The Clean Paper

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

果蝇闻不到气味后仍能转身找回去：在虚拟气味羽流中，它记住了一个方向

被固定的果蝇走出气味区、进入无味空气后，仍会反复返回原来的气味边界。行为实验、建模和神经扰动共同支持一种紧凑的方向记忆，而不是一张完整地图。这一结果来自受严格控制的虚拟现实实验，目前还不能说明自由飞行的果蝇在自然气味羽流中也会采用同样策略。

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

果蝇已经闻不到气味，却仍能转身朝它走回去

果蝇已经把气味留在了身后。

它继续在干净、无味的空气中行走，有时持续几十秒，在虚拟空间里走出几百毫米。然后，它转向刚刚穿过的那条边界，再次找到气味。此时，气味本身已经不能告诉它该往哪里走。

这是一项新的 Nature 研究中最核心的观察。研究人员认为，果蝇使用了一种紧凑的方向记忆：不是整片气味羽流的地图，也不是对已经走过多远的记忆，而是记住了一个指向已无法直接感知的边界的方位。

这个结果很吸引人，因为它说明只储存很少的信息也可能足够完成导航。但它也很容易被夸大。这些果蝇没有在自然环境里自由飞行；它们被固定在气浮球上行走，置身于一个高度受控的虚拟世界。研究支持的是这套装置中的向量式导航策略；它并没有证明果蝇会建立 “心理地图”，也不能解释动物追踪气味的所有方式，更没有找到记忆在物理上究竟储存在什么细胞里。

