

CFA/VISHNO 2016

Quelle est la stratégie optimale pour remporter la négociation ? Expériences de playbacks interactifs avec les poussins de Chouette effraies

P. Ducouret^a, A. Dreiss^a, P. Marmaroli^b, X. Falourd^b et A. Roulin^a

^aUniversité de Lausanne UNIL DEE, Université de Lausanne, Biophore, 1015 Lausanne, Suisse

^bProna, rue du Valentin 18, case postale 1106, 1401 Yverdon Les Bains, Suisse
pauline.ducouret@unil.ch



LE MANS

Afin de résoudre la compétition liée aux ressources, les animaux peuvent échanger des informations quant à leur capacité et leur motivation à rivaliser. En se basant sur ces informations, les compétiteurs peuvent décider de continuer d'investir dans la compétition ou bien de se retirer. En l'absence des parents, les membres d'une même fratrie de chouettes effraies (*Tyto alba*) négocient vocalement pour se défier les uns les autres et gagner la priorité sur la prochaine proie amenée par les parents. Celui qui fait taire ses frères et sœurs, dominant ainsi cette phase de négociation, aura de grande chance d'obtenir la proie au retour des parents. L'investissement vocal fourni dans la négociation ne dépend pas seulement de la motivation personnelle à obtenir une proie mais également de celle de ses frères et sœurs. Les poussins suivent des règles sociales pour prendre la parole lors de cette interaction vocale. Ces règles ne se basent pas uniquement sur la valeur absolue des paramètres vocaux du rival (nombre de cris et durée du cri) mais aussi sur l'évolution dans le temps de ces paramètres, d'où l'importance d'étudier cette communication de manière interactive. Quelle est la meilleure stratégie d'interaction vocale pour dissuader un rival et prendre la place de dominant lors de l'interaction ? Pour répondre à cette question, deux expériences de playback interactif ont été réalisées afin de comparer l'efficacité de différentes stratégies vocales. Trois stratégies centrées sur l'évolution des cris du poussin ont été définies : i) ajustement positif : l'investissement du playback augmente si celui du poussin augmente et inversement, ii) ajustement négatif : l'investissement du playback diminue si celui du poussin augmente et inversement, iii) contrôle : l'investissement du playback reste constant quel que soit celui du poussin. Cette technique de playback nous permet de déterminer expérimentalement si le poussin suit la stratégie la plus efficace pour écarter ses rivaux.

1 Introduction

La communication est un aspect fondamental de la vie animale car elle permet la médiation des conflits sur les ressources limitantes telles que la nourriture, le partenaire ou encore le territoire. Un individu qui exhibe des signaux (ornementaux, de couleur ou bien acoustique) plus ostentatoires que son rival aura une plus grande probabilité de recevoir la ressource [1-3]. Même si certains signaux sont fixes à court terme tel que la coloration, la plupart d'entre eux peuvent fluctuer rapidement tel que les signaux acoustiques et la plupart des comportements. Ainsi, le niveau des signaux envoyés peut fluctuer rapidement afin d'éviter les interférences [4], de s'adapter à la présence d'une audience [5] ou à son rival [6, 7]. L'issue du conflit est donc le résultat d'un processus interactif. Ces fluctuations de signaux lors de ces interactions soulèvent la question de comment un individu décide d'entrer ou de sortir de la compétition pour la ressource mais surtout comment un individu ajuste son investissement dans la communication à chaque instant en fonction de sa propre condition et de celle de son rival.

Ces rapides fluctuations du signal acoustique lors d'interactions compétitives soulèvent la possibilité que les individus analysent la dynamique temporelle du signal d'un rival et non sa valeur absolue [8]. Les interactions sociales ont majoritairement été étudiées dans le cadre de la théorie des jeux. Cependant, la dynamique temporelle reste encore peu explorée expérimentalement. Ces études nous permettraient pourtant d'augmenter notre compréhension des règles de décisions sociales qui régissent ces interactions.

