The Clean Paper

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

ハエは匂いを見失っても戻れる。仮想プルームでは、覚えた方向が助けになった

固定されたショウジョウバエは、匂いのない空気へ歩き出した後も、匂い境界へ繰り返し戻った。行動、モデリング、神経操作は、完全な地図ではなく方向のコンパクトな記憶を支持する。結果は制御された仮想現実アッセイから得られたもので、自然環境で自由飛行するハエが同じ戦略を使うことまでは示していない。

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

ハエは匂いを見失っても、それがあった方向へ戻れる

ハエはもう匂いの外に出ていた。

それでも無臭の空気の中を歩き続け、ときには数十秒、仮想距離で数百ミリメートルも進んだ。そして自分が越えた境界の方へ向きを変え、再び匂いを見つけた。その瞬間、匂いそのものには帰り道を示すことができない。

これが、ショウジョウバエのナビゲーションを調べた新しいNature 研究の中心的な観察である。研究者らは、ハエが方向のコンパクトな記憶を使ったと論じる。匂いプルーム全体の地図でも、移動距離の記憶でもなく、もう検出できない境界へ向かう方位を覚えていたという考えだ。

この結果が印象的なのは、保存する情報がごく少なくても十分になりうることを示したからだ。同時に、誇張もしやすい。ハエは自然の景観を自由に飛んでいたわけではない。身体を固定され、空気で支えた球の上を歩き、厳密に制御された仮想世界にいた。この装置内でベクトルに基づく戦略を支持する研究ではあるが、ハエが心的地図を作ること、動物が匂いをたどるあらゆる方法を説明すること、記憶が物理的に保存される細胞を特定することまでは示していない。

