

O QUE DINÂMICA NÃO LINEAR PODE NOS ENSINAR SOBRE COMUNIDADES PLANCTÔNICAS?

Heury Ferr¹

RESUMO

Toda a nossa ciência moderna se desenvolveu basicamente sobre um paradigma de mundo que pode ser denominado de paradigma linear de acordo com a definição de paradigma de Thomas Kuhn (1962). Dentro deste paradigma os efeitos são sempre proporcionais às causas, de maneira tal que causas de intensidade pequena geram efeitos finais pequenos. A grande maioria das teorias e modelos construídos em toda a biologia foi estruturada sob esta ótica. A partir do surgimento e crescimento do poder computacional nos últimos 50 anos surgiu um novo paradigma, denominado paradigma não linear ou ciência não linear. Dentro desta nova ótica, efeitos não são proporcionais à intensidade das causas, e prevalece na maioria dos casos uma dinâmica de não equilíbrio regendo os fenômenos. O presente artigo tem por foco questões de dinâmica de comunidades planctônicas que ganharam novas formas de entendimento a partir deste paradigma, sem fazer uso de uma matemática mais densa e elaborada na exposição das questões, buscando torná-las assim mais acessíveis em sua essência. Questões como o paradoxo do plâncton de Hutchinson (1961), que pareciam insolúveis dentro de um paradigma de mundo linear, tornam-se melhor tratáveis a partir de métodos não lineares, que apontam também novas formas de manejar e se entender comunidades planctônicas de elevada riqueza e o fenômeno de *blooms* algais. Em decorrência das questões referidas, aborda-se no presente artigo três “lições” oriundas deste novo paradigma, possivelmente bastante úteis para o entendimento e manejo de comunidades planctônicas.

Palavras Chave: Caos; Manejo; Comunidades Planctônicas; Não Linearidade; Blooms Algais.

ABSTRACT

What Nonlinear Dynamics can teach us about plankton communities?

All our modern science has developed largely on world paradigm that can be called linear paradigm, according to the definition of Thomas Kuhn (1962). Within this paradigm the effects are always proportional to the causes, in a manner that small intensity causes generate small end effects. The vast majority of theories and models built in biology has been structured under this point of view. From the emergence and growth of computing power in the last fifty years has emerged a new paradigm called nonlinear paradigm or nonlinear science. Within this new perspective, effects are not proportional to the intensity of the causes, and prevails in most cases a non-equilibrium dynamics governing the phenomena. This article focuses on questions about planktonic communities that have gained new ways of understanding from this paradigm, without using a dense and elaborated mathematics for the exposition of the issues, trying to make them more accessible in their essence. Questions such as the plankton paradox of Hutchinson (1961), which seemed insoluble within a linear world paradigm, ones become better treatable from nonlinear methods that also suggest new ways to manage and to understand high species richness planktonic communities and the phenomenon of algal blooms. As a result of the above issues, three experiences arising out this new paradigm will be explored, which can be quite useful for the understanding and management of real planktonic communities.

Key Words: Chaos; Management; Planktonic communities; Non Linearity; Algal Blooms.

¹ Laboratório de Ecologia Teórica e Síntese, Universidade Federal de Goiás - UFG, Campus II Samambaia, CEP 74001-970, Goiânia, Goiás, Brasil. E-mail: heurymaster@gmail.com

APRESENTAÇÃO: O QUE É O PARADIGMA NÃO LINEAR?

Pêndulo ecológico: foi esse o termo usado por Begon & Mortimer (1986) para denotar a equação logística contínua como símbolo mais proeminente da representação do paradigma linear de mundo dentro do pensamento ecológico, analogia que se estende a diversos outros ramos da biologia. O termo faz referência à representação clássica de um sistema linear: o pêndulo simples em física, um sistema que consiste em um peso na ponta de um fio flexível e resistente, e que sempre retorna ao estado de equilíbrio após sofrer qualquer perturbação. Sistemas lineares possuem três comportamentos dinâmicos possíveis: crescer o tempo todo, decrescer o tempo todo, ou parar em um ponto de equilíbrio. Em sistemas lineares os efeitos são sempre proporcionais à intensidade da causa inicial (Campbell, 1987). Os três comportamentos acima descritos representam assim, um sistema “bem comportado”, qualquer comportamento distinto disto, como um ciclo sazonal ou uma população oscilando periodicamente no tempo, necessita ser representado necessariamente por equações não lineares (Kendall, 2001).

