The Clean Paper

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

Seekor lalat dapat kehilangan bau lalu tetap berbalik. Dalam plume virtual, arah yang diingat membantu

Lalat buah tertambat berulang kali kembali ke sebuah batas bau setelah berjalan ke udara bersih. Perilaku, pemodelan, dan perturbasi saraf mendukung memori arah yang ringkas, bukan peta lengkap. Hasil ini berasal dari uji realitas virtual terkendali dan belum menunjukkan strategi yang sama dalam penerbangan alami bebas.

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

Seekor lalat dapat kehilangan jejak bau lalu tetap berbalik menuju sumbernya

Lalat itu sudah meninggalkan bau di belakangnya.

Ia terus berjalan melalui udara bersih, kadang selama puluhan detik dan ratusan milimeter virtual. Lalu ia berbalik menuju batas yang tadi dilintasinya dan menemukan bau itu kembali. Pada saat tersebut, baunya sendiri tidak dapat menunjukkan arah pulang.

Itulah pengamatan utama dalam sebuah studi Nature baru tentang navigasi lalat buah. Para peneliti berpendapat bahwa lalat menggunakan memori arah yang ringkas: bukan peta lengkap seluruh plume bau, dan bukan memori jarak yang telah ditempuh, melainkan arah yang diingat menuju sebuah batas yang sudah tidak dapat dideteksi lagi.

Hasilnya mencolok karena menunjukkan betapa sedikit informasi tersimpan yang mungkin sudah cukup. Namun hasil ini juga mudah dibesar-besarkan. Lalat-lalat tersebut tidak terbang bebas melalui lanskap alami. Mereka berjalan dalam keadaan ditambatkan di atas bola yang disangga udara, di dalam dunia virtual yang sangat terkendali. Studi ini mendukung strategi berbasis vektor di dalam perangkat tersebut; tidak menunjukkan bahwa lalat membangun peta mental, menjelaskan setiap cara hewan mengikuti bau, atau mengidentifikasi sel tempat memori secara fisik disimpan.

