

T.C.
TRAKYA ÜNİVERSİTESİ
FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ

**Lasius alienus (Foerster, 1850) (Hymenoptera: Formicidae)'da
RENKLİ GÖRME VE RENK TONU AYIRIMININ
DAVRANIŞSAL ANALİZİ
Suna CENGİZ
YÜKSEK LİSANS TEZİ
BİYOLOJİ ANABİLİM DALI
DANIŞMAN: Prof. Dr. Yılmaz ÇAMLITEPE
2011
EDİRNE**

T.C.
TRAKYA ÜNİVERSİTESİ
FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ

Lasius alienus (Foerster, 1850) (Hymenoptera: Formicidae)'da RENKLİ GÖRME VE RENK TONU
AYIRIMININ DAVRANIŞSAL ANALİZİ

Suna CENGİZ

YÜKSEK LİSANS TEZİ
BİYOLOJİ ANABİLİM DALI

Bu tez 16/05/2011 tarihinde aşağıdaki jüri tarafından kabul edilmiştir:



Prof. Dr. Yılmaz ÇAMLITEPE
Jüri Başkanı



Doç.Dr. Zühal OKYAR
Üye



Yrd.Doç.Dr. M.Aktif SABANER
Üye

ÖZET

Lasius alienus türüne ait işçi karıncaların gerçek renkli görmeye sahip olup olmadıklarının belirlenebilmesi için Y-borudan oluşan ikili seçim düzeneğinde deneyler gerçekleştirilmiştir. İşçiler eş değer ışık şiddetine sahip 370 nm, 440 nm, 540 nm ve 640 nm'lik ışık uyarılarının çeşitli kombinasyonlarına her bir uyarı besin ödüllü olacak şekilde eğitilmişlerdir. İşçiler 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 göstermiştir.

İşçilerin renk tonları arasında ayırım yapıp yapamadıklarının belirlenebilmesi için Y-borudan oluşan ikili seçim düzeneğinde deneyler gerçekleştirilmiştir. İşçiler aralarındaki renk uzaklığı 40 nm olan 340–380 nm ve 510–550 nm'lik uyarılara Y-borudan oluşan ikili seçim düzeneğinde tekli ve ayrımsal koşullandırma prosedürleri kullanılarak eğitilmişlerdir. Test sonuçları işçilerin UV ve yeşil bölgelerde renk tonu ayırımı yapabildiklerini; bununla birlikte işçiler üzerinde uygulanan eğitim koşullarının ayırım performanslarını etkilediğini de göstermiştir. Hem renkli görmede hem de renk tonu ayırımında elde edilen sonuçlar bu tür için ilktir.

Anahtar Kelimeler: Hymenoptera, Formicidae, karıncalar, *Lasius alienus*, renkli görme, renk tonu ayırımı, fotoreseptör.

ABSTRACT

In order to reveal in which parts of spectrum they have a true colour vision ability, workers of the ant *Lasius alienus* were trained in a Y-maze apparatus to various combinations of monochromatic light stimuli of 370 nm, 440 nm, 540 nm 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 which the light intensities of 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 spectrum only. This clearly reveals that workers of the ant *L. alienus* are UV-green dichromatic.

In order to test putative fine colour discrimination ability, workers was trained by utilizing both absolute and differential conditioning procedures to light stimuli in UV and green range of 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 demonstrated that *L. alienus* workers are able to make discrimination between two closely light stimuli in UV and green range of spectrum. The results also show that training conditions have significant effect on ants' discrimination performance. The results obtained in both colour vision and fine colour discrimination experiments are new for this species.

Key Words: Hymenoptera, Formicidae, ants, *Lasius alienus*, colour vision, fine colour discrimination, photoreceptor.

İÇİNDEKİLER

1. GİRİŞ	1
2. GENEL BİLGİLER	10
2.1. ELEKTROMANYETİK SPEKTRUM VE IŞIK	10
2.1.1. <i>Gama ışınları</i>	11
2.1.2. <i>X ışınları</i>	11
2.1.3. <i>UV ışınları (Morötesi dalgalar)</i>	13
2.1.4. <i>Görünür ışık</i>	14
2.1.5. <i>Kızılötesi ışınlar</i>	14
2.1.6. <i>Mikrodalgalar</i>	15
2.1.7. <i>Radyo dalgaları</i>	15
2.2. RENK	15
2.3. GÖRME	16
2.4. BÖCEKLERDE GÖRME ORGANLARI	24
2.4.1. <i>Dermal reseptörler</i>	25
2.4.2. <i>Stemmata (Lateral oselluslar-Larval oselluslar)</i>	25
2.4.3. <i>Dorsal oselluslar</i>	25
2.4.4. <i>Bileşik gözler (Petek gözler)</i>	26
2.5. RENKLİ GÖRME	31
2.5.1. <i>Monokromasi</i>	32
2.5.2. <i>Dikromasi</i>	32
2.5.3. <i>Trikromasi</i>	32
2.5.4. <i>Tetrakromasi-Pentakromasi</i>	33
2.6. RENKLİ GÖRMENİN FONKSİYONLARI	34
2.7. RENKLİ GÖRMENİN BÖCEKLER SINIFINDAKİ DURUMU VE EVRİMİ	37
2.8. RENK TONU AYIRIMI (FINE COLOUR DISCRIMINATION)	40
3. MATERYAL VE METOD	51
3.1. KARINCALAR	51
3.2. DENEYSEL DÜZENEK	53
3.2.1. <i>İkili seçim düzeneği</i>	55
3.3. İPUÇLARININ ORTADAN KALDIRILMASI	56
3.4. EĞİTİM PROSEDÜRÜ	56
3.5. DENEYLER	57
3.5.1. <i>Renkli görme deneyleri</i>	57
3.5.2. <i>Renk tonu ayırımı deneyleri</i>	59
4. SONUÇLAR	61
4.1. RENKLİ GÖRME DENEYLERİ:	61
4.1.1. <i>Deney 1 (UV bölge renkli görme)</i>	61
4.1.2. <i>Deney 2 (Yeşil bölge renkli görme)</i>	62
4.1.3. <i>Deney 3 (Mavi bölge renkli görme)</i>	62
4.1.4. <i>Deney 4 (Kırmızı bölge renkli görme)</i>	63
4.2. RENK TONU AYIRIMI DENEYLERİ	64
4.2.1. <i>Deney 1 (UV bölgede renk tonu ayırımı)</i>	64
4.2.2. <i>Deney 2 (Yeşil bölge renk tonu ayırımı)</i>	66
5. TARTIŞMA	68
6. KAYNAKLAR	84
7. TEŞEKKÜR	95
8. ÖZGEÇMİŞ	96

1. GİRİŞ

Böceklerde renkli görmenin varlığı ilk defa Hymenoptera takımı içinde yer alan bal arısı *Apis mellifera*'da von Frisch (1914) tarafından tespit edilmiştir. Konu ile ilgili günümüz bilgilerinin çoğu, bal arıları ile yapılan renkli görme, renk öğrenme ve ayırım, renk değişmezliği, fotoreseptör tipleri vb. çalışmalardan kaynaklanmaktadır. *Apis mellifera* üzerinde gerçekleştirilen elektrofizyolojik (Peitsch vd. 1992) ve davranışsal (Labhart, 1974; Brandt ve Vorobyev, 1996; Giurfa vd. 1997; Hill vd. 1997; Brown vd. 1998; Lehrer, 1999; de Ibarra vd. 2000, 2001, 2002; Giurfa 2004) çalışmalar sonucunda bu türün elektromanyetik spektrumun 335 nm, 435 nm ve 540 nm'lerine maksimum duyarlılık gösteren UV, mavi ve yeşil fotoreseptörlere sahip bir trikromat olduğu belirlenmiştir.

Aynı takım içerisinde yer alan karıncalar spektral yeteneklerinin araştırılması konusunda ihmal edilmiş bir grup olarak göze çarpmaktadır. Karıncalar günümüzde 12.000'i aşan tür sayısı ile (<http://www.antbase.org/>) temsil edilen büyük bir gruptur ve spektral duyarlılıklarıyla ilgili yapılan araştırmalar günümüze kadar sadece 11 tür üzerinde gerçekleşmiştir (Tablo 1.1.).

Bu araştırmalar tarihsel sıralama içinde değerlendirildiğinde, ilk çalışmanın Tsuneki (1953) tarafından *Camponotus obscuripes* ve *Leptothorax spinosior* türleri üzerinde yapıldığı görülmektedir. Tsuneki, çalışmasında her iki türünde herhangi bir renk uyarısını öğrenme yeteneğine sahip olmadığını rapor etmektedir. Bu iki türün renkli görme yetenekleri ve monokromatik ışık uyarılarına karşı duyarlılıkları monokromatik ışık uyarılarıyla tek ya da iki taraflı aydınlatılabilen bir düzenek kullanılarak test edilmiştir. Karıncalar hem tek taraflı hem de iki taraflı aydınlanma koşullarında deneysel düzeneğe yerleştirilen kuluçka materyallerini yuvalarına taşımaları yönünde eğitilmişlerdir. Elde edilen veriler, karıncaların, düzenek iki taraflı olarak aydınlatıldığında, ışık şiddeti daha fazla olan uyarıyı tercih ettiklerini göstermektedir. Sonuç olarak Tsuneki'nin çalışmaları her iki türün de renk öğrenme yeteneklerinin olmadığını ve herhangi bir ışık uyarısına karşı verdikleri tepkinin sadece ışığın şiddet özelliği (akromatik) ile ilgili olduğunu göstermektedir.

Tablo 1.1. Günümüze kadar incelenen karınca türlerinde tespit edilen spektral duyarlılık değerleri ve kullanılan yöntemler.

Karınca türü	Spektral duyarlılık	Kullanılan teknik / Referans
<i>Camponotus obscripes</i> <i>Leptothorax spinosior</i>	Herhangi bir renk uyarana karşı ilişkili bir öğrenme yok, yönelim daima parlak olan uyarana	Davranışsal (Tsuneki, 1953)
<i>Solenopsis saevissima</i>	360, 505 ve 620 nm’lerde maksimum duyarlılık	Aksiyon spektrumu (Marak ve Wolken, 1965)
<i>Formica polyctena</i>	1) 325 ve 570 nm’lerde renk ayırımı 2) 361 ve 500 nm’de maksimum duyarlılığı olan UV ve yeşil fotoreseptörleri 3) Karanlık adaptasyonu sonrası 361 495 nm’lerde maksimumları olan duyarlılık eğrisi 4) Kromatik adaptasyon sonrası pigment hareketleri ile UV- yeşil duyarlılığı	Davranışsal (Kiepenhauer, 1968) Elektrofizyolojik (Roth ve Menzel, 1972) ERG (Menzel, 1973) 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 2) Polarize ışık oriyantasyonunda UV fotoreseptörlerinin kullanımı 3) UV ve yeşil duyarlılığı 4) 342, 425, 505 ve 570 nm’ler spontan spektral duyarlılık fonksiyonu. 382, 449 ve 550 nm’lerde dalga boyu ayırımı fonksiyonu	Davranışsal (Wehner ve Toggweiler, 1972) Davranışsal (Duelli ve Wehner, 1973) İntraselüler (Herrling, 1976) Davranışsal (Kretz, 1979)
<i>Myrmecia gulosa</i>	UV ve yeşil duyarlılığı	Elektrofizyolojik (Lieke, 1981)
<i>Atta sexdens</i> <i>rubropilosa</i>	500 nm civarında maksimum duyarlılık	Elektrofizyolojik (Martinoya vd. 1975)
<i>Formica pratensis</i>	Kırmızı bölgede duyarlılık	Davranışsal (Çamlitepe vd. 2006)
<i>Formica cunicularia</i>	UV ve yeşil duyarlılığı	Davranışsal (Aksoy, 2007)
<i>Tetramorium caespitum</i>	1) UV ve yeşil duyarlılığı 2) Yeşil bölgede ayırmsal şartlandırma prosedüründe renk tonu ayırımı yeteneği.	Davranışsal (Üren Yıldırım, 2009)
<i>Formica cunicularia</i> <i>Cataglyphis aenescens</i>	1)UV bölgede ayırmsal şartlandırma prosedüründe, yeşil bölgede hem tekli hem de ayırmsal şartlandırma prosedüründe renk tonu ayırımı yeteneği 2)Yeşil bölgede ayırmsal koşullandırma prosedüründe renk tonu ayırımı	Davranışsal (Camlitepe ve Aksoy, 2010) Davranışsal (Camlitepe ve Aksoy, 2010)

Marak ve Wolken (1965) ateş karıncası *Solenopsis saevissima* türü ile çalışmış ve monokromatik ışık uyarılarına vermiş oldukları tepkileri kaydetmişlerdir. Araştırmacılar ateş karıncalarının 360 nm, 505 nm ve böcekler arasında yaygın bir özellik olmayan spektrumun kırmızı bölgesine karşılık gelen 620 nm’lerde maksimum duyarlılık gösterdiklerini tespit etmişlerdir. Ateş karıncasında gözlenen kırmızı bölge duyarlılığı Marak ve Wolken tarafından retinula hücrelerini çevreleyen pigment granüllerine ya da görünür ışığın kırmızıya yakın kısmını geçirip diğer kısımlarını geçirmeyen ayırıcı filtreler gibi görev yapan monokromların olası etkilerine bağlanmıştır. Bununla birlikte, aksiyon spektrumu ile fotoreseptör duyarlılığı birbirinden farklı şeyler olduğundan, kırmızı bölge duyarlılığını özelleşmiş bir fotoreseptör tipiyle doğrudan ilişkilendirmek mümkün değildir.

Spektral özellikleri elektrofizyolojik ve davranışsal olarak incelenen diğer bir karınca türü de *Formica polyctena*’dır. Kiepenhauer (1968) yaptığı davranışsal çalışmada bu türün UV-yeşil dikromat olduğunu ileri sürmüştür. Roth ve Menzel (1972)’in elektrofizyolojik çalışmalar sonucu elde ettiği ERG verileri *Formica polyctena*’nın 361 nm ve 500 nm’lerde maksimum duyarlılık gösteren UV ve yeşil fotoreseptörlere sahip olduğunu göstermiştir. Roth ve Menzel (1972) aynı çalışmada *F. polyctena* işçilerini spektrumun farklı bölgelerindeki ışık uyarılarına kullanarak selektif adaptasyona tabi tutmuş ve elde ettiği selektif adaptasyon eğrilerinin ERG sonuçlarını destekleyecek biçimde olduğunu, dolayısıyla bu türün UV ve yeşil fotoreseptörlere sahip olduğunu ileri sürmüştür. Menzel ve Knaut (1973) 337 nm, 447 nm ve 591 nm’lik ışık uyarılarına kullanarak *F. polyctena* işçilerinin retinula hücrelerindeki pigment hareketlerini inceleyerek bu sonuçları destekler nitelikte veriler elde etmiştir. Elde edilen pigment dağılım modellerine göre, UV adaptasyonundan sonrasında yalnızca 2 küçük retinula hücrelerindeki pigmentlerin, sarı adaptasyonu sonrasında ise yalnızca 6 büyük retinula hücrelerindeki pigmentlerin rabdoma yakın konumlandıkları tespit edilmiştir. UV ve sarı ışık uyarılarına adaptasyon sonrası bu pigmentlerin birbirinden bağımsız hareket sergilemeleri UV ve yeşil fotoreseptörlerin varlığına işaret etmektedir. Menzel (1973) tarafından ERG kullanarak da *F. polyctena* işçilerinin petek gözlerinin spektral özellikleri incelenmiştir. Karanlık adaptasyonu sonrasında 361 nm ve 495 nm’lerde pik noktaları olan bir spektral duyarlılık eğrisi elde edilmiştir.

Karıncalarla ilgili renkli görme çalışmalarına ait literatür incelendiğinde çöl karıncası *Cataglyphis bicolor* türünün en çok çalışılan türlerden birisi olduğu görülmektedir. Bu tür ile yapılan ilk çalışma Wehner ve Toggweiler (1972)'a ait olup araştırmacılar işçileri, dış gezileri esnasında eğitip, çeşitli monokromatik uyarılara karşı vermiş oldukları tepkileri davranışsal olarak kaydederek spektral duyarlılık fonksiyonları ve dalga boyu ayırımı fonksiyonlarını elde etmişlerdir. Bu tür için spektral duyarlılık fonksiyonunun UV bölgede $\lambda_{\max}= 350$ nm, mavi-yeşil bölgede $\lambda_{\max}= 500-520$ nm ve kırmızı bölgede $\lambda_{\max}= 600$ nm olan 3 pik noktasına, dalga boyu ayırım fonksiyonunun ise 380 nm ve 550 nm'lerde 2 pik noktasına sahip olduğu belirlenmiştir. Elde edilen tüm bulgular değerlendirilerek *C. bicolor*'un trikromatik renkli görme yeteneğine sahip olduğu ileri sürülmüştür.

Diğer bir çalışmada Duelli ve Wehner (1973) tarafından besin arama sırasında karıncaların görüş açılarının önüne 410 nm'den daha düşük dalga boylarının geçişini engelleyen spektral filtreler yerleştirilmesi sonucunda çöl karıncalarının yönlerini bulamadıkları tespit edilmiş, dolayısıyla polarize ışık oriyantasyonunda UV fotoreseptörlerinin kullanıldığı belirlenmiştir.

Herrling (1976) ise elektron mikroskobu ile *C. bicolor*'un petek gözlerini incelemiş ve 3 farklı tipte ommatidyum tespit etmiştir. Bunlardan Tip III olarak adlandırdığı ommatidyumlardaki dört büyük retinula hücrelerinin uzun dalga boyu fotoreseptörleri, küçük olan diğer dört hücrenin ise muhtemelen kısa dalga boyu (UV) fotoreseptörleri olduğunu ileri sürmüştür. Sonuç olarak Wehner ve Toggweiler tarafından ileri sürülen trikromatlığın UV ve yeşil bölgelerdeki duyarlılık kısmı Herrling'in bulguları tarafından desteklenmiştir.

Kretz (1979) *C. bicolor* işçilerini "Y" şeklindeki bir düzenekte 320–627 nm'ler arasındaki 20 monokromatik ışık uyarımına eğiterek test etmiştir. Kretz' in sonuçlarına göre, *C. bicolor* işçilerinin spektral duyarlılık fonksiyonları 342 nm (UV), 425 nm (mavi), 505 nm (yeşil) ve 570 nm'lerde (sarı) 4 pik noktası ile karakterize edilmiştir. Kretz, tespit ettiği bu pik noktalarının bu bölgelerdeki reseptör tipleriyle doğrudan ilişkilendirmenin mümkün olup olmadığını belirlemek amacıyla karıncaları selektif kromatik adaptasyon sonrasında tekrar test etmiştir ve elde edilen sonuçlar *C. bicolor* türünün tetrakromat renkli görme yeteneğine sahip olduğu hipotezini destekler nitelikte çıkmıştır. Diğer yandan, Kretz'in *C. bicolor* ile yaptığı dalga boyu ayırımı fonksiyonu

deneylerinden elde edilen bulgulara göre test edilen 16 farklı dalga boyu arasında karıncaların tercihleri UV (382 nm), mavi (449 nm) ve yeşil-sarı (550 nm) bölgelerde pik göstermiştir. Sonuç olarak Kretz tarafından *C. bicolor*'un spektrumun UV, mavi, mavi-yeşil ve yeşil-sarı bölgelerine özelleşmiş dört farklı fotoreseptöre sahip olduğu ileri sürülmüştür.

Hymenoptera grubu içinde λ_{\max} değeri 550 nm'den büyük olan fotoreseptörler yaygın olmadığından dolayı Kretz tarafından *C. bicolor*'da 570 nm'de duyarlı olduğu ileri sürülen dördüncü bir fotoreseptör tipinin varlığı dikkat çekici olan noktadır. Böceklerde atasal olarak UV, mavi ve yeşil olmak üzere 3 fotopigment tipinin varlığı bilinmektedir (Briscoe ve Chittka, 2001). Bununla birlikte, kırmızı fotoreseptörler Hymenoptera grubu içinde yaygın olmayıp yalnızca 3 Symphyta türü (*Xiphydria camelus*, *Tenthredo scrophulariare*, *T. campestris*) ve bir andrenid arı (*Callonychium petuniae*) ile temsil edilmektedir (Briscoe ve Chittka, 2001). Kretz, bu uzun dalga boyu fotoreseptörü ile ilgili 3 olasılık ileri sürmüştür: Birinci olasılık; *C. bicolor* işçilerinin petek gözlerindeki ommatidyumlar 8 distal ve 1 proksimal retinula hücresinden oluştuğu bilinmektedir. Proksimal hücrede yer alan 530–540 nm'ye duyarlı fotopigmentin duyarlılığı UV, mavi, yeşil dalga boylarına karşı filtre görevi yapan distal hücreler tarafından yalıtılacaktır, böylece proksimal hücrenin duyarlılığı daha uzun dalga boylarına kaymış olacaktır. İkinci olasılık; komşu rabdomerler arasındaki optik bağlantının lateral filtrasyon etkisine yol açmasıyla uzun dalga boyu duyarlılığı açıklanabilir. Üçüncü olasılık; yalıtım pigment granüllerinin göç hareketleri ile oluşan lateral filtrasyon etkisi yeşil fotopigmentinin uzun dalga boylarına ait fotonları yakalama olasılığını artırabilmektedir. Örneğin, su akrepleri (Bruckmoser, 1968) ve kerevitteki (Goldsmith, 1978) böylesi bir yalıtım pigmenti etkisi 30–35 nm'lik bir kaymaya neden olmuştur.

Kretz (1979) tarafından belirtilenlerin yanı sıra diğer bir olasılık ise, duyarlılık eğrisi uzun dalga boylarına kayan yeşil fotoreseptörlerin uzun dalga boyu bölgesinden gelen fotonlar tarafından da uyarılabileceğidir (foton yakalama-photon catch). Böyle bir uzun dalga boyu duyarlılığı ışığın akromatik ipuçlarına bağlı olarak meydana gelmektedir. Bu durum Kelber ve Henique (1999) tarafından *Macroglossum stellatarum* güvesinde de gösterilmiştir.

Martinoya vd. (1975) tarafından *Atta sexdens rubropilosa* işçileri karanlık adaptasyonuna tabi tutulduktan sonra karıncaların 425–650 nm’ler arasındaki dalga boylarına verdikleri tepkiler ERG ile incelenmiştir. Sonuç olarak maksimum duyarlılığın 500 nm civarında verildiği tespit edilmiştir. Bunun yanı sıra yapılan çalışmaya neden UV bölgenin dâhil edilmediği ile ilgili bir açıklama yapılmamıştır ancak; bu türün de günümüze kadar çalışılan türlerde olduğu gibi UV reseptörüne sahip olma olasılığı çok yüksektir.

Myrmecia gulosa karıncası üzerinde Lieke (1981) tarafından gerçekleştirilen intraselüler çalışmada retinula hücrelerinden elde edilen reseptör sinyalleri kaydedilerek bilgisayar ortamında değerlendirilmiştir. Elde edilen verilere göre bu karıncanın UV ve yeşile duyarlı dikromatik renkli görme yeteneğine sahip olduğu ileri sürülmüştür.

Karıncalar, uzun süre arılar ve diğer pek çok böcek türü gibi kırmızı körü olarak kabul edilmişler ve karıncaları gözleme kolaylığı sağlaması nedeniyle tüm deneysel çalışmalar loş kırmızı ışık altında gerçekleştirilmiştir. Ancak *Lasius niger* (Depickere vd. 2004) ve *Formica pratensis* (Çamlıtepe vd. 2006) türleri üzerinde yapılan çalışmalar sonucunda bu varsayımın aksi yönünde bilgiler elde edilmiştir. *L. niger* türünün majör ve minör işçileri üzerinde Depickere vd. tarafından gerçekleştirilen çalışmada karanlık ve kırmızı ışık uyarınının bu türün toplanma davranışını nasıl etkilediği incelenmiştir. Majör ve minör işçi sınıfı arasında zamansal ve grup büyüklüğü açısından farklılıklar olmasına rağmen, kırmızı ışık uyarınının işçiler üzerinde toplanma davranışını meydana getirdiği gözlemlenmiştir. Depickere vd. *L. niger* karıncasının petek gözlerinde kırmızı dalga boyuna özelleşmiş bir fotoreseptör olmaması sebebiyle, kırmızı ışığın oselluslar tarafından algılanmış olabileceğini belirtmişlerdir. *F. pratensis* üzerinde Çamlıtepe vd. (2006) tarafından gerçekleştirilen renkli görme çalışmalarında ise bu türün kırmızı dalga boyunu algılayan özelleşmiş bir fotoreseptöre sahip olmamasına rağmen spektrumun kırmızı bölgesindeki ışık uyarılarına duyarlılık ve oriyantasyon gösterdiği belirtilmektedir. Karıncalar dairesel oriyantasyon platformunda besin ödüllü olarak 590 nm, 610 nm, 630 nm ve 650 nm’lik ışık uyarılarına eğitildikten sonra test edilmişlerdir. Gerçekleştirilen kontrol testlerinde karıncalar 590 nm, 610 nm ve 630 nm’lik uyarılara karşı anlamlı bir yönelim gösterirken 650 nm’lik uyarın ile test edildiklerinde rastgele dağılım göstermişlerdir. Tespit edilen bu kırmızı dalga boyu duyarlılığı büyük olasılıkla yeşil fotoreseptörünün maksimum duyarlılık değerinden

daha uzun dalga boyu bölgesinden gelen fotonlar tarafından uyarılabilmiş olmasıdır (foton yakalama). Her iki çalışmada da gözlemlenen bu kırmızı bölge duyarlılığı gerçek renkli görme tanımından uzak olup, ışığın akromatik ipuçlarına dayanarak ortaya çıksa da karıncaların oriyantasyonlarının belirli bir şiddet değerine sahip ışık uyarılarından etkilenebildiği gösterilmiştir.

Formica cunicularia türü üzerinde ise Aksoy (2007) tarafından davranışsal deneyler gerçekleştirilmiştir. Renkli görme deneyleri için *F. cunicularia* işçileri, Y-borudan oluşan ikili seçim düzeneğinde, 370 nm, 440 nm, 540 nm ve 640 nm'lik dalga boylarının farklı ikili kombinasyonlarına besin ödüllü olarak eğitilip test edilmiştir. Elde edilen verilere göre bu türün işçilerinin UV ve yeşil dikromatik renkli görme sistemine sahip oldukları belirlenmiştir.

Karıncalar üzerinde yapılan bir diğer çalışma Üren Yıldırım (2009) tarafından *Tetramorium caespitum* türü üzerinde gerçekleştirilmiştir. *T. caespitum* karıncasının renkli görme yeteneğinin araştırıldığı deneylerde, Y-borudan oluşan ikili seçim düzeneğinde besin ödüllü olarak 370 nm, 440 nm, 540 nm ve 640 nm'lik dalga boylarının farklı ikili kombinasyonlarına eğitilerek test edilmişlerdir. Elde edilen verilere göre *T. caespitum* işçilerinin spektrumun UV ve yeşil bölgesine duyarlılık gösterdiği ve bu duyarlılığın ışık şiddetinden bağımsız bir şekilde gerçek renkli görmeye dayandığı belirtilmiştir.

T. caespitum karıncasının spektrumun aynı renk bölgesine karşılık gelen birbirlerine çok yakın iki dalga boyu arasındaki ayırım yeteneklerinin ölçüldüğü çalışmada işçiler duyarlı oldukları tespit edilen spektrumun UV ve yeşil bölgelerinde tekli ve ayımsal şartlandırma prosedürüne maruz bırakılarak eğitilip test edilmişlerdir. Elde edilen sonuçlar doğrultusunda *T. caespitum* türünün UV bölgede renk tonu ayırımı yeteneğine sahip olmadığı gösterilmiştir. Spektrumun yeşil bölgesinde ise işçiler sadece ayımsal şartlandırma prosedürüne maruz bırakıldığında eğitildikleri dalga boyunu alternatif dalga boyundan ayırt edebildiklerinden *T. caespitum* işçilerinin bu bölgede renk tonu ayırımı yeteneğine sahip olduğu ancak ayırımdaki performansları üzerinde eğitimde uygulanan koşulların etkili olduğu belirtilmiştir.

Camlitepe ve Aksoy (2010) tarafından *Cataglyphis aenescens* ve *F. cunicularia* işçilerinin üzerinde gerçekleştirilen renk tonu ayırımı deneylerinde ise karıncaların duyarlı oldukları spektrum bölgesinden seçilen ve birbirlerine çok yakın iki dalga boyu

arasındaki ayırım yetenekleri ölçülmüştür. İşçiler, bir tarafta pozitif uyarının olduğu diğer tarafta hiçbir ışık uyarınının olmadığı tekli ve her iki tarafta da ışık uyarınının olduğu ayırmsal şartlandırma prosedürüne tabi tutularak eğitilip test edilmişlerdir. *F. cunicularia* işçilerinin UV bölgede sadece ayırmsal şartlandırma prosedürüne tabi tutulduğunda eğitildiği dalga boyunu alternatif dalga boyundan ayırt edebildiğinden bu bölgede renk tonu ayırımı yeteneğine sahip olduğu fakat ayırımdaki performansları üzerinde eğitimde uygulanan koşulların etkili olduğu belirtilmiştir. Yeşil bölgede ise işçiler, her iki eğitim prosedüründe de eğitildikleri dalga boyunu alternatif dalga boyundan ayırt edebildiklerinden *F. cunicularia* karıncasının bu bölgede gelişmiş bir renk tonu ayırım yeteneğine sahip olduğu tespit edilmiştir. *C. aenescens* işçilerinin ise UV bölgede her iki eğitim prosedürüne de maruz bırakıldıklarında eğitildikleri dalga boyunu alternatif dalga boyundan ayırt edemedikleri gözlenmiştir. Yeşil bölgede ise işçilerin tekli şartlandırma prosedürü ile eğitildiklerinde renk tonu ayırımı yapamadığı ancak, ayırmsal şartlandırma prosedürüne tabi tutulduklarında bu ayırımı yapabildikleri belirtilmiştir.

Karıncalar türleri arasında görme tamamen toprak altı türlerinde (hypogaeic) total körlükten, büyük gözlü toprak üstü (epigaeic) formlardaki arı benzeri görsel netliğe kadar farklılık göstermektedir (Depickere vd. 2004). Günümüzde 12. 000'i aşan tür sayısı ile temsil edilen, bununla birlikte farklı habitat tercihlerine, beslenme alışkanlıklarına, besin arama davranışlarına ve ommatidyal optiğe sahip olan karıncalar ile gerçekleştirilen renkli görme sistemleri ile ilgili çalışmaların yalnızca 11 tür üzerinde olması bu alandaki büyük eksikliği göstermektedir.

Dolayısıyla bu çalışmada, *Lasius alienus* işçilerinin davranışsal olarak;

- a) Dalga boyu ayırımı (renkli görme) yapıp yapmadıklarının tespiti,
- b) Dalga boyları birbirine çok yakın ve spektrumun aynı renk bölgesine karşılık gelen uyarınlar arasında ayırım (renk tonu ayırımı) yapıp yapmadıklarının tespiti amaçlanmıştır.

Elde edilecek sonuçlar karıncaların spektral özellikleri ile ilgili bilgilerdeki eksikliklere katkıda bulunmasının yanı sıra karıncalar üzerinde gerçekleştirilecek davranışsal ve fizyolojik çalışmalara da temel bilgi katkısı da sağlayacaktır.

Sonuç olarak bu tür çalışmaların devamı hem karıncalar hem de diğer böcek gruplarında renkli görme sisteminin ve mekanizmasının açıklanabilmesi, bilim

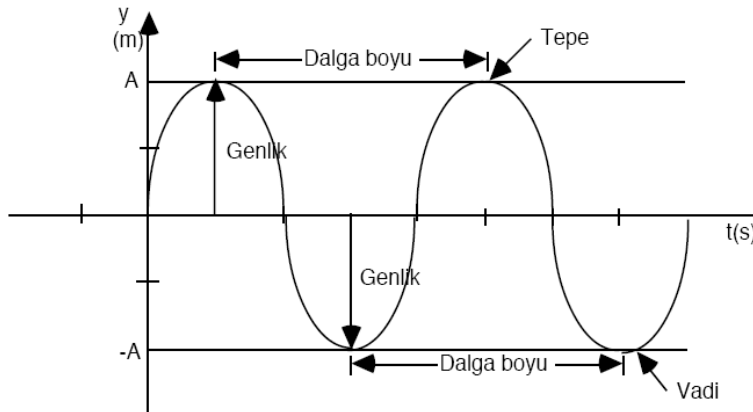
dünyasında iyi bir şekilde yerleşmesi ve türler arasındaki yaygınlığının ve filogenetik ilişkilerinin (örneğin yaşadıkları ortama, beslenme sistemlerine-nokturnal ya da diurnal olup olmadıklarına ve buna benzer olarak karıncaların davranış ekolojisinde önemli olabilecek stratejilerin ne yönde ve hangi etmenlerle birlikte evrimsel olarak geliştiği gibi) tespiti açısından önemli görülmektedir.

