

PROPIEDADES EMERGENTES, EFICIENCIA Y REDES DE TERMITEROS

Diego Griffon^{1*}, Klaus Jaffe², Carmen Andara³

¹Laboratorio de Evolución y Ecología Teórica, Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Universidad Central de Venezuela. ²Laboratorio de Evolución, Universidad Simón Bolívar. ³Laboratorio de Neurociencias y Comportamiento, Departamento de Biología, Facultad Experimental de Ciencias y Tecnología, Universidad de Carabobo. *diego.griffon@ciens.ucv.ve.

RESUMEN

En este trabajo se investigan algunos aspectos relacionados a la arquitectura de redes de termiteros que *Nasutitermes ephratae* (Isoptera: Nasutitermitinae) construye sobre la superficie del suelo en sabanas herbáceas de la Gran Sabana (Parque Nacional Canaima, Venezuela). En específico se muestra, utilizando herramientas tomadas de la teoría de grafos, la relación que existe entre algunas características de las redes de termiteros con la optimización de la recolección de alimento por esta especie. Las redes estudiadas están compuestas de 3 elementos básicos: nidos principales, nidos satélites y galerías entre nidos. Se encontró que las redes están construidas de una manera (*i.e.*, disposición espacial de las galerías, ángulos entre galerías y cantidad de galerías) que determina que en promedio exista un 77,8 % de uso del área que las termitas tienen disponible para forrajear.

Palabras clave: topología de redes complejas, auto-organización, optimización.

Emergent properties, efficiency and termites nest networks

Abstract

This paper discusses some aspects related to the architecture of termite's nest networks that *Nasutitermes ephratae* (Isoptera: Nasutitermitinae) built on the ground surface in herbaceous savannas of the Gran Sabana (Canaima National Park, Venezuela). Specifically it is shown, using tools borrowed from graph theory, the relationship between some network's characteristics and the foraging optimization by this species. The networks studied are composed of three basic elements: Main nests, satellite nests and galleries between nests. It was found that the networks are constructed in a manner (*i.e.*, spatial arrangement of the galleries, angles between galleries and galleries number) that result in a 77.8% average use of the area available to forage.

Keywords: complex networks topologies, self-organization, optimization.

INTRODUCCIÓN

“La complejidad aparente de nuestro comportamiento en el tiempo es, en buena parte, un reflejo de la complejidad del ambiente en el cual nos encontramos”

H. A. Simon (1996)

Durante las últimas décadas del siglo veinte la investigación de los sistemas complejos de afianzó como un campo reconocido de investigación científica. Esta área del conocimiento ha sido particularmente exitosa en proveer herramientas y aproximaciones epistemológicas tan novedosas (Capra, 1996) que algunas de ellas han dado paso a serios cuestionamientos y cambios de paradigmas (Gleick, 1997).

Se considera particularmente importante dentro de este acercamiento, el abandono del reduccionismo, lo que ha permitido poner en relieve nuevamente la importancia que tienen las interacciones en la dinámica a gran escala de los sistemas. Una importante consecuencia de estas interacciones es el surgimiento de propiedades emergentes (Goodwin, 1994), es decir aquellas que surgen a un nivel de organización superior a partir de las interacciones que se dan entre los elementos de un nivel de organización inferior (Solé y Manrubia, 1996). Las propiedades emergentes explican una infinidad de patrones y procesos en las más diversas áreas de la ciencia (Solé y Goodwin, 2000).

Una de las áreas de investigación activas en el estudio de los sistemas complejos, está orientada a establecer hasta qué punto una propiedad emergente puede optimizar una función (Buhl *y col.*, 2004; Perna *y col.*, 2008). Es precisamente ésta la línea conceptual que se sigue en este artículo. Aquí analizaremos cómo una propiedad emergente puede optimizar procesos y funciones específicas.

Nos concentraremos en un caso particular encontrado en insectos eusociales. Los patrones conductuales de estos insectos son frecuentemente utilizados en la literatura como ejemplos de sistemas complejos (Solé y Manrubia, 1996) y han sido ampliamente estudiados (Theraulaz y Spitz, 1997). Son particularmente interesantes los aportes realizados por Bonabeau *y col.* (1999); Bonabeau y Theraulaz (1994); Theraulaz y Spitz (1997); Camazine *y col.* (2003) en los que se establece firmemente el rol de las propiedades emergentes en los comportamientos de enjambre de estos organismos (Theraulaz y Spitz, 1997; Bonabeau *y col.*, 1999).

Investigadores como Buhl *y col.* (2004); Jackson *y col.* (2004); Goss *y col.* (1989); Perna *y col.* (2008) han encontrado evidencias que muestran cómo del comportamiento de insectos eusociales surgen propiedades emergentes que optimizan funciones importantes para sus colonias. En particular, utilizando un enfoque basado en la teoría de grafos, Buhl *y col.* (2004) y Perna *y col.* (2008) han mostrado cómo la estructura de estos nidos y sus galerías optimizan el comportamiento de forrajeo de los insectos.

