patrimonio website: <http://www.patrimonio.go.cr/busqueda/ResultadoBusquedaInmuebles.aspx>
- Medellin, R. A. (1994). Seed dispersal of *Cecropia obtusifolia* by two species of opossums in the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Biotropica*, 400–407.
- Micallef, S. A., Shiaris, M. P., & Colón-Carmona, A. (2009). Influence of *Arabidopsis thaliana* accessions on rhizobacterial communities and natural variation in root exudates. *Journal of experimental botany*, *60*(6), 1729–1742.
- Middleton, E. L., & Bever, J. D. (2012). Inoculation with a native soil community advances succession in a grassland restoration. *Restoration Ecology*, *20*(2), 218–226.
- Montoya. (2016). Isla del Coco: Marine Ecosystem. En M. Kappelle (Ed.), *Costa Rican Ecosystems*. University of Chicago Press.
- MYCO-AUL. (2019). Ascomycota. Recuperado 19 de junio de 2019, de Ascomycota website: <https://w3.ual.es/GruposInv/myco-ual/ascos.htm>
- Newton, A. C. (2007). *Forest ecology and conservation. A handbook of techniques*. Reino Unido: Oxford University Press.
- Ngugi, M. R., Dennis, P. G., Neldner, V. J., Doley, D., Fechner, N., & McElnea, A. (2018). Open-cut mining impacts on soil abiotic and bacterial community properties as shown by restoration chronosequence. *Restoration ecology*, *26*(5), 839–850.
- O’Dowd, D. J., Green, P. T., & Lake, P. S. (2003). Invasional ‘meltdown’ on an oceanic island. *Ecology Letters*, *6*(9), 812–817.
- Packer, A., & Clay, K. (2000). Soil pathogens and spatial patterns of seedling mortality in a temperate tree. *Nature*, *404*(6775), 278.
- Paliy, O., & Shankar, V. (2016). Application of multivariate statistical techniques in microbial ecology. *Molecular ecology*, *25*(5), 1032–1057.
- Petermann, J. S., Fergus, A. J., Turnbull, L. A., & Schmid, B. (2008). Janzen-Connell effects are widespread and strong enough to maintain diversity in grasslands. *Ecology*, *89*(9), 2399–2406.
- Porras Jiménez, M. A. (2012a). *Dinámica de los bosques del Parque Nacional Isla del Coco, Área de Conservación Marina Isla del Coco*. Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica.

- Porras Jiménez, M. A. (2012b). *Dinámica de los bosques del Parque Nacional Isla del Coco, Área de Conservación Marina Isla del Coco*. Recuperado de <http://repositoriotec.tec.ac.cr/handle/2238/3119>
- 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.
- Prober, S. M., Leff, J. W., Bates, S. T., Borer, E. T., Firn, J., Harpole, W. S., ... Bakker, J. D. (2015). Plant diversity predicts beta but not alpha diversity of soil microbes across grasslands worldwide. *Ecology letters*, 18(1), 85–95.
- Qin, J., Li, R., Raes, J., Arumugam, M., Burgdorf, K. S., Manichanh, C., ... Yamada, T. (2010). A human gut microbial gene catalogue established by metagenomic sequencing. *nature*, 464(7285), 59.
- Rasheed, Z. (2013). *Data Mining Framework for Metagenome Analysis* (PhD Thesis).
- Reinhart, K. O., Packer, A., Van der Putten, W. H., & Clay, K. (2003). Plant–soil biota interactions and spatial distribution of black cherry in its native and invasive ranges. *Ecology Letters*, 6(12), 1046–1050.
- Relva, M. A., Nunez, M. A., & Simberloff, D. (2010). Introduced deer reduce native plant cover and facilitate invasion of non-native tree species: Evidence for invasional meltdown. *Biological Invasions*, 12(2), 303–311.
- Rivera, J. (2006). *Estructura y composición del bosque premontano del Parque Nacional Isla del Coco. Área de Conservación Marina Isla del Coco*. Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica.
- Rojas, C., & Stephenson, S. L. (2008). Myxomycete ecology along an elevation gradient on Cocos Island, Costa Rica. *Fungal Diversity*, 29, 117–127.
- Rojas-Jiménez, K. (2018). Microorganismos del corredor marino Isla del Coco-Galápagos: Diversidad funcional y de especies. *Revista Tecnología en Marcha*. <https://doi.org/10.18845/tm.v31i4.3974>
- Rooney, T. P. (2009). High white-tailed deer densities benefit graminoids and contribute to biotic homogenization of forest ground-layer vegetation. *Plant Ecology*, 202(1), 103–111.
- Rooney, T. P., & Waller, D. M. (2003). Direct and indirect effects of white-tailed deer in forest ecosystems. *Forest ecology and management*, 181(1-2), 165–176.
- Sánchez Pacheco, J. Á., Tershy, B., & Aguilar, J. L. (2000). Acciones de conservación de las islas de México. *Gaceta Ecológica*, (56).
- Schloss, P. D., & Handelsman, J. (2003). Biotechnological prospects from metagenomics. *Current opinion in biotechnology*, 14(3), 303–310.
- Schloss, P. D., & Handelsman, J. (2005). Metagenomics for studying unculturable microorganisms: Cutting the Gordian knot. *Genome biology*, 6(8), 229.
- Seminis. (2017). Qué es y cómo ataca el Fusarium. Recuperado 19 de junio de 2019, de Seminis website: <https://www.seminis.mx/blog-que-es-y-como-ataca-el-fusarium/>

- 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.
- Smith-Ramírez, C., Vargas, R., Castillo, J., Mora, J. P., & Arellano-Cataldo, G. (2017). Woody plant invasions and restoration in forests of island ecosystems: Lessons from Robinson Crusoe Island, Chile. *Biodiversity and Conservation*, 26(7), 1507-1524. <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1317-9>
- Stein, L. Y. (2018). Proteobacterial methanotrophs, methylotrophs, and nitrogen. En *Methane Biocatalysis: Paving the Way to Sustainability* (pp. 57–66). Springer.
- Stern, R. (2004). *Good statistical practice for natural resources research*. CABI.
- Stevenson, P. R., Cardona, L. M., Acosta-Rojas, D. C., Henao-Díaz, F., & Cárdenas, S. (2017). Diet of oilbirds (*Steatornis caripensis*) in Cueva de los Guácharos National Park (Colombia): temporal variation in fruit consumption, dispersal, and seed morphology. *Ornitología Neotropical*, 28, 295–307.
- Stiles, F. G., & Skutch, A. F. (2007). *Guía de aves de Costa Rica* (2.<sup>a</sup> ed.). Costa Rica: Editorial INBio.
- Tedersoo, L., Bahram, M., Pöhlme, S., Kõljalg, U., Yorou, N. S., Wijesundera, R., ... Suija, A. (2014). Global diversity and geography of soil fungi. *science*, 346(6213), 1256688.
- 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.
- UNESCO. (2019). Cocos Island National Park - UNESCO World Heritage Centre. Recuperado 10 de mayo de 2019, de <https://whc.unesco.org/en/list/820>
- Van der Ent, S., Van Hulten, M., Pozo, M. J., Czechowski, T., Udvardi, M. K., Pieterse, C. M., & Ton, J. (2009). Priming of plant innate immunity by rhizobacteria and  $\beta$ -aminobutyric acid: Differences and similarities in regulation. *New Phytologist*, 183(2), 419–431.
- Van Der Heijden, M. G., Bakker, R., Verwaal, J., Scheublin, T. R., Rutten, M., Van Logtestijn, R., & Staehelin, C. (2006). Symbiotic bacteria as a determinant of plant community structure and plant productivity in dune grassland. *FEMS microbiology ecology*, 56(2), 178–187.
- Van Der Heijden, M. G., Bardgett, R. D., & Van Straalen, N. M. (2008). The unseen majority: Soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology letters*, 11(3), 296–310.
- Veitch, C. R., Clout, M. N., Martin, A. R., Russell, J. C., & West, C. J. (Eds.). (2019). *Island invasives: Scaling up to meet the challenge*. <https://doi.org/10.2305/IUCN.CH.2019.SSC-OP.62.en>
- Venter, J. C., Remington, K., Heidelberg, J. F., Halpern, A. L., Rusch, D., Eisen, J. A., ... Nelson, W. (2004). Environmental genome shotgun sequencing of the Sargasso Sea. *science*, 304(5667), 66–74.
- Vogelsang, K. M., Reynolds, H. L., & Bever, J. D. (2006). Mycorrhizal fungal identity and richness determine the diversity and productivity of a tallgrass prairie system. *New phytologist*, 172(3), 554–562.
- Warnecke, F., Luginbühl, P., Ivanova, N., Ghassemian, M., Richardson, T. H., Stege, J. T., ... Aboushadi, N. (2007). Metagenomic and functional analysis of hindgut microbiota of a wood-feeding higher termite. *Nature*, 450(7169), 560.

- Whitmore, T. C. (1998). Potential Impact of Climatic Change on Tropical Rain Forest Seedlings and Forest Regeneration. En A. Markham (Ed.), *Potential Impacts of Climate Change on Tropical Forest Ecosystems* (pp. 289-298). [https://doi.org/10.1007/978-94-017-2730-3\\_13](https://doi.org/10.1007/978-94-017-2730-3_13)
- Wubs, E. J., van der Putten, W. H., Bosch, M., & Bezemer, T. M. (2016). Soil inoculation steers restoration of terrestrial ecosystems. *Nature plants*, 2, 16107.
- Young, T. P., Okello, B. D., Kinyua, D., & Palmer, T. M. (1997). A long-term multi-species herbivore exclusion experiment in Laikipia, Kenya. *African Journal of Range & Forage Science*, 14(3), 94–102.

12. Apéndices

Apéndice 1. Salidas de análisis estadístico en R de las pruebas Kruskal-Wallis y Wilcoxon, influencia de las variables de agrupación en el Índice de Shannon para bacterias. Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2019.

Edad										
	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)	Edad	diff	lwr	upr	p adj
Age	1	0.0019	0.001945	0.074	0.788					
Residuals	25	0.6602	0.026409			2y-0y	0.0186	0.1225	0.1596	0.7883
Traamientos										
	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)	Traamientos	diff	lwr	upr	p adj
Trat	5	0.2058	0.04117	1.894	0.138	CoEX-BL	0.2215	0.1046	0.5476	0.3127
Residuals	21	0.4563	0.02173			CwEX-BL	0.0373	0.2888	0.3634	0.9991
						FROEX-BL	0.0151	0.2673	0.2975	1
						VCwEX-BL	0.0778	0.2483	0.4039	0.9735
						VUWEX-BL	0.0981	0.4503	0.2541	0.9492
						CwEX-CoEX	0.1842	0.5103	0.1419	0.5062
						FROEX-CoEX	0.2064	0.4889	0.076	0.2428
						VCwEX-CoEX	0.1438	0.4699	0.1823	0.7383

VUwEX-CoEX	-	-		
	0.3197	0.6719	0.0326	0.0896
FROEX-CwEX	-	-		
	0.0222	0.3047	0.2602	0.9999
VCwEX-CwEX	-	-		
	0.0404	0.2857	0.3665	0.9987
VUwEX-CwEX	-	-		
	0.1355	0.4877	0.2168	0.8304
VCwEX-FROEX	-	-		
	0.0627	0.2198	0.3451	0.9806
VUwEX-FROEX	-	-		
	0.1132	0.4254	0.199	0.8615
VUwEX-VCwEX	-	-		
	0.1759	0.5281	0.1764	0.6305

Grupos: Bosque, Bloque2 Bloque134

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Blockxsitio	2	0.0695	0.03474	1.407	0.264
Residuals	24	0.5927	0.02469		

Grupos: Bosque, Bloque2 Bloque134

	diff	lwr	upr	p adj
B2-B134	-0.128	0.3324	0.0765	0.2805
Bq-B134	-0.074	0.2479	0.1	0.5462
Bq-B2	0.054	0.1697	0.2778	0.8198

Covertura

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Coverage	5	0.1845	0.03691	1.623	0.198
Residuals	21	0.4776	0.02274		

