

SELECCIÓN DE DORMIDEROS POR EL ESTORNINO PINTO (*STURNUS VULGARIS*) EN LA PLATA, BUENOS AIRES, ARGENTINA

JUAN M. GIRINI^{1,2}, FACUNDO X. PALACIO^{1,3}, MARÍA DEL C. DEL HUERTO¹ Y NICOLÁS KUZMANICH^{1,4}

¹ Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata.
Paseo del Bosque s/n, B1900FWA La Plata, Buenos Aires, Argentina.

² División Zoología Vertebrados, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata.
Paseo del Bosque s/n, B1900FWA La Plata, Buenos Aires, Argentina. pachigirini@gmail.com.ar

³ Instituto de Ecología, Fundación Miguel Lillo. Miguel Lillo 251,
T4000JFE San Miguel de Tucumán, Tucumán, Argentina.

⁴ Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV), CONICET-Universidad Nacional de Córdoba.
Av. Vélez Sarsfield 299, X5000HVA, Córdoba, Córdoba, Argentina.

RESUMEN.— El Estornino Pinto (*Sturnus vulgaris*) es un ave introducida en Argentina que establece dormideros comunales durante la época no reproductiva. A pesar de ser una de las especies invasoras más perjudiciales del mundo, se conoce muy poco acerca de su ecología en Argentina. En este trabajo se caracterizaron los dormideros comunales del Estornino Pinto en la ciudad de La Plata con el objetivo de evaluar la selección del sitio de dormidero por parte de la especie. Se encontró un total de 34 dormideros, todos establecidos en especies de árbol perennifolias, siendo *Phoenix canariensis* la especie dominante (74%). El Estornino Pinto prefirió árboles con alta cobertura y sitios con un mayor número de individuos de *Phoenix canariensis* en el ambiente circundante. Los resultados de este trabajo apoyan la hipótesis de las ventajas microclimáticas en la formación de dormideros comunales y brindan información de utilidad para el manejo de esta especie en áreas urbanas de Argentina.

PALABRAS CLAVE: *área urbana, ave introducida, especie exótica, microclima, Phoenix canariensis.*

ABSTRACT. ROOST SELECTION BY THE EUROPEAN STARLING (*STURNUS VULGARIS*) IN LA PLATA CITY, BUENOS AIRES, ARGENTINA.— The European Starling (*Sturnus vulgaris*) is a non-native bird species in Argentina which forms communal roosts during the non-reproductive season. Despite being one of the world's worst invasive species, very little is known about its ecology in Argentina. In this work, European Starling roosts were described in La Plata city with the aim of identifying roost habitat selection. A total of 34 roosts were located, all of which established in perennial tree species and from which *Phoenix canariensis* was dominant (74%). The European Starling selected roost trees with higher canopy cover and sites with higher *Phoenix canariensis* abundance in the neighbouring environment. The results support the hypothesis of microclimatic advantages in the establishment of communal roost and provide useful information to manage this species in urban areas of Argentina.

KEY WORDS: *alien species, introduced bird, microclimate, Phoenix canariensis, urban area.*

Recibido 15 febrero 2014, aceptado 30 agosto 2014

La invasión por especies exóticas es considerada una de las principales causas de pérdida de biodiversidad y puede producir impactos negativos en la salud y en las actividades económicas de los seres humanos (Vitousek et al. 1996, Wilcove et al. 1998, Lowe et al. 2000). El Estornino Pinto (*Sturnus vulgaris*) es un ave gregaria de origen eurasiático que ha sido introducida intencionalmente en Estados Unidos, México, Canadá, Sudáfrica, Australia

y Nueva Zelanda (Feare 1984, Johnson y Glahn 1994). En Argentina fue registrado por primera vez en 1987 en la ciudad de Buenos Aires (Pérez 1988, Schmidtutz y Agulian 1988) y actualmente se encuentra presente en las provincias de Buenos Aires, Santa Fe, Entre Ríos, Córdoba, Mendoza, San Juan y Tucumán (Di Giacomo et al. 1993, Isacch e Isacch 2004, Peris et al. 2006, Jensen 2008, Klavins y Álvarez 2012, Lucero 2013, Zanotti 2013, Ortiz y Aráoz

2014). Es considerada una de las especies exóticas invasoras más perjudiciales del mundo por causar severos daños económicos al sector agropecuario, transmitir numerosas enfermedades a animales domésticos y seres humanos y competir con aves nativas por el alimento y los huecos para nidificar (Troetschler 1976, Dolbeer et al. 1978, Weitzel 1988, Ingold 1989, Kerpez y Smith 1990, Forcelli 1998, Lowe et al. 2000, Koenig 2003, Rebolo Ifran y Fiorini 2010, Rizzo 2010, Lehmann 2012).