Koridor tak terlihat itu dibuat oleh perangkat lunak

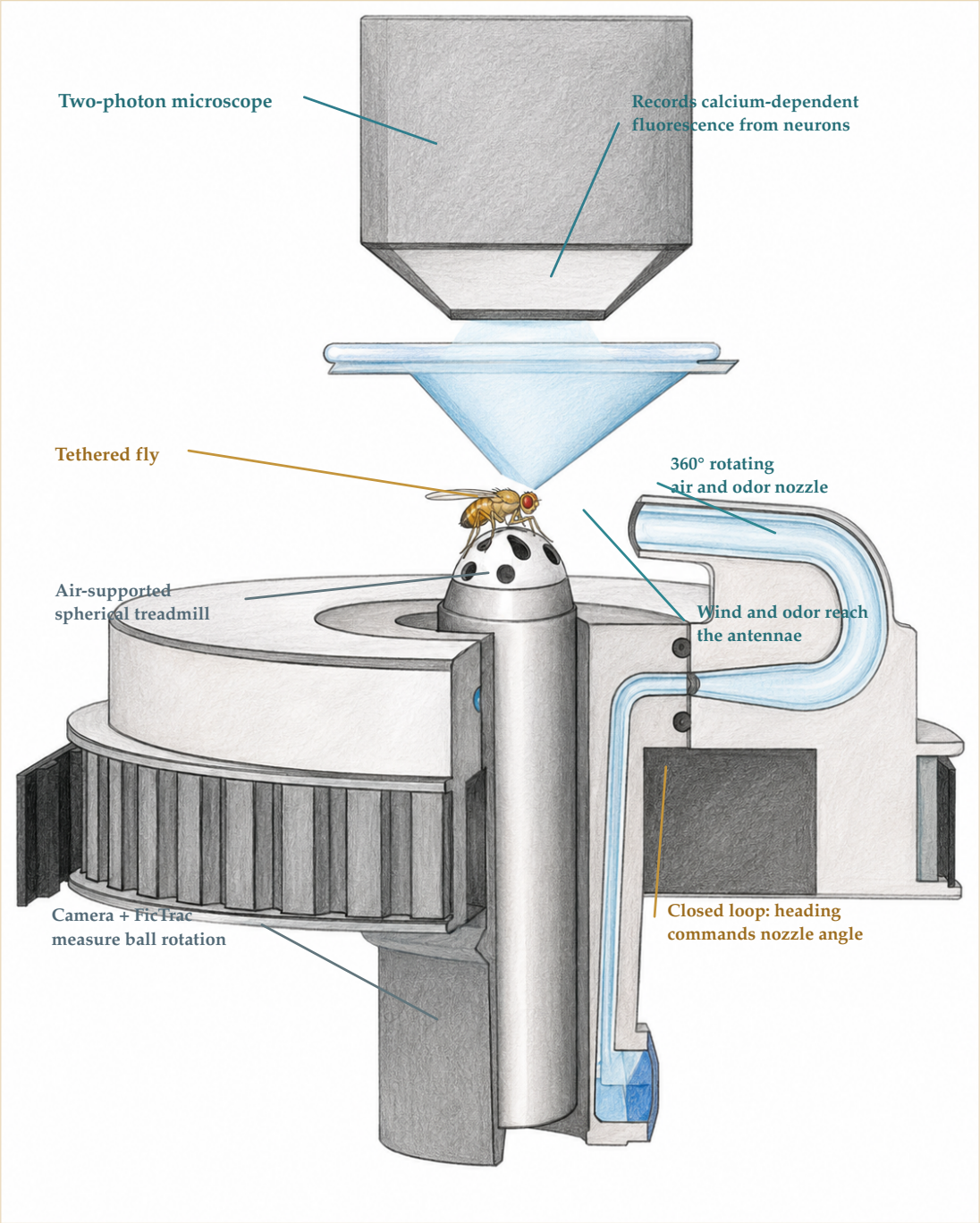
Plume bau adalah wilayah bergerak berisi molekul bau yang dibawa udara. Di luar ruangan, plume membengkok, terputus-putus, dan tersambung kembali ketika angin berubah. Hal ini menyulitkan kita mengetahui dengan tepat apa yang dicium hewan pada setiap saat.

Para peneliti membuat masalah itu terkendali dengan **realitas virtual closed-loop**. Tubuh lalat ditambatkan di tempat di atas bola ringan yang mengambang di atas udara. Ketika lalat berjalan, kamera mengukur rotasi bola sekitar 60 kali per detik. Perangkat lunak menerjemahkan rotasi tersebut menjadi posisi dan arah hadap dua dimensi virtual.

Arah hadap itu mengendalikan nozzle bermotor yang dapat berputar 360 derajat. Ketika lalat mengubah arah virtualnya, nozzle bergerak mengelilinginya agar angin tetap sejajar dengan satu arah stabil di dunia virtual lalat. Pada saat yang sama, pengontrol aliran massa mengubah berapa banyak udara bersih atau bau cuka sari apel yang mencapai antena sesuai posisi virtual lalat. Menyeberangi batas yang ditentukan perangkat lunak karena itu menyalakan atau mematikan bau, menciptakan koridor fiktif selebar 50 milimeter dan sepanjang satu meter walaupun lalat tidak pernah meninggalkan bola.

