

EFECTO DE LA DISTRIBUCIÓN ESPACIAL Y LA TRANSMISIÓN HORIZONTAL DE LA INFORMACIÓN SOBRE LA SUSTENTABILIDAD DE LA COOPERACIÓN: UN MODELO BASADO EN AGENTES

Ivette Carolina Martínez^{1} y Klaus Jaffe²*

¹ Grupo de Inteligencia Artificial, Universidad Simón Bolívar.

² Laboratorio de Evolución, Universidad Simón Bolívar. *martinez@usb.ve.

RESUMEN

Con el fin de explorar el efecto de redes con diferentes distribuciones espaciales y de la Transmisión Horizontal de la Información sobre la sustentación de la cooperación, presentamos un Modelo Basado en Agentes. El modelo de cooperación empleado está basado en el concepto de la “manada egoísta” de William Hamilton, en que la pertenencia a un grupo proporciona protección contra depredadores. La transmisión horizontal de la información se modela usando la regla de la mayoría. Observamos la sustentación de la cooperación sobre cinco estructuras espaciales (retícula unidimensional, retícula bidimensional, Grafos Aleatorios, Redes de Pequeño Mundo y Redes Libres de Escala), en combinación con cuatro probabilidades de difusión de la opinión de la mayoría. Nuestros resultados muestran que bajo la Transmisión Horizontal de la Información, la estructura espacial de la red afecta de forma importante la sustentación de la cooperación. En algunas estructuras, en particular las Redes de Pequeño Mundo, la cooperación es menos sensible a la transmisión de la información, que en otras redes.

Palabras clave: Cooperación, Redes Complejas, Transmisión Horizontal de la Información, Modelos Basados en Agentes.

Effect of spatial distribution and horizontal transmission of information on the sustainability of cooperation: an agent-based model

Abstract

In order to explore the joint effects of different spatial network distributions along with Horizontal Information Transmission over the sustainability of cooperation, we present an Agent Based Model. The cooperation model in which it is founded is based on the Hamilton's "selfish herd" concept, in that concept belonging to a group provides protection against predators. Horizontal transmission of information is modeled using the majority rule. The sustainability of cooperation was observed over five spatial structures (one-dimensional grids, two-dimensional grids, Random Graphs, Small World Networks, and Scale Free Networks), combined with four values for the probability of majority's opinion diffusion. Our results show that under the Horizontal Information Transmission, the spatial structure significantly affects the sustainability of cooperation. In some structures, particularly in Small World Networks, cooperation is less sensitive to the information transmission, than in other networks.

Keywords: Cooperation, Complex Networks, Horizontal information Transmission, Agent Based Models.

INTRODUCCIÓN

A lo largo del último siglo, antropólogos, biólogos evolutivos, científicos en computación y físicos han estudiado la evolución de la cooperación entre animales y entre humanos (Hammerstein, 2003), y los resultados de estos esfuerzos han estado condicionados a las diferentes premisas del sujeto de estudio y de los métodos tradicionalmente usados en cada una de estas disciplinas. A pesar de esta heterogeneidad, queda para todos claro que el comportamiento social - y en particular la cooperación entre humanos - es el resultado de la evolución biológica (EB), mediada por la herencia, y de la evolución cultural (EC), mediada por la toma de decisiones racionales y la cultura (i.e., intercambio de información y aprendizaje entre pares) (Richardson *y col.*, 2004, Kurzban y Houser, 2005, Henrich y Henrich, 2006). Son varios mecanismos propuestos para explicar el surgimiento y sustentabilidad de la cooperación en términos biológicos. Hamilton (1964a;b) explica la cooperación como el resultado de la interacción entre individuos emparentados: en otras palabras, tanto el donante y como el receptor de una acción cooperativa están genéticamente relacionados, haciendo que ésta sea potencialmente heredable y sujeta a evolución. En consecuencia, la dirección de la transmisión de la información en EB es siempre vertical, dado que ocurre a través del intercambio de genes asociado a cada evento reproductivo (Nowak y Sigmund, 2004, Richardson *y col.*, 2004, Ehrlich y Levin, 2005). Asimismo, en EC la dirección es también vertical cuando ocurre entre padres e hijos (Cavalli-Sforza y Feldman, 1981).

También son numerosos los mecanismos propuestos para explicar el surgimiento y sustentabilidad de la cooperación entre individuos no relacionados entre sí (Nowak, 2006). La reciprocidad directa (Trivers, 1971; Axelrod y Hamilton, 1981), la reciprocidad indirecta (Nowak y Sigmund, 1998), la reciprocidad en redes (Ohtsuki *y col.*, 2006) y el castigo altruista (Fehr y Gächter, 2002) han sido particularmente estudiados. Los tres primeros procesos se fundamentan en que un comportamiento altruista particular puede ser favorecido por la probabilidad de una interacción mutua en el futuro. El último, por otra parte, explica la cooperación como el resultado del castigo que algunos individuos infligen a otros, a costa de su propio fitness. Bajo estos escenarios, la dirección de la transmisión de información en la EC también puede ser horizontal, cuando ocurre entre individuos de la misma generación, y oblicua, entre individuos de una generación a individuos de la próxima generación, no

emparentados (Nowak y Sigmund, 2004), Richardson *y col.*, 2004, Ehrlich y Levin, 2005).

