昆虫是否具有主观经验：源于演化生物学的考察

Do Insects Have Subjective Experience: A Study from Evolutionary Biology

胡可欣 /HU Kexin

（中国人民大学哲学院，北京，100872）
(School of Philosophy, Renmin University of China, Beijing, 100872)

摘　要：在关于昆虫主观经验可能性的讨论中，哲学僵尸与内格尔的蝙蝠批评是两种主要的挑战。对此，彼得·戈弗雷－史密斯从演化生物学角度发展了对于主观经验的渐进主义解释。本文依据伯奇的动物痛觉评估框架，参考吉本斯等人在昆虫方面的扩展研究，结合巴伦与克莱恩对昆虫中央复合体的神经生物学分析，探讨昆虫神经系统中是否存在可支持主观经验的结构－功能实现路径。通过强调梯度与程度差异的渐进主义方式对主观经验的起源与演变进行考虑，本文主张，昆虫可能具备一种基础层次的主观经验，但不具备对认知过程的监测能力或自我意识，这种主观经验可区分为知觉性与评价性两种基本类型。主观经验不应被限定在人类或类人动物的范畴之内，而是应被理解为一个跨谱系展开、具有多样形态的生物现象。

关键词：昆虫　演化生物学　主观经验　动物心智　渐进主义

Abstract: In the discussion of the possibility of subjective experience in insects, philosophical zombies and Nagel's bat criticism are two main challenges. Peter Godfrey-Smith developed a gradualism interpretation of subjective experience from the perspective of evolutionary biology. Drawing on Jonathan Birch's evaluation framework for animal pain, together with extensions by Gibbons et al. to insect cases, and integrating Andrew Barron and Colin Klein's neurobiological analysis of the insect central complex, this paper examines whether there is a structure—function implementation pathway within insect nervous systems capable of supporting subjective experience. Adopting a gradualism view that emphasizes graded, degree-like differences in the origin and evolution of experience, the paper argues that insects may possess a basic level of subjective experience while lacking monitoring of their own cognitive processes or self-consciousness; such experience at least comprises two basic types, perceptual and evaluative. Subjective experience, therefore, should not be restricted to humans or human-like animals, but understood as a cross-lineage biological phenomenon that unfolds in diverse forms.

Key Words: Insects; Evolutionary biology; Subjective experience; Animal mind; Gradualism

中图分类号：N031; Q-06　DOI: 10.15994/j.1000–0763.2025.11.006　CSTR: 32281.14.jdn.2025.11.006

引言：作为一只昆虫是什么样的？

作为地球上类群最为繁盛的生物，昆虫在我们的世界中无处不在。然而，当代生物学在昆虫层面取得的大量事实性进展，并未代为回答一个更为根本的问题：作为一只昆虫是什么样的？换言之，昆虫是否可能拥有某种形式的主观经验（subjective experience）？围绕这一问题的分歧由来已久：一方面，支持者据昆虫的外显行为与内部机能——包括与情绪相关的调节、学习与注意等现象——主张其可能具有

基金项目：北京社会科学基金重点规划项目“自然化的现象学：理论、实践与方法”（项目编号：23ZXA003）。
收稿日期：2024年3月7日；**返修日期：**2025年9月23日
作者简介：胡可欣（2000–）女，上海人，中国人民大学哲学院博士研究生，研究方向为心灵哲学、生物学哲学与分析的现象学。Email: 1720905193@qq.com

某种经验性状态，且昆虫的神经系统结构能够支持对环境的感知与响应；另一方面，反对者则以所谓“哲学僵尸”（philosophical zombie）式的设想，或以内格尔（Thomas Nagel）著名的“蝙蝠”论证为据，强调跨物种经验的不可通达性，从而怀疑我们是否有正当理由断言昆虫存在任何主观体验。

本文从彼得·戈弗雷–史密斯（Peter Godfrey-Smith, PGS）的演化生物学立场出发，将主观经验理解为意识现象的基本层次，即当一个系统以其自身的方式“感到”某种状态时，它便在最弱意义上拥有主观经验。与其把经验设定为非此即彼的属性，不如将之视为沿演化路径逐步展开、在不同谱系中以不同程度与样式呈现的现象。与此互为支撑的是吉本斯（Matilda Gibbons）等人依据伯奇（Jonathan Birch）所提出的框架进行的对于昆虫痛觉的评估研究，以及巴伦与克莱恩（Andrew Barron & Colin Klein，下文简称为B&K）在美国国家科学院院刊（*PNAS*）上发表的昆虫脑实证研究。B&K主要通过对昆虫中央复合体（central complex, CX）等结构的分析，提出一种不依赖皮层的实现路径，将结构–功能视为经验发生的关键条件，因而为昆虫具备基础层次经验的可能性提供了神经生物学的证据。有关这一主张的争议固然存在，但它促使我们把讨论从直觉转移到可观察与可检验的层面。为此，本文一方面将依循吉本斯等人所采用的评估框架进行讨论，另一方面将B&K的功能模型作为理论参照，讨论小型神经系统如何实现以自我为参照的统一模型。

