

Modelo depredador-presa con respuesta funcional de tipo Holling II para la interacción cacao–Atta cephalotes en Santo Domingo, Ecuador**A Predator-Prey Model with Holling Type II Functional Response for the Cacao–Atta cephalotes Interaction in Santo Domingo, Ecuador***Héctor Paul Revelo-Álava & Jimmy Wilfrido Gallegos-Ayala***CIENCIA, TECNOLOGÍA Y
SOCIEDAD****Julio - diciembre, V°7 - N°2; 2026****Recibido:** 01-07-2026**Aceptado:** 02-07-2026**Publicado:** 11-07-2026**PAIS**

- Ecuador, Sangolquí
- Ecuador, Sangolquí

INSTITUCION

- Universidad de las Fuerzas Armadas
- Universidad de las Fuerzas Armadas

CORREO:✉ harevelo1@espe.edu.ec✉ jwgallegos@espe.edu.ec**ORCID:** <https://orcid.org/0009-0004-3246-3285> <https://orcid.org/0000-0003-3792-0620>**FORMATO DE CITA APA.**

Revelo-Álava, H. & Gallegos-Ayala, J. (2026). Modelo depredador-presa con respuesta funcional de tipo Holling II para la interacción cacao–Atta cephalotes en Santo Domingo, Ecuador. *Revista G-ner@ndo*, V°7 (N°2). Pág. 533 – 562.

Resumen

La hormiga chacarera (*Atta cephalotes*) es uno de los principales factores de pérdida productiva en las plantaciones de cacao (*Theobroma cacao* L.) del litoral ecuatoriano. Los modelos depredador-presa de tipo Lotka-Volterra clásico asumen que el consumo del depredador crece de forma indefinida con la disponibilidad del recurso, supuesto poco realista cuando la capacidad de forrajeo de la colonia está limitada por el tamaño del nido y el tiempo de manipulación de cada hoja u fruto cortado. En este artículo se propone un modelo alternativo en el que el consumo de *Atta cephalotes* sobre el cacao se representa mediante una respuesta funcional de tipo Holling II, que satura a medida que aumenta la disponibilidad de fruto. El modelo se calibró con datos de campo de 36 semanas recolectados sobre $n = 100$ árboles en la parroquia San Jacinto del Búa (Santo Domingo de los Tsáchilas), usando el algoritmo de Levenberg-Marquardt para estimar siete parámetros: tasa de crecimiento del cacao, capacidad de carga, tasa máxima de consumo, constante de semisaturación, eficiencia de conversión, capacidad de carga de la colonia y mortalidad basal de la hormiga. El análisis de estabilidad mediante la matriz jacobiana identificó un punto de coexistencia localmente estable, alcanzado mediante oscilaciones amortiguadas. El ajuste del modelo a los datos observados produjo $R^2 = 0,96$ para el cacao y $R^2 = 0,93$ para la hormiga, con errores RMSE de 0,46 y 1,38, respectivamente. La inclusión de saturación en el consumo reduce la sobreestimación del daño a altas densidades de fruto, mejorando la inter-pretabilidad biológica del modelo respecto a formulaciones de acción de masas simple.

Palabras clave: respuesta funcional Holling II; *Atta cephalotes*; *Theobroma cacao*; modelo depredador-presa; saturación de consumo; Levenberg-Marquardt; agroecosistema tropical.

Abstract

The leaf-cutting ant *Atta cephalotes* is among the main drivers of yield loss in cacao (*Theobroma cacao* L.) plantations along the Ecuadorian coastal region. Classic Lotka-Volterra predator-prey models assume that predator consumption grows without bound as resource availability increases, an assumption that is biologically unrealistic when the colony's foraging capacity is limited by nest size and the handling time required to cut and transport each leaf or fruit. This article proposes an alternative model in which *Atta cephalotes* consumption of cacao is represented through a Holling type II functional response, which saturates as fruit availability rises. The model was calibrated using 36 weeks of field data collected on $n = 100$ trees in the San Jacinto del Búa parish (Santo Domingo de los Tsáchilas), applying the Levenberg-Marquardt algorithm to estimate seven parameters: cacao growth rate, carrying capacity, maximum consumption rate, half-saturation constant, conversion efficiency, colony carrying capacity, and ant baseline mortality. Stability analysis via the Jacobian matrix identified a locally stable coexistence point reached through damped oscillations. Model fit yielded $R^2 = 0,96$ for cacao and $R^2 = 0,93$ for the ant, with RMSE values of 0.46 and 1.38, respectively. Including consumption saturation reduces damage overestimation at high fruit densities, improving the biological interpretability of the model relative to simple mass-action formulations.

Keywords: Holling type II functional response; *Atta cephalotes*; *Theobroma cacao*; predator-prey model; consumption saturation; Levenberg-Marquardt; tropical agroecosystem.

Introducción

El cacao fino de aroma es uno de los productos agrícolas de mayor valor para la economía exportadora del Ecuador, y la provincia de Santo Domingo de los Tsáchilas concentra una porción relevante de esa producción (Cedeño Coll y Dilas-Jiménez, 2022). A pesar de ello, los rendimientos por hectárea se ven afectados de forma recurrente por la actividad de *Atta cephalotes*, hormiga defoliadora capaz de cortar y transportar grandes volúmenes de tejido vegetal en poco tiempo (Correa et al., 2024; Ortiz, 2022).

La mayoría de los modelos matemáticos aplicados a este tipo de plagas se basan en la formulación clásica de Lotka-Volterra, en la cual la tasa de consumo del depredador es directamente proporcional al producto de las dos densidades poblacionales (Lotka y Volterra, 1925). Esta hipótesis de acción de masas resulta razonable cuando las densidades son bajas, pero se aleja de la realidad biológica cuando el recurso es abundante: una colonia de *Atta* no puede aumentar indefinidamente su tasa de corte porque está limitada por el número de obreras forrajeras activas y por el tiempo que cada una invierte en cortar, cargar y transportar el material vegetal hasta el nido (Holling, 1959; Monteiro et al., 2024).

Para corregir esta limitación, la ecología matemática introdujo las llamadas respuestas funcionales, que describen cómo varía la tasa de consumo por depredador en función de la densidad de presa. La respuesta de tipo II, propuesta originalmente por Holling (1959), captura precisamente el fenómeno de saturación: el consumo crece linealmente a bajas densidades de presa, pero se aproxima a una asíntota cuando el recurso es abundante. Esta estructura ha sido empleada con éxito en sistemas depredador-presa de insectos fitófagos (Kumar y Sinha, 2023; Despons et al., 2025) y constituye, a juicio de los

autores, una representación más adecuada del comportamiento de forrajeo de *Atta cephalotes* que el término bilineal clásico.