La teoría de grafos estudia, entre otras cosas, las propiedades geométricas de las redes, que son estructuras abstractas definidas por un conjunto de nodos conectados a través de enlaces (Albert y Barabási, 2002; Dorogovtsev y Mendes, 2002; Newman, 2003). Una aproximación interesante para estudiar la arquitectura de los nidos de los insectos eusociales y establecer cuán cercana se encuentra ésta de óptimos geométricos, utilizando esta teoría, es considerar a los nidos como nodos y a las galerías entre ellos como enlaces.

En este artículo utilizamos esta aproximación para estudiar la arquitectura de las redes de termiteros que *Nasutitermes ephratae* (Isoptera: Nasutitermitinae) construye sobre la superficie del suelo en sabanas herbáceas de la Gran Sabana (Venezuela) (Figura 1). En particular, este estudio se basa en información de campo obtenida de 3 redes de termiteros: una gran red compuesta de 645 nidos y 707 galerías, a la que llamaremos Red Principal y dos redes más pequeñas, una con 80 y otra con 70 nidos.

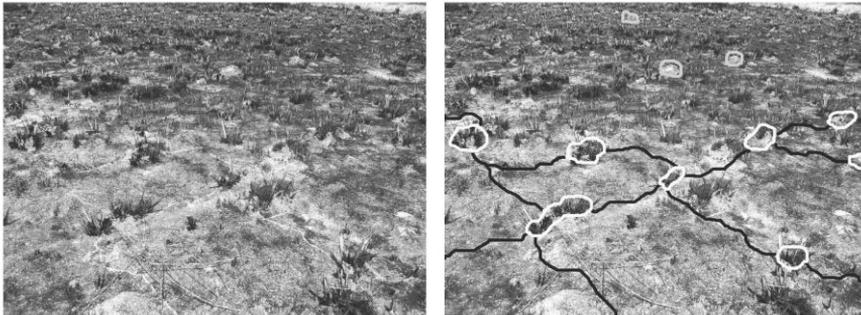


Figura 1. Red de termiteros y galerías de *N. ephratae* luego que un incendio natural hiciera su estructura visible. Izquierda: fragmento de una red. Derecha: detalle de la misma red en la cual han resaltado sus elementos. Las redes estudiadas están compuestas de 3 elementos básicos: nidos principales, nidos satélites y galerías entre nidos. Línea gris: nidos principales, Línea blanca: nidos satélites, Líneas Negras: galerías.

REDES COMPLEJAS

Uno de los avances más interesantes en el área de los sistemas complejos, ha sido el descubrimiento de patrones de organización afines en redes de diferente naturaleza (Strogatz, 2001; Solé, 2009). Por ejemplo, se han encontrado patrones topológicos comunes en redes metabólicas, ecológicas, sociales e inclusive en la Internet (Solé, 2009). Hallazgos como estos han permitido pensar que es posible que existan patrones universales de organización en estas redes.

Distribución de grados. Una de las características que ha recibido más atención en el estudio de las redes complejas es la distribución de grados (Solé, 2009). La distribución de grados de una red es un histograma que muestra la distribución de frecuencias de nodos con un determinado número de enlaces (*i.e.* grado del nodo). Dos distribuciones de grado han recibido mucha atención (Newman, 2003): la distribución tipo Poisson y la distribución tipo ley potencia (Figura 2). La distribución tipo Poisson caracteriza a redes cuyos enlaces han sido asignados al azar. En este tipo de redes el número de enlaces por nodo es poco variable y puede ser caracterizado por la media. Por su parte, la distribución tipo ley de potencia se encuentra en redes con un número de enlaces por nodo muy variable y en las que pocos nodos poseen múltiples enlaces y múltiples nodos, pocos enlaces.

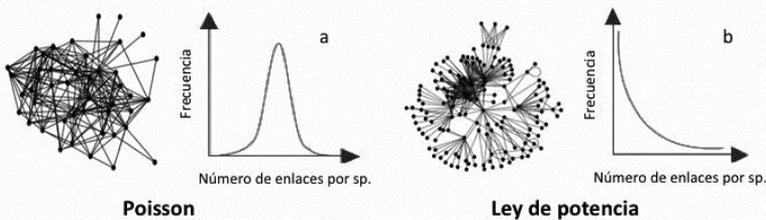


Figura 2. (a) Redes Poisson y (b) Ley de potencia, con sus respectivas distribuciones de grados.

Una característica importante de estas distribuciones de grado es que son propias de redes cuyas topologías optimizan procesos particulares. En las redes Poisson, la estructura optimiza la vulnerabilidad de la red ante la pérdida de nodos. Es decir, estas redes no pierden cohesión cuando se eliminan sus nodos. Por su parte, en las redes tipo ley de potencia, se optimiza la distancia entre los nodos que no son vecinos (Albert *y col.*,

2000). En este caso, se entiende por distancia la cantidad de enlaces que separan a dos nodos de la red.

