



The CLEAN PAPER

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

Fly kan lè pàdánù òórùn kan, síbè ó tún lè yí padà.
Nínú virtual plume, direction tí ó rántí ràn án lówó

Tethered fruit flies padà sí odor boundary léraléra lẹyìn tí wọn rìn sínú clean air. Behavior, modeling àti neural perturbations ẹ̀e atilẹ́yìn fún compact memory ti direction, kì í ẹ̀e complete map. Result náà wá láti controlled virtual-reality assay, kò sì tū fi strategy kan náà hàn nínú free natural flight.

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

Fly kan lè padánù òórùn kan, síbè ó tún lè yí padà sí òdò rẹ

Fly náà ti fi òórùn náà sílẹ̀ lẹ̀yìn.

Ó ní bá a lọ ní rírìn nínú afẹ́fẹ́ míímọ̀, nígbà mí fún ọ̀pọ̀lọ̀pọ̀ aaya àti ọ̀gọ̀rọ̀dọ̀rún virtual millimita. Lẹ̀yìn náà ó yí sí ààlà tí ó ti kojá, ó sì tún rí odor náà. Ní àkókò yẹn, òórùn fúnra rẹ̀ kò lè fi ọ̀nà padà hàn.

Èyí ni central observation nínú ìwádíí Nature tuntun lórí navigation fruit fly. Àwọn olùṣẹ̀wádíí sọ pé àwọn fly náà lo compact ìrántí ti ìtọ̀sọ̀nà: kì í ṣe map ti gbogbo odor plume, kì í ṣe ìrántí ti ijìnnà tí wọn ti rìn, bí kò ṣe bearing tí wọn rántí sí ààlà kan tí wọn kò lè detect mó.

Abajade náà yàtò nítorí ó fi hàn pé information kékeré tí a pa mó lè tó. Ó tún rọ̀rùn láti sọ ju bó ṣe yẹ lọ. Àwọn fly wònyí kò fò lófẹ́fẹ́ nínú natural landscape. Wọn rìn nígbà tí a tether wọn mó lórí ball tí afẹ́fẹ́ gbé, nínú virtual world tí a ṣàkóso pẹkipẹki. Ìwádíí náà ṣe atilẹ́yin fún vector-based strategy nínú apparatus yẹn; kò fi hàn pé fly ní kọ mental maps, kò ṣàlàyé gbogbo ọ̀nà tí ẹranko fi ní tẹ̀lẹ̀ òórùn, kò sì mó àwọn seṣẹ̀lì tí ìrántí náà wà nínú wọn ní ara gangan.

