Untersuchung von Contrafreeloading bei Milch- und Zwergziegen mittels Item-Response-Tree-Analyse

Investigating Contrafreeloading in dairy and dwarf goats using Item Response Tree analysis

KATRINA ROSENBERGER, MICHAEL SIMMLER, CHRISTIAN NAWROTH, JAN LANGBEIN, NINA KEIL

Zusammenfassung

Contrafreeloading (CFL) beschreibt das Phänomen, wenn Tiere freiwillig für eine Ressource arbeiten, obwohl diese zeitgleich frei zur Verfügung steht. Erklärungen hierfür sind das Bedürfnis, artspezifisches Verhalten auszuführen oder Kontrolle über die Umgebung zu gewinnen. In dieser Studie wurde untersucht, ob Ziegen für eine Ressource, obwohl gleichzeitig frei verfügbar, arbeiten, und ob die Bereitschaft dafür durch die Zucht auf Produktivität beeinflusst wird. Hierzu wurden Tiere aus zwei Zuchtlinien verwendet: 30 Milchziegen (Zucht auf Milchleistung) und 27 Zwergziegen (keine Zucht auf Produktivität). Jede Ziege hatte in jeweils zehn Testläufen die Wahl, entweder Futter aus einer offenen Schiebetür zu fressen (freie Option) oder eine geschlossene Schiebetür zu öffnen, um an das gleiche Futter zu gelangen (= CFL-Option). Die aufgezeichneten Daten wurden mithilfe von einem Item Response Tree (IRTree) GLMM analysiert. Dies erlaubte uns, das Experiment als eine Abfolge binärer Entscheidungen zwischen sich gegenseitig ausschließenden Verhaltensweisen statistisch zu modellieren. Die Modellschätzung der Wahrscheinlichkeit an einem Testlauf teilzunehmen und eine der beiden Türen zu wählen, war bei beiden Zuchtlinien über alle Testläufe hoch (> 0,87). Während die Wahrscheinlichkeit CFL zu wählen bei den Milchziegen konstant bei etwa 0,43 blieb, nahm sie bei den Zwergziegen vom ersten (0,30) bis zum letzten (0,53) der zehn Testläufe zu. Im Gegensatz zu den Zwergziegen näherten sich die Milchziegen der geschlossenen Tür schneller als der offenen Tür. Insgesamt zeigten jedoch beide Zuchtlinien ein ähnliches starkes Interesse an CFL.

Summary

Contrafreeloading (CFL) is the phenomenon when animals work for a resource although an identical resource is freely available. Possible explanations for CFL are that animals have a need to perform speciesspecific behaviours or to control their environment. We investigated whether goats show CFL and whether the occurrence of CFL is related to the selection for productivity. We compared two selection lines: 30 dairy goats (bred for high milk yield) with 27 Nigerian dwarf goats (not bred for productivity traits). Over a period of ten consecutive trials, each goat could choose between feeding for free from an open

door or opening a sliding door for an identical reward (= CFL). The results were analysed using an Item Response Tree (IRTree) GLMM. This allowed statistical modelling of the experiment as a sequence of binary decisions between mutually exclusive behaviours. The fitted probabilities to participate, i.e., to choose one of the doors, were > 0,87 over all trials in both selection lines. For dairy goats, the probability of choosing the closed door was approximately constant at 0.43. For dwarf goats, it increased from 0.30 in Trial 1 to 0.53 in trial 10. Unlike dwarf goats, dairy goats were faster when approaching the closed door than when approaching the open door. Overall, our results suggest that both selection lines are similarly interested in CFL.

1 Einleitung

Contrafreeloading (CFL) beschreibt das Phänomen, wenn Tiere freiwillig Arbeit verrichten, um an eine Ressource zu gelangen, obwohl diese zeitgleich frei zur Verfügung steht (Jensen 1963, Osborne 1977, Inglis et al. 1997). Dieses Phänomen widerspricht der "Optimal Foraging Theory" (Stephens und Krebs 1986), die besagt, dass ein Tier seine Energiezufuhr maximiert, indem es die Futterquelle mit dem besten Verhältnis von Energieaufwand zu Energieertrag wählt (Pyke et al. 1977). Dennoch wurde CFL sowohl bei Wildtieren in Gefangenschaft als auch bei domestizierten Nutztieren nachgewiesen (de Jonge et al. 2008, Hessle et al. 2008, Lindqvist und Jensen 2008, van Os et al. 2018). So bevorzugen Schweine zum Beispiel im Stroh verstecktes Futter gegenüber Futter aus einem Trog (Jonge et al. 2008).

