The Clean Paper

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

Muha može izgubiti miris i ipak se okrenuti natrag. U virtualnom mirisnom tragu pomogao joj je zapamćeni smjer

Privezane vinske mušice opetovano su se vraćale granici mirisa nakon što bi ušle u čist zrak. Ponašanje, modeliranje i neuralne perturbacije podupiru kompaktnu memoriju smjera, a ne potpunu kartu. Rezultat dolazi iz kontroliranog pokusa u virtualnoj stvarnosti i još ne pokazuje istu strategiju u slobodnom prirodnom letu.

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

Muha može izgubiti miris i ipak se okrenuti natrag prema njemu

Muha je ostavila miris iza sebe.

Nastavila je hodati kroz čist zrak, ponekad desecima sekundi i stotinama virtualnih milimetara. Zatim se okrenula prema granici koju je prešla i ponovno pronašla miris. U tom trenutku sam miris više nije mogao pokazati put natrag.

To je središnje opažanje nove studije u Natureu o navigaciji vinskih mušica. Istraživači tvrde da su muhe koristile kompaktnu memoriju smjera: ne kartu cijelog mirisnog traga i ne memoriju prijeđene udaljenosti, nego zapamćeni pravac prema granici koju više nisu mogle osjetiti.

Rezultat je upečatljiv jer pokazuje koliko malo pohranjenih informacija može biti dovoljno. Također ga je lako preuveličati. Te muhe nisu slobodno letjele prirodnim krajolikom. Hodale su privezane na kugli nošenoj zrakom unutar strogo kontroliranog virtualnog svijeta. Studija podupire strategiju zasnovanu na vektoru u toj aparaturi; ne pokazuje da muhe grade mentalne karte, ne objašnjava svaki način na koji životinje slijede mirise niti identificira stanice u kojima je memorija fizički pohranjena.

