

La communication acoustique dans les relations mère-jeune chez les mammifères grégaires

Illustrations avec une espèce domestique (mouton) et avec une espèce sauvage (otarie à fourrure)

Frédéric Sèbe, Isabelle Charrier
Equipe Communications Acoustiques
CNPS-CNRS UMR 8195
Université Paris Sud, Bat. 446
91405 Orsay, France
<http://www.cb.u-psud.fr>
Email: sebefrederic@gmail.com
isabelle.charrier@u-psud.fr

Résumé

Chez les mammifères, la relation mère-jeune se caractérise par le maintien d'un contact étroit entre les deux partenaires grâce à une reconnaissance interindividuelle multimodale, essentielle pour la survie du jeune. L'objet du présent travail a été d'analyser la mise en place de la communication et de la reconnaissance acoustique de la mère par le jeune chez une espèce domestique, le mouton et une espèce sauvage, l'otarie à fourrure subantarctique. Nos tests expérimentaux réalisés après la naissance nous ont permis de montrer que la reconnaissance vocale de la mère par le jeune est évidente dès l'âge de 2 jours quelle que soit l'espèce. Ces résultats montrent que la communication vocale est un élément très important pour le maintien d'une reconnaissance de la mère à distance, lorsque la reconnaissance olfactive ne peut opérer. Nos travaux montrent également que les mécanismes de codage de la signature individuelle reposent sur un codage multiparamétrique ce qui permet ainsi d'augmenter l'efficacité de la discrimination acoustique entre les individus. Cette étude nous a également permis de déterminer les périodes durant lesquelles les jeunes sont dans des états physiologiques et motivationnels optimaux pour réagir aux vocalisations de leur mère. En conclusion, ces études sur la reconnaissance vocale individuelle chez deux mammifères phylogénétiquement très éloignés (un herbivore et un carnivore) montrent que les deux espèces ont un système de reconnaissance vocale individuelle très similaire, particulièrement efficace répondant parfaitement aux différentes contraintes écologiques et environnementales.

Introduction

Utilisation des signaux acoustiques chez les mammifères

Chez de nombreuses espèces animales, la réalisation de fonctions vitales comme la nutrition, la reproduction, l'élevage du jeune implique la mise en place d'interactions et de relations sociales entre individus. Tout système de relation inter-individuelle, que ce soit dans le contexte d'un groupe social stable ou lors de la reproduction, est obligatoirement régi par des systèmes de communication, permettant aux individus de maintenir et réguler leurs interactions [1]. Chacun des membres du groupe est émetteur et récepteur de signaux et ces rôles sont interchangeable. La communication est donc un élément vital dans la vie de nombreuses espèces animales. La communication acoustique joue un rôle particulièrement important dans la communication intra-spécifique. Comme chez les oiseaux, les signaux acoustiques sont impliqués dans la plupart des comportements fondamentaux des mammifères sociaux : choix du partenaire sexuel, reconnaissance du jeune ou du parent, recherche de nourriture, localisation des individus et indication d'états émotionnels. Chez les mammifères, l'inventaire des signaux sonores de communication est souvent

difficile à établir, car les unités vocales constitutives de la communication sont moins bien définies, plus floues et plus variables que dans d'autres classes zoologiques [2]. La signification d'une vocalisation dépend aussi du contexte social et environnemental dans lequel elle s'exprime. Il est donc intéressant à long terme de participer à la construction d'une vision précise de la structure et du fonctionnement des réseaux de communication chez les mammifères, et en particulier des processus impliqués dans leur mise en place et leur évolution.

Communication acoustique dans la relation mère-jeune

Chez de nombreux mammifères, les vocalisations font partie intégrante de l'éthogramme de la relation mère-jeune. Parmi les vocalisations du répertoire social de la mère et/ou du jeune, il existe des vocalisations spécifiques de cette relation [3]. La mère et le(s) jeune(s) ont développé un système vocal permettant de maintenir le contact entre eux et l'établissement d'une reconnaissance individuelle bien développée et donc d'un lien plus ou moins exclusif.

