T.C.

TRAKYA ÜNİVERSİTESİ

FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ

SOSYAL İZOLASYON ve SOSYAL ETKİLEŞİMİN *Formica clara* Forel, 1886 (Hymenoptera, Formicidae) İŞÇİLERİNİN OLFAKTORİYEL İLİŞKİLİ ÖĞRENME PERFORMANSLARINA ETKİSİ

ÖZGÜR MERT

YÜKSEK LİSANS TEZİ

BİYOLOJİ ANABİLİM DALI

Tez Danışmanı: Prof. Dr. Volkan AKSOY

EDİRNE – 2022

ÖZGÜR MERT'in hazırladığı "**Sosyal İzolasyon ve Sosyal Etkileşimin *Formica clara* Forel, 1886 (Hymenoptera, Formicidae) İşçilerinin Olfaktoriyel İlişkili Öğrenme Performanslarına Etkisi**" başlıklı bu tez, tarafımızca okunmuş, kapsam ve niteliği açısından **Biyoloji Anabilim Dalında** bir **Yüksek Lisans tezi** olarak kabul edilmiştir.

Jüri Üyeleri İmza

Prof. Dr. Volkan AKSOY

Prof. Dr. Utku GÜNER

Dr. Öğr. Üyesi Muhammet Hanif SELVİ

Tez Savunma Tarihi: 03 /11 / 2022

Bu tezin Yüksek Lisans tezi olarak gerekli şartları sağladığını onaylarım.

İmza

Prof. Dr. Volkan AKSOY ……..…….

Danışman

Trakya Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü onayı

……..…….

Prof. Dr. Hüseyin Rıza Ferhat KARABULUT

Enstitü Müdürü

T.Ü. FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ

BİYOLOJİ ANABİLİM DALI YÜKSEK LİSANS PROGRAMI

DOĞRULUK BEYANI

Trakya Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü, tez yazım kurallarına uygun olarak hazırladığım bu tez çalışmasında, tüm verilerin bilimsel ve akademik kurallar çerçevesinde elde edildiğini, kullanılan verilerde tahrifat yapılmadığını, tezin akademik ve etik kurallara uygun olarak yazıldığını, kullanılan tüm literatür bilgilerinin bilimsel normlara uygun bir şekilde kaynak gösterilerek ilgili tezde yer aldığını ve bu tezim tamamının ya da herhangi bir bölümünün daha önceden Trakya Üniversitesi ya da farklı bir üniversitede tez çalışması olarak sunulmadığını beyan ederim.

3/11/2022

Özgür Mert

İmza

Yüksek Lisans Tezi

Sosyal İzolasyon ve Sosyal Etkileşimin *Formica clara* Forel, 1886 (Hymenoptera, Formicidae) İşçilerinin Olfaktoriyel İlişkili Öğrenme Performanslarına Etkisi

Trakya Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü

Biyoloji Anabilim Dalı

ÖZET

Bu tez çalışması, *Formica clara* türü karınca işçileri üzerinde çevresel uyaranların, sosyal izolasyonun ve sosyal etkileşimin olfaktoriyel öğrenme performanslarına olan etkisini incelemek amacıyla gerçekleştirilmiştir. Laboratuvar ortamında kurulan bir düzenek ile işçi karıncalar kendilerine sunulan sükroz çözeltisi ile (koşulsuz uyaran) 2 farklı koku uyaranı (limonen ve eugenol- koşullu uyaranlar) arasında koşullu bir ilişki kurma yönünde eğitilmişlerdir. Karıncaların deneyler öncesinde tutuldukları laboratuvar yuvalarında zengin ve fakir ortam şartlarını sağlayacak iki ortam kurularak sosyal izolasyon ve sosyal etkileşim düzeylerinin farklı tutulması sağlanmıştır. Zengin ortamda bulunan karıncaların fakir ortamdaki karıncalara göre koku öğrenme performanslarının ve hafıza testi başarılarının daha yüksek olması beklenmiştir. Karıncaların öğrenme performansları maksilla-labium uzatma (MaLER) davranışları kaydedilerek test edilmiştir.

Edirne şehir merkezi sınırları içinde yer alan, Meriç Nehri kıyısındaki bir alanda bulunan koloniden *F. clara* işçileri alınarak kurgulanan zengin ortam' ve 'fakir ortam' yuvalarına ayrı ayrı yerleştirilmiştir. Bulundukları yuva ve koşullandırıldıkları koku uyaranı bakımından 4 farklı grup oluşturulmuştur. Her bir gruptan alınan bireysel karıncalar koşullu ve koşulsuz uyaranları ilişkilendirebilmeleri için eğitilmiş ve 3 kere art arda MaLER yanıt veren karıncalar hafıza testlerine alınmıştır. Testlerde karıncaların koşulsuz uyaran olmaksızın sunulan koşullu uyaranlara verdikleri yanıtlar kaydedilerek kısa ve orta süreli hafıza başarıları ve koku uyaranları arasında genelleme yapıp

yapmadıkları belirlenmiştir. Sonuçlar hem zengin ortam hem de fakir ortam karıncalarının limonen ve eugenole koşullanabildiklerini göstermiştir. Tüm grupların koşullandırma sürecindeki performansları benzer çıkmış, zengin ve fakir ortam karıncalarının öğrenme performansları arasında anlamlı bir fark görülmemiştir.

15. dakikada yapılan hafıza testinde tüm grupların MaLER+ yanıtları yüksek çıkmıştır. İkinci hafıza testi olan 60. dakika testinde MaLER+ yanıtlar 15. dakikada yapılan hafıza testi MaLER+ yanıtlarına göre daha düşük kalmıştır. Nitekim tüm gruplar için 60. dakika hafıza testi MaLER+ ve MaLER- performanslarına göre aralarındaki fark istatistiki olarak anlamsız çıkmıştır. 90. dakika hafıza testinde tüm gruplar için MaLER+ yanıtlarda ilk hafıza testine göre düşüş gözlemlenmiştir. Hafıza testlerinde kısa süreli hafıza performansları tüm grupların benzer çıkarken ikinci ve üçüncü hafıza testlerinde farklılıklar görülmüştür. Genelleme testlerinde her grubun MaLER- yanıtları MaLER+ yanıtlarından sayıca fazla çıkmıştır. Bu durum karıncaların koşullandırıldıkları kokuya spesifik olarak öğrendiklerini göstermiştir.

Yıl : 2022

Sayfa Sayısı : 65

Anahtar Kelimeler : *Formica clara*, çevresel uyaran, sosyal izolasyon, sosyal etkileşim, olfaktoriyel öğrenme, ilişkili öğrenme, MaLER

Master's Thesis

The effects of social isolation and social interaction on olfactory associative learning performance of the ant *Formica clara* Forel, 1886 (Hymenoptera, Formicidae)

Trakya University Institute of Natural and Applied Sciences

Department of Biology

ABSTRACT

This study was carried out to investgate the effects of environmental stimuli, social isolation and social interaction on olfactory learning performances of workers of the ant *Formica clara*. Worker ants were trained to establish a conditional relationship between the sucrose solution (unconditioned stimulus) offered to them and 2 different odor stimuli (limonene and eugenol-conditioned stimuli) with a setup set up in the laboratory environment. In the laboratory nests where the ants were kept before the experiments, two environments were established to provide rich and poor environmental conditions to keep social isolation and social interaction levels different. It was expected that ants in the rich environment would have higher odor learning performances and memory test successes than ants in a poor environment. The learning performances of the ants were tested by recording their maxilla-labium extension response (MaLER) behaviors.

The rich environment and the poor environment, which were constructed by recruiting *F. clara* workers were obtained from a colony located along the banks of the Meriç River within the boundaries of Edirne city center, and were placed separately in their rich environment and the poor environment nests. Four different groups were formed in terms of the nest they were in and the odor stimulus they were conditioned. Individual ants from each group were trained to associate conditioned and unconditioned stimuli, and ants that responded with MaLER 3 times successively were taken to memory tests. In the tests, the responses of the ants to the conditioned stimuli

presented without the unconditioned stimulus were recorded and their short and medium-term memories and generalizations between the stimuli, if any, were determined. The results showed that both rich environment and poor environment ants can be conditioned to limonene and eugenol. The performances of all groups in the conditioning process were similar, and no significant difference was observed between the learning performances of the rich and poor environment ants.

In the memory test performed at the 15th minute, the MaLER+ responses of all groups were high. In the second memory test at the 60th minute, MaLER+ responses were lower than the 15th minute memory test MaLER+ responses. The difference between the 60th minute memory test MaLER+ and MaLER- responses was statistically non-significant for all groups. In the 90th minute memory test, a decrease was observed in MaLER+ responses for all groups compared to the first memory test. While short-term memory performances of all groups were similar in memory tests, differences were observed in the second and third memory tests. In generalization tests, the MaLER- responses of each group outnumbered the MaLER+ responses. This showed that ants learned specifically to the odor they were conditioned to.

Year : 2022

Number of Pages : 65

Keywords : *Formica clara*, environmental stimulus, social isolation, social interaction, olfactorial learning, associative learning, MaLER

TEŞEKKÜR

Bu tez çalışmasının yürütülmesi sırasında hiçbir zaman desteğini eksik etmeyen, beni her zaman motive eden, benim davranış alanına merak duymamı sağlayan, bilgi birikimi açısından beni her zaman etkileyen, hem akademik hem insani karakteri açısından çok saygı duyduğum danışmanım sayın Prof. Dr. Volkan AKSOY'a, tez süresince bana destek olduğu, yol gösterdiği ve sabır gösterdiği için sonsuz saygı ve teşekkürlerimi sunarım.

Üniversite hayatım boyunca her zaman arkamda olan, sevdiğim alanda ilerlemem konusunda beni sürekli motive eden, bana her konuda yardımcı olmaya çalışan, maddi ve manevi desteklerini hiç esirgemeyen aileme sevgi, saygı ve teşekkürlerimi sunuyorum.

İÇİNDEKİLER

ÖZET iv
ABSTRACT vi
TEŞEKKÜR viii
İÇİNDEKİLER ix
SİMGELER VE KISALTMALAR DİZİNİ xi
ŞEKİLLER DİZİNİ xii
ÇİZELGELER DİZİNİ xiii
BÖLÜM 1 1
GİRİŞ 1
BÖLÜM 2 9
GENEL BİLGİLER 9
2.1. Böceklerde Öğrenme 9
2.2. Klasik Koşullandırma (Pavlov Koşullandırması) 10
2.3. Çevresel Uyaranların Öğrenmeye Etkisi 11
2.4. Böceklerde Mantar Cisimciği 13
2.5. Bal Arılarında PER yanıtı 14
2.6. Karıncalar 16
BÖLÜM 3 18
MATERYAL VE METOT 18
3.1. Denek Karınca Türü ve Deneysel Düzenek 18
3.2. Denek Yuvalardaki Koşulların Hazırlanması 19
3.2.1. Fakir Ortam Özellikleri 19
3.2.2. Zengin Ortam Özellikleri 20
3.3. Karıncaların Deneye Hazırlanması 21

3.4. Deney Düzeneği ve Deneysel Yöntem 25
3.5. Deney Grupları 27
3.6. Verilerin Analizi 27
BÖLÜM 4 28
SONUÇLAR 28
4.1. Eugenol Grupları Deney Sonuçları 28
4.2. Limonen Grupları Deney Sonuçları 32
4.3. Koşullandırma Denemeleri ve Hafıza Testi Performanslarına Göre Grupların Karşılaştırılması 36
BÖLÜM 5 38
TARTIŞMA 38
KAYNAKLAR 43

SİMGELER VE KISALTMALAR DİZİNİ

°	: derece
M	: molarite
UV	: mortesi ışınım (ultraviolet)
PER	: hortum uzatma yanıtı (proboscis extension response)
MOR	: mandibül açma yanıtı (mandible opening response)
MaLER	: maksilla-labium uzatma yanıtı (maxilla-labium extension response)

ŞEKİLLER DİZİNİ

Şekil 2.1. PER yanıtı veren sabitlenmiş bal arısı (a=ağız organları kapalı durumdayken, b= ağız organlarını dışarı çıkarmış durumdayken). 15
Şekil 3.1. Fakir ortam olarak kullanılan laboratuvar yuvasının genel görünümü 19
Şekil 3.2. Ana yuva ve araştırma bölgesinden oluşan zengin ortam genel görüntüsü ... 20
Şekil 3.3. Araştırma bölgesi olarak adlandırılan alandaki görsel objeler 21
Şekil 3.4. Taşıyıcı koni eldesi için kare kağıtta yapılan ilk kesme işlemi 23
Şekil 3.5. Taşıyıcı koninin deneylerde kullanılan son hali 23
Şekil 3.6. Tutsak koşuldaki karıncanın beslenme anı stereo mikroskop görüntüsü. 24
Şekil 3.7. Deneylerde kullanılan düzenek. 26
Şekil 4.1. Fakir ortam eugenol grubunun öğrenme eğrisi 28
Şekil 4.2. Zengin ortam eugenol grubu öğrenme eğrisi 29
Şekil 4.3. Fakir ortam eugenol grubu hafıza testinde karıncaların MaLER yanıt performansları 30
Şekil 4.4. Zengin ortam eugenol grubu hafıza testinde karıncaların MaLER yanıt performansları 30
Şekil 4.5. Fakir ortam limonen grubunun öğrenme eğrisi 32
Şekil 4.6. Zengin ortam limonen grubunun öğrenme eğrisi 33
Şekil 4.7. Fakir ortam limonen grubu hafıza testinde karıncaların MaLER yanıt performansları 34
Şekil 4.8. Zengin ortam limonen grubu hafıza testinde karıncaların MaLER yanıt performansları 34
Şekil 4.9. Tüm grupların öğrenme eğrileri 36

ÇİZELGELER DİZİNİ

Çizelge 4.1. Hafıza testi performanslarına göre grupların Fisher's Exact Test ile karşılaştırılma tablosu 37

BÖLÜM 1

GİRİŞ

Biliş, bilgi elde etme, saklama ve işleme yeteneği olarak tanımlanmaktadır (Dukas, 2004). 100 milyar nöron içeren insan beyni ile karşılaştırıldığında çok az sayıda nöronlu beyinlere sahip böceklerin [örneğin bal arısı beyninin 1 milyon nöron içerdiği tahmin edilmektedir (Menzel ve Giurfa, 2001)] genellikle sadece çevreye ait zihinsel bir haritanın çıkarılması gibi çok temel bilişsel süreçleri işletebildikleri varsayılmaktadır. Bu nedenle böcekler, çoğunlukla memelileri ve kuşları konu alan karşılaştırmalı psikoloji ve hayvan bilişi çalışmalarında büyük oranda ihmal edilmiş bir grup olmuşlardır (Dornhaus & Franks, 2008). Ancak, Schneirla'nın 1930'lu yıllarda başlayan çalışmaları (Schneirla, 1933, 1934, 1944) bir milat olacak şekilde, devam eden yıllarda gerçekleştirilen farklı böcek davranışı çalışmaları omurgalılarla dahi karşılaştırılabilecek düzeyde özel ya da genel bilişsel yeteneklere dair veriler ortaya koymuştur (Collet vd., 1992; Gronenberg, 2008; Reznikova, 2008; Vowles, 1964). Özellikle karıncaların konu edildiği çalışmalarda bazı türlerin gelişmiş alet kullanımı yeteneklerine sahip oldukları (Banschbach vd., 2006; Grasso vd., 2004; Morrill, Whitcomb 1972), geleceğe dair planlama yapabildikleri (Franks vd., 2009), farklı düzeylerde ve farklı duysal modalitelerin iş gördüğü öğrenme yeteneğine sahip oldukları (Aksoy & Camlitepe, 2012; Camlitepe & Aksoy, 2010) ve bireysel ve koloni düzeyinde karar verme şeklinde bir davranış sergiledikleri (Aleksiev vd., 2007; Dornhaus & Franks, 2006; Franks vd., 2003) gösterilmiştir. Böcek bilişine dair bilinenlerin büyük bir kısmı, oldukça sık kullanılan bir model organizma olan bal arıları üzerinde yapılan çalışmalardan (Galizia vd., 2011) gelse de morfolojik, sosyal, ekolojik çeşitliliklerinin de bir getirisi olarak karıncalar öğrenme ve biliş konusundaki

çalışmalarda kullanım için gelecek vadeden bir canlı grubu olarak ele alınmaya başlanmıştır. Karıncalarda biliş ile ilgili çalışmalar yapmanın birkaç olumlu sonuçları da olmuştur ve olacaktır. Görece olarak küçük ancak karmaşık sinir sistemleri beyin yapısı ve fonksiyon arasında ilişki kurulmasına olanak tanımakta, bazı durumlarda nöron düzeyinde dahi çalışma imkânı sunabilmektedir. Bal arıları ve meyve sineklerinden sonra karınca beyninin de bir atlasının çıkarılmış olması, karınca biliş çalışmaları için oldukça önemli bir dönüm noktası olmuştur (Gronenberg & Riveros 2009). Sinirbilim alanında yaşanan son yöntemsel gelişmeler böceklerdeki çeşitli davranış modelleri ve altlarında yatan sinirsel süreçlerin detaylı bir şekilde çalışılmasına olanak tanımıştır (Galili vd., 2011; Menzel & Giurfa, 2004; Srinivasan & Zhang, 2004). Diğer taraftan, ekolojik çeşitliliğe sahip olan karıncalarda özellikle öğrenme konusunda yapılacak çalışmalar öğrenme ile ilgili süreçlerin evriminin aydınlatılması konusunda karşılaştırmalı veriler sağlayacağı için de önem arz etmektedir. Nitekim, bal arıları ve meyve sineklerinden sonra iyi bir model organizma olmaya aday karıncalarda öğrenme temelli yapılmaya başlanan çalışmalar ve üretilen yeni davranışsal teknikler, çok değerli bulgular açığa çıkarmıştır (Bos vd., 2013; Dupuy vd., 2006).

Biliş ile ilgili en önemli göstergelerden bir tanesi organizmaların sahip oldukları öğrenme kapasiteleridir. Öğrenme, deneyimler sonucunda davranışta meydana gelen değişim olarak tanımlanmaktadır (Shettleworth, 2001). Omurgalılar olduğu kadar, üzerinde çalışılmış tüm omurgasız gruplarda çeşitli derecelerde değişen öğrenme performanslarının var olduğu gösterilmiştir. Nitekim değişen ortam koşullarının yarattığı baskı unsuru, organizmaları bu değişimlere karşı adaptif kılmak için aynı zamanda bilişsel yeteneklerin gelişmesi için de bir baskı unsuru olmuştur. Bu açıdan bakıldığında, nispeten durağan bir ortamda bir organizmanın öğrenmeye yatırım yapmasının adaptif olmayacağı, aksine, durağan olmayan bir ortamda ise bu tarz bir yatırımın adaptif olması gerektiği öngörülebilir. Diğer taraftan, karıncaların da aralarında olduğu nispeten iyi öğrenme kapasitesine sahip böceklerde görülen pek çok davranışta karmaşık hesaplamalar gerektiren bilişsel süreçler ve öğrenme kademeleri gerçekleşiyor olsa da bu böceklerin söz konusu davranışlardaki ana yanıtlarının içsel olduğunu da unutmamak gerekir. Diğer bir ifadeyle, bir davranışın içsel bir davranış mı olduğu yoksa öğrenme süreçlerine tabi olduğunun belirlenmesi için kritik öğrenme denemelerinin gerçekleştirilmesi önem arz etmektedir. Böceklerde özellikle navigasyon

gibi dış gezilerle ilgili davranışlar içsel mekanizmalarla yönlendirilen ancak öğrenme süreçleri ile pekiştirilen davranışlar olsa da oriyentasyon, besin kaynaklarının seçimi gibi davranışlarda öğrenme görülmektedir.