En la época no reproductiva un gran número de individuos de Estornino Pinto se agrupan y pernoctan en dormitorios comunales (Erritzoe et al. 2007, Gill 2007), habiéndose registrado un promedio (\pm DE) de 433.5 ± 414.8 individuos por dormitorio ($n = 8$) en la ciudad de La Plata (Girini, datos no publicados). Entre las ventajas adaptativas que la especie podría obtener a partir de este tipo de agrupaciones se pueden mencionar la disminución del gasto energético para la termorregulación, la disminución del riesgo de predación y el incremento de la eficiencia de alimentación (Lack 1968, Ward y Zahavi 1973, Gyllin et al. 1977, Caccamise et al. 1983, Weatherhead 2003, Gill 2007). Aunque esta especie muestra una gran flexibilidad en la selección de las características ambientales del dormitorio (Clergeau y Quenot 2007), utiliza árboles deciduos durante el verano y el otoño y árboles perennifolios durante el invierno (Gochfeld 1978, Feare 1984), mostrando preferencias por árboles altos y copas compactas en sitios con dosel arbóreo cerrado, alta densidad y cobertura arbórea (Lyon y Caccamise 1981, Micacchion y Townsend 1983, Clergeau y Quenot 2007). Estas preferencias han sido explicadas por la necesidad de estas aves de pernoctar en un microclima favorable que brindaría protección contra la exposición directa al viento, la lluvia y las bajas temperaturas ambientales (Brenner 1965, Francis 1976, Gochfeld 1978, Lyon y Caccamise 1981, Micacchion y Townsend 1983, Clergeau y Quenot 2007).

A pesar de su potencial de invasión, se conoce muy poco acerca de la ecología de esta especie en Argentina. El estudio de sus dormitorios podría aportar a la comprensión de este comportamiento gregario (Weatherhead 2003) y, al mismo tiempo, brindar herramientas para su manejo en áreas invadidas (Caccamise 1990, Glahn et al. 1991, Johnson y Glahn 1994). Por lo tanto, en este trabajo se caracterizaron

dormitorios comunales de Estornino Pinto en la ciudad de La Plata con el objetivo de evaluar la selección del sitio de dormitorio por parte de esta especie.

MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo entre julio y octubre de 2009 en el casco urbano de La Plata ($34^{\circ}55'S$, $57^{\circ}57'O$), ubicado en el noreste de la provincia de Buenos Aires, Argentina. La población total de la ciudad es de 183798 habitantes (Lódola y Brigo 2011). El casco urbano delimita un cuadrado de 2500 ha, con 22 plazas y 3 parques simétricamente distribuidos en las intersecciones de las avenidas (Katz 2007). El clima es templado húmedo, con una temperatura promedio anual de $15^{\circ}C$ y precipitaciones promedio anuales de más de 800 mm.

Localización de dormitorios comunales

Para localizar los dormitorios, entre julio y agosto de 2009 se visitó cada plaza o parque al menos dos veces. En La Plata, durante la época no reproductiva, los estorninos abandonan sus dormitorios al amanecer para alejarse de la ciudad y alimentarse en espacios abiertos y áreas rurales aledaños, regresando al atardecer en bandadas para congregarse (Girini, obs. pers.). Grupos de 2–4 observadores se ubicaron en una plaza o parque entre las 17:00–19:00 hs con el fin de detectar y seguir a las bandadas de estorninos hasta el sitio donde éstas establecían sus dormitorios, ya fuera en la plaza o el parque visitado, así como en las calles o en los patios de edificios cercanos.