Une raison pour laquelle cette dynamique reste peu étudiée vient probablement du fait de la difficulté à mettre en place des protocoles expérimentaux permettant de l'étudier. En effet, la majorité des études concernant la communication vocale sont soit corrélatives soit expérimentales, utilisant alors des playbacks non interactifs. De telles expériences de playback permettent de comparer la réponse d'un animal à l'écoute de différents sons.

Les moyens informatiques actuels nous permettent désormais de développer une « nouvelle génération » de playback interactif, permettant d'évaluer l'impact de la

dynamique temporelle du signal. Un playback est considéré comme interactif dès lors qu'au moins un paramètre de l'expérience est fonction du comportement de l'individu focal. Par exemple, l'instant de diffusion d'un enregistrement ou encore le type de son émis par le playback. Cependant, la majorité des playbacks interactifs existants se base sur le type de cri émis et non sur l'évolution de ce cri dans le temps [9]. Nous entendons par « nouvelle génération » de playback interactif, une routine automatique qui prend continuellement des décisions quant au paramètre du cri émis. Ces décisions sont basées sur l'évolution en temps réel des signaux émis par l'individu focal.

Dans cette étude, nous utilisons cette nouvelle génération de playback interactif afin de tester expérimentalement l'importance du moment auquel un individu décide d'escalader dans la compétition vocale. Nous nous intéressons pour cela au comportement de négociation vocal au sein de la fratrie qui a lieu chez la chouette effraie (*Tyto alba*) [10, 11]. Lorsque les parents sont en train de chasser et donc absents du nid, les poussins négocient vocalement l'obtention de la prochaine proie indivisible apportée par les parents. Durant cette phase de négociation, l'individu qui vocalise le plus (i.e. émet plus de cris et plus longs) aura une plus grande probabilité de recevoir la proie au retour des parents que l'individu qui vocalise moins. Chaque individu investit dans cette communication en fonction de son niveau de faim – l'individu le plus affamé produit plus de cris et de plus longue durée – mais également en fonction de la communication de ses frères et sœurs – un individu face à un frère émettant de longs et nombreux cris aura tendance à se retirer de la compétition [12, 13]. Ce comportement permettrait d'optimiser l'énergie investie dans la compétition en ne défiant ses frères et sœurs que lorsque la probabilité d'obtenir une proie est forte.

Durant cette phase de négociation, chaque poussin devrait avoir pour but de dissuader ses rivaux afin de prendre la place de dominant dans la compétition (être celui qui émet le plus de cris). Un but sous-jacent est d'obtenir l'information sur le niveau de faim de la fratrie afin de ne pas gâcher de l'énergie dans la compétition quand la probabilité de gagner est faible. En effet, l'asymétrie du niveau de faim entre les jeunes et le fait que la proie est indivisible (seul un jeune sera nourri) rend la compétition

relativement prévisible, l'individu le plus affamé ayant une plus forte motivation à entrer en compétition vocalement et physiquement [10]. Une précédente étude corrélative a montré que les individus suivent des règles sociales pour prendre la parole lors de l'interaction vocale. Ces règles ne se basent pas sur la valeur absolue des paramètres (nombre de cris et durée du cri) mais sur l'évolution dans le temps de ces paramètres. Le poussin semble ajuster positivement la durée de ses cris à celle des cris de son rival et semble ajuster négativement son taux de cris à celui de son rival [14, 15].

Nous présentons ici deux expériences de playbacks interactifs indépendantes mimant plusieurs stratégies de dynamique temporelle des paramètres acoustiques pour l'obtention de la proie. Notre postulat de départ est que les stratégies observées dans la nature chez les jeunes chouettes devraient être les plus efficaces pour dissuader les frères et sœurs de rester dans la compétition. Les expériences de playback interactif nous permettront d'évaluer quels paramètre et stratégie sont les plus efficaces.