La primera pregunta que abordaremos en este estudio es establecer si las redes de termiteros de *N. ephratae* presentan distribuciones de grados similares a cualquiera de las antes descritas, Poisson o ley de potencia. Para ello se simularon 100 redes con topologías acordes con cada una de estas distribuciones. Las redes tipo Poisson se simularon mediante el mecanismo propuesto por Erdős y Rényi (1960) mientras que las redes tipo ley de potencia mediante el algoritmo propuesto por Pennock *y col.* (2002). Todas fueron generadas con la restricción de tener el mismo número de nodos y promedio de grados, $k_{med} = 2.2$, de la Red principal con la cual se las comparó.

En la Figura 3 se muestra la distribución de grados real de la Red Principal, junto con las distribuciones promedio obtenidas mediante simulaciones. Si bien estos gráficos tienen muy pocos puntos como para poder realizar un ajuste estadístico riguroso, en la figura se advierte que la distribución de grados de la Red Principal no se asemeja a ninguna de las dos distribuciones teóricas.

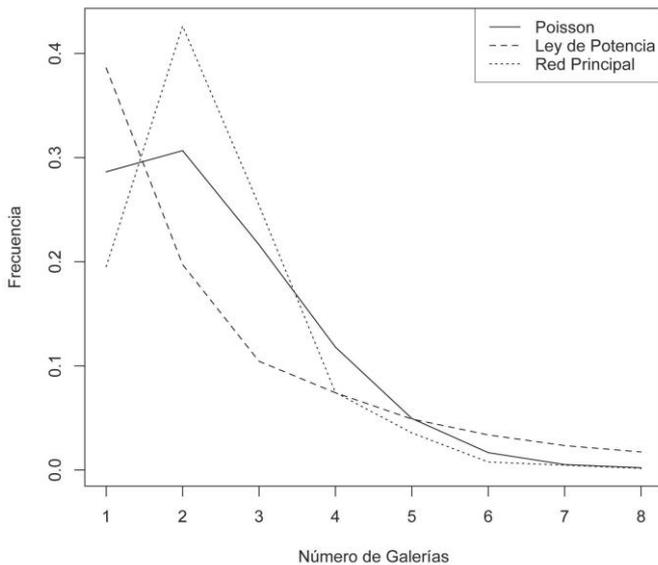


Figura 3. Distribución de grados de la Red Principal, así como las distribuciones promedio resultado de la simulación de redes Poisson y ley de potencia.

Mundos pequeños. Otro patrón arquitectónico común a muchas redes complejas ha sido propuesto por Watts y Strogatz (1998). Estos autores han sugerido que la mayoría de las redes observadas no lucen como grafos con conexiones aleatorias, pero tampoco parecen mallas regulares (*i. e.*, *lattices* o grillas) con igual número de conexiones entre los nodos. Ellos proponen un modelo de formación de redes en el cual a partir de una malla regular se reconectan los enlaces al azar, con una probabilidad P (Figura 4). Mediante este simple proceso se obtienen redes conocidas como de Mundo Pequeño. La característica central de estas redes (y a la cual deben su nombre) es que para cualquier par de nodos escogidos al azar, se puede encontrar una ruta corta que los une, la cual involucra la intermediación de un número reducido de nodos y enlaces.

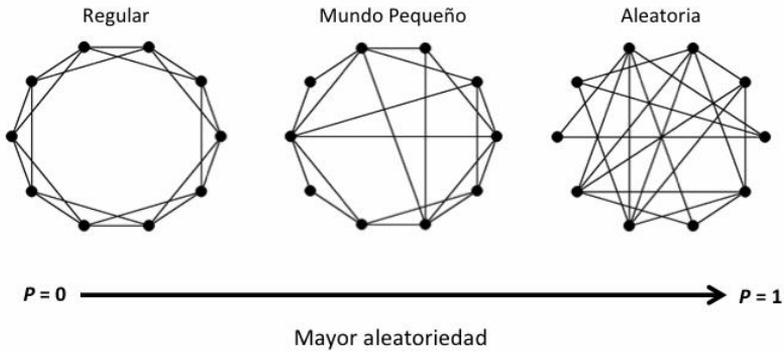


Figura 4. Relaciones entre las redes regulares, de mundo pequeño y aleatorias.

Newman (2003) ha definido a una red Mundo Pequeño como aquella en la que la distancia promedio es igual o menor al logaritmo del tamaño del sistema (n). El tamaño del sistema es igual al número de nodos presente en la red. En nuestro caso, el tamaño es 645 para la Red Principal. La distancia promedio de la red es el número promedio de enlaces que separan a todas las parejas de nodos, 23 en este estudio. Dado que el logaritmo de n es aproximadamente 3 en la Red Principal, difícilmente ésta puede ser considerada como una red de Mundo Pequeño.