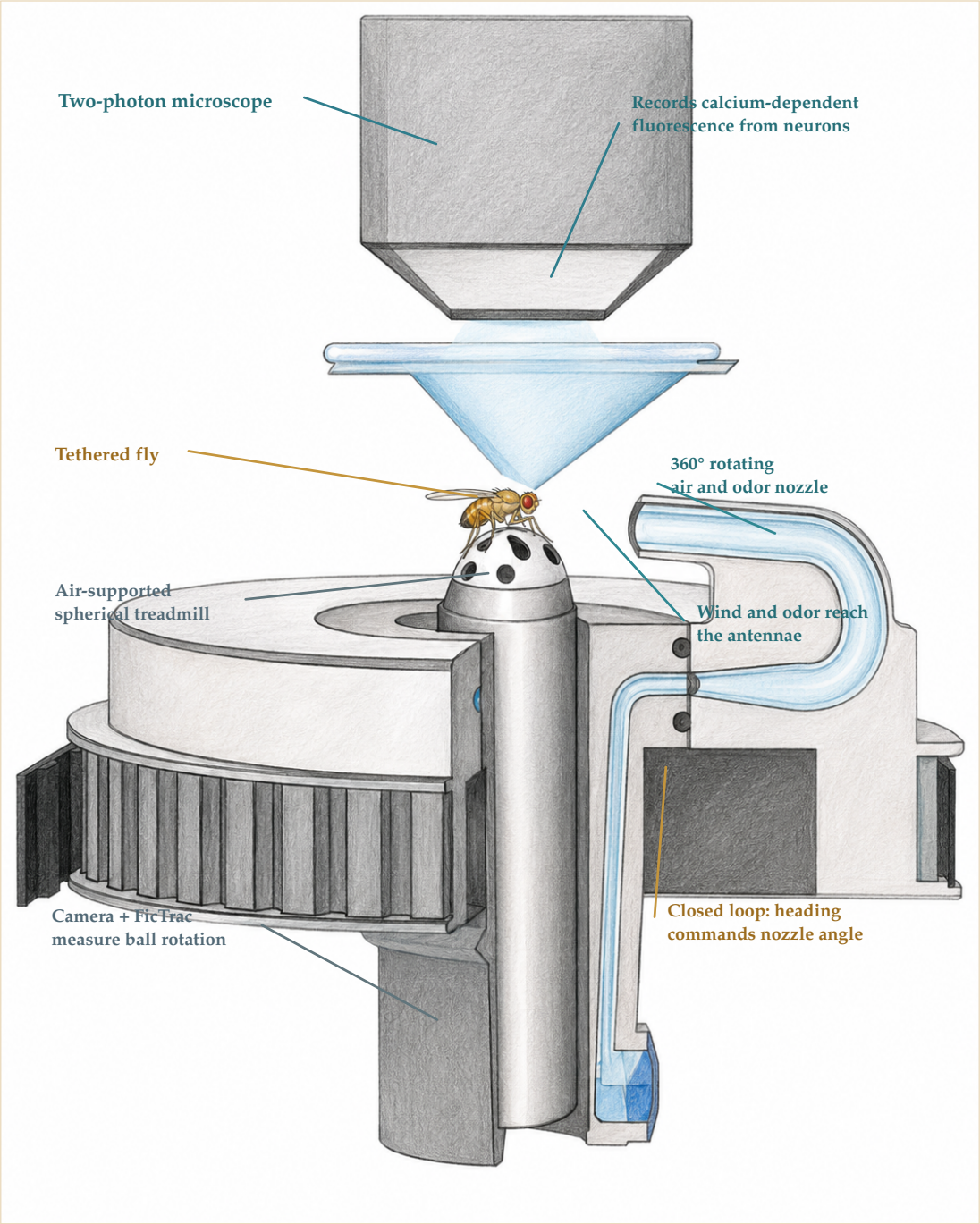
Nevidljivi koridor stvorio je softver

Mirisni trag je pokretno područje mirisa koje nosi zrak. Na otvorenom se trag savija, prekida i ponovno spaja kako se vjetar mijenja. Zbog toga je teško točno znati što je životinja mirisala u svakom trenutku.

Istraživači su problem učinili kontroliranim pomoću **virtualne stvarnosti sa zatvorenom petljom**. Tijelo muhe bilo je privezano na mjestu iznad lagane kugle koja lebdi na zraku. Dok je muha hodala, kamera je mjerila rotaciju kugle oko 60 puta u sekundi. Softver je tu rotaciju pretvarao u virtualni dvodimenzionalni položaj i smjer.

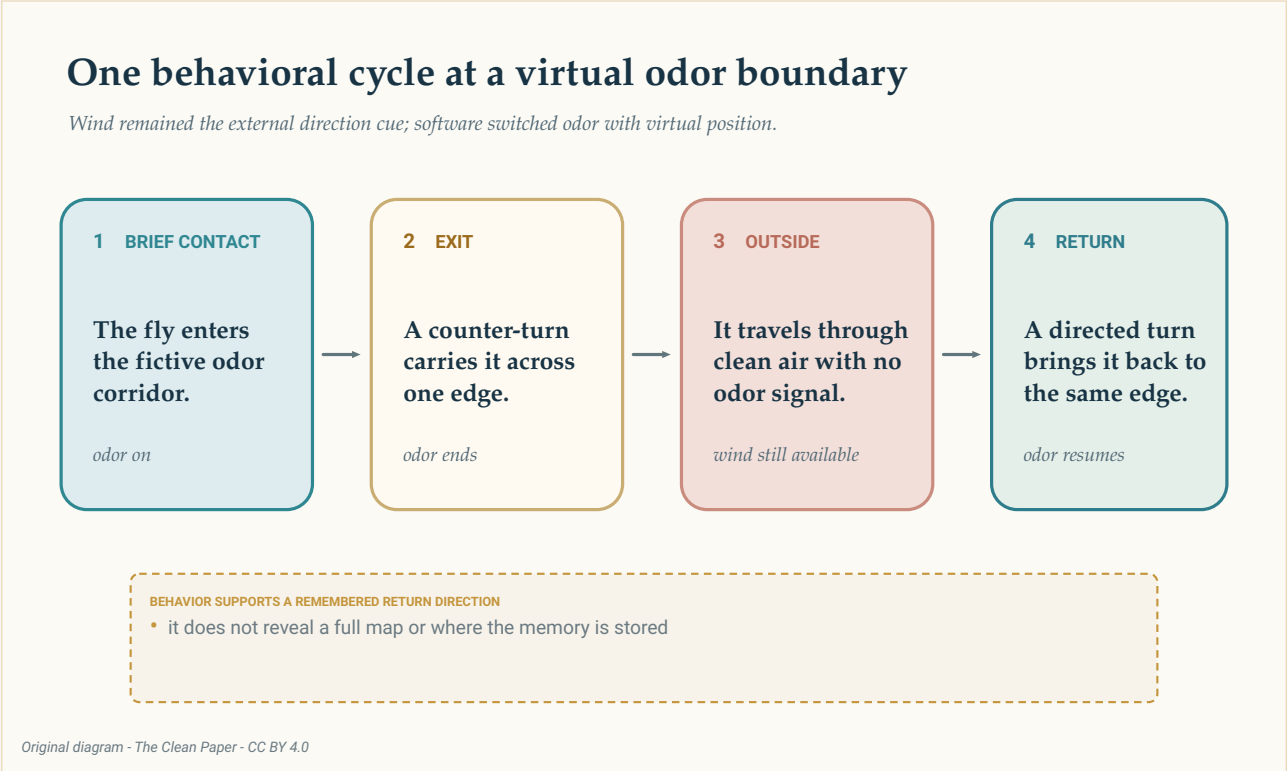
Taj je smjer upravljao motoriziranom mlaznicom koja se mogla okretati kroz 360 stupnjeva. Kako je muha mijenjala virtualni smjer, mlaznica se pomicala oko nje kako bi vjetar ostao poravnat sa stabilnim smjerom u virtualnom svijetu. Istodobno su regulatori masenog protoka mijenjali količinu čistog zraka ili mirisa jabučnog octa koji je dopirao do ticala, ovisno o virtualnom položaju muhe. Prelazak softverski definirane granice zato je uključivao ili isključivao miris i stvarao zamišljeni koridor širok 50 milimetara i dug jedan metar iako muha nikada nije napustila kuglu.