L'existence d'une reconnaissance vocale mère-jeune a été expérimentalement démontrée chez de nombreuses espèces ayant de fortes relations sociales et vivant en groupes : loups, primates, pinnipèdes, ongulés, et chiroptères.

Mais aucune étude précise de la mise en place de la communication et de la reconnaissance vocale n'était disponible actuellement.

Nos objectifs ont été de comprendre quels types d'informations (individuelle, et/ou de motivation) sont transmis dans les réseaux de communication mère-jeune. Comment ce transfert d'informations se met-il en place ? A partir de quel moment est-il efficace ? Dans quel contexte ces informations sont-elles utilisées ? Pour répondre à ces questions, nous avons étudié la reconnaissance de la mère par le jeune chez une espèce domestique, le mouton et une espèce sauvage, l'otarie à fourrure subantarctique. Notre approche est expérimentale, établie sur un champ de recherche étendu, allant de l'éthologie au traitement de signal. Les résultats obtenus ont apporté des informations précieuses pour la compréhension des communications acoustiques chez les mammifères. Cette étude a permis ainsi d'aborder plus globalement les différents aspects évolutifs et le développement de la communication acoustique dans le monde animal et particulièrement chez les mammifères. Les résultats vont permettre par la suite de prendre en compte les interactions entre les différentes modalités sensorielles dans la reconnaissance interindividuelle et d'aborder l'étude multimodale de la représentation cognitive du congénère social.

Le choix des modèles : le mouton et l'otarie à fourrure subantarctique

Par rapport à d'autres espèces de mammifères, les ovins sont des animaux qui vocalisent régulièrement et on retrouve des signaux de communication dans de nombreux comportements chez ces animaux. La communication vocale chez le mouton est essentiellement associée à la relation mère-jeune et la reconnaissance mutuelle des deux membres de la dyade. L'existence d'un tel lien entre la mère et sa progéniture chez les ovins, la présence de vocalisations ainsi que la facilité à élever et à tester ces animaux en font un bon modèle pour étudier la fonction de la communication vocale dans la reconnaissance individuelle et la structuration de cette relation exclusive.

Dans la famille des pinnipèdes, les Otariidés (lion de mer et otarie à fourrure) se regroupent à terre et forment de vastes colonies de plusieurs milliers d'individus. Chaque année, chaque femelle donne naissance à un jeune qu'elle va allaiter pendant plusieurs mois (4 à 18 en fonction des espèces ; [4]). Les femelles nourrissent exclusivement leur jeune, les nourrissages extra maternels sont très rares voire inexistant, ces dernières pouvant être très agressives envers tout petit étranger tentant de s'approcher. Il est donc indispensable que le petit apprenne rapidement à reconnaître la voix de sa mère afin de pouvoir l'identifier à son retour de l'océan. Les signaux acoustiques, efficaces à courtes et longues distances, sont un facteur-clé pour l'identification mère-jeune en milieu colonial. Quelle que soit l'espèce, la signature vocale utilisée dans ces processus de reconnaissance individuelle doit faire face à deux contraintes majeures. Elle doit être très stéréotypée afin d'éviter tout risque de confusion entre individus, mais particulièrement adaptée au milieu bruyant de la colonie afin de permettre un transfert efficace de l'information à travers un canal bruité.

Ontogenèse de la reconnaissance vocale de la mère par le jeune

Chez les petits ruminants domestiques (ovins et caprins), la mère et le jeune développent très rapidement après la naissance une relation exclusive qui s'appuie sur une reconnaissance mutuelle. De nombreuses études ont mis en évidence le rôle essentiel de l'olfaction maternelle dans la formation rapide (moins d'une heure) de cette relation exclusive. Pendant longtemps, il a été considéré que la reconnaissance des caractéristiques visuelles et acoustiques de la dyade mère-jeune (reconnaissance dite à distance) demandait plusieurs jours, voire plusieurs semaines, pour se mettre en place.

Afin de déterminer la date de mise en place de la reconnaissance acoustique de la mère par le jeune, nous avons réalisé des tests de double choix (figure 1a) dans lesquels les brebis stimuli sont cachées derrière une bâche et à plus d'un mètre de distance du parc de test afin que les agneaux testés ne perçoivent pas d'informations visuelles et olfactives. Des groupes indépendants d'agneaux ($n = 15$ à 20 sujets/groupe) ont été étudiés à 12h, 24h, et 48h après leur naissance.