Das Ausführen von CFL könnte sowohl dem Informationsgewinn (Inglis et al. 1997), als auch dem Ausführen von artspezifischen Verhaltensweisen oder dem Kontrollgewinn über die Umgebung dienen. Es wird auch vermutet, dass das erfolgreiche Lösen einer Aufgabe positive Emotionen hervorruft (Jensen 1963, de Jonge et al. 2008). Insbesondere Nutztiere leben oft unter Haltungsbedingungen, die kaum Möglichkeiten zum Informationsgewinn bieten oder Kontrolle über die Umgebung zulassen. Dieser Zustand kann zu Langeweile und Unterforderung führen (Meagher 2018). Die Ermöglichung von CLF in der Haltungsumwelt könnte sich somit positiv auf das Wohlbefinden von Nutztieren auswirken (Meehan und Mench 2007).

Bei Nutztieren ist zudem bekannt, dass die Domestikation allgemein, und speziell die Zucht auf hohe Produktivität nicht nur das Foragierverhalten (Schütz und Jensen 2001, Lindqvist et al. 2002, Lindqvist und Jensen 2008), sondern auch das Explorationsverhalten (Colpoys et al. 2014) verändert haben. Dies könnte sich auch auf die Bereitschaft, CFL zu zeigen, ausgewirkt haben. Schütz und Jensen (2001) verglichen Bankivahühner, die Stammform der domestizierten Hühner, mit Bantam-Hühnern, einer domestizierten Zierrasse, die nicht auf hohe Produktivität gezüchtet wurde sowie mit Leghorn Hühnern – einer Rasse, die für ihre hohe Eiproduktion bekannt ist. Sie zeigten, dass die Leghorn Hühner, im Vergleich zu den Bankiva- und Bantam-Hühner, weniger bereit waren für

Futter zu arbeiten, wenn gleichzeitig dasselbe Futter frei verfügbar war. Ob die Zucht auf hohe Leistung bei anderen Nutztieren ähnliche Auswirkungen hat, ist unbekannt. Ziegen eigenen sich besonders, um diese Frage zu beantworten, da sich verschiedene Zuchtlinien in ihrer Milchproduktion stark unterscheiden.

In dieser Studie wurde untersucht, ob Ziegen unterschiedlicher Zuchtlinien CFL zeigen, d.h. bereit sind, für eine Ressource (hier Futter) zu arbeiten, wenn diese auch frei verfügbar ist. Für Zwergziegen wurde CFL bereits im Kontext der Trinkwasseraufnahme nachgewiesen (Langbein et al. 2009). Um nachzuweisen, ob die Zucht auf Produktivität die Bereitschaft für CFL beeinflusst, verglichen wir Ziegen, die für hohe Milchleistung selektiert wurden, mit Ziegen, die nicht auf Leistung selektiert wurden. In einem Verhaltensexperiment stellten wir die Ziegen vor die Wahl zwischen einer offenen und einer geschlossenen Schiebetür, um an eine identische Futterbelohnung zu kommen. Bei hoher Bereitschaft für CFL erwarteten wir eine häufige Wahl der geschlossenen Tür sowie kürzere Latenzzeiten bis zum Erreichen der geschlossenen im Vergleich zur offenen Tür. Die Datenanalyse erfolgte mittels Item Response Tree (IRTree) GLMM. Diese Studie ist ein Auszug aus Rosenberger et al. ('under consideration' in Scientific Reports).

