The Clean Paper

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

Kärpänen voi kadottaa hajun ja silti kääntyä takaisin. Virtuaalisessa hajuvanassa muistettu suunta auttoi

Kiinnitetyt hedelmäkärpäset palasivat toistuvasti hajurajalle käveltyään puhtaaseen ilmaan. Käyttäytyminen, mallinnus ja hermostolliset häirintäkokeet tukevat tiivistä suuntamuistia, eivät täydellistä karttaa. Tulos on peräisin kontrolloidusta virtuaalitodellisuuskokeesta eikä vielä osoita samaa strategiaa vapaassa luonnollisessa lennossa.

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

Kärpänen voi kadottaa hajun ja silti kääntyä takaisin sitä kohti

Kärpänen oli jättänyt hajun taakseen.

Se jatkoi kävelyä puhtaassa ilmassa, joskus kymmeniä sekunteja ja satoja virtuaalisia millimetrejä. Sitten se kääntyi kohti ylittämäänsä rajaa ja löysi hajun uudelleen. Siinä vaiheessa haju itsessään ei voinut osoittaa paluusuuntaa.

Tämä on uuden hedelmäkärpästen suunnistusta käsittelevän Nature-tutkimuksen keskeinen havainto. Tutkijoiden mukaan kärpäset käyttivät tiivistä suuntamuistia: eivät koko hajuvanan karttaa eivätkä muistia kuljetusta matkasta, vaan muistettua suuntaa kohti rajaa, jota ei enää voinut havaita.

Tulos on kiinnostava, koska se osoittaa, miten vähäinenkin tallennettu tieto voi riittää. Sitä on myös helppo liioitella. Nämä kärpäset eivät lentäneet vapaasti luonnollisessa ympäristössä. Ne kävelivät kiinnitettyinä ilmapatjalla leijuvan pallon päällä tarkasti kontrolloidussa virtuaalimaailmassa. Tutkimus tukee vektoriin perustuvaa strategiaa tässä koejärjestelyssä; se ei osoita, että kärpäset rakentaisivat mentaalisia karttoja, selitä kaikkia tapoja, joilla eläimet seuraavat hajuja, eikä tunnista soluja, joihin muisto fyysisesti tallentuu.

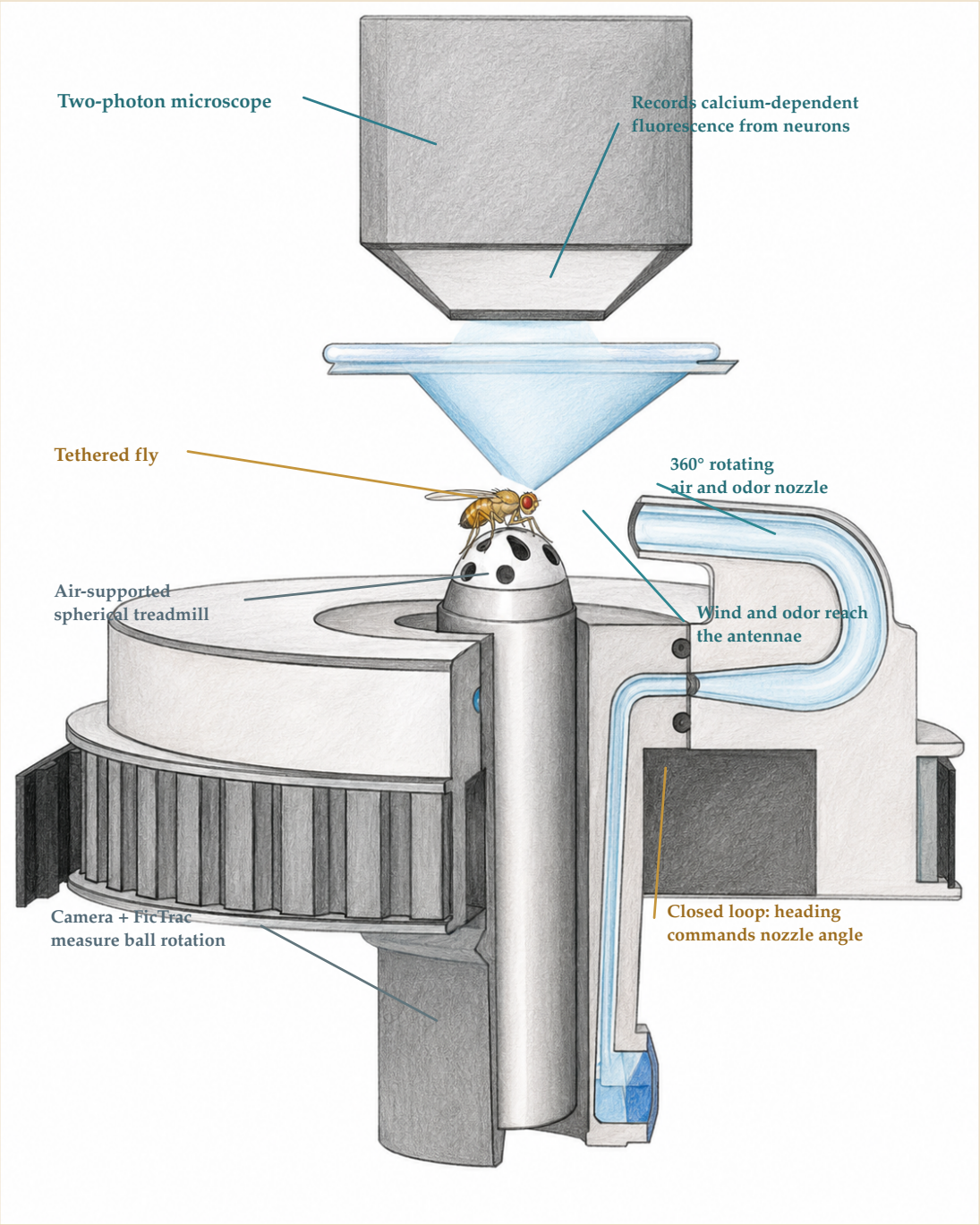
Näkymätön käytävä rakennettiin ohjelmistolla