Covertura

	diff	lwr	upr	p adj
Liana-Neph-Bosque	0.0513	0.4243	0.3216	0.9978
Original-Bosque	0.0611	0.1627	0.2849	0.9533

Pasto-Bosque	0.1287	0.1907	0.4481	0.8022
Pasto-arbusto-Bosque	0.1979	0.5709	0.1751	0.5709
Pasto-helecho-Bosque	0.1335	0.2395	0.5065	0.8678
Original-Liana-Neph	0.1124	-0.253	0.4779	0.9247
Pasto-Liana-Neph	0.1801	0.2506	0.6107	0.7776
Pasto-arbusto-Liana-Neph	0.1466	0.6184	0.3252	0.9218
Pasto-helecho-Liana-Neph	0.1848	-0.287	0.6566	0.8196
Pasto-Original	0.0676	-0.243	0.3782	0.9822
Pasto-arbusto-Original	-0.259	0.6244	0.1065	0.2716
Pasto-helecho-Original	0.0724	-0.293	0.4379	0.9883
Pasto-arbusto-Pasto	0.3266	0.7573	0.1041	0.2107
Pasto-helecho-Pasto	0.0048	0.4259	0.4355	1
Pasto-helecho-Pasto-arbusto	0.3314	0.1404	0.8032	0.28

Bloques (incluye bosque)	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)	Bloques (incluye bosque)	diff	lwr	upr	p adj
Block1	3	0.1	0.03334	1.364	0.279	B2-B1	0.0642	0.2954	0.1671	0.8679
Residuals	23	0.5621	0.02444			B3-B1	0.0244	0.2557	0.2068	0.9911

B4-B1	0.1057	-0.135	0.3464	0.6239
B3-B2	0.0398	0.1915	0.271	0.9636
B4-B2	0.1699	0.0708	0.4106	0.2347
B4-B3	0.1301	0.1106	0.3708	0.4562

Bloques separando bosque		Bloques separando bosque								
	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)	diff	lwr	upr	p adj	
Block2	4	0.27	0.0675	3.787	0.0172	-	-	-	-	
Residuals	22	0.3922	0.01783							
						B2-B1	0.1284	0.3789	0.1222	0.5609
						B3-B1	0.1341	0.3846	0.1164	0.52
						B4-B1	0.1663	0.0994	0.432	0.3685
						Bq-B1	0.0743	0.3002	0.1515	0.8628
						B3-B2	0.0057	0.2562	0.2448	1
						B4-B2	0.2947	0.0289	0.5604	0.0249
						Bq-B2	0.054	0.1718	0.2799	0.952
						B4-B3	0.3004	0.0347	0.5661	0.0216
						Bq-B3	0.0597	0.1661	0.2856	0.9323
						Bq-B4	0.2406	0.4832	0.0019	0.0525

Apéndice 2. Salidas de análisis estadístico en R del modelo general lineal, influencia de las variables físico químicas del suelo en el Índice de Shannon para bacterias. Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2019

Variables	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t )
ARENA	-0.003818	0.003453	-1.106	0.279
ARCILLA	-0.0000717	0.003912	-0.018	0.986
LIMO	0.017798	0.006688	2.661	0.0134 *
Carbono	-0.02678	0.03136	-0.854	0.401
Nitrogeno	0.1557	0.335	0.465	0.646
Relación CN	-0.04069	0.01718	-2.368	0.0259 *
ACIDEZ	-0.04125	0.04232	-0.975	0.339
Calcio	0.14261	0.20538	0.694	0.494
Magnesio	-0.05583	0.24661	-0.226	0.823
Potasio	0.5114	0.52911	0.967	0.343
CICE	-0.03347	0.04257	-0.786	0.439
SA	-0.004689	0.004951	-0.947	0.353
Fosforo	-0.003312	0.002912	-1.137	0.266
Cinc	0.06649	0.04163	1.597	0.123
Hierro	-0.0002268	0.000178	-1.27	0.216
Manganeso	0.01465	0.004701	3.116	0.00456**
pH	0.02872	0.15602	0.184	0.855

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Apéndice 3. Salidas de análisis estadístico en R de las pruebas Kruskal-Wallis y Wilcoxon, influencia de las variables de agrupación en el Índice de Shannon para hongos. Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2019.

<b>Kruskal-wallis</b>			<b>Test Wilcox</b>					
Edad			Edad					
chi-squared =	df							
0.16552	=							
	1	p-value = 0.6841						
			0y					
			2y 0.71					
Tratamientos			Tratamientos					
chi-squared =	df							
8.697	=							
	5	p-value = 0.1218	BL	CoEx	CwEx	FRoEx	VCwEx	
			CoEx	0.64	-	-	-	
			CwEx	1	0.64	-	-	
			FRoEx	0.43	0.79	0.43	-	
			VCwEx	0.95	0.73	0.79	0.64	
			VUwEx	0.73	0.43	0.79	0.24	
							0.64	
Grupos: Bosque, Bloque2 Bloque134			Grupos: Bosque, Bloque2 Bloque134					
chi-squared =	df							
7.3533	=							
	3	p-value = 0.06145	B134	B135	B2			
			B135	0.27	-	-		
			B2	0.69	0.4	-		
			Bq	0.27	0.33	0.18		
Coverturas			Coverturas					
chi-squared =	df	p-value = 0.2159	Bosque	Liana-	Original	Pasto	Pasto-	



Apéndice 4. Salidas de análisis estadístico en R del modelo general lineal, influencia de las variables físico químicas del suelo en el Índice de Shannon para hongos. Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2019

Variabtes	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t )
ARENA	-0.002549	0.010379	-0.246	0.808
ARCILLA	0.0001886	0.0115373	0.016	0.987
LIMO	0.01114	0.0223	0.499	0.622
Carbono	-0.0327	0.09401	-0.348	0.731
Nitrogeno	-0.81	0.967	-0.838	0.41
Relación CN	0.06143	0.05398	1.138	0.265
ACIDEZ	-0.0537	0.1233	-0.435	0.667
Calcio	0.6043	0.6011	1.005	0.324
Magnesio	1.4912	0.6697	2.227	0.0349 *
Potasio	-0.1067	1.588	-0.067	0.947
CICE	0.01323	0.12435	0.106	0.916
SA	-0.01928	0.01383	-1.394	0.175
Fosforo	-0.003763	0.008768	-0.429	0.671
Cinc	0.1051	0.1252	0.84	0.409
Hierro	-0.0002059	0.0005402	-0.381	0.706
Manganeso	0.004259	0.016016	0.266	0.792
pH	0.7538	0.4385	1.719	0.0975 .

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Apéndice 5. Resultados del análisis SIMPER para bacterias. Taxonomía a género como mayor nivel: k-reino, p-filo, c-clase, o-orden, f-familia, g-género. Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2019.

Taxonomia	Dis. Prom	Contrib. %	Acumul. %	Media Bloque 134	Media Bloque2	Media Bosque
o_Ellin6513_unclassified	1.383	3.763	3.763	174	125	333
f_Rhodospirillaceae_unclassified	0.9928	2.701	6.464	277	349	211
p_WPS-2_unclassified	0.8301	2.258	8.722	40.9	174	15.5
g_Rhodoplanes	0.6667	1.814	10.54	128	223	140
g_Planctomyces	0.5033	1.369	11.9	112	54.8	75
g_DA101	0.5014	1.364	13.27	71.8	9.4	89.6
f_Sinobacteraceae_unclassified	0.4817	1.31	14.58	137	156	163
f_Rhodospirillaceae_unclassified	0.4477	1.218	15.8	8.71	2.6	69.5
g_DA101	0.4422	1.203	17	27.6	0.2	68.9
o_Ellin6513_unclassified	0.4369	1.189	18.19	35.3	112	47.6
g_Candidatus_Koribacter	0.4344	1.182	19.37	89.6	31.2	82.6
f_RB40_unclassified	0.4161	1.132	20.5	55.6	25.2	9.25
o_iii1-15_unclassified	0.4127	1.123	21.62	77	41.8	101
f_Rhodospirillaceae_unclassified	0.4109	1.118	22.74	49	35.4	95.6
p_WPS-2_unclassified	0.3844	1.046	23.79	48	88.4	22.9
f_Isosphaeraceae_unclassified	0.3783	1.029	24.82	55.8	62.4	103
g_Candidatus_Solibacter	0.3763	1.024	25.84	115	77	90.8
g_Candidatus_Koribacter	0.3483	0.9476	26.79	50.7	17.4	8.13
c_TM1_unclassified	0.3457	0.9403	27.73	68.9	42.6	93.9
g_DA101	0.321	0.8733	28.6	19.6	23.2	50.8
f_Koribacteraceae_unclassified	0.3109	0.8456	29.45	73.2	107	103
f_Thermogemmatissporaceae_unclassified	0.305	0.8297	30.28	52	17.4	19.4
g_Rhodoplanes	0.2932	0.7976	31.08	14.2	22.6	54.9
g_Candidatus_Solibacter	0.2839	0.7724	31.85	52.8	36.6	76.9

f__Syntrophobacteraceae_unclassified	0.2798	0.7612	32.61	88.4	82.2	59.4
f__Sinobacteraceae_unclassified	0.278	0.7563	33.37	31.9	69.2	22.8
g__Nitrospira	0.2746	0.7469	34.11	48.8	11.4	35.4
p__WPS-2_unclassified	0.273	0.7426	34.86	50.9	85	52
f__Koribacteraceae_unclassified	0.263	0.7154	35.57	93.6	76.6	67.8
o__Ellin6513_unclassified	0.2583	0.7027	36.27	22.1	40.4	1.5
f__Rhodospirillaceae_unclassified	0.2494	0.6785	36.95	76.5	50	54.8
o__Ellin329_unclassified	0.237	0.6446	37.6	26.7	38	2
g__Burkholderia	0.2298	0.6253	38.22	30.9	23	7
g__Candidatus_Solibacter	0.2298	0.6253	38.85	12	5.8	38.3
g__Candidatus_Koribacter	0.22	0.5986	39.45	39.2	20.2	54.5
g__Rhodoplanes	0.2176	0.5919	40.04	28.1	25.8	52.9
f__Rhodospirillaceae_unclassified	0.2133	0.5802	40.62	38.5	35.6	12.3
g__Bradyrhizobium	0.1983	0.5395	41.16	39.4	26.6	54.5
g__Actinoallomurus	0.1974	0.537	41.69	33.9	61	29.3
o__Rhizobiales_unclassified	0.1969	0.5358	42.23	94.9	82.8	78
o__Myxococcales_unclassified	0.1968	0.5353	42.77	58.7	53	39.3
o__Ellin6513_unclassified	0.1953	0.5314	43.3	11	44.2	11
f__auto67_4W_unclassified	0.1952	0.5309	43.83	12.4	36	14.5
g__Candidatus_Xiphinematobacter	0.1944	0.5288	44.36	43.1	30.4	39.3
f__Thermogemmatissporaceae_unclassified	0.1922	0.523	44.88	23.6	26.6	2.75
p__FCPU426_unclassified	0.1903	0.5176	45.4	30.5	24.8	12.1
o__Ellin6513_unclassified	0.1853	0.5042	45.9	6.14	2.2	29.9
o__Ellin6513_unclassified	0.183	0.4978	46.4	6.07	34.8	0
g__Candidatus_Koribacter	0.1758	0.4783	46.88	31.9	28.6	48.6
o__Bacillales_unclassified	0.1739	0.4731	47.35	24.8	12.8	3.38
o__Ellin6513_unclassified	0.1709	0.4649	47.82	6.64	31	0
o__Solibacterales_unclassified	0.1698	0.462	48.28	50.6	41	34.3
o__Solibacterales_unclassified	0.1603	0.436	48.71	41.2	28	25.3

