

DOI: 10.3969/j.issn.2095-9869.20251107002

http://www.yykxjz.cn/

刘大鹏, 王馨, 朱柏杉, 王芳. 甲壳动物疼痛感知研究进展. 渔业科学进展, 2026, 47(2): 158–167

LIU D P, WANG X, ZHU B S, WANG F. Research progress on pain perception in crustaceans. Progress in Fishery Sciences, 2026, 47(2): 158–167

甲壳动物疼痛感知研究进展*

刘大鹏¹ 王馨² 朱柏杉^{1,3} 王芳^{1①}

(1. 中国海洋大学 海水养殖教育部重点实验室 山东 青岛 266003; 2. 山东省海洋科学研究院 山东 青岛 266104; 3. 马克斯·普朗克动物行为研究所 德国 康斯坦茨 78462)

摘要 作为全球重要的水产养殖和捕捞类群, 甲壳动物是否具有疼痛感知能力长期存在争议, 该问题已成为神经科学和动物福利领域的研究焦点。传统观点认为甲壳动物仅具有伤害感受反射, 无法感知疼痛, 但随着研究深入, 越来越多证据表明甲壳动物对伤害刺激的反应远比预期复杂。本文区分了伤害感受与疼痛的概念差异, 从行为学、生理学和神经生物学三个层面, 综述了甲壳动物疼痛感知研究的最新进展。现有研究表明, 甲壳动物在面对伤害刺激时表现出保护性运动反应、动机权衡和快速回避学习等复杂行为; 伤害刺激可引发持续应激, 且局部麻醉剂和镇痛剂具有抑制疼痛相关行为的潜力; 神经生物学研究证实了多种伤害感受器的存在及中枢神经系统的信息整合能力。然而, 现有研究在实验设计一致性和证据链整合等方面仍存在不足。本文为深入理解甲壳动物疼痛感知提供了理论参考, 为完善动物福利评估体系和推动渔业可持续发展提供了依据。

关键词 甲壳动物; 疼痛感知; 行为响应; 生理特征; 动物福利

中图分类号 S966.1 **文献标识码** A **文章编号** 2095-9869(2026)02-0158-10

以虾蟹为代表的甲壳动物是全球渔业的重要经济物种(Bondad-Reantaso *et al*, 2012), 其神经结构与脊椎动物存在显著不同(Crump *et al*, 2022)。基于这一结构差异, 传统观点认为它们对伤害刺激的反应仅限于简单反射, 属于无意识的自动过程, 不具备感知疼痛的能力(Rose *et al*, 2014)。这一认识使得甲壳动物在动物福利与伦理研究中被忽视(Diggles, 2019; Elwood, 2025; Kellert, 1993)。然而, 近年来神经科学和行为学研究不断挑战这一观点。多项研究表明, 甲壳动物对伤害刺激的行为和神经反应远比想象复杂, 并表现出诸多与哺乳动物疼痛体验相似的特征(Elwood, 2025; Sneddon, 2015; Wuertz *et al*, 2023)。这使得“甲壳动物能否感知疼痛”从边缘议题演变为兼具科学和实践意义的研究前沿。

探讨甲壳动物的疼痛感知能力, 不仅有助于深化对其神经与行为复杂性的科学认识, 也具有重要的实践与伦理价值。在实践层面, 明确其疼痛感知特征可为优化养殖、捕捞、运输及屠宰等环节提供科学依据(Albalat *et al*, 2022; Conte *et al*, 2021; Pedrazzani *et al*, 2024), 从而促进动物福利改善与产品质量提升, 实现水产养殖业、捕捞业可持续发展和经济效益最大化。在伦理层面, 欧盟、英国等已将部分甲壳动物纳入动物福利立法(Neil *et al*, 2024), 影响了行业规范制定和公众消费选择, 反映出国际社会对非脊椎动物道德责任的重新审视。

基于此, 本文将从疼痛和伤害感受的基本概念出发, 系统综述甲壳动物在行为、生理和神经结构层面的研究进展, 梳理当前研究中的科学证据与争议, 为

* 国家自然科学基金青年项目(32202897)和国家自然科学基金面上项目(32373103)共同资助。刘大鹏, 副教授, Email: LDP@ouc.edu.cn

① 通信作者: 王芳, 教授, Email: wangfang249@ouc.edu.cn

收稿日期: 2025-11-07, 收修改稿日期: 2025-12-21

完善动物福利评估体系和推动渔业可持续发展提供参考。

1 伤害感受与疼痛定义

要探讨甲壳动物是否感受疼痛,首先需要区分疼痛与伤害感受的定义,二者的混淆是诸多争议的根源(Elwood *et al*, 2019),厘清其界限对于理解本领域的研究至关重要。

1.1 伤害感受

伤害感受是机体通过神经系统对伤害刺激进行感知和处理的过程,并引发相应的保护性反应(Burrell, 2017)。这种能力广泛存在于动物界,不仅见于哺乳动物和昆虫,甚至存在于水蛭等结构简单的生物中(Sneddon, 2018)。伤害感受可通过反射弧介导快速、不自主的反射动作(Kavaliers, 1988)。例如,当手指触碰灼热物体时,伤害感受器便被激活,随后信号经感觉神经元传至脊髓,直接触发运动神经元引起肌肉收缩,使手迅速缩回。这一反应发生在大脑皮层产生疼痛主观感觉之前,由伤害感受而非疼痛体验驱动,无需意识参与(Tracey, 2017)。因此,伤害感受与疼痛体验密切相关,但二者是不同的过程。

1.2 疼痛

与伤害感受不同,疼痛是一种与潜在或实际组织损伤相关的不愉快感觉和情感体验(Sneddon *et al*, 2014)。该定义反映了疼痛的双重属性,既包括对刺激位置、强度和性质等的生理感知,也包含随之产生的痛苦、恐惧和焦虑等负面情感体验(Stott, 1981)。情感成分是疼痛的核心特征,使其区别于单纯的伤害感受。从功能角度看,疼痛的作用超越了伤害感受的即时防御功能(Gherardi, 2009)。它不仅促使动物在受刺激时产生回避反应,还通过形成强烈的负面记忆驱动学习和长期的行为调整,使动物能够在未来识别并主动规避曾引发痛苦的情境(Magee *et al*, 2013)。

2 疼痛感知研究方法

由于疼痛本质上是一种主观体验,我们无法直接进入其他生物的意识世界,因此任何关于动物疼痛的判定都只能基于间接推断(Dawkins, 2006)。受此限制,动物疼痛研究主要依赖类比论证(Sherwin, 2001),即通过观察动物在面对伤害刺激时,是否表现出与人类相似的行为、生理和神经反应,并据此推断其主观体验。然而,这种方法存在局限性,相似的外在反应