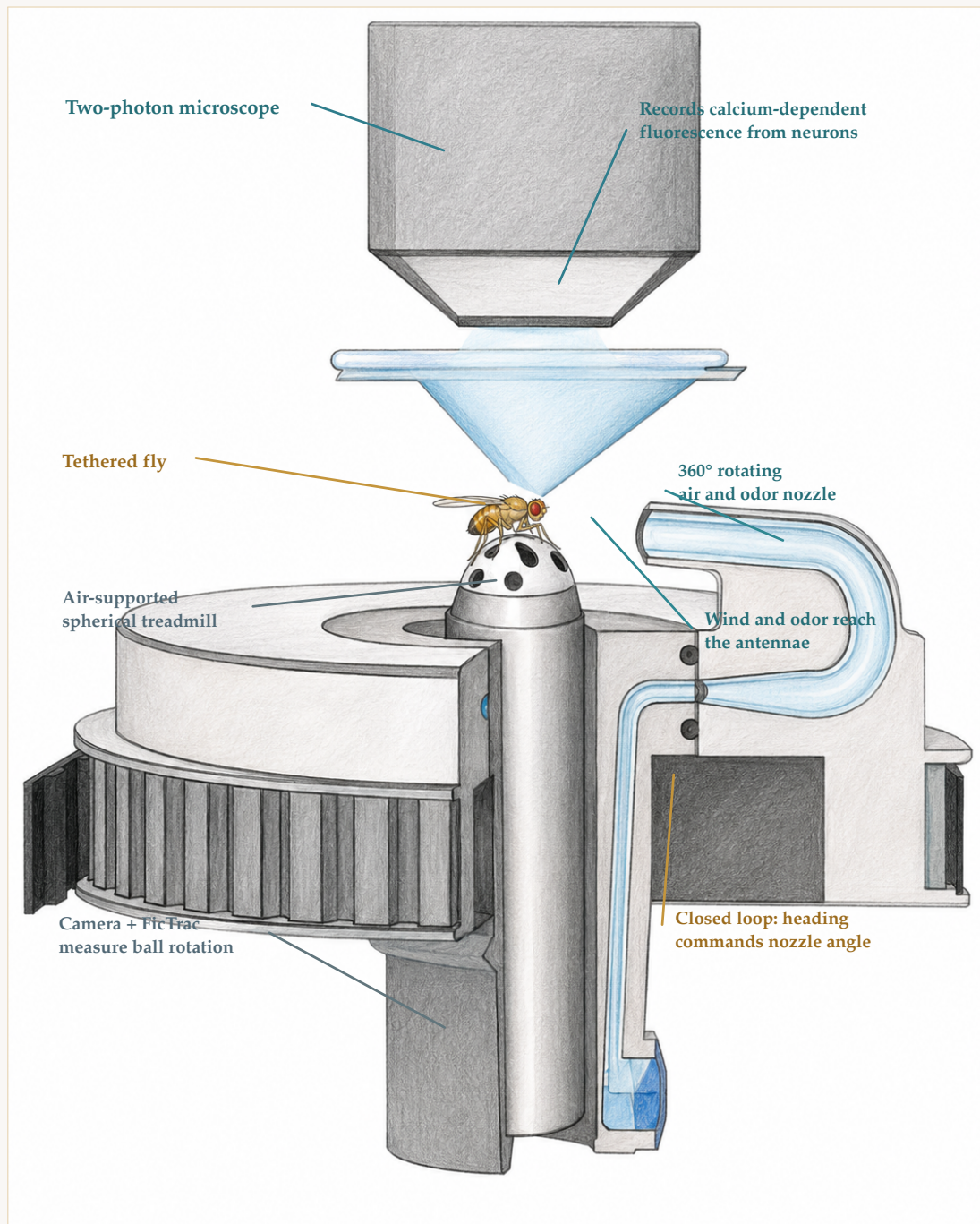
Software ló dá corridor tí a kò lè rí náà sílẹ̀

Odor plume jẹ agbègbè òórùn tí afẹ́fẹ́ ní gbé tí ó sì ní rìn. Níta gbangba, plume ní tẹ̀, ní fọ̀ sí apá, ó sì ní darapọ̀ mó ara rẹ̀ lèṣẹ̀kansi bí afẹ́fẹ́ ṣe ní yí. Èyí mú kí ó nira láti mó gangan ohun tí ẹranko kan gbó ní gbogbo àkókò.

Àwọn olùṣẹ̀wádíí mú ìṣòro náà ṣeé ṣàkóso pèlú **closed-loop virtual reality**. Wọn tether ara fly náà sí ibi kan lókè ball fẹ́rẹ́ tí ní fò lórí afẹ́fẹ́. Bí fly ṣe ní rìn, camera kan ní wọn rotation ball náà nńkan bí ìgbà 60 ní aaya kan. Software yí rotation yẹn padà sí virtual two-dimensional position àti heading.

Heading yẹn ní ṣàkóso motorized nozzle tí ó lè yí ká ní 360 degrees. Bí fly ṣe ní yí virtual heading rẹ̀ padà, nozzle náà ní yí ká fly náà láti jẹ kí wind bá ìtọ̀sọ̀nà kan tó dúró ṣínṣín mu nínú virtual world fly náà. Ní àkókò kan náà, mass-flow controllers ní yí iye clean air tàbí apple-cider-vinegar odor tí ní dé antennae padà gégé bí virtual position fly náà. Nítorí náà, fífi software-defined ààlà kojá ní tan odor sí on tàbí off, ó ní dá fictive corridor kan tó gbooro 50 millimita, tó sì gùn mita kan sílẹ̀ bí fly náà kò tilẹ̀ kúrò lórí ball.