2 Tiere, Material, Methoden

2.1 Versuchstiere und Haltung

Die Studie wurde an der Forschungsanstalt Agroscope in Ettenhausen, Schweiz, durchgeführt. Insgesamt wurden 57 Hausziegen aus zwei verschiedenen Zuchtlinien (30 Ziegen mit hoher Milchleistung: 15 Saanen, 12 Gemsfarbige Gebirgsziegen, drei Saanen x Gemsfarbige; 27 Nigerianische Zwergziegen, eine Zuchtlinie, die nicht auf Produktivitätsmerkmale gezüchtet wurde) getestet. Die Ziegen wurden in sechs Gruppen zu je zehn Individuen gehalten und erhielten Heu und Wasser ad libitum. Alle Tests fanden an vier aufeinanderfolgenden Tagen im August 2018 statt. Die Ziegen waren bei Testbeginn zwischen 15 und 18 Monate alt. Alle Verfahren zur Handhabung und Behandlung von Tieren wurden vom Schweizerischen Kantonalen Veterinäramt Thurgau genehmigt (Genehmigungsnummer TG04/17-29343) und in Übereinstimmung mit allen relevanten schweizerischen gesetzlichen und regulatorischen Anforderungen und den ASAB/ABS-Richtlinien für den Einsatz von Tieren in der Forschung (ASAB und ABS 2020) durchgeführt.

2.2 Material und Methoden

Die Ziegen wurden individuell in einer ihnen bekannten Bucht getestet (2 x 4,5 m; Abb. 1). Die Testapparatur am Ende der Bucht bestand aus zwei Schiebetüren, jeweils eine auf jeder Seite eines Zauns (1,35 m hoch x 1,27 m lang), der die Bucht in zwei Korridore teilte. Hinter beiden Schiebetüren war je eine Plastikschale mit der Futterbelohnung (rohe Teigwaren). Randomisiert wurde jeweils die linke oder rechte Schiebetür geschlossen (= CFL-Option), während die andere Schiebetür offenblieb (= freie Option).

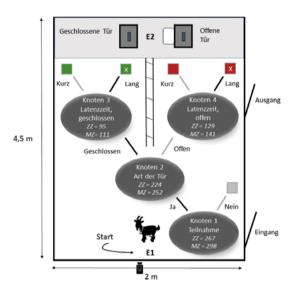


Abb. 1: Schematische Darstellung des Versuchsaufbaus mit geschlossener linker Schiebetür (= CFL) und offener rechter Schiebetür. Der Entscheidungsbaum ist in der Versuchsanordnung dargestellt. Die Knoten repräsentieren die sequenziellen Entscheide der Milch(MZ)- und Zwergziegen (ZZ) die zu einer der fünf verschiedenen Verhaltensantworten führen (= fünf quadratische Symbole). Die jeweilige Anzahl der Beobachtungen ist innerhalb der Knoten angegeben. Die Position der Experimentatoren ist mit E1 und E2 eingezeichnet.

Fig. 1: Schematic drawing of the experimental setup with left door closed (= CFL) and right door open. The response tree is shown in the setup with nodes representing sequential choices (= nodes) of dairy (MZ) and dwarf goats (ZZ) leading to one of five behavioural categories (= square symbols). The number of observations at respective nodes are given in the tree. Positions of the experimenters are indicated with E1 and E2.

Jede Ziege absolvierte zehn aufeinanderfolgende Testläufe. Alle Ziegen hatten zuvor gelernt, die Schiebetür zu öffnen; die Situation, zwischen zwei Türen wählen zu müssen, war jedoch neu für sie. Die Ziegen wurden von einem Experimentator (E1) einzeln in den Versuchsraum geführt und nahe der Raummitte, einen Meter vom Zaunanfang entfernt, freigelassen (= Start). In jedem Testlauf konnte die Ziege wählen, ob sie zur geschlossenen, zur offenen oder zu keiner der beiden Türen geht. Nach jedem Testlauf wurde die Ziege wieder zum Startpunkt zurückgeführt und der nächste Testlauf begann.