Aparatura je davala sinkronizirani zapis virtualnog položaja muhe, smjera, stanja mirisa i kontrola strujanja zraka u svakom trenutku. Iz tog su zapisa istraživači rekonstruirali putanje, označili svaki ulazak i izlazak i izmjerili koliko se izravno muha vraćala. Vjetar je davao vanjski smjerni orijentir; vlastito gibanje muhe određivalo je kada će susresti bilo koju stranu virtualne mirisne granice.



Muha je ostala privezana iznad kugle nošene zrakom. Kamera i FicTrac pretvarali su rotaciju kugle u virtualno gibanje i smjer; softver je zatim okretao mlaznicu zraka i mirisa te uključivao miris prema virtualnom položaju. Tijekom zasebnih pokusa neuralnog snimanja dvofotonski mikroskop iznad muhe bilježio je fluorescenciju ovisnu o kalciju iz EPG ili FC2 neurona, omogućujući usklađivanje neuralne aktivnosti s ponašanjem. Mikroskop nije bio potreban u svakom pokusu ponašanja.

The Clean Paper CC BY 4.0



U kontroliranom pokusu muha bi nakratko ušla u virtualni mirisni koridor, izašla iz njega, putovala kroz zrak bez mirisa i izvela usmjeren povratak. Ponašanje podupire zapamćeni smjer povratka; ne otkriva gdje je ta informacija pohranjena.

The Clean Paper CC BY 4.0

U glavnom pokusu s **okomitim koridorom**, **40 muha** opetovano je ulazilo u miris, protupokretom izlazilo iz njega i vraćalo se na isti rub. „Okomit" je naziv rada za geometriju od 0 stupnjeva: duga os koridora bila je paralelna smjeru uz vjetar. Ne znači da je aparatura bila postavljena uspravno.

Autori taj obrazac nazivaju **praćenjem ruba**. **Epizoda** je jedna kontinuirana faza između prelazaka granice: unutarnja epizoda traje od ulaska do izlaska, a vanjska od izlaska do povratka muhe. U 755 unutarnjih epizoda posjet je prosječno trajao 4,9 sekundi. Tijekom povrataka srednja udaljenost od granice bila je 10,4 milimetra. Manje od 4% od 793 epizode prešlo je cijeli put do suprotnog ruba koridora.

Ta zadnja dva broja opisuju epizode, a ne stotine neovisnih muha. Razlika je važna jer jedna životinja može pridonijeti mnogim epizodama.

Povratci nisu bili samo fiksni refleks uz vjetar

Nekoliko pokusa testiralo je jednostavnija objašnjenja.