f__Koribacteraceae_unclassified	0.1567	0.4263	49.14	38.9	37	20.4
f__Isosphaeraceae_unclassified	0.1565	0.4259	49.57	21.2	10.4	1
c__Acidobacteria-5_unclassified	0.1528	0.4157	49.98	5.29	3	25
o__Ellin6513_unclassified	0.1516	0.4125	50.39	6.07	0.4	18.9
f__Isosphaeraceae_unclassified	0.1504	0.409	50.8	21.4	15.2	34.1
o__11-24_unclassified	0.1498	0.4075	51.21	22.7	10	31.6
p__GAL15_unclassified	0.1469	0.3998	51.61	33.4	23	18.9
p__WPS-2_unclassified	0.1417	0.3854	52	7.43	25.2	0.25
o__MLE1-12_unclassified	0.1401	0.381	52.38	1.21	0	20.6
p__WPS-2_unclassified	0.138	0.3753	52.75	20.4	18.8	4.38
o__Ellin6513_unclassified	0.1367	0.3719	53.12	48.4	51.8	49.9
f__Gemmataceae_unclassified	0.1367	0.3719	53.5	15.1	11.4	0
f__Rhodospirillaceae_unclassified	0.133	0.3619	53.86	3.57	25.2	0.5
g__Candidatus_Koribacter	0.1227	0.3338	54.19	17.1	0.2	9
f__Thermogemmatissporaceae_unclassified	0.1205	0.3278	54.52	25.7	11	15.9
p__WPS-2_unclassified	0.1205	0.3277	54.85	11	24.4	21.1
f__Ellin515_unclassified	0.1196	0.3255	55.17	40.6	29.4	31.6
c__TM1_unclassified	0.1165	0.3168	55.49	16.1	1	15
g__Planctomyces	0.1156	0.3145	55.8	8.71	27.4	8.63
f__Thermomonosporaceae_unclassified	0.1144	0.3111	56.11	17.4	27.2	20.4
p__WPS-2_unclassified	0.1142	0.3107	56.42	26.7	21	16
f__Gemmataceae_unclassified	0.1122	0.3053	56.73	14.8	19.6	4.63
c__Acidobacteria-5_unclassified	0.111	0.302	57.03	22.6	9.6	25.6
f__Gemmataceae_unclassified	0.1105	0.3005	57.33	5.36	0	17.4
o__WD2101_unclassified	0.11	0.2992	57.63	14.4	25.8	15
f__Gemmataceae_unclassified	0.1099	0.299	57.93	2.71	0.2	16.9
g__Candidatus_Koribacter	0.1078	0.2933	58.22	17.6	14	26.5
f__Isosphaeraceae_unclassified	0.107	0.2912	58.52	6	0.6	16
f__Rhodospirillaceae_unclassified	0.1064	0.2896	58.81	20.3	18.8	7.13

f__Acidobacteriaceae_unclassified	0.1012	0.2753	59.08	16.5	15	15.1
o__Ellin6513_unclassified	0.1005	0.2735	59.35	10.4	4.4	18.5
g__Reyranella	0.1005	0.2733	59.63	17.9	18.4	6.5
f__RB40_unclassified	0.1002	0.2726	59.9	4.79	19.4	1.13
o__iii1-15_unclassified	0.09969	0.2712	60.17	8.14	1.4	16.8
c__Betaproteobacteria_unclassified	0.09845	0.2678	60.44	4.43	0.4	15.8
p__WPS-2_unclassified	0.09798	0.2665	60.71	21.7	23.2	13.5
p__Actinobacteria_unclassified	0.09676	0.2632	60.97	9.93	20.8	6.25
f__EB1003_unclassified	0.09622	0.2618	61.23	0.643	1	14.1
f__Acidobacteriaceae_unclassified	0.0955	0.2598	61.49	17.6	20.6	12.6
p__WPS-2_unclassified	0.09432	0.2566	61.75	17.9	11	11
c__TM1_unclassified	0.09385	0.2553	62	7.14	20.4	4.5
f__Thermogemmatissporaceae_unclassified	0.09326	0.2537	62.26	7.86	20.6	10.5
o__Rhodospirillales_unclassified	0.09268	0.2521	62.51	9.07	14.2	0.375
g__Pedomicrobium	0.09217	0.2507	62.76	5	5.4	16.8
p__WPS-2_unclassified	0.09189	0.25	63.01	5.07	19	3.5
g__Candidatus_Koribacter	0.09132	0.2484	63.26	18.6	17.2	8.38
o__[Pedosphaerales]_unclassified	0.09125	0.2482	63.51	14.9	17.2	8.25
o__Ellin6513_unclassified	0.0905	0.2462	63.75	10.6	14.4	0.75
f__Gemmataceae_unclassified	0.09036	0.2458	64	14	10	12
f__Gemmataceae_unclassified	0.08989	0.2445	64.24	0.0714	0	13.1
g__Candidatus_Solibacter	0.08952	0.2435	64.49	31.9	34	28.3
f__Thermogemmatissporaceae_unclassified	0.0894	0.2432	64.73	11.6	16.8	3.5
o__32-20_unclassified	0.08863	0.2411	64.97	12.7	1	12.8
f__EB1003_unclassified	0.08799	0.2394	65.21	0.714	0	13
c__Betaproteobacteria_unclassified	0.08798	0.2393	65.45	2.86	1.2	14
o__iii1-15_unclassified	0.08775	0.2387	65.69	9.29	11.6	15.3
c__TM1_unclassified	0.08699	0.2367	65.92	17.1	12.8	8
f__Pirellulaceae_unclassified	0.08667	0.2358	66.16	16.1	12.2	5

f_Ellin515_unclassified	0.08652	0.2354	66.39	2.5	0.2	12.9
p_GAL15_unclassified	0.08619	0.2345	66.63	5.79	17	1.38
o_Ellin6513_unclassified	0.08612	0.2343	66.86	8.64	14.6	7.13
f_Rhodospirillaceae_unclassified	0.0854	0.2323	67.1	7.29	17.2	2.38
g_Candidatus_Solibacter	0.08343	0.227	67.32	16.9	6.6	13.9
o_Ellin6513_unclassified	0.08265	0.2248	67.55	14.9	25	17.5
f_Thermogemmatissporaceae_unclassified	0.08215	0.2235	67.77	10.7	1.2	1
g_Candidatus_Solibacter	0.08153	0.2218	67.99	9.79	17.6	6.88
f_auto67_4W_unclassified	0.08059	0.2192	68.21	11.1	8.8	11
f_Acidobacteriaceae_unclassified	0.07985	0.2172	68.43	6.57	16.4	3.25
f_Gemmataceae_unclassified	0.07851	0.2136	68.64	3.57	2	13.1
f_Isosphaeraceae_unclassified	0.07762	0.2112	68.85	0.714	0	11.5
f_Rhodospirillaceae_unclassified	0.07745	0.2107	69.06	9.79	17.6	8.5
f_Sinobacteraceae_unclassified	0.07711	0.2098	69.27	9.36	16.2	3.13
f_Rhodospirillaceae_unclassified	0.07706	0.2096	69.48	2.86	2.8	12
g_Rhodoplanes	0.07653	0.2082	69.69	5.14	1.6	13.1
p_WPS-2_unclassified	0.07598	0.2067	69.9	9.14	12.2	1.63
g_Rhodoplanes	0.07485	0.2036	70.1	24.4	26.2	25.9
f_Gemmataceae_unclassified	0.07431	0.2022	70.3	0.143	0.2	10.9
o_JG30-KF-AS9_unclassified	0.07315	0.199	70.5	10.7	16.2	8.63
g_Cupriavidus	0.07207	0.1961	70.7	9.36	0.6	1.5
f_Koribacteraceae_unclassified	0.07204	0.196	70.9	9.36	2.8	13.6
c_Betaproteobacteria_unclassified	0.07164	0.1949	71.09	4.43	1	9
g_Opitutus	0.07156	0.1947	71.29	2.93	13.2	0.5
f_Ellin515_unclassified	0.07102	0.1932	71.48	8.29	7	14.1
o_Ellin6513_unclassified	0.07095	0.193	71.67	2.36	1.8	11.8
f_Rhodospirillaceae_unclassified	0.07018	0.1909	71.86	9.86	9	1.63
f_Thermogemmatissporaceae_unclassified	0.07009	0.1907	72.05	2.79	5.2	4.88
o_Rhizobiales_unclassified	0.06962	0.1894	72.24	9.93	1.2	8.25

g__Candidatus_Solibacter	0.06962	0.1894	72.43	5.93	2.6	13.3
f__Rhodospirillaceae_unclassified	0.06925	0.1884	72.62	9.36	13.2	6.63
g__Rhodoplanes	0.06914	0.1881	72.81	12.6	11.6	5.88
f__Caulobacteraceae_unclassified	0.06901	0.1877	73	10.1	12.4	3.13
f__NB1-i_unclassified	0.06863	0.1867	73.18	10.9	10.2	9.38
o__WD2101_unclassified	0.06816	0.1854	73.37	12.5	10.8	5.75
p__Acidobacteria_unclassified	0.06678	0.1817	73.55	1.29	0	9.5
c__Gemmatimonadetes_unclassified	0.06677	0.1816	73.73	3.5	11.2	0
f__Acetobacteraceae_unclassified	0.06663	0.1813	73.91	20.1	20.4	14.8
p__WPS-2_unclassified	0.06649	0.1809	74.09	6.36	14.6	4.13
o__Ellin6513_unclassified	0.06648	0.1809	74.27	1.5	13	0.125
p__GAL15_unclassified	0.06626	0.1802	74.45	3.71	5.2	9.38
f__Gemmataceae_unclassified	0.06618	0.18	74.63	8.57	9.8	1.88
f__Rhodospirillaceae_unclassified	0.06535	0.1778	74.81	6.79	10.2	0.625
p__Proteobacteria_unclassified	0.0652	0.1774	74.99	4.64	2.8	9.25
o__MLE1-12_unclassified	0.06385	0.1737	75.16	5.36	5.4	8.5
f__Rhodospirillaceae_unclassified	0.06336	0.1724	75.34	17.1	10.2	12.1
o__iii1-15_unclassified	0.06269	0.1705	75.51	1.07	0.6	9.38
c__Gemmatimonadetes_unclassified	0.06215	0.1691	75.68	9.36	0.6	4.25
o__iii1-15_unclassified	0.06162	0.1676	75.84	8.71	2.2	3.88
f__Gemmataceae_unclassified	0.06162	0.1676	76.01	6.07	10	12.4
o__Rhizobiales_unclassified	0.06129	0.1667	76.18	11.3	5.2	6.25
o__Myxococcales_unclassified	0.06098	0.1659	76.34	1.64	0.2	8.63
f__Gemmataceae_unclassified	0.06085	0.1655	76.51	0.143	0	8.88
o__Ellin329_unclassified	0.06069	0.1651	76.67	10.3	6	6.63
f__Haliangiaceae_unclassified	0.06026	0.1639	76.84	8.64	9	2.75
g__Mycobacterium	0.06001	0.1632	77	11.6	7.4	12.1
c__Gammaproteobacteria_unclassified	0.05957	0.1621	77.16	6.5	8.4	0.5
f__Koribacteraceae_unclassified	0.05913	0.1609	77.32	3.36	9.8	2.25

