

# PLAIDOYER POUR LE BIEN-ETRE DES POISSONS :

## PREUVES DE LA SENTIENCE DES POISSONS



## QU'ENTEND-ON PAR « SENTIENCE » ?

La sentience désigne le fait de posséder les capacités cognitives (mentales) ainsi que le niveau de conscience nécessaires pour éprouver des émotions<sup>1</sup>. En d'autres termes, les êtres dotés de sentience ne se limitent pas à détecter, observer ou réagir aux choses qui les entourent, mais sont également capables d'en éprouver une émotion. Les divers états émotionnels ont un sens sur un plan évolutionnaire : certains, comme le plaisir, récompensent des comportements qui favorisent la survie ou la reproduction et incitent à les reproduire ; d'autres, tels que la peur, exacerbent l'impression négative émanant d'une expérience nuisible, vous rendant plus susceptible de vous en rappeler et de l'éviter à l'avenir<sup>2</sup>. Il n'est ainsi pas surprenant que la capacité à éprouver des « sentiments » se soit développée dans différents groupes d'animaux.

## EN QUOI LA SENTIENCE EST-ELLE IMPORTANTE ?

Dans la mesure où les êtres sentients peuvent éprouver des émotions positives comme négatives et ressentir aussi bien de la joie ou de la peur que de la douleur, nous avons le devoir de préserver le bien-être de ceux que nous élevons. Le poisson est le grand oublié des discussions sur la sentience et la souffrance animale. Pourtant, les humains utilisent le poisson comme nourriture, à des fins d'expérimentation ou tout simplement en tant qu'animal de compagnie. Chaque année, ce sont près de trois milliards de poissons sauvages qui sont retirés de leur milieu naturel, et jusqu'à 160 milliards de poissons sont élevés pour la consommation humaine dans le monde<sup>3</sup>, soit 40 fois plus que l'ensemble des animaux d'élevage terrestres réunis (quelque 74 milliards<sup>4</sup>). Cela a un impact dévastateur sur les populations de poissons sauvages, sur l'environnement aquatique et, par-dessus tout, sur le bien-être des poissons.

## COMMENT SAVONS-NOUS QUE LES POISSONS SONT SENTIENTS ?

Si le nombre de preuves scientifiques démontrant que le poisson est un être sentient ne cesse de s'accroître<sup>5-11</sup>, il reste impossible de procéder à une mesure directe du degré de sentience d'un animal (qu'il s'agisse d'un poisson, d'un chien ou même d'un être humain). Il est toutefois possible d'observer le comportement des animaux dans leur milieu naturel et de mener des recherches visant à étudier les différentes facettes de leurs aptitudes et de leurs réponses comportementales, cognitives et physiologiques<sup>12</sup>. Ces recherches nous permettent de tirer de solides conclusions quant aux réflexions et sentiments qui animent intérieurement les animaux, notamment les poissons. Comprendre la capacité d'un poisson à ressentir la douleur et la souffrance trouve une résonance particulière dans les questionnements que nous avons sur la façon dont nous traitons les poissons d'élevage ainsi que sur les pratiques de pêche des poissons sauvages de par le monde.



# PREUVES QUE LES POISSONS ONT DES RÉFLEXIONS ET SENTIMENTS

Des études scientifiques ont montré que les poissons ont « une conscience d'accès ». Cette expression désigne la capacité à réfléchir de façon introspective sur un état mental (actuel ou associé à un souvenir) et à traiter des informations<sup>13</sup>. Plus concrètement, cela reflète la capacité à créer une représentation mentale de quelque chose.



Le *Bathygobius soporator* vit dans les rochers de zones intertidales. Lorsque la marée se retire, il se trouve pris au piège dans les bassins ainsi formés, ce qui le rend vulnérable vis-à-vis des prédateurs. En cas de danger, il peut malgré tout sauter d'un bassin à l'autre, et ce, sans voir dans quelle direction il se lance. Il est en effet capable de mémoriser la configuration des bassins (autrement dit, de créer une carte mentale de la zone) à marée haute ; ainsi, lorsqu'un prédateur le menace, il sait dans quelle direction et avec quelle puissance sauter afin de lui échapper<sup>14</sup>.



