

Это русский вариант статьи, опубликованной на английском языке в журнале Russian Journal of Ecosystem Ecology: Hatton, I. Commentary on "Key ecological parameters of immotile versus locomotive life" by V. G. Gorshkov and A. M. Makarieva / I. Hatton, E. Galbraith // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2020. –Vol. 5 (2). – DOI 10.21685/2500-0578-2020-2-5.

В авторской редакции!

**КОММЕНТАРИЙ НА РАБОТУ В. Г. ГОРШКОВА И
А. М. МАКАРЬЕВОЙ «ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ
ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ НЕПОДВИЖНОЙ И
ПЕРЕДВИГАЮЩЕЙСЯ ЖИЗНИ»**

Ян Хаттон^{a†1} & Эрик Галбрейт^{a,b}

^a *Institut de Ciència i Tecnologia Ambientals (ICTA), Universitat Autònoma de Barcelona, Barcelona, Spain.*

^b *Department of Earth and Planetary Sciences, McGill University, Montreal, Canada.*

[†] *Present address: Max Planck Institute for Mathematics in the Sciences, Leipzig 04103, Germany*

¹ *Электронный адрес: i.a.hatton@gmail.com*

Вопросы о том, насколько система Земли сохраняет устойчивость и регуляторную способность при обусловленных деятельностью человека изменениях, вызывают в настоящее время всеобщую обеспокоенность. Связанные с этим проблемы настолько масштабны и охватывают столь многие научные дисциплины, что методы, развитые в традиционных областях, часто оказываются несостоятельными. Профессоры Горшков и Макарьева уже давно применяли нестандартные подходы к масштабным экологическим проблемам, и поэтому мы с энтузиазмом приняли приглашение прокомментировать их опубликованную здесь совместную работу (Горшков и Макарьева, 2020).

Как мы и ожидали, мы обнаружили, что работа заставляет задуматься. Темы, которые она затрагивает, обширны и оригинальны. Аппроксимации основных характеристик жизни в расчёте на площадь проекции – с преставлением жизни в виде тонкого двухмиллиметрового слоя на поверхности Земли, состоящего наполовину из тянущихся к солнечному свету автотрофов, наполовину – из гетеротрофов, замыкающих круговорот веществ, – просты и поэтичны. Идея о том, что слой древесины является “неприкосновенным” компонентом экосистемы, регулирующим температуру наверху и влажность внизу, тем самым придавая структурную целостность биотическому насосу круговорота влаги, буквально вдыхает новую жизнь в метаболически инертную древесину. Хотя многие биологи могут поспорить с некоторыми радикальными обобщениями, мы считаем, что в таком подходе есть перспективные направления для решения широкого круга вопросов, рассматриваемых в этой статье. Одно из этих обобщений было необходимо для нашей собственной работы: то, что скорость метаболизма на единицу массы удивительно постоянна для всей жизни. Мы посвящаем первую часть нашего комментария этой теме.

В основе работы лежит концепция биотической регуляции. В конечном счёте, это понятие о том, что биосфера саморегулируется. Хотя мы симпатизируем этой идее, мы считаем, что биотическая регуляция должна быть более детально сопоставлена существующей литературе, а утверждения о том, что в основе этих регулирующих обратных связей лежит генетическая программа, должны рассматриваться с осторожностью, как мы отмечаем во второй части. Мы также ставим под сомнение использование некоторых противопоставлений, которые, по нашему мнению, являются не вполне обоснованными и могут не выдержать более тщательной проверки. Мы посвящаем последнюю часть нашего комментария этим проблемам.

Метаболические границы жизни

В течение почти столетия было известно, что в основных группах биологических видов, таких, например, как млекопитающие, скорость метаболизма всего организма пропорциональна массе тела в степени, значительно меньшей единицы, обычно около $\frac{3}{4}$ (Kleiber 1932). Следовательно, в расчёте на грамм, удельный метаболизм падает с ростом

массы тела со степенным показателем около $-1/4$. Хотя с начала 1960-х годов были указания на то, что одно и то же соотношение может не распространяться на всё живое вплоть до бактерий (Hemingsen 1960), на них редко акцентировали внимание, не было и данных для надлежащей проверки этого соотношения в таком масштабе.