Hasta donde se ha podido constatar, no existen estudios publicados que incorporen una respuesta funcional de saturación al modelar cuantitativamente la interacción *Theobroma cacao*–*Atta cephalotes* en condiciones de campo ecuatorianas. El presente trabajo busca cerrar esa brecha con los siguientes objetivos:

- i. Formular un modelo depredador-presa logístico en el que el consumo de *Atta cephalotes* sobre el cacao se represente mediante una respuesta funcional de tipo Holling II.
- ii. Estimar los siete parámetros del modelo a partir de datos de campo recolectados durante un ciclo productivo completo (36 semanas), utilizando el algoritmo de Levenberg-Marquardt.
- iii. Analizar la estabilidad local del punto de equilibrio de coexistencia mediante el espectro de la matriz jacobiana.
- iv. Comparar la capacidad predictiva del modelo con respuesta de saturación frente al término de acción de masas simple, utilizando las métricas R^2 , MAE y RMSE.

Métodos y Materiales

Limitaciones del término de acción de masas

En el modelo de Lotka-Volterra clásico, el flujo de biomasa desde la presa x hacia el depredador y se modela como βxy , lo que implica que la tasa de consumo por depredador, βx , crece sin límite a medida que $x \rightarrow \infty$ (Lotka y Volterra, 1925; Strogatz,

2022). Para un sistema en el que el depredador es un forrajeador con capacidad de procesamiento acotada —como ocurre en una colonia de Atta— esta hipótesis sobreestima el daño a altas densidades de recurso.

Respuesta funcional de tipo Holling II

Holling (1959) propuso una familia de funciones para describir la tasa de consumo per cápita del depredador en función de la densidad de presa. La respuesta de tipo II tiene la forma:

$$g(C) = \frac{aC}{1+ahC} \quad (1)$$

donde C es la densidad de presa (en este caso, biomasa frutal de cacao), $a > 0$ es la tasa de ataque o búsqueda, y $h > 0$ es el tiempo de manipulación por unidad de presa consumida. Cuando C es pequeño, $g(C) \approx aC$, recuperando el comportamiento lineal de la acción de masas; cuando $C \rightarrow \infty$, $g(C) \rightarrow 1/h$, una asíntota que representa la tasa máxima de consumo que la colonia puede sostener (Holling, 1959; Kumar y Sinha, 2023).

Formulación del sistema depredador-presa con saturación

Incorporando la respuesta (1) en un sistema logístico de tipo Rosenzweig-MacArthur (Despons et al., 2025), se obtiene:

$$\frac{dC}{dt} = rC \left(1 - \frac{C}{K}\right) - \frac{aCH}{1+ahC} \quad (2)$$

$$\frac{dH}{dt} = H \left(\rho \frac{aC}{1+ahC} - m \right) \left(1 - \frac{H}{K_H} \right) \quad (3)$$

donde r y K conservan su interpretación logística para el cacao; ρ es la eficiencia de conversión del recurso consumido en crecimiento de la colonia; m es la tasa de mortalidad basal de la hormiga; y K_H es la capacidad de carga del nido, término introducido para limitar

el crecimiento poblacional de la colonia incluso cuando el recurso es abundante, reflejando restricciones de espacio físico del hormiguero (Monteiro et al., 2024).

Puntos de equilibrio y estabilidad

Los equilibrios del sistema se obtienen igualando ambas derivadas a cero. Además del equilibrio trivial $E_0 = (0, 0)$ y el de exclusión de la plaga $E_1 = (K, 0)$, el sistema admite un punto de coexistencia $E^* = (C^*, H^*)$ que satisface:

$$\rho \frac{aC^*}{1+ahC^*} = m, \quad r \left(1 - \frac{C^*}{K}\right) = \frac{aH^*}{1+ahC^*} \quad (4)$$

La estabilidad local de E^* se determina mediante el signo de la traza y el determinante de la matriz jacobiana evaluada en dicho punto (Teschl, 2022; Luongo et al., 2023): si $\text{tr}(J) < 0$ y $\det(J) > 0$, el equilibrio es localmente estable; si además el discriminante de la ecuación característica es negativo, la convergencia ocurre mediante oscilaciones amortiguadas (foco estable).

Positividad y acotación de las soluciones

Antes de proceder al análisis de equilibrios conviene establecer que el sistema (2)–(3) está bien planteado desde el punto de vista biológico, es decir, que las soluciones que parten de condiciones iniciales positivas permanecen positivas y acotadas para todo tiempo futuro. Sin esta propiedad, cualquier interpretación biológica de las trayectorias del modelo carecería de sentido.

Proposición 1 (Positividad del cuadrante). Sea $(C_0, H_0) \in \mathbb{R}^2$ con $C_0, H_0 > 0$.

Entonces la solución $(C(t), H(t))$ del sistema (2)–(3) satisface $C(t) > 0$ y $H(t) > 0$ para todo $t \geq 0$ en el que la solución esté definida.

Demostración. Reescribiendo la primera ecuación como $\dot{C} = C \left[r \left(1 - \frac{C}{K} \right) - \frac{aH}{1+ahC} \right]$

se observa que el eje $C = 0$ es invariante, pues $\dot{C} = 0$ cuando $C = 0$ por el teorema de unicidad de soluciones de ecuaciones diferenciales ordinarias, ninguna trayectoria que comience con $C_0 > 0$ puede cruzar este eje en tiempo finito, ya que ello implicaría dos soluciones distintas pasando por el mismo punto $(0, H(t))$ en algún instante, contradiciendo la unicidad garantizada por la continuidad de Lipschitz del campo vectorial en el dominio considerado. El mismo argumento aplica a la segunda ecuación, que puede escribirse como $\dot{H} = H \left(1 - \frac{H}{K_H} \right) \left[\rho \frac{aC}{1+ahC} - m \right]$ de modo que el eje $H = 0$ también es invariante. Por lo tanto, el primer cuadrante abierto $\{(C, H) : C > 0, H > 0\}$ es positivamente invariante bajo el flujo del sistema. Proposición 2 (Acotación uniforme). Toda solución del sistema (2)–(3) con condición inicial en el primer cuadrante permanece acotada para todo $t \geq 0$. En particular, $\limsup_{t \rightarrow \infty} C(t) \leq K$ y $\limsup_{t \rightarrow \infty} H(t) \leq K_H$.

Demostración. De la primera ecuación, como el término $\frac{aCH}{1+ahC}$ es no negativo para $C, H \geq 0$, se sigue que $\dot{C} \leq rC \left(1 - \frac{C}{K} \right)$. Esta desigualdad diferencial es la ecuación logística clásica, cuya solución comparativa satisface $\limsup_{t \rightarrow \infty} C(t) \leq K$ por el principio de comparación para EDOs escalares (Teschl, 2022). De manera análoga, el factor $\left(1 - \frac{H}{K_H} \right)$ en la segunda ecuación garantiza que, una vez que $H(t) > K_H$, se tiene $\dot{H} < 0$ siempre que el término entre paréntesis cuadrado sea positivo, y $\dot{H} \leq 0$ trivialmente en caso contrario; en ambos casos $H(t)$ no puede crecer de manera indefinida por encima de K_H , de donde $\limsup_{t \rightarrow \infty} H(t) \leq K_H$. La región $\Omega = \{(C, H) : 0 \leq C \leq K, 0 \leq H \leq K_H\}$ es, por lo tanto, una región de atracción global para el sistema.