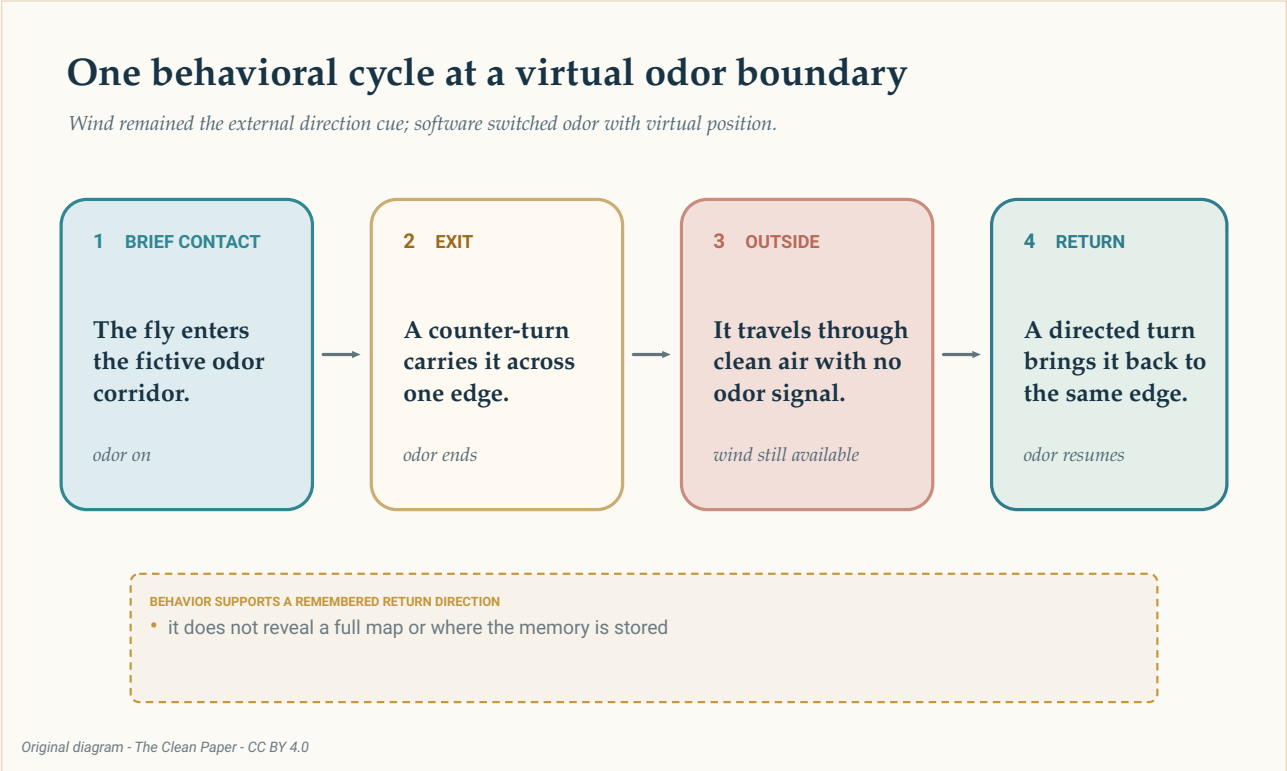
Perangkat ini menghasilkan rekaman tersinkronisasi tentang posisi virtual, arah hadap, keadaan bau, dan kontrol aliran udara pada setiap titik waktu. Dari rekaman itu, para peneliti merekonstruksi lintasan, menandai setiap masuk dan keluar, serta mengukur seberapa langsung lalat kembali. Angin menyediakan petunjuk arah eksternal; gerakan lalat sendiri menentukan kapan ia bertemu salah

satu sisi batas bau virtual.



Lalat tetap ditambatkan di atas bola yang disangga udara. Kamera dan FicTrac mengubah rotasi bola menjadi gerakan dan arah virtual; perangkat lunak kemudian memutar nozzle udara-dan-bau dan menyalakan bau sesuai posisi virtual. Dalam percobaan pencitraan saraf terpisah, mikroskop dua-foton di atas lalat merekam fluoresensi yang bergantung pada kalsium dari neuron EPG atau FC2, sehingga aktivitas saraf dapat disejajarkan dengan perilaku. Mikroskop tidak diperlukan untuk setiap percobaan perilaku.

The Clean Paper CC BY 4.0



Dalam uji terkendali, seekor lalat sebentar memasuki koridor bau virtual, keluar, berjalan melalui udara tanpa bau, lalu kembali secara terarah. Perilaku ini mendukung adanya arah pulang yang diingat; tidak mengungkap tempat informasi tersebut disimpan.

