

Open Access

Berl Münch Tierärztl Wochenschr 129,
93–102 (2016)
DOI 10.2376/0005-9366-129-93

© 2016 Schlütersche
Verlagsgesellschaft mbH & Co. KG
ISSN 0005-9366

Korrespondenzadresse:
duepjan@fhn-dummerstorf.de

Eingegangen: 29.05.2015
Angenommen: 27.09.2015

Online first: 14.12.2015
[http://vetline.de/open-access/
158/3216/](http://vetline.de/open-access/158/3216/)

Zusammenfassung

Summary

U.S. Copyright Clearance Center
Code Statement:
0005-9366/2015/12903-93 \$ 15.00/0

Institut für Verhaltensphysiologie, Leibniz-Institut für Nutztierbiologie (FBN),
Dummerstorf

Abnormales Verhalten mit dem Schwerpunkt Stereotypien – Indikator für Leiden und beeinträchtigtes Wohlbefinden?

Abnormal behaviour with a focus on stereotypies – indicators of suffering and impaired welfare?

Sandra Düpjan, Birger Puppe

Abnormales Verhalten ist ein potenzieller Indikator für Schmerzen, Leiden und Schäden bei Tieren in menschlicher Obhut. Insbesondere Stereotypien, also repetitive, invariante Verhaltensmuster ohne erkennbare Funktion oder Ziel, können häufig in Folge inadäquater Haltungsbedingungen beobachtet werden. Sie werden deshalb oft als ein Zeichen für beeinträchtigtes Wohlbefinden gewertet. Im Kontext der wissenschaftlichen Diskussion zum Wohlbefinden bei Tieren in menschlicher Obhut hat die Anzahl von wissenschaftlichen Artikeln zu Stereotypien, besonders in den Veterinär- und Nutztierwissenschaften, deutlich zugenommen. Ausgehend von biologischen Grundlagen und Begriffsdefinitionen erörtern wir Beispiele für stereotypes Verhalten vorrangig bei Nutztieren und mögliche Ansätze zu dessen Vermeidung und/oder Verringerung. Das Auftreten abnormaler Verhaltensweisen hängt nicht nur, aber häufig damit zusammen, dass unter heutigen Haltungs- und Managementverfahren viele in der Evolution entstandene hoch motivierte Verhaltensweisen nicht oder nur unzureichend ausgeführt werden können oder es werden Herausforderungen an die Tiere gestellt, die diese nicht adäquat bewältigen können. Eine Vielzahl von Forschungsergebnissen belegt, dass Stereotypien auf (aktuelles oder zurückliegendes) Leiden und beeinträchtigtes Wohlbefinden hinweisen. Sie können dadurch vermieden oder doch zumindest verringert werden, dass die biologische Relevanz der Haltungsumwelten durch adäquate Umweltenreicherungen erhöht und somit artgemäßes Verhalten gefördert wird.

Schlüsselwörter: Abnormales Verhalten, Umweltenreicherung, Tierhaltung, Nutztiere

Abnormal behaviour is a potential indicator of pain, suffering and injury in captive animals. Especially stereotypies, i. e. repetitive invariant behavioural patterns without obvious function or goal, can be observed as a consequence of inadequate housing conditions. Hence, they are often considered indicators of impaired welfare. In context of the ongoing scientific debate on captive animal welfare, the number of publications on stereotypies has increased, most notably in veterinary and farm animal research. Based on biological principles and definitions, we present several examples of stereotypic behaviour in (mainly) farm animals, and discuss approaches of preventing or reducing them. The occurrence of abnormal behaviour is often, but not necessarily, associated with the fact that modern housing and management precludes various evolutionary emerged highly motivated behaviours, or poses challenges the animals are unable to cope with adequately. Numerous studies show that stereotypies can be indicative of (current or past) suffering and impaired welfare. They can be avoided or at least reduced by increasing the biological relevance of the housing environments through environmental enrichment which stimulates species-specific behaviour.

Keywords: abnormal behaviour, environmental enrichment, animal housing, farm animals

Einleitung

Abnormales Verhalten tritt sowohl beim Menschen (hier vor allem bei psychischen Störungen wie Autismus; Lewis und Bodfish, 1998) als auch beim Tier (fast ausschließlich in Gefangenschaft; Langen et al., 2011a und 2011b) auf. Dabei ist der Begriff „abnormal“ nicht eindeutig definiert: Einerseits kann damit „statistisch selten“ oder „abweichend von einer als normal erachteten Population“ (meist freilebend oder in naturnaher Haltung) gemeint sein, andererseits auch „funktionslos“ oder „schädigend“ (siehe Diskussion in Mason, 1991a). Das Auftreten abnormalen Verhaltens wird oft als Anzeichen dafür gewertet, dass das Wohlbefinden des Patienten bzw. des Tieres beeinträchtigt ist. Unter Wohlbefinden bei Tieren – im deutschen Tierschutzgesetz zwingend gefordert – verstehen wir „den Zustand physischer und psychischer Gesundheit, der sich [...] aus dem Prozess der ethologischen und physiologischen Adaptation bei der Bewältigung von Herausforderungen durch die Umwelt und den dabei gemachten subjektiven Erfahrungen und emotionalen Bewertungen ergibt“ (Puppe et al., 2012). Dies kann vor allem bei Tieren in menschlicher Obhut (z. B. Nutz-, Zoo-, Heim- oder Labortiere) beeinträchtigt sein, da diese in meist sehr limitierten Haltungsumwelten leben, die den Ablauf vieler Verhaltensmuster in unterschiedlichem Maße verhindern, einschränken oder verändern, dass abnormales Verhalten einschließlich stereotypen Verhaltens entstehen kann. Der vorliegende Übersichtsartikel geht der Frage nach, inwiefern abnormales Verhalten, insbesondere Stereotypen, als Indikator für Leiden und beeinträchtigtes Wohlbefinden bei Tieren in menschlicher Obhut gewertet werden kann. Dazu werden sowohl die biologischen Grundlagen, als auch Beispiele aus der landwirtschaftlichen Nutztierhaltung, aber auch der Labor- und Zootierhaltung erörtert. Zudem berichten wir von Ansätzen zur Vermeidung und/oder Verringerung von abnormalem Verhalten.

Biologischer Hintergrund: freie Wildbahn contra (moderne) Tierhaltung

In der Evolution hat sich neben den physischen und psychischen Eigenschaften von Tierarten auch ihr Verhaltensrepertoire herausgebildet. Dabei haben sich die verschiedenen Spezies an ihr jeweiliges Habitat mit seinen spezifischen biotischen und abiotischen Faktoren adaptiert. Dies ermöglicht dem Individuum, sich an seine meist variable Umwelt optimal anzupassen, und so letztlich eine möglichst hohe biologische Fitness (d. h. eine hohe Anzahl fortpflanzungsfähiger Nachkommen) zu erreichen. Dafür entwickelte sich auch ein Motivationssystem, das Verhaltensweisen, die dem Selbstaufbau und Selbsterhalt sowie der Reproduktion dienen, besonders fördert (Tschanz, 1985). In der (Nutz-)Tierhaltung weichen die Bedingungen jedoch oft von den evolutionär geformten „Umwelterwartungen“ der Tiere ab. Dadurch kommt es zu einer Diskrepanz zwischen dem angeborenen Anpassungsrepertoire einer Art und den Anforderungen, die ihre vom Mensch vorgegebene Umwelt an sie stellt (Abb. 1; Fraser et al., 1997; Morgan und Tromborg, 2007). Zwar können Domestikation bzw. Tierzucht sowie individuelles Lernen das Anpassungsrepertoire vergrößern (Meyer et al., 2010; Puppe et al., 2012), aber dies auch nur in Grenzen. Dabei möchten wir

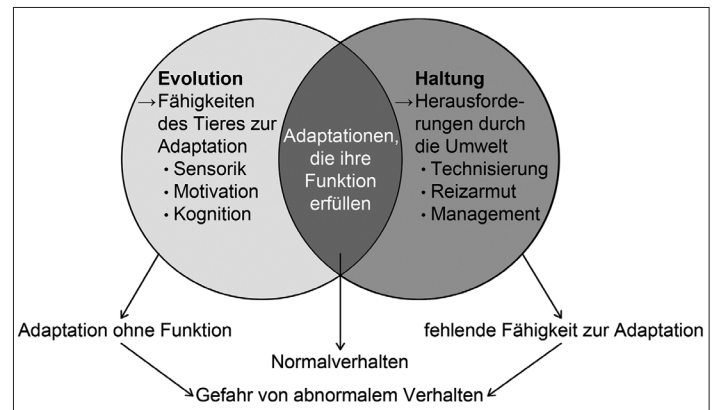


ABBILDUNG 1: Schematische Darstellung des Konfliktes zwischen dem in der Evolution entwickelten Anpassungsrepertoire und den Herausforderungen der Haltungsumwelt. Nur wenn in der Evolution adäquate Adaptationen entstanden sind, kann Normalverhalten gezeigt werden. Sonst besteht die Gefahr von abnormalem Verhalten. Verändert nach Fraser et al., 1997 ©UFAW.