2.GENEL BİLGİLER

2.1. Elektromanyetik Spektrum ve Işık

Dalga boşlukta ve madde içinde yayılabilen ritmik bir olaydır. Bir ip ile yaratılan dalga, bir tepe ve bir vadiye sahiptir. Tepeye karın, vadiye ise çukur adı verilir (Şekil 2.1.). Her dalga belli bir dalga boyuna sahiptir. Bir karından bir karına olan toplam mesafeye bir dalga boyu adı verilir. Genlik, bir dalganın normal konumundan yükselme ve alçalma mesafesidir. Dalganın enerjisi artarken, genlik de artar. Tüm dalgalar belli bir frekansa sahiptir. Frekans, bir saniyede belli bir noktadan geçen dalgaların sayısıdır. Bir dalganın frekansı ve dalga boyu arasında bir ilişki vardır. Bir dalganın dalgaboyu artarsa, frekansı azalır. Dalgaboyu uzun dalgalar düşük bir frekansa, kısa dalgalar ise yüksek bir frekansa sahiptir. Bir dalganın hızı ise dalganın frekansı ve dalga boyunun çarpımıdır.

Eğer dalgalar, dalga boyu ve frekanslarına göre düzenlenirse, elektromanyetik spektrum (tayf) elde edilmiş olur. Bir başka deyişle, elektromanyetik spektrum, gama ışınlarından radyo dalgalarına kadar bilinen tüm elektromanyetik dalgaları içeren dizilimdir ve elektromanyetik dalgalar elektrik ve manyetizma ile elde edilebilirler (Şekil 2.2.).



Şekil 2.1. Bir dalga ve özellikleri.

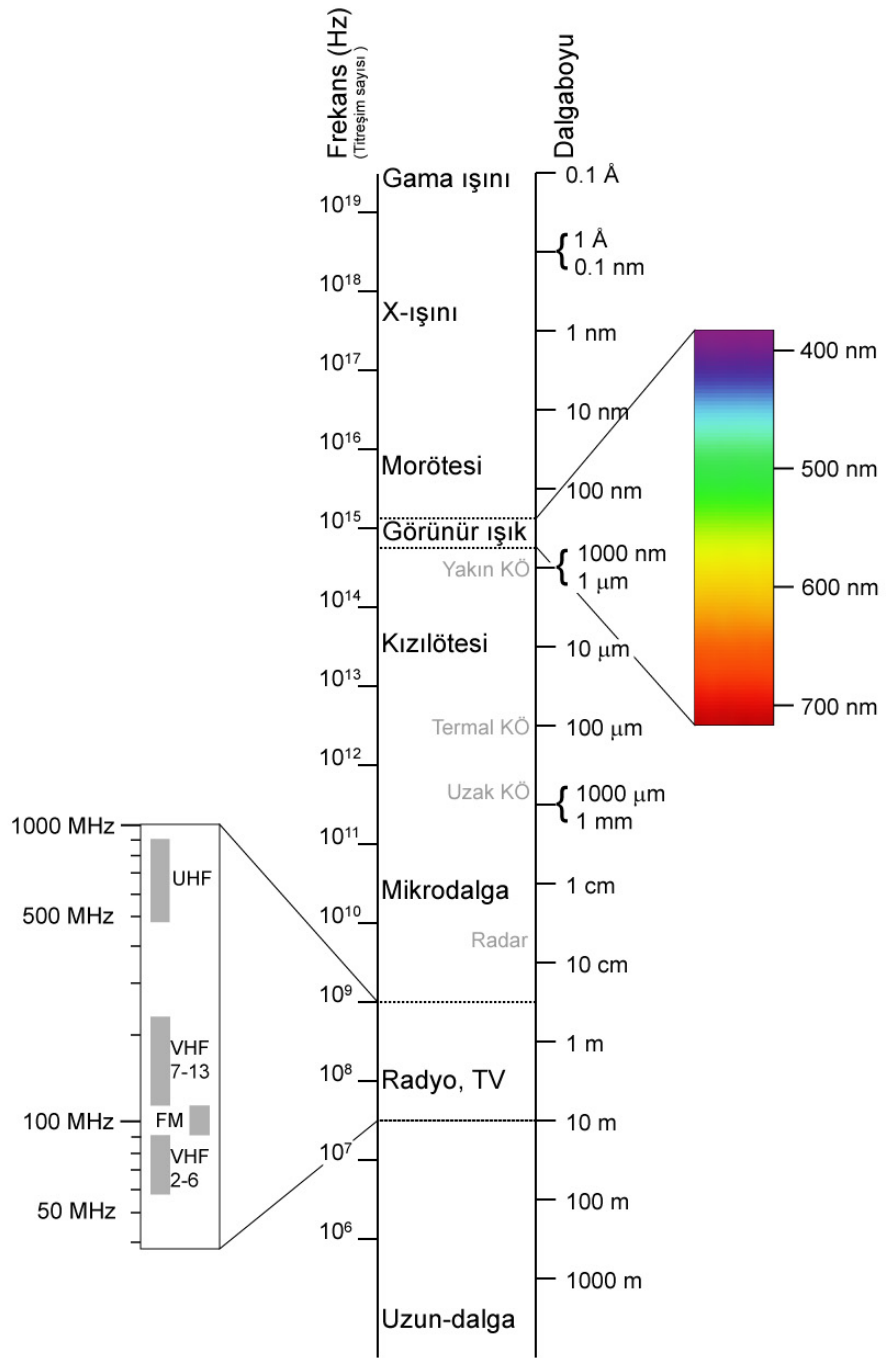
Elektromanyetik spektrumu oluşturan tüm dalgalar enine dalgalardır. Bu dalgalar, foton adı verilen paketler veya küçük demetler halinde taşınırlar. Foton, ışımaya dalga enerjisi taşıyan bir parçacıktır. En güçlü mikroskop ile bile görülemeyecek kadar küçüktür. Fotonlar boşlukta saniyede 300.000 km yol alırlar. Fotonlar o kadar çok hızlı hareket ederler ki bunlar bir saniyede yeryüzü etrafında yedi kez dolanırlar. Elektromanyetik enerji fotonları uzaydan geçebilirler. Işık ışınları ve görünmez ışımaya ışınları da foton akımından ibarettir. Elektromanyetik ışımaya dalgalarının dalga boyları 10^{10} metre ile (elektrik dalgaları) 10^{-16} metre (kozmetik ışınlar) arasında değişir. Bundan dolayı, çok düşük elektromanyetik dalga frekansları ile çok yüksek kozmetik ışınların frekansları arasında frekanslar değişme gösterirler. En yüksek frekanslı dalgalar, en büyük enerjiye sahiptirler.

2.1.1. Gama ışınları

0.01 nm'den daha küçük dalga boylu ışınlardır. Gama ışınları, elektromanyetik spektrumun en kısa dalga boyuna buna bağlı olarak da en yüksek enerjiye ve frekansa sahip olan bölgesine karşılık gelmektedir. Gama ışınları pulsarlar, kara delikler ve kuazarlar gibi cisimlerde meydana gelen şiddetli nükleer tepkimeler ve süpernova patlamaları sonucunda oluşurlar. Gamma ışınları canlı hücreleri öldürebilir.

2.1.2. X ışınları

0.01 ile 10 nm arasında dalga boyuna sahip ışınlardır. Elektromanyetik spektrumda gama ışınlarından daha uzun dalga boyuna dolayısıyla daha düşük enerjiye ve frekansa sahip olan ışınlardır. 1895'te Wilhelm Conrad ROENTGEN tarafından keşfedilmiş ve sınıflandırmada nereye ait olduğunu bilmediğinden bu ışınlar X ışınları adını vermiştir. Uzayda bulunan, kara delikler, nötron yıldızları, çift yıldız sistemleri, süpernova kalıntıları, yıldızlar, Güneş ve hatta çoğu gezegenler X-ışınımı yaymaktadırlar. Tıpta tanı aracı olup aynı zamanda kanserli hücreleri öldürmek için tedavi amaçlı olarak da kullanılmaktadır.



Şekil 2.2. Elektromanyetik spektrum (Louis E. Keiner, Coastal Carolina University, http://tr.wikipedia.org/wiki/Elektromanyetik_tayf)

2.1.3. UV ışınları (Morötesi dalgalar)

10 ile 400 nm arasında dalga boyuna sahip ışınlardır. Mor ötesi (ultraviyole UV) görünür bölgeden daha kısa dalga boylarına sahiptir. Güneş UV radyasyonunu UVA, UVB ve UVC bantları şeklinde yayar. Dünyamızın ozon tabakası bu UV radyasyonunun %97-99'unu bloke eder. Yeryüzüne ulaşan UV radyasyonunun %98.7'si UVA'dır. Bu üç bölge, mor ötesi ışığın dalga boyuna ve mor ötesi ışınımın frekansına bağlı olarak, bunların enerjileri ile de ifade edilmektedir. UVA olarak kısaltılan yakın mor ötesi, görünür bölgeye yakın olurken, UVC olarak kısaltılan mor ötesi, X-ışınlarına yakın bölgelere karşılık gelen en enerjik kısımdır (Tablo 2.1.). Genç, sıcak yıldızlar da bol miktarda UV ışık üretirler ve yıldızlararası uzayı bu yüksek enerjili ışınlarla yıkarlar. Lambalar, gaz deşarjları ve de yıldızlar UV kaynaklarıdır. UV ışınları doğal nesnelere farklı şekilde yansıtılmasından dolayı böcek gözünde insan gözünün göremediği gizli modeller meydana getirir. Bu nedenle çiçeklerin polenleri ve nektarları insanlara tamamen aynı renkte görünürken UV yansıması sonucunda böcekler için farklı renklerde görünebilirler (Şekil 2.3). Beslenme, kur yapma ve avın tanınması davranışlarda böcek kanatları veya diğer hayvanların vücutları üzerindeki bu ve buna benzer yansımalar önem taşımaktadır. UV ışınması mikroorganizmaları öldürdüğünden tıpta sterilizasyon işlemlerinde kullanılmaktadır. Güneş ışığı derimize çarptığında UV ışınması D vitamininin aktifleşmesini sağlar. Bazı yiyecekler uzun süre UV ışığına maruz bırakılırsa D vitamini içeriklerinde artış gözlenir. Ancak UV ışınmasına aşırı maruz kalma deri kanserine yol açabilir.



Şekil 2.3. a) Normal ışık altında. b) UV ışık altında.

Tablo 2.1. UV radyasyonu (http://en.wikipedia.org/wiki/Uv_light).

İsim	Kısaltma	Dalga boyu aralığı	Foton başına enerji
Ultraviyole A, ya da siyah ışık	UVA	400 nm–315 nm	3.10–3.94 eV
Ultraviyole B	UVB	315 nm–280 nm	3.94–4.43 eV
Ultraviyole C	UVC	280 nm–100 nm	4.43–12.4 eV

2.1.4. Görünür ışık

Görünür ışık dalgaları, elektromanyetik spektrumun sadece çıplak gözle görülebilen 400–700 nm'leri arasındaki dar bir bölümüne karşılık gelir. Biz bu dalgaları, gök kuşağında oluşan renkler olarak görebiliriz. Buradaki her bir renk farklı bir dalga boyuna karşılık gelir. Kırmızı renge karşılık gelen dalga, görünür bölgenin en uzun dalga boyuna karşılık gelirken, mor en kısa dalga boylarına karşılık gelir. Görünür bölgedeki bütün dalgalar birlikte gözleendiği zaman beyaz ışığı oluşturur. İnsan tarafından renklerin algılanması ışığa, ışığın cisimler tarafından yansıtılışına ve objenin göz yardımıyla beyne iletilmesi sayesinde gerçekleşir. Objeler gördükleri dalga boylarını yansıtırken diğer dalga boylarını absorbe ederler.

2.1.5 Kızılötesi ışınlar

700 nm ile 1 mm arası dalga boylarına sahip ışınları kapsar. Kızılötesi bölgeye karşılık gelen elektromanyetik dalgalar, elektromanyetik spektrumun görünür ışık bölümünden daha büyük dalga boyuna sahip ve daha düşük enerjili kısmıdır. Kızılötesi ışınlar soğurulduklarında moleküllerin titreşim durumlarını değiştirdikleri için maddenin ısınmasına neden olur ve ısı radyasyonu olarak da bilinir. Kızılötesi ışınlar, eşyaları kurutmakta, ısıtmakta, gece görüş ve askeri teknoloji de yaygınca kullanılmaktadır. Bazı hayvanlar (örn: çingiraklı yılan ailesine ait olan, engerek yılanları) kızılötesi ışınlarını kullanarak görüntü oluşturmaktadırlar. Bu, yılanların sıcakkanlı hayvanları saptamalarını sağlar, hatta ortamın gece veya gündüz olmasına bağlı olmaksızın onların sadece vücut ısısı nedeniyle kızılötesi bölgesinde yaydıkları ışınımı algılayarak sıcakkanlı avlarını kolaylıkla saptayıp avlarlar. 37°C sıcaklığa sahip insan vücudu 900 nm'lik kızılötesi ışınım yapar.

2.1.6. Mikrodalgalar

1 mm ile 1 m arası dalga boylarına sahip ışınları kapsar. Çok kısa dalga boyuna sahip radyo dalgalarıdır. Elektromanyetik tayfta basit radyo dalgaları ile kızılötesi dalgalar arasında yer alırlar. Mikrodalga ışınları kablo gerektirmeyen uzun mesafe iletişimde ve radarlarda kullanılırlar.

2.1.7. Radyo dalgaları

1 mm'den yüzlerce metreye kadar giden dalga boylarına sahip uzun dalgalardır. En uzun dalga boyuna sahip olduklarından en düşük enerjiye ve sıcaklığa da sahiptirler. Radyo dalgaları arka alan ışınımında, yıldızlararası gaz ve toz bulutlarında ve süpernova patlamalarının soğuk kalıntıları da dâhil olmak üzere her yerde bulunabilir. Bunların kaynakları elektrik alan titreşimleridir. Telefon, televizyon ve radyoda bağlantı kablosu gerektirmeden kullanılır.

2.2. Renk

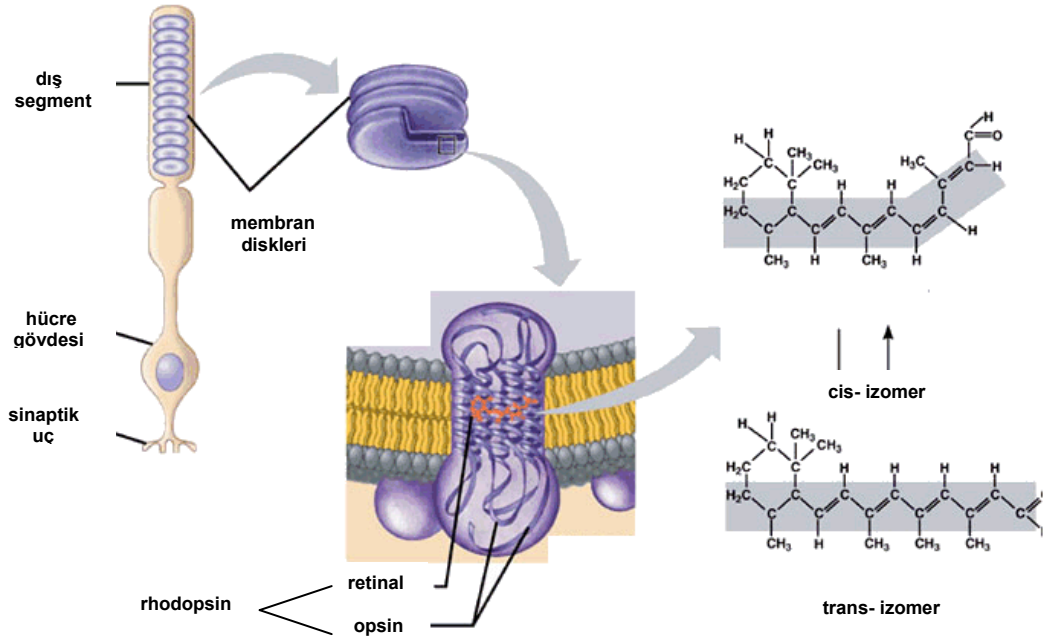
Renk göze ulaşan ışığın spektral bileşimine bağlı olan subjektif bir deneyimdir. Işığın objenin üzerine çarpmasıyla, yansıyan ışıklardan gözümüzde meydana gelen duyuların her birine “renk” denir. Tek bir dalga boylu ışık karakteristik bir renge sahiptir, farklı dalga boylarındaki ışığın karışımı zengin bir renk aralığı yaratır. Renk anlamı; ışık, göz ve beyinle idrak edilir. Biz bir nesneyi ancak gözlerimiz nesnenin yansıttığı ışık tarafından uyarıldığı zaman görür ve bunu bir renk olarak algılarız. Büyüklükleri yaklaşık 400–700 nm arasında değişen dalgalar aracılığıyla taşınan enerji, retinadaki alıcıları uyararak, renk uyarıları üretir. CIE (Commission Internationale de l'Eclairage, <http://cie.co.at/>) 380 nm ile 780 nm arasındaki dalga boylarını “görülebilir” olarak belirlemiştir. Beyaz ışık bir prizmadan geçtiği esnada, ışık kırılır ve gökkuşağının yedi rengine ayrılır. Bu ışık bir cisimle karşılaştığında, bir bölümü cismin üstüne yansır. Bizim nesnenin rengi olarak algıladığımız şey de işte bu yansımadır. Işık her cisimden değişik nanometrik değerlerde yansır. Bu yansımanın nanometre cinsinden değerine bir

isim verdiğimizde ana renkler ve ara renkler oluşur. Beyaz ve siyah renk değildir. Beyaz üç ana rengin belirli oranlarda karışımından (% 59 Yeşil, % 33 Mavi, % 19 Kırmızı) ortaya çıkan nanometrik değere verilen isimdir. Siyah ise renk olmayış yani yansıyan ışığın olmadığı durumdur. Her ne kadar doğadaki her cisim bize renkli olarak görülse de o cismin yüzeyi bazı dalga boylarını emme ve bazılarını yayma özelliğine sahiptir. Gözümüze kırmızı görünen cisim, görünen spektrumdaki kırmızının dışındaki bütün dalga boylarını soğurmaktadır. Kırmızı bandın dalgası soğurulmadığı için cisim bize kırmızı olarak görülür. Herhangi bir rengi yansıtmayan cisim ise siyah olarak görülür.

Rengin ton (dalga boyu), şiddet (parlaklık) ve doygunluk olmak üzere üç özelliği vardır. Ton, rengin mor (380–430 nm), mavi (430–490 nm), yeşil (490–560 nm), sarı (560–590 nm) ve kırmızı (590–780 nm) gibi terimlerle ifade edilen nanometrik özelliğidir. Şiddet, rengin karanlık – aydınlık yelpazesindeki değeridir. Doymunluk ise rengin nötral griye ya da beyaza olan benzerliğini ifade etmektedir. Şiddet, rengin akromatik özelliği iken ton ve doymunluk kromatik özelliğini meydana getirir.

2.3. Görme

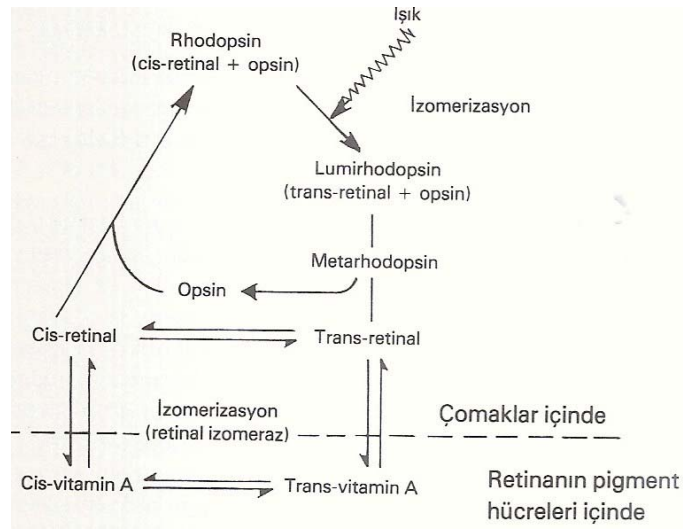
Görme, ortamdaki ışık ve cisimlerin duyuşal retinadaki fotoreseptör hücreleri tarafından algılanmasıdır. Bu işlem fotoreseptör dış segmentlerindeki görme pigmentleri tarafından yapılır. Görme pigmentleri retinal ve opsinden oluşur. Gerçek bir renkli görme için ışığa duyarlı pigment molekülü bir fotondaki ışık enerjisini yakalamak ve bunu sinir impulsuna dönüştürmek zorundadır. Bakterilerden primitif ve en gelişmiş çok hücreli hayvanlara kadar tüm hayvanlar âleminde ortak olan bu pigment rhodopsindir (Şekil 2.4.). (Rod reseptörlerindeki görme pigmenti rhodopsin, koni reseptörlerindeki pigment, ise iodopsindir.) Rhodopsin pigmenti “cis-retinal” adı verilen renkli kısım ve “opsin” adı verilen protein kısım olmak üzere iki kısımdan meydana gelmektedir.



Şekil 2.4. Rhodopsin molekülünün yapısı (<http://www.chm.bris.ac.uk/motm/retinal/retinaljm.htm>).

Işığın absorbe edilmesiyle cis-retinal izomerizasyona uğrayarak “trans-retinal” a dönüşür. Transretinal ve opsin, “Lumirhodopsin” denen bir bileşik meydana getirirler. Fakat transretinal ve opsin geometrik yapıları dolayısıyla birbirlerine iyi uymazlar. Bu yüzden lumirhodopsin kararsız bir maddedir. Dolayısıyla bu madde “metarhodopsin” e ve daha sonra da trans-retinal ile opsine parçalanır. Bu durumda ışık enerjisine yalnız cis-trans izomerizasyonu için gereksinme vardır. Diğer değişiklikler ışığa gereksinme göstermezler. Metarhodopsinin oluşması transferin adı verilen bir proteini aktive eder ve aktifleşen transferin proteini reseptör hücre zarındaki 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. Rhodopsinin tekrar sentez edilmesi için trans-retinalin, cis-retinale dönüşmesi gerekmektedir. Bu işlem enerjiye gereksinme gösterir. Ayrıca bu tepkimenin yürütülmesinde “retinal izomeraz” denilen bir enzim görev yapar. Cis-retinal, bu enzim aracılığıyla opsin ile kolayca birleşerek tekrar rhodopsini yapar. Bu parçalanma ve yeniden sentezlenme aralıksız sürer. Ama devamlı ışık alan bir

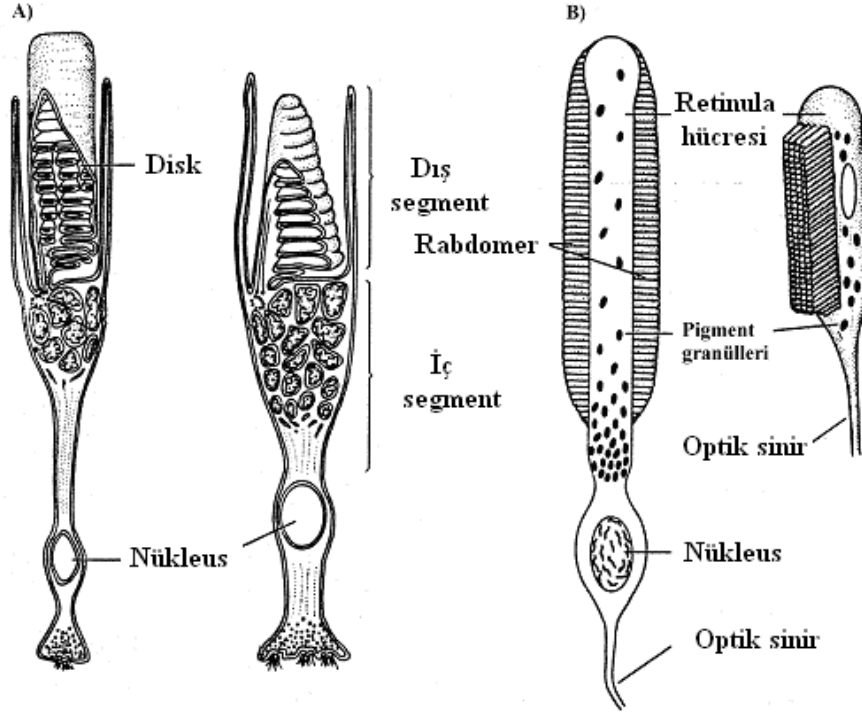
gözde bu denge bozulacağından, o anda görmede zayıflamalar olacaktır. Karanlığa ve aydınlığa uyum yapabilmek için biraz zamanın geçmesi bu tepkimelerin tamamlanması içindir. Eğer bir görme hücresi devamlı ışık etkisi altında kalırsa, parçalanmış rhodopsin, sentez edilenden az olacağından görme duyarlılığı azalacaktır. Trans-retinal, retinolun (A vitamininin) bir aldehitidir. A vitamininin alkol dehidrogenaz enzimi ile katalizlenmesiyle meydana gelir. Tekrar sentezlemede bunun A vitaminine yavaş yavaş dönüşmesi söz konusudur. Bu tepkimeler retina tabakasında bulunan ışığa duyarlı hücreler içerisinde oluşur. Eğer göz uzun zaman karanlıkta kalırsa retinalın büyük bir kısmı rhodopsine dönüşeceğinden duyarlılık çok fazla artar ve karanlıktan aydınlığa çıktığımızda göz kamaşmasının nedeni bundandır. Kamaşmanın geçmesi için rhodopsin miktarının azalmasını beklemek gereklidir. Aydınlıktan karanlığa girdiğimizde de bunun tersi olur. Biraz beklemekle rhodopsin miktarı artar ve bununla ilgili olarak duyarlılık yükselir (Beja vd. 2000; Reeves vd. 2002, Kamburoğlu vd. 2005, Demirsoy, A., 1996) (Şekil 2.5.).



Şekil 2.5. Siyah beyaz görmenin kimyasal mekanizması (Demirsoy, A, 1996).

Göz saniyenin milyonda biri kadar süren bir ışığı; saniyenin onda biri kadar süren ışıklı bir görüntüyü algılayabilmektedir. Geceleri elektrik ışığını çok kısa bir süre yakıp söndürdükten sonra, yine çok kısa süren bir aydınlığın algılanması, meydana gelen lumirodopsinin parçalanmadan çomaklarda kalabildiği süreye denktir. Retinal

görüntünün, gerçek görüntü ortadan kalktıktan sonra da kısa bir süre devam etmesi, sinemadaki ve televizyondaki kesik kesik görüntülerin bir bütün olarak algılanmasını sağlamaktadır.

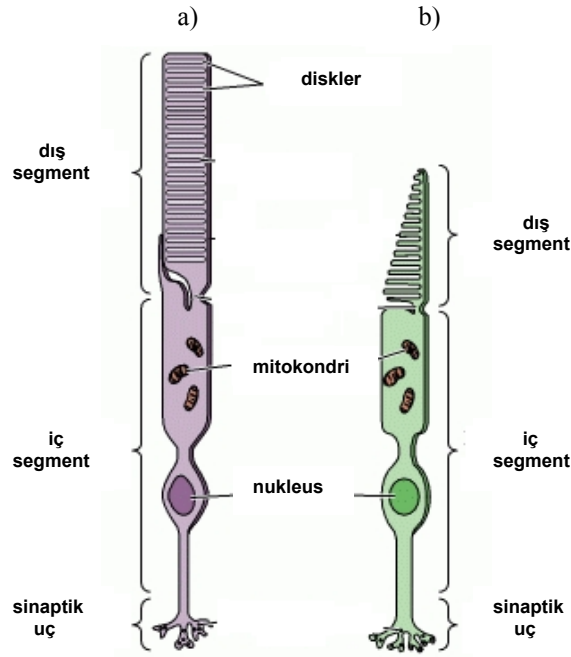


Şekil 2.6. Silli ve rabdomerik fotoreseptörlerdeki pigment içeren membranların yapısı. **A)** Omurgalılarda bulunan tipik silli fotoreseptörler (solda çomak ve sağda koni). Dış segment, hücre membranlarının disk olarak adlandırılan içe doğru katlanmaları içerisinde fotopigmentleri içermektedir. **B)** Omurgasızlar için tipik olan rabdomerik fotoreseptörler hücre membranının mikrotübül olarak adlandırılan uzantılarında fotopigment ihtiva ederler (Bradbury ve Vehrencamp, 1998'den).

Gelişmiş gözlere sahip çoğu omurgasızda (arthropodlar ve mollusklar) rabdomerik fotoreseptörler bulunurken omurgalılarda silli fotoreseptörler bulunur (Şekil 2.6.). Bu iki fotoreseptör tipi pigment taşıyan zarların şekli ve pigment moleküllerinin yoğunluğu bakımından farklılıklar gösterir. Rabdomerik reseptörlerde pigmentler mikrotübül yapısındaki zarlarda bulunurlar. Tübüller birbirine paralel olacak şekilde dizilmişlerdir ve ışığın geliş yönüne dik konumdadırlar. Gelişmiş silli fotoreseptörler ise yassı ve yuvarlak zar disklerinde bulunurlar. Bu zar diskleri birbiri üstüne gelecek şekilde dizilmiştir ve yassı yüzeyleri ışığın geliş yönüne dik konumdadır. Silli fotoreseptörlerin zarlarında taşıdıkları pigment molekülü yoğunluğu rabdomerik zarlardakine göre daha fazladır. Bu nedenle silli fotoreseptörler rabdomerik

fotoreseptörlere göre ışığa daha fazla duyarlıdırlar. Ancak, rabdomerik hücreler silli hücelere göre 2–4 kat daha uzun olduğundan daha fazla foton yakalayabilme kapasitesine sahiptirler.

Omurgalı retinasında iki tip silli fotoreseptör vardır. Bu fotoreseptörler çubuk hücreleri (R: Rods) ve koni hücreleri (C: Cones) olarak adlandırılırlar (Şekil 2.7., Tablo 2.2.). Çubuk hücreleri tek bir ışık fotonunu yakalayabilme yeteneğine sahiptirler, yani ışığa çok duyarlıdırlar. Bu yüzden düşük ışık şiddetinde ya da diğer bir deyişle loş ışıkta görev yaparlar. Bununla birlikte, çubuk hücreleri rengi algılayamazlar, objeleri sadece siyah ve beyaz olarak görmemizi sağlarlar. Bu yüzden “skotopik görüş” adı verilen gece görüşünden sorumludurlar.



Şekil 2.7. a) Çubuk hücresi (R:rods). **b)** Koni hücresi (C:Cones)
(<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK10850/>).

Koni hücrelerinin uyarılabilmesi için daha yüksek şiddette ışığa gereksinim vardır, buda koni hücrelerinin çubuk hücrelerine oranla ışığa daha az duyarlı oldukları anlamına gelmektedir. Bu yüzden koni hücreleri sadece parlak ışıkta ya da gün ışığında fonksiyoneldirler ve “fotopik görüş” adı verilen gündüz görüşünden sorumludurlar. Koni hücreleri aynı zamanda renkli görmeden de sorumlu olan fotoreseptörlerdir. Bu

fotoreseptörler ışığa olan duyarlılıklarının az olmasından dolayı karanlıkta görev yapamazlar. Bizim karanlıkta iyi göremememizin ve renkleri ayırt edemememizin nedeni budur.

Çubuk hücreleri ve koni hücreleri retina boyunca dağılımları bakımından da farklılık gösterirler. Çubuk hücreleri retinada düzenli bir dağılım gösterirler, ancak daha çok periferel bölgede yoğunlaşırlar, bu yüzden periferel görüşten sorumludurlar. Oysa koni hücreleri daha çok retinanın merkezi bölgesi olan “fovea”da yoğunlaşmışlardır, bu yüzden sadece retinanın merkezindeki objeleri algılayabilirler.

Omurgalı retinası yaklaşık 125 milyon çubuk hücresi ve 6 milyon koni hücresi içermektedir. Bu sayı canlının gündüz ya da gece aktif olmasına bağlı olarak değişebilmektedir. Koni ve çubuk hücreleri vücuttaki bütün duysal reseptörlerin yaklaşık %70’ini oluştururlar, bu oran da gözün önemini ortaya koymaktadır.