Assim sendo, para sistemas não lineares existem diversas outras formas de comportamento e não necessariamente os efeitos se mostram sempre proporcionais às intensidades das causas iniciais (Boccaletti *et al.*, 2000). Há uma forma particular de comportamento presente nos sistemas não lineares que se denomina Caos - um sistema que apresenta tal comportamento sob certa configuração de parâmetros pode ser denominado de um sistema caótico. O comportamento caótico pode ser definido de maneira simples como sinônimo de sensibilidade às condições iniciais, ou seja, se um sistema encontra-se em uma configuração que caracterize caos, qualquer mudança ínfima nas condições iniciais pode gerar resultados finais completamente distintos; essa característica também é denominada de efeito borboleta (Ferr, 2009).

É interessante notar que à primeira vista um sistema caótico se assemelha muito em comportamento a um sistema regido pelo acaso (estocástico). Na prática tanto sistemas caóticos quanto sistemas estocásticos são imprevisíveis a longo prazo e as séries temporais de ambos parecem flutuações erráticas, sem caracterizarem um “padrão”. Porém, um ponto muito importante a se frisar é que a imprevisibilidade em um e em outro possui motivos bem distintos, sistemas aleatórios ou estocásticos são imprevisíveis em função do acaso, já sistemas caóticos são imprevisíveis porque produzem

informação exponencialmente à medida que o tempo passa (Gonzales, 2003).

O estudo do Caos nos mostrou que o mundo das equações não lineares continha bem mais que apenas equações ligeiramente mais complicadas no que se refere ao comportamento dinâmico. Ele continha uma nova maneira de pensar, de abordar o mundo natural no entendimento de seus fenômenos (Hastings *et al.*, 1993). O mundo da ciência não linear passou então a representar uma lógica distinta, em que os efeitos não são proporcionais à intensidade das causas. Causas pequenas podem provocar efeitos finais de proporções gigantescas. Outro ponto importante é que equações muito simples podem apresentar uma gama muito complexa de comportamentos (May, 1976), ou falando de outra forma, não é obrigatoriamente necessário se ter equações complexas para o entendimento de fenômenos biológicos complexos.

Convém ressaltar que equações não lineares e paradigma não linear não são termos sinônimos, o primeiro se refere a uma característica matemática das expressões que constituem o corpo de equações, o segundo é uma visão de mundo, na verdade não é raro muitos pesquisadores buscarem interpretar fenômenos não lineares a partir de um paradigma de mundo linear, pode parecer curioso, porém de maneira por vezes inconsciente estamos frequentemente buscando um dos três comportamentos: uma população ou comunidade crescendo, decrescendo, ou estando em equilíbrio. Quando por ventura algo se desvia dessas expectativas atribuímos isso ao acaso, ou a fatores externos ao sistema, como o ambiente flutuando e assim influenciando o fenômeno. Ao fazermos isso estamos em boa parte das vezes de maneira não voluntária assumindo que inerentemente os sistemas tendem a ser “bem comportados”, seguirem uma lógica linear, e que, são os fatores externos ao sistema o que o impelem a ter um comportamento distinto, mais complexo, flutuante, errático ou imprevisível (Mandal *et al.* 2007).

A lógica de dinâmica não linear permeia hoje muitos ramos da biologia moderna (Oscussi 2006), mas infelizmente ainda se restringe a um grupo muito pequeno de pesquisadores devido à sofisticação matemática necessária para o entendimento mais profundo das questões.

Nas sessões que se seguem explorarei as consequências de alguns destes resultados com a aplicação do paradigma não linear para o entendimento de questões ligadas à dinâmica de comunidades planctônicas, sem expor aqui os modelos matemáticos formais que embasam tais resultados.

Não Linearidade em Comunidades Planctônicas: Imprevisibilidade Inerente

Durante muitos anos o estudo experimental de questões ligadas à dinâmica não linear em sistemas biológicos sempre apresentou muitas dificuldades, desde falta de técnicas para análise de séries temporais onde se pudesse distinguir em meio a ruídos estocásticos a parte da flutuação na série devida a não linearidades internas (Zhanshan 2011, Duarte 2010), até mesmo à própria execução de experimentos. Para investigar experimentalmente características de dinâmica não linear é importante que se escolha um grupo de organismos para estudo, de modo tal que duas características básicas estejam presentes no grupo escolhido: tempo de geração curto (para que séries temporais com muitas gerações possam ser coletadas) e taxa de crescimento elevada sob certas circunstâncias (pois a maioria dos modelos matemáticos teóricos aponta a não linearidade do sistema como regida ou influenciada por uma elevada taxa de crescimento). Dadas essas duas condições, comunidades fitoplanctônicas figuram como um grupo possível de organismos com atributos adequados para investigações concernentes à dinâmica não linear (Scheffer *et al.* 2003).

