The Clean Paper

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

Seekor lalat boleh kehilangan bau tetapi masih berpatah balik. Dalam plum bau maya, arah yang diingati membantu

Lalat buah yang ditambat berulang kali kembali ke sempadan bau selepas berjalan melalui udara tanpa bau. Tingkah laku, pemodelan dan gangguan saraf menyokong penggunaan ingatan arah yang ringkas, bukan peta lengkap. Hasil ini datang daripada ujian realiti maya yang terkawal dan belum menunjukkan bahawa strategi yang sama digunakan dalam penerbangan bebas di alam semula jadi.

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 boleh kehilangan jejak bau tetapi masih berpatah balik ke arah sumbernya

Lalat itu telah meninggalkan bau di belakangnya.

Ia terus berjalan melalui udara bersih, kadang selama puluhan detik dan ratusan milimeter maya. Lalu ia berbalik menuju had yang tadilintasinya dan mendapati bau itu kembali. Pada ketika tersebut, baunya sendiri tidak dapat menunjukkan arah pulang.

Itulah pemerhatian utama dalam sebuah kajian Nature baru tentang navigasi lalat buah. Para penyelidik berpendapat bahawa lalat menggunakan ingatan arah yang ringkas: bukan peta lengkap keseluruhan kepulan bau, dan bukan ingatan jarak yang telah ditempuh, tetapi arah yang diingati menuju sempadan yang tidak lagi dapat dikesan.

Hasilnya ketara kerana menunjukkan betapa sedikit maklumat tersimpan yang mungkin telah cukup. Namun hasil ini juga mudah dibesar-besarkan. Lalat-lalat tersebut tidak terbang bebas melalui landskap semula jadi. Mereka berjalan dalam keadaan ditambatkan di atas bebola yang disokong udara, di dalam dunia maya yang sangat terkawal. Kajian ini menyokong strategi berasaskan vektor di dalam peranti tersebut; tidak menunjukkan bahawa lalat membina peta mental, menerangkan setiap cara haiwan mengikuti bau, atau mengenal pasti sel tempat ingatan secara fizikal disimpan.