Çubuk hücreleri ve koni hücreleri yapısal olarak da bazı farklılıklar sergilerler. Her iki hücre de bir iç segmentten ve bir dış segmentten meydana gelirler. İki hücre arasındaki temel fark görsel pigmentin bulunduğu dış segmenttedir. Çubuk hücrelerinde görsel pigment yassı internal diskler üzerinde bulunurken, koni hücrelerinde görsel pigment dış segmentte zarın katlanmış bölgesi üzerinde bulunmaktadır. Bunun yanı sıra, çubuk hücreleri, koni hücrelerinden daha fazla sayıda ve ışığa duyarlılığı daha yüksek görsel pigment içermektedirler.

Konilerin ve çubuk hücrelerin görme pigmenti içeren uzantıları retinanın pigmentli epitel hücreleriyle sarılmıştır. Epitel hücreleri retinanın katmanlarını aşan ışık ışınlarını emerek görüntünün bulanıklaşmasına yol açacak yansımaları engeller. İnsan gözü dalga boyları 400–700 nm arasında olan elektromagnetik ışımalara duyarlıdır. Retinadaki koni ve çubuk hücreler çift kutuplu sinir hücrelerine, bunlar da gangliyon sinir hücrelerine bağlanarak optik papilla (kör nokta) adlı oluşumda son bulur. Bu yapı çeşitli sinirlerin birleşmesi sonucu görme sinirinin olduğu yerdir.

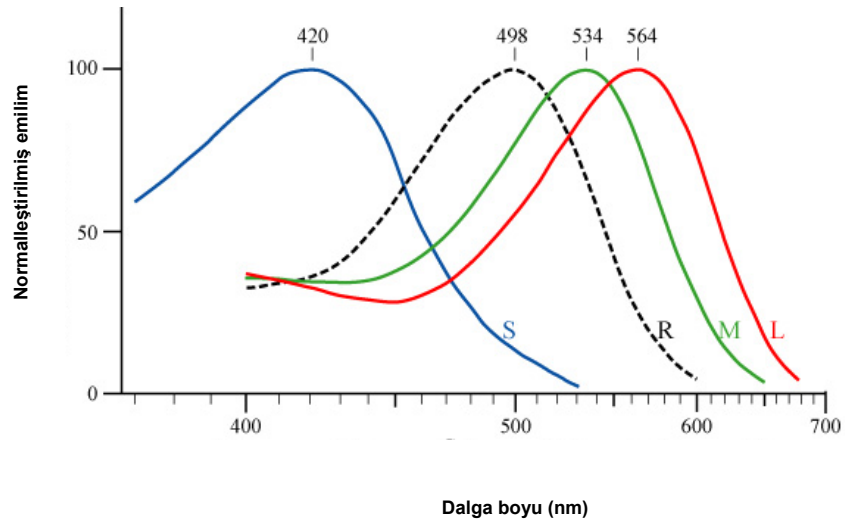
Tablo 2.2. Omurgalı retinasındaki fotoreseptör tipleri (http://en.wikipedia.org/wiki/Photoreceptor_cell).

ÇUBUK HÜCRELERİ	KONİ HÜCRELERİ
Skotopik görmede kullanılır.	Fotopik görmede kullanılır.
Işığa duyarlılığı yüksektir.	Işık duyarlılığı düşüktür.
Eksikliği gece körlüğüne sebep olur	Eksikliği ABD’de kanunen körlük olarak kabul edilir.
Zayıf görsel çözünürlüğe sahiptirler.	Yüksek görsel çözünürlüğe sahiptirler.
Foveada bulunmaz.	Foveada yoğunlaşmıştır.
Işığa yavaş cevap verir.	Işığa hızlı cevap verir, uyarandaki değişiklikleri çabuk algılar.
Koni hücrelerine göre daha fazla pigmente sahiptir, bu nedenle düşük ışık seviyeleri algılanabilir.	Çubuk hücrelerine göre daha az pigmente sahiptir, şekillerin algılanabilmesi için daha fazla ışığa gerek vardır.
Diskler hücre membranına doğrudan bağlı değildir.	Diskler dış membrana bağlıdır.
Retinada koni hücrelerine göre 20 kat daha fazla bulunmaktadır.	
Tek tiptir.	İnsanlarda üç tiptir.
Akromatik görmeden sorumludurlar.	Renkli görmeden sorumludurlar.

Retinanın fovea adlı, görmenin en keskin olduğu bölgesinde her koni yalnız tek bir çift kutuplu hücreyle, bu da tek bir gangliyon hücresi ile birleşir. Retinanın öteki bölgelerinde ise birçok ışık alıcısı tek bir gangliyon hücresi ile bağlantı kurar. Bu da uyarıların toplanarak çoğalmasına ve duyarlılığın artmasına yol açarsa da, görme keskinliğinin azalmasıyla sonuçlanır. Retinada başka sinir hücreleri de yer alır; bunların uzantıları yatay olarak ilerleyerek ışık alıcıları, çift kutuplu hücreler ve gangliyon hücreleri arasında bağlantı oluşturur. Bu bağlantılar hücrelerin etkinliğinin güçlenmesine yol açar. Böylece retina, bileşenleri arasındaki ilişkilerinin karmaşıklığı ve çokluğu nedeniyle görmenin ilk aşamasının gerçekleştiği bölgedir. Kafa çiftlerinden biri olan görme siniri göz küresinden çıkarak önce göz çukuru (orbita) içinde ilerler, sonra görme deliğinden çıkarak kafa içine girer. Kafanın öteki yarısından gelen görme sinirini bir bölgede çaprazlayarak görme siniri çaprazını (optik kiyazma) oluşturur. Bu yapı, sfenoid kemik ile hipotalamusun ön yüzeyinde yer alır. Çaprazdan sonra sinir lifleri görme yolu adını alan bir demet halinde talamusta yer alan bir çekirdekte son bulur. Liflerin bir bölümü ise mezensefalonun (orta beyin) çatısında bulunan üst dördüz çıkıntılarda son bulur. Bunlardan kafa ve omurilikteki hareket sinirlerine giden lifler çıkar; çevrenin ışık durumuna göre gözbebeğinin genişlemesine ve daralmasına yol açan reflekslerin oluşmasını sağlar. Talamustaki çekirdekten çıkan lif demeti beynin her iki yarıküresinin derinliklerine dağılır. Bu lifler retinadan kaynaklanan sinirsel uyarıları

beyin kabuğuna iletir. Beyin kabuğundaki görmeden sorumlu bölge görme alanı ya da çizgili alan adını alır; retinanın çeşitli bölgelerinden gelen uyarılar burada duyarlı bir dağılım gösterir. Yarığın üst yüzünde retinanın üst bölümlerinden gelenler, alt yüzünde ise alt bölümlerinden gelenler vardır. Görme bölgesinin büyük bölümü foveadan gelen uyarılara yanıt verir; retinanın çevre bölgelerinden kaynaklanan uyarılar bu alanda ancak sınırlı ve yüzeysel bir bölgeyi uyarır. Görme bölgesinde saf olarak görme duyusunun oluşmasını sağlayan alanlar bulunur; başka beyin bölgeleriyle bağlantı içinde olan bu alanlarda manzara ve hareket gibi görüntüler algılanır. Görme çaprazında görme siniri liflerinin bir bölümü çaprazlaşarak beynin öteki yarısına doğru yöneldiğinden beynin iki yarısı da iki gözden birden gelen uyarıları almaktadır. Her gözün görme alanı yaklaşık olarak yatay düzlemde 60° bir açıyı, dikey düzlemde ise 145° lik bir açıyı kapsar. İki göz de öne doğru yöneldiğinden görme alanları yaklaşık 120° lik bir yatay düzlemde birbiri üzerine biner; böylece görme alanı yatay düzlemde 200° ye kadar genişler. Bu nedenle, dış dünyanın büyük bölümü her iki göz tarafından aynı zamanda görülebilmektedir. Bu da iki retina üzerine düşen görüntülerin tek görüntü halinde algılanmasının anatomik temelini oluşturur. Böylece cisimler üç boyutlu görülebilir. Her iki gözden gelen görüntülerin beyin düzeyinde birleştirilebilmesi için çeşitli göz hareketlerini gerçekleştiren göz kaslarının birbiriyle uyumlu olması gerekir. Yakındaki nesnelere bakarken görme eksenlerinin birbirine yaklaştırılması, bir nesneye bakarken baş hareket halindeyse bakışların sabitleştirilmesi ya da hareketli bir nesneye bakılırken bakışın nesneye sabitleştirilmesi hep bu kasların görevleridir. Bu hareketler görüntülerin her iki ağ tabaka üzerinde uygun bölgelere düşmesini, çift görmenin oluşmamasını sağlar.

Fotoreseptörler diğer fotoreseptörlerle karşılaştırıldığında ortaya çıkan duyarlılık alanlarına göre [(S) kısa, (M) orta ve (L) uzun dalga boyu gibi] ya da spektrumun duyarlı oldukları bölgelerine göre (mavi, yeşil ve kırmızı gibi) adlandırılırlar (Şekil 2.8.).



Şekil 2.8. İnsanlardaki fotoreseptör tipleri (S: kısa, M: orta, L: uzun ve R: çubuk hücresi) (<http://www.cmlab.csie.ntu.edu.tw/.../index.html>).

2.4. Böceklerde Görme Organları

Karanlık ortamlarda yaşamaya alışmış formlarda ışığa karşı duyarlı organlar zayıflamış ya da körelmiş olabilir. Endoparazitlerde, mağaralarda yaşayan (cavernicol) türlerde, termit ya da karınca yuvalarında yaşayan veya toprak ve bitki dokusu içinde galeri açan formlarda böyle bir körelme mevcuttur. Bu durumların dışında böceklerde genellikle iyi gelişmiş görsel sistemler bulunmaktadır. Görme olayının gerçekleşmesi için ışığın fotoreseptörler üzerine düşmesini sağlayan lenslere, ışığı absorbe eden fotoreseptörlere ve görsel bilgiyi değerlendiren bir sinir sistemine gerek vardır. Böcek gözlerinde rbdom (rhabdom) olarak isimlendirilen ışığa duyarlı yapı, birbirine çok yakın konumlanmış retinula (özelleşmiş sinir hücreleri) hücrelerinden ve görsel pigmentlerin bulunduğu mikrovilluslardan meydana gelmektedir. Işığın rbdom üzerine düşmesiyle hücrenin elektriksel potansiyeli ve görsel pigmentlerin şekilleri değişir böylece oluşan uyarının kimyasal sinapslar aracılığıyla beyindeki sinir hücrelerine aktarılması sağlanmış olur. Böceklerde ışığa duyarlı organlar dört grupta incelenir.

2.4.1. Dermal reseptörler

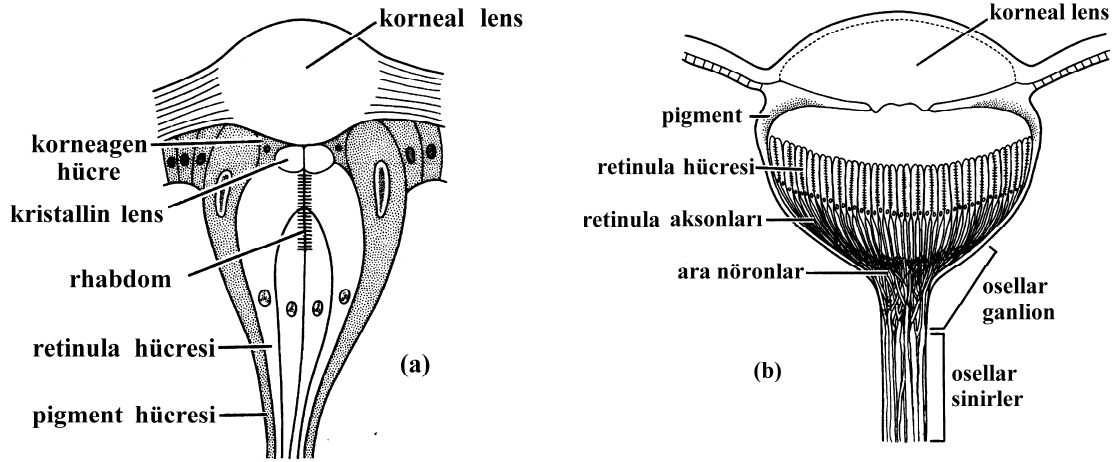
Bazı böcekler vücut yüzeyleri ile ışığı algılayabilmektedirler. Örneğin Lepidopter larvaları, *Periplanata* (Blattodea), *Tenebrio* larvaları (Coleoptera) görsel organları mat bir madde ile örtülse ya da iptal edilse dahi ışığa karşı reaksiyon gösterirler. Bu böceklerin kütikularının altında herhangi bir optik sisteme sahip olmayan dermal reseptörleri mevcuttur.

2.4.2. Stemmata (Lateral oselluslar-Larval oselluslar)

Lateral oselluslar endopterygot larvalarında bulunan yegane gözlerdir (Şekil 2.9a). Başın iki yan tarafında yer alır. Sayıları değişebilir hatta aynı türde dahi sabit sayıda olmayabilir. Bazı türlerde bu sayı 6–7 hatta daha fazla olabilir. Başın bir yandan diğer bir yana hareket ettirilmesiyle larva büyük bir alanı inceleyebilir ve kendisini çevresindeki aydınlık ve karanlık sahalarda yönlendirebilir. Tırtılların besin arayışları ve pupalaştıkları yerler dikkate alındığında renkli görme yetenekleri olduğu görülmektedir. Örneğin *Bombyx mori* larvalarında lateral osellusların renk spektrumuna duyarlılık eğrilerinin ultraviyole ve yeşil bölgede en üst noktaya gelişi renkli görmede 2 reseptör sistemleri olduğunu göstermektedir.

2.4.3. Dorsal oselluslar

Normal olarak ergin bir böcek, hem bileşik göz hem de dorsal osellus taşır (Şekil 2.9b). Ancak bazı gruplarda bilhassa kanatsız formlarda dorsal oselluslar genellikle kaybolmuştur. Normal olarak üç adet olup başın üst kısmında üçgen oluşturacak şekilde sıralanmıştır. Plecopterlerde alın üzerinde, diğer böcek gruplarında ortadaki osellus altında yan oselluslar ise alın ve vertex bölgeleri arasındaki dikiş üzerinde yer alırlar. Blattodea'da yoktur ya da körelmiş olarak ortaya çıkar. Siphonaptera'da çift halindeki oselluslar eğer mevcut ise başın iki yanında yer alır. Bu grupta bileşik gözler tamamen kaybolmuştur. Bazı böcek gruplarında (Odonata ve *Bombus* ssp) median osellus diğer iki lateral osellus bulunmadığından bilateral yapı gösterir.



Şekil 2.9. Böceklerde basit göz boyuna kesitleri. **a)** Lateral osellus. **b)** Dorsal osellus (Gullan ve Cranston, 2005'dan).

Pek çok rhabdomun katılmasıyla oluşan retinaya ışığın düşürülmesini sağlayan mercek olarak iş gören kutikula şeffaftır. Retinada bulunan bir grup retinula hücresi, pigment hücreleri ya da yansıtıcı bir tabaka ile çevrilidir. Dorsal oselluslar ışık şiddetine ve ışık şiddetindeki çok küçük değişikliklere duyarlılık gösterirler ancak renk ve polarize ışığın algılanmasında işlevsel değildirler. Aynı zamanda yüksek çözünürlükte bir görüş de söz konusu değildir. Görme alanları bileşik gözlerle çakışan dorsal oselluslar, zayıf ışıkta bileşik gözlerle birlikte çalışırken, kuvvetli ışıkta bileşik gözlerle antagonist olarak çalışırlar (Gullan ve Cranston, 2005).

2.4.4. Bileşik gözler (Petek gözler)

Parazitik formlar (ektoparazit Mallophaga, Siphunculata, Pupipar Diptera) ve bazı toprak içinde yaşayan türler dışında tüm ergin böceklerde ve nimflerde bulunan bileşik gözler böceklerin en gelişmiş görme organlarıdır (Şekil 2.10.).

Bileşik gözler ommatidyum olarak adlandırılan birbirinden ayrı görme elemanlarının bir araya gelmiş halidir. Bileşik gözü oselluslardan ayıran temel özellik, bileşik gözlerde korneanın bir seri bağımsız ommatidyuma (faset) ayrılmış olmasıdır. Oysa her bir osellusta tek bir ommatidyum vardır. Ommatidyumların sayıları birkaç taneden 30.000'e kadar çıkabilir. Örneğin *Musca domestica* (karasinek)'de 4.000 faset

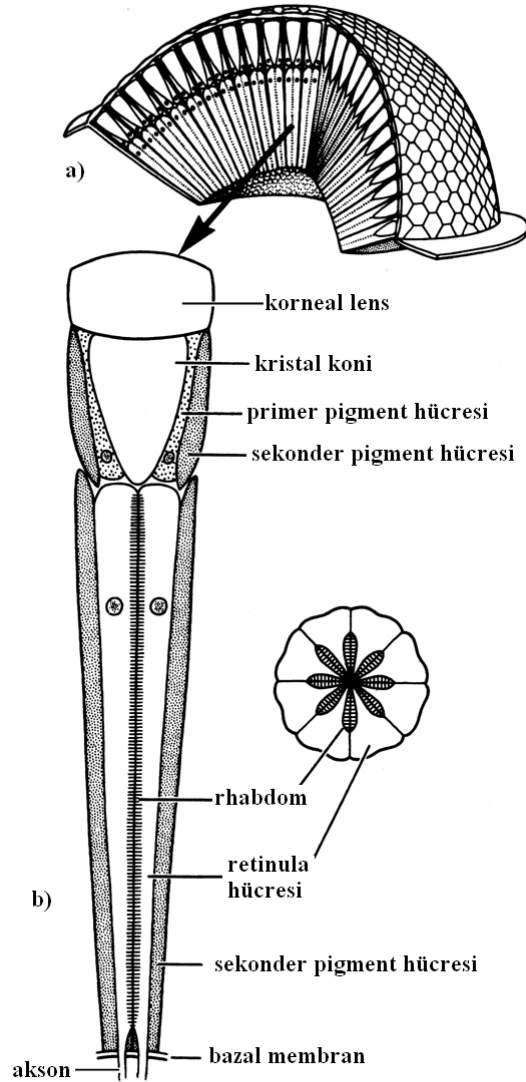
bulunurken, bu sayı *Lampyrus noctiluca* (ateşböceği)'nin dişilerinde 300, *Melolontha melolontha*'da (mayıs böceği) 5100 ve *Dytiscus*'larda 9000 kadardır. İyi bir görsel sisteme sahip oldukları bilinen bal arılarında her bir petek gözde 5000 ommatidyum varken, bazı Lepidopterlerde 12.000–17.000, Odonatlarda ise 10.000–28.000 veya daha çoktur. Karıncalardan *Ponera punctatissima* türünde her göz tek fasetliken, *Solenopsis fugax*'ta bu sayı 6–9 (Richards ve Davies, 1977), *Ponera coarctata*'da 25 (Liebig vd. 1995), *Formica polyctena*'da ise 750'dir (Menzel, 1973). Diurnal türler olan çöl karıncası *C. 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 *Lasius alienus* işçilerinde ise belirleyebildiğimiz ommatidyum sayısı yaklaşık 155 civarındadır (Şekil 2.11.).

Ommatidyumların sayısı vücut büyüklüğü ve bireyin yer aldığı sınıfa göre değişebilmektedir. Örneğin, Menzel ve Wehner (1970) tarafından, *C. bicolor* türü için yuva içinde kalıp yuva işleri ile uğraşan küçük işçilerde 600 ommatidyum, yuva dışı işlerde görevli büyük işçilerde ise 1300 ommatidyum tespit edilmiştir. Gronenberg ve Hölldobler (1999) ise tür belirtmeksizin *Cataglyphis* cinsi işçilerinin 1059 ommatidyuma sahip olduğunu belirlemişlerdir. Bununla birlikte, *Solenopsis invicta*'da küçük işçiler 48, büyük 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). Erkek bireylerde diğer kaslara göre daha fazla ommatidyum bulunması çiftleşme uçuşu sırasında potansiyel eşlerin tespit edilmesi için, kraliçede ise çiftleşme sonrasında yeni yuva yerlerinin seçilmesi için görsel bilginin hayati önem taşımasıyla açıklanabilir. Böceklerin çoğunda fasetler birbirlerine çok yakın paketlenmiş altıgen veya bal peteği görünümündedir. Az sayıda olduklarında ve daha gevşek paketlendiklerinde yuvarlak şekildedirler.

Her ommatidyum kendi optik sistemine sahiptir. Bu optik sistemin temel yapısını oluşturan bileşenler şunlardır (Şekil 2.10):

Kornea; en üstte altıgen şeklinde kutikulanın saydamlaşmış kısmıdır. Işığın kırılarak rbdom olarak adlandırılan görme çubuğu üzerine düşürülmesini sağlar.

Korneagen tabaka; korneanın altında uzanan ve korneayı salgılayan tabakadır.



Şekil 2.10. Bileşik gözlerde yapısal düzenlenme (Şematik olarak). **a)** Ommatidyumların düzenini gösteren kesit. **b)** Tek bir ommatidyumda enine ve boyuna kesit (Gullan ve Cranston, 2005'dan).

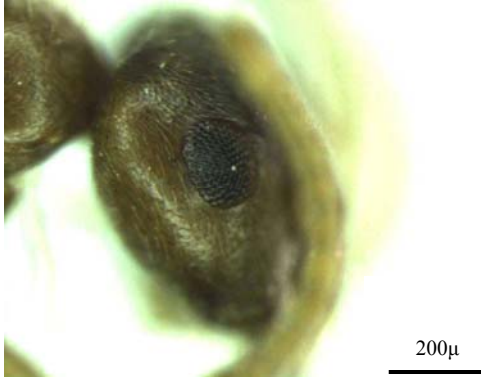
Kristal koni hücreleri; korneanın oluşumuna katkı sağlayan semperik hücreler olarak da adlandırılan korneagen tabakanın altında yer alan hücrelerdir.

Primer pigment hücreleri; kristal koni ve korneagen hücreleri çevreleyen genel olarak sayıları iki olan hücrelerdir. Korneadan gelen ışığın doğrudan rhabdomun üzerine düşürerek, daha net bir görüntünün oluşumunu sağlarlar.

Retinula; ommatidyumun kaide kısmını meydana getirmiş retinula hücreleri grup halinde uzamış hücrelerdir. Retinulanın mikrovilli taşıyan zar kısımları yani

rabdomerler ortadaki optik eksene doğrudur. Bu rabdomerler birleşerek "Rabdom"u yaparlar. Görme pigmentleri bu hücrelerin zar kısmına, yani rabdomerlerine yığılmıştır.

Sekonder pigment hücreleri; retinula ve primer pigment hücrelerini sararak her bir ommatidyumu optik olarak kendisine komşu olandan izole eder. Bu hücrelerin içerisindeki koruyucu pigmentler, bilindiği kadarıyla "Ommochrome" ve "Pteridin" dir.



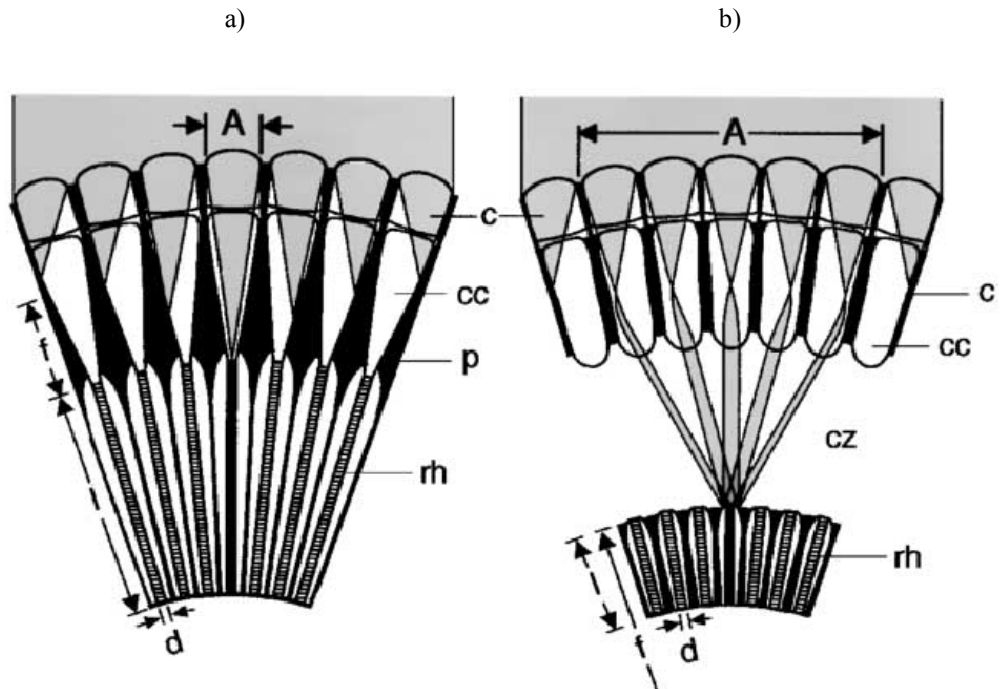
Şekil 2.11. *Lasius alienus* işçisinde bileşik göz.

Bileşik gözde belirli sayıdaki ommatidyum bir sinir düğümüne ortak bağlanma suretiyle bir görme birimi oluşturur. Bu merkeze "lamina" denir. Daha sonra aralarında kıasma yaparak ikinci görme merkezine ulaşırlar. Pigment dağılımına ve rabdomun yerine göre bileşik gözler apozisyon ve süperpozisyon göz olarak ikiye ayrılır (Şekil 2.12.).

2.4.4.1. Apozisyon göz

Apozisyon tip gözlerde kornea tabakası ile fotoreseptörler arasında bir ayırım (boşluk) söz konusu değildir. Bu tip gözler tipik olarak diurnal böceklerde bulunmaktadır. Her ommatidyumun retinulası, ışığı yalnız kendi özel mercek sistemiyle alır. Görme hücrelerinin rabdomerleri ortada birbiriyle birleşmiştir. Rabdomun ucu konik merceğin hemen altındadır. Ommatidyumlar pigment hücreleriyle yalıtıldığından, yandan gelen ışınları alamazlar. Yalnız optik eksene paralel gelen ışınlar alınabilir. Rabdomerin ucu ile alınan bu ışınlar zar aracılığıyla kaideye kadar iletilirler.

Bu arada ışık fotonlarının bir kısmı emilerek, kimyasal yolla elektrik akımına çevrilir. Elektrik akımı da aksonlar aracılığıyla merkezi sinir sistemlerine iletilir. Fakat bu görme hücreleri o şekilde birbirleriyle bağlantılıdır ki meydana gelen elektrik akımı, diğer hücrenin üzerinden, aynı retinula aracılığıyla iletilebilir. Ommatidyumların görme hücreleri, büyük bir olasılıkla farklı ışık dalgalarına, taşıdıkları görme pigmentlerinin farklı olması dolayısıyla, farklı tepkime gösterdikleri gibi, bu zar sistemlerinin farklı yönlere uzamasından dolayı polarize ışığın doğrultusunu da algılamış olurlar. Bu yüzden belirli görme hücreleri belirli yönlerden gelen ışık dalgalarına maksimum duyarlıdır. Bu özellik, bazı böceklere ve kafadanbacaklılara güneşin yerini (hava bulutlu olsa dahi) bulma yeteneğini kazandırmıştır.



Şekil 2.12. 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 rabdom siyah olarak gösterilmiştir. A= ommatidyumun lens çapı, f= odak uzaklığı, c= korneal faset lens, cc= kristal koni, p= yalıtım pigmenti, rh= rabdom, cz= şeffaf bölge (clear zone), l= rabdom uzunluğu ve d= rabdom çapı (Warrant vd. 2004'den).

2.4.4.2. Süperpozisyon göz

Süperpozisyon tip gözlerde ise kornea tabakası ile fotoreseptörler arasında bir boşluk mevcuttur. Bu tip gözler genellikle güveler gibi krepuskular ve nokturnal

böceklerde bulunmaktadır (Warrant vd. 2004). Ommatidyumların orta bölgesi birbirinden tam ayrılmamıştır. Rabdromun ucu kristal koninin hemen altından başlamaz. Aynı zamanda koni ile rabdromun arasındaki aralıkta iki ommatidyumu birbirinden ayıran herhangi bir pigment yalıtımı gözükmez. Bu pigmentlerin olmaması ve konik merceğin kendine özgü kırma özelliğinden dolayı eğik gelen ışınların komşu ommatidyumların rabdromları üzerine düşürülmesi sağlanmış olur. Bu şekilde görüntü hem daha net, hem daha kuvvetli olmuş olur. Bu tip gözler daha çok karanlıkta veya az ışıkta yaşayan hayvanlarda görülür. Işığa çıktığında pigment hücreleri bu iki ommatidyum arasına göç ederek onları birbirinden yalıtır ve böylece tekrar apozisyon göz meydana gelir.

2.5. Renkli Görme

Renkli görme, ışık şiddetinden bağımsız olarak, dalga boyu duyarlılıkları farklılık gösteren koni fotoreseptörlerinden gelen bilgilerin beyinde değerlendirilmesiyle ortaya çıkan algısal bir sonuçtur (Chittka ve Menzel, 1992). Renkli görme en azından 2 reseptörün verilen ışığın dalga boylarına farklı yanıtlar vermesiyle oluşur. Farklı tipte olan reseptörlerden alınan verilerin oranı ışığın dalga boyuyla değişiklik gösterir. Sinir sistemi bu veriyi özel bir rengin ışığı olarak yorumlar.

Birçok hayvan bazı böcekler de dâhil balıklar, reptiller, kuşlar ve memeliler farklı dalga boylarını ayırt edebilme yeteneğine sahiptirler bir başka deyişle renkli görmeye sahiptirler. Böceklerin değişik renkleri ayırt etme yeteneği ilk kez bal arılarında gösterilmiştir (von Frisch, 1914). Günümüzde ise Orthoptera, Hemiptera, Diptera, Lepidoptera, Coleoptera ve Hymenoptera takımlarına ait böceklerin bazı renkleri ayırt ettikleri gösterilmiştir. Elektrofizyolojik ve histolojik çalışmalar bir hayvanın renkli görme için gerekli mekanizmalara sahip olup olmadığını gösterirken, davranışsal deneylerle bu hayvanın bu mekanizmaları renkli görmede kullanıp kullanmadığı belirlenir (Kretz, 1979; Kelber vd. 2003a).

Hayvanlar sahip oldukları spektral fotoreseptör tiplerine göre monokromat, dikromat, trikromat, tetrakromat vb. olarak sınıflandırılabilirler. Farklı hayvan türleri

farklı dalgaboylarına duyarlı fotoreseptörlere sahiptirler. Canlılar farklı fotoreseptörlere sahip oldukları için aynı objeyi farklı renklerde algılayabileceklerdir.

2.5.1. Monokromasi

Sadece bir tip fonksiyonel fotoreseptöre sahip hayvanlar monokromat olarak adlandırılırlar. Monokromat hayvanlar dünyayı gri tonlarında görmektedirler. Örneğin, Coleoptera ordosunda *Photinus pyralis*, *P.scintillans*, *Photuris versicolor* ve Diptera ordosunda *Bibio marci*, *Dimecoenia spinosa*, *Toxomerus marginatus* monokromatik renkli görme sistemine sahiptir (bkz. Briscoe ve Chittka, 2001).

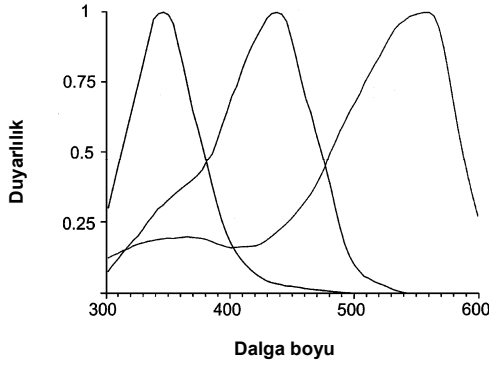
2.5.2. Dikromasi

İki farklı dalga boyuna duyarlılık gösteren iki farklı fotoreseptör çeşidine sahip canlılar dikromat olarak adlandırılırlar. Örneğin, Odonata ordosunda *Aeschna tuberculifolia* (UV-yeşil), *Libellula needhami* (mavi-yeşil); Dictyoptera ordosunda *Periplaneta americana* (UV-yeşil); Neuroptera ordosunda *Ascalaphus macaronius* (UV-yeşil); Diptera ordosunda *Calliphora erythrocephala* (UV-mavi); Hymenoptera ordosunda *Bombus impatiens* (UV-mavi), *Nomada albogutata* (mavi-yeşil), *Chelostoma florissomne* (UV-yeşil), *Lasioglossum malachurum* (mavi-yeşil), *Colletes fulgidus* (UV-yeşil), *Cerceris rybynensis* (mavi-yeşil), *Formica polyctena* (UV-yeşil), *Cataglyphis bicolor* (UV-yeşil), *Myrmecia gulosa* (mavi- yeşil) dikromatik renkli görme sistemine sahiptir (bkz. Briscoe ve Chittka, 2001).