The Clean Paper CC BY 4.0

Dalam eksperimen utama **koridor vertikal**, **40 lalat** berulang kali masuk ke bau, berbalik keluar, lalu kembali ke tepi yang sama. “Vertikal” adalah nama yang digunakan makalah untuk geometri 0 derajat: sumbu panjang koridor sejajar dengan arah melawan angin. Bukan berarti perangkat berdiri tegak.

Para penulis menyebut pola ini **pelacakan tepi**. Sebuah **bout** adalah satu episode berkelanjutan di antara lintasan batas: bout di dalam berlangsung dari masuk hingga keluar, sedangkan bout di luar dari keluar hingga lalat kembali. Dari 755 bout di dalam, satu kunjungan berlangsung rata-rata 4,9 detik. Selama perjalanan kembali, jarak rata-rata dari batas adalah 10,4 milimeter. Kurang dari 4% dari 793 bout menyeberang seluruh koridor hingga tepi yang berlawanan.

Dua angka terakhir menggambarkan bout, bukan ratusan lalat independen. Perbedaan ini penting karena satu hewan dapat menyumbangkan banyak bout.

Perjalanan kembali bukan sekadar refleks tetap melawan angin

Beberapa eksperimen menguji penjelasan yang lebih sederhana.

Pertama, para peneliti mengubah apa yang terjadi **sepanjang** koridor ketika lalat berjalan melawan angin. Bau dapat semakin kuat menuju sumber virtual, tetap konstan, atau semakin lemah. Lalat menghasilkan lintasan yang mirip dalam ketiga kondisi. Aturan sederhana seperti "terus bergerak ke arah tempat bau semakin kuat" karena itu tidak dapat menjelaskan pelacakan tepi di perangkat ini.

Mereka kemudian melunakkan tepi koridor **secara lateral** menjadi profil Gaussian, tempat konsentrasi berubah bertahap alih-alih beralih tajam. Lalat berkumpul dekat sisi tempat konsentrasi berubah paling cepat, bukan di tengah tempat bau paling kuat. Jadi petunjuk yang relevan adalah perubahan lateral yang menandai batas efektif, bukan keharusan adanya kenaikan konsentrasi ke arah sumber di sepanjang koridor.

Itu tidak berarti gradien konsentrasi tidak pernah penting di alam. Artinya, kenaikan ke arah sumber tidak dibutuhkan untuk perilaku ini dalam kondisi yang diuji.

Para peneliti juga mengubah orientasi koridor. Kelompok terpisah melacak koridor vertikal, 45 derajat, dan 90 derajat, sementara kelompok lain mengalami koridor yang melompat ke samping setelah lalat keluar. Ukuran kelompok masing-masing adalah 40, 21, 20, dan 24 lalat. Lintasan luar mereka berubah sesuai geometri. Aturan umum seperti "selalu berbelok melawan angin" tidak dapat menjelaskan fleksibilitas tersebut.

Dalam pengaturan ini, bau mencapai kedua antena dalam sekitar dua milidetik. Memadukan aktivasi optogenetik bilateral dengan angin dapat meniru pola mirip pelacakan tepi. **Optogenetika** menggunakan protein peka cahaya untuk mengubah aktivitas sel terpilih. Di sini hasil tersebut menunjukkan bahwa perbedaan waktu kedatangan bau antara kiri dan kanan tidak diperlukan untuk perilaku ini. Ini tidak membuat perbandingan bilateral menjadi tidak relevan bagi hewan yang bergerak bebas dalam plume lain.

Sebuah vektor lebih kecil daripada sebuah peta

Sebuah **vektor** adalah arah bersama besarannya. Besaran tersimpan yang berguna di sini terutama bersifat arah: ke mana lalat harus berbelok untuk mencapai batas plume? Studi tidak menemukan bukti bahwa lalat menyimpan tata letak lengkap plume atau posisi dirinya di dalam plume tersebut.

