TRAKYA ÜNİVERSİTESİ
FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ

Formica cunicularia Latr. 1798 (Hymenoptera: Formicidae)'DE SPEKTRAL DUYARLILIK, SPEKTRAL ÖĞRENME VE AYIRIM

Volkan AKSOY

DOKTORA TEZİ
BİYOLOJİ ANABİLİM DALI

DANIŞMAN: PROF. DR. YILMAZ ÇAMLITEPE

2007

TRAKYA ÜNİVERSİTESİ

FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ

Formica cunicularia Latr. 1798 (Hymenoptera: Formicidae)'DE SPEKTRAL DUYARLILIK, SPEKTRAL ÖĞRENME VE AYIRIM

Volkan AKSOY

DOKTORA TEZİ
BİYOLOJİ ANA BİLİM DALI

Bu tez 09.11.2007 tarihinde aşağıdaki jüri tarafından kabul edilmiştir.

Prof. Dr. Yılmaz ÇAMLITEPE

(Danışman)

Prof. Dr. Cengiz KURTONUR

Prof. Dr. Ahmet BEYARSLAN

Prof. Dr. Battal ÇIPLAK

Yrd. Doç. Dr. Selim KARA

ÖZET

***Formica cunicularia* Latr. 1798 (Hymenoptera: Formicidae)'DE SPEKTRAL DUYARLILIK, SPEKTRAL ÖĞRENME VE AYIRIM**

Formica cunicularia işçileri spektrumun hangi bölgelerinde gerçek renkli görmeye sahip olduklarının belirlenmesi için Y boru düzeneğinde eşdeğer ışık şiddetine sahip 370, 440, 540 ve 640 nm'lik ışık uyaranlarının çeşitli kombinasyonlarına her bir uyaran besin ödüllü olacak şekilde eğitilmiş ve eğitim koşullarının kullanıldığı kontrol testleri ve ışık şiddetlerinin değiştirildiği kritik testler ile test edilmişlerdir. **Sonuçlar işçilerin UV ve yeşil fotoreseptörlerine sahip olduklarını ve bu bölgeye karşılık gelen uyaranları ışık şiddetlerinden bağımsız olarak alternatif uyaranlardan ayırt edebildiklerini göstermektedir. Bu bulgular *F. cunicularia* türü için yenidir.**

Kırmızı bölge duyarlılıklarının olup olmadığını belirlemek için işçiler 590, 610, 630 ve 650 nm'lik ışık uyaranlarına dairesel oriyentasyon platformunda, bu bölgede ışık uyaranları arasında olası L-reseptörü kaynaklı foton yakalamaya bağlı olarak bir ayırım yapıp yapamadıklarının belirlenmesi için ise 590 ve 640 nm'lik ışık uyaranlarına Y boru düzeneğinde eğitilip test edilmişlerdir. **Test sonuçları işçilerin L-reseptörü kaynaklı foton yakalamaya bağlı olarak kırmızı bölgede bir duyarlılığa sahip olduğunu ve iki uyaran arasında bir ayırım yapabildiklerini göstermektedir. Bu bulgular karıncalar dünyası için yenidir.**

İnce ayar renk ayırımı yeteneklerinin belirlenmesi için işçiler spektrumun gerçek renkli görmeye sahip oldukları UV ve yeşil bölgelerine karşılık gelen ve aralarındaki renk uzaklığı 40 nm olan 340-380 ve 510-550 nm'lik ışık uyaranlarına Y boru düzeneğinde tekli ve ayırımsal şartlandırma prosedürleri ile eğitilmiştir. **Test sonuçları işçilerin UV ve yeşil bölgede ince ayar renk ayırımı (renk tonu ayırımı) yapabildiklerini göstermektedir. Bu bulgu karıncalar dünyası için yenidir.**

Işık şiddeti eşik değerlerinin belirlenmesi için dairesel oriyentasyon platformunda belli bir ışık şiddeti değerine sahip 370, 440, 540 ve 640 nm'lik ışık uyaranlarına eğitilen işçiler testlerde uyaranları her biri için belli bir ışık şiddetine kadar algılayabilmişlerdir. **Bu değerler UV için $1{,}1x10^{10}$, mavi için $1{,}1x10^{11}$, yeşil için $1{,}1x10^{9}$ ve kırmızı için $1{,}1x10^{11}$ fotondur.**

Aynı dalga boyuna sahip fakat ışık şiddetleri yönünden farklılık gösteren uyaranlar arasındaki ayırım yeteneklerinin belirlenmesi için Y-boru düzeneğinde eğitilen işçilerle **yapılan testler işçilerin bu uyaranları ışık şiddetindeki farklılıklara göre ayırt edebildiklerini göstermektedir. Bu bulgular *F. cunicularia* türü için yenidir.**

Anahtar Kelimeler: *Formica cunicularia*, renkli görme, ince ayar renk ayırımı, fotoreseptör, akromatik görme, foton yakalama, ışık şiddeti ayırımı.

SUMMARY

SPECTRAL SENSITIVITY, SPECTRAL LEARNING AND DISCRIMINATION IN THE ANT *Formica cunicularia* Latr. 1798 (Hymenoptera: Formicidae)

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

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

In order to test putative fine colour discrimination ability, workers were trained by utilizing both absolute and differential conditioning procedures to light stimuli in UV and green range of the spectrum only. Light stimuli used were separated from each other by a 40 nm distance in both range (340-380 nm and 510-550 nm). The results, for the first time in ants world, have convincingly demonstrated that *F. cunicularia* workers are able to make discrimination between two closely light stimuli, namely fine colour discrimination. **These are new findings for *F. cunicularia*.**

Workers were trained on the circular orientation assembly to light stimuli of 370, 440, 540 and 640 nm of a constant intensity to determine their light intensity perception thresholds. Test results show that they could perceive all stimuli to some extent of intensity values. **The threshold values for 370, 440, 540 and 640 nm are $1{,}1x10^{10}$, $1{,}1x10^{11}$, $1{,}1x10^{9}$ and $1{,}1x10^{11}$ photons, respectively.**

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

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

İÇİNDEKİLER **SAYFA NO**

ÖZET I
SUMMARY III
İÇİNDEKİLER V
1. GİRİŞ 1
1.1. Karıncalar ve Renkli Görme 1
2. GENEL BİLGİLER 12
2.1. Elektromanyetik Radyasyon ve Işık 12
2.1.1. Gama ışınları 12
2.1.2. *X* ışınları 13
2.1.3. UV ışınları (Morötesi Dalgalar) 14
2.1.4. Görünür ışık 14
2.1.5. Kızıl ötesi dalgalar 14
2.1.6. Radyo dalgaları 15
2.2. Renk 15
2.3. Görme 17
2.4. Böceklerde Görme Organları 22
2.4.1. Dermal reseptörler 22
2.4.2. Stemmata (Lateral oselluslar - Larval oselluslar) 22
2.4.3. Dorsal oselluslar 22
2.4.4. Petek gözler 24
2.5. Renkli Görmenin Tipleri 28
2.5.1. Monokromasi 30
2.5.2. Dikromasi 30
2.5.3. Trikromasi 30
2.5.4. Tetrakromasi-Pentakromasi 31
2.6. Renkli Görmenin Fonksiyonları 31
2.7. Renkli Görmenin Böcekler Arasındaki Durumu ve Evrimi 34
2.8. Böceklerde Renkli Görme Deneyleri 39
2.8.1. Hayvanların renkli görmeye sahip olduklarını nasıl belirleyebiliriz? 42
2.9. Kırmızı Bölge Duyarlılığı 45
2.10. İnce Ayar Renk Ayırımı 55
2.10. Işık Şiddeti Eşik Değeri Ve Şiddet Ayırımı 63
3. MATERYAL VE METOD 73
3.1. Karıncalar 73
3.2. Deneysel Düzenek 75
3.2.1. İkili seçim düzeneği (Y-boru) 77
3.2.2. Dairesel oriyentasyon platformu 78
3.3. İpuçlarının Ortadan Kaldırılması 79
3.4. Eğitim Prosedürü 80
3.5. Deneyler 81
3.5.1. Renkli görme deneyleri 81
3.5.1.1. Deney 1 (UV bölge görme) 81

3.5.1.2. Deney 2 (Mavi bölge renkli görme)....81
3.5.1.3. Deney 3 (Yeşil bölge renkli görme)....82
3.5.1.4. Deney 4 (Kırmızı bölge renkli görme)....82
3.5.2. Kırmızı bölge duyarlılık ve L-reseptör foton yakalama deneyleri....82
3.5.2.1. Deney 1 (Kırmızı bölgede duyarlılık deneyleri)....82
3.5.2.2. Deney 2 (L- reseptörü foton yakalamasına bağlı olarak kırmızı bölgede ayırım)....83
3.5.3. İnce ayar renk ayırımı deneyleri....83
3.5.3.1. Deney 1 (UV bölge ince ayar renk ayırımı)....84
3.5.3.2. Deney 2 (Yeşil bölge ince ayar renk ayırımı)....84
3.5.4. Işık şiddeti eşik değeri deneyleri....85
3.5.4.1. Deney 1 (UV bölge şiddet eşik değeri)....85
3.5.4.2. Deney 2 (Mavi bölge şiddet eşik değeri)....85
3.5.4.3. Deney 3 (Yeşil bölge şiddet eşik değeri)....85
3.5.4.4. Deney 4 (Kırmızı bölge şiddet eşik değeri)....85
3.5.5. Işık şiddetine bağlı ayırım deneyleri....86
3.5.5.1. Deney 1 (UV bölge şiddet ayırımı)....86
3.5.5.2. Deney 2 (Mavi bölge şiddet ayrımı)....86
3.5.5.3. Deney 3 (Yeşil bölge şiddet ayırımı)....86
3.5.5.4. Deney 4 (Kırmızı bölge şiddet ayrımı)....87
4. SONUÇLAR....88
4.1. Renkli Görme Deneyleri:....88
4.1.1. Deney 1 (UV bölge görme)....88
4.1.2. Deney 2 (Mavi bölge renkli görme)....88
4.1.3. Deney 3 (Yeşil bölge renkli görme)....89
4.1.4. Deney 4 (Kırmızı bölge renkli görme)....90
4.2. Kırmızı Bölge Duyarlılık ve L-reseptör Foton Yakalama Deneyleri....91
4.2.1. Deney 1 (Kırmızı bölge duyarlılık deneyleri)....91
4.2.2. Deney 2 (L- reseptörü foton yakalamasına bağlı olarak kırmızı bölgede ayırım)....93
4.3. İnce Ayar Renk Ayırımı Deneyleri....94
4.3.1. Deney 1 (UV bölge ince ayar renk ayırımı)....94
4.3.2. Deney 2 (Yeşil bölge ince ayar renk ayırımı)....95
4.4. Işık Şiddeti Eşik Değeri Deneyleri....97
4.4.1. Ultraviyole (UV) eşik değer....97
4.4.2. Mavi eşik değer....97
4.4.3. Yeşil eşik değer....99
Şekil 4.13. devam....101
4.4.4. Kırmızı eşik değer....101
4.5. Işık Şiddetine Bağlı Ayırım Deneyleri....102
4.5.1. UV şiddet ayırımı....102
4.5.2. Mavi şiddet ayırımı....103
4.5.3. Yeşil şiddet ayırımı....104
4.5.4. Kırmızı şiddet ayırımı....105
5. TARTIŞMA....107
6. EKLER....139
7. KAYNAKLAR....151

8. TEŞEKKÜR.....164
9. ÖZGEÇMİŞ.....165

1. GİRİŞ

1.1. Karıncalar ve Renkli Görme

Böceklerde renkli görmenin ilk kez von Frisch (1914) tarafından bal arısı *Apis mellifera*'da gösterilmesinden bu yana pek çok böcek grubunda renkli görme, renk öğrenme ve ayırım, renk değişmezliği (colour constancy), fotoreseptör tipleri vb. ile ilgili çalışmalar yapılmışsa da (kaynaklar için bkz. Menzel, 1975, 1979; Menzel ve Backhaus, 1991; Briscoe ve Chittka, 2001; Kelber vd. 2003a) konu ile ilgili günümüz bilgilerinin çoğu bal arısı ile yapılan çalışmalardan kaynaklanmaktadır (Labhart, 1974; Menzel ve Blakers, 1975; Peitsch vd. 1992; Brandt ve Vorobyev, 1996; Giurfa vd. 1997; Giger ve Srinivasan, 1997; Hill vd. 1997; Brown vd. 1998; Dyer, 1999; Giurfa vd. 1999; Lehrer, 1999; de Ibarra vd. 2000, 2001, 2002; Giurfa 2004; Dyer ve Chittka, 2004a,b,c). Diğer taraftan, arılarla birlikte Hymenoptera takımı içinde yer alan ve çeşitli oriyentasyon mekanizmaları çok iyi anlaşılmış olan karıncalar (kaynaklar için bkz. Wilson, 1971; Sudd ve Franks, 1987; Hölldobler ve Wilson, 1990; Lehrer, 1997; Healy, 2002; Barth ve Schmid, 2001) spektral duyarlılıklarının ortaya çıkarılması konusunda ihmal edilmiş bir grubu oluşturmaktadır. Farklı habitat tercihlerine, farklı beslenme stratejilerine, farklı ommatidyal optiğe sahip olan ve günümüzde 12.000'i aşan tür sayısıyla (www.antbase.org) temsil edilen karıncalarda (Hymenoptera: Formicidae) spektral duyarlılıklarıyla ilgili yapılan elektrofizyolojik ve davranışsal çalışmalarda sadece 8 tür incelenmiştir (Tablo 1.1.).

Karıncaların spektral duyarlılılıklarıyla ilgili ilk yapılan iki farklı çalışmada karıncaların kırmızı ışığa karşı duyarsız oldukları ancak UV ışığa karşı güçlü bir tepki verdikleri tespit edilmiştir (Turner, 1907; Lubbock, 1929). Ancak gerçek renkli görme tanımı dikkate alındığında, Tsuneki (1953)'ye göre bu iki çalışmada ileri sürülebilecek eksiklik ışık uyaranlarının parlaklıklarının kontrol edilmemiş olmasıdır.

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

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

Tsuneki (1953) *Camponotus obscuripes* ve *Leptothorax spinosior* türleri ile çalışmış ve bu iki karıncada da kırmızı dahil olmak üzere herhangi bir renk uyaranına karşı bir ilişkili öğrenme (***associative learning***) olmadığını göstermiştir. Tsuneki, çeşitli monokromatik ışık uyaranları ile tek ya da iki taraflı olarak aydınlatılabilen bir düzenek

kullanarak bu iki türün renkli görme yeteneklerini ve monokromatik ışık uyaranlarına karşı olan duyarlılıklarını test etmiştir. Karıncalar deneysel düzeneğe yerleştirilen kuluçka materyallerini yuvalarına taşımaları yönünde hem tek taraflı hem de iki taraflı aydınlanma koşullarında eğitilmişlerdir. Deneysel düzenek iki taraflı olarak aydınlatıldığında karıncalar fiziksel şiddeti diğerinden daha fazla olan ışık uyaranına göre hareket etmişlerdir. Aynı zamanda, ikili koşullarda karıncaların ışık uyaranlarına eğitilmeleri uyaranların tek olarak verildiği koşullara göre daha zor olmuştur. Genel olarak değerlendirildiğinde Tsuneki'nin sonuçları *Camponotus* karıncalarının renk öğrenme konusunda başarısız olduklarını göstermektedir. Diğer taraftan, *Leptothorax*'da eğitim ilerledikçe karıncalar en azından kırmızı-kobalt monokromatik ışık uyaranı kombinasyonunda renge yönelebilmişlerdir. Ancak, Tsuneki bu tür için gene de tam olarak bir renkli görme yeteneğinin var olmadığı sonucuna varmıştır. Her ne kadar test ettiği karınca türlerinin renkleri birbirlerinden ayırt ettikleri yönünde bir sonuç bulamamış olsa da araştırıcı negatif sonuçlarını ikili aydınlanma esnasındaki oriyentasyonun zorluğu ve karıncaların büyük oranda ışık şiddetine göre hareket etmiş olmaları gibi teknik nedenlere bağlamıştır.

Spektral özellikleri incelenen diğer bir tür de ateş karıncası *Solenopsis saevissima*'dır. Marak ve Wolken (1965), ateş karıncalarının çeşitli monokromatik uyaranlara karşı vermiş oldukları tepkileri davranışsal olarak kaydederek bu tür için 360, 505 and 620 nm'lerde pik (tepe) noktaları olan bir ***aksiyon spektrumu*** (***action spectrum***) elde etmişlerdir. Marak ve Wolken'in sonuçlarında ilginç olan nokta spektrumun kırmızı bölgesinde elde ettikleri pik noktasıdır, çünkü kırmızı duyarlılığı böcekler arasında yaygın bir duysal özellik değildir. Ancak kırmızı bölgedeki bu duyarlılığı bu bölgede fonksiyonel bir fotoreseptör tipi ile direkt olarak ilişkilendirmek mümkün değildir, çünkü aksiyon spektrumu ile fotoreseptör duyarlılığının ayrı şeyler olduklarını unutmamak gerekir. Aksiyon spektrumu organizmanın sahip olduğu tüm fotoreseptör tiplerinin toplam duyarlılığının bir göstergesi olarak ele alınabilir. Işık uyaranlarına karşı verilen yanıtın pik yaptığı spektrum bölgesine karşılık gelen dalga boyları toplam duyarlılığın en yüksek olduğu dalga boylarıdır ama bu durum söz konusu yanıtın herhangi bir fotoreseptör tipinin maksimum uyarılma noktasından kaynaklandığı anlamına gelmemelidir. Marak ve Wolken, ateş karıncasında tespit

ettikleri bu kırmızı bölge duyarlılığını retinula hücrelerini çevreleyen pigment granülleri ya da ommokromların olası etkilerine bağlamışlardır. Ommokromların absorpsiyon spektrumlarını belirlemeye yönelik elde ettikleri mikrospektrofotometrik sonuçlar bunların görünür ışığın kırmızıya yakın kısmını geçirip diğer kısımlarını geçirmeyen ayırıcı filtreler (cut-off filters) gibi görev yaptığını göstermektedir.

Formica polyctena türü karıncaların spektral duyarlılıkları da hem elektrofizyolojik hem de davranışsal olarak araştırılmıştır (Kiepenhauer, 1968; Roth ve Menzel, 1972; Meznel, 1973; Menzel ve Knaut, 1973). Elektrofizyolojik çalışmalar bu türün büyük olasılıkla maksimum duyarlılığı 361 nm'de olan bir UV fotoreseptörü ile maksimum duyarlılığı 500 nm'de olan bir yeşil fotoreseptörüne sahip olduğunu göstermektedir (Roth ve Menzel, 1972). Davranışsal renk ayırımı deneylerinin sonuçları da bu bulguyu desteklemektedir (Kiepenhauer, 1968). Kiepenheuer, *F. polyctena* işçilerinin UV (325 nm) ve sarı-yeşil bölgede (570 nm) renk ayrımı yapabildiklerini göstermiştir.

Bir hayvanı spektrumun farklı bölgelerinden ışık uyaranları kullanarak selektif adaptasyona tabi tutmak suretiyle o hayvanın sahip olduğu farklı tipteki fotoreseptörleri ve bunların aksiyon spektrumlarını tayin etmek mümkündür. Roth ve Menzel (1972) de *F. polyctena* için selektif adaptasyon eğrileri elde etmiş ve elektroretinogram (ERG) sonuçlarını destekleyecek şekilde yine yalnızca UV ve yeşil fotoreseptörlerinin var olduğunu göstermişlerdir. Bu türün işçilerinin retinula hücrelerindeki pigmentlerin selektif hareketleri de bu sonuçları desteklemektedir (Menzel ve Knaut, 1973). Menzel ve Knaut, işçilerin retinula hücrelerindeki pigment hareketlerini incelenmişlerdir. Bu amaçla 337, 447 ve 591 nm'lik ışık uyaranları kullanılmış ve aşağıdaki gibi bir pigment dağılımı modeli elde edilmiştir; UV adaptasyonu sonrasında her bir ommatidyumda bulunan retinula hücrelerinden yalnızca küçük olan iki tanesindeki pigmentlerin, diğer retinula hücrelerindekilere göre daha fazla sayıda olacak şekilde, rabdoma yakın olarak konumlandıkları tespit edilmiştir. Benzer şekilde, sarı adaptasyonundan sonra da yalnızca 6 büyük retinula hücresindeki pigmentlerin rabdoma yakın konumlandıkları görülmüştür. Buna göre pigmentlerin bu UV ve sarı ışık uyaranlarına adaptasyon

sonrasında sergiledikleri birbirlerinden bağımsız hareketleri UV ve yeşil olmak üzere iki farklı fotoreseptör tipinin var olduğu sonucuna varılmasına olanak sağlamıştır.

F. polyctena işçilerinin petek gözlerinin spektral özellikleri ERG kullanılarak da incelenmiştir (Menzel, 1973). Karanlık adaptasyonu sağlanan gözlerde spektrumun iki noktasında maksimum değer (361 nm ve 495 nm) veren bir spektral duyarlılık eğrisi elde edilmiştir. Bununla birlikte Menzel böylesi bir spektral duyarlılık eğrisinin yalnızca UV ve yeşil fotoreseptörlerinin var olduğunu göstermediğini belirtmektedir. Çünkü 2'den fazla sayıda fotoreseptöre sahip oldukları gösterilmesine rağmen sinekler, arılar ve eşek arılarında *F. polyctena*'dakine çok benzeyen duyarlılık eğrileri elde edilmiştir (Menzel, 1973).

Cataglyphis cinsine ait bazı karınca türleri günümüze kadar pek çok davranışsal çalışmada kullanılmışlardır. Bu çalışmalarda türlerin özellikle astromenotaktik yön bulmaları ve petek gözlerinin spektral özellikleri incelenmiş ve ayrıntılı olarak ortaya konmuştur (Santschi, 1911; von Frisch, 1914; Wehner ve Duelli, 1971; Duelli ve Wehner, 1973; Wehner ve Srinivasan, 1981; Wehner, 1984; Labhart, 2000). Astromenotaxis, oriyentasyonda ipucu olarak güneş ve polarize ışığın kullanımı anlamına gelmektedir. Duelli ve Wehner (1973) *Cataglyphis bicolor*'un çöl ortamındaki polarize ışık oriyentasyonunu incelemiş ve bu türün polarizasyon duyarlılığında UV fotoreseptörlerinin iş gördüğünü belirlemişlerdir. Araştırıcılar, besin arama gezisinde olan karıncaların görüş açılarının önüne 410 nm'den daha düşük dalga boylarının geçişini engelleyen spektral filtreler konulduğunda yönlerini kaybettikleri tespit etmişlerdir. *C. bicolor*'un osellusları da UV fotoreseptörleri içermektedir (Mote ve Wehner, 1980; Fent ve Wehner, 1985).

Wehner ve Toggweiler (1972) de *C. bicolor* işçilerini dış gezileri esnasında eğitip test etmişlerdir. İşçilerin monokromatik ışıklara verdikleri yanıtlar değerlendirilerek spektral duyarlılık ve dalga boyu ayırımı fonksiyonları (***spectral sensitivity*** and ***wavelength discrimination functions***) elde edilmiştir. Wehner ve Toggweiler'in sonuçlarına göre *C. bicolor* işçilerinin spektral duyarlılık fonksiyonları 3 pik ile karakterize edilmiştir; UV bölgede λ_{max}=350 nm olan büyük bir pik ile bir tanesi

mavi-yeşil bölgede (λ_{max}=500–520 nm) diğeri de oranj (kırmızı) bölgede (λ_{max}=600 nm) olan iki tane daha küçük pik. Diğer taraftan, dalga boyu ayırımı fonksiyonu ise 380 ve 550 nm'lerde iki pik seviyesine sahiptir. Tüm bu sonuçlar spektral duyarlılık fonksiyonu sonuçlarıyla beraber ele alındıklarında *C. bicolor* için trikromatik bir renkli görme sistemi varlığına yönelik kanıt ileri sürülmüştür. Daha sonra ise Herrling (1976) aynı çöl karıncası türünün petek gözlerini elektron mikroskobu ile incelemiş ve işçilerin petek gözlerinde 3 farklı tipte ommatidyum tespit etmiştir. Bunlardan Tip III olarak adlandırdığı ommatidyumlardaki dört büyük retinula hücresinin uzun dalga boyu fotoreseptörleri, küçük olan diğer dört hücrenin ise muhtemelen kısa dalga boyu (UV) fotoreseptörleri olduğunu ileri sürmüştür. Herrling aynı zamanda Wehner ve Toggweiler (1972)'in sonuçlarını en azından dikromatik (UV-yeşil) bir renkli görme sisteminin göstergesi olarak ele almıştır. Ancak daha sonra Kretz (1979) bu çöl karıncası türünün spektral özelliklerini inceledikten sonra tetrakromatik bir renkli görme sistemi üzerinde tartışmış fakat sonuçlarını verirken bu türün en azından trikromatik bir görüşe sahip olduğunu belirtmiştir.

Kretz (1979) *C. bicolor* işçilerini 320 – 627 nm'ler arasında 20 monokromatik ışık uyaranının kullanıldığı bir renk karışımı aparatı ile "Y" şeklinde tasarlanmış bir alanda test etmiştir. Kretz'in sonuçları bu türün spektral duyarlılık fonksiyonunun 342 (UV), 425 (mavi), 505 (yeşil) ve 570 nm'lerde (sarı) 4 pik noktası yaptığını göstermiştir. Kretz, spektral duyarlılık fonksiyonu deneyleri ile elde ettiği bu dört ayrı pik noktasının her birinin ayrı bir ışık pigmentine karşılık gelip gelmediğini belirlemek için karıncaları selektif kromatik adaptasyona tabi tutarak fototaktik seçim davranışlarını tekrar test etmiştir. Kromatik adaptasyon sonrasında, test edilen her bir dalga boyunda karıncaların seçimleri yaklaşık %40 oranında düşüş göstermiştir ki bu sonuçlar *C. bicolor*'da dört farklı spektral fotoreseptör olduğu hipotezini destekler niteliktedir. Diğer taraftan, Kretz'in *C. bicolor* için yaptığı dalga boyu ayırımı fonksiyonu deneyleri farklı sonuçlar ortaya koymuştur. Test edilen 16 farklı dalga boyu arasında karıncaların tercihleri 3 bölgede pik göstermiştir ki bunlar UV (382 nm), mavi-yeşil (449 nm) ve yeşil-sarı (550 nm) bölgelere karşılık gelmektedir. Sonuç olarak Kretz *C. bicolor* için spektrumun UV, mavi, yeşil ve yeşil-sarı bölgelerini içeren dört fotopigmentli bir renkli görme sistemi ileri sürmüştür. Kretz'in bu sonuçları Marak ve

Wolken (1965)'in *S. saevissima* için elde ettikleri aksiyon spektrumuna benzetilebilir. Her iki çalışmanın sonucu da test edilen karıncalar için bir uzun dalga boyu duyarlılığının varlığını göstermektedir. Ancak, *C. bicolor* için belirlenen 570 nm duyarlılığı ile *S. saevissima* için belirlenen 620 nm duyarlılığı bu türlerin söz konusu dalga boylarına duyarlı fotopigmentlere sahip oldukları anlamına gelmemektedir. Nitekim *C. bicolor* ile yapılan iki ayrı intraselüler nitelikteki çalışmada (Mote ve Wehner, 1980; Labhart, 1986) çok sayıda reseptör hücresi test edilmiş ve sadece UV ve yeşil fotoreseptörleri tespit edilebilmiştir. Labhart (1986)'a göre bu çöl karıncası türü ile elde edilen davranışsal ve fizyolojik bulgular arasındaki bu farklılığın nedeni bilinmemektedir.

Kretz'in sonuçları Wehner ve Toggweiler (1972)'inkilerle karşılaştırıldığında da farklılık göstermektedirler. Wehner ve Toggweiler *C. bicolor* için üç noktada (350 nm, 500–520 nm, 600 nm: UV, yeşil ve kırmızı bölge) maksimum değeri olan bir spektral duyarlılık fonksiyonu ve iki noktada (380, 550 nm: UV ve Yeşil) maksimum değeri olan bir dalga boyu ayırım fonksiyonu ileri sürmüşlerdir. Kretz'e göre bu araştırıcıların çalışmasında örnekleme yapılan mavi dalga boyu aralığı ayrıca bir mavi zirvesinin var olup olmadığına karar verebilecek kadar dar aralıkta seçilmemiş olup mavi bölgede bir duyarlılık tespit edilemediği için mavi – yeşil aralığında bir dalga boyu ayırımı da beklenemez.

Kretz'in elde ettiği sonuçlarda önemli olan nokta 570 nm'de duyarlı olduğu ileri sürülen dördüncü bir fotopigment tipinin varlığıdır. Böceklerde UV, mavi ve yeşil fotoreseptörlerin varlığına yönelik çok sayıda ve kesin delil vardır (Briscoe ve Chittka, 2001). Ancak, lepidopterler ayrı tutulursa, kırmızı fotoreseptörleri ya da diğer bir ifade ile λ_{max} değeri 550 nm'den büyük olan fotoreseptörler Hymenoptera grubu içinde yaygın olmayıp yalnızca 3 Symphyta türü (*Xiphydria camelus, Tenthredo scrophulariare, T. campestris)* ve bir andrenid arı (*Callonychium petuniae*) tarafından temsil edilmektedirler (Briscoe ve Chittka, 2001). Kretz, *Cataglyphis*'deki bu uzun dalga boyu fotoreseptörü için 3 olasılık ileri sürmüştür;

i) Bu türün işçilerinin petek gözlerindeki tek bir ommatidyumun 8 distal ve 1 proksimal retinula hücresinden oluştuğu tespit edilmiştir. 530–540 nm'ye duyarlı fotopigmentin proksimal hücrede yer aldığı varsayılırsa bu durumda bu fotopigmentin duyarlılığı selektif olarak UV, mavi ve yeşil ışığı filtreleyen distal hücreler tarafından değiştirilecektir. Bu yalıtım etkisinden dolayı bu proksimal hücrenin azami duyarlılığı da daha uzun dalga boylarına doğru kaymış olacaktır.

ii) Sarı duyarlılığını açıklayabilecek diğer bir olasılık lateral filtrasyon etkisine (lateral filtering effect) yol açan komşu rabdomerler arasındaki optik bağlantıdır (optical coupling).

iii) Yalıtım pigment granüllerinin göç hareketleri ile meydana gelen lateral filtrasyon etkisi de uzun dalga boylarına ait fotonların yeşil fotopigmenti tarafından absorpsiyon olasılığını arttırabilmektedir. Örneğin, su akrepleri (Bruckmoser, 1968) ve kerevitteki (Goldsmith, 1978) böylesi bir yalıtım pigmenti etkisi 30–35 nm'lik bir kaymaya neden olmuştur.

Bu duyarlılıkların altında yatan diğer bir neden de güvelerde olduğu gibi (Kelber ve Henique, 1999) duyarlılık eğrisi uzun dalga boylarına doğru kayan yeşil fotoreseptörlerinin uzun dalga boyları tarafından da uyarılmaları olabilir (foton yakalama).

Dikromatik bir renkli görme sistemine sahip olduğu gösterilen bir karınca türü de *Myrmecia gulosa*'dır. Lieke (1981) elektrofizyolojik metotlar kullanarak bu türün retinula hücrelerinden hücre içi kayıtlar almış ve reseptör sinyallerini kaydederek bir bilgisayar programı ile değerlendirmiştir. Sonuç olarak da bu türün retinula hücrelerinin en fazla UV ve yeşil ışıklara karşı duyarlı oldukları ortaya çıkmıştır. Martinoya vd. (1975) ise *Atta sexdens rubropilosa*'da çok farklı bir spektral duyarlılık elde etmişlerdir. Araştırıcılar karanlık adaptasyonuna tabi tuttukları işçi karıncaların 425–650 nm'ler arasındaki ışık uyaranlarına karşı olan spektral tepkilerini ERG ile incelemişler ve 500 nm civarında maksimum yanıt olduğunu bulmuşlardır. Bununla birlikte bu çalışmaya UV bölgesinin neden dahil edilmediği ile ilgili bir açıklama bulunmamaktadır fakat şu

ana kadar çalışılan türlerde olduğu gibi bu türün de bir UV fotoreseptörüne sahip olması olasılığı çok büyüktür.

Arılar ve diğer pek çok böcekte olduğu gibi karıncalar da yıllar boyunca kırmızı körü olarak kabul edilmişler ve hemen hemen yapılan tüm laboratuar çalışmaları karıncaları gözleme kolaylığı sağlaması nedeniyle genellikle loş kırmızı ışık altında gerçekleştirilmiştir. Ancak bu genel kabul gören varsayım dikkatli bir şekilde yeniden ele alınmalıdır. Çünkü örneğin, *Lasius niger* (Depickere vd. 2004) ve *Formica pratensis* (Çamlıtepe vd. 2006) işçilerinin kırmızı dalga boylarına karşı duyarlı oldukları tespit edilmiştir. Depickere vd. (2004) karanlık ve kırmızı ışık uyaranının *L. niger* türünün büyük ve küçük işçileri üzerindeki toplanma davranışı etkisini incelemişlerdir. Elde edilen sonuçlara göre, her ne kadar besin aranmasından sorumlu işçiler ile kuluçka bakımını sürdüren işçiler arasında toplanma davranışı bakımından (zamansal ve grup büyüklüğü) farklılık olsa da kırmızı ışık bunlarda toplanma tepkisine neden olmuştur. *L. niger* işçilerinin petek gözleri kırmızı ışığa karşı duyarsız oldukları için Depickere vd (2004) işçilerin toplanma davranışına neden olan kırmızı ışığın oselluslar ile algılanmış olabileceğini ileri sürmüşlerdir. Çamlıtepe vd. (2006)'nin *F. pratensis* ile yaptıkları renkli görme çalışmalarında bu türün bir kırmızı fotoreseptörüne sahip olmamasına rağmen spektrumun kırmızı bölgesindeki ışık uyaranlarına karşı bir duyarlılık ve oriyentasyon gösterdiği belirtilmektedir. Dairesel bir oriyentasyon platformunda besin ödüllü olarak 590, 610, 630 ve 650 nm'lik uyaranlara eğitilen karıncalar gerçekleştirilen kontrol testlerinde 590, 610 ve 630 nm'lik uyaranlara karşı anlamlı bir yönelim gerçekleştirirlerken 650 nm'lik uyaran ile test edildiklerinde platformdaki dağılımları rastgele olmuştur. Bu algılama çok büyük olasılıkla yeşil fotoreseptörlerinin maksimum duyarlılık değerinden daha uzun dalga boylarında sergiledikleri bir foton yakalamaya bağlı bir algılama olabilir. Bu iki çalışmada da her ne kadar bu duyarlılık bir kırmızı fotoreseptörü varlığına bağlı olmayıp gerçek renkli görme tanımından uzak olsa da özellikle kritik bir eşik değerdeki şiddete sahip bir kırmızı ışık uyaranı varlığının böceklerin oriyentasyonlarını etkilemesi olasıdır. Örneğin Chittka kırmızı körü olarak bilinen yabanarılarının 40 W'lık koyu kırmızı bir lamba ile aydınlatılan bir odada rahat bir şekilde ancak normale göre daha yavaş bir hızda uçabildiklerini gözlemlemiştir (Chittka ve Waser, 1997).

Vakitlerinin çoğunu karanlık yuva ortamlarında geçirdikleri ve kimyasal baskın oriyentasyonları nedeniyle karıncalar görsel yetenekleri bakımından zayıf olarak düşünülebilirler. Ancak çevresel objelere bağlı oriyentasyonlarında (landmark orientation) oldukça başarılı oldukları gösterilmiştir (Rosengren, 1971; Ziegler ve Wehner, 1997; Nicholson vd. 1999; Bisch-Knaden ve Wehner, 2001; Graham ve Collett, 2002; Heusser ve Wehner, 2002; Macquart vd. 2005). Karınca türleri arasında görme bazı tamamen toprak altı türlerindeki (hypogaeic) total körlükten, büyük gözlü topraküstü (epigaeic) formlardaki arı benzeri görsel netliğe kadar değişiklik göstermektedir (Depickere vd. 2004). Farklı habitat tercihlerine, beslenme alışkanlıklarına, besin arama davranışlarına ve ommatidiyal optiğe sahip olan karıncalar 12.000'i aşan tanımlanmış tür sayısı ile karşılaştırıldığında renkli görme sistemleri ile ilgili çalışma sayısının sadece 8 tür üzerinde olması bu alandaki büyük eksikliği ortaya koymaktadır.

Diğer yandan organizmaların spektral duyarlılıkları ile ilgili literatür incelendiğinde renkli görme (dalga boyu ayırımı) yeteneklerinin yanı sıra pek çok diğer spektral özelliklerinin de incelendiği görülebilir. Örneğin arı ve kelebeklerde akromatik (ışık şiddetine bağlı) ipuçlarının algılanması ve yalnızca şiddet yönünden farklılık gösteren uyaranlar arasında ayırım, şiddet algılanmasındaki eşik değer, ince ayar renk ayırımı (dalga boyları birbirlerine çok yakın ve spektrumun aynı renk bölgesine karşılık gelen uyaranlar arasında ayırım – renk tonu ayırımı) gibi özellikler de araştırılmıştır (Werner vd. 1988; Giurfa vd. 1995; Kelber, 1997; Kelber ve Henique, 1999; Balkenius ve Kelber, 2004; Dyer ve Chittka, 2004a,b,c; Giurfa, 2004). Dolayısı ile yapılacak olan ince ayar renk ayırımı deneyleri, aynı dalga boyuna sahip monokromatik uyaranlar arasında sadece ışık şiddetine bağlı olarak ayırım ve şiddet algılanmasındaki eşik değerin tespiti deneyleri ile elde edilecek sonuçlar karıncalar ile ilgili ilk verileri ortaya koymuş olacaktır.

Dolayısıyla bu çalışmada, *F. cunicularia* işçilerinin davranışsal olarak;

i) Dalga boyu ayırımı (renkli görme) yapıp yapamadıklarının tespiti,

ii) Olası bir kırmızı duyarlılığının varlığına dair kanıt aranması ve eğer var ise bu duyarlılığın ayrı bir kırmızı fotoreseptörü tipi ya da akromatik özellikler ile ilişkisinin olup olmadığının tespiti,

iii) Dalga boyları birbirlerine çok yakın ve spektrumun aynı renk bölgesine karşılık gelen uyaranlar arasında ayırım (renk tonu ayırımı) yapıp yapamadıklarının tespiti,

iv) Şiddet algılanmasının eşik değerinin tespiti,

v) Aynı dalga boyuna sahip monokromatik uyaranlar arasında şiddet farklılıklarının algılanıp algılanmadığının tespiti amaçlanmıştır.

Elde edilecek sonuçlar yalnızca karıncaların spektral özellikleri ile ilgili bilgilerdeki eksikliklere katkıda bulunmayacak, aynı zamanda karıncalarla yapılacak sonraki davranışsal ve fizyolojik çalışmalara da temel oluşturacaktır. Diğer taraftan yakın akrabaları olan bal arılarında var olan ve arıların çiçekli bitkilerle olan beslenme-tozlaştırma ilişkisine bağlı olarak gelişmiş trikromatk bir renkli görme sisteminin karıncalarda da olması bir olasılıktır. Her ne kadar karıncaların arılar gibi çiçeklere dayalı bir beslenme stratejileri olmasa da atasal olarak arılarla benzer fotoreseptörlere sahip olunması beklenebilir. Ancak, elbette ki bu fotoreseptörlerin gerçek bir renkli görme işleminde fonksiyonel olup olmadıkları davranışsal deneylerle gösterilmelidir.

Sonuç olarak bu tür çalışmaların devamı hem karıncalar hem de diğer böcek gruplarında renkli görme sisteminin ve mekanizmasının açıklanabilmesi, bilim dünyasında iyi bir şekilde yerleşmesi ve türler arasındaki yaygınlığının ve filogenetik ilişkilerinin (örneğin yaşadıkları ortama, beslenme sistemlerine-nokturnal ya da diurnal olup olmadıklarına ve buna benzer olarak karıncaların davranış ekolojisinde önemli olabilecek stratejilerin ne yönde ve hangi etmenlerle birlikte evrimsel olarak geliştiği gibi) tespiti açısından önemli görülmektedir.

2. GENEL BİLGİLER

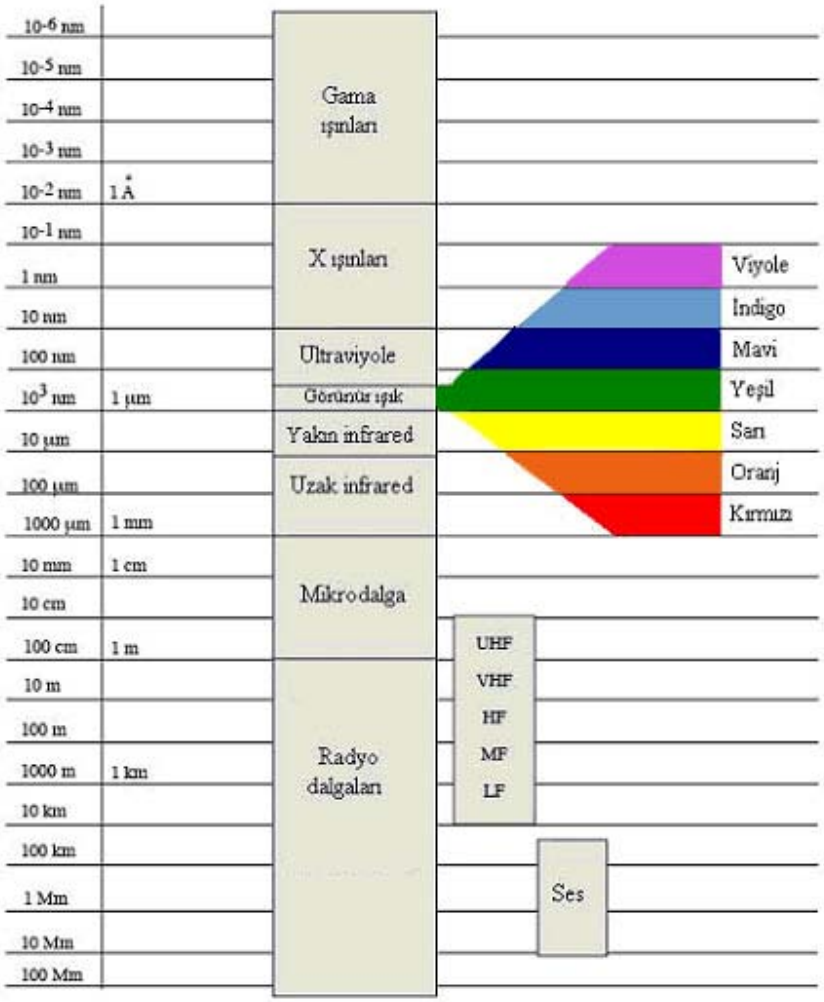
2.1. Elektromanyetik Radyasyon ve Işık

Enerji güneşten 300.000 km/s'lik bir hızla yayılmaktadır. Bu elektromanyetik radyasyon her biri periyodik ya da dalga-benzeri olan öğelerin bir karışımı olarak ele alınabilir (Şekil 2.1.). Dalgaların zirve (tepe) noktaları arasındaki mesafe dalga boyu (λ), saniyedeki dalga sayısı da frekans olarak adlandırılır. Dalga boyu ve frekans birbirleriyle ters orantılıdırlar.