g__Rhodococcus	0.05901	0.1605	77.48	6.93	1.2	0
o__Ellin6513_unclassified	0.05896	0.1604	77.65	4.14	5.2	10.9
f__Syntrophobacteraceae_unclassified	0.05895	0.1604	77.81	6.64	8.8	0.5
f__Rhodospirillaceae_unclassified	0.05887	0.1602	77.97	5.71	7.8	0.125
o__Ellin6513_unclassified	0.05826	0.1585	78.12	9.07	8.2	11.1
f__Acidobacteriaceae_unclassified	0.05814	0.1582	78.28	8.21	2.2	2.38
f__Rhodospirillaceae_unclassified	0.0577	0.157	78.44	2.86	10.4	0
f__Acetobacteraceae_unclassified	0.0574	0.1562	78.6	3.36	9.2	0
o__Rhodospirillales_unclassified	0.05729	0.1559	78.75	8.64	7	2.5
g__Acidisoma	0.05703	0.1551	78.91	2.29	12.2	1.75
f__Rhodospirillaceae_unclassified	0.05663	0.1541	79.06	8.64	6.6	7
f__Koribacteraceae_unclassified	0.05583	0.1519	79.21	7	10	4.25
o__Ellin6513_unclassified	0.05581	0.1518	79.36	4.14	8.6	0.375
f__Ktedonobacteraceae_unclassified	0.05561	0.1513	79.52	10	6.8	6
f__Gemmataceae_unclassified	0.05538	0.1507	79.67	7.07	12.4	3.75
c__Gammaproteobacteria_unclassified	0.05513	0.15	79.82	5.21	2.2	8.75
f__Sinobacteraceae_unclassified	0.05513	0.15	79.97	8.21	6.4	5.38
f__Rhodospirillaceae_unclassified	0.05488	0.1493	80.12	8.14	1	6
o__Ellin6513_unclassified	0.05471	0.1488	80.26	2.5	7.2	7.38
f__Rhodospirillaceae_unclassified	0.05471	0.1488	80.41	7	10.6	6.75
f__Thermogemmatissporaceae_unclassified	0.05463	0.1486	80.56	7.5	0.8	2.13
f__Chthonomonadaceae_unclassified	0.05451	0.1483	80.71	8.14	0.4	4
f__Syntrophobacteraceae_unclassified	0.05448	0.1482	80.86	5.71	8.2	3.88
f__Koribacteraceae_unclassified	0.05426	0.1476	81.01	1.43	8.4	5.63
o__Ellin6513_unclassified	0.0542	0.1474	81.15	8.29	3.6	6.13
o__Myxococcales_unclassified	0.05416	0.1473	81.3	2.93	6.2	7.75
f__Acetobacteraceae_unclassified	0.05295	0.1441	81.44	1.57	10.2	0.125
p__GAL15_unclassified	0.0529	0.1439	81.59	2.93	1.4	8
g__Dyella	0.0525	0.1428	81.73	6.93	3.6	1.63

f__Rhodospirillaceae_unclassified	0.05245	0.1427	81.87	4.14	3	6.25
g__Rhodoplanes	0.05237	0.1425	82.02	3.14	3.8	9.13
f__Chitinophagaceae_unclassified	0.05228	0.1422	82.16	5.29	5.2	9.38
f__Thermomonosporaceae_unclassified	0.05209	0.1417	82.3	2.64	9.4	3.38
f__0319-6A21_unclassified	0.05207	0.1416	82.44	0.929	0	7.63
p__GAL15_unclassified	0.05204	0.1416	82.58	0.857	10	0
f__Gemmataceae_unclassified	0.05155	0.1402	82.72	8.21	5.2	8.25
g__Candidatus_Xiphinematobacter	0.05153	0.1402	82.86	4.57	4.4	10.5
g__Candidatus_Solibacter	0.04989	0.1357	83	7.64	1.8	4
f__Gemmataceae_unclassified	0.04872	0.1326	83.13	5.93	7.6	0.75
g__Rhodoplanes	0.04763	0.1296	83.26	6.93	1.2	4.13
f__Gemmataceae_unclassified	0.04757	0.1294	83.39	7.14	5.6	2.88
f__Isosphaeraceae_unclassified	0.04742	0.129	83.52	6.5	4.6	0.625
f__Koribacteraceae_unclassified	0.04727	0.1286	83.65	2.71	7.8	3.63
o__Actinomycetales_unclassified	0.04726	0.1286	83.78	7.07	5.2	6.13
o__Ellin6513_unclassified	0.04694	0.1277	83.91	5.43	5	0.75
g__Candidatus_Koribacter	0.04673	0.1271	84.03	2	0	6.38
p__WPS-2_unclassified	0.04655	0.1266	84.16	2.93	6.8	0
o__DS-18_unclassified	0.04616	0.1256	84.28	4.71	3.6	0.875
k__Bacteria_unclassified	0.04612	0.1255	84.41	5.29	6.6	1
o__Actinomycetales_unclassified	0.04583	0.1247	84.53	6.71	9.6	5.75
c__ABS-6_unclassified	0.04583	0.1247	84.66	5.29	1.2	8.13
f__Acidimicrobiaceae_unclassified	0.04577	0.1245	84.78	7.43	9.4	4.25
o__Ellin329_unclassified	0.04567	0.1242	84.91	5.57	4.8	0.625
g__Burkholderia	0.04521	0.123	85.03	6.29	6.2	3.25
f__Thermogemmatissporaceae_unclassified	0.04508	0.1226	85.15	5.93	1.4	1.63
f__Chitinophagaceae_unclassified	0.04504	0.1225	85.28	7.71	3.4	6.25
f__Gemmataceae_unclassified	0.04502	0.1225	85.4	3.21	0.8	7.13
f__0319-6A21_unclassified	0.0436	0.1186	85.52	0.714	0	6.25

p__WPS-2_unclassified	0.04328	0.1177	85.63	8.93	8.8	8.5
f__Xanthomonadaceae_unclassified	0.04284	0.1166	85.75	4.43	4.6	0.125
o__Rhodospirillales_unclassified	0.04248	0.1156	85.87	0.786	8.2	0.125
g__Candidatus_Xiphinematobacter	0.0424	0.1154	85.98	6.14	3.4	5.63
o__Rhizobiales_unclassified	0.04237	0.1153	86.1	3.21	3.4	1.13
p__WPS-2_unclassified	0.04235	0.1152	86.21	0.571	8.2	0.875
o__Myxococcales_unclassified	0.04204	0.1144	86.33	6.36	4.8	2.63
c__Ktedonobacteria_unclassified	0.04168	0.1134	86.44	4.64	0.8	4.38
f__auto67_4W_unclassified	0.04139	0.1126	86.55	3.29	6.8	0.75
c__Acidobacteria-5_unclassified	0.04136	0.1125	86.67	8.57	6.2	4.88
c__Ktedonobacteria_unclassified	0.04113	0.1119	86.78	0	0	6
f__Koribacteraceae_unclassified	0.04111	0.1118	86.89	1.86	7.2	2.63
g__Candidatus_Solibacter	0.04105	0.1117	87	4.57	5.8	1.13
g__Bacillus	0.0409	0.1113	87.11	2.07	7.2	0
o__Solibacterales_unclassified	0.04037	0.1098	87.22	2.36	1.2	6.5
o__FAC88_unclassified	0.04036	0.1098	87.33	6.21	3.2	2
o__WD2101_unclassified	0.04034	0.1097	87.44	5.86	4	3.75
g__Phenylobacterium	0.04017	0.1093	87.55	6	7.4	3.13
f__Rhodospirillaceae_unclassified	0.04011	0.1091	87.66	3	0	6.25
f__Gemmataceae_unclassified	0.04002	0.1089	87.77	0.143	0	5.88
g__Candidatus_Koribacter	0.03985	0.1084	87.88	2.57	6.2	0.125
f__Thermogemmatiporaceae_unclassified	0.03974	0.1081	87.99	1.43	0	5.5
f__Chitinophagaceae_unclassified	0.03968	0.1079	88.09	5.14	1.6	5.38
o__32-20_unclassified	0.03963	0.1078	88.2	1.07	0	5.75
f__Rhodospirillaceae_unclassified	0.03962	0.1078	88.31	1.5	7.6	0.25
o__Ellin5290_unclassified	0.03957	0.1076	88.42	4.93	0.4	2.13
f__Gemmataceae_unclassified	0.03946	0.1073	88.52	1.21	1.2	6.38
o__Actinomycetales_unclassified	0.03944	0.1073	88.63	2.64	4	6.63
o__Solibacterales_unclassified	0.03938	0.1071	88.74	2.64	6	0.125

o_MLE1-12_unclassified	0.03935	0.1071	88.85	4.71	3.2	0.125
f_Isosphaeraceae_unclassified	0.0392	0.1066	88.95	5.14	0.2	1
g_Bacillus	0.03917	0.1065	89.06	5.64	6.4	2.63
o_CCU21_unclassified	0.03909	0.1063	89.17	2.57	1	6.38
f_Isosphaeraceae_unclassified	0.03909	0.1063	89.27	0.5	4.4	4.88
o_Ellin5290_unclassified	0.03904	0.1062	89.38	5.07	5	0.875
g_Burkholderia	0.03902	0.1062	89.48	5.71	1.2	2.25
f_Streptomycetaceae_unclassified	0.03894	0.1059	89.59	1	1.4	4.63
o_CCU21_unclassified	0.03874	0.1054	89.7	2.86	1.8	5
p_FCPU426_unclassified	0.03858	0.1049	89.8	3.71	6.4	2.88
o_iii1-15_unclassified	0.03849	0.1047	89.9	1.5	1.8	6.25
f_Rhodospirillaceae_unclassified	0.03846	0.1046	90.01	6.5	5.6	3.38
f_Thermogemmatissporaceae_unclassified	0.03833	0.1043	90.11	3.79	0.6	3
o_11-24_unclassified	0.03818	0.1039	90.22	0.429	0.8	5.38
k_Bacteria_unclassified	0.03798	0.1033	90.32	4.21	0	5
f_Koribacteraceae_unclassified	0.0378	0.1028	90.42	0.0714	0	5.5
o_B07_WMSP1_unclassified	0.03777	0.1028	90.53	7.14	3	4
o_Solibacterales_unclassified	0.03777	0.1027	90.63	0	0	5.5
f_Acetobacteraceae_unclassified	0.03702	0.1007	90.73	8.14	4.6	6.13
f_Thermogemmatissporaceae_unclassified	0.03655	0.09942	90.83	0.143	7.4	0
o_Ellin6513_unclassified	0.03643	0.0991	90.93	4.5	1.6	0.125
o_Ellin329_unclassified	0.03631	0.09878	91.03	5.43	4.6	1.5
o_Ellin6067_unclassified	0.03616	0.09836	91.13	3.43	0.2	4
g_Rhodomicrobium	0.0361	0.0982	91.22	6.57	6.6	8
f_Sinobacteraceae_unclassified	0.03596	0.09782	91.32	3.79	4.4	3.75
c_Gammaproteobacteria_unclassified	0.03591	0.0977	91.42	4.86	5.2	1.5
f_Gemmatataceae_unclassified	0.03573	0.09719	91.52	4.43	6.8	4.13
p_WPS-2_unclassified	0.03526	0.09593	91.61	0.714	7	0.25
f_Thermogemmatissporaceae_unclassified	0.03526	0.09592	91.71	7.5	4	4

f__Polyangiaceae_unclassified	0.03522	0.0958	91.8	3.36	4.2	6.38
o__Myxococcales_unclassified	0.03473	0.09447	91.9	3.14	0.8	5.75
f__Gemmataceae_unclassified	0.03454	0.09397	91.99	0.857	1.8	5.25
f__Thermogemmatissporaceae_unclassified	0.03452	0.09391	92.09	4.07	7.2	1.88
o__11-24_unclassified	0.03449	0.09384	92.18	0.571	0.4	5
f__Koribacteraceae_unclassified	0.03434	0.09343	92.27	5	3.8	1.88
c__Gemmatimonadetes_unclassified	0.034	0.09249	92.37	3.14	1	3.5
c__JG37-AG-4_unclassified	0.03395	0.09236	92.46	1.79	0	4.88
f__Caulobacteraceae_unclassified	0.03373	0.09175	92.55	4.14	4.6	0.875
o__Solibacterales_unclassified	0.03366	0.09156	92.64	6	2.2	2.88
o__Streptophyta_unclassified	0.03325	0.09044	92.73	3.79	0.2	0.875
f__Rhodospirillaceae_unclassified	0.03317	0.09024	92.82	4.64	5.8	4.13
f__Syntrophobacteraceae_unclassified	0.03296	0.08967	92.91	4.93	6.4	3.38
f__EB1003_unclassified	0.03286	0.0894	93	0	0	4.75
o__Ellin329_unclassified	0.03283	0.0893	93.09	4.14	2	0.75
f__Rhodospirillaceae_unclassified	0.03266	0.08884	93.18	3	2.8	5.63
o__Ellin329_unclassified	0.0324	0.08815	93.27	4.36	5.2	2.63
g__Rhodomicrobium	0.03222	0.08766	93.36	0.929	0	4.75
c__Ktedonobacteria_unclassified	0.03191	0.08681	93.44	1.29	0.8	5.25
f__Syntrophobacteraceae_unclassified	0.03181	0.08654	93.53	4.86	7.8	3.25
f__Isosphaeraceae_unclassified	0.03169	0.0862	93.62	4	0	1
f__[Chthoniobacteraceae]_unclassified	0.03134	0.08527	93.7	4.29	2.4	2.5
f__Isosphaeraceae_unclassified	0.03111	0.08464	93.78	5.5	4.6	2.88
g__Pedosphaera	0.03102	0.08437	93.87	3.36	4.8	2.13
f__Rhodocyclaceae_unclassified	0.03093	0.08415	93.95	0.429	0	4.38
f__Xanthomonadaceae_unclassified	0.03083	0.08386	94.04	3.64	0	3.38
f__Koribacteraceae_unclassified	0.03079	0.08377	94.12	3.86	1	0.125
o__iii1-15_unclassified	0.0307	0.08352	94.2	0.571	1	4.38
f__Rhodospirillaceae_unclassified	0.03027	0.08233	94.29	0.5	5.8	0.375