betonen, dass sich die in diesem Übersichtsartikel dargestellten Probleme nicht allein auf den Bereich der Nutztierhaltung beschränken, sondern jedwede Tierhaltung in menschlicher Obhut, sei es als landwirtschaftliches Nutztier, Labortier, Zootier oder auch Heimtier, betreffen können. Allerdings scheint im Bereich der landwirtschaftlichen Nutztierhaltung das Problem dadurch verstärkt zu sein, dass eventuelle Lösungen meist kostspielig und dadurch unter den aktuellen Bedingungen wirtschaftlich nicht tragbar sind. Die Diskrepanz aus Anpassungsrepertoire und Haltungsumwelt lässt sich in zwei Bereiche gliedern (Abb. 1):

(1) Einerseits gibt es Verhaltensweisen, die hoch motiviert sind, aber keine Funktion mehr erfüllen. In modernen Haltungsverfahren betrifft dies zum Beispiel die Nahrungssuche, die in freier Wildbahn einen Großteil des täglichen Zeitbudgets beanspruchen kann und teils eine kognitive Herausforderung darstellt. Dazu kommt, dass in der modernen Tierhaltung auf zum Teil extremes Wachstum binnen kürzester (Lebens-)Zeit gezüchtet wurde, vor allem bei Ferkeln und Masthähnchen. Diese Wachstumsraten hätten aber bei den Muttertieren mit ihrer deutlich längeren Nutzungsdauer negative Folgen. Deshalb werden diese oft stark restriktiv gefüttert, was zu anhaltendem Hunger führen kann (siehe Übersicht in D'Eath et al., 2009). Kaum noch gebraucht werden zudem jene Verhaltensweisen, die dem Funktionskreis der Reproduktion zuzuordnen sind: es findet keine Balz, keine Partnerwahl, nur eingeschränkter Nestbau etc. statt. Stattdessen wird künstlich besamt mit Spermia, das nach züchterischen Gesichtspunkten ausgewählt wird. Auch im Bereich der Aufzucht werden hoch motivierte soziale Verhaltensweisen teils stark eingeschränkt (Kastenstand bei Sauen) oder vollkommen unterdrückt (mutterlose Kälberaufzucht) (siehe Übersicht in Latham und Mason, 2008). Hinzu kommt, dass bei sozialen Tieren in menschlicher Obhut oft die Gruppenzusammensetzung bezüglich Verwandtschaft, Geschlechterzusammensetzung, Altersstruktur, Gruppengröße, Stabilität etc. im Vergleich zur freien Wildbahn abweicht. Dies erfordert Anpassungen in der Regulation interindivi-

dueller Beziehungen, auf die die Tiere in der Evolution nicht oder kaum „vorbereitet“ wurden.

(2) Andererseits erfordert die zunehmende Technisierung in der Nutztierhaltung Kompetenzen, die die Tiere nicht mitbringen. Das kann bedeuten, dass den Tieren keine geeignete Verhaltensreaktion auf konkrete Herausforderungen ihrer Umwelt zur Verfügung steht. Zum Beispiel können Schadstoffbelastungen durch Ammoniak nicht immer wahrgenommen und damit auch nicht rechtzeitig vermieden werden (Jones et al., 1996). Auch die meist offen gestalteten Haltungssysteme ohne Rückzugsmöglichkeiten können für potenzielle Beutetiere oder Unterlegene in sozialen Auseinandersetzungen problematisch sein. Es ist davon auszugehen, dass nur dann, wenn Tiere auf alle Herausforderungen ihrer Umgebung angemessen reagieren können, auch deren Wohlbefinden gewährleistet ist (Fraser et al., 1997). Hingegen kann es, wenn motiviertes Verhalten nicht ausgeführt werden kann oder wenn kein Verhaltensmuster zur Anpassung zur Verfügung steht, zu Frustration und eingeschränktem Wohlbefinden und/oder Leiden kommen (Abb. 1). Können Tiere ihre Umwelt dauerhaft nicht bewältigen, entsteht Distress, also negativer Stress, der sich in einer chronischen Aktivierung der HPA-Achse mit reduzierter akuter Reaktionsfähigkeit dieses Systems äußert. Im Verhalten kann es zu abnormalen Verhaltensweisen kommen, wobei Stereotypien hier die wohl größte Rolle spielen (Begriffsbestimmung s. u.).

Publikationsanalyse

Forschungsarbeiten zu Stereotypien haben in den vergangenen Jahren langsam aber stetig zugenommen (Abb. 2). Eine Analyse im Web of Science™ (Suchbegriffe: stereotyp* AND behavio*, Zeitraum: 1991–2014,

Einschränkung auf Originalarbeiten [article] und Übersichtsartikel [review]) ergab, dass neben der (Neuro-)Pharmakologie (hier nicht dargestellt) ein Hauptteil den Kategorien Verhaltensforschung (behavioral sciences), Zoologie (zoology), Veterinärwissenschaften (veterinary sciences) und Nutztierwissenschaften (agriculture dairy animal sciences) zuzuordnen sind. Der zu beobachtende Gesamtanstieg der Publikationszahlen ist dabei vor allem auf die Kategorien Veterinärwissenschaften und Nutztierwissenschaften zurückzuführen (Abb. 2). Diese decken den in diesem Übersichtsartikel relevanten Bereich sowohl bezüglich der wissenschaftlichen Fragestellungen, als auch der Tierarten ab. Dabei ist auch die starke Überlappung der Veterinär- und Nutztierwissenschaften zu beachten, die sich aus einer detaillierteren Analyse der Publikationen aus der Kategorie Veterinärwissenschaften ergibt (Abb. 3). Wir haben für die 532 Artikel, die der Kategorie Veterinärwissenschaften zuzuordnen und in englischer oder deutscher Sprache verfasst sind, die untersuchte Tierart ermittelt. Davon waren 471 experimentelle Studien. Nutztiere machten hier den größten Teil der untersuchten Tierarten aus (44 %), gefolgt von Zoo- und Labortieren (28 bzw. 22 %); Heimtiere spielten eine untergeordnete Rolle. Bei den Nutztieren wurden vor allem Pferde untersucht (38 %), gefolgt von Schweinen (20 %). Nerze, die als Pelztiere ebenfalls den Nutztieren zuzuordnen sind, und Rinder liegen annähernd gleichauf (13 bzw. 11 %), dicht gefolgt von Hühnern (8 %). Alle weiteren Arten wurden eher selten auf stereotypes Verhalten untersucht. Es zeigt sich also, dass auch im Bereich der Veterinärwissenschaften das Nutztier bzw. dessen Verhalten stark im Fokus steht. Zudem lässt diese Verteilung der Tierarten auch vermuten, dass diese zumindest zum Teil die gesamtgesellschaftliche Interessenlage widerspiegelt. Pferde werden wohl auch deshalb so häufig untersucht,

weil durch die Nutzung als Reittier erstens eine engere Mensch-Tier-Beziehung besteht und zweitens ein größeres wirtschaftliches Interesse an ihnen besteht. Von den der Nahrungsmittelproduktion dienenden Tierarten spielt das Schwein nach wie vor eine herausragende Rolle, wodurch auch hier eine hohe Anzahl von Studien zu verzeichnen ist. Dass Nerze sogar noch vor Rindern liegen wird auch mit der gesellschaftlichen Diskussion um die Pelzproduktion zusammenhängen.

Stereotypien: Definition, Entwicklungsphasen, Auslöser

In der Literatur finden sich verschiedene Begriffsbestimmungen und Klassifikationen von abnormalem Verhalten (z. B. Mills, 2003; Garner, 2005). Dabei existiert erstens eine Vielzahl an Begriffen, zweitens werden in der meist englischsprachigen Originalliteratur Begriffe wie abnormales Verhalten, Verhaltensstörung oder Stereotypien (bzw. deren eng-