Elektromanyetik spektrumu oluşturan tüm dalgalar enine dalgalardır. Bu dalgalar, foton adı verilen paketler veya küçük demetler halinde taşınırlar. Foton, ışıma dalga enerjisi taşıyan bir parçacıktır. En güçlü mikroskop ile bile görülemeyecek kadar küçüktür. Fotonlar boşlukta saniyede 300.000 km yol alırlar. Fotonlar o kadar çok hızlı hareket ederler ki bir saniyede yeryüzü etrafında yedi kez dolanırlar. Elektromanyetik enerji fotonları uzaydan geçebilirler. Işık ışınları ve görünmez ışıma ışınları da foton akımından ibarettir. Elektromanyetik ışımanın dalgaboyları 10^{10} metre ile (elektrik dalgaları) 10^{-16} metre (kozmik ışınlar) arasında değişir. Bundan dolayı frekanslar, çok düşük elektromanyetik dalga frekansları ile çok yüksek kozmik ışınların frekansları arasında değişme gösterirler. En yüksek frekanslı dalgalar en büyük enerjiye sahiptirler (www.aof.edu.tr; Haber-Schaim vd. 1976).

2.1.1. Gama ışınları

En enerjik dalgalar olarak bilinen gama ışınları en kısa dalga boylarına, buna bağlı olarak da en yüksek frekanslara ve en büyük foton enerjisine sahiptirler. Gama ışınları nükleer reaksiyonla üretilebilirler. Madde içinden geçtiklerinde maddenin atomları ve molekülleri dışındaki elektronların tamamına çarparlar. Bu çarpışma sonucunda meydana getirdikleri iyonlaşmadan dolayı gama ışınlarına bazen "iyonize radyasyon" da denir. Gama ışınları ile iyon oluşumu çok tepkiseldir. Yaşayan organizmaların, bu iyonize eden radyasyona maruz bırakılması yok edici etkilere sebep olabilir.



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

2.1.2. *X* ışınları

Elektromanyetik spektrumda gama ışınlarından bir adım daha uzun dalga boyuna, dolayısıyla da daha düşük frekans ve daha küçük enerjiye sahip grup ise *X* ışınları olarak bilinir. *X* ışınları da nükleer tepkimelerle üretilebilirler. 10^{-9} m'den 6.10^{-12} m'ye kadar dalga boylarına ve 3.10^{17} Hz'den 5.10^{19} Hz'e kadar frekanslara sahiptir. Güneş yüzeyinde oluşan fırtınalarda yoğun şekilde bulunurlar. *X* ışınları da iyonize radyasyonlardır ancak gama ışınlarından daha az potansiyele sahiplerdir. Elektromanyetik spektrumun bu bölgesi 1895'de W. Roentgen tarafından katot ışınlarını incelerken keşfedilmiştir. *X* ışınları tıpta bir tanı aracı olup, kanser tedavisinde kullanılır. Canlı dokulara zarar verdiğinden, *X* ışınlarına gereksiz yere hedef olmamak gerekir.

2.1.3. UV ışınları (Morötesi Dalgalar)

UV ışınları 3,8 x 10^{-7} m'den 6 x 10^{-10} m'ye kadar dalgaboylarına ve 8 x 10^{14} Hz'den 3 x 10^{17} Hz'e kadar frekanslara sahiptir. Bu ışınlar, elektrik deşarjda atomlar ve moleküller tarafından üretilir. Güneş oldukça güçlü morötesi kaynağıdır. Güneşin UV ışınları atmosferin üst katmanlarındaki atomlarla etkileşir, çok sayıda iyon üretilir. Mikroorganizmalar UV ışınları soğurduklarında parçalanırlar. Bu nedenle bu ışınlar tıpta sterilizasyon işleminde kullanılır. UV ışınları doğal objelerden farklı şekilde yansıtıldığı için böcek gözünde insan gözünün göremediği gizli modeller oluştururlar. Böylece insanlara tamamen aynı renkte görülen çiçeklerin polenleri ve nektarları UV yansıması sonucunda ayrı renklerde fark edilebilirler. Böcek kanatları veya diğer hayvanların vücutları üzerinde bu ve buna benzer yansımalar beslenme, kur yapma ve avın tanınması gibi davranışlarda önemlidir.

2.1.4. Görünür ışık

Ultraviyole radyasyondan biraz daha uzun dalga boyuna sahip görünür ışık, elektromanyetik spektrumun 400–700 nm'leri arasındaki dar bir bölümünde yer almıştır. Göz retinasındaki renk pigmentleri ile direk ilişkili olduğundan, hayvansal organizmaların görmesine yardımcı olur. Görünür radyasyon iyonize değildir. Atom ve moleküllerle ilişkisi hemen hemen sahip olduğu tüm enerjiden, başka bir enerjiye dönüşen elektronların sonucudur. Ancak moleküller için sınırlı kalır. Gerçek şudur ki fotonları emen farklı enerjilere sahip farklı maddeler, sahip oldukları farklı renklerin dışardan algılanmasının sonucudur. İnsan gözü 400 nm ile 700 nm aralığındaki elektromanyetik radyasyona duyarlıdır. Bütün renkler bu dalga boyu aralığında görünen gökkuşağında bulunur (menekşe, çivit, mavi, yeşil, sarı, turuncu ve kırmızı). En kısa dalga boyları (en büyük foton enerjisi) menekşe rengi olarak algılanır, en uzun dalga boyu (en küçük foton enerjisi) ise kırmızı olarak algılanır.

2.1.5. Kızıl ötesi dalgalar

Elektromanyetik spektrumda biraz daha uzun dalga boyunda (daha düşük enerjili) görünen bölüm spektrumunun kızıl ötesi bölümüdür. Kızıl ötesi (infrared)

ışınların enerjileri elektronların enerjilerini değiştirmek için çok küçüktür. Bunun yerine, kızıl ötesi radyasyon moleküllerin titreşim durumlarını değiştirme eğilimindedir ki bu, bir moleküldeki atomların çok hızlı ileri ve geri sallanması anlamına gelir. Moleküller kızılötesi ışınları emdiklerinde atomları daha hızlı hareket eder ve böylece moleküllerin sıcaklıkları artar. Isı lambaları bu prensiple çalışır. Isı taşınımı, infrared elektromanyetik radyasyonda çoğunlukla "radyant ısı" olarak bilinir.

2.1.6. Radyo dalgaları

Spektrumda daha da uzun dalga boyları radyo dalgalarıdır. İsminden de anlaşılacağı gibi elektromanyetik spektrumun bu bölümü radyo haberleşmesinde, televizyonda ve radarda kullanılmaktadır. Radyo dalgaları elektromanyetik spektrumun geniş bir bölümünü kapsar. Bu bölge dalgaları uhf, vhf, televizyon, radar, mikrodalga, milimetre dalga vb. olarak alt bölümlere ayrılır.

2.2. Renk

Renk, ışığın değişik dalga boylarının gözün retinasına ulaşması ile ortaya çıkan bir algılamadır. Bu algılama, ışığın maddeler üzerine çarpması ve kısmen soğurulup kısmen yansıması nedeniyle çeşitlilik gösterir ki, bunlar renk tonu veya renk olarak adlandırılır. Tüm dalga boyları birden aynı anda insan gözüne ulaşırsa beyaz, hiç ışık ulaşmazsa siyah olarak algılanır. İnsan gözü 380 nm ile 780 nm arasındaki dalga boylarını algılayabilir ki bu yüzden elektromanyetik spektrumun bu bölümüne görünen ışık denir. Göz tarafından algılanan ışık, retinada sinirsel sinyallere dönüştürülüp buradan optik sinir aracılığıyla beyine iletilir. Göz, üç temel birleştirici renk olan kırmızı, yeşil ve maviye tepki verir ve beyin diğer renkleri bu üç rengin farklı kombinasyonları olarak algılar. Renklerin algılanışı dış koşullara bağlı olarak değişir. Aynı renk güneş ışığında ve mum ışığında farklı algılanacaktır. Fakat insanın görme duyusu ışığın kaynağına uyum sağlayarak, her iki koşulda da aynı rengin algılanması sağlanır (colour constancy). Benzer bir durum arılar ve kelebekler için de söz konusudur.

Rengin **ton** (***hue***), **doygunluk** (***saturation***) ve **parlaklık** (***brightness***) olmak üzere üç özelliği vardır. Parlaklık, karanlık-aydınlık skalasındaki değerdir. Doygunluk bir rengin nötral griye ya da beyaza olan benzerliğini ifade etmektedir. Örneğin, çok hafif kırmızılığa sahip gri bir obje düşük bir doygunluğa sahip iken çok az beyaz ya da gri içeren kırmızı bir obje oldukça doygundur. Ton ise rengin kırmızı, mavi ya da yeşil gibi terimlerle ifade edilen özelliğini anlatmaktadır. Parlaklık, rengin akromatik özelliği iken doygunluk ve ton kromatik kısmını oluştururlar. Hayvanların ton, doygunluk ya da parlaklığı ayrı birer özellik olarak algıladıklarına ya da renkleri kırmızı, sarı vb. kategorilere ayırdıklarına dair kesin bir kanıt yoktur. Bu yüzden hayvanlar için yapılacak genel bir renkli görme tanımı fiziksel bir ölçüte dayanmak zorundadır.

Işık şiddeti görsel bir sistemin akromatik kanalını oluşturmaktadır. Işık şiddeti ile ilgili ipuçları da akromatik ipuçları ve bunların hayvanın görsel sisteminde meydana getirdiği sinyal de akromatik sinyal olarak tanımlanmaktadır. İnsanlarda böylesi bir sinyal parlaklık algılanmasına olanak sağlar. Bal arılarının trikromatik renkli görmelerini açıklamak üzere ileri sürülen tüm modeller uyaranların tespit edilmesinde (stimulus detection) akromatik görmenin kullanılmadığını ileri sürmekte ve mevcut üç fotoreseptör tipinden gelen sinyallerin rengin kromatik özelliklerini kodlayan birbirlerinden bağımsız iki ayrı zıt renk (colour-opponent) mekanizma oluşturduğunu varsaymaktadır (de Ibarra vd. 2000).

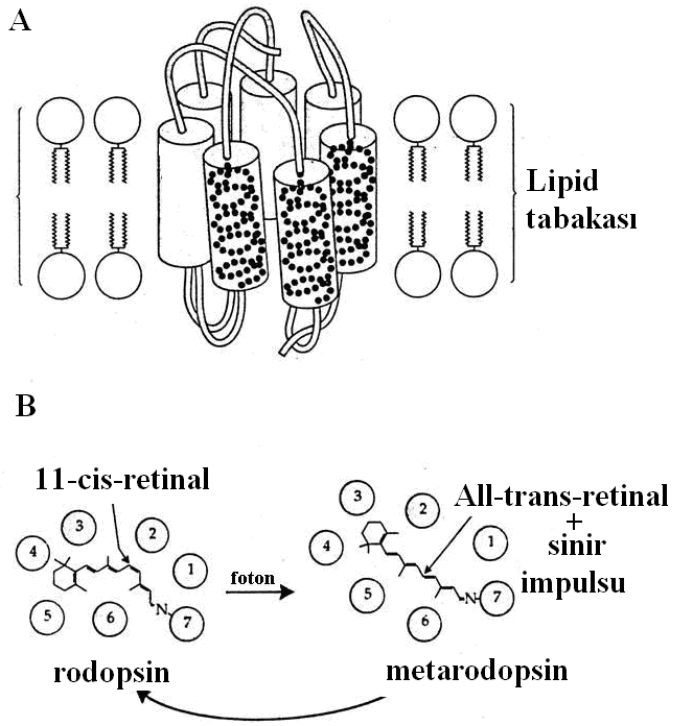
Trikromatik bir canlıda (örneğin bal arısında) görsel bilgi fotoreseptör sinyalleri arasındaki zıt renk (colour opponent) etkileşimler ile sağlanan kromatik mekanizmalarla değerlendirilmektedir. Görsel bilginin işlenmesinde akromatik yollar da kullanılmaktadır (de Ibarra vd. 2001). Örneğin bal arılarında iki tip akromatik yol tanımlanmıştır. Navigasyonda kullanılan e-vektörü analizi (polarize ışık algılanması) UV fotoreseptörleri (S-reseptörleri) tarafından sağlanmaktadır. Diğer tarafatan yeşil fotoreseptörlerince (L-reseptörüleri) algılanan akromatik sinyaller de görsel bilginin kullanıldığı hareket ile ilgili davranışlarda kullanılmaktadır. Renkli uyaranların tespitinde hem kromatik hem de akromatik görsel yollar kullanılmaktadır (Giurfa vd. 1997). Bu iki yolun farklı algısal alanları vardır ki bu farklılığı yaratan görsel açılardır. Eğer renkli bir uyaran yalnızca kromatik bir kontrast sergiliyorsa bu uyaranın

algılanabilmesi için gerekli en düşük görsel açı 15°'dir. Eğer uyaran hem kromatik kontrast hem de L-reseptör kontrastı (akromatik kontrast) sergiliyorsa bu değer 5°'dir. 5-15°'lik açılarda ise seçim performansı yalnızca L-reseptörü kontrastı tarafından yönlendirilmektedir.

2.3. Görme

Görme, ışığın gözler tarafından algılanması ve sonrasında oluşturulan davranışsal yanıttır. Gözler beyine ışığın şiddeti, uzaydaki dağılımı, zaman içindeki değişimleri ve rengi gibi bazı özelliklerini iletirler. Göz, ışığa duyarlı pigmentler vasıtasıyla ışığı absorbe etmeye ve beyine bilgi göndermeye özelleşmiş bir duyu organıdır. Gözün bu ikinci fonksiyonu görmenin tanımı açısından çok önemlidir çünkü bitkiler de fotosentez reaksiyonları için ışık absorbe ederler.

Hayvanlar elektromanyetik spektrumun ışık olarak adlandırdığımız kısmını nasıl görmektedirler? Reseptör hücrelerde bulunan ışığa duyarlı pigmentler ışığı absorbe eder ve bu şekilde tutulan enerji pigment moleküllerinde kimyasal bir değişikliğe neden olur. Bu değişiklik hücre membranı boyunca bir elektrik potansiyeli değişimine neden olur ve reseptöre bağlı sinir hücresi boyunca bir ileti meydana getirilmiş olunur. Bu ileti beyinde görmeden sorumlu merkeze ulaşır ve burada yorumlanarak ışığın spektral yapısı ve şiddeti hakkında bir değerlendirme yapılması sağlanır. Fotobiyolojik olaylar elektromanyetik spektrumun 300 ve 700 nm'leri arasında meydana gelmektedir. Spektrumun bu bölgesindeki fotonlar fotokimyasal etkileşimler için gerekli yeterli enerjiye sahiptirler. Görme olayı da bu bölgedeki ışığın görsel pigmentler tarafından absorplanması ile başlar. Gerçek bir görme olayı için ışığa duyarlı bir pigment molekülü bir fotondaki ışık enerjisini yakalamak ve bunu hemen bir sinir impulsuna dönüştürmek zorundadır. Tüm çok hücreli hayvanlar ışığın yakalanması için ortak bir pigment ve kimyasal süreç kullanmaktadır. Bakterilerden primitif ve en gelişmiş çok hücreli hayvanlara kadar tüm hayvanlar âleminde ortak olan bu pigment rodopsindir (Bradbury ve Vehrencamp, 1998, Şekil 2.2.).



Şekil 2.2. Rodopsin molekülünün kimyasal yapısı. Rodopsin bir opsin'e baglı retinal molekülünden oluşmaktadır. Opsin fotoreseptör hücrenin memranına gömülü halde bulunur. **A)** Opsin molekülündeki yedi adet trans-membran heliks yapısının yandan görünüşü. **B)** Molekülün, retinalin bu heliks yapısının ortasındaki konumunu gösteren üstten görünüşü. Retinal 11-*cis* izomer şeklinde opsin molekülüne bağlı durumda iken foton absorplayabilmektedir. Foton absorplanması ile molekül All-*trans*-retinal şeklini almaktadır (Bradbury ve Vehrencamp, 1998'den).

Tek bir görsel pigment ışığa duyarlı bir kromofor ile bir opsin proteininden oluşur. Opsinler bir protein grubuna dahildirler ve birkaç transmembran altbirimlere (TM domain) sahiptirler. Opsinin heliks şeklindeki bu altbirimleri kromoforun oturacağı bir bağlantı yeri oluştururlar. Bu yapıda, spesifik amino asit yan zincirleri kromoforların dalga boyu duyarlılıklarını değiştirmektedir. Bir opsin proteininin amino asit sırası ve kromofor görsel pigmentin maksimum absorpsiyon değerini (λ_{max}) beraberce etkiler. Böceklerdeki bileşik gözler söz konusu olduğunda, gözdeki görsel pigmentlerin, kromoforların, yalıtım pigmentlerinin ve fotoreseptör hücrelerin konumsal düzenlenmeleri de fotoreseptör hücrelerin spektral duyarlılık eğrilerini değiştirir. Diğer fotoreseptör hücreleri ile yalıtım pigmentlerinin filtrasyon özelliklerinin olmadığı durumlarda görme pigmenti molekülünün λ_{max} değeri yaklaşık olarak molekülün bulunduğu fotoreseptör hücresinin maksimum duyarlılık değeri ile eşit olur.

Pek çok böcek sadece bir ya da en fazla iki tane kromofor tipine sahiptir. Bunlardan bir tanesi 11-*cis* retinal (A1) ya da 11-*cis* hidroksiretinal'in 3R ve 3S enantiomerleridir (A3). Böceklerde ilk kullanılan kromoforun A1 olduğu bildirilmiştir. Bazı böcekler ise Kretase periyodunun sonuna doğru A3'ü de kullanmaya başlamışlardır (Seki ve Vogt, 1998). Dokuz böcek takımı (Plecoptera, Hemiptera, Neuroptera, Coleoptera, Hymenoptera, Mecoptera, Diptera, Trichoptera ve Lepidoptera) hem bu iki kromofordan birisine (A1 ya da A3) sahip türlerin büyük çoğunluğunu hem de her ikisini de (A1 ve A3) kullanan bazı türleri içermektedirler. Diğer tüm böcek takımlarının üyeleri ise A1 kromoforunu kullanmaktadırlar (Gleadall vd. 1989; Seki ve Vogt, 1998).

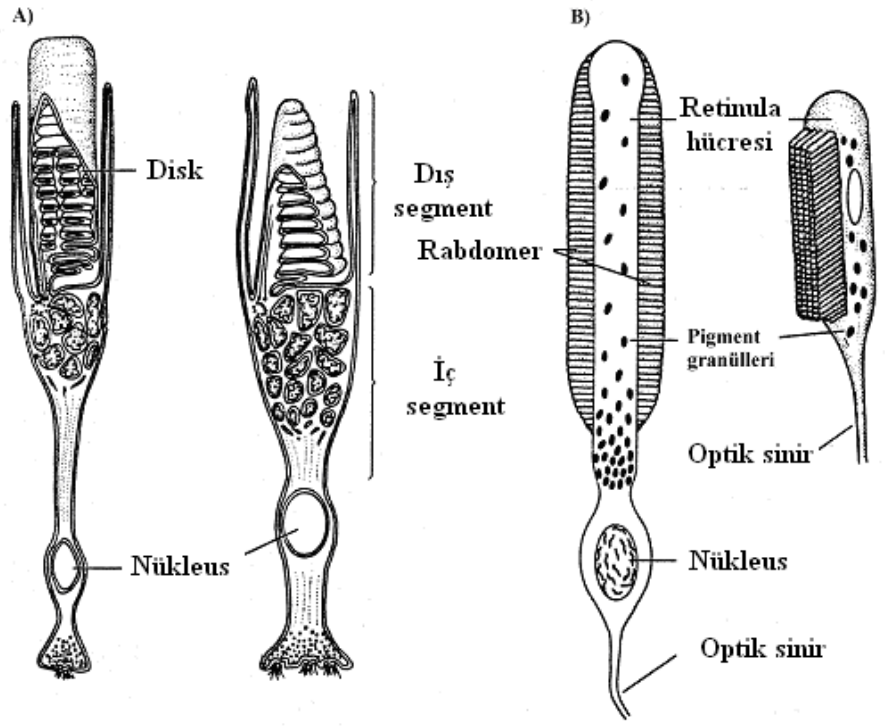
Uyarılmadığı şekliyle retinal *11-cis* izomer şeklindedir. Işık varlığında retinal tarafından bir fotonun absorbe edilmesiyle molekül *all-trans retinal* izomerine dönüşür. Oluşan bu yeni molekül metarhodopsin olarak adlandırılmaktadır (Şekil 2.2.). Metarodopsinin oluşması transferin adı verilen bir proteini aktive eder. Transferin de reseptör hücre membranındaki iyon kapılarının açılmasına neden olarak bir sinir impulsunun oluşmasını sağlamış olur.

Fotopigment içeren özelleşmiş sinir hücreleri olan fotoreseptörlerin hepsinin ortak bazı özellikleri vardır. Bu hücreler pigment moleküllerini düzenli bir şekilde barındırmak için hücre membranlarının içe ve dışa katlanmalarıyla oluşan özelleşmiş membran yığınları (katlanmaları) içerirler. Pigmentlerin opsin kısımları bu membranlar içine gömülmüşlerdir. Bu hücrelerin ve membran yığınlarının ince yapıları incelendiğinde silli ve rabdomerik fotoreseptörler olmak üzere iki genel kategori ayırmak mümkündür (Şekil 2.3.). Omurgalı hayvanlar silli fotoreseptörlere sahipken gelişmiş gözlere sahip çoğu omurgasızda (arthropodlar ve mollusklar) rabdomerik fotoreseptör bulunur. Bu iki tip fotoreseptör bazı bakımlardan önemli farklılıklar gösterirler;

i) Pigment taşıyan membranların şekli; Gelişmiş silli fotoreseptörler yassı ve yuvarlak diskler şeklinde membranlara sahiptirler. Bu membran diskleri birbiri üstüne gelecek şekilde paketlenmişlerdir ve yassı yüzeyleri ışığın geliş yönüne dik olacak

şekildedir. Rabdomerik fotoreseptörlerde ise pigmentler mikrotübül yapısındaki membranlarda bulunurlar. Tübüller birbirlerine paralel olacak şekilde paketlenmişlerdir ve ışığın geliş yönüne dik şekilde bulunurlar.

ii) Pigment moleküllerinin yoğunluğu; Silli hücrelerin membranlarındaki pigment molekülü yoğunluğu rabdomerik membranlara göre daha fazladır. Bu da membranın belli bir bölgesinde çok daha fazla molekülün bulunması anlamına gelmektedir. Buna göre, silli hücreler hücre membranının belli bir birimi göz önüne alındığında ışığa çok daha fazla duyarlıdırlar. Ancak rabdomerik hücreler 2-4 kez daha uzundurlar ve silli fotoreseptörlere göre daha fazla bir net foton yakalama kapasitesine (%20-80 vs %90) sahiptirler (Şekil 2.3b).



Şekil 2.3. Silli ve rabdomerik fotoreseptörlerdeki pigment içeren membranların yapısı. **A)** Omurgalılarda bulunan tipik silli fotoreseptörler (solda çomak ve sağda koni) Dış segment, hücre membranlarının disk olarak adlandırılan içe doğru katlanmaları içerisinde fotopigmentleri içermektedir. **B)** Omurgasızlar için tipik olan rabdomerik fotoreseptörler hücre membranının mikrotübül olarak adlandırılan uzantılarında fotopigment ihtiva ederler (Bradbury ve Vehrencamp, 1998'den).

Fotoreseptör hücrelerin yapıları ışık absorpsiyonunu maksimize edecek şekilde gelişmiştir. Her iki hücre tipinde de görülen uzun tübüler yapı yalnızca pigment içeren uzunca bir membran yığınına olanak sağlamakla kalmaz aynı zamanda da çok dar bir kabul açısı ile ışığın yakalanmasını kolaylaştırır.

Fotoreseptörlerin spektral duyarlılıklarının bilinmesi renkli görme çalışmalarını kolaylaştırır ve verilerin filogenetik olarak karşılaştırılmasıyla da renkli görmenin evrimsel kökeni ve fonksiyonları hakkında bilgi sahibi olunabilir. Örneğin Haplorrhini primatlar (maymunlar ve kuyruklu maymunlar) diğer pek çok memelideki 2 koni tipinin aksine üç tane koni tipine sahiptirler (Kelber vd. 2003a). Bu trikromasi muhtemelen primatların diurnal yaşam şekline ve meyveye dayalı beslenme alışkanlıklarına bir adaptasyondur. Diğer taraftan pek çok arı ve yaban arısı türünün bal arılarındakine benzer trikromatik renkli görme sistemlerine sahip olmaları bal arılarındaki trikromasinin polinatör özelliğine özel bir adaptasyon olmadığını göstermektedir. *Papilio* sp. gibi bazı kelebekler de çiçeklerin tespitinden ziyade yeşil renkli yapraklara ovipozisyon için bir adaptasyon olarak daha uzun dalga boylarına duyarlı dördüncü bir pigment geliştirmişlerdir.

Fotoreseptör nomenklatüründe reseptörler genellikle spektrumun duyarlı oldukları bölgelerine göre (UV, mavi, yeşil ve kırmızı gibi) ya da diğer fotoreseptörlerle karşılaştırıldığında ortaya çıkan duyarlılıklarına göre [(S) kısa, (M) orta ve (L) uzun dalga boyu gibi) isimlendirilirler. Buna göre örneğin bal arısında kısa dalga boyu reseptörleri spektrumun UV, orta dalga boyu reseptörleri mavi ve uzun dalga boyu reseptörleri de yeşil bölgelerine maksimum duyarlıdırlar.

2.4. Böceklerde Görme Organları

Birkaç kör toprakaltı ve endoparazit özellikteki türler hariç böceklerde iyi gelişmiş görme sistemleri mevcuttur. Ergin böcekler bir çift petekgöze sahiptirler. Hemimetabol böceklerin larvaları ve çoğu ergin böcek osellus olarak adlandırılan nokta gözlere sahiptir. Bu gözler tipik olarak başın üst kısmında bulunur ve dorsal osellus olarak adlandırılırlar. Holometabol böceklerin larvaları petek gözlere sahip değildirler ve başlarının yan kısımlarında konumlanmış olan stemmatalar (lateral oselluslar) ile bir dereceye kadar şekil algılayabilmektedirler (Gullan ve Cranston, 2005).

2.4.1. Dermal reseptörler

Vücut yüzeyleri ile ışık algılayabilen böceklerin (bazı Lepidoptera larvaları) kütikulalarının altında odaklayıcı herhangi bir optik sisteme sahip olmayan duysal reseptörler olarak bulunurlar.

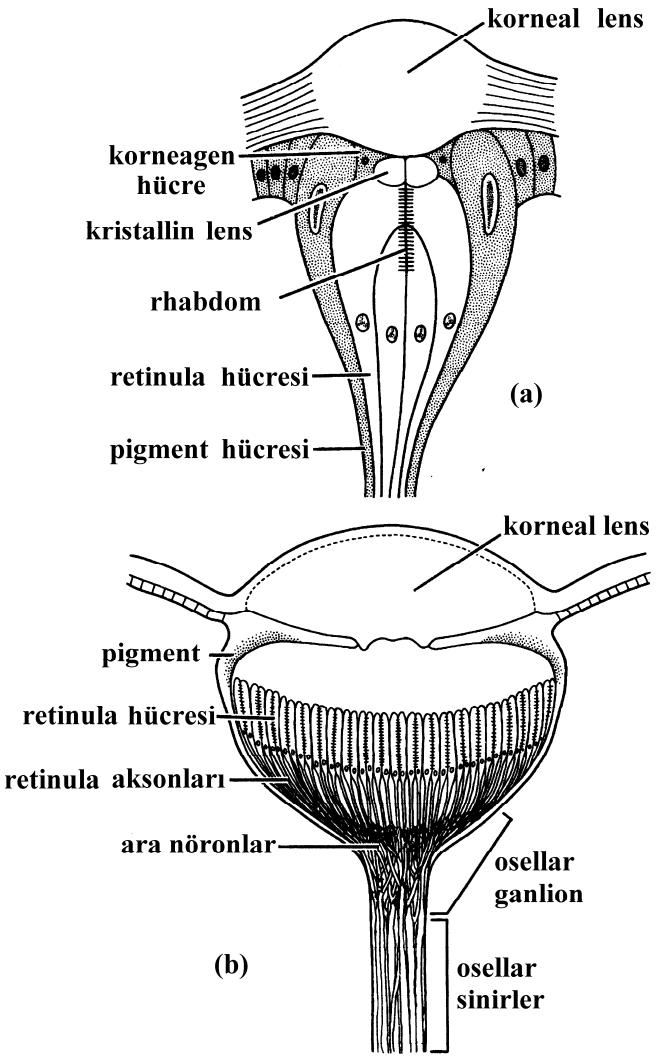
2.4.2. Stemmata (Lateral oselluslar - Larval oselluslar)

Holometabol böceklerin larvalarında bulunan tek görsel organlar lateral oselluslar ya da larval oselluslar olarak da adlandırılan stemmatalardır (Şekil 2.4a). Böcek gözlerinin görüntüyü algılamadaki görevini üstlenmişlerdir. Başta yer alan bu organlar başın her iki tarafında yer alan tek bir pigmentli noktadan sayıları 6–7 olabilen, her biri çok sayıda fotoreseptör içeren ve sinir hücreleriyle bağlantılı daha büyük stemmatalara kadar değişiklik gösterirler. En basit haldeki bir stemmada birkaç hücre tarafından salgılanan kristalin gövdeyi (crystalline body) örten kütikular bir lens vardır. Işık bu lens tarafından tek bir rabdom üzerine odaklanır. Her bir stemma farklı bir yöne bakar ve böylelikle böcek stemmataların sayısına bağlı olarak çevresinde birkaç noktayı görür. Bazı tırtıllar başlarını hareket ettirmek suretiyle komşu stemmataların bakış açıları arasındaki boşluğu doldurup görüş alanlarını genişletirler. Genelde stemmatalar yüksek ışık duyarlılığına sahip olacak şekilde dizayn olmuşlardır ancak görüntüyü çözme güçleri nispeten düşüktür (Gullan ve Cranston, 2005).

2.4.3. Dorsal oselluslar

Pek çok ergin böcek ve bazı nimfler petek gözlere ilaveten dorsal oselluslara da sahiptir (Şekil 2.4b). Tipik olarak başın dorsalinde bir üçgen oluşturacak şekilde 3 tane

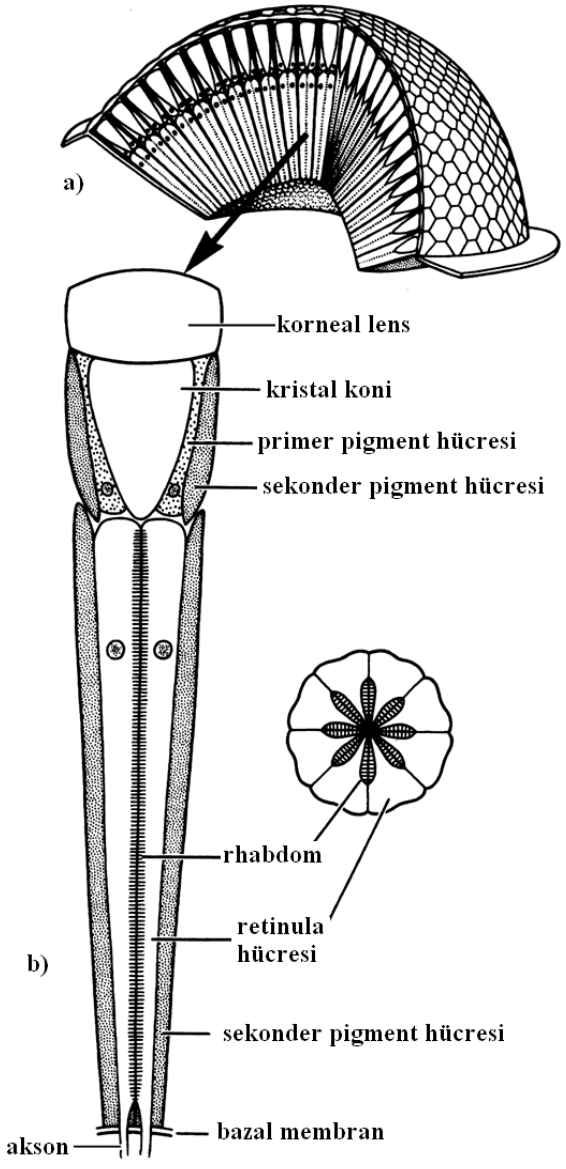
bulunurlar. Osellusları örten kutikula şeffaftır ve mercek olarak iş görür. Mercek, pek çok rabdomun katılmasıyla oluşan retinaya ışığın düşürülmesinden sorumludur. Tek bir rabdomun oluşumuna katılan bireysel retinula hücre grupları ya da tüm retina pigment hücreleri veya yansıtıcı bir tabaka tarafından çevrilidir. Görme alanları bileşik gözler ile çakışan dorsal osellusların renk ve polarize ışığın algılanmasında fonksiyonel olmadıkları ancak ışık yoğunluğu ve bu yoğunluktaki değişimlere yanıt verdikleri tespit edilmiştir. Çok düşük ışık seviyelerine karşı hassastırlar ancak yüksek çözünürlükte bir görüş söz konusu değildir (Gullan ve Cranston, 2005).



Şekil 2.4. Böceklerde basit göz boyuna kesitleri **a)** Lateral osellus, **b)** dorsal osellus (Gullan ve Cranston, 2005'den).

2.4.4. Petek gözler

Böcek görsel organları arasında en karmaşık olanı petek gözlerdir (Şekil 2.5.). Parazitik formlar (ektoparazit Mallophaga, Siphinculata ve pupipar Diptera) ve bazı toprak içinde yaşayan türler dışında tüm ergin böceklerde ve nimflerde bulunan petek gözler baş kısmında oldukça büyük bir alanı kaplar ve nispeten geniş bir görüntü alanı oluşmasına olanak sağlarlar.



Şekil 2.5. Bileşik gözlerde yapısal düzenlenme (Şematik olarak) **a)** Ommatidyumların düzenini gösteren kesit, **b)** Tek bir ommatidyumda enine ve boyuna kesit (Gullan ve Cranston, 2005'den).

Petek gözlerde işlevsel temel birim ommatidyumlardır (Şekil 2.5.). Ommatidyumların sayısı ve büyüklüğü böcek grupları arasında değişiklik göstermektedir. Bazı karınca türlerinin işçilerinde, örneğin *Hypoponera punctatissima*'da her göz tek ommatidyumlu iken *Solenopsis fugax'*ta bu sayı 6-9 (Richards ve Davies, 1977), *Ponera coarctata*'da 25 (Liebig vd. 1995), *F. polyctena*'da ise 750'dir (Menzel, 1973). Bizim çalıştığımız tür olan *F. cunicularia*'nın işçilerinde ise saptayabildiğimiz ommatidyum sayısı yaklaşık 1000'dir (Şekil 2.6.). Diurnal türler olan çöl karıncası *C. bicolor* ve *Camponotus detritus* işçilerinde yaklaşık 1300, krepuskular ve nokturnal bir tür olan *Camponotus ligniperda* işçilerinde 450, tamamen nokturnal bir tür olan *Camponotus irritans* işçilerinde ise 350 ommatidyum bulunmaktadır (Menzi, 1987). Ommatidyumların sayısı vücut büyüklüğü ile orantılı olarak da değişebilmektedir. Menzel ve Wehner (1970), *C. bicolor'da* yuva içinde kalıp yuva işleri ile uğraşan minör işçilerin 600 ommatidyuma, yuva dışı işlerde görevli majör işçilerin ise 1300 ommatidyuma sahip olduklarını tespit etmişlerdir. Gronenberg ve Hölldobler (1999) ise tür belirtmeksizin *Cataglyphis* cinsi işçileri için 1059 ommatidyum olduğunu belirlemişlerdir. Karıncalarda aynı türdeki farklı kastlar arasında da ommatidyum sayısı değişkendir. Örneğin *Solenopsis invicta*'da minör işçiler 48, majör işçiler 92, kraliçeler 589 ve erkekler ise 869 ommatidyuma sahiptirler. *Solenopsis richteri*'de ise bu sayılar sırasıyla 44, 70, 587 ve 854'dür (Baker ve Ma, 2006). Kraliçe ve erkek bireylerde daha fazla ommatidyumun bulunması üreme mevsiminde gün içinde çiftleşme uçuşuna çıktıklarında görmenin potansiyel eşlerin tespitinin erkekler için önem teşkil etmesi ve görsel bilginin kullanımının döllenmeden sonra kraliçelerin yeni yuva yerlerini seçiminde ön plana çıkmasıyla açıklanabilir.

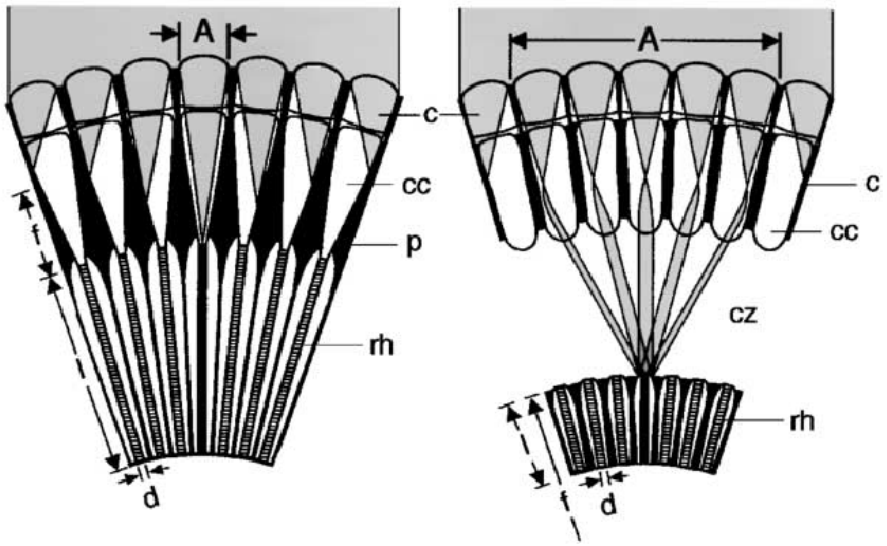


Şekil 2.6. *F. cunicularia* işçisinde petek göz. Bu türde her bir petek göz yaklaşık 1000 ommatidyum içermektedir.

İyi bir görsel sisteme sahip oldukları bilinen bal arılarında her bir petek gözde 5000 ommatidyum var iken bu sayı hızlı uçucu türler içeren Odonatlarda 28.000'e kadar çıkmaktadır (Richards ve Davies, 1977). Ommatidyumların çapları da 5–40 µm arasında değişmektedir. Büyüklük türler arasıda farklı olduğu gibi tek bir petek gözde bile farklı büyüklükte olabilmektedir. Örneğin bazı Odonata üyelerinde dorsalde konumlanmış olanlar ventraldekilere oranla çok daha büyüktürler.

Her bir ommatidyum kristal koniyi örten kutikular bir lense sahiptir ki, ışık bu lens vasıtasıyla sayıları genellikle 8 olan retinula hücrelerine yönlendirilir. Retinula hücreleri her bir ommatidyumun uzun ekseni etrafında konumlanmışlardır ve ommatidyumun kaide kısmını oluştururlar. Her bir retinula hücresinin merkeze bakan yüzeyi rabdom (görme çubuğu) oluşumuna katkı sağlar. Her ommatidyumdaki retinula hücresi grubu ışık absorplayan pigment hücrelerince çevrilidir ki, böylece her bir ommatidyum komşu ommatidyumdan optik olarak izole edilmiş olur. Her bir ommatidyumun korneal lensi ve kristal konisi ışığın rabdomun üst kısmına odaklanmasına sağlar. Bir ommatidyumun görüş alanı komşu ommatidyumlardan farklılık gösterir ve böylelikle de tüm ommatidyumlar böceğe dış dünya ile ilgili panoramik bir görüntü sağlarlar.

Bileşik gözler fonksiyonları bakımından yani görüntünün oluşturulma şekline göre i) ***apozisyon*** ve ii) ***süperpozisyon*** olarak iki gruba ayrılırlar (Şekil 2.7.).



(A) **(B)**

Şekil 2.7. İki temel bileşik göz tipinin şematik diyagramı. **A)** Apozisyon bileşik göz. **B)** Süperpozisyon bileşik göz. Birbirlerine paralel ışık demetleri ve göze girdikten sonra izledikleri yollar gri gölgelendirme ile gösterilmiştir. Her iki tip gözde de ışığın ulaştığı rabdom siyah olarak gösterilmiştir. A= ommatidyumun lens çapı, f= odak uzaklığı, c= korneal faset lens, cc= kristal koni, p= yalıtım pigmenti, rh= rabdom, cz= şeffaf bölge (clear zone), *l*= rabdom uzunluğu ve d= rabdom çapı (Warrant vd. 2004'den).

Apozisyon tip gözlerde kornea tabakası ile fotoreseptörler arasında bir ayırım (boşluk) söz konusu değildir. Süperpozisyon tip gözlerde ise bu iki yapı (birim) arasında bir boşluk vardır. Süperpozisyon tip gözler genellikle güveler gibi krepuskular ve nokturnal böceklerde bulunan göz tipidir (Warrant vd. 2004). Bu tip gözlerde ommatidyumlar pigment hücreleri ile birbirlerinden optik olarak izole olmadıkları için ışığın birden fazla lens tarafından tek bir rabdom üzerine düşürülmesi sağlanır ve böylelikle de ışık duyarlılığı arttırılmış olur.

Aposizyon gözler ise tipik olarak diurnal böceklerde bulunmaktadır. Apozisyon gözlerde ışık, çapı oldukça küçük olan (örn. bal arılarında 20 μm) korneal lensler tarafından her bir rabdoma ayrı ayrı olarak düşürülür. Bu küçük apertür nedeniyle apozisyon tip göz dizaynı en iyi yüksek ışık şiddetlerinde çalışır ve dolayısıyla bu tip gözler böcekleri diurnal bir yaşam tarzına sınırlamaktadır. Ancak gece aktif hamamböcekleri, çekirgeler gibi bazı böceklerde ve tropikal bir arı olan *Megalopta*

genalis'de de bu tip göz vardır. *Megalopa*'da çok düşük ışık şiddetlerinde görüş kısmen gözlerin dolayısıyla da ommatidyumların büyük olmalarıyla çözülmüştür. Bal arıları ile karşılaştırıldığında, bu türün rabdom boyu ve çapındaki farklılık 16 kat daha fazla bir rabdom enine kesiti sağlamaktadır. Daha büyük olan bu yapı da daha çok foton yakalanmasını sağlamaktadır (Warrant vd. 2004).

