

*TETRAMORIUM CAESPITUM* (LINNE, 1758)  
(HYMENOPTERA: FORMICIDAE)'DA RENKLİ GÖRMENİN AKROMATİK  
VE KROMATİK ÖZELLİKLERİNİN DAVRANIŞSAL ANALİZİ

Neslihan ÜREN  
DOKTORA TEZİ  
2009-EDİRNE  
Danışman  
PROF. DR. YILMAZ ÇAMLITEPE

## ÖZET

*Tetramorium caespitum* işçileri spektrumun hangi bölgelerinde gerçek renkli görmeye sahip olduklarının belirlenmesi için Y boru düzeneğinde eşdeğer ışık şiddetine sahip 370, 440, 540 ve 640 nm'lik ışık uyarılarının çeşitli kombinasyonlarına her bir uyarı besin ödüllü olacak şekilde eğitilmiş ve eğitim koşullarının kullanıldığı kontrol testleri ve ışık şiddetlerinin değiştirildiği kritik testler ile test edilmişlerdir. Sonuçlar işçilerin UV ve yeşil fotoreseptörlerine sahip olduklarını ve bu bölgeye karşılık gelen uyarıları ışık şiddetlerinden bağımsız olarak alternatif uyarılardan ayırt edebildiklerini göstermektedir.

Kırmızı bölge duyarlılıklarının olup olmadığını belirlemek için işçiler 590, 610, 630 ve 650 nm'lik ışık uyarılarına dairesel oriyantasyon platformunda, bu bölgede ışık uyarıları arasında olası L-reseptörü kaynaklı foton yakalamaya bağlı olarak bir ayırım yapıp yapamadıklarının belirlenmesi için ise 590 ve 640 nm'lik ışık uyarılarına Y boru düzeneğinde eğitilip test edilmişlerdir. Test sonuçları işçilerin L-reseptörü kaynaklı foton yakalamaya bağlı olarak kırmızı bölgede bir duyarlılığa sahip olduklarını, ancak kırmızı bölgeye karşılık gelen iki uyarı arasında bir ayırım yapamadıklarını göstermektedir.

Renk tonu ayırımı yeteneklerinin belirlenmesi için işçiler spektrumun gerçek renkli görmeye sahip oldukları UV ve yeşil bölgelerine karşılık gelen ve aralarındaki renk uzaklığı 40 nm olan 340-380 ve 510-550 nm'lik ışık uyarılarına Y boru düzeneğinde tekli ve ayırimsal şartlandırma prosedürleri ile eğitilmiştir. Test sonuçları işçilerin UV bölgede renk tonu ayırımı yapamadıklarını, ancak yeşil bölgede ayırimsal şartlandırma prosedürüne maruz kaldıklarında renk tonu ayırımı yapabildiklerini göstermektedir.

Işık şiddeti eşik değerlerinin belirlenmesi için dairesel oriyantasyon platformunda belli bir ışık şiddeti değerine sahip 370, 440, 540 ve 640 nm'lik ışık uyarılarına eğitilen işçiler testlerde uyarıları her biri için belli bir ışık şiddetine kadar algılayabilmişlerdir.

Aynı dalga boyuna sahip fakat ışık şiddetleri yönünden farklılık gösteren uyarılar arasındaki ayırım yeteneklerinin belirlenmesi için Y-boru düzeneğinde eğitilen işçilerle yapılan testler işçilerin bu uyarıları ışık şiddetindeki farklılıklara göre ayırt edebildiklerini göstermektedir.

**Anahtar Kelimeler:** *Tetramorium caespitum*, renkli görme, renk tonu ayırımı, fotoreseptör, akromatik görme, foton yakalama, ışık şiddeti ayırımı.

## SUMMARY

In order to reveal in which parts of the spectrum they have a true colour vision, workers of the ant *Tetramorium caespitum* were trained in a Y-maze apparatus to various combinations of monochromatic light stimuli of 370, 440, 540 and 640 nm of equal intensities. Tested stimuli were always kept food rewarded during training period. Workers were then tested in training conditions (control tests) and critical test conditions in which the light intensities of the rewarded stimuli were reduced by 1 log unit. The results show that workers are able to discriminate rewarded stimulus from unrewarded one irrespective of their intensities in UV and green range of the spectrum only. This strongly indicates that workers of the ant *T. caespitum* are UV – green dichromatic.

Workers were trained on a circular orientation assembly to light stimuli of 590, 610, 630 and 650 nm and to light stimuli of 590 and 640 nm in the Y-maze apparatus to test whether or not they have a sensitivity in the red range as well as an ability to make a discrimination between two stimuli by making use of a putative photon catch mechanism of their L-receptors. The results have clearly indicated a sensitivity to the red range of spectrum, but have not a capacity to make a discrimination between two stimuli in the red range.

In order to test putative fine colour discrimination ability, workers were trained by utilizing both absolute and differential conditioning procedures to light stimuli in UV and green range of the spectrum only. Light stimuli used were separated from each other by a 40 nm distance in both range (340-380 nm and 510-550 nm). The results have demonstrated that *T. caespitum* workers are able to make discrimination between two closely green stimuli of the spectrum, namely fine colour discrimination, but are not able to make such a discrimination UV range of spectrum.

Workers were trained on the circular orientation assembly to light stimuli of 370, 440, 540 and 640 nm of a constant intensity to determine their light intensity perception thresholds. Test results show that they could perceive all stimuli to some extent of intensity values.

In order to test light intensity discrimination ability, workers were trained in the Y-maze apparatus to two light stimuli of the same wavelengths with differing intensities. The results demonstrate that workers can use intensity differences even for discrimination of two identical light stimuli.

**Key Words:** *Tetramorium caespitum*, colour vision, fine colour discrimination, photoreceptor, achromatic vision, photon catch, light intensity discrimination.

## İÇİNDEKİLER

ÖZET .....	I
SUMMARY .....	II
İÇİNDEKİLER .....	III
1. GİRİŞ .....	1
2. GENEL BİLGİLER .....	11
2.1. Elektromanyetik Spektrum ve Işık .....	11
2.2. Renk .....	15
2.3. Görme .....	16
2.4. Görme Organları .....	22
2.5. Renkli Görme .....	30
2.6. Kırmızı Bölge Duyarlılığı .....	39
2.7. Renk Tonu Ayırımı .....	51
2.8. Işık Şiddeti Eşik Değeri ve Şiddet Ayırımı .....	63
2.9. <i>Tetramorium caespitum</i> Özellikleri .....	69
3. MATERYAL-METOT .....	72
3.1. Karıncalar .....	72
3.2. Deneysel Düzenek .....	73
3.3. İpuçlarının Ortadan Kaldırılması .....	77
3.4. Eğitim Prosedürü .....	77
3.5. Deneyler .....	78
4. SONUÇLAR .....	85
4.1. Renkli Görme Deneyleri .....	85
4.2. Kırmızı Bölge Duyarlılık ve L-reseptör Foton Yakalama Deneyleri .....	89
4.3. Renk Tonu Ayırım Deneyleri .....	92
4.4. Işık Şiddeti Eşik Değeri Deneyleri .....	96
4.5. Işık Şiddetine Bağlı Ayırım Deneyleri .....	100
5. TARTIŞMA .....	105
6. EKLER .....	132
7. KAYNAKLAR .....	137
8. TEŞEKKÜR .....	154
9. ÖZGEÇMİŞ .....	155

# 1. GİRİŞ

Omurgasızlar şubesinin bir sınıfı olan böceklerdeki renkli görme yeteneği ilk kez von Frisch (1914) tarafından bal arısı *Apis mellifera*'da tespit edilmiştir. Bu tarihten itibaren aynı tür üzerinde gerçekleştirilen çeşitli çalışmalar, bal arılarının renk öğrenme, renk tonu ayırımı ve renk sabitliği gibi özelliklere sahip olduğunu ortaya koymuştur (Labhart, 1974; Menzel ve Blakers, 1975; Peitsch ve ark., 1992; Brandt ve Vorobyev, 1996; Giurfa ve ark., 1997; Giger ve Srinivasan, 1997; Hill ve ark., 1997; Brown ve ark., 1998; Dyer, 1999; Giurfa ve ark., 1999; Lehrer, 1999; de Ibarra ve ark., 2000, 2001, 2002; Giurfa, 2004; Dyer ve Chittka, 2004a,b,c). Bununla birlikte, Hymenoptera takımının bir üyesi ve bal arılarının en yakın akrabası olan karıncaların spektral yetenekleri bakımından oldukça ihmal edilmiş bir grup olduğu görülmektedir. Günümüzde 12.000'i aşan tür sayısı ile temsil edilen karıncaların ([www.antbase.org](http://www.antbase.org)) spektral duyarlılıkları ile ilgili yapılan çalışmaların sadece 10 tür ile sınırlı kaldığı görülmektedir.

Karıncalar üzerindeki ilk spektral duyarlılık çalışması Tsuneki (1953) tarafından *Camponotus obscuripes* ve *Leptothorax spinosior* üzerinde gerçekleştirilmiştir. Yapılan çalışmada bu iki karınca türünün herhangi bir renk uyarımını öğrenme yeteneğine sahip olmadığı belirtilmiştir. Karıncaların monokromatik ışık uyarımları ile tek ya da iki taraflı olarak aydınlatılan bir deney düzeneğinde kuluçka materyallerini yuvalarına taşımaları yönünde eğitilerek test edildikleri deneyler sonucunda elde edilen veriler, söz konusu karıncaların deney düzeneği iki taraflı olarak aydınlatıldığında daima yüksek ışık şiddetine sahip uyarım yönünde tercih sergilediklerini göstermektedir. Tsuneki (1953) tarafından gerçekleştirilen bu çalışmada elde edilen bütün veriler karıncaların renk öğrenme yeteneklerinin olmadığı, herhangi bir ışık uyarımına karşı verdikleri tepkinin sadece ışığın şiddet özelliğiyle alakalı olduğunu gösterir yöndedir.

Tsuneki (1953) tarafından elde edilen bu negatif sonucun ardından, *Solenopsis saevissima* türü üzerinde Marak ve Wolken (1965) tarafından gerçekleştirilen çalışmada ateş karıncalarının monokromatik ışık uyarımlarına verdikleri tepkiler neticesinde bu türün 360, 505 ve 620 nm'lerde maksimum düzeyde duyarlılık sergiledikleri tespit edilmiştir. Elde edilen verilerin en ilgi çekici yanı, adı geçen karınca türünün böcekler arasında yaygın bir özellik olmayan spektrumun kırmızı bölgesine karşı duyarlılık

sergilemiş olmasıdır. Yapılan çalışmada kırmızı bölgedeki bu duyarlılığı özelleşmiş bir fotoreseptör tipiyle ilişkilendirmenin mümkün olmadığı belirtilmiştir. Çünkü elde edilen bu duyarlılık değerleri aksiyon spektrumu değerleridir ve aksiyon spektrumu bütün fotoreseptör tiplerinin toplam duyarlılığıdır, dolayısıyla tek bir fotoreseptör tipinin duyarlılığı ile karıştırılmaması gerekmektedir. Bu bilgiler doğrultusunda, Marak ve Wolken tarafından ateş karıncasında gözlenen kırmızı bölge duyarlılığı, retinula hücrelerini çevreleyen pigment granülleri ya da görünür spektrumun kırmızı kısmını geçirip diğer kısımlarını geçirmeyen filtreler gibi görev yapan ommokromların etkisiyle açıklanmaya çalışılmıştır.

*Formica polyctena* türü üzerinde gerçekleştirilen elektrofizyolojik ve davranışsal çalışmalar sonucunda, adı geçen karınca türünün 361 ve 500 nm'lere karşı maksimum duyarlılık sergilediği, diğer bir ifadeyle UV-yeşil dikromatik renkli görme yeteneğine sahip olduğu tespit edilmiştir (Kiepenhauer, 1968; Roth ve Menzel, 1972; Menzel, 1973; Menzel ve Knaut, 1973). Bunun yanı sıra, Kiepenheuer (1968) tarafından gerçekleştirilen çalışmada, *F. polyctena*'nın UV (325 nm) ve sarı-yeşil (570 nm) bölgelerde renk ayırımı yeteneğine sahip olduğu da belirtilmiştir.

Karıncaların renkli görme yeteneklerinin araştırıldığı çalışmalar incelendiğinde, çöl karıncası *Cataglyphis bicolor*'un sıklıkla tercih edilen bir denek olduğu görülmektedir. Duelli ve Wehner (1973) tarafından gerçekleştirilen çalışmada, görüş açılarının önüne 410 nm'den daha kısa dalga boylarının geçişini engelleyen filtreler konulması durumunda çöl karıncasının yönünü kaybettiği tespit edilmiş ve bu veriden hareketle *C. bicolor* karıncasının çöl ortamında gerçekleştirdiği polarize ışık oriyantasyonu için sahip olduğu UV fotoreseptörleri kullandığı ileri sürülmüştür.

Wehner ve Toggweiler (1972) çöl karıncası *C. bicolor* işçilerini monokromatik ışık uyarılarına karşı verdikleri tepkileri tespit etmek adına eğiterek test etmişlerdir. Elde ettikleri sonuçlar, bu karınca türünün spektral duyarlılık fonksiyonunun UV bölgede 350 nm, mavi-yeşil bölgede 500–520 nm ve kırmızı bölgede 600 nm olmak üzere 3 pik ile karakterize edildiğini göstermektedir. Aynı çalışmada, çöl karıncasının dalga boyu ayırım fonksiyonunun 380 ve 550 nm'lerde iki pik duyarlılığı gösterdiği de tespit edilmiştir. Elde edilen tüm sonuçların değerlendirilmesi durumunda *C. bicolor*'un trikromatik renkli görme yeteneğine sahip olduğu ileri sürülmüştür.

Aynı karınca türü üzerinde Herling (1976) tarafından gerçekleştirilen çalışmada çöl karıncasının petek gözleri incelenmiş ve bu karınca türünün petek gözlerinde farklı ommatidium çeşitleri olduğu tespit edilmiştir. Bu ommatidium çeşitlerinden tip III'te bulunan dört retinula hücrelerinde uzun dalga boyu reseptörleri, diğer dört retinula hücrelerinde ise UV reseptörleri olduğu belirtilmiştir. Dolayısıyla, Herling tarafından elde edilen bulgular Wehner ve Toggweiler tarafından ileri sürülen trikromatlığın en azından UV ve yeşil bölgelere duyulan duyarlılık kısmını teyit eder niteliktedir. Ancak, *C. bicolor* üzerinde Kretz (1979) tarafından gerçekleştirilen çalışma sonucunda ileri sürülen çöl karıncasının dikromatlığın da ötesinde bir renkli görme yeteneğine sahip olduğu bilgisi tartışmaların ortaya çıkmasına neden olmuştur.

*C. bicolor* işçilerini Y-borudan oluşan deney düzeneğinde, 320–627 nm'ler arasındaki 20 tane monokromatik ışık uyarana eğiterek test eden Kretz (1979), bu türün spektral duyarlılık fonksiyonunun 342, 425, 505 ve 570 nm'lerde 4 pik noktasına sahip olduğunu tespit etmiştir. Tespit edilen bu pik noktalarının özelleşmiş bir fotoreseptöre karşılık gelip gelmediğini belirlemek adına gerçekleştirilen davranış deneyinde ise, karıncaların test edilen 16 farklı dalga boyu arasında 382 nm (UV), 449 nm (mavi-yeşil) ve 550 nm (yeşil-sarı) değerlerinde maksimum düzeyde ayırım yapabilme yeteneğine sahip oldukları belirlenmiştir. Elde edilen sonuçlardan hareketle, *C. bicolor*'un spektrumun UV, mavi, yeşil ve yeşil-sarı bölgelerine özelleşmiş 4 farklı fotoreseptör tipine sahip olduğu, dolayısıyla tetrakromatik renkli görme yeteneği sergilediği ileri sürülmüştür. Kretz (1979) tarafından elde edilen bu uzun dalga boyu duyarlılığı, *Solenopsis saevissima* türünde olduğu gibi bu dalga boyları için özelleşmiş bir fotoreseptörle ilişkilendirilmemelidir. Çünkü bu tür üzerinde Mote ve Wehner (1980) ve Labhart (1986) tarafından gerçekleştirilen intraselüler çalışmalar *C. bicolor*'un ommatidiumlarında sadece UV ve yeşil fotoreseptörlerin var olduğunu göstermektedir. Ancak, çöl karıncası üzerinde gerçekleştirilen davranışsal ve fizyolojik çalışmalarda farklı sonuçların elde edilmiş olması açıklanamamaktadır.

Kretz (1979) tarafından elde edilen sonuçların tek ilgi çekici yanı, çöl karıncasının daha önceki çalışmalarda belirtilenden daha gelişmiş olan tetrakromatik renkli görme yeteneğine sahip olmasının ileri sürülmesi değil, aynı zamanda böcekler arasında yaygın olmayan 550 nm'den yüksek dalga boylarına karşı gösterilen duyarlılıktır. Yapılan filogenetik çalışmalar sonucunda böceklerin atasal olarak UV,

mavi ve yeşil fotoreseptörlere sahip oldukları bilinmektedir (Briscoe ve Chittka, 2001). Bu filogenetik çalışmalar, bazı Lepidopter türlerinin (Kelber ve Pfaff, 1999; Kinoshita ve ark., 1999; Briscoe ve Chittka, 2001; Qiu ve Arikawa, 2003) ve Hymenopterlerden 3 Symphyta türü (*Xiphydria camelus*, *Tenthredo scrophulariare*, *T. campestris*) ve bir andrenid arının (*Callonychium petuniae*) 550 nm'den büyük dalga boylarına duyarlı fotoreseptörlere sahip olduklarının tespit edilmesine neden olmuştur (Briscoe ve Chittka, 2001). Kretz (1979) yaptığı çalışma neticesinde elde ettiği böylesi beklenmedik bir bulgu ile ilgili çeşitli olasılıklar ileri sürmüştür. Bu olasılıklardan biri bu türün petek gözlerinde bulunan ommatidiumlardaki retinula hücrelerinin sahip olduğu konumsal durumdur. *C. bicolor*'un petek gözlerindeki ommatidiumlar, 8 distal ve 1 tane proksimal retinula hücresinden meydana gelmektedir. Yapılan çalışmada proksimal hücrenin 530–540 nm'ye duyarlı fotopigment içerdiği, distal hücrelerde ise UV, mavi ve yeşil dalga boylarına karşı filtre görevi yapan pigment granüllerinin bulunduğu belirtilmiştir. Dolayısıyla, distal hücrelerin meydana getirdiği böylesi bir yalıtım etkisi, proksimal hücredeki fotopigmentin duyarlılığını daha uzun dalga boylarına doğru kaydırabilmektedir. Bu durumla ilgili ileri sürülen ikinci olasılık; komşu rhabdomerler arasındaki optik bağlantının lateral filtrasyon etkisine yol açarak, uzun dalga boyu duyarlılığını ortaya çıkarmış olabileceğidir. Kretz (1979) tarafından ileri sürülen üçüncü ve son olasılık ise; rhabdomerler arasında yer alan yalıtım pigmentlerinin göç hareketi sırasında meydana gelen lateral filtrasyon etkisinin, yeşil fotoreseptörün uzun dalga boylarına ait fotonları yakalamasına neden olmasıdır. Böylesi bir durumun, su akrepleri (Bruckmoser, 1968) ve kerevitlerde (Goldsmith, 1978) yeşil fotoreseptör duyarlılığını 30–35 nm civarında uzun dalga boylarına doğru kaydırıldığı bilinmektedir.

Ancak, o dönem Kretz (1979) tarafından belirtilmemiş olmasına rağmen, günümüz bilgilerine göre söyleyebileceğimiz diğer bir olasılık ise duyarlılık eğrisi uzun dalga boylarına uzanan yeşil fotoreseptörlerin uzun dalga boyu bölgesinden gelen fotonlar tarafından uyarılabilmiş olmasıdır (photon catch). Böyle bir uzun dalga boyu duyarlılığı gerçek renkli görme tanımından tamamen uzak olup, ışığın akromatik ipuçlarına dayanılarak ortaya çıkmaktadır. *Macroglossum stellatarum* güvesinin özelleşmiş bir fotoreseptöre sahip olmamasına rağmen, ışığın şiddet özelliğine



dayanarak kırmızı dalga boylarını algılayabildiği kanıtlanmıştır (Kelber, 1996; Kelber ve Henique, 1999).

Lieke (1981) tarafından *Myrmecia gulosa* karıncası üzerinde gerçekleştirilmiş olan hücre içi çalışma sayesinde bu karınca türünün UV ve yeşile duyarlı dikromatik renkli görme yeteneğine sahip olduğu ortaya çıkarılmıştır. Yapılan çalışmada retinula hücrelerinden elde edilen reseptör sinyalleri kaydedilerek bilgisayar ortamında değerlendirilmiş ve retinula hücrelerinin en fazla UV ve yeşil dalga boylarına duyarlılık gösterdiğinin tespit edilmesi bu sonucun ileri sürülmesine neden olmuştur.

*Atta sexdens rubropilosa* alt türü karınca üzerinde Martinoya ve arkadaşları (1975) tarafından gerçekleştirilen elektoretinogram çalışmasında ise karanlık adaptasyonuna tabi tutulan karınca işçilerinin 425–650 nm’ler arasındaki dalga boylarına karşı verdikleri tepkiler incelenmiş ve maksimum tepkinin 500 nm civarında verildiği tespit edilmiştir. Ancak, yapılan çalışmanın dikkat çekici yönü, test edilen dalga boyu aralığına UV bölgenin dâhil edilmemiş olmasıdır. Bu durumla ilgili bir açıklama yapılmamasına rağmen, söz konusu türün UV fotoreseptöre sahip olma olasılığı oldukça yüksektir.

von Frisch (1914) tarafından arıların kırmızı renge eğitilemediği belirtildiğinden bu yana arılar ve diğer pek çok böcek türü kırmızı körü kabul edilmişlerdir. Bundan dolayı, arıların denek olarak kullanıldığı pek çok davranışsal çalışma araştırmacının gözlem yapmasını kolaylaştırmak adına loş kırmızı ışık altında gerçekleştirilmiştir. Ancak, Kühn (1924) tarafından arıların üst duyarlılık sınırının 650 nm olduğu ve bazı bilim adamları tarafından bu türün kırmızı renge eğitilebilecekleri, bu rengi öğrenebilecekleri hatta kırmızı dalga boyu bölgesindeki ışık uyarılarını ayırt edebilecekleri ileri sürüldükten sonra (Molitor, 1939; Kugler, 1943, Daumer, 1956) bu genel kanı hakkında akıllarda soru işaretleri uyanmıştır.

Uzun yıllar boyunca arıların en yakın akrabası olması sıfatıyla kırmızı körü kabul edilen karıncalarla ilgili aksi bilgiler ise *Lasius niger* (Depickere ve ark., 2004) ve *Formica pratensis* (Çamlıtepe ve ark., 2006) türleri üzerinde gerçekleştirilen çalışmalardan elde edilmiştir. Karanlığın ve kırmızı ışık uyarısının *L. niger* türünün majör ve minör işçileri üzerindeki toplanma davranışına etkisini inceleyen Depickere ve arkadaşları (2004), her ne kadar iki işçi sınıfının bireyleri arasında zamansal ve grup büyüklüğü bakımından farklılıklar olsa da kırmızı ışık uyarısının bu türün işçileri

üzerinde toplanma davranışını ortaya çıkardığını gözlemlemişlerdir. Ancak, bu türün petek gözlerinde kırmızı dalga boyuna özelleşmiş bir fotoreseptörün olmayışı, kırmızı ışığın oselluslar ile algılanabileceği fikrinin ileri sürülmesine neden olmuştur. *Formica pratensis* türü üzerinde Çamlıtepe ve arkadaşları (2006) tarafından gerçekleştirilen renkli görme çalışmasında da söz konusu karınca türünün özelleşmiş bir kırmızı fotoreseptöre sahip olmamasına rağmen spektrumun kırmızı dalga boyu bölgesindeki ışık uyarılarına karşı duyarlılık sergilediği ve oriyantasyon gösterdiği belirtilmektedir. Dairesel oriyantasyon platformunda besin ödüllü olarak 590, 610, 630 ve 650 nm'lik ışık uyarılarına eğitilen *F. pratensis* işçileri gerçekleştirilen kontrol testlerinde 590, 610 ve 630 nm'lik ışık uyarılarına karşı anlamlı bir yönelim gösterirken, 650 nm'nin test edildiği durumda oriyantasyon platformunda rasgele dağılım sergilemişlerdir. Yapılan çalışmada, tespit edilen bu kırmızı dalga boyu algısının büyük olasılıkla sahip olunan yeşil fotoreseptörün maksimum duyarlılık değerinden daha uzun dalga boylarından gelen fotonları yakalayabilme özelliğinden ortaya çıktığı belirtilmiştir. Dolayısıyla, böylesi bir duyarlılık her ne kadar gerçek renkli görme tanımından uzak olsa ve sadece ışığın akromatik özelliğine dayanılarak gerçekleştirilse de karıncaların oriyantasyonlarının belirli bir şiddet değerine sahip olan ışık uyarılarından etkilenebildiğinin ortaya çıkarılması bakımından önemlidir.

Karıncalar üzerinde yapılan diğer bir çalışma Aksoy (2007) tarafından *Formica cunicularia* türü üzerinde gerçekleştirilmiştir. Bu çalışma *F. cunicularia* türünün renkli görme yeteneği ve kırmızı bölge duyarlılığıyla ilgili elde edilen veriler bakımından oldukça önemlidir. Ayrıca karıncaların renk tonu ayırımı ve ışık şiddeti ayırımı yetenekleri, bunun yanı sıra duyarlı olunan ışık uyarılarının eşik değerlerinin tespiti gibi daha önce karıncalar üzerinde ayrıntılı bir şekilde araştırılmamış konuların araştırılması anlamında da dönüm noktası kabul edilebilir.

*F. cunicularia* karıncasının renkli görme yeteneğinin araştırıldığı deneylerde, Y-borudan oluşan ikili seçim düzeneğinde besin ödüllü olarak 370, 440, 540 ve 640 nm'lik dalga boylarının farklı ikili kombinasyonlarına eğitilerek test edilen karıncaların spektrumun UV ve yeşil bölgesindeki dalga boylarını ışık şiddetinden bağımsız bir şekilde ayırt edebildikleri tespit edilmiş ve bu karınca türünün UV ve yeşile duyarlı dikromatik renkli görme yeteneğine sahip olduğu belirlenmiştir.

Aynı çalışmada *F. cunicularia* işçilerinin kırmızı bölge dalga boylarına karşı olan olası duyarlılıklarının tespit edilmesi adına karınca işçileri dairesel oriyenasyon platformunda 590, 610, 630 ve 650 nm'lik ışık uyarılarına besin ödüllü olarak eğitilerek test edilmişlerdir. *F. cunicularia* işçilerinin dairesel oriyenasyon platformunda gösterdikleri dağılımlar 590 ve 650 nm'leri akromatik ipuçları ile algılayabildiklerini göstermektedir. Gerçekleştirilen testlerde 610 ve 630 nm'ye karşı elde edilen anlamsız sonuçlar Aksoy (2007) tarafından o anki test koşullarında işçileri rahatsız edebilecek içsel ya da belirlenemeyen dış kaynaklı bir etmene bağlanarak açıklanmaya çalışılmıştır. Aynı çalışmada *F. cunicularia* karıncasının spektrumun bu bölgesinde L-reseptörünün foton yakalamasına bağlı olarak ayırım yapım yapamadıklarını tespit edebilmek adına, karınca işçileri Y-borudan oluşan ikili seçim düzeneğinde 590 ve 640 nm'lik dalga boylarına ikili seçim düzeneği kullanılarak eğitilmişlerdir. Eğitimden sonra gerçekleştirilen kritik testlerde ise karınca işçileri pozitif ışık uyarımı olan 590 nm'nin ışık şiddetinin sırasıyla 10 ve 100 kat düşürüldüğü testlere tabi tutulmuşlar ve işçilerin uyarımlar arasındaki tercihleri belirlenmiştir. Bu deneylerden elde edilen veriler sonucunda ise, *F. cunicularia* işçilerinin kırmızı körü olmalarına rağmen, L-reseptörlerinin foton yakalama özelliğine bağlı olarak spektrumun kırmızı bölgesinde 590 ve 640 nm'lik ışık uyarımları arasında ayırım yapabildiklerini, ancak bu ayırımı gerçek renkli görme yeteneğinden ziyade ışık şiddetine bağlı olarak gerçekleştirdikleri ileri sürülmüştür.

*F. cunicularia* karıncasının spektrumun aynı renk bölgesine karşılık gelen birbirlerine çok yakın iki dalga boyu arasındaki ayırım yeteneklerinin de ölçüldüğü çalışmada, karınca işçileri ikili seçim düzeneğinde daha önce duyarlı oldukları tespit edilen UV ve yeşil spektrum bölgelerinde tekli ve ayırimsal şartlandırma prosedürlerine maruz bırakılarak eğitilmişlerdir. Tekli şartlandırma prosedüründe Y-borunun yan kollarının açıldığı beslenme kaplarından sadece bir tanesinde ışık uyarımı varken, ayırimsal şartlandırma prosedüründe her iki kaptaki da ışık uyarımı bulunmaktadır. Elde edilen sonuçlar doğrultusunda *F. cunicularia* karıncasının UV bölgede sadece ayırimsal şartlandırma prosedürüne maruz kaldığında eğitildiği dalga boyunu alternatif dalga boyundan ayırt edebilmesinden ötürü, bu bölgede renk tonu ayırımı yeteneğine sahip olduğu ancak ayırımındaki performansları üzerinde eğitimde uygulanan koşulların etkili olduğu belirtilmiştir. Spektrumun yeşil bölgesinde tekrarlanan testlerde ise karınca

işçileri her iki eğitim prosedüründe de eğitildikleri dalga boyunu alternatif dalga boyundan ayırt edebilmişlerdir ki bu durum *F. cunicularia* karıncasının spektrumun yeşil bölgesinde gelişmiş bir renk tonu ayırımı yeteneğine sahip olduğunu göstermektedir.

Spektrumun 370, 440, 540 ve 640 nm'lik ışık uyarılarının algılanmalarının mümkün olabileceği en düşük şiddet değerlerinin belirlenmesine yönelik olarak yapılan deneylerde, dairesel oriyantasyon platformunda belirli bir şiddete sahip ışık uyarılarına eğitilen karıncalar, nötral yoğunluk filtreleri aracılığıyla ışık uyarılarının şiddetlerinin kademeli olarak düşürüldüğü testlere tabi tutulmuşlardır ve bu testler karıncalarda görsel algının kaybolduğu şiddet değerine ulaşıncaya kadar devam etmiştir. Elde edilen sonuçlar doğrultusunda, *F. cunicularia* karıncasında görsel algıya izin veren en düşük ışık şiddeti değerlerinin, UV bölgede  $0.44 \times 10^{10}$  foton, mavi bölgede  $1,1 \times 10^{11}$  foton, yeşil bölgede  $1,1 \times 10^9$  foton, kırmızı bölgede ise  $1,1 \times 10^{11}$  foton olduğu ileri sürülmüştür.

Aksoy (2007) tarafından aynı çalışmada *F. cunicularia* türünün aynı dalga boyuna sahip iki ışık uyarısını sadece şiddet farklılıklarına göre ayırt edip edemeyeceğini test ettiği deneylerde, karınca işçileri ikili seçim düzeneğinde biri diğerinden 10 kat daha düşük şiddet değerine sahip iki uyarana, yüksek şiddetli olan besinle ilişkilendirilecek şekilde eğitilmişlerdir. Eğitimden sonra gerçekleştirilen deneylerde pozitif ışık uyarısının şiddeti nötral yoğunluk filtreleri aracılığıyla kademeli olarak düşürülmüş ve deneyler ayırımın yapılamadığı şiddet değerine ulaşıncaya kadar devam etmiştir. Elde edilen sonuçlar doğrultusunda, *F. cunicularia* işçilerinin aynı dalga boyuna sahip iki ışık uyarımı arasında sadece şiddet farklılığını kullanarak ayırım yapabilmesi için uyarılar arasında spektrumun UV ve yeşil bölgelerinde 100 kat, mavi bölgesinde ise 10 kat şiddet farklılığı olması gerektiği belirtilmiştir.

Gerek yukarıda verilen bilgilere gerekse karıncalar üzerinde yapılan çalışmaların özetlenmiş olduğu Tablo 1'e bakıldığında günümüzde 12.000'i aşan tür sayısı ile temsil edilen, bunun yanı sıra farklı habitat tercihlerine, beslenme alışkanlıklarına, besin arama davranışlarına ve ommatidial optiğe sahip olan karıncalar üzerinde gerçekleştirilen renkli görme çalışmalarının sadece 10 tür ile sınırlı kalmış olması bu alandaki büyük eksikliği gözler önüne sermektedir.

Karınca türü	Spektral duyarlılık	Kullanılan teknik / Referans
<i>Camponotus obscripes</i>	Herhangi bir renk uyarısına karşı ilişkili bir öğrenme yok, daima parlak olan uyarana yönelim var	Davranışsal (Tsuneki, 1953)
<i>Leptothorax spinosior</i>	360, 505 ve 620 nm'lerde maksimum duyarlılık	Aksiyon spektrumu (Marak ve Wolken, 1965)
<i>Solenopsis saevissima</i>	1- 325 ve 570 nm'de renk ayırımı	Davranışsal (Kiepenhauer, 1968)
<i>Formica polyctena</i>	2- 361 ve 500 nm'de maximum duyarlılığı olan UV ve yeşil fotoreseptörleri	Elektrofizyolojik (Roth ve Menzel, 1972)
	3- Karanlık adaptasyonu sonrası 361 495 nm'lerde maksimumları olan duyarlılık eğrisi	ERG (Menzel, 1973)
	4- Kromatik adaptasyon sonrası pigment hareketleri ile UV-Yeşil duyarlılığı	Pigment hareketi (Menzel ve Knaut, 1973)
<i>Cataglyphis bicolor</i>	1- 350, 500–520 ve 600 nm'lerde spektral duyarlılık fonksiyonu 380 ve 550 nm'lerde maksimum değerleri olan dalga boyu ayırımı fonksiyonu.	Davranışsal (Wehner ve Toggweiler, 1972)
	2- Polarize ışık oriyantasyonunda UV fotoreseptörlerinin kullanımı	Davranışsal (Duelli ve Wehner, 1973)
	3- UV ve yeşil duyarlılığı	Inteaselüler (Herrling, 1976)
	4- 342, 425, 505 ve 570 nm'ler spontan spektral duyarlılık fonksiyonu 382, 449 nm ve 550 nm'lerde dalga boyu ayırımı fonksiyonu	Davranışsal (Kretz, 1979)
<i>Myrmecia gulosa</i>	UV-viyole ve yeşile duyarlılık	Elektrofizyolojik (Lieke, 1981)
<i>Atta sexdens rubropilosa</i>	500 nm civarında maksimum duyarlılık	Elektrofizyolojik (Martinoya vd. 1975)
<i>Lasius niger</i>	Kırmızı dalga boyu karşısında toplanma davranışı sergileme	Davranışsal (Depickere ve ark. 2004)
<i>Formica pratensis</i>	Kırmızı bölgede duyarlılık	Davranışsal (Çamlıtepe ve ark. 2006)
<i>Formica cunicularia</i>	1- UV ve yeşil duyarlılığı	Davranışsal (Aksoy, 2007)
	2- Kırmızı bölge duyarlılığı	
	3- UV bölgede ayırimsal şartlandırma prosedüründe, yeşil bölgede hem tekli hem de ayırimsal şartlandırma prosedüründe renk tonu ayırımı yeteneği	

**Tablo 1.** Günümüze kadar incelenen karınca türlerinde tespit edilen spektral duyarlılık değerleri ve kullanılan yöntemler.

Bunun yanı sıra, canlıların spektral duyarlılıkları sadece renkli görme çalışmaları ile sınırlı kalmamalı, renk tonu ayırımı yeteneği, uzun dalga boyu duyarlılığı, akromatik ipuçlarının algılanması, şiddet eşik değerinin belirlenmesi gibi çalışmalara da ağırlık verilmelidir. Bal arıları ve Lepidopterler’de ayrıntılı bir şekilde araştırılmış bu özelliklerin durumu karıncalar üzerinde gerçekleştirilecek araştırmalarla da yaygınlaştırılmalıdır.

Dolayısıyla bu çalışmada, *Tetramorium caespitum* işçilerinin davranışsal olarak;

- a) Dalga boyu ayırımı (renkli görme) yapıp yapamadıklarının tespiti,
- b) Olası bir kırmızı duyarlılığının varlığına dair kanıt aranması ve eğer var ise bu duyarlılığın ayrı bir kırmızı fotoreseptörü tipi ya da akromatik özellikler ile ilişkisinin olup olmadığının tespiti,
- c) Dalga boyları birbirlerine çok yakın ve spektrumun aynı renk bölgesine karşılık gelen uyarılar arasında ayırım (renk tonu ayırımı) yapıp yapamadıklarının tespiti,
- d) Şiddet algılanmasının eşik değerinin tespiti,
- e) Aynı dalga boyuna sahip monokromatik uyarılar arasında şiddet farklılıklarının algılanıp algılanmadığının tespiti amaçlanmıştır.

## 2. GENEL BİLGİLER

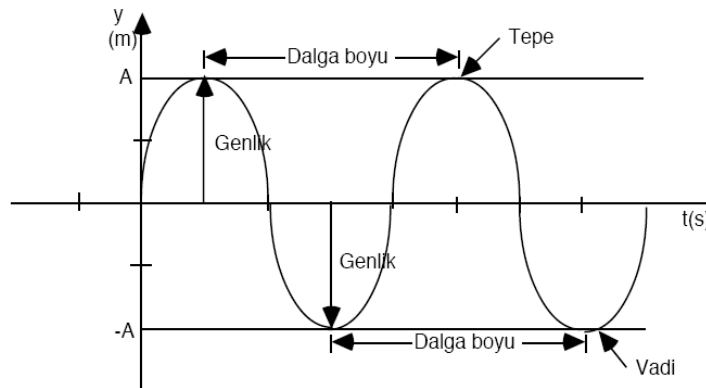
### 2.1. Elektromanyetik Spektrum ve Işık

Işık ve görme olayı, bilimin incelediği en çok merak uyandıran konular arasındadır. Çevremizdeki dünya hakkında ayrıntılı bilgi elde etmek için, diğer duyularımızdan daha çok görme duyumuz ve renk sezgimize bağımlı bir şekilde yaşarız. Duyularımızın algıladığı fiziksel oluşumlar içinde ışık, en önemlisi ve belki de en hayret uyandırıcısıdır. Görme duyumuz bize, çevremizdeki nesnelerin şekil, büyüklük ve renkleri hakkındaki bilgileri büyük bir duyarlılıkla verir. Işık bizim görmemizi sağlamasına rağmen, biz ışığı göremeyiz, yani ışığın fiziksel yapısını doğrudan algılayamayız. Görme olayı ve ışığın yapısı, modern bilimin başlangıcından çok daha önce açıklanmaya çalışılan önemli konulardı. Cevaplanması en güç olan soru “ışık nedir?” idi. Işık bir parçacıklar akışı mıydı veya bir tür dalga mıydı? Yıllar boyunca bu zıt görüşleri destekleyen hipotezler ileri sürüldü.

İlk defa 1876 yılında ünlü fizikçi Isaac Newton tarafından ileri sürülen ve 19. yüzyılın başlarına kadar bilim insanlarınınca kabul edilen teoriye göre; ışık kaynağından çıktığında parçacıklar halinde yayılmakta ve bu parçacıkların gözde meydana getirdiği uyarımlar sonucunda görme olayı gerçekleşmektedir. Newton teorisine göre uzay boştur, titreşimleri destekleyecek ve yayacak bir madde yoktur. Öte yandan parçacıklar boşlukta saptırılmadan doğrusal yollar boyunca hareket edebilirler. Işık parçacıklarının yerçekiminden etkilenmiyor oluşları, Newton tarafından bu parçacıkların sahip oldukları çok büyük hızları ile açıklanmıştır. 1678 yılında Hollandalı fizikçi ve gökbilimci Christian Huygens, Newton’un ileri sürdüğü parçacık teorisinin aksine ışığın kırılması ve yansması olaylarının dalga modeliyle de açıklanabileceği görüşünü ortaya atmıştır. Ancak Newton’un şöhreti ve etkisi nedeniyle 18. yüzyıl boyunca ışığın parçacık modeli bilim adamları tarafından kabul edilmiştir. 1801’de Thomas Young ışığın dalga teorisini destekleyen ve uygun koşullar sağlandığında dalgalar gibi

girişime uğradığını gösteren teorisini ileri sürmüştür. Ancak, Young deneyinin matematiksel teorisi Fransız fizikçi Augustin Fresnel tarafından açıklanmaya kadar, 15 yıl boyunca genel kabul görmemiştir. Fresnel teorisi ışığın enine dalga olduğunu ve ışığın kutuplaşabildiğini (polarize ışık) gösterir. 1873 yılında Maxwell ışığın bir çeşit elektromanyetik dalga olduğunu ileri sürmüştü ve daha sonraki yıllarda Hertz tarafından Maxwell teorisi ispatlanmıştır. 19. yüzyılın sonlarına doğru Planck ve Einstein tarafından yapılan çalışmalar sonucu tekrar tanecik modeli güçlenmiş ve ışık enerjisini taşıyan ve kütlesi olmayan bu tanecikler Einstein tarafından foton olarak isimlendirilmiştir. 20. yüzyıla kadar iki farklı modelle açıklanmaya çalışılan ışık hakkındaki tartışmalara 1920 li yıllarda De Broglie ve Schrödinger tarafından farklı bir bakış açısı getirilmiş ve bu bilim adamlarınca ışığın tek bir modelle açıklanamayacağı, ışığın hem dalga hem de parçacık özelliği gösteren çift yapıya sahip olduğu öne sürülmüştür. Günümüzde de kabul edilen bu teoriye göre ışık, bazen dalga bazen de parçacık davranışı gösteren bir tür enerjidir (Bueche ve Jerde, 2000).

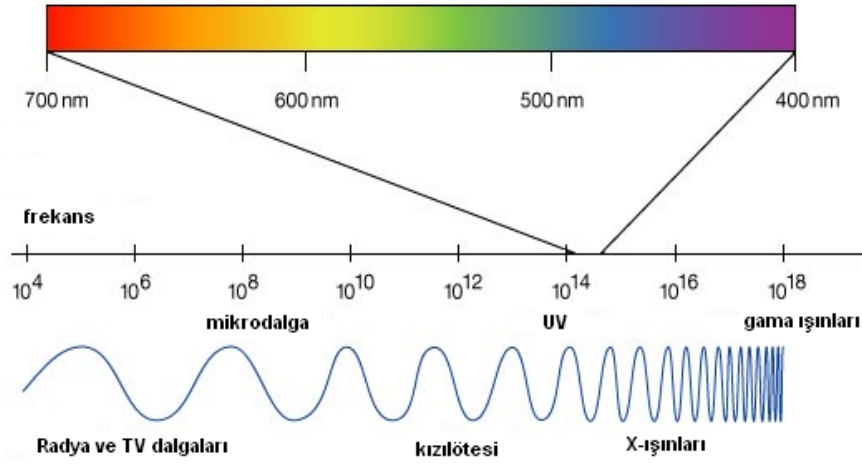
Güneşten gelen ve 300.000 km/s'lik hızla yayılan enerji farklı dalga boyunda ışıklardan oluşan elektromanyetik spektrumu meydana getirmektedir. Işık, maddenin fiziksel yapısındaki atomik etkileşim sonucu meydana gelen bir enerji türüdür. Kaynağından çıktıktan sonra ışık, her yöne doğru dalgalar şeklinde ilerler. Bir dalganın, dalga boyu ve frekansı olmak üzere iki temel özelliği vardır. Dalga boyu, birbirine komşu iki dalganın tepe noktaları arasındaki mesafedir. Frekans ise belli bir noktadan, belli bir birim zaman içinde geçen dalga sayısıdır. Işığın yayılma hızı dalga boyu ile frekansının çarpımına eşittir. Bir ışığın frekansı o ışığın rengini belirlemektedir (Şekil 1).



Şekil 1: Bir dalga ve özellikleri



Elektromanyetik spektrumu oluşturan gama ve X ışınları, mor ötesi (ultraviyole), görünen ışık ve kızıl ötesi ışınlarıyla (infra-red), mikro dalgalar, radyo, radar ve televizyon dalgalarının farklı özellikler göstermesi, sadece aralarındaki dalga boyu farklılığından kaynaklanmaktadır. Bu durum ise, elektromanyetik dalgaları taşıyan foton adını verdiğimiz parçacıkların ihtiva ettiği enerji miktarına bağlıdır. Fotonun enerjisi ne kadar fazla ise, dalga boyu o kadar kısa, frekansı ise o kadar fazladır. Buna göre, dalga boyu ve frekans arasında ters orantılı bir ilişki söz konusudur. Örneğin; kırmızı ışık daha yüksek bir dalga boyuna sahip olmasına rağmen, mavi ışıktan daha düşük frekanslıdır (Şekil 2).

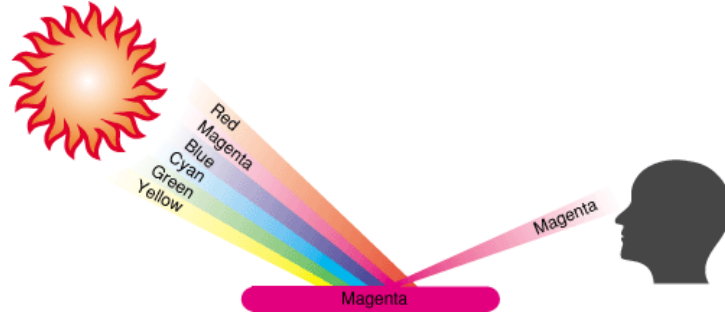


**Şekil 2:** Elektromanyetik spektrumu oluşturan dalga boyları ve bu dalga boylarının sahip oldukları frekans değerleri

Kaynağı özellikle güneş olan ve yeryüzüne ulaşan radyasyonun yaklaşık %5'ini oluşturan mor ötesi (UV) ışınlar, kısa dalga boyu ve yüksek enerjisi nedeniyle her çeşit mikroorganizmayı öldürebilir. Bu özelliğinden dolayı bu ışınlar tıpta sterilizasyon işleminde kullanılır. UV ışığın en büyük anti-mikrobik etkinliği 250–260 nm (253,7 nm) dalga boyu bölgesindedir. Atmosferdeki ozon miktarındaki azalmadan dolayı dünyanın UV radyasyona maruz kalma düzeyi gün geçtikçe artmaktadır. UV dalga boyunu algılayabilen canlılarda bu ışınlar beslenme, kur yapma ve avın tanınması gibi davranışlarda kullanılabilirler. Güneş ışığında bulunan UV ışın derimizle temas ettiğinde kemik ve diş gelişimi için gerekli olan D vitamininin aktifleşmesini sağlar.

Ancak, olumlu özelliklerinin yanı sıra UV radyasyon, uzun süre ve yoğun temas sonucunda insan derisinde eriteme neden olmakta ve deri kanseri gelişimine yol açabilmektedir. Ayrıca UV lambasına direkt olarak bakan kişilerin retinasına da ciddi zararlar verebilmektedir.

Elektromanyetik spektrumun sadece belirli bir bölgesi (yaklaşık 380–780 nm’ler arası) insanlar için görünür ışık bölgesini oluşturmaktadır. Herhangi bir objenin görünür olabilmesi için ya kendisinin ışık kaynağı olması ya da herhangi bir ışığı yansıtması gerekir. Işık kaynağı olmayan cisimler özelliklerine göre, üzerlerine düşen ışınların bir kısmını yansıtırken, bir kısmını absorbe ederler. Çevremizde kırmızı olarak gördüğümüz çeşitli nesnelere, kırmızı dalga boyunu yansıtırken, bu dalga boyu hariç diğer tüm dalga boylarını absorbe ettikleri için bize kırmızı renkte görünürler. Aynı şekilde, mavi objeler de mavi dalga boyunu yansıtırlarken, diğer dalga boylarını absorbe ederler (Şekil 3).



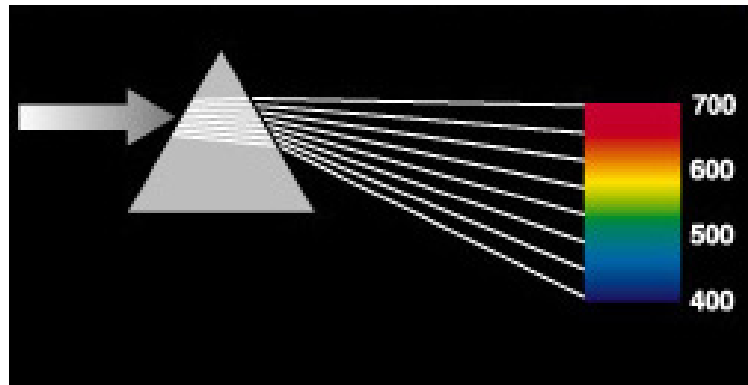
**Şekil 3:** Bir objeden yansıyan ışığın insan gözünde meydana getirdiği renk algısı.

Dalga boyu görünür ışıktan daha yüksek olan kızılötesi (infra-red) ışınlar bir madde tarafından absorbe edildiklerinde moleküllerin titreşim durumlarını değiştirdikleri için maddenin ısınmasına neden olurlar. Bu nedenle ısı radyasyonu olarak da adlandırılırlar. Isı lambaları bu prensiple çalışmaktadır (Özkütük, 2005).

## 2. 2. Renk

Bir radyasyon kaynağından yayılan ve insanlar tarafından beyaz ışık olarak algılanan ışık homojen olmayıp, yaklaşık olarak 380 ve 780 nm'ler arasında değişen farklı dalga boylarından meydana gelmektedir. Bu dalga boylarının insan gözüne ulaşması ve burada ışığa duyarlı fotoreseptörleri uyarması sonucu meydana gelen sinirsel iletinin beyinde değerlendirilmesi “renk” olarak adlandırdığımız olgunun ortaya çıkmasına neden olmaktadır.

Renk dalga boyu (renk tonu), şiddet (parlaklık) ve doygunluk olmak üzere 3 temel özelliğe sahiptir. Görünür ışığın bir prizmadan geçirilmesi sonucu beyaz ışığın kendini oluşturan bileşenlerine, yani dalga boylarına ayrıldığı gözlenir (Şekil 4). Yaklaşık olarak 380–430 nm'ler arası mor, 430–490 nm'ler arası mavi, 490–560 nm'ler arası yeşil, 560–590 nm'ler arası sarı ve 590–780 nm'ler arası ise kırmızı rengi meydana getirmektedir. Rengin diğer özelliklerinden biri olan parlaklık, rengin karanlık-aydınlık skalasındaki değeridir. Üçüncü ve son özelliği olan doygunluk ise bir rengin nötral griye ya da beyaza olan benzerliğini ifade etmektedir. Örneğin, çok hafif kırmızılığa sahip gri bir obje düşük bir doygunluğa sahip iken çok az beyaz ya da gri içeren kırmızı bir obje oldukça doygundur. Bu üç özellikten, parlaklık bir rengin akromatik, dalga boyu ve doygunluk ise rengin kromatik özelliğini oluşturmaktadır.



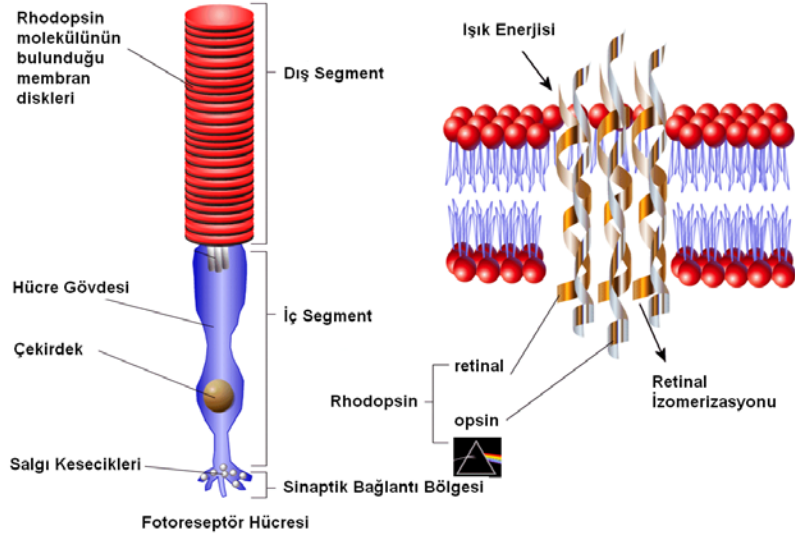
Şekil 4: Prizmadan geçirilen beyaz ışığın dalga boylarına ayrılması

### 2. 3. Görme

Bir fiziksel çevrede yaşayan ve devamlı olarak bu fiziksel çevreyle karşılıklı etkileşim içinde bulunan canlılar, yaşamlarını devam ettirebilmek için çevrelerini tanımak ve kavramak zorundadırlar. Canlılar yaşadıkları dünya ile ilgili tüm bilgileri sahip oldukları duyu organları aracılığıyla edinirler. Diğer bir deyişle, canlılar gözlerinin gördüğü, dillerinin tattığı, kulaklarının duyduğu, burunlarının kokladığı bir dünyayı tanır. Oysa bir canlının dış dünya olarak algıladığı özellikler, aslında sadece duyu organlarından gelen elektrik sinyallerinin beyinde oluşturmuş olduğu etkilerdir. Bir canlı görme olayını gerçekleştirirken aslında beyindeki elektrik sinyallerinin etkisini seyrederek, bu durum diğer duyu organları için de geçerlidir. Örneğin, insanda meydana gelen duyma olayında kulak kepçesi yardımıyla alınan ses dalgaları kulak yolu ve kulak zarı aracılığıyla, ilk önce orta kulağa, oradan da iç kulaktaki duyma reseptörlerine aktarılır. Sese duyarlı reseptörlerde meydana gelen elektrik sinyali beyinde ilgili bölgeye aktarılarak duyma algısı ortaya çıkarılır. Oysa beyin içinde bulunduğu kafatası ses gibi dış dünyadan gelen uyarıları geçiremez. Ses geçirmeyen beyinde bir orkestranın senfonileri dinlenebilir, bir yaprağın hışırtısından jet uçaklarının gürültüsüne dek geniş bir frekans aralığındaki tüm sesler duyulabilir. Ancak, tüm bu olaylar gerçekleşirken hassas bir cihazla beyin içindeki ses düzeyi ölçülse burada derin bir sessizliğin hâkim olduğu görülecektir. Benzer şekilde görme olayında da bir ateşin ışığı, bir maddenin rengi algılandığı anda beyin içi aslında kapkaranlıktır.

Canlılardaki görme olayı, ışığın canlının görme organında, ışığa duyarlı fotoreseptörlerin bulunduğu tabakaya ulaşması ve burada bir elektrik sinyali oluşturması ile başlar. Görme olayının gerçekleşebilmesi için fotoreseptörlerde ışığı absorbe edebilecek bir pigment molekülüne ihtiyaç vardır. Primitif bakterilerden, en gelişmiş çok hücreli hayvanlara kadar tüm hayvanlar âleminde ortak olan bu pigment molekülü rhodopsindir. Rhodopsin ve renk pigmentleri konjuge proteinlerdir. Fotoreseptörlerin hücre zarındaki lipid tabakasına gömülü durumda bulunurlar. Fotokimyasal ve biyokimyasal reaksiyonlar bu lipid tabakasının hidrofobik parçasında meydana gelir. Diğer görme pigmentleri gibi rhodopsin pigmenti de “cis-retinal” adı

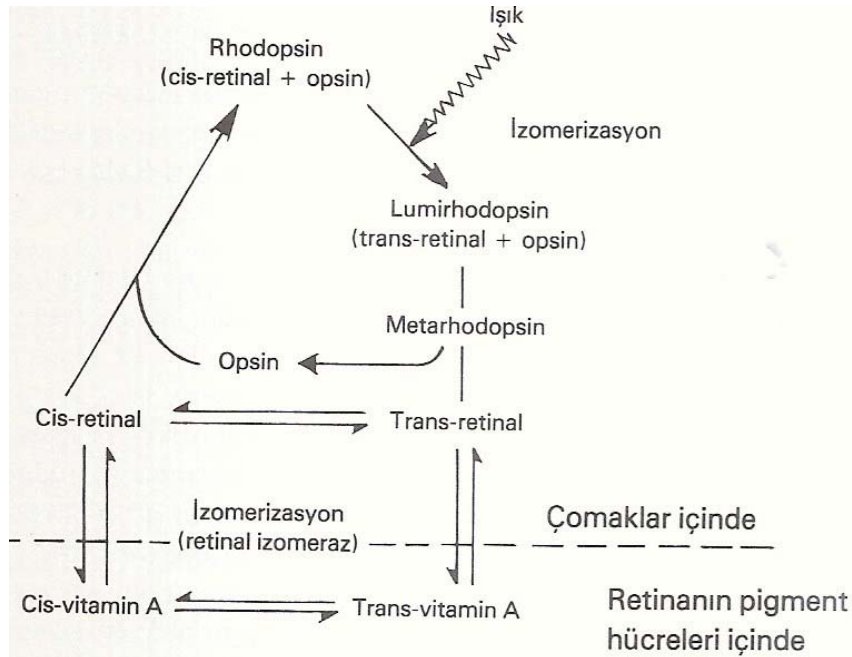
verilen renkli kısım ve “opsin” adı verilen protein kısım olmak üzere iki kısım içermektedir (Bradbury ve Vehrencamp, 1998, Şekil 5).