f__Rhodospirillaceae_unclassified	0.03021	0.08219	94.37	1.21	5	0
f__[Chthoniobacteraceae]_unclassified	0.02982	0.08113	94.45	3.93	2.6	3.63
f__Gemmataceae_unclassified	0.02964	0.08063	94.53	3.57	2.6	1.38
f__Gemmataceae_unclassified	0.02934	0.07982	94.61	2.5	4	0
p__WPS-2_unclassified	0.02928	0.07966	94.69	2.36	5.2	2.13
k__Bacteria_unclassified	0.02914	0.07926	94.77	2.21	4.4	0.125
g__Phenylobacterium	0.02897	0.0788	94.85	3.36	4.8	1.5
f__Rhodospirillaceae_unclassified	0.02887	0.07854	94.93	3.29	3.2	0.5
g__Candidatus_Solibacter	0.02871	0.07811	95.01	2.5	3.6	3.75
p__WPS-2_unclassified	0.02833	0.07708	95.08	3.93	3.6	2.88
f__Acidobacteriaceae_unclassified	0.02811	0.07646	95.16	1	5.4	1.25
o__[Pedosphaerales]_unclassified	0.02801	0.07621	95.23	1.07	4.8	0.375
c__ABS-6_unclassified	0.02801	0.0762	95.31	2.79	1	3.63
f__Rhodospirillaceae_unclassified	0.02799	0.07614	95.39	1.43	4.4	0.5
f__Sinobacteraceae_unclassified	0.02798	0.07611	95.46	4.29	3.2	2.5
f__Koribacteraceae_unclassified	0.02773	0.07543	95.54	2.14	0	2.5
o__Ellin6513_unclassified	0.0272	0.07399	95.61	2.57	3.4	0.75
f__auto67_4W_unclassified	0.02705	0.07358	95.69	2.07	1	3.13
g__Candidatus_Solibacter	0.02703	0.07354	95.76	2.86	2.8	4.75
g__Rhodoplanes	0.02696	0.07334	95.83	2.79	2.4	2.25
g__Phenylobacterium	0.0267	0.07264	95.91	3.93	4	3.38
f__Rhodospirillaceae_unclassified	0.02619	0.07126	95.98	1	4.6	0
g__Fimbriimonas	0.02613	0.07109	96.05	3.29	3	3.75
o__iii1-15_unclassified	0.02602	0.07078	96.12	3.29	0	0.875
c__Alphaproteobacteria_unclassified	0.02557	0.06957	96.19	4.21	2.8	2.75
o__Solibacterales_unclassified	0.02542	0.06914	96.26	2	4	0.625
o__CCU21_unclassified	0.0253	0.06883	96.33	0.286	0	3.5
f__Acidobacteriaceae_unclassified	0.02524	0.06867	96.4	1.57	2.2	3
o__Ellin7246_unclassified	0.02513	0.06835	96.46	3.43	0.2	1.5

f_Gemmataceae_unclassified	0.02488	0.06767	96.53	3.5	2	4.63
o_Myxococcales_unclassified	0.02478	0.06742	96.6	2.21	3.2	2.13
o_SJA-22_unclassified	0.02472	0.06725	96.67	1.43	2.8	1.88
p_Acidobacteria_unclassified	0.02445	0.06652	96.73	1.57	0	2.38
f_Thermogemmatissporaceae_unclassified	0.02436	0.06627	96.8	1.5	2.4	1.38
o_Ellin329_unclassified	0.0242	0.06583	96.86	2.79	2.4	0.625
f_Thermogemmatissporaceae_unclassified	0.02418	0.06577	96.93	0.429	0.4	3.25
o_MND1_unclassified	0.02416	0.06572	97	1.5	0	2.38
k_Bacteria_unclassified	0.02402	0.06533	97.06	0.0714	4.8	0.125
o_Ellin329_unclassified	0.02353	0.06402	97.13	4.14	3	4
f_Acidobacteriaceae_unclassified	0.02343	0.06375	97.19	2.29	1.8	1.88
g_Kaistobacter	0.02326	0.06328	97.25	2.93	0.4	1.13
f_Syntrophobacteraceae_unclassified	0.02324	0.06323	97.32	1.5	5.2	2.13
f_Syntrophobacteraceae_unclassified	0.02305	0.06271	97.38	0.0714	0	3.38
f_auto67_4W_unclassified	0.02265	0.06161	97.44	0.286	0	3.25
o_Solibacterales_unclassified	0.02252	0.06125	97.5	2.43	2.8	1.63
o_Actinomycetales_unclassified	0.02244	0.06105	97.56	2	0.6	2.38
g_Gemmata	0.02202	0.05991	97.62	0.643	3.2	2.5
f_Koribacteraceae_unclassified	0.02191	0.0596	97.68	2.36	0.4	0.875
f_Koribacteraceae_unclassified	0.02168	0.05898	97.74	2.64	0	0
f_Rhodospirillaceae_unclassified	0.02126	0.05785	97.8	2.5	0.6	0
c_Acidobacteria-5_unclassified	0.02104	0.05725	97.86	2.21	2.8	0.375
o_MLE1-12_unclassified	0.02104	0.05723	97.91	2.57	0	0.125
f_Gemmataceae_unclassified	0.02082	0.05663	97.97	1.79	3	0
c_TM1_unclassified	0.02079	0.05654	98.03	1	3.4	0.5
g_Candidatus_Solibacter	0.02061	0.05606	98.08	2.43	0.4	0.75
f_Gemmataceae_unclassified	0.0206	0.05605	98.14	2.43	0.8	0.25
f_Comamonadaceae_unclassified	0.02036	0.05539	98.19	2.14	0.6	1.5
o_WD2101_unclassified	0.02032	0.05528	98.25	1.71	0	2.13

f__Acidobacteriaceae_unclassified	0.02015	0.05481	98.3	2.29	2.2	2.63
p__Proteobacteria_unclassified	0.02003	0.05448	98.36	3.14	1	1.38
p__WPS-2_unclassified	0.01995	0.05427	98.41	0.571	3.6	0
g__FFCH10602	0.01971	0.05361	98.47	0.0714	0	2.88
o__WD2101_unclassified	0.01946	0.05294	98.52	2.29	1	0
o__MLE1-12_unclassified	0.01902	0.05174	98.57	1.21	2.2	0.875
f__Thermogemmatisporaceae_unclassified	0.01889	0.05138	98.62	0	3.8	0
f__Thermogemmatisporaceae_unclassified	0.01858	0.05056	98.67	0.214	0.2	2.5
g__Kaistobacter	0.01842	0.0501	98.72	2.21	0	0.375
f__EB1003_unclassified	0.01839	0.05002	98.77	0.143	0	2.63
p__Actinobacteria_unclassified	0.01835	0.04991	98.82	1.64	3	1.88
g__Candidatus_Solibacter	0.01818	0.04946	98.87	0.786	0.2	2.13
f__Pirellulaceae_unclassified	0.01813	0.04933	98.92	1.86	3	1.13
f__Sinobacteraceae_unclassified	0.01774	0.04825	98.97	1.71	0.2	1.63
o__Solibacterales_unclassified	0.01765	0.04803	99.02	1.79	0.6	1
f__Koribacteraceae_unclassified	0.01712	0.04658	99.06	0.5	2	2
o__Ellin6513_unclassified	0.01709	0.0465	99.11	1	2.6	0
g__Candidatus_Xiphinematobacter	0.01626	0.04424	99.16	0	0	2.38
f__Rhodospirillaceae_unclassified	0.01602	0.04358	99.2	0.929	2	1.88
p__Proteobacteria_unclassified	0.01591	0.04328	99.24	1.64	0.4	1.5
f__Thermogemmatisporaceae_unclassified	0.01521	0.04137	99.28	0	0.4	2
f__mitochondria_unclassified	0.01469	0.03997	99.32	0	0	2.13
c__Ktedonobacteria_unclassified	0.01462	0.03977	99.36	0	0	2.13
g__Chthoniobacter	0.01422	0.03868	99.4	0.714	0.4	1.13
o__[Pedosphaerales]_unclassified	0.01392	0.03787	99.44	1.07	0	1.13
f__Thermogemmatisporaceae_unclassified	0.01391	0.03784	99.48	0.857	0.4	1.25
f__Acetobacteraceae_unclassified	0.01373	0.03736	99.51	1.36	1	0
g__Brownia	0.01327	0.03609	99.55	0.0714	2.6	0
f__Burkholderiaceae_unclassified	0.01297	0.03529	99.59	1.21	1	0

f__Gemmataceae_unclassified	0.01218	0.03314	99.62	0.357	2.2	0.125
f__mitochondria_unclassified	0.01208	0.03286	99.65	0	0	1.75
f__mitochondria_unclassified	0.01206	0.03282	99.69	1.36	1	0.375
f__Syntrophobacteraceae_unclassified	0.01202	0.03269	99.72	0.0714	2.4	0
o__Solibacterales_unclassified	0.01113	0.03027	99.75	1.36	0	0
g__Candidatus_Rhabdochlamydia	0.01069	0.02909	99.78	1.14	0.4	0
o__[Pedosphaerales]_unclassified	0.01065	0.02897	99.81	1.14	0	0.25
g__Planctomyces	0.01011	0.02749	99.83	0.929	0.8	0.125
f__Gemmataceae_unclassified	0.01009	0.02744	99.86	1.14	0.4	0.25
c__Betaproteobacteria_unclassified	0.009113	0.02479	99.89	1.07	0	0
o__Streptophyta_unclassified	0.008243	0.02242	99.91	0.714	1	0.375
f__Gemmataceae_unclassified	0.005987	0.01629	99.92	0.286	0	0.625
c__Acidobacteria-5_unclassified	0.005654	0.01538	99.94	0.5	0.4	0
g__FFCH10602	0.004889	0.0133	99.95	0.5	0.2	0
g__Nocardia	0.003565	0.009699	99.96	0.357	0.2	0
g__Granulicella	0.002972	0.008086	99.97	0.0714	0.4	0.125
f__Sphingomonadaceae_unclassified	0.002518	0.00685	99.98	0.0714	0.4	0
g__Wolbachia	0.001964	0.005342	99.98	0	0.4	0
g__Chitinophaga	0.001499	0.004077	99.99	0.0714	0.2	0
f__Thermogemmatissporaceae_unclassified	0.001729	0.004702	99.99	0	0	0.25
o__WD2101_unclassified	0.001481	0.004029	100	0.0714	0.2	0
f__Enterobacteriaceae_unclassified	0.0005793	0.001576	100	0.0714	0	0
f__Comamonadaceae_unclassified	0.0008753	0.002381	100	0	0	0.125
c__Gemmatimonadetes_unclassified	0	0	100	0	0	0
o__Myxococcales_unclassified	0	0	100	0	0	0
o__Rhizobiales_unclassified	0	0	100	0	0	0

Anexo 6. Resultados del análisis SIMPER para hongos. Taxonomía a género como mayor nivel: k-reino, p-filo, c-clase, o-orden, f-familia, g-género. Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2019.