可能源于完全不同的神经调控机制。某些看似与疼痛相关的复杂行为,如清理伤口或回避行为,可能仅是无意识的伤害感受程序,而非真正的疼痛体验(Diggles, 2019)。为克服上述局限,研究重点已从单纯关注“动物是否对伤害有反应”,转向验证“其反应是否具备疼痛的关键特征”(Crump *et al*, 2022; Pedrazzani *et al*, 2024)。理论上,真正的疼痛应超越瞬时的伤害性反射,通过中枢神经系统的整合处理,驱动基于经验的行为调整与动机权衡,从而促进个体的长期生存。在此背景下,已建立多种涵盖脊椎动物(Bateson, 1991)、无脊椎动物(Crump *et al*, 2022; Elwood, 2011)乃至全类群(Sneddon *et al*, 2014)的指标框架,但在指标选取及权重分配方面仍未形成统一共识。

行为学响应被普遍视为判断疼痛感知的核心依据,典型行为特征包括针对损伤部位的维护、快速回避学习、动机状态的改变以及风险规避倾向的增强(Elwood, 2019)。这些行为反映了动物在不同需求间的权衡决策,与疼痛的情感成分和长期适应功能相一致(Birch *et al*, 2022; Elwood, 2023)。相比之下,生理变化、神经结构特征及药理学响应多被视为支持性证据,用于阐释行为机制(Conte *et al*, 2021; Diggles, 2019; Elwood, 2023)。尽管单一生理指标不足以确证疼痛体验,但与行为证据的结合可显著增强推断的可信度。因此,多数评估体系均不同程度地纳入了生理和神经层面的指标(Crump *et al*, 2022; Puri *et al*, 2010、2015)。当前评估策略中, Birch 等(2022)提出的“八项标准”框架最具代表性。该框架整合了行为、生理与神经指标,并引入置信度评估方法,已被应用于昆虫等无脊椎动物的疼痛分析(Gibbons *et al*, 2022)。尽管关于是否需严格满足全部八项判据及其权重分配仍存争议(Irvine, 2022; Jablonka *et al*, 2022),但该框架的提出反映了当前的发展趋势,即通过多证据链的整合,对动物疼痛感知能力进行整体评估。

与理论框架的快速发展相比,针对甲壳动物的实证研究仍相对滞后。现有研究多直接借鉴脊椎动物的实验范式,在行为、生理、神经结构和药理等不同层面积累了一定证据(表 1)。为直观呈现甲壳动物疼痛感知的潜在机制及当前证据的逻辑关系,本文构建了综合概念框架(图 1)。该框架整合了从伤害刺激输入到复杂行为输出的全过程,明确区分了不经神经中枢的简单反射通路与涉及中枢整合的潜在疼痛感知通路。基于此框架,本文将在后续章节中,分别从行为学(第 3 节)、生理学(第 4 节)以及神经生物学(第 5 节)三个角度,系统梳理甲壳动物疼痛感知的最新研究进展。

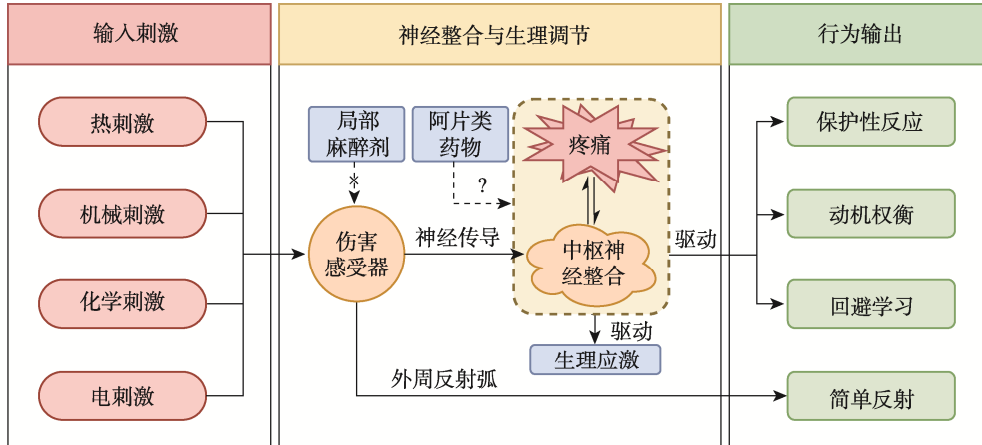


图1 甲壳动物疼痛感知的综合概念框架

Fig.1 A comprehensive conceptual framework for pain perception in crustaceans

表1 不同动物类群疼痛感知评估证据的比较

Tab.1 Comparative evidence for pain perception assessment in different animal groups

证据维度	人类	哺乳动物(非人类)	硬骨鱼类	甲壳动物
行为学	主观口述报告、情感描述、复杂的保护行为	面部表情量表、自我给药、复杂动机权衡、位置偏好	保护性反应、动机权衡、长期行为改变	保护性反应、动机权衡、快速回避学习
生理学	皮质醇等应激激素显著波动、自主神经反应	皮质醇水平升高、心率变异性改变、代谢率升高	皮质醇水平升高、鳃盖运动频率增加	血淋巴乳酸/葡萄糖升高,但难以区分疼痛与一般应激
药理学	局部麻醉剂和阿片类药物均具有明确的特异性镇痛及情感缓解作用	阿片类药物及非甾体抗炎药有效、存在自我给药行为	局部麻醉剂有效、阿片类药物可逆转疼痛相关行为	局部麻醉剂可阻断保护行为;阿片类药物效应存在争议,可能仅导致镇静或运动抑制而非镇痛
神经生物学	大脑皮层高度特化,负责痛觉与情感整合	具有与人类同源的大脑皮层和边缘系统结构	存在高温、机械、乙酸和电刺激等伤害感受器;缺乏新皮层,但端脑具备与杏仁核/海马体类似的功能同源性	存在高温、机械、乙酸和电刺激等伤害感受器;脑-腹神经索分布式结构,缺乏同源脑区
疼痛感知推断强度	确证	广泛接受	普遍接受	尚未形成共识

3 疼痛感知的行为学研究

行为反应是评估动物疼痛感知的重要证据。相较于简单的伤害感受反射,疼痛驱动的行为通常表现出更高的复杂性与可塑性,这一特征已成为区分两者的关键标准,并广泛应用于哺乳动物、鱼类及头足类等的疼痛研究(Browne *et al*, 2017; Crook *et al*, 2011; Sneddon, 2019)。单纯由伤害感受介导的反应通常表现为简单、瞬时且高度刻板的行为模式。而在伤害刺激下,甲壳动物表现出保护性反应、动机权衡和快速回避学习等多样化行为(Appel *et al*, 2009a、2009b),这种复杂性和可塑性已被视为疼痛相关行为的重要判据之一。