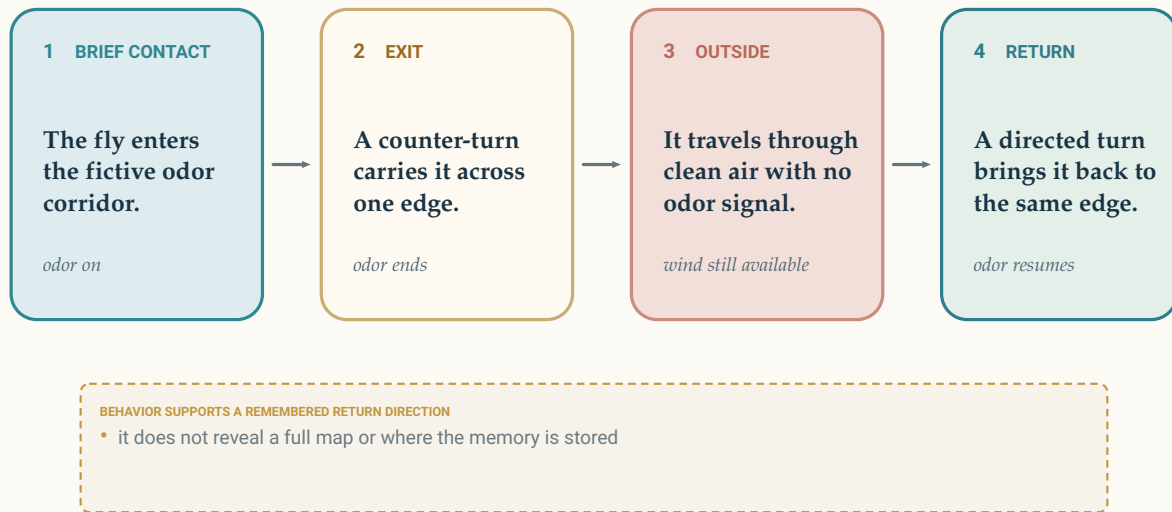
Apparatus náà dá synchronized àkọ̀sílẹ̀ ti virtual position, heading, odor ipò àti airflow controls fly náà sílẹ̀ ní gbogbo àkókò kókó. Láti àkọ̀sílẹ̀ yẹn, àwọn olùṣẹ̀wádíí reconstruct trajectories, wọn samisi entry àti exit kòòkan, wọn sì wọn bí fly ṣe padà taara tó. Wind fúnni ní external ìtọ̀sọ̀nà cue; movement fly fúnra rẹ̀ ló pinnu ìgbà tí ó pàdé ẹgbé méjèèjì virtual odor ààlà.



Fly náà dúró ní tether lókè air-supported ball. Camera kan àti FicTrac yí rotation ball padà sí virtual movement àti heading; lẹyin náà software yí air-and-odor nozzle ká, ó sì switch odor gégé bí virtual position. Ní àwọn neural-imaging idánwò tó yàtò, two-photon microscope lókè fly náà àkọsílẹ calcium-dependent fluorescence láti EPG tàbí FC2 neurons, kí a lè align neural activity pẹ̀lú ihùwàsí. Microscope náà kò jẹ dandan fún gbogbo behavioral idánwò.

One behavioral cycle at a virtual odor boundary

Wind remained the external direction cue; software switched odor with virtual position.



Original diagram - The Clean Paper - CC BY 4.0

Nínú controlled assay, fly kan wọ virtual odor corridor fún ìgbà diẹ, ó jáde, ó rìn nínú afẹfẹ tí kò ní odor, ó sì ẹ directed return. Behavior náà ẹ atilẹyin fún remembered return itọsọna; kò fi ibi tí information náà ti wà pamọ hàn.