Fig. 1 : Tests expérimentaux sur l'ontogenèse de la reconnaissance de la voix de la mère par le jeune.

- (a) Photo du parc de test choix chez l'agneau (haut) dans la condition « accès aux indices acoustiques uniquement » : l'animal est dans la zone de proximité de la brebis de droite, cachée derrière une bâche en toile et séparée de 1 mètre du parc de test. La brebis étrangère se trouve ici sur la gauche. La localisation des deux brebis est inversée à chaque test.
- (b) Photo de l'enclos expérimental où le jeune a été isolé de sa mère pour 30 minutes afin d'être testé dans des expériences de play-back. Le jeune est testé en diffusant des cris de sa propre mère et des cris de femelles étrangères.

Les tests de double choix nous ont permis de montrer que les agneaux sont capables de reconnaître vocalement leur mère dès 48h après la naissance. Des études complémentaires ont montré que la brebis était elle aussi capable de reconnaître les vocalisations de son jeune dès 24 heures.

Cette étude montre qu'au sein de la relation mère-jeune, tout un système de communications réciproques et de reconnaissance vocale entre la mère et son jeune va se mettre en place très rapidement après la naissance [5]. Cette évolution répond probablement à la nécessité d'une communication à longue distance liée à l'augmentation rapide de la mobilité et de l'autonomie du jeune et des distances entre la mère et son agneau qui en résultent.

Chez l'otarie à fourrure subantarctique, le jeune se trouve confronté à des absences longues et répétées de sa mère tout au long de la lactation. Afin qu'ils se retrouvent rapidement dans la colonie au retour de la mère, il est donc indispensable que la reconnaissance entre la mère et son jeune soit effective avant le premier départ de la mère. Il était important de répondre à deux questions :
1) A partir de quel âge le jeune est-il capable de discriminer la voix de sa mère des autres femelles de la colonie ?
2) Cette mise en place de la reconnaissance de la mère par le jeune s'effectue-t-elle avant son premier départ pour l'océan ?

Afin de répondre à ces 2 questions, nous avons testé les jeunes dans des expériences de repasse. En effet, nous avons quotidiennement testé ces jeunes, de l'âge d'un jour jusqu'à 10 jours, avec des cris de leur mère et des cris provenant de femelles inconnues. Afin de déterminer la date du premier départ en mer post-partum de chaque femelle, nous avons noté la présence de chacune des mères des jeunes testés.

Dès leur naissance, les jeunes otaries à fourrure produisent des cris et répondent fortement à tout cri de femelle. Lors de nos tests de repasse, nous avons pu mettre en évidence que les jeunes ne répondent spécifiquement qu'aux cris de leur mère que 2 à 5 jours après la naissance. Concernant le départ des mères, celles-ci ne sont parties que 2 à 10 jours après la naissance, et surtout toujours après que leur petit ait pu les reconnaître vocalement [6]. Il semblerait donc que ces deux phénomènes soient fortement associés : les femelles attendent que l'apprentissage de leur voix soit effectif chez leur jeune avant de partir en mer. La reconnaissance de la mère par le jeune se met en place très rapidement, et est très efficace puisque lors du retour du premier voyage alimentaire de leur mère, la majorité des jeunes otaries retrouvent leur mère en moins de 7 minutes.

Signature Vocale individuelle décryptée par le jeune

Cas des ovins : Comme nous l'avons vu, l'établissement rapide d'une reconnaissance entre la brebis et son jeune est essentiel pour la survie et le développement harmonieux de celui-ci. Il existe donc une reconnaissance individuelle reposant sur les caractéristiques acoustiques des bêlements. Il restait à découvrir les paramètres acoustiques composant cette signature individuelle.