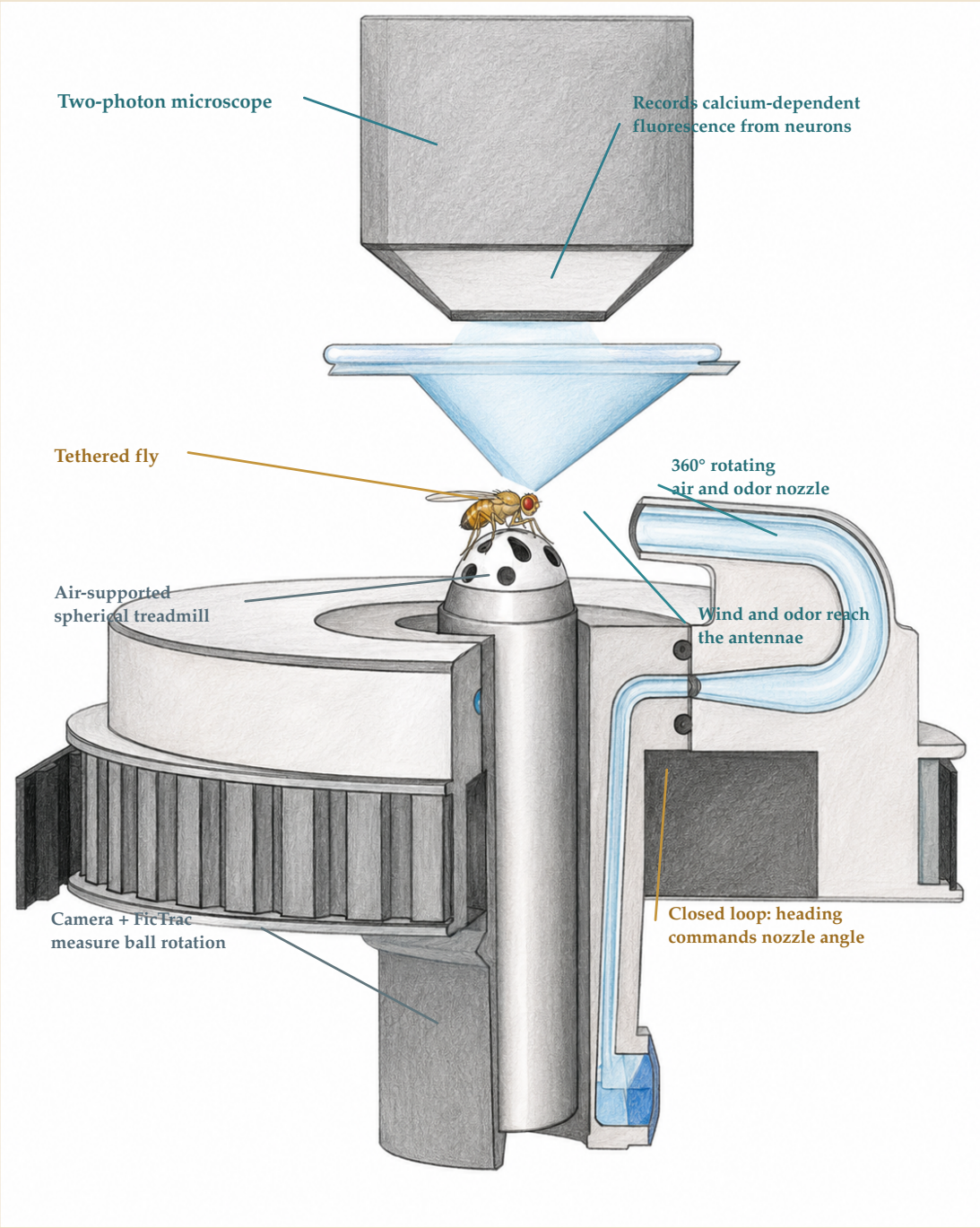
見えない「通路」はソフトウェアで作られた

匂いプルームとは、空気に運ばれる匂いの領域だ。屋外では風の変化によって曲がり、ちぎれ、再びつながる。そのため、動物が各瞬間に何を嗅いだのかを正確に知るのは難しい。

研究者らは**閉ループ仮想現実**でこの問題を制御可能にした。ハエの身体は、空気で浮かせた軽い球の上に固定された。ハエが歩くと、カメラが球の回転を毎秒約 60 回測定する。ソフトウェアはその回転を仮想二次元空間での位置と向きに変換した。

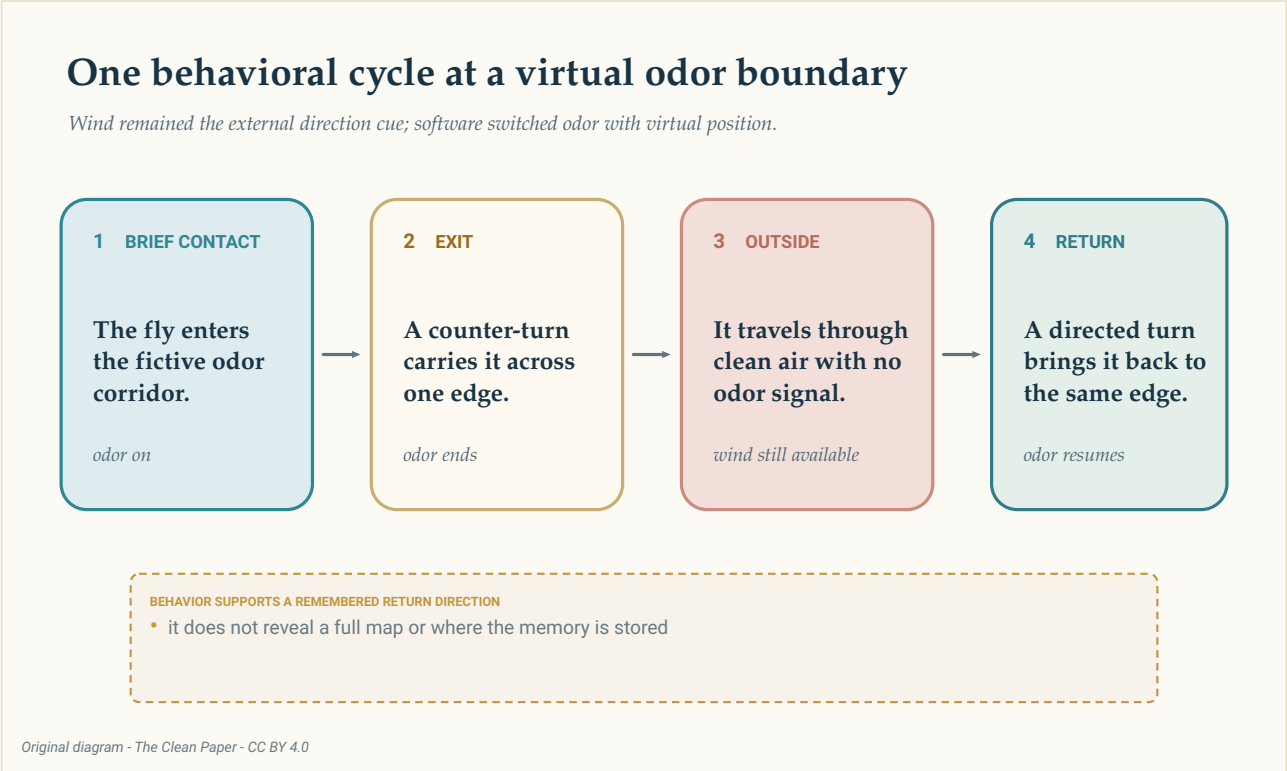
その向きが、360 度回転できる電動ノズルを制御した。ハエが仮想的な向きを変えるたび、ノズルが周囲を回り、仮想世界の一定方向から風が来るように保つ。同時に、マスフローコントローラーがハエの仮想位置に応じて、触角へ届く清浄空気とリンゴ酢の匂いの量を変えた。したがって、ソフトウェア上の境界を越えると匂いがオン・オフされ、ハエ自身は球から動かないのに、幅 50 mm、長さ 1 m の架空の匂い通路ができた。