The Clean Paper CC BY 4.0

Nínú pàtàkì **vertical-corridor** ìdánwò, **fly 40** wọ odor leraléra, wọn counter-turn jáde kúrò nínú rẹ, wọn sì padà sí edge kan náà. “Vertical” ni orúkọ ìwé ìwádìí fún geometry 0-degree: long axis corridor náà rìn parallel sí upwind itọsọna. Kò tùmọ sí pé apparatus náà dúró ní ináró.

Àwọn onkòwé pe àpẹrẹ yíi ní **edge tracking**. **Bout** jẹ continuous episode kan láàárín ààlà crossings: inside bout bẹrẹ láti entry sí exit, outside bout sì bẹrẹ láti exit títí fly fi padà. Kojá 755 inside bouts, visit kan gba 4.9 aaya ní average. Nígbà return, mean ìjìnnà láti ààlà jẹ 10.4 millimita. Kéré ju 4% nínú 793 bouts ló kojá títí dé opposite edge corridor náà.

Àwọn nọmbà méjì tó kẹyìn náà ní ẹ̀pẹ̀júwe bouts, kì í ẹ ọgọ̀rọ̀rún independent flies. Ìyàtọ náà ẹ pàtàkì nítorí ẹranko kan lè kópa nínú bouts púpọ.

Àwọn return náà kì í ẹ fixed upwind reflex lasan

Àwọn ìdánwò púpọ dán àwọn explanation tó rọrùn jù wò.

Àwọn olùṣewádìí kókó yí ohun tó ẹlẹ **ní gígùn** corridor padà bí fly ẹ ní rìn upwind. Odor lè lágbára sí i sí virtual orísun, lè dúró bákannáà, tàbí lè rọrùn sí i. Àwọn fly náà ẹ path tó jọra nínú gbogbo ọ̀ràn mẹta. Nítorí náà, simple ọ̀fin bí “máa lọ sí ibi tí ọ̀rùn ti ní lágbára sí i” kò lè ẹlẹ edge tracking nínú apparatus yíi.

Lẹyin nàà wọn jẹ kí **sideways** edge corridor nàà rò sí Gaussian profile, níbi tí concentration ti ní yí dièdiè dípò kí ó switch lojiji. Àwọn fly kó jọ légbẹ́ flank níbi tí concentration ti yí yára jù, kì í ẹ ní centre níbi tí odor ti lágbara jù. Nítorí nàà, cue tó ẹ pàtàkì ni lateral change tó samisi effective ààlà, kì í ẹ sourceward mú pò sí i tí a gbòdò ní ní gígùn corridor.

Èyí kò tùmò sí pé concentration gradients kò ẹ pàtàkì nínú iseda. Ó tùmò sí pé sourceward mú pò sí i kò jẹ dandan fún ihùwàsí yí lábẹ àwọn ipo tí a dán wò.

Àwọn olùṣewádíí tún yí orientation corridor padà. Separate ẹgbẹ́ track vertical, 45-degree àti 90-degree corridors, ẹgbẹ́ mǐràn sì pàdé corridor tí ó jump sideways lẹyin exits. Group sizes jẹ fly 40, 21, 20 àti 24, lèsèsè. Outside paths wọn yí pèlú geometry. Generic òfin bí “yí upwind ní gbogbo ìgbà” kò lè ṣàlàyé flexibility yẹn.

Nínú setup yí, odor dé antennae méjèjì láàárín nṁkan bí millisecond méjì. Pairing bilateral optogenetic activation pèlú wind lè reproduce àpẹrẹ tó dà bí edge tracking. **Optogenetics** ní lo light-sensitive prótíni láti yí selected ẹẹli padà. Níhìn-ín, abajade nàà dabaa pé left-versus-right difference nínú odor arrival kò jẹ dandan fún ihùwàsí yí. Kò mú bilateral ìfiwéra di ohun tí kò ẹ pàtàkì fún freely moving animals nínú plumes mǐràn.

Vector kere ju map lọ

Vector jẹ ìtọ́sọ̀nà pèlú iwọn kan. Stored quantity tó wúlò nṁhìn-ín jẹ directional jù lọ: ọ̀nà wo ni fly yẹ kí ó yí sí láti dé plume ààlà? Ìwádíí nàà kò rí ẹ́rì pé fly nàà pa full layout plume tàbí position tirẹ nínú rẹ mọ.