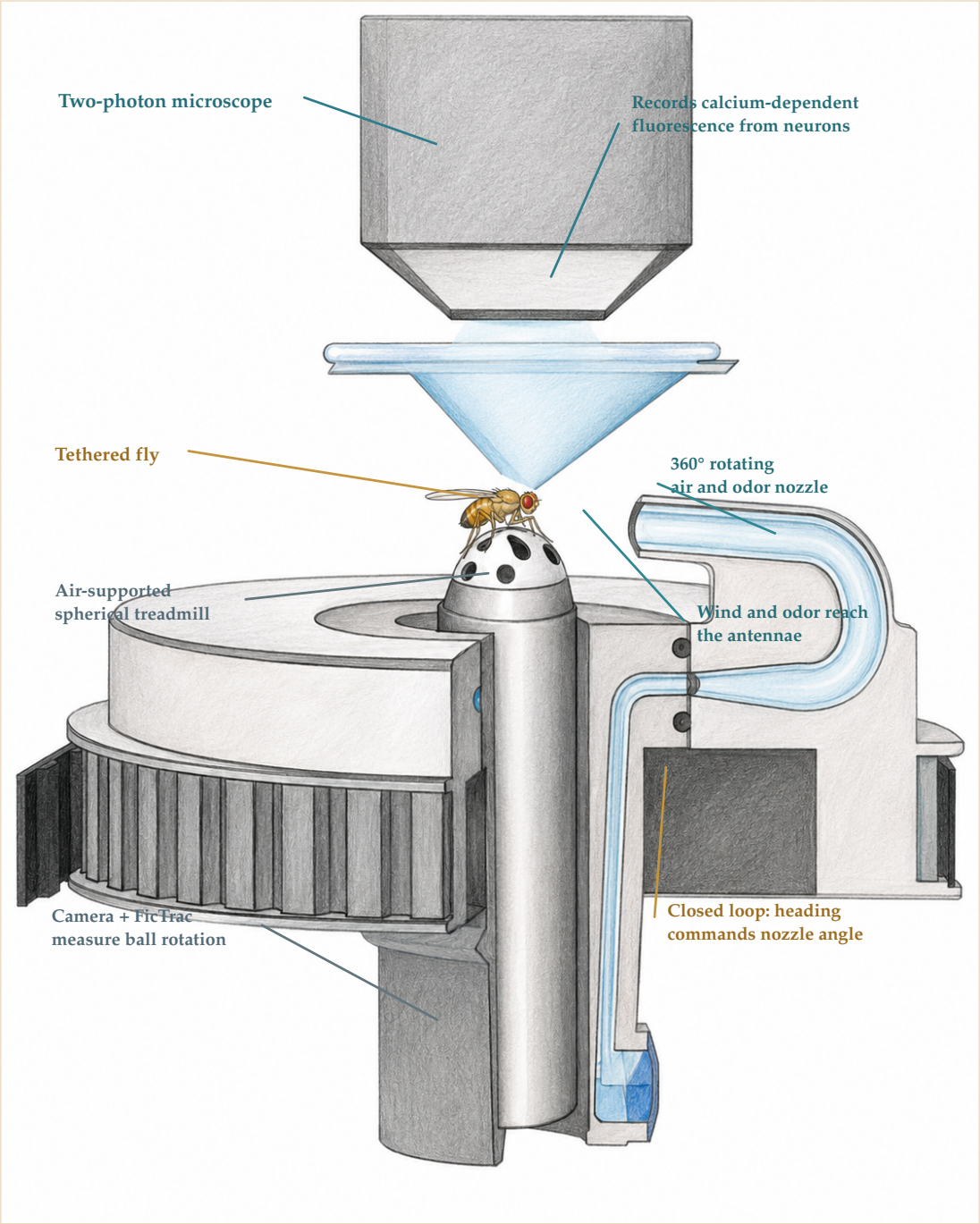
Koridor yang tidak kelihatan itu diwujudkan oleh perisian

Kepulan bau ialah kawasan bergerak yang mengandungi molekul bau yang dibawa udara. Di luar, kepulan bau membengkok, terputus-putus, dan tersambung kembali ketika angin berubah. Ini menyulitkan kita mengetahui dengan tepat apa yang dicium haiwan pada setiap ketika.

Para penyelidik membuat masalah itu terkawal dengan **realiti maya gelung tertutup**. Badan lalat ditambatkan di tempat di atas bola ringan yang mengambang di atas udara. Ketika lalat berjalan, kamera mengukur putaran bola sekitar 60 kali per detik. Perisian menerjemahkan putaran tersebut menjadi kedudukan dan arah menghadap dua dimensi maya.