在此基础上，本文的核心立场是，昆虫可以具有一种主观经验，但昆虫不会监测自己的认知过程，也不具备高级的自我意识。由此，本文将尝试提出对昆虫主观经验特征的渐进主义式描述：主观经验是意识的基本形式，是昆虫从其内部视角对世界的经验；昆虫能够通过主观经验表征自己及在世界中的位置，建立以自身为中心的世界模型；昆虫的主观经验是在自然选择压力下与感觉–行动的综合控制系统共同演化的结果，其差别是渐进的，在不同物种中可能存在多种呈现方式；昆虫的主观经验可能具有两种基本类型：知觉性与评价性。通过论证昆虫确实具有一种主观经验并描述其特征，我希望表明，哲学与科学的讨论无法抛弃昆虫来对生命以及智能的多样性进行思考。在此基础上，我们可以对动物智能与人类心智的本质拥有更深刻的理解。

一、昆虫与主观经验：支持与反驳

事实上，关于昆虫究竟是复杂的自动机、具有内在世界的小生命，还是介于两者之间的造物，我们仍未有定论。本节旨在阐述在“昆虫是否具有主观经验”这一问题上，支持者与反驳者所持的主要立场与论据。

支持者通常从昆虫的外显行为与内部机能两方面展开论证。以主观体验的重要维度——情绪与情感体验——为例，达尔文在其《人和动物情绪的表达》中就将类似人类的情感归于昆虫：“即使是昆虫也会通过鸣声表达它们的愤怒、恐惧、嫉妒和爱”。[1]按照这一思路，动物情绪被视为演化过程中的适应性产物：所有动物都需要情绪用以增加生存机会，不同物种在功能与行为表现上的相似性，可能指向某种相似的主观情感体验。

具体到行为证据，昆虫会呈现出类似于情绪基本特征的行为反应。例如，哺乳动物在受惊时会逃跑或僵直，而果蝇也具有类似的反应。实验显示，当阴影连续从果蝇上方掠过（模拟捕食者来临）时，果蝇大多四散逃走，少数个体则保持静止；即便阴影消失，先前逃跑的个体仍会在一段时间内维持回避。恐吓时间越长，恢复进食前的回避时段也越长；这一反应在重复暴露后加剧，甚至在刺激撤除后仍延续。吉布森（Tyler Gibson）等人认为，这反映了一种类似情感的“内部防御状态”（internal defensive state）。[2]

在内部机能层面，昆虫也呈现出与情绪相关的神经化学变化。高等动物处于抑郁状态时，对事物的看法会趋向于悲观，这一现象被称为“认知偏差”（cognitive bias）。为检验昆虫是否

存在类似现象，研究者通过剧烈摇晃蜂巢来模拟袭扰，并检测蜜蜂血淋巴中激素与递质水平的变化；结果显示，多巴胺与血清素浓度显著下降，这两者与动物情绪密切相关。随后的行为测试中，让经训练的正常蜜蜂与受惊蜜蜂判断不同比例的混合溶液：受惊组更倾向将中间比例判为苦味（奎宁）而收回口器，较少判为甜味（蔗糖）而伸出口器。[3] 这表示受惊的蜜蜂对预期更加悲观，提示其可能具有认知偏差与悲观情绪。

此外，情绪的功能性解释亦可推广至昆虫。依门德尔（Michael Mendl）等人的假设，动物过去在一系列功能领域中的奖惩经验决定了它的情绪状态，并且据此来对新刺激做出价值预期，从而表现出对模糊性的谨慎以及悲观的认知偏差。[4] 并且，昆虫的神经系统也包括与视觉、听觉、嗅觉等感官相关的结构，即由体壁细胞特化而来的各类感器，能够将物理化学信号转变为神经信号，并拥有与运动和决策相关的神经元。上述证据共同支持昆虫具备感知并响应环境的生理功能基础。

反驳立场的核心主张是，昆虫可以被理解为自然界的“哲学僵尸”。也就是说，昆虫的各类行为背后缺乏内部的主观经验，其模式与自动机器无异。赫尔曼森（Sean Allen-Hermanson）是这一立场的代表，他通过对表征主义方案与盲视现象的讨论，表明昆虫与低级脊椎动物不具有主观的现象意识，也不需要构建物体和整体空间关系的表征。[5] 就支持方的诸种例证，反对方集中提出两类回应：其一，昆虫缺乏自我意识与语言，无法表达自身感受与情绪；既有的证据最多说明“类情绪状态”的存在，而依然不足以证明“有意识的情绪体验”。其二，就机制层面而言，与脊椎动物相比，节肢动物大脑的神经元规模过小，难以支持复杂的意识活动；就行为层面而言，许多表现可由反射或条件反射解释，而不必诉诸内在体验的存在。