Istraživači su prvo promijenili što se događa **duž** koridora dok je muha hodala uz vjetar. Miris je mogao postajati jači prema virtualnom izvoru, ostati konstantan ili postajati slabiji. Muhe su u sva tri slučaja davale slične putanje. Jednostavno pravilo poput „nastavi tamo gdje miris postaje jači" zato

ne može objasniti praćenje ruba u ovoj aparaturi.

Zatim su ublažili **bočni** rub koridora u Gaussov profil, gdje se koncentracija mijenjala postupno umjesto naglog uključivanja i isključivanja. Muhe su se skupljale uz bok na kojem se koncentracija mijenjala najbrže, a ne u središtu gdje je miris bio najjači. Relevantan znak bila je dakle bočna promjena koja je označavala efektivnu granicu, a ne nužno povećanje prema izvoru duž koridora.

To ne znači da gradijenti koncentracije nikada nisu važni u prirodi. Znači da povećanje prema izvoru nije bilo potrebno za ovo ponašanje u testiranim uvjetima.

Istraživači su promijenili i orijentaciju koridora. Odvojene skupine pratile su okomite koridore te koridore od 45 i 90 stupnjeva, a druga skupina susrela je koridor koji bi nakon izlazaka skočio postrance. Veličine skupina bile su 40, 21, 20 i 24 muhe. Njihove vanjske putanje mijenjale su se s geometrijom. Opće pravilo poput „uvijek se okreni uz vjetar” ne može objasniti tu fleksibilnost.

U ovoj postavi miris je do dvaju ticala stizao unutar otprilike dvije milisekunde. Uparivanje bilateralne optogenetske aktivacije s vjetrom moglo je reproducirati obrazac nalik praćenju ruba. **Optogenetika** koristi proteine osjetljive na svjetlost za mijenjanje aktivnosti odabranih stanica. Ovdje rezultat sugerira da razlika u vremenu dolaska mirisa lijevo nasuprot desno nije bila nužna za ovo ponašanje. Ne čini bilateralnu usporedbu nevažnom za slobodno pokretne životinje u drugim mirisnim tragovima.

Vektor je manji od karte

Vektor je smjer zajedno s veličinom. Korisna pohranjena veličina ovdje bila je uglavnom smjerna: na koju se stranu muha treba okrenuti da dođe do granice mirisnog traga? Studija nije pronašla dokaze da je muha pohranila puni raspored traga ili vlastiti položaj unutar njega.

Autori su prvo napravili umjetne putanje preslagivanjem sastojaka stvarnog gibanja muha. Nasumično su izvlačili opažene duljine ravnog hoda i kutove skretanja te ih spajali. Neki od tih sintetskih hodača naposljetku bi opet pogodili granicu mirisa, ali lutali su dalje i išli manje izravnim rutama od pravih muha. Čak ni dodavanje uobičajene sklonosti muha da se okreću uz vjetar nije reproduciralo kratke, usmjerene povratke. Stvarno ponašanje zato je sadržavalo više smjerne informacije nego nasumična mješavina istih pokreta.

Istraživači su zatim izgradili model s dva režima: **napusti granicu** i **vrati se na granicu**. Ti režimi nisu bili oznake svakog trenutka unutar ili izvan mirisa. Bili su alternativna pravila upravljanja koja su se mogla mijenjati tijekom kretanja muhe.

Svaki prelazak granice davao je modelu smjer koji treba zapamtiti. Pri izlasku ažurirao je smjer korišten tijekom udaljavanja. Pri ulasku ažurirao je zaseban smjer povratka: u biti, „kada sam pronašao granicu, kretao sam se ovako”. Tijekom kasnijeg povratka taj zapamćeni smjer pristranio je gibanje simulirane muhe natrag prema rubu.

Istraživači su prilagodili model putanjama kroz koridore od 0, 45 i 90 stupnjeva. U sažetoj usporedbi 72 stvarne muhe i 75 simulacija dale su slične statistike putanja. Kada se uklonio smjer povratka naučen pri ulasku, praćenje je postalo manje učinkovito u svim orijentacijama koridora. To podupire

korisnost memorije smjera pri ulasku; ne dokazuje da mozak muhe doslovno izvršava jednadžbe modela.

> **Što „memorija" znači u ovom radu?**
>
> Istraživači nisu izravno pročitali pohranjenu strelicu iz mozga muhe. „Smjerna memorija" zaključak je potkrijepljen ponašanjem, modelom i neuralnim mjerenjima. Model kaže da nekoliko promjenjivih smjerova može reproducirati važne statistike putanja. Ne dokazuje da muha doslovno implementira jednadžbe niti da je jedna imenovana skupina neurona mjesto pohrane.