3.1 保护性反应

保护性反应是指动物对受伤部位表现出复杂、持续且有针对性的护理行为,如清理、摩擦受伤部位、摇动或举起受伤肢体等(Elwood *et al*, 2009; Zimmerman, 1986),反映了动物感知、定位受伤区域并尝试减轻不适的能力。Barr 等(2008)首次在甲壳动物中观察到保护性反应,当触角被涂抹乙酸或氢氧化钠后,长臂虾(*Palaemon elegans*)会用该触角摩擦水箱壁,并反复清理和梳理受刺激部位。然而,在预先施用局部麻醉剂苯佐卡因后,保护性反应会显著减少,表明该行为由特定伤害信号驱动。类似行为也出现在蟹类中。例如,滨蟹(*Carcinus maenas*)会用螯足摩擦受到乙酸刺激的口器或眼部(Elwood *et al*, 2017)。方

蟹(*Hemigrapsus sanguineus*)不仅会持续摇动和摩擦被注射福尔马林的附肢,还会在行走时减少其使用(Dyuzen *et al.*, 2012)。此外,电击、机械损伤等刺激也会引发甲壳动物的保护性反应(Appel *et al.*, 2009b; Kasiouras *et al.*, 2024; McCambridge *et al.*, 2016)。这些保护行为均超出了局部反射弧的解释范畴,表明动物可能处于持续的不适状态。

然而, Puri 等(2010)在对白虾(*Litopenaeus setiferus*)、小长臂虾(*Palaemonetes* sp.)和克氏原螯虾(*Procambarus clarkii*)的研究中,未能重现类似的保护性反应,由此引发了对其结果可信度的争议。对于复现失败的原因,存在不同观点。Elwood (2025、2019)指出,结果差异可能源于实验设计的差别,如样本量较小、统计方法不当以及刺激物类型不同。另一方面,有学者质疑 Barr 等(2008)使用的乙酸刺激物,可能被动物识别为食物相关的化学信号,所导致的触角梳理可能是对潜在食物气味的探索,而非疼痛驱动的保护行为(Diggles, 2019)。尽管保护性反应为甲壳动物疼痛感知提供了初步证据,但未来仍需建立标准化实验流程并优化刺激类型选择,以更准确地区分化学感受和伤害感受。

3.2 动机权衡

疼痛驱动的行为与伤害性反射的重要区别在于,前者能够促使动物基于负面体验调整行为决策并改变未来的动机(Elwood, 2025),而后者通常具有强制性,不受动机状态的影响(McFarland *et al.*, 1975)。如果动物在回避伤害刺激与满足其他生存需求之间表现出权衡,则表明其行为响应经过了中枢神经系统的整合与评估,可能受到疼痛的驱动(Elwood, 2019)。

在甲壳动物中,寄居蟹(*Pagurus bernhardus*)的研究为动机权衡假说提供了最早且最重要的实验证据(Appel *et al.*, 2009a; Elwood *et al.*, 2009)。当对寄居蟹腹部施加逐渐增强的电击时,其弃壳逃离的电击阈值取决于所居螺壳的质量。占据高质量或被偏好螺壳的个体通常能耐受较强电击,而处于低质量螺壳的个体则在较弱刺激下即选择弃壳,表明寄居蟹在伤害规避与资源保留之间进行了权衡决策。Magee 等(2016)的研究进一步证明了这一点,当环境中存在捕食者(如章鱼)化学信号时,寄居蟹即使受到电击也不愿意弃壳。这种对不同威胁与资源价值的灵活权衡反映出行为背后的复杂评估机制。

尽管上述研究提供了动机权衡的证据,但这些电击实验的结果也引发了质疑。批评者指出,寄居蟹的弃壳行为可能仅是瞬时应激下的风险规避反应,而真

正的权衡应展现出更长期的行为改变(Diggles, 2019; Puri *et al.*, 2010; Stevens *et al.*, 2016)。针对这一质疑, Barr 等(2024)在滨蟹中证实了长期动机权衡的存在。他们发现滨蟹会根据前期的电击经验和实验场地的光强来选择是否进入遮蔽物,展现了基于记忆的权衡过程。这种由伤害经历引发的长期动机状态变化,不仅补充了寄居蟹研究的不足,也表明动机权衡在甲壳动物中并非仅限于即时反应,为疼痛体验的存在提供了有力的行为学支持(Farnsworth *et al.*, 2023)。

3.3 回避学习

疼痛的适应意义不在于其体验本身,而在于作为负强化信号,促使动物快速学习并记住与伤害相关的情境,从而避免再次受伤(Gherardi, 2009)。因此,快速的回避学习被视为疼痛体验存在的关键证据(Elwood, 2025)。这种疼痛驱动的学习通常非常高效,仅需 1~3 次负面经历即可形成稳定的回避行为,而一般的联想学习往往需要更多次试验(Sneddon, 2015)。

研究证实,多种甲壳动物能够在经历少量伤害刺激后快速形成并长期保持回避行为(Barr *et al.*, 2024; Kawai *et al.*, 2004)。例如,滨蟹在明暗遮蔽物选择实验中,仅需 2 次电击即可显著克服原有偏好,选择无电击的安全遮蔽物(Magee *et al.*, 2013)。大理石纹小龙虾(*Procambarus virginalis*)的回避学习速度更快(Okada *et al.*, 2021),在 T 型迷宫实验中,仅需 1 次电击即可改变其对光照环境的偏好,3 次电击后的回避行为可持续 48 h。对虾等物种也表现出类似的快速学习能力(Duffield *et al.*, 2015; Ventura *et al.*, 1977)。这种回避学习的速度和持续时间均超出一般联想学习,表明疼痛可能作为强烈的负强化信号驱动了这一过程。

更为关键的是,甲壳动物的回避学习还表现出显著的灵活性,进一步排除了固定模式反应的可能。当遮蔽物固定于同一空间位置时,滨蟹能形成明确的空间回避,但若位置被打乱,则不再表现出特定偏好(Magee *et al.*, 2013)。这表明回避依赖于对空间位置的记忆,而非单纯的运动习惯(如总是向左转)。这种基于空间记忆的灵活学习需要中枢神经系统整合与评估多种感觉信息,远非外周反射弧所能应对(Elwood, 2025)。综合而言,甲壳动物的回避学习具有快速、持久和灵活等特点,与疼痛驱动学习的预期一致。