В 2008 году Макарьева и Горшков с несколькими сотрудниками опубликовали замечательную статью с самой большой подборкой данных о метаболизме и массе тела, собранных в то время (Makarjeva et al. 2008; см. также 2005). Эти данные, охватывающие более 3000 видов от бактерий до крупных млекопитающих, авторы почерпнули из огромного количества опубликованных источников, включая многие русскоязычные. Вразрез с широко распространённым мнением, они однозначно показали, что удельный по массе метаболический диапазон удивительно постоянен для всей жизни. Они показали, что вместо скейлинговой закономерности $\sim 3/4$ для метаболизма всех видов на Земле, степенной показатель этой зависимости находится ближе к единице, выявляя строгие энергетические границы для всей жизни в расчёте на единицу массы. Когда авторы, таким образом, делают поразительное утверждение, что «мощность дыхания на единицу объема живых организмов в среднем одинакова для всех видов биоты и составляет около 1 кВт/м^3 », это утверждение основано на обширном анализе данных.

В настоящее время аналогичные данные доступны для других ключевых экологических переменных, включая численность популяции, скорость роста и смертность. Сопоставив эти переменные с метаболизмом, мы проверили основополагающие предположения метаболической теории экологии (Brown et al. 2004) для всех групп эукариотов (Natton et al. 2019). Наши результаты противоречат предположению о том, что в основе различных наблюдаемых $\sim 3/4$ скейлинговых соотношений, лежит, как это обычно предполагалось, метаболический скейлинг, поскольку степенной показатель для метаболизма жизни в целом ближе к единице. С другой стороны, максимальная скорость роста действительно изменяется с массой тела с показателем около $3/4$ для всех видов, а также на разных стадиях развития жизни и для экосистем в целом для разных биомов (Natton et al. 2019; Natton et al. 2015). Мы полагаем, что динамика роста может быть фундаментальной основой для других $\sim 3/4$ скейлинговых

соотношений, в том числе для метаболических соотношений внутри таксономических групп.

Кроме того, наша недавняя работа выявила обратную зависимость между изменениями метаболизма и численности популяции с массой тела (Hatton et al. 2019). Плотность численности и метаболизм демонстрируют противоположные изменения между основными таксономическими группами, так что выявляется почти обратная пропорциональность (степенной показатель -1) при сравнении по всем видам. Мы можем преобразовать эти переменные посредством массы тела, чтобы получить удельный по массе метаболизм (рис. 1А) и биомассу популяции (рис. 1В). Их произведение дает полное энергопотребление популяции на единицу площади (рис. 1С), которое не проявляет никакой тенденции изменения с массой тела. Это подразумевает сходные энергетические границы для всей жизни и, таким образом, обобщает «правило энергетической эквивалентности», впервые продемонстрированное для млекопитающих (Damuth 1981). Таким образом, все виды, по-видимому, существуют в общих энергетических пределах, как на грамм (Makarieva et al. 2008), так и на единицу площади (Hatton et al. 2019).

Эти данные, однако, предполагают возможное несоответствие утверждению Горшкова и Макарьевой о том, что крупные передвигающиеся животные имеют гораздо больше возможностей дестабилизировать свою экосистему за счёт чрезмерного потребления. Почти обратно пропорциональная зависимость плотности численности популяции от массы тела предполагает, что все виды независимо от размера одинаково стоят «локтем к локтю». Метаболизм популяции (рис. 1С) должен быть хорошей оценкой для энергопотребления популяции, а он не демонстрирует систематических изменений при переходе от мелких видов к крупным. Хотя это предполагает, что энергопотребление популяции одинаково ограничено у видов различных размеров, это ничего не говорит нам об энергопотреблении экологического сообщества в целом, которое зависит от того, как число видов и функциональных групп организмов в сообществе меняются в зависимости от размера тела. Поскольку видовое разнообразие имеет тенденцию к уменьшению с ростом размера тела (и даже логарифма размера тела), это предполагает ещё большее уменьшение потребления в сообществах более крупных животных и, следовательно, не предполагает какой-либо тенденции к чрезмерному потреблению крупных животных.

