KREPESKULAR VE DİURNAL AKTİVİTE GÖSTEREN
İKİ KARINCA TÜRÜNDE
(*Camponotus aethiops, Formica cunicularia*; Formicidae: Hymenoptera)
GÖRSEL BİLGİ KULLANIMI VE SPEKTRAL DUYARLILIĞIN
KARŞILAŞTIRMALI DAVRANIŞSAL ANALİZİ

AYŞE YILMAZ
DOKTORA TEZİ

2011-EDİRNE

Danışman
PROF. DR. YILMAZ ÇAMLITEPE

TRAKYA ÜNİVERSİTESİ
FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ

KREPESKULAR VE DİURNAL AKTİVİTE GÖSTEREN İKİ KARINCA TÜRÜNDE (*Camponotus aethiops, Formica cunicularia*; Formicidae: Hymenoptera) GÖRSEL BİLGİ KULLANIMI VE SPEKTRAL DUYARLILIĞIN KARŞILAŞTIRMALI DAVRANIŞSAL ANALİZİ

Ayşe YILMAZ

DOKTORA TEZİ
BİYOLOJİ ANABİLİM DALI

2011

Bu tez 06.09.2011 tarihinde aşağıdaki jüri tarafından kabul edilmiştir.

PROF. DR. YILMAZ ÇAMLITEPE
(Danışman)

PROF. DR. CENGİZ KURTONUR

PROF. DR. AHMET BEYARSLAN

DOÇ.DR. İSLAM GÜNDÜZ

DOÇ. DR. SELİM KARA

ÖZET

KREPESKULAR VE DiURNAL AKTİVİTE GÖSTEREN İKİ KARINCA TÜRÜNDE (*Camponotus aethiops, Formica cunicularia;* Formicidae: Hymenoptera) GÖRSEL BİLGİ KULLANIMI VE SPEKTRAL DUYARLILIĞIN KARŞILAŞTIRMALI DAVRANIŞSAL ANALİZİ

Bu çalışmada diurnal aktivite gösteren *Formica cunicularia* ve krepeskular/nokturnal aktivite gösteren *Camponotus aethiops* işçilerinin spektral duyarlılık kapasiteleri ve farklı aydınlanma koşulları altında şekil/model tanıma ve ayırt etme yetenekleri davranışsal deneyler ile karşılaştırmalı olarak araştırılmış, morfometrik ölçümler ile her iki türe ait işçilerin bileşik gözlerinin çözünürlük ve duyarlılık kapasiteleri karşılaştırmalı olarak değerlendirilmiştir.

Renkli görme deneylerinden elde edilen sonuçlar, eşdeğer ışık şiddetine sahip, 370, 440, 540 ve 640 nm'lik ışık uyaranlarının çeşitli kombinasyonlarına her bir uyaran besin ödüllü olacak şekilde bireysel olarak eğitilen *F. cunicularia* ve *C. aethiops* işçilerinin, 370 ve 540 nm arasında ışık şiddetindeki değişimlerden etkilenmeden renge bağlı bir ayırım yapabildiklerini, bu dalgaboylarına karşılık gelen UV ve yeşil bölgelerde gerçek bir renkli görme yeteneğine sahip olduklarını göstermiştir. Sonuçlar aynı zamanda *F. cunicularia* işçilerinin 440, 540 ve 640 nm'lik dalgaboyları arasında akromatik veya kromatik bilgileri kullanarak ayırım yapmayı öğrenebildiklerini, *C. aethiops* işçilerinin ise bu uyaranları kromatik ipuçlarından ziyade akromatik ipuçlarını kullanarak ayırt ettiklerini göstermiştir.

Farklı görsel açı değerlerinde gerçekleştirilen şekil/model tanıma ve ayırt etme deneylerinden elde edilen sonuçlar, her iki türün işçilerinin farklı görsel açı değerlerinde kendilerine sunulan şekil/model çiftleri arasında, sahip oldukları şekil/model parametrelerini kullanarak bir ayırım yapamadıklarını ve bu uyaranlar ile uyaranların sahip olduğu parametrelere spontan bir tercihlerinin olmadığını göstermiştir.

İki türün işçilerinin bileşik gözlerinin anatomik yapılarının karşılaştırılmalı olarak incelenmesi amacı ile gerçekleştirilen morfometrik ölçümlerden elde edilen sonuçlar, *F. cunicularia* işçilerinin çözünürlüğü, *C. aethiops* işçilerinin ise duyarlılığı arttıracak şekilde özelleşmiş bileşik gözlere sahip olduğunu ortaya çıkarmıştır. Bileşik gözlerde çözünürlük ve duyarlılık arasındaki uzlaşı hakkında bilgi veren göz parametresi (P) değerleri de *F. cunicularia* işçilerinde (P=1.6) diurnal bir yaşamın gereği olarak çözünürlüğün, *C. aethiops* işçilerinde ($P_{minör}$=2.68; $P_{majör}$=2.63) ise, krepeskular/nokturnal bir yaşamın gereği olarak duyarlılığın çok daha önemli olduğunu göstermiştir.

Son olarak her iki türe ait işçilerin günlük aktivasyon ritimleri ile günün aydınlanma ve sıcaklık değerlerini içeren klimatik abiyotik faktörler arasındaki ilişkinin ortaya konulması için gerçekleştirilen aktivasyon takibi çalışmalarında *F. cunicularia* işçilerinin diurnal, *C. aethiops* işçilerinin ise krepeskular/nokturnal bir yaşamı tercih ettikleri grafiklerle ortaya konulmuştur. Değerler her iki tür için de havanın aydınlanma değerleri ve aktivasyon ritimleri arasında bir ilişki olduğunu ortaya koyarken havanın sıcaklık değerleri ve aktivasyon ritimleri arasında bir ilişki olmadığını göstermiştir.

Anahtar kelime: *Camponotus aethiops, Formica cunicularia*, nokturnal görme, diurnal görme, görsel çözünürlük ve duyarlılık, renkli görme, şekil/model tanıma, allometri, günlük aktivasyon ritmi.

SUMMARY

COMPARATIVE BEHAVIORAL ANALYSIS OF VISUAL ORIENTATIONS AND SPECTRAL SENSITIVITIES OF TWO CREPUSCULAR AND DIURNAL ACTIVE ANT SPECIES (*Camponotus aethiops, Formica cunicularia;* Formicidae: Hymenoptera)

In this study, spectral sensitivity capacities and shape/pattern recognition and discrimination abilities under different illumination conditions of the diurnal ant *Formica cunicularia* and the nocturnal ant *Camponotus aethiops* were comparatively evaluated with behavioural experiments. Resolution and sensitivity capacities of compound eyes of both species were also evaluated comparatively.

The results of colour vision experiments showed that, workers of both *F. cunicularia* and *C. aethiops*, after being trained food rewarded to light stimuli of 370, 440, 540 and 640 nm of same intensities at different dual combinations, could discriminate between 370 and 540 nm irrespective of intensity changes, and that they have true colour vision ability at UV and green ranges of the spectrum. The results also showed that *F. cunicularia* workers could make discrimination between 440, 540 and 640 nm stimuli via chromatic and achromatic cues, whereas *C. aethiops* workers discriminated these wavelengths via achromatic, rather than chromatic cues.

The results of shape/pattern recognition and discrimination experiments performed under different light conditions showed that workers of both species couldn't discriminate between shape/pattern pairs at various visual angles using their shape/pattern features and that they didn't have a spontaneous preference neither for these visual stimuli nor for the parameters they provide.

The results of morphometric measurements, performed in order to comparatively investigate anatomical structures of compound eyes of both workers, revealed that workers of *F. cunicularia* had compound eyes for increased resolution, whereas workers of *C. aethiops* had compound eyes designed for increased sensitivity. The eye parameter

(P) values, giving an idea about the trade-off between resolution and sensitivity in compound eyes, also showed that resolution was more important for *F. cunicularia* (P=1.6) as a result of diurnal life style and sensitivity was more important for *C. aethiops* workers (P_{minor}=2.68; P_{major}=2.63) as a result of crepuscular/nocturnal lifestyle.

Activation observations were also performed with nature fields of both species to reveal their daily rhythms and the relations with abiotic factors such as illumination and temperature. The results of these observations confirmed the diurnal lifestyle for *F. cunicularia* and crepuscular/nocturnal lifestyle for *C. aethiops* workers. The results also showed that illumination was related with activations of both species whereas temperature had no direct effect.

Key words: *Camponotus aethiops, Formica cunicularia*, nocturnal vision, diurnal vision, visual resolution and sensitivity, colour vision, shape/pattern recognition, allometry, daily activation rhythm.

İÇİNDEKİLER SAYFA NO

ÖZET ..... **I**
SUMMARY ..... **III**
İÇİNDEKİLER ..... **V**
ŞEKİLLER LİSTESİ ..... **VII**
TABLOLAR LİSTESİ ..... **XIV**
1. GİRİŞ **1**
2. GENEL BİLGİLER **21**
2.1. Işık, Yapısı ve Özellikleri **21**
2.1.1. Işığın yapısı 21
2.1.2. Işığın fiziksel özellikleri 23
2.2. Görme ve Görme ile İlgili Yapılar **31**
2.2.1. Böceklerde görme organları 32
2.2.2. Bileşik göz tipleri 39
2.3. Böceklerde Görsel Netlik ve Bileşik Gözlerin Çözünürlük Gücü **45**
2.3.1. Görsel netlik 45
2.3.2. Bileşik gözlerde çözünürlük ve duyarlılık arasındaki uzlaşı (trade-off) 51
2.4. Böceklerde Görsel İletim ve Görüntü Oluşumu **59**
2.5. Nokturnal Görme ve Bileşik Gözlerde Görülen Adaptasyonlar **62**
2.5.1. Nokturnal yaşamın avantajları 64
2.5.2. Nokturnal görüş için gerekli göz yapısı 64
2.6. Böceklerde Görsel Obje Algılama ve Ayırım **71**
2.6.1. Şekil/model tanıma ve ayırımında kullanılan mekanizmalar 81
2.6.2. Genelleme (Generalization) 88
2.7. Renkli Görme **91**
2.7.1. Görsel pigment ve spektral duyarlılık 98
2.7.2. Renkli görmenin evrimi 102
2.7.3. Böceklerde renkli görme 106
2.7.4. Nokturnal renkli görme 110
3. MATERYAL METOD **115**
3.1. Materyal **115**
3.1.1. *Camponotus aethiops* 115
3.1.2. *Formica cunicularia* 117
3.2. Davranış Deneyleri **119**

3.2.1. Uyaranlar 119
3.2.2. Deneysel Düzenek (İkili Seçim Düzeneği / Y-maze) 122
3.2.3. İpuçlarının Ortadan Kaldırılması 123
3.2.4. Eğitim Prosedürü 124
3.2.5. Deneyler 126
3.3. Morfometrik Ölçümler 130
3.3.1. Bileşik gözlere ait preparatların hazırlanması 131
3.3.2. Ölçümü yapılan parametreler ve ölçüm yöntemleri 131
3.4. Günlük Aktivasyon Ritmlerinin Belirlenmesi 134
3.5. Verilerin Analizi 135
4. SONUÇLAR 137
4.1. Renkli Görme Deneyleri 137
4.1.1. *Formica cunicularia* deney sonuçları 137
4.1.2. *Camponotus aethiops* deney sonuçları 154
4.2. Görsel Açının Belirlenmesi ve Işık Şiddetine Bağlı (Parlak ve Loş Işıkta) Şekil/Model Ayırımı Deneyleri 171
4.2.1. *Formica cunicularia* deney sonuçları (Parlak ışıkta) 171
4.2.2. *Formica cunicularia* deney sonuçları (Loş ışıkta) 184
4.2.3. *Camponotus aethiops* deney sonuçları (Parlak ışıkta) 186
4.2.4. Camponotus *aethiops* deney sonuçları (Loş ışıkta) 191
4. 3. Morfometrik Ölçümler 193
4.3.1. Göz büyüklüğü (Lc ve Wc) 193
4.3.2. Ommatidiyum sayısı (N) ve göz yüzey alanı (A) 195
4.3.3. Ommatidyum çapı (D) 202
4.3.4. Ommatidyumlar arası açı (Δφ) 203
4.3.5. Göz parametresi (P) 204
4. 4. Günlük Aktivasyon Ritmlerinin Belirlenmesi 205
4.4.1. *Formica cunicularia* 205
4.4.2. *Camponotus aethiops* 206
5. TARTIŞMA 207
6. EKLER 247
7. KAYNAKLAR 256
8. TEŞEKKÜR 275
9. ÖZGEÇMİŞ 276

ŞEKİLLER LİSTESİ SAYFA NO

Şekil 1.1. C. aethiops işçilerinin görsel oriyentasyon yeteneklerinin araştırıldığı deneysel düzenek.. 3

Şekil 2.1. Elektromanyetik spektrum. 26

Şekil 2.2. a) Güneşten dünyaya ulaşan ışığın spektrumu. Görünür spektrumun en fazla fotonun bulunduğu kısma karşılık geldiğine dikkat ediniz. b) İnsan gözündeki çomak (noktalı gösterilen eğri) ve konilerin absorpsiyon spektrumları. Farklı koni tiplerinin duyarlılık eğrilerinin çakışan alanlarının karşılaştırılması ile herhangi bir rengin bu konileri ne kadar uyaracağı konusunda bir fikir elde edilebilir. c) Bal arısı fotoreseptörlerinin spektral duyarlılık eğrileri. Eğrinin ultraviyole bölgeye doğru biraz kaydığına ve insan konileri ile karşılaştırıldığında daha düzgün dağıldığına dikkat ediniz. 29

Şekil 2.3. Böceklerde basit göz boyuna kesitleri. 33

Şekil 2.4. Bileşik gözlerde yapısal düzenlenme. 35

Şekil 2.5. a) Açık (solda) ve birleşik (sağda) rabdomun şematik görünümü. b) Drosophila ommatidyumuna ait serbest rabdomun elektron mikroskop görüntüsü. c) Ephestia ommatidyumuna ait birleşik rabdomun elektron mikroskop görüntüsü. d) Bir bileşik göze ait 7 faset görüntüsü. e) Ommatidyumlar arasındaki akson bağlantıları 38

Şekil 2.6. a–b) Apozisyon ve c-d) nöral süperpozisyon iki gözün optik olarak karşılaştırılması. Apozisyon gözlerde her bir rabdom (gri boyalı gösterilmiştir) farklı yönlerden ışık (ok ile gösterilmiştir) alırlar. 41

Şekil 2.7. a) Aposizyon göz ve b) Teleskopik süperpozisyon gözün şematik görünümü. 42

Şekil 2.8. a) Süperpozisyon bir gözde görüntü (B-B) oluşumunun açıklanması için Exner tarafından 1891'de çizilen ışınlar. Her bir optik öğe tarafında ışınların zig-zag şeklinde kırılmaları gerektiğine dikkat ediniz. b) sıradan bir lens ve süperpozisyon bir göz tarafından ışınların kırınımı. Sıradan lenslerin ışığı süperpozisyon gözdeki gibi kıramadığı görülmektedir. 43

Şekil 2.9. Işığı zig-zag şeklinde kırabilen 3 optik düzen.. 44

Şekil 2.10. Spatiyal çözünürlüğü içeren paremetreler. 47

Şekil 2.11. İnsan gözünün çözünürlüğüne sahip bileşik gözlerin büyüklükleri 54

Şekil 2.12. Süperpozisyon göz tipinin optik yapısı. 57

Şekil 2.13. Hymenpterlere ait görsel sistem. 60

Şekil 2.14. Spatial birleştirme. 71

Şekil 2.15. a) Yatay düzlemde sunulan şekil/modeller. İlk yıllarda arıların aynı düzlemde sunulan uyaranlar arasında bir ayırım yapamazken, farklı düzlemdeki uyaranlar arasında bir ayırım yapabildikleri gösterilmiştir. b-c) Arılar ve karıncalarda uyaranlara ait özelliklerin

algılanmasında rol aldıkları ileri sürülen özellik algılama dedektörleri.. d-e) Dikey düzlemde sunulan ve arılar tarafından ayırt edilebilen uyaranlar..... 77

Şekil 2.16. Wehner (1969) tarafından kullanılan farklı eğimlerdeki bar modelleri..... 78

Şekil 2.17. Günümüze kadar arılarla yapılan şekil/model ayırımı çalışmalarında kullanılan çeşitli uyaranlar..... 79

Şekil 2.18. 1988 yılından itibaren arılarla gerçekleştirilen şekil/model ayırımı çalışmalarında kullan a) Y maze ve uyaranların sunumu b) Y maze'e ait ölçüler..... 80

Şekil 2.19. *Drosphila melanogaster* dişileri ile gerçekleştirilen şekil/model tanıma ve ayırım deneylerinde kullanılan uçuş similatörü 81

Şekil 2.20. Özellik çıkarımı mekanizması esnasında arılar tarafından kullanılan ayırt edici özellikler 88

Şekil 2.21. A+: pozitif uyaran, B: negatif uyaran olmak üzere iki uyarana aynı anda eğitilen arılar, eğitim modelinin ayna görüntüsü (MI) ve sağ sol transformasyonunu (LR) genelleyebilmişler ve genellemede retinotopik olarak çakışan alan miktarını kullanmışlardır .. 90

Şekil 2.22. Renk tekerleğinde ton, doygunluk ve parlaklık..... 91

Şekil 2.23. Silli ve rabdomerik fotoreseptörlerdeki pigment içeren membran yapıları..... 93

Şekil 2.24. İki farklı dalga boyuna maksimum duyarlılık gösteren iki farklı reseptörün iş gördüğü bir renkli görme sisteminin 4 evreli modelleme ile gösterilmesi..... 94

Şekil 2.25. Temsili a) dikromat, b) trikromat ve c) tetrakromat gözlerde fotoreseptörlerin sahip oldukları nispi duyarlılıklar (çok kısa (VS), kısa (S), orta (M) ve uzun dalga boyu (L)'na duyarlı fotoreseptörler,..... 95

Şekil 2.26. Trikromatik bir canlıda aralarındaki kromatik farklılıklara göre iki görsel obje arasındaki ayırım ve bu ayırımda farklı fotoreseptörler arasındaki zıt etkileşimin şematik gösterimi. 97

Şekil 2.27. *Apis mellifera*'nın hekzagonal renk alanı.. 98

Şekil 2.28. Rodopsin molekülünün kimyasal yapısı..... 99

Şekil 2.29. Böceklerin spektral duyarlılıkları sahip oldukları kromoforların filogenetik gösterimi.. 103

Şekil 2.30. Hymenoptera takımında spektral duyarlılıkların filogenetik ağacı ve görmenin önemli olduğu ekolojik özelleşmeler..... 105

Şekil 2.31. Doğal ışık koşulları ve farklı hayvan gruplarında renkli görme sınırları..... 114

Şekil 3.1. *C. aethiops* işçilerinin Mayıs (siyah kare ve kesikli çizgi) ve Haziran (beyaz daire ve düz çizgi) aylarında doğada tespit edilen gün içi aktivasyon ritimleri..... 115

Şekil 3.2. Camponotus aethiops (Latreille); ☿ majör işçi, a- baş (önden), b- toraks (yandan); ☿ minör işçi, c- baş (önden), d- toraks (yandan); ♀, e- baş (önden), f- toraks (yandan)..... 116

Şekil 3.3. *Formica cunicularia* Latr. **a)** işçi (yandan) **b)** kraliçe (yandan), **c)** kraliçenin başı (üstten), **d)** erkek birey başı (üstten)..... 117

Şekil 3.4. Laboratuvardaki *C. aethiops* ve *F. cunicularia* yuvasının şematik gösterimi. 119

Şekil 3.5. a) Renkli filtre (bandpass), **b)** nötral yoğunluk filtresi, **c)** spektroradyometre, **d)** ışık kutusu. 120

Şekil 3.6. a) Renkli görme deneyleri ve **b)** görsel açının belirlenmesi ve şekil/model ayırım deneylerinde kullanılan deneysel düzenekler. 123

Şekil 3.7. Bileşik gözlerde ommatidyum çapı ölçümü yapılan farklı göz bölgeleri. D: dorsal, S: sentral, V: ventral, AL: anterolateral, PL: posterolateral. 132

Şekil 3. 8. a) Baş genişliği ve uzunluğu (Wh ve Lh) ile **b)** Toraks uzunluğu (Lt), göz genişliği ve göz uzunluğu (Wc ve Lc) ölçümlerinin nasıl yapıldığına dair şematik görüntü**Hata! Yer işareti tanımlanmamış.**

Şekil 3.9. Aktivasyon ritmlerinin ölçülmesinde takip edilen **a)** *F. cunicularia* ve **b)** *C. aethiops* yuvalarının bulunduğu alan..... 134

Şekil 4.1. *F. cunicularia* işçilerinin 370 nm (+) vs 540 nm (-) ayırımı deneyindeki öğrenme eğrileri. 138

Şekil 4.2. *F. cunicularia* işçilerinin 370 nm (+) vs 540 nm (-) ayırımı deneyindeki **a)** Kontrol testleri **b)** Kritik test 1-2 **c)** Kritik test 3-4'teki seçim frekansları ve **d-f)** Bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreler (% olarak). 138

Şekil 4.3. *F. cunicularia* işçilerinin 540 nm (+) vs 370 nm (-) ayırımı deneyindeki öğrenme eğrileri 140

Şekil 4.4. *F. cunicularia* işçilerinin 540 nm (+) vs 370 nm (-) ayırımı deneyindeki **a)** Kontrol testleri **b)** Kritik test 1-2 **c)** Kritik test 3-4'teki seçim frekansları ve **d-f)** Bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreler (% olarak).. 140

Şekil 4.5. *F. cunicularia* işçilerinin 440 nm (+) vs 540 nm (-) ayırımı deneyindeki öğrenme eğrileri. 142

Şekil 4.6. *F. cunicularia* işçilerinin 440 nm (+) vs 540 nm (-) ayırımı deneyindeki **a)** Kontrol test 1-2, **b)** Kritik test 1-2, **c)** Kritik test 3-4'teki seçim frekansları ve **d-f)** Bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreler (% olarak). 142

Şekil 4.7. *F. cunicularia* işçilerinin 540 nm (+) vs 440 nm (-) ayırımı deneyindeki öğrenme eğrileri. 144

Şekil 4.8. *F. cunicularia* işçilerinin 540 nm (+) vs 440 nm (-) ayırımı deneyindeki **a)** Kontrol testleri **b)** Kritik test 1-2 **c)** Kritik test 3-4'teki seçim frekansları ve **d-f)** Bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreler (% olarak).. 145

Şekil 4.9. F. cunicularia işçilerinin 540 nm (+) vs 640 nm (-) ayırımı deneyindeki öğrenme eğrileri. 146

Şekil 4.10. *F. cunicularia* işçilerinin 540 nm (+) vs 640 nm (-) ayırımı deneyindeki **a)** kontrol testleri **b)** kritik test 1-2 **c)** kritik test 3-4'teki seçim frekansları ve **d-f)** bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreler (% olarak). 147

Şekil 4.11. *F. cunicularia* işçilerinin 640 nm (+) vs 540 nm (-) ayırımı deneyindeki öğrenme eğrileri 148

Şekil 4.12. *F. cunicularia* işçilerinin 640 nm (+) vs 540 nm (-) ayırımı deneyindeki **a)** kontrol testleri **b)** kritik test 1-2 **c)** kritik test 3-4'teki seçim frekansları ve **d-f)** bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreler (% olarak). 149

Şekil 4.13. *F. cunicularia* işçilerinin 440 nm (+) vs 640 nm (-) ayırımı deneyindeki öğrenme eğrileri 151

Şekil 4.14. *F. cunicularia* işçilerinin 440 nm (+) vs 640 nm (-) ayırımı deneyindeki **a)** kontrol test 1-2, **b)** kritik test 1-2, **c)** kritik test 3-4'teki seçim frekansları ve **d-f)** bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreler (% olarak).. 151

Şekil 4.15. *F. cunicularia* işçilerinin 640 nm (+) vs 440 nm (-) ayırımı deneyindeki öğrenme eğrileri 153

Şekil 4.16. *F. cunicularia* işçilerinin 640 nm (+) vs 440 nm (-) ayırımı deneyindeki **a)** kontrol testleri **b)** kritik test 1-2 **c)** kritik test 3-4'teki seçim frekansları ve **d-f)** bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreler (% olarak). 153

Şekil 4.17. *C. aethiops* işçilerinin 370 nm (+) vs 540 nm (-) ayırımı deneyindeki öğrenme eğrileri 155

Şekil 4.18. *C. aethiops* işçilerinin 370 nm (+) vs 540 nm (-) ayırımı deneyindeki **a)** kontrol testleri **b)** kritik test 1-2 **c)** kritik test 3-4'teki seçim frekansları ve **d-f)** bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreler (% olarak).. 155

Şekil 4.19. *C. aethiops* işçilerinin 540 nm (+) vs 370 nm (-) ayırımı deneyindeki öğrenme eğrileri. 157

Şekil 4.20. *C. aethiops* işçilerinin 540 nm (+) vs 370 nm (-) ayırımı deneyindeki **a)** kontrol testleri **b)** kritik test 1-2 **c)** kritik test 3-4'teki seçim frekansları ve **d-f)** bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreler (% olarak).. 157

Şekil 4.21. *C. aethiops* işçilerinin 440 nm (+) vs 540 nm (-) ayırımı deneyindeki öğrenme eğrileri 159

Şekil 4.22. *C. aethiops* işçilerinin 440 nm (+) vs 540 nm (-) ayırımı deneyindeki **a)** kontrol test 1-2, **b)** kritik test 1-2, **c)** kritik test 3-4'teki seçim frekansları ve **d-f)** bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreler (% olarak). 159

Şekil 4.23. *C. aethiops* işçilerinin 540 nm (+) vs 440 nm (-) ayırımı deneyindeki öğrenme eğrileri 161

Şekil 4.24. *C. aethiops* işçilerinin 540 nm (+) vs 440 nm (-) ayırımı deneyindeki **a)** kontrol test 1-2, **b)** kritik test 1-2, **c)** kritik test 3-4'teki seçim frekansları ve **d-f)** bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreler (% olarak). 162

Şekil 4.25. *C. aethiops* işçilerinin 540 nm (+) vs 640 nm (-) ayırımı deneyindeki öğrenme eğrileri. 164

Şekil 4.26. *C. aethiops* işçilerinin 540 nm (+) vs 640 nm (-) ayırımı deneyindeki **a)** Kontrol test 1-2, **b)** kritik test 1-2, **c)** Kritik test 3-4'teki seçim frekansları ve **d-f)** Bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreler (% olarak).. 164

Şekil 4.27. *C. aethiops* işçilerinin 640 nm (+) vs 540 nm (-) ayırımı deneyindeki öğrenme eğrileri 166

Şekil 4.28. *C. aethiops* işçilerinin 640 nm (+) vs 540 nm (-) ayırımı deneyindeki **a)** Kontrol test 1-2, **b)** Kritik test 1-2, **c)** Kritik test 3-4'teki seçim frekansları ve **d-f)** Bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreler (% olarak).. 166

Şekil 4.29. *C. aethiops* işçilerinin 440 nm (+) vs 640 nm (-) ayırımı deneyindeki öğrenme eğrileri. 168

Şekil 4.30. *C. aethiops* işçilerinin 440 nm (+) vs 640 nm (-) ayırımı deneyindeki **a)** Kontrol testleri **b)** Kritik test 1-2 **c)** Kritik test 3-4'teki seçim frekansları ve **d-f)** Bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreler (% olarak). 168

Şekil 4.31. *C. aethiops* işçilerinin 640 nm (+) vs 440 nm (-) ayırımı deneyindeki öğrenme eğrileri. 170

Şekil 4.32. *C. aethiops* işçilerinin 640 nm (+) vs 440 nm (-) ayırımı deneyindeki **a)** Kontrol testleri **b)** Kritik test 1-2 **c)** Kritik test 3-4'teki seçim frekansları ve **d-f)** Bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreler (% olarak). 170

Şekil 4.33. *F. cunicularia* işçilerinin farklı görsel açı değerlerinde sunulan ◧ (+) vs ▬ (-) / ▬ (+) vs ◧ (-) modelleri ile yapılan eğitimlerdeki öğrenme eğrileri. 172

Şekil 4.34. *F. cunicularia* işçilerinin 49°'lik görsel açı değerinde sunulan ▲(+) ve ▬ (-) uyaranları ile yapılan eğitimlerdeki öğrenme eğrileri.. 174

Şekil 4.35. *F. cunicularia* işçilerinin 49°'lik görsel açı değerinde sunulan ▲(+) ve ▬ (-) uyaranları ile yapılan deneydeki **a)** Öğrenme eğrisi, **b)** Testlerdeki seçim frekansı ve **c)** Bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süre (% olarak). 174

Şekil 4.36. *F. cunicularia* işçilerinin 49°'lik görsel açı değerinde sunulan ▬ (+) ve ▲ (-) uyaranları ile yapılan deneydeki **a)** Öğrenme eğrisi, **b)** Testlerdeki seçim frekansı ve **c)** Bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süre (% olarak).. 175

Şekil 4.37. *F. cunicularia* işçilerinin farklı görsel açı değerlerinde sunulan ●, (+) vs + işareti (-) ile yapılan eğitimlerdeki öğrenme eğrileri. 176

Şekil 4.38. *F. cunicularia* işçilerinin 58º'lik görsel açı değerinde sunulan ●, (+) vs ◧ (-) uyaranları ile yapılan eğitime ait öğrenme eğrisi 177

Şekil 4.39. *F. cunicularia* işçilerinin 49°'lik görsel açı değerinde sunulan ▲(+) ve ▼(-) uyaranları ile yapılan deneyde **a)** Öğrenme eğrisi, **b)** Testlerdeki seçim frekansı ve **c)** Bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süre (% olarak).. 178

Şekil 4.40. *F. cunicularia* işçilerinin 49°'lik görsel açı değerinde sunulan ▼(+) ve ▲(-) uyaranları ile yapılan deneyde **a)** Öğrenme eğrisi, **b)** Testlerdeki seçim frekansı ve **c)** Bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süre (% olarak). 179

Şekil 4.41. *F. cunicularia* işçilerinin 49°'lik görsel açı değerinde sunulan ▲(+) ve - (-) uyaranları ile yapılan eğitimlerdeki öğrenme eğrisi 180

Şekil 4.42. *F. cunicularia* işçilerinin ▲(+) ve - (-) ayırımı deneyindeki **a)** Kontrol testleri **b)** Kritik test 1-2 **c)** Kritik test 3-4'teki seçim frekansları ve **d-f)** Bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreler (% olarak). 180

Şekil 4.43. *F. cunicularia* işçilerinin 49°'lik görsel açı değerinde sunulan dikey (+) ve yatay (-) bar düzenlemeleri ile yapılan deneyde **a)** Öğrenme eğrisi, **b)** Testlerdeki seçim frekansı ve **c)** Bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süre (% olarak).. 182

Şekil 4.44. *F. cunicularia* işçilerinin 49°'lik görsel açı değerinde sunulan yatay (+) ve dikey (-) bar düzenlemeleri ile yapılan deneyde **a)** Öğrenme eğrisi, **b)** Testlerdeki seçim frekansı ve **c)** Bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süre (% olarak).. 182

Şekil 4.45. *F. cunicularia* işçilerinin 49°'lik görsel açı değerinde sunulan ▲(+) ve △(-) uyaranları ile yapılan deneyde **a)** Öğrenme eğrisi, **b) T**estlerdeki seçim frekansı ve **c)** Bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süre (% olarak).. 183

Şekil 4.46. *F. cunicularia* işçilerinin loş ışık altında 49°'lik görsel açı değerinde sunulan ▲(+) vs ▼(-) uyaranları ile yapılan deneyde **a)** Öğrenme eğrisi, **b)** Testlerdeki seçim frekansı ve **c)** Bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süre (% olarak)..... 185

Şekil 4.47. *F. cunicularia* işçilerinin loş ışık altında 49°'lik görsel açı değerinde sunulan ▼(+) vs ▲ (-) uyaranları ile yapılan deneyde **a)** Öğrenme eğrisi, **b)** Testlerdeki seçim frekansı ve **c)** Bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süre (% olarak)..... 185

Şekil 4.48. *C. aethiops* işçilerinin farklı görsel açı değerlerinde sunulan ◧ (+) vs ▬ (-) / ▬ (+) vs ◧ (-) modelleri ile yapılan eğitimlerdeki öğrenme eğrileri..... 186

Şekil 4.49. *C. aethiops* işçilerinin farklı görsel açı değerlerinde ▲(+) vs ▬ (-) uyaranları ile yapılan eğitime ait öğrenme eğrisi.. 187

Şekil 4.50. *C. aethiops* işçilerinin 49°'lik görsel açı değerinde sunulan ▲(+) ve ▼(-) uyaranları ile yapılan deneyde **a)** Öğrenme eğrisi, **b)** Testlerdeki seçim frekansı ve **c)** Bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süre (% olarak)..... 189

Şekil 4.51. *C. aethiops* işçilerinin 49°'lik görsel açı değerinde sunulan ▼(+) ve ▲(-) uyaranları ile yapılan deneyde **a)** Öğrenme eğrisi, **b)** Testlerdeki seçim frekansı ve **c)** Bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süre (% olarak)..... 189

Şekil 4.52. *C. aethiops* işçilerinin 49°'lik görsel açı değerinde sunulan ▲(+) ve - (-)uyaranları ile yapılan deneyde **a)** Öğrenme eğrisi, **b)** Testlerdeki seçim frekansı ve **c)** Bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süre (% olarak)..... 190

Şekil 4.53. *C. aethiops* işçilerinin 49°'lik görsel açı değerinde sunulan ▲(+) ve▼(-) uyaranları ile yapılan deneyde **a)** Öğrenme eğrisi, **b)** Testlerdeki seçim frekansı ve **c)** Bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süre (% olarak)..... 192

Şekil 4.54. *C. aethiops* işçilerinin 49°'lik görsel açı değerinde sunulan ▼(+) ve ▲ (-) uyaranları ile yapılan deneyde **a)** Öğrenme eğrisi, **b)** Testlerdeki seçim frekansı ve **c)** Bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süre (% olarak)..... 192

Şekil 4. 55. *F. cunicularia* ve *C. aethiops* işçilerinde toraks uzunluğu (Lt) ve göz genişliği (Wc) arasındaki ilişki. 194

Şekil 4.56 *F. cunicularia* ve *C. aethiops* işçilerinde toraks uzunluğu (Lt) ve göz uzunluğu (Lc) arasındaki ilişki.. 195

Şekil 4.57. *F. cunicularia* ve *C. aethiops* işçilerinde toraks uzunluğu (Lt) ve ommatidyum sayısı (N) arasındaki ilişki. 196

Şekil 4.58. *F. cunicularia* ve *C. aethiops* işçilerinde göz yüzey alanı (A) ve ommatidyum sayısı (N) arasındaki ilişki..... 196

Şekil 4.59 a) *F. cunicularia* **b)** *C. aethiops* minör, **c)** *C. aethiops* majör işçilerine ait bileşik göz preparatı ışık mikroskobu görüntüleri. 197

Şekil 4.60. *F. cunicularia* ve *C. aethiops* işçilerinde toraks uzunluğu (Lt) ve göz yüzey alanı (A) arasındaki ilişki..... 198

Şekil 4.61. *F. cunicularia* ve *C. aethiops* işçilerinde baş büyüklüğü (Wh) ve göz yüzey alanı (A) arasındaki ilişki..... 199

Şekil 4.62. a) *F. cunicularia* **b)** *C. aethiops* minör, **c)** *C. aethiops* majör işçilerine ait baş görüntüleri ve gözün konumu. 200

Şekil 4.63. a) *F. cunicularia* **b)** *C. aethiops* minör, **c)** *C. aethiops* majör işçilerinin bileşik gözlerinin başta kapladığı alan ve göz büyüklüğü. 201

Şekil 4.64. *F. cunicularia* ve *C. aethiops* işçilerinde göz yüzey alanı (A) ve faset çapı (D) arasındaki ilişki. 203

Şekil 4.65. *F. cunicularia* ve *C. aethiops* işçilerinde toraks uzunluğu (Lt) ve ommatidyumlar arası açı değerleri arasındaki ilişki.. 204

Şekil 4.66. *F. cunicularia* işçileri **a) G**ünlük aktivasyon ritmi ve **b) A**ktivasyon ritmi ve havanın aydınlanma ve sıcaklık değeri arasındaki ilişkiyi gösterir. 205

Şekil 4.67. *C. aethiops* minör ve majör işçileri **a)** Günlük aktivasyon ritmi ve **b) A**ktivasyon ritmi ve havanın aydınlanma ve sıcaklık değeri arasındaki ilişkiyi gösterir. 206

TABLOLAR LİSTESİ SAYFA NO

Tablo 1.1. Günümüze kadar incelenen karınca türlerinde tespit edilen spektral duyarlılık değerleri ve kullanılan yöntemler. 10

Tablo 2.1. Aynı boyut ve çözünürlüğe sahip apozisyon ve süperpozsyon gözlerde duyarlılık hesaplanması.. 58

Tablo 3.1. Deneylerde kullanılan monokromatik ışık uyaranlarının eş ışık şiddetine (I= 2.4 x 10^{12} ve 4x10^{12} foton) sahip olmaları için gerekli şiddet değerleri ile bu şiddet değerlerini elde etmek için kullanılan akım değerleri; µA, mikroamper; A, amper, W, watt. 120

Tablo 3.2. Renkli görme deneyleri 127

Tablo 3.3. TEP ile eğitim ve takip eden testlerde kullanılan uyaran çiftleri. 128

Tablo 3.4. İEP ile eğitim ve takip eden testlerde kullanılan uyaran çiftleri 129

Tablo 4.1. *F. cunicularia* ve *C. aethiops* işçilerinde morfometrik ölçüm değerleri. 193

Tablo 4.2. *F. cunicularia* ve *C. aethiops* işçilerinde bölgelere göre ortalama faset çapları (µm)..... 202

1. GİRİŞ

Arılarla birlikte gerçek sosyalliğin böcekler arasındaki en iyi temsilcilerini oluşturan karıncalarda sosyalliğin gerekliliği olarak koloni içerisinde sayıları milyonlara kadar varabilen sayıda işçi birey aynı yuva içinde yaşamakta ve ***"süper organizma"*** tanımına uyacak şekilde koloni yaşamı ve sürekliliği için gerekli pek çok yaşamsal aktiviteyi yerine getirmektedir. Bu kadar çok sayıda birey içeren kolonilerde yaşa ve kastlara bağlı olarak gelişebilen işbölümü mekanizmaları ile besin arama, yuva temizliği, kuluçka bakımı ve savunma gibi farklı görevler farklı bireyler tarafından yürütülmekte ve optimal bir başarı sağlanmaktadır.

Koloni hayatı için en önemli aktivitelerden birisi besin aranması, bulunan besinin yuvaya taşınması ve yuvadaki diğer bireylerin besin yeri hakkında bilgilendirilmesidir. Bu amaçla yuvadan ayrılan ve besin aranmasından sorumlu olan işçi karıncalar dış ortam gezileri esnasında besin kaynağına ulaşmada ve yuvalarına doğru olan geri dönüş yolculuklarında başarılı bir şekilde yönlerini bulabilmektedir (Wilson, 1981). Diğer pek çok yaşamsal aktivitenin düzenlenmesinde olduğu gibi, karıncalarda da yön bulmada kullanılan en temel mekanizma kimyasal koku izleridir (Sudd ve Franks, 1987; Hölldobler ve Wilson, 1990). Ancak, koku izlerinin kullanılmasının mümkün olmadığı veya hedefe ulaşmada tamamlayıcı ikinci bir ipucunun kullanılmasının gerektiği durumlarda diğer ipuçlarının kullanımı da önem kazanmaktadır. Bu amaçla pek çok karınca türü tarafından kullanılan görsel ipuçları karıncaların yön bulmalarında önemli bir yer tutmaktadır.

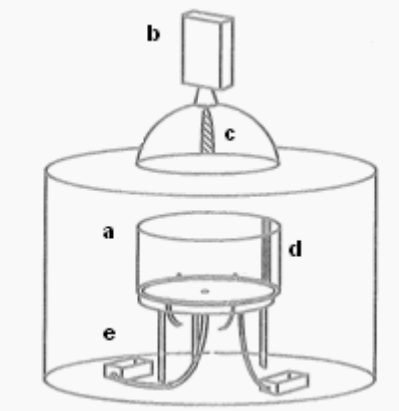
Karıncalarda görsel bilginin kullanımına ilişkin günümüze kadar yapılan çalışmalar incelendiğinde daha çok doğal ortamlarında çevresel objelere bağlı oriyentasyonlarının (landmark orientation) incelendiği görülmektedir (Rosengren, 1971; Rosengren ve Fortelius, 1986; Aron vd., 1988; Collett, 1992; Collett vd., 1992; Graham ve Collett, 2002). Karınca oriyentasyonunda çevresel objelerin kullanımında esas nokta yuvadan uzaklaşan ve/veya yuvaya geri dönen karıncaların takip edecekleri rotalarını belirlemede çevrelerinde konumlanmış ağaçların, çeşitli bitkilerin, taşların, kayaların vb. şekillerini ve birbirlerine ve yuvaya göre olan konumlarını öğrenmeleri ve bu

öğrenilmiş bilgiye göre hareket etmeleridir. Bir karıncanın çevresel bir objeye bağlı olarak hedefini belirleyebilmesi için bu objeye göre olan konumunu ve aralarındaki uzaklığı algılaması, hedefi ve obje arasındaki mesafeyi ve yönünü hatırlaması ve daha sonra hedefiyle arasındaki mesafeyi ve yönünü hesaplaması gerekmektedir.

Laboratuvar ortamında da görsel bilginin kullanılabileceği şekil/model ayırt edilmesine yönelik benzer çalışmalar yapılmasına rağmen bu çalışmalar, karıncalara yakın akraba grup olan arılarla yapılan çalışmalarla kıyaslandığında hem sayı hem de kapsamı ve kullanılan metodoloji açısından oldukça zayıf kalmaktadır (Voss, 1967; Cammaerts, 2004a, b, 2008). 1959 yılında von Frisch'in Münih'teki enstitüsünde Rudolf Jander, öğrencileri ile birlikte, görsel olarak çevresel objeleri kullandıkları bilinen kırmızı orman karıncalarının (*Formica rufa*) görsel sistemleri ve navigasyonları ile ilgili çalışmalar gerçekleştirmiş, karıncaların beyaz arenanın kenarlarına konumlandırılmış çeşitli siyah şekillere spontan tercihlerini ve aynı şekiller arasındaki ayırım kapasitelerini araştırmıştır. Elde edilen sonuçlara göre karıncaların hemen hemen her görsel uyarana aynı yanıtı veren tek bir dedektörden (protozoonlar için öne sürülen) ziyade basit dedektörler topluluğu içeren bir görüşe sahip olduğu ileri sürülmüştür. 1963 yılında Jander ve öğrencisi Christiane Voss karıncaların karanlık bölgeler, yatay ve dikey barlar ve parçalı (disruption) modeller için farklı dedektörleri olduğunu ileri sürmüştür. Bu çalışmada eğitilmeyen karıncalar, kapalı siyah şekilleri, parçalı modellere, dikey barları da yatay barlara spontan olarak tercih etmişlerdir. Ancak eğitim yapıldığında karıncaların bu tercihlerinin yön değiştirdiği gözlemlenmiştir. Daha sonra Voss (1967), *F. rufa* karıncalarının 1° gibi çok düşük bir periyoda sahip olan ve görsel açı değeri 8°-9° olan siyah-beyaz ızgara modeller arasında ayırım yapabildiklerini göstermiştir. Karıncalar, hangi tarafın siyah olduğuna bakmaksızın siyah alanlar ve kenarlar arasında bir ayırım yapabilmiştir. Karıncalar aynı zamanda kesiksiz siyah-beyaz kenarlar ve kenar oriyentasyonu kare kare kesilerek bozulmuş kenarlar arasındaki farklılığı da algılayabilmiştir. Voss, ayrıca karıncaların, belli bir büyüklüğe (14° çapında) sahip siyah bir noktanın yatay düzlemden yüksekliğini hesaplayabildiğini ve bu karıncaları, spontan olarak en fazla cezbeden siyah noktanın 30°'lik yükseklikteki noktalar olduğunu göstermiştir. Siyah noktalara ilişkin yapılan bu çalışmaya diğer araştırıcılar tarafından şekil ayırımına ilişkin bir bulgu olmaması nedeni ile çok fazla önem verilmemiştir (Horridge, 2009). Bu çalışmaların ardından laboratuvar ortamında

böceklerin görsel algılama ve ayırım kapasitelerine ilişkin yürütülen çalışmalar eşek arıları ve bal arıları üzerinden devam ettirilmiş (bkz. Wehner, 1981; Horridge, 2009), karıncaların görsel yeteneklerinin araştırılması uzun yıllar boyunca doğal ortamlarında çevresel objelerle sınırlandırılmıştır (bkz. Wehner, 1981).

Laffort vd. (1991), *Camponotus aethiops* majör ve minör işçilerinin, görsel oriyentasyon yeteneklerini karşılaştırmalı olarak araştırdığı çalışmasında, karıncaları, plastik bir tüp ile yuvalarına bağlanan deneysel arenada dikey olarak arenanın duvarına ya da tavan kısmına tam ortada yer alan girişe göre belli açılarda konumlandırılmış, siyah-beyaz çizgili modeli kullanarak yön bulmaları konusunda eğitmiş ve test etmiştir (Şekil 1.1). Model, frontal göz bölgesi ile algılamalarına olanak tanıyacak şekilde arenanın yan duvarında konumlandırıldığında, işçilerin boyutları ne olursa olsun çıkış yönünü bulabildikleri, ancak, dorsal göz bölgesi ile algılamalarına olanak sağlayacak şekilde arenanın tavan kısmına yerleştirildiğinde ise işçilerin çıkış yönlerini bulmada başarısız oldukları gösterilmiştir. Sonuçlar bu türe ait majör ve minör işçilerin yön bulmada aynı görsel ipuçlarını kullanabildiklerini gösterse de görsel uyaran kullanımında minör işçilerin daha başarılı bir performans sergiledikleri, majör işçilerin ise görsel uyaranlara göre yön bulmada oldukça yavaş kaldıklarını göstermiştir. Bu sonuçlar, *C. aethiops* türünün oriyentasyonlarında görsel uyaranları kullandıklarını gösteren önemli ve tespit edilen tek çalışma olsa da, içeriği açısından frontal ve dorsal göz bölgeleriyle algılanabilecek şekilde yerleştirilmiş görsel uyaranın spatial oriyentasyonda kullanımı ile ilgili olup, şekil/model algılama ve ayırım çalışması kapsamında değildir.



Şekil 1.1. *C. aethiops* işçilerinin görsel oriyentasyon yeteneklerinin araştırıldığı deneysel düzenek. **a)** arena **b)** deneylerin kaydedildiği kamera **c-d**) siyah beyaz çizgili model **e)** yuva (Laffort vd., 1991'den).

Başka bir çalışmada, Chameron vd. (1998), *Cataglyphis cursor* işçilerinin besin alanından yuvalarına doğru olan yolda karşılarına çıkan siyah-beyaz şekil sıralarını doğru bir şekilde öğrenebildiklerini göstermişler, ancak bu öğrenmede etken olabilecek mekanizmalar hakkında bir yorum yapmamışlardır. Bu çalışmada karıncalar, kendilerine besin sunulan bir kaptan yuvalarına geri dönüşleri esnasında kullandıkları ve birbirlerine bağlı 4 tane kutudan oluşan doğrusal bir labirent içinde doğru yolu bulmaları konusunda tek tek eğitilmiştir. Şekiller, bir girişi ve iki tane çıkışı bulunan kutuların içerisinde her bir çıkış deliğinin üzerlerine yapıştırılmıştır. Her bir kutuda çıkışlardan biri karıncaları bloke edilmiş bir tünele yönlendirirken, diğeri bir sonraki kutunun girişine yönlendirmiştir. Bu düzenekle, karıncaların, hem her bir kutudaki şekiller arasında ayırım yapmayı hem de hangi kutuda hangi şeklin olduğunu, yani şekil sıralarını öğrenebildikleri gösterilmiştir. Ancak bu çalışmada kullanılan şekillerin boyutları ve bu şekillerin kutunun herhangi bir noktasında bulunan bir karıncanın gözünde oluşturduğu görsel açı değerleri hakkında yeterli bilgi verilmemiştir. Bu çalışmanın aksine son yıllarda *F. rufa* karıncaları ile gerçekleştirilen ve bu türün 16.5º'lik frekansa sahip yatay ve dikey bar düzenlemeleri ve birbirlerine göre belli derecelerde konumlanmış kenar oriyentasyon modellerini ayırt edebildiklerini gösteren diğer bir çalışmada ise ilginç bir şekilde bu türe ait işçilerin uyaranların sıralarını öğrenemedikleri gösterilmiş, uyaranların hangi şekil/model parametreleri kullanılarak ayırt edildiği belirtilmemiştir (Riabinina vd., 2011).

Son yıllarda Cammaerts (2004a,b; 2008), *Myrmica sabuleti* işçilerinin şekil/model ayırımına ilişkin performansları ile ilgili pek çok çalışma gerçekleştirmiştir. Cammaerts (2004a), bu tür ile yaptığı ilk çalışmada *M. sabuleti* işçilerinin ayırt edebildikleri uzunluk, yükseklik ve genişlik sınırlarını araştırmış, bunun için çeşitli uzunluk ve kalınlığa sahip yatay ya da dikey barlar kullanmıştır. Sonuçlar, bu karınca türünün 1, 2, 3, 5, 10 ve 15 cm genişliğe ve 1, 2, 3, 5, 10 ve 15 cm uzunluğa sahip yatay ve dikey barları tanıdıkları ve bunlar arasında bir ayırım yapabildiklerini rapor etmiştir. Bu deneylerde *M. sabuleti* işçilerinde bir reaksiyon oluşturmak için gerekli olan en küçük görsel açı 5° olarak verilmiştir. Aynı tür karıncalarla yapılan bir diğer çalışmada karıncaların 3 cm uzunluğa ve 0.5 cm genişliğe sahip, aynı miktarda siyah alan yoğunluğu içeren **X,** + modeller ile yatay ve dikey barlar arasında da bir ayırım yapabildikleri belirtilmiştir (Cammaerts, 2004b). Diğer bir çalışmada ise *M. sabuleti*

işçilerinin, aynı parçalardan yapılan ancak farklı sayılardaki modeller arasında da ayırım yapabildikleri rapor edilmiştir (Cammaerts, 2008). Bunun için karıncalara 8 mm çapında ve farklı sayılarda daireler ile 2 cm uzunluğunda ve 2 mm çapında farklı sayılarda yatay ve dikey barlar sunulmuştur. Yapılan testlerde *M. sabuleti* işçilerinin birbirinden 8 mm aralıklarla yatay olarak konumlanmış eşit büyüklükteki bir daireyi, iki daireden ve iki daireyi üç daireden ayırt edebildikleri, aynı şekilde birbirinden 4 mm aralıklarla konumlanmış eşit büyüklükteki bir barı, iki bardan ya da iki barı üç bardan, barların yatay ya da dikey olduğuna bakmaksızın ayırt edebildikleri belirtilmiştir. Dikey barlar yatay düzlemde yatay barlar ise dikey düzlemde karıncalara sunulmuştur. Burada ilginç olan farklı sayıdaki yatay barları ayırt etmek için eğitilen karıncaların testlerde bar yerine daire getirilmiş olsa bile aynı ayırım başarısını sergilemeleri yani bir genelleme başarısı göstermiş olmalarıdır. Karıncaların bu başarısında sunulan şekilleri sayabilmelerinin değil, şekillerin sahip oldukları global görünümlerinin (çap, alan) etkin olduğu ileri sürülmüştür. Bu çalışmada ayrıca karıncaların içi dolu siyah şekiller (üçgen, daire, kare vb.) ve dışbükey sunulduğunda içi dolu şekillerden farklı görünen içi boş şekiller arasında da bir ayırım yapabildikleri belirtilmiştir (Cammaerts, 2008).

Böceklerle günümüze kadar gerçekleştirilen şekil/model tanıma çalışmalarında bu böceklerin şekil/modelleri tanıma ve ayırt etmeleri esnasında, şekil/modellerin sahip olduğu renk, zeminle meydana getirdiği kontrast, birbirlerine göre olan konumları, simetri gibi çeşitli ayırt edici özellikleri kullandıkları gösterilmiştir (Wehner, 1981; Gumbert, 2000; Lehrer ve Campan, 2004, 2005; Horridge, 2009). Şekil/modellerin seçim noktasında bulunan bir böceğin gözünde oluşturduğu görsel açı da şekil/model özelliklerinin algılanabilmesi açısından oldukça önemlidir (Horridge vd., 1992; Giurfa ve Vorobyev, 1998). Görsel açının belirlenmesinde kullanılan parametreler, şekil/modellerin büyüklükleri ve seçim noktasına olan uzaklıklarıdır. Şekil/modellerin algılanması hareket etmekte olan böceğe göre olan açısal uzaklığına bağlı olduğu için belli bir büyüklüğe sahip şekil/modellerin algılanmasında minimum görsel açının bilinmesi mesafe ve hatta şekil/modellerin sahip olduğu diğer ayırt edici özelliklerden daha büyük önem taşımaktadır. Yeterli görsel açı sağlanmadığı sürece böceklerin şekil/modelleri algılama ve ayırt etme performansları düşecek hatta hiçbir özellik algılanamayacağı için bir tanıma bile söz konusu olmayacaktır. Arılarla laboratuvar ortamında şekil/model tanımaya yönelik gerçekleştirilen çalışmalarda arıların

şekil/modelleri ayırt ettikleri görsel açı değerleri üzerinde durulmuş ve bu açı değerlerinin net olarak belirlenebilmesi nedeni ile arıların şekil/modellerin ayırt edici özelliklerinden hangisi ya da hangilerini algılayabildikleri net olarak ortaya konulabilmiştir (Giurfa vd., 1996a; Giurfa vd., 1997; Giurfa ve Vorobyev, 1998; Giurfa vd., 1999; Horridge, 2003). Bu çalışmalarda, bal arılarının 15º'den büyük görsel açı değerlerinde uyaranların kromatik özelliklerini kullanırken, 5º ve daha küçük açı değerlerinde ($5º < \alpha > 15º$) akromatik özelliklerini kullandıkları belirtilmiştir. Karıncalarda ise laboratuvar ortamında gerçekleştirilen çalışmalarda ya net bir görsel açı değeri verilmemiş (Laffort vd., 1991; Chameron vd., 1998) ya da belirtilen görsel açı değerleri deneysel düzenekte belirgin bir seçim noktası bulunmadığı için karıncaların şekil/modelleri algıladığı görsel açı değerlerini tam olarak ortaya koyamamıştır (Cammaerts, 2004a,b).

Görsel açının yanında, böceklerde görsel algılama ve ayırım kapasitesini etkileyen diğer önemli bir parametre de bileşik gözlerin çözünürlük gücü, yani görsel netliktir (visual acuity). Bileşik gözler insan gözü ile karşılaştırıldıklarında çok büyük farklılıklar içerdiğinden "***böcekler tam olarak ne görüyor"*** sorusu yıllardır araştırmacıları meşgul etmiştir. 1920'li yıllardan itibaren yapılan çalışmalar böceklerin görsel yetenekleri ile ilgili bizlere oldukça fazla bilgi sağlarken, bileşik gözlerin çözünürlük ve duyarlılık kapasitelerini içine alan görsel netliği içeren temel çalışmalar daha da erken bir döneme, 1890'lı yıllara kadar uzanmaktadır. Wehner (1981), böceklerde görsel netliği bileşik gözlerin spatiyal çözünürlük kapasitesi olarak tanımlamıştır. Böceklerin görsel netliği histolojik ve optik yöntemler kullanılarak araştırılmış ve böcekler arasında yaşam şekillerini ve ekolojilerini yansıtacak şekilde görsel netlik bakımından çeşitli varyasyonlar olduğu görülmüştür (Land, 1997). Böceklerin görsel netliği ommatidiyumlar arasındaki açı ve rabdomun boyutu gibi çeşitli yapısal özellikler ile belirlenmekte, ışık seviyeleri ve hareket hızı gibi çevresel özelliklerden etkilenmektedir (Land, 1997).

Farklı yaşam koşullarına sahip böcekler, görsel çözünürlüklerini ya da duyarlılıklarını dolayısı ile görsel netliklerini etkileyecek şekilde aktivasyon ritimleri, uçuşları ya da avlanmalarına bağlı olarak farklı yapısal özellikler geliştirmiştir (Land ve Nilsson, 2008). Örneğin, birçok böcek türü birbirlerinden farklı ommatidiyumlar arası

açı değerlerine sahiptir (Wehner, 1981). Ommatidiyumlar arasındaki açı ne kadar küçük olursa böceklerin çevresel objeleri algılayabildikleri mesafe de o kadar fazla olur (Land, 1997). Belirlenmesinde faset çapı, rabdom çapı, fokal uzunluk ve ışığın dalga boyu gibi özelliklerin gerekli olduğu tek bir ommatidiyumun/fotoreseptörün görsel alanının açısal büyüklüğü (acceptance angle), kontrast duyarlılığını dolayısı ile görsel çözünürlüğü ve duyarlılığı belirleyen en önemli faktörlerden bir tanesidir (Land ve Nilsson, 2008). Düşük ışık seviyelerinde yeterli bir uyaran meydana getirmeye yetecek kadar çok foton bulunmaz ve buna bağlı olarak da kontrastın algılanması zayıflar. Küçük ommatidiyumlar (kısa rabdom) daha az ışık absorbe ederler ve bu nedenle daha geniş çaplı, büyük ommatidiyumlara (uzun rabdom) göre daha az bir kontrast duyarlılığına sahiptir (Land, 1997). Bileşik gözlerin bu yapısal özellikleri, böceklerin aktivasyon ritimleri ve ekolojik yaşam alanlarına bağlı olarak gelişmiş, farklı ışık yoğunluklarında aktif olan ***diurnal*** (gündüz aktif), ***krepeskular*** (alacakaranlıkta aktif) ve ***nokturnal*** (gece aktif) türlerde, kazanç-kayıp ilişkisi değerlendirilerek çözünürlüğü ya da duyarlılığı arttıracak şekilde özelleşmiştir (Land ve Nilsson, 2008).

Görsel bilginin kullanımı, çözünürlüğün ön planda tutulduğu yapısal bir özellik sergileyen apozisyon gözlere sahip diurnal türler için önem teşkil etse de, apozisyon gözlere sahip olmasına rağmen diurnal bir yaşam yerine, nokturnal bir yaşamı benimsemiş ve görsel bilgiye dayalı yön bulabilen türler de vardır (Warrant vd., 2004; Warrant ve Nilsson, 2006). Bu böcekler yaşamsal aktivitelerini yerine getirebilmek için birçok oryantasyonel ipucu kullanmakta, görsel bilgiye bağlı gerçekleştirilen oriyentasyon, şaşırtıcı bir şekilde bu özelliklerden bir tanesi olarak karşımıza çıkmaktadır. Düşük ışık yoğunluklarında böceklerin görsel performansları, algılanan düşük sayıdaki fotonlar ile sınırlansa da, nokturnal böcekler daha fazla ışıktan yararlanmak için özellikle bileşik gözün tasarımında meydana gelen çeşitli yapısal özellikler geliştirmişlerdir (Land, 1997; Land ve Nilsson, 2008).

Hayvanlar âleminde ergin böceklerde rastlanılan görmeye ve ışık yoğunluklarına duyarlı olan bileşik gözler böceklerin aktivasyon ritimlerine bağlı olarak değişen bu yapısal özelliklere göre apozisyon, nörol süperpozisyon ve süperpozisyon olmak üzere 3 temel morfolojide incelenmektedir (Greiner, 2005; Land ve Nilsson, 2008; Warrant ve Dacke, 2011). Apozisyon gözler tipik olarak diurnal böceklerde bulunurken,

süperpozisyon gözler nokturnal bir yaşamı benimsemiş böceklerin fotoreseptör organlarıdır (Land ve Nilsson, 2008). Arılar ve karıncalar genellikle diurnal aktivite göstermelerine rağmen, bazı arı ve karınca türlerinin nokturnal yaşam biçimi sergiledikleri, ancak buna rağmen nokturnal bir yaşamın gereği olan süperpozisyon göz tipine sahip olmak yerine, tüm Hymenoptera üyelerinde olduğu gibi apozisyon göz tipine sahip oldukları gösterilmiştir (Menzi, 1987; Warrant vd., 2004; Warrant vd., 2006).

Apozisyon gözlere sahip olmasına rağmen nokturnal bir yaşamı benimsemiş bir arı türü *Megalopta genalis* ile yapılan çalışmada, nokturnal yaşamı nedeni ile ekolojisi ya da bileşik gözlerinin yapısında meydana gelebilecek adaptif etkiler araştırılmış, düşük ışık yoğunluklarında aktif olmalarına rağmen bu arıların oriyenasyonlarında görsel bilginin önemli bir rol oynadığı ve dişilerin yuva girişindeki çevresel objeleri yıldız ışığı seviyesinden daha az bir ışık seviyesinde bile öğrenip ayırt ettikleri gözlemlenmiştir (Warrant vd., 2004). *M. genalis*'in bileşik gözleri de düşük ışık seviyelerine adaptif çeşitli yapısal değişiklikler geliştirmiş, çok düşük ışık şiddetlerinde görüş, kısmen gözlerin dolayısıyla da ommatidyumların büyük olmalarıyla çözülmüştür. Bal arıları ile karşılaştırıldığında, bu türün rabdom boyu ve çapındaki farklılığın 16 kat daha fazla bir rabdom enine kesiti sağladığı gösterilmiştir. Daha büyük olan bu yapı, daha çok foton yakalanmasını sağlamaktadır (Warrant vd., 2004).

Karıncalarla gerçekleştirilen benzer çalışmada, Menzi (1987), *Camponotus irritans* (nokturnal), *C. ligniperda* (krepeskular/nokturnal), *C. detritus* ve *Cataglyphis bicolor* (diurnal) türlerinin bileşik gözlerinin yapısal özeliklerini gece ve gündüz ışık değişimlerini dikkate alarak incelemiş, elde ettiği verileri hem kendi içlerinde hem de diurnal tür *Cataglyphis bicolor* ile karşılaştırmıştır. Yapılan incelemede, ele alınan 4 türün de hemen hemen aynı vücut büyüklüğüne sahip olmasına rağmen, diurnal türlerin, nokturnallara göre daha fazla sayıda ommatidyum içeren daha büyük gözlere sahip olduğu gösterilmiştir. Yine bu çalışmada, diurnal ya da nokturnal fark etmeksizin 3 *Camponotus* türünün de gündüz/gece değişimlerinde ommatidiyumlarının distal uçlarında aydınlık ve loş ışığa adaptasyonu sağlayan yapısal değişiklikler gözlemlenmiştir. Örneğin, gün ışığına adaptasyonları esnasında 3 türde de kristal koni uzamış, rabdomları 10 µm kadar kısalmıştır. Karanlığa adaptasyonları esnasında ise

kristal koni, lense bakan distal ucundan ayrılarak, rabdomun ucuna doğru gittikçe incelen bir yapı halini almıştır. Bileşik gözlerde ışık yoğunluklarına göre gelişen bu adaptasyonlar diğer böcek türlerinde olduğu gibi, karıncalarda da bileşik gözlerin çözünürlük gücünü arttırmaya yönelik geliştirilen adaptasyonlar olup nokturnal ve diurnal yaşam sürdüren böceklerin içinde bulundukları çevrede oriyentasyonlarında, besin arama davranışlarında ve avlanmalarında kullanabilecekleri, yüksek çözünürlük ve duyarlılık gerektiren obje tanıma ve renkli görme gibi görsel yeteneklerin kullanılmasında önem teşkil etmektedir.

Obje algılama ve ayırt etme davranışının aksine görsel çözünürlükten ziyade görsel duyarlılığın önemli olduğu renkli görme çalışmaları dikkate alındığında karıncaların spektral duyarlılıkları ile ilgili de çok az çalışma yapıldığı görülmektedir (Tsuneki, 1953; Marak ve Wolken, 1965; Kiepenhauer, 1968; Roth ve Menzel, 1972; Menzel, 1973; Martinoya vd., 1975; Kretz, 1979; Mote ve Wehner, 1980; Camlitepe vd., 2006; Camlitepe ve Aksoy, 2010). Böceklerde renkli görmenin ilk kez von Frisch (1914) tarafından bal arısı *Apis mellifera*'da gösterilmesinden bu yana birçok böcek grubunda renkli görme, renk tonu ayırımı ve renk değişmezliği (colour constancy) vb. konularda birçok çalışma (Menzel, 1975, 1979; Menzel ve Backhaus, 1991; Briscoe ve Chittka, 2001; Kelber vd., 2003a) yapılmışsa da günümüzde bu konuya ilişkin bilgilerin çoğu bal arısı ile yapılan çalışmalardan elde edilmiştir (Labhart, 1974; Menzel ve Blakers, 1975; Peitsch vd., 1992; Brandt ve Vorobyev, 1996; Giurfa vd., 1997; Giger ve Srinivasan, 1997; Hill vd., 1997; Giurfa, 2004; Dyer ve Chittka, 2004 a,b,c).

Farklı beslenme stratejilerine ve habitat tercihlerine sahip olan ve günümüzde 12.000'i aşan tür sayısıyla (www.antbase.org) temsil edilen karıncaların (Hymenoptera: Formicidae) spektral duyarlılıklarıyla ilgili yapılan elektrofizyolojik ve davranışsal çalışmalarda sadece 12 tür incelenmiş (Tablo 1.1), bu çalışmalarda, karıncaların, aksiyon spektrum eğrileri, bileşik gözlerinin karanlık-aydınlık adaptasyonları sonrası pigment hücrelerindeki dağılım değişiklikleri ve spektral duyarlılık ve ayırım performansları araştırılmıştır.

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

Karınca türü	Spektral duyarlılık	Kullanılan teknik / Referans
Camponotus obscripes *Leptothorax spinosior*	Herhangi bir renk uyaranına karşı ilişkili bir öğrenme yok, yönelim daima parlak olan uyarana.	Davranışsal (Tsuneki, 1953)
Solenopsis saevissima	360, 505 ve 620 nm'lerde maksimum duyarlılık.	Aksiyon spektrumu (Marak ve Wolken, 1965)
Formica polyctena	1- 325 ve 570 nm'de renk ayırımı. 2- 361 ve 500 nm'de maximum 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)
Cataglyphis bicolor	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 oriyentasyonunda UV fotoreseptörlerinin kullanımı. 3- UV ve yeşil duyarlılığı. 4- 342, 425, 505 ve 570 nm'ler spontan spektral duyarlılık fonksiyonu. 382, 449 nm ve 550 nm'lerde dalga boyu ayırımı fonksiyonu.	Davranışsal (Wehner ve Toggweiler, 1972) Davranışsal (Duelli ve Wehner, 1973) Intraselüler (Herrling, 1976) Davranışsal (Kretz, 1979)
Myrmecia gulosa	UV-viyole ve yeşile duyarlılık	Elektrofizyolojik (Lieke, 1981)
Atta sexdens rubropilosa	500 nm civarında maksimum duyarlılık	Elektrofizyolojik (Martinoya vd., 1975)
Formica pratensis	Kırmızı bölgede duyarlılık	Davranışsal (Camlıtepe vd., 2006)

Formica cunicularia	UV-yeşil dikromasi, akromatik duyarlılık, UV-yeşil bölge renk tonu ayırımı	Davranışsal (Aksoy, 2007)
Tetramorium caespitum	UV-yeşil dikromasi, akromatik duyarlılık, UV-yeşil bölge renk tonu ayırımı	Davranışsal (Üren, 2009)
Cataglyphis aenescens	UV-yeşil dikromasi, UV-yeşil bölge renk tonu ayırımı	Davranışsal (Camlitepe ve Aksoy, 2010)
Lasius alineus	UV-yeşil dikromasi, UV-yeşil bölge renk tonu ayırımı	Davranışsal (Cengiz, 2011)

Konu ile ilgili kapsamlı ilk çalışmada, Tsuneki (1953) çeşitli monokromatik ışık uyaranları ile tek ya da iki taraflı olarak aydınlatılabilen bir düzenek kullanarak *Camponotus obscuripes* ve *Leptothorax spinosior* türlerinin renkli görme yeteneklerini ve monokromatik ışık uyaranlarına karşı olan duyarlılıklarını çalışmış, her iki karıncada da kırmızı dahil olmak üzere herhangi bir renk uyaranına karşı ilişkili bir öğrenme (***associative learning***) olmadığını rapor etmiştir. Deneysel düzeneğe yerleştirilen kuluçka materyallerini yuvalarına taşımaları yönünde hem tek taraflı hem de iki taraflı aydınlanma koşullarında eğitilen karıncalar, deneysel düzenek iki taraflı olarak aydınlatıldığında fiziksel şiddeti diğerinden daha fazla olan ışık uyaranına göre hareket etmiştir. *Leptothorax*'da eğitim ilerledikçe karıncalar en azından kırmızı-kobalt monokromatik ışık uyaranı kombinasyonunda renge yönelebilmiş olsalar da Tsuneki her iki tür için de tam olarak bir renkli görme yeteneğinin var olmadığı sonucuna varmıştır.

Marak ve Wolken (1965) *Solenopsis saevissima* türü ateş karıncası işçilerinin çeşitli monoktomatik ışık uyaranlarına karşı verdikleri tepkileri ölçerek bir aksiyon spektrumu oluşturmuş ve bu türün 360, 505 ve 620 nm'lerde maksimum duyarlılık sergilediklerini tespit etmiştir. Bu çalışmada ilginç olan nokta, karıncaların spektrumun kırmızı bölgesine karşı duyarlılık sergilemiş olmalarıdır. Elde edilen duyarlılık değerlerinin aksiyon spektrumu değerleri olması ve aksiyon spektrumunun bir organizmanın sahip olduğu bütün fotoreseptör tiplerinin toplam duyarlılığını vermesi nedeni ile kırmızı bölgedeki bu duyarlılığı bu bölgede fonksiyonel bir fotoreseptör

tipiyle direkt olarak ilişkilendirmek mümkün değildir. Bu bilgiler doğrultusunda, *S. saevissima* karıncalarında gözlenen kırmızı bölge duyarlılığı, retinula hücrelerini çevreleyen pigment granülleri ya da görünür spektrumun kırmızı kısmını geçirip diğer kısımlarını geçirmeyen filtreler gibi görev yapan ommokromların olası etkisiyle açıklanmaya çalışılmıştır.

Formica polyctena türünün spektral duyarlılıkları da elektrofizyolojik ve davranışsal yöntemler kullanılarak araştırılmış (Kiepenhauer, 1968; Roth ve Menzel, 1972; Menzel, 1973; Menzel ve Knaut, 1973), elektrofizyolojik çalışmalar sonucunda bu karıncaların 361 ve 500 nm'lere karşı maksimum duyarlılık gösteren iki farklı fotoreseptöre sahip olduğu tespit edilmiştir (Roth ve Menzel, 1972). Kiepenheuer (1968) tarafından gerçekleştirilen davranışsal deneylerde ise bu karıncaların UV (325 nm) ve sarı-yeşil bölgede (570 nm) renk ayrımı yapabildikleri gösterilmiştir.

Martinoya vd. (1975), karanlık adaptasyonuna tabi tutulan *Atta sexdens rubropilosa* türü karıncaların 425–650 nm'ler arasındaki dalga boylarına verdikleri tepkileri elektrofizyolojik yöntemlerle incelemiş, maksimum tepkinin 500 nm civarında verildiği tespit edilmiştir. Lieke (1981) tarafından *M. gulosa* karıncası üzerinde elektrofizyolojik metodlar kullanılarak gerçekleştirilen çalışmalarda ise bu türün retinula hücrelerinden elde edilen reseptör sinyalleri kaydedilerek bilgisayar ortamında değerlendirilmiş ve retinula hücrelerinin en fazla UV ve yeşil dalga boylarına duyarlılık gösterdiği dolayısı ile bu karıncaların UV ve yeşile duyarlı dikromatik renkli görme yeteneğine sahip olduğu belirtilmiştir.

Cataglyphis cinsine ait bazı karınca türleri ile gerçekleştirilen renkli görme çalışmalarında bu türlerin bileşik gözlerinin spektral özellikleri incelenmiş ve ayrıntılı olarak ortaya konulmuştur (Santschi, 1911; von Frisch, 1914; Wehner ve Duelli, 1971; Duelli ve Wehner, 1973; Wehner ve Srinivasan, 1981; Wehner, 1984; Labhart, 2000). Wehner ve Toggweiler (1972), *C. bicolor* işçilerinin monokromatik ışık uyaranlarına karşı verdikleri yanıtları değerlendirmiş ve bu değerlendirme sonucunda bu karıncaların spektral duyarlılık fonksiyonlarını UV (λmax=350 nm), mavi-yeşil (λ_{max}=500–520 nm) ve oranj (kırmızı, λ_{max}=600 nm) bölgede olmak üzere toplamda 3 pik (aksiyon spektrum) ile karakterize etmişlerdir. Aynı çalışmada, davranışsal deneylerde *C. bicolor* işçilerininin dalga boyu ayırım fonksiyonunun 380 ve 550 nm'lerde olduğu da tespit

edilmiştir. Tüm bu sonuçları değerlendiren Wehner ve Toggweiler (1972) *C. bicolor* türünün trikromatik bir renkli görme sistemine sahip olabileceğini ileri sürmüştür. Daha sonra Herrling (1976) *C. bicolor* türünün bileşik gözlerini elektron mikroskobu ile incelemiş ve işçilerin petek gözlerinde 3 farklı tipte ommatidyum tespit etmiştir. Bunlardan Tip III olarak adlandırılan ommatidyumlardaki dört büyük retinula hücresinin uzun dalga boyu fotoreseptörleri, küçük olan diğer dört hücrenin ise muhtemelen kısa dalga boyu (UV) fotoreseptörleri olduğunu ileri sürmüştür. Herrling (1976), Wehner ve Toggweiler (1972)'in sonuçlarını bu karıncalarda dikromatik (UV-yeşil) bir renkli görme sisteminin göstergesi olarak ele almıştır. Ancak *C. bicolor* türünün spektral özelliklerini inceleyen Kretz (1979), bu incelemenin ardından bu karıncaların sahip olabileceği tetrakromatik bir renkli görme sistemi üzerinde tartışmış fakat sonuçlarını verirken bu türün en azından trikromatik bir görüşe sahip olduğunu belirtmiştir. Kretz'in 20 monokromatik ışık kullanarak Y şeklinde tasarlanmış bir alanda elde ettiği sonuçları bu türün spektral duyarlılık fonksiyonunun 342 (UV), 425 (mavi), 505 (yeşil) ve 570 nm'lerde (sarı) 4 pik noktasına sahip olduğu görünümü vermektedir. Daha sonra tespit edilen bu pik noktalarının özelleşmiş bir fotoreseptöre karşılık gelip gelmediğini belirlemek amacı ile Kretz çeşitli davranış deneyleri gerçekleştirmiş ve *C. bicolor* türünün test edilen 16 farklı dalga boyu arasında 382 nm (UV), 449 nm (mavi-yeşil) ve 550 nm (yeşil-sarı) değerlerinde maksimum düzeyde ayırım yapabilme yeteneğine sahip olduklarını rapor etmiştir. Sonuç olarak Kretz *C. bicolor* karıncalarının spektrumun UV, mavi, yeşil ve yeşil-sarı bölgelerini içeren dört fotopigmentli bir renkli görme sistemine sahip olduklarını ileri sürmüştür. Kretz'in elde ettiği sonuçlarda önemli olan nokta çöl karıncasının daha önceki çalışmalarda belirtilenden daha gelişmiş olan tetrakromatik renkli görme yeteneğine sahip olmasını sağlayan 570 nm'de duyarlı olduğu ileri sürülen dördüncü bir fotopigment tipinin varlığıdır.

Arılar ve diğer pek çok böcekte olduğu gibi karıncalar da yıllar boyunca kırmızı körü olarak kabul edildiğinden hemen hemen yapılan tüm laboratuvar çalışmaları karıncaları gözleme kolaylığı sağlaması nedeniyle genellikle loş kırmızı ışık altında gerçekleştirilmiştir. Ancak son yıllarda yapılan çalışmalarda *Lasius niger* (Depickere vd., 2004) ve *Formica pratensis* (Camlıtepe vd., 2006) işçilerinin kırmızı dalga boylarına karşı duyarlı oldukları tespit edilmiştir. Depickere vd. (2004) karanlık ve

kırmızı ışık uyaranının *L. niger* türünün büyük ve küçük işçileri üzerindeki toplanma davranışı etkisini incelemişler, *L. niger* işçilerinin toplanma davranışına neden olan kırmızı ışığın, bu türün bileşik gözlerinin kırmızı ışığa karşı duyarsız olması nedeni ile oselluslar ile algılanmış olabileceğini ileri sürmüşlerdir. Camlıtepe vd. (2006)'nin *F. pratensis* ile yaptıkları renkli görme çalışmalarında ise bu türün spektrumun kırmızı bölgesindeki ışık uyaranlarına karşı bir duyarlılık sergilemesi yeşil fotoreseptörlerinin maksimum duyarlılık değerinden daha uzun dalga boylarında sergiledikleri foton yakalamaya bağlı bir algılama şeklinde açıklanmıştır.

Son yıllarda, *Tetramorium caespitum* ve bu çalışmanın da konusu olan *Formica cunicularia* karıncaları ile gerçekleştirilen iki farklı çalışmada her iki tür karıncanın renkli görme ve ışık şiddeti ayırımı yetenekleri araştırılmış, duyarlı oldukları ışık uyaranlarının eşik değerlerinin tespitine yönelik çalışmalar yapılmıştır (Üren, 2009; Aksoy, 2007). Spektrumun hangi bölgelerinde gerçek renkli görmeye sahip olduklarının belirlenebilmesi için, karıncalar ikili seçim düzeneğinde eşdeğer ışık şiddetine sahip, 370, 440, 540 ve 640 nm'lik ışık uyaranlarının çeşitli kombinasyonlarına 370 ve 540 nm'ler besin ödüllü olacak şekilde eğitilmiş, eğitim koşullarının kullanıldığı kontrol testleri ve ışık şiddetlerinin değiştirildiği kritik testler ile test edilmişlerdir. Sonuçlar her iki tür karınca işçilerinin de UV ve yeşil dalga boylarına duyarlı olduklarını göstermiştir. Bu iki tür karıncanın kırmızı bölge duyarlılıklarının olup olmadığını belirlemek için ise işçiler, 590, 610, 630 ve 650 nm'lik ışık uyaranlarına dairesel oriyentasyon platformunda, bu bölgede ışık uyaranları arasında olası L-reseptörü kaynaklı foton yakalamaya bağlı olarak bir ayırım yapıp yapamadıklarının belirlenmesi için ise 590 ve 640 nm'lik ışık uyaranlarına ikili seçim düzeneğinde eğitilip test edilmişlerdir. Test sonuçları her iki türün işçilerinin de L-reseptörü kaynaklı foton yakalamaya bağlı olarak kırmızı bölgede bir duyarlılığa sahip olduğunu, *F. cunicularia* işçilerinin kırmızı bölgeye karşılık gelen iki uyaran arasında bir ayırım yapabildiklerini, bu ayırımda da foton yakalama mekanizmasını kullandıklarını, ancak *T. caespitum* işçilerinin bu ayırım konusunda başarısız olduğunu göstermiştir.

Renk tonu ayırım deneylerinin belirlenebilmesi için ise her iki türün işçileri, spektrumun gerçek renkli görmeye sahip oldukları UV ve yeşil bölgelerine karşılık gelen ve aralarındaki renk uzaklığı 40 nm olan 340-380 nm ve 510-550 nm'lik ışık

uyaranlarına ikili seçim düzeneğinde ikili ve tekli eğitim prosedürü uygulanarak eğitilmişlerdir. Test sonuçları yine her iki karınca için farklılık göstermiştir. *F. cunicularia* işçileri UV ve yeşil bölgede renk tonu ayırımı yapabilirken (Aksoy, 2007), *T. caespitum* işçileri renk tonu ayırımını sadece ikili eğitim prosedürü uygulandığında yeşil bölgede yapabilmiş, UV bölgede ise başarısız olmuştur (Üren, 2009).

F. cunicularia işçilerinin UV ve yeşil bölgedeki renk tonu ayırım performanslarının *Cataglyphis aenescens* işçilerinin aynı bölgedeki renk tonu ayırım performansları ile karşılaştırıldığı diğer bir çalışmada, her ne kadar her iki türe ait işçiler, UV ve/veya yeşil bölgede 40 nm'lik bir renk tonu ayırımı yapabilseler de testler öncesi uygulanan eğitim tipinin *T. Caespitum*'da olduğu gibi bu türün ayırım başarılarını etkilediği gösterilmiştir (Camlitepe ve Aksoy, 2010). Buna göre, sadece ikili eğitim prosedürü ile eğitilen *F. cunicularia* işçileri UV bölgede renk tonu ayırımı yapabilmişken yeşil bölgedeki renk tonu ayırımında eğitim prosedürlerinden birisinin diğerine üstünlüğü söz konusu olmamış, bu bölgede her iki eğitim tipi ile de eğitilen karıncalar başarılı bir şekilde renk tonu ayırımı yapabilmiştir. *C. aenescens* işçilerinin ise her iki eğitim prosedürü sonrasında da UV bölgedeki renk tonu ayırımında başarısız oldukları, yeşil bölge renk tonu ayırımında ise yalnızca ikili eğitim prosedürü uygulandığında başarılı oldukları gösterilmiştir (Camlitepe ve Aksoy, 2010).

Benzer şekilde Cengiz (2011)'in aynı metodolojiyi uygulayarak *Laisus alineus* işçileri ile gerçekleştirdiği diğer bir çalışmada da UV-yeşil dalga boyuna duyarlı oldukları gösterilen *Laisus alineus* işçilerinin UV ve yeşil bölgelerde renk tonu ayırımı yapabildikleri ve işçiler üzerinde uygulanan eğitim koşullarının ayırım performanslarını etkilediği gösterilmiştir.

Karıncaların renk algısına ilişkin tüm bu bilgilere ek olarak Rus bilim adamlarınca gerçekleştirilmiş ancak konu ile ilgili literatürde hemen hemen hiç atıf almamış çalışmalar da mevcuttur. Bu çalışmaların Rus dilinde olması bu ilgisizliğin bir nedeni olarak karşımıza çıkmaktadır. Bu çalışmalarda *Formica sanguinea* işçileri çeşitli renklere şartlandırılmış refleks (***conditioned reflex***) yöntemi ile eğitilmiş, 5-7 eğitimin ardından kendilerine sunulan renkleri besin ile eşleştirmeyi öğrenebilmiştir (Mazokhin-Porshynyakov ve Murzin, 1975, 1977; Murzin, 1976, 1977). Bu renk besin şartlandırmasının ardından, karıncalar, uyaranın şiddeti ve konumundan bağımsız olarak

daha önce besin ile ilişkilendirdikleri rengi tercih etmeye devam etmiştir. Benzer bir şartlı refleks *Formica rufa* türü karıncalar için de gösterilmiş (Kaul, 1977), bu karıncalar için 7 renk - besin eşleştirmesi, sürekli bir şartlı refleks için yeterli olmuştur. *F. rufa* karıncalarının 14 gün sonra dahi renge bağlı bu reflekslerini sürdürebilmeleri karıncaların çok uzun süreli bir renk hafızasına sahip olmaları ile açıklanmıştır (bkz. Abramson vd., 1996).

Karıncalarla günümüze kadar gerçekleştirilen az sayıdaki renkli görme deneylerinin hemen hemen hepsinde sadece ışık uyaranları kullanılmıştır (Tablo 1.1). Balarıları ve yaban arılarında ise renkli görme ile şekil/model ayırım çalışmaları belli reflektans değerlerine sahip özel kâğıtlarla renklendirilen şekil ve modeller kullanılarak çeşitlendirilmiştir (de Ibarra vd., 2002; de Ibarra ve Giurfa, 2003; Giurfa, 2004; Lehrer ve Campan, 2005). Bu çalışmalar arasında eğitilmiş oldukları uyarandan elde ettikleri görsel bilgiyi daha önce hiç karşılaşmadıkları yeni uyaranlara aktarmalarını içeren genelleme deneyleri önemli bir yer tutmaktadır. Bu çalışmalardan birinde Gumbert (2000), yaban arılarının farklı renklere eğitildikten sonra diğer renkler arasında nasıl bir seçim yaptığını araştırmış, arıların eğitilen renge benzerlik gösteren yeni renkleri tercih ettiklerini göstermiştir. Arıların renk seçimlerinin genelleme performansını yansıttığını gösteren bu çalışmada test renkleri eğitim renklerinden oldukça büyük farklılık gösterdiğinde genelleme performansı gözlenmemiştir.

Arılarla gerçekleştirilen şekil/model ayırımı çalışmalarında da bu böceklerin görsel yeteneklerinin gösterilmesinde genelleme çalışmalarına büyük önem verilmiştir. Örneğin Stach ve Giurfa (2001) arıların daha önce ödül ile ilişkilendirilen modelden elde ettikleri bilgiyi aynı modelin ayna görüntülerine transfer edip edemeyeceklerini ve böylesi bir transferi içeren mekanizmaları araştırmış, sonuçlar arıların daha önce ödül ile ilişkilendirilen modelin ayna görüntüsünü yeni karşılaştıkları modele tercih ettiklerini yani arıların öğrendikleri bilgiyi yeni objelere genellediklerini göstermiştir. Aynı şekilde Lehrer ve Campan (2004, 2005) tarafından sırası ile bal arıları ve yaban arıları ile üçgen, daire, kare gibi kapalı şekiller kullanılarak yapılan deneylerde arıların, öğrendikleri şeklin rengi ya da çevresel özellikleri ile ilgili ipuçlarını testlerde sunulan yeni şekillere genelleyebildikleri gösterilmiştir. Bu deneylerde ayırca renklerin şekillere göre daha güçlü bir ipucu oluşturduğu, arıların renk ve şekil bir arada sunulduğunda

renkleri öncelikli olarak tercih ettikleri gösterilmiştir. Genelleme çalışmalarını da kapsayan ve arıların görsel yeteneklerinin kapsamlı olarak araştırıldığı tüm bu çalışmalar, arıların görsel kapasitelerinin anlaşılmasında ve ekolojik gereksinimleri ile bağlantılarının ortaya çıkarılmasında oldukça önemli bir rol oynamaktadır. Yapılan bu çalışmalar ayrıca bileşik gözlerin görsel çözünürlük/duyarlılık kapasiteleri yanında, görsel açı gibi böceğin anatomik yapısı ile direkt ilişkisi olmayan ancak doğal çevrede renklerin ve objelerin algılanmasında mutlak olması gereken farklı parametrelerin de olduğunu ortaya çıkarmıştır. Örneğin, nasıl konumlanırsa konumlansın bir objenin ancak zeminle bir kontrast oluşturduğu taktirde algınabildiği belirtilmiştir (Lehrer ve Campan, 2004).

Objelerin tanınmasını görünür kılan 3 tip kontrast söz konusudur; renk ***kontrastı*** (colour contrast), ***luminans (şiddet) kontrastı*** (luminance contrast) ve ***hareket kontrastı*** (motion contrast) (Lehrer ve Campan, 2004, 2005). Luminans kontrast, bir obje ve zemin aynı spektral kompozisyonda ışık yansıttıklarında fakat yansıtılan ışığın miktarı (ışık şiddeti) değiştiğinde algılanan bir durumken renk kontrastı, obje ve zemin hem spektral kompozisyon hem de yansıttıkları ışık bakımından farklı ise meydana gelmektedir. Renk kontrastı, luminans kontrastı olmadan da objelerin tanınması ve ayırt edilmesine olanak tanırken (Giurfa vd., 1997) en yüksek şiddet kontrastı siyah ve beyaz uyaranlar arasında olmaktadır (Lehrer ve Campan, 2004). Lehrer ve Campan'ın (2004) hem siyah beyaz hem de renkli şekillerle yapmış olduğu deneyler, şiddet ve renk kontrastının algılanması ve bu kontrastı sergileyen şekillerden elde edilen ipuçlarının yeni şekillere genellenmesi ile ilgili örnekler vermektedir. Buna göre arılar kendilerine sunulan uyaranlar arasında renk ve şiddet kontrastına göre bir ayırım yaparken, renk kontrastını şiddet kontrastına, şiddet kontrastını da renk kontrastına genellemektedir.

Ağırlıklı olarak arı ve kelebeklerin içinde bulunduğu pek çok böcek türünde nokturnal ve diurnal yaşam koşullarını da dikkate alacak şekilde, histolojik ya da davranışsal, renkli görme, şekil/model tanıma ve ayırt etme ile ilgili çok sayıda çalışma yapılmış olmasına rağmen, 12000'inden fazla tür ile temsil edilen karıncalarda bu çalışmalar renkli görme ve laboratuvar ortamında gerçekleştirilen şekil/model tanıma deneyleri dikkate alındığında oldukça az sayıdadır.

Renkli görmeyle ilgili olarak her ne kadar çalışılan türlerin bazılarında belli dalga boyları arasında ayırım yeteneği belirlenebilmiş olsa da elde edilen bilgiler tür sayısı ve farklı ekolojik koşullar göz önüne alındığında muhtemelen henüz elde edilmeyenlerin çok küçük bir kısmını oluşturmaktadır. Karıncalarda laboratuvar ortamında gerçekleştirilen şekil/model tanıma ile ilgili çalışmaların sadece birkaç çalışma ile sınırlandırılması ve bu çalışmaların karıncalara yakın akraba grup olan arılarla karşılaştırıldığında görsel açı değerleri ve kullanılan şekil/model paramatreleri vb. konularında tanımlanmamış veriler içermesi de renkli görme çalışmalarında olduğu gibi bu alandaki büyük eksikliği ortaya koymaktadır. Özellikle şekil/modellerin seçim noktasında bulunan karıncaların gözlerinde oluşturduğu görsel açı değerlerinin tespitine yönelik çalışmaların yetersizliği şekil/modellerin algılanmasında kullanılan pametrelerin belirlenmesi ve ayırt etme performanslarına etkisi göz önüne alındığında oldukça büyük bir kayıptır. Ayrıca ***krepeskular, nokturnal*** ya da ***krepeskular/nokturnal*** yaşamı benimsemiş çok sayıda karınca türü olmasına rağmen, krepeskular/nokturnal yaşamın karıncaların görsel çözünürlük ve duyarlılıklarına dolayısı ile renkli görme ve şekil/model ayırım performanslarına etkilerinin tam olarak araştırılmamış olması nedeni ile ortaya çıkan literatür eksikliği, karıncaların oriyentasyon mekanizmaları ile ilgili verileri yetersiz kılmaktadır.

Dolayısı ile bu çalışmada;

i) Diurnal bir yaşamı benimsemiş *F. cunicularia* işçileri ile krepeskular/nokturnal bir yaşamı benimsemiş *C. aethiops* türü işçilerinin ***bireysel eğitim yöntemi*** ile dalga boyu ayırımı (renkli görme) yapıp yapamadıklarının tespit edilmesi,

ii) Elde edilen sonuçların birbirleri ile ve UV-yeşil dikromat bir renkli görme sistemine sahip olduğu daha önce ***bireysel eğitim içermeyen*** davranış deneyleri ile tespit edilen *F. cunicularia* işçilerinden elde edilen veriler ile karşılaştırılması, böylelikle farklı aktivasyon ritimlerine sahip bu iki türün doğal yaşam koşullarındaki oriyentasyonlarında renkli görmenin olası kullanımı ve bireysel eğitim metodolojisinin renk algısı ve ayırımı üzerine etkisi hakkında türlerin diurnal ve krepeskular/nokturnal yaşam koşulları dikkate alınarak karşılaştırmalı bir sonuca varılması,

iii) Sahip oldukları siyah alan yoğunlukları aynı, ancak çevresel özelikleri bakımından birbirlerine göre oldukça farklılık gösteren ve zeminle meydana getirdikleri kontrast oldukça kuvvetli olan şekil/modeller kullanılarak, ***parlak ışık altında*** *F. cunicularia* ve *C. aethiops* türlerinin şekil/modelleri tanıma yetenekleri ve şekil/modellere karşı olası spontan tercihlerinin, şekil/modelleri algılamada önem teşkil eden ***görsel açı değerleri*** ve şekil/model ayrımında kullandıkları ***parametreler*** ile birlikte tespit edilmesi,

iv) Parlak ışık altında algılamanın sağlandığı görsel açı değerinde ve aynı şekil/modeller kullanılarak, karıncaların ***loş ışık altındaki*** şekil/model performanslarının araştırılması, bu şekilde bu iki karınca türünün sunulan şekil/modelleri ayırt edebilme yetenekleri ile sahip oldukları diurnal ve krepeskular/nokturnal yaşam koşulları arasındaki ilişkinin karşılaştırılması,

v) Her iki türün bileşik gözlerinin yapısal özelliklerinin morfometrik ölçümlere dayalı allometri çalışmaları ile incelenmesi ile bileşik gözlerin ***çözünürlük gücü*** ve ***duyarlılık kapasitelerinin*** karşılaştırılmalı olarak tespit edilmesi ve bileşik gözlerin yapısal farklılıkları ile her iki türün aktivasyon ritimleri ve renkli görme ve şekil/model tanımayi içeren görsel bilgi kullanımı kapasiteleri ile ilişkilerinin ortaya konulması,

vi) Doğal ortamda gerçekleştirilecek ***aktivasyon ritimlerinin*** belirlenmesine yönelik çalışmalarla her iki türün aktivasyon ritimleri ile sıcaklık ve aydınlanmayı içeren abiyotik klimatik faktörler arasındaki ilişkinin tespit edilmesi, elde edilen verilerin renkli görme ve şekil/model çalışmalarını kapsayan davranış deneyleri ve allometri çalışmalarından elde edilen sonuçların karşılaştırılmalı olarak değerlendirilmesinde kullanılması amaçlanmıştır.

Bu çalışmalardan elde edilecek sonuçlar, karıncaların spektral duyarlılıkları ve görsel bilgiyi algılama ve kullanma yeteneklerinin ortaya konulmasını ve görsel bilgi kullanımının temelini oluşturan bileşik göz özelliklerinin ayrıntılı bir şekilde tespitini sağlayacak, aktivasyon ritimleri ekolojik yaşam alanlarına bağlı olarak değişiklik gösteren karıncaların akromatik ve kromatik görsel bilgiyi farklı aydınlanma koşullarında ne derece algılayıp, kullanabildikleri ve farklı aydınlanma koşulları altında bileşik gözlerinin çözünürlük ve duyarlılıklarını arttıracak çeşitli yapısal özellikler

sergileyip sergilemediklerini ortaya koyacaktır. Sonuçlar, yalnızca karıncaların görsel oriyentasyonları ve görsel kapasiteleri ile ilgili bilgilerdeki eksikliklere katkıda bunmayacak aynı zamanda karıncalarla yapılacak sonraki davranışsal ve fizyolojik çalışmalara temel oluşturacaktır.

Morfometrik ölçümlerle birlikte, bu tür çalışmaların devamı ve tekrarı, hem karıncalar hem de diğer böcek gruplarında farklı aydınlanma koşullarında aktif türlerin kromatik ve akromatik görsel bilgiyi algılama ve kullanma yeteneklerinin altında yatan mekanizmaların açıklanabilmesi, renkli görme ve şekil/model tanıma yetenekleri ile ekolojik ve anatomik gereksinimleri arasındaki ilişkinin net olarak ortaya konulabilmesi, bu yeteneklerine ve bileşik gözlerinin yapısısal özelliklerine farklı yaşam koşullarının etkisinin belirlenebilmesi, bilim dünyasında iyi bir şekilde yerleşmesi ve türler arasındaki yaygınlığının ve filogenetik ilişkilerinin (örneğin, yaşadıkları ortama, beslenme sistemlerine, diurnal ya da krepeskular/nokturnal olup olmadıklarına ve buna benzer olarak karıncaların davranış ekolojisinde önemli olabilecek stratejilerin ne yönde ve hangi etmenlerle birlikte evrimsel olarak geliştiği gibi) tespiti için önemli görülmektedir.

2. GENEL BİLGİLER

2.1. Işık, Yapısı ve Özellikleri

Şiddeti, yönü, dalga boyu ve polarizasyonu gibi bilgi taşıyan fiziksel özellikleri ile canlılar için özellik belirleyici bir enerji kaynağı olan ışık, havada ve suda çok az bir kayıpla düzenli bir şekilde hareket eder (Dusenbery, 1992). Çok iyi bir çözünürlüğe sahip gelişmiş bir göz için bu durum, bir objenin fiziksel özelliklerinin ve çeşitli objelerin birbirlerine göre konumlarının belirlenebilmesi anlamına gelmektedir. Bu sayede ışık, çevremize bulunan objelerin kimliği ve bu objelerin konumu ile ilgili ihtiyaç duyduğumuz bilginin birçoğunu algılamamızda önemli rol oynamaktadır. Geometrik özelliklere ek olarak, renk gibi objeleri tanımlayıcı diğer özellikler de yine ışık aracılığı ile ortaya konulur. Bunu yaparken ışık, cisimlerle çeşitli şekillerde etkileşime girer; yansıtılabilir, iletilebilir ya da absorbe edilebilir. Bütün bu dönüşümler ışığın dalga boyu özelliği ile ilgilidir ki bu da spektral farklılıkları algılayabilen bir canlı için ışığın renkli olduğu anlamına gelmektedir (bkz. Land ve Nilsson, 2008).

2.1.1. Işığın yapısı

Işığın yapısının ne olduğunun anlaşılması hiçbir zaman kolay olmamıştır. Isaac Newton (1642-1727) ışığı, ışın olarak adlandırılan hareket yönlerine sahip parçacıklar akışı olarak düşünmüştür. Buna göre parçacıklar boşlukta saptırılmadan doğrusal yollar boyunca hareket edebilmektedir. Işık parçacıklarının yerçekiminden etkilenmiyor oluşları, Newton tarafından bu parçacıkların sahip oldukları yüksek hızları ile açıklanmıştır. Ancak Newton'un ileri sürdüğü ışın optiği bazı girişimleri açıklamakta yetersiz kalmıştır. Newton'la aynı dönemde çalışmalarını sürdüren Hollandalı fizikçi Christian Huygens ışığın ışın benzeri davranışını göz önüne alacak şekilde ilk olarak dalga teorisini ileri sürmüştür. Huygens, Newton'un ileri sürdüğü parçacık teorisinin aksine ışığın kırılması ve yansıması olaylarının dalga modeliyle de açıklanabileceği görüşünü ortaya atmıştır. Ancak Newton'un şöhreti ve etkisi nedeniyle 18. yüzyıl boyunca ışığın dalga modeli çok fazla ilerleme kaydedememiştir. 1800'lü yılların

başlarında Thomas Young'ın uygun koşullar sağlandığında ışığın dalgalar gibi bir girişim modeli oluşturduğunu göstermesi, dalga modelini yeniden canlandırmış, deneysel olarak dalga modeline bir güvenilirlik getirmiştir. 19. yüzyıl boyunca ışığın dalga teorisi oldukça büyük ilerleme kaydetmiş, Young deneyinin matematiksel teorisi Fransız fizikçi Augustin Fresnel tarafından açıklanmıştır. Fresnel teorisi lenslerin sınırlarını anlamada oldukça önemli olan ve ışığın kenarlardaki ve açıklıklardaki davranışlarını gösteren ışık kırınımlarını (diffraction) açıklamaktadır. Young'ın ışıkla girişimi, Fresnel'in ise kırınım olayını keşfederek, keşiflerini Huygens prensibini kullanarak açıklamaları Newton'un parçacık teorisine büyük darbe vurmuştur. 1873 yılında ışığı meydana getiren dalgaların nelerden oluştuğu sorusu James Clerk Maxwell tarafından ortaya atılmış, Maxwell ışığın bir çeşit elektromanyetik dalga olduğunu ileri sürmüştür. 1888 yılında Heinrich Hertz, Maxwell'in elektromanyetik dalga teorisini elektromanyetik radyasyon üreterek ispatlamıştır.

19. yüzyılın sonlarına doğru Planck, fizikte bir devrim yaratarak, kuantum teorisini ileri sürmüştür. Planck'a göre elektromanyetik ışıma sürekli değil, ışıma frekansı ile orantılı olan enerji paketleri (kuantlar) şeklinde yayınlanmaktadır ($E=h\nu$, $h=6{,}62.10^{-27}$ erg.s planck sabiti, ν: ise ışığın frekansıdır). Albert Einstein sonraları plank teorisini daha da genişletmiş, Planck ve Einstein tarafından yapılan çalışmalar sonucu tekrar tanecik modeli güçlenmiş ve ışık enerjisini taşıyan ve kütlesi olmayan bu tanecikler Einstein tarafından foton olarak isimlendirilmiştir. 20. yüzyıla kadar iki farklı modelle açıklanmaya çalışılan ışık hakkındaki tartışmalara 1920'li yıllarda De Broglie ve Schrödinger tarafından farklı bir bakış açısı getirilmiş ve bu bilim adamlarınca, ışığın tek bir modelle açıklanamayacağı, ışığın hem dalga hem de parçacık özelliği gösteren ikili bir yapıya sahip olduğu öne sürülmüştür. Günümüzde de kabul gören bu teoriye göre ışık, bazen dalga bazen de parçacık davranışı gösteren bir tür enerjidir ve dalga boyu büyük olduğunda daha çok dalga, küçük olduğunda ise parçacık gibi davranmaktadır (Bueche ve Jerde, 2000).

2.1.2. Işığın fiziksel özellikleri

2.1.2.1. Işık şiddeti; ölçülmesi ve kontrastı

Görüntü oluşturabilmek için ortamda bulunan ışığın miktarı çevremizde ne görebildiğimizle ilgili olarak önemli sonuçlar ortaya çıkarmaktadır. Ortamdaki ışık zayıfladıkça görüntünün niteliği bozulmaktadır. Bu durum farklı aydınlatma koşullarına sahip çevresel ortamlarda gözün evrimine de etki etmektedir. Örneğin, nokturnal hayvanlar ile derin denizlerde yaşayan hayvanlar çevrelerinden mümkün olan fazla sayıda foton yakalayabilmek için diurnal canlılara göre daha büyük gözler geliştirmişlerdir (bkz. Land ve Nilsson, 2008). Aydınlık bir günde görünür aralıkta yeryüzüne ulaşan foton sayısı yaklaşık olarak metrekareye 10^{20} foton/sn dir. Bu sayı, fotoreseptörlerin tek tek fotonları yakalayabilme yetenekleri göz önüne alındığında çok büyük gibi görünse de bir fotoreseptörün boyutlarının μm ve enine kesitinin de m^2 yerine μm^2 cinsinden hesaplandığı düşünülürse bu sayının 10^{12} 'lik bir kısmı ortadan kalkmakta ve kalan sayı daha kullanışlı hale gelmektedir. Parlak bir ay ışığı parlak bir güneş ışığına göre yaklaşık olarak 1 milyon kez daha az parlaktır. Gece ve gündüz arasındaki bu ışık farkı 10^{12} faktördür (Laughlin, 1981). Bu uç değerler insan gözü için elverişli olan toplam değerleri gösterse de fotoreseptörlerin içinde bulundukları çevreye adapte olabilmek için, mevcut algı aralıklarını o anki çevre koşullarına göre ayarlamaları gerekmektedir (Laughlin, 1981). Gözlerimizin karanlığa adapte olduğu ve görmemizin az çok mümkün olduğu en düşük ışık seviyesi sınırında foton yakalama miktarı aslında çok düşüktür (her bir reseptör için saatte yaklaşık 1 tane). Fotoreseptörler, bireysel olarak düşünüldüklerinde, 10^5'lik bir ışık şiddeti aralığında kullanılabilir nitelikte bir sinyal oluşturma yeteneğindedirler ve oldukça düşük ışık yoğunluklarında reseptörlerden gelen sinyallerin birleştirilmesi gibi gözde algıyı arttırabilecek ek kontrol mekanizmalarına ihtiyaç duyulur (bkz. Land ve Nilsson, 2008).

Işık şiddeti görsel bir sistemin akromatik kanalını oluşturmakta ve ışık şiddeti ile ilgili ipuçları da akromatik ipuçları, bunların hayvanın görsel sisteminde meydana getirdiği sinyal de akromatik sinyal olarak tanımlanmaktadır (bkz. Land ve Nilsson, 2008).

Şiddetin kendisi başlı başına oldukça üstü kapalı bir terimdir ve şiddet söz konusu olduğunda ışığı yayan bir kaynaktan mı (radiance veya luminance) yoksa ışığı alan bir yüzeyden (illuminance veya irradiance) mi bahsedildiği belirgin bir şekilde ortaya konmalıdır. Radiance, belli bir kaynaktan çıkıp belli bir doğrultuda ilerleyen ışık miktarının watt/cm^2/steradiant olarak değeri iken, luminance, belli bir noktadan belli bir yönde geçen görünür ışık miktarının candela/m^2 olarak değerini vermektedir. İrradiance ise birim alana düşen ışık miktarının (illuminance) w/ cm^2 bakımından değeridir. Her bir durumda iki farklı terim olmasının nedeni ise ışığın farklı şekillerde ölçülmesinden kaynaklanmaktadır. İlk ölçüm şekli fotometrik ölçümdür ve algılayıcı olarak insan baz alınmıştır. İkinci ölçüm şekli olan radyometrik ölçüm ise, watt, photon/sn gibi fiziksel enerji ölçümlere dayanmaktadır (bkz. Land ve Nilsson, 2008).

Genel olarak insanlar ve hayvanlar, objelerin mutlak aydınlanma değerlerinden (luminance) ziyade onların kısımlarını belirleyen aydınlanma farklılıkları ile ilgilenmektedirler. Objelerin, farklı ışık koşulları altında da mevcut şekilleri ile tanınması gerekliliği, görsel bilginin işlenmesi sırasında o anki mutlak ışık miktarının göz ardı edilmesini gerektirmektedir. Objeleri tanımlarken dikkat edilmesi gereken özellikleri, herhangi bir kısmının diğer kısımlarından ne derece farklılık gösterdiğinin bir göstergesi olan kontrastlarıdır. En azından omurgalılardaki görsel sistem, zaman, doğrultu ve frekansta farklılaşan karşılaştırmalı şiddetleri içeren kontrastlara ağırlık vermektedir. Örneğin, zamandaki kontrast çevre koşullarındaki değişiklik algılamalarında önemli olduğu için bütün duysal sistemler için önemlidir. Dalga boylarındaki kontrastlar ise renk duyusu meydan getirir ve bir objeyi diğerinden ayırt etmede kullanılmaktadır. Işık yönelim bilgilerinin elde edilebilmesi nedeni ile eşsiz bir özelliğe sahiptir.

Mutlak aydınlanma değerleri L_1 ve L_2 olan iki yüzey için kontrast değeri (C) aşağıdaki formül ile hesaplanmaktadır (Land ve Nilsson, 2008).

$$(C)= (L_1 - L_2) / (L_1 + L_2)$$

Bu şekilde tanımlanan kontrastın iyi tarafı, kontrastın ışık koşullarından ziyade bizim baktığımız bir objenin bir özelliği şeklinde algılanmasıdır. Hayvanların retinasındaki bir dizi işlem süreci, kontrast farklılıklarının algılanmasına olanak

sağlamaktadır. Çeşitli tiplerdeki adaptasyon mekanizmaları, beyine iletilen sinyallerin, toplam ışık seviyelerinden bağımsız olduğunu göstermekte, gangliyon hücrelerinin merkezi-çevrili organizasyonu bu hücrelerin bir görüntünün yan yana olan bitişik kısımları arasındaki parlaklık farklılıklarını belirttikleri anlamına gelmektedir. Bunların dışında görme ile direkt ilişkili olmayan ancak gündüz ya da gece olduğunu belirtmekle sorumlu ışık şiddetini ölçen bazı nöronların bulunduğu düşünülmektedir.

2.1.2.2. Dalgaboyu ve renk

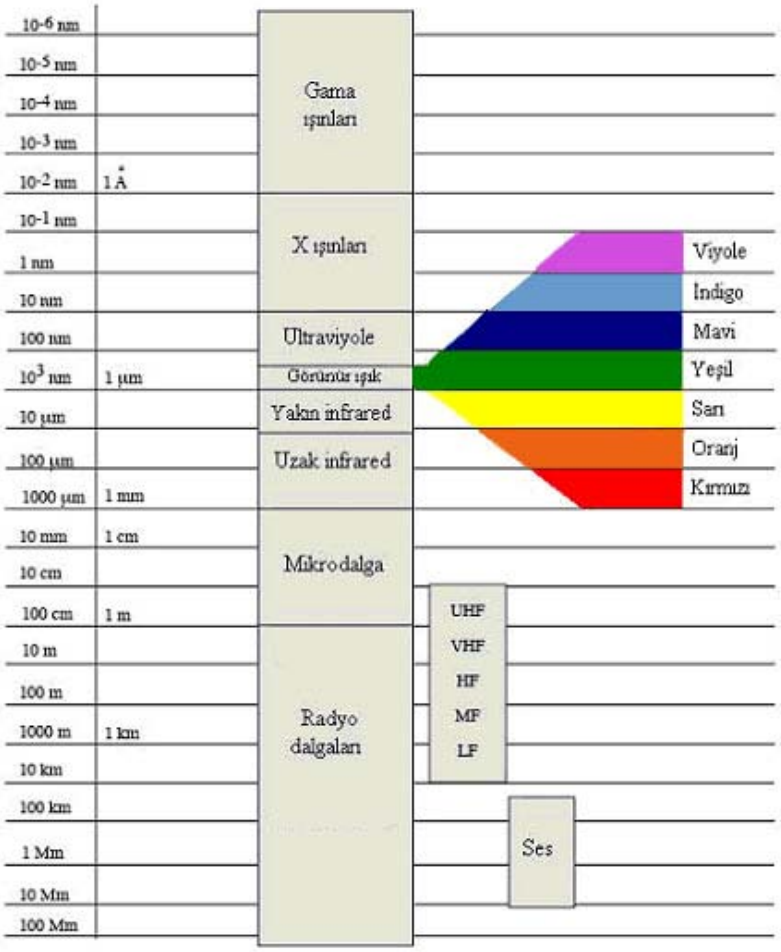
Işık çok yüksek frekanslarda salınım gösteren elektromanyetik bir dalgadır ve bir dalganın, ***dalga boyu*** ve ***frekansı*** olmak üzere iki temel özelliği vardır (Dusenbery, 1992). Dalgaların tepe noktaları arasındaki mesafe dalga boyu (λ), saniyedeki dalga sayısı ise frekans (f) olarak adlandırılmaktadır. Hız (υ) genellikle sabit olduğu için dalga boyu ve frekans birbirleri ile ters orantılıdır ($\upsilon = \lambda x f$). Işığın salınım hızı (f) farklı renklerin algılanmasını sağlamaktadır.

Güneşten gelen ışığın atmosferden geçerken küçük bir oranı absorbe edilirken, geri kalanı yansıtılmaktadır. Kısa dalga boylarındaki ışınımlar saçılırlarken, ozon absorbsiyonu 300 nm altındaki dalga boylarına sahip ışınımları elimine etmektedir. 300.000 km/s'lik hızla yayılan ışık, her yöne dalgalar şeklinde ilerlemekte ve farklı dalga boyunda ışınlardan oluşan elektromanyetik spektrumu meydana getirmektedir (Şekil 2.1). Elektromanyetik spektrumu oluşturan tüm dalgalar enine dalgalardır ve foton adı verilen enerji paketleri halinde taşınırlar. Fotonun enerjisi ne kadar fazla ise, dalga boyu o kadar kısa, frekansı ise o kadar fazladır.