Le combattant du Siam est doté d'une aptitude impressionnante : il est capable de prédire l'issue d'un combat à partir d'informations préalables sur les participants (telles que leurs capacités de domination et leur combativité) et d'utiliser ces informations afin de produire des déductions logiques sur d'autres membres du groupe<sup>15</sup>.

Les poissons montrent également des signes de « conscience phénoménale », expression se rapportant au fait de détecter ce qui se trouve autour de soi ainsi que les émotions et sentiments qui y sont associés (et, par extension, d'avoir conscience de sa propre existence<sup>13</sup>). Le cerveau humain possède des structures jouant un rôle dans nos comportements émotionnels (appelées « système limbique »), et dont le fonctionnement est étroitement lié au système de dopamine. Les poissons possèdent eux aussi un système de dopamine, et les chercheurs ont identifié une zone spécialisée du prosencéphale des poissons qui semble fonctionner de façon très similaire à notre système limbique<sup>13</sup>.

Selon le contexte, les poissons montrent également différentes réactions face à une situation aversive, ce qui indique qu'ils sont flexibles et que leurs réactions ne procèdent pas uniquement du réflexe.



Dans le cadre d'une étude, des truites ont été exposées à des chocs électriques légers dans une zone de leur bassin, qu'elles ont rapidement appris à éviter. Malgré cela, lorsque les chercheurs ont introduit davantage de poissons dans le bassin adjacent à cette zone, les truites ont commencé à tolérer ces chocs afin de pouvoir socialiser avec eux, chose qui semblait manifestement importante à leurs yeux<sup>16</sup>.

Les scientifiques ont également découvert que les poissons sont capables de pessimisme ou d'optimisme, et que leur humeur peut se trouver affectée par la présence ou l'absence de leurs compagnons.

Le cichlasoma nigro est un poisson monogame qui forme des liens solides avec un partenaire en milieu sauvage et dont l'humeur est affectée par la présence de ce dernier. Les chercheurs ont constaté que les femelles pouvant voir leur mâle préféré pendant qu'elles réalisaient une tâche étaient d'humeur optimiste, tandis que celles qui ne pouvaient voir que d'autres mâles étaient pessimistes<sup>17</sup>.



D'autres poissons ont été soumis à des tests comportementaux conçus pour évaluer leur degré de « conscience de soi » (en d'autres termes, le niveau de conscience du soi en tant qu'entité séparée des autres et du monde qui l'entoure). Pour ce test, les animaux sont placés face à un miroir dans lequel ils peuvent se voir. On leur fait ensuite une marque (par exemple, un point rouge de peinture sur la tête), puis on observe à nouveau leur comportement. Le test est considéré comme probant lorsque les animaux modifient leur comportement (en se déplaçant autour du miroir pour mieux voir la marque ou en se frottant pour essayer de la faire disparaître, par exemple). À titre indicatif, ce test n'est pas concluant avant l'âge de 18 mois pour les bébés humains. Le labre nettoyeur commun<sup>18</sup> et la raie manta géante<sup>19</sup> ont rejoint la liste des animaux à avoir réussi ce test (sur laquelle figure notamment le chimpanzé, l'éléphant et le dauphin), ce qui suggère qu'ils possèdent une conscience d'eux-mêmes.



# LES COMPORTEMENTS COMPLEXES ET LA COGNITION DU POISSON

Il existe plus de 32 000 espèces (connues) de poissons dans le monde<sup>20</sup>. Les comportements et capacités permettant aux poissons de s'épanouir dans les nombreux types d'habitats aquatiques qu'ils occupent sont divers et très impressionnants. En réalité, les poissons sont bien plus intelligents que ne le pensent la plupart des gens.

Si le comportement des poissons est fascinant en soi, il nous éclaire aussi sur leur vie intérieure. Les exemples exposés dans ce document, preuves que les poissons sont effectivement doués de sentience, ne reflètent qu'une infime partie des études témoignant de ces aptitudes.