2.5.3. Trikromasi

Spektral duyarlılıkları farklı üç çeşit fotoreseptöre sahip olan canlılar ise trikromat olarak adlandırılır. Trikromat böcekler genellikle spektrumun UV, mavi ve yeşil bölgelerine duyarlılık gösteren fotoreseptörlere sahiptir. Örneğin, Orthoptera ordosunda *Gryllus bimaculatus*, *G. campestris*, *Locusta migratoria*; Hemiptera

ordosunda *Notonecta undulata*, *N. isulata*, *N. glauca*, *N. irrogata*; Coleoptera ordosunda *Photuris lucicrescens*; Diptera ordosunda *Eristalis tenax*; *Drosophila melanogaster*, *Musca domestica*; Hymenoptera ordosunda *Apis mellifera*, *Melipona quadrifasciata*, *Bombus terrestris* ve *B. distinguendis* trikromatik renkli görme sistemine sahiptir (bkz. Briscoe ve Chittka, 2001) (Şekil 2.13.).



Şekil 2.13. Balarısı *Apis mellifera*' daki fotoreseptörlerin duyarlılıkları.

2.5.4. Tetrakromasi-Pentakromasi

Dört farklı fotoreseptöre sahip olan hayvanlar tetrakromat; beş farklı fotoreseptöre sahip olan hayvanlar ise pentakromat olarak adlandırılır. Özellikle kelebekler UV, mavi ve yeşil fotoreseptörlerin yanı sıra pek çok böcek türünde görülmeyen kırmızı fotoreseptörlere de sahiptirler. Odonata ordosunda *Sympetrum rubicundulum*, *Hemicordulia tau*; Coleoptera ordosunda *Carabus nemoralis*, *C. auratus*; Hymenoptera ordosunda *Tenthredo campestris*, *Callonychium petuniae*; Lepidoptera ordosunda *Papilio aegaeus*, *Pieris rapae*, *P. brassicae* tetrakromatik renkli görme sistemine sahiptir (bkz. Briscoe ve Chittka, 2001). Lepidoptera ordosuna mensup *Papilio xuthus* 360, 390, 460, 530 ve 600 nm'de maksimum duyarlılık sergileyen beş farklı fotoreseptöre sahip bir pentakromattır (Briscoe, 1998).

2.6. Renkli Görmenin Fonksiyonları

Renk görme objeleri tanımamıza olanak sağlar. Renkli görme görsel algımızı zenginleştirir ve normal bir renkli görüntü renk ve parlaklık dereceleri ile ilgili bilgi içerir. Renksiz görüntü farklı parlaklık derecelerini içerir ve spektral duyarlılığa bağlı olarak yansıyan ışık enerjisinin yoğunluğuna göre oluşturulur. Saf bir renkli görüntü parlaklık çeşitleri ile ilgili bilgi içermez sadece renk ve doygunluk (satürasyon) ile bilgi içerir. Siyah-beyaz bir görüntüde detaylar aydınlık-karanlık farkı ile temsil edilir. Detaylar fark edilir fakat renkli görüntünün yapı ve zenginliği bulunmaz.

Ancak renkli görmenin tek işlevi objelerin tanınması değildir. Renkli görme yeteneğinin hem diurnal hem de nokturnal türlerde görülmesi olasıdır. Nokturnal türler genel olarak parlak renkli olmamalarına rağmen bu türler için renkli görme objeleri zeminden ayırt edilmesi yönünde önem taşıyabilir. Gözleri yeterli donanıma sahip hayvanlar loş ışıkta dahi renkleri algılayabilmektedirler. Örneğin, güveler ışığa yüksek derecede duyarlı süperpozisyon gözlerle ve mükemmel bir görme yeteneğine sahip olan canlılardır (Warrant vd. 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 vd. 2003).

Birden fazla fotoreseptör tipine sahip hayvanlar renkli görme fonksiyonunu daha başarılı şekilde gerçekleştirmektedirler. Örneğin, tek bir fotoreseptör tipine sahip olan renk körü bir hayvan, spektral kompozisyonu çok farklı olsa da bulunduğu zemin ile aynı parlaklığa sahip olan bir objeyi arka plandan ayırt edemeyecektir. İki farklı fotoreseptöre sahip bir hayvan söz konusu olduğunda ise aynı obje kamufle olmak için her iki reseptörde de aynı etkiyi yapmak zorundadır ve bu durumun olasılığı çok düşüktür.

Pek çok böcek türünün duyarlı oldukları spektrum bölgesi insana göre 100 nm kadar UV bölgeye doğru kaymıştır (Menzel ve Backhaus, 1991). Bu nedenle neredeyse tüm böcekler spektrumun UV bölgesine duyarlılık göstermektedirler. UV ışınları doğal nesnelere farklı şekilde yansıtılmasından dolayı böcek gözünde insan gözünün göremediği gizli modeller meydana getirir. Bu nedenle çiçeklerin polenleri ve nektarları insanlara tamamen aynı renkte görünürken UV yansıması sonucunda farklı renklerde görünebilirler. Beslenme, kur yapma ve avın tanınması davranışlarda böcek kanatları veya diğer hayvanların vücutları üzerindeki bu ve buna benzer yansımalar önem taşımaktadır. Spektrumun UV bölgesindeki farklılıklar böcekler tarafından çevredeki objeleri arka plandan ayırmak için de kullanılabilir. UV reseptörleri ile pek çok böcek türünde polarize ışık duyarlılığı sağlanmaktadır (Wehner, 1984; Homberg, 2004). Pek çok hayvan temelde arthropodlar ve aynı zamanda bazı omurgalılar, ışığın polarizasyon düzlemini tespit edebilirler. Bu tür bilgileri oriyantasyonda kullanılabilirler. Bazı hayvanlar güneşi oriyantasyon için bir kompas olarak kullanırlar. Gökyüzündeki polarize ışığın düzlemi güneşin pozisyonuyla ilgilidir, bu yüzden polarize ışığa duyarlı hayvanlar gökyüzü bulutlarla kapatılmış olsa ve güneşi göremeseler dahi çok ufak bir açıklıktan sızan ışıklardan güneşin pozisyonunu belirleyebilirler. Çünkü sudan yansıyan ışık kuvvetlice polarize olmuştur, polarize ışığa duyarlılığın kullanılmasında diğer bir olasılık su cisimlerini tespit etmektir. Havuzda gezinen su böcekleri (*Notonecta*) yeni bir su cismini belirlerken bu işareti-işlemi kullanır. Böcek yatay polarize ışığın yukarı yansıdığı bir alan üstünden uçarken, inme uyarısı başlatılır ve böcek konar.

Bazı omurgalıların özellikle kuşların korneasında UV ışınları süzen pigmentler bulunmadığından bu canlılar UV ışığa duyarlılık gösterirler ve bu durumu da yön saptama da kullanırlar (Yokoyama, 1994).

Sprengel (1973)'den beri polinasyon biyologları, çiçek şekilleri, renkleri ve kokularının çeşitliliğini açıklamaya çalıştılar. İlk defa Sprengel tarafından çiçek renklerinin çiçek tozlaştırıcılarına adres bildiren bir özellik olduğu ileri sürülmüştür. Tozlaştırıcı böcekler çiçeklerin taç yapraklarının ortasındaki koyu renkli mor ötesi ışın lekelerini bal özü ve çiçek tozuna erişmek için yol gösterici olarak kullanırlar (Menzel ve Backhaus, 1991). Çiçekli bitkiler ve bunların tozlaştırıcısı olan organizmaların uzun bir koevolüsyonu sonucunda bu iki taraf arasında ekolojik etkileşimler meydana gelmiştir. En önemli çiçek tozlaştırıcılarından biri olan bal arılarının fotoreseptörlerinin

çiçek renkleri en iyi düzeyde tanıyıp ayırt etmelerini sağlayacak şekilde özelleştiği tespit edilmiştir (Chittka ve Menzel, 1992; Menzel ve Shmida, 1993). Arılar, besini tanımak ve ona yönelmek için çiçek şekillerini, renklerini, işaretlerini ve kokularını kullanırlar. Muhtemelen, bu gibi girişimler genellikle etkili besin arama davranışı yanında etkili polinasyon ile de sonuçlanır. Şekil ve renk uzak mesafeden arıları yönlendirmede önemli iken, koku yakın mesafede kullanılır. Bal arılarının görsel hassasiyeti, sarı-turuncu ve UV arasındadır ve arılar bu aralıkta olanları birkaç renk arasından ayırt edebilirler. Bugüne kadar çalışılan tüm Hymenopter böcekler renkleri öğrenme ve renkli uyaran arasında ilişki kurabilme yeteneğine sahiptir (von Frisch, 1914, 1967; Mazokhin-Porshniakov, 1962; Menzel, 1979; Dukas ve Real, 1991; Menzel ve Backhaus, 1991; Chittka vd. 1992; Chittka ve Menzel, 1992; Menzel ve Shmida, 1993, Banschbach, 1994). Çiçek tozlaştırıcısı olan canlıların çiçek türlerini birbirinden ayırmalarına olanak sağlayan renkli görme sistemleri, besin kaynaklarını tanımalarını sağlamaktadır. Böcekler çiçeklerin yerlerini belirlerken en fazla renkli görme yeteneklerini kullanmaktadır. Bu durumun sebebi ise bir çiçeğin kokusunun çok uzak mesafelere ulaşamaması ya da böcek gözünün çözünürlüğünün çiçek şekli ya da modelini uzak mesafeden ayırt edemeyecek kadar zayıf olması olabilir (Chittka ve Menzel, 1992).

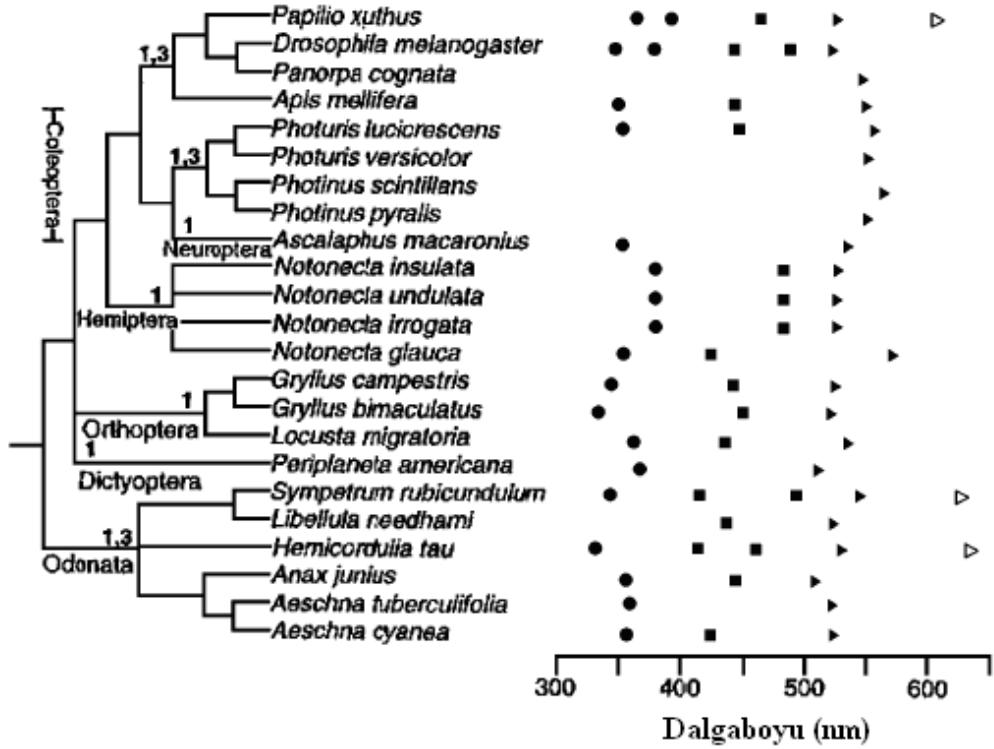
Böcekler arasında en fazla sayıda fotoreseptör tipine sahip olan lepidopteran böcekler çiçekleri sadece beslenmek için değil ovipozisyon için de kullanmaktadırlar. Kelber vd. (1999 ve 2002) tarafından gerçekleştirilen çalışmalar *Papilio aegeus* ve *Macroglossum stellatarum* türlerinin çiçekleri beslenmenin yanı sıra yumurta bırakmak için de kullandığını göstermiştir. Scherer ve Kolb (1987) tarafından lahana kelebeği (*Pieris brassicae*) üzerinde gerçekleştirilen çalışmalar sonucunda bu kelebek türünün mavi ve kırmızı ışık uyaranlarına maruz bırakıldığında beslenme davranışı, UV uyaranlara maruz bırakıldığında açık alan reaksiyonu ve yeşil-sarı ışık uyaranına maruz bırakıldığında ise yumurta bırakma davranışı sergilediği belirlenmiştir. Dişi *Pieris rapae* (Traynier, 1984, 1986) ve *Battus philenor* türü (Papaj ve Rausher, 1987) kelebekler, nektar kaynağı ile bir rengi, yumurta bırakma alanı ile de başka bir rengi ilişkilendirmeye eğitilebilmektedirler. Renkli görme kelebeklerde tür içi ve türler arası etkileşimde de önemli bir yer tutmaktadır (Weiss, 1997). Bu sebeplerden dolayı çiçek renklerinin öğrenilmesi ve ayırt edilebilmesi kelebekler için hayati öneme sahiptir.

2.7. Renkli Görmenin Böcekler Sınıfındaki Durumu ve Evrimi

Briscoe ve Chittka (2001) tarafından farklı böcek takımlarındaki türler ile yapılan davranışsal ve elektrofizyolojik çalışmalar incelenmiş ve böceklerde renkli görmenin evrimsel gelişimi ve günümüzdeki durumu belirlenmeye çalışılmıştır. Günümüze kadar spektral özellikleri incelenen tüm böcek türlerinde 350 nm'de maksimum duyarlılığı olan UV reseptörleri, pek çok türde de 530 nm'ye maksimum duyarlılık gösteren yeşil reseptörleri tespit edilmiştir (Briscoe ve Chittka, 2001). Çoğu tür de mavi reseptörlere de sahiptir ($\lambda_{\max}=440$ nm) (Şekil 2.14.). Buna göre böceklerin atalarının 350, 440 ve 530 nm'lere maksimum duyarlılık gösteren UV, mavi ve yeşil fotoreseptörlere sahip trikromatik renkli görme sistemine sahip olduğu ortaya çıkarılmıştır. Yaşam şekilleri birbirinden oldukça farklı olan *Ascalaphus macaronius*, *Periplaneta americana*, *Formica polyctena*, *Cataglyphis bicolor* ve *Myrmecia gulosa* türlerinin ise UV-yeşil dikromat olduğu tespit edilmiştir. Ancak bu türlerin mavi reseptörlerini kaybetmelerini gerektiren ortak bir adaptif nedenin ortaya konması güçtür. Bununla birlikte maksimum duyarlılığı 565 nm'den büyük kırmızı fotoreseptörlerin Odonata, Hymenoptera, Lepidoptera ve Coleoptera takımlarında birkaç kez birbirinden bağımsız bir şekilde ortaya çıktığı belirlenmiştir.

Peitsch vd. (1992) tarafından hiçbir karınca türünün dâhil edilmediği 43 Hymenopteran türün spektral duyarlılık fonksiyonları incelenmiştir. Buna göre 26 türde UV, mavi yeşil trikromatik renkli görme sistemi belirlenmiştir. Mavi ve yeşil fotoreseptörleri 7 türde, sadece yeşil fotoreseptörleri ise yine 7 türde tespit edilmiştir. Kaydedilmesi zor olan UV fotoreseptörleri 15 türde bulunamamıştır. Aynı zamanda bu 15 türün mavi ve yeşil fotoreseptörlerinin UV bölgede ikinci duyarlılık pikleri belirlenmiştir. *Xiphydria camelus*, *Tenthredo scrophulariare*, *T. campestris*, *Callonychium petuniae* türlerinde maksimum duyarlılığı 600 nm civarında olan kırmızı fotoreseptörleri belirlenmiştir. Kırmızı fotoreseptörleri Hymenoptera grubu içinde yalnızca 3 Symphyta türü (*Xiphydria camelus*, *Tenthredo scrophulariare*, *T. campestris*) ve bir Andrenid arı (*Callonychium petuniae*) ile temsil edilmektedir. *C. petuniae* ise mor renkli *Petunia* çiçeklerini ziyaret eden soliter bir arıdır (Wittmann vd. 1990). Üç Symphyta türü ise bitki parazitidir ancak yaşam şekilleri birbirlerinden oldukça farklıdır (*Tenthredo* spp. yumurtalarını yapraklar üzerine bırakırken *X. camelus*

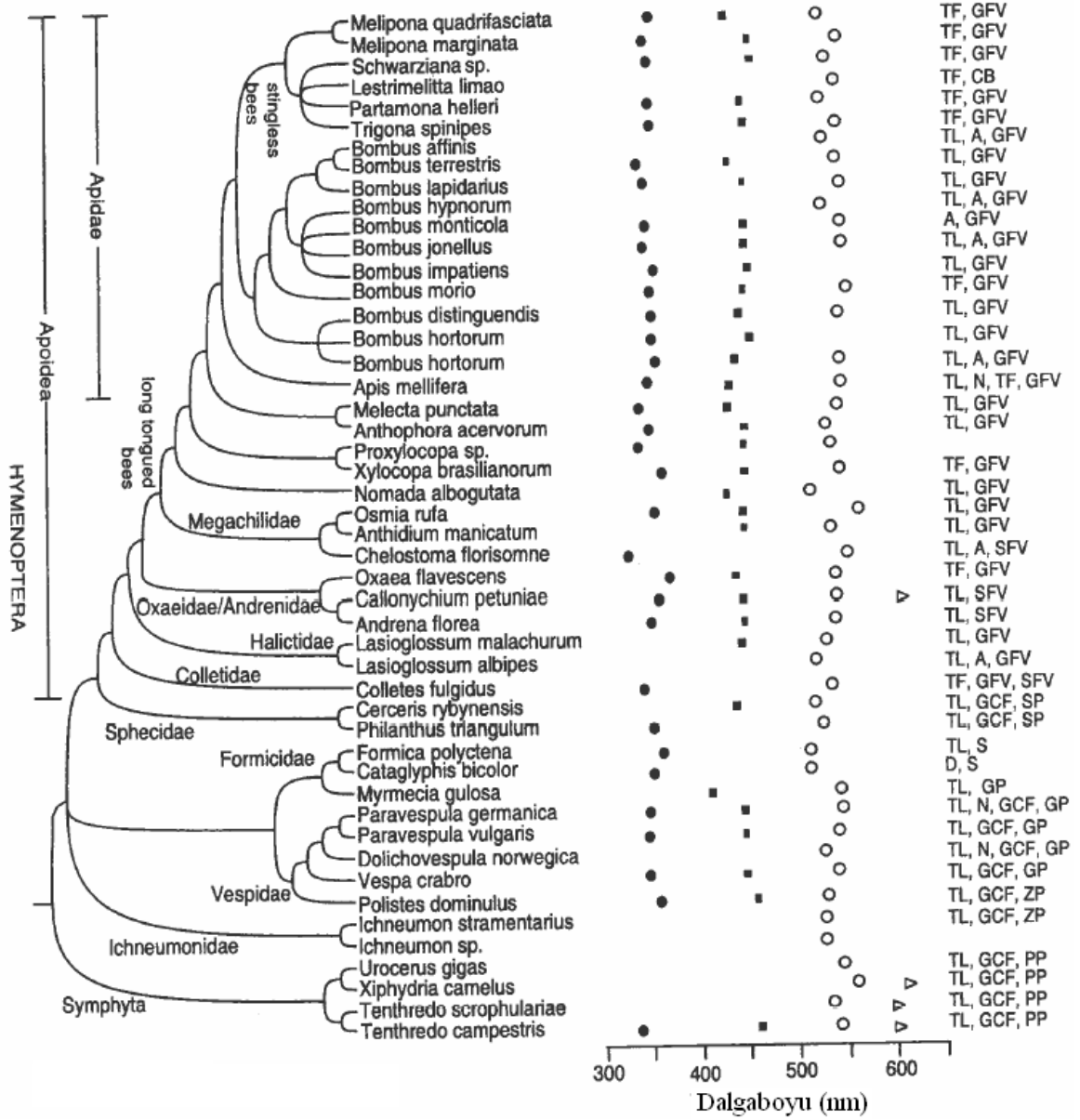
odun oyucu bir arı türüdür). Çöl karıncası (*Cataglyphis bicolor*) türünde de davranışsal deneyler sonucunda kırmızı fotoreseptörleri olduğu ileri sürülmüştür (Kretz, 1979). Ancak bu türler arasında kırmızı reseptörlerinin ortaya çıkmasına sebep olacak ortak bir selektif baskı tanımlamak güçtür.



Şekil 2.14. Böceklerin spektral duyarlılıkları 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'den).

Hymenoptera takımı içindeki türlerin görsel-ekolojik koşulları çok farklı olmasına rağmen pek çok türün fotoreseptörleri birbirleriyle benzerlik göstermektedir (Briscoe ve Chittka, 2001) (Şekil 2.15.). UV-mavi-yeşil trikromat olan besinlerini çiçeklerden sağlayan türler genellikle belli bir çiçek ya da çiçek grubuna özelleşmemişlerdir. Ancak *C. petuniae*, *Andrena florea*, *Lasioglossum* spp., *Colletes fulgidus* gibi bazı türler bazı çiçeklere özelleşme gösteren trikromatlardır. Diğer taraftan yuva tipleri birbirinden çok farklı olan *Vespa crabro* ve *Philanthus triangulum* da trikromattır. Örneğin, pek çok yaban arısı yerde, bal arıları ağaçlarda, *Partamona helleri*

ise termit yuvalarında yuva yapmaktadır. Bazı türler UV bakımından zengin ortamlarda yaşarken bazı iğnesiz arılar da UV bakımından fakir yoğun ormanlık alanlarda besin ararlar (Endler, 1993).



Şekil 2.15. Hymenoptera takımında spektral duyarlılıkların filogenetik ağacı ve görmenin önemli olduğu ekolojik özelleşmeler. Her bir tür için bilinen reseptör tiplerinin maksimum duyarlılıkları verilmiştir. Işık özelliğine göre habitat ya da aktivite zamanı: A- alpin tür, D- çölde yaşayan tür, N- nokturnal aktivite (Diğer tüm türler diurnaldir); TF-tropikal orman; TL- ılıman düz, ovalık arazi. Besin özelleşmeleri: GFV- genel olarak tüm çiçekleri ziyaret edenler; SFV- bazı çiçeklere özelleşenler; GCE- genel karbohidrat kaynakları ile beslenenler (çiçekler, meyveler, bitki özsuları ve balözü); GP- genel predatörler; SP- özelleşmiş predatörler; CB- kleptobiotik türler; S- leş yiyiciler; PP- bitki parazitleri; ZZ-hayvan parazitleri. ● UV reseptörleri, ■ mavi reseptörleri, ► yeşil reseptörleri ve ▷ de kırmızı reseptörleri göstermektedir (Chittka ve Wells, 2004'den).

2.8. Renk Tonu Ayırımı (Fine colour discrimination)

Farklı dalga boyları arasında algılanabilen en küçük aralık dalga boyu ayırımı eşik değeri olarak adlandırılır ve $\Delta\lambda$ ile sembolize edilir. Eğer bir canlı duyarlı olduğu tespit edilen spektrumun aynı renk bölgesine karşılık gelen farklı dalga boyları arasında ayırım yapabiliyorsa bu o canlının renk tonu ayırımı yeteneğine sahip olduğunu gösterir. Örneğin, trikromatik bir renkli görme sistemine sahip olan insanlar görünür bölgede yaklaşık 150 farklı renk tonunu ayırt edebilir. Bu ayırımın en iyi spektrumun 490 nm (yeşilimsi mavi) ve 590 nm (turuncu) bölgeleri arasında olduğu ve 1 nm gibi çok küçük dalga boyu farklılıklarında dahi yapılabildiği belirtilmektedir (Krúdy ve Ladunga, 2001). Benzer şekilde arılar (Giurfa, 2004), yaban arıları (Dyer ve Chittka, 2004a,b,c) ve güvelerin de (Kelber ve Henique, 1999; Kelber vd. 2003; Kelber, 2005) renk tonu ayırımı yeteneğine sahip olduğu belirlenmiştir.

Çiçek tozlaştırıcıları farklı spektral özelliklere sahip çiçeklerden besin elde etmek için çiçek renklerini birbirinden ayırt etmek zorundadırlar. Renk ayırımı yeteneği etkili bir beslenme için sahip olunması gereken bir özellik olduğundan hymenopteran böceklerin fotoreseptörleri çiçekleri optimal düzeyde tanıyıp ayırt edebilmelerini sağlayacak şekilde evrimleşmiştir (Chittka ve Menzel, 1992; Menzel ve Shmida, 1993). Bununla birlikte çiçekli bitkiler de diğer bitki türlerinden ayırt edilebilmek ve kendilerine özgü görsel bilgiyi sağlamak için evrimsel baskı altında kalmışlar ve bu nedenle de çiçek renkleri açısından birbirlerine benzememe eğilimi yönünde evrilmişlerdir (Menzel ve Backhaus, 1991; Chittka ve Menzel, 1992; Greggers ve Menzel, 1993; Kevan ve Backhaus, 1998; Chittka vd. 1999). Belli bir yerde belli bir zamanda genellikle tek bir türe ait çiçekleri ziyaret eden arıların bu davranışı çiçek sadakati olarak bilinmektedir. Bu sebeple çok farklı spektral özelliklere sahip ve çok geniş alanlara yayılan çiçekler arasından hedef çiçekleri ayırt etmeleri gerekmektedir. Arılar aralarındaki renk uzaklığı birbirine yakın olan (örneğin 0.1 hegzagonal birim) çiçekler için bir genellemeye gitmek durumundayken ancak çiçekler arasında belli bir düzeyden fazla renk uzaklığı (örneğin 0.2 hegzagonal birim) varsa çiçek sadakati gösterebilmektedirler (Chittka vd. 1997, Gumbert, 2000).

Çiçek sadakati, polinatöre zaman kazandırma ve etkili beslenme bakımından avantaj sağlarken, bitkilere de üreme açısından avantaj sağlamaktadır (Chittka ve

Menzel, 1992; Greggers ve Menzel, 1993; Chittka vd. 1999). Çiçekli bitkiler diğer bitki türlerinden kolayca ayırt edilebilmek ve kendilerine özgü görsel bilgiyi sağlamak için evrimsel baskı altında kaldığından bitkiler âleminde çiçek rengi açısından büyük bir çeşitlilik meydana geldiği görülmektedir (Chittka ve Menzel, 1992; Kevan ve Backhaus, 1998).

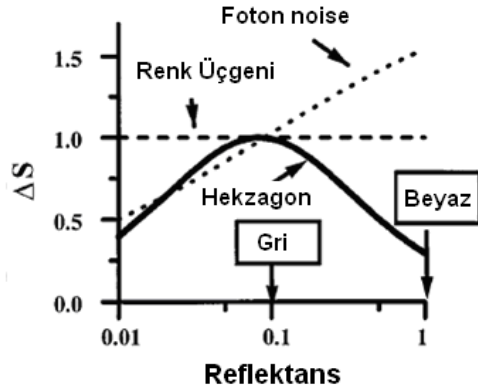
Çiçek renklerindeki bu varyasyonun yanı sıra, bitkiler âleminde benzer renklenmeye sahip olan bitki türleri de vardır. Bu bitki türlerinin birbirinden ayırt edilmesi tozlaştırıcıların çözmeleri gereken sorunlarından birini oluşturmaktadır. Bununla birlikte, doğada güneş ışığı, bulutlar ve bitkisel materyallerden kaynaklanan gölgeler vb. sebepler aydınlanmanın spektral yapısında değişiklikler meydana getirebilir. Bu nedenle tozlaştırıcıların görsel sistemleri bu değişimi telafi edecek bir mekanizmaya sahip olmalıdır (Dyer, 1998).

Bugüne kadar arıların renk ayırımı yetenekleri ile ilgili çeşitli teoriler ileri sürülmüştür:

i) Renk üçgeni modeli (colour triangle model): Bir rengin algılanabilmesinin ve iki renk arasındaki ayırım yeteneğinin ışık şiddetinden bağımsız olduğunu ileri süren modeldir. Wyscecki ve Stiles (1982) tarafından ortaya atılan bu modele göre, beyaz ve gri objeler eşit algılanabilirlik özelliğine sahiptir (Şekil 2.16.).

ii) Foton sayısı ile sınırlandırılmış zıt renk kodlaması modeli (Photon-noise Limited Color Opponent Model): Işık şiddetinin artmasıyla bir rengin algılanma olasılığının artacağını ileri süren modeldir. Vorobyev ve Osorio (1998) tarafından ortaya atılan bu modele göre beyaz objeler gri objelere göre daha kolay algılanabilirlik özelliğine sahiptir (Şekil 2.16.).

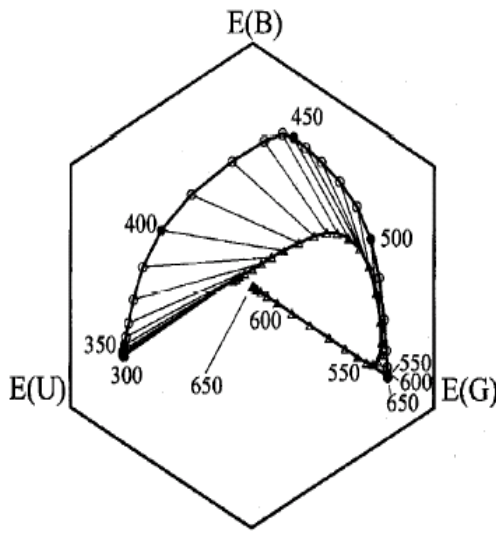
iii) Hekzagonal Renk Alanı Modeli (The Hexagon Model) : Işık şiddeti arttıkça rengin algılanabilirliğinin azalacağını ve dolayısıyla parlak bir ışığın algılanmasının daha zor olacağını ileri süren modeldir. Chittka (1992) tarafından ortaya atılan bu modele göre yeşil bir zemin üzerinde sergilenen gri bir obje, aynı zemin üzerinde sergilenen beyaz bir objeye oranla daha kolay algılanır (Şekil 2.16.).



Şekil 2.16. 3 farklı model kullanılarak yeşil renkli zemin üzerinde sergilenen, UV yansıyan 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 vd. 1999).

Chittka'nın hegzagonal renk ayırımı modeli bilim insanları tarafından canlıların renk ayırımı yetenekleri ile ilgili olarak bugüne kadar ortaya atılan teoriler arasında en çok kabul gören modeldir. Oluşturulan bu modelde bal arısının 300 ve 650 nm'ler arasındaki duyarlılık alanı 10 nm'lik aralıklarla gösterilmektedir (Şekil 2.17.). Bir hayvanın renk sahası bize spektral ayırım fonksiyonu hakkında bilgi verir. Bir hayvanın renk sahası iki renk tarafından üretilen noktalar arasındaki mesafeyi hayvanın bu renkleri ne derece ayırt ettiği ile ilişkili renk algısının bir temsili durumudur. Bu modele göre, bal arısının dalga boyu ayırımı fonksiyonu hakkında bilgi veren renk alanında, eğer dalga boyları arasındaki uzaklık artarsa bu dalga boylarını birbirinden ayırt etme yeteneği de artar (Chittka vd. 1993). Hekzagonal renk ayırımı modeline göre bal arıları 400–500 nm'ler arasında en iyi şekilde ayırım yapabilirler. 500 nm'den büyük dalga boyları arasındaki mesafe azaldığı için ayırım yeteneği de azalmakta ve 550 nm'den büyük dalga boyları tek bir nokta halinde temsil edildiğinden dolayı ise ayırım mümkün olmamaktadır. Bu model, arıların çiçek renkleri arasındaki uzaklık 0.2 hegzagonal birimden büyük olması halinde renk ayırımı yapabileceklerini, bu uzaklığın 0.1 hegzagonal birim olması halinde renk ayırımı yapamayacaklarını öne sürmektedir. İleri sürülen bu teori, çiçekli bitkilerin renklerini diğer bitkilerden farklılaştırmaları yönünde evrimsel baskı altında oldukları görüşü ile paralellik göstermektedir.

Hekzagon modelinde dalga boyları arasındaki kromatik birimlerin hesaplanması ise şu şekilde yapılmaktadır; 550 ve 700 nm'lik dalga boyları arılarının 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 renk uzaklığı 0,047 birim olarak hesaplanmaktadır, dolayısıyla eğer bu iki dalga boyu eşit ışık şiddetine sahiplerse arılar tarafından ayırt edilemeyeceği belirtilmiştir (Chittka, 1992).