Redes con restricciones dimensionales. Hemos visto que las redes de termiteros no siguen patrones topológicos comúnmente presentes en otras redes complejas. Una posible explicación de este resultado es que las restricciones existentes en las redes de termiteros son diferentes a las de otras redes complejas. Veamos este argumento con más detalle. Una

característica común a todas las redes cuyas distribuciones de grados se ajustan a distribuciones Poisson o ley de potencia, es que son redes en las cuales los enlaces no representan distancias reales. Por ejemplo, un enlace en una red trófica, metabólica o informática no representa la distancia que la “información” debe recoger en la red (*i. e.*, los enlaces no son estructuras espacialmente explícitas). Sin embargo, los enlaces en las redes de termiteros son estructuras reales, son galerías cubiertas que se extienden por la superficie del suelo, en básicamente dos dimensiones. Las galerías son utilizadas por las termitas con fines concretos y su construcción involucra costos energéticos. Por lo tanto, en las redes de termiteros operan restricciones espaciales y energéticas evidentes que deben ser incluidas en su análisis.

REDES EN DOS DIMENSIONES

Son muchas las redes reales construidas en dos dimensiones, en este sentido existen redes eléctricas, ferroviarias, de tuberías y carreteras (Gorman y Kulkarni, 2004; Gastner y Newman, 2006a,b) que han sido bien estudiadas. En todos estos casos, el hecho de estar construidas sobre superficies ha mostrado tener importantes efectos en su topología, y todas poseen una estructura planar (Gastner y Newman, 2006a,b). Una red planar es aquella que puede ser representada en dos dimensiones sin que ninguno de sus enlaces se superpongan (*i.e.*, sus enlaces nunca se cruzan). Las redes planares pueden ser entendidas como grafos que optimizan su estructura en dos dimensiones, evitando que ocurran arreglos ineficientes como el paso de dos enlaces por el mismo sitio (Gorman y Kulkarni, 2004).

Otra característica común de estas redes es que los ángulos entre los enlaces optimizan alguna de sus funciones (Goss *y col.*, 1989). En el caso de las redes de termiteros, la función principal de las galerías es permitir la exploración del área circundante a los nidos en busca de alimento, por lo tanto es posible que los ángulos en estas redes optimicen esta conducta. Es de esperar entonces que la estructura de la red permita explorar el área alrededor de los nidos de forma eficiente.

En las redes de termiteros, la construcción de galerías involucra costos energéticos, por lo que una manera de optimizar su construcción es minimizar el número de galerías construidas. Un grafo construido con el

número mínimo de enlaces es conocido como un *minimum spanning tree* (MST) (Gastner y Newman, 2006a,b). Entonces, una manera de evaluar si las redes de termiteros optimizan el número de enlaces es comparando su estructura con la de MSTs.

En los siguientes apartados de este trabajo pondremos a prueba si las redes de termiteros de *N. ephratae* son planares, optimizan los ángulos entre los nidos, optimizan el área de forrajeo y, finalmente, son similares a MSTs particulares.

REDES DE TERMITEROS

Generalidades. Las redes de termiteros estudiadas pueden ocupar áreas de hasta 2000 m² y presentan un marcado sesgo hacia la presencia de nidos con dos galerías (*i.e.*, grados dos). En efecto, el sesgo hacia nidos con dos galerías es una característica común a todas las redes de termiteros evaluadas. Esto se observa claramente en la representación de la Red Principal (Figura 5) y en su distribución de grados (Figura 6).

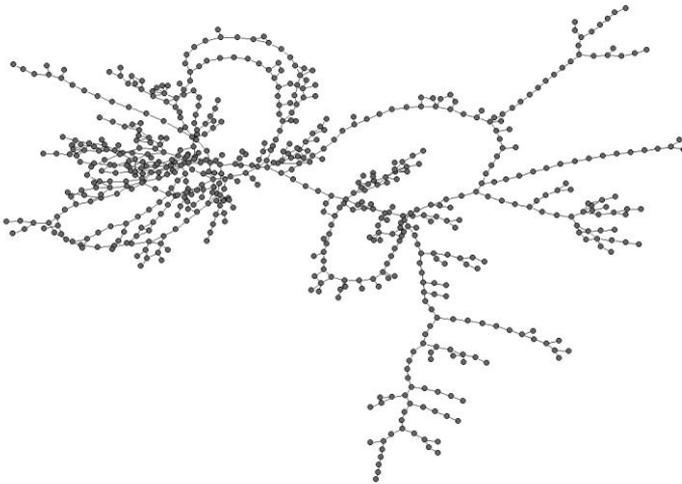


Figura 5. Representación esquemática de la Red Principal.

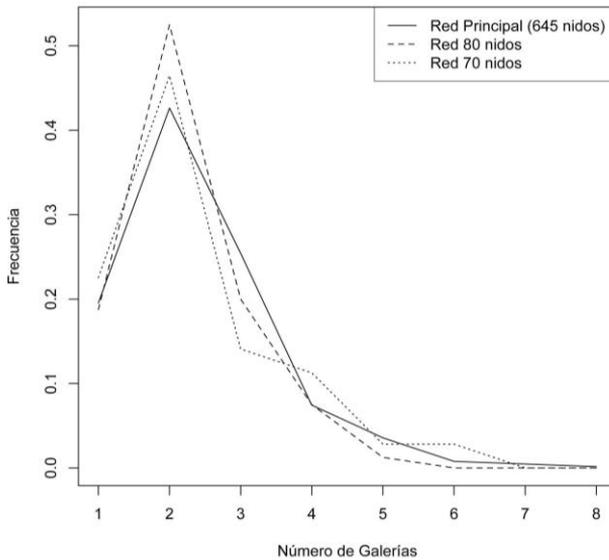


Figura 6. Distribución de grados de diferentes redes de termiteros. Nótese el máximo presente en todas las redes en nidos con dos galerías.