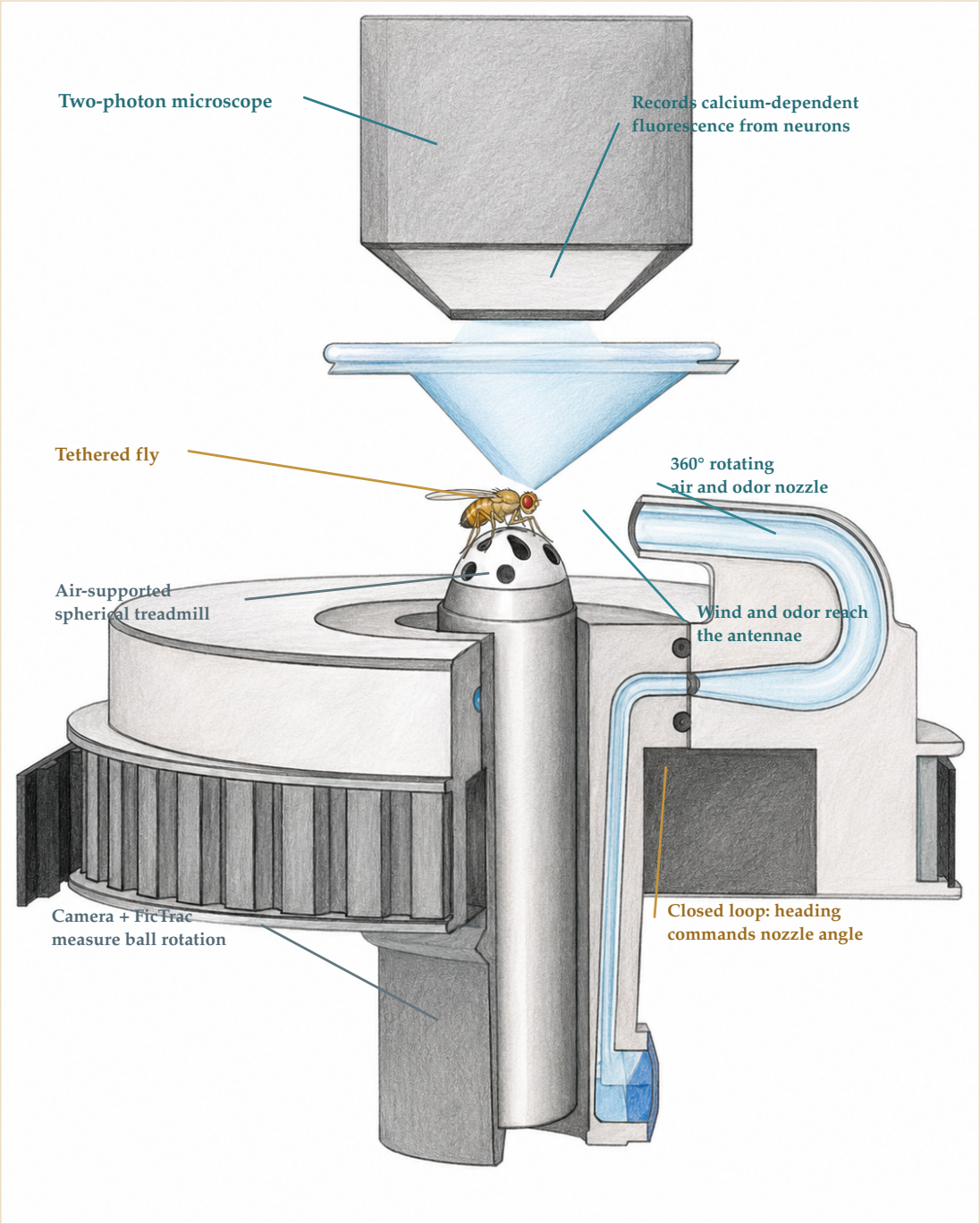
这条看不见的 “走廊” 是软件造出来的

气味羽流是被空气携带、不断移动的气味区域。在户外，随着风向变化，羽流会弯曲、断裂，又重新接在一起，因此很难精确知道动物在每个瞬间闻到了什么。

研究人员用**闭环虚拟现实**把这个问题变得可控。果蝇身体被固定在一个轻质气浮球上方。果蝇行走时，相机每秒大约 60 次测量球的转动。软件把这些转动换算成果蝇在二维虚拟空间里的位置和朝向。

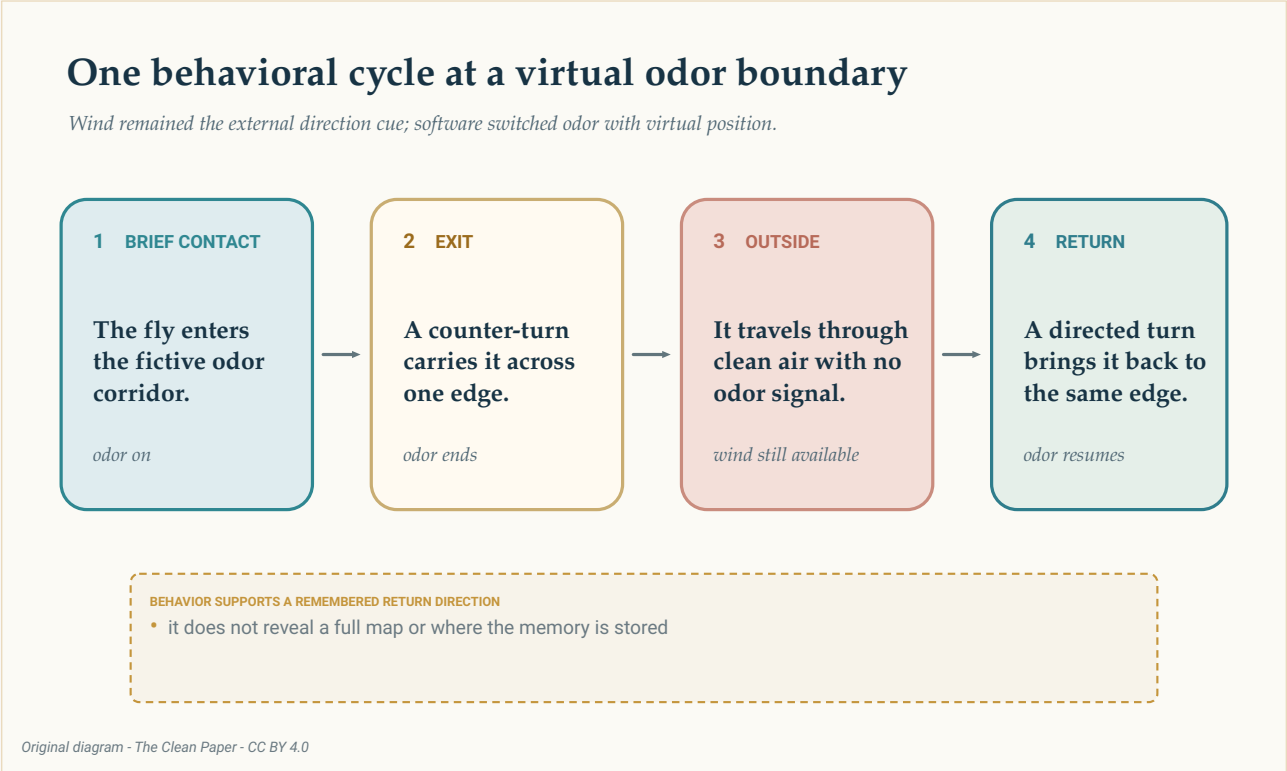
这个朝向再控制一个可旋转 360 度的电动喷嘴。随着果蝇改变虚拟朝向，喷嘴会绕着它移动，让风始终与虚拟世界中的固定方向对齐。同时，质量流量控制器根据果蝇的虚拟位置，调节送到触角上的干净空气或苹果醋气味。于是，只要果蝇跨过软件定义的边界，气味就会打开或关闭，形成一条宽 50 毫米、长 1 米的虚拟走廊——尽管果蝇实际上从未离开那个球。