## APPRENTISSAGE ET RÉOLUTION DE PROBLÈMES

Les poissons sont capables d'apprendre une multitude de choses, comme réaliser certaines tâches et mémoriser des trajets ainsi que les endroits où trouver de la nourriture. Ils peuvent se souvenir d'informations concernant d'autres poissons du groupe : quels sont les meilleurs combattants, lesquels sont dignes de confiance et quels autres ne sont pas enclins à la coopération<sup>21</sup>, par exemple. Ils peuvent également se rappeler d'expériences négatives et apprendre à éviter des objets nocifs qui ont été sources de douleur et de crainte par le passé<sup>16, 22, 23</sup>. On attribue souvent aux poissons une mémoire de trois secondes : en réalité, leur capacité de mémorisation est bien supérieure à cela et nombre d'entre eux possèdent une impressionnante mémoire à long terme se prolongeant sur plusieurs années<sup>11, 21</sup>.

Mis face à des tâches complexes<sup>24</sup> dans le contexte d'une activité d'apprentissage, le labre nettoyeur a montré des résultats supérieurs à ceux de chimpanzés, d'orangs-outans et de capucins. Si de telles constatations suscitent généralement l'étonnement, elles démontrent que les poissons peuvent exceller lorsqu'ils sont soumis des tests adaptés et cohérents avec leurs aptitudes naturelles. Certains poissons possèdent même des compétences numériques<sup>6</sup> et d'autres résolvent des problèmes à l'aide de solutions novatrices. Ainsi, le poisson harlequin utilise une pierre en guise d'enclume pour ouvrir des coques, ce qui correspond à la définition de l'utilisation d'un outil<sup>25</sup>.

## DYNAMIQUE SOCIALE

Si les bancs de poissons peuvent sembler aléatoires aux yeux des êtres humains, les poissons forment généralement des groupes relativement stables et se familiarisent avec les individus qui le composent<sup>21</sup>. Les poissons peuvent apprendre des autres membres du groupe et construire des traditions sociales, particulièrement chez les espèces à longue durée de vie. On pense que ce type de traditions est à l'origine des itinéraires de migration de plusieurs espèces de poissons, notamment des cabillauds.<sup>26</sup>

## COMMUNICATION ET COOPÉRATION

Les poissons communiquent entre eux à l'aide de codes relevant du langage corporel, en diffusant des substances chimiques dans l'eau ou pour certains, en utilisant des sons, des pulsations électriques ou grâce au phénomène de bioluminescence<sup>11</sup>. Tous ces mécanismes permettent aux poissons de se livrer à de nombreux comportements sociaux complexes tels que la séduction, la formation de liens sociaux, le combat, la réconciliation et la coopération<sup>21</sup>. Certains poissons coopèrent pour rassembler des informations sur les prédateurs, chercher de la nourriture, creuser des trous ou défendre leur territoire ou leurs juvéniles<sup>27</sup>.

Un exemple bien connu de coopération entre différentes espèces est celui du labre nettoyeur et de son poisson « client », à qui il offre un service de nettoyage des parasites et des peaux mortes. Le labre nettoyeur est capable de reconnaître chacun de ses clients réguliers lorsque ceux-ci se présentent dans une station de nettoyage d'un récif corallien<sup>28</sup>. Si le poisson nettoyeur mord son client par inadvertance, celui-ci s'en ira<sup>28</sup>, mais le nettoyeur l'incitera à revenir en le rattrapant pour lui masser le dos<sup>28</sup>. Il a été démontré que les poissons nettoyeurs s'occupent de certains clients en priorité, en fonction de leur provenance (s'ils sont locaux ou de passage) et des tendances qui caractérisent leurs pratiques alimentaires (s'il s'agit ou non de prédateurs)<sup>29</sup>. Certains nettoyeurs s'associent entre eux pour fournir un service de meilleure qualité<sup>30</sup>.



Les poissons ne communiquent et ne coopèrent pas seulement avec les membres de leur banc ou d'autres espèces de poissons, mais également avec d'autres espèces d'animaux.