Hajuvana on ilmavirran kuljettama liikkuva alue, jossa hajua esiintyy. Ulkona vana taipuu, katkeilee ja liittyy uudelleen yhteen tuulen muuttuessa. Siksi on vaikea tietää tarkasti, mitä eläin haistoi kullakin hetkellä.

Tutkijat tekivät ongelmasta hallittavan **suljetun säätöpiirin virtuaalitodellisuudella**. Kärpäsen ruumis kiinnitettiin paikalleen kevyen, ilmavirtauksen varassa kelluvan pallon yläpuolelle. Kärpäsen kävellessä kamera mittasi pallon pyörimistä noin 60 kertaa sekunnissa. Ohjelmisto muutti pyörimisen virtuaaliseksi kaksiulotteiseksi sijainniksi ja kulkusuunnaksi.

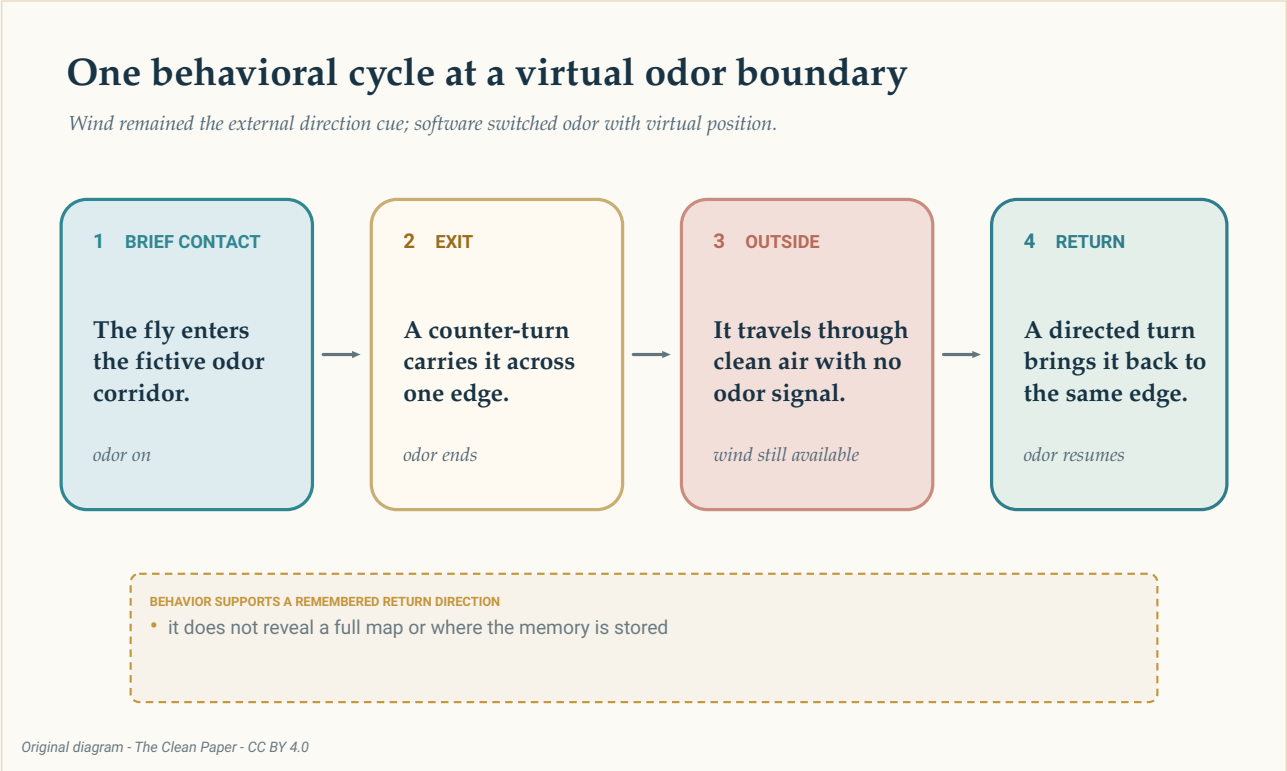
Tämä suunta ohjasi moottoroitua suutinta, joka pystyi pyörimään 360 astetta. Kun kärpäsen virtuaalinen suunta muuttui, suutin liikkui sen ympärillä niin, että tuuli säilyi vakaassa suunnassa kärpäsen virtuaalimaailmassa. Samalla massavirtaussäätimet muuttivat antenneille tulevan puhtaan ilman tai omenaviinietikan hajun määrää kärpäsen virtuaalisen sijainnin mukaan. Ohjelmistossa määritellyn rajan ylittäminen kytki siten hajun päälle tai pois ja loi kuvitteellisen käytävän, joka oli 50 millimetriä leveä ja yhden metrin pitkä, vaikka kärpänen ei koskaan poistunut pallolta.