Àwọn onkòwé kókó ẹ artificial paths nípa shuffling àwọn ingredients ti gidi fly movement. Wọn yan observed run lengths àti turn angles ní random, wọn sì so wọn pọ. Diẹ lára synthetic walkers wònyí dé odor ààlà lèèkansi nígbèyìn, ṣùgbọ́n wọn rìn jìn sí i, wọn sì lo routes tí kò taara bí ti gidi flies. Paapaa fífi ordinary tendency fly láti yí upwind kún un kò reproduce short, directed returns. Nítorí nàà, gidi ihùwàsí ní ìtọ́sọ̀nà púpọ́ sí i ju random remix ti movements kan nàà lọ.

Àwọn olùṣewádíí lẹyin nàà kọ àwòṣe pèlú mode méjì: **kúrò ní ààlà** àti **padà sí ààlà**. Àwọn mode yí kò í ẹ label fún gbogbo ìṣẹ́jú tí fly wà nínú tàbí níta odor. Wọn jẹ alternative steering òfin tí ó lè switch bí fly ẹ ní rìn.

Boundary crossing kòṣẹ fún àwòṣe nàà ní ìtọ́sọ̀nà kan láti rántí. Ní exit, ó update ìtọ́sọ̀nà tí a lò nígbà tí ó ní kúrò. Ní entry, ó update separate return ìtọ́sọ̀nà: ní ìtùmò rẹ, “nígbà tí mo rí ààlà, ọ̀nà yí ni mo ní lọ.” Ní return tó wá lẹyin, remembered ìtọ́sọ̀nà yẹn bias motion simulated fly padà sí edge.

Àwọn olùṣewádíí fit àwòṣe nàà sí trajectories kojá 0-, 45- àti 90-degree corridors. Nínú summary ìfiwéra, gidi flies 72 àti simulations 75 fúnni ní path statistics tó jọra. Nígbà tí wọn yọ return ìtọ́sọ̀nà tí a kọ ní entry kúrò, tracking dín efficiency kù kojá gbogbo corridor orientations. Èyí ẹ atilẹyin fún usefulness ti entry-direction ìrántí; kò fídí rẹ múlẹ pé ọpọlọ fly nàà ní ẹ equations àwòṣe nàà gangan.

Kí ni “memory” tùmò sí nínú paper yí?

Àwọn olùṣewádíí kò ka arrow tí a pa mọ taara láti ọpọlọ fly. “Directional ìrántí” jẹ inference tí ihùwàsí, àwòṣe àti neural measurements ẹ atilẹyin fún. àwòṣe nàà sọ pé ìtọ́sọ̀nà diẹ tí ní yí padà lè reproduce important path statistics. Kò fídí rẹ múlẹ pé fly nàà ní implement equations nàà gangan, tàbí pé neuron ẹgbẹ

kan tí a darúkọ ní storage location.

Additional experience pèlú oppositely oriented 45-degree segment yí later ìhùwàsí padà nínú fly 10, pèlú àwòṣe simulations 29. Èyí mú directional account nàà specific sí i ju post-hoc description lọ, bó tilẹ̀ jẹ pé ó sì jẹ model-based interpretation.

Heading reference àti goal lọwọlọwọ

Ìwádìí nàà lẹyìn nàà wọn, ó sì disrupt activity nínú **central complex** fly, ọpọlọ region kan tó kópa nínú navigation.

Signal méjì pèlú iṣẹ́ tó yàtò

EPG àti FC2 jẹ orúkọ neuron populations méjì nínú central complex. EPG activity ní ọ̀ṣẹ́ bí compass reading: ó ní track ìtọ̀sọ̀nà tí fly ní dojú kọ lọwọlọwọ ní ìbáṣepọ̀ pèlú wind. FC2 activity ní ìbáṣepọ̀ pèlú ìtọ̀sọ̀nà tí fly ní gbìmọ̀ láti rìn. Downstream steering circuit lè fi current heading wé goal yẹn. Ìwádìí nàà dán populations méjèèjì wò, ẹ̀gbẹ̀n kò fi hàn pé ọ̀kàn nínú wọn nìkan ni ó pa gbogbo ìrántí nàà mọ.