整套装置会同步记录每个时间点的虚拟位置、朝向、气味状态和气流控制。研究人员据此重建轨迹，标记每次进入和离开边界，并测量果蝇返回得有多直接。风提供外部方向线索；果蝇自己的运动则决定它什么时候会遇到虚拟气味边界的两侧。



果蝇始终被固定在气浮球上方。相机和 FicTrac 把球的转动转换成虚拟运动和朝向；软件随后旋转空气—气味喷嘴，并根据虚拟位置切换气味。在另外进行的神经成像试验中，果蝇上方的双光子显微镜记录 EPG 或 FC2 神经元的钙依赖荧光，使神经活动可以与行为对齐。并不是每一次行为试验都需要显微镜。

The Clean Paper CC BY 4.0



在受控实验中，果蝇短暂进入虚拟气味走廊，随后离开，在无味空气中行走，再定向返回。这个行为支持 “它记住了返回方向” 的解释，却不能告诉我们这些信息储存在何处。

The Clean Paper CC BY 4.0

在主要的**纵向走廊**实验中，**40 只果蝇**反复进入气味区，随后反向转出，再返回同一侧边界。这里 “纵向” 只是论文对 0 度几何条件的名称：走廊长轴与逆风方向平行，并不是说实验装置竖着放。

作者把这种行为称为**边界追踪（edge tracking）**。一个**行为段（bout）**指两次跨越边界之间的一段连续行为：进入气味后的行为段从进入持续到离开；外部行为段则从离开一直持续到果蝇再次返回。755 个内部行为段中，每次停留平均持续 4.9 秒。返回过程中，果蝇距边界的平均距离为 10.4 毫米。在 793 个行为段中，不到 4% 的轨迹一直穿到了走廊另一侧边界。

最后这两个数字统计的是行为段，而不是几百只彼此独立的果蝇。一只果蝇可以贡献很多个行为段，这个区别很重要。

返回并不只是固定的 “逆风走” 反射

研究人员做了几组实验，去排除更简单的解释。

首先，他们改变果蝇沿着走廊逆风行走时，气味浓度在**纵向**上怎样变化：越靠近虚拟气味源可以越浓、保持不变，也可以反而越淡。三种条件下，果蝇的路径都很相似。因此，像 “哪里气味更浓就继续往哪里走” 这样简单的规则，无法解释这套装置中的边界追踪。

随后，他们把走廊**横向**的锐利边界改成高斯浓度分布，让浓度逐渐变化，而不是突然开关。果蝇聚集在浓度变化最快的侧翼位置，而不是气味最强的中央。这说明在这个实验中，有效线索是标出 “边界”

的横向变化，而不是一定要存在沿走廊指向源头的浓度增加。

这并不意味着自然环境中的浓度梯度永远不重要。它只说明在这里测试的条件下，这种行为并不需要一个朝源头方向逐渐增强的气味梯度。

研究人员还改变了走廊方向。不同果蝇组分别追踪 0 度、45 度和 90 度走廊，另有一组在每次离开后都会遇到横向突然跳开的走廊。四组样本量分别为 40、21、20 和 24 只果蝇。外部轨迹会随着几何结构改变。因此，“永远逆风转向” 这种通用规则也解释不了这种灵活性。

在这套装置中，气味到达左右两根触角的时间差约为 2 毫秒。研究人员把双侧光遗传激活与风向结合，也能重现类似边界追踪的行为。**光遗传学**利用光敏蛋白改变特定细胞的活动。这里的结果说明，左右触角收到气味的到达时间差并不是这种行为所必需的；但它并不能说明自由活动的动物在其他羽流中就完全不需要双侧比较。

