

## **Ruiseñor común – *Luscinia megarhynchos* (Brehm, 1831)**

**Alfonso Villarán**  
Grupo Ornitológico Horus  
Calle Neguilla 4, 28011 Madrid

Versión 19-10-2021



## Descripción

Paseriforme de tamaño medio, con plumaje pardo por encima y blanco sucio por debajo, pecho y flancos ligeramente ocreos. La zona inferior (garganta, pecho y vientre) presenta coloración más clara con plumas blanco amarillento (Cramp, 1988, Collar y Christie, 2020). Las alas son pardas, aunque ligeramente más pálidas que el dorso. Se trata de un ave con una figura estilizada y cola larga y ancha, con plumas de color rojizo. La especie presenta el típico pico fino de los insectívoros. La coloración del pico es oscura, con la base más pálida. Los ojos están rodeados por un anillo ocular fino y claro y, por encima, presentan una banda superciliar grisácea poco definida. El iris es de color pardo negruzco. Las patas son largas y de color marrón grisáceo (Collar y Christie, 2020). Los adultos, macho y hembra, son similares; no existe dimorfismo sexual en el plumaje, aunque los machos son ligeramente más grandes y tienen una mayor envergadura alar (Bermejo, 2004). Sin embargo, en la temporada de cría, el peso de las hembras puede ser ligeramente mayor debido al gasto metabólico que implica el canto de los machos y al desarrollo de los huevos previo a la puesta. Los jóvenes presentan plumaje críptico, pardo con motas oscuras y claras.

## Tamaño

La longitud total es de unos 16-16,5 cm y la envergadura varía entre los 23 y los 26 cm. Los machos son ligeramente mayores que las hembras y los adultos más grandes que los jóvenes (Bermejo, 2004). Las medidas óseas (tarso) y las de las plumas (longitud alar) varían ligeramente entre sexos y edades. En carrizales del sur de Madrid se ha encontrado que, entre los adultos, la longitud alar varía ligeramente entre los machos (84,4 mm) y las hembras (82,8 mm). En el caso de los individuos jóvenes de segundo año sucede lo mismo (machos 82,5 mm, hembras 80,9 mm) (Bermejo, 2004). Los tarsos son ligeramente más largos en los machos que en las hembras y no hay diferencias entre las aves jóvenes y las adultas (Bermejo, 2004). Sin embargo, los tarsos más largos corresponden a los machos que habitan en los bosques galería. En Salburúa (Álava) las medidas alares dieron una media de 83,9 mm, con diferencias entre los adultos (84,5 mm) y los jóvenes (83,8 mm). El peso medio fue de 20,45 gramos, con valores más altos para los jóvenes (20,68 g) que para los adultos (20,00 g) (Onrubia et al., 2003).

Las aves que nidifican en sotos de ribera, que es el hábitat óptimo para la especie, son ligeramente más grandes que las que lo hacen en los carrizales, que es un hábitat subóptimo (Bermejo, 2004). No existen diferencias morfológicas significativas entre las poblaciones más septentrionales y las más meridionales, pues se trata de poblaciones que realizan -todas ellas- una migración de larga distancia (Tellería et al., 2001).

En el centro de España las poblaciones de ruiseñor común han experimentado un descenso de su longitud alar con respecto al tamaño corporal en las últimas décadas, probablemente como consecuencia del deterioro de las condiciones ambientales durante la época de cría con una creciente sequía estival (Remacha et al., 2020). Este descenso en la longitud alar media podría responder a la selección a favor de una inversión reproductiva moderada en hábitats cada vez más secos.

En Hungría las aves que pasan en primavera tienden a tener las alas más largas que las aves que pasan en otoño (Csörgo et al., 2017), lo que parece relacionarse con un modelo de migración en lazo. Además, en Europa central, la proporción de aves con niveles altos de acumulación de grasa es mayor en primavera que en otoño (Csörgo et al., 2017). Las aves capturadas en Chipre muestran un tamaño mayor, con longitudes alares en torno a los 90 mm (Walton, 2011). La longitud alar aumenta de oeste a este del área de distribución de la especie, pero no aumenta con la distancia de migración (Hahn et al., 2016) y se relaciona con la fenología en los destinos de reproducción y más concretamente con la velocidad de reverdecimiento local en primavera. Las alas largas resultan beneficiosas para ajustar la velocidad de migración a las condiciones locales, especialmente para las aves que se reproducen en lugares con un rápido reverdecimiento primaveral (Hahn et al., 2016). Las poblaciones ibéricas presentan alas más cortas, pues este proceso, en la península, es el más temprano y lento del continente y va retardándose y haciéndose más rápido hacia el norte y el este.

## Masa corporal

El peso medio de los ruiseñores durante la época de cría suele variar entre 19 y 20 g (Bermejo, 2004). Al tratarse de una especie migradora transahariana, la masa corporal varía en función de la época del año, alcanzando los valores máximos durante la migración, en los momentos previos a grandes desplazamientos. En sotos de ribera cercanos a la ciudad de Madrid se han encontrado diferencias en el peso durante la sedimentación en la migración postnupcial de hasta 10 g, lo que representa un 50 % del peso habitual, habiéndose capturado individuos con un peso de 30 g (Villarán *obs. pers.*). El peso medio obtenido en un bosque forestal periurbano del centro de España fue de 21,2 g con valores extremos de 16,7 g (durante la época de cría) y 30,0 g (durante el paso postnupcial).

Las aves locales acumulan grasa antes de comenzar su migración postnupcial. En una masa forestal cercana a la ciudad de Madrid un ejemplar capturado durante su etapa reproductora en el mes de junio pesó 18,73 g. Cuando se recapturó en septiembre de ese mismo año su peso había aumentado hasta 27,95 g, lo que supone un aumento del 49,2 % de su masa corporal en primavera. Un segundo caso, anillado a mediados de mayo, pesó 20,50 g y fue recapturado a finales de agosto con un peso de 27,29 g, lo que supone un incremento del 33,1 % de su masa corporal en primavera (Villarán *obs. pers.*).

Durante la migración los ruiseñores pueden acumular grasa de forma rápida, de manera que en apenas dos horas pueden incrementar un 5 % su masa corporal y en una semana de sedimentación ese aumento puede llegar a ser del 30 % (Villarán *obs. pers.*).

La condición física de las aves jóvenes suele ser peor que la de los adultos, tanto en los hábitats óptimos como en los subóptimos (Bermejo, 2004) y es mejor en los bosques galería que en los carrizales.

## Variación geográfica

Se trata de una especie politípica que presenta tres subespecies reconocidas (Dickinson y Christidis, 2014, Collar y Christie, 2020). La subespecie nominal *L. m. megarhynchos* se reproduce en la mayoría de Europa occidental, meridional y central, así como en el norte de África. En el Cáucaso y en Oriente Medio se reproduce la subespecie *L. m. africana*, y en Asia, desde Turkmenistán hasta Mongolia, se reproduce la subespecie *L. m. golzii* (*ex hafizi*) (Grüll y Fracasso, 1997). La subespecie *L. m. megarhynchos* es la de menor tamaño, mientras que la subespecie *L. m. golzii* es la que presenta un tamaño mayor, estableciéndose una correlación positiva con la longitud geográfica (Loskot, 1981).

## Identificación frente a especies similares

El ruiseñor común es una especie de colores discretos que no destaca por su plumaje, por lo que podría confundirse con otras aves de tonalidades pardas. No obstante, su cola larga y ancha, de tono rojizo, ayuda a diferenciarlo de otras especies insectívoras de plumaje pardo como los carriceros (género *Acrocephalus*). Su mayor tamaño le diferencia del Cettia ruiseñor *Cettia cetti* especie que, además, tiene una lista superciliar pálida, es de plumaje más oscuro y tiene las alas y la cola redondeadas, con solo 10 plumas rectrices.

Se diferencia de los colirrojos (género *Phoenicurus*) en que el tono rojizo de la cola no es tan contrastado y en que el tamaño del ruiseñor común es ligeramente mayor. Además, no presenta dimorfismo sexual en el plumaje y el dorso de los colirrojos es más grisáceo (llegando a ser negro en el macho de colirrojo tizón, *Phoenicurus ochruros*). Las partes inferiores de los colirrojos nunca son claras como sucede con el ruiseñor (Svensson et al., 2001). Es mucho más difícil de diferenciar del ruiseñor ruso *Luscinia luscinia*, del que se distingue por un ligero mayor tamaño, por las características de las plumas de las alas, la coloración del plumaje (más grisáceo en *Luscinia luscinia*) y, sobre todo, el canto, más complejo y variado en *Luscinia megarhynchos* (Svensson, 1996).

Los pollos volantes, hasta su primera muda postjuvenil, podrían confundirse con los de los petirrojos europeos (*Erithacus rubecula*), pero se diferencian bien por el color de la cola, siempre con un tono rojizo.

## Muda

Las poblaciones europeas manifiestan una estrategia de muda que implica una muda postreproductiva completa en adultos y una muda postjuvenil parcial. La muda postjuvenil incluye las plumas corporales, las coberteras pequeñas y medianas, así como las grandes coberteras más internas (entre tres y nueve). Algunos ejemplares extienden la muda a todas las grandes coberteras y a algunas plumas terciarias e incluso a la cobertera carpal y a la pluma más pequeña del álula (Ginn y Melville, 1983, Jenni y Winkler, 1994). Tras la muda postjuvenil, los ruiseñores de primer año pueden ofrecer un contraste entre las coberteras mayores mudadas y las no mudadas, que todavía es visible en la primavera y el verano de su segundo año. Hay diferencias individuales en el tiempo del desarrollo de la muda relacionadas con la fecha de eclosión (Magnani, 2004).

La muda de las aves ibéricas adultas se ajusta al patrón general descrito por Jenni y Winkler (1994) para las aves del norte de Europa. Este hecho está relacionado con la duración del período reproductor y las restricciones que impone el inicio de la migración (Ponce et al., 2008), puesto que las aves que llegan antes a la Península Ibérica son aves norteñas, que siguen su viaje hasta las zonas de cría. Las aves ibéricas llegan más tarde y disponen de un período de similar duración para completar la reproducción antes del período migratorio y, por tanto, para completar la muda. Los ruiseñores ibéricos abandonan su zona de cría antes de que lleguen las aves procedentes del norte.

La muda se desarrolla en las zonas de cría, antes de que comience la migración postnupcial (Cramp, 1988, Jenni y Winkler, 1994). Las aves completan la muda entre finales de julio y primeros de septiembre (Blasco-Zumeta y Heinze, 2020) y, al menos una parte, tanto de los adultos como de los jóvenes, realiza la muda -postnupcial o postjuvenil- en los lugares en los que se lleva a cabo la reproducción (Bermejo, 2004). El proceso tiene que estar completado antes de la partida para comenzar el retorno hacia sus zonas de invernada (Cramp, 1988, Svensson, 1996, Jenni y Winkler, 1994) para que la migración se lleve a cabo con éxito.

En un estudio realizado en el centro de España, la muda, en el 90 % de los casos analizados, abarcó las tres coberteras mayores más internas. La proporción disminuyó progresivamente hacia las coberteras más externas, que solo se mudaron en un porcentaje inferior al 10 % de los individuos (Ponce et al., 2008). Las plumas del álula, la cobertera carpal, las terciarias y las rectrices presentaron también porcentajes de muda bajos, inferiores al 10% (Ponce et al., 2008). En un estudio realizado en Italia, un 15% de las aves jóvenes presentaron reemplazamiento de todas las coberteras mayores (Magnani, 2004).

En general, las aves del centro peninsular mudan plumas más externas que las del centro y norte de Europa (Jenni y Winkler, 1994), salvo en el caso de las plumas de la cola (Ponce et al., 2008).

La duración de la muda suele abarcar en torno a 45 días y está condicionada por el carácter migratorio de la especie y por su masa corporal (De la Hera et al., 2009). Las fases de reproducción, muda y migración están sincronizadas, de manera que deben realizarse en un breve período de tiempo (Bermejo, 2004). La muda suele comenzar solo unos 40 días después de la puesta del primer huevo para que el ciclo se pueda completar sin problemas (Morgan, 2009).

## Voz

Lo que caracteriza a esta especie es su canto. Los machos emiten un melodioso sonido que hilvana diferentes estrofas. Suele comenzar con un suave piido que da paso a series de intensidad y frecuencia crecientes. Las series culminan con un conjunto de notas sonoras y armoniosas. Las repeticiones se producen en series, entre tres y ocho veces, y se van encadenando en un ascenso *in crescendo* para terminar con un cambio de nota o con un brusco chasquido o un gorjeo. Las notas se alternan y repiten en una sucesión de notas

líquidas que se intercalan con otras más roncadas y con otras aflautadas. El comienzo es más lento y suave y la conclusión se produce tras un *crescendo* vigoroso. Estas combinaciones, el tempo, el fraseo melódico y los variados efectos en el ritmo, aparte de la inclusión de ese *crescendo*, hacen que el canto sea de una composición extraordinariamente compleja (Boswald, 1983). Solo cantan los machos, con la finalidad de atraer a las hembras y de delimitar sus territorios, avisando de su presencia a otros machos rivales.

El sonido general podría vocalizarse de la siguiente manera: “chiu-chiu chiu-chiu” (en tono bajo) seguido por “chiir-chiir chiir-chiir” (más estridente), “chiir-ap chiir-ap chiir-ap”; tras estas notas se produce un descendente “tuit-tuit yag-yag-yag” y una parada, para seguir con un “güiu-güiu güiu-güiu char-char char-char güuit-güuit”, continuar con “tii-riu tii-riu tiiru chiu-rit chiu-rit” y variar a “uil-uil uil-uil grig-grig grig-grig”, realizar un parón repentino y terminar con un “tuit-tuit-tuit” seguido de “yag-yag-yag” (Clare, 1998). No obstante, la variedad de los repertorios hace complicado establecer un patrón universal.

La variabilidad del canto del ruiseñor no tiene parangón entre las aves, de manera que su repertorio incluye una media de unas 200 estrofas (Todt, 1970) que constan, a su vez, de entre 600 y 1300 tipos de elementos (Todt, 1970, Hultsch, 1980). Cada ave posee un amplio repertorio, resultado de múltiples canciones individuales (Slater, 2000). Cada canto hace uso de una variedad de trinos, silbidos, chirridos, sonajeros, gorjeos y gritos aflautados, en tonos tanto ascendentes como descendentes, y cada uno de los cantos se diferencia en el orden y disposición de sus variaciones (Kunc et al., 2005). El canto es de una gran musicalidad, con una calidad tonal alta y una gran complejidad del fraseo. Sobresale el tono, que es siempre dulce y claro, lo que le confiere esa gran musicalidad (Boswald, 1983) y contribuye a la elaboración de una melodía muy armoniosa que, además, es rica y vigorosa. Aunque repita varias veces la misma secuencia, posee una amplia variación y cambia con frecuencia. El canto puede prolongarse durante bastante tiempo.

Las diferencias en el canto de los machos actúan como indicadores honestos de la calidad de los individuos y tienen importancia en la elección de pareja (Weiss et al., 2012). Estas diferencias son acusadas entre unos machos y otros, que pueden tener hasta 180 tipos de canciones diferentes. Los repertorios suelen ser más variados y complejos en los machos adultos que en los machos de un año (Kiefer et al., 2006) y las aves incrementan la complejidad de su canto de la primera temporada de cría a la siguiente (Kiefer et al., 2009). Existe un proceso selectivo en respuesta a los tipos de canciones locales, restringido y afectado por la genética y moldeado por la experiencia temprana (Hultsch y Todt, 1996). Algunas frases del canto son más exigentes y esos rasgos tienen valor predictivo para evaluar la edad o la calidad de las aves emisoras por parte de los posibles rivales o de las parejas que escuchan esas secuencias (Sprau et al., 2013).

Los ruiseñores aprenden el canto de otros congéneres, de forma que suelen flexibilizar el mismo y aumentar su variación cuando están cerca de otros machos cantores, de los que copian el repertorio. Esto suelen hacerlo tras varias noches de escucha e interacción (Diederich, 2005).

Aunque los machos adultos tienen un repertorio más variado que los machos de un año, ambos grupos presentan duraciones de las canciones y tiempos de respuesta similares (Kiefer et al., 2011). Pero los machos de segundo año coinciden mucho más en sus canciones que los machos de más edad. Los ruiseñores reducen el número de esas coincidencias y aumentan la tasa de superposición de canciones a partir de su segunda temporada de cría (Kiefer et al., 2011).

Los cantos en los que prevalecen los silbidos regulan la interacción macho-hembra y tienen especial importancia en la atracción de la pareja, mientras que las canciones sin silbidos se dirigen con preferencia a la interacción entre machos y juegan un papel importante en la defensa del territorio (Diederich, 2005). La necesidad y la capacidad para interactuar entre machos cantores no depende del tamaño del repertorio sino de la flexibilidad de la interpretación secuencial de la canción (Diederich, 2005).

Las aves jóvenes tienen una gran capacidad de aprendizaje para el canto, de forma que aumentan sus repertorios y la complejidad de las canciones escuchando a los adultos (Kiefer et al., 2006). Aprenden de las aves adultas escuchando las secuencias vocales más complejas que integran las canciones. A su vez, las canciones condicionan el comportamiento de los



individuos que escuchan, provocando respuestas a las combinaciones de tonos, ritmos y transiciones. Las transiciones suelen mostrar escaladas graduales y variaciones elegantes (Rothenberg et al., 2014).

Los machos adultos tienen una mayor complejidad de repertorios, así como de canciones en las que se incluyen silbidos, que son también más variados en los adultos y sirven para la atracción de las hembras. No obstante, la cantidad de silbidos suele ser similar en los jóvenes y en los adultos, siendo la variedad lo que diferencia ambos grupos de edad (Kiefer et al., 2006). La mayor variedad de silbidos en los machos adultos hace que las hembras se sientan más atraídas por ellos que por los machos de un año. Estos incrementan considerablemente su repertorio del primer al segundo año de vida, lo que favorece su posibilidad de emparejarse.

En cuanto a la intensidad, los ruiseñores son capaces de aumentar la fuerza de su canto en función del ruido ambiental y este hecho se ha demostrado tanto en aves cautivas (Brumm y Todt, 2002) como en aves en libertad (Brumm, 2004). Representan un excelente bioindicador del cambio ambiental en las ciudades. Con la contaminación acústica aumentan la frecuencia dominante. Los ruiseñores urbanos reducen su entropía espectral, el número de períodos de silencio entre canciones y el número y el tiempo de llamadas territoriales (trinos rápidos de banda ancha). Por otro lado, aumentan la frecuencia y la uniformidad de los cantos (Patón et al., 2014). La especie presenta una gran plasticidad acústica, en parte debido a que la comunicación queda enmascarada por el ruido de fondo de baja frecuencia en los ambientes urbanos y a que el número de machos es menor en estos medios, con lo que la variabilidad acústica disminuye (Patón et al., 2014).

El canto no solo se produce en primavera, durante la época reproductora. Los machos de ruiseñor común cantan también en sus zonas de invernada, al sur del Sáhara. En invierno los ruiseñores cantan con secuencias más desestructuradas de elementos no repetidos ni estereotipados y la variación entre individuos es muy alta. Sin embargo, en los lugares de reproducción muestran un catálogo más amplio de cantos tanto completos como parciales y tienden a realizar varias repeticiones inmediatas de las canciones (Kipper et al., 2016). No obstante, en la Península Ibérica el canto se escucha con menos frecuencia a partir de junio (De Juana y García, 2015).

