The Clean Paper

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

果蠅聞不到氣味後仍能轉身找回去：在虛擬氣味羽流中，它記住了一個方向

被固定的果蠅走出氣味區、進入無味空氣後，仍會反覆返回原來的氣味邊界。行為實驗、建模和神經擾動共同支持一種緊湊的方向記憶，而不是一張完整地圖。這一結果來自受嚴格控制的虛擬實境實驗，目前還不能說明自由飛行的果蠅在自然氣味羽流中也會採用同樣策略。

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

果蠅已經聞不到氣味，卻仍能轉身朝它走回去

果蠅已經把氣味留在了身後。

它繼續在乾淨、無味的空氣中行走，有時持續幾十秒，在虛擬空間裡走出幾百毫米。然後，它轉向剛剛穿過的那條邊界，再次找到氣味。此時，氣味本身已經不能告訴它該往哪裡走。

這是一項新的 Nature 研究中最核心的觀察。研究人員認為，果蠅使用了一種緊湊的方向記憶：不是整片氣味羽流的地圖，也不是對已經走過多遠的記憶，而是記住了一個指向已無法直接感知的邊界的方位。

這個結果很吸引人，因為它說明只儲存很少的資訊也可能足夠完成導航。但它也很容易被誇大。這些果蠅沒有在自然環境裡自由飛行；它們被固定在氣浮球上行走，置身於一個高度受控的虛擬世界。研究支持的是這套裝置中的向量式導航策略；它並沒有證明果蠅會建立「心理地圖」，也不能解釋動物追蹤氣味的所有方式，更沒有找到記憶在物理上究竟儲存在什麼細胞裡。