2 Méthodes générale

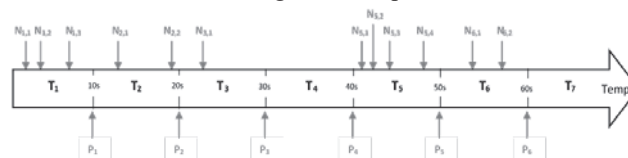
Les expériences ont eu lieu du 30 avril au 2 septembre 2015 au laboratoire de l'Université de Lausanne. Chaque poussin de chouette effraie a été amené et placé dans un nichoir similaire au nichoir naturel. Au total, 114 poussins âgés de 34 ± 0.5 jour (de 22 à 41 jours) ont été étudiés dont 54 mâles, 56 femelles et 5 de sexe inconnu. Chaque nichoir est composé de deux compartiments : un pour le poussin, l'autre pour un haut-parleur simulant son rival (near05 experience, ESI Audiotechnik). Deux microphones (MC930, Beyerdynamic GmbH & Co KG, Heilbronn, Germany) sont fixés au couvercle et dirigés vers le poussin. Un des microphones est connecté à une carte son type Steinberg UR44 afin d'enregistrer la totalité de la nuit. L'autre microphone, respectivement le haut-parleur, est connecté à une entrée, respectivement une sortie, d'une carte son type PreSonusDigimax FS afin de réaliser le playback interactif. L'acquisition, le traitement des signaux audio et le pilotage des haut-parleurs est gérée par un script Matlab et l'utilitaire Playrec. L'expérience sur la durée des cris a eu lieu de 22h00 à 01h00 et celle sur le taux de cris de 01h30 à 04h30.

3 Règle de décision du playback

3.1 Playback interactif : durée des cris

Le programme Matlab détecte (Cf chapitre 4) en pseudo temps réel les cris émis par le poussin et en détermine la durée. Toutes les 10 secondes, les durées collectées sont comparées à la durée moyenne des cris obtenue durant les 10 secondes précédentes. D'après cette comparaison, trois stratégies ont été développées : la stratégie de « l'ajustement positif », la stratégie de « l'ajustement négatif » et la stratégie de « contrôle ». Dans la stratégie d'ajustement positif : le playback escalade vocalement (ou désescalade) en même temps et dans les mêmes proportions que le poussin (augmentation de la durée des cris émis par le haut-parleur si augmentation de la durée des cris émis par le poussin et inversement). Dans la stratégie d'ajustement

négatif : le playback escalade vocalement quand le poussin désescalade (augmentation de la durée des cris émis par le haut-parleur si diminution de la durée des cris émis par le poussin et inversement). Dans la stratégie de contrôle : le playback émet des cris d'une durée constante (Figure 1). Les stratégies sont alternées toutes les 15 minutes et chaque stratégie est répétée quatre fois durant l'expérience de 3 heures. L'ordre d'apparition des stratégies est aléatoire et la succession de deux stratégies identiques est évitée.



Laps de 10s	Durée des cris du poussin (ms)	Durée du cri du playback (ms)		
		Similaire	Inverse	Constante
T1	$D_{T1} = \text{Moy}(D_{N1,y})$	$D_{P1} = D_{T1}$	$D_{P1} = D_{T1}$	$D_{P1} = 800$
T2	$D_{T2} = \text{Moy}(D_{N2,y})$	$D_{P2} = D_{T2}$	$D_{P2} = D_{P1} - (D_{T2} - D_{T1})$	$D_{P2} = 800$
T3	$D_{T3} = D_{N3,1}$	$D_{P3} = D_{T3}$	$D_{P3} = D_{P2} - (D_{T3} - D_{T2})$	$D_{P3} = 800$
T4	$D_{T4} = \text{NA}$	$D_{P4} = D_{P3}$	$D_{P4} = D_{P3}$	$D_{P4} = 800$
T5	$D_{T5} = \text{Moy}(D_{N5,y})$	$D_{P5} = D_{T5}$	$D_{P5} = D_{P4} - (D_{T5} - D_{T3})$	$D_{P5} = 800$
T6	$D_{T6} = \text{Moy}(D_{N6,y})$	$D_{P6} = D_{T6}$	$D_{P6} = D_{P5} - (D_{T6} - D_{T5})$	$D_{P6} = 800$