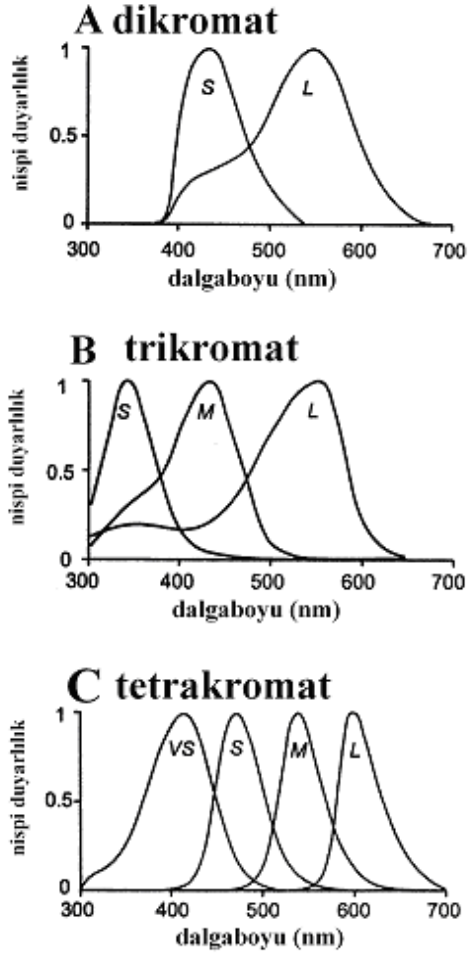
Apozisyon gözlerde kristal koni lens ve fotoreseptörleri optik olarak ilişkili kılmaktadır (birleştirmektedir). Pseudokon (pseudocone) gözlerde kristal koni bulunmaz ve lens ile fotoreseptörler arasındaki ilişki jelatinsi bir madde ile sağlanmaktadır. Bazı apozisyon gözlerde ise bu jelâtinsi madde de bulunmamaktadır. Akon (acone) olarak adlandırılıan bu gözlerde kristal koni yerine 4 tane yassı şeffaf hücre bulunur.

Böceklerin ışığa olan duyarlılıkları petek gözlerin aydınlık ya da karanlık adaptasyonlarına göre değişiklik göstermektedir. Parlak bir ışıkta göz ışığa karşı daha az duyarlıdır ve aydınlık-adapte olarak ele alınır. Maksimum duyarlılık ise karanlık adaptasyonu sağlandığında gözlenir. Aydınlık ve karanlık adaptasyonunu sağlayan birkaç mekanizma söz konusudur. Bunlardan bir tanesi görmenin biyokimyası ile ilişkilidir. Görme pigmentleri ışık etkileşime girdiklerinde yıkıma uğrarlar. Gün ışığında bu yıkım hızı pigmentlerin yerine konma hızına eş değerde olabildiği gibi daha hızlı da gerçekleşebilir. Bu da gözün ışık duyarlılığını azaltarak gözü aydınlık adapte hale getirir. Karanlıkta ise görme pigmenti birikimi yaşanacağından böcek karanlığa adapte hale gelir. Diğer bir adaptasyon mekanizması retinula hücrelerinde bulunan yalıtım pigmentlerinin hareketleridir. Işığa adapte olmuş gözlerde bu pigmentler rabdomun çevresinde konumlanırlar. Işığı absorplamakla yükümlü bu pigmentler her bir ommatidyumu diğerinden optik olarak izole eder. Karanlığa adapte gözlerde ise endoplazmik retikulumlar büyük veziküller oluştururlar ve böylelikle rabdom etrafında açık (temiz) bir alan oluşturularak üzerine daha fazla ışık düşmesi sağlanmış olur.

2.5. Renkli Görmenin Tipleri

Renkli görme retina üzerinde konumlanmış ve dalga boyu duyarlılıkları çakışan birkaç fotoreseptör tipinin beraberce iş gördüğü bir duyudur ve bu fotoreseptörlerden

gelen bilgiler birleştirilip karşılaştırılarak renk farklılıklarının algılanması sağlanır (Şekil 2.8.). Hayvanlar sahip oldukları spektral fotoreseptör tiplerine göre monokromat, dikromat, trikromat, tetrakromat vs. olarak sınıflandırılabilirler. Fizyolojik deneyler bir hayvanın sahip olduğu fotoreseptör tipleri hakkında bilgi verebilir. Benzer şekilde görme sisteminin çeşitli kısımlarındaki sinir fibrillerinden elde edilen elektriksel kayıtlar farklı şiddet ve dalga boylarındaki ışıklardan nasıl etkilendiklerini gösterebilirler. Ancak böylesi veriler sadece bir hayvanın teoride renkli görme için gerekli fizyolojik mekanizmalara sahip olduğunu kanıtlar. Bu mekanizmaların renkli görme için gerçekten kullanılıp kullanılmadıkları ise kesinlikle davranışsal olarak test edilmelidir (Kretz, 1979; Kelber vd. 2003a).



Şekil 2.8. Temsili dikromat **A)**, trikromat **B)** ve tetrakromat **C)** gözlerde fotoreseptörlerin nispi duyarlılıkları (çok kısa (VS), kısa (S), orta (M) ve uzun dalga boyu (L)'na duyarlı fotoreseptörler, Kelber vd. 2003a'dan).

2.5.1. Monokromasi

Karanlıkta ya da zayıf ışık alan ortamlarda yaşayan hayvanlar sahip oldukları tüm fotoreseptörleri kullanmak durumundadırlar. Böylesi özellikteki hayvanlar monokromat olarak adlandırılır çünkü dünyayı gri tonlarında görmektedirler. Monokromasinin bir şekli de birden çok fotoreseptöre sahip canlılarda tek bir reseptörün tek bir davranışsal yanıtta kullanılmasıdır (Menzel ve Backhaus, 1991). Böceklerde bu reseptörler genellikle petek gözlerin belirli bölgelerinde toplanmıştır. Örneğin bal arıları ve çöl karıncalarında polarize ışığın algılanması UV fotoreseptörleri tarafından sağlanmaktadır ve bu reseptörler bileşik gözlerin dorsal uç kısımlarında toplanmışlardır (Menzel, 1975; Labhart, 2000).

2.5.2. Dikromasi

Spektral duyarlılıkları farklı olan iki ayrı fotopigmente sahip hayvanlarda ise bir çeşit renkli görme mümkün olabilmektedir. Böylesi bir hayvan da dikromat olarak adlandırılır. Renk algılanmasının esas mekanizması bu iki fotopigmentten gelen nöral girdilerin toplanmasıdır. Böceklerde dikromatik renkli görme sistemleri çok yaygındır.

2.5.3. Trikromasi

Diğer taraftan iyi bir renkli görme yeteneğine sahip hayvanlar üç farklı fotopigmente sahiptirler ve trikromat olarak adlandırılırlar. Trikromasi hayvanlar âlemindeki diğer sınıflarda olduğu gibi böceklerde de düzenli bir özelliktir (Menzel ve Backhaus, 1991). Trikromat böceklerde genellikle sahip olunan fotoreseptörler spektrumun UV, mavi ve yeşil bölgelerine maksimum duyarlılık göstermektedir (Briscoe ve Chittka, 2001). Renkli görme sistemleri en iyi çalışılmış böcek olan bal arısı *Apis mellifera*'da maksimum duyarlılıkları 335, 435 ve 540 nm olan UV, mavi ve yeşil fotoreseptörleri tespit edilmiştir (Menzel ve Backhaus, 1989; 1991).

2.5.4. Tetrakromasi-Pentakromasi

Böcekler arasında çoğunlukla kelebeklerde, trikromatik olan bal arılarından ve insandan daha geniş spektrumda iş gören bir renkli görme sistemi tespit edilmiştir. Dört (tetrakromasi) ya da beş (pentakromasi) farklı fotopigmentin iş gördüğü böylesi bir renkli görme sisteminde fazladan taşınan bir kırmızı bölge fotoreseptörü ile çoğu böcekte olmadığı bilinen bir uzun dalga boyu duyarlılığı kazanılmıştır. Örneğin bir kelebek türü olan *Papilio xuthus* spektrumun 360, 390, 460, 530 ve 600 nm'lerine duyarlı beş farklı fotoreseptöre sahip bir pentakromattır (Briscoe, 1998). Böcekler arasında en geniş spektral duyarlılığa sahip olan kelebeklerde renkli görme yalnızca beslenme davranışında değil aynı zamanda aynı türe ait bireylerde çok farklı kanat renk desenlerine sahip iki eşeyin de birbirlerini tanımalarında fonksiyoneldir (Stavenga ve Arikawa, 2006).

2.6. Renkli Görmenin Fonksiyonları

Bir objenin rengi o objenin tanınması bakımından önemli bir ipucudur. Örneğin lahana kelebeği *(Pieris brassicae)* beslenmek için kırmızı renkli çiçekleri tercih ederken yumurta bırakma esnasında da yeşil rengi tercih eder (Scherer ve Kolb, 1987). Üreme mevsiminde erkek *Gasterosteus aculeatus*'un karnındaki kırmızı renklenme önemli bir uyarandır. Hem hayvanlarda hem de bitkilerde göze çarpan renk uyaranlarının bulunması rengin farklı davranış modellerinin oluşturulmasındaki önemini göstermektedir.

Ancak renkli görme ile objelerin tanınması renkli görmenin tek fonksiyonu değildir. Renkli görme yeteneği hayvanlar âleminde yaygındır ve yalnızca diurnal türlerde değil aynı zamanda daha az gelişmiş bir formda da olsa baykuş ve kedi gibi nokturnal türlerde de görülmesi muhtemeldir. Nokturnal türler kural olarak parlak renkli değildirler ve belli bazı renklerin böylesi türlerin yaşamlarında önemli bir rol oynamaları pek olası olmasa da renkli görme bu türler için objelerin zeminden (arka plandan) ayırt edilmesi konusunda önemli hale gelebilir. Renkli görme gündüz olduğu kadar gece de kullanışlıdır. Oldukça hassas gözlere sahip hayvanlar eğer gözleri gerekli

koşullara sahip özellikte ise çok loş ışıkta da rengi algılayabilmektedirler. Pek çok omurgalıda olduğu gibi insanlar da loş ışıkta koni reseptörlerinin duyarlılıklarını kaybederler ve böylesi koşullarda ışık algılamasını renge karşı duyarsız olan çomak hücreleri üstlenir. Diğer taraftan, gekolar ve nokturnal güvelerin gece koşullarında da renkli gördükleri deneysel olarak gösterilmiştir (Kelber ve Roth, 2006). *Dielephia elpenor*, gece karanlığında çiçeklerden beslenen gerçek anlamda nokturnal bir güve türüdür. Kelber vd. (2002) bu türün insan görüşünün mümkün olmadığı ışık koşullarında bile kromatik ipuçlarını kullanarak farklı renklerdeki çiçekleri birbirlerinden ayırt edebildiğini göstermişlerdir. *Hyles lineata* ve *Hyles gallii* türü güvelerdeki benzer sonuçlar bu türlerin de gece koşullarında renkli görebiliyor olabilecekleri olasılığını kuvvetlendirmektedir.

Renkli görme fonksiyonu, birden fazla fotoreseptör tipine sahip hayvanlar tarafından daha başarılı bir şekilde gerçekleştirilmektedir. Örneğin yalnızca tek bir fotoreseptör tipine sahip renk körü bir hayvan söz konusu olduğunda, spektral kompozisyonu çok farklı olsa da bulunduğu zemin ile aynı parlaklığa sahip olan bir obje çok iyi bir şekilde kamufle olacaktır. İki fotoreseptör tipi bulunduğunda ise aynı obje görünmeden kalabilmek için her iki reseptörde de aynı etkiyi yapmak zorundadır ama bunun olma olasılığı çok düşüktür.

Trikromatik bir insanda olduğu gibi bal arısı da trikromatik bir renkli görme sistemine sahiptir ancak arıların, keza pek çok diğer böceğin, duyarlı oldukları spektrum bölgesi insana göre 100 nm kadar UV bölgesine doğru kaymıştır (Menzel ve Backhaus, 1991). Böylelikle de hemen hemen tüm böcekler UV ışığa karşı bir duyarlılık kazanmışlardır. Ultraviyole ışınları doğal objelerden farklı şekilde yansıtıldığı için böcek gözünde insan gözünün göremediği gizli modeller oluştururlar. Böylece bize tamamen aynı renkte görülen çiçeklerin polenleri ve nektarları UV yansıması sonucunda ayrı renklerde fark edilebilirler. Böcek kanatları veya diğer hayvanların vücutları üzerinde bu ve buna benzer yansımalar beslenme, kur yapma ve avın tanınması gibi davranışlarda önemlidir.

Çiçekli bitkiler ve bunların tozlaştırıcısı olan organizmalar arasındaki ekolojik etkileşimler her iki tarafın özelliklerinin gelişimine katkıda bulunan uzun bir birlikte evrim (coevolution) sonucu ortaya çıkmıştır. Örneğin hymenopteran böceklerin renkli görme sistemlerinin ve çiçeklerin spektral yansımalarının incelenmesi arıların fotoreseptörlerinin bu çiçekleri optimal düzeyde tanıyıp ayırt edebilmelerine olanak sağlayacak şekilde olduğunu göstermektedir (Chittka ve Menzel, 1992; Menzel ve Shmida, 1993). Bazı Hymenopter parazitoidlerinin konak kelebeklerinin pupalarını tespitlerinde spektral özellikleri kullandıkları tespit edilmiştir. Örneğin *Pimpla turionellae* yumurtalarını bırakacağı *Galleria mellonella* pupalarınının yerini belirlemede akromatik ipuçlarını kullanmaktadır (Fischer vd. 2004).

Böcekler arasında en fazla sayıda farklı fotoreseptörlere sahip lepidopteran böcekler için de benzer bir koevolusyonal süreç ileri sürmek yanlış olmaz. Örneğin *Papilio xuthus* gibi bazı lepidopterler 5 farklı tip fotoreseptöre sahiptir (Arikawa vd. 1987). Bu nedenle de bu böceklerin pentakromatik renkli görme kapasiteleri trikromatik olan bal arısı ve hatta insandan bile üstündür. Kelebekler ve güvelerin çiçekler ile olan ilişkileri sadece beslenme ile ilgili değildir. Dişi kelebek ve güveler çiçekleri ovipozisyon için de kullanmaktadırlar (Kelber, 2002). Renkli görme kelebeklerde tür içi ve türler arası etkileşimlerin de önemli bir bileşenidir (Weiss, 1997). Kelebeklerin algılayabildikleri UV'den kırmızıya kadar uzanan spektrum hayvanlar âleminde bilinen en geniş olandır. Lepidoptera takımı içinde pek çok tür UV, mavi ve yeşil fotoreseptörlerine sahiptir (Stavenga ve Arikawa, 2006). Hymenopterlerde çok az sayıda tür kırmızı fotoreseptörüne sahip iken kırmızı fotoreseptörleri Lepidoperlerde çok daha fazla yaygındır (Briscoe ve Chittka, 2001). Bu nedenle çoğu böcek kırmızı körü iken kelebekler ve güveler kırmızı dalga boylarını da algılayabilmektedirler.

Briscoe ve Chittka (2001) bir bilgisayar analizi kullanarak bu grup içinde kırmızı fotoreseptörlerinin en az 4 kez bağımsız olarak evrimleştiğini tespit etmişlerdir. Çalışmaya aynı zamanda habitat ve beslenme özelleşmeleri ile ilgili davranışsal veriler de katılarak gözlenen kırmızı fotoreseptörleri arasında olası bir ilişki aranmıştır. Sonuçlardan ilk göze çarpan durum bir türün kırmızı fotoreseptörüne sahip olması için diurnal bir yaşam tarzına sahip olmasının gerekmiyor olmasıdır. Örneğin, diurnal bir güve türü olan *Macroglossum stellatarum* kırmızı fotoreseptörüne sahip değilken

nokturnal bir tür olan *Spodoptera exempta*'da kırmızı fotoreseptörleri vardır (Pelzer ve Langer, 1990). Tamamıyla diurnal türler içeren Nymphalidae'de ise kırmızı fotoreseptörleri muhtemelen birkaç kez ortadan kalmıştır.

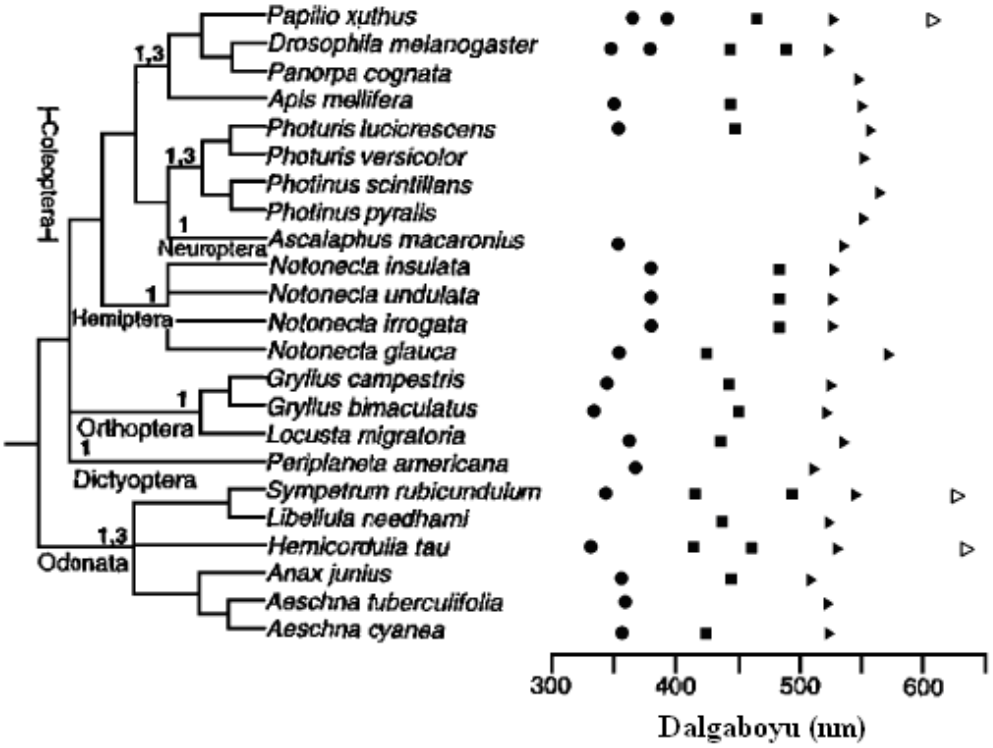
Renkli görme kelebeklerde çok farklı amaçlar için de kullanılabilmektedir. Scherer ve Kolb (1987) lahana kelebeği *P. brassicae*'nın beslenme, açık alan reaksiyonu, yumurta bırakma davranışlarının ortaya çıkmasında spektrumun farklı bölgelerinin etkilerini incelemişlerdir. *P. brassicae*'da beslenme davranışına mavi (420–500 nm) ve kırmızı (600 nm) renk uyaranları, açık alan reaksiyonuna UV uyaranlar (320–420 nm) ve yumurta bırakma davranışına da yeşil-sarı uyaranlar (520-580) neden olmaktadır.

Renkli görmenin nasıl evrimleştiğine dair detaylar muhtemelen asla bilinemeyecektir fakat en basit fonksiyonu objelerin arka planlarından ayırt edilmelerine olanak sağlamaktır (Möller, 2002). Renkleri ile objelerin tanınması muhtemelen daha sonra gelişmiş bir özelliktir.

2.7. Renkli Görmenin Böcekler Arasındaki Durumu ve Evrimi

Renkli görmenin böceklerdeki günümüz durumunu tespit etmek ve söz konusu çeşitliliğin böcek filogenisindeki dağılımını incelemek için Briscoe ve Chittka (2001) farklı böcek takımlarındaki türlerle ilgili yapılan davranışsal ya da elektrofizyolojik çalışmaları derlemişlerdir (Şekil 2.9.). Çalışılan böceklerin çoğu 530 nm'de maksimum duyarlılığı olan yeşil fotoreseptörlerine sahiptir. Pek çok türde UV fotoreseptörleri de bulunmuştur (λ_{max} 350 nm). UV fotoreseptörünün bulunmadığı kanıtlanan bir tür yoktur. Örneğin, yalnızca yeşil fotoreseptörü tespit edilen birkaç sinek türünde araştırıcılar UV ve mavi fotoreseptörlerinin de var olduğunu ancak kendilerinin bunu tespit edemediklerini belirtmişlerdir (Cronin vd. 2000). Çoğu tür mavi fotoreseptörüne de sahiptir (λ_{max} 440 nm). Diğer taraftan UV-yeşil dikromat oldukları tespit edilen türler de vardır; örneğin su bakirelerinden olan *Ascalaphus macaronius,* hamamböceği *Periplaneta americana* ve bazı karınca türleri (*Formica polyctena*, *Cataglyphis bicolor* ve *Myrmecia gulosa*). Bu türlerin yaşam şekilleri birbirlerinden oldukça farklıdır. *A.*

macarionius diurnal bir avcı, *P. americana* nokturnal bir leş yiyici ve iki Formicinae karıncasından birisi çölde yaşarken, diğeri ılıman ormanlarda yaşayan bir türdür. Bu nedenle mavi fotoreseptörünün olmayışı (kaybı) için ortak adaptif bir neden söylemek mümkün değildir. Kırmızı fotoreseptörler (λ_{max} > 565 nm) ise Odonata, Hymenoptera, Lepidoptera ve Coleoptera'da birkaç kez birbirinden bağımsız olarak türemiştir.



Şekil 2.9. Böceklerin spektral duyarlılıkları sahip oldukları kromoforların filogenetik gösterimi. Her bir türdeki her fotoreseptör tipinin maksimum duyarlılık değeri gösterilmiştir. ● UV fotoreseptörleri, ■ mavi fotoreseptörleri, ► yeşil reseptörleri ve ▷ de kırmızı fotoreseptörleri göstermektedir. 1 rakamı 11-*cis* retinal, 3 ise 11-*cis* hydroxyretinal için kullanılmıştır (Briscoe ve Chittka, 2001'den).

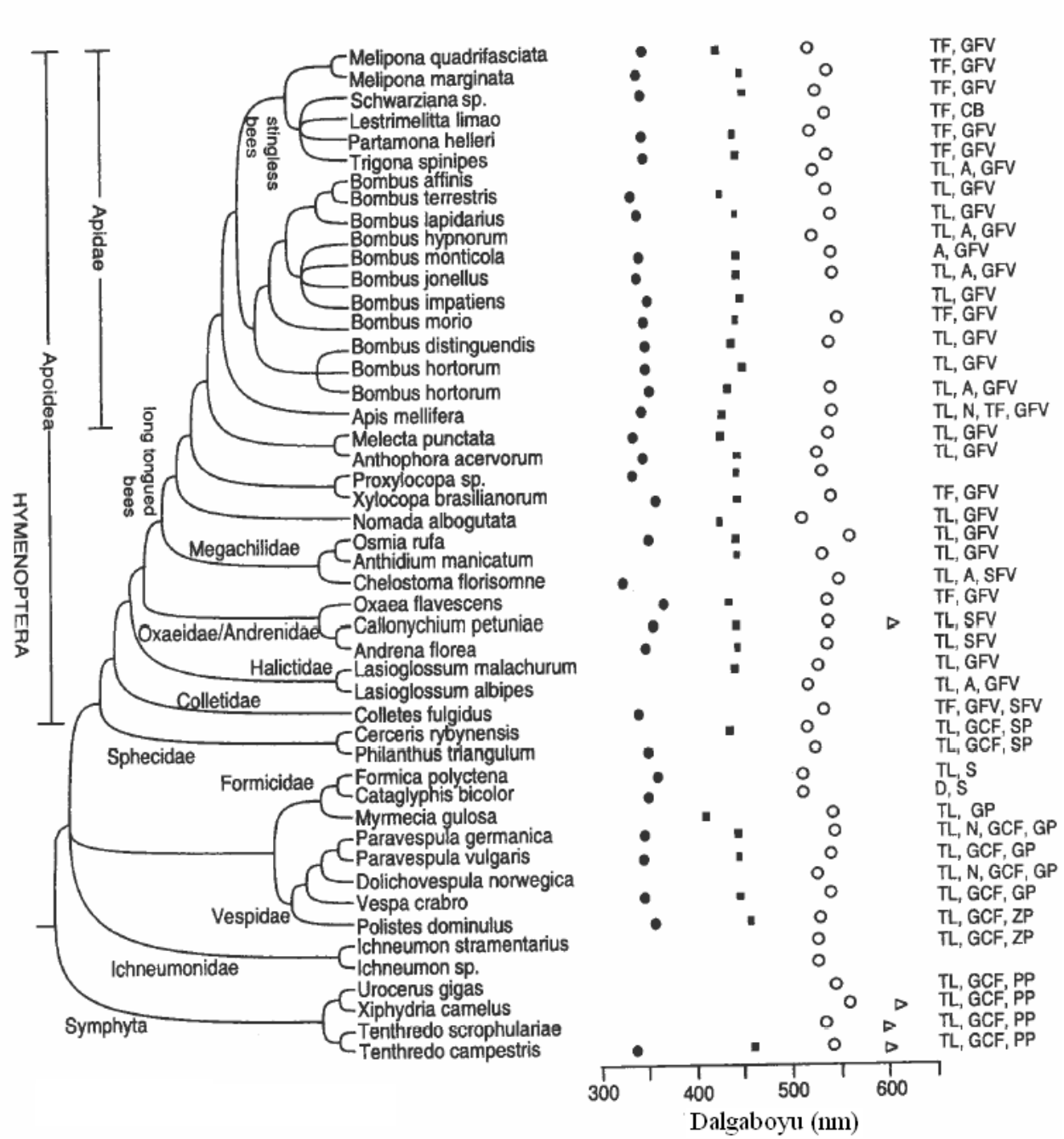
Hymenoptera ve Lepidoptera renkli görme özerlikleri en fazla çalışılmış olan iki büyük böcek takımıdır (Tablo 2.1. ve 2.2.). Petisch vd. (1992)'nin Hymenoptera ile ilgili olarak yaptıkları detaylı çalışma oldukça önemlidir çünkü çalışmaya dâhil edilen türler çok farklı habitatlarda yaşayan ve farklı yaşam şekilleri ve beslenme alışkanlıkları olan türlerdir. Ancak, buna rağmen türlerin spektral duyarlılıkları arasında çok az bir değişiklik olması şaşırtıcıdır. Peitsch vd. (1992), 43 farklı Hymenoptera türünün fotoreseptör hücrelerinin spektral duyarlılık fonksiyonlarını hızlı spektral tarama metodu (fast spectral scan method) kullanarak hücresel düzeyde incelemişler ve elde

ettikleri sonuçlara göre de bu türlerin renkli görme sistemleri hakkında bir öngörüde bulunmuşlardır. Test edilen 43 türün 26'sında UV, mavi ve yeşil trikromatik bir renkli görme sistemi tespit edilmiştir. 7 türde ise sadece mavi ve yeşil fotoreseptörleri, yine 7 türde ise sadece yeşil fotoreseptörleri bulunmuştur. UV fotoreseptörlerinin kaydedilmesi zor olduğu için 15 türde bu reseptör tipine rastlanmamıştır. Bununla birlikte bu 15 türün sahip olduğu mavi ve yeşil fotoreseptörlerinin UV bölgede ikincil bir duyarlılık piklerinin olduğu da belirlenmiştir. Test edilen 4 türde ise maksimum duyarlılığı 600 nm civarında olan bir kırmızı fotoreseptörü tespit edilmiştir. Peitsch vd. (1992)'nin bu çalışmasına hiçbir karınca türü dahil edilmemiştir.

Kırmızı fotoreseptörleri üç Symphyta türünde (*Xiphydria camelus, Tenthredo scrophulariare, T. campestris)* ve bir andrenid arıda (*Callonychium petuniae*) tespit edilebilmiştir. Bitki paraziti olan bu üç Symphyta türünün bile yaşam şekilleri arasında farklılıklar söz konusudur. *Tenthredo* spp. yumurtalarını yapraklar üzerine bırakırken *X. camelus* odun oyucu bir arı türüdür. *C. petuniae* ise mor renkli *Petunia* çiçeklerini ziyaret eden soliter bir arıdır (Wittmann vd. 1990). Elektrofizyolojik çalışmalarla doğrulanamamasına rağmen (Labhart, 1986) davranışsal olarak kırmızı fotoreseptörü varlığı ileri sürülen diğer bir Hymenoptera türü de çöl karıncası *Cataglyphis bicolor*'dır (Kretz, 1979). Bu türler arasında kırmızı fotoreseptörünün evrimine yol açacak ortak bir selektif baskı tanımlamak oldukça güçtür.

Hymenoptera takımı içinde UV-mavi-yeşil trikromat olan türler arasında bal arıları ve yaban arıları gibi besinlerini çiçeklerden sağlayan türler bulunmaktadır. Bu türler belli bir çiçek ya da çiçek grubuna özelleşmemişlerdir. Ancak, *C. petuniae, Andrena florea, Lasioglossum* spp., *Colletes fulgidus* gibi bazı çiçeklere özelleşme gösteren trikromatlar da vardır. Diğer taraftan, birer avcı olan *Vespa crabro* ve *Philanthus triangulum* da trikromattır. Bu türlerin yuva tipleri de birbirlerinden farklıdır. Örneğin pek çok yabanarısı yerde yuva yaparken bal arıları ağaçlarda, *Partamona helleri* ise termit yuvalarında yuvalanmaktadırlar. Bu türlerin hepsi esas olarak diurnal türlerdir ancak bazıları gece de besin aramaktadır [*A. mellifera* (Warrant vd. 1996) ve *V. crabro* (Williams, 1985)]. Bazı türler zorunlu alpin türler olup (örn. *Bombus monticola*) UV bakımından zengin ortamlarda bulunurlarken bazı iğnesiz arılar da UV bakımından fakir yoğun ormanlık alanlarda besin ararlar (Endler, 1993). Sonuç

olarak, Hymenoptera takımı içerisinde çok çeşitli görsel-ekolojik koşullara rağmen pek çok türün fotoreseptörleri arasında çok az farklılık vardır (Şekil 2.10.) (Briscoe ve Chittka, 2001).



Şekil 2.10. Hymenoptera takımında spektral duyarlılıkların filogenetik ağacı ve görmenin önemli olduğu ekolojik özelleşmeler. Her bir tür için bilinen reseptör tiplerinin maksimum duyarlılıkları verilmiştir. Işık özelliğine göre habitat ya da aktivite zamanı: A- alpin tür, D- çölde yaşayan tür, N- nokturnal aktivite (Diğer tüm türler diurnaldir); TF-tropikal orman; TL- ılıman düz, ovalık arazi. Besin özelleşmeleri: GFV- genel olarak tüm çiçekleri ziyaret edenler; SFV- bazı çiçeklere özelleşenler; GCE- genel karbohidrat kaynakları ile beslenenler (çiçekler, meyveler, bitki özsuları ve balözü); GP- genel predatörler; SP- özelleşmiş predatörler; CB- kleptobiotik türler; S-leş yiyiciler; PP- bitki parazitleri; ZZ-hayvan parazitleri. ● UV reseptörleri, ■ mavi reseptörleri, ► yeşil reseptörleri ve ▷ de kırmızı reseptörleri göstermektedir (Chittka ve Wells, 2004'den).

Tablo 2.1. Bazı Hymenoptera üyelerinde elektroretinogram ve hücre içi kayıtlar ile belirlenmiş λ_{max} değerleri. **ERG**; elektroretinogram, **IntcCell**; hücre içi kayıt (Briscoe ve Chittka 2001'den derlenmiştir).

Taxon	λ_{max} değerleri (nm)	Metot
Melipona quadrifasciata	356, 428, 520	IntCell
Bombus terrestris	328, 428, 536	IntCell
Bombus distinguensis	350, 440, 540	ERG
Apis mellifera	344, 436, 544	IntCell
Lasioglossum malachurum	442, 528	IntCell
Formica polyctena	360, 510	ERG
Myrmecia gulosa	412, 540	IntCell
Tenthredo campestris	328, 464, 540, 596	IntCell
Callonychium petuniae	360, 404, 536,600	Intcell

Tablo 2.2. Bazı böcek ordolarında çalışılan türlerin renk duyarlılıkları (Briscoe ve Chittka, 2001'den derlenmiştir).

ORDO	*Çalışılan Türler*	Duyarlılıkları
Odonata	*Aeschna tuberculifolia*	UV, yeşil dikromat
	Libellula neeshami	mavi, yeşil dikromat
	Sympetrum rubicundulum	UV, mavi, yeşil, kırmızı tetrakromat
	Hemicordulia tau	UV, mavi, yeşil, kırmızı tetrakromat
Dictyoptera	*Periplaneta americana*	UV, yeşil dikromat
Orthoptera	Çalışılan türler	UV, mavi, yeşil trikromat
Hemiptera	Çalışılan türler	UV, mavi, yeşil trikromat
Neuroptera	*Ascalaphus macaronius*	UV, yeşil dikromat
Coleoptera	*Photinus pyralis, P. scintillans* ve *P. versicolor*	yeşil monokromat
	Coccinella septempunctata	mavi, yeşil dikromat
	Photuris lucicrescens	UV, mavi, yeşil trikromat
	Carabus nemoralis ve C. auratus	UV, mavi, yeşil, kırmızı tetrakromat
Diptera	*Dimeocoenia spinosa, Toxomerus marginatus, Allograpta obliqua, Eeristalis arbustorum, Syrphus sp. ve Chlorops sp*	mavi monokromat
	Bibio marci	yeşil monokromat
	Haemotopata sp	UV, mavi dikromat
	Calliphora eryhrocephla	UV, mavi, yeşil trikromat
	Eristalis tenax	
	Drosophila melanogaster	
	Musca domestica	
Lepidoptera	Çoğu tür	UV, mavi, yeşil, kırmızı tetrakromat

2.8. Böceklerde Renkli Görme Deneyleri

Renkli görme bir hayvanın birbirlerinden farklı spektral yansımaya ya da emisyona sahip objeleri tespit etmesini ve tanımasını sağlayan ve ışık şiddetinden bağımsız olarak iş gören nöral bir stratejidir (Menzel ve Backhaus, 1991). Günümüzdeki bilgilere göre pek çok böcek için renkli görme olağan dışı bir duysal kapasite değildir. Kaldı ki bazı türlerdeki potansiyel tetra- ya da pentakromatik renkli görme sistemleri primatlardakinden bile daha üstün ve kompleks bir özelliktir.

Farklı fotoreseptör tiplerinin bulunuşu renkli görmenin var olduğunu gösteren kesin bir kanıt değildir. Çünkü spektral girdiler spesifik davranışların kontrolünde de kullanılabilmektedir. Böcekler genellikle belli bir dalga boyu bölgesine belli bir davranış şekli, başka bir dalga boyu bölgesine de değişik bir davranış şekli ile yanıt verirler. Böylesi dalga boyuna özgü davranışlar büyük oranda ışığın şiddetine bağlıdır ancak spektrum boyunca kategorisel bir ayırım yapılabildiği için renkli görme özelliklerini de içerebilirler (Menzel ve Backhaus, 1991). Renkli görme için ön koşul aynı ışık şiddetine sahip iki uyaran arasında sadece renk özelliklerine göre ayırım yapabilmektir. Eğer bir davranış uyaranların kromatik özelliklerinin ayırımını içermiyor ise genellikle uyaranların şiddetlerine ya da şiddet kontrastlarına bağlıdır ve bazen çok dar bir spektral alanda gerçekleşmektedir. Bu nedenle ışık uyaranlarına bağlı olarak yönlendirilen 3 tip görsel davranış ayırt etmek mümkündür; ***i) renkli görme (colour vision)*** ya da ***gerçek renkli görme*** (***true colour vision***)***, ii) dalga boyu seçici davranış*** (***wavelenght selective behaviour***) ve ***iii) akromatik görme (achromatic vision).*** Bu üç davranış şekli ile ilgili en detaylı bilgiler bal arısından gelmektedir. Bal arılarında hem potansiyel besin kaynaklarında ve yakınında hem de yuva girişindeki oriyentasyonda renkli görme çok iyi tanımlanmıştır (Menzel, 1979). Beslenme alanlarından uzak konumlanmış çevresel objeler de renk içeriklerine göre algılanabilirler ancak konu ile ilgili deneysel veriler yetersizdir (Cheng vd. 1987).

Renkli görme ya da ***gerçek renkli görme*** (***true colour vision***) ışık uyaranlarını, şiddetlerinden bağımsız olarak, yalnızca spektral özelliklerindeki farklılıklara göre ayırt edebilme yeteneği olarak tanımlanmaktadır (Menzel, 1979). Dalga boyu seçici davranış ise fotoreseptörlerce alınan sinyaller ile spesifik bazı davranışsal yanıtların ortaya

çıktığı durumlarda söz konusu olmaktadır (Goldsmith, 1990). Örneğin, deniz anemonları UV ışığa maruz kaldıklarında tentaküllerini geri çekmekte, görünür ışığa maruz kaldıklarında ise tam aksi davranışı yapmaktadırlar (Menzel, 1979). Bu davranış öğrenme ile değiştirilebilir bir davranış değildir. Arılardaki fototaksi de dalga boyu seçici bir davranıştır. Arılar yuvalarını ya da beslendikleri bir çiçeği terk ederlerken ya da kendileri için tehlikeli olarak algıladıkları bir durumdan kaçarlarken parlak gün ışığını ararlar (Chittka ve Wells, 2004). Bu davranış renk körüdür. Eğer arılara iki seçenek sunulursa spektral içeriğine bakmaksızın en parlak olanı tercih edeceklerdir. Arılardaki görülen bir başka dalga boyu seçici davranış ise navigasyonda güneşin kullanımı ile ilgilidir. Eğer gökyüzündeki güneşin önü kapanacak olursa bu durumda arılar güneşin o anki konumunu tahmin edebilmek için ışığın polarizasyon düzlemini kullanabilmektedirler. Arıların polarizasyon ile ilgili algılarında petek gözlerinin dorsal bölgesinde konumlanmış olan UV fotoreseptörleri iş görmektedir. Yeşil fotoreseptörleri ise arıların çiçekleri tespit etmelerinde önemlidir. Arılar çiçeklerin renklerini belirlemeden önce yeşil-kontrast aracılığıyla çiçeklerin yerlerini belirlemektedirler. Diğer bir ifade ile çiçekler tarafından uyarılan yeşil fotoreseptörlerinden gelen sinyaller ile arka plan tarafından uyarılan yeşil fotoreseptörlerinden gelen sinyalleri karşılaştırmaktadırlar (Giurfa ve Lehrer, 2001). Yabanarılarında ise yeşil fotoreseptörü kanalı yalnızca çok küçük çiçeklerin algılanmasında kullanılmaktadır.

Bal arısında dalga boyu seçici akromatik davranışlar da tanımlanmıştır. Kaçış davranışındaki fototaksinin yanı sıra doğal açık alan yanıtı, optomotor yanıt, vertikal ızgara modelleri önünde görsel tarama davranışı ve vertikal ve horizontal ızgara modellere doğru uçuş davranışı ve polarize ışık oriyentasyonu UV ya da yeşil fotoreseptörlerinin iş gördüğü ve renkli görme tanımına uymayan davranışlardır. Renkli görme ve dalga boyu seçici davranışlar arasındaki etkileşimlerin açıklanmasında kelebekler çok iyi ve ilginç bir model oluşturmaktadır. Örneğin *P. brassicae* türü kelebekler maksimum duyarlıkları 360, 450, 540 ve 620 nm'ler olan dört farklı fotoreseptör tipine sahiptir. Bu türün ışık şiddetine ve bazı dalgaboylarına karşı güçlü doğuşsal tercihleri olduğu için davranışsal renkli görme deneylerinde eğitilmeleri oldukça zor olmuştur (Scherer ve Kolb, 1987). *Pieris* kelebekleri spektral uyaranlar ile ortaya çıkarılabilecek ve uyaranların spektral içerikleri ile büyük değişiklikler gösteren

davranışlar sergilemektedirler. Eğer ışık şiddeti yeterince fazla ise tüm spektral ışık kaynakları ile açık alan yanıtı oluşturulabilmektedir ancak bu davranış selektif olarak UV ışık ile ve düşük şiddetlerde ortaya çıkmaktadır. Beslenme davranışında ise 450 ve 600 nm'lerde iki pik nokta vardır. Yumurta bırakma davranışı ise tercihen 540 nm civarındaki dalga boylarında ortaya çıkmaktadır (Scherer ve Kolb, 1987).

Böcek görme sistemleri ile ilgili çok sayıdaki fizyolojik ve anatomik verilere rağmen gerçek renkli görmenin varlığı sadece davranışsal eğitim deneyleri ile gösterilebilmektedir (Kretz, 1979; Menzel, 1979; Neumeyer, 1991; Goldsmith, 1991; Kelber vd. 2003a). İntrasselüler kayıtlar, elektroretinogramlar (ERG) vb. elektrofizyolojik bazı teknikler incelenen hayvanlardaki mevcut fotoreseptör tipleri hakkında bilgi verebilir ama bu reseptörler fonksiyonel olarak iş görmüyor da olabilirler. Diğer taraftan, elektrofizyolojik yöntem uygulamalarında bazı problemlerle de karşılaşılabilmektedir. Bu yöntemlerin en önemli dezavantajı farklı denemelerde farklı sonuçlar verebiliyor olmalarıdır. Reseptör hücrelerin çok küçük olmalarından kaynaklanan ölçüm zorluğu ve yüksek hata payı da bu yöntemlerin diğer olumsuz taraflarıdır.

Bir renk ayırımı deneyinde hayvanların istenilen uyaranlara karşı eğitilmeleri için genelde izlenen yol besin ödüllü ***ilişkili öğrenme*** (***associative learning***) olarak eğitim yapmaktır (Menzel, 1979, Menzel ve Backhaus, 1991). Böylesi bir eğitim için test uyaranlarından bir tanesi pozitif olarak ele alınarak besin ile ilişkilendirilirken, negatif olarak kullanılacak uyaran besinle ilişkilendirilmeden sunulur. Hayvanlar bu şekilde pozitif ve negatif uyaranlara eğitildikten sonra ilk önce eğitimdeki koşullarda test edilirler (***kontrol testi***). Daha sonra ise çalışmanın amacına göre uyaranların şiddet ya da spektral içerikleri ile oynanarak ***kritik testler*** gerçekleştirilir. Eğer denek hayvanlar ışık şiddetlerindeki değişimlere rağmen eğitilmiş oldukları renk uyaranlarını öğrenip ayırt edebiliyorlarsa bu durumda gerçek renkli görme sistemine sahip oldukları sonucuna varılır. Eğitim aşaması içeren deneylerden başka hayvanların ışık uyaranlarına karşı doğuşsal tercihlerinin belirlendiği çalışmalar da yapılmıştır (Giurfa vd. 1995; Lunau ve Maier, 1995; Weiss, 1997; Gumbert, 2000). Doğada ilk kez besin uçuşuna çıkan bal arıları ve eşek arılarının ilk çiçek tercihlerinde doğuşsal tercihlerinin ön plana

çıktığı bilinmektedir (Giurfa vd. 1995; Lunau ve Maier, 1995). Her iki arıda da dalga boyuna bağlı renk seçiminde 400–420 ve 510–520 nm'lerde iki pik tespit edilmiştir. Arıların bu spontan tercihleri aynı zamanda en hızlı öğrenilen renklere karşılık gelmektedir (Giurfa vd. 1995). Gumbert (2000) de eşek arılarının 406 nm'lik uyaranı spontan olarak 411, 438 ve 480 nm'lere tercih ettiklerini tespit etmiştir.