装置は各時点について、ハエの仮想位置、向き、匂い状態、気流制御を同期して記録した。その記録から研究者らは軌跡を再構成し、各進入・退出を印し、どれほど直接的に戻ったかを測定した。風が外部の方向手掛かりを提供し、仮想匂い境界のどちら側に出会うかはハエ自身の運動で決まった。



ハエは空気で支えた球の上に固定された。カメラと FicTrac が球の回転を仮想移動と向きへ変換し、ソフトウェアが空気・匂いノズルを回転させ、仮想位置に応じて匂いを切り替えた。別の神経画像試験では、ハエ上方の二光子顕微鏡が EPG または FC2 ニューロンのカルシウム依存蛍光を記録し、神経活動を行動と対応付けた。顕微鏡はすべての行動試験で必要だったわけではない。

The Clean Paper CC BY 4.0



制御アッセイでは、ハエが仮想匂い通路へ短く入り、外へ出て、無臭空気中を移動し、方向性をもって戻った。この行動は帰還方向の記憶を支持するが、その情報がどこに保存されるかは示さない。

The Clean Paper CC BY 4.0

主な**垂直通路**実験では、**40 匹**のハエが匂いへ繰り返し入り、向きを切り返して外へ出て、同じ縁へ戻った。「垂直」は論文中で 0 度幾何を指す名称で、通路の長軸が風上方向と平行という意味だ。装置が垂直に立っていたという意味ではない。

著者らはこのパターンを**エッジトラッキング**と呼ぶ。**bout（行動エピソード）**とは境界横断から次の境界横断までの連続した 1 区間で、inside bout は進入から退出まで、outside bout は退出から戻るまでを指す。755 回の inside bout では、1 回の滞在は平均 4.9 秒だった。帰還時の境界からの平均距離は 10.4 mm。793 bout のうち、通路の反対側の縁まで完全に横切ったものは 4% 未満だった。