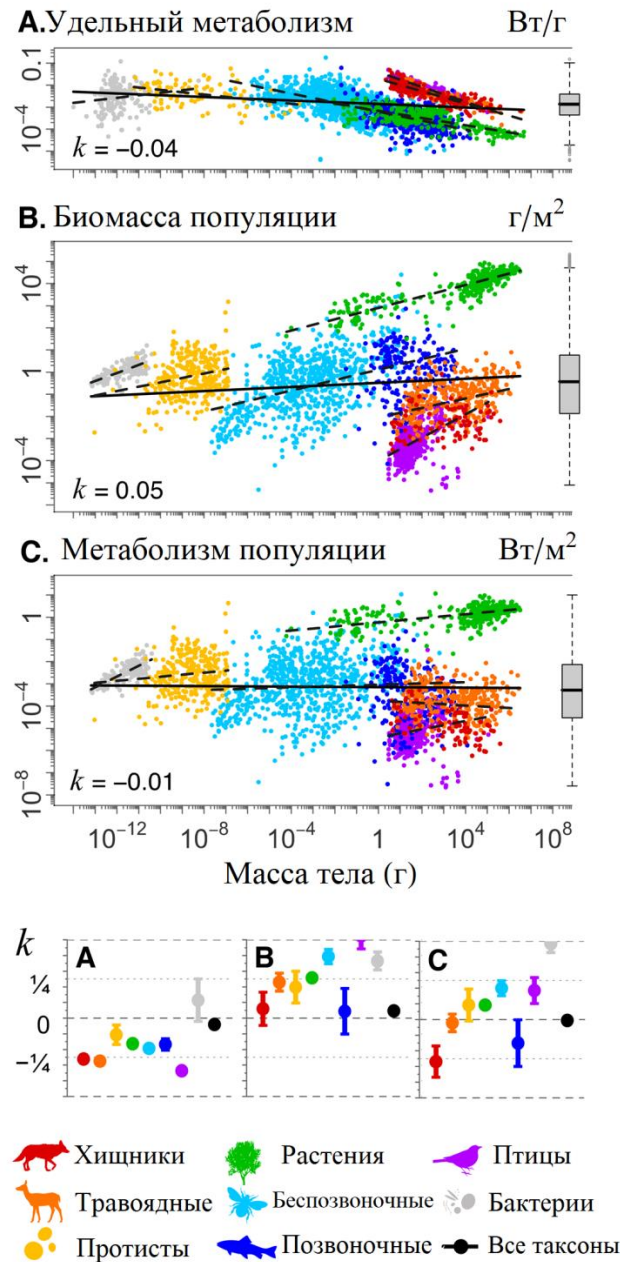


Рис. 1. **Метаболические границы жизни.** Каждая точка представляет один вид от бактерий до китов. На всех графиках масса тела показана на оси X, а переменные А-С на оси Y. **А.** Удельный по массе метаболизм является удивительно постоянным в основных группах жизни, как это было показано Макарьевой и др. 2008. **В.** Биомасса популяции также не демонстрирует систематической тенденции к изменению с массой тела, несмотря на большую изменчивость. **С.** Умножение А и В дает полное потребление энергии популяцией данного вида на единицу площади, не выявляя тенденции по отношению к массе тела и подразумевая эквивалентность в использовании энергии, которая охватывает всю жизнь. Показатели экспонент (k) и 95% доверительные интервалы показаны для перечисленных групп (см. Hatton et al. 2019).

Биосферная саморегуляция

Насколько мы понимаем, «биотическая регуляция» предполагает, что биота регулирует свою среду в стабильном состоянии, близком к оптимальному для жизни (Gorshkov 1995). По логике, это подразумевает, что биосфера саморегулируется для контроля условий окружающей среды на благо жизни в целом.