Şekil 2.17. *Apis mellifera*'nın hegzagonal renk alanı. E(U) ile UV fotoreseptörünün, E(B) ile mavi fotoreseptörün ve E(G) ile yeşil fotoreseptörün 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).

Hekzagon modeline göre; beyaz çiçeklerden yansıyan UV dalga boyu ile yapraklardan yansıyan yeşil dalga boyu bal arısının renk alanında birbirine çok yakın konumlandığından, arılar UV dalga boylarını yansıtan beyaz çiçekleri yeşil yapraklardan ayırt edememektedirler. Bu nedenle bitkiler âleminde nadiren bulunan bu renkteki çiçeklerin dünyadaki çiçek popülasyonunun sadece %1.6'sını meydana getirdiği ileri sürülmektedir (Chittka vd. 1994). Işık şiddeti arttıkça rengin algılanabilirliğinin azalacağını ve dolayısıyla parlak bir ışığın algılanmasının daha zor olacağını ileri süren hegzagon modeline göre, yeşil bir zemin üzerinde sergilenen gri

bir obje, aynı zemin üzerinde sergilenen beyaz bir objeye oranla daha kolay algılanır. İleri sürülen görüşler, *Bombus terrestris* üzerinde Dyer ve Chittka (2004a) tarafından gerçekleştirilen çalışmanın sonuçları ile desteklenmektedir. Yapılan çalışmada yeşil renkli yapraklar üzerinde UV yansıtan beyaz renkli çiçekler sergilendiklerinde bu iki renk arasındaki uzaklık yaklaşık 0.07 kromatik birim olduğundan arılar tarafından benzer renkler olarak algılanarak ayırt edilemediği belirlenmiştir. Bu çalışmaya göre, tozlaştırıcısı tarafından fark edilebilmek ve diğer çiçeklerden ayırt edilebilmek bir çiçeğin evrimsel başarısını artıracığından arılar tarafından fark edilemeyen bu çiçekler doğada nadiren bulunmaktadır. Spaethe vd. (2001) tarafından yaban arıları üzerinde gerçekleştirilen çalışmada ise arıların, yeşil zemin üzerinde sergilenen ancak UV dalga boylarını yansıtmayan çiçekleri fark etme sürelerinin UV dalga boyunu yansıtan beyaz çiçekleri fark etme sürelerinden iki kat daha kısa olduğu tespit edilmiştir.

Vorobyev ve Osorio (1998) tarafından ileri sürülen foton sayısı ile sınırlandırılmış zıt renk kodlaması modeli hegzagonal renk alanı modelinin aksine ışık şiddetinin artmasıyla bir rengin algılanma olasılığının artacağını ve beyaz objelerin gri objelere göre daha kolay algılanabileceğini belirtmektedir. Bu modelin hegzagon modeli ile benzerliği ise, renklerin ayırt edilebilmesi için kromatik birimler arasındaki uzaklığın fazla olması gerektiğini ileri sürmesidir. Vorobyev vd. (1999) tarafından gerçekleştirilen çalışmada, bal arıları yeşil zemin üzerinde sergilenen UV yansıtan beyaz ya da gri objeleri tanımak için eğitilmiş ve Y-borudan oluşan ikili seçim düzeneğinde test edilmişlerdir. Elde edilen sonuçlara göre bal arıları yeşil zemin üzerinde sergilenen beyaz objeleri, aynı zemin üzerinde sergilenen gri renkli objelere oranla daha yüksek bir doğruluk payıyla tercih etmişlerdir. Sonuçlar, bal arılarının renk ayırımında kromatik özelliklerin yanı sıra akromatik özellikleri de kullandıklarını göstermektedir.

Canlıların renk tonu ayırımı yeteneğine sahip olup olmadıklarını belirlemek amacıyla yapılan deneylerde önce denekler tekli şartlandırma ve ayrımsal şartlandırma prosedürlerine tabi tutularak eğitilmektedirler. Tekli şartlandırmada denek hayvan besin ödüllü olan tek bir uyarana eğitilirken, ayrımsal şartlandırma da ise besin ödüllü bir uyarana (pozitif uyarana) alternatif ödüksüz bir uyarandan (negatif uyarana) ayırt etme yönünde eğitilir. Uygulanan eğitim prosedürlerinin denek hayvanların renk ayırımı performanslarını etkilediği çeşitli çalışmalar sonucunda gösterilmiştir.

Üren Yıldırım (2009) tarafından gerçekleştirilen renk tonu ayırımı deneylerinde UV bölgede gerçek renkli görmeye sahip olduğu tespit edilen *T. caespitum* karıncasının bu bölgede renk tonu ayırımı yeteneğine sahip olmadığı, yeşil bölgede de uygulanan şartlandırma prosedürlerinin ayırım başarılarını etkilediği belirlenmiştir. Tekli şartlandırma prosedürü ile eğitilen işçilerin 510 ve 550 nm'lik uyarılar arasında ayırım yapamazken, ayırmsal şartlandırma prosedürü ile eğitilen işçilerin bu ayırımı yapabildikleri gözlenmiştir.

Camlitepe ve Aksoy (2010) tarafından *Cataglyphis aenescens* ve *F. cunicularia* işçilerinin üzerinde gerçekleştirilen çalışmada ise karıncaların duyarlı oldukları spektrum bölgesinden seçilen ve birbirlerine çok yakın iki dalga boyu arasındaki ayırım yetenekleri ölçülmüştür. İşçiler, bir tarafta pozitif uyarının olduğu diğer tarafta hiçbir ışık uyarınının olmadığı tekli ve her iki tarafta da ışık uyarınının olduğu ayırmsal şartlandırma prosedürüne tabi tutularak eğitilip test edilmişlerdir. *F. cunicularia* işçilerinin UV bölgede sadece ayırmsal şartlandırma prosedürüne tabi tutularak eğitildiği dalga boyunu alternatif dalga boyundan ayırt edebildiğinden bu bölgede renk tonu ayırımı yeteneğine sahip olduğu, ayırımdaki performansları üzerinde eğitimde uygulanan koşulların etkili olduğu belirtilmiştir. Yeşil bölgede ise işçiler, her iki eğitim prosedüründe de eğitildikleri dalga boyunu alternatif dalga boyundan ayırt edebildiklerinden *F. cunicularia* karıncasının bu bölgede gelişmiş bir renk tonu ayırımı yeteneğine sahip olduğu tespit edilmiştir. *C. aenescens* işçilerinin ise UV bölgede her iki eğitim prosedürüne de maruz bırakıldıklarında eğitildikleri dalga boyunu alternatif dalga boyundan ayırt edemedikleri gözlenmiştir. Yeşil bölgede ise işçilerin tekli şartlandırma prosedürü ile eğitildiklerinde renk tonu ayırımı yapamadığı ancak, ayırmsal şartlandırma prosedürüne tabi tutulduklarında bu ayırımı yapabildikleri saptanmıştır.

Bal arıları ve yaban arıları ile yapılan deneyler sonucunda tekli prosedür ile eğitilen arıların renk tonu ayırımı yapamadıkları ayırmsal prosedür ile eğitilen arıların ise bu ayırımı yapabildikleri belirlenmiştir (Dyer ve Chittka, 2004 a,b,c; Giurfa, 2004). Diğer yandan, Backhaus vd. (1987) tarafından tekli ve ayırmsal şartlandırma prosedürleri ile eğitilen bal arılarının renk ayırımı performansları arasında istatistiksel olarak anlamlı bir fark belirlenmemiştir ancak ayırmsal prosedür ile eğitilen arıların birbirine yakın renkleri ayırmada daha başarılı olduğu gözlenmiştir.

Eğitimde uygulanan prosedürler bal arılarının renk ayırımı performanslarının yanı sıra model tanıma ve ayırt etme yeteneklerini de etkilemektedir (Giurfa vd. 1999; Giurfa, 2004). Giurfa (2004) tarafından arılar tekli şartlandırma prosedürü ile yalnızca mor diske (alternatif olarak besin ödüksüz gri uyaran kullanılmıştır), ayrımsal şartlandırma prosedürü ile mor ve mavi disklerle [mor-mavi arasındaki renk uzaklığı ($D_{\text{küçük}}$)=1.56 hegzagonal birim] eğitilmişlerdir. Eğitilen arılar, eğitimdeki koşullar ile test edilmişlerdir. Tekli şartlandırma prosedürü ile eğitilen arılar eğitildikleri mor diski karşısına alternatif olarak konulan mavi diskten ayırt edememiştir. Ayrımsal şartlandırma prosedürü ile eğitilen arılar ise zaten maviden ayırt etmeyi öğrendikleri mor diski gri zemin ile beraber sunulduğunda da mavi diskten ayırt etmede başarılı olmuşlardır. Her iki şartlandırma prosedürü ile eğitilen arılar mor diskin karşısına alternatif olarak mordan algısal olarak uzak sarı renkli bir uyaran konulduğunda da [mor-sarı arasındaki renk uzaklığı ($D_{\text{büyük}}$)=12.19 hegzagonal birim] eğitildikleri mor rengi yüksek bir oran ile tercih etmişlerdir. Bu sonuçlara göre Giurfa (2004) arıların algısal olarak birbirine yakın renkleri ayırt edebilmeleri için eğitim sırasında ayrımsal şartlandırma prosedürüne tabi tutulması yani her iki uyarıyı da görmeleri gerektiğini belirtmiştir.

Renk tonu ayırımı deneylerinde olduğu gibi model tanıma deneylerinde de uygulanan eğitim koşullarının arıların davranışlarını etkilediği Giurfa vd. (1999) tarafından gösterilmiştir. Ayrımsal prosedürle eğitilen arıların modellerin bütününi tanıması sağlanırken tekli prosedürle eğitilen arıların modellerin sadece alt yarılarını tanıması sağlanmıştır. Yapılan çalışmada tekli prosedürde arıların eğitim modellerinin üst yarılarını öğrenmelerine rağmen alt yarılardan edindikleri görsel bilgiye daha çok önem verdikleri görülmüştür.

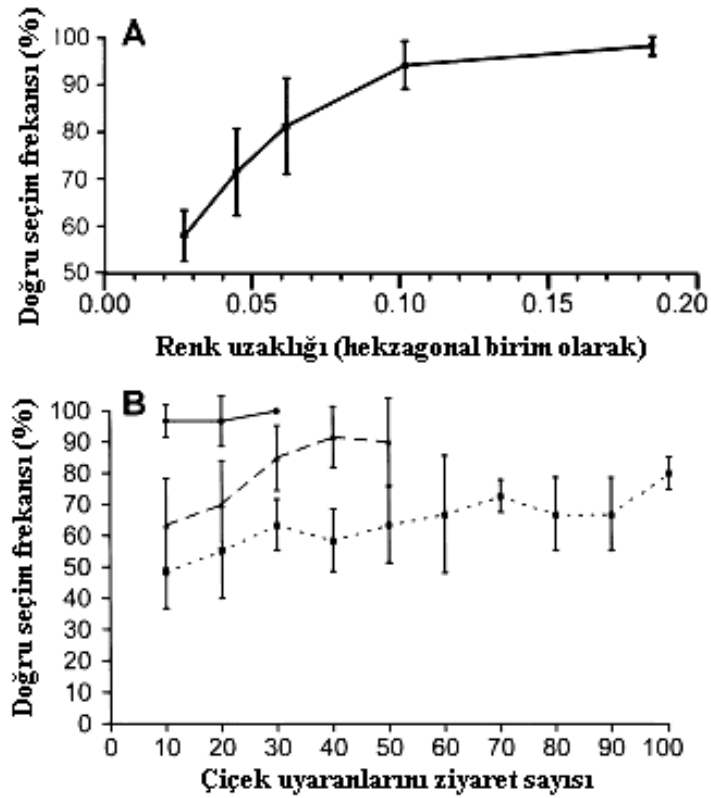
Dyer ve Chittka (2004 a,b,c)'nın yaban arıları ile yaptıkları deneylerin sonuçları da bal arılarında olduğu gibi uygulanan şartlandırma prosedürlerinin renk ayırım başarıları üzerinde etkili olduğunu göstermektedir. Arıların tekli şartlandırma prosedürü ile renkli çiçek modellerine eğitildikleri zaman birbirine yakın renkleri (0.045 hegzagonal birim) ayırt edemezken algısal olarak birbirinden uzak renkleri (0.152 hegzagonal birim) ayırt edebildikleri belirlenmiş ve bu sonuçlara göre de yaban arılarının birbirine yakın renkleri ayırt edebilmeleri için eğitim sırasında her iki rengi de görmeleri gerektiği ileri sürülmüştür. Ayrımsal şartlandırma prosedürü ile eğitilen arılar

normal testten birkaç gün sonra da test edildiğinde yüksek bir ayırım yüzdesine sahip olduğundan Dyer ve Chittka (2004a) tarafından bu eğitim tipinin arılara uzun süreli hafıza kazandırdığı belirtilmiştir. Yaban arılarının da bal arılarında olduğu gibi ayırmsal prosedür ile eğitilmeleri yakın renkleri ayırt edebilmelerini sağlamaktadır.

Her bir eğitim prosedüründe öğrenilen bilgi farklı olduğundan eğitim koşullarının farklı olması hayvanın seçim performansını da etkilemektedir. Hayvanlar tekli prosedürde sadece ödüllü uyarının özelliklerini öğrenebilirken, ayırmsal prosedüründe ise ödüllü ve ödüksüz uyarıların -birbirinden ayırt edilebilmesini sağlayacak ayırt edici özelliklerine dikkat ederek- karşılaştırmalı olarak öğrenebilirler. (Zentall ve Riley, 2000).

Dyer ve Chittka (2004b) tarafından gerçekleştirilen bir başka davranışsal deneyde ise, arıların aralarındaki renk uzaklığı 0.185 ve 0.102 hegzagon birim olan dalga boylarını kısa zamanda ve yüksek bir başarıyla ayırt ederken aralarındaki renk uzaklığı 0.027, 0.045 ve 0.062 hegzagon birim olan dalga boylarını ise daha uzun sürede ve daha düşük başarıyla ayırt ettikleri tespit edilmiştir (Şekil 2.18.).

Dyer ve Chittka (2004b) ortamdaki spektral değişimlerin de hayvanların renk ayırımı performanslarını etkilediğini yaban arıları ile yaptıkları deneylerle göstermişlerdir. Yaban arıları mavi bölgeden seçilen aralarındaki renk uzaklığı 0.185, 0.102 ve 0.062 hegzagon birim olan renk uyarılarını birbirinden ayırma konusunda mavi ve gri ışık altında test edilmişlerdir. Arılar gri ışık altında test edildiklerinde uyarılar arasında renk uzaklığı arttığından daha yüksek bir seçim başarısı gösterirken, mavi ışık altında test edildiklerinde gri ışık altındakilere göre daha düşük bir seçim performansı göstermişlerdir. Mavi ve yeşil bölgeden seçilen uyarılarla eğitilip test edilen arılar ise gri ve mavi ışık altında birbirine yakın birer seçim başarısı sergilemişlerdir. Elde edilen bu verilere göre aydınlanmanın spektral özelliğindeki değişim spektrumun farklı bölgelerinde farklı etki göstermektedir denilebilir.



Şekil 2.18. Renk uzaklığına bağlı olarak yaban arılarının ödüllü ve ödüsüz renkli çiçek modelleri arasındaki ayırım yetenekleri. **A)** Eğitim rengini doğru bir şekilde seçebilme yeteneği uyarımlar arasındaki renk uzaklığı düştükçe azalmaktadır. **B)** Renk uzaklığına bağlı olarak arıların uyarımları arasında ayırım yapabilmeleri için gerekli çiçek modellerini ziyaret sayıları. Büyük renk uzaklığı için (0,185 hegzagonal birim, sürekli çizgi) çok kısa zamanda yüksek bir seçim oranına ulaşılmıştır. Orta seviyedeki renk uzaklığına sahip uyarımlarda (0,102 hegzagonal birim, kırık çizgi) ise güvenilir bir ayırım için daha fazla ziyarete gerek duyulmuştur. Küçük bir renk uzaklığında da ise aynı başarı için gerekli ziyaret sayısı büyük oranda artmıştır (Dyer ve Chittka 2004a'dan).

Güveler, pek çok türü gece aktif olan (nokturnal) ve renk tonu ayırım yetenekleri incelenen bir başka böcek grubudur. Nokturnal güveler tarafından tozlaştırılan çiçekler çok güçlü kokular salgırlar ve geceleri aktif güveler beslenecekleri çiçekleri bulmak ve onları tanımak için koku duyularını kullanırlar (Brantjes, 1978). Ancak diurnal ve krepuskular türler çiçekleri tanıma ve ayırt etmede koku duyularının yanı sıra renkli görme yeteneklerini de kullanmaktadırlar.

Kelber ve Henique (1999) tarafından gündüz aktif bir tür olan *M. stellatarum* güvesinin spektrumun UV, mavi ve yeşil bölgelerine duyarlı trikromatik bir renkli görme sistemine sahip olduğu tespit edilmiştir. Aynı türün birbirine yakın dalga boyları arasındaki ayırım yetenekleri de incelenmiştir. Güveler renk ayırımı deneylerinde aralarındaki dalga boyu uzaklığı ($\Delta\lambda$) 15 nm olan iki uyarım (365 ve 380 nm) arasında

ayırım yapabilmelerine rağmen bu ayırım gerçek renkli görme ile mi yoksa akromatik ipuçlarını kullanarak mı yaptıkları belirlenememiştir. Bununla birlikte güveler 500 nm'ye karşı 470 nm'ye besin ödüllü olarak eğitilmişler ve pozitif uyarının şiddeti 10 kat düşürüldüğünde de pozitif uyarı tercih etmişlerdir yani aralarında 30 nm uzaklık bulunan renk uyarılarını ayırt etmede başarılı olmuşlardır.

Kelber (2005) tarafından 470 nm'ye karşı 440 nm'ye (pozitif uyarı) eğitilen güveler test edildiklerinde pozitif uyarı 470 nm'ye tercih etmişlerdir. Kelber (2005)'in çalıştığı güvelerin 440 nm'ye 540 nm'ye göre daha güçlü bir içsel tercihlerinin olduğunun ve ışık şiddeti arttıkça bu dalga boylarının çekiciliğinin arttığına bilinmesine rağmen (Kelber, 1999) güveler pozitif uyarının şiddeti 10 kat düşürüldüğünde dahi aralarında 30 nm fark olan renkleri [440(+) vs 470] birbirinden ayırt edebilmişlerdir. Başka bir grup güveyi de 470 nm parlak uyarı karşı 440 nm loş uyarıya eğiten Kelber (2005) güvelerin hem eğitim koşullarında test edildiğinde (440 nm loş) hem de pozitif uyarının şiddeti değiştirildiğinde (440 nm parlak) tercihlerinin pozitif uyarı (440 nm) yönünde olduğunu gözlemiştir. Sonuç olarak renklerin kromatik özelliği renklerin ayırt edilmesinde önem teşkil etmektedir. Aynı zamanda 440 nm (+) vs 470 nm'ye eğitilen güveler 440 nm ve 410 nm'lik uyarılarla test edildiklerinde de 440 nm'yi tercih etmişlerdir.

Renk tonu ayırımı yeteneğine sahip olup olmadığı araştırılan diğer kelebek türleri ise *Macroglossum aegyus* (Kelber ve Pfaff, 1999) ve *Haliconius erato* (Zacardi vd. 2006)'dur. Bu türlerle gerçekleştirilen davranışsal deneylerde, *M. aegyus* kelebeğinin eş şiddete sahip 590 ve 620 nm'lik, *H. erato* kelebeğinin ise 590–620 ve 620–640 nm'lik uyarılar arasında renk tonu ayırımı yapabildiği tespit edilmiştir.

Cammaerts (2007) tarafından ise *Myrmica sabuleti* karıncası üzerinde davranışsal renk tonu ayırımı deneyleri gerçekleştirilmiştir. Ancak uyarıların şiddet ölçümleri insan gözü duyarlılığına göre imal edilmiş lüksmetre ile yapıldığından bu deneylerin sonuçlarına şüphe ile bakılmaktadır. İnsan gözü ve böcek gözü yapısal olarak farklı olduğundan (örn. böcek gözü bir foton sayacı gibi davranmaktadır) uyarıların fiziksel özellikleri radyometrik olarak yapılmalı ve formüle uygun olarak foton sayıları ayarlanmalıdır. Bu araştırıcı karıncaları ayırmsal şartlandırma prosedürüne maruz bırakarak eğitmiş, 10.000 ve 600 lüks değerindeki ışık şiddetleri altında test etmiştir. 640–615 nm, 615–650 nm, 550–525 nm, 525–505 nm, 505–425 nm'lik dalga boyları

arasında her iki ışık şiddeti altında da söz konusu türün başarılı bir şekilde ayırım yaptığı ileri sürülmüştür. Bununla beraber 640–655 nm'lik renk uyarılarını 600 lükslük ışık şiddeti altında birbirinden ayıramazken 10.000 lükslük ışık şiddeti altında ayırt edebildiği iddia edilmiştir. Sonuç olarak *M. sabuleti* türünün renk tonu ayırımı yeteneğine sahip olduğu ileri sürülmüştür. Bununla birlikte metodolojideki zayıflıklar, özellikle deneysel koşullardaki titizliği göstermemesi ve radyometrik ölçümler yapmaması araştırmacının sonuçlarını oldukça şüpheli duruma düşürmektedir.

3. MATERYAL VE METOD

3.1. Karıncalar

Bu çalışmada *Lasius alienus* Foerster, 1850 türü kullanılmıştır (Şekil 3.1.). Bu tür kumlu, çalılık arazi üzerindeki toprakta, kuru ve açıklık çayırılık alanlarda, yuvalanmaktadır. Genellikle yaprak bitlerinin mum borucuklarından salgıladığı oldukça besleyici bal özümüle, ayrıca çöpçülük ve küçük böcekleri avlayarak beslenirler. Yuvalar tek kraliçeli (monogyne) olup her bir yuva birbirinden bağımsızdır (Collingwood, 1979).

Bu tür İskandinavya'dan Japonya'nın güneyine, Avrupa'dan Afrika'daki Akdeniz ülkelerine kadar dağılım göstermektedir (Collingwood, 1979). Türkiye'de bilinen dağılımı İzmit, Bursa, İzmir, Siirt, Bodrum, Trabzon, Malatya, Elazığ, Bitlis, Van, Hakkari, Ağrı, Muş, Kars, Erzurum, Erzincan, Tunceli, Bingöl, Edirne, Kırklareli, Tekirdağ, Ankara, İstanbul, Artvin'dir (Aktaç, 1982; Çamlıtepe, 1987).

İşçiler: Grimsi sarıdan kahverengimsi siyaha doğru renkli. Tüm vücut ve eklentiler orta derecede kalın kıllı. Kısa dik kıllar sırtta ve başın tüm oksipital kenarının çevresinde dağınık halde bulunur. Başın arka kısmı konveks. Oselluslar körelmiş ya da görünmez; frontal çizgi körelmiş. Dik kıllar skapus ve ön tibiada yoktur, bazen arka tibiada mevcut olabilir. Vücut 3.0-4.2mm (Collingwood, 1979).

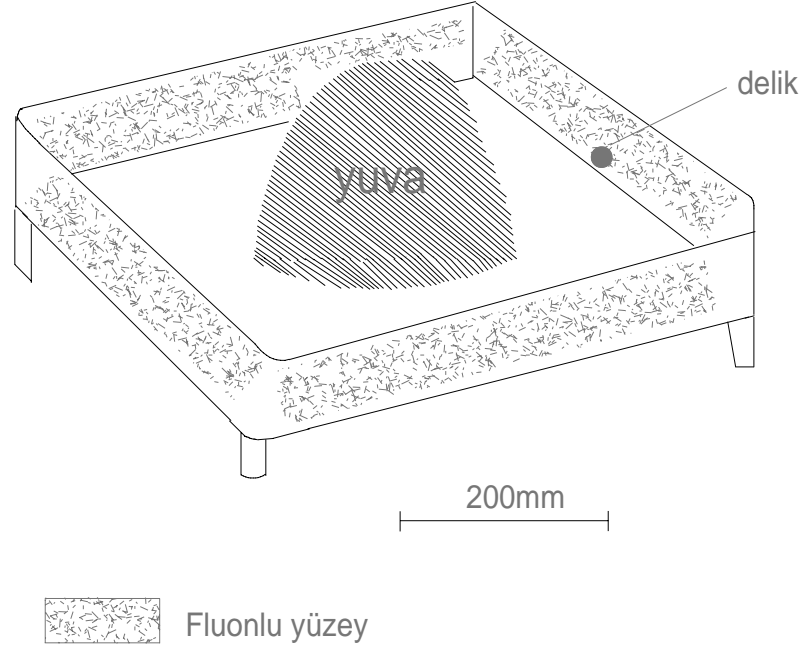


Şekil 3.1. *Lasius alienus* (Foerster, 1850) işçisi. a)baş, dorsalden. b) vücut, profilden (<http://www.antweb.org/>).

Kraliçe: Grimsi siyahtan kahverengimsi siyaha doğru renkli. Kanatlar hiyalin. Baş toraks'ın genişliğiyle karşılaştırıldığında oldukça dar. Kılınma işçideki gibidir. Scapus ve ön tibiada dik kıllar yok. Vücut 8.0-9.0 mm (Collingwood, 1979).

Erkek: Grimsi siyah. Kanatlar hiyalin. Tibia ve scapus üzerinde dik kıllar yok. Vücut 3.0-3.8 mm (Collingwood, 1979).

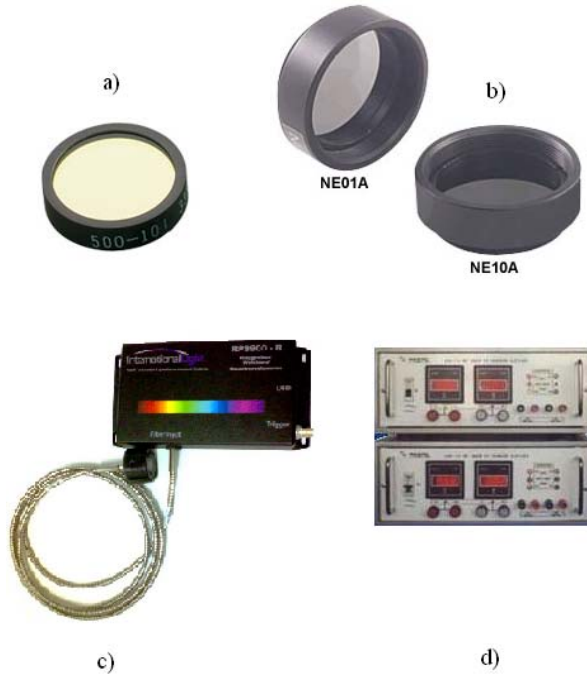
Trakya Üniversitesi Fen Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümü bahçesinde tespit edilen *Lasius alienus* 'a ait yuvadan (41° 38' 46" N / 26° 37' 12" E) çok sayıda işçi karınca ve bir kısım yuva materyali bu çalışmada canlı materyal olarak kullanılmak üzere alınarak iklim odasına taşınmıştır. İklim odasına transfer edilen koloni 75 cm çapında plastik bir kabın 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 çıkışlarını engellemek amacıyla kabın duvarlarına fluon sürülmüştür (Şekil 3.2.).



Şekil 3.2. Laboratuvardaki *Lasius alienus* yuvasının şematik gösterimi.

3.2. Deneysel Düzenek

Tüm spektral duyarlılık deneylerinde, 10 nm'lik dar bant aralığına sahip özel bandpass renkli filtrelerden (Thorlabs Inc. bandpass filters, CWL= 340, 370, 380, 440, 510, 540, 550 ve 640 nm) yararlanılmıştır. Bu filtreler istenilen dalga boylarına sahip ışık uyarılarını elde etmek için renkli görme deneylerinde yaygın bir şekilde kullanılmaktadır (Şekil 3.3a). 24V-250W güce sahip halojen lambalar (Philips Focusline) ışık kaynağı olarak birbirlerine özdeş mercek sistemlerine sahip ışık kutuları içinde kullanılmıştır. Renkli filtreler bu kutuların ön taraflarındaki taşıyıcılara takılmış ve DC ayarlı gerilim/güç kaynakları (Maksimel LPS 950, Şekil 3.3d) kullanılarak ışık kutularına, istenilen ışık şiddetini ($1,1 \times 10^{11}$ foton, Eşitlik 1) elde edecek şekilde akım verilmiştir (Tablo 3.1 ve Şekil 3.3.). Kalibre edilmiş bir spektrometre (International Light RPS 900, Şekil 3.3c) ışık uyarılarının şiddetlerinin ölçümlerinde kullanılmıştır. Işık şiddetlerinin düşürülmesinin gerekli olduğu deneylerde ise nötral yoğunluk filtreleri (absorptive ND filters, Thorlabs Inc., Şekil 3.3b) kullanılmıştır.



Şekil 3.3. a) renkli filtre (bandpass). b) nötral yoğunluk filtresi. c) spektrometre. d) DC ayarlı gerilim/ güç kaynağı.

$$\text{Eşitlik : } N_{\lambda} = I_{\lambda} / E_{\text{foton } \lambda}$$

N_{λ} ; Belli bir dalga boyundaki ışık uyarınının foton sayısı

I_{λ} ; Belli bir dalga boyundaki ışık uyarınının şiddeti (W/cm^2)

$E_{\text{foton } \lambda}$; Belli bir dalga boyundaki ışık uyarınının enerjisi (hc/λ)

Örneğin;

$$E_{\text{foton370}} = h.c / \lambda$$

$$E_{\text{foton370}} = (6,63 \cdot 10^{-34}) \cdot (3 \cdot 10^8) / 370 \cdot 10^{-9} = 0,0537 \cdot 10^{-17} \text{ joule}$$

$1,1 \cdot 10^{11}$ sayıda foton elde etmek için;

$$N_{370} = 1,1 \cdot 10^{11} \text{ olabilmesi için}$$

$$N_{370} = I_{370} / E_{\text{foton370}}$$

$$I_{370} = N_{370} \cdot E_{\text{foton370}}$$

$$I_{370} = (1,1 \cdot 10^{11}) \cdot (0,0537 \cdot 10^{-17})$$

$$I_{370} = 0,05907 \cdot 10^{-6} \text{ W}/\text{cm}^2$$

Tablo 3.1. Deneyleerde kullanılan monokromatik ışık uyarınının 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; A, amper; V, volt.

λ (nm)	I ($10^{-6} \text{ W}/\text{cm}^2$)	A / V 17 cm'de
340	0,0647	6,6 / 9,5
370	0,0591	11,9 / 7,9
380	0,0578	11,1 / 7,6
440	0,05	6,7 / 5,7
510	0,0431	4,5 / 4,6
540	0,0407	4,4 / 4,6
550	0,0399	3,8 / 4,2
640	0,0343	2,9 / 3,6

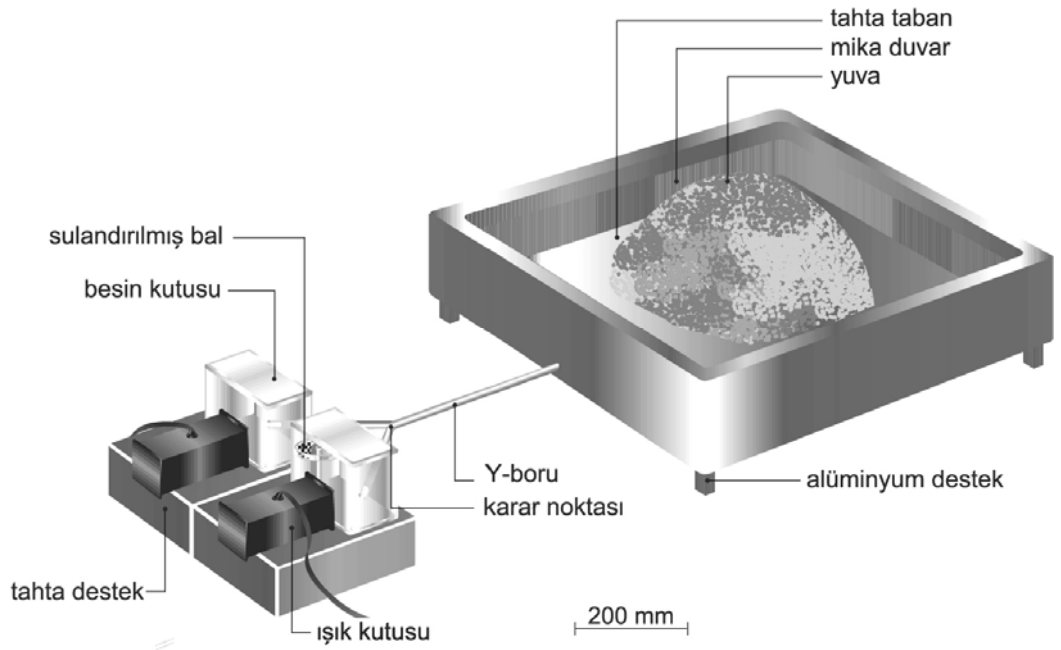
Renkli görme ve renk tonu ayırımı deneyleri Y-borudan oluşan ikili bir seçim düzeneğinde gerçekleştirilmiştir.