最後の 2 つの数字は bout 数であり、何百匹もの独立したハエを意味しない。1 匹が多数の bout を提供できるため、この区別は重要だ。

帰還は単純な「いつも風上へ」の反射ではなかった

より単純な説明を試す実験がいくつも行われた。

まず研究者らは、ハエが風上へ歩くとき、通路の**長手方向**で何が起こるかを変えた。匂いは仮想的な発生源へ近づくほど強くなる、一定のまま、あるいは弱くなる設定にした。3 条件でハエの軌跡は似ていた。したがって「匂いが強くなる方向へ進み続ける」という単純ルールでは、この装置内のエッジトラッキングを説明できない。

次に通路の**横方向**の縁を、急なオン・オフではなく濃度が徐々に変わるガウス分布にした。ハエは匂いが最も強い中心ではなく、濃度変化が最も急な側面付近に集まった。したがって重要だった手掛かりは、通路に沿って発生源へ向かう濃度上昇ではなく、有効な境界を示す横方向の変化だった。

これは自然環境で濃度勾配が重要でないという意味ではない。試した条件では、この行動に発生源方向の濃度上昇が必須ではなかったということだ。

研究者らは通路の向きも変えた。別々の群が 0 度、45 度、90 度の通路を追跡し、さらに別の群では退出後に通路が横へ飛び移った。群サイズはそれぞれ 40、21、20、24 匹だった。外側での軌跡は幾何に応じて変化した。「常に風上へ曲がる」のような一般則ではこの柔軟性を説明できない。

この装置では匂いは左右の触角へ約 2 ms 以内の差で到達した。左右同時の光遺伝学的活性化を風と組み合わせると、エッジトラッキング様のパターンを再現できた。**光遺伝学**は光感受性タンパク質を使って選択した細胞の働きを変える手法だ。ここでの結果は、匂いが左右の触角へ届く時間差がこの行動に必須ではなかったことを示唆する。自然のプルームを自由移動する動物にとって左右比較が無意味だということではない。

ベクトルは地図より小さい

ベクトルとは方向と大きさをもつ量だ。ここで役に立った保存量は主として方向、つまり「プルーム境界へ戻るにはどちらへ曲がるべきか」だった。ハエがプルーム全体の配置や、その中での自分の位置を完全に保存していた証拠は得られていない。

著者らはまず、実際のハエ運動の部品をシャッフルして人工軌跡を作った。観測された直進距離と旋回角をランダムに引き、つなぎ合わせた。一部の合成歩行体も最終的には匂い境界へ再到達したが、実際のハエより遠くまでさまよい、経路も直接的ではなかった。ハエが通常もつ風上へ曲がりやすい傾向を加えても、短く方向性のある帰還は再現できなかった。つまり実際の行動には、同じ運動要素をランダムに混ぜただけでは出ない方向情報が含まれていた。

次に研究者らは 2 つのモード、**境界から離れる**と**境界へ戻る**をもつモデルを作った。これは匂いの内外にいる各瞬間を分類するラベルではなく、移動中に切り替えられる別々の操舵規則だった。

境界を横切るたび、モデルは覚える方向を得た。退出時には離れる間に使う方向を更新する。進入時には別の帰還方向、実質的には「境界を見つけたとき私はこの方向へ動いていた」を更新する。後の帰還では、その記憶方向がシミュレーションされたハエの運動を縁へ偏らせた。

研究者らは 0 度、45 度、90 度の通路で得た軌跡にモデルをフィットした。要約比較では、実ハエ 72 匹とシミュレーション 75 本が似た軌跡統計を示した。進入時に学習した帰還方向を削除すると、すべての通路向きで追跡効率が落ちた。これは進入方向の記憶が有用だという考えを支持するが、ハエの脳がモデル方程式を文字どおり計算している証明ではない。

> **この論文で「記憶」とは何を意味する？**
>
> 研究者らは、ハエの脳から保存された矢印を直接読み出したわけではない。「方向記憶」は、行動、モデル、神経測定を合わせて推論したものだ。モデルは、少数の変化する方向だけで