根本性的困难来自内格尔（Thomas Nagel）在1974年的著名论证。[6] 在其“成为一只蝙蝠是什么样的？”一文中，内格尔举出蝙蝠作为表明主观与客观两类概念差异的阐述例证，其论证分为两点：其一，之所以选取蝙蝠，是因为其感官与活动方式与人类显著不同，但谱系上相对接近，便于界定问题；其二，蝙蝠的特殊主观经验超出人类的想象与理解范围，以经验为材料的想象力受自身生理结构所限，因而无法达成目标。因此，我们对蝙蝠的推测只能是某种不完全的先验图式；但不能就此否认人类不可能描述或理解事物的现实性与逻辑意义。内格尔将对蝙蝠主观经验的思考引向如下结论，即存在某些不可用人类语言陈述或理解的事实。这一结论提供了有关经验主观性的总体评论：主观经验事实与经验主体视角（view point）相关，且视角并不限于个别主体。现象性的事实由于可被他人描述或理解而具有客观性，但因描述或理解者的主观经验而具有主观性，并且其成功率与二者间经验的重叠呈正相关。我们可以通过想象获得部分理解，但相应形成的概念也是部分的。进而，内格尔认为，若经验事实只能经由主体视角被把握，其真实性质便不可能完全体现在主体的物理行为中。这并非否认经验为他者所知的可能性，而是强调它只能被拥有相同或相近视角的主体充分理解。

此处的困难在于，我们对“主观经验”的把握高度依赖于主体视角（在内格尔处即感觉经验乃至感受质）的相似度。而对于智人研究者而言，究竟能在何种范围与何种深度上理解其他物种的主观经验，构成一道实质性的限制；如果连同属哺乳纲的蝙蝠都难以把握其“是什么样的”，那么我们又如何确证一只昆虫具有主观经验？

二、主观经验的演化图景：戈弗雷–史密斯的渐进主义立场

考虑到内格尔的疑难，澳大利亚生物学哲学家戈弗雷–史密斯的渐进主义（gradualism）立场提供了一个更可操作的视角。戈弗雷–史密斯认为，我们很容易以分级的方式思考认知（cognition），但却往往用一种非此

即彼的误导性模式来思考主观经验或意识（consciousness），从而掩盖了主观经验本身的渐进演化特征。他强调，如果要理解现存的复杂主观心智，就要将其置于物理世界之中，追溯其生物学起源、演化历史与适应性功能，并说明它如何在生命体中确立为“主体性”特征的机制。

在有关意识的讨论中，普遍的做法是广义使用“意识”一词，涵盖所有类型的主观经验。戈弗雷–史密斯将主观经验定义为最广义的意识现象：当一个系统有作为该系统的感觉时，它就经历了主观经验；感受质（qualia）指的是被主体经验的心理状态的感受特征；意识是超越单纯主观经验的、更复杂的东西；认知（cognition）泛指生物体内管理感知输入、记忆存取、行为控制的各类过程，且并不预设这些过程等同于信息处理或计算。[7] 戈弗雷–史密斯认为主观经验并不与认知脱离，而是生物体认知活动的内在感受方式，是主体从第一人称视角对其心理过程的体验。其核心立场是渐进主义的：意识与生命体的感知与行动控制能力共同演化，构成从简单到复杂的连续体。动物通过整合感知信息并区分自身与环境，建立起“以自身为中心”的内在模型，该模型由动物的行为活动维持和塑造，构成了它们对世界的主观经验。

对此，哲学家、心理学家伯吉（Tyler Burge）认为，这种模型所显示出的知觉恒常性（perceptual constancy）标志着生命从简单知觉机能向真正知觉能力的转变，也意味着真正意义上主观视角的出现。在伯吉有关知觉客观性的讨论中，他将原始视角的起源归于表征，认为表征是心智基本且独特的特征，涉及对世界的归属与指称。其进一步结论是，经验性的客观表征总是必然锚定在以自我为中心的框架和语境依赖的表征中，即构成知觉的视角依赖和语境依赖表征。[8]

在主观经验复杂性的演化方面，戈弗雷–史密斯的思考围绕复杂认知在不同物种中的演化展开。他认为，自寒武纪以来，复杂认知和行为在多个物种中平行演化，部分物种认知与行为的复杂化推动了整体环境的复杂化。若以各种群中高复杂性个体为判断标准，哺乳类（mammals）、鸟类（birds）自约3亿年前分化至今，感觉–运动与认知复杂性均保持在高水平；头足类（cephalopods）次之，其演化出复杂认知的时间较为晚近；节肢动物（arthropods）再次之，但其演化出复杂认知的时间要早于哺乳动物与鸟类的分岔。[7] 进一步地，戈弗雷–史密斯认为，认知复杂性的提升与主观经验之间存在某种比例关系，或“相称性”（proportionality）。按照这一观点，主观经验的“质性”（qualitative）维度，即“感觉如何”的第一人称感受可以被理解为对认知过程的内部感受方式。这样的立场提供了一种思考主观经验起源的方式：一种强调梯度和程度差异的渐进主义方式。[7] 在此，他倾向于采取一种对于经验的副词论（adverbial theory）态度，即对经验特征的讨论需要被视为对我们经验方式的讨论。由此，经验的质性维度就可以被视为主体经验的方式，也即主体从内部视角对待某种状态的产物。

作为对于内格尔的回应，戈弗雷–史密斯承认，我们的确很难想象最小限度的简单主观经验，因为我们无法提供与自己截然不同的动物视角；但在认知方面，我们可以很好地理解认知逐渐复杂化的程度，并把握其中的差异。由此可以合理地推论，主观经验的质性也许将呈现出与认知复杂性相同的梯度形态。[7] 换言之，即便我们在“想象经验本身”上受限，这种失败并不否定经验与认知之间的相关性：在质性与认知之间仍可能存在可把握的梯度映射，从而允许我们通过理解认知来侧面理解与推断主观经验。