Alle Testläufe wurden mit einer Videokamera aufgenommen (Sony HDR-CX240E) und anschließend das Verhalten mit Observer XT kodiert (Version 12, Noldus Information Technology, Niederlande). Wir bestimmten, ob die Ziege teilnahm oder nicht, welche Art von Tür sie wählte (geschlossen = CFL; offen = kein CFL) sowie die Latenzzeit, von Beginn des Zaunes bis zur Tür (= Nase im Abstand von weniger als etwa 5 cm zur Tür). Teilnahme wurde definiert als das Hingehen zu einer der Türen, das Öffnen der Tür - wenn sie geschlossen war - und das anschließende Fressen aus der Plastikschale hinter der Tür. Öffnen der geschlossenen Tür, ohne aus der Schale zu fressen, wurde nie beobachtet. Wenn

eine Ziege nicht innerhalb von 30 Sekunden zu einer der Türen lief, wurde der Versuch als "keine Teilnahme" kodiert und die Ziege zum Ausgangspunkt zurückgeführt, um den nächsten Lauf zu beginnen. Fünf Testläufe wurden aufgrund von technischen Schwierigkeiten nicht auf Video aufgenommen und daher nicht in die Analyse einbezogen.

2.3 Statistische Auswertung

Alle statistischen Analysen wurden in R v4.0.2 (R Core Team 2014) durchgeführt. Die Auswertung erfolgte mit IRTree GLMM angelehnt an Empfehlungen von López-Sepulcre et al. (2015). Dafür wurden die Teilnahme (ja = 1 / nein = 0, Knoten 1) in jedem Testlauf sowie die Wahl der Tür (geschlossen = 1 / offen = 0, Knoten 2) und die Latenzzeit, die benötigt wurde, um vom Beginn des Zauns bis zur geschlossenen (Knoten 3) bzw. offenen Tür (Knoten 4) zu gehen als sequenzielle binäre Antworten in einem Entscheidungsbaum kodiert (Abb. 1). Diese Latenzzeit wurde als kurz (0) oder lang (1) definiert, wenn sie unterhalb bzw. oberhalb des Medians über alle Testläufe der jeweiligen Zuchtlinie lag (Zwergziegen = 2,66 s, Milchziegen = 1,81 s). Da sich Knoten 3 und 4 gegenseitig ausschließen, trafen Ziegen, die im jeweiligen Testlauf nicht am Experiment teilnahmen (keine Tür wählten), nur eine Entscheidung, und die teilnehmenden Ziegen drei aufeinanderfolgende Entscheidungen (Abb. 1).

Wir analysierten den Effekt der Zuchtlinie (Milch- oder Zwergziege) und des Testlaufs (1–10) auf diese Entscheidungen. Dafür wurde das IRTree-Modell als GLMM mit binärer abhängiger Variable und Logit-Link-Funktion (glmer-Funktion, lme4-Paket: Bates et al. 2015) formuliert. Formel in lme4-Syntax:

```
Value \sim 0 + \text{Node:SelectionLine} + \text{Node:SelectionLine:I(Trial - 1)} + (1|0bs) + (0 + \text{Node}|\text{Pen/Individual/ClosedSide})
```

Die Knoten unterschieden sich qualitativ und wir vermuteten, dass sich die Zuchtlinien in ihrem Verhalten unterscheiden sowie möglicherweise ihr Verhalten mit zunehmender Anzahl Testläufe ändern. Als fixe Effekte berücksichtigten wir daher für jeden Knoten individuell für jede Zuchtlinie einen Achsenabschnitt (0 + Node:SelectionLine) und eine Steigung über die Anzahl der Testläufe [Node:SelectionLine:I(Trial - 1)]. Für eine leichtere Interpretation der geschätzten Modellparameter setzen wir den Achsenabschnitt auf Testlauf 1 (statt wie Standard 0), indem wir 1 subtrahierten (I (Trial -1)).

Als zufälligen Effekt berücksichtigten wir einen Achsenabschnitt für die Beobachtung (1|Obs) um sicher zu stellen, dass die sequenziellen Antworten einer Beobachtung dieselbe Varianz teilen und nicht wie unabhängige Beobachtungen behandelt werden. Darüber hinaus erlaubten wir für jeden Knoten einen zufälligen Achsenabschnitt für die Seite der geschlossenen Tür, welcher innerhalb eines Individuums und innerhalb der jeweiligen Bucht verschachtelt ist (0 + Node | Pen/Individual/ClosedSide). Dies berücksichtigt potenzielle Seitenpräferenz, wiederholtes Testen des gleichen Individuums und einen potenziellen Effekt der Buchtenzugehörigkeit.