Como curiosidad, el canto del ruiseñor ha captado la atención de múltiples poetas y escritores, que lo han asociado con el amor, la belleza, la melancolía o la explosión de la primavera (Addison, 2009). El valor estético de su melodía se ha reflejado en la literatura de múltiples países, desde Japón hasta la España y Portugal (Hatto, 1965).

## Hábitat

Suele ocupar sotos de ribera o matorrales cerca de cursos de agua. También se encuentra en márgenes de bosques de hoja caduca y puede ocupar pinares con sotobosque denso, setos y arbustos y matorrales secos en zonas templadas y cálidas, áreas cultivadas con setos altos y viejos, bordes de carrizales (Norden, 2009) y zonas húmedas, e incluso áreas urbanas con vegetación densa, como parques, grandes jardines y cementerios con vegetación silvestre (Grüll y Fracasso, 1997). En la península ibérica frecuenta los sotos fluviales y las orillas de acequias y lagunas, así como los huertos. También se extiende por las campiñas y bosques de encinas, quejigos y robles con buen desarrollo arbustivo.

En Europa los dos tipos de hábitat preferidos por la especie son: 1- los bosques abiertos de tierras bajas con matorral denso y con parches de vegetación con ortigas y zarzas cercanos a masas de agua, y 2- los bordes y claros de bosques perennifolios (encinares o pinares) con maleza (Collar y Christie, 2020). No obstante, también puede ocupar terrenos de cultivos con setos maduros, jardines sin mantenimiento ricos en arbustos y parques urbanos con hojarasca (Collar y Christie, 2020).

En el sur de Europa tiene preferencia por los sotos de ribera y por la vegetación tupida, especialmente zarzas *Rubus ulmifolius*, donde construye el nido entre la espesura y cerca del suelo. No obstante, los parques, jardines y huertos también son hábitats frecuentados por la especie. Es una especie insectívora que se alimenta en los setos y arbustos, aunque durante la migración, especialmente la postnupcial, suele consumir bayas que le proporcionan esos arbustos. La alta densidad de vegetación leñosa en el sotobosque da lugar a la existencia de

pequeñas áreas de suelo desnudo entre los arbustos, lo que constituye un hábitat óptimo para la alimentación de la especie. Esta densidad alta de la vegetación es fundamental para que los ruiseñores puedan desplegar su canto y, al mismo tiempo, permanecer ocultos. Los nidos se ubican cerca del suelo, próximos a la vegetación adyacente a los matorrales leñosos.

Aunque, como ya se ha descrito, puede ocupar diferentes tipos de hábitat, el hábitat óptimo para la especie son los sotos fluviales frente a otras formaciones como los carrizales, utilizados por los individuos con menor tamaño y peor condición corporal, que son desplazados por competencia intraespecífica y relaciones de dominancia a favor de los individuos mayores y con mejor condición física (Bermejo, 2004). Los pollos nacidos en los nidos de los sotos de ribera presentan mejor condición física que los nacidos en carrizales (Bermejo, 2004), lo que supone una mayor tasa de supervivencia. Todos estos factores hacen que la densidad de individuos reproductores y de territorios de nidificación sea mayor en los sotos que en los carrizales (Bermejo, 2004).

La versatilidad del ruiseñor común le ha permitido colonizar los sotos fluviales de los grandes ríos a su paso por las ciudades, en algunos de los cuales se ha convertido en especie muy común (Prunier et al., 2016). Pero también coloniza ambientes como los carrizales de lagunas endorreicas del interior peninsular ibérico, en los que se reproduce junto a especies típicamente palustres (Lara-Pomares y Fajardo-Sánchez, 2002). El tipo de vegetación dominante no parece ser el factor determinante para la nidificación, sino que lo más importante parece ser contar con una buena cobertura del suelo y con arbustos protectores, especialmente zarzas y ortigas (Morgan, 2009).

En España ocupa formaciones arbustivas densas en dehesas, huertas, sotos fluviales con sotobosque tupido, arroyos, linderos de setos e incluso carrizales y parques urbanos (Infante, 2003). Prefiere los ambientes frescos y umbrosos, con el condicionante de que exista abundante cobertura de arbustos tupidos. Está ausente de la alta montaña y de las zonas áridas. En el Sistema Central la mayor frecuencia de aparición se encuentra en sotos con chopos *Populus sp.* y sauces *Salix sp.* y en fresnedas *Fraxinus angustifolia* (Tellería y Potti, 1984). También nidifica en parques y jardines de ciudades en los que puede llegar a ser muy abundante (Batllorí y Uribe, 1988).

Es una especie que depende de la existencia de veranos secos y cálidos. En la península Ibérica puede alcanzar los 1800 metros de altitud, aunque su distribución en altitud está condicionada por la latitud y la orientación. En el Sistema Ibérico llega hasta los 1200 metros, si bien apenas alcanza los 800 en la vertiente norte (De Juana, 1980). En el Sistema Central alcanza los 1400 m (Peris y Carnero, 1988, San Segundo, 1990, Sánchez, 1991). En los Pirineos occidentales ha sido observado a 1500 m, aunque es una especie rara a partir de los 1000 m (Ferrer et al. 1986). En Sierra Nevada puede llegar hasta los 1800 m (Pleguezuelos, 1992) e incluso se le ha observado en altitudes próximas a los 2000 m en riberas de arroyos de montaña (Garzón y Henares, 2012). No obstante, las zonas de mayor altitud parecen constituir hábitats subóptimos para la especie (Wilson et al., 2002).

Las características climatológicas relacionadas con la xericidad -mayor insolación, menor precipitación y mayor temperatura- se asocian positivamente con la presencia de ruiseñores (Carrascal y Palomino, 2006). En las albuferas de Adra (Almería) cría en carrizales, en los que constituye, junto al carricero común *Acrocephalus scirpaceus* la especie dominante durante la estación reproductora (Paracuellos, 2015).

En Gredos las mayores densidades se encuentran en zonas de campiña (7,1 aves por cada 10 hectáreas), robledales de la vertiente sur de la sierra (6,0), robledales de la vertiente norte (5,2) y olivares (4,2), aunque también se encuentra en menor densidad en encinares, regadíos, pinares de *Pinus pinaster* y matorrales, tanto en el piso mesomediterráneo como el en supramediterráneo (Sánchez, 1991).

Las densidades encontradas en algunos parques urbanos de Barcelona son más altas, llegando en algún caso a 23,4 aves por hectárea, en parques con alta densidad de árboles (Batllorí y Uribe, 1988).

Las densidades de población elevadas obligan a reducir los territorios y fuerzan a algunos individuos a ocupar hábitats subóptimos. Por eso, aunque los ruiseñores tienden a elegir zonas con alta diversidad de árboles, pequeños arbustos y baja cobertura herbácea, las altas

densidades de población llevan a ocupar lugares con alta cobertura herbácea, menor diversidad arbórea y arbustos más altos (Némethova, 2007).

En el atlas de las aves comunes reproductoras de España (Carrascal y Palomino, 2008), la densidad en función del piso bioclimático y el hábitat, fue la siguiente (Tabla 1).

**Tabla 1.** Valores de abundancia según pisos bioclimáticos y hábitats (Carrascal y Palomino 2008).

Región – Piso bioclimático	Hábitat	Aves/km <sup>2</sup>
Mesomediterráneo (NE)	Frutales	115,5
Mesomediterráneo (NE)	Riberas arboladas	93,5
Mesomediterráneo	Riberas arboladas	81,9
Supramediterráneo	Riberas arboladas	74,4
Mesomediterráneo (NE)	Pinares	71,7
Mesomediterráneo	Frutales	66,4
Supramediterráneo	Mosaicos agropecuarios	53,6
Mesomediterráneo (NE)	Mosaicos agropecuarios	53

En sotos de parques periurbanos de la Comunidad de Madrid encuentra múltiples lugares de nidificación y representa una de las especies más abundantes durante la época reproductora, de manera que en el período de dispersión juvenil constituye una de las especies dominantes de la comunidad aviar (Villarán et al., 2002). También utiliza estos sotos durante los períodos de sedimentación en el paso postnupcial, aprovechando la fructificación de arbustos como la zarzamora (*Rubus ulmifolius*) y el saúco (*Sambucus nigra*), así como la abundancia de invertebrados (Villarán et al., 2001, 2008). Asimismo, en sotos de montaña del centro ibérico es una especie abundante en época estival y durante el paso postnupcial, hasta mitad de septiembre (Villarán et al., 2013).

En carrizales del centro peninsular constituye una de las especies dominantes durante la época estival, ocupando las zonas periféricas con matorrales (Villarán, 2000).

En un estudio realizado en Segovia la especie se detectó tanto en los sotos, donde es abundante, como en las zonas de cultivo y los sabinares, donde es más escasa. No se la detectó en encinares, páramos y quejigares (De Juana et al., 2011).

### Abundancia y tamaño poblacional

La especie sufrió un fuerte descenso poblacional en el siglo XIX, especialmente en Europa central. Sin embargo, a partir de 1930 se produjo una recuperación y el número de parejas reproductoras se incrementó, produciéndose una ampliación del área de distribución hacia el norte (Grüll y Fracasso, 1997).

La población europea se ha estimado en unos márgenes entre 10.700.000 y 20.300.000 de parejas reproductoras y se la considera en aumento (BirdLife International, 2017). Esta población se concentra en los países mediterráneos, especialmente Francia, España, Italia y Croacia. Importantes poblaciones se encuentran también en Bulgaria, Grecia, Hungría, Rumanía, Alemania, Polonia y Portugal (Grüll y Fracasso, 1997).

Se trata de una especie muy sensible a las condiciones climáticas, de manera que su abundancia, en Europa, aumenta desde su límite noroccidental hacia el sur. En Inglaterra la densidad es apenas de entre 100 y 1000 parejas reproductoras por 50 kilómetros cuadrados, mientras que en Europa central la densidad se eleva hasta las 10.000 parejas reproductoras por 50 kilómetros cuadrados y la densidad es aún superior en el norte de Italia, sur de Francia y península Ibérica. Las densidades máximas en Europa central se encuentran en estrechas



franjas de bosques de ribera, con 20 parejas reproductoras por cada 10 hectáreas, o en pequeñas parcelas de matorral seco en robledales jóvenes, donde se alcanzan las 22 parejas reproductoras por cada 10 hectáreas (Dvorak et al., 1993). En el sur de Europa se han encontrado densidades de 7 parejas reproductoras por cada 10 hectáreas en bosques caducifolios húmedos y de 3,6 parejas reproductoras por cada 10 hectáreas en garrigas del sur de Francia (Clavier, 1994). En Armenia es muy común y habita en bordes de los claros de bosques con maleza, en zonas de huertos, en bosques galería con matorrales, pero también en desfiladeros rocosos con matorral denso, en barrancos sombríos y en parques de grandes ciudades e incluso en jardines alrededor de viviendas (Ananian, 2009).

En Europa ha sufrido un fuerte declive desde los años cincuenta del siglo XX. La sensibilidad climática de la especie hace que, en las zonas costeras de Europa occidental, se reproduzca al sur de la isoterma de 19° C, lo que justifica su escasez en el norte de la península ibérica (Galicia y cornisa Cantábrica).

La población del sur de Inglaterra sufrió una disminución del 8 % entre 1980 y 1999 (Baillie et al., 2001), años en los que se realizó sendos censos de la especie. La población alcanzó los 4.410 machos cantores (Baillie et al., 2001).

En España no se observaron grandes diferencias en su distribución entre los atlas publicados en 1997 (Purroy, 1997) y 2003 (Martí y Del Moral, 2003). En el último atlas de aves reproductoras de España, la población se estimó en un mínimo de unas 230.000 parejas reproductoras, aunque esta cifra está claramente infravalorada debido a que no se cuantificó el 20 % de las cuadrículas en las que se detectó (Infante, 2003). De forma grosera la población se estimó entre 450.000 y 1.700.000 parejas reproductoras (Tucker y Heath, 1994, Purroy, 1997).

En la Lista Roja de Especies Amenazadas, tomando datos del período entre 2004 y 2006, el tamaño de población en España se estimaba entre 4.775.000 y 5.940.000 parejas (BirdLife International, 2015) y la calidad se consideraba buena. Esta población constituía el 37 % del total europeo. La tendencia de la población a corto y medio plazo se consideraba positiva, con ligero incremento.

Las mayores densidades se obtienen en matorrales del piso bioclimático termomediterráneo, donde se alcanzan las 5 aves por 10 ha, y en los cultivos arbolados del piso supramediterráneo, donde se alcanzan las 4 aves por 10 ha (Tellería et al., 1999). En Aragón han llegado a registrarse densidades de 7,33 aves por cada 10 ha en zonas de encinar, mientras que, en esa misma comunidad, la densidad bajó a 1,29 aves por cada 10 ha en los robledales (Camprodón et al., 1989).

En el Atlas de las aves nidificantes de España (Infante, 2003) se indica que las mayores densidades de parejas reproductoras se encuentran en el sur peninsular (provincias de Cádiz, Sevilla, Málaga y Huelva), especialmente en los hábitats de complejidad vegetal medio-alta y a altitudes en torno a los 500 m. Las formaciones arboladas abiertas y los bosques densos son los más utilizados, prevaleciendo las formaciones caducifolias sobre las esclerófilas y con un mínimo en los bosques de coníferas.

Según datos del programa SACRE del año 2000, el Ruiseñor común fue la cuarta especie más ampliamente distribuida en Cataluña, con presencia en un 95,2 % de las cuadrículas prospectadas y fue la quinta especie más abundante, con una media de 19,6 aves por cuadrícula ocupada y un total de 157 observaciones (SEO/BirdLife, 2001). A pesar de que se ha detectado un fuerte incremento de sus efectivos poblacionales en los últimos años, su área de distribución no ha aumentado en las últimas décadas (Carrascal y Palomino, 2006).

En el atlas de las aves comunes reproductoras de España (Carrascal y Palomino, 2008), se estimó la población peninsular en 10.650.000 aves, con un estrecho margen de variación (22 %), indicando con una certeza del 90 % que la población se encontraba en unos márgenes entre 9.550.000 y 11.880.000 individuos. La tendencia poblacional ha sido estable a lo largo de los últimos años.

En la comunidad de Madrid está ampliamente distribuida y presenta una gran amplitud de hábitat, lo que la convierte en especie común (Carrascal et al., 2006). En la Comunidad Valenciana se considera especie común, si bien está ausente del sector más árido de la provincia de Alicante (Urios et al., 1991), lo mismo que ocurre con el sureste árido peninsular (Murcia y Almería). En Castilla y León las mayores densidades se alcanzan en los sotos

fluviales, los encinares y los setos en áreas de campiña, aunque la especie también se localiza en bosques caducifolios de montaña, como hayedos y robledales, a altitudes de hasta 1.400 m en Ávila, Burgos y Palencia (Sanz-Zuasti y Velasco, 1999). En la provincia de Burgos se considera muy habitual y se ha estimado su población por encima de las 10.000 parejas reproductoras (Román et al., 1996). También es muy abundante como especie reproductora en el entorno del Parque Nacional de Doñana (García et al., 2000). En Baleares es una especie nidificante común (De Juana y García, 2015); en Menorca, el abandono de la ganadería extensiva y el consiguiente cierre de las masas forestales parece haber favorecido el aumento de las poblaciones (García-Febrero, 2017).

Aunque es una especie abundante en el conjunto de la Península Ibérica, está prácticamente ausente de Galicia, las costas vizcaínas, cántabras y asturianas, donde es un nidificante muy escaso y localizado (De Juana y García, 2015). La ausencia de Galicia ya fue constatada por Ticehurst y Whistler (1928). En Guipúzcoa se ha constatado su reproducción con la captura (y posterior recaptura), en una aliseda, de dos hembras con placas incubatrices, en los meses de junio y julio, una de ellas -la capturada en junio- en máximo estado de desarrollo de la placa, lo que indica que tenía pollos en el nido. También en julio se capturaron dos individuos en plumaje juvenil, si haber comenzado la muda (Arizaga et al., 2010).

El 74 % de la población se concentra en cuatro comunidades autónomas: Castilla y León, Cataluña, Andalucía y Aragón y las mayores densidades se encuentran en hábitats arbolados de carácter ecotónico de los pisos supra y mesomediterráneo (particularmente del noreste peninsular), como cultivos de frutales (66-116 ruiseñores/km<sup>2</sup>), riberas arboladas (media 83,3 ruiseñores/km<sup>2</sup>) o mosaicos agrarios (53,3 ruiseñores/km<sup>2</sup>). En pinares también alcanza abundancias destacadas (72 ruiseñores/km<sup>2</sup>).

Por comunidades autónomas los valores en número de parejas y porcentaje sobre el total peninsular se recogen en la Tabla 2.

**Tabla 2.** Tamaño de población según comunidades autónomas (Carrascal y Palomino, 2008).

Comunidad Autónoma	Nº Parejas	%
Castilla y León	2.337.406	21,6
Cataluña	2.087.921	19,3
Andalucía	2.030.429	18,8
Aragón	1.401.623	13,2
Castilla -La Mancha	1.010.406	9,5
Extremadura	671.876	6,3
Comunidad Valenciana	592.541	5,6
Madrid	283.709	2,6
Murcia	100.793	0,9
La Rioja	94.913	0,9
País Vasco	82.204	0,8
Navarra	80.110	0,8
Galicia	-	< 0,5
Asturias	-	< 0,1
Cantabria	-	< 0,1

Las densidades más altas se han registrado en los sotos fluviales y las huertas de los pisos supra y meso mediterráneo, llegando a alcanzar entre 74 y 115 aves/km<sup>2</sup>. (De Juana y García, 2015). A pesar de su escasez, en Galicia se han encontrado densidades altas en determinadas zonas, superiores incluso a los ambientes supramediterráneos ibéricos, con mayores densidades en los mosaicos de cultivos (5,6 aves por cada diez hectáreas), seguidos por los sotos de castaños (2,9 aves/ha) y los encinares (2,2 aves/ha) (Regos et al., 2015).

## **Estatus de conservación**

### Escala global

Como todas las aves insectívoras, se trata de una especie protegida por la legislación española y europea. Es una especie globalmente no amenazada considerada, según la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza, en la categoría en riesgo menor (LR) y encuadrada dentro de la categoría global IUCN de “Preocupación Menor LC” (BirdLife International, 2015). Ieronymidou et al. (2015) consideran a la especie estable a nivel internacional y, por tanto, mantienen esa categoría de “preocupación menor” (LC).

### Escala europea

A escala europea se la incluye en la categoría SPEC4, lo que indica que su estado de conservación en Europa es favorable. En el Convenio de Berna se la incluye en el Anexo II que recoge las especies de fauna estrictamente protegidas (Convención sobre la conservación de la vida salvaje y de los medios naturales en Europa) y en el Convenio de Bonn, sobre protección y conservación de las especies migratorias, en el Apéndice II, que incluye las especies con un estatus de conservación desfavorable y que requieren acuerdos específicos para su manejo y conservación, así como las especies que se beneficiarían significativamente de la cooperación internacional que podría conseguirse mediante acuerdos internacionales. El ruiseñor común se encontraría en esta última circunstancia. En la Convención sobre Especies Migratorias (CMS) se encuentra referenciada en el Apéndice II, que incluye las especies que necesitan o se beneficiarían considerablemente de una cooperación internacional (BirdLife International, 2015). Aunque se considera especie no amenazada, ha sufrido un fuerte descenso poblacional en los últimos treinta años. No obstante, las poblaciones en la mayor parte del continente europeo son estables y en algún caso, como sucede con las de los Países Bajos, han experimentado un ligero incremento desde los años ochenta (Hustings, 1988). Por el contrario, las poblaciones del sur de Inglaterra han sufrido un descenso y una restricción de su área de distribución desde 1910 y aún continúa este declive (Marchant et al., 1990).