A pesar del interés que revisten estos procesos, son pocas las contribuciones que comparan directamente las diferentes formas en como la cooperación puede haber evolucionado (Boyd y Richerson, 2005, Acerbi y Parisi, 2006). Cipriani y Jaffe (2005) presentaron un modelo espacial de una dimensión basado en el concepto de la “manada egoísta” de Hamilton (1971), que asumía que las dinámicas culturales y biológicas dependen de la acción de la selección natural sobre los fenotipos, y que permitía ajustar la tasa de depredación en individuos con estrategias de colaboradores y no colaboradores. El concepto de manada egoísta establece que el usar a otros individuos para protegerse de los depredadores puede conducir a la formación de grupos. Al pertenecer a un grupo, un individuo reduce su oportunidad de ser capturado por un depredador. Este beneficio contra los depredadores beneficia tanto al individuo como al grupo. Cipriani y Jaffe (2005) compararon la transmisión vertical de la información en EB con la horizontal en EC y concluyeron que pequeñas ventajas selectivas provistas por la cooperación entre vecinos, resultantes tanto de EB como de EC, podían resultar en la formación de grupos estables. Jaffe y Cipriani (2007) modificaron el modelo anterior y compararon la evolución de la cooperación en poblaciones con individuos colaboradores y no colaboradores, y poblaciones con colaboradores y free-riders, bajo tres escenarios de transmisión de la información: (1) vertical, análoga a un proceso hereditario, (2) horizontal, simulando un efecto tipo “opinión de la mayoría”, análoga a las dinámicas de opinión y aprendizaje social, y (3) horizontal y vertical, análoga a un proceso de evolución cultural. Estos autores concluyeron que la variabilidad en la dirección de la transmisión de la información explicaba importantes diferencias en la dinámica de los individuos dependiendo de la estrategia que empleaban. Nowak y May (1992) ya habían demostrado que la cooperación podía emerger en una población de estrategias sin memoria (i.e., sin EB) siempre y cuando las interacciones entre individuos siguiesen una estructura espacial particular. Si bien estos resultados fueron replicados en contribuciones subsiguientes, especialmente abordando el clásico problema de teoría de juegos conocido como el Dilema del Prisionero (Killingback *y col.*, 1999, Hauert, 2001; Doebeli y Hauert, 2005; Hauert, 2006; Ohtsuki *y col.*, 2006; Santos y Pacheco, 2006; Santos *y col.*, 2006, Fu *y col.*, 2007; Roca *y col.*, 2009), no fue hasta 2009 que Roca *y col.* descubrieron que adicionalmente a la estructura espacial, era importante considerar la regla de

actualización de la información en los individuos para estudiar la evolución de la cooperación. En efecto, en la mayoría de los trabajos citados arriba no consideraban el efecto de las diferentes formas de transmisión de la información. En otras palabras, las diferentes reglas de actualización estudiadas por Roca *y col.* (2009) eran análogas a la idea de las diferentes tasas de transmisión horizontal de información descritas anteriormente.

En este estudio, tomamos los principios del modelo propuesto por Cipriani y Jaffe (2005) y los utilizamos para construir un modelo basado en agentes (Axtell y Epstein, 1994), que permite incorporar de forma natural cualquier estructura espacial. Con este modelo, exploramos el efecto conjunto de la distribución espacial y la tasa de transmisión horizontal de la información sobre la dinámica de la cooperación.

EL MODELO

Nuestro modelo simula una población de individuos que interactúan con diferentes roles sociales (cooperadores y no-cooperadores) bajo diferentes tasas de transmisión horizontal de información en ambientes con diferentes estructuras espaciales. En nuestra formulación, siguiendo las ideas de (Cipriani y Jaffe, 2005), el concepto de la "manada egoísta" (Hamilton, 1971) se traduce en la importancia de la pertenencia a un grupo, dado que esta proporciona protección contra la depredación.

Las estructuras espaciales, que figuran las relaciones espaciales o de contacto entre individuos, son representadas usando grafos no dirigidos. Las topologías de los grafos permanecen fijas a lo largo de la ejecución de cada simulación. Los vértices pueden estar ocupados por individuos siguiendo cualquier estrategia (i.e, cooperadores y no-cooperadores), y también pueden estar vacíos. Los vecinos inmediatos de un individuo en el grafo conforman el grupo de este individuo.

