



The CLEAN PAPER

WHAT THE PAPER SAYS · WHAT IT DOESN'T · WHY IT MATTERS

초파리는 냄새를 잃고도 다시 돌아섰다. 가상 냄새 기둥에서는 기억한 방향이 도움이 됐다

몸이 고정된 초파리는 냄새를 떠나 깨끗한 공기 속으로 걸어간 뒤에도 반복적으로 냄새 경계로 돌아왔다. 행동, 모델링, 신경 교란은 완전한 지도보다 압축된 방향 기억을 지지한다. 결과는 통제된 가상현실 분석에서 나온 것이며, 자연 속 자유비행에서도 같은 전략을 쓴다는 것을 아직 보여 주지는 않는다.

Written by Matteo · Cross-checked by Vera Rubin · Edited by Michele Renda · Figures by Matteo, Laura Nesso and Nova Vela · AI-assisted, human-reviewed

Paper: *A vector-based strategy for olfactory navigation in Drosophila*, Andrew F. Siliciano, Sun Minni, Chad Morton, Charles K. Dowell, Noelle B. Eghbali, Silas E. Busch, Juliana Y. Rhee, L. F. Abbott and Vanessa Ruta, *Nature* (2026) · DOI: [10.1038/s41586-026-10827-7](https://doi.org/10.1038/s41586-026-10827-7)

파리는 냄새를 잃어도 다시 그쪽으로 돌아설 수 있었다

파리는 냄새를 뒤로 남겨 두고 나왔다.

깨끗한 공기 속을 계속 걸었다. 때로는 수십 초 동안, 가상 공간에서 수백 밀리미터를 이동했다. 그러다 자신이 넘어왔던 경계 쪽으로 방향을 틀어 다시 냄새를 찾았다. 그 순간에는 냄새 자체가 돌아가는 방향을 알려 줄 수 없었다.

이것이 초파리의 길찾기를 다룬 새로운 Nature 연구의 중심 관찰이다. 연구진은 초파리가 방향에 대한 압축된 기억을 사용했다고 주장한다. 전체 냄새 기둥의 지도도 아니고, 이동한 거리의 기억도 아니라, 더 이상 감지할 수 없는 경계를 향한 방위를 기억했다는 것이다.

적은 양의 저장 정보만으로도 충분할 수 있다는 점에서 인상적인 결과다. 동시에 과장하기도 쉽다. 이 초파리들은 자연 풍경 속에서 자유롭게 날지 않았다. 공기로 떠받친 공 위에 몸이 고정된 채 엄격히 통제된 가상 세계 안에서 걸었다. 연구는 이 장치 안에서 벡터 기반 전략을 지지하지만, 초파리가 정신적 지도를 만든다는 것을 보여 주지도 않고, 동물이 냄새를 따라가는 모든 방식을 설명하지도 않으며, 기억이 실제로 저장되는 세포를 특정하지도 않는다.