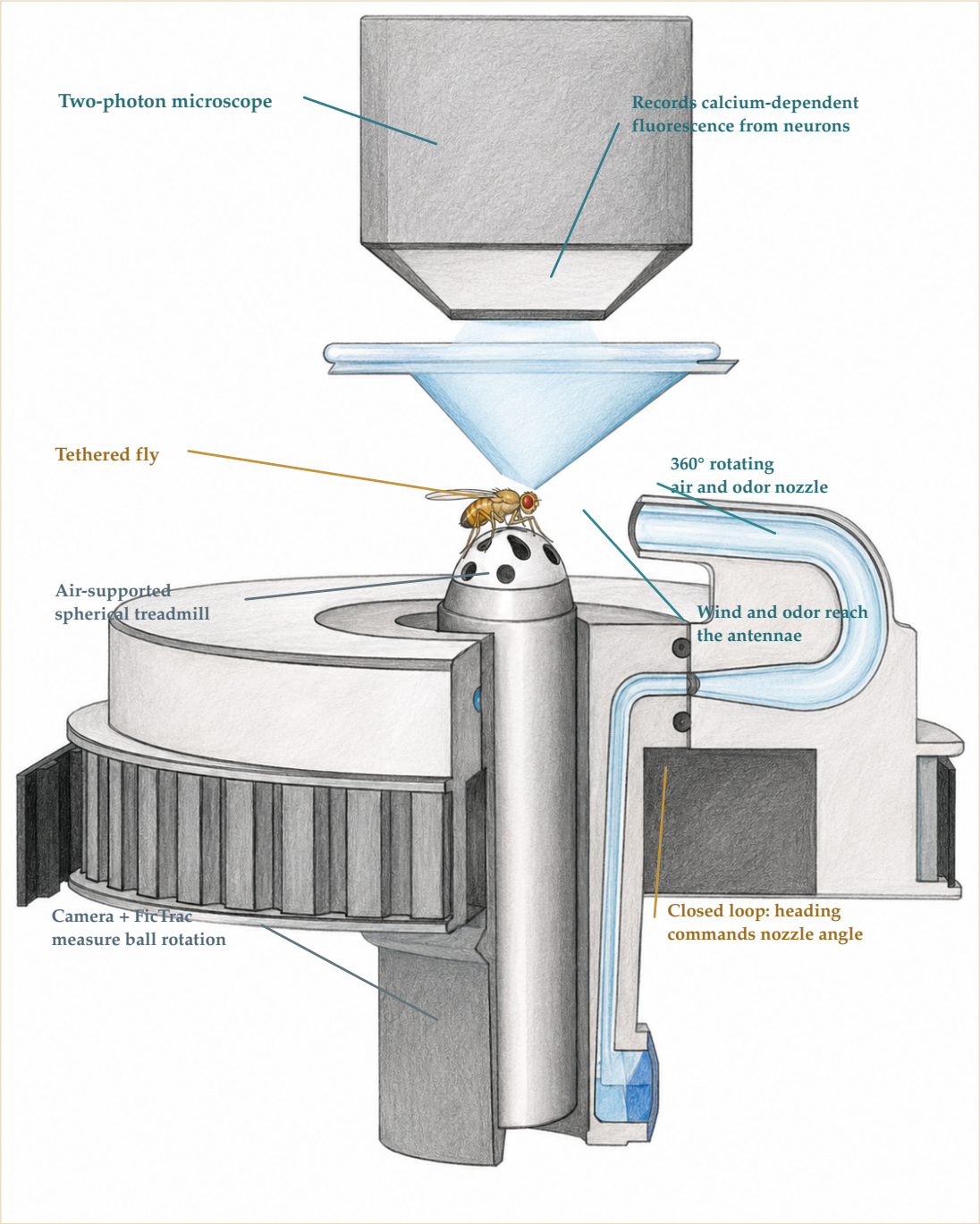
這條看不見的「走廊」是軟體造出來的

氣味羽流是被空氣攜帶、不斷移動的氣味區域。在戶外，隨著風向變化，羽流會彎曲、斷裂，又重新接在一起，因此很難精確知道動物在每個瞬間聞到了什麼。

研究人員用**閉迴路虛擬實境**把這個問題變得可控。果蠅身體被固定在一個輕質氣浮球上方。果蠅行走時，相機每秒大約 60 次測量球的轉動。軟體把這些轉動換算成果蠅在二維虛擬空間裡的位置和朝向。