对于人类主观经验的特殊性，戈弗雷–史密斯持有的是一种转化观点（transformation view）：人类大脑的晚期演化特征与机制确实极大地改变了主观经验的性质，使之具有更丰富的内容，并与记忆、语言和反思等相关联，但它们并没有“带来”主观经验的存在。相反，更基础的经验形式在动物中早已存在，而只是在人类中被“转化”为高度复杂的心智现象。

[7]这一观点批评了近代认知神经科学所主张的“后来者立场”（latecomer view），后者认为主观经验只出现在具备高级整合机制（如全局工作空间）的动物中，如哺乳动物或鸟类。戈弗雷–史密斯反驳，晚期演化的机制是对已有主观经验的深化与发展，而非从无到有地生成经验。

此外，戈弗雷–史密斯也讨论了若干与主观经验演化有关的生物特征。（[9]，p.7）他指出，动物在处理感觉信息与调节行动时，往往依赖神经系统的整合性，而这种整合能力为构建“内部模型”提供了条件。在此基础上，他提出一个更为激进的推论：凡是能够生成环境模型的生物系统，都可能演化出与其生存需求相契合的主观经验形式，不同生物体可能通过不同的路径实现信息整合，这为小型而结构特殊的神经系统（例如昆虫）支持某种基础层次的主观经验预留了可能性。

三、来自神经生物学的证据：昆虫脑的研究

长期以来，关于昆虫是否拥有主观经验的讨论一直受制于两种先入之见：其一，昆虫神经系统呈分散式结构，感觉输入与行动选择在结构上彼此割裂，如神经节可以在没有大脑输入的情况下控制运动和行为；其二，昆虫脑神经元数量仅有数十万，远远少于哺乳动物脑神经元的数量级，由此被排除在主观经验谱系之外。这两类立场虽然看似植根于神经生物学的观察，但在理论上却依赖于有局限性的类比，忽视了不同神经系统通过功能趋同实现相同任务的可能性。

随着神经科学方法的发展，我们得以从功能组织的角度重新审视昆虫脑的整合能力。即使没有与哺乳动物类似的大脑结构，昆虫的神经系统也能执行相同的功能，例如，昆虫尽管缺乏视觉皮层，却依然能以其他方式实现视觉感知，这为“多重可实现性”（multiple realizability）理论提供了有力的支持，相同的认知功能或行为表现，可由不同物种的不同神经机制、电路结构或遗传基础实现：“在不同物种中，相同的外在认知能力可能由完全不同的神经回路介导，即行为程序、计算过程与其神经实现之间存在多对一的映射关系”。[10]

吉本斯等人的研究为我们指明了一条可操作的路径，他们借用伯奇等人提出的八项标准，系统评估了六个主要昆虫目在“是否可能具备痛觉”这一子问题上的神经与行为证据情况。本文特别关注其中四项与神经组织结构直接相关的指标：（1）痛觉感受器（nociceptors）；（2）整合脑区（integrative brain regions）；（3）整合痛觉（integrated nociception）；（4）止痛（analgesia）。[11]需要澄清的是，这类框架虽然不能最终回答“昆虫是否存在主观经验”这一哲学问题，但它为建立跨物种、跨尺度的意识候选谱系提供了清晰的评估标准。下文将逐一展开分析。

1. 痛觉感受器标准

该标准要求：“动物具有对有害刺激敏感的受体（痛觉感受器）。”[11]根据吉本斯等人的总结，这类痛觉感受器广泛存在于多个目的幼虫与成虫中，“在成年鞘翅目、双翅目、膜翅目、鳞翅目昆虫，以及幼年双翅目、鳞翅目中，已有功能性与遗传学证据表明其神经系统中存在痛觉相关的离子通道，或具备对有害刺激做出反应的特定感觉神经元群。”[11]

该标准的优势在于为主观经验的存在提供了神经上的起点，但其局限在于，痛觉感受器的存在并不能等价于疼痛的体验。真正关键的是这些信号是否被接入到有组织的中枢处理流中，并用于价值评估与行为规划。因此，在将其作为主观经验存在的判据时，该标准的有效性必须与其他结构–功能证据联合使用。

2. 整合脑区标准

该标准要求：“动物具有能够整合来自不同感觉源信息的整合性脑区。”[11]其中包括两个核心要求，（1）动物必须拥有至少一个多感官整合脑区；（2）该脑区需要具有多模态输入通路，或者具备相应的反应特征。在昆虫脑中，已有研究指向三个核心的整合性结构：蕈状体（mushroom body, MB）、中央复合体（central complex, CX）与侧角（lateral horn, LH）。[11]