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

2.8.1. Hayvanların renkli görmeye sahip olduklarını nasıl belirleyebiliriz?

Bu soru yalnızca davranışsal deneyler ile yanıtlanabilir. Fizyolojik deneyler bir hayvanın sahip olduğu fotoreseptör tipleri hakkında bilgi verebilir. Benzer şekilde görme sistemin çeşitli kısımlarındaki sinir fibrillerinden elde edilen elektriksel kayıtlar farklı şiddet ve dalga boylarındaki ışıklardan nasıl etkilendiklerini gösterebilirler. Ancak, böylesi veriler sadece bir hayvanın teoride renkli görme için gerekli fizyolojik mekanizmalara sahip olduğunu kanıtlar. Bu mekanizmaların renkli görme için gerçekten kullanılıp kullanılmadıkları ise davranışsal olarak test edilmelidir (Kretz, 1979; Menzel, 1979; Neumeyer, 1991; Goldsmith, 1991; Kelber vd. 2003a).

Böylesi davranış deneylerini yürütmek için denek hayvan kullanılan görme uyaranına bir ya da başka bir şekilde yanıt veriyor olmalıdır ki, verilen bu yanıt da ya doğuşsal (*innate*) ya da öğrenilerek elde edilmiş olmalıdır. Renkli görme çalışmalarında, hem doğuşsal özellikleri hem de çeşitli eğitim prosedürlerini içeren çok çeşitli davranış deneyleri gerçekleştirilmiştir. Gerçekleştirilen tüm bu deneylerdeki ortak problem hayvanın parlaklık farklılıklarına değil de sadece dalga boylarındaki farklılıklara yanıt verdiğinin kesinliğe kavuşturulmasıdır. Renk körü olan bir hayvanı ele alalım. Renk körü olmasına rağmen bu hayvan sahip olduğu fotoreseptörler ile 500 nm ve 540 nm'lik iki uyaran arasında bir ayırım yapabilir. Çünkü 500 nm'lik uyaranın

fotoreseptörler üzerindeki etkisi çok daha fazladır ve buna bağlı olarak da daha parlak görülür. Bu durumda renkli görmenin gösterilmesi için spektral olarak farklı iki uyaranın, nispi parlaklıkları dikkate alınmaksızın, birbirlerinden ayırt edilebildiklerinin gösterilmesi gereklidir.

Davranışsal deneylerde görülen diğer bir problem de şudur; eğer hayvan uyaranlar arasında bir ayırım gerçekleştiremiyor ise mutlaka renk körü olduğu söylenememektedir. Örneğin şu olasılık her zaman vardır; denek hayvan uyaranları birbirlerinden ayırt edebiliyor olsa da birtakım nedenlerden dolayı bunu o anki koşullarda yapamıyor olabilir. Örneğin test prosedürü hayvanı yeterli derecede motive edecek şekilde düzenlenmemiştir ya da öyle dizayn edilmiştir ki hayvan uyaranların konuyla ilişkili özelliklerine ilgi duymamaktadır. Bu nedenle, bir hayvanın renkli görebildiğini gösterebilsek de renk körü olduğunu kesin olarak kanıtlamak zor olabilmektedir.

Şiddete bağlı ya da akromatik ipuçlarının saf dışı bırakılıp renkli görmenin test edilmesinde birkaç deneysel metot kullanılabilir. Örneğin denek hayvanların eşit şiddetteki iki ışık uyaranı arasında ayırım yapması istenir. Bu amaçla hayvanlar birisi besin ile ilişkili (ödüllü) diğeri ise ilişkisiz (ödülsüz) iki renk kullanılarak eğitilir. Testlerde ise ışıkların şiddetleri değiştirilir (ya eğitimde ödüllendirilen ışığın şiddeti düşürülür ya da diğeri arttırılır). Renkli görme kullanan bir hayvan eğitimde öğrenmiş olduğu dalga boyunu seçmeye testlerde de devam ederken şiddetle ilişkili (akromatik görme) bir ipucunu kullanan bir hayvan seçim davranışını değiştirir (Kelber vd. 2003a). İkinci bir metot ise von Frich (1914) tarafından bal arılarının renkli görme yeteneklerinin test edilmesinde kullanılmıştır. Bu metotta da hayvanlar besin kaynağını bir renk ile ilişkilendirilmeleri sağlanarak eğitilirler. Ancak bu kez ödülsüz olarak tek bir renk yerine çok sayıda gri tonu kullanılır. Ve bu tonlardan bir tanesinin hayvanlara test edilen dalga boyundaki ışık ile aynı parlaklıkta görüldüğü varsayılır. Eğer hayvanlar eğitim rengini grinin tüm tonlarında ayırt edebiliyorlar ise renkli görebildikleri varsayılır.

Renkli görmenin böceklerde ilk kez von Frisch (1914) tarafından bal arısında gösterilmesinden bu yana pek çok böcek grubunda da renkli görme, renk öğrenme ve ayırım, renk değişmezliği, fotoreseptör tipleri vb. ile ilgili çalışmalar yapılmıştır (kaynaklar için bkz. Briscoe ve Chittka, 2001; Kelber vd. 2003a). Elde edilen verilere göre, böceklerde bulunan ve λ_{max} değerleri yaklaşık olarak 350, 440, 53 ve 600 nm'lerde olan dört farklı fotoreseptör tipinin duyarlılıkları 300 – 720 nm arasındaki potansiyel görsel alanı kapsayacak şekildedir. Diğer taraftan, davranışsal veriler genellikle trikromatik olan türlerden elde edilmiştir ve renk değişmezliği, renk kontrastı gibi daha ileri düzeydeki konular ayrıntılı olarak daha çok bal arılarında incelenmiştir. Bu yüzden de konu ile ilgili günümüz bilgilerinin çoğu balarısı ile yapılan çalışmalardan kaynaklanmaktadır.

Bal arısı gibi beslenme amacıyla çiçekli bitkilerle yakın ilişkili böceklerde çiçek renkleri ile böceklerin renkli görme sistemleri arasında çok yakın ilişki vardır. Doğadaki pek çok çiçek arıların sahip oldukları fotoreseptör tiplerince maksimum oranda algılanabilecek spektral yansımaya (spectral reflection) sahiptir. Diğer bir ifade ile de bal arılarının renkli görme sistemleri doğadaki çiçek renklerini maksimum düzeyde kodlayacak şekilde gelişmiştir (Menzel, 1985; Chittka vd. 1993). Dolayısı ile çiçekli bitkilerin renklenmelerinde işleyen selektif baskı çiçek renklerinin başta arılar olmak üzere polinatör hayvanların renkli görme kapasitelerince en uygun şekilde tanınabilecek şekilde evrimleşmesine neden olmuştur.

Renkli görme ile ilgili önemli olan konulardan bir tanesi hayvanların renkleri doğada farklı spektral içeriğe sahip aydınlanma koşulları altında nasıl görebildikleri sorusunun yanıtlanmasıdır. Gün içinde yaşanan bu spektral değişimler objelerden ve/veya yüzeylerden yansıyan ışığın spektral içeriğinde de büyük değişimlere neden olabilmektedir (Werner vd. 1988). İnsan gözü meydana gelen bu değişimle baş edebilmektedir. Diğer bir ifade ile insan sarı bir renk uyaranını beyaz ışık altında da mavi ışık altında da tanıyıp ayırt edebilmektedir. ***Renk değişmezliği (colour constancy)*** olarak adlandırılan bu bu duysal kapasitenin bal arıları (Werner vd. 1988) ve kelebekler (Kinoshita ve Arikawa, 2000; Balkenius ve Kelber, 2004) tarafından da kullanıldığı tespit edilmiştir. Kinoshita ve Arikawa (2000) sarı ve kırmızı renge eğitilen *Papilio*

xuthus kelebeklerinin hem beyaz ışık altında hem de farklı illuminasyon koşullarında uyaranların seçimi konusunda benzer davrandığını göstermişlerdir. Benzer şekilde *Macroglossum stellatarum* türü kelebekler de bu kapasiteye sahiptirler (Balkenius ve Kelber, 2004). *M. stellatarum* diurnal bir türdür, ancak Balkenius ve Kelber bu özelliğin sadece diurnal olan türlerde değil aynı zamanda *Dielephia elpenor* gibi nokturnal türlerde de var olduğunu göstermişlerdir.

Karıncaların spektral özellikleri ile ilgili olarak günümüze kadar yapılan az sayıdaki çalışma arasında elektrofizyolojik olanların yanı sıra (Marak ve Wolken, 1965; Menzel, 1972; Martinoya vd. 1975; Herrling, 1976; Lieke, 1981) davranışsal renk ayırımı çalışmaları (Tsuneki, 1953; Kiepenhauer, 1968; Wehner ve Toggweiler, 1972; Kretz, 1979; Çamlıtepe vd. 2006) da vardır ve aynı tür üzerinde yapılan farklı tipteki çalışmaların sonuçları birbirlerini destekler niteliktedir (Tablo 1.1.).

2.9. Kırmızı Bölge Duyarlılığı

Böceklerin renkli görme yetenekleri ile ilgili en dikkat çeken noktalardan bir tanesi de uzun dalga boyu (λ >550) duyarlılıklarıdır. Farklı böcek takımları arasında UV, yeşil ve daha az sayıda da olsa mavi fotoreseptörleri yaygın olarak görülse de kelebekler ve bazı Odonata ve Coleoptera türleri dışındaki pek çok böceğin kırmızı ışığa karşı duyarsız oldukları bilinmektedir (Briscoe ve Chittka, 2001).

Diğer fotoreseptör tiplerinde olduğu gibi kırmızı fotoreseptörlerin varlığı da çeşitli yöntemlerle gösterilebilir. Elektrofizyolojik ölçümler, elektroretinogramlar (ERG), hücre içi kayıtlar vb. bir organizmada var olan uzun dalga boyu (kırmızı) duyarlılığını ortaya çıkarılabilir ancak bu duyarlılığın gerçek renkli görmede kullanılıp kullanılamadığı davranışsal olarak gösterilmelidir.

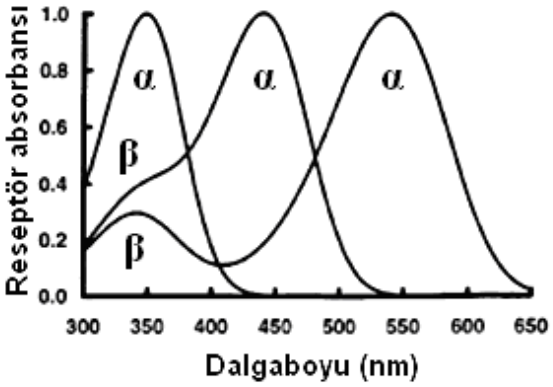
Tüm böceklerin ataları muhtemelen maksimum duyarlılıkları sırasıyla 350, 440 ve 520 nm olan UV, mavi ve yeşil fotoreseptörlerine sahiptiler (Briscoe ve Chittka, 2001). Ancak, bazı böcek takımlarının günümüz temsilcileri λ_{max} değeri 520 nm'den büyük uzun dalga boyu reseptörlerine (L-reseptörleri) sahiptirler. Örneğin pek çok

kelebek için bu değer 600–630 nm arasındadır (Stavenga ve Arikawa, 2006). Bazı Coleoptera ve Odonata üyelerinin de benzer L-reseptörleri vardır.

Spektrumun belli bir bölgesindeki renkleri birbirlerinden ayırt edebilmek için görsel sistemlerin o bölgedeki dalga boylarına duyarlı birden çok sayıda fotoreseptör tipine sahip olmaları gerekmektedir. Eğer beyine sadece tek bir fotoreseptör tipi sinyal gönderir ise bu durumda beyin iki farklı spektral kaynağı birbirinden ayırt edemez. Bu nedenle renklerin, şiddetten bağımsız olarak ayırt edilmeleri iki ayrı fotoreseptörün spektral duyarlılıkların çakıştığı dalga boyu aralığında mümkün olmaktadır. Ancak bir hayvan kırmızı fotoreseptörüne sahip olmasa da spektrumun uzun dalga boyu kısmında bir duyarlılık gösterebilir. Bu duyarlılık gerçek renkli görme tanımından uzaktır. Çünkü kırmızı fotoreseptörü olmadan sağlanan bu duyarlılığın temelinde sadece akromatik ipuçlarının algılanması yatmaktadır. Örneğin bal arılarının, kırmızı fotoreseptörüne sahip olmasalar da spektrumun uzun dalga boyu bölgesine (λ>550) duyarlı oldukları gösterilmiştir (Chittka ve Waser, 1997).

Bal arıları maksimum duyarlılıkları 344 nm (S veya UV reseptörü), 436 nm (M ya da mavi reseptörü) ve 544 nm (L ya da yeşil reseptörü) olan üç tip fotoreseptöre sahiptirler (Menzel, 1979). Bal arısı spektral ayırım fonksiyonu ölçülen ilk böcektir (Helversen, 1972, Chittka, 1992). Fonksiyon değeri kısa dalga boyunda 350 nm'de, uzun dalga boyunda ise 550 nm'de sıfıra ulaşmaktadır. Ancak, L-reseptörünün (yeşil reseptörü) duyarlılık eğrisinin kuyruğu 650 nm'ye kadar ulaştığı için (Şekil 2.11.) kırmızı bölgede de bu fotoreseptörden kaynaklı bir duyarlılıktan söz etmek mümkündür. Fakat spektral ayırım fonksiyonunda gösterildiği gibi, arının dalga boyları arasında ayırım yapabilmesi yalnızca 350 ve 550 nm'ler arasında mümkün olmaktadır. Bu nedenle, yeşilden kırmızıya kadar olan dalga boyları eşit şiddete sahip olacak şekilde ayarlandıklarında arılar tarafından ayırt edilmeleri mümkün değildir. Arının spektral duyarlılığı ile ilgili olarak bu nokta önemlidir. Çünkü arıların L reseptörlerinin spektral duyarlılıkları 550 nm'den sonra hızlı bir şekilde azaldığından bu değerden daha uzun dalga boylarının arı tarafından algılanabilmesi için dalga boyu attrıkça uyaranın şiddetinin de arttırılması gereklidir. Eğer 550 nm'den daha büyük dalga boyuna sahip ışık uyaranlarının fiziksel şiddetleri sabit tutulursa bu durumda uyaranların arının renk

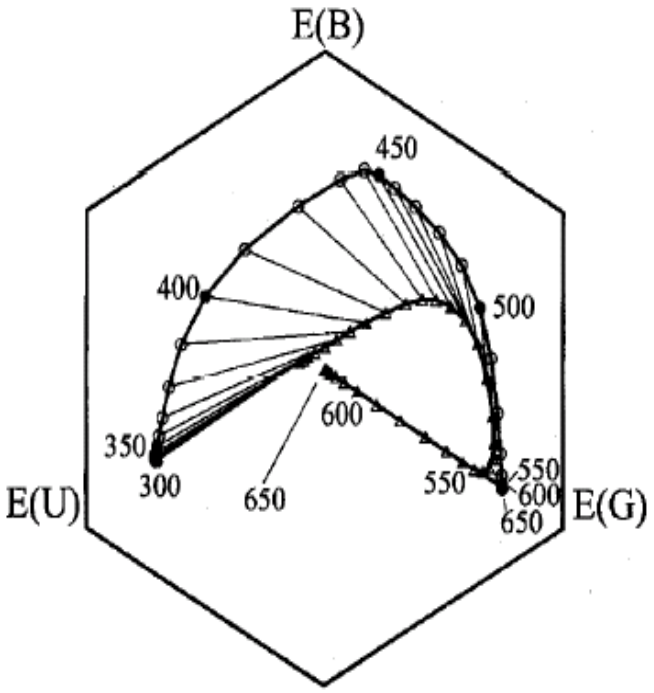
sahasındaki (colour space) açısal konumu değişmeyecek, aksine 650 nm'den sonra artan bir şekilde daha loş olarak algılanacaktır. Arıların kırmızı duyarlılığı hakkında yapılan ilk çalışmalarda değişik sonuçlar elde edilmiştir. von Frisch (1914) arıları kırmızı renge eğitemediğini belirtirken Molitor (1939) bazı arı ve eşek arısı türlerinin kırmızıya eğitilebileceklerini, Kugler (1943) ise, dalga boyu belirtmemiş olsa da, yaban arılarının uzak kırmızı uyaranları öğrenebileceklerini rapor etmişlerdir. Kühn (1924) arıların duyarlılık sınırının 650 nm olduğunu belirlemiş ve bu değeri göz önüne alarak kırmızıyı görebildiklerini ileri sürmüştür. Daumer (1956) ve Frisch (1967) ise aynı duyarlılık sınırları içerisinde arıların sadece oranj renkleri görebildiklerini ileri sürmüşlerdir. Daumer (1956) arıları 530, 580 ve 616 nm'lik uyaranları ayırt etme yönünde eğitebildiğini rapor etmiştir.



Şekil 2.11. *Apis mellifera*'da spektral duyarlılık. 340 nm'de görülen ve üç fotoreseptör tipinin *cis*- band kromoforlarının absorbanslarından kaynaklanan sekonder piklere (β-band) dikkat ediniz. Asıl absorpsiyon pikler α-band olarak isimlendirilmektedir. β-bandın kısa dalga boyu fotoreseptörünün relatif spektral duyarlılığı üzerine çok az etkisi varken orta ve uzun dalga boyuna duyarlı fotoreseptörlerin duyarlılıklarındaki etkisi daha belirgindir (Dyer, 1999'dan).

Bir hayvanın renk sahası (colour space) bize spektral ayırım fonksiyonu hakkında da bilgi verir. Bir hayvanın renk sahası iki renk tarafından üretilen noktalar arasındaki mesafeyi hayvanın bu renkleri ne derece ayırtettiği ile ilişkili renk algısının bir temsili durumudur. Chittka (1992) bal arıları için ***hekzagonal bir renk sahası*** (***hexagonal colour space***) oluşturmuştur (Şekil 2.12.). Şekil 2.12.'den de görülebileceği gibi 300 ile 650 nm'ler arasındaki monokromatik ışıklar 10 nm'lik aralarla gösterilmişlerdir. Birbirine komşu noktalar arasındaki mesafeler göz önüne alınmak

suretiyle aralarında 10 nm'lik bir uzaklık olan dalga boyu çiftlerinin arı tarafından ne kadar doğruluk ile ayırt edilebileceği öngörülebilir. Çözünürlük, yani ayırım gücü 400-500 nm arasında iyi iken 500 nm'den sonra noktalar arasındaki mesafe gitgide daha azalmaktadır ve 550 nm'den daha büyük dalga boyları aslında tek bir noktaya karşılık gelmektedirler. **İşte bu nedenle arıların kırmızı bölgedeki monokromatik ışık uyaranlarını şiddetten bağımsız olarak birbirlerinden ayırt etmeleri mümkün olmamaktadır.**



Şekil 2.12. Bal arısı *Apis mellifera*'nın hekzagonal renk sahası. E(U); UV fotoreseptörünü, E(B); mavi fotoreseptörünü ve E(G); yeşil fotoreseptörünü temsil etmektedir. Daire ve üçgen sembolleri 10'ar nm aralıklarla monokromatik ışık uyaranlarının yerlerini, içi dolu simgeler ise 50 nm'lik aralıktaki uyaranları göstermektedir. Monokromatik ışık uyaranlarının aralarındaki uzaklık bu uyaranların arılar tarafından ne kadar hassaslıkta ayırt edilebileceğini göstermektedir. 550 nm'den sonraki dalga boyları tek bir noktaya düştüğü için bu dalga boyundan sonraki monoktomatik ışık uyaranları arasında bir ayırım yapılamamaktadır (Chittka ve Waser, 1997'den).

Belli bir dalga boyu aralığındaki renkleri ayırt edebilmek için görme sistemlerinin o dalga boylarına karşı duyarlı birden daha fazla sayıda fotoreseptör tipine sahip olmaları gereklidir. Bu nedenle, renklerin şiddetten bağımsız olarak ayırt edilebilmeleri iki farklı fotoreseptörün spektral duyarlılıklarının çakıştığı dalga boyu aralığında mümkündür. 550 nm'den daha yüksek dalga boyuna sahip ve arıların L-

reseptörlerinin duyarlılık alanı içine giren ışık uyaranları yalnızca bu reseptörleri uyaracağından şiddetten bağımsız olarak birbirlerinden ayırt edilebilmeleri olanaksızdır.

Chittka ve Waser (1997) *Bombus impatiens* türü arıları sarı (λ_{step} 510 nm), turuncu (λ_{step} 570 nm) ve kırmızı (λ_{step} 590 nm) yansımaya sahip üç farklı karton uyaranına karşı besin ödüllü olarak eğiterek bu uyaranları birbirlerinden ayırt edip edemediklerini test etmiştir. Kartonlar dairesel olarak kesilerek yeşil bir zemin üzerine konulmuş ve farklı arılar ödüllü uyaran üzerine konulan şeker çözeltisinden beslenme yoluyla eğitilmişlerdir. Sonuçta arıların insan için kırmızı olan bu üç renk uyaranına kolaylıkla öğrenebildikleri ve her birini diğerinden ayırt edebildikleri gösterilmişse de sonuçlar Kelber ve Henique (1999)'un monokromatik ışık uyaranları kullanarak gerçekleştirdikleri benzer çalışmalarından farklı olup uyaranların yansıma (reflectance) özelliklerine göre öğrenilip ayırt edilmesi söz konusudur.

Doğada çiçekler monokromatik özellikte bir ışık yansıtmamaktadır (Chittka ve Waser, 1997). Çoğu çiçek, özellikle de insana kırmızı, portakal rengi, sarı ve beyaz renklerde görünenler adım fonksiyonu (***step functions***) şeklinde yansıma özelliklerine sahiptirler. Arıların L-reseptörlerinin duyarlılıkları 650 nm'ye kadar ulaştığı için de Chitta ve Waser (1997) arıların çiçekleri yansıma özelliklerine göre ayırt edebileceklerini ile sürmüşlerdir. Çünkü böylesi (step fonksiyonuna sahip) yansıma özellikleri arının renk sahasında farklı yerlerde konumlanacağından ayırt edilebilir özellikte olacaklardır. Buna göre arılar, UV de dahil olmak üzere kısa dalga boylarında bir yansımaları olmasa da yeşil, sarı ve kırmızı renkleri yansıtan çiçekleri birbirlerinden ayırt edebilmelidirler. Örneğin kırmızı olarak sınıflandırılan pek çok çiçek arılara mavi görünecektir. Çünkü bu çiçeklerin mavi yansıması yeşil ve kırmızıya oranla çok daha güçlüdür. Bazı kırmızı renkli çiçekler ise 400 nm'den daha düşük yansımalara sahip olup arılar tarafından UV olarak algılanırlar.

Tablo 2.3. Renkli görme yetenekleri en çok çalışılan 4 böcek takımında uzun dalga boyu duyarlılığı (Briscoe ve Chittka, 2001'den düzenlenmiştir).

Böcek grubu	İncelenen türler	Spektral duyarlılık (nm)	Teknik
LEPIDOPTERA	*Papilio aegeus*	390, 450, 540, **610**	Hücre içi kayıtlar
	Papilio aegeus	**640**	Davranışsal
	Papilio xuthus	360, 390, 460, 520, **600**	Hücre içi kayıtlar, Elektroretinogram
	Graphium sarpedon	380, 460, 560, **600**	Elektroretinogram
	Pieris rapae	340, 450, 540, **600**	Hücre içi kayıtlar
	Pieris brassicae	360, 450-460, 560, **620**	Hücre içi kayıtlar Elektroretinogram
	Pieris melete	400, 480, 540, **600**	Elektroretinogram
	Argyrnome ruslana	380, 440, 560, **620**	Elektroretinogram
	Apodemia mormo	340, 450, 505, **600**	SpecPupil, MSP
	Lycaena phlaeas	400, 540 **600**	Elektroretinogram
ODONATA	*Sympetrum rubicundulum*	340, 410, 490, 540, **620**	Hücre içi kayıtlar
	Hemicordulia tau	330, 410, 460, 525, **630**	Hücre içi kayıtlar
COLEOPTERA	*Carabus nemoralis*	348, 430, 500, **620**	Elektroretinogram
	Carabus auratus	348, 430, 500, **620**	Elektroretinogram
HYMENOPTERA	*Tenthredo scrophulariae*	532, **592**	Hücre içi kayıtlar
	Tenthredo campestris	328, 464, 540, **596**	Hücre içi kayıtlar
	Xiphydria camelus	556, **604**	Hücre içi kayıtlar
	Callonychium petuniae	360, 404, 536, **600**	Hücre içi kayıtlar

Tablo 2.3.'den de görüldüğü gibi kırmızı duyarlılığı hücre içi kayıtlar ya da elektroretinogram gibi bazı teknikler ile ortaya çıkarılmıştır. Bununla birlikte, sayıları çok olmasa da spektrumun kırmızı bölgesindeki uyaranlar arasında ayırım yapıldığı gösteren bazı davranışsal çalışmalar da bulunmaktadır (Kelber ve Pfaff, 1999; Qui ve Arikawa, 2003; Zaccardi vd. 2006).

Bir hayvanın kırmızıya duyarlı bir fotoreseptörünün olup olmadığını belirlemenin bir yolu da iki monokromatik ışık uyaranının kullanıldığı renk ayırımı deneyleri yapmaktır. Buradaki uyaranlardan birisi kırmızı diğeri alternatif başka bir

renk olabileceği gibi her iki uyaran da kırmızı bölgeden seçilebilir. Eğer test edilen hayvan her türlü koşulda eğitilmiş olduğu dalga boyunu şiddetten bağımsız olarak seçebiliyorsa bu durumda bir kırmızı fotoreseptörüne sahip olduğu söylenebilir. Ancak dalga boyu ile ilgili ipuçlarını göz ardı edip değişen şiddete göre bir seçim yapıyorsa bu durumda da kırmızı fotoreseptörü yoktur sonucuna gidilir.

Kelber ve Henique (1999) *Macroglossum stellatorum* türü güvelerin renk ayırımında bir kırmızı resptörü kullanıp kullanamadıklarını ortaya çıkarmak için 595 ve 620 nm'lik uyaranlar kullanarak güveleri eğitip test etmişlerdir. Eğitimdeki koşullar ile gerçekleştirilen kontrol testinde güveler eğitildikleri uyaranı (595 nm) daha sık (%90) tercih etmişlerdir. 595 nm uyaranının şiddetinin 10 kat düşürüldüğü ya da 620 nm uyaranının 10 kat arttırıldığı kritik testlerde ise güveler uyaranları karıştırarak aralarında bir ayırım yapamamışlardır. Uyaranlar, aralarında 100 katlık bir şiddet farkı ile sunulduğunda ise bu kez daha parlak olarak algıladıkları 620 nm'lik uyaranı tercih etmişlerdir. Bu sonuçlara göre güveler 595 nm'lik uyaranı 620 nm'lik uyarandan yalnızca akromatik (şiddetle ilişkili) ipuçlarını kullanarak ayırt etmeyi öğrendikleri açıktır. Diğer bir deyişle, güveler yeşil fotoreseptörlerinde en fazla foton yakalanmasına sebep olan uyaranı tercih etmeyi öğrenmişlerdir. Buna göre, kırmızı bölgede sergilenen bu duyarlılığa rağmen güvelerde gerçek renkli görmede kullanılan bir kırmızı fotoreseptörü bulunmamaktadır. Bu sonuçlar *M. stellatorum* türü güveleri kırmızıya duyarlı bir fotoreseptörlerinin olmadığını ancak bu bölgedeki uyaranları şiddete bağlı ipuçlarını kullanarak birbirlerinden ayırt edebildiklerini göstermiştir. Diğer taraftan, *Papilio aegeus*'un ise tetrakromatik bir renkli görme sistemine sahip olduğu gösterilmiştir (Kelber ve Pfaff, 1999). Davranışsal renk ayırımı deneylerinde, 640 nm'lik ödüllü bir uyarana karşı eğitilen kelebekler bu uyaranı 430 ve 590 nm'lik uyaranlardan ayırt etme yönünde test edilmişlerdir. Hem eğitimdeki koşullar ile yapılan kontrol testlerinde, hem de şiddet farklılığı ile yapılan kritik testlerde kelebekler eğitilmiş oldukları 640 nm'lik uyaranı tercih etmişlerdir.

Son dönemde yapılan bir çalışma ile iki Nymphalidae kelebek türünün, *Haliconius erato* ve *Vanessa atalanta,* renkli görme kapasitelerinin farklı bir yönü ortaya çıkarılmıştır. Zaccardi vd. (2006)'nın yaptıkları çalışma Kelber ve Henique

(1999)'ın *M. stellatorum* ile yaptıkları çalışma ile benzerlik gösterse de elde ettikleri sonuçlar *H. erato'*nun kırmızı dalga boyu aralığında renk ayırımı yapabildiğini, *V. atalanta*'nın ise yapamadığını göstermektedir. Her iki tür de, maksimum duyarlılıkları *H. erato* için 370, 470 ve 570 nm ve *V. Atalanta* için ise 360, 470 ve 530 nm olan, benzer fotoreseptörlere sahiptir. Pupadan yeni çıkmış bireyler ikili bir seçim düzeneğinde, birisi ödüllü (+) diğeri ödülsüz (-) iki renk uyaranına karşı eğitilmişlerdir. *V. atalanta* bireyleri 620 nm'lik (+) bir uyaranı 440 nm'lik uyarandan ayırma yönünde eğitilip test edildiklerinde (+) uyaranı (620 nm) 440 nm'den şiddetten bağımsız olarak ayırıp tercih etmişlerdir. Ancak 620 nm (+)'ye karşı 590 nm'ye eğitildiklerinde ise daima parlak olan uyaranı tercih etmişlerdir. Sonuçlar bu testte, uyaranların dalga boyunun konuyla ilgili bir özellik olmadığını ortaya koymaktadır. *V. atalanta*'nın yeşil fotoreseptörlerinin 590 nm'deki pik duyarlılıkları 620 nm ile karşılaştırıldığında daha fazladır. Bu nedenle, bu her iki uyaran aynı fiziksel şiddette sunulduğunda 590 nm'lik uyaranın kelebekler tarafından daha parlak algılanacağı varsayılmaktadır.

H. erato da 590 nm (+) vs 440 nm kombinasyonunda diğer türe benzer şekilde davranmıştır. Ancak, *H. erato* bireyleri 590 nm'ye karşı 620 nm veya tam tersi şekilde eğitildiklerinde şiddetlerine bakılmaksızın ödüllü olarak sunulan uyaranı daha sık olarak tercih etmişlerdir. Burada kelebeklerin seçimleri şiddetten bağımsız olup uyaranların dalga boylarına dayandığı için aynı bireyler 620 (+) ve 640 nm'ye de eğitilip test edilmişlerdir. Ancak 620 nm'lik bir ışık uyaranı kelebekler tarafından 640 nm'lik uyarana göre daha parlak algılanacağından 620 nm 100 kat daha düşük şiddette sunulmuştur ve bu şiddet farklılığına rağmen *H. erato* kelebekleri + eğitim dalga boyu olan 620 nm'yi anlamlı bir şekilde daha sık tercih etmişlerdir. Tüm bu sonuçlar *H. erato* kelebeklerinin kırmızı dalga boyu aralığında renk ayırımı yapabildiklerini, *V. atalanta*'nın ise yapamadığını göstermektedir.

Peki, bu yeteneğin altında ne yatmaktadır? Her iki kelebek türü de 3 tip fotoreseptöre sahiptir ve L-reseptörlerinin maksimum duyarlılık değerleri *H. erato* için 570, *V. atalanta* için ise 530 nm'dir. Elde edilen sonuçlar *V. atalanta*'nın, *M. stellatorum*'da olduğu gibi spektrumun kırmızı bölgesindeki şiddet farklılıklarını algılamak için L-reseptörünü kullandığını göstermektedir. Diğer taraftan, *H. erato*'nun

kırmızı bölgedeki renk ayırımı yeteneği *P. aegeus*'da 590 ve 620 nm'ler için tespit edilmiştir (Kelber ve Pfaff, 1999). *Papilio*'da bu yetenek hayvanların sahip oldukları duplike L opsinlere dayanmaktadır (Arikawa, 2003). Zaccardi vd. (2006) de *H. erato*'da tespit ettikleri kırmızı bölgedeki renkli görmenin birden fazla sayıda L opsininin ifade edilip edilmemesiyle ilişkili olup olmadığını belirlemek için ergin kelebeklerin gözlerinden sentezledikleri cDNA dizilimini çıkarmışlar ve elde ettikleri sonuçlar ile de *H. erato* ve *V. atalanta* arasında spektrumun uzun dalga boyu aralığındaki ışık uyaranlarını birbirlerinden ayırt edebilme yeteneklerindeki farklılığın ekstra bir L opsini varlığına bağlanamayacağını ortaya koymuşlardır. Araştırıcılar *H. erata*'daki iki farklı reseptör tipindeki farklılığın nedeninin lateral filtre edici pigmentler (lateral filter pigments) olduğunu ileri sürmüşlerdir. Bu tip filtre edici pigmentler L-reseptörlerinin duyarlılıklarını kaydırarak renkli görmenin mümkün olduğu spektral aralığı da genişletebilmektedirler.

Qiu ve Arikawa (2003) *Papilio rapae crucivora* türü kelebeklerin gözlerinde kırmızıya duyarlı en azından 2 ayrı fotoreseptör hücre grubunun var olduğunu ileri sürmüşlerdir. Araştırıcılar bu türün proksimal retinular hücrelerinin (R5-R8) spektral duyarlılıklarını incelemiş ve en fazla karşılaşılan fotoreseptörlerin 620 nm'de maksimal duyarlılıklarının olduğunu tespit etmişlerdir. Daha az sayıda karşılaştıkları bir başka fotoreseptör hücre tipi de 640 nm'de duyarlılık göstermiştir. Bu iki uzun dalga boyu reseptörleri farklı ommatidyumlarda tespit edilmiştir ve her ikisinde gözlenen farklı duyarlılık pikleri çok açık bir şekilde rabdom etrafında meydana gelen pigment birikimi ile ilgilidir. 620 nm'de duyarlı ommatidyumlar açık kırmızı pigment, 640 nm'de duyarlı ommatidyumlar ise koyu kırmızı pigment içermektedirler. Rabdom etrafındaki bu pigmentler spektral filtreler olarak iş görmekte ve böylelikle de fotoreseptörlerin duyarlılık spektrumlarını büyük ölçüde değiştirmektedirler.

Pek çok böcekte olduğu gibi karıncalar da yıllar boyunca kırmızı körü olarak kabul edilmişler ve pek çok laboratuar çalışması karıncaları gözleme kolaylığı sağlaması nedeniyle kırmızı ışık altında (genellikle loş) altında gerçekleştirilmiştir. Ancak bu genel kabul gören varsayım dikkatli bir şekilde yeniden ele alınmalıdır çünkü örneğin, *Lasius niger* (Depickere vd. 2004) ve *Formica pratensis* (Çamlıtepe vd. 2006)

işçilerinin kırmızı dalga boylarına karşı duyarlı oldukları tespit edilmiştir. Her ne kadar bu duyarlılık bir kırmızı fotoreseptörü varlığına bağlı olmayıp gerçek renkli görme tanımına uymasa da özellikle kritik bir eşik değerdeki şiddete sahip bir kırmızı ışık uyaranı varlığının böceklerin oriyentasyonlarını etkilemesi olasıdır.

Karıncalar ile önceki yıllarda yapılan davranışsal ya da elektrofizyolojik çalışmalar ile uzun dalga boyu duyarlılığı konusunda şu genel durum ortaya çıkmıştır. Marak ve Wolken (1965)'in *Solenopsis saevissima*'da elde ettikleri aksiyon spektrumu bu türün 360, 505 and 620 nm'lerdeki ışık uyaranlarına maksimum tepki verdiklerini göstermektedir. Ancak kırmızı bölgedeki (620 nm) bu duyarlılığı kırmızı bölgede fonksiyonel bir fotoreseptör tipi ile direkt olarak ilişkilendirmek mümkün değildir. Çünkü aksiyon spektrumu ile fotoreseptör duyarlılığı aynı şeyi ifade etmemektedirler. Marak ve Wolken, ateş karıncasında tespit ettikleri bu kırmızı bölge duyarlılığını retinula hücrelerini çevreleyen pigment granülleri ya da ommokromların olası etkilerine de bağlamışlardır. Uzun dalga boyu duyarlılığı için test edilen bir diğer tür de *C. bicolor*'dur. Wehner ve Toggweiler (1972)'in bu türün monokromatik ışık uyaranlarına verdikleri yanıtlardan elde ettikleri spektral duyarlılık fonksiyonu λ_{max} değerleri 350, 500-520 ve 600 nm'lerde olan 3 pik ile karakterizedir. Diğer taraftan, dalga boyu ayırımı fonksiyonu ise 380 ve 550 nm'lerde iki pik seviyelerine sahiptir. Kretz (1979)'in bu çöl karıncası türünün çeşitli dalga boyu kombinasyonları arasındaki seçim frekansları ile elde ettiği spektral duyarlılık fonksiyonu ise 342 (UV), 425 (mavi), 505 (yeşil) ve 570 nm'lerdeki (sarı) 4 peak noktası ile karakterizedir. Kretz'in elde ettiği 570 nm'deki sarı duyarlılığı ile *S. saevissima* için belirlenen 620 nm duyarlılığında olduğu gibi, bu türlerin söz konusu dalga boylarına duyarlı fotopigmentlere sahip oldukları anlamına gelmemektedir. Bu duyarlılıkların altında yatan neden büyük bir olasılıkla duyarlılık eğrisi uzun dalga boylarına doğru kayan yeşil fotoreseptörlerinin uzun dalga boyları tarafından da uyarılmaları ya da fotoreseptörlerin duyarlılıklarını arttırıcı yönde etki yapan yalıtım (screening pigments) pigmentleridir. Her ne kadar Kretz *C. bicolor* için spektrumun UV, mavi, yeşil ve yeşil-sarı bölgelerini içeren dört fotopigmentli bir renkli görme sistemi ileri sürmüşse de Mote ve Wehner (1980) ve Labhart (1986) bu türün reseptörlerinde sadece UV ve yeşil fotoreseptörleri tespit edebilmişlerdir.

2.10. İnce Ayar Renk Ayırımı

Dalga boyları arasında bir ayırım yapabilme yeteneği, farklı iki ışık uyaranı arasında uyaranların renklerine bağlı olarak ayırım yapabilineceğini gösteren duysal bir eşik değerdir. Farklı dalga boyları arasında algılanabilen en küçük fark minumun diferansiyon (differentiation minimum) olarak adlandırılır ve **"Δλ"** ile gösterilir. Diğer bir deyişle, dalga boyu ayırım eşik değeri bir canlının iki monokromatik ışığın dalga boyları arasında ayırt edebileceği en küçük fark olarak da tanımlanabilir. Örneğin, normal bir renkli görmeye sahip insan görünür spektrum boyunca birbirinden farklı 150 renk ayırt edebilmektedir. İnsanların farklı renkler (farklı dalga boyları) arasında ayırım yetenekleri görünür spektrumun orta bölgesinde sınırlarına göre daha iyidir ve dalga boyuna bağlı olarak değişmektedir. En iyi ayırım spektrumun 490 nm (yeşilimsi mavi) ve 590 nm (turuncu) bölgeleri arasındadır. Bu iki sınır arasında normal görüşe sahip bir insanın ayırım yeteneği 1 nm gibi oldukça düşük bir değer bile olabilmektedir (Krúdy ve Ladunga, 2001). Arıların, yaban arılarının ve güvelerin de benzer bir ince ayar renk ayırımı yeteneğine sahip oldukları tespit edilmiştir (Kelber ve Henique, 1999, Kelber vd. 2003b, Dyer ve Chittka, 2004a,b,c; Giurfa, 2004; Kelber, 2005; Zaccardi vd. 2006). Diğer bir deyişle bu böcekler de aralarındaki renk uzaklığı az olan ışık uyaranları arasında ayırım yapabilmektedirler.

Çiçeklerin tozlaşmalarında etkin rol oynayan bal arıları doğada değişik ışık koşullarında ve farklı spektral özellikler sergileyen çiçekleri ziyaret etmek zorundadırlar. Besin içeren çiçekleri tanıyabilmek için renkli görme yeteneklerini kullanırlar ve besin içeren ve içermeyen çiçekler arasındaki renk farkı az olduğunda bunlar arasında ayırım yapmaları giderek zorlaşmaktadır. Ancak buna rağmen arılar algısal olarak yakın renklere sahip çiçekler arasında ayrım yapabilmektedirler. Vorobyev ve Menzel (1999) arıların renk ayırımı yetenekleri ile ilgili bir bilgisayar modeline dayanarak kuramsal bir analiz oluşturmuşlardır. Vorobyev ve Menzel'e göre, arıların farklı çiçeklerden gelen renk sinyalleri arasında ayırım yapabilme yetenekleri o kadar hassastır ki bu uyaranlar arasında bir yanılgıya düşme ihtimalleri oldukça düşüktür. Ancak doğada gözlemlenen arıların yakın renklenmeye sahip çiçekler üzerinde beslenme konusunda bir genelleme yaptıkları da bilinmektedir ve arılar ancak çiçeklerin renklenmeleri dikkate değer bir farklılık gösteriyorsa bu çiçeklere karşı bir

çiçek sadakati göstermektedirler. (Chittka vd. 1997, Gumbert, 2000). Böylesi bir genelleme de aslında bir canlı için, görme sistemi yeterli kapasiteye sahip olsa dahi uyaranlar arasında ayırım yapamama anlamına da gelmektedir. Chittka vd. (1997) arıların aralarındaki renk uzaklığı 0,1 hekzagon birimi olduğu zaman çiçekler üzerinde genelleme yaptıklarını göstermişlerdir. Sürekli aynı çiçeklerin ziyaret edilmeleri ise ancak çiçekler arasındaki renk uzaklığı 0,2 hekzagon biriminden daha büyük olduğunda gözlenmektedir (Chittka vd. 2001). Bu nedenle bitkiler arasında farklı renklerde olma konusunda büyük bir evrimsel baskı vardır ki böylece farklı türlerin çiçekleri algısal olarak birbirlerine yakın olmayacaklardır.

