

Tolerància de la fauna cavernícola terrestre de la Cova de sa Font (Sa Dragonera, Illes Balears) envers altes concentracions de diòxid de carboni

Angel GINÉS^{1,2}, Alberto SENDRA³, Joaquín GINÉS^{1,2}, Joan J. FORNÓS^{1,2}, José M. CALAFORRA⁴, Oana A. DUMITRU⁵ i Ángel FERNÁNDEZ-CORTÉS⁴

¹ Societat Espeleològica Balear. Palma, Mallorca. Email: agines.gracia@yahoo.es

² Grup de Recerca de Ciències de la Terra. Universitat de les Illes Balears. Palma, Mallorca.

³ Colecciones Entomológicas Torres-Sala. Servei de Patrimoni Històric, Ajuntament de València.

⁴ Recursos Hídricos y Geología Ambiental. Universidad de Almería. La Cañada-Almería.

⁵ Lamont-Doherty Earth Laboratory. Columbia University. Palisades, NY, USA.

Abstract

Terrestrial cave-fauna is likely affected by the high concentrations of CO₂ found in many cave habitats, typically over 10,000 ppm. Cova de sa Font is a rather simple descending anchihaline cave (25 m deep), that stands out for its extreme CO₂ fluctuations throughout the year: from less than 800 ppm in the winter to values exceeding 60,000 ppm in the summer. This small cavern is actively ventilated during the cold season, but when ventilation ceases in the spring it starts to be invaded by CO₂-enriched “ground air” coming from the surrounding vadose crevices. On the other hand, air composition (radon, CO₂, water vapor) characterizing the whole vadose zone and the seasonal changes observed in cave-atmospheres are obvious ecological constraints for troglifauna. In order to assess the effects of rising carbon dioxide content on the terrestrial fauna of Cova de sa Font, a threefold sampling of troglitic and trogliphilic fauna was carried out, using baited pit-fall traps, from December 2018 to October 2019. We describe the most noteworthy changes in the spatial distribution of several species and we indicate a strong correlation with confined-air descriptors. Our results suggest that these arthropods have adaptive abilities to live in such CO₂-rich environment.

Resumen

La fauna cavernícola terrestre se ve afectada previsiblemente por las elevadas concentraciones de CO₂ que caracterizan a muchos hábitats subterráneos, donde es frecuente superar los 10.000 ppm. La Cova de sa Font es una cueva anchihalina descendente, de 25 m de profundidad, especialmente destacable debido a las enormes fluctuaciones de CO₂ que experimenta a lo largo del año: desde menos de 800 ppm en invierno hasta valores por encima de los 60.000 ppm en verano. Esta cueva, de pequeño recorrido y desarrollo casi vertical, muestra una renovación del aire muy activa durante la estación fría, que se interrumpe cuando al iniciarse el verano cesa la ventilación y el “ground air” de la zona vadosa —procedente de las grietas circundantes y cargado de CO₂— comienza a invadir la cavidad. Por otra parte, la composición del aire subterráneo en el conjunto de la zona vadosa, junto con sus cambios estacionales más drásticos, constituyen un significativo condicionante ecológico para la troglifauna que puebla estos biotopos. Con la intención de evaluar los efectos del extremado incremento de las concentraciones de CO₂ sobre la fauna terrestre de la Cova de sa Font, se llevaron a cabo (entre diciembre de 2018 y octubre de 2019) tres muestreos de fauna troglítica y troglófila utilizando trampas de caída con cebo, sustituidas cada tres meses. Los resultados obtenidos muestran importantes cambios en la distribución espacial de varias especies, así como su correlación con los descriptores que denotan confinamiento del aire de la cueva y la tolerancia de estos artrópodos cavernícolas a niveles muy altos de CO₂.

Ginés, A.; Sendra, A.; Ginés, J.; Fornós, J.J.; Calaforra, J.M.; Dumitru O.A. i Fernández-Cortés, A. (2022): Tolerància de la fauna cavernícola terrestre de la Cova de sa Font (Sa Dragonera, Illes Balears) envers altes concentracions de diòxid de carboni. Papers Soc. Espeleo. Balear, 5: 87-99. ISSN-e 2605-3144. © Societat Espeleològica Balear.
Rebut: 20 octubre 2022; **Revisat:** 21 novembre 2022; **Acceptat:** 29 novembre 2022.
Publicat online: 5 desembre 2022.

Introducció

Les elevades concentracions de CO₂, que sens dubte són un tret prou característic dels biòtops estrictament cavernícoles (poblats per fauna terrestre subterrània), compten amb una bibliografia molt escassa des del punt de vista bioespeleològic. Certament, es poden trobar a les publicacions disponibles diversos comentaris de caràcter molt general sobre la presència de CO₂ i l'efecte que cal esperar del diòxid de carboni sobre l'ecologia i la fisiologia dels organismes de les coves (troglòbis i

troglobíls). Però en realitat no aporten observacions precises al voltant de la relació que això pugui tenir amb la presència de determinades espècies ni donen dades més concretes. De fet, malgrat que HOWARTH (1983) i més recentment HUMPHREYS (2018) hagin remarcat l'interès del tema, només molt pocs articles (DEROUEY & DRESCO, 1955; DELHEZ, 1970, 1971; DEHARVENG & BEDOS, 1986; HOWARTH & STONE, 1990) inclouen mesuraments de CO₂ in situ –dins de coves– a fi de cercar la possible relació d'aquest factor químic dels ambients subterranis amb la distribució espacial de les espècies troglòbies o troglòfiles que hi habiten.

Un interessant precedent de la nostra recerca el trobem al llibre de JEANNEL (1926) sobre la *Faune cavernicole de la France*, on fa constar la presència de tres espècies troglòbies en una àrea “molt carregada de CO₂” de la Grotte du Maïagar (a l'Ardèche), i suggereix que els organismes cavernícoles poden suportar concentracions elevades d'aquest gas ja que encara troben oxigen a bastament a l'aire que els envolta. Els resultats obtinguts amb el nostre mostreig periòdic a la Cova de sa Font de l'illa de Sa Dragonera (Figura 1A), indiquen que es produeixen canvis estacionals significatius en la distribució de les espècies al llarg del perfil vertical de la cavitat, i que els organismes troglòbics toleren una composició de l'aire enriquida en CO₂ i empobrida en O₂ (16,5%, en data 6-juny-2020). També permeten demostrar la predominant participació de l'anomenat “ground air” (sensu ATKINSON, 1977) –precedent de les esquerdes de la zona vadosa del carst– com a causant dels valors extrems de CO₂ enregistrats durant l'estiu a l'atmosfera de la cova.

L'article que segueix és la versió ampliada d'una breu comunicació que sobre aquest tema es va presentar inicialment al *Symposium 07 (Biology, Subterranean life)* del *18th International Congress of Speleology 2021*, el qual es va haver d'ajornar a causa de la COVID fins a juliol del 2022. Els organitzadors van decidir aleshores pre-publicar les comunicacions que ja havien estat acceptades (GINÉS et al., 2021), per tal de no provocar retards excessius i així poder mantenir actualitzades *on-line* les actes provisionals del Congrés fins a la seva celebració definitiva. Finalment, ha estat enguany quan s'ha pogut realitzar aquesta reunió de Biologia Subterrània dins el marc del *18th ICS 2022* que va tenir lloc a Le Bourget-du-Lac, França (vegeu-ne GINÉS et al., 2022).