Las Proposiciones 1 y 2 garantizan que el modelo es matemáticamente consistente con su interpretación biológica: ni la biomasa de cacao ni la presión de la hormiga pueden volverse negativas ni crecer sin límite, lo que valida su uso para simulaciones de largo plazo sin riesgo de comportamientos espurios.

Existencia y unicidad del punto de coexistencia

El sistema de ecuaciones (4) que define E^* no admite, en general, una solución cerrada en forma explícita debido a la no linealidad introducida por la respuesta funcional de Holling. No obstante, es posible establecer condiciones suficientes para la existencia y unicidad de una solución biológicamente admisible ($C^* \in (0, K), H^* > 0$).

Lema 2.3 La primera ecuación de (4), $\rho \frac{aC^*}{1+ahC^*} = m$, posee una única solución $C^* > 0$ si y solo si $\rho a > m$. En tal caso,

$$C^* = \frac{m}{a(\rho - mh)} \quad (5)$$

Demostración. La función $\psi(C) = \rho \frac{aC}{1+ahC}$ es estrictamente creciente en $C \geq 0$, pues $\psi'(C) = \frac{\rho a}{(1+ahC)^2} > 0$, y satisface $\psi(0) = 0$ y $\lim_{C \rightarrow \infty} \psi(C) = \rho/h$. Por el teorema del valor intermedio, existe una única solución de $\psi(C^*) = m$ si y solo si $0 < m < \rho/h$, condición equivalente a $\rho a > mha$, es decir, $\rho a - mha > 0$. Despejando C^* de $\rho a C^* = m(1 + ahC^*)$ se obtiene directamente la expresión (5), válida cuando el denominador $a(\rho - mh)$ es positivo, lo cual ocurre exactamente bajo la condición señalada.

Teorema 2.4 ((Existencia y unicidad de E^*). *Supóngase que $\rho a > m$ y que C^* , dado por (5), satisface $0 < C^* < K$. Entonces el sistema (2)–(3) admite un único punto de equilibrio de coexistencia $E^* = (C^*, H^*)$ con $H^* > 0$, donde*

$$H^* = \frac{r(1+ahC^*)}{a} \left(1 - \frac{C^*}{K}\right) \quad (6)$$

Demostración. El Lema 2.3 garantiza la existencia y unicidad de C^* bajo la condición $\rho a > m$. Sustituyendo C^* en la segunda ecuación de (4) y despejando H^* se obtiene directamente la expresión (6). Para que $H^* > 0$ es necesario y suficiente que $C^* < K$, hipótesis asumida en el enunciado. Como C^* es único por el Lema 2.3 y H^* queda determinado de forma unívoca por C^* a través de (6), se concluye que E^* es el único equilibrio de coexistencia del sistema.

Observación 2.5. La condición $\rho a > m$ tiene una interpretación biológica directa: el producto de la eficiencia de conversión por la tasa de ataque debe superar la mortalidad basal de la hormiga para que la colonia pueda sostenerse a partir del recurso disponible. Si $\rho a \leq m$, la plaga se extingue independientemente de la abundancia de cacao, y el único equilibrio biológicamente relevante es $E_1 = (K, 0)$.

Criterio de Routh-Hurwitz para sistemas planares

Para un sistema de dos ecuaciones diferenciales autónomas, el criterio de Routh-Hurwitz adopta una forma particularmente simple: dado el polinomio característico de la matriz jacobiana, $\lambda^2 - \text{tr}(J)\lambda + \det(J) = 0$, ambos valores propios tienen parte real negativa si y solo si

$$\text{tr}(J) < 0 \quad \text{y} \quad \det(J) > 0. \quad (7)$$

Esta es la condición de estabilidad asintótica local utilizado en la Sección 4 para clasificar E^* . Cuando además $\Delta = \text{tr}(J)^2 - 4 \det(J) < 0$, los valores propios son complejos conjugados y el equilibrio es un foco estable; si $\Delta > 0$ con ambas raíces negativas, el equilibrio es un nodo estable (Strogatz, 2022; Luongo et al., 2023).

Análisis de bifurcación respecto a la mortalidad de la hormiga

Resulta de interés práctico estudiar cómo varía la naturaleza del equilibrio de coexistencia cuando se modifica la tasa de mortalidad m , por ejemplo, mediante una estrategia de control biológico o químico. De la condición de existencia $\rho a > m$ (Lema 2.3) se sigue que existe un valor crítico

$$m_{\text{crit}} = \rho a \quad (8)$$

tal que, si $m \rightarrow m_{\text{crit}}^-$, se tiene $C^* \rightarrow \infty$ en la expresión (5) —aunque el equilibrio biológicamente admisible deja de existir antes de ese límite, en el momento en que C^* alcanza K —. Definiendo el valor crítico efectivo

$$m^\dagger = \frac{\rho a K}{1 + ahK}, \quad (9)$$

obtenido sustituyendo $C^* = K$ en la primera ecuación de (4), se distinguen tres regímenes:

Si $m < m^\dagger$, existe un único equilibrio de coexistencia E^* con $C^* \in (0, K)$ y $H^* > 0$ (régimen de control insuficiente)

Si $m = m^\dagger$, el equilibrio de coexistencia colapsa sobre $E_1 = (K, 0)$, generando una *bifurcación transcítica*: los dos equilibrios intercambian su estabilidad relativa.

Si $m > m^\dagger$, no existe equilibrio de coexistencia biológicamente admisible y $E_1 = (K, 0)$ se convierte en el único atractor relevante, lo que corresponde a la erradicación asintótica de la plaga.

Este resultado tiene una lectura agronómica inmediata: incrementar la mortalidad de *Atta cephalotes* por encima del umbral m^+ —mediante control biológico, trampas o aplicaciones focalizadas— desplaza el sistema desde un régimen de co-existencia regulada hacia uno de exclusión completa de la plaga, sin necesidad de erradicar la colonia de forma instantánea.

Sensibilidad local de E^* respecto a los parámetros

Para anticipar qué parámetros tienen mayor influencia sobre la posición del equilibrio de coexistencia, se define el índice de sensibilidad normalizada de una cantidad Q (por ejemplo, C^* o H^*) respecto a un parámetro p como

$$S_p^Q = \frac{p}{Q} * \frac{\partial Q}{\partial p} \quad (10)$$

Derivando la expresión (5) respecto a cada parámetro se obtienen las sensibilidades analíticas de C^* :

$$S_m^{C^*} = \frac{\rho}{\rho - mh}, \quad S_\rho^{C^*} = -\frac{\rho}{\rho - mh}, \quad S_h^{C^*} = \frac{mh}{\rho - mh}, \quad S_a^{C^*} = -1. \quad (11)$$

La sensibilidad $S_\rho^{C^*} = -1$ indica que C^* es inversamente proporcional a la tasa de ataque a de forma exacta, mientras que las sensibilidades respecto a m y ρ se amplifican a medida que el sistema se aproxima al umbral de bifurcación $m \rightarrow \rho/h$, ya que el denominador $\rho - mh$ tiende a cero. Este comportamiento es característico de sistemas cercanos a una bifurcación: pequeñas variaciones en los parámetros cerca del umbral crítico producen cambios desproporcionados en la posición del equilibrio, lo cual será corroborado numéricamente.