**Şekil 5.** Retinal adı verilen prostetik grup ve opsin olarak adlandırılan ışığa duyarlı protein olmak üzere iki kısımdan oluşan rhodopsin molekülü fotoreseptör hücrelerinin dış segmentinde yer alan membran disklerinin hücre zarına gömülü halde bulunmaktadır.

Işığın soğurulmasıyla, yani rhodopsin pigmentinin foton yakalaması ile birlikte saniyenin trilyonda biri kadar bir süre içinde (retinal izomerizasyonu oda sıcaklığında 3–6 pikosaniye kadar sürer) cis-retinal izomerizasyona uğrayarak trans-retinal'e dönüşür. Trans-retinal ve opsin “lumirhodopsin” olarak adlandırılan bir bileşik meydana getirirler. Ancak, trans-retinal ve opsinin geometrik şekillerinin birbirlerine uyumsuzluğu nedeniyle lumirhodopsin kararsız bir ara bileşiktir. Bu nedenle bu kararsız ara bileşik metarhodopsine ve daha sonra da trans-retinal ve opsine parçalanır. Metarhodopsinin oluşması transferin adı verilen bir proteini aktive eder ve aktifleşen transferin proteini reseptör hücre membranındaki iyon kapılarının açılmasına ve bir sinir impulsunun oluşmasına neden olur. Oluşan sinir impulsunun beyin kabuğunun optik lobuna gönderilmesiyle görüntü algılanır. Ancak görüntünün sürekli algılanabilmesi için rhodopsin pigmentinin tekrar sentezlenmesi gerekmektedir. Bu durum için retinal izomeraz enziminin rol oynadığı bir reaksiyonun gerçekleşmesi, yani trans-retinalin tekrar cis-retinale dönüşmesi gerekmektedir. Adı geçen enzim ile

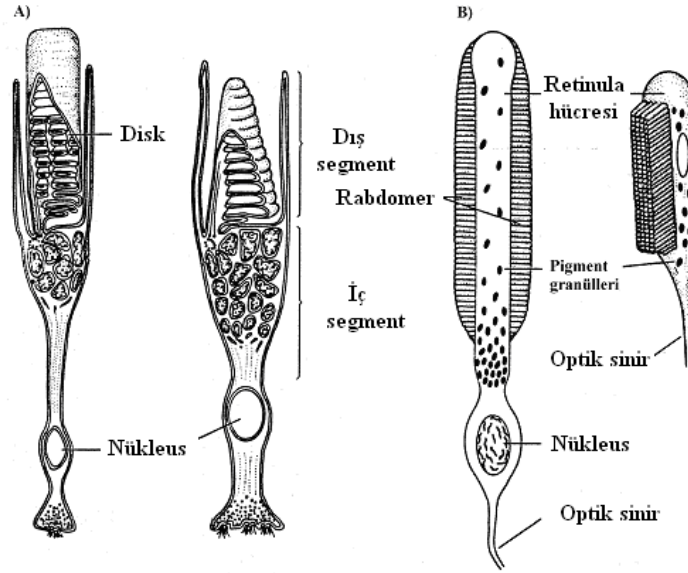
tekrar oluşan cis-retinal, opsin proteini ile birleşerek tekrar rhodopsin molekülünü meydana getirir (Şekil 6). Bu parçalanma ve yeniden sentezlenme reaksiyonları aralıksız bir şekilde devam eder. Ama devamlı ışık alan bir gözde denge bozulacağından, o anda görmede zayıflamalar olacaktır. Karanlığa ve aydınlığa uyum yapabilmek için belirli bir sürenin geçmesi bu tepkimelerin tamamlanması için gereklidir. Eğer bir görme hücresi devamlı ışık altında kalırsa, parçalanmış rhodopsin, sentezlenenden az olacağından görme duyarlılığı azalacaktır. A- vitamininin bir aldehit türevi olan trans-retinal molekülü bu vitaminin, alkol dehidrogenaz enzimi ile katalizlenmesi sonucunda oluşur. Rhodopsin molekülünün tekrar sentezlenmesi aşamasında trans-retinal molekülünün yavaş yavaş A vitaminine dönüşmesi söz konusudur. Eğer göz uzun süre karanlıkta kalırsa retinalin büyük bir kısmı rhodopsine dönüşeceğinden duyarlılık çok fazla artar, bu durum ise karanlık bir yerden aydınlığa çıktığımızda gözlerimizin kamaşmasına neden olur. Meydana gelen bu göz kamaşmasının geçmesi için biraz beklemek, yani rhodopsin miktarının azalmasını sağlamak gerekmektedir. Aydınlık ortamdan karanlık ortama geçtiğimizde ise bu durumun tam tersi gerçekleşir. Rhodopsin miktarının artması hızlı bir şekilde gerçekleşemeyeceği için canlının gözleri karanlığa hemen uyum sağlayamaz (Beja ve ark., 2000; Reeves ve ark., 2002, Kamburoğlu ve ark., 2005, Demirsoy, A., 1996).



Şekil 6. Siyah beyaz görmenin kimyasal mekanizması (Demirsoy, A, 1996).

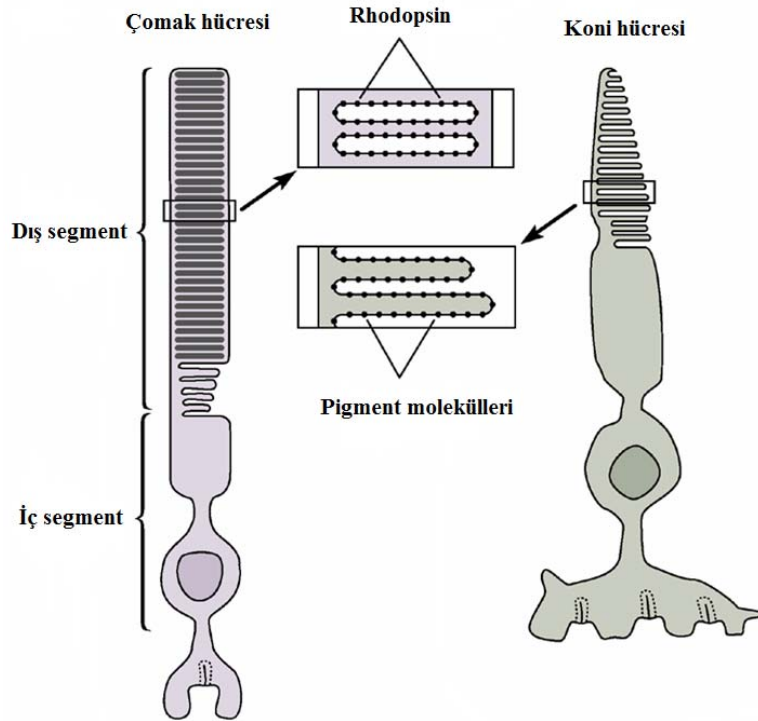
Hayvanlar âleminin omurgasızlar grubunda (arthropodlar ve mollusclar) ışığa duyarlı olan fotoreseptörlerin rabdomerik, omurgalılar grubunda ise silli yapıda olduğu bilinmektedir. Bu iki fotoreseptör tipi, pigment moleküllerini düzenli bir şekilde barındırmak için özelleşmiş membran katlanmalarına sahip olmak gibi ortak özelliklerinin yanı sıra, önemli farklılıklara da sahiptirler.

Farklılıklardan birincisi, bu fotoreseptör tiplerinin ışığı absorbe eden pigmentleri taşıdıkları membranlarının yapısıdır. Omurgasızlarda görülen rabdomerik fotoreseptörlerde pigment molekülleri mikrotübül yapısındaki membranlarda bulunurken, omurgalıların silli fotoreseptörlerinde pigment molekülleri birbirinin üzerine gelecek şekilde paketlenmiş olan, yassı ve yuvarlak şekilli diskler üzerinde bulunmaktadır (Şekil 7,a). Ayrıca, rabdomerik fotoreseptörlerin membranlarında taşıdıkları pigment maddesinin yoğunluğu silli fotoreseptörlerle kıyaslandığında daha azdır. Buna rağmen, rabdomerik fotoreseptörler, silli fotoreseptörlere oranla 2–4 kat daha uzun oldukları için daha fazla foton yakalayabilme kapasitesine sahiptirler (Şekil 7,b).



**Şekil 7.** Silli ve rabdomerik fotoreseptörlerdeki pigment içeren membran yapıları. **A)** Omurgalılarda bulunan tipik silli fotoreseptörlerde (solda çomak ve sağda koni) fotopigment molekülleri dış segmentteki hücre membranlarının içe doğru katlanması sonucu meydana gelen disklerde bulunur. **B)** Omurgasızlar için tipik olan rabdomerik fotoreseptörlerde fotopigment molekülleri hücre membranının mikrotübül olarak adlandırılan uzantılarında bulunur (Bradbury ve Vehrencamp, 1998).

Omurgalılara özgü olan silli fotoreseptör hücreleri temelde dış görünüşlerinden dolayı çomak hücreleri ve koni hücreleri olmak üzere ikiye ayrılırlar (Şekil 8). Bu reseptörler farklı aydınlık düzeylerine adapte olmuşlardır. Çomak fotoreseptörleri ışığa son derece duyarlı olup gece görüşünü (skotopik görme) sağlayan reseptörlerdir. Gece görüşünde, nesnelerin ayrıntıları çözülmemez ve bu nesnelerin renkleri saptanamaz. Koni fotoreseptörleri ise ışığı algılayabilmek için çok daha yüksek bir eşik değerine, ancak buna rağmen çok daha büyük bir keskinliğe sahip ve gündüz görüşü (fotopik görme) ile renk görmeden sorumlu olan fotoreseptörlerdir. Yani omurgalı gözünden merkezi sinir sistemine çomak reseptörlerinden gelen girdiler ile koni reseptörlerinden gelen girdiler şeklinde iki tür girdi sağlanmaktadır. Bu iki tür girdinin varlığına duplisite kuramı adı verilmektedir (Kamburoğlu ve ark., 2005; Schmidt ve Thews, 1993). Omurgalılarda bulunan 3 ana koni hücresi sayesinde mavi, yeşil ve kırmızı gibi ana renkler ve bu koni hücrelerinin duyarlılık alanlarının çakışması sayesinde ise mor, sarı ve turuncu gibi ara renkler algılanabilmektedir (Şekil 9).

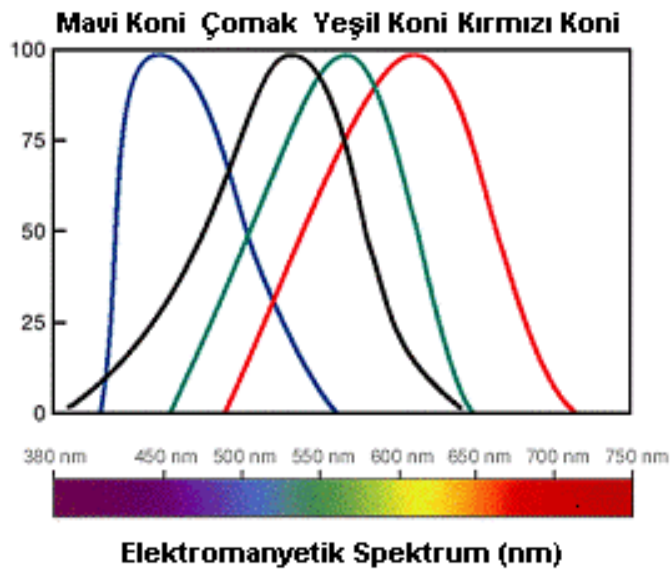


**Şekil 8.** Omurgalılarda retinada bulunan çomak ve koni fotoreseptörlerinin yapıları.



Fotoreseptörler genellikle elektromanyetik spektrumun duyarlı oldukları bölgelerine (UV, mavi ve yeşil fotoreseptörü gibi) ya da diğer fotoreseptörlerle kıyaslandıklarında ortaya çıkan duyarlılık alanlarına (S, M ve L reseptörleri gibi) göre isimlendirilirler. Örneğin, bal arıları elektromanyetik spektrumun UV, mavi ve yeşil bölgelerine duyarlı sırasıyla S (kısa dalga boyu), M (orta dalga boyu) ve L (uzun dalga boyu) fotoreseptörlerine sahiptir (Daumer, 1956; von Frisch, 1965; Menzel, 1967; von Helversen, 1972; Autrum ve von Zwehl, 1964; Menzel ve Blakers, 1976; Peitsch ve ark., 1992). Ancak, insanda olduğu gibi S fotoreseptörü elektromanyetik spektrumun mavi bölgesine, M fotoreseptörü yeşil bölgesine ve L fotoreseptörü de kırmızı bölgeye maksimum düzeyde duyarlılık sergilemektedir.

Renkli görme çalışmalarının daha sağlıklı bir şekilde yapılabilmesi ve verilerin filogenetik olarak karşılaştırılabilmesi için fotoreseptörlerin spektral duyarlılık alanlarının bilinmesi gerekmektedir. Pek çok arı ve yaban arısı türünün bal arısına benzer trikromatik renkli görme sistemine sahip olmaları bal arılarındaki trikromasinin tozlaştırmaya özel bir adaptasyon olmadığını göstermektedir. *Papilio* sp. gibi bazı kelebekler de çiçeklerin tespitinden ziyade yeşil renkli yapraklara yumurta bırakmak için, bir adaptasyon olarak daha uzun dalga boylarına duyarlı dördüncü bir pigment geliştirmişlerdir.

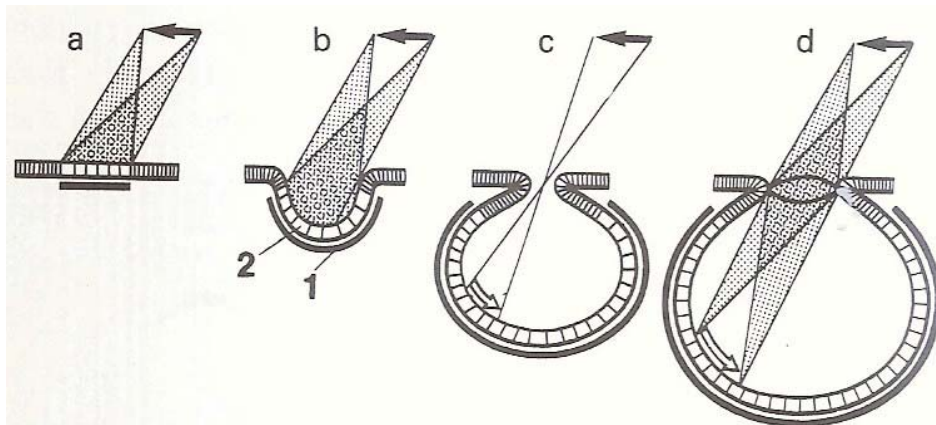


Şekil 9. İnsandaki çomak ve koni fotoreseptörlerinin duyarlılık alanları.

## 2.4. Görme Organları

Hemen hemen bütün hayvanların ışık şiddetindeki değişimlere karşı duyarlı oldukları bilinmektedir. En ilkel bir hücrelilerde dahi, genellikle ışığı algılayan herhangi özel bir organ olmamasına karşın, ışığa duyarlılık gözlenir. Bu canlılarda ışığa duyarlılık, canlının tüm vücuduna dağılmıştır. Özelleşmiş bir görme organı olmayan tek hücrelilerden daha gelişmiş hayvanlarda ise ışığa duyarlılık ya tüm vücut yüzeyine dağılmış ya da vücudun belirli bir bölgesinde toplanmış halde bulunur. Işığa duyarlı bu hücreler genellikle birincil duyu hücreleridir.

İlkel omurgasızlarda ışığa duyarlı pigment hücrelerinin içeriye çökmesiyle bir çukur meydana gelir ve bu sayede yalnız belirli bir doğrultudan gelen ışığın algılanması sağlanmış olur. Daha gelişmiş omurgasızlarda ise bu çöküntü bir balon halini alır ve bu durum ışık algısının daha fazla netleşmesine neden olur. Gözün en gelişmiş hali ise kafadan bacaklılarda (mürekkep balığı ve ahtapotlarda) görülen ve omurgalılarda en gelişmiş şeklini alan mercekli gözdür. Kafadan bacaklılarda ve omurgalılarda bulunan bu göz tipinde aynı görevi yerine getirmekten sorumlu olan yapıların embriyolojik oluşum esnasında farklı tabakalardan köken aldıkları bilinmektedir. Eklembacaklılarda ise bu göz şekillerinden farklı olarak mozaik göz oluşmuştur (Şekil 10) (Demirsoy, A, 1996).



**Şekil 10.** Göz şeklinde evrim. **a)** Düz **b)** Çöküntülü **c)** Balon ve **d)** Mercekli göz. Siyah oklar cisimleri, beyaz oklar oluşan resimleri temsil etmektedir. **1.** Pigment tabakası, **2.** Görme hücreleri (retina) (Demirsoy, A, 1996).

## 2.4.1. Böceklerde Görme Organları

Toprak altında yaşayan ve endoparazit olan türler dışında, pek çok böcek ileri derecede özelleşmiş görsel sisteme, dolayısıyla görme yeteneğine sahiptir. Görme olayının gerçekleşmesi için gerekli olan temel bileşenler ışığın fotoreseptörler üzerine düşmesini sağlayan lensler, ışığı absorbe edecek fotoreseptörler ve görsel bilgiyi değerlendirmek için gerekli olan bir sinir sistemidir. Böcek gözlerinde, **rhabdom** olarak adlandırılan ışığa duyarlı yapı, birbirlerine çok yakın konumlanmış olan **retinula** (özelleşmiş sinir hücreleri) hücrelerinden ve görsel pigmentlerin bulunduğu **mikrovilluslardan** oluşmaktadır. Işığın rhabdom üzerine düşmesi hücre zarının elektriksel potansiyelinde değişiklik yaratarak görsel pigmentlerin şekillerinin değişmesine ve böylece meydana gelen uyarının kimyasal sinapslar aracılığıyla beyindeki sinir hücrelerine aktarılmasına neden olur. Farklı böcek gözü çeşitlerinin görsel sistemleri görüntüyü çözme ve ışığa duyarlılık mekanizmaları bakımından benzerlik göstermelerine rağmen, bu özelliklerin dereceleri bakımından farklılık sergilemektedirler.

Böceklerde görme organları ergin ve ergin öncesi dönem göz önüne alınarak dört grupta incelenebilir.

### 2.4.1.1. Dermal Reseptörler

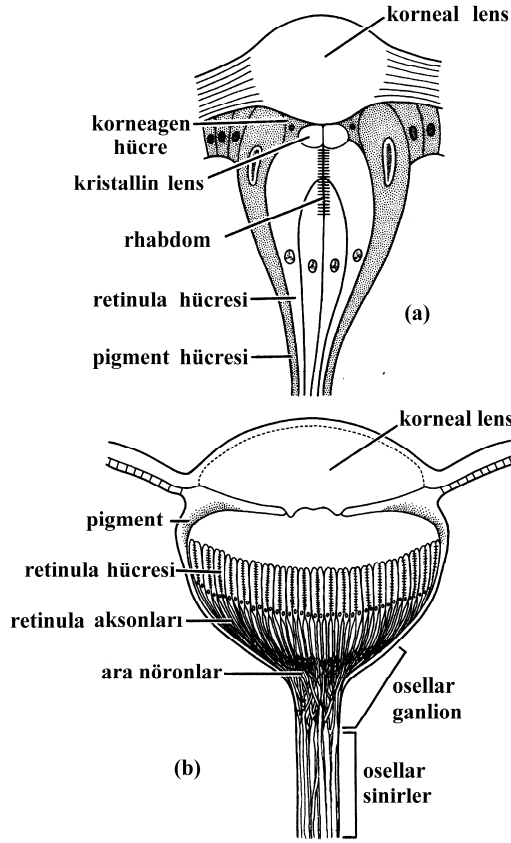
Vücut yüzeyleri ile ışığı algılayabilen, fakat özelleşmiş bir optik sistemi bulunmayan böceklerde (*Tenebrio* gibi Lepidoptera larvalarında), vücut yüzeyinin altında dermal reseptörler vardır. Bütün görsel organları kapatıldıktan, hatta başları kesildikten sonra bile böceklerin ışığa tepki gösterdiklerini gözlemleyen bilim adamları, ışığa karşı verilen bu genelleşmiş tepkinin dermal reseptörler aracılığıyla gerçekleştiğini ileri sürmüşlerdir.

#### **2.4.1.2. Lateral Oselluslar (Larval Oselluslar- Stemmata)**

Larval ya da lateral oselluslar olarak da isimlendirilebilen stemmatalar, Endopterygot böceklerin larval dönemlerinde sahip oldukları tek görme organıdır. Lateral oselluslar, adından da anlaşılacağı gibi başın yanlarında konumlanmıştır ve her biri farklı sayıda fotoreseptör ve bu fotoreseptörlerle bağlantılı sinir hücreleri içermektedir. En basit lateral osellusun yapısında farklı hücreler tarafından salgılanan kristal bir nesnenin üzerinde yer alan kutikular bir lens bulunmaktadır (Şekil 11,a). Lensten geçen ışık fotopigment moleküllerinin bulunduğu basit yapılı ve sayısı tek olan rhabdom üzerine düşer. Genelde yüksek ışık duyarlılığı için özelleşmiş olan lateral oselluslar aynı zamanda larval dönemde renkli görme de gerçekleştirebilirler. Bu görme organları dorsal oselluslardan farklı olarak beynin protocerebrumu ile bağlantı halindedir. Her bir lateral osellus farklı bir yöne bakar ve böylelikle böcek lateral oselluslarının sayısına bağlı olarak çevresinde birkaç noktayı görebilir (Gullan ve Cranston, 2005).

#### **2.4.1.3. Dorsal Oselluslar (Nokta Gözler)**

Çok sayıda ergin böcek ve bazı nymfler bileşik gözlerinin yanı sıra dorsal osellusa da sahiptirler. Dorsal oselluslar embriyolojik gelişimleri bakımından lateral oselluslardan farklılık gösterirler. Tipik olarak sayıları üç tane olan ve başın üzerinde üçgen şeklindeki alanda bulunan dorsal osellusları çevreleyen kutikula şeffaftır ve bir lens gibi eğilip bükülebilme yeteneğine sahiptir (Şekil 11,b). Lens görevi yapan kutikula, ışığın pek çok rhabdomun katılmasıyla oluşan retinaya düşürülmesinden sorumludur. Retinada bulunan bir grup retinula hücresi, pigment hücreleri ya da yansıtıcı bir tabaka ile çevrilidir. Osellar retinula hücrelerinin aksonları beynin protocerebral lobu ile bağlantılı çok az sayıda nöronla birleşir, bu nedenle dorsal oselluslar yüksek çözünürlük görüşü için özelleşmemişlerdir. Ancak düşük ışık şiddetine ve ışık şiddetindeki çok küçük değişikliklere bile duyarlılık gösterebilen dorsal osellusların renk ve polarize ışığın algılanmasında fonksiyonel olmadıkları tespit edilmiştir. Görme alanları bileşik gözler ile çakışan dorsal oselluslar, zayıf ışıktaki bileşik gözlerle birlikte çalışarak daha fazla ışıktan yararlanmayı sağlarken, kuvvetli ışıktaki bileşik gözlerle antagonist olarak çalışırlar (Gullan ve Cranston, 2005).



Şekil 11. Böceklerde basit göz boyuna kesitleri; a) Lateral osellus, b) Dorsal osellus (Gullan ve Cranston, 2005).

#### 2.4.1.4. Bileşik Gözler (Petek Gözler)

Toprak altında yaşayan ve parazit olan (ektoparazit Mallophaga, Siphunculata, Pupipar Diptera) bazı türlerin dışında tüm ergin böcekler ve nymflerde bulunan ve görsel alanı neredeyse 360 derece tarayan bileşik (petek) gözler böceklerin en gelişmiş görsel organlarıdır. Bileşik gözler, “ommatidium” ya da “facet” olarak adlandırılan birimlerden meydana gelmiştir. Her bir ommatidium birbirinden bağımsız olması nedeniyle kendi özel optik sistemine sahiptir. Bileşik gözlerdeki ommatidium sayısı türlere göre değişkenlik gösterebilmektedir. Örneğin; *Musca domestica* (Kara sinek)’da 4000 ommatidium varken, bu sayı ateşböceklerinin dişilerinde 300, mayıs böceklerinde 5100 kadardır. Bu sayısal çeşitlilik karınca türleri arasında da gözlenmektedir. Örneğin

*Hypoponera punctatissima*'da her göz tek ommatidyumlu iken, *Solenopsis fugax*'ta bu sayı 6–9 (Richards ve Davies, 1977), *Ponera coarctata*'da 1-7 (Liebig vd. 1995), *Formica polyctena*'da ise 750'dir (Menzel, 1973). Diurnal türler olan çöl karıncası *Cataglyphis bicolor* ve *Camponotus detritus* işçilerinde yaklaşık 1300, krepuskular ve nokturnal bir tür olan *Camponotus ligniperda* işçilerinde 450, tamamen nokturnal bir tür olan *Camponotus irritans* işçilerinde ise 350 ommatidyum bulunmaktadır (Menzi, 1987). Bizim çalıştığımız tür olan *Tetramorium caespitum* işçilerinde ise saptayabildiğimiz ommatidyum sayısı yaklaşık 70 civarındadır (Şekil 12). Ommatidyumların sayısı aynı tür içinde vücut büyüklüğüne ve bireyin dâhil olduğu kasta göre de değişkenlik gösterebilmektedir. Menzel ve Wehner (1970), *C. bicolor*'da yuva içi işlerde görevli olan minör işçilerin 600, yuva dışı işlerde görevli majör işçilerin ise 1300 ommatidyuma sahip olduklarını belirtmiştir. *Solenopsis invicta*'da minor işçiler 48, major işçiler 92, kraliçeler 589 ve erkekler ise 869 ommatidyuma sahiptirler. *Solenopsis richteri*'de ise bu sayılar sırasıyla 44, 70, 587 ve 854'dür (Baker ve Ma, 2006). Özellikle erkek bireyler için çiftleşme uçuşuna çıkıldığında potansiyel eşlerinin tespiti adına, kraliçe için ise çiftleşme gerçekleştikten sonra yeni yuva yerlerinin seçilmesi adına görsel bilginin hayati öneme sahip olması, bu bireylerde ommatidium sayısının diğer kaslara oranla daha fazla oluşunu açıklayabilir. Petek gözde oluşan görüntü, birbiri yanı sıra duran noktaların algılanması şeklindedir ve her nokta bir ommatidium tarafından mozağin tek bir parçası gibi algılanır. Ommatidium sayısı arttıkça görüş keskinliği de artar.



Şekil 12. *Tetramorium caespitum* işçisine ait petek göz.

Petek (bileşik) gözler 6 bölgeden meydana gelmektedir.

**Kornea:** Ommatidiumun üzerindeki kutikulanın kalınlaşıp, şeffaflaşması sonucu meydana gelmiş kısımdır. Bileşik gözlere ait bir özellik olarak az çok konveks şekilli olan kornea ışığın kırılarak rhabdom olarak adlandırılan görme çubuğu üzerine düşürülmesini sağlar.

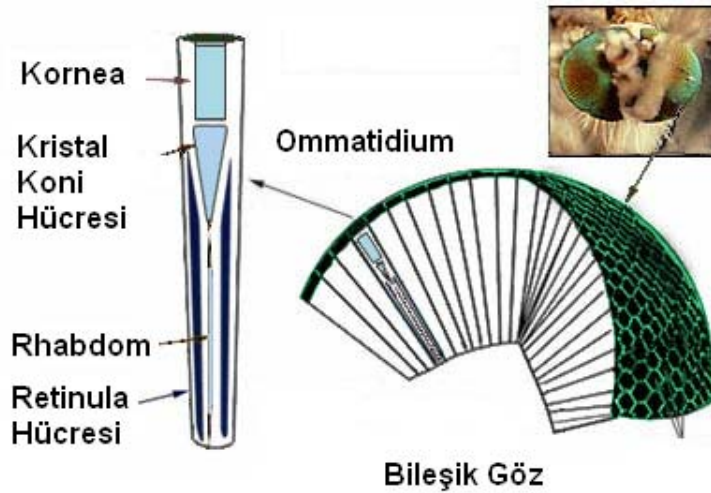
**Korneagen tabaka:** Korneayı salgılayan tabakadır. Bu tabakanın olmaması durumunda kornea kristal koni hücreleri tarafından salgılanır.

**Kristal koni hücreleri:** Korneagen tabakanın altında yer alan ve kornea oluşumuna katkı sağlayan bu hücreler aynı zamanda “semperik hücreler” olarak da adlandırılırlar.

**Primer Pigment Hücreleri (Primer İris):** Korneagen tabakayı ve kristal koni hücrelerini çevreleyen bir çift hücre olan primer pigment hücrelerinin görevi, korneadan gelen ışığı doğrudan rhabdomun (görme çubuğu) üzerine düşürmek, böylece daha net bir görüntü oluşumunu sağlamaktır.

**Retina:** Ommatidiumun kaide kısmını meydana getiren retina hücreleri, sayıları 7–12 arasında değişebilen, grup halinde uzamış hücrelerdir. Bu hücrelerin geniş yüzeylerindeki mikrovilluslar karşılıklı gelecek şekilde dizilerek “rhabdom” adı verilen görme çubuğunu meydana getirirler.

**Sekonder Pigment Hücreleri (Sekonder İris):** Primer iris ve retinayı çevreleyerek her bir ommatidiumu birbirinden bağımsız kılan hücrelerdir (Şekil 13).

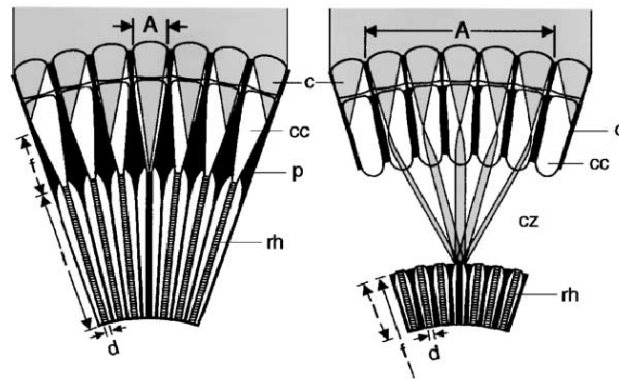


Şekil 13. Böcek bileşik gözünü oluşturan ommatidiumların yapısı.

Pigment dağılımına ve rhabdomun yerine göre petek gözler apozisyon ve süperpozisyon göz olmak üzere ikiye ayrılır.

#### 2.4.1.4.1. Apozisyon Göz

Apozisyon gözlerde fotoreseptörlerin bulunduğu rhabdom konik merceğin hemen altından başlar. Bunun yanı sıra ommatidiumlar pigment hücreleri aracılığıyla birbirlerinden tamamen izole edildikleri için, her bir ommatidium sadece kendi optik eksenine paralel gelen ışınları alabilir, farklı açıyla gelen ışınlar ise algılanamaz (Şekil 14,a). Rhabdomerin ucu ile alınan bu ışınlar zar aracılığıyla kaideye kadar iletilir. Bu arada ışık fotonlarının bir kısmı emilerek, kimyasal yolla elektrik akımına çevrilir. Elektrik akımı da aksonlar aracılığıyla merkezi sinir sistemine iletilir. Fakat bu görme hücreleri birbirleriyle o kadar bağlantılıdır ki, meydana gelen elektrik akımı, diğer hücrenin üzerinden, aynı retinula aracılığıyla iletilebilir. Ommatidiumların görme hücreleri, büyük olasılıkla taşıdıkları görme pigmentlerinin farklı olmasından dolayı farklı dalga boylarına tepki gösterirler. Bu yapısından dolayı apozisyon gözler yüksek ışık şiddetinde çalışan ve diurnal yaşam tarzına sahip olan böceklerde görülen bir göz tipidir. Bazı böceklerde bulutlu havalarda dahi güneşin yerini tespit etmek için kullanılan polarize ışığı algılayabilme yeteneği de apozisyon gözler sayesinde gerçekleştirilmektedir (Warrant vd. 2004).



**Şekil 14.** İki temel bileşik göz tipinin şematik diyagramı. **A)** Apozisyon bileşik göz. **B)** Süperpozisyon bileşik göz. Birbirlerine paralel ışık demetleri ve göze girdikten sonra izledikleri yollar gri gölgelendirme ile gösterilmiştir. Her iki tip gözde de ışığın ulaştığı rhabdom siyah olarak gösterilmiştir. A= ommatidyumun lens çapı, f= odak uzaklığı, c= korneal faset lens, cc= kristal koni, p= yalıtım pigmenti, rh= rhabdom, cz= şeffaf bölge (clear zone), l= rhabdom uzunluğu ve d= rhabdom çapı (Warrant vd. 2004).



#### 2.4.1.4.2. Süperpozisyon Göz

Süperpozisyon gözlerde ommatidiumların rhabdomları birbirlerinden tam olarak ayrılmamıştır. Bu tip gözlerde rhabdom hemen kristal koni hücrelerinin altından başlamaz ve kristal koni hücreleri ile rhabdom arasında kalan boşlukta iki ommatidiumu birbirinden izole eden bir pigment yalıtımı da gözlenmez (Şekil 14,b). Bu pigmentlerin olmaması ve konik merceğin kendine özgü kırma özelliğinden dolayı eğik gelen ışınların komşu ommatidiumların rhabdomları üzerine düşürülmesi ve bu şekilde görüntünün daha net bir şekilde oluşturulması sağlanmış olur. Bu tip gözler genellikle karanlıkta veya az ışıktaki yaşayan, diğer bir deyişle nokturnal yaşam süren hayvanlarda görülmektedir. Bu canlılar yüksek şiddetli ışığa çıktıklarında pigment hücreleri iki ommatidium arasına göç ederek onları birbirinden izole eder ve böylece tekrar apozisyon göz oluşumu sağlanmış olur.

Böcekler yaşam şekillerine göre –nokturnal (gececi) ya da diurnal (gündüzcü)- farklı bileşik göz çeşitlerine sahiptirler. Karanlık ve aydınlığa uyum sağlamak adına canlılar çeşitli adaptasyon mekanizmaları geliştirmişlerdir. Bunlardan bir tanesi görmenin biyokimyası ile ilişkilidir. Görsel pigmentler ışık ile etkileşime girdiklerinde yıkıma uğrarlar. Gün ışığında bu yıkım hızı pigmentlerin yerine konma hızına eş değerde olabildiği gibi daha hızlı da gerçekleşebilir. Bu da gözün ışığa duyarlılığını azaltarak gözü aydınlığa adapte olmuş hale getirir. Karanlıkta ise görsel pigment birikimi yaşanacağından göz karanlığa adapte olmuş hale gelir. Diğer bir adaptasyon mekanizması ise pigment hücrelerinin göç hareketleri sayesinde bileşik göz çeşitlerinin birbirlerine dönüşebilme özelliğidir. Karanlığa uyum sırasında, ommatidiumları birbirlerinden izole eden pigment hücreleri rhabdomere doğru çekilirler. Bu durum, bir ommatidiumun rhabdomeri üzerine komşu ommatidiumlardan da gelen ışınların düşürülmesini sağlayarak görüntünün kuvvetlenmesine neden olur. Yüksek ışık şiddetinde ise, pigment hücreleri kristal koni hücreleri ve rhabdomer arasına göç ederek, ommatidiumların birbirlerinden izolasyonunu, diğer bir deyişle apozisyon göz oluşumunu sağlarlar.

Fotoreseptörler üzerine düşen ışık, bu reseptör hücrelerinde sinirsel bir impulsun oluşumuna yol açar. Meydana gelen sinirsel impulslar ise sinir sisteminin

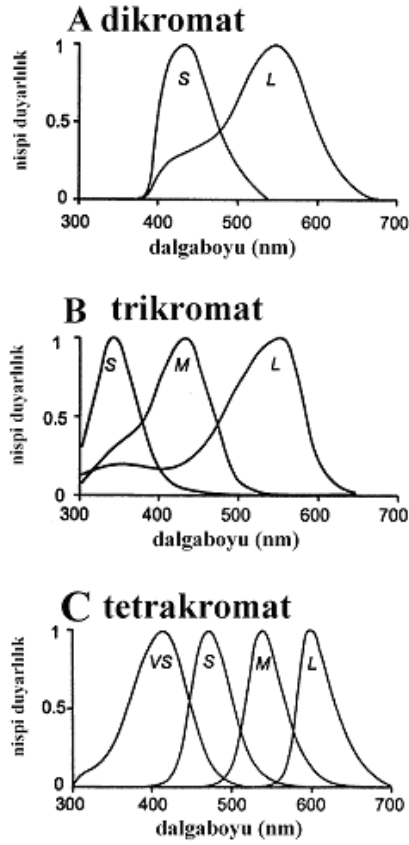
ilgili bölgesine gönderilip, burada değerlendirme sürecine maruz kalırlar ve bu sayede görüntü algılanmış olur. Diğer bir deyişle, canlıların sahip oldukları görme organları görme algısını meydana getirmekten ziyade, bir foton sayacı gibi davranarak görsel impulsu sinir sisteminin ilgili bölgesine göndermekle yükümlüdürler. Fotoresptörlerde meydana gelen bu sinirsel impulslar canlının sinir sisteminin ilgili bölgesine gönderilir ve görme algısı ortaya çıkar. Böceklerin ergin dönemlerinde sahip oldukları dorsal oselluslar merkezi sinir sisteminin, beyin (supraözefageal ganglion=cerebral ganglion) bölgesindeki protocerebral lolla, bileşik gözler ise aynı bölgenin optik lobuyla bağlantı halindedir.

## 2.5. Renkli Görme

Renkli görme, ışık şiddetinden bağımsız olarak, dalga boyu duyarlılıklarında farklılık gösteren koni fotoresptörlerinden gelen bilgilerin beyinde değerlendirilmesiyle ortaya çıkan algısal bir sonuçtur (Chittka ve Menzel, 1992). Canlılar sahip oldukları koni hücrelerinin çeşitlerine göre, renkli görme yetenekleri bakımından monokromat, dikromat, trikromat ve tetrakromat vs. olarak sınıflandırılırlar. Bir canlının renkli görme yeteneği elektrofizyolojik deneyler ve histolojik çalışmalar sonucunda belirlenir. Ancak bu çalışmalar sonucunda elde edilen veriler bir hayvanın sadece renkli görme yeteneği için gerekli donanıma sahip olduğunu gösterir, sahip olunan bu donanımın renkli görme için gerçekten kullanılıp kullanılmadığı ise ancak davranışsal çalışmalarla ortaya konabilir (Kretz, 1979; Kelber vd. 2003a).

Omurgalılarda renkli görmenin mekanizmasını açıklamaya çalışan teorilerden biri olan Young-Helmholtz kuramı; insanda içerdikleri farklı fotopigmentlerden dolayı 3 temel renkten bir tanesine maksimum duyarlılık gösteren 3 çeşit koni hücresi bulunduğunu ve renk duyusunun bu koni çeşitlerinin her birinden çıkan impulsların bağlı frekansları tarafından saptandığını ileri sürer. Bu kuramın doğruluğu, 3 pigmentten her birinin rekombinant DNA yöntemiyle sentezlenip, kimyasal olarak nitelendirilmesiyle ispatlanmıştır (Ganon, 1996).

Eğer bir canlının sahip olduğu fotoreseptörler ışık uyarana karşı aynı davranışsal tepkinin ortaya çıkmasına neden oluyorsa, diğer bir deyişle canlı dünyayı gri tonlarında görüyorsa böyle bir canlının “monokromatik görüş”e sahip olduğu söylenir (Menzel ve Backhaus, 1991). Spektral duyarlılıkları farklı iki çeşit fotoreseptöre sahip olan canlılar “dikromat” olarak adlandırılırlar. Dikromatik renkli görmenin böcekler arasında çok yaygın olduğu bilinmektedir (*Bombus impatiens*, *Nomada albogutata*, *Anthidium manicatum*, *Chelostoma florissomne*, *Lasioglossum malachurum*, *Colletes fulgidus*, *Cerceris rybynensis*, *Philanthus triangulum*, *Formica polycytena*, *Cataglyphis bicolor*, *Myrmecia gulosa*, Briscoe ve Chittka, 2001). Üç farklı dalga boyu duyarlılığı gösteren fotoreseptör çeşitlerine sahip canlılar ise “trikromat” olarak isimlendirilirler. Yapılan elektrofizyolojik, histolojik ve davranışsal çalışmalar sayesinde elektromanyetik spektrumun 335, 435 ve 540 nm’lerine maksimum duyarlılık sergileyen UV, mavi ve yeşil fotoreseptörlere sahip olduğu tespit edilen *Apis mellifera* böcekler sınıfının en ünlü trikromatlarından biridir (Daumer, 1956; von Frisch, 1965; Menzel, 1967; von Helversen, 1972; Autrum ve von Zwehl, 1964; Menzel ve Blakers, 1976; Menzel ve Backhaus, 1989; 1991; Peitsch ve ark., 1992). Böcekler sınıfında UV, mavi ve yeşil fotoreseptörlere sahip trikromatların oranının da oldukça fazla olduğu bilinmektedir (Briscoe ve Chittka, 2001). Bununla birlikte, yaygın olmamakla beraber bazı böcek türlerinin dört ya da daha fazla sayıda fotoreseptör tipi içerdikleri de tespit edilmiştir ki, bu canlılar “tetrakromat” ve “pentakromat” olarak adlandırılmaktadırlar (Şekil 15). Böyle renkli görme yeteneğine sahip böceklerin en ünlü temsilcisi olan kelebekler UV, mavi ve yeşil fotoreseptörlerin yanı sıra diğer pek çok böcek türünde görülmeyen kırmızı fotoreseptörlere de sahiptirler (*Helicanus erato*, Bernhard , 1979; Swihart ve Gordon, 1971; Swihart, 1972; Zaccardi ve ark., 2006; *Papilio xuthus*, Arikawa ve ark, 1987; Arikawa ve ark, 1996s; Bandai ve ark., 1992; Briscoe, 1998; *Papilio glaucus*, Briscoe, 1998, 2000; *Papilio aegaeus*, Kelber, 1999).



**Şekil 15.** Tensili a) dikromat, b) trikromat ve c) tetrakromat gözlerde fotoreseptörlerin sahip oldukları nispi duyarlılıklar (çok kısa (VS), kısa (S), orta (M) ve uzun dalga boyu (L)'na duyarlı fotoreseptörler, Kelber vd. 2003a).

### 2.5.1. Renkli Görmenin Fonksiyonları

Görme duyumuz dünyaya açılan en geniş pencereimizdir. Bu duyumuz yaşantımızda o kadar önemli yer tutar ki herhangi bir duyusal ya da zihinsel yetersizliği tanımlamada en sık kullandığımız benzetme körlüktür.

Memelilerin çoğundan farklı olarak insanların görsel duyu yaşantıları canlı bir renk kavramı içerir. İnsan gözünün algılayabildiği ışık dalgaları mordan kırmızıya kadar değişmektedir. Hayvanların gördüğü renk yelpazesi ise türden türe değişkenlik göstermektedir. Örneğin; çingiraklı yılanların görebildiği kızılötesi ışınları, insanlar ancak ışınlar çok yoğun olduğunda ve o zaman bile yalnızca sıcaklık olarak algılayabilirler. Sahip oldukları bu özellik çingiraklı yılanların karanlıkta avlanırken sıcakkanlı kurbanlarını görebilmelerine olanak sağlar.

Spektrumun diğer ucunda yer alan, morötesi ışık (UV) olarak adlandırdığımız ve kimi zaman hücrelerde DNA mutasyonuna yol açabildiği için muhtemel bir tehlike

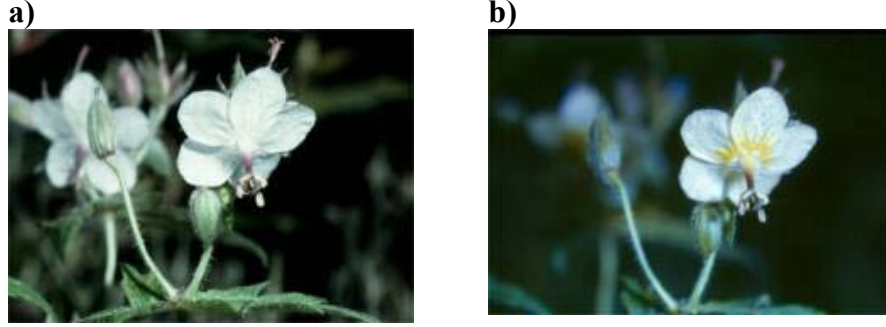
oluşturan dalga boyları böceklerin hemen hepsi tarafından görülebilir. Pek çok böcek türü için mor ötesi ışınlar (UV) yön bulmak ve suyun bu ışınları yüksek derecede yansıtma özelliğinden dolayı su kaynaklarına ulaşmak amacıyla kullanılması bakımından önemli bir bilgi kaynağıdır. Diğer bazı böcekler ise gövdelerinin üzerinde yer alan morötesi soğurucu ya da yansıtıcı lekeleri sayesinde birbirleriyle iletişim kurarlar.

Bazı omurgalıların, özellikle de kuşların korneasında morötesi ışınları süzen pigmentlerin bulunmayışı bu canlıları mor ötesine karşı duyarlı kılar. Kuşların çoğu mor ötesi ışınları yön saptamada kullanır, bazıları da büyük ihtimalle böcekleri avlarken bu ışınlardan yararlanır (Yokoyama, 1994).

Yön saptamada morötesi ışınlardan yararlanan hayvanların çoğu bizim çıplak gözle göremediğimiz bir uyarıcı olan polarizasyona tepki vermektedirler. Güneş ışınlarının atmosferdeki su molekülleri tarafından saçılması gökyüzüne gördüğümüz mavi -ve göremediğimiz morötesi- rengini verir. Saçılma sonucunda güneşin çevresinde polarize olmuş (dalgaları aynı yönde ilerleyen) ışıktan simetrik şeritler oluşur. Polarizasyon olgusu morötesi ışınların varlığında çok belirgindir. Pek çok böcek ve kuş türü sahip oldukları UV (morötesi) duyarlılığı sayesinde buldukları noktadan görebildikleri gökyüzü parçasına bakarak görünürde olmasa bile güneşin yerini saptayabilirler (Vowles, 1950; Jacobs ve Deegan, 1994; Kitamoto ve ark., 2000; Labhart, 2000; Gould ve Gould, 2001; Hunt ve ark., 2001).

Çiçek renklerinin bizim estetik algımızın çok ötesinde, çiçek tozlaştırıcılarına adres bildiren bir özellik olduğu ilk defa Sprengel (1793) tarafından ortaya atılmıştır. Arıların renkli görme özelliklerinin bizden farklı olduğu ve çiçeklerin bizim algılayamadığımız UV sinyalleri içerdiği keşfedildiğinde bu tozlaştırıcı-çiçek etkileşimi ile ilgili yeni birçok teori ortaya atılmıştır. Çiçek sinyalleri ve böceklerin algı yetenekleri arasındaki ilişki geçmişten günümüze kadar pek çok bilim insanının araştırma konusu olmuştur (Daumer, 1956; Kevan, 1978; Feinsinger, 1983; Menzel, 1985; Menzel ve Backhaus, 1991). Tozlaştırıcı böcekler çiçeklerin taç yapraklarının ortasındaki koyu renkli morötesi ışın lekelerini balözü ve çiçek tozuna erişmek için yol gösterici olarak kullanırlar (Menzel ve Backhaus, 1991). Çiçekli bitkiler ve bunların tozlaştırıcısı olan organizmalar arasındaki ekolojik etkileşimler, her iki tarafın özelliklerinin gelişimine katkıda bulunan uzun bir koevolüsyon sonucu ortaya

çıkıştır. Son yıllarda yapılan renkli görme çalışmaları sonucunda, en önemli çiçek tozlaştırıcılarından biri olan bal arılarının (*Apis mellifera*) spektral reseptörlerinin çiçek renklerinin optimum düzeyde tanınıp ayırt edilmesine olanak sağlayacak şekilde özelleştiği gösterilmiştir (Chittka ve Menzel, 1992; Menzel ve Shmida, 1993).



**Şekil 16.** Canlıların sahip oldukları farklı renkli görme yetenekleri aynı objenin, farklı renklerde algılanmasına neden olmaktadır. UV'ye duyarlı olmayan trikromat bir insanın çiçeği algılayış biçimiyle (a), trikromat olmasına rağmen UV'ye duyarlılık gösteren bal arısının aynı çiçeği algılayış biçimi (b) birbirinden farklı olacaktır.

Sosyal böceklerden biri olan bal arıları gibi pek çok böcek de çiçeklerden elde ettikleri polen ve nektara büyük oranda bağımlıdırlar. Besin kaynaklarının oldukça dağınık halde bulunmasından dolayı, çiçekler üzerinden beslenen bu böcekler renkleri öğrenme kapasitesi ile donatılmış ve etkili bir beslenme stratejisi geliştirmiş olmalıdırlar. Bugüne kadar test edilen bütün Hymenopterler renkleri öğrenme ve besin ile renkli uyaran arasında ilişki kurabilme yeteneğine sahiptirler (von Frisch, 1914, 1967; Mazokhin-Porshniakov, 1962; Menzel, 1979; Dukas ve Real, 1991; Menzel ve Backhaus, 1991; Chittka ve ark., 1992; Chittka ve Menzel, 1992; Menzel ve Schimida, 1993, Banschbach, 1994). Renkleri öğrenebilme yeteneği, bu canlıların besin kaynaklarını tanımlarını, böylece verimli besin kaynaklarını verimsiz olanlardan ayırt edebilmelerini sağlar. Bunu gerçekleştirebilmek için en gerekli olan şey ise farklı çiçek türleri arasında ayırım yapmaya imkân sağlayan renkli görme sistemine sahip olmaktır. Ayrıca çiçekli bitki türlerinin yaşam alanı, çiçek ağırlığı, bitkinin gün içinde çiçek açma zamanı, çiçek büyüklüğü, şekli, rengi, simetrisi ve kokusu gibi özellikler bakımından farklılık sergilemelerinden dolayı, çiçek tozlaştırıcısı olan canlıların renkli görme yeteneğine sahip olmaları gerekir. Bir çiçeğin kokusunun çok uzak mesafelere ulaşamaması ya da böcek gözünün çözünürlüğünün çiçek şekli ya da modelini uzak

mesafeden fark edemeyecek kadar zayıf olması gibi nedenlerden dolayı renkli görme yeteneği böceklerin çiçeklerin yerlerini belirlerken en fazla kullandıkları mekanizmadır (Chittka ve Menzel, 1992). Bütün bu faktörler göz önünde bulundurulduğunda, çiçek renkleri ve tozlaştırıcıların renkli görme sistemleri arasındaki ilişki, bileşenleri birbirlerine evrimsel olarak adapte olmuş, bu sayede de çiçeklerin optimum düzeyde ayırt edilmesine yardımcı olan bir sinyal-alıcı sistemi olarak düşünülebilir (Menzel ve Backhaus, 1991). Böyle bir evrimsel süreç, belirli fiziksel ve biyolojik sınırlar içinde meydana gelmek zorundadır (Lythgoe, 1972, 1979; Lythgoe ve Partridge, 1989; Goldsmith, 1991). Çiçeğin sahip olduğu pigmentler ve yüzeysel özellikleri çiçek üzerinde sınırlandırmalar meydana getirirken, bileşik gözün optik dizaynı, fotopigment moleküllerinin absorpsiyon özellikleri, sinirsel iletim süreçleri ve ışık adaptasyonu mekanizmaları da alıcı olan böceğin gelişimini sınırlandırır (Synder ve ark. 1973; Menzel, 1979; Laughin, 1981; Burkhardt, 1983; Stavenga, 1989). Bu sınırlandırmalar doğrultusunda bal arılarının gözleri çiçek renklerini optimum düzeyde ayırt etmek üzere gelişimini tamamlamıştır (Chittka ve Menzel, 1992; Vorobyev ve Menzel, 1999; Osorio ve Vorobyev, 2005).

Tozlaştırıcıların renkli görme sistemleri ve çiçeklerin sahip oldukları renkler arasındaki karşılıklı ilişki göz önünde bulundurulduğunda sorulması gereken iki soru olduğu fark edilir; a) Tozlaştırıcıların biyolojik başarıları çiçekleri birbirlerinden ayırt etme yetenekleriyle doğru orantılı olarak artar mı? b) Çiçeklerin biyolojik başarıları tozlaştırıcıları tarafından ayırt edilebilir olmalarıyla doğru orantılı olarak artar mı? Bu sorular şöyle cevaplandırılabilir; Çiçek ayırımının etkili bir beslenme stratejisini geliştirmek adına neden gerekli olduğunu anlayabilmek için, ilk önce öğrenme kapasitesine sahip olan ve farklı besinler üzerinden beslenen canlıların besinlerini elde etme yöntemleriyle ilgili bazı temel bilgilerin bilinmesi gerekmektedir. Bitkisel besin kaynaklarının dağılımı sürekli değişiklik halindedir. Sonuç olarak, belirli bir besin kaynağı üzerinde tercih gösteren bir hayvan, bu besin kaynağının var olmaması durumunda zarar görecektir. Bu nedenle etkili bir tozlaştırıcının elde edilebilir besin kaynakları hakkında sık sık bilgisini yenilemesi gerekmektedir. Hymenopterlerin öğrenme yeteneğine sahip olmaları bu görevi yerine getirebilmek adına oldukça avantaj sağlayan bir özelliktir. Dolayısıyla, Hymenopterler herhangi bir çiçeğin rengini öğrenme ve bu çiçeği diğer çiçeklerden ayırt edebilme potansiyeliyle yüküdürlü.

Çiçekli bitkiler bakımından zengin bir habitattaki bütün besin kaynakları ile ilgili geniş bilgi sadece yüksek derecede beslenme aktivitesine ulaşılarak elde edilir. Dolayısıyla, soliter böcekler alternatif olarak çok sayıda çiçekli bitki türünün içinden bir ya da birkaç tane ödüllü bitki türünü ziyaret etme eğilimi gösterirler ki bu durum çiçek sabitliği olarak adlandırılır (Darwin, 1876; Plateau, 1901; Clements ve Long, 1923; Grant, 1950; Free, 1966; Heinrich, 1979; Waser, 1986, Weiss, 1997).

Çiçek sabitliğinin derecesi, bilinen elde edilebilir besin kaynakları üzerinden beslenme durumu ve yeni kaynaklar hakkında elde edilen bilgi ile yakından ilişkilidir (Heinrich ve ark., 1977; Heinrich, 1979; Kamil ve Roitblat, 1985; Stephens ve Krebs, 1986; Selten ve Shmida, 1988; Ibarra ve ark., 2002). Böyle bir beslenme davranışı başarısı bir çiçeği diğerlerinden ayırt etmeyi sağlayan duysal donanıma bağlıdır ve böyle bir donanımın en önemli bileşenlerinden biri renkli görme mekanizmasıdır. Hymenopterlerin sahip olduğu çiçek sabitliği yeteneği etkili bir beslenme stratejisi için oldukça önemlidir. Bir çiçek türünün tozlaştırıcı tarafından ziyaret edilme derecesi aynı coğrafik bölgede bulunan diğer çiçek türlerinden (simpatrik türler) ne derece farklı görüldüğüne bağlıdır. Hymenopterler üzerinde gerçekleştirilen renk ayırımı deneyleri (colour discrimination), deneğin kendisine sunulan renk uyarımını seçme oranının, bu rengin daha önce besin elde ettiği başka bir renge olan benzerliği ile yakından ilişkili olduğunu ortaya koymaktadır. Bu nedenle, çiçeklerde renklenmenin, simpatrik türlerde yüksek oranda fark edilir olmak adına sergilenmiş bir strateji olduğu söylenebilir (Backhaus ve ark. 1987; Chittka ve ark., 1992).

Duysal özelliklerin yanı sıra, bir tozlaştırıcının davranışsal kapasitesi de çiçeklerle olan ilişkilerini etkilemektedir. Bu nedenle, doğal seleksiyon süreci boyunca, bitkiler tozlaştırıcılarının karmaşık morfolojiye sahip çiçeklerden nektar çıkartabilme yeteneklerini ya da ödül (nektar) ve renk arasında ilişki kurabilme yeteneklerini kullanmışlardır. Bitkiler ve tozlaştırıcıları arasındaki ekolojik ilişkileri ve bu ilişkinin evrimsel tarihini anlamak için tozlaştırıcıların duysal ve davranışsal özelliklerini anlamak gerekmektedir (Weiss, 1997). Nektarla beslenen pek çok böceğin, çiçeklerin yerlerini belirlemek ve bu çiçeklerden faydalanmak için doğuşsal ve öğrenilmiş davranışlarını birleştirdikleri görülmektedir. Bir canlının belirli bir renge, şekle ya da kokuya karşı doğuşsal tercih sergilemesi, çevrenin tanınması ve belki de uygun özelliklerin öğrenilmesi bakımından canlıya yardımcı olan davranışsal bir özelliktir.