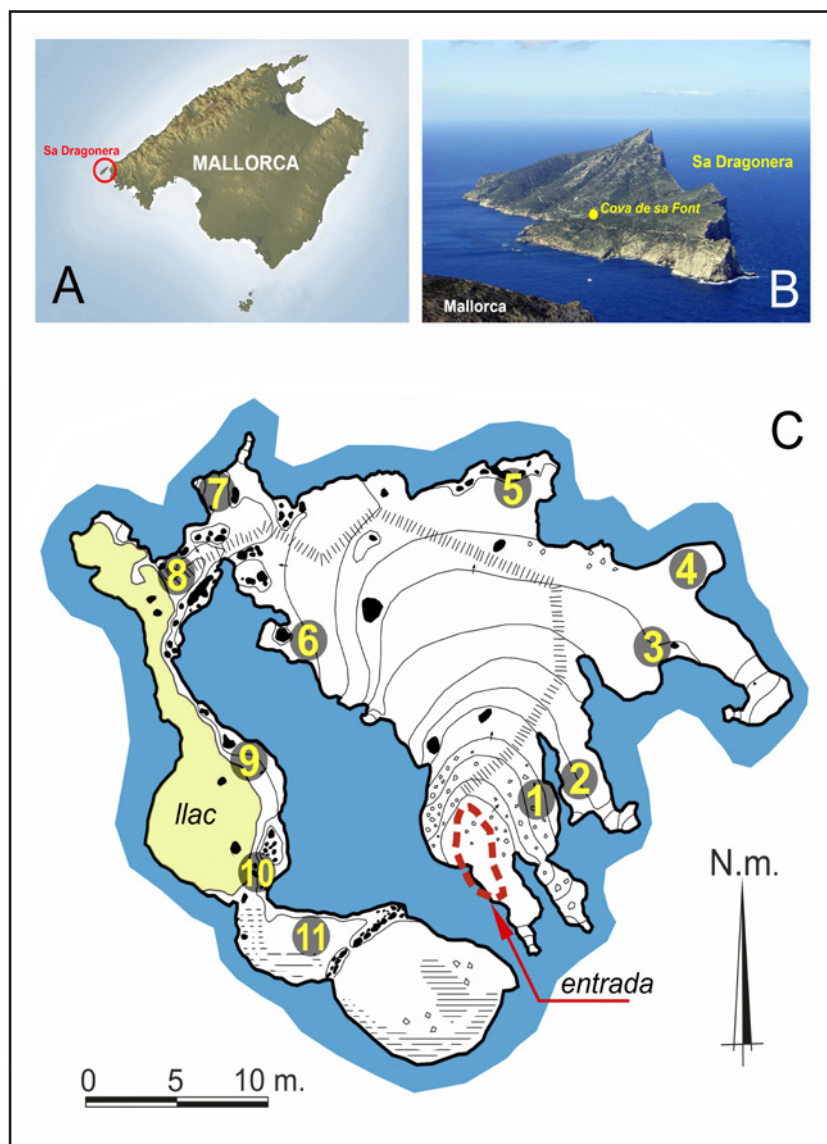


Figura 1: Emplaçament geogràfic. A: Situació de l'illa de Sa Dragonera a prop de la costa de Mallorca. B: Ubicació de la cova, als costers sud-orientals de Sa Dragonera. C: Topografia en planta de la Cova de sa Font (modificada a partir de GINÉS & GINÉS, 2010), que inclou la localització de les trampes que s'han utilitzat per al mostreig de la fauna cavernícola terrestre.

Figure 1: Geographical setting. A: Map showing Sa Dragonera island (red circle) located near the coast of Mallorca. B: Location of Cova de sa Font, at the southeastern side of Sa Dragonera island. C: Ground plan topographical survey of Cova de sa Font (modified from GINÉS & GINÉS, 2010) showing the emplacement of the trap-sampling points.

Condicionants topogràfics de l'atmosfera de la Cova de sa Font

La Cova de sa Font (també coneguda com a Cova des Moro) és una cavitat descendent, de 25 m de profunditat, que està situada aproximadament a 200 m de la costa del sud-est de l'illa de Sa Dragonera, en un comellar molt proper a Cala Lladó (Figura 1B). Des del punt de vista de la geologia i del relleu general que presenta l'illa, Sa Dragonera forma part dels encavalcaments de la Serra de Tramuntana de Mallorca (FORNÓS et al., 1996; GELABERT, 1998; BALAGUER, 2002) i està constituïda principalment per calcàries i dolomies del Juràssic. Els condicionaments tectònics són els causants de la seva forma allargada en direcció SW-NE –de 4,2 km de longitud per 0,7 km d'amplada mitjana– i també de l'asimetria i diferència molt remarcable que mostren els dos vessants de l'illa com a resultat de la disposició dels materials i de la seva inclinació cap al sud-est. Els imponents cingles i penya-segats de més de cent metres de desnivell, de la costa NW, es contraposen als moderats costers dels voltants de Cala Lladó i, en general, de tot el vessant SE.

Les dimensions de la cova són més aviat modestes, ja que bàsicament consta d'una simple sala de 35 m d'amplària i 18 m de desnivell que connecta cap a dalt amb la superfície mitjançant un pou quasi vertical de 7 m de profunditat (Figures 1C i 2). Des de l'entrada, i gairebé tot al llarg de la cavitat, el recorregut presenta diverses adaptacions artificials per tal de facilitar el descens, de manera que un camí parcialment esglaonat travessa la sala i permet arribar fins al nivell freàtic, on forma un *primer petit llac*. Un tret topogràfic destacable, que crida l'atenció durant el descens, és que el terra de la sala mostra una aparença sorprenentment cònica i una superfície molt llisa, ja que és el resultat de l'entrada per gravetat de materials litorals d'origen dunar (eolianites) durant el pleistocè mitjà. Envoltant la sala principal, només s'observen unes poques galeries –molt curtes i irregulars– a meitat del trajecte

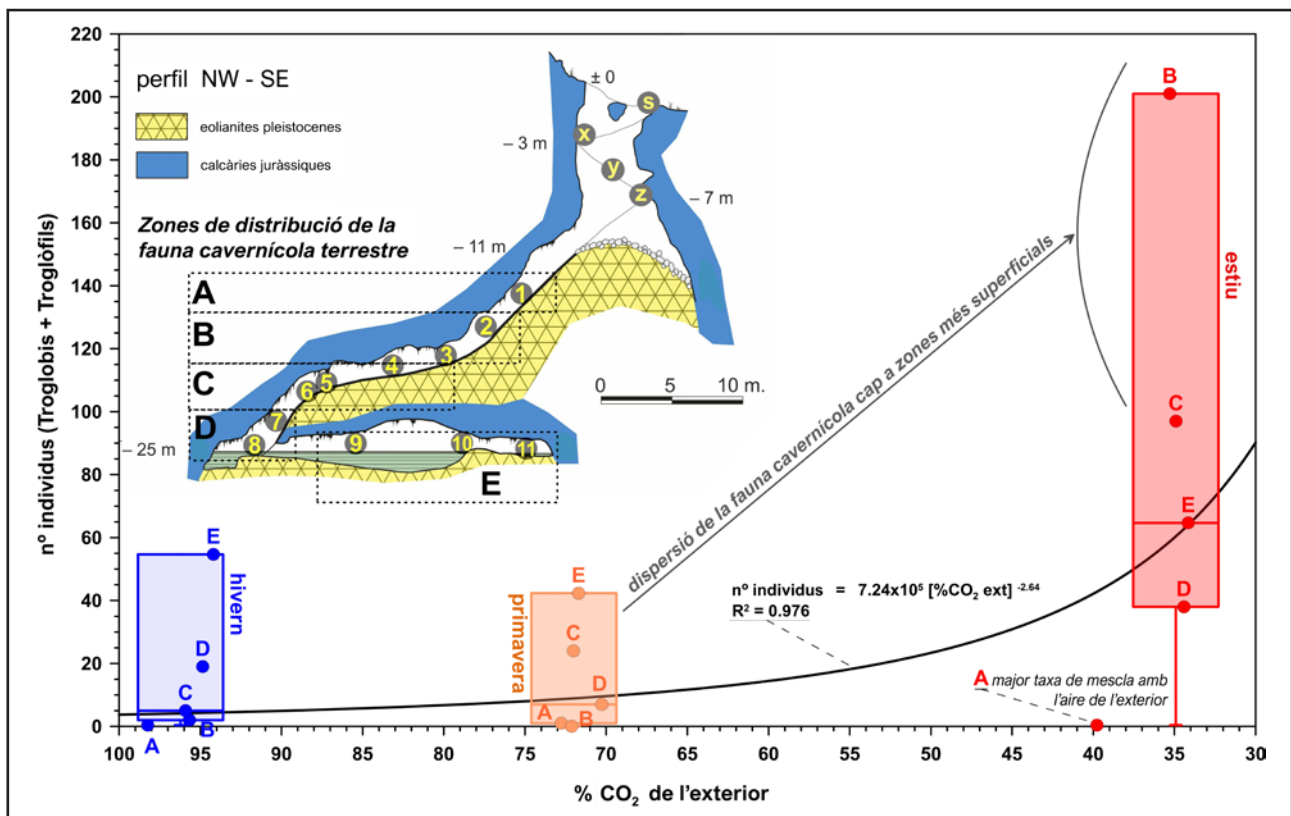


Figura 2: Notable increment de les captures de troglòfauna, associat a les condicions d'aire confinat existents durant l'estiu. Les estacions de mostreig apareixen representades formant un transecte al llarg del perfil longitudinal de la cova (modificat a partir de GINÉS & GINÉS, 2010). Per davall de la picnoclina, les estacions de mostreig de fauna han estat agrupades en cinc zones (A, B, C, D i E) atenent a la seva distància respecte de l'exterior. Els diagrames de caixa representen l'abundància i variabilitat estacional de la troglòfauna capturada en cada zona de mostreig.

Figure 2: Increasing trend of troglodyte captures in confined air conditions. Sampling stations are shown in the cave profile –modified from GINÉS & GINÉS, 2010– and are grouped by zones (A, B, C, D and E) along a gradient of distance to exterior. Each box-plot represents the abundance and variability of troglodyte by zone throughout each season.

de davallada, entre les cotes -12 m i -21 m, així com una extensió final, que es perllonga més enllà del primer llac amb tendència horitzontal devers 25 m (Figures 1C i 2). Els petits llacs d'aigua dolça que ocupen el fons de la cavitat fluctuen amb els lleugers canvis del nivell freàtic que provoquen les mareas i l'oscil·lació baromètrica. El conjunt de la cavitat té un desenvolupament descendent, quasi subvertical; aquesta disposició topogràfica afavoreix la ventilació durant l'hivern, en generar-se una circulació convectiva que renova l'aire de la cova, però provoca unes condicions típiques de “trampa d'aire fred” i la interrupció de la circulació activa de l'aire al llarg de tota l'estació càlida.