Dodatno iskustvo sa segmentom od 45 stupnjeva orijentiranim u suprotnom smjeru promijenilo je kasnije ponašanje u 10 muha, usporedno s 29 simulacija modela. Time je smjerno objašnjenje specifičnije od naknadnog opisa, iako i dalje ostaje interpretacija zasnovana na modelu.

Referenca smjera i trenutačni cilj

Studija je zatim mjerila i ometala aktivnost u **središnjem kompleksu** mozga muhe, području uključenom u navigaciju.

> **Dva signala s različitim poslovima**
>
> EPG i FC2 nazivi su dviju populacija neurona u središnjem kompleksu. EPG aktivnost djeluje poput očitanja kompasa: prati smjer u kojem je muha trenutačno okrenuta u odnosu na vjetar. FC2 aktivnost povezana je sa smjerom u kojem muha pokušava putovati. Nizvodni sklop za upravljanje može usporediti trenutačni smjer s tim ciljem. Studija testira obje populacije, ali ne pokazuje da bilo koja od njih sama pohranjuje cijelu memoriju.

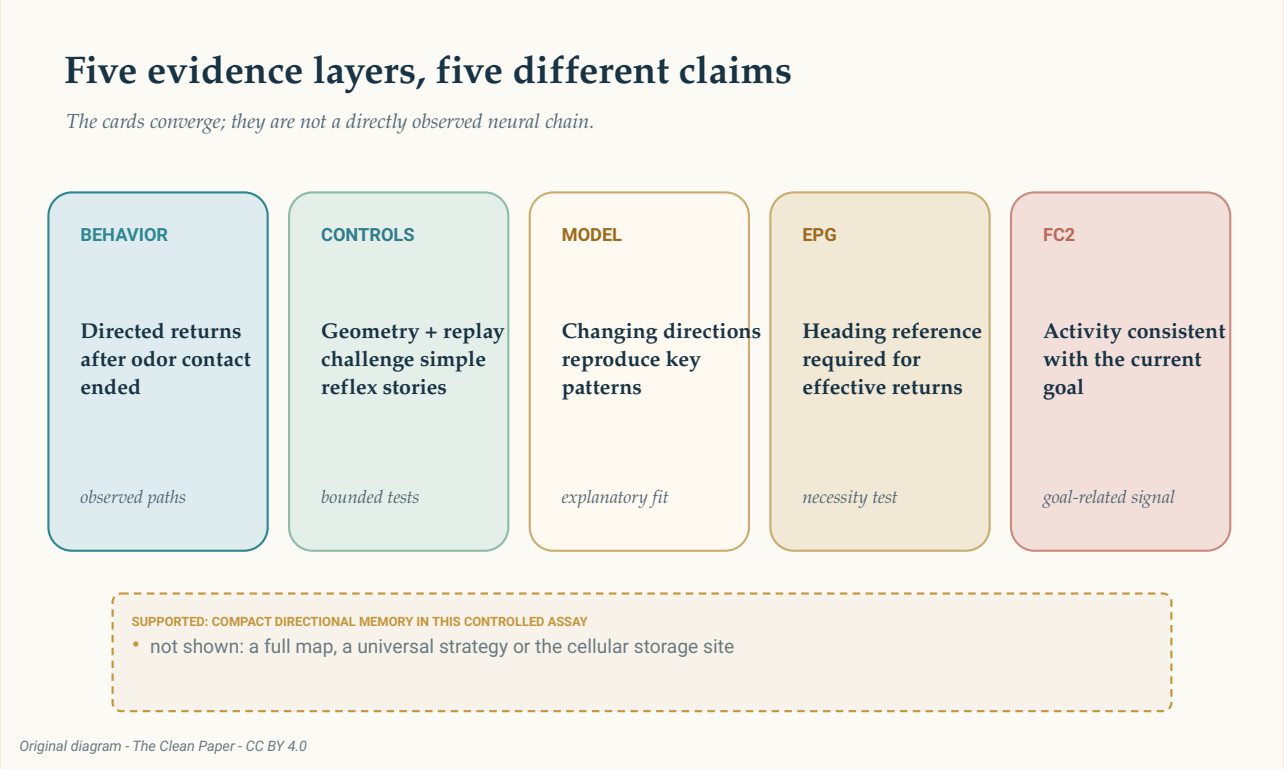
EPG neuroni nose signal smjera: njihov obrazac aktivnosti prati smjer u kojem je muha okrenuta u odnosu na vanjski orijentir. Kalcijevim snimanjem, neizravnim optičkim očitanjem neuralne aktivnosti, istraživači su utvrdili da je faza EPG aktivnosti pratila smjer u odnosu na vjetar tijekom praćenja ruba. Analiza je koristila 16 pokusa na 9 muha.