O que acontece em uma comunidade fitoplanctônica é que há dois conjuntos de fatores que promovem sua variação no tempo: 1) relações não lineares na interação entre as espécies da comunidade; 2) o efeito das variáveis abióticas, do meio externo à própria comunidade. Suponhamos uma situação em que experimentalmente fosse possível controlar e tornar fixas todas as variáveis externas à comunidade, de maneira tal que, qualquer variação surgida na mesma, só pudesse ser correlacionada com os fatores não lineares externos.

Um dos experimentos bem sucedidos nessa direção foi o trabalho de Bennica *et al.* (2008) que monitorou durante 10 anos comunidades planctônicas em laboratório sob condições abióticas rigorosamente constantes. Sob tais circunstâncias, não se pode atribuir qualquer flutuação na comunidade aos fatores abióticos. Seus resultados mostram elevada flutuabilidade na biomassa e densidade para diversos táxons, flutuabilidade esta que, portanto, só pode ser atribuída a não linearidades internas ao próprio sistema.

Que implicações práticas existem para uma elevada flutuabilidade de uma comunidade planctônica sem relação com o ambiente? Exploreemos esse ponto. Digamos que se construa um modelo de previsão para dinâmica de espécies de microalgas

no qual se leve em consideração todas as variáveis abióticas mais importantes, e ainda que o modelo seja uma representação muito boa da realidade, ainda assim, esse modelo pode apresentar baixo poder de explicação, não por ser “limitado”, ou por omitir variáveis importantes, mas simplesmente porque a maior parte da variabilidade associada àquela comunidade se deve a fatores internos, e não às condições direcionadas por flutuações nas variáveis abióticas (Perruche 2010; Walz 2008). Em muitos trabalhos onde se busca explicar a variação de comunidades zooplanctônicas ou fitoplanctônicas a partir de variáveis abióticas, o resultado de baixa explicação das variáveis abióticas pode ser simplesmente pelo fato de a maior parte dessa variação ter origem interna no próprio sistema, fruto das não linearidades inerentes ao mesmo, não sendo assim essa variação definida por variáveis externas ao mesmo, embora possam também ser por essas influenciadas. Portanto, um baixo poder de explicação de variáveis abióticas em estudos limnológicos pode se dar pelo fato de os sistemas serem “mal comportados” em si mesmos, e não por conta de limitações nas mensurações feitas nas variáveis abióticas que supostamente definiriam o comportamento do sistema.

Manejando Comunidades Planctônicas: O Horizonte de Previsibilidade

A não linearidade e consequente caos em comunidades planctônicas possuem implicações práticas sérias, pois afetam muito consideravelmente nossa capacidade de manejar e prever a dinâmica desses sistemas. Como exemplo, digamos que estimemos a biomassa de uma comunidade fitoplanctônica através da quantidade de clorofila em um dado corpo d'água, e cheguemos ao número 75,0 mg/m³. Suponhamos que a configuração de parâmetros nessa comunidade implique em um dado momento em comportamento caótico do sistema. Essa comunidade, sob regime de dinâmica caótica, tem um comportamento temporal completamente distinto de uma outra sob condições exatamente idênticas, mas que possua uma biomassa digamos de 75,3 mg/m³. Como sempre trabalhamos com estimativas em qualquer medida, o erro em torno dessa estimativa, por mais ínfimo que possa ser, é capaz de gerar previsões completamente distintas daquelas que ocorrerão no sistema natural. Como nunca conseguimos mensurar nenhum parâmetro com precisão infinita, sempre haverá algum tipo de erro de estimativa, esse simples desvio gera uma diferença de previsão que se amplifica exponencialmente à medida

que o tempo passa, sendo que o resultado final no sistema real à medida que o horizonte temporal se alarga é completamente distinto do previsto por um modelo, mesmo que o modelo seja tão preciso quanto uma lei física no que concerne ao funcionamento do fenômeno (Prigogine 1997).

O trabalho de Beninca *et al.* (2008) demonstrou que o horizonte de previsibilidade neste destoamento exponencial entre a distância do previsto para o observado é de aproximadamente 28 dias, isso implica que o máximo que se pode obter de previsão para uma comunidade planctônica é algo em torno de 1 mês, depois disso a distância entre previsto e observado é muito grande para que se possa levar em conta o comportamento indicado pelo modelo para se buscar tomar decisões ou entender o comportamento futuro do sistema.