Laitteisto tuotti synkronoidun tallenteen kärpäsen virtuaalisesta sijainnista, suunnasta, hajutilasta ja ilmavirran säädöistä jokaisella ajanhetkellä. Tallenteen perusteella tutkijat rekonstruoivat kulkureitit, merkitsivät jokaisen sisään- ja ulostulon ja mittasivat, kuinka suoraan kärpänen palasi. Tuuli tarjosi ulkoisen suuntavihjeen; kärpäsen oma liike määräsi, milloin se kohtasi virtuaalisen hajurajan kummankin puolen.



Kärpänen pysyi kiinnitettynä ilmapatjalla leijuvan pallon yläpuolelle. Kamera ja FicTrac muuttivat pallon pyörimisen virtuaaliseksi liikkeeksi ja suunnaksi; ohjelmisto kiersi sen jälkeen ilma- ja hajusuutinta ja kytki hajun päälle tai pois virtuaalisen sijainnin mukaan. Erillisissä hermoston kuvantamiskokeissa kärpäsen yläpuolella oleva kaksifotonimikroskooppi mittasi EPG- tai FC2-neuronien kalsiumista riippuvaa fluoresenssia, jolloin hermoaktiivisuus voitiin kohdistaa käyttäytymiseen. Mikroskooppia ei tarvittu kaikissa käyttäytymiskokeissa.

The Clean Paper CC BY 4.0



Kontrolloidussa kokeessa kärpänen kävi lyhyesti virtuaalisessa hajukäytävässä, poistui sieltä, kulki hajuttomassa ilmassa ja palasi suunnatusti takaisin. Käyttäytyminen tukee muistettua paluusuuntaa; se ei paljasta, minne tieto on tallentunut.

The Clean Paper CC BY 4.0

Pääasiallisessa **pystysuuntaisen käytävän** kokeessa **40 kärpästä** tuli toistuvasti hajun alueelle, teki vastakäännöksen ulos siitä ja palasi samalle reunalle. ”Pystysuuntainen” on artikkelin nimitys 0 asteen geometrialle: käytävän pitkä akseli kulki myötäsuuntaisesti vastatuuleen. Se ei tarkoita, että laitteisto olisi ollut pystyasennossa.