Para penulis pertama-tama membuat lintasan buatan dengan mengacak komponen gerakan lalat nyata. Mereka mengambil panjang lari dan sudut belok yang diamati secara acak lalu menyambungkannya. Sebagian pejalan sintetik akhirnya mencapai batas bau lagi, tetapi mereka mengembara lebih jauh dan mengambil rute kurang langsung dibandingkan lalat nyata. Bahkan menambahkan kecenderungan biasa lalat untuk berbelok melawan angin tidak mereproduksi perjalanan kembali yang pendek dan terarah. Jadi perilaku nyata mengandung lebih banyak informasi arah daripada remix acak dari gerakan yang sama.

Para peneliti lalu membangun model dengan dua mode: **meninggalkan batas** dan **kembali ke batas**. Mode ini bukan label untuk setiap saat di dalam atau di luar bau. Keduanya adalah aturan kemudi alternatif yang dapat berganti saat lalat bergerak.

Setiap lintasan batas memberi model arah untuk diingat. Saat keluar, model memperbarui arah yang digunakan ketika meninggalkan batas. Saat masuk, model memperbarui arah kembali yang terpisah: secara kasar, "ketika saya menemukan batas, saya sedang bergerak ke arah ini." Dalam perjalanan pulang berikutnya, arah yang diingat tersebut membiasakan gerakan lalat simulasi kembali ke tepi.

Para peneliti mencocokkan model pada lintasan di koridor 0, 45, dan 90 derajat. Dalam perbandingan ringkas, 72 lalat nyata dan 75 simulasi menghasilkan statistik lintasan yang mirip. Ketika arah kembali yang dipelajari saat masuk dihilangkan, pelacakan menjadi kurang efisien pada semua orientasi koridor. Ini mendukung kegunaan memori arah saat masuk; tidak membuktikan bahwa otak lalat secara literal menjalankan persamaan model.

> **Apa arti "memori" dalam makalah ini?**
>
> Para peneliti tidak membaca sebuah panah yang tersimpan langsung dari otak lalat. "Memori arah" adalah inferensi yang didukung oleh perilaku, model, dan pengukuran saraf. Model menunjukkan bahwa beberapa arah yang berubah dapat mereproduksi statistik lintasan penting. Model tidak membuktikan bahwa lalat secara harfiah menjalankan persamaan itu, ataupun bahwa satu kelompok neuron tertentu adalah lokasi penyimpanannya.

Pengalaman tambahan dengan segmen 45 derajat berorientasi berlawanan menggeser perilaku berikutnya pada 10 lalat, bersama 29 simulasi model. Hal ini membuat penjelasan berbasis arah lebih spesifik daripada deskripsi setelah fakta, sambil tetap menjadi interpretasi berbasis model.

Referensi arah hadap dan tujuan saat ini

Studi kemudian mengukur dan mengganggu aktivitas di **central complex** lalat, wilayah otak yang terlibat dalam navigasi.

> **Dua sinyal dengan pekerjaan berbeda**
>
> EPG dan FC2 adalah nama dua populasi neuron di central complex. Aktivitas EPG bekerja seperti pembacaan kompas: melacak arah yang sedang dihadapi lalat relatif terhadap angin. Aktivitas FC2 berkaitan dengan arah yang sedang diupayakan lalat untuk ditempuh. Sirkuit kemudi hilir dapat membandingkan arah hadap saat ini dengan tujuan tersebut. Studi menguji kedua populasi, tetapi tidak menunjukkan bahwa salah satunya sendirian menyimpan seluruh memori.