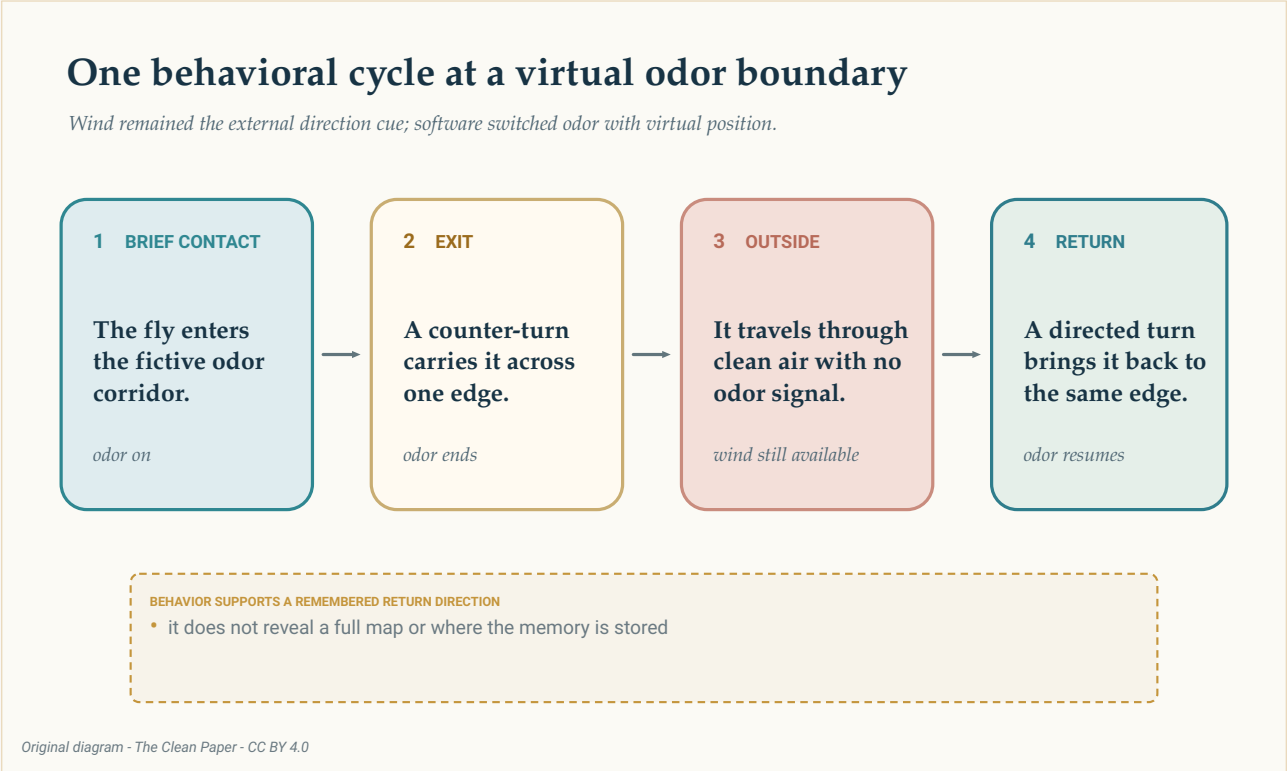
Arah hadap itu mengendalikan muncung bermotor yang dapat berputar 360 darjah. Ketika lalat mengubah arah virtualnya, muncung bergerak mengelilinginya agar angin tetap sejajar dengan satu arah stabil di dunia maya lalat. Pada ketika yang sama, pengontrol aliran jisim mengubah berapa banyak udara bersih atau bau cuka sari apel yang mencapai antena sesuai kedudukan maya lalat. Menyeberangi had yang ditentukan perisian oleh itu menyalakan atau maut bau, mewujudkan koridor fiktif selebar 50 milimeter dan sepanjang satu meter walaupun lalat tidak pernah meninggalkan bola.

Peranti ini menghasilkan rekod terselaras tentang kedudukan maya, arah menghadap, keadaan bau, dan kawalan aliran udara pada setiap titik masa. Daripada rekod itu, para penyelidik membina semula lintasan, menandakan setiap kemasukan dan keluar, serta mengukur sejauh mana langsung lalat kembali. Angin menyediakan petunjuk arah dari luar; pergerakan lalat sendiri menentukan bila ia bertemu salah satu bahagian sempadan bau maya.



Lalat tetap ditambatkan di atas bebola yang disokong udara. Kamera dan FicTrac mengubah putaran bola menjadi pergerakan dan arah maya; perisian kemudian memutar muncung udara dan bau dan menyalakan bau sesuai kedudukan maya. Dalam eksperimen pengimejan saraf berasingan, mikroskop dua foton di atas lalat merekodkan fluoresensi yang bergantung pada kalsium daripada neuron EPG atau FC2, sehingga aktiviti saraf dapat disejajarkan dengan tingkah laku. Mikroskop tidak diperlukan untuk setiap eksperimen tingkah laku.

The Clean Paper CC BY 4.0



Dalam ujian terkawal, seekor lalat sebentar memasuki koridor bau maya, keluar, berjalan melalui udara tanpa bau, lalu kembali secara terarah. Tingkah laku ini menyokong kehadiran arah pulang yang diingat; tidak mendedahkan tempat maklumat tersebut disimpan.