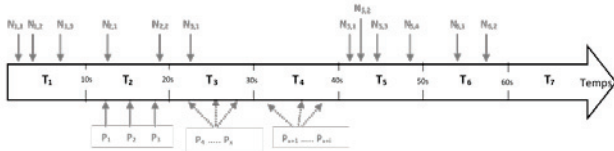
Figure 1 : Exemple de playback interactif sur une minute faisant varier la durée des cris. T_x : $x^{\text{ème}}$ laps de temps de 10s, $N_{x,y}$: $y^{\text{ème}}$ cri émis par le poussin pendant le $x^{\text{ème}}$ laps de temps de 10s, P_x : cri émis par le haut-parleur à la fin du $x^{\text{ème}}$ laps de temps de 10s, $D_{N_{x,y}}$: durée du cri $N_{x,y}$, D_{T_x} : durée moyenne des cris émis par le poussin pendant le $x^{\text{ème}}$ laps de temps de 10s, D_{P_x} : durée du cri émis par le playback à la fin du $x^{\text{ème}}$ laps de temps de 10s.

Le playback émet un cri toute les 10 secondes afin de garder son taux de cris constant (6 cris/min : valeur moyenne du taux de cris observé lors de l'expérience de 2008 durant laquelle deux poussins affamés vocalisaient librement). Les cris émis par le playback proviennent de 4 individus (âge moyen $\pm SE$: 32.5 ± 2.3 jours, deux mâles et deux femelles) d'une précédente expérience en 2011 durant laquelle trois poussins interagissaient vocalement librement. Nous avons isolés 120 cris au total par poussin répartis dans 8 groupes de durée : 300-400 ms, 400-500 ms, 500-600 ms, 600-700 ms, 700-800 ms, 800-900 ms, 900-1000 ms et 100-1100 ms. Le programme sélectionne aléatoirement le cri à diffuser parmi le groupe de cris désiré. Chaque cri a été normalisé en amplitude pour minimiser les différences d'intensités entre les cris.

En cas d'absence de cri du poussin lors d'un laps de temps de 10 secondes, le playback considère la valeur de durée moyenne obtenue lors du précédent laps de temps. Le playback garde donc constant la durée de son cri jusqu'à ce que le poussin émette un cri.

3.2 Playback interactif : taux de cris

Cette seconde expérience ressemble en tout point à la précédente (laps de temps de 10s, stratégies) mis à part que l'on s'intéresse cette fois à l'évolution du taux de cris du poussin et non plus à l'évolution de la durée de ses cris. Nous avons donc fixé la durée des cris à 800 ± 50 ms (durée moyenne des cris observée lors de l'expérience de 2008 durant laquelle deux poussins affamés vocalisaient librement). Le playback émet les cris répartis de manière régulière pendant le laps de temps de 10 secondes suivant.



Laps de 10s	Nombre de cris du poussin (/10s)	Nombre de cri du playback (/10s)		
		Similaire	Inverse	Constante
T1	$R_{T1} = 3$	$R_{P1} = R_{T1} \rightarrow 3$	$R_{P1} = R_{T1} \rightarrow 3$	$R_{P1} = 1$
T2	$R_{T2} = 2$	$R_{P2} = R_{T2} \rightarrow 2$	$R_{P2} = R_{T1} - (R_{T2} - R_{T1}) \rightarrow 4$	$R_{P2} = 1$
T3	$R_{T3} = 1$	$R_{P3} = R_{T3} \rightarrow 1$	$R_{P3} = R_{T2} - (R_{T3} - R_{T2}) \rightarrow 5$	$R_{P3} = 1$
T4	$R_{T4} = 0$	$R_{P4} = R_{T4} \rightarrow 0$	$R_{P4} = R_{T3} - (R_{T4} - R_{T3}) \rightarrow 6$	$R_{P4} = 1$
T5	$R_{T5} = 4$	$R_{P5} = R_{T5} \rightarrow 4$	$R_{P5} = R_{T4} - (R_{T5} - R_{T4}) \rightarrow 2$	$R_{P5} = 1$
T6	$R_{T6} = 2$	$R_{P6} = R_{T6} \rightarrow 2$	$R_{P6} = R_{T5} - (R_{T6} - R_{T5}) \rightarrow 4$	$R_{P6} = 1$