Işık, 10^{-13} nm gama ışınlarından kilometrelerce büyüklükte dalga boyuna sahip radyo dalgalarına kadar uzanan elektromanyetik spektrumda küçük bir dalga bandı oluşturmaktadır. Elektromanyetik spektrumu oluşturan ışınımların birbirinden farklı özellikler göstermesi, sadece aralarındaki dalga boyu farklılığından kaynaklanmaktadır.

1900 yılında, Paul Villard tarafından ortaya konulan ve en enerjik dalgalar olarak bilinen ***gama ışınları***, elektromanyetik spektrumda diğer ışınlar arasında, en yüksek frekansa ve en kısa dalga boyuna (0.01 nm'den kısa) sahiptir. Söz konusu ışınımın elektrik yükü yoktur ve atom çekirdeği içindeki proton ve nötronların yeniden

düzenlenmesi sonucu oluşur. Taşıdıkları enerji düzeyi nedeniyle yaşayan hücrelere önemli zararlar verirler.



Şekil 2.1. Elektromanyetik spektrum (www.lasp.colorado.edu).

X ışınları, elektromanyetik spektrumda, gama ışınlarından daha yüksek dalga boyu (10 ile 0.01 nm) aralığında olan elektromanyetik dalgalardır. Gama ışınlarına göre daha düşük frekans ve daha yüksek enerjiye sahip olan X ışınları, 1895'de W. Roentgen tarafından katot ışınları incelenirken keşfedildiği için aynı zamanda röntgen ışınları olarak da adlandırılmaktadır. X ışınları tıpta bir tanı aracı olup kanser tedavisinde kullanılmaktadır.

Dalga boyu 10 ile 400 nm arasındaki ışınımlar ***mor ötesi (UV)*** ışınlar olarak tanımlanırlar. Yüksek enerjisi ile her çeşit orgnizmayı öldürmede etkili olan bu ışınlar

tıpta sterilizasyon işlemlerinde kullanılmaktadır. UV ışınları, bazı omurgalılar tarafından bir dereceye kadar görülebilse bile, UV'ye, maximum duyarlılık gösteren reseptör hücrelerine karıncaların da dâhil olduğu sadece bazı tür böceklerin sahip olduğu bilinmektedir (Dusenbery, 1992). UV ışınları, doğal objelerden farklı şekilde yansıtıldığı için böcekler, insanlarca algılanan renkleri UV yansıması sonucu farklı renklerde görmektedir. İnsanlarda da görsel pigmentlerin aslında UV'yi absorbe edebilecek özelliğe sahip olduğu ancak UV'ye olan bu duyarlılığın ışık retinaya iletilmeden önce indirgendiği bilinmektedir. Aslında katarakt nedeni ile lensleri çıkartılan insanların UV ışığı görebildikleri iddia edilir (Wald, 1945).

Görünür ışık, elektromanyetik spektrumun insan gözü tarafından algılanabilen aralığıdır (Şekil 2.2a) Aralığın sınırları kesin olarak belirlenmemiş olmakla birlikte (her insan için farklılık gösterir), 400 ile 700 nm'leri arasında dar bir bölümde yer almıştır. Bazı insanlar için görünür ışık aralığı 380 nm'ye düşmekte ya da 780 nm'ye kadar çıkmaktadır. İnsan gözü en çok 555 nm dalga boyuna yani görünür ışığın yeşil bölgesine duyarlıdır. Görünür ışık fiziksel özellikleri bakımından göz retinasındaki göz pigmentleri ile direkt ilişkili olduğundan, hayvansal organizmaların görmesine yardımcı olmaktadır. Isaac Newton prizma deneyleri ile beyaz ışığın görsel spektrumdaki bütün renklerin bir karışımı olduğunu göstermiştir. Buna göre bir prizmaya giren beyaz ışın demeti, renkler bandına ayrışır. Bütün bu renkler bu dalga boyu aralığında görünen gökkuşağında bulunur (mor, çivit mavisi, yeşil, sarı, portakal ve kırmızı).

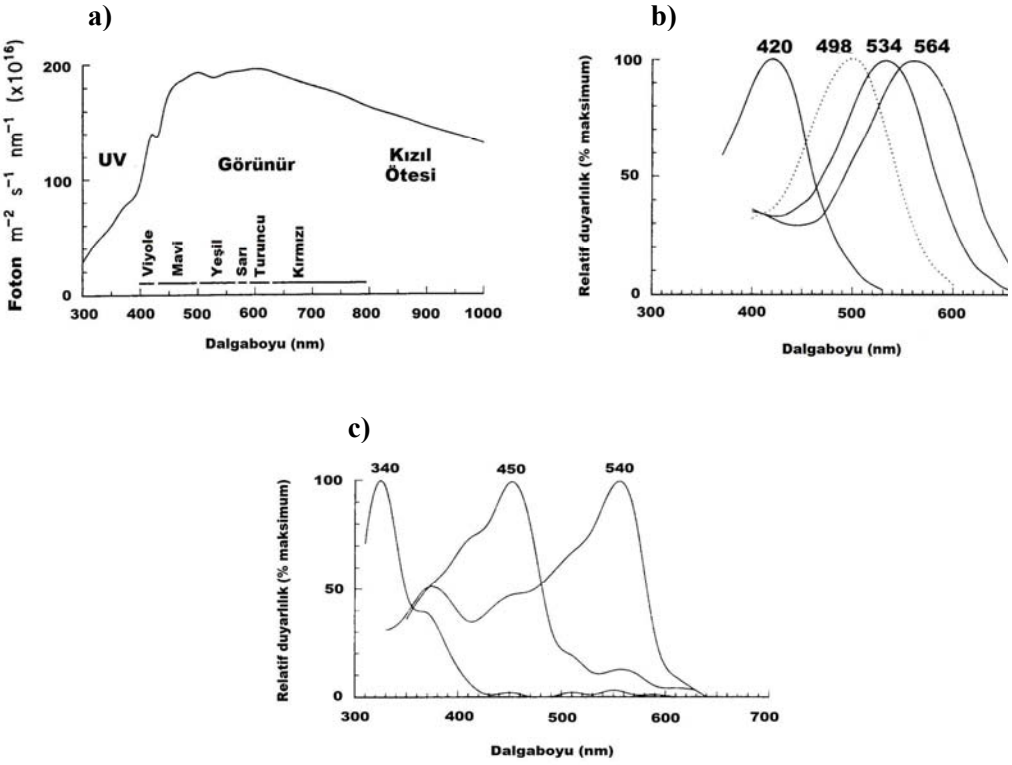
Dalga boyu görünür ışıktan daha yüksek olan ***kızılötesi (infra-red) ışınlar*** ile ***radyo dalgaları*** elektromanyetik spektrumda yer alan diğer elektromanyetik dalgalardır. Kızılötesi ışınların enerjileri dalga boyu ile ters orantılı olarak düşük olduğundan, elektronların enerjilerini değiştiremezler ancak moleküllerin titreşim durumlarını değiştirme eğilimindedirler. Bu durum moleküllerin ısılarını arttırmaktadır. Kızılötesi ışınların bu özelliği, ısı lambalarının çalışma prensibini oluşturmaktadır. Kızılötesi ışınlar ile radyo dalgaları arasında ışınımın yağmur, sis ve kirli havadan geçebilme özelliğinden dolayı ağırlıklı olarak iletişimde kullanılan ***mikrodalga ışınları*** yer almaktadır. Elektromanyetik spektrumda en uzun dalga boyuna sahip radyo dalgaları ise adından da anlaşılacağı üzere radyo haberleşmelerinde ve televizyonda kullanılmaktadır.

Etrafımızdaki objeler farklı dalga boylarını farklı derecelerde yansıttıklarından bu objelerden yansıyan ışıktaki dalga boyu dağılımı bu objelerin tanınması için çok kullanışlı bir ipucu olarak iş görebilmektedir (Şekil 2.2b). Yaprakların yansıttıkları ışığın büyük bir kısmı 500-600 nm'ler arasında iken mavi çiçekler 350-500 nm arasında ışık yansıtmaktadırlar (bkz. Land ve Nilsson, 2008). Göze gelen ışık spektrumunun bir şekilde analiz edilebiliyor olması farklı objeleri birbirlerinden ayırt etmede çok kullanışlı bir araç olarak ***rengi*** karşımıza çıkarmaktadır.

Bu arada renk ve dalga boyu kavramlarının aynı şeyler olmadıklarını unutmamak gerekir. Dalga boyları renksizdirler ve bizim görmüş olduğumuz renkler bizim algılamış olduğumuz dalga boylarının analizi sonrasında vermiş olduğumuz duysal bir sonuçtur. Göz, üç temel birleştirici renk olan kırmızı, yeşil ve maviye tepki vermekte ve beyin diğer renkleri bu üç rengin farklı kombinasyonları olarak algılamaktadır. Renklerin algılanışı dış koşullara bağlı olarak değişmekte, aynı renk güneş ışığında ve mum ışığında farklı algılanmaktadır. Fakat insanın görme duyusunun ışık kaynağına uyum sağlama özelliğinden, her iki koşulda da aynı rengin algılanması sağlanmaktadır (colour constancy). Benzer bir durum böcekler için de söz konusudur.

Renk algılaması, ışığın maddeler üzerine çarpması ve kısmen soğurulup kısmen yansıması nedeniyle çeşitlilik gösterir ki, bunlar renk tonu veya renk olarak adlandırılır. Tüm dalga boyları birden aynı anda insan gözüne ulaşırsa beyaz, hiç ışık ulaşmazsa siyah olarak algılanır. Felsefe dilinde kırmızı ve yeşil gibi öznel renkler ***qualia*** olarak tanımlanmaktadırlar ki bu renklerin doğalarının gösterilmesi çok zordur. Kanın kırmızı ya da yaprakların yeşil oldukları konusunda herkes hem fikir olabilir ancak bu durum tüm renkleri zihnimizin gözü ile aynı şekilde gördüğümüzü garanti etmemektedir (bkz. Land ve Nilsson, 2008). Kanın kırmızı, yaprakların da yeşil olduğunu hepimizin kabul ediyor olması aslında hepimizin bu objelerin yansıttıkları dalga boyu dağılımları konusunda hemfikir olduğumuz anlamına gelmektedir. 1960'lı yıllarda insan gözünde farklı dalga boylarına duyarlı farklı konilerin duyarlılıklarının ilk kez ölçülmesi sonrasında konilerden hiçbirinin özel olarak "kırmızı" dalga boylarına duyarlı olmadıklarının ortaya çıkarılması şaşırtıcı bir sonuç olmuştur. Kırmızıya en yakın koninin maksimum duyarlılığı 564 nm'dir ki bu da sarımsı yeşile karşılık gelmektedir (Şekil 2.2c). Diğer tüm renklerle karşılaştırıldığında oldukça etkileyici olan kırmızı

rengin özel bir reseptörü bulunmamaktadır. Kırmızı rengin algılanması 564 nm'de maksimal duyarlılığı olan konilerin sinyallerinde gözlenen bir azalma olarak tanımlanmaktadır (bkz. Land ve Nilsson, 2008).



Şekil 2.2. a) Güneşten dünyaya ulaşan ışığın spektrumu. Görünür spektrumun en fazla fotonun bulunduğu kısma karşılık geldiğine dikkat ediniz. **b)** İnsan gözündeki çomak (noktalı gösterilen eğri) ve konilerin absorpsiyon spektrumları. Farklı koni tiplerinin duyarlılık eğrilerinin çakışan alanlarının karşılaştırılması ile herhangi bir rengin bu konileri ne kadar uyaracağı konusunda bir fikir elde edilebilir. **c)** Bal arısı fotoreseptörlerinin spektral duyarlılık eğrileri. Eğrinin ultraviyole bölgeye doğru biraz kaydığına ve insan konileri ile karşılaştırıldığında daha düzgün dağıldığına dikkat ediniz (Land ve Nilsson, 2008'den).

Spektral dalga boylarını tanımlamak için renk isimlerini kullanıyor olmamız aslında bir karışıklığa da sebep olmaktadır. 580 nm'ye karşılık gelen bir dalga boyu sarı renge sahip olarak tanımlanmaktadır. Ancak, aynı sarı 620 nm (kırmızı) ve 540 nm (yeşil) dalga boylarının uygun oranlarda karıştırılması ile de elde edilebilmektedir. Görmüş olduğumuz renk sahip olduğumuz 3 koni tipinin nispi uyarılma oranlarına bağlıdır ve bu durumda 580 nm'lik saf sarı ile karışım ile elde edilen sarı konileri aynı oranlarda uyarır. Bu nedenle de algılanan renk spektral kompozisyonu tam anlamda

belirtmez. Renk bilimi gerçekten önemlidir ancak, karmaşık bir konudur, bu nedenle bizden farklı bir renkli görme sistemine sahip hayvanlar söz konusu olduğu zaman her zamankinden daha dikkatli olunması çalışmaların niteliği açısından oldukça önemlidir (bkz. Land ve Nilsson, 2008).

Yukarıdaki örnekten yola çıkarak, eğer insanoğlu tarafından algılanan renk ve dalga boyu ayırımı konularında emin olamıyor isek bu durumda diğer hayvansal organizmaların sahip oldukları renkli görme yetenekleri konusunda çok daha dikkatli olmamız gerekmektedir. Yine de, pek çok hayvanın renkli görebildiği kesin olarak bilinmektedir (Wehner, 1981) .

2.1.2.3. Polarizasyon

Polarizasyon, ışığın bizim algılayamadığımız ancak hayvanlar âlemi içinde yaygın olarak kullanılan diğer bir fiziksel özelliğidir. Işıkta manyetik ve elektrik alanlar, birbirine ve yayılma yönüne dik yönlerde salınım gösterirler. Güneşi de içine alan birçok ışık kaynağının depolarize ışınlar yaydıkları söylenir. Bir fotonun elektrik alanı, belirli bir düzlemde uzanır ve fotonun bu salınım yönü ile fotopigment molekülündeki çift bandın yönü aynı düzlemde ise fotopigment molekülü uyarılabilmektir. Omurgalı reseptörlerini oluşturan disklerdeki fotopigment molekülleri, gelen ışığa dik bir düzlemde uzanmakta bu da reseptör hücrenin aldığı fotonun elektrik vektörünün yönünün ne olduğunu belirleyebilecek bir özelliği olmadığı anlamına gelmektedir. Omurgasızların mikrovillus içeren reseptörlerinde ise durum farklılık göstermektedir. Mikrovillus gibi fotopigment taşıyan membranla çevrili görsel yapılar, geometrileri nedeni ile uzun eksene paralel dizilmiş 2:1 oranında bir ağırlıkla kromofor gruplarına sahiptirler ki bu reseptörlerin belli bir düzlemdeki polarize ışığa yanıt veren yerleşik bir yeteneklerinin olduğu anlamına gelmektedir (bkz. Land ve Nilsson, 2008). Işığın polarizasyon düzlemini algılayacak görsel bir sistem oluşturabilmek için, mikrovillusları farklı yönlere dizilmiş, iki ya da daha fazla grup reseptöre ve bu yanıtların oranlarını değerlendirebilecek nöral bir sisteme ihtiyaç vardır. Karıncaları da içine alan birçok böcek ve eklembacaklılar navigasyonları esnasında bu tür analizleri yapabilecek donanıma sahiptir (Wehner, 1981).

2.2. Görme ve Görme ile İlgili Yapılar

Görme, organizmaların çevrelerindeki objelerin renk, şekil, büyüklük, derinlik gibi çeşitli özelliklerini algılayabilmelerini sağlayan, görsel ve sinir sistemlerinin birlikte çalışması ile elde edilen duysal bir özelliktir. Görme olayı, ışığın objelerin yüzeylerinden yansımasıyla başlar. Yansıtılan bu ışık, ışığa duyarlı fotoreseptörlerin bulunduğu tabakaya ulaşır ve elektrik sinyalleri şekline dönüştürülür. Çok kısa bir süre içinde milyonlarca sinyal optik sinir yolu ile gözden ayrılır ve beynin görmeden sorumlu bölgesine doğru hareket eder. Beyin hücreleri de gelen bu sinyallerin taşıdığı bilginin şifresini çözerek organizmanın görmesine olanak sağlar. Görme olayının gerçekleşebilmesi için ışığa duyarlı bir pigment molekülü bir fotondaki ışık enerjisini yakalamak ve bunu hemen bir sinir impulsuna dönüştürmek zorundadır. Tüm çok hücreli hayvanlar ışığın yakalanması için ortak bir pigment ve kimyasal süreç kullanmaktadır. Bakterilerden primitif ve en gelişmiş çok hücreli hayvanlara kadar tüm hayvanlar âleminde ortak olan bu pigment rodopsindir (Bradbury ve Vehrencamp, 1998).

Omurgalı ve omurgasız hayvanlar arasında görmeden sorumlu olan görsel yapılar fonksiyonel bakımdan temelde aynı amaca hizmet etmek için özelleşmiş olsalar da anatomik olarak aralarında büyük farklılıklar vardır. Tek hücreli bir organizma olan *Euglena* ışığa duyarlı basit bir göz lekesine sahip iken, daha yüksek yapılı hayvanlarda ışığı soğuran ve soğurulan ışık hakkındaki bilgiyi sinir sistemine iletmekle görevli özelleşmiş hücreler bulunmaktadır. Toprak solucanı *Lumbiricus*'ta görülen basit yapılı hücreler vücut yüzeyine dağılmış halde bulunurlar ve ışığın şiddeti ve yönü hakkında bilgi verirler. Cephalaopdlardan ahtapot, kalamar ve mürekkep balığı gibi omurgasızlar geniş açı bir mercekle donatılmış kamera benzeri gözlere sahiptirler. Bu canlılar kompleks bir optik sisteme sahip olmalarına rağmen retina üzerinde çok az sayıda fotoreseptör bulunması nedeni ile oldukça küçük ve net olmayan bir görüntü elde edebilirler. Omurgalı gözleri ise temel olarak ***kornea*** (göze ışığın girdiği saydam tabaka), ***iris*** (göze giren ışık şiddetini ayarlayan açıklık), ***lens*** (göze giren ışığın retina üzerine odaklanmasını sağlayan yer) ve ***retina*** (ışığa duyarlı ve bir film ödevi gören membran) gibi kısımlardan oluşan görme organlarıdır.

2.2.1. Böceklerde görme organları

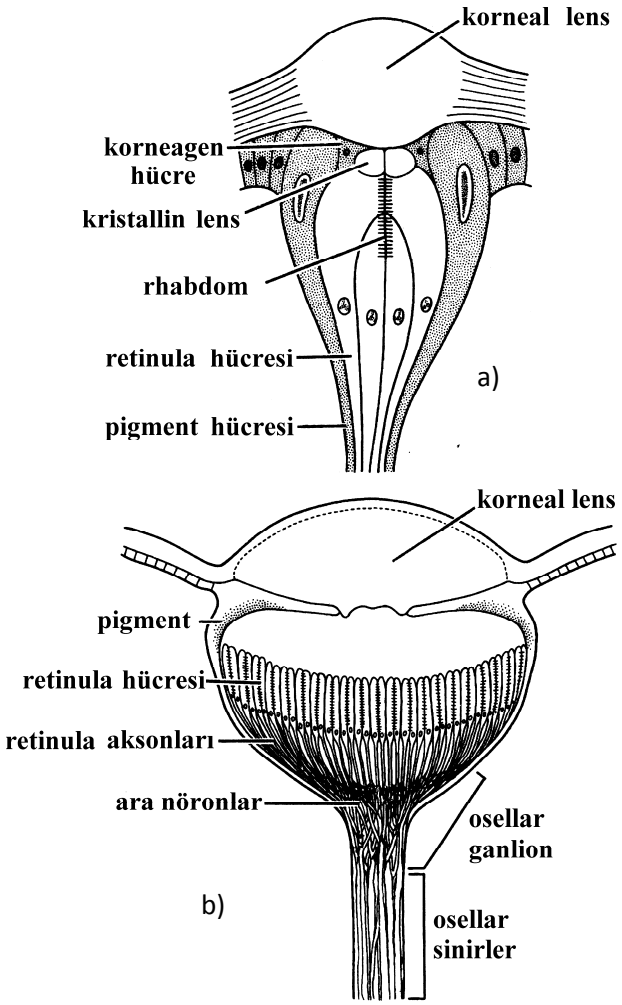
Böceklerin de içinde bulunduğu Arthropodlar ışığa ***dermal reseptörler, dorsal oselluslar, lateral oselluslar*** ve ***bileşik gözlerle*** cevap verirler. Tipik olarak ergin bir böcek dorsal osellus ve bileşik gözlere sahiptir.

2.2.1.1. Dermal reseptörler

Özelleşmiş bir optik sistemi bulunmayan ve vücut yüzeyleri ile ışığı algılayabilen böceklerin (*Tenebrio* gibi Lepidoptera larvalarında) kutikulalarının altında yer alan duysal reseptörler dermal reseptör olarak adlandırılmaktadır. Dermal reseptörlere sahip böceklerin, bütün görsel organları kapatıldıktan, hatta başları kesildikten sonra bile ışığa tepki göstermeleri dermal reseptörler ile açıklanmıştır.

2.2.1.2. Lateral oselluslar (Larval oselluslar- stemmata)

Lateral oselluslar, endopterygot böceklerin larval dönemlerinde sahip oldukları tek görme organıdır (Şekil 2.3a). Adından da anlaşılabileceği gibi başın yanlarında konumlanmıştır ve böcek gözlerinin görüntüyü algılamadaki görevini üstlenmişlerdir. Sayıları değişkendir: bazı gruplarda her bir yanda tek bir osellus bulunurken, bazı gruplarda sayıları 6 ya da 8'e kadar çıkmaktadır. Lateral oselluslar, her biri farklı sayıda fotoreseptör ve bu fotoreseptörlerle bağlantılı sinir hücreleri içermektedir. Dorsal oselluslardan farklı olarak beynin optik lobu tarafından sinirlendirilirler. En basit lateral osellusun yapısında farklı hücreler tarafından salgılanan kutikular bir lens bulunmaktadır. Lensten geçen ışık fotopigment moleküllerinin bulunduğu basit yapılı tek bir rabdom üzerine düşer. Genelde yüksek ışık duyarlılığı için özelleşmiş olan lateral oselluslar aynı zamanda larval dönemde renkli görme de gerçekleştirebilirler. Lateral osellusların korneası bulunduğu mesafeyi dikkate almaksızın objeye ait az çok belirgin ters bir görüntü oluşturabilir (Gullan ve Cranston, 2005).



Şekil 2.3. Böceklerde basit göz boyuna kesitleri. **a)** Lateral osellus, **b)** dorsal osellus (Gullan ve Cranston, 2005'den).

2.2.1.3. Dorsal oselluslar (Nokta gözler)

Pek çok ergin böcek ve bazı nimfler bileşik gözlere ilave olarak tipik olarak sayıları üç (karınca) ya da bazı türlerde iki (pireler) olan ve başın üzerinde üçgen oluşturacak şekilde yer alan dorsal oselluslara sahiptir. Embriyonik gelişimleri lateral oselluslardan farklı olan dorsal oselluslar bileşik gözlerden farklı olarak her bir osellusta tek bir faset içermektedir. Bir dorsal osellus kornea, korneagen tabaka, retina, pigment hücreleri ve merkezi sinir bağlantılarından meydana gelir. Dorsal osellusları çevreleyen kutikula şeffaftır ve bir lens gibi eğilip bükülebilme yeteneğine sahiptir (Şekil 2.3b). Lens görevi yapan kutikula, ışığın pek çok rabdomun katılmasıyla oluşan retinaya düşürülmesinden sorumludur. Retinula hücreleri, pigment hücreleri ya da yansıtıcı bir

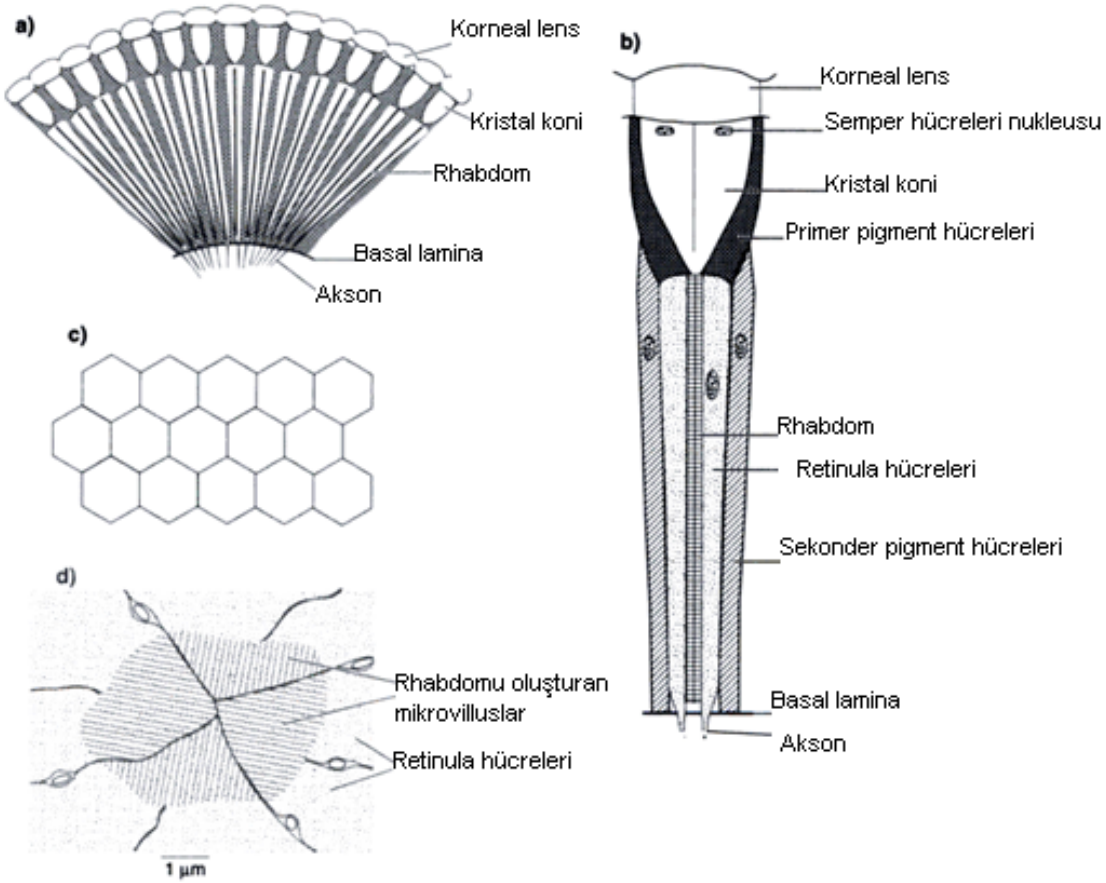
tabaka ile çevrilidir. Fizyologlarca objeleri algılayamadıkları ya da spatial çözünürlük için çok az gereksinime duyuldukları belirlenen dorsal osellusların elektrofizyolojik delillerden elde edilen sonuçlar doğrultusunda ışık yoğunluklarına duyarlı oldukları düşünülmektedir (Warrant vd., 2006). Oselluslar kapatıldığında böceklerin özellikle parlak ışıkta daha yavaş hareket ettiği görülmüştür. Birçok böcekte dorsal osellusların bir diğer fonksiyonu da bileşik gözlerle birlikte ya da antogonistik hareket ederek ışığın şiddetini ayarlayabilmeleri ve bu şekilde fototaktik davranışa aracılık etmeleridir (Gullan ve Cranston, 2005). Bunun yanında böcekler arasında dorsal osellusların yapısı ve konumunda görülen farklılıklar, dorsal osellusların çok sayıda ve çeşitlilikte fonksiyonel özellik sergilemelerine olanak tanımaktadır (bkz. Berry vd., 2011). Özellikle son yıllarda gerçekleştirilen çalışmalarla, osellusların canlıların yaşadığı çevre ve sahip oldukları yaşam şeklinin gerekliliklerini yerine getirmek üzere çeşitli adaptif özellikler sergiledikleri görüşü yaygınlık kazanmıştır (bkz. Berry vd., 2011). Örneğin, yusufçuklarda oselluslar ışıktaki parlaklık değişikliklerinden ziyade ufuk çözünürlüğü için adapte olurken, bazı çekirgelerde ve yaban arılarında çok zayıf da olsa biçim algılama kapasiteleri olduğu gösterilmiştir (Berry vd., 2007; Warrant vd., 2006).

2.2.1.4. Bileşik gözler (Petek gözler)

Bileşik gözler ilk olarak Kambriyen patlaması sırasında ortaya çıkmıştır. *Anomalocaris* gibi nesli tükenmiş bazı hayvanlar büyük konveks gözlere sahiptiler ve eldeki fosil kanıtların şekilleri, her ne kadar faset yapısına dair bir özellik günümüze kadar ulaşamamış da olsa, bu gözlerin bileşik gözler olduğu varsayımını desteklemektedir. Birer Arthropod olan ve Kambriyene kadar uzanan kabuklular ve keliserliler ile Devon devrinde ortaya çıkan ilk böcekler de bileşik gözlere sahiptiler (bkz. Land ve Nilsson, 2008).

Böcekleri de içine alan Arthropodların bileşik gözleri, muhtemelen bazı günümüz Annelid ve Myriapodlarında var olan göz benekleri birlikteliğinden oluşan tam gelişmemiş bileşik gözlere sahip, solucan benzeri bir atadan türemişlerdir. Her ne kadar böceklerin bileşik gözleri, omurgalı ve ahtopodların gözleri ile ortak bir atadan orjinlenmese de fotoreseptör hücreleri ahtopod ile, görsel pigmentleri ise hem omurgalı hem de ahtopod görsel pigmentleri ile homologtur (Land ve Nilsson, 2008).

Günümüzde parazitik formlar (ektoparazit Mallophaga, Siphinculata ve pupipar Diptera) ve bazı toprak içinde yaşayan türler dışında tüm ergin böceklerde ve nimflerde bulunan bileşik gözler, her biri birbirinden bağımsız, ommatidyum olarak adlandırılan alt birimlerden meydana gelmişlerdir (Şekil 2.4b). Ommatidyumlar çıplak gözle görülemeyecek kadar küçük oldukları için yapılarının tam olarak anlaşılabilmesi ancak mikroskobun 17. yüzyıldaki icadından sonra olmuştur. Bileşik gözlerde işlevsel temel birim ommatidyumlardır. Her bir ommatidyum almış olduğu bilgiyi beyine iletmekle görevli kendi optik sinirine sahiptir (Şekil 2.4a).



Şekil 2.4. Bileşik gözlerde yapısal düzenlenme (Şematik olarak) **a)** Ommatidyumların düzenini gösteren kesit, **b)** Tek bir ommatidyumda boyuna kesit **c)** hekzagonal dış yüzey **d)** birleşik rabdom kesiti örneği (Chapman, 1998'den).

Hekzagonal bir yapı oluşturan ommatidyumlar karıncaları da içine alan böcek grupları arasında sayı ve büyüklük bakımından farklılık göstermektedir (Şekil 2.4c). Ommatidyumların sayısı böceklerin aktivasyon ritmlerine (diurnal, krepesuklar ve nokturnal), ekolojik gereksinimlerine, vücut büyüklüklerine ve kastlara göre değişiklik göstermektedir. Örneğin, diurnal olan çöl karıncası *Catagylphis bicolor* ve *Camponotus detritus* işçilerinde yaklaşık 1300, krepuskular/nokturnal bir tür olan *Camponotus ligniperda* işçilerinde 450, tamamen nokturnal bir tür olan *Camponotus irritans* işçilerinde ise 350 ommatidyum bulunmaktadır (Menzi, 1987). Menzel ve Wehner (1970), *C. bicolor'da* yuva içi işlerde görevli olan minör işçilerin 600, yuva dışı işlerde görevli majör işçilerin ise 1300 ommatidyuma sahip olduklarını belirtmiştir. Ayrıca, *Solenopsis invicta*'da minör işçiler 48, majör işçiler 92, kraliçeler 589 ve erkekler ise 869 ommatidyuma sahiptir (Baker ve Ma, 2006). Diurnal ve nokturnal türler arasındaki ommatidyum sayılarındaki farklılık, türlerin ekolojik ortamlarında gereksinim duydukları çözünürlük ve duyarlılık arasındaki uzlaşı (trade-off) ile açıklanırken, aynı tür içinde kastlarda kraliçe ve erkek bireylerde daha fazla ommatidyumun bulunması üreme mevsiminde çiftleşme uçuşuna çıkan erkekler için görsel bilginin potansiyel eşlerin tespitinde önem teşkil etmesi, kraliçeler içinse döllenmeden sonra yeni yuva yerlerini tespit etmek için bu bireylere avantaj sağlaması ile açıklanmaktadır.

Her biri kendi özel optik sistemine sahip olan ommatidyumlar lens olarak görev yapan ***dioptrik apparatus*** ve sinirsel uyaranın başlamasına öncülük eden ***reseptor apparatus*** olmak üzere iki ayrı kısımdan oluşmaktadır. Dioptrik apparatus, kornea, korneagen tabaka, kristal koni hücreleri ve primer pigment hücrelerini içerirken, reseptör aparatus retinula hücreleri ve sekonder pigment hücrelerini içermektedir.

Kornea: Göz merceği olarak hizmet veren şeffaf kütikular alandır ve her iki tarafta da konveks özellik göstermektedir. Bütünüyle ışık kırıcıdır. Özellikle sosyal yaşayan böceklerde kornea kıllı bir yapıdadır ve bu kıllar polarize ışığın algılanmasında kullanılmaktadır.

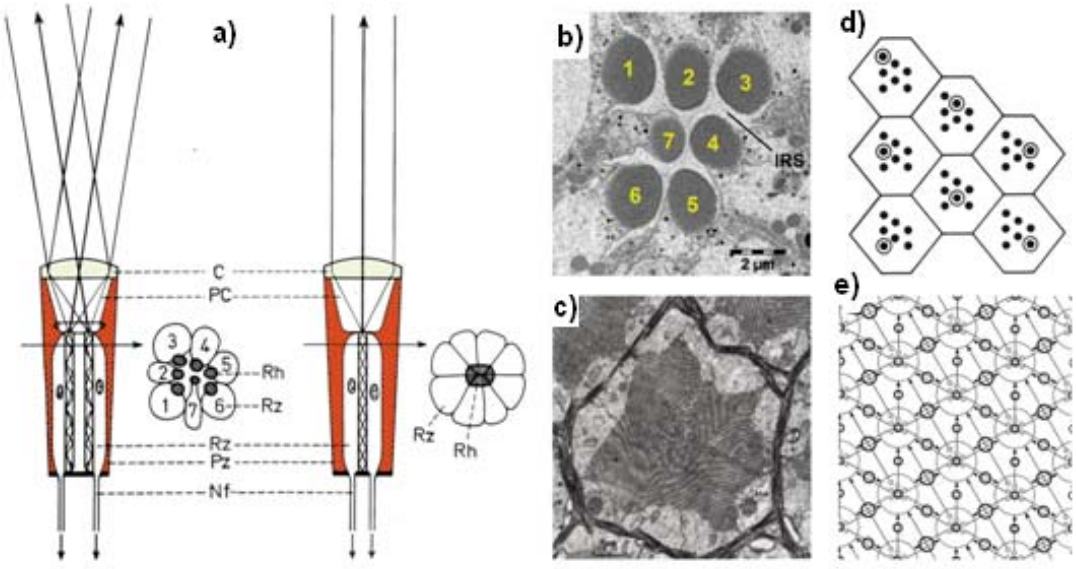
Korneagen tabaka: Korneanın altında uzanan ve korneayı salgılayan epidermal kısımdır. Korneagen hücrelerinin bulunmadığı bazı türlerde kornea kristal koni hücreleri tarafından salgılanır.

Kristal koni hücreleri: Korneagen tabakanın altında bulunan 4 semper hücresi ikinci bir lens görevi gören kristal koniyi oluşturmaktadır. Kornea ve kristal koni hücreleri birlikte ışığı her bir ommatidyumun optik ekseninin merkezine yönlendiren lens sistemini meydan getirirler.

Primer Pigment hücreleri: Kristal koni hücrelerini ve korneagen tabakayı çevrelerler. Yoğun pigment içerirler. Primer pigment hücrelerinin görevi, korneadan gelen ışığı doğrudan rabdomun üzerine düşürmek, böylece daha net bir görüntü oluşumunu sağlamaktır.

Sekonder pigment hücreleri (secreening pigments): Retinula ve primer pigment hücrelerini sararak her bir ommatidyumu kendisine optik olarak komşu olan diğer bir ommatidyumdan ayırırlar. Özellikle koruyucu ve ışığı absorbe edici pigmentler bakımından zengindirler.

Retinula Hücreleri: Ommatidyumun kaide kısmını oluşturan ve ışık uyaranını sinir impulsuna dönüştüren retinula hücrelerinin bazı türlere göre değişiklik gösterebilen hücre sayısı genel olarak 8'dir (Şekil 2.4d). Retinulanın mikrovillus taşıyan zar kısımları rabdomer olarak adlandırılırlar ve yönleri ortadaki optik eksene doğrudur. Her bir rabdomerin mikrovilluslarının yönelimi gözün derinliğine göre değişiklik göstermektedir. Rabdomerler birleşerek rabdomu meydan getirirler. Rabdomlar ışığı absorbe eden rodopsin ve metarodopsin adlı görsel pigmentler içerirler. Yapılarına göre ***serbest-açık (open), birleşik (fused)*** ve ***sıralı (tiered)*** olmak üzere 3 tip rabdom bulunmaktadır (Şekil 2.5). Rabdomların, birleşik, sıralı ya da serbest olması, fotoreseptör hücrelerinin spektral duyarlılık eğrilerinin şeklini belirlemektedir. Her bir rabdomun kendi lensine sahip olduğu apozisyon gözlerde rabdomlar birleşiktir ve böceklerin birçoğunda da birleşik rabdomlar bulunmaktadır (Land, 1997). Ancak, Diptera, açık rabdoma sahiptir (Chapman, 1998).



Şekil 2.5. a) Açık (solda) ve birleşik (sağda) rabdomun şematik görünümü. **b)** *Drosophila* ommatidyumuna ait serbest rabdomun elektron mikroskop görüntüsü. **c)** *Ephestia* ommatidyumuna ait birleşik rabdomun elektron mikroskop görüntüsü. **d)** Bir bileşik göze ait 7 faset görüntüsü. **e)** Ommatidyumlar arasındaki akson bağlantıları (Katz ve Minke, 2009'dan).

Birleşik rabdomlarda bir ommatidyumdaki bütün retinula hücreleri aynı görsel alana sahipken açık rabdomların farklı görsel alanları vardır. Birleşik rabdomlarda her bir retinula hücresi birbirine sıkıca paketlenmiş durumdadır ve rabdomerler lateral filtre gibi davranan ışık pigmentleri taşırlar. Bu filtrasyon spektral duyarlılık eğrisini, görsel pigment absorbsiyon spektrumu ile aynı tutmaktadır. Arılar birleşik rabdomlara sahiptir ve sahip oldukları 8 fotoreceptör hücresindeki rabdomerler ışığı bir noktaya yönlendiren tek bir yapı oluşturacak şekilde birleşmişlerdir (Chittka ve Wells, 2004). Serbest rabdomlarda ise farklı görsel alanlara sahip her bir retinula hücresi birbirlerinden ayırt edilebilecek kadar ayrı dururlar ve filtrasyon özellikleri yoktur. Serbest rabdomlarda olduğu gibi filtrasyon etkisinin olmadığı durumlarda spektral duyarlılık eğrisi görsel pigment absorbsiyon spectrumuna göre daha geniştir. Kelebekler ve kınkanatlıları da içine alan birçok böcek türü, birleşik ve sıralı rabdomların kombinasyonundan oluşan rabdomlara sahiptir.

2.2.2. Bileşik göz tipleri

Bileşik gözün optiğindeki spesifik varyasyonlar ve göz ve ilk optik gangliyon olan lamina arasındaki sinirsel bağlantının evrimi, böceklerde ***apozisyon, süperpozizyon*** ve ***nöral süperpozisyon*** olmak üzere 3 temel bileşik göz sınıflandırmasına yol açmıştır (Greiner, 2005; Warrant ve Dacke, 2011) Apozisyon ve neural sperpozisyon tipi bileşik gözler genel olarak diurnal böceklerde bulunurken, nokturnal yani gece aktif olan böcekler, genellikle süperpozisyon göz tipine sahiptir (Greiner, 2005).

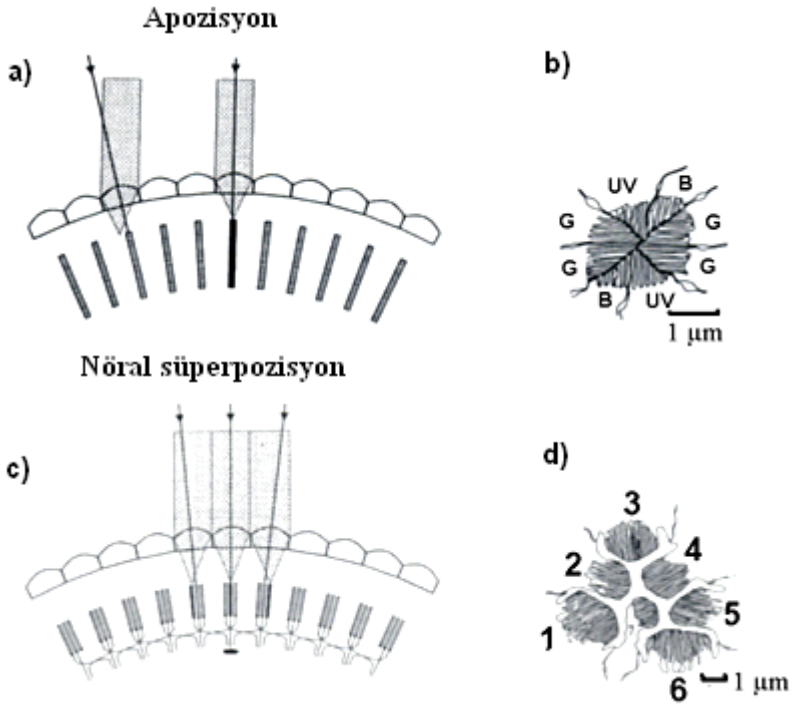
2.2.2.1. Apozisyon bileşik göz

Apozisyon gözler, karıncalar, eşek arıları, hamamböcekleri ve balarılarını kapsayan birçok böcek grubunun sahip olduğu ve böcekler arasında en yaygın olarak bulunan göz tipidir. Bu tipteki bileşik gözün avantajlarından biri, kısmi bir görüntü içerisindeki hareketi tespit edebilmesi ve bu esnada, görüntünün tümü için gerekli olan ile karşılaştırıldığında daha az bir beyinsel (sinirsel) işleme gereksinim duymasıdır. Bütün bileşik göz tiplerinde olduğu gibi, apozisyon göz tipinin yüzeyi de faset olarak bilinen küçük korneal lens yüzeylerinden oluşmakta, her bir lens ayrı bir ışık sensörü olarak görev yapmaktadır. Apozisyon gözlerde ışık, çapı oldukça küçük olan (örn: bal arılarında 20 μm) korneal lensler tarafından her bir rabdoma ayrı ayrı olarak düşürülmektedir (Şekil 2.6).

Apozisyon göz tipinin temel özelliği kristal koni hücreleri ve rabdomun birbiri ile direkt bağlantı halinde olmasıdır (Greiner, 2005). Pigment hücreleri, korneagen tabaka, kristal koni, retinula hücreleri ve dolayısıyla da rabdomu çevrelemiş durumdadır. Bu pigment hücreleri, her bir ommatidiumu birbirinden izole etmekte ve rabdom üzerine sadece korneadan dik olarak gelen ışınlar düşmektedir. Bu temel yapılanma nedeni ile apozisyon göz dizaynı parlak ışık koşullarında daha iyi bir görüş olanağı sağladığı için böcekleri diurnal bir yaşama itmektedir. Düşük ışık yoğunlukları, daha az foton yakalanması ve kullanışsız görsel sinyallere neden olacaktır. Gece aktif olmalarına rağmen içinde karınca, çekirge ve arılara ait türlerin de bulunduğu apozisyon gözlere sahip bazı böcek türlerinin görüşleri loş ışık altında bileşik gözün yapısında ortaya çıkan bazı anatomik değişiklikler ile arttırılmaktadır (Greiner, 2005).

2.2.2.2. Nöral süperpozisyon bileşik göz

Nöral süperpozisyon gözlerin tasarımı, apozisyon gözlerin tasarımı ile benzerlik göstermektedir. Bu göz tipinde de her bir ommatidium sadece kendi lensinden gelen ışığı algılar (Şekil 2.6). Bununla birlikte apozisyon göz tipinde olduğu gibi birleşik rabdoma sahip olmak yerine, rabdomlar serbest yani birbirinden ayrılmıştır ve her biri ışığı farklı yönlerden almaktadır. Klasik aposizyon gözlerde, tek bir ommatidumdan orjinlenen bütün fotoreseptör aksonları laminada tek bir sinirsel birime yansır. Bununla birlikte nöral süperpozisyon gözlerde her bir ommatidyumun altından çıkan akson demetleri, ilk optik gangliyon olan laminanın komşu ommatidyumlara karşılık gelen kısımlarına bireysel olarak dağılmadan önce 180°'lik bir dönüş yaparlar. Bu nöral dönüşün sonunda da boşlukta aynı noktaya bakan aksonların hepsi laminada aynı hücrede buluşacak şekilde sonlanır. Buna göre, lamina söz konusu olduğunda, algılanan görüntü sıradan bir apozisyon göz tarafından algılanan ile aynıdır. Aradaki tek fark gözden beyine iletilen sinyallerin (foton yakalama bakımından) 7 kat daha güçlü olmasıdır. Bu ekstra sinyalin sineğe sağladığı en önemli avantaj, düşmanlarının küçük objeleri çok iyi göremedikleri ışık koşullarında (gün batımı ve doğumu sırasında) sineklerin iyi bir görüşe sahip olabilmeleridir (Land ve Nilsson, 2008).

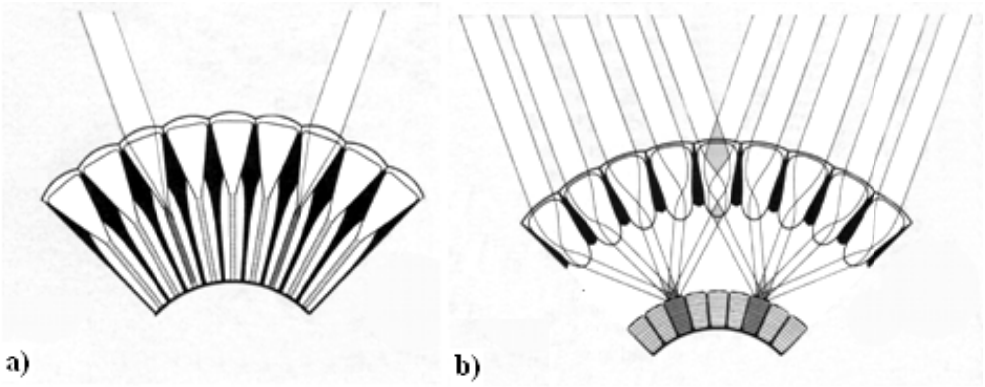


Şekil 2.6. a–b) Apozisyon ve **c-d)** nöral süperpozisyon iki gözün optik olarak karşılaştırılması. Apozisyon gözlerde her bir rabdom (gri boyalı gösterilmiştir) farklı yönlerden ışık (ok ile gösterilmiştir) alırlar **(a)** ve rabdomlar **(b),** her ne kadar 8 farklı hücrenin katılımıyla meydana gelseler de, ışık yönlendirici tek bir yapı oluşturacak şekilde birleşmişlerdir. UV, B, ve G bir arı gözünde ultraviyole, mavi ve yeşil ışığa karşı duyarlılık gösteren reseptörleri göstermek için kullanılmışlardır **(b).** Nöral süperpozisyon gözlerde tek bir noktadan gelen ışık komşu ommatidyumlardaki farklı rabdomerlere düşürülür **(c).** Aynı noktaya bakan tüm reseptörlerden çıkan aksonlar ilk optik gangliyon olan laminada birleşirler ve burada, apozisyon gözdeki gibi bir görüntü elde edilir. **d)**'de bir sineğin ommatidyumunun enine kesit gösteriminde ayrık halde duran rabdomerler gösterilmiştir (Land ve Nilsson, 2008'den).

Bu düzen "nöral superpozisyon" olarak tanımlanmıştır çünkü optik superpozisyon gözlerde olduğu gibi elde edilen son görüntüde birden çok ommatidyumun katkısı söz konusu olmaktadır. Burada gözden beyne iletilen sinyalin arttırılması sıradan bir apozisyon tip gözün rabdom çapının arttırılması ile mümkün olamaz mıydı sorusu sorulabilir. Aslında bu da bir olasılıktır ancak bu durumda rabdomun kabul açısının (acceptance angle) arttırılması, bir bütün olarak ele alındığında gözde bir çözünürlük kaybı olması anlamına gelecektir. Sineklerdeki çözümün en güzel tarafı ve kuşkusuz ki evrimleşerek günümüze gelmiş olmasının nedeni, kabul açısında bir artış olmasına gerek duyulmamasıdır. Böylesi nöral süperpozisyon tip gözlerin diğer bazı böcek gruplarında olduğuna dair kanıtlar da bulunmaktadır ancak en gelişmiş hali yine de sineklerde bulunmaktadır (bkz. Land ve Nilsson, 2008).

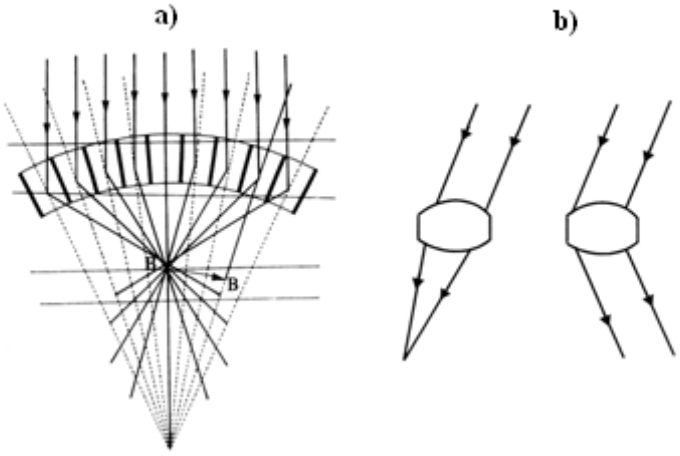
2.2.2.3. Süperpozisyon bileşik göz

Dışarıdan bakıldığında süperpozisyon ve apozisyon gözler arasında bir ayırım yapmak neredeyse mümkün değildir. Her iki göz de benzer büyüklüklere sahip fasetlerden oluşan konveks yapılar olup aynı genel dizaynın iki çeşidi olarak karşımıza çıkmaktadır. Ancak gözlerin iç anatomik yapılarına bakıldığında artık benzerliğin bittiği görülmektedir (Şekil 2.7).



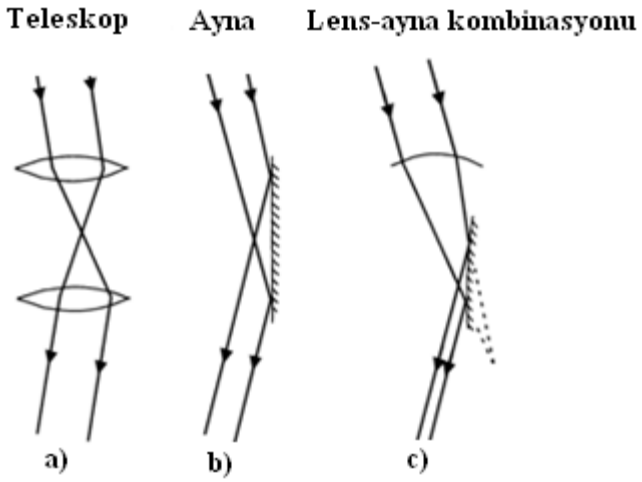
Şekil 2.7. a) Aposizyon göz ve **b)** teleskopik süperpozisyon gözün şematik görünümü (Warrant, 2008'den).

Örneğin, apozisyon gözde farklı ommatidyal birimlere bölünmüş olan retina, süperpozisyon tip bir gözde tek parça halindedir ve gözün daha derin bölgelerinde bulunmaktadır. Retina ve kornea altında bulunan optik yapılar arasında ***clear zone*** olarak isimlendirilen ve göze gelen ışınların odaklandığı bir alan vardır. Tüm süperpozison tip gözlerde optik anlamda en şaşırtıcı olan şey gözlerin retina üzerinde ve derinlerde ters ve tek bir görüntünün oluşturuyor olmasıdır. Buna göre algılanan her bir görüntü, birbiri ile çakışır bir hal almaktadır (Mazokhin- Poshnyakov, 1969). Bu durum sadece çok sayıda ve ters görüntünün oluşturulduğu apozisyon gözlerden değil aynı zamanda görüntünün ters olarak oluşturulduğu kamera tip gözlerden de farklıdır.



Şekil 2.8. a) Süperpozisyon bir gözde görüntü (B-B) oluşumunun açıklanması için Exner tarafından 1891'de çizilen ışınlar. Her bir optik öğe tarafında ışınların zig-zag şeklinde kırılmaları gerektiğine dikkat ediniz. **b)** sıradan bir lens ve süperpozisyon bir göz tarafından ışınların kırınımı. Sıradan lenslerin ışığı süperpozisyon gözdeki gibi kıramadığı görülmektedir (Land ve Nilsson, 2008'den).

Süperpozisyon tip gözlerdeki bu optik farklılık ilk olarak 1880' li yıllardaki çalışmaları ile Sigmund Exner (1891) bulmuştur. Exner, süperposizyon tip bir gözde tek ve ters bir görüntünün ancak ve ancak gözü oluşturan optik yapıların olağandan çok değişik bir biçimde davranmaları ile elde edilebileceğini göstermiştir (Şekil 2.8a). Buna göre her bir lens, sıradan bir lensten farklı olarak, üzerlerine düşen paralel bir ışık demetinden bir görüntü oluşturmak yerine her iki demeti de eksenleri boyunca tekrar yönlendirmektedirler (Land ve Nilsson, 2008, Şekil 2.8b). Exner tek bir lensin bunu yapamayacağını ancak iki lensli bir teleskopik yapının böyle davranabileceğini fark etmiş ve bu teleskopik yapının süperpozisyon tip gözlerde var olduğunu göstermiştir (***refracting superposition***) (Şekil 2.9a). 1975'de Klaus Vogt kerevitlerin ve yakın akraba grupların lensler yerine aynalarla çalışan bir sisteme sahip olduklarını tespit etmiştir (***reflecting superposition***) (Şekil 2.9b). Daha sonra ise bazı yengeçlerde diğer iki tipin bir karışımı olan üçüncü bir tip varlığı keşfedilmiştir (***parabolic superposition***) (Şekil 2.9c) (Nilsson, 1988).



Şekil 2.9. Işığı zig-zag şeklinde kırabilen 3 optik düzen. Solda iki lensten oluşan bir teleskop mekanizması, ortada ayna işlevi gören bir optik eleman ve sağda bir lens ve aynadan oluşan bir kombinasyon görülmektedir. Bu düzenler sırası ile **a)** teleskop**, b)** ayna ve **c)** lens ayna kombinasyonu süperpozisyon gözlere karşılık gelmektedir (Land ve Nilsson, 2008'den).

Diğer iki göz tipinden farklı olarak süperpozisyon göz tipinde pigment içermeyen clear zone, ışığı absorbe eden rabdom tabakasını birbirinden ayırır. Rabdomlar genellikle apozisyon gözlerle kıyaslandığında daha geniş ve daha kısadır. Sekonder pigment hücrelerinin sağladığı optik izolasyon karanlık adaptasyon süresince yoktur. Özelleştirilen optikleri sayesinde, her bir rabdom, yüzlerce ya da binlerce fasetten oluşan geniş süperposizyon lensten ışığı algılar ki bu foton yakalamayı ve böylece duyarlılığı arttırır. Artan bu foton yakalaması nedeni ile süperpozisyon göz tipi genellikle nokturnal böceklerde bulunur ve genellikle apozisyon göz tipine sahip diurnal böceklerle benzer çözünürlük gücüne sahiptirler (Land, 1984). Akşam, gün ışığının az olduğu zamanlarda süperpozisyon göze sahip olmanın oldukça büyük avantajları vardır: apozisyon göze sahip böcekler her foton yakalamasındaki artışta orantısal olarak çözünürlük kaybı bedeli öderken, süperpozisyon göz tipinde, artan duyarlılık çözünürlükte çok küçük bir azalma ile sonuçlanır (McIntyre ve Caveney, 1985). İlginç bir şekilde süperpozisyon optiği, gözleri belirli bir büyüklükle sınırlar. Süperpozisyon gözlerde mikrovillusların kısa olması nedeni ile rabdom oldukça aşağı inmiştir ve rabdom ve kristal koni arasındaki bağlantıyı, sitoplazmik uzantılar sağlamaktadır. Bu tip gözlerde sekonder pigment hücreleri, rabdomu çepeçevre sarmadığından rabdoma yatay yönde gelen hatta komşu ommatidyummlardan gelen ışınlar düşmektedir.

2.3. Böceklerde Görsel Netlik ve Bileşik Gözlerin Çözünürlük Gücü

2.3.1. Görsel netlik

1920'lerden itibaren ve özellikle de son 25 yıldır, renkli görme yetenekleri, polarize ışığı algılamaları ve çeşitli görsel objelere duyarlılıklarını içeren konularda böceklerin görsel yeterlilikleri hakkında çok fazla ilerleme kaydedilmiştir. Bununla birlikte görsel netliği içeren çalışmaların temeli çok daha erken, 1890'lı yıllardan itibaren atılmaya başlanmıştır. Exner'in 1891 yılında yayınlanan monografisi, böcek gözünün fiziksel optiği ile ilgili kapsamlı bir açıklama sunmuştur. Ancak bu konuya ilişkin detaylı bilimsel açıklamalar bu monograftan yıllar sonra, Henry Mallock tarafından 1897 yılında kısa bir çalışma ile yayınlanmıştır. Mallock bu çalışmasında şöyle demiştir:

"En iyi göz, 30 cm'lik bir mesafeden bakıldığında bir halı tezgâhında kabaca işlenmiş bir dokumanın verdiği görüntü ile aynı kalitede bir görüntü oluşturacaktır".

Mallock (1897) ayrıca gerekçeleri ile birlikte böcek gözünün görsel netliğinin zayıf olması gerektiğini ileri sürmüştür. Mallock (1897)'a göre bileşik gözün problemi, her bir ommatidyumun kendi lensine sahip olması ve gözün sınırlı alanı içerisinde yer alan çok sayıda lens nedeni ile lenslerin küçük olmasından kaynaklanmaktadır.

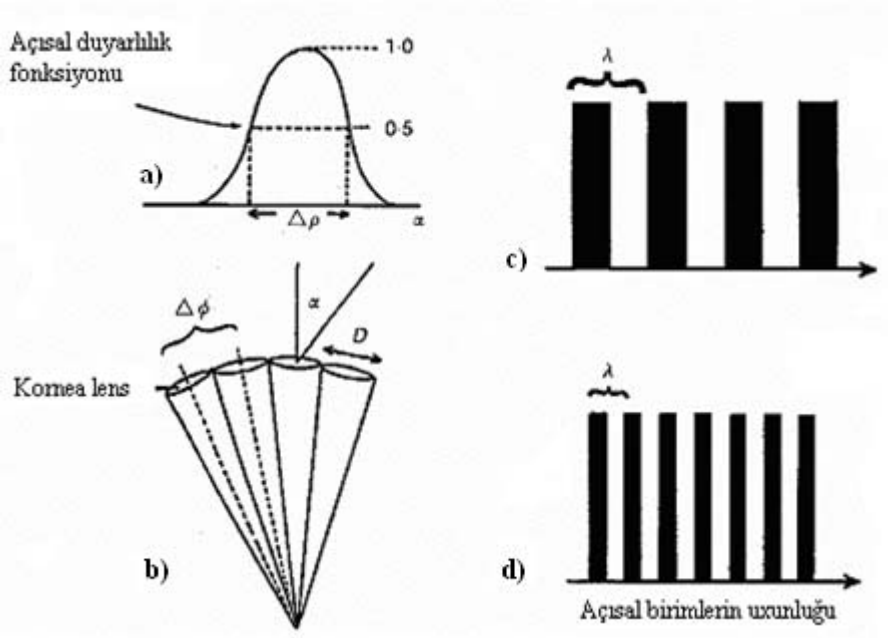
Bu çalışmaların ardından bileşik gözün fiziksel optiğine azalan ilgi, Vries ve Barlow' la 1950'li yıllarda tekrar ortaya çıkmış, bu çalışmalarla birlikte ışığın dalga yapısının bileşik göz çözünürlüğüne etkisi üzerindeki çalışmalar özellikle Kirschfeld (1976) ve Synder (1979) tarafından yeniden geliştirilmiştir. Hecht vd. (1941), insan gözünün görsel çözünürlüğünün az olan mevcut foton sayısı nedeni ile düşük ışık yoğunluklarında sınırlandığını göstermiş, daha sonra bu sınırlamanın böcek gözü çözünürlüğü için de önemli olduğu kanıtlanmıştır (Reichardt, 1966). 1950'li yıllardan itibaren çeşitli böceklerin görsel netliğini belirlemek üzere çok sayıda çalışma yapılmış, 1980'li yıllardan itibaren bileşik gözün organizasyonu ardındaki prensipler tam olarak anlaşılmıştır (bkz. Land ve Nilsson, 2008).

Üzerinde onlarca kez tartışılmış olsa da birden fazla tanımının olması nedeni ile böceklerde görsel netlik, hala çok karmaşık bir konu olarak karşımıza çıkmaktadır. Örneğin, açık bir zemin üzerinde konumlanmış daha koyu bir noktanın ayırt edilmesi ile birbirine çok yakın konumlanmış iki noktanın ayırt edilmesi ayrı ayrı bir böceğin görsel netliğini ifade etmektedir. Tek farklılık, açık bir zemin üzerindeki koyu bir noktanın algılanması, gözün kontrast duyarlılığı ile ilişkiliyken, birbirine yakın iki noktanın ayırt edilebilmesi gözün retinal yapılanması ile bağlantılıdır. Böcek fizyolojisinde, görsel netlik, çözünürlük gücü ile hemen hemen eş anlamlı olarak kullanılmaktadır (Mazokhin- Porshnyakov, 1969; Wehner, 1981).

Bir böcek için görsel netlik, bir gözün belli bir mesafeden algılayabildiği en küçük obje olarak tanımlanabileceği gibi, bir böceğin gördüğü en ince detay olarak da tanımlanmaktadır. Wehner (1981), böceklerde görsel netliği bileşik gözlerin spatiyal çözünürlük gücü olarak tanımlamıştır ki netlik ne kadar iyi ise böceklerin çevresel yapıları ayırt ettikleri mesafe de o kadar fazla olmaktadır (Land, 1997). Bütün böcekler bileşik gözlere sahip olsalar da gözlerinin dizaynında belirli farklılıklar göstermekte, bileşik gözlerin dizaynındaki bu farklılıklar ve çeşitli çevresel faktörler görsel netliği etkilemektedir (Macuda vd., 2001). Görsel netliği etkileyen en önemli faktörler aşağıda belirtilmiştir:

2.3.1.1. Ommatidyumlar arasındaki açı (Δφ):

İki ommatidyumun optik eksenleri arasındaki açı görsel netliği belirleyen temel faktörlerden bir tanesidir (Şekil 2.10). Böcekler, farklı yaşam koşullarına, uçuşlarına ya da avlanmalarına bağlı olarak birbirlerinden farklı ommatidyumlar arası açı değerlerine sahiptir. Bu açı böcek türlerine bağlı olarak 1° - 5° arasında değişiklik göstermektedir (Wehner, 1981). Bir objenin çözünürlüğü için en azından iki komşu ommatidyum gerekmektedir. Ommatidyumlar arasındaki açı ne kadar küçük olursa böceklerin çevresel objeleri algılayabildikleri mesafe de o kadar fazla olur. Ancak ommatidyum çapını azaltarak, ommatidyumların açısal yoğunluğunun sınırsız bir şekilde arttırılması, dolayısı ile ommatidyumlar arası açının düşürülmesi ile görsel netliğin sınırsız bir şekilde artacağı düşünülmemelidir. Barlow (1952), çözünürlük gücündeki böyle bir artışın, ommatidyuma gelen ışığın kırılma özelliği ile sınırlanacağını göstermiştir.



Şekil 2.10. a-d) Spatiyal çözünürlüğü içeren paremetreler. **a)** kabul açısı (Δρ) gözün kontrast duyarlılığını belirler. **b)** ommatidyumlar arasındaki açı, *D;* faset çapı, **c, d)** spatiyal frekansta farklılık gösteren iki model. λ; modelin spatiyal periyodu. d' de gösterilen model daha az periyoda sahiptir ve bu nedenle a ve c'de gösterilene göre daha yüksek spatiyal frekansa sahiptir (Dafni vd.,1997).

Böceklerdeki ommatidyumlar arası açı değerleri böceklerin farklı yaşam koşullarına göre bileşik gözlerin farklı bölgelerinde farklı değerler almaktadır. Lokal ommatidyumlar arası açı, gözün belli bir bölgesinde ölçülen açı değeri iken global ommatidyumlar arası açı, gözdeki tüm lenslerin açılarının ortalamasıdır (Jander ve Jander, 2002). Land (1997), lenslerin heksagonal düzenleri ve her bir bileşik gözün hemen hemen yarım küre şeklindeki görsel alanlarını dikkate alarak global ommatidyumlar arası açı değerlerinin oldukça doğru bir şekilde hesaplanabileceğini göstermiştir. Prensipte Δφ 'nin hesaplanması basittir. Örneğin, lokal ommatidyumlar arası açı değerlerinin ölçümünde; eğer bir bileşik gözde 45 ommatidyumluk bir ommatidyum sırası 90°'lik bir alana karşılık geliyorsa bu durumda açı değeri 2° olacaktır. Ancak ommatidyumların optik eksenleri gözün yüzeyi ile her zaman dik açı yapacak şekilde konumlanmayacağı için böylesi bir hesap ile çok kesin sonuçlar her zaman alınamamaktadır. Buna rağmen global bazı ölçümler, açı değerleri ile ilgili kullanışlı sonuçlar alınmasını sağlayabilir. 180°'lik bir alana karşılık gelen bir böcek

gözü ele alındığında bu gözün göreceği toplam görsel alan 20,626 $^{\circ 2}$'lik (derece karelik) bir alana (1° yükseklik ve 1° genişliğe sahip bir kapalı açı) karşılık gelecektir. Hekzagonal bir görüş alanı da 0.866 $\Delta\varphi^{2'}$lik bir alana karşılık gelmektedir ki buradaki $\Delta\varphi$ hekzagonların merkezleri arasındaki açısal ayırım değeridir. Buna göre, herhangi bir çakışma olmamak koşuluyla bir yarı kürelik alana karşılık gelecek ommatidyum sayısı $N= 23818/\Delta\phi^2$ ya da ommatidyumlar arası açı $\Delta\varphi= (23,818/n)^{1/2}$ olacaktır (Jander ve Jander, 2002). Elde edilen $\Delta\varphi$ değeri, 3000 ommatidyuma sahip *Musca domestica'*da $\Delta\varphi$=2.8°, 700 ommatidyuma sahip *Drosophila melanogaster*'de ise 5.8° olmaktadır ki bu değerlerler diğer yöntemlerle ölçülmüş değerlere çok yakındır.

2.3.1.2. Kontrast duyarlılığı (ΔI)

Kontrast duyarlılığı bir gözün farklı ışık şiddetlerini algılayabilme yeteneği olarak tanımlanır ve genellikle bir gözün ayırt edebildiği iki ışık şiddeti arasındaki minimal farklılığın yüzdesi olarak ifade edilir (ΔI). Oran $(100.\Delta I/I)$ ne kadar küçükse kontrast duyarlılığı da yani bir gözün algılayabileceği şiddet farklılıkları da o kadar küçük olur. Kontrast duyarlılığı yaklaşık bir tahmin verebilen davranış deneyleri ile hareketli bir böcek gözünde optomotor bir yanıta neden olan siyah-beyaz bir modelin bandları arasındaki minimal şiddet farklılıkları olarak hesaplanabilse de kontrast duyarlılığının belirlenmesinde en kesin yol elektrofizyolojik deneylerdir (Land ve Nilsson, 2008'den).

Bir objenin görülebilecek en küçük boyutu görsel hücrelerin kontrast duyarlılığına bağlıdır. Ancak direkt olarak gözün çözünürlük gücü ile ilgili değildir. Bir objeyi görebilmek için yani bir objenin varlığının yokluğundan ayırt edilebilmesi için aslında çok güçlü bir çözünürlük gücüne gerek yoktur. Örneğin, bir böcek avlayacağı küçük bir böceği birkaç metre uzaklıktan dahi görebilir hatta avları gördükleri görsel açı değeri ommatidyumlar arası açı değerinden bile daha küçüktür. Ancak aynı böcek aynı uzaklıkta birbirine yakın iki av arasında düşük görsel netlik nedeni ile bir ayırım yapamayabilir. Bir ommatidyumun görsel alanında siyah bir noktanın varlığı, ommatidyum üzerine düşen ışık miktarını azaltır ve bu durum bir böceğin bir objeyi görebilmesi için yeterli bir durumdur. Gözün kontrast duyarlılığı yani obje ve zemin

arasındaki kontrast ne kadar yüksekse, bir böceğin objeyi görebileceği mesafe o kadar büyük olur.

Tek bir ommatidyumun/fotoreseptörün görsel alanının açısal büyüklüğü (acceptance angle) kontrast duyarlılığını belirleyen en önemli faktörlerden bir tanesidir (Şekil 2.10). Küçük ommatidyumlar daha az ışık absorbe ederler ve bu nedenle büyük ommatidyumlara göre daha düşük ışık yoğunluklarını algılarlar. Bu durum kontrast duyarlılığını etkilemektedir çünkü iki komşu ommatidyum arasında parlaklıktaki küçük farklılıklar büyük farklılıklar kadar güvenilir bir şekilde ölçülemezler. Bu nedenle çözünürlük, kontrast duyarlılığı iki ommatidyum arasındaki yoğunluk farklılıklarını algılayabilecek kadar büyük olduğunda daha iyidir. Ommatidyumların görsel alanlarının sınırlı olması ayırt edilecek olan nesnenin görüntüsünü bulanıklaştırdığı için, kontrast duyarlılığı görsel alanın büyüklüğü artarken azalır. Görsel alanın büyüklüğüne ek olarak rabdomerin çapı, korneanın rabdoma olan uzaklığı (focal lenght) ve ommatidyumun büyüklüğü gibi özellikler de kontrast duyarlılığını, dolayısıyla da görsel netliği belirleyen önemli faktörlerden bazılarıdır. Korneanın rabdoma olan uzaklığı ne kadar büyük olursa görsel netlik o kadar iyi olur.

2.3.1.3. Ommatidyum/faset çapı (D)

Böceklerde görsel netliği belirleyen diğer bir faktör de ommatidyum çapıdır (*D*). Bir bileşik gözde ommatidyum çapındaki artış ommatidyumun foton yakalama kapasitesini arttırarak o gözün duyarlılığını da arttırmaktadır ancak eğer gözün şekli ve büyüklüğünün değişmediği var sayılırsa bu durumda $\Delta\varphi$ değeri artacak ve bu da gözün görsel netliğini azaltacaktır. Bu nedenle Arthropod gözlerinde görsel netliğin diğer bölgelerden daha iyi olduğu özel bazı netlik bölgeleri gelişmiştir (Rutowski vd., 2009). Bu bölgelerde $\Delta\varphi$ değerinin küçük olmasının yanı sıra *D* değeri de daha büyüktür (Land ve Nilsson, 2008).

Diğer taraftan nokturnal ve/veya krepeskular türler bileşik gözlerindeki yapısal değişiklikler ile düşük ışık koşullarında diurnal olanlarla karşılaştırıldıklarında, çözünürlükte bir düşüş pahasına, daha fazla bir duyarlılık sergilemektedir. Örneğin, diurnal arı türleri ile karşılaştırıldığında nokturnal bir arı olan *M genalis*'in iki kat daha

büyük ommatidyum çapına ve 4-5 kat daha büyük rabdom çapına sahip olduğu ortaya çıkmıştır. Bu farklılık da nokturnal olan bu türe düşük çözünürlük pahasına 27 kat daha fazla bir ışık duyarlılığı sağlamaktadır.

2.3.1.4. Foveanın bulunulurluğu ve yeri

Netlik bölgeleri (acute zones), bileşik gözlerde büyük fasetlere sahip yoğun bir şekilde paketlenmiş ommatidyumlardan oluşmuş bir bölgedir ve omurgalılarda foveaya karşılık gelmektedir (Lehrer, 1998)**.** Dafni ve Kevan (1995), böcek gözlerindeki bu tarz özelleşmelerin farklı habitatlara adaptasyonların ve farklı ekolojik gereksinimlerin bir sonucu olabileceğini ileri sürmüşlerdir. Bileşik gözlerde olabilecek zayıf çözünürlük netlik bölgelerinin genişletilmesi ile arttırılabilir. Netlik bölgeleri farklı böcek türlerinde farklı yerlerde bulunmaktadır. Örneğin, hızlı hareket eden ve besin arama gezilerine çıkan arı ve kelebek gibi böceklerde netlik bölgeleri anteriorda yer alırlar. Bal arısı işçilerinin bileşik gözlerindeki ommatidyumlar arası açılar yatay yönde gözün ön bölgesinde en küçük iken gözün ortasına ve yanlarına doğru artış gösterirler. Dikey yönde ise ommatidyumlar arası en küçük açı gözün orta hattı civarında bulunurken dorsal ve ventral kutuplara doğru bir artış gözlenir. Açıda gözlenen bu dereceli durum bir tanesi merkezi frontal görsel alanda diğeri de gözün orta hattı civarında bulunan potansiyel olarak daha iyi görsel netliğin sağlandığı iki alan oluşturur.

2.3.1.5. Göz ve vücut büyüklüğü

Yapılan çalışmalarda toprak yaban arılarının bileşik gözlerindeki çözünürlüğün balarılarına göre %25 daha iyi olduğu gösterilmiştir (Srinivasan ve Lehrer, 1988). Yaban arılarının gözlerinin yapısı hakkında çok fazla bilgi bulunmasa da bu farklılığın iki tür arasındaki büyüklük farklılıklarının bir sonucu olduğuna karar verilmiştir. Yaban arıları bal arılarından daha büyüktür ve daha büyük gözlere sahiptirler. Her iki tür de aynı optik organizasyona sahip olsalar bile büyük gözün daha büyük fasetlere sahip olması ve mükemmel bir çözme gücü sağlaması olasıdır (Zollikofer vd., 1995). Son zamanlarda Zollikofer vd. (1995) *Cataglyphis* türleri karıncalarının vücut büyüklüğü farklılıklarının optik özellikleri üzerinde etkisini araştırmış ve büyük karıncaların küçük karıncalara göre daha yüksek görsel netliğe sahip olduğu sonucuna varmıştır. Daha

büyük karıncalar daha fazla ommatidyuma sahip olduğundan ommatidyumlar arasındaki açılar daha küçük olacak ve bunun sonucu olarak da daha net bir görüntü ortaya çıkacaktır.

Ancak, pek çok böcekte görülen ve yarıküresel bir görüş alanına sahip yarıküresel bir gözün evrimsel süreç içerisinde vücut büyüklüğündeki artışa paralel olarak çapını arttırdığı ancak ommatidyum sayısının değişmediği bir senaryo ele alındığında, böylesi bir durumda gözün yüzey alanı 4 katlık bir artış gösterirken D iki kat artacak, $\Delta\varphi$ ise vücut büyüklüğündeki bu artışa bağlı olarak bir değişiklik göstermeyecektir. Bu gibi bir durumda, $\Delta\varphi$ değişmeyeceği için büyük ve küçük gözlerin görsel netlikleri arasında çok az bir farklılık olması beklenecek, daha büyük gözdeki daha büyük faset çapı daha iyi bir duyarlılık anlamına gelecektir. Gerçekte gözlenen durumda ise göz büyüklüğünün, bileşik göz yapısı ve performansı üzerine çok büyük bir etkisinin olduğu ve büyük vücutlu böceklerin küçük vücutlu böceklere göre daha keskin bir görüşe sahip olduklarıdır (Zollikofer vd., 1995; Jander ve Jander, 2002; Spaethe ve Chittka, 2003).

Böceklerde görsel netliğin belirlenebilmesi için anatomik, nörofizyolojik ve davranışsal olarak 3 farklı metod kullanılmaktadır: Anatomik metodta netliği tespit etmek için lens çapı ve ommatidyumlar arası açı ölçülür (Land, 1997). Nörofizyolojik metotta optik lob ve ilişkili görsel yapılarda bulunan sinirlerin vermiş oldukları yanıtlar kaydedilir (Catton, 1998). Davranışsal metotta ise optomotor refleks ve ayırt etme davranışı ile netlik belirlenir (Srinivasan ve Lehrer, 1988). Netliğin davranışsal yaklaşımı fizyolojk yaklaşımla büyük oranda uygunluk gösterse de böceklerde netliği ölçmek için bu tarz çalışmalar çok azdır. Ayrıca anatomik ve fizyolojik yaklaşımlar görsel performans konusunda kuramsal bir yaklaşım sağlarken davranışsal ölçümler böcek görsel sisteminin bütün kapasitelerine bir değer biçmektedir.

2.3.2. Bileşik gözlerde çözünürlük ve duyarlılık arasındaki uzlaşı (trade-off)

Herhangi bir optik sistem için farklı koşullardaki çözünürlük gücü sadece görsel hücrelerin sayısı ve büyüklüğü ile ilgili değil, komşu ommatidyumların görsel alanları

arasındaki ilişki, ommatidyumlar arasındaki nöral bağlantıların özellikleri ve pigment izolasyonuna bağlıdır. "İyi bir göz" farklı ışık koşullarında iyi bir çözünürlüğe sahip olan göz olarak tanımlanabilir ki çözünürlüğü sağlayan da gözdeki anatomik özelliklerdir. Böylesi bir gözde ilk aranacak özellik 3 nedenden dolayı gözün büyük olması gerekliliğidir. Kırınımı aza indirmek, uygun foton sayısını algılayabilmek ve loş ışık altında kontrast algılanmasını sağlamak için geniş bir lense ihtiyaç vardır. Büyük bir göz hem çözünürlük hem de duyarlılık konusunda daha avantajlı olacaktır ki iyi bir görüşe ihtiyaç duyan hayvanlarda evrimsel olarak büyük göze sahip olma eğilimi olduğunu görmek şaşırtıcı değildir. Şahin gibi kuşlar ve yusufçuk gibi hızlı uçan ve bu esnada avlanan böcekler iyi bir çözünürlüğe sahip olmak için büyük gözlere sahip iken kediler, baykuşlar ve güveler göz büyüklüğünü duyarlılıklarını arttırmak için kullanmaktadır. Bazı derin denizlerde avlanan hayvanların, hem iyi bir çözünürlüğe hem de duyarlılığa sahip olmak zorunda oldukları için, çok büyük gözlere sahip olmaları çok normaldir. Şu ana kadar bilinen en büyük göz bir derin deniz mürekkepbalığında görülen ve 40 cm çapa sahip gözdür (bkz. Land ve Nilsson, 2008'den).

Diurnal ve nokturnal yaşama adapte olmuş gözler arasında görülen farkların başında lensin büyüklüğü (böcekler söz konusu olduğunda ommatidyum çapı, D) ve reseptörlerin ışık kabul etme açıları ($\Delta\rho$: acceptance angle) gelmektedir. İnsan gözü nispeten küçük göz bebeklerine sahiptir ve F-sayısı (f/D) gün ışığında tespit edilen 8 ile gece tespit edilen 2 değerleri arasında değişiklik göstermektedir. Arılar gibi diurnal böceklerde tipik olarak F-sayısı 2'dir. Balıklarda ve diğer nokturnal omurgalılarda bu değer 1'e yakın iken güveler ve istakozlar gibi bazı arthropodlarda 0,5 kadar düşük bir değer olabilmektedir (Land ve Nilsson, 2008'den). Görüntü parlaklığının $(1/\text{F-sayısı})^2$ ile değiştiği göz önüne alınırsa, gece koşullarındaki bir karides gözünün gündüz koşullarındaki bir insan gözüne oranla 256 kat daha fazla ışık yakalama gücü olduğu ortaya çıkmaktadır. Diurnal bir gözde, gündüz ışık koşulları için gerekli olandan daha büyük bir göz bebeğine sahip olmasının bir avantajı yoktur. Ancak karanlık koşullarda yüksek çözünürlük kullanılabilir bir algı olmayacağı için fazla sayıda foton yakalanması önemli hale gelecektir ki bu da göz lensinin mümkün olduğu kadar büyük olmasını gerektirmektedir (Land ve Nilsson, 2008'den).

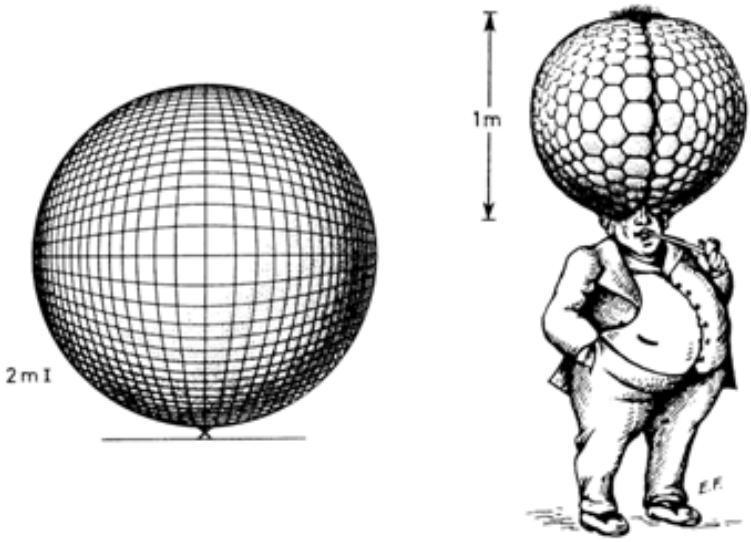
Gün ışığı koşullarında foton sayısı fazladır ve bu koşullarda reseptörlerin dar olması daha avantajlıdır. Çünkü bu özelliğe sahip bir göz belli bir görsel çözünürlük için küçük bir fokal uzunluğa sahip olabilecektir. Reseptör çapı için 1 μm gibi bir alt sınır olduğu için fokal uzunluklar da çok küçük değerlerde olamamaktadırlar. Bu nedenle de ışık koşullarında bir gözün sahip olması gereken minimum bir büyüklük boyut değeri vardır. Karanlık koşullarda geniş reseptörler tercih edilirler çünkü geniş reseptörler foton yakaladıkları Δρ değerini arttırmaktadır. Buna göre belli bir büyüklüğe sahip bir gözde eğer duyarlılık arttırılıyor ise bu durumda çözünürlük teorik olarak azalacaktır. Ancak loş ışık koşullarında çözünürlük kullanılabilir bir özellik değildir ve bu nedenle de çözünürlük ve duyarlılık arasındaki uzlaşı daha geniş reseptörleri tercih edecektir. Çözünürlük ve duyarlılık arasındaki bu fedakarlık ile baş etmenin en akılcı yolu küçük reseptörlere sahip olmak ancak bu reseptörleri karanlık koşullarda birleştirmektir ki aslında omurgalı gözlerinde görülen durum da budur. Böcekler ise bu durumu farklı tipte bileşik gözlerle çözmüşlerdir.

2.3.2.1. Apozisyon gözlerde çözünürlük ve duyarlılık

Herhangi bir göz için, beyin tarafından algılanan bir görüntünün çözünürlüğü o gözün örnekleme frekansı (υ_s) ve spatiyal kesim sıklığı (spatial cut-off frequency) (υ_{co}) ile temsil edilen optik kalite tarafından belirlenmektedir. Rabdom oluşumuna katılan reseptör hücreler genellikle farklı spektral ve polarizasyon yanıtları verseler de bunların hepsi ortak bir görsel alan paylaşmaktadır. Buna göre görüntünün nasıl örneklendiğini belirleyen şey ommatidyumlar arasındaki açıdır ($\Delta\varphi$) (bkz. Land ve Nilsson, 2008'den).

Böcek görüşünü zayıf kılan en önemli özellik kırınım olayıdır. Bileşik gözler kamera tipi gözler ile karşılaştırıldıklarında çok küçük lenslere sahiptirler. 25 μm'lik bir lens çapı açısal değer olarak 1°'den biraz daha geniş boyutta bir kırınım halkası meydana getirir ve bu nedenle de derece başına 1 devirden büyük olan spatiyal frekansları çözemezler. 1° kabaca kol uzunluğu ile karşılaştırıldığında parmak ucundaki ırnağın boyutudur. Bir arının görüşünü oluşturan pikseller de bu boyuttadır. İnsan güzünün netliği bakımından düşünüldüğünde bu değer çok iyi bir değer değildir.

Bir optik alet üreticisi olan Henry Mallock, 1890'lı yıllarda böcek görüşü ile ilgili yazdığı bir kitapta insanla aynı çözünürlüğe sahip bir böcek gözünün boyutları için 20 metreden daha büyük çapta bir bileşik göz tasvir etmiştir (Şekil 2.11) Bunun nedeni çok açıktır. İnsan gözü sahip olduğu ileri çözünürlüğü gün ışığındaki 2 mm'lik gözbebeği çapı ile sağlamaktadır ki bu değer arının lens çapından 80 kat daha fazladır. Arının insan gibi bir çözünürlüğe sahip olması için tüm lenslerin bu çapta olması ve görüntüdeki tüm detayların algılanabilmesi için reseptörlerin insan foveasındaki gibi belli uzaklıklarda konumlanmaları gerekmektedir.



Şekil 2.11. İnsan gözü çözünürlüğüne sahip bileşik gözlerin büyüklükleri (Land ve Nilsson, 2008'den).

Kirschfeld (1976) 20 metre çaptan daha fazla bir değer veren bu hesaplamanın bir miktar hatalı olduğunu ileri sürmüştür. Ancak burada önemli olan nokta bileşik gözlerin kırınımdan dolayı evrimsel açıdan bir çıkmaza girmiş olmalarıdır. Tek bir lense sahip kamera tipi bir gözde çözünürlüğün arttırılması için sadece tek bir lensin daha geniş olması gerekmekte iken bileşik gözler söz konusu olduğunda tüm lenslerin çaplarının artması gerekir ki göz büyüklüğü de bu oranda artacaktır. Sonuçta, çözünürlük, kamera gözlerin boyutları ile lineer bir şekilde artarken bileşik gözler çözünürlüğün karesi oranında artış göstermektedir. Bu açıdan bakıldığında Odonatların

göz büyüklüğü açısından olabilecek en üst sınıra ulaştıkları görülmektedir. Bu gruba dâhil olan böceklerin göz çapları 8 mm ya da daha büyüktür, 30.000 kadar faset içerebilirler ve en net bölgelerinde 0,25°lik bir değerde çözünürlüğe sahip olabilirler. Ancak bu değer, aynı çapa sahip kamera tipi gözün sahip olduğu çözünürlük değerinden hala çok düşüktür. Tüm bu anlatılanlar apozisyon tipteki bir bileşik gözün çözünürlüğünü arttırmasının oldukça zor olduğunu göstermektedir. Bu nedenle de farklı yaşam tarzlarına sahip Arthropodlar göz büyüklüğü dışında gözlerinin değişik bölgelerinde farklı ommatidyumlar arası açı değerleri ve faset çaplarına sahip olarak ekstra bir çözünürlük yeteneği elde etme yoluna gitmişlerdir.

Apozisyon tip bir gözün duyarlılığı (S) kamera tipteki bir gözde olduğu gibi hesaplanmaktadır (Land ve Nilsson, 2008'den):

$$S = 0{,}62D^2\,\Delta\rho^2$$

D: Lens çapı, Δρ: rabdomun kabul açısı

Her ne kadar insandaki *D* değeri herhangi bir böcekteki değerden yaklaşık olarak 100 kat daha büyük olsa da, Δρ değeri böcekteki 1,5° değerinden yaklaşık 100 kata daha küçüktür ve bu nedenle de insan ve böceklerin S değerleri çok benzerdir. Buna göre apozisyon bir göze sahip bir böceğin aktif olabileceği aydınlanma aralığı konilerini kullanan bir memelinin aktif olabileceği aralık ile uygunluk gösterecektir. Memeliler farklı koni tiplerinden gelen sinyallerin birleştirilmesi ile çok daha düşük ışık şiddetlerinde de görebilmektedirler ancak bu işlem çözünürlüğü çok büyük oranda düşürmektedir. Memelilerdeki gibi bir sinyal birleştirme bazı böceklerde var olsa da bu sürece katılan ommatidyum sayısı görece olarak çok azdır.

Duyarlılıkla ilgili bir tartışma yapılırken "adaptasyon" kelimesi iki şekilde açıklanmaktadır. Farklı tip gözler, gündüz ve gece gibi yüksek veya düşük aydınlanmaya sahip ortamlarda sürekli olarak iş görmeye adapte olabilir ya da aynı tip bir göz, optik yapısındaki geri dönebilir ve geçici değişiklikler vasıtasıyla karanlık ya da aydınlık ortama adapte olabilir. İki uç ışık koşuluna uyumu ortaya koymak için, sığ ve derin sularda yaşayan iki organizmaya ait iki ayrı bileşik göz ommatidyumunu incelediğimizde, derin sularda yaşayan organizamanın, daha geniş rabdom çapından

dolayı ortaya çıkan daha büyük kabul açısı nedeni ile daha büyük *D* ve Δρ değerlerine ve daha fazla duyarlılığa sahip olması beklenecektir. Bu türde yüksek duyarlılığa sahip olmak için ödenen ve çözünürlükteki azalma şeklinde ifade edilen bedel oldukça yüksek olacaktır. Diğer göz tiplerinde olduğu gibi burada da çözünürlük ve duyarlılık arasında bir çatışma söz konusudur.

2.3.2.2. Süperpozisyon gözlerde çözünürlük ve duyarlılık

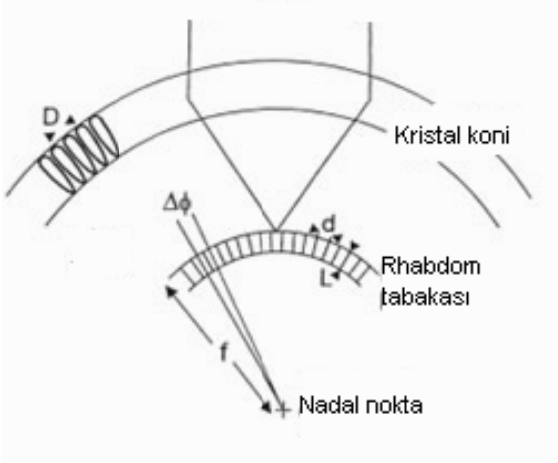
Süperpozisyon gözlerde de görsel netlik temel olarak ommatidyumlar arası açı değerleri ile belirlenmektedir. Ancak, apozisyon gözden farklı yapısal özellik sergilemeleri bu göz tipinde görsel çözünürlüğün oldukça düşük olmasına neden olmuştur. Süperpozisyon gözlerdeki çözünürlük gücü, ışığa adaptasyon derecelerine bağlıdır. Örneğin, karanlığa adapte olmuş bir gözde, sekonder pigment hücreleri öyle konumlanmışlardır ki, bu konuma bağlı olarak bir ommatidyuma ışık sadece kendi korneal lensinden değil aynı zamanda komşu ommatidyumların fesetlerinden de girmektedir. Bu nedenle retinal görüntü ışığa adapte bir gözle kıyaslandığında daha belirsiz olacak ve daha az kontrast içerecektir. Aynı noktaya ait çok sayıdaki görüntü birbiri üzerine bindirildiği için oluşan retinal görüntünün kenarları keskinliğini kaybeder ve göze giren büyük ışık miktarı görüntü kontrastında azalmaya neden olur. Ancak aydınlık adaptasyonda sekonder pigment hücreleri uniform olarak dağılım gösterdiğinden ve komşu ommatidyumların rabdomları birbirlerinden izole olduğundan süperpozisyon gözün çözünürlük gücü de artacaktır. Örneğin, diurnal bir tür olan *Macroglossum stellatarum* süperpozisyon bir görüşe sahip olmasına rağmen apozisyon göze sahip bir kelebek olan *Rhopalocera* kadar çiçekleri bulmada başarılı bir performans sergilemektedir. Süperpozisyon gözlerde ommatidyumlar arası açı değerleri, bütün gözde sabit kalmış, bu da apozisyon gözlerin aksine süperpozisyon gözlerin çözünürlük gücünü, bütün göz bölgelerinde eşit kılmıştır (Land ve Nilsson, 2008).

Süprepozisyon tip bir gözün optik yapısı Şekil 2.12.'de gösterilmiştir. Bu tip gözlerde görüntü oluşumu mekanizmasına özgü olan özellik, nodal noktanın (ışınların sapmadan geçiş yaptıkları nokta) kırınım merkezinde bulunması ve fokal uzunluğun görüntünün merkezine olan uzaklık olarak tanımlanmasıdır. Bu durum fokal uzunluk (*f*)

hesaplanmasında kullanılan aşağıdaki eşitlikle uygunluk göstermektedir (Land ve Nilsson, 2008'den);

$$O/\ U=\alpha= I/f$$

O ve *I* obje ve görüntü büyüklüklerini, *U* objenin uzaklığını ve α da objeden ya da görüntüden nodal noktaya düşen radyan cinsinden görsel açı değerini ifade etmektedir. Ommatidyumlar arası açı (Δφ) *s*/*f* ile hesaplanmaktadır ki burada *s* rabdomların arasındaki mesafeyi tanımlamaktadır.



Şekil 2.12. Süperpozisyon göz tipinin optik yapısı. D: faset çapı, f: fokal uzunluk, d: rabdom çapı, L, rabdom uzunluğu Δφ: ommatidyumlar arası açı (Land ve Nilsson, 2008).

Yukarıda da açıklandığı gibi süperpozisyon tip bir gözde, görüntü oluşumuna katılan çok sayıdaki ışık demetinin reseptör düzeyine doğru bir şekilde iletilebilmesindeki zorluk nedeniyle geçmişte bu tip gözlerin düşük çözünürlüğe sahip oldukları düşünülmekte idi. Ancak son yapılan çalışmalarda buna ters düşen durumların varlığı ortaya konmuştur. Gün içinde ve gece farklı zamanlarda aktif olan bok böcekleri ile yapılan bir çalışmada McIntyre ve Caveney (1985), gündüz aktif bir tür olan *Onitis belial'*de görüntü oluşumu esnasında herhangi bir noktanın görüntüsü için 50 optik elemanın birlikte iş gördüğünü, nokturnal bir tür olan *O. aygulus*'da ise bu sayının 300'e yakın olduğunu tespit etmişlerdir. *O. belial* için hesaplanan kabul açısı değeri (Δρ=2.2°), pek çok apozisyon tip gözdeki değerlerle kıyaslanabilir niteliktedir. *O. aygulus* için hesaplanan Δρ=3.0° değeri dahi böylesine büyük bir lense sahip bir göz

için çok etkileyici bir değer olarak kabul edilmiştir. Avustralya güvesi (gündüz uçan) *Phalonidies tristifica*'da görüntü niteliği, gözün kendi optiğini retinayı ve retina üzerindeki objeyi görmek için kullanan oftalmoskopik metodlarla direk olarak incelenmiş sonuç olarak Δρ, kabul açısının 1.58° olduğu gözlemlenmiştir. Bu da bu değerdeki bir kabul açısına sahip bir süperpozisyon gözün elde ettiği görünü niteleğinin oldukça iyi olduğu anlamına gelmektedir.

Göz büyüklüğü açısından ele alındığında süperpozisyon tip gözler apozisyon tip gözlere oranla daha yüksek bir duyarlılığa sahiptir. İki göz tipi arasındaki duyarlılık farkını ölçmek için aynı çözünürlüğe ve aynı boyuta sahip iki göz ele aldığımızda bu iki gözün duyarlılıklarına dair hesaplamalar Tablo 2.1.'de verilmiştir. Tabloda verilmese de varsayılan ve gerçekçi değerlere yakın diğer özellikler ise şunlardır; süperpozisyon tip gözdeki efektif bölge 10 fasetten oluşmaktadır ve apozisyon gözün fokal uzunluğu 0.1 mm'dir. Bu hesaplamadan çıkan sonuca göre süperpozisyon göz, kendisi ile aynı büyüklükteki apozisyon göze oranla 100 kat daha fazla duyarlılığa sahiptir. Daha geniş gözlere ve gerçek anlamda nokturnal yaşam tarzına sahip güvelerde ve kınkanatlılarda bu değer 1000 kata kadar çıkabilmektedir (bkz. Land ve Nilsson, 2008'den).

Tablo 2.1. Aynı boyut ve çözünürlüğe sahip apozisyon ve süperpozsyon gözlerde duyarlılık hesaplanması (Land ve Nilsson, 2008).

Parametre	Apozisyon	Süperpozisyon
Göz çapı (r)	1 mm	1 mm
Ommatidyumlar arası açı ($\Delta\Phi$)	2° (0.035 rad)	2° (0.035 rad)
Fokal uzunluk (f)	0.1 mm	0.1 mm
Reseptör ayırımı (süperpozisyon: $s=f\,\Delta\Phi$)	-	17.5μm
Reseptör çapı (süperpozisyon: $d=s$)	-	17.5μm
(apozisyon: $s=f\,\Delta\rho$, $\Delta\rho=\Delta\Phi$)	3.5μm	-
Apertüre (apozisyon: $D = r\,\Delta\Phi$)	35 μm	-
(süperpozisyon: A = 10 Faset çapları	-	350 μm
Duyarlılık $S = 0{,}62D^2\,\Delta\rho^2$	0.93 μm^2	93 μm^2

2.4. Böceklerde Görsel İletim ve Görüntü Oluşumu

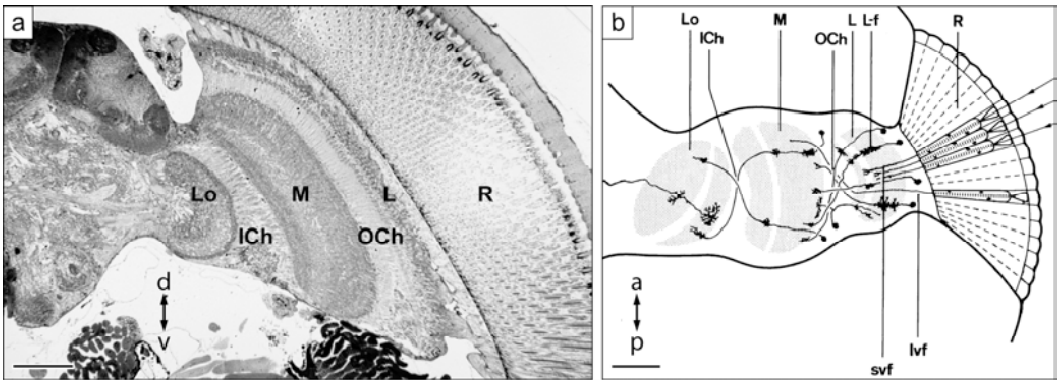
Bileşik gözlerin nasıl iş gördüklerine dair bilgilerin anlaşılması 1665'de Robert Hook'un bir erkek sinek gözüne ait yaptığı çizimden iki yüzyıl sonraya rastlamaktadır. Bir böcek gözünün optik düzeni ile ilgili ilk gözlemler Antoni van Leeuwenhoek tarafından yapılmıştır ve yaptığı gözlemler 1960'lara kadar çözülemeyen bazı anlaşmazlıklara sebebiyet vermiştir. Wehner (1981)'den alınan aşağıdaki metin 1695 yılında yayınlanan ve Leeuwenhoek tarafından Royal Society of London'a yazılan bir mektuptan alınan kendi ifadeleridir;

"Geçen yaz mikroskobum ile bir böcek korneası inceledim. Böceğin korneasını objektifinden küçük nesnelerin incelenmesi esnasında kullandığımdan daha uzak bir mesafede olacak şekilde konumlandırdım. Daha sonra yanan bir mum ışığını belli bir mesafeden aşağı-yukarı hareket ettirmek sureti ile ışığı korneaya düşürdüm. Mikroskoba baktığımda gördüğüm şey yanan muma ait ters ve çok sayıda görüntü idi; tek bir görüntü değil ama yüzlerce görüntü".

1870'li yıllarda başlayan histolojik çalışmalar pek çok apozisyon tip gözde her bir ommatidyumda bulunan 8 tane reseptör hücrenin birbirlerine bakan yüzeylerinde ve merkezde oluşan ve rabdom olarak isimlendirilen tek bir yapıya katkı sağladıklarını göstermiştir. Çok daha sonraları (1950'lerde) bu yapının çok sayıda mikrovilluslardan oluşan fotoreseptif bir membran olduğu tespit edilmiştir.

Optik olarak her bir ommatidyumun çalışma prensibi şu şekildedir; kristal koni hücreleri ve korneanın birlikte meydana getirdiği lens sistemi ışığı kırarak, ışığın merkezi olarak konumlanmış bir yapı olan rabdoma odaklanmasını sağlar. Işık enerjisi rabdomun yapısında bulunan rodopsinlerde bir değişime neden olur. Yeterli derecede rodopsin molekülü uyarıldığı zaman retinular hücrelerde depolarizasyon meydana gelir ve sinirsel bir impuls oluşturulur. Bundan sonra uyartının beyne iletilmesi ve beynin de bu uyartılara cevap vermesi gerekmektedir. Retinula hücrelerinden çıkan sinir lifleri beynin protoserebrum bölgesinde bulunan ve görme ile ilgili bölgesi olan optik lopta birleştirilir. Optik lop göz ve beyin arasında bağlantıyı sağlar ve gözden gelen sinyallerin yorumlandığı yerdir. Optik lopta görme işleminin gerçekleştirildiği histolojik olarak birbirlerinden ayrılabilen üç farklı bölge bulunmaktadır; ***lamina***, ***medulla***, ve

lobula (Şekil 2.13). Lamina ve medullada görsel bilgilerin yorumlandığı tonik ve fazik kanal olmak üzere iki tip kanal bulunmaktadır. Bu kanallar sinir gruplarından oluşmuş filtrelerdir. Tonik kanallar rengin ve bir objenin yerinin ve büyüklüğünün belirlenmesinde fonksiyonel iken fazik kanallar rengi algılayamazlar ve kenar oriyentasyonlarına duyarlı sinirlere sahiptirler (Horridge, 2000). Lamina gözün reseptör tabakasının hemen altında bulunur ve fotoreseptörlerden gelen bilgiyi direkt olarak algılar. Bilgi önce medulla sonra da labulada sinir ağlarında işlemden geçirildikten sonra bir görüntü meydana gelir.



Şekil 2.13. Hymenpterlere ait görsel sistem: retina (R) and 3 optik gangliyon, lamina (L), medulla (M) ve lobula (Lo). Retinular aksonlar laminaya doğru kısa görsel fibriller (svf), medullaya doğru da uzun görsel fibriller (lvf) şeklinde uzanırlar. Laminada birinci dereceden internöronlar, ya da L-fibrilleri (L-f) gözden gelen aksonlarla birleşerek ***cartridge*** olarak isimlendirilen sinirsel birimleri meydana getirirler. ICh – iç kiyazma, OCh – dış kiyazma. d – dorsal, v – ventral, a – anteriör, p – posteriör. a ve b'deki ölçek 200 µm'dir (Greiner, 2005'den).

Her ne kadar bileşik gözün bütünü tarafından oluşturulan görüntü gözün geometrisi nedeniyle düz olsa da her bir fasetinin apozisyon gözlerde ters bir görüntü oluşturduğu çok açıktır. Peki bu durumda bir böcek ne görmektedir? Her bir lensin altında yer alan reseptörler (retinular hücreler) ters görüntüyü çözerler mi yoksa sadece ommatidyumun görüş alanı boyunca algılanan ortalama şiddet hakkında bilgi mi sağlarlar.

Ommatidyumların anatomik yapıları ve optik özelliklerine bağlı olarak görüntü komşu ommatidyumların lenslerinden göze giren ışık demetlerinin yan yana (apozisyon) ve üst üste (süperpozisyon) düşürülmesi ile iki şekilde oluşturulmaktadır (Mazokhin-Porshnyakov, 1969).

Apozisyon bir görüntü tek bir ommatidyuma giren ışığın o ommatidyum içindeki rabdoma düşürülmesi ile oluşurken, ommatidyumların tamamen izole olmadıkları durumda ise bir ommatidyumdaki rabdom üzerine komşu ommatidyumlara giren ışık da düşürüldüğünden oluşan görüntü süperpozisyon tiptedir. Daha yaygın olarak nokturnal böceklerde bulunan süperpozisyon tip gözlerde lensler birlikte çalışarak tek bir görüntünün oluşumuna olanak sağlarlarlar (Land ve Nilsson, 2008).

Apozisyon gözlerde ise retinular hücrelerin konilerin apeksi ile temas ettikleri yerde görüş alanındaki görüntünün küçük bir kısmına ait ters bir görüntü oluşur ancak bu görüntü aslında hayvanın gerçekte gördüğü görüntü değildir ve fizyolojik açıdan bir anlamı yoktur, sadece retinayı parlak bir nokta haline getirir ve farklı ommatidyumlar tarafından algılanan farklı noktaların birleştirilmesi ile bileşik göz tarafından düz olarak algılanan tek bir görüntü oluşturulur.

Buna göre, bir rabdomun görüş açısı yanında bulunan diğer bir rabdomun görüş açısı ile yan yana gelir ki böylelikle gözün tüm görüş alanı içine giren görüntüye ait düz ve birbirine komşu görüntülerden oluşan bir mozaik şeklinde görme sağlanmış olur. Buna göre tek bir ommatidiyum kendi başına bir görüntü elde edemez, ancak görsel alan içerisinde fonksiyonel bir birim olarak işlev görür. Alman fizyolog Johannas Müller tarafından 1826 yılında bileşik gözün görme yeteneğini açıklamak için ileri sürülen mozaik teorisine göre her bir ommatidiyum cismin bir parçasının hayalini oluşturmakta ve gözde mozaik şeklinde bir görüntü meydana gelmektedir. Bu görüş bir bütün olarak bileşik gözde görüntü oluşumunu anlamak için yeterlidir. Müller, mozaik teorisini kendi sözleri ile şöyle açıklamıştır:

"Koni hücrelerini geçen ışık bütünüyle sinir fibrillerinin bağlandığı tepe noktasında toplanır. Korneanın dış yüzeyinin kırınımı her bir fasette belirli küçük bir görüntü oluşturabilecek kadar fazla değildir. Eğer öyle olsaydı, bir görüntü oluşturulamazdı" (Wehner, 1981).

2.5. Nokturnal Görme ve Bileşik Gözlerde Görülen Adaptasyonlar

Apozisyon gözlere sahip böcekler, gözlerinin dizaynındaki sınırlamalar nedeni ile düşük ışık yoğunluklarında aktif olmayıp diurnal bir yaşamı benimsemişlerdir. Bununla birlikte bazı böcekler sahip oldukları aposizyon gözlere rağmen diurnal yaşamdan nokturnal yaşama bir geçiş yapmışlardır. Autrum'un (1981) sözlerinde belirttiği gibi ***adaptasyon*** terimi bir organizmanın çevresine çok iyi bir şekilde uyum sağlaması için bir şekilde orgnizamanın davranışında, yapısında ve fonksiyonunda meydana gelen değişikliklerin tümünü ifade etmektedir. Bu tanımlama nokturnal bir yaşam sürdürmesine rağmen apozisyon bir göze sahip türlerin ne amaçla ne tür adaptasyonlar geliştirdiği sorusunu aklımıza getirmektedir. Günümüzde apozisyon gözlere sahip olmasına rağmen nokturnal bir yaşam şeklini benimsemiş, çeşitli böcek gruplarından birçok türün varlığı bilinse de görsel navigasyanları ve nokturnal bir yaşama yönelik geliştirmiş olduğu görsel adaptasyonlar bakımından en detaylı incelenen tür *Megalopta genalis* olup, nokturnal görmeye ilişkin adaptasyonlarla ilgili veriler çoğunlukla bu türden elde edilen verilerden sağlanmaktadır (Greiner, 2005).

Aslında nokturnal görsel dünyanın diurnal görsel dünyadan bir farkı yoktur. Objelerin kontrastları ve neredeyse renkleri de benzerdir. Aralarındaki tek fark gece koşullarında, özellikle de kapalı alanlarda ve ay ışının olmadığı zamanlarda ışık şiddetinde görülen ve çok büyük değerlere ulaşabilen düşüştür. Nokturnal bir dünyada görsel bir sistemin kontrast ve renk algısını büyük oranda sınırlayan bu şiddet azlığıdır. Sonuç olarak da çok az aydınlanan bir objeye bakan bir göz için en büyük problem bu objeyi diğerlerinden ayırt edebilmesine olanak sağlayacak kadar foton absorbe edememesidir. Buna rağmen pek çok nokturnal böcek gece koşullarında yönlerini bulabilmek için yeterli seviyede ışığa duyarlı gözler geliştirmişlerdir. Bazıları açık gökyüzü altında hareket ederek mevcut göksel ipuçlarından tam anlamıyla faydalanırken, bazıları çok yoğun tropik ormanların içi gibi çok daha zor koşullarda yaşamakta ve uçuşları esnasında sabit bir yörüngede uçmak, uçuşlarını kontrol etmek ve çevresel objeler arasında ayırım yapabilmek için kendi hareketleri neticesinde meydana gelen optik akıştan (optic flow) faydalanmaktadırlar. Pek çok nokturnal böcek renkli görme yeteneği bile göstermektedir.

Çeşitli yapısal düzenlemeler geliştirilerek nokturnal böceklerin oriyentasyon ve navigasyonlarında düşük ışık seviyelerine bağlı olarak ortaya çıkan görsel dezavantajların üstesinden gelinmiştir. Nokturnal böceklerin daha fazla duyarlılığa sahip görsel sistemleri ile sağlanan tüm görsel yetenekler, karşılaştıkları görsel dünyanın diurnal akrabalarının karşılaştığından çok da farklı olmadığını göstermektedir. Ancak apozisyon göze sahip bir nokturnal böcekten bahsedildiğinde durum yukarıda bahsedildiğinden biraz daha farklıdır. Işık koşulları apozisyon göze sahip böceklerin görsel oriyentasyonlarını büyük oranda sınırlandırmaktadır. Buna rağmen, nokturnal bir yaşam tarzı arılar, eşek arıları, karıncalar ve sivrisinekler gibi aposizyon göze sahip gruplar içinde tekrar tekrar evrimleşmiştir. Düşük ışık yoğunluklarında artmış bir duyarlılığa sahip olmak için ödenen en büyük bedel düşük çözünürlüktür. Arılarda, ödenen bu bedel çok iyi dengelenmelidir; arıların bir besin kaynağını bulmaları büyük oranda kokusal ipuçları ile yönlendirilmekte iken yuvaya geri dönüşleri esnasında görsel bilginin kullanımı ön plana çıkmaktadır. Yön bulmada güvenli bir şekilde kullanılabilecek ipuçları (çevresel objeler, göksel ipuçları, patika bütünleştirmesi vd.) çok düşük ışık şiddetlerinde dahi kullanılabilmektedir. Nokturnal bir arı türü olan *M. genalis* düşük ışık yoğunluklarında bile çevresel objeleri kullanarak yön tayini yaptığı belirlenen ilk böcek türüdür. Ancak, görsel netlik çok düşük seviyelere indiğinde görsel bilgi kullanımı da mümkün olamamaktadır. Örneğin, nokturnal sivrisineklerin apozisyon gözlerinde duyarlılığın arttırılması için optik adaptasyonlar gelişmiştir. Hemen hemen tüm görsel netliklerini yitiren bu grup üyeleri kokusal ve mekanoreseptif duyularının yanı sıra gece karanlığında yönlerini bulmak için fototaksi gibi daha basit görsel davranışlar sergilemektedir.