Kirjoittajat kutsuvat tätä käyttäytymismallia **reunan seuraamiseksi**. **Jakso** tarkoittaa yhtä yhtenäistä vaihetta rajanylitysten välillä: sisäjakso kestää sisääntulosta poistumiseen ja ulkojakso poistumisesta siihen, kun kärpänen palaa. Yhteensä 755 sisäjaksossa käynti kesti keskimäärin 4,9 sekuntia. Paluiden aikana keskimääräinen etäisyys rajasta oli 10,4 millimetriä. Alle 4 % yhteensä 793 jaksosta ylitti koko käytävän vastakkaiselle reunalle asti.

Nämä kaksi viimeistä lukua kuvaavat jaksoja, eivät satoja toisistaan riippumattomia kärpäsiä. Ero on tärkeä, koska yksi eläin voi tuottaa monta jaksoa.

Paluut eivät olleet vain kiinteä vastatuulirefleksi

Useilla kokeilla testattiin yksinkertaisempia selityksiä.

Tutkijat muuttivat ensin sitä, mitä tapahtui **käytävän pituussuunnassa**, kun kärpänen käveli vastatuuleen. Haju saattoi voimistua kohti virtuaalista lähdettä, pysyä vakiona tai heikentyä. Kärpäset

tuottivat samankaltaisia reittejä kaikissa kolmessa tilanteessa. Yksinkertainen sääntö kuten ”jatka aina sinne, missä haju voimistuu” ei siis voi selittää reunan seuraamista tässä laitteistossa.

Sitten tutkijat pehmensivät käytävän **sivuttaista** reunaa Gaussin profiiliksi, jossa pitoisuus muuttui vähitellen sen sijaan, että se olisi vaihtunut jyrkästi. Kärpäset kerääntyivät kyljelle, jossa pitoisuus muuttui nopeimmin, eivät keskelle, jossa haju oli voimakkaimmillaan. Merkityksellinen vihje oli siis sivusuuntainen muutos, joka muodosti toiminnallisen rajan, eikä käytävän pituussuunnassa tarvittu hajun voimistumista kohti lähdettä.

Tämä ei tarkoita, etteivät pitoisuusgradientit koskaan olisi luonnossa tärkeitä. Se tarkoittaa, että lähdettä kohti kasvavaa pitoisuutta ei tarvittu tähän käyttäytymiseen testatuissa oloissa.

Tutkijat muuttivat myös käytävän suuntausta. Erilliset ryhmät seurasivat pystysuuntaisia, 45 ja 90 asteen käytäviä, ja toinen ryhmä kohtasi käytävän, joka hyppäsi sivusuunnassa poistumisen jälkeen. Ryhmissä oli vastaavasti 40, 21, 20 ja 24 kärpästä. Niiden hajun ulkopuoliset reitit muuttuivat geometrian mukana. Yleinen sääntö kuten ”käänny aina vastatuuleen” ei selitä tätä joustavuutta.

Tässä laitteistossa haju saavutti kaksi antennia noin kahdessa millisekunnissa. Molemminpuolisen optogeneettisen aktivoinnin yhdistäminen tuuleen pystyi tuottamaan reunan seuraamista muistuttavan käyttäytymisen. **Optogenetiikassa** valolle herkkiä proteiineja käytetään valittujen solujen toiminnan muuttamiseen. Tässä tulos viittaa siihen, ettei hajun saapumisessa vasemman ja oikean antennin välillä tarvittu eroa tähän käyttäytymiseen. Se ei tee kaksipuolisesta vertailusta merkityksetöntä vapaasti liikkuville eläimille muissa hajuvanoissa.

Vektori on pienempi kuin kartta

Vektori koostuu suunnasta ja suuruudesta. Tässä hyödyllinen tallennettu suure oli ennen kaikkea suunta: mihin päin kärpäsen pitäisi kääntyä päästäkseen hajuvanan rajalle? Tutkimuksessa ei löytynyt näyttöä siitä, että kärpänen tallentaisi koko hajuvanan rakenteen tai oman sijaintinsa siinä.