L'atmosfera de la Cova de sa Font es caracteritza pels seus canvis estacionals extrems pel que fa a les concentracions de CO₂; un fet que ja havia estat objecte d'observacions puntuals (GINÉS & GINÉS, 2010) i fins i tot de campanyes de medicions periòdiques (GINÉS et al., 2017). L'alternança entre etapes d'intensa ventilació, amb ingrés d'aire fred extern, i la llarga temporada de confinament estival de l'atmosfera de la cova, associada també a increments importants de la presència de radó (DUMITRU et al., 2015), estava ja prou documentada, però les dades sobre el clima de la cavitat no eren encara suficients. No obstant això, tot indicava que el principal factor determinant dels canvis estacionals observats en l'atmosfera de la cova és la seva topografia de caire descendent. D'altra banda, calia esbrinar la procedència de l'aire que produïa l'augment de les concentracions estivals de CO₂ i avaluar les relacions d'intercanvi entre els diferents subsistemes: 1) aire exterior, 2) aire edàfic, 3) atmosfera subterrània de la zona vadosa del carst i 4) aire de la cova. La campanya de medicions efectuada amb aquest objectiu, durant el cicle anual del 2014, va permetre observar un interessant aspecte del topoclima de la Cova de sa Font: la formació durant el temps de confinament estival d'una remarcable picnoclina, una banda més o menys variable que es produeix a causa de la diferent proporció de gasos i que separa l'aire subterrani de procedència vadosa (“*ground air*”, en la terminologia d'ATKINSON, 1977) de l'aire d'influència exterior que ocupa la zona propera a l'entrada.

L'esmentada picnoclina tendeix a situar-se entre -7 m i -10 m (dins de l'interval altimètric que delimiten les estacions de mostreig z i 1 de la Figura 2), i queda perfectament definida pel canvi sobtat de les concentracions de diòxid de carboni en la vertical del descens. Quatre observacions efectuades l'any 2014 coincideixen en detectar importants gradients dels valors de CO₂ al voltant de la cota de -7,5 m (amb augments de 20.000 ppm en menys de 40 cm de desnivell) al llarg de les dates següents: 22-juny, 5-juliol, 18-octubre i 1-novembre. Cap a dalt de la picnoclina, el pou d'entrada constitueix una zona de transició amb l'aire extern, i es veu condicionat pels efectes del vent i dels canvis baromètrics i termomètrics que es produeixen a la superfície del terreny. En canvi, per davall de la picnoclina, l'atmosfera de la cova roman estable i homogènia, sense que es puguin apreciar diferències significatives entre els diferents racons, tal com mostren les dades d'estiu compilades a la Taula 1. Degut a que la formació de la picnoclina va lligada a l'inici de la temporada de confinament de l'atmosfera de la cova i pot tenir eventualment una certa influència sobre la fauna terrestre (troglòbils i troglòfils), el mostreig bioespeleològic es va focalitzar només als sectors que es troben per sota d'aquest límit físicoquímic (estacions de mostreig de troglòfauna: 1 a 11, en la Figura 2).

Criteris de mostreig i metodologia utilitzada

Just poc després d'haver completat les primeres campanyes de mesuraments de radó i diòxid de carboni, que abraçaven dos cicles anuals sencers (des de mars del 2013 fins abril del 2015), l'actualització del concepte de “*ground air*” vadós des del punt de vista dels isòtops de carboni –que plantejava expressament la publicació de MATTEY et al. (2016)– posava en qüestió algunes idees predominants sobre la dinàmica del CO₂ en els sistemes càrstics. Semblava aleshores interessant aprofundir en el coneixement dels diversos aspectes relacionats amb l'atmosfera del carst de Sa Dragonera en general i la Cova de sa Font en particular, atenent aquest renovat enfocament. Amb aquesta intenció es va decidir reprendre les campanyes de medicions (entre febrer del 2018 i juny del 2020) amb un doble objectiu: contrastar la hipòtesi d'una procedència vadosa (“*ground air sourcing*”) de l'enriquiment en CO₂ estival que es produïa a la cova i, simultàniament, iniciar un mostreig periòdic de la fauna cavernícola present als sectors menys ventilats de la cavitat, per tal d'avaluar la tolerància de les espècies envers aquest factor del medi càrstic subterrani.

Per a l'estudi de la variació de l'abundància de troglòfauna, en relació als canvis estacionals de la concentració de CO₂, es van instal·lar 11 trapes de caiguda (petits flascons de 125 ml amb

estacions de mostreig	CH ₄ (ppm)			Rn (Bq/m ³)			CO ₂ (ppm)			HR anual (%)	observacions
	hivern	primavera	estiu	hivern	primavera	estiu	hivern	abril-maig	estiu		
estació s	1,95	1,96	1,96	ND	ND	ND	449	460	455	64,1	superfície
estació x	1,84	1,70	1,93	ND	ND	ND	525	872	776	71,5	primer tram escala
estació y	1,79	1,40	0,92	ND	ND	ND	700	1.500	17.735	77,6	
estació z	1,71	1,08	0,57	714	1.394	2.212	895	2.782	21.981	84,1	inici tercer tram escala
estació 1	1,64	1,18	0,46	1.000	1.370	3.000	715	1.455	43.250	87,2	just davall la picnoclina
estació 2	1,55	1,06	0,18	1.041	1.376	3.018	800	1.453	52.856	89,0	
estació 3	1,56	1,07	0,20	952	1.372	3.032	785	1.430	52.000	89,1	
estació 4	1,56	1,07	0,24	868	1.369	3.046	765	1.410	51.000	89,3	replà intermedi
estació 5	1,56	1,08	0,26	778	1.365	3.074	753	1.391	48.913	89,4	
estació 6	1,54	1,06	0,24	700	1.332	3.030	770	1.400	49.500	90,4	inici descens als llacs
estació 7	1,52	1,04	0,21	635	1.298	2.957	789	1.432	50.360	91,4	
estació 8	1,52	1,04	0,17	326	1.307	2.904	849	1.447	51.360	92,5	primer llac
estació 9	1,50	0,98	0,17	798	1.380	2.750	980	1.625	51.360	93,0	segon llac
estació 10	1,50	0,98	0,17	800	1.400	2.900	980	1.800	51.360	93,0	
estació 11	1,50	0,98	0,17	800	1.400	2.900	980	1.850	51.360	93,0	accés a la saleta final

Taula 1: Valors representatius dels principals descriptors de confinament de l'aire a les estacions que corresponen a la vertical d'entrada (s, x, y, z) i a les estacions de mostreig de fauna (1-11): mitjanes de la concentració de metà (dades no publicades; 2018-2020), radó (basat en DUMITRU et al., 2015), diòxid de carboni i humitat relativa (campanyes del 2013-2015 i 2018-2020).

La línia blava, que separa les dues parts de la Taula, indica l'interval on queda situada la picnoclina.

Table 1: Mean seasonal values reported at Cova de sa Font, for the following atmospheric gases considered as confinement descriptors: methane (unpublished data; 2018-2020), radon (based on DUMITRU et al., 2015), carbon dioxide and water vapor/HR (data summarizing the 2013-2015 and 2018-2020 campaigns). Stations labelled with letters (s, x, y, z) correspond to the vertical entrance, whereas numbers (1-11) are the sampling points for fauna. The blue line between station z and station 1 indicates the summer-pycnocline location.

propilenglicol, i esquer de formatge), entre -13 m i la part més fonda de la cova, a -25 m (Figures 1C i 2). Les 11 estacions de mostreig de fauna es van ubicar a prop de punts de referència d'anteriors campanyes, on es prenen també mostres d'aire destinades a ser analitzades al laboratori. Els criteris de mostreig, la metodologia i els resultats d'aquesta doble campanya de recerques –especialment els que corresponen a l'interval temporal comprès entre el 10-desembre-2018 i el 5-octubre-2019– s'especifiquen amb més detall en aquest apartat i en el que segueix a continuació.

En el marc de les mesures periòdiques de diversos paràmetres que s'havien de fer in situ amb equipaments portàtils, al llarg d'un transecte constituït per 15 estacions fixades prèviament (Figura 2), es va portar a terme la medicació acurada dels canvis estacionals dels continguts i composició isotòpica del carboni present al CO₂ i CH₄ de l'aire de la cova, així com del sòl i l'atmosfera externa. Aquestes medicions es van realitzar al *Laboratorio de Isótopos Estables de la Universidad de Almería* mitjançant l'anàlisi de mostres d'aire col·lectades curosament en bosses Ritter d'1 L a pressió atmosfèrica amb una petita bomba de micro-diafragma de 1,8 L/min. Les fraccions molars del CO₂ (¹²CO₂ i ¹³CO₂) i la seva signatura isotòpica (δ¹³C) van ser mesurades amb un analitzador *Cavity Ring-Down Spectroscopy Analyser* PICARRO G2201-i (CROSSON, 2008), dins les 48 hores subsegüents d'haver efectuat cada mostreig.