3.2.1. İkili seçim düzeneği

Lasius alienus işçileri her bir deneysel koşul için, yuvalarına silikon bir boru ile bağlı olan cam Y-boru aracılığıyla besinle ödüllendirilerek ayrı ayrı eğitilip test edilmişlerdir. Yan kolları arasındaki açı değeri 120^0 olacak şekilde tasarlanan Y-boru 15cm ana kol uzunluğuna, 10'ar cm yan kol uzunluklarına, 3cm çap genişliğine sahiptir (Şekil 3.4.). Bu açı değeri karıncaların seçim noktasında her iki ışık uyarımını da görmesini sağlamıştır.

Y-borunun yan kolları birbirine özdeş plastik besin kaplarına bağlanarak, önlerine dar bant aralığına sahip renkli filtrelerin yerleştirildiği özdeş ışık kutuları, bu kapların arkalarına konulmuştur. Her deneysel koşul için ödülle ilişkilendirilen ışık uyarımının önündeki besin kabına sulandırılmış bal ve zaman zaman ölü böcekler besin olarak konularak, işçilerin ödüllü uyarana yönelmeleri sağlanmıştır.

Yukarıdaki düzenekte, her bir deneysel koşula özgü uyarımlarla eğitilen işçiler yine aynı düzenekte test edilmişlerdir. Her bir test işçi karıncanın Y-boruya girmesiyle başlayıp, kollardan herhangi birisinin bağlı olduğu besin kabına çıkmasıyla son bulmuştur (Şekil 3.4.).



Şekil 3.4. İkili seçim düzeneği.

3.3. İpuçlarının Ortadan Kaldırılması

İşçilerin laboratuvar içinde görmeye dayalı olarak kullanabilecekleri her türlü ipucunu yok etmek amacıyla eğitim ve testler tamamen karanlık bir ortamda yapılmıştır. Karıncalar manyetik ve idiyotetik ipuçlarını kullanarak yönlerini belirleyebildikleri için (Camlitepe ve Stradling 1995; Aksoy ve Camlitepe, 2005; Camlitepe vd. 2005) ışık uyarınları Y-borudan oluşan düzenekteki testlerde her 10 bireyde kendi aralarında yer değiştirilerek kullanılmıştır. Olası her türlü kimyasal koku izinin kullanılmasını engellemek amacıyla testlerde besin kaplarındaki besin uzaklaştırılarak besin kapları ve test edilen her 10 bireyden sonra Y-borular yenileri ile değiştirilmiştir. Yerçekimine bağlı ipuçlarının kullanılmasını engellemek amacıyla tüm deneysel düzenekler düz bir zemin üzerine kurulmuştur. Eğitim ve testler tamamen karanlık ortamda gerçekleştirildiğinden işçiler oriyantasyon ipucu olarak polarize ışığı da kullanamamışlardır. Böylelikle, Y-borunun seçim noktasına gelen işçiler test edilecek ışık uyarınları dışında kullanabilecekleri herhangi bir ipucundan yoksun bırakılmışlardır.

3.4. Eğitim Prosedürü

İşçiler tüm deneyler öncesinde 2 hafta süresince besine ödüllendirme yoluyla eğitilmişlerdir. Düzenekte ödüllü uyarın (+) olarak kullanılacak ışık uyarınlarının bağlı bulunacağı besin kaplarına besin olarak sulandırılmış bal ve zaman zaman ölü böcekler konulmuştur. Renkli görme ve renk tonu ayırımı deneylerinde eğitimde ve testlerde kullanılan tüm uyarınlara eşit ışık şiddetine sahip olacak şekilde ayarlanmıştır. İşçilerin bir hafta süresince herhangi bir kısıtlamaya uğramadan besine gidip gelmelerine izin verilmiştir. Böylelikle, besine ulaşmada işçiler, boru içine bırakacakları kimyasal koku izini de ışık uyarınlarını da kullanabileceklerdir. Eğitimin 2. haftasının başından itibaren ise her saat başı Y -borular kimyasal koku izini ortadan kaldırmak için alkolle yıkanmış yenileri ile ışık uyarınları ise idiyotetik ipuçlarını ortadan kaldırmak için kendi aralarında yer değiştirilmiştir. İşçiler bu şekilde sadece ışık uyarınlarını kullanma yönünde zorlanmışlardır.

Renkli görme deneylerinde eğitim için ayrımsal koşullandırma prosedürü kullanılırken, renk tonu ayrımı deneylerinde sadece tek bir uyarının (+ uyarının) kullanıldığı tekli koşullandırma prosedürü de kullanılmıştır.

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 dalga boylarının farklı ikili kombinasyonlarına eğitilmişlerdir. İşçiler kontrol testi olarak yapılan ilk testte (Test I) eğitim ile aynı ışık şiddetinde (eş değer şiddet testlerde I olarak gösterilmiştir) test edilmişlerdir. Gerçek renkli görmenin belirlenmesi amacıyla yapılan kritik testte ise (Test II) eğitimde “+” olarak kullanılan ışık uyarınının şiddeti nötral yoğunluk filtreleri ile (Absorptive ND filter) %90 oranında düşürülerek (deneylerde I/10 olarak gösterilmiştir) işçilerin renk uyarınları arasındaki tercihleri belirlenmiştir. Toplam en az 30 işçinin dâhil edildiği her bir testte her deneme bir işçinin Y-boruya girmesiyle başlayarak kollardan herhangi birisinin bağlı bulunduğu besin kabına çıkmasıyla sonlanmıştır.

Verilerin istatistiksel analizinde G-testi kullanılmıştır. G-testi ki kare testinin bir alternetifidir ve ki kare testi yaklaşık olarak G-testi ile aynı sonuçları vermektedir. G-testinin genel formülü:

$$G = 2\sum[O \times \ln(O/E)]$$

O; Gözlenen frekans

E; Beklenen frekans

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 (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)

3.5.1.3. Deney 3 (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)

3.5.1.4. 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. Renk tonu ayırımı deneyleri

Renk tonu ayırımı deneylerinde işçilerin spektrumun aynı renk bölgesine karşılık gelen birbirine çok yakın iki dalga boyu arasındaki yetenekleri ölçülmüş ve Y-borudan oluşan düzenekte gerçekleştirilmiştir. Bu deneylerde, renkli görme deneylerinde duyarlılığı tespit edilen UV ve yeşil bölgelerde aralarında 40 nm dalga boyu farklılığı olan 340–380 ve 510–550 nm’lik ışık uyaranları kullanılmıştır. Deneylerde iki tip eğitim uygulanmıştır. İşçiler Y-borunun yan kollarına bağlı olan beslenme kaplarından yalnızca bir tanesinde ışık uyaranının olduğu (*tekli koşullandırma prosedürü; absolute conditioning procedure*) ve her iki kaptan da ışık uyaranının olduğu şartlarda (*ayrımsal koşullandırma prosedürü; differential conditioning procedure*) eğitilmişlerdir. Her iki durumda da pozitif olarak değerlendirilecek uyaran besin ile ilişkilendirilmiştir. Işık uyaranları aynı şiddete sahip olacak şekilde ayarlanmış ve üç farklı test gerçekleştirilmiştir. Tekli koşullandırma da deneğe sadece pozitif (ödüllü) uyaranı öğrenme fırsatı verilirken, ayrımsal koşullandırma da hem pozitif uyaranı hem de negatif uyaranı öğrenme fırsatı verilmiştir.

İlk testlerde, her iki koşullandırma prosedürü ile eğitilen işçiler eğitim ile aynı şartlarda test edilmişlerdir (Kontrol testi). İkinci testlerde, tekli koşullandırma prosedürü ile eğitilen işçiler ayrımsal koşullandırma prosedüründeki eğitim şartlarıyla; ayrımsal koşullandırma prosedürü ile eğitilen işçiler tekli koşullandırma prosedüründeki eğitim şartlarıyla test edilmişlerdir. Üçüncü testlerde ise işçiler her iki prosedürde de pozitif olarak kullanılan dalga boyuna alternatif ve duyarlı olduğu en uzak dalga boyundan ayırt etme durumları test edilmiştir. Her test için toplam 30 işçinin tercihi kaydedilip değerlendirilmiştir.

3.5.2.1. Deney 1 (UV bölgede renk tonu ayrımı)

Tekli koşullandırma prosedürü

Eğitim:

340 nm + (I) vs karanlık –

Test I

340 nm + (I) vs Karanlık –

Test II

340 nm + (I) vs 380 nm – (I)

Test III

340 nm + vs 550 nm – (I)

Ayrımsal koşullandırma prosedürü

Eğitim:

340 nm + (I) vs 380 nm –

Test I

340 nm + (I) vs 380 nm – (I)

Test II

340 nm + (I) vs Karanlık –

Test III

340 nm + vs 550 nm – (I)

3.5.2.2. Deney 2 (Yeşil bölgede renk tonu ayrımı)

Tekli koşullandırma prosedürü

Eğitim:

510 nm + (I) vs Karanlık –

Test I

510 nm + (I) vs Karanlık –

Test II

510 nm + (I) vs 550 nm – (I)

Test III

510 nm + (I) vs 370 nm – (I)

Ayrımsal koşullandırma prosedürü

Eğitim:

510 nm + (I) vs 550 nm – (I)

Test I

510 nm + (I) vs 550 nm – (I)

Test II

510 nm + (I) vs Karanlık –

Test III

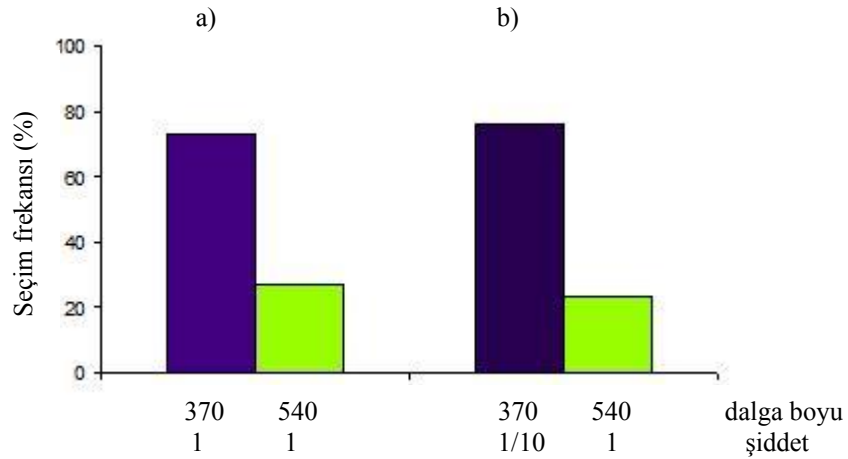
510 nm + (I) vs 370 nm – (I)

4. SONUÇLAR

4.1. Renkli Görme Deneyleri:

4.1.1. Deney 1 (UV bölge renkli görme)

İşçiler eş ışık şiddetine sahip besin ödüllü 370 nm (+ uyarıcı) ve 540 nm (- uyarıcı)'ye eğitilmiş ve ardından test edilmişlerdir. İşçiler hem eğitim şartlarıyla yapılan kontrol testinde (N= 30, G=6.793, P < 0.01) (Şekil 4.1a), hem de pozitif uyarıcı olan 370 nm'nin ışık şiddetinin nötral yoğunluk filtresi ile 10 kat düşürülmesi ile yapılan kritik testte (N=30, G=8.992 P<0.005) (Şekil 4.1b) eğitildikleri dalga boyu olan 370 nm'yi istatistiksel olarak anlamlı bir şekilde tercih etmişlerdir.

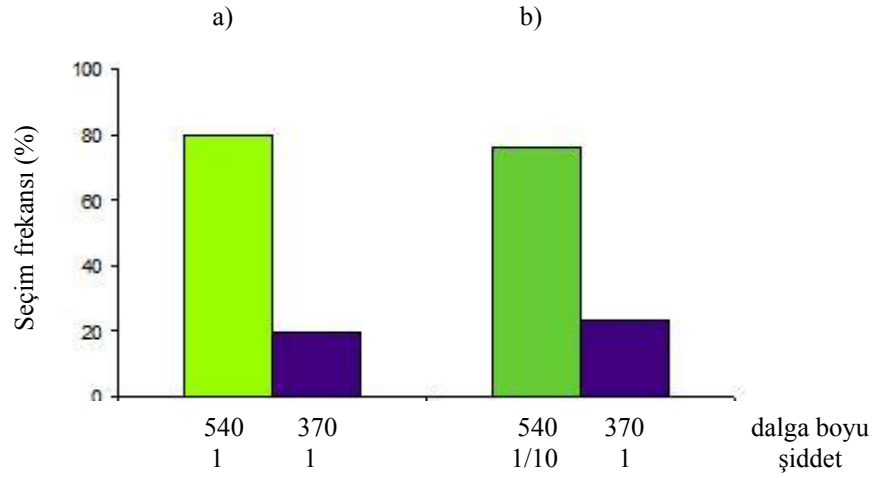


Şekil 4.1. UV bölge renkli görme deneyinde işçilerin uyarıcılar arasındaki seçim frekansları. **a)**Kontrol testi N=30 [22(+)] vs 8(-)], G=6.793, P < 0.01, anlamlı. **b)**Kritik test N=30 23(+)] vs 7(-)], G=8.992, P<0.005 anlamlı.

Elde edilen sonuçlar *L. alienus* işçilerinin elektromanyetik spektrumun UV bölgesinde gerçek renkli görmeye sahip olduğunu göstermektedir.

4.1.2. Deney 2 (Yeşil bölge renkli görme)

İşçiler eş ışık şiddetine sahip besin ödüllü 540 nm (+ uyarıcı) ve 370 nm (- uyarıcı)'ye eğitilmiş ve ardından test edilmişlerdir. İşçiler hem eğitim şartlarıyla yapılan kontrol testinde (N= 30, G=11.564, P < 0.001) (Şekil 4.2a) , hem de pozitif uyarıcı olan 540 nm'nin ışık şiddetinin nötral yoğunluk filtresi ile 10 kat düşürülmesi ile yapılan kritik testte (N=30, G=8.992 P<0.005) (Şekil 4.2b) eğitildikleri dalga boyu olan 540 nm'yi istatistiksel olarak anlamlı bir şekilde tercih etmişlerdir.



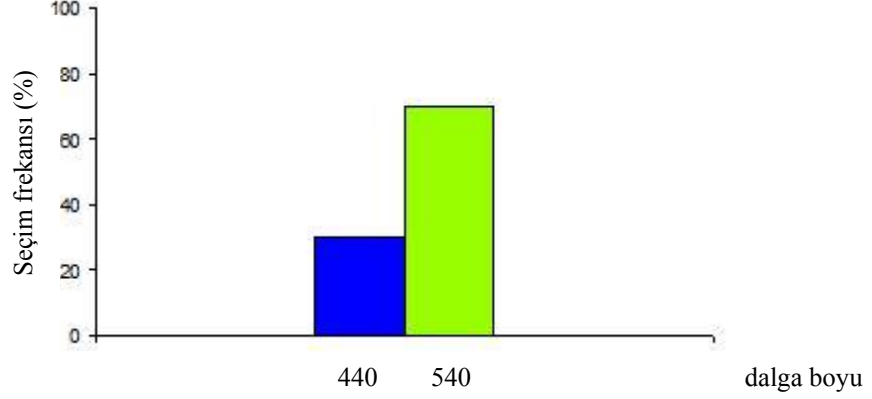
Şekil 4.2. Yeşil bölge renkli görme deneyinde işçilerin uyarıcılar arasındaki seçim frekansları. **a)**Kontrol testi N=30 [24(+)] vs 6(-)],G=11.564, P < 0.001, anlamlı. **b)**Kritik test N=30 23(+)] vs 7(-), G=8.992, P<0.005, anlamlı.

Elde edilen sonuçlar, *L. alienus* işçilerinin elektromanyetik spektrumun yeşil bölgesinde gerçek renkli görmeye sahip olduğunu göstermektedir.

4.1.3. Deney 3 (Mavi bölge renkli görme)

İşçiler eş ışık şiddetine sahip besin ödüllü 440 nm (+ uyarıcı) ve 540 nm (- uyarıcı)'ye eğitilmiş ve ardından test edilmişlerdir. İşçiler eğitim şartlarıyla yapılan kontrol testinde eğitildikleri dalga boyu olan 440 nm'yi istatistiksel olarak anlamlı bir şekilde tercih etmedikleri için (N=30, G=4.936, P<0.05, negatif uyarıcı yönünde

anlamalı, Şekil 4.3.) pozitif uyarının şiddetinin nötral yoğunluk filtresiyle 10 kat düşürülmesiyle yapılacak olan kritik test gerçekleştirilmemiştir.

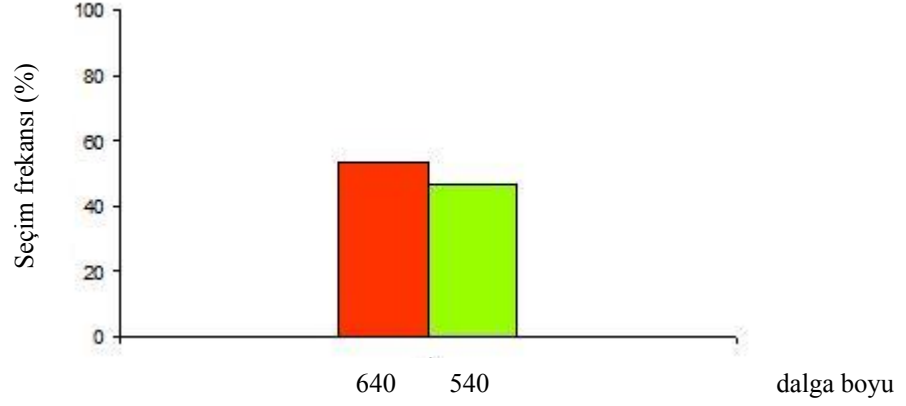


Şekil 4.3. Mavi bölge renkli görme deneyinde işçilerin uyarınlar arasındaki seçim frekansları, N=30 [9(+) vs 21(-)], G=4.936, P>0.05, negatif uyarın yönünde anlamalı.

Elde edilen sonuçlar, *L. alienus* işçilerinin eğitildikleri 440 nm (+ uyarın) ve 540 nm (- uyarın) arasında negatif uyarın yönünde anlamalı bir tercih yaptıklarından elektromanyetik spektrumun mavi bölgesinde gerçek renkli görmeye sahip olmadıklarını göstermektedir.

4.1.4. Deney 4 (Kırmızı bölge renkli görme)

İşçiler eş ışık şiddetine sahip besin ödüllü 640 nm (+ uyarın) ve 540 nm (- uyarın)'ye eğitilmiş ve ardından test edilmişlerdir. İşçiler eğitim şartlarıyla yapılan kontrol testinde eğitildikleri dalga boyu olan 640 nm'yi istatistiksel olarak anlamalı bir şekilde tercih etmedikleri için (N=30, G=0.133, P>0.05, Şekil 4.4.) pozitif uyarının şiddetinin nötral yoğunluk filtresiyle 10 kat düşürülmesiyle yapılacak olan kritik test gerçekleştirilmemiştir.



Şekil 4.4. Kırmızı bölge renkli görme deneyinde işçilerin uyarılar arasındaki seçim frekansları, N=30 [16(+) vs 14(-)], G=0.133, P>0.05, anlamsız.

Elde edilen sonuçlar, *L. alienus* işçilerinin eğitildikleri 640 nm (+ uyarı) ve 540 nm (- uyarı) arasında anlamlı bir tercih yapmadıkları için elektromanyetik spektrumun kırmızı bölgesinde gerçek renkli görmeye sahip olmadıklarını göstermektedir.

4.2. Renk Tonu Ayırımı Deneyleri

Renkli görme deneylerinde işçilerin spektrumun mavi ve kırmızı bölgelerinde gerçek renkli görmeye sahip olmadıkları belirlendiği için; renk tonu ayırımı deneyleri sadece gerçek renkli görmeye sahip oldukları spektrumun UV ve yeşil bölgelerinde gerçekleştirilmiştir.

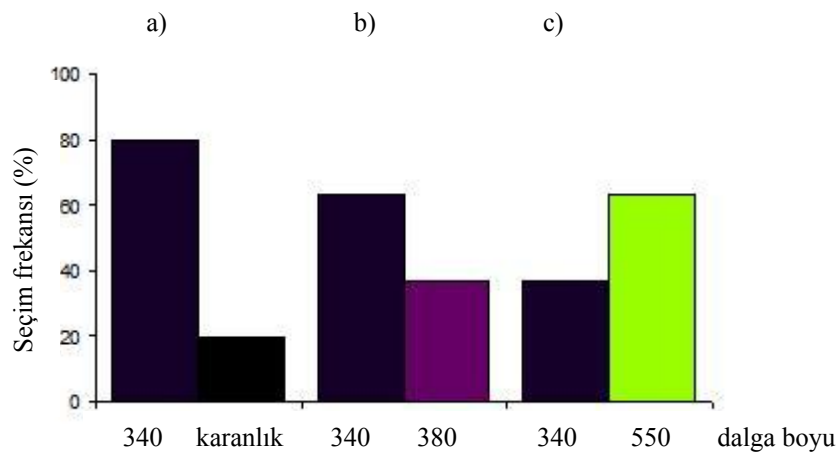
4.2.1. Deney 1 (UV bölgede renk tonu ayırımı)

İşçiler spektrumun UV bölgesinde hem tekli (340 + vs karanlık -) hem de ayımsal koşullandırma (340 + vs 380 -) prosedürü kullanılarak eğitilmiş ve ardından test edilmişlerdir.

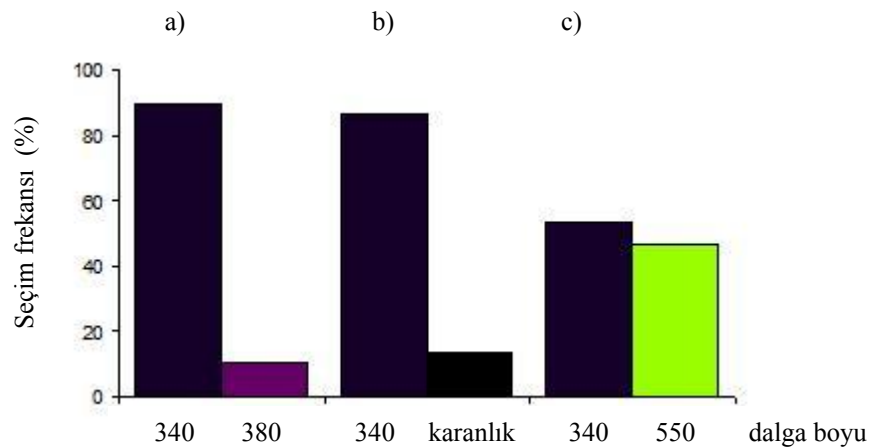
Tekli koşullandırma prosedürü ile eğitilen işçiler, eğitim koşullarıyla test edildiklerinde 340 nm'yi karanlıktan istatistikî olarak anlamlı bir şekilde tercih etmişlerdir. Ancak 340 nm'yi hem 380 nm'den (40 nm fark) hem de renkli görme

deneylerinde duyarlı oldukları tespit edilen spektrumun en uzak bölgesindeki bir uyarandan (550 nm, yeşil) ayırt edememişlerdir (Şekil 4.5.).

Ayrımsal koşullandırma prosedürü ile eğitilen işçiler de, eğitim koşullarıyla test edildiklerinde 340 nm'yi 380 nm'den istatistikî olarak anlamlı bir şekilde tercih etmişlerdir. Ayrıca işçiler 340 nm'yi karanlıktan anlamlı bir şekilde ayırt edebilirken, duyarlı oldukları tespit edilen spektrumun en uzak bölgesindeki bir uyarandan (550 nm, yeşil) ayırt edememişlerdir (Şekil 4.6.).



Şekil 4.5. Tekli şartlandırma prosedürü ile 340 nm'ye besin ödüllü olarak eğitilen işçilerin testlerdeki seçim frekansları. **a)** Test I; N=30 [24(+) vs 6 (-)], $G= 11.564$, $P<0.001$ anlamlı. **b)** Test II; N=30 [19(+) vs 11 (-)], $G=2.159$, $P>0.05$, anlamsız. **c)** Test III; N=30 [11(+) vs 19(-)], $G= 2.159$, $P>0.05$, anlamsız.



Şekil 4.6. Ayrımsal şartlandırma prosedürü ile 340 nm'ye besin ödüllü olarak eğitilen işçilerin testlerdeki seçim frekansları. **a)** Test I; N=30 [27 (+) vs 3 (-)], $G= 22.083$, $P< 0.001$ anlamlı. **b)** Test II; N=30 [26 (+) vs 4 (-)], $G= 18.028$, $P<0.001$ anlamlı. **c)** Test III; N=30 [16 (+) vs 14 (-)], $G= 0.133$, $P>0.05$, anlamsız.

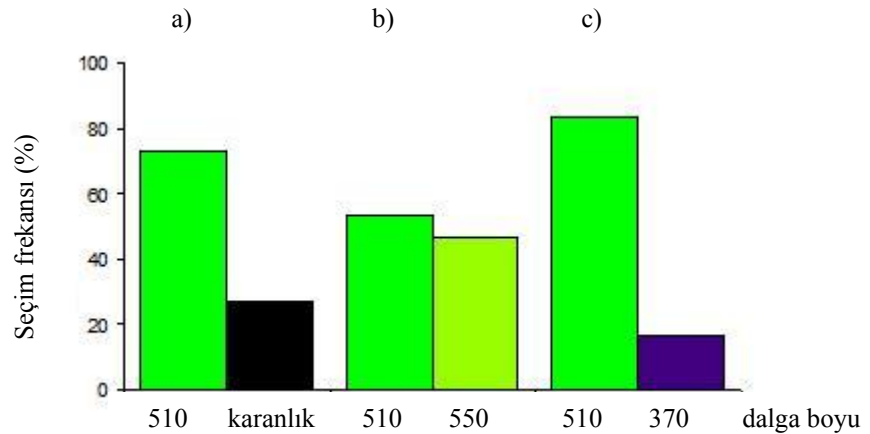
Bu sonuçlara göre *L. alienus* işçileri gerçek renkli görmeye sahip oldukları belirlenen spektrumun UV bölgesinde renk tonu ayırımı (40 nm fark) yapabilmektedirler, ancak ayırımdaki performansları üzerine eğitimde uygulanan koşullar etki etmektedir.

4.2.2. Deney 2 (Yeşil bölge renk tonu ayırımı)

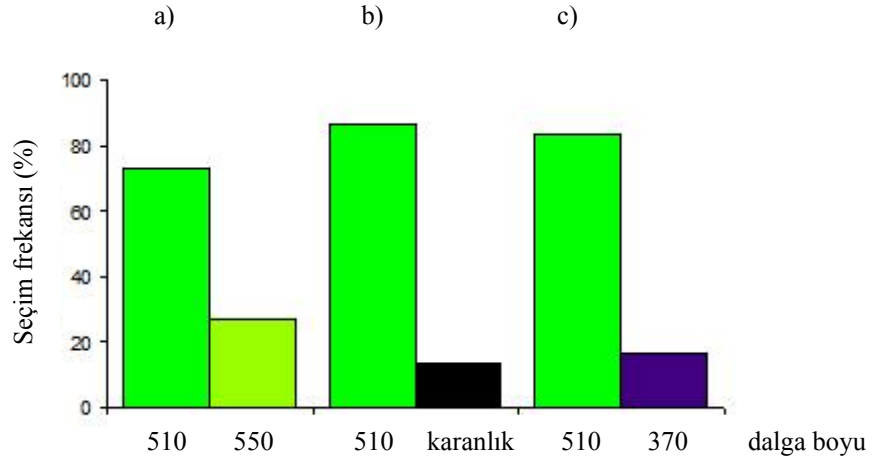
İşçiler spektrumun yeşil bölgesinde hem tekli (510 + vs karanlık -) hem de ayırmsal koşullandırma prosedürü (510 + vs 550 -) kullanılarak eğitilmiş ve ardından test edilmişlerdir.

Tekli koşullandırma prosedürü ile eğitilen işçiler, eğitim koşullarıyla test edildiklerinde 510 nm'yi karanlıktan istatistikî olarak anlamlı bir şekilde tercih etmişlerdir. Ancak işçiler 510 nm'yi 550 nm'den (40 nm fark) ayırt edemezken; renkli görme deneylerinde duyarlı oldukları tespit edilen spektrumun en uzak bölgesine karşılık gelen bir uyarandan (370 nm, UV) ayırt edebilmişlerdir (Şekil 4.7.).

Ayırmsal koşullandırma prosedürü ile eğitilen işçiler ise; eğitim koşulları uygulandığında 510 nm'yi 550nm'den (40nm fark) ayırt edebilmiştir. İşçiler ayrıca hem 510nm'yi karanlıktan hem de duyarlı oldukları tespit edilen spektrumun en uzak bölgesindeki bir uyarandan (370nm, UV) istatistikî olarak anlamlı bir şekilde ayırt etmişlerdir (Şekil 4.8.).



Şekil 4.7. Tekli şartlandırma prosedürü ile 510 nm'ye besin ödüllü eğitilen işçilerin testlerdeki seçim frekansları. **a)** Test I; N=30 [26(+) vs 4 (-)], G= 18.028 P<0.001 anlamlı. **b)** Test II; N=30 [16(+)] vs 14 (-)], G=0,133 P>0.05, anlamsız. **c)** Test III; N=30 [24(+)] vs 6(-)], G= 11.564, P<0.001 anlamlı.



Şekil 4.8. Ayırimsal şartlandırma prosedürü ile 510 nm'ye besin ödüllü olarak eğitilen işçilerin testlerdeki seçim frekansları. **a)** Test I; N=30 [22 (+) vs 8 (-)], $G= 6.793$, $P< 0.01$ anlamlı. **b)** Test II; N=30 [26 (+) vs 4 (-)], $G= 18.028$, $P<0.001$ anlamlı. **c)** Test III; N=30 [25 (+) vs 5 (-)], $G= 14.555$, $P<0.001$ anlamlı.

Bu sonuçlara göre *L. alienus* işçileri gerçek renkli görmeye sahip oldukları belirlenen spektrumun yeşil bölgesinde renk tonu ayırımı (40 nm fark) yapabilmektedirler ve UV bölgedeki sonuçlara benzer şekilde eğitimde uygulanan koşullar testlerdeki ayırım performanslarını etkilemektedir.

5. TARTIŞMA

Bir hayvanın gerçek renkli görme yeteneğine sahip olduğunu söyleyebilmek için, o hayvanın farklı dalga boylarına sahip ışık uyarılarını şiddetlerinden bağımsız bir şekilde birbirinden ayırt etmesi gerekir. Eğer hayvanın davranışı ışık şiddetine bağlı ipuçları tarafından yönlendiriliyorsa akromatik görme söz konusudur. Ekolojik bakış açısına göre renk öğrenme renkli objelerin seçiminde esneklik, değişken bir çevrede yuvanın yeri ve besin kaynaklarının değişen varlığına karşı bir adaptasyon sağlar. *Lasius alienus* işçileri Y-borudan oluşan ikili seçim düzeneğinde spektrumun UV (370 nm), mavi (440 nm), yeşil (540 nm) ve kırmızı (640 nm) bölgelerine karşılık gelen ve eşdeğer ışık şiddetine ($1,1 \cdot 10^{11}$ foton) sahip ışık uyarılarına besin ödüllü olarak eğitilmişler ve hem kontrol hem de kritik testlerde yalnızca 370 ve 540 nm'leri ayırt edebilmişlerdir. Kritik testler ışık şiddetinin 10 kat düşürülmesine rağmen işçilerin hala UV ve yeşil renkleri diğer uyarılardan ayırt ettiklerini, dolayısıyla ışık şiddetinden bağımsız olarak spektrumun UV ve yeşil bölgelerinde gerçek renkli görmeye sahip dikromatik canlılar olduklarını göstermektedir. Bunun yanı sıra mavi bölgede 440 nm'lik, kırmızı bölgede 640 nm'lik uyarana eğitilen işçiler, eğitildikleri bölge uyarılarını kontrol testinde alternatif ödüksüz uyarı olan 540 nm'den ayırt edemediklerinden mavi ve kırmızı bölgede kritik test uygulamasına gerek kalmamıştır. Bu sonuçlar *Lasius alienus* işçilerinin spektrumun mavi ve kırmızı bölgelerinde gerçek renkli görme yeteneğine sahip olmadığını göstermektedir.