The Clean Paper CC BY 4.0

Dalam eksperimen utama **koridor menegak**, **40 lalat** berulang kali masuk ke bau, berbalik keluar, lalu kembali ke tepi yang sama. “Menegak” adalah nama yang digunakan makalah untuk geometri 0 darjah: paksi panjang koridor sejajar dengan arah melawan angin. Bukan bermakna peranti berdiri tegak.

Para penulis menamakan corak ini **penjejakan tepi**. Satu **episod** ialah tempoh berterusan antara dua lintasan sempadan: episod di dalam bermula ketika lalat masuk dan berakhir ketika ia keluar, manakala episod di luar bermula ketika ia keluar dan berakhir apabila ia kembali. Dari 755 episod di dalam, satu kunjungan berlangsung purata 4,9 detik. Selama perjalanan kembali, jarak purata dari had adalah 10,4 milimeter. Kurang daripada 4% dari 793 episod menyeberang keseluruhan koridor hingga tepi yang berlawanan.

Dua angka terakhir menggambarkan episod, bukan ratusan lalat bebas. Perbezaan ini penting kerana satu haiwan dapat menyumbangkan banyak episod.

Perjalanan kembali bukan sekadar refleks tetap melawan arah angin

Beberapa eksperimen menguji penjelasan yang lebih ringkas.

Pertama, para penyelidik mengubah apa yang berlaku **sepanjang** koridor ketika lalat berjalan melawan angin. Bau boleh menjadi semakin kuat menuju sumber maya, tetap malar, atau semakin lemah. Lalat menghasilkan lintasan yang serupa dalam ketiga keadaan. Peraturan ringkas seperti "terus bergerak ke arah tempat bau semakin kuat" oleh itu tidak dapat menerangkan penjejakan tepi di peranti ini.

Mereka kemudian melunakkan tepi koridor **secara lateral** menjadi profil Gaussian, tempat kepekatan berubah secara berperingkat bukannya beralih tajam. Lalat berkumpul dekat bahagian tempat kepekatan berubah paling cepat, bukan di tengah tempat bau paling kuat. Jadi petunjuk yang relevan adalah perubahan lateral yang menandai had berkesan, bukan keharusan kehadiran kenaikan kepekatan ke arah sumber di sepanjang koridor.

Itu tidak bermakna gradien kepekatan tidak pernah penting di alam. Ertinya, kenaikan ke arah sumber tidak diperlukan untuk tingkah laku ini dalam keadaan yang diuji.

Para penyelidik juga mengubah orientasi koridor. Kumpulan berasingan menjejak koridor menegak, 45 darjah, dan 90 darjah, sementara kumpulan lain mengalami koridor yang melompat ke samping selepas lalat keluar. Saiz kumpulan masing-masing adalah 40, 21, 20, dan 24 lalat. Lintasan luar mereka berubah sesuai geometri. Peraturan umum seperti "selalu berbelok melawan angin" tidak dapat menerangkan fleksibilitas tersebut.

Dalam tetapan ini, bau mencapai kedua antena dalam sekitar dua milidetik. Menggabungkan pengaktifan optogenetik pada kedua-dua sisi dengan angin dapat meniru corak serupa penjejakan tepi. **Optogenetik** menggunakan protein peka cahaya untuk mengubah aktiviti sel terpilih. Di sini hasil tersebut menunjukkan bahawa perbezaan masa kedatangan bau antara kiri dan kanan tidak diperlukan untuk tingkah laku ini. Ini tidak membuat perbandingan bilateral menjadi tidak relevan bagi haiwan yang bergerak bebas dalam kepulan bau lain.

Sebuah vektor lebih kecil daripada sebuah peta

Sebuah **vektor** mempunyai arah dan magnitud. Maklumat tersimpan yang berguna di sini terutama berkaitan arah: ke mana lalat perlu berbelok untuk mencapai had kepulan bau? Kajian tidak mendapati bukti bahawa lalat menyimpan tata letak lengkap kepulan bau atau kedudukannya di dalam kepulan bau tersebut.