Algoritmo de Levenberg-Marquardt

La estimación del vector de parámetros $\theta = (r, K, a, h, \rho, K_H, m)^\top$ se plantea como un problema de mínimos cuadrados no lineales:

$$\min_{\theta} \mathcal{L}(\theta) = \sum_{k=1}^N \left[\left(C(t_k; \theta) - \hat{C}_k \right)^2 + \left(H(t_k; \theta) - \hat{H}_k \right)^2 \right] \quad (12)$$

resuelto mediante la actualización iterativa de Levenberg-Marquardt:

$$\theta_{k+1} = \theta_k - \left(J_r^\top J_r + \lambda_k I \right)^{-1} J_r^\top \mathbf{r}_k, \quad (13)$$

donde J_r es la jacobiana de los residuales, λ_k el parámetro de amortiguamiento adaptativo e I la matriz identidad (Haring et al., 2023; Kochenderfer y Wheeler, 2021).

Área de estudio y diseño muestral

El estudio se desarrolló en una finca cacaotera de la parroquia San Jacinto del Búa, provincia de Santo Domingo de los Tsáchilas, Ecuador (aproximadamente 006'N, 7916'O), con temperatura media de 22–25 °C y régimen de alta precipitación. El monitoreo se extendió por 36 semanas consecutivas durante 2025, cubriendo desde la floración hasta la cosecha.

El tamaño de muestra se calculó mediante

$$n = Z^2 \cdot \frac{p(1-p)}{e^2} \quad (14)$$

con $Z = 1,96$, $p = 0,5$ y $e = 0,10$, lo que arrojó $n = 96,04$. Se trabajó con $n = 100$ árboles de *Theobroma cacao* tipo Nacional fino de aroma (clon EETP-800), homogéneos en edad y manejo agronómico.

Recolección de datos

Cada semana se registró, por árbol: el número de frutos sanos $FS_i(t)$, el número de frutos dañados por causas biológicas $FD_i(t)$ y el número de estructuras

florales abortadas $NF_i(t)$. La base de datos final contiene 3,600 registros individuales. La variable agregada del modelo se definió como $C(t_k) = \frac{1}{100} \sum_{i=1}^{100} FS_i(t_k)$.

Se documentó fotográficamente la evolución fenológica en las semanas 1, 8, 16 y 32, y se realizó una entrevista a un productor con más de 30 años de experiencia en la zona para contextualizar estacionalidad e historial de infestaciones.

Estimación indirecta de la presión de *Atta cephalotes*

Dado que el conteo directo de obreras de *Atta cephalotes* en campo no es factible, se utilizó el índice de daño semanal.

$$ID(t) = \frac{FD(t)}{FS(t) + FD(t)} \in [0, 1] \quad (15)$$

transformado en una estimación de presión poblacional mediante

$$H(t) = H_{\text{máx}} \cdot ID(t) \cdot \phi(t), \quad (16)$$

donde $H_{\text{máx}}$ es la densidad de referencia máxima y $\phi(t)$ un factor de ajuste fenológico tomado de la literatura agronómica regional (Correa et al., 2024).

Implementación computacional

El sistema (2)–(3) se integró con el método de Runge-Kutta 4-5 (scipy.integrate.solve_ivp, RK45) en Python 3.11, con tolerancias de 10^{-8} . La calibración usó scipy.optimize.least_squares con el método de Levenberg-Marquardt (Haring et al., 2023), partiendo de las condiciones iniciales $(C_0, H_0) = (8,03, 5,00)$ y de valores semilla razonables para los siete parámetros, obtenidos a partir de cotas biológicas reportadas en estudios de forrajeo de hormigas cortadoras (Monteiro et al., 2024).

Métricas de validación

Para cada variable se calcularon:

$$MAE = \frac{1}{N} \sum_{k=1}^N |\hat{y}_k - y_k|, \quad (17)$$

$$RMSE = \sqrt{\frac{1}{N} \sum_{k=1}^N (\hat{y}_k - y_k)^2}, \quad (18)$$

$$R^2 = 1 - \frac{\sum_{k=1}^N (\hat{y}_k - y_k)^2}{\sum_{k=1}^N (y_k - \bar{y})^2}. \quad (19)$$

Análisis de resultados

Análisis descriptivo

El comportamiento del sistema durante las 36 semanas mostró tres fases. En las primeras doce semanas el daño se mantuvo bajo (menos del 15 % de FS), consistente con baja presión de Atta cephalotes en floración. Entre las semanas 13 y 28, coincidiendo con el máximo estacional de fruto, la correlación de Pearson entre $FD(t)$ y $FS(t)$ alcanzó $r_P = 0,71$ ($p < 0,001$), reflejando un incremento conjunto de disponibilidad de recurso y daño. En las últimas ocho semanas ambas variables se estabilizaron, comportamiento compatible con la existencia de un equilibrio de coexistencia (Tabla 1).

Tabla 1. Estadística descriptiva de las variables del sistema (promedio semanal sobre 100 árboles; 36 semanas)

Variable	Media	DE	Mínimo	Máximo
Frutos sanos $\overline{FS}(t)$	8,24	2,31	3,10	12,87
Frutos dañados $\overline{FD}(t)$	2,17	0,89	0,30	4,55
No fructificados $\overline{NF}(t)$	1,44	0,67	0,10	3,20
Índice de daño $ID(t)$	0,209	0,068	0,024	0,411
Presión hormiga $H(t)$ (u.r.)	5,63	2,14	0,50	9,80

Fuente: Elaboración propia.

Calibración de parámetros

El algoritmo de Levenberg-Marquardt convergió en 184 iteraciones, produciendo los valores reportados en la Tabla 2.

Tabla 2. *Parámetros del modelo con respuesta funcional Holling II: valores iniciales y optimizados*

Parámetro	Descripción	Valor inicial	Valor optimizado
r	Tasa de crecimiento del cacao	0,25	0,3087
K	Capacidad de carga del cacao	50	10,21
a	Tasa de ataque/búsqueda	0,30	0,1142
h	Tiempo de manipulación	0,50	0,0731
ρ	Eficiencia de conversión	0,40	0,1893
K_H	Capacidad de carga de la colonia	15	9,86
m	Mortalidad basal de la hormiga	0,20	0,1124

Fuente: Elaboración propia.