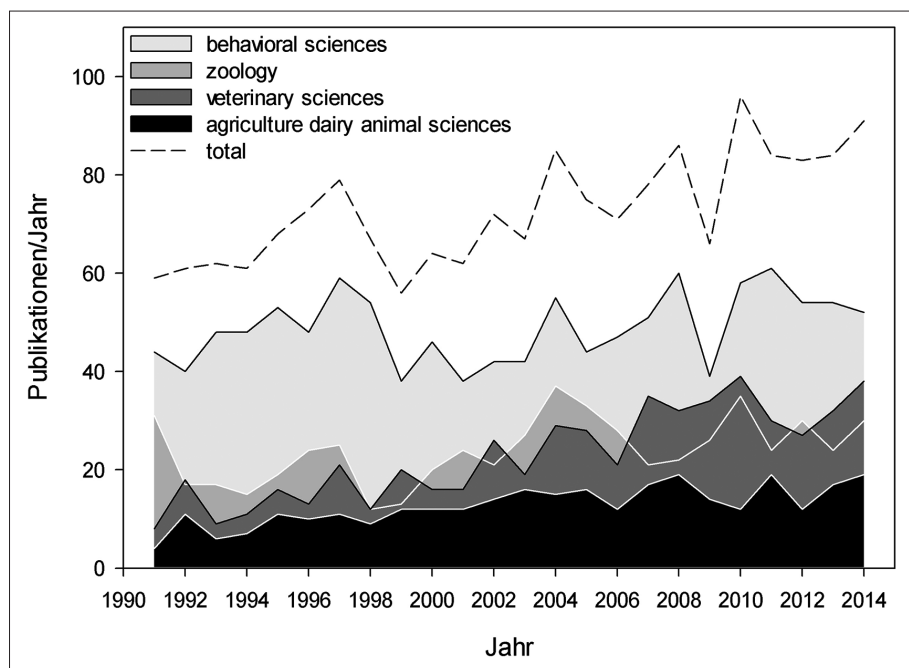


ABBILDUNG 2: Anzahl Artikel zu Stereotypien der letzten 24 Jahre in der Web of Science™ Core Collection in den vier für die hier behandelten Tiergruppen relevantesten Kategorien (Web of Science categories) sowie deren Summe (total). Es ist zu beachten, dass einzelnen Artikeln mehrere Kategorien zugeordnet sein können, sodass sich Doppelungen ergeben, wodurch die Summe geringer ausfällt.

lische Entsprechungen abnormal behaviour, behavioural disorder und stereotypies) aktuell noch nicht einheitlich verwendet, was sich auch in den entsprechenden Einträgen in der [The] Encyclopedia of Applied Animal Behaviour & Welfare (2010) widerspiegelt. Mills (2003) geht sogar so weit zu postulieren, dass es aktuell keine zuverlässige, bedeutsame biologische Grundlage für die verwendeten Kategorien gibt. Auch Langen et al. (2011b) betonen die Bedeutung solch (neuro-)biologischer Grundlagen und schlagen, insbesondere beim Menschen, eine funktionelle neuroanatomische Klassifikation repetitiver Verhaltensweisen vor. Dabei ist zu beachten, dass abnormale Verhaltensweisen oft normalen ähneln, sich sogar aus ihnen entwickeln, bzw. dass nicht alle repetitiven Verhaltensweisen abnormal sind (z. B. Mason, 1991a). So kann ein und dasselbe Verhalten dann als abnormal oder Störung (statt als normal) betrachtet werden, wenn es zu intensiv, zu lang, zu häufig oder scheinbar ohne adäquaten Auslöser auftritt (Mills, 2003). Dies weist bereits darauf hin, wie schwierig und teils subjektiv im Einzelfall die Abgrenzung zwischen Normalverhalten und abnormalem Verhalten sein kann. So wird beispielsweise kontrovers diskutiert, ob Stereotypien eher als die normale Antwort eines Tieres auf eine abnormale Umwelt zu betrachten sind (maladaptiv) oder ob sie als abnormal im Sinne des Fehlens oder der Pathologie einer Funktion (malfunktional) zu werten sind. Analog dazu führt das in der Humanmedizin verwendete Diagnostische und Statistische Manual Psychischer Störungen (DSM-IV-TR, 2003) als eines der Hauptmerkmale stereotyper Bewegungsstörungen die deutliche Behinderung normaler Aktivitäten oder selbstzugefügte körperliche Schäden von solchem Ausmaß auf, dass sie einer medizinischen Behandlung bedürfen. Ein klares Kriterium, ab wann eine „deutliche Behinderung normaler Aktivitäten“ vorliegt, wird jedoch nicht benannt. In der Differenzialdiagnose werden stereotype Bewegungen als Begleitsymptom einer geistigen Behinderung und als charakteristisches Merkmal tiefgreifender Entwicklungsstörungen genannt, von Tics, Trichotillomanie aber auch Zwangshandlungen jedoch abgegrenzt.

Im Kontext abnormalen Verhaltens bei Tieren werden repetitive Verhaltensweisen verstärkt erforscht, wobei hier, ähnlich wie beim Menschen (DSM-IV-TR, 2003), zwischen Zwangshandlungen und Stereotypien differenziert wird (Tab. 1). Der Begriff „Stereotypie“ bezeichnet repetitive, invariante Verhaltens- bzw. Bewegungsmuster, die ohne erkennbare Funktion oder Ziel ausgeführt werden (Mason, 1991a und 1991b), während Zwangshandlungen, die beim Menschen eine Unterkategorie der Angststörungen darstellen (DSM-IV-TR, 2003), als repetitives Verfolgen eines unangemessenen Ziels mit variablerem Bewegungsablauf definiert werden (Garner, 2005). Während Stereotypien und Zwangshandlungen bei Menschen meist recht gut abzugrenzen sind, ist bei Tieren die Trennung oft sehr viel schwieriger (s. u.). Stereotypien bilden sich stets in typischen Entwicklungsstufen heraus (vgl. z. B. Mason, 1991a; Mills, 2003). Dabei kommt es zunächst zu dem Versuch der Adaptation durch auslöserbezogenes Verhalten. Wenn dieses aber nicht zum Erfolg führt, kommt es zu einer Emanzipation. Das bedeutet, dass das Verhalten losgelöst vom ursprünglichen Auslöser gezeigt wird und mehrfach hintereinander wiederholt wird. Das resultiert oft auch in einer Vereinfachung bzw. Verkürzung des

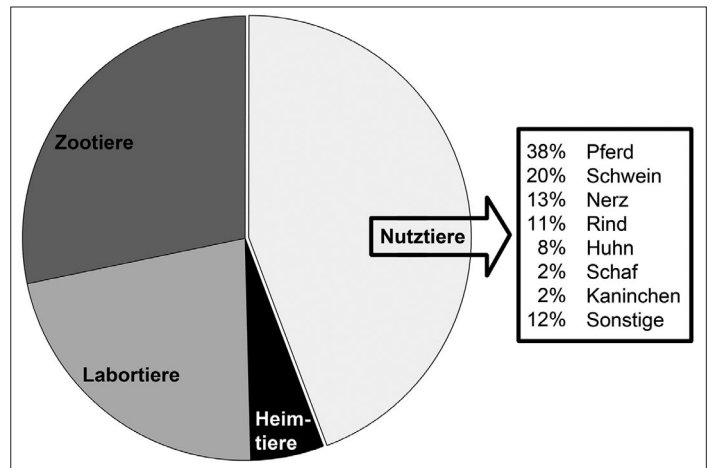


ABBILDUNG 3: Verteilung der Artikel zu Stereotypien der letzten 24 Jahre (1991–2014) in der Web of Science™ Core Collection in der Kategorie Veterinärwissenschaften auf die Gruppen Nutztiere, Zootiere, Labortiere und Heimtiere, mit einer genaueren Aufschlüsselung der Nutztiere. Es wurden nur experimentelle Studien in englischer oder deutscher Sprache berücksichtigt (n = 471).

ursprünglichen Verhaltensmusters, wodurch die Variabilität in Form und Orientierung minimiert wird. Die Häufigkeit und Dauer des Verhaltens steigen dabei kontinuierlich an. Es konnte gezeigt werden, dass stereotypes Verhalten mit Perseveration korreliert, d. h. einem Verlust der Verhaltenskontrolle durch Änderungen der motorischen Steuerung (Garner und Mason 2002). Die Stereotypie wird dann auch beibehalten, wenn der ursprüngliche Auslöser verändert oder entfernt wird.

Bei den Stereotypien lassen sich zwei Unterkategorien unterscheiden: Leerlaufhandlungen, die nicht auf ein Objekt bezogen sind, und umorientiertes Verhalten, das auf ein inadäquates Objekt gerichtet ist. Erstere umfassen zum Beispiel das Leerkauen und Kopfschlagen bei Sauen, das Zungenrollen adulter Rinder, sowie allgemeiner Laufstereotypien und das Weben (rhythmisches Hin- und Herbewegen des Kopfes). Letzteres beinhaltet beispielsweise das Stangenbeißen bzw. Gitternagen, das repetitive Besaugen und Beißen von Artgenossen und auch das Federpicken bei Hühnern. Dabei ist die Grenze zu Zwangshandlungen, die weniger invariant und objektbezogen sind, eher als fließend zu betrachten, vor allem wenn Artgenossen als Objekt dienen, da diese sich bewegen und dadurch zu steigender Varianz im Verhalten führen.