MB普遍被认为与学习与记忆密切相关，能够接收视觉、嗅觉与机械感受等多通道信息，并在其不同亚区中完成整合；CX作为核心，在不同昆虫目之间结构上高度保守，功能上与空间导航及运动控制密切相关，能够对多源信息作出整合性响应；LH虽传统上被视为本能性嗅觉反应的控制中心，但它也接收视觉、味觉、听觉、温度与机械通道的输入，并作为MB的主要整合输出场所，形成更高阶的感觉组织与调控机制。[11]吉本斯等人的结论是，成虫阶段的鞘翅目、双翅目、膜翅目、鳞翅目与直翅目，均具备明确且功能成熟的整合脑区，满足标准要求，置信度极高。半变态类幼体虽然缺乏直接的功能性整合证据，但神经结构高度重叠于成虫阶段。全变态类早期幼体则因整合脑区发育尚未完成，显示出结构不全与功能缺位，置信度偏低。[11]

这条标准涉及主观经验的核心定义：经验是在时间与空间中跨感觉模态统一协调的产物，本质上依赖于时空中不同来源信息的统一整合。其所要求的除了信息的物理聚合，还包括功能层面的耦合，才能够形成具有表征与意义组织能力的神经基础，即一种足以维持世界模型、参与价值权衡与调控行动的中枢架构。简言之，若某种神经系统可以通过整合脑区，将感觉信号联结成一个动态可操作的统一场景，那么我们便有理由推定其具备经验性状态的结构潜能。这一潜能未必等同于成熟的意识体验，但它确实构成了从知觉功能走向感受状态的关键门槛。

3. 整合痛觉标准

该标准要求：“动物具有将痛觉感受器与整合性脑区连接起来的神经通路。”[11]这一标准的核心在于证明伤害性信号不仅停留在外周反射层面，而是被传入中枢，参与到行为决策和规划中。吉本斯等人的研究指出，蜚蠊目与双翅目成体在这一标准上拥有最扎实的证据链条，均与CX高度相关，表明痛觉信息已经成功接入整合性脑区，成为行为调控的一部分。相较之下，某些晚期幼虫虽也呈现了部分正向线索，但支持力相对较弱，其他类群则普遍存在实证空白。[11]

这一标准的核心在于，“连通性”是信息的生理传递路径，同时也意味着为行为控制权向中枢的转移，即由外部刺激驱动的反射性反应，让位于由中枢评估调节的行为规划。主观经验之所以与单纯反射机制有本质区分，正是在于其依赖“内部调节”这一环节。而这一转变的神经基础，很大程度上在于伤害信号是否成功抵达整合脑区，参与价值判断与决策过程。因此，该标准是评估昆虫是否具备痛觉乃至更高阶感受状态的关键中介。

4. 止痛标准

该标准要求：“动物对有害刺激的行为反应会被影响神经系统的化学化合物所调制。”[11]其中包括内源性（如神经递质系统）与外源性（如化学药物）两种方式。这一标准的本质关注是，个体是否能够以符合“负价体验”特征的方式，动态调节其对威胁性或伤害性刺激的敏感性与反应强度。根据吉本斯等人的评估，在双翅目中的相关研究最为充分，满足该标准的置信度极高。相比之下，膜翅目、直翅目成虫的相关研究尚不充分。至于鞘翅目与鳞翅目成虫，以及昆虫各目的幼体阶段，尚无系统研究涉及内源性神经递质或外源性干预，因此证据稀缺，置信度低。[11]

从更宏观的视角看，止痛机制可以被理解为“经验调控”的能力，在此行为不再是固定的反射，而是可被调节的、嵌入价值评估的神经过程。这提醒我们，经验的核心并非静态结构，而是一个由内部状态调控的连续过程。如果一个系统能够对伤害信号进行内源性调节，它很可能具备将感知内化为感受的潜质。因此，该标准的价值在于揭示了主观体验的“延展性”维度，即某种系统是否拥有调节自身感受程度的能力，这种能力使其反应行为超越了固定程序的模式，进入关于价值与内稳态调和的神经整合流程。换言之，一个能够根据内部状态变化调整痛觉反应强度的系统，就有可能将外部的物理刺激转化为内部的、情境化的“痛感”，构成从原始反射到复杂经验生成的关键过渡。

为了使上述结果置于更具解释力的理论框

架之下，有必要将其置于一个关于主观经验形成条件的理论框架中。在此，B&K提出的主观经验模型提供了极具启发性的思路。他们明确主张：至少在无脊椎动物范围内，昆虫很可能具备意识的最基础方面，即主观经验，其本质是动物对世界的直接感知，不必诉诸更高阶的反思与语言能力。[12]承袭默克尔（Björn Merker）的“中脑假说”，B&K强调，主观经验的核心在于是否能够构建一个将动物作为世界中行动体来表征的、加权的自我-空间神经模拟，把传入、传出与内稳态信息汇聚于统一模型，据此进行价值加权与行动选择；单纯的信息整合尚不足以产生主观经验，必须是围绕个体行动能力所组织的整合，才能构成经验生成的最低阈值。[12]

根据默克尔，为了综合动作选择、目标选择与动机排序三种状态空间，生物体能够在自身内部产生现实世界的模拟仿真，并且其结构方式构成了一种包含身体与外部世界的意识功能模式；这种功能模式的演化可以独立于认知能力进行，以自我中心式的构建方式将身体嵌套在世界之中，这便是现象意识的核心所在。[13]B&K同样指出，“生物体的动机和生理状态优先考虑目标和行动选择。”[14]在脊椎动物中，这一功能被归于中脑顶盖与其相连的结构，而在昆虫中，这一能力的关键在于CX，其功能是生成空间中移动的昆虫状态的神经模拟，并构成昆虫行为核心控制系统的一部分，使昆虫可以基于此做出价值评估与行动选择：