> 重要な軌跡統計を再現できると示す。しかし、ハエが方程式をそのまま実装していることも、特定のニューロン群が保存場所であることも証明しない。

反対向きの 45 度区間を追加経験させると、10 匹のハエで後の行動が変化し、29 本のモデルシミュレーションでも対応する変化が見られた。これにより方向モデルは単なる事後説明より具体性を増すが、それでもモデルに基づく解釈である。

現在の向きを示す基準と、現在の目標

次に研究は、ナビゲーションに関わる脳領域であるハエの**中央複合体**の活動を測り、操作した。

> **役割の違う 2 つの信号**
>
> EPG と FC2 は中央複合体にある 2 つのニューロン集団の名称だ。EPG 活動はコンパスの読みのように働き、風に対してハエが現在どちらを向いているかを追跡する。FC2 活動は、ハエが移動しようとしている方向と関連する。下流の操舵回路は現在方位と目標を比較できる。研究は両集団を調べたが、どちらか一方だけが記憶全体を保存すると示したわけではない。

EPG ニューロンは方位信号を担う。その活動パターンは、外部手掛かりに対してハエがどちらを向いているかを追跡する。神経活動を間接的に光学測定するカルシウムイメージングで、研究者らはエッジトラッキング中の EPG 活動位相が風に対する頭の向きを追っていることを見つけた。この解析には 9 匹から 16 試行を用いた。

EPG ニューロンを抑制するため、研究者らは緑色光で作動する陰イオンチャネル **GtACR1** を発現させた。試験中 LED を点灯し続けてチャネルを活性化し、選択したニューロンを抑えた。同じ照明は遺伝学的対照群のハエには障害を起こさなかった。

この方法で EPG ニューロンを抑制すると、実験群 12 匹は遺伝学的対照 6 匹より方向性のある帰還がうまくできなくなった。限定された結論は、EPG 活動が担う方位基準が、試した条件で効果的なエッジトラッキングに必要だったということだ。EPG ニューロンだけが境界方向を保存していた証拠ではない。

FC2 ニューロンは別の関係を示した。その集団活動は現在のナビゲーション目標と関連し、アッセイで旋回する前からプルーム境界方向を指していた。イメージングには 6 匹、サイレンシング比較には解析によって 9〜14 匹の群を使った。サイレンシングするとエッジトラッキングが損なわれた。

行動、変更したプルーム幾何、フィットしたモデル、2 種類の神経操作は、方向記憶説の異なる部分を支持する。合わせると、この制御アッセイでのコンパクトな目標方向を支持するが、完全な地図や証明済みの細胞保存部位ではない。

The Clean Paper CC BY 4.0

これは収束する証拠だが、因果連鎖を撮影した写真ではない。EPG 活動は必要な方位基準を供給した。FC2 活動は目標方向と整合し、効果的な行動に必要だった。しかし実験は単一の記憶「エングラム」を特定しておらず、FC2 シナプスが方向を物理的に保存したことも証明していない。

人間向けの粗い比喩なら、一定の風が北の方向だけは教えてくれる中で、細い霧の帯から外へ出た場面を想像できる。コンパスがあれば現在どちらを向いているかは分かるが、霧へ戻るにはその縁への方位を覚えておく必要もある。現在の向きと望ましい方位を比較すれば、どちらへ曲がるべきか分かる。ここで EPG と FC2 信号に示唆される分業はそれに似ている。ただし説明用の比喩であり、人間が同じ細胞やアルゴリズムを使う証拠ではない。

記憶は匂いの時系列だけでなく、行動に依存した

リプレイ実験では、ハエは以前と同じ匂いの時間系列を受けたが、そのタイミングは現在の行動とは切り離された。学習された方向バイアスはリプレイ bout を重ねるにつれて弱くなった。これは**オペラント型**、つまり行動と結び付いた更新を支持する。重要だったのは匂い系列を受動的に浴びることだけではなく、匂いとハエ自身の運動との関係だった。

これらの解析では分母が変わる。Extended Data パネルは比較によって 8 匹または 9 匹、連続 bout 系列は 8 匹、軌跡パネルは有効進入が少なくとも 10 回必要で、対応するモデルパネルはその進入し