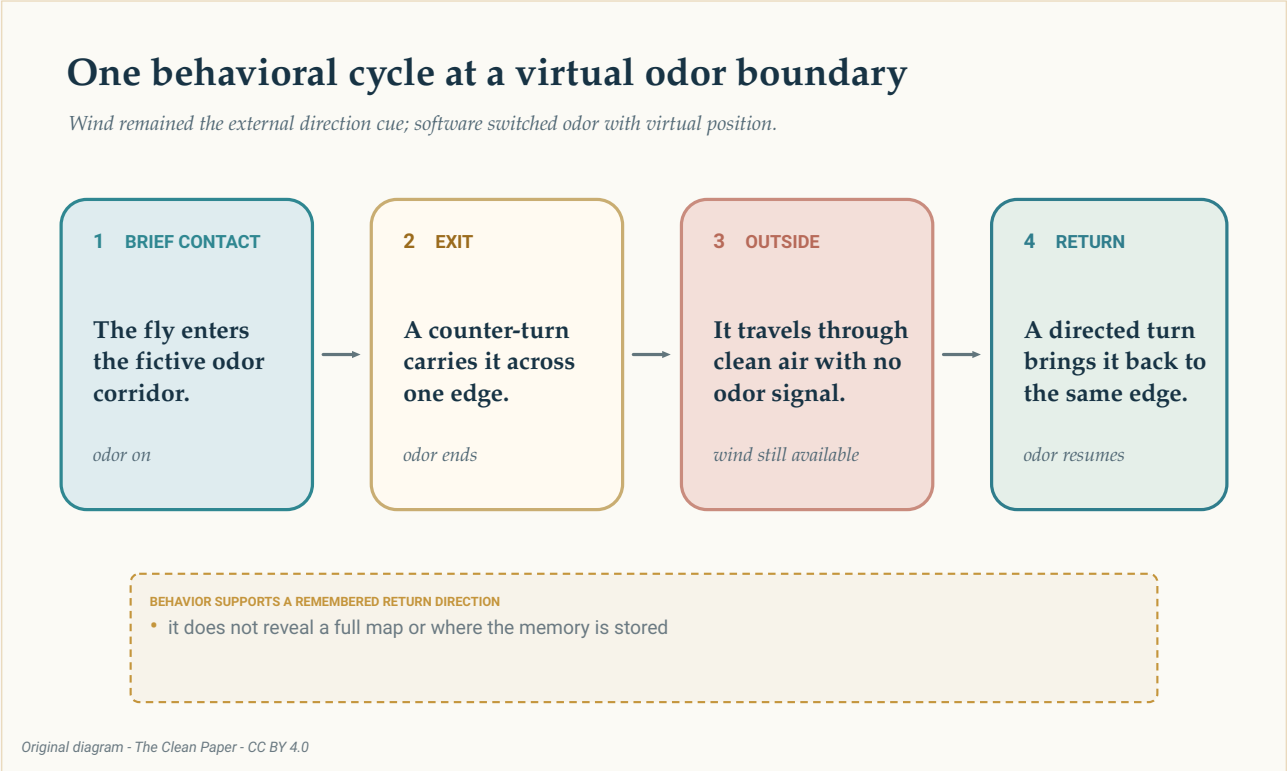
這個朝向再控制一個可旋轉 360 度的電動噴嘴。隨著果蠅改變虛擬朝向，噴嘴會繞著它移動，讓風始終與虛擬世界中的固定方向對齊。同時，質量流量控制器根據果蠅的虛擬位置，調節送到觸角上的乾淨空氣或蘋果醋氣味。於是，只要果蠅跨過軟體定義的邊界，氣味就會打開或關閉，形成一條寬 50 毫米、長 1 米的虛擬走廊——儘管果蠅實際上從未離開那個球。

整套裝置會同步記錄每個時間點的虛擬位置、朝向、氣味狀態和氣流控制。研究人員據此重建軌跡，標記每次進入和離開邊界，並測量果蠅返回得有多直接。風提供外部方向線索；果蠅自己的運動則決定它什麼時候會遇到虛擬氣味邊界的兩側。



果蠅始終被固定在氣浮球上方。相機和 FicTrac 把球的轉動轉換成虛擬運動和朝向；軟體隨後旋轉空氣—氣味噴嘴，並根據虛擬位置切換氣味。在另外進行的神經造影試驗中，果蠅上方的雙光子顯微鏡記錄 EPG 或 FC2 神經元的鈣依賴螢光，使神經活動可以與行為對齊。並不是每一次行為試驗都需要顯微鏡。

The Clean Paper CC BY 4.0



在受控實驗中，果蠅短暫進入虛擬氣味走廊，隨後離開，在無味空氣中行走，再定向返回。這個行為支持「它記住了返回方向」的解釋，卻不能告訴我們這些資訊儲存在何處。

The Clean Paper CC BY 4.0

在主要的**縱向走廊**實驗中，**40 只果蠅**反覆進入氣味區，隨後反向轉出，再返回同一側邊界。這裡「縱向」只是論文對 0 度幾何條件的名稱：走廊長軸與逆風方向平行，並不是說實驗裝置豎著放。

作者把這種行為稱為**邊界追蹤（edge tracking）**。一個**行為段（bout）**指兩次跨越邊界之間的一段連續行為：進入氣味後的行為段從進入持續到離開；外部行為段則從離開一直持續到果蠅再次返回。755 個內部行為段中，每次停留平均持續 4.9 秒。返回過程中，果蠅距邊界的平均距離為 10.4 毫米。在 793 個行為段中，不到 4% 的軌跡一直穿到了走廊另一側邊界。