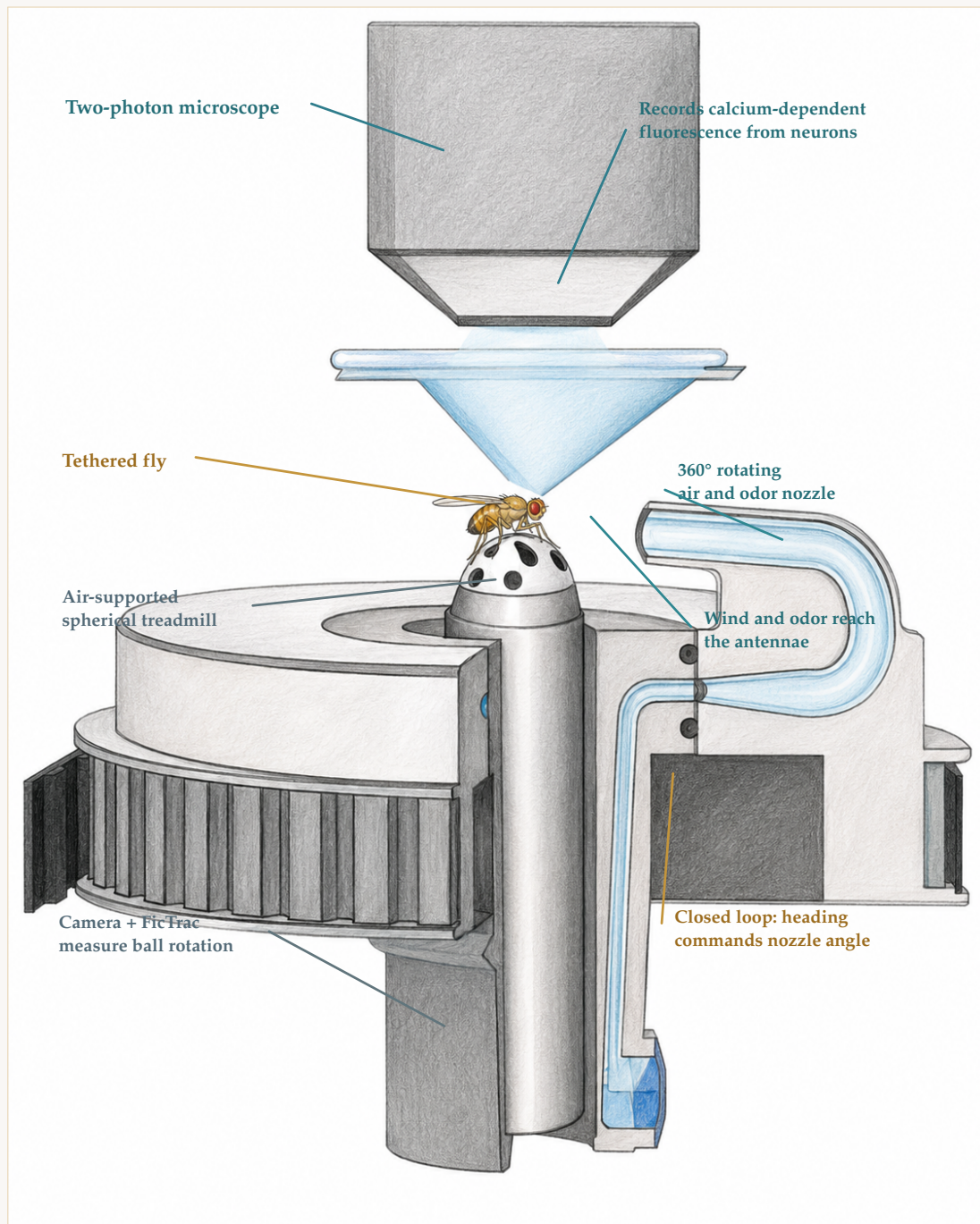
보이지 않는 복도는 소프트웨어가 만들었다

냄새 기둥 (odor plume) 은 공기에 실려 이동하는 냄새의 영역이다. 야외에서는 바람이 바뀔 때마다 냄새 기둥이 휘고, 끊어지고, 다시 이어진다. 그래서 동물이 각 순간에 정확히 무엇을 맡았는지 알기 어렵다.

연구진은 **폐루프 가상현실 (closed-loop virtual reality)** 로 이 문제를 통제 가능하게 만들었다. 초파리의 몸은 공기에 떠 있는 가벼운 공 위에 고정됐다. 초파리가 걸으면 카메라가 초당 약 60 번 공의 회전을 측정했다. 소프트웨어는 그 회전을 가상의 2 차원 위치와 머리 방향으로 변환했다.

그 방향 정보는 360 도 회전할 수 있는 모터식 노즐을 제어했다. 초파리의 가상 방향이 바뀔 때 노즐도 주위를 돌아, 가상 세계에서 일정한 방향으로 바람이 계속 정렬되게 했다. 동시에 질량유량 제어기는 초파리의 가상 위치에 따라 더듬이에 도달하는 깨끗한 공기와 사과식초 냄새의 양을 바꿨다. 그래서 소프트웨어로 정한 경계를 넘으면 냄새가 커지거나 꺼졌고, 실제 초파리는 공 위를 떠나지 않았지만 폭 50 밀리미터, 길이 1 미터의 가상 복도가 만들어졌다.