Besin ödülü ile çiçek rengini hızlı bir şekilde eşleştirebilme yeteneği, bilinen bir besin kaynağı üzerinden beslenebilmeye izin vermesi bakımından nektarla beslenen böcekler için önemlidir (Gould, 1984; Gould ve Marler, 1984; Giurfa ve ark., 1995,b; Lunau ve Maier, 1995). Bal arıları gibi sosyal böcekler, soliter beslenen böceklere oranla daha iyi bir öğrenme kapasitesine sahiptirler (Dukas ve Real, 1991). Bu durum koloninin besin ihtiyacının soliter bir canlıya oranla çok daha yüksek olmasıyla açıklanabilir. Çeşitli kelebek türlerinin öğrenme kapasiteleri üzerine yapılan çalışmalar da, bir böceğin öğrenme performansı ve o böceğin ekolojik gereksinimleri arasında bir ilişki olduğunu ortaya koymaktadır (Kelber, 1996).

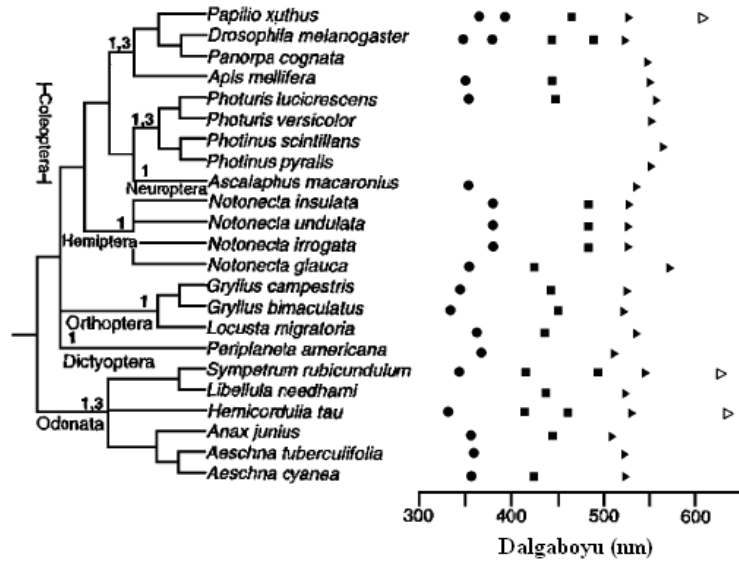
Böcekler arasında yapılan renkli görme çalışmaları sonucunda en fazla sayıda fotoreseptör tipine sahip olan kelebeklerde renkli görme çok farklı amaçlar için kullanılabilir. Scherer ve Kolb (1987,a) tarafından lahana kelebeği *P. brassicae* üzerinde yapılan renkli görme çalışmaları sonucunda, bu kelebek türünün mavi ve kırmızı ışık uyarılarına maruz bırakıldığında beslenme, yeşil-sarı ışık uyarılarına maruz bırakıldığında ise yumurta bırakma davranışı sergilediği gösterilmiştir. Kelber ve arkadaşları (1999 ve 2002) tarafından *Papilio aegeus* ve *Macroglossum stellatarum* türü üzerinde yapılan çalışmalar sonucunda da benzer bir durumla karşılaşmıştır, bu kelebek türleri çiçekleri beslenmenin yanı sıra yumurta bırakma için de kullanılmaktadırlar. *Papilio* kelebeklerinin her iki eşeyi de, çiçek nektarı üzerinden beslenirken, renkli görme yeteneklerini kullanırlar (Kelber ve Pfaff, 1999; Kinoshita ve ark. 1999). Dişi *Pieris rapae* (Traynier, 1984, 1986) ve *Battus philenor* türü (Papaj ve Rauscher, 1987; Weiss ve Papai, 2003) kelebekler, nektar kaynağı ile bir rengi, yumurta bırakma alanı ile de başka bir rengi ilişkilendirmeye eğitilebilirler. Bu nedenle çiçek renklerinin öğrenilmesi ve ayırt edilebilmesi kelebekler için hayati önem taşımaktadır.

Yukarıdaki örneklerden de anlaşılacağı gibi bir objenin rengi, o objenin tanınması ve uygun davranışsal tepkilerin ortaya çıkarılması bakımından önemli bir ipucudur. Buna benzer örnekler omurgalılarda da gözlenmektedir. Yavru martılar (*Larus sp.*) ebeveynlerinin alt çenelerine vurarak besin isteme davranışında bulunurlar. Etologlar tarafından yapılan çalışmalar bu davranışın ortaya çıkmasında en etkili uyarının anne-babanın alt çenesindeki kırmızı leke olduğunu göstermiştir. Renk, şekil ve büyüklük bakımından gerçeğe benzemeyen, ancak gagasında kırmızı leke olan

modeller yavru martılara gösterildiğinde anne-babalarının çeneleri kadar gagalandıkları gözlenmiştir. Erkek dikence balıkları (*Gasterosteus aculeatus*) şekli, büyüklüğü ya da yüzeysel oranı farklı, ancak karın tarafı parlak kırmızı renkli olan her modeli rakip erkek olarak kabul eder ve saldırgan davranışlar sergiler. Gerçeğe benzemeyen, tahtadan yapılmış, oval, disk şeklinde ama karın tarafları kırmızıya boyanmış modeller, gerçeğe benzeyen ancak karın tarafları gri olan modellerden daha fazla saldırgan davranış ortaya çıkmasına neden olurlar (Gould ve Gould, 2001).

### **2.5.2. Renkli Görmenin Böcekler Sınıfındaki Durumu ve Evrimsel Gelişimi**

Briscoe ve Chitka (2001) tarafından gerçekleştirilen davranışsal ve elektrofizyolojik araştırmalar neticesinde, renkli görmenin böcekler arasındaki filogenetik dağılımı ve günümüzdeki durumu tespit edilmeye çalışılmıştır. Yapılan bu çalışmalar sonucunda incelenen bütün böcek türlerinin 350 nm'de maksimum duyarlılık gösteren UV reseptörlere, pek çok böcek türünün ise mavi ( $\lambda_{\max}$  440 nm) veya yeşil ( $\lambda_{\max}$  530 nm) fotoreseptörlere sahip olduğu tespit edilmiştir (Şekil 17). Elde edilen veriler bütün böceklerin atalarının maksimum duyarlılıkları 350, 440 ve 530 nm'lik dalga boylarına karşılık gelen UV, mavi ve yeşil fotoreseptörlere sahip olduklarını ortaya koymaktadır. Bunun yanı sıra yapılan çalışmada, UV ve yeşil fotoreseptörlerin rol oynadığı dikromatik türlerin (*Ascalaphus macaronius*, *Periplaneta americana*, *Formica polyctena*, *Cataglyphis bicolor* ve *Myrmecia gulosa*) tespit edildiği de belirtilmektedir. Bu türlerin oldukça farklı yaşam şekillerine sahip olmaları (*A. macaronius* diurnal bir avcı, *P. americana* nokturnal bir leş yiyici ve iki formicine karıncasından birisi çölde, diğeri ise ılıman ormanlarda yaşayan türlerdir), mavi reseptörlerini kaybetmeleri bakımından ortak bir adaptif nedenin ortaya konmasını güçleştirmektedir. Yapılan çalışmalar Odonata, Hymenoptera, Lepidoptera ve Coleoptera takımlarında birkaç kez birbirinden bağımsız bir şekilde maksimum dalga boyu duyarlılığı 565 nm'den büyük kırmızı fotoreseptörlerin ortaya çıktığını da göstermektedir



**Şekil 17.** Böceklerin spektral duyarlılıkları ve sahip oldukları kromoforların filogenetik gösterimi. Her bir türdeki her fotoreseptör tipinin maksimum duyarlılık değeri gösterilmiştir. ● UV fotoreseptörleri, ■ mavi fotoreseptörleri, ► yeşil reseptörleri ve > de kırmızı fotoreseptörleri göstermektedir. 1 rakamı 11-*cis* retinal, 3 ise 11-*cis* hydroxyretinal için kullanılmıştır (Briscoe ve Chittka, 2001).

## 2.6. Kırmızı Bölge Duyarlılığı

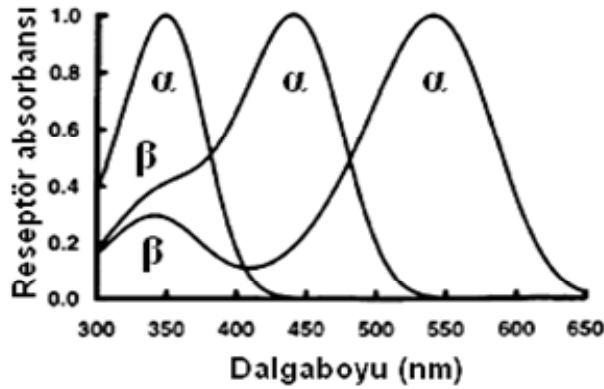
Yukarıda da belirtildiği gibi Briscoe ve Chittka (2001) tarafından gerçekleştirilmiş olan bu çalışma, tüm böceklerin atalarının maksimum duyarlılıkları 350, 440 ve 530 nm'lik dalga boylarına karşılık gelen UV, mavi ve yeşil fotoreseptörlere sahip olduklarını ortaya koymaktadır. Dolayısıyla böcekler sınıfında, UV, mavi ve yeşil fotoreseptörlerin rol oynadığı renkli görme sistemleri ile karşılaşmak bilim adamları için şaşırtıcı değildir. Ancak pek çok kelebek ve bazı Odonata (*Sympetrum rubicundulum*: 340, 410, 490, 540 ve **620** nm; *Hemicordulia tau*: 330, 410, 460, 525 ve **630** nm) ve Coleoptera (*Carabus nemoralis* ve *Carabus auratus*: 348, 430, 500 ve **620** nm) türleri  $\lambda_{max}$  değeri 520 nm'den büyük olan uzun dalga boyu reseptörlerine (L-reseptörleri) sahiptirler (Hardie, 1986; Peitsch ve ark, 1992; Yang ve

Osorio, 1996; Briscoe ve Chittka, 2001). 550 nm'den daha uzun dalga boyu duyarlılığı gösteren kelebek türleri için bu değer 600–630 nm'ler arasındadır (Stavenga ve Arikawa, 2006). Ancak adı geçen türler dışındaki pek çok böceğin kırmızı dalga boylarına duyarsız olduğu da bilinmektedir.

Böceklerin çok önemli bir takımını oluşturan Hymenopterler üzerinde Peitsch ve arkadaşları (1992) tarafından gerçekleştirilen çalışmada, çalışılan 43 türün 26'sında sırasıyla 340, 430 ve 535 nm'lerde maksimum duyarlılık sergileyen UV, mavi ve yeşil fotoreseptörlerin rol oynadığı trikromatik renkli görme sergilendiği tespit edilmiştir. 7 türde mavi ve yeşil fotoreseptörlerden kaynaklanan dikromatlığın, 7 türde ise yeşil fotoreseptörlerden kaynaklanan monokromatlığın olduğu belirtilmektedir. Bu sonuçlar şaşırtıcı olmamakla birlikte, özellikle 4 türde (*Tenthredo campastris*: 328, 464, 540 ve 596 nm; *Tenthredo scrophular*: 532 ve 592 nm; *Xiphydria camelus*: 556 ve 604 nm; *Callonchychium petuniae*: 360, 404, 536 ve 600 nm) gözlenen yaklaşık 600 nm civarındaki duyarlılık ilgi çekicidir. Adı geçen 4 Hymenopter türünde atasal 3 fotoreseptörün yanı sıra, kırmızı fotoreseptörün de bulunduğu belirtilmiştir. Peitsch ve arkadaşları tarafından yapılan bu çalışma, çalışmaya dâhil edilen türlerin çok farklı habitatlarda yaşamaları ve farklı yaşam şekli ve beslenme alışkanlıklarına sahip olmalarına rağmen, spektral duyarlılıkları bakımından çok az varyasyon göstermelerinin keşfedilmesi bakımından oldukça önemlidir. Ancak bu çalışmada dikkat çekici olan başka bir nokta, Hymenopterler içinde gerek tür sayısı gerekse ekolojik işlev bakımından önemli bir yeri olan karıncaların çalışmaya dahil edilmemiş olmasıdır.

Bir canlının ışık uyarınının dalga boyu özelliğini şiddetinden bağımsız olarak ayırt edebilmesi, diğer bir deyişle gerçek renkli görme yeteneğine sahip olabilmesi için iki farklı fotoreseptör tipinin duyarlılık alanlarının çakışmış olması gerekmektedir. Spektrumun belirli bir bölgesinden beyine ulaşan bilgiden tek bir fotoreseptör sorumlu ise, beyin bu bölgedeki iki farklı dalga boyunu birbirinden ayırt edemez ve uyarıyı tek bir renk tonu olarak algılar. Ancak, belirli bir bölgeye duyarlı fotoreseptörlere sahip olmamasına rağmen, duyarlı olmadığı bu bölgedeki dalga boyunu algılayabilen canlılarda vardır. Bazı canlılarda görülen bu durum gerçek renkli görme tanımından oldukça uzaktır. Çünkü bu duyarlılığın meydana gelmesi sadece akromatik bilginin, diğer bir deyişle ışığın dalga boyu değil şiddet özelliğinin algılanmasından

kaynaklanmaktadır. Bu canlıların en güzel örneklerinden biri olan bal arıları maksimum dalga boyu duyarlılığı 344 nm (UV), 436 nm (mavi) ve 544 nm (yeşil) olan 3 farklı fotoreseptör tipine sahip olan trikromatik canlılardır (Menzel, 1979). Spektral ayırım fonksiyonu analiz edilen bal arılarında (Helversen, 1972; Chittka, 1992) fotoreseptörlerin duyarlılık alanlarının minimum sınırının 300, maksimum sınırının ise 650 nm olduğu belirlenmiştir (Şekil 18). Bu durum bal arılarının kırmızı fotoreseptöre sahip olmasalar dahi 550 nm'den daha büyük dalga boylarına duyarlılık gösterebildikleri anlamına gelmektedir (Chittka ve Waser, 1997). Ancak 550 nm'den daha yüksek dalga boylarına olan bu duyarlılık yeşil fotoreseptörün ilgili bölgeden gelen fotonlardan etkilenmesinden kaynaklanmaktadır, diğer bir deyişle 550 nm'den daha uzun dalga boylarına yönelik duyarlılık tamamen akromatik ipuçlarına dayanılarak ortaya çıkmaktadır. Bu nedenle, 550 nm'den uzun dalga boylarının algılanabilmesi için, şiddet özelliğinin de doğru orantılı olarak artırılması gerekmektedir. Fotoreseptörlerinin duyarlılık alanlarından dolayı, bal arılarının sadece 350 ve 550 nm'ler arasındaki dalga boylarını ayırt etme yetenekleri vardır. Birbirine eşit şiddet değerine sahip olan 350–550 nm'ler arası bir ışık uyararı ile 550 nm'den uzun bir ışık uyararının arı tarafından ayırt edilmesi mümkün değildir.



**Şekil 18.** *Apis mellifera*'nın spektral duyarlılık eğrisi. Bal arılarının UV, mavi ve yeşil bölgelerde maksimum duyarlılık sergileyen 3 fotoreseptörü 340 nm yakınında ikinci bir duyarlılık piki sergilemektedir. Bu ikinci duyarlılık pikinin nedeni kromoforun cis-bandinin bu bölgede ışık absorpsiyonu yapmasıdır. Birinci duyarlılık pikleri α-bandı, ikinci duyarlılık pikleri ise β-bandı olarak isimlendirilmektedir. β-bandinin UV fotoreseptörün spektral duyarlılığı üzerindeki etkisi az olmasına rağmen, mavi ve yeşil fotoreseptörlerin duyarlılık alanlarını genişlettiği ve bu sayede 3 fotoreseptörün duyarlılık alanlarının çakışma bölgelerini arttırdığı görülmektedir (Dyer, 1999).

von Frisch (1914) tarafından arıların kırmızı renge eğitilemedikleri belirtildiğinden beri arılar sürekli kırmızı körü olarak kabul edilmişlerdir. Bu durum öne sürülerek, bu canlılarla gerçekleştirilen pek çok davranışsal deney çalışmacının gözlem yapmasını kolaylaştırmak adına loş kırmızı ışık altında gerçekleştirilmiştir. Ancak Kühn (1924) arıların üst duyarlılık sınırlarının 650 nm olduğunu belirterek, arıların kırmızıyı görebildiklerini öne sürmüştür. Bazı bilim adamları tarafından da arıların kırmızı renge eğitilebilecekleri ve bu rengi öğrenebilecekleri ileri sürülmüştür (Molitor, 1939; Kugler, 1943). Bunun yanı sıra, Daumer (1956) tarafından arıların 530, 580 ve 616 nm.'lik dalga boylarını ayırt edebildikleri de belirtilmiştir.

*Bombus impatiens* türü arılar 510, 570 ve 590 nm.'lik yansımaya sahip, yeşil zemin üzerinde sergilenen üç farklı karton uyarana besin ödüllü olarak eğitilmişler ve bu uyaraları birbirlerinden ayırt edip edemediklerini tespit etmek amacıyla test edilmişlerdir. Deneylerden elde edilen veriler, *B. impatiens* arısının bu görevi başarıyla yerine getirebildiğini göstermektedir (Chittka ve Waser, 1997). *Bombus impatiens* türünün kırmızı reseptöre sahip olmamasına rağmen, uzun dalga boyu bölgesindeki uyaraları öğrenebilmesi ve ayırt edebilmesi şu şekilde açıklanabilir. Doğadaki çiçekler monokromatik özellikte bir ışık yansıtırlar, pek çok çiçeğin insan algısına göre kırmızı, turuncu, sarı ve beyaz renklerdeki dalga boylarını yansıttığı bilinmektedir. Örneğin, insan algısına göre kırmızı görünen bir çiçek sadece kırmızı dalga boyunu değil, içerdiği antokinaz adlı renk pigmentlerinden ötürü en çok mavi, daha az oranda da yeşil ve kırmızı dalga boylarını yansıtır. Bu nedenle, insana kırmızı görünen bir çiçek arıya mavi renkli olarak görünecektir. Bazı kırmızı renkli çiçekler ise 400 nm'den daha kısa dalga boylarını yansıttıkları için arılar tarafından UV olarak algılanmaktadırlar. Özellikle uzun dalga boyu algısı göz önünde bulundurulduğunda, arıların sahip oldukları özelleşmiş kırmızı fotoreseptörlerinden dolayı değil, L-reseptörlerinin duyarlılık eğrisi 650 nm'ye ulaştığı için çiçekleri yansıttıkları dalga boylarına göre ayırt edebilecekleri öne sürülmektedir (Chittka ve Menzel, 1992; Chittka ve Waser, 1997).

Günümüze kadar test edilmiş pek çok soliter arının ve sosyal arıların sadece UV, mavi ve yeşil fotoreseptörlere sahip oldukları bilinmektedir (Briscoe ve Chittka, 2001). Dolayısıyla, arılar için kırmızı renkli çiçeklerin fark edilmesi, diğer renkteki çiçeklere oranla daha zordur (Spaethe ve ark. 2001). Bunun yanı sıra, kırmızı renkli

çiçekler yaşam alanlarında çok nadir bulunmalarına rağmen, bu renkteki çiçekler üzerinden beslendiği bilinen toprak yaban arıları (*Bombus terrestris*) üzerinde çalışmalar yapan Chittka ve ark. (2004), yaban arılarının bu renkteki çiçekler üzerinden beslenme nedenlerinin özelleşmiş bir kırmızı fotoreseptörden kaynaklanıp kaynaklanmadığını araştırmışlar ve bu doğrultuda Sardalya ve Kanarya adalarında yaşayan iki popülasyonun işçilerini davranışsal düzeyde incelemiştir. Yapılan çalışmada bu türün kırmızı renge gösterdiği yönelim ile ilgili adaptif açıklamalar yapılmaya çalışılmıştır. Yaban arılarında görülen kırmızı renge yönelim davranışını çiçeklerin içerdikleri nektar miktarıyla ilişkilendirmeye çalışan bilim adamları, yaban arılarının yaşam alanlarında bulunan kırmızı renkli çiçeklerin nektar bakımından oldukça fakir olduğunu tespit etmişlerdir (Dafni ve ark., 1990). Kırmızı tercihinin, yaban arılarının eş seçiminde kullandıkları bir bilgi olup olmadığı ihtimalini araştıran bilim adamları, bu sefer de bu renge yönelim göstermelerine rağmen arıların vücut renklerinde kırmızının bulunmadığını gözlemlemiştir. Bu nedenle *B. terrestris* türünde gözlenen kırmızı renge yönelim davranışı adaptif olarak açıklanamamıştır. Yapılan bu çalışmada, yaban arılarının kırmızı reseptörlere sahip olduğu görüşünün kanıtlanması adına intraselüler spektral duyarlılık ölçümleri yapılması gerektiği de belirtilmiştir.

Hymenopterler üzerinde gerçekleştirilen elektoretinogram çalışmaları sonucunda, pek çok Hymenopter türünde kırmızı reseptörün varlığına dair herhangi bir kanıt bulunamamasına rağmen, parazit eşek arısı *Trybliographa rapae*'nin 670 nm'lik dalga boyuna duyarlılık sergilediği belirtilmiştir. Ancak bu duyarlılığın, bal arılarında olduğu gibi kırmızı fotoreseptörden kaynaklanmadığı, yeşil fotoreseptörün duyarlılık alanının uzun dalga boylarında sonlanmasından dolayı meydana geldiği de rapor edilmiştir. Yapılan bu çalışmaya göre, kırmızı ve yeşil dalga boyları birbirlerinden ayırt edilemezler ve farklı renkler olarak algılanamazlar. Işık şiddetinin sabit tutulması durumunda, dalga boyu artışına bağlı olarak, ışık eşek arısına giderek daha koyu bir renk olarak görünecektir. Fakat uzun dalga boylarına doğru şiddetin artırılmasıyla birlikte bu dalga boyları eşek arısı tarafından algılanacaktır (Brown ve ark., 1998).

Lepidopterler üzerinde yapılan elektoretinogram çalışmaları ve hücre içi kayıtlar sayesinde *Papilio aegaeus* (390, 450, 540 ve 610 nm'ye duyarlı tetrakromatik görüş), *Papilio xuthus* (360, 390, 460, 520 ve 600 nm'ye duyarlı pentakromatik görüş),

*Graphium sarpedon* (380, 460, 560 ve 600 nm'ye duyarlı tetrakromatik görüş), *Pieris rapae* (340, 450, 540 ve 600 nm'ye duyarlı tetrakromatik görüş), *Pieris brassicae* (360, 450-460, 560 ve 620 nm'ye duyarlı tetrakromatik görüş), *Pieris melete* (400, 480, 540 ve 600 nm'ye duyarlı tetrakromatik görüş), *Argyrnoma ruslana* (380, 440, 560 ve 620 nm'ye duyarlı tetrakromatik görüş), *Apodemia mormo* (340, 450, 505 ve 600 nm'ye duyarlı tetrakromatik görüş) ve *Lycaena phlaeas* (400, 540 ve 600 nm'ye duyarlı trikromatik görüş) türlerinde kırmızıya duyarlı fotoreseptörlerin bulunduğu belirtilmiştir (Briscoe ve Chittka, 2001).

Qiu ve Arikawa (2003) tarafından gerçekleştirilen *Pieris rapae crucivora* türü kelebeğin spektral duyarlılığı ile ilgili çalışmanın sonuçları, bu kelebeğin gözlerinde kırmızıya duyarlı 2 ayrı fotoreseptör hücre grubunun bulunduğunu göstermektedir. Araştırmacılar en fazla karşılaşılan fotoreseptör tipinin 620 nm'de, daha az karşılaşılan fotoreseptör tipinin ise 640 nm'de maksimum duyarlılık sergilediğini belirtmektedirler. Yapılan araştırmalar sonucunda 620 nm'ye duyarlılık gösteren fotoreseptörleri içeren ommatidiumlarda açık kırmızı, 640 nm'ye duyarlılık sergileyen fotoreseptörlerin bulunduğu ommatidiumlarda ise koyu kırmızı pigment moleküllerinin bulunduğunu tespit edilmiş ve bu iki fotoreseptör tipinin farklı duyarlılık pikleri sergilemelerinin rhabdom etrafında bulunan pigment moleküllerine bağlı olduğu ileri sürülmüştür. Bu pigment moleküllerinin spektral filtreler gibi rol oynayarak fotoreseptörlerin duyarlılık spektrumlarını büyük ölçüde değiştirdikleri de verilen bilgiler arasındadır.

Elbette bir canlının özelleşmiş bir kırmızı reseptörü olduğunu ileri sürmenin en kesin kanıtı canlıda yapılan hücre içi kayıtlar ve elektoretinogram çalışmalarıdır. Ancak bir canlının kırmızıya duyarlı fotoreseptörleri olup olmadığını belirlemenin diğer bir yolu, canlıyı eşit şiddete sahip iki monokromatik ışık uyarınının kullanıldığı renk ayırımı deneylerine maruz bırakmaktır. Yapılan bu davranış deneylerinde kullanılan uyarılardan ikisi de spektrumun kırmızı bölgesinden seçilebildiği gibi, biri kırmızı diğeri farklı bir spektral alandan da seçilebilir. Işık uyarılarından birine eğitilen canlının, eğitildiği dalga boyunu ışık şiddetinden bağımsız olarak seçmesi kırmızı fotoreseptöre sahip olduğunu, seçimlerini ışık şiddetindeki değişikliklere göre yapması ise kırmızı fotoreseptöre sahip olmadığı gösterir.

*Papilio aegaeus* türü kelebek ile yapılan davranışsal çalışmada, kelebekler besin ile ilişkilendirilen 640 nm'lik ışık uyarını ve bu uyarıya eşit şiddete sahip, besin



ödüllü olmayan 430 ve 590 nm'lik ışık uyarıları arasında tercih yapmaları yönünde eğitilmişlerdir. Eğitim koşulları altında gerçekleştirilen kontrol deneylerinde kelebeklerin anlamlı bir şekilde 640 nm'lik uyarı yönünde tercih sergiledikleri gözlenmiştir. Ancak bu tercihin ışık şiddetinden bağımsız gerçek renkli görmeden dolayı mı, yoksa şiddete bağlı seçici dalga boyu davranışından mı kaynaklandığını belirlemek için, kelebekler uyarılar arasındaki şiddetin 10 ya da 100 kat değiştirilmesiyle tekrar test edilmişlerdir. Testler sonucunda elde edilen veriler, *P. aegaeus* kelebeğinin her durumda eğitilmiş olduğu 640 nm'yi anlamlı bir şekilde seçtiğini, diğer bir deyişle kırmızı fotoreseptöre sahip olduğunu göstermektedir. Yapılan çalışmada bu kelebeğin UV, mavi, yeşil ve kırmızı fotoreseptörlere sahip tetrakromatik renkli görme yeteneğine sahip olduğu belirtilmektedir (Kelber ve Pfaff, 1999).

*Papilio xuthus* türü kelebeğin gerçek renkli görme yeteneğine sahip olup olmadığını tespit etmek adına gerçekleştirilen davranışsal deneyde (Kinoshita ve ark., 1999) ise, belirli bir renge sahip olan diskler üzerinden beslenmeleri yönünde eğitilen kelebekler, nötral yoğunluk filtresi aracılığıyla pozitif uyarıların şiddetlerinin düşürüldüğü kritik testlerde, şiddetin düşürüldüğü tüm pozitif uyarıları alternatif uyarılardan ayırt edebilmişlerdir ki bu durum gerçek renkli görme yeteneğine sahip olduklarını göstermektedir. Şiddetten bağımsız olarak, tamamen uyarının spektral kompozisyonuna göre gerçekleştirilen bu tercihlerin yapıldığı renk tonlarından biri de kırmızıdır. Yapılan çalışma sonucunda, *P. xuthus* kelebeğinin 600 nm'de maksimum duyarlılık sergileyen kırmızı fotoreseptöre sahip olduğu da verilen bilgiler arasındadır.

Bal arılarında olduğu gibi özelleşmiş kırmızı fotoreseptöre sahip olmamalarına rağmen, kırmızı renge karşı duyarlılık sergileyen kelebeklerin de olduğu bilinmektedir. Elektrofizyolojik kanıtlarla desteklenmiş olmamakla birlikte, *Macroglossum stellatarum*'un diğer sphingid kelebeklerinde olduğu gibi UV, mavi ve yeşile duyarlı 3 spektral reseptör tipine sahip olduğu tespit edilmiştir (Kelber, 1997). Hasselman (1962) tarafından yapılan bir çalışmada bu kelebek türünün 620 nm'de dördüncü bir pik duyarlılığı sergilediği belirtilmiş, ancak bu sonuç aynı çalışmayı yapan K. Bartsch tarafından desteklenmemiştir. Kelber (1996) tarafından bu tür ile gerçekleştirilen çalışmada, *M. stellatarum* türü güveler eşit şiddete sahip olan ve bir tarafta besin ile ilişkilendirilen kırmızı renkli, diğer tarafta ise ödüksüz mavi renkli çiçeğin bulunduğu

ikili seçim düzeneğinde eğitilmişler ve eğitim sürecinin sonunda kırmızı rengi öğrenip öğrenemediklerini tespit etmek amacıyla test edilmişlerdir. Testlerden elde edilen sonuçlar, bu kelebek türünün mavi renge karşı doğuşsal bir renk tercihi sergilemesine rağmen, 30–60 ziyaret sonunda kırmızı rengi %80 doğruluk payıyla öğrendiğini göstermektedir. Ancak, söz konusu kelebek türünün kırmızı bir fotoreseptöre sahip olmamasından dolayı, bu dalga boyunu öğrenebilmesinin akromatik ipuçlarına dayanılarak gerçekleştiği verilen bilgiler arasındadır.

*M. stellatarum* üzerinde Kelber ve Henique (1999) tarafından yapılan deneylerde de kelebek türünün kırmızı fotoreseptöre sahip olmamasına rağmen, bu spektral bölgedeki uyarıları akromatik ipuçlarına dayanarak algıladığını teyit eder yönde veriler elde edilmiştir. Kelebek türü 595 ve 620 nm'lik eşit şiddete sahip uyarılara eğitildikten sonra, eğitim ile aynı koşullarda test edilmiş ve eğitimde (+) uyarı olarak belirlenen 595 nm'yi %90 doğruluk oranıyla tercih etmiştir. Ancak 595 nm'nin şiddetinin nötral yoğunluk filtreleriyle 10 kat düşürüldüğü ya da 620 nm'nin şiddetinin 10 kat arttırıldığı durumlarda kelebeklerin iki uyarı arasında anlamlı bir tercih sergileyemedikleri, ışık uyarıları arasındaki şiddet farklılığının 100 kata çıkarıldığı durumda ise daha parlak olan uyarıyı tercih ettikleri gözlenmiştir. Dolayısıyla, güveler L-reseptörlerinde en fazla foton yakalanmasına neden olan uyarı yönünde yönelim gerçekleştirmişlerdir. Kırmızı bölgede meydana gelen bu algılama, gerçek renkli görmeden kaynaklanmamakta, tamamen akromatik ipuçlarına göre ortaya çıkmaktadır.

Kelber ve Henique (1999)'ın *M. stellatarum* ile yaptıkları çalışma ile benzerlik gösteren bir çalışma da *Haliconius erato* ve *Vanessa atalanta* türleri üzerinde gerçekleştirilmiştir (Zaccardi ve ark., 2006). *H. erato* ve *V. atalanta* UV, mavi ve yeşil dalga boylarına duyarlılık gösteren trikromatik renkli görme sistemine sahip kelebeklerdir. Her iki kelebek türü de ikili seçim düzeneğinde eğitilerek test edilmişlerdir. Testlerden elde edilen veriler, *H. erato*'nun kırmızı dalga boyu aralığında renk ayırımı yapabildiğini, oysa *V. atalanta*'nın bu ayırımı yapamadığını göstermektedir. Her iki kelebek türünde de özelleşmiş bir kırmızı reseptörü bulunmamasına rağmen, spektrumun kırmızı bölgesindeki ayırım yetenekleri arasında gözlenen farklılığın nedeni yapılan çalışmada şu şekilde açıklanmıştır; *H. erato*'nun sahip olduğu L-reseptörün maksimum duyarlılık değeri 570 nm iken, bu değer *V.*

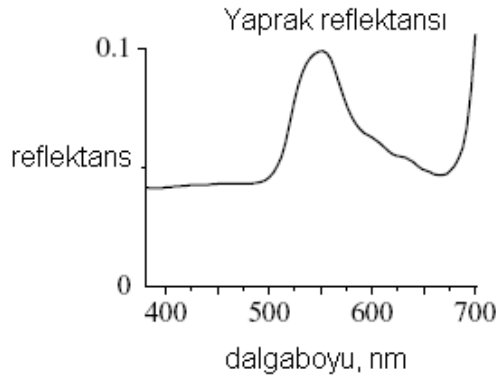
*atalanta* için 530 nm'dir. Dolayısıyla, *V. atalanta*'nın kırmızı bölgedeki şiddet ayırımını algılaması için L-reseptörünü kullanması gerekmektedir. *H. erato*'da gözlenen kırmızı spektral alandaki dalga boylarını ayırım yeteneğinin, kırmızı bölgedeki birden fazla sayıda L opsininin bulunmasından kaynaklanıp kaynaklanmadığı araştırılmış, bu nedenle ergin kelebeklerin gözlerinden cDNA dizilimi çıkarılarak analizi yapılmıştır. Ancak, iki kelebek türünün L opsinlerinde farklılık olmadığı tespit edilmiştir. Bu durumdan hareketle, araştırmacılar *H. erato*'da bulunan kırmızı bölge ayırım yeteneğini lateral filtre edici pigmentlerle ilişkilendirmişler ve bu tip filtre edici pigmentlerin L-reseptörün duyarlılık alanını kırmızı bölgeye doğru kaydırarak, renk ayırımının yapıldığı spektral alanı genişlettiğini ileri sürmüşlerdir.

Zaccardi ve ark. (2006)'nın yaptığı yoruma benzer bir yorum başka araştırmacılar tarafından gerçekleştirilen çalışmalar sonucunda da ileri sürülmüştür (Briscoe ve ark., 2003, Briscoe, 2005). *Inachis io*, *Junonia coenia*, *Nymphalis antiopa*, *Siproeta stelenes*, *Vanessa cardui* türlerinin sahip olduğu renkli gözler üzerinde çalışma yapan araştırmacı, fotoreseptör hücrelerinin membranlarında yer alan rhodopsin molekülünün yanı sıra, bu hücrelerin içlerinde bulunan kırmızı, turuncu ya da sarı renkli sabit pigment granüllerinin de rhabdomdan gelen kısa dalga boylarını absorbe eden filtreler gibi görev yaparak, hem fotoreseptörlerin spektral duyarlılıklarını hem de gözün yansıtma spektrumunu kırmızı dalga boylarına doğru değiştirdiklerini ileri sürmüştür.

Uzun dalga boyu pigment genlerinin duplikasyonu böceklerin evrimsel gelişimlerinin ilk dönemlerinde meydana gelmiştir (Spaethe ve Briscoe, 2004) ve kelebeklerde bu duplikasyon son yıllarda tekrarlanmıştır (Briscoe, 2000, 2001, 2002; Wakakuwa ve ark, 2004). Kelebekler sayıları 1 ve 3 arasında değişen uzun dalga boyu fotopigmentlerine sahiptirler ve bu fotopigmentler 540–620 nm'ler arası maksimum duyarlılık sergilemektedirler (Stavenga 2002; Arikawa 2003).

Kelebeklerdeki uzun dalga boyuna duyarlı fotoreseptörlerin evrimleşmesi üzerine çalışmalar yapan bilim adamları değişik görüşler ileri sürmüşlerdir. Bu görüşlerden biri, bu fotoreseptör tiplerinin meyve, çiçek ya da eş seçimi gibi biyolojik bir sinyale uygun olarak evrimleştiğidir ki, bu görüşe dair az sayıda kanıt bulunmaktadır (SurrIDGE ve ark, 2003). Diğer bir görüş ise, bir canlının sahip olduğu fotoreseptörlerin görsel zeminin yaygın olan rengine paralel bir gelişim sergilediğidir.

Yapraklar 500 nm'nin altındaki dalga boylarını güçlü bir şekilde absorbe ederler ve klorofil molekülünün varlığından dolayı 555 nm'lik dalga boyunda maksimum yansıtma özelliğine sahiptirler (Şekil 19) (Osorio ve Bossomaier, 1992). Bu durum Kelber (1999) tarafından gerçekleştirilen çalışmada da vurgulanmış ve şu açıklama yapılmıştır; uzun dalga boyu reseptörlerine sahip olmak, kelebeklerin yaprakların farklı tonlarındaki yeşil renklerini ayırt etmelerine ve böylece yumurta bırakmalarına yardımcı olan bir özelliktir.



**Şekil 19.** Yaprak spektrumu 555 nm'de pik yapar ve 680 nm'ye doğru hızlı bir şekilde azalır (Osorio ve Vorobyev, 2005).

Karıncalar üzerinde gerçekleştirilen sınırlı sayıda renkli görme çalışmasında, çalışılan türlerin genelde UV, mavi ve yeşil fotoreseptörlere sahip olduğu belirtilmesine rağmen, yapılan birkaç çalışmada 550 nm'den uzun dalga boylarına karşı duyarlılıktan da söz edilmektedir.

Marak ve Wolken (1965) tarafından ateş karıncası *Solenopsis saevissima* türü üzerinde gerçekleştirilen aksiyon spektrumu çalışmasında, ateş karıncasının 360 nm (UV) ve 550 nm (yeşil)'lerde maksimum duyarlılık sergilediği belirtilmiş, ancak 620 nm civarında da üçüncü bir maksimum duyarlılık pikiyle karşılaşıldığı rapor edilmiştir. Ancak, aksiyon spektrumu ve fotoreseptör duyarlılığının aynı şeyi ifade etmemesinden dolayı, *S. saevissima*'da görülen bu uzun dalga boyu duyarlılığını doğrudan bu bölgeye özelleşmiş bir fotoreseptör tipiyle ilişkilendirmek doğru değildir. Aksiyon spektrumu, bir canlının sahip olduğu tüm fotoreseptör tiplerinin toplam duyarlılığıdır. Aksiyon spektrumu çalışmalarında elde edilen duyarlılık pikleri herhangi bir fotoreseptör tipinin maksimum derecede uyarılmasından kaynaklanmamakta, sadece ilgili spektral bölgeye karşılık gelen dalga boylarına karşı olan toplam duyarlılığı temsil etmektedir. Yapılan çalışmada, elde edilen bu kırmızı duyarlılığının retinula hücrelerini çevreleyen ommokromların ya da pigment granüllerinin neden olduğu kısa dalga boyu

absorbsiyonundan kaynaklandığı, bu moleküllerin görünür spektrumun kırmızıya yakın kısımlarını geçirirken, diğer kısımlarını geçirmeyen filtreler gibi görev yaptığı belirtilmektedir.

Wehner ve Toggweiler (1972) tarafından çöl karıncası *Cataglyphis bicolor* üzerinde yapılan çalışmada bu karınca türünün spektral duyarlılık fonksiyonu ölçülmüş ve 350, 500–520 ve 600 nm’lik dalga boylarına maksimum duyarlılık sergilediği tespit edilmiştir. Kretz (1979) tarafından aynı tür üzerinde gerçekleştirilen çalışmada ise çöl karıncasının spektral duyarlılık fonksiyonunun 342, 425, 505 ve 570 nm’lerde 4 pik noktasına sahip olduğu belirtilmiştir. Ancak, çöl karıncası üzerinde gerçekleştirilen bu iki çalışmadan elde edilen sonuçlar *S. saevissima*’da olduğu gibi özel bir fotoreseptörle ilişkili olmayıp, bu durum ya duyarlılık alanı uzun dalga boylarına kadar devam eden yeşil fotoreseptörün bu spektral bölgeden gelen dalga boyları tarafından uyarılması (photon-catch) sonucu ya da fotoreseptörlerin duyarlılıklarını arttıran izolasyon pigmentleri (screening pigments) nedeniyle ortaya çıkmaktadır. Bu açıklamaları teyit edecek çalışmalar Mote ve Wehner (1980) ve Labhart (1986) tarafından yapılmış ve bu çalışmalarda *C. bicolor* türünün gözlerinde sadece UV ve yeşil fotoreseptörlerin varlığı tespit edilebilmiştir.

Arılarda da olduğu gibi karıncalar da uzun yıllar kırmızı körü olarak kabul edildikleri için, özellikle davranışsal deneylerde araştırmacının gözlem yapabilmesini kolaylaştırmak adına deneyler loş kırmızı ışık altında gerçekleştirilmişlerdir. Fakat, *Lasius niger* (Depickere ve ark., 2004) ve *Formica pratensis* (Çamlıtepe ve ark., 2006) üzerinde gerçekleştirilen deneylerde iki karınca türünün kırmızı ışığa duyarlılık sergiledikleri tespit edilmiştir. Bu duyarlılık her ne kadar gerçek renkli görme tanımına uymasa da belirli bir şiddet değerine sahip kırmızı ışık uyarınının karıncaların oriyantasyonlarını etkileyebileceği göz önünde bulundurulmalı ve davranış deneylerinde kullanılan materyal-metot tekrar gözden geçirilmelidir.

Son yıllarda karıncalar üzerinde yapılmış olan bir çalışma Cammaerts (2007) tarafından *Myrmica sabuleti* karıncası üzerinde gerçekleştirilmiştir. Yapılan çalışmada, karıncalar spektrometre ile reflektans değerleri ölçülmüş renkli kâğıtlardan oluşan uyarılara ayrımsal şartlandırma prosedürü ile eğitilmişler ve eğitildikleri dalga boylarını ayırt etme yetenekleri bakımından test edilmişlerdir. Farklı ışık şiddetleri altında gerçekleştirilmiş olan testlerde ışık şiddetlerinin lüksmetre ile

ölçülmüş metotun tartışılabilir olmasına ve çalışmanın sonuçlarına şüpheyle bakılmasına neden olmaktadır. Araştırmadan elde edilen verilere göre, *M. sabuleti* işçileri yüksek ışık şiddeti (10,000 lüks) altında test edildiklerinde kırmızı ve yeşile az oranda, sarı ve maviye ise yüksek oranda duyarlılık göstermektedirler. Ancak, aynı testler düşük ışık şiddeti (600 lüks) altında gerçekleştirildiğinde kırmızıya duyarlılık kaybolurken, sarı, mavi ve yeşile yüksek oranda duyarlılık gözlenmeye devam etmiştir. Aynı çalışmada, işçilerin UV ışık altında siyah objeleri algılamalarından hareket edilerek UV ışığa duyarlılık sergiledikleri de belirtilmiş, ancak bu duyarlılığın akromatik ipuçlarından yararlanılarak ortaya çıkabilme olasılığı göz önünde bulundurulmamıştır.

Karıncaların kırmızı duyarlılığı üzerine yapılan en son çalışmalardan biri Aksoy (2007) tarafından *Formica cunicularia* türü üzerinde gerçekleştirilmiştir. *Formica cunicularia* işçilerinin kırmızı bölge dalga boylarına olan olası duyarlılıklarının tespit edilmesinin amaçlandığı deneylerde karıncalar dairesel oriyantasyon platformundan oluşan deney düzeneğinde 590 nm'ye besin ödüllü olarak eğitildikten sonra sırasıyla 590, 610, 630 ve 650 nm'lik eş şiddete sahip ışık uyarıları ile test edilmişlerdir. Testlerden elde edilen sonuçlar, *F. cunicularia*'nın 590 ve 650 nm'lik ışık uyarılarını akromatik ipuçlarına dayanarak algılayabildiğini, diğer bir deyişle bu dalga boylarına karşı duyarlılık sergilediğini göstermektedir. 610 ve 630 nm'lik uyarılara karşı belirlenen anlamsız yönelim ise test koşullarında işçileri rahatsız edebilecek bir içsel ya da belirlenemeyen dış kaynaklı bir etmene bağlanmıştır.

Aynı çalışmada *F. cunicularia*'nın L-reseptörü tarafından foton yakalama yeteneğine bağlı olarak kırmızı dalga boyu bölgesinde ayırım yapıp yapamayacağı da araştırılmıştır. Bu performansın belirlenmesine yönelik gerçekleştirilen deneylerde Y-borudan oluşan ikili seçim düzeneği kullanılmıştır. Birbirine eşit şiddete sahip olan 590 ve 640 nm'lik ışık uyarılarından, 590 nm'ye besin ödüllü olarak eğitilen karıncalar, kontrol testinde eğitim ile aynı koşullar altında test edilmişlerdir. Kontrol testinden sonra gerçekleştirilen kritik testlerde ise (+) uyarı olan 590 nm'nin şiddeti nötral yoğunluk filtreleri aracılığıyla 10 kat ve 100 kat azaltılmış ve işçilerin uyarılar arasındaki tercihleri belirlenmiştir. Elde edilen veriler, *F. cunicularia* işçilerinin L-reseptörün (yeşil fotoreseptörü) foton yakalaması yeteneğine bağlı olarak kırmızı bölgede 590 ve 640 nm'lik uyarılar arasında ayırım yapabildiklerini, fakat bu ayırımı

gerçek renkli görmeden ziyade ışık şiddetine bağlı olarak gerçekleştirilebildiklerini göstermektedir.

## 2.7. Renk Tonu Ayırımı

Renkli görme yeteneğine sahip bir hayvanın, duyarlı olduğu monokromatik ışık uyarımları arasında ayırım yapabileceği en küçük aralık “**dalga boyu ayırımı eşik değeri**” olarak adlandırılır ve bu eşik değeri “ $\Delta\lambda$ ” ile sembolize edilir. Eğer canlı aynı renk bölgesine karşılık gelen dalga boyları arasında ayırım yapabiliyorsa bu canlının “**renk tonu ayırımı yeteneği**”ne sahip olduğu belirtilir. Trikromatik renkli görme yeteneğine sahip olan insanlar, duyarlı oldukları spektral bölgede yaklaşık 150 farklı renk tonunu ayırt edebilen ve bundan dolayı renk tonu ayırımı yeteneğine sahip olan canlılardır. İnsanların renk tonlarını en iyi ayırt ettikleri spektral bölgelerin 490 nm (yeşilimsi mavi) ve 590 nm (turuncu) bölgeleri olduğu ve bu ayırımın 1 nm gibi çok küçük dalga boyu farklılıklarında dahi yapılabildiği belirtilmektedir (Krúdy ve Ladunga, 2001). İnce ayar renk ayırımı yeteneğinin bal arıları, yaban arıları ve güveler gibi böceklerde de var olduğu yapılan çalışmalar sonucunda tespit edilmiştir (Kelber ve Henique, 1999; Kelber vd. 2003b; Dyer ve Chittka, 2004a,b,c; Giurfa, 2004; Kelber, 2005; Zaccardi vd. 2006).

En önemli çiçek tozlaştırıcılarından biri olan bal arıları farklı spektral özelliklere sahip çiçeklerden besin elde etmek ve bu görevi yerine getirmek için de çiçek renklerini birbirinden ayırt etmek zorundadırlar. Böylesi bir renk ayırımı yeteneği etkili bir beslenme gerçekleştirmek için bal arılarının sahip olması gereken bir özelliktir. Ancak çiçekler arasındaki renk tonu farklılığının az olduğu durumlarda, bal arılarının ayırım yapmaları giderek zorlaşmakta ve bu durum arıların yakın renklere sahip çiçekler üzerinden beslenme noktasında genelleme yapmalarına neden olmaktadır. Üzerinden beslendikleri çiçeklerin renkleri arasında gözle görülür bir farklılık olması durumunda ise arıların bu çiçekleri rasgele ziyaret etmek yerine **çiçek sadakati** olarak bilinen ve belli bir zaman boyunca tek bir tür ile sınırlandırılan bir özelliğe sahip oldukları da bilinmektedir (Waser, 1986; Chittka ve ark., 1997; Chittka ve ark., 1999; Gumbert, 2000).

Çiçek sadakatinin tozlaştırıcıya zaman kazandırma ve etkili bir beslenme sağlama avantajının yanı sıra, bitkilere de üreme bakımından büyük bir avantaj sağladığı bilinmektedir (Chittka ve Menzel, 1992; Greggers ve Menzel, 1993; Chittka ve ark., 1999). Bu nedenle, diğer bitki türlerinden kolayca ayırt edilmek ve kendilerine özgü görsel bilgiyi sağlamak adına büyük bir evrimsel baskı altında olan bitki türlerinin, çiçek renklerini diğer bitkilerden farklılaştırmaları sonucunda bitkiler âleminde çiçek rengi bakımından büyük bir varyasyonun ortaya çıktığı görülmektedir (Chittka ve Menzel, 1992; Kevan ve Backhaus, 1998).

Çiçek renklerindeki bu çeşitlilik her ne kadar her iki tarafa tanıma ve tanınma kolaylığı sağlaması bakımından avantajlar getirirse de, doğada benzer renklenmeye sahip olan bitki türleri de vardır ve tozlaştırıcıların bu bitki türlerini ayırt edebilmeleri çözülmesi gereken sorunlardan birini oluşturmaktadır. Ayrıca doğada güneş ışığı, bulutlar ve bitkisel materyallerden kaynaklanan gölgeler gibi nedenlerden dolayı, aydınlanmanın yapısında da değişiklikler meydana gelebilmektedir. Bu nedenle tozlaştırıcıların görsel sistemleri aydınlanmanın spektral özelliklerinde meydana gelebilecek değişimleri telafi edecek bir mekanizmaya sahip olmalıdır (Dyer, 1998).

Bu güne kadar arıların renk ayırımı yetenekleri ile ilgili yapılan çeşitli çalışmalar sonucunda farklı teoriler ileri sürüldüğü görülmektedir. Bu teorileri kısaca inceleyecek olursak;

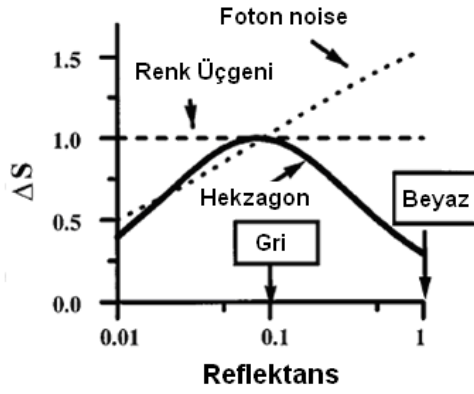
**Renk Üçgeni (Color Triangle) Modeli:** Wyscecki ve Stiles (1982) tarafından ileri sürülen bu model bir rengin algılanabilmesinin ve iki renk arasındaki ayırım yeteneğinin ışık şiddetinden bağımsız olduğunu ileri sürer. Bu modele göre beyaz ve gri objeler eşit sezilebilirlik özelliğine sahiptir (Şekil 20).

**Foton Sayısı İle Sınırlanmış Zıt Renk Kodlaması Modeli (Photon-noise Limited Color Opponent Model):** Vorobyev ve Osorio (1998) tarafından ileri sürülen bu model, ışık şiddetinin artmasıyla birlikte, bir rengin algılanma olasılığının artacağını, dolayısıyla beyaz objelerin gri objelere göre daha kolay algılanacağını ileri sürmektedir (Şekil 20).

**Hekzagonal Renk Alanı Modeli (The Hexagon Model) :** Chittka (1992) tarafından ileri sürülen bu model, ışık şiddeti arttıkça rengin algılanabilirliğinin azalacağını, dolayısıyla parlak bir ışığı algılamanın daha zor olduğunu belirtmektedir.

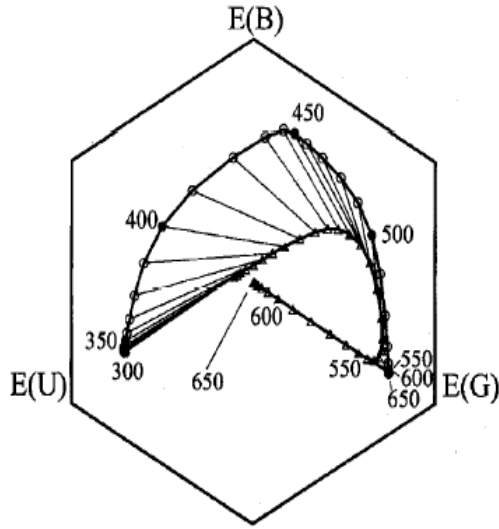


Bu modele göre, yeşil bir zemin üzerinde sergilenen gri bir obje, aynı zemin üzerinde sergilenen beyaz bir objeye oranla daha kolay algılanmaktadır (Şekil 20).



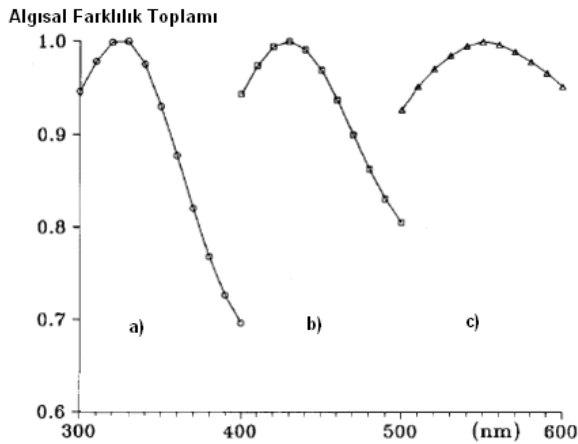
**Şekil 20.** 3 farklı model kullanılarak yeşil renkli zemin üzerinde sergilenen, UV yansıtıcı grinin bal arısı tarafından sezilebilirlik durumu. Grafik siyahtan (0,01) beyaza (1) kadar gri tonlarının reflektanslarını göstermektedir. Renk üçgeni modeline göre rengin algılanabilmesi ve ayırt edilebilmesi ışık şiddetinden bağımsız bir olgudur. Foton sayısı ile sınırlanmış zıt renk kodlaması modeline göre rengin algılanabilirliği, ışık şiddetiyle doğru orantılı olarak artmaktadır. Hekzagon modeli ise rengin algılanabilirliğinin ışık şiddeti ile ters orantılı olduğunu ileri sürmektedir (Vorobyev ve ark., 1999).

Bu teoriler arasında bilim adamları tarafından en çok kabul gören Chittka tarafından önerilen hegzagonal renk alanı modelidir. Bu modele göre, bir hayvanın renk alanı bize dalga boyu ayırım fonksiyonu hakkında da bilgi vermektedir. Oluşturulan bu modelde bal arısının 300 ve 650 nm'ler arasındaki duyarlılık alanı 10 nm'lik aralıklarla gösterilmektedir (Şekil 21). Bu modele göre, bal arısının renk sahasında dalga boyları arasındaki mesafenin artmasıyla birlikte, bu dalga boylarını ayırt etme yeteneği de artmaktadır, bu durum yapılan çeşitli davranışsal çalışmalarla da desteklenmektedir (Chittka ve ark., 1993). Hekzagonal renk alanı modeline göre, bal arısının en iyi ayırım yapabildiği dalga boyu aralığı, diğer bir deyişle çözünürlük yeteneğinin en fazla olduğu aralık 400–500 nm'ler arasındadır. 500 nm'den sonra dalga boyları arasındaki mesafe azalmakta ve 550 nm'den büyük dalga boyları tek bir nokta halinde temsil edilmektedir. Bu 500 nm'den büyük dalga boylarını ayırt etmenin giderek zorlaştığı ve bu ayırımın 550 nm'den sonra mümkün olmadığı anlamına gelmektedir. Bu nedenle bal arılarının kırmızı bölgedeki monokromatik ışık uyarılarını şiddetten bağımsız olarak birbirlerinden ayırt etmeleri mümkün değildir.



**Şekil 21.** *Apis mellifera*'nın heksagonal renk alanı. E(U) ile UV fotoreseptörünün, E(B) ile mavi fotoreseptörünün ve E(G) ile yeşil fotoreseptörünün temsil edildiği bu renk alanında içi boş olan daireler 10 nm'lik aralıklara sahip monokromatik ışık uyarılarının yerlerini göstermektedir. Bu modele göre monokromatik uyarılar arasındaki uzaklık ne kadar fazlaysa, renkleri ayırt etmedeki hassasiyet o derece artmaktadır. 550 nm'den büyük dalga boyları tek bir nokta ile temsil edildiği için, arılar bu dalga boyundan daha büyük dalga boylarını ayırt etme yeteneğinden yoksundurlar (Chittka ve Waser, 1997).

Chittka tarafından ileri sürülen bu model Hymenopterlerin renk ayırımında en başarılı oldukları dalga boylarının 330, 430 ve 550 nm'ler olduğunu ileri sürmektedir. Bu modelin doğruluğunu ispatlamak adına sahip olunan 3 fotoreseptörden ikisinin sabit bir dalga boyuna, üçüncü fotoreseptörün ise farklı dalga boylarına maruz bırakıldığı elektrofizyolojik deneyler gerçekleştirilmiş ve modelden çıkarılan sonucu destekleyecek yönde veriler elde edilmiştir (Şekil 22) (Chittka ve Menzel, 1992).



**Şekil 22.** Hymenopterlerin renk ayırımını en iyi yaptıkları dalga boylarını tespit etmek adına gerçekleştirilen elektrofizyolojik çalışmada a) mavi fotoreseptörün 430, yeşil fotoreseptörün 540 nm'de sabitlenip, UV fotoreseptörün 300-400 nm'lik dalga boylarına maruz bırakıldığı deneyde en iyi ayırımın 330 nm'de yapıldığı gözlenmiştir, b) UV fotoreseptörün 340, yeşil fotoreseptörün 540 nm'de sabitlenip, mavi fotoreseptörün 400-500 nm'lik dalga boylarına maruz bırakıldığı deneyde en iyi ayırımın 430 nm'de yapıldığı gözlenmiştir, c) UV fotoreseptörün 340, mavi fotoreseptörün 430 nm'de sabitlenip, yeşil fotoreseptörün 500-600 nm'lik dalga boylarına maruz bırakıldığı deneyde en iyi ayırımın 550 nm'de yapıldığı gözlenmiştir (Chittka ve Menzel, 1992).