A més de les 4 sortides de camp relacionades amb la instal·lació, substitució i retirada de les trames destinades al mostreig d'abundància de troglòfauna, es van realitzar al llarg de tota la campanya 14 sortides addicionals de mesurament i recollida de mostres d'aire. Això va permetre documentar millor les etapes de començament i final de cada estació i obtenir una estimació precisa dels moments en què es produeixen les fluctuacions més extremes en l'atmosfera de la cova; amb aquesta finalitat

es va augmentar deliberadament la freqüència del mostreig de l'aire entorn dels mesos de juny i octubre-novembre, els quals es consideraven crucials d'acord amb els estudis previs dels canvis observats al llarg dels cicles anuals anteriors (GINÉS et al., 2017).

Les investigacions sobre la signatura isotòpica del CO₂

L'evolució temporal de les "fonts" que aporten CO₂ a l'atmosfera de la Cova de sa Font ha estat estudiada mitjançant la utilització dels anomenats *Keeling plots* (PATAKI et al., 2003). En aquest cas s'ha fet servir una aproximació basada en un model simplificat, amb dues fonts de CO₂, en el qual la concentració i la relació isotòpica de l'aire de la cova és el resultat d'una mescla proporcional d'aire atmosfèric exterior i d'un segon component amb elevat contingut en CO₂ i més lleuger pel que fa a la seva signatura isotòpica (GARCIA-ANTÓN et al., 2017). Aquesta particular aportació d'un segon component de CO₂ a l'atmosfera de la cova no correspon necessàriament a una sola font en exclusivitat, sinó que és més aviat la combinació o alternança de l'aire que procedeix del sòl o l'epicarst i un altre component que correspondria al "ground air" vadós i que destaca per les seves altes concentracions de CO₂ (MATTEY et al., 2017); es tractaria de l'aire vadós que està present dins la xarxa d'esquerdes, petits espais de la roca i buits interconnectats que envolten les coves.

Els dos aspectes més rellevants que permeten visualitzar les gràfiques dels *Keeling plots* (Figura 3) són: 1) el percentatge de CO₂ que, procedent de l'atmosfera exterior, hi forma part de l'aire de la cova en cada moment; i 2) la importància relativa que assoleixen les potencials fonts de CO₂ que s'apleguen dins l'atmosfera de la cova, tal com s'infereix del valor que marca la intercepció sobre l'eix $\delta^{13}\text{C-CO}_2$ de la recta que representa les dades resultants de les anàlisis de les mescles d'aire recollides en cada mostreig. Les variacions al llarg del temps d'ambdós factors proporcionen una informació crucial sobre la procedència del CO₂ estival i els seus efectes potencials envers la distribució de la troglòfauna.

Durant l'hivern la cova es manté ben ventilada a causa de la circulació convectiva que es genera des de l'exterior, com ho indiquen les mostres recol·lectades en desembre-2018 i en febrer-2019 que donen percentatges d'aire extern per sobre del 90% (Figura 3A). En el trànsit cap a la primavera i l'estiu, la contribució de CO₂ des de la superfície del terreny fluctua entre el 80-90% (dades de maig-2019) i el 50-70% cap al final (dades de juny-2019). Les mostres recollides entre l'inici d'estiu i els primers freds de la

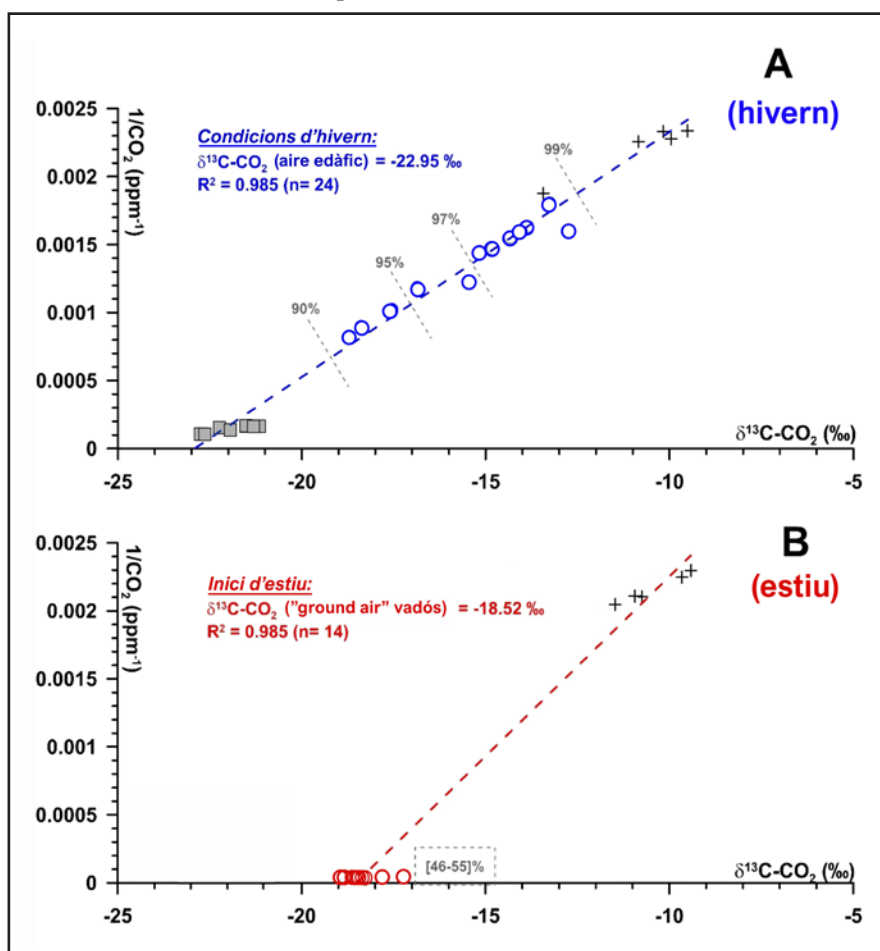


Figura 3: Gràfiques *Keeling plots* de $1/\text{CO}_2$ versus $\delta^{13}\text{C-CO}_2$, i estimacions percentuals del CO₂ d'aire exterior romanent a l'atmosfera de la Cova de sa Font. A: Condicions d'hivern (dades de 10-desembre-2018 i 21-febrer-2019). B: Condicions d'inici d'estiu (dades de 21-juny-2019 i 26-juny-2019). Els cercles representen mostres d'aire col·lectades a l'interior de la cova, incloent-hi aquelles que poden estar relacionades amb aportacions de "ground air" vadós. Les creus i els quadrats grisos indiquen les mostres d'aire exterior i d'aire edàfic respectivament.

Figure 3: Keeling plots of $1/\text{CO}_2$ versus $\delta^{13}\text{C-CO}_2$, and percent estimation of CO₂ from external air at the cave atmosphere of Cova de sa Font. A: Winter conditions. B: Early Summer conditions. Circles symbols indicate cave-air samples, including those attributed to the "ground air" sourcing. Crosses and gray squares indicate atmospheric open-air and soil air samples, respectively.

tardor permeten documentar el progressiu increment de la concentració de CO₂ des de 30.000 ppm (a finals de juny) fins aproximadament un màxim de 60.000 ppm (dades del 5-octubre-2019). A l'inici de l'estiu, la $\delta^{13}\text{C-CO}_2$ de la font més rica en CO₂ apuja fins a -18.52‰, segons les dades de les mostres col·lectades consecutivament els dies 21-juny i 26-juny-2019 (Figura 3B); aquest valor sembla correspondre a l'arribada per difusió d'aire circumdant procedent de la zona vadosa, i difereix de manera significativa respecte d'anteriors estimacions (-23‰) que probablement reflectien un origen edàfic. L'efecte combinat d'aquesta aportació important de "ground air" vadós, a començaments de la temporada estival, junt amb breus davallades de temperatura que provoquen impulsos esporàdics de ventilació, expliquen que un 45-55% del CO₂ siguin encara de procedència exterior a finals de juny. Finalment, mentre l'atmosfera de la cova ateny concentracions de 60.000 ppm, el CO₂ residual d'origen extern queda reduït a percentatges entre 19 i 25% (dades del 22-setembre-2018).