4 疼痛感知的生理学研究

行为学研究揭示了甲壳动物对伤害刺激的复杂反应特征,但尚不足以支持其疼痛体验的存在。生理学研究通过检测应激反应和药理干预,探究这些反应

是否由伤害刺激特异性诱发,从而为疼痛感知的推断提供进一步证据(Bateson, 1991)。

4.1 生理应激反应

生理应激反应常用于评估脊椎动物的痛苦状态,反映机体对不利刺激的识别和动员反应(Mason, 2010)。在哺乳动物和鱼类中,该过程主要由下丘脑-垂体-肾上腺/间肾组织轴介导,通过释放皮质醇等激素发挥作用(Ellis *et al.*, 2012; Vachon-Presseau *et al.*, 2013)。甲壳动物虽缺乏同源结构,却具备功能类似的神经内分泌调节系统(Webster, 1996)。甲壳动物高血糖激素(CHH)为主要应激激素,可促进糖原分解,快速提升血淋巴中葡萄糖和乳酸浓度,为逃避威胁或修复损伤提供能量(王想等, 2020)。由于CHH检测复杂且波动较大,研究中常用血淋巴乳酸水平作为替代性应激指标(Bakke *et al.*, 2014; Wang *et al.*, 2018),并被荟萃分析证实为可靠的生物标志物(Conneely *et al.*, 2024)。

伤害刺激能显著提升甲壳动物的血淋巴乳酸水平。例如,强制去除黄道蟹(*Cancer pagurus*)螯足后,其乳酸水平分别在1~10 min和24 h内显著升高(Patterson *et al.*, 2007)。滨蟹和克氏原螯虾等在电击后表现出类似的乳酸升高反应(Elwood *et al.*, 2015; Fossat *et al.*, 2014; Narshi *et al.*, 2022)。然而,有学者质疑,伤害性刺激往往引发剧烈运动,观察到的乳酸升高可能仅是运动代谢的副产物,而非刺激本身(Elwood, 2025)。针对这一质疑,Elwood等(2015)通过控制行为强度的实验发现,在运动水平相当条件下,受电击个体的乳酸水平仍显著高于对照组,表明伤害性刺激能够独立于运动行为诱发生理应激反应。

从机制上看,应激反应反映的是机体稳态调节和防御系统的激活(刘思炜等, 2025; 杨林等, 2024),即使不存在疼痛的主观体验,动物也可能出现应激反应(Elwood *et al.*, 2009)。因此,仅凭应激指标无法单独判定疼痛的存在。然而,显著而持久的应激反应作为疼痛体验的潜在生理基础,与复杂行为模式相结合时,能够为甲壳动物疼痛感知能力的推断提供更全面的支持。

4.2 麻醉剂与镇痛剂的作用

如果局部麻醉剂或镇痛剂能够显著抑制某种疑似疼痛引起的行为,则支持了该行为确由疼痛介导(Bateson, 1991)。局部麻醉剂在甲壳动物中的作用尚

不一致。例如,在长臂虾触角处预先施用苯佐卡因,可显著减少由有害化学刺激引起的持续摩擦和清理行为(Barr *et al.*, 2008)。由于局部麻醉剂的作用机制是阻断外周神经信号传递,这一结果表明化学刺激引起的保护行为依赖于特定的外周感觉通路。但在另一项研究中,苯佐卡因并未起到相似的麻醉效果(Puri *et al.*, 2010), Elwood (2025)认为这与其实验中未设置有效对照组有关。

阿片类药物(如吗啡)在脊椎动物中具有一致而明确的镇痛效果(Brownstein, 1993; Machin, 1999; Sneddon *et al.*, 2003),因此常被用作评估疼痛的药理学标准。研究表明,甲壳动物体内存在阿片样物质及相关受体结合位点,尽管其阿片受体序列与脊椎动物存在显著差异(Burrell, 2017; Hanke *et al.*, 1997)。基于这些发现,研究者尝试在甲壳动物中测试吗啡的镇痛效应,但结果较为复杂且存在争议。早期实验发现,吗啡可降低螳螂虾(*Squilla mantis*)和厚蟹(*Chasmagnathus granulatus*)对电击的反应,且该作用可被阿片类拮抗剂纳洛酮逆转(Lozada *et al.*, 1988; Maldonado *et al.*, 1982)。然而,后续研究提出质疑,认为吗啡引起的可能是普遍的行为抑制或镇静,而非特异性镇痛(Barr *et al.*, 2024; Diggles, 2019)。例如,注射吗啡会降低方蟹对视觉刺激的逃避反应(Tomsic *et al.*, 1993),也会使滨蟹无论是否受到电击,都减少进入遮蔽物(Barr *et al.*, 2011)。这些结果表明吗啡在甲壳动物中可能不具有特异性镇痛作用,但这并不能否定甲壳动物的疼痛感知能力。正如Elwood等(2017)指出,吗啡无效可能仅表明甲壳动物的伤害信号调节不依赖于哺乳动物样的阿片系统,而可能与蜗牛(*Cepaea nemoralis*)等无脊椎动物类似,通过非阿片类机制调控对伤害刺激的反应(Kavaliers *et al.*, 1999; Manev *et al.*, 2005)。

总体而言,甲壳动物对麻醉剂和镇痛剂的反应较为复杂。局部麻醉剂在部分研究中能够抑制保护行为,表明外周伤害感受通路在这些反应中发挥关键作用。吗啡则缺乏明确的镇痛效应,可能反映了甲壳动物与脊椎动物在疼痛调节机制上的差异。未来研究应探索甲壳动物特异性的疼痛调控机制,并筛选更适合的药理学工具。

5 疼痛感知的神经生物学研究

要进一步评估动物疼痛感知能力,还需考察其神经系统是否具备必要的结构支持。越来越多的证据表明,甲壳动物具备处理伤害信息并将其转化为负面内

部状态的核心神经结构。

5.1 伤害感受器

伤害感受器是探测潜在或实际组织损伤的高阈值感觉神经元, 构成了伤害感受和疼痛体验的起始环节(Sneddon, 2015)。哺乳动物的研究表明, 当伤害感受器受到刺激时, 信号首先激活专门的神经回路, 引发保护性反射, 在组织受损时, 相关信号进一步传递至中枢神经系统, 从而产生疼痛体验(Sherwin, 2001)。作为疼痛感知的必要但非充分条件, 伤害感受器的存在不能证明疼痛, 但其缺失将使动物难以感知并有效规避伤害刺激(Baliki *et al*, 2015)。