Taxonomia	Dis. Prom	Contrib. %	Acumul. %	Media Bloque 134	Media Bloque2	Media Bosque
g__Trichosporon(100)	3.297	4.19	4.19	183	103	118
g__Penicillium(100)	3.202	4.069	8.259	3.93	267	0
g__Phaeoacremonium(76)	2.648	3.365	11.62	104	61.2	59.3
o__Rhizophydiales_unclassified(96)	2.506	3.184	14.81	105	87.4	32.8
g__Mortierella(100)	2.101	2.67	17.48	98.1	103	0
c__Eurotiomycetes_unclassified(80)	1.91	2.428	19.91	0	0	114
k__Fungi_unclassified(100)	1.427	1.814	21.72	65.5	0	9.38
c__Zygomycota_class_Incertae_sedis_unclassified(98)	1.326	1.685	23.41	40.2	93.8	0.5
k__Fungi_unclassified(51)	1.292	1.642	25.05	4.67	0	76
g__Capronia(99)	1.165	1.48	26.53	51.5	51.6	2.25
g__Mycena(61)	1.109	1.409	27.94	49.4	0	8.25
g__Mycena(100)	1.045	1.328	29.26	50.9	5.2	0
g__Mariannaea(98)	1.006	1.279	30.54	51	52.4	22
p__Ascomycota_unclassified(100)	0.914	1.162	31.7	44.5	2.8	14.1
g__unclassified_Cantharellales(100)	0.9133	1.161	32.86	0.133	76.6	0
g__Spizellomyces(100)	0.8132	1.033	33.9	2.6	35.8	31.4
f__Herpotrichiellaceae_unclassified(54)	0.8057	1.024	34.92	3.07	0	47.9
g__Cryptococcus(100)	0.7911	1.005	35.93	50.3	80.6	33.3
o__Agaricales_unclassified(100)	0.789	1.003	36.93	0	0	47.1
g__Chloridium(51)	0.7752	0.9852	37.92	18.3	52.6	11
g__unclassified_Trechisporales(100)	0.7679	0.9759	38.89	37.1	1.4	1.5
f__Chaetomiaceae_unclassified(98)	0.758	0.9633	39.85	54.2	77.2	49.1
g__Mortierella(97)	0.6986	0.8878	40.74	30.5	12	0.25
p__Ascomycota_unclassified(100)	0.6899	0.8768	41.62	0	0	41.8

c__Sordariomycetes_unclassified(100)	0.6249	0.7942	42.41	24.3	28	1.88
p__Ascomycota_unclassified(87)	0.6189	0.7866	43.2	1	0	37.1
p__Ascomycota_unclassified(100)	0.6111	0.7766	43.98	0	0	36.4
k__Fungi_unclassified(65)	0.6014	0.7643	44.74	23.1	1.2	26
o__Rhizophydiales_unclassified(100)	0.5881	0.7474	45.49	28.9	2.6	7.75
p__Ascomycota_unclassified(100)	0.5428	0.6898	46.18	26.1	5	0
c__Leotiomycetes_unclassified(80)	0.5416	0.6883	46.87	1.6	0	31.4
g__Viridispora(100)	0.536	0.6811	47.55	24.3	27.6	1.63
p__Ascomycota_unclassified(100)	0.5339	0.6785	48.23	8.67	16.6	16.5
f__Orbiliaceae_unclassified(100)	0.5327	0.677	48.9	0	0	31.9
o__Rhizophydiales_unclassified(100)	0.5178	0.658	49.56	0	0	30.9
g__Delicatula(100)	0.5026	0.6388	50.2	13.9	0	16.6
f__Helotiales_family_Incertae_sedis_unclassified(100)	0.4881	0.6203	50.82	8.13	36.6	0
o__Trechisporales_unclassified(60)	0.4854	0.6168	51.44	20.4	8.8	0.125
g__Gliocladiopsis(100)	0.4849	0.6162	52.05	19.7	15	2.13
g__Trichoderma(99)	0.4823	0.613	52.67	23.9	36.4	8.75
p__Chytridiomycota_unclassified(99)	0.4579	0.582	53.25	17.9	0	7.88
p__Ascomycota_unclassified(100)	0.4521	0.5746	53.82	0	0	27.4
g__Chaunopycnis(99)	0.4464	0.5673	54.39	10.6	35	2.25
g__Penicillium(91)	0.4434	0.5635	54.95	12.5	21	0.125
g__Hygrocybe(100)	0.443	0.563	55.52	0	0	26.9
g__unclassified_Auriculariales(100)	0.4309	0.5476	56.06	17.7	1.8	7.88
g__Phaeoacremonium(100)	0.4278	0.5437	56.61	20.4	4.6	2.88
g__Ganoderma(100)	0.4266	0.5421	57.15	7.07	28	14.9
c__Agaricomycetes_unclassified(100)	0.4072	0.5175	57.67	0	12.4	16.9
g__Metarhizium(100)	0.4015	0.5103	58.18	1	5	23.1
p__Ascomycota_unclassified(100)	0.4011	0.5098	58.69	7.53	32	9.75
g__Mortierella(100)	0.3964	0.5037	59.19	0.2	0	23.8
g__Pseudorobillarda(100)	0.3834	0.4873	59.68	0	0	22.9

f_Herpotrichiellaceae_unclassified(100)	0.3831	0.4869	60.16	0	0	23.1
p_Ascomycota_unclassified(100)	0.3724	0.4733	60.64	15.8	7.2	2.88
g_Conlarium(100)	0.3592	0.4565	61.09	15.7	17.6	0.625
k_Fungi_unclassified(100)	0.3338	0.4242	61.52	0	0	20.3
g_Mycena(100)	0.3316	0.4214	61.94	0	0	19.8
g_Microdiplodia(97)	0.3272	0.4158	62.36	10.2	15.4	1.38
k_Fungi_unclassified(100)	0.3259	0.4142	62.77	0	0	19.9
p_Ascomycota_unclassified(100)	0.3238	0.4115	63.18	0	0	19.4
f_Montagnulaceae_unclassified(100)	0.3233	0.4109	63.59	9.93	16.6	0.25
g_unclassified_Hyaloscyphaceae(96)	0.3205	0.4073	64	3.73	16.6	6.38
c_Sordariomycetes_unclassified(96)	0.3195	0.4061	64.41	15.7	0	0
g_Mycena(100)	0.3158	0.4013	64.81	15.5	0	0
g_Spizellomyces(100)	0.3154	0.4009	65.21	11.1	0	8.13
k_Fungi_unclassified(100)	0.3099	0.3938	65.6	12.9	0	8.13
c_Eurotiomycetes_unclassified(100)	0.3034	0.3856	65.99	0	0	18.5
k_Fungi_unclassified(100)	0.2871	0.3648	66.35	13.8	5	0
f_Herpotrichiellaceae_unclassified(93)	0.2848	0.3619	66.71	0	0	17.3
p_Ascomycota_unclassified(100)	0.2811	0.3573	67.07	12	0.4	4.75
f_Tremellales_family_Incertae_sedis_unclassified(100)	0.2806	0.3565	67.43	3.13	4.8	17
g_unclassified_Thermoascaceae(100)	0.2748	0.3492	67.78	12.7	15.8	4.13
k_Fungi_unclassified(100)	0.2654	0.3373	68.11	13.2	0	0
k_Fungi_unclassified(98)	0.261	0.3316	68.45	7.4	15.2	0
k_Fungi_unclassified(100)	0.2603	0.3308	68.78	0	0	15.5
p_Ascomycota_unclassified(100)	0.2541	0.323	69.1	11.8	5.8	0
g_Xylaria(100)	0.2537	0.3225	69.42	12.5	2.6	0.75
k_Fungi_unclassified(99)	0.2528	0.3212	69.74	0	0	15.1
c_Agaricomycetes_unclassified(100)	0.2491	0.3166	70.06	12.2	0	0
g_Cephalotheca(100)	0.2472	0.3142	70.37	8.4	15	0
c_Sordariomycetes_unclassified(100)	0.2465	0.3132	70.69	0.333	3.2	14

f__Chaetomiaceae_unclassified(100)	0.2451	0.3115	71	12.1	0	0
g__Veronaepsis(100)	0.2412	0.3065	71.31	0	0	14.5
g__unclassified_Nectriaceae(100)	0.2371	0.3014	71.61	9.07	5.8	0
p__Ascomycota_unclassified(100)	0.2319	0.2946	71.9	0	0	14
g__Lasiodiplodia(100)	0.2311	0.2937	72.2	2.13	18.6	0.125
g__Mycoleptodiscus(100)	0.2303	0.2926	72.49	11.5	0	0
g__Mycena(100)	0.2299	0.2921	72.78	0.0667	0	13.9
k__Fungi_unclassified(100)	0.2297	0.292	73.07	11.4	0.2	0
c__Sordariomycetes_unclassified(99)	0.2277	0.2893	73.36	0	0	13.6
k__Fungi_unclassified(100)	0.2249	0.2858	73.65	0.0667	0	13.5
g__unclassified_Herpotrichiellaceae(98)	0.2236	0.2842	73.93	0	0	13.5
o__Sordariales_unclassified(100)	0.2209	0.2807	74.21	9.13	6	3.13
g__unclassified_Auriculariales(100)	0.2205	0.2802	74.49	0	0	13.4
g__Fusarium(99)	0.2189	0.2782	74.77	5.27	16	0
k__Fungi_unclassified(100)	0.2108	0.2679	75.04	0	0	12.6
p__Ascomycota_unclassified(100)	0.2091	0.2658	75.3	0	0	12.6
k__Fungi_unclassified(100)	0.2064	0.2623	75.57	0	0	12.4
g__Phaeoacremonium(71)	0.2056	0.2613	75.83	9.8	1.2	0.625
g__unclassified_Rozellomycota(100)	0.1958	0.2489	76.08	8.73	2.6	1.75
g__Chaetomium(100)	0.1939	0.2464	76.32	8.67	4	0
g__Podospora(100)	0.1913	0.2431	76.57	9.13	1.8	0.25
g__Jahnula(98)	0.1874	0.2382	76.8	0.0667	0	11.1
g__Amauroderma(100)	0.1855	0.2357	77.04	1.07	2.4	10.8
g__Mortierella(100)	0.181	0.23	77.27	0.133	11.8	2.88
p__Ascomycota_unclassified(100)	0.1792	0.2278	77.5	0	0	10.5
g__Mortierella(100)	0.1744	0.2216	77.72	8.53	0.2	0
p__Ascomycota_unclassified(100)	0.1735	0.2205	77.94	0.4	14	0.25
o__Chaetothyriales_unclassified(100)	0.1714	0.2178	78.16	0	0	10.4
c__Sordariomycetes_unclassified(86)	0.1692	0.215	78.37	5.87	11.2	0