Críteris de selecció i d'agrupament zonal de les estacions de mostreig de troglòfauna

La selecció dels llocs més adients per a instal·lar les 11 estacions de mostreig de la troglòfauna terrestre a la Cova de sa Font (Figura 1C) es va fer basant-se en els coneixements previs que es tenien sobre les principals característiques topoclimàtiques que presenta la cavitat, les quals van lligades principalment a la ubicació de la picnoclina estival. Es pretenia evitar que les estacions de mostreig de troglòfauna es veiessin afectades per eventuais fluctuacions de la picnoclina durant la temporada de confinament d'aire pròpia de l'estiu. La Figura 2 dona una representació aproximada de la disposició en vertical de les 11 estacions de mostreig, al llarg d'un transecte que segueix el perfil longitudinal de la cavitat, i també indica la localització de les 4 estacions addicionals que no van ser mostrades des del punt de vista bioespeleològic, però que sí que hi figuren consignades a la Taula 1 pel que fa als valors dels descriptors de confinament de l'aire que es prenen en compte (v. gr.: metà, radó, diòxid de carboni i humitat relativa).

Els críteris de selecció dels espais on s'instal·larien les estacions de captura de troglòfauna, volien ponderar la presència de diferents substrats i microambients, encara que per tal de facilitar-ne la comparació de dades es van agrupar les 11 estacions en 5 zones (A, B, C, D i E), tal com mostra gràficament la Figura 2. Un factor que es va considerar, pensant en la delimitació d'aquestes 5 zones de distribució de la fauna cavernícola localitzades entre les cotes -12 i -25 m, consistia en assignar a les estacions de mostreig (amb un cert pragmatisme) una gradual relació altimètrica amb dues interfícies que semblaven ecològicament significatives: la picnoclina i el nivell de les aigües frètiques. És evident que ambdues tenen un important paper en els intercanvis de gasos amb l'atmosfera de la cova.

Canvis estacionals observats en la distribució de la fauna cavernícola terrestre

La Cova de sa Font, encara que les seves dimensions són més aviat modestes, està habitada per diverses espècies terrestres que permeten fer el seguiment dels canvis estacionals que puguin estar relacionats amb la particular dinàmica de l'atmosfera d'aquesta cavitat i amb els seus potencials efectes sobre les comunitats d'organismes. Tres espècies cavernícoles (un troglòbi i dos troglòfils) són les més abundants: el díptur troglòbi *Plusiocampa fagei*, l'isòpode troglòfil *Anaphiloscia simoni* i el col·lèmbol *Pseudosinella* sp., probablement un troglòfil pendent de descripció. Tots ells ens han servit per a avaluar la distribució espaciotemporal de la fauna a la cova (Figura 4). Al llarg de les prospeccions de l'any 2019, dos troglòbis més han estat observats ocasionalment in situ, com és el cas d'un interessant palpiígrad, probablement *Eukoenenia* sp., i del díptur *Homojapyx espanoli*. També s'han trobat diverses espècies troglòfiles de pseudoescorpins, araneïds, àcars, dípters i quilòpodes geofilomorfs i litobiomorfs, capturats a les trampes i pendents de classificació; juntament amb nombrosos troglòxens, com ara diferents espècies de dípters braquícers, himenòpters i isòpodes oniscideus, així com gasteròpodes pulmonats i coleòpters curculiònids, que cauen menys freqüentment a les trampes.

Les condicions ecològiques determinants durant l'estació freda i la primavera van associades a la ventilació de l'atmosfera de la cova, i molt probablement a la dessecació que l'entrada d'aire exterior provoca en els microclimes interns dels diferents racons de la cavitat. Les dades de la Taula 1 semblen confirmar aquesta interpretació, especialment si es comparen els gradients dels principals

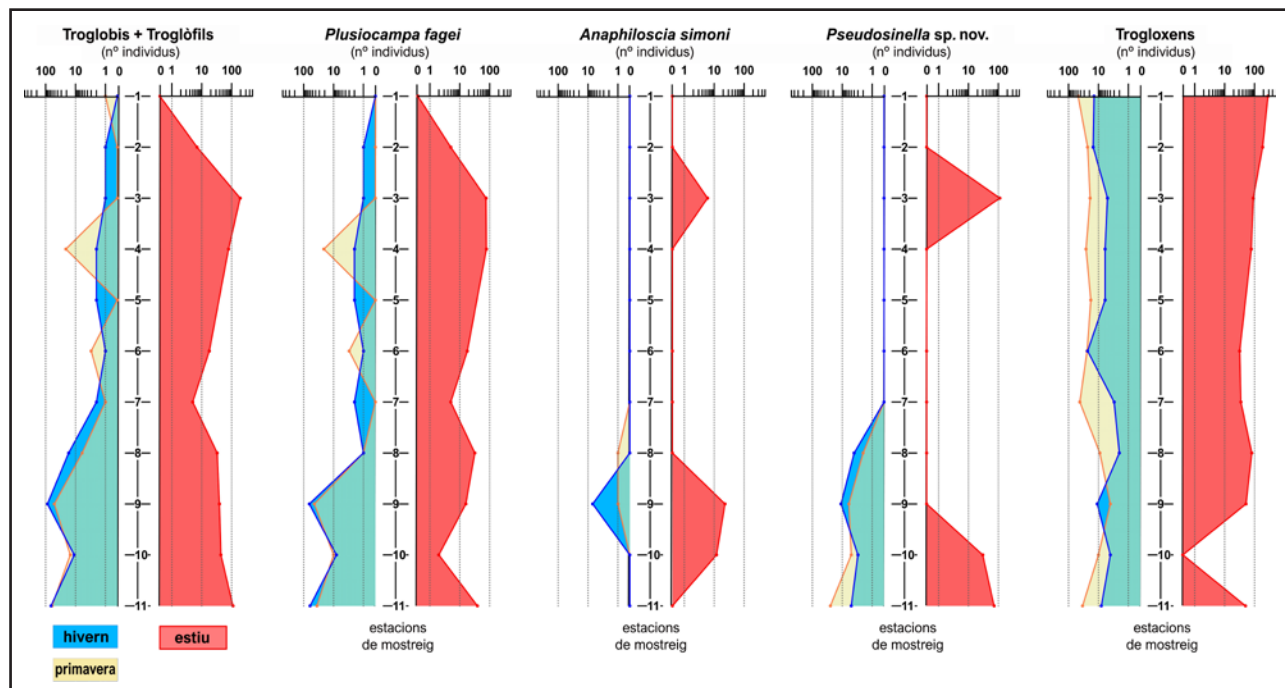


Figura 4: Distribució espaciotemporal de les captures de fauna terrestre, segons els resultats obtinguts al llarg de les estacions d'hivern, primavera i estiu de l'any 2019.
 Figure 4: Spatio-temporal distribution of cave fauna, after the seasonal sampling carried out with pitfall baited traps from 10th-December-2018 to 5th-October-2019.

descriptors que denoten l'arribada d'aire des de fora: disminució del radó, augment de la presència de metà per sobre d'1 ppm i disminució dels nivells de diòxid de carboni per davall dels 3.000 ppm. La Figura 3 mostra les estimacions dels alts percentatges de mescla d'aire extern que corresponen a la ventilació d'hivern (més del 96%, en data 21-febrer-2019). Tot això és coherent amb els resultats de les captures de fauna i amb la distribució hivernal que reflecteixen algunes espècies, amb un clar predomini quantitatiu de les estacions de mostreig 9, 10 i 11, que es troben a recer del corrent d'aire que descendeix des de la boca de la cova (Figura 2). Les dades de captures a l'estació 9 del diplur *Plusiocampa fagei* són de 65 i 44 exemplars en hivern i primavera respectivament; mentre que a l'estació de mostreig 8, a vorera del primer llac, només es van capturar sengles individus (Figura 4).

La distribució espacial de les captures, efectuades en retirar consecutivament les trampes en febrer, juny i octubre, presenta una clara tendència expansiva que es fa ben palesa durant el mostreig de finals de l'estiu i començaments de la tardor; aquesta redistribució de la troglòfauna es produeix quan el confinament de l'aire de la cova és ja molt evident (Figura 5), en concordança amb les altes concentracions de radó (DUMITRU et al., 2015) i de CO₂ (GINÉS et al., 2017) que havien mostrat anteriors estudis. El nombre d'individus capturats llavors augmenta de forma significativa (Figura 2), però sobretot interessa remarcar que al mateix temps s'observen canvis substancials en les pautes de distribució que mostren les espècies més troglòbomorfes (Figures 4 i 5). Certament, si bé cal fer notar que l'interval de mostreig "estival" –entre 6-juny-2019 i 5-octubre-2019– va abastar més dies que els altres dos mostrejors (d'hivern i primavera), les diferències quantitatives i qualitatives que s'aprecien entre les tres tongades de captures resulta remarcable, de tal manera que s'observa com els organismes troglòfils i troglòbils amplien la seva dispersió dins la cova durant els mesos càlids de l'any (Figures 2, 4 i 5). És important subratllar que les condicions de confinament de l'aire de la cova havien estat extremes, ja que en el moment de ser instal·lades les trampes d'estiu ja hi havia més de 9.000 ppm de CO₂, i durant més de 60 dies van estar sotmeses a concentracions de CO₂ per sobre dels 60.000 ppm (Figura 6). Tot i així, es constata l'ampliació de les captures d'algunes espècies cap a altres punts de mostreig que abasten quasi tota la cavitat, com succeeix principalment en el cas del diplur troglòbi *Plusiocampa fagei* (Figura 7), que presenta una destacable freqüència d'aparició a les trampes estivals de les estacions 3 i 4, amb 76 i 78 individus respectivament. Aquesta aparent "migració" (o expansió)