Karıncalar merkeze bağlı bir besin arama stratejisi geliştirmiş sosyal organizmalardır (Hölldobler & Wilson, 1990). Günümüzde dünya üzerinde tanımlanmış 15.000'e yakın karınca türü hemen hemen tüm karasal ekosistemlerde yayılış göstermiş ve oldukça uyumsal bir grup olmuştur. Karıncaların bu uyumsallıklarının altında yatan en önemli etkenin sahip oldukları ösosyal yaşam tarzı olduğu düşünülse de türden türe değişen derecelerde görülen ve türlerin yaşam hikâyeleri ile birebir ilişkili öğrenme, öğrenilmiş bilgiyi kullanma ve hafıza ile ilgili kabiliyetlerinin de önemli bir etken olacağı kaçınılmaz bir gerçektir. Günümüze kadar karıncalarla yapılan öğrenme ve hafıza temelli çalışmalarla bu gerçek gösterilmiştir.

Son dönemde etologlar arasında ilgi odağı olan konulardan bir tanesi de karıncalardaki olfaktoriyal öğrenmedir. Kimyasal maddelerin neredeyse tüm yaşamsal faaliyetlerde iş gördüğü, karıncaları yönlendirdiği bir durumda olfaktoriyal öğrenmenin farklı derecelerine dair ipuçlarının elde ediliyor olması şaşırtıcı değildir. Böceklerde öğrenmenin değerlendirilmesi ile ilgili çeşitli metotlar kullanılmaktadır. Örneğin bal arılarında görülen PER yanıtı meyve sineklerinde de kullanılabilen etkili ve uygulanması kolay bir yanıt olmuştur (Akahane & Amakawa, 1983). Meyve sinekleri aynı zamanda koşullu uyaran olarak çeşitli kokular ve görsel modeller (renk, kontrast, durağan ya da hareketli olma) ve ısı, bir uçuş simülatöründe görsel ya da mekanik sallama veya besinin pekiştirgeç olarak kullanıldığı çeşitli öğrenme paradigmalarında test edilebilmişlerdir (Gerber vd. 2004). Kelebekler ve diğer fitofag böcekler ovipozisyon ve besin aranması ile ilgili koşullardaki öğrenme yetenekleri için test edilmişlerdir (Papaj & Prokopy, 1989). Bunun yanı sıra, farklı böcekler ve diğer eklembacaklı gruplar için farklı karmaşıklık düzeylerine sahip labirent tabiatındaki düzenekler öğrenme çalışmalarında sıklıkla kullanılmıştır.

Tüm bu sayılan teknik ve araçlar karıncalar için de uygulanabilir niteliktedir. Geçmişte karıncaların öğrenmesine dair çalışmalar özellikte Y ya da T şeklindeki seçim düzeneklerinde gerçekleştirilmiştir (Aksoy & Camlitepe, 2005; Deneubourg vd., 1987; Dupuy vd., 2006). Bu tarz düzeneklerde genellikle görsel ya da proprioreseptif öğrenme

performanslarının test edilmesi mümkün olmuştur. Söz konusu olfaktoriyal öğrenme olduğunda ise, bal arılarında geliştirilmiş olan PER yanıtına benzer bir mekanizmada çalışan MaLER temelli öğrenme ve hafıza deneyleri yapılmaya başlanmıştır (Desmedt vd., 2017). Bu yöntem ile karıncaların olfaktoriyal öğrenme başarıları, hafıza süreleri, öğrenme-unutma süreçlerinin işleyişi, öğrenmede genelleme, sönme gibi çeşitli özelliklerin detayları açıklığa kavuşturulabilmiştir.

Bir hayvanın yetiştirilme ortamının o hayvanın bireysel sosyal becerileri, davranışı, gelişimi ve beyin fonksiyonları üzerinde etkisi olduğu bilinmektedir (Thünken vd., 2016). Erken dönem sosyal ortamın etkisi memelilerde, özellikle kemiriciler ve maymunlarda (Branchi, 2009), kuşlarda (Gersick vd., 2012) ve balıklarda (Moretz vd., 2007) araştırılmıştır. Bu çalışmalarda, tam bir sosyal izolasyonun grup halinde yaşayan hayvanların sosyal performanslarında önemli etkileri olduğu da tespit edilmiştir.

Böcekler ve diğer arthropodlar geleneksel olarak nispeten değişmeyen basmakalıp davranışlar sergileyen ve öğrenmeden ziyade içgüdüleri ile davranan canlılar olarak ele alınmışlardır (Thorpe, 1963). Ancak günümüzde artık böceklerin de habituasyon, deneme yanılma yoluyla öğrenme, gizli öğrenme, klasik koşullanma gibi temel öğrenme mekanizmalarını işleterek gelişmiş bilişsel yetenekler ve ilgili davranışsal çıktılar sergiledikleri bilinmektedir. Dahası, öğrenme anlamında da davranışsal esneklik sergileyebilen böceklerin, özellikle de sosyal böceklerin, farklı gelişim evrelerinde farklı davranışlar sergileyebilecek tarzda uyumsal bir başarıya sahip oldukları ve değişen ortam koşullarına göre davranışlarını ayarlayabildikleri tespit edilmiştir. Görece olarak durağan ve homojen ortamlarda yaşayan böcekler için doğuşsal ve değişmez davranış biçimleri özellikle adaptif olabilir. Eğer bir böcek kısa bir yaşam süresine sahipse, belirli bir uyarana karşı (predatör varlığı, eşeysel uyaranlar vb.) verilecek sabit yanıtları destekleyen güçlü seçilim baskıları ve koşullar var ise değişmeyen davranışlar önemli hale gelir (Alcock, 1979). Diğer taraftan, eğer bir hayvan sergileyeceği değişmeyen davranışların sonucunda karşılaşabileceği "hatalı" durumları hayatta kalarak atlatabiliyor ve öngörülemez ve heterojen bir ortamda yaşıyorsa, bu durumda öğrenme adaptif hale gelebilir.

Grup halinde yaşayan organizmalarda söz konusu olan grup öğrenmesi, bilişsel kapasitelerin tam anlamıyla gelişebilmesi için sosyal etkileşimin gerekli olduğu primatlarla ilişkilendirilen bir durumdur (Castro & Toro, 2004). Bu şekildeki entelektüel gelişim çoğu kez artmış beyin hacmi ile ilişkilendirilmekte olup büyük gruplar halinde tutulan primatların başlıca beyin bölgelerinde gri madde bakımından artış sergiledikleri gösterilmiştir (Sallet vd., 2011). Aralarında insanın da olduğu primatlar, erken gelişim dönemlerinde sosyal olarak izole edildiklerinde anormal davranışlar ve düşük beyin hacminin de eşlik ettiği sosyal yetersizlik gözlemlenmiştir (Chugani vd., 2001). Sosyal beyin olgusu ile ilgili olarak memelilerde beyin büyüklüğü ve sosyal karmaşıklık arasında bir ilişki olduğu görülebilse de büyük ekolojik çeşitlilik ve baskınlıkları da göz önüne alındığında, böcek modellerin de beyin esnekliği, beyin evrimi ve gelişimi ve bilişsel yeteneklerin çevresel etkenlerden ne derece ve nasıl etkilendiğinin anlaşılması konusunda hatırı sayılır veriler ortaya koyma potansiyelinde olmaları beklenmektedir.

Karınca, arı ve yaban arıları gibi karmaşık sosyal gruplar halinde yaşayan gerçek sosyal böcekler oldukça organize kollektif davranışları ve öğrenme yetenekleri ile bilinirler (Leadbeater & Chittka, 2007). Primatlarda olduğu gibi böceklerdeki sosyal karmaşıklık beyinlerinin büyümesinde rol oynamaktadır ve sosyal beyin hipotezi ile ilgili son dönemde yapılan çalışmalar beyin büyüklüğü ve/veya belirli beyin bölgelerinin gelişiminde çevresel öğelerin etkisini vurgulamaktadır (Ehmer vd., 2001; Riveros vd., 2012).

Çoğu karınca türünde olduğu gibi çöl karıncalarında da genç ve yaşlı işçiler arasında yaşa bağlı bir iş bölümü vardır ve genç bireyler uzun bir süre yuva içi görevleri üstlenirlerken yaşlandıkça bu işlerin yerini yuva dışı besin arama gezileri alır (Stieb vd., 2010). Bu görev geçişi esnasında karınca duysal sistemleri ve ilgili beyin bölgelerinin nasıl bir uyumsal sürece maruz kaldığı ve karıncaların başarıyla gerçekleştirecekleri ilk yuva dışı gezileri esnasında nasıl tüm yönelimsel bilgileri elde edebildikleri konusu araştırıcılar arasında sorulan bir soru olmuştur. Mesafe tayini ile ilgili bilişsel işlemlerin deneyimden bağımsız olduğu bilinmektedir (Ronacher, 2008; Wittlinger vd., 2006). Aksine, göksel pusula ve panoramik yönelim gibi yönle ilgili navigasyonel stratejilerden faydalanan karıncalar, besin arama gezisine çıkmadan önce öğrenme ve

hafıza süreçlerinde tabidirler. Göksel ve panoramik bilgiler büyük oranda değişken duysal girdilerle çalışmak durumunda oldukları için görsel sistemler sürekli olarak kendilerini bu değişimlere karşı ayarlamak zorundadırlar ki bu ayarlamanın da homeostatik bir nöroplastisite aracılığı ile olması beklenir (Fox & Stryker, 2017). Yuvadan besin arama görevi için ayrılacak bir işçi çöl karıncası ilk gezisinden önce yavaş hareketlerle (tecrübeli işçileri hareketleri çok hızlıdır) yuva çevresinde bir öğrenme gezisi sergileyerek çevresel ve göksel ipuçlarını öğrenerek kendini yaklaşık 7 gün sonra başlayacağı besin gezilerine hazırlar. Bu öğrenme gezileri bal arılarının öğrenme uçuşları ile homologtur. Bu öğrenme gezileri, böcek beyninin iki önemli bölgesi olan merkezi kompleks ve mantar cisimciğindeki görsel sinirsel ağlarda bir nöroplastisiteye neden olur mu? Bu soruya yanıt aramak ve göksel ipuçlarının çöl karıncası öğrenme yürüyüşlerindeki etkisini araştırmak için Grob, Flesichmann & Rössler (2017) tecrübesiz çöl karıncalarının öğrenme yürüyüşleri esnasında yuva girişi üzerine UV ve polarizasyon filtreleri yerleştirerek bir çeşit manipülasyon deneyi gerçekleştirmiştir. Doğal ve manipüle koşullar altında farklı karınca gruplarına 3 gün boyunca öğrenme yürüyüşü yapmalarına izin verdikten sonra araştırıcılar merkezi kompleks ve mantar cisimciğindeki nöroplastik değişimleri değerlendirmişler ve elde ettikleri sonuçları öğrenme yürüyüşü gerçekleştirmemiş kontrol karıncaları ile karşılaştırmışlardır. Sonuçlar normal koşullarda öğrenme yürüyüşü yapan karıncaların her iki görsel sinirsel yolda da yapısal plastisiteye neden olduğunu göstermiştir. Diğer taraftan, normal spektrumdan farklı olacak şekilde UV içermeyen spektruma maruz kalan gruptaki karıncalarda ise sinirsel plastisite meydana gelmemiştir. Sadece doğal olarak değişen polarizasyon düzeninde gerçekleştirilen yürüyüşlerde mantar cisimciğinin görsel olarak uyarılan kaliks bölgesindeki sinaptik komplekslerin sayı ve yoğunluğunda ve merkezi cisimcikte hacimsel bir artışa neden olmuştur. Bu sonuçlar normal gökyüzü koşullarındaki öğrenme yürüyüşleri sonrasındaki yaşanan yapısal sinaptik plastisitenin öğrenme ile ilişkili olduğunu göstermektedir.

Karıncalardaki sinirsel plastisitenin diğer bir örneği de yaprak kesen karıncaların mantar cisimciklerindeki olfaktoriyal sinirsel ağlarda uzun süreli hafıza ve bununla ilişkili olarak meydana gelen yapısal değişimlerdir (Falibene vd., 2015). Mantar cisimcikleri böceklerde ilişkili öğrenme ve hafıza süreçlerinde rol alan sinirsel yapılardır (Giurfa, 2007). Mantar cisimciklerinin görsel ipuçlarına bağlı belirlenen

konumsal hafızada iş gördüğüne dair ilk kanıtlar hamamböceği mantar cisimciğinde bilateral olarak yapılan lezyon çalışmalarında elde edilmiştir (Mizunami vd., 1998). Dahası, konumsal öğrenme ile ilişkili olarak mantar cisimciğinde meydana gelen değişimlerin sadece eğitilen böceklerde görüldüğü, eğitime tabi olmayan böceklerde ise görülmediği rapor edilmiştir (Lent vd., 2007). Çöl karıncaları öğrenme yürüyüşleri için en azından 2 günlük bir süre harcarlar ve bu süre bal arısı ve karıncalarda stabil bir uzun süreli hafızanın oluşumu için gerekli minimum süre ile örtüşmektedir (Falibene vd., 2015; Menzel, 2001). Daha da önemlisi, uzun süreli hafızanın oluşması mantar cisimciğinin alt bölgelerinde farklı duyusal bilgilere bağlı olarak farklı sinaptik mikro ağlarda değişime neden olmaktadır ki yaprak kesen karıncalardaki aversiv olfaktoriyal öğrenme sonrasında da görülmüş olan değişimler buna bir örnektir (Falibene vd., 2015). Diğer bir ifadeyle, sabit bir uzun süreli koku hafızasının oluşması mantar cisimciği kaliksinin kokuyla ilişkili bölgelerinde sinaptik komplekslerin sayı ve yoğunluğunda bir artışa neden olmaktadır. Yaprak kesen karıncalarda koku uyaranıyla meydana gelen sinaptik kompleks artışına benzer şekilde çöl karıncası *Cataglyphis nodus*'da normal gökyüzü koşulları altındaki öğrenme yürüyüşleri neticesinde mantar cisimciğinin ilgili bölgelerinde meydana gelen artış dikkate değerdir. Bu iki farklı durum, sözü edilen plastisitenin öğrenmeyle ilişkili (Hebbian öğrenmesi) olduğunu ve ortaya çıkan Hebbian tipi yapısal plastisitenin farklı nöronlar ve mantar cisimciği Kenyon hücreleri dendritleri arasında yeni (ilişkili) sinaptik bağlantıların oluşmasına yol açtığını göstermektedir. Birbirine paralel olarak iş gören çok sayıdaki sinirsel ağ ve bunlarla ilişkili Kenyon hücreleri böylesi yapısal bir plastisite için zengin bir sinirsel temel sağlamakta ve çok çeşitli uzun süreli hafızaların oluşumuna olanak tanımaktadır (Falibene vd,. 2015; Grob vd,. 2017; Rössler ve Groh, 2012).

Sonuç olarak, davranışsal açıdan çok çeşitli çıktılar sergilemeleri, sosyal yaşamlarına bağlı olarak sinir sistemleri ve öğrenme ilişkili davranış modellerinde beklenen esneklik karıncaları öğrenme davranışı çalışmalarında çok iyi bir model organizma haline getirmektedir. Görsel, manyetik, spektral ve kinestetik ipuçlarının algılanması ve öğrenilmesine dayalı doğal ortam ve laboratuvar ortamı davranış modellerine ek olarak karıncaların üzerinde en fazla çalışılan bir diğer duysal özellikleri kimyasal uyaranlara karşı verdikleri yanıtlardır. Koloni bütünlüğünün sağlanmasından, alarm davranışına, üreme ile ilgili davranışlara ve besin arama davranışlarına kadar çok

geniş bir yelpazede karıncaların uyumsal güçlerini üst düzeye çıkaran kimyasal algıları ile ilgili olarak son dönemde kullanılmaya başlanan bir yöntem olan MaLER yanıt öğrenme deneyleri için çok etkili bir araç halini almaya adaydır (Bos vd., 2013; Dupuy vd., 2006). Bal arılarında görülen PER ve CER yanıtlarına benzer yöntemler kullanılarak gerçekleştirilen ve ilişkili öğrenme süreci ve hafıza deneyleri için kullanışlı ve basit olan bu yöntem ile günümüze kadar az sayıda da olsa gerçekleştirilen çalışmalarda karıncaların kısa ve uzun süreli koku hafızalarını kolaylıkla oluşturabildikleri, koku genellemesi yapabildikleri tespit edilmiştir.

Bu çalışmada, limonen ve eugenol kullanılarak gerçekleştirilen koşullu öğrenme süreçlerine başarılı MaLER+ yanıt verdiği daha önceki çalışmalar ile (Duymaz, yayınlanmamış veriler) tespit edilen *Formica clara* türü karınca işçilerinin yetiştirildikleri sosyal çevrenin etkisine bağlı olarak ilişkili koku öğrenme yanıtlarında ve hafızalarında bir değişiklik olup olmadığı test edilmiştir. Bu amaçla, iş karıncaların pupadan çıktıktan sonra sosyal etkileşimin ve uyaran çeşitliliğinin az olduğu fakir ortamda yetiştirilecek karıncaların, sosyal etkileşimin ve uyaran çeşitliliğinin zengin olduğu ortamda yetiştirilecek karıncaların MaLER yanıtları değerlendirilerek elde edilecek sonuçlar karşılaştırmalı olarak analiz edilmiştir.

Böylelikle, *F. clara* işçilerinin MaLER yanıtlarında içsel bir mekanizmanın işleyip işlemediği, çevresel uyaranlar ve sinirsel gelişim açısından bir farklılık olup olmadığı tespit edilmiştir. Elde edilen sonuçlar aynı zamanda omurgasız nörobiyoloji çalışmalarında karıncaların MaLER yanıt aracılı çalışmalarda model olarak kullanılıp kullanılamayacağının değerlendirilmesinde önemli bir araç olacaktır.