Portanto, *uma primeira lição que podemos aprender com o paradigma não linear: comunidades planctônicas podem ser inerentemente imprevisíveis a longo prazo, não importa quão acuradas sejam as medidas efetuadas nos parâmetros abióticos ou quão acurados sejam os modelos que busquem prever seu comportamento dinâmico.*

MODELOS DE PREVISÃO PARA *BLOOMS* ALGAIS

Há diversos modelos matemáticos propostos na literatura de limnologia na busca de entendimento e previsão de *blooms* algais (Huisman *et al.* 1999, Huppert & Barnes 2005), e alguns estudos nessa direção mostram claramente que *blooms* algais podem ser fenômenos regidos por dinâmica não linear e apresentarem comportamento caótico, ou mesmo serem o resultado de uma teia de interações na qual dinâmica caótica está presente. Seguindo tal raciocínio, se fenômenos como *blooms* algais podem possuir dinâmica caótica e, se o horizonte de previsibilidade para comunidades planctônicas se mostra ser algo em torno de 28 dias, então por mais sofisticados que sejam os modelos utilizados para sua previsão, e por mais acurados que sejam os dados referentes às variáveis abióticas de um corpo d'água, seja rio, lago ou lagoa, *blooms* figuram como fenômenos sempre imprevisíveis em uma faixa de tempo maior que 1 mês.

Isso pode parecer a princípio uma séria dificuldade no manejo de populações planctônicas, no entanto algo interessante aqui é que não temos apenas uma dificuldade, mas podemos saber exatamente porque há a dificuldade e onde está essa dificuldade, e a mesma não se encontra nos instrumentos de medição, nem tão pouco nas limitações dos modelos,

é inerente ao sistema em si. Embora isso soe como um argumento não consolador há outra faceta muito importante e talvez mais surpreendente: **o caos pode ser controlado, e de certo modo, facilmente.**

IMPREVISÍVEL, NO ENTANTO, CONTROLÁVEL

Quando se fala em imprevisibilidade é frequente fazermos uma associação quase que automática à ideia de falta de controle, ou seja, se um sistema biológico é imprevisível isso implica que é difícil manejá-lo, se *blooms* algais são fenômenos inerentemente imprevisíveis, se comunidades planctônicas também o são, então, manejar tais sistemas parece à primeira vista ser algo ainda mais desafiador, talvez até beirando o impossível. Sim, isso é correto dentro de uma visão de mundo linear, porém, a Ciência Não Linear nos mostrou algo curioso, uma segunda lição: *o imprevisível é facilmente controlável, e na verdade, mais facilmente controlável que o previsível em certo sentido.*

Isso porque no espaço de parâmetros que define o comportamento dinâmico do sistema os comportamentos estáveis encontram-se próximos dos comportamentos instáveis, ou seja, é possível aplicar-se leves perturbações ao sistema fazendo-o sair de uma órbita instável para uma estável, ou em termos menos abstratos, com pequenas perturbações é possível controlar todo o sistema. Embora soe abstrato, isso foi demonstrado experimentalmente não em populações planctônicas, mas em besouros de farinha do gênero *Tribolium* (Desharnais *et al.* 2001). Parametrizando um modelo discreto baseado em um sistema de equações que descrevia adequadamente a dinâmica populacional dos besouros, os pesquisadores verificaram por meio de simulação que teoricamente uma pequena alteração na proporção de machos e fêmeas na taxa de recrutamento faria com que a população de *Tribolium* transitasse do estado de dinâmica caótica (imprevisível) para um estado de dinâmica estável, o que foi confirmado. Isso mostra que talvez seja possível controlar sistemas biológicos não lineares sem a necessidade de aplicar sobre eles grandes perturbações, por meio do uso das propriedades não lineares inerentes ao próprio sistema. Com base nessa lógica fica uma pergunta clara: Seria possível, por exemplo, chegar-se a controlar comunidades planctônicas evitando-se a ocorrência de *blooms* algais através de pequenas perturbações na biomassa da comunidade? É uma questão ainda em aberto, sem estudos experimentais no Brasil e no Mundo nessa direção.