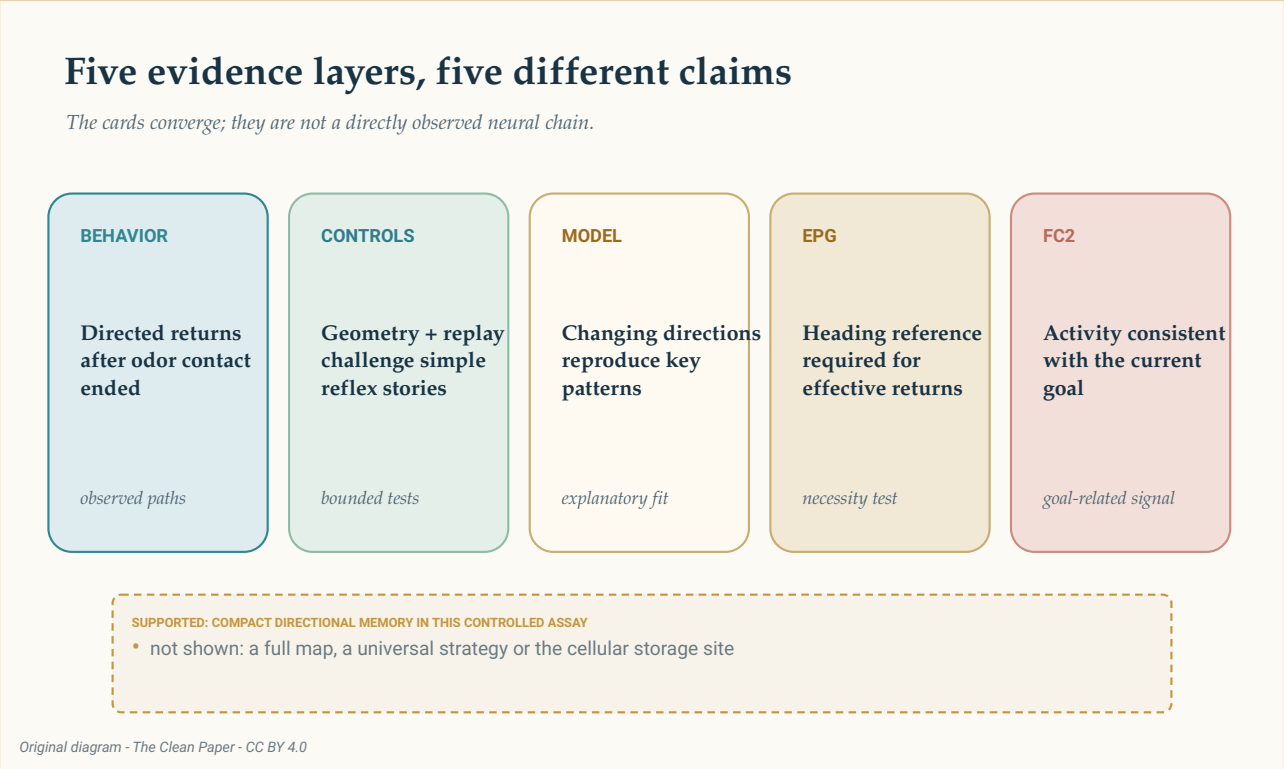
Neuron EPG membawa sinyal arah hadap: pola aktivitasnya melacak arah yang dihadapi lalat relatif terhadap petunjuk eksternal. Dengan pencitraan kalsium, pembacaan optik tidak langsung dari aktivitas saraf, para peneliti menemukan bahwa fase aktivitas EPG mengikuti arah hadap relatif terhadap angin selama pelacakan tepi. Analisis ini menggunakan 16 percobaan dari 9 lalat.

Untuk menghambat neuron EPG, para peneliti merekayasanya agar mengekspresikan **GtACR1**, kanal

anion yang diaktifkan oleh cahaya hijau. Sebuah LED tetap menyala sepanjang percobaan uji, mengaktifkan kanal tersebut dan menekan neuron yang dipilih; pencahayaan yang sama tidak mengganggu lalat kontrol genetik.

Ketika neuron EPG dihambat dengan cara ini, 12 lalat eksperimen menghasilkan perjalanan kembali terarah yang kurang efektif dibandingkan 6 lalat kontrol genetik. Kesimpulan terbatasnya adalah bahwa referensi arah yang dibawa aktivitas EPG diperlukan untuk pelacakan tepi yang efektif dalam kondisi yang diuji. Ini bukan bukti bahwa neuron EPG sendiri menyimpan arah batas.