Figure 2 : Exemple de playback interactif sur une minute faisant varier le taux de cris. T_x : $x^{\text{ème}}$ laps de temps de 10s, $N_{x,y}$: $y^{\text{ème}}$ cri émis par le poussin pendant le $x^{\text{ème}}$ laps de temps de 10s, P_x : cri émis par le haut-parleur à la fin du $x^{\text{ème}}$ laps de temps de 10s, R_{Tx} : taux de cris du poussin pendant le $x^{\text{ème}}$ laps de temps de 10s, R_{Px} : taux de cris du playback pendant le $x^{\text{ème}}$ laps de temps de 10s.

4 Détection d'un évènement

Les algorithmes de playback présentés plus haut (sections 3.1 et 3.2) supposent une détection pseudo temps réelle des cris de négociation. La fréquence d'échantillonnage des signaux audio enregistrés est de 44.1 kHz. Les signaux audio sont traités par trames de 2048 échantillons, soit environ 46 ms. Pour chacune de ces trames, l'algorithme de détection doit répondre aux questions suivantes :

- Cette trame contient-elle un évènement sonore ?
- Si oui, est-ce un cri de négociation ou bien un autre bruit ?

La réponse à la première question s'obtient aisément, par exemple, en appliquant un seuil empirique sur le niveau sonore de la trame courante. Ce niveau sonore peut s'exprimer sous la forme d'un niveau de pression L_p , en dB, suivant l'équation (1) :

$$L_p[q] = 20 \log_{10} \left(\sqrt{\frac{1}{N} \sum_{k=1}^N y^q[k]^2} / 2e^{-5} \right) \quad (1)$$

Où y^q est la $q^{\text{ème}}$ trame de signal (convertie en Pascal) de taille N_{x1} , et k représente l'indice de l'échantillon considéré, $k \in [1, N]$

La réponse à la deuxième question est plus complexe et nous décrivons ci-après la stratégie déployée pour identifier si un évènement sonore correspond ou pas à un cri de négociation. Cette détection repose sur l'implémentation de deux descripteurs fréquentiels et d'un descripteur temporel.

4.1 Premier descripteur fréquentiel : la variance spectrale

La figure 3 et la figure 4 représentent respectivement les formes d'ondes et les spectrogrammes d'un cri de négociation et de gazouillis produits par le même poussin. La distribution du niveau sonore moyen de chaque bin fréquentiel est également représentée. On constate immédiatement une différence relative à l'harmonicité des cris produits. Les gazouillis présentent une harmonicité marquée (une fréquence fondamentale et ses multiples entiers) contrairement aux cris de négociation qui couvrent l'ensemble de leur bande passante de manière plus uniforme. Ces deux cris peuvent être écoutés en cliquant sur le lien [16].