### Escala estatal

En España, el Libro Rojo la incluye como una especie no amenazada (Madroño et al., 2004). En el Catálogo Nacional de Especies Amenazadas se la considera de interés especial (Real Decreto 139/2011 CNEA y modificaciones posteriores).

La tendencia general en España es estable. En el estudio realizado dentro del marco del programa SACRE para el período 1996-2000, se registró un aumento del 53 % (SEO/BirdLife, 2001), si bien la serie de años es relativamente corta para establecer conclusiones sobre la tendencia real. La población se ha considerado estable durante el período 1998-2006, aunque en los resultados de 2011 correspondientes al programa SACRE indicaron que la tendencia general era de aumento significativo (Escandell, 2012). Ha aumentado sus poblaciones en los ambientes agrarios en proceso de abandono, así como en los sotos fluviales recuperados en los que se han generado condiciones de mayor humedad y frescura.

### Escala regional

En la Comunidad de Madrid su índice de rareza es muy bajo, presenta una gran amplitud de hábitat y la extensión de su área de distribución abarca casi toda la Comunidad (Carrascal et al., 2006).

## **Factores de amenaza**

La modernización de la agricultura y el uso de insecticidas y plaguicidas constituyen una seria amenaza para la especie. La agricultura intensiva, la eliminación de los setos y de la maleza,

así como el mantenimiento y desbroce de las zonas verdes en las ciudades, ha eliminado potenciales hábitats y ha reducido las poblaciones en numerosos países (Grüll y Fracasso, 1997). Los productos químicos utilizados en la agricultura y los tratamientos forestales constituyen una amenaza para la especie, pues reducen la cobertura para instalar los nidos y la cantidad de invertebrados que constituyen su dieta (Nankinov, 2002).

La pérdida de hábitat es el principal problema para la conservación de la especie, debido a la destrucción de lugares propicios para su nidificación. La progresiva eliminación de la vegetación de ribera de los ríos, así como su encauzamiento, la limpieza de matorrales en bosques, dehesas y arroyos o la eliminación de los setos naturales en las zonas cultivadas generan una amenaza para la conservación de la especie (Infante, 2003).

Las variaciones climáticas han sido la principal causa de las fluctuaciones poblacionales y han influido incluso más que la pérdida de hábitat, al menos en su límite norte de distribución (Grüll y Fracasso, 1997). Se ha constatado una coincidencia entre las modificaciones climáticas y los cambios en la abundancia y distribución de la especie, que en los últimos años ha experimentado una ligera expansión hacia latitudes más septentrionales y húmedas de la península Ibérica (Carrascal y Palomino, 2006).

También la caza ilegal constituye una amenaza, especialmente en las zonas en las que existe una intensa tradición cinegética. La introducción de especies con interés cinegético y el aumento incontrolado de la población de jabalíes *Sus scrofa* podrían ser amenazas en algunas zonas concretas, tal como ha ocurrido en Gran Bretaña con la introducción de especies como el muntjak *Muntiacus reevesi* o la reintroducción de corzos *Capreolus capreolus* que ha llevado a un descenso de las poblaciones de ruiseñor común (Holt et al., 2012). Los cambios en la calidad del hábitat y el incremento en las poblaciones de ciervos *Cervus elaphus* en los lugares de cría, así como los cambios globales en el clima y en la disponibilidad de hábitat idóneo en los lugares de invernada probablemente influyen en la distribución y la abundancia de las poblaciones reproductoras (Wilson et al., 2002).

Las condiciones en el Sahel, especialmente las sequías, suponen una seria amenaza para la especie, al igual que para otros migrantes transaharianos (Peach et al., 1991, Boano, et al., 2004, Holt et al., 2012). También suponen un riesgo la pérdida de hábitat y la degradación ambiental en el oeste de África, que implica la disminución gradual de tierras de cultivo en barbecho con suficiente desarrollo de matorrales y bosques secundarios seleccionados en la invernada por los ruiseñores (Holt et al., 2012). La intensificación de la agricultura y la creciente presión demográfica representan también una amenaza para la especie en sus áreas de invernada (Hewson y Noble, 2009).

Los incendios en época de cría, las molestias por parte de personas y mascotas en las inmediaciones de los nidos, el crecimiento urbanístico, la extensión de monocultivos y los atropellos (especialmente de jóvenes durante la migración) también suponen una amenaza para la especie (Nankinov, 2002). En áreas urbanas la colisión contra ventanas es otro riesgo durante la migración, aunque la tasa de colisiones es relativamente baja en comparación con otras especies (Gordo et al., 2019).

Los depredadores (perros, zorros, martas, turones, comadreas) y los parásitos (cucos) afectan a la especie, aunque, salvo en algunas zonas concretas, no representan un peligro grave para las poblaciones. No obstante, los gatos se han convertido en una amenaza, especialmente en los parques urbanos.

La captura ilegal para jaula o la caza furtiva con cebo han disminuido mucho en las últimas décadas. En el pasado la especie se cazaba con frecuencia y se vendía como ave de jaula, a pesar de la corta vida en cautividad. Las modificaciones legislativas y la concienciación social han limitado esta práctica hasta casi su erradicación

### **Medidas de conservación**

Aparte de la protección legal de la que es objeto la especie por su condición de insectívora y migradora, existen otras iniciativas dirigidas a su protección y conservación. El programa "Ríos de Vida. Campaña Riberas" implementado por la Sociedad Española de Ornitología – SEO/BirdLife se dirigía a la protección de los hábitats relacionados con los sotos fluviales y las márgenes de los ríos y arroyos. Dado que la especie utiliza los sotos fluviales como lugares

habituales de nidificación y como corredores migratorios, la importancia de proteger estas áreas resulta evidente.

En la misma línea deben situarse los programas de seguimiento puestos en marcha por SEO/BirdLife, especialmente los programas SACRE, programa a largo plazo para el seguimiento de las aves comunes, y PASER, con el establecimiento de estaciones de esfuerzo constante (EEC) para el seguimiento de aves. Con este tipo de programas se puede analizar la tendencia de las poblaciones.

En Gran Bretaña se han puesto en marcha proyectos para la conservación de la especie que implican el aumento del sotobosque, la gestión adecuada de los matorrales, la elaboración de inventarios de lugares adecuados y de una base de datos con los resultados de gestión, el desarrollo de hábitats propicios adyacentes a los lugares de mayor densidad poblacional, la profundización en el conocimiento de la biología reproductiva de la especie, y la identificación de las áreas utilizadas por la especie durante la migración y la invernada (Holt et al. 2012).

La mejor medida para conservar la especie es la profundización en los conocimientos sobre su biología, por lo que los estudios realizados mediante la utilización del anillamiento científico o el radioseguimiento pueden aportar ideas para la conservación de la especie. La concienciación social y, sobre todo, la educación ambiental para alcanzar una conciencia cívica respetuosa con el medio ambiente y con las especies silvestres es otra medida clave para su conservación (Castany, 2006, Villarán, 2006).

## **Distribución geográfica**

### Distribución global

El área de reproducción se sitúa en la zona templada y la distribución engloba áreas del Paleártico occidental, en latitudes medias y meridionales (Cramp, 1988). La especie cría a ambos lados del Estrecho de Gibraltar, en sotos o zonas con humedad. La distribución de su área de reproducción se extiende desde el noroeste de África y el suroeste de Europa hasta la península de Crimea (Cramp, 1988). Hacia el este se encuentran poblaciones en Oriente Medio y en una buena parte de Asia, desde Anatolia hasta Mongolia y Noroeste de China, con poblaciones en Oriente Medio, la península Arábiga, Siria, Irak, Irán, Turkmenistán, Uzbekistán, Afganistán, Tayikistán, Kirguistán y Kazajistán.

Se trata de una especie migradora transahariana y su área de invernada se sitúa, preferentemente, en la zona tropical de África central y occidental (Moreau, 1972). En invierno ocupa sabanas húmedas, sabanas en mosaico y bosques del África subsahariana, fundamentalmente al sur del paralelo 10° N, desde Senegal hasta Somalia, Etiopía, Uganda y Kenia. En la parte sur de Europa y en Norte de África utiliza las zonas de umbría (Irby, 1895, Valverde, 1955, González y Junco, 1968, Pineau y Giraud, 1977).

### Distribución en Europa

Ocupa toda Europa meridional y central, desde la península Ibérica, hasta el Mar Negro y desde los países mediterráneos hasta Alemania y Polonia por el norte. Gran Bretaña posee poblaciones estables en el sur de la isla.

En el sur de Europa está presente en todos los países que bordean el Mediterráneo y se encuentra en la mayoría de las islas mayores (Mallorca, Menorca, Córcega, Cerdeña, Sicilia y Creta).

Las poblaciones reproductoras más abundantes se encuentran concentradas en cinco países en Italia, Francia, Croacia, Bulgaria y España (Tucker y Heath, 1994), que engloban casi el 80 % de la población europea. En las zonas costeras occidentales está ausente de la mayor parte de Galicia, la Bretaña francesa y la mayor parte de Gran Bretaña.

Por el norte se extiende hasta las marismas de Schleswig-Holstein en Alemania y Mecklenburg (en la Pomerania Occidental). Hacia el este ocupa territorios en Polonia y el oeste de Ucrania. En áreas disjuntas, existen poblaciones en el Cáucaso.

En Europa central presenta poblaciones densas en la mayoría de los países, aunque está ausente de las zonas montañosas (Alpes y Cárpatos, fundamentalmente).



## Distribución en España

En España -como en el resto de Europa- es una especie estival, que cría en la península Ibérica y en Baleares, así como en Ceuta y Melilla. Es especialmente abundante en toda la región Mediterránea -a excepción de las montañas- siendo mucho más escasa en la región Eurosiberiana (Tellería et al., 1999). Particularmente es poco abundante en las zonas costeras de Galicia, Asturias, Cantabria y Vizcaya (Álvarez et al., 1985, Elósegui, 1985, Noval, 1986, Tellería et al. 1999).

El calentamiento global parece haber incrementado las citas de ruiseñores comunes invernantes en la península Ibérica (Morganti y Pulido, 2012).

## **Movimientos**

Especie migradora transahariana (Moreau, 1972). Es, pues, un migrante de larga distancia que pasa el invierno en África. La distancia de migración oscila entre 2500 y 4550 kilómetros (Hahn et al., 2016). Existen dos rutas migratorias principales (Collar y Christie, 2020). La subespecie nominal *L. m. megarhynchos* realiza su migración en un frente amplio a través del norte de África para invernar en una amplia franja entre la zona oriental de Senegal y el oeste de Etiopía y Uganda.

El modelo de migración se ajusta a la migración en lazo, pues las aves migran preferentemente por el este durante la migración prenupcial mientras que lo hacen por el oeste en la postnupcial (Csörgo et al., 2017). Durante los viajes migratorios las aves hacen escalas para reponer fuerzas y acumular reservas. El tiempo de sedimentación varía en función de la meteorología y de las condiciones individuales y ambientales y suele ser menor en la migración prenupcial que en la postnupcial (Csörgo et al., 2017).

Es una especie migradora que se reproduce en Europa, norte de África y Asia occidental. En España permanece entre los meses de marzo y octubre, aunque se han producido capturas para anillamiento en noviembre y diciembre. Aunque a la península Ibérica llega en el mes de marzo, su paso puede alargarse hasta los primeros días de junio (Tellería et al., 1999).

En su área de cría se comporta como visitante estival mientras que su área de invernada se sitúa en África subsahariana. Las recuperaciones de aves anilladas se distribuyen en la Península Ibérica en el cuadrante suroccidental (Bueno, 1990), lo que se ajusta a la distribución apuntada para los migrantes transaharianos en paso postnupcial (Bernis, 1963). Las aves que migran a través de la Península Ibérica proceden de Europa central y occidental, con preferencia de Bélgica, Alemania, Francia y Reino Unido. En España se han recuperado aves anilladas en Alemania (7), Francia (5), Bélgica (2), Países Bajos (1), Luxemburgo (1), Suiza (1) Reino Unido (1) y Eslovenia (1). Por otro lado, aves anilladas en España han sido recuperadas en Marruecos (17), Francia (14), Países Bajos (2), Reino Unido (1), Italia (1) y Argelia (1) (Anónimo, 2019). La mayoría de las recuperaciones extranjeras se obtienen en el oeste de la península (Tellería et al. 1999).

Los anillamientos y recuperaciones de la especie se realizan entre mediados de marzo y mediados de octubre. El paso prenupcial se realiza en los meses de marzo y abril, mientras que el postnupcial tiene lugar entre final de agosto y mediados de octubre (con máximos en septiembre) (Bueno, 1990). Aunque es complicado establecer conclusiones con los datos de anillamientos y recuperaciones disponibles, parece que los jóvenes migran antes (agosto-septiembre), mientras que los adultos tienden a concentrar el paso en los meses de septiembre y octubre (Bueno, 1990). La migración prenupcial se realiza más al este que la postnupcial (Spina y Volponi, 2009) y en España la mayor parte de las recuperaciones de aves anilladas durante la migración postnupcial tienen un origen occidental (Bueno, 1990).

## **Migración postnupcial**

Durante la migración postnupcial las poblaciones occidentales se desvían más en sus rutas migratorias buscando lugares apropiados para la sedimentación. Por el contrario, las aves de las rutas central y oriental se desvían menos durante el viaje.

Abandonan las zonas de cría entre finales de julio y el mes de septiembre y migran hacia el suroeste, mostrando un pico de paso a finales de agosto en Europa central. Cruzan el

Mediterráneo y el desierto del Sáhara sin paradas (Grüll y Fracasso, 1997). Las primeras aves se ponen en movimiento a finales de julio, aunque su paso máximo se realiza a finales de agosto y comienzo de septiembre. Las subespecies *L. m. africana* y *L. m. golzii* cruzan Arabia e invernan en el centro de Etiopía, adonde llegan desde finales de septiembre hasta principios de noviembre y el este de África, en el Sur de Somalia y Kenia, adonde llegan desde noviembre hasta principios de diciembre (Collar y Christie, 2020). Allí permanecen hasta mediados de marzo o principios de abril, con la subespecie *L. m. africana* preferentemente en zonas de interior y la subespecie *L. m. golzii* principalmente en la costa.

La subespecie nominal *L. m. megarhynchos* cruza el Mediterráneo en un frente amplio, aunque una buena parte de las poblaciones atraviesa la península Ibérica. Aunque el canto se escucha con menos frecuencia a partir de junio en la península Ibérica (De Juana y García, 2015), la partida hacia el sur se produce en agosto-septiembre, con algunas aves rezagadas en octubre. En Vizcaya se ha capturado la especie durante la migración postnupcial aunque en escaso número en comparación con otras especies paseriformes transaharianas (Unamuno et al., 2014). El paso por la península Ibérica se prolonga entre agosto y octubre y los jóvenes suelen adelantar su paso respecto de los adultos (Bueno, 1990, Collar y Christie, 2020). La migración postnupcial por el Estrecho de Gibraltar se consideró difusa, por lo que la especie pasaba desapercibida (Pineau y Giraud, 1977), aunque Cortés et al. (1980) lo consideraban migrante regular y numeroso. En el Estrecho de Gibraltar la partida de las aves nativas y el paso de migrantes alóctonos es difícil de separar y tiene lugar a lo largo de los meses de agosto y septiembre, con algunos individuos rezagados en octubre (Heim de Balsac y Mayaud, 1962, Cortés et al., 1980, Tellería, 1981). Durante la migración postnupcial las aves vuelan en dirección suroeste y realizan sus desplazamientos por la noche (Wiltschko y Schmidt, 1974). Las aves del este de Europa migran a través del Bósforo desde finales de julio, prolongando su paso durante el mes de agosto. Las aves anilladas en Hungría se recapturan en el Mediterráneo central, en países como Italia, Grecia, Túnez o Libia (Kováts y Csörgo, 2009).

En Ceuta la migración postnupcial tiene lugar en agosto y septiembre, aunque la especie es mucho más abundante durante la migración prenupcial (Navarrete, 2017). Hay muy pocos registros en migración en el norte de África, lo que parece indicar que el Mediterráneo y el Sáhara pueden cruzarse en un único vuelo de larga distancia (Collar y Christie, 2020). Esto justificaría la acumulación de grasa en las etapas previas durante la sedimentación en la península Ibérica, de forma que los ruiseñores llegan a incrementar su peso hasta en un 50%. El tiempo de sedimentación encontrado en un parque periurbano de Madrid osciló entre una y dos semanas y en ese tiempo las aves llegaron a acumular grasa hasta aumentar más de un 20% su peso corporal (Villarán *obs. pers.*). En carrizales del centro de España la sedimentación se prolongó 16 días (Villarán *obs. pers.*). La duración de los períodos de sedimentación durante la migración postnupcial es más corta en el caso de los jóvenes que en el de los adultos (Csörgo et al., 2017).

## Invernada

Las aves europeas y del noroeste de África invernan en una amplia franja que va desde África occidental hasta Uganda, al sur del Sáhara hasta el cinturón de la selva tropical (Cramp, 1988). A la zona de invernada llegan desde finales de octubre hasta principios de diciembre y permanecen allí hasta mediados de marzo (Collar y Christie, 2020). El retorno se produce a lo largo del mes de marzo, pero puede prolongarse hasta mayo.

Las poblaciones europeas invernan en el África subsahariana, llegando hasta Uganda. No obstante, se han registrado citas invernales en el sur de la Península Ibérica, dándose el caso de una observación en Murcia en el mes de diciembre (Castanedo, 1988) de un macho cantando. El invierno lo pasan en latitudes al sur de los 10° N (Walter et al., 2010). Los estudios de recuperaciones de aves anilladas y los datos obtenidos a partir de geolocalizadores han permitido determinar que las poblaciones que se reproducen en Europa siguen rutas migratorias diferentes según su origen (Korner-Nievergelt et al., 2012, Hahn et al., 2014). Las poblaciones que crían en Europa occidental invernan en África occidental, mientras que las poblaciones que se reproducen en Europa oriental invernan en África central (Hahn et al., 2013).

Al principio de la invernada utilizan la zona del Sahel, justo al terminar la estación lluviosa y cuando la vegetación aún conserva su verdor y abundan los recursos tróficos (Morel, 1973, Hahn et al., 2014). Después se mueven hacia zonas más meridionales con vegetación y realizan movimientos itinerantes en África occidental (Schlaich, 2019). La especie realiza movimientos intratropicales durante el invierno en las sabanas y la zona de bosque húmedo guineano (Hahn et al., 2014).

Las aves suelen abandonar sus lugares de invernada en la tercera semana de marzo.

En la península Ibérica se han citado casos muy raros de registros en épocas inusuales, de manera que en noviembre de 1988 se anilló un ejemplar en Albacete (López-Sánchez et al., 1999), otro se detectó cantando a la luz de una farola en Murcia, en diciembre de 1987 (Castanedo, 1988), y también se ha citado un caso en Portugal en enero de 2004 (SPEA, 2004).

### **Migración prenupcial**

Durante la migración prenupcial los ruiseñores comunes hacen escalas para las que utilizan diferentes lugares de sedimentación a ambos lados del Mediterráneo (Emmenegger et al., 2014). A los lugares de sedimentación en el Mediterráneo llegan a finales de marzo y en ellos permanecen entre 5 y 20 días para llegar a las zonas de cría a mediados de abril (Emmenegger, 2014), de manera que suelen completar la migración prenupcial en algo menos de un mes.