El Algoritmo 1 muestra el ciclo principal de la simulación. Inicialmente, la función `crearMundo(tamaño)`, crea un grafo vacío y con topología fija, con un igual tamaño indicado por el parámetro `tamaño`. Luego, la función `poblarMundo()` crea los agentes, asignando aleatoriamente a cada vértice un agente (cooperador o no cooperador) de acuerdo a las proporciones iniciales deseadas de cada tipo de individuo.

Algoritmo 1 Ciclo principal de la simulación

```

1: crearMundo(tamanho)
2: poblarMundo()
3: para t=0 hasta numeroIteraciones hacer
4:   para cada agente hacer
5:     pasoAgente()
6:   fin para
7: recogerAgentesMuertos()
8: repoblarMundo()
9: fin para

```

Seguidamente, se procederá a iterar sobre el tiempo, *t*. En cada iteración, cada uno de los agentes ejecuta el método `pasoAgente()`, que se describe en el Algoritmo 2. En este método se implementan las principales actividades que llevan adelante los agentes: La transmisión horizontal de la información (en la forma de imitación) y el sometimiento a presiones selectivas (en la forma de depredación). Al finalizar, el procedimiento `recogerAgentesMuertos()` se encarga de remover a los individuos depredados del mundo, mientras que el método `repoblarMundo()` se encarga de ocupar los vértices vacíos con nuevos agentes cuyas estrategias se distribuyen siguiendo las proporciones iniciales de las estrategias presentes.

Algoritmo 2 `pasoAgente()`

```

1: lVecinos <- obtVecinos()
2: nVecsCoops <- contarCooperadores(lVecinos)
3: si TransmisionCultural = TRUE entonces
4:   reglaDeLaMayoria()
5: fin si
6: muerto <- depredar(nVecsCoops)
7: si no muerto entonces
8:   mortalidadNatural()
9: fin si

```

La función `obtVecinos()` en el Algoritmo 2 obtiene los vecinos directos del agente en el grafo. Inmediatamente luego, se calcula cuántos de estos vecinos son cooperadores, `nVecCoop`. La regla de la mayoría, función representada en el Algoritmo 3, se implementa para simular la transmisión horizontal de la información (T), y se basa en el concepto de mayoría simple. Los individuos tienen una probabilidad p_T de imitar el

comportamiento de sus vecinos. En otras palabras, si estrictamente más de la mitad de los vecinos de un agente siguen una estrategia diferente, este agente cambia su estrategia con probabilidad pT .

Cuando un agente cooperador forma parte de un grupo de cooperadores (i.e., dos o más de sus vecinos son cooperadores) recibe protección en contra de la depredación, es decir, su probabilidad de depredación es pCo , y las probabilidades de depredación para cooperadores aislados $pCo0n$ y no cooperadores $pNCo$, son mayores. La diferencia entre las tasas de depredación en individuos aislados o no-cooperadores, y la tasa de depredación en cooperadores agrupados es lo que nos permite modelar el beneficio de la cooperación. A esta diferencia la denominamos “diferencial de adaptación”. En la función `depredar(nVecCoop)` se actualiza, de acuerdo con sus vecinos presentes, la tasa de depredación del agente. Luego, se determina según esta tasa, si el agente es depredado o no.

Algoritmo 3 `reglaDeLaMayoría()`

```

1: r <- generarAleatorioUniforme(0,1)
2: si tipo(agente) == COOPERADOR entonces
3:     nVecDif <- nVecsNoCoop
4:     si nVecDif > nVecs/2 y r ≤ tasaTC entonces
5:         cambiarTipo(agente;NO COOPERADOR)
6:     fin si
7: fin si
8: si tipo(agente) == NO_COOPERADOR entonces
9:     nVecDif <- nVecsCoop
10:    si nVecDif > nVecs/2 and r ≤ tasaTC entonces
11:        cambiarTipo(agente;COOPERADOR)
12:    fin si
13: fin si

```

Finalmente, si el individuo sigue vivo, se revisa también de forma aleatoria si no debe morir por causas naturales, según la probabilidad `tasaMortMarginal`. Si bien este chequeo se realiza para todos los agentes, la tasa puede ser diferente entre cooperadores y no-cooperadores. Interpretaremos esta diferencia como una medida del “costo de ser cooperador”, y la llamaremos cc .

EXPERIMENTOS

La implementación del modelo propuesto fue realizada en el lenguaje C++. Esta implementación permite la construcción de ambientes estructurados para las poblaciones, en la forma de retículas toroidales de una y dos dimensiones, y de tres clases de redes complejas. Las simulaciones fueron realizadas sobre poblaciones de 10^4 individuos durante 100 iteraciones. No más de 100 iteraciones fueron necesarias para que las proporciones de cada tipo de estrategias convergieran a su valor final y se estabilizaran. En cada simulación, la proporción de estrategias en la población inicial fue constituida en promedio por 50% de cooperadores y 50% de no-cooperadores.