Riqueza de Comunidades e o Paradoxo do Plâncton

Estudos que investigam dinâmica não linear em comunidades biológicas têm claramente demonstrado que comunidades que apresentam dinâmica caótica em uma ou mais espécies constituintes, são mais ricas que comunidades nas quais, sob condições gerais semelhantes, todas as espécies possuam dinâmica de equilíbrio (Shovonlal & Chattopadhyay 2007, Karolyi *et al.* 2000, Huisman & Weissing 1999). O que ocorre é que a intensidade de competição intraespecífica na comunidade é maior quando todas as espécies tendem a um estado de equilíbrio, fazendo com que nesse estágio a exclusão competitiva aconteça. Sob o regime de dinâmica caótica o sistema é impedido de atingir um estado em que todas as espécies estejam em equilíbrio, evitando assim a exclusão competitiva (Scheffer *et al.* 2003), possibilitando então maior riqueza à comunidade. Uma maneira intuitiva de entender isso é pensar que a dinâmica caótica “dilui” a intensidade de competição interespecífica do sistema, uma vez que as espécies não estão “face a face” em uma condição de equilíbrio afetando competitivamente umas às outras, isso se reflete também em uma certa assincronia das séries temporais. Enquanto algumas populações estão crescendo outras estão diminuindo ou flutuando levemente, com séries temporais fora de fase, isso permite a coexistência de mais espécies no sistema. Portanto, uma terceira lição advinda da ciência não linear: *Comunidades biológicas que apresentam dinâmica caótica são mais ricas que comunidades nas quais as demais espécies se comportem de maneira estável.*

Essa mesma lógica fornece uma explicação plausível ao antigo paradoxo do plâncton proposto por Hutchinson em 1961, que implica no fato de comunidades planctônicas serem dotadas de centenas de espécies, todas coexistindo no mesmo lugar e com necessidades nutricionais com elevado grau de semelhança, ou em outros termos, com elevada sobreposição de nicho (Perruche *et al.* 2010, Shovonlal & Chattopadhyay 2007, Horn & Catron 2003).

O princípio da exclusão competitiva nos ensina que se duas espécies possuem nichos muito semelhantes e coexistem no mesmo habitat, com o passar do tempo evolutivo, se essa sobreposição se mantiver, a intensidade de competição fará com que uma espécie exclua a outra (Scheffer *et al.* 2003). Como então centenas de espécies de plâncton coexistem em um mesmo lago tendo

elevada sobreposição de nicho? A resposta parece ser dinâmica não linear de não equilíbrio, que “dilui” a intensidade de competição no sistema, fazendo com que várias espécies possam coexistir em um mesmo habitat, criando assim comunidades mais ricas (Huisman & Weissing 1999).

Outro ponto importante é que comunidades mais ricas são geralmente também mais resistentes a distúrbios ambientais (Ives & Carpenter 2007). Tudo isso implica então que a existência de dinâmica inerente de não equilíbrio em uma comunidade a torna mais rica e mais resistente a impactos externos em comparação com uma situação em que todas as espécies da comunidade apresentassem uma dinâmica de equilíbrio. Comunidades planctônicas em circunstâncias de não equilíbrio seriam então mais ricas que comunidades em equilíbrio, e possivelmente, mais resistentes a impactos ambientais. Além deste aspecto, alguns estudos demonstram que mesmo o fenômeno de extinção de espécies pode ser atenuado por presença de dinâmica não linear em comunidades (Allen *et al.* 1993).

CONCLUSÕES E PERSPECTIVAS

Dentro do paradigma de mundo não linear o estudo de comunidades planctônicas ganha uma perspectiva peculiar em diversos aspectos, surge uma imprevisibilidade inerente para o caso de *blooms* algais, mas que de maneira aparentemente paradoxal mostram-se mais fáceis de se controlar em termos teóricos se oriundos de uma sistema em estado caótico, e essas comunidades cujas espécies não tendem sempre a um ponto de equilíbrio de tamanho populacional seriam comunidades mais ricas. Há muito a se explorar nessa direção, não há estudos experimentais conduzidos com o intuito de responder essas perguntas, que poderiam ser muito úteis não apenas para uma compreensão científica pura, mas talvez principalmente para o manejo em situações reais de comunidades planctônicas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALLEN, J.C., SCHAFFER, W.M., ROSKO, D. 1992. Chaos reduces species extinction by amplifying local population noise. *Nature*, 364: 229-232
- BEGON, M.; MORTIMER, M. 1986. *Population Ecology: A Unified Study of Animals and Plants*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- BENINCA, E., HUISMAN, J., HEERKLOSS, R., JÖHNK, K.D., BRANCO, P., NES, E.H.V., SCHEFFER, M., ELLNER. S.P. 2008. Chaos in a

long-term experiment with a plankton community. *Nature*, 451: 822-826.