Apozisyon tip göze sahip olup gece aktivite gösteren çok sayıda böcek vardır. Arılar, eşek arıları ve karıncalar gibi bazı Hymenopterler nokturnal bir yaşam tarzı benimsemişlerdir. Örneğin, sosyal birer eşek arısı cinsi olan *Apoica* ve *Provespa*'da nokturnal davranış ile ilgili çalışmalar yapılmıştır (Hunt vd., 1995; Matsuura, 1999). Karınca kolonilerinde baskın olan kimyasal ipuçlarına rağmen, gece aktif *Camponotus* türlerinde apozisyon gözlerin duyarlılığını arttırmak amacıyla özel optik adaptasyonlar gelişmiştir (Menzi, 1987). *Neivamyrmex* cinsi ordu karıncalarının erkeklerinin gece uçtukları bilinmektedir ancak bu erkeklerin büyük gözleri ile geniş rabdomlarının

nokturnal aktivitedeki potansiyel rolleri tam olarak bilinmemektedir (Land ve Nilsson, 2008).

2.5.1. Nokturnal yaşamın avantajları

Bir böcek için nokturnal bir yaşam tarzına sahip olmanın başında gece koşullarında sınırlı besin kaynakları için rekabet edilecek daha az sayıda rakip türün olması ve düşmanlardan korunma gelmektedir. Örneğin, pek çok arı, gün içinde gün ışığının en fazla olduğu saatlerde aktif iken Apoidae içerisinde en azından 4 farklı altfamilyaya ait arı türleri birbirlerinden bağımsız olarak krepeskular ya da nokturnal bir yaşam tarzı geliştirmişlerdir. Bu türlerin çoğu akşam saatlerinde güneş battıktan sonra çiçeklerini açan ve çok büyük miktarlarda polen sağlayan *Oenothera* spp. üzerinden beslenmektedir. Bu türe ait bitkilerin çiçeklerini açtıkları saatlerde arılar da beslenme uçuşlarına çıkmakta ve diğer arı ve güvelerle bir rekabete girmeden ve çok kısa süre beslenerek büyük miktarlarda polen toplayabilmektedirler. Diğer taraftan, gece koşullarında sinekler ve parazitik arılar gibi predatör ve yuva paraziti türlerle karşılaşma olasılığı da azalmaktadır. Özellikle kserik koşullarda yaşayan bazı arı türleri de hava sıcaklığının düşük olduğu sabahın çok erken ve akşam saatlerinde aktivite göstererek su kayıplarını en aza indirmektedir (Hurd ve Linsley, 1970). Gece saatlerinde beslenip gündüz saatlerinde yuvalarında olmak böcekleri aynı zamanda yuvalarını işgal edebilecek karınca vb böcek gruplarından da korumaktadır. Düşük ışık seviyelerinde besin arama davranışı özellikle besin rekabeti ve predasyon riskinin yüksek olduğu tropiklerde çok yaygındır. Tropiklerde sıcaklık sınırlayıcı bir etken olmadığı için çok küçük türler dahi pek çok avcının inaktif olduğu sabahın erken saatleri ya da gece saatlerinde besin arama davranışı sergileyebilmektedir.

2.5.2. Nokturnal görüş için gerekli göz yapısı

Apozisyon gözlerin küçük lensleri bu gözlerin çalışmasını yüksek ışık şiddetleri ile sınırlandırırken süperpozisyon gözler loş ışık koşullarında aktif olan bir böcek için

en etkili göz şeklidir (Warrant, 2004). Diğer taraftan bazı böcekler nokturnal bir yaşam tarzını belirlemelerine rağmen süperpozisyon bir göz geliştirmek yerine neden apozisyon gözlerini korudukları sorulması gereken önemli bir sorudur. Nilsson (1989)'un da açıkladığı gibi apozisyon bir gözden süperpozisyon bir göze direkt olarak geçiş sanıldığı kadar basit bir durum değildir. Apozisyon gözlerin optiği çok sayıda ve ters görüntüler oluştururken süperpozisyon gözlerin optiği tek ve düz bir görüntü oluşturur. Bu nedenle apozisyon gözden süperpozisyon göze doğru direkt bir evrim ters olan görüntünün düzleştirilmesini gerektireceğinden bu, odaklamanın olmadığı bir sistem gerektirmektedir. Böylesi odaksız göz tiplerinin gelişmesi için her hangi adaptif bir evrimsel baskı olmadığı için süperpozisyon gözlerin direkt olarak apozisyon gözlerden evrimleşmeleri söz konusu değildir. Bu durum, son yıllarda kelebeklerde var olduğu tespit edilen afokal gözlerin keşfine kadar bilim adamlarının sorguladıkları bir konu olmuştur. Kelebek gözlerinde kristal koni içinde var olan güçlü bir lens, refraktif tip süperpozisyon gözün teleskopik yapısına benzer bir şekilde işlev görmektedir. Bu nedenle de güvelerin, bu afokal göz tipinden faydalanarak nokturnal bir yaşam tarzı kazanmış olabileceği düşünülmektedir.

Bir göz iki işlevi yerine getirmek zorundadır; ilk olarak ve özellikle de loş ışıkta görüş için yeterli sayıda foton yakalayıp gereksiz foton etkisini aza indirmek için yeterli derecede duyarlı olmalıdır, ikinci olarak ise gelen ışığın yönünü tespit edebilmek için yeterli çözünürlük gücüne sahip olmalıdır. Bu iki ön koşul genellikle bedel-kazanç ilişkisi ile karşı karşıya kalmaktadırlar. Diğer bir ifadeyle, eğer bir göz düşük ışık şiddetlerinde fonksiyonel olmak durumunda ise çözünürlükten ödün vermek zorundadır. Yüksek bir algı (signal-to-noise) oranı yalnızca düşük ışık şiddetlerinde görüşe değil aynı zamanda gün içerisinde renkli görme, hareket algılanması ve kontrast duyarlılığı gibi diğer bazı görsel kabiliyetler için de avantaj sağlamaktadır. Bu avantajlar çok duyarlı süperpozisyon gözlere sahip böceklerin diurnal bir yaşam tarzına geçişlerinde selektif olmuş olabilirler. Diurnal bir tür olan *Macroglossum stellatarum*'un süperpozisyon gözleri çok gelişmiş bir trikomatik renkli görme yeteneğine sahiptir (Kelber, 1999). Buna ek olarak, nokturnal bir tür olan *Deilephila elpenor*'da dahi skotopik renkli görmenin var olduğu gösterilmiştir (Kelber vd., 2002). Loş ışıkta görme için var olan sınırlamalara rağmen, pek çok böcek diurnal bir yaşam tarzından nokturnal bir yaşam tarzına geçmişlerdir.

Gündüz ışık koşulları ile karşılaştırıldığında 8 log birimlik bir oranda daha az ışık içeren koşullarda söz konusu olan aktiflik apozisyon gözlere sahip böceklerin görsel sistemlerinde çeşitli spesifik adaptasyonların gelişmesine yol açmıştır. Genel olarak duyarlılık daha fazla foton yakalamak suretiyle ***optik*** olarak ya da alınan sinyallerin toplanması (birleştirilmesi) ile ***nöral*** olarak arttırılabilir (Land ve Nilsson, 2008'den).

2.5.2.1. Optik adaptasyonlar

Gözün tipi ne olursa olsun, ışık algısını etkileyen dört temel optik parametre vardır ki bunlar ***a)*** *faset büyüklüğü,* ***b)*** *fokal uzunluklardaki değişim*, ***c)*** *rabdom boyutlarındaki değişim* ve ***d)*** *retina içinde pigment hareketleridir*.

2.5.2.1.1. Faset büyüklüğü

Nokturnal arılar ve eşekarıları, diurnal aktivite gösteren türlerle karşılaştırıldıklarında 1.8 kat daha büyük gözlere ve çok büyük osellulara sahiptirler. Nokturnal arılarda bu büyük gözlerde daha büyük fasetler içeren bölgeler bulunmaktadır ki bu durum gözün optik duyarlılığını direkt olarak etkilemektedir. Buna karşın, nokturnal eşek arısı *A. pallens*'in daha büyük boyuttaki gözlerinde diurnal bir tür ile karşılaştırıldığında 2000 daha fazla faset bulunmaktadır ancak her ikisinde de faset büyüklüğü dağılımı aynıdır. Yapılan optik ölçümler A. *pallens*'deki yüksek duyarlılığın aslında daha büyük olan rabdom çapı ve büyük kabul açısı ile sağlandığını göstermiştir (Greiner, 2005). Sivrisineklerde göz yapısında görülen farklılıklar da ışık şiddeti ile ilişkilidir. Diurnal türlerle karşılaştırıldıklarında nokturnal türlerin daha büyük çapa sahip ama daha az sayıda fasete sahip oldukları görülmektedir. Bu durumda nokturnal sivrisineklerin çözünürlükten fedakarlıkta bulunarak duyarlılığa önem verdiklerini göstermektedir. Nokturnal bir görüş için her ne kadar daha büyük fasetler daha elverişli olsalar da nokturnal karıncalar, diurnaller akrabaları ile karşılaştırıldıklarında, hem küçük gözlere hem de aynı çapa sahip daha az sayıda fasete sahiptirler (Menzi, 1987). Ancak buna rağmen, son derece geniş rabdomların varlığı bu karıncalarda görmenin önemini ortaya koymaktadır.

2.5.2.1.2. Dioptrik aparatus ve fokal uzunluk

Bileşik gözün temel olarak kristal koni ve korneal lensten oluşan dioptrik aygıtı göze gelen ışığın rabdomun üzerine odaklanmasından sorumludur. Genellikle görüntüyü oluşturan kısım lenstir. Daha az önemli sayılabilecek kristal koni ise bir ara bölge oluşturmaktadır ve direkt olarak optik bir fonksiyonu bulunmamaktadır. Işığı kırma gücü büyük oranda korneanın üst yüzeyi ile ilişkili olduğu için nokturnal arı ve eşek arılarının korneal fasetlerinin dış kısımlarında düz, iç kısımlarında ise konveks bir yüzey bulunmaktadır. Konvenks olan bu iç yüzey yakın akraba diurnal türlerde bulunmadığı için bu özellik nokturnal görme için bir adaptasyon olarak kabul edilebilir. Kamera tipi gözlerde olduğu gibi geniş apertür (ya da apozisyon gözlerdeki faset çapı *D*) ve nispeten kısa bir fokal uzunluk (*f*) düşük bir F-sayısı (F= *f*/*D*) ile temsil edilen yüksek hassasiyete sahip bir görsel sistemin oluşmasına neden olacaktır. Nokturnal böcekler görülen büyük göz apertürleri ve kısa fokal uzunluk değerleri çok geniş bir açısal alandan gelen ışığın tek bir rabdom üzerine düşürülmesini sağladığı için düşük F-sayısı değerleri genellikle nokturnal hayvanlarda görülen bir adaptasyondur. Diurnal böceklerde ise F-sayısı genellikle yüksek olup tipik olarak 2.1 değerinden yüksektir. Ancak düşük F-sayısına sahip gözlerde duyarlılık artarken gözün çözme kapasitesinde bir zayıflama meydana gelmiştir (bkz. Land ve Nilsson, 2008'den).

2.5.2.1.3. Rabdom büyüklüğü ve şeklindeki değişiklikler

Bir rabdomun efektif alanının büyüklüğündeki bir artış direkt olarak duyarlılık artışını da arttıracağı için rabdom büyüklüğü apozisyon göze sahip nokturnal böceklerde önemli bir role sahiptir. Düşük ışık koşullarında aktif olan pek çok böcek geniş rabdomlara sahiptir ve bu rabdom çapları ya sabit kalırlar ya da sirkadiyan ritimlere bağlı olarak değişiklikler gösterirler. Diurnal ve nokturnal Hymenopteranlarla yapılan karşılaştırmalı çalışmalar *M. genalis*'te, bir eşek arısı türü olan *A. pallens*'te ve *Camponotus ligniperda* türü karıncalarda 8 µm'lik bir sabit rabdom çapı olduğunu göstermektedir (Menzi, 1987; Greiner, 2005). Karanlık adaptasyonu esnasında rabdom çapının büyük oranda arttırıldığı sirkadiyan bir değişiklik çekirge ve peygamber develerinin gözlerinde görülmektedir (Williams, 1982). Çekirgeler düşük ışık şiddetlerinde uçtukları için rabdom çapında yaşanan sirkadiyan değişim fotoreseptörlerin kabul alanını genişleterek gece koşullarında duyarlılığı arttırmaktadır.

2.5.2.1.4. Pigment hareketleri

Aydınlık ve karanlık adaptasyonlar esnasında meydana gelen pigment hareketleri bileşik gözlerde görülen en önemli mekanizmayı oluşturmaktadır. Bu pigment hareketleri hem primer ve sekonder pigment hücrelerinde hem de retinular hücrelerde meydana gelmektedir. Pigmentlerin apozisyon tip gözlerdeki görevi insan gözünde göz bebeğinin üstlendiği görev ile aynıdır. Primer pigment hücreleri ya da retinular hücrelerdeki radyal pigment hareketleri apozisyon tip gözler için, longitudinal hareketler de süperpozisyon tip gözler için tipiktir. Pigment hareketleri asıl olarak ışık şiddetindeki değişikliklere bağlı olarak meydana gelen bir olay olsa da içsel bazı sirkadiyan ritimler de göç hareketlerini etkileyebilir.

Radyal pigment hareketleri esnasında, apozisyon gözlerin retinular hücrelerinde bulunan pigmentler gözün aydınlık adaptasyonu esnasında rabdoma çok yakın olarak konumlanırken karanlık adaptasyonu esnasında rabdomdan çevreye doğru hareket ederler. Rabdoma yakın olduklarında mikrovilluslardan dışarıya kaçan ışığı absorbe ettikleri için görsel netliği arttırırlar ancak bu durumda duyarlılıkta bir azalma meydana gelir. Pek çok diurnal böcek, bu mekanizmadan faydalansa da şaşırtıcı bir şekilde hamam böcekleri ve nokturnal arılar gibi gece aktif bazı böceklerde de aynı mekanizma işlemektedir. Nokturnal arılar gündüz koşullarında da mükemmel bir şekilde uçuş aktivitesi sergiledikleri için bu mekanizmanın duyarlılık aralıklarını arttırmada önemli bir mekanizma olduğu açıktır. Primer pigment hücreleri tarafından oluşturulan pupil yapıları açık rabdoma sahip ve nöral süperpozisyon özelliği olmayan apozisyon gözlerde görülmektedir. Pigmetlerce oluşturulan ve açık renkli apozisyon gözlerde net bir şekilde görülebilen bu pupil dar olduğu zaman (aydınlık adaptasyonu esnasında) gözde yüksek çözünürlük/düşük duyarlılık, geniş olduğu zaman ise (karanlık adaptasyonu esnasında) düşük çözünürlük/yüksek duyarlılık ortaya çıkar. Göz karanlığa adapte olduğu zaman elde edilen yüksek duyarlılık özellikle krepeskular ve nokturnal türler için önemlidir.

Uzunlamasına pigment hareketleri genellikle sadece süperpozisyon tip gözlerde görülmektedir. Bu gözlerde sekonder pigmetler **clear zone**'a hereket ederek gözün aydınlık adaptasyonu esnasında ommatidyumları optik olarak izole ederler. Karanlık adaptasyonu esnasında sekonder ve retinular pigmentlerin göz içinde uzunlamasına yer

değiştirmeleri apozisyon bir gözün duyarlılığını büyük oranda arttırabilir ancak süperpozisyon gözlere özgü spesifik optik özelliklerin yokluğunda çok bulanık görüntülerin oluşması kaçınılmaz olacaktır.

2.5.2.1.5. Çözünürlük, görsel alan ve optik duyarlılık

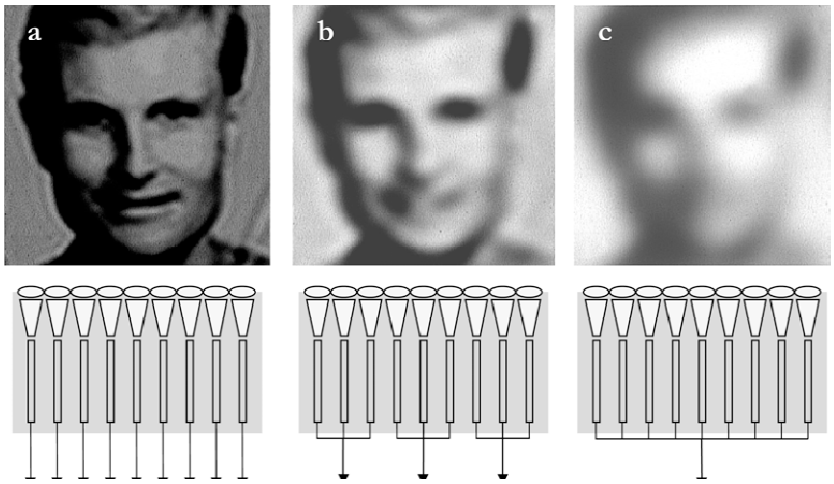
Apozisyon bir gözün anatomik çözünürlüğü ommatidyumlar arası açı (Δφ) ile temsil edilen ommatidyal yoğunluk tarafından belirlendiği daha önceki bölümde belirtilmişti. Sıradan apozisyon gözlerde Δϕ tipik olarak küçüktür ve yine küçük olan kabul açısı ile birlikte iyi bir çözünürlük sağlanmaktadır. Diğer taraftan, loş ışıkta aktif gözler genellikle büyük fasetlere sahip olmak zorunda oldukları için duyarlılık ve çözünürlük arasındaki uzlaşıyı inceleyebilmek için göz parametresi (P) değeri kullanılmaktadır. Parlak ışık şiddetlerinde aktif diurnal böcekler tipik olarak küçük göz parametrelerine sahip olarak göz çözünürlüklerini optimize etmektedirler. *M. genalis*'te P değeri gözün frontal bölgesinde 0.9 μm.rad gibi mimimum bir değere inmektedir. Bu değer pek çok diurnal böcek ile karşılaştırıldığında yüksek olsa da nokturnal böcekler için öngörülen ortalama 2 μm.rad'lık değerden hala küçüktür. Bu çelişkiye göre, nokturnal arıların gözlerinin anatomik çözünürlüklerinin parlak ışıkta aktivite için daha uygun olduğu görülmektedir. Bu da nokturnal arıların fotoreseptörlerin görsel algısal alanlarının da aynı sonucu doğurup doğurmadığı sorusunun sorulmasına neden olmaktadır.

Çözünürlükte belirgin bir düşüşe neden olmasına rağmen, loş ışıkta duyarlılığı arttırmada kullanılan en yaygın mekanizma fotoreseptörlerin ışık algıladıkları görsel açı değerlerinin (Δρ) arttırılmasıdır (Synder, 1979). Esas olarak büyük apertürler, geniş rabdom çapları ve pigment hareketleri Δρ değerini arttıran optik mekanizmalardır. Gündüz aktif arılar, kelebekler ve yusufçuklar gibi böcekler karanlık adaptasyonu esnasında bile küçük bir Δρ değerine sahiptirler. Örneğin, *M. genalis*'in geniş rabdom çapı değeri 6°'lik bir Δρ değerinin ortaya çıkmasında neden olmaktadır ki bu değer bal arısı işçilerinin Δρ değerinin (Δρ= 2.6°) 2 katından daha büyük bir değerdir.

2.5.2.2. Nöral adaptasyonlar

Küçük lenslerinden dolayı apozisyon gözlerde duyarlılık belirli oranda sınırlanmış durumdadır. Azalan ışık şiddetine bağlı olarak fotoreseptörlerin verdikleri yanıtta meydana gelen artış duyarlılığı daha da arttırabilir ancak bu durum foton yakalamada bir artışa neden olmaz (Laughlin, 1981). Düşük ışık koşullarında duyarlılığın arttırılması için kullanılan son mekanizma elde edilen sinyallerde zaman ve mekâna bağlı olarak bir birleştirme yapılmasıdır (Warrant, 1999). Fotoğrafçılık alanında çok iyi bilindiği gibi, bir kameranın resim çekmesi esnasında çok daha uzun bir işlem süresi daha parlak bir görüntünün elde edilmesine olanak sağlamaktadır. Ancak elde edilen bu parlak görüntünün bir bedeli de vardır; hızlı hareket eden objeler resimde kaymış olarak görünebilecekleri gibi hiç yer almayabilirler de. Yukarıda anlatılana benzer bir şekilde görsel sistemler de sinirsel integrasyon sürelerini uzatmak sureti ile gece koşullarında görüntü kalitesini arttırabilirler. Bu zamana bağlı birleştirme - ***temporal summation*** daha yavaş ancak daha güvenilir bir görsel dünya sağlamaktadır. Yavaş hareket eden ya da bir yerde sabit kalarak avlarını bekleyen hayvanlar için böylesi bir mekanizma çok anlamlıdır ancak nokturnal uçuş esnasında böceklerin karşılaştıkları ve sürekli değişen görsel bilginin algılanabilmesinde nöral foton birleştirme/toplama daha etkili olabilmektedir (bkz. Land ve Nilsson, 2008'den).

Apozisyon gözlerde görülen duyarlılığın arttırılmasında gözlenen diğer bir nöral adaptasyon da ***spatiyal birleştirmedir***. Bu amaçla böcekler birbirlerine komşu görsel kanalların ya da ommatidyumların ilettikleri sinirsel sinyalleri birleştirirler ve bu foton yakalanmasını ve görüntü parlaklığını arttırır. Ancak, nöral birleştirme arttıkça görüntüdeki parlaklığa paralel olarak bulanıklık da artmaktadır. Bu artış şuna bağlıdır; daha geniş görsel alanlardan yakalanan fotonlar birleştirilirler ve bu açısal duyarlılık fonksiyonunun genişletilmesine benzediği için aynı etkiye neden olur ki bu da görsel netlikte azalmadır.



Şekil 2.14. Spatial birleştirme. **a)** Birleştirme olmadığı durumda, bir sıra omamtidyumda var olan görsel kanallar birbirlerinden izole durumda kalırlar ve karanlık ancak keskin bir görüntü oluşturulur. **b-c)** Spatiyal birleştirmenin miktarında artış sağlanması parlaklığı arttırır anca bu kez de görüntünün çözünürlüğünde azalma meydana gelir (Greiner, 2005'den).

2.6. Böceklerde Görsel Obje Algılama ve Ayırım

Daha önce bulundukları alanlara geri dönmeleri böceklerin en çarpıcı özelliklerinden bir tanesidir. Bu yetenekler özellikle arılar ve karıncalar gibi merkezi beslenme stratejisine sahip böceklerde çok fazla gelişmiştir. Böcekler oldukça basit bir sinir sistemine sahip olmalarına rağmen sergilemiş oldukları bu ve benzeri pek çok davranış için dışsal uyaranların periferal düzeyde işleme tabi tutulmasına ek olarak duyu organlarınca toplanan çevresel bilginin merkezi olarak değerlendirilmesi ve depolanmasına da ihtiyaç duymaktadırlar.

Böcekler hem uzun hem de kısa mesafeli navigasyonlarında birbirlerini tamamlayan özelliklere sahip farklı mekanizmalar kullanmaktadır. Temel olarak patika bütünleştirmesi ve çevresel objeleri kullanabilme yeteneği böceklere belli hedeflere ulaşmaları ve dolayısı ile yaşam ortamlarında hayatlarını sürdürebilmeleri konusunda katkı sağlamaktadır. Bu çerçeveden bakıldığında görme önemli bir rol oynamaktadır. Böcekler çevreleriyle etkin bir şekilde baş edebilmelerine olanak tanıyan karmaşık özellikler gösteren bir takım görsel yeteneklere sahiptir. Yüksek temporal çözünürlüğe ve oldukça düşük spatiyal çözünürlüğe sahip bileşik gözler, sadece hareketi

tanımlamaya değil, aynı zamanda renkleri, polarize ışığı ve geometrik modelleri algılamaya adapte olmuşlardır. Sahip oldukları görme ile ilgili sinir bağlantıları en azından fonksiyonel düzeyde bakıldığında omurgalılarınki ile paralellikler göstermektedir.

Böceklerin doğadaki navigasyonları esnasında takip ettikleri yolların çoğu onları ya daha önce ziyaret etmiş oldukları ya da bunlara yakın konumlanmış besin kaynaklarına ya da yeri sabit olan yuva alanlarına götürür. Bu yollar da çoğu kez kilometrelerce ya da yüzlerce metrelik mesafeler boyunca uzanırlar ki bu değerler bir böceğin büyüklüğünün binlerce katı anlamına gelmektedir. Bu koşullarda böceklerin büyük bir kısmı, göksel ipuçlarına ve mesafe ile ilgili tahminlere dayanan ve yolları boyunca besin ve yuva alanları etrafında karşılaştıkları çevresel objeleri kullanarak başlangıç noktalarına direkt olarak ve en kısa yoldan ulaşmalarını sağlayan patika bütünleştirmesi mekanizmasını kullanarak yollarını takip ederler.

Bunun dışında pek çok böcek türünün, özellikle de sosyal organizasyon gösteren Hymenopterlerin yuva alanları ve besin kaynakları gibi hayati öneme sahip belli bazı yerleri tekrar tekrar bulabilmeleri için çevresel objeleri kullandıkları bilinmektedir (Möller, 2002). Buradaki çevresel obje terimi böceklerin önüne çıkan, belli açılarda konumlanmış, belli büyüklüklere sahip her türlü objeyi ifade etmektedir. Dolayısı ile doğal bir obje genellikle yatay düzlemde belli bir konuma sahiptir ve iki boyutlu (2D) bir yapı ya da şekle sahip olması gerekmez (Horridge, 1996c).

von Frisch'ten günümüze kadar böceklerin hem hedefleri etrafında yakın konumlanmış objeleri hem de hedeflerine giden yolda ardışık olarak belli bir düzen içerisinde dizilmiş uzak objeleri kullandıklarını gösteren çok sayıda çalışma yapılmıştır (Tinbergen, 1932; Wehner, 1981; Cheng, 1998; Strauss ve Pichler, 1998; Akesson ve Wehner, 2002). Kullanılan obje hangi tip olursa olsun doğru zaman ve doğru yerde, oraya özgü depo bilginin hatırlanması hedefe doğru bir şekilde ulaşılması bakımından önemlidir. Bu da yeni algılanan görüntüler ile hafızadaki görüntülerin karşılaştırılması ve bu iki görüntü arasındaki farklılığı azaltacak şekilde bu işleme devam edilmesi ile gerçekleştirilir. Farklılık sıfır olduğunda böcek hedefe ulaşmış demektir (Cartwright ve Collett, 1983).

Çeşitli deneyler Hymenopterlerin çevresel objelerin renk özelliklerini hafızalarına kaydettiklerini ortaya koymaktadır (Gould, 1986). Örneğin, arılar yeşil reseptörlerinin iş gördüğü akromatik bir sistemin yanı sıra renkli uyaranların algılanması için renkli görme yeteneklerini de kullanmaktadırlar. Diğer taraftan bir objenin algılanması hareket etmekte olan böceğe göre olan açısal uzaklığına bağlı olduğu için belli bir büyüklüğe sahip bir objenin algılanmasında minimum görsel açının bilinmesi mesafeden daha büyük önem taşımaktadır. Renkli bir uyaran kromatik kontrast sergilerken yeşil reseptörleri üzerine herhangi bir etkisi (green contrast) olmuyor ise bu uyaranın algılanabilmesi için gerekli olan minimum görsel açı 15°'dir. Yukarıda bahsedilen kontrastların her ikisi de söz konusu ise bu açı 5°'dir (Giurfa ve Vorobyev, 1998). Dolayısıyla arılar hedefleri tarafından oluşturulan görsel açı değerlerine göre her iki mekanizmayı da alternatif olarak kullanmaktadır. Bu nedenle akromatik görme arının bir objeyi, rengini kaybetmesi pahasına, daha uzun mesafelerden algılamasına olanak sağlar. Yeterli görsel açılara sahip objeler ve küçük objelerin tanınabilmesi böcekler hedefe çok yakın bulunduklarında mümkün olmaktadır. Örneğin, çiçek modelleri ancak birkaç santimetrelik mesafelerden algılanırlarken ağaç, gibi daha büyük objelerin algılanması için birkaç metrelik mesafe yeterli olmaktadır. Günümüze kadar yapılan çalışmalar böceklerin çevresel objeleri ayırt edilebilmek için renk ve görsel açıya ek olarak yükseklik, zeminle meydana getirdiği kontrast, birbirlerine göre olan açısal konumları ve dizilimleri gibi çeşitli özellikleri kullandıklarını göstermektedir.

Görsel objelerin kullanımına yönelik böcekler ile yapılan çalışmaların büyük bir kısmı bu organizmaların doğal ortamlarında gerçekleştirilmiş olsa da (Cheng, 1998; Strauss ve Pichler, 1998; Akesson ve Wehner, 2002) laboratuvar koşullarında da görsel bilginin kullanımına yönelik benzer çalışmalar yapılmıştır. Bu çalışmalar daha çok bal arıları ile yapıldığından bu konuda elde edilen verilerin büyük çoğunluğu arılarla yapılan çalışmalardan elde edilmektedir. Laboratuvar koşullarında gerçekleştirilen bu çalışmalarda belli bir çevresi ve homojen bir iç bölgesi olan kare, üçgen, daire gibi geometrik figürler ***şekil;*** bu şekiller içinde gözlenebilecek her türlü dikey ya da yatay çizgilenmeler, iç içe geçmiş dairelerden oluşan bir düzen ise ***model*** olarak adlandırılmaktadır. Günümüze kadar yapılan çalışmalar böceklerin de tıpkı insanlar gibi

şekil ve modelleri tanıdıkları ve bunlar arasında bir ayırım yapabildiklerini göstermektedir (Wallace, 1958; Dill vd., 1993; Giger ve Srinivasan, 1995; Lehrer vd., 1995; Allard ve Papaj, 1997; Lehrer, 1999; Horridge, 1999b, 2003, 2005).

Çevresel objeler ve laboratuvarda kullanılan şekil/modellerin kavram olarak birbirlerinden ayrılmaları ile ilgili ilk çalışmayı Tinbergen yapmıştır (Tinbergen, 1932). Tinbergen kazıcı yaban arısı *Philanthus* ile yapmış olduğu çalışmasında dişi yaban arısının toprak içindeki yuvasında bulunduğu esnada yuva girişini çam kozalaklarından bir daire ile çevrelemiştir. Kozalaklar konulduğunda içeride olan dişi birey yuvasından ayrıldıktan sonra Tinbergen kozalaklardan oluşan dairenin yerini değiştirmiş ve dişi bireyin yuvaya döndüğü zamanki davranışını gözlemlemiştir. Bir müddet sonra arı yuvasına geri döndüğünde direkt olarak dairenin ortasına inmek istemiştir ki bu da arının yuvasının konumunu belirlemek için, oradan ayrılmadan önce yaptığı son uçuşunda gördüğü görüntüyü kaydettiğini göstermektedir. Buradaki önemli nokta arının uzun bir öğrenme periyoduna gereksinim duymamasıdır. Arıların iki boyutlu siyah beyaz modelleri bir besin ile ilişkilendirebilmek için hedefe doğru çok sayıda ziyaret gerçekleştirdikleri bilinmektedir. Örneğin, 2-3 saatlik bir zaman süresince bir arının şekil/model ayırımını gerçekleştirebilmesi için gerekli ziyaret sayısı tipik olarak 20 ila 30 arasındadır. Diğer taraftan Tinbergen' in deneyinde de görüldüğü gibi arılar yeri sabit bir besin kaynağı bulduklarında kaynağın yerini lokal çevresel objelere göre tek bir ziyarette öğrenmekte ve birkaç dakika içinde bu kaynağa geri dönebilmektedirler. Şekil/modeller ve çevresel objelerin öğrenilmesindeki bu farklılığın nedeni iki boyutlu modellerin özelliklerinin çevresel objelere oranla daha fazla işleme tutulması gerekliliği ile açıklanmıştır. Şu ana kadar yapılan çalışmalardan elde edilen bulgular arıların laboratuvarda kullanılan şekil/modeller ile çevresel objeleri farklı gördüklerine işaret etmektedir. Bu fark henüz tam olarak tanımlanamasa da doğada çevresel objelerin birbirlerine göre belli mesafelerde ve belirli düzenlemeleri içerecek şekilde ayrı olarak konumlamış olmalarının onların ayırt edilmesini kolaylaştırdığı düşünülmektedir.

Böceklerle laboratuvar ortamında gerçekleştirilen çalışmalarda böceklerin hem farklı şekil ve modellere olan spontan tercihleri hem de bu şekil ve modelleri öğrenme ve ayırt etme yetenekleri araştırılmıştır. Spontan tercihlerin ölçülmesi sinekler (Reichardt, 1973), cırcır böcekleri (Campan ve Lacoste, 1971) ve kınkanatlılar (Dafni,

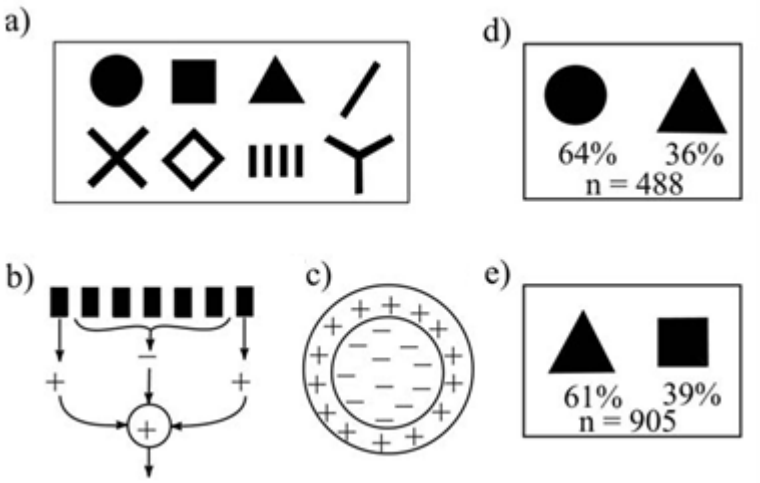
1991) gibi belirli bir uyarana eğitilemeyen böceklerin performanslarının çalışılmasında yararlıdır. Belirli bir uyarana karşı eğitilmeleri kolay olan arılarda spontan tercihleri içeren çalışmalar eğitim deneylerinin kullanıldığı çalışmalara göre daha az sayıda gerçekleştirilmiştir. Böceklerin spontan tercihlerinin tespitine yönelik gerçekleştirilen deneylerde kullanılan prosedür böcekleri herhangi bir şekil/modelle ilişkilendirilmeyen belirli bir alanda şeker solüsyonuna ulaşmaları konusunda eğitmek ve daha sonra aynı alan içersinde daha önce hiç görmedikleri şekil/modeller yönünde bir seçim yapmaya zorlamaktır. Bunun dışında böceklerin herhangi bir görsel uyarana olası spontan tercihleri, çeşitli uyaran çiftlerine her biri artı olacak şekilde eğitilmeleri ve her bir test sonucunda elde edilen performansların karşılaştırılması ile elde edilmektedir. Örneğin, böcekleri üçgen ödüllü (pozitif uyaran) ve daire (negatif uyaran) ödülsüz ya da tam tersi üçgen ödülsüz ve daire ödüllü uyaran olacak şekilde iki farklı koşulda eğittiğimizde eğer söz konusu uyaranlardan herhangi birine spontan bir tercih söz konusu ise spontan tercihin pozitif uyaran olduğu koşullarda böceklerde daha yüksek bir öğrenme performansı gözlenecektir. Spontan bir tercihin olmadığı durumlarda ise her iki eğitim koşulunda da başarı performansı birbiri ile aynı olacaktır.

Bir eğitim aşaması kullanılarak yapılan deneylerde böceklerin öğrenme kapasiteleri incelenmektedir. Bu tip deneylerde belirli bir şekil/model ile ilişkilendirilen bir şeker solüsyonunu elde etmek için eğitilen böcekler daha sonra eğitildikleri şekil/model ve bu şekil/modelden bir ya da birkaç parametre açısından farklılık gösteren diğer şekil/modellerle test edilirler (Dafni vd., 1997). Günümüze kadar gerçekleştirilen eğitim deneylerinin büyük çoğunluğu merkezi beslenme stratejine sahip arılar ve eşek arıları ile gerçekleştirilen çalışmaları içermektedir. Karıncalar da merkezi beslenme stratejisine sahip olsalar da laboratuvar ortamında görsel obje algılama ve ayırım çalışmalarına ilişkin yürütülen çalışmalar birkaç çalışma ile sınırlı kalmıştır (Voss, 1967; Chameron vd., 1998; Cammaerts, 2004a,b, 2008).

Şekil/modellerin yatay düzlemde sunulduğu ilk çalışmalarda arıların bu düzlemde sunulan şekiller arasında bir ayırım yapamadıkları ancak ancak modeller arasında bir ayırım yapabildikleri gösterilmiştir (von Frisch, 1914; Baumgartner, 1928; Hertz,1929, 1930) (Şekil 2.15a). Elde edilen bu sonuçlar şekillerin uzun yıllar boyunca tanıma ve ayırt etme deneylerinde kullanılmalarına engel olmuştur. Aynı yıllarda

böceklerin objeler arasında spontan tercihlerini araştırmaya yönelik yapılan deneylerde arıların kompleks uyaranları basit uyaranlara göre daha fazla tercih ettikleri gösterilmiş (Zerrahn, 1934), aynı sonuç daha sonraları, diurnal aktivite gösteren kelebekler, sinekler ve çekirgelerle de elde edilmiştir (Mazokhin-Porshnyakov, 1969). 1960'lı yıllardan itibaren ise şekil/modellerin dikey düzlemde sunulduğu deneyler yapılmaya başlanmış ve arıların şekil ya da model olup olmadığına bakmaksızın objeler arasında bir ayırım yapabildikleri ortaya çıkarılmıştır (Wehner ve Lindauer, 1966; Wehner 1972) (Şekil 2.15d,e).

Şekil/modellerin dikey düzlemde sunulmaları durumunda arılar şekil/modele sabit bir yönden yaklaşabilmekte, bu şekilde arının gözü ve şekil/model arasında sabit bir spatiyal ilişki sağlanmaktadır. Oysa şekil/model yatay düzlemde sunulduğu takdirde arılar şekil/modele herhangi bir yönden yaklaşabildiğinden sabit bir spatiyal ilişki kurulması mümkün olmamaktadır. Bu durumda arılar ayırımları esnasında spatiyal frekans ya da çevre yoğunluğu gibi parametrelerin dışında kontrol edilemeyen diğer parametreleri de kullanabilmektedirler (Dafni vd.,1997). Laboratuvar deneylerinde kullanılan şekil/modellerin seçim noktasında bulunan arıların gözlerinde oluşturduğu görsel açı şekil/model özelliklerinin algılanabilmesi açısında önemli olup performanslarını etkilemektedir (Horridge vd., 1992; Giurfa ve Vorobyev, 1998). Açının belirlenmesinde etken şekil/modellerin büyüklükleri ve seçim noktasına olan uzaklıklarıdır. Yeterli görsel açı sağlanmadığı sürece algılama performansı düşecek hatta hiçbir özelliğin algılanamaması olasılığına bağlı olarak bir tanıma bile söz konusu olmayacaktır.

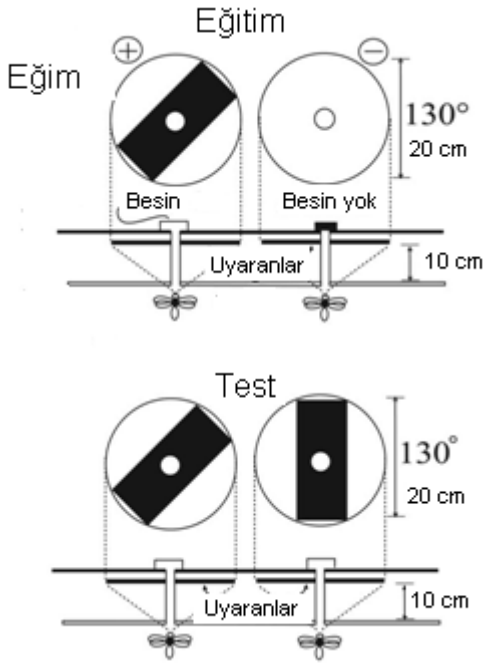


Şekil 2.15. a) Yatay düzlemde sunulan şekil/modeller. İlk yıllarda arıların aynı düzlemde sunulan uyaranlar arasında bir ayırım yapamazken, farklı düzlemdeki uyaranlar arasında bir ayırım yapabildikleri gösterilmiştir. **b-c)** Arılar ve karıncalarda uyaranlara ait özelliklerin algılanmasında rol aldıkları ileri sürülen özellik algılama dedektörleri. **d-e)** Dikey düzlemde sunulan ve arılar tarafından ayırt edilebilen uyaranlar (Horridge, 2009'dan).

Böcek bileşik gözleri ile çok sayıda çalışma yapmış olan Mazokhin-Porshnyakov, arıların, sunulan objelerin şekil, büyüklük vb. bireysel parametrelerine değil, tamamen bütünlüğüne yanıt verdiğini ileri sürmüş, o zamana kadar birçok araştırmacı tarafından ortaya konulan "*eğitilen arıların bir objenin büyüklüğü, simetrisi, frekansı gibi özellikleri algılayabildiği*" gerçeğini göz ardı etmiştir (Mazokhin-Porshnyakov, 1969). Horridge (2009), Mazokhin- Porshnyakov'un böcek görüşü ile ilgili söylediklerini şu şekilde aktarmaktadır;

"Böcekler, özellikle de bal arıları, şekiller arasında ayırım yapabilmekte ve daire, üçgen gibi basit figürlerle yıldız şeklindeki karmaşık figürleri tanıyabilmektedir. Yüksek derecede ayrışık figürler, böcekler tarafından, fotoreseptörler üzerindeki retinal görüntü hareketi ile oluşturulan ışığın titreşimi (flickering) aracılığı ile algılanılmaktadır... Böcekler aynı zamanda üç boyutlu şekilleri, yatık şekillerden de ayırt edebilmekte ve derinliği hesap edebilmektedirler. Renkler arasında bir ayırım yapabilmekte ve normal davranış modellerinde renkli görme mekanizmalarını kullanmaktadırlar" (Mazokhin- Porshnyakov, 1969).

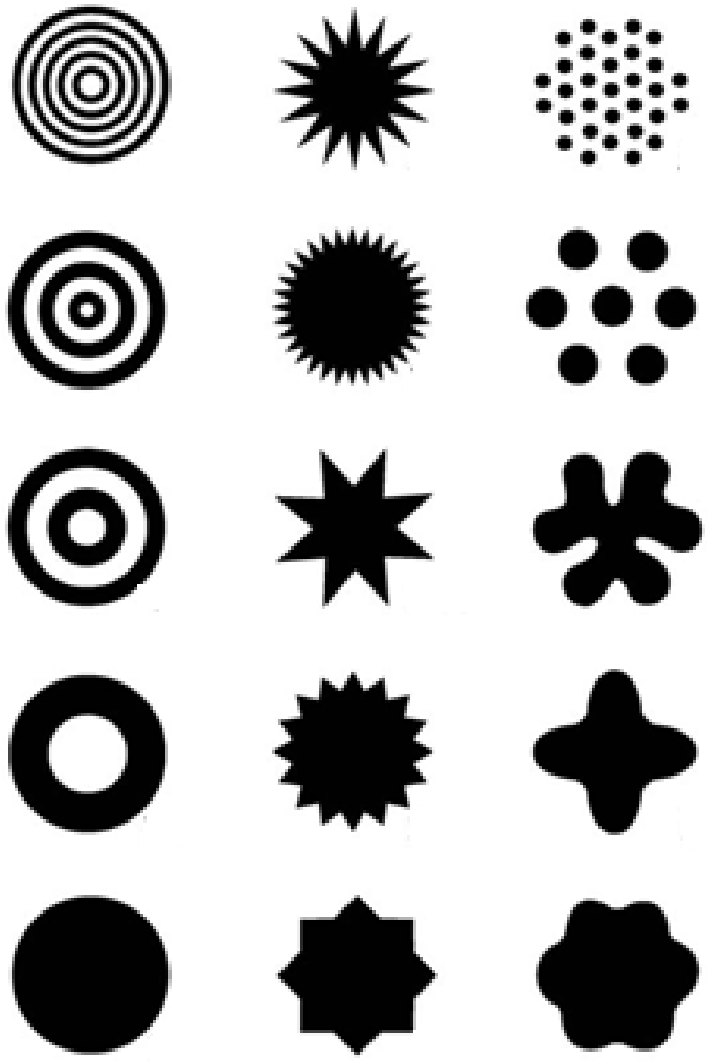
Daha sonra Wehner (1969) bal arıları ile yaptığı deneyde arıları, boş bir daire içine 30°'lik bir eğimle yerleştirilmiş, 130° ya da 53° görsel açı değerindeki siyah bar ve içi boş daireye, siyah bar içeren daire pozitif uyaran olacak şekilde eğitmiş, testlerde siyah barın karşısına farklı açılarda eğime sahip farklı barlar koymuştur (Şekil 2.16). Sonuçlar arıların bu barlar arasında bir ayırım yapabildiğini ve yapılan ayırımın iki bar arasındaki çakışan alan miktarı ile ters orantılı olacak şekilde arttığını göstermiştir.



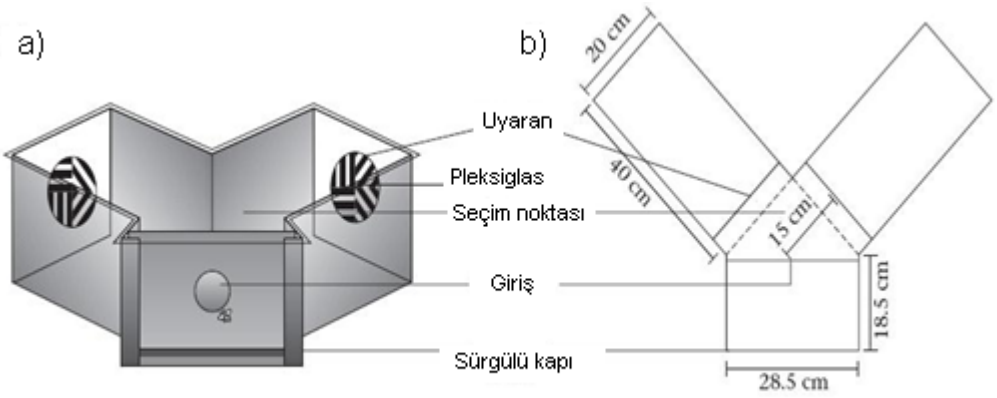
Şekil 2.16. Wehner (1969) tarafından kullanılan farklı eğimlerdeki bar modelleri (Horridge, 2009'dan).

1988 yılından itibaren, günümüze kadar olan süreçte arılarla yapılan çalışmalarda arıların sunulan şekil/modelleri seçim noktası adı verilen belli sabit bir noktada ayırt etmelerine olanak sağlayan Y maze kullanılmaya başlanmış, bundan sonra gerçekleştirilen çalışmaların büyük çoğunluğu Y maze kullanılarak gerçekleştirilmiştir (Şekil 2.18). Y maze kullanılarak gerçekleştirilen bu çalışmalarda arıların çeşitli ayırt etme mekanizmaları kullanarak bilateral ve radyal simetri özellik gösteren modellerden, çeşitli spatiyal frekansa ya da oriyentasyona sahip barlara, üçgen, daire, kare gibi çevresel özellikleri birbirinden farklı şekillerden iç içe geçmiş daire modeller gibi

kompleks uyaranlara kadar çok farklı çeşitte objeleri birbirinden ayırt ettikleri gösterilmiştir (Giger ve Srinivasan, 1995, 1997; Lehrer, 1999; Lehrer ve Campan, 2004, 2005; Zhang vd., 2004; Horridge, 1999a, 2000, 2003, 2005) (Şekil 2.17).

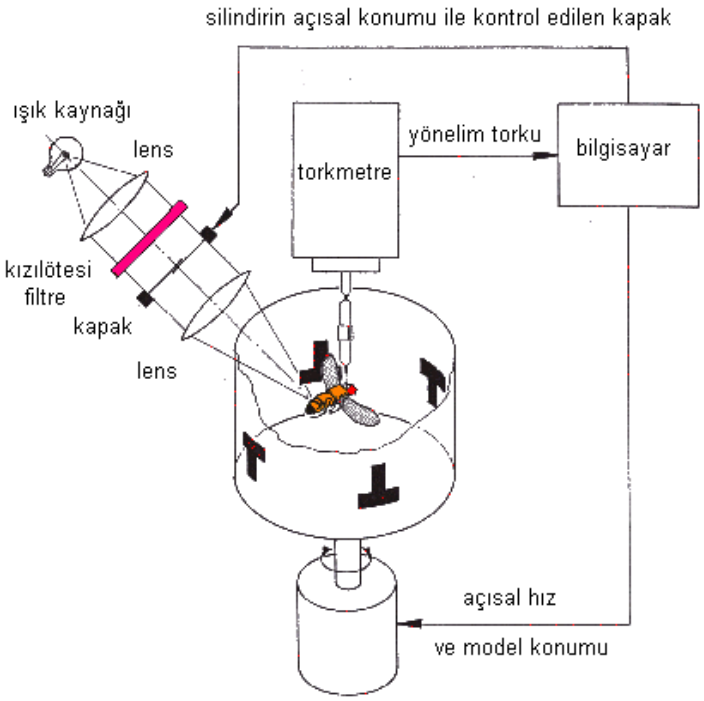


Şekil 2.17. Günümüze kadar arılarla yapılan şekil/model ayırımı çalışmalarında kullanılan çeşitli uyaranlar (Horridge, 2009'dan).



Şekil 2.18. 1988 yılından itibaren arılarla gerçekleştirilen şekil/model ayırımı çalışmalarında kullan **a)** Y maze ve uyaranların sunumu **b)** Y maze'e ait ölçüler (Stach ve Giurfa, 2001'den).

Laboratuvar ortamında görsel obje tanıma ve ayırım çalışmalarında bal arıları dışında farklı ve ilginç bir model oluşturan çalışma D*rosphila melanogaster* türü dişileri ile Y maze den farklı bir düzenek kullanılarak, uçuş stimulatörü ile gerçekleştirilmiştir (Dill vd., 1993; Dill ve Heisenberg, 1995; Ernst ve Heisenberg, 1999). Bu çalışmalarda, eğitilen sinekler, bakır ve ucu kanca şeklinde kıvrık bir tel ile bilgisayara bağlı torkmetre'ye bağlanmış ve silindirik bir panoramanın ortasında uçacak şekilde yerleştirilmiştir (Şekil 2.19). Transparan olan silindir dıştan aydınlatılmış ve deney esnasında sineklere sunulan modeller hızlı bir şekilde değiştirilecek şekilde silindirin yan taraflarına konumlandırılmıştır. Uçuş simülatörü modunda arenanın dönüş hızı, sineğin dikey vücut ekseni etrafında ölçülen sağa-sola sapma momenti ile doğru orantılı olacak şekilde ayarlanmıştır. Bu, sineğin etrafında dönmekte olan panoramanın dönüş hareketlerini stabilize etmesine ve belli görsel uyaranlara göre uçuş yönünü ayarlamasına olanak sağlamaktadır. Sineğin sağa-sola sapma momenti ve uçuş yönü sürekli olarak kaydedilerek ve bu kayıt bilgisayarda tutulmaktadır. Eğitim esnasında sunulan uyaranların biri ya da bir kaçı caydırıcı bir uyaran olan ısı ile ilişkilendirilmiş, bu uyaranlara yaklaşan sineklerin baş ve sırtlarına ısı verilerek sineklerin bu uyaranlardan uzak durmayı öğrenmeleri sağlanmıştır. Bu metodoloji ile eğitilen sineklerin, çeşitli görsel modelleri tanıyabildikleri, büyüklük, yatay ve dikey eğim gibi çeşitli model parametrelerini öğrenebildikleri gösterilmiştir (Dill ve Heisenberg, 1995).



Şekil 2.19. *Drosphila melanogaster* dişileri ile gerçekleştirilen şekil/model tanıma ve ayırım deneylerinde kullanılan uçuş similatörü (Ernst ve Heisenberg, 1999'dan).

2.6.1. Şekil/model tanıma ve ayırımında kullanılan mekanizmalar

Özellikle arılar ve sineklerle günümüze kadar gerçekleştirilen şekil/model tanıma ve ayırım çalışmalarında böceklerin şekil/model şekil/modelleri tanıma ve ayırt etmede iki farklı mekanizma kullandıklarına dair iki hipotez ileri sürülmüştür: ***görüntü eşleştirmesi hipotezi (retinotopic template hypothesis)*** ve ***özellik çıkarımı hipotezi (feature extraction hypothesis)***. Görüntü eşleştirmesi hipotezine göre öğrenilen şekil ya da model fotoğrafik bir resme benzerlik gösteren bir parça –**template**- şeklinde hafızaya kaydedilirken (Wehner, 1972; Gould, 1985, 1986; Srinivasan, 1994; Heisenberg, 1995; Lehrer, 1997a; Efler ve Ronacher, 2000) özellik çıkarımı hipotezinde şekil ya da modelin simetrisi, spatiyal frekansı, çevresel uzunluğu gibi göze çarpan belirli ayırt edici özellikleri çıkarılmakta ve daha sonra karşılaşılan şekil ya da modeller birbirilerinden bu parametreler dikkate alınarak ayırt edilmektedir (Schnetter, 1968; Anderson, 1977; Ronacher, 1979, 1998; Wehner, 1981; Srinivasan, 1994; Giger ve

Srinivasan, 1995). Her iki hipotezde de şekiller ve modeller hafızaya kaydedilmeli ve hedef pozisyona doğru hareket yönünü belirlemek ya da bir objeye yaklaşıp yaklaşmadıkları yönünde bir karara varabilmek için daha sonraki karşılaşacakları şekiller/modeller ile aralarında bir ilişki kurulmalıdır. Yapılan çalışmalarda bu iki hipotez karşılaştırılmış ve böceklerin bu hipotezlerden sadece bir tanesini kullanmadıkları aksine her iki hipotezin de böcekler için alternatif birer seçenek olduğu ileri sürülmüştür. Örneğin Gould (1985), arıların özellik çıkarımı mekanizmasını kullandıklarını göstermişken Efler ve Ronacher (2000), şekil parametrelerini kullandıklarını göstermiştir. Yine benzer bir şekilde Dill ve Heisenberg (1995) *Drosophila melanogaster'* de görüntü eşleştirmesinin, Ernst ve Heisenberg (1999) ise özellik çıkarımının kullanıldığını ortaya çıkarmıştır.

Şekil/model tanınması ve ayırt edilmesi deneylerinde hangi mekanizmanın kullanılacağının belirlenmesinde uygulanan eğitim prosedürlerinin önemli bir yere sahip olduğu gösterilmiştir (Giurfa vd., 1999; Giurfa, 2004). Yapılan tüm çalışmalarda uygulanan ortak eğitim tipleri ***ikili eğitim prosedürü (İEP – differential conditioning procedure)*** ve ***tekli eğitim prosedürüdür (TEP – absolute conditioning procedure).*** Tekli eğitim prosedüründe böcekler, eğitim esnasında ödül içeren şekil ya da modeli alternatif bir şekil ya da model olmadan öğrenirler ve bu tip bir eğitim, kullanılan şekil veya modellerin sadece alt kısımlarının tanınmasını zorunlu kılmaktadır. Özellikle arılarla yapılan çalışmalar, TEP ile eğitilen arıların eğitilen modelin üst kısmını da öğrenmelerine rağmen, alt kısma daha fazla ağırlık verdiklerini göstermiştir (Campan ve Lehrer, 2002). İkili eğitim prosedüründe deneylerde kullanılan böcekler ödül ile ilişkilendirilen bir şekil/model ve ödül ile ilişkilendirilmeyen başka bir şekil/modele aynı anda eğitilirler. Bu prosedür böceklerin şekil ya da modelleri bir bütün olarak öğrenmelerine olanak tanır. Böcekler, eğitim esnasında besin içeren şekil/modele yönelmeyi öğrendikleri gibi, besin içermeyen şekil/modeleden uzak durmayı da öğrenirler. Bu prosedür TEP'e göre daha fazla görsel bilgi içermekte, dolayısı ile özellikle kompleks uyaranların eğitiminde daha fazla tercih edilmektedir.

İEP uygulanarak eğitilen arıların şekil ve model ayırımında görüntü eşleştirmesi mekanizmasını, TEP uygulanarak eğitilen arıların ise özellik çıkarımı mekanizmasını kullanma yönünde bir eğilimde oldukları belirlenmiştir (Campan ve Lehrer, 2002).

Arıların kullanacakları mekanizmayı belirlemede etken diğer bir faktör ise şekil ve modellerin arılar tarafından aynı anda incelenebildiği ve seçim noktası olarak belirlenen noktanın şekil/modellere olan uzaklığıdır. Şekil veya modelleri yakın mesafelerden incelemelerine olanak sağlanan arılar görüntü eşleştirmesi mekanizmasını kullanmaları yönünde teşvik edilirlerken daha uzak bir mesafeden inceleme yapmak durumunda kalan arıların model ya da şekli bir "template" şeklinde kaydetmeyip özellik çıkarımı mekanizmasını kullanmaları yönünde teşvik edildikleri gözlemlenmiştir.

2.6.1.1. Görüntü eşleştirmesi hipotezi (Retinotopic template hypothesis)

Görüntü eşleştirmesi kavramı ilk olarak Wehner tarafından (1972) bal arılarında model tanımayı açıklamak için ileri sürülmüş, daha sonra Gould (1985) tarafından ***fotoğrafsı görüntü*** (Eidetic image) olarak adlandırılmıştır (Efler ve Ronacher, 2000).

Bu hipotez şekil/modellerin retinotopik olarak kaydedilmiş bütün birer görüntü olarak algılandıklarını, öğrenildiklerini ve değerlendirildiklerini savunmaktadır (Wehner, 1972; Gould, 1985, 1986; Heisenberg, 1995). Bu hipoteze göre şekil/model ilk olarak fotoğrafik bir resme benzerlik gösteren bir "template" (parça) şeklinde hafızaya kaydedilir. Daha sonra her yeni görüntü hafızada kayıtlı olan görüntü ile karşılaştırılır. Bu noktada gözlenen obje ile hafızada depolanan görüntü arasındaki benzerlik miktarı (çakışan alan miktarı) doğru seçimin yapılmasında rol oynayacaktır. Çakışma alanının hesaplanmasında kullanılan algoritma hala bilinmese de uygulanan eğitim yöntemine bağlı olarak değişiklik gösterdiği düşünülmektedir. Böylesi bir eşleştirme işleminin etkili bir şekilde çalışması için hayvanın yaptığı hesaplamaların konumundan bağımsız olması gerekir. Yapılan eşleştirme işleminde görsel fiksasyon ve tarama davranışının büyük katkıları vardır. Örneğin uçmakta olan böcekler, vertikal düzlemde karşılarına çıkan modellere konmadan önce çok çeşitli yönlerde (aşağı-yukarı, öne-arkaya, sağa-sola) hareket ederek görsel fiksasyonu sağlamaya çalışırlar. Yapılan bu davranış da böceklerin depo görüntü ve aktüel görüntü arasındaki en iyi eşleştirmeyi yapabilmelerine olanak sağlamaktadır.

Görüntü eşleştirmesi sadece böceklerin modelleri yakın bir mesafeden incelemelerine izin verildiği taktirde mümkün olmaktadır (arılarda bu mesafe 15

cm'dir). Daha uzak bir mesafeden karar vermeye zorlanmaları template oluşumunu olanaksız hale getirmekte ve canlıyı özellik çıkarımı hipotezine yönlendirmektedir.

2.6.1.2. Özellik çıkarımı hipotezi (Feature extraction hypothesis)

Görüntü eşleştirmesi hipotezinin aksine özellik çıkarımı hipotezi böceklerin şekil/modelleri bir bütün olarak öğrenmekten ziyade belli bazı özeliklerine odaklanıp diğerlerini göz ardı ettiklerini ifade etmektedir (Giger ve Srinivasan, 1995; Giurfa vd., 1996b). Arılarla yapılan birçok deneyde arıların eğitim esnasında ödülle ilişkilendirilen şekil/modelden bir ya da birkaç parametre çıkardığını ve bu parametreleri daha sonra karşılaştıkları yeni modellerde de tanıdıkları gözlemlenmiştir. Bu durumda böcekler kaydettikleri bir görüntüyü farklı lokasyonlarda retina üzerine düşen görüntü ile karşılaştırarak retinotopik eşleştirme yapmaktan kurtulurlar. Bu durum bütün bir görüntüyü kaydetmekten daha ekonomiktir. Böceklerin özellik çıkarımı esnasında kullandıkları deneylerle ispatlanan özellikler çevre yoğunluğu, oriyentasyon, şeklin ya da modelin büyüklüğü, çevresel uzunluk, spatiyal frekans, simetri, üçgen kare gibi şekillerin uç noktaları ve bu uç noktaların sayıları ve şekil/modelin toplam alanı vb. ayırt edici özelliklerdir (Şekil 2.20).

2.6.1.2.1. Oriyentasyon

Oriyentasyon özellik çıkarımı esnasında kullanılan önemli bir özelliktir. Şekil/model tanıma kapsamında oriyentasyon ile ilgili deneylerin hemen hemen tamamı bal arıları ile yapılmıştır. Yapılan bu deneylerde arıların eğer şekil/modeller güçlü oriyentasyon ipuçları taşıyorlarsa ya da farklı oriyentasyonlara sahiplerse görüntü eşleştirmesini kullanmadıkları sonucu ortaya çıkmıştır (Giger ve Srinivasan, 1995). Bu durum modellerin yakın ya da uzak mesafeden sunulmaları durumunda da geçerlidir. Eğer oriyentasyon ipuçları şekil/model ayırımı yapmak için kullanılamıyorsa bu durumda arılar görüntü eşleştirmesini kullanmaktadır. Oriyentasyon ipucunun bir arının görsel sistemine nasıl sunulduğu hala bilinmemektedir. Bir olasılık modellerin tamamen fotoğrafik olmayan görüntüler halinde sunulduğu ve arıların modelin kenarlarının oriyentasyonunu ya da diğer belirgin özellikleri algılıyor olmasıdır. Bu olasılığa alternatif ise oriyentasyonun bir parametre olarak pozisyondan bağımsız bir ipucu şeklinde çok sayıda oriyentasyona duyarlı kanallar vasıtası ile çıkarılabilmesidir. (O'Carroll, 1993; Srinivasan vd., 1993; Srinivasan, 1994). Bu ikinci olasılığa göre her

bir kanal belirli bir oriyentasyon yönüne yanıt veren bir ya da birden çok nörondan oluşmaktadır (Chandra vd., 1998a).

Bu ikinci olasılık, yusufçukların (O'Carroll, 1993) ve bal arılarının (Yang ve Maddess, 1997) lobulalarında (böcek beyninde optomotor yanıtlardan sorumlu olduğu düşünülen özelleşmiş bölge) belirli oriyentasyonlara yanıt veren nöronların varlığını ispatlayan nörofizyolojik delillerle desteklenmiştir. Bu nöronlar şekil/modelin oriyentasyonunun algılanması için gerekli sinirsel tabakalar olabilirler. Arılarla yapılan deneylerde arıların dikey yönde oriyentasyon özelliği gösteren modelleri yatay yönde oriyentasyon özelliği gösteren modellere göre daha fazla tercih ettikleri gözlenmiştir (Lehrer vd., 1995). Ancak eğitim esnasında yatay yönde oriyentasyon özelliği gösteren model besinle ilişkilendirildiği takdirde arılar tercihlerini bu model yönünde kaydırmaktadır. Yine arılarla yapılan deneyler arıların 15º ye kadar olan oriyentasyon farklılıklarını algılayabildiklerini göstermiştir (Chandra vd., 1998a).

2.6.1.2.2. Simetri

Arılarla yapılan çalışmalar, arıların simetri algılamaya bir eğilimleri olduğunu göstermiştir (Wehner, 1981; Lehrer vd., 1995), Böylesi bir eğilim biyolojik olarak önemli olan özellikleri daha iyi ve kısa sürede öğrenmek için içten gelen bir özellik olabileceği gibi doğada baskın olarak bulunan ve simetri özelliği sergileyen çiçeklerden alınıp, daha sonra kullanılan bir özellik de olabilir. Bilateral simetrili modelleri asimetrik olanlardan ayırma konusunda eğitilmiş olan arılar bunu başarmakta ve bu başarıyı başka modellerde de sergilemektedirler. Doğada çiçeklerin büyük çoğunluğu vertikal yönde bilateral simetri özelliği gösterdiğinden arıların vertikal yönde bilateral simetri özelliği gösteren modelleri horizontal yönde simetri özelliği gösteren modellere spontan olarak tercih ettikleri gözlenmiştir (Lehrer vd., 1995; Horridge, 1996a, b, d, 1997).

Simetri çiçeklerde göze çarpan önemli bir parametredir. Dafni (1994) Güney Afrika ve İsrail florasında 981 çiçek türünü simetrilerini dikkate alarak incelemiş ve bu çiçek türlerinden % 58'inin radyal simetri, % 42'sinin de bilateral simetri özelliği sergilediğini göstermiştir. Bununla bağlantılı olarak arıların doğada bulunan çiçeklerin bazı özelliklerine karşı spontan bir eğilimleri olduğu ve radyal ve bilateral simetri özelliği gösteren modelleri asimetrik modellere göre daha fazla tercih ettikleri

deneylerle ispatlanmıştır. (Lehrer vd., 1995; Horridge, 1996c, 1997). Bu nedenle arılarda simetri algılanması için özelleşmiş nöronların var olabileceği ileri sürülmüştür (Horridge ve Zhang, 1995; Lehrer vd., 1995).

2.6.1.2.3. Çevresel yoğunluk

Çevresel yoğunluk bir şeklin ya da modelin alanının çevresine oranı olarak tanımlanabileceği gibi belli bir alanda bulunan toplam çevre uzunluğu olarak da adlandırılabilir. Çevre yoğunluğu bir modelin kesintiye uğrama derecesi ile ilişkilidir. Örneğin, dörde ayrılmış bir kare ikiye ayrılmış bir kareden daha fazla kesintiye uğramıştır ve daha fazla bir çevresel yoğunluğa sahiptir. Çevre yoğunluğu modellerin horizontal düzlemde sunularak test edildikleri ilk yıllarda yapılan çalışmalarda (Hertz, 1930) arıların ayırt etmede kullandıkları temel parametre olarak göze çarpmış, modellerin vertikal düzlemde sunulması ile diğer parametreler de kullanılmaya başlanmıştır.

2.6.1.2.4. Spatiyal frekans

Spatiyal frekans çevre yoğunluğu ile yakından ilişkilidir. Çevre yoğunluğu belli bir alanda kenarların uzunluğunu içermesine karşın, spatiyal frekans bu alan içersinde bir hat boyunca karşılaşılan çok sayıda çevreyi içermektedir. Yine arılarla yapılan deneylerde arıların dikey düzlemde sunulan düşük spatiyal frekansa sahip modelleri aynı düzlemdeki yüksek spatiyal frekansa sahip modellere tercih ettikleri belirlenmiştir (Dafni vd.,1997). Oysa ilk yıllarda yapılan çalışmalarda modeller horizontal düzlemde sunulduğu durumlarda arların tercihi yüksek frekanslı modeller yönünde olmuştur (Hertz, 1930).

2.6.1.2.5. Objelerin şekli ve büyüklüğü

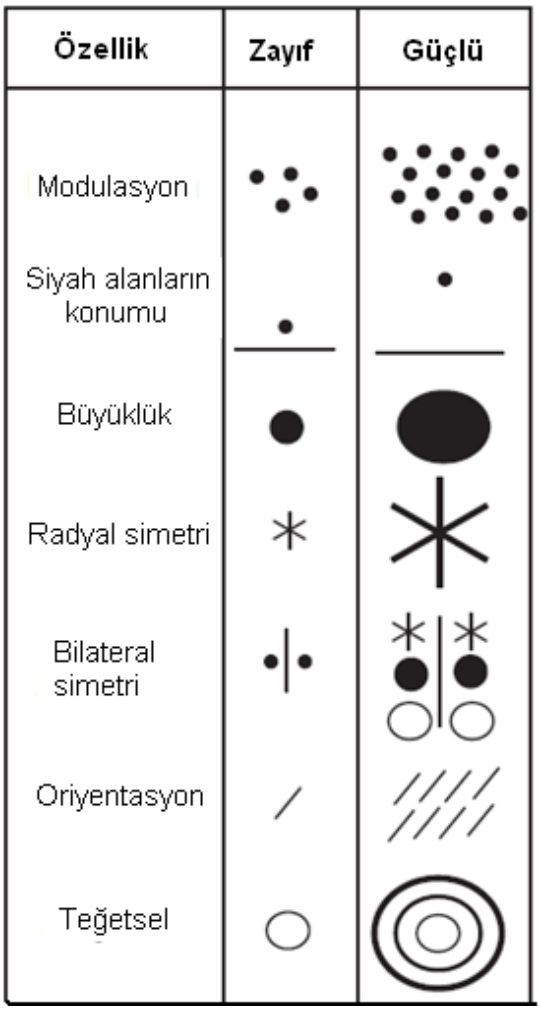
Şekil/model tanıma ile ilgili olarak günümüze kadar yapılan çalışmalar böceklerin geometrik özellikleri birbirinden farklılık gösteren şekilleri birbirinden ayırt edebildiklerini göstermiştir. Campan ve Lehrer (2002) tarafından kapalı şekiller kullanılarak gerçekleştirilen çalışmada arılar, siyah üçgen, daire ve kareyi ayırt edebilmeleri konusunda başarılı bir şekilde eğitilmiş ve arıların üçgen ve kare gibi şekillerin keskin noktalarının sayıları, kenarların pozisyonu ve oriyentasyonu gibi şeklin kenarlarında yer alan lokal parametreler kullanarak bu şekiller arasında başarılı bir

şekilde ayırım yapabildikleri gösterilmiştir. Aslında arıların bu şekilleri ayırt etmeleri esnasında kullandıkları ileri sürülen bu parametreler bir tahmindir ve bunların tahminden öte olduğunu göstermek için yapılabilecek herhangi bir test bulunmamaktadır. Günümüzde araştırıcıların büyük çoğunluğu böceklerin şekilleri yukarıda sayılan parametreleri de algılayabilecek şekilde gördüklerine inanmaya devam etmektedir.

Görsel bir objenin göreceli olarak büyük ya da küçük olması da böcekler tarafından şekil/model ayırımında kullanılan bir diğer parametredir. Yapılan çalışmalar arıların ve karıncaların çeşitli büyüklükteki objeleri birbirinden ayırt edebildiklerini göstermektedir (Wehner, 1981; Dafni vd., 1997; Cammaerts, 2008).

Renkli görme yeteneğine sahip böcekler için objelerin sahip oldukları spektral özellikler (rengi) ve zeminle meydana getirdikleri kontrast da şekil/model tanıma ve ayırt etme başarılarında büyük önem taşımaktadır. Renkli bir obje eğer aynı spektral kompozisyona sahip bir zemin üzerinde görünürse algılanmayacaktır. Diğer yandan siyah bir zemin üzerindeki beyaz bir obje ya da kendisinden farklı spektral özelliklere sahip bir zemin üzerinde bulunan renkli bir obje, söz konusu bir böcek, objenin sahip olduğu renge duyarlı olmasa bile, kolaylıkla algılanacaktır. Renkli objelerle arılara yapılan deneyler arıların çeşitli renkteki objeleri birbirinden ayırt edebildiklerini göstermiştir (Lehrer ve Campan, 2005; de Ibarra ve Giurfa, 2003).

Kullanılan eğitim tipi ya da uyaranların sunuş şekilleri ne olursa olsun arıların şekil ve modelleri tanımada ve farklı özelliklere sahip olanları ayırt etmede genelde çok başarılı oldukları, daha önce öğrenmiş oldukları bazı şekil/model parametrelerini genelleme yapmak suretiyle sonraki performanslarında da kullanabildikleri belirlenmiştir (Lehrer vd., 1995; Lehrer, 1999; Horridge, 1997, 1998, 2000b; Stach ve Giurfa, 2001). Arıların çiçeklerle olan beslenme ekolojileri göz önüne alındığında çok çeşitli şekil/modellere sahip çiçeklerle olan ilişkileri bu yeteneklerinin gelişmesinde etkili olmuştur.



Şekil 2.20. Özellik çıkarımı mekanizması esnasında arılar tarafından kullanılan ayırt edici özellikler (Horridge, 2009'dan).

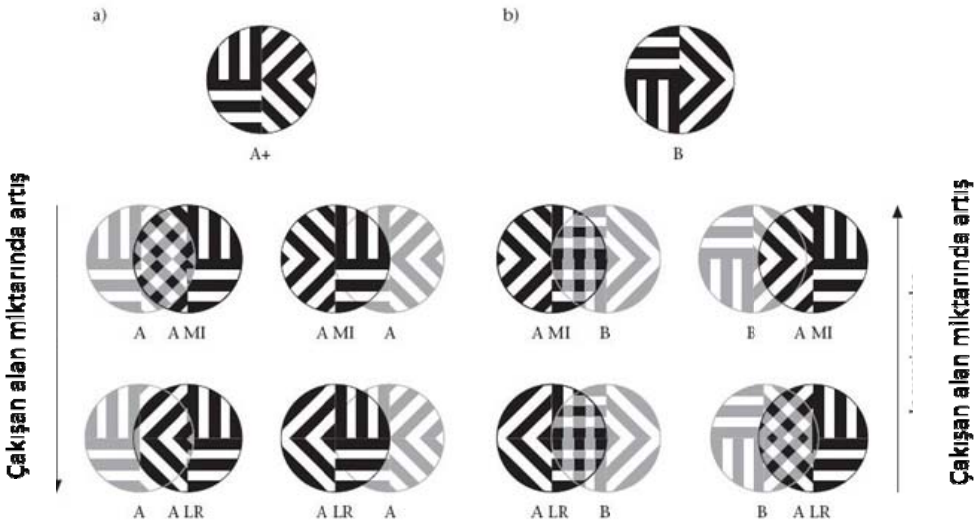
2.6.2. Genelleme (Generalization)

Dış uyaranların davranışı nasıl etkilediğine dair çalışmalar etolojide uyaran seçimi, deneysel psikoloji de ise uyaran kontrolü teorisi olarak ifade edilmiş ve 20. yüzyıl süresince her iki disiplin için anahtar rol üstlenmiştir. Bu çalışmaların en önemli bulgusu ise ***genelleme*** olmuştur. Genelleme, belli bir ortak özelliğe sahip benzer uyaranlara aynı uyaranlarmış gibi davranılmasına olanak sağlayan kavramsal bir yetenektir. Yani eğer bir uyarana yanıt olarak bir davranış oluşturuluyorsa, bir ya da birden fazla özellik bakımından o uyarana benzeyen yeni uyarana da aynı yanıt oluşturulacaktır. Genellikle modifiye edilen uyaran, asıl uyarandan daha az etkilidir ancak, bazı durumlarda yanıt oluşturmada bilinen uyarandan daha etkili olabilmektedir.

Genelleme olgusunun ilk olarak Pavlov (1927) tarafından tanımlanmasının ardından insanlarda (Kalish, 1958) ve diğer hayvanlarda (Verlaine, 1927; Honig ve Urcuioli, 1981) uyaran genellemesine yönelik çalışmalar yaygın bir şekilde yapılmıştır. Böceklerde ise genellemeye yönelik çalışmalar 1920'li yıllardan itibaren arılarla çeşitli modeller kullanılarak yapılmaya başlanmış, arıların görsel tanımada, genelleme yeteneklerini kullanabildikleri ilk olarak Wehner (1971) tarafından gösterilmiştir. Wehner bu çalışmasında arıların farklı oriyantasyon özelliği sergileyen barlardan edindikleri bilgiyi yeni uyaranlara genelleyebildiklerini göstermiştir.

Görsel obje algılanması ve ayırımında yürütülen diğer çalışmalarda olduğu gibi uyaran genellemelerine yönelik çalışmalar için de bal arıları olağanüstü öğrenme yetenekleri ve hafıza kapasiteleri nedeni ile iyi bir model oluşturmuştur (Stach ve Giurfa, 2005). Arılar aynı türe ait çiçekleri onlara yararlı ve yeterli polen ve nektar sağladıkları sürece tekrar tekrar ziyaret etmekte ve hafızaya kaydedilen ve o an algılanan görüntü arasındaki benzerliğe bağlı olarak, besin arama davranışı gerçekleştirdikleri çiçekleri tanımaktadırlar (***çiçek sadakati***). Bu tanımanın, arıların bu çiçeklerin şekillerinin rüzgâr, arıların çiçeğe yaklaşma yönü vb benzeri nedenlerle bozulmasına rağmen tanımalarına olanak sağlayacak şekilde esnek olması gerekmektedir. Arıların besin arama aktivitelerinin başarısında büyük öneme sahip, çiçek sadakati arılarda gelişmiş bir ayırt etme yeteneği gerektirmesinin yanında iyi bir genelleme yeteneği de gerektirmektedir. Arılarda genelleme yeteneğinin gösterilmesinin ardından yapılan çalışmalarda arıların objelerin ayna görüntüleri ve sağ sol transformasyonlarını (Stach ve Giurfa, 2001), bilateral simetri (Giurfa vd., 1996b), iç içe geçmiş daireleri (Horridge, 2000) ve renk (Bernard ve Giurfa, 2008) gibi ayırt edici özelikleri genelleyebildikleri gösterilmiştir.

Uyaranların ayna görüntülerinin genellenip genellenmediğine ilişkin renkli objeler kullanılarak bal arıları ile yapılan bir çalışmada arıların ayna görüntüsü ile orijinal görüntüyü ayırt edebildikleri ve yeni modeller ile ayna görüntüsü arasında bir seçim yapması gerektiğinde ayna görüntüsünü tercih ettiği gözlemlenmiştir (Gould, 1988).

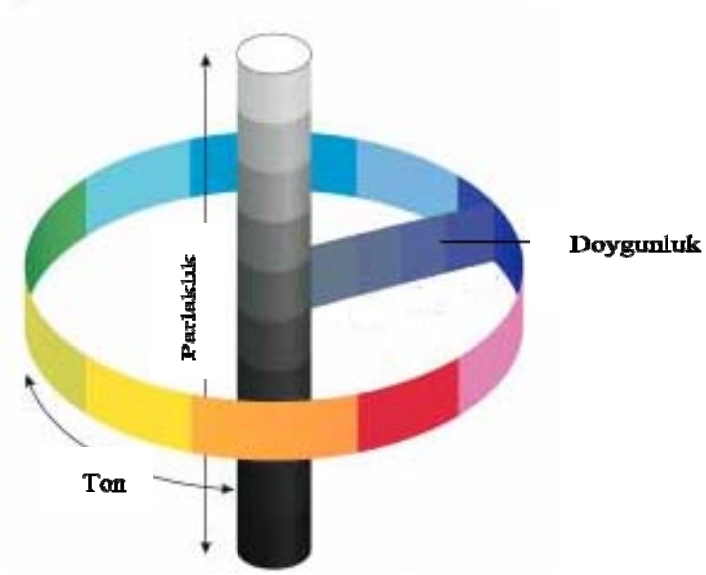


Şekil 2.21. A+: pozitif uyaran, B: negatif uyaran olmak üzere iki uyarana aynı anda eğitilen arılar, eğitim modelinin ayna görüntüsü (MI) ve sağ sol transformasyonunu (LR) genelleyebilmişler ve genellemede retinotopik olarak çakışan alan miktarını kullanmışlardır (Stach ve Giurfa, 2001). **a)** pozitif modelle sağ sol transformasyonu arasındaki çakışan alan miktarı pozitif model ile ayna görüntüsü arasındaki arasındaki çakışan alan miktarından fazladır. **b)** Negatif modelle, pozitif modelin sağ sol transformasyonu arasındaki çakışan alan miktarı, negatif modelle pozitif modelin ayna görüntüsü arasındaki çakışan alan miktarından daha düşüktür (Stach ve Giurfa, 2001'den).

Daha sonra, Korneluk ve Plowright (1995) farklı renkler kullanarak aynı problemi yaban arılarında araştırmış ve arıların başarılı bir genelleme performasnı gerçekleştirdiğini tespit etmiştir. Ancak bu çalışmalarda farklı renkli uyaranların kullanılması, arıların özellikle mavi (410nm) ve yeşil (530nm) gibi belirli dalga boylarına olan öncelikli tercihleri göz önüne alındığında arıların genelleme performanslarında soru işaretlerine neden olmuştur. Stach ve Giurfa (2001), arıların dairesel bir model içinde, farklı oriyentasyon düzenlemeleri içeren modelleri öğrenme ve seçimlerini bu düzenlemeleri içeren yeni modellere genelleme yeteneklerini araştırmış, bu çalışma sonucunda arıların daha önce öğrendikleri bir modelden elde ettikleri bilgileri aynı modelin ayna görüntüsü ya da sağ sol transformasyonlarına genelleyebildiklerini göstermiştir. Stach ve Giurfa (2001) bu çalışmada arıların genelleme performanslarında görüntü eşleştirmesi ya da özellik çıkarımı mekanizmalarını kullandıklarını göstermiştir (Stach ve Giurfa, 2001) (Şekil 2.21).

2.7. Renkli Görme

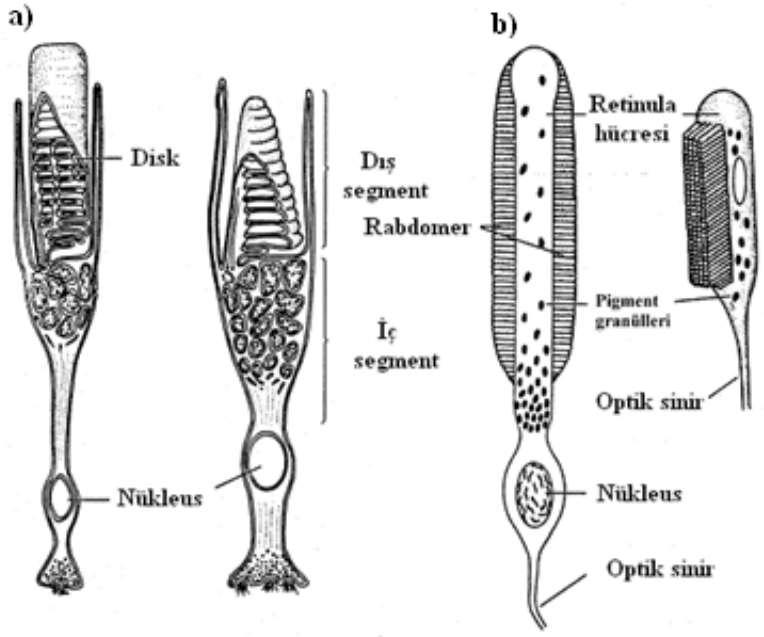
Işığın, elektromanyetik spektrumun insan tarafından algılanabilir kısmı olarak tanımlanıyor olması renk biliminin de insan algısına dayandırıldığını göstermektedir. Dolayısı ile renk ile ilgili tanımlamalar da insan deneyimlerine göre yapılmıştır. Rengin ***ton, doygunluk*** ve ***parlaklık*** olmak üzere üç önemli özelliği vardır. Parlaklık rengin siyahtan beyaza kadar olan açıklık-koyuluk skalasındaki yerini gösterirken doygunluk o rengin nötral gri ya da beyaza olan benzerliğini ifade etmektedir. Ton ise parlaklık ve doygunluk dışındaki renk farklılıklarıdır ve bizim sarı, yeşil, kırmızı vb. olarak isimlendirdiğimiz kısmı temsil etmektedir. Parlaklık rengin akromatik özelliğini, doygunluk ve ton kromatik özelliğini oluşturmaktadır. Renkleri 3 temel renk olan mavi, yeşil ve kırmızı renklerden eşit miktarda içeren bir renk tekerleği olarak düşündüğümüzde, spektrumda geri kalan diğer tüm renkler, herhangi iki temel rengin karıştırılması ile elde edilebilecektir. Bu renk tekerleğinde 0'dan 360°'ye kadar olan kısım rengin tonu verecektir (Şekil 2.22) Hayvanların rengin parlaklık, doygunluk ve ton özelliklerini ayrı ayrı algılayabildikleri konusunda bir kanıt yoktur. Bazı araştırıcılar renk algısının bilinç gerektirdiğini ileri sürmüşlerse de bizim davranışsal düzeyde "renkli görme" olarak tanımladığımız duysal kapasite ışığın dalga boyu ile ilgili özelliklerinin sinirsel düzeyde işlenmesi olarak tanımlanmaktadır.



Şekil 2.22. Renk tekerleğinde ton, doygunluk ve parlaklık.

İnsanlar renkleri kromatik ve akromatik sinyalleri kullanarak ayırt edebilmektedirler. Hayvanların parlaklık ve tonları algılayıp algılamadıklarını bilmediğimiz için genel bir renkli görme tanımı fiziksel bir kritere dayanmak zorundadır. ***Renkli görme*** ya da ***gerçek renkli görme*** (***true colour vision***) ışık uyaranlarını, şiddetlerinden bağımsız olarak, yalnızca spektral özelliklerindeki farklılıklara göre ayırt edebilme yeteneği olarak tanımlanmaktadır (Menzel, 1979). Bir başka deyişle renkli görme, birbirlerinden farklı spektral yansıma ya da emisyona sahip objelerin tespit edilmesini ve tanınmasını sağlayan ve ışık şiddetinden bağımsız olarak iş gören nöral bir stratejidir (Menzel ve Backhaus, 1991). Böceklerde renkli görme algısı, retina üzerinde konumlanmış ve dalga boyu duyarlılıkları çakışan birkaç fotoreseptörün birlikte hareket etmesi ve bu fotoreseptörlerden ayrı ayrı gelen bilgilerin birleştirilerek renk farklılıklarının algılanması ile ortaya çıkmaktadır.

Fotopigment içeren fotoreseptörleri rabdomerik ve silli fotoreseptörler olmak üzere iki genel kategoriye ayırmak mümkündür (Şekil 2.23). Rabdomerik fotoreseptörler gelişmiş gözlere sahip arthropod ve mollusklar gibi omurgasızlarda bulunurken, silli fotoreseptörler omurgalılarda bulunmaktadır. Bu iki tip reseptör pigment taşıyan membranların şekli ve pigment moleküllerinin yoğunluğu bakımından incelendiğinde önemli farklılıklar göstermektedir. Pigment molekülleri rabdomerik fotoreseptörlerde mikrotübül yapısındaki membranlarda bulunurken, silli fotoreseptörlerde birbirinin üzerine gelecek şekilde paketlenmiş, yassı ve yuvarlak şekilli diskler üzerinde bulunmaktadır. Pigment yoğunluğu rabdomerik reseptörlerde, silli fotoreseptörlere göre daha azdır. Ancak, rabdomerik reseptörlerin silli reseptörlere göre 2-4 kat daha uzun olmaları, onların daha fazla foton yakalamasına olanak sağlamaktadır.

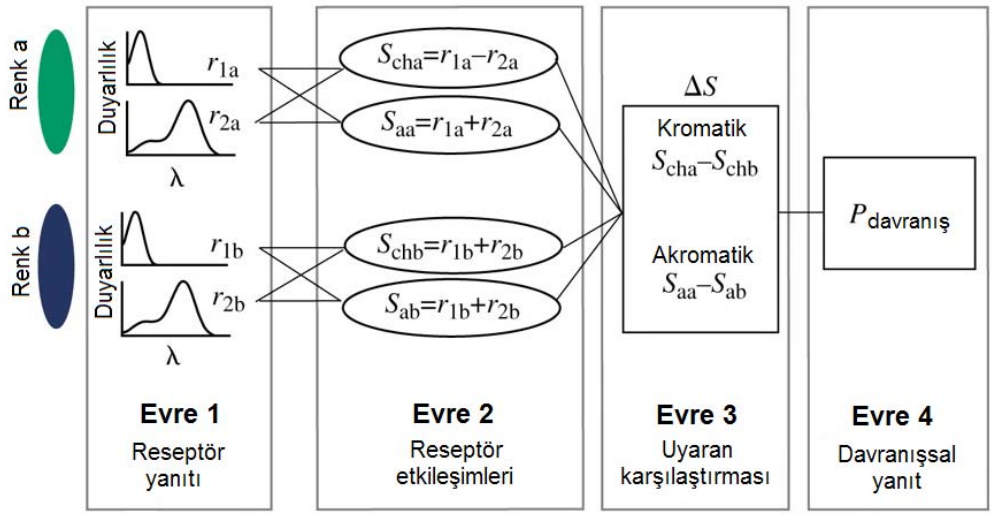


Şekil 2.23. Silli ve rabdomerik fotoreseptörlerdeki pigment içeren membran yapıları. **a)** Omurgalılarda bulunan tipik silli fotoreseptörlerde (solda çomak ve sağda koni) fotopigment molekülleri dış segmentteki hücre membranlarının içe doğru katlanması sonucu meydana gelen disklerde bulunur. **b)** Omurgasızlar için tipik olan rabdomerik fotoreseptörlerde fotopigment molekülleri hücre membranının mikrotübül olarak adlandırılan uzantılarında bulunur (Bradbury ve Vehrencamp, 1998'den).

Hayvanlar sahip oldukları spektral fotoreseptör tiplerine göre renkli görme yetenekleri bakımından monokromat, dikromat, trikromat, tetrakromat vs. olarak sınıflandırılmaktadır. Görme organlarında tek bir tip fotoreseptöre sahip hayvanlar ile birden çok fotoreseptöre sahip olmasına rağmen yalnızca bir fotoreseptörünü davranışsal yanıtta kullanan hayvanlar ***monokromat*** olarak adlandırılmaktadır. Farklı dalgaboyuna sahip iki uyaranın şiddetlerinin ayarlanması ile bu fotoreseptör aynı şekilde uyarılabileceği için renk algısı mümkün olmayacağından böylesi hayvanlarda renkli görme söz konusu değildir (Menzel ve Backhaus, 1991).

Spektral duyarlılıkları farklı olan iki çeşit fotopigmente sahip hayvanlar ***dikromat*** olarak adlandırılır ve bu hayvanlarda renkli görme mümkün olabilmektedir. Renk algılanması bu iki fotopigmentten gelen nöral girdilerin toplanması ile elde edilir (Şekil 2.24) Böceklerde dikromatik renkli görme sistemleri karıncaları da içeren birçok grupta oldukça yaygındır (Briscoe ve Chittka, 2001) (Şekil 25a).

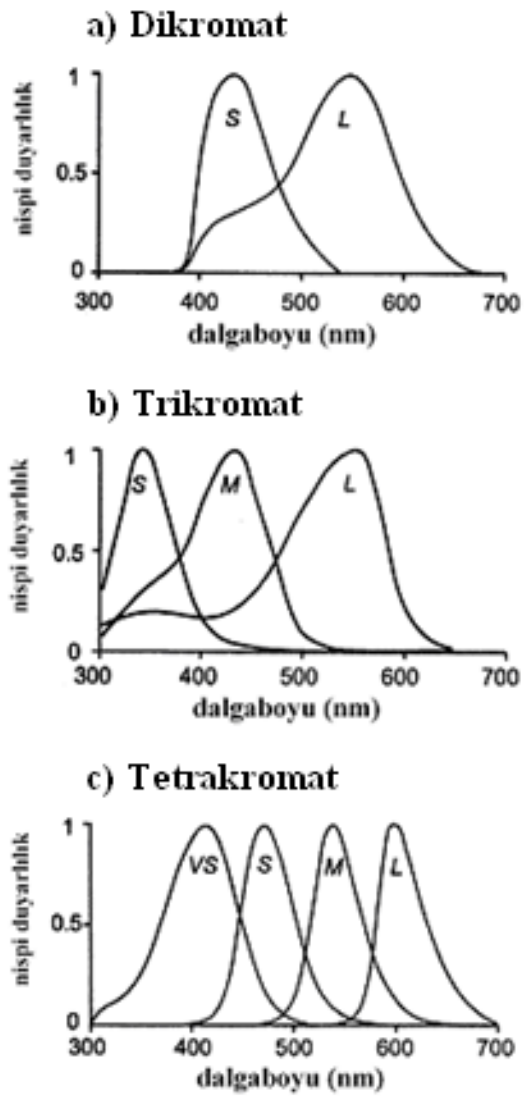
Üç farklı dalga boyu duyarlılığı gösteren fotoreseptöre yani 3 farklı fotopigmente sahip hayvanlar ***trikromat*** olarak adlandırılırlar ve iyi bir renkli görme yeteneğine sahiptirler (Şekil 25b). Trikromat böceklerde genellikle sahip olunan fotoreseptörler spektrumun UV, mavi ve yeşil bölgelerine maksimum duyarlılık göstermektedir ve trikromasi böcekler arasında görülen en yaygın özeliktir (Briscoe ve Chittka, 2001). Elektromanyetik spektrumun 335, 435 ve 540 nm'lerine maksimum duyarlılık sergileyen *Apis mellifera* böcekler arasında en ünlü trikromatlardan biridir (von Helversen, 1972; Menzel ve Blakers, 1976; Menzel ve Backhaus, 1991).



Şekil 2.24. İki farklı dalga boyuna maksimum duyarlılık gösteren iki farklı reseptörün iş gördüğü bir renkli görme sisteminin 4 evreli modelleme ile gösterilmesi Evre 1'de (reseptör düzeyi) hayvan a ve b renklerine baktığında r_{1a}, r_{1b} and r_{2a}, r_{2b} sinyalleri oluşmaktadır. Sinirsel düzeyde olan bir sonraki evrede (evre 2) iki sinirsel etkileşim söz konusu olabilir; ***i)*** reseptör sinyallerinin birleştirilerek S_{aa} and S_{ab} akromatik sinyallerinin oluşturulması ve ***ii)*** çıkarım (ya da karşılaştırma) yapılarak S_{cha} and S_{chb} kromatik sinyallerinin oluşturulması. Evre 3'de a ve b renklerinden ortaya çıkan sinyallerin karşılaştırılması yapılır ve son olarak da P olasılığına sahip bir davranışsal yanıt ortaya konur (evre 4) (Kelber ve Roth, 2006'den).

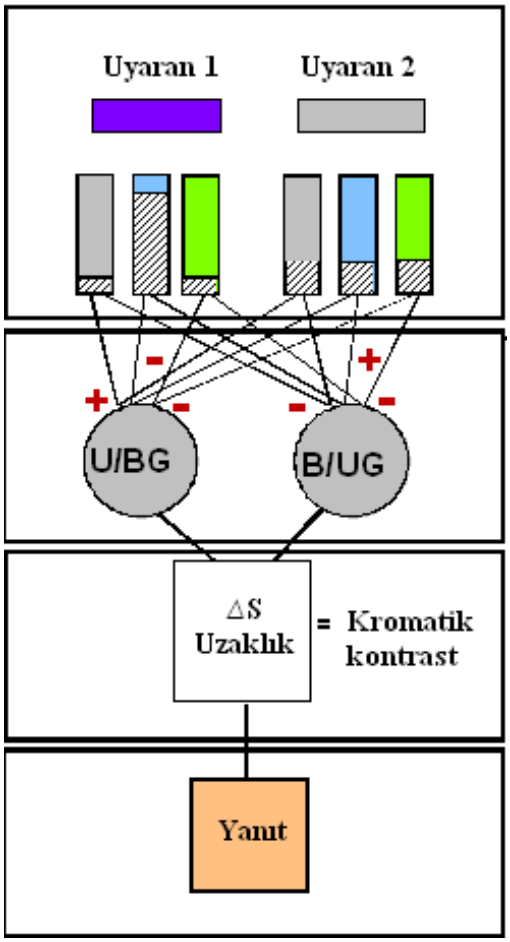
Bununla birlikte, böcekler arasında çoğunlukla kelebeklerde bulunan ve trikromatik olan bal arıları ve insandan daha geniş spektrumda iş gören bir renkli görme sistemi tespit edilmiştir ki, bu canlılar tetrakromat ve pentakromat olarak adlandırılmaktadır (Şekil 25c). Dört (tetrakromasi) ya da beş (pentakromasi) farklı fotopigmentin iş gördüğü böylesi bir renkli görme sisteminde fazladan taşınan bir

kırmızı bölge fotoreseptörü ile çoğu böcekte olmadığı bilinen bir uzun dalga boyu duyarlılığı kazanılmıştır (Bernard, 1979; Arikawa vd., 1987; Briscoe, 1998, 2000).



Şekil 2.25. Temsili **a)** dikromat, **b)** trikromat ve **c)** tetrakromat gözlerde fotoreseptörlerin sahip oldukları nispi duyarlılıklar (çok kısa (VS), kısa (S), orta (M) ve uzun dalga boyu (L)'na duyarlı fotoreseptörler, (Kelber vd. 2003'den).

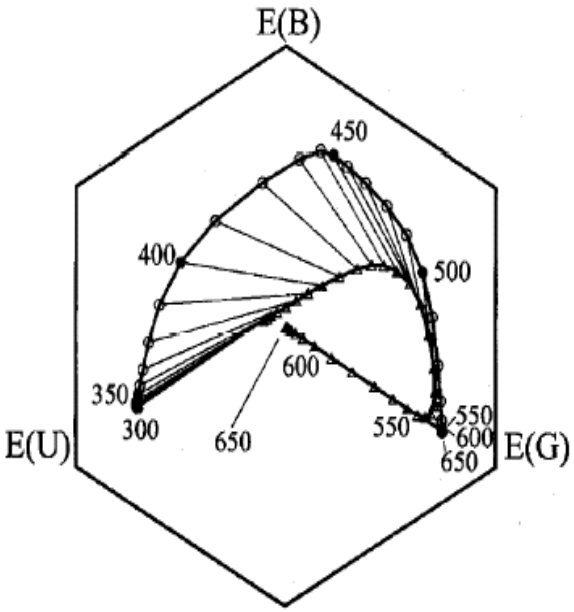
Farklı fotoreseptör tiplerinin bulunuşu renkli görmenin var olduğunu gösteren kesin bir kanıt değildir (Menzel ve Backhaus, 1991). Fotoreseptörler renk ile ilgili bilgiyi algılayıp, bu bilgiyi değerlendirilmek üzere merkezi sinir sistemine gönderdikleri için renkli görme konusunda çevresel bir algılayıcı sistem görevi üstlenmektedirler. Ancak renk periferal bir olgu olmayıp beyinde ortaya çıkan bir algıdır. Backhaus (1991)'un ileri sürdüğü ***zıt renk kodlaması (color opponent coding, COC***) mekanizmasına göre trikromatik bir renkli görme sistemine sahip olan arılarda maksimal duyarlılığın olduğu UV, mavi ve yeşil fotoreseptörlerin nöral bağlantıları arasında çalışan 2 farklı kanalın olduğu kabul edilmiştir. Trikromatik bir böceğin sahip olduğu üç farklı fotoreseptör spektral bir uyaran ile karşılaştıklarında farklı seviyelerde uyarılacak ve uyarılma seviyelerini gangliyon hücreleri yolu ile beyine ileteceklerdir. Bu gangliyon hücreleri ve daha sonraki aşamalarda iş gören diğer hücrelerin ***opponency*** olarak isimlendirilen özellikleri böceklerde renkli görmenin temelini oluşturmaktadır. Sinirsel ileti götüren bu hücreler arasındaki opponent mekanizmada, trikromatik olan böcekteki her bir fotoreseptörün (UV, mavi ve yeşil) belli bir nöron tipine sinyal gönderdiğini varsaydığımızda, örneğin, UV reseptör beyine ileti gönderdiği her zaman belli bir nöron uyarılacak (UV+), mavi ve yeşil fotoreseptörler ileti yolladığı zaman ise bu nöron inhibe olacaktır (MY-); (UV+ vs MY--). Benzer şekilde, mavi reseptörden beyne gönderilen ileti, mavi reseptör ile ilişkili nöronu uyarırken, UV ve Yeşil reseptörlerden ileti alan nöronları inhibe edecektir (M+ vs UV Y-). Bu şekilde beyinde farklı nöronların inhibisyon ve eksitasyon seviyelerine göre yapılan karşılaştırmalı bir değerlendirme renkli görmeyi mümkün kılmaktadır (Şekil 2.26). Her spektral uyaran tarafından uyarılabilen bir nöron varlığında ise, sadece ışık seviyleri bakımından bir değerlendirme mümkün olacağından (UV+, M+, Y+) bir renk algısı söz konusu olmayacaktır. İnsanlarda parlaklık algısını sağlayan bu tarz nöronların balarılarında olmayışı arıların parlaklık algısının olmadığını göstermektedir ki yapılan pek çok davranışsal çalışmada da arıların spektral uyaranlar arasında ayırım yaparken ışık şiddetini kullanmadıklarını ortaya çıkarmıştır (Chittka ve Wells, 2004).



Şekil 2.26. Trikromatik bir canlıda aralarındaki kromatik farklılıklara göre iki görsel obje arasındaki ayırım ve bu ayırımda farklı fotoreseptörler arasındaki zıt etkileşimin şematik gösterimi. U: UV, B: mavi, G: yeşil fotoreseptörleri, U/BG ve B/UG uyaranlar tarafından fotoreseptörlerde oluşturulan eksitasyon (+) ve inhibisyon (-) seviyelerine göre iş gören iki alt sistemi göstermektedir. ΔS: iki alt sistem tarafından nöral düzeyde yapılan işlem sonrası ortaya çıkan uyaranlar arasındaki renk farkı algısı.

Chittka (1992) uyaranların arılardaki 3 reseptör tipini uyarma oranlarından yola çıkarak hekzagonal renk modelini oluşturmuş ve farklı dalgaboylarına karşılık gelen renklerin, bu modeldeki yerini belirlemiştir. Bu iki modelin dışında, ***Renk Üçgeni (Color Triangle) Modeli*** ve ***Foton Sayısı İle Sınırlandırılmış Zıt Renk Kodlaması Modeli (Photon-noise Limited Color Opponent Model***) gibi arıların renk ayırımı yetenekleri ile ilgili farklı modeller ileri sürülse de bu teoriler arasında bilim adamları tarafından en çok kabul gören Chittka (1992) tarafından önerilen hekzagonal renk alanı modelidir (Şekil 2. 27). Oluşturulan bu modelde bal arısının 300 ve 650 nm'ler

arasındaki duyarlılık alanı 10 nm'lik aralıklarla gösterilmekte, renk sahasında dalga boyları arasındaki mesafenin artmasıyla birlikte, bal arısının bu dalga boylarını ayırt etme yeteneği de artmaktadır (Chittka vd., 1993).

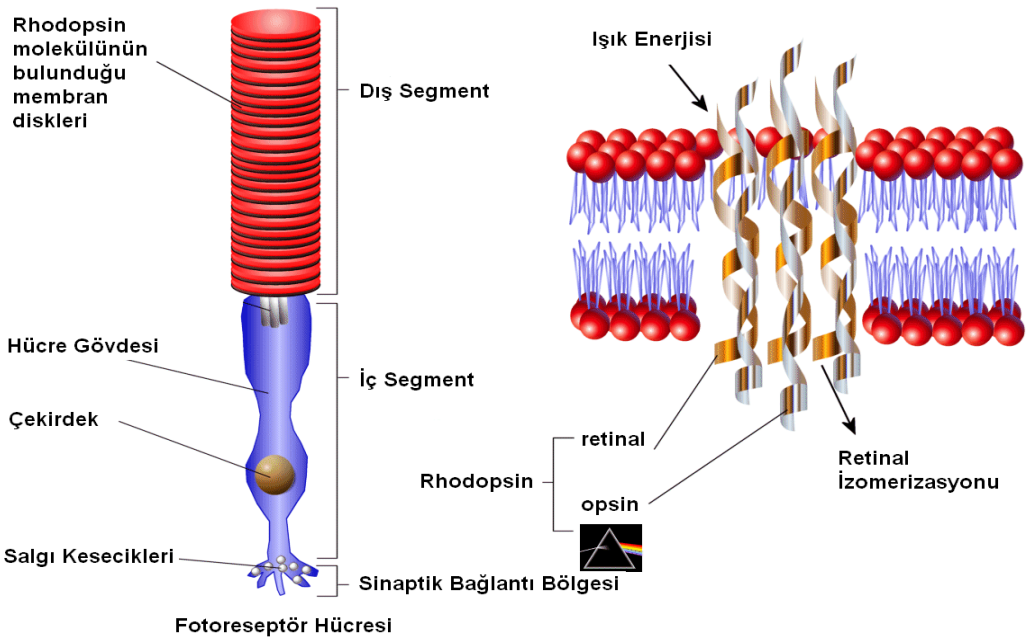


Şekil 2.27. *Apis mellifera*'nın hekzagonal renk alanı. E(U) ile UV fotoreseptörünün, E(B) ile mavi fotoreseptörün ve E(G) ile yeşil fotoreseptörün temsil edildiği bu renk alanında içi boş olan daireler 10 nm'lik aralıklara sahip monokromatik ışık uyaranlarının yerlerini göstermektedir. Bu modele göre monokromatik uyaranlar 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'den).

2.7.1. Görsel pigment ve spektral duyarlılık

Renkli görme diğer birçok canlıda olduğu gibi böceklerde de uyaran ayırımında yaygın olarak kullanılan önemli bir duysal kapasitedir. Bazı fotoreseptör hücrelerinde bulunan yağ damlacıkları ve sekonder pigment hücrelerini bir yana bıraktığımızda, renkli görme farklı tip fotoreseptör hücrelerinde yer alan görsel pigmentlerin spektral farklılıkları ile ilişkilidir (Townson vd., 1998). Görme olayının gerçekleşebilmesi için fotoreseptörlerde ışığı absorbe edebilecek bir görsel pigmente ihtiyaç vardır ve primitif bakterilerden, en gelişmiş çok hücreli hayvanlara kadar tüm hayvanlar âleminde ortak

olan bu görsel pigment rodopsindir (Briscoe ve Chittka, 2001). Rodopsin, retinula hücrelerinin rabdomları oluşturan mikrovillus membranlarında lipid tabakasına gömülü durumda bulunur ve fotokimyasal ve biyokimyasal reaksiyonlar bu lipit tabakasının hidrofobik parçasında meydana gelir. Rodopsin ışığa duyarlı görsel pigmentlerdir ve bir apoprotein olan "***opsin***"" ve A vitamininden türetilmiş, hem omurgalı hem de omurgasızlarda 11 cis-retinal pozisyonunda bulunan "***kromofor***" hücresinden meydana gelir (Şekil 2.28). Kromoforlar kovalent bağlarla opsinin 7. transmembran bölgesindeki Lys altbirimine Schiff's temel bağlantısı ile bağlanmıştır (Townson vd., 1998). Opsinler, 7 adet transmembran altbirim içerirler ve opsinin bu helix şeklindeki transmembran altbirimleri, kromoforların yer aldığı bağlantı cepleri oluştururlar. Bu yapıda opsinin sahip olduğu spesifik aminoasit yan dizilimleri kısa dalgaboyunu (370-400 nm) absorbe eden kromoforun duyarlılığını daha uzun dalgaboyuna kaydırır. Opsin proteninin aminoasit sırası ile kromofor birlikte görsel pigmentin maksimum absorbsiyon değerini (λ) etkiler (Briscoe ve Chittka, 2001).



Şekil 2.28. Rodopsin molekülünün kimyasal yapısı. Retinal adı verilen prostatik grup ve opsin olarak adlandırılan ışığa duyarlı protein olmak üzere iki kısımdan oluşan rhodopsin molekülü fotoreseptör hücrelerinin dış segmentinde yer alan membran disklerinin hücre zarına gömülü halde bulunmaktadır (www.justinpamute.wordpress.com'dan).

Pek çok böcek sadece bir ya da en fazla iki tane kromofor tipine sahiptir. Bunlardan bir tanesi 11-*cis* retinal (A1) ya da 11-*cis* hidroksiretinal'in 3R ve 3S enantiomerleridir (A3). Opsin olmadan bütün trans A1'in λ_{max} değeri (383nm) bütün trans A3'ün λ_{max} değerine (379) benzerdir. Bir birey iki farklı kromoforun opsinlerle yapacağı farklı kombinasyonlar ile 6 farklı fotoreseptöre ve bu fotoreseptörlerden oluşmuş, farklı farklı ommatidyumlara sahip olabilir.

Böceklerde ilk kullanılan kromoforun A1 olduğu bildirilmiştir. Bazı böcekler ise Kretase periyodunun sonuna doğru A3'ü de kullanmaya başlamışlardır (Seki ve Vogt, 1998). Dokuz böcek takımı (Plecoptera, Hemiptera, Neuroptera, Coleoptera, Hymenoptera, Mecoptera, Diptera, Trichoptera ve Lepidoptera) hem bu iki kromofordan birisine (A1 ya da A3) sahip türlerin büyük çoğunluğunu hem de her ikisini de (A1 ve A3) kullanan bazı türleri içermektedirler. Diğer tüm böcek takımlarının üyeleri ise A1 kromoforunu kullanmaktadırlar (Gleadall vd., 1989; Seki ve Vogt, 1998). Çünkü A1 ve A3 kromoforu aynı opsinle yeniden yapılandırıldıklarında farklı λ_{max} değeri verirler. Bu nedenle kromoforu değiştirerek spektral bir kayma elde etmek mümkündür.

Böceklerin kromoforlar bazında neden çeşitlilik gösterdiği sorusunun cevabı A1 ve A3 kromoforların biyosentetik öncülerinde gizlidir. Bu öncüler bitkilerden elde edilen karoten ve ksantofildir. A3'ün öncüsü ksantofil, moleküler oksijen gerektiren bir süreç sonucunda A1'in öncüsü karotenden elde edilir. Karbonifer periyodu boyunca atmosferik oksijendeki büyük artış, ksantofil sentezi reaksiyonu oranını büyük ölçüde arttırmış olabilir ve böylece bu öncü böceklerde artış göstermiştir. Kretase boyunca bitkilerdeki A1 ve A3'e biyosentetik öncü dağılımlarının değişimi günümüzde böcek gözlerindeki A1 ve A3 tip kromofor dağılımının bir açıklaması olabilir (Briscoe ve Chittka, 2001).

Böceklerdeki bileşik gözler söz konusu olduğunda, gözdeki görsel pigmentlerin, kromoforların, yalıtım pigmentlerinin ve fotoreseptör hücrelerin konumsal düzenlenmeleri de fotoreseptör hücrelerin spektral duyarlılık eğrilerini değiştirmektedir. Diğer fotoreseptör hücreleri ile yalıtım pigmentlerinin filtrasyon özelliklerinin olmadığı durumlarda görme pigmenti molekülünün λ_{max} değeri yaklaşık olarak molekülün bulunduğu fotoreseptör hücresinin maksimum duyarlılık değeri ile eşit olur. Bu şekilde

olabilmesi için fotoreseptörün diğer pigment hücrelerinden ve diğer fotoreseptörlerden etkilenmediği varsayılır ve elektromanyetik spektrumda dalgaboyu pik değerleri bu etkileşimler göz ardı edilerek ortaya çıkarılır.