Para los no-cooperadores y los cooperadores aislados las tasas de depredación fueron $pNCo = 0,8$ y $pCoOn = 0,8$; mientras que la tasa de depredación para cooperadores agrupados fue $pCo = 0,2$. La tasa de mortalidad marginal fue 0 en agentes no cooperadores, y varió entre 0 y 1 (dentro de casa serie en los experimentos) en agentes cooperadores. En todas las simulaciones el “diferencial de adaptación”, fue de 0.6. Recordemos que es este diferencial de adaptación lo que permite modelar el beneficio de la pertenencia a un grupo de cooperadores.

Se estudiaron cinco topologías: (a) retículas unidimensionales, (b) retículas bi-dimensionales, (c) Grafos Aleatorios (Erdős y Rényi, 1959), (d) Redes de Pequeño Mundo (Watts y Strogatz, 1998) y (e) Redes Libres de Escala (Barabási y Albert, 1999). Para cada estructura espacial, consideramos tres escenarios de transmisión horizontal de la información, $T \in \{0, 0.5, 1\}$. En las redes regulares se utilizó la vecindad de Von Neumann. Los experimentos consistieron en tres series de simulaciones, una para cada valor de la tasa de transmisión de la información pT , para cada topología. En cada serie de 21 simulaciones, se modificó el costo de ser cooperador (tasa de mortalidad de los cooperadores) en cada uno de los tres escenarios de transmisión horizontal de la información.

Con el fin de comparar las diferentes redes y retículas, se seleccionaron los parámetros de cada red de forma que su grado promedio fuese 4. Las redes complejas poseen un conjunto de propiedades estadísticas que permiten describir, por lo menos en parte, su estructura; y en consecuencia se espera que permitan explicar las dinámicas de los

procesos que se desarrollan sobre ellas. En nuestros experimentos utilizamos el grado promedio, la longitud promedio de caminos y el coeficiente de agrupación (Newman, 2003) (Tabla 1). Cada simulación se ejecutó 20 veces para obtener el promedio de los datos.

Tabla 1. Parámetros de construcción y valores de las propiedades características de las retículas y las redes. Propiedades: El grado promedio ($\langle k \rangle$), la longitud promedio de caminos (l) y, el coeficiente de agrupación (C).

Grafo	Parámetros	$\langle k \rangle$	l	C
Grid 1D	G(10000)	2	2499	1
Grid 2D	G(10000)	4	50	1
Grafo Aleatorio	G(10000,0.004)	3,99	6,44	0.0004
Grafo de Pequeño Mundo	G(10000,2,0.01)	4	37,44	0,4869
Red Libre de Escala	G(10000, 4)	4	4,14	0,001

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En los Grafos Aleatorios (Figura 2A) las curvas para $T=0$ y $T=0.5$ se separan de la curva $T=1$. Estando las proporciones de cooperadores en $T=1$ por debajo de las de $T=0.5$, y estas por debajo de las de $T=0$. Esta relación de orden entre las curvas es la misma que se observa en las retículas 1D, las Redes de Pequeño Mundo y las Redes Libres de Escala. Para $T=0.5$ los cooperadores son la mayoría de la población hasta que el costo de ser cooperador es $cc=0.5$, mientras que para $T=1$ esta mayoría solo se mantiene hasta $cc = 0.1$.

En los Grafos de Pequeño Mundo (Figura 2B) se mantiene la relación de orden entre las curvas. Para $T=0.5$, los cooperadores son la mayoría hasta que el costo de ser cooperador es $cc=0.5$, mientras que para $T=1$ la mayoría se mantiene hasta que $cc=0.2$. La diferencia entre las curvas de transmisión horizontal es menor en los grafos de pequeño mundo que en los aleatorios.

Las curvas en las Redes Libres de Escala también mantienen la misma relación de orden entre las curvas ($T=0 \geq T=0.5 \geq T=1$), pero con una menor diferencia entre las proporciones finales de cooperadores para cada costo entre las tasas de transmisión horizontal estudiadas. Para $T=0.5$ los cooperadores también son la mayoría de la población hasta que el costo de ser cooperador es $cc=0.5$, en tanto que para $T =1$ esta mayoría se mantiene hasta $cc=0.4$. Las mejores Redes Libres de Escala son, entre las estructuras estudiadas, las que presentan una menor diferencia en las proporciones de cooperadores ante la variación en las tasas de transmisión horizontal de la información.