在鱼类、头足类等水生动物中, 已鉴定出对机械压力、高温、乙酸和电刺激等产生响应的伤害感受器(Crook, 2021; Sneddon *et al*, 2003)。然而, 甲壳动物是否具备功能意义上的伤害感受器长期存在争议。Puri 等(2010、2015)在克氏原螯虾的触角中未检测到对酸碱、异硫氰酸酯或辣椒素等刺激产生的稳定神经放电。但当施加 60 °C 高温刺激时, 触角出现了明确的神经元活动, 并伴随逃逸行为, 为热伤害感受器的存在提供了电生理证据(Puri *et al*, 2015)。Kasiouras 等(2024)通过细胞外多单元记录技术, 对滨蟹神经节活动进行了分析, 发现机械刺激与乙酸刺激均能引发强烈且可区分的神经反应, 并呈现剂量依赖特征。研究还发现, 滨蟹不同身体部位对刺激的敏感性存在显著差异(Kasiouras *et al*, 2024)。其中, 螯足对机械刺激的阈值高于关节软组织和眼部, 而触角对化学刺激敏感但对机械刺激无反应。这表明甲壳动物可能具备针对不同刺激类型的特异性受体, 并在中枢神经系统中采用差异化的编码策略(Cavanaugh *et al*, 2009)。

虽然目前尚未像果蝇等模式生物那样明确鉴定出特定的伤害感受器细胞类型及分子标记(Matsuura *et al*, 2009), 但现有证据表明, 甲壳动物具有专门的伤害感受器系统, 能够特异性探测电、热、机械及化学等伤害刺激(Conte *et al*, 2021; Crump *et al*, 2022), 从而满足疼痛感知的基本生理条件之一。

5.2 中枢神经结构

质疑甲壳动物疼痛感知能力的观点主要基于其神经系统与哺乳动物的显著结构差异。批评者坚持结构决定功能的立场, 认为甲壳动物缺乏大脑皮层等产生情感体验的关键脑区(Rose *et al*, 2014), 且脑体积小, 难以支持疼痛体验所需的复杂神经计算(Adamo, 2016)。然而, 这种基于结构同源性的排他观点忽视了进化中的功能趋同可能性, 将结构复杂性等同于功能必要性(Elwood, 2025)。以鱼类为例, 尽管

缺乏新皮层, 其端脑特定区域已被证实与哺乳动物杏仁核和海马体存在功能同源性(Rey, 2017; Sneddon, 2009), 为其疼痛感知能力提供了证据。更重要的是, 脑体积并非衡量神经功能复杂性的可靠指标(Broom, 2007)。例如, 蜜蜂尽管脑容量极小, 却具备学习、记忆和社会交流等复杂认知能力(Chittka, 2022), 这表明神经回路的连接效率远比体积更重要。尽管甲壳动物的神经系统呈现为相对简单的脑-腹神经索分布式架构(Selverston *et al*, 2012), 但越来越多的证据显示, 甲壳动物脑中存在高级整合中枢, 能够整合视觉、化学和机械感觉等多模态信息, 为复杂行为反应提供神经基础(Sandeman *et al*, 2009)。这些特化的神经回路使其在伤害信息处理、长期记忆形成及决策调控等方面, 与脊椎动物表现出显著的功能趋同(Birch *et al*, 2022; Elwood, 2011)。

因此, 以特定解剖结构的缺失来否定相应功能的存在并不合理(Birch *et al*, 2022)。从进化角度看, 不同谱系的动物可能通过趋同进化, 发展出结构各异但功能相似的神经机制来应对相似的生存挑战。评估甲壳动物的疼痛感知能力, 应依据神经系统的功能表现, 而非仅以其与人类神经结构的相似性作为判据(Elwood, 2021)。

6 争议与不足

尽管支持甲壳动物具备疼痛感知能力的证据不断积累, 但该领域仍存在诸多争议。有学者质疑现有研究的设计、结果解读以及将疼痛概念应用于无脊椎动物的合理性(Diggles, 2019)。审视这些争议有助于明确现有证据的局限性, 并为改进研究设计和证据评估标准提供参考。

批评者指出, 部分研究对疼痛相关行为证据的界定标准可能过于宽泛(Adamo, 2016; Diggles *et al*, 2024)。例如, 长时间的清理或回避学习等复杂行为虽然超越了简单反射, 但不一定需要主观疼痛体验的驱动, 也可能仅是高度整合的感觉-运动反应(Stevens *et al*, 2016; Tobin *et al*, 2004)。这一观点可用计算机程序类比, 程序可以被设计成在受损后执行修复和规避, 但这并不意味着它具备感受痛苦的能力(Adamo, 2016)。

在实验设计层面, 多项研究的细节受到质疑。部分采用电击刺激的实验未提供电流强度或电压参数(Appel *et al*, 2009b; Elwood *et al*, 2015), 使得刺激是否达到伤害性阈值、是否引发组织损伤难以判断。如果刺激仅引起暂时的不适或厌恶感, 其行为表现可能并非由疼痛驱动(Stevens *et al*, 2016)。此外, 一些研

究未能充分控制潜在的混杂变量,如个体差异、一般性应激状态或环境因素等(Barr *et al.*, 2008; Elwood *et al.*, 2015),难以准确解释观察到的行为变化。

术语使用的不严谨也加剧了相关争议(Broom, 2007; Rose *et al.*, 2014)。在概念上,应严格区分伤害感受器(nociceptor)和疼痛感受器(pain receptor)(Derbyshire, 2016)。前者是客观存在的用于探测组织损伤的神经元,后者则不当地暗示外周神经元本身能够产生疼痛。然而,疼痛是由中枢神经系统整合产生的情感体验,并非外周神经元的固有功能。在证据不足以支持主观体验的推断时,使用伤害感受、回避行为等客观、描述性术语,有助于避免预设结论(Diggles *et al.*, 2024)。

7 展望

过去二十年来,围绕“甲壳动物是否具备疼痛感知能力”的研究取得了显著进展。研究表明,甲壳动物对伤害刺激的反应并非仅限于简单的伤害反射,而是表现出复杂的行为模式(Diggles *et al.*, 2024; Elwood, 2025)。然而,要形成更可靠的结论,仍需提高证据的可重复性,并加强不同层级证据的整合。未来研究应在同一实验中同步监测行为反应、生理指标和神经活动,以构建相互印证的证据体系,并在此基础上建立跨物种的评估框架。

在生产中,即使甲壳动物疼痛感知能力的科学共识尚未完全建立,伤害性刺激本身也会对其生理状态和行为产生负面影响,进而降低动物福利水平和养殖效益(刘俊荣等, 2024)。因此,基于预防性原则,渔业生产应在可行条件下优化养殖、捕捞及运输等操作(李贤等, 2014、2025)。此外,未来还应权衡科学证据、经济成本与伦理责任,构建兼具科学性与可行性的福利规范,推动渔业的绿色转型与可持续发展。