BÖLÜM 2

GENEL BİLGİLER

2.1. Böceklerde Öğrenme

Böcekler biyologlar tarafından davranış çalışmalarında denek organizma olarak üzerinde yıllardır çalışılmalar yapılan önemli omurgasız hayvan gruplarından bir tanesidir. Davranışsal anlamda hatırı sayılır bir çeşitliliğe sahip olmaları, kompleks davranışlar göstermeleri ve geniş ölçüde davranışsal plastisiteye sahip olmaları böcekleri davranış çalışmalarında uygun canlılar haline getirmektedir. Böceklerin görece olarak gelişmemiş bir sinir sistemi organizasyonuna sahip olmaları kompleks davranışları göstermelerinde bir kısıtlama yaratmamakla beraber farklı çeşitlerdeki duyusal uyaranları ödül veya ceza hatırlatıcıları ile bağdaştırarak öğrenebilmektedirler. Öğrenme de hafıza ile ilişkilidir. Hafıza, fizyolojik substrat düzeyinde bilginin depolanma kapasitesine ve uygun koşullarda adaptif yanıt olarak geri çağırabilmesine olanak tanımaktadır (Tulving & Craik, 2000). Her bir hayvanın öğrenme sonucunda bilginin depolanmasını ve geri çağırabilmesini sağladığı beyinleri (veya eşdeğer sinir yapıları) bulunmaktadır (Dupuy vd., 2006). Farklı duyusal yetenekleri aracılığıyla çeşitli ilişkili öğrenme süreçlerinde koşullandırılan böceklerin, koşullanmadan sonra farklı zamanlarda koşullanmaya ilişkin öğrenilmiş ilişki bilgisini geri çağırabildikleri bilinmektedir (Giurfa, 2015). Örneğin, bu tarz öğrenme ve hafıza yeteneklerinden dolayı meyve sineği *Drosophila melanogaster* ve bal arısı *Apis mellifera* öğrenme ve hafıza çalışmalarında model organizma olarak sıklıkla kullanılan iki böcek türü haline gelmişlerdir.

Böceklerde öğrenme ve hafıza çalışmaları çoğunlukla ilişkili öğrenmenin basit formları olan klasik ve edimsel koşullandırma metotlarından faydalanmıştır. İlişkili öğrenme, organizmaların çevrelerindeki olaylar veya varlıklar arasındaki ilişkiler hakkında bilgi edinme sürecidir. Bir olasılığın bilinçli veya bilinçsiz olarak tanınmasını yansıtan mevcut davranışların değiştirilmesi veya yeni davranışların geliştirilmesi olarak ifade edilir (Christian, 2010). Klasik koşullandırmada hayvanlar, başlangıçta nötral olan uyarı koşullu bir uyaran ile biyolojik olarak anlamlı koşulsuz bir uyaran arasındaki ilişkiyi öğrenirlerken edimsel koşullandırma ise davranışsal bir eylemi o eylemden kaynaklanan sonucun pekiştirmesi ile öğrenirler (Giurfa, 2015).

2.2. Klasik Koşullandırma (Pavlov Koşullandırması)

Öğrenme yeni bilgi ve davranışların kazanıldığı süreçtir. Öğrenme hem bilinçli hem de bilinçsiz yollar ile gerçekleştirilebilir. Klasik koşullandırma bilinçsiz öğrenme yöntemlerinden biridir. Klasik koşullandırma üzerine en iyi bilinen ve en kapsamlı çalışma Rus fizyolog Ivan Pavlov tarafından yapılmıştır ve hayvanlarda öğrenme çalışmalarının temelini atmıştır. Pavlov'un koşullandırma çalışmaları üzerinde çok büyük etkisi olduğu için klasik koşullandırma Pavlov Koşullandırması olarak da anılmaktadır.

Klasik koşullandırma aslında tesadüfen ortaya çıkmıştır. Pavlov, köpeklerin yiyeceğe fiziksel tepkilerinin zaman içinde değiştiğini fark ettiğinde, köpeklerin sindirimi üzerine bir araştırma yürütüyordu. Köpekler en başta sadece yemek önlerine konulduğunda tükürük üretiyordu. Ancak daha sonra yiyecek gelmeden köpeklerin salyalarının aktığını gördü. Pavlov, yemek gelmeden önce sürekli olarak var olan sesleri duyduklarında köpeklerin tükürüklerinin aktığını fark etti. Pavlov teorisini test etmek için köpeklere yiyecek vermeden kısa bir süre önce zil çaldığı bir deney kurdu. İlk başta köpekler zil sesine yanıt vermediler ancak sonrasında köpekler sadece zilin sesini duydukları zaman tükürüklerini akıtmaya başladılar. Deneyde olan şey ise nötral uyaran olan zil sesinin, koşulsuz uyaran besin ile ilişkili hale gelmesidir. Köpek zil ve besin arasında bir ilişki kurmuş, bir diğer deyişle bu davranış öğrenilmiştir.

Klasik koşullandırmayı iyi anlayabilmek için ilk olarak terimlerinin bilinmesi gerekmektedir. Nötral bir uyaran, ilk başta yanıt ortaya çıkarmayan uyarandır. Pavlov

zilin çalınmasını nötral bir uyaran olarak tanımlamıştır. Koşulsuz bir uyaran, yanıta yol açan bir uyarıcıdır. Pavlov'un deneyinde yiyecek koşulsuz bir uyarandır. Koşulsuz yanıt ise bir uyarana verilen otomatik tepkidir. Köpeklerin yemek için tükürüklerini akıtması Pavlov'un deneyinde koşulsuz yanıttır. Koşullu bir uyaran, sonunda koşullu bir yanıtı tetikleyebilen bir uyarandır. Bu deneyde, koşullu uyaran zilin çalmasıydı ve koşullu yanıt ise köpeklerin tükürüklerini akıtmasıydı.

Pavlov, öğrenmenin nötral uyaran ile koşulsuz uyaranı arasındaki zamana bağlı olduğunu, zilin çalması ile yemeğin sunumu arasında geçen zamanın kısa süreli olması gerektiğini belirtmiştir. Ayrıca koşullu yanıtın yok olabileceğini de belirtmiştir. Koşulsuz uyaranın yokluğunda koşullu uyaranın devamlı verildiği takdirde koşullu yanıtın zamanla zayıflayacağını söylemiştir (Pavlov, 1927).

2.3. Çevresel Uyaranların Öğrenmeye Etkisi

Türdeşler arasında davranış farklılıkları türler arasında geniş bir alanda görülmektedir. Bu farklılıklar genetik ve çevresel faktörlerin kombinasyonu nedeniyle olmaktadır (Dall vd., 2004; Sih vd, 2004; Wolf ve Weissing, 2010). Deneysel olarak genotip ve çevreyi olabildiğince homojen hala getirmek bireysel davranışsal farklılıkların görülmesini engellememektedir (Gartner, 2012). Bu farklılıklar, çevredeki büyük ölçekli farklılıklar ortadan kaldırıldığında bile devam eden mikro-çevresel etkilerden kaynaklanıyor olabilir (Debat & David, 2001; Honegger & de Bivort, 2018). Fenotip farklılıklarına yol açan çevresel değişimler; deterministik (makro) ve stokastik (mikro) olarak ayrılabilir (Willmore vd., 2007). Makro-çevresel etkilere örnek olarak sıcaklık verilebilir. Mikro-çevresel etkilere örnek olarak da bireyin farklı miktarda besin tüketmesi veya normaldekinden başka bir zaman diliminde besin tüketmesi verilebilir (Akhund-Zade vd., 2019). Genel olarak mikro-çevresel değişimlerin ölçümü zordur. Aynı genotipte, aynı ortamda yetişen bireyler için özellik farklılıkları mikro-çevresel etkilere bağlıdır (Morgante vd., 2015).

Çoğu çalışmada laboratuvar ortamında çalışılan canlıların bulundukları ortam yüksek oranda standartlaşmış ve mikro-çevresel varyasyonun en aza indirildiği ortamlardır. Mikro-çevresel varyasyonu arttırmak ve incelemek davranış çalışmaları için uygun bir yaklaşımdır. Zenginleştirilmiş ortamlar sosyalleşme ve yeni nesne

etkileşimi gibi farklılıklarla oluşturulabilir (van Praag vd., 2000). Tipik olarak, laboratuvarda oluşturulan zengin ortamlar, bu yapay ortamın canlının doğal ortamına yakın bir ortam haline getirilmesidir. Fare ve sıçanlarda, zenginleştirilmiş ortam gliogenez, nörogenezde artışa ve korteks içindeki sinaps biçimlenmesinde değişikliğe, hipokampus ve serebellumda büyümeye, biliş ve hafızada artışa sebep olmuştur (Bruel-Jungerman vd., 2005; Garthe vd., 2016; Leger vd., 2015; van Praag vd., 2000). Ancak zenginleştirilmiş ortam çalışmalarında zıt sonuçlar içeren sonuçlar da bulunmaktadır. Adi dikenli balığı *Gasterosteus aculeatus* beyninde hiçbir değişiklik gözlemlenmemiş, sivrisinek balığı *Gambusia holbrooki* beyninde ise küçülme gözlemlenmiştir (Toli vd., 2017; Turschwell & White, 2016).

Öğrenme, bulunulan çevreye ve değişen çevre koşullarına adapte olma konusunda çok önemli bir rol oynamaktadır. Öğrenme ve hafızanın nörobiyolojik mekanizmaları yoğun bir şekilde çalışılmış olsa da öğrenmenin adaptasyon üzerindeki etkisi son zamanlarda ilgi görmeye başlamıştır. Hayvanlar, değişen çevre koşullarına davranışlarını adapte ederek öğrenmenin hayatta kalma etkisinden faydalanabilirler.

Öğrenmenin evrimi için en çok öne atılan hipotezlerden biri, bireyin değişen çevre şartlarına uyum sağlamasıdır. Bir canlının değişen çevre şartlarına uyum sağlaması için en temel ve işlevsel mekanizma gen varyasyonuna dayanır (Cronbach & Hogebeg, 2008). Ancak bu tarz bir adaptasyon nesiller boyunca doğal seleksiyon mekanizmasının etkisiyle gerçekleşebilir (Ben-Shahar, 2002). Öğrenme, öngörülemeyen çevre koşullarına karşı, spesifik bir zaman ve spesifik bir ortamda canlının bireysel olarak daha esnek olmasını sağlamaktadır (Shettleworth, 2009). Bu yüzden değişen çevre koşullarında yaşayan bir canlının, sabit bir çevrede yaşayan canlıya göre daha iyi öğrenme yeteneği olması beklenir (Kohn vd., 2013).

Değişen çevre şartlarının yanında farklı çevreler arasında seyahat eden bireylerde çevresel varyasyona maruz kalmaktadırlar. Bu sebeple farklı ekolojik koşulları deneyimlerler. Hafıza da canlının bulunduğu çevrenin istikrarına ve öngörülebilirliğine bağlıdır. Stabil ve öngörülebilir çevrelerde unutmak da adaptif bir süreçtir (Reaume vd., 2011).

Birbirlerine çok yakın iki tür olan *Cotesia glomerata* ve *Cotesia rubecula* beyaz kelebek tırtıllarının parazitleridir. Türler konakçı seçim ve dağılımlarındaki farkla birbirlerinden ayrılmaktadır. *Cotesia glomerata* kümelenmiş grupları, *C. rubecula* ise bitkilerde dağınık halde bulunan yalnız tırtılları konak olarak kullanmaktadır. Son çalışmalarda bu iki türün öğrenme ve hafıza dinamikleri açısından farklılıklar bulundurduklarını ortaya koymuştur (Smid vd., 2007). *Cotesia rubecula* davranışını modifiye etme ve stabil uzun süreli hafızasında yer etmesi için eğitim denemeleri arasında tekrar eden dinlenme periyodlarına ihtiyaç duymuştur. *Cotesia glomerata* ise tek eğitim denemesinin ardından uzun süreli hafıza oluşturmuştur. Bu ilginç fark konakçı seçimindeki farklı yaklaşımları ile alakalı olabilir. *Cotesia rubecula* için aynı bitki üzerinde başka bir konak bulması *C. glomerata*'ya kıyasla daha zor olabilir. Ancak *C. rubecula* için konakların konumu hakkındaki bilgiyi hızlıca öğrenmek maladaptif olabilir.

Çevresel uyaranların değişim oranı azalırsa, öğrenmenin adaptif katkısı da aynı zamanda düşer. Bundan dolayı içsel davranış yanıtında stabil olarak kalan ortama göre adapte olması beklenir (Moran, 1992). Kelebekler üzerinde yapılan bir çalışma, bu görüşe karşı duran sonuçlar elde etmiştir. *Pieris rapae* yeşil bitkilere karşı içsel bir davranış göstermekte ve konak olarak yeşil bilgileri seçmektedir. Yeşil bitki çeşitleriyle karşılaşan dişi bir kelebek uygun konakları hızlıca ayırt edebilmişken yalnız kırmızı bitki çeşitleri bulunan bir ortamda uygun konakları seçmede zayıf kalmıştır. Zamanla kırmızı bitkiler arasında uygun konak ve uygun olmayan konak ayrımını yapmayı da öğrenmiştir. Bu çalışma öğrenilmiş davranış ile içsel davranış arasındaki karmaşık etkileşimi göstermiştir (Snell Rood & Papaj, 2009). Doğada yeşil bir çevrede konak seçiminde evrimsel içsel davranışları ön planda olurken, doğada daha az bulunan kırmızı renkli çiçekler arasında uygun konağı seçebilme davranışı da öğrenilmiş bilgi olarak hafızasında kalabilir (Mery, 2013).

2.4. Böceklerde Mantar Cisimciği

Mantar cisimciği, 1850 yılında böcek merkezi sinir sisteminde bulunan özgün bir organizasyon olarak tanımlanmıştır (Dujardin, 1850). Binlerce küçük intrinsik sinir hücresinin (kenyon hücreleri) oluşturduğu iki loblu bir yapıdır. Bütün bu hücrelerin iz düşümleri mantar cisimciğinin içerisinde yer almaktadır. Bu hücreler dentritik kaliks

vasıtasıyla multimodal duyusal bilgi almakta, çatallanarak orta ve dikey lobları oluşturdukları ön beyine aksonal iz düşümleri göndermektedir (Heisenberg, 1998; Zars, 2000). Mantar cisimciğinin dış kısmında kalan nöronlar bu yapı ile beynin çeşitli kısımlarının bağlanmasını sağlayarak mantar cisimciğinin hem içinde hem de dış kısmında iz düşümlerine sahiptir. Mantar cisimciği, antennal kemosensör sisteminin iki sinaps uzağındadır. Anatomik araştırmalarda bazı türlerde görsel ve mekanik sensör duyuların da girdi sağladığı görülmüştür (Zars, 2000).

Kenyon hücrelerinin anten üzerindeki koku alma reseptörlerinden sadece iki sinaps uzaklıkta olması, anten lobunun glomerüllerinin aynı kemo spesifikliğe sahip reseptör fiberlerini aldığı ve çıkıntı nöronlarının bu bilgiyi glomerülden kalikse ilettiği şeklinde basit, anatomi temelli bir varsayım yapılabilir. Koku alma duyusunun bazı önemli özelliklerini bünyesinde barındırabilir (Heisenberg, 1998). Gerçekten de elektrofizyolojik deneyler, çeşitli böcek türlerinde bulunan mantar cisimciklerinin koku bilgisi dahil birçok duyusal bilgi aldığını göstermiştir (Laurent vd., 1994; Strausfeld, N. J., ve Li, Y., 1999). Birkaç çalışmada, dışarıdan müdahale ile değiştirilmiş mantar cisimciği bulunan hayvanlar güçlü itici kokular ile test edildiğinde kesin bir kaçınma hareketi gözlemlenmemiştir (Connoly vd., 1996; Heisenberg vd., 1985).

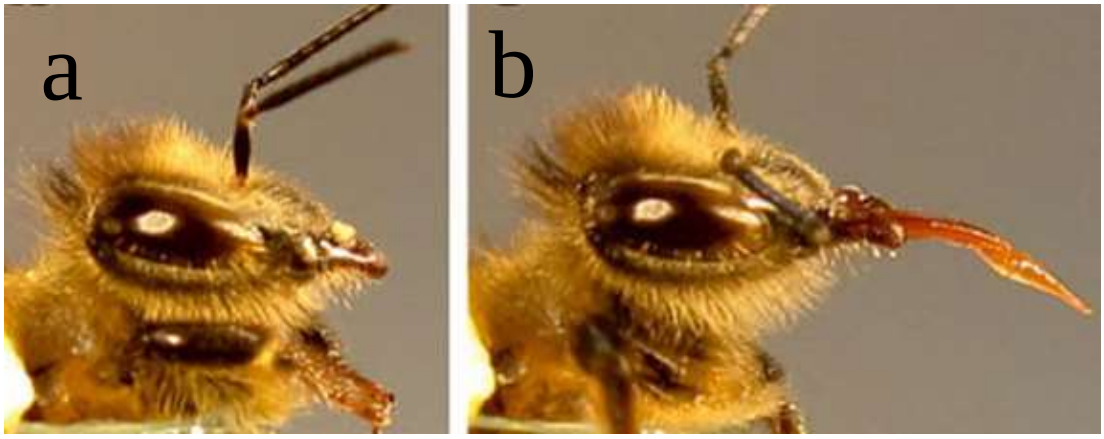
Bir organizmanın bir koku uyaranına verdiği tepkiler, bu uyaranın pozitif veya negatif tabiattaki başka bir uyaranla ilişkilendirilmesi yoluyla değiştirilebilir (Bitterman vd., 1983; Tully & Quinn, 1985). Meyve sinekleri üzerinde müdahale teknikleri kullanılarak yapılan çalışmalarda mantar cisimciğinin koku ayırt etme öğrenmesinde gerekli olduğu gösterilmiştir (de Belle & Heisenberg, 1994; Heisenberg vd., 1985). Bu tarz çalışmalar böceklerde olfaktoriyel öğrenmenin mantar cisimciği ile doğrudan alakalı olduğunu göstermektedir.

2.5. Bal Arılarında PER yanıtı

Bal arılarındaki ağız aletlerini uzatma tepkisi (PER), bir şeker çözeltisi ile arının antenlerinin uyarılmasına yanıt olarak hortum şeklinde olan ağız organlarını dışarıya doğru uzattığı doğal bir davranış refleksidir (Şekil 2.1). Antenlere, bacağın tarsus bölümüne veya ağız kısımlarına şeker çözeltisi değmesiyle beraber bal arısı şekere ulaşmak için yalayıcı emici ağız organını bir refleks olarak uzatır. Kokular genelde PER

yanıtı oluşturmaz. Koşullandırma sırasında bir koku (koşullu uyaran), besin ödülü (koşulsuz uyaran) ile yakın zamanlı süreler içinde sunularak arı koşullandırılır. Koşullandırmanın sonunda, yalnızca koku uyaranı ile PER yanıtı ortaya çıkar. Bu durum da bal arısının koku ile besin ödülünü ilişkilendirdiğini gösterir. PER öğrenme ve hafıza çalışmalarında genellikle ikili (0 ve 1) yanıt olarak kaydedilir (Matsumoto vd., 2012).