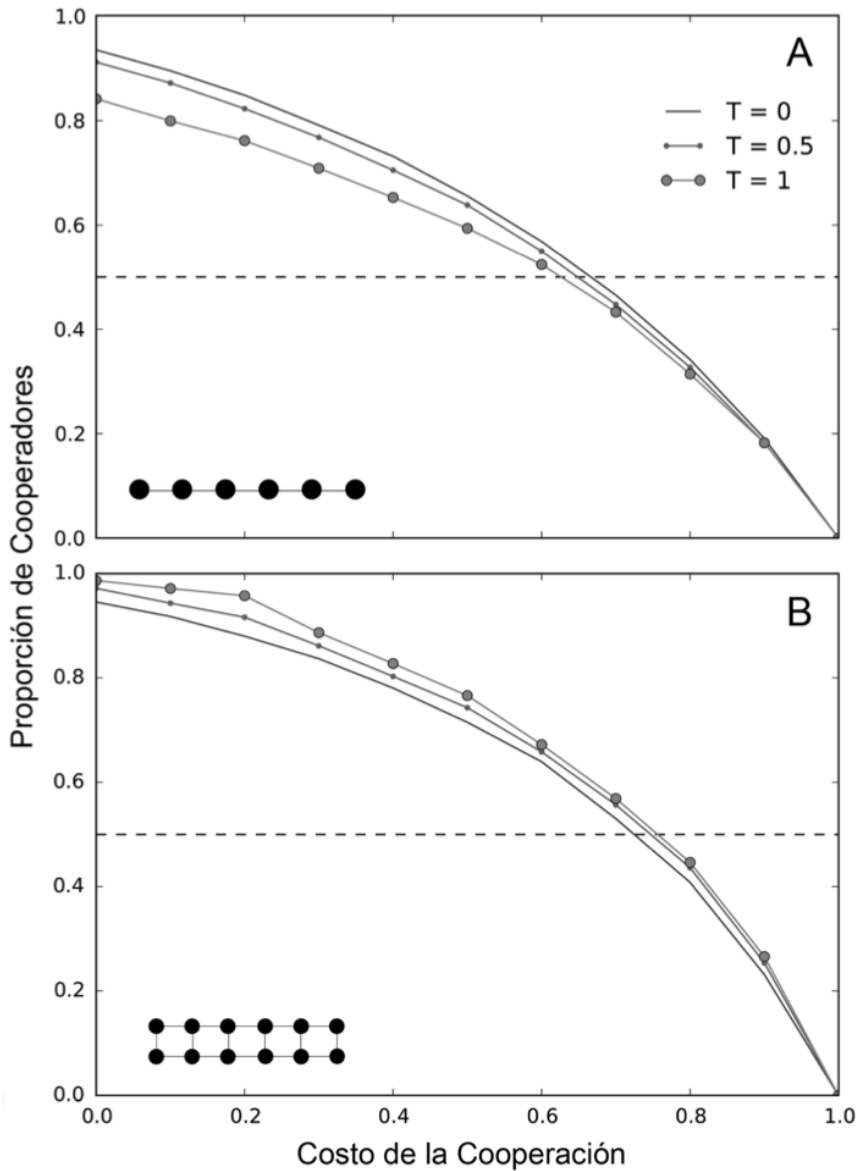


Figura 1. Proporción de cooperadores en relación a los costos de ser cooperador, bajo diferentes tasas de transmisión horizontal de la información (T). (A) Reticula unidimensional; (B) Reticula bidimensional.

Cuando $T=0$ no hay diferencias entre las curvas de las todas las estructuras espaciales estudiadas. De manera general, el costo de ser cooperador influye en la proporción final de cooperadores que se establecen en una red. En simulaciones donde el cc es elevado, la proporción estable final de cooperadores es menor, y viceversa.

Si bien la proporción estable de cooperadores en simulaciones con valores de cc bajos es variable, a valores de cc iguales a 1 es siempre 0, lo que constituye un resultado trivial del modelo. Estas observaciones son válidas para todas las topologías y tasas de transmisión utilizadas (Figuras 1, 2 y 3).

El parámetro cc representa la diferencia de la tasa de mortalidad marginal entre agentes cooperadores y no-cooperadores, pero dado que en estos últimos la $tasaMortMarg=0$, éste solo refleja la mortalidad marginal de los cooperadores. Componiendo esta tasa con la de depredación, la probabilidad promedio a la cual los cooperadores agrupados mueren (por cualquiera de las razones posibles) varía en las simulaciones de 0.2 a 1.0. Es decir, mientras los valores de cc aumentan de 0 a 1.0, la tasa compuesta promedio de mortalidad en cooperadores agrupados solamente cambia de 0.2 a 1.0, en cooperadores aislados de 0.8 a 1.0, y en agentes no-cooperadores se mantiene constante en 0.8. Estos valores crean condiciones en las cuales los no-cooperadores poseen siempre ventajas sobre los cooperadores aislados, a pesar de que ambos están sujetos a una elevada tasa de mortalidad. Por otra parte, los cooperadores agrupados son siempre favorecidos en todas las simulaciones que usan valores de cc menores que 0.8, valor al cual su mortalidad compuesta alcanza 0.84.