Очень похожие идеи имеют давнюю историю в русской мыслительной школе и восходят истоками к работам Петра Кропоткина, Владимира Костицына и, прежде всего, Владимира Вернадского (Vernadsky, 1965, 1923). Джеймс Лавлок, формулируя гипотезу Геи, не знал об этих более ранних работах, хотя позднее признал прецедент Вернадского по многим аспектам этой гипотезы (Lovelock 1995). И Лавлок, и Вернадский пришли к выводу, что только живые системы могут настолько радикально изменить стехиометрию элементов в воздухе, почве и море по сравнению с тем, что можно было бы ожидать в отсутствие жизни (Vernadsky, 1965; Lovelock, Margulis 1974). Оба они независимо друг от друга предположили, что о существовании жизни на других планетах можно судить из данных по соотношениям элементов, которые на Земле поддерживают высокую стабильность в течение длительных периодов времени, но находятся так далеко от термодинамического равновесия, что жизнь должна играть главную роль в регулировании основных факторов окружающей среды. Мы видим значительные аналогии между биотической регуляцией и идеями Вернадского и Лавлока, хотя последние не цитируются явно. Очевидно, что Горшков и Макарьева существенно продвинулись в этой более широкой области по многим направлениям (Gorshkov 1995; Gorshkov et al. 2000; Makarieva et al. 2006; 2013), и мы считаем, что включение биотической регуляции в более широкий контекст предыдущих работ послужит укреплению основы статьи.

Несмотря на убедительное свидетельство роли жизни в глобальных экологических циклах, идея саморегуляции биосферы остается противоречивой, и многими рассматривается как радикальная (Radford 2019). Мысль о том, что мы, как отдельные особи, можем существовать как часть некой живой системы, выходящей своими размерами далеко за рамки нашего воображения, удивительна и, возможно, противоречит интуиции. В то же время вызывает озабоченность тот факт, что нам неизвестны пределы регуляторной мощности биосферы по компенсации постоянно растущего воздействия человека. По всем этим причинам биотическая регуляция и связанные с ней идеи, которые

ей предшествовали, должны активно развиваться, но не должны восприниматься как очевидные или твёрдо установленные. Чтобы быть воспринятым всерьёз широкой аудиторией, они должны быть подвергнуты дальнейшим исследованиям и тщательно сформулированы.

Кроме того, мы сомневаемся, что для биотической регуляции обязательно требуется генетическая составляющая. В статье утверждается, что «биомасса неподвижного организма содержит неизменную во времени генетическую информацию о том, как сохранить окружающую среду в стабильном состоянии». Представляется сомнительным, что любая генетическая информация не зависит от времени, и неясно, как стабильность окружающей среды кодируется генетически. Аналогично авторы заявляют, что «... эффективная программа биотической регуляции окружающей среды может быть записана в генетической программе неподвижных организмов». Это требует эволюции скоррелированных взаимодействий бесчисленных особей в разнообразных сообществах видов. Действительно ли для биотической регуляции обязательно требуется генетическая программа?

Модель маргариткового мира представляет собой иллюстрацию того, как простая конкуренция на индивидуальном уровне может привести к регулированию окружающей среды на большом масштабе при отсутствии какой-либо генетической информации об этом большом масштабе (Watson, Lovelock 1983). Два типа автотрофов с разными альбедами (один чёрный, другой белый) на индивидуальном уровне по-разному реагируют на температуру; черные автотрофы имеют преимущество, когда холодно, поглощая солнечную радиацию, а белые – когда тепло, так как отражают солнечное излучение. Поскольку на большом масштабе поглощение солнечного света больше, когда чёрных маргариток много, мир маргариток станет нагреваться, когда холодно, и будет, наоборот, охлаждаться, когда тепло. Следовательно, совокупное влияние этой пары индивидуальных признаков на температуру может регулировать температуру окружающей среды на большом масштабе, где бы она ни доминировала. Эта схема регуляции не содержит генетической информации о глобальном термостате, чьё поведение определяют отдельные особи.

Другой подходящей моделью крупномасштабной регуляции, которая, по-видимому, работает без строгой генетической компоненты, является модель биотического насоса (Makarieva & Gorshkov 2006; Makarieva et al. 2013; Sheil & Murdiyarso 2009). Авторы ранее предположили, что леса, которые могут обеспечивать более высокие скорости испарения, чем водная поверхность, затягивают влажный воздух с океана вглубь материка, посредством понижения атмосферного давления через конденсацию. Биотический насос представляется чисто физической моделью того, как живые системы могут опосредовать условия окружающей среды таким образом, чтобы это было полезно для жизни, но, по-видимому, не требует генетической программы для своей реализации.