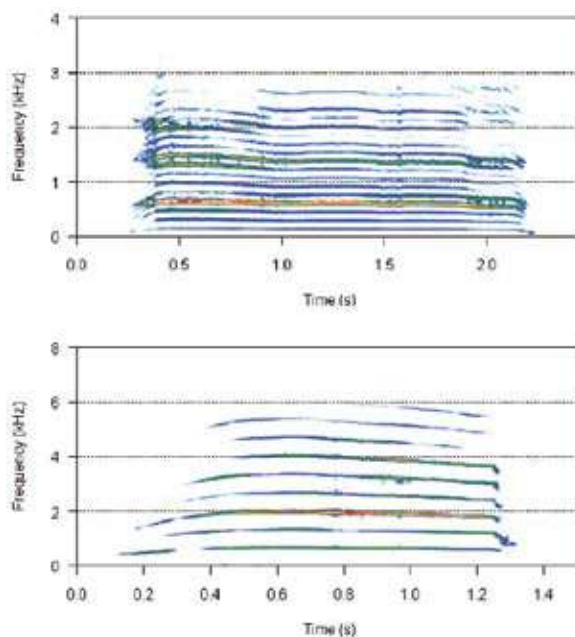


Fig. 2 : Cris d'appel de brebis (haut) et d'otarie (bas) utilisé dans les relations mère-jeune. Spectrogramme, représentation graphique d'un son. La fréquence est indiquée en ordonnée, le temps en abscisse et les couleurs indiquent l'amplitude (couleurs chaudes représentent de fortes amplitudes).

Notre objectif était d'identifier le système de codage et de décodage de l'identité dans les bêlements de la brebis (figure 2). La recherche de la signature vocale s'effectue en deux étapes. La première consiste à déterminer la variabilité des bêlements entre les individus et leur stabilité pour un même sujet. Pour cela, nous avons analysé plusieurs vocalisations de brebis. La deuxième étape consiste à tester les paramètres afin de vérifier s'ils sont effectivement utilisés par l'animal. Pour cela nous avons diffusé aux agneaux des vocalisations de leurs mères dont l'un des paramètres acoustiques est modifié ou supprimé. L'analyse acoustique montre que les bêlements des brebis comportent plusieurs paramètres individualisés comme la fréquence fondamentale, la modulation d'amplitude et les paramètres liés au contenu spectral (timbre). Quant aux tests de play-back, ils démontrent que 75% du spectre est indispensable à la reconnaissance individuelle et qu'une modification des modulations d'amplitude, une augmentation en fréquence de 50% de l'ensemble du spectre induit une perturbation significative du processus de reconnaissance. Par contre, dans le domaine temporel, la première moitié du signal contient toute l'information nécessaire pour la reconnaissance et suffit à l'identification de la voix du jeune.

Les analyses de la structure acoustique des bêlements et les expériences de play-back avec des leurres ont permis de montrer que l'identification vocale était basée sur une signature individuelle complexe et multiparamétrique (fréquence fondamentale, modulation d'amplitude, et timbre) permettant à l'agneau d'identifier et de localiser sa mère dans le troupeau de façon relativement fiable. Certes les capacités de codage de l'individualité et la fiabilité des paramètres codant vis-à-vis des problèmes de propagation sont moins importantes que chez d'autres espèces sociales ou coloniales comme les manchots ou les otaries,

mais elles sont adaptées au contexte environnemental et comportemental des ovins et permettent à l'agneau de reconnaître sa mère au sein d'un troupeau.

Cas des pinnipèdes : Les cris produits par les mères ont une structure très similaire à celle des brebis (figure 2) : ils sont composés d'une fréquence fondamentale et d'une série d'harmoniques (multiples de la fréquence fondamentale), modulés en fréquence et en amplitude. Une analyse précise de différents paramètres des cris de mères a démontré qu'un certain nombre d'entre eux étaient individualisés et donc pouvaient potentiellement être utilisés dans la reconnaissance individuelle telle que la valeur de la fréquence fondamentale, la répartition de l'énergie entre harmoniques (i.e., le spectre d'énergie), la modulation de fréquence.

Afin de déterminer la signature acoustique individuelle utilisée par les jeunes pour reconnaître leur mère, nous avons testé ceux-ci avec des cris de leur mère dans lesquels un paramètre en particulier a été modifié ou supprimé. En diffusant ces signaux modifiés ou de synthèse, et, en comparant la réponse comportementale à ces signaux expérimentaux à celle obtenue avec le signal naturel non modifié, nous avons alors déterminé que deux paramètres sont essentiels à la reconnaissance individuelle.