Neuron FC2 menunjukkan hubungan berbeda. Aktivitas populasinya berkaitan dengan tujuan navigasi saat ini dan mengarah ke batas plume sebelum belokan dalam uji. Pencitraan menggunakan 6 lalat, sedangkan perbandingan silencing menggunakan kelompok 9 hingga 14 lalat bergantung pada analisis. Silencing mengganggu pelacakan tepi.



Perilaku, geometri plume yang diubah, model yang dicocokkan, dan dua perturbasi saraf mendukung bagian berbeda dari penjelasan memori arah. Bersama-sama bukti ini mendukung arah tujuan yang ringkas dalam uji terkendali ini, bukan peta lengkap atau lokasi penyimpanan seluler yang telah terbukti.

The Clean Paper CC BY 4.0

Ini adalah bukti yang konvergen, bukan rantai kausal yang difoto. Aktivitas EPG menyediakan referensi arah yang diperlukan. Aktivitas FC2 konsisten dengan arah tujuan dan diperlukan untuk perilaku efektif. Eksperimen tidak menemukan satu “engram” memori tunggal atau membuktikan bahwa sinaps FC2 secara fisik menyimpan arah tersebut.

Sebagai analogi kasar pada skala manusia, bayangkan Anda keluar dari bank kabut sempit sementara angin tetap memberi tahu arah utara. Kompas dapat memberi tahu arah yang sedang Anda hadapi, tetapi kembali ke kabut juga membutuhkan arah yang diingat menuju tepinya. Membandingkan arah

hadap sekarang dengan arah tujuan memberi tahu ke mana harus berbelok. Itulah pembagian kerja yang disarankan di sini untuk sinyal EPG dan FC2. Ini adalah analogi penjelasan, bukan bukti bahwa manusia menggunakan sel atau algoritma yang sama.

Memori bergantung pada tindakan, bukan hanya waktu bau

Dalam eksperimen replay, lalat menerima urutan waktu bau yang sama seperti sebelumnya, tetapi waktunya dilepaskan dari apa yang sedang mereka lakukan. Bias arah yang dipelajari melemah di sepanjang bout replay. Ini mendukung pembaruan **operan**, terkait tindakan: yang penting bukan paparan pasif pada urutan bau saja, melainkan hubungan antara bau dan gerakan lalat.

Penyebut berubah di antara analisis tersebut. Panel Extended Data mencakup 8 atau 9 lalat bergantung pada perbandingan; seri bout berurutan menggunakan 8 lalat; panel lintasan memerlukan setidaknya 10 masuk efektif; dan panel model berpasangan menggunakan 21 lintasan simulasi yang juga memenuhi ambang masuk tersebut. Itu bukan satu sampel gabungan berisi delapan.

Plume yang lebih tidak teratur berguna, tetapi tetap virtual

Para peneliti juga memutar ulang sebuah plume yang direkam sebelumnya dan lebih tidak teratur. Mereka memperbesarnya lima kali secara ruang dan waktu agar lalat tertambat dapat cukup sering mengalaminya. **Sepuluh dari 12 lalat** mencapai dalam jarak 50 milimeter virtual dari sumbernya.

Itu bukan sepuluh lalat yang menemukan sumber nyata di udara terbuka. Ini adalah performa dalam replay terkendali plume yang dibuat menyerupai kondisi alami.

Untuk setiap jenis plume dinamis, model menghasilkan 2.000 lintasan. Perbandingan plume yang diskalakan menganalisis 1.850 dari 2.000 lintasan setelah mewajibkan satu masuk efektif dan mengecualikan lintasan yang dimulai terlalu dekat dengan sumber. Memori lebih membantu dekat sumber, tempat pertemuan berturut-turut mempertahankan struktur arah yang koheren, dan lebih sedikit membantu di wilayah yang lebih turbulen jauh di bawah angin.