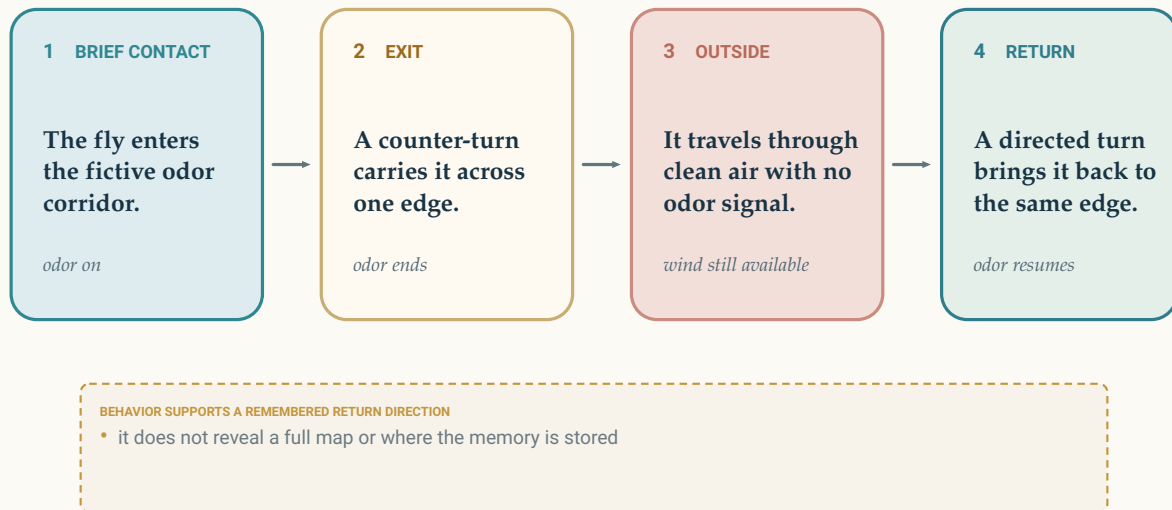
장치는 각 시점의 가상 위치, 머리 방향, 냄새 상태, 기류 제어를 동기화해 기록했다. 연구진은 이 기록으로 궤적을 재구성하고 각 진입과 이탈을 표시했으며, 초파리가 얼마나 직접적으로 돌아왔는지 측정했다. 바람은 외부 방향 단서를 제공했고, 냄새 경계의 어느 쪽을 만나는지는 초파리 자신의 움직임이 결정했다.



초파리는 공기로 떠받친 구형 트레드밀 위에 고정돼 있었다. 카메라와 FicTrac 이 공의 회전을 가상 이동과 머리 방향으로 변환했고, 소프트웨어는 그에 맞춰 공기·냄새 노즐을 돌리고 가상 위치에 따라 냄새를 켜다. 별도의 신경영상 시험에서는 초파리 위의 2 광자 현미경이 EPG 또는 FC2 뉴런의 칼슘 의존 형광을 기록해 신경활동을 행동과 맞출 수 있게 했다. 모든 행동 시험에 현미경이 사용된 것은 아니다.

One behavioral cycle at a virtual odor boundary

Wind remained the external direction cue; software switched odor with virtual position.



Original diagram - The Clean Paper - CC BY 4.0

통제된 분석에서 초파리는 가상 냄새 복도에 잠깐 들어갔다가 빠져나와 냄새 없는 공기 속을 이동한 뒤 방향성 있게 되돌아왔다. 이 행동은 기억된 복귀 방향을 지지하지만, 그 정보가 어디에 저장되는지는 보여 주지 않는다.