Redes de termiteros planares. Para establecer si una red es planar se debe calcular su dimensión: redes con dimensiones menores a 2 son planares. La dimensión de una red puede ser calculada mediante el procedimiento propuesto por Gastner y Newman (2006a). Esta metodología es conceptualmente similar al procedimiento de conteo de cajas utilizado para calcular dimensiones fractales. El método consiste en: (a) Utilizar círculos de diferentes radios para establecer los vecindarios de cada nodo. Un vecindario está definido como el número de nodos con los cuales se conecta un nodo particular en una circunferencia de radio dado; (b) Calcular la media de los vecindarios delimitados por circunferencias de diferente radios; (c) Representar gráficamente el logaritmo de la frecuencia de las medias frente al logaritmo de los radios de las circunferencias utilizadas para evaluar la red (Figura 7); (d) Ajustar una recta de regresión de mínimos cuadrados; (e) Obtener la pendiente de esta recta (Newman y Watts, 1999; Csanyi y Szendroi, 2004), que representa la dimensión de la red. Para las redes de termiteros, esta pendiente es en promedio $1,35 (\pm 0.03)$. Al ser este número menor que 2, las redes de termiteros estudiadas pueden ser consideradas planares.

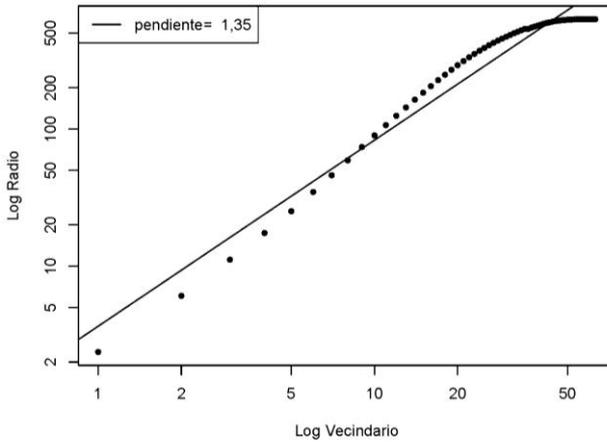


Figura 7. Dimensión de la Red Principal.

Ángulos entre galerías. En las redes de termiteros evaluadas, los ángulos entre galerías consecutivas no son aleatorios. En efecto, predominan ciertos intervalos de ángulos. El 60 % de los ángulos se encuentran en el intervalo comprendido entre 60° y 120° , mientras que el 25 % de los ángulos se encuentran entre 160° y 180° . Si se supone que los territorios de forrajeo de esta especie tienen un tamaño constante, los ángulos observados con mayor frecuencia en las redes son precisamente aquellos que impiden la superposición de los territorios de forrajeo (Figura 8), optimizando de esta manera la actividad de las termitas.

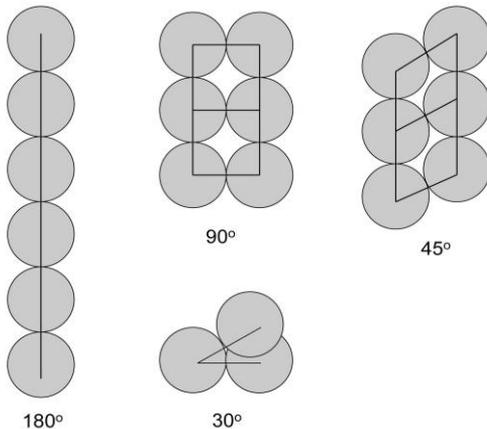


Figura 8. Ejemplos de ángulos entre galerías (líneas). Los círculos grises representan territorios de forrajeo de tamaño constante. Ángulos de 180° o de 90° (± 45) impiden la superposición de los territorios de forrajeo. Otros ángulos producen superposición, ver por ejemplo 30° .

Área de forrajeo. Indudablemente, el fin último de la conducta de forrajeo en las termitas es coleccionar la mayor cantidad posible de alimento. En el caso de *N. ephratae*, el alimento consiste en restos de hojas y tallos de gramíneas y ciperáceas que las termitas coleccionan en las áreas circundantes a sus nidos. Por lo tanto, una estructura que puede aumentar la eficiencia de esta actividad, es aquella que permita a las termitas explorar y forrajear el máximo posible del área circundante a la red. Así, para establecer hasta qué punto la estructura de la red ayuda al forrajeo, es necesario primero establecer qué proporción del área circundante a la red está disponible para forrajear.