参 考 文 献

- 李贤, 刘鹰. 水产养殖中鱼类福利学研究进展. 渔业现代化, 2014, 41(1): 40–45 [LI X, LIU Y. Current research advances on fish welfare in aquaculture. Fishery Modernization, 2014, 41(1): 40–45]
- 李贤, 张翔宇, 吴乐乐, 等. 基于文献计量分析鱼类福利在中国面临的机遇与挑战. 水生生物学报, 2025, 49(9): 173–182 [LI X, ZHANG X Y, WU L L, *et al.* Bibliometric analysis of fish welfare: Opportunities and challenges for fish welfare in China. Acta Hydrobiologica Sinica, 2025, 49(9): 173–182]
- 刘俊荣, 刘悦朋, 徐晔. 养殖鱼类的动物福利与产品品质. 水产学报, 2024, 48(6): 3–14 [LIU J R, LIU Y P, XU T Y. A review of animal welfare in farmed fish and impacts on product quality. Journal of Fisheries of China, 2024, 48(6): 3–14]
- 刘思炜, 钟家美, 范秀萍, 等. 电晕休眠对卵形鲳鲹的生理应激和保活运输中主要营养成分的影响. 渔业科学进展, 2025, 46(1): 210–221 [LIU S W, ZHONG J M, FAN X P, *et al.* The effect of Corona dormancy on the physiological stress and main nutritional components in the transport of *Trachinotus ovatus* during survival. Progress in Fishery Sciences, 2025, 46(1): 210–221]
- 王想, 任宪云, 绳秀珍, 等. 不同光照周期对日本囊对虾生长、蜕皮和糖代谢的影响. 渔业科学进展, 2020, 41(6): 66–73 [WANG X, REN X Y, SHENG X Z, *et al.* Effects of different photoperiods on growth, molting and glucose metabolism of *Marsupenaeus japonicas*. Progress in Fishery Sciences, 2020, 41(6): 66–73]
- 杨林, 张邦胤, 孟振, 等. MS-222 对许氏平鲉幼鱼麻醉效果的研究. 渔业科学进展, 2024, 45(6): 109–118 [YANG L, ZHANG B Y, MENG Z, *et al.* Anesthetic effect of MS-222 on juvenile black rockfish (*Sebastes schlegelii*). Progress in Fishery Sciences, 2024, 45(6): 109–118]
- ADAMO S. Do insects feel pain? A question at the intersection of animal behaviour, philosophy and robotics. Animal Behaviour, 2016, 118: 75–79
- ALBALAT A, ZACARIAS S, COATES C J, *et al.* Welfare in farmed decapod crustaceans, with particular reference to *Penaeus vannamei*. Frontiers in Marine Science, 2022, 9: 886024
- APPEL M, ELWOOD R W. Gender differences, responsiveness and memory of a potentially painful event in hermit crabs. Animal Behaviour, 2009a, 78(6): 1373–1379
- APPEL M, ELWOOD R W. Motivational trade-offs and potential pain experience in hermit crabs. Applied Animal Behaviour Science, 2009b, 119(1/2): 120–124
- BAKKE S, WOLL A K. Evaluation of three handheld lactate meters for measuring hemolymph L-lactate in decapod crustaceans. Journal of Shellfish Research, 2014, 33(1): 69–76
- BALIKI M N, APKARIAN A V. Nociception, pain, negative moods, and behavior selection. Neuron, 2015, 87(3): 474–491
- BARR S, ELWOOD R W, BARR S, *et al.* Effects of acetic acid and morphine in shore crabs, *Carcinus maenas*: Implications for the possibility of pain in decapods. Animals, 2024, 14(11): 1705
- BARR S, ELWOOD R W. No evidence of morphine analgesia to noxious shock in the shore crab, *Carcinus maenas*. Behavioural Processes, 2011, 86(3): 340–344
- BARR S, LAMING P R, DICK J T A, *et al.* Nociception or pain in a decapod crustacean? Animal Behaviour, 2008, 75(3): 745–751
- BATESON P. Assessment of pain in animals. Animal Behaviour, 1991, 42(5): 827–839
- BIRCH J, BROOM D M, BROWNING H, *et al.* How should we study animal consciousness scientifically? Journal of