一个向量比一张地图小得多

向量同时包含方向和大小。不过在这里，有用的储存量主要是方向性的：果蝇应该朝哪个方向转，才能回到气味羽流的边界？研究没有发现证据表明果蝇会储存整片羽流的完整布局，或自己在其中的精确位置。

作者先用真实果蝇运动的组成部分拼出人工轨迹。他们随机抽取实际观察到的直线行走距离和转弯角度，再把这些片段串起来。有些合成 “行者” 最终也会重新碰到气味边界，但它们走得更远，返回路线也不如真实果蝇直接。即使再加入果蝇通常会逆风转向的倾向，也无法重现那种短而有方向性的返回。因此，真实行为中包含了超出 “把同样动作随机重排” 所能产生的方向信息。

接着，研究人员建立了一个包含两种模式的模型：**离开边界**和**返回边界**。这两种模式并不是把果蝇在气味内外的每一个瞬间贴上标签，而是两套可随运动切换的转向规则。

每次跨越边界都会给模型一个需要记住的方向。离开时，模型更新一个用于 “离开阶段” 的方向；进入时，则更新另一条返回方向——大致可以理解成：“我刚刚找到边界时，是朝这个方向运动的。” 之后需要返回时，这个被记住的方向会偏置模拟果蝇的运动，使它重新朝边界走去。

研究人员用 0、45 和 90 度走廊的轨迹拟合模型。在汇总比较中，72 只真实果蝇与 75 条模拟轨迹得到相似的路径统计。如果把进入边界时学到的返回方向从模型中移除，所有走廊方向的追踪效率都会下降。这支持 “进入方向记忆有用” 这个解释，却不能证明果蝇大脑真的逐字逐式执行模型方程。

> **论文里的 “记忆” 是什么意思？**
>
> 研究人员并没有从果蝇大脑中直接读出一支被储存的箭头。“方向记忆” 是根据行为、模型和神经测量共同推断出来的。模型说明，只需要几个不断更新的方向，就能重现重要的轨迹统计。它并不能证明果蝇真的按这些方程运行，也不能证明某个被点名的神经元群就是记忆的物理储存位置。

另外，10 只果蝇在经历一段方向相反的 45 度走廊后，之后的行为也发生了偏移；模型中对应使用了 29 条模拟轨迹。这个结果让 “方向记忆” 的解释比事后描述更具体，但它依然是一种基于模型的解释。