Мы выделили две модели, которые, по нашему мнению, служат примером биотической регуляции, не имеющей строгой генетической основы. Конечно, вся жизнь имеет ДНК, но если крупномасштабная регуляция окружающей среды возникает благодаря взаимодействиям на индивидуальном уровне или в силу физических ограничений, то эта регуляция по существу не является более генетической, чем любое другое общее свойство живой материи -- макромолекулярное, клеточное, метаболическое и т.д. Генетическая программа для крупномасштабной регуляции должна была бы быть распределена по многим видам, что усложняет объяснение её появления в ходе эволюции, так что к ней следует прибегать только после того, как более простые возможные объяснения исчерпаны.

Ложные противопоставления?

В статье обсуждается ряд противопоставлений, которые, как мы полагаем, могут не иметь отношения к рассматриваемым в работе масштабам времени и длины. Эти противопоставления подразумевают качественное изменение в поведении, которое, как предполагается, изменяет устойчивость биотической регуляции. Определение точки разрыва между большими и малыми, приспособленными и неприспособленными, передвигающимися и неподвижными, может описывать локализованные процессы, но широкие обобщения о таких свойствах, как использование энергии или устойчивость, которые варьируются на многих масштабах, являются в большей степени спорными. Мы сосредоточимся на трёх противопоставлениях, которые, по нашему мнению, не настолько «черно-белые», а ещё одно, на наш взгляд, требует большего внимания.

Крупные животные в сравнении с мелкими

Анализ скейлинговых зависимостей различных переменных от массы тела показывает, что многие из наиболее фундаментальных характеристик жизни не имеют характерного масштаба и подчиняются закономерностям, охватывающим все живые существа, большие и малые. Такие характеристики включают обмен веществ, плотность численности популяции, скорость роста и смертность. Во всех этих случаях нет очевидных качественных изменений этих характеристик ни при каком конкретном размере. Хотя соответственные скейлинговые закономерности действительно имеют точки разрыва между основными таксономическими или функциональными группами, они, по-видимому, не совпадают с описанными в работе противопоставлениями.

Авторам не удалось убедить нас в том, что крупные животные с необходимостью представляют бóльшую угрозу для устойчивости экосистем, чем мелкие. Авторы предполагают, что крупные передвигающиеся травоядные животные должны разрушать живую биомассу неподвижной экосистемы, однако многие травоядные не убивают растение, а просто подстригают его. «Гипотеза оптимизации выпаса», например, утверждает, что травоядные, даже такие большие, как слоны, на самом деле увеличивают продукцию растений, ускоряют круговорот питательных веществ, опыление и распространение семян (McNaughton 1986; de Mazancourt et al. 1999). То, что на одном масштабе представляется актами разрушения, на более крупном пространственном и временном масштабе может иметь способствующую регуляции и устойчивости функцию.

Распадные особи в сравнении с нормальными

Утверждается, что «распадные особи» обладают мутировавшей генетической информацией о биотической регуляции и, таким образом, конкурентно исключаются из популяции, в то время как нормальные особи поддерживаются естественным отбором. В дополнение к нашему предыдущему вопросу о генетической программе, поддерживающей регуляцию на большом масштабе, мы задаёмся вопросом, имеет ли это различие предсказательную силу, является ли оно фальсифицируемым или, в конечном счёте, «нормальный» и «распадный» определяются только *по факту*, основываясь на том, живут ли соответственные морфы или умирают. Можем ли мы *заранее* различать эти типы, генетически или фенотипически, чтобы получить механистическое представление о биотической регуляции?

Конкуренция у неподвижных и передвигающихся организмов

Способность или неспособность передвигаться - важное различие, но утверждение о том, что конкурентоспособность также можно различать на этой основе, представляется менее бесспорным. Утверждается, что неподвижные организмы более интенсивно конкурируют друг с другом, поскольку они лишены свободного пространства и конкуренции не могут избежать. Хотя такое возможно, можно привести, казалось бы, и противоположный аргумент: неподвижные организмы могут быть менее подвержены конкуренции. С точки зрения «эффекта приоритета» можно было бы предположить, что когда организм впервые обосновывается в какой-то точке пространства, он подавляет активное перемещение и колонизацию этой области неподвижными организмами того же вида и может предотвратить конкуренцию за другие, отличные от пространства ресурсы (De Meester et al. 2016). Помимо этого, конкурентное взаимодействие между фиксированными в пространстве особями ограничивается взаимодействием с ближайшими соседями, которые могут и не относиться к одному и тому же виду и не иметь одинаковых ресурсных потребностей. И напротив, передвигающиеся организмы часто проявляют социальное поведение, чтобы сделать конкуренцию более выраженной, включая патрулирование и защиту территории. Мы ставим под сомнение утверждение о том, что виды передвигающихся животных конкурируют менее сильно, и вывод о том, что они, таким образом, накапливают бóльшую долю распадных особей.