Ekolojik ve evrimsel olarak oriyantasyon literatüründe yaygın bir şekilde kullanılan hegzagon modeli, çiçek renkleri arasındaki kromatik uzaklığın 0,2 birimden büyük olması durumunda arıların çiçek renkleri arasında ayırım yapabildiklerini, ancak bu uzaklığın 0,1 birim olması durumunda çiçek renklerinin arılar tarafından genellendiğini, diğer bir ifadeyle ayırt edilemediğini belirtmektedir. Bu görüş, çiçek renklerinin birbirlerinden farklı olması yönünde bitkiler üzerinde büyük bir evrimsel baskı olduğunu ileri süren görüşle uyuşmaktadır. Hegzagon modelinde dalga boyları arasındaki kromatik birimlerin hesaplanması ise şu şekilde yapılmaktadır; 550 ve 700 nm'lik dalga boyları arıların sahip oldukları UV ve mavi fotoreseptörleri hiç uyarmazken, 550 nm yeşil fotoreseptörün 1, 700 nm ise aynı fotoreseptörün 0,01 oranında foton yakalamasına neden olmaktadır. Buradan yola çıkılarak bu iki dalga boyu arasındaki hegzagonal birimin 0,047 olduğu, dolayısıyla bu iki dalga boyunun eşit ışık şiddetine sahip olduğu sürece arılar tarafından ayırt edilemeyeceği belirtilmiştir (Chittka, 1992).

Hegzagon modeline göre, arılar UV dalga boylarını yansıtan beyaz çiçekleri yeşil yapraklardan ayırt edememektedirler. Bu durumun nedeni, beyaz çiçekler tarafından yansıtılan UV dalga boyu ile yaprak tarafından yansıtılan yeşil dalga boyunun bal arısının renk alanında birbirine çok yakın konumlanmış olmasıdır. Bu dalga boyları arasındaki ayırımın yeterli düzeyde yapılamamasından dolayı UV yansıtan beyaz renkli çiçeklerin tozlaştırıcıları tarafından fark edilemedikleri, dolayısıyla doğada nadiren bulunan bu renkteki çiçeklerin dünyadaki çiçek popülasyonunun sadece %1,6'sını oluşturduğu ileri sürülmektedir (Chittka ve ark., 1994). Chittka tarafından ileri sürülen hegzagon modeli, ışık şiddeti arttıkça rengin algılanma olasılığının azalacağını, dolayısıyla parlak bir ışığı algılamanın daha zor olduğunu ileri sürmektedir. Bu modele göre, yeşil bir zemin üzerinde sergilenen gri bir obje, aynı zemin üzerinde sergilenen beyaz bir objeye oranla daha kolay algılanmaktadır. Dyer ve Chittka (2004,a) tarafından *Bombus terrestris* üzerinde gerçekleştirilen çalışmanın sonuçları ileri sürülen görüşleri teyit eder niteliktedir. Bu çalışmada da doğada UV dalga boyunu yansıtan beyaz renkli çiçeklerin nadiren bulunduğu belirtilmiş ve bu durum hegzagon modeline göre şu şekilde açıklanmıştır. UV yansıtan beyaz çiçekler, yeşil renkli yaprak üzerinde sergilendiklerinde, bu iki renk arasındaki kromatik birim yaklaşık olarak 0,07 olduğu için bal arıları tarafından benzer

renkler olarak algılanmakta ve ayırt edilememektedir. Tozlaştırıcısı tarafından fark edilebilmek ve diğer çiçeklerden ayırt edilebilmek bir çiçeğin evrimsel başarısını arttıracacağı için arılar tarafından fark edilmeyen bu çiçekler doğada nadiren bulunmaktadırlar. Spaethe ve arkadaşları (2001) tarafından yaban arıları üzerinde gerçekleştirilen çalışmada, Dyer ve Chittka tarafından ileri sürülen görüşü destekleyecek şekilde yeşil zemin üzerinde sergilenen ve UV dalga boylarını yansıtan beyaz çiçeklerin fark edilme sürelerinin, aynı zemin üzerinde sergilenen ve UV dalga boylarını yansıtmayan beyaz çiçeklere oranla 2 kat daha uzun olduğu tespit edilmiştir.

Ancak Vorobyev ve arkadaşları (1999) tarafından bal arıları üzerinde gerçekleştirilen bir çalışma, hegzagon modelinin ileri sürdüğü görüşün aksine, yeşil zemin üzerinde sergilenen ve UV dalga boylarını yansıtan beyaz objelerin ayırt edilebildiklerini göstermiştir. Vorobyev ve Osorio (1998) tarafından ileri sürülen foton sayısı ile sınırlandırılmış zıt renk kodlaması modelinin (Photon-noise limited color opponent model), hegzagon modeli ile benzerliği renklerin ayırt edilebilmesi için kromatik birimler arasındaki uzaklığın fazla olması gerektiğini ileri sürmesidir. Fakat hegzagon modelinin aksine, foton sayısı ile sınırlandırılmış zıt renk kodlaması modeli ışık şiddetinin arttırılmasıyla birlikte, bir rengin algılanma ve ayırt edilme özelliğinin artacağını, dolayısıyla beyaz objelerin gri objelere göre daha kolay algılanacağını ileri sürmektedir. Vorobyev ve arkadaşları (1999) tarafından gerçekleştirilen çalışmada, yeşil zemin üzerinde sergilenen UV yansıtan beyaz ya da gri objeleri tanımak için eğitilen bal arıları, eğitimden sonra Y-borudan oluşan ikili seçim düzeneğinde test edilmişlerdir. Testlerden elde edilen sonuçlara göre bal arıları yeşil zemin üzerinde sergilenen beyaz objeleri, aynı renk zemin üzerinde sergilenen gri renkli objelere oranla daha yüksek bir doğruluk payıyla seçmişlerdir. Bu sonuçlar, bal arılarının renkleri ayırt ederken kromatik özelliklerin yanı sıra akromatik özellikleri kullandıklarını da göstermektedir.

Canlıların renk tonu ayırımı yetenekleri üzerinde çalışmalar yapan bilim adamları, denekleri iki farklı tipte eğitim prosedürüne maruz bırakarak bu yeteneğe sahip olup olmadıklarını araştırmaktadırlar. Bu eğitim prosedürlerinden **tekli şartlandırma**da besin ile ilişkilendirilen tek bir uyarandır ve birey uyarana ile besini ilişkilendirmeyi öğrenir. Ancak **ayırimsal şartlandırma**da, birey besin ile ilişkilendirilen ödüllü uyarana karşısında, ödüksüz alternatif bir uyarana maruz

bırakılır ve bu eğitim prosedüründe birey sadece ödüllü uyararı öğrenmekle kalmaz, aynı zamanda ödüllü ve ödüksüz uyarıları birbirinden ayırt etmeyi de öğrenir. Tekli şartlandırma prosedüründe birey tek bir uyarının aktive ediciliğini öğrenirken (algılama), ayırımsal şartlandırma prosedüründe birey ödüllü uyarının aktive ediciliğinin yanı sıra, ödüksüz uyarının inhibe ediciliğini de öğrenmek zorundadır (ayırt etme) (Giurfa, 2004).

Özellikle arılar üzerinde gerçekleştirilen renkli görme çalışmalarında bu grubun renk tonu ayırımı yeteneğinin araştırılmış olduğu görülmektedir. Menzel (1975), bal arılarında en iyi renk ayırımı performansının 400 (mor) ve 490 (mavi-yeşil) nm'lerde gerçekleştiğini ileri sürmüştü ve bu spektral bölgelerde renk ayırımının yapılabilmesi için uyarılar arasında mor bölgede 8, mavi-yeşil bölgede ise 5 nm'lik dalga boyu farklılığının olması gerektiğini belirtmiştir. Backhaus ve arkadaşları (1987) tarafından arıların renk tonu ayırımı yapabildikleri, ancak eğitim boyunca maruz kaldıkları tekli ya da ayırımsal şartlandırma prosedürlerinin ayırım yetenekleri üzerinde istatistikî olarak önemli bir farklılığa yol açmadığı ileri sürülmüştür. Ancak, Backhaus tarafından elde edilen bu sonuç sonraki yıllarda arılar üzerinde gerçekleştirilen çeşitli çalışmalarla çürütülmüştür.

Giurfa (2004) tarafından *Apis mellifera* üzerinde gerçekleştirilen çalışmada, tekli ve ayırımsal şartlandırma prosedürüne maruz bırakılarak eğitilen işçi arıların ayırım yetenekleri arasında farklılıklar görüldüğü belirtilmiştir. Arılar birbirlerine 30 derecelik açıyla konumlanan ve bu sayede sadece kromatik özellikleri kullanılabilen mavi, mor ve sarı dalga boylarına eğitilmişlerdir. Arı renk alanında, mavi ve mor renklerin kromatik birimleri arasındaki mesafe oldukça az iken (1,56 hegzagonal birim), mavi ve sarı renklerin kromatik birimleri arasındaki mesafe daha fazladır (12,19 hegzagonal birim). Eğitim aşamasından sonra gerçekleştirilen testlerden elde edilen veriler göstermektedir ki, kromatik birimleri uzak olan mavi ve sarı ışık uyarılarını her iki şartlandırma prosedüründe de ayırt edilebilirken, bal arıları kromatik birimleri yakın olan mavi ve mor ışık uyarılarını ancak ayırımsal şartlandırma prosedürü ile eğitildiklerinde ayırt edilebilmektedirler.

Dyer ve Chittka (2004,a) tarafından toprak yaban arısı *Bombus terrestris* üzerinde gerçekleştirilen çalışmada da Giurfa (2004) tarafından ileri sürülen görüşlere uygun sonuçlar elde edilmiştir. Gerçekleştirilen çalışmada uyarılar arasındaki renk

benzerliğinin ve şartlandırma prosedürlerinin ayırım performansı üzerindeki etkisi araştırılmış ve bu doğrultuda yaban arıları tekli ve ayırimsal şartlandırma prosedürleri ile şiddet bakımından farklılık sergilemeyen iki ışık uyarısına eğitilmişlerdir. Yapılan çalışma sonucunda elde edilen verilerden yola çıkılarak, birbirine uzak dalga boylarının (0,152 hegzagon birim) tekli şartlandırma prosedürü ile eğitim sonucunda istatistikî olarak anlamlı bir şekilde ayırt edilebildiği, ancak birbirine yakın dalga boylarının (0,045 hegzagon birim) ayırt edilebilmesi için mutlaka ayırimsal şartlandırma prosedürünün kullanılması gerektiği ileri sürülmüştür. Bu çalışmada, yaban arılarının ödüllü ışık uyarısını doğru bir şekilde seçme yeteneklerinin ışık uyarılarının kromatik birimleri arasındaki mesafeye bağlı olduğunu gösterilmiştir. Ayırimsal şartlandırma prosedürü kullanılarak gerçekleştirilen deneyler, yakın mesafeli renkleri ayırt etmenin, uzak mesafeli renkleri ayırt etmeye oranla daha zor olduğunu ve uzak mesafeli renklerin kullanılması durumunda arıların öğrenme hızlarının oldukça yüksek olduğunu, ancak ayırimsal şartlandırma prosedürü sayesinde de uzun süreli hafızanın meydana geldiğini göstermektedir. Bu çalışmada, ayırimsal şartlandırma prosedürü ile eğitilen bazı arıların normal testlerden birkaç gün sonra tekrar test edildiklerinde dahi yüksek bir ayırım performansı sergiledikleri gözlenmiştir. Sonuç olarak, arıların renk tonu ayırımı yapabilmeleri için, ayırimsal şartlandırmaya maruz kalmaları çok önemlidir.

Deneklerin maruz kaldıkları farklı şartlandırma prosedürlerinin renk ayırımı performanslarını etkilemesi, her şartlandırma prosedüründe öğrenilen bilginin farklı olmasıyla açıklanabilir. Tekli şartlandırma prosedüründe sadece ödüllü uyarının özelliklerini öğrenmeye zorlanan denek, ayırimsal şartlandırma prosedüründe ödüllü ve ödüksüz uyarıların karşılaştırmalı olarak ayırt edebilecek şekilde öğrenmeye zorlanmaktadır. Bu nedenle şartlandırma prosedürleri arasındaki farklılık canlıların ayırım performansını etkileyebilmektedir (Zentall ve Riley, 2000).

Dyer ve Chittka (2004,b) tarafından gerçekleştirilen bir başka davranışsal deneyde ortamdaki spektral değişimlerin eşek arılarının renk ayırımı performansları üzerindeki etkisi araştırılmıştır. Dalga boyları arasındaki mesafenin hegzagonal renk alanına göre hesaplandığı deneylerde, arılar 0,185 ve 0,102 hegzagonal birimlik renk aralıklarına sahip (geniş dalga boyu aralığı) dalga boylarını yüksek doğruluk oranıyla ve oldukça kısa zamanda ayırt edilebilmişlerdir. Ancak 0,027, 0,045 ve 0,062

hekzagonal birimlik renk aralıklarına sahip (dar dalga boyu aralığı) dalga boylarını ayırt ederken arıların hata oranlarının ve öğrenme sürelerinin arttığı gözlenmiştir. Elde edilen bu veriler Dyer ve Chittka (2004,a) tarafından gerçekleştirilen çalışmanın sonuçlarını teyit eder niteliktedir. Aynı çalışmada ortamdaki spektral değişimlerin de eşek arılarının renk ayırımı performansları üzerinde etkili olduğu deneysel olarak gösterilmiştir. 0,185, 0,062 ve 0,012 hekzagonal renk aralığına sahip olan ve spektrumun mavi bölgesinden seçilen renk uyarılarını birbirlerinden ayırt etme yönünde eğitilen eşek arıları, gri ışık altında test edildiklerinde renk uzaklığının artmasına bağlı olarak daha yüksek bir ayırım performansı sergilemişlerdir. Aynı arıların mavi ışık altında test edilmeleri durumunda ise ayırım performanslarının daha düşük olduğu gözlenmiştir. Arıların mavi-yeşil bölgeden seçilen renk uyarılarına karşı eğitilerek gri ve mavi ışıklar altında test edilmeleri durumunda ise, ayırım performanslarında önemli bir farklılık olmadığı gözlenmiştir. Elde edilen bu sonuçlar, eşek arılarının renk ayırımı yeteneklerinin aydınlanmanın spektral içeriğinden etkilendiğini gösterir niteliktedir.

*Bombus terrestris* bilim adamları tarafından renkli görme yeteneği ile ilgili oldukça fazla çalışılmış bir tür olup, yine Dyer ve Chittka (2004, c) tarafından bu tür üzerinde gerçekleştirilen farklı bir çalışmada yaban arılarının doğru karar verme yetenekleri ile bir görevi yerine getirirken harcadıkları süre arasındaki ilişki araştırılmıştır. Tekli şartlandırma prosedürüne göre eğitilen yaban arıları oldukça kısa sürede karar vermelerine rağmen, verdikleri kararların doğruluk oranı düşüktür. Oysa yaban arılarının dışındaki arıların tekli şartlandırma prosedürü ile eğitildiklerinde daha uzun sürede karar vermelerine rağmen, seçimlerinin doğruluk oranının daha yüksek olduğu görülmektedir. Bu durum canlı için yapılan hatanın bedeli arttıkça, karar verme süresinin uzamasıyla açıklanmıştır. Son yıllarda yapılan bir çalışma *Leptothrax albipennis* karıncasında da doğru karar verme ve hızlı karar verme arasında bir ilişki olduğunu göstermektedir. Uygun iklimsel koşullar olduğu dönemlerde yuvadaki çoğunluğun kararına göre yeni yuva alanı seçen *L. albipennis* türü, uygun olmayan iklimsel koşullarda ise topluluk kararından ziyade bireysel kararlara öncelik vererek yeni yuva alanını belirler. Zorlu iklim koşullarında, karıncalar eski yuvalarından yeni bir yuva alanına hareket ederken anlamlı bir şekilde daha kısa zaman harcarlar, ancak seçilen yuvanın niteliğine çok fazla önem vermezler, bu koşullarda hızlı karar

verebilmek hayati önem taşımaktadır. Ancak, doğru karar vermenin hızlı karar vermekten daha önemli olduğu olumlu ortam koşullarında karar verme süresi uzamakta ve toplu kararlar alınmaktadır (Franks ve ark., 2003).

Güveler önemli çiçek tozlaştırıcılarıdır. Bu böcek grubundaki pek çok tür geceleri aktiftir (nokturnal), bu nedenle üzerinden beslenecekleri çiçekleri bulmak ve onları tanımak için renkli görme yeteneklerinden ziyade koku duyularını kullanırlar (Brantjes, 1978). Gece aktif güveler tarafından tozlaştırılan çiçekler çok güçlü kokular salgırlar ve çiçekler tarafından salgılanan bu kokuya karşı duyarlılık seviyeleri yüksek olan güveler (Raguso ve ark., 1996) bu kokuları hızlı bir şekilde öğrenebilme yeteneğine sahiptirler (Daly ve Smith, 2000). Ancak gece aktif türlerin dışında kalan, özellikle gündüz (diurnal) ve alacakaranlıkta (krepuskular) aktif olan kelebekler koku alma duyularının yanı sıra renkli görme yeteneklerini de çiçeklerin tanınması ve ayırt edilmesinde kullanmaktadırlar.

Güveler ışığa yüksek derecede duyarlı süperpozisyon gözlere ve mükemmel bir görme yeteneğine sahip olan canlılardır (Warrant ve ark., 2003). *Macroglossum stellatarum* gibi diurnal türlerin, üzerinden beslendikleri çiçekleri bulmak ve onları ayırt etmek için görsel işaretleri kullandığı uzun zamandan beri bilinmektedir (Knoll, 1922) ve *Deilephila elpenor* görsel pigmentlere sahip olduğu tespit edilen ilk nokturnal güve türüdür. Diurnal bir tür olan *M. stellatarum* ve nokturnal türler olan *D. elpenor*, *Hyles lineata* ve *Hyles gallii* çiçeklerin renklerini öğrenebilme yeteneğine sahiptirler. Nokturnal güve türleri, insanların ve bal arılarının tamamen renk körü oldukları yıldız ışığı altında çiçekleri akromatik özelliklerine göre birbirlerinden ayırt edebilirler. Hem diurnal hem de nokturnal türlerin değişen aydınlanma koşulları altında çiçekleri tanıyabilme yeteneklerinin olduğu bilinmektedir (Kelber ve ark., 2003b).

Güvelerinde birbirine yakın dalga boyları arasında renk ayırımı yapabildikleri, diğer bir deyişle renk tonu ayırımı yeteneğine sahip oldukları yapılan çeşitli çalışmalar sonucunda tespit edilmiştir. *M. stellatarum* güvesi üzerinde gerçekleştirilen elektoretinogram çalışması (Hasselmann, 1962) ile bu türün kırmızı dalga boyuna duyarlı bir fotoreseptöre sahip olduğu ileri sürülmüştür. Ancak, aynı tür üzerinde gerçekleştirilen davranışsal çalışmalarda, var olduğu ileri sürülen kırmızı fotoreseptörün kullanılmadığı tespit edilmiş ve bu güve türünün spektral alanının UV,



mavi ve yeşil bölgelerine duyarlı trikromatik renkli görme sistemine sahip olduğu belirtilmiştir (Kelber ve Pfaff, 1999; Kelber ve Henique, 1999).

Kelber ve Henique (1999) tarafından *M. stellatarum* üzerinde gerçekleştirilen renk ayırımı deneylerinde, güvelerin 365 ve 380 nm gibi birbirine çok yakın dalga boylarını ayırt edebildiği tespit edilmiş, ancak bu ayırımın gerçek renkli görme yeteneğine bağlı olarak mı, yoksa akromatik ipuçları kullanılarak mı yapıldığı belirlenememiştir. Aynı tür, birbirine eşit şiddet özelliğine sahip besin ödüllü 470 ve ödüksüz 500 nm'nin olduğu durumda eğitilerek test edilmiş ve besin ödüllü uyarının şiddetinin 10 kat azaltılması durumunda dahi bu iki renk uyarının ayırt edilebildiği görülmüştür. Dolayısıyla, 30 nm'lik dalga boyu farklılığına sahip iki ışık uyarımını şiddetten bağımsız olarak ayırt edebilme yeteneğine sahip olması, *M. stellatarum* güvesinin renk tonu ayırımı yapabildiğini göstermektedir.

Aynı tür üzerinde Kelber (2005) tarafından gerçekleştirilen çalışmada, *M. stellatarum* güvesi eşit şiddete sahip besin ödüllü 440 nm ve ödüksüz 470 nm'lik dalga boylarına eğitilerek test edilmiş ve eğitimden sonra gerçekleştirilen testlerde pozitif uyarı olan dalga boyunun alternatif dalga boyundan ayırt edilebildiği gözlenmiştir. Pozitif dalga boyunun şiddetinin 10 kat düşürülmesi durumunda dahi güvelerin eğitildikleri dalga boyu yönünde istatistikî olarak anlamlı bir tercih sergiledikleri tespit edilmiştir. Bu durum, daha önce Kelber ve Henique (1999) tarafından da belirtildiği gibi *M. stellatarum* güvesinin 30 nm'lik dalga boyu farklılığına sahip ışık uyarımları arasında ayırım yapabildiğini göstermektedir.

İnce ayar renk ayırımı yeteneğine sahip olduğu tespit edilen diğer kelebek türleri ise *Macroglossum aegaeus* (Kelber ve Pfaff, 1999) ve *Haliconius erato* (Zaccardi ve ark., 2006)'dur. Bu kelebek türleri üzerinde gerçekleştirilen davranışsal çalışmalarda, *M. aegaeus*'un birbirine eşit ışık şiddetine sahip 590 ve 620 nm'lik uyarımlar arasında, *H. erato* kelebeğinin ise 590–620 ve 620–640 nm'lik dalga boyu kombinasyonları arasında ayırım yapabildiği tespit edilmiştir. Bu verilerden yola çıkılarak adı geçen iki kelebek türünün renk tonu ayırımı yeteneğine sahip olduğu belirtilmiştir.

Bugüne kadar yapılan çalışmalar gözden geçirildiğinde, karıncaların renk tonu ayırımı yetenekleri üzerinde çok fazla çalışma yapılmadığı görülmektedir. Ancak, Kretz (1979) tarafından çöl karıncası *Cataglyphis bicolor* üzerinde gerçekleştirilen

davranışsal deneyde, adı geçen karınca türünün dalga boyu ayırım frekansının dalga boyları arasındaki uzaklık arttıkça arttığı belirtilmiştir. Şiddet ölçümlerini duyarlılık düzeyi düşük lüksmetre ile yapmasından dolayı, sonuçlarına şüphe ile bakmak gerekse de Cammaerts (2007) tarafından *Myrmica sabuleti* türü üzerinde yapılan çalışmada ise, bu karınca türü ayırimsal şartlandırma prosedürüne maruz bırakılarak birbirine yakın dalga boyları arasında ayırım yapmak üzere eğitilmiştir. Eğitim süreci tamamlandıktan sonra, karıncalar 10.000 ve 600 lüks değerindeki ışık şiddetleri altında, çeşitli kombinasyonlardaki dalga boyları arasında ayırım yapıp yapamadıkları belirlenmek üzere test edilmişlerdir. Testlerden elde edilen veriler, *Myrmica sabuleti* karıncasının 10.000 ve 600 lükslük ışık şiddetleri altında, 640–615 nm; 615–650 nm; 550–525 nm; 525–505 nm; 505–425 nm ve 425–450 nm’lik dalga boyu kombinasyonlarını başarılı bir şekilde ayırt ettiğini göstermektedir. Ancak 10.000 lükslük şiddet altında ayırt edilebilen siyah – 640 ve 655 nm kombinasyonunun 600 lükslük ışık şiddeti altında ayırt edilemediği de belirtilmektedir. 10.000 lükslük ışık şiddeti altında en iyi ayırım performansı 615–550 nm ve 505–425 nm’lik dalga boyu kombinasyonlarında sergilenirken, 600 lükslük ışık şiddeti altında ise en iyi ayırımın 550–525 ve 505–525 nm’lik dalga boyu kombinasyonlarında gerçekleştirildiği belirtilmiştir. Bu çalışmadan elde edilen verilere göre *Myrmica sabuleti* karıncasının renk tonu ayırımı yaptığı sonucu çıkarılabilmektedir.

Aksoy tarafından (2007) *Formica cunicularia* türü üzerinde gerçekleştirilen renk tonu ayırımı deneylerinde, karınca işçileri spektrumun daha önceden duyarlı oldukları tespit edilen UV ve yeşil bölgelerindeki dalga boylarına tekli ve ayırimsal şartlandırma prosedürleri ile eğitilmişler ve eğitimin ardından bu spektral bölgelerde renk tonu ayırımı yeteneğine sahip olup olmadıklarını tespit etmek amacıyla test edilmişlerdir. UV bölgede yapılan testlerde, tekli şartlandırma prosedürüne maruz bırakılan karıncalar 340 nm’yi 40 nm’lik dalga boyu farklılığına sahip 380 nm’den ayırt edemezken, ayırimsal şartlandırma prosedürüne maruz bırakılan karıncalar bu ayırımı başarıyla gerçekleştirmişlerdir. Bu sonuçlara göre, *F. cunicularia* işçileri gerçek renkli görmeye sahip oldukları belirlenen spektrumun UV bölgesinde renk tonu ayırımı yapabilmektedirler, ancak ayırımdaki performansları üzerine eğitimde uygulanan koşullar etki etmektedir. Spektrumun yeşil bölgesinde eğitim sonrası gerçekleştirilen testlerde ise, *F. cunicularia* işçilerinin hem tekli hem de ayırimsal

prosedürler uygulanarak eğitilmiş oldukları 510 nm'lik dalga boyunu, tüm testlerde istatistikî olarak anlamlı bir şekilde 40 nm'lik dalga boyu farklılığına sahip 550 nm'den ayırt edebildikleri gözlenmiştir. Buna göre, *F. cunicularia* işçileri gerçek renkli görme yeteneğine sahip oldukları belirlenen spektrumun yeşil bölgesinde renk tonu ayırımı yapabilmektedirler ve UV bölgeden elde edilen sonuçların aksine, eğitimde uygulanan koşulların karıncaların testlerdeki performansları üzerine olumsuz bir etkisi olmadığı gözlenmiştir.

Çamlıtepe ve arkadaşları tarafından (kişisel görüşme, yayınlanmamış veriler) *Cataglyphis aenescens* karıncası üzerinde, gerçek renkli görme yeteneğine sahip oldukları tespit edilen UV ve yeşil spektrum bölgelerinde gerçekleştirilen renk tonu ayırımı deneylerinde ise şu sonuçlar elde edilmiştir. Spektrumun UV bölgesinde hem tekli hem de ayırımsal şartlandırma prosedürüne maruz bırakılarak eğitilen karınca işçileri, 340 nm'lik pozitif ışık uyarımını 380 nm'lik dalga boyundan ayırt edememişlerdir. Bu sonuçlar, *C. aenescens* karıncasının spektrumun UV bölgesinde gerçek renkli görme yeteneğine sahip olmasına rağmen, renk tonu ayırımı yapamadığını göstermektedir. Ancak, spektrumun yeşil bölgesinde bu yeteneğin var olup olmadığına dair gerçekleştirilen deneylerde, tekli şartlandırma prosedürüne maruz bırakılan karıncaların 510 nm'yi 550 nm'den ayırt edemezken, ayırımsal şartlandırma prosedürüne maruz bırakılan karıncaların bu ayırımı istatistikî olarak anlamlı bir şekilde gerçekleştirebildikleri gözlenmiştir. Bu durum, *C. aenescens* karıncasının spektrumun yeşil bölgesinde renk tonu ayırımı yeteneğine sahip olduğunu, ancak ayırımdaki performansı üzerine eğitimde uygulanan koşulların etki ettiğini göstermektedir.

## **2.8. Işık Şiddeti Eşik Değeri ve Şiddet Ayırımı**

Pek çok hayvan uzaysal (spatial) ve spektral bilgiyi kodlamak için akromatik (parlaklık) ve kromatik (renk tonu ve dalga boyu) sinyalleri kullanmaktadır (Sirinivasan, 1985; Livingstone ve Hubel, 1988; Giurfa ve ark., 1996, 1997; Schaerer ve Neumeyer, 1996; Jones ve Osorio, 2004; Osorio ve Vorobyev, 2005). Temelde

akromatik sinyal, farklı tipteki fotoreseptörlerden gelen bilgilerin toplanmasıyla elde edilmektedir, ancak normalde tek bir fotoreseptör tipinden gelen bilgiler hareket algısı ve görsel form gibi görevleri yerine getirmek için kullanılır ki bu durum “**parlaklık sinyali**” olarak isimlendirilir (Wyszecki ve Stiles, 1982; Livingstone ve Hubel, 1988). Örneğin; primatlar hareket, şekil ve sertlik/yumuşaklık algısı gibi görevler için parlaklık uyarılarını kullanırlar. Memeliler bu görevleri yerine getirmek için uzun dalga boyu reseptörlerini (L fotoreseptör) kullanırken (Jacobs, 1993), kuşlar ve balıklar büyük olasılıkla LWS pigmentlerini içeren fotoreseptörlerini kullanırlar (Schaerer ve Neumeier, 1996; Jones ve Osorio, 2004). LWS pigmentleri 495–575 nm’ler arasında maksimum duyarlılık sergileyen fotopigmentlerdir (Bowmaker ve Hunt, 1999). Hymenopterlerden böcekler sınıfı incelendiğinde, sineklerin bu görev için kısa görsel fibrillerini (Hardie 1986; Heisenberg ve Buchner 1977; Anderson ve Laughlin, 2000), bal arılarının ise uzun dalga boyu reseptörlerini kullandıkları görülür (Sirinivasan ve Lehrer, 1988; Giurfa ve ark., 1996, 1997). Bal arılarındaki akromatik sistem renk seçiminde kullanılmaz, çünkü rengin kodlanabilmesi için farklı duyarlılığa sahip en az iki fotoreseptör gereklidir, oysa akromatik görme tek bir fotoreseptör tipinin görev yaptığı durumda ortaya çıkar. Örneğin; UV reseptörün rol oynadığı e-vektör algısında ya da yeşil reseptörün rol oynadığı hareket algısında akromatik görme söz konusudur (Menzel, 1981; Giurfa ve ark., 1997).

Bal arılarının akromatik görüşü üzerinde çalışmalar yapan Menzel (1981), ışığın (akromatik eşik değeri) ve rengin (kromatik eşik değeri) algılanma eşikleri arasında kalan bölgeyi **akromatik aralık** olarak tanımlamış ve bu aralığa düşen ışık şiddetlerinde, bal arılarının rengi algılamamalarına rağmen ışığı algılayabildiklerini, diğer bir deyişle akromatik görüşe sahip olduklarını belirtmiştir. Menzel aynı çalışmada belirli bir şiddet değerinin altındaki uyarılara verilen tepkinin, karanlığa verilen tepki ile aynı olduğunu gözlemlemiş ve bal arılarının ışık uyarısını algılayabilmeleri için gerekli olan minimum şiddet değerini (şiddet eşik değeri) de saptamıştır. Çalışmasında eşik değerinin en yüksek olduğu dalga boyunun 533 nm ( $9.65 \text{ quanta}^{-2}\text{s}^{-1}$ ), en düşük olduğu dalga boyunun ise 413 nm ( $8.25 \text{ quanta}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) olduğunu belirtmiş ve bu sonuçtan yola çıkarak bal arılarının düşük dalga boylarına daha duyarlı oldukları sonucuna ulaşmıştır. Arılar çok yüksek ışık şiddeti altında, 533 nm’lik uyarı ile test edildiklerinde ise bu uyarıya karşı vermiş oldukları tepkinin doğruluk oranı

azalmıştır ki, bu durum yüksek ışık şiddetlerinde rengin kromatik özelliğinin kaybolduğunu gösterir. Bezold-Brücke fenomeni olarak bilinen bu durum genellikle yüksek ışık şiddetlerinde meydana gelmektedir (Backhaus, 1992).

Çok iyi bir renkli görme sistemine sahip olmalarına rağmen arıları uyaranlar arasındaki şiddet farklılığına (akromatik farklılık) eğitmek, dalga boyu farklılığına (kromatik farklılık) eğitmekten çok daha zordur (Chittka ve Wells, 2004). Ancak uzun süreli bir eğitim sonucunda arılar aynı dalga boyuna, fakat farklı şiddetlere sahip uyaranlar arasında ayırım yapabilirler (Labhart, 1974; Menzel ve Backhaus, 1991). Diğer bir deyişle, arılar ışığın akromatik özelliklerini kromatik özelliklere oranla çok daha uzun sürede öğrenirler. Labhart (1974) arıların aralarındaki şiddet farklılığı çok fazla olan (%99) iki uyaran ile test edildiklerinde parlak olanı tercih ettiklerini belirtmiş ve ikili seçim düzeneği kullanarak arıların hem beyaz ışık hem de UV, mavi ve yeşil dalga boylarında şiddet ayırımı yapabildiklerini tespit etmiştir.

Özellikle son yıllarda bal arıları (*Apis mellifera*) üzerinde yapılan davranışsal deneylerde, objelerin arıya uzaklıkları, dolayısıyla arının objeleri görüş açısı dikkate alınarak, bu türün renkli objelerin algılanması ve ayırt edilmesinde, kromatik işaretler kadar akromatik işaretleri de kullandığı kanıtlanmıştır. Yapılan bu çalışmalarda, bal arılarının renkli objeler kendilerine 15 dereceden büyük açılarda gösterildiğinde rengin algılanması ve ayırt edilmesi için kromatik özellikleri, 15 dereceden küçük açılarda gösterildiğinde ise akromatik özellikleri kullandıkları gösterilmiştir (Giurfa ve ark., 1996, 1997; Ibarra ve ark., 2000, 2001, 2002). Objeden gelen akromatik ipuçları, yeşil fotoreseptörler tarafından algılanırken, kromatik ipuçları her üç fotoreseptör çeşidi arasındaki zıt etkileşim mekanizması sayesinde algılanmaktadır. Bunun yanı sıra, bal arıları üzerinde gerçekleştirilen şiddet ayırımı deneylerinde, kromatik özellikleri bakımından benzer, ancak akromatik özellikleri bakımından farklılık sergileyen iki uyaran sunulduğunda, arıların spektrumun UV, mavi ve yeşil bölgelerinde şiddet ayırımı yapabildikleri de tespit edilmiştir (Wolf, 1932; Labhart, 1974; Giurfa ve ark., 1997).

Hem kromatik hem de akromatik ipuçlarının var olduğu bir ortamda, arıların hangi ipucuna daha fazla önem verdiğini test etmek adına gerçekleştirilen bir çalışmada *Bombus terrestris* türü arılar yapay bir yeşil alanda, yapay çiçeklere eğitilmişlerdir. Arıların büyük çaplı çiçekler kullanıldığında kromatik, küçük çaplı

çiçekler kullanıldığında ise akromatik ipuçlarına göre eğitildikleri çiçekleri ayırt ettikleri tespit edilmiştir (Spaethe ve ark., 2001). Gerçekten doğal ortam koşullarında, arının etrafındaki çiçekler muhtemelen oldukça küçük görüldüğü için akromatik bilginin kullanılacağı, arı çiçeğe yaklaştıkça kromatik bilginin kullanılır hale geleceği de aynı çalışmada yapılan yorumlar arasındadır.

Yapılan literatür çalışmalarında bazı kelebek türlerinin de ışık şiddetini ayırt edebilme özellikleri bakımından test edildiği görülmektedir. Kelber ve arkadaşları (2002) tarafından *Deilephila elpenor* türü güve üzerinde gerçekleştirilen çalışmada, bu güve türünün farklı şiddet özelliklerine sahip olan sarı ya da mavi uyarılar arasında bir ayırım yapamadığı belirtilmiştir. Ancak daha sonra yapılan çalışmalarda, kromatik ipuçlarının bulunmadığı durumlarda, kelebeklerin akromatik ipuçlarını öğrenebildikleri de verilen bilgiler arasındadır (Kelber ve ark., 2003b).

Kelebekler de aynı arılarda olduğu gibi, kromatik özellikleri bakımından farklılık sergilemeyen uyarıları, akromatik özelliklerine göre ayırt etmeyi öğrenebilmek için çok sayıda deneme yapmaya ihtiyaç duyarlar, dolayısıyla akromatik ipuçlarını çok daha yavaş öğrenirler. Kelber (2005) tarafından gerçekleştirilen çalışmada, eşit ışık şiddetine sahip, iki farklı dalga boyu uyarısına eğitilen güvelerin iki günlük bir süre içinde eğitildikleri dalga boyunu %95 doğruluk payıyla ayırt edebildikleri gözlenmiştir. Oysa aynı güveler dalga boyları aynı olan ve aralarında 10 kat şiddet farklılığı bulunan iki ışık uyarısını ancak altı gün içinde ve %70 doğruluk oranı ile ayırt edebilmişlerdir. Akromatik ve kromatik ipuçları aynı anda sunulduğunda ise güveler şiddeti dikkate almayıp uyarıları sadece kromatik özelliklerine göre değerlendirerek tercihlerini yapmışlardır. Yapılan çalışmadan, akromatik farklılığın kromatik farklılığa oranla güveler için daha az güvenilir bir ipucu olduğu sonucu çıkarılmaktadır.

Karıncalar üzerinde gerçekleştirilen çalışmaların sınırlı sayıda olmasına ve yapılan çalışmalarda daha fazla kromatik görüş ile ilgili noktalar araştırılmasına rağmen, akromatik duyarlılıkla ilgili az da olsa bilgi verilmiştir.

Tsuneki (1953) tarafından *Camponotus obscuripes* ve *Leptothorax spinosior* türleri üzerinde yapılan spektral duyarlılık çalışmasında, bu iki karınca türünün herhangi bir renk uyarısının kromatik özelliğini öğrenemedikleri, ancak iki monokromatik ışık uyarısı ile aynı anda karşılaştıklarında şiddeti fazla olan uyarı

yönünde tercih gösterdikleri, uyaran şiddetleri arasındaki farkın azalması durumunda ise deney düzeneğinde rast gele dağılım sergiledikleri gözlenmiştir. Bu durum adı geçen iki karınca türünün akromatik görüşe sahip olduklarını göstermektedir.

Ateş karıncası *Solenopsis saevissima* üzerinde gerçekleştirilen çalışmada (Marak ve Wolken, 1965), bu türün ışık uyarınının şiddetinin artmasıyla doğru orantılı olarak uyaran yönünde gerçekleştirdiği tercihinin de arttığı, diğer bir deyişle şiddet farklılığına karşı duyarlı olduğu belirtilmiştir. Deneyde kullanılan ışık uyarılarının şiddetleri nötral yoğunluk filtreleri aracılığıyla değiştirilmiştir. Farklı dalga boylarının algılanabilmesi için gerekli olan şiddet eşik değerlerinin farklı olduğu da verilen bilgiler arasındadır.

Kiepenheuer (1968) tarafından orman karıncası *Formica polyctena* üzerinde gerçekleştirilen davranışsal çalışmada, bu karınca türünün 2 log ünitelik şiddet farklılığına sahip renksiz ışık uyarılarını birbirlerinden ayırt edebildiği, dolayısıyla şiddet ayırımı yeteneğine sahip olduğu, ancak ışık uyarıları arasındaki şiddet farklılığının 1 log ünite olduğu durumda karıncaların bu görevi yerine getiremediği belirtilmiştir.

Kretz (1979), *Cataglyphis bicolor* karıncasının duyarlı olduğu dalga boylarında şiddet ayırımı yapıp yapamadığını tespit etmek adına, aynı dalga boyuna sahip iki uyarandan birisinin şiddet değerini sabit tutarken, diğer uyarının şiddetini değiştirmiş ve karıncaların uyarılar arasındaki seçim frekanslarını tespit etmiştir. Yapılan testler sonucunda, uyarılar arasındaki şiddet farklılığı ile eğitilen uyarı seçme oranı arasında doğru orantı olduğu, diğer bir deyişle şiddet farklılığı arttıkça doğru seçim oranının da arttığı tespit edilmiştir. Kretz, elde ettiği veriler doğrultusunda *C. bicolor* karıncasının spektrumun UV, mavi ve yeşil bölgelerinde şiddet ayırımı yapabildiği sonucuna ulaşmıştır.

Cammaerts (2005) tarafından *Myrmica sabuleti* türü üzerinde görsel algıya izin veren en düşük ışık şiddetini belirlemeye yönelik gerçekleştirilen çalışmada, duyarlı oldukları dalga boylarında belirli şiddetlerdeki ışık uyarılarına maruz bırakılarak eğitilen karıncaların, duyarlılık gösterdikleri şiddet eşik değerleri belirlenmiştir. Yapılan çalışmada, *M. sabuleti* karıncasının 300 lükslük ışık şiddet değerine sahip ışık uyarısına 1 gün boyunca eğitildiğinde 22 lükslük bir şiddet eşik değerine sahip olduğu, 10 gün boyunca eğitildiğinde ise bu eşik değerinin 15 lükse düştüğü tespit edilmiştir.

Buradan hareketle, canlılarda eğitim süresi uzadıkça duyarlı olunan ışık uyarınının şiddet eşik değerinde azalma görüleceği sonucu çıkarılmıştır. Aynı çalışmada, 10 gün boyunca 4000 lükslük ışık şiddetine eğitilen karıncaların şiddet eşik değerleri 80 lüks olarak ölçülürken, bu deneyin hemen arkasından gerçekleştirilen 10,000 lükslük ışık şiddetine 1 günlük ilave bir eğitim sürecinin ardından gerçekleştirilen deneylerde karıncaların şiddet eşik değerlerinin 90–120 lükse kadar yükseldiği tespit edilmiştir. Bu sonuç doğrultusunda, karıncaların ışık şiddetinde meydana gelen değişimlere adapte olabildikleri fikri ileri sürülmüştür. Ancak yapılan çalışmada, kullanılan ışık uyarılarının şiddet ölçümlerinin lüksmetre ile yapılmış olması, spektrometrik ölçümlerin eksikliği ve şiddet değerlerinin foton cinsinden hesaplanmamış olması elde edilen sonuçlara şüphe ile bakılmasına neden olmaktadır.

Çamlıtepe ve arkadaşları (2006) tarafından *Formica pratensis* türü orman karıncası üzerinde gerçekleştirilen kırmızı bölge duyarlılık deneylerinde, dairesel oriyantasyon platformunda besin ödüllü olarak 590, 610, 630 ve 650 nm'lik ışık uyarılarına eğitilen karınca işçilerinin, eğitilmiş oldukları 590, 610 ve 630 nm'lik ışık uyarılarına doğru anlamlı bir yönelim gerçekleştirdikleri tespit edilmiştir. Kırmızı bölge için özelleşmiş bir fotoreseptöre sahip olmamalarına rağmen, karıncaların sergilemiş oldukları bu anlamlı yönelim spektrumun bu bölgesinden gelen fotonların yeşil fotoreseptörü uyarması, diğer bir deyişle akromatik bilginin kullanılması sonucunda ortaya çıkmaktadır. *F. pratensis* işçileri spektrumun kırmızı bölgesindeki dalga boylarına tamamen ışık şiddetinin algılanmasına bağlı olarak duyarlılık sergilemişlerdir.

Aksoy (2007) tarafından *Formica cunicularia* üzerinde gerçekleştirilen çalışmada ise, adı geçen karınca türü Y-borudan oluşan deney düzeneğinde aynı dalga boyuna sahip, ancak farklı şiddetlerdeki ışık uyarılarına besin ödüllü olarak eğitilerek, eğitim ile aynı şartlar altında gerçekleştirilen kontrol testlerine tabi tutulmuştur. Kontrol testinden sonra, uyarılardan birinin şiddeti sabit tutulurken, diğer uyarının şiddeti nötral yoğunluk filtreleri aracılığıyla değiştirilmiş ve bu durumda karıncaların farklı şiddete sahip uyarılar arasında ayırım yapım yapamadıkları tespit edilmiştir. Elde edilen veriler doğrultusunda, *F. cunicularia* türünün spektrumun UV, mavi ve yeşil bölgelerinde sadece şiddet farklılığına bağlı olarak bir ayırım yapabildiği, ancak bu ayırımın yapılabilmesi için UV ve yeşil



bölgedeki uyarılar arasında en az 100, mavi bölgedeki uyarılar arasında ise en az 10 katlık şiddet farklılığının olması gerektiği belirtilmiştir. Aksoy (2007), aynı çalışmada *F. cunicularia* türü üzerinde görsel algıya izin veren en düşük ışık şiddetini belirlemeye yönelik bir çalışma da gerçekleştirmiştir. Dairesel oriyantasyon platformunda, 370, 440, 540 ve 640 nm'lik ışık uyarılarına besin ödüllü olarak eğitilen karıncalar, eğitim sürecinin sonunda test edilmişlerdir. Testlerde nötral yoğunluk filtreleri aracılığıyla ışık uyarılarının şiddeti giderek azaltılmış ve testler görsel algının kaybolduğu şiddet değerine kadar devam etmiştir. Elde edilen verilere göre, *F. cunicularia* karıncasında görsel algının ortaya çıkması için UV bölgede en az  $0.44 \times 10^{10}$ , mavi ve kırmızı bölgelerde  $1,1 \times 10^{11}$ , yeşil bölgede ise  $1,1 \times 10^9$  fotonluk ışık uyarılarının kullanılması gerektiği tespit edilmiştir.

Verilen bilgilerden de anlaşılacağı gibi renkli görme deneylerinde kullanılan ışık uyarılarının şiddetlerini ayarlayabilmek çok önemlidir. Kullanılan ışık uyarısının şiddeti ne canlıda rahatsızlık oluşturacak, dolayısıyla öğrenmeyi olumsuz yönde etkileyecek kadar fazla, ne de algısal kayba neden olacak kadar az olmalıdır. Bal arıları üzerinde yapılan bir çalışma dalga boyu uyarısının çok yüksek şiddetlerde verilmesi durumunda, arıların uyarana karşı vermiş oldukları tepkinin azaldığını, çünkü yüksek ışık şiddetlerinde uyarıların kromatik özelliklerinin kaybolduğunu göstermektedir (Menzel, 1981; Gumbert, 2000).

## **2.9. *Tetramorium caespitum* Özellikleri**

*Tetramorium caespitum* palearktik bölgenin yerli (native) türü olup Nearktik bölgede de (örn. Kuzey Amerika) yayılım gösterse de buralara 1700'lü yıllarda insan aktivitesiyle girmiştir (Wheeler, 1910; Holldobler ve Wilson, 1990; National Pest Management Association inc., 2001; Schlick- Steiner B.C et al. 2006). Türkiye'de bilinen dağılımı ise Edirne, Ankara, İstanbul, Bursa-Sultan Dağı, Bursa-Uludağ, Kars, Artvin-Hopa, İzmir, Trabzon, Malatya, Elazığ, Bitlis, Van, Hakkâri, Ağrı, Muş, Kars, Erzurum, Erzincan, Tunceli ve Bingöl'dür (Aktaç, 1982; Çamlıtepe, 1987).

Bu karınca türünün patikalara, otoyolların, yaya kaldırımlarının ve kayaların altına, binaların tabanlarındaki çatlak ve yarıklara, bina içlerinde ise duvar boşluklarına ve tavan aralarına yuva yaptığı bilinmektedir (Day, 1998). 10–40 °C'lik sıcaklık

aralığında yaşayabilen *T. caespitum*'un genellikle nemli bölgelere, su kenarlarına; sıcaklığa ve doğrudan güneş ışığı almaya ihtiyacı olması nedeniyle de kısa ve seyrek bitki örtüsünün bulunduğu kayalık alanlara yuva yapma eğilimi gösterdiği gözlenmektedir. Bunun yanı sıra, *T. caespitum*'un yuva yapma faaliyeti esnasında toprağı havalandırması bakımından ekolojik öneme sahip olan bir karınca türü olduğu da bilinmektedir (Day, 1998; Holldobler ve Wilson, 1990; Seifert, 1996).

Siyahımsı kahverengi vücuda sahip olan bu türde, işçi karınca 2.5 - 4 mm boyunda iken, kraliçe 6 – 8 mm, erkek 5.5 – 7 mm boyundadır. İşçilerin diagnostik karakterlerine baktığımızda; baş, clypeus ve göğüs boylamasına çizgili, petiol ve postpetiol skulpturlu, dorsalden bu kısımların tepesinin ortası düz, propedeal dikenler çok kısa, genişçe dentikülat (Collingwood, 1979, Şekil 23).

a)



b)



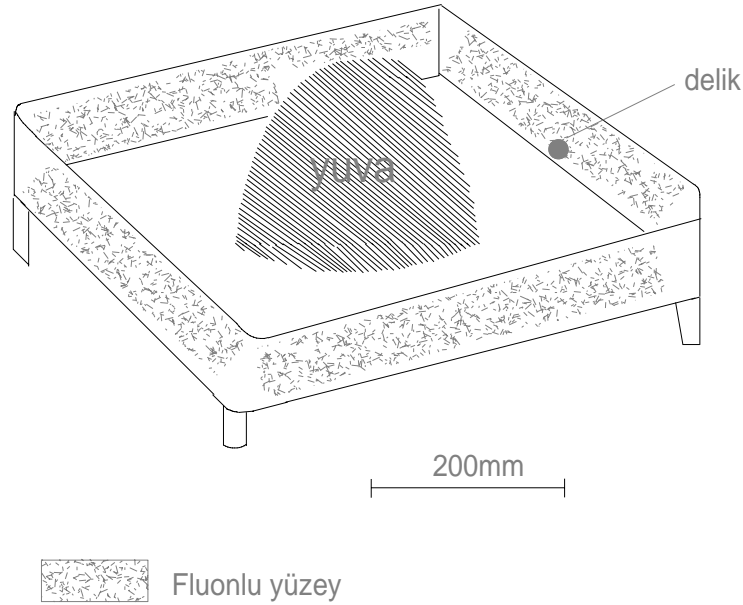
**Şekil 23.** *Tetramorium caespitum* (Linné, 1758) işçisi **a)** Kafa, dorsalden **b)** vücut, profilden (www. antweb.org, photographer: A. Nobile).

Besinleri arasında böcekler, tohumlar, yaprak bitleri tarafından salgılanan bal özü, ekme, kabuklu yemişler olan *Tetramorium caespitum* neredeyse her şeyi yiyen leşçi bir karınca türüdür. Bu karınca türü topladığı tohumları yuvasında depolar. *T. caespitum*'un lycaenid tırtıl türleriyle (papilionidae) ve aphid türleriyle mutualistik bir ilişki içinde olduğu bilinmektedir. Bu canlıların ürettikleri bal özünden faydalanan *T. caespitum* karşılığında onları düşmanlarına karşı korumaktadır. Genellikle gündüz aktif (diurnal) bir tür olan *T. caespitum*'un, bazen gece de beslendiği görülebilir (Holldobler ve Wilson, 1990; Wheeler, 1910, Katayama ve Suzuki, 2002, 2003).

### 3. MATERYAL METOT

#### 3.1. Karıncalar

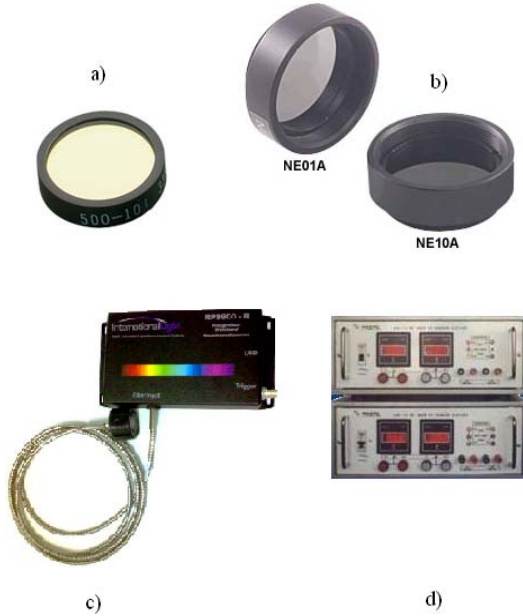
Bu çalışmada kullanılan ve canlı materyal olarak Trakya Üniversitesi Fen Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümü bahçesinde tespit edilen *Tetramorium caespitum*'a ait yuvadan (41° 38' 46" N / 26° 37' 12" E) çok sayıda işçi karınca bir kısım yuva materyali ile birlikte alınarak iklim odasına taşınmıştır. İklim odasına transfer edilen koloni 75 cm çapında plastik bir kabin içine konulmuş ve karıncaların 1 ay süre ile laboratuvar koşullarına (nem: %25–30; ısı:23-25C°, 12/12 saatlik karanlık – aydınlık periyodu) alışmaları ve yuva inşa etmeleri beklenmiştir. Karıncaların konuldukları kaptan dışarı çıkışları kabın duvarlarına Fluon sürülerek engellenmiştir (Şekil 24).



Şekil 24. Laboratuardaki *T. caespitum* yuvasının şematik gösterimi.

### 3.2. Deneysel Düzenek

Tüm spektral duyarlılık deneylerinde, istenilen dalga boylarına sahip ışık uyarılarını elde etmek için renkli görme deneylerinde yaygın bir şekilde kullanılan 10 nm'lik dar bant aralığına sahip özel renkli filtrelerden (Thorlabs Inc. bandpass filters, CWL= 340, 370, 380, 440, 510, 540, 550, 590, 610, 630, 640 ve 650 nm, Şekil 25,a) yararlanılmıştır. Işık kaynağı olarak birbirlerine özdeş mercekle sistemlerine sahip ışık kutuları içinde, 24V-250W güce sahip halojen lambalar (Philips Focusline) kullanılmıştır. Renkli filtreler bu kutuların ön taraflarındaki taşıyıcılara yerleştirilmiş ve DC ayarlı gerilim/güç kaynakları (Maksimel LPS 950, Şekil 25, d) kullanılarak ışık kutularına istenilen ışık şiddetini ( $1,1 \times 10^{11}$  foton, Tablo 2) elde edecek şekilde akım gönderilmiştir. Işık uyarılarının şiddet ölçümlerinde kalibre edilmiş bir spektrometre (International Light RPS 900, Şekil 25,c) kullanılmıştır. Işık şiddeti değişiminin gerekli olduğu deneylerde ise nötral yoğunluk filtrelerinden (absorptive ND filters, Thorlabs Inc., Şekil 25,b) yararlanılmıştır.



**Şekil 25.** a) renkli filtre (bandpass), b) nötral yoğunluk filtresi, c) spektrometre, d) DC ayarlı gerilim/ güc kaynağı.

$\lambda$ (nm)	I ( $10^{-6}$ W/cm <sup>2</sup> )	A / V 17 cm'de	A / V 30 cm'de
340	0,0647	6,6 / 9,5	
370	0,0591	11,9 / 7,9	
370	0,0591		12,9 / 8,3
380	0,0578	11,1 / 7,6	
440	0,05	6,7 / 5,7	
440	0,05		8,4 / 6,5
510	0,0431	4,5 / 4,6	
540	0,0407	4,4 / 4,6	
540	0,0407		4,9 / 4,8
550	0,0399	3,8 / 4,2	
590	0,0372	3,5 / 4,0	
590	0,0372		4,4 / 4,6
610	0,036	3,3 / 3,9	
630	0,0349		4,1 / 4,4
640	0,0343	2,9 / 3,6	
640	0,0343		4,0 / 4,3
650	0,0338		4,3 / 4,5

**Tablo 2.** Deneylerde kullanılan monokromatik ışık uyarılarının eş sayıda ışık şiddetine fotona ( $1,1 \times 10^{11}$ ) sahip olmaları için gerekli  $N_\lambda = I_\lambda / E_{\text{foton } \lambda}$  formülüne göre hesaplanmış şiddet (I) değerleri ile bu şiddet değerlerini elde etmek için kullanılan akım-gerilim değerleri;  $N_\lambda$ , Belli bir dalga boyundaki ışık uyarısının foton sayısı;  $I_\lambda$ , Belli bir dalga boyundaki ışık uyarısının şiddeti (W/cm<sup>2</sup>);  $E_{\text{foton } \lambda}$ , Belli bir dalga boyundaki ışık uyarısının enerjisi (hc/λ); **A**, amper; **V**, volt.

Renkli görme, ışık şiddeti ayırımı ve renk tonu ayırımı deneyleri Y-borudan oluşan ikili seçim düzeneğinde, kırmızı bölge duyarlılık deneyleri ile ışık şiddeti eşik değeri deneyleri ise dairesel oriyantasyon platformundan oluşan düzeneğe gerçekleştirilmiştir.