g_Cylindrocarpon(100)	0.1692	0.215	78.59	3.67	11.2	0
g_Hydropus(100)	0.1675	0.2128	78.8	6.47	3.6	0
o_Chaetothyriales_unclassified(100)	0.1637	0.208	79.01	2.87	11.6	1
g_Mortierella(100)	0.1592	0.2023	79.21	2.53	11.2	0
g_unclassified_Archaeosporaceae(100)	0.1576	0.2003	79.41	7.73	0.2	0
c_Sordariomycetes_unclassified(100)	0.157	0.1995	79.61	7.53	0	2.25
g_Mortierella(100)	0.1539	0.1956	79.81	7.27	0.4	0.625
p_Ascomycota_unclassified(100)	0.1537	0.1953	80	0	0	9.25
g_Trichosporon(100)	0.1529	0.1943	80.2	3.73	0.2	7.38
c_Eurotiomycetes_unclassified(100)	0.1528	0.1941	80.39	0	0	9.13
g_Entoloma(100)	0.1513	0.1923	80.58	6.33	6.2	4.5
o_Helotiales_unclassified(100)	0.1458	0.1853	80.77	2	10.8	0.5
g_Arthrotrrys(100)	0.1454	0.1848	80.95	2.2	10.2	0.125
p_Ascomycota_unclassified(100)	0.1432	0.1819	81.13	0.333	0	8.63
p_Ascomycota_unclassified(68)	0.141	0.1792	81.31	1.13	0.6	7.63
k_Fungi_unclassified(100)	0.1407	0.1788	81.49	7	6	1.88
k_Fungi_unclassified(100)	0.1405	0.1786	81.67	6.6	1.2	0
p_Ascomycota_unclassified(100)	0.1396	0.1774	81.85	6.07	2.8	0.25
o_Diaporthales_unclassified(79)	0.1387	0.1763	82.02	0.4	0.6	8
c_Sordariomycetes_unclassified(100)	0.136	0.1728	82.2	0.533	9.2	2.25
c_Eurotiomycetes_unclassified(98)	0.1344	0.1708	82.37	0.0667	0	8.13
g_Xylogone(100)	0.1341	0.1704	82.54	6.67	0.2	0
k_Fungi_unclassified(100)	0.1339	0.1701	82.71	1.4	10.6	0
g_unclassified_Bionectriaceae(100)	0.1305	0.1658	82.87	2.47	0	5.63
g_Mycena(100)	0.1304	0.1658	83.04	6.6	0	0
g_Pyrenochaetopsis(100)	0.1289	0.1638	83.2	6.47	1.6	1.13
g_unclassified_Meripilaceae(100)	0.1283	0.1631	83.37	4.67	0.8	5.25
g_Gliocephalotrichum(93)	0.128	0.1627	83.53	0	0	7.5
p_Ascomycota_unclassified(100)	0.1279	0.1625	83.69	0	0	7.75

g_unclassified_Ascomycota(100)	0.1278	0.1624	83.85	0	0	7.63
g_Acaulospora(100)	0.1268	0.1611	84.02	6.53	0.6	1.63
p_Ascomycota_unclassified(100)	0.126	0.1601	84.18	0	0	7.5
c_Sordariomycetes_unclassified(100)	0.1254	0.1594	84.34	2.53	3.2	3.75
g_unclassified_Trechisporales(100)	0.1243	0.158	84.49	5.2	2.6	0
g_Gymnopilus(100)	0.1238	0.1573	84.65	6	0	0.125
g_Mortierella(100)	0.1199	0.1524	84.8	3.07	6	0
k_Fungi_unclassified(100)	0.1198	0.1523	84.96	0	0	7.13
g_unclassified_Jahnulales(100)	0.1197	0.1521	85.11	4.6	3.6	0
g_Mucor(100)	0.1183	0.1504	85.26	0.733	5.6	5.13
g_Hydropus(100)	0.1178	0.1498	85.41	0.333	0	6.88
g_Sebacina(100)	0.1177	0.1496	85.56	0	0	7.13
k_Fungi_unclassified(100)	0.1151	0.1463	85.7	5.07	0.2	1.38
g_unclassified_Psathyrellaceae(96)	0.1147	0.1458	85.85	5.2	0	1.63
k_Fungi_unclassified(100)	0.112	0.1424	85.99	0.0667	9.2	0.25
g_Bjerkandera(99)	0.1108	0.1408	86.13	0.2	6.4	2.25
g_Xylogone(100)	0.1107	0.1407	86.27	1.53	6	2.13
k_Fungi_unclassified(100)	0.1056	0.1342	86.41	0.667	6.2	1.75
f_Botryosphaeriaceae_unclassified(100)	0.1054	0.1339	86.54	0	0	6.25
g_Lipomyces(100)	0.1049	0.1333	86.67	0.867	5.2	2.5
o_Chaetothyriales_unclassified(100)	0.1046	0.1329	86.81	0	8.6	0.125
g_unclassified_Fungi(100)	0.1045	0.1328	86.94	3.33	5.6	0.75
f_Chaetomiaceae_unclassified(100)	0.1042	0.1324	87.07	1	0	6
g_unclassified_Rozellomycota(100)	0.1039	0.132	87.2	2.4	5	1.25
k_Fungi_unclassified(100)	0.1032	0.1312	87.34	0	0	6.25
f_Nectriaceae_unclassified(91)	0.1022	0.1299	87.47	3.73	4.8	0
k_Fungi_unclassified(100)	0.1004	0.1276	87.59	4.93	0	0
k_Fungi_unclassified(82)	0.09996	0.127	87.72	0.2	0	5.88
f_Mycenaceae_unclassified(96)	0.09891	0.1257	87.85	4.87	0	0

g_unclassified_Rozellomycota(100)	0.09837	0.125	87.97	0.533	7.8	0
g_Rhizophydium(100)	0.0983	0.1249	88.1	4.87	0.6	1
f_Nectriaceae_unclassified(100)	0.0981	0.1247	88.22	3.47	4.2	0.25
g_Preussia(100)	0.09781	0.1243	88.34	3.07	4	0
k_Fungi_unclassified(100)	0.09698	0.1233	88.47	0	0	5.63
g_Mariannaea(100)	0.09659	0.1227	88.59	4.13	2	1.5
g_unclassified_Montagnulaceae(100)	0.09653	0.1227	88.71	3.47	3.4	0.25
o_Rhizophydiales_unclassified(100)	0.09403	0.1195	88.83	0	0	5.63
g_Mycoleptodiscus(100)	0.09207	0.117	88.95	0	0	5.5
p_Ascomycota_unclassified(100)	0.09196	0.1169	89.07	0	0	5.5
k_Fungi_unclassified(100)	0.0919	0.1168	89.18	4.27	3	0.125
f_Clavicipitaceae_unclassified(100)	0.09044	0.1149	89.3	3.93	2.2	0
f_Ascobolaceae_unclassified(100)	0.08969	0.114	89.41	4.07	1	0.375
p_Ascomycota_unclassified(100)	0.08895	0.113	89.53	0	0	5.38
o_Hypocreales_unclassified(100)	0.08796	0.1118	89.64	3.4	2.2	0.125
g_unclassified_Sordariomycetes(100)	0.08742	0.1111	89.75	0	0	5.25
g_Hyphodontia(100)	0.08689	0.1104	89.86	2.2	0	3.38
g_Mycoleptodiscus(100)	0.08606	0.1094	89.97	0	0	5.13
g_unclassified_Eurotiomycetes(100)	0.08509	0.1081	90.08	0	0	5.13
f_Clavariaceae_unclassified(100)	0.08465	0.1076	90.18	0	0	5.13
g_Veronaepsis(100)	0.08455	0.1074	90.29	0	0	5
p_Chytridiomycota_unclassified(100)	0.08431	0.1071	90.4	3.8	0.2	1.13
p_Ascomycota_unclassified(100)	0.08382	0.1065	90.51	0	0	5
g_unclassified_Trechisporales(100)	0.08365	0.1063	90.61	3.67	1	0
g_Coniosporium(100)	0.08359	0.1062	90.72	0	0	5
g_unclassified_Rozellomycota(100)	0.08329	0.1058	90.82	0.2	6.8	0.125
g_Dactylella(99)	0.08196	0.1042	90.93	4.07	0	0
o_Chaetothyriales_unclassified(100)	0.08195	0.1041	91.03	0	0	4.88
g_Coprinopsis(100)	0.0809	0.1028	91.13	2.33	3.6	0

c__Sordariomycetes_unclassified(100)	0.08077	0.1026	91.24	1.87	0	3.5
c__Sordariomycetes_unclassified(100)	0.07971	0.1013	91.34	0	6.6	0.125
o__Tremellales_unclassified(99)	0.0779	0.099	91.44	0	0	4.63
g__unclassified_Magnaporthales(100)	0.07785	0.09893	91.54	3.67	1.6	0.375
g__Glomus(93)	0.07715	0.09804	91.63	0	0	4.63
o__Xylariales_unclassified(100)	0.07633	0.097	91.73	0	0	4.63
k__Fungi_unclassified(100)	0.07474	0.09498	91.83	0.267	0	4.38
g__Mortierella(100)	0.07418	0.09427	91.92	0.467	0	4.13
o__Helotiales_unclassified(100)	0.07339	0.09326	92.01	0.467	5.4	0.125
g__Mortierella(100)	0.07306	0.09285	92.11	3.33	0.6	0
g__Conlarium(100)	0.07272	0.09241	92.2	3.67	1	0.5
o__Chaetothyriales_unclassified(79)	0.07141	0.09075	92.29	2.13	3	0
k__Fungi_unclassified(100)	0.07115	0.09041	92.38	0	0	4.25
c__Agaricomycetes_unclassified(52)	0.07088	0.09008	92.47	0	0	4.25
g__Mycoleptodiscus(100)	0.07066	0.08979	92.56	0	0	4.25
g__Psilocybe(100)	0.06958	0.08842	92.65	3.4	0	0
f__Nectriaceae_unclassified(76)	0.06861	0.08719	92.74	3.07	1.8	0.5
o__Agaricales_unclassified(100)	0.06779	0.08615	92.82	3.4	0	0
g__Sporothrix(100)	0.06772	0.08606	92.91	0.867	5	0
p__Ascomycota_unclassified(100)	0.06764	0.08596	92.99	0	0	4.13
g__Pestalotiopsis(96)	0.0675	0.08579	93.08	1	1.8	3
g__Morganella(100)	0.0668	0.08489	93.16	0	0	4
g__Pseudorobillarda(100)	0.06612	0.08403	93.25	0	0	4
p__Ascomycota_unclassified(100)	0.06512	0.08276	93.33	0.733	0.4	3.5
f__Nectriaceae_unclassified(88)	0.06489	0.08247	93.41	1.13	4.2	0
g__Mortierella(100)	0.06447	0.08193	93.5	2.47	0	1.13
f__Strophariaceae_unclassified(100)	0.06409	0.08145	93.58	3.13	0	0
g__unclassified_Ascomycota(100)	0.06356	0.08077	93.66	0	0	3.88
o__Pleosporales_unclassified(71)	0.06334	0.0805	93.74	0	0	3.75

g__Cylindrocarpon(85)	0.06307	0.08015	93.82	0	5.2	0.125
c__Eurotiomycetes_unclassified(96)	0.06297	0.08002	93.9	0.667	0.6	3
c__Sordariomycetes_unclassified(100)	0.0627	0.07968	93.98	0	0	3.75
f__Agaricaceae_unclassified(100)	0.06236	0.07926	94.06	2.87	1.4	0.125
c__Agaricomycetes_unclassified(100)	0.06228	0.07914	94.14	1.13	3.8	0
c__Sordariomycetes_unclassified(97)	0.06219	0.07903	94.22	0.133	5	0
k__Fungi_unclassified(88)	0.06188	0.07863	94.29	0	0	3.75
g__unclassified_Trichosphaeriales(100)	0.06103	0.07755	94.37	2.8	0.8	0
k__Fungi_unclassified(100)	0.06078	0.07724	94.45	0.0667	5	0.125
g__Chaetosphaeria(100)	0.06066	0.07709	94.53	2.67	0.8	0
k__Fungi_unclassified(100)	0.06038	0.07674	94.6	2.93	0	0
p__Ascomycota_unclassified(100)	0.06016	0.07645	94.68	0.8	4	0.125
c__Agaricomycetes_unclassified(100)	0.05949	0.0756	94.76	0.133	0	3.5
o__Helotiales_unclassified(100)	0.05928	0.07533	94.83	0	0	3.5
g__unclassified_Hysteriales(69)	0.05874	0.07465	94.91	0.867	0	2.88
g__unclassified_Fungi(100)	0.05848	0.07432	94.98	0.8	4	0
g__unclassified_Fungi(73)	0.05805	0.07377	95.05	1.33	0.2	2.63
c__Sordariomycetes_unclassified(100)	0.05749	0.07306	95.13	2.53	1.2	0.25
g__Codinaeopsis(100)	0.05603	0.07121	95.2	2.73	0	0
g__unclassified_Magnaporthaceae(100)	0.05478	0.06962	95.27	0.4	4	0
c__Eurotiomycetes_unclassified(100)	0.05422	0.06891	95.34	1.2	3	0
g__Penicillium(100)	0.05375	0.06831	95.4	1.67	2.2	0
f__Ascobolaceae_unclassified(100)	0.05348	0.06796	95.47	1.2	2.4	0.5
k__Fungi_unclassified(100)	0.05296	0.0673	95.54	0.0667	1.2	2.38
c__Agaricomycetes_unclassified(100)	0.05221	0.06635	95.61	0	0	3.13
f__Chaetosphaeriaceae_unclassified(100)	0.05221	0.06635	95.67	0	0	3.13
p__Ascomycota_unclassified(61)	0.05193	0.066	95.74	1	2.6	0.5
g__Penicillifer(100)	0.05175	0.06577	95.8	1.67	1.8	1.13
c__Lecanoromycetes_unclassified(100)	0.05141	0.06533	95.87	0.0667	4.2	0