Par exemple, les mérus ont été observés chassant en coopération avec des pieuvres<sup>31</sup>. La coopération entre différentes espèces est un phénomène très rare dans le royaume animal.

# LES POISSONS RESSENTENT LA DOULEUR

La douleur constitue un important mécanisme de survie : lorsqu'ils ont mal (autrement dit, lorsqu'ils détectent, ressentent et se souviennent de la douleur, par opposition à la réaction relevant purement du réflexe), les animaux retiennent mieux quels sont les éléments nocifs de leur environnement qu'il leur faut éviter. Les poissons ne font pas exception à cette règle.

## LES POISSONS POSSÈDENT LES CARACTÉRISTIQUES PHYSIOLOGIQUES NÉCESSAIRES À LA DÉTECTION DE LA DOULEUR

- Les poissons sont dotés des récepteurs et des fibres nerveuses nécessaires pour détecter des événements douloureux, tant les fibres A-delta (qui transmettent une première sensation de douleur aiguë) que les fibres C (qui transmettent un type de douleur plus lent, plus sourd)<sup>33</sup>.
- Lorsque des stimuli douloureux suscitent l'activité du système nerveux, des signaux électriques sont transmis au cerveau pour y être traités<sup>13</sup>.
- Les poissons téléostéens ont un cerveau antérieur élaboré. Le cerveau des poissons possède une structure similaire à celui des mammifères, à l'exception du néocortex qui s'est développé chez ces derniers. D'aucuns avancent la théorie selon laquelle les poissons, ne possédant pas de néocortex, ne sont pas des êtres sentients. Cela reviendrait à affirmer que les poissons ne peuvent pas respirer car ils n'ont pas de poumons. Le cerveau de divers animaux a évolué de sorte qu'ils puissent effectuer des tâches similaires de façon légèrement différente ou en utilisant différentes structures<sup>32, 13</sup>. Autre exemple : la vision des mammifères est gérée dans le cortex, contrairement aux poissons et aux reptiles chez qui le siège de la vision se situe au niveau du lobe optique. Et pourtant, tous ces animaux atteignent le même objectif final : voir<sup>34</sup>.
- On observe chez les poissons les changements physiologiques typiques de la réaction à la douleur : augmentation des fréquences respiratoire et cardiaque, et libération des hormones du stress<sup>13</sup>.
- Les poissons réagissent aux substances visant à soulager la douleur, par exemple à la morphine. De fait, ils possèdent un système opioïde qui fonctionne de façon similaire à celui des mammifères, et ils sécrètent les mêmes opioïdes (les antalgiques naturels du corps) qu'eux<sup>35</sup>.



## LES POISSONS RESSENTENT LA DOULEUR

Les poissons, tout comme les autres animaux, peuvent réagir à la douleur au moyen d'un mécanisme de reconnaissance inconscient du système nerveux<sup>13</sup>. Prenons un exemple : si vous posez la main sur une casserole brûlante, vous l'aurez éloignée avant même d'avoir réalisé ce qu'il s'est passé, et la sensation douloureuse associée à la brûlure ne se fera sentir qu'une ou deux secondes plus tard. Il a été démontré que les poissons peuvent éprouver de la douleur, qu'ils peuvent en avoir conscience mentalement et émotionnellement et y réagir de la même façon que d'autres vertébrés<sup>5</sup>. Voici quelques exemples.