Wie oben erörtert, liegen die Ursachen für abnormales Verhalten oft in inadäquaten Bedingungen der

TABELLE 1: Systematik abnormaler Verhaltensweisen (Quellen siehe Text). Es ist zu beachten, dass nicht alle abnormalen Verhaltensweisen einer der genannten Kategorien zuzuordnen sind

Begriff	Definition
Stereotypie	repetitives, invariantes Verhaltens- bzw. Bewegungsmuster, das ohne erkennbare Funktion oder Ziel ausgeführt wird
- umorientiert	auf ein inadäquates Objekt gerichtet
- Leerlaufhandlung	ohne Objekt
Zwangshandlung	repetitives Verfolgen eines unangemessenen Ziels mit variablerem Bewegungsablauf

TABELLE 2: Klassifikation verschiedener praxisrelevanter abnormaler Verhaltensweisen mit Beispielen bei wichtigen landwirtschaftlichen Nutztieren. Unter „Sonstige“ sind auch Labor-, Zoo- und Heimtiere sowie Pferde subsummiert. (j = juvenil, a = adult; * = die genaue Zuordnung ist noch unklar)

	Schwein	Rind	Huhn	Sonstige
Stereotypie (umorientiert)	belly nosing	Zungenrollen (j)	Federpicken*	Holzsnagen
	Stangenbeißen	Besaugen	Kannibalismus	Barrenwetzen
Stereotypie (Leerlauf)	Leerkauen	Zungenrollen (a)		Weben
	Kopfschlagen	Augenrollen		Boxenlaufen
Zwangshandlung	Schwanz-/Ohrbeißen		Federpicken*	Scheuern
Sonstige		pferdeartiges Aufstehen		Koppen

Haltungsumwelt. Dies konnte für verschiedenste Tierarten in der Zoo-, Labor-, Heim- und Nutztierhaltung gezeigt werden (Zootiere: Wechsler, 1992; Quirke et al., 2012; Haspeslagh et al., 2013; Pomerantz et al., 2013; Shepherdson et al., 2013; Lutz et al., 2014; Labortiere: Garner et al., 2004; Gross et al., 2012; Heimtiere: Wiedenmayer, 1996; Garner et al., 2006; Fischer et al., 2007; Wickens und Heleski, 2010; Sarrafchi und Blokhuis, 2013; Nutztiere: Hansen et al., 1992; Redbo, 1992; Lawrence und Terlouw, 1993; Redbo et al., 1996; Nimon und Broom, 1999; Dixon, 2008; Widowski et al., 2008; Leruste et al., 2014). Dabei ist die Prävalenz je nach Tierart durchaus unterschiedlich (Mason und Latham, 2004). Bei Labortieren ist bekannt, dass durch die Maxime, Versuchsbedingungen über verschiedene Labore hinweg zu standardisieren, meist reizarme Haltungen und damit einhergehend Verhaltensprobleme geschaffen wurden (Richter et al., 2009). Da dies die Sensitivität, Reliabilität und Wiederholbarkeit von Experimenten beeinträchtigen kann, wurde argumentiert, dass auch Labormäuse in angereicherter Umwelt gehalten werden sollten, um die Heterogenität der Versuchsbedingungen zu erhöhen und so, neben dem Wohlbefinden der Versuchstiere, auch die Qualität der Forschungsergebnisse zu verbessern (Wolfer et al., 2004; Garner, 2005; Würbel, 2007; Würbel und Garner, 2007).

Als eine der psychophysiologischen Ursachen von Stereotypen wird häufig Bewältigung (Coping) durch repetitives Verhalten diskutiert. In diesem Zusammenhang ist zu erwähnen, dass die Entwicklung von Stereotypen im Verlauf der Ontogenese ebenfalls darauf hindeutet, dass es sich dabei um erlerntes Verhalten handelt, also vermutlich positiv verstärkt wird. So zeigten Mason und Latham (2004) in ihrer Literaturstudie, dass wenn durch experimentelle Behandlungen das Wohlbefinden gezielt beeinflusst wird, der Großteil der Studien geringeres Wohlbefinden mit hohen Prävalenzen von Stereotypen assoziiert. Wird das Wohlbefinden nicht durch gezielte Behandlung beeinflusst, gibt es allerdings auch Studien, die geringeres Wohlbefinden mit wenig stereotypem Verhalten assoziieren. Dies deutet darauf hin, dass Stereotypen unter Umständen eine (wenn auch eigentlich ungeeignete) Bewältigung von an sich unlösbaren Belastungen bieten kann (siehe Mason und Latham, 2004, für eine ausführliche Diskussion). Es ist aber zu beachten, dass sich dieser Effekt nicht immer zeigt (z. B. von Borell und Hurnik, 1991). Da aber die meisten Stereotypen z. T. schwere Schäden hervorrufen können (Verletzungen/Entzündungen, abnormale Abnutzung von Zähnen oder Gelenken, verringerte Nahrungsaufnahme; siehe Beschreibungen im folgenden Abschnitt), kann dies nicht wirklich als Lösung des Problems betrachtet werden.

Stereotypen im Kontext abnormalen Verhaltens: Beispiele

Im Folgenden werden einige abnormale Verhaltensweisen im Einzelnen vorgestellt, die wir den in Tabelle 2 aufgeführten Kategorien zuordnen. Es ist zu unterscheiden zwischen umorientierten Stereotypen (auf Artgenossen oder unbelebte Objekte gerichtet), Leerlaufhandlungen (ohne Objekt) und Zwangshandlungen, wobei diese Zuordnung nicht immer eindeutig ist, und auch einzelne abnormale Verhaltensweisen (noch) keiner der genannten Kategorien zugeordnet werden können. Der Schwerpunkt der exemplarischen Übersicht liegt bei landwirtschaftlichen Nutztieren.

Eine häufige Stereotypie beim (frisch) abgesetzten Ferkel ist das belly nosing. Darunter versteht man die Manipulation (und das Besaugen) der Bauchseite von Artgenossen mit dem Rüssel. Die Prävalenz ist abhängig vom Absetzalter (Jarvis et al., 2008), was als Hinweis darauf gedeutet werden kann, dass es sich bei dem Verhalten um umorientiertes Saugverhalten handelt. Es kann allerdings auch schon während der Saugphase auftreten (Torrey und Widowski, 2006). Bei restriktiv gefütterten Ferkeln ist die Prävalenz nicht generell erhöht, aber es kommt zu stärkeren individuellen Unterschieden (Bruni et al., 2008; Tucker et al., 2010).

Es gibt auch erste Hinweise auf genetische Grundlagen (Bench und Gonyou, 2007). Die Folgen können von Reizungen bis hin zu offenen, entzündlichen Wunden beim „Opfer“ führen, beim „Täter“ gibt es eine negative Korrelation mit der Nahrungsaufnahme (Widowski et al., 2008). Dadurch kann auf beiden Seiten von deutlich beeinträchtigtem Wohlbefinden ausgegangen werden. Auch bei Rindern treten auf Artgenossen gerichtete orale Stereotypen auf. Das Besaugen von Artgenossen an verschiedenen Körperstellen tritt vor allem bei Kälbern von Milchrindern auf und ist nach dem Trinken besonders häufig. Dabei haben die Art der Tränke sowie die Trinkdauer einen entscheidenden Einfluss (Loberg und Lidfors, 2001). Vermutlich spielen aber auch Energiedefizite bei (langsamem) Absetzen eine Rolle (Leruste et al., 2014). Statt Artgenossen zu besaugen, können Kälber auch ihre Zunge ins Maul umstülpen und besaugen. Dieses sogenannte Zungenrollen wird vor allem von (zu) früh abgesetzten Tieren gezeigt und ist negativ korreliert mit HPA-Basalwerten und akuter Stressreaktivität (Redbo, 1998). Bei Geflügel steht vor allem das Federpicken im Fokus (Dixon, 2008). Darunter versteht man einerseits das Ausrupfen der Federn von Artgenossen, aber andererseits auch das der eigenen (dies tritt vor allem bei Papageien auf). Eine eindeutige Zuordnung zu umorientiertem stereotypem Verhalten oder Zwangshandlungen ist hier noch nicht möglich. Es stellt vermutlich umorientiertes Nahrungssuchverhalten dar. Neben positiven Effekten faserreicher Nahrung (Morrissey et al., 2014) konnten genetische Grundlagen (Turner, 2011) gezeigt werden. Federpicken tritt allerdings auch seltener auf, wenn Küken mit der Henne aufwachsen (Rodenburg et al., 2008). Aber nicht nur Artgenossen können als Objekte stereotypen Verhaltens dienen, sondern auch unbelebte

Objekte. Hier ist vor allem das Stangen- oder Gitterbeißen zu nennen, das artübergreifend auftritt. Ebenfalls artübergreifend sind einige Leerlaufhandlungen, wie zum Beispiel Laufstereotypien, bei denen dieselben Laufwege in nahezu identischer Weise immer wieder abgegangen werden und das sogenannte Weben, bei dem der Kopf ähnlich einem Webschiffchen rhythmisch hin und her bewegt wird. Sauen zeigen, und das vor allem bei Bewegungsrestriktion, Leerkaugen, d. h. sie führen Kaubewegungen unabhängig von der Nahrungsaufnahme aus, wodurch der Speichelfluss angeregt wird und der Speichel als Schaum vor dem Maul sichtbar wird (Stewart et al., 2011). Wird dieser verschluckt, kommt es zu einem Sättigungsgefühl, was die Nahrungsaufnahme verringern kann. Auch bei adulten Rindern tritt stereotypes Zungenschlagen bzw. -rollen auf. Es ist bei mangelndem Faseranteil im Futter und auch in Anbindehaltung besonders häufig (Redbo, 1992). Im Gegensatz zum Zungenrollen juveniler Tiere ist der Bewegungsablauf hier aber eher abgeleitet aus dem Greifen von Gras und somit als Leerlaufhandlung einzuordnen.