EPG neurons ní gbé heading àmì: àpẹẹrẹ activity wọn ní track ìtọ̀sọ̀nà tí fly ní dojú kọ ní ìbáṣepọ̀ pèlú external cue. Ní lílo calcium imaging, indirect optical readout ti neural activity, àwọn olùṣewádìí rí i pé EPG activity phase tẹ̀lẹ̀ heading relative to wind nígbà edge tracking. Itupalẹ̀ yí lo 16 ìdánwò láti fly 9.

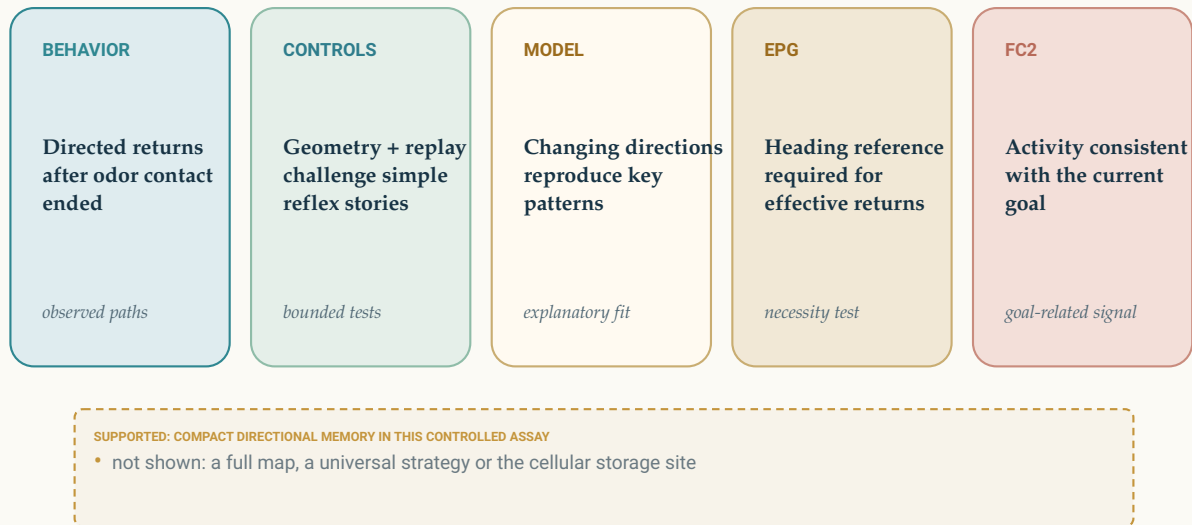
Láti inhibit EPG neurons, àwọn olùṣewádìí engineer wọn láti express **GtACR1**, anion channel tí green light ní tan sí on. LED kan dún on jakejado ìdánwò ìdánwò, ó activate channel yẹn, ó sì suppress selected neurons; illumination kan nàà kò impair genetic-control flies.

Nígbà tí EPG neurons jẹ inhibited ní ọ̀nà yí, experimental flies 12 ẹ̀ directed returns tí kò munadoko tó bí genetic-control flies 6. Bounded conclusion ni pé heading reference tí EPG activity ní gbé jẹ dandan fún effective edge tracking lábẹ̀ tested conditions. Kì í ẹ̀ pé EPG neurons nìkan ló pa ààlà ìtọ̀sọ̀nà mọ.

FC2 neurons fi relationship mífiran hàn. Population activity wọn ní ìbáṣepọ̀ pèlú current navigation goal, ó sì tọka sí plume ààlà ẹ́ájú turns nínú assay. Imaging lo fly 6, silencing comparisons sì lo ẹ̀gbẹ̀ fly 9 sí 14 da lori itupalẹ̀. Silencing impair edge tracking.