Kirjoittajat rakensivat ensin keinotekoisia reittejä sekoittamalla oikeiden kärpästen liikkeen osia. He poimivat havaittuja etenemismatkoja ja kääntymiskulmia satunnaisesti ja yhdistivät ne toisiinsa. Osa näistä synteettisistä kulkijoista osui lopulta takaisin hajurajalle, mutta ne harhailivat kauemmas ja käyttivät vähemmän suoria reittejä kuin oikeat kärpäset. Edes kärpästen tavanomaisen vastatuuleen kääntymistaipumuksen lisääminen ei tuottanut lyhyitä, suunnattuja paluita. Todellisessa käyttäytymisessä oli siis enemmän suuntatietoa kuin samojen liikkeiden satunnaisessa uudelleenyhdistelyssä.

Seuraavaksi tutkijat rakensivat mallin, jossa oli kaksi toimintatilaa: **poistu rajalta** ja **palaa rajalle**. Tilat eivät olleet nimilappuja jokaiselle hetkelle hajun sisällä tai ulkopuolella, vaan vaihtoehtoisia ohjaussääntöjä, joiden välillä voitiin vaihtaa kärpäsen liikkuessa.

Jokainen rajanylitys antoi mallille muistettavan suunnan. Poistuessa se päivitti suunnan, jota käytettiin rajalta loitontuessa. Sisään tullessa se päivitti erillisen paluusuunnan: käytännössä ”kun löysin rajan, liikuin tähän suuntaan”. Myöhemmän paluun aikana tämä muistettu suunta vinoutti simuloidun kärpäsen liikkeen takaisin reunaa kohti.

Tutkijat sovittivat mallin 0, 45 ja 90 asteen käytävissä mitattuihin reitteihin. Yhteenvetovertailussa 72 oikeaa kärpästä ja 75 simulaatiota tuottivat samankaltaisia reittitilastoja. Kun sisääntulossa opittu paluusuunta poistettiin, seuraaminen heikkeni kaikissa käytävän suuntauksissa. Tämä tukee sisääntulosuunnan muistin hyödyllisyyttä; se ei todista, että kärpäsen aivot suorittaisivat mallin yhtälöitä kirjaimellisesti.

> **Mitä "muisti" tarkoittaa tässä artikkelissa?**
>
> Tutkijat eivät lukeneet kärpäsen aivoista suoraan tallennettua nuolta. "Suuntamuisti" on käyttäytymiseen, malliin ja hermostomittauksiin perustuva päätelmä. Malli osoittaa, että muutama muuttuva suunta voi tuottaa uudelleen tärkeitä reittitilastoja. Se ei todista, että kärpänen toteuttaisi yhtälöt kirjaimellisesti tai että jokin nimetty neuroniryhmä olisi muistin tallennuspaikka.

Lisäkokemus vastakkaiseen suuntaan kallistetusta 45 asteen jaksosta muutti myöhempää käyttäytymistä 10 kärpäsellä, ja rinnalla tehtiin 29 mallisimulaatiota. Tämä tekee suuntaselityksestä täsmällisemmän kuin jälkikäteen sovitetun kuvauksen, vaikka tulkinta pysyy mallipohjaisena.

Suuntaviite ja tämänhetkinen tavoite

Seuraavaksi tutkimuksessa mitattiin ja häirittiin aktiivisuutta kärpäsen **keskuskompleksissa**, suunnistukseen osallistuvalla aivoalueella.

> **Kaksi signaalia eri tehtäviin**
>
> EPG ja FC2 ovat keskuskompleksin kahden neuronipopulaation nimiä. EPG-aktiivisuus toimii kompassilukeman tavoin: se seuraa suuntaa, johon kärpänen juuri nyt osoittaa suhteessa tuuleen. FC2-aktiivisuus liittyy suuntaan, johon kärpänen yrittää kulkea. Alempana oleva ohjauspiiri voi verrata tämänhetkistä suuntaa tavoitteeseen. Tutkimuksessa testataan molempia populaatioita, mutta se ei osoita, että kumpikaan niistä yksin tallentaisi koko muiston.