Para penulis mula-mula membuat lintasan buatan dengan merawakkan komponen pergerakan lalat nyata. Mereka mengambil panjang lari dan sudut belok yang diperhatikan secara rawak lalu menyambungkannya. Sebahagian pejalan sintetik akhirnya mencapai sempadan bau lagi, tetapi mereka mengembara lebih jauh dan mengambil laluan kurang langsung berbanding lalat nyata. Malah menambahkan kecenderungan biasa lalat untuk berbelok melawan angin tidak menghasilkan semula perjalanan kembali yang pendek dan terarah. Jadi tingkah laku nyata mengandungi lebih banyak maklumat arah daripada gabungan semula rawak daripada pergerakan yang sama.

Para penyelidik lalu membina model dengan dua mode: **meninggalkan had** dan **kembali ke had**. Mode ini bukan label untuk setiap ketika di dalam atau di luar bau. Kedua-duanya adalah peraturan

kemudi alternatif yang dapat berganti ketika lalat bergerak.

Setiap lintasan had memberi model arah untuk diingat. Ketika keluar, model membungkus kini arah yang digunakan ketika meninggalkan had. Ketika masuk, model membungkus kini arah kembali yang berasingan: secara kasar, "ketika saya mendapati had, saya sedang bergerak ke arah ini." Dalam perjalanan pulang seterusnya, arah yang diingat tersebut membiasakan pergerakan lalat simulasi kembali ke tepi.

Para penyelidik memadankan model pada lintasan di koridor 0, 45, dan 90 darjah. Dalam perbandingan ringkas, 72 lalat nyata dan 75 simulasi menghasilkan statistik lintasan yang serupa. Ketika arah kembali yang dikaji ketika masuk dihapuskan, penjejakan menjadi kurang cekap pada semua orientasi koridor. Ini menyokong kegunaan ingatan arah ketika masuk; tidak membuktikan bahawa otak lalat secara harfiah menjalankan persamaan model.

> **Apa makna "ingatan" dalam makalah ini?**
>
> Para penyelidik tidak membaca arah yang tersimpan secara langsung daripada otak lalat. "Ingatan arah" adalah inferens yang disokong oleh tingkah laku, model, dan pengukuran saraf. Model menunjukkan bahawa beberapa arah yang berubah dapat menghasilkan semula statistik lintasan penting. Model tidak membuktikan bahawa lalat secara harfiah menjalankan persamaan itu, atau bahawa satu kumpulan neuron tertentu adalah lokasi penyimpanannya.

Pengalaman tambahan dengan segmen 45 darjah berorientasi berlawanan mengalihkan tingkah laku seterusnya pada 10 lalat, bersama 29 simulasi model. Ini membuat penjelasan berasaskan arah lebih khusus daripada huraian selepas fakta, sambil tetap menjadi tafsiran berasaskan model.

Rujukan arah menghadap dan sasaran semasa

Kajian kemudian mengukur dan mengganggu aktiviti di **kompleks pusat** lalat, kawasan otak yang terlibat dalam navigasi.

> **Dua isyarat dengan pekerjaan berbeza**
>
> EPG dan FC2 adalah nama dua populasi neuron di kompleks pusat. Aktiviti EPG berfungsi seperti bacaan kompas: menjejak arah yang sedang dihadapi lalat relatif terhadap angin. Aktiviti FC2 berkaitan dengan arah yang sedang diusahakan lalat untuk ditempuh. Litar kemudi hiliran dapat membandingkan arah menghadap ketika ini dengan tujuan tersebut. Kajian menguji kedua populasi, tetapi tidak menunjukkan bahawa salah satunya sendiri menyimpan keseluruhan ingatan.