p__Ascomycota_unclassified(100)	0.05124	0.06512	95.93	2.07	0	0.875
k__Fungi_unclassified(100)	0.05086	0.06463	96	0.267	0	2.88
g__unclassified_Glomeraceae(91)	0.05068	0.06441	96.06	0	0	3
o__Chaetothyriales_unclassified(100)	0.05042	0.06408	96.13	0	0	3
g__unclassified_Cephalothecaceae(100)	0.05028	0.0639	96.19	2.4	0.2	0
g__Lambertella(100)	0.05028	0.06389	96.26	0	4.2	0
c__Agaricomycetes_unclassified(100)	0.05018	0.06377	96.32	0	4.2	0
g__Ochroconis(51)	0.0494	0.06278	96.38	2.13	0.8	0
p__Ascomycota_unclassified(100)	0.04931	0.06267	96.44	0	4	0.125
c__Leotiomycetes_unclassified(100)	0.04929	0.06264	96.51	0.333	0.2	2.5
f__Clavicipitaceae_unclassified(100)	0.04917	0.06249	96.57	2.4	0	0
g__Galerina(100)	0.04851	0.06165	96.63	0	0	2.88
f__Lophiostomataceae_unclassified(99)	0.04808	0.06111	96.69	2.33	0	0
p__Ascomycota_unclassified(100)	0.04805	0.06106	96.75	0	0	2.88
g__Mortierella(100)	0.04786	0.06082	96.81	2.33	0	0
k__Fungi_unclassified(100)	0.04605	0.05852	96.87	0	0	2.75
g__Phaeomoniella(100)	0.04595	0.05839	96.93	0	0	2.75
g__unclassified_Chaetosphaeriales(100)	0.04547	0.05778	96.99	0.733	0.2	2.38
g__Colletotrichum(60)	0.04507	0.05727	97.05	1.67	1.4	0
g__Bjerkandera(100)	0.04438	0.0564	97.1	0	0	2.63
g__Phaeomoniella(100)	0.04314	0.05483	97.16	0.8	2.4	0.125
c__Agaricomycetes_unclassified(100)	0.04309	0.05477	97.21	0	3.6	0
f__Bionectriaceae_unclassified(77)	0.04261	0.05415	97.27	2.07	0	0.125
p__Ascomycota_unclassified(100)	0.04251	0.05402	97.32	0.0667	0	2.5
c__Agaricomycetes_unclassified(100)	0.04128	0.05246	97.37	0	0	2.5
g__Chloridium(100)	0.04086	0.05193	97.43	2	0	0
c__Sordariomycetes_unclassified(100)	0.04	0.05083	97.48	1.47	1	0
p__Ascomycota_unclassified(100)	0.03971	0.05046	97.53	1.93	0	0
c__Sordariomycetes_unclassified(100)	0.0396	0.05033	97.58	0	0	2.38

p__Basidiomycota_unclassified(100)	0.03952	0.05023	97.63	2	0	0
c__Agaricomycetes_unclassified(100)	0.03886	0.04938	97.68	1	1.6	0.25
g__unclassified_Sebacinales_Group_B(100)	0.038	0.04829	97.72	1.73	0.4	0
k__Fungi_unclassified(100)	0.03798	0.04827	97.77	1.73	0.2	0.125
p__Ascomycota_unclassified(57)	0.03758	0.04776	97.82	0.867	0	1.38
g__Xylogone(100)	0.0373	0.0474	97.87	0	0	2.25
g__unclassified_Sordariomycetes(100)	0.03709	0.04714	97.92	1.13	1.4	0
g__Lophiostoma(100)	0.03677	0.04673	97.96	1.53	0.6	0.125
g__Mortierella(100)	0.03658	0.04649	98.01	1.6	0.4	0
c__Sordariomycetes_unclassified(100)	0.03563	0.04528	98.05	0	0	2.13
g__Glomus(100)	0.03559	0.04523	98.1	0	0	2.13
k__Fungi_unclassified(100)	0.03526	0.0448	98.14	0	0	2.13
g__Physisporinus(100)	0.03524	0.04478	98.19	0.533	2.2	0
o__Chaetothyriales_unclassified(100)	0.0351	0.04461	98.23	0	0	2.13
k__Fungi_unclassified(100)	0.03501	0.0445	98.28	0	0	2.13
k__Fungi_unclassified(100)	0.03425	0.04352	98.32	1.67	0	0
c__Sordariomycetes_unclassified(100)	0.03352	0.04259	98.36	1.67	0	0
g__Parmelia(100)	0.03303	0.04198	98.41	0	0	2
g__Microdiplodia(100)	0.03302	0.04196	98.45	1.6	0	0
g__Rhizophydium(92)	0.03288	0.04178	98.49	1.6	0	0
f__Nectriaceae_unclassified(100)	0.03265	0.0415	98.53	0.133	2.6	0
f__Xylariaceae_unclassified(100)	0.0326	0.04143	98.57	1.6	0	0
g__Phaeoacremonium(100)	0.03236	0.04112	98.61	0	0	1.88
g__Chaetomium(100)	0.03227	0.04101	98.65	1.6	0	0
o__Chaetothyriales_unclassified(100)	0.03212	0.04082	98.7	0.133	0	1.75
g__Helicosporium(100)	0.03208	0.04076	98.74	0.333	2.2	0
p__Ascomycota_unclassified(100)	0.03195	0.0406	98.78	0.867	0	1
g__Leucoagaricus(100)	0.03156	0.04011	98.82	1.53	0	0
c__Sordariomycetes_unclassified(100)	0.0313	0.03978	98.86	0	0	1.88

p__Ascomycota_unclassified(100)	0.03121	0.03966	98.9	1.07	0	0.625
k__Fungi_unclassified(100)	0.03106	0.03948	98.94	0.8	1.4	0
p__Ascomycota_unclassified(100)	0.03097	0.03936	98.98	0	0	1.88
k__Fungi_unclassified(100)	0.02968	0.03772	99.01	0.2	2.2	0
o__Archaeorhizomycetales_unclassified(100)	0.02918	0.03708	99.05	0	0	1.75
g__Talaromyces(100)	0.02873	0.03651	99.09	0	2.4	0
f__Trichocomaceae_unclassified(83)	0.02749	0.03493	99.12	1.27	0.2	0
p__Ascomycota_unclassified(100)	0.0274	0.03482	99.16	0	0	1.63
g__Tomentella(100)	0.02724	0.03462	99.19	0	0	1.63
p__Ascomycota_unclassified(100)	0.02721	0.03458	99.23	0	0	1.63
o__Pezizales_unclassified(100)	0.02697	0.03427	99.26	1.13	0.4	0
g__unclassified_Auriculariales(100)	0.02634	0.03347	99.29	0	2.2	0
o__Auriculariales_unclassified(100)	0.02634	0.03347	99.33	0	2.2	0
o__Helotiales_unclassified(100)	0.02595	0.03298	99.36	1.2	0.2	0
c__Agaricomycetes_unclassified(100)	0.02589	0.0329	99.39	1.2	0	0.125
f__Strophariaceae_unclassified(83)	0.02517	0.03199	99.42	1.13	0	0.125
k__Fungi_unclassified(100)	0.02478	0.03149	99.46	0.0667	2	0
p__Ascomycota_unclassified(100)	0.02374	0.03017	99.49	1	0	0.25
k__Fungi_unclassified(100)	0.0235	0.02987	99.52	1	0	0.25
f__Hypocreales_family_Incertae_sedis_unclassified(96)	0.02346	0.02982	99.55	1.13	0	0
c__Sordariomycetes_unclassified(100)	0.02305	0.0293	99.58	0	0	1.38
k__Fungi_unclassified(100)	0.02297	0.02919	99.6	0	0	1.38
c__Sordariomycetes_unclassified(100)	0.02283	0.02901	99.63	0.8	0.6	0
f__Helotiales_family_Incertae_sedis_unclassified(100)	0.02238	0.02844	99.66	0.8	0.6	0
g__unclassified_Sympoventuriaceae(100)	0.02066	0.02626	99.69	1	0	0
p__Ascomycota_unclassified(100)	0.02065	0.02624	99.71	0	0	1.25
g__Tubulicrinis(100)	0.0205	0.02605	99.74	0	0	1.25
g__Lecythophora(100)	0.02031	0.02582	99.77	1	0	0
k__Fungi_unclassified(100)	0.01947	0.02474	99.79	0.867	0.2	0

c__Agaricomycetes_unclassified(100)	0.01878	0.02387	99.81	0.933	0	0
c__Agaricomycetes_unclassified(100)	0.01866	0.02371	99.84	0.933	0	0
g__unclassified_Auriculariales(100)	0.01797	0.02284	99.86	0.867	0	0
g__Podospora(100)	0.01773	0.02254	99.88	0.867	0	0
g__unclassified_Mortierellales(100)	0.0174	0.02212	99.91	0.867	0	0
k__Fungi_unclassified(100)	0.01647	0.02093	99.93	0.8	0	0
g__Paecilomyces(100)	0.0151	0.01918	99.95	0.733	0	0
g__unclassified_Coniochaetales(100)	0.01509	0.01917	99.97	0.733	0	0
p__Ascomycota_unclassified(100)	0.01383	0.01757	99.98	0.667	0	0
o__Pleosporales_unclassified(100)	0.01361	0.01729	100	0.667	0	0

---

Apéndice 7. Valores SIMPER para la cobertura establecida en los tratamientos. Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, 2019.

Taxon	Disimilitud promedio	Contribución %	Acumulado %	Media Arranque	Media Corta	Media Testigo Excluido	Media Testigo sin Excluir
<i>Paspalum conjugatum</i>	18.9	29.19	29.19	61.7	34.7	16.9	0.4
<i>Entada gigas</i>	16.1	24.86	54.05	6.49	23.8	54.9	50.8
<i>Clidemia strigillosa</i>	6.707	10.36	64.4	13.3	7.69	5.89	23.3
<i>Hypolytrum amplum</i>	5.248	8.106	72.51	3.54	9.7	8.06	10.2
<i>Nephrolepis biserrata</i>	4.931	7.616	80.13	1.39	13.1	9.82	0.075
<i>Pterium feei</i>	2.794	4.316	84.44	3.88	8.76	1.54	1.72
<i>Dicranopteris pectinata</i>	2.298	3.549	87.99	0	0	9.63	1.74
<i>Rolandra fruticosa</i>	1.964	3.033	91.02	1.02	0.0625	9.63	0
<i>Pityrogramma calomelanos</i>	1.81	2.795	93.82	0.338	0.075	9.63	0
<i>Cecropia pittieri</i>	1.204	1.86	95.68	1.65	3.8	0	0
<i>Cyathea nesiotica</i>	0.9874	1.525	97.2	0	0.963	3.88	0
<i>Phytolacca rovinoides</i>	0.5155	0.7961	98	0.525	1.51	0.625	0
<i>Paspalum decumbens</i>	0.5043	0.7789	98.78	0.45	0	0	1.45
<i>Miconia prasina</i>	0.3811	0.5886	99.37	0	0.125	1.24	0.225
<i>Urena lobata</i>	0.2074	0.3202	99.69	0.45	0.0625	0.0125	0.463
<i>Coffea arabiga</i>	0.1059	0.1635	99.85	0	0	0	0.388
<i>Panicum polygonatum</i>	0.0805	0.1243	99.98	0.025	0	0	0.338
<i>Panicum maximum</i>	0.01599	0.02469	100	0	0	0	0.075