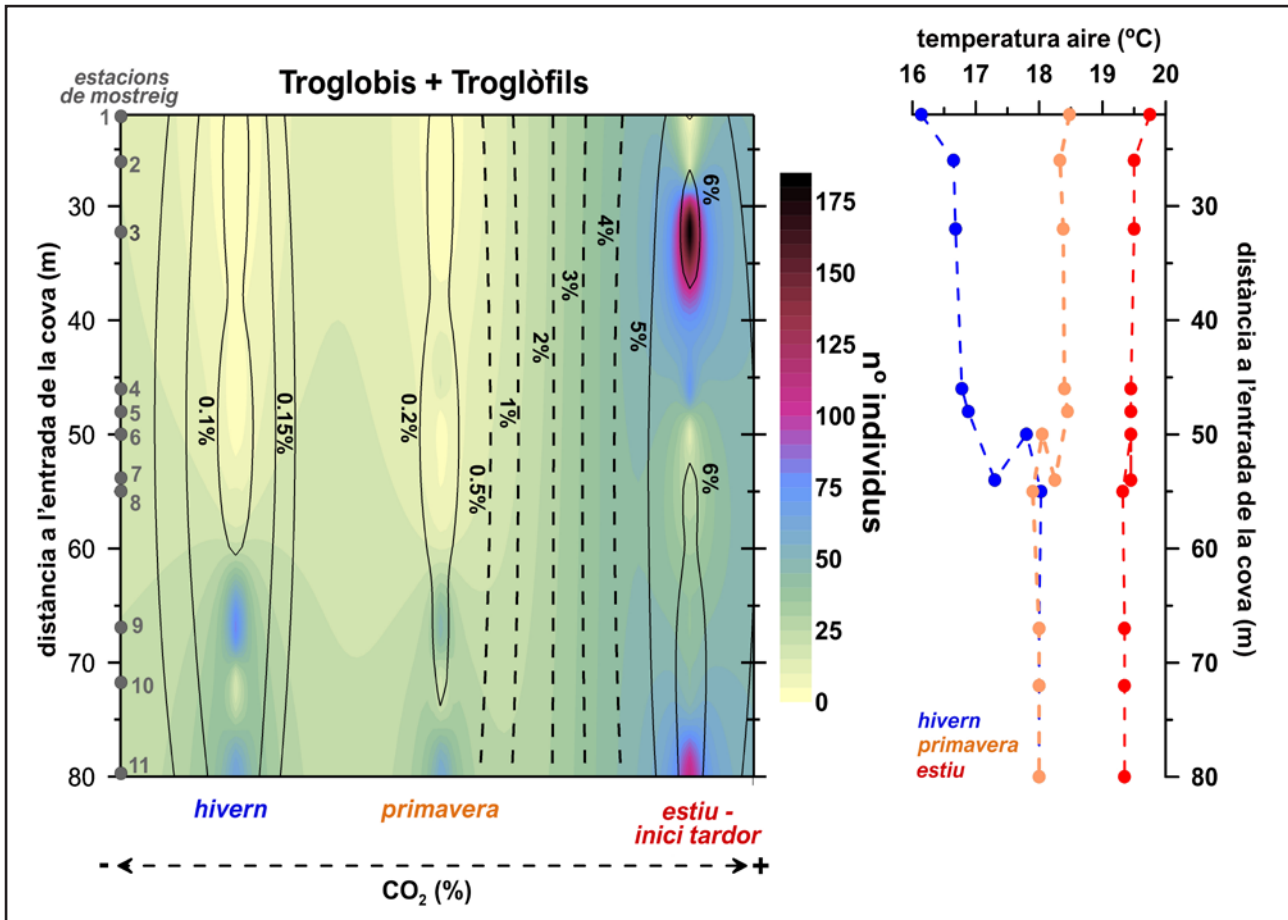


Figura 5: Tendències observades en la distribució estacional de la fauna cavernícola terrestre amb relació a la temperatura i la concentració de CO₂ de l'aire de la cova.

Figure 5: Seasonal distribution pattern of troglifauna and its relationship with temperature and CO₂ content of cave air.

de la troglifauna es pot veure afavorida per les condicions ambientals força homogènies que imposa el confinament estival de l'aire –per sota de la picnoclina– dins la major part de la cova.

Discussió: coves, encletxes, fauna cavernícola i diòxid de carboni

La presència ocasional d'importants concentracions de CO₂ en l'atmosfera de coves d'arreu del món i la complexitat dels intercanvis d'aquest gas en els sistemes càrstics, posa en evidència que aquest caire de l'ecologia subterrània resta encara insuficientment documentat en la bibliografia biospeleològica disponible. Les dades fins ara publicades, que relacionen la fauna cavernícola amb el CO₂, són esparses i de caràcter massa general. A més, el principal article de recerca que aborda aquesta temàtica està focalitzat en l'estudi faunístic de la Bayliss Cave (HOWARTH & STONE, 1990), una cova australiana d'origen volcànic, i per això una part de les seves aproximacions ecològiques no es poden aplicar al conjunt de les coves càrstiques sense introduir diversos matisos. En canvi, la complexa dinàmica del CO₂ en els sistemes càrstics és un dels seus aspectes fonamentals des del punt de vista geoquímic, tal com es planteja de manera detallada en els treballs de GARCÍA-ANTÓN et al. (2014) i MATTEY et al. (2016, 2021), entre d'altres. Evidentment, la ventilació a l'interior del carst i l'intercanvi de gasos entre l'aire de les coves i les fissures de la zona vadosa, a més dels seus vessants geoquímics, també tenen conseqüències rellevants per a la fauna terrestre que hi habita els biòtops subterranis. Aquests aspectes constitueixen l'objecte principal de la nostra recerca.

La revisió dels escassos treballs que proven de relacionar els organismes cavernícoles amb la presència o abundància de CO_2 en el medi càrstic subterrani destaca per la seva heterogeneïtat. Alguns arguments de la defensa que fa HOWARTH (1983, 1993) del paper del CO_2 com a factor ecològic determinant en les cavitats habitades per troglobis potser presenten certes febleses (HUMPHREYS, 2012), ja que tal vegada no ajuden a centrar convenientment el debat dins un àmbit que no sigui un punt especulatiu. Probablement el menys convincent dels seus arguments és la diferenciació que estableix entre una “deep zone”, –afòtica i amb humitat relativa que s’apropa a la saturació– i una “stagnant zone” encara més confinada topogràficament, caracteritzada pels alts nivells de CO_2 i la presència de les comunitats d’organismes troglobis. Més realistes ens semblen els criteris de zonació bioespeleològica dels hàbitats subterranis que es remunten a JEANNEL (1926) i que després tenen continuïtat en VANDEL (1964) i GINET & DECOU (1977). Aquests tres llibres suggereixen que els troglobis suporten bé el CO_2 i es troben preferentment en espais cavernícoles confinats, arrecerats dels corrents d’aire i amb condicions d’humitat relativa elevades. VANDEL (1964) també es fa ressò dels interessants treballs experimentals on es confirma que les aranyes troglòfiles del gènere *Meta* poden tolerar en el laboratori concentracions de CO_2 de fins al 15% (DEROUET, 1956).

Una altra aproximació als efectes ecològics que el CO_2 pot tenir envers la fauna de les coves consisteix en focalitzar l’atenció en les condicions de confinament de l’aire subterrani que es repeteixen estacionalment tant a nivell dels sistemes càrstics en general com de cada cova en particular. Al nostre estudi, tal i com queda documentat a la Taula 1, es reuneixen diverses dades representatives dels descriptors de confinament de l’aire al llarg de tot el transecte (veure Figura 2) de la Cova de sa Font. Les tendències que denoten el grau de confinament de l’aire són: la disminució de CH_4 , així com l’augment de Rn i de CO_2 . Els valors minvants de CH_4 són causats per la interrupció de l’ingrés de CH_4 atmosfèric junt amb l’oxidació d’aquest gas dins la cova sota l’acció de microorganismes metanòtrofs. A la Taula 1 només es presenten les mitjanes anuals de la humitat relativa (HR), puix que no es tenien dades suficients per tal de fer estimacions estadístiques sobre les seves fluctuacions estacionals; encara que en diverses ocasions es va observar la dessecació de l’aire i dels sediments del terra causada per l’ingrés d’aire extern –més fred i sec– durant l’hivern. Tot i això, les dades disponibles ja permetien fer un seguiment detallat dels efectes que l’alternança dels períodes de ventilació i de confinament podien tenir en la distribució de la troglofauna dins la “zona profunda” de la cavitat, que en aquest cas quedaria delimitada per davall de la picnoclina. En conjunt, els resultats de la nostra recerca indiquen que l’expansió de la troglofauna dins la cova coincideix amb la temporada en què es produeix el confinament de l’aire, just quan s’assoleixen les concentracions més extremes de CO_2 ; però sens dubte també la humitat relativa pot ser un factor determinant dins aquest context de confinament de l’aire subterrani.