Five evidence layers, five different claims

The cards converge; they are not a directly observed neural chain.



Original diagram - The Clean Paper - CC BY 4.0

Behavior, changed plume geometry, fitted àwòṣe àti neural perturbations méjì ṣe atilẹyin fún apá tó yàtò tí directional-memory account. Ní àpapọ̀, wọn ṣe atilẹyin fún compact goal ìtọ̀sọ̀nà nínú controlled assay yìí, kì í ṣe complete map tàbí proven cellular storage site.

The Clean Paper CC BY 4.0

Èyí jẹ converging èrí, kì í ṣe photographed chain of causation. EPG activity fúnni ní required heading reference. FC2 activity bá goal ìtọ̀sọ̀nà mu, ó sì jẹ dandan fún effective ìhùwàsí. Àwọn ìdánwò nàà kò rí single ìrántí “engram” tàbí fídí rẹ̀ múlẹ̀ pé FC2 synapses pa ìtọ̀sọ̀nà nàà mọ̀ ní ara gangan.

Gégé bí rough human-scale analogy, foju inú wo pé o jáde kúrò nínú bank of fog t́n-ín-rín, nígbà tí steady wind sì ní sọ fún ọ̀ ibi tí north wà. Compass lè sọ ọ̀nà tí o ní dojú kọ, sùgbọ̀n láti padà sí fog nàà o tún nílò remembered bearing sí edge rẹ̀. Fífi current heading wé desired bearing yẹn sọ ọ̀nà tí o yẹ kí o yí sí. Ìyẹn ni division of labor tí a dabaa níhìn-ín fún EPG àti FC2 àmì. Ó jẹ explanatory analogy, kì í ṣe èrí pé ènìyàn lo seṣẹ̀lì tàbí algorithm kan nàà.

Memory nàà gbẹ̀kẹ̀ lé action, kì í ṣe odor timing nìkan

Nínú replay ìdánwò, flies gba sequence odor times kan nàà bí tẹ̀lẹ̀, sùgbọ̀n timing nàà kò ní ìbáṣepọ̀ mọ̀ ohun tí wọn ní ṣe lẹ̀wọ̀lẹ̀wọ̀. Learned directional bias dín kù kojá replay bouts. Èyí ṣe atilẹyin fún **operant**, action-linked update: ohun tó ṣe pàtàkì kì í ṣe passive exposure sí odor sequence nìkan, bí kò ṣe relationship láàárín odor àti movement fly nàà.

Denominator yí padà kojá analyses wọnyí. Extended dátà panels ní fly 8 tàbí 9 da lori ìfiwéra; sequential-bout series lo fly 8; trajectory panels nílò ó kéré tán 10 effective entries; paired àwòṣe panels sì lo simulated trajectories

21 tí wọn tún bá entry threshold yẹn mu. Wònyí kí í ẹ pooled àpẹẹẹ kan tí mọjọ.

Plume tó ní irregularity púpò sí i wúlò, ẹ̀gbọn ó sì jẹ virtual

Àwọn olùṣewádíí tún replay plume tó ní irregularity púpò sí i tí a ti àkọsílẹ̀ tẹlẹ̀. Wọn scale rẹ̀ ní ẹ̀gbà márùn-ún nínú space àti àkókò kí tethered flies lè encounter rẹ̀ déédéé tó. **Fly 10 nínú 12** dé láàárín 50 virtual millimita sí orísun rẹ̀.

Èyí kí í ẹ fly mewaà tí ní rí orísun gidi ní open air. Ó jẹ performance nínú controlled replay tí naturalistic plume.

Fún dynamic-plume type kòòkan, àwòṣe náà dá trajectories 2,000 sílẹ̀. Scaled-plume ifiwéra analyse 1,850 nínú 2,000 wònyí lẹyìn requirement tí effective entry àti exclusion tí trajectories tí wọn bèrẹ̀ sunmọ orísun ju. Memory ràn lówọ̀ sí i lẹgbẹẹ orísun, níbi tí successive encounters tí pa coherent directional ẹ̀tò mó, ó sì ràn lówọ̀ diẹ̀ sí i nínú turbulent region tó jìn sí downwind.