Um Unterschiede zwischen den Zuchtlinien zu untersuchen, testeten wir zusätzlich Kontraste für die fixen Effekte mit der glht-Funktion (multcomp-Paket, Hothorn et al. 2008). P-Werte für fixe Effekte (glmer-Funktion) als auch für Kontraste (glht-Funktion) wurden mit Wald-Tests berechnet. Geschätzte Wahrscheinlichkeiten und Bootstrap-Konfidenzintervalle für die fixen Effekte wurden mit der predict.MerMod-Funktion (Argument re.form = ~ 0; lme4 Paket) kombiniert mit der bootMer-Funktion (lme4) für parametrisches Bootstrapping (10.000 Bootstraps) berechnet.

3 Ergebnisse

Die geschlossene Tür, und somit CFL, wurde von 53 der 57 Ziegen zumindest in einem von zehn Testläufen gewählt: Die individuelle Anzahl der Wahl von CFL pro Tier reichte von 1 bis 7 Mal von zehn möglichen Testläufen (Mittelwert \pm SD: Zwergziege: 3,78 \pm 1,85, Milchziege: 3,83 \pm 1,63).

Die Resultate des IRTree-Models sind in Abbildung 2 dargestellt. Die Modellschätzung der Wahrscheinlichkeit der Teilnahme war bei beiden Zuchtlinien über alle Testläufe hoch (> 0,87 über alle Tiere/Testläufe) und war vergleichbar für Zwerg- und Milchziegen (p = 0,7, Abb. 2 - Knoten 1). Mit zunehmender Anzahl an Testläufen sank die Wahrscheinlichkeit der Teilnahme bei den Milchziegen von 0,97 in Testlauf 1 auf 0,88 in Testlauf 10 (p = 0,04). Dies war bei den Zwergziegen nicht der Fall (p = 0,69).

Für den ersten Testlauf schätzte das Modell bei den Zwergziegen eine Bevorzugung der offenen gegenüber der geschlossenen Tür (p = 0,003), wohingegen bei den Milchziegen keine eindeutige Präferenz geschätzt wurde (p = 0,27, Abb. 2 - Knoten 2).

Die Wahrscheinlichkeit, die geschlossene Tür zu wählen und somit CFL zu zeigen, nahm bei den Zwergziegen mit zunehmender Anzahl an Testläufen von 0,3 in Testlauf 1 auf 0,53 in Testlauf 10 zu (p=0,03). Bei den Milchziegen blieb die Wahrscheinlichkeit, CFL zu zeigen, relativ konstant über alle Testläufe bei ca. 0,43 (p=0,98, Abb. 2 - Knoten 2).

Die Wahrscheinlichkeit für eine lange Latenzzeit (> Median der Zuchtlinie) zur geschlossenen Tür reichte von 0,56 bis 0,70 bei den Zwergziegen und von 0,33 bis 0,42 bei den Milchziegen (Abb. 2 - Knoten 3). Aufgrund der großen Unsicherheit in diesen Wahrscheinlichkeiten (Abb. 2 - Knoten 3), war kein Unterschied zwischen den Zuchtlinien nachweisbar (p = 0,33 für den Achsenabschnitt-Kontrast).

Bei Zwergziegen nahm die Wahrscheinlichkeit für eine lange Latenzzeit zur offenen Tür mit zunehmenden Testläufen von 0,63 auf 0,20 ab (Abb. 2 - Knoten 4, p = 0,01). Bei den Milchziegen betrug die Wahrscheinlichkeit für eine lange Latenzzeit zur offenen Tür 0,73 in Versuch 1 und 0,60 in Versuch 10 (Abb. 2 - Knoten 4, p = 0,34).

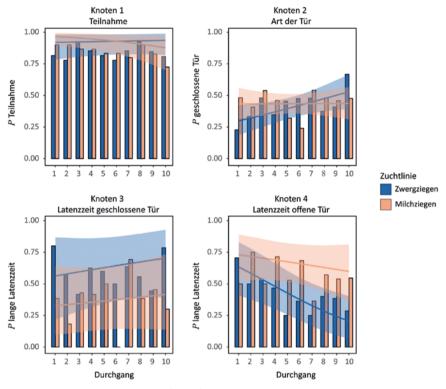


Abb. 2: Geschätzte Wahrscheinlichkeiten (Linien) des IRTree GLMM an den vier Knoten sowie beobachtete Anteile (Balken). Die schattierten Bereiche repräsentieren 95 % Konfidenzbänder für die geschätzten Werte unter Berücksichtigung der Unsicherheit der fixen Effekte.