Böcek gözünün yapısal birimi olan rabdomların açık, birleşmiş ya da sıralı oluşları da fotoreseptör hücrelerinin spektral duyarlılıkları üzerinde etkili olan bir özelliktir. Birleşik rabdomlarda, spektral olarak farklı özelliklere sahip fotopigmnetleri taşıyan rabdomerler birbirlerini lateralden filtreleyen filtreler olarak iş görmektedirler. Bu da spektral duyarlılık eğrilerinin görsel pigmentlerin absorpsiyon spektrumlarına benzer şekillerde kalmasını sağlar. Sıralı rabdomlarda, distalde bulunan fotoreseptörler proksimalde bulunan fotoreseptörlere ulaşan ışığı filtreledikleri için fotoreseptörlerin spektral duyarlılıkları daraltılmaktadır.

Rabdomun spektral duyarlılık üzerine olan etkileri sinek gözünde daha net görülmektedir. Sineklerde 7. retinular hücrede bulunan ve mavi ışığa karşı stabil olan bir pigment 8. retinular hücrenin spektral karakteristiklerini etkileyebilmektedir. 7. retinular hücredeki bu pigmente ilave olarak bir de UV-***sensitizing*** pigment bulunmaktadır. Bu pigment UV ışığı absorbe eder ve eksitasyon enerjisini görsel pigmente aktarır. Maviye stabil pigment, UV-**sensitizing** pigment ve görsel pigmentin spektral özelliklerinin bir sonucu olarak sineklerdeki bu hücrelerin spektral duyarlılık eğrileri tipik bir balarısı spektral duyarlılık eğrisine benzememektedir.

Görsel pigmentlere ilave olarak perdeleyici pigmentlerin retina içindeki dağılımları ve absorpsiyon spektrumları değişiklik göstermektedir. Sineklerde opsin molekülüne bağlı olduğu düşünülen ***sensitizing*** pigmentin aksine perdeleyici pigmentler rabdomun etrafında bulunabilirler. Perdeleyici pigmentlerin böceklerdeki dağılımları ve kimyasal yapıları ve spektral özellikleri ile ilgili sistematik bir çalışma gerçekleştirilmemiştir. Ancak perdeleyici pigmentler ile görsel pigmentlerin çeşitli görsel performansları geliştirmek amacıyla koordineli bir şekilde modifiye edilebildiklerine dair elde edilen kanıtlar gelecek çalışmaların önemini göstermektedir. *Papilio xuthus* türü kelebeklerin retinaları ile ilgili çalışmalar bu tip pigmentlerin görsel hücrelerin spektral duyarlılıklarını değiştirmek üzere beraber nasıl iş gördüklerine dair bir örnek oluşturmaktadır. Arikawa ve Stavenga (1997) bu türün ommatidyumlarının 3-8. retinular hücrelerinde rabdomların etrafında konumlanmış sarı ya da kırmızı

perdeleyici pigmentlere dayanarak farklı ommatidyum tipleri belirlemişlerdir. Kırmızı pigmentler sarı pigmentlere göre 3 kat daha fazla bir dağılıma sahiptirler. Perdeleyici pigmentler seçici olarak kısa dalga boylarını absorbe ettikleri için fotoreseptörlerin spektral sensitiviteleri, içerdikleri görsel pigmentlerin spektral sensitiviteleri ile karşılaştırıldığında spektrumun kırmızı bölgesine doğru bir kayma göstermektedir.

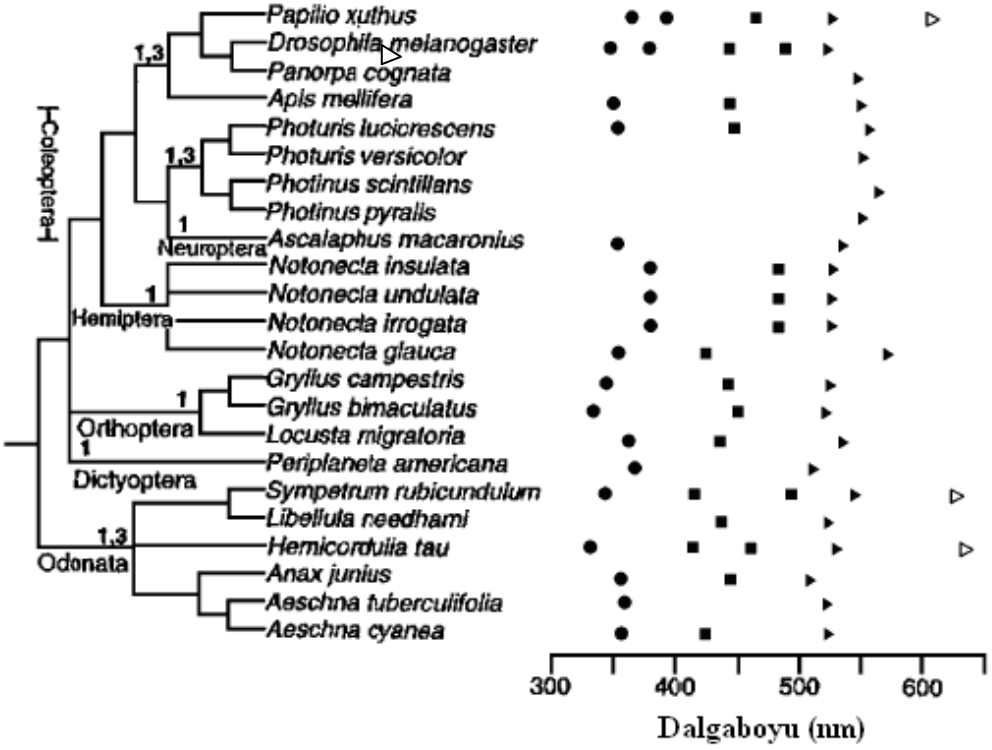
2.7.2. Renkli görmenin evrimi

Renkli görmenin evrimi ile ilgili çalışmalar her zaman spekülatif sonuçlar doğurmuştur. Son yıllardaki çalışmalar ile renkli görmeye olanak sağlayan göz anatomisi ve optiği, ilişkili sinirsel yapıların karılaştırmalı analizleri, fotoreseptör spektral duyarlılıklarının belirlenmesi, davranışsal olarak tespit edilen spektral duyarlılıklar ve görsel ekoloji ile ilgili çalışmalar renkli görmenin evrimi ile ilgili yeni verilerin elde edilmesini sağlamıştır. Günümüzde ise moleküler biyolojideki tekniklerin ilerlemesi ve fotopigmentler ile ilgili bilgilerin arttırılması ile yeni bakış açıları kazanılmıştır.

Fotopigmentlerin protein kısmını oluşturan opsin moleküllerinin genetiği ile ilgili yapılan çalışmalar çok yeni olup son 20 yılda ivme kazanmıştır ancak buna rağmen omurgalılarda olduğu gibi böceklerde de çok fazla sayıda opsin aminoasit sıralamasına ilişkin bilgi elde edilmiştir. Elde edilen bu sıralamaların karşılaştırılması ile fotopigmentlere ait bir filogeni oluşturulabilmektedir ki bu da renkli görmenin atasal organizmalardaki durumunun dahi ortaya çıkarılmasını ve renkli görmenin ekolojisi ve evriminin anlaşılmasını sağlamaktadır. Örneğin, 54 arthropod türünün opsin aminoasit sıraları karşılaştırıldığında aynı türler içerinde dahi farklı opsinler bulunmuştur. Bu şekilde birbirine benzeyen proteinler atasal opsinleri veren ağaçta bir arada gruplandırılmıştır. Bu analizden çıkan sonuç böcek opsinlerini 3 temele sınıf altında toplamakta, bu durum UV, mavi ve yeşil görsel pigmentlerinin böceklerin evrimi ile ortaya çıktığını doğrulamaktadır (Briscoe ve Chittka, 2001).

Böceklerdeki görsel pigmentlerin evrimsel süreç içerisinden nasıl bir değişime uğradığının belirlenebilmesi için Artropod opsinlerinin filogenisi anlamak önemlidir. Briscoe ve Chittka (2001) farklı böcek takımlarındaki türlerle ilgili yapılan davranışsal

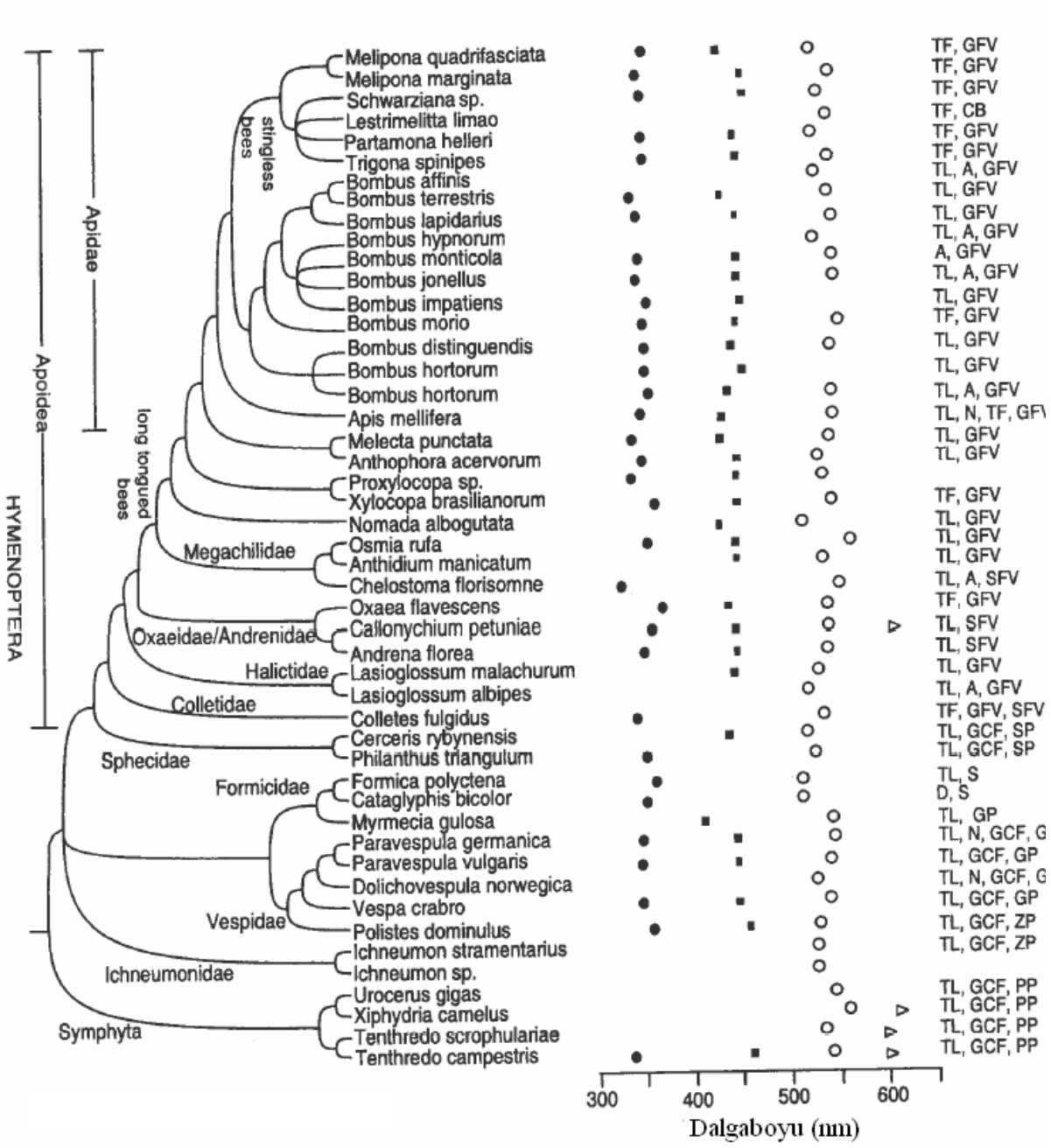
ya da elektrofizyolojik çalışmaları derlemiş ve renkli görmenin günümüz böceklerindeki durumunu ve ortaya koymuşlardır (Şekil 2.29). Çalışılan böceklerin çoğu 530 nm'de maksimum duyarlılığı olan yeşil fotoreseptörlerine sahiptir. Pek çok türde UV fotoreseptörleri de bulunmuştur (λ_{max} 350 nm). Günümüze kadar UV fotoreseptörünün bulunmadığı gösterilen bir tür yoktur. Örneğin, yalnızca yeşil fotoreseptörü tespit edilen birkaç sinek türünde araştırıcılar UV ve mavi fotoreseptörlerinin de var olduğunu ancak kendilerinin bunu tespit edemediklerini belirtmişlerdir (Cronin vd., 2000). Çoğu tür mavi fotoreseptörüne de sahiptir (λ_{max} 440 nm). Diğer taraftan UV-yeşil dikromat oldukları tespit edilen türler de vardır; örneğin su bakirelerinden olan *Ascalaphus macaronius,* hamamböceği *Periplaneta americana* ve bazı karınca türleri (*Formica polyctena*, *Cataglyphis bicolor* ve *Myrmecia gulosa*). Bu türlerin yaşam şekilleri birbirlerinden oldukça farklıdır. *A. macarionius* diurnal bir avcı, *P. americana* nokturnal bir leş yiyici ve iki Formicinae karıncasından birisi çölde yaşarken, diğeri ılıman ormanlarda yaşayan bir türdür. Bu nedenle mavi fotoreseptörünün olmayışı (kaybı) için ortak adaptif bir neden söylemek mümkün değildir. Kırmızı fotoreseptörler (λ_{max} > 565 nm) ise Odonata, Hymenoptera, Lepidoptera ve Coleoptera'da birkaç kez birbirinden bağımsız olarak türemiştir.



Şekil 2.29. 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).

Aslında kınkanatlılar şu ana kadar kaydedilen en büyük λ_{max} (630 nm) değerine sahiptirler. Bu durum, bu değerin kaydedildiği *Amphicoma sp.*'nın kırmızı renkli UV absorbe eden çiçeklerden beslendiği göz önüne alındığında oldukça ilgi çekicidir. Hymenoptera ve Lepidoptera renkli görme özellikleri en fazla çalışılmış olan iki büyük böcek takımıdır. Petisch vd. (1992)'nin Hymenoptera ile ilgili olarak yaptıkları detaylı çalışma oldukça önemlidir çünkü çalışmaya dâhil edilen türler çok farklı habitatlarda yaşayan ve farklı yaşam şekilleri ve beslenme alışkanlıkları olan türlerdir. Ancak, buna rağmen türlerin spektral duyarlılıkları arasında çok az bir değişiklik olması şaşırtıcıdır. Peitsch vd. (1992), Hymenoptera takımına dahil 43 farklı türün fotoreseptör hücrelerinin spektral duyarlılık fonksiyonlarını hızlı spektral tarama metodu (fast spectral scan method) kullanarak hücresel düzeyde incelemişler ve elde ettikleri sonuçlara göre de bu türlerin renkli görme sistemleri hakkında bir öngörüde bulunmuşlardır. Test edilen 43 türün 26'sında UV, mavi ve yeşil trikromatik bir renkli görme sistemi tespit edilmiştir. 7 türde ise sadece mavi ve yeşil fotoreseptörleri, yine 7 türde ise sadece yeşil fotoreseptörleri bulunmuştur. UV fotoreseptörlerinin kaydedilmesi zor olduğu için 15 türde bu reseptör tipine rastlanmamıştır. Bununla birlikte bu 15 türün sahip olduğu mavi ve yeşil fotoreseptörlerinin UV bölgede ikincil bir duyarlılık piklerinin olduğu da belirlenmiştir. Test edilen 4 türde ise maksimum duyarlılığı 600 nm civarında olan bir kırmızı fotoreseptörü tespit edilmiştir. Peitsch vd. (1992)'nin bu çalışmasına hiçbir karınca türü dahil edilmemiştir.

Sonuç olarak, Hymenoptera takımı içerisinde çok çeşitli görsel-ekolojik koşullara rağmen pek çok türün fotoreseptörleri arasında çok az farklılık vardır (Şekil 2.30) (Briscoe ve Chittka, 2001).



Şekil 2.30. 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).

2.7.3. Böceklerde renkli görme

18. yüzyılda yaşanan en önemli gelişmelerden bir tanesi bitki ve hayvan renklerinin sadece insanlığın memnuniyeti için var olmadığının düşünülmeye başlanmasıdır. Bazı böceklerin ve *Daphnia* gibi kabukluların insandan daha geniş bir elektromanyetik spektruma duyarlı olduklarının belirlenmesinden sonra hayvanların renkli görmeleri ile ilgili ilk çalışmalar yapılmaya başlanmıştır (Kelber ve Osorio, 2010).

von Frisch (1914), bal arılarını ve balıkları renkli uyaranlara karşı eğiterek test etmiş ve renkli görme alanındaki çalışmaları ile günümüze kadar ulaşacak bir alanın öncüsü olmuştur. von Frisch'in renkli görmeyi "ışık şiddetlerinden bağımsız, iki spektral uyaran arasında ayırım yapabilme yeteneği" olarak tanımlasa da bu tanım öğrenmeyle değiştirilemeyen dalgaboyu seçici davranıştan farklı olan gerçek renkli görme için öğrenmenin esas olduğunu savunan görüşü kısmen açıklayabilmektedir. Renkli görme ve dalga boyu seçici davranışlar arasında yapılan ayırımın dayandığı bir nokta da renk öğrenmenin nöral bir temele ihtiyaç duyuyor olmasıdır. Benzer şekilde, Skorupski ve Chittka (2010) görmenin objelerin şekil, büyüklük ve konumlarının belirlenmesini gerektirdiğini ve bunun da fiziksel uyaranların canlıların iç dünyalarında betimlendiği anlamına geldiğini ileri sürmüşlerdir. Bu nedenle de bir canlıda görmenin gösterilebilmesi için o canlının belirli bir şekle sahip bir obje ile eğitim sonrası yapılacak testlere ve bu testler sonrasında öğrenilen bilginin başka şekillerdeki objelere transferine gerek vardır.

Diğer duysal yeteneklerle karşılaştırıldığında renkli görme ile ilgili kuşkular daha farklıdır. Duyma, koklama, polarize ışık algısı gibi duysal kapasitelerde fiziksel bir uyarana duyarlılık kriter olup basit davranışsal testler ile bu durum kolaylıkla gösterilebilmektedir. Renkli görme için gerekli kriter ise spektral bilginin davranışsal düzeyde kullanımı, renkli görmenin altında yatan nöral işlemler ve hatta diğer türlerde de benzer kapasitelerin gösterilmesi gibi sorunlar ortaya çıkarmaktadır.

Duysal bir sistemin sahip olduğu yeteneklerin bu sistemin davranışa hizmet etme şekline bağlı olduğu çok açıktır. Pek çok hayvan filumunda o ya da bu şekilde bir renkli

görme yeteneği vardır ki bu da spektral bilginin genel olarak kullanıldığının bir göstergesidir.

Menzel (1979) renkli görmenin dalga boyu seçici davranışın bir sonucu olarak ortaya çıktığını ileri sürmüştür ki bu davranış modeli, ışığın dalga boyu özelliklerine göre bu dalga boyuna özgü olan bazı davranışların ortaya çıkması şeklinde tanımlanmaktadır. Örneğin, arılardaki fototaksi dalga boyu seçici bir davranıştır ve renkli görme ile ilgi değildir. Arılar yuvalarından ayrılırken ya da kendileri için tehlikeli olarak algıladıkları bir durumdan kaçarken parlak gün ışığına yönelim gösterirler (Chittka ve Wells, 2004). Burada arıların gerçekleştirmiş olduğu davranış renk körüdür ve tamamen parlaklık algılaması ile ilgili dalgaboyu seçici bir davranıştır. Renkli görme ve dalga boyu seçici davranışın birçok çeşidi, aynı anda arılarda ve diğer böcek gruplarında yaygın bir şekilde görülmektedir. Aslında dalga boyu seçici davranış, renkli görmenin evrimine öncülük etmiştir. Çünkü, ayrıntılı bir görüşe sahip olmayan bir çok omurgasızın birden fazla görsel pigmente sahip olduğu ve farklı dalgaboylarına farklı şekillerde yanıt verdiği bilinmektedir.

Arılar dışında kelebekler de renkli görme ve dalga boyu seçici davranışlar arasındaki etkileşimlerin açıklanmasında iyi bir örnek oluşturmaktadır. Örneğin 360, 450, 540 ve 620 nm'lerde maksimum duyarlılık sergileyen dört farklı fotoreseptör tipine sahip *Pieris brassicae* türü kelebeklerin ışık şiddetine ve bazı dalgaboylarına karşı güçlü doğuşsal tercihleri olduğu için davranışsal renkli görme deneylerinde eğitilmeleri oldukça zor olmuştur (Scherer ve Kolb, 1987). Bu kelebekler, spektral uyaranlar ile ortaya çıkarılabilecek ve uyaranların spektral içerikleri ile büyük değişiklikler gösteren davranışlar sergilemektedirler. Beslenme davranışında 450 ve 600 nm'lerde ortaya çıkarken, yumurta bırakma davranışı ise tercihen 540 nm civarındaki dalga boylarında ortaya çıkmaktadır (Scherer ve Kolb, 1987).

Böcek görme sistemleri ile ilgili çok sayıdaki fizyolojik ve anatomik verilere rağmen gerçek renkli görmenin varlığı sadece davranışsal eğitim deneyleri ile gösterilebilmektedir (Kretz, 1979; Menzel, 1979; Neumeyer, 1991; Goldsmith, 1991; Kelber vd., 2003a). İntrasselüler kayıtlar, elektroretinogramlar (ERG) vb. elektrofizyolojik bazı teknikler incelenen hayvanlardaki mevcut fotoreseptör tipleri hakkında bilgi verebilir ama bu reseptörler fonksiyonel olarak iş görmüyor da

olabilirler. Diğer taraftan, elektrofizyolojik yöntem uygulamalarında bazı problemlerle de karşılaşılabilmektedir. Bu yöntemlerin en önemli dezavantajı farklı denemelerde farklı sonuçlar verebiliyor olmalarıdır. Reseptör hücrelerin çok küçük olmalarından kaynaklanan ölçüm zorluğu ve yüksek hata payı da bu yöntemlerin diğer olumsuz taraflarıdır.

Bir renk ayırımı deneyinde hayvanların istenilen uyaranlara karşı eğitilmeleri için genelde izlenen yol besin ödüllü ***ilişkili öğrenme*** (***associative learning***) olarak eğitim yapmaktır (Menzel, 1979; Menzel ve Backhaus, 1991). Böylesi bir eğitim için test uyaranlarından bir tanesi pozitif olarak ele alınarak besin ile ilişkilendirilirken, negatif olarak kullanılacak uyaran besinle ilişkilendirilmeden sunulur. Hayvanlar bu şekilde pozitif ve negatif uyaranlara eğitildikten sonra ilk önce eğitimdeki koşullarda test edilirler (***kontrol testi***). Daha sonra ise çalışmanın amacına göre uyaranların şiddet ya da spektral içerikleri ile oynanarak ***kritik testler*** gerçekleştirilir. Eğer denek hayvanlar ışık şiddetlerindeki değişimlere rağmen eğitilmiş oldukları renk uyaranlarını öğrenip ayırt edebiliyorlarsa bu durumda gerçek renkli görme sistemine sahip oldukları sonucuna varılır (bkz. Aksoy, 2007). Eğitim aşaması içeren deneylerden başka hayvanların ışık uyaranlarına karşı doğuşsal tercihlerinin belirlendiği çalışmalar da yapılmıştır (Giurfa vd., 1995; Lunau ve Maier, 1995; Weiss, 1997; Gumbert, 2000). Doğada ilk kez besin uçuşuna çıkan bal arıları ve eşek arılarının ilk çiçek tercihlerinde doğuşsal tercihlerinin ön plana çıktığı bilinmektedir (Giurfa vd., 1995; Lunau ve Maier, 1995). Her iki arıda da dalga boyuna bağlı renk seçiminde 400–420 ve 510–520 nm'lerde iki pik tespit edilmiştir. Arıların bu spontan tercihleri aynı zamanda en hızlı öğrenilen renklere karşılık gelmektedir (Giurfa vd., 1995). Gumbert (2000) de eşek arılarının 406 nm'lik uyaranı spontan olarak 411, 438 ve 480 nm'lere tercih ettiklerini tespit etmiştir.

Arılar gibi kelebekler de renklere karşı doğuşsal bir eğilim sergilemektedirler (Weiss, 1997; Kelber, 1999; Kinoshita vd., 1999). Weiss (1997) *Battus philenor*'un sarı, daha az miktarda da mavi ve mor renge doğuşsal bir tercihi olduğunu göstermiştir. *Papilio xuthus* kelebeklerinde de dişi bireylerde sarı ya da kırmızı renkler doğuşsal olarak tercih edilmektedir (Kinoshita vd., 1999). Renkli görme deneylerinde de *Papilio* kelebeklerinin en hızlı öğrendikleri renkler bunlardır.

Uyaranlar arasında ayırım yapılması istenilen bir deney öncesinde test edilecek olan hayvanların eğitiminde kullanılan yöntemlerin problemin çözümünde hangi stratejinin kullanılacağını belirlemede önemli bir rol oynadığı gösterilmiştir (Backhaus vd., 1987; Dyer ve Chittka, 2004a,b,c; Giurfa, 2004). ***Tekli*** (***absolute***) ve ***ikili*** (***differential***) ***eğitim*** prosedürleri kullanıldığında uyaranların işlenmesi ve öğrenilmeleri konusunda ortaya çıkan farklılıklar bu durumu çok açık bir şekilde göstermektedir. Tekli şartlandırmada denek hayvan tek bir uyarana besin ödüllü (+) ilişkilendirme şeklinde eğitilir. Ayırımsal şartlandırmada ise hayvan besin ödüllü bir uyaranı (+) ödülsüz bir uyarandan (-) ayırt etme yönünde eğitilir. Tekli şartlandırma prosedürü yalnızca bir uyaranın (+) özelliklerinin öğrenilmesini gerektirirken ayırımsal prosedür hem ödüllü hem de ödülsüz uyaranların özelliklerinin öğrenilmesini gerektirmektedir (bkz. Aksoy, 2007).

Renkli görme ile ilgili önemli olan konulardan bir tanesi hayvanların renkleri doğada farklı spektral içeriğe sahip aydınlanma koşulları altında nasıl görebildikleri sorusunun yanıtlanmasıdır. Gün içinde yaşanan bu spektral değişimler objelerden ve/veya yüzeylerden yansıyan ışığın spektral içeriğinde de büyük değişimlere neden olabilmektedir (Werner vd., 1988). İnsan gözü meydana gelen bu değişimle baş edebilmektedir. Diğer bir ifade ile insan sarı bir renk uyaranını beyaz ışık altında da mavi ışık altında da tanıyıp ayırt edebilmektedir. ***Renk değişmezliği (colour constancy)*** olarak adlandırılan bu bu duysal kapasitenin bal arıları (Werner vd., 1988) ve kelebekler (Kinoshita ve Arikawa, 2000; Balkenius ve Kelber, 2004) tarafından da kullanıldığı tespit edilmiştir. Kinoshita ve Arikawa (2000) sarı ve kırmızı renge eğitilen *Papilio xuthus* kelebeklerinin hem beyaz ışık altında hem de farklı illuminasyon koşullarında uyaranların seçimi konusunda benzer davrandığını göstermişlerdir. Benzer şekilde Macroglossum *stellatarum* türü kelebekler de bu kapasiteye sahiptirler (Balkenius ve Kelber, 2004). *M. stellatarum* diurnal bir türdür, ancak Balkenius ve Kelber bu özelliğin sadece diurnal olan türlerde değil aynı zamanda *Dielephia elpenor* gibi nokturnal türlerde de var olduğunu göstermişlerdir.

Böceklerin renkli görme yetenekleri ile ilgili en dikkat çeken noktalardan bir tanesi de uzun dalga boyu (λ >550) duyarlılıklarıdır. Farklı böcek takımları arasında UV, yeşil ve daha az sayıda da olsa mavi fotoreseptörleri yaygın olarak görülse de

kelebekler ve bazı Odonata ve Coleoptera türleri dışındaki pek çok böceğin kırmızı ışığa karşı duyarsız oldukları bilinmektedir (Briscoe ve Chittka, 2001).

Kromatik görme (renkli görme) ışık uyaranlarının şiddetlerindeki değişimlere duyarlı değil iken uyaranların spektral kompozisyonları ile yakından ilişkilidir. Aksine ***akromatik görme*** ise sadece ışık şiddetindeki değişimlere karşı duyarlıdır (de Ibarra vd., 2000). Kromatik görme fotoreseptör sinyalleri arasındaki zıt renk etkileşimler ile sağlanırken akromatik görme ya tek bir fotoreseptör tipinden alınan sinyal ya da birden çok fotoreseptörün toplam duyarlılığı ile sağlanmaktadır. Örneğin, davranışsal çalışmalar bal arılarındaki akromatik görmenin tek bir fotoreseptör tipi ile sağlandığını ortaya koymuştur (Wehner, 1989; Lehrer, 1994; Giurfa vd., 1999; de Ibarra vd., 2000). Bal arılarında renkli görme renkli uyaranların tespiti, ayırt edilmeleri ve öğrenilmesi için önemli olsa da akromatik görme de bir dereceye kadar önemlidir (Giurfa vd., 1999). Akromatik görmenin yeşil fotoreseptörü (L-reseptörü) tarafından yönlendirilen ve hareket algılanması ile ilgili davranışlarda (Lehrer, 1994) ve UV fotoreseptörü (S reseptörü) tarafından yönlendirilen polarize ışık algılanmasında iş gördüğü tespit edilmiştir (Wehner, 1989).

2.7.4. Nokturnal renkli görme

Çok az seviyelerde fotonun olduğu gece ışık koşullarında optimal düzeyde çalışan bir pigmente sahip monokromatik bir göz sadece şiddet farklılıklarını kullanmak suretiyle dikromatik ve trikromatik bir göze göre daha fazla sayıda renk arasında ayırım yapabilmektedir (Kelber ve Roth, 2006). İnsanlar da dahil pek çok hayvan gece renkli görme yeteneğinden fedakarlıkta bulunarak akromatik bir görüş ile düşük ışık yoğunluklarında bir görüş elde edebilmek için monokromatik bir görme sergilemektedir (Şekil 2.30).

Nokturnal renkli görme ile ilgili bilgiler verilmeden önce aslında nokturnal görsel dünyanın diurnal görsel dünya ile aynı olduğunu belirtmek gerekir. Her iki koşulda da objelerin kontrastları ve neredeyse renkleri de benzerdir. Aralarındaki tek fark gece koşullarında, özellikle de kapalı alanlarda ve ay ışının olmadığı zamanlarda

ışık şiddetinde görülen ve çok büyük değerlere ulaşabilen düşüştür. Sonuç olarak da çok az aydınlanan bir objeye bakan bir göz için en büyük problem bu objeyi diğerlerinden ayırt edebilmesine olanak sağlayacak kadar foton absorbe edebilmesidir. Bunun için pek çok nokturnal böcek gece koşullarında yönlerini bulabilmek için yeterli seviyede duyarlı gözler geliştirmişlerdir. Bu böceklerden bazıları açık gökyüzü altında hareket ederek mevcut göksel ipuçlarından tam anlamıyla faydalanırken, diğer bazıları da çok yoğun tropik ormanların içi gibi çok daha zor koşullarda yaşamakta ve uçuşları esnasında sabit bir uçuş yörüngede uçmak, uçuşlarını kontrol etmek ve çevresel objeler arasında ayırım yapabilmek için kendi hareketleri neticesinde meydana gelen optik akıştan faydalanmaktadırlar. Pek çok nokturnal böceğin renkli görme davranışı dahi gösterdiği bilinmektedir (Warrant ve Nilsson, 2006; Kelber ve Roth, 2006). Tüm bu nokturnal böcekler oriyentasyon ve navigasyonlarında düşük ışık seviyelerine bağlı olarak ortaya çıkan görsel dezavantajların üstesinden gelmiştir. Nokturnal böceklerin artmış duyarlılığa sahip görsel sistemleri ile sağlanan tüm bu görsel yetenekler yukarıda da belirtildiği gibi nokturnal arthropodların karşılaştıkları görsel dünyanın diurnal akrabalarının karşılaştığından aslında çok farklı olmadığını göstermektedir.

Dış dünya gündüz ne kadar renkli ise gece koşullarında da o kadar renklidir ve aslında bilinenin aksine nesnelerin birbirlerinden ayırt edilmesinde (örn: çiçekler arasında yapılacak bir ayırım) renk bilgisinin kullanılırlığı gece ışık şiddetinde yaşanan düşüşe paralel olarak bir azalma göstermemektedir (Warrant ve Nilsson, 2006). Bunun yanınında renk ile ilgili bilginin değişen aydınlanma koşulları altında akromatik bilgiye göre daha az değişim gösterdiği de bilinmektedir (Johnsen vd., 2006). Tek bir fotoreseptör tarafından sağlanan akromatik bir ipucu ile karşılaştırıldığında renk bilgisinin ne kadar kullanışlı olabileceğini göstermek oldukça basittir. Hayvanlar besinlerini, konaklarını, karşı cinse ait bireyleri, çevrelerindeki objeleri, yuvalarını ve diğer objeleri tanımada görme duyularını kullanmaktadır. Bu nedenle değişen aydınlanma koşullarına bağlı olarak objelerin görünüşleri de önemli derecede değiştiğinden objelerin her daim tanınabilmeleri için gerekli olan mekanizmalar oldukça büyük önem taşımaktadır. Örneğin, güneşli bir günde doğada sarı ve mavi renkli iki çiçek ile yeşil vejetasyondan oluşan bir arka plan arasında doğada yapılan kontrast ve renk ölçümü, sadece ölçümü yapan kişi tarafından oluşturulan bir gölge altında tekrarlandığında dahi bir değişiklik göstermektedir. Gölgede yapılan ölçümde çiçeklerin

vejetasyon ile oluşturdukları kontrastın dikkate değer derecede değiştiği görülür: mavi çiçek gölgede sarı çiçeğe oranla daha parlak, ancak güneş ışığı altında daha koyu algılanmaktadır. Ancak, trikromatik bir böcek türünün renk alanı ele alındığında, bu iki rengin her iki aydınlanma koşulunda da birbirlerinden kolaylıkla ayırt edilebildikleri görülmektedir. Bu da objelerin tanınmalarında renklerinin, yine objeler tarafından sağlanan akromatik ipuçlarına nazaran çok daha güvenilir bir ipucu olduğunu göstermektedir. Aynı durum loş ışık koşulları altında da söz konusudur. Işığın rengi günbatımı ve gün doğumu esnasında ya da ay ışığı ve yıldız ışığı arasında büyük oranda değişikliğe uğradığından, bu koşullar altında hayvanların objeleri tanımasını renkli görme mümkün kılmaktadır. Bunun nedeni değişen aydınlanma koşullarında renk sinyallerinin akromatik sinyallere göre daha az değişikliğe uğraması ve canlılar için değişmez ve daha güvenilir bir ipucu olarak değerlendirilmesidir.

Nokturnal aydınlanma seviyelerinde renkli görme yeteneğine sahip olduğu gösterilen ya da sahip oldukları bileşik gözlerin yüksek duyarlılıkları nedeni ile renkli görme yeteneğine sahip olacakları öngörülen çok sayıda böcek vardır (Kelber ve Roth, 2006). Bunlar arasında güveler, gece görüşü için adapte olmuş süperpozisyon gözlere sahip krepeskular/nokturnal aktivite gösteren böceklerden bir tanesidir. Nokturnal güveler, bal arılarında olduğu gibi, spektrumun UV, mavi ve yeşil bölgelerinde maksimum duyarlılık gösteren üç farklı tip fotoreseptör sınıfına sahip süperpozisyon tip gözlere sahiptir (Schwemer ve Paulsen, 1973). Yapılan son çalışmalar bu güvelerden *Deilephila elpenor, Hyles lineata* ve *Hyles gali* türü güvelerin renkli görebildiklerini göstermiştir (von Frisch, 1914; Kelber vd., 2002; Kelber vd., 2003b). Sarı ya da mavi renkli yapay çiçekleri şeker solüsyonundan oluşan bir besin ödülü ile ilişkilendirmeleri yönünde eğitilen güveler, eğitim sonrasında test edildiklerinde eğitildikleri sarı ve mavi rengi 8 farklı gri tonundan ve başka iki renkten ayırt edebilmişlerdir. Güveler, kullanılan farklı gri tonları kendilerine farklı akromatik ipuçları sağladığından testlerdeki ayırımlarında kromatik ipuçlarını dikkate almışlardır. Bu nedenle birbirlerinden sadece akromatik özellikleri yönünden farklılık gösteren mavi ya da sarı uyaranı, daha açık ya da daha koyu mavi ya da sarı uyaranlardan ayırt edememişlerdir. Deneylerde ilginç olan nokta güvelerin yıldızların sağladığı ışık şiddetlerinden daha düşük şiddetlerde test edildiklerinde dahi renkli görebildiklerinin tespit edilmiş olmasıdır. Çok küçük bileşik gözleri ve beyin hacimlerine rağmen güvelerin insanın

renk ayırımı yapabildiği en düşük ışık şiddeti değerinden 100 kat daha düşük şiddetlerde renkli görme yeteneğine sahip olmaları oldukça önemli bir noktadır (Kelber ve Roth, 2006).

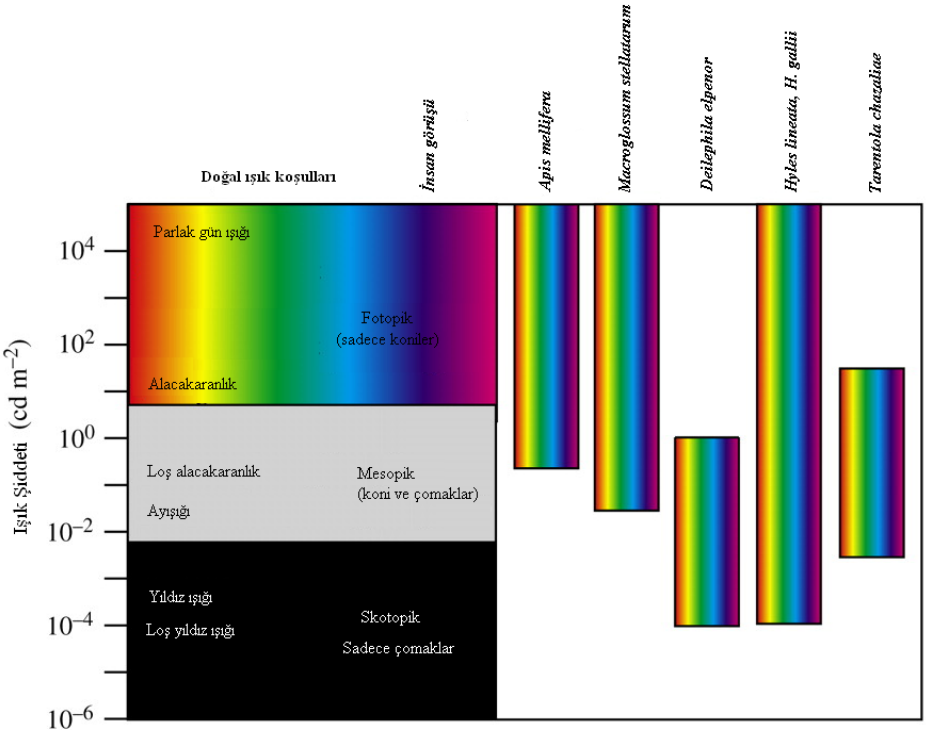
Aslında burada güvelerin insan gözünün renk körü olduğu gece aydınlanma koşullarında nasıl renkli görebildiklerini sorgulamak, bu büyüleyici renkli görme yeteneği altında yatan mekanizmanın tam olarak ne olduğunu belirlemek gerekmektedir. Güvelerde yıldız ışığı altında her bir ommatidyumun yakaladığı foton sayısının 1-25 foton olarak değişiklik gösterdiği ve foton sayısının renkli görmenin kesin limitini oluşturduğu bilgisi göz önüne alındığında, bu sayıdaki bir foton değerinin ***noise*** değerini daha yüksek kılması nedeni ile bir renk ayırımına yol açacak etkinlikte olması imkansız görünmektedir. Bu nedenle güvelerin nokturnal koşullarda sergiledikleri renkli görme yetenekleri gözlerinin yüksek duyarlılıklarından ziyade önceki bölümlerde de bahsedilen spatial ve temporal birleştirme gibi duyarlılığı arttırıcı nöral mekanizmalar ile açıklanmaktadır.

Bunun yanında loş ışıkta görme için elverişli olmayan apozisyon gözlere sahip bir arı türü olan *Xylocopa tranquebarica*'nın da nokturnal bir renkli görme yeteneğine sahip olduğunun gösterilmesi (Somanathan vd., 2008), rengin hem diurnal hem de nokturnal böcekler için aynı derecede görülebilir ve aynı derecede önemli olduğunu gösteren önemli bir ayrıntıdır.

Omurgasızlarda olduğu gibi omurgalılar arasında da nokturnal koşullarda renkli görme yeteneği sergileyen türler vardır (Kelber ve Roth, 2006). Diurnal kertenkelelerden türemiş ve onlarla aynı retinal organizasyona sahip nokturnal gekkoların çok düşük ışık şiddetlerinde renkler arasında ayırım yapabildiklerinin gösterilmiş olması avcılık ile geçinen bu organizmalarda gece koşullarındaki renkli görmenin av olacak olan objelerin etkin bir biçimde tanınmaları için önemli olabileceğini göstermektedir.

Güveler ve gekkolar dışında başka hayvanların, örneğin süperpozisyon gözlere sahip büyük nokturnal güve ve kınkanatlı böceklerin de gece koşullarında renkli görebiliyor olabilecekleri öngörülmektedir (Kelber, 1996, 1997; Kelber ve Roth, 2006).

Gelişmiş bir duyarlılığa sahip apozisyon gözlere sahip ve aysız gecelerde bile besin aramak için dış ortam gezilerine çıkan çekirgeler ya da nokturnal arılarda dahi böylesi bir yeteneğin gelişmiş olması olasıdır ancak bunun gösterilebilmesi için yeni çalışmalara ihtiyaç vardır (Kelber ve Roth, 2006).



Şekil 2.31. Doğal ışık koşulları ve farklı hayvan gruplarında renkli görme sınırları. İnsanlar ve diurnal bal arısı *Apis mellifera* renkli loş ay ışığı koşullarında görme yeteneklerini yeteneklerini kaybetmektedirler. Nokturnal güve türleri olan *Deilephila elpenor*, *Hyles lineata* ve *H. gallii* ise loş yıldız ışığı koşullarında dahi renkli görebilmektedirler. Nokturnal gekkolar (*Tarentola chezaliae*) loş ay ışığı koşullarında test edilmişlerdir (Kelber ve Roth, 2006'dan).

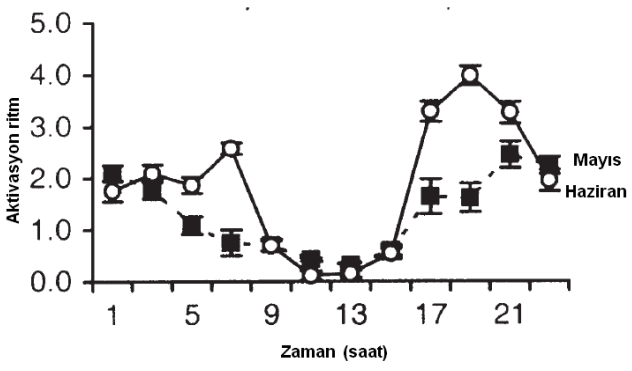
3. MATERYAL METOD

3.1. Materyal

Bu çalışmada aynı habitat karakteristiklerine sahip ancak aktivasyon ritimleri farklı olan ***Formica cunicularia*** (Latreille, 1798) ve ***Camponotus aethiops*** (Latreille, 1798) türleri kullanılmıştır. *C. aethiops* işçileri, aktivasyonların, sıcaklığın ve gün ışığının nispeten az olduğu sabah erken ve akşam saatleri ile sınırlandığı krepeskular bir yaşam tarzına sahipken (Şekil 3.1) (Santini vd., 2007), *F. cunicularia* işçileri, gün içinde aydınlanmanın ve sıcaklığın fazla olduğu saatlerde aktivite gösterirler ve bu nedenle de diurnal olarak kabul edilirler (Kessock-Philip vd., 2004).

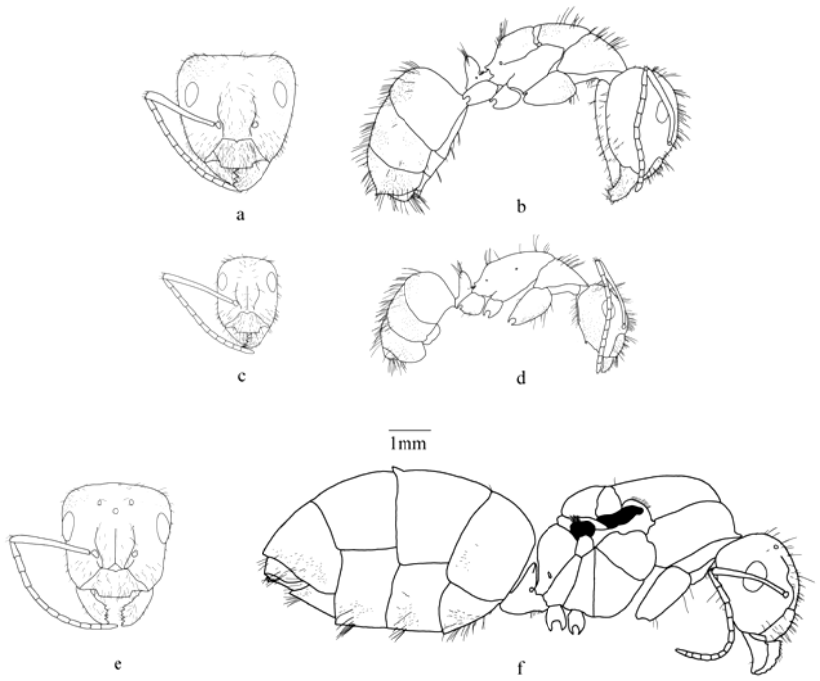
3.1.1. *Camponotus aethiops*

C. aethiops türü yuvalarını, çayır, mera, çalılık, kavaklık, söğütlük, dere kenarı, karışık orman gibi çeşitli habitatlarda taş altlarında, toprak içinde, kuru dal parçacıkları ve bitki kökleri arasında yapmaktadır. Her bir yuva birbirinden ayrıdır ve normal olarak tek bir kraliçe içerir. Bu tür, Kuzeybatı Afrika, Orta ve Güney Avrupa, Doğu Avrupa'nın güneyi, Türkiye, Orta Doğu, Kafkasya, Afganistan ve Tacikistanda dağılım göstermektedir (Karaman vd., 2011). Türkiye'den bilinen dağılımı, İzmir, Amasya, Cunda Adası, Edirne, Bursa, İzmit, Sultan Dağları, İstanbul, Ankara, Bodrum, Siirt, Trabzon, Hakkari, Van, Muş, Erzurum, Kars, Erzincan, Malatya, Bitlis, Ağrı, Tunceli, Bingöl, Istranca Dağları, Çanakkale, Kırklareli, Tekirdağ, Gökçeada, Trakya, Bozcaada, Niğde, Sivas, Isparta, Balıkesir, Yalova, Adapazarı ve Bilecik'tir (Karaman, 2011). Omnivor bir beslenme tarzına sahip olan *C. aethiops, Camponotus* cinsinin Edirne'de dağılım açısından en yaygın ve en tipik türüdür.



Şekil 3.1. *C. aethiops* işçilerinin Mayıs (siyah kare ve kesikli çizgi) ve Haziran (beyaz daire ve düz çizgi) aylarında doğada tespit edilen gün içi aktivasyon ritimleri (Santini vd., 2007'den).

Karıncalarda polimorfizmin tanımlanmasının ardından (Wilson, 1971), işçiler arasında ortaya çıkan morfolojik farklılıklar, Formicidea familyasında, koloni içinde bireyler arasında gözlemlenen davranışsal çeşitlilikle (polyethism) ilişkilendirilmiştir (Wilson, 1971). Böyle bir ilişki, polifazik allometriyi, yani koloni içindeki işçilerin yuva savunmasından sorumlu "asker" sınıfına ayrıldığı kolonileri tanımlarken, Oster ve Wilson (1978) birçok Formicid türünü işçilerin vücut büyüklüklerine göre minör, majör ve media olarak altsınıflara ayrıldığı kesiksiz polimorfizm (monophasic allometry) ile karakterize etmiştir. *C. aethiops* işlerinde de görülen kesiksiz polimorfizm bu türün işçilerini major ve minor olmak üzere 2 altsınıfa ayırmaktadır (Şekil 3.2). Majör işçiler, nadiren yuvadan dışarı çıkmakta ve sınırlı sayıda görev üstlenmektedir. Minor işçiler ise, major işçilere göre daha aktif olup, besin arama davranışında özelleşmişlerdir (Laffort vd., 1991). Bileşik gözlerin baştaki konumlarının major ve minor işçiler arasında farklılık göstermesinin (minor işçilerde lateral, major işçilerde frontal baş bölgesinde konumlanmıştır) major ve minör işçilerin görsel oriyentasyonlarını etkilediği ve göz konumlarındaki bu farklılığın minör işçileri görsel oriyentasyonlarda daha başarılı kıldığı belirtildiğinden bu çalışmada minör işçiler kullanılmıştır (Laffort vd., 1991).

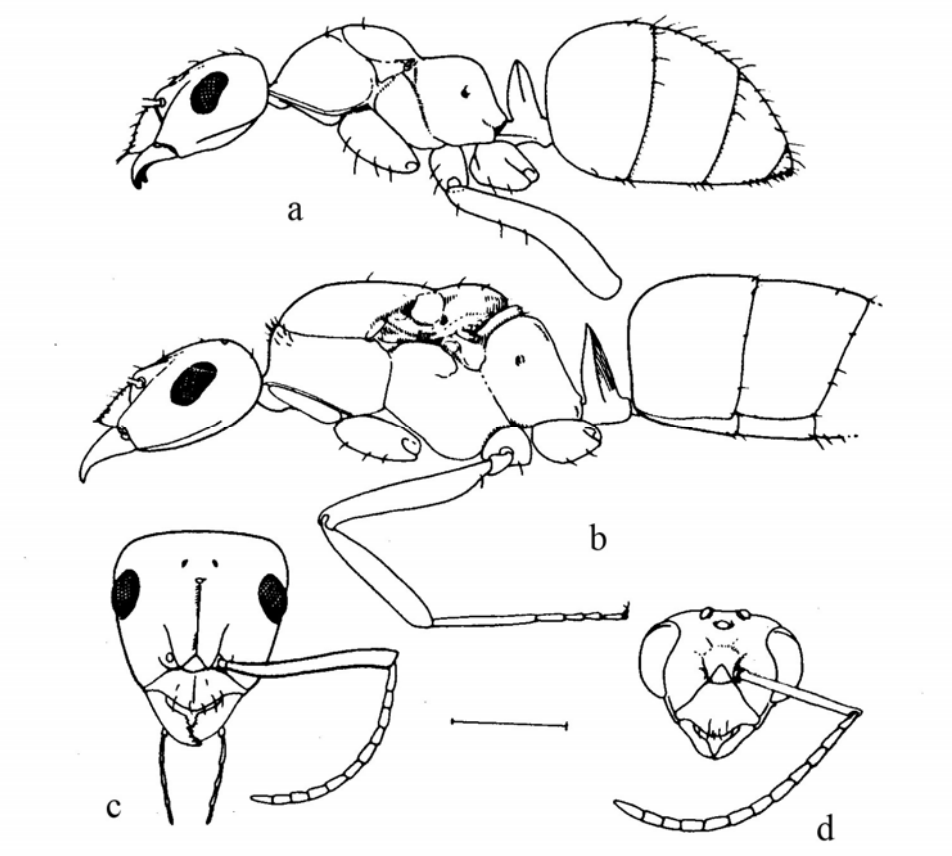


Şekil 3.2. *Camponotus aethiops* (Latreille); ☿ majör işçi, a- baş (önden), b- toraks (yandan); ☿ minör işçi, c- baş (önden), d- toraks (yandan); ♀, e- baş (önden), f- toraks (yandan) (Karaman, 2011'den)

3.1.2. *Formica cunicularia*

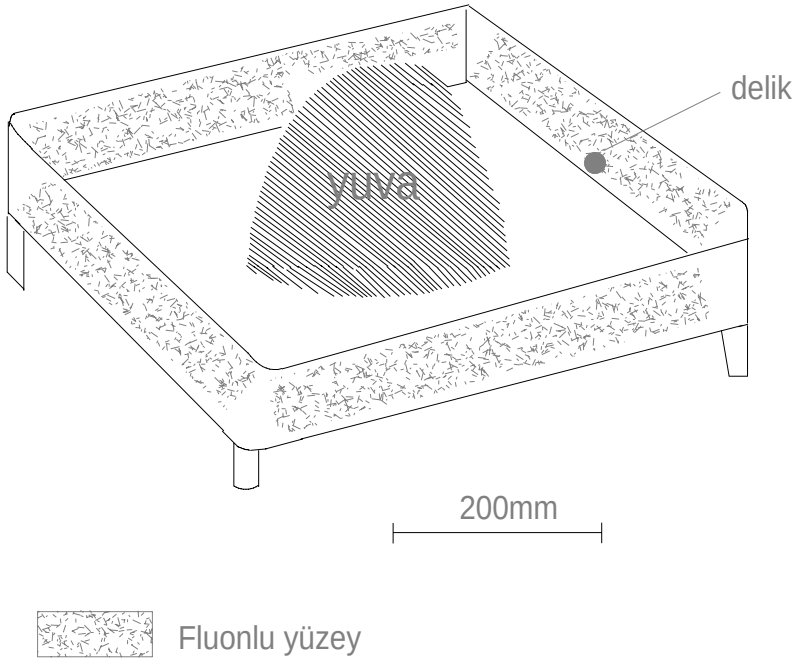
F. cunicularia, taş altlarında ya da küçük toprak yığınları içerisinde yuvalanmakta, yuvalarını demiryolu kenarlarında, ağaçlık alanların güneş alan sınır bölgelerinde, kuru ve açık çayırlık alanlarda yapmaktadır. Her bir yuva birbirinden ayrıdır ve normal olarak tek bir kraliçe içerir. Bireyler arasında polimorfizm yoktur (Şekil 3. 3) (Collingwood, 1979).

Bu tür, Kuzey Afrika'dan Güney İskandinavya'ya, Portekiz'den Urallara kadar dağılım göstermektedir (Collingwood, 1979). Türkiye'den bilinen dağılımı Bursa, İstanbul, Artvin, Trabzon, Ağrı, Bingöl, Bitlis, Elazığ, Erzincan, Erzurum, Kars, Malatya, Muş, Tunceli, Van, Edirne, İstanbul, Kırklareli, Tekirdağ, Bozcaada'dır (Aktaç, 1982; Kıran, 1998). *Formica* cinsine dair pek çok türün doğal ortamlarında görsel oriyentasyonları başarılı bir şekilde gerçekleştirdiği bilinmektedir (Rosengren, 1971).



Şekil 3.3. *Formica cunicularia* Latr. **a)** işçi (yandan) **b)** kraliçe (yandan), **c)** kraliçenin başı (üstten), **d)** erkek birey başı (üstten) (Collingwood, 1979'dan).

F. cunicularia ile gerçekleştirilen tüm davranış deneyleri ile *C. aethiops* ile gerçekleştirilen görsel açının belirlenmesi ve şekil/model ayırımı deneyleri ve tüm morfometrik ölçümlerde Trakya Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü bahçesinde tespit edilen yuvalar (sırası ile 41° 38’ 45” N / 26° 37’ 22”E ve 41° 38’ 46” N / 26° 37’ 12” E) kullanılırken, *C. aethiops* türü ile gerçekleştirilen renkli görme deneyleri Fransa’nın Toulouse şehrine 3 km mesafede bulunan Pompertuzat kasabasından alınan yuvalar (43° 29’ 30” N /1° 30’ 43”E) ile Fransa’da gerçekleştirilmiştir. Yuvalardan çok sayıda işçi karınca bir kısım yuva materyali ile birlikte alınarak iklim odasına taşınmıştır. İklim odasına transfer edilen koloniler çeşitli büyüklükteki plastik kapların içine konulmuş ve 1 ay süre ile laboratuvar koşullarına (nem: %25–30; ısı: 23-25 ºC, 12/12 saatlik karanlık – aydınlık periyodu) alışmaları ve yuva inşa etmeleri beklenmiştir. Her bir kap silikon borular aracılığı ile küçük plastik kaplardan oluşan ayrı birer beslenme alanına bağlanmış ve karıncaların beslenme kabına serbestçe gidip gelmeleri ve beslenmeleri sağlanmıştır. Besin olarak sulandırılmış bal kullanılırken karıncaların protein ihtiyacını karşılamak üzere besin kaplarına haftada en az bir gün yeni ölmüş hamamböceği, çekirge gibi böcek parçaları konulmuştur. Karıncalar yuvalarından beslenme alanlarına sınırsız bir şekilde gidebilmişlerse de deneylere başlanılmasından en az bir ay önce sulandırılmış bal kaldırılmış ve karıncalar karbohidrat yönünden aç bırakılarak deneylere besin arama davranışı açısından motive bir şekilde başlamaları sağlanmıştır. Karıncaların konuldukları kaplar ve beslenme alanlarından dışarı çıkışları kapların duvarlarına fluon (polytetrafluethylen) (Sigma-Aldrich) sürülerek engellenmiştir (Şekil 3.4). Her bir beslenme alanına, davranış deneyleri esnasında karıncaların alınıp geri bırakıldığı tahta bir çubuk dik olarak konulmuştur. Yuvaların su ihtiyacı, sürekli nemli tutulan ve yuva üzerine ve beslenme alanlarına bırakılan nemli pamuklarla sağlanmıştır. Davranış deneylerinde kullanılan bireyler, abdomenlerinden ya da torakslarından beyaz su bazlı boya kullanılarak işaretlenmiş, deney sonunda tüm deneysel aşamaları tamamlayan karıncalar, morfometrik ölçümlerde kullanılmak üzere alkol materyalinde toplanmıştır.



Şekil 3.4. Laboratuvardaki *C. aethiops* ve *F. cunicularia* yuvasının şematik gösterimi.

3.2. Davranış Deneyleri

3.2.1. Uyaranlar

3.2.1.1. Işık uyaranları

Tüm renkli görme deneylerinde, istenilen dalga boylarına sahip ışık uyaranlarını elde etmek için dar bant aralığına sahip renkli filtreler (Thorlabs Inc. bandpass filters, CWL= 370, 440, 540 ve 640 nm) kullanılmıştır. Bu filtreler 10 nm dar bant aralığına sahip özel filtreler olup renkli görme deneylerinde yaygınca kullanılmaktadır (Şekil 3.5a ve Ek-A). Işık kaynağı olarak birbirlerine özdeş mercek sistemlerine sahip ışık kutuları (Şekil 3.5d) içinde, yüksek güçlü beyaz LED'ler kullanılmıştır. Renkli filtreler bu kutuların ön taraflarındaki taşıyıcılara yerleştirilmiş ve özel dizayn edilmiş ve sabit akım veren sürücüler kullanılarak, ışık kutularına istenilen ışık şiddetini (I= 2.4 $x10^{12}$ ve I=$4x10^{12}$ foton, Eşitlik 1) elde edecek şekilde akım verilmiştir (Tablo 3.1 ve Ek-B).

Eşitlik 1: $N_\lambda = I_\lambda / E_{foton\ \lambda}$

$\mathbf{N_\lambda}$ **;** Belli bir dalga boyundaki ışık uyaranının foton sayısı
$\mathbf{I_\lambda}$ **;** Belli bir dalga boyundaki ışık uyaranının şiddeti (W/cm^2)
$\mathbf{E_{foton\ \lambda}}$ **;** Belli bir dalga boyundaki ışık uyaranın enerjisi (hc/λ)

Tablo 3.1. Deneylerde kullanılan monokromatik ışık uyaranlarının eş ışık şiddetine (I= 2.4 x 10^{12} ve 4x10^{12} foton) sahip olmaları için gerekli şiddet değerleri ile bu şiddet değerlerini elde etmek için kullanılan akım değerleri; µA, mikroamper; A, amper, W, watt.

λ (nm)	**I (foton)**	**I (10^{-6} W/cm^2)**	**A (µA)**
370	2.4 x10^{12}	1.28	-
440	4x10^{12}	1.818	1.424
540	2.4 x10^{12}	0.89	-
540	4x10^{12}	1.479	0.685
640	4x10^{12}	1.247	1.440

Işık uyaranlarının şiddetlerinin ölçümlerinde kalibre edilmiş bir spektroradyometre (International Light RPS 900, Şekil 3.5c) kullanılmıştır. Işık şiddetlerinin düşürülmesinin gerekli olduğu testlerde, nötral yoğunluk filtreleri (absorptive ND filters, Thorlabs Inc., Şekil 3.5b) kullanılmıştır.



Şekil 3.5. a) Renkli filtre (bandpass), **b)** nötral yoğunluk filtresi, **c)** spektroradyometre, **d)** ışık kutusu.

3.2.1.2. Şekil ve modeller

Görsel açının belirlenmesi ve ışık şiddetine bağlı şekil/model ayırımı deneylerinde karıncaların görsel obje algılama ve ayırım performanslarının tespit edilebilmesi için siyah alan yoğunlukları (üçgen vs yatay bar ve daire vs dikey bar eşleşmesi hariç) birbirine eşit, ancak keskin noktalar ve kenar oriyentasyonu gibi farklı çevresel özelliklere sahip ve çakışan alan miktarları az olan şekil ve modeller kullanılmıştır. Şekil olarak ●, ▲, ▼, ▲ ve △, model olarak ise +, ▙ ve ▬ uyaranları kullanılmıştır. Kullanılan şekil ve modellerin zeminle yüksek bir luminans/şiddet kontrastı meydana getirmelerini sağlamak için uyaranlar beyaz bir zemin üzerinde siyah (görsel açı belirlenmesi, şekil/model tanıma deneyleri) ya da belirgin bir renk kontrastı oluşturmak için renkli olacak şekilde ve dikey olarak sunulmuştur. Siyah uyaranlar, beyaz fotokopi kâğıtları üzerine lazer yazıcı (HP Laserjet 1100) yardımı ile bilgisayardan çıktı alınmak sureti ile elde edilirken, renkli uyaranlar reflektans özellikleri bilinen ve ticari olarak elde edilebilen renkli kâğıtlardan (HKS-N Pigment paper) kesilerek elde edilmiştir. Bu tip kâğıtlar özellikle arılarla yapılan renkli görme çalışmalarında sıklıkla tercih edilmektedir (de Ibarra ve Giurfa, 2003).

Her bir karınca türünde başarılı bir şekil/model ayırımı için gerekli görsel açı değerlerinin tespit edilebilmesi için uyaranlar seçim noktasına göre farklı mesafelerde konumlandırılmış ve böylelikle şekil/model uyaranlarının seçim noktasında bulunan karıncanın gözünde 15°, 30°, 49°, 58°'lik görsel açı değerlerine sahip olmaları sağlanmıştır.

Bir karınca seçim noktasında iken şekil/modelin karıncanın gözünde oluşturduğu görsel açı (α) Eşitlik 2'de verilen formül kullanılarak hesaplanmıştır (Giurfa vd., 1996a).

Eşitlik 2: $\alpha = 2\arctan D/x$

D; şekil/model çapı,

x; şekil/modelin seçim noktasına olan uzaklığı.

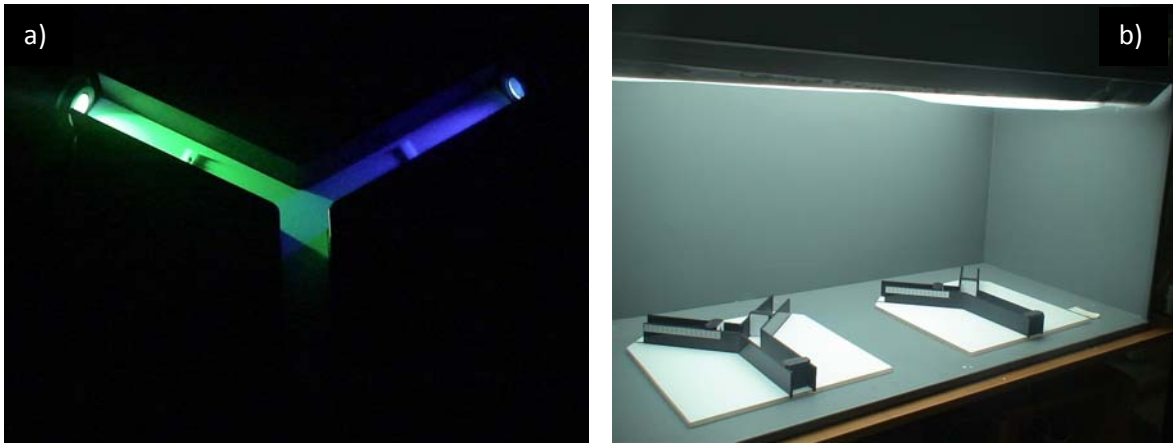
3.2.2. Deneysel düzenek (ikili seçim düzeneği / Y-maze)

Hem renkli görme deneylerinde hem de görsel açının belirlenmesi ve şekil/model ayırımı deneylerinde Y şeklindeki bir ikili seçim düzeneği kullanılmıştır (MAY Animal Behavior Systems) (Şekil 3.6). 40x40 cm'lik mat beyaz akrilik bir levha (pleksiglas) üzerine açılan kanallara mat siyah renkte akrilik plakaların dikey olarak yerleştirilmesi ile oluşturulan bu düzenekte işçiler her bir deneysel koşul için ayrı ayrı eğitilip test edilmiştir. Y-maze, ana ve yan kollarının uzunlukları 20'şer cm, kolların iç genişlikleri ve yükseklikleri 4'er cm ve 120° (renkli görme) ve 90°'lik (şekil/model ayırımı ve genelleme) bir kollar arası açı değerlerine sahip olacak şekilde tasarlanmıştır (Şekil 3.6). Bu açı değerleri, seçim noktasındaki karıncaların sunulan uyaranları aynı anda görmesine olanak tanımıştır. Seçim noktası iki yan kolun ana kol ile birleştiği yerde oluşan üçgen şeklindeki alan olarak belirlenmiştir.

Renkli görme deneylerinde önlerindeki taşıyıcılara dar bant aralığına sahip renkli filtrelerin monte edildiği ışık kutuları Y maze'in uçları açık bırakılan yan kollarının bitim noktasına gelecek şekilde yerleştirilirken, görsel açının belirlenmesi ve şekil/model ayırımı deneylerinde uyaranlar yan kollardaki yerleri seçim noktasına göre çeşitli mesafelerde ayarlanabilir 4x4,5 cm'lik hareket edebilir yüzeyler üzerine dikey olarak yerleştirilmiştir (Şekil 3.6). Her bir deneysel koşul için ödülle ilişkilendirilecek (+) olan uyaranının bulunduğu kola besin ödülü olarak %25'lik şeker çözeltisi konulurken, ödülsüz (-) olarak kullanılan uyaranın bulunduğu kola meyve sinekleri ve arılarda caydırıcı (aversive) madde olarak kullanılmış %5'lik quinine (Sigma-Aldrich) çözeltisi konulmuştur (Tompkins vd., 1979). Her iki çözeltinin miktarı her bir eğitim ziyareti (trial) için 2 µl olacak şekilde ayarlanmış ve solusyonlar uyaranların önüne yerleştirilen eşit büyüklükte (1x2cm) ve zeminle bir kontrast oluşturmayan şeffaf plastik parçaları üzerine otomatik mikropipet (Witeg, 0.5-10 µl) yardımı ile konulmuştur. Bu şekilde karıncaların uyaranları pozitif ve negatif olmak üzere ilişkili olarak öğrenmeleri sağlanmıştır.

Farklı aydınlanma koşullarının farklı aktivasyon ritimlerine sahip karıncaların obje algılama ve ayırım performansları üzerine olası etkisinin araştırılması için, bu deneyler parlak ve loş ışık koşullarının ayarlanabildiği, içerisinde gün ışığına en yakın

spektral aydınlanma koşulları sağlayan 4 adet D65 (6500 K) florasan lamba ile aydınlatılan ışık kabinleri içerisinde gerçekleştirilmiştir (Şekil 3.6). Işık kabinleri içinde parlak ışık koşulu olarak kullanılan 1680 lux değerindeki aydınlanma değeri ile loş ışık koşulu olarak kullanılan 3 lux değerindeki aydınlanma değeri kabin içindeki lambaların farklı sayılarda yakılması ile elde edilmiştir. Renkli görme deneyleri ise tamamen karanlık ortmda gerçekleştirilmiştir.



Şekil 3.6. a) Renkli görme deneyleri ve **b)** görsel açının belirlenmesi ve şekil/model ayırım deneylerinde kullanılan deneysel düzenekler. Renkli görme deneylerinde uyaranlar yan kolların bitim noktasına gelecek şekilde sabit olarak yerleştirilirken, şekil/model ayırım deneylerinde istenilen görsel açı değerini elde edebilecek şekilde belli mesafelerde ayarlanabilen dikey düz bir yüzey üzerine yapıştırılmıştır.

3.2.3. İpuçlarının ortadan kaldırılması

Tüm deneylerde hem eğitim hem de test süresince karıncaların Y-maze içerisinde tek olarak bulunması sağlanarak sosyal etkileşimin önüne geçilmiş, karıncalar manyetik ve idiyotetik ipuçlarını kullanarak yönlerini belirleyebildikleri için (Camlitepe ve Stradling, 1995; Aksoy ve Camlitepe, 2005; Camlitepe vd., 2005) eğitim ve testlerde ışık uyaranlarının yerleri, randomize bir şekilde değiştirilmiştir. Her bir eğitim ziyareti sonrasında Y-maze, yan duvarları ile birlikte %70'lik alkol kullanılarak temizlenmiş, bu şekilde karıncaların olası bir kimyasal koku izini kullanmalarının önüne geçilmiştir. Düzenek, düz bir zemin üzerine oturtularak, yerçekimine bağlı ipuçlarının kullanımı engellenmiştir.

Karıncaların deneyler esnasında sunulan uyaranlar dışında yön bulmada kullanabilecekleri görmeye dayalı çevresel ipuçlarını ortadan kaldırmak için, renkli görme deneylerinde eğitim ve testler tamamen karanlık bir ortamda yapılmış, görsel obje algılama ve ayırım deneylerinde ise Y-maze ışık kabini içerisinde düzensiz bir şekilde belli yönlerde çevrilmiştir. Bu şekilde olası görsel ipuçlarının kullanımın önüne geçilmiştir. Işık kabini içerisinde kullanılan florasan lambalardan oluşabilecek olası bir polarizasyon düzleminin karıncalar tarafından kullanımını engellemek için ışık kabinin tavanı ışığı geçiren ve depolarize eden şeffaf bir materyal ile kaplanmıştır.

Böylelikle, yukarıda belirtilen önlemlerle birlikte ikili seçim düzeneğinde seçim noktasına gelen işçiler kendilerine sunulan uyaranlar dışında kullanabilecekleri her hangi bir ipucundan yoksun bırakılmıştır.

3.2.4. Eğitim prosedürü

Eğitim süreci, ***eğitim öncesi (pre-training)*** ve ***eğitim (training)*** olmak üzere iki aşamadan oluşmuştur. Karıncalar her bir deneysel koşul için ***bireysel olarak*** eğitilmiş, deneyler yuvadan ayrılarak besin arama davranışında olduğu gözlemlenen büyük vücutlu işçiler ile gerçekleştirilmiştir.

Eğitim öncesi aşamada karıncaların ikili seçim düzeneğine ve bu düzenekte karşılaşacakları uyaranlara alışması sağlanmıştır. Bu aşamada ilk olarak Y-maze'in ana kolunun belli bir noktasına otomatik pipet yardımı ile 2 µl %25'lik şeker solusyonu konulmuş, ardından da yuvadan ayrılarak yuvaya bağlı besin kabına geçmiş ve besin arama davranışında olduğu gözlemlenen bir işçi, dikdörtgen şeklindeki bir karton ile alınarak Y maze'in ana kolunun başlangıcına bırakılmıştır. Bırakılan karınca kısa bir süre sonra ana kola konulan besine ulaşmış ve tüm besini alması beklenmiştir. Beslenen karınca, karton ile zarif bir şekilde deneysel düzenekten alınarak diğer yuva bireyleri ile karıştırılmaması için abdomen ya da toraksından işaretlenmiş ve yuvasına bağlı beslenme alanında bulunan çubuğun tepe noktasına bırakılmıştır. Bu şekilde, diğer yuva bireyleri ile besin paylaşımında (trofollaxis) bulunmak üzere yuvaya yönelen karıncanın dönüş yoluna (bırakıldıkları çubuk) koku izi bırakması sağlanmıştır. Besin

paylaşımından sonra besin alanına geri gelerek üzerine bırakıldığı çubuğa tırmanan işaretli karınca karton yardımı ile tekrar alınarak Y maze'e tekrar konulmuş ve bu kez düzenekte seçim noktasına konulan besine ulaşması sağlanmıştır. Genellikle motive bir karıncanın en fazla 4-5 dakika içerisinde yuvadan çıkıp çubuğa tırmandığı gözlemlenmiş, iki eğitim ziyareti arasında 5-6 dk'dan daha fazla yuvada kalan karınca ile deneye devam edilmemiştir. İki eğitim ziyaretinin ardından tamamlanan eğitim öncesi safhada karıncanın hem deneysel koşullara hem de düzenek içerisinde beslenmeye alıştırılmasının ardından, eğitim safhasına geçilmiştir.

Eğitim aşaması, her iki karınca türü için de geçerli olacak şekilde, renkli görme deneylerinde ***ikili eğitim prosedürü (İEP – differential conditioning procedure),*** şekil/model ayırımı deneylerinde ise hem ***ikili eğitim prosedürü*** *hem de* ***tekli eğitim prosedürüdü (TEP – absolute conditioning procedure)*** olarak belirlenmiştir (Giurfa vd., 1999). Eğitim safhasında karıncalar bu kez düzenekteki uyaran çiftlerini (TEP'de tek bir uyaran) besin ödülü ve aversiv bir madde ile ilişkilendirmeleri yönünde eğitilmişlerdir.

Besin ödülü ile ilişkilendirilecek uyaranın (+ uyaran) önüne 2µl %25'lik şeker çözeltisi konulurken, diğer uyaranın (- uyaran) önüne 2µl %5'lik quinine çözeltisi konulmuştur. Her bir eğitim ziyaretinde "+" ve "-" uyaranların kollardaki yerleri, şeker ve quinine çözeltileri ile birlikte rastgele bir düzende değiştirilmiştir (besinin bulunduğu kolu belirtir: LRLLRLRRLR veya RLRRLRLLRL, R: sağ, L:sol, Ek-C-F) Bireysel eğitim veri toplama tabloları). Renkli görme deneylerinde eğitim süresince her bir karınca 10 eğitim ziyareti gerçekleştirirken, şekil/model ayırımı deneylerinde uyaranın zorluk derecesi göz önüne alınarak daha fazla sayıda (15, 18, 30) eğitim ziyareti (Ek-E, Ek-F) gerçekleştirilmiş, her bir eğitim ziyareti için yuvadan karton yardımı ile alınarak ikili seçim düzeneğinin ana koluna bırakılan karıncanın uyaranlardan birisini tercih etmesi sağlanmıştır. Karıncanın "-" uyaranın olduğu kolu seçmesi durumunda, öncelikle quinine çözeltisini tatması beklenmiş ve sonrasında karton ile alınarak düzeneğin ana kolunun başlangıcına tekrar konulmuştur. Bu şekilde karınca tekrar seçim yapmaya zorlanmıştır. Bu durum karınca "+" uyaranı bulana kadar devam etmiştir. Düzeneğin ana koluna bırakılan karıncanın "+" uyaranı seçmesi ve bu kolda beslenmesi ile her bir eğitim ziyareti tamamlanmış karınca eğitim öncesi safhada olduğu

gibi bir sonraki eğitim ziyareti için tekrar alınmak üzere yuvaya bağlı beslenme alanındaki çubuğun üzerine bırakılmıştır. Her bir deneysel koşul için 6'şar karıncadan oluşan iki grup kullanılmış, her bir grupta uyaran çifterinden biri "+" diğeri "-" uyaran olarak kullanılmıştır.

3.2.5. Deneyler

Eğitim aşamasını tamamlayan karıncalar son eğitim ziyaretinin ardından aynı düzenekte uyaranlar ile ilişkilendirilmiş şeker ya da quinine çözeltileri bulundurulmadan eğitimin tipine bağlı olarak farklı koşul ve sayılarda test edilmiştir. Her bir test, karıncanın düzeneğin ana koluna bırakılması ile başlamış ve 1 dakikalık süre boyunca devam etmiştir. Her bir karıncanın uyaran çiftleri arasındaki ilk tercihleri ve 1 dakikalık test süresi boyunca eğitimde '+' olarak kullanılan uyaranın olduğu kolda geçirdikleri sürenin her iki kolda geçirdikleri toplam süreye oranı kayıt edilmiştir.

Karıncalarının motivasyonu sürekli kılmak için aynı test koşulları arasında iki, farklı test koşulları arasında ise 4 ekstra eğitim ziyareti yapılmıştır. Renkli görme deneylerinde tüm eğitim ziyaretleri, şekil/model ayırım deneylerinde ise testler öncesindeki eğitim ziyaretleri karıncaların öğrenme eğrilerinin çıkarılmasında kullanılmıştır.

Testlerde, uyaranların konumlarına bağlı olası tercihlerin önüne geçmek amacı ile uyaranlar hem sağ hem de sol kolda sunularak aynı test koşulu iki kez gerçekleştirilmiştir. Karıncaların deneyler esnasında kullanılan uyaranlara herhangi bir spontan eğilimlerinin olup olmadığını araştırmak amacı ile bir grup karıncada (6 birey) "+" olarak kullanılan uyaran diğer grup karınca için "-" olarak kullanılmıştır.

3.2.5.1. Renkli görme deneyleri

Renkli görme deneylerinde, 370, 440, 540 ve 640 nm dalga boylarının farklı ikili kombinasyonlarına ikili seçim düzeneği kullanılarak bireysel olarak eğitilen her iki türe ait işçiler, 10 eğitim ziyaretinin ardından 3 farklı koşulda test edilmiştir. ***Kontrol testi***

olarak yapılan ilk testlerde (kontrol 1, kontrol 2), işçilerin eğitimde kullanılan uyaranlar arasındaki tercihleri test edilirken, gerçek renkli görmenin belirlenmesine yönelik yapılan ilk ***Kritik testlerde*** (kritik test 1 ve kritik test 2) eğitimde "+" olarak kullanılan ışık uyaranının şiddeti nötral yoğunluk filtreleri ile (Absorptive ND filter) %90 oranında düşürülmüş (deneylerde I/10 olarak gösterilmiştir) ve bu koşullarda işçilerin uyaranlar arasındaki tercihleri belirlenmiştir. İkinci tip kritik testlerde (kritik test 3 ve 4) ise karıncaların uyaranlar arasındaki tercihlerinin her iki uyaran için de şiddetten bağımsız olarak sadece dalgaboyuna bağlı olduğunu gösterebilmek için her iki uyaranın da şiddetleri nötral yoğunluk filtreleri ile %90 oranında düşürülmüş ve işçilerin tercihleri test edilmiştir.

Tablo 3.2. Renkli görme deneyleri

Deney 1	
Eğitim	UV (370 nm) + (I) vs Yeşil (540 nm) - (I)
Kontrol Testi I- II	UV (370 nm) + (I) vs Yeşil (540 nm) - (I)
Kritik Test I- II	UV (370 nm) + (I/10) vs Yeşil (540 nm) - (I)
Kritik Test III- IV	UV (370 nm) + (I/10) vs Yeşil (540 nm) - (I/10)

Deney 2	
Eğitim	Yeşil (540 nm) - (I) vs UV (370 nm) + (I)
Kontrol Testi I- II	Yeşil (540 nm) - (I) vs UV (370 nm) + (I)
Kritik Test I- II	Yeşil (540 nm) - (I/10) vs UV (370 nm) + (I)
Kritik Test III- IV	Yeşil (540 nm) - (I/10) vs UV (370 nm) + (I/10)

Deney 3	
Eğitim	Mavi (440 nm) + (I) vs Yeşil (540 nm) - (I)
Kontrol Testi I- II	Mavi (440 nm) + (I) vs Yeşil (540 nm) - (I)
Kritik Test I- II	Mavi (440 nm) + (I/10) vs Yeşil (540 nm) - (I)
Kritik Test III- IV	Mavi (440 nm) + (I/10) vs Yeşil (540 nm) - (I/10)

Deney 4	
Eğitim	Yeşil (540 nm) + (I) vs Mavi (440 nm) - (I)
Kontrol Testi I- II	Yeşil (540 nm) + (I) vs Mavi (440 nm) - (I)
Kritik Test I- II	Yeşil (540 nm) + (I/10) vs Mavi (440 nm) - (I)
Kritik Test III- IV	Yeşil (540 nm) + (I/10) vs Mavi (440 nm) - (I/10)

Deney 5	
Eğitim	Yeşil (540 nm) + (I) vs Kırmızı (640nm) - (I)
Kontrol Testi I- II	Yeşil (540 nm) + (I) vs Kırmızı (640nm) - (I)
Kritik Test I- II	Yeşil (540 nm) + (I/10) vs Kırmızı (640nm) - (I)
Kritik Test III- IV	Yeşil (540 nm) + (I/10) vs Kırmızı (640nm) - (I/10)

Deney 6	
Eğitim	Kırmızı (640nm) + (I) vs Yeşil (540 nm) - (I)
Kontrol Testi I- II	Kırmızı (640nm) + (I) vs Yeşil (540 nm) - (I)
Kritik Test I- II	Kırmızı (640nm) + (I/10) vs Yeşil (540 nm) - (I)
Kritik Test III- IV	Kırmızı (640nm) + (I/10) vs Yeşil (540 nm) - (I/10)

Deney 7	
Eğitim	Kırmızı (640nm) + (I) vs Mavi (440nm) - (I)
Kontrol Testi I- II	Kırmızı (640nm) + (I) vs Mavi (440nm) - (I)
Kritik Test I- II	Kırmızı (640nm) + (I/10) vs Mavi (440nm) - (I)
Kritik Test III- IV	Kırmızı (640nm) + (I/10) vs Mavi (440nm) - (I/10)
Deney 8	
Eğitim	Kırmızı (640nm) + (I) vs Mavi (440nm) - (I)
Kontrol Testi I- II	Kırmızı (640nm) + (I) vs Mavi (440nm) - (I)
Kritik Test I- II	Kırmızı (640nm) + (I/10) vs Mavi (440nm) - (I)
Kritik Test III- IV	Kırmızı (640nm) + (I/10) vs Mavi (440nm) - (I/10)

3.2.5.2. Görsel açının belirlenmesi ve ışık şiddetine bağlı (parlak ve loş ışıkta) şekil/model ayırımı deneyleri

Farklı uyaran kombinasyonlarına ikili seçim düzeneği kullanılarak bireysel olarak eğitilen her iki türe ait işçiler, son eğitim ziyaretinin ardından eğitimin tipine ve öğrenme başarısına bağlı olarak 1 (İEP) ya da 3 (TEP) farklı koşulda test edilmiştir. İEP ile eğitilen işçilerin eğitimde kullanılan uyaranlar arasındaki tercihleri test edilirken, TEP ile eğitilen işçiler eğitim koşullarında test edilmelerinin ardından, başarılı oldukları taktirde eğitilmiş oldukları uyaranın yanına 2 farklı alternatif uyaran kullanılarak test (kritik testler) edilmiştir.

3.2.5.2.1. TEP ile eğitim

Bu eğitim metodu ile sırası ile ▲'e, yanında alternatif şekil olmadan (beyaz zemin) eğitilen karıncalar, eğitim koşullarında testlerin gerçekleştirilmesinin ardından (kontrol testleri) yanlarına alternatif şekiller konularak test edilmiştir (kritik testler) (Tablo 3.3). Her bir test koşulu uyaranların kollardaki yerleri değiştirilmek sureti ile iki kez gerçekleştirilmiştir.

Tablo 3.3. TEP ile eğitim ve takip eden testlerde kullanılan uyaran çiftleri.

Eğitim	Kontrol testi I-II	Kritik test I-II	Kritik test III-IV
▲	▲ vs -	▲ vs ▼	▲ vs ▬

3.2.5.2.2. İEP ile eğitim

Bu eğitim metodu ile ödül (şeker solusyonu) ve ceza (quinine) ile ilişkilendirilen çeşitli uyaran çiftlerine aynı anda eğitilen karıncalar, aynı çiftler ile test edilmiştir (Tablo 3.4). Her bir test koşulu uyaranların kollardaki yerleri değiştirilmek sureti ile iki kez gerçekleştirilmiş, bir grup karınca için (6 birey) "+" olarak kullanılan uyaran diğer grup karınca için "-" olarak kullanılmıştır.

Tablo 3.4. İEP ile eğitim ve takip eden testlerde kullanılan uyaran çiftleri

Eğitim	Test I-II
+ vs ●	+ vs ●
● vs ◧	● vs ◧
▬ vs ◧	▬ vs ◧
▲ vs ▬	▲ vs ▬
▲ vs ▼	▲ vs ▼
▲ vs △	▲ vs △
▮ vs ▬	▮ vs ▬

Karıncaların parlak ışık koşullarındaki şekil/model ayırım performanslarında Tablo 3.3. ve Tablo 3.4.'teki tüm uyaranlar kullanılırken, loş ışık altındaki ayırım performansları, sadece parlak ışık altında türlerin diğer uyaranlara göre daha başarılı bir öğrenme ve/veya ayırım performansı sergiledikleri şekil çiftleri olan ▲ve▼ uyaranları ile gerçekleştirilmiştir. Loş ışık altında gerçekleştirilen deneylerde sadece İEP uygulanmasının nedeni bu eğitim prosedürünün TEP'den farklı olarak şekil/model çiftlerinin bir bütün olarak algılanmasına olanak sağlaması ve daha fazla görsel bilgi içermesi nedeni ile bireylerin daha başarılı bir ayırım performansı sergilemelerine yol açmasıdır.

3.3. Morfometrik Ölçümler

Her iki türe ait işçilerin bileşik gözlerinin çözünürlük gücü ve duyarlılık kapasiteleri ile ilgili bir fikir elde edilmesi ve bunlara ilişkin aynı türe ait bileşik gözlerdeki bölgesel farklılıkların tespit edilmesi, iki türün doğal aktivasyon ritimlerindeki farklılıklar baz alınarak aralarındaki bileşik göz farklılıklarının ortaya konulması ve elde edilen verilerin her iki türle gerçekleştirilen tüm deneylerden elde edilen sonuçlarla olası ilişkilerinin saptanması amacıyla, deneylerde kullanılan ve deney sonrası % 70 alkol içeren tüplerde muhafaza edilen işçiler kullanılarak morfometrik ölçümler yapılmıştır.

İstatistikî bir anlamlılık sağlamak için ölçümlere *F. cunicularia* türünden 10 işçi, *C. aethiops* türünden 10 minör ve 10 majör olmak üzere toplam 20 işçi dâhil edilmiştir. Her bir ölçüme ait değerler işçilerin her iki gözü için ayrı ayrı yapılan ölçümlerin ortalaması olarak verilmiştir. Elde edilen ölçüm değerleri birbirleri ile karşılaştırmalı olarak değerlendirilmiş ve değerler iki türde nokturnal ve diurnal adaptasyonlar sonucu ortaya çıkan görsel kapasite farklılıkları hakkında yorum yapılmasına olanak tanımıştır.

İşçiler ölçüm yapılmak üzere, her yönden incelenmelerine olanak sağlayacak şekilde, ucu sivri üçgen etiketlere suda çözünebilen özel tutkal ile yapıştırılarak iğnelenmiş ve sek materyal haline getirilmiştir. Sek haline getirilen ve tür ve kastlarına göre tek tek numaralandırılan işçilerden Olympus marka binoküler ve Olympus (GSWH10x-2) marka mikrometrik oküler ile göz uzunluğu (Lc), göz genişliği (Wc), baş uzunluğu (Lh), baş genişliği (Wh), toraks uzunluğu (Lt), iki göz arasındaki mesafe (X) gibi karakterlerin metrik ölçümleri yapılmıştır.

Ommatidyum çapı (D) yukarıdaki ölçümleri tamamlanan her bir sek materyale ait bileşik gözlerden hazırlanan preparatlar üzerinden ışık mikroskobu altında yapılan ölçümler ile tespit edilmiştir. Bileşik gözlerdeki ommatidyum sayıları (N) ve ommatidyumlar arası açı değerleri($\Delta\varphi$)'nin belirlenmesinde dijital kamera ile çekilerek bilgisayar ortamına aktarılan preparat görüntülerinden yararlanılmıştır. Aynı görüntülerin Image J programı kullanılarak incelenmesi ile de bileşik gözlere ait yüzey alan değerleri (A) hesaplanmıştır.

3.3.1. Bileşik gözlere ait preparatların hazırlanması

Sek materyal üzerinden yukarıda belirtilen parametrelere ait morfometrik ölçümleri yapılan her iki türe ait işçiler**,** gözün diseksiyonu öncesinde kütikulayı yumuşatmak ve göz kütikulasının izolasyonunu kolaylaştırmak için daha önce karıncalara verilen numaralara göre etiketlenmiş deney tüpleri içerisinde %10'luk KOH içerisinde 6 gün süre ile bekletilmiştir. 6 günün sonunda KOH solüsyonu içerisinden tek tek alınan işçilere ait bileşik gözler bioküler mikroskop altında tek tek disekte edilerek sağ ve sol bileşik gözlere ait kütikulalar tek parça halinde çıkarılmıştır. Çıkarılan göz kütikulaları su bazlı Orange G boyası içerisinde 3-4 dakika süre ile bekletilmek sureti ile boyandıktan sonra bir lam üzerine damlatılan bir damla gliserol içine konularak lam lamel arası preparat haline getirilmiştir. Hazırlanan preparatlar Prior marka ışık mikroskobu altında incelenmiş ve resimleri çekilmiştir.

3.3.2. Ölçümü yapılan parametreler ve ölçüm yöntemleri

L_t: Toraks uzunluğu (mm)

Ölçümlerde vücut büyüklüğü olarak toraks uzunluğu verilmiştir. Toraks uzunluğu karıncalar doğal baş pozisyonunda tutularak dorsalde toraksın başlangıcından petiyole kadar olan mesafenin ölçülmesi ile elde edilmiştir. Bireyler arasındaki abdomen büyüklüğü farklılıkları kontrol edilemeyen hatalara neden olabileceği için vücut büyüklüğü ölçümlerine abdomen uzunluğu dâhil edilmemiştir (Şekil 3.8b).

W_h: Baş genişliği (mm)

Maksimum baş genişliği değerleri, *F. cunicularia* için gözlerin üst, *C. aethiops* için ise gözlerin alt sınırından ölçülerek elde edilmiştir (Şekil 3.8a).

L_h: Baş uzunluğu (mm)

Klipeusun ortasından oksiput kenarına kadar olan mesafe baş uzunluğu olarak ölçülmüştür (Şekil 3.8a).

W_c: Göz genişliği (mm)

Maksimum göz genişliği alınmıştır (Şekil 3.8b).

L_c: Göz uzunluğu (mm)

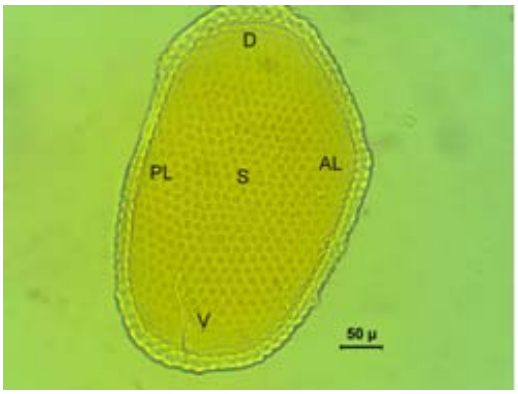
Maksimum göz uzunluğu alınmıştır (Şekil 3.8b).

X: İki göz arasındaki mesafe (mm)

İki göz arasındaki en uzun mesafe alınmıştır.

***D*: Ommatidiyum çapı (µm)**

Tek bir ommatidiyumun çapı, horizontal düzlemde sıralanmış, ortalama 5-10 fasetin toplam uzunluk değerinin hesaplanması ve bu uzunluğun faset sayısına bölünmesi ile elde edilmiştir. Bileşik gözlerde olabilecek olası bölgesel farklılıklar göz önüne alınarak, bu ölçümler dorsal, ventral, sentral, posterolateral ve anterolateral bölgeler için ayrı ayrı hesaplanmıştır (Şekil 3.7).



Şekil 3.7. Bileşik gözlerde ommatidyum çapı ölçümü yapılan farklı göz bölgeleri. D: dorsal, S: sentral, V: ventral, AL: anterolateral, PL: posterolateral.

N: Ommatidiyum sayısı

Dijital kamera ile çekilerek bilgisayar ortamına aktarılan bileşik göze ait preperatlardan elde edilen görüntülerde ommatidiyumların tek tek sayılması ile elde edilmiştir. Ommatidyumların sayımı esnasında bir hata oluşmaması için sayılan her bir ommatidyum tek tek işaretlenmiştir.

Δφ: Ommatidyumlar arası açı (radian)

Komşu ommatidyumlar asındaki açı Land (1997) tarafından ileri sürülen eşitliğe göre hesaplanmıştır (Eşitlik 3). Bu eşitliğe göre, ommatidyumlar arası açı değeri ommatidyum sayılarının 23.818 sabit sayısına bölünüp, karekökünün alınması ile elde edilmiştir (Jander and Jander, 2002).

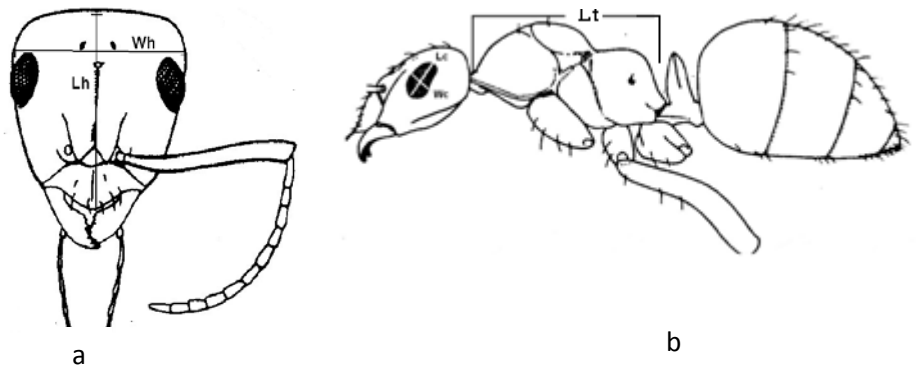
Eşitlik 3: $\Delta\varphi = (23{,}818/N)^{1/2}$

P: Göz parametresi (P)

Ommatidiyumlar arası açı değeri (Δφ) ile tek bir ommatidyumun çapının (*D*) çarpımı ile elde edilmiştir (P=Δφ.*D*).

A: Göz yüzey alanı (mm^2)

Tek bir bileşik gözün başta kapladığı alan olarak tanımlanan göz yüzey alanı bileşik gözlerden hazırlanan preperatlardan elde edilen dijital görüntüler üzerinden Image J programı kullanılarak bilgisayar ortamında hesaplanmıştır.

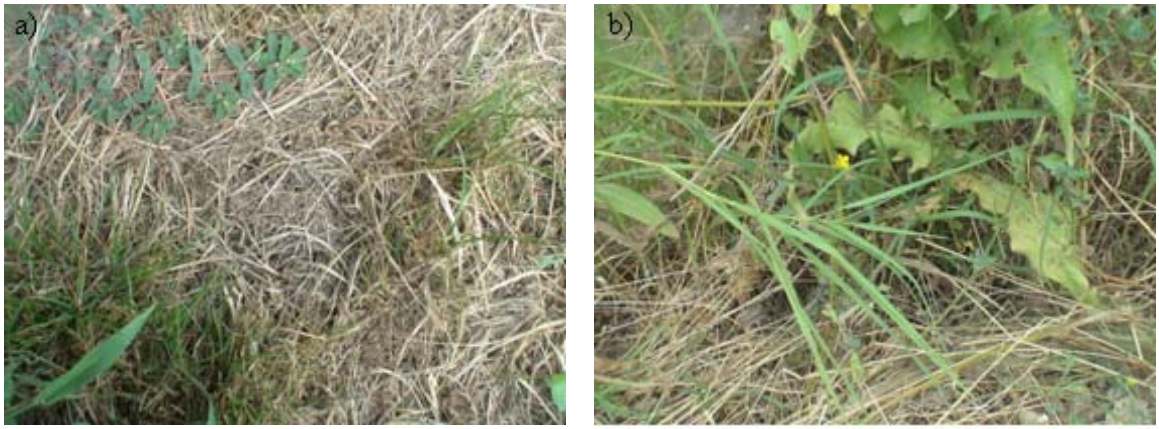


Şekil 3. 8. a) Baş genişliği ve uzunluğu **(**W_h ve L_h) ile **b)** Toraks uzunluğu (L_t), göz genişliği ve göz uzunluğu (W_c ve L_c) ölçümlerinin nasıl yapıldığına dair şematik görüntü.

3.4. Günlük Aktivasyon Ritmlerinin Belirlenmesi

Aktivasyon ritmlerinin belirlenmesine yönelik gerçekleştirilen çalışmalarda, diurnal (*F. cunicularia*) ve krepeskular (*C. aethiops*) aktivite gösterdikleri bilinen (Kessock-Philip vd., 2004; Santini, 2007) her iki karınca türünün aktivasyon ritmleri ile sıcaklık ve aydınlanmayı içeren abiyotik klimatik faktörler arasındaki ilişkinin ortaya konulabilmesi amaçlanmıştır. Bu şekilde bu çalışmadan elde edilen veriler davranış deneyleri ve morfometrik ölçümlerden elde edilen sonuçların yorumlanmasına katkı sağlamıştır.

Trakya Üniversitesi Fen Fakültesi arboratumunda tespit edilen F. *cunicularia* ve *C. aethiops* türüne ait yuvalar aktivasyon ritmlerinin belirlenmesi ve aktivasyon ritminin havanın sıcaklık ve aydınlanma değerleri ile ilişkisinin tespit edilebilmesi için Mayıs (2011) ayı boyunca gözlemlenmiştir. Gözlemlenmek üzere belirlenen *F. cunicularia* yuvası bitki örtüsünden etkilenmeden güneş ışığını rahatlıkla alabilecek düz ve açıklık bir alanda konumlanırken (41° 38’ 45’’ N / 26° 37’ 11’’ E), *C. aethiops* türüne ait yuva (41° 38’ 44’’ N / 26° 37’ 20’’ E), güneş ışığını sınırlı oranda alan otlarla çevrili bir ağaç dibinde konumlanmıştır (Şekil 3.9). *C. aethiops* türünde görülen kesiksiz polimorfizm (bkz. Materyal Metod) nedeni ile bu türde gözlemlenen işçilere hem minör hem de majör işçiler ayrı ayrı dahil edilmiştir.



Şekil 3.9. Aktivasyon ritmlerinin ölçülmesinde takip edilen **a)** *F. cunicularia* ve **b)** *C. aethiops* yuvalarının bulunduğu alan.

Gözlemler mümkün olduğunca her gün sabah 05:00 ve ertesi gün sabah 01:00 saatleri arasında olacak şekilde her 2 saatte bir gerçekleştirilmiş, bu süre boyunca yuvanın çevresinde yuva girişini merkez alacak şekilde 30 cm çapında hayali olarak belirlenen alana ve dolayısı ile yuvaya giren ve çıkan *F. cunicularia* işçileri 5, *C. aethiops* işçileri (majör ve minör olarak) ise 3 dakika boyunca aralıksız olarak sayılmıştır. Gözlem sürelerinin her iki karınca türünde farklılık göstermesinin nedeni her iki karınca türünde gözlemlenen aktivasyon ve hareket hızlarındaki farklılıktan kaynaklanmıştır. Her iki saatte bir gerçekleştirilen gözlemler esnasında havanın sıcaklık ve aydınlanma değerleri de 3 ve 5 dakikalık süreler süresince termometre ve digital lightmetre (Operating Instructions CHY 332) kullanılarak kayıt edilmiştir. Kayıtlar esnasında özel olarak hazırlanan Aktivasyon Takip Kartları kullanılmıştır (Ek-G ve Ek-H).

Karıncaların aktivasyonlarını sınırlayıcı etkisinden dolayı yağmurlu günlerde gözlem yapılmazken, rüzgâr ve diğer abiyotik faktörler gözlemleri engelleyici faktör olarak dikkate alınmamıştır.

3.5. Verilerin Analizi

Hem renkli görme hem de şekil/model ayırım deneylerinde eğitim aşaması boyunca eğitim ziyaretindeki her bir karıncanın uyaranlar arasındaki ilk tercihi kayıt edilmiştir. Elde edilen veriler, deneysel koşula bağlı olarak değişen farklı sayıda (örn: 10 eğitim ziyareti: 2 blok, 30 eğitim ziyareti: 5 blok) eğitim ziyaretini içerecek şekilde bloklar halinde gruplandırılmış ve her bir gruptaki doğru tercihlerin oranı hesaplanabilmiştir. Eğitim boyunca elde edilen ilk ve son bloklardaki doğru seçimlerin oranının birbirlerinden farklı olup olmadığı Mann-Whitney U testi ile analiz edilmiştir. Son eğitim bloğundaki doğru seçimlerin oranının %50 teorik değerden sapıp sapmadığının analizinde χ^2 testi kullanılmıştır. Her bir test koşulu için karıncaların ilk tercihlerinin oranının rastgele (%50) olup olmadığının belirlenmesi için χ^2 testi kullanılmıştır. Aynı grup testlere ait veriler birleştirilerek değerlendirilmiştir (örn: kontrol 1 ve 2, kontrol testi olarak verilmiştir). Karıncaların her bir test süresince doğru kolda geçirdikleri sürenin yüzdeleri hesaplanmış, χ^2 testi uygulanarak zaman

değerlerinin %50 teorik değerden sapıp sapmadığı araştırılmıştır. Aynı grup testlere ait süre verileri de birleştirilerek değerlendirilmiştir (örn: kontrol 1 ve 2, kontrol testi olarak verilmiştir).

Morfometrik veriler arasındaki ilişkiler Pearson Korelasyon Analizi testi ile analiz edilirken her iki türe ait işçilerin aktivasyon ritmleri ve havanın sıcaklık ve aydınlanma değerleri arasındaki ilişki Polynomial Regresyon Analizi ile belirlenmiştir.

Her bir analiz için anlamlılık değeri $P < 0.05$ olarak kullanılmıştır. Tüm verilerin analizinde SPSS 15.0 paket istatistik programı kullanılmıştır.

4. SONUÇLAR

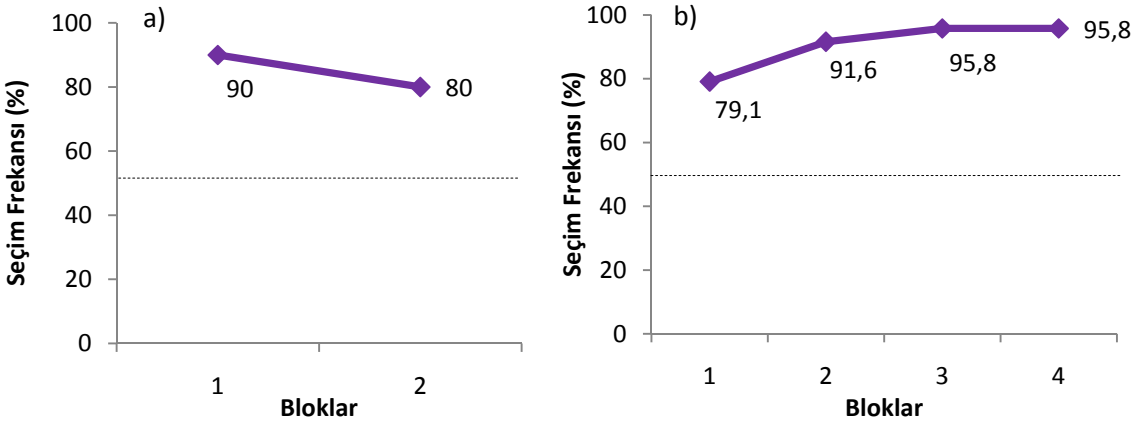
4.1. Renkli Görme Deneyleri

4.1.1. *Formica cunicularia* deney sonuçları

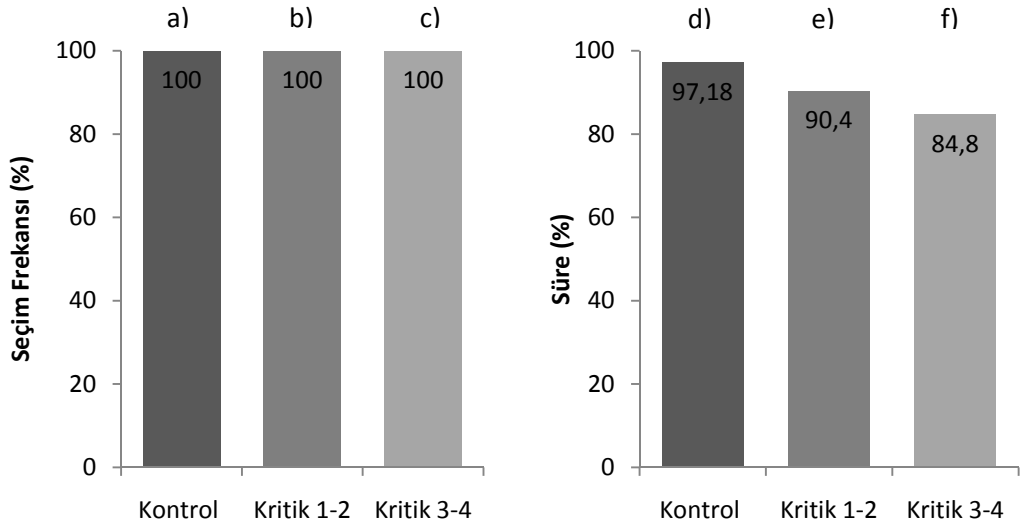
4.1.1.1. Deney 1: UV(370 nm) + (I) vs Yeşil (540 nm) - (I)

İşçiler eş ışık şiddetine sahip 370 nm (+, besin ödüllü) ve 540 nm'ye (-, quinine ilişkili) bireysel olarak eğitilmiş ve 3 farklı koşulda test edilmiştir. Testler öncesindeki 10 eğitim ziyareti ve tüm deney süresince kaydedilen 24 eğitim ziyaretine ait öğrenme eğrileri Şekil 4.1.'de verilmiştir. İlk 10 eğitim ziyareti (2 blok) süresince işçilerin doğru tercih oranlarında görülen artış istatistiki olarak anlamlıdır (χ^2: 7.2, $P < 0.025$) (Şekil 4.1a). İşçiler ilk bloktan itibaren 370 nm'yi 540 nm'den ayırt edebilmeyi öğrendikleri için (χ^2: 8.1, $P < 0.025$) ilk iki bloktaki doğru tercihleri arasında istatistiki olarak anlamlı bir fark tespit edilmemiştir (Mann-Whitney U testi, U: 4, $P > 0.05$). Diğer taraftan tüm deney boyunca gerçekleştirilen 24 eğitim ziyareti (4 blok) süresince işçilerin doğru tercih oranlarındaki artış istatistiki olarak anlamlıdır (χ^2: 22.08, $P < 0.001$) (Şekil 4.1b). İşçilerin ilk ve son bloktaki doğru tercih oranları da birbirlerinden istatistiki olarak farklıdır (Mann-Whitney U testi, U: 1.5, $P < 0.05$). İşçiler eğitim şartları ile yapılan kontrol testlerinde (kontrol testi 1-2) eğitildikleri dalga boyu olan 370 nm'yi istatistiksel olarak anlamlı bir şekilde tercih etmişlerdir (% 100 doğru seçim) (Şekil 4.2a). Kontrol testlerinde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda daha fazla zaman geçirdikleri tespit edilmiştir (χ^2: 89.03, $P < 0.001$) (Şekil 4.2d). İşçiler, eğitildikleri dalga boyu olan 370 nm'nin ışık şiddetinin 10 kat düşürülmesiyle yapılan kritik testlerde (kritik test 1-2) de 370 nm'yi anlamlı bir şekilde tercih etmişlerdir (% 100 doğru seçim) (Şekil 4.2b). Kritik test 1 ve 2'de işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda daha fazla zaman geçirdikleri tespit edilmiştir (χ^2: 65.28, $P < 0.001$) (Şekil 4.2e). İşçiler her iki uyaranın ışık şiddetinin 10 kat düşürülmesiyle yapılan kritik testlerde (kritik test 3-4) iki uyaran arasında anlamlı bir tercih sergilemişlerdir (%100 doğru seçim) (Şekil 4.2c). Kritik test 3 ve 4'de işçilerin 1

dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda daha fazla zaman geçirdikleri tespit edilmiştir (χ^2 : 48.58, P < 0.001) (Şekil 4.2f).



Şekil 4.1. *F. cunicularia* işçilerinin 370 nm (+) vs 540 nm (-) ayırımı deneyindeki öğrenme eğrileri: **a)** kontrol testleri öncesinde yapılan 10 eğitim ziyareti 2, **b)** tüm deney süresince yapılan 24 eğitim ziyareti ise 4 blok halinde gösterilmiştir. **a)** Testler öncesindeki 5'er ziyaretlik 2 blok süresince işçilerin doğru tercih oranlarında anlamlı bir artış görülmüştür (χ^2: 7.2, P < 0.025). Bu bloklar arasındaki doğru tercihler bakımından istatistiki olarak anlamlı bir fark tespit edilmemiştir (Mann-Whitney U testi, U: 4, P > 0.05). **b)** 24 eğitim ziyareti (4 blok) süresince işçilerin doğru tercih oranlarındaki artış istatistiki olarak anlamlıdır (χ^2: 22.08, P < 0.001). İşçilerin ilk ve son bloktaki doğru tercih oranları da birbirlerinden istatistiki olarak farklıdır (Mann-Whitney U testi, U: 1.5, P < 0.05).