きい値を満たす 21 本のシミュレーション軌跡を使う。これらを「8 匹の一つのプール試料」とまとめることはできない。

より不規則なプルームも役に立ったが、それでも仮想だった

研究者らは、以前に記録したより不規則なプルームも再生した。固定ハエが十分な回数遭遇できるよう、空間と時間の両方を 5 倍に拡大した。**12 匹中 10 匹**が発生源から仮想距離 50 mm 以内まで到達した。

これは 10 匹のハエが屋外で実際の発生源を見つけたという意味ではない。自然に近いプルームを制御下でリプレイした場合の成績だ。

各動的プルーム種についてモデルは 2,000 本の軌跡を生成した。拡大プルーム比較では、有効進入を必須とし、発生源に近すぎる位置から始まった軌跡を除いた結果、2,000 本中 1,850 本を解析した。記憶は、連続する遭遇の方向構造が比較的一貫していた発生源近くでより役立ち、より乱流的な風下遠方では効果が小さかった。

この但し書きも結果の一部だ。コンパクトな方向が役立つのは、前の遭遇が次の遭遇について有用な情報を残すほど世界に一貫性がある場合だけだ。

この研究からは言えないこと

- ハエが完全な空間地図を作ることを**示していない**。
- 改変されていない自然のプルーム内を自由飛行する状況を**示していない**。
- あらゆる匂い誘導ナビゲーションがこの戦略を使うことを**確立していない**。
- EPG または FC2 ニューロンが記憶の唯一の物理的保存場所だと**示していない**。
- フィットしたモデルがハエの文字どおりの生物学的アルゴリズムだと**示していない**。
- 人間のナビゲーションへ直接一般化するものではない。

この研究は、具体的であるほど強い。閉ループ制御によって各匂い遭遇を精密に扱えた。そこへ幾何変更、リプレイ、モデリング、カルシウムイメージング、サイレンシングを加え、一つの説明の別々の部分を検証した。しかし、行動、イメージング、サイレンシングのコホートは別々で、サンプルサイズは事前決定されず、データ収集と解析は無作為化・盲検化されていない。また固定ハエの 10% 未満が、馴化、応答、追跡上の問題で除外された。

これらの限界は現象を消すものではない。現象の範囲を定めるものだ。

要点

仮想匂い通路を歩く固定ショウジョウバエは、匂いの外へ出た後も境界へ繰り返し戻った。濃度や通路幾何の変更、切り替えモデル、神経イメージング、光遺伝学的サイレンシングは、完全な地図ではなく、覚えたコンパクトな方向をハエが使うという説明を支持する。EPG ニューロンは必要な方位基準を提供し、FC2 活動は現在の目標方向と整合した。結果は制御された歩行アッセイに限定され、記憶の細胞保存部位を特定したわけでも、自然環境での自由飛行に同じ計算を示したわけでもない。

冷静に見ると

論文が示していること：閉ループ固定アッセイで、ハエはもう感知できない仮想匂い境界へ方向性をもって戻った。複数の行動対照、モデリング、神経操作がベクトル型戦略を支持する。

推論されること：行動がコンパクトな方向記憶を使うこと、FC2 集団活動が現在のナビゲーション目標を表すこと。記憶内容そのものを直接読み出したわけではない。

示していないこと：完全な心的地図、普遍的な嗅覚戦略、自然プルームでの自由飛行成績、単一の記憶保存部位、人間に対応する仕組み。

主な限界： 1 種と制御装置に限定。実験ごとに異なるハエ集団と解析単位。間接的なカルシウム信号。必要性試験は十分性を証明しない。自然に近いプルームもリプレイして拡大したもの。

一般の読者はどの程度信頼すべきか？この装置内で方向性のある帰還現象が実在し、中央複合体の方位・目標関連活動が重要であることには高い信頼を置いてよい。コンパクトな説明としてのモデルには中程度の信頼がある。これをそのまま屋外へ拡張したり、完全な地図と呼んだりする主張には低い信頼しか置けない。

出典

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