The Clean Paper CC BY 4.0

주요 수직 복도 (**vertical-corridor**) 실험에서는 초파리 40 마리가 반복적으로 냄새 영역에 들어갔다가 반대 방향으로 틀어 빠져나온 뒤 같은 경계로 돌아왔다. 여기서 “수직”은 논문에서 0 도 기하를 부르는 이름이다. 복도의 긴 축이 바람이 불어오는 방향과 평행했다는 뜻이지 장치가 세로로 서 있었다는 뜻은 아니다.

저자들은 이 패턴을 **경계 추적 (edge tracking)** 이라고 부른다. **행동 구간 (bout)** 은 경계를 한 번 넘은 뒤 다음에 넘을 때까지 이어지는 하나의 연속 행동 구간이다. 안쪽 행동 구간은 진입부터 이탈까지, 바깥쪽 행동 구간은 이탈부터 다시 돌아올 때까지다. 755 개의 안쪽 행동 구간에서 한 번 머무는 시간은 평균 4.9 초였다. 복귀할 때 경계에서의 평균 거리는 10.4 밀리미터였다. 793 개 bout 중 반대편 경계까지 완전히 가로지른 경우는 4% 미만이었다.

마지막 두 숫자는 수백 마리의 독립된 초파리를 뜻하지 않고 bout 수를 뜻한다. 한 개체가 여러 bout 을 제공할 수 있으므로 구분이 중요하다.

단순히 고정된 풍상 방향 반사만으로는 설명되지 않았다

연구진은 더 단순한 설명들을 여러 실험으로 시험했다.

먼저 초파리가 바람을 거슬러 복도를 따라 걸을 때 복도 길이 방향에서 일어나는 일을 바꿨다. 가상 냄새원 쪽으로 갈수록 냄새가 강해지거나, 일정하거나, 오히려 약해지도록 만들었다. 세 조건 모두에서 초파리의

경로는 비슷했다. 따라서 “냄새가 더 강해지는 곳을 계속 따라간다” 같은 단순 규칙으로는 이 장치의 경계 추적을 설명할 수 없다.

이어 복도의 **가로 방향** 경계를 갑자기 켜지고 꺼지는 선 대신 농도가 부드럽게 변하는 가우시안 형태로 만들었다. 초파리는 냄새가 가장 강한 중심이 아니라 농도가 가장 빠르게 변하는 측면에 모였다. 즉 필요한 단서는 복도 중심을 향한 냄새 증가가 아니라 유효한 경계를 표시하는 측면 변화였다.

이것이 자연에서 농도 기울기가 중요하지 않다는 뜻은 아니다. 시험한 조건에서 이 행동에는 냄새원 방향의 농도 증가가 필수적이지 않았다는 뜻이다.

연구진은 복도 방향도 바꿨다. 서로 다른 집단이 수직, 45 도, 90 도 복도를 추적했고, 또 다른 집단에서는 초파리가 빠져나간 뒤 복도가 옆으로 점프했다. 집단 크기는 각각 40, 21, 20, 24 마리였다. 바깥쪽 경로는 기하에 따라 달라졌다. “항상 바람을 거슬러 돈다” 같은 일반 규칙으로는 이 유연성을 설명할 수 없다.

이 장치에서는 냄새가 두 더듬이에 도달하는 시간 차이가 약 2 밀리초 이내였다. 양쪽을 동시에 광유전학적으로 활성화하면서 바람을 제공해도 경계 추적과 비슷한 패턴을 만들 수 있었다. **광유전학 (optogenetics)**은 빛에 반응하는 단백질을 사용해 선택한 세포의 활동을 바꾸는 기술이다. 이 결과는 좌우 더듬이의 냄새 도달 차이가 이 행동에 필수적이지 않았음을 시사한다. 자연 속에서 자유롭게 움직이는 동물이 다른 냄새 기둥에서 양쪽 입력을 비교하는 것이 중요하지 않다는 뜻은 아니다.