Наземные системы в сравнении с водными

В статье обсуждается жизнь на планете в очень общих чертах, что является её сильной стороной, но мы считаем, что необходимо уделить больше внимания различию между наземными и водными системами. Например, оценка автотрофного слоя толщиной 1 мм применима только на суше. Оценка в 1.3 Гт фитопланктона, указанная авторами в Таблице 1 (Bar-On et al. 2018), отнесённая к 360 млн км² площади поверхности океана, соответствует автотрофному слою толщиной всего ~ 0,04 мм. Таким образом, привлекательная симметрия отношения слоёв автотрофов и гетеротрофов на суше не применима к водной жизни. Хотя полные первичные продукции наземной и водной экосистем почти совпадают, распределения трофических пирамид и биомассы гетеротрофов на суше и в море совершенно разные.

Заключение

Мы считаем, что это творческая и амбициозная, но незаконченная работа. Мы высоко оценили многие важные расчеты, которые могли бы способствовать более целостному пониманию функционирования биосферы. Мы рассматриваем биотическую регуляцию как актуальную фундаментальную проблему, которая имеет и большое практическое значение для понимания регуляторной мощности земной системы в условиях глобальных изменений. В то же время мы находим и такие аспекты работы, которые нуждаются в улучшении или кажутся необоснованными. Мы показали, что существуют границы на энергопотребление в пространстве, которые могут применяться ко всей жизни, что, по-видимому, не согласуется с тем, что крупные животные имеют бóльшую тенденцию к дестабилизации своей экосистемы из-за чрезмерного потребления. Мы также полагаем, что концепция биотической регуляции должна быть лучше сопоставлена с длительной историей подобных размышлений, а её заявленная генетическая основа нуждается в лучшем обосновании. Хотя мы относимся с симпатией к целям авторов и аплодируем их смелым попыткам к обобщению, мы считаем, что существует ряд областей, включая некоторые основные выводы, которые не могут характеризоваться как не терпящие возражений.

Оставляя в стороне сомнения, мы признательны авторам за исключительно стимулирующую работу. Большие идеи, подобные этим, нуждаются в дальнейшем развитии, и мы надеемся, что сотрудники профессора Горшкова продолжат развивать его наследие.

Благодарности

Мы благодарны А. М. Макарьевой и А. А. Алейникову за комментарии к ранней версии статьи, а также за финансовую поддержку Фонду Александра фон Гумбольдта для ЯХ и Европейскому исследовательскому совету (ERC) в рамках программы исследований и инноваций Горизонт 2020 Европейского союза для ЭГ (грантовое соглашение № 682602).

Литература

- Bar-On Y. M., Phillips R., Milo R. The biomass distribution on Earth. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 2018, vol. 115 (25), pp. 6506–6511. DOI: 10.1073/pnas.1711842115.
- Brown J.H., Gillooly J.F., Allen A.P., Savage V.M., West G.B. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*. 2004, vol. 85 (7), pp. 1771–1789. DOI: 10.1890/03-9000.
- Damuth J. Population density and body size in mammals. *Nature*. 1981, vol. 290, pp. 699–700. DOI: 10.1038/290699a0.
- De Meester L., Vanoverbeke J., Kilsdonk L.J., Urban M.C. Evolving perspectives on monopolization and priority effects. *Trends in Ecology & Evolution*. 2016, vol. 31 (2), pp. 136–146. DOI: 10.1016/j.tree.2015.12.009.
- Gorshkov V. G. *Physical and biological bases of life stability. Man, biota, environment*. Berlin: Springer, 1995, 340 p. DOI: 10.1007/978-3-642-85001-1.
- Gorshkov V. G., Gorshkov V. V., Makarieva A. M. *Biotic regulation of the environment: Key issue of global change*. London: Springer, 2000, 368 p.
- Gorshkov V. G., Makarieva A. M. Key ecological parameters of immotile versus locomotive life. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2020, vol. 5 (1), pp. 1-18. DOI: 10.21685/2500-0578-2020-1-1.
- Hatton I.A., Dobson A.P., Storch D., Galbraith E.D., Loreau M. Linking scaling laws across eukaryotes. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 2019, vol. 116 (43), pp. 21616–21622. DOI: 10.1073/pnas.1900492116.
- Hatton I.A., McCann K.S., Fryxell J.M., Davies T.J., Smerlak M., Sinclair A.R.E., Loreau M. The predator-prey power law: Biomass scaling across terrestrial and aquatic biomes. *Science*. 2015, vol. 349 (6252), aac6284. DOI: 10.1126/science.aac6284.
- Hemmingsen A.M. Energy metabolism as related to body size and respiratory surfaces and its evolution. *Report of Steno Memorial Hospital. Nordisk Insulin Laboratory*. 1960, vol. 9, pp. 1–110.
- Kleiber M. Body size and metabolism. *Hilgardia*. 1932, vol. 6 (11), pp. 315–353. DOI: 10.3733/hilg.v06n11p315.