Caracterización del sitio de dormitorio y selección de hábitat

Entre agosto y octubre de 2009 se caracterizaron todos los dormitorios a los que se pudo tener acceso, registrando especie, cobertura, altura y diámetro a la altura del pecho del árbol utilizado. Además, se caracterizó el ambiente circundante en un radio de 30 m de cada dormitorio midiendo las siguientes variables: riqueza de especies de árboles, número de árboles, número de árboles con altura mayor y menor a 5 m, número de *Phoenix canariensis*, de *Pinus* spp. y de *Cupressus* spp., altura promedio de los árboles y área basal total de árboles. La cobertura se estimó como la pro-

Tabla 1. Valores promedio (\pm DE) de las variables de hábitat medidas en 22 dormitorios de Estornino Pinto (*Sturnus vulgaris*) en el casco urbano de la ciudad de La Plata, noreste de la provincia de Buenos Aires.

Variabes	
Cobertura del árbol (%)	4.23 \pm 3.84
Altura del árbol (m)	16.26 \pm 4.77
Diámetro del árbol a la altura del pecho (cm)	76.89 \pm 14.18
Riqueza de especies de árboles	5.77 \pm 2.37
Número de árboles	14.73 \pm 4.18
Número de árboles >5 m altura	13.36 \pm 4.56
Número de árboles <5 m altura	1.64 \pm 1.84
Número de <i>Phoenix canariensis</i>	1.45 \pm 1.30
Número de <i>Pinus</i> spp.	0.50 \pm 0.67
Número de <i>Cupressus</i> spp.	1.91 \pm 2.20
Altura promedio de los árboles (m)	12.05 \pm 3.24
Área basal total de árboles (m ²)	412.10 \pm 295.17

porción de terreno en 30 m de radio en torno al dormitorio ocupada por la proyección perpendicular de sus partes aéreas (Matteucci y Colma 1982). El área basal total de árboles se calculó sumando las áreas basales medidas de todos los árboles en 30 m de radio en torno al dormitorio, considerando al área basal de cada árbol como la superficie de una sección transversal del tronco a la altura del pecho (Matteucci y Colma 1982). La altura de los árboles se estimó a partir de la ecuación $H = h' + d \tan \alpha$, donde α es el ángulo medido con clinómetro desde la ubicación del observador, d es la distancia entre el observador y el árbol y h' es la altura del observador al nivel de los ojos.

Para evaluar la existencia de selección de hábitat se compararon sitios con y sin dormitorios. Se seleccionaron ocho puntos al azar en el área de estudio y a partir de cada uno de ellos se eligió el árbol perennifolio más cercano con una altura mayor a 5 m, midiéndose las mismas variables que en los dormitorios.

Análisis de datos

Se utilizaron modelos lineales generalizados (McCullagh y Nelder 1989) para identificar las variables relacionadas con la selección de los dormitorios. La variable de respuesta fue de tipo binario (0: ausencia de dormitorio, 1: presencia de dormitorio), por lo que se utilizó una

Tabla 2. Modelo lineal generalizado de la probabilidad de presencia de dormitorios de Estornino Pinto (*Sturnus vulgaris*) en el casco urbano de la ciudad de La Plata, noreste de la provincia de Buenos Aires.

Variable	Coeficiente	EE	P
Intercepto	-3.240	1.727	0.061
Cobertura (%)	0.594	0.302	0.049
Número de <i>Phoenix canariensis</i>	2.885	1.311	0.028

distribución del error binomial y función de enlace logit (Dobson 2002, Zuur et al. 2009). Dado que algunas variables de hábitat se encontraban altamente correlacionadas (altura promedio de árboles, número de árboles, número de árboles mayor y menor a 5 m de altura y número de *Cupressus* spp.; coeficientes de correlación de Pearson >0.7), se realizó un Análisis de Componentes Principales para obtener un primer componente representativo de una variable de estructura de la vegetación del sitio de dormitorio (que representó el 54% de la variación total de la matriz de datos). La selección del mejor modelo se realizó mediante el ajuste de todos los modelos posibles y la obtención de un ranking de mejor ajuste basado en el Criterio de Información de Akaike corregido para muestras pequeñas (AICc; Burnham y Anderson 2002). Todos los análisis se realizaron con el programa R 3.1.1 (R Core Team 2014); para la selección de modelos se utilizó el paquete MuMIn.