Se conoce que *N. ephratae* puede forrajear a cielo descubierto a una distancia máxima de 0,5 m (Carmen Andara, datos no publicados). Partiendo de esta información, se puede delinear sobre dibujos a escala de las redes un perímetro máximo de 0,5 m alrededor de la estructura más próxima a los nidos y galerías que forman la red, estableciendo así el área de forrajeo (Figura 9).

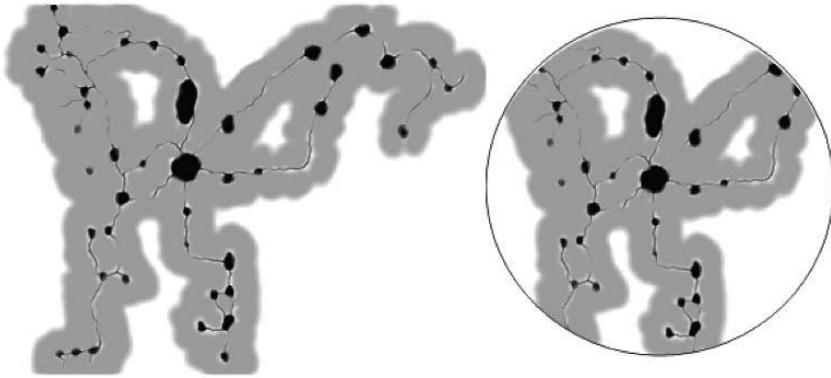


Figura 9. Representación a escala de un fragmento de la Red Principal, en gris se representa el área potencial de forrajeo. El círculo es equivalente a un área de 24 m².

En la Figura 9 se aprecia como la arquitectura de la red asegura un uso casi total del área alrededor de los nidos. En efecto, si dibujamos un círculo de diámetro de 5,5 m alrededor de los nidos principales (Figura 9) obtenemos en promedio un 77,8 % de eficiencia en el uso del área.

Minimun spanning tree. Las redes de termiteros pueden ser transformadas en un MST (Buhl *y col.*, 2004). El MST obtenido mediante esta transformación representa la forma geométrica óptima de conectar los nodos de la red original (*i.e.*, utilizando el menor número de enlaces posible). Para establecer si las redes de termiteros tienen una estructura óptima, se comparó el número de enlaces presentes en ellas con el número de enlaces presentes en MSTs obtenidos a partir de las redes originales. Se encontró que la relación: *número de vínculos en la red de nidos / número de vínculos del MST*, es en promedio $0,85 (\pm 0.12)$. Esto demuestra que la estructura de esta red se encuentra muy cerca de su óptimo. En la Figura 10 se muestra un ejemplo de las modificaciones necesarias para transformar un fragmento de las redes de termiteros en un MST.

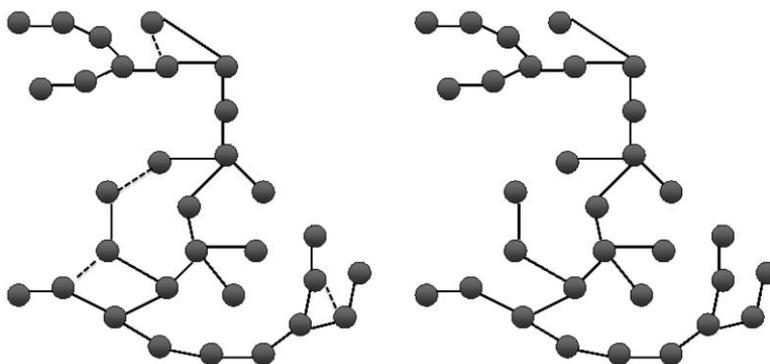


Figura 10. Eficiencia de la red. Izquierda: fragmento de la Red Principal. Derecha: MST obtenido a partir del fragmento de la Red Principal. Número de galerías en el fragmento de la Red Principal = 35, número de galerías en el MST = 31. Los vínculos representados con una línea punteada en el fragmento de la Red Principal, son aquellos que deben ser eliminados para transformar esta red en un MST.

¿CÓMO CONSTRUIR UNA RED DE TERMITEROS?

Hasta ahora se ha mostrado cómo ciertas características de las redes de termiteros de *N. ephratae* se encuentran muy cerca de sus óptimos funcionales y geométricos. Esto nos lleva a preguntarnos acerca de los mecanismos que permiten que las termitas construyan nidos con estas particularidades. Para contestar esta pregunta implementamos un algoritmo simple, que supone que la longitud de los enlaces es uniforme y el ambiente homogéneo, restricciones que concuerdan con la evidencia empírica (Algoritmo 1). Como resultado de simulaciones efectuadas con el

modelo, se encontró que bajo amplios intervalos de los valores de los parámetros L , P , I el modelo logra reproducir las características básicas de las redes de termiteros estudiadas (Figura 11).

Algoritmo 1 Red de Termiteros (k_{max} , L , P , I)

1: $k_{max} \leftarrow 8$ (i.e., no más galerías/nido que el valor del grado máximo de las redes reales).