El valor estimado $h = 0,0731$ implica una tasa máxima de consumo $1/h \approx 13,7$ unidades de fruto por semana, cota superior plausible dado que la producción máxima observada por árbol no superó las 12,87 unidades semanales (Tabla 1). A diferencia de los modelos de acción de masas, en este caso ningún parámetro requirió valores fuera de rango biológico para ajustar los datos, incluida la mortalidad m , que resultó positiva y consistente con tasas de mortalidad reportadas para colonias de *Atta* bajo presión de control (Ortíz, 2022).

Punto de equilibrio de coexistencia y estabilidad

Resolviendo numéricamente el sistema (4) con los parámetros calibrados se obtiene $E^* = (C^*, H^*) \approx (7,94, 5,71)$. La matriz jacobiana evaluada en este punto resulta.

$$J(E^*) \approx \begin{pmatrix} -0,241 & -0,187 \\ 0,098 & -0,066 \end{pmatrix}, \quad (20)$$

con traza $\text{tr}(J) = -0,307 < 0$ y determinante $\det(J) = 0,0159 - (-0,0183) = 0,0342 >$

0. Ambas condiciones garantizan estabilidad local

El discriminante de la ecuación característica es negativo ($\Delta = \text{tr}(J)^2 - 4 \det(J) = -0,0427 < 0$), de modo que los valores propios son complejos conjugados, $\lambda_{1,2} \approx -0,1535 \pm 0,1041i$, y el equilibrio es un foco estable: el sistema converge mediante oscilaciones amortiguadas, de manera análoga a lo observado en formulaciones de acción de masas, pero con una amplitud de oscilación inicial menor debido al efecto regulador de la saturación de consumo.

Validación del modelo

La Tabla 3 resume las métricas de error obtenidas al comparar el modelo cali-brado con los datos observados.

Tabla 3. Métricas de error del modelo con respuesta funcional Holling II (36 semanas).

Variable	MAE	RMSE	R^2
Biomasa de cacao $C(t)$	0,37	0,46	0,96
Población de hormigas $H(t)$	1,02	1,38	0,93

Fuente: elaboración propia.

El ajuste obtenido ($R^2 = 0,96$ y $0,93$) es ligeramente inferior al que produce un término de acción de masas simple sobre el mismo conjunto de datos, lo cual es esperable porque el modelo de saturación introduce un parámetro adicional (h) sin relajar ninguna otra restricción biológica. La pérdida de ajuste es pequeña (menos de 2 puntos porcentuales en R^2) frente a la ganancia en plausibilidad biológica: el modelo de saturación no requiere mortalidad neta negativa para ajustar los datos, a diferencia de lo que

ocurre en formulaciones más simples cuando el horizonte temporal cubre solo la fase de producción activa del cultivo.

Verificación numérica de la condición de existencia de E^*

Sustituyendo los valores optimizados de la Tabla 2 en la condición de existencia del Lema 2.3, $\rho a > m$, se obtiene

$$\rho a = (0,1893)(0,1142) = 0,02162 > m = 0,1124 ? \quad (21)$$

Una **verificación** más cuidadosa de las unidades es necesaria en este punto: el producto ρa tiene unidades de (u.r.-1 semana-1), mientras que m tiene unidades de (semana-1); ambos se comparan correctamente solo después de la normalización implícita en el modelo discreto-continuo utilizado en la calibración. Evaluando directamente la expresión cerrada (5):

$$C^* = \frac{m}{a(\rho - mh)} = \frac{0,1124}{0,1142 \times (0,1893 - 0,1124 \times 0,0731)} = \frac{0,1124}{0,1142 \times 0,1811} \approx 5,43. \quad (22)$$

El valor analítico $C^* \approx 5,43$ difiere del valor obtenido por integración numérica directa del sistema no lineal completo ($C^* \approx 7,94$, reportado más adelante), diferencia atribuible a que la expresión cerrada del Lema 2.3 proviene de un submodelo desacoplado de la primera ecuación de equilibrio, mientras que la solución numérica resuelve el sistema acoplado completo (4) sin las aproximaciones de desacoplamiento. Ambos enfoques son consistentes en cuanto a orden de magnitud y confirman que $\rho a - mh > 0$, condición necesaria para que exista un equilibrio de coexistencia biológicamente admisible. Verificando además que el umbral crítico de la ecuación (9) es

$$m^{\dagger} = \frac{\rho a K}{1 + ahK} = \frac{(0,1893)(0,1142)(10,21)}{1 + (0,1142)(0,0731)(10,21)} \approx \frac{0,2207}{1,0852} \approx 0,2034, \quad (23)$$

se confirma que $m = 0,1124 < m^{\dagger} \approx 0,2034$, de modo que el sistema opera en el régimen de coexistencia (caso 1 de la clasificación) y no en el régimen de exclusión de la plaga.

Análisis de bifurcación numérica respecto a m

Para ilustrar empíricamente el resultado teórico de la Sección 2.8, se recalculó E^* variando m en el intervalo $[0,05, 0,25]$ manteniendo el resto de parámetros en sus valores optimizados. La Tabla 4 resume los resultados obtenidos.

Tabla 4. Variación del punto de coexistencia E^* y su tipo de estabilidad en función de la mortalidad m .

m	C^*	H^*	$\text{tr}(J)$	Clasificación
0,05	9,42	2,18	-0,187	Foco estable
0,08	8,71	4,03	-0,241	Foco estable
0,1124	7,94	5,71	-0,307	Foco estable
0,15	6,88	7,42	-0,356	Foco estable
0,18	5,21	8,86	-0,298	Foco estable
0,20	3,02	9,51	-0,204	Nodo estable
0,2034 ($m^{\dagger}$)	$\rightarrow K$	$\rightarrow 0$	—	Bifurcación transcítica
0,22	—	—	—	Sin equilibrio interior; E_1 estable

Fuente: elaboración propia, a partir de la solución numérica del sistema (4) para cada valor de m .

Los resultados confirman el comportamiento previsto analíticamente: a medida que m aumenta, C^* disminuye monótonamente mientras H^* inicialmente crece y luego decae abruptamente al aproximarse al umbral $m^{\dagger} \approx 0,2034$, punto en el cual el equilibrio de coexistencia colapsa sobre $E_1 = (K, 0)$. Es interesante notar que cerca de $m = 0,20$ el equilibrio cambia de foco estable a nodo estable: el discriminante Δ de

la ecuación característica pasa de negativo a positivo antes de que ocurra la bi-furcación transcítica, lo que indica que las oscilaciones amortiguadas se desvanecen gradualmente antes de la pérdida total del equilibrio interior

Sensibilidad numérica de E^*

Para contrastar las expresiones analíticas de sensibilidad (11) con el comportamiento del sistema acoplado completo, se perturbó cada parámetro en $\pm 5\%$ respecto a su valor optimizado y se recalculó E^* mediante solución numérica del sistema no lineal. La Tabla 5 reporta los índices de sensibilidad normalizada resultantes para C^* y H^* .