CX输出并接受昆虫大脑原脑（P）的输入，特别是作为感觉信息汇聚点的附叶。其中包括来自感觉叶的直接输入和通过CX和MB通路的间接输入，后者是记忆过去经验的位点。P是运动前的，新出现的证据表明，P结构内的竞争性处理有助于基于所有可用的感觉信息进行有效的动作选择。[12]

将B&K所设想的模型与本文采用的四项指标对照，可以发现，它们之间有着清晰的对应关系。其中，第一项标准，即痛觉感受器的存在，意味着系统可以感受到来自外部或身体内部的伤害性信号，这是经验可能的前提。而第二项标准，整合脑区的存在，则决定了这些信号能否进入一个统一加工与调度的结构之中，构成经验形成的中心机制。第三项标准，即伤害输入是否已被接入整合中枢，并对行为产生可辨识的调节作用，提供了从“感觉”到“经验”的关键证据。第四项标准，即是否存在对伤害反应的内源性或外源性调节机制，进一步揭示了系统是否能对这些负价状态做出主动调控。由此，反对意见中以“神经元少、结构分散”否认主观经验可能性的做法并不成立。B&K的回应诉诸的核心在于功能趋同，即不同类群可以经由不同的神经架构实现相似的机能，小型神经系统同样能够达到支持基础层次主观经验所需的计算组织。

总体而言，在成体阶段，六个目的昆虫普遍展现出多模态整合能力，其中双翅目与蜚蠊目在伤害整合与止痛方面亦具有较高的证据强度，连同疼痛感觉层面的分子与细胞学发现，共同勾勒出一幅相对完整的神经证据图景。这一框架同时提醒我们，“存在疼痛感觉器”当然并不直接等于“存在痛感”，但当输入、整合、控制与调制四个环节在一个类群与龄期上相继得到支持时，以“结构规模”为理由否认主观经验的立场似乎便难以维系。

四、昆虫主观经验的特征与早期形式

在对前述神经证据进行系统梳理之后，有必要回到理论层面，澄清“昆虫的主观经验究竟可能呈现为何种面貌”的问题。这一问题不能诉诸直觉式的想象或类人化的投射，而是关乎在特定条件下，我们如何合理地将某种神经组织与“感受”的可能性联系起来。我认为，这一判断的哲学基础应当建立在一种结构–功能论的渐进主义理解之上。戈弗雷–史密斯为我们提供了一个最少承诺、却足以统摄现有实证的框架：他将主观经验视作意识现象的初级形态，即主体从第一人称视角对其自身状态及其与世界关系的内在体验方式。这类体验方式沿着演化史以不同的程度与样貌呈现，并与生物体整合感觉信息、维持以自我为中心的世界

模型的能力密切相关。由此，将经验视作一种伴随知觉与行动逐步复杂化而生成的功能性现象，较之以“是否具备某个特定的神经器官”来判定，更能贴合跨物种的比较事实。

B&K的工作为上述渐进主义提供了一个在昆虫中落实该思想路径的具体方案。他们主张，将主观经验的发生条件从“皮层特权”转移到能够实现相同功能的机制上。当一个系统在运动控制的背景下，能够将来自外部和自身体内的信号汇聚到一个统一的、具身化的模型中，并据此对目标和行动进行价值评估与选择时，经验的基本层次便获得了神经上的实现。并且，他们进一步提出，主观经验的能力可能是在物种生命史早期演化出来的，昆虫脑基于与哺乳动物中脑近似的演化压力，用相似的方式进行了建模：“我们认为，至少在一些寒武纪节肢动物中可能已经存在现生昆虫行为核心控制系统的一个版本，以支持它们积极的觅食和狩猎生活方式。”[12]

如果说上述框架阐明了经验发生的“结构–功能”条件，那么经验的“内容–类型”也需相应区分。正如内格尔的洞见，意识体验广泛存在于动物生命的诸多层次，但其具体的质性特征难以在跨物种的想象中被充分重建。不过，沿着渐进主义的方向，我们可以将经验的质性特征理解为主体经验的方式。戈弗雷–史密斯对于主观经验更进一步的猜测是，它可能具有不同的早期形式，如知觉与评价。在动物演化的不同路径中，两种特征可能是分开的，并具有不同的作用。[9]根据孟德尔的观点，动物的评价性感受（如情绪与心境状态）本质上围绕“奖励获取”和“惩罚回避”两大生存目标展开，这两种目标的评价机制直接驱动目标优先排序与决策过程，对情境与行动进行价值评估与标注。[4]由此，我们认为，昆虫的早期经验大致分为偏“知觉性”和偏“评价性”两种基本类型。前者更侧重于对外部场景的整合与稳定表征，后者则以情绪的方式进入决策过程。