En effet, les tests de play-back démontrent que : la modulation d'amplitude n'est pas nécessaire puisque les jeunes répondent aux signaux dans lesquels nous l'avons supprimé. Par contre, si l'on modifie les modulations de fréquence, la reconnaissance n'est plus effective. De plus, c'est la modulation de fréquence ascendante en début de cri («l'attaque») qui est importante dans la reconnaissance individuelle. Une modification de la distribution de l'énergie entre harmoniques perturbe fortement la reconnaissance. Par contre, une modification des fréquences de +50 à +200 Hz n'altère pas la reconnaissance, indiquant que le jeune n'analyse pas la fréquence exacte des cris de leur mère pour l'identifier. La signature acoustique utilisée par le jeune est donc multi-paramétrique. Cette redondance du code est essentielle en milieu colonial car elle permet de sécuriser le code de l'identité individuelle. En effet, dans certaines conditions de propagation (distance, bruit, vent, vagues, ...), un paramètre de la signature est moins fiable, alors le second paramètre prend le relais et limite toute confusion possible. Des tests de propagation montrent que d'une façon générale, les modulations de fréquence se propagent de façon fiable à plus grande

distance que le spectre d'énergie qui subit très rapidement de fortes modifications. Enfin, comme pour le mouton, une ultime et dernière vérification se fait lorsque la mère et son petit sont en contact via les signaux olfactifs.

Reconnaissance & Motivation du jeune

Cas des ovins : Il ressort de nos études précédentes que l'émission des bêlements représente un système de communication interindividuel privilégié entre la mère et son jeune. Par contre, nous connaissons peu de choses sur les modalités et le contexte comportemental dans lequel cette communication vocale est utilisée. Il est donc important de comprendre comment s'organisent les communications vocales par rapport à un comportement clef dans le répertoire comportemental de la relation mère-jeune : l'allaitement. Deux questions se sont ainsi posées : 1) Y a-t-il un lien entre la tétée et la reconnaissance vocale, et à partir de quand se met-il en place ? 2) L'état de satiété du jeune influence-t-il l'expression de la reconnaissance vocale ?

Pour répondre à la première question, nous avons mesuré l'activité vocale des animaux en bergerie par observations directes du comportement spontané aux alentours de la tétée. La comparaison de la distribution des émissions vocales de la mère et du jeune autour de l'allaitement montre l'apparition d'une structuration très marquée qui se caractérise par une concentration des vocalisations dans les 2,5 min avant la tétée (figure 3a).

Concernant l'importance de la tétée dans l'état de motivation de l'agneau à manifester une reconnaissance acoustique, la capacité de discrimination acoustique a été éprouvée par des tests de play-back. La diffusion des bêlements était réalisée en fonction du délai de la dernière tétée du jeune. Des groupes indépendants (n= 15 sujets) ont été étudiés 5 min ou 30 min après la tétée. Dans ces tests de play-back, on observe que la diffusion de bêlements de la mère vers son jeune 30 min après la tétée induit une réponse significativement plus grande que la diffusion de bêlements 5 min après la tétée (figure 3b).

Nous en concluons que les vocalisations sont impliquées dans le nourrissage du jeune (tétée) et la synchronisation entre la tétée et les vocalisations pourraient permettre de réduire les dépenses énergétiques et les risques de prédation.