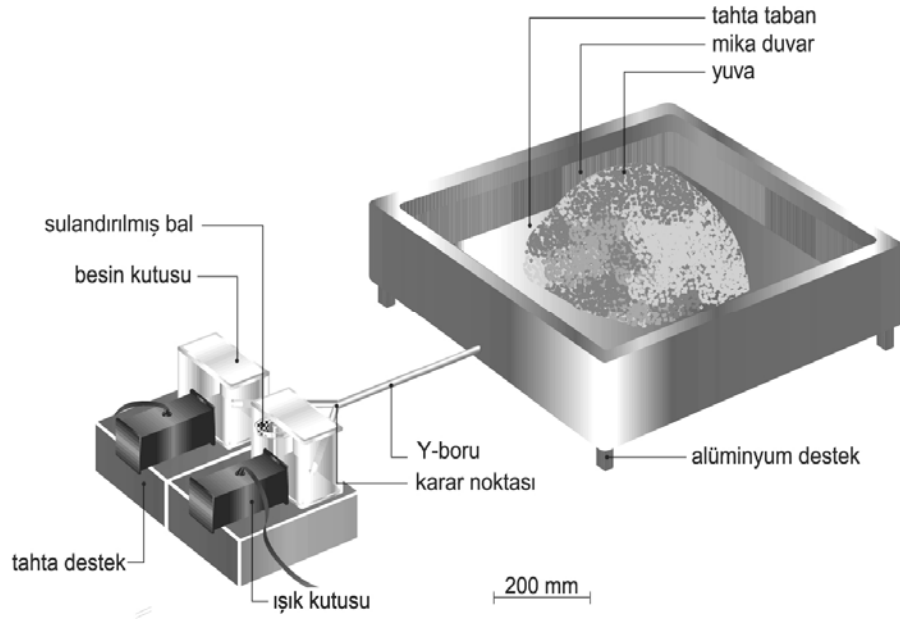
### 3.2.1. İkili seçim düzeneği (Y-boru)

*Tetramorium caespitum* işçileri, yuvalarına silikon bir boru ile bağlı olan cam bir Y-boru aracılığıyla besine ödüllendirilerek, her bir deneysel koşul için ayrı ayrı eğitilip test edilmiştir. 15 cm ana kol, 10 cm yan kol uzunluğuna, 3 cm çapa sahip olan Y-boru yan kolları arasındaki açı değeri 120° olacak şekilde tasarlanmıştır (Şekil 26). Bu açı değeri seçim noktasında karıncaların her iki ışık uyarısını da aynı anda görmesine olanak sağlamıştır.

Y-borunun yan kolları birbirine özdeş plastik besin kaplarına bağlanmış, besin kaplarının arkalarına da önlerine dar bant aralığına sahip renkli filtrelerin yerleştirildiği özdeş ışık kutuları yerleştirilmiştir. Her bir deneysel koşul için ödülle

ilişkilendirilecek olan ışık uyarının önündeki besin kabına yiyecek olarak sulandırılmış bal ve zaman zaman ölü böcek konularak, karınca işçilerinin ödüllü uyarana doğru yönelmeleri teşvik edilmiştir.

Her bir deneysel koşula özgü uyarılar ile yukarıdaki düzenekte eğitilmiş olan işçiler yine aynı düzenekte test edilmişlerdir. Bir işçinin Y-boruya girmesiyle başlayan her bir test, aynı işçinin kollardan her hangi birisinin bağlı bulunduğu besin kabına çıkmasıyla son bulmuştur.

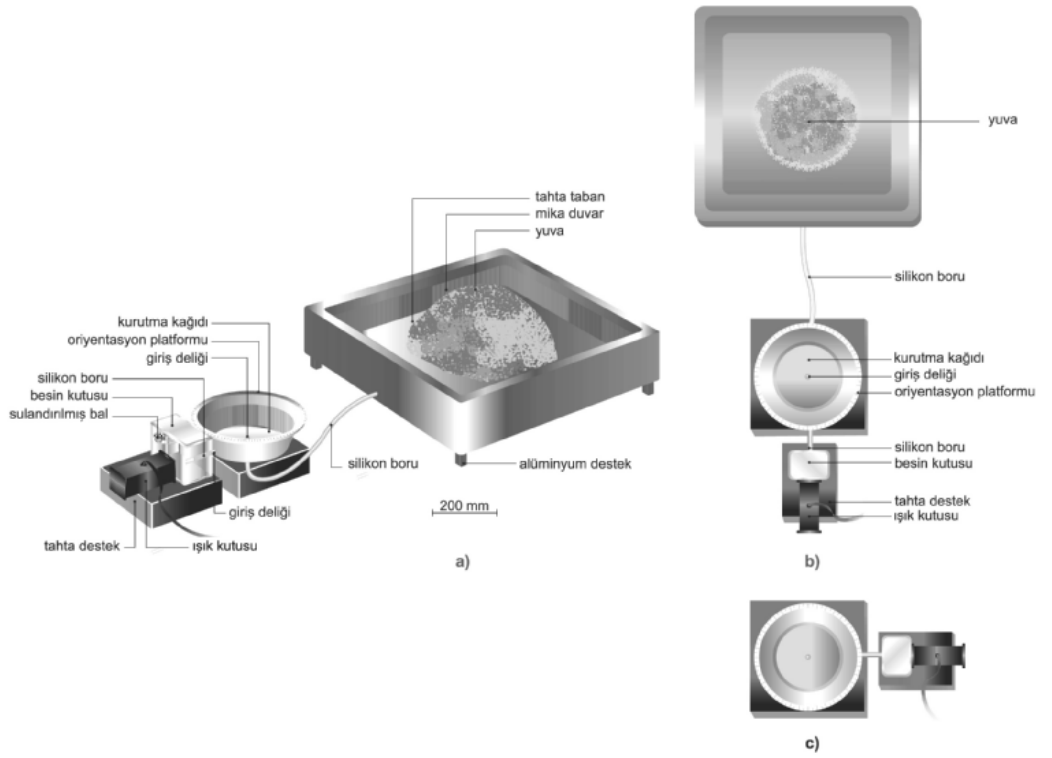


Şekil 26. Y-borudan oluşan ikili seçim düzeneği.

### 3.2.2. Dairesel oriyantasyon platformu

Kırmızı bölge duyarlılık deneyleri ve farklı dalga boylarına sahip uyarıların algılanabileceği en düşük ışık şiddeti değerinin belirlenmesine yönelik gerçekleştirilen deneyler, yuvaya silikon bir boru aracılığı ile bağlı olan ve üzerinde aynı boyutlarda filtre kâğıdı bulunan, 30 cm çapındaki dairesel oriyantasyon platformunda gerçekleştirilmiştir. İşçiler, deney düzeneğine platformun tam ortasından açılmış olan bir delik aracılığı ile ulaşmışlar ve yine platformun herhangi bir noktasına açılan başka

bir delikten de arkasında ışık kutularının bulunduğu besin kaplarına geçebilmişlerdir (Şekil 27). Böyle bir düzenekte sırasıyla belli bir şiddete sahip, farklı dalga boylarına eğitilen işçiler daha sonra test edilmişlerdir. Kırmızı bölge duyarlılık deneylerinde ise 590, 610, 630 ve 650 nm’lik ışık uyarıları kullanılmış ve işçilerin bu uyarılara karşı verdikleri yanıtlar infra-red ışık altında kayıt yapabilen bir kamera yardımıyla kaydedilmiştir. Şiddet eşik değerini belirlemeye yönelik olarak gerçekleştirilen testler, spektral uyarıların şiddetlerinin eğitimdekiyle aynı olduğu kontrol testleri ile başlamış ve nötral yoğunluk filtrelerinin kullanılmasıyla kademeli olarak azaltılarak işçilerin söz konusu uyarılara duyarlılıklarının yok olduğu ışık şiddetine ulaşılan kadar devam etmiştir. Test edilen her bir işçinin oriyantasyon platformundaki açılma dağılımı dairesel istatistik metoduna göre analiz edilmiştir.



Şekil 27. Dairesel oriyantasyon platformu. a) yandan, b-c) üstten görünüm.



### 3.3. İpuçlarının Ortadan Kaldırılması

İşçilerin görmeye dayalı olarak laboratuvar içinde kullanabilecekleri her türlü görsel ipucunu yok etmek amacıyla eğitim ve testler tamamen karanlık bir ortamda gerçekleştirilmiştir. Karıncaların manyetik ve idiyotetik ipuçlarını kullanarak yönlerini belirleyebildikleri bilindiği için (Camlitepe ve Stradling 1995; Aksoy ve Camlitepe, 2005; Çamlitepe vd. 2006) Y-borudan oluşan düzenekte ışık uyarınları her 15 bireyde bir kendi aralarında yer değiştirilerek kullanılmıştır. Laboratuarda kullanılan elektrikli cihazlar uniform bir manyetik alan oluşturmasalar da dairesel oriyantasyon platformunda gerçekleştirilen testlerde ışık uyarınları 90° çevrilmiş ve işçiler bu koşullar altında test edilmişlerdir. Olası her türlü kimyasal koku izinin kullanılmasını engellemek amacıyla Y-borular ve platformun üzerinde kullanılan filtre kâğıtları test edilen her 5 bireyden sonra yenileri ile değiştirilmiştir. Yine koku izinin yön bulmada kullanılmaması adına testlerde besin kaplarındaki besin uzaklaştırılarak, kaplar yenileri ile değiştirilmiştir. Yerçekimine bağlı ipuçlarının kullanılmasını engellemek amacıyla tüm deneysel düzenekler düz bir zemin üzerine yerleştirilmiştir. Böylelikle, Y-borunun seçim noktasına gelen veya oriyantasyon platformuna çıkan işçiler test edilecek ışık uyarınları dışında kullanabilecekleri herhangi bir ipucundan yoksun bırakılmışlardır.

### 3.4. Eğitim Prosedürü

Gerçekleştirilen tüm deneyler öncesinde, işçiler 2 hafta boyunca pozitif ışık uyarınının bağlı olduğu besin kabına sulandırılmış bal konularak ödüllendirme yolu ile eğitilmişlerdir. Renkli görme ve renk tonu ayırımı deneylerinde, eğitimde kullanılan tüm uyarınlara eşit ışık şiddetine sahip olacak şekilde ayarlanmıştır. Bir hafta süre ile hiçbir kısıtlamaya maruz kalmadan besine gidip gelmelerine izin verilen işçiler, besine ulaşmada hem boru içine bıraktıkları kimyasal koku izini hem de ışık uyarınları kullanabilmişlerdir. Eğitimin ikinci haftasının başından itibaren ise Y-borular her saat başı alkol ile iyice yıkanarak yenileri ile değiştirilmiş ve kimyasal koku izi de ortadan kaldırılarak işçiler yalnız ışık uyarınları kullanma yönünde zorlanmışlardır.

Y-borudan oluşan ikili seçim düzeneğinde gerçekleştirilen renkli görme deneylerinde eğitim için daima biri pozitif, diğeri negatif olmak üzere iki uyarının

bulunduđu ayırimsal şartlandırma prosedürü kullanılırken, renk tonu ayırımı deneylerinde ise ayırimsal şartlandırma prosedürünün yanı sıra, yalnızca tek bir uyarının (pozitif uyarın) bulunduđu tekli şartlandırma prosedürü de kullanılmıştır.

Dairesel oriyantasyon platformunda gerçekleştirilen deneylerde ise işçiler besin ile ilişkilendirilen, belli bir ışık şiddetine sahip, tek bir uyarana eğitilmişlerdir. Yine eğitimin ilk haftasında hiçbir kısıtlama olmadan besine gidip gelmelerine izin verilen işçiler, besine ulaşmada hem platform üzerine bıraktıkları kimyasal koku izini hem de ışık uyarısını kullanabilmişlerdir. İkinci haftanın başından itibaren ise platform üzerindeki kurutma kâğıdı her saat başı yenisi ile değiştirilerek kimyasal koku izi ortadan kaldırılmış ve işçiler yalnızca ışık uyarısını kullanmaya zorlanmışlardır.

### **3.5. Deneyler**

#### **3.5.1. Renkli görme deneyleri**

Renkli görme deneyleri için işçiler Y borudan oluşan ikili seçim düzeneğinde, 370, 440, 540 ve 640 nm'lik dalga boylarının farklı ikili kombinasyonlarına eğitilmişlerdir. Kontrol testi olarak yapılan ilk testte (Test I) işçiler eğitim ile aynı ışık şiddetinde (eşdeğer şiddet, deneylerde I olarak gösterilmiştir) test edilmişlerdir. Gerçek renkli görmenin belirlenmesine yönelik yapılan kritik testte ise (Test II) eğitimde pozitif uyarın olarak kullanılan ışık uyarısının şiddeti nötral yoğunluk filtreleri ile (Absorptive ND filter) %90 oranında düşürülmüş (deneylerde I/10 olarak gösterilmiştir) ve işçilerin renk uyarınları arasındaki tercihleri belirlenmiştir. En az 30 işçinin test edildiği her bir deney, bir işçinin Y-boruya girmesiyle başlamış ve kollardan herhangi birinin bağı bulunduđu besin kabına çıkmasıyla son bulmuştur.

##### **3.5.1.1. Deney 1 (UV Bölge Renkli Görme)**

###### **Eğitim:**

370 nm + (I) vs 540 nm – (I)

###### **Test I (Kontrol testi)**

370 nm + (I) vs 540 nm – (I)

###### **Test II (Kritik test)**

370 nm + (I/10) vs 540 nm – (I)

### 3.5.1.2. Deney 2 (Mavi Bölge Renkli Görme)

#### Eğitim:

440 nm + (I) vs 540 nm – (I)

#### Test I (Kontrol testi)

440 nm + (I) vs 540 nm – (I)

#### Test II (Kritik test)

440 nm + (I/10) vs 540 nm – (I)

### 3.5.1.3. Deney 3 (Yeşil Bölge Renkli Görme)

#### Eğitim:

540 nm + (I) vs 370 nm – (I)

#### Test I (Kontrol testi)

540 nm + (I) vs 370 nm – (I)

#### Test II (Kritik test)

540 nm + (I/10) vs 370 nm – (I)

### 3.5.1.4. Deney 4 (Kırmızı Bölge Renkli Görme)

#### Eğitim:

640 nm + (I) vs 540 nm – (I)

#### Test I (Kontrol testi)

640 nm + (I) vs 540 nm – (I)

#### Test II (Kritik test)

640 nm + (I/10) vs 540 nm – (I)

### 3.5.2. Kırmızı Bölge Duyarlılık ve L-reseptör Foton Yakalama Deneyleri

Gerçekleştirilen bu deneyler ile *T. caespitum* işçilerinin kırmızı bölgedeki dalga boylarına karşı olan olası duyarlılıkları ve L- reseptörün foton yakalama özelliğine bağlı olarak kırmızı bölgedeki ayırım performanslarının belirlenmesi amaçlanmıştır.

#### 3.5.2.1. Deney 1 (Kırmızı Bölge Duyarlılık Deneyleri)

Dairesel oriyantasyon platformunda, 590 nm'ye besin ödüllü olarak eğitilen *T. caespitum* işçileri sırasıyla 590, 610, 630 ve 650 nm'lik eşit şiddet değerine sahip ışık uyarıları ile test edilerek elektromanyetik spektrumun kırmızı bölgesindeki dalga boyu duyarlılıkları tespit edilmiştir.

#### 3.5.2.2. Deney 2 (L- reseptörün Foton Yakalama Özelliğine Bağlı Olarak Kırmızı Bölgede Ayırım)

İşçiler Y-borudan oluşan düzenekte, 590 ve 640 nm'lik dalga boylarına eğitilmişlerdir. Kontrol testi olarak yapılan ilk testlerde (Test I), işçiler eğitim ile aynı koşullarda test edilmişlerdir. Sonraki iki kritik testten birincisinde eğitim uyararı olan 590 nm'nin ışık şiddeti nötral yoğunluk filtreleri ile 10 kat (deneylerde I/10 olarak gösterilmiştir), ikincisinde ise 100 kat (deneylerde I/100 olarak gösterilmiştir) azaltılmış ve işçilerin uyarılar arasındaki tercihleri belirlenmiştir.

##### **Eğitim:**

590 nm + (I) vs 640 nm – (I)

##### **Test I (Kontrol testi)**

590 nm + (I) vs 640 nm – (I)

##### **Test II (Kritik test)**

590 nm + (I/10) vs 640 nm – (I)

##### **Test III (Kritik test)**

590 nm + (I/100) vs 640 nm – (I)

### 3.5.3. Renk Tonu Ayırımı Deneyleri

*Tetramorium caespitum* işçilerinin spektrumun aynı renk bölgesine karşılık gelen, birbirlerine çok yakın iki dalga boyu arasındaki ayırım yeteneklerinin ölçüldüğü bu deneyler Y-borudan oluşan ikili seçim düzeneğinde gerçekleştirilmiştir. Deneylerde, daha önce gerçekleştirilen renkli görme deneyleri ile duyarlılığın tespit edildiği UV ve yeşil bölgelerde 40 nm dalga boyu farklılığına sahip 340–380 ve 510–550 nm’lik ışık uyarımları kullanılmıştır. Bu deneylerde iki tip eğitim uygulanmıştır. İşçiler ya Y-borunun yan kollarının bağlı olduğu besin kaplarından yalnızca bir tanesinde ışık uyarımının olduğu (**tekli şartlandırma prosedürü; absolute conditioning procedure**), ya da her iki kaptaki da ışık uyarımının bulunduğu koşullarda (**ayırimsal şartlandırma prosedürü; differential conditioning procedure**) eğitilmişlerdir. Her iki durumda da pozitif uyarım olarak ele alınan dalga boyu besin ile ilişkilendirilmiş ve ışık uyarımları aynı ışık şiddetine sahip olacak şekilde ayarlanmıştır.

İnce ayar renk ayırımı deneylerinde 3 farklı test gerçekleştirilmiştir. İlk testte, her iki şartlandırma prosedürü ile eğitilen işçiler eğitim ile aynı koşullarda test edilmişlerdir (Kontrol testi). İkinci tip testlerde, tekli şartlandırma prosedürü ile eğitilen işçiler ayırimsal şartlandırma prosedüründeki eğitim koşullarıyla, ayırimsal şartlandırma prosedürü ile eğitilen işçiler de tekli şartlandırma prosedüründeki eğitim koşullarıyla test edilmişlerdir. Üçüncü ve sonuncu tip testte ise işçiler her iki eğitimde de pozitif uyarım olarak kullanılan dalga boyunu alternatif başka bir dalga boyundan ayırt etme konusunda test edilmişlerdir. Her bir test için toplam 30 işçinin tercihi kaydedilmiş ve değerlendirilmiştir.

#### 3.5.3.1. Deney 1 (UV Bölge İnce Ayar Renk Ayırımı)

##### **Tekli Şartlandırma Prosedürü**

**Eğitim:**  
340 nm + (I) vs Karanlık –

**Test I**  
340 nm + (I) vs Karanlık –

**Test II**  
340 nm + (I) vs 380 nm – (I)

##### **Ayırimsal Şartlandırma Prosedürü**

**Eğitim:**  
340 nm + (I) vs 380 nm – (I)

**Test I**  
340 nm + (I) vs 380 nm – (I)

**Test II**  
340 nm + (I) vs Karanlık –

**Test III**  
340 nm + (I) vs 550 nm – (I)

**Test III**  
340 nm + (I) vs 550 nm – (I)

### 3.5.3.2. Deney 2 (Yeşil Bölge İnce Ayar Renk Ayırımı)

#### Tekli Şartlandırma Prosedürü

#### Ayırimsal Şartlandırma Prosedürü

**Eğitim:**  
510 nm + (I) vs Karanlık –

**Eğitim:**  
510 nm + (I) vs 550 nm – (I)

**Test I**  
510 nm + (I) vs Karanlık –

**Test I**  
510 nm + (I) vs 550 nm – (I)

**Test II**  
510 nm + (I) vs 550 nm – (I)

**Test II**  
510 nm + (I) vs Karanlık –

**Test III**  
510 nm + (I) vs 370 nm – (I)

**Test III**  
510 nm + (I) vs 370 nm – (I)

### 3.5.4. Işık Şiddeti Eşik Değer Ayırımı Deneyleri

Spektrumun 370, 440, 540 ve 630 nm’lik dalga boylarına karşılık gelen ışık uyarılarının algılanabilmeleri için gerekli olan en düşük şiddet değerinin belirlenmesine yönelik olarak yapılan bu deneyler dairesel oriyantasyon platformunda gerçekleştirilmiştir. İşçiler belli bir şiddete sahip ( $1,1 \times 10^{11}$  foton) ışık uyarılarına eğitilmiş ve ilk olarak bu ışık şiddetine sahip uyarılar ile test edilmişlerdir (Kontrol testleri). Daha sonra ışık uyarılarının şiddetleri nötral yoğunluk filtreleri kullanılarak kademe kademe düşürülmüş ve aynı testler işçilerin söz konusu uyarıyı algılayamadıkları şiddet değerine ulaşana kadar devam etmiştir. Olası bir manyetik alan kullanımını engellemek için tüm testlerde ışık uyarılarının yönü  $90^\circ$  çevrilmiştir.

#### 3.5.4.1. Deney 1 (UV Bölge Şiddet Eşik Değeri)

**Eğitim:**  
370 nm (I)

**Testler:**  
Şiddet testleri

#### **3.5.4.2. Deney 2 (Mavi Bölge Şiddet Eşik Değeri)**

**Eğitim:**

440 nm (I)

**Testler:**

Şiddet testleri

#### **3.5.4.3. Deney 3 (Yeşil Bölge Şiddet Eşik Değeri)**

**Eğitim:**

540 nm (I)

**Testler:**

Şiddet testleri

#### **3.5.4.4. Deney 4 (Kırmızı Bölge Şiddet Eşik Değeri)**

**Eğitim:**

630 nm (I)

**Testler:**

Şiddet testleri

#### **3.5.5. Işık Şiddetine Bağlı Ayırım Deneyleri**

Bu deneyler *Tetramorium caespitum* işçilerinin spektrumun aynı dalga boyuna sahip iki ışık uyarımı arasında, yalnızca ışık şiddetine bağlı bir ayırım yapıp yapamadıklarını belirlemek için gerçekleştirilmiştir. İşçiler Y-borudan oluşan ikili seçim düzeneğinde, UV (370 nm), mavi (440 nm), yeşil (540 nm) ve kırmızı (630 nm) bölgelere karşılık gelen, birisi (I) diğeri 100 katı (I/100) daha fazla ışık şiddetine sahip iki uyarana, yüksek şiddete sahip olan uyarana besinle ilişkilendirilecek şekilde (+ uyarana) eğitilerek test edilmişlerdir. Testler iki aşamalı olarak gerçekleştirilmiştir. İlk testte işçiler eğitim ile aynı koşullarda test edilmişlerdir (Kontrol testi). Bunu takip eden testlerde ise pozitif uyarının ışık şiddeti nötral yoğunluk filtreleri ile (ND= 1.0; ND= 0.6; ND= 0.4; ND= 0.2; ND= 0.1) kademeli olarak düşürülüp işçilerin bu uyarılar arasındaki tercihleri belirlenmiştir (Kritik testler). Her bir test için toplam 30 işçinin tercihi kaydedilerek değerlendirilmiştir.

##### **3.5.5.1. Deney 1 (UV Bölge Şiddet Ayırımı)**

**Eğitim:**

370 nm (I) vs 370 nm (I/100)

**Test I (Kontrol testi)**

370 nm (I) vs 370 nm (I/100)

Kritik testler

### **3.5.5.2. Deney 2 (Mavi Bölge Şiddet Ayrımı)**

#### **Eğitim:**

440 nm (I) vs 440 nm (I/100)

#### **Test I (Kontrol testi)**

440 nm (I) vs 440 nm (I/100)

#### **Kritik testler**

### **3.5.5.3. Deney 3: (Yeşil Bölge Şiddet Ayrımı)**

#### **Eğitim:**

540 nm (I) vs 540 nm (I/100)

#### **Test I (Kontrol testi)**

540 nm (I) vs 540 nm (I/100)

#### **Kritik testler**

### **3.5.5.4. Deney 4 (Kırmızı Bölge Şiddet Ayrımı)**

#### **Eğitim:**

630 nm (I) vs 630 nm (I/100)

#### **Test I (Kontrol testi)**

630 nm (I) vs 630 nm (I/100)

#### **Kritik testler**

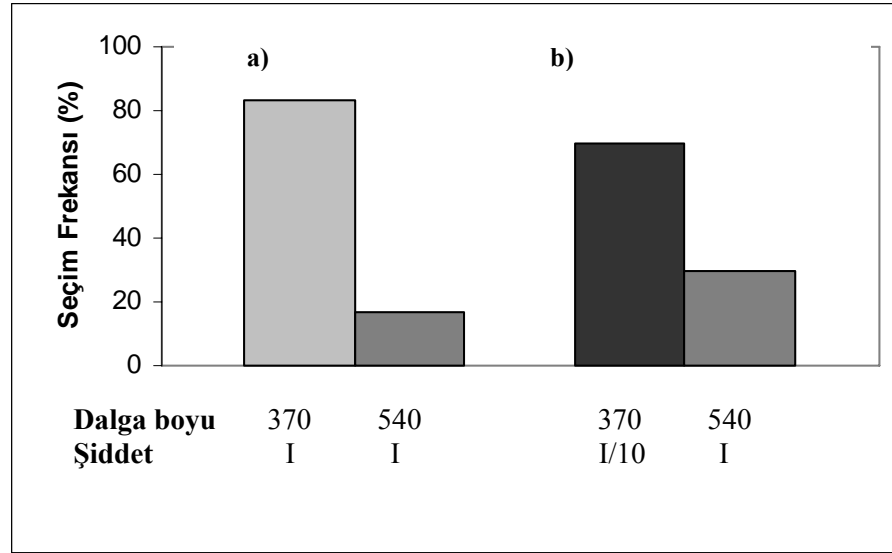


## 4. SONUÇLAR

### 4. 1. Renkli Görme Deneyleri

#### 4.1.1. Deney 1 (UV Bölge Renkli Görme)

Spektrumun UV bölgesinde gerçek renkli görme yeteneğine sahip olup olunmadığını tespit etmeye yönelik gerçekleştirilen deneylerde, *T. caespitum* işçileri eşit ışık şiddetine sahip, besin ödüllü 370 nm (+ uyarıcı) ve ödüksüz 540 nm (- uyarıcı)'ye eğitilmiş ve eğitim aşamasının ardından kontrol ve kritik testlere tabi tutulmuşlardır. Hem eğitim şartları ile gerçekleştirilen kontrol testinde (n=30, G=14.554, P<0.01) (Şekil 28,a), hem de pozitif ışık uyarıcının şiddetinin nötral yoğunluk filtresiyle 10 kat düşürüldüğü kritik testte, *T. caespitum* işçileri pozitif uyarıcı olarak eğitilmiş oldukları 370 nm'yi istatistikî olarak anlamlı bir şekilde tercih etmişlerdir (n=30, G= 4.936, P<0.01) (Şekil 28, b).

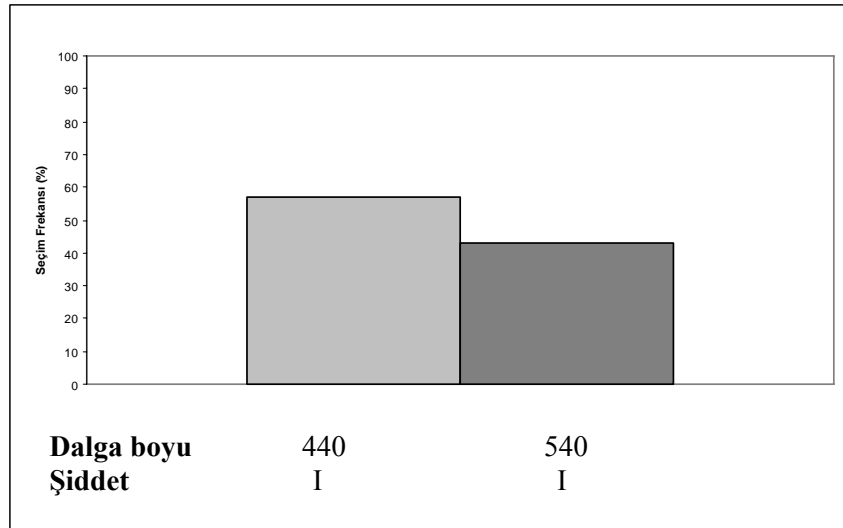


**Şekil 28.** UV bölge renkli görme deneyinde *T. caespitum* işçilerinin uyarıcılar arasındaki seçim frekansları, **a)** Kontrol testi, n=30 [25 (+) vs 5 (-)], G= 14.554, P<0.01, **b)** Kritik test, n=30 [21 (+) vs 9 (-)], G= 4.936, P<0.01.

Elde edilen bu sonuçlar, *T. caespitum* karıncasının elektromanyetik spektrumun UV bölgesine duyarlılık gösterdiğini ve bu duyarlılığın ışık şiddetinden bağımsız bir şekilde gerçek renkli görmeye dayandığını kanıtlamaktadır.

#### 4.1.2. Deney 2 (Mavi Bölge Renkli Görme)

Spektrumun mavi bölgesinde gerçek renkli görme yeteneğine sahip olup olunmadığını tespit etmeye yönelik gerçekleştirilen deneylerde, *T. caespitum* işçileri eşit ışık şiddetine sahip, besin ödüllü 440 nm (+ uyarıcı) ve ödüksüz 540 nm (- uyarıcı)'ye eğitilmiş ve eğitim aşamasının ardından kontrol testine tabi tutulmuşlardır. Eğitim şartları ile gerçekleştirilen kontrol testinde *T. caespitum* işçileri pozitif uyarıcı olan 440 nm'yi istatistikî olarak anlamlı bir şekilde tercih etmediklerinden (n=30, G= 0.267, P<0.05) kritik test gerçekleştirilmemiştir (Şekil 29).

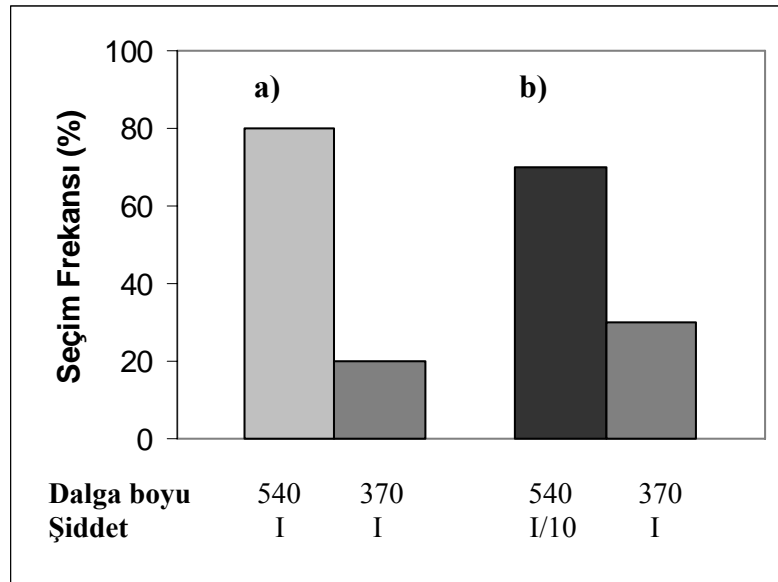


Şekil 29. Mavi bölge renkli görme kontrol deneyinde *T. caespitum* işçilerinin uyarıcılar arasındaki seçim frekansları, n=30 [17 (+) vs 13 (-)], G= 0.267, P<0.05, anlamsız.

Elde edilen veriler, *T. caespitum* karıncasının eğitildikleri mavi dalga boyu (440 nm) ile negatif uyarıcı olarak sunulan yeşil dalga boyu (540 nm) arasında istatistikî olarak anlamlı bir tercih yapamamalarından dolayı elektromanyetik spektrumun mavi bölgesine duyarlı olmadıklarını ve spektrumun bu bölgesinde gerçek renkli görme yeteneği sergilemediklerini göstermektedir.

### 4.1.3. Deney 3 (Yeşil Bölge Renkli Görme)

Spektrumun yeşil bölgesinde gerçek renkli görme yeteneğine sahip olup olunmadığını tespit etmeye yönelik gerçekleştirilen deneylerde, *T. caespitum* işçileri eşit ışık şiddetine sahip, besin ödüllü 540 nm (+ uyarıcı) ve ödüksüz 370 nm (- uyarıcı)'ye eğitilmiş ve eğitim aşamasının ardından kontrol ve kritik testlere tabi tutulmuşlardır. Hem eğitim şartları ile gerçekleştirilen kontrol testinde (n=30, G= 11.566, P<0.001) (Şekil 30,a), hem de pozitif ışık uyarıcının şiddetinin nötral yoğunluk filtresiyle 10 kat düşürüldüğü kritik testte *T. caespitum* işçileri pozitif uyarıcı olarak eğitilmiş oldukları 540 nm'yi istatistikî olarak anlamlı bir şekilde tercih etmişlerdir (n=30, G= 4.936, P<0.01) (Şekil 30,b).

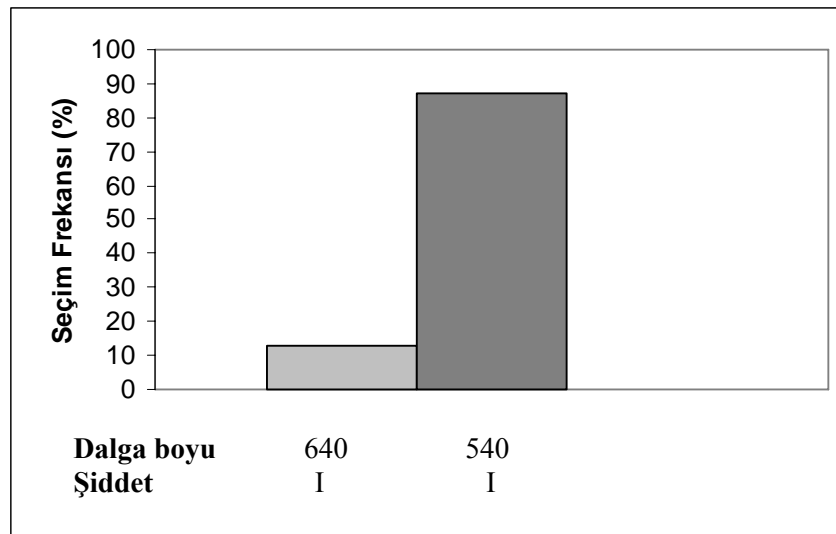


**Şekil 30.** Yeşil bölge renkli görme deneyinde *T. caespitum* işçilerinin uyarıcılar arasındaki seçim frekansları, **a)** Kontrol testi, n=30 [24 (+) vs 6 (-)], G= 11.566, P<0.001, **b)** Kritik test, n=30 [21 (+) vs 9 (-)], G= 4.936, P<0.01.

Elde edilen bu sonuçlar, *T. caespitum* karıncasının elektromanyetik spektrumun yeşil bölgesine duyarlılık gösterdiğini ve bu duyarlılığın ışık şiddetinden bağımsız olarak gerçek renkli görmeye dayandığını kanıtlamaktadır.

#### 4.1.4. Deney 4 (Kırmızı Bölge Renkli Görme)

Spektrumun kırmızı bölgesinde gerçek renkli görme yeteneğine sahip olup olunmadığını tespit etmeye yönelik gerçekleştirilen deneylerde, *T. caespitum* işçileri eşit ışık şiddetine sahip, besin ödüllü 640 nm (+ uyarıcı) ve ödüksüz 540 nm (- uyarıcı)'ye eğitilmiş ve eğitim aşamasının ardından kontrol testine tabi tutulmuşlardır. Eğitim şartları ile gerçekleştirilen kontrol testinde, *T. caespitum* işçileri pozitif uyarıcı olan 640 nm'yi istatistikî olarak anlamlı bir şekilde tercih etmediklerinden (n=30, G=18.028, P>0.05) kritik test gerçekleştirilmemiştir (Şekil 31).



Şekil 31. Kırmızı bölge renkli görme deneyinde *T. caespitum* işçilerinin uyarıcılar arasındaki seçim frekansları, n=30 [4 (+) vs 26 (-)], G=18.028, P<0.05, anlamsız.

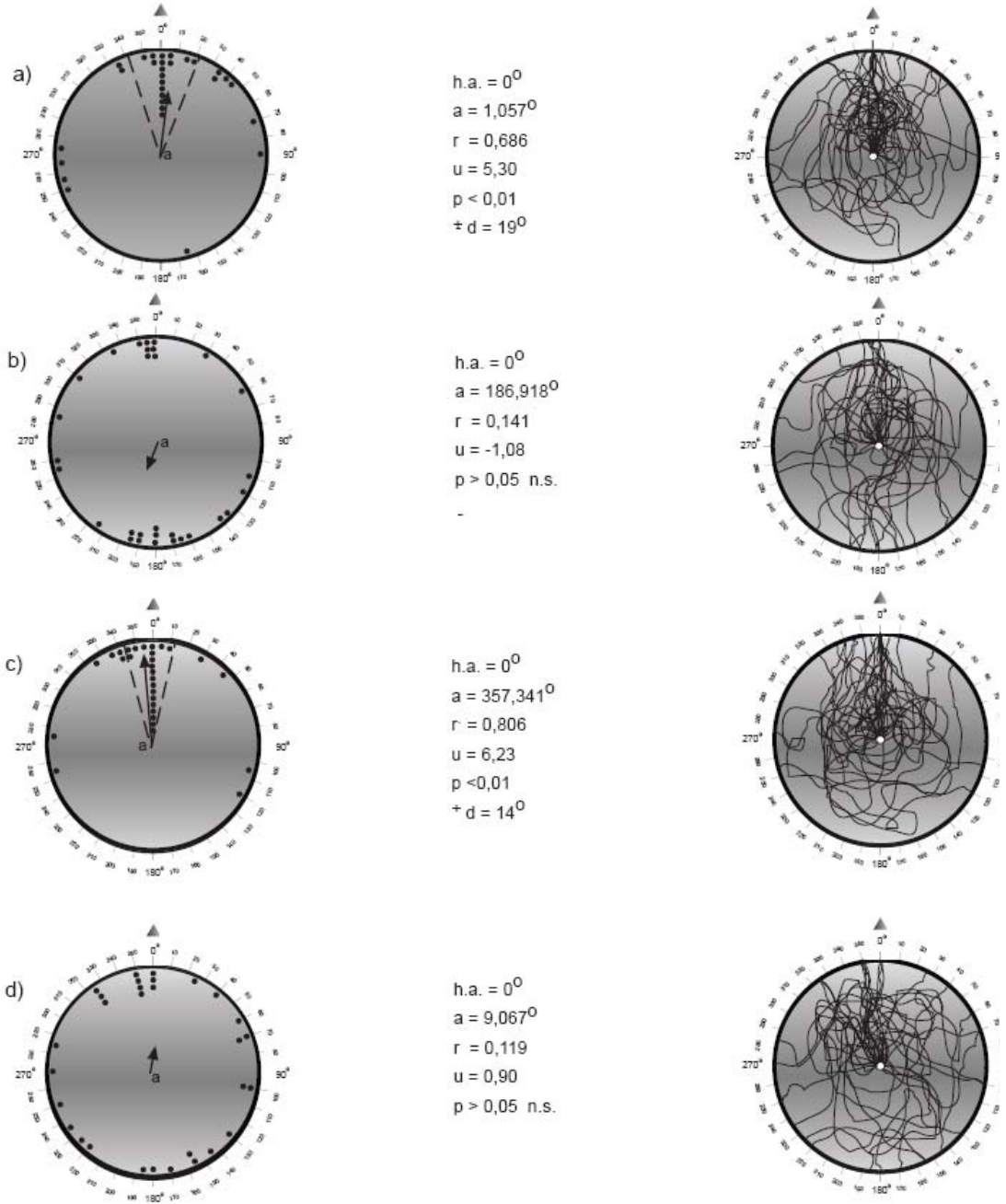
Elde edilen veriler, *T. caespitum* karıncasının eğitildiği kırmızı dalga boyu (640 nm) ile negatif uyarıcı olarak sunulan yeşil dalga boyu (540 nm.) arasında istatistikî olarak anlamlı bir tercih yapamamasından, hatta negatif uyarıcı olan yeşil dalga boyu yönünde anlamlı bir yönelim göstermesinden dolayı elektromanyetik spektrumun kırmızı bölgesine duyarlı olmadığını ve spektrumun bu bölgesinde gerçek renkli görme yeteneği sergilemediğini göstermektedir.

## 4.2. Kırmızı Bölge Duyarlılık ve L-reseptör Foton Yakalama Deneyleri

### 4.2.1. Deney 1 (Kırmızı Bölge Duyarlılık Deneyleri)

Dairesel oriyantasyon platformunda eşit ışık şiddetine sahip 590, 610, 630 ve 650 nm'lik ışık uyarılarına besin ödüllü olarak eğitilen *Tetramorium caespitum* işçileri, eğitim koşulları altında, belirtilen ışık uyarılarıyla test edilerek kırmızı bölgedeki dalga boyu duyarlılıkları tespit edilmiştir.

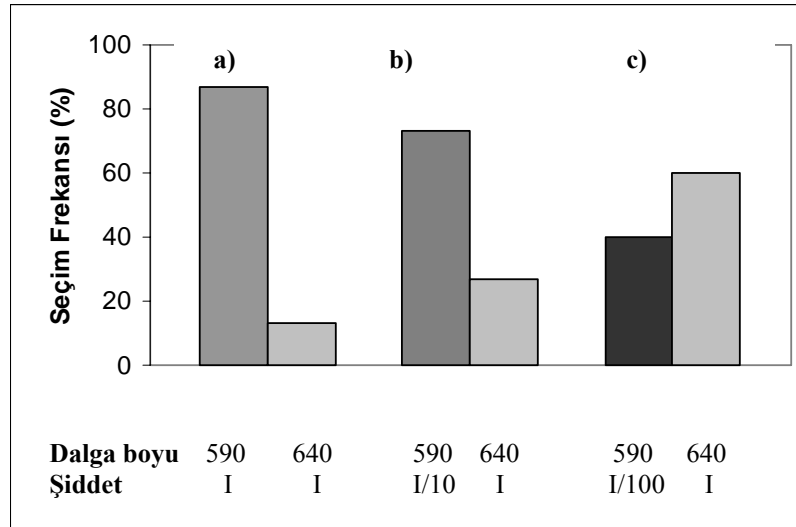
Dairesel oriyantasyon platformunda gerçekleştirilen bu deneylerde, *T. caespitum* işçilerinin 590 ve 630 nm'lik dalga boylarına doğru anlamlı bir yönelim sergiledikleri, ancak 610 ve 650 nm'lik dalga boylarının kullanıldığı testlerde dairesel oriyantasyon platformunda rasgele dağılım sergiledikleri gözlenmiştir (Şekil 32). Elde edilen bu sonuçlar, *T. caespitum* türünün elektromanyetik spektrumun 590 ve 630 nm'lik dalga boylarını akromatik ipuçları ile algılayabildiğini, diğer bir deyişle kırmızı bölgeye karşılık gelen dalga boylarına karşı duyarlılık sergilediğini göstermektedir. Diğer taraftan, 630 nm'ye duyarlılık sergilenmesine rağmen, 610 nm'lik uyarana karşı belirlenen anlamsız yönelimin nedeni, büyük olasılıkla o anki test koşullarında işçileri rahatsız edebilecek içsel ya da belirlenemeyen dış kaynaklı bir etmen olabilir. *T. caespitum* türünün 650 nm'ye verdiği tepki ise karanlığa verilen tepki ile aynıdır. Bu durum her ne kadar, elektroretinogram çalışmalarıyla desteklenmeliyse de, *T. caespitum* türünün uzun dalga boyu reseptörünün (L-reseptör) duyarlılık alanının 650 nm'ye kadar ulaşamıyor oluşuyla açıklanabilir. Kırmızı bölge duyarlılık deneylerinde test edilen işçilerin dairesel oriyantasyon platformundaki açılmalık yönelimleri ve test süreleri Ek A'da verilmiştir.



**Şekil 32.** Kırmızı bölge duyarlılık deneylerinde *T. caespitum* işçilerinin dairesel oriyantasyon platformundaki açısal dağılımları. **a)** 590 nm'lik ışık uyararı ile test edilen işçilerin açısal dağılımları ve platformda izledikleri yollar, n=30, P<0.01, **b)** 610 nm'lik ışık uyararı ile test edilen işçilerin açısal dağılımları ve platformda izledikleri yollar, n=30, P>0.05, anlamsız **c)** 630 nm'lik ışık uyararı ile test edilen işçilerin açısal dağılımları ve platformda izledikleri yollar, n=30, P<0.01, **d)** 650 nm'lik ışık uyararı ile test edilen işçilerin açısal dağılımları ve platformda izledikleri yollar, n=30, P>0.05, anlamsız. Her bir dairenin dışındaki ▲ şekli uyararın yönünü (ev açısını; h.a.), çevredeki ● işaretleri de her bir işçinin yönelimini göstermektedir. n= test edilen birey sayısı; a= ortalama vektör (yönelim) açısı; r=ortalama vektör uzunluğu; u=V testi kritik değeri; d=%95 güven aralığında ev açısından sapma değeri. Kesikli çizgiler her bir örneklemdeki güven aralığını göstermektedir.

#### 4.2.2. Deneý 2 (L- reseptörün Foton Yakalamasına Baęlı Olarak Kırmızı Bölgede Ayırım)

*Tetramorium caespitum* işçileri ikili seçim düzeneğinde, eşdeęer ışık şiddetine sahip 590 nm (besin ödüllü + uyarıcı) ile 640 nm'ye (ödülsüz - uyarıcı) eğitilmiş ve test edilmişlerdir. Karıncaların eğitildikleri dalga boyuna duyarlı olup olmadıklarını tespit etmeye yönelik gerçekleştirilen ve eğitim koşulları altında yapılan kontrol testinde (Şekil 33,a) *T. caespitum* işçilerinin eğitildikleri dalga boyu yönünde bir yönelim sergiledikleri gözlenmiştir. Kırmızı bölgede L-reseptörün foton yakalama özelliğine baęlı olarak dalga boyları arasında ayırım yapıp yapılamadığını tespit etmeye yönelik gerçekleştirilen kritik testlerde ise besin ödüllü 590 nm'lik ışık uyarıcısının (+ uyarıcı) şiddeti nötral yoğunluk filtreleri ile sırasıyla 10 ve 100 kat düşürülmüş ve bu koşullar altında karınca işçilerinin seçim frekansları belirlenmiştir. Elde edilen veriler 590 nm'lik ışık uyarıcısının şiddetinin 10 kat düşürüldüğü kritik test I'de karıncaların eğitildikleri dalga boyuna doğru anlamlı bir yönelim gerçekleştirdiklerini göstermektedir (Şekil 33,b). Ancak, 590 nm'lik ışık uyarıcısının şiddetinin 100 kat düşürüldüğü ikinci kritik testte, karıncalar farklı dalga boyları arasında ayırım yapamamışlar ve rasgele yönelim sergilemişlerdir (Şekil 33,c).



**Şekil 33.** L-reseptörünün foton yakalama özelliğine baęlı olarak kırmızı bölgede dalga boyu ayırımı. 590 nm'yi 640 nm'den ayırmaya eğitilmiş olan *T. caespitum* işçilerinin seçim frekansı **a)** kontrol testi; n=30 [26 (+) vs 4 (-)] G = 18.028, P<0.05, **b)** kritik test I; n=30 [22 (+) vs 8 (-)], G = 6.794, P< 0,05 **c)** kritik test II; n=30 [12 (+) vs 18 (-)], G = 1.208, P>0.05, anlamsız.

Elde edilen bu sonuçlar, *Tetramorium caespitum* karıncasının, L-reseptörünün (yeşil fotoreseptörü) foton yakalamasına bağlı olarak kırmızı bölgede 590 ve 640 nm'lik uyarılar arasında ayırım yapabildiğini göstermektedir. Ancak, pozitif ışık uyarısının şiddetinin 10 kat azaltıldığı durumda karınca işçilerinin eğitildikleri dalga boyunu istatistikî olarak anlamlı bir şekilde ayırt etmelerine rağmen, 100 kat azaltıldığı durumda bu ayırımı yapamamalarının iki nedeni olabilir. Bunlardan birincisi, L-reseptörün duyarlılık alanının 630 nm civarında sonlanması ve 640 nm'ye ulaşmamasıdır. 590 nm'lik ışık uyarısının şiddetinin 100 kat azaltıldığı durumda, karınca işçileri fotoreseptörlerine ulaşan foton sayısının yetersiz oluşundan ötürü 590 nm'yi de algılayamamış ve bu durumda iki ışık uyararı arasında ayırım yapamamış olabilirler. Bu durumun ortaya çıkması farklı olarak şu şekilde de açıklanabilir; aslında L-reseptörün foton yakalamasına bağlı olarak bir canlının belirli bir spektral bölgede ayırım yapabilmesi için, ışık şiddeti yüksek olan uyarı yönünde yönelim gerçekleştirilmesi gerekmektedir. *T. caespitum* türünün 590 nm'nin şiddetinin 100 kat azaltıldığı durumda iki ışık uyararı arasında ayırım yapamaması, daha yüksek şiddet farklılıklarında bu ayırımı yapamayacağı anlamına gelmemektedir. Ancak şiddet farklılığının daha yüksek değerlere çıkarılması monokromatik ışık uyarılarını elde etmek için kullandığımız halojen lambaların patlamasına neden olacağı için bu deneyler gerçekleştirilememiştir.

### **4.3. Renk Tonu Ayırımı Deneyleri**

Renkli görme deneylerinde işçilerin spektrumun mavi ve kırmızı bölgelerinde gerçek renkli görme yeteneğine sahip olmadıkları belirlendiği için, renk tonu ayırımı deneyleri yalnızca bu yeteneğin sergilendiği spektrumun UV ve yeşil bölgelerinde gerçekleştirilmiştir.

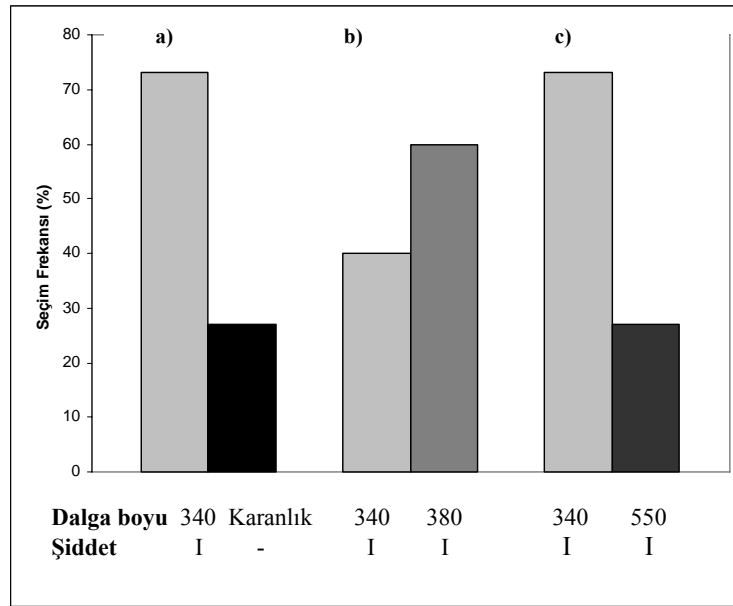
#### **4.3.1. Deney 1 (UV Bölge Renk Tonu Ayırımı)**

*Tetramorium caespitum* işçileri hem bir tarafta pozitif uyarı olan 340 nm'nin olduğu diğer tarafta ise hiçbir ışık uyarısının (karanlık) olmadığı tekli eğitim

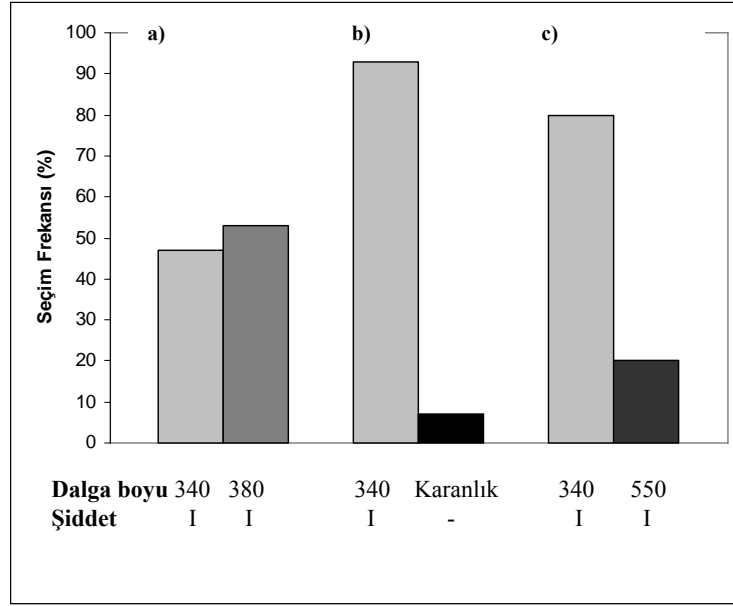


prosedürü hem de bir tarafta pozitif uyarıcı olan 340 nm, diğer tarafta ise 380 nm'nin olduğu ayırimsal şartlandırma prosedürü kullanılarak spektrumun UV bölgesine eğitilmiş ve test edilmişlerdir.

Deneyler sonucunda elde edilen veriler, *T. caespitum* işçilerinin UV bölgede hem tekli hem de ayırimsal şartlandırma prosedürü ile gerçekleştirilmiş olan testlerde 340 nm'yi aynı renk bölgesine karşılık gelen 380 nm'den (40 nm fark) ayırt edemediklerini göstermektedir (Şekil 34,b; Şekil 35,a). Aynı işçiler UV bölgede gerçek renkli görme yeteneğine sahip olmalarından dolayı onlardan beklendiği gibi, hem tekli hem de ayırimsal şartlandırma prosedüründe besin ödüllü olarak eğitildikleri 340 nm'yi karanlıktan (Şekil 34,a; Şekil 35,b) ve spektrumun farklı bir bölgesine karşılık gelen 550 nm'den (Şekil 34,c; Şekil 35,c) istatistikî olarak anlamlı bir şekilde ayırt edebilmişlerdir. Ancak, spektrumun UV bölgesinde eğitildikleri 340 nm'lik dalga boyunu 40 nm'lik dalga boyu farklılığına sahip negatif uyarıcıdan ayırt edememiş olması, *T. caespitum* türünün spektrumun bu bölgesinde renk tonu ayırımı yeteneğine sahip olmadığını göstermektedir.



**Şekil 34.** Tekli şartlandırma prosedürü ile 340 nm'ye besin ödüllü olarak eğitilen *T. caespitum* işçilerinin testlerdeki seçim frekansları. **a)** Test I; n=30 [22 (+) vs 8 (-)], G= 6.794, P<0.05 **b)** Test II; n=30 [12 (+) vs 18 (-)], G= 1.2, P>0.05, anlamsız, **c)** Test III; n=30 [22 (+) vs 8 (-)], G= 6.794, P<0.05.

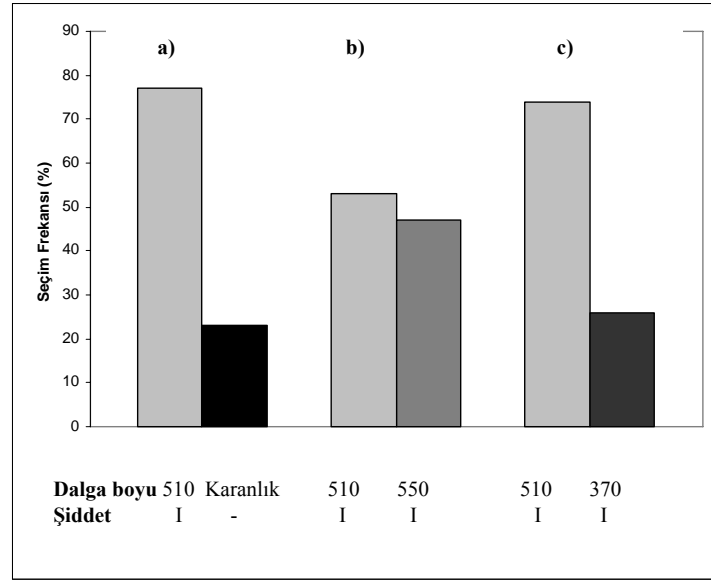


**Şekil 35.** Ayırimsal şartlandırma prosedürü ile 340 nm'ye besin ödüllü olarak eğitilen *T. caespitum* işçilerinin testlerdeki seçim frekansları. **a)** Test I; n=30 [14 (+) vs 16 (-)], G= 0.063, P> 0.05, anlamsız **b)** Test II; n =30 [28 (+) vs 2 (-)], G= 13.447, P<0.001 **c)** Test III; n =30 [24 (+) vs 6 (-)], G= 11.566, P<0.001.

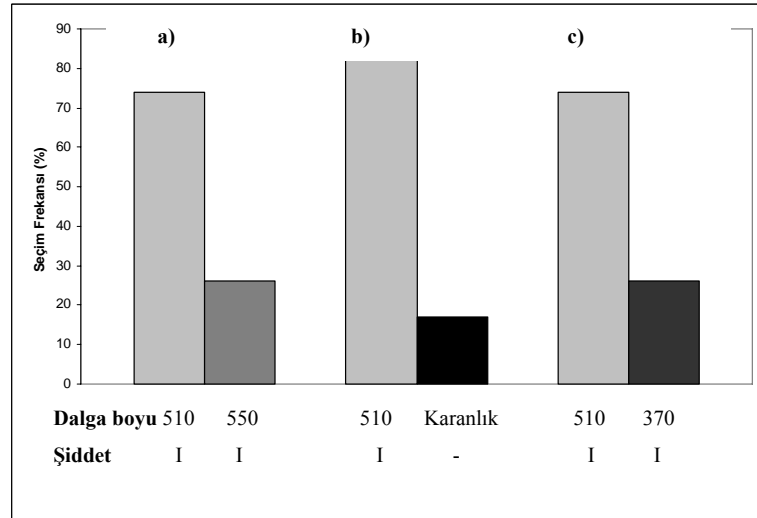
#### 4.3.2. Deney 2 (Yeşil Bölge Renk Tonu Ayırımı)

*Tetramorium caespitum* işçileri hem bir tarafta pozitif uyarıcı olan 510 nm'nin diğer tarafta ise hiçbir ışık uyarımının (karanlık) olmadığı tekli eğitim prosedürü, hem de bir tarafta pozitif uyarıcı olan 510 nm, diğer tarafta ise 550 nm'nin olduğu ayırimsal şartlandırma prosedürü kullanılarak spektrumun yeşil bölgesine eğitilmiş ve test edilmişlerdir.