最後這兩個數字統計的是行為段，而不是幾百只彼此獨立的果蠅。一隻果蠅可以貢獻很多個行為段，這個區別很重要。

返回並不只是固定的「逆風走」反射

研究人員做了幾組實驗，去排除更簡單的解釋。

首先，他們改變果蠅沿著走廊逆風行走時，氣味濃度在**縱向**上怎樣變化：越靠近虛擬氣味源可以越濃、保持不變，也可以反而越淡。三種條件下，果蠅的路徑都很相似。因此，像「哪裡氣味更濃就繼續往哪裡走」這樣簡單的規則，無法解釋這套裝置中的邊界追蹤。

隨後，他們把走廊**橫向**的銳利邊界改成高斯濃度分布，讓濃度逐漸變化，而不是突然開關。果蠅聚集在濃度變化最快的側翼位置，而不是氣味最強的中央。這說明在這個實驗中，有效線索是標出「邊界」

的橫向變化，而不是一定要存在沿走廊指向源頭的濃度增加。

這並不意味著自然環境中的濃度梯度永遠不重要。它只說明在這裡測試的條件下，這種行為並不需要一個朝源頭方向逐漸增強的氣味梯度。

研究人員還改變了走廊方向。不同果蠅組分別追蹤 0 度、45 度和 90 度走廊，另有一組在每次離開後都會遇到橫向突然跳開的走廊。四組樣本量分別為 40、21、20 和 24 只果蠅。外部軌跡會隨著幾何結構改變。因此，「永遠逆風轉向」這種通用規則也解釋不了這種靈活性。

在這套裝置中，氣味到達左右兩根觸角的時間差約為 2 毫秒。研究人員把雙側光遺傳活化與風向結合，也能重現類似邊界追蹤的行為。**光遺傳學**利用光敏蛋白質改變特定細胞的活動。這裡的結果說明，左右觸角收到氣味的到達時間差並不是這種行為所必需的；但它並不能說明自由活動的動物在其他羽流中就完全不需要雙側比較。

一個向量比一張地圖小得多

向量同時包含方向和大小。不過在這裡，有用的儲存量主要是方向性的：果蠅應該朝哪個方向轉，才能回到氣味羽流的邊界？研究沒有發現證據表明果蠅會儲存整片羽流的完整佈局，或自己在其中的精確位置。

作者先用真實果蠅運動的組成部分拼出人工軌跡。他們隨機抽取實際觀察到的直線行走距離和轉彎角度，再把這些片段串起來。有些合成「行者」最終也會重新碰到氣味邊界，但它們走得更遠，返回路線也不如真實果蠅直接。即使再加入果蠅通常會逆風轉向的傾向，也無法重現那種短而有方向性的返回。因此，真實行為中包含了超出「把同樣動作隨機重排」所能產生的方向資訊。

接著，研究人員建立了一個包含兩種模式的模型：**離開邊界**和**返回邊界**。這兩種模式並不是把果蠅在氣味內外的每一個瞬間貼上標籤，而是兩套可隨運動切換的轉向規則。

每次跨越邊界都會給模型一個需要記住的方向。離開時，模型更新一個用於「離開階段」的方向；進入時，則更新另一條返回方向——大致可以理解成：「我剛剛找到邊界時，是朝這個方向運動的。」之後需要返回時，這個被記住的方向會偏置模擬果蠅的運動，使它重新朝邊界走去。

研究人員用 0、45 和 90 度走廊的軌跡擬合模型。在匯總比較中，72 只真實果蠅與 75 條模擬軌跡得到相似的路徑統計。如果把進入邊界時學到的返回方向從模型中移除，所有走廊方向的追蹤效率都會下降。這支持「進入方向記憶有用」這個解釋，卻不能證明果蠅大腦真的逐字逐式執行模型方程。