Cada vez que se construye una red y se distribuyen por primera vez los agentes, algunos cooperadores forman grupos de manera natural. Debido a la ventaja de los no-cooperadores, los espacios ocupados inicialmente por ellos y por los cooperadores aislados, tenderán a ser liberados y ocupados frecuentemente.

En contraste, los espacios ocupados por cooperadores agrupados tenderán a estar casi siempre ocupados. Dado que cada agente que se incorpora al grafo tiene las mismas probabilidades de tener cualquiera de los dos comportamientos, sólo aquellos cooperadores que recluten en la vecindad de un grupo, o más raramente dentro de él, tienen el chance de sobrevivir por más tiempo y mantener ese tipo de comportamiento. Los que no, es decir los pertenecientes a la mayoría de los cooperadores reclutados, serán inexorablemente desplazados por los no-cooperadores, y esto ocurrirá más rápidamente en aquellas simulaciones con valores elevados de cc .

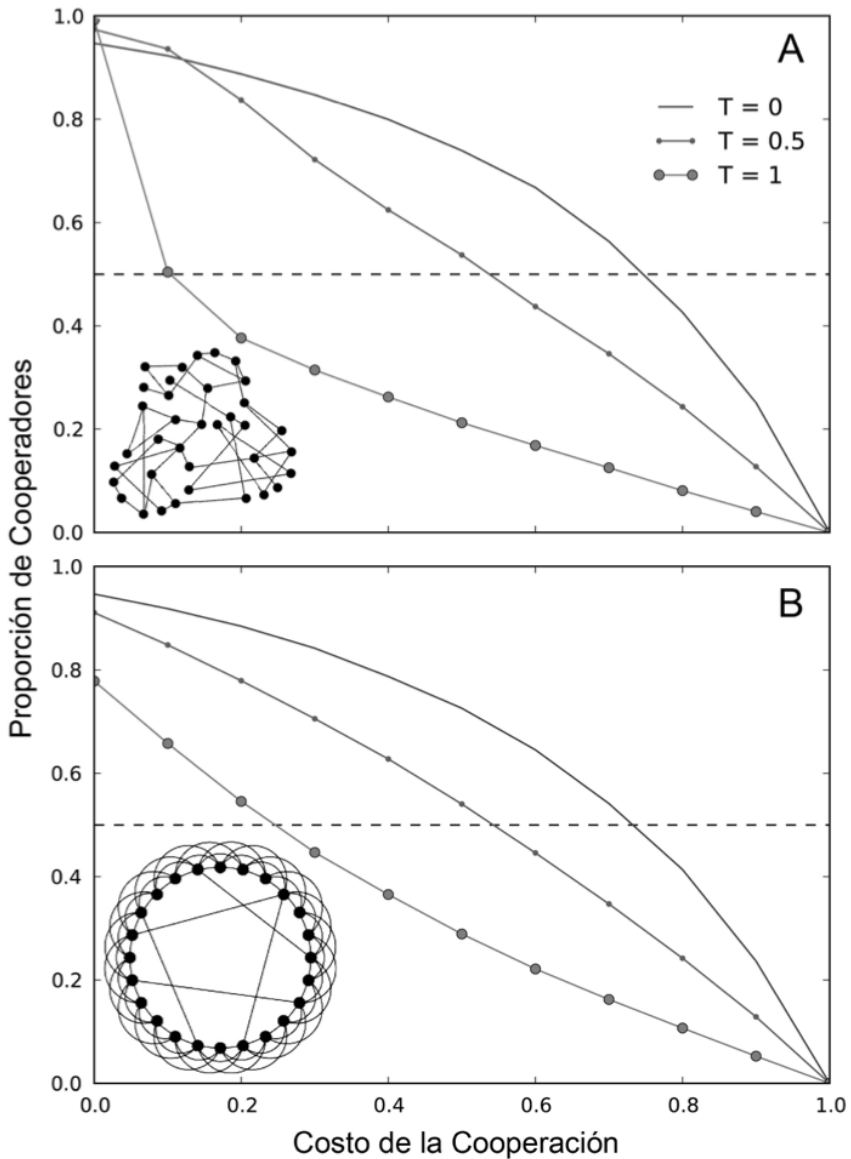


Figura 2. Proporción de cooperadores en relación a los costos de ser cooperador, bajo diferentes tasas de transmisión horizontal de la información (**T**). (A) Grafo Aleatorio, modelo Erdős-Rényi, $G(10000, 0.0004)$. Parámetros: **tamaño**=10000, **probabilidad de arco**= 0.0002; (B) Grafo de Pequeño Mundo, modelo Newman-Watts, $G(10000, 2, 0.01)$. Parámetros: **tamaño**=10000, **conexiones por dirección** = 2, **probabilidad reconexión** = 0.01.