Arılar doğada çiçekleri rasgele ziyaret etmek yerine ziyaretlerini belli bir zaman boyunca tek bir tür ile sınırlandırırlar ki bu durum ***çiçek sadakati*** (***flower constancy***) olarak bilinmektedir (Waser, 1986; Chittka vd. 1999). Çiçek sadakati bitkilere üreme bakımından büyük bir avantaj sağlamaktadır (Greggers ve Menzel 1993; Chittka ve Menzel 1992; Chittka vd. 1999). Çiçek sadakatinde çiçek rengi çok önemli bir belirleyicidir ve farklı türlerin kendilerine özgü görsel bilgi sağlamaları şeklindeki bir ihtiyacın doğadaki çiçek rengi çeşitliliğinin ortaya çıkmasına neden olan itici güç olduğu kabul edilmektedir (Chittka ve Menzel, 1992; Kevan ve Backhaus, 1998). Doğada benzer renklenmeye sahip çiçeklerin bulunuşu arıların görme sistemlerinin çözmesi gereken sorunlardan bir tanesidir. Diğer taraftan doğada güneş ışığı, bulutlar ve bitkisel materyalden kaynaklanan gölgeler gibi nedenlerden dolayı mevcut aydınlanmanın spektral yapısında da değişiklikler meydana gelebilir (Dyer, 1998). Bir çiçekten yansıyan **ışınım** (***radiation***) hem çiçeğin yansıma özellikleri hem de o anki aydınlanmanın spektral kalitesi sonucu belirlenir. Ancak, bir arı için biyolojik anlamda önemli olan sinyal çiçeğin yansıma özellikleridir. Bu nedenle de arıların görme sistemleri aydınlanmanın spektral kalitesinde meydana gelen değişimleri telafi edecek bir mekanizmaya sahip olmalıdır (Dyer, 1998).

Chittka (1992) bal arıları için bir renk hekzagonu modeli oluşturarak farklı dalga boylarının bu modeldeki yerlerinden yola çıkılarak bu dalga boylarına karşılık gelen renklerin arılar tarafından nasıl algılanabileceği konusunda bir fikir elde edebilmiştir (Şekil 2.9.). Backhaus (1991)'un ileri sürdüğü ***zıt renk kodlaması (color opponent***

coding, COC) mekanizmasına göre trikromatik bir renkli görme sistemine sahip olan arılarda maksimal duyarlılığın olduğu UV, mavi ve yeşil fotoreseptörlerin nöral bağlantıları arasında çalışan 2 farklı kanalın olduğu kabul edilmiştir (UV-mavi, ve mavi-yeşil arasında). Chittka (1992) da COC'i baz alarak, herhangi bir uyaranın arılardaki bu 3 fotoreseptör tipinin uyarma oranlarından yola çıkarak hekzagon modelindeki yerini belirlemiştir. Örneğin 550 ve 700 nm'lik iki ışık uyaranının arıların sahip olduğu 3 fotoreseptör tipinin foton yakalama bakımından uyarma oranları şöyledir;

550 nm → U=0; B=0; G=1

700 nm → U=0; B=0; G=0,01

Chitka'nın oluşturduğu hekzagon modeline göre bu iki dalga boyu arasındaki renk uzaklığı Chittka (1992)'de çıkarımı yapılan formüller kullanılarak **0,47** hekzagonal birim olarak hesaplanmaktadır.

Menzel (1975) bal arılarında en iyi renk ayırımı performansının mor (400 nm) ve mavi-yeşil (490 nm) bölgelerde olduğunu belirtmektedir. %70'lik bir güvenilirlikle bu bölgelerde bir renk ayırımı yapılabilmesi için uyaranların aralarında mor bölge için 8, mavi-yeşil bölge için 5 nm olmalıdır. Diğer taraftan Backhaus ve Menzel (1987)'in bal arılarında ileri sürdükleri renkli görmenin reseptör modeline göre eğer arılar 310 nm'ye eğitilirlerse bu dalga boyunu 330 nm'den %75'lik bir doğruluk ile ayırt etmelidirler. Yine bu modele göre, şiddetleri sabit tutulmak koşulu ile 580 nm'lik sarı bir uyaranı 540 nm'lik yeşil bir uyarandan ayırt edemeyeceklerdir ki davranışsal deneylerle bu durum gösterilmiştir.

Uyaranlar arasında ayırım yapılması istenilen bir deney öncesinde test edilecek olan hayvanların eğitiminde kullanılan yöntemlerin problemin çözümünde hangi stratejinin kullanılacağını belirlemede önemli bir rol oynadığı gösterilmiştir (Backhaus vd. 1987; Dyer ve Chittka, 2004a,b,c; Giurfa, 2004). ***Tekli*** (***absolute***) ve ***ayırımsal*** (***differential***) ***şartlandırma*** prosedürleri kullanıldığında uyaranların işlenmesi ve öğrenilmeleri konusunda ortaya çıkan farklılıklar bu durumu çok açık bir şekilde göstermektedir. Tekli şartlandırmada denek hayvan tek bir uyarana besin ödüllü (+) ilişkilendirme şeklinde eğitilir. Ayırımsal şartlandırmada ise hayvan besin ödüllü bir

uyaranı (+) ödülsüz bir uyarandan (-) ayırt etme yönünde eğitilir. Tekli şartlandırma prosedürü yalnızca bir uyaranın (+) özelliklerinin öğrenilmesini gerektirirken ayırımsal prosedür hem ödüllü hem de ödülsüz uyaranların özelliklerinin öğrenilmesini gerektirmektedir.

Backhaus vd. (1987) ve Giurfa (2004) şartlandırma prosedürlerinin etkilerini bal arılarının, Dyer ve Chittka (2004a,b,c) da yaban arılarının ince ayar renk ayırımı performanslarında araştırmışlardır. Giurfa (2004) ve Dyer ve Chittka (2004a,b,c)'nın çalışmalarda ince ayar bir renk ayırımı için ayırımsal prosedürün önemli olduğu tespit edilmiştir. Bununla birlikte Backhaus vd. (1987) tekli ya da ayırımsal şartlandırma prosedürleri ile eğitilen bal arılarının renk ayırımı performansları arasında istatistiksel olarak anlamlı bir fark bulamamışlardır. Ancak yine de birbirlerine yakın renklerin kullanıldığı deneylerde arılar ayırımsal prosedür ile eğitildiklerinde dikkate değer şekilde daha başarılı olmuşlardır.

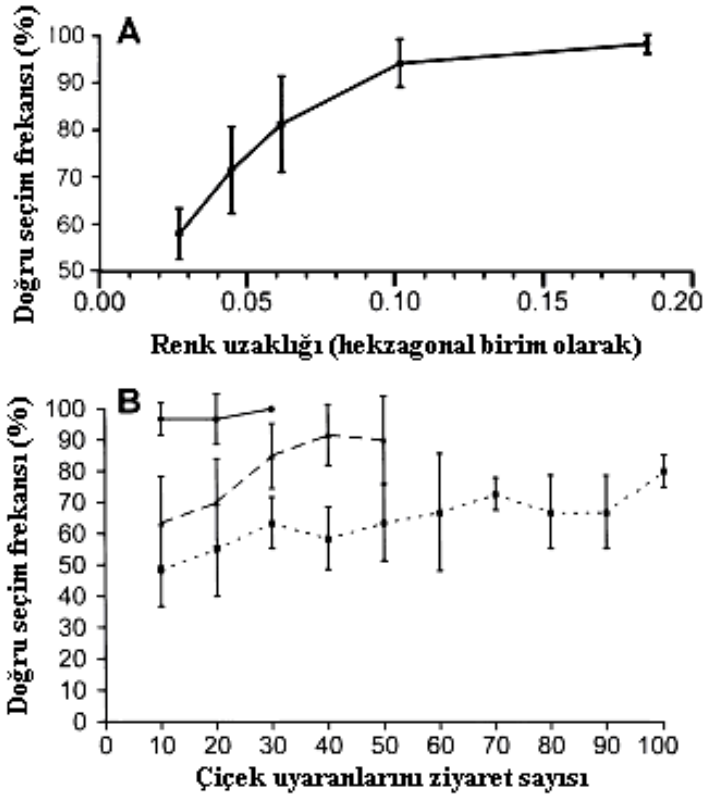
Bu iki farklı şartlandırma prosedürü sonucunda arıların performanslarında bir farklılık olmasının nedeni nedir? Bu farklılık her bir şartlandırma prosedüründe öğrenilen bilgi farklılığına bağlanabilir. Tekli prosedürde arılar yalnızca ödüllü uyaranın özelliklerini öğrenebilmektedirler. Ayırımsal prosedürde ise uyaranları karşılaştırmalı olarak öğrenebilirler; örneğin uyaranları birbirlerinden ayırt edilebilmesine yarayacak ayırt edici özelliklerine dikkat etmeyi öğrenebilirler (Zentall ve Riley, 2000).

Giurfa (2004) şartlandırma prosedürlerinin serbest uçan bal arılarının renk ayırımı başarıları üzerindeki etkilerini incelemek için ikili bir seçim düzeneğinde hem tekli hem de ayırımsal prosedürler ile renk uyaranlarına besin ödüllü olarak eğittiği arıları test etmiş ve algısal olarak yakın renklerin ayırt edilebilmeleri için arıların eğitim esnasında her iki uyaranı da görmeleri gerektiğini, dolayısıyla da ayırımsal şartlandırma prosedürünün uygulanması gerektiğini belirlemiştir. Ayırımsal prosedür ile mor ve mavi (violet – blue) disklere [mor – mavi ($D_{küçük}$) 1,56 hekzagonal birim] ve tekli prosedür ile yalnızca mor diske (alternatif olarak besin ödülsüz gri uyaran kullanılmıştır) eğitilen arılar çok hızlı bir şekilde besin ödüllü uyaranı tercih etmeye başlamışlardır. Eğitimdeki koşullar ile aynı şartlarda yapılan kontrol testleri arıların mor diski öğrenebildiklerini göstermektedir ($P< 0.05$). Tekli prosedür ile mor diske eğitilen arılar bunun yanına

alternatif olarak mavi disk konulduğunda ise, her ne kadar mor diski tercih frekansları %60 gibi bir değere yakın olsa da, bu iki rengi birbirlerinden ayırt edememişlerdir. Ayırımsal prosedür ile eğitilen arılar ise zaten maviden ayırt etmeyi öğrendikleri mor diski, gri zemin ile beraber sunulduğunda da yüksek bir yüzde ile tercih etmişlerdir. Her iki eğitim grubunu oluşturan arılar, mor diskin yanına alternatif olarak mordan algısal olarak uzak sarı renkli bir uyaran konulduğunda da [mor – sarı ($D_{büyük}$) 12,19 hekzagonal birim] yüksek yüzde ile eğitim rengi olan moru tercih etmişlerdir.

Dyer ve Chittka (2004a,b,c) i) uyaranlar arasındaki renk benzerliğinin ve şartlandırma prosedürlerinin ayırım performansı üzerindeki etkisini, ii) başarılı bir ayırım deneyinde zaman-performans ilişkisini ve iii) çeşitli aydınlanma koşulları altında yakın renklerin ayırımlarını araştırmak için yaban arılarının ince ayar renk ayırımı yeteneklerini incelemişlerdir. Dyer ve Chittka (2004a) renkli çiçek modellerine tekli prosedür ile eğittikleri arıların yakın renkleri (0,045 hekzagon birim) ayırt edemediklerini ancak algısal olarak birbirlerinden uzak renkler (0,152 hekzagon birim) arasında ayırım yapabildiklerini göstemişlerdir. 0,045 hekzagonal birim uzaklıktaki renklerin ayırt edilememelerinin nedeni belki de renklerin birbirlerine çok yakın olmalarıdır ama ayırımsal şartlandırma prosedürü ile eğitilip test edilen arılar bu yakın renkleri ayırt edebilmeyi çok kısa bir zamanda öğrenebildikleri için yakın renklerin yaban arıları tarafından da birbirlerinden ayırt edilebilmeleri mümkündür. Ama bunun için arıların eğitim koşullarında her iki rengi de görmeleri gerekmektedir. Ayırımsal prosedürünün arılara kazandırdığı bir avantaj da uzun dönemli bir hafıza sağlamasıdır. Örneğin Dyer ve Chittka (2004a) bu prosedür tipi ile eğittikleri bazı arıları normal testlerden birkaç gün sonra test ettiklerinde de yüksek bir ayırım yüzdesine sahip olduklarını belirlemişlerdir.

Dyer ve Chittka (2004b) bir başka çalışmalarında benzer şekilde yaban arılarının yakın renkleri ayırt edebildiklerini (0,062 hekzagonal birim) ve renk uyaranları arasındaki mesafe arttıkça yaptıkları hataların yüzde olarak arttığını tespit etmişlerdir (Şekil 2.13.). Yaban arıları tekli ve ayırımsal şartlandırma prosedürleri sonrasında yapılan renk ayırımı deneylerinde aynı bal arıları gibi davranmışlardır. Bal arılarında olduğu gibi yaban arılarının da ayırımsal prosedür yakın renklerin ayırt edilebilmesi açısından önem teşkil etmektedir.



Şekil 2.13. Renk uzaklığına bağlı olarak yaban arılarının ödüllü ve ödülsüz renkli çiçek modelleri arasındaki ayırım yetenekleri. **A)** Eğitim rengini doğru bir şekilde seçebilme yeteneği uyaranlar arasındaki renk uzaklığı düştükçe azalmaktadır. **B)** Renk uzaklığına bağlı olarak arıların uyaranları arasında ayırım yapabilmeleri için gerekli çiçek modellerini ziyaret sayıları. Büyük renk uzaklığı için (0,185 hekzagonal birim, sürekli çizgi) çok kısa zamanda yüksek bir seçim oranına ulaşılmıştır. Orta seviyedeki renk uzaklığna sahip uyaranlarda (0,102 hekzagonal birim, kırık çizgi) ise güvenilir bir ayırım için daha fazla ziyarete gerek duyulmuştur. Küçük bir renk uzaklığında da ise aynı başarı için gerekli ziyaret sayısı büyük oranda artmıştır (Dyer ve Chittka 2004a'dan).

Şekil 2.13.'den de görüldüğü üzere arıların yakın renkler arasında başarılı bir tercih yapabilmeleri için daha fazla zamanın geçmesi gerekmektedir. Dyer ve Chittka (2004c) da yaban arılarının aralarındaki renk uzaklığı çok az olan uyaranları ayırt etmeyi çok daha uzun sürede başardıklarını tespit etmişlerdir.

Dyer ve Chittka (2004b) ortamdaki spektral değişimlerin de yaban arılarının renk ayırımı performanslarını etkilediğini deneysel olarak göstermişlerdir. Aralarındaki renk uzaklığı 0.185, 0.102 ve 0.062 hekzagon birimi olan ve mavi bölgeden seçilen renk uyaranlarını birbirlerinden ayırma yönünde eğitilip test edilen arılar gri ışık altında test edildiklerinde artan renk uzaklığına bağlı olarak daha iyi bir seçim başarısı sergilemişlerdir. Aynı arılar mavi ışık altında test edildiklerinde ise seçim başarıları gri

ışık altındakine göre daha düşük seviyede kalmıştır. Arılar mavi yeşil bölgeden seçilen uyaranlara karşı eğitilip test edildiklerinde ise hem gri hem de mavi ışık altında nispeten benzer bir seçim performansı sergilemişlerdir. Bir önceki deney grubunun sonuçları bu ikinci deneyin sonuçları ile karşılaştırıldığında ortamdaki aydınlanmanın spektral içeriğindeki değişimin spektrumun farklı bölgelerinde farklı etki ettiği sonucuna varılabilir. Aynı çalışmada UV bölgedeki renk ayırımı için test edilen yaban arıları 0,035 hekzagon birimlik iki uyaran arasında bir ayırım yapamamışlardır.

Şartlandırma prosedürleri bal arılarının model tanıma yeteneklerini de etkilemektedir. Giurfa vd. (1999) arıların model ayırımı deneylerinde kullanılan şartlandırma prosedürüne bağlı olarak farklı şekillerde davrandıklarını göstermişlerdir. Model tanıma esnasında arılar farklı parametreler ve uygulanan eğitim tipine bağlı olarak da farklı parametreler kullanmışlardır. Tekli prosedür kullanılan modellerin alt yarılarının tanınmasıyla sınırlandırırken ayırımsal prosedürde tüm modelin tanınması söz konusu olmuştur. Tekli prosedür ile eğitilen arılar eğitim modellerinin üst kısımlarını görüp öğrenmiş, ancak alt kısmından edindikleri görsel bilgiye daha bir önem vermişlerdir.

Güveler de algısal olarak birbirlerine yakın dalga boyları arasındaki ayırım yetenekleri incelenen diğer bir böcek grubudur. Kelber and Henique (1999) gündüz aktif bir tür olan *Macroglossum stellatarum*'un spektral özelliklerini yoğun bir şeklide araştırmışlardır. Arılar gibi bu tür de spektrumun UV (λ_{max} 357 nm), mavi (λ_{max} 450 nm), ve yeşil (λ_{max} 520 nm) bölgelerine duyarlı olan 3 tip fotoreseptöre sahip trikromat bir türdür. Elektroretinogramlar kırmızıya duyarlı bir reseptör tipinin varlığını gösterse de (Hasselmann, 1962) bunu destekleyen davranışsal bir veri bulunmamaktadır. *M. stellatarum* güveleri duyarlı oldukları bölgedeki uyaranlara karşı çok rahat bir şekilde eğitilebilmekte ve test uyaranlarını kısa bir süre içinde birbirlerinden ayırt etmeyi öğrenmektedirler. Kelber ve Henique (1999)'un yaptıkları renk ayırımı denylerinde güveler aralarındaki dalga boyu uzaklığı ($\Delta\lambda$) 15 nm olan iki uyaran (365 ve 380 nm) arasında bir ayırım yapabilmişseler de bunu gerçek renkli görme ile mi yoksa akromatik ipuçlarını kullanarak mı yaptıklarını belirlemek mümkün olmamıştır. Diğer taraftan, 470 nm (besin ödüllü) ve 500 nm'ye karşı eğitilen güveler pozitif uyaranın şiddeti 10

kat azaltıldığında dahi bu uyaranı diğerine tercih etmişlerdir. Buna göre güvelerin 30 nm uzaklığa sahip uyaranları ayırt etmelerinde ışık şiddeti önemli bir rol oynamamıştır. Kelber (2005) aynı türün 440 ve 470 nm'lik ışık uyaranları arasında da bir ayırım yapabildiğini göstermiştir.

Kelber (2005) bu güveleri dalga boyları farklı ancak şiddetleri eş olan iki dalga boyunu [440 (+) vs 470] ayırt etme yönünde eğitip test etmiştir. Test sonuçları güvelerin pozitif olan 440 nm'lik uyaranı 470 nm'den ayırt edebildiklerin göstermiştir. Bu tür güvelerin 440 nm'ye çok güçlü ve 540 nm'ye de daha az oranda doğuşsal (***innate***) bir tercihlerinin olduğu bilinmektedir (Kelber, 1996), ve bu dalga boylarının çekiciliği artan ışık şiddetiyle beraber artmaktadır. Ancak 440 vs 470 ayırımında bu doğuşsal tercihin söz konusu olmadığı söylenebilir. Çünkü güveler eğitildikleri uyaranı 10 kat daha düşük şiddete sahip olacak şekilde sunulduğunda da tercih etmişlerdir. Kelber başka bir grup güveyi aynı uyaranlara (440 nm vs 470 nm) bu kez şiddetleri de farklı olacak şekilde eğitip test etmiştir (440 nm loş, 470 nm parlak olacak şekilde). Kontrol testinde güveler daha loş olan 440 nm'yi tercih edebilmişlerdir. 440 nm'lik uyaran yanlış şiddette (parlak olacak şekilde) sunulduğunda da seçimleri bu uyarandan yana olmuştur. Buna göre bir çatışma durumunda rengin kromatik özelliği daha fazla önemsenmiş, akromatik özelliği ise göz ardı edilmiştir. 440 nm (+) ve 470 nm'ye eğitilen güveler 440 nm ve 410 nm'lik iki uyaran ile test edildiklerinde bile 440 nm'yi tercih etmişlerdir (absolute learning).

Son yıllarda yapılan bir çalışmada da *Haliconius erato* kelebeklerinin 590 ile 620 nm ve 620 ve 640 nm'lik uyaranlar arasında şiddetten bağımsız olarak bir ayırım yapabildikleri tespit edilmiştir (Zaccardi vd. 2006). Bu türün bireyleri 590 nm (+) / 620 nm ve 620 nm (+) / 590 nm kombinasyonlarına eğitildiklerinde her iki durumda da şiddetlerine bakmaksızın eğitim dalga boyunu daha sık tercih etmişlerdir. Kelebeklerin tercihleri şiddetten bağımsız olup dalga boyuna bağlı olduğu için aynı kelebekler bir başka deneyde 620 nm'yi 640 nm'den ayırma yönünde eğitilip test edilmişlerdir. 620 nm'lik uyaran kelebekler tarafından daha parlak olarak algılanacağı için eğitimde bu uyaran 640 nm'ye göre 100 kat daha düşük şiddete sahip oalcak şekilde ayarlanmıştır. Ancak buna rağmen kelebekler (+) olarak kullanılan 620 nm'lik eğitim dalga boyunu daha sık tercih etmişlerdir. Tüm bu sonuçlar *H. erato*'nun kırmızı bölgede ince ayar bir

renk ayırımı yapabildiğini göstermektedir. *H. erato*'nun bu yeteneği daha önce de 590 ve 620 nm'lik uyaranlar kullanılarak *Papilio aegeus* kelebeklerinde gösterilmiştir (Kelber ve Pfaff, 1999).

Günümüze kadar karıncaların spektral duyarlılıkları ile ilgili yapılan çalışmalarda renkli görmenin bu özelliği hiç araştırılmamıştır. Elekrofizyolojik çalışmalar ile karıncaların çeşitli monokromatik ışık uyaranlarına karşı verdikleri tepkilerden yola çıkarak maksimal duyarlılıkları tespit edilirken, davranışsal renk ayırımı deneylerinde de spektrumun farklı renk bölgelerine karşılık gelen uyaranlar arasındaki ayırım yetenekleri araştırılmıştır (Tsuneki, 1953; Kiepenhauer, 1968; Wehner ve Toggweiler, 1972; Kretz, 1979).

2.10. Işık Şiddeti Eşik Değeri Ve Şiddet Ayırımı

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

Işık şiddeti fototaktik davranışı etkilemektedir. Weiss vd. (1942) pek çok böcek türünü test etmişler ve bunların çoğunun düşük ışık şiddetlerinde UV ışık tarafından güçlü bir şekilde cezb edildiklerini tespit etmişlerdir. Diğer taraftan bal arıları, sinekler

ve pek çok diğer böcek yeşil ile karşılaştırıldığında UV ışığa 2–100 kat daha duyarlıdırlar (Menzel, 1979). Laughlin (1976) UV fotoreseptörlerinin bu yüksek duyarlılığın doğal koşullar altında UV ışığın düşük şiddetini telafi edecek bir mekanizma olduğunu ileri sürmüştür. Güneşten gelen ışıktaki UV, görünür spektrum ışıklarının %15-20'si kadar bir şiddette ulaşmaktadır. Böcekler eş şiddete sahip UV ve yeşil ışıklar ile karşılaştıklarında da UV yönelimleri yeşile oranla daha fazladır, ancak yüksek ışık şiddetlerinde UV ışık pozitif fototaksi oranını düşürme eğilimindedir. UV ışık varlığı açık/boş alan anlamına gelmektedir. Mazokhin-Porshnyakow (1969) buradan yola çıkarak fototaktik bir yanıtın bir kaçış davranışı olduğunu ve bu nedenle de UV sinyallerin en güvenilir sinyaller olduğunu ileri sürmüştür.

İnsanlardaki renk algılanmasında uyaranların parlaklıkları önemli bir özellik iken arılarda durum böyle değildir. Yapılan çalışmalar arıların ışık uyaranları arasındaki şiddet farklılıklarına eğitilmelerinin çok daha zor olduğunu göstermiştir (von Helversen, 1972; Backhaus ve Menzel, 1987; Chittka, 1999). Arıların renkli görmesi ile ilgili olarak ileri sürülen tüm modellemelerin ortak yönü hepsinin iki boyutlu olup ışığın şiddeti ile ilgili bir boyut içermemeleridir. Ancak burada beslenme davranışında sergilenen renkli görmenin şiddet boyutu ile renkli görme ile ilgisi olmayan diğer şiddete bağlı davranışsal yanıtları birbirinden ayrı tutmak gerekir. Örneğin arılar fototaktik kaçış davranışlarında uyaranın şiddetine yanıt vereceklerdir. Ancak bu davranışının gerçek renkli görme ile bir bağlantısı yoktur (Menzel ve Greggers, 1985). Buna rağmen, eğer yoğun bir şekilde eğitilirlerse arılar yalnızca şiddetleri bakımından farklılık gösteren uyaranlar arasında da ayırım yapabilmektedirler (Menzel ve Backhaus, 1991).

Şiddet ayırımı eşik değeri (***Intensity discrimination threshold, ΔI/I)*** algılanan şiddet farklılığının ortalama ışık şiddeti değerine oranı olarak tanımlanmaktadır. *ΔI/I* değeri fotoreseptörlerin şiddet karakteristiklerine bağlıdır ancak yalnızca davranışsal deneyler ile tespit edilebilir. Çünkü ışık şiddetindeki bir farklılığın algılanması için gerekli potansiyel farklılığın tespit edilmesi mümkün değildir. Labhart (1974) arılardaki davranışsal ışık şiddeti ayırımı değerinin en azından 3 log birimlik bir aralıkta nispeten sabit olduğunu göstermiştir. Bertholf (1931) bal arılarının iki uyaran arasındaki şiddet

farklılığını algılayabilmeleri için uyaranlar arasındaki farkın yaklaşık %30 olması gerektiğini belirtmiştir. Bu değer insanlarda %10'dur. Wolf (1932) da Bertholf (1931)'unkine benzer sonuçlar elde etmiştir. Siyah-beyaz çizgili bir camı farklı mesafelerden aydınlatmak suretiyle arılara çeşitli şiddet değerleri sunmuş ve şiddet değişimlerine karşı verdikleri yanıtları kaydetmiştir. Her ne kadar insan şiddet ayırımı ile karşılaştırıldığında kötü de olsa arılar şiddet değişimlerine karşı yanıt verebilmişlerdir. Aydınlanma az olduğunda ayırım gücü de az iken aydınlanma arttıkça ayırım gücü de artmış, ancak belli bir maksimal değerden sonra daha iyi bir ayırım gerçekleştirilememiştir.

Çok iyi bir renkli görme sistemine sahip olmalarına rağmen arıları uyaranlar arasındaki şiddet farklılıklarına eğitmek kromatik farklılıklara eğitmeyle karşılaştırıldığında çok daha zordur (Chittka ve Wells, 2004). Ancak çok yoğun bir şekilde eğitilirlerse aynı dalga boyuna fakat farklı şiddetlere sahip uyaranlar arasında ayırım yapabilirler (Labhart, 1974; Menzel ve Backhaus, 1991). Labhart (1974) arıların aralarındaki şiddet farklılığı çok fazla olan (%99) iki uyaran ile test edildiklerinde parlak olanı tercih ettiklerini rapor etmiştir. Labhart ikili bir seçim düzeneği kullanarak arıların hem beyaz ışık hem de UV, mavi ve yeşil ışık uyaranlarındaki şiddet ayırımı duyarlılıklarını test etmiştir. Beyaz ışıktaki şiddet ayırımı eşik değerinde %14,5'lik bir şiddet farklılığının algılanabildiği tespit edilmiştir. Bu değer Bertholf (1931)'un öne sürmüş olduğu değerin yaklaşık yarısı kadardır.

Labhart arıların sergilemiş oldukları şiddet ayırımının doğruluğunun ışık uyaranlarının spektral kompozisyonlarına bağlı olup olmadığını da test etmiştir. Bu amaçla arıların UV (359 nm), mavi (445 nm) ve yeşil (550 nm) ışık uyaranlarındaki şiddet ayırımı başarılarını test etmiş ve her 3 ışık uyaranda da ayırım doğruluğunun hemen hemen benzer olduğunu bulmuştur. Dalga boyuna bağlı bir şiddet ayırımı için arı, fotoreseptör tipine özgü bir ekleyerek toplama (summation) şekli kullanıyor olmalıdır. Fotoreseptörlerden alınan sinyallerin eklenerek toplanmasının yanı sıra fotoreseptörler arasındaki elektriksel bağlantı alınan sinyalin kalitesini arttırır ve böylelikle de organizmanın küçük potansiyel farklılıkları bile algılamasını sağlar.

Menzel (1981)'in bal arılarının akromatik algıları ile yapmış olduğu çalışma da elde edilen sonuçlar bakımından kayda değerdir. Menzel bal arısı için bir "akromatik aralık" tanımlamıştır. Bu aralık akromatik ve kromatik eşik değerler arasını temsil eden bir aralıktır. ***Işık şiddeti eşik değeri*** (***Akromatik eşik değer***) ışığın algılandığı, ***kromatik eşik değer*** ise rengin algılandığı eşik değer anlamına gelmektedir. Buna göre spektral uyaranların algılanmalarında iki eşik değer söz konusudur; uyaranın algılanması için gerekli düşük bir eşik değer ile rengin algılanması için gerekli daha yüksek bir eşik değer. Menzel'in "T" şeklindeki düzeneğinde test edilen arıların monokromatik ışık uyaranlarına verdikleri yanıtlar belli bir ışık şiddeti eşik değerinin altında karanlığa gösterdikleri tepki ile aynı olmuştur. Örneğin arılar bir ışık uyaranı (λ) gördüklerinde sağ tarafa, karanlıkla karşılaştıklarında da sol tarafa dönmeyi öğrenmişlerdir. Bundan sonra Menzel monokromatik ışık uyaranları ve beyaz ışık için tepki/şiddet fonksiyonları (R/I functions) elde etmiştir. Arıların doğru yanıtı verme konusundaki başarıları uyaranlar optimum şiddette sunulduğunda %80 iken, daha düşük ışık şiddetlerinde anlamlı bir şekilde düşüş göstermiştir. Bu nedenle Menzel 533, 440 ve 413 nm'lik ışık uyaranları için %50 lik bir seçim frekansını eşik değer olarak kabul ederek bu 3 uyaran için şiddet değerlerini 9.65, 8.70 ve 8.25 log10 quanta^{-2}s^{-1} olarak belirlemiştir ki, bu sonuçlar arıların kısa dalga boylarına karşı daha fazla duyarlı olduklarını göstermektedir. Arılar 533 nm'lik uyaran ile çok yüksek ışık şiddetlerinde test edildiklerinde ise uyarana karşı vermiş oldukları doğru tepki azalmıştır. Bu da yüksek ışık şiddetlerinde rengin kromatik özelliğinin kaybolduğunu göstermektedir. Bezold-Brücke fenomeni olarak bilinen bu durum genellikle yüksek ışık şiddetlerinde meydana gelmektedir (Backhaus, 1992).

Arılar özellikle yuvalarından ayrılırlarken oldukça fototaktiktirler. Menzel ve Greggers (1985) arıların fototaktik davranışlarının hem uyaranın şiddetine hem de dalga boyuna bağlı olduğunu göstermişlerdir. Menzel ve Greggers'e göre 537 nm'lik bir uyaran için arıların uyarana yönelmeye başladıkları şiddet değeri 8,3 x 10^7 foton'dur. Hayvanların fototaktik yanıtlarını duysal ve motivasyonal durumları oldukça etkilemektedir. Mesela aydınlık-karanlık adaptasyonları bu davranışı kontrol etmektedir. Bu yüzden de pek çok çalışmada hayvanlar iyi bir şekilde fototaktik olmaları için deney öncesi karanlık adaptasyonuna tabii tutulmuşlardır ki böylelikle

aslında motivasyonel faktörlerin ortadan kaldırılması sağlanmıştır. Menzel ve Greggers'in deneylerinde arılar besin aramak için beslenme alanına geldiklerinde negatif olarak fototaktik olduklarından karanlığı tercih etmişlerdir ve bu şekilde besine ulaşmışlardır. Beslendikten sonra ise pozitif bir fototaksi sergilediklerinden beslenme alanından çıkışlarını sağlamak üzere kullanılan Y-borudan çıkmaları istendiğinde aydınlık olan kolu seçmişlerdir. Bu seçim esnasında da aydınlık kolda kullanılan uyaranın şiddeti arttıkça arıların bu kolu tercihleri de artmıştır ve belli bir şiddet değerinde hemen hemen hepsi güvenilir bir şekilde uyaranın olduğu kolu seçmiştir. Ancak bu değerden daha fazla bir şiddet kullanıldığında %100 tercihte değişiklik olmamıştır.

Bazı Lepidoptera türleri de ışık şiddeti ayırımı yetenekleri için test edilmişlerdir. Nokturnal bir güve türü olan *Deilephila elpenor*'un farklı şiddet özelliklerine sahip sarı ya da mavi uyaranlar arasında bir ayırım yapamadığı gösterilmişse de (Kelber vd. 2002) Kelber vd. (2003b) eğitim esnasında kromatik ipuçları olmadığı durumda güvelerin akromatik ipuçlarını da öğrenebileceklerini belirtmektedirler.

Genelde hayvanlar renkli bir uyaranın kromatik ve akromatik özellikleri ile aynı anda karşılaştıklarında akromatik özellikler çok daha geç öğrenilmektedir. Örneğin *M. stellatarum* güveleri rengin her iki özelliğini de öğrenebilmektedir ancak akromatik özellikler çok daha yavaş öğrenilmektedir (Kelber, 2005). Güveler eş ışık şiddetine sahip iki farklı dalga boyuna (440 vs 470 nm) eğitildiklerinde ödüllü olan uyaranı iki günde ve daha yüksek doğruluk ile (%95 doğru seçim) ayırt etmeyi öğrenebilmişlerdir. Diğer taraftan aralarında 10 kat şiddet farkı bulunan iki 440 nm'lik uyaran arasında ancak altıncı gün sonunda ve daha düşük bir doğruluk payı ile (%70 doğru seçim) bir ayırım yapabilmişlerdir. Akromatik ve kromatik ipuçları aynı anda sunulduğunda ise güveler şiddeti dikkate almayıp uyaranları sadece kromatik özelliklerine göre değerlendirerek tercihlerini yapmışlardır. Bu güve türünün 595 ve 620 nm'lik uzun dalga boyları arasındaki tercihleri de tamamen ışık şiddetinin algılanması ile ilişkilidir (Kelber ve Henique, 1999).

M. stellatarum türü güveler spektrumun UV mavi ve yeşil bölgelerine duyarlı 3 farklı fotoreseptör tipine sahiptirler. Hasselmann (1962) bu tür için elektroretinogram çalışmalarına dayanarak bir kırmızı fotoreseptörü ileri sürse de sonraki çalışmalarda kırmızı fotoreseptörü varlığına yönelik kesin bir sonuç elde edilememiştir. Kelber ve Henique (1999) güvelerin 595 ve 620 nm'lik uyaranlar arasındaki tercihlerini belirlemek ve eğer bu iki kırmızı bölge uyaranı arasında bir tercih yapılabiliyorsa da bu tercihin kromatik-akromatik ipuçlarından hangisi tarafından yönlendirildiğini tespit etmek için güveleri eğitip test etmişlerdir. Elektroretinogram çalışmaları bu türün yeşil fotoreseptörlerinin duyarlılık limitlerinin 620 nm olduğunu göstermiştir (Hasselmann, 1962). Dolayısıyla yeşil fotoreseptörlerinin 595 nm'deki duyarlılıkları 620 nm'deki duyarlılıklarından daha fazladır. Diğer bir ifadeyle bu iki uyaran eşit ışık şiddetine sahip olacak şekilde güvelere sunulursa güveler 595 nm'de çok daha fazla sayıda foton yakalayacaklardır.

595 ve 620 nm'lere, 595 nm'lik uyaran besin ödüllü olacak şekilde eğitilen güveler eğitimdeki koşullar ile yapılan kontrol testinde eğitildikleri 595 nm'lik uyaranı %90 gibi yüksek bir oranda seçmişlerdir. Pozitif uyaranın şiddeti 10 kat düşürüldüğünde ise güveler uyaranları karıştırarak aralarında anlamlı bir seçim yapamamışlardır. Uyaranlar arasındaki şiddet farkı 100 kata çıkarıldığında ise bu kez güveler eğitimde ödülsüz olarak kullanılan 620 nm'lik uyaranı daha fazla tercih etmişlerdir. Tüm bu sonuçlar değerlendirildiğinde şu durum ortaya çıkmaktadır; güveler 595 nm'yi 620 nm'den ayırt etmeyi öğrenmede akromatik ipuçlarını kullanmaktadırlar ki bu da yeşil fotoreseptörünce daha fazla sayıda foton yakalanması ile sağlanmaktadır. İşte bu yüzden güveler 595 nm'lik uyaran 100 kat daha düşük şiddette sunulduğunda 620 nm'lik uyarandan daha fazla foton yakalayabildikleri için bu uyaranı tercih etmişlerdir. Bu sonuçlar *M. stellatarum* güvelerinin gerçek renkli görmede kullanabilecekleri bir kırmızı fotoreseptörleri olmadığını kanıtlamaktadır.

Arılar da kelebeklere benzer şekilde akromatik ipuçlarını çok daha yavaş öğrenmektedirler ve hatta von Frisch (1914) hiç öğrenmediklerini söylemiştir. Sonraki çalışmalar arıların hem kromatik hem de akromatik ipuçlarını öğrendiklerini göstermiştir. Ancak akromatik ve kromatik işlemleri farklı spatiyal rezolüsyonlara

sahiptir. Akromatik yol yeşil fotoreseptörleri ile algılanırken kromatik bilginin işlenmesi her üç fotoreseptör tipi arasında var olan iki zıt etkileşim ile mümkün olmaktadır. Kontrollü Y-maze deneylerinde arılar objelerin kromatik özelliklerini 15°'den daha yüksek görsel açılarda, akromatik özelliklerini ise bu değerden daha düşük açılarda öğrenmişlerdir (Giurfa vd. 1997). Arılar da, aynı kelebekler gibi, kromatik kontrast içermeyen uyaranları güvenilir bir biçimde öğrenmek için çok fazla sayıda denemeye ihtiyaç duymaktadırlar. Yüksek kontrast olduğu durumlarda arılar büyük objeleri bile akromatik ipuçları ile algılayabilmektedirler. Akromatik kontrast objelerin tanınmasında kromatik kontrasta göre genellikle daha az güvenilir bir ipucu olarak görülmektedir. Gölgeler ve objeler yüksek kromatik kontrasta neden olabilirler. Dahası, değişen ışık koşullarında akromatik kontrast daha az güvenilir bir ipucudur. Yeşil yaprakların oluşturduğu zemine göre daha koyu olan mavi bir çiçek bir böceğin yeşil fotoreseptörü için alacakaranlıkta çok daha parlak hale gelebilir.

Her ikisinin de bulunduğu koşullarda arıların kromatik ve akromatik ipuçlarına verdikleri önem hakkında çok az şey bilinmektedir. Ancak arıların kromatik ipuçlarına daha fazla önem verdiklerini gösterir sonuçlar da bulunmaktadır. Bir arı doğada serbestçe uçtuğu zaman etrafta var olan her türlü çiçek belli bir mesafeden arıya çok küçük görünecektir. Bu nedenle önce akromatik kontrast görünecek (ve muhtemelen kullanılacak), kromatik kontrast ise ancak arı çiçeğe yaklaştığı zaman görülebilecektir. Spaethe vd. (2001) Y şeklindeki ikili seçim duzeneğine göre doğal koşullara çok daha yakın bir deney yapmışlardır. Bu deneyde yapay minyatür bir yeşil alanda yaban arıları yine yapay çiçeklere eğitilmişlerdir. Arılar büyük çiçeklere eğitildiklerinde harcadıkları zamanın çiçeklerin zemin ile oluşturdukları kromatik kontrast ile ilişkili olduğu bulunmuştur. Ancak çiçekler daha küçük kullanıldıklarına (8 mm çap) çiçekleri arama zamanlarının bu kez akromatik kontrast ile ilişkili olduğu bulunmuştur. Buna göre, aynı güvelerde olduğu gibi, arılar da öğrenme koşullarına göre uyaranlardan birine daha fazla önem verebilir ve elde edilebilir olduğu zaman kromatik sinyalleri tercih edebilirler. Güvelerde de kromatik kanal arılardaki gibi 3 fotoreseptör tipine bağlıdır ancak akromatik kanalın sinirsel temeli ve her iki kanalın spatiyal çözünürlükleri bilinmemektedir.

Elektrofizyolojik ya da histolojik bir çalışma yapılacağı zaman öncesinde petek gözler kromatik adaptasyona tabi tutularak retinula hücrelerinde pigment granüllerinin yer değiştirmeleri sağlanmaktadır (Menzel, 1973). Bu amaçla yapılan bir adaptasyon çalışmasında pigment granüllerinin dağılımları kullanılan ışığın hem dalga boyuna hem de şiddetine bağlıdır ve ışığa adapte olan hücre sayısı artan ışık şiddetiyle beraber artmaktadır. Işık şiddetinin algılanması rabdoma düşürülecek olan ışık miktarının belirlenmesi için önemlidir. Bu yüzden de özellikle rabdoma 0,5 μm'lik uzaklıkta konumlanmış olan pigment granülleri ışık şiddetine bağlı olarak rabdoma yaklaşıp uzaklaşmakta ve ışık miktarının kontrolünü sağlamaktadır (Menzel ve Knaut, 1973). Artan ışık şiddeti fotoreseptörlerdeki depolarizasyonu da arttırmaktadır.

Renkli görme deneylerinde kullanılacak olan ışık uyaranlarının şiddet değerlerinin optimum düzeyde seçilmesi de önemlidir. Böylelikle hem yüksek ışık şiddetlerinde meydana gelebilecek hem olası bir uyarana karşı rahatsızlık tepkisi ile olası bir öğrenme başarısızlığının hem de düşük ışık şiddetlerinde ortamdaki foton azlığından kaynaklanan olası bir algısal kaybın önüne geçilmiş olunacaktır. Örneğin yüksek ışık şiddetinin arıların uyaranlara verdikleri yanıtları negatif yönde etkiledikleri tespit edilmiştir (Menzel, 1981). Menzel'in bal arıları ile yaptığı deneyinde arılar 533 nm'lik uyaran ile çok yüksek ışık şiddetlerinde test edildiklerinde bu uyarana karşı vermiş oldukları doğru tepki azalmıştır. Bu da yüksek ışık şiddetlerinde uyaranların renk özelliğinin algılanmasının kaybolduğunu göstermektedir.