- Consciousness Studies, 2022, 29(3): 8–28
- BONDAD-REANTASO M G, SUBASINGHE R P, JOSUPEIT H, *et al.* The role of crustacean fisheries and aquaculture in global food security: Past, present and future. *Journal of Invertebrate Pathology*, 2012, 110(2): 158–165
- BROOM D M. Cognitive ability and sentience: Which aquatic animals should be protected? *Diseases of Aquatic Organisms*, 2007, 75(2): 99–108
- BROWNE L E, LATREMOLIERE A, LEHNERT B P, *et al.* Time-resolved fast mammalian behavior reveals the complexity of protective pain responses. *Cell Reports*, 2017, 20(1): 89–98
- BROWNSTEIN M J. A brief history of opiates, opioid peptides, and opioid receptors. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1993, 90(12): 5391–5393
- BURRELL B D. Comparative biology of pain: What invertebrates can tell us about how nociception works. *Journal of Neurophysiology*, 2017, 117(4): 1461–1473
- CAVANAUGH D J, LEE H, LO L, *et al.* Distinct subsets of unmyelinated primary sensory fibers mediate behavioral responses to noxious thermal and mechanical stimuli. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106(22): 9075–9080
- CHITTKA L. *The mind of a bee*. Princeton: Princeton University Press, 2022
- CONNELLY E, COATES C J. Meta analytic assessment of physiological markers for decapod crustacean welfare. *Fish and Fisheries*, 2024, 25(1): 134–150
- CONTE F, VOGLAROVA E, VECEREK V, *et al.* Humane slaughter of edible decapod crustaceans. *Animals*, 2021, 11(4): 1089
- CROOK R J, WALTERS E T. Nociceptive behavior and physiology of molluscs: Animal welfare implications. *ILAR Journal*, 2011, 52(2): 185–195
- CROOK R J. Behavioral and neurophysiological evidence suggests affective pain experience in octopus. *iScience*, 2021, 24(3): 102229
- CRUMP A, BROWNING H, SCHNELL A, *et al.* Sentience in decapod crustaceans: A general framework and review of the evidence. *Animal Sentience*, 2022, 32(1): 1–35
- DAWKINS M S. Through animal eyes: What behaviour tells us. *Applied Animal Behaviour Science*, 2006, 100(1/2): 4–10
- DERBYSHIRE S W G. Fish lack the brains and the psychology for pain. *Animal Sentience*, 2016, 3(18): DOI: 10.51291/2377-7478.1047
- DIGGLES B K, ARLINGHAUS R, BROWMAN H I, *et al.* Reasons to be skeptical about sentience and pain in fishes and aquatic invertebrates. *Reviews in Fisheries Science & Aquaculture*, 2024, 32(1): 127–150
- DIGGLES B K. Review of some scientific issues related to crustacean welfare. *ICES Journal of Marine Science*, 2019, 76(1): 66–81
- DUFFIELD C, WILSON A J, THORNTON A. Desperate prawns: Drivers of behavioural innovation vary across social contexts in rock pool crustaceans. *PLoS One*, 2015, 10(10): e0139050
- DYUIZEN I V, KOTSYUBA E P, LAMASH N E. Changes in the nitric oxide system in the shore crab *Hemigrapsus sanguineus* (Crustacea, Decapoda) CNS induced by a nociceptive stimulus. *The Journal of Experimental Biology*, 2012, 215(Pt 15): 2668–2676
- ELLIS T, YILDIZ H Y, LÓPEZ-OLMEDA J, *et al.* Cortisol and finfish welfare. *Fish Physiology and Biochemistry*, 2012, 38(1): 163–188
- ELWOOD R W, ADAMS L. Electric shock causes physiological stress responses in shore crabs, consistent with prediction of pain. *Biology Letters*, 2015, 11(11): 20150800
- ELWOOD R W, APPEL M. Pain experience in hermit crabs? *Animal Behaviour*, 2009a, 77(5): 1243–1246
- ELWOOD R W, BARR S, PATTERSON L. Pain and stress in crustaceans? *Applied Animal Behaviour Science*, 2009b, 118(3/4): 128–136
- ELWOOD R W, DALTON N, RIDDELL G. Aversive responses by shore crabs to acetic acid but not to capsaicin. *Behavioural Processes*, 2017, 140: 1–5
- ELWOOD R W. A history of pain studies and changing attitudes to the welfare of crustaceans. *Animals*, 2025, 15(3): 445
- ELWOOD R W. Behavioural indicators of pain and suffering in arthropods and might pain bite back? *Animals*, 2023, 13(16): 2602
- ELWOOD R W. Discrimination between nociceptive reflexes and more complex responses consistent with pain in crustaceans. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 2019, 374(1785): 20190368
- ELWOOD R W. Pain and suffering in invertebrates? *ILAR Journal*, 2011, 52(2): 175–184
- ELWOOD R W. Potential pain in fish and decapods: Similar experimental approaches and similar results. *Frontiers in Veterinary Science*, 2021, 8: 631151
- FARNSWORTH K D, ELWOOD R W. Why it hurts: With freedom comes the biological need for pain. *Animal Cognition*, 2023, 26(4): 1259–1275
- FOSSAT P, BACQUÉ-CAZENAVE J, DE DEURWAERDÈRE P, *et al.* Comparative behavior: Anxiety-like behavior in crayfish is controlled by serotonin. *Science*, 2014, 344(6189): 1293–1297
- GHERARDI F. Behavioural indicators of pain in crustacean decapods. *Annali Dell’Istituto Superiore Di Sanita*, 2009, 45(4): 432–438
- GIBBONS M, CRUMP A, BARRETT M, *et al.* Can insects feel pain? A review of the neural and behavioural evidence. *Advances in Insect Physiology*. Amsterdam: Elsevier, 2022, 155–229
- HANKE J, WILLIG A, YINON U, *et al.* Delta and kappa opioid receptors in eyestalk ganglia of a crustacean. *Brain Research*, 1997, 744(2): 279–284
- IRVINE E. Independence, weight and priority of evidence for sentience. *Animal Sentience*, 2022, 32(10): DOI:

- 10.51291/2377-7478.1724
- JABLONKA E, GINSBURG S. Pain sentience criteria and their grading. *Animal Sentience*, 2022, 7(32): 4
- KASIOURAS E, HUBBARD P C, GRÄNS A, *et al.* Putative nociceptive responses in a decapod crustacean: The shore crab (*Carcinus maenas*). *Biology*, 2024, 13(11): 851
- KAVALIERS M, PERROT-SINAL T S, DESJARDINS D C, *et al.* Antinociceptive effects of the neuroactive steroid, 3 α -hydroxy-5 α -pregnan-20-one and progesterone in the land snail, *Cepaea nemoralis*. *Neuroscience*, 1999, 95(3): 807–812
- KAVALIERS M. Evolutionary and comparative aspects of nociception. *Brain Research Bulletin*, 1988, 21(6): 923–931
- KAWAI N, KONO R, SUGIMOTO S. Avoidance learning in the crayfish (*Procambarus clarkii*) depends on the predatory imminence of the unconditioned stimulus: A behavior systems approach to learning in invertebrates. *Behavioural Brain Research*, 2004, 150(1/2): 229–237
- KELLERT S R. Values and perceptions of invertebrates. *Conservation Biology*, 1993, 7(4): 845–855
- LOZADA M, ROMANO A, MALDONADO H. Effect of morphine and naloxone on a defensive response of the crab *Chasmagnathus granulatus*. *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, 1988, 30(3): 635–640
- MACHIN K L. Amphibian pain and analgesia. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*, 1999, 30(1): 2–10
- MAGEE B, ELWOOD R W. No discrimination shock avoidance with sequential presentation of stimuli but shore crabs still reduce shock exposure. *Biology Open*, 2016, 5(7): 883–888
- MAGEE B, ELWOOD R W. Shock avoidance by discrimination learning in the shore crab (*Carcinus maenas*) is consistent with a key criterion for pain. *The Journal of Experimental Biology*, 2013, 216(Pt 3): 353–358
- MALDONADO H, MIRALTO A. Effect of morphine and naloxone on a defensive response of the Mantis shrimp (*Squilla mantis*). *Journal of Comparative Physiology*, 1982, 147(4): 455–459
- MANEV H, DIMITRIJEVIC N. Fruit flies for anti-pain drug discovery. *Life Sciences*, 2005, 76(21): 2403–2407
- MASON G J. Species differences in responses to captivity: Stress, welfare and the comparative method. *Trends in Ecology & Evolution*, 2010, 25(12): 713–721
- MATSUURA H, SOKABE T, KOHNO K, *et al.* Evolutionary conservation and changes in insect TRP channels. *BMC Evolutionary Biology*, 2009, 9(1): 228
- MCCAMBRIDGE C, DICK J T A, ELWOOD R W. Effects of autotomy compared to manual declawing on contests between males for females in the edible crab *Cancer pagurus*: Implications for fishery practice and animal welfare. *Journal of Shellfish Research*, 2016, 35(4): 1037–1044
- MCFARLAND D J, SIBLY R M. The behavioural final common path. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, Biological Sciences*, 1975, 270(907): 265–293
- NARSHI T M, FREE D, JUSTICE W S M, *et al.* Welfare assessment of invertebrates: Adapting the animal welfare assessment grid (AWAG) for zoo decapods and cephalopods. *Animals*, 2022, 12(13): 1675
- NEIL D M, PUTYORA E, ALBALAT A. Towards the humane slaughter of decapod crustaceans: Identifying the most effective indicators of insensibility following electrical stunning. *Frontiers in Animal Science*, 2024, 5: 1378350
- OKADA S, HIRANO N, ABE T, *et al.* Aversive operant conditioning alters the phototactic orientation of the marbled crayfish. *The Journal of Experimental Biology*, 2021, 224(Pt 6): jeb242180
- PATTERSON L, DICK J T A, ELWOOD R W. Physiological stress responses in the edible crab, *Cancer pagurus*, to the fishery practice of de-clawing. *Marine Biology*, 2007, 152(2): 265–272
- PEDRAZZANI A S, COZER N, QUINTILIANO M H, *et al.* Insights into decapod sentience: Applying the general welfare index (GWI) for whiteleg shrimp (*Penaeus vannamei*—Boone, 1931) reared in aquaculture grow-out ponds. *Fishes*, 2024, 9(11): 440
- PURI S, FAULKES Z. Can crayfish take the heat? *Procambarus clarkii* show nociceptive behaviour to high temperature stimuli, but not low temperature or chemical stimuli. *Biology Open*, 2015, 4(4): 441–448
- PURI S, FAULKES Z. Do decapod crustaceans have nociceptors for extreme pH? *PLoS One*, 2010, 5(4): e10244
- REY PLANELLAS S. The emotional brain of fish. *Animal Sentience*, 2017, 13(11): DOI: 10.51291/2377-7478.1248
- ROSE J D, ARLINGHAUS R, COOKE S J, *et al.* Can fish really feel pain? *Fish and Fisheries*, 2014, 15(1): 97–133
- SANDEMAN D C, BENTON J L, BELTZ B S. An identified serotonergic neuron regulates adult neurogenesis in the crustacean brain. *Developmental Neurobiology*, 2009, 69(8): 530–545
- SELVERSTON A I, MOULINS M. The crustacean stomatogastric system: A model for the study of central nervous systems. Springer Science & Business Media, 2012
- SHERWIN C M. Can invertebrates suffer? or, how robust is argument-by-analogy? *Animal Welfare*, 2001, 10(S1): S103–S118
- SNEDDON L U, BRAITHWAITE V A, GENTLE M J. Do fishes have nociceptors? Evidence for the evolution of a vertebrate sensory system. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 2003, 270(1520): 1115–1121
- SNEDDON L U, ELWOOD R W, ADAMO S A, *et al.* Defining and assessing animal pain. *Animal Behaviour*, 2014, 97: 201–212
- SNEDDON L U. Comparative physiology of nociception and pain. *Physiology*, 2018, 33(1): 63–73
- SNEDDON L U. Evolution of nociception and pain: Evidence from fish models. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 2019, 374(1785): 20190290
- SNEDDON L U. Pain in aquatic animals. *Journal of*