RESULTADOS

Se registró un total de 34 dormitorios comunales de Estornino Pinto: 25 en *Phoenix canariensis*, 5 en *Pinus* spp., 2 en *Cupressus* spp., 1 en *Cedrus* spp. y 1 en *Ficus elastica*. De estos dormitorios, 14 estaban ubicados en 5 plazas y 20 en avenidas, calles o patios de edificios.

Del total de dormitorios se pudieron caracterizar 22 (Tabla 1). El modelo de selección de hábitat mostró que la probabilidad de que un determinado árbol fuera utilizado como dormitorio aumentó con su porcentaje de cobertura y con el número de *Phoenix canariensis* en un radio de 30 m (Tabla 2).

DISCUSIÓN

Todos los árboles utilizados por el Estornino Pinto como dormitorio de invierno correspondieron a especies perennifolias, principalmente *Phoenix canariensis*, con alta cobertura arbórea y alta densidad a nivel de sitio. La selección de especies perennifolias sería una estrategia para la protección contra el viento, las precipitaciones y las bajas temperaturas del invierno (Gochfeld 1978, Clergeau y Simonnet 1996). En particular, la selección de *Phoenix canariensis* estaría asociada a la cobertura compacta de esta palmera y a sus hojas de amplia superficie y curvatura, que permitirían un microclima más adecuado para la conservación del calor de las bandadas frente a las bajas temperaturas nocturnas, con respecto a los árboles perennifolios con follaje horizontal más irregular (Gochfeld 1978). Los resultados apoyarían la hipótesis de las ventajas microclimáticas que obtienen las aves al pernoctar en dormitorios comunales (Brenner 1965, Francis 1976, Gyllin et al. 1977), aunque no se pueden descartar otras hipótesis como la disminución del riesgo de predación o el incremento de la eficiencia de alimentación.

Según la hipótesis de las ventajas microclimáticas, una mayor temperatura ambiente favorecería el establecimiento de dormitorios por el Estornino Pinto, como ha sido sugerido por diferentes estudios (Francis 1976, Clergeau y Quenot 2007). Aunque aquí no se estudió el efecto de este factor ambiental, los estorninos no establecieron dormitorios en los parques de la ciudad, espacios verdes más extensos y menos iluminados que las plazas (Girini, obs. pers.), menos susceptibles que otras áreas a las emisiones de calor y humedad de origen humano (Sailor 2011). Se requieren estudios que determinen una relación causal entre la temperatura y el establecimiento de dormitorios por los estorninos en La Plata.

El Estornino Pinto seleccionaría sitios con suficiente espacio disponible para permitir que una gran cantidad de individuos perchen juntos (Clergeau y Quenot 2007), por lo que la preferencia de esta especie por árboles con mayor cobertura arbórea y sitios con mayor número de *Phoenix canariensis* podría deberse a que estas condiciones ofrecen una mayor disponibilidad de espacio para la ubicación de los estorninos. Sin embargo, la relación entre el tamaño de la copa de los árboles utilizados

como dormitorio y la cantidad de estorninos que pernoctan en los mismos no fue evaluada en este trabajo y merece futuros estudios.

En áreas invadidas por el Estornino Pinto, estudios sobre su ecología y sus preferencias por sitios de dormitorio han aportado información útil para su manejo (Lyon y Caccamise 1981, Caccamise 1990, Glahn et al. 1991, Clergeau y Quenot 2007, Linz et al. 2007). La gran flexibilidad de la especie para seleccionar sus dormitorios es un factor clave que determina su capacidad para colonizar nuevas áreas urbanas en Europa (Clergeau y Quenot 2007), justificando estudios sobre este comportamiento en ciudades de países invadidos por esta especie. En este sentido, los resultados de este trabajo aportan información útil para el manejo de la especie en áreas urbanas de Argentina.