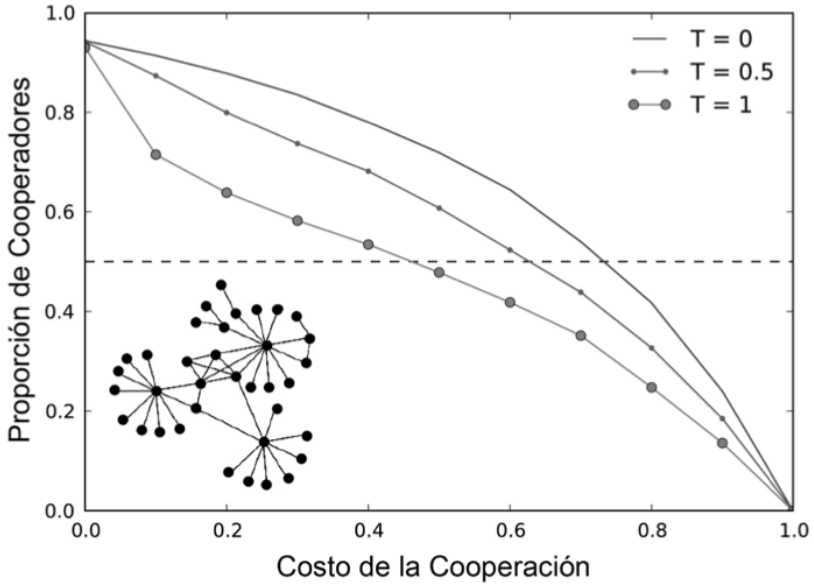


Figura 3. Proporción de cooperadores en relación a los costos de ser cooperador, bajo diferentes tasas de transmisión horizontal de la información (**T**). Red libre de escala, modelo de Barabasi-Albert, $G(10000, 2)$. Parámetros: **tamaño**=10000, **m** = 2.

Las tasas de mortalidad compuesta también explican por qué en casi todos los escenarios, para cada una de las simulaciones en las que $cc > 0$, la proporción final de cooperadores siempre es mayor cuando la tasa de transmisión horizontal de la información, T es menor, y viceversa (Figuras 1A, 2 y 3). La eficiencia con la cual los cooperadores y no cooperadores transforman a sus vecinos utilizando la regla de la mayoría, va a depender de la topología de la red. En grafos 1D y 2D, en los que la eficiencia de la transmisión de la información entre todos los nodos es pobre, cambios extremos en los valores de T no afectan significativamente a la proporción final de cooperadores (Figura 1). Por otra parte, en grafos 3D donde la transmisión de la información es eficiente, el efecto del incremento de T se evidencia en la reducción del número final de cooperadores en el grafo, simplemente debido a las ventajas ya discutidas de los no-cooperadores (Figuras 2 y 3). La única excepción parecen ser los resultados de las simulaciones con la red 2D (Figura 1B).

Los resultados obtenidos comprueban nuestra hipótesis inicial: las distintas estructuras espaciales afectan de forma diferente el modo en el

que la transmisión horizontal de la información afecta la sustentación de la cooperación. El mayor efecto de la transmisión horizontal de la información sobre la dinámica de sustentación de la cooperación se observó sobre los Grafos Aleatorios.

En las Redes de Pequeño Mundo la cooperación es menos susceptible a la transmisión que en los Grafos Aleatorios. Las Redes Libres de Escala son el modelo de red compleja que, bajo las condiciones de este estudio, hace que la cooperación sea menos susceptible a la transmisión horizontal de la información. Este último adquiere un mayor significado dado que las Redes Libres de Escala constituyen en modelo que más se asemeja al comportamiento más cercano a muchas redes reales. Finalmente, en las redes con estructuras rígidas, como las retículas de una y dos dimensiones, la cooperación es menos susceptible al efecto de la transmisión horizontal de la información.

Ninguna de las métricas de redes estudiadas (e.g., la longitud del camino promedio y el Coeficiente de Agrupación) se correlaciona con estas diferencias. Nos proponemos ampliar esta investigación comparando el efecto de las diferentes estructuras espaciales y de los parámetros de cada modelo de red en la transmisión vertical de la información en la evolución de la cooperación.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen las observaciones hechas por dos árbitros anónimos, las cuales ayudaron a mejorar sustancialmente la calidad de este trabajo.

LITERATURA CITADA

- Acerbi, A. y Parisi, D. 2006. Cultural transmission between and within generations, *Journal of Artificial Societies and Social Simulation* 9(1):9. URL: <http://jasss.soc.surrey.ac.uk/9/1/9.html>
- Axelrod, R. y Hamilton, W.D. 1981. The evolution of cooperation. *Science* 211(4489):1390–1396.
- Axtell, R. L. y Epstein, J. M. 1994. Agent based modeling: Understanding our creations. *The Bulletin of the Santa Fe Institute* 9:28–32.
- Barabási, A.-L. y Albert, R. 1999. Emergence of scaling in random networks. *Science* 286(5439):509–512.