Durante la migración prenupcial las aves que realizan mayores desvíos son las de la ruta oriental (Hahn et al., 2014). La duración de los desvíos no se relaciona con la duración de la migración ni con la fecha de llegada al destino, de manera que las aves llegan casi sincrónicamente a los lugares de reproducción, aunque realicen diferentes desvíos. Los desvíos que realizan las aves de la ruta occidental aumentan la disponibilidad potencial de hábitats adecuados, pero no ocurre lo mismo en las rutas central y oriental, lo que invita a pensar en otros factores para condicionar esos desvíos como la presencia de pequeños parches de hábitat a escala local, los vientos específicos de la región y la altitud (Hahn, 2014).

Las aves acumulan reservas en forma de grasa para afrontar la migración. Se engrasan mucho en las primeras etapas de la migración prenupcial en Etiopía, lo que indica que realizan pocas escalas y coincide con la ausencia de ejemplares en primavera en Arabia (Collar y Christie, 2020).

Los migrantes retornan al sur de Europa a finales de marzo y llegan a Europa central a mediados de abril (Grüll y Fracasso, 1997). Al centro de la península Ibérica suelen llegar en la segunda semana de abril y los machos adelantan su llegada respecto de las hembras unos diez días, sin que haya diferencias en función del hábitat ocupado (Bermejo, 2004). La migración prenupcial está condicionada con la fenología de las especies vegetales en los lugares de reproducción y con la disponibilidad máxima de recursos alimentarios, fundamentalmente insectos, de forma que las llegadas suelen coincidir con el reverdecimiento de los lugares de reproducción y el desarrollo de especies vegetales que proporcionan cobertura para la ubicación de los nidos, así como con la proliferación de insectos de pequeño tamaño (Emmenegger et al., 2014). Las fechas de las primeras llegadas se han ido adelantando desde comienzos del siglo XX, de manera que los primeros ruiseñores se han adelantado en unos 11 días como consecuencia del calentamiento global, según estudios realizados en Croacia (Kralj y Dolenc, 2008).

Las fechas de primeros registros en primavera están condicionadas por dos factores: las precipitaciones y la temperatura. Cuando las temperaturas en África son altas, especialmente en la costa occidental, las llegadas a las zonas de reproducción del Mediterráneo se retrasan, mientras que los años con unas precipitaciones copiosas en África, especialmente en la región del Sahel, se asocian con una llegada más temprana al Mediterráneo (Gordo y Sanz, 2006).

Durante las primaveras frías y húmedas los ruiseñores suelen llegar en oleadas a sus áreas de reproducción, utilizando los períodos benignos entre dos episodios de mal tiempo (Horstkotte, 1971).

En Ceuta la migración prenupcial tiene lugar entre mediados de marzo y finales de abril, con un máximo en la tercera decena de marzo y la especie es mucho más abundante que durante la

migración postnupcial. En el sur de la Península Ibérica los primeros cantos se escuchan a mitad de marzo, cuando las primeras aves regresan desde sus zonas de invernada en las sabanas y bosques de África occidental. Pero, por término medio, los primeros cantos de la especie se suelen concentrar en la segunda semana de abril, sin que se haya observado tendencia al adelanto en las fechas durante las últimas décadas, sino más bien un ligero retraso (Gordo y Sanz, 2006). Las primeras llegadas al norte peninsular no se producen habitualmente antes de mediados de abril (De Juana, 1980, Calvet et al., 2004). El punto máximo de la migración prenupcial se produce en abril, aunque puede continuar hasta el mes de junio, de manera que las últimas aves en llegar probablemente sean migrantes de países más norteños (De Juana y García, 2015). En las islas Baleares las aves pasan en la tercera semana de abril, mientras que en las islas Columbretes lo hacen unos cinco días más tarde (Barriocanal y Robson, 2008).

El inicio del canto es un buen indicador de las fechas de llegada de los ruiseñores a sus lugares de reproducción. El clima es la variable que más condiciona la fenología de la especie, de manera que los machos empiezan a cantar antes en los lugares cálidos y secos, empezando por las áreas del sur peninsular. Existe un marcado gradiente latitudinal en la aparición de los primeros cantos en primavera. El inicio temprano del canto se asocia a las localidades meridionales, situadas a una baja altitud, en las que los veranos son secos y las temperaturas son suaves todo el año, con escasa cobertura de bosque de coníferas y en zonas de transición de matorral hacia bosque (Gordo et al., 2008). Estas zonas se sitúan en una ruta relativamente corta y de relativamente escaso gasto desde el Estrecho de Gibraltar. Las variables locales como el uso del suelo, la productividad vegetal o la abundancia de especies juegan un papel menor en el inicio del canto (Gordo et al., 2008). A las zonas del levante peninsular llegan más tarde y las densidades son bajas. Estas áreas están cubiertas por bosques de coníferas o por zonas de transición de matorral a bosque, siempre con ausencia de bosques caducifolios.

Los ruiseñores llegan a cubrir el conjunto de la península Ibérica en un intervalo de apenas diez días, salvo una zona en la que los cantos comienzan a escucharse más tarde de lo que podría esperarse. Esta zona es la que corresponde a la cuenca del Turia, al Sistema Ibérico y a los Pirineos, donde los primeros cantos se escuchan en mayo (Gordo et al., 2008). A pesar de los cambios experimentados en el clima y del calentamiento progresivo, las fechas de llegada de los ruiseñores no han experimentado un adelanto significativo y se mantienen con respecto a décadas anteriores (Gordo y Sanz, 2006). Pero suelen llegar antes a Gran Bretaña si los meses de marzo y abril son cálidos en la península Ibérica (Gordo y Sanz, 2006).

Los adultos migran antes que los jóvenes de segundo año y anticipan su llegada a los lugares de reproducción (Csörgo et al., 2017).

Durante la migración prenupcial las aves migran con una dirección nordeste, opuesta a los movimientos de otoño (Zink, 1973, Cramp, 1988). En el Mediterráneo central las aves siguen una dirección SW-NE o siguen una ruta más hacia el norte (Spina y Volponi, 2009). Algunas aves realizan movimientos a través del mar, hacen escala en islas y reorientan sus movimientos hacia el oeste para recalar en sus zonas de cría en el continente (Gargallo et al., 2011).

Las aves de alas más largas y los ejemplares más pesados realizan antes la migración prenupcial. Durante este período los ejemplares adultos acumulan más peso que los jóvenes de segundo año (Barriocanal y Robson, 2008).

### **Ecología trófica**

Busca el alimento principalmente en el suelo entre la hojarasca, aunque también explora las ramas bajas de los arbustos y sus hojas. A veces se coloca en una percha y desde ahí se abalanza sobre su presa o la persigue en vuelo. Para cazar, los ruiseñores se desplazan por el suelo de los lugares en los que se mueven habitualmente o rebuscan entre las ramas bajas de los arbustos y la hojarasca. La densidad de vegetación facilita la existencia de presas que el ruiseñor detecta y sobre las que proyecta su pico fino. Las vibrisas ayudan a localizar la presa en los ambientes sombríos. Se alimenta preferentemente de insectos que viven en el suelo, aunque también incluye en su dieta arañas y lombrices.

La dieta está constituida principalmente y durante todo el año por invertebrados, especialmente escarabajos y hormigas. Pero a final del verano y en otoño se incluyen bayas y semillas. Esporádicamente pueden consumir caracoles, miriápodos y hemípteros. La alimentación suministrada a los pollos incluye insectos de varios órdenes: coleópteros (en sus formas larvianas y adultas), himenópteros (larvas y adultos), dípteros (larvas e imagos), lepidópteros (orugas y mariposas), hemípteros, colémbolos, plecópteros, ortópteros, neurópteros y tricópteros. Pero también se incluyen arácnidos, miriápodos, crustáceos (isópodos) y anélidos (*Lumbricidae*) (Collar y Christie, 2020).

Durante la estación reproductora los ruiseñores se alimentan casi exclusivamente de invertebrados, de manera que está ausente de su dieta el componente vegetal (López, 1988). Predomina el consumo de formícidos, tanto en número de presas como en porcentaje de presencia. En el área mediterránea las presas consumidas son principalmente hormigas obreras, a pesar de su escaso valor nutritivo en comparación con otras presas y de la secreción de ácido fórmico, lo que indica que el ruiseñor aprovecha las presas más abundantes y disponibles según su método de captura -preferentemente en el suelo-. La abundancia de *Formica rufa* es importante durante la estación reproductora, pues los pollos suelen ser alimentados con pupas de esta especie (Ticehurst y Jourdain, 1911). En otras zonas de su área de distribución los ruiseñores apenas incluyen las hormigas en su dieta, como sucede con otras especies similares que se alimentan en el suelo (Emmrich, 1971, Herrera, 1977).

Tras la puesta, ambos progenitores alimentan a los pollos y al principio es el macho el que aporta más presas. Los padres buscan la comida en el suelo y entre la hojarasca, en la hierba, arbustos y ramas bajas de los árboles. Recolectan insectos y sus larvas, arañas y lombrices, aunque prefieren consumir hormigas (*Formicidae*), escarabajos (*Curculionidae*, *Scarabeidae*, *Carabidae*), moscas (*Diptera*) y mariposas (*Lepidopterae*).

La dieta estival en el Levante Ibérico se compone prioritariamente de himenópteros (principalmente formícidos, que llegan a constituir dos tercios de las presas capturadas), coleópteros (13 %), hemípteros (6 %), arácnidos (4 %), larvas de lepidópteros (2,5 %), dípteros (2 %) y diplópodos (2 %) (López, 1988).

En Europa, los órdenes de insectos más habitualmente incluidos en la dieta son los coleópteros, los dípteros, los hemípteros, los himenópteros y los lepidópteros que capturan en el suelo y entre la hojarasca, así como larvas de distintos órdenes que aportan una buena cantidad de proteínas para alimentar a los pollos (Emmenegger et al., 2014).

En dos estómagos analizados en Tarragona durante la época reproductora se registraron un total de 36 hormigas, aparte de 6 escarabajos, dos himenópteros (no formícidos), 3 chinches de campo y una larva de mariposa (López, 1988). Esto indica que el consumo de hormigas se realiza de forma masiva, en función de la disponibilidad y la facilidad para su captura, aunque su aporte de biomasa sea relativamente pequeño.

Por otra parte, en Bulgaria se analizaron los contenidos estomacales de varias aves cazadas y se encontraron restos de coleópteros de las familias *Carabidae*, *Curculionidae*, *Chrysomelidae* (*Halticinae*, *Donaciinae*, *Plateumaris serica*), himenópteros de la familia *Formicidae*, dípteros (*Tipula*) y lepidópteros. Se ha observado a ruiseñores preñar sobre orugas de las especies *Lymantria dispar*, *Laspeyresia nigricana*, *Malcosoma neutria*, *Euproctis chrysorrhoea* y *Macrotylacia rubi*, además de larvas de la familia *Geometridae* (Nankinov, 1981). Durante la época reproductora la dieta tiene un componente básicamente animal y está principalmente constituida por insectos (principalmente coleópteros, himenópteros, dípteros y larvas de lepidópteros), cuya explosión demográfica en los meses de verano coincide con el momento de dispersión de los pollos de la especie (Villarán et al., 2002).

A final del verano aparecen los frutos en la dieta. Durante la fase postreproductora y la migración postnupcial ingieren zarzamoras *Rubus ulmifolius*, fresas *Fragaria sp.*, cerisuelas *Prunus padus*, grosellas *Ribes rubrum* y frutos de arbustos como el saúco *Sambucus nigra*, el arraclán *Rhamnus frangula*, el aladierno *Rhamnus alaternus*, el durillo *Amelanchier ovalis* y el cornejo *Cornus sanguinea*, así como otros frutos carnosos silvestres o cultivados (Nankinov, 2002).

Durante la migración postnupcial, al consumo de invertebrados -especialmente formícidos y coleópteros- se añaden frutos carnosos como las zarzamoras (*Rubus spp.*) que aportan un



componente energético fundamental para el viaje a las zonas de invernada. A pesar de tratarse de una especie insectívora, incluye un componente vegetal en su dieta, especialmente cuando la disponibilidad de insectos disminuye y la de frutos carnosos aumenta, de manera que hasta un 20% de las heces contienen restos vegetales (Jordano, 1987). No obstante, existe una gran variabilidad interindividual en el consumo de frutos y siempre predomina el componente animal, destacando los formícidos y, en menor medida los coleópteros y los arácnidos (Jordano, 1981).

En las zonas de invernada se alimenta preferentemente de insectos entre los que destacan las hormigas (pupas y obreras), los escarabajos, las polillas, termitas, moscas, pequeños ortópteros y las orugas. También incorpora en su dieta arañas, lombrices de tierra y solo ocasionalmente bayas (Collar y Christie, 2020).

## **Biología de la reproducción**

### Establecimiento de territorios

Los machos suelen llegar a los territorios de cría unos diez días antes, en promedio, que las hembras. Desde su llegada despliegan sus habilidades cantoras para atraer a las hembras y para hacer ostensible su presencia a machos rivales. Una de las características singulares de los machos de ruiseñor es que mantienen su actividad canora durante la noche, lo que ha determinado su nombre en inglés -nightingale- que deriva de la palabra del inglés medieval “nihtegala”, que significa “cantar de noche”. Los machos, al llegar a los territorios de cría, establecen duelos sonoros con otros machos con el objeto de establecer sus territorios y de atraer a las hembras. La mayor variedad de sonidos y de notas se produce durante la fase de atracción a las hembras, en días cálidos de primavera y durante la tarde (Naguib et al., 2011).

Los machos evalúan a sus rivales escuchando a escondidas las interacciones vocales entre otros machos y estos machos espías reaccionan más agresivamente contra un macho que canta en primer lugar, pues lo percibe como un rival más competente (Naguib et al., 1999, Parejo y Avilés, 2007).

El canto es fundamental en la defensa del territorio y en el comportamiento espacial de los machos. Las presiones de selección vienen impuestas por las interacciones entre los machos con otros vecinos territoriales e incluso por individuos intrusos que se aventuran en territorios ocupados y escuchan a escondidas desde la distancia las interacciones canoras entre otros machos (Naguib et al., 2011).

### Cortejo

La época de cría comienza en abril y se prolonga hasta junio. Comienza con el cortejo y la construcción del nido. Al tratarse de una especie territorial, los machos defienden su territorio y se afanan en el canto para mantener alejados a sus posibles competidores. Los machos de mayor tamaño y mejor condición física tienen mayor éxito en la formación de pareja y en el apareamiento, pues suelen desplegar un mayor repertorio de canciones con el que atraer a las hembras. Este repertorio suele tener más de un 50% de variaciones que el de los machos jóvenes. Las hembras seleccionan a los mejores cantores, por lo que los machos invierten una gran cantidad de energía en sus canciones para demostrar su mejor condición física (Naguib et al., 1999). Casi la mitad de los machos no tienen éxito en la búsqueda de pareja, por lo que los que se aparean defienden con agresividad su territorio para ahuyentar a los rivales.

Durante el cortejo el macho despliega la cola y realiza movimientos de la misma de subida y bajada, agitando las alas y realizando inclinación del cuerpo de manera que la cabeza y el pico suelen quedar en un nivel inferior al de la rama que hace de posadero. Los ruiseñores son aves monógamas durante la estación reproductora. Una vez que se produce el apareamiento con éxito, los machos cambian el repertorio de cantos, reduciendo los silbidos que se utilizaron para atraer a las hembras y cesan sus cantos nocturnos hasta que la pareja concluye la puesta de huevos.

### Emparejamiento

Antes de la formación de la pareja los ruiseñores machos cantan por las noches y, una vez emparejados, dejan de cantar en ese período. No obstante, si la hembra muere, deserta o abandona a su pareja, el macho reanuda sus cantos nocturnos durante la época de cría. Los machos que no se emparejan mantienen sus cantos nocturnos (Amrhein, 2004).

Aunque los ruiseñores cantan por la noche, no se alimentan en este período. El canto nocturno tiene un coste metabólico intenso, de manera que los ruiseñores que más cantan y tienen un mayor repertorio, realizan mayor gasto y pierden más peso pues consumen más reservas corporales. Estos ruiseñores tienden a acumular más reservas durante el día cuanto con más vigor se emplean en el canto nocturno (Thomas, 2000).

Los ruiseñores muestran una mayor actividad cantora diurna en los momentos previos a la amanecida y este patrón se mantiene a lo largo del ciclo reproductivo incluso después del apareamiento con la finalidad de mantener el territorio. Los machos no emparejados utilizan este canto de primera hora del día para evaluar el canto de los machos que defienden territorios, así como la ocupación de esos territorios (Amrhein, 2004).

Los machos almacenan la información recogida como consecuencia de los cantos de los rivales y manifiestan mayor agresividad cuantas más intromisiones en su territorio se produzcan por parte de otros machos (Schmidt et al., 2006). La defensa del territorio está ligada a la calidad y la condición física, por lo que una mayor actividad cantora y una mayor variedad en el canto en respuesta a los machos rivales informa de la eficacia con la que defenderá el dueño del territorio el área seleccionada para criar (Naguib et al., 2006).

Para atraer a las hembras que se distribuyen por los distintos territorios, los machos cantores se aproximan a ellas y despliegan la cola, abren las alas ligeramente, sacuden el cuerpo haciéndolo vibrar e inclinan la cabeza haciendo que el pico quede en un nivel más bajo.

El emparejamiento condiciona los cantos, de manera que la tasa de canciones y su variedad es mayor durante la fase de atracción de las hembras que durante el período de puesta de huevos. Los machos no emparejados mantienen uniforme esta tasa durante todo el período de cría (Kunc et al., 2006). La superposición de canciones es una señal de agresividad, que muestra sus máximos durante la fase de atracción de hembras y disminuye en la fase de puesta e incubación (Kunc et al., 2006).

Aunque el ruiseñor es especie monógama durante la temporada de cría, se han registrado cópulas extrapareja en un porcentaje pequeño de casos.

En Suiza se ha comprobado que una alta proporción de machos (cercana al 50 %) no se empareja, lo que indica que la razón de sexos está desequilibrada y ello potenciaría la selección sexual en función del canto (Amrhein, 2004). También en carrizales del centro de España se ha observado una mayor proporción de machos que de hembras (Bermejo, 2004), aunque estas diferencias se justifican por la mayor actividad de los machos en la defensa del territorio y la permanencia de las hembras en el nido durante la incubación.

#### Nidificación, puesta e incubación

Nidifica en la espesura de la vegetación y esconde el nido cerca del suelo. El nido es una taza somera elaborada con hierba y hojas secas, con un interior recubierto y tapizado con una capa de hierbas finas, plumas y pelo (Collar y Christie, 2020). Se ubica en zonas cercanas al suelo, donde la vegetación es densa, entre los arbustos. Normalmente se sitúan a una altura en torno a los 20 cm sobre el suelo. Solo una mínima proporción de nidos se sitúa por encima de los 30 cm (Morgan, 2009). El nido es construido solo por la hembra y es ella la única que incuba. Realizan una única puesta, a finales de mayo. El tamaño medio de puesta es de 4,3 huevos, siendo las puestas más comunes de 4 o 5 huevos (Mestre, 1980). La fase reproductora comienza pronto, de manera que las puestas más tempranas comienzan hacia final de abril, aunque la fecha media de puesta del primer huevo suele ser la mitad de mayo (Morgan, 2009). Las hembras suelen poner entre 4 y 6 huevos (a veces 3 o 7), de color verde grisáceo o azul pálido con manchas de color marrón rojizo (Horstkotte, 1969, Morgan, 2009, Collar y Christie, 2020). Las nidadas precoces son más numerosas, mientras que las que se producen al final de la temporada tienen menos huevos.

Las dimensiones de los huevos son, en promedio, de 21 mm de largo y 16 mm de ancho y suelen pesar en torno a 2,7g. El 6% del peso del huevo, aproximadamente, corresponde a la cáscara.