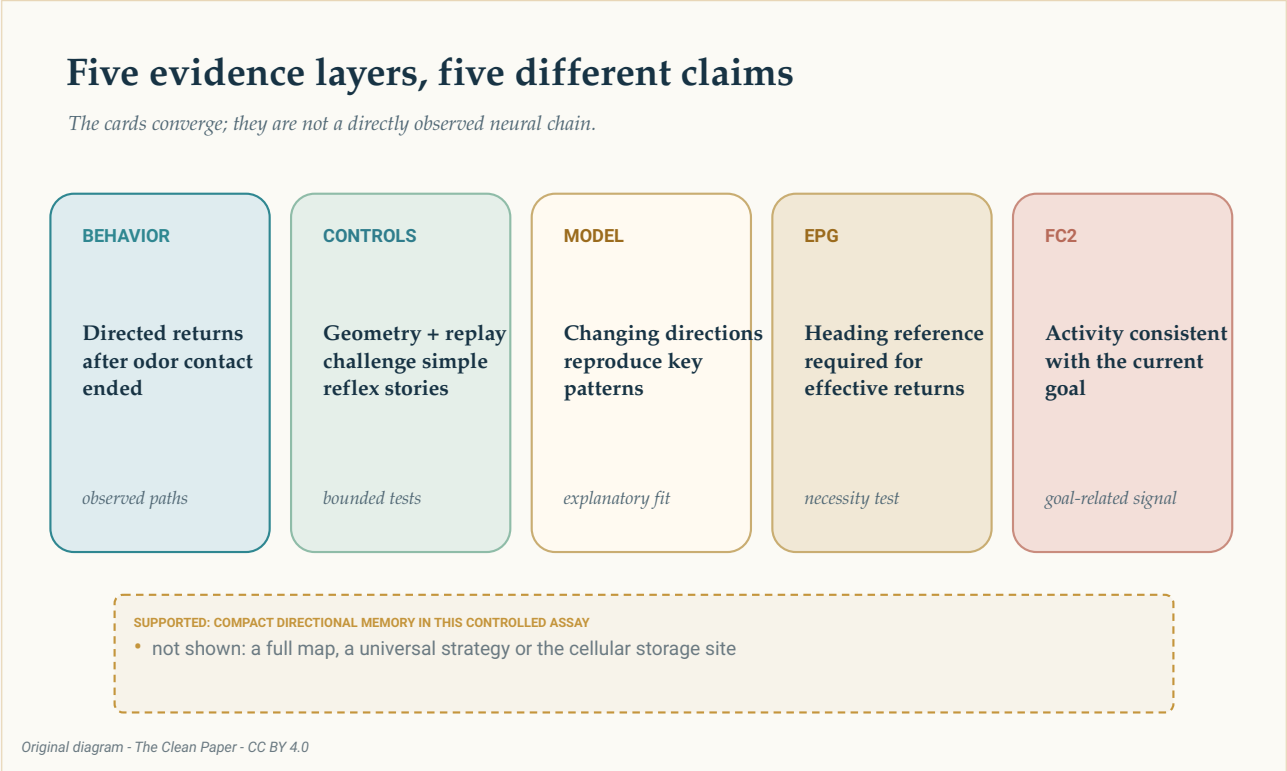
Neuron EPG membawa isyarat arah menghadap: corak aktivitasnya menjejak arah yang dihadapi lalat relatif terhadap petunjuk luaran. Dengan pengimejan kalsium, bacaan optik tidak langsung dari aktiviti saraf, para penyelidik mendapati bahawa fasa aktiviti EPG mengikuti arah menghadap relatif

terhadap angin selama penjejakan tepi. Analisis ini menggunakan 16 eksperimen dari 9 lalat.

Untuk menghalang aktiviti neuron EPG, para penyelidik mengubah suainya agar mengekspresikan **GtACR1**, saluran anion yang diaktifkan oleh cahaya hijau. Sebuah LED tetap menyala sepanjang eksperimen ujian, mengaktifkan saluran tersebut dan menekan neuron yang dipilih; pencahayaan yang sama tidak mengganggu lalat kawalan genetik.

Ketika neuron EPG dihambat dengan cara ini, 12 lalat eksperimen menghasilkan perjalanan kembali terarah yang kurang berkesan berbanding 6 lalat kawalan genetik. Kesimpulan terbatasnya adalah bahawa rujukan arah yang dibawa aktiviti EPG diperlukan untuk penjejakan tepi yang berkesan dalam keadaan yang diuji. Ini bukan bukti bahawa neuron EPG sendiri menyimpan arah had.