> **論文裡的「記憶」是什麼意思？**
>
> 研究人員並沒有從果蠅大腦中直接讀出一支被儲存的箭頭。「方向記憶」是根據行為、模型和神經測量共同推斷出來的。模型說明，只需要幾個不斷更新的方向，就能重現重要的軌跡統計。它並不能證明果蠅真的按這些方程運行，也不能證明某個被點名的神經元群就是記憶的物理儲存位置。

另外，10 只果蠅在經歷一段方向相反的 45 度走廊後，之後的行為也發生了偏移；模型中對應使用了 29 條模擬軌跡。這個結果讓「方向記憶」的解釋比事後描述更具體，但它依然是一種基於模型的解

釋。

一個當前朝向參照，再加一個當前目標

接下來，研究測量並干擾了果蠅**中央復合體（central complex）**中的神經活動。這個腦區與導航有關。

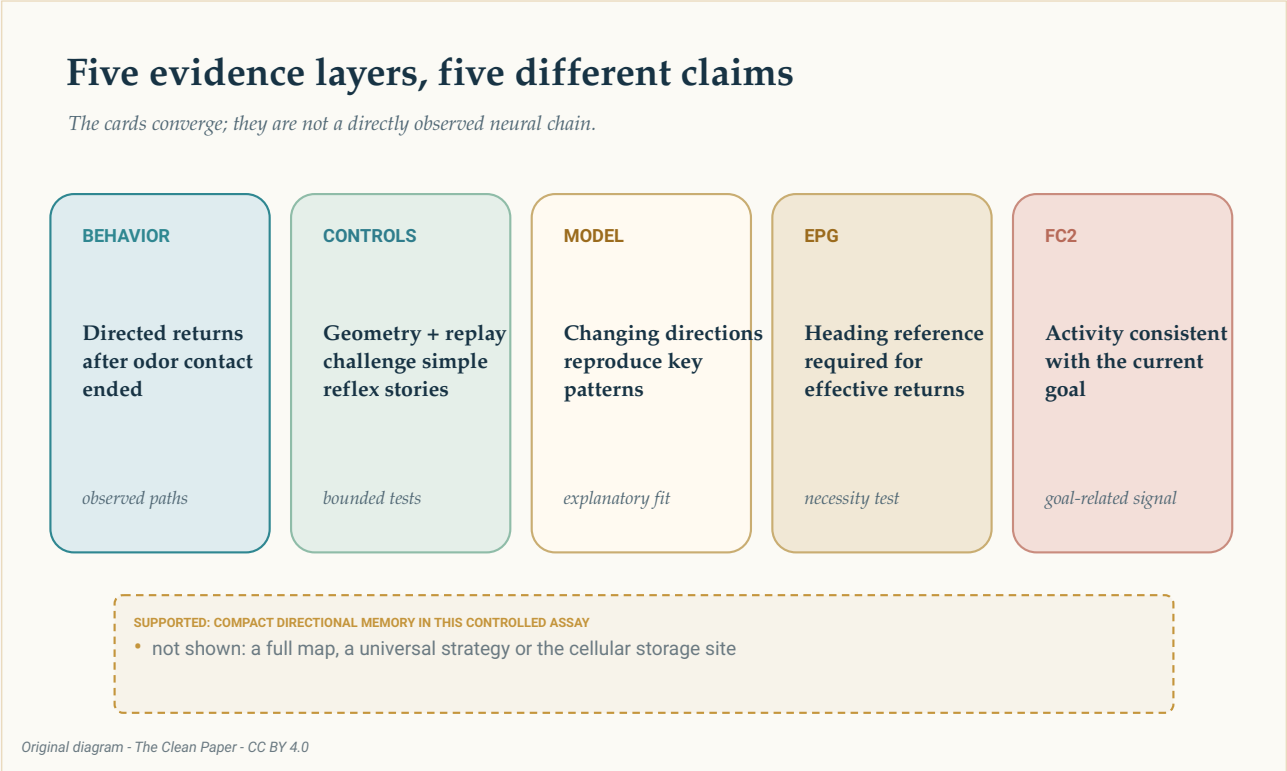
> **兩種訊號，分工不同**
>
> EPG 和 FC2 是中央復合體中的兩類神經元。EPG 活動像一個指南針讀數：它追蹤果蠅相對於風向正在面向哪裡。FC2 活動則與果蠅當前想去的方向相關。下游轉向迴路可以比較「當前朝向」和「目標方向」。研究同時測試了這兩類細胞，但沒有證明其中任何一類單獨儲存了完整記憶。