2: Se construye un nido en el centro de la grilla.

3: En el vecindario tipo *Moore* del nido se construye un nuevo nido con una probabilidad homogénea para todas las 8 celdas. El nuevo nido se conecta con el anterior mediante una galería. Si galería/nido $> K_{max}$, se detiene el procedimiento.

4: Se repite (3) $L - 1$ veces (i. e., caminata aleatoria bidimensional de L pasos)

5: Con probabilidad P , se repite (3) L veces partiendo del nodo inicial o final de la caminata recién terminada (i.e., caminata aleatoria bidimensional de L pasos). Si galerías/nido $> K_{max}$, se detiene el procedimiento.

6: Se repite (2)-(5) I veces.

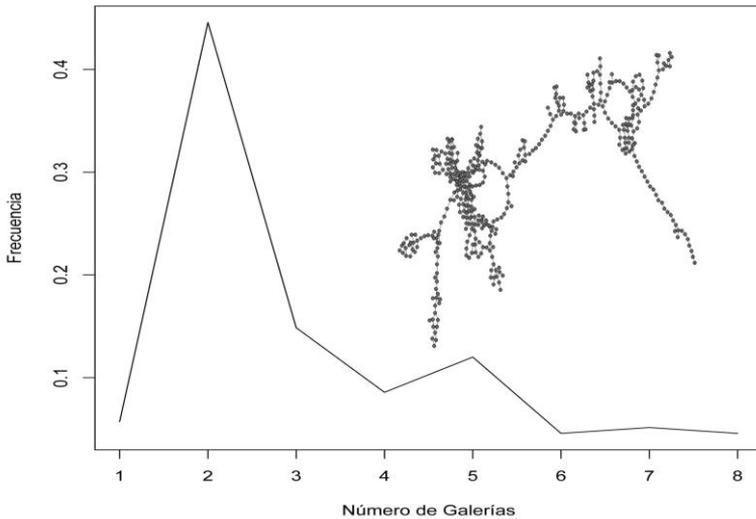


Figura 11. Red simulada y su distribución de grados.

COMENTARIOS FINALES

En este trabajo se ha mostrado que la especie de termitas *Nasutitermes ephratae* construye redes de termiteros con arquitecturas sumamente eficientes en términos del número de galerías utilizadas y del área de forrajeo generada por su estructura. Los resultados mostrados son particularmente interesantes cuando se considera que la construcción de estas redes es un ejemplo de autoorganización. Recordemos que los patrones arquitectónicos observados en los nidos de los insectos eusociales emergen de decisiones tomadas autónomamente por un grupo de agentes simples, sin que exista un plan general para su construcción (Buhl *y col.*, 2004). Aun así, muchas características provistas por estas estructuras son consideradas óptimas o cuasi-óptimas, ejemplos los encontramos en su organización espacial, la ventilación que proveen y la temperatura y humedad relativa que mantienen en su interior (Korb y Linsenmair, 1998; Cole, 1994; Farji-Brener, 2000; Nielsen *y col.*, 2003).

También se mostró que existen mecanismos de construcción sencillos que reproducen las características generales de las redes de termiteros de esta especie. Es interesante apreciar que en este caso mediante la ejecución de reglas simples, se puede obtener estructuras sumamente eficientes en términos de la realización de funciones concretas, estructuras en efecto casi óptimas. En este sentido Herbert Simon (1955) definió la palabra *satisficing* para describir estrategias que alcanzan criterios de adecuación, en vez de óptimos. Éste tal vez sea un buen término para definir la estructura de las redes de termiteros de *N. ephrata*, ya que su estructura es adecuada para llevar a cabo su función, aunque no es estrictamente la estructura óptima.

Finalmente, se ha mostrado cómo una propiedad emergente puede llevar a cabo funciones de una manera eficiente (*satisficing*). En ese sentido, si consideramos que muchas propiedades emergentes conocidas surgen mediante mecanismos sencillos (no muy diferentes de los aquí descritos), no es descabellado especular que estas también permitan realizar funciones de forma igualmente eficientes.

AGRADECIMIENTOS

Los autores deseamos agradecer a Glenda Briceño, Dayaeth Alfonzo, Roberto Cipriani y a dos árbitros anónimos por sus sugerencias y

comentarios, los cuales ayudaron a mejorar significativamente la calidad de este trabajo. De igual manera expresamos nuestro agradecimiento a Augusto Andara y al personal de la Estación Científica Parupa (Gran Sabana-Venezuela), sin cuyo apoyo no hubiese sido posible la realización del trabajo de campo.