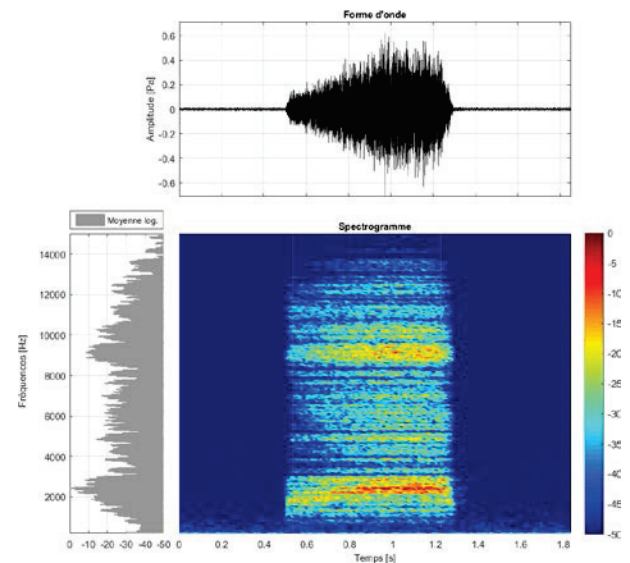


Figure 3 : Forme d'onde et spectrogramme d'un cri de négociation de chouette effraie. L'échelle de couleurs est exprimée en dB (relatif).

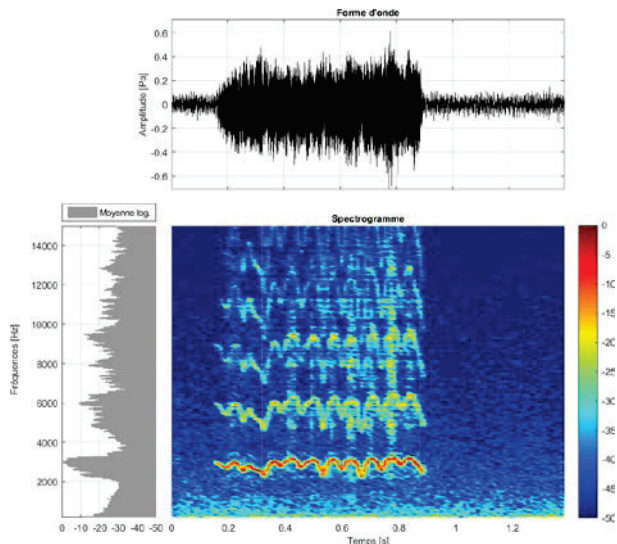


Figure 4 : Forme d’onde et spectrogramme de gazouillis de chouette effraie. L’échelle de couleurs est exprimée en dB (relatif).

L’évaluation du caractère plus ou moins harmonique d’un signal est un processus coûteux en temps de calcul. Nous nous sommes donc intéressé à observer une conséquence indirecte de cette présence ou non d’harmonicité, à savoir la variance du spectre, avec l’idée sous-jacente qu’un cri de négociation a une étendue spectrale plus large que des gazouillis. Nous définissons ce descripteur D_1 selon l’équation (2) :

$$D_1[q] = \log_{10}(\text{Var}(|Y^q|)) \tag{2}$$

Où Y^q est la transformée de Fourier discrète de la $q^{\text{ème}}$ trame de signal, pondérée par une fenêtre de Hann.

L’analyse ROC de ce descripteur appliqué sur une base de données de 500 cris de négociation et 500 gazouillis retourne un taux de détection vraie de 80% et un taux de fausse alarme de 16%. La plage de fréquence pour l’application de ce descripteur a été judicieusement choisie pour optimiser ces scores.

4.2 Deuxième descripteur fréquentiel : valeur minimale des coefficients cepstraux

La figure 5 et la figure 6 montrent l’évolution des coefficients cepstraux (MFCC) des deux mêmes cris. On remarque pour le cri de négociation une chute de la valeur de la troisième bande cepstrale, laquelle n’apparaît pas sur les gazouillis. Il a donc été décidé d’établir un descripteur D_2 visant à renvoyer la valeur minimale des coefficients cepstraux, comme défini par l’équation (3) :

$$D_2[q] = \min(\text{MFCC}^q) \tag{3}$$

Où MFCC^q sont les coefficients cepstraux de la $q^{\text{ème}}$ trame de signal.