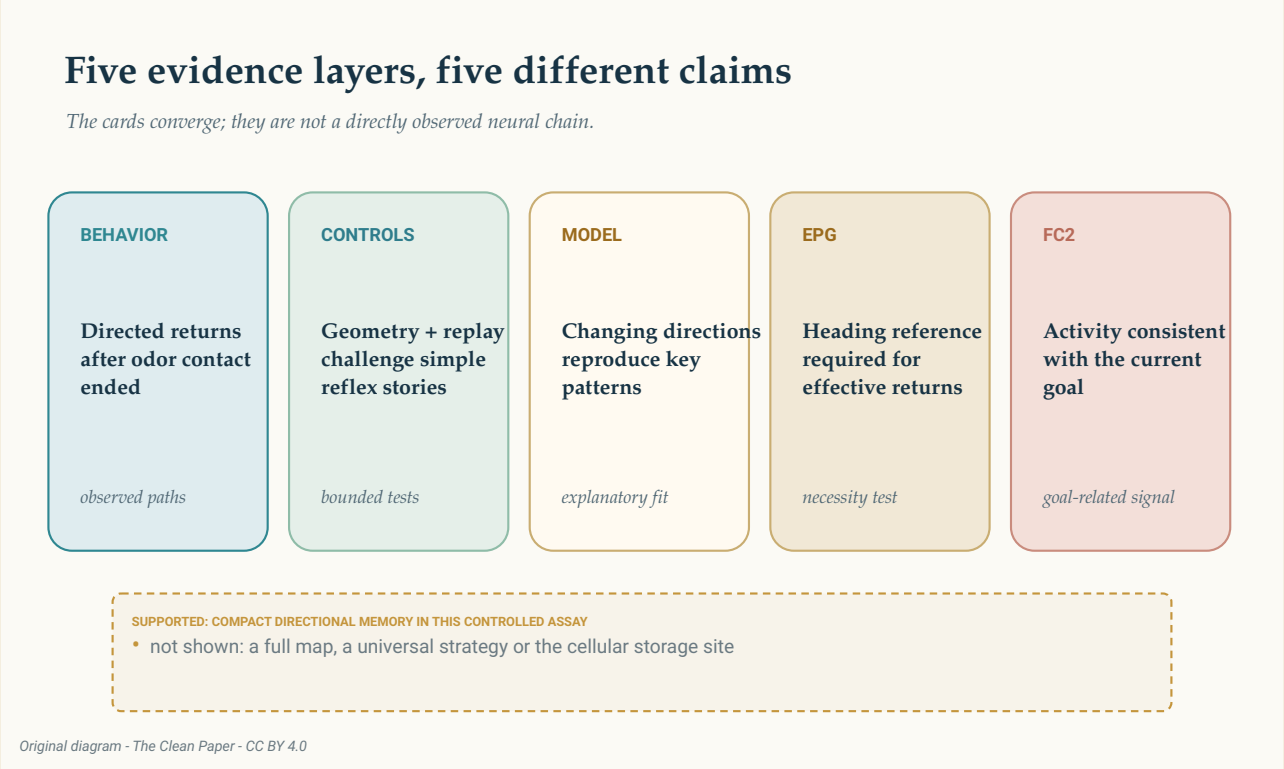
EPG-neuronit välittävät suuntasignaalia: niiden aktiivisuuskuvio seuraa kärpäsen kulkusuuntaa suhteessa ulkoiseen vihjeeseen. Kalsiumkuvantamisen avulla — joka on epäsuora optinen hermoaktiivisuuden mittari — tutkijat havaitsivat, että EPG-aktiivisuuden vaihe seurasi suuntaa suhteessa tuuleen reunan seuraamisen aikana. Analyysi perustui 16 koejaksoon 9 kärpäsellä.

EPG-neuronien estämiseksi tutkijat muokkasivat ne ilmentämään **GtACR1:tä**, vihreällä valolla aktivoituvaa anionikanavaa. LED pidettiin päällä koko koejakson ajan, jolloin kanava aktivoitui ja valitut neuronit vaimenivat; sama valaistus ei heikentänyt geneettisten kontrollikärpästen toimintaa.

Kun EPG-neuronit estettiin tällä tavalla, 12 koeryhmän kärpästä teki vähemmän tehokkaita suunnattuja paluita kuin 6 geneettistä kontrollikärpästä. Rajattu johtopäätös on, että EPG-aktiivisuuden välittämä suuntaviite oli tarpeen tehokkaaseen reunan seuraamiseen testatuissa oloissa. Se ei ole

näyttöä siitä, että EPG-neuronit yksin tallentaisivat rajan suunnan.