BOCCALETTI, S., GREBOGI, C., LAY, Y.C., MANCINI, H. MAZA, D. 2000. The control of chaos: theory and applications. *Physics Reports*, 329: 103-197.

CAMPBELL, D.K. 1987. *Nonlinear Science from Paradigms to Practicalities*. Los Alamos Science Special Issue, P. 218-262.

DESHARNAIS R.A., COSTANTINO R.F., CUSHING J.M., HENSON S.M. & DENNIS B. 2001. Chaos and population control of insect outbreaks. *Ecology Letters*, 4: 229-235.

DUARTE, J., JANUÁRIO, MARTINS, N., SARDANYÉS, J. 2010. Quantifying chaos for ecological stoichiometry. *Chaos*, 20(3): 1-9.

FERR, H. *Dinâmica Caótica em Ecologia: Avanços Teóricos e Metodológicos*. 2009. *Neotropical Biology and Conservation*, 4(3):125-132.

GONZÁLEZ, J.A., TRUJILLO, L., ESCALANTE, A. 2003. Intrinsic chaos and external noise in population dynamics. *Physica A*, 324:723-732.

HASTINGS, A., HOM, L.C., ELLNER S., TURCHIN, P., GODFRAY, H.C.J. 1993. Chaos in Ecology: Is Mother Nature a Strange Attractor? *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 24:1-33.

HORN, J., CATTRON, J. 2003. The Paradox of the Plankton: Oscillations and Chaos in Multispecies Evolution. *Gecco*, LNCS 2723, p. 298-309.

HUPPERT, A.; BLASIUS, B.; OLINKY, R.; STONE, L. 2005. A model to seasonal phytoplankton blooms. *Journal of Theoretical Biology*, 236:276-290.

HUISMAN, J., OOSTVEEN, P.V., WEISSING, F.J. 1999. Species Dynamics in Phytoplankton Blooms: Incomplete Mixing and Competition. *The American Naturalist*, 154(1): 46-68.

HUISMAN, J., WEISSING, F.J. 1999. Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos. *Nature*, 402: 407-410.

HUTCHINSON, G.E. 1961. The Paradox of the Plankton. *The American Naturalist*, 95 (882):137-145.

IVES, A.R., CARPENTER, S.R. 2007. Stability and Diversity of Ecosystems. *Science*, 317: 58-62.

KAROLYI, G., PENTEK, A., SCHEURING, I., TEL, T., TOROCZKAI, Z. 2000. Chaotic flow: The physics of species coexistence. *PNAS*, 97(25):13661-13665.

KENDALL, B.E. 2001. *Nonlinear Dynamics and Chaos*. *Encyclopedia of Life Sciences*, p. 1-8.

KUHN, THOMAS. 1962. *A estrutura das revoluções científicas*. 7.^a ed. São Paulo: Perspectiva, 2003.

MANDAL, S., RAY, S., ROY, S., JORGENSEN, S.E. 2007. Investigation of thermodynamic properties in an ecological model developing from ordered to chaotic states. *Ecological Modelling*, 204: 40-46.

MAY, R.M. 1976. Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature*, 261: 459-467.

OSCUSSI, F.F. 2006. The paradigm of complexity in clinical neurocognitive science, *12(5)*: 390-397.

PERRUCHE, C., RIVIÉRE, P., PONDAVEN, P., CARTON, X. 2010. Phytoplankton competition and coexistence: Intrinsic ecosystem dynamics and impact of vertical mixing. *Journal of Marine Systems*, 81: 99-111.

PRIGOGINE, I. 1997. Non-linear Science and the Laws of Nature. *J. Franklin Inst*, 334B (5-6): 745-758.

SHOVONLAL, R., CHATTOPADHYAY, J. 2007. Towards a resolution of 'the paradox of the plankton': A brief overview of the proposed mechanisms. *Ecological complexity*, 4: 26-33.

SCHEFFER, M., RINALDI, S., HUISMAN, J., WEISSING, J. 2003. Why plankton communities have no equilibrium: solutions to the paradox. *Hydrobiologia*, 491: 9-18.

WALZ, N., ADRIAN, R. 2008. Is there a Paradigm shift in Limnology and Marine Biology? *International Review of Hydrobiology*, 93(4-5): 633-638.

ZHANSHAN, M. 2011. Did we miss some evidence of chaos in laboratory insect populations? *Popul. Ecol.*, 53:40.