Fig. 2: Fitted probabilities (lines) of the IRTree GLMM at the four nodes and observed proportions (bars). The shaded areas represent 95 % confidence bands for the fitted values considering the fixed effect uncertainty.

4 Diskussion

Das IRTree GLMM ermöglichte uns, das gesamte Experiment als Abfolge binärer Entscheidungen zwischen sich gegenseitig ausschließenden Verhaltensweisen in einem einzigen Modell statistisch abzubilden. Die Mehrheit der Ziegen nahm in mehreren Testläufen am Experiment teil, d. h. sie liefen zu einer Tür. Die meisten Tiere wählten mindestens einmal CFL, waren also gewillt, die geschlossene Schiebetür für Futter aufzuschieben. Im Gegensatz zu unserer Annahme, schien die Wahrscheinlichkeit CFL zu wählen nicht von der Zuchtlinie beeinflusst. Der Zeitpunkt an dem CFL im Zuge der zehn Testläufe gewählt wurde, unterschied sich jedoch zwischen den Zuchtlinien.

Die Wahrscheinlichkeit, dass sich Ziegen für eine Teilnahme am Experiment entscheiden, d.h. zu einer Tür gingen, war über alle Testläufe hinweg über 0,87. Dieser hohe Anteil

legt nahe, dass wir eine geeignete Versuchsumgebung mit einer beliebten Belohnung und einer ausreichenden Gewöhnung an die Versuchsarena und die Schiebetür gewählt hatten.

Wie vermutet zeigten fast alle Ziegen wiederholt CFL, auch wenn es große individuelle Unterschiede und keine generelle Präferenz für CFL gab. Große inter- und intraindividuelle Unterschiede hinsichtlich der Bereitschaft für CFL wurden bereits bei Zwergziegen im Kontext der Wasseraufnahme dokumentiert (Langbein et al. 2009).

Entgegen unserer Erwartung hatte die Selektion auf Produktivität, über alle Testläufe betrachtet, keinen Einfluss auf die Wahrscheinlichkeit CFL zu zeigen. In welchen Testläufen vermehrt CFL gezeigt wurde, schien jedoch von der Zuchtlinie abhängig. Während der Anteil an CFL bei den Milchziegen konstant über alle Testläufe war, stieg der Anteil an CFL bei den Zwergziegen mit zunehmender Wiederholung des Tests an. Da alle Ziegen an die Testarena und die Testapparatur gewöhnt waren, können wir ausschließen, dass die Zwergziegen eine anfängliche Neophobie vor der geschlossenen Schiebetür zeigten. Vermutlich ist die Beobachtung durch anfängliche Scheu der Zwergziegen (gegenüber der veränderten Versuchsumgebung mit zwei Schiebetüren) aufgrund allgemein höherer Stressreaktivität zu erklären. Durch positive Verstärkung, infolge des Öffnens der geschlossenen Tür mit zunehmenden Wiederholungen des Tests, nahm womöglich auch die Scheu vor der geschlossenen Tür ab. In den vorherigen Tests Novel Arena, Novel Object und Novel Human mit denselben Tieren konnte bereits festgestellt werden, dass die Zwergziegen sich langsamer einem neuen Objekt näherten und sich ängstlicher gegenüber Menschen verhielten als die Milchziegen (Rosenberger et al. 2018). Dies stimmt auch mit der aktuellen Literatur überein, die eine Reduktion des Angstverhaltens bei der Zucht auf höhere Produktivität beschreibt (Schütz und Jensen 2001, Lindqvist und Jensen 2009). Jedoch könnten nicht nur genetische Unterschiede, sondern auch Unterschiede in der Aufzucht zu Divergenz bezüglich Stressreaktivität zwischen Zwergund Milchziegen geführt haben (Lyons et al. 1988, Lyons 1989). Im Vergleich zu den Milchziegen, die nach der Geburt von der Mutter getrennt wurden, blieben die Zwergziegen bis sie sechs Wochen alt waren bei der Mutter.