Gece koşullarında, yani insanın renk algılamasının olmadığı ışık şiddetlerinde renk algılayan ve hatta renk değişmezliği gösteren nokturnal türlerin olması ilginçtir. Böylesi organizmaların görüşleri, diurnal türlerdeki fotopik görüşün aksine skotopik görüş olarak isimlendirilmektedir. İnsanlar 10^{-3} cd m^{-2}'lik bir ışık şiddetine kadar sarıyı, 10^{-2} cd m^{-2}'lik şiddete kadar da maviyi renk olarak görebilmektedirler (Kelber vd. 2002). Ancak bu algı akromatik ipuçları ortadan kalktığında mümkün olamamaktadır. Mesela skotopik ışık şiddetlerinde insanlar mavi rengi açık gri tonlarından, sarıyı da koyu gri tonlarından ayırabilmektedirler. Ancak maviyi koyu gri, sarıyı da açık gri tonlarından ayırt etmeleri istendiğinde, akromatik ipuçları ortadan kalktığından bu iki rengi ayırt edememektedirler. Nokturnal bir güve türü olan *Dielephia elpenor ise*

yukarıdaki düşük ışık şiddetlerinden çok daha düşük şiddetlerde renkleri algılayabilmekte, birbirlerinden ayırt edebilmekte ve hatta renk değişmezliği sergilemektedir.

Karıncaların spektral özelliklerini incelemek için yapılan çalışmalarda kromatik bilgini kullanımı ön planda tutulurken akromatik duyarlılıkları ile ilgili çok fazla bir araştırma yapılmamıştır. Tsuneki (1953) *Camponotus obscuripes* ve *Leptothorax spinosior* ile yaptığı spektral duyarlılık deneylerinde karıncaların deneysel düzenekteki yönelimleri esnasında doğru yolu herhangi bir renk uyaranı ile ilişkilendiremediklerini tespit etmiştir. Diğer taraftan, karıncalar iki monokromatik ışık uyaranı ile aynı anda karşılaştıklarında şiddeti diğerinden daha yüksek olan ışığa bağlı olarak yönelimlerini gerçekleştirmişlerdir. Uyaranların şiddetleri birbirlerine yaklaştıkça da karıncalar ışığa yönelimlerini kaybetmişlerdir.

Marak ve Wolken (1965)'in *S. saevissima*'da elde ettikleri aksiyon spektrumunda da karıncaların tepkileri ışık şiddetine bağlı olarak değişiklik göstermiştir. Karıncalar yuvalarının bir tarafında belli bir ışık şiddetine sahip kontrol ışığı olduğu halde besine gidip gelme yönünde eğitilmişler ve kontrol ışığı kapatıldığında da alarm durumuna geçip yuvalarına geri dönmüşlerdir. Kullanılan ışığın şiddeti düşürüldüğünde ise yuvaya geri dönüş davranışı sergileyen karıncaların oranında ciddi bir azalma gözlenmiştir.

Kretz (1979) *C. bicolor*'un spektral özelliklerini incelerken karıncaların maksimum duyarlı olduklarını tespit ettiğini dalga boylarını kullanarak karıncaları bu dalga boyları arasındaki şiddet farklılıklarını algılama yönünde de test etmiştir. Bu amaçla karıncalar 340, 434, 793 ve 574 nm'lik ışık uyaranları kullanılarak test edilmişlerdir. Aynı dalga boyuna sahip iki uyarandan birisinin şiddet değeri sabit tutulurken diğer uyaranın şiddeti belirli oranlarda azaltılıp arttırılarak karıncaların uyaranlar arasındaki seçim frekansaları belirlenmiştir. Kretz'in elde ettiği sonuçlar *C. bicolor* işçilerinin uyaranlar arasındaki şiddet farklılıklarını algılayabildiklerini ancak bu algıdaki başarılarının uyaranlar arasındaki şiddet farklılığı azaldıkça dolaylı olarak

azaldığını göstermektedir. Diğer taraftan test edilen tüm dalga boylarında karıncaların seçim başarıları hemen hemen aynı çıkmıştır.

Çamlıtepe vd. (2006)'nin *F. pratensis* türü orman karıncaları ile yaptıkları kırmızı bölge duyarlılık deneyleri bu türün bir kırmızı fotoreseptöre sahip olmadığı halde spektrumun kırmızı bölgesinde tamamen ışık şiddetinin algılanmasına bağlı olarak bir duyarlılık sergilediğini ortaya koymaktadır.

3. MATERYAL VE METOD

3.1. Karıncalar

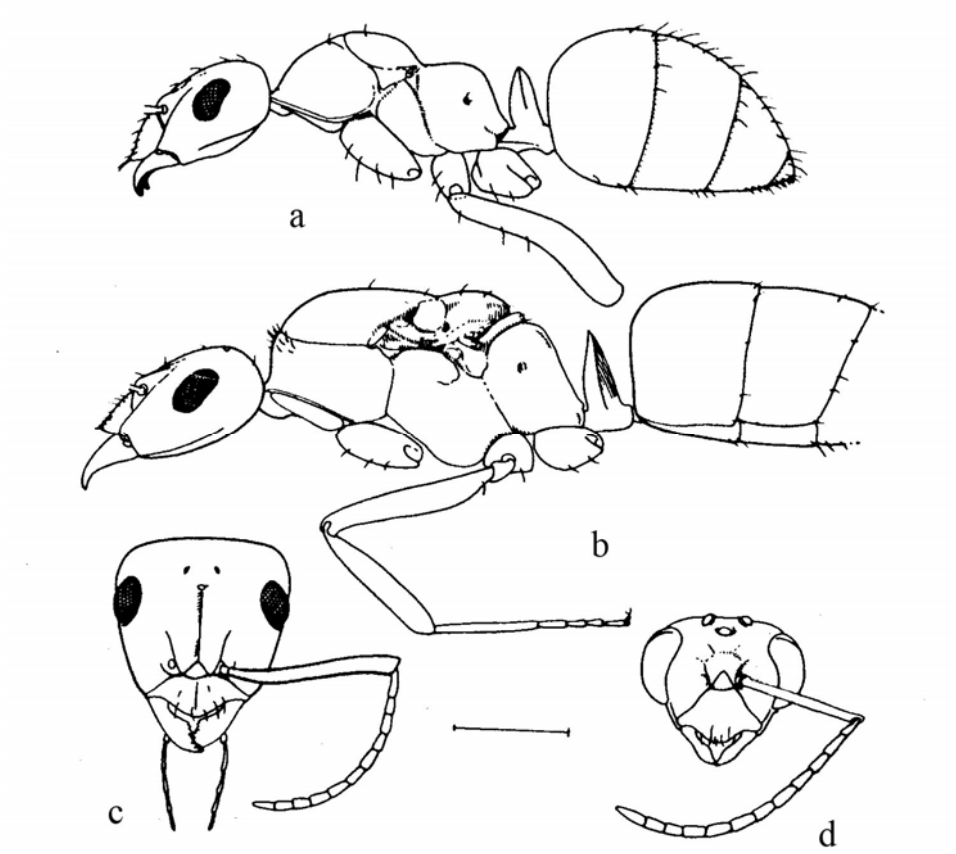
Bu çalışmada *Formica cunicularia* Latr. 1798 türü kullanılmıştır. Taş altlarında ya da küçük toprak yığınları içerisinde yuvalanan bu tür yuvalarını demiryolu kenarlarında, ağaçlık alanların güneş alan sınır bölgelerinde, kuru ve açık çayırlık alanlarda yapmaktadır. Her bir yuva birbirinden ayrıdır ve normal olarak tek bir kraliçe içerir. Avcılık ve çöpçülük ile beslenen bu türün eşeysel bireyleri Temmuz ve Ağustos aylarında ortaya çıkar (Şekil 3.1.) (Collingwood, 1979).

Bu tür Kuzey Afrika'dan Güney İskandinavya'ya, Portekiz'den Urallara kadar dağılım göstermektedir (Collingwood, 1979). Türkiye'den bilinen dağılımı Bursa, İstanbul, Artvin, Trabzon, Ağrı, Bingöl, Bitlis, Elazığ, Erzincan, Erzurum, Kars, Malatya, Muş, Tunceli, Van, Edirne, İstanbul, Kırklareli, Tekirdağ, Bozcaada'dır (Aktaç 1982; Kıran, 1998).

İşçiler: Baş ve göğüs'ün büyük kısmı çoğunlukla kırmızı renkte, yanak ve mesopleural artikulasyonlar kırmızımsı, vücudun geri kalan kısmı kül rengi grimsi siyah, gula ve oksiput çıplak. Pronotumda normal olarak dik kıllar eksik ancak bazen promesonotum'da bir ya da iki tane kısa dik kıl olabilmekte, petiol'ün üst kısmında ise kıl bulunmaz. Vücut 4.0-6.5 mm (Şekil 3.1.) (Collingwood, 1979).

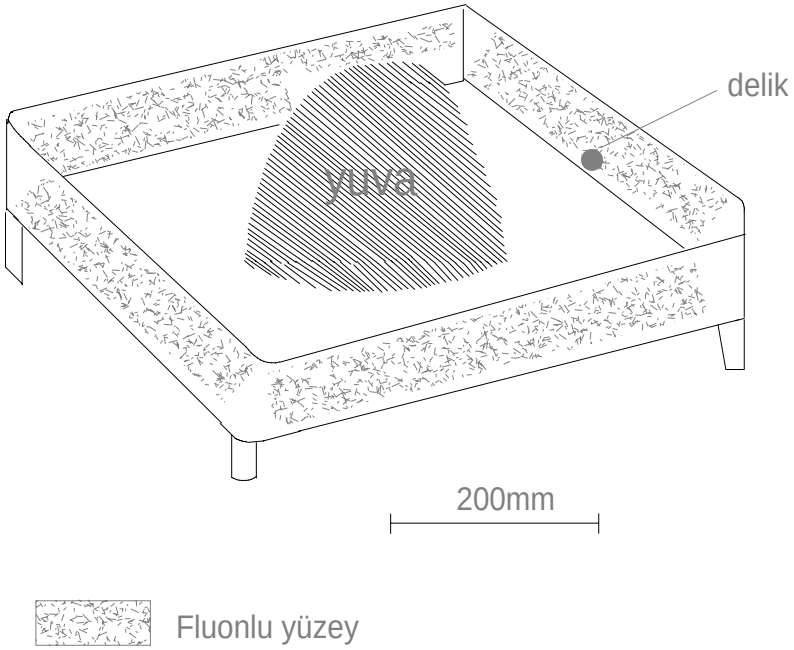
Kraliçe: Sarımsı kırmızıdan koyu kırmızıya renkli, başın mesonotum'un ve gasterin büyük kısmı koyu. Propodeum siyah ya da sarımsı kırmızı. İlk gaster segmenti çoğunukla kısmen kırmızımsı. Dik kıllar sadece pronotumun ön kısmında var, bu dik kıllar propodeum ve petiol'ün üst kısmında bulunmaz. Eklentiler açıktan koyuya kahverengimsi kırmızı. Vücut 7.5-9.0 mm (Şekil 3.1.) (Collingwood, 1979).

Erkek: Vücut uniform olarak siyah. Gaster ve scutellum mat ve sık tüylü, bacaklar esas olarak sarımsı kırmızı. Petiol'ün dorsali uzun kıllı, petiol kenarlarda köşeli. Vücut 8.0-9.0 mm (Şekil 3.1.) (Collingwood, 1979).



Şekil 3.1. *Formica cunicularia* Latr. **a)** işçi (profilden) **b)** kraliçe profilden, **c)** dorsalden kraliçenin başı, **d)** dorsalden erkek birey başı (Collingwood, 1979'dan).

Canlı materyal olarak Trakya Üniversitesi Fen Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümü bahçesinde tespit edilen *F. cunicularia'*ya ait yuvadan (41° 38' 46" N / 26° 37' 12" E) çok sayıda işçi karınca bir kısım yuva materyali ile birlikte alınarak iklim odasına taşınmıştır. İklim odasına transfer edilen koloni 75 cm çapında plastik bir kabın içine konulmuş ve karıncaların 1 ay süre ile laboratuvar koşullarına (nem: %25–30; ısı:23-25Cº, 12/12 saatlik karanlık – aydınlık periyodu) alışmaları ve yuva inşa etmeleri beklenmiştir. Karıncaların konuldukları kaptan dışarı çıkışları kabın duvarlarına Fluon sürülerek engellenmiştir (Şekil 3.2.).



Şekil 3.2. Laboratuvardaki *F. cunicularia* yuvasının şematik gösterimi.

3.2. Deneysel Düzenek

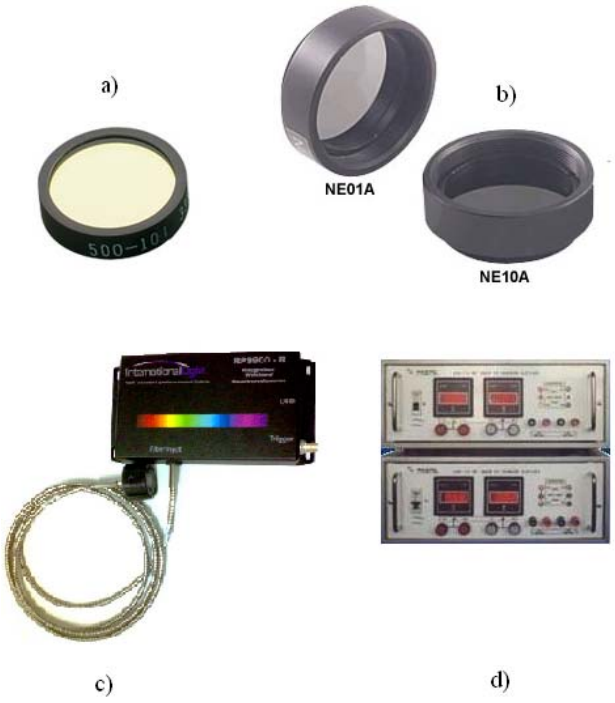
Tüm spektral duyarlılık deneylerinde, istenilen dalga boylarına sahip ışık uyaranlarını elde etmek için dar bant aralığına sahip renkli filtreler (Thorlabs Inc. bandpass filters, CWL= 340, 370, 380, 440, 510, 540, 550, 590, 610, 630, 640 ve 650 nm) kullanılmıştır. Bu filtreler 10 nm dar bant aralığına sahip özel filtreler olup renkli görme deneylerinde yaygınca kullanılmaktadır (Şekil 3.3a ve Ek A). Işık kaynağı olarak birbirlerine özdeş mercek sistemlerine sahip ışık kutuları içinde, 24V-250W güce sahip halojen lambalar (Philips Focusline) kullanılmıştır. Renkli filtreler bu kutuların ön taraflarındaki taşıyıcılara yerleştirilmiş ve DC ayarlı gerilim/güç kaynakları (Maksimel LPS 950, Şekil 3.3d) kullanılarak ışık kutularına, istenilen ışık şiddetini ($1{,}1x10^{11}$ foton, Eşitlik 1) elde edecek şekilde akım verilmiştir (Tablo 3.1 ve Ek B, Şekil 3.4. ve 3.5.). Işık uyaranlarının şiddetlerinin ölçümlerinde kalibre edilmiş bir spektroradyometre (International Light RPS 900, Şekil 3.3b) kullanılmıştır. Işık şiddetlerinin düşürülmesinin gerekli olduğu deneylerde nötral yoğunluk filtreleri (absorptive ND filters, Thorlabs Inc., Şekil 3.3c) kullanılmıştır.

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

N_λ ; Belli bir dalga boyundaki ışık uyaranının foton sayısı
I_λ ; Belli bir dalga boyundaki ışık uyaranının şiddeti (W/cm^2)
$E_{\text{foton }\lambda}$; Belli bir dalga boyundaki ışık uyaranın enerjisi (hc/λ)

Tablo 3.1. Deneylerde kullanılan monokromatik ışık uyaranlarının eş sayıda ışık şiddetine fotona ($1{,}1x10^{11}$) sahip olmaları için gerekli $N_\lambda = I_\lambda / E_{\text{foton }\lambda}$ formülüne göre hesaplanmış şiddet (I) değerleri ile bu şiddet değerlerini elde etmek için kullanılan akım-gerilim değerleri; A, amper; V, volt

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



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

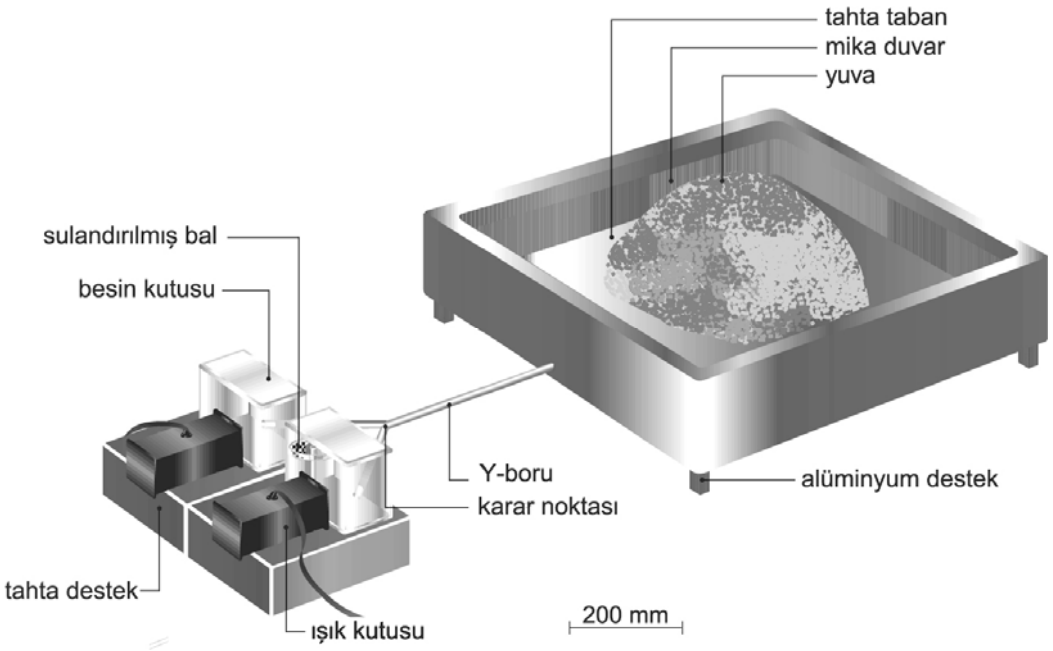
Renkli görme, ışık şiddeti ayırımı ve ince ayar renk ayırımı deneyleri Y-borudan oluşan ikili bir seçim düzeneğinde, ışık şiddeti eşik değeri deneyleri ile kırmızı bölge duyarlılık deneyleri ise dairesel oriyentasyon platformundan oluşan bir düzenekte gerçekleştirilmiştir.

3.2.1. İkili seçim düzeneği (Y-boru)

İşçiler, yuvalarına silikon bir boru aracılığı ile bağlı olan cam bir Y-boru ile besin ile ödüllendirilmek suretiyle her bir deneysel koşul için ayrı ayrı eğitilip test edilmişlerdir. Y-boru 15 cm ana kol uzunluğuna, 10'ar cm yan kol uzunluklarına, 3 cm çap genişliğine ve 120°'lik bir kollar arası açı değerine sahip olacak şekilde tasarlanmıştır (Şekil 3.4.). Bu açı değeri seçim noktasında karıncalara iki ışık uyaranını da aynı anda görmesine olanak tanımıştır.

Y-borunun yan kolları birbirlerine özdeş plastik beslenme kaplarına bağlanarak, bu kapların arkalarına da, önlerine dar bant aralığına sahip renkli filtrelerin yerleştirileceği özdeş ışık kutuları konulmuştur. Her bir deneysel koşul için ödülle ilişkilendirilecek olan ışık uyaranının önündeki beslenme kabına besin olarak sulandırılmış bal ve zaman zaman ölü böcekler konulmuştur.

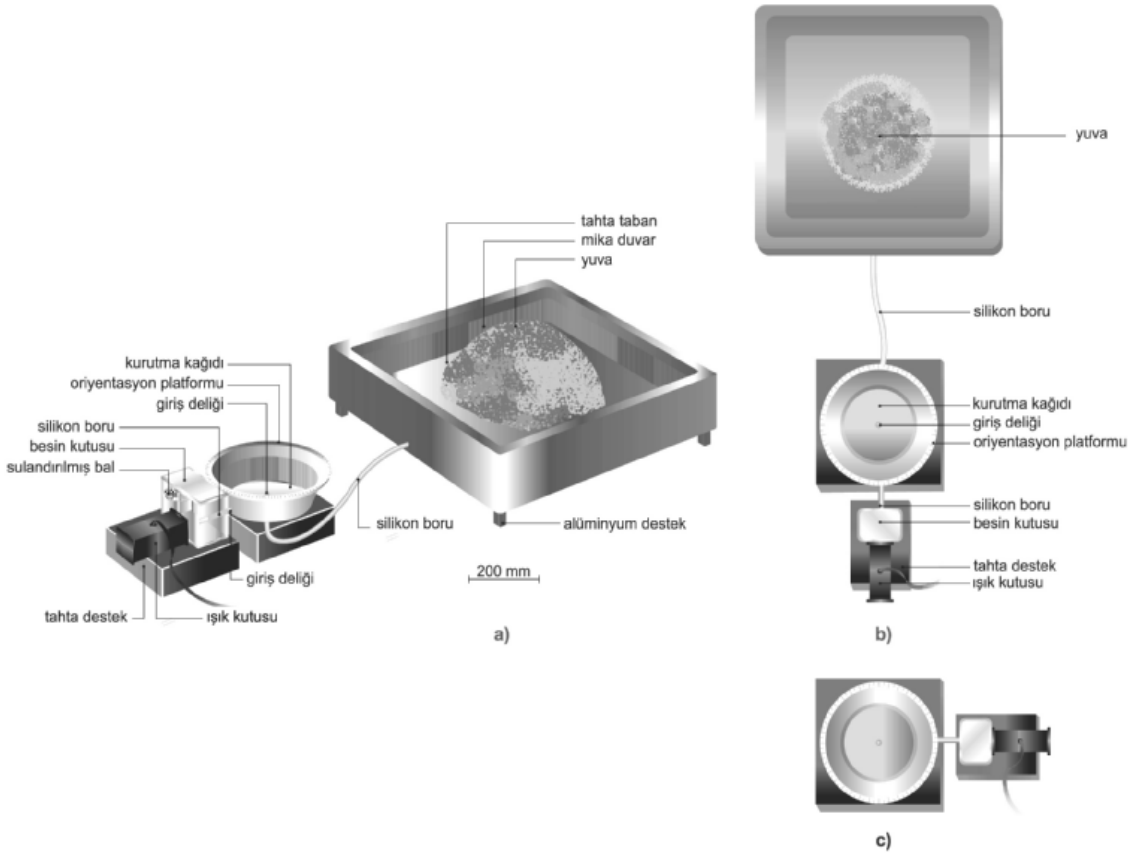
Y-borunun yan kollarının ayrılma noktasına (seçim noktası) gelen işçiler kollar arasındaki açıdan dolayı iki ışık uyaranını da aynı anda görebilmişlerdir. Her bir deneysel koşula özgü uyaranlar ile yukarıdaki düzenekte eğitilen işçiler yine aynı düzenekte test edilmişlerdir. Bir işçinin Y-boruya girmesiyle başlayan her bir test aynı işçinin kollardan her hangi birisinin bağlı bulunduğu beslenme kabına çıkmasıyla sonlanmıştır. Test edilen karıncaların uyaranlar arasındaki tercihlerinin istatistiki analizinde G-testi kullanılmıştır



Şekil 3.4. İkili seçim düzeneği.

3.2.2. Dairesel oriyentasyon platformu

Farklı dalga boylarına sahip uyaranların algılanabileceği en düşük ışık şiddeti değerlerinin belirlenmesine yönelik deneyler ile kırmızı bölge duyarlılık deneyleri, yuvaya silikon bir boru aracılığı ile bağlı, 30 cm. çapında dairesel bir oriyentasyon platformunda (plastik kap) gerçekleştirilmiştir. Bu platformun üzerine de aynı ebatta filtre kağıdı konulmuştur. Platforma tam ortada açılacak olan bir delik aracılığı ile ulaşan işçiler platformun bir noktasına açılan bir delikten de arkasında ışık kutularının bulunacağı beslenme kaplarına geçebilmişlerdir (Şekil 3.5.). Bu şekilde sırasıyla belli bir şiddete sahip farklı dalga boylarına eğitilen işçiler daha sonra test edilmişlerdir. Şiddet eşik değerini tespitine yönelik olarak yapılan testler, spektral uyaranların şiddetlerinin eğitimdekiyle eşdeğerde tutulduğu kontrol testleri ile başlayıp işçilerin söz konusu uyaranlara duyarlılıklarının yok olacağı ışık şiddetlerine ulaşılana kadar devam etmiştir. Kırmızı bölge duyarlılık deneylerinde ise ışık uyaranları olarak sırasıyla 590, 610, 630 ve 650 nm'lik ışık uyaranları kullanılmış ve işçilerin bu uyaranlara karşı verdikleri yanıtlar kaydedilmiştir. Test edilen her bir işçinin oriyentasyon platformundaki açısal dağılımı kaydedilerek sonuçlar dairesel istatistik metodu ile test edilmiştir.



Şekil 3.5. Dairesel oriyentasyon platformu. a) yandan, b-c) üstten görünüm.

3.3. İpuçlarının Ortadan Kaldırılması

İşçilerin görmeye dayalı olarak laboratuar içinde kullanabilecekleri her türlü görsel ipucunu yok etmek için eğitim ve testler tamamen karanlık bir ortamda yapılmıştır. Karıncalar manyetik ve idiyotetik ipuçlarını kullanarak yönlerini belirleyebildikleri için (Camlitepe ve Stradling 1995; Aksoy ve Camlitepe, 2005; Camlitepe vd. 2005) Y-borudan oluşan düzenekteki testlerde ışık uyaranları her 15 bireyde kendi aralarında yer değiştirilerek kullanılmıştır. Laboratuarda kullanılan elektrikli cihazlar uniform bir manyetik alan oluşturmasa da dairesel oriyentasyon platformundaki testlerde işçiler ışık uyaranlarının 90° çevrilmesi ile test edilmişlerdir. Y-borular ve platformun üzerinde kullanılan filtre kağıdı test edilen her bir 5 bireyden

sonra yenileri ile değiştirilerek olası her türlü kimyasal koku izinin kullanılması engellenmiştir. Testlerde besin uzaklaştırılmış ve beslenme kapları yenileri ile değiştirilmiştir. Tüm deneysel düzenekler düz bir zemin üzerine oturtturularak yerçekimine bağlı ipuçlarının kullanımı da engellenmiştir. Böylelikle, Y-borunun seçim noktasına gelen işçiler ile oriyentasyon platformuna çıkan işçiler test edilecek ışık uyaranları dışında kullanabilecekleri her hangi bir ipucundan yoksun bırakılmışlardır.

3.4. Eğitim Prosedürü

Gerçekleştirilecek tüm deneyler öncesince işçiler 2 hafta süre ile besine ödüllendirme yolu ile eğitilmişlerdir. Y-boru düzeneğinde "+" olarak kullanılacak ışık uyaranlarının bağlı bulunacakları beslenme kabına besin olarak sulandırılmış bal konulmuştur. Renkli görme ve ince ayar renk ayırımı deneylerinde eğitimde kullanılan tüm uyaranlar eşit ışık şiddetine sahip olacak şekilde ayarlanmışlardır. Bir hafta süre ile işçilerin hiçbir kısıtlamaya maruz kalmaksızın besine gidip gelmelerine izin verilmiştir. Bu durumda işçiler besine ulaşmada hem boru içine bırakacakları kimyasal koku izini hem de kullanılan ışık uyaranlarını kullanabileceklerdir. Eğitimin 2. haftasının başından itibaren ise Y-borular her saat başı alkol ile iyice yıkanmış yenileri ile değiştirilmiş ve kimyasal koku izi de ortadan kaldırılarak işçiler yalnızca ışık uyaranlarını kullanma yönünde zorlanmışlardır.

Renkli görme deneylerinde eğitim için daima ayırımsal şartlandırma prosedürü kullanılırken ince ayar renk ayırımı deneylerinde yalnızca tek bir uyaranın (+ uyaran) kullanıldığı tekli şartlandırma prosedürü de kullanılmıştır.

Dairesel oriyentasyon platformunda ise işçiler besin ile ilişkilendirilen, belli bir ışık şiddetine sahip, tek bir uyarana eğitilmişlerdir. Yine eğitimin ilk haftasında hiçbir kısıtlama olmaksızın besine gidip gelmeleri sağlanmıştır. Bu durumda işçiler besine ulaşmada hem platform üzerine bıraktıkları kimyasal koku izini hem de ışık uyaranını kullanabilmişlerdir. 2. haftanın başından itibaren ise platform üzerindeki kurutma kâğıdı her saat başı yenisi ile değiştirilerek kimyasal koku izi de ortadan kaldırılmış ve işçiler yalnızca ışık uyaranlarını kullanma yönünde zorlanmışlardır.

3.5. Deneyler

3.5.1. Renkli görme deneyleri

Renkli görme deneyleri için işçiler 370, 440, 540 ve 640 nm dalga boylarının farklı ikili kombinasyonlarına ikili seçim düzeneği kullanılarak eğitilmişlerdir. Kontrol testi olarak yapılan ilk testte (Test I) işçiler eğitim ile aynı ışık şiddetinde (eşdeğer şiddet, deneylerde I olarak gösterilmiştir) test edilmişlerdir. Gerçek renkli görmenin belirlenmesine yönelik yapılan kritik testte ise (Test II) eğitimde "+" olarak kullanılan ışık uyaranının şiddeti nötral yoğunluk filtreleri ile (Absorptive ND filter) %90 oranında düşürülmüş (deneylerde I/10 olarak gösterilmiştir) ve işçilerin renk uyaranları arasındaki tercihleri belirlenmiştir. Toplam en az 30 işçinin dâhil edildiği her bir deneme bir işçinin Y-boruya girmesiyle başlamış ve kollardan her hangi birisinin bağlı bulunduğu beslenme kabına çıkmasıyla sonlanmıştır.

3.5.1.1. Deney 1 (UV bölge görme)

Eğitim:
370 nm + (I) vs 540 nm – (I)

Test I (Kontrol testi)
370 nm + (I) vs 540 nm – (I)

Test II (Kritik test)
370 nm + (I/10) vs 540 nm – (I)

3.5.1.2. Deney 2 (Mavi bölge renkli görme)

Eğitim:
440 nm + (I) vs 540 nm – (I)

Test I (Kontrol testi)
440 nm + (I) vs 540 nm – (I)

Test II (Kritik test)
440 nm + (I/10) vs 540 nm – (I)

3.5.1.3. Deney 3 (Yeşil bölge renkli görme)

Eğitim:
540 nm + (I) vs 370 nm – (I)

Test I (Kontrol testi)
540 nm + (I) vs 370 nm – (I)

Test II (Kritik test)
540 nm + (I/10) vs 370 nm – (I)

3.5.1.4. Deney 4 (Kırmızı bölge renkli görme)

Eğitim:
640 nm + (I) vs 540 nm – (I)

Test I (Kontrol testi)
640 nm + (I) vs 540 nm – (I)

Test II (Kritik test)
640 nm + (I/10) vs 540 nm – (I)

3.5.2. Kırmızı bölge duyarlılık ve L-reseptör foton yakalama deneyleri

Bu deneyler ile işçilerin kırmızı bölge dalga boylarına karşı olan olası duyarlılıkları (oriyentasyon platformu deneyleri) ve kırmızı bölgede olası L- reseptörü foton yakalamasına bağlı olarak kırmızı bölgede ayırım performanslarının belirlenmesi (Y-boru deneyleri) amaçlanmıştır.

3.5.2.1. Deney 1 (Kırmızı bölgede duyarlılık deneyleri)

Dairesel oriyentasyon platformunda 590 nm'ye besin ödüllü olarak eğitilen *F. cunicularia* işçileri sırasıyla 590, 610, 630 ve 650 nm'lik eş şiddete sahip ışık uyaranları ile test edilerek kırmızı bölgedeki dalga boyu duyarlılıkları tespit edilmiştir.

3.5.2.2. Deney 2 (L- reseptörü foton yakalamasına bağlı olarak kırmızı bölgede ayırım)

İşçiler Y-borudan oluşan düzenekte 590 ve 640 nm'lik dalga boylarına ikili seçim düzeneği kullanılarak eğitilmişlerdir. Kontrol testi olarak yapılan ilk testlerde (Test I) işçiler eğitim ile aynı koşullarda test edilmişlerdir. Sonraki iki kritik testten birincisinde önce eğitim uyaranı olan 590 nm'nin şiddeti neutral yoğunluk filtreleri ile 10 kat (deneylerde I/10 olarak gösterilmiştir), ikinci kritik testte ise 100 (deneylerde I/100 olarak gösterilmiştir) düşürülmüş ve işçilerin uyaranlar arasındaki tercihleri belirlenmiştir.

Eğitim:
590 nm + (I) vs 640 nm – (I)

Test I (Kontrol testi)
590 nm + (I) vs 640 nm – (I)

Test II (Kritik test)
590 nm + (I/10) vs 640 nm – (I)

Test II (Kritik test)
590 nm + (1/100) vs 640 nm – (I)

3.5.3. İnce ayar renk ayırımı deneyleri

İşçilerin spektrumun aynı renk bölgesine karşılık gelen birbirlerine çok yakın iki dalga boyu arasındaki ayırım yeteneklerinin ölçüldüğü bu deneyler de Y-boru'dan oluşan düzenekte gerçekleştirilmiştir. Deneylerde işçilerin renkli görme deneyleri ile duyarlı oldukları tespit edildikleri spektrumun UV ve yeşil bölgelerinde 40 nm dalga boyu aralıklarında 340–380 ve 510-550 nm ışık uyaranları kullanılmıştır. Bu deneylerde iki tip eğitim uygulanmıştır. İşçiler ya Y-borunun yan kollarının bağlı olacak beslenme kaplarından yalnızca bir tanesinde ışık uyaranı olduğu (***tekli şartlandırma prosedürü***; ***absolute conditioning procedure***), ya da her iki kapta da ışık uyaranı olduğu koşullarda (***ayırımsal şartlandırma prosedürü; differential conditioning procedure***) eğitilmişlerdir. Her iki durumda da "+" olarak ele alınacak dalga boyu besin ile ilişkilendirilmiş ve ışık uyaranları aynı şiddete sahip olacak şekilde ayarlanmıştır.

Üç farklı test gerçekleştirilmiştir. İlk testte her iki şartlandırma prosedürü ile eğitilen işçiler eğitim ile aynı koşullarda test edilmişlerdir (Kontrol testi). İkinci tip testlerde tekli şartlandırma prosedürü ile eğitilen işçiler ayırımsal prosedürdeki eğitim koşullarıyla, ayırımsal şartlandırma prosedürü ile eğitilen işçiler da tekli prosedürdeki eğitim koşullarıyla test edilmişlerdir. Üçüncü tip testlerde ise işçiler her iki eğitimde de "+" olarak kullanılan dalga boyunu alternatif, duyarlı olduğu en uzak dalga boyundan ayırt etme konusunda test edilmişlerdir. Her bir test için toplam 30 işçinin tercihi kaydedilmiş ve değerlendirilmiştir.

3.5.3.1. Deney 1 (UV bölge ince ayar renk ayırımı)

Tekli Şartlandırma Prosedürü	Ayırımsal Şartlandırma Prosedürü
Eğitim: 340 nm + (I) vs Karanlık –	**Eğitim:** 340 nm + (I) vs 380 nm – (I)
Test I 340 nm + (I) vs Karanlık –	**Test I** 340 nm + (I) vs 380 nm – (I)
Test II 340 nm + (I) vs 380 nm – (I)	**Test II** 340 nm + (I) vs Karanlık –
Test III 340 nm + vs 550 nm – (I)	**Test III** 340 nm + vs 550 nm – (I)

3.5.3.2. Deney 2 (Yeşil bölge ince ayar renk ayırımı)

Tekli Şartlandırma Prosedürü	Ayırımsal Şartlandırma Prosedürü
Eğitim: 510 nm + (I) vs Karanlık –	**Eğitim:** 510 nm + (I) vs 550 nm – (I)
Test I 510 nm + (I) vs Karanlık –	**Test I** 510 nm + (I) vs 550 nm – (I)
Test II 510 nm + (I) vs 550 nm – (I)	**Test II** 510 nm + (I) vs Karanlık –
Test III 510 nm + (I) vs 370 nm – (I)	**Test III** 510 nm + (I) vs 370 nm – (I)

3.5.4. Işık şiddeti eşik değeri deneyleri

Spektrumun 370, 440, 540 ve 640 nm dalga boylarına karşılık gelen ışık uyaranlarının algılanmalarının mümkün olabileceği en düşük şiddet değerlerinin belirlenmesine yönelik olarak yapılan bu deneyler dairesel oriyentasyon platformunda gerçekleştirilmiştir. İşçiler belli bir şiddete sahip ($1{,}1x10^{11}$ foton) ışık uyaranlarına eğitilmiş ve ilk olarak bu ışık şiddeti ile test edilmişlerdir (Kontrol testleri). Daha sonra ışık şiddetleri ND filtreler kullanılarak kademe kademe düşürülmüş ve aynı testler işçilerin söz konusu uyaranı algılayamadıkları şiddet değerine kadar devam etmiştir. Olası bir manyetik alan kullanımını engellemek için tüm testlerde ışık uyaranlarının yönü 90° çevrilerek kullanılmıştır.

3.5.4.1. Deney 1 (UV bölge şiddet eşik değeri)

Eğitim:

370 nm (I)

Testler:

Şiddet testleri

3.5.4.2. Deney 2 (Mavi bölge şiddet eşik değeri)

Eğitim:

440 nm (I)

Testler:

Şiddet testleri

3.5.4.3. Deney 3 (Yeşil bölge şiddet eşik değeri)

Eğitim:

540 nm (I)

Testler:

Şiddet testleri

3.5.4.4. Deney 4 (Kırmızı bölge şiddet eşik değeri)

Eğitim:

640 nm (I)

Testler:

Şiddet testleri

3.5.5. Işık şiddetine bağlı ayırım deneyleri

İşçilerin spektrumun iki aynı dalga boyu arasında yalnızca ışık şiddetine bağlı olarak bir ayırım yapıp yapamadıklarını belirlemek için Y-boru'dan oluşan düzenekte, UV (370 nm), mavi (440 nm), yeşil (540 nm) ve kırmızı (640 nm) ışık uyaranları ile eğitilip test edilmişlerdir. İşçiler, birisi (I) diğerinin 10 (I/10) ya da 100 katı (I/100) daha az ışık şiddetine sahip iki uyarana, yüksek şiddete sahip olan uyaran besinle ilişkilendirilecek şekilde (+ uyaran) eğitilip test edilmişlerdir. Testler iki aşamalı olarak gerçekleştirilmiştir. İlk testte işçiler eğitim ile aynı koşullarda test edilmişlerdir (kontrol testi). Bunu takip eden testlerde ise + uyaranın ışık şiddeti nötral yoğunluk filtreleri ile (ND= 1.0; ND= 0.6; ND= 0.4; ND= 0.2; ND= 0.1) kademeli olarak düşürülüp işçilerin bu uyaranlar arasındaki tercihleri belirlenmiştir (kritik testler). Her bir test için toplam 30 işçinin tercihi kaydedilerek değerlendirilmiştir.

3.5.5.1. Deney 1 (UV bölge şiddet ayırımı)

Eğitim:
370 nm (+) vs 370 nm (I/100)

Test I (Kontrol testi)
370 nm (+) vs 370 nm (I/100)

Kritik testler

3.5.5.2. Deney 2 (Mavi bölge şiddet ayrımı)

Eğitim:
440 nm (+) vs 440 nm (I/10)

Test I (Kontrol testi)
440 nm (+) vs 440 nm (I/10)

Kritik testler

3.5.5.3. Deney 3 (Yeşil bölge şiddet ayırımı)

Eğitim:
540 nm (+) vs 540 nm (I/100)

Test I (Kontrol testi)
540 nm (+) vs 540 nm (I/100)

Kritik testler

3.5.5.4. Deney 4 (Kırmızı bölge şiddet ayrımı)

Eğitim:

640 nm (+) vs 640 nm (I/10)

Test I (Kontrol testi)

640 nm (+) vs 640 nm (I/10)

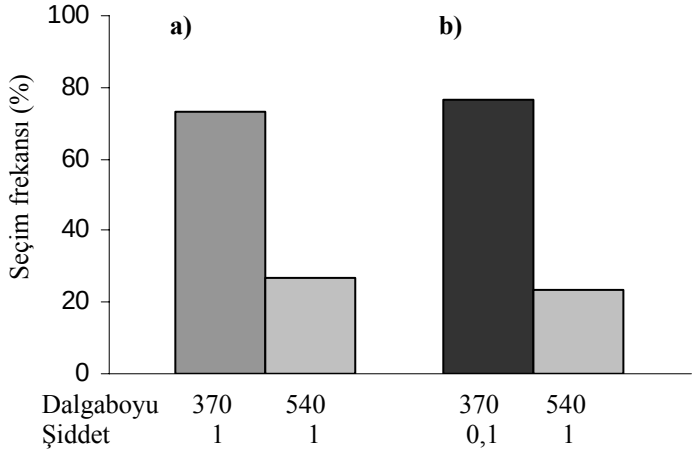
Kritik testler

4. SONUÇLAR

4.1. Renkli Görme Deneyleri:

4.1.1. Deney 1 (UV bölge görme)

İşçiler eş şiddete sahip 370 nm (+, besin ödüllü) ve 540 nm (-)'ye eğitilmiş ve test edilmişlerdir. Eğitim şartları ile yapılan kontrol testinde işçiler eğitildikleri dalga boyu olan 370 nm'yi istatistiksel olarak anlamlı bir şekilde tercih etmişlerdir (N=30, G= 6.79, P<0.01) (Şekil 4.1a). İşçiler, pozitif uyaran olan 370 nm'nin ışık şiddetinin nötral yoğunluk filtresi ile 10 kat düşürülmesiyle yapılan kritik testte de eğitildikleri dalga boyunu (370 nm) tercih etmişlerdir (N=30, G= 8.99, P<0.005) (Şekil 4.1b).



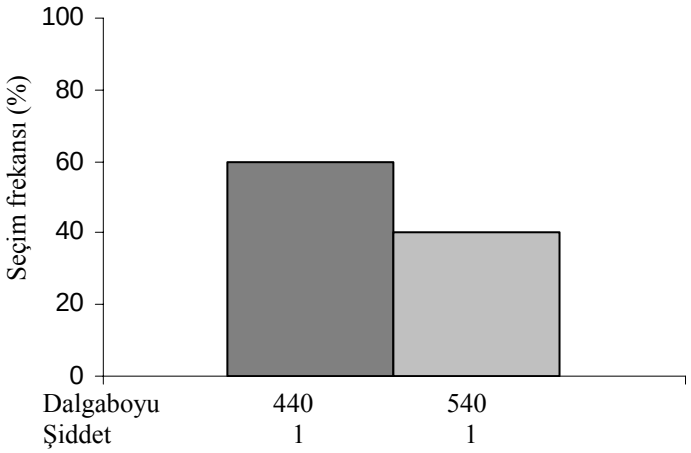
Şekil 4.1. UV bölge görme deneyinde işçilerin uyaranlar arasındaki seçim frekansları, **a)** Kontrol testi, N=30 [22 (+) vs 8 (-)], G= 6.79, P<0.01, **b)** Kritik test, N=30 [(23 (+) vs 7 (-)], G= 8.99, P<0.005.