İlk olarak Takeda (1961) tarafından oluşturulan PER koşullandırma protokolü, daha sonra Bitterman vd. (1983) tarafından geliştirilmiştir. O zamandan beri çok sayıda çalışma koku duyusunun davranışsal, nöral ve moleküler düzeyde incelenmesi için PER protokolünden faydalanmıştır (Giurfa & Sandoz, 2012).



Şekil 2.1. PER yanıtı veren sabitlenmiş bal arısı (a=ağız organları kapalı durumdayken, b= ağız organlarını dışarı çıkarmış durumdayken).

PER, plastisitenin altında yatan davranışsal ve sinirsel mekanizmaları ortaya çıkarmak için tasarlanmış farklı koşullar altında uyaranı, öğrenmeyi ve hafızayı araştırmak için de kullanılabilmektedir (Smith & Burden, 2014).

PER protokolü, bal arılarında davranışsal plastisitenin altında yatan ilişkili öğrenme ve edimsel öğrenme mekanizmalarını ortaya çıkarmak için yaygın olarak kullanılmaktadır (Menzel, 2012). PER protokolü, nöromodülatörler gibi ağın belirli bileşenlerinin rolleri hakkındaki hipotezleri test etmek için farmakolojik veya moleküler genetik muameleler yoluyla sinir yollarının deneysel manipülasyonuna da izin vermektedir (Farooqui vd., 2003; Mussig vd., 2010).

2.6. Karıncalar

Arıların yanı sıra, karıncalar da öğrenme biyolojisini inceleyen bilim insanları tarafından çeşitli yönleriyle araştırılmıştır. Karıncalar, kolektif düzeyde yüksek davranışsal plastisite sergileyen büyük bir sosyal böcek grubudur (Gordon, 2010). Çeşitli davranışsal bağlamlarda karıncaların deneyime bağımlı performans değişiklikleri defalarca ortaya konmuştur. Buna rağmen, bu tür değişiklikler karıncaların davranışlarını yönlendiren belirli ipuçlarını veya nedenlerini mutlaka ortaya çıkarmaz. Karıncalar yönelme, yön bulma ve günün belirli bir zamanında spesifik bir besin alanına gitme gibi çeşitli sorunları, kompleks sayılabilecek çevrelerde çözmeyi öğrenebilmelerine rağmen (Harrison ve Breed, 1987; Durier vd. 2004; Schatz vd., 1999; Schneirla 1941, 1943; Sommer & Wehner, 2004; Wehner vd., 1996) bazı durumlarda neyin öğrenildiğini belirlemek zordur. Örneğin *Ectatomma* karıncaları yemek ödülü için doğru zamanda doğru yerde bulundukları için (Harrison & Breed, 1987; Schatz vd., 1999) zamansal ilişkiyi öğrendiklerini söyleyebiliriz. Buna rağmen karıncaların hangi zamanda, hangi ipuçlarını kullandıkları ve neyle ilişkilendirdiğini tanımlamak zor olmaktadır. Bu bakış açısıyla, klasik ve edimsel koşullandırma gibi öğrenme yöntemleri ile öğrenmenin altında yatan ilişkilendirmelerin belirlenmesi bu sorunu çözmede yardımcı olacaktır.

Koku ipuçları, karınca yaşamının birçok alanında önemlidir. Yiyecek arama, iletişim, larva bakımı, yuva savunması ve koloni üyesini tanıma gibi amaçlarla koku ipuçlarından faydalanırlar (Dupuy vd., 2006). Koku ipuçlarına bu ölçüde bağlı olan karıncaların beyinleri koku için özelleşmiş olup beyinlerinde gelişmiş koku merkezleri bulunmaktadır (Gronenberg, 1999).

Karıncaların koku duyusu (olfaktoriyel) yetenekleri bireysel düzeyde son zamanlarda çalışılmaya başlanmıştır (Desmedt vd., 2017; Dupuy vd., 2006; Guerrieri & d'Ettorre, 2010;). Dupuy vd. (2006) yaptıkları çalışmada *Camponotus fellah* ve *Camponotus mus* türleri üzerinde çalışmışlardır. Besin arama davranışlarını serbestçe gösterebilecekleri bir Y-labirentinde, iki farklı koku uyaranını (heptanol 2 heptanon ve limonen-oktanol) pozitif uyaran olarak sükroz çözeltisi ve negatif uyaran olarak kinin ile eşleştirebilmeleri hedeflenmiştir. Karıncalar her iki koku uyaranı ile koşullandırma denemelerine tabi tutulmuşlardır. İki farklı türün de sükroz ile olumlu pekiştirilmiş koku

ve kinin ile olumsuz pekiştirilmiş kokuyu ayırt edebildikleri belirtilmiştir (Dupuy vd., 2006).

Karıncaların koku yetenekleri üzerinden yapılan öğrenme ve hafıza çalışmalarında son yıllarda MaLER protokolü kullanılmaya başlanmıştır (Desmedt vd., 2017; Guerrieri ve d'Ettorre, 2010). Bu protokol, arılarda kullanılan PER yanıtından temel almaktadır. Bir kokuyu bir besin ödülü ile ilişkilendirerek koşullandırılan karıncanın ağız bölümlerini (maksilla-labium uzatma yanıtı, MaLER) uzatma davranışı MaLER olarak tanımlanmaktadır. MaLER, farklı karınca türlerinde başarılı bir şekilde koşullandırılmıştır (Perez vd., 2013; Udino vd., 2017). Mandibül açma yanıtı (MOR) ise karıncalarda görülen, düşmanın kokusu gibi tehdit edici uyaranlara karşı karıncalar tarafından yapılan agresif bir davranıştır. MOR mandibülleri içeren bir davranıştır. MaLER yanıtında da mandibüller yanlara doğru açılmaktadır ancak tehdit edici uyaranlara yanıt olarak görülen MOR'da maksilla-labium uzatma davranışı görülmemektedir. Ayrıca MOR'da mandibüller MaLER'e kıyasla tamamen açık durumdadır. Bu nedenle MOR, karıncalarda olumsuz pekiştirmeleri incelemede kullanılmak için uygundur (Desmedt vd., 2017).

BÖLÜM 3

MATERYAL VE METOT

3.1. Denek Karınca Türü ve Deneysel Düzenek

Deneysel yöntem Duymaz (2021) tarafından uygulanan MaLER temelli koşullanma prosedürü temel alınarak tasarlanmıştır. Bu çalışmada *Formica clara* türü karınca işçileri kullanılmıştır. Edirne şehir merkezi içinde yer alan, Meriç Nehri kıyısındaki alanda (41°37'42.1"N 26°34'46.9"E) bulunan bir koloniden (800) işçi karınca yuva materyali ile birlikte alınarak büyük plastik taşıyıcı kap içerisinde deneylerin yapılacağı Trakya Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü'nde kurulu bulunan Davranış Ekolojisi Laboratuvarı'ndaki iklim odasına getirilmiştir. İklim odasına getirilen karıncalar iki ayrı denek yuva oluşturmak için ikiye ayrılmıştır. Yuvalardan bir tanesine 200, diğerine de 600 karınca paylaştırılmıştır. Her iki yuva da plastik kaplar içerisine ve kendi yuva materyalleri ile birlikte konulmuştur. Yuvaların bulunduğu plastik kapların iç yan yüzeyleri karıncaların kaçmasını engellemek amacıyla fluon [poli(1,1,2,2-tetrafloroetilen)] ile kaplanmıştır. Deneylere başlamadan önce karıncaların laboratuvar koşullarına alışması için 4 haftalık bir alışma süreci uygulanmıştır. Hem alışma sürecinde hem de deneyler süresince yuvalara optimum koşulları sağlayabilmek amacıyla iklim odası 12-12 saat karanlık-aydınlık döngüsüne, ortalama 28°C ortam ısısına ve %50-60 nispi nem değerine sahip olacak şekilde ayarlanmıştır. Alışma süresince iki yuvaya da her 3 günde bir 0,5 M sükroz çözeltisi konarak enerji ihtiyaçları karşılanmıştır. Karıncaların su ihtiyaçlarının karşılanabilmesi için yuvalara su emdirilmiş pamuk bulundurulan plastik kaplar yerleştirilmiş,

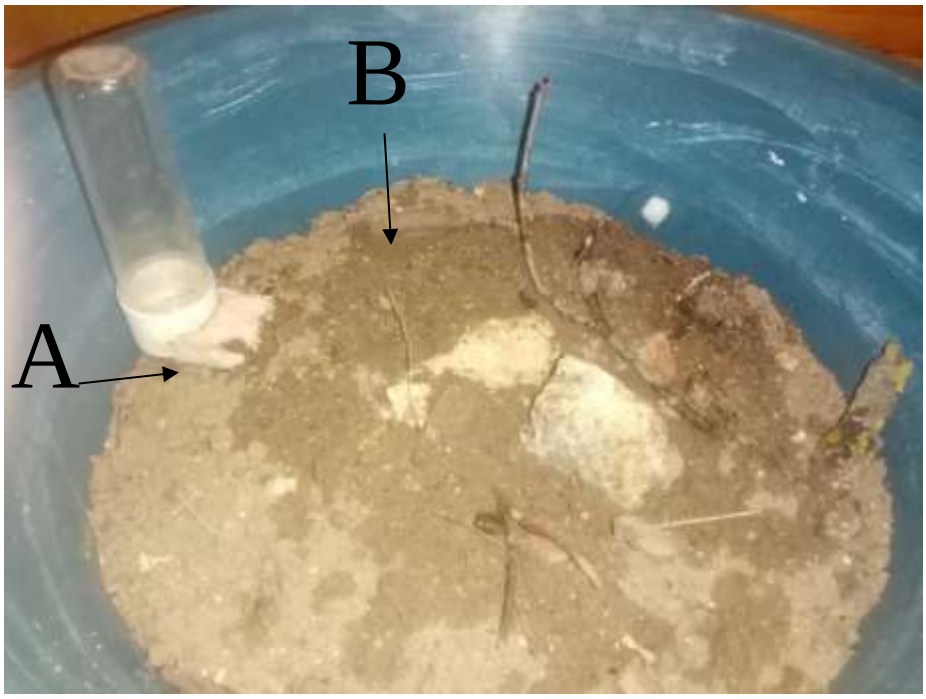
karıncaların bulunduğu toprağın yüzey kısımları zaman zaman su ile nemlendirilmiştir. 4 haftalık alışma sürecini takiben deneysel aşamaya geçilmiştir.

3.2. Denek Yuvalardaki Koşulların Hazırlanması

Hazırlanan yuvalar için parametrelerin aynı olması için her iki yuva da aynı laboratuvarda aynı koşullar altında bulundurulmuştur. Her bir yuva hizmet ettikleri amacı yansıtması için isimlendirilmiştir. 200 karınca içeren yuva 'fakir ortam' olarak adlandırılırken 600 karınca bulunan yuva 'zengin ortam' olarak adlandırılmıştır.

3.2.1. Fakir Ortam Özellikleri

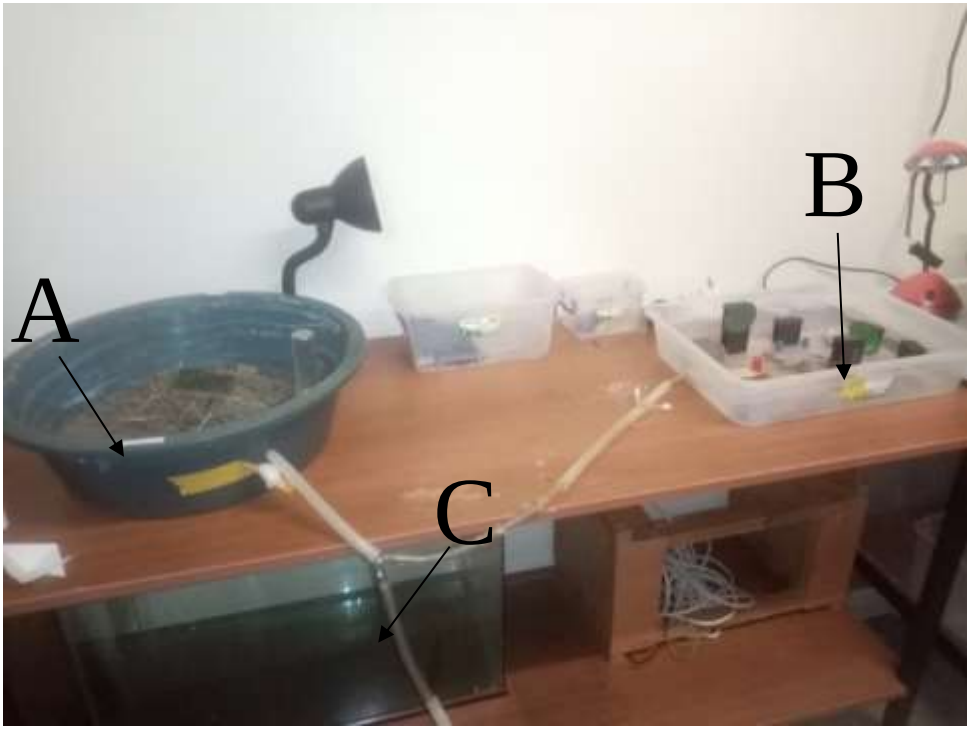
Fakir ortam yuvasının zengin ortam yuvasına göre daha az karınca içerek şekilde kullanılması bu yuvada bulunan karıncaların birbirleriyle olan sosyal etkileşimlerini azaltmak amacıyla yapılmıştır. Fakir ortam, içerisinde bir besin bölgesi ve bir su kaynağı barındırmıştır (Şekil 3.1). Bu ortamda bulunan karıncaların yaşadıkları ortamdaki çevresel uyaranları minimum düzeye indirmek için yuva materyali, su kaynağı ve besin bölgesinin konumları değiştirilmemiştir. Deney süresince her 3 günde bir besin bölgesine 0,5 M sükroz çözeltisi koyulmuştur.



Şekil 3.1. Fakir ortam olarak kullanılan laboratuvar yuvasının genel görünümü (A: su kaynağı, B: besin bölgesi, besin bir lam üzerine konularak sunulmuştur).

3.2.2. Zengin Ortam Özellikleri

Zengin ortam, içinde 600 karınca bulunan, birbirine karıncaların içinden geçebileceği tüpler aracılığıyla bağlanan iki farklı ortamdan (ana yuva ve araştırma bölgesi) oluşturulmuştur (Şekil 3.2). Ana yuva içinde yuva materyali ve bir su kaynağı bulundururken araştırma bölgesi içinde renkli karton, renkli kapaklar, taş, yaprak, dal, bir su kaynağı, bir besin bölgesi ve ölü veya yaralı böceklerin konulduğu bir alanın olması sağlanmıştır (Şekil 3.3). Görsel uyaran sağlaması için konulan renkli kapaklar ve renkli karton, su kaynağı, besin bölgesi ve böceklerin konulduğu alanın yerleri her hafta rastgele olacak şekilde değiştirilmiştir. Taş, dal, yaprak gibi çevresel materyaller haftalık değişimle beraber çeşitli yerlerden toplanan farklı çevresel materyaller ile değiştirilmiştir. Böylelikle karıncaların sürekli değişen çevre koşullarına maruz kalmaları sağlanmıştır. Zengin ortam karıncalarının beslenmesi için besin bölgesine deney süresince her 3 günde bir 0,5 M sükroz çözeltisi, her hafta yapılan değişimle beraber böceklerin konulduğu alana da bir tane yaralı ya da ölü böcek konulmuştur.



Şekil 3.2. Ana yuva ve araştırma bölgesinden oluşan zengin ortam genel görüntüsü. (A: ana yuva, B: araştırma bölgesi, C: ana yuva ile araştırma bölgesini birbirine bağlayan plastik tüp).



Şekil 3.3. Araştırma bölgesi olarak adlandırılan alandaki görsel objeler.

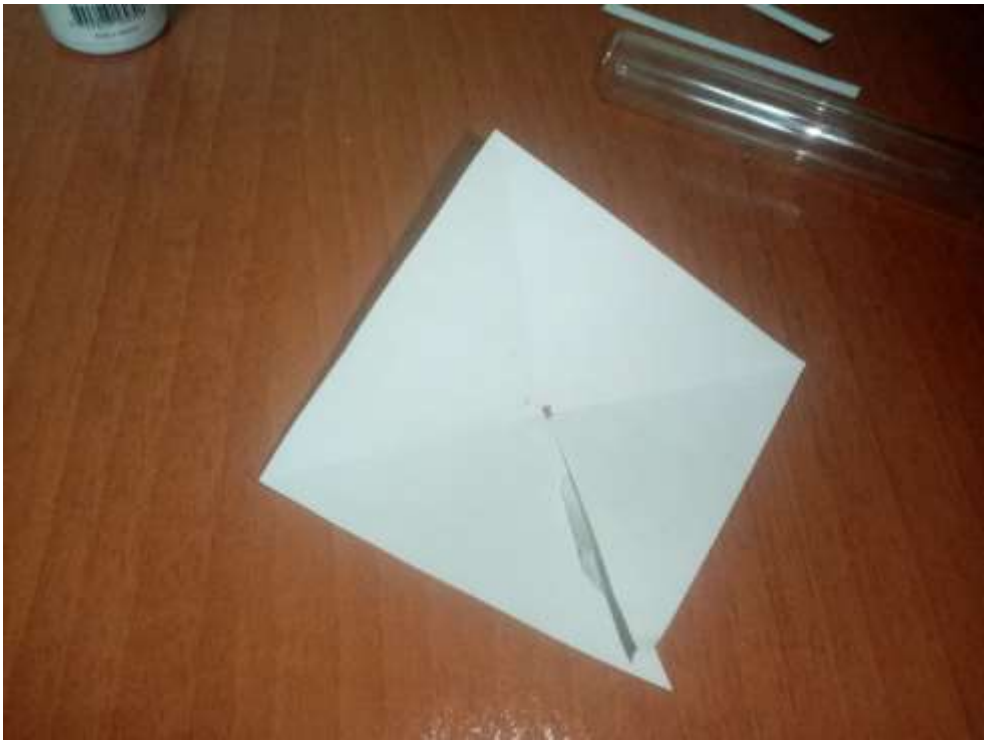
3.3. Karıncaların Deneye Hazırlanması

4 haftalık alışma süresinin ardından ilk olarak fakir ortamda bulunan karıncalar ardından da zengin ortamda bulunan karıncalar kullanılarak bu iki ortam karıncalarının olfaktoriyel koku ilişkili öğrenme performansları test edilmiştir. Deneysel yöntem olarak Duymaz (2021) tarafından uygulanan MaLER temelli koşullanma prosedürü kullanılmıştır. Deneyler koşullanma ve hafıza testleri olmak üzere 2 aşamadan oluşmuştur. Koşullanma süresince karıncalar bireysel olarak iki ayrı koku uyaranını (CS: koşullu uyaran- koşullu uyaran olarak limonen ve eugenol kullanılmıştır) bir besin ödülü (US: koşulsuz uyaran) ile ilişkilendirme yönünde eğitilmişlerdir. İlişkilendirmenin göstergesi olarak karıncaların MaLER+ yanıtları dikkate alınmıştır. Başarılı eğitim performansı gösteren her bir karınca, koşullanma sonrasında farklı zamanlarda yapılan hafıza testlerinde kullanılarak koku hafızaları test edilmiştir.