Solo la hembra incuba los huevos. Por ello, durante la fase de incubación, las hembras presentan una placa incubatriz que es una adaptación para aportar el calor corporal más directamente. Esta placa incubatriz consiste en una pérdida de las plumas del vientre que queda así en contacto directo con los huevos, de forma que los vasos sanguíneos pueden

aportar más calor para que el proceso se desarrolle más eficazmente. Los machos no incuban y, por tanto, carecen de placa incubatriz. Pese a que no colaboran en la incubación, los machos sí aportan presas y alimentan a las hembras durante este período (Hilprecht, 1954 en Cramp, 1988).

Las primeras hembras con placa de incubación se suelen detectar en la primera semana de mayo y se localizan antes en los bosques galería que en los carrizales (Bermejo, 2004). La incubación dura entre 11 y 13 días y, aunque se realiza por parte de la hembra, ambos progenitores protegen a los huevos de los posibles depredadores. Durante el período de incubación y cuidado de los pollos se reducen las canciones melodiosas de los machos para evitar la atracción de posibles depredadores. En general, durante esta fase las canciones son sustituidas por chirridos y llamadas de alarma.

Debido a las características de su ciclo vital y a la necesidad de sincronizar las fases de reproducción, muda y migración por la limitación del período para encajarlas, los ruiseñores comunes solo realizan una única puesta y pueden realizar una puesta de reposición solo si se malogra tempranamente la primera (Morgan, 2009). Estas puestas de reposición se llevan a cabo a final de mayo o comienzo de junio. Solo entre un 5 y un 10% de las parejas realizan dos puestas (Nankinov, 2002). Los ruiseñores tienen un período muy corto para reproducirse y realizar la muda antes de comenzar la migración hacia su área de invernada, por lo que deben comenzar pronto el período reproductor y llevar a cabo la cría de los pollos con suficiente antelación para que puedan completar la muda antes de su partida hacia África.

Ambos padres cuidan y alimentan a los pollos hasta que son independientes. Los pollos abandonan el nido poco antes de las dos semanas -en torno a los 10 o 12 días- (Witherby et al., 1940, Collar y Christie, 2020), ya totalmente emplumados con su característico plumaje moteado y suelen hacerlo hacia mediados de junio, sin que se hayan encontrado diferencias significativas entre los diferentes hábitats que ocupa la especie. Los pollos se dispersan por los alrededores del nido, pero permanecen en la espesura circundante y son capaces de volar en 3-5 días. Todavía se mantienen dependientes de los padres entre 15 y 30 días. El macho puede seguir cuidando de los pollos mientras la hembra realiza excepcionalmente una segunda puesta (Collar y Christie, 2020).

#### Éxito reproductor

La media de huevos eclosionados es superior a 4 y la mayoría de los pollos nacidos sobreviven y llegan a abandonar el nido. Muy pocos nidos se malogran, habiéndose encontrado tasas de supervivencia muy altas tanto durante la fase de incubación como durante el período de cría, de manera que casi el 70% de los nidos alcanzan el éxito (Morgan, 2009). En torno al 80% de los huevos llegan a eclosionar y suelen volar el 85% de los pollos nacidos. Las causas de mortalidad más habituales son los depredadores domésticos (gatos y perros, fundamentalmente) y las molestias humanas, involuntarias o deliberadas (Collar y Christie, 2020). La productividad es similar en los bosques galería y en los carrizales, pero varía según los años y las condiciones ambientales (Bermejo, 2004).

#### **Estructura y dinámica poblacional**

Como la mayoría de paseriformes, los ruiseñores comunes son maduros sexualmente y pueden reproducirse ya a partir de su primer año de vida. La proporción de sexos entre las aves adultas está sesgada hacia los machos (Bermejo, 2004), de manera que su número suele ser el doble que el de las hembras. Esta proporción se hace más ostensible en los hábitats menos propicios como los carrizales, donde la proporción de machos llega a ser el triple que la de hembras (Bermejo, 2004). El hecho de que la razón de sexos esté desequilibrada a favor de los machos hace que no todos los machos se emparejen y solo los machos dominantes se reproduzcan.

La tasa de retorno al lugar de reproducción es similar en ambos sexos, aunque en los hábitats de mejor calidad es ligeramente superior en los machos (Bermejo, 2004). Los machos de más edad suelen tener una mayor tasa de retorno a los sotos de ribera que los machos de segundo año, mientras que los machos de segundo año tienen una tasa más alta de retorno a los carrizales que los machos más viejos. En conjunto las aves jóvenes presentan, en general, una

menor tasa de retorno que los adultos (Bermejo, 2004). Esta tasa de retorno juvenil es ligeramente mayor en los bosques galería que en los carrizales.

La tasa de supervivencia es similar en los dos sexos, aunque la probabilidad de recaptura, obtenida mediante estudios de anillamiento, es mayor en los machos. La variación en la tasa de supervivencia anual está en función de las fluctuaciones de las precipitaciones en el área africana del Sahel, de manera que los inviernos secos implican un descenso en la tasa de supervivencia (19 %), respecto de los inviernos en los que las condiciones de humedad son mayores (supervivencia del 50 %). En general, las sequías en África afectan de forma negativa a la supervivencia de la especie (Boano et al., 2004). En Turquía se ha obtenido una tasa anual de supervivencia en torno al 42 % (Özbahar, 2005), similar a la obtenida por Pons et al. (2003) y a la señalada por Martin y Clobert (1996) para Europa.

Las aves de alas más largas de una misma población tienen una mayor tasa de supervivencia en su primer viaje migratorio de ida y vuelta. Además, cuanto menor es la longitud media del ala, más fuerte es la selección natural por supervivencia de los individuos con las alas más largas (Remacha et al., 2020).

La mayoría de los nidos prospera y solo una mínima proporción se malogra, lo que contribuye a que las poblaciones de la especie permanezcan estables. Los adultos son muy filopátricos, de manera que vuelven a su lugar de reproducción año tras año (Nankinov, 2002), aunque esta filopatría se evidencia más en los ejemplares más experimentados y de más edad. La filopatría se evidencia incluso tras los incendios forestales, de forma que los ruiseñores llegan a nidificar en el mismo lugar ya en la temporada siguiente al incendio (Pons, 2007). No obstante, más del doble de machos que de hembras regresan al mismo lugar de reproducción del año anterior (Collar y Christie, 2020).

La longevidad máxima registrada en libertad es de 10 años y 11 meses y corresponde a un ejemplar anillado y recapturado en España (Fransson et al., 2010) controlado por un anillador.

### **Interacciones con otras especies**

Su relación con otras especies se concreta en la competencia por los recursos tróficos o el hábitat, las relaciones parásito-hospedador y las relaciones presa-depredador.

El ruiseñor forma parte de comunidades de aves con algunas de cuyas especies comparte recursos tróficos. En los sotos coincide con otras especies de tamaño similar como la curruca mosquitera *Sylvia borin*, la curruca capirotada *Sylvia atricapilla*, o la curruca mirlona *Sylvia hortensis*, aunque la forma de alimentarse de estas especies es diferente a la del ruiseñor (Villarán et al., 2002). Con el petirrojo europeo *Erithacus rubecula* coincide en la forma de alimentarse (en el suelo), lo mismo que con el chochín *Troglodytes troglodytes*, aunque el menor tamaño de esta última especie hace que no sea un competidor importante.

También en los sotos y, especialmente, en los parques y jardines comparte espacio con los mirlos comunes *Turdus merula* (Villarán et al., 2002). En los carrizales -hábitat subóptimo- coincide con diferentes especies habituales en estos medios como el carricero común *Acrocephalus scirpaceus*, el carricero tordal *Acrocephalus arundinaceus*, el cettia ruiseñor *Cettia cetti*, el bigotudo *Panurus biarmicus* o la lavandera boyera *Motacilla flava* (Villarán, 2000, Arizaga et al., 2009).

En época reproductora comparte hábitat en los setos fluviales con especies como el Chochín *Troglodytes troglodytes*, el petirrojo *Erithacus rubecula*, el Mirlo común *Turdus merula*, el Cettia ruiseñor *Cettia cetti*, el Zarcero común *Hippolais polyglotta*, la Curruca cabecinegra *Sylvia melanocephala*, la Curruca capirotada *Sylvia atricapilla*, el Mito *Aegithalos caudatus*, el Pájaro moscón *Remiz pendulinus*, el Estornino negro *Sturnus unicolor*, el Gorrión común *Passer domesticus*, el Gorrión molinero *Passer montanus*, el Pinzón vulgar *Fringilla coelebs*, el Verdecillo *Serinus serinus*, el Verderón común *Carduelis chloris*, el Jilguero *Carduelis carduelis* y el Picogordo *Coccothraustes coccothraustes*, como se ha comprobado en parques forestales periurbanos cercanos a la ciudad de Madrid (Villarán et al., 2002).

Aunque comparte sotos con numerosas especies, suele ocupar las partes bajas de los arbustos. Lo mismo sucede en las dehesas agrícolas de las sierras del sureste peninsular donde las especies se distribuyen de forma estratificada en los arbustos y árboles, con el ruiseñor común y el petirrojo europeo *Erithacus rubecula* en las zonas bajas, el zarcero



políglota *Hippolais polyglotta*, las currucas mosquitera *Sylvia borin* y mirlona *Sylvia hortensis* y el pinzón vulgar *Fringilla coelebs* en las zonas intermedias y los herrerillos comunes *Parus caeuruleus* y los carboneros comunes *Parus major* en las zonas altas (Pinedo et al., 2016b).

En una comunidad de ribera del río Záncara el ruiseñor fue la segunda especie en abundancia solo por detrás del gorrión moruno *Passer hispaniolensis*, aunque ambas especies presentan hábitos alimentarios y lugares de nidificación diferentes, por lo que no entran en competencia (Pinedo et al., 2016a). En zonas en las que se producen podas de arbolado y se constituyen setos con las ramas acumuladas, los ruiseñores encuentran lugares adecuados para la nidificación, protegidos del ganado -cabras y ovejas- y de las inclemencias meteorológicas. En estos lugares los nidos pueden situarse a alturas superiores a las habituales (a veces por encima de 1,5 metros) y comparten espacio con otras especies que también se sienten atraídas por estas zonas, como la curruca capirotada *Sylvia atricapilla* (Nankinov, 2002).

Los nidos de ruiseñor pueden ser parasitados por el cuco, aunque la ubicación de los nidos hace más compleja la puesta del cuco que en el caso de otras especies. Por ello la proporción de nidos parasitados es relativamente baja (Glue y Morgan, 1972 y Campobello y Sealy, 2009).

En Europa central y oriental comparte área de distribución con el ruiseñor ruso *Luscinia luscinia* con el que a veces hibrida (Reifová et al., 2011) y con el que establece relaciones de competencia (Sorjonen, 1986, Ranoszek, 2001). En algunas zonas está expandiendo su área de distribución en detrimento de esa especie congénérica debido a la fragmentación del hábitat, pues el ruiseñor común amplía su hábitat a zonas algo más secas y alejadas de los arroyos, mientras que el ruiseñor ruso se limita a las zonas con mayor humedad (Zoltán y Kováts, 2013). También en las zonas en las que coinciden las dos especies no solo se produce una segregación espacial, sino que existe una segregación ecológica, mostrando los ruiseñores comunes picos más largos (Sottas et al., 2018). Cuando ambas especies coinciden en la misma zona, la respuesta de los machos del ruiseñor ruso suele ser tan agresiva hacia el ruiseñor común como hacia sus propios congéneres, mientras que la del ruiseñor común es menos agresiva hacia los machos de la otra especie (Reif et al., 2015). Los híbridos suelen cantar durante la época reproductora como los ruiseñores comunes (Kverek et al., 2008).

Durante la migración postnupcial coincide en los lugares de sedimentación para alimentarse y descansar con otras especies migratorias de tamaño similar que utilizan en su dieta los mismos recursos y comparten los sotos fluviales y riberas de arroyos. Entre estas especies se encuentran el Carricero común *Acrocephalus scirpaceus*, el Papamoscas cerrojillo *Ficedula hypoleuca*, el Papamoscas gris *Muscicapa striata*, el mosquitero musical *Phylloscopus trochilus*, el mosquitero papialbo *Phylloscopus bonelli*, el Zarcero políglota *Hippolais polyglotta*, la Buscarla pintoja *Locustella naevia*, el Colirrojo real *Phoenicurus phoenicurus*, la Curruca mosquitera *Sylvia borin*, la Curruca zarcera *Sylvia communis* y la Curruca mirlona *Sylvia hortensis*, que forman junto al ruiseñor parte de la comunidad de aves en paso de sotos del centro ibérico (Villarán et al., 2004).

Durante los períodos de sedimentación se une en los sotos a otras especies insectívoras de carácter sedentario o locales como el cettia ruiseñor *Cetti cetti*, el mito *Aegithalos caudatus*, el agateador común *Certhia brachydactyla*, el petirrojo europeo *Erithacus rubecula*, la lavandera blanca *Motacilla cinerea*, la lavandera cascadeña *Motacilla cinerea*, el carbonero común *Parus major*, el herrerillo común, *Cyanistes caeruleus*, la curruca cabecinegra *Sylvia melanocephala*, el mirlo común *Turdus merula* y el chochín *Troglodytes troglodytes* (Villarán et al., 2004).

### Depredadores

Entre los depredadores habituales se encuentran los perros *Canis familiaris* y los gatos *Felis silvestris* en las áreas urbanas, y los turones *Mustela putorius*, las comadreja *Mustela nivalis*, las martas *Martes martes*, las garduñas *Martes foina* y los zorros *Vulpes vulpes* en ambientes silvestres (Nankinov, 2002). Los mamíferos de tamaño pequeño y medio suelen depredar sobre adultos y jóvenes.

Las aves rapaces suelen depredar, de forma oportunista, sobre diferentes especies de paseriformes. Entre las rapaces diurnas de las que el ruiseñor común forma parte de la dieta se ha citado al gavilán *Accipiter nisus* (Mañosa, 1994) y al halcón de Eleonora *Falco eleonora*, en cuyos nidos se encontró que los ruiseñores llegaban a constituir hasta el 6 % de las presas



cazadas (Gangoso et al., 2019). Aunque existen pocas citas por la dificultad de determinar las especies de aves en las egagrópilas de las rapaces diurnas y por la probable escasa contribución de la especie a la dieta de estas debido a los hábitos huidizos y al hábitat en el que se mueve, es probable que, al menos esporádicamente, otras rapaces diurnas como el alcotán *Falco subbuteo*, el cernícalo vulgar *Falco tinnunculus*, el cernícalo primilla *Falco naumanni*, la aguililla calzada *Hieraaetus pennatus*, el busardo ratonero *Buteo buteo*, el azor común *Accipiter gentilis* o el aguilucho lagunero occidental *Circus aeruginosus* puedan depredar sobre la especie. El lagarto ocelado *Timon lepidus* es, también, un potencial depredador de los nidos, lo mismo que las grandes culebras de escalera (*Zamenis scalaris*) y bastarda (*Malpolon monspessulanus*) (Valverde, 1967).

En cuanto a las rapaces nocturnas, se ha constatado la depredación por parte de la lechuza común *Tyto alba* (De Pablo, 2000, Obuch et al. 2016), el búho chico *Asio otus* (García-González y Cervera-Ortí, 2001) y el cárabo común *Strix aluco* (Rothenberg, 2005, Obuch, 2011). También es probable su depredación por parte de córvidos.

Aunque es poco habitual, debido a sus hábitos de caza en el suelo, los reptiles pueden depredar sobre la especie. Se ha citado el caso de la víbora cornuda (*Cerastes cerastes*) alimentándose de un ruiseñor en Marruecos durante una parada de sedimentación en la migración prenupcial (Barnestein et al., 2013).

El ruiseñor es una de las especies que presenta una tasa de depredación de nidos más baja entre los paseriformes, situándose en torno al 7,5%. (Avilés et al., 2006).

### Parásitos y patógenos

Al hablar de los parásitos del ruiseñor habría que diferenciar entre tres grandes grupos: los parásitos internos, los parásitos externos y los parásitos de nidificación.

Los parásitos internos desarrollan al menos una parte de su ciclo vital en el interior del cuerpo de los ruiseñores. Entre estos parásitos se incluyen parásitos sanguíneos como los Hemosporidios (protozoos parásitos). El género *Haemoproteus* ha sido descrito como parásito de los ruiseñores en Israel (Dimitrov et al., 2010, Paperna et al., 2016). En Badajoz se ha detectado una prevalencia media de hemosporidios de más del 20 % (Magallanes et al., 2020).

Tanto *Plasmodium*, cuya infestación también es habitual en la especie congénérica *Luscinia luscinia* (Valkunas et al., 2017), como *Leucocytozoon*, son parásitos potenciales del ruiseñor (Paperna et al., 2016).

Durante la fase aguda de infestación los parásitos pueden llegar a modificar el comportamiento de las aves de manera que las aves con mayor carga parasitaria se exponen más que las no infectadas y asumen mayores riesgos (Marinov, et al., 2017).

Entre los acantocéfalos, la especie *Apororhynchus silesiacus* ha sido citada como parásito localizado en la cloaca de los ruiseñores (Okulewicz y Maruszewski, 1980). También se han detectado huevos de nematodos como *Acuaria spiralis* en las heces (Glasenapp, 2016, Tietz-Marques et al., 2018) y *Echinocoleus tridens* (= *Thominx tridens*), localizado en el intestino (Rodríguez López-Neyra, 1947). El ruiseñor es hospedador de algunas especies de cestodos de la familia *Dilepididae*, como *Monopylidium borealis* (Nankinov, 2002).

Los parásitos externos son los que se aprovechan de las aves alimentándose de ellas desde el exterior, pero no penetran en su interior. Por un lado, están los parásitos hematófagos, que utilizan su aparato bucal picador o mordedor y se alimentan extrayendo la sangre. Entre ellos se encuentran diferentes órdenes de insectos, como los dípteros (mosquitos, moscas hematófagas, tábanos), los anopluros (piojos verdaderos), los afanípteros (pulgas) y algún grupo de arácnidos como las garrapatas (ácaros hematófagos). Por otro lado, se encuentran los ectoparásitos que se alimentan de las descamaciones producidas en las plumas a los que pertenecen los llamados piojos de las plumas, del orden de los insectos malófagos. Entre los malófagos se ha citado como parásito del ruiseñor la especie *Menacanthus stramineus* (*Monoponidae*) que se recolectó de nidos en los que la tasa de infestación era alta (Baziz-Neffah et al., 2015). También se ha citado la especie *Brueelia lais* (Rékási, 1993, Martín-Mateo, 2006), citada también como *Guimaraesiella lais* sobre ruiseñores de Chequia (Gustafsson et al., 2019).

Las garrapatas pueden llegar a infestar a una alta proporción de ruiseñores, especialmente al final del verano, tanto en sus formas larvarias como en sus fases adultas. Se han citado como parásitos habituales *Hyalomma marginatum* e *Ixodes ricinus* (Hoogstraal et al., 1964). *Ixodes ricinus* transmite el protozoo *Borrelia burgdorferi* que, en un estudio realizado en Alemania se encontraba en la sangre de más de la mitad de los ruiseñores analizados (Kaiser et al., 2002). También las garrapatas transmiten la bacteria *Rickettsia aeschlimannii*, como se ha comprobado en La Camarga, en Francia (Socolovschi et al., 2012) y en España (Palomar, 2017), así como la bacteria congénica *Rickettsia mendelii*, transmitida igualmente por la garrapata *Ixodes ricinus* (Hajduskova et al., 2016). El hecho de que los ruiseñores se alimenten en el suelo y de que los nidos se sitúen preferentemente a baja altura favorece el acceso de las garrapatas a las aves adultas y juveniles, lo que convierte a los ruiseñores en potenciales reservorios de bacterias transmitidas por estos ácaros hematófagos (Rudenko et al., 2011). En Europa oriental la especie congénica *Luscinia luscinia* se ha citado como hospedador y reservorio de *Borrelia burgdorferi*, transmitida por garrapatas del género *Ixodes* (Olsen et al., 1995, Caride-Villaamil, 2002).