Kualifikasi itu adalah bagian dari hasil. Arah yang ringkas hanya dapat membantu ketika dunia tetap cukup koheren sehingga pertemuan sebelumnya memberi informasi berguna tentang pertemuan berikutnya.

Apa yang tidak ditunjukkan studi

- Studi ini **tidak** menunjukkan lalat membangun peta spasial lengkap.
- Studi ini **tidak** menunjukkan penerbangan bebas melalui plume alami yang tidak dimodifikasi.
- Studi ini **tidak** menetapkan bahwa semua navigasi berbasis bau menggunakan strategi ini.

- Studi ini **tidak** menunjukkan bahwa neuron EPG atau FC2 adalah lokasi penyimpanan fisik eksklusif memori.
- Studi ini **tidak** mengubah model yang dicocokkan menjadi algoritma biologis literal lalat.
- Studi ini **tidak** dapat langsung digeneralisasi ke navigasi manusia.

Studi paling kuat justru ketika paling spesifik. Kontrol closed-loop memberi peneliti akses presisi ke setiap pertemuan bau. Perubahan geometri, replay, pemodelan, pencitraan kalsium, dan silencing kemudian menguji bagian berbeda dari satu penjelasan. Tetapi kohort perilaku, pencitraan, dan silencing terpisah; ukuran sampel tidak ditentukan sebelumnya; pengumpulan dan analisis data tidak diacak atau dibutakan; dan kurang dari 10% lalat tertambat dikeluarkan karena masalah adaptasi, respons, atau pelacakan.

Batas-batas itu tidak menghapus fenomenanya. Mereka mendefinisikannya.

Singkatnya

Lalat buah tertambat yang berjalan melalui koridor bau virtual berulang kali kembali ke batas setelah meninggalkan bau di belakang. Perubahan konsentrasi dan geometri koridor, model switching yang dicocokkan, pencitraan saraf, dan silencing optogenetik mendukung penjelasan bahwa lalat menggunakan arah yang diingat secara ringkas alih-alih peta lengkap. Neuron EPG menyediakan referensi arah yang diperlukan, sementara aktivitas FC2 konsisten dengan arah tujuan saat ini. Hasil ini terbatas pada uji berjalan terkendali; ia tidak mengidentifikasi lokasi penyimpanan seluler memori atau menunjukkan komputasi yang sama dalam penerbangan bebas alami.

Penilaian tanpa berlebihan

Apa yang ditunjukkan makalah: Dalam uji tertambat closed-loop, lalat melakukan perjalanan kembali terarah ke batas bau virtual yang sudah tidak dapat mereka rasakan. Berbagai kontrol perilaku, pemodelan, dan perturbasi saraf mendukung strategi berbasis vektor.

Apa yang diinferensikan: Bahwa perilaku menggunakan memori arah yang ringkas, dan bahwa aktivitas populasi FC2 merepresentasikan tujuan navigasi saat ini. Isi memori tidak dibaca secara langsung.

Apa yang tidak ditunjukkannya: Peta mental lengkap, strategi olfaktori universal, performa penerbangan bebas dalam plume alami, satu lokasi penyimpanan memori, atau analog manusia.

Keterbatasan utama: Satu spesies dan perangkat terkendali; kohort lalat dan unit analisis berbeda antar-eksperimen; sinyal kalsium tidak langsung; uji kebutuhan yang tidak membuktikan kecukupan; serta plume naturalistik yang diputar ulang dan diskalakan.

Seberapa besar keyakinan yang layak dimiliki pembaca umum? Tinggi bahwa fenomena kembali terarah itu nyata dalam perangkat ini dan bahwa aktivitas central complex terkait arah hadap serta

tujuan memang penting. Sedang terhadap model sebagai penjelasan ringkas. Rendah terhadap klaim yang memperluasnya tanpa perubahan ke udara terbuka atau menyebutnya sebagai peta lengkap.

Sumber

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