Deneyden elde edilen veriler, *T. caespitum* işçilerinin yeşil bölgede tekli şartlandırma prosedürüne göre eğitildiklerinde, pozitif uyarıcı olan 510 nm'yi 40 nm'lik dalga boyu farklılığına sahip 550 nm'den ayırt edemediklerini (Şekil 36,b), ancak ayırimsal şartlandırma prosedürü ile eğitildiklerinde bu ayırımı yapabildikleri göstermektedir (Şekil 37,a). Bunun yanı sıra, hem tekli hem de ayırimsal şartlandırma prosedürüne göre eğitilerek test edilen karıncaların 510 nm'yi hem karanlıktan (Şekil 36,a; Şekil 37,b) hem de spektrumun farklı bir bölgesine karşılık gelen 370 nm'den (Şekil 36,c; Şekil 37,c) istatistikî olarak anlamlı bir şekilde ayırt edebildikleri tespit edilmiştir. Bu durum, *T. caespitum* türünün gerçek renkli görmeye sahip oldukları belirlenen spektrumun yeşil bölgesinde renk tonu ayırımı yapabildiği, ancak bu ayırım yeteneği üzerinde eğitimde uygulanan koşulların etkili olduğu sonucuna varılmasına neden olmaktadır.



**Şekil 36.** Tekli şartlandırma prosedürü ile 510 nm'ye besin ödüllü olarak eğitilen *T. caespitum* işçilerinin testlerdeki seçim frekansları. a) Test I; n=30 [23 (+) vs 7 (-)], G= 8.994, P<0.05, b) Test II; n=30 [16 (+) vs 14 (-)], G= 0.134, P>0.05, anlamsız. c) Test III; n=30 [22 (+) vs 8 (-)], G= 6.794, P<0.01.

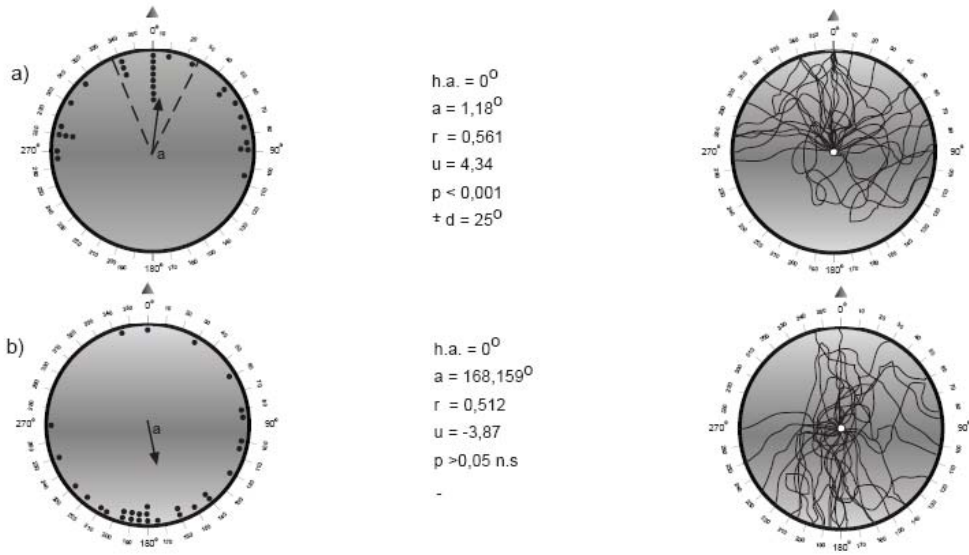


**Şekil 37.** Ayırimsal şartlandırma prosedürü ile 510 nm'ye besin ödüllü olarak eğitilen *T. caespitum* işçilerinin testlerdeki seçim frekansları. **a)** Test I; n=30 [22 (+) vs 8 (-)], G= 6.79, P<0.001, **b)** Test II; n=30 [25 (+) vs 5 (-)], G= 14.554, P< 0.001, **c)** Test III; n=30 [22 (+) vs 8 (-)], G= 6.79, P<0.001

## 4.4. Işık Şiddeti Eşik Değeri Deneşleri

### 4.4.1. Ultraviyole (UV) Eşik Değeri

Dairesel oriyantasyon platformunda 370 nm'lik (UV) ışık uyarana bir hafta süre ile eğitilen *Tetramorium caespitum* işçilerinin, aynı düzenekte ve eğitim koşullarında test edildiklerinde (kontrol testi) eğitildikleri uyarana doğru bir yönelim gerçekleştirdikleri tespit edilmiştir (Şekil 38,a). Ancak 370 nm'lik ışık uyarasının şiddetinin nötral yoğunluk filtresi ile (ND 1.0) 10 kat düşürüldüğü durumda işçiler platformda rasgele dağılım sergilemişlerdir (Şekil 38,b). Elde edilen verilere göre, elektromanyetik spektrumun UV bölgesinde  $1,1 \times 10^{10}$  fotonluk şiddet değerine sahip bir ışık uyarana, *T. caespitum* işçilerinin akromatik bir ipucu elde etmelerine olanak sağlayacak kadar parlak değildir ve 370 nm'lik uyarana algılanabileceği en düşük ışık şiddeti değeri  $1,1 \times 10^{11}$  foton olarak belirlenmiştir. UV eşik değeri deneşlerinde test edilen işçilerin platformdaki açısai yönelimleri ve test süreleri Ek B'de verilmiştir.



**Şekil 38.** 370 nm ışık şiddeti eşik değeri deneşlerinde *T. caespitum* işçilerinin dairesele oriyantasyon platformundaki açısai dağılımları. **a)**  $1,1 \times 10^{11}$  fotonluk şiddetle sahip 370 nm'lik ışık uyarana ile test edilen işçilerin açısai dağılımları ve platformda izledikleri yollar,  $n=30$ ,  $P < 0.001$ , **b)**  $1,1 \times 10^{10}$  fotonluk şiddetle sahip 370 nm'lik ışık uyarana ile test edilen işçilerin açısai dağılımları ve platformda izledikleri yollar,  $n=30$ ,  $P > 0.05$ , anlamsız. Her bir dairesel grafiğin dışındaki ▲ şekli uyarana yönünü (ev açısını; h.a.), çevredeki ● işaretleri de her bir işçinin yönelimini göstermektedir. a= ortalama vektör (yönelim) açısı; r=ortalama vektör uzunluğu; u=V testi kritik değeri; d=%95 güven aralığında ev açısından sapma. Kesikli çizgiler her bir örneklemedeki güven aralığını göstermektedir.

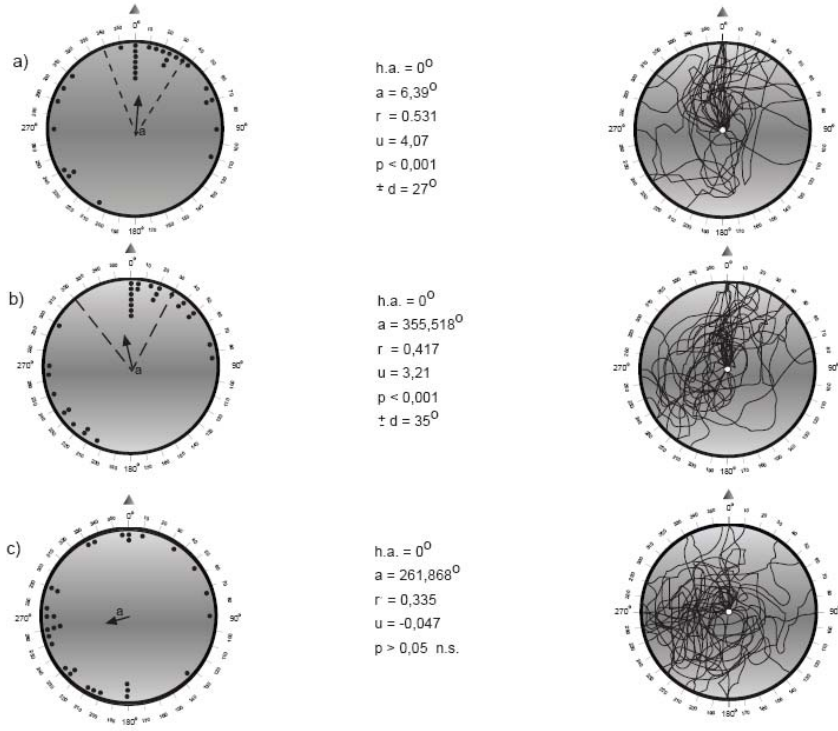
#### 4.4.2. Mavi Eşik Değer

Dairesel oriyantasyon platformunda 440 nm'lik (mavi) ışık uyarana bir hafta süre ile eğitilen *Tetramorium caespitum* işçilerinin, aynı düzenekte ve eğitim koşullarında test edildiklerinde (kontrol testi), eğitildikleri uyarana doğru bir yönelim gerçekleştirdikleri tespit edilmiştir (Şekil 39,a). Buna göre, her ne kadar renkli görme deneylerinin sonuçlarına göre *T. caespitum* türü mavi fotoreseptöre sahip olmasa da  $1,1 \times 10^{11}$  fotonluk ışık şiddetine sahip uyarana akromatik ipuçları ile algılayabilmiş ve bu uyarana doğru anlamlı bir yönelim sergileyebilmiştir. 440 nm'lik ışık uyarınının şiddeti nötral yoğunluk filtresi ile (ND 1.0) 10 kat düşürüldüğünde de karıncaların ışık uyarana doğrultusunda bir yönelim gösterdikleri gözlenmiştir (Şekil 39,b). Ancak 440 nm'lik ışık uyarınının şiddeti nötral yoğunluk filtresi ile (ND 1.0 x 0.2) 16 kat düşürüldüğünde karıncaların platformdaki dağılımları rasgele olmuştur (Şekil 39,c). Dolayısıyla, elektromanyetik spektrumun mavi bölgesinde  $6,875 \times 10^9$  fotonluk şiddete sahip 440 nm'lik bir ışık uyarana işçilerin akromatik bir ipucu elde edebilmelerine olanak sağlayacak kadar parlak değildir ve bu uyarının algılanabildiği en düşük ışık şiddeti değeri  $1,1 \times 10^{10}$  foton olarak kabul edilebilir. Mavi eşik değer deneylerinde test edilen işçilerin platformdaki açisal yönelimleri ve test süreleri Ek C'de verilmiştir.

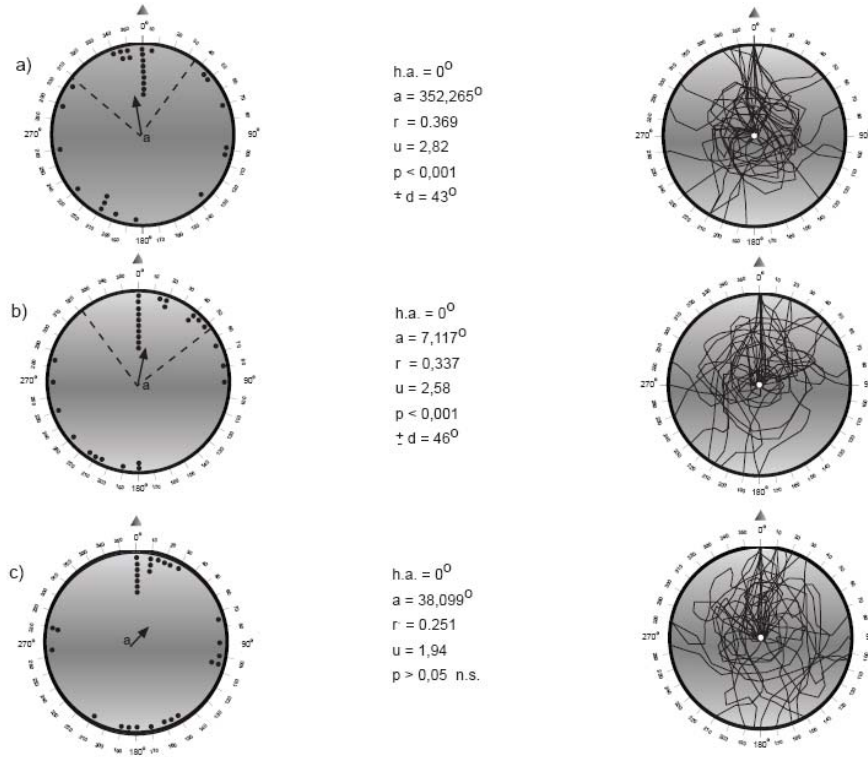
#### 4.4.3. Yeşil Eşik Değer

Dairesel oriyantasyon platformunda 540 nm'lik (yeşil) ışık uyarana bir hafta süre ile eğitilen *Tetramorium caespitum* işçileri, aynı düzenekte ve eğitim koşullarında test edildiklerinde (kontrol testi) (Şekil 40,a) eğitildikleri dalga boyu yönüne doğru anlamlı bir yönelim sergiledikleri tespit edilmiştir. 540 nm'lik ışık uyarınının şiddeti nötral yoğunluk filtresi ile (ND 1.0) 10 kat düşürüldüğünde dahi (Şekil 40,b) karıncaların eğitildikleri ışık uyarana doğrultusunda göstermiş oldukları yönelim devam etmiştir. Ancak pozitif ışık uyarınının şiddetinin nötral yoğunluk filtresi ile (ND 1.0 x 0.2) 16 kat düşürüldüğü durumda karıncalar daireysel oriyantasyon platformunda rasgele dağılım sergilemişlerdir (Şekil 40, c). Dolayısıyla,  $6,875 \times 10^9$  fotonluk şiddete sahip 540 nm'lik bir ışık uyarana *T. caespitum* işçilerinin akromatik bir ipucu elde edebilmelerine olanak sağlayacak kadar parlak değildir ve bu uyarının algılanabildiği

en düşük ışık şiddeti değeri  $1,1 \times 10^{10}$  foton olarak kabul edilebilir. Yeşil eşik değer deneylerinde test edilen işçilerin platformdaki açısall yönelimleri ve test süreleri Ek D’de verilmiştir.



**Şekil 39.** 440 nm ışık şiddeti eşik değeri deneylerinde *T. caespitum* işçilerinin dairesel oriyantasyon platformundaki açısall dağılımları. **a)**  $1,1 \times 10^{11}$  fotonluk şiddete sahip 440 nm’lik ışık uyarımı ile test edilen işçilerin açısall dağılımları ve platformda izledikleri yollar,  $n=30$ ,  $P<0.001$ , **b)**  $1,1 \times 10^{10}$  fotonluk şiddete sahip 440 nm’lik ışık uyarımı ile test edilen işçilerin açısall dağılımları ve platformda izledikleri yollar,  $n=30$ ,  $P<0,001$ , **c)**  $6,875 \times 10^9$  fotonluk şiddete sahip 440 nm’lik ışık uyarımı ile test edilen işçilerin açısall dağılımları ve platformda izledikleri yollar,  $n= 30$ ,  $P> 0.05$ , anlamsız. Her bir dairenin dışındaki ▲ şekli uyarımın yönünü (ev açısını; h.a.) çevredeki ● işaretleri de her bir işçinin yönelimini göstermektedir. a= ortalama vektör (yönelim) açısı; r=ortalama vektör uzunluğu; u=V testi kritik değeri; d=%95 güven aralığında ev açısından sapma. Kesikli çizgiler her bir örneklemedeki güven aralığını göstermektedir.

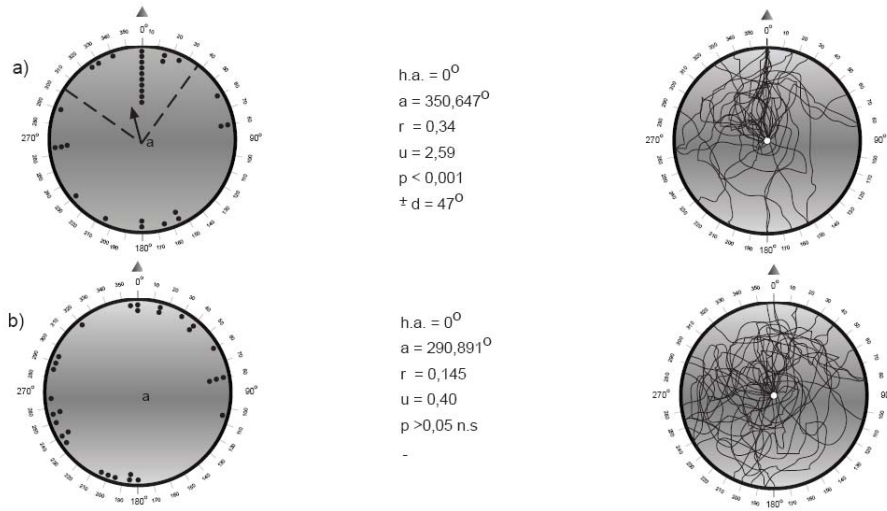


**Şekil 40.** 540 nm ışık şiddeti eşik değeri deneylerinde *T. caespitum* işçilerinin dairesel oriyantasyon platformundaki açısal dağılımları. **a)**  $1,1 \times 10^{11}$  fotonluk şiddete sahip 540 nm'lik ışık uyarımı ile test edilen işçilerin açısal dağılımları ve platformda izledikleri yollar,  $n=30$ ,  $P < 0.001$ , **b)**  $1,1 \times 10^{10}$  fotonluk şiddete sahip 540 nm'lik ışık uyarımı ile test edilen işçilerin açısal dağılımları ve platformda izledikleri yollar,  $n=30$ ,  $P < 0.001$ , **c)**  $6,875 \times 10^9$  fotonluk şiddete sahip 540 nm'lik ışık uyarımı ile test edilen işçilerin açısal dağılımları ve platformda izledikleri yollar,  $n=30$ ,  $P > 0.05$ , anlamsız. Her bir dairenin dışındaki ▲ şekli uyarının yönünü (ev açısını; h.a.), çevredeki ● işaretleri de her bir işçinin yönelimini göstermektedir. a=ortalama vektör (yönelim) açısı; r=ortalama vektör uzunluğu; u=V testi kritik değeri; d=%95 güven aralığında ev açısından sapma. Kesikli çizgiler her bir örneklemedeki güven aralığını göstermektedir.

#### 4.4.4. Kırmızı eşik değer

Dairesel oriyantasyon platformunda 630 nm'lik (kırmızı) ışık uyarımına bir hafta süre ile eğitilen *Tetramorium caespitum* işçileri, aynı düzenekte ve eğitim koşullarında test edildiklerinde eğitildikleri uyarın yönüne doğru bir yönelim gerçekleştirmişlerdir (Şekil 41,a). Buna göre, *T. caespitum* türü her ne kadar renkli görme deneylerinin sonuçlarına göre kırmızı bir fotoreseptöre sahip olmasa ve bu bölgede şiddete bağlı olarak iki dalga boyu arasında bir ayırım yapamasa da  $1,1 \times 10^{11}$  fotonluk ışık şiddetine sahip uyarımı akromatik ipuçları ile algılayabilmiş ve bu

uyarana doğru anlamlı bir yönelim sergilemiştir. 630 nm'lik ışık uyarınının şiddeti nötral yoğunluk filtresi ile (ND 1.0) 10 kat düşürüldüğünde ise işçilerin platformda rasgele dağılımları sergiledikleri gözlenmiştir (Şekil 41,b). Dolayısı ile  $1,1 \times 10^{10}$  fotonluk şiddete sahip 630 nm'lik ışık uyarını işçilerin akromatik bir ipucu elde edebilmelerine olanak sağlayacak kadar parlak değildir ve bu uyarının algılanabildiği en düşük ışık şiddeti değeri  $1,1 \times 10^{11}$  foton olarak kabul edilebilir. Kırmızı eşik değer deneylerinde test edilen işçilerin platformdaki açisal yönelimleri ve test süreleri Ek E'de verilmiştir.



**Şekil 41.** 630 nm ışık şiddeti eşik değeri deneylerinde *T. caespitum* işçilerinin dairesel oriyantasyon platformundaki açisal dağılımları. **a)**  $1,1 \times 10^{11}$  fotonluk şiddete sahip 630 nm'lik ışık uyarını ile test edilen işçilerin açisal dağılımları ve platformda izledikleri yollar, n=30, P<0.001, **b)**  $1,1 \times 10^{10}$  fotonluk şiddete sahip 630 nm'lik ışık uyarını ile test edilen işçilerin açisal dağılımları ve platformda izledikleri yollar, n=30, P>0,05, anlamsız. Her bir dairenin dışındaki ▲ şekli uyarının yönünü (ev açısını; h.a.), çevredeki ● işaretleri de her bir işçinin yönelimini göstermektedir. a= ortalama vektör (yönelim) açısı; r=ortalama vektör uzunluğu; u=V testi kritik değeri; d=%95 güven aralığında ev açısından sapma. Kesikli çizgiler her bir örneklemedeki güven aralığını göstermektedir.

## 4.5. Işık Şiddetine Bağlı Ayırım Deneyleri

### 4.5.1. UV Şiddet Ayırımı

*T. caespitum* işçilerinin 370 nm'lik iki ışık uyarını arasında sadece şiddete bağlı olarak bir ayırım yapıp yapamadıklarını tespit etmek için işçiler, aralarında 100



katlık şiddet farkı olan iki 370 nm'lik uyarana eğitilip test edilmişlerdir. Eğitim koşulları ile aynı koşullarda test edilen işçiler eğitilmiş oldukları  $1,1 \times 10^{11}$  fotonluk şiddete sahip 370 nm'lik uyararı, 100 kat daha düşük şiddetteki 370 nm'lik uyarandan ayırt edebilmişlerdir (Şekil 42,a). Uyarılar arasındaki şiddet farkı çeşitli kombinasyonlarda nötral yoğunluk filtreleri kullanılarak 40 (ND 1,0 x 0,6) ve 25 (ND 1,0 x 0,4) kata düşürüldüğünde dahi karıncalar daha parlak olan ışık uyarasının bulunduğu kola doğru istatistikî olarak anlamlı bir yönelim göstermişlerdir (Şekil 42,b ve c). Ancak, ışık uyarıları arasındaki şiddet farklılığının 16 kata (ND 1,0 x 0,2) düşürüldüğü durumda işçiler ışık uyarılarının bulunduğu kollar arasında rasgele yönelim sergilemişler, diğer bir deyişle iki uyarıyı birbirinden ayırt edememişlerdir (Şekil 42,d). Buna göre *T. caespitum* karıncası spektrumun UV bölgesinde aynı dalga boyuna sahip iki uyarı arasında sadece şiddet farklılığına bağlı olarak bir ayırım yapabilmektedir, ancak bu ayırımın yapılabilmesi için uyarılar arasındaki şiddet farklılığının en az 25 kat olması gerekmektedir.

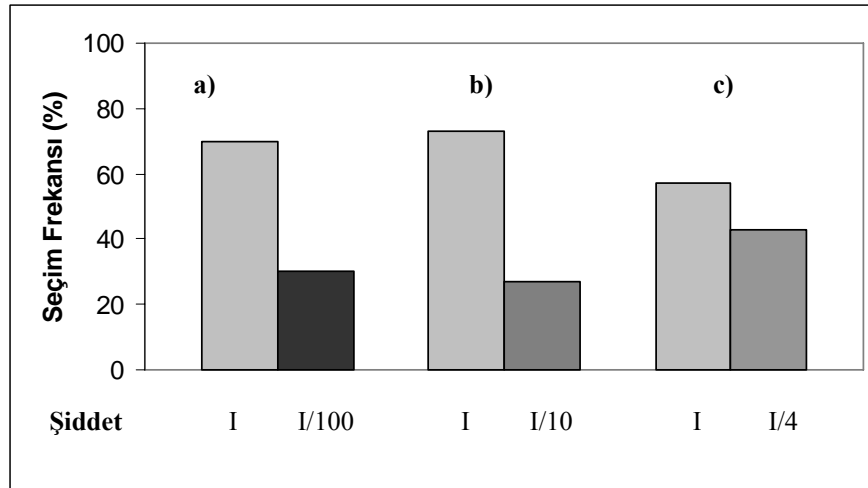
a) b) c) d)

Şiddet I I/100 I I/40 I I/25 I I/16

**Şekil 42.** *Tetramorium caespitum* işçilerinin UV bölgedeki şiddet ayırımı performansları **a)** kontrol testi; n =30 [25 (+) vs 5 (-)], G= 14.554, P<0.001, **b)** kritik test I; n = 30 [25 (+) vs 5 (-)], G= 14.554, P<0.001, **c)** kritik test II; n = 30 [ 24 (+) vs 6 (-) ], G = 11.566, P<0.001, **d)** kritik test III; n = 30 [19 (+) vs 11 (-)], G= 2.16 P>0.05, anlamsız.

#### 4.5.2. Mavi Şiddet Ayırımı

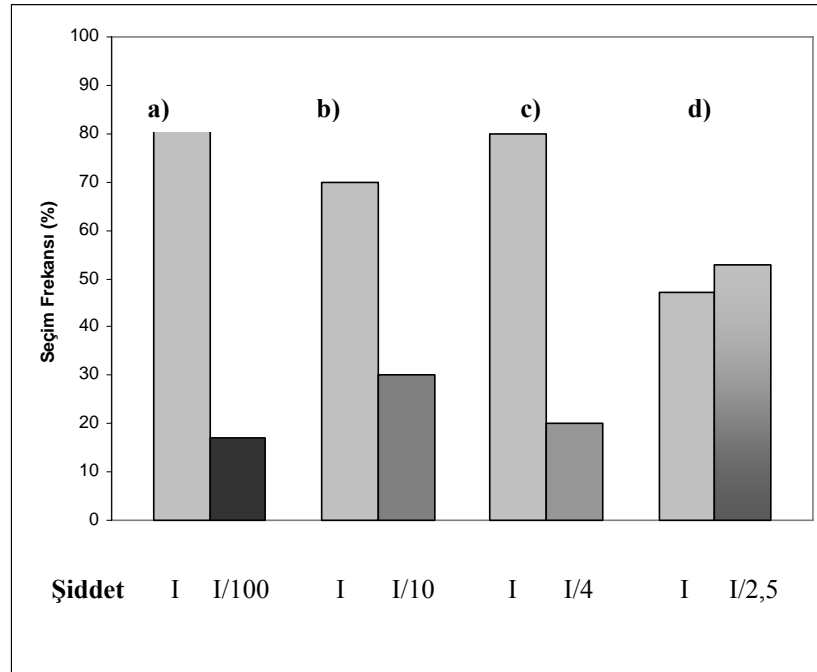
*T. caespitum* işçilerinin 440 nm'lik iki ışık uyararı arasında sadece şiddete bağlı olarak bir ayırım yapıp yapamadıklarını tespit etmek için işçiler, aralarında 100 katlık şiddet farkı olan iki 440 nm'lik uyarana eğitilip test edilmişlerdir. Eğitim koşullarında test edilen işçiler, eğitilmiş oldukları  $1,1 \times 10^{11}$  fotonluk şiddete sahip 440 nm'lik uyararı 100 kat daha düşük şiddetteki 440 nm'lik uyarandan ayırt edebilmişlerdir (Şekil 43,a). Uyarılar arasındaki şiddet farkı nötral yoğunluk filtreleri kullanılarak 10 (ND 1,0) kata düşürüldüğünde de karıncalar daha parlak olan ışık uyarasının bulunduğu kola doğru istatistikî olarak anlamlı bir yönelim göstermişlerdir (Şekil 43,b). Ancak, ışık uyaraları arasındaki şiddet farklılığının 4 kata (ND 0,6) düşürüldüğü durumda işçiler ışık uyaralarının bulunduğu kollar arasında rasgele bir yönelim sergilemişler, diğer bir deyişle iki uyararı birbirinden ayırt edememişlerdir (Şekil 43,c). Buna göre, *T. caespitum* karıncası spektrumun mavi bölgesindeki aynı dalga boyuna sahip iki uyararı arasında sadece şiddet farklılığına bağlı olarak bir ayırım yapabilmektedir, ancak bu ayırımın yapılabilmesi için uyarılar arasındaki şiddet farklılığının en az 10 kat olması gereklidir.



**Şekil 43.** *Tetramorium caespitum* işçilerinin mavi bölgedeki şiddet ayırımı performansları, **a)** kontrol testi; n =30 [21 (+) vs 9 (-)], G= 4.936, P<0.05, **b)** kritik test I; n =30 [22 (+) vs 8 (-)], G= 6.794, P<0.05, **c)** kritik test II; n = 30 [17 (+) vs 13 (-)], G= 0.534, P>0.05, anlamsız.

### 4.5.3. Yeşil Şiddet Ayırımı

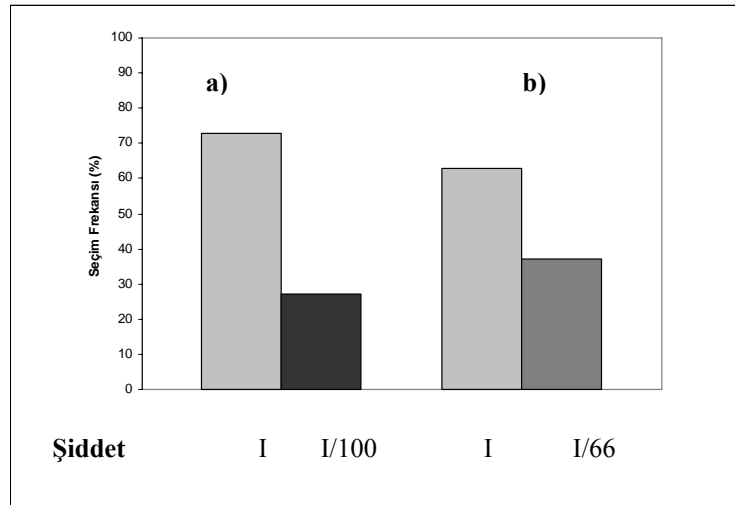
*T. caespitum* işçilerinin 540 nm'lik iki ışık uyararı arasında sadece şiddete bağlı olarak ayırım yapıp yapamadıklarını tespit etmek için işçiler, aralarında 100 katlık şiddet farkı olan iki 540 nm'lik uyarana eğitilip test edilmişlerdir. Eğitim koşullarında test edilen işçiler eğitilmiş oldukları  $1,1 \times 10^{11}$  fotonluk şiddete sahip 540 nm'lik uyararı 100 kat daha düşük şiddetteki 540 nm'lik uyarandan ayırt edebilmişlerdir (Şekil 44,a). Uyarılar arasındaki şiddet farkı nötral yoğunluk filtreleri kullanılarak 10 (ND 1,0) ve 4 (ND 0,6) kata düşürüldüğünde dahi karıncalar daha parlak olan ışık uyarasının bulunduğu kola doğru istatistikî olarak anlamlı bir yönelim göstermişlerdir (Şekil 44,b ve c). Ancak, ışık uyarıları arasındaki şiddet farklılığının 2,5 kata (ND 0,4) düşürüldüğü durumda işçiler ışık uyarılarının bulunduğu kollar arasında rasgele yönelim sergilemişler, diğer bir deyişle iki uyararı birbirinden ayırt edememişlerdir (Şekil 44,d). Buna göre *T. caespitum* karıncası spektrumun yeşil bölgesindeki aynı dalga boyuna sahip iki uyararı arasında sadece şiddet farklılığına bağlı olarak ayırım yapabilmektedir, ancak bu ayırımın yapılabilmesi için uyarılar arasındaki şiddet farklılığının en az 4 kat olması gereklidir.



**Şekil 44.** *Tetramorium caespitum* işçilerinin yeşil bölgedeki şiddet ayırımı performansları, **a)** kontrol testi; n=30 [25 (+) vs 5 (-)], G= 14.554, P<0.001, **b)** kritik test I; n= 30 [21 (+) vs 9 (-)], G= 4.936, P<0.05, **c)** kritik test II; n=30, [ 24 (+) vs 6 (-)], G= 11.566, P< 0.001, **d)** kritik test III; n=30, [14 (+) vs 6 (-)], G= 0.134, P>0.05, anlamsız.

#### 4.5.4. Kırmızı Şiddet Ayırımı

*T. caespitum* işçilerinin 630 nm'lik iki ışık uyararı arasında sadece şiddete bağlı olarak ayırım yapıp yapamadıklarını tespit etmek için işçiler, aralarında 100 katlık şiddet farkı olan iki 630 nm'lik uyarana eğitilip test edilmişlerdir. Eğitim koşullarında test edilen işçiler eğitilmiş oldukları  $1,1 \times 10^{11}$  fotonluk şiddete sahip 630 nm'lik uyararı 100 kat daha düşük şiddetteki 630 nm'lik uyarandan ayırt edebilmişlerdir (Şekil 45,a). Uyarılar arasındaki şiddet farkı çeşitli kombinasyonlarda nötral yoğunluk filtreleri kullanılarak 66 kata (ND 1,0 x 0,6 x 0,2) düşürüldüğünde işçiler ışık uyarılarının bulunduğu kollar arasında rasgele yönelim sergilemişler, diğer bir deyişle iki uyararı birbirinden ayırt edememişlerdir (Şekil 45,b). Buna göre *T. caespitum* karıncası spektrumun kırmızı bölgesinde iki uyararı arasında sadece şiddet farklılığına bağlı olarak bir ayırım yapabilmektedir, ancak bu ayırımın yapılabilmesi için uyarılar arasındaki şiddet farklılığının en az 100 kat olması gereklidir.



**Şekil 45.** *Tetramorium caespitum* işçilerinin kırmızı bölgedeki şiddet ayırımı performansları, **a)** kontrol testi; n=30 [22 (+) vs 8 (-)], G= 6.79, P<0.05, **b)** kritik test; n=30 [19 (+) vs 11 (-)], G=2.16, P>0.05, anlamsız.

Bunun yanı sıra, canlıların spektral duyarlılıkları sadece renkli görme çalışmaları ile sınırlı kalmamalı, renk tonu ayırımı yeteneği, uzun dalga boyu duyarlılığı, akromatik ipuçlarının algılanması, şiddet eşik değerinin belirlenmesi gibi çalışmalara da ağırlık verilmelidir. Bal arıları ve Lepidopterler'de ayrıntılı bir şekilde araştırılmış bu özelliklerin durumu karıncalar üzerinde gerçekleştirilecek araştırmalarla da yaygınlaştırılmalıdır.

## 5. TARTIŞMA

Spektral bilginin kromatik kısmını oluşturan ve doğal aydınlanma koşulları altında değişmez bir özellik olan dalga boyu, canlıya çevresindeki objelerin yüzeysel yansımaları, renklenmesi ve diğer özellikleri hakkında bilgi vermesi bakımından oldukça önemlidir. Farklı dalga boylarına sahip ışık uyaranlarını şiddetlerinden bağımsız olarak ayırt edebilme yeteneği olan gerçek renkli görme (Menzel, 1979; Goldsmith, 1990; Kelber ve Pfaff, 1999), günümüze kadar yapılmış çalışmalardan elde ettiğimiz verilere göre pek çok canlı tarafından objelerin algılanması ve sınıflandırılmasında kullanılan bir yetenektir (Rubin ve Richards, 1982; Menzel ve Backhaus, 1991; Gegenfurtner ve Kiper, 2003). Bir canlının farklı dalga boylarına sahip iki ışık uyaranını şiddetlerinden bağımsız bir şekilde ayırt edememesi durumunda var olan yeteneğin akromatik görüşten kaynaklandığı söylenir ki, bu durum gerçek renkli görme tanımından oldukça uzaktır. Hayvanlarda, renkli görme yeteneğinin var olduğunu kanıtlamak oldukça güçtür. Renkli görme yeteneğine sahip olmanın ilk koşulu farklı dalga boyu duyarlılığına sahip en az iki fotoreseptöre sahip olmaktır. Yapılan fizyolojik ve histolojik çalışmalar sonucunda bir hayvanın fotoreseptör tipleri belirlenerek bu koşula sahip olup olmadığı tespit edilebilir. Ancak, farklı fotoreseptör tiplerine sahip olmak o canlının sadece renkli görme için gerekli donanıma sahip olduğuna işaret eder. Var olan fotoreseptörlerin gerçek renkli görme yeteneğinde kullanılıp kullanılmadığı ise sadece davranış deneyleri yapılarak belirlenebilir (Kretz, 1979; Menzel, 1979; Neumeyer, 1991; Goldsmith, 1991; Brown ve ark., 1998; Kinoshito ve ark., 1999; Kelber vd. 2003a).

Pek çok böcek türü besin olarak çiçekleri kullanır. Dolayısıyla, bal özü ile beslenen canlılar için çiçekleri bitkisel olmayan herhangi bir objeden ayırt edebilmek hayati bir önem taşımaktadır. Bu nedenle, en önemli çiçek tozlaştırıcılarından biri olan kelebekler renkli görme çalışmalarının en fazla yapıldığı omurgasız grupları arasında yer almaktadır. Yapılan çeşitli çalışmalar sonucunda, kelebeklerin besin ile ilişkilendirilen renkleri öğrenebilme yeteneğine sahip oldukları tespit edilmiştir (*Vanessa sp.*, Ilse, 1928; *Heliconius charitonius*, Swihart ve Swihart, 1970; Swihart,

1971; *Macroglossum stellatarum*, Kelber, 1996; *Battus philenor*, Weiss, 1997; Weiss ve Papai, 2003, *Papilio xuthus*; Kinoshito ve ark., 1999).

Renkleri öğrenebilme yeteneklerinin yanı sıra, kelebekler üzerinde gerçekleştirilen gerçek renkli görme çalışmalarından elde edilen veriler doğrultusunda bazı kelebek türlerinin ışık şiddetinden bağımsız olan gerçek renkli görme yeteneğine sahip oldukları da kanıtlanmıştır (*Papilio xuthus*, Arikawa ve ark., 1987; Kinoshita ve ark., 1999; *Papilio aegaeus*, Kelber ve Pfaff, 1999; Kinoshita ve ark., 1999; *Macroglossum stellatarum*, Kelber ve Henique, 1999; Kelber, 2005). Yapılan çalışmalar sonucunda, kelebekler için spektrumun görünür bölgesini oluşturduğu tespit edilen UV-kırmızı dalga boyu aralığı, hayvanlar âleminde tespit edilmiş en geniş spektrum aralığıdır (Silberglied, 1984).

Pek çok böcek türünde olduğu gibi Hymenoptera takımında da basit dalga boyuna bağlı davranışın ötesinde, ışık şiddetinden bağımsız bir şekilde gerçekleşen gerçek renkli görme yeteneğinin var olduğu bilinmektedir (Chittka ve Menzel, 1992). Bugüne kadar test edilen bütün Hymenopterlerin renkleri öğrenme ve besin ile renkli uyarın arasında ilişki kurabilme yeteneğine sahip oldukları tespit edilmiştir (von Frisch, 1914, 1967; Mazokhin-Porshniakov, 1962; Menzel, 1979; Dukas ve Real, 1991; Menzel ve Backhaus, 1991; Chittka ve Menzel, 1992). Böylesi bir renkli görme yeteneği, çiçeklerden elde ettikleri polen ve nektarlara büyük oranda bağımlı olan Hymenopterler için çiçeklerin ayırt edilmesinde kullanılan önemli bir özelliktir. Yaşadıkları ekosistemde besin kaynaklarının oldukça dağınık halde olması da göz önünde bulundurulursa, böceklerin öğrenme kapasitesi ile donatılmış ve etkili bir beslenme stratejisi geliştirmiş olmalarının ne kadar önemli olduğu bir kez daha anlaşılacaktır. Renk ayırımı yeteneği bir canlıya besin kaynaklarını tanıma ve onları diğer besin kaynaklarından ayırt etme gibi bir yeteneği de beraberinde getirdiğinden, çiçek renkleri ve bu çiçeklerin tozlaştırıcısı olan Hymenopterlerin renkli görme yeteneklerinin birbirlerine paralel bir şekilde evrimleştiğini ileri sürmek yanlış olmayacaktır. Bu paralel gelişme çiçeklerin en iyi şekilde ayırt edilmesini sağlayan bir sinyal-alıcı sisteminin gelişmesine yol açmıştır (Menzel, 1985; Menzel ve Backhaus, 1991; Chittka ve Menzel, 1992; Chittka vd. 1993). Yapılan çalışmalar Hymenopterlerde UV, mavi ve yeşil fotoreseptörleri bulunduran trikromatik renkli

görme yeteneğinin oldukça yaygın olduğunu göstermektedir (Chittka ve Menzel, 1992, Peitsch ve ark., 1992).

Hymenoptera takımında renkli görme yeteneği en fazla çalışılan tür, ekonomik değerinden ötürü bal arıları (*Apis mellifera*) dır. Yapılan çeşitli elektrofizyolojik (Autrum ve von Zwehl, 1964; Menzel ve Blakers, 1976; Peitsch ve ark., 1992) ve davranışsal çalışmalar (Daumer, 1956, 1958; von Frisch, 1965, Menzel, 1967; Helversen, 1972; Labhart, 1974; Ibarra ve ark., 2002) sonucunda bal arılarının 350 (UV) , 440 (mavi) ve 540 (yeşil) nm'lere duyarlı trikromatik renkli görme yeteneğine sahip olduğu net bir şekilde ortaya konulmuştur. Bal arılarının yanı sıra eşek arılarının da (*Bombus terrestris*) UV, mavi ve yeşil fotoreseptörlere sahip oldukları tespit edilmiştir (Dyer ve Chittka, 2004).

Hymenoptera takımında bal arılarının en yakın akrabaları olarak bilinen karıncalar, farklı habitat tercihleri ve beslenme stratejileri gösteren ve farklı ommatidial optiğe sahip olan bir gruptur. Bu özelliklerinin yanı sıra, 12.000'i aşkın tür sayısı ile temsil edilen ([www.antbase.org](http://www.antbase.org)) karıncalar üzerindeki renkli görme çalışmalarının sadece 10 türle sınırlı kalmış olması bu alandaki eksikliği gözler önüne sermektedir.

Karıncalar üzerinde gerçekleştirilen ilk renkli görme çalışmalarında, karıncaların kırmızı ışığa karşı duyarlılık göstermedikleri, ancak UV ışığa karşı çok güçlü bir tepki verdikleri belirtilmiştir (Turner, 1907; Lubbock, 1929). Ancak, sonraki yıllarda Tsuneki (1953) tarafından *Camponotus herculeanus* ve *Leptothorax congruus* türleri üzerinde gerçekleştirilen davranışsal çalışmada, bu iki karınca türünün gerçek renkli görme yeteneğine sahip olmadıkları, sadece ışık uyarınının şiddetinden etkilenerek ışığa yönelme davranışı sergiledikleri ileri sürülmüştür. Tsuneki (1953) tarafından karıncaların renkli görme yetenekleri üzerine ortaya atılan bu olumsuz görüş, sonraki yıllarda yapılan çeşitli çalışmalarla çürütülmüştür. *Solenopsis saevissima* türü üzerinde gerçekleştirilen çalışma sonucunda, bu karınca türünün 360, 505 ve 620 nm'lerde maksimum duyarlılık sergilediği tespit edilmiştir (Marak ve Wolken, 1965). Daha sonraki yıllarda *Formica polyctena* türü üzerinde gerçekleştirilen davranışsal (Kiepenhauer, 1968), elektrofizyolojik (Roth ve Menzel, 1972), elektoretinogram (Menzel, 1973) ve histolojik (Menzel ve Knaut, 1973) çalışmalar sonucunda, bu karınca türünün UV ve yeşil fotoreseptörler içeren dikromatik renkli

görme yeteneğine sahip olduğu net bir şekilde ortaya konmuştur. Karıncalar dünyasında UV ve yeşil dikromatik renkli görme yeteneğine sahip olduğu tespit edilen diğer bir tür ise *Myrmecia gulosa*'dır (Lieke, 1981). Martinoya ve arkadaşları (1975) tarafından *Atta sexdens rubropilosa* türü ile yapılan elektrofizyolojik çalışmada ise adı geçen karınca türünün elektromanyetik spektrumun 500 nm civarındaki dalga boylarına maksimum duyarlılık sergilediği belirtilmiştir.

*Cataglyphis bicolor* karıncası ise üzerinde yapılan çeşitli çalışmalar sonucunda farklı iddiaların ortaya atıldığı bir türdür. Çöl karıncası *C. bicolor* üzerinde gerçekleştirilen intraselüler (Herrling, 1976), elektoretinogram (Mote ve Wehner, 1980) ve elektrofizyolojik (Labhart, 1986) çalışmalar sonucunda bu türün 350 (UV) ve 510 (yeşil) nm'lere maksimum duyarlılık sergilediği, dolayısıyla dikromatik renkli görme yeteneğine sahip olduğu ileri sürülmüştür. Ancak, bu karınca türü üzerinde gerçekleştirilen davranışsal çalışmalardan elde edilen sonuçlar dikromatlığın ötesinde renkli görme iddialarının ortaya atılmasına neden olmuştur. Wehner ve Toggweiler (1972) tarafından yapılan davranış çalışmasında adı geçen karınca türünün 350, 500–520 ve 600 nm'lerde spektral duyarlılık fonksiyonuna, 380 ve 550 nm'lerde ise dalga boyu ayırımı fonksiyonuna sahip olduğu ileri sürülmüştür. Kretz (1979) tarafından gerçekleştirilen başka bir davranışsal çalışmada ise *C. bicolor*'un 342, 425, 505 ve 570 nm'lerde spektral duyarlılık fonksiyonuna, 382, 449 ve 550 nm'lerde ise dalga boyu ayırımı fonksiyonuna sahip olduğu belirtilmektedir. Duelli ve Wehner (1976) tarafından gerçekleştirilen farklı bir çalışmadan elde edilen sonuçlar ise çöl karıncasının polarize ışık oriyantasyonunda UV fotoreseptörlerini kullandığını ortaya çıkarmıştır.

Yukarıda belirtilen çalışmaları takip eden uzun bir zaman dilimi boyunca karıncalar üzerinde renkli görme çalışmaları yapılmamış ve bu çalışmalar daha çok bal arıları ve çeşitli kelebek türleri üzerinde yoğunlaşmıştır. Ancak, *Lasius niger* (Depickere vd. 2004) ve *Formica pratensis* (Çamlıtepe ve ark., 2006) türleri üzerinde gerçekleştirilen davranışsal deneyler, o güne kadar kırmızı körü olarak bilinen karıncaların bu dalga boyuna duyarlılık gösterebildiklerini kanıtlaması bakımından oldukça önemlidir. Uzun yıllar boyunca karıncalar, pek çok böcekte olduğu gibi kırmızı körü kabul edilmişlerdir ve bu nedenle yapılan neredeyse bütün çalışmalar araştırmacının gözlem olanağını arttırması adına loş kırmızı ışık altında



gerçekleştirilmiştir. Ancak, adı geçen çalışmalarda *L. niger* ve *F. pratensis* türlerinin spektrumun kırmızı bölgesindeki dalga boylarına karşı duyarlılık sergilediğinin tespit edilmesi renkli görme çalışmalarında kullanılan metodun gözden geçirilmesi gerekliliğini ortaya çıkarmıştır. *L. niger* türü üzerinde gerçekleştirilen çalışmada, karanlığın ve kırmızı ışık uyarınının majör ve minör işçilerin toplanma davranışları üzerindeki etkisi araştırılmıştır. Elde edilen sonuçlar, majör ve minör işçilerin zamansal ve grup büyüklüğü bakımından farklılık sergilemelerine rağmen, kırmızı ışık altında toplanma tepkisi verdiklerini göstermektedir. *L. niger* türünün petek gözlerinde kırmızıya duyarlı bir fotoreseptör tespit edilemediği için bu durum araştırmacı tarafından kırmızı ışığın oselluslar ile algılanmış olabileceği görüşünün ileri sürülmesine neden olmuştur. *F. pratensis* türü üzerinde gerçekleştirilen çalışmada karınca işçileri dairesel oriyantasyon platformunda 590, 610, 630 ve 650 nm'lik ışık uyarılarına besin ödüllü olarak eğitilmişlerdir. Eğitimden sonra gerçekleştirilen testlerde *F. pratensis* işçilerinin 590, 610 ve 630 nm'lik ışık uyarılarına doğru istatistiksel olarak anlamlı bir yönelim sergiledikleri tespit edilmiştir. Kırmızıya duyarlı özelleşmiş bir fotoreseptörü olmamasına rağmen, *F. pratensis* karıncasının gösterdiği bu kırmızı duyarlılığı Çamlıtepe ve arkadaşları (2006) tarafından yeşil fotoreseptörün maksimum duyarlılık değerinden daha uzun dalga boylarında foton yakalayabilme özelliğine sahip oluşuyla açıklanmıştır. Yapılan her iki çalışmada da elde edilen spektrumun kırmızı bölgesine olan bu duyarlılık her ne kadar gerçek renkli görme tanımından uzaksa da belirli bir şiddet değerine sahip kırmızı ışık uyarınının karıncaların oriyantasyonlarını etkileyebilmesi sonucunun elde edilmesi bakımından önemlidir.

Karıncalar üzerinde gerçekleştirilen diğer bir çalışma ise Aksoy (2007) tarafından *Formica cunicularia* türü üzerinde gerçekleştirilen davranış çalışmasıdır. Yapılan testler sonucunda, *F. cunicularia* türünün spektrumun UV ve yeşil bölgelerine karşılık gelen dalga boylarını algılayabildiği ve ışık şiddetinden bağımsız bir şekilde ayırt edebildiği tespit edilmiştir. Bu nedenle adı geçen karınca türünün UV ve yeşile duyarlı dikromatik gerçek renkli görme yeteneğine sahip olduğu ileri sürülmüştür.

Gerçekleştirmiş olduğumuz çalışmada *Tetramorium caespitum* işçileri elektromanyetik spektrumun UV (370 nm), mavi (440 nm), yeşil (540 nm) ve kırmızı (630 nm) bölgelerinden seçilen ve eşit ışık şiddetine ( $1,1 \times 10^{11}$  foton) sahip monokromatik ışık uyarılarına, Y- borudan oluşan ikili seçim düzeneğinde

eđitilmişlerdir. Eđitimden sonra gerekleřtirilen kontrol testlerinden ve ntral yođunluk filtrelerinin kullanılmasıyla pozitif ışık uyarınının řiddetinin azaltıldıđı kritik testlerden elde edilen veriler, *T. caespitum* iřilerinin elektromanyetik spektrumun UV ve yeřil blgelerindeki uyarınları ışık řiddetinden bađımsız olarak ayırt edebildiklerini gstermektedir (řekil 29 ve 31). Karınca iřilerinin ışık řiddetindeki deđiřime rađmen eđitildikleri ışık uyarını alternatif ışık uyarısından ayırt edebiliyor oluřları, bu trn spektrumun UV ve yeřil blgesinde gerek renkli grme yeteneđine sahip olduđunu kanıtlamaktadır. Ancak, 440 ve 640 nm'lik ışık uyarınlara eđitilen iřilerin bu dalga boylarını alternatif ışık uyarısından ayırt edememeleri (kontrol testi) nedeniyle, ışık řiddetinin ntral yođunluk filtreleri ile dřrldđ kritik testlerin yapılmasına gerek kalmamıřtır (řekil 30 ve 32). Elde edilen bu sonular, *Tetramorium caespitum* trnn spektrumun mavi ve kırmızı blgelerinde ışık řiddetinden bađımsız bir renk ayırımı (gerek renkli grme) yeteneđine sahip olmadıđını gstermektedir. Bceklerde renkli grmenin filogenisi zerine yapılan alıřmalar, bceklerin atalarının UV, mavi ve yeřil fotoreseptrlerin rol oynadıđı trikromatik renkli grme yeteneđine sahip olduđunu gstermektedir (Briscoe ve Chittka, 2001). Yapılan alıřmalar sonucunda, incelenen btn bcek trlerinin UV reseptre, pek ok bcek trnn ise mavi veya yeřil fotoreseptrlere sahip olduđu tespit edilmiřtir (řekil 17). Aynı alıřmadan elde edilen sonular, bcekler arasında UV-yeřil dikromatlıđın da olduka yaygın olduđunu gstermektedir. Bylesi bir dikromatlıđın olduka farklı yařam řekillerine sahip bcek trlerinde (*Ascalaphus macaronius*, *Periplaneta americana*, *Formica polyctena*, *Cataglyphis bicolor* ve *Myrmecia gulosa*) grlmesi, mavi reseptrn kaybını aıklamak iin ortak bir adaptif neden bulmayı zorlařtırmaktadır. Bunun yanı sıra, Chittka (1996) tarafından yapılan analizde 340 nm'de maksimum duyarlılık sergileyen UV fotoreseptrlerinin sadece pterygot bceklerde deđil, aynı zamanda Chelicerata ve Crustacea'lerde de bulunduđu tespit edilmiř ve bu bilgi dođrultusunda omurgasızlarda grlen UV duyarlılıđının en azından Devonyen dnemine kadar uzanan (>360 milyon yıl ncesi) atasal bir karakter olduđu ileri srlmřtr (Briscoe ve Chittka, 2001). Dolayısıyla, *Tetramorium caespitum* trnde tespit edilen UV-yeřil dikromatlık gnmze kadar incelenen karınca trlerinden ve Hymenoptera takımındaki renkli grme alıřmalarından elde edilen verilerle paralellik gstermektedir. Hayvanlarda renkli grme yeteneđinin varlıđını kanıtlayabilmek iin, canlının farklı fotoreseptr

tiplerine sahip olduğunun tespit edilmesi gerekmektedir. Ancak, renkli görme yeteneğinin varlığını kanıtlamak için gerekli olan bu kriter tek başına yeterli değildir. Canlının sahip olduğu fotoreseptör tiplerinden ziyade, sahip olduğu bu fotoreseptör tiplerinin gerçek renkli görme yeteneğinde kullanılıp kullanılmadığı tespit edilmelidir ki bu durum ancak belirli bir spektral uyarının, diğer spektral uyarılardan akromatik özelliklerden bağımsız bir şekilde ayırt edilip edilemediğinin araştırıldığı davranış deneyleri sonucunda belirlenebilmektedir (Kinoshita ve ark., 1999). Dolayısıyla, yapılan çalışmada *T. caespitum* türünün mavi reseptöre sahip olmadığı değil, bu reseptörü gerçek renkli görme yeteneğinde kullanmadığı belirtilmektedir.

Bu fotoreseptör bakımından, karınca türünün atasal karakterden sapma gösterip göstermediği ve eğer bir sapma varsa bu durumun nedenleri, ancak yapılacak histolojik ve elektrofizyolojik çalışmalar sonucunda belirlenebilecektir. Yapılan deneyler sonucunda, *T. caespitum* türünün spektrumun kırmızı bölgesinde gerçek renkli görme yeteneğine sahip olmaması da pek çok böcek türü üzerinde gerçekleştirilen renkli görme deneylerinden elde edilen sonuçlarla uygunluk göstermektedir. Renkli görmenin evrimsel gelişimi üzerinde yapılan çalışmalar, Odonata, Hymenoptera, Lepidoptera ve Coleoptera takımlarında birkaç kez birbirinden bağımsız bir şekilde maksimum dalga boyu duyarlılığı 565 nm'den büyük kırmızı fotoreseptörlerin ortaya çıktığını göstermektedir (Briscoe ve Chittka, 2001). Adı geçen böcek takımları arasında kırmızı reseptörlerin Lepidopterlerde yaygın bir şekilde bulunduğu görülmektedir. Kırmızı dalga boyu duyarlılığı gösteren kelebek türlerinde bu reseptörün duyarlılık değeri 600–630 nm'ler arasındadır (Stavenga ve Arikawa, 2006). Lepidopterler üzerinde gerçekleştirilen elektroretinogram çalışmaları ve hücre içi kayıtlar sayesinde *Papilio aegeus* (610 nm), *Papilio xuthus* (600 nm), *Graphium sarpedon* (600 nm), *Pieris rapae* (600 nm), *Pieris brassicae* (620 nm), *Pieris melete* (600 nm), *Argynome ruslana* (620 nm), *Apodemia mormo* (600 nm) ve *Lycaena phlaeas* (600 nm) türlerinde uzun dalga boyları için özelleşmiş fotoreseptörlerin var olduğu belirlenmiştir (Briscoe ve Chittka, 2001). *Pieris rapae crucivora* türü üzerinde gerçekleştirilen çalışmalar sonucunda bu kelebek türünün çoğunlukla 620 nm'ye, daha az oranda da 640 nm'ye duyarlılık gösteren iki farklı kırmızı fotoreseptörü olduğu tespit edilmiştir (Qiu ve Arikawa, 2003). Yapılan çeşitli davranışsal çalışmalar sonucunda, *Papilio aegeus* (Kelber ve Pfaff, 1999) ve *Papilio xuthus* (Kinoshita ve ark., 1999) türlerinin eğitilmiş oldukları

kırmızı ışık uyarılarını, bu uyarıların şiddetlerinin nötral yoğunluk filtreleriyle düşürüldüğü durumlarda dahi alternatif ışık uyarısından ayırt edebildikleri tespit edilmiş ve söz konusu kelebek türlerinin spektrumun kırmızı bölgesine özelleşmiş bir fotoreseptör çeşidine sahip oldukları ileri sürülmüştür.