LITERATURA CITADA

- Albert, R. Y A. L. Barabási. 2002. Statistical mechanics of complex networks. *Reviews of Modern Physics*, 74(1): 47-97.
- Albert, R., H. Jeong y A. L. Barabási. 2000. Error and attack tolerance of complex networks. *Nature*, 406(6794):378-382.
- Bonabeau, E., M. Dorigo y G. Theraulaz. 1999. *Swarm intelligence: from natural to artificial systems*. Oxford University Press, Oxford., 320 pp.
- Bonabeau, E. y G. Theraulaz, G. 1994. *Intelligence Collective*. Hermès, Paris., 320 pp.
- Buhl, J., J. Gautrais, R. Sole, P. Kuntz, S. Valverde, J. Deneubourg, y G. Theraulaz, 2004. Efficiency and robustness in ant networks of galleries. *European Physical Journal B*, 42(1):123-129.
- Camazine, S., J. Deneubourg, N. Franks, J. Sneyd, G. Theraulaz, y E. Bonabeau. 2003. *Selforganization in biological systems*. Princeton University Press, Nueva Jersey., 560 pp.
- Capra, F. 1996. *The web of Life*. Anchor Books, Nueva York., 368 pp.
- Cole, B. J. 1994. Nest architecture in the western harvester ant, *Pogonomyrmex occidentalis* (cresson). *Insectes Sociaux*, 41(4):401-410.
- Csanyi, G. y B. Szendroi. 2004. Fractal-small-world dichotomy in real-world networks. *Physical Review E*, 70(1):016122.
- Dorogovtsev, S. Y J. Mendes. 2002. Evolution of networks. *Advances in Physics*, 51(4):1079-1187.
- Erdős, P. y A. Rényi. 1960. On the evolution of random graphs. *Publications of the Mathematical Institute of the Hungarian Academy of Sciences.*, 5:17-61
- Farji-Brener, A. 2000. Leaf-cutting ant nests in temperate environments: mounds, mound damages and nest mortality rate in *Acromyrmex lobicornis*. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 35(2):131-138.
- Gastner, M. y M. Newman. 2006a. The spatial structure of networks. *European Physical Journal B*, 49(2):247-252.
- Gastner, M. T. y M. E. J. Newman. 2006b. Shape and efficiency in spatial distribution networks. *Journal of Statistical Mechanics*, p. P01015.
- Gleick, J. 1997. *Chaos: Making a new science*. Penguin Books, Nueva York., 384 pp.
- Goodwin, B. 1994. *How the Leopard Changed Its spots: The Evolution of Complexity*. Touchstone, Nueva York., 275 pp.
- Gorman, S. y R. Kulkarni. 2004. Spatial small worlds: New geographic patterns for an information economy. *Environment & Planning B*, 31:273-296.
- Goss, S., S. Aron, J. L. Deneubourg, y J. M. Pasteels. 1989. Self-organized shortcuts in the argentine ant. *Naturwissenschaften*, 76(12):579-581.
- Jackson, D., M. Holcombe y F. Ratnieks. 2004. Trail geometry gives polarity to ant foraging networks. *Nature*, 432(7019):907-909.
- Korb, J., Y K. Linsenmair. 1998. The effects of temperature on the architecture and distribution of *Macrotermes bellicosus* (Isoptera, Macrotermitinae) mounds in different habitats of a West African Guinea savanna. *Insects Sociaux*, 45(1):51-65.

- Newman, M. E. J. 2003. The structure and function of complex networks. *SIAM Review*, 45(2):167-256.
- Newman, M. E. J. y Watts, D. J. (1999). Scaling and percolation in the small-world network model. *Physical Review E*, 60(6):7332-7342.
- Nielsen, M., K. Christian y D. Birkmose. 2003. Carbon dioxide concentrations in the nests of the mud-dwelling mangrove ant *Polyrhachis sokolova* Forel (Hymenoptera: Formicidae). *Australian Journal of Entomology*, 42(4):357-362.
- Pennock, D., G. Flake, S. Lawrence, E. Glover y C. Giles. 2002. Winners don't take all: Characterizing the competition for links on the web. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 99(8):5207:5211.
- Perna, A., C. Jost, E. Couturier, S. Valverde, S. Douady, y G. Theraulaz. 2008. The structure of gallery networks in the nests of termite *Cubitermes spp.* revealed by X-ray tomography. *Naturwissenschaften*, 95(9):877-884.
- Simon, H. A. 1995. A behavioral model of rational choice. *Quarterly Journal of Economics*, 69:99-118.
- Simon, H. A. 1996. *The Sciences of the Artificial*. MIT Press, Cambridge (MA)., 215 pp.
- Solé, R. V. 2009. *Redes complejas. Del genoma a Internet*. Tusquest, Barcelona., 240 pp.
- Solé, R. V. y B. Goodwin. 2000. *Signs of Life: How Complexity Pervades Biology*. Basic Books, New York., 336 pp.
- Solé, R. V. y S. C. Manrubia. 1996. *Orden y caos en sistemas complejos. Aplicaciones*. Edicions UPC SL, Barcelona., 342 pp.
- Strogatz, S. H. 2001. Exploring complex networks. *Nature*, 410(6825):268-276.
- Theraulaz, G. y E. Spitz, E. 1997. *Auto-organisation et comportement*. Hermès. Paris., 320 pp.
- Watts, D. J. y S. H. Strogatz. 1998. Collective dynamics of 'small-world' networks. *Nature*, 393(6684):440-442.