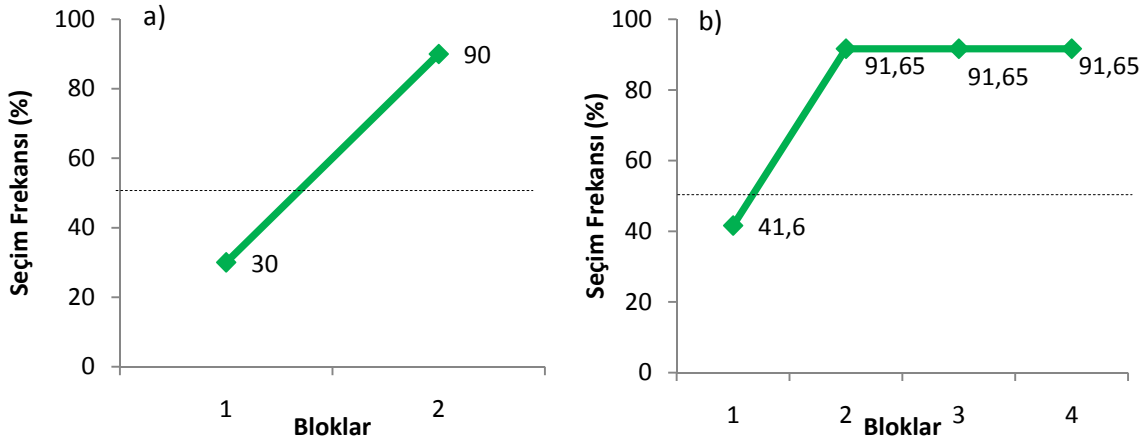
Şekil 4.2. *F. cunicularia* işçilerinin 370 nm (+) vs 540 nm (-) ayırımı deneyindeki **a)** kontrol testleri **b)** kritik test 1-2 **c)** kritik test 3-4'teki seçim frekansları ve **d-f)** bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreler (% olarak). Hem **a)** kontrol hem de **b-c)** kritik testlerde, işçiler eğitildikleri dalga boyu olan 370 nm'yi istatistiksel olarak anlamlı bir şekilde tercih etmişlerdir [a-b-c) % 100 doğru tercih]. Tüm testlerde, işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri zaman diğer kolda geçirdikleri zamandan istatistiki olarak farklıdır [d) χ^2: 89.03, P < 0.001; e) χ^2: 65.28, P < 0.001; f) χ^2: 48.58, P < 0.001].

Elde edilen veriler, 370 nm'nin "+", 540 nm'nin "-" uyaran olarak sunulduğu koşulda *F. cunicularia* işçilerinin 370 nm'yi 540'nm den ayırt etmeyi öğrenebildiklerini ve bu öğrenme için 10 eğitim ziyaretinin yeterli olduğunu göstermiştir (Şekil 4.1a-b). Eğitim sonrasında gerçekleştirilen kontrol testleri ve tüm kritik testlerinden elde edilen seçim frekansı ve "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirilen sürelere ilişkin veriler de *F. cunicularia* işçilerinin 370 nm'yi 540 nm'den ayırt etmeyi öğrenebildiklerini destelemektedir (Şekil 4.2a-f).

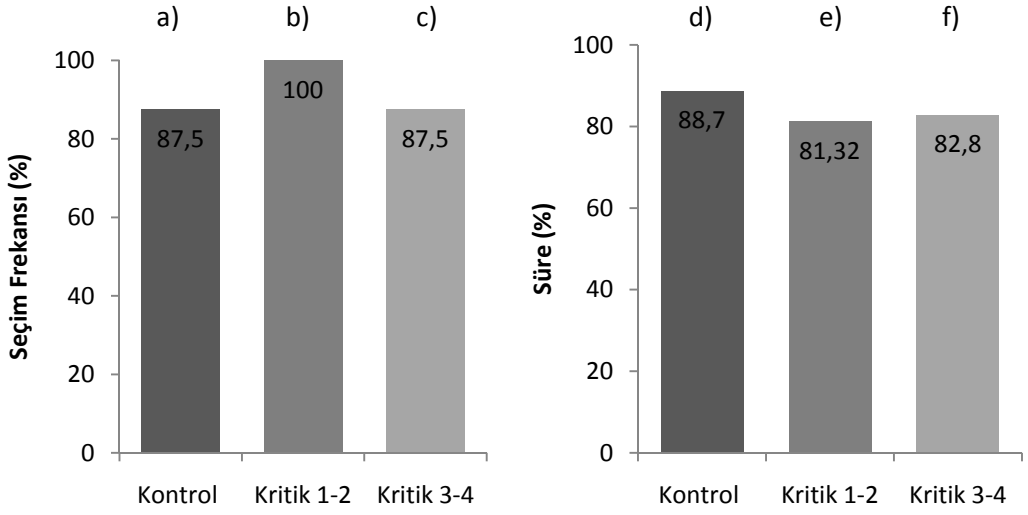
4.1.1.2. Deney 2: Yeşil (540 nm) + (I) vs UV (370 nm) - (I)

İşçiler eş ışık şiddetine sahip 540 nm (+, besin ödüllü) ve 370 nm'ye (-, quinine ilişkili) bireysel olarak eğitilmiş ve 3 farklı koşulda test edilmiştir. Testler öncesindeki 10 eğitim ziyareti ve tüm deney süresince kaydedilen 24 eğitim ziyaretine ait öğrenme eğrileri Şekil 4.3.'de verilmiştir. İlk 10 eğitim ziyareti (2 blok) süresince işçilerin doğru tercih oranlarında görülen artış istatistiki olarak anlamlıdır (χ^2: 12.8, $P < 0.001$) (Şekil 4.3a). İlk 2 bloktaki doğru tercihler arasındaki fark da istatistiki olarak anlamlı bir fark tespit edilmiştir (Mann-Whitney U testi, U: 0.2, $P < 0.05$). Tüm deney boyunca gerçekleştirilen 24 eğitim ziyareti (4 blok) süresince işçilerin doğru tercih oranlarındaki artış da istatistiki olarak anlamlıdır (χ^2: 16.6, $P < 0.001$) (Şekil 4.3b). İşçilerin ilk ve son bloktaki doğru tercih oranları da birbirlerinden istatistiki olarak farklıdır (Mann-Whitney U testi, U: 0.5, $P < 0.05$). İşçiler eğitim şartları ile yapılan kontrol testlerinde (kontrol testi 1-2) eğitildikleri dalga boyu olan 540 nm'yi istatistiksel olarak anlamlı bir şekilde tercih etmişlerdir (χ^2: 4.5, $P < 0.05$) (Şekil 4.4a). Kontrol testlerinde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda daha fazla zaman geçirdikleri tespit edilmiştir (χ^2: 59.9, $P < 0.001$) (Şekil 4.4d). İşçiler, eğitildikleri dalga boyu olan 540 nm'nin ışık şiddetinin 10 kat düşürülmesiyle yapılan kritik testlerde (kritik test 1-2) de 540 nm'yi anlamlı bir şekilde tercih etmişlerdir (% 100 doğru seçim) (Şekil 4.4b). Kritik test 1 ve 2'de işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda daha fazla zaman geçirdikleri tespit edilmiştir (χ^2: 39.2, $P < 0.001$) (Şekil 4.4e). İşçiler her iki uyaranın ışık şiddetinin 10 kat düşürülmesiyle yapılan kritik testlerde (kritik test 3-4) iki uyaran arasında anlamlı bir tercih sergilemişlerdir (χ^2: 4.5, $P < 0.05$) (Şekil 4.4c). Diğer yandan kritik test 3 ve 4'de işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın

bulunduğu kolda daha fazla zaman geçirdikleri tespit edilmiştir (χ^2 :43.03, P < 0.001) (Şekil 4.4f).



Şekil 4.3. *F. cunicularia* işçilerinin 540 nm (+) vs 370 nm (-) ayırımı deneyindeki öğrenme eğrileri: **a)** kontrol testleri öncesinde yapılan 10 eğitim ziyareti 2, **b)** tüm deney süresince yapılan 24 eğitim ziyareti ise 4 blok halinde gösterilmiştir. **a)** Testler öncesindeki 5'er ziyaretlik 2 blok süresince işçilerin doğru tercih oranlarında anlamlı bir artış görülmüştür (χ^2: 12.8, P < 0.001). Bu bloklar arasındaki doğru tercihler bakımından da istatistiki olarak anlamlı bir fark tespit edilmiştir (Mann-Whitney U testi, U: 0.2, P < 0.05). **b)** 24 eğitim ziyareti (4 blok) süresince işçilerin doğru tercih oranlarındaki artış istatistiki olarak anlamlıdır (χ^2: 16.6, P < 0.001). İşçilerin ilk ve son bloktaki doğru tercih oranları da birbirlerinden istatistiki olarak farklıdır (Mann-Whitney U testi, U: 0.5, P < 0.05).



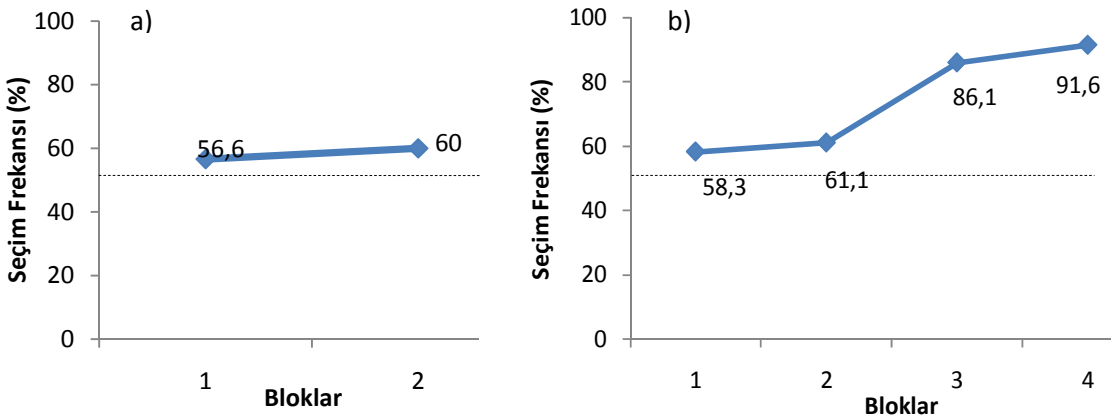
Şekil 4.4. *F. cunicularia* işçilerinin 540 nm (+) vs 370 nm (-) ayırımı deneyindeki **a)** kontrol testleri **b)** kritik test 1-2 **c)** kritik test 3-4'teki seçim frekansları ve **d-f)** bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreler (% olarak). Hem **a)** kontrol hem de **b-c)** kritik testlerde, işçiler eğitildikleri dalga boyu olan 540 nm'yi istatistiksel olarak anlamlı bir şekilde tercih etmişlerdir [a) χ^2: 4.5, P < 0.05; b) %100 doğru seçim; c) χ^2: 4.5, P < 0.05]. Tüm testlerde, işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri zaman diğer kolda geçirdikleri zamandan istatistiki olarak farklıdır [d) χ^2: 59.9, P < 0.001; e) χ^2: 39.2, P < 0.001; f) χ^2: 43.3, P < 0.001].

Elde edilen veriler, 540 nm'nin "+", 370 nm'nin "-" uyaran olarak sunulduğu koşulda *F. cunicularia* işçilerinin 540 nm'yi 370'nm den ayırt etmeyi öğrenebildiklerini ve bu öğrenme için 10 eğitim ziyaretinin yeterli olduğunu göstermiştir (Şekil 4.3a-b). Eğitim sonrasında gerçekleştirilen kontrol testleri ve tüm kritik testlerinden elde edilen seçim frekansı ve "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirilen sürelere ilişkin veriler de *F. cunicularia* işçilerinin 540 nm'yi 370 nm'den ayırt etmeyi öğrenebildiklerini destelemektedir (Şekil 4.4a-f).

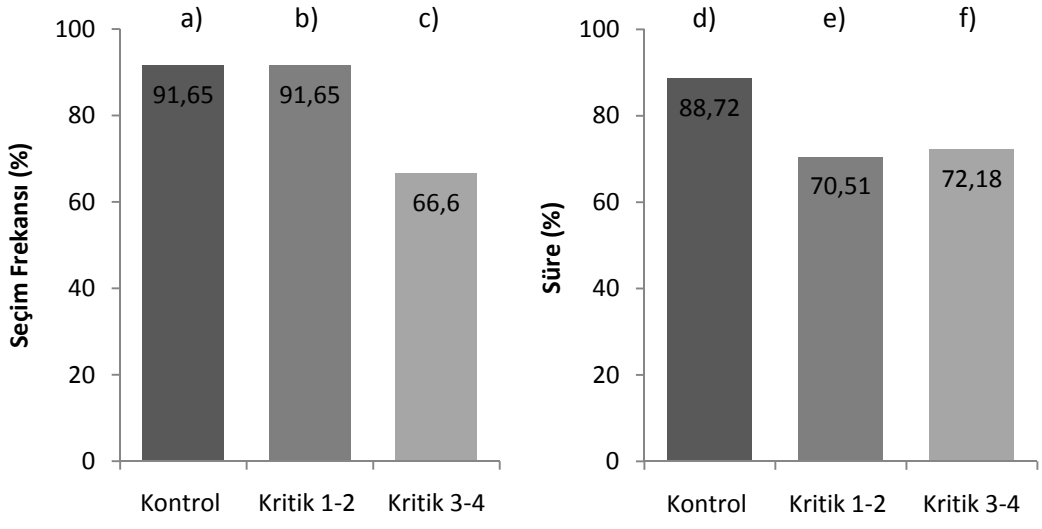
4.1.1.3. Deney 3: Mavi (440 nm) + (I) vs Yeşil (540 nm) - (I)

İşçiler eş ışık şiddetine sahip 440 nm (+, besin ödüllü) ve 540 nm'ye (-, quinine ilişkili) bireysel olarak eğitilmiş ve 3 farklı koşulda test edilmiştir. Testler öncesindeki 10 eğitim ziyareti ve tüm deney süresince kaydedilen 24 eğitim ziyaretine ait öğrenme eğrileri Şekil 4.5.'de verilmiştir. İlk 10 eğitim ziyareti (2 blok) süresince doğru tercih oranlarında anlamlı bir artış görülmemiştir (χ^2: 1.2, $P > 0.05$) (Şekil 4.5a). İlk 2 bloktaki doğru tercihler arasında da istatistiki olarak anlamlı bir fark tespit edilmemiştir (Mann-Whitney U testi, U: 15, $P > 0.05$). Diğer taraftan tüm deney boyunca gerçekleştirilen 24 eğitim ziyareti (4 blok) süresince işçilerin doğru tercih oranlarındaki artış istatistiki olarak anlamlıdır (χ^2: 25, $P < 0.001$) (Şekil 4.5b). İşçilerin ilk ve son bloktaki doğru tercih oranları da birbirlerinden istatistiki olarak farklıdır (Mann-Whitney U testi, U: 4, $P < 0.05$). İşçiler eğitim şartları ile yapılan kontrol testlerinde (kontrol testi 1-2) eğitildikleri dalga boyu olan 440 nm'yi istatistiksel olarak anlamlı bir şekilde tercih etmişlerdir (χ^2: 8.33, $P < 0.005$) (Şekil 4.6a). Kontrol testlerinde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda daha fazla zaman geçirdikleri tespit edilmiştir (χ^2: 59.9, $P < 0.001$) (Şekil 4.6d). İşçiler, eğitildikleri dalga boyu olan 440 nm'nin ışık şiddetinin 10 kat düşürülmesiyle yapılan kritik testlerde (kritik test 1-2) de 440 nm'yi anlamlı bir şekilde tercih etmişlerdir (χ^2: 8.33, $P < 0.005$) (Şekil 4.6b). Kritik test 1 ve 2'de işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda daha fazla zaman geçirdikleri tespit edilmiştir (χ^2: 6.05, $P < 0.025$) (Şekil 4.6e). İşçiler her iki uyaranın ışık şiddetinin 10 kat düşürülmesiyle yapılan kritik testlerde (kritik test 3-4) iki uyaran arasında anlamlı bir tercih sergilememişlerdir (χ^2: 1.33, $P > 0.05$) (Şekil 4.6c). Diğer yandan kritik test 3 ve 4'de işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın

bulunduğu kolda daha fazla zaman geçirdikleri tespit edilmiştir (χ^2 :19.69, P < 0.001) (Şekil 4.6f).



Şekil 4.5. *F. cunicularia* işçilerinin 440 nm (+) vs 540 nm (-) ayırımı deneyindeki öğrenme eğrileri; **a)** kontrol testleri öncesinde yapılan 10 eğitim ziyareti 2, **b)** tüm deney süresince yapılan 24 eğitim ziyareti 4 blok halinde gösterilmiştir. **a)** Testler öncesindeki 5'er ziyaretlik 2 blok süresince karıncaların doğru tercih oranlarında anlamlı bir artış görülmemiştir (χ^2: 1.2, P > 0.05). Bu bloklar arasındaki doğru tercihler bakımından istatistiki olarak anlamlı bir fark tespit edilmemiştir (Mann-Whitney U testi, U: 15, P > 0.05). **b)** 24 eğitim ziyareti (4 blok) süresince işçilerin doğru tercih oranlarındaki artış istatistiki olarak anlamlıdır (χ^2: 25, P < 0.001). Bu bloklarda işçilerin ilk ve son bloktaki doğru tercih oranları birbirlerinden istatistiki olarak farklıdır (Mann-Whitney U testi, U: 4, P < 0.05).



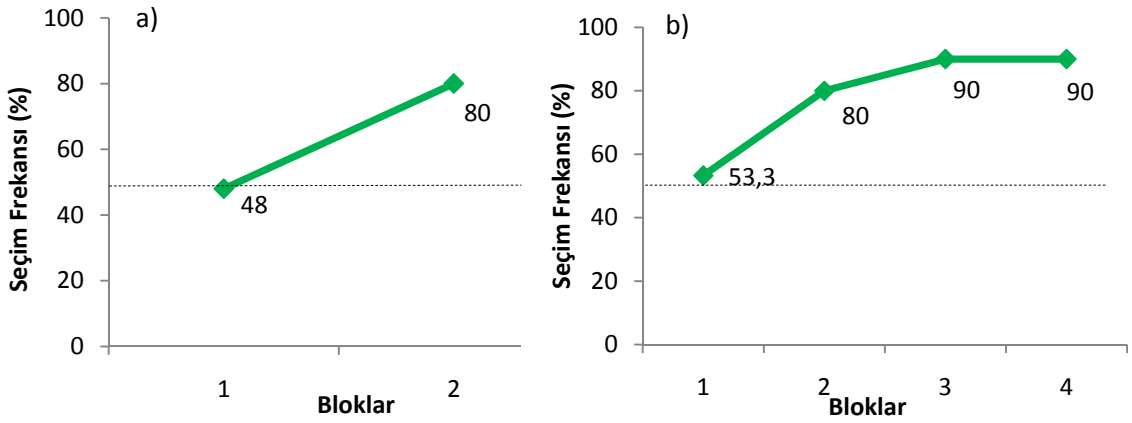
Şekil 4.6. *F. cunicularia* işçilerinin 440 nm (+) vs 540 nm (-) ayırımı deneyindeki **a)** kontrol test 1-2, **b)** kritik test 1-2, **c)** kritik test 3-4'teki seçim frekansları ve **d-f)** bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreler (% olarak). İşçiler **a)** kontrol testleri (χ^2: 8.33 P < 0.005) ve **b)** 1 ve 2. kritik testlerde (χ^2: 8.33, P < 0.005), eğitildikleri dalga boyu olan 440 nm'yi istatistiksel olarak anlamlı bir şekilde tercih etmişlerdir. **c)** 3 ve 4. kritik testlerde ise uyaranlar arasında anlamlı bir tercih yapılmamıştır (χ^2: 1.33, P > 0.05). Tüm testlerde, işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri zaman diğer kola geçirdikleri zamandan istatistiki olarak farklıdır [d) χ^2: 59.9, P < 0.001; e) χ^2: 6.05, P < 0.025; f) χ^2:19.69, P < 0.001].

Elde edilen veriler, 440 nm'nin "+", 540 nm'nin "-" uyaran olarak sunulduğu koşulda *F. cunicularia* işçilerinin 440 nm'yi 540'nm den ayırt etmeyi öğrenebildiklerini, ancak bu öğrenme için 10 eğitim ziyaretinden daha fazla eğitim ziyaretine ihtiyaç duyduklarını göstermiştir (Şekil 4.5a-b). Eğitim koşullarında gerçekleştirilen kontrol testleri (kontrol test 1-2) ve eğitimde besin ödüllü olarak kullanılan 440 nm'nin ışık şiddetinin 10 kat düşürülmesiyle yapılan kritik testlerde (kritik test 1-2), işçilerin ilk tercihleri ve test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreler de *F. cunicularia* işçilerinin 440 nm'yi 540'nm den ayırt etmeyi öğrenebildiklerini desteklemektedir (Şekil 4.6a-b, d-e). Diğer taraftan, her iki uyaranın da ışık şiddetinin düşürüldüğü kritik testlerde (kritik test 3-4), işçiler iki uyaran arasında bir ayırım yapamamıştır. Buna rağmen işçiler, testler süresince "+" uyaran olan 440 nm'nin bulunduğu kolda daha fazla zaman geçirmişlerdir (Şekil 4.6 c,f).

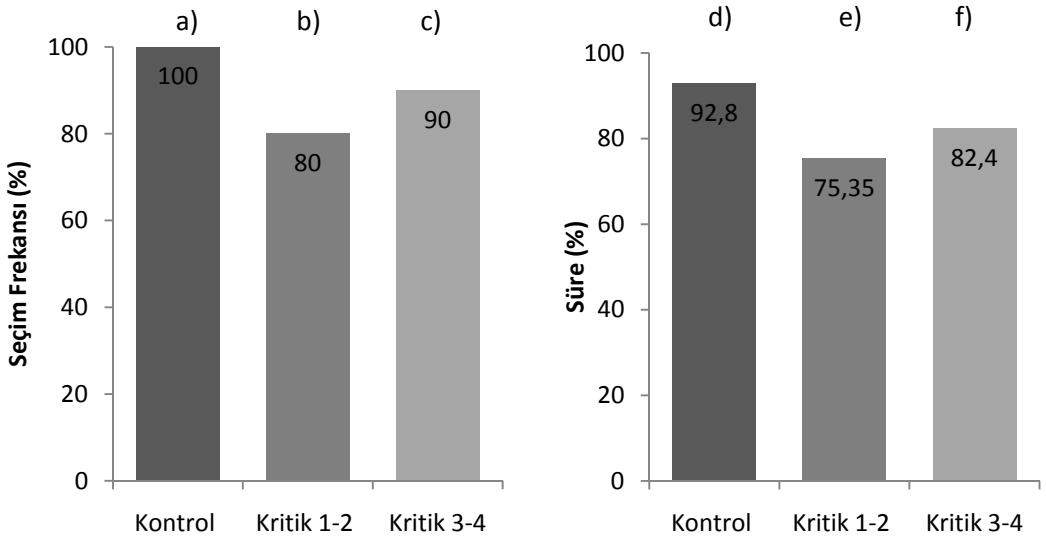
4.1.1.4. Deney 4: Yeşil (540 nm) + (I) vs Mavi (440 nm) - (I)

İşçiler eş ışık şiddetine sahip 540 nm (+, besin ödüllü) ve 440 nm'ye (-, quinine ilişkili) bireysel olarak eğitilmiş ve 3 farklı koşulda test edilmişlerdir. Testler öncesindeki 10 eğitim ziyareti ve tüm deney süresince kaydedilen 24 eğitim ziyaretine ait öğrenme eğrileri Şekil 4.7.'de verilmiştir. İlk 10 eğitim ziyareti (2 blok) süresince işçilerin doğru tercih oranlarında görülen artış anlamlıdır (χ^2: 9, $P < 0.005$) (Şekil 4.7a). İlk 2 bloktaki doğru tercihler arasında da istatistiki olarak anlamlı bir fark tespit edilmiştir (Mann-Whitney U testi, U: 2, $P < 0.05$). Tüm deney boyunca gerçekleştirilen 24 eğitim ziyareti (4 blok) süresince işçilerin doğru tercih oranlarındaki artış da istatistiki olarak anlamlıdır (χ^2: 19.2, $P < 0.001$) (Şekil 4.7b). İşçilerin ilk ve son bloktaki doğru tercih oranları da birbirlerinden istatistiki olarak farklıdır (Mann-Whitney U testi, U: 0.5, $P < 0.05$). Eğitim şartları ile yapılan kontrol testlerinin tümünde işçiler eğitildikleri dalga boyu olan 540 nm'yi tercih etmiştir (100 % doğru tercih) (Şekil 4.8a). Kontrol testlerinde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda daha fazla zaman geçirdikleri tespit edilmiştir (χ^2: 73.27, $P < 0.001$) (Şekil 4.8d). İşçiler, eğitildikleri dalga boyu olan 540 nm'nin ışık şiddetinin 10 kat düşürülmesiyle yapılan kritik testlerde (kritik test 1-2) de 540 nm'yi anlamlı bir şekilde tercih etmişlerdir (χ^2: 8.33, $P < 0.005$) (Şekil 4.8b). Kritik test 1 ve 2'de işçilerin 1

dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda daha fazla zaman geçirdikleri tespit edilmiştir (χ^2: 25.7, P < 0.001) (Şekil 4.8e). İşçiler her iki uyaranın ışık şiddetinin 10 kat düşürülmesiyle yapılan kritik testlerde (kritik test 3-4) eğitildikleri dalga boyu olan 540 nm'yi anlamlı bir şekilde tercih etmişler (χ^2: 6.4, P < 0.025) (Şekil 4.8c), bu testlerde 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda daha fazla zaman geçirmişlerdir (χ^2: 41.99, P < 0.001) (Şekil 4.8f).



Şekil 4.7. *F. cunicularia* işçilerinin 540 nm (+) vs 440 nm (-) ayırımı deneyindeki öğrenme eğrileri: **a)** kontrol testleri öncesinde yapılan 10 eğitim ziyareti 2, **b)** tüm deney süresince yapılan 24 eğitim ziyareti ise 4 blok halinde gösterilmiştir. **a)** Testler öncesindeki 5'er ziyaretlik 2 blok süresince işçilerin doğru tercih oranlarında anlamlı bir artış görülmüştür (χ^2: 9, P < 0.005). Bu bloklar arasındaki doğru tercihler bakımından da istatistiki olarak anlamlı bir fark tespit edilmiştir (Mann-Whitney U testi, U: 2, P < 0.05). **b)** 24 eğitim ziyareti (4 blok) süresince işçilerin doğru tercih oranlarındaki artış istatistiki olarak anlamlıdır (χ^2: 19.2, P < 0.001). İşçilerin ilk ve son bloktaki doğru tercih oranları da birbirlerinden istatistiki olarak farklıdır (Mann-Whitney U testi, U: 0.5, P < 0.05).



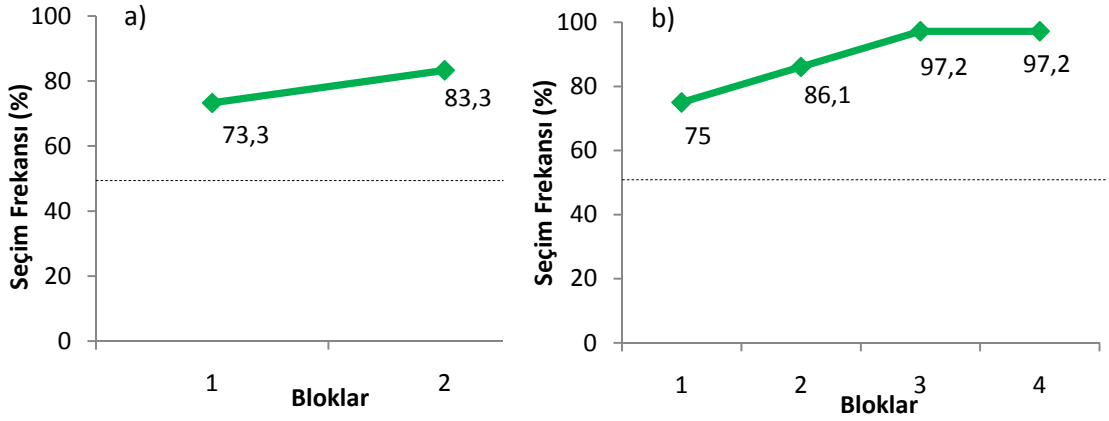
Şekil 4.8. *F. cunicularia* işçilerinin 540 nm (+) vs 440 nm (-) ayırımı deneyindeki **a)** kontrol testleri **b)** kritik test 1-2 **c)** kritik test 3-4'teki seçim frekansları ve **d-f)** bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreler (% olarak). Hem **a)** kontrol hem de **b-c)** kritik testlerde, işçiler eğitildikleri dalga boyu olan 540 nm'yi istatistiksel olarak anlamlı bir şekilde tercih etmişlerdir [a) 100 % doğru tercih b) χ^2: 8.33 $P < 0{,}005$; c) χ^2: 6.4 $P < 0.025$]. Tüm testlerde, işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri zaman diğer kolda geçirdikleri zamandan istatistiki olarak farklıdır [d) χ^2: 73.27, $P < 0.001$; e) χ^2: 25.7, $P < 0.001$; f) χ^2: 41.99, $P < 0.001$].

Elde edilen veriler, 540 nm'nin "+", 440 nm'nin "-" uyaran olarak sunulduğu koşulda *F. cunicularia* işçilerinin 540 nm'yi 440'nm den ayırt etmeyi öğrenebildiklerini ve bu öğrenme için 10 eğitim ziyaretinin yeterli olduğunu göstermiştir (Şekil 4.7a-b). Eğitim sonrasında gerçekleştirilen kontrol testleri ve tüm kritik testlerinden elde edilen seçim frekansı ve "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirilen sürelere ilişkin veriler de *F. cunicularia* işçilerinin 540 nm'yi 440 nm'den ayırt etmeyi öğrenebildiklerini destelemektedir (Şekil 4.8a-f).

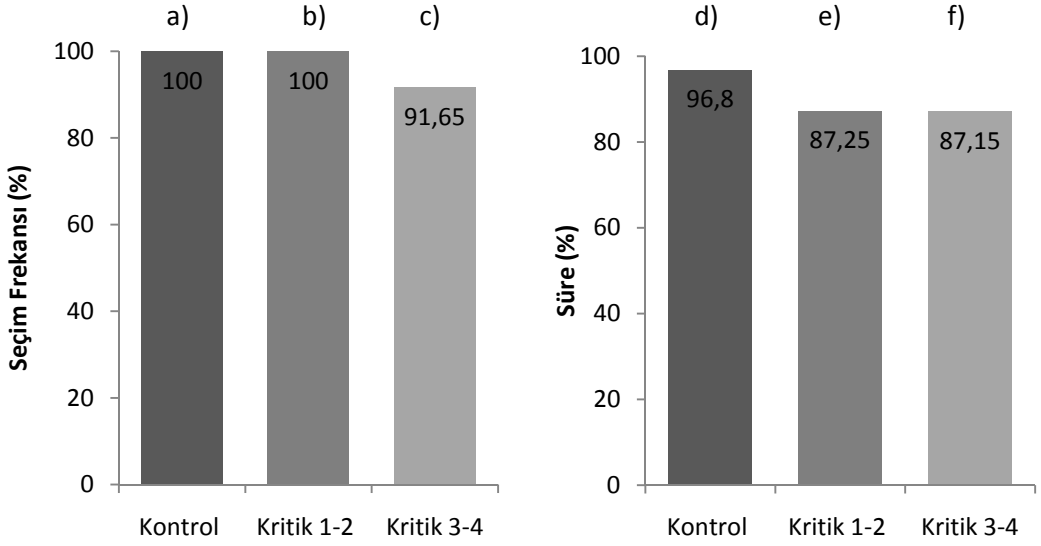
4.1.1.5. Deney 5: Yeşil (540 nm) + (I) vs Kırmızı (640 nm) - (I)

İşçiler eş ışık şiddetine sahip 540 nm (+, besin ödüllü) ve 640 nm'ye (-, quinine ilişkili) bireysel olarak eğitilmiş ve 3 farklı koşulda test edilmişlerdir. Testler öncesindeki 10 eğitim ziyareti ve tüm deney süresince kaydedilen 24 eğitim ziyaretine ait öğrenme eğrileri Şekil 4.9.'da verilmiştir. İlk 10 eğitim ziyareti (2 blok) süresince işçilerin doğru tercih oranlarında görülen artış anlamlıdır (χ^2: 13.33, $P < 0.001$) (Şekil 4.9a). İşçiler ilk bloktan itibaren 540 nm'yi 640 nm'den ayırt edebilmeyi öğrendikleri

için (χ^2: 6.53, P < 0,025), ilk 2 bloktaki doğru tercihler arasında istatistiki olarak anlamlı bir fark tespit edilmemiştir (Mann-Whitney U testi, U: 13, P > 0.05). Tüm deney boyunca gerçekleştirilen 24 eğitim ziyareti (4 blok) süresince işçilerin doğru tercih oranlarındaki artış da istatistiki olarak anlamlıdır (χ^2: 32.11, P < 0,001) (Şekil 4.9b). İşçilerin ilk ve son bloktaki doğru tercih oranları birbirlerinden istatistiki olarak farklıdır (Mann-Whitney U testi, U: 5, P < 0.05). Eğitim şartları ile yapılan kontrol testlerinin tümünde işçiler eğitildikleri dalga boyu olan 540 nm'yi tercih etmiştir (100 % doğru tercih) (Şekil 4.10a). Kontrol testlerinde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda daha fazla zaman geçirdikleri tespit edilmiştir (χ^2: 87.6, P < 0.001) (Şekil 4.10d). İşçiler, eğitildikleri dalga boyu olan 540 nm'nin ışık şiddetinin 10 kat düşürülmesiyle yapılan kritik testlerde (kritik test 1-2) 540 nm'yi tercih etmişlerdir (100 % doğru tercih) (Şekil 4.10b). Kritik test 1 ve 2'de işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda daha fazla zaman geçirdikleri tespit edilmiştir (χ^2: 55.5, P < 0.001) (Şekil 4.10e). İşçiler her iki uyaranın ışık şiddetinin 10 kat düşürülmesiyle yapılan kritik test 3 ve 4'te eğitildikleri dalga boyu olan 540 nm'yi anlamlı bir şekilde tercih etmişlerdir (χ^2: 8.33 P < 0.005) (Şekil 4.10c). Kritik test 3 ve 4'de işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda daha fazla zaman geçirdikleri tespit edilmiştir (χ^2: 55.2, P < 0.001) (Şekil 4.10f).



Şekil 4.9. *F. cunicularia* işçilerinin 540 nm (+) vs 640 nm (-) ayırımı deneyindeki öğrenme eğrileri; **a)** kontrol testleri öncesinde yapılan 10 eğitim ziyareti 2, **b)** tüm deney süresince yapılan 24 eğitim ziyareti ise 4 blok halinde gösterilmiştir. **a)** Testler öncesindeki 5'er ziyaretlik 2 blok süresince karıncaların doğru tercih oranlarında anlamlı bir artış görülmüştür (χ^2: 13.33, P < 0.001). İşçiler ilk bloktan itibaren 540 nm'yi 640 nm'den ayırt edebilmeyi öğrendikleri için ilk 2 blok arasındaki doğru tercihler bakımından istatistiki olarak anlamlı bir fark tespit edilmemiştir (Mann-Whitney U testi, U: 13, P > 0.05). **b)** 24 eğitim ziyareti (4 blok) süresince işçilerin doğru tercih oranlarındaki artış istatistiki olarak anlamlıdır (χ^2: 32.11, P < 0.001). İşçilerin ilk ve son bloktaki doğru tercih oranları birbirlerinden istatistiki olarak farklıdır (Mann-Whitney U testi, U: 5, P < 0.05).



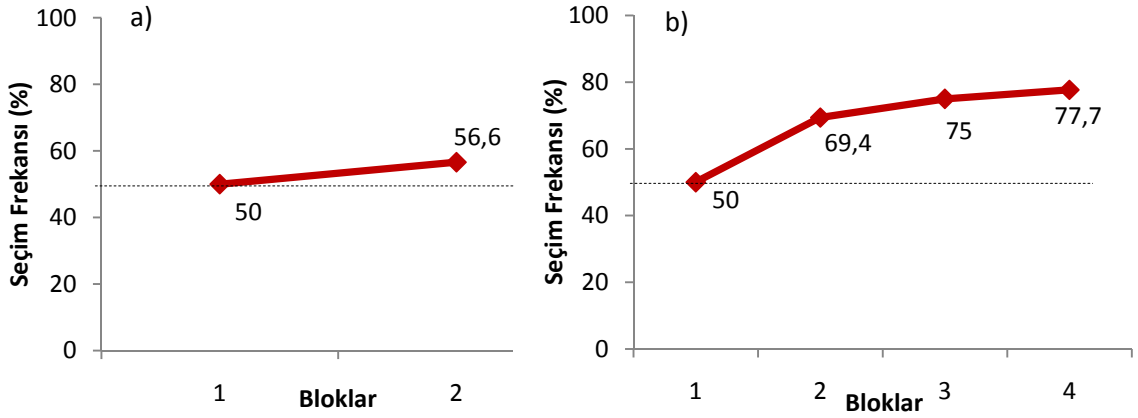
Şekil 4.10. *F. cunicularia* işçilerinin 540 nm (+) vs 640 nm (-) ayırımı deneyindeki **a)** kontrol testleri **b)** kritik test 1-2 **c)** kritik test 3-4'teki seçim frekansları ve **d-f)** bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreler (% olarak). Hem kontrol hem de kritik testlerde, işçiler eğitildikleri dalga boyu olan 540 nm'yi istatistiksel olarak anlamlı bir şekilde tercih etmişlerdir [a) 100 % doğru tercih b) 100 % doğru tercih c) χ^2: 8.33, $P < 0.005$]. Tüm testlerde, işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri zaman diğer kola geçirdikleri zamandan istatistiki olarak farklıdır [d) χ^2: 87.6, $P < 0.001$; e) χ^2: 55.5, $P < 0.001$; f) χ^2: 55.2, $P < 0.001$].

Elde edilen veriler, 540 nm'nin "+", 640 nm'nin "-" uyaran olarak sunulduğu koşulda *F. cunicularia* işçilerinin 540 nm'yi 640'nm den ayırt etmeyi öğrenebildiklerini ve bu öğrenme için 10 eğitim ziyaretinin yeterli olduğunu göstermiştir (Şekil 4.9a-b). Eğitim sonrasında gerçekleştirilen kontrol testleri ve tüm kritik testlerinden elde edilen seçim frekansı ve "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirilen sürelere ilişkin veriler de *F. cunicularia* işçilerinin 540 nm'yi 640 nm'den ayırt etmeyi öğrenebildiklerini destelemektedir (Şekil 4.10a-f).

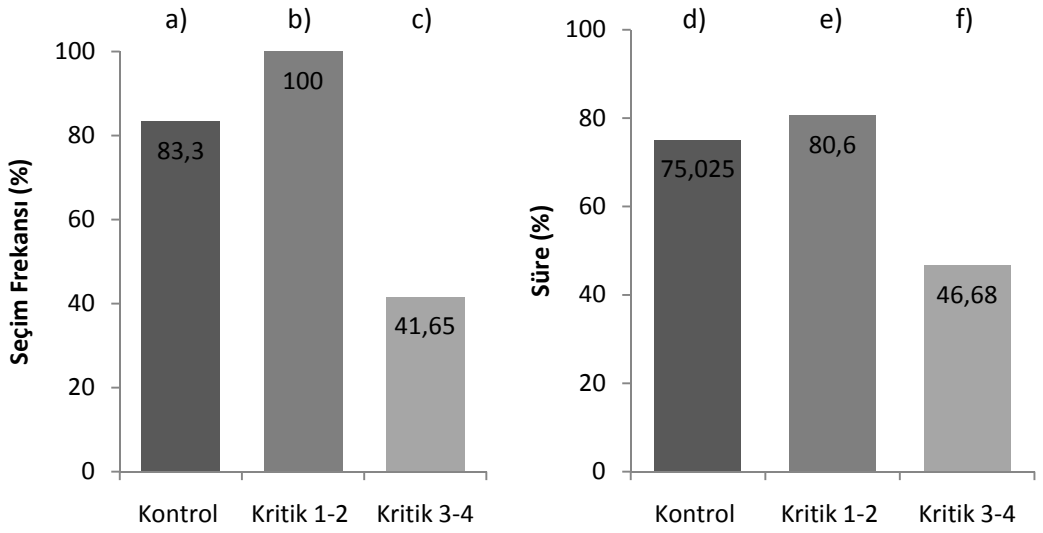
4.1.1.6. Deney 6: Kırmızı (640 nm) + (I) vs Yeşil (540 nm) - (I)

İşçiler eş ışık şiddetine sahip 640 nm (+, besin ödüllü) ve 540 nm'ye (-, quinine ilişkili) bireysel olarak eğitilmiş ve 3 farklı koşulda test edilmişlerdir. Testler öncesindeki 10 eğitim ziyareti ve tüm deney süresince kaydedilen 24 eğitim ziyaretine ait öğrenme eğrileri Şekil 4.11.'de verilmiştir. İlk 10 eğitim ziyareti (2 blok) süresince karıncaların doğru tercih oranlarında anlamlı bir artış görülmemiştir (χ^2: 0.533, $P > 0.05$) (Şekil 4.11a). İlk 2 bloktaki doğru tercihler arasında da istatistiki olarak anlamlı

bir fark tespit edilmemiştir (Mann-Whitney U testi, U: 15.5, P > 0.05). Tüm deney boyunca gerçekleştirilen 24 eğitim ziyareti (4 blok) süresince işçilerin doğru tercih oranlarındaki artış istatistiki olarak anlamlıdır (χ^2: 11.11, P < 0,001) (Şekil 4.11b). Ancak son eğitim bloğundaki doğru tercih yüzdesi ile ilk bloktaki yüzde birbirinden istatistiki olarak farklı değildir (Mann-Whitney U testi, U: 8 P > 0.05). Eğitim şartları ile yapılan kontrol testlerinde (kontrol testi 1-2) işçiler eğitildikleri dalga boyu olan 640 nm'yi istatistiksel olarak anlamlı bir şekilde tercih etmiştir (χ^2: 5.33, P < 0.025) (Şekil 4.12a). Kontrol testlerinde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda daha fazla zaman geçirdikleri tespit edilmiştir (χ^2: 25.1, P < 0.001) (Şekil 4.12d). İşçiler, eğitildikleri dalga boyu olan 640 nm'nin ışık şiddetinin 10 kat düşürülmesiyle yapılan kritik testlerde (kritik test 1-2) de 640 nm'yi tercih etmişlerdir (100% doğru tercih) (Şekil 4.12b). Kritik test 1 ve 2'de işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın lunduğu kolda daha fazla zaman geçirdikleri tespit edilmiştir (χ^2: 37.45, P < 0.001) (Şekil 4.12e). İşçiler her iki uyaranın ışık şiddetinin 10 kat düşürülmesiyle yapılan kritik testlerde (kritik test 3-4) iki uyaran arasında anlamlı bir tercih sergilememişlerdir (χ^2: 0.33, P > 0.05) (Şekil 4.12c). Kritik test 3 ve 4'de işçilerin 1 dakikalık test süresince iki kolda geçirdikleri zaman bakımından aralarında bir farklılık olmadığı tespit edilmiştir (χ^2: 0.44, P > 0.05) (Şekil 4.12f).



Şekil 4.11. *F. cunicularia* işçilerinin 640 nm (+) vs 540 nm (-) ayırımı deneyindeki öğrenme eğrileri; **a)** kontrol testleri öncesinde yapılan 10 eğitim ziyareti 2, **b)** tüm deney süresince yapılan 24 eğitim ziyareti ise 4 blok halinde gösterilmiştir. **a)** Testler öncesindeki 5'er ziyaretlik 2 blok süresince karıncaların doğru tercih oranlarında anlamlı bir artış görülmemiştir (χ^2 :0.533, P > 0,05). İlk 2 blok arasında doğru tercihler bakımından istatistiki olarak anlamlı bir fark tespit edilmemiştir (Mann-Whitney U testi, U: 15.5 P > 0.05). **b)** 24 eğitim ziyareti (4 blok) süresince işçilerin doğru tercih oranlarındaki artış istatistiki olarak anlamlıdır (χ^2 :11.11, P < 0.001). İşçilerin ilk ve son bloktaki doğru tercih oranları birbirlerinden istatistiki olarak farklı değildir (Mann-Whitney U testi, U: 8, P > 0.05).

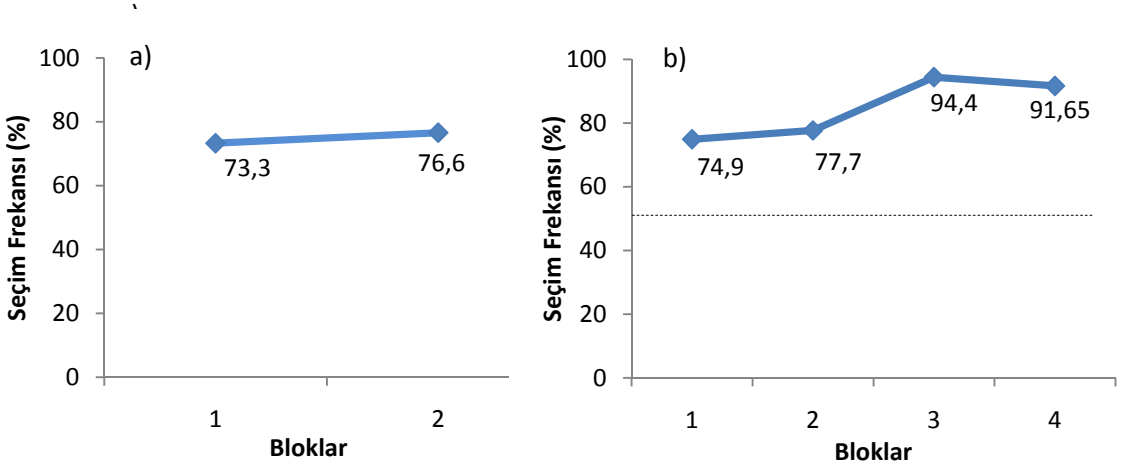


Şekil 4.12. *F. cunicularia* işçilerinin 640 nm (+) vs 540 nm (-) ayırımı deneyindeki **a)** kontrol testleri **b)** kritik test 1-2 **c)** kritik test 3-4'teki seçim frekansları ve **d-f)** bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreler (% olarak). İşçiler **a)** kontrol testleri (χ^2: 5.33 $P < 0.025$) ve **b)** 1 ve 2. kritik testlerde eğitildikleri dalga boyu olan 640 nm'yi tercih etmişlerdir (100% doğru tercih). **c)** 3 ve 4. kritik testlerde ise uyaranlar arasında anlamlı bir tercih yapılmamıştır (χ^2: 0.33 $P > 0.05$). **d)** Kontrol testleri ve **e)** kritik test 1-2'de işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri zaman diğer kola geçirdikleri zamandan istatistiki olarak farklı iken [**d)** χ^2: 25.1, $P < 0.001$; **e)** χ^2: 37.45, $P < 0.001$] Kritik test 3-4'te iki kolda geçirdikleri zaman bakımından aralarında bir farklılık olmadığı tespit edilmiştir (χ^2 : 0.44, $P > 0.05$).

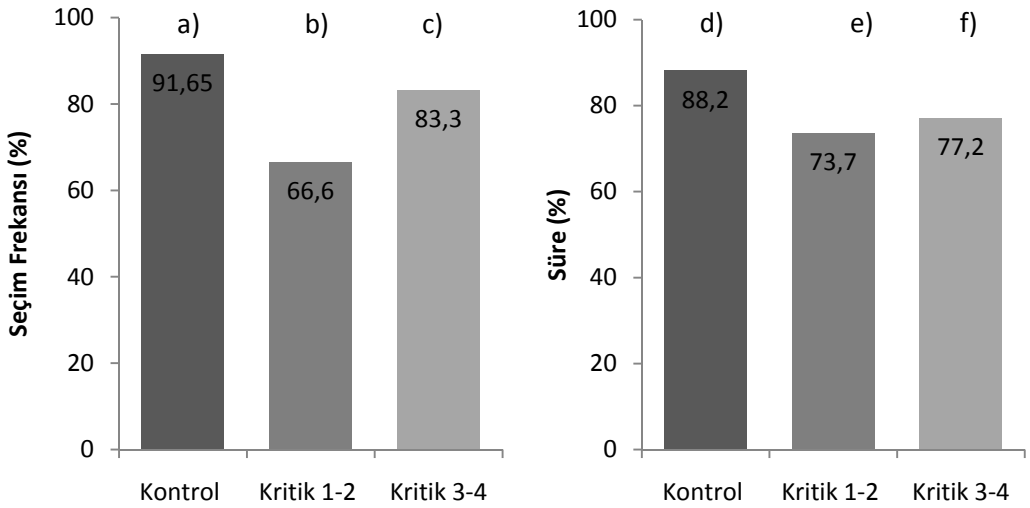
Elde edilen veriler, 640 nm'nin "+", 540 nm'nin "-" uyaran olarak sunulduğu koşulda *F. cunicularia* işçilerinin 640 nm'yi 540'nm den ayırt etmeyi öğrenebildiklerini, ancak bu öğrenme için 10'dan daha fazla eğitim ziyaretine ihtiyaç duyduklarını göstermiştir (Şekil 4.11a-b). Eğitim koşullarında gerçekleştirilen kontrol testleri ve eğitimde besin ödüllü olarak kullanılan 640 nm'nin ışık şiddetinin 10 kat düşürülmesiyle yapılan kritik testlerdeki (kritik test 1-2), işçilerin ilk tercihleri ve test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreler de *F. cunicularia* işçilerinin 640 nm'yi 540'nm den ayırt etmeyi öğrenebildiklerini desteklemektedir (Şekil 4.12a-b, d-e). Diğer taraftan, her iki uyaranın da ışık şiddetinin düşürüldüğü kritik testlerde ise hem seçim frekansları hem de "+" uyaranın olduğu kolda geçirdikleri süre dikkate alındığında başarısız olmuşlardır (Şekil 4.12c,f).

4.1.1.7. Deney 7: Mavi (440 nm) + (I) vs Kırmızı (640 nm) - (I)

İşçiler eş ışık şiddetine sahip 440 nm (+, besin ödüllü) ve 640 nm'ye (-, quinine ilişkili) bireysel olarak eğitilmiş ve 3 farklı koşulda test edilmişlerdir. Testler öncesindeki 10 eğitim ziyareti ve tüm deney süresince kaydedilen 24 eğitim ziyaretine ait öğrenme eğrileri Şekil 4.13.'de verilmiştir. İlk 10 eğitim ziyareti (2 blok) süresince işçilerin doğru tercih oranlarında anlamlı bir artış görülmüştür (χ^2: 8.533, $P < 0.005$) (Şekil 4.13a). İşçiler ilk bloktan itibaren 440 nm'yi 640 nm'den ayırt edebilmeyi öğrendikleri için (χ^2 :6.53 $P < 0.005$), ilk 2 bloktaki doğru tercihler arasında istatistiki olarak anlamlı bir fark tespit edilmemiştir (Mann-Whitney U testi, U: 16.5, $P > 0.05$). Tüm deney boyunca gerçekleştirilen 24 eğitim ziyareti (4 blok) süresince işçilerin doğru tercih oranlarındaki artış da istatistiki olarak anlamlıdır (χ^2: 25, $P < 0.001$) (Şekil 4.13b). İşçilerin ilk ve son bloktaki doğru tercih oranlarının birbirlerinden istatistiki olarak farklı olmamasının nedeni (Mann-Whitney U testi, U: 8, $P > 0.05$) işçilerin ilk bloktan itibaren 440 nm'yi tercih etmelerinden kaynaklanmaktadır (χ^2:13.52, $P < 0{,}001$). Eğitim şartları ile yapılan kontrol testlerinde işçiler eğitildikleri dalga boyu olan 440 nm'yi tercih etmiştir (χ^2: 8.33, $P < 0.05$) (Şekil 4.14a). Kontrol testlerinde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda daha fazla zaman geçirdikleri tespit edilmiştir (χ^2: 58.36, $P < 0.001$) (Şekil 4.14d). İşçiler, eğitildikleri dalga boyu olan 440 nm'nin ışık şiddetinin 10 kat düşürülmesiyle yapılan kritik testlerde (kritik test 1-2) iki uyaran arasında anlamlı bir tercih yapamamıştır (χ^2: 1.33, $P > 0.05$) (Şekil 4.14b). Buna rağmen kritik test 1 ve 2'de işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda daha fazla zaman geçirdikleri tespit edilmiştir (χ^2: 22.46, $P < 0.001$) (Şekil 4.14e). İşçiler her iki uyaranın ışık şiddetinin 10 kat düşürülmesiyle yapılan kritik testlerde (kritik test 3-4) eğitildikleri dalga boyu olan 440 nm'yi anlamlı bir şekilde tercih etmişler (χ^2: 5.33, $P < 0.025$) (Şekil 4.14c), bu testlerde 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda daha fazla zaman geçirmişlerdir (χ^2: 29.59, $P < 0.001$) (Şekil 4.14f).



Şekil 4.13. *F. cunicularia* işçilerinin 440 nm (+) vs 640 nm (-) ayırımı deneyindeki öğrenme eğrileri: **a)** kontrol testleri öncesinde yapılan 10 eğitim ziyareti 2, **b)** tüm deney süresince yapılan 24 eğitim ziyareti 4 blok halinde gösterilmiştir. **a)** Testler öncesindeki 10 eğitim ziyareti (2 blok) ve **b)** tüm deney süresince yapılan 24 eğitim ziyareti (4 blok) süresince işçilerin doğru tercih oranlarındaki artış istatistiki olarak anlamlıdır [**a)** χ^2: 8.533, $P < 0.005$; **b)** χ^2: 25, $P < 0.001$]. İlk ve son bloklar arasında doğru tercihler bakımından istatistiki olarak anlamlı bir fark tespit edilmemesinin sebebi işçilerin ilk bloktan itibaren uyaranlar arasında ayırım yapmayı öğrenmeleridir [**a)** Mann-Whitney U testi, U: 16.5, $P > 0.05$; **b)** Mann-Whitney U testi, U: U: 8, $P > 0.05$].



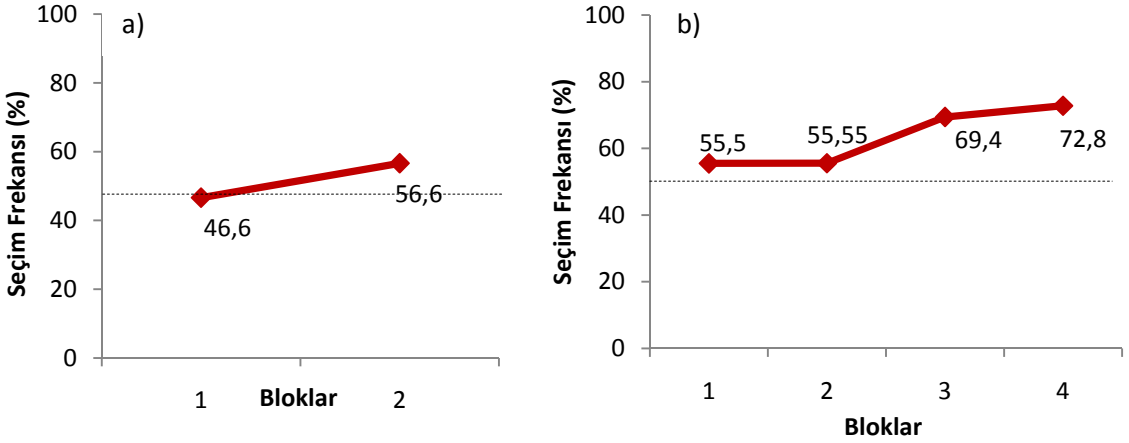
Şekil 4.14. *F. cunicularia* işçilerinin 440 nm (+) vs 640 nm (-) ayırımı deneyindeki **a)** kontrol test 1-2, **b)** kritik test 1-2, **c)** kritik test 3-4'teki seçim frekansları ve **d-f)** bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreler (% olarak). İşçiler **a)** kontrol testleri (χ^2: 8.33 $P < 0.005$) ve **c)** 3. ve 4. kritik testlerde (χ^2: 5.33, $P < 0.025$), eğitildikleri dalga boyu olan 440 nm'yi istatistiksel olarak anlamlı bir şekilde tercih etmişlerdir. Ancak **b)** 1. ve 2. kritik testlerde iki uyaran arasında bir ayırım başarısı görülmemiştir **(**χ^2: 1.33, $P > 0.05$). Tüm testlerde, işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri zaman diğer kola geçirdikleri zamandan istatistiki olarak farklıdır. [d) χ^2: 58.36, $P < 0.001$; e) χ^2: 22.46, $P < 0.001$; f) χ^2:29.59, $P < 0.001$].

Elde edilen veriler, 440 nm'nin "+", 640 nm'nin "-" uyaran olarak sunulduğu koşulda *F. cunicularia* işçilerinin 440 nm'yi 640'nm den ayırt etmeyi öğrenebildiklerini, bu öğrenme için 10 eğitim ziyaretinin yeterli olduğunu göstermiştir (Şekil 4.13a-b). Kontrol testleri ve 3. ve 4. kritik testlerdeki, işçilerin ilk tercihleri ve test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreler de *F. cunicularia* işçilerinin 440 nm'yi 640'nm den ayırt etmeyi öğrenebildiklerini desteklemektedir (Şekil 4.14d-f).

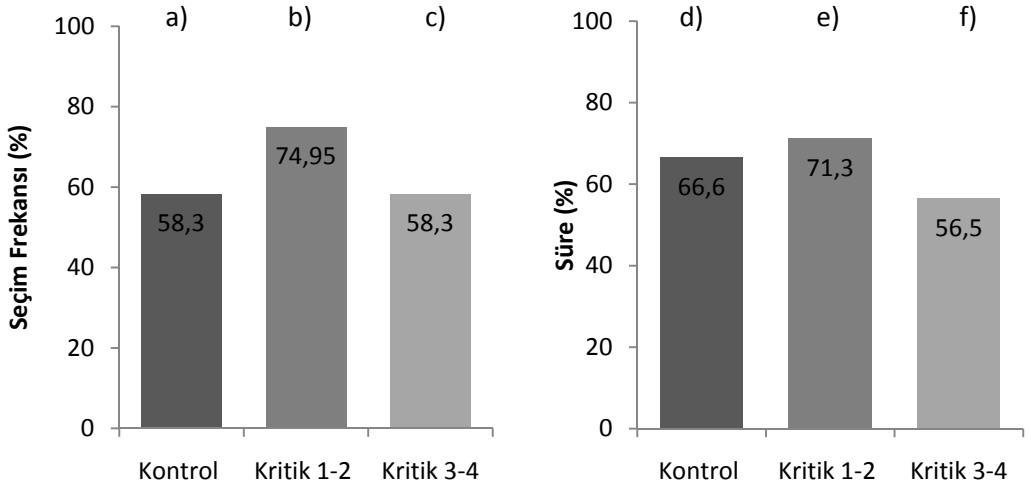
4.1.1.8. Deney 8: Kırmızı (640 nm) + (I) vs Mavi (440 nm) - (I)

İşçiler eş ışık şiddetine sahip 640 nm (+, besin ödüllü) ve 440 nm'ye (-, quinine ilişkili) bireysel olarak eğitilmiş ve 3 farklı koşulda test edilmiştir. Testler öncesindeki 10 eğitim ziyareti ve tüm deney süresince kaydedilen 24 eğitim ziyaretine ait öğrenme eğrileri Şekil 4.15.'de verilmiştir. İşçilerin ilk 10 eğitim ziyareti (2 blok) süresince doğru tercih oranlarında anlamlı bir artış görülmemiştir (χ^2: 0.533, $P > 0.05$) (Şekil 4.15a). İlk 2 bloktaki doğru tercihler arasında da istatistikî olarak anlamlı bir fark tespit edilmemiştir (Mann-Whitney U testi, U: 14.5, $P > 0.05$). Tüm deney boyunca gerçekleştirilen 24 eğitim ziyareti (4 blok) süresince işçilerin doğru tercih oranlarındaki artış istatistiki olarak anlamlıdır (χ^2: 7.11, $P < 0.005$) (Şekil 4.15b). İşçilerin ilk ve son bloktaki doğru tercihleri arasındaki fark istatistikî olarak anlamlıdır (Mann-Whitney U testi, U: 5.5, $P < 0.05$). İşçiler eğitim şartları ile yapılan kontrol testlerinde (kontrol testi 1-2) iki uyaran arasında anlamlı bir tercih sergilememişlerdir (χ^2: 0.33, $P > 0.05$) (Şekil 4.16a). Buna rağmen kontrol testlerinde işçiler 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda daha fazla zaman geçirmiştir (χ^2: 11.02, $P < 0.001$) (Şekil 4.16d). İşçiler, eğitildikleri dalga boyu olan 640 nm'nin ışık şiddetinin 10 kat düşürülmesiyle yapılan kritik testlerde (kritik test 1-2) "+" uyaranı anlamlı bir şekilde tercih etmişlerdir (χ^2: 5.33, $P < 0.05$) (Şekil 4.16b). Benzer şekilde kritik test 1 ve 2'de de işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda daha fazla zaman geçirdikleri tespit edilmiştir (χ^2: 18.14, $P < 0.001$) (Şekil 4.16e). İşçiler her iki uyaranın ışık şiddetinin 10 kat düşürülmesiyle yapılan kritik testlerde (kritik test 3-4) de iki uyaran arasında anlamlı bir tercih sergilememişlerdir (χ^2: 0.33, $P > 0.05$) (Şekil 4.16c). Farklı olarak kritik test 3 ve 4'de işçilerin 1 dakikalık test süresince iki kolda geçirdikleri

zaman bakımından aralarında bir farklılık olmadığı tespit edilmiştir (χ^2: 1.65, P > 0.05) (Şekil 4.16f).



Şekil 4.15. *F. cunicularia* işçilerinin 640 nm (+) vs 440 nm (-) ayırımı deneyindeki öğrenme eğrileri; **a)** kontrol testleri öncesinde yapılan 10 eğitim ziyareti 2, **b)** tüm deney süresince yapılan 24 eğitim ziyareti ise 4 blok halinde gösterilmiştir. **a)** Testler öncesindeki 5'er ziyaretlik 2 blok süresince karıncaların doğru tercih oranlarında anlamlı bir artış görülmemiştir (χ^2 :0.533, P > 0,05). İlk 2 blok arasında doğru tercihler bakımından istatistiki olarak anlamlı bir fark tespit edilmemiştir (Mann-Whitney U testi, U: 14.5 P > 0.05). **b)** 24 eğitim ziyareti (4 blok) süresince işçilerin doğru tercih oranlarındaki artış istatistiki olarak anlamlıdır (χ^2 :7.11, P < 0.005). İşçilerin ilk ve son bloktaki doğru tercih oranları birbirlerinden istatistiki olarak farklı değildir (Mann-Whitney U testi, U: 5.5, P > 0.05).



Şekil 4.16. *F. cunicularia* işçilerinin 640 nm (+) vs 440 nm (-) ayırımı deneyindeki **a)** kontrol testleri **b)** kritik test 1-2 **c)** kritik test 3-4'teki seçim frekansları ve **d-f)** bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreler (% olarak). İşçiler **a)** kontrol ve **c)** 1. ve 2. kritik testlerde uyaranlar arasında anlamlı bir tercih yapamazken [a) χ^2 : 0.33 P > 0.05; c) χ^2 : 0.33 P > 0.05], **b)** 1. ve 2. kritik testlerde "+" uyaranı anlamlı bir şekilde tercih etmişlerdir (χ^2 : 5.33 P < 0.05) İşçiler **d)** kontrol testleri ve **e)**1. ve 2. kritik testlerde 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda daha fazla zaman geçirirlerken [d) χ^2: 11.02 P < 0.001; e) χ^2: 18.14 P < 0.001] Kritik test 3-4'te iki kolda geçirdikleri zaman bakımından aralarında bir farklılık olmadığı tespit edilmiştir (χ^2: 1.65 P > 0.05).

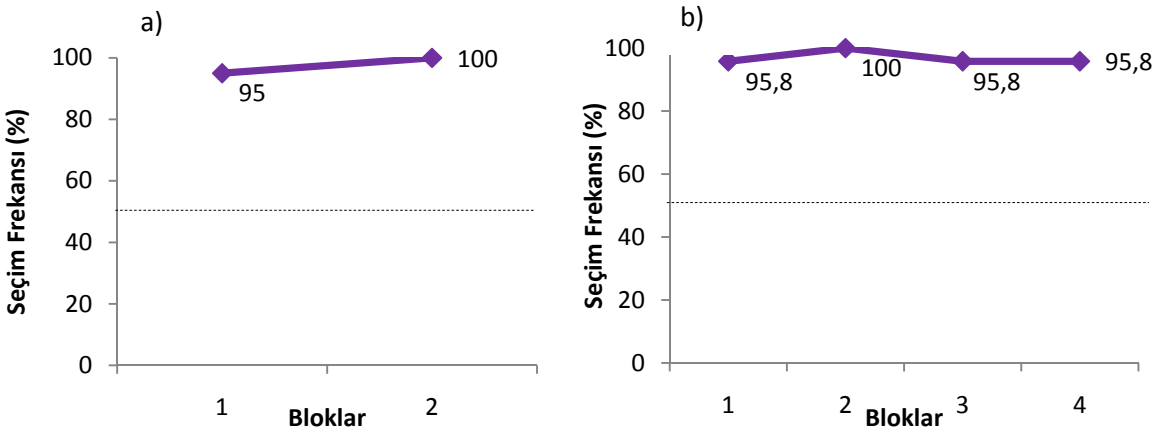
Eğitim eğrilerinden elde edilen veriler, 640 nm'nin "+", 440 nm'nin "-" uyaran olarak sunulduğu koşulda *F. cunicularia* işçilerinin 640 nm'yi 440'nm den ayırt etmeyi öğrenebildiklerini göstermektedir (Şekil 4.15b).

4.1.2. *Camponotus aethiops* deney sonuçları

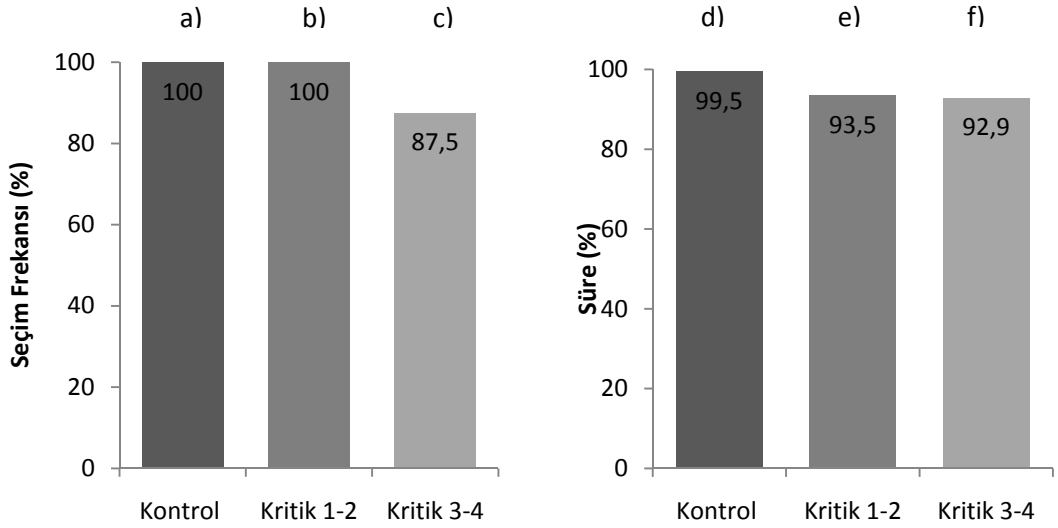
4.1.2.1. Deney 1: UV (370 nm) + (I) vs Yeşil (540 nm) - (I)

İşçiler eş ışık şiddetine sahip 370 nm (+, besin ödüllü) ve 540 nm'ye (-, quinine ilişkili) bireysel olarak eğitilmiş ve 3 farklı koşulda test edilmiştir. Testler öncesindeki 10 eğitim ziyareti ve tüm deney süresince kaydedilen 24 eğitim ziyaretine ait öğrenme eğrileri Şekil 4.17.'de verilmiştir. İlk 10 eğitim ziyareti (2 blok) süresince işçilerin doğru tercih oranlarında görülen artış istatistiki olarak anlamlıdır (% 100 doğru seçim) (Şekil 4.17a). İşçiler ilk bloktan itibaren 370 nm'yi 540 nm'den ayırt edebilmeyi öğrendikleri için (χ^2: 16.2, $P < 0.001$) ilk iki bloktaki doğru tercihleri arasında istatistiki olarak anlamlı bir fark tespit edilmemiştir (Mann-Whitney U testi, U: 6, $P > 0.05$). Tüm deney boyunca gerçekleştirilen 24 eğitim ziyareti (4 blok) süresince işçilerin doğru tercih oranlarındaki artış istatistiki olarak anlamlıdır (χ^2: 20.16, $P < 0.001$) (Şekil 4.17b). İşçiler ilk bloktan itibaren uyaranlar arasında ayırım yapmayı öğrendiklerinden (χ^2: 20.16, $P < 0.001$) ilk ve son bloktaki doğru tercih oranları birbirlerinden istatistiki olarak farklı değildir (Mann-Whitney U testi, U: 8, $P > 0.05$). İşçiler eğitim şartları ile yapılan kontrol testlerinde (kontrol testi 1-2) eğitildikleri dalga boyu olan 370 nm'yi istatistiksel olarak anlamlı bir şekilde tercih etmişlerdir (% 100 doğru seçim) (Şekil 4.18a). Kontrol testlerinde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda daha fazla zaman geçirdikleri tespit edilmiştir (χ^2: 98.01, $P < 0.001$) (Şekil 4.18d). İşçiler, eğitildikleri dalga boyu olan 370 nm'nin ışık şiddetinin 10 kat düşürülmesiyle yapılan kritik testlerde (kritik test 1-2) de 370 nm'yi anlamlı bir şekilde tercih etmişlerdir (% 100 doğru seçim) (Şekil 4.18b). Kritik test 1 ve 2'de işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda daha fazla zaman geçirdikleri tespit edilmiştir (χ^2: 75.69, $P < 0.001$) (Şekil 4.18e). İşçiler her iki uyaranın ışık şiddetinin 10 kat düşürülmesiyle yapılan kritik testlerde (kritik test 3-4) iki uyaran arasında anlamlı bir tercih sergilemişlerdir (χ^2 :4.5, $P < 0.05$) (Şekil 4.18c). Kritik test 3 ve 4'de işçilerin

1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda daha fazla zaman geçirdikleri tespit edilmiştir (χ^2 :73.6, P < 0.001) (Şekil 4.18f).



Şekil 4.17. *C. aethiops* işçilerinin 370 nm (+) vs 540 nm (-) ayırımı deneyindeki öğrenme eğrileri: **a)** kontrol testleri öncesinde yapılan 10 eğitim ziyareti 2, **b)** tüm deney süresince yapılan 24 eğitim ziyareti ise 4 blok halinde gösterilmiştir. **a)** Testler öncesindeki 5'er ziyaretlik 2 blok süresince işçilerin doğru tercih oranlarında anlamlı bir artış görülmüştür (% 100 doğru seçim). Bu bloklar arasındaki doğru tercihler bakımından istatistiki olarak anlamlı bir fark tespit edilmemiştir (Mann-Whitney U testi, U: 6, P > 0.05). **b)** 24 eğitim ziyareti (4 blok) süresince işçilerin doğru tercih oranlarındaki artış istatistiki olarak anlamlıdır (χ^2: 20.16, P < 0.001). İşçilerin ilk ve son bloktaki doğru tercih oranları da birbirlerinden istatistiki olarak farklı değildir (Mann-Whitney U testi, U: 8, P > 0.05).



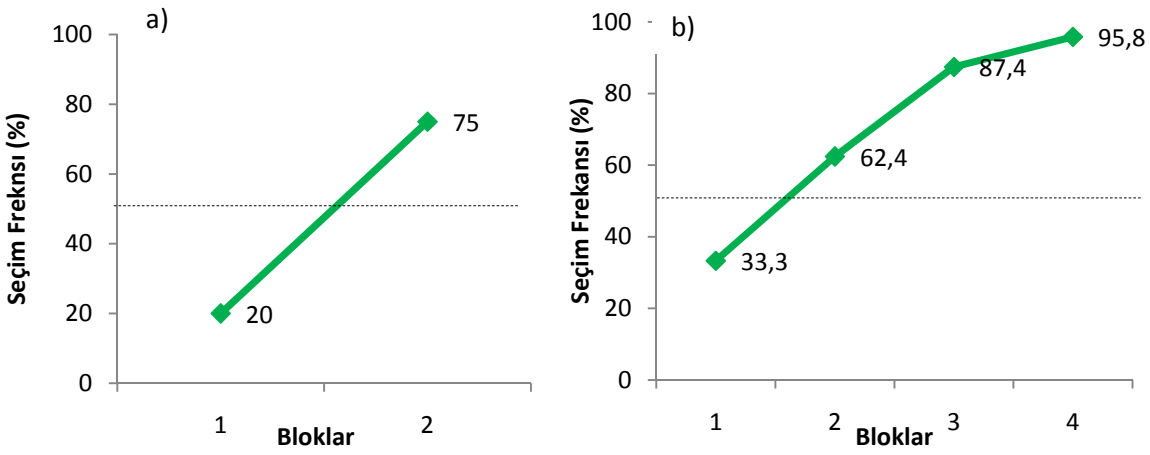
Şekil 4.18. *C. aethiops* işçilerinin 370 nm (+) vs 540 nm (-) ayırımı deneyindeki **a)** kontrol testleri **b)** kritik test 1-2 **c)** kritik test 3-4'teki seçim frekansları ve **d-f)** bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreler (% olarak). Hem **a)** kontrol hem de **b-c)** kritik testlerde, işçiler eğitildikleri dalga boyu olan 370 nm'yi istatistiksel olarak anlamlı bir şekilde tercih etmişlerdir [a-b) 100 % doğru tercih; c) χ^2: 4.5, P < 0.05]. Tüm testlerde, işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri zaman diğer kolda geçirdikleri zamandan istatistiki olarak farklıdır [d) χ^2: 98.01, P < 0.001; e) χ^2: 75.69, P < 0.001; f) χ^2: 73.6, P < 0.001].

Elde edilen veriler, 370 nm'nin "+", 540 nm'nin "-" uyaran olarak sunulduğu koşulda *C. aethiops* işçilerinin 370 nm'yi 540'nm den ayırt etmeyi öğrenebildiklerini ve bu öğrenme için 10 eğitim ziyaretinin yeterli olduğunu göstermiştir (Şekil 4.17a-b). Eğitim sonrasında gerçekleştirilen kontrol testleri ve tüm kritik testlerinden elde edilen seçim frekansı ve "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirilen sürelere ilişkin veriler de *C. aethiops* işçilerinin 370 nm'yi 540 nm'den ayırt etmeyi öğrenebildiklerini destelemektedir (Şekil 4.18a-f).

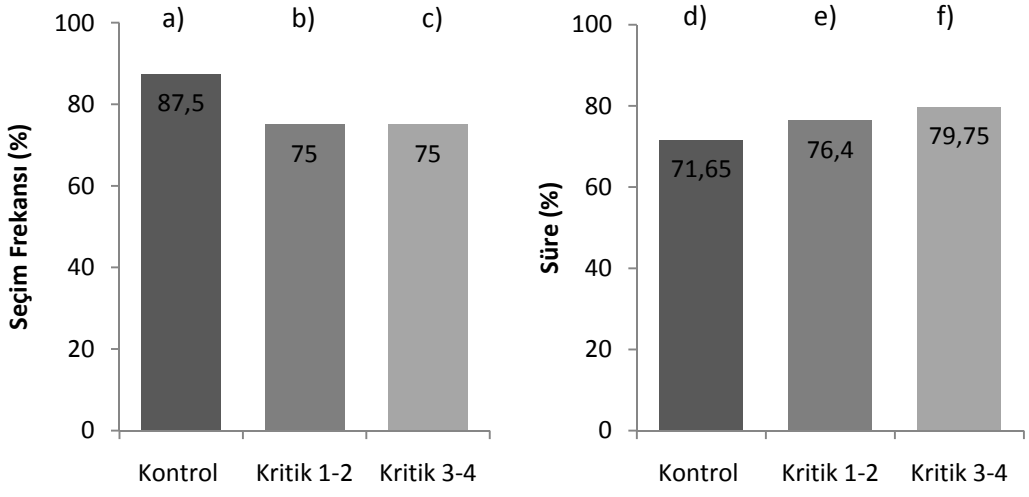
4.1.2.2. Deney 2: Yeşil (540 nm) + (I) vs UV (370 nm) - (I)

İşçiler eş ışık şiddetine sahip 540 nm (+, besin ödüllü) ve 370 nm'ye (-, quinine ilişkili) bireysel olarak eğitilmiş ve 3 farklı koşulda test edilmiştir. Testler öncesindeki 10 eğitim ziyareti ve tüm deney süresince kaydedilen 24 eğitim ziyaretine ait öğrenme eğrileri Şekil 4.19.'da verilmiştir. İlk 10 eğitim ziyareti (2 blok) süresince işçilerin doğru tercih oranlarında görülen artış istatistiki olarak anlamlıdır (χ^2: 5, $P < 0.05$) (Şekil 4.19a). İlk 2 bloktaki doğru tercihler arasındaki fark da istatistiki olarak anlamlı bir fark tespit edilmiştir (Mann-Whitney U testi, U: 0.2, $P < 0.05$). Tüm deney boyunca gerçekleştirilen 24 eğitim ziyareti (4 blok) süresince işçilerin doğru tercih oranlarındaki artış da istatistiki olarak anlamlıdır (χ^2: 20.16, $P < 0.001$) (Şekil 4.19b). İşçilerin ilk ve son bloktaki doğru tercih oranları da birbirlerinden istatistiki olarak farklıdır (Mann-Whitney U testi, U: 0.5, $P < 0.05$). İşçiler eğitim şartları ile yapılan kontrol testlerinde (kontrol testi 1-2) eğitildikleri dalga boyu olan 540 nm'yi istatistiksel olarak anlamlı bir şekilde tercih etmişlerdir (χ^2: 4.5, $P < 0.05$) (Şekil 4.20a). Kontrol testlerinde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda daha fazla zaman geçirdikleri tespit edilmiştir (χ^2: 18.77, $P < 0.001$) (Şekil 4.20d). İşçiler, eğitildikleri dalga boyu olan 540 nm'nin ışık şiddetinin 10 kat düşürülmesiyle yapılan kritik testlerde (kritik test 1-2) de 540 nm'yi anlamlı bir şekilde tercih etmişlerdir (χ^2: 3.7, $P < 0.05$) (Şekil 4.20b). Kritik test 1 ve 2'de işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda daha fazla zaman geçirdikleri tespit edilmiştir (χ^2: 27.87, $P < 0.001$) (Şekil 4.20e). İşçiler her iki uyaranın ışık şiddetinin 10 kat düşürülmesiyle yapılan kritik testlerde (kritik test 3-4) iki uyaran arasında anlamlı bir tercih sergilemişlerdir (χ^2: 3, $P < 0.05$) (Şekil 4.20c). Diğer yandan kritik test 3 ve 4'de işçilerin 1 dakikalık test süresince "+"

uyaranın bulunduğu kolda daha fazla zaman geçirdikleri tespit edilmiştir (χ^2 :34.4, P < 0.001) (Şekil 4.20f).



Şekil 4.19. *C. aethiops* işçilerinin 540 nm (+) vs 370 nm (-) ayırımı deneyindeki öğrenme eğrileri: **a)** kontrol testleri öncesinde yapılan 10 eğitim ziyareti 2, **b)** tüm deney süresince yapılan 24 eğitim ziyareti ise 4 blok halinde gösterilmiştir. **a)** Testler öncesindeki 5'er ziyaretlik 2 blok süresince işçilerin doğru tercih oranlarında anlamlı bir artış görülmüştür (χ^2: 5, P < 0.05). Bu bloklar arasındaki doğru tercihler bakımından da istatistiki olarak anlamlı bir fark tespit edilmiştir (Mann-Whitney U testi, U: 0.2, P < 0.05). **b)** 24 eğitim ziyareti (4 blok) süresince işçilerin doğru tercih oranlarındaki artış istatistiki olarak anlamlıdır (χ^2: 20.16, P < 0.001). İşçilerin ilk ve son bloktaki doğru tercih oranları da birbirlerinden istatistiki olarak farklıdır (Mann-Whitney U testi, U: 0.5, P < 0.05).



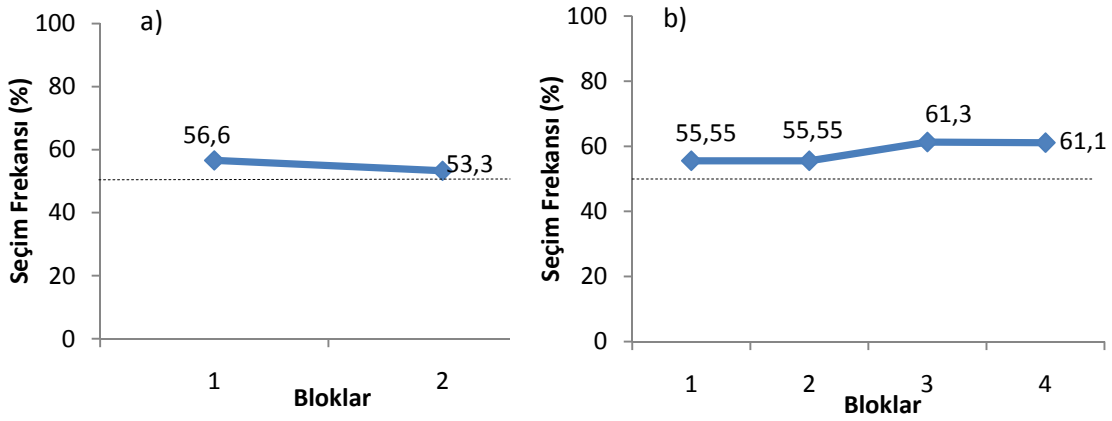
Şekil 4.20. *C. aethiops* işçilerinin 540 nm (+) vs 370 nm (-) ayırımı deneyindeki **a)** kontrol testleri **b)** kritik test 1-2 **c)** kritik test 3-4'teki seçim frekansları ve **d-f)** bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreler (% olarak). Hem **a)** kontrol hem de **b-c)** kritik testlerde, işçiler eğitildikleri dalga boyu olan 540 nm'yi istatistiksel olarak anlamlı bir şekilde tercih etmişlerdir [a) χ^2: 4.5, P < 0.05; b) χ^2: 3.7, P < 0.05; c) χ^2: 3, P < 0.05]. Tüm testlerde, işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri zaman diğer kolda geçirdikleri zamandan istatistiki olarak farklıdır [d) χ^2: 18.77, P < 0.001; e) χ^2: 27.87, P < 0.001; f) χ^2: 34.4, P < 0.001].

Elde edilen veriler, 540 nm'nin "+", 370 nm'nin "-" uyaran olarak sunulduğu koşulda *C. aethiops* işçilerinin 540 nm'yi 370'nm den ayırt etmeyi öğrenebildiklerini ve bu öğrenme için 10 eğitim ziyaretinin yeterli olduğunu göstermiştir (Şekil 4.19a-b). Eğitim sonrasında gerçekleştirilen kontrol testleri ve tüm kritik testlerinden elde edilen seçim frekansı ve "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirilen sürelere ilişkin veriler de *C. aethiops* işçilerinin 540 nm'yi 370 nm'den ayırt etmeyi öğrenebildiklerini destelemektedir (Şekil 4.20a-f).

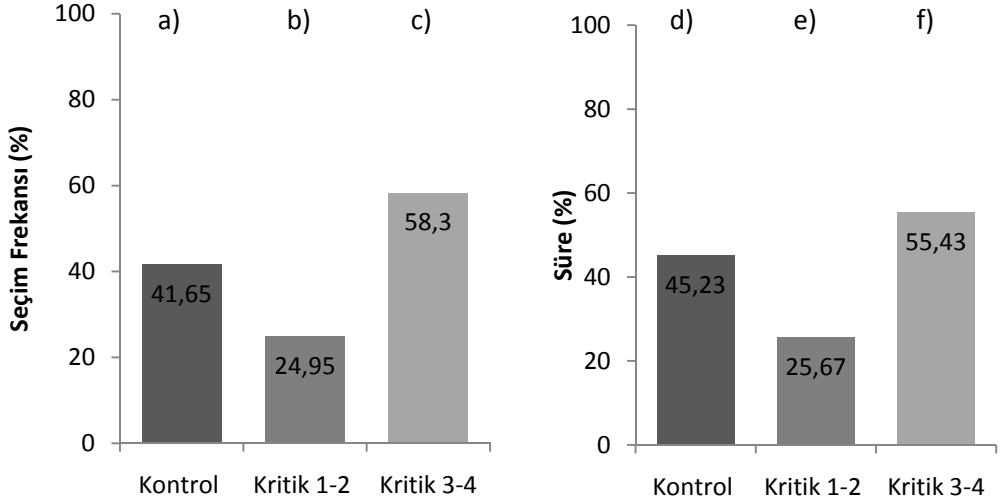
4.1.2.3. Deney 3: Mavi (440 nm) + (I) vs Yeşil (540 nm) - (I)

İşçiler eş ışık şiddetine sahip 440 nm (+, besin ödüllü) ve 540 nm'ye (-, quinine ilişkili) bireysel olarak eğitilmiş ve 3 farklı koşulda test edilmiştir. Testler öncesindeki 10 eğitim ziyareti ve tüm deney süresince kaydedilen 24 eğitim ziyaretine ait öğrenme eğrileri Şekil 4.21.'de verilmiştir. İşçilerin ilk 10 eğitim ziyareti (2 blok) süresince doğru tercih oranlarında anlamlı bir artış görülmemiştir (χ^2: 0.13, $P > 0.05$) (Şekil 4.21a). İlk 2 bloktaki doğru tercihler arasında da istatistikî olarak anlamlı bir fark tespit edilmemiştir (Mann-Whitney U testi, U: 15.5, $P > 0.05$). Benzer şekilde tüm deney boyunca gerçekleştirilen 24 eğitim ziyareti (4 blok) süresince işçilerin doğru tercih oranlarındaki artış da istatistiki olarak anlamlı değildir (χ^2: 1.78, $P > 0.05$) (Şekil 4.21b). İşçilerin ilk ve son bloktaki doğru tercihleri arasında da istatistikî olarak anlamlı bir fark tespit edilmemiştir (Mann-Whitney U testi, U: 16.5, $P > 0.05$). İşçiler eğitim şartları ile yapılan kontrol testlerinde (kontrol testi 1-2) iki uyaran arasında anlamlı bir tercih sergilememişlerdir (χ^2: 0.33, $P > 0.05$) (Şekil 4.22a). Kontrol testlerinde 1 dakikalık test süresince işçilerin iki kolda geçirdikleri zaman bakımından aralarında bir farklılık olmadığı tespit edilmiştir (χ^2: 0.91, $P > 0.05$) (Şekil 4.22d). İşçiler, eğitildikleri dalga boyu olan 440 nm'nin ışık şiddetinin 10 kat düşürülmesiyle yapılan kritik testlerde (kritik test 1-2) de iki uyaran arasında anlamlı bir tercih sergilememişlerdir (χ^2: 3, $P > 0.05$) (Şekil 4.22b). Kritik test 1 ve 2'de işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda "-" uyaranın bulunduğu kola göre çok daha az zaman geçirdikleri tespit edilmiştir (χ^2: 23.68, $P < 0.001$) (Şekil 4.22e). İşçiler her iki uyaranın ışık şiddetinin 10 kat düşürülmesiyle yapılan kritik testlerde (kritik test 3-4) de iki uyaran arasında anlamlı bir tercih sergilememişlerdir (χ^2: 0.33, $P > 0.05$) (Şekil 4.22c). Aynı

şekilde kritik test 3 ve 4'de işçilerin 1 dakikalık test süresince iki kolda geçirdikleri zaman bakımından aralarında bir farklılık olmadığı tespit edilmiştir (χ^2: 1.18, P > 0.05) (Şekil 4.22f).



Şekil 4.21. *C. aethiops* işçilerinin 440 nm (+) vs 540 nm (-) ayırımı deneyindeki öğrenme eğrileri; **a)** kontrol testleri öncesinde yapılan 10 eğitim ziyareti 2, **b)** tüm deney süresince yapılan 24 eğitim ziyareti 4 blok halinde gösterilmiştir. Testler öncesindeki 10 eğitim ziyareti (2 blok) ve tüm deney süresince yapılan 24 eğitim ziyareti (4 blok) süresince işçilerin doğru tercih oranlarında anlamlı bir artış görülmemiştir [**a)** χ^2: 0.13, P > 0.05; **b)** χ^2: 1.78, P > 0.05]. İlk ve son bloklar arasında doğru tercihler bakımından istatistiki olarak anlamlı bir fark tespit edilmemiştir [**a)** Mann-Whitney U testi, U: 15.5, P > 0.05; **b)** Mann-Whitney U testi, U: 16.5, P > 0.05].



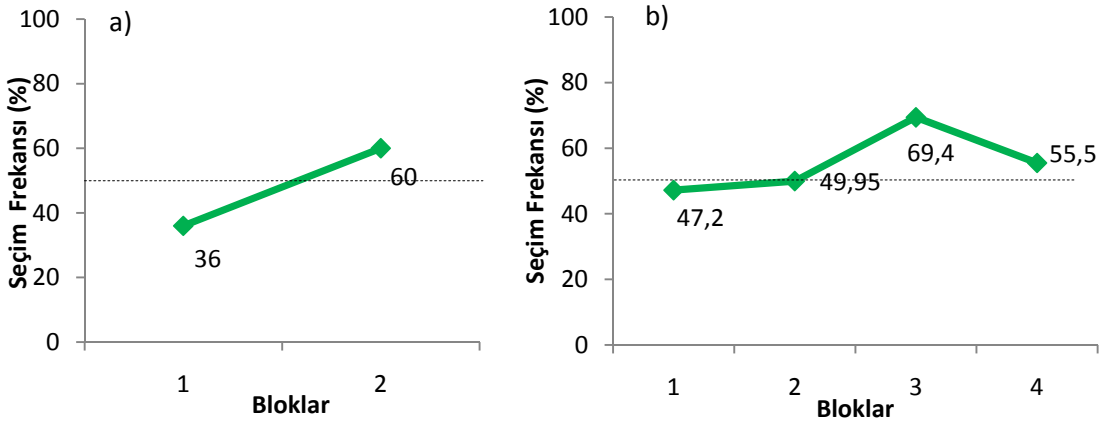
Şekil 4.22. *C. aethiops* işçilerinin 440 nm (+) vs 540 nm (-) ayırımı deneyindeki **a)** kontrol test 1-2, **b)** kritik test 1-2, **c)** kritik test 3-4'teki seçim frekansları ve **d-f)** bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreler (% olarak). İşçiler **a)** kontrol testleri (χ^2: 0.33, P > 0.05), **b)** 1 ve 2. kritik testler (χ^2: 3, P > 0.05) ve **c)** 3 ve 4. kritik testlerde (χ^2: 0.33, P > 0.05) uyaranlar arasında anlamlı bir tercih yapamamıştır. Kontrol testleri ve 3 ve 4. kritik testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri zaman diğer kola geçirdikleri zamandan istatistiki farklı değilken [d) χ^2: 0.91, P > 0.05; f) χ^2: 1.18, P > 0.05], 1 ve 2. kritik testlerde işçilerin "-" uyaranın bulunduğu kolda daha fazla zaman geçirdikleri tespit edilmiştir [e) χ^2: 23.68, P < 0.001].

Elde edilen veriler, 440 nm'nin "+", 540 nm'nin "-" uyaran olarak sunulduğu koşulda *C. aethiops* işçilerinin 440 nm'yi hem kısa (10 eğitim ziyareti) hem de uzun (24 eğitim ziyareti) eğitim süreleri dikkate alındığında 540'nm den ayırt etmeyi öğrenemediklerini göstermiştir (Şekil 4.21a-b). Eğitim koşullarında gerçekleştirilen kontrol testleri (kontrol test 1-2), eğitimde besin ödüllü olarak kullanılan 440 nm'nin ışık şiddetinin 10 kat düşürülmesiyle yapılan kritik test 1-2 ve her iki uyaranın da ışık şiddetinin düşürüldüğü kritik test 3-4'de işçilerin ilk tercihleri ve test süresince "+" ve "-" uyaranın bulunduğu kollarda geçirdikleri süreler de *C. aethiops* işçilerinin 440 nm'yi 540'nm den ayırt etmeyi öğrenemediklerini göstermektedir (Şekil 4.22a-f).

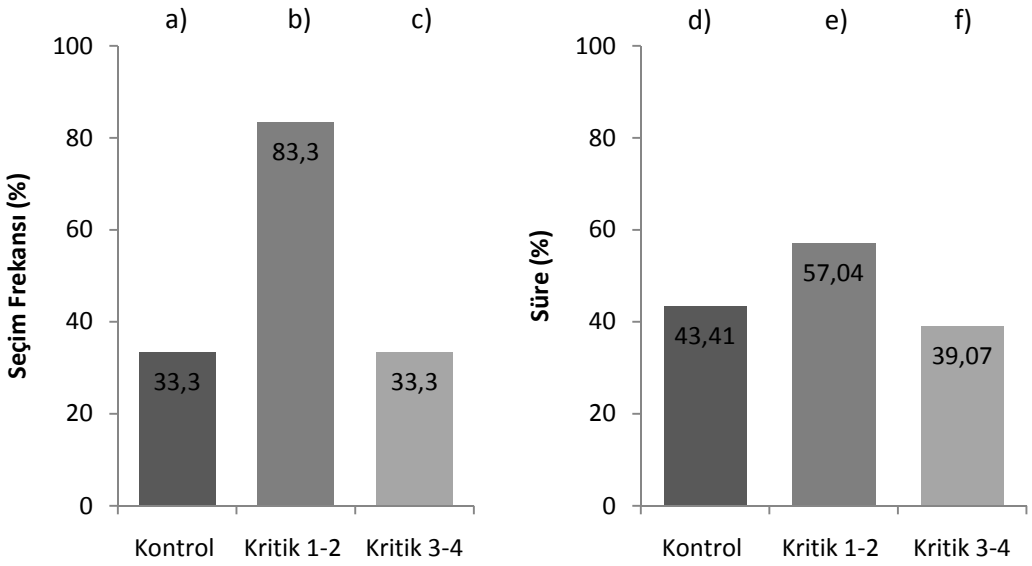
4.1.2.4. Deney 4: Yeşil (540 nm) + (I) vs Mavi (440 nm) - (I)

İşçiler eş ışık şiddetine sahip 540 nm (+, besin ödüllü) ve 440 nm'ye (-, quinine ilişkili) bireysel olarak eğitilmiş ve 3 farklı koşulda test edilmiştir. Testler öncesindeki 10 eğitim ziyareti ve tüm deney süresince kaydedilen 24 eğitim ziyaretine ait öğrenme eğrileri Şekil 4.23.'de verilmiştir. İşçilerin ilk 10 eğitim ziyareti (2 blok) süresince doğru tercih oranlarında anlamlı bir artış görülmemiştir (χ^2: 1.2, $P > 0.05$) (Şekil 4.23a). Bir öğrenme başarısı ortaya koymasa da işçilerin ilk 2 bloktaki doğru tercihleri arasındaki fark istatistiki olarak anlamlıdır (Mann-Whitney U testi, U: 6, $P < 0.05$). Tüm deney boyunca gerçekleştirilen 24 eğitim ziyareti (4 blok) süresince işçilerin doğru tercih oranlarındaki artış istatistiki olarak anlamlı değildir (χ^2: 0.44, $P > 0.05$) (Şekil 4.23b). İşçilerin ilk ve son bloktaki doğru tercihleri arasında da istatistikî olarak anlamlı bir fark tespit edilmemiştir (Mann-Whitney U testi, U: 14.5, $P > 0.05$). İşçiler eğitim şartları ile yapılan kontrol testlerinde (kontrol testi 1-2) iki uyaran arasında anlamlı bir tercih sergilememişlerdir (χ^2: 1.33, $P > 0.05$) (Şekil 4.24a). Kontrol testlerinde 1 dakikalık test süresince işçilerin iki kolda geçirdikleri zaman birbirinden farklı değildir (χ^2: 1.74, $P > 0.05$) (Şekil 4.24d). İşçiler, eğitildikleri dalga boyu olan 540 nm'nin ışık şiddetinin 10 kat düşürülmesiyle yapılan kritik testlerde (kritik test 1-2) 540 nm'yi anlamlı bir şekilde tercih etmişlerdir (χ^2: 5.33 $P < 0.025$) (Şekil 4.24b). Buna rağmen kritik test 1 ve 2'de, bir dakikalık test süresince işçilerin iki kolda geçirdikleri zaman bakımından aralarında bir farklılık olmadığı tespit edilmiştir (χ^2: 1.98, $P > 0.05$) (Şekil 4.24e). İşçiler her iki uyaranın ışık şiddetinin 10 kat düşürülmesiyle yapılan kritik

testlerde (kritik test 3-4) de iki uyaran arasında anlamlı bir tercih sergilememişlerdir (χ^2: 1.33, P > 0.05) (Şekil 4.24c). Kritik test 3 ve 4'de 1 dakikalık test süresince işçilerin iki kolda geçirdikleri zaman bakımından aralarında bir farklılık olduğu tespit edilmiş olsa da bu farklılık ayırt etme başarısını gösterir bir farklılık değildir (χ^2: 4.78, P < 0.05) (Şekil 4.24f).



Şekil 4.23. *C. aethiops* işçilerinin 540 nm (+) vs 440 nm (-) ayırımı deneyindeki öğrenme eğrileri: **a)** kontrol testleri öncesinde yapılan 10 eğitim ziyareti 2, **b)** tüm deney süresince yapılan 24 eğitim ziyareti 4 blok halinde gösterilmiştir. İşçilerin **a)** testler öncesindeki 5'er ziyaretlik 2 blok süresince doğru tercih oranlarında anlamlı bir artış görülmemiştir (χ^2: 1.2, P > 0.05). İşçilerin ilk ve son bloktaki doğru tercih oranları birbirlerinden istatistiki olarak farklıdır (Mann-Whitney U testi, U: 6, P < 0.05). **b)** 24 eğitim ziyareti (4 blok) süresince işçilerin doğru tercih oranlarındaki artış istatistiki olarak anlamlı değildir (χ^2: 0.44, P > 0.05). Bu bloklarda işçilerin ilk ve son bloktaki doğru tercih oranları birbirinden istatistiki olarak farklı değildir (Mann-Whitney U testi, U: 14.5, P > 0.05).



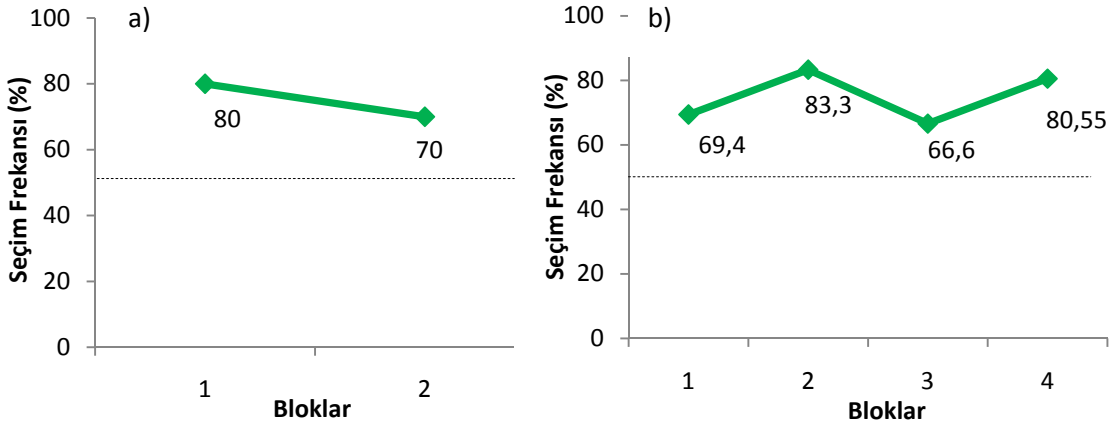
Şekil 4.24. *C. aethiops* işçilerinin 540 nm (+) vs 440 nm (-) ayırımı deneyindeki **a)** kontrol test 1-2, **b)** kritik test 1-2, **c)** kritik test 3-4'teki seçim frekansları ve **d-f)** bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreler (% olarak). İşçiler **a)** kontrol testlerinde (χ^2: 1.33, $P > 0.05$) ve **c)** 3. ve 4. kritik testlerde (χ^2: 1.33, $P > 0.05$) uyaranlar arasında anlamlı bir tercih yapamamıştır. Ancak **b)** 1. ve 2. kritik testlerde (χ^2: 5.33 $P < 0.025$) eğitildikleri dalga boyu olan 540 nm'yi istatistiksel olarak anlamlı bir şekilde tercih etmişlerdir. **d)** Kontrol testleri ve **e)** 1. ve 2. kritik testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri zaman diğer kolda geçirdikleri zamandan istatistiki farklı değilken [d) χ^2: 1.74, $P > 0.05$; e) χ^2: 1.98, $P > 0.05$], **f)** 3. ve 4. kritik testlerde işçilerin "-" uyaranın bulunduğu kolda daha fazla zaman geçirdikleri tespit edilmiştir (χ^2: 4.78, $P < 0.05$).

Elde edilen veriler, 540 nm'nin "+", 440 nm'nin "-" uyaran olarak sunulduğu koşulda *C. aethiops* işçilerinin 540 nm'yi hem kısa (10 eğitim ziyareti) hem de uzun (24 eğitim ziyareti) eğitim süreleri dikkate alındığında 440'nm den ayırt etmeyi öğrenemediklerini göstermiştir (Şekil 4.23a-b). Eğitimde besin ödüllü olarak kullanılan 540 nm'nin ışık şiddetinin 10 kat düşürülmesiyle yapılan kritik test 1-2'de görülen seçim başarısı, eğitim koşullarında gerçekleştirilen kontrol testleri, her iki uyaranın da ışık şiddetinin düşürüldüğü kritik testlerdeki seçim frekansları ve tüm testler esnasında "+" ve "-" uyaranın bulunduğu kollarda geçirdikleri süreler dikkate alındığında anlamsız kalmaktadır (Şekil 4.24a-f).

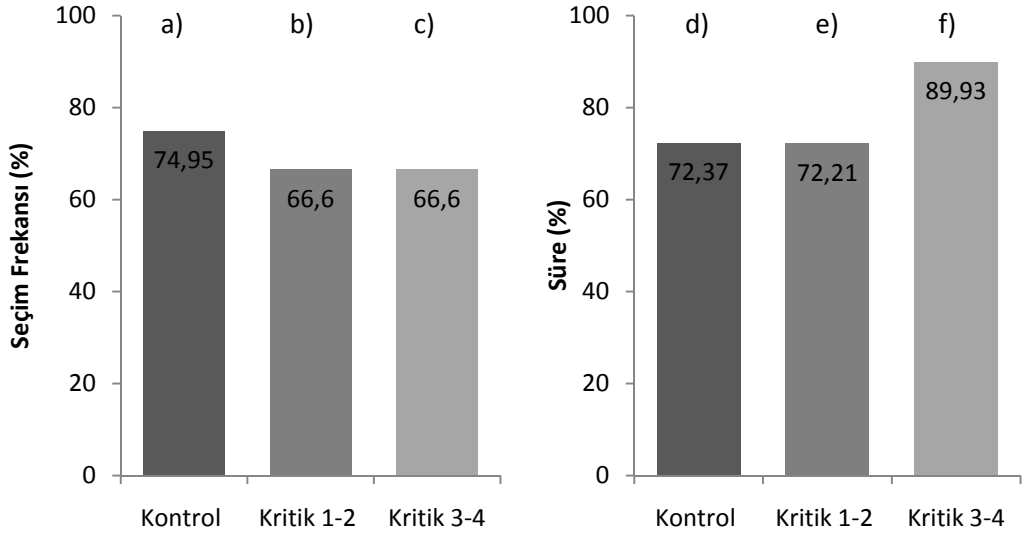
4.1.2.5. Deney 5: Yeşil (540 nm) + (I) vs Kırmızı (640 nm) - (I)

İşçiler eş ışık şiddetine sahip 540 nm (+, besin ödüllü) ve 640 nm'ye (-, quinine ilişkili) bireysel olarak eğitilmiş ve 3 farklı koşulda test edilmiştir. Testler öncesindeki

10 eğitim ziyareti ve tüm deney süresince kaydedilen 24 eğitim ziyaretine ait öğrenme eğrileri Şekil 4.25.'de verilmiştir. İşçilerin ilk 10 eğitim ziyareti (2 blok) süresince doğru tercih oranlarında anlamlı bir artış görülmüştür (χ^2: 4.8, $P < 0.05$) (Şekil 4.25a). İşçiler ilk bloktan itibaren 540 nm'yi 640 nm'den ayırt edebilmeyi öğrendikleri için (χ^2: 10.8, $P < 0.005$), ilk 2 bloktaki doğru tercihler arasında istatistiki olarak anlamlı bir fark tespit edilmemiştir (Mann-Whitney U testi, U: 13, $P > 0.05$). Tüm deney boyunca gerçekleştirilen 24 eğitim ziyareti (4 blok) süresince işçilerin doğru tercih oranlarındaki artış da istatistiki olarak anlamlıdır (χ^2: 13.44, $P < 0.001$) (Şekil 4.25b). İşçilerin ilk ve son bloktaki doğru tercihleri arasında da istatistikî olarak anlamlı bir fark tespit edilememesinin nedeni (Mann-Whitney U testi, U: 11, $P > 0.05$), işçilerin ilk bloktan itibaren uyaranlar arasında ayırım yapmayı öğrenmelerinden kaynaklanmaktadır (χ^2: 5.44, $P < 0{,}025$). Eğitim şartları ile yapılan kontrol testlerinde işçiler eğitildikleri dalga boyu olan 540 nm'yi tercih etmiştir (χ^2: 3, $P < 0.05$) (Şekil 4.26a). Kontrol testlerinde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda daha fazla zaman geçirdikleri tespit edilmiştir (χ^2: 20.02, $P < 0.001$) (Şekil 4.26d). İşçiler, eğitildikleri dalga boyu olan 540 nm'nin ışık şiddetinin 10 kat düşürülmesiyle yapılan kritik testlerde (kritik test 1-2) iki uyaran arasında anlamlı bir tercih sergilememişlerdir (χ^2: 1.33 $P > 0.05$) (Şekil 4.26b). Buna rağmen kritik test 1 ve 2'de işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda daha fazla zaman geçirdikleri tespit edilmiştir (χ^2: 19.73, $P < 0.001$) (Şekil 4.26e). İşçiler her iki uyaranın ışık şiddetinin 10 kat düşürülmesiyle yapılan kritik testlerde (kritik test 3-4) de iki uyaran arasında anlamlı bir tercih sergilememişlerdir (χ^2: 1.33, $P > 0.05$) (Şekil 4.26c). Ancak kritik test 3 ve 4'de işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda daha fazla zaman geçirdikleri tespit edilmiştir (χ^2: 63.78, $P < 0.001$) (Şekil 4.26f).



Şekil 4.25. *C. aethiops* işçilerinin 540 nm (+) vs 640 nm (-) ayırımı deneyindeki öğrenme eğrileri: **a)** kontrol testleri öncesinde yapılan 10 eğitim ziyareti 2, **b)** tüm deney süresince yapılan 24 eğitim ziyareti 4 blok halinde gösterilmiştir. **a)** Testler öncesindeki 10 eğitim ziyareti (2 blok) ve **b)** tüm deney süresince yapılan 24 eğitim ziyareti (4 blok) süresince işçilerin doğru tercih oranlarındaki artış istatistiki olarak anlamlıdır [**a)** χ^2: 4.8, $P < 0.05$; **b)** χ^2: 13.44, $P < 0.001$]. İlk ve son bloklar arasında doğru tercihler bakımından istatistiki olarak anlamlı bir fark tespit edilmemesinin sebebi işçilerin ilk bloktan itibaren uyaranlar arasında ayırım yapmayı öğrenmeleridir [**a)** Mann-Whitney U testi, U: 13, $P > 0.05$; **b)** Mann-Whitney U testi, U: U: 11, $P > 0.05$].



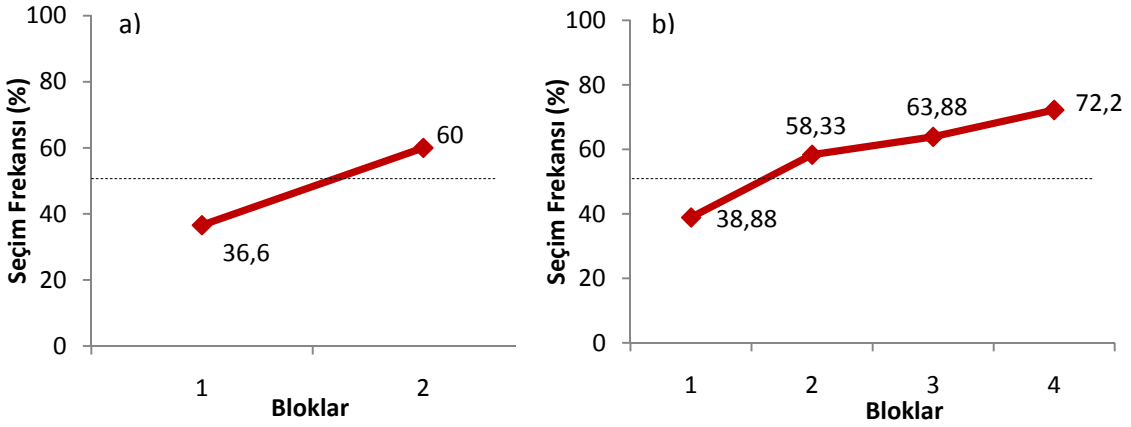
Şekil 4.26. *C. aethiops* işçilerinin 540 nm (+) vs 640 nm (-) ayırımı deneyindeki **a)** kontrol test 1-2, **b)** kritik test 1-2, **c)** kritik test 3-4'teki seçim frekansları ve **d-f)** bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreler (% olarak). İşçiler **a)** kontrol testlerinde eğitildikleri dalga boyu olan 540 nm'yi istatistiksel olarak anlamlı bir şekilde tercih etmişlerdir (χ^2: 3, $P < 0.05$). Ancak **b)** 1. ve 2. kritik testlerde (χ^2: 1.33 $P > 0.05$) ve **c)** 3. ve 4. kritik testlerde (χ^2: 1.33, $P > 0.05$) uyaranlar arasında anlamlı bir tercih yapılmamıştır. Tüm testlerde, işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri zaman diğer kola geçirdikleri zamandan istatistiki olarak farklıdır [d) χ^2: 20.02, $P < 0.001$; e) χ^2: 19.73, $P < 0.001$; f) χ^2: 63.78, $P < 0.001$].

Elde edilen veriler, 540 nm'nin "+", 640 nm'nin "-" uyaran olarak sunulduğu koşulda *C. aethiops* işçilerinin 540 nm'yi 640'nm den ayırt etmeyi öğrenebildiklerini göstermiştir (Şekil 4.25a-b). İşçilerin eğitim koşullarında gerçekleştirilen kontrol testlerindeki ilk tercihleri ve tüm testler esnasında "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreler de işçilerin 640 nm'yi 540'nm den ayırt etmeyi öğrenebildikleri sonucunu desteklemektedir (Şekil 4.26a, d-f). Ancak 640 nm'nin ışık şiddetinin 10 kat düşürülmesiyle yapılan kritik test 1-2 ve her iki uyaranın da ışık şiddetinin düşürüldüğü kritik test 3-4'te *C. aethiops* işçileri seçim frekansları bakımından başarısız olmuşlardır (Şekil 4.26b-c).