- Lovelock J. *The ages of Gaia: A biography of our living earth*. Oxford: Oxford University Press, 1995, 255 p.
- Lovelock J.E., Margulis L. Atmospheric homeostasis by and for the biosphere: the Gaia hypothesis. *Tellus*. 1974, vol. 26 (1-2), pp. 2–10. DOI: 10.1111/j.2153-3490.1974.tb01946.x.
- Makarieva A.M., Gorshkov V.G. Biotic pump of atmospheric moisture as driver of the hydrological cycle on land. *Hydrology and Earth System Sciences Discussions*. 2006, 3 (4), 2621–2673. www.hydrol-earth-syst-sci-discuss.net/3/2621/2006/
- Makarieva A.M., Gorshkov V.G., Li B.-L. Energetics of the smallest: do bacteria breathe at the same rate as whales? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2005, vol. 272 (1577), pp. 2219–2224. DOI: 10.1098/rspb.2005.3225.
- Makarieva A. M., Gorshkov V. G., Li B.-L., Chown S. L., Reich P. B., Gavrillov V. M. Mean mass-specific metabolic rates are strikingly similar across life's major domains: Evidence for life's metabolic optimum. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 2008, vol. 105 (44), pp. 16994–16999. DOI: 10.1073/pnas.0802148105.
- Makarieva A.M., Gorshkov V.G., Sheil D., Nobre A.D., Li B.-L. Where do winds come from? A new theory on how water vapor condensation influences atmospheric pressure and dynamics. *Atmospheric Chemistry and Physics*. 2013, vol. 13, pp. 1039–1056. DOI: 10.5194/acp-13-1039-2013.
- de Mazancourt C., Loreau M., Abbadie L. Grazing optimization and nutrient cycling: Potential impact of large herbivores in a savanna system. *Ecological Applications*. 1999, vol. 9 (3), pp. 784–797. DOI: 10.2307/2641329.
- McNaughton S.J. Grazing as an optimization process: Grass-ungulate relationships in the Serengeti. *The American Naturalist*. 1979, vol. 113 (5), pp. 691–703. www.jstor.org/stable/2459961
- Radford T. James Lovelock at 100: the Gaia saga continues. *Nature*. 2019, vol. 570, pp. 441-442. DOI: 10.1038/d41586-019-01969-y.
- Sheil D., Murdiyarso D. How forests attract rain: An examination of a new hypothesis. *BioScience*. 2009, vol. 59 (4), pp. 341–347. DOI: 10.1525/bio.2009.59.4.12.
- Vernadsky V. I. *Living Matter in the Chemistry of the Sea*. Petrograd: Scientific Chemical-Technical Publishing House, 1923. [in Russian].

Vernadsky V. I. *Chemical structure of the Earth's biosphere and its environment*. Moscow: Nauka, 1965. [in Russian].

Watson A.J., Lovelock J.E. Biological homeostasis of the global environment: the parable of Daisyworld. *Tellus B: Chemical and Physical Meteorology*. 1983, vol. 35 (4), pp. 284–289. DOI: 10.3402/tellusb.v35i4.14616.