벡터는 지도보다 훨씬 작다

벡터는 방향과 크기를 함께 가진다. 여기서 유용하게 저장된 양은 주로 방향이었다. 초파리는 냄새 기둥의 경계로 가려면 어느 쪽으로 돌아야 하는가? 연구는 초파리가 냄새 기둥의 전체 배치나 그 안에서 자기 위치를 완전히 저장했다는 증거는 찾지 못했다.

저자들은 먼저 실제 초파리 움직임의 구성요소를 섞어 인공 궤적을 만들었다. 관찰된 이동 거리와 회전각을 무작위로 뽑아 이어 붙였다. 이 합성 보행자들 중 일부는 결국 냄새 경계에 다시 닿았지만 실제 초파리보다 더 멀리 헤매고 경로도 덜 직접적이었다. 초파리가 원래 가지고 있는 바람을 거슬러 돌려는 성향까지 넣어도 짧고 방향성 있는 복귀를 재현하지 못했다. 실제 행동에는 같은 움직임 조각을 무작위로 섞은 것보다 더 많은 방향 정보가 들어 있었다.

연구진은 이어 두 모드를 가진 모델을 만들었다. **경계에서 벗어나기와 경계로 돌아가기**다. 이 모드는 냄새 안과 밖의 모든 순간을 단순히 표시하는 라벨이 아니라, 초파리가 이동하면서 전환할 수 있는 대안적 조향 규칙이었다.

경계를 넘을 때마다 모델은 기억할 방향을 얻었다. 이탈할 때는 경계에서 떠나는 동안 사용할 방향을 업데이트했다. 진입할 때는 별도의 복귀 방향을 업데이트했다. 사실상 “내가 경계를 찾았을 때는 이쪽으로 움직이고 있었다”는 정보다. 이후 복귀 모드에서는 이 기억된 방향이 시뮬레이션 초파리의 움직임을 다시 경계 쪽으로 편향시켰다.

연구진은 0 도, 45 도, 90 도 복도 궤적에 모델을 맞췄다. 요약 비교에서 실제 초파리 72 마리와 시뮬레이션 75 개가 비슷한 경로 통계를 보였다. 진입 때 학습한 복귀 방향을 제거하면 모든 복도 방향에서 추적 효율이 낮아졌다. 이는 진입 방향 기억이 유용하다는 점을 지지하지만, 초파리 뇌가 문자 그대로 모델 방정식을 계산한다는 증거는 아니다.

이 논문에서 “기억”이란 무엇인가?

연구진은 초파리 뇌에서 저장된 화살표를 직접 읽어 낸 것이 아니다. “방향 기억”은 행동, 모델, 신경 측정이 함께 지지하는 추론이다. 모델은 몇 개의 변하는 방향만으로 중요한 경로 통계를 재현할 수 있다고 말한다. 초파리가 방정식을 문자 그대로 구현한다는 것을 증명하지도 않고, 특정 뉴런 집단 하나가 저장 위치라는 것을 증명하지도 않는다.

반대 방향의 45 도 구간을 추가로 경험하게 하면 초파리 10 마리의 이후 행동이 이동했고, 모델 시뮬레이션 29 개에서도 같은 비교를 했다. 이는 방향성 설명을 사후적 묘사보다 더 구체적으로 만들지만 여전히 모델 기반 해석이다.

현재 방향을 알려 주는 기준과, 지금의 목표

이어 연구진은 길찾기에 관여하는 초파리 뇌 영역인 **중심복합체 (central complex)**의 활동을 측정하고 방해했다.

역할이 다른 두 신호

EPG 와 FC2 는 중심복합체의 두 뉴런 집단 이름이다. EPG 활동은 나침반처럼 작동한다. 바람을 기준으로 초파리가 지금 어느 방향을 보고 있는지 추적한다. FC2 활동은 초파리가 가려고 하는 방향과 관련된다. 하위 조향회로는 현재 머리 방향과 그 목표를 비교할 수 있다. 연구는 두 집단을 모두 시험하지만, 어느 하나가 전체 기억을 혼자 저장한다고 보여 주지는 않는다.