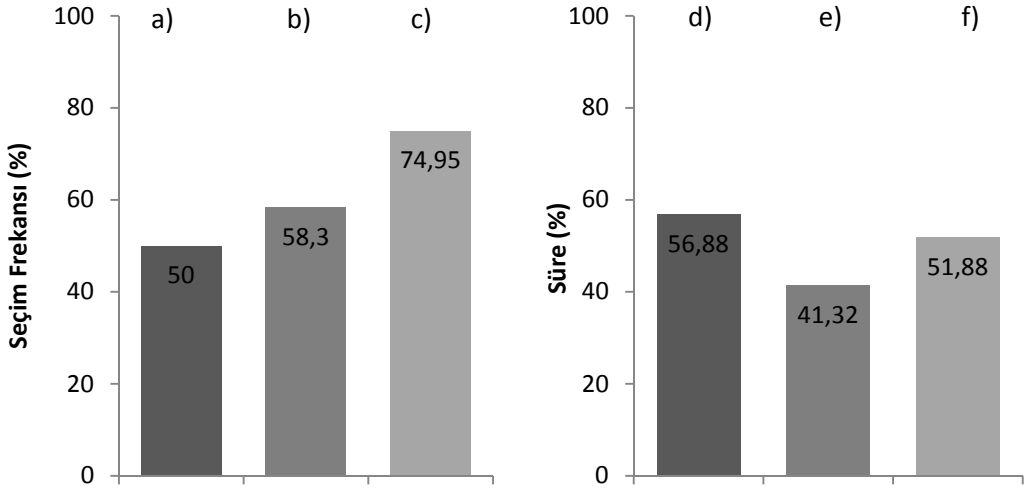
4.1.2.6. Deney 6: Kırmızı (640 nm) + (I) vs Yeşil (540 nm) - (I)

İşçiler eş ışık şiddetine sahip 640 nm (+, besin ödüllü) ve 540 nm'ye (-, quinine ilişkili) bireysel olarak eğitilmiş ve 3 farklı koşulda test edilmiştir. Testler öncesindeki 10 eğitim ziyareti ve tüm deney süresince kaydedilen 24 eğitim ziyaretine ait öğrenme eğrileri Şekil 4.27.'de verilmiştir. İşçilerin ilk 10 eğitim ziyareti (2 blok) süresince doğru tercih oranlarında anlamlı bir artış görülmemiştir (χ^2: 1.20, $P > 0.05$) (Şekil 4.27a). İlk 2 bloktaki doğru tercihler arasında da istatistikî olarak anlamlı bir fark tespit edilmemiştir (Mann-Whitney U testi, U: 9, $P > 0.05$). Tüm deney boyunca gerçekleştirilen 24 eğitim ziyareti (4 blok) süresince işçilerin doğru tercih oranlarındaki artış istatistiki olarak anlamlıdır (χ^2: 7.11, $P < 0.01$) (Şekil 4.27b). İşçilerin ilk ve son bloktaki doğru tercih oranları birbirlerinden istatistiki olarak farklıdır (Mann-Whitney U testi, U: 4, $P < 0.05$). İşçiler eğitim şartları ile yapılan kontrol testlerinde (kontrol testi 1-2) her iki uyaranı aynı oranda tercih etmişlerdir (%50 doğru tercih) (Şekil 4.28a). Kontrol testlerinde 1 dakikalık test süresince işçilerin iki kolda geçirdikleri zaman bakımından aralarında bir farklılık olmadığı tespit edilmiştir (χ^2: 1.89, $P > 0.05$) (Şekil 4.28d). İşçiler, eğitildikleri dalga boyu olan 640 nm'nin ışık şiddetinin 10 kat düşürülmesiyle yapılan kritik testlerde (kritik test 1-2) de iki uyaran arasında anlamlı bir tercih sergilememişlerdir (χ^2: 0.33, $P > 0.05$) (Şekil 4.28b). Kritik test 1 ve 2'de işçilerin 1 dakikalık test süresince iki kolda geçirdikleri zaman bakımından aralarında bir farklılık olmadığı tespit edilmiştir (χ^2: 3.01, $P > 0.05$) (Şekil 4.28e). İşçiler her iki uyaranın ışık şiddetinin 10 kat düşürülmesiyle yapılan kritik testlerde (kritik test 3-4) de

iki uyaran arasında "+" uyaranı tercih etmişlerdir (χ^2: 3.9, P < 0.05) (Şekil 4.28c). Aynı şekilde kritik test 3 ve 4'de işçilerin 1 dakikalık test süresince iki kolda geçirdikleri zaman bakımından aralarında bir farklılık olmadığı tespit edilmiştir (χ^2: 0.14, P > 0.05) (Şekil 4.28f).



Şekil 4.27. *C. aethiops* işçilerinin 640 nm (+) vs 540 nm (-) ayırımı deneyindeki öğrenme eğrileri: **a)** kontrol testleri öncesinde yapılan 10 eğitim ziyareti 2, **b)** tüm deney süresince yapılan 24 eğitim ziyareti 4 blok halinde gösterilmiştir. İşçilerin **a)** Testler öncesindeki 5'er ziyaretlik 2 blok süresince karıncaların doğru tercih oranlarında anlamlı bir artış görülmemiştir (χ^2: 1.20, P > 0.05). İlk 2 blok arasında doğru tercihler bakımından istatistiki olarak anlamlı bir fark tespit edilmemiştir (Mann-Whitney U testi, U: 9, P > 0.05). 24 eğitim ziyareti (4 blok) süresince işçilerin doğru tercih oranlarındaki artış istatistiki olarak anlamlıdır (χ^2 :7.11, P < 0.01). İşçilerin ilk ve son bloktaki doğru tercih oranları birbirlerinden istatistiki olarak farklıdır (Mann-Whitney U testi, U: 4, P < 0.05).



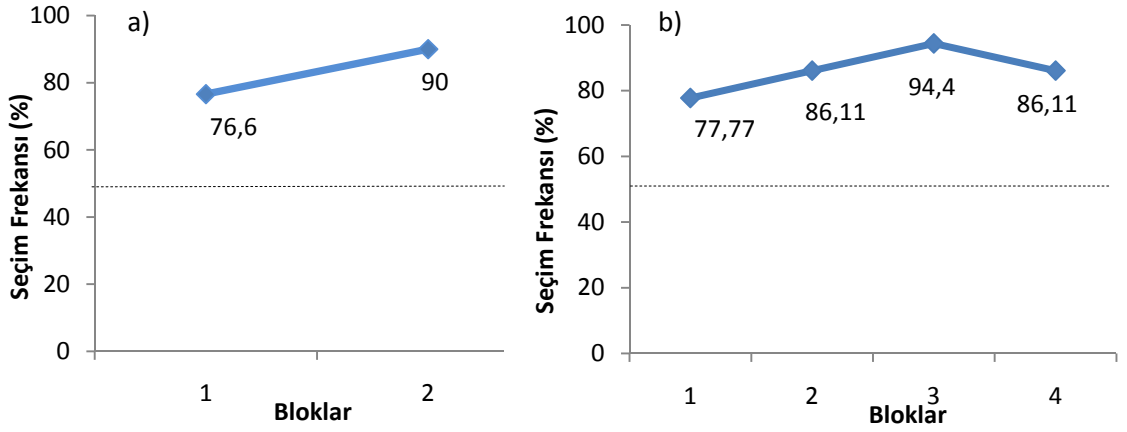
Şekil 4.28. *C. aethiops* işçilerinin 640 nm (+) vs 540 nm (-) ayırımı deneyindeki **a)** kontrol test 1-2, **b)** kritik test 1-2, **c)** kritik test 3-4'teki seçim frekansları ve **d-f)** bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreler (% olarak). İşçiler **a)** kontrol testleri (% 50 doğru tercih), **b)** 1 ve 2. kritik testler (χ^2: 0.33, P > 0.05) uyaranlar arasındad anlamlı bir tercih yapamazken, **c)** 3 ve 4. kritik testlerde (χ^2: 3.9, P < 0.05) "+" uyaranı anlamlı bir şekilde tercih etmiştir. Kontrol testleri ve kritik testlerin tümünde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri zaman diğer kola geçirdikleri zamandan istatistiki farklı değildir [d) χ^2: 1.89, P > 0.05; e) χ^2: 3.01, P > 0.05; f) χ^2: 0.14, P > 0.05].

Elde edilen veriler, 640 nm'nin "+", 540 nm'nin "-" uyaran olarak sunulduğu koşulda, *C. aethiops* işçilerinin 640 nm'yi 540'nm den ayırt etmeyi uzun süreli eğitim ziyareti (4 blok) sonunda öğrenebildiklerini gösterse de (Şekil 4.27a-b) testlerden elde edilen seçim frekansları ile testler esnasında "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreler, *C. aethiops* işçilerinin bu iki uyaranı ayırt etmede başarısız olduklarını göstermiştir (Şekil 4.28a-f).

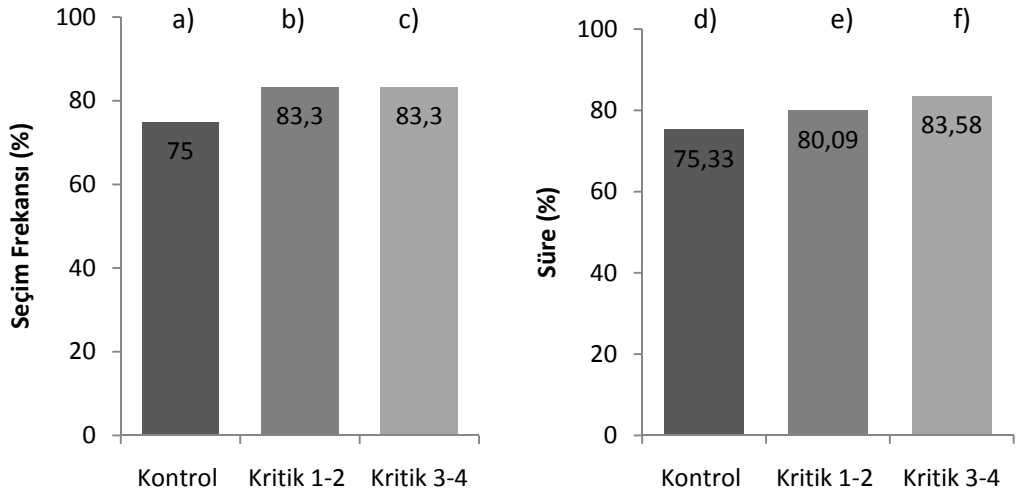
4.1.2.7. Deney 7: Mavi (440 nm) + (I) vs Kırmızı (640 nm) - (I)

İşçiler eş ışık şiddetine sahip 440 nm (+, besin ödüllü) ve 640 nm'ye (-, quinine ilişkili) bireysel olarak eğitilmiş ve 3 farklı koşulda test edilmişlerdir. Testler öncesindeki 10 eğitim ziyareti ve tüm deney süresince kaydedilen 24 eğitim ziyaretine ait öğrenme eğrileri Şekil 4.29.'da verilmiştir. İlk 10 eğitim ziyareti (2 blok) süresince işçilerin doğru tercih oranlarında görülen artış anlamlıdır (χ^2: 19.2, $P < 0.001$) (Şekil 4.29a). İşçiler ilk bloktan itibaren 440 nm'yi 640 nm'den ayırt edebilmeyi öğrendikleri için (χ^2 :8.53, $P < 0.005$), ilk 2 bloktaki doğru tercihler arasında istatistiki olarak anlamlı bir fark tespit edilmemiştir (Mann-Whitney U testi, U: 9, $P > 0.05$). Tüm deney boyunca gerçekleştirilen 24 eğitim ziyareti (4 blok) süresince işçilerin doğru tercih oranlarındaki artış da istatistiki olarak anlamlıdır (χ^2: 18.78, $P < 0.001$) (Şekil 4.29b). İşçilerin ilk ve son bloktaki doğru tercih oranları da birbirlerinden istatistiki olarak farklı olmamasının nedeni (Mann-Whitney U testi, U: 13, $P > 0.05$)işçilerin ilk bloktan itibaren 440 nm'yi tercih etmelerinden kaynaklanmaktadır (χ^2: 11.1, $P < 0{,}001$). Eğitim şartları ile yapılan kontrol testlerinde işçiler eğitildikleri dalga boyu olan 640 nm'yi tercih etmiştir (χ^2: 8.33, $P < 0.005$) (Şekil 4.30a). Kontrol testlerinde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda daha fazla zaman geçirdikleri tespit edilmiştir (χ^2: 25.66, $P < 0.001$) (Şekil 4.30d). İşçiler, eğitildikleri dalga boyu olan 440 nm'nin ışık şiddetinin 10 kat düşürülmesiyle yapılan kritik testlerde (kritik test 1-2) de 440 nm'yi anlamlı bir şekilde tercih etmişlerdir (χ^2: 5.33, $P < 0.025$) (Şekil 4.30b). Kritik test 1 ve 2'de işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda daha fazla zaman geçirdikleri tespit edilmiştir (χ^2: 38.19, $P < 0.001$) (Şekil 4.30e). İşçiler her iki uyaranın ışık şiddetinin 10 kat düşürülmesiyle yapılan kritik testlerde (kritik test 3-4) eğitildikleri dalga boyu olan 440 nm'yi anlamlı bir şekilde tercih etmişler (χ^2: 5.33, $P < 0.025$)

(Şekil 4.30c), bu testlerde 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda daha fazla zaman geçirmişlerdir (χ^2: 45.10, P < 0.001) (Şekil 4.30f).



Şekil 4.29. *C. aethiops* işçilerinin 440 nm (+) vs 640 nm (-) ayırımı deneyindeki öğrenme eğrileri: **a)** kontrol testleri öncesinde yapılan 10 eğitim ziyareti 2, **b)** tüm deney süresince yapılan 24 eğitim ziyareti 4 blok halinde gösterilmiştir. İşçilerin **a)** Testler öncesindeki 10 eğitim ziyareti (2 blok) ve tüm deney süresince yapılan 24 eğitim ziyareti (4 blok) süresince işçilerin doğru tercih oranlarındaki artış istatistiki olarak anlamlıdır [**a)** χ^2: 19.2, P < 0.001; **b)** χ^2: 18.78, P < 0.001]. İlk ve son bloklar arasında doğru tercihler bakımından istatistiki olarak anlamlı bir fark tespit edilmemesinin sebebi işçilerin ilk bloktan itibaren uyaranlar arasında ayırım yapmayı öğrenmeleridir [**a)** Mann-Whitney U testi, U: 9, P > 0.05; **b)** Mann-Whitney U testi, U: U: 13, P > 0.05].



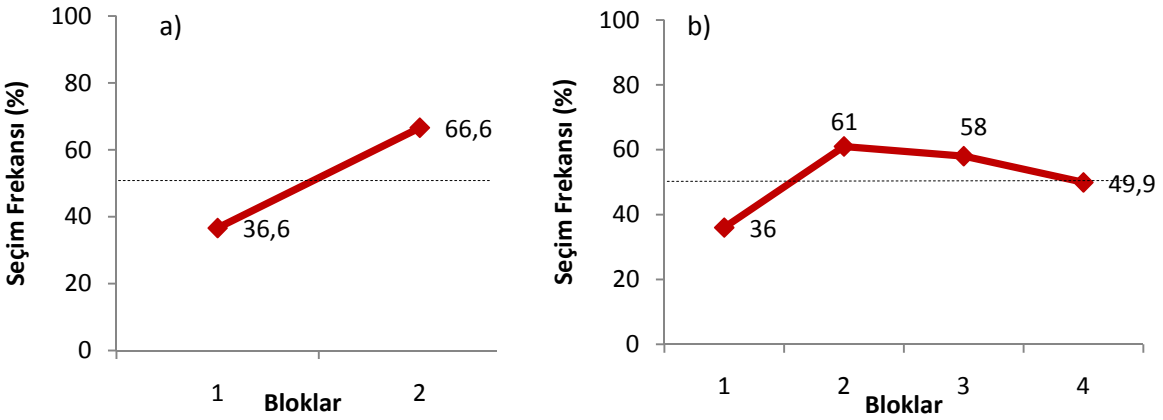
Şekil 4.30. *C. aethiops* işçilerinin 440 nm (+) vs 640 nm (-) ayırımı deneyindeki **a)** kontrol testleri **b)** kritik test 1-2 **c)** kritik test 3-4'teki seçim frekansları ve **d-f)** bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreler (% olarak). Hem kontrol hem de kritik testlerde, işçiler eğitildikleri dalga boyu olan 440 nm'yi istatistiksel olarak anlamlı bir şekilde tercih etmişlerdir [a) χ^2: 8.33, P < 0,005; b) χ^2: 5.33 P < 0,025; c) χ^2: 5.33 P < 0.025]. Tüm testlerde, işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri zaman diğer kolda geçirdikleri zamandan istatistiki olarak farklıdır [d) χ^2: 25.66, P < 0.001; e) χ^2: 38.19, P < 0.001; f) χ^2: 45.10, P < 0.001].

Elde edilen veriler, 440 nm'nin "+", 640 nm'nin "-" uyaran olarak sunulduğu koşulda *C. aethiops* işçilerinin 440 nm'yi 640'nm den ayırt etmeyi öğrenebildiklerini ve bu öğrenme için 10 eğitim ziyaretinin yeterli olduğunu göstermiştir (Şekil 4.29a-b). İşçilerin eğitim koşullarında gerçekleştirilen kontrol testleri ve tüm kritik testlerdeki ilk tercihleri ve "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreler de işçilerin 440 nm'yi 640'nm den ayırt etmeyi öğrenebildikleri sonucunu desteklemektedir (Şekil 4.30d-f).

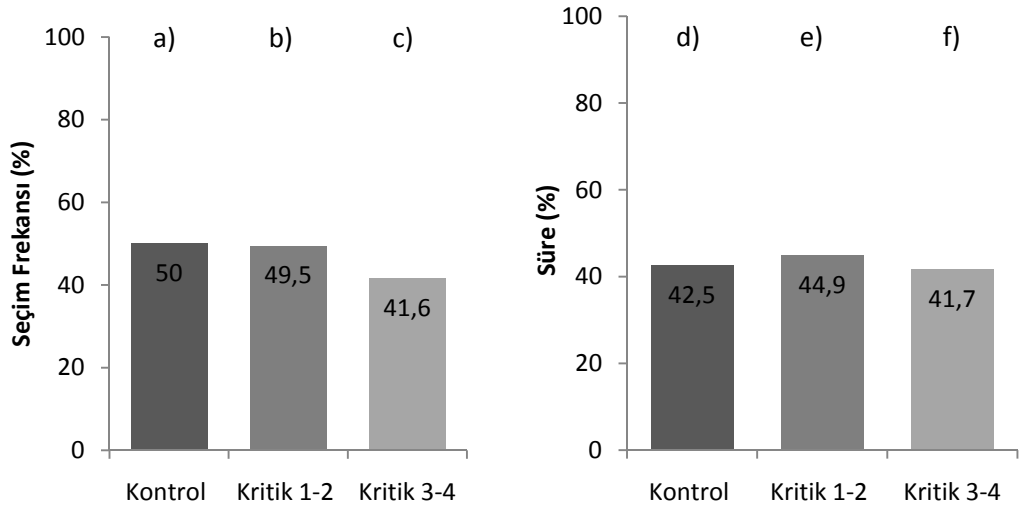
4.1.2.8. Deney 8: Kırmızı (640 nm) + (I) vs Mavi (440 nm) - (I)

İşçiler eş ışık şiddetine sahip 640 nm (+, besin ödüllü) ve 440 nm'ye (-, quinine ilişkili) bireysel olarak eğitilmiş ve 3 farklı koşulda test edilmiştir. Testler öncesindeki 10 eğitim ziyareti ve tüm deney süresince kaydedilen 24 eğitim ziyaretine ait öğrenme eğrileri Şekil 4.31.'de verilmiştir. İşçilerin ilk 10 eğitim ziyareti (2 blok) süresince doğru tercih oranlarında anlamlı bir artış görülmemiştir (χ^2: 3.3, P > 0.05) (Şekil 4.31a). İlk 2 bloktaki doğru tercihler arasında istatistikî olarak anlamlı bir fark tespit edilse de işçiler testler öncesinde bir öğrenme başarısı gerçekleştirememiştir (Mann-Whitney U testi, U: 0, P < 0.05). Tüm deney boyunca gerçekleştirilen 24 eğitim ziyareti (4 blok) süresince işçilerin doğru tercih oranlarındaki artış da istatistiki olarak anlamlı değildir (χ^2: 0.44, P > 0.05) (Şekil 4.31b). İşçilerin ilk ve son bloktaki doğru tercihleri arasındaki fark istatistikî olarak anlamlı değildir (Mann-Whitney U testi, U: 8, P > 0.05). İşçiler eğitim şartları ile yapılan kontrol testlerinde (kontrol testi 1-2) iki uyaran arasında anlamlı bir tercih sergilememişlerdir (% 50 doğru tercih) (Şekil 4.32a). Kontrol testlerinde işçilerin 1 dakikalık test süresince iki kolda geçirdikleri zaman bakımından aralarında bir farklılık olmadığı tespit edilmiştir (χ^2: 2.25, P > 0.05) (Şekil 4.32d). İşçiler, eğitildikleri dalga boyu olan 440 nm'nin ışık şiddetinin 10 kat düşürülmesiyle yapılan kritik testlerde (kritik test 1-2) de iki uyaran arasında anlamlı bir tercih sergilememişlerdir (% 50 doğru tercih) (Şekil 4.32b). Benzer şekilde kritik test 1 ve 2'de de işçilerin 1 dakikalık test süresince iki kolda geçirdikleri zaman bakımından aralarında bir farklılık olmadığı tespit edilmiştir (χ^2: 1.04, P > 0.05) (Şekil 4.32e). İşçiler her iki uyaranın ışık şiddetinin 10 kat düşürülmesiyle yapılan kritik testlerde (kritik test 3-4) de iki uyaran arasında anlamlı bir tercih sergilememişlerdir (χ^2: 0.33, P > 0.05) (Şekil 4.32c). Aynı şekilde kritik test 3 ve 4'de işçilerin 1 dakikalık test

süresince iki kolda geçirdikleri zaman bakımından aralarında bir farklılık olmadığı tespit edilmiştir (χ^2: 2.7, P > 0.05) (Şekil 4.32f).



Şekil 4.31. *C. aethiops* işçilerinin 640 nm (+) vs 440 nm (-) ayırımı deneyindeki öğrenme eğrileri; **a)** kontrol testleri öncesinde yapılan 10 eğitim ziyareti 2, **b)** tüm deney süresince yapılan 24 eğitim ziyareti ise 4 blok halinde gösterilmiştir. **a)** Testler öncesindeki 5'er ziyaretlik 2 blok süresince karıncaların doğru tercih oranlarında anlamlı bir artış görülmemiştir (χ^2 :3.3, P > 0,05). İlk 2 blok arasında doğru tercihler bakımından istatistiki olarak anlamlı bir fark tespit edilse de bu fark öğrenme başarısını göstermemektedir (Mann-Whitney U testi, U: 0 P < 0.05). **b)** 24 eğitim ziyareti (4 blok) süresince işçilerin doğru tercih oranlarındaki artış da istatistiki olarak anlamlı değildir (χ^2 :0.44, P > 0.05). İşçilerin ilk ve son bloktaki doğru tercih oranları birbirlerinden istatistiki olarak farklı değildir (Mann-Whitney U testi, U: 8, P > 0.05).



Şekil 4.32. *C. aethiops* işçilerinin 640 nm (+) vs 440 nm (-) ayırımı deneyindeki **a)** kontrol testleri **b)** kritik test 1-2 **c)** kritik test 3-4'teki seçim frekansları ve **d-f)** bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreler (% olarak). Tüm testlerde işçiler uyaranlar arasında anlamlı bir tercih yapamamıştır [a) % 50 doğru tercih; b) % 50 doğru tercih; c) χ^2 : 0.33 P > 0.05]. Tüm testlerde 1 dakikalık test süresince işçilerin iki kolda geçirdikleri zaman bakımından aralarında bir farklılık olmadığı tespit edilmiştir [d) χ^2: 2.25 P > 0.05; e) χ^2: 1.04 P > 0.05; f) χ^2: 2.7 P > 0.05].

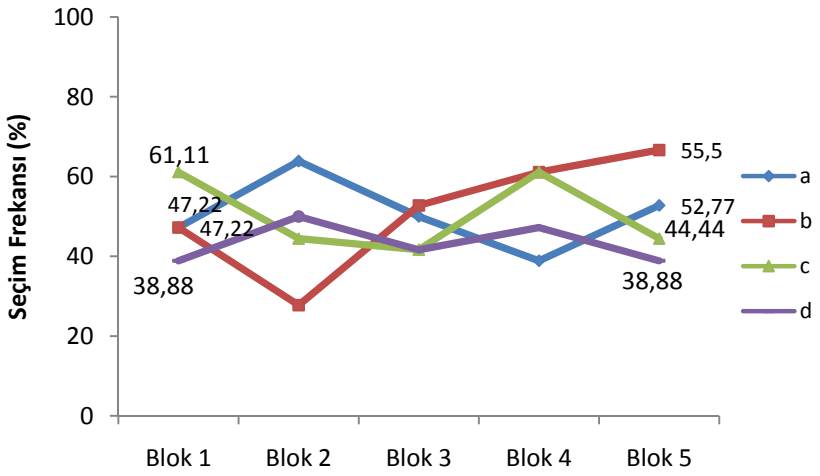
Elde edilen veriler, 640 nm'nin "+", 440 nm'nin "-" uyaran olarak sunulduğu koşulda *C. aethiops* işçilerinin 640 nm'yi 440'nm den ayırt etmeyi öğrenemediklerini göstermiştir (Şekil 4.31a-b). Tüm testlerden elde edilen seçim frekansları ve "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirilen sürelere ilişkin veriler de bu sonucu desteklemektedir (Şekil 4.32a-f).

4.2. Görsel Açının Belirlenmesi ve Işık Şiddetine Bağlı (Parlak ve Loş Işıkta) Şekil/Model Ayırımı Deneyleri

4.2.1. *Formica cunicularia* deney sonuçları (Parlak ışıkta)

4.2.1.1. Yatay ve dikey bar arasında ayırım

F. cunicularia işçileri, çakışan alan miktarı düşük (% 25), zeminle meydana getirdikleri kontrast yüksek ve yatay ve dikey yönde bilateral simetri özelliği gösteren ◧ (+) vs ⬒ (-) / ⬒ (-) vs ◧ (+) uyaranları arasındaki ayırım performanslarının belirlenmesi, bu ayırım performansları için gerekli görsel açı değerlerinin ve uyaranlara yönelik olası spontan tercihlerin tespit edilebilmesi için farklı görsel açı (G.A: 15, 30 ve 49°) değerlerinde ve 30'ar eğitim ziyareti içeren eğitim koşullarında İEP ile bireysel olarak eğitilmişlerdir. Her bir koşul için tüm deney süresince kaydedilen 30 eğitim ziyaretine ait öğrenme eğrileri Şekil 4.33.'de verilmiştir. Koşulların hiçbirinde için eğitim süresince (5 blok) karıncaların doğru tercih oranlarında anlamlı bir artış görülmemiştir [G. A: 15°, yatay bar (+) vs dikey bar (-); χ^2: 0.11, P > 0.05; G. A: 30°, yatay bar (+) vs dikey bar (-); χ^2: 0.44, P > 0.05; G. A: 30°, dikey bar (+) vs yatay bar (-) ; χ^2: 0.44, P > 0.05; G.A: 49°, dikey bar (+) vs yatay bar (-); χ^2: 1.77) (Şekil 4.33a-d). İlk ve son bloklardaki doğru tercihler arasında da istatistiki olarak anlamlı bir fark tespit edilmediğinden, işçiler eğitim sonunda test edilmemiştir [G. A: 15°, yatay bar (+) vs dikey bar (-); Mann-Whitney U testi, U: 13.5, P > 0.05; G. A: 30°, yatay bar (+) vs dikey bar (-); Mann-Whitney U testi, U: 13, P > 0.05; G. A: 30°, dikey bar (+) vs yatay bar (-); Mann-Whitney U testi, U: 11, P > 0.05; G. A: 49°, dikey bar (+) vs yatay bar (-); Mann-Whitney U testi, U: 17.5, P > 0.05] (Şekil 4.33.a-d).



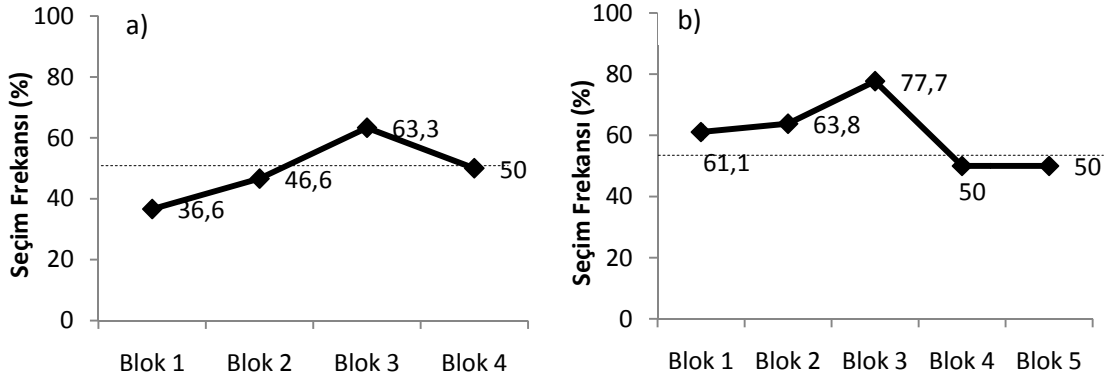
Şekil 4.33. *F. cunicularia* işçilerinin farklı görsel açı değerlerinde sunulan ◧ (+) vs ▬ (-) / ▬ (+) vs ◧ (-) modelleri ile yapılan eğitimlerdeki öğrenme eğrileri. Her bir koşul için gerçekleştirilen 30 ziyaretlik eğitim 5 blok halinde gösterilmiştir. 6'şar ziyaretlik 5 blok süresince işçilerin doğru tercih oranlarında anlamlı bir artış görülmemiştir. İlk ve son bloklar arasında doğru tercihler bakımından istatistiki olarak anlamlı bir fark tespit edilmemiştir. **a)** G. A: 15°, yatay bar (+) vs dikey bar (-); χ^2: 0.11, P > 0.05; Mann-Whitney U testi, U: 13.5, P > 0.05. **b)** G. A: 30°, yatay bar (+)vs dikey bar (-); χ^2: 0.44, P > 0.05; Mann-Whitney U testi, U: 13, P > 0.05. **c)** G. A: 30°, dikey bar (+) vs yatay bar (-); χ^2: 0.44, P > 0.05; Mann-Whitney U testi, U: 11, P > 0.05. **d)** G. A: 49°, dikey bar (+) vs yatay bar (-); χ^2: 1.77, P > 0.05; Mann-Whitney U testi, U: 17.5, P > 0.05).

Elde edilen veriler, *F. cunicularia* işçilerinin yatay ve dikey barlar arasında ayırım yapmayı öğrenemediklerini, farklı görsel açı değerlerinin bu ayırım performanslarında bir etkisinin olmadığını göstermiştir. Aynı zamanda, uyaranların "+" ya da "-" olarak sunulmasının işçilerin ayırım performanslarını değiştirmediği dolayısı ile işçilerin yatay ve dikey barlara yönelik herhangi bir spontan tercihinin olmadığı ortaya çıkarılmıştır.

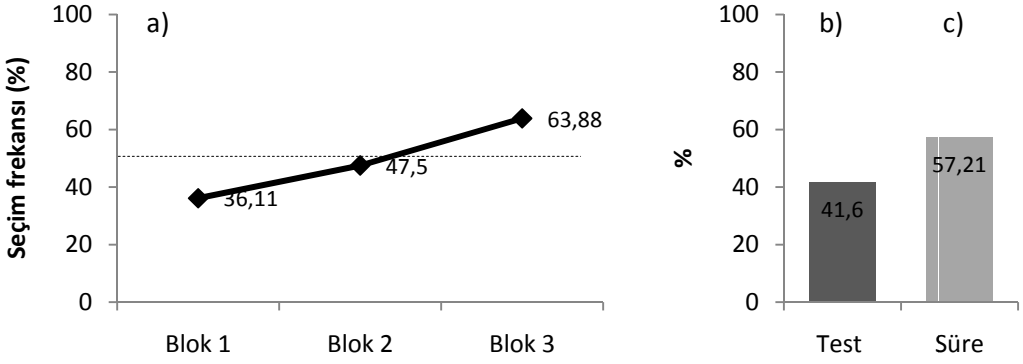
4.2.1.2. Üçgen ve yatay bar arasında ayırım

F. cunicularia işçileri, siyah alan yoğunlukları özellikle uyaranların alt bölgesinde farklılık gösteren ve kenar oriyentasyonu ve keskin noktaların sayısı gibi çevresel özellikleri birbirinden farklı ▲(+) vs ▬ (-) / ▬ (+) vs ▲(-) uyaranları arasındaki ayırım performanslarının belirlenmesi ve eğitim süresince gerçekleştirilen eğitim ziyareti sayısının bu ayırım performansları üzerindeki etkisinin ve uyaranlara yönelik olası spontan tercihlerin ortaya konulabilmesi için 49°'lik G. A. değerinde İEP ile eğitilmişlerdir. Eğitim ziyareti sayısının işçilerin performansları üzerindeki etkisini

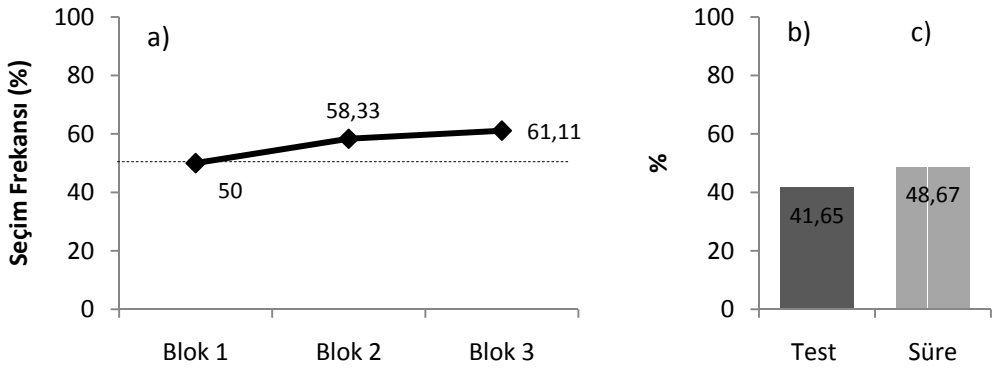
ortaya koyabilmek için ▲(+) vs ▬ (-) uyaranları ile öncelikle 30 sonrasında 20 ziyaretlik 2 ayrı eğitim gerçekleştirilmiştir. 20 ve 30'ar ziyaretlik eğitimlerin başlangıcından sonra işçilerin performanslarında görülen artış, her iki eğitim koşulunda da 4. blok itibari ile azalmıştır [a) Mann-Whitney U testi, U: 6, $P < 0.05$; b) Mann-Whitney U testi, U: 8, $P > 0.05$, Şekil 4.34]. Bu nedenle işçiler test edilmemiştir. 18 eğitim ziyareti ile gerçekleştirilen eğitimlerde işçilerin performanslarında görülen artış düşüşe geçmeden eğitim sonlandırılmış ve işçiler test edilmiştir. Bu eğitimlere ait öğrenme eğrileri, seçim frekansları ve "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreye ilişkin test sonuçları Şekil 4.35. ve Şekil 4.36.' de verilmiştir. Buna göre ▲(+) vs ▬ (-) uyaranları ile gerçekleştirilen deneylerde 18 eğitim ziyareti süresince (3 blok) işçilerin doğru tercih oranlarında anlamlı bir artış görülmemiştir (χ^2: 1, $P > 0.05$) (Şekil 4.35a). Diğer yandan işçilerin ilk ve son bloktaki doğru tercih oranları birbirinden istatistiki olarak farklıdır (Mann-Whitney U testi, U: 5, $P < 0.05$) (Şekil 4.35a). Eğitim şartları ile yapılan testlerde işçiler iki uyaran arasında anlamlı bir tercih yapamamıştır (χ^2: 0.33 $P > 0.05$) (Şekil 4.35b). Testlerde, işçilerin 1 dakikalık test süresince iki kolda geçirdikleri zaman bakımından aralarında bir farklılık olmadığı tespit edilmiştir (χ^2: 2.07 $P > 0.05$) (Şekil 4.35c). ▬ (+) vs ▲ (-) uyaranları ile gerçekleştirilen deneylerde de 18 eğitim ziyareti süresince işçilerin doğru tercih oranlarında anlamlı bir artış görülmemiştir (χ^2: 1.77, $P > 0.05$) (Şekil 4.36a) ve işçilerin ilk ve son bloktaki doğru tercih oranları istatistiki olarak birbirinden farklı değildir (Mann-Whitney U testi, U: 12.5, $P > 0.05$) (Şekil 4.36a). Eğitim şartları ile yapılan testlerde işçiler iki uyaran arasında anlamlı bir tercih yapamamıştır (χ^2: 0.33 $P > 0.05$) (Şekil 4.36b). Testlerde, işçilerin 1 dakikalık test süresince iki kolda geçirdikleri zaman bakımından aralarında bir farklılık olmadığı tespit edilmiştir (χ^2: 0.07, $P > 0.05$) (Şekil 4.36c).



Şekil 4.34. *F. cunicularia* işçilerinin 49°'lik görsel açı değerinde sunulan ▲(+) ve ▬ (-) uyaranları ile yapılan eğitimlerdeki öğrenme eğrileri. **a)** Toplam 20 eğitim ziyareti 4 blok halinde, **b)** toplam 30 eğitim ziyareti 5 blok halinde gösterilmiştir. Her iki koşulda da işçilerin 3. bloğa kadar artış gösteren doğru seçim yüzdeleri [**a)** Mann-Whitney U testi, U: 6, $P < 0.05$; **b)** Mann-Whitney U testi, U: 8, $P > 0.05$] eğitim sonunda düşüş göstermiştir.



Şekil 4.35. *F. cunicularia* işçilerinin 49°'lik görsel açı değerinde sunulan ▲(+) ve ▬ (-) uyaranları ile yapılan deneydeki **a)** öğrenme eğrisi, **b)** testlerdeki seçim frekansı ve **c)** bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süre (% olarak). Toplam 18 eğitim ziyareti 3 blok halinde gösterilmiştir. Eğitim süresince işçilerin doğru tercih oranlarında anlamlı bir artış görülmemiştir (χ^2: 1, $P > 0.05$). Ancak ilk ve son blok arasındaki doğru tercih oranları farklıdır (Mann-Whitney U testi, U: 5, $P < 0.05$). Yapılan testlerde, karıncaların uyaranlar arasında anlamlı bir tercih yapamadıkları tespit edilmiştir (χ^2: 0.33, $P > 0.05$). İşçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri zaman diğer kola geçirdikleri zamandan istatistiki olarak farklı değildir (χ^2: 2.07, $P > 0.05$).



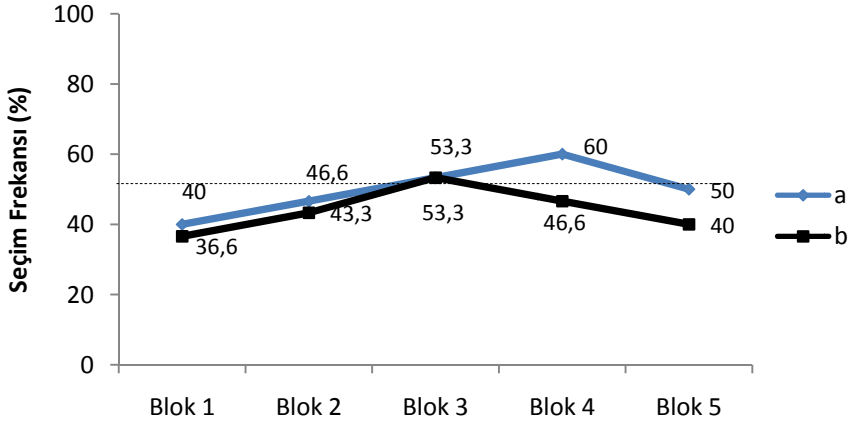
Şekil 4.36. *F. cunicularia* işçilerinin 49°'lik görsel açı değerinde sunulan ▭ (+) ve ▲ (-) uyaranları ile yapılan deneydeki **a)** öğrenme eğrisi, **b)** testlerdeki seçim frekansı ve **c)** bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süre (% olarak). Toplam 18 eğitim ziyareti 3 blok halinde gösterilmiştir. Eğitim süresince işçilerin doğru tercih oranlarında anlamlı bir artış görülmemiştir (χ^2: 1.77, P > 0.05) ve ilk ve son blok arasındaki doğru tercih oranları istatistiki olarak farklı değildir (Mann-Whitney U testi, U: 12.5, P > 0.05). Yapılan testlerde, karıncaların uyaranlar arasında anlamlı bir tercih yapamadıkları tespit edilmiştir (χ^2: 0.33, P > 0.05). İşçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri zaman diğer kola geçirdikleri zamandan istatistiki olarak farklı değildir (χ^2: 0.07, P > 0.05).

Elde edilen veriler, *F. cunicularia* işçilerinin üçgen ve yatay bar arasında ayırım yapmayı öğrenemediklerini, farklı çevresel özelliklerin ve farklı sayıdaki eğitim ziyaretinin bu ayırım performanslarına bir etkisinin olmadığını göstermiştir. Veriler aynı zamanda uyaranların "+" ya da "-" olarak sunulmasının ayırım performanslarını değiştirmediğini, dolayısı ile işçilerin, üçgen ve yatay bar söz konusu olduğunda iki uyarandan birine herhangi bir spontan tercihi olmadığını ortaya çıkarmıştır (Şekil 4.34-4.36).

4.2.1.3. Daire ve artı (+) işareti arasında ayırım

F. cunicularia işçileri, kenar oriyentasyonu ve keskin noktaların sayısı gibi çevresel özellikleri birbirinden farklılık gösteren ●,(+) vs + işareti (-) arasındaki ayırım performanslarının belirlenmesi ve görsel açı değerlerinin bu ayırım performansları üzerindeki etkisinin ortaya konulabilmesi için farklı görsel açı (G.A: 15 ve 30°) değerlerinde ve 30'ar eğitim ziyareti içeren eğitim koşullarında bireysel olarak İEP ile eğitilmişlerdir. Her bir koşul için tüm deney süresince kaydedilen 30 eğitim ziyaretine

ait öğrenme eğrileri Şekil 4.37.'de verilmiştir. Her bir koşul için eğitim süresince (5 blok) karıncaların doğru tercih oranlarında anlamlı bir artış görülmemiştir [G. A: 15°, % 50 tercih; G. A: 30°, χ^2: 1.2, P > 0.05, Şekil 4.37].İlk ve son bloklardaki doğru tercihler arasında da istatistiki olarak anlamlı bir fark tespit edilmediğinden, işçiler eğitim sonunda test edilmemiştir [G. A: 15°, Mann-Whitney U testi, U:15, P > 0.05; G. A: 30°, Mann-Whitney U testi, U: 17, P > 0.05, Şekil 4.37].



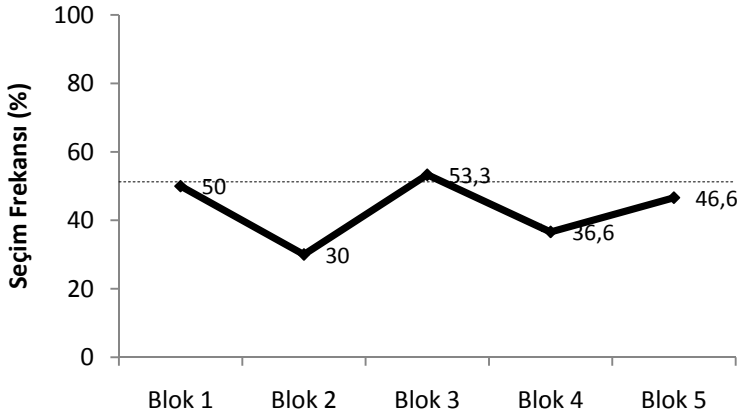
Şekil 4.37. *F. cunicularia* işçilerinin farklı görsel açı değerlerinde sunulan ●, (+) vs + işareti (-) ile yapılan eğitimlerdeki öğrenme eğrileri. Her bir koşul için gerçekleştirilen 30 ziyaretlik eğitim 5 blok halinde gösterilmiştir. 6'şar ziyaretlik 5 blok süresince işçilerin doğru tercih oranlarında anlamlı bir artış görülmemiştir [**a)** G. A: 15°, %50 tercih; **b)** G. A: 30°, χ^2: 1.2, P > 0.05] İlk ve son bloklar arasında doğru tercihler bakımından istatistiki olarak anlamlı bir fark tespit edilmemiştir [**a)** G. A: 15°, Mann-Whitney U testi, U:15, P > 0.05; **b)** G. A: 30°, Mann-Whitney U testi, U: 17, P > 0.05].

Elde edilen veriler, *F. cunicularia* işçilerinin daire ve artı (+) işareti arasında ayırım yapmayı öğrenemediklerini, farklı çevresel özelliklerin ve farklı görsel açı değerlerinin bu ayırım performanslarına bir etkisinin olmadığını göstermiştir (Şekil 4.37).

4.2.1.4. Daire ve yatay bar arasında ayırım

F. cunicularia işçileri, çakışan alan miktarı düşük (% 41.6), siyah alan yoğunlukları ve kenar oriyentasyonu gibi çevresel özellikleri birbirinden farklılık gösteren ●,(+) vs ■□ (-) arasındaki ayırım performanslarının belirlenmesi için 58°'lik görsel açı değerinde ve 25 eğitim ziyareti içeren eğitim koşullarında bireysel olarak İEP

ile eğitilmişlerdir. Tüm deney süresince kaydedilen 25 eğitim ziyaretine ait öğrenme eğrileri Şekil 4.38.'de verilmiştir. Eğitim süresince (5 blok) karıncaların doğru tercih oranlarında anlamlı bir artış görülmemiştir (χ^2: 0.133, P > 0.05) (Şekil 4.38). İlk ve son bloklardaki doğru tercihler arasında da istatistiki olarak anlamlı bir fark tespit edilmediğinden, işçiler eğitim sonunda test edilmemiştir (Mann-Whitney U testi, U:17.5, P > 0.05) (Şekil 4.38).



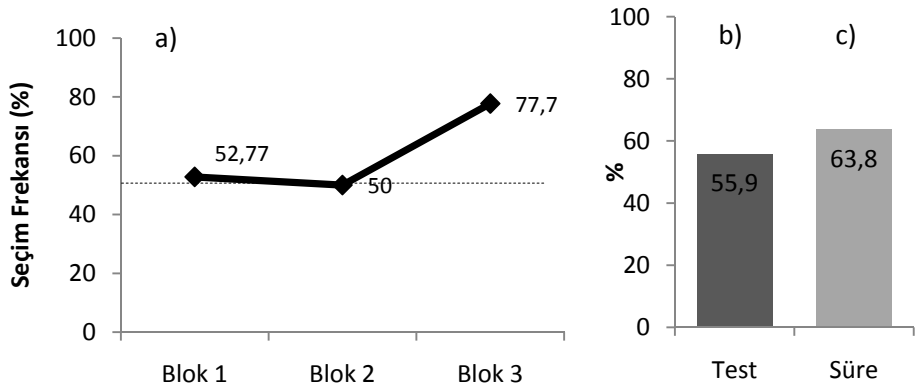
Şekil 4.38. *F. cunicularia* işçilerinin 58º'lik görsel açı değerinde sunulan ●, (+) vs ■ (-) uyaranları ile yapılan eğitime ait öğrenme eğrisi. 25 ziyaretlik eğitim 5 blok halinde gösterilmiştir. 5'şer ziyaretlik 5 blok süresince işçilerin doğru tercih oranlarında anlamlı bir artış görülmemiştir (χ^2 :0.133, P > 0.05). İlk ve son bloklar arasında doğru tercihler bakımından istatistiki olarak anlamlı bir fark tespit edilmemiştir (Mann-Whitney U testi, U:17.5, P > 0.05).

Elde edilen veriler, *F. cunicularia* işçilerinin daire ve dikey bar arasında ayırım yapmayı öğrenemediklerini, farklı çevresel özelliklerin, farklı siyah alan yoğunluklarının ve yüksek görsel açı değerinin bu ayırım performanslarına bir etkisinin olmadığını göstermiştir (Şekil 4.38).

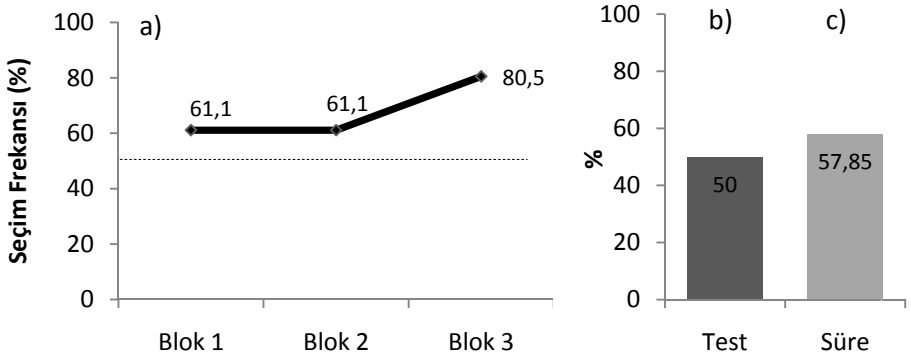
4.2.1.5. Düz üçgen ve ters üçgen arasında ayırım

F. cunicularia işçileri, sahip oldukları çevresel özellikler (kenar oriyentasyonu ve keskin noktaların sayısı) bakımından birbirine benzerlik gösterse de bu özelliklerin şekil üzerindeki konumları bakımından farklılık gösteren ▲(+) vs ▼(-) / ▼ (+) vs ▲(-) uyaranları arasındaki ayırım performanslarının belirlenmesi ve uyaranlara yönelik olası spontan tercihlerin ortaya konulabilmesi için 49°'lik G. A. değerinde ve 18'er eğitim

ziyareti içeren eğitim koşullarında İEP ile bireysel olarak eğitilip, test edilmişlerdir. Bu eğitimlere ait öğrenme eğrileri, seçim frekansları ve "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreye ilişkin test sonuçları Şekil 4.39. ve Şekil 4.40.' de verilmiştir. Buna göre ▲(+) vs▼(-) uyaranları ile gerçekleştirilen deneylerde 18 eğitim ziyareti süresince (3 blok) işçilerin doğru tercih oranlarında görülen artış anlamlıdır (χ^2: 11.11, $P < 0.001$) (Şekil 4.39a). İşçilerin ilk ve son bloktaki doğru tercih oranları birbirinden istatistiki olarak farklıdır (Mann-Whitney U testi, U: 3, $P < 0.05$) (Şekil 4.39a). Ancak eğitim şartları ile yapılan testlerde işçiler iki uyaran arasında anlamlı bir tercih yapamamıştır (χ^2: 1.6, $P > 0.05$) (Şekil 4.39b). Testlerde, işçilerin 1 dakikalık test süresince iki kolda geçirdikleri zaman bakımından aralarındaki farkın anlamlı olduğu tespit edilmiştir (χ^2: 7.62, $P < 0.025$) (Şekil 4.39c). ▼(+) vs ▲(-) uyaranları ile gerçekleştirilen deneylerde de 18 eğitim ziyareti süresince işçilerin doğru tercih oranlarında görülen artış anlamlıdır (χ^2: 13.44, $P < 0.001$) (Şekil 4.40a) ve işçilerin ilk ve son bloktaki doğru tercih oranları istatistiki olarak birbirinden farklıdır (Mann-Whitney U testi, U: 5.5, $P < 0.05$) (Şekil 4.40a). Ancak bir önceki test sonuçlarında olduğu gibi eğitim şartları ile yapılan testlerde işçiler iki uyaran arasında anlamlı bir tercih yapamamıştır (% 50 doğru tercih) (Şekil 4.40b). Testlerde, işçilerin 1 dakikalık test süresince iki kolda geçirdikleri zaman bakımından aralarında bir farklılık olmadığı tespit edilmiştir (χ^2: 2.46, $P > 0.05$) (Şekil 4.40c).



Şekil 4.39. *F. cunicularia* işçilerinin 49°'lik görsel açı değerinde sunulan ▲(+) ve ▼(-) uyaranları ile yapılan deneyde **a)** öğrenme eğrisi, **b)** testlerdeki seçim frekansı ve **c)** bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süre (% olarak). Toplam 18 eğitim ziyareti 3 blok halinde gösterilmiştir. Eğitim süresince işçilerin doğru tercih oranlarında görülen artış istatistiki olarak anlamlıdır (χ^2: 11.1, $P < 0.001$). İlk ve son blok arasındaki doğru tercih oranları farklıdır (Mann-Whitney U testi, U: 3, $P < 0.05$). Yapılan testlerde, karıncaların uyaranlar arasında anlamlı bir tercih yapamadıkları tespit edilmiştir (χ^2: 1.6, $P > 0.05$). İşçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri zaman diğer kola geçirdikleri zamandan istatistiki olarak farklıdır (χ^2: 7.62, $P < 0.025$).



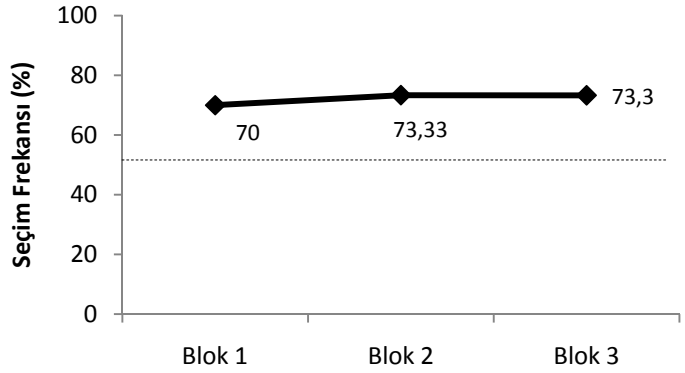
Şekil 4.40. *F. cunicularia* işçilerinin 49°'lik görsel açı değerinde sunulan ▼(+) ve ▲(-) uyaranları ile yapılan deneyde **a)** öğrenme eğrisi, **b)** testlerdeki seçim frekansı ve **c)** bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süre (% olarak). Toplam 18 eğitim ziyareti 3 blok halinde gösterilmiştir. Eğitim süresince işçilerin doğru tercih oranlarında görülen artış istatistiki olarak anlamlıdır (χ^2: 13.44, $P < 0.001$). İlk ve son blok arasındaki doğru tercih oranları farklıdır (Mann-Whitney U testi, U: 5.5, $P < 0.05$). Yapılan testlerde, karıncaların uyaranlar arasında anlamlı bir tercih yapamadıkları tespit edilmiştir . İşçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri zaman diğer kola geçirdikleri zamandan istatistiki olarak farklı değildir (χ^2: 2.46, $P > 0.05$).

Öğrenme eğrileri dikkate alındığında elde edilen veriler, *F. cunicularia* işçilerinin düz ve ters üçgenler arasında ayırım yapmayı öğrenebildiklerini göstermektedir (Şekil 4.39a ve Şekil 4.40a). Bunun yanında eğitim ziyaretlerinin hemen ardından yapılan testlerde hem seçim frekansı hem de "+" kolda geçirdikleri süre dikkate alındığında işçiler başarısız bir performans sergilemişlerdir (Şekil 4.39b ve Şekil 4.40b).

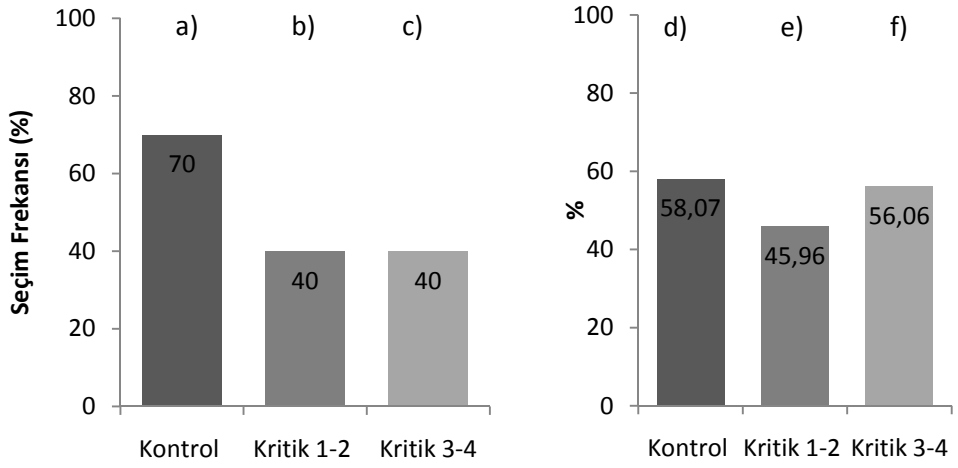
4.2.1.6. Üçgen ve beyaz zemin arasındaki ayırım

TEP uygulanarak ▲ (+) vs – (beyaz zemin) koşullarında▲'e eğitilen *F. cunicularia* işçileri eğitim koşullarında gerçekleştirilen testlerin (kontrol test 1-2) ardından, üçgene alternatif olarak sunulan yeni şekillerle 2 farklı koşulda (kritik test 1-2:▲vs▼, kritik test 3-4:▲ vs ▬ test edilmişlerdir. Testler öncesinde gerçekleştirilen 18 eğitim ziyareti süresince (3 blok) karıncaların doğru tercihlerinde görülen artış anlamlıdır (χ^2: 6.53, $P < 0.05$) (Şekil 4.41). İşçiler eğitim şartları ile yapılan kontrol testlerinde (kontrol testi 1-2) eğitildikleri uyaranı anlamlı bir şekilde tercih etmişlerdir (χ^2: 16, $P < 0.001$) (Şekil 4.42a). Buna rağmen kontrol testlerinde işçilerin 1 dakikalık test süresince iki kolda geçirdikleri zaman bakımından aralarında bir farklılık olmadığı

tespit edilmiştir (χ^2: 2.6, P > 0.05) (Şekil 4.42d). İşçiler, eğitildikleri üçgen ve yanına alternatif olarak sunulan ters üçgen (kritik test 1-2) ve yatay bar (kritik test 3-4) ile test edildiklerinde uyaranlar arasında bir ayırım yapamamıştır (üçgen vs ters üçgen: χ^2: 0.4, P > 0.05; üçgen vs yatay bar: χ^2: 0.4, P > 0.05) (Şekil 4.42b-c). Bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince iki kolda geçirdikleri zaman bakımından aralarında bir farklılık olmadığı tespit edilmiştir (üçgen vs ters üçgen: χ^2: 0.65, P > 0.05; üçgen vs yatay bar: χ^2: 1.46, P > 0.05;) (Şekil 4.42e-f).



Şekil 4.41. *F. cunicularia* işçilerinin 49°'lik görsel açı değerinde sunulan ▲(+) ve - (-) uyaranları ile yapılan eğitimlerdeki öğrenme eğrisi. Toplam 18 eğitim ziyareti 3 blok halinde gösterilmiştir. Eğitim süresince işçilerin doğru tercih oranlarında görülen artış anlamlıdır (χ^2: 6.53, P < 0.05).

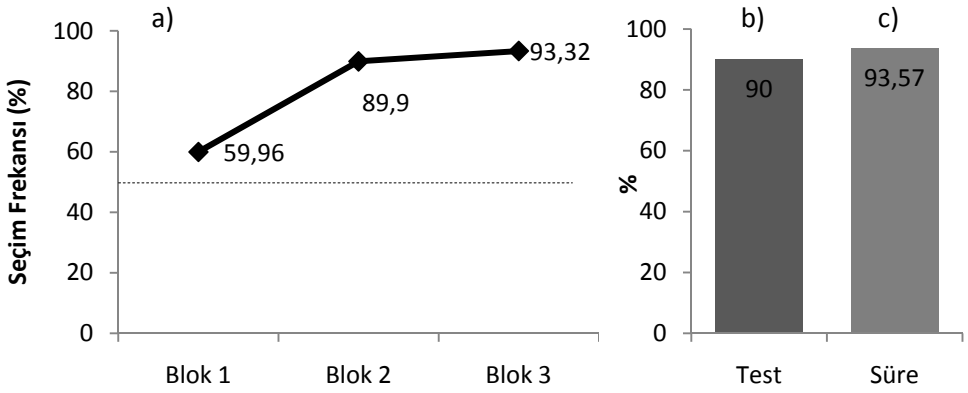


Şekil 4.42. *F. cunicularia* işçilerinin ▲(+) ve - (-) ayırımı deneyindeki **a)** kontrol testleri **b)** kritik test 1-2 **c)** kritik test 3-4'teki seçim frekansları ve **d-f)** bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreler (% olarak). İşçiler **a)** kontrol testlerinde eğitildikleri uyaranı anlamlı bir şekilde tercih etmişlerdir (χ^2 :16, P < 0.05). İşçiler **b)** 1 ve 2. kritik testlerde ve **c)** 3. ve 4. kritik testlerde uyaranlar arasında bir ayırım yapamamıştır (üçgen vs ters üçgen: χ^2: 0.4, P > 0.05; üçgen vs yatay bar: χ^2: 0.4, P > 0.05). İşçilerin tüm testlerde 1 dakikalık test süresince iki kolda geçirdikleri zaman bakımından aralarında bir farklılık olmadığı tespit edilmiştir [d)Kontrol testleri: χ^2: 2.6, P > 0.05; e) üçgen vs ters üçgen: χ^2: 0.65, P > 0.05; f) üçgen vs yatay bar: χ^2: 1.46, P > 0.05].

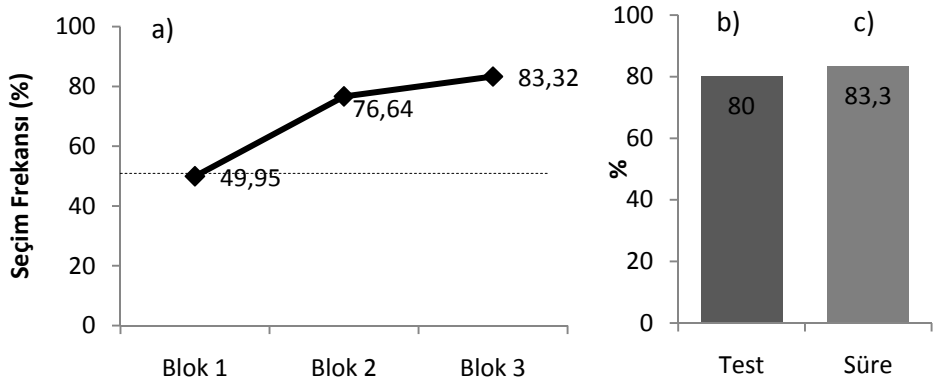
Elde edilen veriler, *F. cunicularia* işçilerinin siyah düz üçgene yanında alternatif uyaran olmadan eğitildiği koşulda siyah üçgene yönelebilmeyi öğrenebildiğini göstermektedir (Şekil 4.41). Eğitim ziyaretlerinin hemen ardından yapılan kontrol testlerinde de seçim frekansı dikkate alındığında başarılı olan işçiler farklı uyaranlarla test edildikleri kritik test koşullarında seçim frekansı ve "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreler dikkate alındığında bir ayırım başarısı sergilememiştir (Şekil 4.42).

4.2.1.7. Dikey ve Yatay bar düzenlemeleri

F. cunicularia işçileri, 35x45 boyutlarında barların genişliği 8 cm, frekansı 16.5º olan dikey (+) vs yatay (-) / yatay (+) vs dikey (-) bar düzenlemeleri arasındaki ayırım performanslarının belirlenebilmesi için 49°'lik G. A. değerinde ve 18'er eğitim ziyareti içeren eğitim koşullarında İEP ile bireysel olarak eğitilip, test edilmişlerdir. Bu eğitimlere ait öğrenme eğrileri ve seçim frekansları ve "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreye ilişkin test sonuçları Şekil 4.43. ve Şekil 4.44'de verilmiştir. Buna göre dikey (+) vs yatay (-) bar düzenlemeleri ile gerçekleştirilen18 eğitim ziyareti süresince (3 blok) işçilerin doğru tercih oranlarında görülen artış istatistiki olarak anlamlıdır (χ^2: 22.53, $P < 0.001$) (Şekil 4.43a). İşçilerin ilk ve son bloktaki doğru tercih oranları birbirinden istatistiki olarak farklıdır (Mann-Whitney U testi, U: 0.0, $P < 0.05$) (Şekil 4.41a). İşçiler eğitim şartları ile yapılan testlerde (+) uyaranı anlamlı bir şekilde tercih etmiştir. (χ^2: 6.4, $P < 0.025$) (Şekil 4.43b). İşçiler 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda daha fazla zaman geçirmiştir (χ^2: 75.93 $P < 0.001$) (Şekil 4.43c). Yatay (+) vs dikey (-) uyaranları ile gerçekleştirilen deneylerde de 18 eğitim ziyareti süresince işçilerin doğru tercih oranlarında görülen artış anlamlıdır (χ^2: 13.3, $P < 0.001$) (Şekil 4.44a) ve işçilerin ilk ve son bloktaki doğru tercih oranları istatistiki olarak birbirinden farklıdır (Mann-Whitney U testi, U: 3, $P < 0.05$) (Şekil 4.44a). İşçiler eğitim şartları ile yapılan testlerde (+) uyaranı anlamlı bir şekilde tercih etmiştir. (χ^2: 3.9, $P < 0.05$) (Şekil 4.44b). İşçiler 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda daha fazla zaman geçirmiştir (χ^2: 44.3, $P < 0.001$) (Şekil 4.44c).



Şekil 4.43. *F. cunicularia* işçilerinin 49°'lik görsel açı değerinde sunulan dikey (+) ve yatay (-) bar düzenlemeleri ile yapılan deneyde **a)** öğrenme eğrisi, **b)** testlerdeki seçim frekansı ve **c)** bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süre (% olarak). Toplam 18 eğitim ziyareti 3 blok halinde gösterilmiştir. Eğitim süresince işçilerin doğru tercih oranlarında görülen artış istatistiki olarak anlamlıdır (χ^2: 22.53, P < 0.001). İlk ve son blok arasındaki doğru tercih oranları farklıdır (Mann-Whitney U testi, U: 0.0, P < 0.05). Yapılan testlerde, işçiler "+" uyaranı istatistiki olarak anlamlı bir şekilde tercih etmiştir (χ^2: 6.4, P > 0.05). İşçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri zaman diğer kola geçirdikleri zamandan istatistiki olarak farklıdır (χ^2: 75.93, P < 0.001).



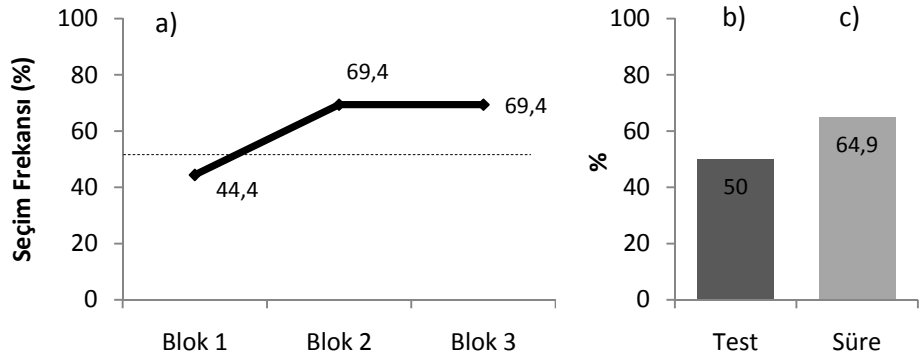
Şekil 4.44. *F. cunicularia* ışçılerının 49°'lık görsel açı değerında sunulan yatay (+) ve dıkey (-) bar düzenlemeleri ile yapılan deneyde **a)** öğrenme eğrisi, **b)** testlerdeki seçim frekansı ve **c)** bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süre (% olarak). Toplam 18 eğitim ziyareti 3 blok halinde gösterilmiştir. Eğitim süresince işçilerin doğru tercih oranlarında görülen artış istatistiki olarak anlamlıdır (χ^2: 13.3, P < 0.001). İlk ve son blok arasındaki doğru tercih oranları farklıdır (Mann-Whitney U testi, U: 3, P < 0.05). Yapılan testlerde, işçiler "+" uyaranı istatistiki olarak anlamlı bir şekilde tercih etmiştir (χ^2: 3.9, P > 0.05). İşçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri zaman diğer kola geçirdikleri zamandan istatistiki olarak farklıdır (χ^2: 44.3, P < 0.001).

Elde edilen veriler *F. cunicularia* işçilerinin 8 cm genişliğine ve 16.6º frekansa sahip dikey ve yatay bar düzenlemelerine eğitildiklerinde her iki uyaran arasında ayırım yapmayı başarılı bir şekilde öğrendiklerini göstermektedir (Şekil 4.43a ve Şekil 4.44a).

Eğitim ziyaretlerinin hemen ardından yapılan kontrol testleri de işçilerin seçim frekansları ve "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreler dikkate alındığında bir ayırım başarı sergilediklerini desteklemektedir (Şekil 4.43b ve Şekil 44b).

4.2.1.8. Yeşil üçgen ve beyaz üçgen arasında ayırım

F. cunicularia işçileri, ▲ (+) vs △ (-) uyaranları arasındaki ayırım performanslarının belirlenebilmesi için 49°'lik G. A. değerinde ve 18'er eğitim ziyareti içeren eğitim koşullarında İEP ile bireysel olarak eğitilip, test edilmişlerdir. Bu eğitimlere ait öğrenme eğrileri ve seçim frekansları ve "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreye ilişkin test sonuçları Şekil 4.45.'de verilmiştir. Buna göre 18 eğitim ziyareti süresince (3 blok) işçilerin doğru tercih oranlarında görülen artış istatistiki olarak anlamlıdır (χ^2: 5.24, $P < 0.025$) (Şekil 4.45a). İşçilerin ilk ve son bloktaki doğru tercih oranları birbirinden istatistiki olarak farklıdır (Mann-Whitney U testi, U: 5.5, $P < 0.05$) (Şekil 4.45a). Ancak eğitim şartları ile yapılan testlerde işçiler iki uyaran arasında anlamlı bir tercih yapamamıştır (% 50 doğru seçim) (Şekil 4.45b). Buna rağmen testlerde, işçiler 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda daha fazla zaman geçirmiştir (χ^2: 8.88, $P < 0.001$) (Şekil 4.45c).



Şekil 4.45. *F. cunicularia* işçilerinin 49°'lik görsel açı değerinde sunulan ▲(+) ve △(-) uyaranları ile yapılan deneyde **a)** öğrenme eğrisi, **b)** testlerdeki seçim frekansı ve **c)** bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süre (% olarak). Toplam 18 eğitim ziyareti 3 blok halinde gösterilmiştir. Eğitim süresince işçilerin doğru tercih oranlarında görülen artış istatistiki olarak anlamlıdır (χ^2: 5.44, $P < 0.025$). İlk ve son blok arasındaki doğru tercih oranları farklıdır (Mann-Whitney U testi, U: 5.5, $P < 0.05$). Yapılan testlerde, karıncaların uyaranlar arasında anlamlı bir tercih yapamadıkları tespit edilmiştir (% 50 doğru seçim). İşçiler 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda daha fazla zaman geçirmişlerdir (χ^2: 8.8, $P < 0.001$).

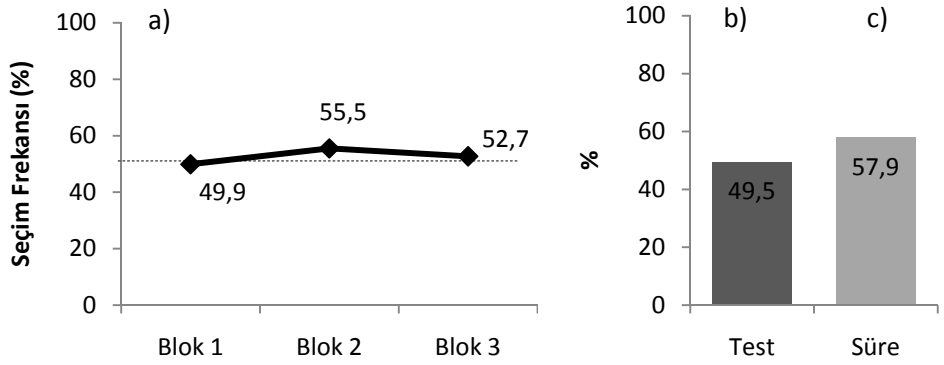
Öğrenme eğrileri dikkate alındığında elde edilen veriler, *F. cunicularia* işçilerinin yeşil üçgen ve beyaz üçgen arasında ayırım yapmayı öğrenebildiklerini göstermektedir (Şekil 4.45a). Bunun yanında eğitim ziyaretlerinin hemen ardından yapılan testlerde hem seçim frekansı hem de "+" kolda geçirdikleri süre dikkate alındığında işçiler başarısız bir performans sergilemişlerdir (Şekil 45b).

4.2.2. *Formica cunicularia* deney sonuçları (Loş ışıkta)

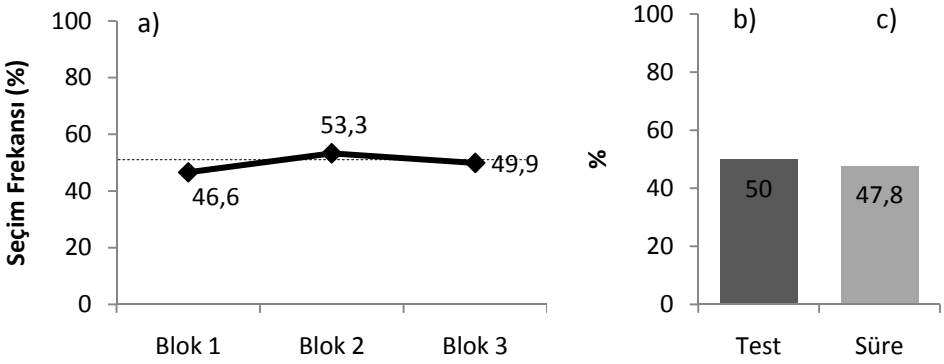
4.2.2.1. Düz üçgen ve ters üçgen arasında ayırım

F. cunicularia işçileri, sahip oldukları çevresel özellikler (kenar oriyentasyonu ve keskin noktaların sayısı) bakımından birbirine benzerlik gösterse de bu özelliklerin şekil üzerindeki konumları bakımından farklılık gösteren ▲(+) vs ▼(-) / ▼ (+) vs ▲(-) uyaranları arasındaki ayırım performanslarının loş ışık altında belirlenmesi için 49°'lik G. A. değerinde ve 18'er eğitim ziyareti içeren eğitim koşullarında İEP ile bireysel olarak eğitilip, test edilmişlerdir. Bu eğitimlere ait öğrenme eğrileri, seçim frekansları ve "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreye ilişkin test sonuçları Şekil 4.46. ve Şekil 4.47.' de verilmiştir. Buna göre loş ışık altında ▲(+) vs▼(-) uyaranları ile gerçekleştirilen deneylerde 18 eğitim ziyareti süresince (3 blok) işçilerin doğru tercih oranlarında anlamlı bir artış görülmemiştir (χ^2: 0.1, $P > 0.05$) (Şekil 4.46a). İşçilerin ilk ve son bloktaki doğru tercih oranları da istatistiki olarak birbirinden farklı değildir (Mann-Whitney U testi, U: 16, $P > 0.05$) (Şekil 4.46a). İşçiler eğitim şartları ile yapılan testlerde de iki uyaran arasında anlamlı bir tercih yapamamıştır (% 50 doğru seçim) (Şekil 4.46b). Testlerde, işçilerin 1 dakikalık test süresince iki kolda geçirdikleri zaman bakımından aralarında anlamlı bir fark olmadığı tespit edilmiştir (χ^2: 2.4, $P > 0.05$) (Şekil 4.46c). Loş ışık altında ▼(+) vs ▲(-) uyaranları ile gerçekleştirilen deneylerde de 18 eğitim ziyareti süresince işçilerin doğru tercih oranlarında anlamlı bir artış görülmemiştir (χ^2: 0.133, $P > 0.05$) (Şekil 4.47a). İşçilerin ilk ve son bloktaki doğru tercih oranları istatistiki olarak birbirinden farklı değildir (Mann-Whitney U testi, U: 10, $P > 0.05$) (Şekil 4.47a). Bir önceki test sonuçlarında olduğu gibi eğitim şartları ile yapılan testlerde işçiler iki uyaran arasında anlamlı bir tercih yapamamıştır (% 50 doğru tercih) (Şekil 4.47b). Testlerde, işçilerin 1 dakikalık test süresince iki kolda geçirdikleri

zaman bakımından aralarında bir farklılık olmadığı tespit edilmiştir (χ^2: 0.1936, P > 0.05) (Şekil 4.47c).



Şekil 4.46. *F. cunicularia* işçilerinin loş ışık altında 49°'lik görsel açı değerinde sunulan ▲(+) vs ▼(-) uyaranları ile yapılan deneyde **a)** öğrenme eğrisi, **b)** testlerdeki seçim frekansı ve **c)** bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süre (% olarak). Toplam 18 eğitim ziyareti 3 blok halinde gösterilmiştir. Eğitim süresince işçilerin doğru tercih oranlarında anlamlı bir artış görülmemiştir (χ^2: 0.1, P > 0.05). İlk ve son blok arasındaki doğru tercih oranları farklı değildir (Mann-Whitney U testi, U: 16, P > 0.05). Yapılan testlerde, karıncaların uyaranlar arasında anlamlı bir tercih yapamadıkları tespit edilmiştir (% 50 doğru seçim). Testlerde, işçilerin 1 dakikalık test süresince iki kolda geçirdikleri zaman bakımından aralarında bir farklılık olmadığı tespit edilmiştir (χ^2: 2.4, P > 0.05).



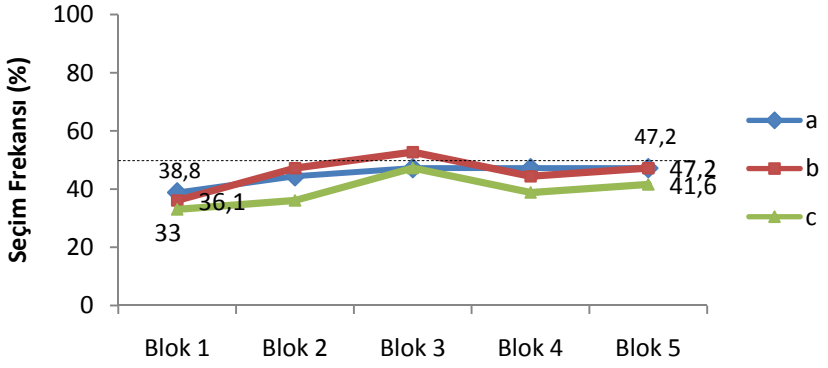
Şekil 4.47. *F. cunicularia* işçilerinin loş ışık altında 49°'lik görsel açı değerinde sunulan ▼(+) vs ▲ (-) uyaranları ile yapılan deneyde **a)** öğrenme eğrisi, **b)** testlerdeki seçim frekansı ve **c)** bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süre (% olarak). Toplam 18 eğitim ziyareti 3 blok halinde gösterilmiştir. Eğitim süresince işçilerin doğru tercih oranlarında anlamlı bir artış görülmemiştir (χ^2: 0.133, P > 0.05). İlk ve son blok arasındaki doğru tercih oranları farklı değildir (Mann-Whitney U testi, U: 10, P > 0.05). Yapılan testlerde, karıncaların uyaranlar arasında anlamlı bir tercih yapamadıkları tespit edilmiştir (% 50 doğru seçim). Testlerde, işçilerin 1 dakikalık test süresince iki kolda geçirdikleri zaman bakımından aralarında bir farklılık olmadığı tespit edilmiştir (χ^2: 0.1936, P > 0.05).

Loş ışık altında gerçekleştirilen deneylerde öğrenme eğrileri ve testlerden elde edilen veriler, *F. cunicularia* işçilerinin düz ve ters üçgenler arasında ayırım yapmayı öğrenemediklerini göstermektedir (Şekil 4.46 ve Şekil 4.47).

4.2.3. *Camponotus aethiops* deney sonuçları (Parlak ışıkta)

4.2.3.1. Yatay ve dikey bar arasında ayırım

C. aethiops işçileri, çakışan alan miktarı düşük (%25) ve yatay ve dikey yönde bilateral simetri özelliği gösteren ◧ (+) vs ▬ (-) / ▬ (-) vs ◧ (+) uyaranları arasındaki ayırım performanslarının belirlenmesi, bu ayırım performansları için gerekli görsel açı değerlerinin ve uyaranlara yönelik olası spontan tercihlerin tespit edilebilmesi için farklı görsel açı (G.A: 15 ve 30°) değerlerinde ve 30'ar eğitim ziyareti içeren eğitim koşullarında İEP ile bireysel olarak eğitilmişlerdir. Her bir koşul için tüm deney süresince kaydedilen 30 eğitim ziyaretine ait öğrenme eğrileri Şekil 4.48.'da verilmiştir. Her bir koşul için eğitim süresince (5 blok) karıncaların doğru tercih oranlarında anlamlı bir artış görülmemiştir [G. A: 15°, yatay bar (+) vs dikey bar (-); χ^2: 0.11, P > 0.05; G. A: 30°, yatay bar (+) vs dikey bar (-); χ^2: 0.11, P > 0.05; G. A: 30°, dikey bar (+) vs yatay bar (-); χ^2: 1, P > 0.05, Şekil 4.48a-c]. İlk ve son bloklardaki doğru tercihler arasında da istatistiki olarak anlamlı bir fark tespit edilmediğinden, işçiler eğitim sonunda test edilmemiştir [G. A: 15°, yatay bar (+) vs dikey bar (-); Mann-Whitney U testi, U: 13, P > 0.05; G. A: 30°, yatay bar (+) vs dikey bar (-); Mann-Whitney U testi, U: 8.5, P > 0.05; G. A: 30°, dikey bar (+) vs yatay bar (-); Mann-Whitney U testi, U: 12.5, P > 0.05, Şekil 4.48a-c].

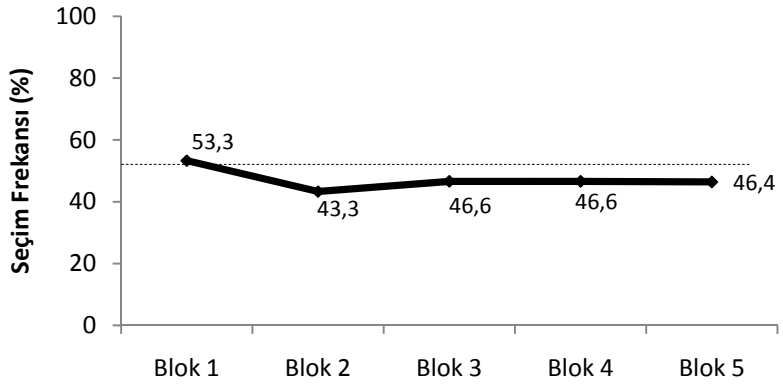


Şekil 4.48. *C. aethiops* işçilerinin farklı görsel açı değerlerinde sunulan ◧ (+) vs ▬ (-) / ▬ (+) vs ◧ (-) modelleri ile yapılan eğitimlerdeki öğrenme eğrileri. Her bir koşul için gerçekleştirilen 30 ziyaretlik eğitim 5 blok halinde gösterilmiştir. 6'şar ziyaretlik 5 blok süresince işçilerin doğru tercih oranlarında anlamlı bir artış görülmemiştir. İlk ve son bloklar arasında doğru tercihler bakımından istatistiki olarak anlamlı bir fark tespit edilmemiştir . **a)** G. A: 15°, yatay bar (+) vs dikey bar (-); χ^2: 0.11, P > 0.05; Mann-Whitney U testi, U: 13, P > 0.05. **b)** G. A: 30°, yatay bar (+)vs dikey bar (-); χ^2: 0.11, P > 0.05; Mann-Whitney U testi, U: 8.5, P > 0.05. **c)** G. A: 30°, dikey bar (+) vs yatay bar (-); χ^2: 1, P > 0.05; Mann-Whitney U testi, U: 12.5, P > 0.05.

Elde edilen veriler, *C. aethiops* işçilerinin yatay ve dikey barlar arasında ayırım yapmayı öğrenemediklerini, farklı görsel açı değerlerinin bu ayırım performanslarında bir etkisinin olmadığını göstermiştir. Aynı zamanda, uyaranların "+" ya da "-" olarak sunulmasının işçilerin ayırım performanslarını değiştirmediği dolayısı ile işçilerin yatay ve dikey barlara yönelik herhangi bir spontan tercihlerinin olmadığı ortaya çıkarılmıştır (Şekil 4.48).

4.2.3.2. Üçgen ve yatay bar arasında ayırım

C. aethiops işçileri, siyah alan yoğunlukları özellikle uyaranların alt bölgesinde farklılık gösteren ve kenar oriyentasyonu ve keskin noktaların sayısı gibi çevresel özellikleri birbirinden farklı ▲(+) vs ▬ (-) uyaranları arasındaki ayırım performanslarının belirlenmesi için 58°'lik G. A. değerinde ve 30 eğitim ziyareti içeren eğitim koşullarında bireysel olarak İEP ile eğitilmişlerdir. Tüm deney süresince kaydedilen 30 eğitim ziyaretine ait öğrenme eğrisi Şekil 4.49.'da verilmiştir. Eğitim süresince (5 blok) karıncaların doğru tercih oranlarında anlamlı bir artış görülmemiştir (χ^2: 0.133, P > 0.05). İlk ve son bloklardaki doğru tercihler arasında da istatistiki olarak anlamlı bir fark tespit edilmediğinden, işçiler eğitim sonunda test edilmemiştir (Mann-Whitney U testi, U: 8.5, P > 0.05).



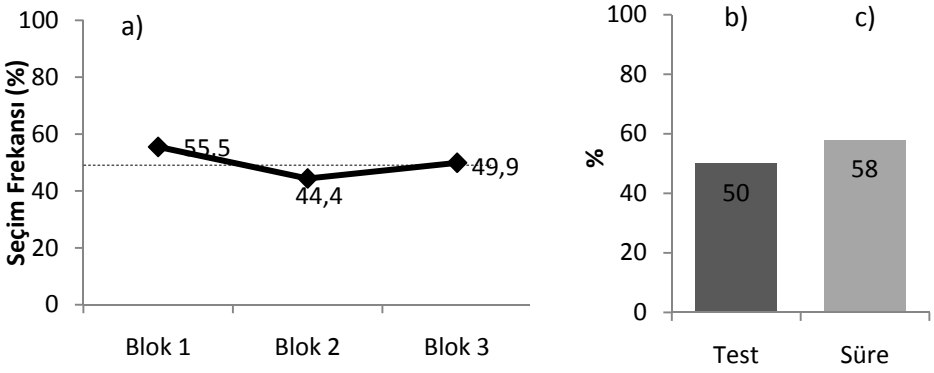
Şekil 4.49. *C. aethiops* işçilerinin farklı görsel açı değerlerinde ▲(+) vs ▬ (-) uyaranları ile yapılan eğitime ait öğrenme eğrisi. 30 ziyaretlik eğitim 5 blok halinde gösterilmiştir. 6'şar ziyaretlik 5 blok süresince işçilerin doğru tercih oranlarında anlamlı bir artış görülmemiştir (χ^2: 0.133, P > 0.05). İlk ve son bloklar arasında doğru tercihler bakımından istatistiki olarak anlamlı bir fark tespit edilmemiştir (Mann-Whitney U testi, U: 8.5, P > 0.05].

Elde edilen veriler, *C. aethiops* işçilerinin üçgen ve yatay bar arasında ayırım yapmayı öğrenemediklerini, farklı görsel açı değerlerinin bu ayırım performanslarında bir etkisinin olmadığını göstermiştir. Aynı zamanda, uyaranların "+" ya da "-" olarak sunulmasının işçilerin ayırım performanslarını değiştirmediği dolayısı ile işçilerin üçgen ve dikey bara yönelik herhangi bir spontan tercihinin olmadığı ortaya çıkarılmıştır (Şekil 4.49).

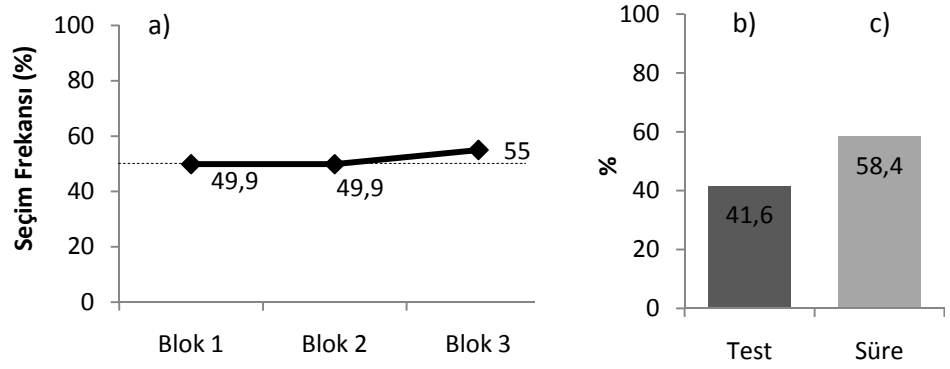
4.2.3.4. Düz üçgen ve ters üçgen arasında ayırım

C. aethiops işçileri, sahip oldukları çevresel özellikler (kenar oriyentasyonu ve keskin noktaların sayısı) bakımından birbirine benzerlik gösterse de bu özelliklerin şekil üzerindeki konumları bakımından farklılık gösteren ▲(+) vs ▼(-) / ▼ (+) vs ▲(-) uyaranları arasındaki ayırım performanslarının belirlenmesi ve uyaranlara yönelik olası spontan tercihlerin ortaya konulabilmesi için 49°'lik G. A. değerinde ve 18'er eğitim ziyareti içeren eğitim koşullarında İEP ile bireysel olarak eğitilip, test edilmişlerdir. Bu eğitimlere ait öğrenme eğrileri, seçim frekansları ve "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreye ilişkin test sonuçları Şekil 4.50. ve Şekil 4.51.' da verilmiştir. Buna göre ▲(+) vs▼(-) uyaranları ile gerçekleştirilen deneylerde 18 eğitim ziyareti süresince (3 blok) işçilerin doğru tercih oranlarında anlamlı bir artış görülmemiştir (χ^2: 2.7, $P > 0.05$) (Şekil 4.50a). İşçilerin ilk ve son bloktaki doğru tercih oranları arasında istatistiki olarak anlamlı bir fark bulunmamaktadır (Mann-Whitney U testi, U: 13, $P > 0.05$) (Şekil 4.50a). Eğitim şartları ile yapılan testlerde de işçiler iki uyaran arasında anlamlı bir tercih yapamamıştır (% 50 doğru tercih) (Şekil 4.50b). Testlerde, işçilerin 1 dakikalık test süresince iki kolda geçirdikleri zaman bakımından da aralarında bir fark olmadığı tespit edilmiştir (χ^2:3.10, $P > 0.05$) (Şekil 4.50c). ▼(+) vs ▲(-) uyaranları ile gerçekleştirilen deneylerde de 18 eğitim ziyareti süresince işçilerin doğru tercih oranlarında anlamlı bir artış görülmemiştir (χ^2: 0.44, $P > 0.05$) (Şekil 4.51a) ve işçilerin ilk ve son bloktaki doğru tercih oranları da istatistikî olarak birbirinden farklı değildir (Mann-Whitney U testi, U: 14, $P > 0.05$) (Şekil 4.51a). Bir önceki test sonuçlarında olduğu gibi eğitim şartları ile yapılan testlerde işçiler iki uyaran arasında anlamlı bir tercih yapamamıştır (χ^2: 0.33, $P > 0.05$) (Şekil 4.51b). Testlerde, işçilerin 1 dakikalık

test süresince iki kolda geçirdikleri zaman bakımından aralarında bir farklılık olmadığı tespit edilmiştir (χ^2: 5.38, P > 0.05) (Şekil 4.51c).



Şekil 4.50. *C. aethiops* işçilerinin 49°'lik görsel açı değerinde sunulan ▲(+) ve ▼(-) uyaranları ile yapılan deneyde **a)** öğrenme eğrisi, **b)** testlerdeki seçim frekansı ve **c)** bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süre (% olarak). Toplam 18 eğitim ziyareti 3 blok halinde gösterilmiştir. Eğitim süresince işçilerin doğru tercih oranlarında görülen artış istatistiki olarak anlamlı değildir (χ^2: 2.7, P > 0.05). İlk ve son blok arasındaki doğru tercih oranları birbirinden farklı değildir (Mann-Whitney U testi, U: 13, P > 0.05). Yapılan testlerde, karıncaların uyaranlar arasında anlamlı bir tercih yapamadıkları tespit edilmiştir (% 50 doğru tercih). İşçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri zaman diğer kola geçirdikleri zamandan istatistiki olarak farklı değildir (χ^2: 3.10, P > 0.05).

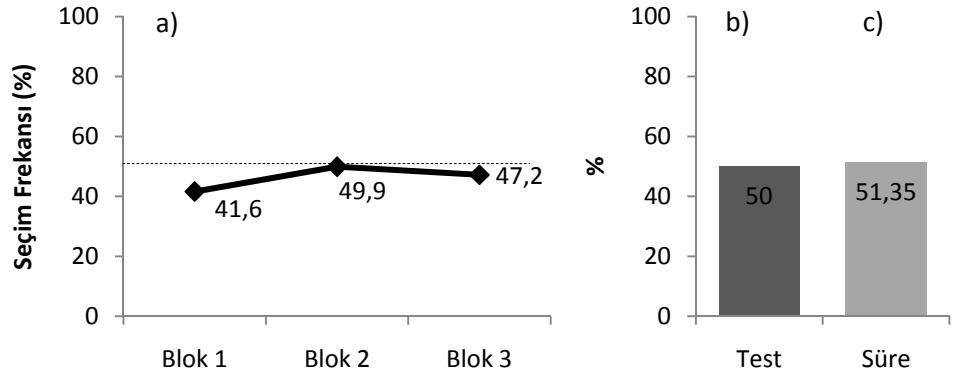


Şekil 4.51. *C. aethiops* işçilerinin 49°'lik görsel açı değerinde sunulan ▼(+) ve ▲(-) uyaranları ile yapılan deneyde **a)** öğrenme eğrisi, **b)** testlerdeki seçim frekansı ve **c)** bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süre (% olarak). Toplam 18 eğitim ziyareti 3 blok halinde gösterilmiştir. Eğitim süresince işçilerin doğru tercih oranlarında görülen artış istatistiki olarak anlamlı değildir (χ^2: 0.44, P > 0.05). İlk ve son blok arasındaki doğru tercih oranları farklı değildir (Mann-Whitney U testi, U: 14, P > 0.05). Yapılan testlerde, karıncaların uyaranlar arasında anlamlı bir tercih yapamadıkları tespit edilmiştir (χ^2: 0.33, P > 0.05). İşçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri zaman diğer kola geçirdikleri zamandan istatistiki olarak farklı değildir (χ^2: 5.38, P > 0.05).

Öğrenme eğrileri ve testlerden elde edilen veriler, *C. aethiops* işçilerinin düz ve ters üçgenler arasında ayırım yapmayı öğrenemediklerini göstermektedir (Şekil 4.50 ve Şekil 4.51).

4.2.3.5. Üçgen ve beyaz zemin arasındaki ayırım

TEP uygulanarak ▲ (+) vs – koşullarında ▲'e eğitilen *C. aethiops* işçileri eğitim koşullarında test edilmiştir. Eğitim koşullarında gerçekleştirilen kontrol testlerinin ardından eğitilmiş oldukları uyaran olan üçgene alternatif olarak sunulacak yeni şekillerle 2 farklı koşulda (kritik test 1-2:▲vs▼, kritik test 3-4:▲vs▬) gerçekleştirilmesi planlanan kritik testler, işçilerin üçgen ve beyaz zemin arasında başarılı bir öğrenme ve ayırım performansı sergilememeleri nedeni ile gerçekleştirilmemiştir. Buna göre testler öncesinde gerçekleştirilen 18 eğitim ziyareti süresince (3 blok) işçilerin doğru tercihlerinde görülen artış anlamlı değildir (χ^2: 0.1, P > 0.05) (Şekil 4.52a). İşçilerin ilk ve son bloktaki doğru tercih oranları birbirinden istatistiki olarak farklı değildir (Mann-Whitney U testi, U: 14, P > 0.05) (Şekil 4.52a). İşçiler eğitim şartları ile yapılan kontrol testlerinde (kontrol testi 1-2) de eğitildikleri uyaranı anlamlı bir şekilde tercih etmemişlerdir (% 50 doğru seçim) (Şekil 4.52b). Ayrıca kontrol testlerinde işçilerin 1 dakikalık test süresince iki kolda geçirdikleri zaman bakımından aralarında bir farklılık olmadığı tespit edilmiştir (χ^2: 0.07, P > 0.05) (Şekil 4.52c).



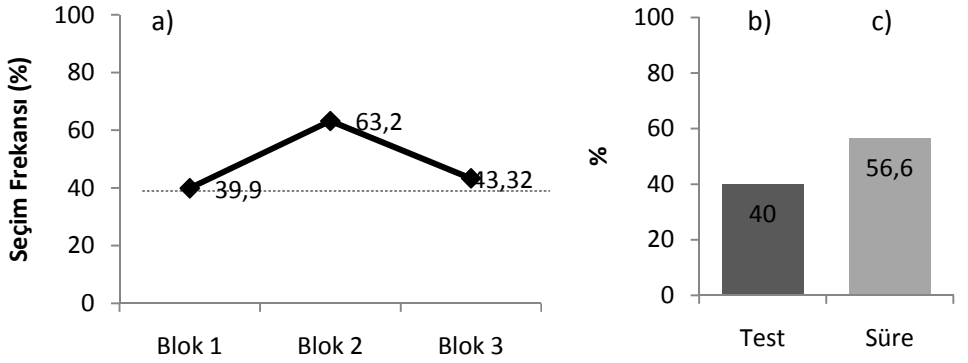
Şekil 4.52. *C. aethiops* işçilerinin 49°'lik görsel açı değerinde sunulan ▲(+) ve - (-)uyaranları ile yapılan deneyde **a)** öğrenme eğrisi, **b)** testlerdeki seçim frekansı ve **c)** bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süre (% olarak). Toplam 18 eğitim ziyareti 3 blok halinde gösterilmiştir. Eğitim süresince işçilerin doğru tercih oranlarında görülen artış istatistiki olarak anlamlı değildir (χ^2: 0.1, P > 0.05). İlk ve son blok arasındaki doğru tercih oranları farklı değildir (Mann-Whitney U testi, U: 14, P > 0.05). Yapılan testlerde, işçilerin uyaranlar arasında anlamlı bir tercih yapamadıkları tespit edilmiştir (% 50 doğru seçim). İşçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri zaman diğer kola geçirdikleri zamandan istatistiki olarak farklı değildir (χ^2: 0.07, P > 0.05.

Öğrenme eğrileri ve testlerden elde edilen edilen veriler, *C. aethiops* işçilerinin ters ve düz üçgenler arasında ayırım yapmayı öğrenemediklerini göstermektedir (Şekil 4.52).

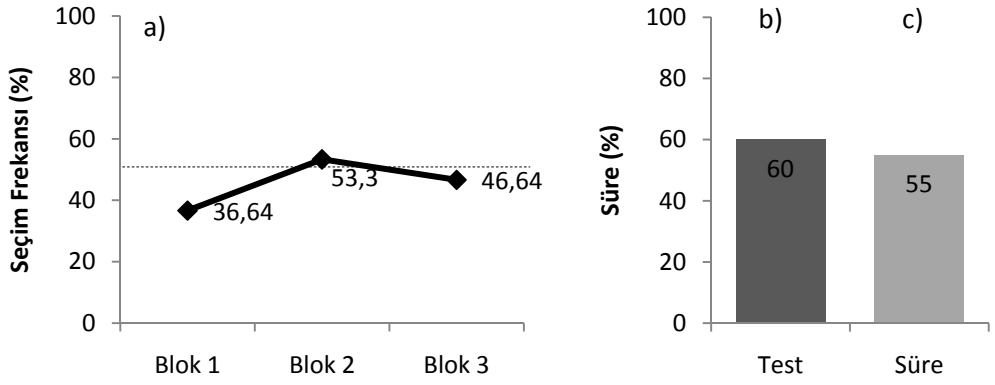
4.2.4. Camponotus *aethiops* deney sonuçları (Loş ışıkta)

4.2.4.1. Düz üçgen ve ters üçgen arasında ayırım

C. aethiops işçileri, loş ışık altında, sahip oldukları çevresel özellikler (kenar oriyentasyonu ve keskin noktaların sayısı) bakımından birbirine benzerlik gösterse de bu özelliklerin şekil üzerindeki konumları bakımından farklılık gösteren ▲(+) vs ▼(-) / ▼ (+) vs ▲(-) uyaranları arasındaki ayırım performanslarının belirlenmesi ve uyaranlara yönelik olası spontan tercihlerin ortaya konulabilmesi için 49°'lik G. A. değerinde ve 18'er eğitim ziyareti içeren eğitim koşullarında İEP ile bireysel olarak eğitilip, test edilmişlerdir. Bu eğitimlere ait öğrenme eğrileri, seçim frekansları ve "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreye ilişkin test sonuçları Şekil 4.53 ve Şekil 4.54.' de verilmiştir. Buna göre ▲(+) vs▼(-) uyaranları ile gerçekleştirilen deneylerde 18 eğitim ziyareti süresince (3 blok) işçilerin doğru tercih oranlarında anlamlı bir artış görülmemiştir (χ^2: 0.533, $P > 0.05$) (Şekil 4.53a). İşçilerin ilk ve son bloktaki doğru tercih oranları arasında istatistiki olarak anlamlı bir fark bulunmamaktadır (Mann-Whitney U testi, U: 10.5, $P > 0.05$) (Şekil 4.53a). Eğitim şartları ile yapılan testlerde de işçiler iki uyaran arasında anlamlı bir tercih yapamamıştır (χ^2:0.4, $P > 0.05$) (Şekil 4.53b). Testlerde, işçilerin 1 dakikalık test süresince iki kolda geçirdikleri zaman bakımından da aralarında bir fark olmadığı tespit edilmiştir (χ^2:1.74, $P > 0.05$) (Şekil 4.53c). ▼(+) vs ▲(-) uyaranları ile gerçekleştirilen deneylerde de 18 eğitim ziyareti süresince işçilerin doğru tercih oranlarında anlamlı bir artış görülmemiştir (χ^2: 0.133, $P > 0.05$) (Şekil 4.54a) ve işçilerin ilk ve son bloktaki doğru tercih oranları da istatistikî olarak birbirinden farklı değildir (Mann-Whitney U testi, U: 8, $P > 0.05$) (Şekil 4.54a). Bir önceki test sonuçlarında olduğu gibi eğitim şartları ile yapılan testlerde işçiler iki uyaran arasında anlamlı bir tercih yapamamıştır (χ^2: 0.4, $P > 0.05$) (Şekil 4.54b). Testlerde, işçilerin 1 dakikalık test süresince iki kolda geçirdikleri zaman bakımından aralarında bir farklılık olmadığı tespit edilmiştir (χ^2: 0.44, $P > 0.05$) (Şekil 4.54c).



Şekil 4.53. *C. aethiops* işçilerinin 49°'lik görsel açı değerinde sunulan ▲(+) ve▼(-) uyaranları ile yapılan deneyde **a)** öğrenme eğrisi, **b)** testlerdeki seçim frekansı ve **c)** bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süre (% olarak). Toplam 18 eğitim ziyareti 3 blok halinde gösterilmiştir. Eğitim süresince işçilerin doğru tercih oranlarında görülen artış istatistiki olarak anlamlı değildir (χ^2: 0.533, P > 0.05). İlk ve son blok arasındaki doğru tercih oranları farklı değildir (Mann-Whitney U testi, U: 10.5, P > 0.05). Yapılan testlerde, işçilerin uyaranlar arasında anlamlı bir tercih yapamadıkları tespit edilmiştir (χ^2:0.4, P > 0.05). İşçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri zaman diğer kola geçirdikleri zamandan istatistiki olarak farklı değildir (χ^2: 1.74, P > 0.05).



Şekil 4.54. *C. aethiops* işçilerinin 49°'lik görsel açı değerinde sunulan ▼(+) ve ▲ (-) uyaranları ile yapılan deneyde **a)** öğrenme eğrisi, **b)** testlerdeki seçim frekansı ve **c)** bu testlerde işçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süre (% olarak). Toplam 18 eğitim ziyareti 3 blok halinde gösterilmiştir. Eğitim süresince işçilerin doğru tercih oranlarında görülen artış istatistiki olarak anlamlı değildir (χ^2: 0.133, P > 0.05). İlk ve son blok arasındaki doğru tercih oranları farklı değildir (Mann-Whitney U testi, U: 8, P > 0.05). Yapılan testlerde, işçilerin uyaranlar arasında anlamlı bir tercih yapamadıkları tespit edilmiştir (χ^2:0.4, P > 0.05). İşçilerin 1 dakikalık test süresince "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri zaman diğer kola geçirdikleri zamandan istatistiki olarak farklı değildir (χ^2: 0.44, P > 0.05).

Loş ışık altında gerçekleştirilen deneylerde öğrenme eğrileri ve testlerden elde edilen veriler, *C. aethiops* işçilerinin düz ve ters üçgenler arasında ayırım yapmayı öğrenemediklerini göstermektedir (Şekil 4.53 ve Şekil 4.54).

4. 3. Morfometrik Ölçümler

F. cunicularia ve *C. aethiops* işçilerinin bileşik gözlerinin çözünürlük ve duyarlılık kapasitelerinin belirlenebilmesi, vücut büyüklüğü, baş büyüklüğü gibi çeşitli morfometrik verilerin karıncaların bileşik gözleri ile ilişkilerinin ortaya konulabilmesi ve aktivasyon ritimleri farklılık gösteren bu iki türün görsel netlikleri bakımından karşılaştırılabilmesi için yapılan morfolojik ölçümler için her iki türe ait işçilerin bileşik gözlerinden hazırlanan preparatlar ve sek materyal haline getirilmiş işçilerden mikroskopta yapılan morfometrik ölçümler sonucu elde edilen sonuçlar (ortalama değerler) Tablo 4.1'de verilmiştir.

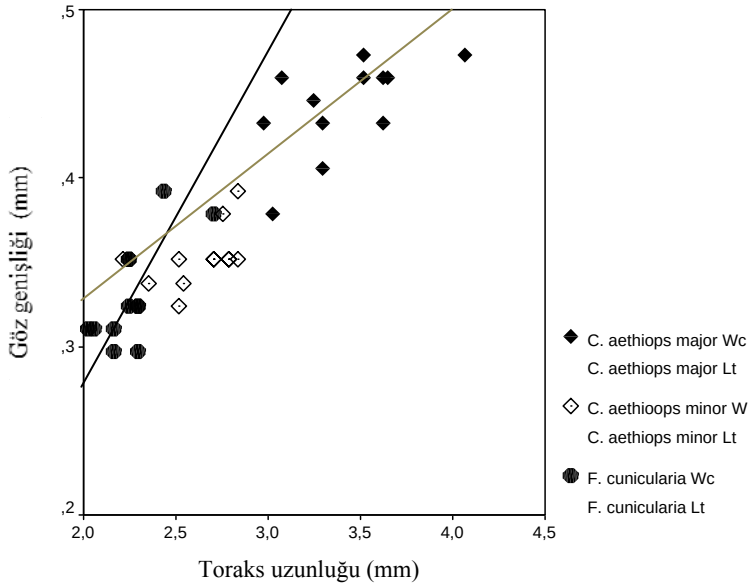
Tablo 4.1. *F. cunicularia* ve *C. aethiops* işçilerinde morfometrik ölçüm değerleri. Tüm değerler ortalama olarak verilmiştir. Lc: Bileşik göz uzunluğu (mm), Wc: bileşik göz genişliği (mm), X: iki göz arası mesafe (mm), Wh: baş genişliği (mm), Lh: baş uzunluğu (mm), Lt: toraks uzunluğu (mm), N: ommatidyum sayısı, D: ommatidyum çapı (µm), ΔΦ: ommatidyumlar arası açı (radyan), A: göz yüzey alanı (mm^2), n: birim alana ($1mm^2$) düşen ommatidyum sayısı, P: göz parametresi (D x ΔΦ).

	Lc	**Wc**	**X**	**Wh**	**Lh**	**Lt**	**N**	**D**	**ΔΦ**	**A**	**n**	**P**
F.cunicularia	0,486	0,332	0,877	1,355	1,551	2,266	701	16	5,85	0,1274	5504	1,60
C. aethiops (minör)	0,427	0,352	0,916	1,278	1,682	2,628	357	18,5	8,17	0,1193	2991	2,68
C. aethiops (majör)	0,544	0,441	1,729	2,504	2,640	3,413	417	20,3	7,55	0,1927	2164	2,63

4.3.1. Göz büyüklüğü (Lc ve Wc)

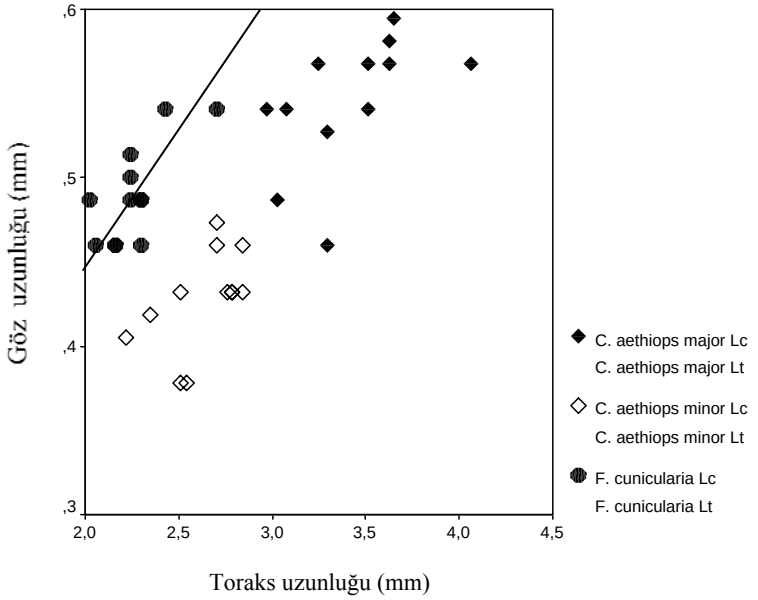
Her iki türe ait işçilerin bileşik göz büyüklüklerinin belirlenmesi amacıyla her bir birey için maksimum göz uzunluğu (Lc) ve maksimum göz genişliği (Wc) değerleri ölçülmüştür (Şekil 4.59). Hazırlanan göz preparatlarından çekilen resimlere ait veriler *C. aethiops* türüne ait majör işçilerin, minör işçiler ve *F. cunicularia* işçileri ile karşılaştırıldığında daha büyük gözlere sahip olduğunu göstermiştir (Tablo 4.1). Bu veriler vücut büyüklükleri ile karşılaştırıldığında, diurnal tür olan *F. cunicularia* işçilerinin göz genişliğinin vücut büyüklüğü ile orantılı olarak artış gösterdiği tespit edilmiştir (Pearson R: 0.706, $P < 0.01$) (Şekil 4.55). *C. aethiops*'ta ise minör işçilerin

göz genişliği ile vücut büyüklüğü arasında bir ilişki yok iken (Pearson R: 0.510, P > 0.05) (Şekil 4.55), majör işçilerde işçilerinin göz genişliğinin vücut büyüklüğü ile orantılı olarak artış gösterdiği tespit edilmiştir (Pearson R: 0.585, P < 0.05) (Şekil 4.55).