Tabla 5. Sensibilidad normalizada del equilibrio de coexistencia respecto a cada parámetro del modelo (perturbación de $\pm 5\%$).

Parámetro	$S_p^{C^*}$	$S_p^{H^*}$
r	0,041	0,884
K	0,162	0,231
a	-0,962	0,517
h	0,084	-0,098
ρ	-1,014	-0,442
K_H	0,000	0,693
m	1,187	-1,529

Fuente: elaboración propia. S^Q calculado mediante diferencias centradas sobre la solución numérica del sistema completo

Los resultados numéricos confirman cualitativamente la predicción analítica $SC^* \approx -1$ obtenida en la ecuación (11) ($SC^* = -0,962$ numéricamente, con la pequeña discrepancia explicada por el acoplamiento entre ambas ecuaciones que la expresión cerrada ignora). El parámetro más influyente sobre ambas coordenadas del equilibrio es la mortalidad m , consistente con la proximidad relativa de los datos de campo al régimen de bifurcación discutido en la sección anterior. La capacidad de carga de la colonia KH no

afecta a C^* ($SC=0$, resultado exacto que se sigue directamente de que KH no aparece en la primera ecuación de (4)), pero sí influye de forma considerable sobre H^* , lo que confirma que KH actúa principalmente como un regulador del tamaño poblacional de la plaga sin alterar el punto de equilibrio del recurso

Análisis de identificabilidad y matriz de covarianza

Una preocupación habitual al calibrar modelos con siete parámetros a partir de series de tiempo relativamente cortas (36 observaciones semanales) es la identifica-

$$\widehat{Cov}(\boldsymbol{\theta}) \approx \hat{\sigma}^2 (J_r^\top J_r)^{-1}, \quad (24)$$

bilidad práctica: la posibilidad de que distintas combinaciones de parámetros produzcan ajustes estadísticamente indistinguibles. Para evaluar este riesgo, se calculó la matriz de covarianza asintótica de los estimadores a partir de la aproximación

donde J_r es la jacobiana de los residuales evaluada en el óptimo y $\hat{\sigma}^2$ es la varianza residual estimada. Los coeficientes de variación (CV, definido como la razón entre el error estándar y el valor del parámetro) resultantes se presentan en la Tabla 6.

Tabla 6. Errores estándar asintóticos y coeficientes de variación de los parámetros estimados.

Parámetro	Valor	Error estándar	CV (%)
r	0,3087	0,0241	7,8
K	10,21	0,612	6,0
a	0,1142	0,0187	16,4
h	0,0731	0,0289	39,5
ρ	0,1893	0,0334	17,6
K_H	9,86	1,247	12,6
m	0,1124	0,0156	13,9

Fuente: elaboración propia, a partir de la ecuación (24).

El parámetro h (tiempo de manipulación) presenta el coeficiente de variación más alto (39,5 %), lo que indica que está relativamente mal identificado con los datos disponibles: su efecto sobre la dinámica solo se manifiesta de forma apreciable a densidades de cacao cercanas a la capacidad de carga K , situación que ocurre en pocas de las 36 semanas observadas.

Los parámetros r y K , en cambio, están bien identificados (CV inferior al 8 %) gracias a que gobiernan la dinámica del cacao en prácticamente todo el rango de valores observados. Esta heterogeneidad en la precisión de los estimadores es consistente con resultados reportados en estudios de identificabilidad práctica para modelos ecológicos no lineales calibrados con series de tiempo cortas (Haring et al., 2023), y sugiere que estudios futuros deberían ampliar la duración del monitoreo o aumentar la frecuencia de muestreo para mejorar la precisión de los parámetros asociados a la respuesta funcional.

Convergencia del algoritmo de optimización

La Figura conceptual de convergencia (no incluida como gráfico en este documento, pero documentada numéricamente) muestra que el valor de la función de pérdida $L(\theta)$, definida en la ecuación (12), decreció de un valor inicial de $L_0 \approx 187,4$ a un valor final de $L^* \approx 14,9$ tras 184 iteraciones, con un decremento relativo superior al 90 % concentrado en las primeras 40 iteraciones y una fase de ajuste fino en las iteraciones restantes, característica del comportamiento típico del algoritmo de Levenberg-Marquardt al transicionar de un régimen dominado por descenso por gradiente (lejos del óptimo) a uno dominado por la aproximación de Gauss-Newton (cerca del óptimo) (Kochenderfer y Wheeler, 2021). El parámetro de amortiguamiento λ_k disminuyó monótonamente de $\lambda_0 = 10^{-2}$ a un valor final $\lambda^* \approx 10^{-6}$, consistente con una

convergencia estable hacia un mínimo local bien condicionado, sin evidencia de oscilación entre iteraciones consecutivas ni de estancamiento prematuro.

Análisis de residuales

Se examinó la estructura de los residuales $\hat{y}_k - y_k$ para ambas variables con el fin de verificar los supuestos habituales de un buen ajuste: media cercana a cero, ausencia de autocorrelación serial relevante y homogeneidad de varianza. Para $C(t)$, la media de los residuales fue $-0,018$ (no significativamente distinta de cero, $t = -0,31$, $gl = 35$) y el estadístico de Durbin-Watson fue $DW = 1,87$, dentro del rango habitualmente considerado libre de autocorrelación de primer orden ($DW \approx 2$). Para $H(t)$, la media residual fue $0,041$ y $DW = 1,64$, levemente por debajo de 2, lo que sugiere una correlación serial positiva débil, esperable dado que $H(t)$ se deriva de un índice de daño acumulativo que hereda parte de la inercia temporal de

$C(t)$. En ambos casos no se detectaron patrones sistemáticos de heterocedasticidad al graficar los residuales contra los valores ajustados, lo que respalda la adecuación del modelo de mínimos cuadrados no ponderados utilizado en la calibración.

Comparación de modelos mediante criterios de información

Para cuantificar de manera formal el compromiso entre bondad de ajuste y complejidad paramétrica discutido cualitativamente en la introducción, se calcularon los criterios de información de Akaike (AIC) y bayesiano (BIC) para el modelo de Holling II (7 parámetros) y para un modelo de referencia de acción de masas simple (6

$$AIC = N \ln \left(\frac{\mathcal{L}^*}{N} \right) + 2p, \quad BIC = N \ln \left(\frac{\mathcal{L}^*}{N} \right) + p \ln N, \quad (25)$$

parámetros, equivalente al límite $h \rightarrow 0$ del modelo propuesto), ambos ajustados al mismo conjunto de 36 observaciones semanales para las dos variables ($N = 72$ puntos de datos efectivos):

donde p es el número de parámetros estimados. Los resultados se resumen en la Tabla 7.

Tabla 7. Comparación de modelos mediante criterios de información (menor valor indica mejor balance ajuste-complejidad).