Ein weiteres, bei Schweinen häufiges abnormales Verhalten von hoher praktischer Relevanz ist das Schwanz- oder Ohrbeißen (Brunberg et al., 2011), das aber eher den Zwangshandlungen als den Stereotypien zuzuordnen ist, da der Bewegungsablauf deutliche Variationen aufweist. Es wird mit dem Federpicken bei Geflügel verglichen, scheint aber nicht umorientiertem Nahrungssuchverhalten zu entspringen, denn es ist nicht assoziiert mit Hunger (Tucker et al., 2010). Stattdessen handelt es sich wahrscheinlich um umgekehrtes Explorationsverhalten. Es gibt eine positive Korrelation zwischen Schwanzbeißen und Beißen von anderen Körperteilen/Gegenständen (Brunberg et al., 2011). Ähnlich bzw. noch mehr als das belly nosing führt Schwanz- und Ohrbeißen zu offenen Wunden. Dadurch werden Krankheitserreger in die Blutbahn gebracht; in der Folge können Entzündungen bis in das Rückenmark ziehen (Heinonen et al., 2010).

Spezifisch bei Pferden ist das sogenannte Koppen (siehe Übersicht in Wickens und Heleski, 2010), das ein abnormales Verhalten darstellt, das nicht eindeutig als Stereotypie oder Zwangshandlung einzuordnen ist. Dabei kommt es zum Öffnen des Schlundkopfes durch Anspannen der unteren Halsmuskulatur, wobei Luft in die Speiseröhre strömt. Es gibt zwei Varianten: Aufsetzkoppen und Freikoppen. Letzteres tritt deutlich seltener auf. Die Prävalenz des Koppens ist erhöht bei eingeschränktem Sozialkontakt, Konzentratfutter und abruptem Absetzen. Koppen führt zu gastrointestinalen Problemen und verringerter Nahrungsaufnahme (McGreevy und Nicol, 1998).

Stereotypien erkennen

Je nach Schweregrad des abnormalen Verhaltens kann es sehr schnell oder nur durch langfristige Beobachtung des Tieres erkannt werden. In der Praxis hilfreiche Indikatoren sind zum Beispiel erkennbare „Trampelpfade“ bei Laufstereotypien. Hier kann es auch zu Fellabnutzungen bzw. Hautläsionen kommen, wenn das Tier regelmäßig die Gehegebegrenzung streift. Starke Zahnabnutzung oder entsprechende Abnutzungerscheinungen an Stangen oder Kanten können auf orale

Stereotypien hinweisen ebenso wie entsprechende Hautreizungen an Artgenossen. Auch verringerte Futtermehrfang aufgrund des Verschluckens von Fell oder Luft kann auffällig sein.

Die Ursache für Stereotypien lässt sich meist daraus ableiten, welchem Funktionskreis des Verhaltens der Bewegungsablauf zuzuordnen ist. So sind orale Stereotypien oft auf Nahrungsmangel, z. B. bei chronisch restriktiver Fütterung, zurückzuführen. Laufstereotypien können einerseits aus Fluchtversuchen entstehen, andererseits aber auch aus Suchverhalten (nach Futter, Sozialpartnern oder anderem). Mitunter ist die Herkunft eines Bewegungsablaufes bei extremer Verkürzung allerdings kaum noch zu erkennen. Dabei ist zu berücksichtigen, dass auch mehrere Auslöser mit einander interagieren können. So kann chronischer Stress durch reizarme Haltung sich unter Umständen erst dann in Form von Stereotypien auswirken, wenn ein akuter Stressor dazukommt (z. B. Hunger). Hinzu kommt, dass auch besonders traumatische Erfahrungen später bzw. länger andauernd zu Stereotypien führen können. In einem solchen Fall liegt das Auftreten von stereotypen Verhaltensweisen nicht in der aktuellen Situation begründet. Zudem können auch schlicht Erkrankungen oder hormonelle Imbalancen (z. B. während der Pubertät oder Trächtigkeit) als Auslöser wirken. Dazu kommen als Einflussfaktoren das Alter, Geschlecht und genetische Unterschiede zwischen Rassen sowie individuelle Unterschiede.

Stereotypien vermeiden, Wohlbefinden fördern

Die Beziehung zwischen Stereotypie und Wohlbefinden ist sehr komplex (vgl. Mason und Latham, 2004). So bedeutet das Auftreten von Stereotypien nicht zwangsläufig schlechtes Wohlbefinden bei Tieren, ihr Fehlen ist allerdings auch kein verlässliches Zeichen für gutes Wohlbefinden. Generell sollte aber davon ausgegangen werden, dass das Auftreten von Stereotypien ein Warnsignal für mögliches Leiden, d. h. einen negativen emotionalen Zustand, darstellt (Mason und Latham, 2004).

Bestimmten abnormalen Verhaltensweisen wird versucht, durch das Entfernen relevanter Körperteile (Schnabelkürzen gegen Federpicken, Schwänze Kupieren gegen Schwanzbeißen) entgegenzuwirken. Dies stellt unseres Erachtens keinen geeigneten Weg dar, da durch solcherlei Maßnahmen allein die Symptome bekämpft werden, ohne an den Ursachen etwas zu ändern. So sieht der Gesetzgeber auch vor, dass das Kürzen der Schwänze bei Ferkeln nur dann durchgeführt werden darf, wenn „der Eingriff im Einzelfall für die vorgesehene Nutzung des Tieres zu dessen Schutz oder zum Schutz anderer Tiere unerlässlich ist“ (TierSchG, 2014, § 6, Absatz 1, Punkt 6). Der Rat der Europäischen Union fordert: „Ein Kupieren der Schwänze oder eine Verkleinerung der Eckzähne dürfen nicht routinemäßig [...] durchgeführt werden [...]. Bevor solche Eingriffe vorgenommen werden, sind andere Maßnahmen zu treffen, um Schwanzbeißen und andere abnormale Verhaltensweisen zu vermeiden, wobei die Unterbringung und Bestandsdichte zu berücksichtigen sind. Aus diesem Grund müssen ungeeignete Unterbringungsbedingungen oder Haltungsformen geändert werden.“ (EU-

Schweinehaltungsrichtlinie, 2008, Anhang 1, Kapitel 1. Punkt 8). Diese Vorgaben werden jedoch kaum umgesetzt, weshalb schätzungsweise 90–95 % der Ferkel in Europa kupiert werden (EFSA, 2007).

Da abnormales Verhalten wenigstens zum Teil genetisch bedingt ist, gibt es Überlegungen, diesen durch gezielte Zucht entgegenzuwirken, was aber ethisch durchaus diskussionswürdig ist (D'Eath et al., 2010). Ähnlich ist es um pharmakologische Lösungen bestellt, die zwar bestehen (vor allem Antidepressiva: Hugo et al., 2003; Yalcin und Altug, 2007), aber letztlich ebenfalls nur das Symptom behandeln, statt die Ursache zu beseitigen. Zum Teil ist auch falsche Fütterung Ursache von Stereotypen, z. B. zu geringer Faseranteil, Nährstoffmangel o. ä. (z.B. Rushen und de Passillé, 1992; de Leeuw et al., 2008). Eine spezies-adäquate Fütterung kann also als Grundvoraussetzung für die Vermeidung von Stereotypen betrachtet werden.