Bir fotoreseptörün spektral duyarlılığı esas olarak o fotoreseptörde bulunan görsel pigmentin spektral duyarlılığına bağlıdır. Görsel pigmentlerin spektral duyarlılıkları ise içerdikleri opsin proteini tarafından belirlenmektedir (Stavenga ve Arikawa, 2006). Ancak, bir canlının belirli bir dalga boyuna özelleşmiş fotoreseptörünün olmayışı ya da bu dalga boyu bölgesinde ışık şiddetinden bağımsız gerçek renkli görme yeteneğine sahip olmaması, her zaman söz konusu spektral bölgenin algılanamayacağı, diğer bir deyişle canlının spektrumun bu bölgesine kör olduğu anlamına gelmez. Bu durumun en güzel örneklerinden biri, UV, mavi ve yeşil bölgelere özelleşmiş fotoreseptörleri ile trikromat renkli görme yeteneğine sahip olan bal arıları (*Apis mellifera*)'dır (Menzel, 1979). Çeşitli bilim adamları tarafından bal arısının kırmızı rengi algılayabildiği (Kühn, 1924), bu renge karşı eğitilebildiği (Molitor, 1939; Kugler, 1943), hatta bu bölgede dalga boyu ayırımı yapabildiği (Daumer, 1956) ileri sürülmüş olmasına rağmen, çok uzun yıllar bal arıları von Frisch (1914) tarafından ileri sürüldüğü gibi kırmızı körü olarak kabul görmüşlerdir. Ancak, son yıllarda yapılan spektral ayırım fonksiyonu çalışmalarında, bal arısı fotoreseptörlerinin duyarlılık alanlarının 300 ve 650 nm'ler arasında olduğunun tespit edilmesi (Helvesen, 1972; Chittka, 1992), bu türün kırmızı fotoreseptöre sahip olmasa dahi 550 nm'den büyük dalga boylarını algılayabildiğine işaret etmektedir (Chittka ve Waser, 1997). Ancak, söz konusu dalga boylarına (>550 nm) gösterilen duyarlılık ışık uyarısının şiddetiyle ilgili olup, tamamen akromatik ipuçlarına dayanılarak ortaya çıkmaktadır. Bal arılarında görülen kırmızı duyarlılığının benzeri bir durum *Bombus impatiens* türü arılar üzerinde yapılan davranış çalışmalarıyla da ortaya konmuştur. 510, 570 ve 590 nm'lik yansımaya sahip, yeşil zemin üzerinde sergilenen üç farklı karton uyarısına besin ödüllü olarak eğitilen ve bu uyarıların birbirlerinden ayırt edip edemediklerini tespit etmek amacıyla test edilen arılar bu görevi başarıyla yerine getirebilmişlerdir (Chittka ve Waser, 1997). Bu durum adı geçen arı türünün kırmızı duyarlılığına sahip olduğu anlamına gelmektedir. Hymenoptera takımından parazit eşek arısı *Trybliographa rapae*'nin de spekturumun uzun dalga boylarına özelleşmiş

bir fotoreseptöre sahip olmamasına rağmen, 670 nm'lik dalga boyuna duyarlılık sergilediği belirtilmiştir (Brown ve ark., 1998).

Spektrumun kırmızı bölgesindeki dalga boyu duyarlılığını tespit etmek adına, dairesel oriyantasyon platformunda, eşit ışık şiddetine sahip 590, 610, 630 ve 650 nm'lik ışık uyarılarına eğitilerek test edilen *Tetramorium caespitum* karıncasından elde edilen veriler bal arıları ile yapılan çalışmalarla paralellik göstermektedir. Yapılan çalışmada, *T. caespitum* işçileri 590 ve 630 nm'lik ışık uyarılarına doğru anlamlı bir yönelim sergilemiş, ancak 610 ve 650 nm'lik ışık uyarılarının kullanıldığı durumlarda oriyantasyon platformunda rasgele dağılım göstermişlerdir. Bu sonuçlar doğrultusunda, *T. caespitum* işçilerinin akromatik ipuçlarına dayanarak spektrumun kırmızı bölgesine karşılık gelen 590 ve 630 nm'lik ışık uyarılarını algılayabildikleri, diğer bir deyişle adı geçen dalga boylarına duyarlılık gösterdikleri ileri sürülebilir. Yapılan çalışmada, karınca işçilerinin 630 nm'ye gösterdikleri anlamlı yönelime karşın, 610 nm'ye sergiledikleri anlamsız tepkinin nedeni, o anki test koşullarında işçileri rahatsız edebilecek içsel ya da belirlenemeyen dış kaynaklı bir etmen olabilir. *T. caespitum* işçilerinin karanlığa verdikleri tepki ile aynı olan 650 nm tepkisi ise, bu türün uzun dalga boyu reseptörünün (L-reseptör) duyarlılık alanının 650 nm'ye kadar ulaşmaması ile açıklanabilir. Elbette, *T. caespitum* türünün uzun dalga boyu reseptörünün duyarlılık sınırlarının ileride elektrofizyolojik çalışmalarla belirlenmesi, bu konuda daha kesin bilgiler elde edilmesine yardımcı olacaktır.

Marak ve Wolken (1965) tarafından ateş karıncası *Solenopsis saevissima* türü üzerinde gerçekleştirilen çalışmanın dikkat çekici yönü 360 ve 505 nm'lere gösterilen duyarlılıktan ziyade, bu karınca türünün 620 nm'ye karşı duyarlılık sergilediğinin tespit edilmesidir. Yapılan çalışmada, kırmızı bölge duyarlılığının kırmızı bir fotoreseptörden kaynaklanmadığı, muhtemelen retinula hücrelerini çevreleyen pigment granülleri ya da ommokromların etkisiyle ortaya çıkabileceği ileri sürülmüştür. Araştırmacıların ommokromların absorpsiyon spektrumlarını belirlemeye yönelik gerçekleştirdikleri mikrospektrofotometrik ölçümler sonucunda, ommokromların elektromanyetik spektrumun kırmızıya yakın dalga boylarını geçirip, diğer bölgeleri geçirmeyen filtreler gibi görev yaptıkları tespit edilmiştir. Bu durum bir canlının kırmızı dalga boyu için özelleşmiş bir fotoreseptörü olmamasına rağmen, uzun dalga boylarına duyarlılık gösterebilmesini açıklayabilmektedir. Temelde bir fotoreseptörün

spektral duyarlılığı sahip olduğu opsin proteinine bağlıdır. Ancak, *Papilio xuthus* kelebekleri üzerinde yapılan çalışmada da tespit edildiği gibi (Stavenga ve Arikawa, 2006), opsin proteinleri dışındaki bazı pigment granülleri de rhabdoma düşen ışığı filtre ederek fotoreseptörlerin duyarlılıklarını değiştirebilmektedir. Adı geçen çalışmada, *P. xuthus* erkeklerinde değişik ommatidyumlarda bulunan ve rhabdomu çevreleyen pigment granüllerinin, buldukları fotoreseptörlerin spektral duyarlılıklarını 620 ve 640 nm'lere çıkartabildiği ve bu iki dalga boyu arasında renk ayırımı yapılabilmesine olanak sağladığı tespit edilmiştir.

*Cataglyphis bicolor* karıncası üzerinde Kretz (1979) tarafından gerçekleştirilen çalışmada da, çöl karıncasının 550 nm'den büyük dalga boylarına karşı duyarlılık gösterdiği ileri sürülmüştür. Yapılan spektral duyarlılık deneylerinde, çöl karıncasının 342, 425, 505 ve 570 nm'lerde dört pik noktasına sahip olduğu tespit edilmiş ve 570 nm'deki pik duyarlılığının uzun dalga boylarına duyarlı dördüncü bir fotopigmentin varlığına işaret ettiği ileri sürülmüştür. Kretz tarafından gerçekleştirilen bu çalışmada, uzun dalga boyu duyarlılığının nedenleri ile ilgili çeşitli olasılıklar sıralanmıştır. Bunlardan birisi, ommatidiumlardaki retinula hücrelerinin konumlarından dolayı böyle bir duyarlılığın ortaya çıkabilme ihtimalidir. *C. bicolor* türünün ommatidyumları 8 distal, 1 tane de proksimal retinula hücresi içermektedir. Proksimal bölgede bulunan ve 530–540 nm'ye duyarlılık sergileyen retinula hücresinin dalga boyu duyarlılığı, distal bölgelerde yer alan UV, mavi ve yeşil ışığa karşı filtre etkisi gösteren retinula hücreleri tarafından değiştirilebilmektedir. Distal hücreler tarafından meydana getirilen bu yalıtım etkisi, proksimal hücrenin dalga boyu duyarlılığını uzun dalga boylarına doğru kaydırabilmektedir. Uzun dalga boylarına duyarlılık ile ilgili ileri sürülen ikinci açıklama, komşu rhabdomerler arasında lateral filtrasyon etkisinin ortaya çıkmasına neden olabilecek bir optik bağlantıdır. Üçüncü ve son açıklama ise rhabdomerler arasında yer alan pigment granüllerinin göç hareketleri ile meydana gelen lateral filtrasyon etkisinin, uzun dalga boylarına ait fotonların yeşil fotopigment tarafından absorbe edilebilme olasılığını arttırabilmesidir.

*T. caespitum* türünde her ne kadar gerçek renkli görme tanımından uzak olsa da belirlenen kırmızı dalga boyu duyarlılığı, son yıllarda *Lasius niger* (Depickere ve ark., 2004) ve *Formica pratensis* (Çamlıtepe ve ark, 2006) türleri üzerinde gerçekleştirilen çalışmalarla da uygunluk göstermektedir. *Lasius niger* türü karıncalar üzerinde

gerçekleştirilen çalışmada, besin toplama ve yavru bakımı rollerini üstlenen işçilerin, oluşturdukları grupların büyüklüğü bakımından farklılık sergilemelerine rağmen, kırmızı ışık altında toplanma davranışı gösterdikleri tespit edilmiştir. Ancak, bu karınca türünün kırmızı fotoreseptörlere sahip olmamasından ötürü meydana gelen toplanma davranışının kırmızı ışığın oselluslar tarafından algılanması sonucunda ortaya çıktığı iddia edilmiştir. *Formica pratensis* türü üzerinde gerçekleştirilen davranışsal çalışmada ise, karıncalar dairesel oriyantasyon platformunda sırasıyla 590, 610, 630 ve 650 nm'lik dalga boylarına besin ödüllü olarak eğitilmişlerdir. Eğitim aşamasından sonra gerçekleştirilen testlerde *F. pratensis* karıncasının 590, 610 ve 630 nm'lik dalga boylarına doğru istatistikî olarak anlamlı bir yönelim gösterdiği tespit edilmiştir. Yapılan çalışmada, *F. pratensis* türündeki kırmızı duyarlılığının, sahip olunan yeşil fotoreseptörün maksimum duyarlılık sergilediği dalga boyundan daha uzun dalga boylarında da foton yakalama özelliğinden kaynaklanabileceği ileri sürülmüştür. Karınca türlerinin göstermiş olduğu bu kırmızı duyarlılığı, daha öncede belirtildiği gibi gerçek renkli görme tanımından uzak olsa da karıncaların oriyantasyonlarını etkileyebilmesi bakımından göz önünde bulundurulmalı ve yapılan çalışmalarda bugüne kadar olduğu gibi araştırmacının gözlem yeteneğini kolaylaştırmak adına deneylerin loş kırmızı ışık altında gerçekleştirilmesi prosedürü tekrar gözden geçirilmelidir.

Hymenoptera takımına ait yukarıda adı geçen türlerde olduğu gibi özelleşmiş kırmızı fotoreseptörlere sahip olmamalarına rağmen, kırmızı duyarlılığı sergileyen kelebeklerin de olduğu bilinmektedir. Elektrofizyolojik kanıtlarla desteklenmiş olmamasına rağmen, UV, mavi ve yeşil fotoreseptörlere sahip olduğu ileri sürülen (Kelber, 1997) *Macroglossum stellatarum* güvesinin, bu üç fotoreseptör tipinin yanı sıra 620 nm'de dördüncü bir duyarlılık piki sergilediği verilen bilgiler arasındadır (Hasselman, 1962). Bu tür üzerinde gerçekleştirilen davranış çalışmalarında, *M. stellatarum* türü güvelerin eğitilmiş oldukları kırmızı renkli çiçekleri yaklaşık 30–60 ziyaret sonunda öğrenebildikleri gözlenmiş ve kırmızı fotoreseptöre sahip olunmamasına rağmen, bu durumun ortaya çıkmasının sahip olunan yeşil reseptörlerin akromatik algısından (photon catch) kaynaklandığı belirtilmiştir (Kelber, 1996; Kelber ve Henique, 1999). *M. stellatarum* güvesinde gözlenenin benzeri bir durum *Haliconius erato* türü üzerinde gerçekleştirilen davranış çalışmasında da ortaya çıkmıştır. Yapılan

çalışmalar sonucunda, trikromatik renkli görme yeteneğine sahip olan *H. erato* kelebeğinin bu dalga boylarına özelleşmiş bir fotoreseptörü bulunmamasına rağmen, spektrumun kırmızı bölgesindeki dalga boylarını ayırt edebildiği tespit edilmiştir (Zaccardi ve ark., 2006).

Yukarıda verilen bilgiler göz önünde bulundurulursa, atasal bir karakter olmamasına rağmen, bazı böcek türlerinin kırmızı fotoreseptöre sahip olsalar ya da olmasalar da bu dalga boyuna duyarlılık göstermelerinin altında yatan adaptif nedenin ne olduğu sorusu akla gelmektedir. Gerçektende, yapılan çalışmalar yumurtlayacakları kırmızı yaprakları bulmak için *Lycaena* kelebeklerinin kırmızı reseptörlerini kullandıklarını göstermektedir (Kelber, 1999). Doğada yeşil yaprakların, sarı ve kırmızı renkli objelerden ayırt edilebilmesi için kırmızıya duyarlı bir fotoreseptörün gerektiği çeşitli bilim adamları tarafından ileri sürülmüş (Prokopy ve Owens, 1983), bu fikirle paralellik gösterecek şekilde primatlardaki kırmızı-yeşil fotoreseptör sisteminin evriminde sarı ve kırmızı renkli meyveleri yeşil yapraklardan ayırt etme ihtiyacının itici güç olarak rol oynadığı iddia edilmiştir (Mollon, 1989; Osorio ve Vorobyev, 1996).

En önemli çiçek tozlaştırıcılarından biri olan ve trikromatik renkli görme yeteneği sergileyen bal arılarının kırmızı renkli çiçekleri algılayabilmesi, diğer renklere oranla daha zordur (Spaethe ve ark., 2001). Habitatlarında nadir olarak kırmızı renkli çiçekler olmasına rağmen, bu renkteki çiçekler üzerinden beslendikleri bilinen *Bombus terrestris* türü arıların kırmızı renge doğru gösterdikleri yönelimi adaptif olarak açıklamaya çalışan bilim adamları, bu doğrultuda Sardalya ve Kanarya adalarında yaşayan iki populasyon üzerinde davranışsal bir çalışma gerçekleştirmişlerdir (Chittka ve ark., 2004). Kırmızı renge yönelimi bu renkteki çiçeklerin içerdikleri nektar miktarı ile ilişkilendirmeyi düşünen bilim adamları yaptıkları araştırmalar sonucunda kırmızı çiçeklerin nektar bakımından yetersiz olduğunu tespit etmişlerdir. Bunun üzerine bu rengin eş seçiminde kullanıldığı düşünülmüş, ancak ada arılarının vücut renkleri arasında kırmızının olmadığı tespit edildiği için *Bombus terrestris* türü arıların sahip oldukları kırmızı algısı ile ilgili adaptif bir açıklama yapılamamıştır. Ancak, bir grup bilim adamı tarafından kırmızı duyarlılığı doğadaki çiçeklerin monokromatik özellikte ışık yansıtılmalarıyla açıklanmaya çalışılmıştır (Chittka ve Menzel, 1992; Chittka ve Waser, 1997). Örneğin; insan algısına göre kırmızı görünen bir çiçek, içerdiği pigment



maddelerinden dolayı, en çok mavi, daha az oranda da yeşil ve kırmızı dalga boylarını yansıtma özelliğine sahiptir. Bu nedenle, insana kırmızı görünen bir çiçek arılar tarafından mavi renkli olarak algılanacaktır. Bazı kırmızı renkli çiçekler ise 400 nm'den kısa dalga boylarını yansıttıkları için arılar tarafından UV olarak algılanmaktadırlar. Dolayısıyla, canlıların duyarlılık gösterdikleri spektral dalga boyu aralığının farklı oluşu, aynı objenin farklı canlılar tarafından farklı renklerde algılanabilmesine neden olabilmektedir. Bu durumda, kırmızı fotoreseptörü olmamasına rağmen, kırmızıyı algıladığını ileri sürülen bir canlı aslında tamamen kendi duyarlılık alanına denk düşen renklere yöneliyor olabilir.

Günün farklı saatlerinde ortam aydınlanmasındaki kalitenin değişmesi nedeniyle objelerin yansıtma özellikleri de değişecektir. Bu durumda, kırmızı çiçekleri ziyaret eden bir böcek türü için kromatik özellikten çok, o objeden elde edilen akromatik işaretler önemli hale gelebilecektir. Belki de bu akromatik algıya bağlı olarak, kırmızıya duyarlı özelleşmiş bir fotoreseptöre sahip olmamalarına rağmen, arılar gibi pek çok tozlaştırıcı böceğin kırmızı çiçekleri ziyaret ettikleri bilinmektedir. Gerçekten de, yapılan çeşitli çalışmalar sonucunda, arıların sahip oldukları özelleşmiş kırmızı fotoreseptörlerinden dolayı değil, duyarlılık eğrisi 650 nm'ye ulaşan L-reseptörlerinden dolayı, çiçekleri yansıttıkları dalga boylarına göre ayırt edebilecekleri öne sürülmektedir (Chittka ve Menzel, 1992; Chittka ve Waser, 1997). Bu doğrultuda bir yorum, kırmızı fotoreseptörü olmamasına rağmen, 620 nm'lik dalga boyunu algılayabilen *Macroglossum stellatarum* türü güve için de yapılmıştır. Güveler tarafından elektromanyetik spektrumun kırmızı bölgesinde meydana gelen bu algılama, gerçek renkli görmeden kaynaklanmamakta, tamamen L-reseptörlerinin foton yakalayabilme özelliğinden yararlanılarak, yani akromatik ipuçları kullanılarak ortaya çıkmaktadır (Kelber, 1997; Kelber ve Henique, 1999). *Haliconius erato* türü kelebek üzerinde gerçekleştirilen davranış deneylerinden elde edilen veriler de bu açıklama ile paralellik göstermektedir. Bunun için özelleşmiş bir fotoreseptörü olmamasına rağmen, kırmızı dalga boyu aralığında ayırım yapabilen *H. erato*'nun bu ayırım yeteneği lateral filtre edici pigmentlerle ilişkilendirilmiş ve bu tip filtre edici pigmentlerin maksimum duyarlılığı 570 nm olan L-reseptörün duyarlılık alanını kırmızı bölgeye doğru kaydırarak, renk ayırımının yapıldığı spektral alanı genişlettiği ileri sürülmüştür (Zacardi ve ark., 2006). Gerçekten de, *Inachis io*, *Junonia coenia*, *Nymphalis antiopa*,

*Siproeta stelenes*, *Vanessa cardui*, *Pieris rapae crucivora* türü kelebekler üzerinde yapılan çalışmalar sonucunda, fotoreseptör hücrelerinin membranları üzerinde yer alan rhodopsin molekülünün yanı sıra, bu hücrelerin içlerinde bulunan kırmızı, turuncu ya da sarı renkli sabit pigment granüllerinin rhabdomdan gelen kısa dalga boylarını absorbe eden filtreler gibi görev yaparak, fotoreseptörlerin spektral duyarlılıklarını kırmızı dalga boylarına doğru değiştirdikleri tespit edilmiştir (Briscoe, 2005).

Sonuç olarak, 590 ve 630 nm'lik dalga boylarına duyarlılık sergilediği tespit edilen *Tetramorium caespitum* türünün sergilemiş olduğu bu duyarlılığın retinula hücrelerini çevreleyen pigment granüllerinin filtrasyon etkisinden, ommatidyumlardaki retinula hücrelerinin konumsal pozisyonlarından ya da daha büyük bir olasılıkla L-reseptörün duyarlılık alanının 550 nm'den uzun dalga boylarına doğru uzanması sonucu bu bölgeden gelen fotonların yarattığı etkiyle (photon catch) ortaya çıkıp çıkmadığı ancak yapılacak elektrofizyolojik ve histolojik çalışmalar sonucunda netlik kazanabilecektir. Gelecekte yapılacak böylesi çalışmalardan elde edilecek sonuçların, davranışsal deneylerle elde ettiğimiz verileri destekler yönde çıkması olasılığı oldukça yüksektir. *Tetramorium caespitum* türü bitkilerle tozlaştırıcı olarak etkileşime girmeyen, besinleri arasında böcekler, tohumlar, yaprak bitleri tarafından salgılanan bal özü, ekmek ve kabuklu yemişler olan leşçi bir karıncadır. Böylesi bir beslenme stratejisi olmak bu karınca türünün sahip olduğu kırmızı duyarlılığının adaptif olarak açıklanmasını güçleştirmektedir. İleride karıncalar üzerinde yapılacak çalışmalardan elde edilecek verilerin bu konuyu aydınlatmaya yardımcı olması beklenmektedir.

Renk tonu ayırımı bir canlının duyarlı olduğu spektral renk bölgesine karşılık gelen birbirine yakın dalga boyları arasında ayırım yapabilme yeteneğidir. Örneğin, trikromatik renkli görme yeteneğine sahip olan insanlar, duyarlı oldukları spektral alan içinde 150 farklı renk tonunu ayırt edebilme yeteneğine sahip olduklarından, renk tonu ayırımı yapabilmektedirler. İnsanlardaki bu renk ayırımı 1 nm gibi çok küçük dalga boyu farklılıklarında dahi yapılabilmektedir (Krúdy ve Ladunga, 2001). Yapılan çeşitli çalışmalar sonucunda bal arıları, yaban arıları ve güveler gibi bazı böcek türlerinin de bu yeteneğe sahip oldukları tespit edilmiştir (Kelber ve Henique, 1999; Kelber vd. 2003b; Dyer ve Chittka, 2004a,b,c; Giurfa, 2004; Kelber, 2005; Zaccardi vd. 2006). Özellikle arılar üzerinde gerçekleştirilen çalışmalarda bu grubun etkili bir renk tonu ayırımı yeteneğine sahip olduğu tespit edilmiştir. Menzel (1975), bal arılarında en iyi

renk ayırımı performansının 400 (mor) ve 490 (mavi-yeşil) nm'lerde gerçekleştiğini ileri sürmüş ve bu spektral bölgelerde renk ayırımının yapılabilmesi için uyaranlar arasında mor bölgede 8, mavi-yeşil bölgede ise 5 nm'lik dalga boyu farklılığının olması gerektiğini belirtmiştir.

*Tetramorium caespitum* karıncasında daha önce gerçekleştirilen renkli görme deneylerinde UV ve yeşil dalga boylarına duyarlılık tespit edildiği için, renk tonu ayırımı deneyleri de bu bölgelerden seçilen dalga boyları kullanılarak gerçekleştirilmiştir. Yapılan renk tonu ayırımı deneylerinde tekli ve ayırimsal şartlandırma prosedürü olmak üzere iki farklı prosedür uygulanmıştır. *T. caespitum* işçileri Y-borudan oluşan ikili seçim düzeneğinde, hem bir tarafta pozitif uyaran olan 340 nm'nin bulunduğu diğer tarafta ise hiçbir ışık uyarınının (karanlık) olmadığı tekli eğitim prosedürü hem de bir tarafta pozitif uyaran olan 340 nm, diğer tarafta ise 380 nm'nin olduğu ayırimsal şartlandırma prosedürü kullanılarak spektrumun UV bölgesine eğitilmiş ve test edilmişlerdir. Her iki şartlandırma prosedürüne göre eğitilerek test edilen karınca işçilerinin pozitif uyaran olan 340 nm'lik dalga boyunu alternatif uyaran olan 380 nm'den ayırt edemedikleri gözlenmiştir (Şekil 35,b; 36,a). Elde edilen bu sonuç, *T. caespitum* türünün spektrumun UV bölgesinde renk tonu ayırımı yeteneğine sahip olmadığını göstermektedir. Yine iki farklı şartlandırma prosedürü kullanılarak, bu sefer spektrumun yeşil bölgesinde renk tonu ayırımı yeteneklerini tespit etmeye yönelik olarak eğitilen karıncaların, uygulanan eğitim tipine göre farklı sonuçlar verdikleri gözlenmiştir. Spektrumun yeşil bölgesinde tekli şartlandırma prosedürüne göre eğitilerek test edilen işçilerin, pozitif uyaran olan 510 nm'yi, 40 nm'lik dalga boyu farklılığına sahip 550 nm'den ayırt edemezken (Şekil 37,b), ayırimsal şartlandırma prosedürü ile eğitildiklerinde bu ayırımı yapabildikleri tespit edilmiştir (Şekil 38,a). Bu sonuç, *T. caespitum* türünün gerçek renkli görmeye sahip olduğu belirlenen spektrumun yeşil bölgesinde renk tonu ayırımı yeteneğine sahip olduğunu, ancak bu ayırım yeteneği üzerinde eğitimde uygulanan koşulların etkili olduğunu göstermektedir. Yeşil fotoreseptörler böceklerde objelerin tanınması ve ayırt edilmesinde kullanıldıkları için, bu bölgede renk tonu ayırımı yeteneğine sahip olmak bu karınca türünün oriyantasyonunda optimum düzeyde başarı sağlamasına yardımcı bir duysal özellik olabilir.

Özellikle farklı spektral özelliklere sahip çiçeklerden besin elde etmek zorunda olan çiçek tozlaştırıcıları, bu görevi yerine getirebilmek için çiçek renklerini birbirinden ayırt etmek zorundadırlar. Böylesi bir renk ayırımı, etkili bir beslenme için sahip olunması gereken bir özelliktir. Bu ayırım yeteneği tozlaştırıcı böcek kadar, bitkilere de üreme bakımından büyük bir avantaj sağlamaktadır. Bu nedenle tozlaştırıcı böceklerin fotoreseptörleri, çiçekleri optimum düzeyde tanıyıp ayırt edebilmelerine olanak sağlayacak şekilde evrimleşmiştir (Chittka ve Menzel, 1992; Menzel ve Schmida, 1993). Diğer yandan, çiçekli bitkiler diğer bitki türlerinden kolayca ayırt edilebilmek ve kendilerine özgü görsel bilgiyi sağlamak adına büyük bir evrimsel baskı altında kalmışlar ve bunun sonucunda bitkiler aleminde çiçek renkleri bakımından büyük bir varyasyon ortaya çıkmıştır (Menzel ve Backhaus, 1991; Chittka ve Menzel, 1992; Greggers ve Menzel, 1993; Kevan ve Backhaus, 1998; Chittka ve ark., 1999). Bal arıları ve güveler gibi önemli çiçek tozlaştırıcılarının beslenme stratejilerinden ötürü, etkili bir renk tonu ayırımı yeteneğine sahip olmaları şaşırtıcı bir sonuç değildir. Günümüzde birbirinden çok değişik habitatlarda yaşayan ve farklı beslenme alışkanlıkları gösteren 12.000’i aşkın karınca türü vardır. Ancak, karıncalar tarafından tozlaştırılan çok az bitki türü olduğu bilinmektedir (Peakall ve ark., 1991). Bitkileri karıncalar için cezp edici kılan en önemli özellik ekstrafloral nektarlarıdır. Besin maddesi elde eden karıncalar nektar salgılayan bu bitkileri herbivor böceklerle karşı korurlar ve böylece iki taraflı faydanın sağlandığı mutualist bir ilişki ortaya çıkar. Küçük vücutlu olmalarından ötürü pek çok çiçeğin anter ve stigmalarına ulaşamamaları, karıncaları etkin bir tozlaştırıcı olmaktan alıkoyan özelliklerden biridir. Diğer taraftan, integumentlerinin pürüzsüz oluşu ve sık sık kendilerini temizleme davranışı sergilemeleri polen taşıma yeteneklerini de azaltmaktadır. Belki de tozlaştırıcı olmaları önündeki en önemli engel karınca işçilerinin uçuş özelliklerinin olmayışıdır. *Tetramorium caespitum* karıncası göz önünde bulundurulduğunda ise besinleri arasında böcekler, tohumlar, yaprak bitleri tarafından salgılanan bal özü, ekmek, kabuklu yemişler olan bu karınca türü bireylerinin birbirine yakın renk tonlarını ayırt edebilme özelliğine sahip olmaları onlara büyük bir avantaj sağlamayacaktır. Deneylerden elde edilen sonuçlar da göz önünde bulundurulursa, *T. caespitum* türünün etkili bir renk tonu ayırımı yeteneğine sahip olmamasına rağmen, elektromanyetik spektrumun yeşil bölgesinde 40 nm’lik dalga boyu farklılığına sahip

iki ışık uyarısını birbirinden ayırt edebiliyor oluşu ilgi çekici bir özelliktir. Ancak, spektrumun yeşil bölgesinde sadece ayırimsal şartlandırma prosedürüne maruz bırakıldığında ortaya çıkan bu renk ayırımı yeteneği, bu türün evrimsel süreçte çiçek renklerini ayırt edebilmek gibi selektif bir baskıya maruz kalmamasıyla açıklanabilir.

*T. caespitum* türünde elektromanyetik spektrumun yeşil bölgesinden elde edilen ve uygulanan şartlandırma prosedürünün karıncaların ayırım yetenekleri üzerinde etkili olduğunu gösteren bu sonuç, renk tonu ayırımı yeteneği araştırılan bal arıları, yaban arıları ve güvelerden elde edilen sonuçlarla paralellik göstermektedir.

Bal arıları ve yaban arılarının renk tonu ayırımı yeteneklerini test etmek adına gerçekleştirilen deneylerde, tekli şartlandırma prosedürü ile eğitilen arıların bu görevi yerine getirmede başarısız oldukları, bu nedenle birbirine yakın iki dalga boyunu ayırt edebilmeleri için ayırimsal şartlandırma prosedürünün kullanılması gerektiği tespit edilmiştir (Dyer ve Chittka, 2004a,b,c; Giurfa, 2004). Backhaus ve arkadaşları (1987) tarafından bal arıları üzerinde gerçekleştirilen çalışmada, arılar her iki şartlandırma prosedürünün kullanılması durumunda da istatistikî olarak anlamlı bir ayırım yeteneği sergilememişlerse de ayırimsal şartlandırma prosedürü kullanılarak eğitilen bal arılarının ayırım performanslarının dikkate değer bir şekilde tekli şartlandırma prosedürü kullanılarak eğitilen bal arılarından fazla olduğu tespit edilmiştir. Canlıların maruz kaldığı eğitim koşullarının dalga boylarını ayırt etme performansı üzerinde etkili olmasının nedeni, farklı eğitim prosedürlerinde deneğin farklı bilgileri öğrenmeye zorlanması olabilir. Tekli şartlandırma prosedüründe besin ile ilişkilendirilen tek bir uyarı vardır ve bireyler yalnızca ödüllü olan uyarının özelliklerini öğrenmektedirler. Oysa ayırimsal şartlandırma prosedüründe denek sadece ödüllü uyarının özelliklerini öğrenmekle kalmaz, aynı zamanda uyarıyı birbirinden ayırt etmeye yarayacak özellikleri öğrenmesi yönünde de baskılanır. Diğer bir deyişle, ayırimsal şartlandırma prosedüründe bireyler ödüllü uyarının aktive ediciliğini, ödüksüz uyarının ise inhibe ediciliğini öğrenmek zorundadırlar (Zentall ve Riley, 2000; Giurfa, 2004).

Arıların renk ayırımı yetenekleri üzerinde eğitimde uygulanan koşulların etkili olduğu sonucu gerçekleştirilen farklı çalışmalarla da ortaya konmuştur. Giurfa (2004) tarafından bal arıları üzerinde gerçekleştirilen davranışsal çalışmada, arılar aralarında 1,56 hegzagonal birim mesafe olan mor ve mavi diskleri ayırt etmeleri yönünde tekli ve ayırimsal şartlandırma prosedürlerine maruz bırakılarak eğitilmişlerdir. Eğitim

sonrası uygulanan testlerde, tekli şartlandırma prosedürüne maruz bırakılarak eğitilen arıların bu görevi yerine getiremediği, oysa ayırimsal şartlandırma prosedürüne maruz bırakılarak eğitilen arıların bu ayırımı başarıyla gerçekleştirdikleri gözlenmiştir. Elde edilen sonuçlara dayanarak, algısal olarak yakın renklerin ayırt edilebilmesi için arıların eğitim esnasında her iki uyarıyı da görmeleri, dolayısıyla ayırimsal şartlandırma prosedürünün uygulanması gerektiği belirtilmiştir.

Dyer ve Chittka tarafından (2004 a, b, c) yaban arıları üzerinde yapılan çalışmaların sonuçları Giurfa'nın (2004) elde ettiği verilerle paralellik göstermektedir. Yapılan çalışmalarda tekli şartlandırma prosedürüne maruz bırakılan yaban arılarının 0,045 hegzagonal birimlik uzaklığa sahip yakın renkleri birbirinden ayırt edemedikleri, oysa 0,152 hegzagonal birimlik uzak renkleri ayırt edebildikleri gözlenmiştir. Buna karşın, ayırimsal şartlandırma prosedürü uygulanarak eğitildikten sonra test edilen yaban arılarının hem 0,045 hegzagonal birimlik yakın renkleri hem de 0,152 hegzagonal birimlik uzak renkleri ayırt edebildikleri tespit edilmiştir. Elde edilen verilere dayanarak, yaban arılarının yakın renkleri birbirinden ayırt edebilmek için her iki uyarıyı da aynı anda görmeleri, diğer bir ifadeyle ayırimsal şartlandırma prosedürüne maruz bırakılmaları gerektiği ileri sürülmüştür. Araştırmacılar, ayırimsal şartlandırma prosedürüne maruz bıraktıkları yaban arılarını normal testlerden birkaç gün sonra tekrar test ettiklerinde dahi pozitif uyarının yüksek bir seçim yüzdesiyle tercih edildiğini tespit etmişlerdir. Bu veriden hareketle, ayırimsal şartlandırma prosedürünün arılara uzun süreli hafıza sağladığı ileri sürülmüştür.

Canlıların renk ayırımı yetenekleri ile ilgili olarak bugüne kadar ileri sürülen teoriler arasında bilim adamları tarafından en çok kabul edilen Chittka'nın hegzagonal renk alanı modelidir. Bu modele göre, bir canlının dalga boyu ayırım fonksiyonu hakkında bize bilgi veren renk alanında, dalga boyları arasındaki uzaklığın artmasıyla birlikte bu dalga boylarını ayırt etme yeteneği de artmaktadır (Chittka ve ark., 1993). Hekzagonal renk alanı modeline göre, bal arılarının dalga boyları arasında en iyi ayırım yapabildikleri aralık 400–500 nm'ler arasındadır. 500 nm'den büyük dalga boyları arasındaki mesafenin azalmasından dolayı, ayırım yeteneği zorlaşmakta ve 550 nm'den büyük dalga boyları tek bir nokta halinde temsil edildikleri için bu bölgede ayırım olanaksız hale gelmektedir (Şekil 21). Hekzagon modeli, çiçek renkleri arasındaki kromatik uzaklığın 0,2 birimden büyük olması halinde arılar tarafından ayırt

edilebileceklerini, bu uzaklığın 0,1 birim olması durumunda ise ayırt edilemeyeceklerini ileri sürmektedir. İleri sürülen bu görüş, çiçekli bitkilerin renklerini diğer bitkilerden farklılaştırmaları yönünde büyük bir evrimsel baskı altında oldukları görüşüyle uyuşmaktadır.

Algısal olarak birbirine yakın dalga boyları arasındaki ayırım yetenekleri araştırılan diğer bir grup ise güvelerdir. Özellikle gündüz (diurnal) ve alacakaranlık (krepuskular) periyodunda aktif olan güvelerin çiçekleri tanımak ve ayırt edebilmek için renkli görme yeteneklerini kullandıkları uzun zamandan beri bilinmektedir (Knoll, 1922). Güvelerin birbirine yakın dalga boyları arasında renk ayırımı yapabildikleri, dolayısıyla renk tonu ayırımı yeteneğine ve değişen aydınlanma koşulları altında çiçekleri tanıyabilme özelliğine sahip oldukları yapılan çeşitli çalışmalar sonucunda tespit edilmiştir (Kelber ve ark., 2003, b). Trikromatik renkli görme yeteneğine sahip olan *Macroglossum stellatarum* güvesi (Kelber ve Pfaff, 1999; Kelber ve Henique, 1999) üzerinde gerçekleştirilen renk tonu ayırımı deneylerinde, güvelerin dalga boyu uzaklığı 15 nm olan iki uyararı (365 ve 380 nm) ayırt edebildikleri belirtilmiştir. Ancak, yapılan çalışmada bu ayırımın gerçek renkli görmeye mi yoksa akromatik görüşe mi bağlı olarak ortaya çıktığı belirlenememiştir (Kelber ve Henique, 1999). Aynı çalışmada, güvelerin aralarında 30 nm'lik dalga boyu farklılığı olan (470 ve 500 nm) iki ışık uyararını, pozitif uyararın şiddetinin 10 kat azaltıldığı durumda dahi ayırt edebildiği gözlemlenmiş ve bu ayırım yeteneğinde ışık şiddetinin rol oynamadığı tespit edilmiştir. Elde edilen bu sonuç, *M. stellatarum* güvesinin renk tonu ayırımı yeteneğine sahip olduğunu göstermektedir. Aynı sonuç, Kelber (2005) tarafından aynı güve türü üzerinde gerçekleştirilen dalga boyu ayırımı çalışması ile de teyit edilmiştir. 440–470 nm'lik dalga boylarını ayırt etmeleri yönünde eğitilen güveler, pozitif ışık uyararının şiddetinin 10 kat düşürüldüğü durumlarda dahi eğitilmiş oldukları dalga boyu yönünde istatistikî olarak anlamlı bir tercih sergileyebilmişlerdir.

Renk tonu ayırımı yeteneğine sahip olduğu tespit edilen diğer kelebek türleri ise *Macroglossum aegaeus* (Kelber ve Pfaff, 1999) ve *Haliconius erato* (Zacardi ve ark., 2006)'dur. Bu türler üzerinde gerçekleştirilen davranışsal deneylerde, *M. aegaeus*'un birbirine eşit ışık şiddetine sahip 590 ve 620 nm'lik uyararlar arasında, *H. erato* kelebeğinin ise 590–620 ve 620–640 nm'lik dalga boyu kombinasyonları arasında

ayırım yapabildiği, dolayısıyla renk tonu ayırımı yeteneğine sahip oldukları tespit edilmiştir.

Bugüne kadar gerçekleştirilen renkli görme çalışmaları incelendiğinde, karıncaların renk tonu ayırımı yetenekleri ile ilgili az sayıda çalışma yapıldığı görülmektedir. İnce ayar renk ayırımı yeteneği ile ilgili ileri sürülen görüşlerin ise özel bir çalışma sonucunda elde edilmediği, genelde renkli görme yetenekleri araştırılırken yapılan gözlemlere dayandığı fark edilmektedir. Kretz (1979) tarafından *Cataglyphis bicolor* karıncası üzerinde gerçekleştirilen davranışsal çalışmada, bu karınca türünün dalga boyu ayırım frekansının sunulan dalga boyları arasındaki uzaklık arttıkça arttığı belirtilmiştir. Karıncaların renk tonu ayırımı yeteneğine sahip olup olmadıklarını tespit etmek adına, özel bir prosedür uygulanarak ancak bundan kısa bir süre önce, Aksoy (2007) tarafından *Formica cunicularia* ve Çamlıtepe ve arkadaşları tarafından *Cataglyphis aenescens* türü karıncalar üzerinde çalışmalar yapılmıştır (kişisel görüşme). Gerçekleştirilen renk tonu ayırımı deneylerinde karıncaların duyarlı oldukları spektrum bölgesinden seçilen ve aralarında 40 nm'lik dalga boyu farklılığı olan, eşit ışık şiddetine sahip uyarılara tekli ve ayırimsal şartlandırma prosedürleri kullanılarak eğitildikleri ve test edildikleri görülmektedir. Aksoy (2007) tarafından *F. cunicularia* karıncası üzerinde gerçekleştirilen deneylerden elde edilen verilere göre, adı geçen karınca türünün spektrumun UV bölgesinde renk tonu ayırımı yapabildiği, ancak ayırımdaki performansı üzerinde eğitimde uygulanan koşulların etkili olduğu ileri sürülmektedir. Spektrumun yeşil bölgesinde gerçekleştirilen deneylerde ise eğitim koşullarına bağlı kalmaksızın, karıncaların eğitildikleri pozitif ışık uyarısını başarıyla ayırt edebildikleri gözlenmiştir. Dolayısıyla, *F. cunicularia* karıncasının spektrumun yeşil bölgesinde de renk tonu ayırımı yapabildiği tespit edilmiştir. Çamlıtepe ve arkadaşları tarafından *Cataglyphis aenescens* karıncası üzerinde gerçekleştirilen renk tonu ayırımı deneylerinde ise, spektrumun UV bölgesinde kullanılan her iki şartlandırma prosedüründe de karıncaların eğitildikleri pozitif ışık uyarısını ayırt edemedikleri gözlenmiştir (kişisel görüşme). Bu durum, *C. aenescens* karıncasının spektrumun UV bölgesinde gerçek renkli görme yeteneğine sahip olmasına rağmen, renk tonu ayırımı yapamadığını göstermektedir. Spektrumun yeşil bölgesinde tekli şartlandırma prosedürü ile eğitilen karıncalar renk tonu ayırımı yapamazken, ayırimsal şartlandırma prosedürüne maruz bırakılan karıncaların bu ayırımı yapabildikleri



gözlenmiştir. Bu sonuçlar ise, *C. aenescens* karıncasının spektrumun yeşil bölgesinde renk tonu ayırımı yeteneğine sahip olmasına rağmen, ayırımdaki performansı üzerinde eğitimde uygulanan koşulların etkili olduğunu ortaya koymaktadır.

Karıncaların renk tonu ayırımı yeteneklerini araştırmak adına yapılan diğer bir çalışma ise Cammaerts (2007) tarafından *Myrmica sabuleti* türü üzerinde gerçekleştirilmiştir. Ancak, şiddet ölçümlerinin duyarlılık düzeyi düşük olan lüksmetre ile yapılması bu çalışmanın sonuçlarına şüphe ile bakılmasına neden olmaktadır. Yapılan çalışmada, karıncalar ayırimsal şartlandırma prosedürüne maruz bırakılarak birbirine yakın dalga boyları arasında ayırım yapmaları yönünde eğitilmişlerdir. Eğitim sürecinden sonra gerçekleştirilen testlerde, *M. sabuleti* işçileri 10,000 ve 600 lüks değerindeki ışık şiddetleri altında test edilmişlerdir. Her iki ışık şiddeti altında da karıncaların 640–615 nm; 615–650 nm; 550–525 nm; 525–505 nm; 505–425 nm ve 425–450 nm’lik dalga boyu kombinasyonlarını başarılı bir şekilde ayırt ettiği tespit edilmiştir. Ancak, 10.000 lükslük ışık şiddeti altında ayırt edilebilen siyah–640 ve 655 nm’lik renk kombinasyonlarının, 600 lükslük ışık şiddeti altında ayırt edilemediği gözlenmiştir. Diğer taraftan, 10,000 lükslük ışık şiddeti altında en iyi ayırım performansının 615–550 nm ve 505–425 nm’lik, 600 lükslük ışık şiddeti altında ise 550–525 ve 505–525 nm’lik dalga boyu kombinasyonlarında sergilendiği verilen bilgiler arasındadır. Çalışmadan elde edilen sonuçlara göre *Myrmica sabuleti* karıncasının renk tonu ayırımı yaptığı sonucu ileri sürülmüştür.

Pek çok hayvan tarafından spektral bilgiyi kodlamak için kullanılan akromatik sinyal (parlaklık) renkli görmenin önemli özelliklerinden birisidir. Rengin kodlanabilmesi, diğer bir deyişle kromatik görmenin gerçekleşebilmesi için farklı dalga boyu duyarlılığına sahip en az iki fotoreseptör gerekmektedir. Akromatik görme ise tek bir fotoreseptör tipinin görev yaptığı durumlarda ortaya çıktığı için temelde renk seçiminde kullanılmaz. Canlılar tek bir fotoreseptör tipinden gelen bu bilgileri hareket algısı ve görsel form gibi görevleri yerine getirmek için kullanırlar. Örneğin, bal arılarında UV reseptörün rol oynadığı e-vektör ya da yeşil fotoreseptörün rol oynadığı hareket algısında akromatik görme söz konusudur (Menzel, 1981; Giurfa ve ark., 1997). Işık uyarınının şiddet özelliği (akromatik ipucu) zamana ya da çevresel etmenlere bağlı olarak değişebildiği için, kromatik ipuçlarına bağlı olarak yönelim gerçekleştiren canlıların ya meydana gelen ışık şiddeti değişimlerini telafi edecek bir

mekanizmaya ya da akromatik ipuçlarını kullanabilme yeteneğine sahip olmaları gerekmektedir.

*Tetramorium caespitum* işçilerinin aynı kromatik özelliğe sahip iki ışık uyarısını sadece akromatik ipuçlarını kullanarak ayırt edip edemeyeceklerini tespit etmek adına gerçekleştirilen deneylerde, karınca işçileri aralarında 100 kat şiddet farklılığı olan aynı dalga boyuna sahip ışık uyarılarına eğitilmişlerdir. Eğitimden sonra gerçekleştirilen kritik testlerde, karınca işçilerinin maruz kaldıkları ışık uyarıları arasındaki şiddet farklılığı nötral yoğunluk filtreleri aracılığıyla kademeli olarak azaltılmış ve bu durum ayırım yapılamayan şiddet farklılığı değerine ulaşınca kadar devam etmiştir. Deneylerden elde edilen sonuçlar, *T. caespitum* karıncasının spektrumun UV, mavi, yeşil ve kırmızı bölgelerinde akromatik ipuçlarını kullanarak ayırım yapabildiğini, ancak bu ayırımın yapılabilmesi için farklı şiddet değerlerinin söz konusu olduğunu ortaya koymaktadır. *T. caespitum* karıncasının şiddet ayırımı yapabilmesi için seçilen iki ışık uyarısının şiddet değerlerinin elektromanyetik spektrumun UV bölgesinde  $1,1 \times 10^{11}$  ve  $4,4 \times 10^9$  foton (25 kat şiddet farklılığı), mavi bölgesinde  $1,1 \times 10^{11}$  ve  $1,1 \times 10^{10}$  foton (10 kat şiddet farklılığı), yeşil bölgesinde  $1,1 \times 10^{11}$  ve  $275 \times 10^9$  foton (4 kat şiddet farklılığı), kırmızı bölgesinde ise  $1,1 \times 10^{11}$  ve  $1,1 \times 10^9$  foton (100 kat şiddet farklılığı) olacak şekilde ayarlanması gerekmektedir.

Karıncalar üzerinde günümüze kadar yapılan sınırlı sayıda ve daha çok kromatik özelliklerin araştırıldığı çalışmalar gözden geçirildiğinde az da olsa akromatik duyarlılıkla ilgili bilginin verildiği görülmektedir.

*Camponotus obscuripes* ve *Leptothorax spinosior* türleri üzerinde Tsuneki (1953) tarafından gerçekleştirilen çalışmada, karıncaların iki monokromatik ışık uyarısıyla aynı anda karşılaşmaları durumunda şiddeti fazla olan uyarı yönünde yönelim gerçekleştirdikleri, uyarıların şiddetleri arasındaki farklılığın azalması durumunda ise deney düzeneğinde rast gele yönelim sergiledikleri belirtilmiştir. Bu durum adı geçen karınca türlerinin akromatik uyarıları algılayabildikleri anlamına gelmektedir.

Marak ve Wolken (1965) tarafından ateş karıncası *Solenopsis saevissima* üzerinde gerçekleştirilen çalışmada da benzer bir sonuç elde edilmiştir. Yapılan çalışmada, ateş karıncasının monokromatik uyarıya karşı gösterdiği tercihin, ışık uyarısının şiddetinin artmasıyla birlikte arttığı belirtilmiştir. Aynı zamanda bu

çalışmada, nötral yoğunluk filtreleri kullanılarak ışık uyarılarının şiddetlerinin azaltıldığı testler gerçekleştirilmiş ve farklı dalga boylarının algılanabilmesi için farklı şiddet eşik değerlerine ihtiyaç duyulduğu tespit edilmiştir.

*Formica polyctena* türü üzerinde gerçekleştirilen davranışsal çalışmada da adı geçen karınca türünün 2 log ünitelik şiddet farklılığına sahip ışık uyarılarını ayırt edebildiği, ancak 1 log ünitelik şiddet farklılığına sahip uyarılarla karşılaştığında bu ayırımı yapamadığı tespit edilmiştir (Kiepenheuer, 1968). Elde edilen bu veriler *F. polyctena*'nın şiddet ayırımı yeteneğine sahip olduğunu göstermektedir.

Şiddet ayırımı yeteneği olduğu tespit edilen diğer bir karınca türü de *Cataglyphis bicolor*'dur. Elektromanyetik spektrumun duyarlı olunan bölgelerinden seçilen, aynı dalga boyuna sahip iki ışık uyarısından birinin şiddetinin sabit tutulduğu, diğerinin şiddetinin ise değiştirildiği testlerde, uyarılar arasındaki şiddet farklılığı arttıkça karınca işçilerinin doğru seçim oranlarının da arttığı tespit edilmiştir. Yapılan çalışmada, *C. bicolor* karıncasının spektrumun UV, mavi ve yeşil bölgelerinde şiddet ayırımı yapabildiği ileri sürülmektedir (Kretz, 1979).

Çamlıtepe ve arkadaşları (2006) tarafından *Formica pratensis* türü üzerinde gerçekleştirilen davranışsal çalışmada, yapılan kırmızı bölge duyarlılık deneyleri aracılığıyla adı geçen karınca türünün elektromanyetik spektrumun kırmızı bölgesine duyarlı bir fotoreseptöre sahip olmamasına rağmen, tamamen ışık şiddetinin algılanmasına bağlı olarak (akromatik görme) bu dalga boyu bölgesine duyarlılık gösterdiği tespit edilmiştir.

Karıncaların akromatik görme yetenekleri üzerine yapılan son çalışmalardan biri Aksoy (2007) tarafından *Formica cunicularia* türü üzerinde gerçekleştirilmiştir. Yapılan çalışmada, *F. cunicularia* işçileri kromatik özellikleri aynı olan, ancak farklı akromatik özelliklere sahip dalga boyları arasında ayırım yapıp yapamadıklarını tespit etmek adına test edilmişlerdir. Elde edilen veriler, bu karınca türünün spektrumun UV, mavi ve yeşil bölgelerinde sadece şiddet farklılığını göz önünde bulundurarak ayırım yapabildiğini, ancak bu ayırımın yapılabilmesi için ışık uyarıları arasında belirli şiddet farklılıklarının bulunması gerektiğini göstermektedir.

Karıncalarda sınırlı sayıda gerçekleştirilmiş olan akromatik görme çalışmalarının aksine, bal arılarında bu yeteneğin oldukça ayrıntılı bir şekilde araştırıldığı görülmektedir. Çok iyi bir renkli görme yeteneğine sahip olan bal arılarının

(*Apis mellifera*), renkli objelerin algılanması ve ayırt edilmesinde, kromatik uyarıların yanı sıra akromatik uyarıların da kullandıkları tespit edilmiştir. Bal arılarında kromatik bilgi var olan üç fotoreseptör tipi arasında meydana gelen zıt etkileşim ile algılanabilmektedir. Akromatik bilginin algılanmasından ise sadece yeşil fotoreseptörler sorumludur (Menzel ve Backhaus, 1991). Ancak, akromatik özelliklerin kullanılabilmesi için objenin arıya olan uzaklığı, diğer bir deyişle arının objeyi görüş açısı gibi kriterler göz önünde bulundurulmalıdır. Yapılan davranış çalışmaları sonucunda, bal arılarının görüş açılarının 15 dereceden büyük olması halinde objeyi algılamak ve ayırt etmek için kromatik özellikleri, 15 dereceden küçük olması halinde ise akromatik özellikleri kullandıkları tespit edilmiştir (Giurfa ve ark., 1996, 1997; Ibarra ve ark., 2000, 2001, 2002). Bunun yanı sıra, bal arılarının spektrumun UV, mavi ve yeşil bölgelerinden seçilen aynı dalga boyuna, fakat farklı şiddet değerlerine sahip ışık uyarılarına maruz bırakıldıklarında uyarıların birbirinden ayırt edebildikleri belirlenmiştir. Bu durum, bal arılarının adı geçen spektral bölgelerde şiddet ayırımı yapabildiğinin göstergesidir (Wolf, 1932; Labhart, 1974; Giurfa ve ark., 1997). *Bombus terrestris* türü arılar üzerinde gerçekleştirilen bir çalışmada, kromatik ve akromatik ipuçları canlıya birlikte sunulmuş ve arıların büyük çaplı çiçekleri ayırt etmede kromatik, küçük çaplı çiçekleri ayırt etmede ise akromatik işaretleri kullandıkları tespit edilmiştir (Spaethe ve ark., 2001). Gerçektende arılar doğada serbest halde uçtukları sırada pek çok obje canlıya küçük görünecek ve bu nedenle uzaktaki objelerin algılanmasında akromatik bilgi öncelik kazanacaktır. Ancak, arı objeye yaklaştığında görüş açısı büyüdüğü için canlı objeden kendisine gelen kromatik ipuçlarını kullanmaya başlayacaktır.

Bal arıları üzerinde yapılan akromatik görme çalışmaları sonucunda elde edilen diğer bir veri ise, çok iyi bir renkli görme sistemine sahip olmalarına rağmen, bu canlıların uyarıların arasındaki şiddet farklılıklarına eğitilmelerinin, dalga boyu farklılıklarına eğitilmelerinden çok daha zor olduğudur (Chittka ve Wells, 2004). Arılar ancak çok uzun bir eğitim sürecinin sonunda, dalga boyu özelliği aynı, ancak şiddet özellikleri farklı uyarıların arasında ayırım yapabilmektedirler (Labhart, 1974; Menzel ve Backhaus, 1991). Elde edilen bu sonuçlar, akromatik bilginin kromatik bilgiye oranla canlılar tarafından daha az güvenilir ipuçları olarak kullanıldığını göstermektedir. Günün farklı saatlerinde ışığın şiddet özelliğinin sürekli değişiklik

göstermesinden ötürü, bir canlının akromatik ipuçlarına daha az önem vermesi şaşırtıcı değildir. Işık uyarınının dalga boyu özelliğinin değişken olmamasından dolayı, canlılar renkli görme yeteneklerinin evrimsel gelişim süreci boyunca, kromatik bilgiyi daha fazla göz önünde bulundurmuş olabilirler. Bu nedenle kromatik bilgi, akromatik bilgiye oranla daha kısa sürede öğreniliyor olabilir.

Gerek akromatik görme yetenekleri gerekse akromatik ipuçlarını öğrenebilme süreleri göz önünde bulundurulduğunda, kelebekler ve arıların büyük benzerlikler sergiledikleri gözlenmektedir. *Macroglossum stellatarum* türü üzerinde gerçekleştirilen bir çalışmada, kelebeklerin akromatik özellikleri bakımından farklılık sergileyen ışık uyarılarını ayırt edebilmeyi öğrenmeleri için çok sayıda denemeye ihtiyaç duydukları, yani akromatik ipuçlarını kromatik ipuçlarına oranla çok daha yavaş öğrendikleri tespit edilmiştir (Kelber, 2005). Diurnal bir güve olan *M. stellatarum*'un besleneceği çiçekleri bulmak için ışığın daha çok kromatik özelliğini kullanması, dolayısıyla akromatik bilgiyi daha geç öğrenmesi şaşırtıcı bir sonuç değildir. Ancak, günümüze kadar sadece kromatik görme özellikleri araştırılmış olan nokturnal güvelerin, diurnal olan akrabalarının tersine akromatik ipuçlarını daha fazla kullanmaları olasılığı oldukça yüksektir. Çünkü nokturnal güveler tarafından tozlaştırılan çiçeklerin çoğu beyazdır ve UV ışığı yansıtımazlar. Böylesi bir özellik, bu çiçeklerin koyu renkli arka zemine karşı yüksek oranda akromatik zıtlık oluşturmalarına neden olur. Ancak, yapılan çalışmalar sonucunda insanın renk algısının mümkün olmadığı düşük ışık şiddetlerinde dahi renkleri algılayabilen, hatta renk değişmezliği gösteren nokturnal kelebek türlerinin olduğu bilinmektedir. Nokturnal bir güve türü olan *Deilephila elpenor* türü üzerinde gerçekleştirilen deneylerde, kromatik ipuçlarının bulunmadığı durumlarda, güvelerin akromatik ipuçlarını kullanabildikleri, hatta çok düşük ışık şiddetlerinde dahi renkleri algılayabildikleri ve ayırt edebildikleri tespit edilmiştir (Kelber ve ark., 2003b). Böylesi bir gece görüşünün canlıya sağladığı çok sayıda fayda vardır. Diurnal ve nokturnal türlerin besin temin ettikleri bitki türleri aynıdır. Bu türlerin hepsinin gündüz aktif olmaları, türler arasında büyük bir besin rekabetinin ortaya çıkmasına neden olacaktır. Bu nedenle, kimi türlerin diurnal kimi türlerin ise nokturnal oluşları aynı yaşam alanını verimli kullanabilmek adına canlılara büyük bir avantaj sağlamaktadır. Bu şekilde, doğanın gece ve gündüz olmak üzere iki ayrı zaman diliminde kullanılması biyoçeşitliliğin de artmasına neden olmaktadır.