AGRADECIMIENTOS

A Pablo Petracci, por la propuesta del trabajo y el aporte de información sobre la especie en el área de estudio. A Roberto Jensen, por sus sugerencias y aporte de información sobre la especie. A Roxana Aramburu, Igor Berkunsky, Diego Montalti y Lucía Ibañez, por las sugerencias y corrección del manuscrito. Al vivero de la FCNyM (UNLP) por la facilitación de materiales de trabajo de campo. A los vecinos de la ciudad de La Plata por su curiosidad y buena predisposición durante las observaciones de campo.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- BRENNER FJ (1965) Metabolism and survival time of grouped Starlings at various temperatures. *Wilson Bulletin* 77:388–395
- BURNHAM KP Y ANDERSON DR (2002) *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer-Verlag, Nueva York
- CACCAMISE DF (1990) Communal starling roosts: implications for control. *Proceedings of Vertebrate Pest Conference* 14:332–338
- CACCAMISE DF, LYON AL Y FISCHL J (1983) Seasonal patterns in roosting associations composed of Starlings and Common grackles. *Condor* 84:474–481
- CLERGEAU P Y QUENOT F (2007) Roost selection flexibility of European starlings aids invasion of urban landscape. *Landscape and Urban Planning* 80:56–62
- CLERGEAU P Y SIMONNET E (1996) Microclimate in communal roost sites of starlings *Sturnus vulgaris*. *Journal für Ornithologie* 137:358–361
- DI GIACOMO AG, DI GIACOMO AS Y BABARSKAS M (1993) Nuevos registros de *Sturnus vulgaris* y *Acridotheres cristatellus* en Buenos Aires. *Nuestras Aves* 29:32–33