Şekil 4. 55. *F. cunicularia* ve *C. aethiops* işçilerinde toraks uzunluğu (Lt) ve göz genişliği (Wc) arasındaki ilişki. *F. cunicularia:* Pearson R: 0.706, P < 0.01; *C. aethiops* minör: Pearson R: 0.510, P > 0.05; *C. aethiops* majör*:* Pearson R: 0.585, P < 0.05.

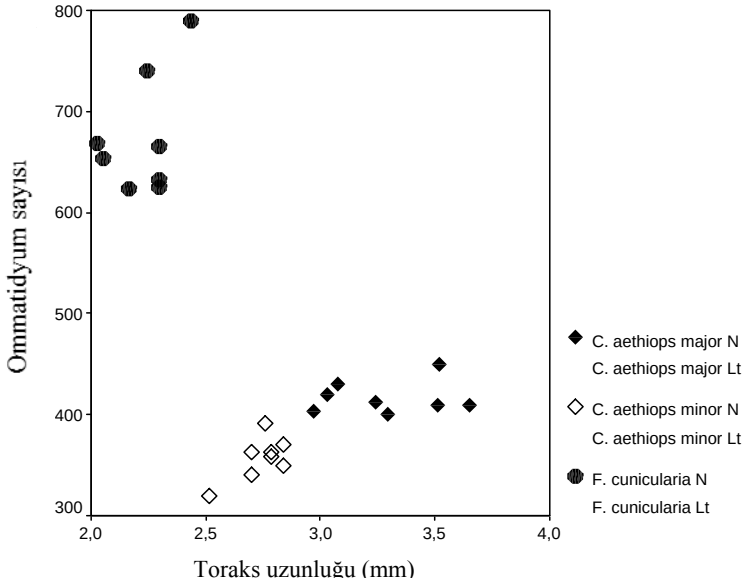
Diğer yandan *F. cunicularia* işçilerinin göz uzunluğunun vücut büyüklüğü ile orantılı olarak artış gösterdiği tespit edilirken (Pearson R: 0.685, P < 0.01). *C. aethiops*'ta ise hem minör hem de majör işçilerde işçilerin göz uzunluğu ile vücut büyüklüğü arasında bir ilişki tespit edilmemiştir (minör: Pearson R: 0.559, P > 0.05; majör: Pearson R: 0.547, P > 0.05) (Şekil 4.56).



Şekil 4.56. *F. cunicularia* ve *C. aethiops* işçilerinde toraks uzunluğu (Lt) ve göz uzunluğu (Lc) arasındaki ilişki. *F. cunicularia:* Pearson R: 0.685, P < 0.01; *C. aethiops* minör: Pearson R: 0.559, P > 0.05; *C. aethiops* majör*:* Pearson R: 0.547, P > 0.05.

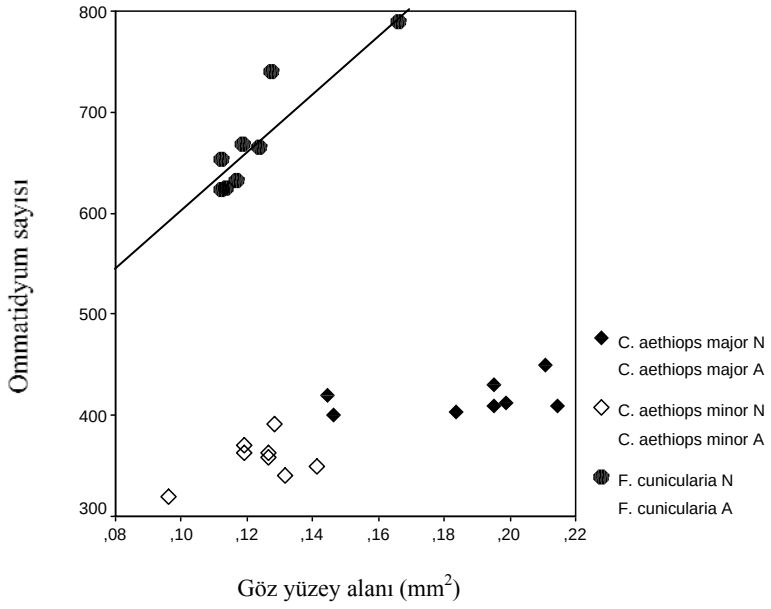
4.3.2. Ommatidiyum sayısı (N) ve göz yüzey alanı (A)

Her iki türe ait bileşik gözlere ait ommatidyumların sayılması ile elde edilen sonuçlar, *F. cunicularia* işçilerinin bileşik gözlerinde ortalama 701, *C. aethiops* minör işçilerinde 357, majörlerde ise 417 ommatidyum olduğunu göstermiştir (Tablo 4.1) Eğer karıncaların, omurgalılarda olduğu gibi lens tipi gözlere sahip olsaydı iki kat büyük bir göz iki kat daha iyi bir çözünürlük anlamına gelebilirdi. Omurgalılarda olduğu gibi bu şekilde bir oluşum söz konusu ise bir karıncaların bileşik gözdeki ommatidyum sayısının göz yüzey alanı ya da vücut büyüklüğü ile doğru orantılı olarak artması gerekecektir. Bu durumu belirleyebilmek amacı ile her iki türe ait işçilerin her bir gözündeki ommatidyum sayısı ile göz yüzey alanı ve vücut büyüklüğü arasındaki ilişki incelenmiştir (Şekil 4.57 ve Şekil 4.58). Buna göre ne *F. cunicularia* ne de *C. aethiops* işçilerinde vücut büyüklüğündeki artışa paralel olarak ommatidyum sayısında bir artış olmadığı tespit edilmiştir (*F. cunicularia:* Pearson R: 0.510, P > 0.05; *C. aethiops* minör: Pearson R: 0.656, P > 0.05; *C. aethiops* majör*:* Pearson R: 0.251, P > 0.05) (Şekil 4.57).



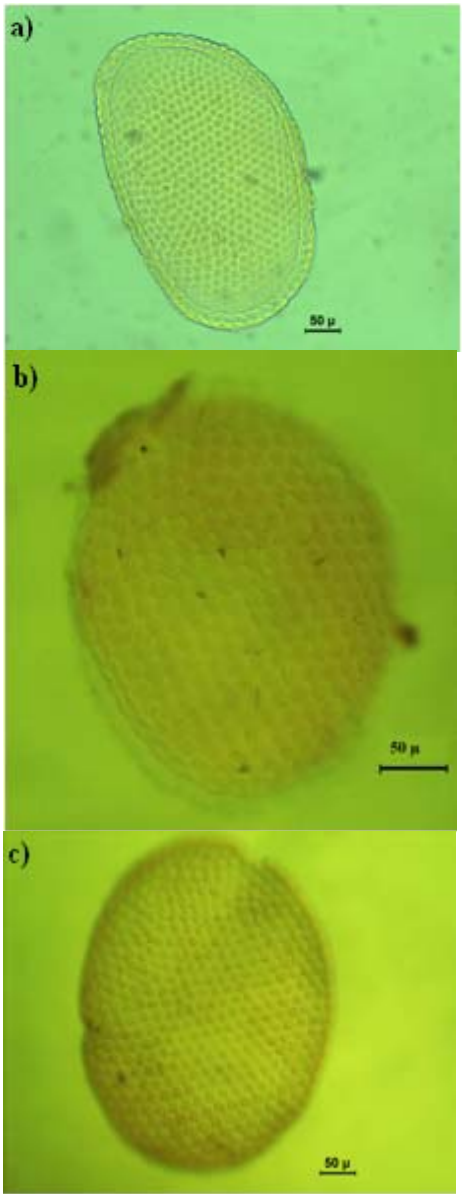
Şekil 4.57. *F. cunicularia* ve *C. aethiops* işçilerinde toraks uzunluğu (Lt) ve ommatidyum sayısı (N) arasındaki ilişki. *F. cunicularia:* Pearson R: 0.510, P > 0.05; *C. aethiops* minör: Pearson R: 0.656, P > 0.05; *C. aethiops* majör*:* Pearson R: 0.251, P > 0.05.

Ommatidyum sayısı ile göz yüzey alanı arasındaki ilişkiye göre ise *F. cunicularia* işçilerinde göz yüzey alanındaki artış ile ommatidyum sayısındaki artış arasında bir ilişki olduğu (Pearson R: 0.601, P < 0.05), *C. aethiops* işçilerinde ise göz yüzey alanındaki artış ile ommatidyum sayısı arasında anlamlı bir ilişki olmadığı tespit edilmiştir (minör: Pearson R: 0.439, P > 0.05; majör*:* Pearson R: 0.328, P > 0.05) (Şekil 4.58).



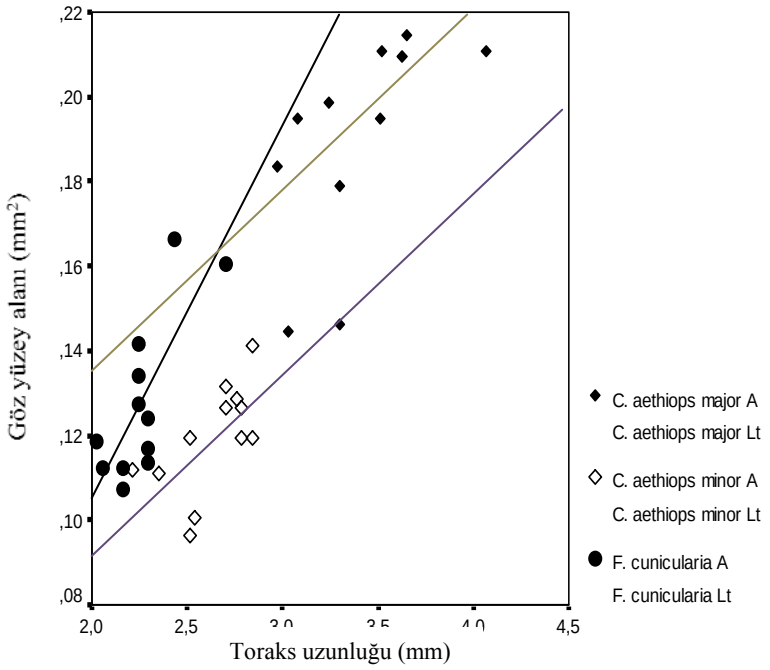
Şekil 4.58. *F. cunicularia* ve *C. aethiops* işçilerinde göz yüzey alanı (A) ve ommatidyum sayısı (N) arasındaki ilişki. *F. cunicularia:* Pearson R: 0.601, P < 0.05; *C. aethiops* minör: Pearson R: 0.439, P > 0.05; *C. aethiops* majör*:* Pearson R: 0.328, P > 0.05.

Bileşik gözlerde birim göz yüzey alanına düşen ommatidyum sayısı bileşik gözlerin çözünürlüğü ile ilgili ipucu vermektedir. Buna göre çözünürlük, birim alana düşen ommatidyum sayısı arttıkça artış gösterir. Diurnal türler aynı göz büyüklüğüne sahip nokturnal türlere göre çözünürlüğü arttırmak için daha fazla ommatidyuma sahiptir. *F. cunicularia* işçilerinde tespit edilen göz yüzey alanı ortalama 0,1274 mm^2, *C. aethiops*'ta minör işçilerde ortalama 0,1193 mm^2, majör işçilerde ise ortalama 0,1927 $mm^{2'}$dir. Buna göre en fazla göz yüzey alanı *C. aethiops* majör işçilerinde, en az göz yüzey alanı *C. aethiops* minör işçilerinde tespit edilmiştir (Tablo 4.1). Birim alana düşen ommatidyum sayısı dikkate alındığında ise diurnal tür olan *F. cunicularia*'da 1 mm^2'ye 5504, *C. aethiops* minör işçilerinde 2991, majör işçilerinde ise 2164 ommatidyum düştüğü tespit edilmiştir.



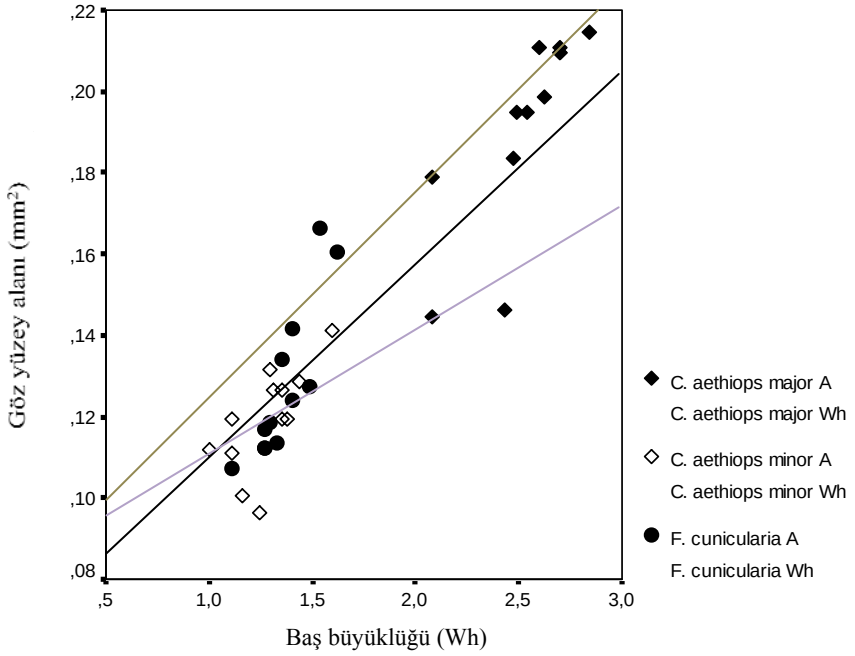
Şekil 4.59. a) *F. cunicularia* **b)** *C. aethiops* minör, **c)** *C. aethiops* majör işçilerine ait bileşik göz preparatı ışık mikroskobu görüntüleri.

Göz yüzey alanı ve vücut büyüklüğü arasındaki ilişki dikkate alındığında her iki türe ait işçilerin vücut büyüklüğündeki artışa paralel olarak göz yüzey alanlarının da anlamlı bir artış gösterdiği tespit edilmiştir (*F. cunicularia:* Pearson R: 0.738, P < 0.01; *C. aethiops* minör: Pearson R: 0.631, P < 0.05; *C. aethiops* majör*:* Pearson R: 0.633, P < 0.05) (Şekil 4.60).

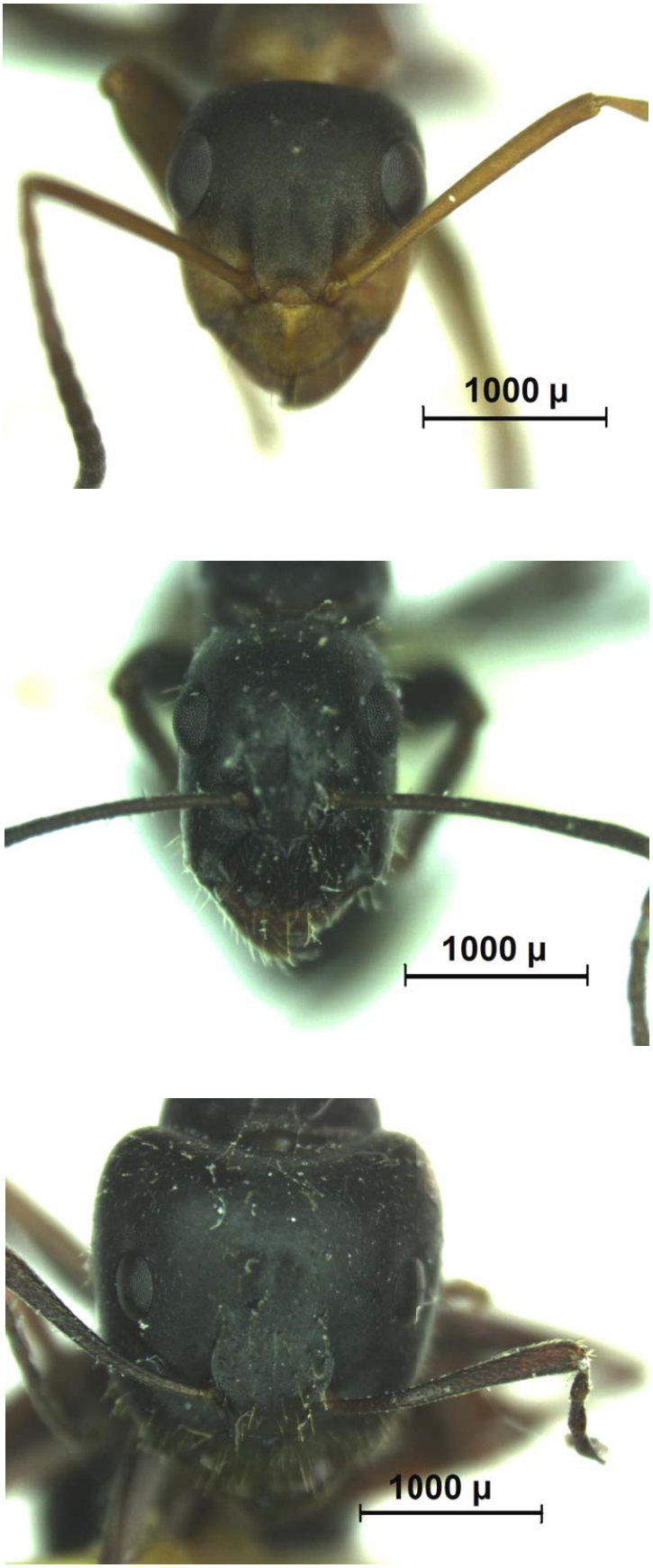


Şekil 4.60. *F. cunicularia* ve *C. aethiops* işçilerinde toraks uzunluğu (Lt) ve göz yüzey alanı (A) arasındaki ilişki. (*F. cunicularia:* Pearson R: 0.738, P < 0.01; *C. aethiops* minör: Pearson R: 0.631, P < 0.05; *C. aethiops* majör*:* Pearson R: 0.633, P < 0.05).

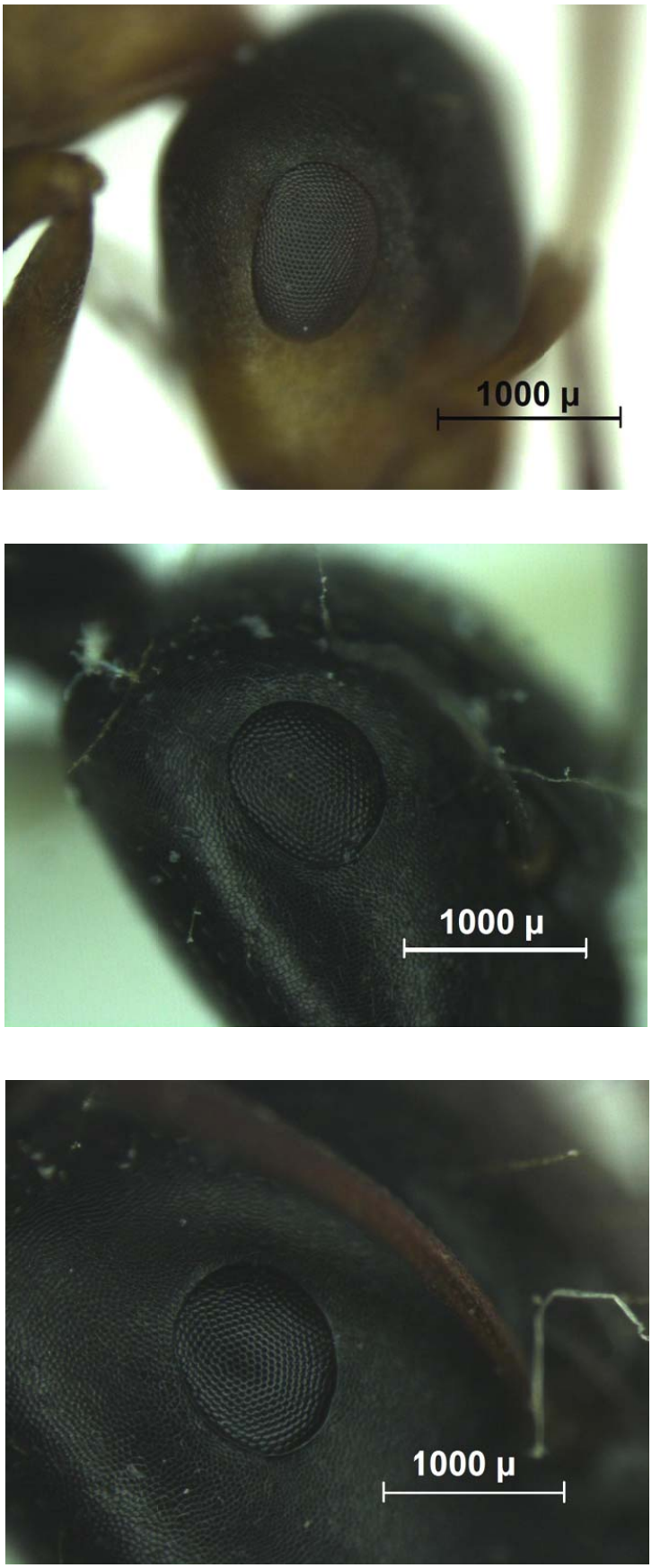
Her iki türe ait işçilerin bileşik gözlerinin başta kapladıkları yüzey alanları ve baş büyüklükleri arasındaki ilişki Şekil 4.61. 'de gösterilmiştir. Göz yüzey alanı ve başın büyüklüğü arasındaki ilişki dikkate alındığında her iki türün işçilerinde baş büyüklüğündeki artışa paralel olarak göz yüzey alanının da anlamlı bir artış gösterdiği gösterilmiştir (*F. cunicularia:* Pearson R: 0.824, P < 0.01; *C. aethiops* minör: Pearson R: 0.680, P < 0.05; *C. aethiops* majör*:* Pearson R: 0.692, P < 0.01).



Şekil 4.61. *F. cunicularia* ve *C. aethiops* işçilerinde baş büyüklüğü (Wh) ve göz yüzey alanı (A) arasındaki ilişki. (*F. cunicularia:* Pearson R: 0.738, $P < 0.01$; *C. aethiops* minör: Pearson R: 0.631, $P < 0.05$; *C. aethiops* majör*:* Pearson R: 0.633, $P < 0.05$).



Şekil 4.62. a) *F. cunicularia* **b)** *C. aethiops* minör, **c)** *C. aethiops* majör işçilerine ait baş görüntüleri ve gözün konumu.



Şekil 4.63. a) *F. cunicularia* **b)** *C. aethiops* minör, **c)** *C. aethiops* majör işçilerinin bileşik gözlerinin başta kapladığı alan ve göz büyüklüğü.

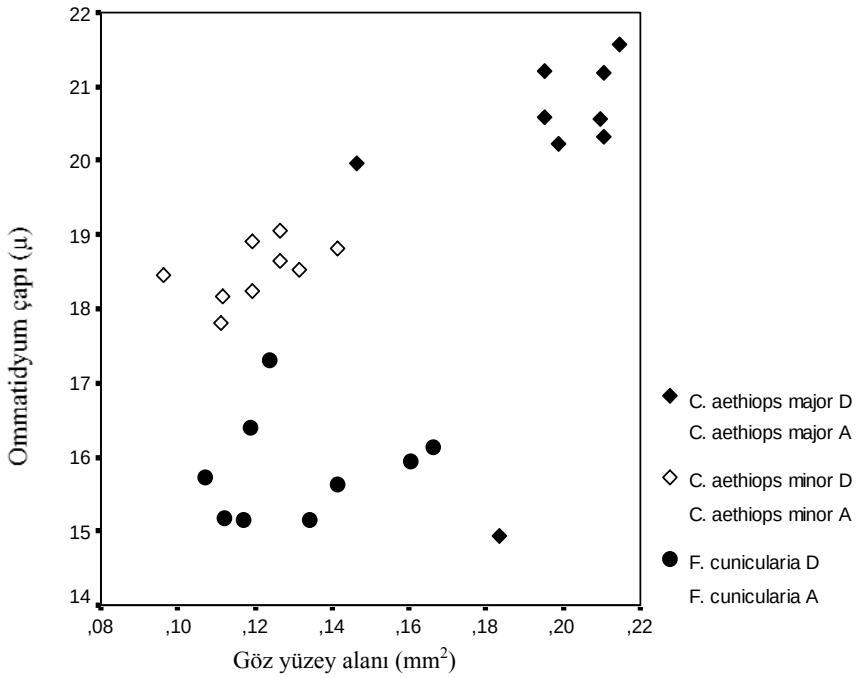
4.3.3. Ommatidyum çapı (D)

Ommatidyum çapının belirlenmesi için her iki türe ait işçilerin bileşik gözlerinden hazırlanan preperatlardan ışık mikroskobu yardımı ile gözlerin ventral, dorsal, sentral, anterolateral ve posterolateral bölgelerindeki ommatidyum çapları ölçülmüştür. *F. cunicularia* işçilerinde ortalama faset çapının 16 µm, *C. aethiops* minör işçilerinde 18.5 µm, majör işçilerde ise 20.3 µm olduğu tespit edilmiştir. Farklı göz bölgelerine göre ommatidyum çaplarının karşılaştırılması sonucunda her iki türde de gözün ventral bölgesinde ölçülen ommatidyum çapının diğer bölgelere göre daha büyük olduğu tespit edilmiştir (Tablo 4.2).

Tablo 4.2. *F. cunicularia* ve *C. aethiops* işçilerinde bölgelere göre ortalama faset çapları (µm).

	Central	Dorsal	Ventral	Anterolateral	Posterolateral
F. cunicularia	15,45	14,86	16,45	15,34	16,14
C. aethiops (minör)	17,93	18,35	19,51	18,54	18,08
C. aethiops (majör)	19,35	20,27	20,78	20,95	20,17

Her iki karınca türüne ait işçilerin ommatidyum çapları ve göz yüzey alanı arasındaki ilişki Şekil 4.64.'da verilmiştir. Elde edilen verilere göre her iki türe ait işçilerde de faset çapları ve göz yüzey alanı arasında anlamlı bir ilişki tespit edilmemiştir (*F. cunicularia:* Pearson R: 0.221, $P > 0.05$; *C. aethiops* minör: Pearson R: 0.519, $P > 0.05$; *C. aethiops* majör*:* Pearson R: 0.327, $P > 0.05$).



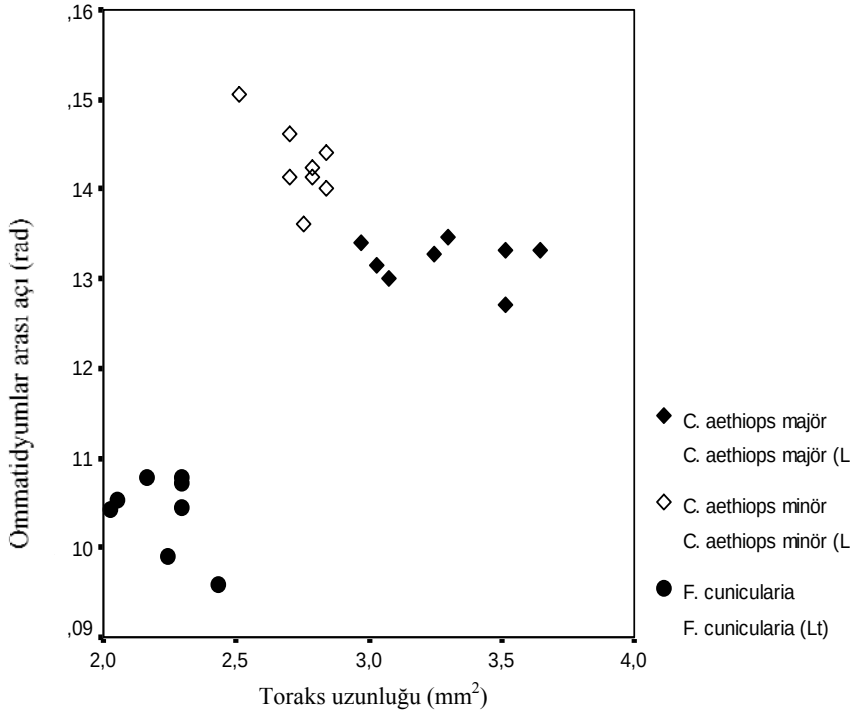
Şekil 4.64. *F. cunicularia* ve *C. aethiops* işçilerinde göz yüzey alanı (A) ve faset çapı (D) arasındaki ilişki. (*F. cunicularia:* Pearson R: 0.221, P > 0.05; *C. aethiops* minör: Pearson R: 0.519, P > 0.05; *C. aethiops* majör*:* Pearson R: 0.327, P > 0.05).

4.3.4. Ommatidyumlar arası açı (Δφ)

Eşitlik 3 (bkz: materyla metod) kullanılarak her iki tür için de hesaplanan açı değerlerine göre *F. cunicularia* işçilerinde global ommatidyumlar arası açı değeri 5,85 rad, *C. aethiops* minör işçilerinde 8.17 rad ve majör işçilerinde 7.55 rad'dır. Buna göre en düşük ommatidyumlar açı değeri diurnal tür olan *F. cunicularia* işçilerinde tespit edilmiştir ki bu durum diurnal tür olan *F. cunicularia* işçilerinin daha düşük ommatidyumlar arası açı değerine dolayısı ile daha iyi bir görsel çözünürlüğe sahip olduğunu göstermektedir.

Her iki karınca türüne ait işçilerin ommatidyumlar arası açı değerleri ve vücut büyüklüğü arasındaki ilişki Şekil 4.65.'de verilmiştir. Elde edilen verilere göre her iki türe ait işçilerde de ommatidyumlar arası açı değerleri ve vücut büyüklüğü arasında anlamlı bir ilişki tespit edilmemiştir (*F. cunicularia:* Pearson R: -0.49 P > 0.05; *C.*

aethiops minör: Pearson R: -0.688 P > 0.05; *C. aethiops* majör*:* Pearson R: -0.283, P > 0.05).



Şekil 4.65. *F. cunicularia* ve *C. aethiops* işçilerinde toraks uzunluğu (Lt) ve ommatidyumlar arası açı değerleri arasındaki ilişki. (*F. cunicularia:* Pearson R: -0.49, P > 0.05; *C. aethiops* minör: Pearson R: -0.688, P > 0.05; *C. aethiops* majör*:* Pearson R: -0.283, P > 0.05).

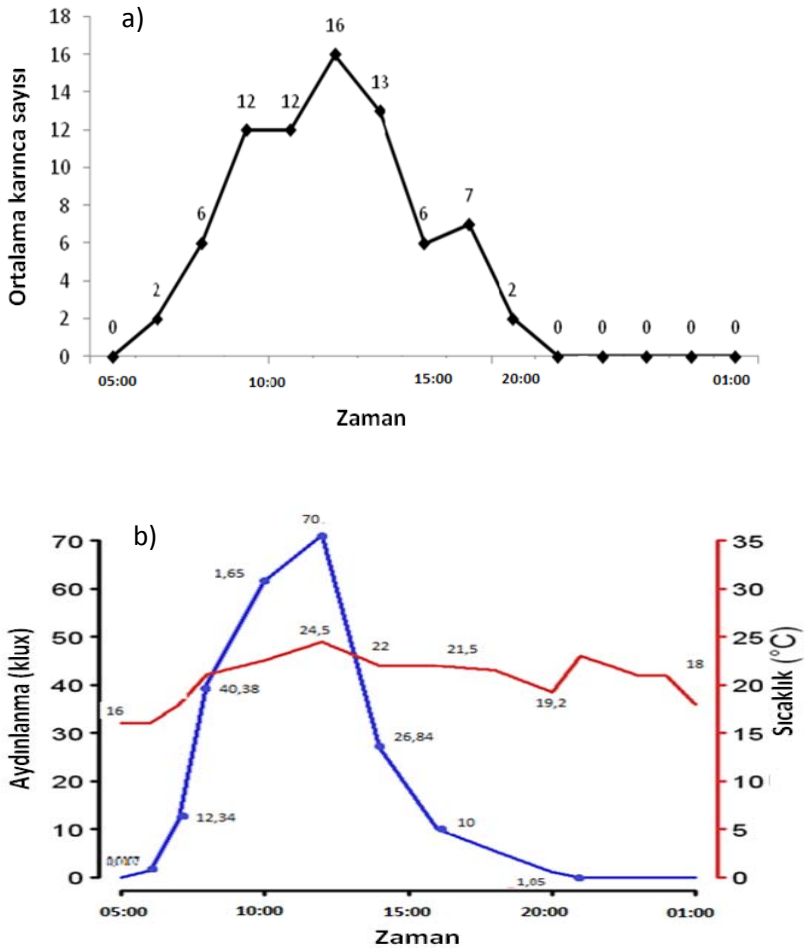
4.3.5. Göz parametresi (P)

Ommatidyumlar arası açı değerleri ve ommatidyum çaplarının çarpımı ile elde edilen P değeri bileşik gözlerdeki çözünürlük ve duyarlılık arasındaki trade-off hakkında bir çıkarım yapılmasına olanak sağlamaktadır. *F. cunicularia* işçileri için P değeri 1.6, *C. aethiops* minör işçileri için 2.68 ve majör işçileri için 2.63 olarak hesaplanmıştır. Buna göre, diurnal tür olan *F. cunicularia* işçilerinin düşük P değeri bu tür için duyarlılıktan ziyade görsel netliğin önemli olduğunu, krepeskular/nokturnal *C. aethiops* işçilerinin daha yüksek olan P değerinin ise bu tür için görsel netlikten ziyade duyarlılığın daha önemli olduğunu göstermektedir.

4. 4. Günlük Aktivasyon Ritmlerinin Belirlenmesi

4.4.1. *Formica cunicularia*

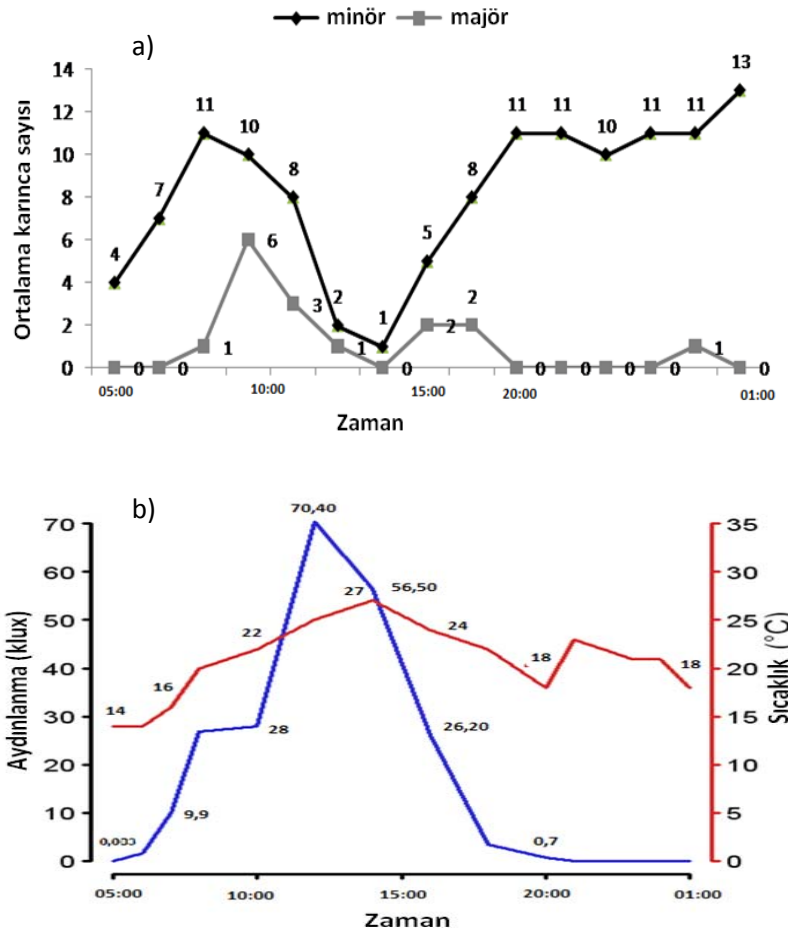
Gün ışığını direkt olarak alabilen açık bir alanda konumlanmış *F. cunicularia* türüne ait tek bir yuva ile gerçekleştirilen gözlemler, bu türe ait işçilerin günlük aktivasyonlarının günün aydınlanması ile birlikte çok erken saatlerde (06:00) az sayıda işçi birey ile başladığını, aydınlanma değerinin oldukça düşük bir değer aldığı akşam saatlerinde (20:00) sona erdiğini göstermiştir (Şekil 4.66a). Elde edilen veriler aktivasyon ritmleri ile havanın aydınlanma değerleri arasında direk bir ilişki ortaya koyarken (R^2: 0.88235, $P < 0.05$), aktivasyon ritmleri ve havanın sıcaklık değerleri arasında bir ilişki tespit edilememiştir (R^2: 0.35601, $P > 0.05$) (Şekil 4.66b).Veriler ayrıca bu türe ait işçilerin ***diurnal*** bir tür olduğuna ilişkin verileri desteklemektedir.



Şekil 4.66. *F. cunicularia* işçileri **a)** günlük aktivasyon ritmi ve **b)** aktivasyon ritmi ve havanın aydınlanma ve sıcaklık değeri arasındaki ilişkiyi gösterir (Aktivaston ritmi ve havanın aydınlanma değeri R^2: 0.88235, $P < 0.05$; aktivaston ritmi ve havanın sıcaklığı R^2: 0.35601, $P > 0.05$).

4.4.2. *Camponotus aethiops*

Belli oranda gün ışığı alabilen çevresi otlarla çevrili bir ağaç dibinde konumlanmış tek bir yuva ile gerçekleştirilen *C. aethiops* türüne ait gözlemler, bu türe ait işçilerin günlük aktivasyonlarının günün ilk aydınlamaya başladığı çok erken saatlerde (05:00) az sayıda minör işçiyle birlikte başladığını, gün içinde aydınlanmanın en yüksek değere ulaştığı 10:00-16:00 saatleri arasında azalarak, havanın aydınlanma değerindeki düşüşle birlikte ertesi gün sabah 01:00'e kadar devam ettiğini göstermiştir (Şekil 4.67a). Minör işçilerin majör işçilere göre daha fazla aktif olduğu gözlemlenen bu türden elde edilen veriler, bu türün ***krepeskular*** bir tür olduğuna dair ileri sürlen verileri desteklerken ***nokturnal*** bir aktivasyon sergilediklerini de ortaya koymuştur. Elde edilen veriler ayrıca bu türe ait minör işçilerin aktivasyon ritmleri ile havanın aydınlanma değerleri arasında ters yönde anlamlı bir ilişki ortaya koyarken (R^2: 0.6762, $P < 0.05$), aktivasyon ritmleri ve havanın sıcaklık değerleri arasında bir ilişki tespit edilememiştir (R^2: 0.3655, $P > 0.05$) (Şekil 4.67b).



Şekil 4.67. *C. aethiops* minör ve majör işçileri **a)** günlük aktivasyon ritmi ve **b)** aktivasyon ritmi ve havanın aydınlanma ve sıcaklık değeri arasındaki ilişkiyi gösterir (Aktivaston ritmi ve havanın aydınlanma değeri R^2: 0.88235, $P < 0.05$; aktivaston ritmi ve havanın sıcaklığı R^2: 0.35601, $P > 0.05$).

5. TARTIŞMA

Işık şiddeti, gece ve gündüz koşullarında aynı görsel çevre içinde dahi değişiklik gösterdiğinden, canlılar için kromatik bilgilere göre daha fazla görsel bilgi sağlama kapasitesine sahiptir ve böcekler tarafından yaygınca kullanılmaktadır (Osorio ve Vorobyev, 1997). Bununla birlikte, ışığın kromatik kısmını oluşturan ve aydınlanma koşullarına göre değişiklik göstermeyen dalga boyu özelliği ise canlılara daha kalıcı bilgiler sunması nedeni ile oldukça önemlidir (Warrant ve Nilsson, 2006). Bu nedenle diurnal türler başta olmak üzere krepeskular ve nokturnal türleri de içeren çok sayıda böcek türü görsel oriyentasyonlarında renkli görme kapasitelerini kullanmaktadır. Gerçek renkli görme, farklı dalga boylarına sahip ışık uyaranlarının şiddetlerinden bağımsız olarak ayırt edilebilmesi olarak tanımlanmaktadır (Kelber ve Pfaff, 1999). Farklı dalga boylarına sahip iki ışık uyaranının şiddetlerinden bağımsız olarak ayırt edilememesi durumunda hayvanın davranışı ışık şiddetine bağlı ipuçları tarafından yönlendirileceğinden akromatik bir görüş ortaya çıkacaktır.

F. cunicularia ve *C. aethiops* işçileri ile farklı monokromatik ışık uyaranları kullanılarak yapılan renkli görme deneylerinden elde edilen sonuçlar, *F. cunicularia* işçilerinin spektrumun UV, mavi, yeşil ve kırmızı bölgelerine karşılık gelen 370, 440, 540 ve 640 nm'lik dalga boyları arasında ayırım yapmayı öğrenebildiklerini ortaya koyarken bu ayırımda aynı zamanda akromatik bilgileri de (özellikle 440nm ve 640nm nin pozitif uyaran olarak kullanıldığı durumlarda) kullandıklarını göstermektedir. *C. aethiops* işçileri ile yapılan renkli görme deneyleri ise, bu karıncaların öğrenmeyi belli dalga boyu (370nm vs 540nm; 540nm vs 640; 440nm vs 640nm) eşleştirmeleriyle sınırlandırdığını ortaya çıkarmıştır.

F. cunicularia işçilerinden elde edilen sonuçlar, bu türün tetrakromatik bir renkli görme sistemine sahip olduklarını önermektedir. Bununla birlikte, kontrol ve kritik test sonuçları ile eğitim sürelerinin karşılaştırmalı veri analizlerinin sonuçları, işçilerin bu ayırım performanslarında kromatik bilginin yanı sıra fotoreseptör kaynaklı akromatik bilgiyi de kullandıklarını göstermekte olup bu durumun sorgulanması gerekliliğini ortaya koymaktadır.

370 ve 540 nm'nin "+" uyaran olarak kullanıldığı deneylerde *F. cunicularia* işçileri bu iki uyaran arasında ayırım yapmayı başarılı bir şekilde öğrenebilmiş ve eğitim sonrası yapılan kontrol ve kritik testlerde hem seçim frekansları hem de "+" uyaranın olduğu kolda geçirdikleri süreler dikkate alındığında ışık şiddetindeki değişimlerden etkilenmeden başarılı bir ayırım performansı sergilemişlerdir (Şekil 4.1, Şekil 4.2, Şekil 4.3 ve Şekil 4.4). Bu durum *F. cunicularia* işçilerinin 370 ve 540 nm dalgaboyları arasında renge bağlı bir ayırım yapabildiklerini, bu dalgaboylarına karşılık gelen UV ve yeşil bölgelerde gerçek bir renkli görme yeteneğine sahip olduklarını ortaya çıkarmıştır. Bu deneylerde işçiler, 370 nm'nin besin ödüllü olarak kullanıldığı deney koşullarında ayırım performansları dikkate alındığında daha yüksek bir başarı sergilemişler ve uyaranları ayırt etmeyi daha kısa sürede (1-2 eğitim ziyareti) öğrenmişlerdir (Şekil 4.1). 540 nm'nin besin ödüllü olarak sunulduğu deneysel koşulda ise işçilerin iki uyaran arasında ayırım yapabilmesi için nispeten daha uzun süreye (5-6 eğitim ziyareti) ihtiyaç duydukları gözlemlenmiştir (Şekil 4.3). "+" ve "-" uyarana bağlı olarak öğrenme sürelerinde ve başarı yüzdelerinde ortaya çıkan bu farklılık ve her iki deneysel koşulda eğitim sonrası gerçekleştirilen testlerden elde edilen sonuçlar, bu türün işçilerinin UV dalga boyuna karşı spontan bir tercihlerinin olduğunu göstermektedir.

F. cunicularia işçileri ile gerçekleştirilen ve 440 ve 640 nm'nin "+" uyaran olarak kullanıldığı ve "-" uyaran olarak 540 nm ile eşleştirildiği deneylerde, işçiler eğitim sonrası gerçekleştirilen kontrol testleri ile sadece "+" uyaranların şiddetlerinin düşürüldüğü kritik test 1 ve 2'de başarılı olurken "+" ve "-" uyaranların ışık şiddetlerinin düşürüldüğü kritik test 3 ve 4'de hem seçim frekansları hem de "+" uyaranın olduğu kolda geçirdikleri süreler dikkate alındığında başarısız olmuşlardır (Şekil 4.6 ve Şekil 4.12). Buna göre 440 ve 640 nm'nin besin ödüllü (+), 540 nm'nin besin ödülsüz (-) olduğu deneylerde işçiler yeşil fotoreseptöründen dolayı 540 nm'lik uyarandan daha fazla foton yakalamışlar (photon catch) ve bahsedilen her iki deney koşulunda da hem 440 hem de 640 nm'lik ışık uyaranları 540 nm ile karşılaştırıldığında işçiler tarafından daha az parlak olarak algılanmış ve öğrenilmiştir (Şekil 4.5 ve Şekil 4.11). Dolayısıyla akromatik özellikleri kullanarak bu iki uyaranı 540 nm'den ayırt etmeyi öğrenen ve kontrol testlerinde yüksek bir başarı performansı sergileyen işçiler için, bu uyaranların şiddetlerinin düşürüldüğü kritik test 1 ve 2'nin kontrol testinden bir

farkı olmamıştır (Şekil 4.6 ve Şekil 4.12). Çünkü işçiler zaten daha az parlak olan 440 nm ya da 640 nm'yi daha parlak olan 540 nm'den ayırt etmeyi öğrenmişlerdir. Ancak, hem "+" hem "-" uyaranın da ışık şiddetlerinin düşürüldüğü kritik test 3 ve 4'de işçiler 540 nm'lik uyaranın da şiddetinin düşmesiyle buradan da eskiye oranla daha az foton yakalamaya başladığından bir algı yanılgısı oluşmuş ve sonuç olarak ayırım başarısı ortadan kalkmıştır. Kritik test 3 ve 4'de ortaya çıkan bu durum aslında işçilerin 440 ve 640 nm'lik uyaranları öğrenip ayırt etmelerinde akromatik ipuçlarını kullandıklarını açıkça göstermektedir. Çünkü kromatik ipuçlarının kullanıldığı durumlarda şiddetteki değişimlere rağmen işçilerden beklenen ayırt etme performansının bir değişikliğe uğramamasıdır ki bu durum 540 nm'nin ödüllü uyaran olarak kullanıldığı deneylerde net olarak görülmektedir (Şekil 4.8 ve Şekil 4.10).

F. cunicularia işçilerinin 440 ve 640 nm'lik uyaranları akromatik ipuçları ile algıladıklarıyla ilgili diğer bir kanıt, bu iki uyaranın eşleştirilmesiyle gerçekleştirilen deney sonuçlarından gelmektedir. Bu deneylerde, eğitim süresince iki uyaranı birbirinden ayırt etmeyi öğrenen işçiler özellikle "+" uyaranın ışık şiddetinin düşürüldüğü 1. ve 2. kritik testlerde bu iki uyaran arasında, ödüllü uyaranın hangisi olduğuna bakmaksızın, foton yakalamaya bağlı olarak ortaya çıkan akromatik ipuçlarını kullanarak bir ayırım yapabilmişlerdir. Bu deneylerden elde edilen sonuçlar, işçilerin 440 nm'den daha fazla foton yakaladığını bu nedenle bu uyaranın besin ödüllü olarak kullanıldığı deney koşullarında daha yüksek bir başarı sergilediklerini ve uyaranları ayırt etmeyi daha kısa sürede (4-5 eğitim ziyareti) öğrendiklerini ortaya çıkarmıştır (Şekil 4.13) . Bu durumda da beklenildiği gibi 440 nm'nin ışık şiddetinin düşürülmesi ile yapılan kritik testlerde bu uyarandan da daha az foton yakalamaya başlanması işçilerde bir algı yanılgısı oluşturmuş ancak kritik test 3 ve 4'de her iki uyaranın ışık şiddetinin tekrar eşitlenmesi ile başarı perfomansı tekrar artış göstermiştir (Şekil 4.14). 640 nm'nin besin ödüllü olarak kullanıldığı deney koşullarında ise işçiler bu uyaranı bu bölgede daha az foton yakalamaya bağlı olarak daha yavaş öğrenmiş (10-12 eğitim ziyareti) ve zaten daha az foton yakaladıkları için işçilerin performansları özellikle kritik test 1-2'deki ışık şiddeti değişimlerden etkilenmemiştir (Şekil 4.15 ve 4.16).

440 ve 640 nm uyaranlarının *F. cunicularia* işçileri tarafından akromatik olarak algılandığının diğer bir göstergesi Aksoy (2007)'un aynı tür ile gerçekleştirdiği ışık

şiddeti ayırım deneylerinin sonuçlarıdır. Aksoy (2007) bu türün işçilerinin farklı ışık şiddetine sahip iki 440 nm'lik uyaran ile yine farklı şiddetlere sahip iki 640 nm'lik uyaran arasında sadece ışık şiddetlerindeki farklılıklara göre bir ayırım yapabildiklerini tespit etmiş ve işçilerin 440 nm'de, 640 nm'ye göre daha hassas bir şiddet ayırım performansı sergilediklerini göstermiştir. İşçiler 440 nm'de 10 kat'lık şiddet farklılığını dahi algılarken, 640 nm'de algılanan şiddet farkının 100 kat olduğu tespit edilmiştir. Bu durum ileri sürdüğümüz işçilerin 440 ve 640 nm'de foton yakalamaya bağlı olarak akromatik bir ayırım performansı sergiledikleri ve 440 nm'de 640 nm'ye göre daha fazla foton yakalandığına dair görüşleri desteklemektedir. Aynı çalışmada, işçilerin spektrumun kırmızı bölgesine karşılık gelen 590 ve 640 nm'lik uyaranlar arasında da bir ayırım yapabildikleri gösterilmiştir. Aksoy (2007), bu ayırımdan yeşil reseptörlerin spektrumun kırmızı bölgesine doğru uzanan duyarlılık eğrisi nedeni ile ortaya çıkan akromatik bir algının sorumlu olduğunu ileri sürmüştür ki ortaya atılan bu görüşler de bizim sonuçlarımızla uygunluk göstermektedir.

Bu çalışmada spektral uyaranları öğrenme sürelerinde ortaya çıkan farklılık da *F. cunicularia* işçilerinin 440 ve 640 nm'yi akromatik, 540 nm'yi ise kromatik olarak algıladığının diğer bir göstergesidir. 540 nm'yi hem 440 hem de 640 nm'den ayırt edebilmeyi çok kısa bir eğitim süresi (ortalama 5-6 eğitim ziyareti, Şekil 4.7 ve Şekil 4.9) sonunda öğrenebilen *F. cunicularia* işçileri, 440 ve 640 nm'yi 540 nm'den ayırt etmeyi öğrenmek için daha uzun bir eğitim süresine (12-15 eğitim ziyareti, Şekil 4.5, 4.11) ihtiyaç duymuştur. Eğitim sürelerinde ortaya çıkan bu farklılık, 440 ve 640 nm'deki ayırımın akromatik bir algıya dayanıyor olmasından kaynaklanmaktadır. Genelde hayvanlar renkli bir uyaranın kromatik ve akromatik özellikleri ile aynı anda karşılaştıklarında akromatik özellikler çok daha geç öğrenilmektedir. Örneğin UV, mavi ve yeşil fotoreseptörlere sahip olduğu ileri sürülen *M. stellatarum* güvesinin, bu üç fotoreseptör tipinin yanı sıra 620 nm'de dördüncü bir duyarlılık piki sergilediği belirtilmiştir (Kelber, 1997; Hasselmen, 1962). Bu tür üzerinde gerçekleştirilen davranış çalışmalarında, *M. stellatarum* türü güvelerin eğitilmiş oldukları kırmızı renkli çiçekleri yaklaşık 30–60 ziyaret sonunda (oldukça uzun bir süre) öğrenebildikleri gözlenmiş, kırmızı fotoreseptöre sahip olunmamasına rağmen bu durumun ortaya çıkmasının sahip olunan yeşil reseptörlerin akromatik algısından kaynaklandığı belirtilmiştir (Kelber, 1996; Kelber ve Henique, 1999). Kelber (2005) yine *M.*

stellatarum güveleriyle yaptığı diğer bir çalışmada bu güvelerin rengin her iki özelliğini de öğrenilebildiğini ancak akromatik özellikleri çok daha yavaş öğrendiklerini ileri sürmüştür. Bu çalışmada, güveler eş ışık şiddetine sahip iki farklı dalga boyuna [440 (+) vs 470 nm (-)] eğitildiklerinde ödüllü olan uyaranı iki günde ve daha yüksek doğruluk ile (%95 doğru seçim) ayırt etmeyi öğrenebilmişlerdir. Diğer taraftan aralarında 10 kat şiddet farkı bulunan iki 440 nm'lik uyaran arasında ancak altıncı gün sonunda ve daha düşük bir doğruluk payı ile (%70 doğru seçim) ayırım yapabilmişlerdir. Akromatik ve kromatik ipuçları aynı anda sunulduğunda ise güveler şiddeti dikkate almayıp uyaranları sadece kromatik özelliklerine göre değerlendirerek tercihlerini yapmışlardır. Bizim çalışmamızdan elde edilen renkli görme sonuçları da akromatik ve kromatik ipuçlarının aynı anda sunulması halinde *F.cunicularia* işçileri için kromatik ipuçlarının daha güçlü bir uyaran olduğunu ve akromatik ipuçlarının kromatik ipuçlarına göre daha uzun sürede öğrenildiğini göstermektedir.

Mazokhin-Porshnyakov ve Trenn (1972)'in gerçekleştirdikleri elektrofizyolojik çalışmalar *F. cunicularia* işçileri'nin bileşik gözlerinin spektral duyarlılıklarının 360 ve 520 nm'lerde iki pik noktasına sahip olduğunu göstermektedir. Benzer şekilde Aksoy (2007)'un bireysel eğitim içermeyen davranışsal renkli görme deneyleri sonuçları da bu türün UV-yeşil dikromatik bir tür olduğunu destekleyen veriler sunmaktadır. Ancak dalga boyu ayırım başarıları dikkate alındığında Aksoy (2007)'un gerçekleştirdiği deney sonuçları ile bu çalışmadan elde edilen sonuçlar arasında farklılıkların olduğu görülmektedir. Bu çalışmadan elde edilen sonuçların aksine Aksoy (2007), renkli görme deneylerinde 440 vs 540 nm ve 640 vs 540 nm eşleştirmelerinde *F. cunicularia* işçilerinin 440 nm'yi kontrol ve kritik testlerde, 640 nm'yi ise kritik testlerde 540 nm'den ayırt edemediklerini göstermiştir (Aksoy, 2007). Aksoy aynı çalışmanın kırmızı bölge deneyleri ve ışık şiddeti ayırım deneyleri kısmında ise bu karıncaların kırmızı ve mavi bölgelerde akromatik ipuçlarına dayalı bir ayırım (photon catch) yapabildiklerini belirtmiştir. Bizim kullandığımız bireysel eğitime dayalı uzun süreli eğitim metodolojisinde dalga boyu eşleştirmelerinde bu tepkilerin hepsini birden bir arada görmek mümkün olmuştur.

Bu çalışmada *F. cunicularia* işçilerinin uyaranları öğrenme başarıları ve süreleri ve kontrol ve kritik testlerdeki performansları ile diğer araştırıcıların gerçekleştirdiği

elektrofizyolojik ve davranış çalışmalarından elde edilen sonuçlar birlikte değerlendirildiğinde; işçilerin 370 ve 540 nm'yi bir renk olarak algıladığı, 440 ve 640 nm'lerdeki duyarlılıklarının ise akromatik bir algı ile orta çıktığı sonucu kesinlik kazanmaktadır. Arılarda (Chittka ve Waser, 1997) ve kelebeklerde (Kelber ve Henique, 1999) foton yakalama (photon catch) olarak tanımlanan bu durum kısaca kırmızı fotoreseptöre sahip olmasalar bile yeşil fotoreseptörünün duyarlılık eğrisinin kırmızıya kayması nedeniyle bu bölgeden foton yakalaması ve kırmızı bölgede bir duyarlılık oluşturması olarak özetlenebilir ki kırmızı bölgede ortaya çıkan ayırım tamamen foton yakalama sonucu oluşan akromatik bir ayırımdır. Benzeri durum bizim deneylerimizde *F. cunicularia* işçileri için de ortaya çıkmıştır. İşçilerin 440 nm'yi kısa ve belki uzun dalga boyu fotoreseptörleri (UV ile yeşil), 640 nm'yi ise sadece uzun dalga boyu fotoreseptörlerinin (yeşil) duyarlılık eğrilerinin uzantıları aracılığıyla bu uyaranlardan belli oranda foton yakalama sonucunda algıladıkları düşünülmektedir. Dahası, 440 nm'de uzun ve kısa dalga boyu fotoreseptörlerinden birinin ya da her ikisinin, sahip olabileceği ve mavi bölgeye karşılık gelen sekonder bir duyarlılık pik'inin bu bölgedeki uyaranların algılanmasını kolaylaştırabildiği de öngörülebilir. Menzel ve Blakers (1976) tarafından bal arıları ile gerçekleştirilen çalışmada yeşil fotoreseptörlerinin sekonder olarak bir UV duyarlılığına (asıl yeşil pik'inin %20-60'ı kadar) ve UV fotoreseptörlerinin de sekonder olarak bir yeşil duyarlılığına (asıl UV pik'inin %5-30'ı kadar) sahip olduğunu belirlemişlerdir. Araştırıcılar farklı fotoreseptörlerdeki bu sekonder piklere retinula hücreleri arasındaki pozitif bir elektriksel etkileşimin neden olduğunu ileri sürmüşlerdir. Mote ve Wehner (1980)'in *C. bicolor* ile elde ettikleri sonuçlar da UV fotoreseptörlerinin diğer dalga boyları tarafından uyarılabildiğini göstermektedir.

Aktivasyon ritimlerinin tespitine yönelik yaptığımız gözlemler ile de (Şekil 4.67) krepeskular ve nokturnal bir yaşama sahip oldukları gösterilen *C. aethiops* işçilerinden elde edilen sonuçlar, bu türün işçilerinin diurnal bir yaşamı benimsemiş *F. cunicularia* işçilerinde olduğu gibi 370 ve 540 nm dalgaboyları arasında renge bağlı bir ayırım yapabildiklerini ve bu dalgaboylarına karşılık gelen UV ve yeşil bölgelerde gerçek bir renkli görme yeteneğine sahip olduklarını göstermiştir (Şekil 4.17, Şekil 4.18, Şekil 4.19 ve Şekil 4.20). İşçiler, ayrıca 370 nm'nin besin ödüllü olarak kullanıldığı deney koşullarında daha başarılı bir performans sergilemişler ve uyaranları

ayırt etmeyi daha kısa sürede (1-2 eğitim ziyareti) öğrenmişlerdir (Şekil 4.17). 540 nm'nin besin ödüllü olarak sunulduğu deneysel koşulda ise işçiler iki uyaran arasında ayırım yapabilmek için nispeten daha uzun (5-6) bir eğitim süresine ihtiyaç duymuşlardır (Şekil 4.19). Bu durum *F. cunicularia* işçilerinde olduğu gibi *C. aethiops* işçilerinin de 370 nm'ye spontan bir tercihleri olduğunu ortaya çıkarmıştır.

C. aethiops işçileri 370 vs 540 nm eşleşmelerinde yukarıda belirtildiği gibi karşılıklı "+" ve "-" tüm kombinasyonlarda kromatik bir ayırım başarısı sergilerken, bu türün diğer uyaran eşleştirmelerinde (440, 540 ve 640 nm) sergilemiş oldukları performanslar ise oldukça ilginçdir. Bu türe ait işçiler, *F. cunicularia*'nın aksine 440 ve 540 nm'nin birlikte sunulduğu deneysel koşullarda iki uyaran arasında ayırım yapmayı öğrenememiştir (Şekil 4.21 ve Şekil 4.23). Eğitim ziyaretlerinin ardından gerçekleştirilen kontrol ve kritik testlerde de işçiler seçim frekansları ve "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreler dikkate alındığında başarısız olmuşlardır (Şekil 4.22 ve Şekil 4.24). İşçilerin, 540 nm (+) vs 440 nm (-) olduğu deneyde dahi başarısız olması (Şekil 4.23 ve Şekil 4.24), yeşil renkli görmeye sahip olduğu deneylerimizle gösterilen bu türün neden bu eşleşmede yeşili renk olarak ya da daha fazla foton yakalayacağı için akromatik olarak tercih etmediği büyük bir soru işareti oluşturmuştur. Bununla ilgili hemen aklımıza gelenler bu türün yaşam tercihiyle (krepeskular/nokturnal) ilgili sorulardır: Acaba akromatik ve kromatik bilgilerin birlikte sunulması ayırım da bir problem mi oluşturmaktadır? Ya da UV/yeşil dikromat olan bu tür UV ve yeşil bölgelerdeki aksiyon spektrumlarındaki olası bir çakışma nedeni ile mavi-yeşil bölgede eşit derecede foton yakaladıkları için mi akromatik bir ayırım yapamamışlardır? Bu gibi sorulara bir çözüm/yaklaşım getirmeden önce diğer eşleşme sonuçlarına da göz atmakta fayda vardır.

Nitekim *C. aethiops* işçileri, 540 nm ile 640 nm'nin birlikte sunulduğu deneysel koşullarda eğitim süresi boyunca bu iki uyaran arasında ayırım yapmayı öğrenebilmişlerdir (Şekil 4.25 ve Şekil 4.27). Bu eşleştirmede 540 nm'nin "+" uyarak sunulduğu koşulda iki uyaran arasında ayırım yapmayı 4-5 eğitim ziyareti sonunda öğrenen işçiler, kontrol testlerinde de bu başarılarını devam ettirmiş ancak ışık şiddetinin değiştirildiği kritik test koşullarında başarısız olmuşlardır (Şekil 4.26). 640 nm'nin "+" uyaran sunulduğu deneysel koşullarda ise işçilerin iki uyaran arasında

ayırım yapmayı öğrenmeleri için daha uzun (14-15 eğitim ziyareti) bir eğitim ziyaretine ihtiyaç duydukları gözlemlenmiştir (Şekil 4.27). Ancak işçiler kontrol ve kritik testlerde, seçim frekansları ve "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süreler dikkate alındığında bu öğrenme başarılarını sürdürememişledir (Şekil 4.28). Benzer sonuçlar 440 ve 640 nm'nin birlikte eşleştirilmesi ile elde edilen deneysel koşullarda da ortaya çıkmıştır. 440 nm'nin "+" uyaran olduğu sunulduğu deneylerde işçiler hem öğrenme eğrileri hem de tüm testlerden elde edilen veriler dikkate alındığında ışık şiddetindeki değişimlerden etkilenmeden başarılı bir ayırım performansı sergilerken (Şekil 4.29 ve Şekil 4.30), 640 nm'nin "+" uyaran olarak sunulduğu deneylerde iki uyaran arasında ayırım yapmayı öğrenememiş ve tüm test koşullarında başarısız olmuşlardır (Şekil 4.31 ve Şekil 4.32).

440, 540 ve 640 nm'nin birbirleri ile eşleştirilmesinden elde edilen verilerin karşılaştırmalı analizleri, *C. aethiops* işçilerinin bu uyaranları kromatik ipuçlarından ziyade akromatik ipuçlarını (photon catch) kullanarak ayırt ettiklerini göstermektedir. Canlılar sadece rodopsin molekülünün λ_{max} değeri ile eşleşen (absorbsiyon peak dalgaboyu) dalga boyundaki ışığı maksimum etkinlikte absorbe etmekte ve diğer dalgaboylarındaki fotonlar daha düşük etkinlikte algılanacağından sadece duyarlı oldukları dalga boyundan maximum foton yakalayabilmektedirler. Ancak *C. aethiops* işçilerinin UV ve yeşil dalga boylarına duyarlı oldukları bölgede aynı aksiyon spektrumu eğrisine sahip olmaları ve bu iki eğrinin 440 nm'ye karşılık gelen mavi bölgede eşit derecede çakışarak 440 ve 540 nm'de eşit miktarda foton yakalamalarına olanak sağlıyor olmaları yüksek bir olasılıktır. İşçiler yeşil reseptörlerinin spektrumun kırmızı bölgesine doğru uzanan duyarlılık eğirisi ile 640 nm'den, 440 ve 540 nm'ye göre daha az sayıda foton yakalamakta dolayısı ile bu dalga boyunu 440 ve 540 nm'ye göre daha az parlak olarak algılamaktadır. Bu durum işçilerin 640 nm'nin "+", 440 nm ve 540 nm'nin "-" olduğu koşullarda öğrenme eğrileri ve testlerden elde edilen veriler birlikte değerlendirildiğinde başarılı bir ayırım performansı sergilememe nedenlerini açıklamaktadır.

C. aethiops işçileri krepeskular ve nokturnal bir yaşamın gereği olarak daha fazla ışık yoğunluklarından yararlanmak üzere daha duyarlı bileşik gözlere sahiptir. Dolayısı ile uyaranlar arasındaki seçimlerinde ışık yoğunluklarının renge göre daha

fazla önem içermesi olası bir durumdur. Buna göre *C. aethiops* işçilerinin kendilerine sunulan ışık uyaranları arasında seçim yaparken, daha fazla foton yakalamaları nedeni ile daha parlak olarak algıladıkları uyaranları seçmeleri beklenmektedir. Yukarıda bahsedilen deneysel koşullarda da *C. aethiops* işçileri akromatik ipuçlarını kullanarak olası aksiyon spektrum eğrileri nedeni ile daha parlak olarak algıladıkları 440 ve 540 nm'nin "+" olarak sunulduğu koşullarda başarılı bir öğrenme ve ayırım performansı sergilerken, daha az parlak olarak algıladıkları uyaran 640 nm'nin "+" olarak sunulduğu deneysel koşullarda ise başarısız olmuşlardır. 440 ve 540 nm'lerin birlikte sunulduğu deney koşullarında *C. aethiops* işçilerinin başarısız bir performans sergilemeleri yaşam tercihleri (krepeskular/nokturnal) gereği akromatik ipuçlarını öncelikli olarak kullandıkları ve UV ve yeşil bölgelerdeki aksiyon spektrumlarındaki çakışma nedeni ile de mavi ve yeşil bölgede eşit derecede foton yakaladıkları hipotezimizi güçlendirmektedir. **Bu hipotezimizin geçerliliğini yaygınlık/etkinlik derecesini diğer bazı krepeskular/nokturnal türler ile ileride yapacağımız davranış çalışmaları ve aksiyon spektrum çalışmaları ile de göstermeyi planlıyoruz.**

Diurnal bir yaşam koşuluna sahip *F. cunicularia* işçileri ve krepeskular/nokturnal aktivite gösteren *C. aethiops* işçilerinin renkli görme kapasiteleri karşılaştırmalı olarak birlikte değerlendirildiğinde her iki türün de 370 ve 540 nm dalgaboylarına karşılık gelen UV ve yeşil bölgelerde gerçek renkli görme başarısı sergiledikleri ve bu iki uyaranı kromatik özellikleri ile algılayıp ayırt ettikleri ortaya çıkmaktadır. Ayrıca her iki türün de UV dalgaboyuna spontan bir tercihlerinin olduğu görülmektedir ki bu durum UV reseptörlerin karıncaların navigasyonlarında oldukça büyük öneme sahip polarizasyon düzleminin algılanmasındaki önemi ve karıncaların renkli görme mekanizmalarının temelini oluşturan gökyüzü ve yeryüzü arasındaki kontrast algısının UV reseptörler aracılığı ile gerçekleştiriliyor olması ile kolayca açıklanabilmektedir. Elde edilen sonuçlar diğer karıncalar ve diğer böcek türleri ile gerçekleştirilen çalışmalardan elde edilen sonuçlarla benzerlik göstermektedir. Karıncalar ile gerçekleştirilen ilk renkli görme çalışmalarında karıncaların, UV ışığa karşı çok güçlü tepki verdikleri gösterilmiştir (Turner, 1907; Lubbock, 1929). Benzer şekilde bal arıları, sinekler ve pek çok diğer böceğin de UV ışığa yeşil ile karşılaştırıldığında 2-100 kat daha duyarlı oldukları gösterilmiştir (Menzel, 1979). UV duyarlılığı böcekler arasında çok yaygın duysal bir özellik olup günümüze kadar

incelenen tüm böcek türlerinde UV fotoreseptörlerinin var olduğu tespit edilmiştir (Briscoe ve Chittka, 2001). Bu durum filogenik olarak açıklanabileceği gibi ekolojik olarak renkli görmenin fonksiyonları incelendiğinde de böceklerin UV'ye karşı olan yönelimlerini açıklayabilecek bazı noktalar görülmektedir. Pek çok tür ile yapılan spektral fototaksi deneyleri 330-370 nm'ler arasindaki uyaranların en cezb edici uyaranlar olduğunu ortaya koymuştur (Menzel, 1979). Ayrıca UV ışığın varlığı açık alan anlamına geldiği için tüm böcekler için hayati önem içeren fototaktik kaçış davranışını kolaylaştırmakta bu nedenle en güvenilir uyaran olarak karşımıza çıkmaktadır (Wehner, 1981). Bunun yanında UV ışınları doğal nesnelerden farklı şekilde yansıtıldığı için böcek gözünde insan gözünün göremediği gizli modeller meydana getirmekte, örneğin çiçeklerin polenleri ve nektarları insanlara tamamen aynı renkte görünürken, böceklere UV yansıması sonucunda farklı renklerde görünebilmektedir. Bu durum böceklerin beslenme ekolojilerinde böceklere besin tespiti, diğer türlerle rekabet vb. konularda kolaylık sağlamaktadır. Ayrıca kur yapma ve avın tanınması davranışlarında da böcek kanatları veya vücutları üzerindeki bu ve buna benzer yansımalar önem taşımaktadır. Bunun yanında bazı memelilerin sirkadiyan fizyolojilerini UV radyasyon ile kontrol ettiği bilinmektedir (bkz. Kevan vd., 2001). Bu duruma ilişkin böcekleri içeren bir literatür bilgisine rastlanılmasa bile günün aydınlanma değerleri ve aktivasyon ritimleri arasında direkt ilişki olduğu tespit edilen *F. cuniularia* ve *C. aethiops* türleri ve dolayısı ile diğer karınca türleri için gün ışığının sahip olduğu **UV radyasyonun aktivasyon ritimlerinin başlatılmasında kullanılıyor olması da olası bir durumdur. Bu hipotezimizi ileride planlayacağımız bir çalışma ile test etmeyi planlıyoruz.**

Böceklerin renkli görme sistemleri altında yatan temel nedenlerin bilinmesi böceklerin sahip olduğu renkli görme yeteneklerinin anlaşılması ve altında yatan mekanizmaların ortaya çıkarılmasında önemli olduğu gibi krepeskular/nokturnal bir yaşama sahip olmalarına rağmen kromatik ipuçlarını başarılı bir şekilde kullanan canlıların loş ışık koşullarında kromatik ipuçlarını kullanıp kullanmadıklarını, kullanıyorlarsa da onları buna iten nedenleri ve bu başarıları altında yatan mekanizmaları anlamamıza da kolaylık sağlamaktadır. Günümüze kadar gerçekleştirilen renkli görme çalışmaları arı, gece kelebeği ve yaban arısı gibi böceklerin renkli görme yetenekleri altında yatan temel ekolojik nedenin beslenme ekolojilerinde önemli bir yer

tutan ve çok farklı sayı ve çeşitlilikte renk özelliği sergileyen çiçeklerin kromatik olarak algılanması ve ayırt edilmesi olduğunu gösterirken, kelebeklerde bu nedenlere eş seçimi ve yumurtlama alanlarının tanınması ve belirlenmesi gibi ekolojik nedenler de eklenmektedir (Warrant ve Nilsson, 2006). Karıncalar ise doğal ortamlarında renkli görme yeteneklerini, temel olarak gökyüzünün solar ve antisolar yarıları arasındaki renk gradientlerini ve yeryüzü ve gökyüzünü birbirlerinden ayırt etmek için kullanmaktadır (Warrant ve Nilsson, 2006). Reseptörlerin anatomik konumları gökyüzü ve yeryüzü arasında kontrast algısına dayalı fonksiyonel bir ayırım sağlarken, von Frisch (1967) bu ayırımın bileşik gözlerin dorsal yüzeyinde bulunan polarizasyona duyarlı reseptörler (UV reseptörler) aracılığı ile gerçekleştirildiğini göstermiştir. Güneşten gelen ışığın UV içeriği pek çok doğal objeden, özellikle de vejetasyondan yansıyan UV ışığı ile karşılaştırıldığında oldukça yüksektir. Dolayısıyla, objeler ve gökyüzü arasında UV içerik bakımından var olan kontrast bu objelerin arka plandan ayırt edilmelerinde kullanılabilmektedir. Örneğin, çöl ortamı habitatlarındaki oriyentasyonlarında *Cataglyphis* karıncaları çevresel objeleri kullanırken UV-yeşil antagonizmini kullanmaktadırlar (Mote ve Wehner, 1980; Labhart, 1986). Möller (2002) de nümerik bir metoda dayanarak böceklerdeki UV-yeşil fotoreseptörlerini içeren bir kontrast mekanizmasının, UV-mavi kontrastıyla karşılaştırıldığında, çeşitli aydınlanma koşulları altında ön plandaki objelerin arka plandaki gökyüzünden daha güçlü bir şekilde ayırt edilmelerini garanti edeceğini ileri sürmüştür. Bunun yanında yeşil yapraklardan oluşan bitki florasının topraktan, ağaç gövdelerinin gökyüzünden ayırt edilmesinde kullanılan kontrast algısı da karıncaların renkli görme yetenekleri altında yatan diğer bir neden olarak karşımıza çıkmaktadır ki birçok böceğin yeşile duyarlı fotoreptörlerinin spektral eğrileri yeşil yapraklı bitkilerin sahip olduğu klorofilin spektral eğrileri ile benzerlik göstermektedir. Böcek görüşü için oldukça önemli olan yeşil fotoreseptörler UV reseptörlerin aksine ağırlıklı olarak şekil, hareket ve büyüklük algısında kullanılsa da, zeminle, spektrumun yeşil bölgesinde renk kontrastı oluşturan renkli uyaranların bu şekilde bir kontrast oluşturmayan diğer uyaranlara göre balarıları için üç kat daha fazla mesafeden görünür olduğunu gösterilmiştir (Giurfa vd., 1996a). Giurfa vd. (1996a), yine bu çalışmada bir objenin algılanabilirliğinin zemin ve obje arasındaki UV kontrasttan bağımsız olduğunu, bu ayırım için arıların daha çok renk kontrastına ihtiyaç duyduklarını da göstermiştir.

Renkli görmenin önemli özelliklerinden birisi de ışığın şiddet özelliğidir. Hayvanların gün içerisinde karşılaştıkları renk uyaranlarının şiddet özellikleri zamana ya da gölgeler gibi çevresel etmenlere bağlı olarak değişiklik göstermektedir. Dolayısı ile hayvanlar eğer sadece kromatik ipuçlarına bağlı olarak yönelimlerini geçekleştiriyorlarsa bu durumda meydana gelebilecek her türlü şiddet değişimlerini telafi edecek bir mekanizmaya sahip olmalı ya da alternatif olarak akromatik ipuçlarını da kullanmalıdırlar. Pek çok böcekte olduğu gibi karıncalar da ışık uyaranına doğru yönelme eğilimindedirler ve bu eğilim uyaranın şiddeti arttıkça daha da kuvvetlenmektedir (Kretz, 1979). Karıncaların spektral duyarlılıkları ile ilgili çalışmalar incelendiğinde esas olarak kromatik ipuçlarının algılanması ve kullanımına yönelik araştırmaların yapıldığı, akromatik duyarlılıkları ile ilgili ise çok fazla bir araştırma yapılmadığı görülmektedir (Tsuneki, 1953; Kiepenhauer, 1968, Wehner ve Toggweiler, 1972). *Camponotus obscrupes* ve *Leptothorax spinosior* türü karıncalarda herhangi bir renk öğrenme tespit edemeyen Tsuneki (1953) işçilerin iki monokromatik ışık uyaranı ile aynı anda karşılaştıklarında şiddeti diğerinden daha yüksek olan ışığa bağlı olarak yönelimlerini gerçekleştirdiklerini gözlemlemiştir.

Benzer şekilde *F. cunicularia* ve *C. aethiops* işçilerinin, 440, 540 ve 640 nm'lerin birbirleri ile eşleştirilmesi sonucu ortaya çıkan akromatik bir algı durumunda tercihlerini daha parlak uyarandan yana sergiledikleri ancak sahip oldukları fotoreseptörlerin aksiyon spektrum eğrilerinde öngörülen olası farklılıklar nedeni ile ayırım performanslarının farklılık gösterdiği gözlemlenmiştir. Spektrum eğrilerindeki olası farklılıkların yanında, uyaranların kromatik ve akromatik özelliklerinin karıncaların oriyentasyonlarında kullanım önceliğinin her iki türde farklılık göstermesi de karıncaların performanslarında bir farklılığa neden olmuştur. Buna göre *F. cunicularia* işçileri besin ödüllü uyaran olarak duyarlı oldukları dalga boyunun kullanılması halinde uyaranları kromatik özelliklerine göre ayırt ederken, *C. aethiops* işçilerinin duyarlı oldukları uyaranın besin ödüllü olarak sunulup sunulmamasının kullandıkları ipucu üzerinde bir etkisinin olmadığı gözlemlenmiştir. Bu türe ait işçiler her iki durumda da ayırımlarını akromatik ipuçlarına göre gerçekleştirmişlerdir. *C. aethiops* işçilerinin kromatik ve akromatik ipuçlarının birlikte sunulduğu 440 ve 540 nm'lik uyaran eşleştirmelerinde bir ayırım başarısı göstermemeleri (spektral duyarlılık eğrileri nedeni ile bu iki bölgede olasılıkla eşit sayıda foton yakalamaları nedeni ile), *F.*

cunicularia işçilerinin aksine, akromatik ipuçlarına (ışık şiddeti değişimlerine) kromatik ipuçlarına göre daha fazla önem verdiklerini de ortaya çıkarmıştır. Öyle ki bu durum diurnal aktivite gösteren *F. cunicularia* işçileri gibi UV-yeşil dalgaboyu duyarlılığına sahip olduğu gösterilen ancak akromatik ipuçlarına daha fazla önem verdiği gözlemlenen *C. aethiops* işçilerinin krepskular/nokturnal aktivasyon ritimlerinin renkli görme yeteneklerinin kullanımı üzerine olası sınırlayıcı etkilerinin olup olmadığını sorgulamamıza neden olmakta, *C. aethiops* işçilerinin ışık yoğunluğunun 0.001 lux değerlerine kadar düştüğü **gece koşullarında renkli görme yeteneklerini kullanmadıkları, aksine oriyentasyonlarını ışık şiddetindeki değişimlere göre gerçekleştirdikleri olasılığını ortaya çıkarmaktadır.**

Canlıların yakaladıkları foton miktarının renkli görmenin limitini belirlemesi nedeni ile daha az foton yakalanan (yüksek foton noise) çevresel koşullarda (gece ay ve yıldız aydınlanması) renkli görme yeteneği sınırlansada, son yıllarda krepeskular/nokturnal bir yaşama sahip olmalarına rağmen renkli görme yeteneğine sahip olan canlıların olduğu gösterilmiştir (Kelber vd., 2003; Roth ve Kelber, 2004; Kelber ve Roth, 2006). Bu canlıların loş ışık koşullarında renkli görme yeteneklerini kullanıyor olmaları, bileşik gözlerinin duyarlılıklarının foton noise ile baş edebilecek kadar iyi bir duyarlılığa sahip olmaları ile açıklanmıştır (Warrant ve Nilsson, 2006). Bununla birlikte gece koşullarında renkli görme yeteneğine sahip olduğu gösterilen gece kelebeklerinin loş ışık ortamında yakaladıkları foton sayısının 1-25 foton gibi diurnal koşullarda karşılaştırıldığında oldukça düşük bir miktara tekabül ettiği belirtilmiştir. Bu durumda çok düşük ışık yoğunluklarında görmenin diğer fonksiyonlarında olduğu gibi renk algısının da sınırlı bir hal alması nedeni ile başarılı bir renk ayırımı için duyarlılığı arttırılmış bir bileşik gözün tek başına yeterli olamayacağı sonucu ortaya çıkmaktadır. Buna göre nokturnal bir renkli görme yeteneğine sahip canlıların loş ışık ortamındaki renkli görme başarıları daha iyi bir görsel duyarlılıktan ziyade, görsel duyarlılığın merkezi sinir sisteminde gerçekleşen daha uzun spatial ve zamana bağlı birleştirme fonksiyonları ile açıklanmaktadır (Warrant ve Nilsson, 2006).

Bunun yanında bazı araştırıcılar tarafından nokturnal canlıların absolute duyarlılığı arttırmak için renkli görme yeteneklerini feda ettikleri ileri sürülmektedir

(bkz. Kelber ve Roth, 2006). Buna göre nokturnal canlılar için en önemli şey güvenilir ve daha net bir görüş için mümkün olan daha fazla sayıda foton yakalamaktır. Bunun için bu canlılar sahip oldukları gözlerin anatomik yapılarında bazı özelleşmelere giderler ki çevredeki *signal to noise* oranını arttırmak için reseptörler tarafından algılanan sinyallerin bir araya toplanması bu özelleştirmelerden biri olarak karşımıza çıkmaktadır. Daha fazla duyarlılık için gerçekleştirilen bu özelleşme, reseptörlerin algılamış olduğu sinyallerin toplanmasından ziyade karşılaştırılmalı olarak değerlendirilmesini gerektiren renkli görmeyi, loş ışık koşullarında daha az güvenilir bir hale getirmekte ve loş ışık koşullarında renkli görmenin kullanımını sınırlayıcı bir rol oynamaktadır (Kelber ve Roth, 2006). Nokturnal böceklerin renkli görme mekanizmaları ile ilgili ileri sürülen bir diğer görüşte ise ışık seviyelerinin böceklerin renkli görme yeteneklerini kaybetmelerine neden oldukları ileri sürülmüştür. Buna göre loş ışık koşullarında sadece böceklerin ışığa en duyarlı oldukları fotoreseptörleri çalışır ve böceklerde de insanlarda olduğu gibi nokturnal görüş monokromatik bir görüşe döner (bkz. Mazokhin-Porchnyakov, 1969). Mazokhin-Porchnyakov (1969), nokturnal bir kelebek türü olan, *Cosmotriche potatoria'nın* ışık şiddeti 5-0.5 lux'e düştüğü zaman renk körü olduğunu belirtmiştir. Nokturnal türler, *Prionus coriarius* ve *Parastichtis lateritia'*da bu değer daha da düşük olup, 0.05 ila 0.005 lux arasında değişmektedir. Bu türlerde alacakaranlık görüşü 525 ve 550 nm'de maximum değere ulaşacak şekilde bir eğri meydana getirirken, monokromatik görüşte UV duyarlılığı yeşil duyarlılığın sadece %12-15'ini oluşturmaktadır (bkz. Mazokhin-Porchnyakov, 1969). Benzer şekilde gün içinde renkli görme yeteneğine sahip oldukları gösterilen diurnal türler *Callipora* ve *Musca'*nın, gün ışığı aydınlanma değerinin 5-10 lux'e düşürülmesi durumunda renkli görme yeteneklerini kaybettikleri, renk körü oldukları ileri sürülmüştür (bkz. Mazokhin-Porchnyakov, 1969). Deneyler bu türlerde yetersiz ışık koşullarında sadece tek bir reseptörün (490 nm) iş gördüğünü göstermiştir. Aslında düşük ışık seviyelerinde ikinci tip reseptörün fonksiyonunun durması, *Drosophila*'da düşük ışık koşullarında maksimum spektral uyaran etkisinin neden 520-540 nm'den 480-500'e kaydığını da göstermektedir. Bunun yanında ilginç bir şekilde gözlerinin sadece bir kısmı kör olan böcekler de bulunmaktadır (bkz. Mazokhin-Porshnyakov, 1969). *Calliphora* ve *Libellula'*da gözlerinin üst kısmı monokromatik bir görüşe sahipken, *Periplenata americana* ve *Notonecta glauka*'da monokromatik görüş gözlerin alt kısımları ile

gerçekleştirilmektedir (bkz. Mazokhin-Porshnyakov, 1969). Yusufçukları ele aldığımızda bu böcekler uçarak avlandıkları için bu tarz bir ikili görüşün biyolojik önemini açıklamak oldukça kolaydır. Avları yusufçukların başının üzerinde olduğu zaman gökyüzünün parlaklığı altında siyah bir nokta gibi görünecektir. Bu durumda yusufçuk için bu objenin görülmesi yani varlığının yokluğundan ayırt edilmesi önemlidir ki bunun için renkli görmeye gerek yoktur. Ancak avı karasal zemin üzerinde konulanmışsa o zaman renkli görme zemin ve av arasındaki renk farklılıklarını ayırt etmek için gereklidir. Bu durum yusufçukların neden sadece gözlerinin alt ve yan kısımlarında renkli görmeye sahip olduklarını açıklamaktadır (bkz. Mazokhin-Porshnyakov, 1969).

Yukarıdaki bilgilerden yola çıkıldığında *C. aethiops* işçilerinin de gece koşullarında maksimum spektral duyarlılık eğrisinin kayma göstermesi olasıdır. Bunun yanında *C. aethiops* işçileri eğer gece ya da loş ışık altındaki oriyentasyonlarında renkli görme sistemini kullanıyor ise karşısına çıkan uyaranları mutlaka renk olarak algılamasına gerek yoktur. Farklı renkli objelerin nispi parlaklıkları arasında fark vardır. Örneğin, parlak ışık altında parlak kırmızı renkli bir kağıt, mavi bir kağıttan daha parlak algılanacaktır ama karanlıkta durum tam tersi olmaktadır. Purkinje etkisi olarak bilinen bu durum, doğada loş ışık altında organizmaların renkli algılama yeteneklerine paralel olarak objeleri diğer objelerden ya da bulundukları ortamda arka plandan ayırt edebilmelerini kolaylaştırıcı bir etken olarak karşımıza çıkmaktadır ki tüm bu bilgilerden yola çıkarak karıncaların da çok düşük aydınlanma koşullarında objeleri nispi parlaklılarındaki farklılıklara göre algılayabilecekleri olasılığını ileri sürmek yanlış olmayacaktır.

Gerçek sosyalliğin en iyi temsilcilerinden biri olan ve böcekler arasında arılarla birlikte en iyi navigatörler olarak bilinen karıncaların farklı ortamlara kolaylıkla adapte olmalarını sağlayan yüksek sosyal organizasyonları ve gelişmiş duysal kapasiteleri başarılı bir şekilde yayılmalarında çok büyük bir rol oynamaktadır. Şu ana kadar incelenen türlerde renkli görme gibi hiç de küçümsenmeyecek görsel yeteneklerinin ortaya çıkarılması da duysal kapasitelerinin oldukça gelişmiş olduğunun bir göstergesidir. Ancak karıncaların görsel performansları ile ilgili gerçekleştirilen davranış çalışmaları değerlendirildiğinde eldeki verilerin oldukça yetersiz olduğu

görülmekte, krepeskular/nokturnal yaşamın karıncaların renkli görme ve şekil/model tanıma yeteneklerine etkilerinin tam olarak araştırılmamış olması karıncaların oriyentasyon mekanizmaları ile ilgili verileri daha da yetersiz kılmaktadır. Bu noktadan yola çıkılarak obje algılama ve ayırım performanslarının araştırıldığı deneylerde her iki türe ait işçiler, çevresel özellikleri bakımından birbirlerine göre farklılık gösteren ve zeminle meydana getirdikleri kontrast oldukça kuvvetli olan şekil/modeller kullanılarak parlak ve loş ışık altında eğitilip test edilmişlerdir.

Doğal ortamda ya da değil, bir objenin görünür olabilmesi için zeminle kromatik ya da akromatik bir kontrast meydana getirmesi gerekmektedir. Yapılan çalışmalar en yüksek şiddet kontrastının siyah ve beyaz uyaranlar arasında meydana geldiğini göstermektedir (Lehrer ve Campan, 2004, 2005). Bu nedenle deneylerde kullanılan şekil/modeller, oldukça kuvvetli kontrast meydana getirerek, sahip oldukları özelliklerin algılanabilirliğini arttıracak şekilde siyah ve beyaz modellerden seçilmiş, karıncaların şekil/modelleri görüntü eşleştirmesi hipotezine göre değil de sahip oldukları özelliklerine göre yani özellik çıkarımı hipotezine göre algılayıp ayırt edebildiklerini göstermek için, sunulan şekillerin aynı siyah alan yoğunluğuna sahip olmasına, kenar oriyentasyonu, keskin noktalar, keskin noktaların sayısı, simetri gibi farklı belirgin özellikleri içermesine özellikle dikkat edilmiştir. Ancak *F. cunicularia* ve *C. aethiops* işçileri ile farklı aydınlanma koşullarında şekil/model tanıma ve ayırım performanslarının belirlenmesine yönelik gerçekleştirilen deneylerden elde edilen sonuçlar, uyaranların sahip oldukları özellikler dikkate alındığında her iki türün de kendilerine sunulan şekil/model çiftlerini ayırt etmede başarısız olduklarını göstermiştir. Uyaranların sahip oldukları çevresel özellikler, eğitim süreleri ve farklı görsel açı ve aydınlanma değerleri (parlak ve loş ışıkta) karıncaların öğrenme ve ayırım performansları üzerinde olumlu ya da olumsuz bir etkiye neden olmamıştır.

Parlak ışık koşullarında çakışan alan miktarı düşük, zeminle meydana getirdikleri kontrast yüksek ve yatay ve dikey yönde bilateral simetri özelliği gösteren ◧ (+) vs ▬ (-) / ▬ (-) vs ◧ (+) uyaranları arasındaki ayırım performanslarının belirlenmesi ve bu ayırım performansları için gerekli görsel açı değerlerinin tespit edilebilmesi için farklı görsel açı değerlerinde (G.A: 15, 30 ve 49°) bireysel olarak eğitilen *F. cunicularia* işçilerinin bu uyaranlar arasında bir ayırım yapamadıkları ortaya

çıkmıştır (Şekil 4.33). Bunun yanında işçilerin yatay ve dikey barlara yönelik herhangi bir spontan tercihinin olmadığı tespit edilmiştir. Bu sonuçlar, *F. rufa* türü işçilerinden elde edilen veriler ile karşılaştırıldığında farklılık göstermektedir. Jander ve Voss (1963) karıncaların karanlık bölgeler, yatay ve dikey barlar ve parçalı (disruption) modeller için farklı dedektörleri olduğunu ileri sürmüş, aynı çalışmada eğitilmeyen karıncaların, dikey barları, yatay barlara spontan olarak tercih ettikleri belirtilmiştir (bkz. Horridge, 2009). Benzer bir çalışmada Voss (1967), 8-9º gibi nispeten küçük görsel açı değerlerinde dikey ve yatay barlara eğitilen *F. rufa* işçilerinin bu uyaranlar arasında ayırım yapabildiğini ileri sürmüştür. Diğer yandan arılarla yapılan bazı çalışmalar arıların küçük görsel açı değerlerinde algılayamadıkları bazı oriyentasyon ipuçlarını uyaranlar daha büyük görsel açı eğerlerinde sunulduğunda algılayabildiklerini göstermiştir (Horridge, 2009). Görsel açı değerinin belirlenmesinde bütün olarak bir şekil/modelin gözde meydana getirdiği görsel açı değeri tek başına yeterli değildir. Bunun yanında şekil/model içinde mevcut olan bölünmelerin ortaya çıkardığı görsel açı değerleri de şekil/model tanımada özelliklerin algılanmasında önem taşımaktadır. Örneğin, kendilerine yatay ve dikey çizgili barlar sunulan karıncalar için bütün olarak modelin oluşturduğu görsel açı değeri şekil/modelin bütün olarak algılanmasında önemli iken, her bir barın tek başına meydana getirdiği görsel açı değeri, şekil içine yerleştirilen barların görünürlüğü dolayısı ile modelin niteliğinin anlaşılması için önemlidir. Arılarla yapılan çalışmalar, arıların küçük çözünürlük sağlayan ince bar dilimlerini ayırt edemediklerini bar düzenlemelerinin ayırt edilebilmesi için en az 2°'lik bir görsel çözünürlüğe (periyod/frekans) ihtiyaç duyduklarını göstermiştir. Benzer şekilde Voss (1967), *F. rufa* işçileri tarafından ayırt edilen dikey ve yatay barların 8°-9° görsel açı değerlerine sahip olduğunu göstermiştir. Bu durumda daha büyük görsel açı değerlerinde, çakışan alan miktarı oldukça düşük ve daha büyük periyoda (min.7.5°) sahip barlar arasında bir ayırımın gerçekleşmemesi, yatay ve dikey barlar için nöronlar grubunun varlığı ve dikey barlar için spontan tercihleri olduğu ileri sürülen karıncalar için beklentilerin ötesinde bir sonuç ortaya çıkarmıştır.

Karıncalarla günümüze kadar gerçekleştirilen çevresel objelere bağlı görsel oriyentasyon çalışmaları görsel uyaranların karıncalar tarafından algılanmasında sahip oldukları siyah alan yoğunlukları ve zeminle meydan getirdikleri kontrastın oldukça önemli olduğunu göstermiştir. Bu nedenle doğada görsel oriyentasyonlarında görüntü

eşleştirmesi mekanizmasını başarılı bir şekilde kullandıkları bilinen karıncaların objeler arasında ayırım yaparken siyah alan yoğunluklarını başarılı bir şekilde kullanmaları şaşırtıcı değildir. Bunun yanında arılarla yapılan çalışmalar, arıların doğal ortamlarında çevresel objeleri algılamada kullandıkları ipuçlarının laboratuvar ortamında şekil/modelleri ayırt ederlerken kullandıkları ipuçları ile aynı olduğunu göstermiştir (Horridge, 2009). Her iki koşulda (Y-maze ve doğal ortam) da ipuçları hedefe ulaşmak için öğrenilmekte ve aynı anda çok sayıda ipucu içeren uyaranlardan hangi ipuçlarının çıkartılıp, kullanılacağı, bir bütün olarak şeklin sunum şekli, spontan olarak diğer ipuçlarına üstünlüğü, görsel açı değeri ve şeklin diğer uyaran ile oluşturduğu görsel farklılık gibi faktörler ile belirlenmektedir. Böcekler tarafından çok sayıda ipucu öğrenmenin çok sayıda avantajı bulunmaktadır. Bu durum bir yandan doğada gidecekleri ortamları daha az karıştırmalarına neden olurken diğer yandan bazı ipuçlarının kullanılmaz hale gelmesi durumunda diğer ipuçlarının kullanımını mümkün kılmaktadır. Burada önemli olan şekil/model ayırımında sunulan şekil/modellerin aynı ipuçlarını içermemesidir.

Tüm bunlar göz önüne alınarak, siyah alan yoğunlukları ve konumu özellikle uyaranların alt bölgesinde farklılık gösteren ve kenar oriyentasyonu ve keskin noktaların sayısı gibi çevresel özellikleri birbirinden farklı, aynı zamanda bir uyaranın (yatay bar) baskın bir simetri özelliği gösterdiği uyaranlar arasındaki ayırım performanslarının parlak ışık altında belirlenmesi için ▲(+) vs ▬ (-) / ▬ (+) vs ▲(-) uyaranlarına eğitilen *F. cunicularia* işçilerinin, birden fazla özelliği aynı anda sergileyen bu uyaranlar arasında da bir ayırım yapamadığı gösterilmiştir. Eğitim ziyareti sayısının işçilerin performansları üzerindeki etkisini ortaya koyabilmek için uygulanan 30, 20 ve 18 ziyaretlik 3 ayrı eğitim sürecinin de işçilerin performansları üzerinde bir etkisi olmamıştır (Şekil 4.34, 4.35 ve Şekil 4.36). Benzer şekilde siyah alan yoğunlukları, siyah alanların konumu ve kenar oriyentasyonu gibi çevresel özellikleri birbirinden farklılık gösteren ve sunulan uyaranlardan bir tanesinin belirgin bir simetri (dikey bar) özelliği sergilediği ●(+) vs ◧ (-) arasındaki ayırım performanslarının belirlenmesi için yapılan deneylerde de *F. cunicularia* işçileri başarısız olmuştur (Şekil 4.38). *F. rufa* işçilerinin 8-9º' gibi oldukça küçük görsel açı değerlerinde yatay ve dikey barlar arasında bir ayırım yapabildiği ve *M. sabuleti* işçilerinin daha da küçük 5-6º görsel açı değerlerinde kendilerine sunulan üçgen, daire, eşkenar dörgen gibi şekil çiftlerini ayırt

edebildiği göz önüne alındığında oldukça büyük görsel açı değerlerinde farklı çevresel özellikler ve yatay ve dikey olmak üzere farklı simetri özelliklerinin karıncalar tarafından algılanmaması eğitim sürelerindeki farklılıklar ve sunulan özelliklerin şekil çiftlerinde dahi farklılık gösterdiği dikkate alınırsa oldukça şaşırtıcıdır. Bu noktada daha önceki çalışmaların aksine simetrinin bir özellik olarak algılanmadığı, çevresel özelliklerin ise ipucu olarak kullanılmadığı sonucuna varabilmek mümkündür. Ancak karıncalar da arılarda olduğu gibi ödülsüz uyaran bu ipucunu taşısa ve ondan uzak durmaları gerekse bile ilk olarak spontan olarak eğilim gösterdikleri ipucunu öğrenmekte ve bu ipucunu kullanmayı tercih etmektedirler (Horridge, 2009). Siyah alan miktarı ve siyah alanların şekil/model içindeki konumu hem arılarda hem de karıncalarda ilk olarak tercih edilen ipuçlarıdır. Kullandığımız şekil/model çiftlerinin siyah alan yoğunluğu ve konumu gibi özellikler açısından yeteri derecede farklılık göstermesine rağmen *F. cunicularia* işçilerinin bunlar arasında bir ayırım yapamıyor olması, benzeri bir çalışmada *F. rufa* işçilerinin başarılı olması ile zıtlık oluşturmaktadır (Voss, 1967).

Kenar oriyentasyonu ve keskin noktaların sayısı gibi çevresel özellikleri birbirinden farklılık gösteren ancak yukarıdaki örnekten farklı olarak siyah alan yoğunluğu ağırlık merkezinde benzer olan ●,(+) vs + işareti (-) arasındaki ayırım performanslarının belirlenmesi ve görsel açı değerlerinin bu ayırım performansları üzerindeki etkisinin ortaya konulabilmesi için farklı görsel açı (G.A: 15 ve 30°) değerlerinde eğitilen *F.cunicularia* işçilerinden elde edilen sonuçlar, işçilerin daire ve artı (+) işareti arasında da ayırım yapmayı öğrenemediklerini, farklı çevresel özelliklerin ve farklı görsel açı değerlerinin bu ayırım performanslarına bir etkisinin olmadığını göstermiştir (Şekil 4.37). Aynı miktarda siyah alan yoğunluğu içeren içi boş daire ve X işaretine, içi boş daire besin ödüllü uyaran olacak şekilde eğitilen arılar, eğitimin başlangıcında spontan olarak X işaretinden uzak durmuş ancak eğitim ilerledikçe, daireyi tercih etmeye başlamışlar ve iki uyaran arasında ayırım yapabilmişlerdir (Horridge, 2009). Eğitim sonunda sırası ile "içi boş daire vs içi dolu bir sürü küçük daire" ve "içi dolu daire ve X işareti" ile test edilen arıların bu uyaran çiftleri arasında bir ayırım yapamadıkları gösterilmiştir. Bu durum da arıların aslında eğitim esnasında içi boş daireye ya da X işaretine ilişkin hiç bir şey öğrenemediklerini ortaya çıkarmaktadır. Burada arıların ayırım esnasında kullandıkları ve araştırmacının ilk

başlarda öngöremediği ipucu şekillerin ağırlık merkezindeki (her iki uyaran için orta nokta) siyah alan yoğunluklarıdır. Bu örnekte görüldüğü gibi ayırım performansları her zaman sunulan özelliklerin bir sonucu olarak ortaya çıkmamaktadır. Bu noktada arılarla yapılan çalışmadan yola çıkıldığında ağırlık merkezinde siyah alan yoğunluğu benzerlik gösteren uyaranların sergilediği diğer özelliklerin karıncalar tarafından algılanmıyor olması olasıdır.

Buraya kadar anlatılan farklı şekil/model çiftlerinin kullanıldığı deneylerde *F. cunicularia* işçilerinin kendilerine sunulan şekil/model çiftleri arasında ayırım yapmayı öğrenemedikleri gösterilmiş, eğitim sonrası gerçekleştirilen testlerden elde edilen seçim frekansları ve "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirilen sürelere ilişkin veriler de işçilerin bu uyaranları öğrenemedikleri sonucunu desteklemiştir.

F. cunicularia işçilerinin, siyah alan yoğunluğu ve çevresel özellikler bakımından birbirine benzerlik gösterse de çevresel özelliklerin şekil üzerindeki konumları bakımından farklılık gösteren ve ağırlık merkezleri farklı▲(+) vs ▼(-) / ▼(+) vs ▲(-) uyaranları arasındaki ayırım performanslarının belirlenmesi için yapılan deneylerden elde edilen veriler ise şu ana kadar elde edilen veriler ile farklılık göstermiştir. Bu deneylerde eğitimdeki öğrenme eğrileri dikkate alındığında düz ve ters üçgenler arasında pozitif uyaranın hangisi olduğuna bakmaksızın ayırım yapmayı öğrenebildikleri gösterilen işçiler (Şekil 4.39a ve Şekil 4.40a), eğitim ziyaretlerinin hemen ardından yapılan testlerde, hem seçim frekansı hem de "+" uyaranın bulunduğu kolda geçirdikleri süre dikkate alındığında başarısız olmuşlardır (Şekil 4.39b-c ve Şekil 4.40b-c). Bu durum eğitim süresince % 75'in üzerinde bir öğrenme başarısı sergileyen karıncaların testlerde düşen performansı dikkate alındığında oldukça şaşırtıcıdır. Bu durum belki de sürekli besin alarak koloninin besin ihtiyacını karşılayan karıncaların belli bir zaman sonunda motivasyonlarında görülen düşüş nedeni ile uyaranlara olan ilgilerinin azalması ve uyaranların yeterince incelenmemesi ile de açıklanabilir ki yapılan çalışmalar, öğrenme olgusunun ortaya çıkmasında motivasyonun önemli bir etkisinin olduğunu göstermiştir (Matthews ve Matthews, 2010). Ancak öğrenme eğrileri ve testlerden elde edilen sonuçların birbiri ile uyuşmaması ve bu türe ait işçilerin kendilerine sunulan diğer uyaranlar arasında da bir ayırım başarısı sergilememiş

olmaları, karıncaların bu performansları altında motivasyonlarının düşmesinden ziyade farklı faktörlerin yatabileceği olasılığını ortaya çıkarmaktadır.

Bu nedenle *F. cunicularia* işçileri, ters üçgen vs düz üçgen ve diğer uyaranların eşleştirilmesi ile ortaya çıkan farklı ayırt etme performansları altında yatan nedenlerin araştırılabilmesi ve kendilerine sunulan şekil/modellerin karınca gözünde bir algı oluşturup oluşturmadığının anlaşılması için tek bir uyarana, yanında alternatif bir uyaranın olmadığı koşullarda (TEP) eğitilmişlerdir. Günümüze kadar yapılan çalışmalar böceklerde uygulanan eğitim tipinin uyaranların algılanması ve ayırt edilmesi üzerine bir etkisinin olduğunu göstermiştir. Giurfa vd. (1999) yapmış olduğu çalışmada balarılarının kullanılan eğitim prosedüründen etkilendiğini belirtmiştir. Giurfa vd. (1999), bu çalışmada eğitim esnasında ödül içermeyen bir uyaranın bulunmaması durumunda (TEP), bal arılarının görsel tanımayı modelin alt kısmı ile sınırlandırdığını, aksine ödül içeren ve içermeyen modellerin her ikisinin de eğitim esnasında var olduğu durumlarda ise, daha fazla görsel bilgiye ihtiyaç duyulduğunu ve arıların modelin tamamı üzerine yoğunlaştığını göstermiştir. Bu durum eğitim esnasında ödül içermeyen uyaranın ödül içermediğinin öğrenilmesine dolayısı ile ödül içeren uyaranın özelliklerinin yanı sıra ödül içermeyen uyaranın özelliklerinin de öğrenilmesine neden olmaktadır. Campan ve Lehrer (2002)'nin iki farklı arı türü, *M. rotundata* ve *A. mellifera* ile gerçekleştirmiş olduğu şekiller arasındaki ayırım deneylerinde, arıların performanslarındaki farklılığın nedeninin iki türün farklı ekolojik gereksinimlerinin yanında iki arı türünde de farklı eğitim prosedürlerinin uygulanmış olması olabileceği belirtilmiştir. Şu ana kadar her iki uyarana ait özelliklerin öğrenilmesine olanak tanıması nedeni ile böceklerin şekil/model ayırım performansını arttırdığı belirtilen İEP ile eğitilen *F. cunicularia* işçilerinde gözlemlenen, bu eğitim tipinin ayırım performansına bir etkisinin olmadığıdır. Aslında eğitim tiplerinin eğitim performanslarına etkisinden ziyade bu noktada önemli olan karıncaların kendilerine sunulan uyaran çiftlerini algılayıp algılamadıkları ya da bir algı söz konusu ise bu algının ne derece olduğunun belirlenebilmesidir. Bu nedenle *F. cunicularia* işçileri ikili seçim düzeneğinde kendilerine sunulan şekil/modellerin algılanabilirliğinin gösterilmesi ve bu şekilde diğer uyaran çiftlerinden elde edilen verilerin yorumlanabilmesi amacı ile TEP uygulanarak ▲ (+) vs – (beyaz zemin) koşullarında ▲'e eğitilmişler, alternatif uyaranlarla test edilmişlerdir. Testler öncesinde gerçekleştirilen eğitim periyodu süreci işçilerin siyah

üçgeni alternatif beyaz zeminden ayırt etmeyi öğrenebildiklerini, en azından üçgenin bütün özelliklerine olmasa da bir "objenin" varlığına dair bir algılarının mevcut olabileceğini göstermiştir (Şekil 4.41). İşçiler, eğitim sonrası gerçekleştirilen kontrol testlerinde siyah üçgeni tercih ederlerken, eğitildikleri üçgen ve yanına alternatif olarak sunulan ters üçgen ve yatay bar ile test edildiklerinde bu uyaranlar arasında bir ayırım yapamamıştır (Şekil 4.42). Sonuçlar karıncalar için bir obje algısının mümkün olduğu ancak, bu algının sunulan objelerin sahip olduğu özelliklerinin algılanıp ayırt edilmesinde kullanılabilecek kadar yeterli olmadığı sonucunu ortaya çıkarmaktadır. Sonuçlar ayrıca bu olasılığın yanında karıncaların şiddete bağlı (intensity discrimination), yani siyah ve beyaz olarak algılanan uyaranların farklı şiddette algılanmasına bağlı olarak bir ayırım yapabildiği olasılığını da düşünmemize yol açmaktadır ki her iki durumda da bir şekil/model ayırımından söz etmek mümkün değildir. Elde edilen bu sonuç, *F. cunicularia* işçilerinin düz ve ters üçgenler arasında ortaya çıkan öğrenme başarısının işçilerin uyaranın sahip olduğu özellikleri dolayısı ile uyaranları öğrenmeleri ile ilişkili olmadığı görüşünü desteklemekte, bu uyaranlar arasında bir şekil/model algısından söz etmeyi imkânsız hale getirmektedir.

Bu noktada doğal ortamlarında gerçekleştirdikleri navigasyonlarında görsel uyaranları başarılı bir şekilde kullandıkları bilinen karıncalar dikkate alındığında *F.cunicularia* işçilerinin laboratuvar ortamında farklı görsel açı değerlerinde, farklı özellikler sergileyen uyaranları ayırt etmede başarısız olmaları altında yatan faktörlerin sorgulanması gerekmektedir. Bu durumda yanıtlanması gereken doğal ortamda iyi bir çevresel objenin (landmark) hangi özelliklere sahip olduğu ve karıncaların hangi özelliklere sahip uyaranları navigasyonlarında kullandıkları sorusudur. Aslında bu soruların tek bir yanıtının olması mümkün değildir. Çünkü çevresel objelerin çok farklı sayıda ve çeşitlilikte özellikleri vardır ve bu özellikler farklı ortamlarda farklı şekillerde kullanılmaktadır. Örneğin yuva girişinin belirlenmesinde yuvaya yakın konumlanmış çok küçük çakıl taşları kullanılabileceği gibi, yuvadan oldukça uzak mesafelerde yer alan ağaç, hatta dağ gibi farklı amaçlar için kullanışlı farklı çevresel objeler de bulunmaktadır (Lehrer, 1997b). Çakıl taşları gibi küçük objeler sadece karıncalar yuvaya oldukça yakın olduklarında yani kısa mesaflerde algılanabilirken, diğer büyük objeler karıncaları çakıl taşlarının görünür olduğu bölgeye yönlendirmek için kullanılmaktadır. Tingerben ve Kruyt (1938), kazıcı yaban arısı Philanstus'un yuva

alanını belirlemek için kullandığı görsel objelerin neler olduğunu tespit edebilmek amacı ile çok sayıda deney gerçekleştirmiş, deneyler yaban arılarının yuvalarını tespit ederken 2 boyutlu düz dairelerden ziyade topraktan belli bir yükseklikte algılanan 3 boyutlu yarı küre şeklindeki dairelerin öncelikli olarak tercih edildiklerini göstermiştir. Tingerben ve Kruyt (1938), yaban arılarının bu uyaranları tercih etmelerini, öncelikli olarak yarı küre şeklindeki dairelerin gökyüzü ile daha belirgin bir kontrast oluşturmalarına bağlamıştır. Bunun yanında zeminden farklı derinliğe sahip uyaranların böceğin kendi hareketi ile oluşturulan görüntü hareketi aracılığı ile algılanmasının daha kolay olduğu, bu şekilde yüksek bir görünürlüğe sahip olan bu landmarkın sahip olduğu çevresel özelliklerinin şiddet ve hareket kontrastı ile çok iyi bir şekilde algılanabilir olduğu vurgulanmıştır. Yukarıdaki veriler dikkate alındığında en dikkat çekici şey karıncaları da içine alan böceklerin doğal ortamlarında objelerin zeminle meydana getirdiği şiddet ya da harekete bağlı bir ayırımın böceklerin navigasyonlarındaki kullanımının hiç de küçümsenmeyecek kadar önemli olduğudur.