Koşullanma süreci için aşağıdaki yöntem uygulanmıştır:

Emgi tüpü ile yuvadan rastgele seçilen bir karınca plastik bir tüpün içine konulmuş, ardından bu tüp içi buz dolu bir kapta 3-4 dakika tutularak içindeki karıncanın baygın hale gelmesi sağlanmıştır. Hareketsiz kalan karınca tüpten çıkarılıp sabitleneceği taşıyıcıya aktarılmıştır.

Taşıyıcı olarak küçük kare kağıtlar kullanılarak hazırlanmış koniler kullanılmıştır. İki kere çapraz olarak katlanan kare kağıdın bir katlama izinden ortasına doğru kesik atılmıştır (Şekil 3.4). Kare kağıdın orta kısmında karıncanın başının rahatça geçebileceği bir açıklık oluşturulmuştur. Karıncanın baş kısmı açıklığa yerleştirilerek kesiğin iki ucunun üst üste binmesi sağlanarak koni elde edilmiştir (Şekil 3.5). Koninin kesik olan uç bölgesinden baş ve antenleri dışarıya çıkacak şekilde sabitlenen karıncanın bacak hareketlerinin en aza indirilmesi amacıyla koni içinde kalan vücut bölümleri bir parça pamuk yerleştirilmiştir. Tüm denekler için aynı işlem yeni taşıyıcılar kullanılarak uygulanmıştır. Taşıyıcı vasıtasıyla sabitlenen karıncalar koşullandırma denemeleri ve hafıza testlerinin yapılacağı stereo mikroskobun tablası üzerine yerleştirilmiştir. Karıncaların tutsak durumlarına alışabilmeleri için 3 saat beklenmiştir.



Şekil 3.4. Taşıyıcı koni eldesi için kare kağıtta yapılan ilk kesme işleminin yerini gösterir fotoğraf.



Şekil 3.5. Taşıyıcı koninin deneylerde kullanılan son hali.

Tutsak koşullarına alışma sürelerinin ardından ucuna pamuk bağlı bir iğne ile 0,5 M sakaroz çözeltisi verilerek karıncanın besine karşı yanıt (MaLER) verip vermediği kontrol edilmiştir (Şekil 3.6). Bu sayede beslenme için motive olan karıncalar ayırt edilerek koşullanma testine tabii tutulacak karıncalar belirlenmiştir. Besine karşı motive olmayan karıncalar ise alındıkları yuvalarına geri bırakılmışlardır.



Şekil 3.6. Tutsak koşuldaki karıncanın 0,5 M sakaroz ile beslendiği anın stereo mikroskoptaki görüntüsü.

3.4. Deney Düzeneği ve Deneysel Yöntem

Besine karşı motive olan karıncalar koşullandırma denemelerine alınmıştır. Koşullandırma denemelerinde, koşulsuz uyaran olarak sakaroz çözeltisi, koşullu uyaran olarak ise limonen ve eugenol kullanılmıştır (bu iki koşulsuz uyaran başlangıçta nötral uyaran olarak iş görmüşlerdir). Koşullandırma denemelerinin her biri stereo mikroskop altında gerçekleştirilmiştir.

Her bir koşullandırma denemesi, tutsak karıncanın antenlerine ucunda sakaroz emdirilmiş pamuk bulunan bir iğnenin 5 saniye süre ile değdirilmesiyle başlamıştır. Koşulsuz uyaran uygulama süresi biteceği zaman karıncalar koşullu uyaran olan limonen ve/veya eugenole de maruz bırakılmışlardır. Koşullu uyaran uygulaması başladığında karıncanın pamuk üzerinden besini yemesine izin verilmiştir. Koku uyaranları karıncaların antenlerine ulaştırılmasında, basit bir hava akımı düzeneği kullanılmıştır.

Hava akımı sağlayarak koku uyaranlarının dağıtımını yapacak düzenek Şekil 3.7'de gösterilmiştir. Kapalı sistem olarak plastik bir kutu aracılığıyla elde edilen düzeneğin bir yan duvarına bilgisayar fanı bağlanmış, bunun karşı tarafındaki yan yüzeye açılan bir bir deliğe ise silikon boru bağlanmıştır. Fan yardımı ile oluşturulacak sistem içindeki hava akımı, dolayısıyla koku uyaranları, silikon boru yardımıyla deneysel düzeneğe iletilmiştir. Deneyler süresince karıncaların koku uyaranları ile karşılaşma süresini tüm denekler için özdeş kılmak amacıyla fanın çalışmasında insan kontrollü bir açma-kapama düğmesi kullanılmıştır. US-CS ilişkilendirilmesi için silikon borunun ucuna yerleştirilen bir şırınga, uç kısmı test platformuna konulacak karıncalara yakın bir şekilde konumlandırılarak kullanılmıştır. Kutu içindeki fan, açma-kapama düğmesi kullanılarak manuel olarak çalıştırılmış ve kutu içindeki CS'nin 5 saniye süre borudan karıncaya ulaştırılması sağlanmıştır. CS uygulaması sonrasında (besin verilmeden önce) karıncanın maksilla ve labiumunun duysal parçalarının ağız dışına çıkması MaLER+, aksi durum ise MaLER- olarak kaydedilmiştir. İlk koşullanma denemesi sonrasında karınca deney düzeneğinde sabit bırakılarak 5 dakika boyunca dinlendirilmiştir. Bu süre sonrasında deney düzeneğindeki karıncaya bir önceki koşullanma denemesindeki işlemler aynen uygulanmış ve ikinci koşullanma denemesi sağlanmıştır. İlk koşullanma denemesinden itibaren karıncaların MaLER yanıtları +

veya – olarak 5'er dakikalık aralıklarla kaydedilmiş ve bir karınca CS uygulaması ardından 3 kez MaLER+ yanıt verdiğinde koşullanma süreci sonlandırılmıştır. Bu koşuldaki karıncalar koşullanmış olarak kabul edilip hafıza testlerine geçilmiştir. Her bir karıncanın koşullanma süresince verdiği MaLER+ ve MaLER- yanıtların oranları hesaplanarak, her bir deneysel grup için bir öğrenme eğrisi oluşturulmuştur.



Şekil 3.7. Deneylerde kullanılan düzenek.

Koşullanmış karıncalar hafıza testleri olarak isimlendirilen 4 farklı teste tabii tutulmuşlardır. Koşullanma sonrasında karıncalar koşulsuz uyaranın olmadığı sadece koku uyaranlarının olduğu koşullarda MaLER yanıtının ortaya çıkıp çıkmadığı konusunda test edilmişlerdir. Her bir karınca son koşullanma denemesini takip eden 15., 60., 75. ve 90. dakikalarda birer kez olacak şekilde test edilmişlerdir. 15., 60. ve 90. dakikalarda yapılan hafıza testlerinde karınca koşullandırıldığı koku ile test edilerek MaLER+ ve MaLER- yanıtları kaydedilerek kısa süreli hafızaları test edilmiştir. 75. dakika da yapılan hafıza testinde (çalışma içinde genelleme testi olarak da ifade

edilmiştir) limonen ile koşullandırılan karıncalar eugenol ile eugenol ile koşullandırılan karıncalar limonen ile test edilerek koku uyaranları arasında bir genelleme yapıp yapmadıkları test edilmiştir.

3.5. Deney Grupları

Denek olarak kullanılan karıncaların alındığı ortam ve koşullandırma için kullanıldıkları koşulsuz uyaran bakımından toplamda 4 karınca grubu ile çalışılmıştır. Fakir ortamdan alınan karıncalardan limonen ile koşullandırılanlar 'fakir ortam limonen' grubu, eugenol ile koşullandırılanlar 'fakir ortam eugenol' grubu olarak kategorize edilmiştir. Aynı şekilde zengin ortamdan alınıp limonen ile koşullandırılan karıncalar 'zengin ortam limonen' grubunu, eugenol ile koşullandırılanlar 'zengin ortam eugenol' grubunu oluşturmuştur. Her denek grupta 10'ar karınca koşullandırılıp test edilmiştir.

3.6. Verilerin Analizi

Her bir grup için koşullandırma denemelerindeki MaLER yanıt performanslarına göre öğrenme grafikleri çıkarılmış ve Cochran Q testi ile analizi yapılmıştır. Farklı grupların koşullandırma denemelerindeki performansları arasındaki farkın anlamlı olup olmadığını test etmek için Wilcoxon Signed Rank testi uygulanmıştır.

Her bir hafıza testi için aynı grupta bulunan denek karıncaların MaLER+ ve MaLER- yanıtları arasında istatistiki olarak anlamlı bir fark olup olmadığı G test (goodnes of fit) ile test edilmiştir. Hafıza testlerinde gruplar arası karşılaştırmalar ise Fischer's Exact Test ile yapılmıştır.

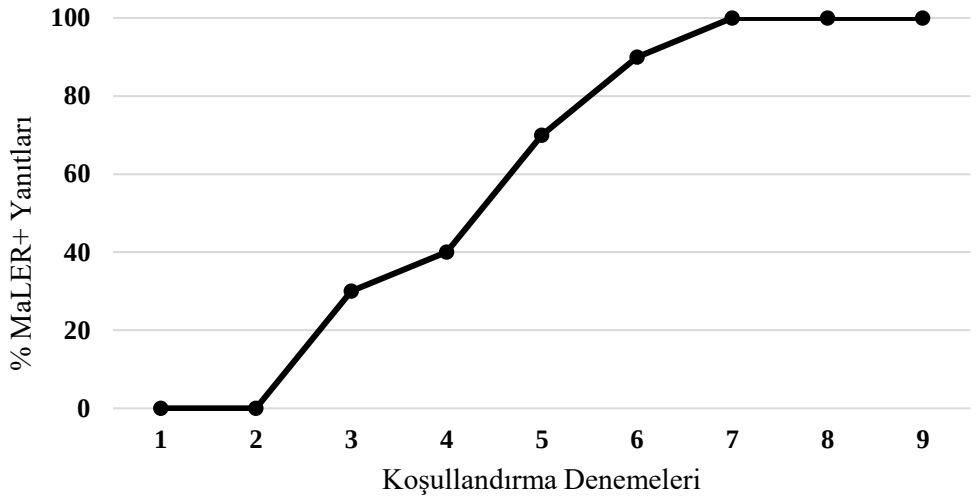
Cochran Q testi IBM SPSS Statistics 28.0 ile yapılırken, Wilcoxon Signed Rank Test, G test ve Fischer's Exact Test GraphPad Prism 9.2 paket programlarında yapılmıştır.

BÖLÜM 4

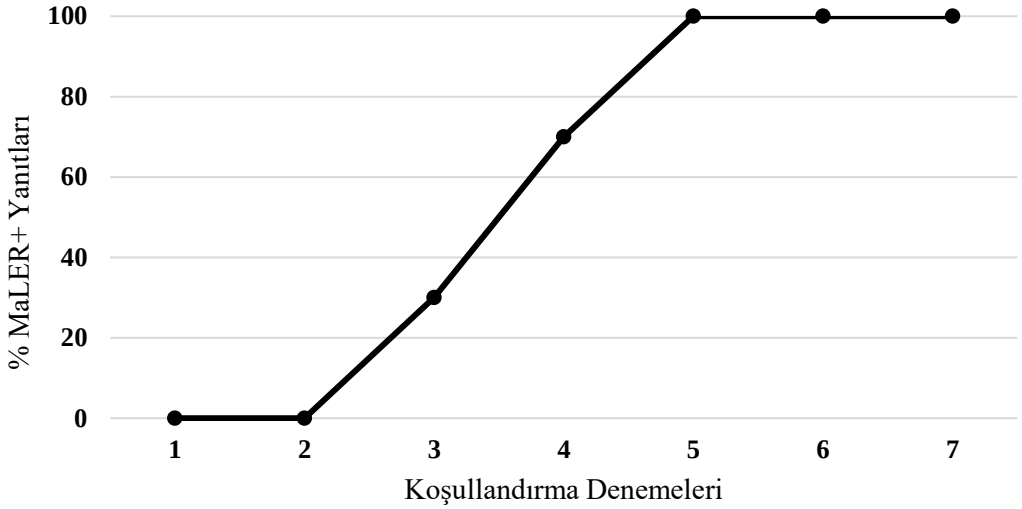
SONUÇLAR

4.1. Eugenol Grupları Deney Sonuçları

Eugenol kullanılarak koşullandırılan fakir ortam(n=10) ve zengin ortam(n=10) gruplarının koşullanma sürecindeki MaLER+ yanıtlarını gösteren öğrenme grafikleri sırasıyla Şekil 4.1 ve Şekil 4.2' de verilmiştir.



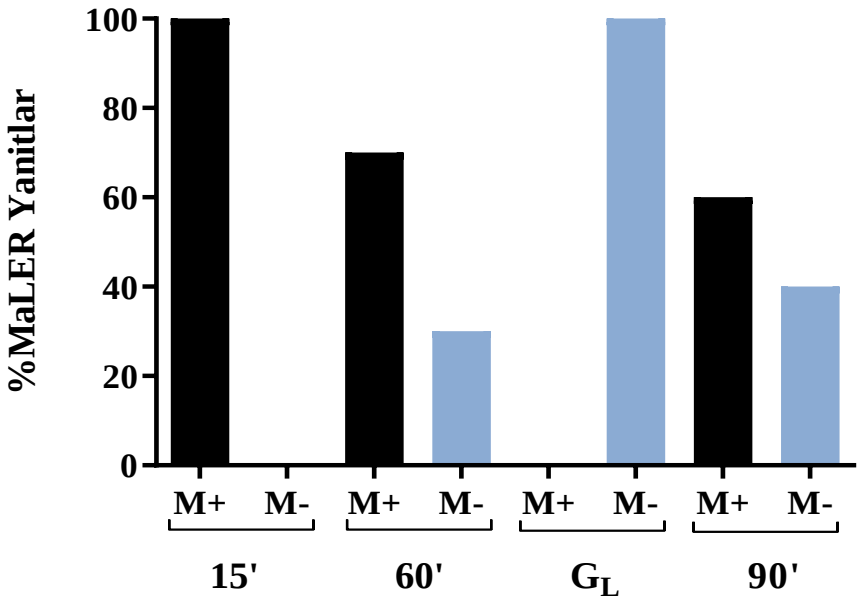
Şekil 4.1. Fakir ortam eugenol grubunun öğrenme eğrisi. Deneklerin her bir koşullandırma denemesinde (1-9) verdikleri MaLER+ yanıtların % olarak değerleri verilmiştir.



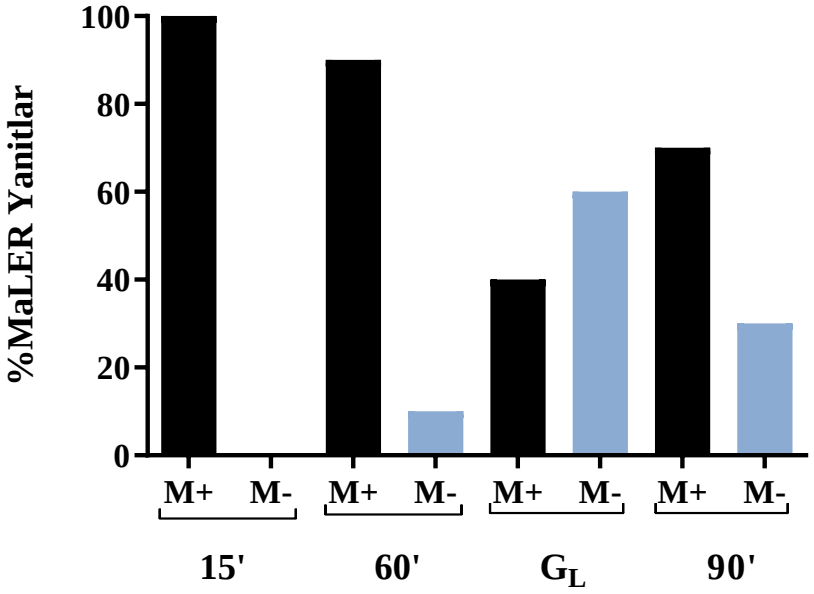
Şekil 4.2. Zengin ortam eugenol grubu öğrenme eğrisi. Her bir koşullandırma denemesi (1-7) için deneklerin verdiği MaLER+ yanıtların % olarak değerleri verilmiştir.

Her iki ortam için karıncaların eugenole (fakir ortam eugenol: Cochran Q= 57.798 $p<0,001$; zengin ortam eugenol: Cochran Q= 46.821 $p<0,001$) koşullanabildiği ortadadır. Nitekim öğrenme eğrileri bunu kanıtlamaktadır (Şekil 4.1 ve Şekil 4.2). İki grup öğrenme eğrileri arasında anlamlı bir farklılık yoktur (Wilcoxon Signed Rank test, $p=0,25$).

Koşullanma sonrasında gerçekleştirilen hafıza testlerinin fakir ortam (n=10) ve zengin ortam (n=10) grupları için MaLER+ ve MaLER- yanıtlarını gösteren grafikler sırasıyla Şekil 4.3. ve Şekil 4.4'te verilmiştir.



Şekil 4.3. Fakir ortam eugenol grubu hafıza testinde karıncaların MaLER yanıt performansları. Her bir hafıza testi için deneklerin verdikleri MaLER+ ve MaLER- yanıtlar % olarak verilmiştir. GL: limonen ile yapılan genelleme testi.



Şekil 4.4. Zengin ortam eugenol grubu hafıza testinde karıncaların MaLER yanıt performansları. Her bir hafıza testi için deneklerin verdikleri MaLER+ ve MaLER- yanıtlar % olarak verilmiştir. GL: limonen ile yapılan genelleme testi.

Koşullanma sonrasındaki 15. dakikada yapılan ilk hafıza testinde, her iki ortam karıncalarının MaLER+ yanıtları MaLER- yanıtlarından istatistiki olarak anlamlı derecede yüksektir (fakir ortam eugenol: G test, $p<0,001$, zengin ortam eugenol: G test, $p<0,001$) (Şekil 4.3 ve Şekil 4.4).