回到昆虫本身，现有证据几乎毫无争议地显示其在知觉类型上具备高度演化的能力。复眼与全身分布的感器为高速飞行、捕食与避险提供了密集输入，神经系统通过CX等中枢结构将多模态信息整合为可用于下行控制的统一表征。然而，关于评价性经验的存在，特别是与疼痛等负面状态相关的感受，学界仍有分歧，如许多成虫在肢体受损后并不表现出明显的照护或保护行为，这一点常被解读为缺乏“痛觉”。然而，这种推论缺乏生态学上的敏感性。成虫通常面临生命周期短、资源集中分配的问题，在外骨骼结构无法有效修复的情况下，伤后自保行为未被保留，这只能说明“照护”这一路径在多数类群中不是一个稳定保留的策略，而不能推论经验性的反应机制不存在。换言之，行为外显的缺失并不一定意味着体验层面的缺失。

发育生物学的视角进一步揭示，不同阶段昆虫所拥有的经验，并不必然具有统一的结构或内容。对于完全变态昆虫而言，其在蛹期经历了显著的神经与身体重塑：幼虫阶段的大部分组织和器官会经历细胞解体与组织重构，而成虫的器官则主要来自两个来源，一部分由幼虫器官转化而来，另一部分则从成虫原基发育而成。在化蛹过程中，这些原基被重新定位至特定部位，并发育为成虫所需的各类组织与结构。尽管这种变态过程带来了形态和功能上的剧烈变更，但仍旧存在记忆的连续性：虽然幼虫的细胞、组织、器官，绝大部分都被解体重构，但中枢神经的发育是一脉相承的。对于烟草天蛾（Manduca sexta）的研究证明，在蜕变前的发育后期（如第五龄）建立的厌恶性嗅觉联想可以保持到成虫期，明确证实了鳞翅目昆虫的联想记忆能够跨越变态阶段保留。[15]这一发现意味着，即便在经历了大规模神经重组的背景下，某些神经联结与行为性记忆痕迹仍可跨阶段保留，构成感受经验在昆虫生命历程中得以延续的潜在基础。

幼虫阶段的生态任务与风险结构与成虫截然不同。前者以摄食与增长为主，同时面临寄生性天敌的高压选择；后者则以繁殖与定位为首要目标。幼虫可能在评价性感受方面有更突出的特征，对果蝇幼虫感受器的研究发现，“专门的痛觉感受器覆盖了整个体壁，幼虫对机械

或热刺激诱发的防御行为表现出强烈的、相对持久的（几小时或几天）的痛觉敏感化。”[16]其原因很有可能是用以感知寄生蜂在卵内产卵时可能造成的刺痛，而演化出这种能力会降低幼虫被寄生的风险，增加幼虫的存活率。因此，幼虫极有可能在评价性类型上承受更高的选择压力，从而形成以负价标注与回避为核心的经验模式。而成虫阶段的躯体往往是一次性的生殖机器，以鳞翅目的长尾大蚕蛾为例，其成虫没有具功能的口器，破蛹之后无法取食，唯一任务就是生殖任务。因此，对于成虫阶段的昆虫而言，发展感知能力更为重要。这种生态位差异，在经验构成上表现为幼虫阶段更强的负价标注功能，而成虫阶段则更侧重于高效的知觉与选择。

尽管如此，将功能同构视为经验存在的充分依据仍需谨慎。B&K的方案通过回避皮层中心主义而获得了广泛的解释力，但它也隐含着一个需要进一步检验的前提，即是否一切具备“价值导向的整合空间模拟”功能的系统都必然伴随主观体验？因此，综合以上考量，一个相对稳健的表述是：昆虫具备构建统一场景、进行目标评估与实施行动选择的神经条件，这些条件构成了经验发生的潜在结构；在这一潜在结构之上，知觉性与评价性的不同类型随谱系与发育阶段以不同配比显现，形成从幼体到成体的连续统。这样的理解既避免了以结构规模否定经验的先在判断，也避免了过度外推所带来的形而上学风险。

结语：广阔的主观经验图景

哲学僵尸与内格尔的蝙蝠论证对于昆虫主观经验的可能性提出的困难是：是否可能在缺乏内部第一人称视角的情况下，对他者的主观经验做出可信的描述？这个问题的答案不仅关乎我们对生命智能的理解维度，更关乎人类在自然认知中的坐标定位。

以戈弗雷–史密斯为代表的当代渐进主义立场对上述挑战给出了合理应对：主观经验应被看作是渐进演化的，而生物神经科学和动物行为学的研究成果能够对主观经验的演化框架给予支持。这一立场实际上与内格尔最终的关键洞见是融贯的：或许我们可以从另一方向弥合主客观之间的鸿沟，这需要形成新概念并设计新方法——一种不依赖共情或想象的客观现象学。[6]这种客观现象学的目标是至少部分地描述体验的主观特征，而这种形式是无法拥有这些体验的生命所能理解的。这种方法虽无法重现经验本身，但却可能揭示其可归纳、可结构化的形式条件，从而为我们提供一种有限但可靠的理解通道。尽管我们可能永远无法知道作为一只昆虫的真实经验，但这并不意味着我们无法对它们的心灵做出有所根据的推论。

如果主观经验被理解为演化过程中逐步展开的现象，那么其存在与样式应当由神经生物学与动物行为学的累积性证据来支撑。基于神经生物学和行为学的多重证据，本文主张，我们有充分理由认为昆虫确实具备一种基础层次的主观经验，尽管这种经验与人类的意识存在差异，可能不涉及元认知、反思或自我意识。