- Les poissons ne se contentent pas d'essayer de se soustraire à des objets ou des environnements qui leur infligent de la douleur : ils s'en souviennent et essayent de les éviter à l'avenir<sup>16</sup>.
- Les poissons sont distraits par la douleur. Des poissons à qui l'on a injecté du venin d'abeille ou du vinaigre font moins attention aux objets nouveaux dont ils se seraient autrement méfiés et qu'ils auraient évités<sup>36</sup>. En revanche, lorsqu'ils reçoivent de la morphine, ils montrent un comportement normal d'évitement vis-à-vis de ces objets<sup>36</sup>. Il est intéressant de noter que la morphine affecte uniquement l'expérience de la douleur et non sa source proprement dite : en d'autres termes, un tel comportement suggère qu'il s'agit bel et bien de la dimension mentale de la douleur qui est atténuée par les antalgiques<sup>13</sup>.
- La douleur a un impact sur les comportements et les décisions des poissons<sup>37</sup>.
- Comme nous, les poissons portent généralement leur attention sur les parties de leur corps qui ont été blessées. Par exemple, des truites et des poissons rouges à qui l'on avait injecté du venin au niveau de la bouche ont été observés en train de la frotter contre la paroi de leur aquarium ou sur le gravier. Des truites et des carpes à qui du venin avait été administré ont également été observées en train d'effectuer un mouvement de balancier d'avant en arrière au fond du bassin<sup>36, 38</sup>. Des poissons-zèbres, à qui de l'acide avait été injecté à proximité des nageoires, ont été observés donnant de vigoureux coups de queue, alors même qu'ils ne nageaient pas ou que leur activité était limitée<sup>39</sup>.
- Certains poissons ont moins ou n'ont plus d'appétit lorsqu'ils ressentent de la douleur<sup>40</sup>.
- Des processus mentaux de premier ordre (tels que la conscience de l'espace) sont considérablement altérés par des stimuli douloureux<sup>13</sup>.
- Lorsqu'ils éprouvent de la douleur, les poissons sont prêts à un certain nombre de sacrifices pour avoir accès à des antalgiques<sup>41</sup>.
- Les poissons font passer leur douleur avant d'autres besoins, ce qui montre que leur réaction à la douleur ne procède pas du simple réflexe<sup>42</sup>.

## CONCLUSIONS

Les poissons sont des êtres sentients. Ils ressentent subjectivement la douleur et peuvent souffrir. Victoria Braithwaite, l'une des chercheuses les plus renommées étudiant la douleur chez les poissons, conclut ainsi son livre sur le sujet (p. 153) : « Il existe autant de preuves attestant que les poissons éprouvent de la douleur et souffrent qu'il en existe pour les oiseaux et les mammifères, et plus encore que pour les nouveaux nés et les prématurés humains »<sup>13</sup>.

De solides preuves démontrent également que les poissons ressentent des émotions et produisent des réflexions.

Les poissons sont des animaux sentients : face à un tel constat, il est de notre devoir de satisfaire à leurs besoins en matière de bien-être. Nous devons ainsi assurer leur bien-être mental et physique et créer les conditions pour qu'ils puissent s'adonner à leurs comportements naturels.

Accepter la sentience du poisson et mieux comprendre ses besoins en matière de bien-être est un processus dans lequel nous sommes très en retard. L'heure est venue de repenser notre perception du poisson.

**POUR PLUS D'INFORMATIONS SUR LE BIEN-ÊTRE DES POISSONS,  
RENDEZ-VOUS SUR [CIWF.FR/POISSONS](https://www.ciwf.fr/poissons)**