In Bezug auf die Latenzzeiten stellten wir die Hypothese auf: Wenn Ziegen die geschlossene Tür wählen (CFL motiviert), zeigen sie kürzere Latenzzeiten als wenn sie auf die offene Tür zugehen. Unsere Ergebnisse stützen diese Hypothese höchstens ansatzweise bei den Milchziegen. Im Gegensatz zu den Milchziegen schienen die Zwergziegen in den ersten Versuchen bei beiden Türen ähnlich starke Tendenz zu haben schnell bzw. langsam zu sein, neigten in späteren Versuchen jedoch klar dazu, sich der offenen Tür schneller zu nähern (Abb. 2). Eine Erklärung für diese Beobachtungen könnte wiederum die erhöhte Stressreaktivität der Zwergziegen sein. Für eine abschließende Aussage müsste noch untersucht werden, inwiefern sich die Latenzzeiten der Tiere zwischen den Knoten unterschieden.

Die "Competence theory" nach White (1959) postuliert, dass Tiere motiviert sind, ihre Umgebung zu manipulieren und zu kontrollieren, um Kompetenz zu erlangen. Möglicherweise stellt somit bereits die Durchführung einer Aufgabe, also hier das Öffnen der

Schiebetür, eine intrinsische Belohnung dar (Jensen 1963, Meehan und Mench 2007, de Jonge et al. 2008). Dies könnte erklären, warum CFL bei den untersuchten Ziegen über mehrere Testläufe immer wieder auftrat. Die Bereitstellung von Möglichkeiten zu CFL in der Haltungsumgebung könnte somit einen wichtigen Beitrag zu besserem Tierwohl leisten (Langbein et al. 2004, Ernst et al. 2006, Puppe et al. 2007). Dabei sollten mögliche Unterschiede hinsichtlich der Stressreaktivität zwischen Zuchtlinien bei Untersuchungen von CFL oder einer Implementierung von operanten Aufgaben in das Haltungssystem berücksichtigt werden. In Übereinstimmung mit López-Sepulcre et al. (2015) empfehlen wir IRTree GLMMs für Verhaltensstudien, die als Abfolge binärer Entscheidungen dargestellt werden können, wie das CFL-Experiment in dieser Studie.

Literatur

- ASAB (Association for the Study of Animal Behaviour); ABS (Animal Behavior Society) (2020): Guidelines for the treatment of animals in behavioural research and teaching. Animal Behaviour 159, pp. 1-11
- Bates, D.; Maechler, M.; Bolker B.; Walker S. (2015): Fitting linear mixed-effects models using lme4. Journal of Statistical Software, 67(1), pp. 1-48
- Colpoys, J.D. et al. (2014): Effects of genetic selection for residual feed intake on behavioral reactivity of castrated male pigs to novel stimuli tests. Applied Animal Behaviour Science 159, pp. 34-40
- de Jonge, F.H.; Tilly, S.L.; Baars, A.M.; Spruijt, B.M. (2008): On the rewarding nature of appetitive feeding behaviour in pigs (*Sus scrofa*): Do domesticated pigs contrafreeload? Applied Animal Behaviour Science 114, pp. 359-372
- Ernst, K.; Tuchscherer, M.; Kanitz, E., Puppe, B.; Manteuffel, G. (2006): Effects of attention and rewarded activity on immune parameters and wound healing in pigs. Physiology and Behavior 89, pp. 448-456
- Hessle, A.; Rutter, M.; Wallin, K. (2008): Effect of breed, season and pasture moisture gradient on foraging behaviour in cattle on semi-natural grasslands. Applied Animal Behaviour Science 111, pp. 108-119
- Hothorn, T.; Bretz, F.; Westfall, P. (2008): Simultaneous inference in general parametric models. Biometrical Journal 50, pp. 346-363
- Inglis, I.R.; Forkman, B.; Lazarus, J. (1997): Free food or earned food? A review and fuzzy model of contrafreeloading. Animal Behaviour 53, pp. 1171-1191
- Jensen, G.D. (1963): Preference for bar pressing over "freeloading" as a function of number of rewarded presses. Journal of Experimental Psychology 65, pp. 451-454
- Langbein, J.; Nürnberg, G.; Manteuffel, G. (2004): Visual discrimination learning in dwarf goats and associated changes in heart rate and heart rate variability. Physiology and Behavior 82, pp. 601-609
- Langbein, J.; Siebert, K.; Nürnberg, G. (2009): On the use of an automated learning device by group-housed dwarf goats: Do goats seek cognitive challenges? Applied Animal Behaviour Science 120, pp. 150-158