Umweltanreicherung

Darüber hinausgehend sollte aber die Haltungsumwelt dauerhaft so gestaltet werden, dass das Tier sein natürliches Verhaltensrepertoire ausleben und alle Herausforderungen erfolgreich bewältigen kann (z. B. Wechsler, 1995; Mason et al., 2007). Es scheint naheliegend, dass „angereicherte“ Haltungsbedingungen, die positive Emotionen bei den Tieren erzeugen, nicht nur für eine Verbesserung des Wohlbefindens sorgen, sondern auch dazu beitragen, das Stereotypieproblem zu lösen (Mason et al., 2007). Die ersten Anstöße, Stereotypen bei Tieren durch Umweltanreicherungen entgegenwirken zu wollen, kamen aus dem Bereich der Zootierhaltung (siehe Übersichten in Swaisgood und Shepherdson, 2005; Shyne, 2006). Es wurde davon ausgegangen, dass die Besucher solche Verhaltensweisen nicht sehen wollen, was sich in einer späteren Untersuchung auch bestätigte: Zoobesucher, die Laufstereotypen bei einem Tiger beobachtet hatten, hatten in der Folge einen schlechten Eindruck von der Qualität der Tierpflege und beispielsweise weniger Interesse, Zoos zu unterstützen (Miller, 2012). Zur Erhöhung der biologischen Relevanz der Haltungsumwelt werden in der Regel Gegenstände genutzt, mit denen die Tiere interagieren können (strukturelle Umweltanreicherung). Dies können Spielzeuge, wie zum Beispiel Bälle sein, Bodensubstrate (Einstreu) oder Klettermöglichkeiten, um nur einige zu nennen. Bei Zootieren wird oft Futter in Kartons, Röhren, Baumstämmen, Eisblocks oder ähnlichem „versteckt“, sodass die Tiere länger damit beschäftigt sind. Dies kann zu einer deutlichen Verminderung stereotypen Verhaltens führen (siehe zum Beispiel Metaanalyse in Swaisgood und Shepherdson, 2005). Auch bei Nutztieren können solche Umweltanreicherungen genutzt werden. So kann zum Beispiel Stroh, das zweimal täglich frisch angeboten wird, die Prävalenz von Schwanzbeißen beim Schwein deutlich minimieren, und zwar jeweils mehr als Stroh aus einer Raufe, ein Gummischlauch oder eine Kette (Zonderland et al., 2008).

Kognitive Umweltanreicherung

Generell setzt sich zunehmend die Erkenntnis durch, dass vor allem mit (Futter-)Belohnungen verknüpfte Anreicherungen positive Emotionen in den Tieren auslösen können. Dabei müssen sich die Tiere diese Belohnung „erarbeiten“, wobei auch das Lernvermögen der Tiere gefordert werden kann. Dazu werden die in der

Evolution entwickelten kognitiven Fähigkeiten genutzt, um das Wohlbefinden zu verbessern. Unseres Erachtens bieten solche kognitiven Umweltanreicherungen besonders nachhaltige Beschäftigungsmöglichkeiten, da die gestellten Lernaufgaben immer wieder variiert werden können und sich die Tiere dadurch immer wieder neu mit ihrer Umwelt auseinandersetzen müssen (vgl. Manteuffel et al., 2009a und 2009b; Meyer et al., 2010; Clark, 2011; Puppe et al., 2012). Duncan und Petherick (1991) gehen sogar so weit zu postulieren, dass einzig die Befriedigung der kognitiven Ansprüche entscheidend für das Wohlbefinden ist und die physischen Bedürfnisse dabei quasi zwangsläufig auch bedient werden. Zumindest ist bekannt, dass Tiere kognitive Herausforderung aktiv suchen. So zeigten beispielsweise Zwergziegen, dass sie selbst dann, wenn sie Wasser alternativ an einer Tränke ohne besondere Herausforderung erhalten können, sich ihr Wasser zu einem gewissen Anteil auch in einem Lernautomaten „erarbeiten“ (Langbein et al., 2009). Dies als *contrafreeloading* bezeichnete Verhalten (eine Ressource wird erarbeitet, obwohl sie auch frei zur Verfügung steht; siehe Jensen, 1963), macht deutlich, wie belohnend erfolgreich bewältigte Herausforderungen sind. Dies wird auch darin deutlich, dass Individuen, die eine Lernaufgabe besonders schnell lernten, dort mehr Wasser erarbeiten als die „schlechten Lerner“ (vergl. auch McGowan et al., 2010, zu *contrafreeloading* als Anreicherung bei Grizzlybären).

Bei Zootieren wird die hohe Bereitschaft zum Lernen bei vielen Arten genutzt, um insbesondere unangenehme, aber notwendige Prozeduren wie medizinische Untersuchungen o. ä. für die Tiere angenehmer zu gestalten. Dazu wird positive operante Konditionierung (positive reinforcement training, PRT) eingesetzt (siehe Übersicht in Meyer et al. 2010). Pomerantz und Terkel (2009) zum Beispiel trainierten Schimpansen darauf, verschiedene Regionen ihres Körpers zu präsentieren. Sie konnten zeigen, dass dadurch eine Reduzierung abnormalen (u. a. Haare Ausrupfen und stereotype Bewegungen) und stressbezogenen Verhaltens und eine gleichzeitige Zunahme soziopositiven Verhaltens erreicht werden kann. Beim Hausschwein wurde an unserem Institut ein Ansatz zur kognitiven Umweltanreicherung entwickelt. Dabei ist eine akustische Lernaufgabe zu lösen, um Futter zu erhalten: die Tiere müssen ihren individuellen Aufrufton lernen, mit dem sie zur Futterstation gerufen werden. Nur, wenn ein Tier gerufen wurde, kann es dort auch eine Futterportion abrufen. Bei der Entwicklung dieses Systems wurde eine Kombination aus klassischer und operanter Konditionierung genutzt. Es konnte gezeigt werden, dass die Aufruffütterung positive Effekte auf die Tiergesundheit (Ernst et al., 2006), das Tierverhalten (Puppe et al., 2007; Zebunke et al., 2013) und sogar die Fleischqualität (Fiedler et al., 2005) hat und die Tiere beim Aufruf und der anschließenden Fütterung in einen physiologisch nachweisbaren positiven affektiven Zustand versetzt werden (Kalbe und Puppe, 2010; Zebunke et al., 2011). Außerdem zeigten per Aufruf gefütterte Tiere weniger stereotypes belly nosing. In einer aktuellen Folgestudie zeigte sich, dass die aktive Kontrolle der Belohnung hier entscheidend war, während die reine Antizipation von Belohnungen ohne aktive Kontrolle keine Verbesserung des Wohlbefindens bewirkt (Mahnhardt et al., 2014).

Schlussfolgerungen

Sind Stereotypen ein Indikator für Leiden und beeinträchtigt Wohlbefinden? Diese Frage ist keineswegs trivial und nicht pauschal zu beantworten. In den meisten Fällen weist das Auftreten von Stereotypen auf ein deutlich erhöhtes Risiko von Leiden und beeinträchtigtem Wohlbefinden hin (Broom, 1991; Dantzer, 1991; Mason, 1991b; Rushen, 2003; Dawkins, 2008). Es sind aber verschiedene Faktoren zu beachten. Zunächst einmal können auch bestimmte Erkrankungen oder natürliche Hormonschwankungen Stereotypen auslösen, wobei nur sekundär von Leiden ausgegangen werden kann. Dann ist der Faktor Zeit zu berücksichtigen: wie erwähnt können Stereotypen sich stark vom Auslöser emanzipieren und „verselbständigen“ oder auf zurückliegenden Traumata basieren. Das bedeutet, dass in diesen Fällen auftretende Stereotypen nicht unbedingt auf aktuelles, sondern zurückliegendes Leiden hinweisen können. Auch kann die (in manchen Fällen) durch stereotypes Verhalten ausgelöste Aktivierung des Belohnungssystems und Herabregulierung der HPA-Achse auch als Zeichen verringerten Leidens interpretiert werden. Zudem kann die Ursache-Wirkungs-Beziehung in beiden Richtungen wirken: Frustration durch unterdrücktes motiviertes Verhalten (unter dem die Tiere durchaus leiden können) kann stereotypes Verhalten auslösen, die Folgen dieses Verhaltens können aber wiederum zu körperlichen Schäden, und damit verbunden Leiden, führen.

Unabhängig davon, ob Stereotypen durch aktuelle oder zurückliegende Haltungsprobleme ausgelöst wurden bzw. werden und ob ein oder mehrere auslösende Faktoren wirken, ist aber festzuhalten, dass sie durch adäquate Haltungsbedingungen oft vermieden bzw. gemildert werden können. Vor allem Anreicherungen der Haltungsumwelt, durch die das Tier sein „normales“ Verhalten (oder unschädliche Alternativen) ausführen und damit seine Motivation, ein bestimmtes Verhalten auszuführen, befriedigen kann, stellen sinnvolle Maßnahmen zur Vermeidung bzw. Verminderung von Stereotypen dar.

Danksagung

Die Autoren danken zwei anonymen Gutachtern für ihre Anmerkungen zu einer früheren Version des Manuskriptes. Sandra Döpjan dankt der Deutschen Veterinärmedizinischen Gesellschaft für die Einladung zur Tagung „Schmerzen, Leiden und Schäden – erkennen, messen, bewerten“ der Fachgruppen „Ethologie und Tierhaltung“ sowie „Tierschutz“, die den Anstoß für den vorliegenden Artikel gegeben hat.

Conflict of interest

Es bestehen und bestanden keine geschützten, finanziellen, beruflichen oder anderen persönlichen Interessen an einem Produkt, Service und/oder einer Firma, welche die in diesem Manuskript dargestellten Inhalte oder Meinungen beeinflussen könnten.