UV-yeşil dikromatik renkli görme sistemi günümüze kadar incelenen karınca türlerindeki genel şemaya uymaktadır. *Solenopsis saevissima* (aksiyon spektrumu, Marak ve Wolken, 1965), *Formica polyctena* (ERG, Menzel, 1973; pigment hareketi, Menzel ve Knaut, 1973), *Myrmecia gulosa*'da (elektrofizyolojik, Lieke, 1981), *Formica cunicularia* (davranışsal, Aksoy, 2007) ve *Tetramorium caespitum* (davranışsal, Üren Yıldırım, 2009) türlerinde UV-yeşil dikromatik renkli görme sistemi tespit edilmiştir.

Çöl karıncası *Cataglyphis bicolor* için farklı araştırmacılar farklı sonuçlar elde etmişlerdir. Wehner ve Toggweiler (1972) bu tür için 350, 500–520 ve 600 nm'lerde maksimum değerleri olan spektral duyarlılık fonksiyonu ve 380 ve 550 nm'lerde maksimum değerleri olan dalga boyu ayırımı fonksiyonu elde etmişlerdir. Spektral

duyarlılık fonksiyonu sonuçları dalga boyu ayırımı fonksiyonu sonuçlarıyla beraber ele alındığında Wehner ve Toggweiler (1972) tarafından *C. bicolor* için trikromatik bir renkli görme sistemi ortaya atılmıştır. Herrling (1976) ise aynı çöl karıncası türünün retinasındaki farklı retinula tiplerinin bölgesel dağılımlarını incelerken tip III retinulasının distal bölgesindeki 2, 4, 6 ve 8 no'lu büyük hücrelerinin uzun dalga boyuna duyarlı, geri kalan 4 hücrenin ise kısa dalga (UV) boyuna duyarlı olabileceğini belirtmiştir. Diğer yandan, Kretz (1979) *C. bicolor* türünün spektral özelliklerini inceleyerek bu türün en azından trikromatik bir görüşe sahip olduğunu iddia etmiştir.

Kretz (1979) *C. bicolor* işçilerini “Y” şeklindeki bir düzenekte 320–627 nm'ler arasındaki 20 monokromatik ışık uyarımına eşiterek test etmiştir. Kretz'in sonuçlarına göre, *C. bicolor* işçilerinin spektral duyarlılık fonksiyonları 342 (UV), 425 (mavi), 505 (yeşil) ve 570 nm'lerde (sarı) 4 pik noktası ile karakterize edilmiştir. Kretz, tespit ettiği bu pik noktalarının bu bölgelerdeki reseptör tipleriyle doğrudan ilişkilendirmenin mümkün olup olmadığını belirlemek amacıyla karıncaları selektif kromatik adaptasyon sonrasında tekrar test etmiştir ve elde edilen sonuçlar *C. bicolor* türünün tetrakromat renkli görme yeteneğine sahip olduğu hipotezini destekler niteliktedir. Diğer yandan, Kretz'in *C. bicolor* ile yaptığı dalga boyu ayırımı fonksiyonu deneylerinden elde edilen bulgulara göre test edilen 16 farklı dalga boyu arasında karıncaların tercihleri UV (382 nm), mavi (449 nm) ve yeşil-sarı (550 nm) bölgelerde pik göstermiştir. Sonuç olarak Kretz tarafından *C. bicolor*'un spektrumun UV, mavi, mavi-yeşil ve yeşil-sarı bölgelerine özelleşmiş dört farklı fotoreseptöre sahip olduğu ileri sürülmüştür.

Kretz ile Wehner ve Toggweiler (1972)'in sonuçları farklılık göstermektedir. Kretz'e göre Wehner ve Toggweiler'in çalışmasında örnekleme yapılan mavi dalga boyu aralığının, ayrıca bir mavi zirvesinin var olup olmadığına karar verecek kadar dar aralıkta seçilmediğinden bu bölgede bir duyarlılık tespit edilememiştir. Bu durumdan dolayı da mavi-yeşil aralığında bir dalga boyu ayırımının beklenemeyeceği belirtilmiştir.

Mote ve Wehner (1980)'in elde ettikleri hücre içi kayıtları *C. bicolor* işçilerinin UV-yeşil dikromat olduğuna işaret etmektedir. Bu duruma göre elektrofizyolojik ve davranışsal yöntemler kullanılarak elde edilen sonuçlar birbirleriyle uygunluk göstermemektedir. Elektrofizyolojik bir çalışma ile bir hayvanda belli bir dalga boyuna karşı duyarlılık belirlenebilirken bu duyarlılığa karşılık gelen fotoreseptör tipinin gerçek

renkli görmede kullanılıp kullanılmadığı tespit edilememektedir. Dolayısıyla elektrofizyolojik yöntemlerle elde edilen sonuçlar davranışsal renk ayırımı deneyleri ile desteklenmelidir.

Uzun dalga boyu reseptörlerinin evriminin meyve, çiçek ya da eş bulma gibi biyolojik sinyallere bir cevap olarak ortaya çıktığına dair çok az kanıt vardır (SurrIDGE vd. 2003). Bu durumun alternatifi ise reseptörlerin arka plandan objeleri ayırmak için evrimleştiğidir. Birçok böcek türünün özellikle sosyal organizasyon gösteren Hymenoptera takımının besin kaynaklarını ve yuva yerlerini tekrar bulmak için görsel landmarklara güvendikleri bilinmektedir. Böceklerin çevresel ipucu navigasyon yeteneklerini açıklamak için çeşitli mekanizmalar öne sürülmüştür. Genellikle bütün mekanizmalar öncelikle ayırt edilebilen landmark özelliklerinin tanınması süreci ya da en azından ön planın arka plandan ayırt edilmesi sürecini gerektirmektedir.

Gün ışığı, küçük bir kısmı doğal objeler tarafından yansıtılan UV radyasyonunun kaynağıdır. Böcek gözleri yüksek duyarlılıktaki UV reseptörlerle donatılmıştır (Menzel, 1975) ve UV yansımalarındaki farklılıkları çevresel ipuçlarını arka plandan ayırmak için kullanırlar. Örneğin, objelerin UV ışığının küçük bir kısmını yansıtan karanlık silüetlerini UV bandında parlak olarak görülen mavi ya da bulutlu gökyüzü önünde görebilirler (Wehner, 1982). Bu şekilde bir ayırım örneklerden yüksek UV sinyaline sahip olanları arka plan sınıfına, düşük UV sinyaline sahip olanları ise ön plan sınıfına ayırarak mümkün olabilir.

Böcekler tarafından yüksek UV ışığı kaçmak için açık alan anlamına gelirken, düşük UV ışığı habitat ya da zengin besin alanı olarak yorumlanır (bkz. Pichaud vd., 1999; Camlitepe ve Aksoy, 2010). UV reseptörleri parlak gökyüzüne karşı açık alan ya da uçan çiftleri gibi küçük objeleri tanımları için kullanılabilir.

UV ışınları doğal nesnelere farklı şekilde yansıtılmasından dolayı böcek gözünde insan gözünün göremediği gizli modeller meydana getirir. Bu nedenle çiçeklerin polenleri ve nektarları insanlara tamamen aynı renkte görünürken UV yansımaları sonucunda farklı renklerde görünebilirler. Beslenme, kur yapma ve avın tanınması davranışlarında böcek kanatları veya vücutları üzerindeki bu ve buna benzer yansımalar önem taşımaktadır.

UV reseptörlerine ek olarak böcekler yeşil ışığa cevap veren reseptörlere de sahiptirler (Briscoe ve Chittka, 2001). Çöl karıncaları sadece UV ve yeşil reseptörleri

kullanarak çevresel ipucu navigasyonu gerçekleştirirler (Mote ve Wehner, 1980; Labhart, 1986).

Arka plandan landmarkların ya da ön planın segmentasyonunun iyi bir şekilde ayırt edilmesi farklı aydınlanma koşulları altında problem meydana getirebilir. Bulut örtüsündeki ya da güneşin hareketindeki değişimler sonucu karasal objeler (vegetasyon, toprak, taşlar) parlaklıklarını değiştirebilirler. Bir böcek için yuvadan ayrıldığı zamanki ve uzun beslenme gezisi sonrası yuvanın çevresine geldiği zamanki manzara birbirinden tamamıyla farklı olabilir. Bu değişen manzara karşısında böceğin yuva yerini keskin bir şekilde bulma yeteneği ciddi anlamda zayıflayabilir. Bu nedenle böcekler için karasal objelerin parlaklığının dikkate alınmasından ziyade gökyüzünün ya da bulutların zemin, karasal objelerin de şekil olarak algılanarak birbirinden ayırt edilmesi daha güvenilir bir yöntem olabilir. Möller (2002) tarafından farklı aydınlanma koşulları altında hangi mekanizmaların bu tür bir ayırımı sağlayabileceği araştırılmış ve böcek gözündeki UV ve yeşil reseptörlerini içeren bir kontrast mekanizmasının ön plan olarak doğal objeler ve arka plan olarak gökyüzü arasında doğru bir ayırım yapmasını sağladığını ileri sürülmüştür. Bununla birlikte, UV- yeşil karşıtlığının UV-mavi karşıtlığından daha güvenilir bir ayırımı garanti ettiği belirtilmiştir.

UV-yeşil kontrast mekanizması sadece açık havada gösterilen navigasyon ile ilişkilidir. Böcekler UV radyasyonunun neredeyse tamamıyla olmadığı kapalı alanlarda da landmark navigasyonu gerçekleştirirler. Bu durumda böcekler sadece yeşil kanalın kullanıldığı ışık şiddeti temelli kontrast mekanizmasını faaliyete geçirmek zorundadırlar (Möller, 2002). Bu nedenle UV- yeşil kontrast mekanizması muhtemelen böcekler tarafından landmark navigasyonda kullanılan mekanizmalardan sadece biridir.

Bugüne kadar arıların renk ayırımı yetenekleri ile ilgili ileri sürülmüş belli başlı 3 yaklaşım söz konusudur. Bunlardan *i) Renk üçgeni modeli (colour triangle model)* bir rengin algılanabilmesinin ve iki renk arasındaki ayırım yeteneğinin ışık şiddetinden bağımsız olduğunu ileri sürer. Wyscecki ve Stiles (1982) tarafından ortaya atılan bu modele göre, beyaz ve gri objeler eşit algılanabilirlik özelliğine sahiptir (Şekil 2.16.). İkinci yaklaşım olan *ii) Foton sayısı ile sınırlanmış zıt renk kodlaması modeli (Photon-noise Limited Color Opponent Model)* ışık şiddetinin artmasıyla bir rengin algılanma olasılığının artacağını ileri sürer. Vorobyev ve Osorio (1998) tarafından ortaya atılan bu modele göre beyaz objeler gri objelere göre daha kolay algılanabilirlik

özelliğine sahiptir (Şekil 2.16.). Diğer bir yaklaşım olan **iii) Hekzagonal Renk Alanı Modeli (The Hexagon Model)** ışık şiddeti arttıkça rengin algılanabilirliğinin azalacağını ve dolayısıyla parlak bir ışığın algılanmasının daha zor olacağını ileri sürer. Chittka (1992) tarafından ortaya atılan bu modele göre yeşil bir zemin üzerinde sergilenen gri bir obje, aynı zemin üzerinde sergilenen beyaz bir objeye oranla daha kolay algılanır (Şekil 2.16.).

Hekzagonal renk alanı modeline göre UV yansıtıcı beyaz objeler ve yeşil yapraklar arı gözünde aynı görünmektedirler. Ekolojistler, iddia edilen beyaz ve yeşil arasındaki benzerlik sebebiyle UV yansıtıcı beyaz çiçeklerin polinatörler tarafından fark edilemediğinden bu renk çiçeklerin doğada nadir rastlandığını ileri sürmüşlerdir (Kevan vd. 1996). Farklı modellerin zıt tahminlerini test etmek amacıyla Vorobyev vd. (1999) bal arısı *Apis mellifera* türü üzerinde çalışmışlardır. Hekzagon modelin tahminlerinin aksine yapılan deneyler bal arısının yeşil arka plan ile sunulan beyaz objelerin yeşil arka plan ile sunulan gri objelere göre daha iyi bir şekilde ayırt edebildiğini göstermiştir. Sonuç olarak, bu çalışmada, arıların yeşil arka plan önündeki beyaz çiçekleri iyi bir şekilde ayırt edebildiği belirtilmiştir.

Pek çok hayvan özellikle arthropodlar ve bazı omurgalılar yönlerini bulmak için güneşi bir kompas olarak kullanmaktadırlar. Ancak güneş sıklıkla bulutların, ağaçların arkasına gizlenebilir ve bu durumda kullanabilecekleri güvenilir oriyantasyon ipucu polarize ışıktır. Güneşten gelen ışık dünyaya ve onun atmosferine çarpar. Atmosferde bulunan moleküller tarafından dağıtılır ve yeniden yansıtılır. Bunun sonucu olarak gökyüzünde bir polarize ışık düzlemi meydana gelir ve gün boyunca sistematik olarak değişir. Gökyüzünün polarizasyon düzlemi değişken hava koşullarından etkilenmediğinden birçok çöl hayvanı için polarize gökyüzü modeli güvenilir bir oriyantasyon ipucu olarak kullanılabilir. Arılar, çöl karıncaları ve kınkanatlılar gibi gündüz aktif navigatörler polarizasyon kompasları için ışığın kısa dalga boylarını kullanmaktadırlar (Duelli ve Wehner 1973; Frantsevich vd. 1977; von Helversen ve Edrich 1974). Birçok böcek türünde gökyüzünün polarizasyonu, birleşik gözün dorsalinde konumlanmış (dorsal rim area – DRA) anatomik olarak özelleşmiş ommatidyumlar aracılığı ile algılanmaktadır. Sineklerin (Smola ve Meffert, 1978; Hardie vd. 1979; Hardie, 1984; Philipsborn ve Labhart, 1990), bal arılarının (Labhart, 1980), kınkanatlıların (Frantsevich vd. 1976, 1977), örümceklerin (Dacke vd. 1999) ve

çöl karıncalarının (Duelli ve Wehner, 1973; Frantsevich vd. 1976, 1977) gözlerinin dorsal alanı (DRA) yüksek polarizasyon duyarlılığı gösteren UV reseptörleri içermektedir. Duelli ve Wehner (1973)'in yaptıkları deneylerde besin arama gezisindeki *C. bicolor* işçilerinin görüş açılarının önüne 410 nm'den daha düşük dalga boylarını geçirmeyen filtreler konulduğunda yönlerini kaybettikleri tespit edildiğinden *C. bicolor* işçilerinin çöl ortamında gerçekleştirdiği polarize ışık oriyantasyonu için sahip oldukları UV fotoreseptörlerini kullandıkları belirtilmiştir.

Briscoe ve Chittka (2001) tarafından farklı böcek takımlarındaki türler ile yapılan davranışsal ve elektrofizyolojik çalışmalar incelenmiş ve böceklerde renkli görmenin evrimsel gelişimi ve günümüzdeki durumu belirlenmeye çalışılmıştır. Günümüze kadar spektral özellikleri incelenen tüm böcek türlerinde 350 nm'de maksimum duyarlılığı olan UV reseptörleri, pek çok türde de 530 nm'ye maksimum duyarlılık gösteren yeşil reseptörleri tespit edilmiştir. Çok sayıda tür mavi reseptörlere de sahiptir ($\lambda_{\max}=440$ nm) (Şekil 2.14.). Buna göre böceklerin atalarının 350, 440 ve 530 nm'lere maksimum duyarlılık gösteren UV, mavi ve yeşil fotoreseptörlere sahip trikromatik renkli görme sistemine sahip olduğu ortaya çıkarılmıştır. Hymenoptera takımındaki tüm türler, karıncalar hariç, UV, mavi ve yeşil reseptörlere sahiptir. Hymenopteran böceklerin yaşadığı görsel-ekolojik şartların çeşitliliğine rağmen birçok tür arasında spektral duyarlılık açısından küçük farklılıklar vardır ve bu durum için henüz bir adaptif açıklama bulunamamıştır (Briscoe ve Chittka, 2001). Yaşam şekilleri birbirinden oldukça farklı olan *Ascalaphus macaronius* (Neuroptera), *Periplaneta americana* (Dictyoptera), *Formica polyctena*, *Cataglyphis bicolor* ve *Myrmecia gulosa* (Hymenoptera) türlerinin ise UV-yeşil dikromat olduğu tespit edilmiştir. Ancak bu türlerin mavi reseptörlerini kaybetmelerini gerektiren ortak bir adaptif nedenin ortaya konması güçtür.

Böcekler arasında UV duyarlılığı çok yaygın bir duysal özelliktir ve günümüze kadar spektral özellikleri incelenen tüm böcek türlerinde UV duyarlılığı tespit edilmiştir (Briscoe ve Chittka, 2001). 330–370 nm'ler arasındaki uyarıların en cezbedici uyarı olduğu pek çok tür ile yapılan spektral fototaksi deneyleri ile belirlenmiştir (Menzel, 1979). UV ışığın varlığı açık alan anlamına geldiğinden fototaktik bir davranış bir kaçış davranışdır. Bu sebeple de en güvenilir uyarı UV ışığıdır. Spektrumun UV bölgesindeki farklılıklar böcekler tarafından çevredeki objeleri arka plandan ayırmak

için kullanılabilir. UV reseptörleri ile pek çok böcek türünde polarize ışık duyarlılığı sağlanmaktadır (Wehner, 1984; Homberg, 2004). Maksimum duyarlılıkları 340 nm olan UV fotoreseptörlerinin yalnızca pterygot böceklerde değil bunun yanı sıra Chelicerata, bazı Crustacea'lerde de var olduğu Chittka (1996) tarafından yapılan analiz ile tespit edilmiştir. Cheliceratların, Crustacea'lerin ve böceklerin kambriyen atalarının muhtemelen UV ışığı görebildikleri filogenetik analizler sonucunda ortaya çıkarılmıştır (Briscoe ve Chittka, 2001). Dolayısıyla arılarla çok yakın akraba olan ve ilk ata örnekleri üst kratese'ye kadar uzanan karıncaların da UV duyarlılığı çok eskiye dayanan atasal bir özelliktir.

Işık kaynakları ile karşılaştırıldığında, obje çeşidi ışık çeşidinden daha fazla olduğundan objelerden yansıyan ışıklar genel olarak bilgi açısından daha zengindir. Dalga boyu özgü davranış olarak söz edilen, objelere karşı doğal renk duyarlılığı yanıtları, örneğin eş ve yuvanın bulunması gibi çevresel ışık değişimlerinin doğru bir şekilde tanınması gerektiğinde ortaya çıkar (Campenhausen 1986; Osorio ve Vorobyev 2005). Bu davranışlar altında yatan mekanizmaları araştırmak için fotoreseptör spektral duyarlılıkları bilinmelidir. Öncelikle, spektrum uyarılarına verilen reseptör cevapları belirlenmeli ve bu sinyaller ve karşıt mekanizmaların davranışsal olarak nasıl kullanıldığı gösterilmelidir (Kelber vd. 2003). Örneğin balarısının kaçış ve dorsal ışık cevabı UV reseptörleri tarafından, optomotor cevabı ise yeşil reseptörleri tarafından kontrol edilir.

Lasius alienus işçilerinin kırmızı bölgede gerçek renkli görme yeteneğine sahip olmadığını gösteren sonuçlar diğer pek çok böcek türü için elde edilenlerle paralellik göstermektedir. Marak ve Wolken (1965) *Solenopsis saevissima* türü için 360, 505 ve 620 nm'lerde pik noktaları olan bir aksiyon spektrumu elde etmişlerdir. Ancak kırmızı bölgedeki (620 nm) bu duyarlılığı bu bölgede özelleşmiş bir fotoreseptör tipiyle doğrudan ilişkilendirmek yanlış olur. Elde edilen bu duyarlılık değerleri aksiyon spektrumu (bütün fotoreseptör tiplerinin toplam duyarlılığı) değerleri olduğundan tek bir fotoreseptör tipinin duyarlılığı ile karıştırılmaması gerekmektedir. Sonuç olarak Marak ve Wolken (1965) tarafından ateş karıncasında gözlenen kırmızı bölge duyarlılığı, retinula hücrelerini çevreleyen pigment granülleri ya da görünür spektrumun kırmızı kısmını geçirip diğer kısımlarını geçirmeyen filtreler (cut-off filters) gibi görev yapan ommokromların etkisiyle açıklanmaya çalışılmıştır.

Renkli görmenin evrimsel gelişimi üzerine yapılan çalışmalarda maksimum duyarlılığı 565 nm'den büyük kırmızı fotoreseptörlerin Odonata, Hymenoptera, Lepidoptera ve Coleoptera takımlarında birkaç kez birbirinden bağımsız bir şekilde ortaya çıktığı belirlenmiştir (Briscoe ve Chittka, 2001). Böcekler arasında kırmızı bölgede renkli görme yeteneği yaygın bir duysal özellik olmamasının yanı sıra kırmızı fotoreseptörleri genellikle Lepidoptera üyelerinde tespit edilmiştir (Stavenga ve Arikawa, 2006). Kırmızı bölgede bir renk ayırımı yalıtım pigmentlerinin kullanımıyla da gerçekleşebildiğinden spektrumun kırmızı bölgesinde bir duyarlılık için kırmızı fotoreseptörlerinin varlığı şart değildir. Bu durumun sebebi ise yalıtım pigmentlerinin 590 nm'den daha uzun dalga boylarının seçici iletimi (selective transmission) ile fotoreseptörlerin duyarlılık değerlerini daha uzun dalga boylarına kaydırmasıdır (Menzel ve Backhaus, 1991). Bununla birlikte kırmızı bölge duyarlılığı ve şiddet farklılığından kaynaklanan ayırım gerçek renkli görme yeteneğinin varlığını göstermez. Örneğin bir kırmızı fotoreseptörüne sahip olmamasına rağmen trikromatik bir güve türü olan *Macroglossum stellatarum*' un (Kelber ve Henique, 1999) duyarlılık eğrisi uzun dalga boylarına uzanan yeşil fotoreseptörlerinin uzun dalga boyları bölgesinden gelen fotonlar tarafından uyarılabilmiş olması (foton yakalama) kırmızı bölge duyarlılığının altında yatan bir neden olabilir.

Bir canlı duyarlı olduğu tespit edilen renk bölgesine karşılık gelen birbirine yakın dalga boyları arasında ayırım yapabiliyorsa renk tonu ayırımı yeteneğine sahiptir.

Lasius alienus işçileri hem yeşil hem de UV bölgede renk tonu ayırımı deneyleri için hem tekli hem de ayırimsal koşullandırma prosedürü ile eğitildikten sonra yapılan testlerde uygulanan eğitim tipine göre farklı davranmışlardır. İşçiler tekli koşullandırma prosedüründe hem UV hem de yeşil bölgede 40 nm ton farkını ayırt edememişlerdir. İşçiler ayırimsal koşullandırma prosedürüyle eğitildiklerinde test sonuçları bunların hem UV hem de yeşil bölgede 40 nm lik ton ayırımını başarıyla gerçekleştirdiklerini göstermektedir. Bu sonuçlar işçilerin ton ayırımındaki performanslarının eğitim prosedürü tarafından etkilendiğini ortaya koymaktadır.

İşçiler UV bölgedeki hem tekli hem ayırimsal koşullandırma prosedürü ile eğitildiklerinde eğitildikleri dalga boyundan (340 nm) en uzaktaki dalga boyunu (550 nm) ayırt etmede başarısız olmuşlar ve besin ödüllü UV yerine yeşili tercih etmişlerdir. Bu durum işçilerin yeşil bölge uyarılarına karşı duyarlılıklarının kullanılan tüm dalga

boylarına göre daha hassas olmasına, eğitim esnasında kullanılmayan ve yeni karşılaştıkları bu uyarının bulunduğu kolu ziyaret etme yönündeki meraklarına ve yeşil uyarının cezbediciliğine bağlanabilir. Diğer yandan işçiler yeşil bölgede hem tekli hem ayırimsal koşullandırma prosedürü ile eğitildiklerinde eğitildikleri dalga boyundan (510 nm) en uzaktaki dalga boyunu (370 nm) ayırt etmede başarılı olmuşlardır. Böceklerde objelerin tanınması ve ayırt edilmesinde yeşil fotoreseptörler kullanılmaktadır. Aynı zamanda yeşil fotoreseptörleri renkli görmeye katkı sağladığı gibi spektrum boyunca genel bir ışık duyarlılığı için duysal bir sistem olarak da kullanılmaktadır (Menzel, 1975).

UV ve yeşil bölgede renk tonu ayırımı yeteneği bu türün navigasyonunda optimum düzeyde başarı sağlamasına yardımcı bir duysal özellik olabilir. Bu çalışmada kullanılan *L. alienus* türü kumlu, çalılık arazi üzerindeki toprakta, kuru ve açıklık çayırılık alanlarda yuvalandığından bu türde spektrumun yeşil bölgesine duyarlı fotoreseptörlerinin varlığı ve yeşil bölgede iyi bir şekilde renk tonu ayırımı yapabilmesi objeleri hâkim arka plan olan yeşilden ayırması için bir adaptasyon olabilir. Ayrıca genellikle yaprak bitlerinin mum borucuklarından salgıladığı oldukça besleyici bal özümüyle, ayrıca çöpçülük ve küçük böcekleri avlayarak beslenmesi sebebiyle; yeşillikler üzerinde bulunan avlarını, afitleri ve ekstrafloral nektarları daha kolay ve daha doğru bir şekilde ayırt edebilirler.

Elde edilen sonuçlar, koşullandırma prosedürlerinin renk tonu ayırımı yetenekleri çalışılan *Tetramorium caespitum*, *Formica cunicularia* ve *Cataglyphis aenescens* türlerinde olduğu gibi *L. alienus* türünde de renk ayırım performanslarını etkilediğini göstermektedir.

Üren Yıldırım (2009) tarafından gerçekleştirilen renk tonu ayırımı deneylerinde UV bölgede gerçek renkli görmeye sahip olduğu tespit edilen *T. caespitum* karıncasının bu bölgede renk tonu ayırımı yeteneğine sahip olmadığı, yeşil bölgede de uygulanan koşullandırma prosedürlerinin ayırım başarılarını etkilediği belirlenmiştir. Tekli koşullandırma prosedürü ile eğitilen işçilerin 510 ve 550 nm'lik uyarınlar arasında ayırım yapamazken, ayırimsal şartlandırma prosedürü ile eğitilen işçilerin bu ayırımı yapabildikleri gözlenmiştir.

Camlitepe ve Aksoy (2010) tarafından *Cataglyphis aenescens* ve *Formica cunicularia* işçilerinin üzerinde gerçekleştirilen renk tonu ayırımı deneylerinde ise

karıncaların duyarlı oldukları spektrum bölgesinden seçilen ve birbirlerine çok yakın iki dalga boyu arasındaki ayırım yetenekleri hem tekli hem de ayırimsal koşullandırma prosedürü uygulanarak ölçülmüştür. Sonuçlar *F. cunicularia* işçilerinin UV bölgede 340 ve 380 nm'lik uyarılar arasında tekli prosedür ile eğitildiklerinde ayırım yapamazken, ayırimsal prosedür ile eğitildiklerinde bu ayırımı yapabildiğini göstermektedir. Yeşil bölgede ise eğitim koşullarına bakılmaksızın söz konusu türün renk ayırımı yeteneğine sahip olduğu tespit edilmiştir. Aynı çalışmada şiddet eşik değeri deneyinde yeşil bölgede şiddet 100 kat düşürüldüğünde dahi algılamının tespit edilmesinden dolayı yeşil duyarlılığındaki bu başarı ve hassasiyet her bir ommatidyumdaki yeşil fotoreseptörlerinin sayısı ile açıklanmaya çalışılmıştır. Aynı zamanda yeşil bölgedeki bu çok başarılı ton ayırımında *F. cunicularia* işçilerinin yeşil bakımından zengin bir habitat'da yaşamını sürdürüyor olmasının da etkisi olabileceği belirtilmiştir.

Diğer çalışılan tür olan *C. aenescens*' den elde edilen verilere bakıldığında, işçilerinin UV bölgede her iki eğitim prosedüründe de ton ayırımı yapamadığını, yeşil bölgede ise sadece ayırimsal koşullandırma prosedürü uygulandığında ton ayırımı yapabildiği görülmektedir. Bu durum Camlitepe ve Aksoy (2010) tarafından çöl karıncası *Cataglyphis* türlerinin dikkat çekici landmarkların bulunmadığı kumlu alanlarda yaşayıp beslenmesinden dolayı ağırlıklı olarak selestial ipuçlarına bağlı kompas oriyantasyon mekanizmalarını kullanıyor olmalarına bağlanmıştır. Burada, araştırmacılar UV'nin bir kontrast durumuna bağlı olarak obje ayırımından ziyade oriyantasyon amaçlı kullanımının önem kazanmış olabileceğini vurgulamıştır. Araştırmacılar, sonuç olarak, *C. aenescens* ve *F. cunicularia* işçilerinin renk ayırım performansları arasındaki farklılıkları, bu iki karınca türünün farklı oriyantasyon mekanizmaları ve stratejilerini kullanmalarıyla ilintili olduğunu belirtmişlerdir. Ayrıca *F. cunicularia* işçilerinin birleşik gözlerinde (1000 ommatidium) *C. aenescens* işçilerine (350 ommatidium) göre daha fazla ommatidyum, buna bağlı olarak da daha fazla veri ve daha iyi ommatidyal yapı bulunduğundan bu durumun daha iyi bir renk ayırım yeteneği kazandırmış olabileceği de belirtilmiştir.

Her bir eğitim prosedüründe öğrenilen bilgi farklı olduğundan eğitim koşullarının farklı olması hayvanın seçim performansını da etkilemektedir. Hayvanlar tekli prosedürde sadece ödüllü uyarının özelliklerini öğrenebilirken, ayırimsal prosedürde ise hem ödüllü hem ödüksüz uyarıları birbirinden ayırt edici özelliklerine

dikkat ederek karşılaştırmalı olarak öğrenmektedirler. (Zentall ve Riley, 2000). Bizim çalışmamızda da ayırimsal koşullandırma prosedüründe karıncaların daha başarılı olması doğal bir sonuç olarak görülmektedir. Benzer durumu renk tonu ayırım yetenekleri çalışılan bal arıları (Giurfa, 2004) , yaban arıları (Dyer ve Chittka, 2004a,b,c) ve güveler (Kelber ve Henique 1999, Kelber vd. 2003b, Kelber, 2005) gibi bazı böcek türlerinde de görmekteyiz.

Bal arıları ve yaban arıları ile yapılan deneyler sonucunda tekli prosedür ile eğitilen arıların renk tonu ayırımı yapamadıkları ayırimsal prosedür ile eğitilen arıların ise bu ayırımı yapabildikleri belirlenmiştir (Dyer ve Chittka, 2004 a,b,c; Giurfa, 2004). Diğer yandan Backhaus vd. (1987) tarafından yapılan bir çalışmada tekli ve ayırimsal şartlandırma prosedürleri ile eğitilen bal arılarının renk ayırımı performansları arasında istatistiksel olarak anlamlı bir fark belirlenememiştir; ancak ayırimsal prosedür ile eğitilen arıların birbirine yakın renkleri ayırmada daha başarılı olduğu gözlenmiştir.

Giurfa (2004) tarafından tekli şartlandırma prosedürü ile yalnızca mor diske, (alternatif besin ödüksüz uyaran olarak gri zemin kullanılmıştır) ayırimsal şartlandırma prosedürü ile mor ve mavi diskler [mor-mavi arasındaki renk uzaklığı ($D_{\text{küçük}}$) =1.56 hegzagonal birim] eğitilen bal arılarının, eğitimdeki koşullar ile test edildiklerinde mor diski öğrenebildikleri belirlenmiştir. Ancak tekli şartlandırma prosedürü ile eğitilen arılar eğitildikleri mor diski karşısına alternatif olarak konulan mavi diskten yani bu iki rengi birbirinden ayırt edememişlerdir. Ayırimsal şartlandırma prosedürü ile eğitilen arılar ise zaten maviden ayırt etmeyi öğrendikleri mor disk gri zemin ile beraber sunulduğunda da mavi diskten ayırt etmede başarılı olmuşlardır. Her iki şartlandırma prosedürü ile eğitilen arılar mor diskin karşısına alternatif olarak mordan algısal olarak uzak sarı renkli bir uyaran konulduğunda da [mor-sarı arasındaki renk uzaklığı ($D_{\text{büyük}}$) =12.19 hegzagonal birim] eğitildikleri mor rengi yüksek bir oran ile tercih etmişlerdir. Bu sonuçlara göre arıların algısal olarak birbirine yakın renkleri ayırt edebilmeleri için eğitim sırasında ayırimsal şartlandırma prosedürüne tabi tutulması yani her iki uyarıyı da görmeleri gerektiği belirtilmiştir.