- Lindqvist, C.; Jensen, P. (2008): Effects of age, sex and social isolation on contrafreeloading in red junglefowl (*Gallus gallus*) and White Leghorn fowl. Applied Animal Behaviour Science 114, pp. 419-428
- Lindqvist, C.E.S.; Schütz, K.E.; Jensen, P. (2002): Red jungle fowl have more contrafree-loading than White Leghorn layers: Effect of food deprivation and consequences for information gain. Behaviour 139, pp. 1195-1209
- Lindqvist, C.; Jensen, P. (2009): Domestication and stress effects on contrafreeloading and spatial learning performance in red jungle fowl (*Gallus gallus*) and White Leghorn layers. Behavioural Processes 81, pp. 80-84
- López-Sepulcre, A.; de Bona, S.; Valkonen, J.K.; Umbers, K.D.L.; Mappes, J. (2015): Item Response Trees: A recommended method for analysing categorical data in behavioral studies. Behavioral Ecology 26, pp. 1268-1273
- Lyons, D.M.; Price, E.O.; Moberg, G.P. (1988): Individual differences in temperament of domestic dairy goats: constancy and change. Animal Behaviour 36, pp. 1323-1333
- Lyons, D.M. (1989): Individual differences in temperament of dairy goats and the inhibition of milk ejection. Applied Animal Behaviour Science 22, pp. 269-282
- Meagher, R. (2018): Is boredom an animal welfare concern? Animal Welfare 28(1), pp. 21-32
- Meehan, C.L.; Mench, J.A. (2007): The challenge of challenge: Can problem solving opportunities enhance animal welfare? Applied Animal Behaviour Science 102, pp. 246-261
- Osborne, S.R. (1977): The free food (contrafreeloading) phenomenon: A review and analysis. Animal Learning & Behavior 5, pp. 221-235
- Puppe, B.; Ernst, K.; Schön, P.C.; Manteuffel, G. (2007): Cognitive enrichment affects behavioural reactivity in domestic pigs. Applied Animal Behaviour Science 105, pp. 75-86
- Pyke, G.H.; Pulliam, H.R.; Charnov, E.; Charnov, E.L. (1977): Optimal foraging: A selective review of theory and tests. The Quarterly Review of Biology 52, pp. 137-154
- R Core Team. R (2014): A Language and Environment for Statistical Computing, R Foundation for Statistical Computing
- Rosenberger, K.; Nawroth C.; Langbein, J.; Keil, N. (2018): Verhaltensunterschiede zwischen Zwerg- und Milchziegen im Novel Arena und Novel Object Test. In: Aktuelle Arbeiten zur artgemässen Tierhaltung, KTBL-Schrift 514, KTBL, Darmstadt, pp. 59-66
- Stephens, D.W.; Krebs, J.R. (1986): Foraging Theory. Princeton University Press
- Schütz, K.E.; Jensen, P. (2001): Effects of resource allocation on behavioural strategies: A comparison of red jungle and two domesticated breeds of poultry. Ethology 107, pp. 753-765
- van Os, J.M.C.; Mintline, E.M.; DeVries, T.J.; Tucker, C.B. (2018): Domestic cattle (*Bos taurus taurus*) are motivated to obtain forage and demonstrate contrafreeloading. PLoS ONE 13(3), e0193109
- White, R.W. (1959): Motivation reconsidered: The concept of competence. Psychological Review 66, p. 297

Danksagung

Wir möchten uns beim Schweizerischen Nationalfonds (SNF) und der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG) für die finanzielle Unterstützung bedanken. Danke auch an Andreas Hagenbüchle und Barbara Ammann für die gute Pflege der Tiere, an Hans-Ruedi Ott, Richard Heeb und Urs Marolf für die technische Unterstützung und den Bau der Testarena sowie an Michael Seehaus für die Videoanalyse.