Literatur

- Bench CJ, Gonyou HW (2007):** Effect of environmental enrichment and breed line on the incidence of belly nosing in piglets weaned at 7 and 14 days-of-age. *Appl Anim Behav Sci* 105: 26–41.
- Broom DM (1991):** Animal Welfare – Concepts and measurement. *J Anim Sci* 69: 4167–4175.
- Brunberg E, Wallenbeck A, Keeling LJ (2011):** Tail biting in fattening pigs: Associations between frequency of tail biting and other abnormal behaviours. *Appl Anim Behav Sci* 133: 18–25.
- Bruni A, Quinton VM, Widowski TM (2008):** The effect of feed restriction on belly nosing behaviour in weaned piglets. *Appl Anim Behav Sci* 110: 203–215.
- Clark FE (2011):** Great ape cognition and captive care: Can cognitive challenges enhance well-being? *Appl Anim Behav Sci* 135: 1–12.
- Dantzer R (1991):** Stress, stereotypes and welfare. *Behav Process* 25: 95–102.
- Dawkins MS (2008):** The science of animal suffering. *Ethology* 114: 937–945.
- D'Eath RB, Conington J, Lawrence AB, Olsson I, Sandoe P (2010):** Breeding for behavioural change in farm animals: Practical, economic and ethical considerations. *Anim Welfare* 19: 17–27.
- D'Eath RB, Tolkamp BJ, Kyriazakis I, Lawrence AB (2009):** 'Freedom from hunger' and preventing obesity: the animal welfare implications of reducing food quantity or quality. *Anim Behav* 77: 257–288.
- De Leeuw JA, Bolhuis JE, Bosch G, Gerrits WJJ (2008):** Effects of dietary fibre on behaviour and satiety in pigs. *P Nutr Soc* 67: 334–342.
- Dixon LM (2008):** Feather pecking behaviour and associated welfare issues in laying hens. *Avian Biol Res* 1: 73–87.
- Duncan IJH, Petherick JC (1991):** The implications of cognitive processes for animal welfare. *J Anim Sci* 69: 5017–5022.
- DSM-IV-TR (2003):** Saß H, Wittchen HU, Zaudig M, Houben I (Hrsg.): Diagnostisches und Statistisches Manual Psychischer Störungen DSM-IV-TR: Textrevision. Hogrefe.
- EFSA (2007):** Scientific opinion of the Panel on Animal Health and Welfare on a request from the Commission on the risks associated with tail biting in pigs and possible means to reduce the need for tail docking considering the different housing and husbandry systems. *EFSA (European Food Safety Authority) Journal* 611: 1–13.
- 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. *Physiol Behav* 89: 448–456.
- EU-Schweinehaltungsrichtlinie (2008):** Richtlinie 2008/120/EG DES Rates vom 18. Dezember 2008 über Mindestanforderungen für den Schutz von Schweinen. *Amtsblatt der Europäischen Union* L47: 5–13.
- Fiedler I, Küchenmeister U, Ender K, Haider W, Ernst K, Puppe B, Manteuffel G (2005):** Reaktion der Muskulatur auf eine stimulierende Haltung – Befunde am Kotelettmuskel (*M. longissimus*) von Landrasse-Schweinen. *Deut Tierarztl Wochenschr* 112: 363–368.
- Fischer K, Gebhardt-Henrich S, Steiger A (2007):** Behaviour of golden hamsters (*Mesocricetus auratus*) kept in four different cage sizes. *Anim Welfare* 16: 85–93.
- Fraser D, Weary DM, Pajor EA, Milligan BN (1997):** A scientific conception of animal welfare that reflects ethical concerns. *Anim Welfare* 6: 187–205.

- Garner JP (2005):** Stereotypies and other abnormal repetitive behaviors: Potential impact on validity, reliability, and replicability of scientific outcomes. *Ilar J* 46: 106–117.
- Garner JP, Dufour B, Gregg LE, Weisker SM, Mench JA (2004):** Social and husbandry factors affecting the prevalence and severity of barbering ('whisker trimming') by laboratory mice. *Appl Anim Behav Sci* 89: 263–282.
- Garner JP, Mason GJ (2002):** Evidence for a relationship between cage stereotypies and behavioural disinhibition in laboratory rodents. *Behav Brain Res* 136: 83–92.
- Garner JP, Meehan CL, Famula TR, Mench JA (2006):** Genetic, environmental, and neighbor effects on the severity of stereotypies and feather picking in Orange-winged Amazon parrots (*Amazona amazonica*): An epidemiological study. *Appl Anim Behav Sci* 96: 153–168.
- Gross AN, Richter SH, Engel AKJ, Würbel H (2012):** Cage-induced stereotypies, perseveration and the effects of environmental enrichment in laboratory mice. *Behav Brain Res* 234: 61–68.
- Hansen S, Hansen B, Damgaard B (1992):** The effects of cage environment on the welfare of mink. *Norw J Agr Sci*: 536–544.
- Haspelslagh M, Stevens J, de Groot E, Dewulf J, Kalmar I, Moons C (2013):** A survey of foot problems, stereotypic behaviour and floor type in Asian elephants (*Elephas maximus*) in European zoos. *Anim Welfare* 22: 437–443.
- Heinonen M, Orro T, Kokkonen T, Munsterhjelm C, Peltoniemi O, Valros A (2010):** Tail biting induces a strong acute phase response and tail-end inflammation in finishing pigs. *Vet J* 184: 303–307.
- Hugo C, Seier J, Mdhului C, Daniels W, Harvey BH, du Toit D, Wolfe-Coote S, Nel D, Stein DJ (2003):** Fluoxetine decreases stereotypic behavior in primates. *Prog Neuro-Psychoph* 27: 639–643.
- Jarvis S, Moinard C, Robson SK, Sumner BE, Douglas AJ, Seckl JR, Russell JA, Lawrence AB (2008):** Effects of weaning age on the behavioural and neuroendocrine development of piglets. *Appl Anim Behav Sci* 110: 166–181.
- Jensen, GD (1963):** Preference for bar pressing over free-loading as a function of number of rewarded presses. *J Exp Psychol* 65: 451–454.
- Jones JB, Burgess LR, Wathes CM, Webster AJF (1996):** Behavioural responses of pigs to atmospheric ammonia in a chronic choice test. *Anim Sci* 63: 437–445.
- Kalbe C, Puppe B (2010):** Long-term cognitive enrichment affects opioid receptor expression in the amygdala of domestic pigs. *Genes Brain Behav* 9: 75–83.
- 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? *Appl Anim Behav Sci* 120: 150–158.
- Langen M, Kas MJH, Staal WG, van Engeland H, Durston S (2011a):** The neurobiology of repetitive behavior: Of mice... *Neurosci Biobehav R* 35: 345–355.
- Langen M, Durston S, Kas MJH, van Engeland H, Staal WG (2011b):** The neurobiology of repetitive behavior: ... and men. *Neurosci Biobehav R* 35: 356–365.
- Latham NR, Mason G (2008):** Maternal deprivation and the development of stereotypic behaviour. *Appl Anim Behav Sci* 110: 84–108.
- Lawrence AB, Terlouw EMC (1993):** A review of behavioural factors involved in the development and continued performance of stereotypic behaviors in pigs. *J Anim Sci* 71: 2815–2825.
- Leruste H, Brscic M, Cozzi G, Kemp B, Wolthuis-Fillerup M, Lensink B, Bokkers E, van Reenen C (2014):** Prevalence and potential influencing factors of non-nutritive oral behaviors of veal calves on commercial farms. *J Dairy Sci* 97: 7021–7030.
- Lewis MH, Bodfish JW (1998):** Repetitive behavior disorders in autism. *Ment Retard Dev D R* 4: 80–89.
- Loberg J, Lidfors L (2001):** Effect of milkflow rate and presence of a floating nipple on abnormal sucking between dairy calves. *Appl Anim Behav Sci* 72: 189–199.
- Lutz CK, Williams PC, Sharp R (2014):** Abnormal behavior and associated risk factors in captive baboons (*Papio hamadryas* spp.). *Am J Primatol* 76: 355–361.
- Mahnhardt S, Brietzke J, Kanitz E, Schön PC, Tuchscherer A, Gimsa U, Manteuffel G (2014):** Anticipation and frequency of feeding affect heart reactions in domestic pigs. *J Anim Sci* 92: 4878–4887.
- Manteuffel G, Langbein J, Puppe B (2009 a):** Increasing farm animal welfare by positively motivated instrumental behaviour. *Appl Anim Behav Sci* 118: 191–198.
- Manteuffel G, Langbein J, Puppe B (2009 b):** From operant learning to cognitive enrichment in farm animal housing: Bases and applicability. *Anim Welfare* 18: 87–95.
- Mason GJ (1991a):** Stereotypies - A critical review. *Anim Behav* 41: 1015–1037.
- Mason GJ (1991b):** Stereotypies and suffering. *Behav Process* 25: 103–115.
- Mason G, Clubb R, Latham N, Vickery S (2007):** Why and how should we use environmental enrichment to tackle stereotypic behaviour? *Appl Anim Behav Sci* 102: 163–188.
- Mason GJ, Latham NR (2004):** Can't stop, won't stop: is stereotypy a reliable animal welfare indicator? *Anim Welfare* 13: S57–S69.
- McGowan RT, Robbins CT, Alldredge J, Newberry RC (2010):** Contrafreeloading in grizzly bears: Implications for captive foraging enrichment. *Zoo Biol* 29: 484–502.
- McGreevy P, Nicol C (1998):** Physiological and behavioral consequences associated with short-term prevention of crib-biting in horses. *Physiol Behav* 65: 15–23.
- Meyer S, Puppe B, Langbein J (2010):** Kognitive Umweltenreicherung bei Zoo- und Nutztieren – Implikationen für Verhalten und Wohlbefinden der Tiere. *Berl Munch Tierarztl Wochenschr* 123: 446–456.
- Miller LJ (2012):** Visitor reaction to pacing behavior: Influence on the perception of animal care and interest in supporting zoological institutions. *Zoo Biol* 31: 242–248.
- Mills DS (2003):** Medical paradigms for the study of problem behaviour: a critical review. *Appl Anim Behav Sci* 81: 265–277.
- Mills D, Marchant-Forde J, McGreevy P, Morton D, Nicol C, Phillips C, Sandøe P, Swaisgood R (Hrsg.) (2010):** The encyclopedia of applied animal behaviour and welfare. CAB International, Wallingford, UK.
- Morgan KN, Tromborg CT (2007):** Sources of stress in captivity. *Appl Anim Behav Sci* 102: 262–302.
- Morrissey KLH, Widowski T, Leeson S, Sandilands V, Arnone A, Torrey S (2014):** The effect of dietary alterations during rearing on feather condition in broiler breeder females. *Poultry Sci* 93: 1636–1643.
- Nimon AJ, Broom DM (1999):** The welfare of farmed mink (*Mustela vison*) in relation to housing and management: A review. *Anim Welfare* 8: 205–228.