Neuron FC2 menunjukkan hubungan berbeza. Aktiviti populasinya berkaitan dengan tujuan navigasi ketika ini dan menuju ke had kepulan bau sebelum belokan dalam ujian. Pengimejan menggunakan 6 lalat, manakala perbandingan pembisuan menggunakan kumpulan 9 hingga 14 lalat bergantung pada analisis. Pembisuan mengganggu penjejakan tepi.



Tingkah laku, geometri kepulan bau yang diubah, model yang dipadankan, dan dua gangguan saraf menyokong bahagian berbeza daripada penjelasan ingatan arah. Bersama-sama bukti ini menyokong arah tujuan yang ringkas dalam ujian terkawal ini, bukan peta lengkap atau lokasi penyimpanan pada peringkat sel yang telah dibuktikan.

The Clean Paper CC BY 4.0

Ini adalah bukti yang konvergen, bukan rantai sebab-akibat yang difoto. Aktiviti EPG menyediakan rujukan arah yang diperlukan. Aktiviti FC2 konsisten dengan arah tujuan dan diperlukan untuk tingkah laku berkesan. Eksperimen tidak mendapati satu “engram” ingatan tunggal atau membuktikan bahawa sinaps FC2 secara fizikal menyimpan arah tersebut.

Sebagai analogi kasar pada skala manusia, bayangkan Anda keluar dari bank kabut sempit sementara angin tetap memberitahu arah utara. Kompas dapat memberitahu arah yang sedang Anda hadapi, tetapi kembali ke kabut juga memerlukan arah yang diingat menuju tepinya. Membandingkan arah menghadap sekarang dengan arah tujuan memberitahu ke mana perlu berbelok. Itulah pembahagian kerja yang disarankan di sini untuk isyarat EPG dan FC2. Ini adalah analogi penjelasan, bukan bukti bahawa manusia menggunakan sel atau algoritma yang sama.

Ingatan bergantung pada tindakan, bukan pada masa bau sahaja

Dalam eksperimen main semula, lalat menerima urutan masa bau yang sama seperti sebelum ini, tetapi waktunya dilepaskan dari apa yang sedang mereka lakukan. Bias arah yang dikaji melemah di sepanjang episod main semula. Ini menyokong kemas kini **operan**, berkaitan tindakan: yang penting bukan paparan pasif pada urutan bau sahaja, melainkan hubungan antara bau dan pergerakan lalat.

Penyebut berubah di antara analisis tersebut. Panel Extended Data merangkumi 8 atau 9 lalat bergantung pada perbandingan; analisis siri episod berturutan menggunakan 8 lalat; panel lintasan memerlukan sekurang-kurangnya 10 kemasukan yang sah; dan panel model berpasangan menggunakan 21 lintasan simulasi yang juga memenuhi ambang masuk tersebut. Itu bukan satu sampel gabungan yang mengandungi lapan lalat.

Kepulan bau yang lebih tidak teratur berguna, tetapi masih maya

Para penyelidik juga memainkan semula satu kepulan bau yang direkodkan sebelum ini dan lebih tidak teratur. Mereka memperbesarnya lima kali secara ruang dan masa agar lalat tertambat dapat cukup sering mengalaminya. **Sepuluh dari 12 lalat** mencapai dalam jarak 50 milimeter maya dari sumbernya.

Itu bukan sepuluh lalat yang mendapati sumber nyata di udara terbuka. Ini adalah performa dalam main semula terkawal kepulan bau yang dibuat menyerupai keadaan semula jadi.

Untuk setiap jenis kepulan bau dinamik, model menghasilkan 2.000 lintasan. Perbandingan kepulan bau yang diskala semula menganalisis 1.850 daripada 2.000 lintasan selepas mewajibkan satu masuk berkesan dan mengecualikan lintasan yang dimulakan terlalu dekat dengan sumber. Ingatan lebih membantu dekat sumber, tempat pertemuan berturut-turut mengekalkan struktur arah yang koheren, dan lebih sedikit membantu di kawasan yang lebih turbulen jauh di bawah angin.