Bu durum, *F. cunicularia* işçileri ile gerçekleştirilen ve şu ana kadar kullanılan uyaranlarla karşılaştırıldığında oldukça büyük boyutlarda (35x45cm) olan, 8cm genişliğinde ve 16.5º'lik frekansa sahip dikey ve yatay bar düzenlemeleri içeren uyaranların kullanıldığı deneylerde de gözlemlenmiştir. Aslında diğer tüm deneylerde olduğu gibi *F. cunicularia* işçilerinin şekil/model ayırt edilmesi performansının belirlenmesi ve bu performansa etki eden olası parametrelerin (büyüklük, dikey ve yatay düzenlemeler vb.) neler olduğunun ortaya çıkarılması için gerçekleştirilen bu deneylerde, elde edilen sonuçlar bu türe ait işçilerin dikey ve yatay barlar arasında ayırım yapmayı öğrenebildiklerini (Şekil 4.43a ve Şekil 4.44a) göstermiş, eğitim sonrasında gerçekleştirilen testlerden elde edilen sonuçlar da bu öğrenme başarısını desteklemiştir (Şekil 4.43b-c ve Şekil 4.44b-c). Ancak sonuçlar uyaranların büyüklükleri, sunum şekilleri ve karıncaların bileşik gözlerinin anatomik yapıları gibi çeşitli parametrelerle birlikte değerlendirildiğinde, *F. cunicularia* işçilerinin bu başarıları altında yatan nedenin bu türe ait işçilerin bir şekil/model ayırımı başarısından ziyade yukarıdaki örnekte de bahsedildiği gibi objelerin parlaklıklarındaki farklılıklara göre ayırt edilmesi olarak değerlendirmemize yol açmıştır. Bununla birlikte şiddete bağlı ayırım böceklerde genellikle uyaranların algılanmasında kullanılmaktadır. Buna göre bir obje diğer bir objeye göre parlak ya da daha az parlak olarak tanımlanabilir ki 8

cm genişliğindeki barların seçim noktasında karıncaların gözünde oluşturduğu görüntü dikkate alındığında bu deneylerden elde edilen sonuçlar da şiddete bağlı bir ayırımın söz konusu olduğunu gösterebilir. Burada unutulmaması gereken objelerin mevcut şekilleri ile tanınması gerekliliğinin, görsel bilginin işlenmesi esnasında o anki mutlak ışık miktarının göz ardı edilmesini gerektirmesidir. Yürüyerek hareket eden tüm karasal böceklerde olduğu gibi karıncaların bileşik gözlerinde de şekil/model ayırımı için frontal göz bölgelerinin kullanıldığı belirtilmiştir (Wehner, 1981). Bu nedenle karıncaların dikey ve yatay bar düzenlemeleri içeren bu iki uyaranı ayırt etmesi için diğer uyaranlarda olduğu gibi seçim noktasında algıladıkları görüntüyü kullanmaları gerekmektedir ki bu deneylerde karıncaların seçim noktasında öncelikli olarak algıladıkları parametrenin dikey ve yatay bar düzenlemelerinden ziyade barların 8 cm genişliğinde olması nedeni ile şiddete bağlı bir ayırıma neden olan siyah ve beyaz alanlar olduğu düşünülmektedir. Kuşkusuz bu durumu açıklığa kavuşturacak yeni deneylere ihtiyaç duyulmaktadır ve ekip olarak böyle bir çalışma yakın bir zamanda projelendirilecektir.

Şu ana kadar gerçekleştirilen şekil/model ayırım deneylerinden elde edilen veriler dikkate alındığında *F. cunicularia* işçilerinin en azından şekil/modellerin sahip olduğu parametrelere göre başarılı bir şekil/model ayırım performansı sergilemedikleri gösterilmiştir. Elde edilen sonuçlara göre bu türe ait işçilerin özellikle siyah ve beyaz bar düzenlemeleri içeren uyaranları ayırt etmelerinde ortaya çıkan başarının, şekil/model ayırımından ziyade şiddete bağlı bir ayırım ile açıklanabileceği yukarıda belirtilmiştir. Bu noktada şu ana kadar kendilerine sunulan özellikleri öğrenemeyen karıncaların uyaranlara ait baskın bir ipucu oluşturacağı düşünülen kromatik özellikler söz konusu olduğunda sergileyecekleri performans merak uyandırmıştır. Bu nedenle *F. cunicularia* işçilerinin ▲ (+) vs △ (-) uyaranları arasındaki ayırım performanslarının belirlenebilmesi için gerçekleştirilen deneylerde 49°'lik G. A. değerinde eğitilen işçilerin eğitim süresince iki uyaran arasında ayırım yapmayı öğrenebildikleri ancak testlerde aynı başarılı performansı gösteremedikleri belirlenmiştir (Şekil 4.45). Bu durumu karıncaların belli bir süre sonra düşen performansları nedeni ile uyaranlara olan ilgilerinin azalması ile açıklamak mümkündür.

Doğal ortamda çevresel objelerin böcekler tarafından daha hızlı bir şekilde öğrenildiği ancak laboratuvar ortamında öğrenmenin daha uzun sürdüğü belirlenmiştir (Horridge, 2009). Bunun temel nedeni doğal ortamdaki uyaranların 3 boyutlu, laboratuvar ortamındaki uyaranların ise iki boyutlu olarak algılanmasıdır. Özellikle laboratuvar ortamında belli uyaranların öğrenilmesi zorluk ve kolaylıklarına göre ya da bir başka deyişle, bu uyaranlara spontan bir eğilimin olup olmamasına göre değişiklik göstermektedir. Bunun yanında böcekler tarafından doğal ortamlarında aynı anda ve aynı görsel alan içinde belli bir düzen oluşturacak şekilde çok sayıda görülen ve birbirinden farklı, birden fazla ipucunu aynı anda içeren çevresel objelerin, bir özellik bakımından farklılık gösteren şekil/modellere göre daha kolay öğrenilmesi aslında hiç de şaşırtıcı değildir. Laboratuvar ortamında böcekler tarafından görsel uyaranların özelliklerinin öğrenilmesi için uyaranların sahip olduğu özelliklerin böcekler tarafından algılanabilir olması, doğada gerçekleştirdikleri oriyentasyonlarında kullanılırlığı, uyaranların sunuş şekilleri, böceklerin gözünde oluşturduğu görsel açı değerleri, eğitim tipi, süresi gibi çok sayıda ve çeşitlilikteki faktörün bir arada değerlendirilmesi gerekmektedir. Tüm bunların yanında böceklerin ekolojik yaşam alanlarına ve aktivasyon ritimlerine bağlı olarak değişiklik gösteren görsel çözünürlük ve duyarlılık kapasiteleri de böceklerin görsel obje algılama ve ayırım performanslarına direkt olarak etki etmektedir.

Aktivasyon ritimlerindeki farklılıklar ve bu farklılıkların karıncaların görsel çözünürlüklerine ve dolayısı ile oriyentasyon mekanizmalarına etkisi göz önüne alındığında *F.cunicularia* ve *C. aethiops* işçileri arasında şekil/model tanıma performansları bakımından bir farklılık olması beklenmiştir. Şekil/modellerin ayırt edilmesine yönelik ortaya çıkacak söz konusu bir başarı durumunda *F. cunicularia* işçilerinin diurnal olması nedeni ile daha başarılı bir performans sergileyecekleri düşünülmüştür. Nitekim her iki türe ait işçilerin bileşik gözlerinden alınan morfometrik ölçümler sonrası diurnal *F. cunicularia* işçilerinin daha iyi bir çözünürlüğe krepeskular/nokturnal *C. aethiops* işçilerinin ise daha iyi bir duyarlılığa sahip olduklarının ortaya çıkarılması (Tablo 4.1) da bu yaklaşımı desteklemiştir. Ancak hem *F.cunicularia* hem de *C. aethiops* işçilerinin şekil/model ayırım performanslarından elde edilen sonuçlar, karıncaların bileşik gözlerinin çözünürlük ve duyarlılık kapasiteleri dikkate alındığında beklenen sonuçlarla örtüşmemiştir.

Parlak ışık koşullarında gerçekleştirilen deneylerde *C. aethiops* işçileri de kendilerine sunulan şekil/modelleri ayırt etmede başarısız olmuşlardır. Çakışan alan miktarı düşük (%25) ve yatay ve dikey yönde bilateral simetri özelliği gösteren ◧ (+) vs ▬ (-) / ▬ (-) vs ◧ (+) uyaranları arasındaki ayırım performanslarının belirlenmesi ve bu ayırım performansları için gerekli görsel açı değerlerinin tespit edilebilmesi için farklı görsel açı değerlerinde (G.A: 15 ve 30°) bireysel olarak eğitilen *C. aethiops* işçileri kendilerine sunulan uyaranlar arasında bir ayırım yapamamışlardır (Şekil 4.48). Sonuçlar, *F. cuncularia* işçilerinde olduğu gibi farklı görsel açı değerlerinin bu ayırım performanslarında bir etkisinin olmadığını ve işçilerin yatay ve dikey barlara yönelik herhangi bir spontan tercihinin olmadığını ortaya çıkarmıştır. *C. aethiops* işçilerinin krepeskular/nokturnal bir yaşama sahip olmasına rağmen oriyentasyonlarında görsel uyaranları başarılı bir şekilde kullandıkları belirtilmiştir (Greiner, 2005). Laffort vd. (1991), laboratuvar ortamında *C. aethiops* minör ve majör işçilerinin görsel oriyentasyon yeteneklerini karşılaştırmalı olarak araştırdığı çalışmasında karıncaları, plastik bir tüp ile yuvalarına bağlanan deneysel arenada dikey olarak arenanın duvarına ya da tavan kısmına tam ortada yer alan girişe göre belli açılarda konumlandırılmış, siyah beyaz çizgili modeli kullanarak yön bulmaları konusunda eğitmiş, *C. aethiops* işçilerinin dikey ve yatay barları frontal göz bölgeleri ile algılayıp, bu barlara göre oriyentasyonel bir yönelim gerçekleştirdiklerini ileri sürmüştür. Bu bilgiler göz önüne alındığında, görsel uyaranları oriyentasyonlarında kullandıkları belirtilen *C. aethiops* işçilerinin oldukça büyük görsel açı değerlerinde, çakışan alan miktarı oldukça düşük ve 7.5°'lik bir periyoda sahip barlar arasında başarılı bir ayırım performansı sergilememesi, yatay ve dikey barlar için nöronlar grubunun varlığı ve dikey barlar için spontan tercihleri olduğu ileri sürülen karıncalar için *F. cunicularia* işçilerinde olduğu gibi beklentilerin ötesinde bir sonuç ortaya çıkarmıştır. Benzer sonuçlar siyah alan yoğunlukları özellikle uyaranların alt bölgesinde farklılık gösteren ve kenar oriyentasyonu ve keskin noktaların sayısı gibi çevresel özellikleri birbirinden farklı ▲(+) vs ▬ (-) uyaranları arasında da gözlemlenmiş, *C. aethiops* işçileri, *F. cunicularia* işçilerine benzer şekilde bu uyaranlar arasında ayırım yapmayı öğrenememiştir (Şekil 4.49). Laffort vd. (1991)'nin kullandıkları modellere ve görsel açı değerlerine ilişkin yeterli veri vermemeleri, bizim verilerimizle onların verilerinin karşılaştırılmasında önemli teknik sorun ve sonuçlar çıkarmaktadır.

Parlak ışık koşullarında *C. aethiops* ile gerçekleştirilen şekil/model çalışmalarına ▲(+) vs ▼(-) / ▼ (+) vs ▲(-) uyaranları ile devam edilmiş, *C. aethiops* işçilerinin siyah alan yoğunluğu ve çevresel özellikler bakımından birbirine benzerlik gösterse de çevresel özelliklerin şekil üzerindeki konumları bakımından farklılık gösteren ve ağırlık merkezleri farklı ▲ve ▼uyaranları arasında ayırım yapmayı öğrenemedikleri gösterilmiştir (Şekil 4.50 ve Şekil 4.51). Tüm deneylerden elde edilen veriler ve deneylerin gerçekleştirilmesi esnasındaki gözlemler, *F. cunicularia* işçilerinin aksine, *C. aethiops* işçilerinin kendilerine sunulan uyaranlar ne olursa olsun, görsel uyaranlara rağbet etmedikleri, seçim noktasında kendilerine sunulan şekillerle ilgilenmediklerini düşünmemize yol açmıştır. Bu durum krepeskular/nokturnal bir yaşam biçimine sahip *C. aethiops* işçileri için olası bir durum olsa da, oriyentasyonlarında görsel ipuçlarını kullandıklarının gösterilmesi, elde edilen verilerin ve gözlemlerin tekrar değerlendirilmesini gerektirmektedir.

Bu nedenle *C. aethiops* işçileri, kendilerine sunulan uyaran çiftlerini algılayıp algılamadıkları ya da bir algı söz konusu ise bu algının ne derece olduğu ve algının ortaya çıkmasında etken olası nedenlerin belirlenebilmesi amacı ile TEP uygulanarak ▲ (+) vs – (beyaz zemin) koşullarında ▲'e eğitilmişler ve eğitim koşulları ile test edilmişlerdir. Testler öncesinde gerçekleştirilen eğitim süreci ve eğitim koşullarında gerçekleştirilen testler, işçilerin siyah üçgeni alternatif beyaz zeminden ayırt etmeyi öğrenemediklerini göstermiştir (Şekil 4.52). Eğitim koşullarında gerçekleştirilen testlerde *C. aethiops* işçilerinin başarısız olması nedeni ile kritik testler gerçekleştirilmemiştir. Bir objenin varlığının yokluğundan ayırt edilebilmesi için yüksek bir çözünürlüğe gerek olmadığı düşünüldüğünde, krepeskular/nokturnal bir yaşama sahip olmaları nedeni ile bileşik gözlerinin güçlü bir duyarlılık sergilediği belirlenen bu türe ait işçilerin (Tablo 4.1), şiddete bağlı olarak bir ayırım ile ayırt edilebilmesi mümkün bu uyaranlar arasında bir ayırım yapamaması, deneyler süresince bu türün işçilerinin görsel uyaranlara gerekli ve yeterli önemi vermemesi ile açıklanabilmektedir. Ayrıca laboratuvar ortamında sunulan şekil/model ayırımının doğal ortamda karşılaşılan çevresel objelerin ayırt edilmesine göre daha zor olduğu ve beraberinde daha yavaş bir öğrenmeyi getirdiği düşünülürse, görsel çözünürlüklerinden ziyade duyarlılıkları gelişmiş olan bu türün işçilerinin şekil/model ayırımında ortaya çıkan başarısızlığı kolayca açıklanabilmektir. Ancak, hem diurnal olması hem de daha

iyi bir görsel çözünürlüğe sahip olması nedeni ile başarılı bir şekil/model ayırım performansı beklenen *F. cunicularia* işçilerinin de genel olarak şekil/model ayırımında başarısız olmaları, her iki karınca türü için de farklı olasılıkların ön görülmesi gerektiğini göstermektedir.

Şu ana kadar parlak ışık koşulları altında gerçekleştirilen deneylerden elde edilen sonuçlar her iki türe ait işçiler için de şekil/model tanıma ve ayırımı konusunda beklentilerin ötesinde bir sonuç ortaya çıkarmıştır. Parlak ışık koşulları altında elde edilen başarısız sonuçlar ve loş ışık koşullarında azalan kontrast algısı nedeni bileşik gözlerin çözünürlüklerinde bir zayıflama olmasının kaçınılmazlığı ilk etapta loş ışık koşullarında karıncaların şekil/model ayırımı başarılarını araştırmamıza gerek kalmadığını düşündürtmüştür. Ancak nihai sonuca gerçekleştirilecek deneyler sonrasında varılması daha uygun görülmüştür. Bu amaçla, her iki türe ait işçiler, loş ışık koşullarında (3 lux) görsel obje algılama ve ayırt edilmesine yönelik performanslarının araştırılması için aynı siyah alan yoğunluğuna sahip olması ve sergilediği çevresel özellikler ve bu özelliklerin şekil üzerindeki konumlarının farklılık göstermesi nedeni ile ▲ vs ▼uyaranları ile eğitilip test edilmişlerdir. Elde edilen sonuçlar, beklenildiği gibi hem *F. cunicularia* hem de *C. aethiops* işçilerinin görsel obje algılama ve ayırım performansları dikkate alındığında loş ışık koşullarında başarısız olduklarını göstermiştir (Şekil 4.46, Şekil 4.47, Şekil 4.53 ve Şekil 4.54).

Bileşik gözlerde görsel netlik, gözlerin ışığa adaptasyonu ile direkt olarak ilişkilidir. Örneğin, karanlığa adapte olmuş bir gözde retinaya sadece kendi lensinden değil komşu ommatidyumlardan da ışık düşmekte ve bu nedenle görüş netliği ve algılanan kontrast derecesi parlak ışık koşullarına göre daha da azalmaktadır (Mazokhin-Porchnyakov, 1969). Bu nedenle görsel bir sistemde aydınlanma koşulları ile direkt ilgili olan kontrast duyarlılığı ne kadar iyi ise görüş de o kadar net ve keskin olmaktadır. Diurnal böceklerde düşük ışık yoğunluklarında görsel çözünürlüğün normalden daha düşük olduğu gösterilmiş, bu durum düşük ışık yoğunluklarında kontrast duyarlılığının azalması ile açıklanmıştır. Ayrıca arılarla gerçekleştirilen çalışmalarda zayıf ışık altında görsel netlikleri azalan arıların ışık şiddetindeki artışla birlikte görsel netliklerinin de bir artış gösterdiği belirtilmiştir. (Mazokhin-Porchnyakov, 1969).

Yukarıda kısaca verilmeye çalışılan bilgilerden de anlaşıldığı gibi şekil/model algılaması böcekler söz konusu olduğunda aslında düşünüldüğünden de karmaşık bir mekanizma gerektirmektedir. Günümüze kadar karıncaların görsel ipuçlarına bağlı oriyentasyon yetenekleri ile ilgili olarak çok fazla sayıda çalışma yapılmış olmasına rağmen (Rosengren, 1971; Rosengren ve Fortelius, 1986; Aron vd., 1988; Collett, 1992; Collett vd., 1992; Graham ve Collett, 2002) bunların hemen hemen hepsinde karıncalar doğal ortamlarında ve çevresel objelerin kullanımına ilişkin olarak test edilmişlerdir. Karınca oriyentasyonunda çevresel objelerin kullanımında esas nokta yuvadan uzaklaşan veya yuvaya geri dönen karıncaların takip edecekleri rotalarını belirlemede çevrelerinde konumlanmış ağaçların, çeşitli bitkilerin, taşların, kayaların vb. şekillerini ve birbirlerine ve/veya yuvaya göre olan konumlarını öğrenmeleri ve bu öğrenilmiş bilgiye göre hareket etmeleridir. Diğer bir deyişle karıncalar görsel bilgiden faydalanarak yuva ve beslenme alanlarının çevrelerine göre olan konumlarıyla ilgili mental bir harita oluşturmakta ve yönelimlerini gerektiğinde bu haritaya göre gerçekleştirmektedirler. Çevresel objelerin kullanımına yönelik gerçekleştirdikleri oriyentasyonlarında oldukça başarılı olan karıncalarda objelerin hangi özelliklerinin ne derece kullanıldıklarını belirlemek için gerçekleştirilen laboratuvar deneylerinin azlığı karıncaların şekil/model tanıma performanslarını çok net bir şekilde değerlendirmemizde sınırlayıcı bir etki oluşturmaktadır. Diğer yandan von Frisch (1914) ve Hertz (1929, 1930, 1933, 1935) tarafından bal arıları (*Apis melliferra)* üzerinde gerçekleştirilen ilk şekil/model tanıma deneylerinden itibaren bal arıları bu alanda klasik bir materyal halini almıştır (Lehrer, 1994, 1999; Chandra vd., 1998a,b; Horridge, 1997, 1998, 2000a, 2003). Bal arıları belli şekillere eğitilmeleri ve daha sonra eğitildikleri bu şekiller arasındaki benzerlikleri ya da farklılıkları ayırt etme konusunda test edilmeleri oldukça kolay olan, çok iyi bir öğrenme ve öğrendiklerini hafızaya kaydetme mekanizmalarına sahip canlılardır (Hammer ve Menzel, 1995; Menzel ve Müller, 1996). Doğada çiçeklerle olan beslenme ve tozlaştırma ilişkilerinden dolayı bal arıları diğer oriyentasyon yeteneklerinin yanı sıra görsel bilgiyi de etkili bir biçimde kullanmaktadırlar. Özellikle laboratuvarda yapılan deneylerde bal arılarının çok çeşitli geometrik şekil ve bir takım parametreler yönünden farklılıklar sergileyen çeşitli modellere eğitilebildikleri ve bu şekil/modelleri sadece tanımakla kalmayıp birbirlerinden ayırt edebildikleri de gösterilmiştir. Arılarla yapılan çalışmalar arıların

gözlerini farklı bölgelere (local area) ayırmış ve bu bölgelerin her birinin farklı ipuçlarını algıladıkları belirtilmiştir (Horridge, 2009). Arılarla yapılan şekil/model çalışmalarından elde edilen bir diğer ilgi çekici sonuç ise, arıların aslında şekil/modelleri bir bütün halinde algılamadıkları, sahip oldukları özellikleri ve bu özelliklerin konumunu ve yönünü hatırladıklarıdır. Örneğin arılar iki insanın yüzünü birbirinden ayırt edebilmekte, ancak bütün yüzü bir bütün şekil olarak algılamamaktadır (Avargues-Weber vd., 2010). Aslında arıların şekil/modelleri bir bütün olarak gördüklerini söylemek oldukça yanlış olur ki bunu göstermek için kullanılan tüm yollar bunu ispatlamıştır (Horridge, 2009).

Laboratuvar ortamında şekil/model ile ilgili günümüze kadar gerçekleştirilen sınırlı sayıdaki çalışmalarda, karıncaların çok çeşitli uyaranlar arasında ayırım yapabildikleri ileri sürülse de metodolojik açıdan önemli soru işaretleri vardır (Voss, 1967; Chameron, 1998; Cammaerts, 2004a,b, 2008). Özellikle karıncaların gözleri ile şekil/model arasında sabit bir ilişki kuracağı ve sunulan şekil/modeli sürekli aynı noktadan tanımasına olanak sağlayacak seçim noktası içermeyen düzeneklerin kullanılmış olması karıncaların ayırım performanslarını gerçekleştirdikleri görsel açı değerleri ve ayırt etmede kullandıkları parametreler konusunda şüphe uyandırmaktadır. Örneğin Cammaerts (2004a) daha küçük vücut büyüklüğüne ve gözlere dolayısıyla da daha düşük bir görsel netliğe sahip *M. sabuleti* işçilerinin 5-6º gibi bir görsel açı değerinde sadece birkaç cm büyüklüğündeki X ve + işaretleri ya da yatay ve dikey barlar gibi uyaranlar arasında bir ayırım yaptıklarını iddia etmektedir. Cammaerts (2004a)'nın sonuçları görsel anatomik değerler dikkate alındığında oldukça ilgi çekicidir. Tüm bu sonuçlara rağmen, *M. sabuleti* ile karşılaştırıldığında daha büyük gözlere ve vücut büyüklüğüne dolayısıyla da nispeten daha iyi bir görsel çözünürlüğe sahip *F. cunicularia* işçilerinin 15, 30, 49 ve 58º'lik görsel açı değerlerinde bir ayırım performansı göstermemesi şaşırtıcıdır. Bunun yanı sıra, Chameron vd (1998), birbirlerine bağlı 4 tane kutudan oluşan doğrusal bir labirent içinde test ettikleri *C. cursor* işçilerinin yalnızca her bir kutuda sunulan şekiller (üçgen, daire vb.) arasında ayırım yapmayı değil hangi kutuda hangi şeklin olduğunu, yani şekil sıralarını öğrenebildiklerini göstermiştir. Hem deneysel düzenek hem de metodoloji açısından oldukça kontrollü deney koşulları sağlayan bu çalışmada görsel ipuçlarını oriyentasyonlarında kullandıkları gösterilen *F. cunicularia* ve *C. aethiops* işçilerinin çok

basit şekil/model çiftlerinin ayırımında başarısız olmaları dikkate alındığında, sabit bir seçim noktası içermeyen bir düzenekte test edilen *C. cursor* işçilerinin siyah alan yoğunlukları aynı olup sadece çevresel özellikler bakımından farklılık gösteren daha kompleks uyaranları dahi ayırt ediyor olması bu deneylere şüphe düşürmektedir. Öyle ki, son yıllarda Riabinina vd. (2011), *F. rufa* türü ile gerçekleştirdiği ve karıncaların şekil sıralarını öğrenip öğrenmediklerini araştırdığı çalışmasında, Chameron vd. (1998)'nın aksine karıncaların şekil sıralarını öğrenemediklerini iddia etmiştir. Arılarla gerçekleştirilen ilk çalışmalarda, sabit bir seçim noktası içermediği için kontrolsüz deney koşullarına neden olan düzeneklerin arıların obje ayırım performanslarına olumsuz etkilerinin olduğu gösterilmiş olması da sabit bir seçim noktası içermeyen bu çalışmalara şüphe ile bakılmasına yol açmaktadır (Horridge, 2009) Bu noktada karşımıza iki sonuç çıkmaktadır; ***i)*** ya günümüze kadar karıncalarla gerçekleştirilen ve test edilen türlerin çeşitli şekil/model çiftleri arasında ayırım yapabildiklerini gösterir çalışmalar sabit bir seçim noktası içermeyen deneysel düzeneklerinin yol açtığı kontrolsüz deney koşulları nedeni ile hatalıdır ve karıncaların ayırım performanslarındaki başarı bahsedildiği gibi şekil/model çiftlerinin özellikleri ile direkt ilişkili değildir ve başka etmenler söz konusudur ya da ***ii)*** bu çalışmada kontrollü deney koşullarında elde edilen sonuçlar doğru değildir ve gözden kaçan noktalar bulunmaktadır ki bu durumda bu noktaların belirlenmesi için tekrar tekrar metodolojinin değerlendirilmesi ve buna göre yeni deneylerin planlanması gerekmektedir.

Oriyentasyonlarında çevresel objeleri başarılı bir şekilde kullandıkları ve bu başarılarını laboratuvar ortamındaki şekil/model ayırım deneylerine başarılı bir şekilde yansıttıkları gösterilen arılar dikkate alındığında şekil/modeller ile çevresel objelerin birbirlerine oldukça benzer özellikler sergiledikleri görülmektedir (Dafni vd., 1997). Örneğin, arıların laboratuvar ortamında öncelikli olarak tercih ettikleri gösterilen radyal simetrili modellerin doğada arıların beslendiği çiçek modelleri ile bire bir uyuşması bunun bir göstergesidir (Horridge, 2009). Benzer şekilde arıların parçalı modellere olan eğilimleri de doğada karşılaştıkları çiçek modelleri ile açıklanmaktadır (Horridge, 2009). Diğer yandan uzun oriyentasyonlarında büyük çevresel objeleri yakın oriyentasyonlarında ise küçük çevresel objelerle birlikte kimyasal ipuçlarını kullandıkları bilinen karıncalar için ise durum biraz farklıdır (Rosengren ve Fortelius,

1986). Karıncaların çevresel objelere bağlı oriyentasyonuna dair şu ana kadar elde edilen bilgiler karıncaların çevresel ipuçlarını oriyentasyonlarında kullandıklarını gösterse de çevresel objelerin algılanmasına uyaranların zeminle meydana getirdikleri kontrast algısının, sahip oldukları siyah alan miktarının, uyaranların konumları ve birbirlerine göre düzenleri gibi parametrelerin uyaranların sahip olduğu diğer özelliklere göre daha öncelikli olarak kullanıldığı gösterilmiştir. Diğer yandan, özellikle üçgen, daire, kare gibi uyaranların birbirlerinden ayırt edilmesinde hangi parametrelerin kullanıldığı tam olarak netleştirilmemiştir (Chameron, 1998; Cammaerts, 2004a,b). Bu çalışmada kendilerine sunulan şekil/model çiftlerini sahip olduğu parametreleri kullanarak birbirinden ayırt edemeyen *F. cunicularia* ve *C. aethiops* işçilerinin dikey ve yatay bar düzenlemeleri ile siyah üçgen ve beyaz zemin eşleştirmelerinde şiddete bağlı bir ayırım yapabilmesi karıncaların şekil/model parametrelerini öncelikli olarak algılayıp kullanmadıkları olasılığını ortaya çıkarmaktadır. Bunun yanında özellikle krepeskular/nokturnal bir yaşamın gereği olarak görsel çözünürlük kapasiteleri ve görüntü netliğindeki azalma nedeni ile kontrast algısının ve şiddete bağlı bir ayırımın daha fazla önem kazandığı *C. aethiops* işçilerinin laboratuvar ortamında sunulan şekil/modellere ve dolayısı ile bu şekil/modellerin sahip oldukları özelliklere önem vermemesi de olasıdır.

Bu noktada kesin bir yargıya varılmadan önce dikkat edilmesi gereken şey, karıncaların görsel ipuçlarına bağlı olarak oriyentasyonlarını gerçekleştirebildikleri, diğer tüm böceklerde olduğu gibi kenar oriyentasyonu ve barların algılanmasına yönelik nöronlar grubundan oluşan dedektörlere sahip olduğu ve bu dedektörler nedeni ile bu uyaranlar arasında şiddete bağlı kalmadan oriyentasyon derecesini algılayarak başarılı bir ayırım yapabildikleridir (Voss, 1967). Bu durumda her iki tür de bu deneysel çalışmada kendilerine sunulan uyaranlar arasında uyaranların sahip olduğu özellikler bakımından bir ayırım başarısı sergilemeseler de sadece şiddet ayırımına bağlı bir şekil/model ayırımının tek başına karıncaların görsel yeteneklerini açıklamak için yetersiz olacağıdır.

Böceklerde görme ve davranış, hem yakın hem de evrimsel zaman skalasında birbiri ile iç içe geçmiş durumdadır. Yakın zaman skalasında görsel olarak yönetilen bir davranış, böceğin sahip olduğu görsel sistem tarafından beyne iletilen bilginin niteliği

ve niceliği hakkında bilgi verirken, evrimsel sürecin ise bir böceğin görsel sisteminin dizaynı ile yaşam şekli ve davranış modeli arasında sıkı bir ilişki kurması beklenir. Bu nedenle böceklerin görsel yetenekleri hakkındaki bilgimiz, sadece türler ve çevreleri arasındaki etkileşimde görmenin rolünü anlamamızı değil, bunun yanında farklı zaman dilimlerinde ortaya çıkan davranış modellerinin gözlerin evrimini nasıl etkilediğini anlamamıza yaramaktadır.

Evrim süresince görsel sistemlerin yapısal çeşitliliğini anlamamıza rehberlik eden ana prensip, gözlerin aynı anda görsel netliği ve duyarlılığı maksimize edemeyecek oluşudur (Land ve Nilsson, 2008). Bileşik gözlerde faset çapındaki bir artış yakalanan foton sayısını arttırarak duyarlılığı arttırsa bile, gözün şekli ve büyüklüğü değişmediği sürece bu durum ommatidyum sayısında bir azalmaya, ommatidyumlar arasındaki açıda bir artışa neden olacak dolayısı ile görsel netlik azalacaktır. Diğer yandan, bir şekilde gözün çevresini daraltarak ommatidyumlar arasındaki açıda bir azalma meydana getirmek görsel netliği arttıracak ancak, faset çapı ve göz yüzey alanında bir değişim olmadığı için duyarlılığı azaltacaktır. Böcekler arasındaki bu durumun farklı aktivasyon ritimleri ve çevre koşullarının gereksinimlerine yanıt olarak evrimleşen görsel duyarlılık ve netlik arasında bir çatışmaya neden olduğu belirtilmiştir (Rutowski vd., 2009).

Doğada günün farklı zamanlarında önemli ölçüde değişiklik gösteren ışık seviyeleri, canlılar tarafından kullanılan görsel ipuçlarının belirginliği ve kullanılabilirliğini değiştirmiştir. Böcekler bu değişiklikle ve bu değişikliğin getirdiği sınırlamalarla baş edebilmek için görsel sistemin duyarlılığını arttıracak ya da azaltacak şekilde farklı yapısal özellikler geliştirmişlerdir (Narendra vd., 2011). Özellikle loş ışık koşullarında daha fazla foton yakalayabilmek için süperpoziyon gözlerin ve nokturnal olmasına rağmen apoziyon gözlere sahip böceklerin geliştirdikleri adaptasyonlar oldukça önemlidir. Bu böcekler duyarlılıklarını arttırmak amacı ile daha geniş rabdomlar, daha geniş lensler geliştirmişler, çeşitli nöral mekanizmalarla çözünürlüğü ve/veya duyarlılığı arttırmaya çalışmışlardır.

Diurnal, krepeskular ve nokturnal yaşama adapte olmuş canlıların sahip oldukları gözler arasında görülen farkların başında faset büyüklüğü ve ommatidyumlar arasındaki açı gelmekte, bu iki değer rabdom çapı, fokal uzunluk gibi değerlerle birlikte

böceklerin sahip olduğu bileşik gözün anatomik çözünürlüğü ve duyarlılığı hakkında bir fikir vermektedir. Tipik olarak diurnal bir türde, ommatidyumlar arasındaki açı değeri küçük iken, krepeskular/nokturnal türlerde genellikle duyarlılığı arttıracak şekilde daha geniş ommatidyal lensler görülmektedir (Greiner, 2005).

Bileşik gözlerin çözünürlüğü fiziksel olarak ışığın kırınım özelliği ile sınırlandırılmıştır (Land, 1997). Ommatidyumun çapı ne kadar küçük olursa, tek bir ommatidyumun çözünürlük gücü de o kadar düşük olacaktır. Mükemmel bir şekilde dizayn edilmiş bir bileşik gözde, ommatidyum çapı ve ommatidyumlar arası açı değerinin çarpımı ile elde edilen göz parametresi (P) değeri, görsel çözünürlük ve duyarlılık arasındaki uzlaşı hakkında bilgi vermektedir (Jander ve Jander, 2002). Parlak ışıkta aktif diurnal böcekler bileşik gözlerinin çözünürlüklerini daha küçük P değerlerine sahip olarak optimize etmektedirler. *F. cunicularia'da* tespit edilen 1.6'lık P değeri pek çok diurnal böcekteki değerle karşılaştırıldığında büyük de olsa nokturnal böcekler için öngörülen 2 μm.rad değerinden küçüktür (Synder, 1979). *C. aethiops* minör ve majör işçilerinde tespit edilen 2.68 ve 2.63'lük P değerleri ise çok belirgin olarak bu türde duyarlılığın çözünürlükten çok daha önemli olduğunu göstermektedir (Tablo 4.1). Büyük göz parametresi değerinin, bileşik gözlerin duyarlılığının çözünürlüğe göre daha yüksek olduğunu belirtmesi nedeni ile, krepeskular/nokturnal böceklerde diurnal böceklere göre bu değerin daha büyük olması beklenmektedir ki yapılan çalışmalarda nokturnal arı ve krepeskular ve/veya nokturnal kelebek türlerinde diurnal türlere göre daha büyük göz parametresi değerleri gösterilmiştir (Jander ve Jander, 2002; Rutowski vd., 2009). Çözünürlük ve duyarlılık bakımından idealize edilmiş bir bileşik gözde P değerinin 0.3 olduğu varsayılmaktadır ve arılarla yapılan çalışmalarda şu ana kadar ölçülen tüm P değerleri 0.3'den büyük olup, diurnal arılarda 0.59-0.79, nokturnal arılarda ise 0.97 ile 1.14 arasında bir değer almaktadır (Jander ve Jander, 2002). Kelebeklerle gerçekleştirilen bir çalışmada ise tespit edilen P değerlerinin, 0.6 ile 1.4 arasında değişiklik gösterdiği belirtilmekte ve tespit edilen en büyük P değeri krepeskular bir tür olan *Caligo eurilochus* için verilmektedir (Rutowski vd., 2009). Literatürde karıncalar için verilen bir P değerine rastlanmasa da bu çalışmada *F. cunicularia* ve *C. aethiops* işçileri için elde edilen P değerlerinin, hem arı hem de kelebeklerdeki diurnal ve krepeskular/nokturnal türlerden elde edilen P değerlerine göre daha büyük oldukları görülmektedir ki bu durum karıncalara göre daha

büyük vücuda ve bileşik gözlere ve daha yüksek bir görsel netliğe sahip olan arı ve kelebek bileşik gözlerindeki anatomik farklılıklar ile açıklanabilmektedir. Jander ve Jander (2002), diurnal türlerde, küçük vücut büyüklüğüne sahip arıların, daha büyük göz parametresine sahip olduğunu belirtmiştir.

Böceklerde göz büyüklüğü ve vücut büyüklüğü birbirleri ile orantılıdır ve ommatidyumlar arası açı değeri ve faset çapı arasındaki uzlaşı nedeni ile bu değerlerin vücut büyüklüğü ile değişiklik göstermesi beklenmektedir (Rutowski vd., 2009). Yapılan ölçümler sonucunda elde edilen veriler, *C. aethiops* majör işçilerinin diğer nokturnal böceklerde olduğu gibi, diurnal *F. cunicularia* işçilerine göre daha büyük gözlere sahip olduğunu göstermiştir. Her iki türe ait işçilerin göz büyüklüğünün vücut büyüklüğüne oranlanması sonucunda *F. cunicularia* işçilerinde hem göz genişliği hem de göz uzunluğunun vücut büyüklüğü ile artış gösterdiği belirlenmiştir (Şekil 4.55 ve Şekil, 4.56). *C. aethiops* işçilerinde ise bu artış sadece minör işçilerde ve göz genişliği ve vücut büyüklüğü arasında gözlemlenmiştir (Şekil 4.55). Göz yüzey alanı ise her iki türe ait işçilerde de hem vücut hem de baş büyüklüğü ile ilişkili olarak artış göstermektedir (Şekil 4.60 ve Şekil 4.61). Bunun yanında arılar ve kelebeklerde olduğu gibi, göz yüzey alanındaki ve toraks uzunluğundaki artış ile ommatidyum çapı ve ommatidyumlar arası açı değerleri arasında duyarlılık ve çözünürlük ile ilgili fikir verecek bir ilişki tespit edilemese de (Şekil 4.64 ve Şekil 4.65) *F. cunicularia* işçilerinde görülen ommatidyum sayısı ve göz yüzey alanı arasındaki doğrusal ilişki, bu türün vücut büyüklüğü ile orantılı olarak görsel çözünürlüğü arttırdığını göstermektedir (Şekil 4.58).

Bugüne kadar böceklerle gerçekleştirilen çalışmalar, büyük vücuda sahip böceklerin daha iyi bir görsel çözünürlüğe sahip olduğunu göstermiştir (Zollikofer vd., 1995; Jander ve Jander, 2002; Somonathan vd., 2009; Narendra vd., 2011). Rutowski vd. (2009) 4 farklı kelebek türü (A*raschnia levena, Polygonia c-album, Parthenus sylvia, Caligo eurilochus*) ile gerçekleştirdiği çalışmasında, faset çapının vücut büyüklüğü ile orantılı olarak artarken, ommatidyumlar arasındaki açının ise vücut büyüklüğü ile azaldığını belirtmiştir. Kelebeklerden gündüz aktif olanlar daha küçük vücut büyüklüğüne sahipken, gün batımında aktif olan *Caligo eurilochus*'un vücut büyüklüğü daha büyüktür. Rutowski vd. (2009) aynı çalışmada gündüz aktif olan

kelebeklerin daha küçük vücut büyüklüğüne sahip olduğunu ancak ve büyük vücuda sahip kelebeklerin daha net ve daha duyarlı bir görüşe sahip olduğunu belirtmiştir. Narendra vd. (2011) ise farklı aktivasyon ritimlerine sahip, *Myrmecia* cinsine ait 3 farklı tür (*M. croslandi*: diurnal; *M. tarsata*: krepeskular nokturnal, *M. pyrimorfis*: nokturnal) ile gerçekleştirdiği çalışmasında türlerin vücut ve göz büyüklüğünün diurnalden nokturnale doğru bir atış gösterdiğini, göz büyüklüğünün en küçük vücut büyüklüğüne sahip, *M. croslandi*'de en küçük, en büyük vücut büyüklüğüne sahip, *M. pyrimorfis* de ise en büyük olduğunu göstermiştir. Ancak aynı çalışmada göz yüzey alanının baş ve vücut büyüklüğü ile artmadığı belirtilmiştir. Jander ve Jander (2002), 15 arı türüne ait dişilerle gerçekleştirdiği çalışmasında nokturnal olan arıların vücut büyüklüğü ile orantılı olarak daha büyük gözlere ve daha büyük ommatidyumlara sahip olduğunu belirtmiştir. Avustralya çöl karıncası *Melophorus bagoti* ile gerçekleştirilen bir çalışmada ise oriyentasyonlarında görsel ipuçlarını kullanan ve 420-590 arasında ommatidyuma sahip olan bu türün ommatidyum çapı ve vücut büyüklüğü arasında doğrusal bir ilişki olduğu tespit edilmiştir. Bu karıncalarda vücut büyüklüğündeki artışa bağlı olarak ommatidyum çapı 8 ila 19 μm arasında değişiklik göstermektedir (Schwarz vd., 2010).

Morfometrik ölçümler sonrası yapılan hesaplamalar, *F. cunicularia* işçilerinin *C. aethiops* işçilerine göre daha fazla ommatidyuma sahip olduğunu ortaya koymuştur. Diurnal olması nedeni ile krepeskular/nokturnal olan *C. aethiops'*a göre daha fazla ommatidyuma sahip olması beklenen *F. cunicularia* işçilerinin bileşik gözlerinde ortalama 701, *C. aethiops* minör işçilerinde 357, majör işçilerinde ise 417 ommatidyum sayılmıştır. Ommatidyumların sayısı, bileşik gözlerin çözünürlük gücü ile ilgili olarak bir yorum yapmamıza olanak tanısa da (ommatidyum sayısı arttıkça çözünürlüğün arttığı varsayılır) ommatidyum sayılarının çözünürlüğe etkisi göz yüzey alanına düşen ommatidyum sayısının hesaplanması ile daha net bir şekilde ortaya konulmaktadır. Nitekim bu çalışmada *C. aethiops* majör işçilerinin minör işçilere göre daha fazla ommatidyuma sahip olduğu tespit edilmiş ancak birim alan düşen ommatidyum sayısı hesaplandığında, minör işçilerin bileşik gözlerinin birim alanda daha fazla ommatidyum içerdiği görülmüştür ki bu durum, minör işçilerin görsel çözünürlüklerinin majör işçilere göre daha iyi olduğu anlamına gelmektedir (Tablo 4.1). Ommatidyum sayısı ve göz yüzey alanında *F. cunicularia* işçilerinde ortaya çıkan doğrusal ilişki, bu türün

diurnal bir aktivite göstermesi ile açıklanmıştır. Diurnal türler daha net bir görüntü elde edebilmek için, birim alana düşen ommatidyum sayılarını arttırmak, dolayısı ile ommatidyumlar arası açı değerlerini düşürmek sureti ile çözünürlüklerini arttırırlarken, nokturnal türler, birim alandaki artışı, lens çapını arttırmada kullanmaktadırlar. Bu noktada, minör işçilere göre daha büyük göz yüzey alanına ve birim alanda daha az ommatidyuma sahip olan majör işçilerin, daha güçlü bir nokturnalite sergiledikleri görülmektedir.

Krepeskular/nokturnal aktiviteleri göz önüne alındığında görsel bilgi kullanımının zayıf olmasının bekleneceği bu türde düşük ışık seviyelerinde gerçekleştirilen aktivasyonlarında duyarlılığın arttırılması çok daha önem kazanmaktadır. Morfometrik ölçümler sonrası yapılan hesaplamalar *C. aethiops* işçilerinin ommatidyum çaplarının *F. cunicularia* işçilerininkilerle karşılaştırıldıklarında daha büyük olduğunu göstermiştir (Tablo 4.1). *C. aethiops* majör işçilerinin minör işçilere göre daha büyük göz alanı, daha az ommatidyum sayısının yanında daha büyük ommatidyum çapına sahip olmaları bu türün aktivitelerinin krepeskulardan nokturnale bir kayma gösterdiğinin diğer bir göstergesidir. Türler arasında ve içinde birim alana düşen ommatidyum sayısı ve çapında gözlenen bu farklılık her iki tür için diurnal ve nokturnal aktivitede görülen önemli optik adaptasyonlar olarak karşımıza çıkmaktadır ki Narendra vd. (2011) *Myrmecia* cinsine ait aktivasyon ritimleri değişiklik gösteren 4 farklı karınca türü ile gerçekleştirdiği çalışmasında, göz yüzey alanının kastlar arasında diurnal ve diurnal/krepeskular türlerde farklı, krepeskular ve nokturnal türlerde ise benzer olduğunu göstermiştir.

Bileşik gözün yapısal sınırlamaları nedeni ile böceklerde görsel netliğin diğer bölgelerde fazla olduğu belirli göz bölgeleri özelleşmiştir. Böceklerin hareketlerine, ekolojik ortamlarına göre değişiklik gösteren ve netlik bölgeleri olarak da tanımlanan bu göz bölgelerinde, ommatidyumlar arası açı değerleri diğer bölgelere göre daha küçük ve ommatidyum çapı ise daha büyüktür. Bu iki değerdeki farklılık bu bölgelerde P değerinin de daha küçük olmasına yol açmakta dolayısı ile çözünürlükte bir artışa neden olmaktadır. *F. cunicularia* ve *C. aethiops* türlerinin bileşik gözlerinde bu tarz bir özelleşme olup olmadığının belirlenmesi için gerçekleştirilen morfometrik ölçümler *C. aethiops* majör işçilerinde ventral ve anterolateral bölgede, *C. aethiops* minör işçileri ile

F. cunicularia işçilerinde ise ventral bölgede bu tarz bir özelleşmenin olduğunu, bu bölgelerde gözlemlenen ommatidyum çapının diğer bölgelere göre daha büyük bir değer aldığını ortaya çıkarmıştır. Bu sonuç, orta frontal bölgede daha büyük fasetlere sahip olduğu belirlenen *Myrmecia* cinsi karıncalar, büyük ommatidyum çapı ve küçük ommatidyumlar arası açı değerlerinin anterior bölgede bulunduğu tespit edilen kelebekler ve büyük ommatidyumların gözün orta bölgesinde bulunduğu gösterilen arılardan elde edilen verilerle uyuşmamakla birlikte bu durum farklı habitatlara adaptasyonların ve farklı ekolojik gereksinimlerin bir sonucu olarak değerlendirilmektedir.

Aktivasyon ritimleri göz önüne alındığında diurnal, nokturnal ve krepeskular olmak üzere günün farklı zamanlarında aktif bir yaşam tarzı benimsemiş böceklerin varlığı bir ilginçlik oluştursa da özellikle nokturnal ve krepeskular bir yaşam tarzının evrimleşmiş olmasının altında yatan temel itici güçler arasında ilk sırada diğer organizmalarla olan besin rekabetinin en aza indirilmesi ve düşmanlardan maksimum düzeyde bir korunma sağlanması gelmektedir. Diğer taraftan, gece koşullarında çeşitli predatör ve yuva paraziti türlerle karşılaşma olasılığı da azalmaktadır. Dolayısı ile diurnal aktivite gösteren böceklerin sayısı daha fazla olsa da krepeskular/nokturnal aktivite gösteren böceklerin olması da şaşırtıcı değildir. İlginç olan apozisyon tipteki bileşik gözlerinin dizaynındaki sınırlamalar nedeni ile düşük ışık yoğunluklarında aktif olmayıp diurnal bir yaşamı benimseyen böceklerin yanında apozisyon gözlere sahip olmasına rağmen krepeskular/nokturnal bir yaşam şeklini benimsemiş böceklerin de olmasıdır. Sınırlı ekolojik koşullarda ve sınırlı zaman aralığında hayatta kalmak ve üremek zorunda olan bu böcekler, krepeskular/nokturnal yaşam koşullarına bir şekilde uyum sağlayabilmek amacı ile evrimsel süreçte sıra dışı ancak oldukça etkili yapısal ve fonksiyonel adaptasyonlar geliştirmişlerdir.

Diurnal bir yaşam ile karşılaştırıldığında, görsel bilginin kullanımına yönelik gerçekleştirilen oriyentasyonlar için sınırlı koşullara sahip krepeskular/nokturnal böcekler bu adaptasyonlar ile oriyentasyon ve navigasyonlarında düşük ışık seviyelerine bağlı olarak ortaya çıkan görsel dezavantajların da üstesinden gelmiştir. Bunun için pek çok krepeskular/nokturnal böcek gece koşullarında yönlerini bulabilmek için yeterli seviyede ışığa duyarlı gözler geliştirmiştir. Nokturnal böceklerin daha fazla duyarlılığa

sahip görsel sistemleri ile sağlanan tüm görsel yetenekler, karşılaştıkları görsel dünyanın diurnal akrabalarının karşılaştığından çok da farklı olmadığını göstermektedir (Land ve Nilsson, 2008).

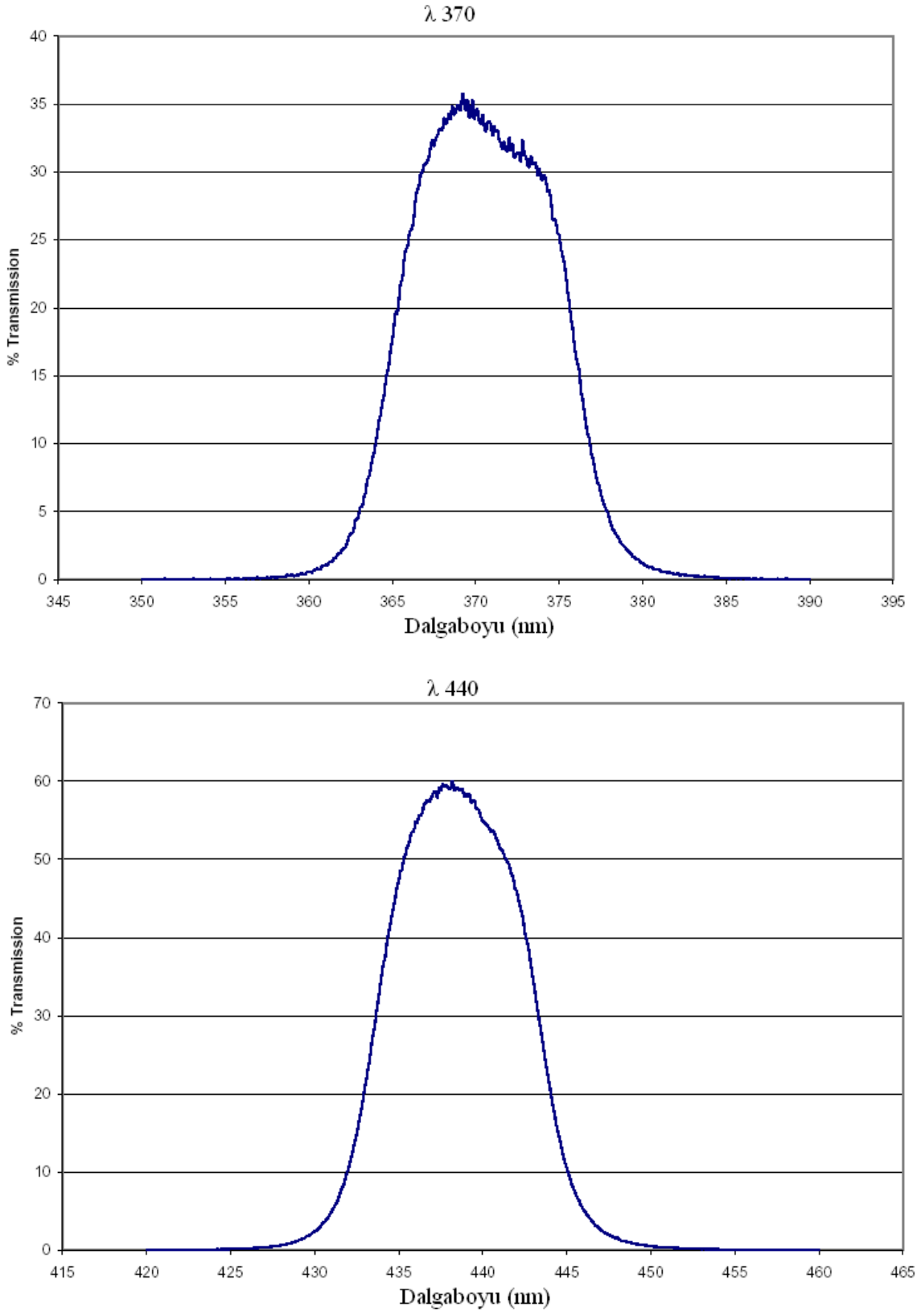
Nokturnal ve diurnal böceklerde aktivasyon ritmini belirleyen temek faktörlerden birisi ışık yoğunluğudur (Şekil 4.66 ve Şekil 4.67). Işık yoğunluğuna bağlı olarak böceklerin bileşik gözlerinde farklı ışık yoğunluklarında maksimum başarı sağlanmasına yönelik adaptasyonları içeren farklı anatomik ve optik özellikler ortaya çıkmıştır. Örneğin, görsel oriyentasyonun önemli olduğu diurnal bir böcekte bileşik gözlerin maksimum düzeyde bir görsel netliğe sahip olmaları gerekecektir. Nokturnal böceklerde ise gözlerin asıl işlevi ışık yoğunluklarındaki küçük değişimleri dahi algılayabilmektir ki bu da görüşün çok da iyi olamayacağı düşük ışık seviyesi koşullarında ışıktan maksimum düzeyde yararlanmak amacıyla bileşik gözlerdeki optik adaptasyonlar ile sağlanmaktadır.

Son yıllarda krepeskular/nokturnal ve diurnal böcekler arasında bileşik gözlerin anatomik ve optik dizaynlarını ortaya koymak ve bu böceklerin kullandıkları oriyentasyon mekanizmalarını belirlemek amacı ile yapılan çalışmalarda gece aktif, ancak apozisyon tip bileşik gözlere sahip bir arı türü olan *M. genalis* dişilerinde görsel bilgi kullanımının son derece başarılı bir şekilde gerçekleştiği, nokturnal bir yaşam sürdürmesine rağmen *Deilephila elpenor, Hyles lineata* ve *Hyles gali* türü güveler ile nokturnal bir arı türü olan *Xylocopa tranquebarica*'nın renkli görebildikleri gösterilmiştir (Kelber vd., 2002; Somanathan vd., 2008). Dolayısı ile aktivasyon ritminin böceklerin görsel oriyentasyonları için her zaman sınırlayıcı bir etki yapmadığı açıktır. Ancak yine de, aktivasyon ritimlerindeki farklılıklar ve bu farklılıklar nedeni ile ortaya çıkan göz optiğindeki özelleşmeler diurnal ve nokturnal böceklerin oriyentasyonlarında farklı görsel performanslar sergilemelerine yol açmaktadır.

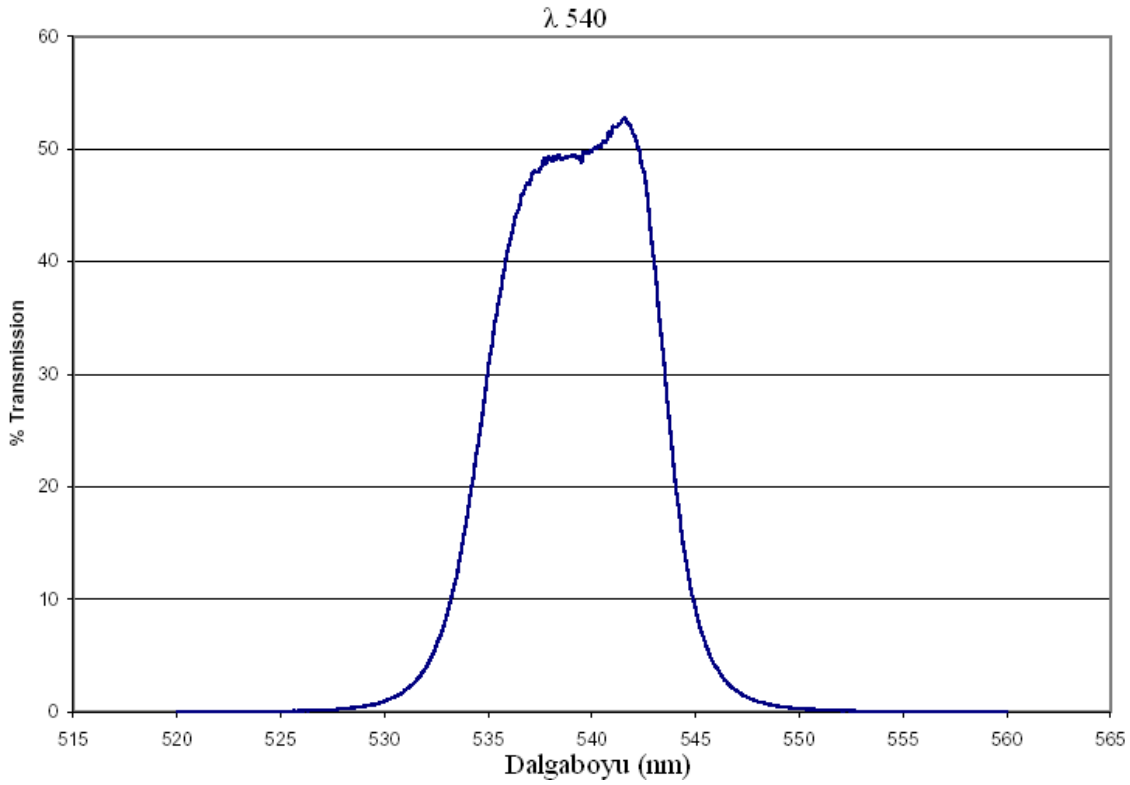
Aktivasyon ritimlerinde farklılık gösteren *F. cunicularia* ve *C. aethiops* işçilerinin görsel performansları da özellikle spektral duyarlılıkları ve görsel bilgi kullanım yetenekleri göz önüne alındığında birbirlerinden farklılık göstermektedir. Spektrumun UV ve yeşil bölgelerinde gerçek renkli görme yeteneğine sahip oldukları gösterilen her iki türe ait işçilerin, akromatik ve kromatik ipuçları söz konusu olduğunda farklı performanslar sergilemeleri, her iki türün farklı aktivasyon ritimlerine sahip

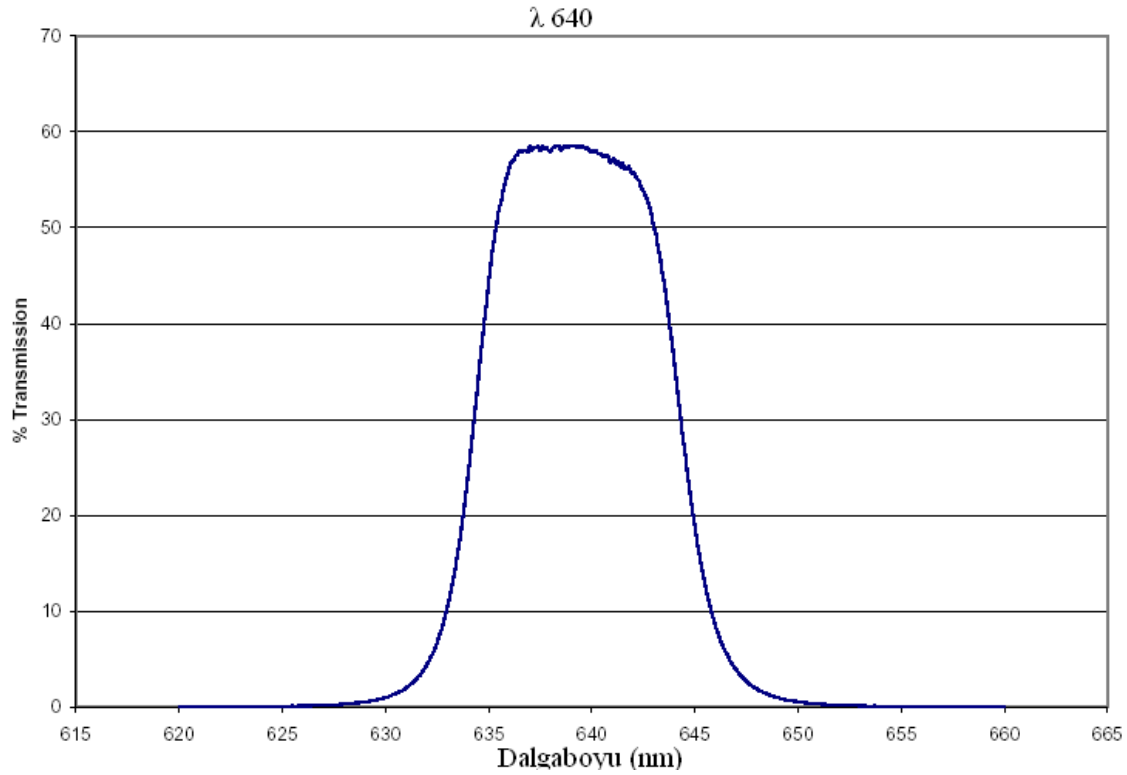
olmaları ve sahip oldukları fotoreseptörlerin duyarlılıklarında öngörülen olası farklılıklar ile açıklanabilmektedir. *F. cunicularia* işçilerinin *C. aethiops* işçilerine göre görsel uyaranlara daha fazla önem verdiğinin gösterilmesi; farklı aktivasyon ritimlerine bağlı olarak *F. cunicularia* işçilerinin çözünürlük, *C. aethiops* işçilerinin ise duyarlılıklarının daha fazla olması ile açıklanabilir ki tarafımızdan yapılan morfometrik ölçümlerden elde edilen sonuçlar da bu durumu destekler niteliktedir.

6. EKLER

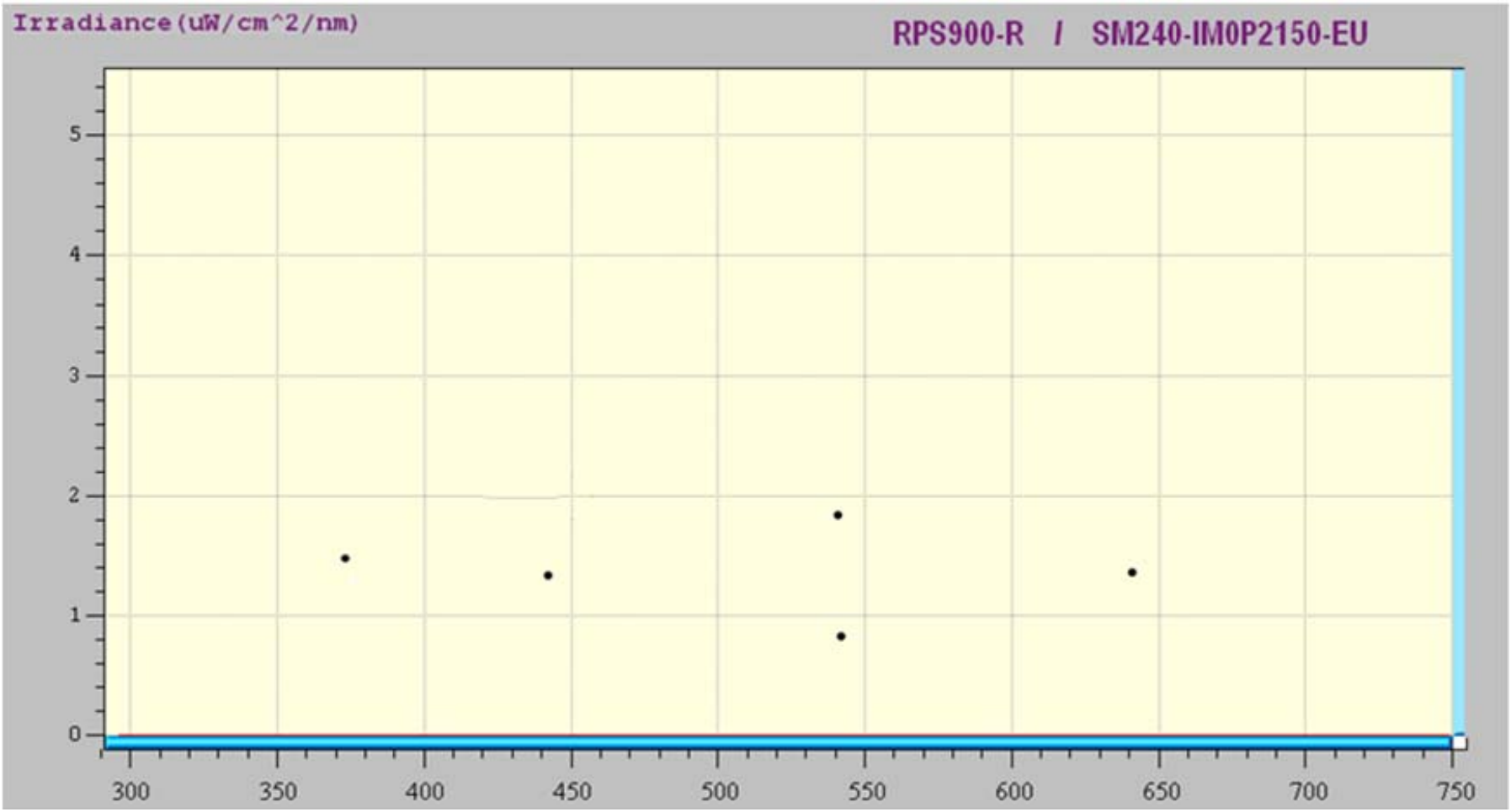


Ek-A. Monokromatik ışık uyaranlarının elde edilmesi için kullanılan dar bant aralığına sahip renkli filtrelerin (Thorlabs Inc. bandpass filters, CWL= 440, 540 ve 640 nm) geçirgenlik değerleri.


λ 540
% Transmission
Dalgaboyu (nm)
0
10
20
30
40
50
60
515
520
525
530
535
540
545
550
555
560
565


λ 640
% Transmission
Dalgaboyu (nm)
0
10
20
30
40
50
60
70
615
620
625
630
635
640
645
650
655
660
665

EK- A. Devam



Ek-B Deneylerde kullanılan monokromatik ışık uyaranlarının eş sayıda fotona ($2.4x10^{12}$ ve $4x10^{12}$ foton) sahip olmaları için gerekli, kalibre edilmiş spektroradyometre (International Light RPS 900) ile ölçülmüş ışık şiddeti değerleri

RENKLİ GÖRME EĞİTİM ÇİZELGESİ-1

K- No: **Eğitim başlama saati:** **Gün:**

Araştırmacı:	**Yuva no:**
□ ***C. Aethiops*** □ ***F. Cunicularia***	**Deney:**

NO	R/L	Seçim	Açıklama
Eğitim			
1	**R**		
2	**L**		
3	**R**		
4	**R**		
5	**L**		
6	**R**		
7	**L**		
8	**L**		
9	**R**		
10	**L**		
Kntrl Test 1	**R**		
	L		
	R		
Kntrl Test 2	**L**		
	L		
	R		
	R		
	L		
Kritik Test 1	**R**		
	L		
	R		
Kritik Test 2	**L**		
	R		
	R		
	L		
	L		
Kritik Test 3	**R**		
	L		
	R		
Kritik Test 4	**L**		

NOTLAR:

EK.-C. Bireysel eğitim ve veri toplama tablosu -1

RENKLİ GÖRME EĞİTİM ÇİZELGESİ-2

K- No: **Eğitim başlama saati:** **Gün:**

Araştırmacı:	**Yuva no:**
□ ***C. Aethiops*** □ ***F. Cunicularia***	**Deney:**

NO	R/L	Seçim	Açıklama
Eğitim			
1	**L**		
2	**R**		
3	**L**		
4	**L**		
5	**R**		
6	**L**		
7	**R**		
8	**R**		
9	**L**		
10	**R**		
Kntrl Test 1	**L**		
	R		
	L		
Kntrl Test 2	**R**		
	R		
	L		
	L		
	R		
Kritik Test 1	**L**		
	R		
	L		
Kritik Test 2	**R**		
	L		
	L		
	R		
	R		
Kritik Test 3	**L**		
	R		
	L		
Kritik Test 4	**R**		

NOTLAR:

EK-D. Bireysel eğitim ve veri toplama tablosu -2

ŞEKİL/MODEL TANIMA EĞİTİM ÇİZELGESİ -1

K- No: **Eğitim başlama saati:** **Tarih:**

Deney:	**Araştırmacı:**	**Yuva no:**
□ ***C. Aethiops***	**G.A:** □ **15** □ **30**	□ **Parlak ışık**
□ ***F. Cunicularia***	□ **49** □ **58**	□ **Loş ışık**

NO	**R/ L**	**Seçim**	**Açıklama**
Eğitim			
1	**R**		
2	**L**		
3	**R**		
4	**R**		
5	**L**		
6	**R**		
7	**L**		
8	**L**		
9	**R**		
10	**L**		
11	**R**		
12	**L**		
13	**L**		
14	**R**		
15	**L**		
16	**R**		
17	**R**		
18	**L**		
TEST 1	**R**		
	L		
	R		
TEST 2	**L**		

NOTLAR:

EK-E. Bireysel eğitim ve veri toplama tablosu -3

ŞEKİL/MODEL TANIMA EĞİTİM ÇİZELGESİ -2

K-No: **Eğitim başlama saati:** **Tarih:**

Deney:	**Araştırmacı:**	**Yuva no:**
□ ***C. Aethiops***	**G.A:** □ **15** □ **30**	□ **Parlak ışık**
□ ***F. cunicularia***	□ **49** □ **58**	□ **Loş Işık**

NO	**R/ L**	**Seçim**	**Açıklama**
Training			
1	**L**		
2	**R**		
3	**L**		
4	**L**		
5	**R**		
6	**L**		
7	**R**		
8	**R**		
9	**L**		
10	**R**		
11	**L**		
12	**R**		
13	**R**		
14	**L**		
15	**R**		
16	**L**		
17	**L**		
18	**R**		
TEST 1	**L**		
	R		
	L		
TEST 2	**R**		

NOTLAR:

EK-F. Bireysel eğitim ve veri toplama tablosu -4

AKTİVASYON TAKİP KARTI

	C. aethiops						**Tarih:**				
SAAT	**KARINCA SAYISI**				**SICAKLIK °C**		**HAVA DURUMU**				**Aydınlanma (lux)**
	Giren		Çıkan								
	Min	Maj	Min	Maj	Zemin	Hava	Açık	Rüzgarlı	Bulutlu	Yağışlı	
05:00											
06:00											
08:00											
10:00											
12:00											
14:00											
16:00											
18:00											
20:00											
22:00											
23:00											
24:00											
01:00											
Açıklama:											

Ek-G. *C. aethiops* Aktivasyon Takip Kartı

AKTİVASYON TAKİP KARTI

	F. cunicularia							**Tarih:**	
SAAT	**KARINCA SAYISI**		**SICAKLIK °C**		**HAVA DURUMU**				**Aydınlanma (lux)**
	Giren	Çıkan	Zemin	Hava	Açık	Rüzgarlı	Bulutlu	Yağışlı	
05:00									
06:00									
08:00									
10:00									
12:00									
14:00									
16:00									
18:00									
20:00									
22:00									
23:00									
24:00									
01:00									
Açıklama:									

Ek-H. *F. cunicularia* Aktivasyon Takip Kartı

7. KAYNAKLAR

ABRAMSON, C., SHURONOVA, Z. P., BURMISTROV, Y. M. 1996. Russian contributions to invertebrate behavior. L*ibrary of congress catologing-in-publication data.*

ÅKESSON, S., WEHNER, R. 2002. Visual navigation in desert ants *Cataglyphis fortis*: the importance of landmarks and celestial system of reference for nest location. *J. Exp. Biol.* 205,1971-1978.

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, 197-200.

AKTAÇ, N. 1982. Doğu Anadolu Karınca Türleri (Hymenoptera; Formicidae) ve Bölgedeki Dağılımları (Doçentlik Tezi) 93 s.

ALLARD, R. A., PAPAJ, D. R. 1997. Learning of visual cues by pipevine swallowtail butterflies: A test using artificial leaf models. *Journal of Insect Behavior* 9, 961-967.

ANDERSON, A. M. 1977. Shape perception in the honeybee. *Animal Behaviour* 25, 67-79.

ARIKAWA, K., INOKUMA, K., EGUCHI, E. 1987. Pentachromatic visual system in a butterfly. *Naturwissenschaften* 74, 297–298.

ARIKAWA, K., STAVENGA, D. C. 1997. Random array of colour filters in the eyes of butterflies. *J. Exp. Biol*. 200, 2501-2506.

ARON, S., DENEUBOURG, J. L., PASTEELS, J. M. 1988. Visual cues and trail following idiosyncrasy in *Leptothorax unifasciatus:* an orientation process during foraging. *Insectes Sociaux* 35, 355-366.

AUTRUM, H. 1981. Light and dark adaptation in invertebrates. In *Handbook of Sensory Physiology,* vol. VII/6C (ed. H. Autrum), pp. 1-91. Berlin: Springer.

AVARGUÈS-WEBER, A., PORTELLİ, G., BENARD, J., DYER, A. GIURFA, M. 2010. Configural processing enables discrimination and categorization of face-like stimuli. *J. Exp. Biol.213, 593-601.*

BACKHAUS, W., MENZEL, R., KREISSL, S. **1987.** Multidimensional scaling of color similarity in bees. *Biological Cybernetics* 56, 293-304.

BACKHAUS, W. 1991. Color opponent coding in the visual system of the honeybee. *Vision Research* 31,1381-1397.

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, 121-125.

BALKENIUS, A., KELBER, A. 2004. Colour constancy in diurnal and nocturnal hawkmoths *J. Exp. Biol*. 207, 3307 - 3316.

BARLOW, H. B. 1952. The Size of Ommatidia in Apposition Eyes. *J Exp Biol.* 29, 667-674

BAUMGARTNER, H. 1928. Der Formensin und die Sehscharfe der Bienen. *Z Vergl Physiol***.** 7, 56-143.

BERNARD, G. D. 1979. Red-absorbing visual pigment of butterflies. *Science* 203, 1125–1127.

BERNARD, J., GIURFA, M. 2008. The cognitive implications of asymmetric color generalization in honeybees. *Animal Cognition* 11, 283–293.

BERRY, R. P., WARRANT, E. J., STANGE, G., 2007. Form vision insect dorsal ocelli: an anotomical and optical analysis of locust ocelli. *Vision Res.* 47, 1382-1393.

BERRY, R. P., WCISLO, W. T., WARRANT, E. J. 2011. Ocellar adaptation for dim light vision in nocturnal bee. *J Exp Biol.* 214, 1283-1293.

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

BRISCOE, A. D. **1998**. Molecular Diversity of Visual Pigments in the Butterfly *Papilio glaucus*. *Naturwissenschaften* 85, 33-35.

BRISCOE, A. D. 2000. Six opsins from the butterfly *Papilio glaucus*: molecular phylogenetic evidence for paralogous origins of red-sensitive visual pigments in insects. *J. Mol. Evol.* 51, 110–121.

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

BRANDT, R., VOROBYEV, M. 1996. Metric Analysis of Threshold Spectral Sensitivity in the Honeybee. *Vision Research* 37, 425-439.

BUECHE, F. J., JERDE, D. A. 2000. Fizik İlkeleri 2, Dördüncü kısım, ışık ve optik, 671-793. *Palme Yayınları*, ISBN 975-7477-76-1.

CAMLITEPE, Y., STRADLING, D. J. 1995. Wood ants orient to magnetic fields. *P. Roy. Soc. Lond. B Bio*. 261, 37-41.

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., 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.

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

CAMMAERTS, M-C. 2004a. Some characteristics of the visual perception of the ant *Myrmica sabuleti*. *Physiological Entomology* 29 (5), 472-482.

CAMMAERTS, M-C. 2004b. Classical conditioning, temporal learning and spatial learning in the ant *Myrmica sabuleti. Biologia,* 59, 243-256.

CAMMAERTS, M-C. 2008. Visual discrimination of cues differing as for their number of elements, their shape or their orientation, by the ant *Myrmica sabuleti. Biologia* 63, 1169—1180.

CAMPAN, R., LACOSTE, G. 1971. Les préférences visuelles spontanées chez le grillon Nemobius sylvestris et leur modification sous l'effect de l'experience. *Cong. Soc. Sav. Toulouse* 96, 465–483.

CAMPAN, R., LEHRER, M. 2002. Discrimination of closed shapes by two species of bee, *Apis mellifera* and *Megachile rotundata*. *The journal of Experimental Biology* 205, 559-572.

CARTWRIGHT, B. A., COLLETT, T. S. 1983. Landmark learning in bees. *J. Comp. Physiol. A* 151, 521–543.

CATTON, W. T. 1998. A test of the visual acuity of the locust eye. *J. Insect Physiol*. 44, 1145-1148.

CENGİZ, S. 2011. *Lasius alineus* (Foerster, 1850) (Hymenoptera: Formicidae)'da renkli görme ve renk tonu ayırımının davranışsal analizi. Yüksek Lisans Tezi, *Trakya Üniv. Fen Bilimleri Enstitüsü,* Edirne.

CHANDRA, S. B. C., GEETHA, L., ABRAHAM, V. A., KARANTH, P., THOMAS, K., SRINIVASAN, M. V., GADAGKAR, R. 1998a. Uniform discrimination of pattern orientation by honeybees. *Animal Behaviour,* 56, 1391-1398.

CHANDRA, S. B. C., GEETHA, L., ABRAHAM., V. A., KARANTH, P., THOMAS, K., SRINIVASAN, M. V., GADAGHAR, R. 1998b. Uniform discrimination independent of retinal matching by blowflies. *J. Exp. Biol.* 204, 15-23.

CHAMERON, S., SCHATZ, B., PASTERGUE-RUIS, I., BEUGNON, G., COLLETT, T. S. 1998. Learning of a sequence of visual patterns by the ant *Cataglyphis cursor. Proc. R. Soc. Lond.* B 265, 2309-2313.

CHAPMAN, R. F. 1998. The Insects: Structure and Function. *Cambridge University Press*. 4th edition.

CHENG, K. 1998. Landmark-based spatial search in honeybees. I. Use of elements and interlandmark angles. *Anim. Cog.* 2, 73-78.

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., 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., 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.

COLLETT, T. S. 1992. Landmark learning and guidance in insects. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*. 337, 295-303.

COLLETT, T. S., DILLMANN, E., GIGER, A., WEHNER, R. 1992. Visual landmarks and route following in desert ants. *J Comp. Physiol. A* 170, 435-442.

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

CRONIN, T. W., JARVILETHO, M., WECKSTROM, M., LALL, A. B. 2000. Tuning of photoreceptor spectral sensitivity in fireflies (Coleoptera: Lampyridae). *J. Comp. Physiol. A* 186, 1-12.

DAFNI, A. 1991. The reaction of *Amphicoma spp.* beetles to red models and its implications in pollination. Abstracts of the coneference on: *Plant Reproductive Ecology: Progress and Perspective,* 18.

DAFNI, A. 1994. Note on side advertisement in flowers. *Functional Ecology* 8, 139-138.

DAFNI, A., KEVAN, P. G. 1995. Hypothesis on adaptive features of the compound eye of bees: Flower specific specializations. *Evolutionary Ecology* 8, 1-6.

DAFNI, A., LEHRER, M., KEVAN, P. G. 1997. Spatial flower parameters and insect spatial vision. *Biol. Rev.* 72, 239–282.

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.

De VRIES, H. **1956.** Physical aspects of the sense organs. *Prog Biophys Biophys Chem*. 6, 207–264.

DILL, M., WOLF, R., HEISENBERG, M. 1993. Visual pattern recognition in *Drosophila* involves retinotopic matching. *Nature* 365, 751-753.

DILL, M., HEISENBERG, M. 1995. Visual pattern memory without shape recognition. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 349, 143-152.

DUELLI, P., WEHNER, R. 1973. The spectral sensitivity of polarized light orientation in *Cataglyphis bicolor* (Formicidae, Hymenoptera). *J Comp Physiol.* 86, 37–53.

DUSENBERY, D. B. 1992. *Sensory Ecology: How Organisms Acquire and Respond to Information.* New York: Freeman

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.

EFLER, D., RONACHER, B. 2000. Evidence against a retinotopic–template matching in honeybee's pattern recognition. *Vision Research* 40, 3391-3403.

ERNST, R., HEISENBERG, M. 1999. The memory template in *Drosophila* pattern vision at the flight Simulator. *Vision Research* 39, 3920-3933.

EXNER, S. 1891. *The Physiology of the compound eyes of insects and crustaceans.* Translated from the German by R. C. Hardie (1989), republished Springerverlag.

GIGER, A. D., SRINIVASAN, M. V. 1995. Pattern recognition in honeybees: eidetic imagery and orientation discrimination. *Journal of Comparative Physiology A* 176, 791–795.

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 prosedure and colour discrimination in the honeybee *Apis mellifera*. *Naturwissenchaften* 91, 228-231.

GIURFA, M., NÚÑEZ, J., CHITTKA, L., MENZEL, R. **1995**. Colour preferences of flower-naive honeybees. *J Comp Physiol A* 177, 247-259.

GIURFA, M., VOROBYEV, M., KEVAN, P., MENZEL, R. 1996a. Detection of coloured stimuli by honeybees: minimum visual angles and reseptor spesific contrasts. *J Comp Physiol A* 178, 699-709.

GIURFA, M., EICHMANN, B., MENZEL, R. 1996b. Symmetry perception in an insect. Nature 382, 458-461.

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., VOROBYEV, M. 1998. The angular range of achromatic target detection by honeybees. *J.Comp. Physiol. A* 183, 101-110

GIURFA, M., HAMMER, M., STACH, S., STOLLHOFF, N., DEISIG-MULLER N., MIZYRYCKI, C. 1999. Pattern learning by honeybees: conditioning procedure and recognition strategy. *Animal Bahaviour* 57, 315-324.

GLEADALL, I. G., HARIYAMA, T., TSUKAHARA, Y. 1989. The visual pigment chromophores in the retina of insect compound eyes, with special reference to Coleoptera. *J. Insect Physiol*. 35, 787-795.

GOLDSMITH, T. H. 1991. The evolution of visual pigments and colour vision. In: Gouras P (ed) The perception of colour. MacMillan, London, pp 62–89.

GOULD, J. L. 1985. How bees remember flower shapes. *Science* 227, 1492-1494.

GOULD, J. L. 1986. Pattern learning by honeybees. *Animal Behaviour* 34, 990-997.

GOULD, J. L. 1988. A mirror-image ambiguity in honey bee pattern matching. *Animal Behaviour* 36, 487–492.

GOULSON, D., CORY, J. S. 1993. Flower constancy and learning in foraging preferences of the green-veined white butterfly *Pieris napi*. *Ecol. Entomol.* 18, 315–320.

GRAHAM, P., COLLETT, T. S. 2002. View based navigation in insects: How wood ants (*Formica rufa* L.) look at and are guided by extended landmarks. *The Journal of Experimantal Biology* 205, 2499-2509.

GREINER, B. 2005. Adaptations for nocturnal vision in insect apposition eyes. Phd Thesis.Lund University, Department of Cell and Organism Biology.

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.

HAMMER, M., MENZEL, R. 1995. Learning and memory in the honeybee. *Journal of Neuroscience* 15, 1617–1630.

HASSELMEN, E. M. 1962. Über die relative spektrale Empfindlichkeit von Kafer- und Schmetterlingsaugen bei verschiedenen Helligkeiten. Zool. Jb. Physiol. 69 537–576.

HECHT, S., SHLAER, S., PIRENNE, M. 1941. Energy, quanta and vision. *Journal of General Physiology* 25, 891-40.

HEISENBERG, M. 1995. Pattern recognition in insects. *Current Opinion in Neurobiology* 5, 471-485.

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.

HERTZ, M. 1929. Die Organisation des optishen Feldes bei der biene. I. *Z Vergl Physiol* 8, 693-748.

HERTZ, M. 1930. Die Organisation des optischen Feldes bei der bienen. II. *Zeitschrfit für vergleichende Physiologie,* II 107-145.

HERTZ, M. 1933. Über figurale Intensitat und Qualitaten in der optischen Wahrnehmungder Biene. *Biol Zentralbl* 53, 10-40.

HERTZ, M. 1935. Die Untersuchungen über den Formensin der Honigbiene. *Naturwissenschaften* 23, 618-624.

HILL, P. S. M., WELLS, P. H., WELLS, H. 1997. Spontanous flower constancy and learning in honeybees as a function of colour. *Anim. Behav.* 54, 615-627.

HONIG, W. K., URCUIOLI, P. J. 1981. The legacy of Guttman and Kalish (1956): Twenty-five years of research on stimulus generalization. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior* 36, 405-445.

HOOK, R. 1665. Micrographia or some physiological descriptions of minute bodies made by magnifying glasses. London: J. Martyn, J. Allestry.

HORRIDGE, G. A. 1996a. Vision of the honeybee (*Apis mellifera*)the signifiance of the angle subtended by the target. *J. Insect Physiol.* 42, 693-703.

HORRIDGE, G. A. 1996b. The honeybee (*Apis mellifera*) detects bilateral symmetry and discriminates its axis. *J. Insect Physiol.* 42, 755-764

HORRIDGE, G. A. 1996c. The relation between pattern and landmark vision of the honeybee (*Apis melliera) J. Insect Physiol.* 42, 373-383.

HORRIDGE, G. A. 1996d. Vision of the honeybee *Apis mellifera* for patterns with two pairs of equal orthogonal. *J. Insect Physiol.* 42, 131-138.

HORRIDGE, G. A. 1997. Pattern discrimination by the honeybee: disruption as a cue. *J. Comp. Physiol. A.* 181, 267-277.

HORRIDGE, G. A. 1998. Spatiyal coincidence of cues in visual learning by the honeybee (*Apis mellifera*). *Journal of Insect Physiology* 44, 343-350.

HORRIDGE, G. A. 1999a. Pattern vision of the honeybee (*Apis mellifera*): the effect of pattern on the discrimination of location. *J. Comp. Physiol. A* 185, 105-113.

HORRIDGE, G. A. 1999b. Two dimensional pattern discrimination by the honeybee. *Physiological Entomolog* 24, 1-17

HORRIDGE, G. A. 2000. Visual discrimination of radial cues by the honeybee (*Apis mellifera*). *Journal of Insect Physiology* 46, 629-645.

HORRIDGE, G. A. 2003. Visual discrimination by the honeybees (*Apis mellifera*): the position of the common centre as the cue. *Physiologichal Entomology* 28, 1-12.

HORRIDGE, G. A. 2005. What the honeybee sees: A review of the recognition system of *Apis mellifera. Physiological Entomology* 30, 2-13.

HORRIDGE, G. A. 2009. What does the honeybee see and how do we know? A critique of scientific reason. ANU e-press. 384 pp.

HORRIDGE, G. A., ZHANG, S-W., LEHRER, M. 1992. Bees can combine range and visual engle to estimate absolute size. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 337, 49-57.

HORRIDGE, G. A., ZHANG, S. W. 1995. Pattern vision of bees, flower-like patterns with no predominant orientation, *Journal of Insect Physiology* 41, 681–8.

HÖLLDOBLER, B., WILSON, O. 1990. The Ants. Springer-Verlag,-New York pp. 732.

http://atbi.biosci.ohio-state.edu:210/hymenoptera/tsa.sppcount?the_taxon=Formicidae (19.02.2011).

http://lasp.colorado.edu/cassini/education/Electromagnetic%20Spectrum.htm (20.09.2010).

http://www.justinpamute.wordpress.com (19.02.2011).

HUNT, J. H., JEANNE, R. L., KEEPING, M. G. 1995. Observation on *Apoica pallens,* a nocturnal neotropicl social wasp (Hymenoptera: Vespidae, Polistinae, Epiponini). *Insect Soc.* 42, 223-236.

HURD, P. D., LINSLEY, E.G. 1970. A classification of the squash and gourd bees Peponapis and Xenoglossa (Hymenoptera: Apoidea). University Of California press. Berkeley.

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.

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, GIURFA, M. 2003. Discrimination of closed coloured shapes by honeybees requires only contrast to the long wavelength receptor type. *Animal Behaviour* 66, 903-910.

JANDER, R., VOSS, C. 1963. Die bedeutung von streifenmustern füs das formensehen der roten waldamesie (*Formica rufa L.).*Zeitzhcrift für tierphysiologie, 20, 1-19

JANDER, U., JANDER, R. 2002. Allometry and resolution of bee eyes (Apoidea). *Arthropod Struct. Dev*. 30, 179–193.

KALISH, H. I. 1958. The relationship between discriminability and generalization: A re-evaluation. *J. Exp. Psychol*. 55, 637-644.

KARAMAN, C., AKTAÇ, N., KIRAN, K. 2011. Ants of the genus *Camponotus*Mayr, 1861 (Hymenoptera: Formicidae) in the KazMts. (Turkey), with descriptions of sexuals of *Camponotuscandiotes* Emery, 1894 and *Camponotusionius* Emery, 1920. *Turkish Journal of Zoology.*

KARAMAN, C. 2011. *Camponotus* Mayr, 1861 (Hymenoptera, Formicidae, Formicinae) Cinsi Türkiye Revizyonu. Doktora tezi

KATZ, B., MINKE, B. 2009. Drosophila photoreceptors and signaling mechanisms. *Front Cell Neurosci.*3, 2

KAUL, R. M. 1977. Influence of several physical factors on *Formica rufa* L. Behavior (in Russian). In: *Etologiya Nasekomykh i kleshchey* (Ethology of insects and ticks), 38-47. Tomsk. Tomsky Gosudarstvenny Universitet.

KELBER, A. 1996. Colour learning in the hawkmoth *Macroglossum stellatarum. The Journal Of Experimantal Biology* 199, 1127-1131.

KELBER, A. 1997. Innate preferences for flower features in the hawkmoth *Macroglossum stellatarum, The Journal of Experimental Biology* 200, 827–836.

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

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

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

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

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

KELBER, A., BALKENIUS, A., WARRANT, E.J. 2003b. Colour vision in diurnal and nocturnal hawkmoths. *Integr. Comp. Biol.* 43, 571 -579

KELBER, A., ROTH, S. V. 2006. Nocturnal colour vision – not as rare as we might think. *The Journal of Experimental Biology* 209, 781-788.

KELBER, A., OSORIO, D. 2010. From spectral information to animal colour vision: concepts and terminology. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 277, 1617–1625.

KESSOCK-PHILIP, R., HURST, H., ROSSINGTON, S. R., HOLLOWAY, G. J. 2004. Nesting Ecology of *Formica cunicularia. English Nature Reserch Reports*. Number 612.

KIEPENHAUER, J. 1968. Farbunterscheidungsverm6gen bei der roten Waldameise. *Formica polyctena. Z. vergl. Physiol*. 57, 409-411.

KINOSHITA, M., ARIKAWA, K. 2000. Colour constancy in the swallowtail butterfly *Papilio xuthus. J. Exp. Biol.* 203 (23), 3521 - 3530.

KINOSHITA, M., SHIMADA, N., ARIKAWA, K. 1999. Colour vision of the foraging swallowtail butterfly *Papilio xuthus*. *J. Exp. Biol*. 202, 95–102.

KIRAN, K. 1998. İznik Yöresi Samanlı Dağları Karınca Faunasının (Hymenoptera; Formicidae) Vertikal Dağılımı. Yüksek Lisans Tezi.

KIRSCHFELD, K. 1976. The resolution of lens and compound eyes. Neural principles in vision (Ed. Zettler, F. ve Weiler, R.) 354-370. Spiringer, Berlin.

KORNELUK, Y. G., PLOWRIGHT, C. M. S. 1995. Mirror image pattern matching by bumble bees. *Behaviour* 132, 87–93.

KRETZ, R. 1979. A Behavioural Anlysis of Colur Vision in the Ant *Cataglyphis bicolor* (Hymenoptera, Formicidae) *J. Comp. Physiol*. 1311, 217-233.

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. **2000**. Polarization-sensitive interneurons in the optic lobe of the desert ant *Cataglyphis bicolor. Naturwissenschaften* 87, 133-136.

LAFFORT, B., BEUGNON, G., FOURCASSİE, V. 1991. Spatial orientation and polymorphismin *Camponotus aethiops* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 19, 363-374.

LAND, M. F. 1984. The resolving power of diurnal superposition eyes measured with an ophthalmoscope. *J. comp. Physiol. A* 154: 515-533.

LAND, M. F. 1997. Visual acuity in insects. *Annu. Rev. Entomol*. 42, 147-177.

LAND, M. F., NILSSON, D-E. 2008. Animal eyes. Oxford University Press (Oxford animal biology series).

LAUGHLIN, S. B. 1981. Neural principles in the peripheral visual system of invertebrates. In: Autrum HJ (ed) Invertebrate visual centres and behaviour 1 (*Handbook of sensory physiolgy*, Vol VII / 6B) Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 133-280.

LEHRER, M. 1994. Spatial vision in the honeybee: The use of different cues in different tasks. *Vision Res*. 34, 2363–2385.

LEHRER, M. 1997a. Orientation and communication in arthropods. Deutsche Bibliothek Catologing – in- publication. pp 41

LEHRER, M. 1997b. Honeybees's visual spatial orientation at the feeding site. In M. Lehrer, Orientation and communication in Arthropods (pp. 115-144). Basel: Birkhäuser.

LEHRER, M. 1998. Looking all around: honeybees use different cues indifferent eye regions. *J Exp Biol.* 201, 3275–3292

LEHRER, M. 1999. Shape perception in the honeybee: symmetry as a global framework. *Int. J. Plant Sci.* 160, 51-65.

LEHRER, M., HORRIDGE, G. A., ZHANG, W., GADAGKAR§, R. 1995. Shape vision in bees: innate preference for flower-like patterns. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*. 347, 123-137.

LEHRER M., CAMPAN R. 2004. Shape discrimination by wasps (*Paravespula germanica*) at the food source: generalization among various types of contrast. *Journal of Comparativel Biology* 190, 1432-1351.

LEHRER M., CAMPAN R. 2005. Generalization of convex shapes by bees: what are shapes made of. *J. Exp. Biol.* 208, 3233-3247.

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.

LUNAU, K., MAIER, E. J. 1995. Innate colour preferences of flower visitors. *J. Comp. Physiol. A* 177, 1–19.

LUBBOCK, J. **1929**. Ants, bees, and wasps. *Kegan, London, England* pp. 377.

MACUDA, T., GEGEAR, R. J., LAVERTY, T. M., TIMNEY, B. 2001. Behavioural assessment of visual acuity in bumblebees. *The Journal of Exp. Bio*. 204, 559–564

MALLOC, A. 1897. Insect sight and defining power of composite eyes. *Proc. Roy. Sc. London Ser. B.* 55, 85-90.

MARAK, G. E., WOLKEN, J. J. 1965. An action spectum 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.

MATTHEWS, R. W., MATTHEWS, J. R. 2010. Insect behaviour. Springer Dorthrecht Heidelberg London New York pp. 513

MATSUURA, M. 1999. Size and composition of swarming colonies in *Provespa anomala* (Hymenoptera, Vespidae), a nocturnal social wasp. *Insect Soc*. 46, 219-223

MAZOKHIN-PORSHNYAKOV, G. A. 1969. Insect vision, New York, Plenum Press. pp. 306.

MAZOKHIN-PORSHNYAKOV, G.A., TRENN, V. 1972. Electrophysiological study of vision in ants. *Zool* . 51, 1007-1017

MAZOKHIN-PORSHNYAKOV, G. A., MURZIN, S. V. 1975. Evidence for the ability of *Formica sanguinea* ants to distinguish colors (in Russian). *Zhurnal Obshchey Biologii,* 34, 744-748.

MAZOKHIN-PORSHNYAKOV, G. A., MURZIN, S. V. 1977. Food and nest visual landmarks in *Cataglyphis setipes turcomanica* ants. *Zoologichesky Zhurnal,* 56, 400-404.

McINTYRE, P., CAVENEY, S. 1985. Superposition optics and the time of flight of onitie dung beetles *J. Comp. Physiol. A* 183, 45-60.

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., WEHNER, R. 1970. Augenstrukturen bei verschiedengroflen Arbeiterinnen von *Cataglyphis bicolor* Fabr. (Formicidae, Hymenoptera). *Z. vergl. Physiol*. 68, 446-449.

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., BLAKERS, M. 1975. Functional organization of an insect ommatidium with a fused rabdom. *Cytobiol*. 11, 279-298.

MENZEL, R., BLAKERS, M. 1976. Colour receptors in the bee eye-morphology and spectral sensitivity. *J. Comp. Physiol*. 108, 11-33.

MENZEL, R., 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., MULLER, U. 1996. Learning and memory in honeybees: From behavior to neural substrates. *Annual Review of Neuroscience* 19, 379–404.

MENZI, U. 1987. Visual adaptation in nocturnal and diurnal ants. *J. Comp. Physiol. A* 160, 11–21.

MURZIN, S. V. 1976. The peculiarities of visual recognition in ants Formica sanguinea (in Russian). *Zoologichesky Zhurnal* 55, 1343-1353.

MURZIN, S. V. 1977. Visual recognition of food and nest landmarks by ants (in Russian). Avtoreferat kandidatskoy dissertatsii. Moskva, Moskovsky Gosudarstvenny Universitet.

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 (4), 619-631.

NARENRDA, A., REID, S. F., GREINER, B., PETERS, R. A., HEMMI, J.M., RIBI, W. A., ZEIL, Z. 2011. Caste-specific visual adaptations to distinct daily activity schedules in Australian *Myrmecia* ants*Proc. R. Soc. B pp.1378*

NEUMEYER, C. 1991. In: Vision and Visual Dysfunction: Evolution of the Eye and VisualSystem (Cronly-Dillon JR, Gregory RL, eds), pp 284-305. London: Macmillan Press.

NILSSON, D-E. 1988. A new type of imaging optics in compound eye. *Nature* 332, 76-8

NILSSON, D-E. 1989. Optics and evolution of the compound eye. In *Facets of vision* (ed. D. G. Stavenga & R. C. Hardie), Berlin: Springer.

O'CARROLL, D. 1993. Feature–detecting neurons in dragonflies. *Nature* 362, 541-543.

OSORIO, D., VOROBYEV, M. 1996. Colour vision as an adaptation to frugivory in primates. *Proc. R. Soc. Lond. B* 263, 593-599.

OSORIO, D., VOROBYEV, M. 1997. Sepia tones, stomatopod signals and the uses of color. *Tree* 12, 167-8

OSTER, G. F., WILSON, E. O. 1978. Caste and Ecology in the Social Insects. Princeton University Press, Princeton.

PAVLOV, I. P. 1927. Conditioned Reflexes: An Investigation of the Physiological Activity of the Cerebral Cortex. Translated and Edited by G. V. Anrep. London: Oxford University Press.

PEAKALL, R., HANDEL, S. N., BEATTIE, A. J. 1991. Ant pollination. In: Huxley, C. R. and Dutler, D. F. (Eds). Ant-Plant Interactions. Oxford University Pres, New York. pp. 421-429.

PEITSCH, D., 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.

REICHARDT, W. 1966. Quantum sensitivity of light receptors in the compound eye. Ed. C.G. Bernhard, Pergamon Press, Oxford

REICHARDT, W. 1973. Musterinduzierte Flugorientierung der Fliege *Musca domestica*. *Naturwissenschaften* 60, 122.

RIABININA, O., De IBARRA, H. N., HOWARD, L., COLLETT, T. S. 2011. Do wood ants learn sequences of visual stimuli? *The Journal of Experimental Biology* 214, 2739-2748.

RONACHER, B. 1979. Äquivalenz zwischen Großen- und Helligkeits- Unterschieden im Rahmen der visuellen Wahrnahmung der Honigbiene. *Biological Cybernetics* 79, 477-485.

RONACHER, B. 1998. How the bees learn and recognize visual patterns? *Biol. Cybern. 79*, 477-485.

ROSENGREN, R. 1971. Route fidelity, visual memory and recruitment behaviour in foraging wood ants of the genus *Formica*. *Acta Zool. Fennici*, 133: 1-150.

ROSENGREN, R., FORTELIUS, W. 1986. Ortstreue in foraging ants of the *Formica rufa* group- Hierarchy of orienting cues and long-term memory. Insectes Sociaux 33 (3), 306-337.

ROTH, H., MENZEL, R. **1972.** ERG of *Formica polyctena* and selective adaptation. In: Inf. Proc. Vis. Syst. Arthr. (R. Wehner ed.), pp. 177-181.

ROTH, L. S., KELBER, A. 2004. Nocturnal colour vision in geckos. *Proc. R. Soc. Lond. B*. 271, 485-487.

RUTOWSKI, R. L., GISLE´N, L., WARRANT, E. J. 2009. Visual acuity and sensitivity increase allometrically with body size in butterflies. *Arthropod Struct Dev* 38, 91–100.

SANTINI, G., TUCCI, L., OTTONETTI, L., FRIZZI, F. 2007. Competition trade-offs in the organisation of a Mediterranean ant assemblage. *Ecological Entomology,* 32, 319–326

SANTSCHI, F. 1911. Observations et remarques critiques sur le mécanisme de l'orientation chez les fourmis, *Rev. Suisse Zool*. 19, 305-338.

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.

SCHNETTER, B. 1968. Visuelle Formunterscheidung der Honigbiene im Bereich von Vier- und Sechsstrahlsternen. *Zeitschrify für Fergleichende Physiologie*, 59, 90-109.

SCHWEMER, J., PAULSEN, R. 1973. *Three visual pigments in Deilephila elpenor (Lepidoptera, Sphingidae). J. Comp. Physiol.* 86, 215-*229.*

SCHWARZ, S., NARENDRA, A., ZEİL J. 2010. The properties of the visual system in the Australian desert ant Melophorus bagoti. *Arthropod Struct Dev* (in press)

SEKI, T., VOGT, K. 1998. Evolutionary aspects of the diversity of visual pigment chromophores in the class Insects. *Comp. Biochem. Physiol. B*. 119, 53-64.

SKORUPSKI P., CHITTKA L. 2010. Differences in Photoreceptor Processing Speed for Chromatic and Achromatic Vision in the Bumblebee *Bombus terrestris. The Journal of Neuroscience* 30, 3896 –3903.

SOMANATHAN H., BORGES, R. M., WARRANT, E. J., KELBER, A. 2008. Nocturnal bees learn landmark colours in starlight. *Current Biology* 18, 996-997

SPAETHE, J., CHITTKA, L. 2003 Interindividual variation of eye optics and single object resolution in bumblebees. *J Exp Biol* 206, 3447–3453.

SRINIVASAN, M. V. 1994. Pattern recognition in the honeybee: recent progress. *Journal of Insect Physiology* 40, 183-194.

SRINIVASAN, M. V., LEHRER, M. 1988. Spatial acuity of honeybee vision and its spectral properties. *J. Comp. Physiol. A* 162, 159-172.

SRINIVASAN, M. V., ZHANG, S.W., ROLFE, B. 1993. Is pattern vision in insects mediated by "cortical" processing. *Nature* 362, 539-540.

STACH, S., GIURFA, M. 2001. How honeybees generalize visual patterns to their mirror image and left- right transformation. *Animal Behaviour* 62, 981-991.

STACH, S., GIURFA, M. 2005. The influence of training length on generalization of visual feature assemblies in honeybees. *Behavioural Brain Research* 161, 8-17.

STANGE, G., STOWE, S., CHAHL, J., MASSARO, A. 2002. Anisotropic imaging in the dragonfly median ocellus; a matched fitler for horizon detection. *J. Comp. Physio. A* 188, 455-467.

STAVENGA, D. G., ARIKAWA, K. 2006. Evolution of color and vision of butterflies. *Arthropod Struct. Dev.* 35, 307–318.

STRAUSS, R., PICHLER, J. 1998. Persistence of orientation toward a temporarily invisible landmark in *Drosophila melanogaster*. *J. Comp. Physiol. A* 182, 411-423.

SUDD, J. H., FRANKS, N. R. 1987. The Behavioural Ecology of Ants. Blackie/Chapman and Hall, New York, NY (USA).

SYNDER, A. W. 1979. The physics of vision in compound eyes", In Handbook of Sensory Physiology Vol V11 / 6A, Ch 5, 225-313 (1979) Springer - Verlag, A.W.

TINBERGEN, N. 1932. Uber die Orientierung des Bienenwolfes (*Philantus triangulum* Fabr.) *Z. vergl. Physiol.* 16, 305-335.

TINBERGEN, N., KRUYT, W. 1938. Über die Orientierung des Bienenwolfes (*Philantus triangulum* Fbr.). III. Die Bevorzugunung bestimmter Wegmarken. *Z. Vergl. Physiol.*25, 292-334.

TOMPKINS, L., CARDOSA, M. J., WHİTE, F. V., SANDERS, T. G. 1979. Isolation and analysis of chemosensory behavior mutants in Drosophila melanogaster. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.* 76, 884-887.

TOWNSON, S.M., CHANG, B.S.W., SALCEDO, E., CHADWELL, L., PIERCE, N. E., BRITT, S. M. 1998. Honeybee blue- and ultraviolet-sensitive opsins: cloning, heterologous expression in Drosophila, and physiological characterization. *J. Neurosci.* 18, 2412–2422.

TSUNEKI, K. 1953. On colour vision in two species of ants, with special emphasis on their relative sensitivity to various monochromatic lights. *Japanese Journal of Zoology* 11,187-221.

TURNER, C. H. 1907. The homing of ants: An experimental study of ant behaviour. *J. Comp. Neurol. Psychol.* 1**7**, 367–434.

ÜREN, N. 2009. Tetramorium ceaspitum (Linne, 1758) (Hymenoptera: Formicidae)'de renkli görmenin kromatik ve kromatik özelliklerinin davranışsal analizi. Dokora tezi, *Trakya Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü,* Edirne.

VERLAINE, L. 1927, 'L'instinct et l'intelligence chez les Hyménoptères. VII L'abstraction', *Annales de la Societe Royale Zoologique de Belgique* 55, 58–88.

von FRISCH, K. 1914. Der Farbensinn und Formensin der Biene. *Zool Jahrb Abt Allg Zool Physiol.* 35, 1-188.

von HELVERSEN, O. 1972. Zur spektralen Unterschiedsempfindlichkeit der Honigbiene. *J. Comp. Physiol*. 80, 439-472.

VOSS, **C. 1967.** Uber das Formensehen der roten Waldmeise (*Formica rufa*, Gruppe), *Z. Vergl. Physiol.* 55, 225–254.

YANG, E.-C., MADDESS, T. 1997. Orientation sensitive neuron in the brain of the honeybee (*Apis mellifera*). *Journal of Insect Physiology* 43, 329-336.

WALLACE, G. K. 1958. Some experiments on form perception in the nymphs of the desert locust, *Schistocerca gregaria* Forskál. *J. Exp. Biol.* 35, 765-775.

WALD, G. 1945. Human vision and spectrum. *Science* 101, 653-58

WARRANT, E.J. 1999. Seeing beter at night: life style, eye design nd optimum strategy of spatial and temporal summation. *Vision Res.* 39, 1611-1630

WARRANT, E.J. 2008. Seeing in the dark: vision and visual behaviour in nocturnal bees and wasps. *The Journal of Experimental Biology* 211, 1737-46.

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.

WARRANT, E.J., KELBER, A., WALLEN, R., GREINER, B., WCISLO, W.T. 2006. Ocellar optics in nocturnal and diurnal bees ands wasps. *Arthropod Structure & Development* 35, 293-305

WARRANT, E., NILSSON, D. E. 2006. Invertebrate Vision. Cambridge University Press. Sf. 545, 273.

WARRANT, E., DACKE, M. 2011. Vision and visual navigation in nocturnal insects. *Annual Review of Entomology* 56, 239-54.

WEHNER, R. 1969. Die Mechanismus der optischen Winkelmessung bei der Biene (*Apis mellifera*). *Zoologische Anzeiger* 33, 586–92.

WEHNER, R. 1971. The generalization of direction stimuli in the honey bee, Apis mellifera. *J Insect Physiol.* 17, 1579-1591.

WEHNER, R. 1972. Dorsoventral asymmetry in the visual field of the bee, *Apis mellifera. J. Comp. Physiol.* 77, 256-277.

WEHNER, R. 1981. Spatial vision in arthropods. In H. Autrum (Ed.), Handbook of Sensory Physiology, Vol.VII/6C (pp. 287-616). Berlin: Springer.

WEHNER, R. 1984. Astronavigation in insects. *Annu. Rev. Entomol*. 29, 277-298.

WEHNER, R. 1989. The hymenopteran skylight compass: matched.filtering and parallel coding. *J Exp Biol.* 146, 63–85.

WEHNER, R., DUELLI, P. 1971. The spatial orientation of desert ants, *Cataglyphis bicolor*, before sunrise and after sunset. *Experientia* 27, 1364-1366.

WEHNER, R., LINDAUER, M. 1966. Zur Physiologie des Formensehens bei der Honingbiene. *Z. Vergl Physiol.* 52, 290-324.

WEHNER, R., SRINIVASAN, M. V. 1981. Searching behaviour of desert ants, genus *Cataglyphis* (Formicidae, Hymenoptera). *J. Comp. Physiol. A Sens. Neural Behav. Physiol*. 142, 315-338.

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.

WERNER, A., MENZEL R., WEHRHAHN, C. 1988. Color constancy in the honeybee. *Journal of Neuroscience* 8, 156-159.

WILLIAMS, D. S. 1982. Rhabdom size and photoreceptor membrane turnover in a muscoid fly. *Cell and Tissue Research* 3, 629-639.

WILSON, E. O. 1971. The Insect Societies. Harvard University Press, Cambridge.

WILSON, E. O. 1981. The insect societies. Cambridge, MA: Belknap Press. pp.548.

ZERRAHN, G. 1934. Formdressur und Formunterscheidung bei der Honigbiene. *Z. vergl. Physiol.* 20, 117–150.

ZHANG, S. W., SRINIVASAN, M. V., ZHU, H., WONG, J. 2004. Grouping of visual objects by honeybees. *J. Exp. Biol.* 207, 3289-3298.

ZOLLIKOFER, C. P. E., WEHNER, R., FUKUSHI, T. 1995. Optical scaling in conspecific *Cataglyphis* ants. *J. Exp. Biol*. 198, 1637-1646.

8. TEŞEKKÜR

Bu çalışma esnasında değerli bilgi birikimininin yanı sıra her türlü maddi ve manevi yardımlarını benimle paylaşan, çalışmanın son halini alması için elinden geleni esirgemeyen Hocam Sayın Prof. Dr. Yılmaz ÇAMLITEPE'ye, fikirleri ve bilgi birikimi ile çalışmalara katkı sağlayan, maddi ve manevi desteğini her zaman yanımda hissettiğim Prof. Dr. Martin GIURFA'ya, göz preparatlarının hazırlığında katkılarından dolayı Doç. Dr. Zuhal OKYAR'a, çalışmalara katkılarından dolayı Dr. Volkan AKSOY'a, yüksek lisans öğrencileri Sevil SARI, Serhat Emin ALACALI 'ya Mesut ZEKİOĞLU'na ve maddi manevi desteklerini her zaman yanımda hissettiğim sevgili babam Mustafa YILMAZ ve sevgili annem Elif YILMAZ'a teşekkürlerimi sunmayı bir borç bilirim.

Bu tez, Prof. Dr. Yılmaz ÇAMLITEPE ve Prof. Dr. Martin GIURFA'nın yürütücülüğünü üstlendiği TUBITAK-PIA BOSPHORUS 109T588 No'lu proje tarafından desteklenmiştir.

9. ÖZGEÇMİŞ

18.04.1979 yılında Konya iline bağlı Beyşehir ilçesinde doğmuşum. İlköğrenimimi Lüleburgaz Emrullah Efendi İlkokulunda, ortaöğrenimimi Lüleburgaz Atatürk Ortaokulunda, lise öğrenimimi ise Lüleburgaz Süper Lisesinde tamamladım. 1997 yılında girdiğim Karadeniz Teknik Üniversitesi Fen-Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümünden 2001 yılında mezun oldum. 2002 yılında Trakya Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü Biyoloji Anabilim Dalında başladığım yüksek lisans programını 2005 yılında tamamlayarak "***Karıncalarda Model Tanıma***" konulu tez ile bilim uzmanı oldum. Aynı yıl Trakya Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü Biyoloji Anabilim Dalında Doktora Programına başladım.