- Pomerantz O, Meiri S, Terkel J (2013):** Socio-ecological factors correlate with levels of stereotypic behavior in zoo-housed primates. *Behav Process* 98: 85–91.
- Pomerantz, Terkel, J (2009):** Effects of positive reinforcement training techniques on the psychological welfare of zoo-housed chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Am J Primatol* 71: 687–695.
- Puppe B, Ernst K, Schön PC, Manteuffel G (2007):** Cognitive enrichment affects behavioural reactivity in domestic pigs. *Appl Anim Behav Sci* 105: 75–86.
- Puppe B, Zebunke M, Döpjan S, Langbein J (2012):** Kognitiv-emotionale Umweltbewältigung beim Hausschwein – Herausforderung für Tierhaltung und Tierschutz. *Züchtungskunde* 84: 307–319.
- Quirke T, O’Riordan RM, Zuur A (2012):** Factors influencing the prevalence of stereotypical behaviour in captive cheetahs (*Acinonyx jubatus*). *Appl Anim Behav Sci* 142: 189–197.
- Redbo I (1992):** The influence of restraint on the occurrence of oral stereotypies in dairy-cows. *Appl Anim Behav Sci* 35: 115–123.
- Redbo I (1998):** Relations between oral stereotypies, open-field behavior, and pituitary-adrenal system in growing dairy cattle. *Physiol Behav* 64: 273–278.
- Redbo I, Emanuelson M, Lundberg K, Oredsson N (1996):** Feeding level and oral stereotypies in dairy cows. *Anim Sci* 62: 199–206.
- Richter SH, Garner JP, Würbel H (2009):** Environmental standardization: Cure or cause of poor reproducibility in animal experiments? *Nat Methods* 6: 257–261.
- Rodenburg T, Komen H, Ellen ED, Uitdehaag KA, van Arensdonk JA (2008):** Selection method and early-life history affect behavioural development, feather pecking and cannibalism in laying hens: A review. *Appl Anim Behav Sci* 110: 217–228.
- Rushen J (2003):** Changing concepts of farm animal welfare: Bridging the gap between applied and basic research. *Appl Anim Behav Sci* 81: 199–214.
- Rushen J, de Passillé AM (1992):** The scientific assessment of the impact of housing on animal welfare – A critical review. *Can J Anim Sci* 72: 721–743.
- Sarrafchi A, Blokhuis H (2013):** Equine stereotypic behaviors: Causation, occurrence, and prevention. *J Vet Behav* 8: 386–394.
- Shepherdson D, Lewis KD, Carlstead K, Bauman J, Perrin N (2013):** Individual and environmental factors associated with stereotypic behavior and fecal glucocorticoid metabolite levels in zoo housed polar bears. *Appl Anim Behav Sci* 147: 268–277.
- Shyne A (2006):** Meta-analytic review of the effects of enrichment on stereotypic behavior in zoo mammals. *Zoo Biol* 25: 317–337.
- Stewart C, Boyle L, O’Connell N (2011):** The effect of increasing dietary fibre and the provision of straw racks on the welfare of sows housed in small static groups. *Anim Welfare* 20: 633–640.
- Swaisgood RR, Shepherdson DJ (2005):** Scientific approaches to enrichment and stereotypies in zoo animals: What’s been done and where should we go next? *Zoo Biol* 24: 499–518.
- TierSchG (2014):** Tierschutzgesetz in der Fassung der Bekanntmachung vom 18. Mai 2006 (BGBl. I S. 1206, 1313), das zuletzt durch Artikel 3 des Gesetzes vom 28. Juli 2014 (BGBl. I S. 1308) geändert worden ist.
- Torrey S, Widowski TM (2006):** Is belly nosing redirected suckling behaviour? *Appl Anim Behav Sci* 101: 288–304.
- Tschanz B (1985):** Kriterien für die Beurteilung von Haltungssystemen für landwirtschaftliche Nutztiere aus ethologischer Sicht. *Tierärztl Umschau* 40: 730–738.
- Tucker AL, Atkinson JL, Millman ST, Widowski TM (2010):** Metabolic indicators of nutritional stress are not predictive of abnormal oral behavior in piglets. *Physiol Behav* 100: 277–283.
- Turner SP (2011):** Breeding against harmful social behaviours in pigs and chickens: State of the art and the way forward. *Appl Anim Behav Sci* 134: 1–9.
- Von Borell E, Hurnik JF (1991):** Stereotypic behavior, adrenocortical function, and open-field behavior of individually confined gestating sows. *Physiol Behav* 49: 709–713.
- Wechsler, B (1992):** Stereotypies and attentiveness to novel stimuli – a test in polar bears. *Appl Anim Behav Sci* 33: 381–388.
- Wechsler B (1995):** Coping and coping strategies – A behavioral view. *Appl Anim Behav Sci* 43: 123–134.
- Wickens CL, Heleski CR (2010):** Crib-biting behavior in horses: A review. *Appl Anim Behav Sci* 128: 1–9.
- Widowski TM, Torrey S, Bench CJ, Gonyou HW (2008):** Development of ingestive behaviour and the relationship to belly nosing in early-weaned piglets. *Appl Anim Behav Sci* 110: 109–127.
- Wiedenmayer C (1996):** Effect of cage size on the ontogeny of stereotyped behaviour in gerbils. *Appl Anim Behav Sci* 47: 225–233.
- Wolfer DP, Litvin O, Morf S, Nitsch RM, Lipp HP, Würbel H (2004):** Cage enrichment and mouse behaviour – Test responses by laboratory mice are unperturbed by more entertaining housing. *Nature* 432: 821–822.
- Würbel H (2007):** Environmental enrichment does not disrupt standardisation of animal experiments. *Altex-Altern Tierexp* 24: 70–73.
- Würbel H, Garner JP (2007):** Refinement of rodent research through environmental enrichment and systematic randomization. www.nc3rs.org.uk
- Yalcin E, Aytug N (2007):** Use of fluoxetine to treat stereotypical pacing behavior in a brown bear (*Ursus arctos*). *J Vet Behav* 2: 73–76.
- Zebunke M, Langbein J, Manteuffel G, Puppe B (2011):** Autonomic reactions indicating positive affect during acoustic reward learning in domestic pigs. *Anim Behav* 81: 481–489.
- Zebunke M, Puppe B, Langbein J (2013):** Effects of cognitive enrichment on behavioural and physiological reactions of pigs. *Physiol Behav* 118: 70–79.
- Zonderland JJ, Wolthuis-Fillerup M, van Reenen CG, Bracke MBM, Kemp B, den Hartog LA, Spoolder HAM (2008):** Prevention and treatment of tail biting in weaned piglets. *Appl Anim Behav Sci* 110: 269–281.

Korrespondenzadresse:

Dr. Sandra Döpjan
 Institut für Verhaltensphysiologie
 Leibniz-Institut für Nutztierbiologie
 Wilhelm-Stahl-Allee 2
 18196 Dummerstorf
 duepjan@fbn-dummerstorf.de