Kako bi inhibirali EPG neurone, istraživači su ih genetski konstruirali da izražavaju **GtACR1**, anionski kanal koji se uključuje zelenom svjetlošću. LED je tijekom cijelog testnog pokusa ostao uključen, aktivirao kanal i potiskivao odabrane neurone; ista rasvjeta nije ometala genetske kontrolne muhe.

Kada su EPG neuroni tako inhibirani, 12 eksperimentalnih muha izvodilo je manje učinkovite usmjerene povratke od 6 genetskih kontrolnih muha. Ograničeni zaključak jest da je referenca smjera koju nosi EPG aktivnost bila potrebna za učinkovito praćenje ruba u testiranim uvjetima. To nije dokaz da su EPG neuroni sami pohranili smjer granice.

FC2 neuroni pokazali su drukčiji odnos. Njihova populacijska aktivnost bila je povezana s trenu-

tačnim navigacijskim ciljem i u pokusu je prije skretanja pokazivala prema granici mirisnog traga. Snimanje je uključivalo 6 muha, a usporedbe utišavanja skupine od 9 do 14 muha ovisno o analizi. Utišavanje je oslabilo praćenje ruba.



Ponašanje, promijenjena geometrija mirisnog traga, prilagođeni model i dvije neuralne perturbacije podupiru različite dijelove objašnjenja smjernom memorijom. Zajedno podupiru kompaktan ciljni smjer u ovom kontroliranom pokusu, a ne potpunu kartu ili dokazano stanično mjesto pohrane.

The Clean Paper CC BY 4.0

To su konvergentni dokazi, a ne fotografirani lanac uzročnosti. EPG aktivnost pružala je nužnu referencu smjera. FC2 aktivnost bila je u skladu s ciljnim smjerom i bila je potrebna za učinkovito ponašanje. Pokusi nisu locirali jedan memorijski „engram” niti dokazali da FC2 sinapse fizički pohranjuju smjer.

Kao gruba analogija na ljudskoj razini, zamislite da izađete iz uskog pojasa magle dok vam stabilan vjetar i dalje govori gdje je sjever. Kompas vam može reći kamo ste okrenuti, ali povratak prema magli zahtijeva i zapamćeni pravac prema njezinu rubu. Usporedba trenutačnog smjera s tim željenim pravcem govori vam kamo skrenuti. To je podjela rada koju ovdje sugeriraju EPG i FC2 signali. To je objašnjavajuća analogija, a ne dokaz da ljudi koriste iste stanice ili algoritam.

Memorija je ovisila o djelovanju, a ne samo o vremenu mirisa

U pokusu reprodukcije muhe su dobile isti slijed vremena mirisa kao prije, ali vrijeme više nije bilo povezano s onime što su trenutačno radile. Naučena smjerna pristranost slabila je kroz epizode reprodukcije. To podupire **operantno** ažuriranje povezano s djelovanjem: nije bila važna samo pasivna izloženost slijedu mirisa, nego odnos između mirisa i kretanja muhe.

Nazivnik se kroz te analize mijenja. Paneli proširenih podataka uključuju 8 ili 9 muha ovisno o usporedbi; serija uzastopnih epizoda koristi 8 muha; paneli putanja zahtijevaju najmanje 10 učinkovitih ulazaka; a upareni paneli modela koriste 21 simuliranu putanju koja također zadovoljava taj prag ulazaka. To nije jedan objedinjeni uzorak od osam.

Nepravilniji mirisni trag bio je koristan, ali i dalje virtualan

Istraživači su također reproducirali ranije zabilježen, nepravilniji mirisni trag. Povećali su ga pet puta u prostoru i vremenu kako bi ga privezane muhe mogle dovoljno često susresti. **Deset od 12 muha** stiglo je unutar 50 virtualnih milimetara od izvora.