一个当前朝向参照，再加一个当前目标

接下来，研究测量并干扰了果蝇**中央复合体（central complex）**中的神经活动。这个脑区与导航有关。

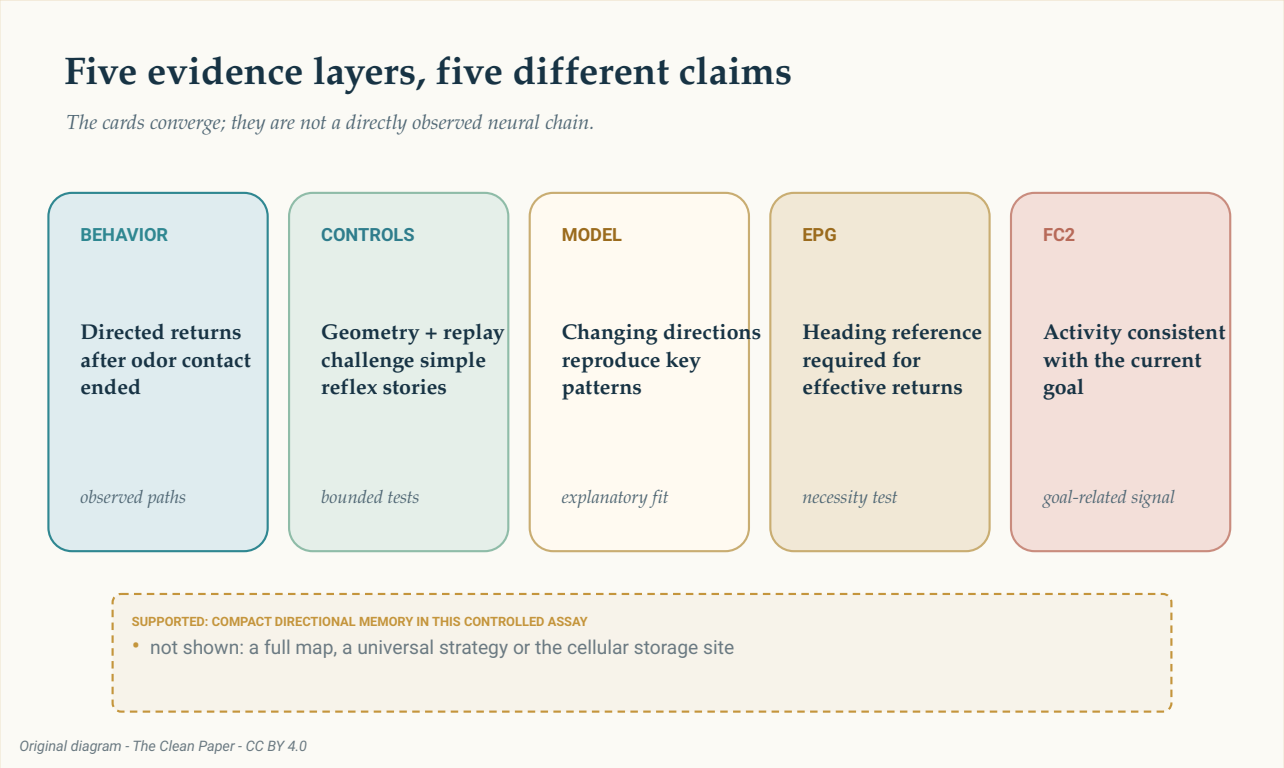
> **两种信号，分工不同**
>
> EPG 和 FC2 是中央复合体中的两类神经元。EPG 活动像一个指南针读数：它追踪果蝇相对于风向正在面向哪里。FC2 活动则与果蝇当前想去的方向相关。下游转向回路可以比较 “当前朝向” 和 “目标方向”。研究同时测试了这两类细胞，但没有证明其中任何一类单独储存了完整记忆。

EPG 神经元携带朝向信号：它们的活动模式会追踪果蝇相对于外部线索所面向的方向。研究人员使用钙成像——一种间接的神经活动光学读出——发现，在边界追踪过程中，EPG 活动相位会跟随果蝇相对于风向的朝向。这个分析使用了 9 只果蝇的 16 次试验。

为了抑制 EPG 神经元，研究人员让这些细胞表达 **GtACR1**——一种被绿光开启的阴离子通道。在测试试验中，LED 全程开启，激活这个通道并抑制所选神经元；相同照明并不会损害遗传对照果蝇的行为。

采用这种方式抑制 EPG 后，12 只实验果蝇的定向返回效果比 6 只遗传对照果蝇更差。边界明确的结论是：在所测试条件下，有效边界追踪需要 EPG 活动提供的朝向参照。这并不是证据表明 EPG 神经元自己储存了边界方向。

FC2 神经元表现出不同的关系。它们的群体活动与当前导航目标相关，而且在实验中的转弯之前，会指向气味羽流边界。成像实验使用 6 只果蝇；沉默实验根据具体分析使用 9–14 只果蝇。沉默 FC2 会损害边界追踪。



行为、改变羽流几何、拟合模型以及两种神经扰动，各自支持方向记忆解释的不同部分。合在一起，它们支持的是受控实验中的一个紧凑目标方向，而不是一张完整地图，也不是已经证明的细胞记忆储存位置。

The Clean Paper CC BY 4.0

这是多条证据汇聚，而不是一条被“拍下来”的因果链。EPG 活动提供了行为所需的朝向参照；FC2 活动与目标方向相符，而且有效行为也需要它。实验没有找到一个单独的记忆“痕迹”，也没有证明 FC2 突触在物理上储存着这个方向。

可以用一个粗略的人类尺度比喻来理解：想象你走出一条狭窄的雾带，但稳定的风仍能告诉你“北”在哪。指南针可以告诉你自己面向哪里，可要重新走回雾带，还必须记得雾带边缘大概在哪个方位。把当前朝向与目标方位比较，就能决定该往哪边转。这大致对应这里为 EPG 和 FC2 信号提出的分工。它只是解释用的类比，不是证明人类使用相同细胞或算法的证据。