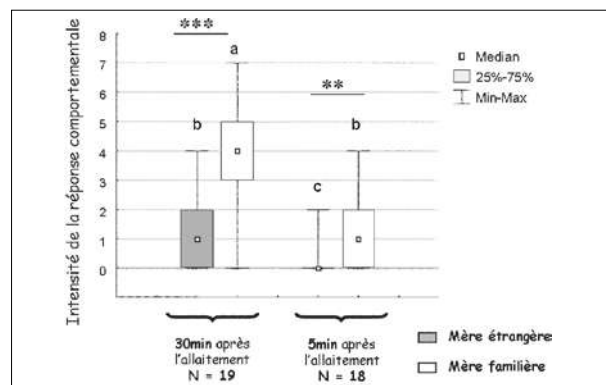
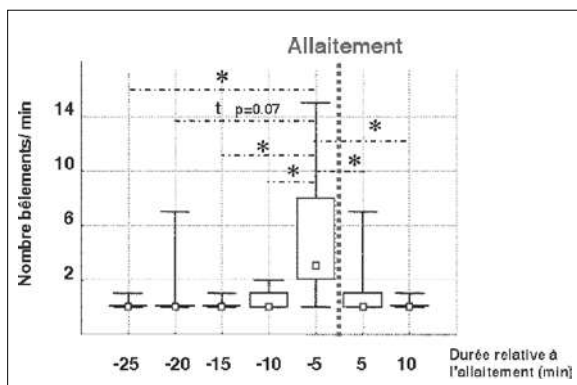


Fig. 3 : Effet de la tétée sur la communication et la reconnaissance vocale chez l'agneau

(a) Quantification des émissions vocales par rapport à l'allaitement. On observe une forte structuration et synchronisation de l'émission des vocalisations et de l'allaitement.

(b) Réponse comportementale des agneaux à la diffusion des vocalisations de leur mère ou d'une étrangère en fonction du délai de la dernière tétée. La réponse aux vocalisations dépend du délai de la dernière tétée et donc de l'état de motivation de l'agneau

De plus, nous avons montré que le contexte et la motivation du récepteur sont des paramètres très importants à prendre en compte dans les tests de playback et les études de la reconnaissance acoustique mère-jeune [7].

Cas des pinnipèdes : Pendant toute la période d'allaitement, les mères s'absentent fréquemment pour des périodes qui peuvent s'étendre à 3 semaines pendant l'hiver. Il en résulte que le petit est soumis à de fréquentes et longue période de jeun en alternance avec des périodes de tétée relativement courtes (4-5 jours). Ceci explique pourquoi il n'est pas rare de voir des jeunes répondre à des femelles rentrant de mer et appelant leur petit, mais aussi tenter de voler du lait à des femelles qui ne sont pas leur mère. Ces tentatives de « vol » sont très rarement fructueuses. Afin d'étudier le comportement vocal du jeune durant l'absence de sa mère, nous avons testé les jeunes via des expériences de repasse, avec des cris de femelles étrangères et des cris de leur propre mère à différentes périodes de l'absence maternelle. Une analyse quantitative (réponse ou pas aux cris) et qualitative (réponse spécifique ou non spécifique aux cris de la mère) a été effectuée afin de décrire le comportement vocal du jeune et ses motivations.

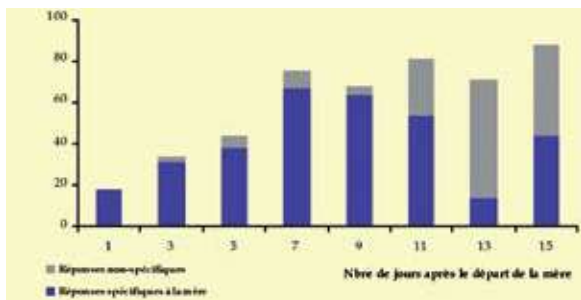


Fig. 4 : Evolution de la réponse vocale du jeune otarie au cours de l'absence maternelle. Trois périodes ont été identifiées : une période réfractaire (1-5 jours) où les jeunes répondent peu mais spécifiquement à leur mère; une période optimale (6-10 jours) où les petits répondent fortement et très spécifiquement aux cris de leur mère ; et une période opportuniste (11-15 jours) où les réponses restent fortes avec de nombreuses réponses à des femelles étrangères.