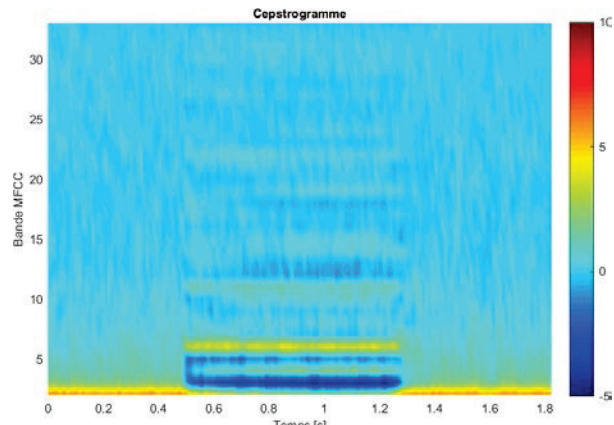


Figure 5 : Cepstrogramme d’un cri de négociation (chute de la 3^e bande MFCC). L’échelle de couleurs est exprimée en dB (relatif).

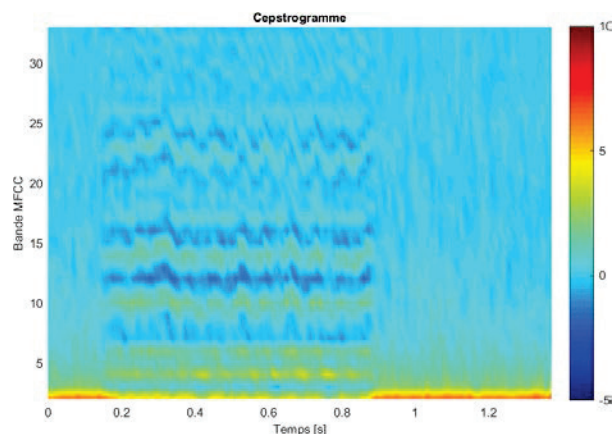


Figure 6 : Cepstrogramme d’un gazouillis (pas de chute de valeurs). L’échelle de couleurs est exprimée en dB (relatif).

L’analyse ROC de ce descripteur appliqué sur une base de données de 500 cris de négociation et 500 gazouillis retourne un taux de détection vraie de 75% et un taux de fausse alarme de 13%.

La validité d’une trame sur le plan fréquentiel est ainsi jugée sur le respect de la condition (4), à savoir, une simultanéité entre une variance élevée et une valeur minimale de MFCC faible :

$$D_1[q] > \lambda_1 \text{ et } D_2[q] < \lambda_2 \tag{4}$$

où λ_1 et λ_2 sont des seuils définis empiriquement d’après les analyses ROC précédentes.

4.3 Troisième descripteur : consistance temporelle

La distinction entre cris de négociation, gazouillis et autre bruits s’opère également par l’étude de leur durée. Un troisième descripteur, dit de consistance temporelle, consiste à ne pas considérer les signaux constitués d’un nombre insuffisant de trames valides au sens de la condition (4), parce que trop courts. En effet, les cris de négociations ont une durée minimale d’environ 300 ms. La prise en compte de cette information améliore la robustesse de l’algorithme de détection. Dans notre algorithme, sept trames (soit 322 ms) doivent consécutivement vérifier la

condition (4) pour être effectivement considérée comme un cri de négociation.

4.4 Score

Une comparaison manuelle opérée sur 180.5 heures d'enregistrements, comprenant 55247 cris, montre que l'algorithme de détection pseudo temps réel basé sur les trois descripteurs décrit précédemment atteint un taux de détection vraie de 97% et un taux de fausse alarme de 3%. Ces scores assurent une excellente fiabilité pour le dimensionnement d'expériences de playback automatique de longue durée et sur 8 individus en parallèle.