To nije deset muha koje su pronašle stvarni izvor na otvorenom. To je učinak u kontroliranoj reprodukciji prirodnolikog mirisnog traga.

Za svaku vrstu dinamičkog traga model je generirao 2.000 putanja. Usporedba skaliranog traga analizirala je 1.850 od tih 2.000 nakon zahtjeva za učinkovitim ulaskom i isključivanja putanja koje su počele preblizu izvoru. Memorija je više pomagala blizu izvora, gdje su uzastopni susreti zadržavali koherentnu smjernu strukturu, a manje u turbulentnijem području dalje niz vjetar.

Ta je ograda dio rezultata. Kompaktan smjer može pomoći samo kada svijet ostaje dovoljno koherentan da prethodni susret govori nešto korisno o sljedećem.

Što studija ne pokazuje

- **Ne** pokazuje da muha gradi potpunu prostornu kartu.
- **Ne** pokazuje slobodan let kroz neizmijenjeni prirodni mirisni trag.
- **Ne** utvrđuje da sva navigacija vođena mirisom koristi ovu strategiju.
- **Ne** pokazuje da su EPG ili FC2 neuroni isključivo fizičko mjesto pohrane memorije.
- **Ne** pretvara prilagođeni model u doslovni biološki algoritam muhe.
- **Ne** generalizira se izravno na ljudsku navigaciju.

Studija je najsnažnija tamo gdje je najspecifičnija. Kontrola sa zatvorenom petljom omogućila je istraživačima precizan pristup svakom susretu s mirisom. Promjene geometrije, reprodukcija, mod-

eliranje, kalcijevo snimanje i utišavanje zatim su testirali različite dijelove jednog objašnjenja. Ali kohorte za ponašanje, snimanje i utišavanje bile su odvojene; veličine uzorka nisu unaprijed određene; prikupljanje i analiza podataka nisu bili randomizirani ni zaslijepljeni; a manje od 10% privezanih muha isključeno je zbog problema s prilagodbom, odgovorom ili praćenjem.

Ta ograničenja ne brišu fenomen. Ona ga definiraju.

Sažetak bez uljepšavanja

Privezane vinske mušice koje su hodale kroz virtualni mirisni koridor opetovano su se vraćale granici nakon što bi ostavile miris iza sebe. Promjene koncentracije i geometrije koridora, prilagođeni model prebacivanja, neuralno snimanje i optogenetsko utišavanje podupiru objašnjenje prema kojem muha koristi kompaktan zapamćeni smjer, a ne potpunu kartu. EPG neuroni davali su nužnu referencu smjera, dok je FC2 aktivnost bila u skladu s trenutačnim ciljnim smjerom. Rezultat je ograničen na kontrolirani pokus hodanja; ne identificira stanično mjesto pohrane memorije niti pokazuje isti izračun u slobodnom prirodnom letu.

Provjera bez okolišanja

Što rad pokazuje: U pokusu sa zatvorenom petljom i privezanom muhom, muhe su izvodile usmjerene povratke prema virtualnim mirisnim granicama koje više nisu mogle osjetiti. Više kontrola ponašanja, modeliranje i neuralne perturbacije podupiru strategiju zasnovanu na vektoru.

Što je izvedeno: Da ponašanje koristi kompaktnu smjernu memoriju i da populacijska aktivnost FC2 predstavlja trenutačni navigacijski cilj. Sadržaj memorije nije izravno očitan.

Što rad ne pokazuje: Potpunu mentalnu kartu, univerzalnu strategiju mirisa, slobodan let u prirodnom mirisnom tragu, jedno mjesto pohrane memorije ili ljudski analog.

Glavna ograničenja: Jedna vrsta i kontrolirana aparatura; različite kohorte muha i jedinice analize kroz pokuse; neizravni kalcijevi signali; testovi nužnosti koji ne dokazuju dostatnost; te prirodnoliki mirisni trag koji je reproduciran i skaliran.

Koliko povjerenja treba imati opći čitatelj? Visoko povjerenje da je fenomen usmjerenog povratka stvaran u ovoj aparaturi i da su centralno-kompleksna aktivnost smjera i cilja važne. Umjereno povjerenje u model kao kompaktno objašnjenje. Nisko povjerenje u tvrdnju koja ga neizmijenjena prenosi na otvoreni zrak ili ga naziva potpunom kartom.

Izvori

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