Figura 6: Retirada d’una de les trampes de mostreig de fauna (5-octubre-2019) en finalitzar els mesos d’estiu. Les altes concentracions de CO_2 , per damunt dels 62.000 ppm, feien necessari l’ús d’equipament de respiració autònoma (Foto: F. Gràcia).
Figure 6: Removal of a baited pit-fall trap (on 5th-October-2019). Note the use of artificial breathing equipment, due to the high CO_2 content over 62,000 ppm (Photo: F. Gràcia).

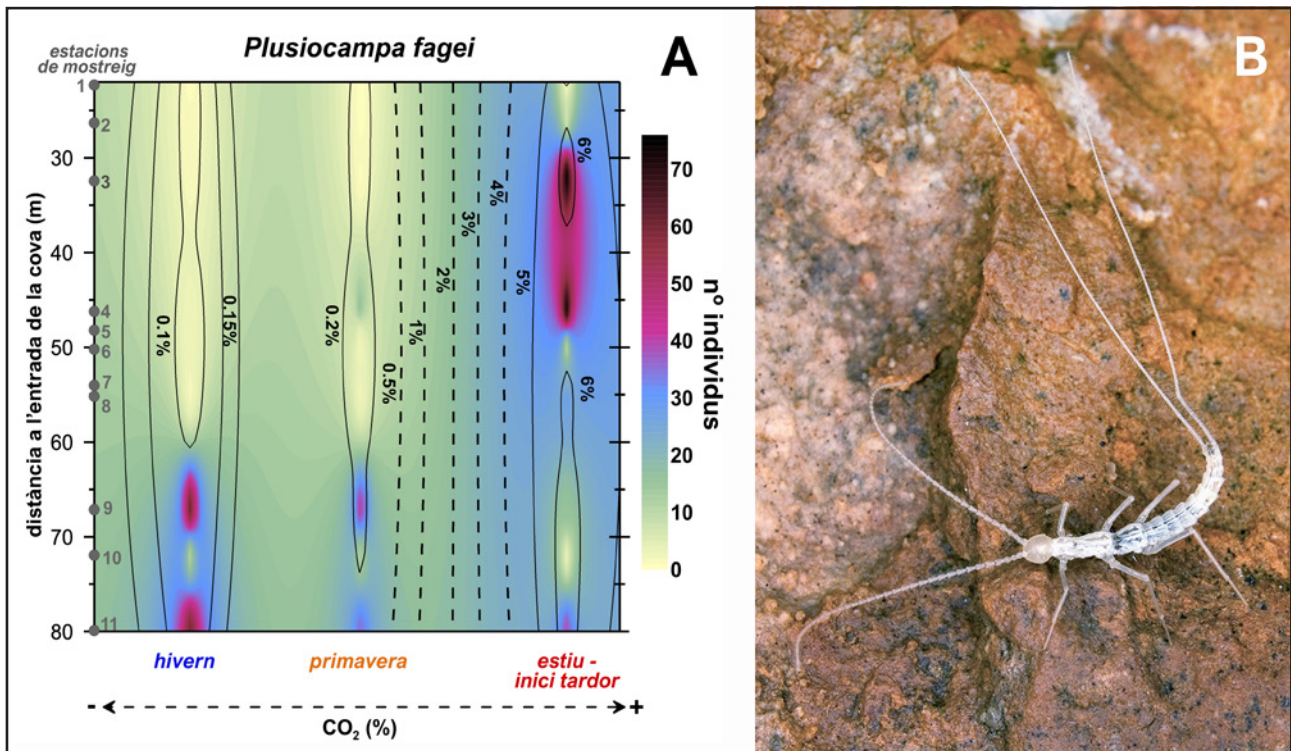


Figura 7: A: Canvis observats en la distribució estacional de l'espècie *Plusiocampa fagei* en relació amb l'augment de la concentració de CO₂. B: Imatge que mostra un exemplar d'aquesta espècie de diplur troglòbi (Foto: M. Vadell).
 Figure 7: A: Seasonal distribution pattern of *Plusiocampa fagei* and its relationship with the CO₂ content of cave air. B: Image depicting this troglobite species of diplura (Photo: M. Vadell).

La complexitat dels topoclimes de les coves i dels intercanvis d'aire a l'atmosfera de les coves i enclotxes del carst fa difícil establir generalitzacions sense disposar abans d'una feina prèvia de mesures i observacions adaptada a cada cavitat. Els resultats obtinguts a la Cova de sa Font han permès comprovar la tolerància que tenen els organismes troglòbics envers les altes concentracions estivals de CO₂. Aquesta constatació s'afegeix al que ja coneixíem (GINÉS et al., 1987) sobre la tolerància de les comunitats d'espècies cavernícoles de la Cova de les Rodes (Pollença), on una diversificada troglòfauna suporta també condicions estivals per sobre dels 50.000 ppm de CO₂.

Conclusions

La distribució espacial de la fauna cavernícola terrestre dins les coves experimenta canvis significatius al llarg de l'any, com a conseqüència dels cicles estacionals de ventilació i confinament que caracteritzen la major part dels hàbitats subterranis; molt especialment a les cavitats de grans dimensions i ben connectades amb l'aire exterior. La tolerància de les espècies troglòbics i troglòfiles a concentracions molt altes de CO₂ permet que aquestes assoleixin una més ampla dispersió dels seus individus durant l'estació càlida a la Cova de sa Font (Figures 2, 4 i 5), fins arribar a punts de mostreig on no s'hi troben durant l'hivern i que s'apropen al límit de la picnolina estival (estacions 2 i 3).

Les condicions de confinament de l'atmosfera subterrània del carst –incloent-hi l'aire de les coves i de la xarxa d'esquerdes de la zona vadosa (GINET & DECOU, 1977; GIACHINO & VAILATI, 2010)– són un factor determinant pel poblament d'espècies cavernícoles, principalment troglòbics (HOWARTH, 1983, 1993). Les observacions i els mesuraments periòdics de la composició de l'aire en el carst de l'illa de Sa Dragonera (diòxid de carboni, humitat relativa, oxigen, metà i radó), permeten comprovar el seu confinament estacional així com alguns efectes ecològics que aquest factor pot tenir sobre la localització dels organismes als diferents sectors de la cova. En l'actualitat, la disponibilitat

d'equipaments portàtils prou sensibles per a mesurar el CO₂, com a complement de recerques de caire biospeleològic, faciliten en la pràctica l'avaluació del grau de confinament de l'aire subterrani amb més eficàcia i immediatesa que altres descriptors.

L'aportació de quantitats significatives d'aire de la zona vadosa que, en començar l'estiu, rep l'atmosfera de la Cova de sa Font –des de les esquerdes que envolten les parets de la cavitat– tornen a revifar un antic debat biospeleològic plantejat fa molt de temps per RACOVITZA (1907) i defensat anys després per JEANNEL (1926): ¿és aquest ambient d'esquerdes i petites fissures, que tenen connexió directa amb la cova, un important hàbitat on viu fauna cavernícola terrestre? A més a més, la nostra recerca planteja una altra qüestió que caldria afegir: ¿són significativament inferiors les concentracions de CO₂ mitjanes que caracteritzen l'aire de les coves en comparació amb les que predominen dins l'entramat de petits espais, gairebé inaccessibles, de la zona vadosa del carst?

El seguiment dels canvis que experimenta estacionalment el CO₂ a la Cova de sa Font, amb els valors tan extrems que es poden mesurar durant l'estiu, permet deduir que a la zona vadosa d'aquest illot calcari s'acumulen concentracions fins i tot probablement superiors a les que s'enregistren a l'atmosfera de la cova. La resposta de la troglòfauna als intercanvis d'aire que es produeixen dins l'interior del sistema càrstic fa palesa la seva tolerància envers les altes concentracions d'aquest gas, però també suggereix que hi ha un significatiu desplaçament de troglòbils i troglòfils des de la xarxa de fissures de la roca –on es genera i s'emmagatzema molt de CO₂ vadós– fins a d'altres espais ecològicament més favorables –però d'aire també confinat– com els que es troben en general a les coves.