5 Conclusion

Ce papier décrit le protocole expérimental du playback interactif mis au point pour étudier la dynamique temporelle de communication vocale chez la chouette effraie. Ce protocole est basé sur la connaissance du modèle biologique et le développement d'une routine automatique qui prend continuellement des décisions quant au paramètre du cri émis (durée ou nombre). Les résultats sont en cours d'analyse et devraient confirmer l'importance de considérer la communication de manière interactive et non pas statique. En effet, les poussins de chouette effraie décident d'escalader dans la communication (augmenter le nombre et la durée des cris) de manière non aléatoire mais dépendamment de la communication de leur rival. Cet ajustement permet d'améliorer l'efficacité de la négociation et donc d'améliorer la résolution du conflit. Le playback interactif nous permet également d'identifier la stratégie optimale concernant la dynamique de communication. Il faut néanmoins avoir conscience des implications liées à cette méthode. Premièrement, étant interactif, chaque paramètre est susceptible d'être modifié au cours de l'expérience. Deuxièmement, la prise de décision se faisant en fonction de l'animal en temps réel, l'anticipation de tous les scénarios possibles est primordiale, d'où l'importance d'avoir au préalable une bonne connaissance du modèle biologique. Troisièmement, la détection et l'analyse en temps réel doit être fiable pour automatiser les expériences, d'où la nécessité de développer un logiciel dédié.

Références

- [1] McGregor, P.K., *Animal communication networks*. 2005: Cambridge University Press.
- [2] Stegmann, U., *Animal communication theory: information and influence*. 2013: Cambridge University Press.
- [3] Trivers, R.L., *Parent-Offspring Conflict*. *American Zoologist*, 1974. **14**(1): p. 249-264.
- [4] Ficken, R.W., M.S. Ficken, and J.P. Hailman, *Temporal Pattern Shifts to Avoid Acoustic Interference in Singing Birds*. *Science*, 1974. **183**(4126): p. 762-763.
- [5] Munn, C.A., *Birds That Cry Wolf*. *Nature*, 1986. **319**(6049): p. 143-145.
- [6] Godfray, H.C.J., *Signaling of Need between Parents and Young - Parent-Offspring Conflict and Sibling Rivalry*. *American Naturalist*, 1995. **146**(1): p. 1-24.
- [7] Oliveira, R.F. and V.C. Almada, *Mating tactics and male-male courtship in the lek-breeding cichlid *Oreochromis mossambicus**. *Journal of Fish Biology*, 1998. **52**(6): p. 1115-1129.
- [8] Patricelli, G.L., et al., *Male displays adjusted to female's response - Macho courtship by the satin bowerbird is tempered to avoid frightening the female*. *Nature*, 2002. **415**(6869): p. 279-280.
- [9] King, S.L., *You talkin' to me? Interactive playback is a powerful yet underused tool in animal communication research*. *Biol Lett*, 2015. **11**(7).
- [10] Johnstone, R.A. and A. Roulin, *Sibling negotiation*. *Behavioral Ecology*, 2003. **14**(6): p. 780-786.
- [11] Roulin, A., M. Kolliker, and H. Richner, *Barn owl (*Tyto alba*) siblings vocally negotiate resources*. *Proc Biol Sci*, 2000. **267**(1442): p. 459-63.
- [12] Dreiss, A., N. Lahlah, and A. Roulin, *How siblings adjust sib-sib communication and begging signals to each other*. *Animal Behaviour*, 2010. **80**(6): p. 1049-1055.
- [13] Ruppli, C.A., A.N. Dreiss, and A. Roulin, *Efficiency and Significance of Multiple Vocal Signals in Sibling Competition*. *Evolutionary Biology*, 2013. **40**(4): p. 579-588.
- [14] Dreiss, A.N., et al., *Information Retention During Competitive Interactions: Siblings Need to Constantly Repeat Vocal Displays*. *Evolutionary Biology*, 2014. **42**(1): p. 63-74.
- [15] Dreiss, A.N., et al., *Social rules govern vocal competition in the barn owl*. *Animal Behaviour*, 2015. **102**: p. 95-107.
- [16] <https://soundcloud.com/prona-ag/sets/p13305>