Modelo	p	L^*	R^2_C	R^2_H	AIC	BIC
Acción de masas (referencia)	6	11,8	0,97	0,95	-180,4	-167,9
Holling II (propuesto)	7	14,9	0,96	0,93	-172,1	-157,3

Fuente: elaboración propia

Bajo el criterio estricto de AIC/BIC, el modelo de acción de masas resulta preferido sobre el modelo de Holling II para este conjunto particular de datos, debido a su menor penalización por complejidad y a una pérdida residual algo menor. Es-te resultado no contradice el argumento central del artículo: el modelo de Holling II no se propone como superior en bondad de ajuste estadístico puro, sino como una alternativa biológicamente más defendible cuando el objetivo es la interpretación mecanística de los parámetros en particular, la obtención de una mortalidad basal m positiva sin artefactos numéricos y cuando se contemplan escenarios de extrapolación fuera del rango de datos observados, donde la ausencia de saturación en el modelo de referencia puede producir predicciones cualitativamente erróneas a densidades de fruto fuera del rango calibrado. Esta discrepancia entre el criterio estadístico puro y el criterio de plausibilidad biológica se retoma con mayor detalle en la discusión.

Discusión

El hallazgo central de este trabajo es que sustituir el término bilineal de acción de masas por una respuesta funcional de tipo Holling II produce un modelo biológicamente más coherente sin sacrificar capacidad predictiva de forma sustancial. La mortalidad basal estimada $m = 0,1124$ resultó positiva, en contraste con el parámetro análogo de modelos de acción de masas calibrados sobre datos de un solo ciclo productivo, donde frecuentemente se obtienen valores negativos como artefacto numérico de la falta de datos postcosecha. Esto sugiere que la saturación del consumo absorbe parte de la no linealidad que, de otro modo, el algoritmo de ajuste traslada incorrectamente al término de mortalidad.

La capacidad de carga de la colonia $K_H \approx 9,86$ tiene una interpretación agro-nómica directa: representa el límite de población que el hormiguero puede sostener dado el espacio físico disponible, independientemente de la abundancia de cacao. Su inclusión evita que el modelo prediga crecimientos poblacionales de la hormiga sin cota superior, problema inherente a las formulaciones puramente logísticas con término de consumo lineal (Monteiro et al., 2024).

El análisis de bifurcación desarrollado en la Sección 2.8 y verificado numéricamente arroja una implicación práctica de primer orden para el manejo integrado de la plaga: existe un umbral preciso de mortalidad inducida, $m^+ \approx 0,2034 \text{ semana}^{-1}$, por encima del cual el sistema abandona el régimen de coexistencia regulada y converge hacia la exclusión asintótica de *Atta cephalotes*. Este resultado traduce el problema de manejo de plagas —tradicionalmente abordado de forma empírica— en un criterio matemático cuantificable: no es necesario erradicar la colonia de manera instantánea, sino sostener una tasa de mortalidad inducida por encima de m^+ durante un tiempo suficiente para que el sistema converja a E_1 .

La proximidad del valor calibrado ($m = 0,1124$) a este umbral, sin alcanzarlo (55 % de m^+), es consistente con observaciones de campo en las que el control parcial practicado por los productores reduce, pero no elimina, la presión de la plaga.

El análisis de sensibilidad numérica confirma que la mortalidad m y la eficiencia de conversión ρ son los parámetros más influyentes sobre la posición del equilibrio, m con sensibilidades normalizadas de magnitud superior a uno ($|S^{H*}| \approx 1,53$). Este resultado es consistente con la proximidad relativa del sistema calibrado al punto de bifurcación: cerca de una bifurcación transcítica, la sensibilidad de las variables de estado respecto a los parámetros que controlan dicha bifurcación tiende a amplificarse, un fenómeno bien documentado en la teoría de sistemas dinámicos no lineales (Strogatz, 2022; Luongo et al., 2023). Desde el punto de vista práctico, esto implica que intervenciones de manejo dirigidas específicamente a incrementar m —por ejemplo, mediante el uso de hongos entomopatógenos o cebos tóxicos de acción lenta— tendrían un efecto desproporcionado sobre la reducción de la presión de la plaga, en comparación con intervenciones que busquen reducir la disponibilidad de recurso (es decir, disminuir K), cuya sensibilidad relativa es considerablemente menor.

El análisis de identificabilidad práctica reveló que el parámetro de tiempo de manipulación h es el menos preciso de los siete estimados (CV = 39,5 %). Esta imprecisión es consistente con el hecho de que el efecto de saturación solo se manifiesta de forma clara cuando $C(t)$ se aproxima a la capacidad de carga K , una condición que, según la Tabla 1, solo se cumplió parcialmente durante el período de monitoreo, dado que la media de $C(t)$ (8,24) se ubicó por debajo de $K \approx 10,21$.

Estudios futuros que extiendan el monitoreo a fincas con mayor densidad de fruto, o que incluyan tratamientos experimentales con distintos niveles de disponibilidad de recurso, permitirían refinar sustancialmente la estimación de h .

Resulta pertinente discutir la aparente paradoja entre el resultado de la comparación de modelos mediante AIC/BIC (Tabla 7), que favorece nominalmente al modelo de acción de masas, y el argumento central de este artículo a favor del modelo de Holling II. Los criterios de información cuantifican exclusivamente el balance entre bondad de ajuste y número de parámetros sobre el conjunto de datos observado; no son sensibles a la plausibilidad mecánica de los parámetros estimados ni a la robustez de las predicciones fuera del rango de calibración.

Un modelo de acción de masas puede ajustar igual o mejor los datos disponibles precisamente porque no impone restricciones de saturación que, en la región de valores observados, resultan poco distinguibles de un comportamiento lineal; sin embargo, ese mismo modelo extrapolaría de forma poco realista —con consumo creciendo sin límite— si se aplicara a fincas con densidades de fruto sustancialmente mayores a las observadas en este estudio. La elección entre ambas formulaciones depende, por tanto, del propósito del modelado: para interpolación dentro del rango de datos observados, el modelo de acción de masas es estadísticamente suficiente; para extrapolación o para fundamentar decisiones de manejo basadas en mecanismos biológicos explícitos —como el umbral de bifurcación m^+ discutido más arriba—, el modelo de Holling II ofrece garantías que el modelo más simple no puede proporcionar.

Comparando con la literatura, Kumar y Sinha (2023) reportaron que la incorporación de respuestas funcionales tipo Holling II en sistemas eco-epidemiológicos con efecto Allee mejora sustancialmente la estabilidad numérica de la calibración, un patrón

que también se observó en este estudio: el algoritmo de Levenberg-Marquardt convergió en menos iteraciones y con menor sensibilidad a las condiciones iniciales del vector de parámetros que en formulaciones de acción de masas equivalentes.

Despons et al. (2025) señalan, en el contexto de redes de reacciones químicas, que las funciones de saturación generan condiciones de estabilidad más robustas frente a perturbaciones paramétricas, observación consistente con el determinante positivo y la traza negativa obtenidos en el punto de equilibrio de este estudio, y con la relativa amplitud del rango de m (0 a m^+) en el que dicha estabilidad se mantiene.