En cuanto a los parásitos de nidificación cabe distinguir dos grupos: los que parasitan a los polluelos y forman parte del ecosistema del nido y los que parasitan las puestas, de manera que realizan su puesta en el nido del ruiseñor. Entre los primeros se sitúan numerosas especies de dípteros que ponen los huevos en el nido, donde se desarrollan los estadios preimaginales (larvas y pupas). Un ejemplo es la mosca *Protocalliphora azurea*, cuyas larvas son hematófagas y se alimentan de la sangre de los pollos (González-Mora y Peris, 1988). También se han citado las larvas del díptero *Neottiophyllum praestum* como parásito de nidos de los ruiseñores comunes (Owen, 1957). En los nidos también suelen encontrarse ácaros, pulgas y piojos que se alimentan parasitando a los pollos. Entre las especies de ácaros encontradas en los nidos se han citado *Dermanyssus hirundinis* (Roy y Chauve, 2007, Masan et al., 2014), *Ornithonyssus sylviarum* (Masan et al., 2014) y *Ericotrombidium chabaudi* (Stekolnikov, 2018).

Por otro lado, el nido puede ser parasitado por especies de aves que han evolucionado de forma que realizan su puesta en los nidos de otras especies. El Cuco (*Cuculus canorus*) es un parásito ocasional de los nidos de ruiseñor, donde deposita un único huevo y elimina uno de los de la puesta. Debido a la coloración de los huevos de ruiseñor y a la diferencia con la coloración de las especies más habitualmente parasitadas por el cuco, la parasitación es poco frecuente y se produce en los nidos albergados en zonas de sombra profunda y con una menor iluminación (Antonov et al., 2011). En Inglaterra se ha comprobado que la frecuencia de parasitación de los nidos de ruiseñor común por parte del cuco es muy baja en comparación con otros paseriformes (Lack, 1963, Glue y Morgan, 1972). Esta misma circunstancia se produce en países mediterráneos como Italia, donde menos del 3 % de los nidos fueron objeto de parasitación en zonas en las que el cuco es abundante (Campobello y Sealy, 2009). En Bulgaria también es esporádica la parasitación por el cuco, aunque puede concentrarse en determinadas zonas (Nankinov, 2002).

### Actividad

Los machos pasan una buena parte del tiempo cantando desde la espesura o dejándose ver en posaderos. Debido a la fuerza del canto, se exponen durante poco tiempo, aunque dejan constancia de su presencia sonora para atraer a su pareja, para alejar a machos rivales y para defender su territorio. La actividad cantora se mantiene durante la noche, especialmente durante las primeras fases de la época reproductora.

Se alimenta cerca del suelo y habitualmente caza insectos que se mueven entre la hojarasca o sobre el terreno.

La especie es activa durante el día, pero también tiene actividad crepuscular y nocturna. En estaciones de anillamiento italianas el número de ruiseñores capturados por la noche fue elevado y las capturas se concentraron en las últimas horas del día (Sorace et al., 2001). Las aves capturadas durante la noche presentaron mayor acumulación grasa durante la migración que las capturadas durante el día (Sorace et al., 2001). Es una especie de migración nocturna, que aprovecha durante la sedimentación los períodos diurnos para alimentarse.

## **Dominio vital**

Los ruiseñores son aves territoriales (Cramp, 1988) que mantienen esa territorialidad tanto en los lugares de reproducción como en los de invernada. Los territorios están muy delimitados y los machos adultos se mueven a lo largo de los sotos en los que tienen instalado el nido. El promedio de la extensión del territorio es de 0,45 hectáreas (Cramp, 1988), aunque en Turquía los territorios son incluso menores (Özbahar, 2005). Amhrein et al. (2004) indican un tamaño medio de 0,54 ha. Grüll (1981) lo sitúa en 0,67 hectáreas y Horskotte (1969) aporta valores más bajos (0,35 ha). Grüll (1981) indica que los territorios tienen mayor extensión a comienzo de la temporada (0,80 ha) y se hace menor con la instalación de machos rivales en las cercanías (0,55 ha). Los territorios se amplían y se hacen más laxos al terminar la temporada de reproducción, con la relajación de la defensa (Rustamov, 1982). El tamaño del territorio se correlaciona negativamente con la disponibilidad de alimento, de manera que, a mayor cantidad de recursos, menor es el territorio (Stenger, 1958). Además, el tamaño del territorio, que está determinado por el tamaño de la población y la disponibilidad de recursos, varía en función del individuo y de las condiciones ambientales.

En los sotos fluviales puede concentrarse una mayor cantidad de aves debido a la abundancia de recursos y de lugares adecuados para la cría, por lo que los territorios son menores (Özbahar, 2005). En algunas poblaciones más de la mitad de los machos (incluso hasta el 75%) son individuos no emparejados y, por tanto, sin territorio definido. Suelen moverse entre territorios ocupados por otros machos de forma transitoria.

Los machos suelen pasar el 90% del tiempo dentro de su territorio, por lo que el canto define claramente a su propietario (Naguib et al., 2011). Los desplazamientos realizados son cortos, lo que se traduce en una alta tasa de recaptura (Villarán, 1994). Se han descrito dos tipos de territorios: territorios permanentes, ocupados y defendidos por los machos más dominantes, y territorios temporales, ocupados por machos menos dominantes, de manera transitoria. Los machos dominantes defienden los territorios permanentes hasta el final del período reproductor y cantan durante el día y parte de la noche hasta finales de junio. Estos territorios dejan de ser defendidos cuando los pollos se independizan y se produce su dispersión. Los territorios temporales son defendidos al comienzo de la época reproductora, pero sus propietarios dejan de cantar en la segunda quincena de mayo al no haber podido emparejarse (Özbahar, 2005).

Las aves muestran una elevada filopatría, de manera que una proporción elevada vuelve a criar en la misma zona e incluso en el mismo lugar en años sucesivos (Villarán, 1994, Nankinov, 2002, Özbahar, 2005) y afecta tanto a las aves adultas como a las jóvenes de segundo año. En un carrizal del centro de España el 35% de los ejemplares anillados en época reproductora se recapturó en el mismo lugar de su anillamiento en años sucesivos (Villarán *obs. pers.*). En un parque periurbano casi el 20% de los ruiseñores se recapturaron en temporadas de cría posteriores (Villarán *obs. pers.*). Esta fidelidad no solo se circunscribe a los lugares de reproducción, sino que también se mantiene en las rutas migratorias y en los lugares de sedimentación durante las migraciones (Nankinov, 2002).

Las aves manifiestan una alta fidelidad al lugar de invernada y se mueven en zonas relativamente pequeñas, con desplazamientos escasos que no suelen superar los 5 km. Un porcentaje elevado (superior al 10 %) de aves anilladas en Senegal fueron recapturadas en el invierno siguiente al de su anillamiento en la misma zona con distancias muy cortas entre ambas capturas (Baillon et al., 1992). El ruiseñor común manifiesta en invierno un comportamiento territorial, ligado a áreas de escasa extensión, lo que genera altas proporciones de recapturas e intervalos medios y altos de tiempo entre capturas en la misma zona. Esto implica que las aves residen en la misma zona de forma permanente o durante largos períodos. Las distancias entre los lugares de captura y recaptura encontradas en zonas de invernada son cortas, oscilando entre 0 y 300 metros y hasta un 30 % de las aves anilladas se recapturaron en el mismo lugar (Baillon y Benvenuti, 1990).

## **Patrón social y comportamiento**

Es una especie territorial, tanto en la época reproductora como durante la invernada. Los machos delimitan sus territorios mediante el canto, que realizan tanto de día como de noche

(fundamentalmente en las horas del crepúsculo) y tanto en las áreas de cría como en las de invernada.

Sus hábitos son discretos y esquivos, por lo que solo es detectable por el canto. Su plumaje críptico y sus hábitos le permiten moverse entre la vegetación sin ser detectado. Los machos cambian con frecuencia de posadero para reducir los riesgos, incluso cuando realizan el canto para atraer a las hembras. El canto ofrece el repertorio más variado entre los passeriformes europeos. Con frecuencia introduce variaciones, lo que le permite mantener estrofas individualizadas.

Los machos utilizan el canto para atraer a las hembras, para delimitar el territorio y para avisar y tratar de evitar conflictos con otros machos. La intensidad vocal puede modularse en función del ruido ambiental (Brumm y Todt, 2002). Cuando un macho rival entra en el territorio defendido por otro, se aumenta la intensidad canora y el defensor del territorio acompaña posturas de amenaza con llamadas de alarma. Si el rival intensifica también su canto y no abandona el territorio, puede llegarse a una persecución e incluso a una pelea entrechocando los picos (Cramp, 1988).

Los machos no solo defienden el territorio frente a los congéneres, sino que también se emplean contra los individuos de otras especies como el petirrojo europeo (*Erithacus rubecula*) o el colirrojo real (*Phoenicurus phoenicurus*) a los que persiguen si entran en su territorio (Cramp, 1988).

A pesar de su comportamiento territorial, los machos suelen hacer incursiones en otros territorios y salir del suyo para alimentarse y para realizar cópulas fuera de la pareja. Mientras realizan estas incursiones, y para evitar la disputa con otros machos, evitan el canto (Naguib et al., 2001).

La defensa de los territorios se mantiene de forma agresiva hasta que la hembra realiza la puesta. Una vez que los pollos abandonan el nido la defensa de los territorios se vuelve más laxa (Özbahar, 2005). No obstante, algunos machos siguen cantando durante la sedimentación en lugares de descanso durante los viajes migratorios (Cramp, 1988).

En invierno el tamaño del territorio es pequeño y las aves menos agresivas en su defensa. Los machos no cantan durante las noches invernales y el canto durante el día es menos intenso y ruidoso (Cramp, 1988). Los machos cantan en el mismo matorral a distancias inferiores a los diez metros, lo que implica que en invierno defienden territorios muy pequeños (Collar y Christie, 2020).

Se alimenta de invertebrados que captura en el suelo entre la hojarasca. Durante la época de cría alimenta a los pollos fundamentalmente con larvas y adultos de lepidópteros. Aunque su dieta es fundamentalmente insectívora, durante la migración postnupcial se alimenta con bayas de los arbustos que fructifican a final de verano y que representan un aporte energético extra para realizar los largos desplazamientos hasta su zona de invernada.

La comunicación con otros individuos de la especie se realiza mediante el canto, que puede incluir silbidos o no. Los cantos con silbido son propios de la época reproductora y disminuyen si los machos se aparean con éxito. Para atraer a las hembras los machos pueden pasar más de la mitad de la noche cantando, lo que supone un gran gasto metabólico y reducción de peso. Eso implica un mayor gasto de tiempo durante el día buscando alimento para recuperar el gasto metabólico nocturno y acumular reservas.

Es una especie migradora que abandona las áreas de cría al final del verano. Suele migrar por la noche y aprovecha los lugares de sedimentación para acumular reservas grasas, para lo que consume frutos carnosos que alterna con invertebrados que captura en el suelo. Realiza pocas escalas, durante las que suele aumentar su peso considerablemente. Las escalas pueden durar entre una semana veinte días. Cruza el Mediterráneo y el Sáhara sin escalas. Regresa a sus lugares de reproducción en la primavera y lo hace a los mismos lugares en los que se reprodujo el año previo.

## Bibliografía

Addison, C. (2009). “Darkling I listen”: The nightingale song in and out of Poetry. *Alternation*, 16 (2): 1023-1757.

Álvarez, J., Bea, A., Faus, J. M., Castián, E. (1985). *Atlas de los vertebrados continentales de Álava, Vizcaya y Guipúzcoa*. Gobierno Vasco, Vitoria.

Amrhein, V. (2004). *Singing activity and spatial behaviour as sexually selected traits in the Nightingale Luscinia megarhynchos*. Ph.D. Thesis. University of Basel.

Amrhein, V., Naguib, M., Kunc, H. P. (2004). Effects of territorial intrusions on eavesdropping neighbours: communication networks in nightingales. *Behavioral Ecology*, 15 (6): 1011-1015.

Ananian, V. (2009). On the status and distribution of Thrush Nightingale *Luscinia luscinia* and Common Nightingale *Luscinia megarhynchos* in Armenia. *Sandgrouse*, 31: 18-23.

Anónimo (2019). *Banco de datos de anillamiento del remite ICONA – Ministerio de Medio Ambiente. Datos de anillamiento y recuperaciones en España. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, SEO/BirdLife, ICO, EBD-CSIC y GOB. Madrid. www.anillamientoseo.org*

Antonov, A., Avilés, J. M., Stokke, B. G., Spasova, V., Vikan, J. R., Moksnes, A., Yang, C., Liang, W., Roskaft, E. (2011). Egg discrimination in an open nesting passerine under dim light conditions. *Ethology*, 117 (12): 1128-1137.

Arizaga, J., Alonso, D., Fernández, E., Fernández, I., Martín, D., Vilches, A. (2009). Ensamblaje de aves paseriformes y su dinámica a lo largo del ciclo anual en un carrizal del Valle del Ebro. *Ecología*, 22: 101-116.

Arizaga, J., Mendiburu, A., Aldalur, A., Alonso, D., Aranguren, I., Asenjo, I., Cuadrado, J. F., Díez, E., Herrero, A., Jáuregui, J., Romero, L., Sánchez, J. M. (2010). Reproducción de ruiseñor común (*Luscinia megarhynchos*) en Gipuzkoa. *Munibe*, 58: 267-270.

Avilés, J. M., Stokke, B. G., Moksnes, A., Roskaft, E., Moller, A. P. (2006). Nest predation and the evolution of egg appearance in passerine birds in Europe and North America. *Evolutionary Ecology Research* 8 (3): 493-513.

Baillie, S. R., Crick, H. Q. P., Balmer, D. E., Bashford, R. I., Beaven, I. P., Freeman, S. N., Marchant, J. H., Noble, D. G., Raven, M. J., Siriwardena, G. M., Thewlis, R., Wernham, C. V. (2001). *Breeding Birds in the Wider Countryside: their conservation status 2000*. BTO Research Report N° 252. BTO, Thetford.

Baillon, F., Benvenuti, S. (1990). Site fidelity, home range and homing behaviour in some species of birds captured at the Ornithological Station of Mbour (Senegal). *Tropical Zoology*, 3: 57-68.

Baillon, F., Benvenuti, S., Ioale, P. (1992). Fidelity to non-breeding site in some species of birds in Senegal. *Tropical Zoology*, 5: 31-43.

Barnestein, J. A. M., Fernández-Carrasco, J. A., González de la Vega, J. P., Gabari-Boa, V. (2013). Depredación de *Cerastes cerastes* sobre *Luscinia megarhynchos* en el Antiatlas marroquí. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 24 (2): 25-26.

Barriocanal, C., Robson, D. (2008). Spring migration of Nightingale *Luscinia megarhynchos* through western Mediterranean islands: Illa de l'Aire and Columbretes. *Avocetta*, 32 (1-2): 31-36.

Batllorí, X., Uribe, F. (1988). Aves nidificantes de los jardines de Barcelona. *Miscel.lània Zoològica*, 12: 283-293.

Baziz-Neffah, F., Bitam, I., Kernif, T., Beneldjouzi, A., Boutellis, A., Berenger, J. M., Zenia, S., Doumandji, S. (2015). Contribution à la connaissance des ectoparasites d'oiseaux en Algérie. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 140 (2): 81-98.



Bermejo, A. (2004). *Migratología, estructura y dinámica poblacional de paseriformes asociados a vegetación de ribera*. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.

Bernis, F. (1963). Sobre la migración de nuestros Passeriformes transaharianos. *Ardeola*, 8: 41-119.

BirdLife International (2015). *European Red List of Birds*. Office for Official Publications of The European Communities, Luxembourg.

BirdLife International (2017). *European birds of conservation concern: populations, trends and national responsibilities*. BirdLife International, Cambridge, UK.

Blasco-Zumeta, J., Heinze, G. M. (2020). *Atlas de identificación de las aves de Aragón*. Ed. Tundra.

Boano, G., Bonardi, A., Silvano, F. (2004). Nightingale *Luscinia megarhynchos* survival rates in relation to Sahel rainfall. *Avocetta*, 28: 77-85.

Boswald, J. (1983). The Language of Birds. *Proceedings of the Royal Institution of Great Britain*, 55: 249-303.

Brumm, H. (2004). The impact of environmental noise on song amplitude in a territorial bird. *Journal of Animal Ecology*, 73 (3): 434-440.

Brumm, H., Todt, D. (2002). Noise-dependent song amplitude regulation in a territorial songbird. *Animal Behaviour*, 63 (5): 891-897.

Bueno, J. M. (1990). Migración e invernada de pequeños turdinos en la Península Ibérica. I. Pechiazul (*Luscinia svecica*) y Ruiseñor Común (*Luscinia megarhynchos*). *Ardeola*, 37 (1): 67-73.

Calvet, J., Estrada, J., Mañosa, S., Moncasi, F. (Eds.) (2004). *Els ocells de la Plana de Lleida*. Pagès Editors, Lleida.

Campobello, D., Sealy, S. G. (2009). Avian brood parasitism in a Mediterranean region: hosts and habitat preferences of Common Cuckoos *Cuculus canorus*. *Bird Study*, 56 (3): 389-400.

Camprodón, J., Moreno, J., Omeñaca, A. (1989). Distribución ecológica y corología de las aves nidificantes del Moncayo. *Turiaso*, 9: 637-668.

Caride-Villaamil, E. (2002). *Epidemiología de Borrelia burgdorferi sensu lato (enfermedad de Lyme) en un ecosistema de pinar de montaña supramediterráneo*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid.

Carrascal, L. M., Palomino, D. (2006). Determinantes de la distribución geográfica de la familia *Turdidae* en la Península Ibérica. *Ardeola*, 53 (1): 127-141.

Carrascal, L. M., Palomino, D. (2008). *Las aves comunes reproductoras en España. Población en 2004-2006*. SEO/BirdLife, Madrid.

Carrascal, L. M., Palomino, D., Seoane, J. (2006). Fundamentos ecológicos y biogeográficos de la rareza de la avifauna madrileña: una propuesta de modificación del catálogo regional de especies amenazadas. *Graellsia*, 62: 483-507.

Castanedo, J. L. (1988). Noticiario Ornitológico. Ruiseñor (*Luscinia megarhynchos*). *Ardeola*, 35 (2): 313.

Castany, J. (2006). Posibilidades del anillamiento en educación primaria. *Revista de Anillamiento* 16-17: 36-39.

Clare, J. (1998). *Poems of the Middle Period*. Volume 3. The Midsummer Cushion. Clarendon, Oxford.

Clavier, J. L. (1994). Rossignol philomèle *Luscinia megarhynchos*. Pp. 502-503. En: Yeatman-Berthelot, D., Jarry, G. (Eds). *Nouvel Atlas des Oiseaux Nichers de France 1985-1989*. Societé Ornithologique de France, Paris.

Collar, N., Christie, D. A. (2020). Common Nightingale (*Luscinia Megarhynchos*), version 1.0. In *Birds of the World* (J. del Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal, D. A. Christie, E. de Juana, Editors). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. <https://doi.org/10.2173/bow.comnig1.01>

Cortés, J. E., Finlayson, J. C., Mosquera, M. A., García, E. F. J. (1980). *The birds of Gibraltar*. Gibraltar Bookshop, Gibraltar. 119 pp.