Qualification náà jẹ apá kan tí ẹ̀sì. Compact itọ́sọ̀nà lè ràn lówọ̀ nikan nígbà tí ayé bá ẹ coherent tó kí encounter tó kojá lè sọ ohun tó wúlò nípa encounter tó tẹlẹ̀.

Ohun tí iwádíí náà kò fi hàn

- Kò fi **hàn** pé fly ní kọ complete spatial map.
- Kò fi **hàn** free flight nínú unmodified natural plume.
- Kò fídí rẹ̀ múlẹ̀ pé gbogbo odor-guided navigation ní lo strategy yí.
- Kò fi **hàn** pé EPG tàbí FC2 neurons ni exclusive physical storage site tí ìrántí náà.
- Kò yí fitted àwòṣe náà padà sí literal biological algorithm fly náà.
- Kò generalize taara sí ènìyàn navigation.

Ìwádíí náà lágbára jù níbi tí ó tí specific jù. Closed-loop control fún àwọn olùṣewádíí ní precise access sí odor encounter kòòkan. Geometry changes, replay, modeling, calcium imaging àti silencing lẹyìn náà dán apá tó yàtò tí account kan wò. Ẹ̀gbọn behavioral, imaging àti silencing cohorts yàtò; àpẹẹẹ sizes kò predetermined; dátà collection àti itupalẹ̀ kò randomized tàbí blinded; kéré ju 10% tí tethered flies ni a exclude fún acclimation, idáhùn tàbí tracking ẹ̀dòrò.

Àwọn ààlà yẹn kò pa phenomenon náà rẹ̀. Wọn ẹ̀làyé ààlà rẹ̀.

Àkótán tó mó

Tethered fruit flies tí ní rìn nínú virtual odor corridor padà sí ààlà léraléra lẹyìn tí wọn fi òórùn sílẹ̀. Changes sí concentration àti corridor geometry, fitted switching àwòṣe, neural imaging àti optogenetic silencing ẹ̀ atilẹyin fún account kan níbi tí fly tí ní lo compact remembered itọ́sọ̀nà dípò full map. EPG neurons fúnni ní required

heading reference, nígbà tí FC2 activity bá current goal ìtọ́sọ̀nà mu. èsì náà ní ààlà sí controlled walking assay; kò mọ cellular storage site tí ìrántí náà, kò sì fi computation kan náà hàn nínú free natural flight.

Àyèwò No-BS

Ohun tí iwé iwádíí fi hàn: Nínú closed-loop tethered assay, flies ẹ directed returns sí virtual odor boundaries tí wọn kò lè sense mọ. Multiple behavioral controls, modeling àti neural perturbations ẹ atilẹyin fún vector-based strategy.

Ohun tí a infer: Pé ihùwàsí náà lo compact directional ìrántí, àti pé FC2 population activity ní represent current navigation goal. A kò ka ìrántí content náà taara.

Ohun tí kò fi hàn: Full mental map, universal olfactory strategy, free-flight performance nínú natural plume, single memory-storage site tàbí ènìyàn analogue.

Àwọn ààlà pàtàkì: Species kan àti controlled apparatus; fly cohorts àti itúpalẹ units tó yàtọ kọjá ìdánwò; indirect calcium àmì; necessity ìdánwò tí kò fi ẹrí múlẹ sufficiency; àti naturalistic plume tí a replay tí a sì scale.

Ìgbọkànlẹ mélòò ni olùkà gbogbogbò yẹ kí ó ní? Ìgbọkànlẹ gíga pé directed-return phenomenon jẹ gidi nínú apparatus yí àti pé heading àti goal-related central-complex activity ẹ pàtàkì. Ìgbọkànlẹ àárín nínú àwòṣe náà gégé bí compact explanation. Ìgbọkànlẹ kékeré nínú claim kankan tó gbooro rẹ láiyípadà sí open air tàbí tó pe e ní complete map.

Àwọn orísun

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>