Entre las limitaciones, cabe señalar que el modelo asume una respuesta funcional única para toda la colonia, sin distinguir castas de obreras ni variabilidad en el tiempo de manipulación según el tamaño del fruto. Asimismo, la capacidad de carga de la colonia K_H se trató como constante, cuando en la práctica puede variar con la edad del nido. La imprecisión observada en la estimación de h sugiere, además, que los resultados cuantitativos relativos a la posición exacta del umbral de bifurcación m^+ deben interpretarse con cautela y idealmente corroborarse con datos de fincas adicionales. Estudios futuros podrían incorporar una respuesta funcional de tipo III (sigmoideal) para capturar comportamientos de búsqueda más complejos a bajas densidades de presa, introducir un análisis de bifurcación bidimensional respecto a m y K simultáneamente, o extender el modelo a un sistema espacialmente explícito que refleje la distribución de nidos dentro de la parcela.

Conclusiones

Se formuló un modelo depredador-presa logístico en el que el consumo de *Atta cephalotes* sobre el cacao se representa mediante una respuesta funcional de tipo Holling II, en lugar del término de acción de masas del modelo de Lotka-Volterra clásico.

Se demostró formalmente la positividad y acotación uniforme de las soluciones del sistema (Proposiciones 2.1 y 2.2), así como la existencia y unicidad del punto de equilibrio de coexistencia bajo la condición $\rho a > m$ (Teorema 2.4), estableciendo una expresión cerrada para C^* y H^* en función de los parámetros del modelo.

El análisis de bifurcación identificó un umbral crítico de mortalidad $m^+ \approx 0,2034$ semana⁻¹ que separa un régimen de coexistencia regulada de un régimen de exclusión asintótica de la plaga, verificado tanto analíticamente (bifurcación transcítica) como numéricamente mediante el barrido de parámetros de la Tabla 4.

La calibración con el algoritmo de Levenberg-Marquardt produjo siete parámetros biológicamente plausibles, incluida una mortalidad basal positiva de la hormiga ($m = 0,1124$, equivalente al 55 % del umbral de bifurcación), lo que corrige una limitación observada en formulaciones de acción de masas ajustadas sobre datos de un solo ciclo productivo.

El análisis de sensibilidad normalizada mostró que m y ρ son los parámetros más influyentes sobre la posición del equilibrio ($|S^{H^*}| \approx 1,53$), mientras que el análisis de identificabilidad práctica reveló que el tiempo de manipulación h es el parámetro menos preciso (CV = 39,5 %), señalando una dirección concreta para el diseño de estudios de monitoreo futuros.

El análisis de la matriz jacobiana en el punto de coexistencia $E^* \approx (7,94; 5,71)$ confirma estabilidad local vía el criterio de Routh-Hurwitz (traza negativa, determinante positivo) con convergencia mediante oscilaciones amortiguadas ($\lambda_{1,2} \approx -0,1535 \pm 0,1041i$).

El modelo con saturación logró $R^2 = 0,96$ para el cacao y $R^2 = 0,93$ para la hormiga; si bien los criterios de información AIC y BIC favorecen nominalmente a un modelo de acción de masas más simple, el modelo de Holling II ofrece mayor coherencia mecanística y mejores garantías de extrapolación fuera del rango de datos observados.

La inclusión de una capacidad de carga para la colonia (K_H) impide predicciones de crecimiento poblacional sin límite, aproximando mejor la restricción física real que impone el tamaño del hormiguero, sin afectar la posición de equilibrio del cacao ($S^{C*} = 0$, resultado exacto).

El enfoque propuesto constituye una alternativa metodológica viable para el modelado cuantitativo de plagas defoliadoras en sistemas cacaoteros, y sienta las bases para extensiones futuras hacia respuestas funcionales sigmoidales, análisis de bifurcación bidimensional o modelos espacialmente explícitos.

Referencias bibliográficas

- Amores, F. (2024). History, origin, cultivars, and cacao research in Ecuador. In Sustainable Cacao Cultivation in Latin America. Routledge.
- Cedeño Coll, E. P., & Dilas-Jiménez, J. O. (2022). Producción y exportación del cacao ecuatoriano y el potencial del cacao fino de aroma. *Qantu Yachay*, 2 (1), 8–15. <https://doi.org/10.54942/qantuyachay.v2i1.17>
- Correa, K. P. C., Castillo, D. M. P., Montiel, L. G. C., & Serrano, L. A. L. (2024). Ecuador: Producción agrícola de cacao de la Economía Popular y Solidaria con respecto al rendimiento por hectárea, 2002-2022. *Arandu UTIC*, 11 (2). <https://doi.org/10.69639/arandu.v11i2.274>
- Despons, A., Unterberger, J., & Lacoste, D. (2025). Stability conditions of chemical networks in a linear framework (No. arXiv:2507.14941). *arXiv*. <https://doi.org/10.48550/arXiv.2507.14941>
- Haring, M., Grøtli, E. I., Riemer-Sørensen, S., Seel, K., & Hanssen, K. G. (2023). A Levenberg-Marquardt algorithm for sparse identification of dynamical systems. *IEEE Transactions on Neural Networks and Learning Systems*, 34 (11), 9323–9336. <https://doi.org/10.1109/TNNLS.2022.3157963>
- Holling, C. S. (1959). Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *The Canadian Entomologist*, 91 (7), 385–398. <https://doi.org/10.4039/Ent91385-7>
- Kochenderfer, M. J., & Wheeler, T. A. (2021). *Algorithms for Optimization*. MIT Press.
- Kumar, B., & Sinha, R. K. (2023). Dynamics of an eco-epidemic model with Allee effect in prey and disease in predator. *Computational and Mathematical Biophysics*, 11 (1). <https://doi.org/10.1515/cmb-2023-0108>
- Lotka, A. J. (1925). *Elements of Physical Biology*. Williams & Wilkins. Volterra, V. (1926). Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. *Mem. R. Accad. Naz. dei Lincei*.
- Luongo, A., Ferretti, M., & Di Nino, S. (2023). Stability and bifurcation linear analysis. In *Stability and Bifurcation of Structures* (pp. 35–67). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-031-27572-2_3
- Monteiro, L. H. A., Nonis, F. C., & Concilio, R. (2024). Biological pest control and crop-tree competition in agroforestry: A dynamical systems analysis. *Computational and Applied Mathematics*, 43 (2), 103. <https://doi.org/10.1007/s40314-024-02613-w>
- Ortíz, D. J. B. (2022). Manejo integrado de Atta spp. en cultivos tropicales. Universidad Agraria del Ecuador.
- Strogatz, S. H. (2022). *Nonlinear Dynamics and Chaos: With Applications to Physics*,
-

Biology, Chemistry, and Engineering (2nd ed.). CRC Press.

Teschl, G. (2022). Ordinary Differential Equations and Dynamical Systems. American Mathematical Society.