EPG 神經元攜帶朝向訊號：它們的活動模式會追蹤果蠅相對於外部線索所面向的方向。研究人員使用鈣造影——一種間接的神經活動光學讀出——發現，在邊界追蹤過程中，EPG 活動相位會跟隨果蠅相對於風向的朝向。這個分析使用了 9 只果蠅的 16 次試驗。

為了抑制 EPG 神經元，研究人員讓這些細胞表達 **GtACR1**——一種被綠光開啟的陰離子通道。在測試試驗中，LED 全程開啟，活化這個通道並抑制所選神經元；相同照明並不會損害遺傳對照果蠅的行為。

採用這種方式抑制 EPG 後，12 只實驗果蠅的定向返回效果比 6 只遺傳對照果蠅更差。邊界明確的結論是：在所測試條件下，有效邊界追蹤需要 EPG 活動提供的朝向參照。這並不是證據表明 EPG 神經元自己儲存了邊界方向。

FC2 神經元表現出不同的關係。它們的群體活動與當前導航目標相關，而且在實驗中的轉彎之前，會指向氣味羽流邊界。造影實驗使用 6 只果蠅；神經抑制實驗依分析不同使用 9–14 只果蠅。抑制 FC2 會損害邊界追蹤。



行為、改變羽流幾何、擬合模型以及兩種神經擾動，各自支持方向記憶解釋的不同部分。合在一起，它們支持的是受控實驗中的一個緊湊目標方向，而不是一張完整地圖，也不是已經證明的細胞記憶儲存位置。

The Clean Paper CC BY 4.0

這是多條證據匯聚，而不是一條被「拍下來」的因果鏈。EPG 活動提供了行為所需的朝向參照；FC2 活動與目標方向相符，而且有效行為也需要它。實驗沒有找到一個單獨的記憶「痕跡」，也沒有證明 FC2 突觸在物理上儲存著這個方向。

可以用一個粗略的人類尺度比喻來理解：想像你走出一條狹窄的霧帶，但穩定的風仍能告訴你「北」在哪。指南針可以告訴你自己面向哪裡，可要重新走回霧帶，還必須記得霧帶邊緣大概在哪個方位。把當前朝向與目標方位比較，就能決定該往哪邊轉。這大致對應這裡為 EPG 和 FC2 訊號提出的分工。它只是解釋用的類比，不是證明人類使用相同細胞或演算法的證據。

這種記憶依賴行動，而不只是氣味出現的時間順序

在重放實驗中，果蠅收到與先前相同的氣味開關時間序列，但這些時間不再與它此刻正在做什麼相關。隨著一次次重放，學到的方向偏置逐漸減弱。這支持一種**操作性、與行動關聯的更新**：重要的不只是被動經歷一串氣味時間，而是氣味與果蠅自身運動之間的關係。

這些分析的分母並不相同。Extended Data 的不同面板根據比較使用 8 或 9 只果蠅；連續行為段系列使用 8 只；軌跡面板要求至少有 10 次有效進入；配對模型面板則使用 21 條同樣滿足進入門檻值的模擬軌跡。不能把這些數字都當成「同一組 8 只果蠅」的重複分析。