Dyer ve Chittka (2004 a,b,c)'nın yaban arıları ile yaptıkları deneylerin sonuçları da bal arılarında olduğu gibi uygulanan şartlandırma prosedürlerinin renk ayırım başarıları üzerinde etkili olduğunu göstermektedir. Dyer ve Chittka (2004a) tarafından arıların tekli şartlandırma prosedürü ile renkli çiçek modellerine eğitildikleri zaman

birbirine yakın renkleri (0.045 hegzagonal birim) ayırt edemezken algısal olarak birbirinden uzak renkleri (0.152 hegzagonal birim) ayırt edebildikleri gösterilmiştir ve yaban arılarının birbirine yakın renkleri ayırt edebilmeleri için eğitim sırasında her iki rengi de görmeleri gerektiği ileri sürülmüştür. Bununla birlikte ayırmsal şartlandırma prosedürü ile eğitilen arılar normal testten birkaç gün sonra test edildiğinde de yüksek bir yüzde ile ayırım yapabildiğinden bu eğitim tipinin arılara uzun süreli hafıza kazandırdığı da belirtilmiştir. Yaban arılarının da bal arılarında olduğu gibi ayırmsal prosedür ile eğitilmeleri yakın renkleri ayırt edebilmelerini sağlamaktadır.

Chittka'nın hegzagonal renk ayırımı modeli bilim insanları tarafından canlıların renk ayırımı yetenekleri ile ilgili olarak bugüne kadar ortaya atılan teoriler arasında en çok kabul gören modeldir. Bu modele göre, bir canlının dalga boyu ayırımı fonksiyonu hakkında bilgi veren renk alanında, eğer dalga boyları arasındaki uzaklık artarsa bu dalga boylarını birbirinden ayırt etme yeteneği de artar (Chittka vd. 1993). Hegzagonal renk ayırımı modeline göre bal arıları 400–500 nm'ler arasında en iyi şekilde ayırım yapabilirler. 500 nm'den büyük dalga boyları arasındaki renk mesafesi azaldığı için ayırım yeteneği de azalmakta ve 550 nm'den büyük dalga boyları tek bir nokta halinde temsil edildiğinden dolayı ise ayırım mümkün olmamaktadır. Bu model, arıların çiçek renkleri arasındaki uzaklık 0.2 hegzagonal birimden büyük olması halinde renk ayırımı yapabileceklerini, bu uzaklığın 0.1 hegzagonal birim olması halinde renk ayırımı yapamayacaklarını öne sürmektedir. İleri sürülen bu teori, çiçekli bitkilerin renklerini diğer bitkilerden farklılaştırmaları yönünde evrimsel baskı altında oldukları görüşü ile paralellik göstermektedir.

Dyer ve Chittka (2004b) ortamdaki spektral değişimlerin hayvanların renk ayırımı performanslarını etkilediğini yaban arıları ile yaptıkları deneylerle göstermişlerdir. Yaban arıları mavi bölgeden seçilen aralarındaki renk uzaklığı 0.185, 0.102 ve 0.062 hegzagonal birim olan renk uyarılarını birbirinden ayırma konusunda mavi ve gri ışık altında test edilmişlerdir. Arılar gri ışık altında test edildiklerinde uyarılar arasında renk uzaklığı arttıkça daha yüksek bir seçim başarısı gösterirken, mavi ışık altında test edildiklerinde gri ışık altındakilere göre daha düşük bir seçim performansı göstermişlerdir. Mavi ve yeşil bölgeden seçilen uyarılarla eğitilip test edilen arılar ise gri ve mavi ışık altında birbirine yakın birer seçim başarısı

sergilemişlerdir. Elde edilen bu verilere göre aydınlanmanın spektral özelliğindeki değişim spektrumun farklı bölgelerinde farklı etki göstermektedir denilebilir.

Renk tonu ayırımı deneylerinde olduğu gibi model tanıma deneylerinde de uygulanan eğitim koşullarının arıların davranışlarını etkilediği Giurfa vd. (1999) tarafından gösterilmiştir. Ayrımsal prosedürle eğitilen arıların modellerin bütününi tanıması sağlanırken tekli prosedürle eğitilen arıların modellerin sadece alt yarılarını tanıması sağlanmıştır. Tekli prosedürde arıların eğitim modellerinin üst yarılarını öğrenmelerine rağmen alt yarılardan edindikleri görsel bilgiye daha çok önem verdikleri görülmüştür.

Kelber ve Henique (1999) ise gündüz aktif bir tür olan *M. stellatarum* güvesinin birbirine yakın dalga boyları arasındaki ayırım yeteneklerini incelemişlerdir. Güveler renk ayırımı deneylerinde aralarındaki dalga boyu uzaklığı ($\Delta\lambda$) 15 nm olan iki uyarın (365 ve 380 nm) arasında ayırım yapabilmelerine rağmen bu ayırım gerçek renkli görme ile mi yoksa akromatik ipuçlarını kullanarak mı yaptıkları belirlenememiştir. Bununla birlikte güveler 500 nm'ye karşı 470 nm'ye kesin ödüllü olarak eğitilmişler ve pozitif uyarının şiddeti 10 kat düşürüldüğünde de pozitif uyarını tercih etmişlerdir yani aralarında 30 nm uzaklık bulunan renk uyarınlarını ayırt etmede başarılı olmuşlardır.

Kelber (2005) tarafından 470 nm'ye karşı 440 nm'ye (pozitif uyarın) eğitilen güveler test edildiklerinde pozitif uyarını 470 nm'ye tercih etmişlerdir. Kelber (2005)'in çalıştığı güvelerin 440 nm'ye 540 nm'ye göre daha güçlü bir içsel tercihlerinin olduğunun ve ışık şiddeti arttıkça bu dalga boylarının çekiciliğinin arttığının bilinmesine rağmen (Kelber, 1999) güveler pozitif uyarının şiddeti 10 kat düşürüldüğünde dahi aralarında 30 nm fark olan renkleri [440 (+) vs 470] birbirinden ayırt edebilmişlerdir. Başka bir grup güveyi de 470 nm parlak uyarına karşı 440 nm loş uyarına eğiten Kelber (2005), güvelerin hem eğitim koşullarında test edildiğinde (440 nm loş) hem de pozitif uyarının şiddeti değiştirildiğinde (440 nm parlak) tercihlerinin pozitif uyarın (440 nm) yönünde olduğunu gözlemiştir. Sonuç olarak renklerin ayırt edilmesinde renklerin kromatik özelliği akromatik özelliğine göre daha fazla önemsenmiştir. Aynı zamanda 440 nm (+) vs 470 nm'ye eğitilen güveler 440 nm ve 410 nm'lik uyarınlarla test edildiklerinde de 440 nm'yi tercih etmişlerdir.

Renk tonu ayırımı yeteneğine sahip olup olmadığı araştırılan diğer kelebek türleri ise *Macroglossum aegeus* (Kelber ve Ptiff, 1999) ve *Haliconius erato* (Zaccardi

vd. 2006)'dur. Bu türlerle gerçekleştirilen davranışsal deneylerde, *M. aegeus* kelebeğinin eş şiddete sahip 590 ve 620 nm'lik, *H. erato* kelebeğinin ise 590–620 ve 620–640 nm'lik uyarılar arasında renk tonu ayırımı yapabildiği tespit edilmiştir.

Cammaerts (2007) tarafından ise *Myrmica sabuleti* karıncası üzerinde davranışsal renk tonu ayırımı deneyleri gerçekleştirilmiştir. Ancak uyarıların şiddet ölçümleri insan gözü duyarlılığına göre imal edilmiş lüksmetre ile yapıldığından bu deneylerin sonuçlarına şüphe ile bakılmaktadır. İnsan gözü ve böcek gözü yapısal olarak farklı olduğundan (örn. böcek gözü bir foton sayacı gibi davranmaktadır) uyarıların fiziksel özellikleri radyometrik olarak yapılmalı ve formüle uygun olarak foton sayıları ayarlanmalıdır. Bu araştırmacı karıncaları ayırimsal şartlandırma prosedürüne maruz bırakarak eğitmiş, 10.000 ve 600 lüks değerindeki ışık şiddetleri altında test etmiştir. 640–615 nm, 615–650 nm, 550–525 nm, 525–505 nm, 505–425 nm'lik dalga boyları arasında her iki ışık şiddeti altında da söz konusu türün başarılı bir şekilde ayırım yaptığı ileri sürülmüştür. Bununla beraber 640–655 nm'lik renk uyarılarını 600 lükslük ışık şiddeti altında birbirinden ayıramazken 10.000 lükslük ışık şiddeti altında ayırt edebildiği iddia edilmiştir. Sonuç olarak *M. sabuleti* türünün renk tonu ayırımı yeteneğine sahip olduğu ileri sürülmüştür. Bununla birlikte metodoloji'deki zayıflıklar, özellikle deneysel koşullardaki titizliğin gösterilmemesi ve ölçümlerin radyometrik olarak yapılmaması araştırmacının sonuçlarını oldukça şüpheli duruma düşürmektedir.

Çiçek tozlaştırıcıları çok farklı spektral özelliklere sahip ve çok geniş alanlara yayılan çiçeklerden besin elde ettikleri için bu çiçekler arasından hedef çiçekleri ayırt etmeleri gerekmektedir. Renk ayırımı yeteneği etkili bir beslenme için sahip olunması gereken bir özelliktir ve hymenopteran böceklerin fotoreseptörleri çiçekleri optimal düzeyde tanıyıp ayırt edebilmelerini sağlayacak şekilde evrimleşmiştir (Chittka ve Menzel, 1992; Menzel ve Schmida, 1993). Bununla birlikte çiçekli bitkiler de diğer bitki türlerinden ayırt edilebilmek ve kendilerine özgü görsel bilgiyi sağlamak için evrimsel baskı altında kalmışlar ve bu nedenle de çiçek renkleri açısından birbirlerine benzememe eğilimi yönünde evrimleşmişlerdir (Menzel ve Backhaus, 1991; Chittka ve Menzel, 1992; Greggers ve Menzel, 1993; Kevan ve Backhaus, 1998; Chittka vd. 1999). Belli bir yerde belli bir zamanda genellikle tek bir türe ait çiçekleri ziyaret eden arıların bu davranışı çiçek sadakati olarak bilinmektedir. Arılar aralarındaki renk uzaklığı birbirine yakın olan (örneğin 0.1 hegzagonal birim) çiçekler için bir genellemeye

giderlerken; çiçekler arasında belli bir düzeyden fazla renk uzaklığı (örneğin 0.2 hegzagonal birim) varsa çiçek sadakati gösterebilmektedirler (Chittka vd. 1997, Gumbert, 2000). Sonuç olarak bal arıları ve güveler gibi polinatör hayvanların renk tonu ayırım yeteneğine sahip olmaları şaşırtıcı değildir.

Günümüzde birbirinden farklı habitatlarda yaşayan ve farklı beslenme alışkanlıklarına sahip tanımlanmış 12.000’i aşkın karınca türü var olmasına rağmen karıncalar tarafından tozlaştırılan çok az sayıda bitki türü vardır (Peakall vd. 1991). Bitkileri karıncalar için çekici kılan en önemli özelliği ekstrafloral nektarlardır. Karıncalar nektar salgılayan bu bitkileri herbivor böceklerle karşı korurlarken besin maddesi elde ederler. Karıncaların integümentlerinin pürüzsüz olması ve sık sık kendilerini temizleme davranışı göstermeleri polen taşıma performanslarını azaltmaktadır. Aynı zamanda küçük vücutlu olmaları nedeniyle birçok çiçeğin anter ve stigmalarına ulaşamamaları, işçilerinin uçamaması da karıncaların etkin polinatör olmalarını engellemektedir. Dolayısıyla etkin polinatör böcekler olan arılar ve kelebekler gibi karıncaların da renk ayırımı yeteneğine sahip olması ilgi çekici bir özelliktir.

Sonuç olarak, *L. alienus* ile yapılan davranışsal deneylere göre bu türün işçileri, UV-yeşil dikromatik renkli görme sistemine sahip olmalarının yanı sıra UV ve yeşil bölgede renk tonu ayırımı yapabilmektedir. Ton ayırımında uygulanan eğitim prosedürünün etkin olduğu, ayırımsal şartlandırma prosedürü uygulanan işçilerin her iki bölgede de başarılı olduğu bulunmuştur. *L. alienus* için elde edilen bu sonuçlar Hymenoptera üyelerinin spektral duyarlılıkları ile ilgili bilgilere katkı sağlaması bakımından önemlidir.

Peitsch vd. (1992) tarafından hiçbir karınca türünün dâhil edilmediği 43 Hymenopteran türün spektral duyarlılık fonksiyonları incelenmiştir. Buna göre 26 türde UV, mavi, yeşil trikromatik renkli görme sistemi belirlenmiştir. Mavi ve yeşil fotoreseptörleri 7 türde, sadece yeşil fotoreseptörleri ise yine 7 türde tespit edilmiştir. Kaydedilmesi zor olan UV fotoreseptörleri 15 türde bulunamamıştır. Aynı zamanda bu 15 türün mavi ve yeşil fotoreseptörlerinin UV bölgede ikinci duyarlılık pikleri belirlenmiştir. *Xiphydria camelus*, *Tenthredo scrophulariare*, *T. campestris*, *Callonychium petuniae* türlerinde maksimum duyarlılığı 600 nm civarında olan kırmızı fotoreseptörleri belirlenmiştir.

Pek çok hayvanın neden dünyayı insanlarınkinden farklı renk reseptörleri ile gördüğü sorusu ekolojide en çok merak uyandıran konulardan biridir (Briscoe ve Chittka, 2001). Adaptif yaklaşıma göre eğer farklı türler farklı fotoreseptör tiplerine sahiplerse bunun ışık ortamlarına (photic environment) karşı bir adaptasyondan kaynaklandığını, eğer benzer fotoreseptör tiplerine sahiplerse de benzer seleksiyon baskılarına maruz kalmaları gerektiğini söyleyebiliriz. Örneğin derin ortamdaki spektral özelliklerden dolayı bu bölgelerde yaşayan balıkların koni hücrelerinin duyarlılıkları büyük oranda mavi bölgeye kaymıştır. İnsanların trikromatik renkli görme sistemine sahip olması da büyük olasılıkla meyve ile beslenme adaptasyonlarını göstermektedir (Briscoe ve Chittka, 2001). Aynı şekilde arıların da çiçeklerin renk özelliklerini kodlayacak şekilde görsel sistemleri evrimleşmiştir (Chittka ve Menzel, 1992). Ancak ortam ile duysal özellikler arasında bir ilişkinin kurulamadığı durumlar da olabilir. Renkli görmenin önemi açısından bakıldığında örneğin bal arılarının reseptör duyarlılıklarının onların spesifik görsel ekolojilerini yansıtmalarını bekleyebiliriz. Bununla birlikte karıncaları da içine alan hymenopteran böceklerin temel grupları (arılar, yabanarıları ve testereli yaprakarıları) genel olarak spektral duyarlılıkları bal arılarına benzeyen üç tip fotoreseptöre sahiptir (Briscoe ve Chittka, 2001; Peitsch vd. 1992; Skorupski vd. 2007). Bu durum ise üç tip reseptörün hymenopterlerin atalarında var olduğunu ve arılardaki nektar ile beslenme gibi yaşam şekillerindeki değişikliklere bir cevap olarak evrimleşmediğini göstermektedir (Osorio ve Vorobyev, 2008). Kırmızı duyarlılığı da bu genel tablonun dışındadır. Örneğin, *Osmia* arısı maksimum duyarlılığı 572 nm olan reseptörlere (Menzel vd. 1988), bir yaban arısı, *Sphex cognatus*, gözlerinde kırmızı filtreler sahiptir (Stavenga, 2004) ve testereli yaprakarıları (Tenthredinidae) ek olarak kırmızı reseptörler taşımaktadırlar (Peitsch vd. 1992). Bununla birlikte, arılarınkine benzer fotoreseptörler her biri farklı ortamda yaşayan *Notonecta*'da (Hemiptera), bir isopod türü olan *Ligia*'da, nokturnal güveler ve bazı kelebeklerin larval oselluslarında da bulunmaktadır (bkz. Briscoe ve Chittka, 2001). Bu nedenle bazı durumlarda bir takım reseptörlerin varlığı için filogeniyi incelemenin yeterli olabileceği, dolayısıyla filogenetik ve moleküler özelliklerin renk duyarlılığı üzerinde adaptif özelliklere göre daha etkili olduğunu belirtmiştir (Goldsmith, 1990).

6. KAYNAKLAR

AKSOY, V. 2007. *Formica cunicularia* Latr. 1798 (Hymenoptera: Formicidae)'da spektral duyarlılık, spektral öğrenme ve ayırım. Doktora tezi, *Trakya Üniv. Fen Bilimleri Enstitüsü, Edirne.*

AKSOY, V., CAMLITEPE, Y. 2005. Use of idiothetic information for left/right turning memory by the ant *Formica pratensis*. *Biologia*, 60 (2): 197-200.

AKTAÇ, N. 1982. Doğu Anadolu karınca türleri (Hymenoptera; Formicidae) ve bölgedeki dağılımları. Doçentlik tezi, *İst. Üniv. Fen. Fak. Biy. Böl, İstanbul.*

BACKHAUS, W., MENZEL, R. 1987. Color distance derived from a receptor model for color vision in the honeybee. *Biological Cybernetics*, 55: 321-331.

BACKHAUS, W., MENZEL, R., KREIBL, S. 1987. Multidimensional scaling of color similarity in bees. *Biological Cybernetics*, 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 phototropism in the sea. *Science*, 289: 1902-1906.

BRADBURY, J. W., VEHCAMP, S. L. 1998. Principles of animal communication. Sinauer Associates, Sunderland. Massachusetts. pp. 882

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., CHITTKA, L. 2001. The Evolution of Color Vision in Insects. *Annu. Rev. Entomol.* 46: 471-510.

BROWN, M. F., MCKEON, D., CURLEY, T., WESTON, B., LAMBERT, C., LEBOWITZ, B. 1998. Working memory for color in honeybees. *Animal Learning and Behaviour*, 26: 264-271.

BRUCKMOSER, P. 1968. Die spektrale Empfindlichkeit einzelner Sehzellen des Rückenschwimmers *Notonecta glauca* L. (Heteroptera). *Z. vergl. Physiol.* 59: 187-204.

CAMLITEPE, Y., AKSOY, V. 2010. First evidence of fine colour discrimination ability in ants (Hymenoptera, Formicidae). *The Journal of Experimental Biology*. 213: 72-77.

CAMLITEPE, Y., AKSOY, V., UREN, N., YILMAZ A., BECENEN, I. 2005. An experimental analysis on the magnetic field sensitivity of the black-meadow ant *Formica pratensis* Retzius (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Biologica Hungarica*, 56 (3-4): 215-224.

CAMLITEPE, Y., STRADLING, D. J. 1995. Wood ants Orient to magnetic fields. *P. Roy. Soc. Lond. B Bio*, 216: 37-41.

CAMMAERTS, M. C., 2007. Colour vision in the ant *Myrmica sabuleti* Meinert, 1861 (Hymenoptera: Formicidae), *Myrmecological News*, 10: 41-50.

CAMPENHAUSEN, C. V. 1986. Photoreceptors, lightness constancy and color vision. *Naturwissenschaften*. 76: 82-83.

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. Ultraviolett 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., THOMSON, J.D., WASER, N.M. 1999. Flower constancy, insect psychology, and plant evolution. *Naturwissenschaften*, 86: 361-377.

CHITTKA, L. WASER, N. M. 1997. Why red flowers are not invisible to bees. *Israel Journal of Plant Science.* 45: 169-183.

CHITTKA, L., WELLS, H. 2004. Color vision in bees: mechanisms, ecology and evolution. In: *Complex Worlds from Simpler Nervous Systems* (Ed. by Prete, F.), pp. 165-191. Cambridge: MIT Press.

COLLINGWOOD, C.A. 1979. The Formicidae (Hymenoptera) of Fennoscandia and Denmark, *Fauna Entomologica Scandinavica*, Vol. 8, Scandinavian Science Press. Ltd. pp.174.

ÇAMLITEPE, Y. 1987. Trakya Bölgesi (Istranca Dağları) orman karınca faunası (Hymenoptera; Formicidae). Yüksek Lisans Tezi, *Trakya Üniv. Fen Bilimleri Enstitüsü, Edirne.* 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.

DACKE, M., NILSSON, D.E., WARRANT, E.J., BLEST, A.D., LAND, M.F., O'CARROLL, D.C., 1999. Built-in polarizers form part of a compass organ in spiders. *Nature*, 401: 470–473.

DEMİRSOY, 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.
- ENDLER, J. A. 1993.** The colour of light in forest and its implications. *Ecol. Monogr.* 63: 1-27.
- FRANTSEVICH, L., GOVARDOVSKI, V., GRIBAKIN, F., NIKOLAJEV, G., PICHKA, V., POLANOVSKY, A., SHEVCHENKO, V., ZOLOTOV, V. 1977.** Astroorientation in *Lethrus* (Coleoptera, Scarabaeidae). *J. Comp. Physiol. A* 121: 253-271.
- FRANTSEVICH, L.I., ZOLOTOV, V.V., GRIBAKIN, F.G., POLANOVSKY, A.D., GOVARDOVSKI, V.I., ZUJEVA, L.V., 1976.** Polarotaxis in *Lethrus* (Coleoptera, Scarabaeidae) in different spectral rays. *Dokl. Acad. Nauk. USSR* 226: 733-736.
- von FRISCH, K. 1914.** Der Farbensinn und Formensinn der Biene. *Zool Jahrb Abt Allg Zool Physiol.* 35: 1-188.
- von FRISCH, K. 1967.** The dance language and orientation of bees. Harvard University Press, Cambridge, MA. pp.566.
- 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. 2004.** Conditioning procedure and color discrimination in the honeybee *Apis mellifera*. *Naturwissenschaften*, 91-5: 228-231.
- 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.

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.

GREGGERS, U., R. MENZEL. 1993. Memory dynamics and foraging strategies of honeybees. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 32: 17-29.

GRONENBERG, W., HÖLLDOBLER, B. 1999. Morphologic representation of visual and antennal information in the ant brain. *The Journal of Comparative Neurology*. 412: 229-240.

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., 1984. Properties of photoreceptors R7 and R8 in dorsal marginal ommatidia in the compound eyes of *Musca* and *Calliphora*. *J. Comp. Physiol. A* 154: 157-165.

HARDIE, R.C., FRANCESCHINI, N., MCINTYRE, P.D., 1979. Electrophysiological analysis of fly retina. II. Spectral and polarisation sensitivity in R7 and R8. *J. Comp. Physiol. A* 133: 23-39.

von HELVERSEN, O., EDRICH, W., 1974. Der Polarisationsempfang im Bienenauge: ein Ultraviolettzeceptor. *J. Comp. Physiol.* 94: 33-47.

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.

HOMBERG, U. 2004. In the search of the sky compass in the insect brain. *Naturwissenschaften*, 91: 199-208.

<http://www.antbase.org/> (10.08.2010)

http://tr.wikipedia.org/wiki/Elektromagnetik_tayf (21.08.2010)

http://en.wikipedia.org/wiki/Uv_light (08.12.2010)

[http:// www.chm.bris.ac.uk/motm/retinal/retinaljm.htm](http://www.chm.bris.ac.uk/motm/retinal/retinaljm.htm) (18.11.2010)

<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK10850/> (07.10.2010)

http://en.wikipedia.org/wiki/Photoreceptor_cell (25.11.2010)

[http:// www.cmlab.csie.ntu.edu.tw/.../index.html](http://www.cmlab.csie.ntu.edu.tw/.../index.html) (28.12.2010)

<http://www.antweb.org/> (26.05.2009)

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. 2002. Discrimination of coloured patterns by honeybees through chromatic and achromatic cues. *J. Comp. Physiol. A* 188: 503-512.

IBARRA, N. H. de, VOROBYEV, M., BRANDT, R., GIURFA, M. 2000. Detection of bright and dim colours by honeybees. *The Journal Experimental Biology*, 203: 3289-3298.

KAMBUROĞLU, E., DÜRÜK, K., ÖZYOL, E. 2005. Görmenin Biyokimyası, Türkiye Klinikleri J Ophthalmol, 14: 180-187.

KELBER, A. 1999. Ovipositing butterflies use a red receptor to see green. *The Journal of Experimental Biology*, 202: 2619-2630.

KELBER, A. 2005. Alternative use of chromatic and achromatic cues in a hawkmoth. *Proc. R. Soc. B* 273: 2143-2147.

KELBER, A., BALKENIUS, A., WARRANT, E. J. 2002. Scotopic colour vision in nocturnal hawkmoths. *Nature*, 419: 922-925.

KELBER, A., BALKENIUS A., WARRANT, E, J. 2003. Colour vision in Diurnal and Nocturnal Hawkmoths. *Integr. Comp. Biol.* 43: 571-579.

KELBER A., HENIQUE U. 1999. Trichromatic colour vision in the hummingbird hawkmoth, *Macroglossum stellatarum* L. *J. Comp. Physiol.* 184: 535-541

KELBER, A., PFAFF, M. 1999. True colour vision in the orchard butterfly, *Papilio aegeus*. *Naturwissenschaften*, 86: 221–224.

KELBER, A., VOROBYEV, M., OSORIO, D. 2003. Animal colour vision – behavioural tests and physiological concepts. *Biol. Rev.* 78: 81-118.

- 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.
- KEVAN, P. G., GIURFA, M., CHITTKA, L. 1996.** Why are there so many and so few white flowers? *TIPS* 8: 280–284.
- KIEPENHAUER, J. 1968.** Farbunterscheidungsvermögen bei der roten Waldameise. *Formica. polyctena. Z. vergl. Physiol.* 57: 409–411.
- 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.* 1311: 217-233.
- KRÚDY, A. LADUNGA K. 2001.** Measuring Wavelength Discrimination Threshold Along The Entire Visible Spectrum. *Per. Pol. Mech. Eng.* 45/1: 41- 48.
- 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., 1980.** Specialized photoreceptors at the dorsal rim of the honeybee's compound eye: polarizational and angular sensitivity. *J. Comp. Physiol. A* 141: 19–30.
- LABHART, T. 1986.** The electrophysiology of photoreceptors in different eye regions of the desert ant, *Cataglyphis bicolor*. *Journal of Comparative Physiology, A* 158: 1–7.
- LEHRER, M. 1999.** Dorsaventral asymmetry 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.
- 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.** Farbmeterischer beweis der trichomasie des farbsehens der bienen (am Biespiel der Hummeln). *Akad Nauk USSR Biofizika*, 7: 221–227.

- 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: *Handbook of sensory physiology*. Vol VII 6 A. Autrum H. (ed.) pp. 503-580. Berlin, Heidelberg. New York: Springer.
- 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., 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., STEINMANN, E., DE SOUZA, J., BACKHAUS, W. 1988.** Spectral sensitivity of photoreceptors and colour vision in the solitary bee, *Osmia rufa*. *Journal of Experimental Biology*, 136: 35-52.
- 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.
- 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.
- MÖLLER, R. 2002.** Insects Could Exploit UV-Green Contrast for Landmark Navigation. *Journal of Theoretical Biology*, 214: 619-631.
- OSORIO, D., VOROBYEV, M. 2005.** Photoreceptor spectral sensitivities in terrestrial animals: adaptations for luminance and colour vision. *Proc. R. Soc. B* 272: 1745-1752.

- OSORIO, D., VOROBYEV, M. 2008.** A review of the evolution of animal colour vision communication signals. *Vision Research*, 48: 2042-2051.
- 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. AND BEATTIE, A. J. 1991.** Ant pollination. In *Ant-Plant Interactions* (ed. C. R. Huxley and D. F. Dutler), pp. 421-429. New York: Oxford University Press.
- PEITSCH, D., FEITZ, A., HERTEL, H., DE SOUZA, J., 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.
- PHILIPSBORN, A.V, LABHART, T., 1990.** A behavioural study of polarization vision in the fly, *Musca domestica*. *J. Comp. Physiol. A* 167: 737-743.
- PICHAUD, F., BRISCOE, A., DESPLAN, C. 1999.** Evolution of colour vision. *Curr. Opin. Neurobiol.* 9: 622-627.
- 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 Entomology*. 10th 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
- SCHERER, C., KOLB, G. 1987.** Behavioural experiments on the visual processing of color stimuli in *Pieris brassicae* L. (Lepidoptera). *J. Comp. Physiol. A* 160: 645-656.
- SKORUPSKI, P., DOERING, T., CHITTKA, L. 2007.** Photoreceptor spectral sensitivity in island and mainland populations of bumblebee, *Bombus terrestris*. *L. Journal of Comparative Physiology, A* 193:485-495.
- SMOLA, U., MEFFERT, P., 1978.** A single UV-receptor in the eye of *Calliphora erythrocephala*. *J. Comp. Physiol.* 103: 353-357.
- 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.
- SPRENGEL, C. K. 1973.** *Das entdeckte Geheimnis der Natur in Bau und Befruchtung der Blumen*. Reprint: Verlag J. Cramer, Lehre (1972).

- STAVENGA, D. 2004.** Colour in the eyes of insects. *Journal of Comparative Physiology, A* 188: 337-348.
- STAVENGA, D.G., ARIKAWA, K. 2006.** Evolution of color and vision of butterflies. *Arthropod Struct. Dev.* 35: 307-318.
- SURRIDGE, A.K., OSORIO, D., MUNDY, N.I. 2003.** Evolution and selection of trichromatic vision in primates. *Trends Ecol. Evol.* 18: 198-204.
- 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.
- ÜREN YILDIRIM, N. 2009.** *Tetramorium caespitum* (Linn., 1758) (Hymenoptera: Formicidae)'da renkli görmenin akromatik ve kromatik özelliklerinin davranışsal analizi. Doktora tezi, *Trakya Üniv.Fen Bilimleri Enstitüsü, Edirne*.
- VOROBYEV, M., OSORIO, D. 1998.** Receptor noise as a determinant of colour thresholds. *Proc. R Soc. London B* 265: 351-358.
- 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.
- 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.
- WEHNER, R. 1982.** Himmelsnavigation bei Insekten. Neurophysiologie und Verhalten. *Neujahrsblatt der Naturforschenden Gesellschaft Zürich*, 184, 1-132.
- WEHNER, R. 1984.** Astronavigation in insects. *Annu. Rev. Entomol.* 29: 277-298.
- 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 pipivine swallowtail. *Anim. Behav.* 53: 1043-1052.

WITTMAN, D., RADTKE, R., CURE, J. R., SCHIFINO-WITTMAN, M. T. 1990. Coevolved reproductive strategies in oligolectic bee *Callonychium petuniae* (Apoidea, Andrenidae) and three purple flowered *Petunia* species (Solanaceae) in southern Brazil. *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 28: 157-165.

WYSZECKI, G., STILES, W. S. 1982. Color Science: concepts and methods, quantitative data and formulae, 2nd edn. New York: Wiley.

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.

7. TEŞEKKÜR

Bu tez çalışmasının planlanmasında, araştırılmasında, yürütülmesinde ve oluşumunda ilgi ve desteğini esirgemeyen, engin bilgi ve tecrübelerinden yararlandığım, yönlendirme ve bilgilendirmeleriyle çalışmamı bilimsel temeller ışığında şekillendiren Hocam Sayın Prof. Dr. Yılmaz ÇAMLITEPE'ye ve deneysel çalışmalar sırasındaki yardımlarından dolayı Uzman Dr. Volkan AKSOY'a sonsuz teşekkürlerimi sunmayı bir borç bilirim.

8. ÖZGEÇMİŞ

16.07.1984 yılında Karabük ilinde doğdum. İlköğrenimimin 1. kademesini Karabük Merkez İlköğretim okulunda 2. kademesini ise İzmir Bornova Nedret İlhan Keten İlköğretim okulunda tamamladım. Ortaöğrenimimi ise 2002 yılında İzmir Karşıyaka Atakent Anadolu Lisesinde tamamladım. Aynı yıl girdiğim Dokuz Eylül Üniversitesi Buca Eğitim Fakültesi Ortaöğretim Fen ve Matematik Alanlar Eğitimi (Biyoloji Öğretmenliği) Lisansla birleştirilmiş Tezsiz Yüksek Lisans programından 2007 yılında mezun oldum. 2008 yılında Trakya Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü Biyoloji Anabilim Dalında Yüksek Lisans programına başladım.