EPG 뉴런은 머리 방향 신호를 가진다. 활동 패턴이 외부 단서를 기준으로 초파리가 향하는 방향을 추적한다. 연구진은 신경활동을 간접적으로 빛으로 읽는 칼슘 이미징을 사용해 경계 추적 중 EPG 활동의 위상이 바람에 대한 머리 방향을 따라간다는 것을 확인했다. 이 분석은 초파리 9 마리의 16 회 시험을 사용했다.

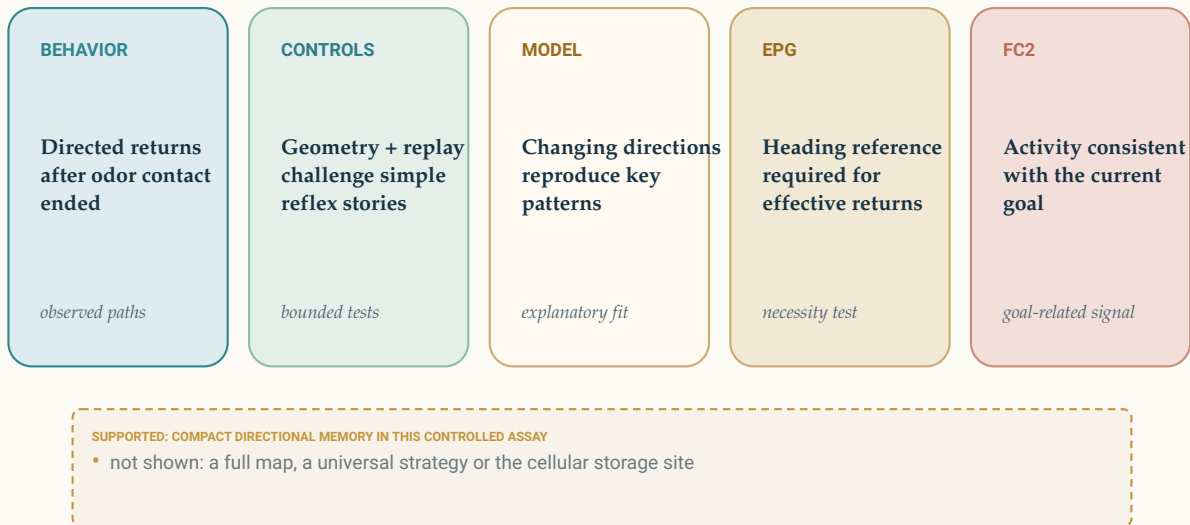
EPG 뉴런을 억제하기 위해 연구진은 녹색 빛으로 켜지는 음이온 채널 **GtACR1** 을 발현하도록 만들었다. 시험 동안 LED 를 계속 켜서 채널을 활성화하고 선택된 뉴런을 억제했다. 같은 조명은 유전적 대조군 초파리의 수행을 저해하지 않았다.

이 방식으로 EPG 뉴런을 억제하자 실험군 12 마리는 유전적 대조군 6 마리보다 방향성 복귀가 덜 효과적이었다. 제한적으로 말하면, 시험한 조건에서 효과적인 경계 추적에는 EPG 활동이 제공하는 머리 방향 기준이 필요했다. EPG 뉴런만이 경계 방향을 저장했다는 증거는 아니다.

FC2 뉴런은 다른 관계를 보였다. 집단 활동이 현재의 길찾기 목표와 연관됐고, 실험에서 회전하기 전에 낯새 기둥 경계를 향하는 방향을 가리켰다. 영상 분석에는 초파리 6 마리가 사용됐고, 침묵화 비교는 분석에 따라 9~14 마리 집단을 사용했다. 침묵화하면 경계 추적이 저해됐다.

Five evidence layers, five different claims

The cards converge; they are not a directly observed neural chain.