更不規則的羽流很有用，但仍然是虛擬的

研究人員還重放了一段此前記錄、更不規則的羽流。他們把它在空間和時間上都放大 5 倍，讓被固定的果蠅能夠足夠頻繁地遇到它。**12 只果蠅中有 10 只**到達距離其源頭 50 個虛擬毫米以內的位置。

這並不是 10 只果蠅在開放空氣中真正找到了氣味源，而是在受控條件下對一段「更像自然環境」的羽流重放進行導航。

對於每一種動態羽流，模型都生成了 2,000 條軌跡。在縮放羽流比較中，要求必須有一次有效進入並排除一開始就離源頭太近的軌跡後，最終分析了這 2,000 條中的 1,850 條。記憶在靠近源頭時幫助更大，因為連續幾次遭遇之間仍保留較一致的方向結構；在更下風、更湍亂的區域，幫助則更小。

這個限定本身就是結果的一部分。只有當外界保持足夠一致，前一次遭遇還能對下一次提供有用資訊時，一個緊湊的方向記憶才會有效。

這項研究沒有顯示什麼

- 它**沒有**顯示果蠅建立了一張完整的空間地圖。
- 它**沒有**顯示果蠅在未經修改的自然氣味羽流中自由飛行時也這樣做。
- 它**沒有**證明所有依賴氣味的導航都採用這一策略。
- 它**沒有**證明 EPG 或 FC2 神經元就是這種記憶唯一的物理儲存位置。
- 它**沒有**把擬合模型變成果蠅字面意義上的生物演算法。
- 它**不能**直接推廣到人類導航。

這項研究最強的地方，恰恰是它最具體的地方。閉迴路控制讓研究者能夠精確掌握每一次氣味遭遇；改變幾何結構、重播、建模、鈣造影和神經抑制，又分別檢驗了同一種解釋的不同環節。但行為、造影和神經抑制實驗使用的是不同果蠅群體；樣本量並沒有事先確定；資料收集和分析沒有隨機化或盲法；另外，不到 10% 的被固定果蠅因為適應、反應或追蹤問題被排除。

這些限制並沒有抹掉現象。它們只是給現象畫出了邊界。

重點摘要

被固定在虛擬氣味走廊中的果蠅走出氣味區後，會反覆返回自己已經無法聞到的邊界。改變濃度與走廊幾何、一個擬合的切換模型、神經造影以及光遺傳抑制，共同支持這樣一種解釋：果蠅使用的是緊湊的方向記憶，而不是完整地圖。EPG 神經元提供行為所需的當前朝向參照，而 FC2 活動與當前目標方向相符。這一結果只在受控的行走實驗中成立；它沒有找出記憶的細胞儲存位置，也沒有證明自由自然飛行時會執行同樣計算。

務實檢視

論文真正顯示了什麼：在閉迴路、固定果蠅的實驗中，果蠅會定向返回自己已經無法直接感知的虛擬氣味邊界。多組行為控制、建模和神經擾動共同支持一種向量式策略。

屬於推斷的部分：這種行為使用了一個緊湊的方向記憶，而且 FC2 群體活動表示當前導航目標。研究沒有直接讀取記憶內容。

論文沒有顯示什麼：完整的心理地圖；普遍適用於所有嗅覺導航的策略；自然羽流中的自由飛行表現；單一的記憶儲存位置；或一個可以直接類比到人類的機制。

主要侷限：只有一個物種和一套受控裝置；不同實驗使用不同果蠅群體和統計單位；鈣訊號是間接神經讀出；「必要性」干擾實驗不能證明「充分性」；自然化羽流仍然是經過重放和縮放的。

普通讀者應該有多大信心？可以高度相信，在這套裝置中，定向返回現象是真實的，而且中央復合體中的朝向與目標相關活動確實重要。可以對這個模型作為緊湊解釋抱有中等信心。至於把它原封不動推廣到開放空氣，或者稱它為一張完整地圖，則應該抱很低信心。

來源

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