Elde edilen bu sonuçlar *F. cunicularia* işçilerinin elektromanyetik spektrumun UV bölgesinde gerçek renkli görmeye sahip olduğunu kanıtlamaktadır.

4.1.2. Deney 2 (Mavi bölge renkli görme)

İşçiler eş şiddete sahip 440 nm (+, besin ödüllü) ve 540 nm (-)'ye eğitilmiş ve test edilmişlerdir. Eğitim şartları ile yapılan kontrol testinde işçiler eğitildikleri dalga

boyu olan 440 nm'yi istatistiki olarak anlamlı bir şekilde tercih etmediklerinden (N=30, G= 1.2, P<0.05), nötral yoğunluk filtresi ile pozitif uyaranın şiddetinin 10 kat düşürülmesiyle yapılacak olan kritik test yapılmamıştır (Şekil 4.2.).

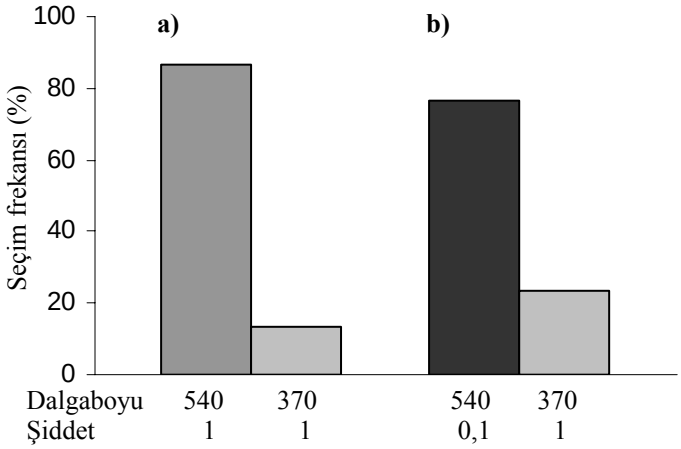


Şekil 4.2. Mavi bölge renkli görme kontrol deneyinde işçilerin uyaranlar arasındaki seçim frekansları, N=30 [18 (+) vs 12 (-)], G= 1.2, P<0.05.

Elde edilen veriler *F. cunicularia* işçilerinin eğitildikleri mavi dalga boyu (440 nm) ile negatif uyaran olarak sunulan yeşil dalga boyu (540 nm) arasında anlamlı bir tercih yapamadıkları için mavi renge duyarlı olmadığını ve spektrumun mavi bölgesinde gerçek renkli görmeye sahip olmadığını göstermektedir.

4.1.3. Deney 3 (Yeşil bölge renkli görme)

İşçiler eş şiddete sahip 540 nm (+, besin ödüllü) ve 370 nm (-)'ye eğitilmiş ve test edilmişlerdir. Eğitim şartları ile yapılan kontrol testinde işçiler eğitildikleri dalga boyu olan 540 nm'yi tercih etmişlerdir (N=30, G= 18.02, P<0.001) (Şekil 4.3a). İşçiler, pozitif uyaran olan 540 nm'nin ışık şiddetinin nötral yoğunluk filtresi ile 10 kat düşürülmesiyle yapılan kritik testte de eğitildikleri dalga boyunu (540 nm) tercih etmişlerdir (N=30, G= 6.79, P<0.01) (Şekil 4.3b).

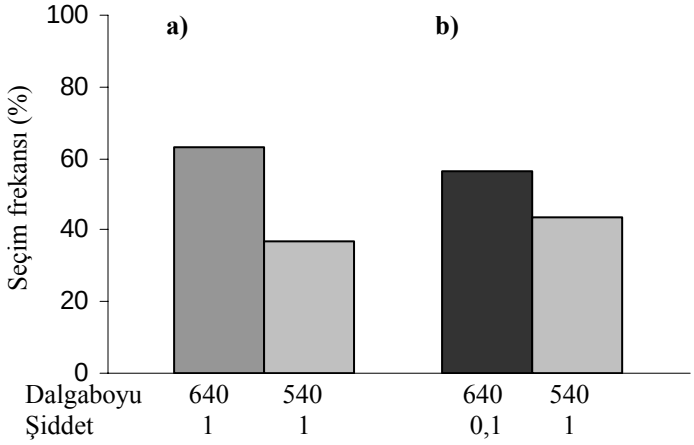


Şekil 4.3. Yeşil bölge renkli görme deneyinde işçilerin uyaranlar arasındaki seçimfrekansları, **a)** Kontrol testi, N=30 [26 (+) vs 4 (-)], G= 18.02, P<0.001, **b)** Kritik test, N=30 [23 (+) vs 7 (-)], G= 6.79, P<0.01.

Elde edilen bu sonuçlar *F. cunicularia* işçilerinin elektromanyetik spektrumun yeşil bölgesinde gerçek renkli görmeye sahip olduğunu kanıtlamaktadır.

4.1.4. Deney 4 (Kırmızı bölge renkli görme)

İşçiler eş şiddete sahip 640 nm (+, besin ödüllü) ve 540 nm (-)'ye eğitilmiş ve test edilmişlerdir. Eğitim şartları ile yapılan kontrol testinde işçiler eğitildikleri dalga boyu olan 640 nm'yi tercih etmişlerdir (N=60, G= 4.31, P<0.05) (Şekil 4.4a). İşçiler, pozitif uyaran olan 640 nm'nin ışık şiddetinin nötral yoğunluk filtresi ile 10 kat düşürülmesiyle yapılan kritik testte ise uyaranlar arasında istatistiki olarak anlamlı bir tercih yapamamışlardır (N=60, G= 1.05, P>0.05, anlamsız) (Şekil 4.4b).



Şekil 4.4. Kırmızı bölge renkli görme deneyinde işçilerin uyaranlar arasındaki seçim frekansları, **a)** Kontrol testi, N=60 [38 (+) vs 22 (-)], G= 4.31, P<0.05, **b)** Kritik test, N=60 [34 (+) vs 26 (-)], G= 1.05, P>0.05, anlamsız.

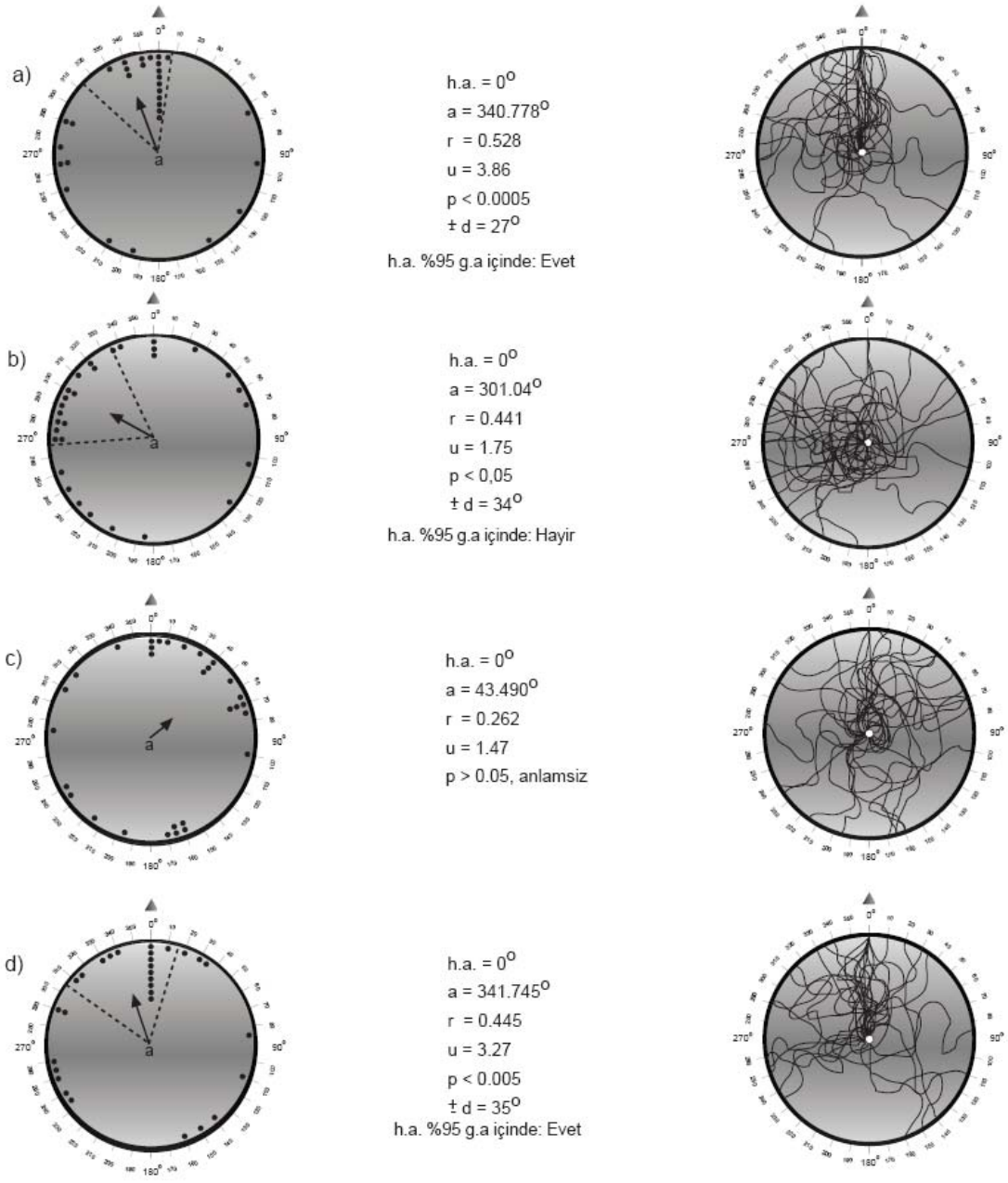
Elde edilen sonuçlar, *F. cunicularia* işçilerinin eğitildikleri kırmızı dalga boyunu (640 nm) kontrol testinde negatif olarak kullanılan yeşil dalga boyundan (540nm) ayırt edebildiklerini, ancak gerçek renkli görmenin belirlenmesine yönelik yapılan kritik testte ayırt edemediklerini, dolayısıyla elektromanyetik spektrumun kırmızı bölgesinde gerçek renkli görmeye sahip olmadıklarını göstermektedir.

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

4.2.1. Deney 1 (Kırmızı bölge duyarlılık deneyleri)

Dairsel oriyentasyon platformunda 590 nm'ye besin ödüllü olarak eğitilen *F. cunicularia* işçileri sırasıyla 590, 610, 630 ve 650 nm'lik eş şiddete sahip ışık uyaranları ile test edilerek kırmızı bölgedeki dalga boyu duyarlılıkları tespit edilmiştir.

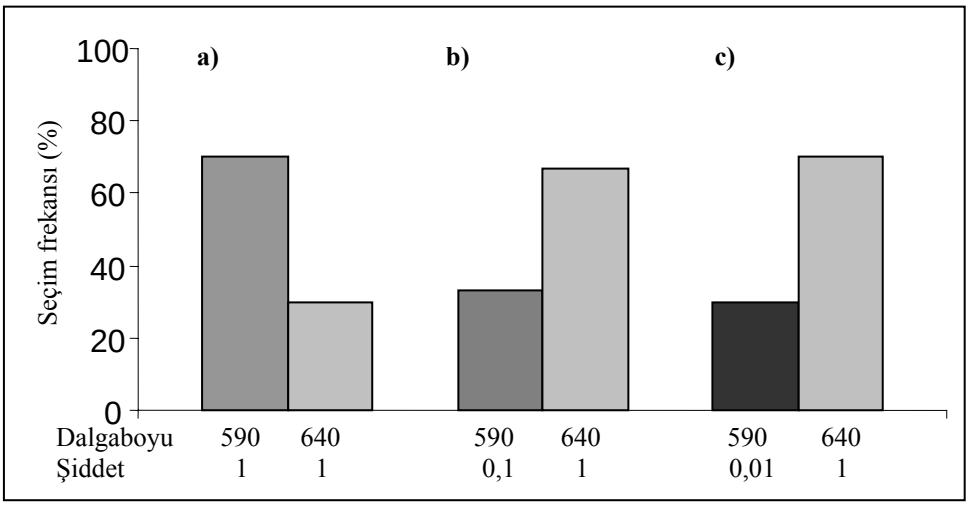
Dairesel oriyentasyon platformunda besin ödüllü olarak sırası ile 590, 610, 630 ve 650 nm'lik monokromatik ışık uyaranlarına eğitilen işçilerin testlerdeki dağılımları kırmızı bölgedeki bu uyaranlardan 590 ve 650 nm'leri akromatik ipuçları ile algılayabildiklerini ve bunlara doğru anlamlı bir yönelim gerçekleştirebildiklerini göstermektedir (Şekil 4.5a,d). 610 nm'lik ışık uyaranının kullanıldığı testte ise her ne kadar dairesel istatistik testinin sonucu işçilerin platformdaki dağılımlarının belli bir yöne doğru olduğunu gösterse de bu yönelime karşılık gelen açısal değer %95'lik güven aralığı içerisinde olmadığından test edilen uyarana doğru bir yönelim gerçekleşememiştir (Şekil 4.5b). Benzer şekilde, 630 nm'lik uyaranın kullanıldığı testte de işçilerin platformdaki yönelimleri rasgele olmuştur (Şekil 4.5c). Bu sonuçlara göre *F. cunicularia* işçileri kırmızı bölgeye karşılık gelen dalga boylarına karşı bir duyarlılık sergilemektedirler. Diğer taraftan, testlerde 610 ve 630 nm'lik uyaranlara karşı belirlenen anlamsız yönelime o anki test koşullarında işçileri rahatsız edebilecek bir içsel ya da belirlenemeyen dış kaynaklı bir etmenin neden olduğu çok büyük olasılıktır. Aksi taktirde bu iki uyarandan daha uzun dalga boyuna sahip 650 nm'lik uyaranın kullanıldığı testte de anlamı bir yönelimin olmaması beklenirdi. Kırmızı bölge duyarlılık deneylerinde test edilen işçilerin platformdaki açısal yönelimleri ve test süreleri Ek C'de verilmiştir.



Şekil 4.5. Kırmızı bölge duyarlılık deneylerinde işçilerin dairesel oriyentasyon platformundaki açısal dağılımları. **a)** 590 nm'lik ışık uyaranı ile test edilen işçilerin açısal dağılımları ve platformda izledikleri yollar, N=30, P<0.0005, **b)** 610 nm'lik ışık uyaranı ile test edilen işçilerin açısal dağılımları ve platformda izledikleri yollar, N=30, P<0.05, **c)** 630 nm'lik ışık uyaranı ile test edilen işçilerin açısal dağılımları ve platformda izledikleri yollar, N=30, P>0.05, anlamsız, **d)** 650 nm'lik ışık uyaranı ile test edilen işçilerin açısal dağılımları ve platformda izledikleri yollar, N=30, P<0.005, Her bir dairenin dışındaki ▲ şekli uyaranın yönünü (ev açısını; h.a.), çevredeki ● işaretleri de her bir işçinin yönelimini göstermektedir. N= test edilen birey sayısı; a= ortalama vektör (yönelim) açısı; r=ortalama vektör uzunluğu; u=V testi kritik değeri; d=%95 güven aralığında ev açısından sapma. Kesikli çizgiler her bir örneklemedeki güven aralığını göstermektedir.

4.2.2. Deney 2 (L- reseptörü foton yakalamasına bağlı olarak kırmızı bölgede ayırım)

İşçiler ikili seçim düzeneğinde, eşdeğer şiddette sahip 590 nm (+, besin ödüllü) ile 640 nm'ye (-) eğitilmiş ve test edilmişlerdir. Eğitimdeki koşullar altında yapılan kontrol testinde (Şekil 4.6a) eğitildikleri dalga boyuna duyarlı olup olmadıkları tespit edilmiştir. Kırmızı bölgede L-reseptör foton yakalamaya bağlı olarak dalga boyları arasında ayırım yapılıp yapılamadığı ile ilgili olarak yapılan iki kritik testte ise besin ödüllü 590nm uyaranının (+) şiddeti nötral yoğunluk filtreleri ile sırasıyla 10 ve 100 kat düşürülmüş ve seçim frekansları belirlenmiştir (Şekil 4.6b,c).



Şekil 4.6. L-reseptörü kuantum yakalamaya bağlı olarak kırmızı bölgede dalga boyu ayırımı. 590 nm'yi 640 nm'den ayırmaya eğitilmiş olan *F. cunicularia* işçilerinin seçim frekansı **a)** kontrol testi; N=30 [21 (+) vs 9 (-)]G = 4.93, P<0.05, **b)** kritik test; N=30 [10 (+) vs 20 (-)], G = 3.39, P>0.05, anlamsız, **c)** kritik test II; N=30 [9 (+) 21 (-)], G = 4.93, P<0.05 (- uyaran yönünde anlamlı).

Elde edilen veriler, *F. cunicularia* işçilerinin kırmızı körü olmalarına rağmen L-reseptörünün (yeşil fotoreseptörü) foton yakalamasına bağlı olarak kırmızı bölgede 590 ve 640 nm'lik uyaranlar arasında ayırım yapabildiklerini fakat bu ayırımı renkli görmeden (dalga boyu ayırımı) ziyade ışık şiddetine bağlı olarak gerçekleştirilebildiklerini göstermektedir.

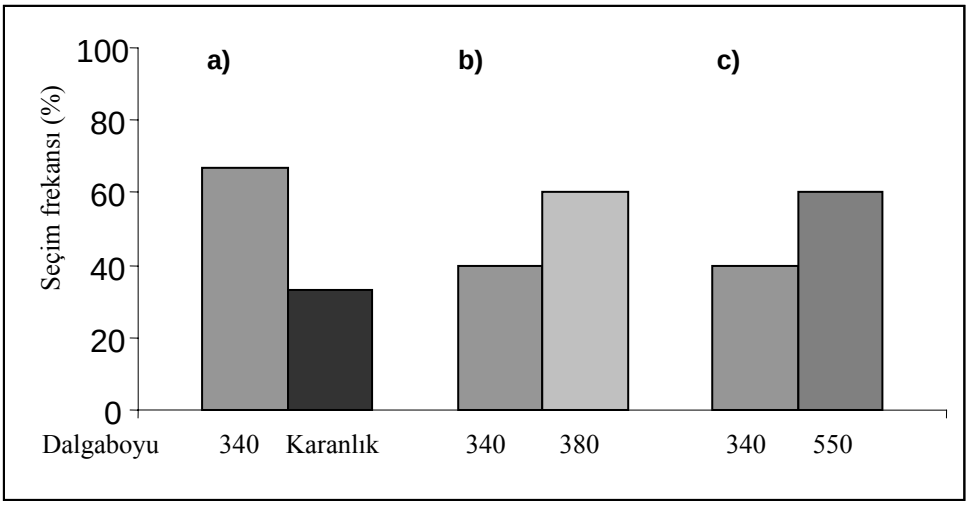
4.3. İnce Ayar Renk Ayırımı Deneyleri

Renkli görme deneylerinde işçilerin spektrumun mavi ve kırmızı bölgelerinde gerçek renkli görmeye sahip olmadıkları belirlendiği için ince ayar renk ayırımı deneyleri yalnızca gerçek renkli görme sergiledikleri UV ve yeşil bölgelerinde yapılmıştır.

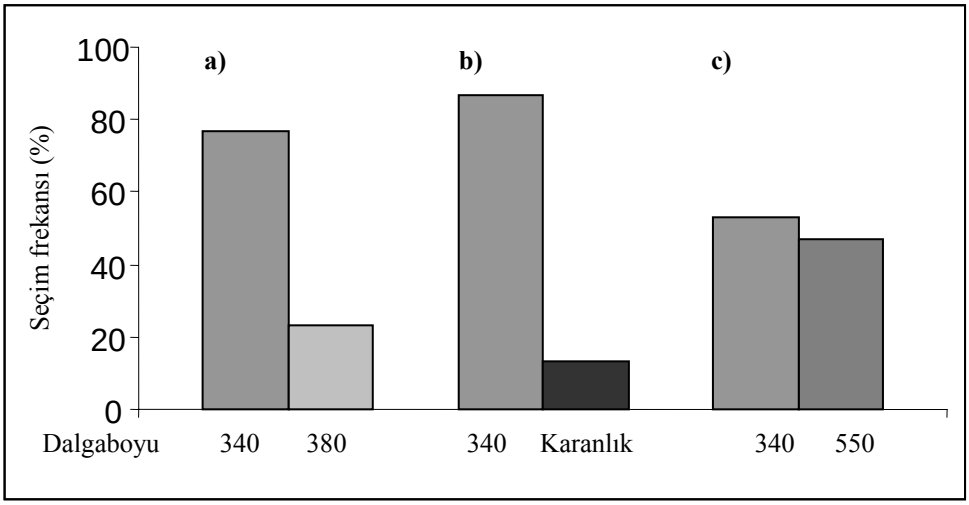
4.3.1. Deney 1 (UV bölge ince ayar renk ayırımı)

İşçiler hem tekli (340 nm +) hem de ayırımsal şartlandırma (340 nm + vs 380 nm) prosedürleri kullanılarak spektrumun UV bölgesinde eğitilmiş ve 3 aşamada test edilmişlerdir.

UV bölge ince ayar renk ayırımı deneyleri için hem tekli hem de ayırımsal şartlandırma prosedürü ile gerçekleştirilen eğitimler sonrası yapılan testlerin sonuçları ayırımsal prosedür ile 340 nm'ye besin ödüllü olarak eğitilen karıncaların bu dalga boyunu 380 nm'den (40 nm fark) ayırt edebildiğini göstermektedir (Şekil 4.8a). Aynı işçiler tekli şartlandırma prosedüründeki eğitim koşulları ile (340 nm + vs karanlık-) test edildiklerinde de 340 nm'yi istatistikî olarak anlamlı bir şekilde tercih edebilmişlerdir. Ancak 340 nm'yi, renkli görme deneylerinde duyarlı oldukları tespit edilen yeşil bölgedeki bir uyarandan (550 nm) ayırt edememişlerdir (Şekil 4.8c). Diğer taraftan tekli şartlandırma prosedürü ile eğitilen işçilerin testlerinde eğitilmiş oldukları 340 nm (+) dalga boyunu hiçbir koşulda "-" uyaranlardan istatistikî olarak anlamlı bir şekilde ayırt edemedikleri görülmektedir (Şekil 4.7a). Bu sonuçlara göre *F. cunicularia* işçileri gerçek renkli görmeye sahip oldukları belirlenen spektrumun UV bölgesinde ince ayar renk ayırımı (40 nm) yapabilmektedirler ancak ayırımdaki performansları üzerine eğitimde uygulanan koşullar etki etmektedir.



Şekil 4.7. Tekli şartlandırma prosedürü ile 340 nm'ye besin ödüllü olarak eğitilen işçilerin testlerdeki seçim frekansları. **a**)Test I; N=30 [20(+) vs 10 (-)], G= 3.39, P>0.05 anlamsız **b)** Test II; N=30 [12(+) vs 18 (-)], G= 1.20, P>0.05, anlamsız, **c)** Test III; N=30 [12(+) vs 18 (-)], G= 1.20, P>0.05, anlamsız.

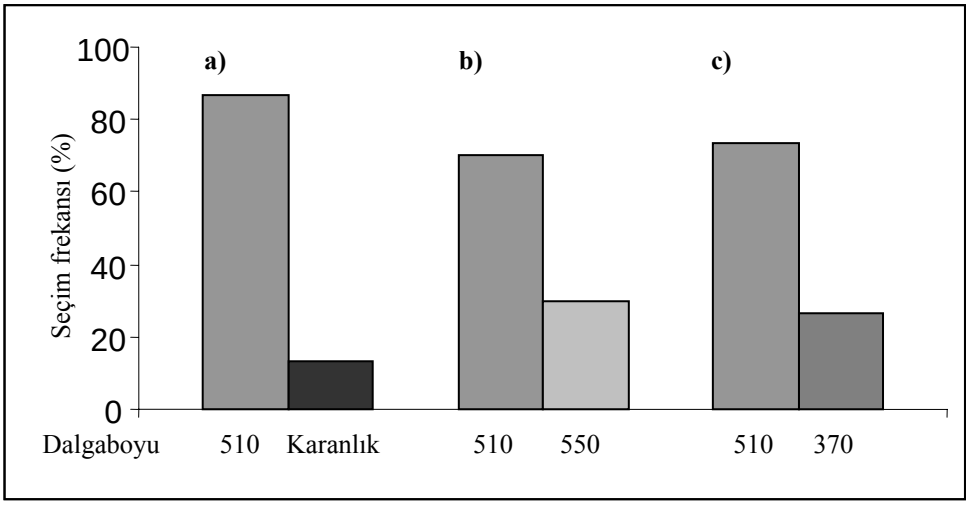


Şekil 4.8. Ayırımsal şartlandırma prosedürü ile 340 nm'ye besin ödüllü olarak eğitilen işçilerin testlerdeki seçim frekansları. **a)** Test I; N=30 [23 (+) vs 7 (-)], G= 8.99, P< 0.005, **b)** Test II; N=30 [26 (+) vs 4 (-)], G= 18.02, P<0.001 **c)** Test III; N=30 [16 (+) vs 14 (-)], G= 0.13, P>0.05, anlamsız.

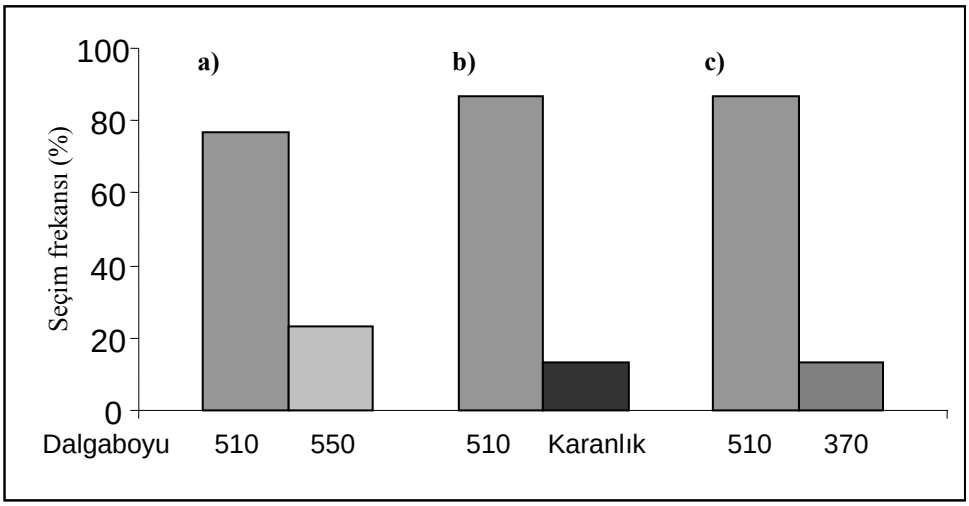
4.3.2. Deney 2 (Yeşil bölge ince ayar renk ayırımı)

Yeşil bölge ince ayar renk ayırımı deneyleri için hem tekli hem de ayırımsal şartlandırma prosedürü ile gerçekleştirilen eğitimler sonrası yapılan testlerin sonuçlarına göre; *F. cunicularia* işçileri hem tekli eğitim hem de ayırımsal prosedürler uygulanarak yapılan eğitimler sonrasında eğitilmiş oldukları 510 nm'yi tüm test koşullarında anlamlı olarak ayırt edebilmişlerdir (Şekil 4.9. ve 4.10.). Buna göre *F. cunicularia* işçileri

gerçek renkli görmeye sahip oldukları belirlenen spektrumun yeşil bölgesinde 40 nm'lik ince ayar renk ayırımı yapabilmektedirler ve UV bölgedeki sonuçların aksine eğitimde uygulanan koşulların testlerdeki performansları üzerine olumsuz yönde bir etkileri yoktur. Diğer bir deyişle, yeşil bölgedeki 40 nm'lik ince ayar renk ayırımı performansı için şartlandırma prosedürlerinden birisinin diğerine bir üstünlüğü söz konusu değildir.



Şekil 4.9. Tekli şartlandırma prosedürü ile 510 nm'ye besin ödüllü olarak eğitilen işçilerin testlerdeki seçim frekansları. **a)** Test I; N=30 [26 (+) vs 4 (-)], G= 18.02, P<0.001, **b)** Test II; N=30 [21 (+) vs 9 (-)], G= 4.93, P<0.05, **c)** Test III; N=30 [22 (+) vs 8 (-)], G= 6.79, P<0.01.



Şekil 4.10. Ayırımsal şartlandırma prosedürü ile 510 nm'ye besin ödüllü olarak eğitilen işçilerin testlerdeki seçim frekansları. **a)** Test I; N=30 [23 (+) vs 7 (-)], G= 8.99, P<0.005, **b)** Test II; N=30 [26 (+) vs 4 (-)], G= 18.02, P< 0.001, **c)** Test III; N=30 [26 (+) vs 4 (-)], G= 18.02, P<0.001.

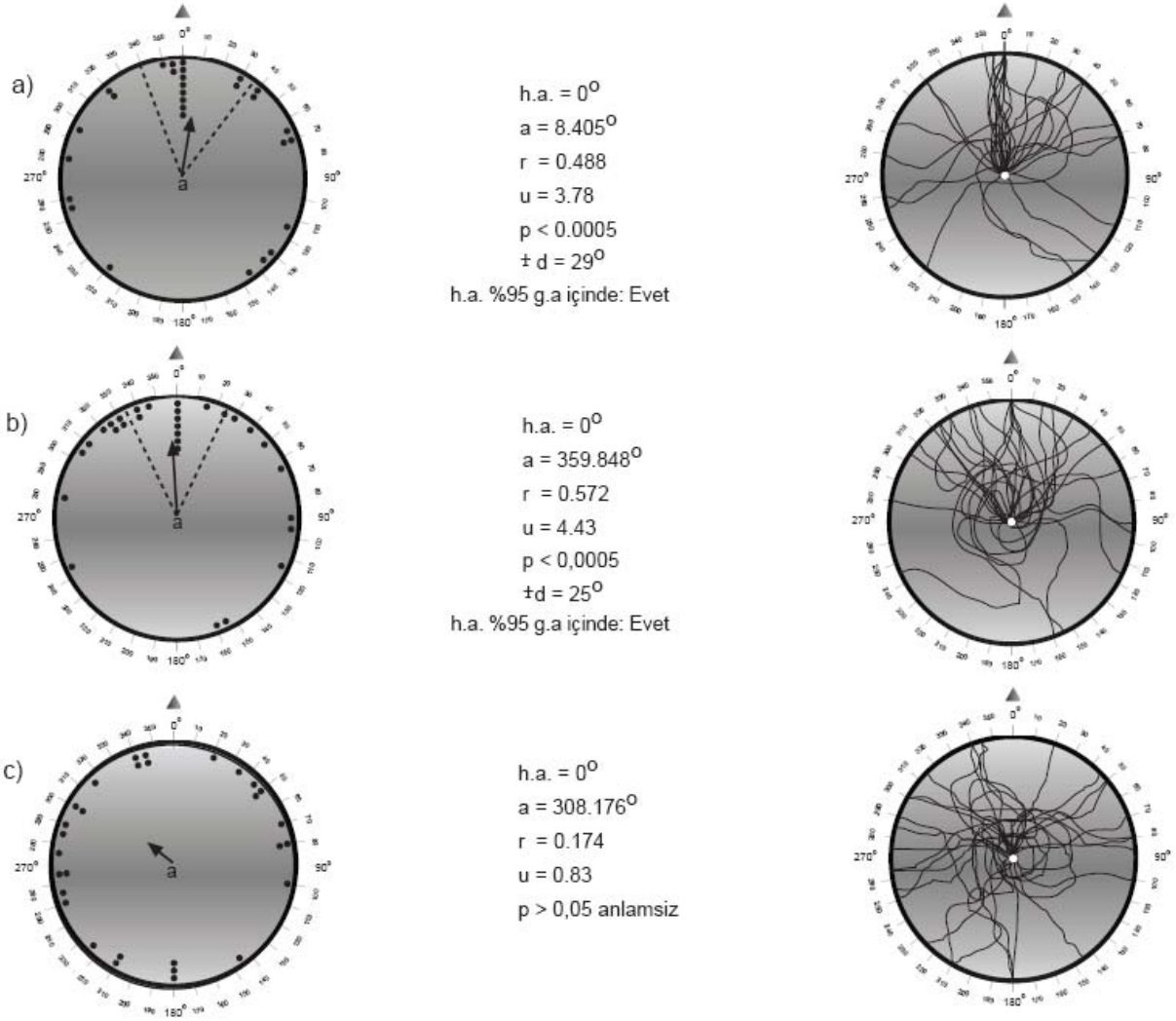
4.4. Işık Şiddeti Eşik Değeri Deneyleri

4.4.1. Ultraviyole (UV) eşik değer

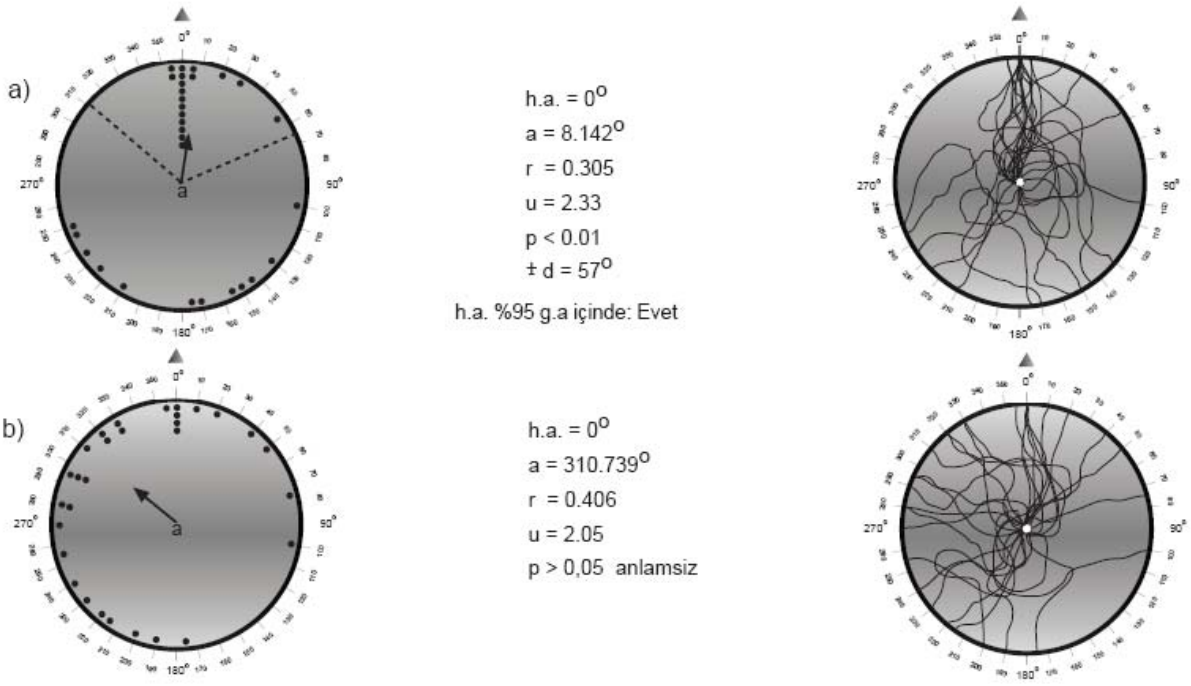
Dairesel oriyentasyon platformunda 370 nm'lik (UV) ışık uyaranına 2 hafta süre ile eğitilen işçiler aynı düzenekte ve eğitimdeki koşullarda test edildiklerinde (kontrol testi) eğitildikleri uyaran yönüne doğru bir yönelim gerçekleştirmişlerdir (Şekil 4.11a). 370 nm'lik ışık uyaranının şiddeti nötral yoğunluk filtresi ile (ND 10A) 10 kat düşürüldüğünde de işçilerin platformdaki dağılımları ışık uyaranı yönünde gerçekleşmiştir (Şekil 4.11b). Işık şiddeti 25 kat düşürüldüğünde ise işçilerin dairesel alandaki yönelimleri rasgele olmuştur (Şekil 4.11c). Buna göre 370 nm'lik uyaranın algılanabileceği en düşük ışık şiddeti değeri $1{,}1x10^{10}$ foton olarak belirlenmiştir. UV eşik değer deneylerinde test edilen işçilerin platformdaki açısal yönelimleri ve test süreleri Ek D'de verilmiştir.

4.4.2. Mavi eşik değer

Dairesel oriyentasyon platformunda 440 nm'lik (mavi) ışık uyaranına 2 hafta süre ile eğitilen işçiler aynı düzenekte ve eğitimdeki koşullarda test edildiklerinde (kontrol testi) eğitildikleri uyaran yönüne doğru bir yönelim gerçekleştirmişlerdir (Şekil 4.12a). Buna göre, her ne kadar renkli görme deneylerinin sonuçlarına göre bir mavi fotoreseptörüne sahip olmasalar da $1{,}1x10^{11}$ fotonluk bir ışık şiddetine sahip uyaranı akromatik ipuçları ile algılayabilmiş ve bu uyarana doğru anlamlı bir yönelim sergilemişlerdir (Şekil 4.12a). 440 nm'lik ışık uyaranının şiddeti nötral yoğunluk filtresi ile (ND 10A) 10 kat düşürüldüğünde ise karıncaların platformdaki dağılımları rasgele olmuştur (Şekil 4.12b). Dolayısıyla, $1{,}1x10^{10}$ fotonluk bir şiddete sahip 440 nm'lik bir ışık uyaranı işçilerin akromatik bir ipucu elde edebilmelerine olanak sağlayacak kadar parlak değildir ve bu uyaranın algılanabildiği en düşük ışık şiddeti değeri $1{,}1x10^{11}$ foton olarak kabul edilebilir. Mavi eşik değer deneylerinde test edilen işçilerin platformdaki açısal yönelimleri ve test süreleri Ek E'de verilmiştir.



Şekil 4.11. 370 nm ışık şiddeti eşik değeri deneylerinde işçilerin dairesel oriyentasyon platformundaki açısal dağılımları. **a)** $1{,}1x10^{11}$ fotonluk şiddete sahip 370 nm'lik ışık uyaranı ile test edilen işçilerin açısal dağılımları ve platformda izledikleri yollar, N=30, P<0.0005, **b)** $1{,}1x10^{10}$ fotonluk şiddete sahip 370 nm'lik ışık uyaranı ile test edilen işçilerin açısal dağılımları ve platformda izledikleri yollar, N=30, P< 0.0005, **c)** $0.44x10^{10}$ fotonluk şiddete sahip 370 nm'lik ışık uyaranı ile test edilen işçilerin açısal dağılımları ve platformda izledikleri yollar, N=30, P> 0.05. Her bir dairenin dışındaki ▲ şekli uyaranın yönünü (ev açısını; h.a.), çevredeki ● işaretleri de her bir işçinin yönelimini göstermektedir. a= ortalama vektör (yönelim) açısı; r=ortalama vektör uzunluğu; u=V testi kritik değeri; d=%95 güven aralığında ev açısından sapma. Kesikli çizgiler her bir örneklemedeki güven aralığını göstermektedir.

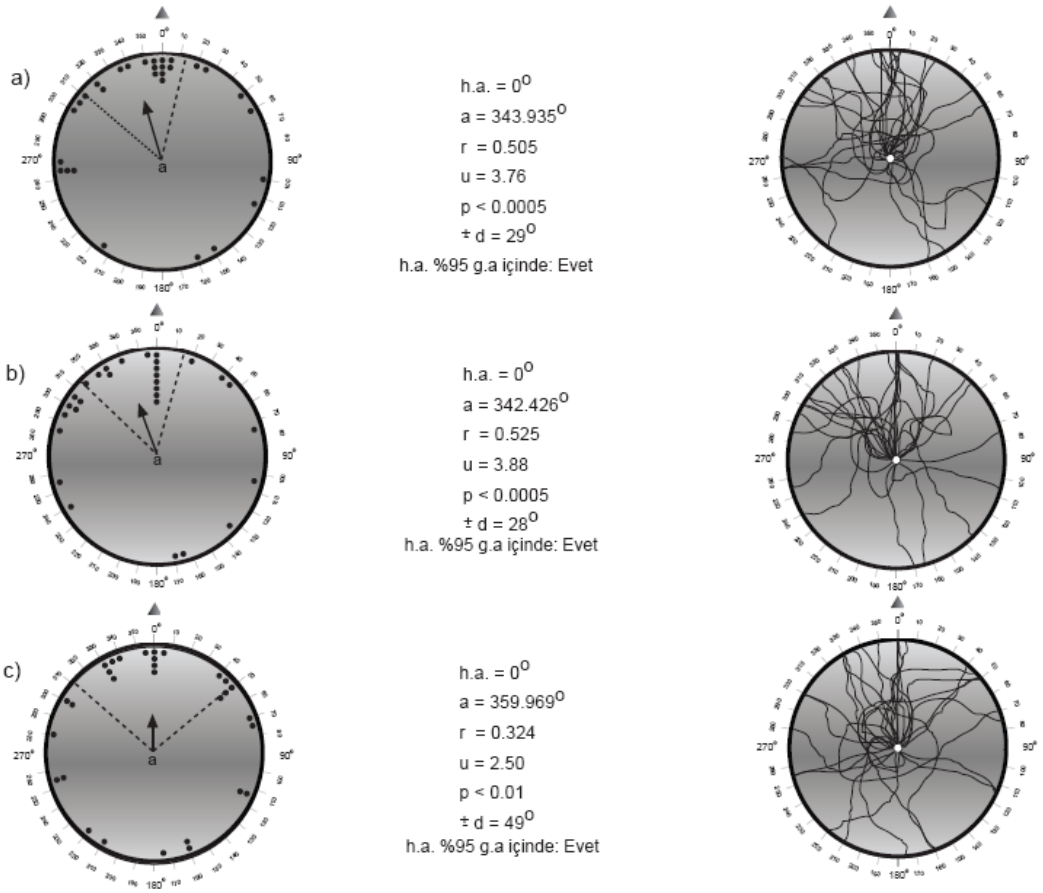


Şekil 4.12. 440 nm ışık şiddeti eşik değeri deneylerinde işçilerin dairesel oriyentasyon platformundaki açısal dağılımları. **a)** $1{,}1x10^{11}$ fotonluk şiddete sahip 440 nm'lik ışık uyaranı ile test edilen işçilerin açısal dağılımları ve platformda izledikleri yollar, N=30, P<0.01, **b)** $1{,}1x10^{10}$ fotonluk şiddete sahip 440 nm'lik ışık uyaranı ile test edilen işçilerin açısal dağılımları ve platformda izledikleri yollar, N=30, P>0,05, anlamsız, Her bir dairenin dışındaki ▲ şekli uyaranın yönünü (ev açısını; h.a.) çevredeki ● işaretleri de her bir işçinin yönelimini göstermektedir. a= ortalama vektör (yönelim) açısı; r=ortalama vektör uzunluğu; u=V testi kritik değeri; d=%95 güven aralığında ev açısından sapma. Kesikli çizgiler her bir örneklemedeki güven aralığını göstermektedir.