Agraïments

El present treball té el recolzament dels següents projectes de recerca finançats per l'Agència Espanyola de Investigació: CGL2016-79246-P (AEI-FEDER, UE), PID2020-112720GB-I00 (AEI) a JJF i PID2019-110603RB-I00 (AEI-FEDER, UE) a AFC. Agraïm també a la Direcció del Parc Natural de sa Dragonera els permisos que ens van concedir per a realitzar reiterades visites a la Cova de sa Font, i l'autorització dels diferents mostres efectuats al llarg d'aquests anys. El nostre agraïment es fa extensiu als membres de la Societat Espeleològica Balear que han col·laborat en diverses ocasions, i de manera molt especial a Juan José Enseñat, Ana Entrena i Francesc Gràcia; així com també a Enrique Baquero i Lluç Garcia per la identificació dels col·lèmbols i isòpodes respectivament. La fotografia de *Plusiocampa fagei*, que forma part de la Figura 7, és de Mateo Vadell. Volem deixar constància, així mateix, de l'eficax participació de Carlos Carrión, Agustín Moreno, Sergio Montagud i Santiago Teruel, a les sortides de camp destinades al mostreig de fauna en què es fonamenta aquest treball.

Bibliografia

- ATKINSON, T.C. (1977): CO₂ in the atmosphere of the unsaturated zone: an important control of groundwater hardness in limestones. *Journal of Hydrology*, 35: 111-123.
- CROSSON, E.R. (2008): A cavity ring-down analyzer for measuring atmospheric levels of methane, carbon dioxide and water vapour. *Applied Physics B*, 92: 403-408.
- DEHARVENG, L. & BÉDOS, A. (1986): *Expédition Thai-Maros 85. Rapport Spéléologique et Scientifique; 17. Gaz carbonique*. Association Pyrénéenne de Spéléologie: 144-152. Toulouse.
- DELHEZ, F. (1970): La teneur en CO₂ dans les biotopes des divers arthropodes troglòbils terrestres de la faune belge; 1. L'hàbitat du psélaphide *Collartia belgica* Jeannel, endémique de la grotte de Lyell. *L'Electron*, 1: 3-10.
- DELHEZ, F. (1971): La teneur en CO₂ dans les biotopes des divers arthropodes troglòbils terrestres de la faune belge; 2. Les habitats des araignees cavernicoles de quelques grottes belges. *L'Electron*, 1: 39-48.
- DEROUET, L. (1956): Action du CO₂ sur le métabolisme respiratoire de deux Araignées troglòphiles. *Notes Biospéologiques*, 11 (1): 83-87.
- DEROUET, L. & DRESCO, E. (1955): Études sur la Grotte de Pèneblanque; I. Faune et climats. *Notes Biospéologiques*, 10: 123-131.
- DUMITRU, O.A.; ONAC, B.P.; FORNÓS, J.J.; COSMA, C.; GINÉS, A.; GINÉS, J. & MERINO, A. (2015): Radon survey in caves from Mallorca Island, Spain. *Science of the Total Environment*, 526: 196-203.

- FORNÓS, J.J.; GELABERT, B. & RODRÍGUEZ-PEREA, A. (1996): El medi físic: la Geologia. In: ORDINAS, G. & REYNÉS, A. (eds.) *Sa Dragonera, Parc Natural*. Consell Insular de Mallorca, FODESMA. 17-21. Palma.
- GARCÍA-ANTÓN, E.; CUEZVA, S.; FERNÁNDEZ-CORTÉS, A.; BENAVENTE, D. & SÁNCHEZ-MORAL, S. (2014): Main drivers of diffusive and advective processes of CO₂-gas exchange between a shallow vadose zone and the atmosphere. *International Journal of Greenhouse Gas Control*, 21: 113-129.
- GARCÍA-ANTÓN, E.; CUEZVA, S.; FERNÁNDEZ-CORTÉS, A.; ÁLVAREZ-GALLEGO, M.; PLA, C.; BENAVENTE, D.; CAÑAVÉRAS, J.C. & SÁNCHEZ-MORAL, S. (2017): Abiotic and seasonal control of soil-produced CO₂ efflux in karstic ecosystems located in Oceanic and Mediterranean climates. *Atmospheric Environment*, 164: 31-49.
- GIACHINO, P.M. & VAILATI, D. (2010): *The subterranean environment. Hypogean life, concepts and collecting techniques*. WBA Handbooks 3. 130 pàgs. Verona.
- GINÉS, A. & GINÉS, J. (2010): La Cova de sa Font (o Cova des Moro) i l'origen del topònim de l'illa de Sa Dragonera: una hipòtesi espeleològica. *Endins*, 34: 9-18.
- GINÉS, A.; HERNÁNDEZ, J.; GINÉS, J. & POL, A. (1987): Observaciones sobre la concentración de dióxido de carbono en la atmósfera de la Cova de les Rodes (Pollença, Mallorca). *Endins*, 13: 27-38.
- GINÉS, A.; MULET, A.; RODRÍGUEZ-HOMAR, M.; VADELL, M.; SÁNCHEZ-CAÑETE, E.P. & GINÉS, J. (2017): Extreme seasonal fluctuations of carbon dioxide in the cave atmosphere of Cova de sa Font (Sa Dragonera islet, Balearic Islands, Spain). *17th International Congress of Speleology Proceedings*, vol. 1, edition 2: 230-233. Sydney.
- GINÉS, A.; SENDRA, A.; FORNÓS, J.J.; CALAFORRA, J.M.; GINÉS, J.; DUMITRU, O.A. & FERNÁNDEZ-CORTÉS, A. (2021): Terrestrial cave-fauna enduring extreme CO₂ seasonal changes in the vadose environment: lessons from Dragonera Islet, Balearic Islands. In: MALARD, F. & DEHARVENG, L. (eds.) *18th International Congress of Speleology. Pre-print 2021. Symposium 07, Biology, Subterranean Life*. 4 pàgs. Le Bourget-du-Lac, França.
- GINÉS, A.; SENDRA, A.; FORNÓS, J.J.; CALAFORRA, J.M.; GINÉS, J.; DUMITRU, O.A. & FERNÁNDEZ-CORTÉS, A. (2022): Terrestrial cave-fauna enduring extreme CO₂ seasonal changes in the vadose environment: lessons from Dragonera Islet, Balearic Islands. *Proc. 18th International Congress of Speleology. Vol. I - Karstologia Mémoires*, 21: 281-284. Savoie Mont Blanc, França.
- GINET, R. & DECOU, V. (1977): *Initiation à la Biologie et à l'Écologie souterraines*. Jean-Pierre Delarge, Éditeur. 344 pàgs. París.
- HOWARTH, F.G. (1983): Ecology of cave arthropods. *Annual Review of Entomology*, 28: 365-389.
- HOWARTH, F.G. (1993): High-stress subterranean habitats and evolutionary change in cave-inhabiting arthropods. *The American Naturalist*, 142 Suppl.: S65-S77.
- HOWARTH, F.G. & STONE, F.D. (1990): Elevated carbon dioxide levels in Bayliss Cave, Australia: implications for the evolution of obligate cave species. *Pacific Science*, 44: 207-218.
- HUMPHREYS, W.F. (2012): Diversity patterns in Australia. In: WHITE, W.B. & CULVER, D.C. (eds.) *Encyclopedia of Caves*. 2nd edition pp: 203-219. Academic Press. San Diego, USA.
- HUMPHREYS, W.F. (2018): Chapter 24.14. Developments in Cave Ecology. Is carbon dioxide concentration significant to cave ecology? In: MOLDOVAN, O.T.; KOVÁČ, L. & HALSE, S. (eds.) *Cave Ecology*. 511-512, Springer. Cham, Suïssa.
- JEANNEL, R. (1926): *Faune cavernicole de la France, avec une étude des conditions d'existence dans le domaine souterrain*. P. Lechevallier, éditeur. 334 pàgs. París.
- MATTEY, D.P.; ATKINSON, T.C.; BARKER, J.A.; FISHER, R.; LATIN, J.P.; DURRELL, R. & AINSWORTH, M. (2016): Carbon dioxide, ground air and carbon cycling in Gibraltar karst. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 184: 88-113.
- MATTEY, D.P.; ATKINSON, T.C.; HOFFMANN, D.L.; BOYD, M.; AINSWORTH, M.; DURRELL, R. & LATIN, J.P. (2021): External controls on CO₂ in Gibraltar cave air and ground air: Implications for interpretation of δ¹³C in speleothems. *Science of the Total Environment*, 777: 146096.
- PATAKI, D.E.; EHLERINGER, J.R.; FLANAGAN, L.B.; YAKIR, D.; BOWLING, D.R.; STILL, C.J.; BUCHMANN, N.; KAPLAN, J.O. & BERRY, J.A. (2003): The application and interpretation of Keeling plots in terrestrial carbon cycle research. *Global Biogeochemical Cycles*, 17 (1): 22.
- RACOVITZA, É.G. (1907): Essai sur les problèmes biospéologiques. *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale*, 6: 371-488.
- VANDEL, A. (1964): *Biospéologie: la Biologie des Animaux Cavernicoles*. Gauthier-Villars Éditeur. 619 pàgs. París.



Aquest article es distribueix sota els termes de la llicència CC-BY-NC-ND 4.0

<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0>