这种记忆依赖行动，而不只是气味出现的时间顺序

在重放实验中，果蝇收到与先前相同的气味开关时间序列，但这些时间不再与它此刻正在做什么相关。随着一次次重放，学到的方向偏置逐渐减弱。这支持一种**操作性、与行动关联的更新**：重要的不只是被动经历一串气味时间，而是气味与果蝇自身运动之间的关系。

这些分析的分母并不相同。Extended Data 的不同面板根据比较使用 8 或 9 只果蝇；连续行为段系列使用 8 只；轨迹面板要求至少有 10 次有效进入；配对模型面板则使用 21 条同样满足进入阈值的模拟轨迹。不能把这些数字都当成“同一组 8 只果蝇”的重复分析。

更不规则的羽流很有用，但仍然是虚拟的

研究人员还重放了一段此前记录、更不规则的羽流。他们把它在空间和时间上都放大 5 倍，让被固定的果蝇能够足够频繁地遇到它。**12 只果蝇中有 10 只**到达距离其源头 50 个虚拟毫米以内的位置。

这并不是 10 只果蝇在开放空气中真正找到了气味源，而是在受控条件下对一段“更像自然环境”的羽流重放进行导航。

对于每一种动态羽流，模型都生成了 2,000 条轨迹。在缩放羽流比较中，要求必须有一次有效进入并排除一开始就离源头太近的轨迹后，最终分析了这 2,000 条中的 1,850 条。记忆在靠近源头时帮助更大，因为连续几次遭遇之间仍保留较一致的方向结构；在更下风、更湍乱的区域，帮助则更小。

这个限定本身就是结果的一部分。只有当外界保持足够一致，前一次遭遇还能对下一次提供有用信息时，一个紧凑的方向记忆才会有效。

这项研究没有显示什么

- 它**没有**显示果蝇建立了一张完整的空间地图。
- 它**没有**显示果蝇在未经修改的自然气味羽流中自由飞行时也这样做。
- 它**没有**证明所有依赖气味的导航都采用这一策略。
- 它**没有**证明 EPG 或 FC2 神经元就是这种记忆唯一的物理储存位置。
- 它**没有**把拟合模型变成果蝇字面意义上的生物算法。
- 它**不能**直接推广到人类导航。

这项研究最强的地方，恰恰是它最具体的地方。闭环控制让研究者能够精确掌握每一次气味遭遇；改变几何结构、重放、建模、钙成像和神经沉默，又分别检验了同一种解释的不同环节。但行为、成像和沉默实验使用的是不同果蝇群体；样本量并没有事先确定；数据收集和分析没有随机化或盲法；另外，不到 10% 的被固定果蝇因为适应、反应或追踪问题被排除。

这些限制并没有抹掉现象。它们只是给现象画出了边界。

简明总结

被固定在虚拟气味走廊中的果蝇走出气味区后，会反复返回自己已经无法闻到的边界。改变浓度与走廊几何、一个拟合的切换模型、神经成像以及光遗传沉默，共同支持这样一种解释：果蝇使用的是紧凑的方向记忆，而不是完整地图。EPG 神经元提供行为所需的当前朝向参照，而 FC2 活动与当前目标方向相符。这一结果只在受控的行走实验中成立；它没有找出记忆的细胞储存位置，也没有证明自由自然飞行时会执行同样计算。

不绕弯检查

论文真正显示了什么：在闭环、固定果蝇的实验中，果蝇会定向返回自己已经无法直接感知的虚拟气味边界。多组行为控制、建模和神经扰动共同支持一种向量式策略。

属于推断的部分：这种行为使用了一个紧凑的方向记忆，而且 FC2 群体活动表示当前导航目标。研究没有直接读取记忆内容。

论文没有显示什么：完整的心理地图；普遍适用于所有嗅觉导航的策略；自然羽流中的自由飞行表现；单一的记忆储存位置；或一个可以直接类比到人类的机制。

主要局限：只有一个物种和一套受控装置；不同实验使用不同果蝇群体和统计单位；钙信号是间接神经读出；“必要性” 干扰实验不能证明 “充分性”；自然化羽流仍然是经过重放和缩放的。

普通读者应该有多大信心？可以高度相信，在这套装置中，定向返回现象是真实的，而且中央复合体中的朝向与目标相关活动确实重要。可以对这个模型作为紧凑解释抱有中等信心。至于把它原封不动推广到开放空气，或者称它为一张完整地图，则应该抱很低信心。

来源

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