Original diagram - The Clean Paper - CC BY 4.0

행동, 변경된 냄새 기둥 기하, 맞춤 모델, 두 신경 교란 실험이 방향 기억 설명의 서로 다른 부분을 지지한다. 함께 보면 이 통제된 분석에서 압축된 목표 방향이 있다는 설명을 지지하지만, 완전한 지도나 입증된 세포 저장 위치를 뜻하지 않는다.

The Clean Paper CC BY 4.0

이는 서로 모이는 증거이지 인과 사슬을 사진으로 찍은 것은 아니다. EPG 활동은 필요한 머리 방향 기준을 제공했다. FC2 활동은 목표 방향과 일치했고 효과적인 행동에 필요했다. 실험은 하나의 기억 “엔그램”을 특정하지 않았고, FC2 시냅스가 그 방향을 물리적으로 저장한다고 증명하지도 않았다.

사람 크기의 거친 비유를 해 보자. 일정한 바람이 북쪽이 어느 쪽인지 계속 알려 주는 가운데 좁은 안개띠 밖으로 걸어 나왔다고 상상하자. 나침반은 현재 어느 쪽을 보고 있는지 알려 줄 수 있지만, 안개로 돌아가려면 그 가장자리까지의 방위도 기억해야 한다. 현재 방향과 원하는 방위를 비교하면 어느 쪽으로 돌아가야 하는지 알 수 있다. 여기서 EPG 와 FC2 신호에 제안되는 역할 분담이 이와 비슷하다. 이해를 돕는 비유이지 사람이 같은 세포나 알고리즘을 쓴다는 증거는 아니다.

기억은 냄새의 시간 순서만이 아니라 행동에 의존했다

재생 (replay) 실험에서는 초파리에게 이전과 같은 냄새 시간 순서를 제공했지만, 그 타이밍을 지금 초파리가 무엇을 하고 있는지와 분리했다. 재생 bout 이 이어질수록 학습된 방향 편향이 약해졌다. 이는 **조작적 (operant)**, 즉 행동과 연결된 업데이트를 지지한다. 수동적으로 냄새 순서를 경험한 것만이 아니라 냄새와 초파리 움직임 사이의 관계가 중요했다는 뜻이다.

이 분석들에서는 분모가 바뀐다. Extended Data 패널은 비교에 따라 초파리 8 마리 또는 9 마리를 포함한다. 순차 bout 시리즈는 8 마리, 궤적 패널은 유효 진입이 최소 10 번 있어야 하며, 짝을 이룬 모델 패널에는

같은 진입 임계값을 만족하는 시뮬레이션 궤적 21 개가 들어간다. 이를 하나의 8 마리 표본으로 합쳐서는 안 된다.

더 불규칙한 냄새 기동도 유용한 시험이었지만 여전히 가상이었다

연구진은 이전에 기록해 둔 더 불규칙한 냄새 기동도 재생했다. 몸이 고정된 초파리가 충분히 자주 경험할 수 있도록 공간과 시간을 다섯 배 확대했다. **12 마리 중 10 마리**가 가상 냄새원에서 50 밀리미터 이내까지 도달했다.

이는 초파리 10 마리가 야외에서 실제 냄새원을 찾았다는 뜻이 아니다. 자연과 비슷하게 만든 냄새 기동을 통제된 조건에서 재생했을 때의 수행이다.

각 동적 냄새 기동 유형마다 모델은 2,000 개의 궤적을 만들었다. 확대된 냄새 기동 비교에서는 유효한 진입이 있고 시작점이 냄새원에 너무 가깝지 않은 궤적만 남겨 2,000 개 중 1,850 개를 분석했다. 기억은 냄새원 근처에서 더 도움이 됐다. 그곳에서는 연속된 만남 사이에 방향 구조가 더 일관되게 남아 있었다. 반면 바람 하류의 더 난류적인 영역에서는 도움이 줄었다.

이 단서는 결과의 일부다. 압축된 방향 기억은 세계가 충분히 일관돼 이전 만남이 다음 만남에 대해 유용한 정보를 줄 때만 도움이 될 수 있다.