Trois périodes « comportementales » ont été mises en évidence pendant l'absence de la mère (figure 4). Durant les 5 premiers jours, les petits répondent relativement peu mais spécifiquement aux cris de la mère. Du 5ème au 10ème jour, les réponses sont fortes et toujours spécifiques aux cris de la mère. Enfin, passé 11 jours d'absence de la mère, les réponses restent très élevées, mais on observe une forte augmentation des réponses aux cris des femelles étrangères, la réponse n'est plus spécifique à la mère. Ces fortes fluctuations de réponse s'expliquent par des changements de motivation, de l'état de satiété du jeune, et sont donc fortement liés à la balance énergétique interne. L'augmentation de réponse non spécifique ne sont en aucun cas des erreurs de reconnaissance, mais une tentative de tromperie des femelles afin d'être nourri. A travers ces expériences, nous avons non seulement mise en évidence la présence d'une dynamique dans le comportement vocal du jeune, mais déterminer une période optimale pour faire nos tests de repasses, soit 5-10 jours après le départ de la femelle, période « optimale » pendant laquelle les réponses du jeune sont fortes et spécifiques à la mère.

Conclusion

Ces études sur la reconnaissance vocale chez deux mammifères phylogénétiquement très éloignés (un herbivore et un carnivore) montrent que les deux espèces ont un système de reconnaissance vocale individuelle très similaire, particulièrement efficace répondant parfaitement aux différentes contraintes écologiques et environnementales. En effet, chacune des espèces présente 1) une mise en place rapide de la reconnaissance de la mère par son jeune, 2) une redondance de l'information « individuelle » pour limiter les risques de confusion à la fois au niveau du codage (de nombreux paramètres sont individualisés) et du décodage de l'identité individuelle (signature individuelle multiparamétrique), 3) une utilisation de paramètres acoustiques résistant aux dégradations lors de la propagation et assurant une reconnaissance fiable à longues distances, 4) une adaptation du comportement vocal du jeune en fonction de sa motivation et de son état de satiété.

Si la reconnaissance vocale entre la mère et son jeune est essentielle, il ne faut pas négliger les autres modalités sensorielles. En particulier, l'importance de l'olfaction dans les relations et les soins maternelles, mais aussi dans les vérifications lors des retrouvailles mère-jeune. Il semble que ce soit la mère qui soit dans les deux cas moteur de cette reconnaissance. Chez le mouton, il a été démontré que les brebis sont capables de reconnaître leur petit quelques heures après la mise bas. De multiples observations sur les Otariidés indiquent aussi l'importance de l'olfaction dans l'acceptance du jeune par la mère. Il reste à démontrer expérimentalement cette reconnaissance. Quant aux signaux visuels, ils faciliteraient la recherche et la localisation du couple mère-jeune dans le groupe, mais ils ne permettent pas une identification fiable.

L'étude des systèmes de reconnaissance individuelle de différentes espèces de mammifères permet de déterminer l'influence des systèmes de reproduction, de la structure sociale et des contraintes environnementales sur leur système de reconnaissance individuelle. La comparaison de ces travaux à ceux réalisés sur les oiseaux coloniaux notamment (Manchots en particulier, et Laridés) vont nous permettre de conclure quant à l'existence d'une convergence des systèmes de communications chez les Vertébrés, convergence liée aux contraintes environnementales plus qu'à la phylogénie.

Références bibliographiques

- [1] Bradbury, J. W. & Vehrencamp, S. L. 1998. *Principles of animal communication*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.
- [2] Leroy, Y. 1979. *L'univers sonore animal*. Paris: gauthier-Villars.
- [3] Busnel, R. G. 1977. *Acoustic communication*. In: *How animals communicate*. Bloomington London: Indiana University Press.
- [4] Riedman, M. 1991. *The pinnipeds: Seals, sea lions and walruses*. Berkeley, University of California Press.
- [5] Sèbe, F., Aubin, T., Nowak, R. & Poindron, P. 2007. Establishment of vocal communication and discrimination between ewes and their lamb in the first two days after parturition. *Developmental Psychobiology*, 49, 375-386.
- [6] Charrier, I., Mathevon N. & Jouventin P. 2001. Mother's voice recognition by seal pups. *Nature* 412:873.
- [7] Sèbe, F., Aubin, T., Boué, A. & Poindron, P. 2008. Mother-young vocal communication and acoustic recognition promote preferential nursing in sheep. *Journal of Experimental Biology*. 211, 3554-3562
- [8] Insley S.J., Phillips A.V., Charrier I. 2003. A review of social recognition in pinnipeds. *Aquat Mamm* 29:181-201.