Eugenol ile koşullanan fakir ortam karıncalarının 60. dakikadaki hafıza testinde MaLER+ ve MaLER- yanıtları arasında anlamlı bir fark tespit edilmemiştir ($G=1.645658$, $p=0.199551$) (Şekil 4.3). Zengin ortam eugenol grubunun da 60. dakika hafıza testinde MaLER+ yanıtların MaLER- yanıtlara göre istatistiki anlamda farklı olduğu görülmektedir. ($G=7.361284$, $p=0.006664$) (Şekil 4.4.).

Eugenol ile koşullanan fakir ortam karıncalarının GL testinde hiçbir deneğin MaLER+ yanıt vermediği görülmektedir (G test, $p<0,001$) (Şekil 4.3). Bu grup karıncalarının genelleme testi sonucu limonen koşullanmasının yeni bir kokuya genellenmediğini göstermektedir.

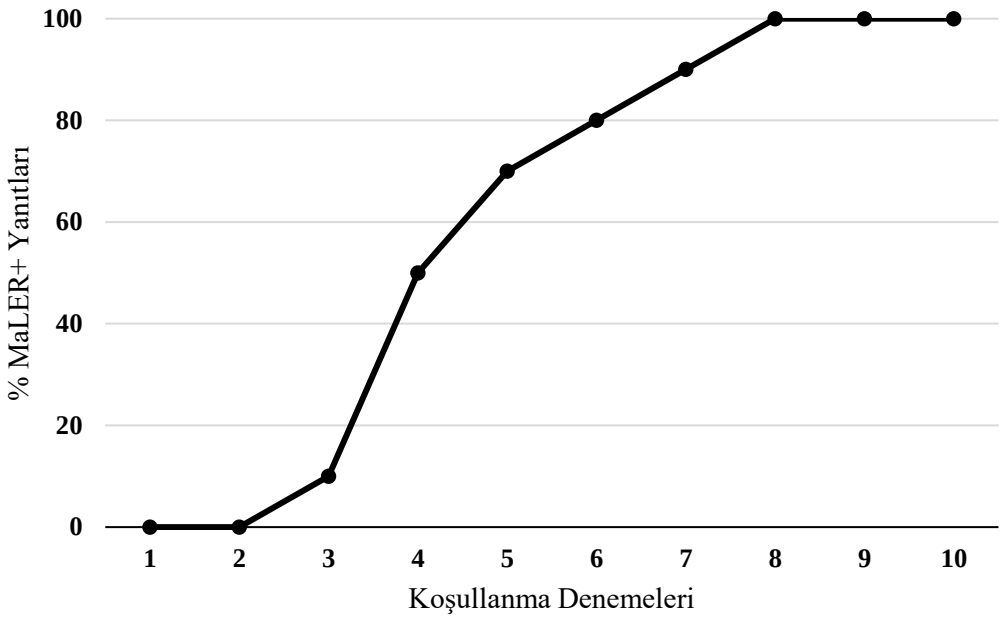
Ancak zengin ortam eugenol grubunun GL testinde MaLER+ ve MaLER- yanıtları arasında anlamlı bir fark tespit edilmemiştir ($G=0.402710$, $p=0.525693$). Buna rağmen zengin ortam grubunun GL testinde MaLER- yanıtların MaLER+ yanıtlara göre sayıca daha fazla olduğu görülmektedir (Şekil 4.4).

Her iki grubun 90. dakika hafıza testlerinde MaLER+ ve MaLER- yanıtlar arasında anlamlı bir fark görülmemektedir (fakir ortam eugenol: $G=0.402710$, $p=0.525693$, zengin ortam eugenol: $G=1.645658$, $p=0.199551$) (Şekil 4.3, Şekil 4.4).

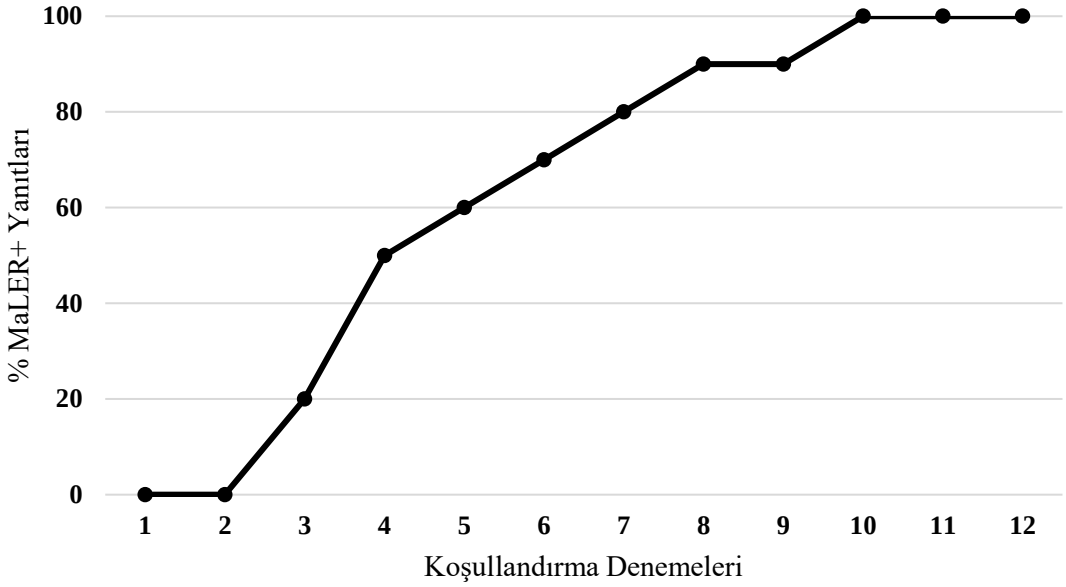
Eugenol ile koşullanan fakir ortam grubunun 15. dakikadaki hafıza testi istatistiki olarak anlamlı olsa da (G test, $p<0,001$) 60. dakika ve 90. dakika hafıza testlerinde MaLER+ ve MaLER- yanıtları arasındaki fark anlamsızdır ($G_{60}=.1.645658$, $=0.199551$, $G_{90}=0.402710$, $p=0.525693$).

4.2. Limonen Grupları Deney Sonuçları

Limonen kullanılarak koşullandırılan fakir ortam (n=10) ve zengin ortam (n=10) gruplarının koşullanma sürecindeki MaLER+ yanıtlarını gösteren öğrenme grafikleri sırasıyla Şekil 4.5. ve Şekil 4.6.' da verilmiştir.



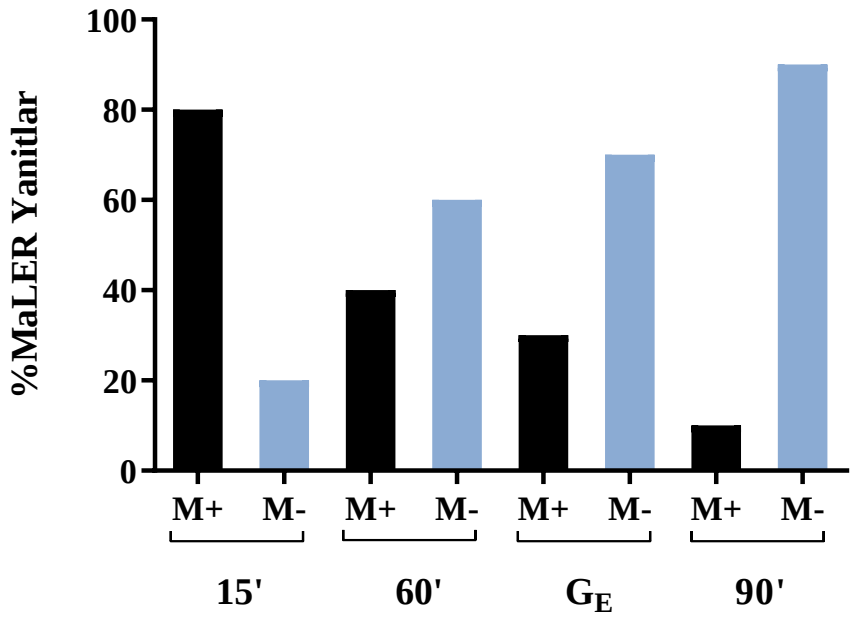
Şekil 4.5. Fakir ortam limonen grubunun öğrenme eğrisi. Deneklerin her bir koşullandırma denemesinde (1-10) verdikleri MaLER+ yanıtların % olarak değerleri verilmiştir.



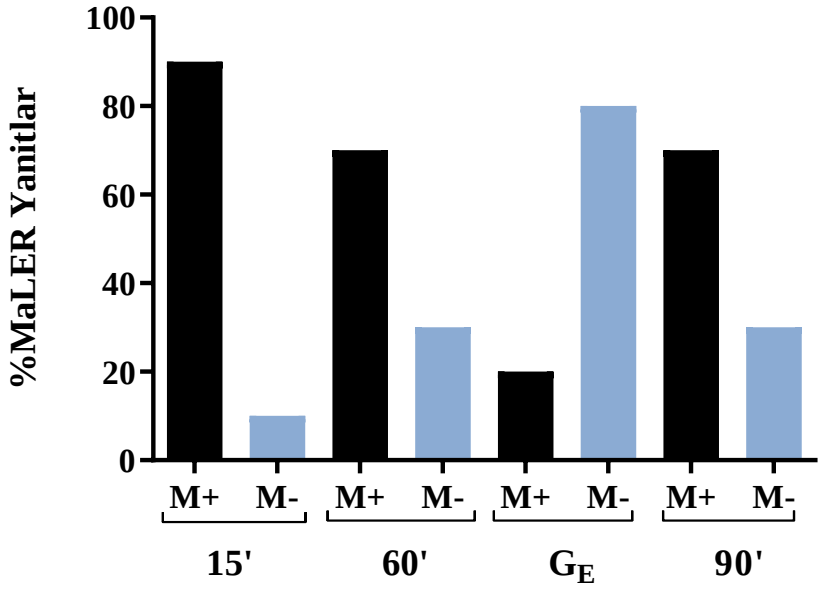
Şekil 4.6. Zengin ortam limonen grubunun öğrenme eğrisi. Deneklerin her bir koşullandırma denemesinde (1-12) verdikleri MaLER+ yanıtların % olarak değerleri verilmiştir.

Her iki ortamdaki çalışma grubunun limonene (fakir ortam limonen: Cochran Q= 66.055 p<0,001; zengin ortam limonen: Cochran Q= 73,231 p<0,001) koşullanabildiği ortadadır. Öğrenme eğrileride karıncaların limonene koşullandığını göstermektedir (Şekil 4.5 ve Şekil 4.6). İki grup öğrenme eğrileri arasında anlamlı bir farklılık yoktur (Wilcoxon Signed Rank test, p=0,2118).

Limonen ile koşullanma sonrasında gerçekleştirilen hafıza testlerinin fakir ortam (n=10) ve zengin ortam (n=10) grupları için MaLER+ ve MaLER- yanıtlarını gösteren grafikler sırasıyla Şekil 4.7 ve Şekil 4.8'de verilmiştir.



Şekil 4.7. Fakir ortam limonen grubu hafıza testinde karıncaların MaLER yanıt performansları. Her bir hafıza testi için deneklerin verdikleri MaLER+ ve MaLER- yanıtlar % olarak verilmiştir. GE: eugenol ile yapılan genelleme testi.



Şekil 4.8. Zengin ortam limonen grubu hafıza testinde karıncaların MaLER yanıt performansları. Her bir hafıza testi için deneklerin verdikleri MaLER+ ve MaLER- yanıtlar % olarak verilmiştir. GE: eugenol ile yapılan genelleme testi.

Limonen koşullanma testlerinin ardından ilk olarak yapılan 15. dakika hafıza testinde, her iki ortam karıncalarının MaLER+ yanıtları MaLER- yanıtlarından istatistiki olarak anlamlı derecede farklıdır (fakir ortam limonen: G=3.854895, p=0.049601, zengin ortam limonen: G=7.361, p=0,0066) (Şekil 4.7 ve Şekil 4.8).

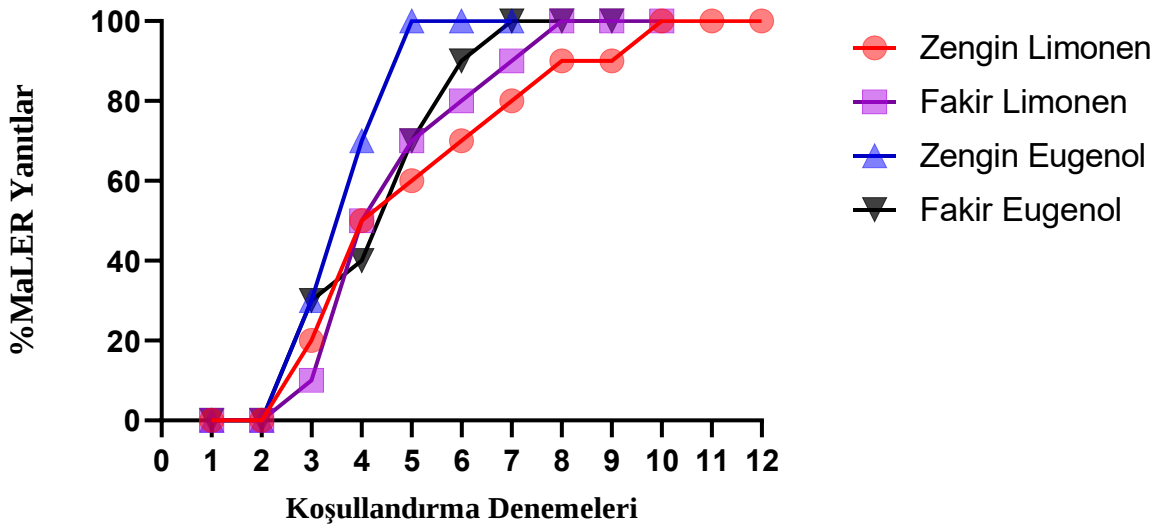
Limonen ile koşullanan fakir ortam karıncalarının 60. dakika hafıza testinde MaLER+ ve MaLER- yanıtları arasında anlamlı bir fark tespit edilmemiştir (G=0.402710, p=0.525693). 90. dakika hafıza testinde karıncalar büyük oranda MaLER- yanıt vermişlerdir (G=7.361284, p=0.006664).

Fakir ortam limonen grubu karıncalarının eugenol ile yapılan genelleme testinde her ne kadar MaLER+ ve MaLER- yanıtlar arasındaki fark anlamsız olsa da (G=1.645658, p=0.199551) MaLER- yanıtların daha fazla olduğu dikkati çekmiştir. Zengin ortam limonen grubu karıncalarının eugenol ile yapılan genelleme testinde ise MaLER- yanıtlar istatistiki olarak daha fazla çıkmıştır (G=3,854895, p=0.049601).

Limonen ile koşullanan zengin ortam grubunun 60. dakika ve 90. dakika hafıza testlerinde MaLER+ ve MaLER- yanıtları arasındaki fark anlamsızdır (G60=.1.645658, =0.199551, G90=1.645658, p=0.199551). Hatta her iki hafıza testinde de aynı karıncalar MaLER+ yanıt vermişlerdir.

4.3. Koşullandırma Denemeleri ve Hafıza Testi Performanslarına Göre Grupların Karşılaştırılması

Tüm grupların koşullanma sürecindeki MaLER+ yanıtlarını tek bir yerde gösteren öğrenme grafiği Şekil 4.9'da verilmiştir.



Şekil 4.9. Tüm grupların öğrenme eğrileri. Deneklerin her bir koşullandırma denemesinde (1-12) verdikleri MaLER+ yanıtların % olarak değerleri verilmiştir.

Zengin ortamdan alınan ama koku uyaranları farklılık gösteren zengin ortam eugenol ve zengin ortam limonen gruplarının öğrenme eğrileri arasında anlamlı bir fark yoktur (Wilcoxon Signed Rank test, p=0,0625). Benzer şekilde fakir ortam eugenol ve fakir ortam limonen gruplarının öğrenme eğrileri arasında da anlamlı bir fark olmadığı görülmüştür (Wilcoxon Signed Rank test, p=0,500).

Her iki koşullanma grubunda, fakir ve zengin ortam karıncalarının test performansları karşılaştırıldığında limonen grubunda fakir ve zengin ortam arasında (90. dakika hafıza testi hariç) bir fark olmadığı görülmüştür (Çizelge 4.1). 90. dakika testinde görülen farklılık ise fakir ortam(limonen) karıncalarının büyük oranda MaLER-yanıt vermelerinden kaynaklanmaktadır (Fisher's Exact Test, p= 0,0055) (Şekil 4.7).

Eugenol koşullanma grubunda da fakir ve zengin ortam karıncalarının test performansları arasında anlamlı bir fark tespit edilmemiştir (Çizelge 4.1).

Çizelge 4.1. Hafıza testi performanslarına göre grupların Fisher's Exact Test ile karşılaştırılma tablosu. (F= Fakir ortam, Z= Zengin ortam, G'= Genelleme hafıza testi, L= limonen ile koşullandırılan grup, E= eugenol ile koşullandırılan grup, 15'= 15.dakika hafıza

Karşılaştırılan Gruplar	P Değeri	İstatistiksel Anlamlılık(p<0,05)
F-L-15' / Z-L-15'	1	P>0,05
F-L-15' / F-E-15'	0,4737	P>0,05
F-L-60' / Z-L-60'	0,3698	P>0,05
F-L-60' / F-E-60'	0,3698	P>0,05
F-L-90' / Z-L-90'	**0,0055**	**P<0,05**
F-L-90' / F-E-90'	0,0573	P>0,05
F-L-G' / Z-L-G'	>0.9999	P>0,05
F-L-G' / F-E-G'	0,2105	P>0,05
Z-L-90' / Z-E-90'	>0.9999	P>0,05
Z-L-15' / Z-E-15'	>0.9999	P>0,05
Z-L-60' / Z-E-60'	0,5820	P>0,05
Z-L-G' / Z-E-G'	0,6285	P>0,05
F-E-15' / Z-E-15'	>0.9999	P>0,05
F-E-60' / Z-E-60'	0,5820	P>0,05
F-E-90' / Z-E-90'	>0.9999	P>0,05
F-E-G' / Z-E-G'	0,0867	P>0,05

BÖLÜM 5

TARTIŞMA

Formica clara türü karınca işçilerinin sahipi oldukları bilinen koku öğrenme performansları ve bu öğrenmeye ilişkin hafıza süreci üzerinde karıncaların tecrübe ettikleri farklı çevresel (biyotik ve abiyotik) şartların etkisinin belirlenmesi için gerçekleştirilen bu çalışmada, işçi karıncalar tutsak laboratuar ortamında kurulan basit bir koşullandırma düzeneğinde limonen ve eugenol koku uyaranlarına besin ödüllü olarak koşullandırılmış ve farklı test aşamalarında test edilerek elde edilen sonuçlar değerlendirilmiştir. Karıncalar her bir koku uyaranı için zengin ve fakir ortam olarak tasarlanan iki farklı gruptan geldikleri için, sonuçlar uyaran temelli olmanın yanı sıra, fakir ve zengin ortam gözetilerek de değerlendirilmiştir.