## RÉFÉRENCES (disponibles en anglais uniquement)

- <sup>1</sup> Broom DM. *Sentience and Animal Welfare*. CABI; 2014.
- <sup>2</sup> Balcombe J. Animal pleasure and its moral significance. *Appl Anim Behav Sci*. 2009;118(3-4):208-216. doi:10.1016/j.applanim.2009.02.012
- <sup>3</sup> Mood A, Brooke P. Fishcount. <http://fishcount.org.uk/>. Published 2015.
- <sup>4</sup> FAOSTAT. Food and Agriculture Data. <http://fenix.fao.org/faostat/internal/en/#home>. Published 2016.
- <sup>5</sup> Chandroo K., Duncan IJ., Moccia R. Can fish suffer?: perspectives on sentience, pain, fear and stress. *Appl Anim Behav Sci*. 2004;86(3-4):225-250. doi:10.1016/j.applanim.2004.02.004
- <sup>6</sup> Vila Pouca C, Brown C. Contemporary topics in fish cognition and behaviour. *Curr Opin Behav Sci*. 2017;16:46-52. doi:10.1016/j.cobeha.2017.03.002
- <sup>7</sup> Braithwaite VA, Huntingford FA. Fish and welfare: Do fish have the capacity for pain perception and suffering? *Anim Welf*. 2004;13(SUPPL.):87-92.
- <sup>8</sup> Brown C, Laland K, Krause J, eds. *Fish Cognition and Behavior*. Oxford, UK: Wiley-Blackwell; 2011. doi:10.1002/9781444342536
- <sup>9</sup> Franks B, Sebo J, Horowitz A. Fish are smart and feel pain: What about joy? Commentary on Sneddon et al. on Sentience Denial. *Anim Sentience*. 2018;156:1-4. <https://animalstudiesrepository.org/cgi/viewcontent.cgi?article=1368&context=animsent>.
- <sup>10</sup> Sneddon LU, Wolfenden DCC, Leach MC, et al. Ample evidence for fish sentience and pain. *Anim Sentience*. 2018;3(21):17.
- <sup>11</sup> Balcombe J. *What a Fish Knows: The Inner Lives of Our Underwater Cousins*. Scientific American/Farrar, Straus and Giroux; 2016.
- <sup>12</sup> Brown C, Vila Pouca C. How fish think and feel, and why we should care about their welfare. *Wildl Aust*. 2016;(Autumn). wildlife-australia.org.
- <sup>13</sup> Braithwaite VA. *Do Fish Feel Pain?* Oxford: Oxford University Press; 2010.
- <sup>14</sup> Aronson LR. Further studies on orientation and jumping behavior in the gobiid fish, *Bathygobius soporator*. *Ann N Y Acad Sci*. 1971;188(1):378-392.
- <sup>15</sup> Oliveira RF, McGregor PK, Latruffe C. Know thine enemy: fighting fish gather information from observing conspecific interactions. *Proc R Soc London Ser B Biol Sci*. 1998;265(1401):1045-1049.
- <sup>16</sup> Dunlop R, Millsopp S, Laming P. Avoidance learning in goldfish (*Carassius auratus*) and trout (*Oncorhynchus mykiss*) and implications for pain perception. *Appl Anim Behav Sci*. 2006;97(2-4):255-271. doi:10.1016/j.applanim.2005.06.018
- <sup>17</sup> Laubu C, Louâpre P, Dechaume-Moncharmont FX. Pair-bonding influences affective state in a monogamous fish species. *Proc R Soc B Biol Sci*. 2019;286(1904). doi:10.1098/rspb.2019.0760
- <sup>18</sup> Kohda M, Takashi H, Takeyama T, et al. Cleaner wrasse pass the mark test. What are the implications for consciousness and self-awareness testing in animals? *bioRxiv*. January 2018. <http://biorxiv.org/content/early/2018/08/21/397067.abstract>.
- <sup>19</sup> Ari C, D'Agostino DP. Contingency checking and self-directed behaviors in giant manta rays: Do elasmobranchs have self-awareness? *J Ethol*. 2016;34(2):167-174. doi:10.1007/s10164-016-0462-z
- <sup>20</sup> Pouca CV, Brown C. Fish—How to Ask Them the Right Questions. In: *Field and Laboratory Methods in Animal Cognition: A Comparative Guide*. Cambridge University Press; 2018:199.
- <sup>21</sup> Brown C. Fish intelligence, sentience and ethics. *Anim Cogn*. June 2014. doi:10.1007/s10071-014-0761-0
- <sup>22</sup> Yue S, Moccia R., Duncan IJ. Investigating fear in domestic rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, using an avoidance learning task. *Appl Anim Behav Sci*. 2004;87(3-4):343-354. doi:10.1016/j.applanim.2004.01.004