- Boyd, R. y Richerson, P. J. 2005. *Solving the Puzzle of Human Cooperation*, MIT Press, pp. 105–132.
- Cavalli-Sforza, L. y Feldman, M. W. 1981. *Cultural Transmission and Evolution*, Princeton University Press.
- Cipriani, R. y Jaffe, K. 2005. On the dynamics of grouping, Proceedings of the Fifth IASTED International Conference on Modelling, Simulation and Optimization, Acta Press, pp. 56–60.
- Doebeli, M. y Hauert, C. 2005. Models of cooperation based on the prisoner's dilemma and the snowdrift game. *Ecology Letters* 8(7):748–766.
- Ehrlich, P. R. y Levin, S. 2005. The evolution of norms. *PLoS Biology* 3(6): e194.
- Erdős, P. y Rényi, A. 1959. On random graphs i. *Publicationes Mathematicae* 6:290–297.
- Fehr, E. y Gächter, S. 2002. Altruistic punishment in humans. *Nature* 415(6868):137–140.
- Fu, F., Liu, L. y Wang, L. 2007. Evolutionary prisoner's dilemma on heterogeneous newman watts small-world network. *The European Physical Journal B* 56(4):367–372.
- Hamilton, W. 1964a. The genetic evolution of social behaviour. i. *Journal of Theoretical Biology* 7(1):1–16.
- Hamilton, W. 1964b. The genetic evolution of social behaviour. ii. *Journal of Theoretical Biology* 7(1):17.
- Hamilton, W. 1971. Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology* 31(2):295–311.
- Hammerstein, P. (Ed.) 2003. Genetic and cultural evolution of cooperation, Dahlem Workshops Reports, MIT Press.
- Hauert, C. 2001. Fundamental clusters in spatial 2x2 games, *Proceedings of the Royal Society B* 268(468):761–769.
- Hauert, C. 2006. Spatial effects in social dilemmas. *Journal of Theoretical Biology* 240(4):627–636.
- Heinrich, J. y Henrich, N., 2006, Culture, evolution and the puzzle of human cooperation. *Cognitive Systems Research* 7(2-3):220–245.
- Jaffe, K. y Cipriani, R. 2007. Culture outsmarts nature in the evolution of cooperation. *Journal of Artificial Societies and Social Simulation* 10(1). <http://jasss.soc.surrey.ac.uk/10/1/7.html>.
- Killingback, T., Doebeli, M. y Knowlton, N. 1999. Variable investment, the continuous prisoner's dilemma, and the origin of cooperation, Proceedings of the Royal Society B 266(1430):1723–1728.
- Kurzban, R. y Houser, D. 2005. Experiments investigating cooperative types in humans: A complement to evolutionary theory and simulations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA* 102(5): 1803–1807.
- Newman, M. E. J. 2003. The structure and function of complex networks. *SIAM Review* 45(2): 167–256.
- Nowak, M. A. 2006. Five rules for the evolution of cooperation. *Science* 314(5805), 1560–1563. URL: <http://www.sciencemag.org/>.
- Nowak, M. A. y May, R. M. 1992. Evolutionary games and spatial chaos. *Nature* 359(6398): 826–829.
- Nowak, M. A. y Sigmund, K. 1998. The dynamics of indirect reciprocity. *Journal of Theoretical Biology* 194(4): 561–574.
- Nowak, M. A. y Sigmund, K. 2004. Evolutionary dynamics of biological games. *Science* 303(5659): 793–799.
- Ohtsuki, H., Hauert, C., Lieberman, E. y Nowak, M. A. 2006. A simple rule for the evolution of cooperation on graphs and social networks. *Nature* 441(7092), 502–505.

- Richardson, P., Strassmann, J. y Hughes, C. 2004. *Not by Genes Alone: How Culture Transformed Human Evolution*. Chicago Univ. Press.
- Roca, C. P., Cuesta, J. A. y Sánchez, A. 2009. Effect of spatial structure on the evolution of cooperation. *Physical Review E* 80(4), 046106.
- Santos, F. C. y Pacheco, J. M. 2006. A new route to the evolution of cooperation, *Journal of Evolutionary Biology* 19(3), 726–733.
- Santos, F. C., Rodrigues, J. F. y Pacheco, J. M. 2006. Graph topology plays a determinant role in the evolution of cooperation. *Proceedings of the Royal Society B* 273(1582), 51–55. URL: <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2005.3272>
- Trivers, R. L. 1971. The evolution of reciprocal altruism. *Quarterly Review of Biology* 46(1), 35–57.
- Watts, D. J. y Strogatz, S. H. 1998. Collective dynamics of 'small-world' networks. *Nature* 348 393(6684):440-442.