Koşullandırma denemelerine alınan *F. clara* işçilerinin tutsak koşullarda olfaktoriyel ilişkili öğrenme performansları bakımından deney süresince verdikleri MaLER+ yanıtlara göre her iki koku uyaranına (eugenol ve limonen), alındıkları ortamdan bağımsız (zengin ve fakir ortam), besin ödülü varlığında hızlıca koşullandıkları görülmüştür. Tüm grupların koşullandırma denemelerinde MaLER+ yanıtlarına bakılarak benzer bir performans gösterdikleri (Şekil 4.9) ve ardından tabi tutuldukları hafıza testlerinden 15. dakika testinde de benzer performanslar gösterdikleri tespit edilmiştir. Genelleme testlerinde limonen ile koşullandırılan karıncaların eugonele, eugenol ile koşullandırılan karıncaların limonene karşı verdikleri MaLER- yanıtların MaLER+ yanıtlara göre, istatistiki anlamda fark olmayan gruplar bulunsa da, sayıca daha fazla olduğu görülmektedir. Sonuç olarak, karıncaların kullanılan koku uyaranlarıını spesifik olarak öğrendikleri ortadadır.

Eğitim süreçleri (bu çalışmada koşullandırma sürecine karşılık gelmektedir), eğitilen bireyin ne tarz bir strateji ile karşılık vereceğini belirlemesinde kritik rol oynar. Uyarana bağlı olarak 'mutlak öğrenme' veya 'ayrımsal öğrenme' yöntemlerinden biri tamamen eğitimde verilen uyaranlara bağlıdır (Giurfa, 2004). Örneğin bal arıları ile yapılan çalışmalar, mutlak ve ayırımsal öğrenme süreçlerine tabi tutularak renk ayırımı performansları test edilen bal arılarında ayırımsal öğrenme ile eğitimin çok daha iyi bir öğrenme başarısını getirdiğini, mutlak öğrenme sürecinin ise genelleme olasılığını arttırdığını ortaya koymuştur. Bu açıdan değerlendirildiğinde, *F. clara* işçilerinin mutlak eğitime tabi tutulmalarına rağmen genelleme yapmamış olmaları önemli bir sonuçtur. Nitekim, *Formica* cinsinin diğer bir üyesi olan *F. cunicularia* ile yapılan renk öğrenme deneylerinde mutlak öğrenme sonrası başarının ayırımsal öğrenmeye göre daha zayıf olduğu tespit edilmiştir (Camlitepe & Aksoy, 2010). Dolayısıyla, bir karınca için uygulanan yöntem ve kullanılan uyaranın aktive ettiği duyusal sistemin farklı sonuçlar ortaya çıkaracağı beklenebilir.

d-limonen turunçgil kabuklarından çıkarılan yağın ana bileşenidir ve bu yağın ateş karıncaları (Hymenoptera, Formicidae Solenopsidini) üzerinde insektisit olarak etkili olacağı düşünülmektedir (Drees, 2002, Vogt vd., 2002). Ayrıca birçok böcek türü içinde toksik etkisi olduğu ortaya çıkmıştır (Coats vd., 1991, Karr & Coats, 1988). Limonenin yaprak kesen karıncalardan *Atta cephalotes* ve *Acromyrmex octospinosus*'a karşı uzaklaştırıcı etkisi olduğu bilinmektedir (Littledyke & Cherrett, 1976). Bu açıdan bakıldığında, limonenin karıncalara karşı aversif bir madde olmasının olfaktoriyel ilişkili öğrenmede besin ile ilişkilendirme de başarısız sonuçlar ortaya çıkarması beklenir. Öte yandan, küçük beyazmelek kelebeği *Pieris rapae* içsel bir davranış ile yeşil bitkilerden uygun konakları seçebilirken tamamen kırmızı bitki bulunan ortamda uygun konak seçmede zayıf kalmıştır. Tecrübe ederek kırmızı bitkiler arasında uygun konak seçimi yapmayı öğrenmiş ve kırmızı çiçek uygun konaklarını seçmeyi öğrenerek içsel davranışının yanında öğrenilmiş davranış ile seçimler yapmaya başlamıştır (Snell Rood ve Papaj, 2009). *Formica clara* işçilerinde de limonene karşı bir kaçınma varsa öğrenme ile kaçınma davranışı bir süreliğine de olsa kırılmış olabilir. Çünkü bu çalışmada tüm gruplar için eugenol ve limonene besin ilişkili koşullandırmada benzer öğrenme performansları görülmüş ve ilk hafıza testinde tüm gruplar net bir şekilde yüksek MaLER+ yanıt göstermişlerdir. Bu durum bize karıncaların mutlak bir şekilde

kokuya spesifik koşullandıklarını, bu maddelere karşı genelleme yapılmadığını göstermiştir.

Böceklerin olfaktoriyel sistemlerinde plastisite yaş, beslenme veya üreme döneminde olma, sirkadiyen ritim gibi fizyolojik durumlara bağlı olarak, çevresel uyaranlara karşı bir yanıt olarak, sosyal etkileşimlere ve tecrübeye bağlı olarak farklı düzeylerde görülebilmektedir. Bu değişiklikler böceklerin daha çok antennal loblarında ve mantar cisimciklerinde farklı seviyelerde plastisiteye sebep olmaktadır. Bulunduğu çevrede değişen duyusal uyaranların varlığı, bir böceğin bir kokuya verdiği yanıtın periferal ve/veya merkezi sinir sistemi düzeyinde farklılık olmasına sebep olabilmektedir (Anton & Rössler, 2020). Böceklerin değişken koşullarla başa çıkabilmesi olfaktoriyel duyu sistemlerinde görülen nöronal plastisite ile sağlanmaktadır. Davranışsal olfaktoriyel plastisite ve bunların nöronal temelleri, fizyolojik değişiklikler ve çevresel uyaran ve tecrübeye bağlı değişiklikler üzerinden çalışılmıştır (Gadenne vd., 2016). Dişi feromonlarına önceden maruz bırakılan *Spodoptera littoralis* gece kelebeklerinin erkeklerinin daha sonraki denemelerde daha düşük konsantrasyonlarda cinsiyet feromonlarına karşı davranışsal yanıt verdikleri görülmüştür. Deneyime bağlı olarak cinsiyet feromonlarına karşı davranışsal yanıt düzeylerinde değişim görülmesinin yanı sıra olfaktoriyel duyu nöronlarında modülasyon (değişim) tanımlanmıştır (Guerrieri vd. 2012). Bu çalışmada çevresel uyaranların olfaktoriyel davranışsal yanıtlar üzerinde etkisi üzerine odaklanılmıştır. Bunun için zengin ve fakir ortam oluşturulmuştur. Zenginleştirilmiş ortamlarda yeni nesne etkileşimi, sosyalleşme durumları laboratuvarda kontrollü bir biçimde sağlanmıştır.

Zenginleştirilmiş ortamlara maruz bırakmanın bilişi arttıracağı yönünde hipotezler söz konusudur. Nitekim cırcırböceklerinde kompleks renkli uyaranlara, işitsel uyaranlara ve olfaktoriyel uyaranlar bulunan zengin ortama tabi tutulanların mantar cisimciklerinde görülen nörogenezin fakir ortamda bulunan cırcırböceklerine göre daha fazla olduğu bilinmektedir (Wang vd., 2018). Meyve sineklerinde *Drosophila melanogaster* sosyal ortamlarının değiştirilmesinin beyin yapılarının boyutunda değişikliğine sebep olduğu, sosyal izolasyonda tutulan meyve sineklerinin ise kenyon hücrelerinde azalma ve küçülme meydana geldiği görülmüştür (Barth & Heisenberg,

1997; Heisenberg vd., 1995; Technau, 1984). Ancak bu tarz çalışmalarda çelişkili sonuçlarda elde edilmiştir. Zenginleştirilmiş koku ortamında çalışılan *Drosophila melanogaster* türü meyve sineklerinin mantar cisimciklerinde hacimsel bir değişiklik görülmemiş, koku öğrenme başarılarında da bir farklılığa sebep olmadığı görülmüştür (Wang vd., 2018). Aynı şekilde zenginleştirilmiş çevrenin adi dikenli balığın (*Gasterosteus aculeatus*) beyin yapısında değişikliğe sebep olmadığı gözlemlenmemiş, bir başka çalışmada ise sivrisinek balığı (*Gambusia holbrooki*) beyninde ise küçülme gözlemlenmiştir (Toli vd., 2017; Turschwell & White, 2016). Bu çalışmada da zengin ortam karıncalarının biliş ve hafıza açısından fakir ortam karıncalarına göre daha başarılı olması beklenmiş, ancak bu beklentiyi tam karşılamayan sonuçlar elde edilmiştir.

Koşullandırma denemelerinde zengin ortam karıncaları fakir ortam karıncalarına benzer bir öğrenme performansı göstermiştir. 15. dakika hafıza testlerindeki başarı yüzdesi bakımından gruplar arasında anlamlı bir fark görülmemiştir. 60. dakika hafıza testinde zengin eugenol grubu karıncalarının MaLER+ yanıtlar açısından başarılı olduğu görülürken fakir ortam eugenol grubunun MaLER+ yanıtları MaLER- yanıtlara göre fazla olmasına karşın iki grup arasındaki bir fark anlamlı değildir. Zengin ortam limonen grubunda da benzer bir sonuç ortaya çıkmıştır. 60. dakika hafıza testlerinden en ilgi çekici grup fakir ortam limonen grubudur. İlk hafıza testinden sonra ikinci hafıza testinde MaLER- yanıtları MaLER+ yanıtlara göre yüksek olan tek gruptur. MaLER+ yanıtların yüzdelerindeki bu ani düşüş unutmanın başladığına dair bir emare olarak görülebilir. Bu grup ilk hafıza testinde de sayıca en az MaLER+ yanıtın görüldüğü gruptur. Eugenol grupları içerisinde fakir ortam eugenol grubunun MaLER+ yanıtların zengin ortam grubuna göre sayıca daha az olması fakir ortam gruplarında sönmenin daha çok karıncada görüldüğü şeklinde değerlendirilebilir.

Bir diğer dikkat çeken sonuç ise genelleme testlerinde tüm gruplarda MaLER- yanıtların MaLER+ yanıtlara göre fazla olmasıdır. Özellikle fakir ortam eugenol grubu karıncaları genelleme testinde hiç MaLER+ yanıt vermemiştir. Buna bağlı olarak, karıncaların koşullandırıldıkları kokuyu spesifik olarak öğrendikleri söylenebilir.

Tüm gruplarda ilk hafıza testinden sonra yapılan 2. ve 3. hafıza testlerinde performansta düşüş olduğu görülmektedir. Özellikle fakir ortam limonen grubunda MaLER- yanıtların MaLER+ yanıtlara göre anlamlı derecede fazla olduğu görülmektedir. Her grup için 1. hafıza testindeki başarı kısa süreli hafıza konusunda başarılı olduklarını gösterirken, 2. ve 3. hafıza testlerinde net bir şekilde öğrenmede sönme olgusunun görüldüğü ortadadır.

Sonuç olarak, en azından *F. clara* işçileri için zengin ortam ve fakir ortam karıncaları arasında öğrenme performansları açısından ufak farklar olsa da olfaktoriyel ilişkili öğrenme başarıları açısından net bir fark görülmemiştir. Aynı şekilde birinci hafıza testinde tüm gruplar benzer bir performans göstermişlerdir. İkinci ve üçüncü hafıza testlerindeki performansları açısından yalnızca fakir ortam limonen grubunda farklılık görülmüş diğer gruplar benzer performanslar göstermiştir. Fakir ortam limonen grubu 60. dakika ve 90. dakika hafıza testlerinde MaLER- yanıtları fazla olan tek gruptur. Bu grubun performansı genel bir yargı oluşturulması için yeterli görülmemiştir. Her ne kadar fakir ortam limonen grubunun hafıza testlerindeki performansı açık bir şekilde farklı olsa da genel olarak kısa süreli hafıza başarılarında da zengin ortam ve fakir ortam karıncaları arasında net bir fark olduğu söylenememektedir. Yine de sosyal izolasyon ve sosyal etkileşimin farklılığına dair değerli bulgular ortaya çıkmıştır. Karıncalarda davranışsal plastisitenin görüldüğü ve adaptif bir etkisi olduğu söylenebilir. Olfaktoriyel öğrenmenin karıncalarda ilişkili öğrenme konusunda oldukça etkili bir yöntem olduğu, karıncalarda davranışsal farklılıkların genetiğin yanı sıra çevresel faktörlerin manipüle edilerek davranışsal plastisite üzerinden açıklanabileceği, olfaktoriyel ilişkili öğrenme çalışmalarında MaLER yanıtları aracılığı ile karıncaların da model organizma olabileceği söylenebilir.

KAYNAKLAR

Akahane, R., & Amakawa, T. (1983). Stable and unstable phase of memory in classically conditioned fly, *Phormia regina*: effects of nitrogen gas anaesthesia and cycloheximide injection. *Journal of Insect Physiology*, *29*(4), 331-337.

Akhund-Zade, J., Ho, S., O'Leary, C., & de Bivort, B. (2019). The effect of environmental enrichment on behavioral variability depends on genotype, behavior, and type of enrichment. *Journal of Experimental Biology*, *222*(19).

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

Aksoy, V., & Camlitepe, Y. (2012). Behavioural analysis of chromatic and achromatic vision in the ant Formica cunicularia (Hymenoptera: Formicidae). *Vision research*, *67*, 28-36.

Alcock, J. (1979). The Behavioural Consequences of Size Variation Among Males of the Territorial Wasp *Hemipepsis ustulata* (Hymenoptera: Pompilidae). *Behaviour*, *71*(3-4), 322-335.

Aleksiev, A. S., Sendova-Franks, A. B., & Franks, N. R. (2007). Nest 'moulting'in the ant *Temnothorax albipennis*. *Animal Behaviour*, *74*(3), 567-575.

Anton, S., & Rössler, W. (2020). Plasticity and modulation of olfactory circuits in insects. Cell and Tissue Research, 383(1), 149–164. doi:10.1007/s00441-020-03329-z

Banschbach, V. S., Brunelle, A., Bartlett, K. M., Grivetti, J. Y., & Yeamans, R. L. (2006). Tool use by the forest ant *Aphaenogaster rudis*: ecology and task allocation. *Insectes sociaux*, *53*(4), 463-471.

Ben-Shahar, Y., Robichon, A., Sokolowski, M. B., & Robinson, G. E. (2002). Influence of gene action across different time scales on behavior. *Science*, *296*(5568), 741-744.

Bitterman, M. E., Menzel, R., Fietz, A., & Schäfer, S. (1983). Classical conditioning of proboscis extension in honeybees (*Apis mellifera*). *Journal of comparative psychology*, *97*(2), 107.

Bos, N., d'Ettorre, P., & Guerrieri, F. J. (2013). Chemical structure of odorants and perceptual similarity in ants. *Journal of Experimental Biology*, *216*(17), 3314-3320.

Branchi, I. (2009). The mouse communal nest: investigating the epigenetic influences of the early social environment on brain and behavior development. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *33*(4), 551-559.

Bruel-Jungerman, E., Laroche, S., & Rampon, C. (2005). New neurons in the dentate gyrus are involved in the expression of enhanced long-term memory following environmental enrichment. *European Journal of Neuroscience*, *21*(2), 513-521.

Camlitepe, Y., & Aksoy, V. (2010). First evidence of fine colour discrimination ability in ants (Hymenoptera, Formicidae). *Journal of Experimental Biology*, *213*(1), 72-77.

Castro, L., & Toro, M. A. (2004). The evolution of culture: from primate social learning to human culture. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *101*(27), 10235-10240.

Christian, K. M., & Thompson, R. F. (2010). Eyeblink Conditioning. In *Encyclopedia of Neuroscience* (pp. 185-192). Elsevier Ltd.

Chugani, H. T., Behen, M. E., Muzik, O., Juhász, C., Nagy, F., & Chugani, D. C. (2001). Local brain functional activity following early deprivation: a study of postinstitutionalized Romanian orphans. *Neuroimage*, *14*(6), 1290-1301.

Coats, J. R., Karr, L. L., & Drewes, C. D. Toxicity and neurotoxic effects of monoterpenoids in insects and earthworms. PA Hedin Naturally occurring pest bioregulators 1991. 305-316. In *Am. Chem. Soc. Symp. Ser* (Vol. 449).

Connolly, J. B., Roberts, I. J., Armstrong, J. D., Kaiser, K., Forte, M., Tully, T., & O'Kane, C. J. (1996). Associative learning disrupted by impaired Gs signaling in *Drosophila* mushroom bodies. *Science*, *274*(5295), 2104-2107.

Dall, S. R., Houston, A. I., & McNamara, J. M. (2004). The behavioural ecology of personality: consistent individual differences from an adaptive perspective. *Ecology letters*, *7*(8), 734-739.

De Belle, J. S., & Heisenberg, M. (1994). Associative odor learning in Drosophila abolished by chemical ablation of mushroom bodies. *Science*, *263*(5147), 692-695.

Debat, V., & David, P. (2001). Mapping phenotypes: canalization, plasticity and developmental stability. *Trends in ecology & evolution*, *16*(10), 555-561.

Deneubourg, J. L., Aron, S., Goss, S., & Pasteels, J. M. (1987). Error, communication and learning in ant societies. *European Journal of Operational Research*, *30*(2), 168-172.

Desmedt, L., Baracchi, D., Devaud, J. M., Giurfa, M., & d'Ettorre, P. (2017). Aversive learning of odor–heat associations in ants. *Journal of Experimental Biology*, *220*(24), 4661-4668.

Dornhaus, A., & Franks, N. R. (2008). Individual and collective cognition in ants and other insects (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecol. News*, *11*(August), 215-226.

Drees B. M., 2002.- A new technique for laboratory assessment of red imported fire ant mound drench treatments.- Southwestern Entomologist, 27 (2): 177-183.

Dujardin, F. (1850). Mémoire sur le système nerveux des insectes. *Ann Sci Nat Zool*, *14*, 195-206.

Dukas, R. (2004). Evolutionary biology of animal cognition. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 347-374.

Dupuy, F., Sandoz, J. C., Giurfa, M., & Josens, R. (2006). Individual olfactory learning in Camponotus ants. *Animal behaviour*, *72*(5), 1081-1091.

Durier, V., Graham, P. & Collett, T. S. 2004. Switching destinations: memory change in wood ants. Journal of Experimental Biology, 207, 2401e2408.

Ehmer, B., Reeve, H. K., & Hoy, R. R. (2001). Comparison of brain volumes between single and multiple foundresses in the paper wasp Polistes dominulus. *Brain, behavior and evolution*, *57*(3), 161-168.