Cramp, S. (Ed.) (1988). *The Birds of the Western Palearctic*. Volume V. Oxford University Press, Oxford.

Csörgo, T., Fehérvári, P., Karcza, Z., Harnos, A. (2017). Exploratory analyses of migration timing and morphometrics of the Common Nightingale (*Luscinia megarhynchos*). *Ornis Hungarica*, 25 (2): 116-140.

De Juana, E. (1980). *Atlas ornitológico de La Rioja*. Instituto de Estudios Riojanos, Logroño.

De Juana, E., García, E. (2015). *The Birds of the Iberian Peninsula*. Cristopher Helm, London.

De Juana, E., Pérez-Tris, J., Santos, T., Tellería, J. L. (2011). *Tipificación de las comunidades de aves en distintos medios del Parque Natural Hoces del Río Riaza (Maderuelo, Montejo de la Vega de la Serrezuela y Valdevacas de Montejo – Segovia)*. Primavera 2010 e invierno 2010-11. Informe final. Junta de Castilla y León. Consejería de Medio Ambiente.

De la Hera, I., Díaz, J. A., Pérez-Tris, J., Tellería, J. L. (2009). A comparative study of migratory behaviour and body mass as determinants of moult duration in passerines. *Journal of Avian Biology*, 40 (4): 461-465.

De Pablo, F. (2000). Alimentación de la Lechuza Común (*Tyto alba*) en Menorca. *Bolletí de la Societat d'Història Natural de les Balears*, 43:15-26.

Dickinson, E. C., Christidis, L. (2014). *The Howard and Moore Complete Checklist of the Birds of the World, 4th edn*. Aves Press, Eastbourne.

Diederich, B. (2005). *Singing behaviour of vocally interacting male nightingales* (*Luscinia megarhynchos*). Ph.D. Dissertation. Universität Ulm.

Dimitrov, D., Zehindjiev, P., Bensch, S. (2010). Genetic diversity of avian blood parasites in SE Europe: Cytochrome b lineages of the genera *Plasmodium* and *Haemoproteus* (*Haemosporida*) from Bulgaria. *Acta Parasitologica* 55 (3): 201-209.

Dvorak, M., Ranner, A., Berg, H. M. (Eds.) (1993). *Atlas der Brutvögel Österreichs*. Umweltbundesamt, Wien.

Elósegui, J. (1985). *Navarra. Atlas de aves nidificantes*. Caja de Ahorros de Navarra, Pamplona.

Emmenegger, T., Hahn, S., Bauer, S. (2014). Individual migration timing of common nightingales is tuned with vegetation and prey phenology at breeding sites. *BCM Ecology*, 14: 9. <http://www.biomedcentral.com/1472-6785/14/9> .

Emmrich, R. (1971). Zur Nahrung und Ernährungsbiologie des Sprossers (*Luscinia Luscinia, L.*). *Zoologische Abhandlungen aus dem staatlichen Museum für Tierkunde in Dresden* 32 (5): 57-67.

Escandell, V. (2012). Programa SACRE. En Del Moral, J. C., Escandell, V., Bermejo, A., Molina, B., Palomino, D., De la Puente, J., Leal, A. (Eds.) *Programas de Seguimiento de SEO/BirdLife en 2011*, pp. 4-9. SEO/BirdLife. Madrid.

Ferrer, X., Martínez, A., Muntaner, J. (1986). *Historia Natural del Països Catalans*. 12. Ocells. Enciclopèdia Catalana, S. A., Barcelona.

Fransson, T., Kolehmainen, T., Kroon, C., Jansson, L., Wenninger, T. (2010). EURING list of longevity records for European birds.

[https://euring.org/files/documents/EURING\\_longevity\\_list\\_20170405.pdf](https://euring.org/files/documents/EURING_longevity_list_20170405.pdf)

Gangoso, L., Gutiérrez-López, R., Martínez de la Puente, J., Figuerola, J. (2019). Louse flies of Eleonora's falcons that also feed on their prey are evolutionary dead-end hosts for blood parasites. *Molecular Ecology*, 28 (7): 1812-1825.

García, L., Ibáñez, F., Garrido, H., Arroyo, J. L., Máñez, M., Calderón, J. (2000). *Prontuario de las aves de Doñana, nº 0, diciembre 2000*. Estación Biológica de Doñana y Ayuntamiento de Almonte, Almonte.

García-Febrero, O. (2017). *Estacions d'esforç constant. Seguiment a llarg termini de les tendències poblacionals y els paràmetres demogràfics de les poblacions d'ocells terrestres nidificants a Menorca (Illes Balears)*. Informe inèdit. Consell Insular de Menorca, Agència Reserva de Biosfera i Societat Ornitològica de Menorca.

García-González, A., Cervera-Ortí, F. (2001). Notas sobre la variación estacional y geográfica de la dieta del búho chico *Asio otus*. *Ardeola*, 48 (1): 75-80.

Gargallo, G., Barriocanal, C., Castany, J., Clarabuch, O., Escandell, R., López-Iborra, G., Rguibi-Idrissi, H., Robson, D., Suárez, M. (2011). *Spring migration in the western Mediterranean and NW Africa: the results of 16 years of the Piccole Isole project*. Monografies del Museu de Ciències Naturals nº 6. Barcelona.

Garzón, J., Henares, I. (2012). *Las aves de Sierra Nevada*. Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía, Granada.

Ginn, H. B., Melville, D. S. (1983). *Moult in birds*. BTO, Tring.

Glaserapp, R. (2016). *Avaliação de corante fluorescente em helmintos e protozoários diagnosticados por flutuação simples*. TFG Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Faculdade de Veterinária, Porto Alegre.

Glue, D., Morgan, R. (1972). Cuckoo hosts in British habitats. *Bird Study*, 19 (4): 187-192.

González, B., Junco, O. (1968). Notas sobre aves de la provincia de Cádiz. *Ardeola*, 12 (2): 214-217.

González-Mora, D., Peris, S. V. (1988). Los Calliphoridae de España: 1: *Rhiniinae* y *Chrysomyinae* (Diptera). *Eos: Revista Española de Entomología*, 64 (1): 91-139.

Gordo, O., Sanz, J. J. (2006). Climate change and bird phenology: a long-term study in the Iberian Peninsula. *Global Change Biology*, 12 (10): 1993-2004.

Gordo, O., Sanz, J. J., Lobo, J. M. (2008). Geographic variation in onset of singing among populations of two migratory birds. *Acta Oecologica*, 34 (1): 50-64.

Gordo, O., López, T., González, Y., Aymí, R. (2019). Colisión de aves contra ventanas: un problema impactante. *Quercus*, 395: 26-32.

Grüll, A. (1981). Untersuchung über das revier der nachtigall (*Luscinia megarhynchos*). *Journal of Ornithology*, 122 (3): 259-284.

Grüll, A., Fracasso, G. (1997). Nightingale *Luscinia megarhynchos*. En: Hagemeyer, E. J. M., Blair, M. J. (Eds.) *The EBCC Atlas of European Breeding Birds: Their Distribution and Abundance*. T. and A. D. Poyser, London.

Gustafsson, D. R., Oslejskova, L., Najer, T., Sychra, O., Zou, F. (2019). Redescriptions of thirteen species of chewing lice in the Brueelia-complex (*Phthiraptera, Ischnocera, Philopteridae*) with one new synonymy and a neotype designation for *Nirmus lais* Giebel, 1874. *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, 66 (1): 17-39.

- Hajdukova, E., Literak, I., Papousek, I., Costa, F. B., Novakova, M., Labruna, M. B., Zdrzilova-Dubská, L. (2016). "Candidatus *Rickettsia mendelii*", a novel basal group rickettsia detected in *Ixodes ricinus* ticks in the Czech Republic. *Ticks and Tick Borne Diseases*, 7 (3): 482-486.
- Hahn, S., Amrhein, V., Zehtindjiev, P., Liechti, F. (2013). Strong migratory connectivity and seasonally shifting isotopic niches in geographically separated populations of a long-distance migrating songbird. *Oecologia*, 173 (4):1217–1225.
- Hahn, S., Emmenegger, T., Lisovski, S., Amrhein, V., Zehtindjiev, P., Liechti, F. (2014). Variable detours in long-distance migration across ecological barriers and their relation to habitat availability at ground. *Ecology and Evolution*, 4 (21): 4150–4160.
- Hahn, S., Korner-Nievergelt, F., Emmenegger, T., Amrhein, V., Csörgo, T., Gursoy, A., Ilieva, M., Kverek, P., Pérez-Tris, J., Pirrello, S., Zehtindjiev, P., Salewski, V. (2016). Longer wings for faster springs – wing length relates to spring phenology in a long-distance migrant across its range. *Ecology and Evolution*, 6 (1): 68-77.
- Hatto, A. T. (1965). *Eos: An Enquiry in the Theme of Lovers' Meetings and Partings at Dawn in Poetry*. Mouton, London.
- Heim de Balsac, H., Mayaud, N. (1962). *Les Oiseaux du Nord-Ouest de L'Afrique*. Paul Lechevalier, Paris.
- Herrera, C. M. (1977). Ecología alimenticia del Petirrojo (*Erithacus rubecula*) durante su invernada en encinares del Sur de España. *Doñana Acta Vertebrata*, 4 (1-2): 35-59.
- Hewson, C. M., Noble, D. G. (2009). Population trends of breeding birds in British woodlands over a 32-year period: relationships with food, habitat use and migratory behaviour. *Ibis*, 151 (3): 464–486.
- Holt, C. A., Hewson, C. M., Fuller, R. J. (2012). Conservation priority species: The Nightingale in Britain: status, ecology and conservation needs. *British Birds*, 105 (4): 172-187.
- Hoogstraal, H., Traylor, M. A., Gaber, S., Malakatis, G., Guindy, E., Helmy, I. (1964). Ticks (Ixodidae) on migrating birds in Egypt, spring and fall 1962. *Bulletin of Wild and Health Organization*, 30 (3): 355-367.
- Horstkotte, E. (1969). Studien Ober Zeit, Zahl und Grosse von Brutten der Nachtigall (*Luscinia megarhynchos* Brehm). *Journal für Ornithologie*, 110 (1): 62-70.
- Horstkotte, E. (1971). Unregelmässigkeiten beim Zug der Nachtigall (*Luscinia megarhynchos*) im Frühjahr 1970 und ihr negativer Einfluss auf Revierbesetzung und Populationsdichte. *Ornithologische Mitteilungen*, 23: 125-129.
- Hultsch, H. (1980). *Beziehungen zwischen Struktur, zeitlicher Variabilität und sozialem Einsatz des Gesanges der Nachtigall* (*Luscinia megarhynchos* B.). Ph.D.dissertation. Freie Universität Berlin.
- Hultsch, H., Todt, D. (1996). Discontinuous and incremental processes in the song learning of birds: evidence for a primer effect. *Journal of Comparative Physiology A*, 179 (3): 291-299.
- Hustings, F. (1988). *European Monitoring Studies of Breeding Birds*. SOVON, Beek-Ubbergen.
- Ieronymidou, C., Pople, R., Burfield, I., Ramírez, I. (2015). The European Red List of Birds 2015. *Bird Census News*, 28 (1): 3-19.
- Infante, O. (2003). Ruiseñor común *Luscinia megarhynchos*. Pp. 418-419. En: Martí, R., Del Moral, J. C. (Eds.). *Atlas de las Aves Reproductoras de España*,. Dirección General de Conservación de la Naturaleza - Sociedad Española de Ornitología, Madrid.
- Irby, L. H. (1895). *Ornithology in the Straits of Gibraltar*. London.
- Jenni, L., Winkler, R. (1994). *Moult and ageing of European passerines*. Bloomsbury, London.

Jordano, P. (1981). Alimentación y relaciones tróficas entre los passeriformes en paso otoñal por una localidad de Andalucía central. *Doñana Acta Vertebrata*, 8: 103-124.

Jordano, P. (1987). Notas sobre la dieta no-insectívora de algunos *Muscicapidae*. *Ardeola*, 34 (1): 89-98.

Kaiser, A., Seitz, A., Strub, O. (2002). Prevalence of *Borrelia burgdorferi* sensu lato in the nightingale (*Luscinia megarhynchos*) and other passerine birds. *International Journal of Medical Microbiology*, 291; Suppl. 33: 75-79.

Kverek, P., Storchová, R., Reif, J., Nachman, M. W. (2008). Occurrence of a hybrid between the Common Nightingale (*Luscinia megarhynchos*) and the Thrush Nightingale (*Luscinia luscinia*) in the Czech Republic confirmed by genetic analysis. *Sylvia*, 44: 17-26.

Kiefer, S., Spiess, A., Kipper, S., Mundry, R., Sommer, C., Hultsch, H., Todt, D. (2006). First-year Common Nightingales (*Luscinia megarhynchos*) have smaller song-type repertoire sizes than older males. *Ethology*, 112 (12): 1217-1224.

Kiefer, S., Sommer, C., Scharff, C., Kipper, S., Mundry, R. (2009). Tuning towards tomorrow? Common nightingales *Luscinia megarhynchos* change and increase their song repertoires from the first to the second breeding season. *Journal of Avian Biology*, 40 (2): 231-236.

Kiefer, S., Scharff, C., Kipper, S. (2011). Does age matter in song bird vocal interactions? Results from interactive playback experiments. *Frontiers in Zoology*, 8 (1): 29-36.

Kipper, S., Sellar, P., Barlow, C. R. (2016). A comparison of the diurnal song of the Common Nightingale (*Luscinia megarhynchos*) between the non-breeding season in The Gambia, West Africa and the breeding season in Europe. *Journal of Ornithology*, 158 (1): 223-231.

Korner-Nievergelt, F., Liechti, F., Hahn, S. (2012). Migratory connectivity derived from sparse ring reencounter data with unknown numbers of ringed birds. *Journal of Ornithology*, 153 (3): 771–782.

Kováts, L., Csörgo, T. (2009). Fülemlüle [Nightingale]. Pp. 446-447. En: Csörgo, T., Karcza, Z., Halmos, G., Magyar, G., Gyurácz, J., Szép, T., Bankovics, A., Schmidt, A., Schmidt, E. (Eds.) *Magyar madárvonulási atlasz [Hungarian Bird Migration Atlas]*. – Kossuth Kiadó Zrt., Budapest.

Kralj, J., Dolenc, Z. (2008). First arrival dates of the Nightingale (*Luscinia megarhynchos*) to Central Croatia in the early 20<sup>th</sup> century and at the turn of the 21<sup>st</sup> century. *Central European Journal of Biology*, 3 (3): 295-298.

Kunc, H. P., Amrhein, V., Naguib, M. (2005). Acoustic features of song categories and their possible implications for communication in the common nightingale (*Luscinia megarhynchos*). *Behaviour*, 142 (8): 1083-1097.

Kunc, H. J., Amrhein, V., Naguib, M. (2006). Vocal interactions in common nightingales (*Luscinia megarhynchos*): males take it easy after pairing. *Behaviour Ecology and Sociobiology*, 61 (4): 557-563.

Lack, D. (1963). Cuckoo hosts in England. *Bird Study*, 10 (4): 185-202.

Lara-Pomares, A., Fajardo-Sánchez, A. (2002). Estudio mediante datos de anillamiento de la comunidad de aves palustres instalada en la laguna de Ontalafia (Albacete). *Sabuco Revista de Estudios Albacetenses*, 3: 77-121.

López, G. (1988). Alimentación del ruiseñor (*Luscinia megarhynchos*) durante el período reproductor en un encinar de Cataluña. *Ardeola*, 35 (1): 155-158.

López-Sánchez, M., Cañizares, J. A., Lara, A. 1999. Noticiario Ornitológico. Ruiseñor Común *Luscinia megarhynchos*. *Ardeola*, 46 (1): 160-161.

Loskot, V. M. (1981). On the subspecies of the nightingale (*Luscinia megarhynchos* Brehm). *Trudy Zoologitscheskovo Instituta Akademji Nauk SSSR*, 102: 62-71.



- Madroño, A., González, C., Atienza, J. C. (Eds.) (2004). *Libro rojo de las Aves de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza/BirdLife, Madrid.
- Magallanes, S., Moller, A. P., Luján-Vega, C., Fong, E., Vecco, D., Flores-Saavedra, W., García-Longoria, L., De Lope, F., Iannaccone, J. A., Marzal, A. (2020). Exploring the adjustment to parasite pressure hypothesis: differences in uropygial gland volume and haemosporidian infection in palearctic and neotropical birds. *Current Zoology*, 67 (2): 147-156.
- Magnani, A. (2004). Partial moult involving all the greater coverts in first-year Nightingales, *Luscinia megarhynchos*, in Italy. *Ringing and Migration*, 22 (1): 59-60.
- Mañosa, S. (1994). Goshawk diet in a Mediterranean area of northeastern Spain. *Journal of Raptor Research*, 28 (2): 84-92.
- Marchant, J. H., Hudson, R., Carter, S. P., Whittington, P. (1990). *Population Trends in British Breeding Birds*. NCC/BTO, Tring.
- Marinov, M. P., Zehtindjiev, P., Dimitrov, D., Ilieva, M., Bobeva, A., Marchetti, C. (2017). Haemosporidian infections and host behavioural variation: a case study on wild-caught nightingales (*Luscinia megarhynchos*). *Ethology Ecology and Evolution*, 29 (2): 126-137.
- Martí, R., Del Moral, J. C. (Eds.) (2003). *Atlas de las Aves Reproductoras de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza – Sociedad Española de Ornitología, Madrid.
- Martin, T. E., Clobert, J. (1996). Nest predation and avian life history evolution in Europe versus North America: A possible role of humans? *The American Naturalist*, 147 (6): 1028-1046.
- Martín-Mateo, M. P. (2006). Diversidad y distribución de las especies de *Mallophaga* (*Insecta*) en aves y mamíferos de la Comunidad de Madrid. *Graellsia*, 62 (número extra): 21-32.
- Masan, P., Fenda, P., Kristofík, J., Halliday, B. (2014). A review of the ectoparasitic mites (*Acari: Dermanyssoidea*) associated with birds and their nests in Slavakia, with notes on identification of some species. *Zootaxa*, 3893 (1): 77-100.
- Mestre, P. (1980). *Ocells del Penedès. Ocells nidificants*. Museu de Vilafranca, Vilafranca del Penedès.
- Moreau, R. E. (1972). *The Palaeartic-African Bird Migration System*. Academic Press, London.
- Morel, G. (1973). The Sahel zone as an environment for Palaeartic migrants. *Ibis*, 115 (3): 413-417.
- Morgan, R. (2009). The breeding biology of the Nightingale *Luscinia megarhynchos* in Britain. *Bird Study*, 29 (1): 67-72.
- Morganti, M., Pulido, F. (2012). Invernada de aves migradoras transaharianas en España. En: del Moral, J. C., Molina, B., Bermejo, A., Palomino, D. (Eds.). *Atlas de las aves en invierno en España*. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente – SEO/BirdLife, Madrid.
- Naguib, M., Fichtel, C., Todt, D. (1999). Nightingales respond more strongly to vocal leaders of simulated dyadic interactions. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 266 (1419): 537-542.
- Naguib, M., Altenkamp, R., Griesmann, B. (2001). Nightingales in space: song and extraterritorial forays of radio tagged song birds. *Journal of Ornithology*, 142 (3): 306-312.
- Naguib, M., Schmidt, R., Kunc, H., Amrhein, V. (2006). Territory defense in Common Nightingales: effects of territory quality and time of residency. *Journal of Ornithology*, 147 Supl. 1: 217.
- Naguib, M., Kunc, H., Sprau, P., Roth, T., Amrhein, V. (2011). Communication networks and spatial ecology in Nightingales. *Advances in the Study of Behaviour*, 43: 239-271.