- DOBSON AJ (2002) *An introduction to generalized linear models*. Chapman and Hall, Londres
- DOLBEER RA, WORONECKI PP, STICKLEY AR Y WHITE SB (1978) Agricultural impact of a winter population of blackbirds and starlings. *Wilson Bulletin* 90:31–44
- ERRITZOE J, KAMPP K, WINKER K Y FRITH CB (2007) *The ornithologist's dictionary*. Lynx Edicions, Barcelona
- FEARE C (1984) *The Starling*. Oxford University Press, Nueva York
- FORCELLI D (1998) Estornino la próxima plaga. *Chacra y Campo Moderno* 813:348–349
- FRANCIS WJ (1976) Micrometeorology of a blackbird roost. *Journal of Wildlife Management* 40:132–136
- GILL FB (2007) *Ornithology*. WH Freeman, Nueva York
- GLAHN JF, STICKLEY AR, HEISTERBERG JF Y MOTT DF (1991) Impact of roost control on local urban and agricultural blackbird problems. *Wildlife Society Bulletin* 19:511–522
- GOCHFELD M (1978) Starling roost site selection: preference for palm trees. *Emu* 78:39–40
- GYLLIN R, KALLANDER H Y SYLVEN (1977) The microclimate explanation of town centre roosts of jackdaws, *Corvus monedula*. *Ibis* 119:358–361
- INGOLD DJ (1989) Nesting phenology and competition for nest sites among Red-Headed and Red-Bellied woodpeckers and European Starlings. *Auk* 106:209–217
- ISACCH JP Y ISACCH J (2004) Estornino pinto (*Sturnus vulgaris*) en la ciudad de Mar del Plata (provincia de Buenos Aires, Argentina). *Nuestras Aves* 47:33
- JENSEN RF (2008) Nuevos registros de Estornino Pinto (*Sturnus vulgaris*) para el sureste de la provincia de Entre Ríos, Argentina. *Nuestras Aves* 53:22
- JOHNSON RJ Y GLAHN JF (1994) European Starling. Pp. 109–120 en: HYGSTROM SE, TIMM RM Y LARSON GE (eds) *Prevention and control of wildlife damage*. University of Nebraska, Lincoln
- KATZ RS (2007) *Ciudad de La Plata: su historia*. Edición del autor, Buenos Aires
- KERPEZ TA Y SMITH NS (1990) Competition between European Starlings and native woodpeckers for nest cavities in saguaros. *Auk* 107:367–375
- KLAVINS J Y ÁLVAREZ D (2012) El Estornino Pinto (*Sturnus vulgaris*) en la Provincia de Córdoba, Argentina. *Nuestras Aves* 57:27–29
- KOENIG WD (2003) European Starlings and their effect on native cavity-nesting birds. *Conservation Biology* 17:1134–1140
- LACK D (1968) *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen, Londres
- LEHMANN O (2012) Ataque de Estornino Pinto (*Sturnus vulgaris*) a un nido en la Reserva Municipal Ribera Norte, Buenos Aires. *EcoRegistros* 2:1–3
- LINZ GM, HJ HOMAN, SM GAUKLER, LB PENRY Y WJ BLEIER (2007) European starlings: a review of an invasive species with far-reaching impacts. Pp. 378–386 en: WITMER GW, PITT WC Y FAGERSTONE KA (eds) *Managing vertebrate invasive species: proceedings of an international symposium*. USDA APHIS Wildlife Services, National Wildlife Research Center, Fort Collins
- LÓDOLA A Y BRIGO R (2011) *Diagnóstico socioeconómico de La Plata y sus centros comunales*. Facultad de Ciencias Económicas, La Plata
- LOWE S, BROWNE M, BOUDJELAS S Y DE POORTER M (2000) 100 of the world's worst invasive alien species. A selection from the global invasive species database. *Aliens* 12:1–12
- LUCERO F (2013) Nuevas aves, primeras evidencias y localidades para las provincias de San Juan y Catamarca, Argentina. *EcoRegistros* 3:52–63
- LYON LA Y CACCAMISE DF (1981) Habitat selection by roosting blackbirds and starlings: management implications. *Journal of Wildlife Management* 45:435–443
- MATTEUCCI SD Y COLMA A (1982) *Metodología para el estudio de la vegetación*. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Washington DC
- MCCULLAGH P Y NELDER JA (1989) *Generalized linear models*. Segunda edición. Chapman and Hall, Londres
- MICACCHION M Y TOWNSEND TW (1983) Botanical characteristics of autumnal blackbirds roosts in Central Ohio. *Ohio Journal of Science* 83:131–135
- ORTIZ D Y ARAOZ R (2014) *Aves de la Sierra de San Javier*. Universidad Nacional de Tucumán, San Miguel de Tucumán
- PÉREZ JH (1988) Estornino pinto en la Capital Federal. *Nuestras Aves* 19:13
- PERIS S, SOAVE G, CAMPERI A, DARRIEU C Y ARAMBURU R (2006) Range expansion of the European Starling *Sturnus vulgaris* in Argentina. *Ardeola* 52:359–364
- R CORE TEAM (2014) *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Viena (URL: <http://www.R-project.org/>)
- REBOLO IFRAN N Y FIORINI VD (2010) European Starling (*Sturnus vulgaris*): population density and interactions with native species in Buenos Aires parks. *Ornitología Neotropical* 21:507–518
- RIZZO F (2010) Utilización de nidos de Hornero (*Furnarius rufus*) por el Estornino Pinto (*Sturnus vulgaris*). *Nuestras Aves* 55:33–35
- SAILOR DJ (2011) A review of methods for estimating anthropogenic heat and moisture emissions in the urban environment. *International Journal of Climatology* 31:189–199
- SCHMIDTUZ C Y AGULIAN C (1988) Nidificación del estornino pinto. *Nuestras aves* 17:13
- TROETSCHLER RG (1976) Acorn Woodpecker breeding strategy as affected by Starling nest-hole competition. *Condor* 78:151–165
- VITOUSEK PM, D'ANTONIO CM, LOOPE LL Y WESTBROOKS R (1996) Biological invasions as global environmental change. *American Scientist* 84:468–478

- WARD P Y ZAHAVI A (1973) The importance of certain assemblages of birds as "information centres" for food finding. *Ibis* 115:517–534
- WEATHERHEAD PJ (2003) Two principal strategies in avian communal roosts. *American Naturalist* 121:237–243
- WEITZEL NH (1988) Nest-site competition between European Starling and native breeding birds in Northwestern Nevada. *Condor* 90:515–517
- WILCOVE DS, ROTHSTEIN D, DUBOW J, PHILLIPS A Y LOSOS E (1998) Quantifying threats to imperiled species in the United States. *BioScience* 48:607–615
- ZANOTTI M (2013) Presencia del Estornino Pinto (*Sturnus vulgaris*) en la provincia de Mendoza, Argentina. *Nuestras Aves* 58:5–7
- ZUUR AF, IENO EN, WALKER NJ, SAVELIEV AA Y SMITH GM (2009) *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer, Nueva York