Kelayakan itu adalah bahagian daripada hasil. Arah yang ringkas hanya dapat membantu ketika dunia tetap cukup koheren sehingga pertemuan sebelum ini memberi maklumat berguna tentang pertemuan seterusnya.

Apa yang tidak ditunjukkan kajian

- Kajian ini **tidak** menunjukkan lalat membina peta spasial lengkap.
- Kajian ini **tidak** menunjukkan penerbangan bebas melalui kepulan bau semula jadi yang tidak diubah suai.
- Kajian ini **tidak** menetapkan bahawa semua navigasi berasaskan bau menggunakan strategi ini.
- Kajian ini **tidak** menunjukkan bahawa neuron EPG atau FC2 adalah lokasi penyimpanan fizikal eksklusif ingatan.
- Kajian ini **tidak** mengubah model yang dipadankan menjadi algoritma biologi literal lalat.
- Kajian ini **tidak** dapat langsung digeneralisasikan ke navigasi manusia.

Kajian ini paling kukuh apabila tuntutannya paling khusus. Kawalan gelung tertutup memberi penyelidik akses tepat kepada setiap pertemuan bau. Perubahan geometri, main semula, pemodelan, pengimejan kalsium, dan pembisuan kemudian menguji bahagian yang berbeza daripada satu penjelasan. Tetapi kohort tingkah laku, pengimejan, dan pembisuan berasingan; saiz sampel tidak ditentukan sebelum ini; pengumpulan dan analisis data tidak diperuntukkan secara rawak atau dibutakan; dan kurang daripada 10% lalat tertambat dikeluarkan kerana masalah adaptasi, respons, atau penjejakan.

Had-had itu tidak menghapuskan fenomenanya. Mereka mendefinisikannya.

Ringkasan utama

Lalat buah tertambat yang berjalan melalui koridor bau maya berulang kali kembali ke had selepas meninggalkan bau di belakang. Perubahan kepekatan dan geometri koridor, model switching yang dipadankan, pengimejan saraf, dan pembisuan optogenetik menyokong penjelasan bahawa lalat menggunakan arah yang diingat secara ringkas bukannya peta lengkap. Neuron EPG menyediakan rujukan arah yang diperlukan, sementara aktiviti FC2 konsisten dengan arah tujuan ketika ini. Hasil ini terhad pada ujian berjalan terkawal; ia tidak mengenal pasti lokasi penyimpanan sel ingatan atau menunjukkan pengkomputeran yang sama dalam penerbangan bebas semula jadi.

Semakan tanpa sensasi

Apa yang ditunjukkan makalah: Dalam ujian tertambat gelung tertutup, lalat melakukan perjalanan kembali terarah ke sempadan bau maya yang telah tidak dapat mereka rasakan. Pelbagai kawalan tingkah laku, pemodelan, dan gangguan saraf menyokong strategi berasaskan vektor.

Apa yang disimpulkan: Bahawa tingkah laku menggunakan ingatan arah yang ringkas, dan bahawa aktiviti populasi FC2 mewakili tujuan navigasi ketika ini. Isi ingatan tidak dibaca secara langsung.

Apa yang tidak ditunjukkannya: Peta mental lengkap, strategi olfaktori universal, performa pener-

bangan bebas dalam kepulan bau semula jadi, satu lokasi penyimpanan ingatan, atau analogi manusia.

Had utama: Hanya satu spesies dan satu peranti terkawal digunakan; kohort lalat serta unit analisis berbeza antara eksperimen; isyarat kalsium ialah ukuran tidak langsung; ujian menunjukkan keperluan tetapi tidak membuktikan kecukupan; dan kepulan bau naturalistik dimainkan semula serta diskala semula.

Sejauh mana pembaca umum patut yakin? Tinggi bahawa fenomena kembali terarah itu nyata dalam peranti ini dan bahawa aktiviti kompleks pusat berkaitan arah menghadap serta tujuan sememangnya penting. Sedang terhadap model sebagai penjelasan ringkas. Rendah terhadap dakwaan 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