FC2-neuroneilla havaittiin erilainen yhteys. Niiden populaatioaktiivisuus liittyi tämänhetkiseen suunnistustavoitteeseen ja osoitti kohti hajuvanan rajaa ennen kokeessa tapahtuneita käännöksiä. Kuvantamisessa käytettiin 6 kärpästä ja vaimennusvertailuissa analyysista riippuen 9–14 kärpäsen ryhmiä. Vaimennus heikensi reunan seuraamista.



Käyttäytyminen, muutettu hajuvanan geometria, sovitettu malli ja kaksi hermostollista häirintäkoetta tukevat suuntamuistiselityksen eri osia. Yhdessä ne tukevat tiivistä tavoitesuuntaa tässä kontrolloidussa kokeessa, eivät täydellistä karttaa tai todistettua solutason tallennuspaikkaa.

The Clean Paper CC BY 4.0

Kyse on toisiaan tukevasta näytöstä, ei valokuvatusta syyketjusta. EPG-aktiivisuus tarjosi välttämättömän suuntaviitteen. FC2-aktiivisuus sopi tavoitesuuntaan ja oli tarpeen tehokkaalle käyttäytymiselle. Kokeet eivät paikantaneet yksittäistä muisti-”engrammia” eivätkä todistaneet, että FC2-synapsit fyysisesti tallentaisivat suunnan.

Karkeana ihmisen mittakaavan vertauksena kuvittele astuvasi ulos kapeasta sumukaistaleesta samalla kun vakaa tuuli kertoo edelleen, missä pohjoinen on. Kompassi voi kertoa, mihin suuntaan olet kääntyneenä, mutta sumuun palaaminen vaatii lisäksi muistetun suunnan sen reunalle. Nykyisen suunnan vertaaminen haluttuun suuntaan kertoo, mihin päin pitää kääntyä. Tällainen työnjako on tässä ehdotettu EPG- ja FC2-signaaleille. Se on selittävä vertaus, ei näyttöä siitä, että ihmiset käyttäisivät samoja soluja tai algoritmia.

Muisti riippui toiminnasta, ei pelkästään hajun ajoituksesta

Toistokokeessa kärpäset saivat saman hajujaksojen aikasarjan kuin aiemmin, mutta ajoitus ei enää riippunut siitä, mitä ne juuri sillä hetkellä tekivät. Opittu suuntavinouma heikkeni toistojaksojen aikana. Tämä tukee **operanttia**, toimintaan sidottua päivitystä: ratkaisevaa ei ollut pelkkä passiivinen altistuminen hajujen aikajärjestykselle, vaan hajun ja kärpäsen liikkeen välinen suhde.

Nimittäjä muuttuu näissä analyyseissä. Extended Data -paneeleissa on vertailusta riippuen 8 tai 9 kärpästä; peräkkäisten jaksojen sarjassa on 8 kärpästä; reittipaneeleissa vaaditaan vähintään 10 tehokasta sisääntuloa; ja paritetuissa mallipaneeleissa on 21 simuloitua reittiä, jotka myös täyttävät tämän sisääntulokynnyksen. Kyse ei ole yhdestä kahdeksan yksilön yhdistetystä otoksesta.

Epäsäännöllisempi hajuvana oli hyödyllinen testi, mutta edelleen virtuaalinen

Tutkijat toistivat myös aiemmin tallennetun, epäsäännöllisemmän hajuvanan. Se skaalattiin viisinkertaiseksi sekä tilassa että ajassa, jotta kiinnitetyt kärpäset kohtaisivat sen riittävän usein. **Kymmenen 12 kärpäsestä** pääsi 50 virtuaalimillimetrin päähän lähteestä.

Tämä ei tarkoita, että kymmenen kärpästä olisi löytänyt todellisen lähteen avoimessa ilmassa. Kyse oli suoriutumisesta luonnollista hajuvanaa jäljittelevän tallenteen kontrolloidussa toistossa.

Kutakin dynaamista hajuvanatyppiä kohti malli tuotti 2 000 reittiä. Skaalatun hajuvanan vertailussa analysoitiin 1 850 näistä 2 000 reitistä sen jälkeen, kun vaatimuksena oli tehokas sisääntulo ja liian läheltä lähdettä alkaneet reitit suljettiin pois. Muisti auttoi enemmän lähteen lähellä, missä peräkkäiset kohtaamiset säilyttivät yhtenäisen suuntarakenteen, ja vähemmän kauempana myötätuuleen sijaitsevalla turbulentimmalla alueella.