基于前文论证，可以尝试将昆虫的主观经验特征作如下渐进主义式的归纳：

（1）它是一种基本形式的意识，是昆虫从其内部视角对世界的经验；

（2）它是一种具身化的体验，昆虫能够在神经系统内部生成以自我为参照的世界模型，并据此进行空间定位与目标导向行为；

（3）它是一种演化的产物，并非偶然的副产品，而是在自然选择压力下与感觉-行动综合控制系统共同演化的结果，因物种差异、生态任务与发育阶段不同而呈现连续而多样的表达；

（4）它可能包含两种基本类型：知觉性与评价性。

事实上，如果我们对昆虫投以更多关注，就会发现它们已经发展出相当强大的信息处理能力，并且作为地球上生存能力最强的生物，具有多样且独特的智能策略。从更广阔的视野看，围绕昆虫的讨论提醒我们，神经系统的体量与智能表达的丰富性之间并不存在简单的正比关系。节肢动物在脊椎动物中心的研究范式

下常被低估，甚至被当作由基因编码的自动装置；然而，只要将证据从“结构规模”转向“功能组织”，我们就会看到更复杂的状况——小型神经系统依然能够通过整合、评估与选择来维持统一，并以此驱动有效的行动。正因如此，昆虫研究不只是关于某一类群的边缘议题，它同时关系到我们如何在生命与智能的连续谱上为自己定位。我们或许永远无法知道“作为一只昆虫”的体验究竟如何，但这并不妨碍我们通过概念工作与多源证据，为其心智状态提出有根据的论证。在物种演化史上所真实存在的，很可能是一副远更广阔而复杂的生命图景。

（本文系与中国人民大学哲学院朱锐（RUI ZHU）教授（1968-2024）多次讨论后成文。在此郑重感谢朱锐教授一直以来不止对作者本人，更是对交叉学科事业的鼓励、贡献与支持。我们永远怀念朱锐教授。）

［参考文献］

[1]Darwin, C. *The Expression of the Emotions in Man and Animals*[M]. London: Harper Perennial, 2009, 347.

[2]Gibson, W. T., Gonzalez, C. R., Fernandez, C., et al. 'Behavioral Responses to a Repetitive Visual Threat Stimulus Express a Persistent State of Defensive Arousal in Drosophila'[J]. *Current Biology*, 2015, 25(11): 1401–1415.

[3]朱钦士. 感觉、意识、情绪和智力（2）[J]. 生物学通报, 2017, 52（1）: 15–18.

[4]Mendl, M., Burman, O. H. P., Paul, E. S. 'An Integrative and Functional Framework for the Study of Animal Emotion and Mood'[J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2010, 277(1696): 2895–2904.

[5]Allen-Hermanson, S. 'Insects and the Problem of Simple Minds: Are Bees Natural Zombies?'[J]. *The Journal of Philosophy*, 2008, 105(8): 389–415.

[6]Nagel, T. 'What is It Like to Be a Bat?'[J]. *The Philosophical Review*, 1974, 83(4): 435–450.

[7]Godfrey-Smith, P. 'Animal Evolution and the Origins of Experience'[A], Smith, D. L. (Ed.) *How Biology Shapes Philosophy: New Foundations for Naturalism*[C], Cambridge: Cambridge University Press, 2016, 51–71.

[8]Burge, T. *Origins of Objectivity*[M]. Oxford: Oxford University Press, 2010, 337.

[9]Godfrey-Smith, P. 'The Evolution of Consciousness in Phylogenetic Context'[A], Andrews, K., Beck, J. (Eds.) *The Routledge Handbook of Philosophy of Animal Minds*[C], New York: The Routledge Press, 2017.

[10]Chittka, L., Rossiter, S. J., Skorupski, P., et al. 'What is Comparable in Comparative Cognition?'[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2012, 367(1603): 2677–2685.

[11]Gibbons, M., Crump, A., Barrett, M., et al. 'Can Insects Feel Pain? A Review of the Neural and Behavioural Evidence'[J]. *Advances in Insect Physiology*, 2022, 63: 155–229.

[12]Barron, A. B., Klein, C. 'What Insects Can Tell Us About the Origins of Consciousness'[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2016, 113(18): 4900–4908.

[13]Merker, B. 'Consciousness without a Cerebral Cortex: A Challenge for Neuroscience and Medicine'[J]. *Behavioral and Brain Sciences*, 2007, 30(1): 63–81.

[14]Klein, C., Barron, A. B. 'Insects Have the Capacity for Subjective Experience'[J]. *Animal Sentience*, 2016, 1(9): 5.

[15]Blackiston, D. J., Silva Casey, E., Weiss, M. R. 'Retention of Memory Through Metamorphosis: Can a Moth Remember what It Learned as a Caterpillar?'[J]. *PloS one*, 2008, 3(3): 1.

[16]Walters, E. T. 'Nociceptive Biology of Molluscs and Arthropods: Evolutionary Clues About Functions and Mechanisms Potentially Related to Pain'[J]. *Frontiers in Physiology*, 2018, 9: 1049.

［责任编辑　王巍　谭笑］