- <sup>23</sup> Millot S, Cerqueira M, Castanheira MF, Øverli Ø, Martins CIM, Oliveira RF. Use of conditioned place preference/avoidance tests to assess affective states in fish. *Appl Anim Behav Sci*. 2014;154:104-111. doi:10.1016/J.APPLANIM.2014.02.004
- <sup>24</sup> Salwiczek LH, Prétôt L, Demarta L, et al. Adult Cleaner Wrasse Outperform Capuchin Monkeys, Chimpanzees and Orang-utans in a Complex Foraging Task Derived from Cleaner - Client Reef Fish Cooperation. *PLoS One*. 2012;7(11). doi:10.1371/journal.pone.0049068
- <sup>25</sup> Jones AM, Brown C, Gardner S. Tool use in the tuskfish *Choerodon schoenleinii*? *Coral Reefs*. 2011;30(3):865. doi:10.1007/s00338-011-0790-y
- <sup>26</sup> Fernö A, Huse G, Jakobsen PJ, Kristiansen TS. The role of fish learning skills in fisheries and aquaculture. *Fish Cogn Behav*. 2006:278-310.
- <sup>27</sup> Reeb SG. Cooperation in fishes. <http://www.howfishbehave.ca/pdf/cooperation.pdf>. Accessed October 25, 2019.
- <sup>28</sup> Bshary R, Würth M. Cleaner fish *Labroides dimidiatus* manipulate client reef fish by providing tactile stimulation. *Proc R Soc London Ser B Biol Sci*. 2001;268(1475):1495-1501.
- <sup>29</sup> Tebbich S, Bshary R, Grutter A. Cleaner fish *Labroides dimidiatus* recognise familiar clients. *Anim Cogn*. 2002;5(3):139-145.
- <sup>30</sup> Bshary R, Grutter AS, Willener AST, Leimar O. Pairs of cooperating cleaner fish provide better service quality than singletons. *Nature*. 2008;455(7215):964.
- <sup>31</sup> Vail AL, Manica A, Bshary R. Referential gestures in fish collaborative hunting. *Nat Commun*. 2013;4:2013.
- <sup>32</sup> Boyle E. Neuroscience and Animal Sentience. *Neuroscience*. 2009;(March):1-12.
- <sup>33</sup> Sneddon LU, Braithwaite VA, Gentle MJ. Do fishes have nociceptors? Evidence for the evolution of a vertebrate sensory system. *Proc R Soc B Biol Sci*. 2003;270(1520):1115-1121. doi:10.1098/rspb.2003.2349
- <sup>34</sup> Brown C. Fish cognition: the implications for welfare. In: *3rd Summer Shoal 2019 on Fish Ethology and Welfare*. ; 2019:4-18. <https://fairfishcloud.esszett.com/index.php/s/gtAk5Kwna4awcnL#pdfviewer>.
- <sup>35</sup> Sneddon LU. Pain perception in fish: indicators and endpoints. *ILAR J*. 2009;50(4):338-342.
- <sup>36</sup> Sneddon LU, Braithwaite VA, Gentle MJ. Novel Object Test: Examining Nociception and Fear in the Rainbow Trout. *J Pain*. 2003;4(8):431-440. [http://animalstudiesrepository.org/acwp\\_vsm](http://animalstudiesrepository.org/acwp_vsm).
- <sup>37</sup> Sneddon LU. Pain in aquatic animals. *J Exp Biol*. 2015;218(7):967-976. doi:10.1242/jeb.088823
- <sup>38</sup> Reilly SC, Quinn JP, Cossins AR, Sneddon LU. Behavioural analysis of a nociceptive event in fish: Comparisons between three species demonstrate specific responses. *Appl Anim Behav Sci*. 2008;114(1-2):248-259. doi:10.1016/j.applanim.2008.01.016
- <sup>39</sup> Maximino C. Modulation of nociceptive-like behavior in zebrafish (*Danio rerio*) by environmental stressors. *Psychol Neurosci*. 2011;4(1). doi:10.3922/j.pns.2011.7.007
- <sup>40</sup> Sneddon LU, Braithwaite VA, Gentle MJ. Do fishes have nociceptors? Evidence for the evolution of a vertebrate sensory system. 2003. doi:10.1098/rspb.2003.2349
- <sup>41</sup> Sneddon LU. Do painful sensations and fear exist in fish? *Anim Suff from Sci to Law, Int Symp*. 2013;(May):93-112.
- <sup>42</sup> Millsopp S, Laming P. Trade-offs between feeding and shock avoidance in goldfish (*Carassius auratus*). *Appl Anim Behav Sci*. 2008;113(1-3):247-254. doi:10.1016/j.applanim.2007.11.004