Tämä rajaus on osa tulosta. Tiivis suunta voi auttaa vain silloin, kun ympäristö pysyy riittävän johdonmukaisena, jotta aiempi kohtaaminen kertoo jotakin hyödyllistä seuraavasta.

Mitä tutkimus ei osoita

- Se **ei** osoita, että kärpänen rakentaisi täydellisen tilakartan.
- Se **ei** osoita vapaata lentoa muokkaamattomassa luonnollisessa hajuvanassa.
- Se **ei** osoita, että kaikki hajun ohjaama suunnistus käyttäisi tätä strategiaa.
- Se **ei** osoita, että EPG- tai FC2-neuronit olisivat muistin ainoa fyysinen tallennuspaikka.
- Se **ei** tee sovitetusta mallista kärpäsen kirjaimellista biologista algoritmia.
- Se **ei** yleisty suoraan ihmisen suunnistukseen.

Tutkimus on vahvimmillaan juuri siinä, missä se on täsmällisin. Suljetun säätöpiirin hallinta antoi

tutkijoille tarkan pääsyn jokaiseen hajukohtaamiseen. Geometrian muutokset, toisto, mallinnus, kalsiumkuvantaminen ja vaimennus testasivat sitten yhden selityksen eri osia. Käyttäytymis-, kuvantamis- ja vaimennuskohortit olivat kuitenkin erillisiä; otoskokoja ei määritetty ennalta; aineiston keruuta ja analyysiä ei satunnaistettu tai sokkoutettu; ja alle 10 % kiinnitetyistä kärpäsistä suljettiin pois totuttelu-, vaste- tai seurantaongelmien vuoksi.

Nämä rajoitteet eivät poista ilmiötä. Ne määrittelevät sen rajat.

Selkeä yhteenveto

Virtuaalisessa hajukäytävässä kiinnitettyinä kävelleet hedelmäkärpäset palasivat toistuvasti rajalle jätettyään hajun taakseen. Pitoisuuden ja käytävän geometrian muutokset, sovitettu tilanvaihtomalli, hermokuvantaminen ja optogeneettinen vaimennus tukevat selitystä, jossa kärpänen käyttää täydellisen kartan sijasta tiivistä muistettua suuntaa. EPG-neuronit tarjosivat välttämättömän suuntaviitteen, kun taas FC2-aktiivisuus sopi tämänhetkiseen tavoitesuuntaan. Tulos rajoittuu kontrolloituun kävelykokeeseen; se ei tunnista muistin solutason tallennuspaikkaa eikä osoita samaa laskentaa vapaassa luonnollisessa lennossa.

Rehellisyystarkistus

Mitä tutkimus osoittaa: Suljetun säätöpiirin kiinnityskokeessa kärpäset palasivat suunnatusti virtuaalisille hajurajoille, joita ne eivät enää voineet aistia. Useat käyttäytymiskontrollit, mallinnus ja hermostolliset häirintäkokeet tukevat vektoriin perustuvaa strategiaa.

Mitä päätellään: Käyttäytyminen käyttää tiivistä suuntamuistia ja FC2-populaation aktiivisuus edustaa tämänhetkistä suunnistustavoitetta. Muistin sisältöä ei luettu suoraan.

Mitä tutkimus ei osoita: Täydellistä mentaalista karttaa, yleispätevää hajusuunnistusstrategiaa, vapaalentoa luonnollisessa hajuvanassa, yhtä muistin tallennuspaikkaa tai ihmiseen sovellettavaa vastinetta.

Tärkeimmät rajoitteet: Yksi laji ja kontrolloitu laitteisto; eri kärpäskohortit ja analyysiyksiköt eri kokeissa; epäsuorat kalsiumsignaalit; välttämättömyystestit, jotka eivät todista riittävyyttä; sekä luonnollista muistuttava hajuvana, joka toistettiin ja skaalattiin.

Kuinka paljon yleislukijan pitäisi luottaa tulokseen? Suuri luottamus siihen, että suunnatun paluun ilmiö on todellinen tässä laitteistossa ja että suuntaan ja tavoitteeseen liittyvällä keskuskompleksin aktiivisuudella on merkitystä. Kohtalainen luottamus malliin tiiviinä selityksenä. Heikko luottamus väitteisiin, jotka ulottavat tuloksen muuttumattomana avoimeen ilmaan tai kutsuvat sitä täydelliseksi kartaksi.

Lähteet

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