Canlıların ışığı (akromatik eşik değer) ve rengi (kromatik eşik değer) algılayabilme sınırları arasında kalan bölge akromatik aralık olarak tanımlanmaktadır. Bu aralığa denk gelen ışık şiddetlerinde canlılar uyarının rengini algılayamamalarına rağmen, ışığı algılayabilmekte diğer bir ifadeyle akromatik görme yapabilmektedirler. Bunun yanı sıra, canlıların belirli bir şiddet değerinin altındaki uyarılara karşı verdikleri tepkinin karanlığa verilen tepki ile aynı olduğu da bilinmektedir. Görsel algının ortaya çıkabilmesi için gerekli olan bu minimum ışık şiddeti ışık şiddeti eşik değeri olarak adlandırılmaktadır (Menzel, 1981).

Aksoy (2007) tarafından *Formica cunicularia* türü üzerinde gerçekleştirilen çalışmada, bu karınca türünün maruz bırakıldığı UV uyarının şiddeti 25 kat ( $0,44 \times 10^{10}$  foton), yeşil uyarının şiddeti 400 kat ( $2,75 \times 10^8$  foton), mavi ve kırmızı uyarıların şiddetleri ise 10 kat ( $1,1 \times 10^{10}$  foton) düşürüldüğünde dairesel oriyantasyon platformunda rast gele dağılım gösterdikleri tespit edilmiştir. Böylece *F. cunicularia* karıncasının elektromanyetik spektrumun farklı bölgelerinde sahip oldukları şiddet eşik değerleri belirlenmiştir.

*Tetramorium caespitum* karıncasında görsel algıya izin veren en düşük şiddet değerini belirlemeye yönelik gerçekleştirilen deneylerde, karınca işçileri dairesel oriyantasyon platformunda  $1,1 \times 10^{11}$  fotonluk ışık uyarısına eğitilmişler ve eğitimden sonra ışık uyarılarının şiddet değerlerinin nötral yoğunluk filtreleri ile kademeli olarak düşürüldüğü testlere maruz bırakılmışlardır. Yapılan testler her bir dalga boyu için görsel algının kaybolduğu şiddet değerine ulaşıncaya kadar devam etmiş ve bu sayede *T. caespitum* türünün ışık şiddeti eşik değerleri tespit edilebilmiştir. Elde edilen sonuçlar doğrultusunda, *T. caespitum* türünün UV ve kırmızı bölgelerdeki şiddet eşik değerinin  $1,1 \times 10^{11}$  foton, mavi ve yeşil bölgelerdeki şiddet eşik değerinin ise  $1,1 \times 10^{10}$  foton olduğu tespit edilmiştir. Gerçekleştirilen çalışmada şiddet ölçümlerinin son derece hassas olan spektrometre ile gerçekleştirilmiş olması, ışık uyarılarının sahip oldukları foton sayılarının hesaplanabilmesi açısından son derece sağlıklı verilerin elde edilmesine neden olmuş ve bu durum sonuçların güvenilirliğini arttırmıştır. Özellikle davranış çalışmalarında kullanılan ışık uyarılarının şiddet değerlerinin doğru ayarlanması gerekmektedir. Çünkü kullanılan ışık uyarısının şiddet değeri ne canlıda algısal bir kaybın meydana gelmesine neden olacak kadar az ne de canlının öğrenme performansını olumsuz yönde etkileyecek kadar çok olmalıdır.

Yapılan çalışmalarda, çok yüksek şiddetli ışık uyarana maruz kalmaları durumunda, ışık uyarınının kromatik özelliğinin kaybolmasından dolayı bal arılarının verdikleri doğru tepkilerin oranının azaldığı gözlenmiştir (Menzel, 1981; Gumbert, 2000).

Gerçekleştirilen ışık şiddeti eşik değeri belirleme deneylerinden elde edilen dikkat çekici bir sonuç, *T. caespitum* karıncasının spektrumun mavi ve kırmızı bölgelerinde gerçek renkli görme yeteneğine sahip olmamasına rağmen bu uyarıları akromatik ipuçları ile algılayabilmiş olmasıdır. Canlılarda görsel algının belirli bir şiddet değerinin altında ortadan kalkmasının en önemli nedeni, petek gözlerin birer foton sayacı gibi görev yapmalarıdır. Belirli bir şiddet değerinin altında petek gözlere ulaşan foton sayısının yeterli olmayışı fotoreseptörlerde sinirsel impuls oluşumunu başlatamaz ve bu durum algı kaybının ortaya çıkmasına neden olur (Land ve Osorio, 2003).

Şiddet eşik değeri deneylerinden elde edilen diğer ilgi çekici sonuç ise, *T. caespitum* türünün gerçek renkli görme yeteneğine sahip olduğu spektrumun UV ve yeşil bölgelerine karşı farklı hassasiyetler göstermesidir. Yapılan deneylerde, UV bölgede  $1,1 \times 10^{10}$  fotonluk şiddet değerinde algı kaybı ortaya çıkarken, yeşil bölgede bu değer  $6,875 \times 10^9$  fotondur. Aksoy (2007) tarafından *F. cunicularia* karıncasından elde edilen sonuçlarla paralellik gösterecek şekilde, *T. caespitum* karıncasında da yeşil dalga boyuna gösterilen duyarlılığın UV dalga boyundan daha fazla olduğu tespit edilmiştir. Ancak, bal arıları, sinekler ve pek çok böcek türünde yapılan çalışmalar, UV'yi algılayabilen bu canlıların, UV dalga boylarına karşı gösterdikleri duyarlılığın yeşil dalga boylarından 2–100 kat daha fazla olduğunu göstermektedir (Menzel, 1979). Böceklerin eşit ışık şiddetine sahip UV ve yeşil dalga boylarıyla karşılaştıklarında, UV dalga boyuna doğru daha fazla yönelim gösterdikleri gözlenmiştir. Ancak yüksek ışık şiddetlerinde UV uyarana karşı gösterilen yönelimin azaldığı tespit edilmiştir (Menzel ve Backhaus, 1991). Pek çok böceğin bu uyarana karşı vermiş oldukları yüksek duyarlılığın nedeni, Laughlin (1976) tarafından doğal koşullar altında UV ışığın düşük şiddetini telafi edecek bir mekanizmadan kaynaklandığı şeklinde açıklanmıştır.

## 6. EKLER

**EK A.** Kırmızı bölge duyarlılık deneylerinde test edilen 30 *T. caespitum* işçisinin dairesel oriyantasyon platformundaki açısıl yönelimleri ve testlerin tamamlanması için geçen süreler. N= birey sayısı; ↑●= Açısıl yönelim; t= zaman.

N	590 nm		610 nm		630 nm		650 nm	
	↑●	t	↑●	t	↑●	t	↑●	t
1	350	5	165	17	0	30	325	29
2	0	20	135	47	325	9	130	31
3	0	30	190	10	105	11	350	18
4	0	43	180	16	0	27	100	35
5	0	15	140	16	340	17	235	26
6	0	6	60	5	0	16	155	25
7	335	15	110	11	275	24	40	33
8	0	15	0	9	335	13	60	40
9	45	5	195	17	0	36	325	27
10	335	12	215	32	0	15	250	8
11	0	38	260	17	350	6	70	57
12	355	37	285	12	0	5	70	7
13	35	12	195	6	30	20	180	58
14	40	49	355	5	120	34	0	20
15	355	17	335	15	0	14	100	21
16	0	15	355	9	0	25	220	13
17	0	24	355	6	0	35	350	5
18	70	10	255	13	10	36	350	60
19	265	60	190	7	0	12	185	41
20	275	31	30	51	5	10	270	19
21	20	33	350	25	0	16	285	19
22	5	10	160	32	0	7	225	38
23	165	39	120	13	345	20	155	22
24	35	5	180	30	45	50	350	20
25	15	11	0	7	0	37	145	10
26	90	34	310	7	255	14	325	10
27	0	5	180	15	0	10	25	35
28	5	24	0	9	345	15	170	34
29	250	14	170	21	355	7	0	15
30	255	40	170	25	340	10	0	10



**Ek B.** UV şiddet eşik değeri deneylerinde (kontrol ve kritik testler) test edilen 30 *T. caespitum* işçisinin dairesel oriyantasyon platformundaki açısal yönelimleri ve testlerin tamamlanması için geçen süreler. N= birey sayısı; ↑●= Açısal yönelim; t= zaman

N	370 nm (I)		370 nm (I/10)	
	↑●	t	↑●	t
1	10	13	180	6
2	75	6	60	5
3	340	5	205	6
4	85	8	80	34
5	105	11	195	18
6	315	7	140	9
7	340	5	345	18
8	265	4	100	16
9	285	1	185	7
10	280	13	160	17
11	280	5	140	10
12	280	5	180	9
13	0	5	0	7
14	60	6	1058	5
15	0	19	105	4
16	300	4	150	9
17	0	7	195	14
18	25	5	190	31
19	0	7	120	40
20	340	20	180	16
21	0	35	30	7
22	0	19	220	9
23	270	9	160	14
24	90	13	175	8
25	90	15	85	15
26	70	9	190	18
27	0	6	210	10
28	50	50	230	10
29	0	8	250	18
30	50	10	270	12

**Ek C.** Mavi şiddet eşik değeri deneylerinde (kontrol ve kritik testler) test edilen 30 *T. caespitum* işçisinin dairesel oriyantasyon platformundaki açısıl yönelimleri ve testlerin tamamlanması için geçen süreler. N= birey sayısı; ↑●= Açısıl yönelim; t= zaman.

N	440 nm (I)		440 nm (I/10)		440 nm (I/16)	
	↑●	t	↑●	t	↑●	t
1	35	46	235	20	255	17
2	70	41	250	26	335	22
3	300	9	0	5	270	70
4	25	6	0	5	290	39
5	310	7	235	36	180	27
6	290	8	5	40	260	60
7	0	10	0	36	205	14
8	240	18	50	70	55	22
9	350	11	40	59	35	10
10	205	19	0	70	355	54
11	270	21	40	27	225	40
12	235	20	5	26	180	32
13	0	7	0	28	225	35
14	10	45	20	54	230	28
15	0	65	75	60	250	15
16	0	5	300	60	260	30
17	25	22	270	55	0	9
18	40	23	215	16	10	10
19	25	28	20	31	135	60
20	15	15	225	24	75	70
21	70	14	50	60	180	22
22	0	5	20	17	90	6
23	20	60	0	57	0	28
24	0	5	215	57	275	22
25	235	40	205	42	210	11
26	110	9	85	21	200	70
27	0	6	15	5	260	22
28	30	17	265	47	330	70
29	60	21	0	9	290	23
30	90	13	30	60	270	70

**Ek D.** Yeşil eşik değeri deneylerinde (kontrol ve kritik testler) test edilen 30 *T. caespitum* işçisinin dairesel oriyantasyon platformundaki açısız yönelimleri ve testlerin tamamlanması için geçen süreler. N= birey sayısı; ↑●= Açısız yönelim; t= zaman.

N	540 nm (I)		540 nm (I/10)		540 nm (I/16)	
	↑●	t	↑●	t	↑●	t
1	50	54	190	50	280	70
2	200	26	0	8	105	44
3	0	17	250	54	0	10
4	45	22	50	55	0	7
5	0	21	20	12	190	25
6	0	6	285	45	105	59
7	50	20	40	60	90	72
8	340	42	205	24	185	22
9	185	43	0	13	100	16
10	0	11	230	60	15	20
11	135	39	0	55	170	19
12	5	14	20	24	0	5
13	230	67	0	15	75	30
14	350	23	40	50	150	21
15	210	18	0	50	265	37
16	345	36	180	60	30	58
17	260	60	45	51	0	5
18	0	60	90	18	10	26
19	345	65	80	58	25	26
20	100	26	15	32	10	42
21	70	35	270	37	0	5
22	290	55	215	44	280	80
23	0	60	65	30	0	5
24	305	65	0	15	210	31
25	105	52	180	60	155	13
26	0	6	210	29	0	17
27	350	50	0	15	20	26
28	210	29	0	20	10	23
29	210	30	0	15	160	12
30	0	30	0	10	180	23

**Ek E.** Kırmızı eşik değeri deneylerinde (kontrol ve kritik testler) test edilen 30 *T. caespitum* işçisinin dairesel oriyantasyon platformundaki açısal yönelimleri ve testlerin tamamlanması için geçen süreler. N= birey sayısı;  $\uparrow\bullet$ = Açısal yönelim; t= zaman.

N	630 nm (I)		630 nm (I/10)	
	$\uparrow\bullet$	t	$\uparrow\bullet$	t
1	0	19	285	19
2	15	12	240	70
3	0	24	240	15
4	60	15	40	39
5	80	13	40	60
6	25	14	355	70
7	0	25	80	18
8	205	16	250	28
9	230	24	205	6
10	0	23	185	60
11	180	23	15	17
12	265	17	180	60
13	0	28	235	16
14	265	5	200	39
15	325	20	255	11
16	340	15	80	30
17	180	22	80	31
18	265	18	290	8
19	0	20	105	24
20	0	14	0	13
21	15	25	320	51
22	80	14	30	8
23	290	10	0	11
24	0	7	265	33
25	0	5	255	23
26	155	5	185	9
27	330	9	195	33
28	155	20	295	41
29	0	50	15	5
30	165	14	60	34

## 7. KAYNAKLAR

- ANDERSON, J. C., LAUGHLIN, S. B. 2000.** Photoreceptor performance and the coordination of achromatic and chromatic inputs in the fly visual system. *Vision Res.* 40: 13–31.
- AKSOY, V., CAMLITEPE, Y. 2005.** Use of idiothetic information for left/right turning memory by the ant *Formica pratensis*. *Biologia*, 60 (2): 197–200.
- AKSOY, V. 2007.** *Formica cunicularia* Latr. 1798 (Hymenoptera: Formicidae)'da spektral duyarlılık, spektral öğrenme ve ayırım. Doktora tezi, *Trakya Üniv.Fen Bilimleri Enstitüsü,Edirne*.
- AKTAÇ, N. 1982.** Doğu Anadolu karınca türleri (Hymenoptera; Formicidae) ve bölgedeki dağılımları. Doçentlik tezi, İst. Üniv. Fen. Fak. Biy. Böl, İstanbul..
- ARIKAWA, K., INOKUMA, K., EGUCHI, E. 1987.** Pentachromatic visual system in a butterfly. *Naturwissenschaften* 74: 297–298.
- ARIKAWA, K. 2003.** Spectral organization of the eye of a butterfly *Papilio*. *J. Comp. Physiol. A* 189: 791–800.
- AUTRUMH. J., ZWEHL, V. von 1964.** Die spektrale Empfindlichkeit einzelner Sehzellen des Bienenaugens, *Z Vergl Physiol*, 48: 357-384.
- BACKHAUS, W. 1992.** The Bezold-Brücke Effect in the Color Vision System of the Honeybee. *Vision Reseach*, 32 (8): 1425–1431.
- BACKHAUS, W., MENZEL, R., KREIBL, S. 1987.** Multidimensional scaling of color similarity in bees. *Biol. Cybern.*, 56: 293-304.
- BAKER, G. T., MA, P. W. K. 2006.** Morphology and number of ommatidia in the compound eyes of *Solenopsis invicta*, *Solenopsis richteri*, and their hybrid (Hymenoptera; Formicidae). *Zoologischer Anzeiger- A Journal of Comparative Zoology*. 245 (2): 121–125.
- BANSCHBACH, V. S. 1994.** Colour association influences honey bee choice between sucrose concentrations. *J Comp. Physiol. A*, 175:107–114.
- BEJA, O., ARAVIND, L., KOONIN, E. V., SUZUKI, M. T., HADD, A., NGUYEN, L. P., JOVANOVICH, S. B., GATES, C. M., FELDMAN, R. A.,**

- SPUDICH, J. L., SPUDICH, E. N., DeLONG, E. F. 2000.** Bacterial rhodopsin: Evidence for a new type of phototrophy in the sea. *Science*, 289: 1902–1906.
- BERNHARD, G. D. 1979.** Red-absorbing visual pigment of butterflies. *Science*, 203: 1125–1127.
- BOWMAKER, J. K., HUNT, D. M. 1999.** Molecular biology of photoreceptor spectral sensitivity. In *Adaptive mechanisms in the ecology of vision* (ed. S. Archer, M. B. A. Djamgoz, E. R. Loew, J. C. Partridge & S. Vallergera), pp. 439–462. Dordrecht: Kluwer.
- BRADBURY, J. W., VEHRENCAMP, S. L. 1998.** Principles of animal communication. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- BRANDT, R., VOROBYEV, M. 1996.** Metric Analysis of Threshold Spectral Sensitivity in the Honeybee. *Vision Research*, 37: 425–439.
- BRANTJES, N. B. M., 1978.** Sensory responses to flowers by night-flying moths. In A. J. Richards (ed), *The pollination of flowers*, pp. 13–19, Academic Press, London.
- BRISCOE, A. D. 1998.** Molecular diversity of visual pigments in the butterfly *Papilio glaucus*. *Naturwissenschaften*, 85 (1): 33–35.
- BRISCOE, A. D. 1998.** Evolution of the visual pigments in the butterfly *Papilio glaucus*. pp.76. PhD thesis, Harvard University, Cambridge, MA, USA.
- BRISCOE, A. D. 2000.** Six opsins from the butterfly *Papilio glaucus*: Molecular phylogenetic evidence for paralogous origins of red-sensitive visual pigments in insects, *J. Mol. Evol.*, 51: 110-121.
- BRISCOE, A. D. 2001.** Functional diversification of lepidopteran opsins following gene duplication. *Mol. Biol. Evol.* 18: 2270–2279.
- BRISCOE, A. D. 2002.** Homology modeling suggests a functional role for parallel amino acid substitutions between bee and butterfly red- and green-sensitive opsins. *Mol. Biol. Evol.* 19: 983–986.
- BRISCOE, A. D., BERNARD, G. D., SZETO, A. S., NAGY, L. M., WHITE, R. H. 2003.** Not all butterfly eyes are created equal: Rhodopsin absorption spectra, molecular identification and localization of ultraviolet-, blue-, and green-sensitive rhodopsin-encoding mRNAs in the retina of *Vanessa cardui*. *J. Comp. Neurol.* 458: 334–349.

- BRISCOE, A. D. 2005.** Eyeshine and spectral tuning of long wavelength-sensitive rhodopsins: No evidence for red-sensitive photoreceptors among five nymphalini butterfly species, *The Journal Experimental Biology*, 208: 687–696.
- BRISCOE, A., CHITTKA, L. 2001.** The evolution of color vision in insects, *Annu. Rev. Entomol.*, 46: 471-510.
- BROWN, P. E., FRANK, C. P., GROVES, H. L., ANDERSON, M. 1998.** Spectral sensitivity and visual conditioning in the parasitoid wasp *Trybliographa rapae* (Hymenoptera: Cynipidae), *Bulletin of Entomological Research*, 88: 239–245.
- BRUCKMOSER, P. 1968.** Die spektrale Empfindlichkeit einzelner Sehzellen des Rückenschwimmers *Notonecta glauca* L. (Heteroptera). *Z. vergl. Physiol.* 59: 187–204.
- BUECHE, F. J., JERDE, D. A. 2000.** Fizik İlkeleri 2, Dördüncü kısım, ışık ve optik, 671-793. Palme Yayınları, ISBN 975-7477-76-1.
- BURKHARDT, D. 1983.** Wavelength perception and color vision. In: Cosens DJ, Vince-Price D (eds) *The biology of photoreception. Soc. Exp. Biol. Symp.*, 36: 371-397.
- CAMLITEPE, Y., STRADLING, D. J. 1995.** Wood ants orient to magnetic fields. *P. Roy. Soc. Lond. B Bio*, 261: 37–41.
- CAMMAERTS, M. C., 2005.** Sensitivity and adaptation of *Myrmica sabuleti* workers (Hymenoptera: Formicidae) to light, *Myrmecologische Nachrichten*, 7: 77-86.
- CAMMAERTS, M. C., 2007.** Colour vision in the ant *Myrmica sabuleti* Meinert, 1861 (Hymenoptera: Formicidae), *Myrmecological News*, 10: 41-50.
- ÇAMLITEPE, Y. 1987.** Trakya Bölgesi (Istranca Dağları) orman karınca faunası (Hymenoptera; Formicidae). Trakya Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü Yüksek Lisans Tezi, 64 p.
- ÇAMLITEPE, Y., AKSOY, V. ÜREN, N., TÜRKOĞLU, A. K., YILMAZ , A. 2006.** Siyah sırtlı orman karıncası *Formica pratensis* (Hymenoptera: Formicidae)'de kırmızı dalga boyu duyarlılığı, *XVIII. Ulusal Biyoloji Kongresi*, 26-30 Haziran 2006 Kuşadası –AYDIN.
- CHITTKA, L. 1992.** The colour hexagon: a chromaticity diagram based on photoreceptor excitations as a generalized representation of colour opponency. *J. Comp. Physiol. A* 170: 533–543.

- CHITTKA, L. 1996.** Optimal sets of colour receptors and opponent processes for coding of natural objects in insect vision. *Journal of Theoretical Biology*, 181: 179–196.
- CHITTKA, L., MENZEL, R. 1992.** The evolutionary adaptation of flower colours and the insect pollinator's colour vision. *Journal of Comparative Physiology A* 170: 171–181.
- CHITTKA, L., BEIER, W., HERTEL, H., STEINMANN, E., MENZEL, R. 1992.** Opponent colour coding is a universal strategy to evaluate the photoreceptor signals in Hymenoptera. *J. Comp. Physiol. A*, 170: 545–563.
- CHITTKA, L., VOROBYEV, M., SHMIDA, A., MENZEL, R. 1993.** Bee colour vision- The optimal system for the discrimination of flowers with three spectral photoreceptor types? In *Sensory System of Arthropods*. Wiese K, Gribakin F.G. Popov A.V., Renninger G. (eds); Birkhauser Basel / Switzerland pp 211-218.
- CHITTKA, L., SCHMIDA, A., TROJE, N., MENZEL, R. 1994.** Ultraviolet as a component of flower reflections, and the colour perception of Hymenoptera. *Vision Res.*, 34: 1489-1508.
- CHITTKA, L., GUMBERT, A., KUNZE, J. 1997.** Foraging dynamics of bumble bees: correlates of movements within and between plant species. *Behav Ecol* 8: 239–249.
- CHITTKA, L. WASER, N. M. 1997.** Why red flowers are not invisible to bees. *Israel Journal of Plant Science*. 45: 169–183.
- CHITTKA, L., THOMSON, J.D., WASER, N.M. 1999.** Flower constancy, insect psychology, and plant evolution. *Naturwissenschaften*, 86: 361–377.
- CHITTKA, L., WELLS, H. 2004.** Color vision in bees: mechanisms, ecology and evolution. In: Prete F (ed) *How simple nervous systems create complex perceptual worlds*. MIT, Boston, pp. 165–191.
- CHITTKA, L., INGS, T. C., RAINE, N. E. 2004.** Chance and adaptation in the evolution of island bumblebee behaviour, *Popul. Ecol.*, 46: 243-251.
- CLEMENTS, F. E., LONG, F. L. 1923.** *Experimental pollination: an outline of the ecology of flowers and insects*. Carnegie Inst Wash Publ, 336.



- COLLINGWOOD, C. A. 1979.** The Formicidae (Hymenoptera) of Fennoscandia and Denmark, Fauna Entomologica Scandinavica, Vol. 8, Scandinavian Science Press. Ltd. pp. 174.
- DAFNI, A., BERNHARDT, P., SHMIDA, A., IVRI, Y., GREENBAUM, S. 1990.** Red bowlshaped flowers: Convergence for beetle pollination in the Mediterranean region. *Isr. J. Bot.*, 39: 81-92.
- DALY, K. C., SMITH, B. H. 2000.** Associative olfactory learning in the moth *Manduca sexta*. *J. Exp. Biol.*, 198: 1909-1917.
- DAUMER, K. 1956.** Reizmetrische Untersuchung des Farbensehens der Bienen. *Z Vergl Physiol*, 38: 413–478.
- DAUMER, K. 1958.** Blumenfarben wie sie die Bienen sehen. *Z Vergl Physiol*, 41: 49-110.
- DARWIN, C. 1876.** On the effects of cross and self fertilization in the vegetable kingdom. Murray, London.
- DAY, E. 1998.** "Pavement Ant" (On-line). Accessed 23 Nov 2001 at <http://www.ext.vt.edu/departments/entomology/factsheets/pavement.html>
- DEMİRİSOY, A. 1996.** Yaşamın Temel Kuralları, Genel Biyoloji/ Genel Zooloji, Cilt I, Kısım II, ISBN: 975-7746-02-9, sayfa 293-318.
- DEPICKERE, S., FRESNEAU, D., DENEUBOURG, J-L. 2004.** The influence of red light on the aggregation of two castes of the ant, *Lasius niger*. *Journal of Insect Physiology*. 50: 629–635.
- DUELLI, P., WEHNER, R. 1973.** The spectral sensitivity of polarized light orientation in *Cataglyphis bicolor* (Formicidae, Hymenoptera). *J Comp Physiol*. 86: 37–53.
- DUKAS, R., REAL, L. A. 1991.** Learning foraging tasks by bees: a comparison between social and solitary species. *Animal Behaviour*, 42: 269-276.
- DYER, A. G. 1998.** The colour of flowers in spectrally variable illumination and insect pollinator vision. *J. Comp. Physiol A*. 183: 203–212.
- DYER, A. G. 1999.** Broad spectral sensitivities in the honeybee's photoreceptors limit colour constancy. *J. Comp. Physiol. A* 185: 445–453.
- DYER, A. G., CHITTKA, L. 2004a.** Fine colour discrimination requires differential conditioning in bumblebees. *Naturwissenschaften*, 91: 224–227.

- DYER, A. G., CHITTKA, L. 2004b.** Bumblebees (*Bombus terrestris*) sacrifice foraging speed to solve difficult colour discrimination tasks. *J. Comp. Physiol. A* 190: 759–763.
- DYER, A. G., CHITTKA, L. 2004c.** Biological significance of distinguishing between similar colours in spectrally variable illumination: bumblebees (*Bombus terrestris*) as a case study. *J. Comp. Physiol. A* 190: 105–114.
- FEINSINGER, P. 1983.** Co-evolution and pollination. In : Futuyma DJ, Slatkin M (eds) Co-evolution. Sinauer, Sunderland, Mass., pp. 282-310.
- FRANKS N. R., DORNHAUS A., FITZSIMMONS J. P., STEVENS M. 2003.** Speed versus accuracy in collective decision making. *Proc R Soc. Lond. B Biol Sci.*, 270: 2457–2463.
- FREE, J. B. 1966.** The foraging behaviour of bees and its effect on the isolation and speciation of plants. In : Hawkes JG (ed) Reproductive biology and taxonomy of vascular plants. Pergamon, Oxford, pp 76-91.
- FRISCH K. von 1914.** Demonstration von Versuchen zum Nachweis des Farbensinnes bei angeblich total farbenblinden Tieren. *Verh Dtsch Zool Ges in Freiburg*. Berlin.
- FRISCH K. von 1965.** *Tanzsprache und Orientierung der Bienen*. Springer, Berlin.
- FRISCH K. von 1967.** *The dance language and orientation of bees*. Cambridge: Harvard University Press.
- GANON W. F. 1996.** *Ganong Medical Physiology*. 13th ed. p.80–207.
- GIGER, A. D., SRINIVASAN, M. V. 1997.** Honeybee Vision: Analysis of orientation and colour in the lateral, dorsal and ventral fields of view *The Journal Of Experimental Biology*. 200: 1271–1280.
- GIURFA, M., NUNUZ, J., CHITTKA, L., MENZEL, R., 1995b.** Colour preferences of flower-naive honey bees. *J. Comp. Physiol. A*, 177: 247–259.
- GIURFA, M., VOROBYEV, M., KEVAN, P., MENZEL, R. 1996.** Detection of coloured stimuli by honeybees: minimum visual angles and receptor specific contrasts. *J. Comp. Physiol. A* 178: 699–709.
- GIURFA, M., VOROBYEV, M., BRANDT, R., POSNER, B., MENZEL, R. 1997.** Discrimination of coloured stimuli by honeybees: alternative use of achromatic and chromatic signals. *J. Comp. Physiol. A* 180: 235–243.

- GIURFA, M., ZACCARDI, G., VOROBYEV, M. 1999.** How bees detect coloured targets using different regions of their compound eyes. *J. Comp. Physiol. A* 185: 591–600.
- GIURFA, M. 2004.** Conditioning procedure and color discrimination in the honeybee *Apis mellifera*. *Naturwissenschaften*. 91–5: 228–231.
- GOLDSMITH, T. H. 1978.** The effects of screening pigments on the spectral sensitivity of some crustacea with scotopic (superposition) eyes. *Vision Research*. 18 (4): 475–82.
- GOLDSMITH, T. H. 1990.** Optimization, constraint and history in the evolution of eyes. *Q. Rev. Biol.*, 65: 281–322.
- GOLDSMITH, T. S. 1991.** The evolution of visual pigments and colour vision. In : Gouras P (ed) *The perception of colour*. London MacMillan Press, pp 62–89.
- GOULD, J. L. 1984.** Natural history of honeybee learning. In: *The Biology of Learning* (Ed. By P. Marler & H. S. Terrace), pp, 149–180. Dahlem Konferenzen 1984. Springer-Verlag.
- GOULD, J. L., MARLER, P. 1984.** Ethology and the natural history of learning (Ed. By P. Marler & H. S. Terrace), pp, 47–74. Dahlem Konferenzen 1984. Springer-Verlag.
- GOULD, J. L., GOULD, C. G. 2001.** Hayvan Zihni, Tübitak Popüler Bilim Kitapları, ISBN 975-403-209-2.
- GRANT, V. 1950.** The flower constancy of bees. *Bot. Rev.*, 16: 379–398.
- GREGGERS, U., R. MENZEL. 1993.** Memory dynamics and foraging strategies of honeybees. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 32: 17–29.
- GULLAN, P. J., CRANSTON, P. S. 2005.** *The Insects. An Outline of Entomology*. Blackwell Publishing. Victoria. Australia. pp. 505.
- GUMBERT, A. 2000.** Color choices by bumble bees (*Bombus terrestris*): Innate preferences and generalization after learning, *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 48: 36–43.
- HARDIE, R. C. 1986.** The photoreceptor array of the dipteran retina. *Trends Neurosci.* 9: 419–423.
- HASSELMEN, E. M. 1962.** Über die relative spektrale Empfindlichkeit von Käfer- und Schmetterlingsaugen bei verschiedenen Helligkeiten. *Zool. Jb. Physiol*, 69: 537–576.

- HEINRICH, B., MUDGE, P. R., DERINGIS, P. A. 1977.** Laboratory analysis of flower constancy and learning in foraging preferences of the green-veined white butterfly *Pieris napi*. *Ecol. Entomol.*, 18: 315-320.
- HEINRICH, B. 1979.** “Majoring” and “minoring” by foraging bumblebees, *Bombus vagans*: an experimental analysis. *Ecology*, 60: 245–255.
- HEISENBERG, M., BUCHNER, E. 1977.** The role of retinula cell types in visual behavior of *Drosophila melanogaster*. *J. Comp. Physiol.* 117: 127–162.
- HELVENSEN, O. von 1972.** Zur spektralen Unterschiedsempfindlichkeit der Honigbiene. *J Comp Physiol*, 80: 439-472.
- HERRLING, P.L. 1976.** Regional distribution of three ultrastructural retinula types in the retina of *Cataglyphis bicolor* (Formicidae, Hymenoptera) *Cell Tissue Res.* 169: 247–266.
- HILL, P. S. M., WELLS, P. H., WELLS, H. 1997.** Spontaneous flower constancy and learning in honeybees as a function of colour. *Anim. Behav.* 54: 615–627.
- HOLLOBLER, B., WILSON, E. 1990.** *The Ants.* Cambridge, Massachusetts: Belknap Press.
- HUNT, D. M., WILKIE, S. E., BOWMAKER, J. K., POOPALASUNDARAM, S. 2001.** Vision in the ultraviolet. *Cell. Mol. Life Sci.* 58: 1583–1598.
- IBARRA, N. H. De, VOROBYEV, M., BRANDT, R., GIURFA, M. 2000.** Detection of bright and dim colours by honeybees, *J. Comp. Physiol A*, 203: 3289–3298.
- IBARRA, N. H. De, GIURFA, M., VOROBYEV, M. 2001.** Detection of coloured patterns by honeybees through chromatic and achromatic cues, *J. Comp. Physiol. A*, 187: 215–224.
- IBARRA, N. H. De, GIURFA, M., VOROBYEV, M., J. 2002.** Discrimination of coloured patterns by honeybees through chromatic and achromatic cues, *Comp. Physiol. A*, 188: 503–512.
- ILSE, D. 1928** Über den Farbensinn der Tagfalter. *Z. Vergl. Physiol.*, 8: 658-692.
- JACOBS, G. H. 1993.** The distribution and nature of colour vision among the mammals. *Biol. Rev.* 68: 413–471.
- JACOBS, G. H., DEEGAN, J. F. 1994.** Sensitivity to ultraviolet light in the gerbil (*Meriones unguiculatus*): characteristics and mechanisms. *Vision Res.* 34: 1433–1441.

- JONES, C. D., OSORIO, D. 2004.** Discrimination of oriented visual textures by poultry chicks. *Vision Res.* 44: 83–89.
- KAMBUROĞLU, E., DÜRÜK, K., ÖZYOL, E. 2005.** Görmenin Biyokimyası, Türkiye Klinikleri J Ophthalmol, 14: 180-187.
- KAMİL, A. C., ROITBLAT, H. L. 1985.** The ecology of foraging behavior: implications for animal learning and memory. *Annu. Rev. Psychol.*, 36: 141-169.
- KATAYAMA, N., SUZUKI, N. 2002.** Cost and benefit of ant attendance for *Aphis craccivora* (Hemiptera: Aphididae) with reference to aphid colony size. *Can. Entomol.* 134: 241–249.
- KATAYAMA, N., SUZUKI, N. 2003.** Bodyguard effects for aphids of *Aphis craccivora* Koch (Homoptera: Aphididae) as related to the activity of two ant species, *Tetramorium caespitum* Linnaeus (Hymenoptera: Formicidae) and *Lasius niger* L. (Hymenoptera: Formicidae), *Appl Entomol Zool*, 38 (3): 427–433.
- KELBER, A. 1996.** Colour learning in the hawkmoth *Macroglossum stellatarum*, *The Journal Of Experimental Biology*, 199: 1127-1131.
- KELBER, A. 1997.** Innate preferences for flower features in the hawkmoth *Macroglossum stellatarum*, *The Journal of Experimental Biology*, 200: 827–836.
- KELBER, A. 1999.** Ovipositing butterflies use a red receptor to see green. *The Journal of Experimental Biology*. 202: 2619–2630.
- KELBER, A., HENIQUE, U. 1999.** Trichromatic colour vision in the hummingbird hawkmoth, *Macroglossum stellatarum* L., *J. Comp. Physiol. A*, 184: 535–541.
- KELBER, A., PFAFF, M. 1999.** True colour vision in the orchard butterfly, *Papilio aegeus*. *Naturwissenschaften*. 86: 221–224.
- KELBER, A., BALKENIUS, A., WARRANT, E. J. 2002.** Scotopic colour vision in nocturnal hawkmoths. *Nature*, 419: 922–925.
- KELBER, A., VOROBYEV, M., OSORIO, D. 2003a.** Animal colour vision – behavioural tests and physiological concepts. *Biol. Rev.*, 78: 81-118.
- KELBER, A., BALKENIUS A., WARRANT, E, J. 2003b.** Colour vision in diurnal and nocturnal hawkmoths. *Integr. Comp. Biol.*, 43: 571-579.
- KELBER, A. 2005.** Alternative use of chromatic and achromatic cues in a hawkmoth, *Proc. Royal Soc. B*, 272: 2143–2147.

- KEVAN, P. G. 1978.** In: Richards AJ (ed) The pollination of flowers by insects. Linnean Soc. Sympos. Series 51.
- KEVAN, P. G., BACKHAUS, W. G. K. 1998.** Color vision: Ecology and evolution in making the best of the photic environment. In *Color Vision: Perspectives from Different Disciplines* (ed. W. G. K. Backhaus, R. Kliegl and J. S. Werner), pp. 163–183. Berlin: De Gruyter.
- KIEPENHAUER, J. 1968.** The ability of colour distinction in the wood-ant *Formica polyctena* Förster, Zeitschrift für vergleichende Physiologie, 57: 409–411.
- KINOSHITA, M., SHIMADA, N., ARIKAWA, K. 1999.** Colour vision of the foraging swallowtail butterfly *Papilio xuthus*. J. Exp. Biol., 202: 95–102.
- KITAMOTO, J., OZAKI, K., ARIKAWA, K. 2000.** Ultraviolet and violet receptors express identical mRNA encoding an ultraviolet-absorbing opsin: Identification and histological localization of two mRNAs encoding shortwavelength-absorbing opsins in the retina of the butterfly *Papilio xuthus*. J. Exp. Biol., 203: 2887-2894.
- KNOLL, F. 1922.** Lichtsinn und Blütenbesuch des Falters von *Macroglossum stellatarum*. Abh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 12: 123–378.
- KRETZ, R. 1979.** A behavioural analysis of colour vision in the ant *Cataglyphis bicolor* (Hymenoptera, Formicidae), J. Comp. Physiol., 131: 217-233.
- KRÚDY, A. LADUNGA K. 2001.** Measuring wavelength discrimination threshold along the entire visible spectrum, Per. Pol. Mech. Eng., 45 (1): 41-48.
- KUGLER, H. 1943.** Hummeln als Blütenbesucher, Ergebn. Biol. 19: 143–323.
- KÜHN, A. 1924.** Versuche über das Unterscheidungsvermögen der Bienen und Fische für Spektrallichter. Nachr. D. Ges. Wiss. Göttingen. 1: 66–71.
- LABHART, T. 1974.** Behavioural analysis of light intensity discrimination and spectral sensitivity in the honeybee *Apis mellifera*, J. Comp. Physiol., 95: 203-216.
- LABHART, T. 1986.** The electrophysiology of photoreceptors in the different eye regions of the desert ant, *Cataglyphis bicolor*. J. Comp. Physiol. A, 158: 1–7.
- LABHART, T. 2000.** Polarization-sensitive interneurons in the optic lobe of the desert ant *Cataglyphis bicolor*. Naturwissenschaften, 87: 133–136.
- LAND, M. F., OSORIO, D. C. 2003.** Colour vision: Colouring the dark. *Curr. Biol.* 13, 83–85.

- LAUGHLIN, S. B. 1976.** The sensitivities of dragonfly photoreceptors and the voltage gain of transduction. *J. Comp. Physiol.* 111: 221–247.
- LAUGHLIN, S. B. 1981.** Neural principles in the peripheral visual system of invertebrates. In : Autrum HJ (ed) *Invertebrate visual centres and behaviour 1* (Handbook of sensory physiology, Vol VII / 6B) Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 133-280.
- LEHRER, M. 1999.** Dorsaventral asymetry of colour discrimination in bees. *J. Comp. Physiol. A* 184: 195–206.
- LIEBIG, J., HEINZE, J., HÖLLDOBLER, B. 1995.** Queen size variation in the Ponerine ant *Ponera coarctata*. *Pshche.*, 102: 1-12.
- LIEKE, E. E. 1981.** Graded and discrete receptor potentials in the compound eye of the Australian bulldog-ant (*Myrmecia gulosa*). *Biol.Cybern.* 40: 151–156.
- LIVINGSTONE, M., HUBEL, D. 1988.** Segregation of form, color, movement, and depth: anatomy, physiology, and perception. *Science*, 240: 740–749.
- LUBBOCK, J. 1929.** *Ants, bees, and wasps.* Kegan, London, England pp. 377.
- LUNAU, K., MAIER, E. J. 1995.** Innate colour preferences of flower visitors. *J. Comp. Physiol. A*, 177: 1–19.
- LYTHGOE, J. N. 1972.** The adaptation of visual pigments to the photic environment. In: Dartnall HJ (ed) *Photochemistry of vision* (Handbook of sensory physiology, vol VII / 1). Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 567–624.
- LYTHGOE, J. N. 1979.** *The ecology of vision.* Oxford, Clarendon Pres.
- LYTHGOE, J. N., PARTRIDGE, J. C. 1989.** Visual pigments and the acquisition of visual information. *J. Exp. Biol.*, 146: 1-20.
- MARAK, G. E., WOLKEN, J. J. 1965.** An action spectrum for the fire ant *Solenopsis saevissima*. *Nature*, 205: 1328–1329.
- MARTINOYA, C., BLOCH, S., VENTURA, D.F., PUGLIA. N. M. 1975.** Spectral Efficiency as measured by ERG in the Ant (*Atta sexdens rubropilosa*). *J. Comparative Physiology.* 104: 205–210.
- MAZOKHIN – PORSHNIAKOV, G. A. 1962.** Farbmetrischer beweis der trichomasie des farbensehens der bienen (am Biespiel der Hummeln). *Akad Nauk USSR Biofizika*, 7: 221–227.

- MENZEL, R. 1967.** Untersuchungen zum Erlernen von Spektralfarben durch die Honigbiene (*Apis mellifica*). *Z. Vergl. Physiol.*, 56: 22–62.
- MENZEL, R. 1973.** Evidence for color receptors in the Hymenoptera eye obtained from selective adaptation experiments. *T.-I.-T. Life Sci.*, 3: 95–100.
- MENZEL, R. 1975.** Colour receptors in insects. In: *The compound eye and vision in insects*, ed. G. A. Horridge. pp. 121–153. Oxford: Clarendon Press.
- MENZEL, R. 1979.** Spectral sensitivity and colour vision in invertebrates. In: Autrum H (ed) *Invertebrate photoreceptor (Handbook of sensory physiology, vol VII / 6A)*. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 503–580.
- MENZEL, R. 1981** Achromatic vision in the honeybee at low light intensities, *J. Comp. Physiol.*, 141: 389–393.
- MENZEL, R. 1985.** Learning in honeybees in an ecological and behavioural context. In : Hölldobler B, Lindauer M (eds) *Experimental behavioural ecology*. G. Fischer, Stuttgart, pp 55–74.
- MENZEL, R. 1985.** Colour pathways and colour vision in the honeybee. In *Central and Peripheral Mechanisms of Colour Vision* (ed. D. Ottoson), pp. 211–233. MacMillan.
- MENZEL, R., BACKHAUS, W. 1989.** Color vision in honeybees: Phenomena and physiological mechanisms. In Stavenga, D. G and Hardie, R. C. (Eds.), *Facets of Vision* (pp. 281–297). Berlin: Springer.
- MENZEL, R., BACKHAUS, W. 1991.** Color vision in insects. In Gouras, R. (Ed.), *Vision and visual dysfunction (Vol. VII, Perception of Color)*. pp. 262–293. London: Macmillan.
- MENZEL, R., BLAKERS, M. 1975.** Functional organization of an insect ommatidium with a fused rhabdom. *Cytobiol.* 11: 279–298.
- MENZEL, R., BLAKERS, M. 1976.** Colour receptors in the bee eye- morphology and spectral sensitivity. *J. Comp. Physiol.* 108: 11–33.
- MENZEL, R., KNAUT, R. 1973.** Pigment movement during light and chromatic adaptation in the retinula cells of *Formica polyctena* (Hymenoptera, Formicidae). *J. Comp. Physiol.* 86: 125–138.



- MENZEL, R., SHMIDA, A. 1993.** The ecology of flower colours and the natural colour vision of insect pollinators: the israeli flora as a study case. *Biol Rev.*, 68: 81–120.
- MENZEL, R., WEHNER, R. 1970.** Augenstrukturen bei verschiedengroßen Arbeiterinnen von *Cataglyphis bicolor* Fabr. (Formicidae, Hymenoptera). *Z. vergl. Physiol.*, 68: 446-449.
- MENZI, U. 1987.** Visual adaptation in nocturnal and diurnal ants. *J. Comp. Physiol. A*, 160: 11–21.
- MOLITOR, A. 1939.** Zum Farbensinn der Faltenwespen. *Zool. Anz.*, 126: 259-264.
- MOLLON, J. D. 1989.** “Tho’ she kneel’d in that place where they grew...”: The uses and origins of primate colour vision. *J. Exp. Biol.* 146: 21–38.
- MOTE, M. I., WEHNER, R. 1980.** Functional characteristics of photoreceptors in the compound eye and ocellus of the desert ant, *Cataglyphis bicolor*. *J. Comp Physiol.*, 137: 63-71.
- NEUMEYER, C. 1991.** Evolution of colour vision. In J. R. Cronly-Dillon & R. L. Gregory, *Vision and visual dysfunction. Evolution of the eye and visual system.* London: Macmillian Pres, Volume 2.
- OSORIO, D., BOSSOMAIER, T. R. 1992.** Human cone-pigment spectral sensitivities and the reflectances of natural surfaces. *Biol. Cybern.*, 67: 217–222.
- OSORIO, D., VOROBYEV, M. 1996.** Colour vision as an adaptation to frugivory in primates. *Proc. R. Soc. Lond. B* 263: 593–599.
- OSORIO, D., VOROBYEV, M. 2005.** Photoreceptor spectral sensitivities in terrestrial animals : Adaptations for luminance and colour vision, *Proc. R. Soc. B*, 272: 1745–1752.
- ÖZKÜTÜK, N. 2005.** Mikrodalga ve ultraviyole ile dezenfeksiyon uygulamaları, kullanım alanları genel özellikleri, 4. Ulusal Sterilizasyon Dezenfeksiyon Kongresi.
- PAPAJ, D. R., RAUSHER, M. D. 1987.** Components of conspecific host-plant discrimination by *Battus philenor* (Papilionidae). *Ecology*, 68: 245–253.
- PEAKALL, R., HANDEL, S. N., BEATTIE, A. J. 1991.** Ant pollination. In: Huxley, C. R. and Dutler, D. F. (Eds). *Ant-Plant Interactions.* Oxford University Pres, New York. pp. 421–429.

- PEITSCH, D., FIETZ, A., HERTEL, H., SOUZA, J. De, VENTURA, D. F., MENZEL, R. 1992.** The spectral input systems of Hymenopteran insects and their receptor-based colour vision. *J Comp Physiol A*, 170: 23–40.
- PLATEAU, F. 1901.** Observacion sur le phenomene de la constance chez quelques hymenopteres. *Ann. Soc. Entomol. Belg.*, 45: 56-83.
- PROKOPY, R. J., OWENS, E. D. 1983.** Visual detection of plants by herbivorous insects. *Annu. Rev. Entomol.* 28: 337–364.
- QUI, X., ARIKAWA, K. 2003.** Polymorphism of red receptors: sensitivity spectra of proximal photoreceptors in the small white butterfly *Pieris rapae crucivora*. *The Journal of Experimental Biology*, 206: 2787–2793.
- RAGUSO R. A., LIGHT, D. M., PICHERKY, E. 1996.** Electroantennogram responses of *Hyles lineata* (Sphingidae: Lepidoptera) to floral volatile compounds from *Clarkia breweri* (Onagraceae) and other moth-pollinated flowers. *J. Chem. Ecol.*, 22: 1735-1766.
- REEVES, P. J., KIM, J. M., KHORANA, H. G. 2002.** Structure and function in rhodopsin: A tetracycline-inducible system in stable mammalian cell lines for high-level expression of opsin mutants, *PNAS*, 99 (21): 13413-13418.
- RICHARDS, O. W., DAVIES, R. G. 1977.** *Imms' General Textbook of Entomolgy*. 10<sup>th</sup> ed. Vol. 1. Structure, Physiology and Development. Chapman and Hall, Newyork pp. 418.
- ROTH, H., MENZEL, R. 1972.** ERG of *Formica polyctena* and selective adaptation. In: *Inf. Proc. Vis. Syst. Arthr.* (R. Wehner ed.), pp. 177–181.
- SCHAERER, C., KOLB, G. 1987a.** Behavioural experiments on the visual processing of color stimuli in *Pieris brassicae* L. (Lepidoptera). *J. Comp. Physiol. A*, 160: 645–656.
- SCHAERER, S., NEUMEYER, C. 1996.** Motion detection in goldfish investigated with the optomotor response is 'color blind'. *Vision Res.*, 36: 4025–4034.
- SCHLICK- STEINER, B. C., STEINER, F. M., MODER, K., SEIFERT, B., SANETRA, M., DYRESON, E., STAUFFER, C., CHRISTIAN, E. 2006.** A multidisciplinary approach reveals cryptic diversity in western Palearctic *Tetramorium* ants (Hymenoptera: Formicidae). – *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 40: 259–273.

- SCHMIDT, R. F., THEWS, G. 1993.** Human Physiology. 7<sup>th</sup> ed., 234-73.
- SEIFERT, B. 1996.** Ameisen: beobachten, bestimmen. – Naturbuch Verlag, Augsburg, 352.
- SELTEN, R., SCHMIDA, A. 1988.** Pollinator foraging and flower competition in a game equilibrium model. *Game Theory Behav. Sci.*, 18: 3-67.
- SILBERGLIED, R. E. 1984.** Visual communication and sexual selection among butterflies. In: *The Biology of Butterflies* (symposium of the Royal Entomological Society of London, number 11). (Ed. By, R. I. Vane-Wright & P. R. Ackery), pp. 207-223, London : Academic Press.
- SNYDER, A. W., MENZEL, R., LAUGHLIN, S. B. 1973.** Structure and function of the fused rhabdom. *J. Comp. Physiol.*, 87: 99-135.
- SPAETHE, J., TAUTZ, J., CHITTKA, L. 2001.** Visual constraints in foraging bumblebees: flower size and color affect search time and flight behavior. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 98: 3898–3903.
- SPAETHE, J., BRISCOE, A. D. 2004.** Early duplication and functional diversification of the opsin gene family in insects. *Mol. Biol. Evol.*, 21: 1583–1594.
- SPRENGEL, C. K. 1793.** Das entdeckte Geheimnis der Natur in Bau und Befruchtung der Blumen. Reprint: Verlag J. Cramer, Lehre (1972).
- SRINIVASAN, M. V. 1985.** Shouldn't directional movement detection necessarily be "colour-blind?" *Vision Res.*, 25: 997–1000.
- SRINIVASAN, M. V., LEHRER, M. 1988.** Spatial acuity of honeybee vision and its spectral properties. *J. Comp. Physiol. A*, 162: 159–172.
- STAVENGA, D. G. 1989.** Pigments in compound eyes. In: Stavenga DG, Hardie RC (eds) *Facets of vision*. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 152–172.
- STAVENGA, D. G. 2002.** Colour in the eyes of insects. *J. Comp. Physiol. A*, 188: 337–348.
- STAVENGA, D. G., ARIKAWA, K. 2006.** Evolution of color and vision of butterflies. *Arthropod Struct. Dev.*, 35: 307–318.
- STEPHENS, W. S., KREBS, J. R. 1986.** Foraging theory. Princeton University Press.
- SURRIDGE, A. K., OSORIO, D., MUNDY, N. I. 2003.** Evolution and selection of trichromatic vision in primates. *Trends Ecol. Evol.*, 18: 198–204.

- SWIHART, C. A. 1971.** Colour discrimination by the butterfly, *Heliconius charitonius* Linn., *Animal Behaviour*, 19: 156-164.
- SWIHART, S. L. 1972.** The neural basis of color vision in the butterfly, *Heliconius erato*. *J. Insect Physiol.*, 18: 1015-1025.
- SWIHART, C. A., SWIHART, S. L. 1970.** Colour selection and learned feeding preferences in the butterfly, *Heliconius charitonius* Linn., *Animal Behaviour*, 18: 60-64.
- SWIHART, S. L., GORDON, W. C. 1971.** Red photoreceptors in butterflies. *Nature*, 231: 126–127.
- TRAYNIER, R. M. M. 1984.** Associative learning in the ovipositional behaviour of the cabbage butterfly, *Pieris rapae*. *Physiol. Entomol.*, 9: 465-472.
- TRAYNIER, R. M. M. 1986.** Visual learning in assays of sinigrin solution as an oviposition releaser for the cabbage butterfly, *Pieris rapae*. *Entomol. Exp. Appl.*, 40: 25-33.
- TSUNEKI, K. 1953.** On colour vision in two species of ants, with special emphasis on their relative sensitivity to various monochromatic lights. *Japanese Journal of Zoology*, 11: 187–221.
- TURNER, C. H. 1907.** The homing of ants: An experimental study of ant behaviour. *J. Comp. Neurol. Psychol.* 17. 367–434.
- VOROBYEV, M., OSORIO, D. 1998.** Receptor noise as a determinant of colour thresholds. *Proc. R Soc. London B*, 265: 351–358.
- VOROBYEV, M., MENZEL, R. 1999.** Flower advertisement for insects. In: *Adaptive mechanisms in the ecology of vision* (ed. S. Archer, M. B. A. Djamgoz, E. R. Loew, J. C. Partridge & S. Vallergera), pp. 537–553. Dordrecht: Kluwer.
- VOROBYEV, M., IBARRA, N. H. De, BRANDT, R., GIURFA, M. 1999.** Do “White” And “Green” lokk the same to a bee?, *Naturwissenschaften*, 86: 592-594.
- VOWLES, D. M., 1950.** Sensitivity of ants to polarized light, *Nature*, 165: 282-283.
- WAKAKUWA, M., STAWENGA, D. S., KURASAWA, M., ARIKAWA, K. 2004.** A unique visual pigment expressed in green, red and deep-red receptors in the eye of the small white butterfly, *Pieris rapae crucivora*. *The Journal of Experimental Biology*. 207: 2803–2810.

- WARRANT, E. J., KELBER, A., KRISTENSEN, N. P., 2003.** Eyes and vision. *In* N. P. Kristensen (ed), Handbook of zoology. Vol IV 36. Lepidoptera 2. De Gruyter, Berlin.
- WARRANT, E.J., KELBER, A., GISLÉN, A., GREINER, B., RIBI, W., WCISLO, W.T. 2004.** Nocturnal vision and landmark orientation in a tropical halictid bee. *Current Biology*, 14: 1309–1318.
- WASER, N. M. 1986.** Flower constancy : definition, cause, and measurement. *Am. Nat.*, 127: 593-603.
- WEHNER, R. 1976.** Polarized-light navigation by insects. *Scientific American*. 235: 106–114.
- WEHNER, R., TOGGWEILER, F. 1972.** Verhaltensphysiologischer Nachweis des Farbensehens bei *Cataglyphis bicolor* (Formicidae, Hymenoptera). *J. Comp. Physiol.*, 77: 239-255.
- WEISS, M. R. 1997.** Innate colour preferences and flexible colour learning in the Pipevine Swallowtail, *Animal Behaviour*, 53: 1043-1052.
- WHEELER, W. 1910.** *Ants: Their Structure, Development and Behavior*. New York: Columbia University Press.
- WOLF, E. 1932.** The visual intensity discrimination of the honey bee. *The Journal Of General Physiology*, 407–422.
- WYSZECKI, G., STILES, W. S. 1982.** *Color Science: concepts and methods, quantitative data and formulae*, 2nd edn. New York: Wiley.
- YANG, E. C., OSORIO, D. 1996.** Spectral responses and chromatic processing in the dragonfly lamina. *J. Comp. Physiol. A*, 178: 543–550.
- YOKOYAMA, S. 1994.** Gene duplications and evolution of the short wavelength-sensitive visual pigments in vertebrates. *Mol. Biol. Evol.*, 11: 32–39.
- ZACCARDI, G., KELBER, A., SISON-MANGUS, M. P., BRISCOE, A. D. 2006.** Color discrimination in the red range with only one long-wavelength sensitive opsin. *Journal of Experimental Biology*. 209: 1944–1955.
- ZENTALL, T. R., RILEY, D. A. 2000.** Selective attention in animal discrimination learning. *J Gen Psychol.*, 127: 45–66.

## 8. TEŐEKKÜR

Bu alıŐma esnasında deęerli bilgi birikiminin yanı sıra zaman ve mekan ayırt etmeksizin her tŸrlŸ maddi ve manevi yardımlarını da benimle paylaŐan, alıŐmanın her aŐamasında motive edici yaklaŐımı ile alıŐmanın son halini alması iin elinden geleni esirgemeyen Hocam Sayın Prof. Dr. Yılmaz AMLITEPE'ye ve maddi manevi desteklerini her zaman yanımda hissettięim en deęerli varlıęım aileme teŐekkŸrlerimi sunmayı bir bor bilirim.

## 9. ÖZGEÇMİŞ

18.06.1980 yılında İstanbul ilinde doğdum. İlköğrenimimi İslambey İlkokulunda tamamladım. Ortaöğrenimimi 1994 yılında Otakçılar Lisesinde, Lise tahsilimimi de 1997 yılında aynı lisede tamamladım. Aynı yıl girdiğim Trakya Üniversitesi Fen Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümü Lisans programından 2001 yılında mezun oldum. Aynı yıl Trakya Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü Biyoloji Anabilim Dalında Yüksek Lisans programına başladım. 2003 yılında “*Formica pratensis*’de (Hymenoptera: Formicidae) Renkli Görme ve Renge Bağlı Besin Kaynağı Yönü Seçimi” konulu tez ile bilim uzmanı oldum. Aynı yıl Trakya Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü Biyoloji Anabilim Dalında Doktora Programına başladım.