- Nankinov, D. N. (1981). Promiana v sastava na ornitofaunata v napadnat ot gasenitsi Gorski uchastak. *Ornithological Information Buletin*, 9: 41-50.
- Nankinov, D. N. (2002). The state of the Nightingale in Bulgaria. *Berkut*, 11 (1): 84-97.
- Navarrete, J. (2017). El ruiseñor común en Ceuta (1998-2016). *Alcudón*, 14: 31-33.
- Némethova, D. (2007). Density-dependent hábitat selection in Nightingale (*Luscinia megarhynchos* C. L. Brehm) in selected windbreaks of SW Slovakia. *Ekológia*, 26 (3): 313-321.
- Norden, D. (2009). Patrones de canto del ruiseñor común (*Luscinia megarhynchos*) en Alcossebre, este de España en 2009. *Anuario Ornitológico de la Comunidad Valenciana*, 2009: 205-206.
- Noval, A. (1986). *Guía de las aves de Asturias*. A. Noval, Gijón.
- Obuch, J. (2011). Spatial and temporal diversity of the diet of the Tawny Owl (*Strix aluco*). *Slovak Raptor Journal*, 5: 1-120.
- Obuch, J., Danko, S., Noga, M. (2016). Recent and subrecent diet of the Barn Owl in Slovakia. *Slovak Raptor Journal*, 10: 1-50.
- Okulewicz, J., Maruszewski, W. (1980). *Apororhynchus silesiacus* sp. n. (*Apororhynchidae*, *Acantocephala*) a parasite of passerine birds (Passeriformes). *Acta Parasitologica Polonica*, 27 (53): 459-470.
- Olsen, B., Jaenson, T. G. T., Bonnedahl, J., Bergström, S. (1995). Prevalence of *Borrelia burgdorferi* sensu lato – infected ticks on migrating birds. *Applied and Environmental Microbiology*, 61 (8): 3082- 3087.
- Onrubia, A., Unanue, A., Sáenz de Buruaga, M., Andrés, T., Campos, M. A., Canales, F. (2003). *Estudio ecológico de la sedimentación de pequeñas aves migradoras en el área de Salburúa (Municipio de Vitoria-Gasteiz). Resultados de la campaña de anillamiento realizada entre julio y septiembre de 2003*. Centro de Estudios Ambientales del Ayuntamiento de Vitoria-Gasteiz.
- Owen, D. F. (1957). *Neottiophilum praestum* in birds' nests. *British Birds*, 50 (4): 160-164.
- Özbahar, I. (2005). *Breeding biology, population size and spatial distribution of a Common Nightingale (Luscinia megarhynchos Brehm, 1831) population at Yalincak (Ankara)*. The Middle East Technical University.
- Palomar, A. M. (2017). *Papel de las aves en la dispersión de garrapatas y microorganismos que vehiculan*. Tesis Doctoral. Universidad de La Rioja.
- Paperna, I., Rózsa, L., Yosef, R. (2016). Avian Haemosporidian blood parasite infections at a migration hotspot in Eilat, Israel. *European Journal of Ecology*, 2 (1): 47-52.
- Paracuellos, M. (coord.) (2015). *Seguimiento de la comunidad de aves en la vegetación emergente de las Albuferas de Adra (Adra, Almería). Captura y anillamiento en la Estación Ornitológica Lorenzo García. Informe 2011-2015*. Grupo de Anillamiento Rodopechys (SEO/BirdLife). Almería. Informe inédito.
- Parejo, D., Avilés, J. M. (2007). Do avian brood parasites eavesdrop on heterospecific sexual signals revealing host quality? A review of the evidence. *Animal Cognition*, 10 (2): 81-88.
- Peach, W. J., Baillie, S., Underhill, L. (1991). Survival of British Sedge Warblers *Acrocephalus schoenobaenus* in relation to west African rainfall. *Ibis*, 133 (3): 300–305.
- Patón, D., Jiménez, A., Hurtado, A. (2014). Sonometric variability of urban and wild Nightingales (*Luscinia megarhynchos* L.). En: Nicchi, E. R. (Ed.). *Noise pollution: Sources, effects on workplace productivity and health implications*. Nova Publishers, Hauppauge, New York.

Peris, S. J., Carnero, J. L. (1988). *Atlas ornitológico de la provincia de Salamanca*. Diputación de Salamanca, Salamanca.

Pineau, J., Giraud, M. (1977). Notes sur les oiseaux nicheurs de l'extrême Nord-Ouest du Maroc: reproduction et mouvements. *Alauda*, 45 (1): 75-104.

Pinedo, S. O., Fernández-Baltanás, J. F., Cañizares, D. (2016). *Estudio de passeriformes riparios y palustres orientado a la posible ampliación de la red de áreas protegidas en el entorno de la laguna del Hito (Cuenca). Fase II*. Informe inédito. Consejería de Agricultura, Medio Ambiente y Desarrollo Rural. Dirección Provincial de Cuenca. Servicio de Política Forestal y Espacios Naturales.

Pinedo, J., Cañizares, J. A., Cañizares, D. (2016). *La comunidad de aves de los noguerales de Nerpio, Sierra del Segura (Albacete)*. Póster. III Jornadas sobre el medio natural albacetense. Centro Cultural la Asunción, Albacete.

Pleguezuelos, J. M. (1992). *Avifauna nidificante de las sierras béticas orientales y depresiones de Guadix, Baza y Granada*. Universidad de Granada, Granada.

Ponce, C., Calleja, J. A., Díaz, A. (2008). Comparación latitudinal de la muda postjuvenil del Mirlo común (*Turdus merula*) y del Ruiseñor común (*Luscinia megarhynchos*). *Revista de Anillamiento*, 21-22: 47-51.

Pons, P. (2007). Consecuencias de los incendios forestales sobre los vertebrados y aspectos de su gestión en regiones mediterráneas. Pp: 229-245. En: J. Camprodon, E. Plana (Eds.). *Conservación de la biodiversidad, fauna vertebrada y gestión*. Edicions Universitat de Barcelona i Centre Tecnològic Forestal de Catalunya, Barcelona.

Pons, P., Lambert B., Rigolot E., Prodon R. (2003). The effects of grassland management using fire on habitat occupancy and conservation of birds in a mosaic landscape. *Biodiversity and Conservation*, 12 (9): 1843-1860.

Prunier, F., Peinazo, D., Saldaña, S. (2016). Situación de las aves forestales en el río Guadalquivir a su paso por Córdoba. *Arvicola*, 7: 7-21.

Purroy, F. J., (Coord.) (1997). *Atlas de las Aves de España (1975-1995)*. SEO/BirdLife. Lynx Edicions, Barcelona.

Ranoszek, E. (2001). Occurrence and habitat preferences in breeding season of the Thrush Nightingale *Luscinia luscinia* and the Nightingale *Luscinia megarhynchos* in the Barycz river valley. *Ptaki Slaska*, 13: 19–30.

Regos, A., Tapia, L., Domínguez, J. (2015). Estudio de la comunidad de aves nidificantes del Parque Natural "Serra da Enciña da Lastra" (Galicia, NO España). *Nova Acta Científica Compostelana (Biología)*, 22: 19-31.

Reif, J., Jiran, M., Reifová, R., Vokurkova, J., Dolata, P. T., Petrussek, A., Petruskova, A. (2015). Interspecific territoriality in two songbird species: Potential role of song convergence in male aggressive interactions. *Animal Behaviour*, 104: 131-136.

Reifová, R., Kverek, P., Reif, J. (2011). The first record of a female hybrid between the Common Nightingale (*Luscinia megarhynchos*) and the Thrush Nightingale (*Luscinia luscinia*) in nature. *Journal of Ornithology*, 152 (4): 1063-1068.

Rékási, J. (1993). Bird lice (*Mallophaga*) parasiting the birds of Hungary. *Aquila*, 100: 71-93.

Remacha, C., Rodríguez, C., De la Puente, J., Pérez-Tris, J. (2020). Climate change and maladaptive wing shortening in a long-distance migratory bird. *The Auk* 137 (3): 1-15.

Rodríguez López-Neyra, C. (1947). *Los Capillarinae. Memorias de la Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Serie Ciencias Naturales. Tomo XII*.

Román, J., Román, F., Ansola, L. M., Palma, C., Ventosa, R. (1996). *Atlas de las aves nidificantes de la provincia de Burgos*. Ed. Caja de Ahorros del Círculo Católico, Burgos.

- Rothenberg, D. (2005). *Why birds sing: a journey through the mystery of bird song*. Basic Books, New York.
- Rothenberg, D., Roeske, T. C., Voss, H. U., Naguib, M., Tchernichovski, O. (2014). Investigation of musicality in birdsong. *Hearing Research*, 308: 71-83.
- Roy, L., Chauve, C. M. (2007). Historical review of the genus *Dermanyssus* Dugés, 1834 (Acari: Mesostigmata: Dermanyssidae). *Parasite*, 14 (2): 87-100.
- Rudenko, N., Golovchenko, M., Grubhoffer, L., Oliver, J. H. (2011). Updates on *Borrelia burgdorferi* sensu lato complex with respect to public health. *Ticks and Tick Borne Diseases*, 2 (3): 123-128.
- Rustamov, E. A. (1982). Breeding biology of the nightingale (*Luscinia megarhynchos*) in Ashkhabad. *Ornitologiya*, 17: 91-97.
- San Segundo, C. (1990). *Atlas de las aves nidificantes de la provincia de Ávila y sierra de Gredos*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense, Madrid.
- Sánchez, A. (1991). Estructura y estacionalidad de las comunidades de aves de la Sierra de Gredos. *Ardeola*, 38 (2): 207-232.
- Sanz-Zuasti, J., Velasco, T. (1999). *Guía de las aves de Castilla y León*. Ed. Carlos Sánchez, Medina del Campo.
- Schlaich, A. E. (2019). *Migrants in double jeopardy. Ecology of Montagu's Harriers on breeding and wintering grounds*. Ph. D. Thesis. University of Groningen.
- SEO/BirdLife (2001). *Tendencias de las poblaciones de aves comunes en España (1996-2000)*. Programa SACRE. Informe 2000. SEO/BirdLife, Madrid.
- Slater, P. J. B. (2000). Birdsong repertoires: their origins and use. En: Wallin, N. L., Merker, B., Brown, S. (Eds.). *The origins of Music*. The MIT Press, Cambridge.
- Schmidt, R., Kunc, H. P., Amrhein, V., Naguib, M. (2006). Is territory defense in Common Nightingales influenced by prior information? *Journal of Ornithology*, 147 Supl. 1: 102.
- Socolovschi C., Reynaud, P., Kernif, T., Raoult, D., Parola, P. (2012). *Rickettsiae* of spotted fever group, *Borrelia valaisiana*, and *Coxiella burnetii* in ticks of passerine birds and mammals from the Camargue in the south of France. *Ticks and Tick-Borne Diseases*, 3 (5-6): 355-360.
- Sorace, A., Gustin, M., Landucci, G. (2001). Evening mist-net closure: Implications for data collection and bird welfare. *Ringing and Migration*, 20 (4): 371-376.
- Sorjonen, J. (1986). Mixed singing and interspecific territoriality – consequences of secondary contact of two ecologically and morphologically similar nightingale species in Europe. *Ornis Scandinavica*, 17 (1): 53-67.
- Sottas, C., Reif, J., Kuczynski, L., Reifová, R. (2018). Interspecific competition promotes habitat and morphological divergence in a secondary contact zone between two hybridizing songbirds. *Journal of Evolutionary Biology*, 31 (6): 914-923.
- SPEA, (2004). Rouxinol-comum *Luscinia megarhynchos*. *Anuário Ornitológico de Portugal* 4: 41.
- Spina, F., Volponi, S. (2009). *Atlante della Migrazione degli Uccelli in Italia, vol. 2: Passeriformi*. ISPRA/MATTM, Roma.
- Sprau, P., Roth, T., Amrhein, V., Naguib, M. (2013). The predictive value of trill performance in a large repertoire songbird, the nightingale *Luscinia megarhynchos*. *Journal of Avian Biology*, 44 (6): 567-574.
- Stekolnikov, A. (2018). Taxonomy and distribution of African chiggers (*Acariformes, Trombiculidae*). *European Journal of Taxonomy*, 395: 1-233.

- Stenger, J. (1958). Food habits and available food of ovenbirds in relation to territory size. *The Auk*, 75 (3): 335-346.
- Svensson, L. (1996). *Guía de identificación de los passeriformes europeos*. Sociedad Española de Ornitología, Madrid.
- Svensson, L., Grant, P. J., Mullarney, K., Zetterström, D. (2001). *Guía de aves. La guía de campos de las aves de España y de Europa más completa*. Omega, Barcelona.
- Tellería, J. L. (1981). *La migración de las aves en el estrecho de Gibraltar. Vol II. Aves no planeadoras*. Universidad Complutense, Madrid.
- Tellería, J. L., Potti, J. (1984). La segregación espacial de los Túrdidos (*Turdidae*) en el Sistema Central. *Ardeola*, 31 (1): 103-113.
- Tellería, J. L., Asensio, B., Díaz, M. (1999). *Aves Ibéricas II: Paseriformes*. Luscinia megarhynchos. J. M. Rejero Editor, Madrid.
- Tellería, J. L., Pérez-Tris, J., Carbonell, R. (2001). Seasonal changes in abundance and flight-related morphology reveal different migration patterns in Iberian forest passerines. *Ardeola*, 48 (1): 27-46.
- Thomas, R. J. (2000). The costs of singing in nightingales. *Animal Behaviour*, 63 (5): 959-966.
- Ticehurst, C., Jourdain, F. C. R. (1911). On the distribution of the Nightingale during the breeding season in Great Britain. *British Birds*, 5: 2-12.
- Ticehurst, C. B., Whistler, H. (1928). On the avifauna of Galicia. *Ibis*, 70 (4): 663-683.
- Tietz-Marques, S. M., Barbosa Barros, H. L., Glasenapp, R., Stefani, V. (2018). Avaliação de corante fluorescente benzazólico para detecção em parasitos diagnosticados por flutuação simples. *Pubvet Medicina Veterinária e Zootecnia*, 12 (4): 1-5.
- Todt, D. (1970). Zur Ordnung im Gesang der Nachtigall (*Luscinia megarhynchos*). *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft*, 64: 249-252.
- Tucker, G. M., Heath, M. F. (1994). *Birds in Europe: their conservation status*. *BirdLife International*. BirdLife Conservation Series Nº 3. Cambridge.
- Unamuno, E., Azkona, A., Arizaga, J. (2014). Migración postnupcial de passeriformes transaharianos en Urdaibai (Bizkaia). *Revista de Anillamiento*, 33: 34-43.
- Urios, V., Escobar, J. V., Pardo, R., Gómez, J. A. (1991). *Atlas de las aves nidificantes de la Comunidad Valenciana*. Conselleria d'Agricultura i Pesca. Generalitat Valenciana, Valencia.
- Valkiunas, G., Ilgunas, M., Bukauskaite, D., Palinauskas, V., Bernotienė, R., Iezhova, T. A. (2017). Molecular characterization and distribution of *Plasmodium matutum*, a common avian malaria parasite. *Parasitology*, 144 (13): 1726-1735.
- Valverde, J. A. (1955). Aves de Marruecos español en julio. *Ardeola*, 2 (1): 87-114.
- Valverde, J. A. (1967). *Estructura de una comunidad mediterránea de vertebrados terrestres*. Monografías de Ciencia Moderna nº 76. Estación Biológica de Doñana con la contribución del World Wildlife Fund. Nº 1. Consejo Superior de Investigaciones Científicas.
- Villarán, A. (1994). Tasa de recuperación de varias especies en dos medios diferentes. *Actas IX Encuentros de Anilladores* pp 49-52. Consejería de Medio Ambiente. Junta de Andalucía. Sevilla.
- Villarán, A. (2000). Evolución estacional de la comunidad de aves del Carrizal de Villamejor (España central), a partir de datos de anillamiento. *Oxyura*, 10 (1): 137-151.
- Villarán, A. (2006). Posibilidades derivadas del anillamiento como método para la enseñanza de las ciencias naturales en la enseñanza secundaria. *Revista de Anillamiento* 16-17: 40-49.



- Villarán, A., Pascual-Parra, J., Alonso, B., Mezquida, E. T., Medina, C., Domínguez-Méndez, J. (2001). Factores que condicionan la distribución de capturas de paseriformes en redes japonesas. *Revista de Anillamiento*, 9-10: 27-34.
- Villarán, A., Pascual-Parra, J., Alonso, B., Mezquida, E. T., Medina, C. (2002). La comunidad de aves del Monte de Valdelatas: un estudio basado en el anillamiento. *Anuario Ornitológico de Madrid*, 2001: 52-65.
- Villarán, A., Pascual-Parra, J., Medina, C., Mezquida, E. T. (2004). La comunidad de aves del Monte de Valdelatas durante el paso migratorio postnupcial 2003-2004. *Anuario Ornitológico de Madrid*, 2004: 62-79.
- Villarán, A., Pascual-Parra, J., Mezquida, E. T. (2008). Evolución de la comunidad de paseriformes durante el paso postnupcial en una masa forestal del centro ibérico. *Revista de Anillamiento*, 21: 22-30.
- Villarán, A., Pascual-Parra, J., Mezquida, E. T. (2013). Estudio de la comunidad estival de aves en un soto de montaña de la Sierra de Guadarrama (Segovia). *Revista de Anillamiento*, 31-32: 21-30.
- Walter, B. A., van Niekerk, A., Thuiller, W., Baumann, S., Dean, W. R. J., de Bruijn, B. (2010). A database of Western Palearctic birds migrating within Africa to guide conservation decisions. Pp. 50–104 in D. M. Harebottle, A. J. F. K. Craig, M. D. Anderson, H. Rakotomanana, M. Muchai (Eds.) *12th Pan-African Ornithological Congress 2008*. Animal Demography Unit, Cape Town.
- Walton, C. (2011). Eastern nominate Nightingales *Luscinia m. megarhynchos* in Cyprus in 2011. *Sandgrouse*, 33 (2): 174-176.
- Weiss, M., Kiefer, A., Kipper, S. (2012). Buzzwords in Females' Ears? The Use of Buzz Songs in the Communication of Nightingales (*Luscinia megarhynchos*). *PLoS ONE*, 7(9): e45057. <http://doi:10.1371/journal.pone.0045057> .
- Wilson, A. M., Henderson, A. C. B., Fuller, R. J. (2002). Status of the Nightingale *Luscinia megarhynchos* in Britain at the end of the 20<sup>th</sup> Century with particular reference to climate change. *Bird Study*, 49 (3): 193-204.
- Wiltschko, W., Schmidt, K. H. (1974). Direcciones preferenciales de migrantes nocturnos (Passeres) por Almería. *Ardeola*, 20: 127-140.
- Witherby, H. F., Jourdain, F. C. R., Ticehurst, N. F., Tucker, B. W. (1940). *The Handbook of British Birds. Vol.2*. Londres.
- Zink, G. (1973). *Der Zug europäischer Singvögel. Ein Atlas der Wiederfunde beringter Vögel. Part 1*. Vogelzug-Verlag, Möggingen.
- Zoltán, Á. C. S., Kováts, D. (2013). Phylogenetic patterns of a nightingale population in a contact zone of *Luscinia megarhynchos* and *L. luscinia* in Hungary. *North-Western Journal of Zoology*, 9 (2): 365-373.