- Experimental Biology, 2015, 218(7): 967–976
- SNEDDON L U. Pain perception in fish: Indicators and endpoints. *ILAR Journal*, 2009, 50(4): 338–342
- STEVENS E D, ARLINGHAUS R, BROWMAN H I, *et al.* Stress is not pain. Comment on Elwood and Adams (2015) ‘Electric shock causes physiological stress responses in shore crabs, consistent with prediction of pain’. *Biology Letters*, 2016, 12(4): 20151006
- STOTT G H. What is animal stress and how is it measured? *Journal of Animal Science*, 1981, 52(1): 150–153
- TOBIN D M, BARGMANN C I. Invertebrate nociception: Behaviors, neurons and molecules. *Journal of Neurobiology*, 2004, 61(1): 161–174
- TOMSIC D, MASSONI V, MALDONADO H. Habituation to a danger stimulus in two semiterrestrial crabs: Ontogenic, ecological and opioid modulation correlates. *Journal of Comparative Physiology A*, 1993, 173(5): 621–633
- TRACEY W D. Nociception. *Current Biology*, 2017, 27(4): R129–R133
- VACHON-PRESSEAU E, ROY M, MARTEL M O, *et al.* The stress model of chronic pain: Evidence from basal Cortisol and hippocampal structure and function in humans. *Brain*, 2013, 136(Pt 3): 815–827
- VENTURA D F, MATTEL R H. Visual discrimination in the freshwater shrimp (*Macrobrachium acanthurus*). *Behavioral Biology*, 1977, 20(1): 116–121
- WANG L, PAN L Q, DING Y G, *et al.* Effects of low salinity stress on immune response and evaluating indicators of the swimming crab *Portunus trituberculatus*. *Aquaculture Research*, 2018, 49(2): 659–667
- WEBSTER S. Measurement of crustacean hyperglycaemic hormone levels in the edible crab *Cancer pagurus* during emersion stress. *The Journal of Experimental Biology*, 1996, 199(Pt 7): 1579–1585
- WUERTZ S, BIERBACH D, BÖGNER M. Welfare of decapod crustaceans with special emphasis on stress physiology. *Aquaculture Research*, 2023, 2023: 1307684
- ZIMMERMAN M. Physiological mechanisms of pain and its treatment. *Klinische Anaesthesiol Intensivether*, 1986, 32: 1–19

(编辑 冯小花)

Research Progress on Pain Perception in Crustaceans

LIU Dapeng¹, WANG Xin², ZHU Boshan^{1,3}, WANG Fang¹①

(1. Key Laboratory of Marine Aquaculture, Ministry of Education, Ocean University of China, Qingdao 266003, China;

2. Shandong Marine Science Research Institute, Qingdao 266104, China;

3. Max Planck Institute of Animal Behavior, Konstanz 78462, Germany)

Abstract Crustaceans are an economically important group in global aquaculture and fisheries. Whether these animals possess the capacity for pain perception has long been a subject of controversy and a focal issue in neuroscience and animal welfare research. The traditional view holds that crustaceans exhibit only nociceptive reflexes and cannot perceive pain. However, accumulating evidence indicates that their responses to harmful stimuli are far more complex than previously assumed. This review summarizes recent advances in crustacean pain perception research, beginning with the conceptual distinction between nociception and pain, and systematically analyzes evidence from behavioral, physiological, and neurobiological perspectives. Current research has shown that crustaceans display complex behavioral patterns, including protective motor responses, motivational trade-offs, and rapid avoidance learning. Harmful stimuli can trigger sustained stress responses and local anesthetics and sedatives have the potential to suppress pain-related behaviors. Neurobiological studies have confirmed the existence of various nociceptors and their capacity to integrate information into the central nervous system. However, existing studies still show limitations in the integration of evidence chains, consistency of experimental design, and methodological rigor. This review provides a theoretical reference for a deeper understanding of crustacean pain perception and offers a basis for improving animal welfare assessment and the sustainable development of fisheries.

Key words Crustaceans; Pain perception; Behavioral responses; Physiological characteristics; Animal welfare

① Corresponding author: WANG Fang, Email: wangfang249@ouc.edu.cn