Falibene, A., Roces, F., & Rössler, W. (2015). Long-term avoidance memory formation is associated with a transient increase in mushroom body synaptic complexes in leaf-cutting ants. *Frontiers in behavioral neuroscience*, *9*, 84.

Farooqui T, Robinson K, Vaessin H, Smith BH. Modulation of early olfactory processing by an octopaminergic reinforcement pathway in the honeybee. *Journal of Neuroscience.* 2003;23:5370–5380.

Fleischmann, P. N., Grob, R., Wehner, R., & Rössler, W. (2017). Species-specific differences in the fine structure of learning walk elements in Cataglyphis ants. *Journal of Experimental Biology*, *220*(13), 2426-2435.

Fox, K., & Stryker, M. (2017). Integrating Hebbian and homeostatic plasticity: introduction. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *372*(1715), 20160413.

Franks, N. R., Dechaume-Moncharmont, F. X., Hanmore, E., & Reynolds, J. K. (2009). Speed versus accuracy in decision-making ants: expediting politics and policy implementation. Philosophical Transactions of the Royal Society B: *Biological Sciences*, 364(1518), 845-852.

Franks, N. R., Dornhaus, A., Best, C. S., & Jones, E. L. (2006). Decision making by small and large house-hunting ant colonies: one size fits all. *Animal behaviour*, 72(3), 611-616.

Franks, N. R., Mallon, E. B., Bray, H. E., Hamilton, M. J., & Mischler, T. C. (2003). Strategies for choosing between alternatives with different attributes: exemplified by house-hunting ants. *Animal behaviour*, *65*(1), 215-223.

Fullard, J. H., Ratcliffe, J. M., & Soutar, A. R. (2004). Extinction of the acoustic startle response in moths endemic to a bat-free habitat. *Journal of evolutionary biology*, *17*(4), 856-861.

Galili, D. S., Lüdke, A., Galizia, C. G., Szyszka, P., & Tanimoto, H. (2011). Olfactory trace conditioning in Drosophila. *Journal of Neuroscience*, *31*(20), 7240-7248.

Galizia, C. G., Eisenhardt, D., & Giurfa, M. (Eds.). (2011). *Honeybee neurobiology and behavior: a tribute to Randolf Menzel*. Springer Science & Business Media.

Genzel, L., Schut, E., Schröder, T., Eichler, R., Bayraktar, G., Cornelisse, N., ... & Battaglia, F. (2017). The object space task for mice and rats. *BioRxiv*, 198382.

Gerber, B., Scherer, S., Neuser, K., Michels, B., Hendel, T., Stocker, R. F., & Heisenberg, M. (2004). Visual learning in individually assayed Drosophila larvae. *Journal of Experimental Biology*, *207*(1), 179-188.

Gersick, A. S., Snyder-Mackler, N., & White, D. J. (2012). Ontogeny of social skills: social complexity improves mating and competitive strategies in male brown-headed cowbirds. *Animal Behaviour*, *83*(5), 1171-1177.

Giurfa, M. (2004). Conditioning procedure and color discrimination in the honeybee *Apis mellifera*. Naturwissenschaften, 91(5), 228–231. doi:10.1007/s00114-004-0530-z

Giurfa, M. (2007). Behavioral and neural analysis of associative learning in the honeybee: a taste from the magic well. *Journal of comparative physiology A*, *193*(8), 801-824.

Giurfa, M. (2015). Learning and cognition in insects. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Cognitive Science*, *6*(4), 383-395.

Giurfa, M., Avarguès-Weber, A., & Menzel, R. (2010). Non-Elemental Learning in Invertebrates.

Gronenberg, W. (2008). Structure and function of ant (Hymenoptera: Formicidae) brains: strength in numbers. *Myrmecological News*, *11*, 25-36.

Gronenberg, W. (1999a). Modality-specific segregation of input to ant mushroom bodies. Brain, Behavior and Evolution, 54, 85e95

Gronenberg, W., & Hölldobler, B. (1999b). Morphologic representation of visual and antennal information in the ant brain. *Journal of Comparative Neurology*, *412*(2), 229-240.

Gronenberg, W., & Riveros, A. J. (2009). Social brains and behavior: past and present. *Organization of insect societies: from genome to sociocomplexity*, 377-401.

Grosso, S., Margollicci, M. A., Bargagli, E., Buccoliero, R., Perrone, A., Galimberti, D., ... & Rottoli, P. (2004). Serum levels of chitotriosidase as a marker of disease activity and clinical stage in sarcoidosis. *Scandinavian journal of clinical and laboratory investigation*, *64*(1), 57-62.

Guerrieri, F. J., & d'Ettorre, P. (2010). Associative learning in ants: conditioning of the maxilla-labium extension response in *Camponotus aethiops*. *Journal of insect physiology*, *56*(1), 88-92.

Harrison, J. M., & Breed, M. D. (1987). Temporal learning in the giant tropical ant, *Paraponera clavata*. *Physiological Entomology*, *12*(3), 317-320.

Harrison, J. & Breed, M. D. 1987. Temporal learning in a ponerine ant. Physiological Entomology, 12, 317e320.

Heisenberg, M. (1998). What do the mushroom bodies do for the insect brain? An introduction. *Learning & memory*, *5*(1), 1-10.

Heisenberg, M., Borst, A., Wagner, S., & Byers, D. (1985). Drosophila mushroom body mutants are deficient in olfactory learning. *Journal of neurogenetics*, *2*(1), 1-30.

Honegger, K., & de Bivort, B. (2018). Stochasticity, individuality and behavior. *Current Biology*, *28*(1), R8-R12.

Hölldobler, B., & Wilson, E. O. (1990). Host tree selection by the Neotropical ant *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae). *Biotropica*, *22*(2), 213-214.

Kadala, A., Charreton, M., & Collet, C. (2020). Flubendiamide, the first phthalic acid diamide insecticide, impairs neuronal calcium signalling in the honey bee's antennae. *Journal of Insect Physiology*, *125*, 104086.

Karr L. L., Coats J. R., 1988.- Insecticidal properties of dlimonene.- Journal of Pesticide Science, 13: 287-290.

Kohn, N. R., Reaume, C. J., Moreno, C., Burns, J. G., Sokolowski, M. B., & Mery, F. (2013). Social environment influences performance in a cognitive task in natural variants of the foraging gene. *PloS one*, *8*(12), e81272.

Lachnit, H., Giurfa, M., & Menzel, R. (2004). Odor processing in honeybees: is the whole equal to, more than, or different from the sum of its parts?. *Advances in the Study of Behavior*, *34*, 241-264.

Laurent, G., & Naraghi, M. (1994). Odorant-induced oscillations in the mushroom bodies of the locust. *Journal of Neuroscience*, *14*(5), 2993-3004.

Leadbeater, E., & Chittka, L. (2007). Social learning in insects—from miniature brains to consensus building. *Current biology*, *17*(16), R703-R713.

Leger, P. L., Bonnin, P., Moretti, R., Tanaka, S., Duranteau, J., Renolleau, S., ... & Charriaut-Marlangue, C. (2016). Early recruitment of cerebral microcirculation by neuronal nitric oxide synthase inhibition in a juvenile ischemic rat model. *Cerebrovascular Diseases*, *41*(1-2), 40-49.

Lent, D. D., Pintér, M., & Strausfeld, N. J. (2007). Learning with half a brain. *Developmental Neurobiology*, *67*(6), 740-751.

Littledyke, M., & Cherrett, J. M. (1976). Direct ingestion of plant sap from cut leaves by the leaf-cutting ants Atta cephalotes (L.) and *Acromyrmex octospinosus* (Reich)(Formicidae, Attini). *Bulletin of Entomological Research*, *66*(2), 205-217.

Marshall, J. A., Bogacz, R., Dornhaus, A., Planqué, R., Kovacs, T., & Franks, N. R. (2009). On optimal decision-making in brains and social insect colonies. *Journal of the Royal Society Interface*, *6*(40), 1065-1074.

Matsumoto, Y., Menzel, R., Sandoz, J. C., & Giurfa, M. (2012). Revisiting olfactory classical conditioning of the proboscis extension response in honey bees: a step toward standardized procedures. *Journal of neuroscience methods*, *211*(1), 159-167.

McLeod, S. (2007). Skinner-operant conditioning. Crombach, A., & Hogeweg, P. (2008). Evolution of evolvability in gene regulatory networks. *PLoS computational biology*, *4*(7), e1000112.

Menzel, R. (2001). Searching for the memory trace in a mini-brain, the honeybee. *Learning & memory*, *8*(2), 53-62.

Menzel, R. (2012). The honeybee as a model for understanding the basis of cognition. *Nature Reviews Neuroscience*, *13*(11), 758-768.

Menzel, R., & Giurfa, M. (2001). Cognitive architecture of a mini-brain: the honeybee. *Trends in cognitive sciences*, *5*(2), 62-71.

Mery, F. (2013). Natural variation in learning and memory. *Current opinion in neurobiology*, *23*(1), 52-56.

Mizunami, M., Weibrecht, J. M., & Strausfeld, N. J. (1998). Mushroom bodies of the cockroach: their participation in place memory. *Journal of Comparative Neurology*, *402*(4), 520-537.

Moran, N. A. (1992). The evolutionary maintenance of alternative phenotypes. *The American Naturalist*, *139*(5), 971-989.

Moretz, J. A., Martins, E. P., & Robison, B. D. (2007). The effects of early and adult social environment on zebrafish (*Danio rerio*) behavior. *Environmental Biology of Fishes*, *80*(1), 91-101.

Morgante, F., Sørensen, P., Sorensen, D. A., Maltecca, C., & Mackay, T. F. (2015). Genetic architecture of micro-environmental plasticity in *Drosophila melanogaster*. *Scientific reports*, *5*(1), 1-10.

Morrill, W. L., & Whitcomb, W. H. (1972). A trap for alate imported fire ants. *Journal of economic entomology*, *65*(4), 1194-1195.

Mussig, L., Richlitzki, A., Rössler, R., Eisenhardt, D., Menzel, R., & Leboulle, G. (2010). Acute disruption of the NMDA receptor subunit NR1 in the honeybee brain selectively impairs memory formation. *Journal of Neuroscience*, *30*(23), 7817-7825.

Papaj, D. R., & Prokopy, R. J. (1989). Ecological and evolutionary aspects of learning in phytophagous insects. *Annual review of entomology*, *34*(1), 315-350.

Pavlov I (1927). Conditioned Reflexes. Oxford University Press: Oxford, UK

Perez, M., Rolland, U., Giurfa, M., & d'Ettorre, P. (2013). Sucrose responsiveness, learning success, and task specialization in ants. *Learning & Memory*, *20*(8), 417-420.

Reaume, C. J., Sokolowski, M. B., & Mery, F. (2011). A natural genetic polymorphism affects retroactive interference in Drosophila melanogaster. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *278*(1702), 91-98.

Reznikova, Z. (2008). Experimental paradigms for studying cognition and communication in ants (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, *11*, 201-214.

Riveros, A. J., Seid, M. A., & Wcislo, W. T. (2012). Evolution of brain size in class-based societies of fungus-growing ants (Attini). *Animal behaviour*, *83*(4), 1043-1049.

Ronacher, B. (2008). Path integration as the basic navigation mechanism of the desert ant *Cataglyphis fortis* (Forel, 1902)(Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, *11*, 53-62.

Rössler, W., & Groh, C. (2012). Plasticity of synaptic microcircuits in the mushroom-body calyx of the honey bee. *Honeybee neurobiology and behavior*, 141-153.

Sallet, J., Mars, R. B., Noonan, M. P., Andersson, J. L., O'reilly, J. X., Jbabdi, S., ... & Rushworth, M. F. (2011). Social network size affects neural circuits in macaques. *Science*, *334*(6056), 697-700.

Schatz, B., Chameron, S., Beugnon, G., & Collett, T. S. (1999). The use of path integration to guide route learning in ants. *Nature*, *399*(6738), 769-772.

Schatz, B., Lachaud, J. P. & Beugnon, G. (1999). Spatio-temporal learning by the ant Ectatomma ruidum. Journal of Experimental Biology, 202, 1897e1907.

Schneirla, T. C. (1933). Studies on army ants in Panama. *Journal of comparative psychology*, *15*(2), 267.

Schneirla, T. C. (1934). Raiding and other outstanding phenomena in the behavior of army ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *20*(5), 316-321.

Schneirla, T. C. (1941). Social organization in insects, as related to individual function. *Psychological Review*, *48*(6), 465.

Schneirla, T. C. (1943). Studies on the nature of ant learning. II. The intermediate stage of segmental adjustment. Journal of Comparative Psychology, 34.

Schneirla, T. C. (1944). A unique case of circular milling in ants, considered in relation to trail following and the general problem of orientation.

Shettleworth, S. J. (2001). Animal cognition and animal behaviour. *Animal behaviour*, *61*(2), 277-286.

Shettleworth, S. J. (2009). *Cognition, evolution, and behavior*. Oxford university press.

Sih, A., Bell, A., & Johnson, J. C. (2004). Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in ecology & evolution*, *19*(7), 372-378.

Smid, H. M., Wang, G., Bukovinszky, T., Steidle, J. L., Bleeker, M. A., van Loon, J. J., & Vet, L. E. (2007). Species-specific acquisition and consolidation of long-term memory in parasitic wasps. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *274*(1617), 1539-1546.

Smith, B. H., & Burden, C. M. (2014). A proboscis extension response protocol for investigating behavioral plasticity in insects: application to basic, biomedical, and agricultural research. *JoVE (Journal of Visualized Experiments)*, (91), e51057.

Snell-Rood, E. C., & Papaj, D. R. (2009). Patterns of phenotypic plasticity in common and rare environments: a study of host use and color learning in the cabbage white butterfly *Pieris rapae*. *The American Naturalist*, *173*(5), 615-631.

Sommer, S., & Wehner, R. (2004). The ant's estimation of distance travelled: experiments with desert ants, Cataglyphis fortis. *Journal of Comparative Physiology A*, *190*(1), 1-6.

Srinivasan, M. V., & Zhang, S. (2004). Visual motor computations in insects. *Annual review of neuroscience*, *27*(1), 679-696.

Stieb, S. M., Muenz, T. S., Wehner, R., & Rössler, W. (2010). Visual experience and age affect synaptic organization in the mushroom bodies of the desert ant *Cataglyphis fortis*. *Developmental Neurobiology*, *70*(6), 408-423.

Strausfeld, N. J., & Li, Y. (1999). Organization of olfactory and multimodal afferent neurons supplying the calyx and pedunculus of the cockroach mushroom bodies. *Journal of Comparative Neurology*, *409*(4), 603-625.

Takeda, K. (1961). Classical conditioned response in the honey bee. *Journal of Insect Physiology*, *6*(3), 168-179.

Thorpe, W. H. (1963). Antiphonal singing in birds as evidence for avian auditory reaction time. *Nature*, *197*(4869), 774-776.

Thünken, T., Hesse, S., Bakker, T. C., & Baldauf, S. A. (2016). Benefits of kin shoaling in a cichlid fish: familiar and related juveniles show better growth. *Behavioral Ecology*, *27*(2), 419-425.

Toli, E. A., Noreikiene, K., DeFaveri, J., & Merilä, J. (2017). Environmental enrichment, sexual dimorphism, and brain size in sticklebacks. *Ecology and evolution*, *7*(6), 1691-1698.

Tully, T., & Quinn, W. G. (1985). Classical conditioning and retention in normal and mutant *Drosophila melanogaster*. *Journal of Comparative Physiology A*, *157*(2), 263-277.

Tulving, E. & Craik, F. 2000. The Oxford Handbook of Memory. New York: Oxford University Press.

Turschwell, M. P., & White, C. R. (2016). The effects of laboratory housing and spatial enrichment on brain size and metabolic rate in the eastern mosquitofish, Gambusia holbrooki. *Biology Open*, *5*(3), 205-210.

Udino, E., Perez, M., Carere, C., & d'Ettorre, P. (2017). Active explorers show low learning performance in a social insect. *Current zoology*, *63*(5), 555-560.

Van Praag, H., Kempermann, G., & Gage, F. H. (2000). Neural consequences of enviromental enrichment. *Nature Reviews Neuroscience*, *1*(3), 191-198.

Vogt J. T., Shelton T. G., Merchant M. E., Russell S. A., TANLEY M. J., APPEL A. G., 2002.- Efficacy of three citrus oil formulations against *Solenopsis invicta Buren* (Hymenoptera: Formicidae), the red imported fire ant.- Journal of Agricultural and Urban Entomology, 19 (3): 159-171.

Vowles, D. M. (1964). Olfactory learning and brain lesions in the wood ant (formica Rufa). *Journal of comparative and physiological psychology*, *58*(1), 105.

Wehner, R. 2003. Desert ant navigation: how miniature brains solve complex tasks. Journal of Comparative Physiology A, 189, 579e588.

Wehner, R., Michel, B., & Antonsen, P. (1996). Visual navigation in insects: coupling of egocentric and geocentric information. *The Journal of experimental biology*, *199*(1), 129-140.

Willmore, K. E., Young, N. M., & Richtsmeier, J. T. (2007). Phenotypic variability: its components, measurement and underlying developmental processes. *Evolutionary Biology*, *34*(3), 99-120.

Wittlinger, M., Wehner, R., & Wolf, H. (2006). The ant odometer: stepping on stilts and stumps. *science*, *312*(5782), 1965-1967.

Wolf, M., & Weissing, F. J. (2010). An explanatory framework for adaptive personality differences. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *365*(1560), 3959-3968.

Zars, T. (2000). Behavioral functions of the insect mushroom bodies. *Current opinion in neurobiology*, *10*(6), 790-795.

ÖZGEÇMİŞ

Temmuz 1996’da Tekirdağ'ın Çorlu ilçesinde doğdum. İlkokul ve ortaokul dönemlerimi 75. yıl Bedia Süleyman Serpicioğlu İlkogretim Okulunda geçirdim. 2009-2010 yılında Tekirdağ Anadolu Lisesi’nde okudum. 2010-2011 ögretim yılını Kıbrıs’ın Lefkoşa şehrinde bulunan Bülent Ecevit Anadolu Lisesi’nde geçirdikten sonra 2012-2013 ve 2013-2014 öğretim dönemlerini Çorlu Cemile Yeşil Anadolu Lisesi’nde geçirdim. 2014 yılında Trakya Üniversitesi’nde %30 İngilizce Biyoloji bölümünü kazandım. 1 sene İngilizce hazırlık okuduktan sonra 2015 yılında lisans eğitimime başladım. 2018 yılında International and Life Conference’da sözlü olarak sunulan 'Cytogenetic and Apoptotic Effects of NiS04 on root germination of *Allium cepa*' çalışmasında yer aldım. 2019 yılının Temmuz ayında mezun oldum. Mezun olduktan hemen sonra 2019 yılında 'Trakya Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü Biyoloji Anabilim Dalı’nda yüksek lisans eğitimime başladım.