이 연구가 보여 주지 않는 것

- 초파리가 완전한 공간 지도를 만든다는 것을 **보여 주지 않는다**.
- 변형되지 않은 자연 냄새 기동 속 자유비행을 **보여 주지 않는다**.
- 모든 냄새 유도 길 찾기가 이 전략을 사용한다고 **확립하지 않는다**.
- EPG 나 FC2 뉴런이 기억의 유일한 물리적 저장 위치라고 **보여 주지 않는다**.
- 맞춤 모델이 초파리의 문자 그대로의 생물학적 알고리즘이라고 **만들지 않는다**.
- 인간 길 찾기에 직접 일반화되지 않는다.

연구는 가장 구체적인 범위에서 가장 강하다. 페루프 제어는 각 냄새 만남을 정밀하게 조작할 수 있게 했다. 이어 기하 변화, 재생, 모델링, 칼슘 이미징, 침묵화로 한 설명의 서로 다른 부분을 시험했다. 그러나 행동, 영상, 침묵화 집단은 서로 별도였고, 표본 크기는 사전에 정해지지 않았으며, 데이터 수집과 분석은 무작위화되거나 맹검되지 않았다. 몸을 고정한 초파리 가운데 적응, 반응, 추적 문제로 제외된 비율은 10% 미만이었다.

이 한계들이 현상을 지우지는 않는다. 현상의 범위를 정한다.

핵심 요약

가상 냄새 복도를 걷던 몸이 고정된 초파리는 냄새를 떠난 뒤에도 반복적으로 경계로 돌아왔다. 농도와 복도 기하를 바꾼 실험, 전환 모델, 신경영상, 광유전학적 침묵화는 초파리가 완전한 지도보다 압축된 기억 방향을 사용한다는 설명을 지지한다. EPG 뉴런은 필요한 머리 방향 기준을 제공했고, FC2 활동은 현재 목표 방향과 일치했다. 결과는 통제된 보행 분석에 한정된다. 기억이 저장되는 세포 위치를 특정하지 않았고, 자연에서 자유롭게 날 때 같은 계산을 하는지도 보여 주지 않았다.

과장 없이 보면

논문이 보여주는 것: 페루프의 몸 고정 실험에서 초파리는 더 이상 감지할 수 없는 가상 냄새 경계로 방향성 있게 돌아왔다. 여러 행동 대조, 모델링, 신경 교란은 벡터 기반 전략을 지지한다.

추론되는 것: 행동이 압축된 방향 기억을 사용하며, FC2 집단 활동이 현재의 길찾기 목표를 나타낸다는 것. 기억 내용 자체를 직접 읽은 것은 아니다.

보여 주지 않는 것: 완전한 정신 지도, 보편적인 후각 길찾기 전략, 자연 냄새 기둥 속 자유비행 수행, 단일 기억 저장 위치, 인간에서의 대응.

주요 한계: 한 종과 통제된 장치, 실험마다 다른 초파리 집단과 분석 단위, 간접적인 칼슘 신호, 필요성을 보여 주지만 충분성은 증명하지 않는 교란 시험, 재생되고 확대된 자연형 냄새 기둥.

일반 독자는 얼마나 신뢰해야 하는가? 이 장치에서 방향성 복귀 현상이 실제이고, 머리 방향 및 목표 관련 중심복합체 활동이 중요하다는 점에는 높은 신뢰가 적절하다. 모델을 압축된 설명으로 보는 데는 중간 정도의 신뢰가 맞다. 이를 그대로 야외로 확장하거나 완전한 지도라고 부르는 주장에는 낮은 신뢰가 적절하다.

출처

Siliciano et al., A vector-based strategy for olfactory navigation in *Drosophila*, *Nature* (2026)

<https://doi.org/10.1038/s41586-026-10827-7>

Siliciano et al., data archive for A vector-based strategy for olfactory navigation in *Drosophila*

<https://doi.org/10.5281/zenodo.20751812>

Ruta Laboratory, Edge-Tracking-Model

<https://github.com/rutalaboratory/Edge-Tracking-Model>