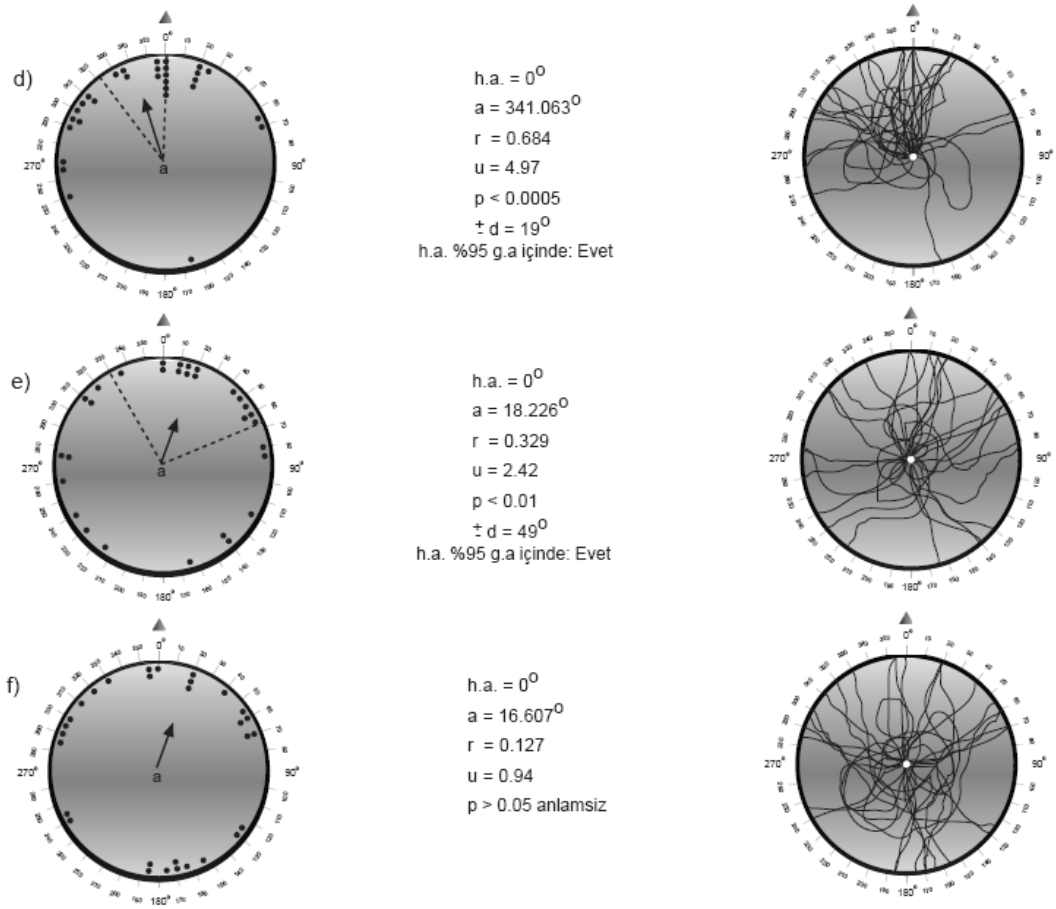
4.4.3. Yeşil eşik değer

Dairesel oriyentasyon platformunda 540 nm'lik (yeşil) ışık uyaranına 2 hafta süre ile eğitilen işçiler aynı düzenekte ve eğitimdeki koşullarda test edildiklerinde (kontrol testi) eğitildikleri uyaran yönüne doğru bir yönelim gerçekleştirmişlerdir (Şekil 4.13a). Renkli görme deneylerinin sonuçlarına göre bir yeşil fotoreseptörüne sahip olan *F. cunicularia* işçileri $1{,}1x10^{11}$ fotonluk bir ışık şiddetine sahip bu uyaranı kromatik ve/veya akromatik ipuçları ile algılayabilmiş ve bu uyarana doğru anlamlı bir yönelim sergilemişlerdir. 540 nm'lik ışık uyaranının şiddeti nötral yoğunluk filtreleri ve/veya çeşitli filtre kombinasyonları ile sırasıyla 10, 25, 40, 100 kat düşürüldüğünde de karıncaların uyarana doğru olan anlamlı yönelimleri devam etmiştir (Şekil 4.13b-e). Işık şiddeti 400 kat düşürüldüğünde ise işçilerin dairesel alandaki yönelimleri rasgele

olmuştur (Şekil 4.13f). Buna göre 540 nm'lik uyaranın algılanabileceği en düşük ışık şiddeti değeri 1,1 x10^9 foton olarak belirlenmiştir. Yeşil eşik değer deneylerinde test edilen işçilerin platformdaki açısal yönelimleri ve test süreleri Ek F'de verilmiştir.



Şekil 4.13. 540 nm ışık şiddeti eşik değeri deneylerinde işçilerin dairesel oriyentasyon platformundaki açısal dağılımları. **a)** 1,1x10^{11} fotonluk şiddete sahip 540 nm'lik ışık uyaranı ile test edilen işçilerin açısal dağılımları ve platformda izledikleri yollar, N=30, P<0.0005, **b)** 1,1x10^{10} fotonluk şiddete sahip 540 nm'lik ışık uyaranı ile test edilen işçilerin açısal dağılımları ve platformda izledikleri yollar, N=30, P< 0.0005, **c)** 0.44x10^{10} fotonluk şiddete sahip 540 nm'lik ışık uyaranı ile test edilen işçilerin açısal dağılımları ve platformda izledikleri yollar, N=30, P<0.01, **d)** 2,75x10^9 fotonluk şiddete sahip 540 nm'lik ışık uyaranı ile test edilen işçilerin açısal dağılımları ve platformda izledikleri yollar, n=30, P<0.0005, **e)** 1,1x10^9 fotonluk şiddete sahip 540 nm'lik ışık uyaranı ile test edilen işçilerin açısal dağılımları ve platformda izledikleri yollar, N=30, P<0.01, **f)** 2,75x10^8 fotonluk şiddete sahip 540 nm'lik ışık uyaranı ile test edilen işçilerin açısal dağılımları ve platformda izledikleri yollar, N=30, P>0.05, anlamsız Her bir dairenin dışındaki ▲ şekli uyaranın yönünü (ev açısını; h.a.), çevredeki ● işaretleri de her bir işçinin yönelimini göstermektedir. a=ortalama vektör (yönelim) açısı; r=ortalama vektör uzunluğu; u=V testi kritik değeri; d=%95 güven aralığında ev açısından sapma. Kesikli çizgiler her bir örneklemedeki güven aralığını göstermektedir.

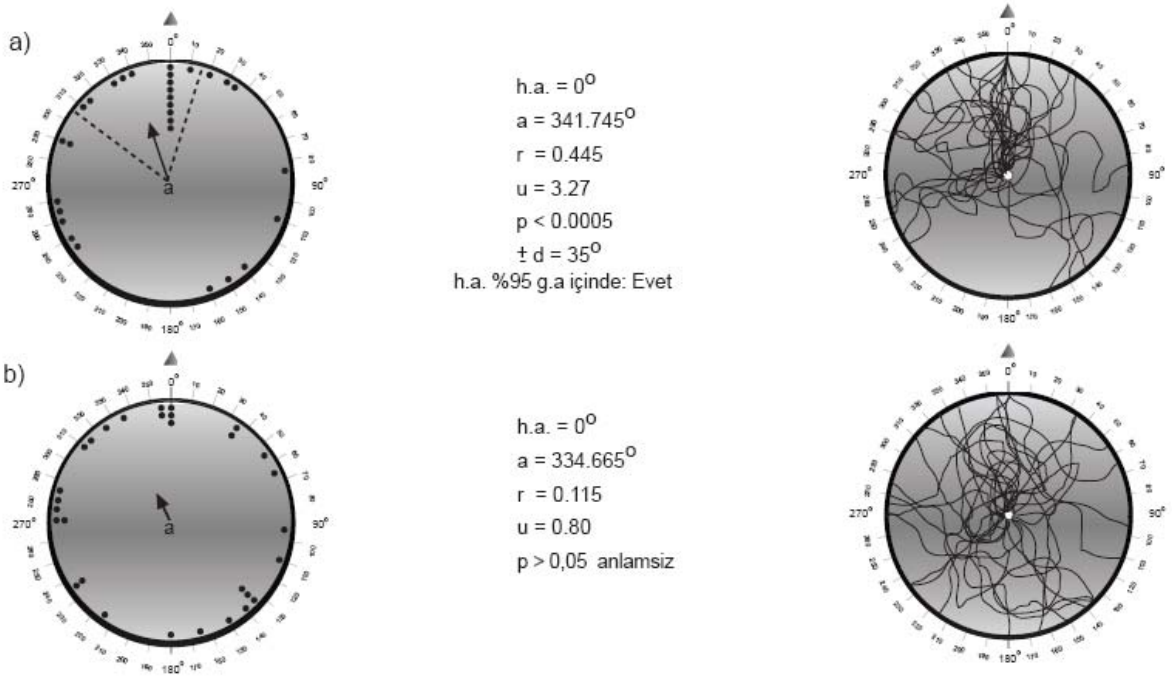


Şekil 4.13. devam.

4.4.4. Kırmızı eşik değer

Dairesel oriyentasyon platformunda 640 nm'lik (kırmızı) ışık uyaranına 2 hafta süre ile eğitilen işçiler aynı düzenekte ve eğitimdeki koşullarda test edildiklerinde eğitildikleri uyaran yönüne doğru bir yönelim gerçekleştirmişlerdir (Şekil 4.14a). Buna göre, her ne kadar renkli görme deneylerinin sonuçlarına göre bir kırmızı fotoreseptörüne sahip olmasalar ve bu bölgede şiddete bağlı olarak iki dalga boyu arasında bir ayırım yapamasalar da $1{,}1x10^{11}$ fotonluk bir ışık şiddetine sahip uyaranı akromatik ipuçları ile algılayabilmiş ve bu uyarana doğru anlamlı bir yönelim sergilemişlerdir (Şekil 4.14a). 640 nm'lik ışık uyaranının şiddeti nötral yoğunluk filtresi ile (ND 10A) 10 kat düşürüldüğünde ise işçilerin platformdaki dağılımları rasgele olmuştur (Şekil 4.14b). Dolayısı ile $1{,}1x10^{10}$ fotonluk bir şiddete sahip 640 nm'lik bir ışık uyaranı işçilerin akromatik bir ipucu elde edebilmelerine olanak sağlayacak kadar parlak değildir ve bu uyaran için algılanabildiği en düşük ışık şiddeti değeri $1{,}1x10^{11}$

foton olarak kabul edilebilir. Kırmızı eşik değer deneylerinde test edilen işçilerin platformdaki açısal yönelimleri ve test süreleri Ek G'de verilmiştir.



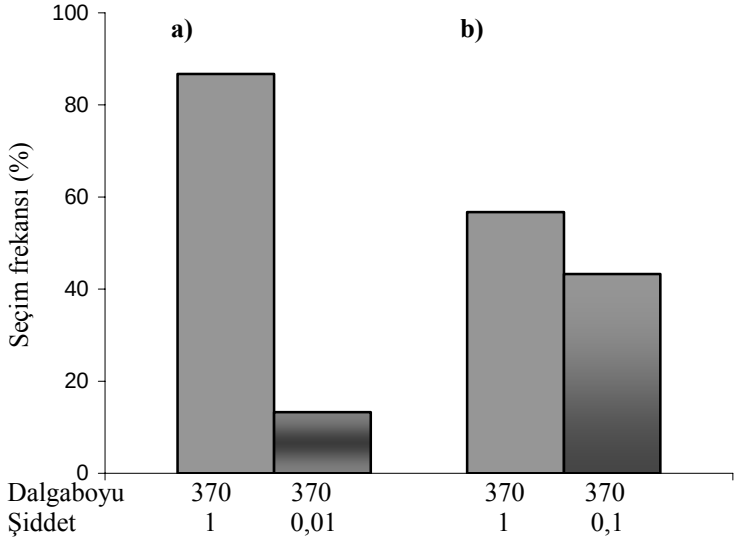
Şekil 4.14. 640 nm ışık şiddeti eşik değeri deneylerinde işçilerin dairesel oriyentasyon platformundaki açısal dağılımları. **a)** $1{,}1x10^{11}$ fotonluk şiddete sahip 640 nm'lik ışık uyaranı ile test edilen işçilerin açısal dağılımları ve platformda izledikleri yollar, N=30, P<0.0005, **b)** $1{,}1x10^{10}$ fotonluk şiddete sahip 640 nm'lik ışık uyaranı ile test edilen işçilerin açısal dağılımları ve platformda izledikleri yollar, N=30, P>0,05, anlamsız, Her bir dairenin dışındaki ▲ şekli uyaranın yönünü (ev açısını; h.a.), çevredeki ● işaretleri de her bir işçinin yönelimini göstermektedir. a= ortalama vektör (yönelim) açısı; r=ortalama vektör uzunluğu; u=V testi kritik değeri; d=%95 güven aralığında ev açısından sapma. Kesikli çizgiler her bir örneklemedeki güven aralığını göstermektedir.

4.5. Işık Şiddetine Bağlı Ayırım Deneyleri

4.5.1. UV şiddet ayırımı

F. cunicularia işçilerinin 370 nm'lik iki ışık uyaranı arasında sadece şiddete bağlı olarak bir ayırım yapıp yapamadıklarını tespit etmek için işçiler aralarında 100 katlık şiddet farkı olan iki 370 nm'lik uyarana eğitilip test edilmişlerdir. Eğitim koşulları ile aynı koşullarda test edilen işçiler eğitilmiş oldukları $1{,}1x10^{11}$ fotonluk şiddete sahip 370 nm'lik uyaranı 100 kat daha düşük şiddetteki 370 nm'lik uyarandan

ayırt edebilmişlerdir (Şekil 4.15a). Uyaranlar arasındaki şiddet farkı ND filtreler kullanılarak 10 kata düşürüldüğünde ise işçiler ne parlak ne de loş olan uyaranı tercih etmişlerdir (Şekil 4.15b). Buna göre spektrumun UV bölgesinde iki uyaran arasında sadece şiddet farklılığına bağlı olarak bir ayırım yapılabilmektedir. Ancak bu ayırımın olabilmesi için uyaranlar arasındaki şiddet farklılığının en az 100 kat olması gereklidir.



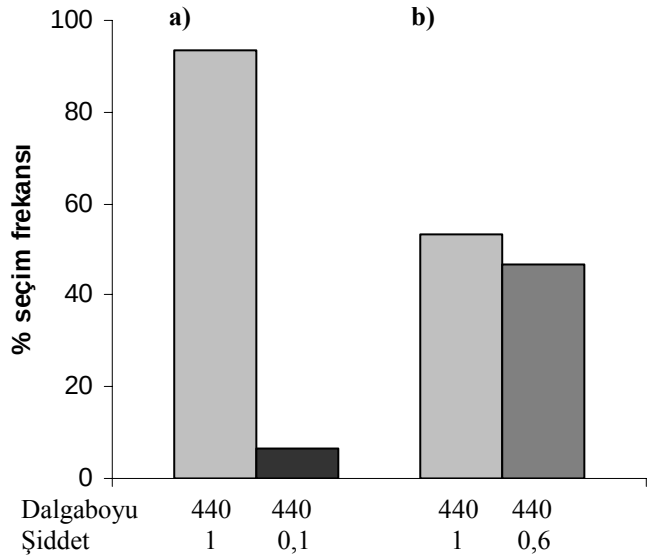
Şekil 4.15. *Formica cunicularia* işçilerinin UV bölgedeki şiddet ayırımı performansları **a)** kontrol testi; N=30 [26 (+) vs 4 (-)], G= 18.02, P<0.001, **b)** kritik test; N= 30 [17 (+) vs 13 (-)], G= 0.53, P>0.05, anlamsız.

4.5.2. Mavi şiddet ayırımı

F. cunicularia işçilerinin 440 nm'lik iki ışık uyaranı arasında sadece şiddete bağlı olarak bir ayırım yapıp yapamadıklarını tespit etmek için işçiler aralarında 10 katlık şiddet farkı olan iki 440 nm'lik uyarana eğitilip test edilmişlerdir. Işık şiddeti eşik değeri deneylerinde işçiler şiddeti eğitim şiddetinden 10 kat daha düşük olan 440 nm'lik uyarana doğru anlamlı bir yönelim sergileyemedikleri için ($1{,}1x10^{10}$) şiddet ayırımı deneyleri için besin ile ödüllendirilen (+) 440 nm'lik uyaran $1{,}1x10^{12}$, besin ile ödüllendirilmeyen (-) 440 nm'lik uyaran da $1{,}1x10^{11}$ (bu dalga boyu için algılanabilen şiddet değeri) fotonluk ışık şiddetlerinde kullanılmışlardır. Bu deney seti için eğitime uyaranlar arasındaki şiddet farkı 100 kat olacak şekilde başlanamamıştır. Çünkü bu dalga boyunda 100 kat şiddet sağlamak için arttırılan voltaj sonucu deney düzeneğinde aşırı ısınma olmuş ve ölçümler esnasında da uyaranın oldukça parlak olduğu saptanmıştır ($1{,}1x10^{13}$ foton). Fanla uzaklaştırılamayacak düzeydeki aşırı ısı ve çok

yüksek ışık şiddeti filtreleri tahrip edeceğinden ve en önemlisi deney koşullarını tamamen bozacağından 100 kat şiddet farkı yerine 10 kat şiddet farkı ile eğitime başlanmıştır.

Eğitim koşulları ile aynı koşullarda test edilen işçiler (kontrol testi) eğitilmiş oldukları $1{,}1x10^{12}$ fotonluk şiddete sahip 440 nm'lik uyaranı 10 kat daha düşük şiddetteki 440 nm'lik uyarandan ayırt edebilmişlerdir (Şekil 4.16a). Uyaranlar arasındaki şiddet farkı ND filtreler kullanılarak 6 kata düşürüldüğünde ise işçiler karıncalar ne parlak ne de loş olan uyaranı tercih etmişlerdir (Şekil 4.16b). Buna göre spektrumun mavi bölgesinde iki uyaran arasında sadece şiddet farklılığına bağlı olarak bir ayırım yapılabilmektedir. Ancak bu ayırımın olabilmesi için uyaranlar arasındaki şiddet farklılığının en az 10 kat olması gereklidir.

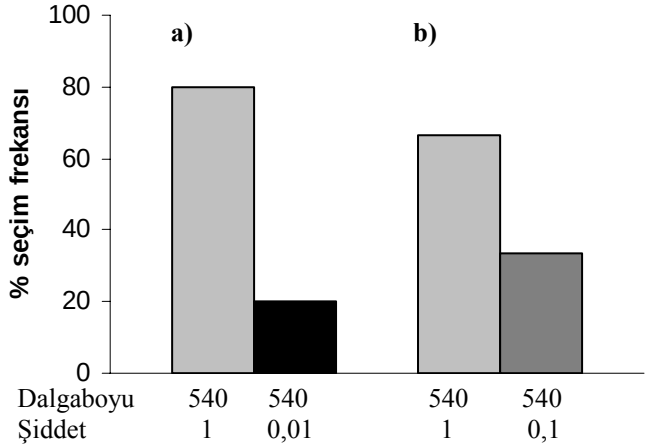


Şekil 4.16. *Formica cunicularia* işçilerinin mavi bölgedeki şiddet ayırımı performansları, **a)** kontrol testi; N=30 [28 (+) vs 2 (-)], G= 26.89, P<0.001, **b)** kritik test; N=30 [16 (+) vs 14 (-)], G= 0.13, P>0.05, anlamsız.

4.5.3. Yeşil şiddet ayırımı

F. cunicularia işçilerinin 540 nm'lik iki ışık uyaranı arasında sadece şiddete bağlı olarak bir ayırım yapıp yapamadıklarını tespit etmek için işçiler aralarında 100 katlık şiddet farkı olan iki 540 nm'lik uyarana eğitilip test edilmişlerdir. Eğitim

koşulları ile aynı koşullarda test edilen işçiler eğitilmiş oldukları $1{,}1x10^{11}$ fotonluk şiddete sahip 540 nm'lik uyaranı 100 kat daha düşük şiddetteki 540 nm'lik uyarandan ayırt edebilmişlerdir (Şekil 4.17a). Uyaranlar arasındaki şiddet farkı ND filtreler kullanılarak 10 kata düşürüldüğünde ise işçiler ne parlak ne de loş olan uyaranı tercih etmişlerdir (Şekil 4.17b). Buna göre spektrumun yeşil bölgesinde iki uyaran arasında sadece şiddet farklılığına bağlı olarak bir ayırım yapılabilmektedir ancak bu ayırımın olabilmesi için uyaranlar arasındaki şiddet farklılığının en az 100 kat olması gereklidir.



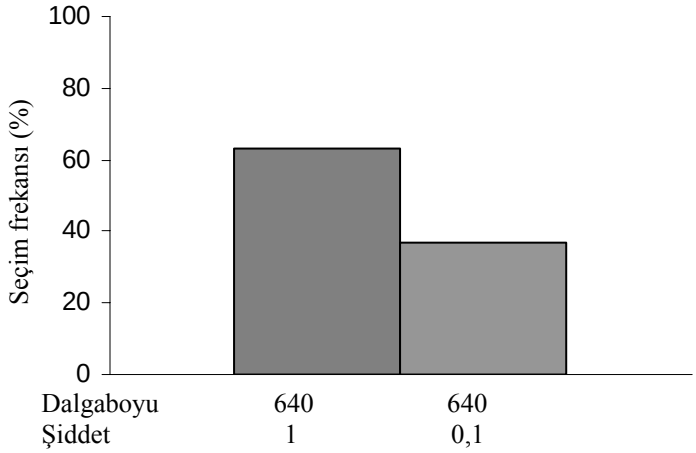
Şekil 4.17. *Formica cunicularia* işçilerinin yeşil bölgedeki şiddet ayırımı performansları, **a)** kontrol testi; N=30 [26 (+) vs 4 (-)], G= 18.028, P<0.001, **b)** kritik test; N= 30 [20 (+) vs 10 (-)], G= 3.39, P>0.05, anlamsız.

4.5.4. Kırmızı şiddet ayırımı

Bu deney setinde de mavi dalga boyunda olduğu gibi eğitime uyaranlar arasındaki şiddet farkı 100 kat olacak şekilde başlanamamıştır. Çünkü bu dalga boyunda da mavide olduğu gibi 100 kat şiddet sağlamak için arttırılan voltaj sonucu deney düzeneğinde aşırı ısınma olmuş ve ölçümler esnasında da uyaranın oldukça parlak olduğu saptanmıştır ($1{,}1x10^{13}$ foton). Fan ile uzaklaştırılamayacak düzeydeki aşırı ısı ve çok yüksek ışık şiddeti filtreleri tahrip edeceğinden ve en önemlisi deney koşullarını tamamen bozacağından 100 kat şiddet farkı yerine 10 kat şiddet farkı ile eğitime başlanmıştır. Dolayısıyla *F. cunicularia* işçileri aralarında 10 katlık şiddet farkı olan iki 640 nm'lik uyarana eğitilip test edilmişlerdir. Işık şiddeti eşik değeri deneylerinde işçilerin kırmızı bölgedeki eşik değeri $1{,}1x10^{11}$ foton olarak saptandığı için besin ile

ödüllendirilmeyen 640 nm'lik uyaranda (-) $1{,}1x10^{11}$ fotonluk, besin ile ödüllendirilen 640 nm'lik uyaranda (+) ise $1{,}1x10^{12}$ fotonluk ışık şiddetleri kullanılmıştır.

Eğitim koşulları ile aynı koşullarda test edilen (kontrol testi) işçiler eğitilmiş oldukları $1{,}1x10^{12}$ fotonluk şiddete sahip 640 nm'lik uyaranı 10 kat daha düşük şiddetteki 640 nm'lik uyarandan ayırt edememişlerdir (Şekil 4.18.). Buna göre işçiler spektrumun kırmızı bölgesinde aynı iki uyaran arasında sadece 10 kat şiddet farklılığına bağlı olarak bir ayırım yapamamaktadırlar. Her ne kadar bu deney düzeneğinde yukarıda belirtilen nedenlerden dolayı şiddet farklılığı 10 kattan daha fazla arttırılıp test yapılamasa da kırmızı bölgede yapılan L-reseptör foton yakalama deney sonuçları işçilerin kırmızı bölgede şiddete bağlı ayırım yapabildiklerini göstermektedir (daha fazla bilgi için bkz. L-reseptör foton yakalama deney sonuçları bölümü ve ilgili konularının tartışıldığı tartışma bölümü).



Şekil 4.18. *Formica cunicularia* işçilerinin kırmızı bölgedeki şiddet ayırımı performansları, kontrol testi; N=30 [19 (+) vs 11 (-)], G= 2.159, P>0.05, anlamsız.

5. TARTIŞMA

Bir hayvanın gerçek bir renkli görmeye sahip olması için gerekli olan kriter farklı dalga boyuna sahip ışık uyaranlarını şiddetlerinden bağımsız olarak birbirlerinden ayırt edebiliyor olmasıdır (Kelber ve Pfaff, 1999). Aksi halde hayvanın davranışı ışık şiddetine bağlı ipuçları tarafından yönlendirileceği için akromatik bir görüşten söz edilir. Y-borudan oluşan ikili seçim düzeneğinde spektrumun UV (370 nm), mavi (440 nm), yeşil (540 nm) ve kırmızı (640 nm) bölgelerine karşılık gelen ve eş ışık şiddetine ($1{,}1x10^{11}$ foton) sahip monokromatik ışık uyaranlarına besin ödüllü olarak eğitilen işçiler yalnızca 370 ve 540 nm'leri hem kontrol hem de kritik testlerde alternatif ödülsüz uyaranlardan ayırt edebilmişlerdir (Şekil 4.1. ve 4.3.). İşçilerin ışık şiddetindeki değişime (kritik testler) rağmen eğitildikleri renkleri ışık şiddetinden bağımsız olarak ayırt edebiliyor olmaları bunların spektrumun UV ve yeşil bölgelerinde gerçek renkli görmeye sahip olduklarını göstermektedir. Diğer taraftan, 440 nm'lik uyarana eğitilen işçilerin kontrol testinde bu uyaran ile 540 nm'lik alternatif ödülsüz uyaran arasındaki seçimleri rasgele olmuştur (Şekil 4.2.). Dolayısıyla mavi bölgede kritik test uygulamasına gerek kalmamıştır. 640 nm'ye eğitilen işçiler ise eğitildikleri bu kırmızı bölge uyaranını kontrol testinde alternatif uyaran olan 540 nm'den ayırt etmişlerdir (Şekil 4.4a). Ancak, eğitim uyaranının şiddetinin 10 kat düşürülmesi ile yapılan kritik testte uyaranlar arasındaki seçimleri rasgele olmuştur (Şekil 4.4b). Bu sonuçlar *Formica cunicularia* işçilerinin spektrumun mavi ve kırmızı bölgelerinde gerçek renkli görmeye sahip olmadığını açıkça ortaya koymaktadır. Mavi fotoreseptörlerinin varlığı bazı böcek türlerinde tespit edilmiş olsa da UV ve yeşil fotoreseptörleri kadar yaygın değildirler (Menzel, 1975). Kırmızı renkli görme deneylerinde *F. cunicularia* işçilerinde kırmızı fotoreseptörünün olmadığına dair elde edilen sonuçlar da diğer pek çok böcek türü için elde edilenler ile uygunluk göstermektedir. Kırmızı renkli görme böcekler arasında yaygın bir duysal özellik olmayıp kırmızı fotoreseptörleri çoğunlukla Lepidoptera üyelerinde tespit edilmiştir (Stavenga ve Arikawa, 2006). Diğer taraftan spektrumun kırmızı bölgesindeki bir duyarlılık için kırmızı fotoreseptörlerinin varlığı şart değildir. Örneğin kırmızı bölgede bir renk ayırımı yalıtım pigmentlerinin kullanımıyla da olabilir çünkü yalıtım pigmentleri 590 nm'den daha uzun dalga boylarının seçici iletimi

(selective transmission) ile fotoreseptörlerin duyarlılık değerlerini daha uzun dalga boylarına kaydırmaktadır (Menzel ve Backhaus, 1991). Diğer yandan kırmızı bölgede duyarlılık ve şiddet farklılığından kaynaklanan ayırım renkli görme ile karıştırılmamalıdır. Örneğin trikromatik bir güve türü olan *Macroglossum stellatarum* (Kelber ve Henique, 1999) her ne kadar bir kırmızı fotoreseptörüne sahip olmasa da kırmızı bölgedeki ışık uyaranlarını sadece şiddet özelliklerini algılayarak birbirlerinden ayırt edebilmektedirler. *F. cunicularia* işçilerinin de sahip olduğu bu algılama ileride detaylı olarak değinildiği üzere yeşil fotoreseptörlerin (L-reseptör) maksimum duyarlılık değerlerinden daha uzun dalga boylarından da foton yakalayabiliyor olmalarında yatmaktadır.

Sonuç olarak *F. cunicularia* işçileri ile yapılan davranışsal dalga boyu ayırımı deneyleri bu türün işçilerinin spektrumun UV ve yeşil bölgelerine duyarlı iki tip fotoreseptöre sahip olduğunu göstermektedir. Tespit edilen UV-yeşil dikromatik renkli görme sistemi günümüze kadar incelenen karınca türlerindeki genel şemaya uymaktadır. Spektral özellikleri incelenen karınca türlerinden *Solenopsis saevissima* (Marak ve Wolken, 1965), *Formica polyctena* (Menzel, 1973; Menzel ve Knaut, 1973), ve *Myrmecia gulosa*'da (Lieke, 1981) UV-yeşil dikromatik bir renkli görme sistemi tespit edilmişken *Atta sexdens rubropilosa*'da yalnızca 500 nm civarında bir duyarlılık belirlenmiştir (Martinoya vd. 1975). Ancak, Martinoya vd. çalışmalarında UV uyaranları kullanmadıkları için bu türün UV duyarsız olduğunu söylemek yanlış olur. Çünkü günümüze kadar incelenen hemen hemen tüm böcek türlerinde UV duyarlılığı tespit edilmiştir (Briscoe ve Chittka, 2001). Chittka (1996) yapmış olduğu analiz ile maksimum duyarlılıkları 340 nm olan UV fotoreseptörlerinin sadece kanatlı böceklerde değil aynı zamanda Chelicerata ve bazı Crustacea'lerde de bulunduğunu tespit etmiştir. Filogenetik analizler Cheliceratların, Crustacea'lerin ve böceklerin kambriyen atalarının muhtemelen UV ışığı görebildiklerini ortaya çıkarmıştır (Chittka ve Briscoe, 2001). Buna göre arılardaki trikromatik renkli görme sistemi en azından Devon devrine kadar uzanmaktadır (> 360 milyon yıl öncesi). Dolayısı ile arılara akraba karıncalarda da UV duyarlılığı çok eskiye dayanan atasal bir özelliktir.

Cataglyphis bicolor türü çöl karıncası işçilerinin spektral duyarlılıkları için farklı araştırıcılar farklı sonuçlar elde etmiştir. Kretz (1979) bu tür için en azından trikromatik bir renkli görme sistemi üzerinde tartışmışsa da Wehner ve Toggweiler (1972)'in elde ettiği spektral duyarlılık fonksiyonu 3 fotoreseptörün, dalga boyu ayırımı fonksiyonu ise 2 fotoreseptörün varlığını ortaya koymuştur. Ancak elde ettikleri 380 ve 550 nm'lerde 2 pik seviyesine sahip dalga boyu ayırım fonksiyonu ile 350, 500-520 ve 600 nm'lerde 3 pik seviyesine sahip spektral duyarlılık fonksiyonu çakıştığı için Wehner ve Toggweiler de bu tür için trikromatik bir renkli görme sistemi ileri sürmüşlerdir. Kretz (1979)'in elde ettiği spektral duyarlılık ve dalga boyu ayırımı fonksiyonu değerleri de farklı sayıda fotoreseptör varlığını göstermektedir. Herrling (1976)'in bu türün petek gözleri ile yaptığı elektron mikroskobu çalışması ile Mote ve Wehner (1980)'in elde ettikleri hücre içi kayıtları (intracellular recordings) ise bu türün işçilerinin UV-yeşil dikromat olduğuna işaret etmektedir. Bu sonuçlara göre elektrofizyolojik ve davranışsal yöntemler kullanılarak elde edilen spektral duyarlılık fonksiyonu ve dalga boyu ayırımı fonksiyonu değerlerinin farklı olduğu görülmektedir. Elektrofizyolojik bir çalışma ile bir hayvanda belli bir dalga boyuna karşı bir duyarlılık tespit edilebilse de bu duyarlılığa karşılık gelen fotoreseptör tipinin gerçek renkli görmede iş görüp görmediği davranışsal renk ayırımı deneyleri ile test edilmelidir. Örneğin Wehner ve Toggweiler (1972)'in *C. bicolor* için elde ettikleri spektral duyarlılık fonksiyonundaki 600 nm'lik duyarlılık piki dalga boyu ayırım fonksiyonunda tespit edilmemiştir. Marak ve Wolken (1965)'in *S. saevissima* türü için elde ettikleri aksiyon spektrumunda belirledikleri 620 nm'lik duyarlılık da ayrı bir kırmızı fotoreseptörü varlığına bağlı değildir. Aksiyon spektrumu organizmanın sahip olduğu tüm fotoreseptör tiplerinin toplam duyarlılığının bir göstergesi olarak ele alınabilir. Işık uyaranlarına karşı verilen yanıtın pik yaptığı spektrum bölgesine karşılık gelen dalga boyları toplam duyarlılığın en yüksek olduğu dalga boylarıdır ama bu durum söz konusu yanıtın herhangi bir fotoreseptör tipinin maksimum uyarılma noktasından kaynaklandığı anlamına gelmemelidir. Marak ve Wolken (1965), *S. saevissima*'da tespit ettikleri bu kırmızı bölge duyarlılığını retinula hücrelerini çevreleyen pigment granülleri ya da ommokromların olası etkilerine bağlamışlardır. Araştırıcıların ommokromların absorpsiyon spektrumlarını belirlemeye yönelik elde ettikleri mikrospektrofotometrik sonuçlar bunların görünür ışığın kırmızıya yakın kısmını geçirip diğer kısımlarını

geçirmeyen ayırıcı filtreler (cut-off filters) gibi görev yaptığını önermektedir. Kırmızı bölgede tespit edilen bir duyarlılık yalıtım pigmentlerinin yanı sıra L-reseptörlerinin maksimum duyarlılık sergiledikleri dalga boylarından daha uzun dalga boylarından foton yakalamalarına bağlı olarak da ortaya çıkabilir. Örneğin Hasselmann (1962) *M. stellatarum* güvelerinde yeşil fotoreseptörlerinin duyarlılık limitlerinin 620 nm olduğunu göstermiştir. Ancak bu duyarlılığı destekleyen davranışsal bir veri bulunmamaktadır. Bu türün L-reseptörlerinin maksimum duyarlılık değeri 520 nm'dir. Ancak, buna rağmen güveler kırmızı bölgeye karşılık gelen iki uyaran arasında L-reseptörlerinin bu uyaranlardan algıladıkları akromatik ipuçlarına bağlı olarak (foton yakalama) bir ayırım yapabilmektedirler (Kelber ve Henique 1999).

Kretz (1979) *C. bicolor* işçilerini 320 – 627 nm'ler arasında 20 monokromatik ışık uyaranının kullanıldığı bir renk karışımı aparatı ile "Y" şeklinde tasarlanmış bir alanda test etmiştir. Kretz'in sonuçları bu türün spektral duyarlılık fonksiyonunun 342 (UV), 425 (mavi), 505 (yeşil) ve 570 nm'lerde (sarı) 4 pik noktası yaptığını göstermiştir. Kretz, spektral duyarlılık fonksiyonu deneyleri ile elde ettiği bu dört ayrı pik noktasının her birinin ayrı bir fotopigmente karşılık gelip gelmediğini belirlemek için işçileri selektif kromatik adaptasyona tabi tutarak fototaktik seçim davranışlarını tekrar test etmiştir. Kromatik adaptasyon sonrasında, test edilen her bir dalga boyunda işçilerin seçimleri yaklaşık %40 oranında düşüş göstermiştir ki bu sonuçlar *C. bicolor*'da dört farklı spektral fotoreseptör olduğu hipotezini destekler niteliktedir. Diğer taraftan, Kretz'in *C. bicolor* için yaptığı dalga boyu ayırımı fonksiyonu deneylerinde test edilen 16 farklı dalga boyu arasında işçilerin tercihleri 3 bölgede pik (382, 449 ve 550 nm) göstermiştir. Bu sonuçlara göre Kretz *C. bicolor* için spektrumun UV, mavi, yeşil ve yeşil-sarı bölgelerini içeren dört fotopigmentli bir renkli görme sistemi ileri sürmüştür.

Kretz'in sonuçları Wehner ve Toggweiler (1972)'inkilerle karşılaştırıldığında farklılık göstermektedirler. Kretz'e göre bu araştırıcıların çalışmasında örnekleme yapılan mavi dalga boyu aralığı ayrıca bir mavi pikinin var olup olmadığına karar verebilecek kadar dar aralıkta seçilmemiş olup mavi bölgede bir duyarlılık tespit edilemediği için mavi – yeşil aralığında bir dalga boyu ayırımı da beklenemez.

C. bicolor işçilerinin çöl ortamındaki oriyentasyonlarında güneşten gelen ışığın polarizasyon düzlemini algılayabildikleri ve bunu bir ipucu olarak kullandıkları da bilinmektedir (Wehner, 1976). Duelli ve Wehner (1973) yaptıkları deneylerde *C. bicolor*'un çöl ortamındaki polarize ışık oriyentasyonunu incelemiş ve besin arama gezisinde olan işçilerin görüş açılarının önüne 410 nm'den daha düşük dalga boylarının geçişini engelleyen spektral filtreler konulduğunda yönlerini kaybettikleri tespit etmişlerdir. *C. bicolor*'un osellusları da UV fotoreseptörleri içermektedir (Mote ve Wehner, 1980; Fent ve Wehner, 1985).

F. polyctena türü işçilerinin de dikromatik bir renkli görme sistemine sahip oldukları hem elektrofizyolojik hem de davranışsal çalışmalarla tespit edilmiştir (Kiepenhauer, 1968; Roth ve Menzel, 1972; Meznel, 1973; Menzel ve Knaut, 1973). Elektrofizyolojik çalışmalar bu türün büyük olasılıkla maksimum duyarlılığı 361 nm'de olan bir UV fotoreseptörü ile maksimum duyarlılığı 500 nm'de olan bir yeşil fotoreseptörüne sahip olduğunu göstermektedir (Roth ve Menzel, 1972). Davranışsal renk ayırımı deneylerinin sonuçları da bu bulguyu desteklemektedir (Kiepenhauer, 1968). Kiepenheuer, *F. polyctena* işçilerinin UV (325 nm) ve sarı-yeşil bölgede (570 nm) renk ayrımı yapabildiklerini göstermiştir. Roth ve Menzel (1972) de *F. polyctena* için selektif adaptasyon eğrileri elde etmiş ve ERG sonuçlarını destekleyecek şekilde yine yalnızca UV ve yeşil fotoreseptörlerinin var olduğunu göstermiştir. Bu türün retinula hücrelerindeki pigmentlerin selektif hareketleri de bu sonuçları desteklemektedir (Menzel ve Knaut, 1973). Menzel ve Knaut, bu türün işçilerinin retinula hücrelerindeki pigment hareketlerini incelenmişlerdir. Bu amaçla 337, 447 ve 591 nm'lik ışık uyaranları kullanılmış ve aşağıdaki gibi bir pigment dağılımı modeli elde edilmiştir; UV adaptasyonu sonrasında her bir ommatidyumda bulunan retinula hücrelerinden yalnızca küçük olan iki tanesindeki pigmentlerin, diğer retinula hücrelerindekilere göre daha fazla sayıda olacak şekilde, rabdoma yakın olarak konumlandıkları tespit edilmiştir. Benzer şekilde, sarı adaptasyonundan sonra da yalnızca 6 büyük retinula hücresindeki pigmentlerin rabdoma yakın konumlandıkları görülmüştür. Buna göre pigmentlerin bu UV ve sarı ışık uyaranlarına adaptasyon sonrasında sergiledikleri birbirlerinden bağımsız hareketleri UV ve yeşil olmak üzere

iki farklı fotoreseptör tipinin var olduğu sonucuna varılmasına olanak sağlamıştır. Menzel (1973) de ERG ile incelediği *F. polyctena* türü işçilerinin petek gözlerinde 361 ve 495 nm'lerde iki pik elde etmiştir.

F. cunicularia işçilerinin kırmızı bölge duyarlılığıyla ilgili olarak kırmızı bölgeden seçilen 590, 610, 630 ve 650 nm'lik uyaranlar ile dairesel oriyentasyon platformunda eğitilip test edilen karıncalar bu uyaranlardan 590 ve 650 nm'lere karşı anlamlı bir yönelim göstermişlerdir (Şekil 4.5a,d). Bu sonuçlara göre *F. cunicularia* işçileri kırmızı bölgede bir duyarlılık sergilemektedirler. 610 nm'lik ışık uyaranının kullanıldığı testte ise her ne kadar dairesel istatistik testinin sonucu karıncaların platformdaki dağılımlarının belli bir yöne doğru olduğunu gösterse de bu yönelime karşılık gelen açısal değer %95'lik güven aralığı içerisinde olmadığından yönelim test edilen uyarana doğru değildir (Şekil 4.5b). Benzer şekilde, 630 nm'lik uyaranın kullanıldığı testte de karıncaların platformdaki yönelimleri rasgele olmuştur (Şekil 4.5c). 610 ve 630 nm'lik uyaranlara karşı belirlenen anlamsız yönelime o anki test koşullarında karıncaları rahatsız edebilecek bir içsel ya da belirlenemeyen dış kaynaklı bir etmenin neden olduğu büyük olasılıktır. Aksi halde bu iki uyarandan daha uzun dalga boyuna sahip 650 nm'lik uyaranın kullanıldığı testte de anlamlı bir yönelimin olmaması beklenirdi. L-reseptörünün foton yakalamasına bağlı olarak yapılan deneylerin sonuçları ile birlikte değerlendirildiğinde kırmızı bölge duyarlılık deneylerinin sonuçları UV-yeşil dikromat olmalarına rağmen *F. cunicularia* işçilerinin kırmızı bölgede 650 nm'ye kadar ulaşan ve ışık şiddetine bağlı olarak bir duyarlılık sergilediklerini göstermektedir. Gelecek araştırmalarda bu türün retinula hücrelerinden elektrofizyolojik çalışmalar ile elde edilebilecek sonuçların burada elde edilen davranışsal verileri destekleyecek nitelikte olma olasılığı oldukça yüksektir.

Yeşil fotoreseptörünün (L- reseptörü) foton yakalamasına bağlı olarak kırmızı bölgedeki iki uyaran arasında ayırım yapıp yapamadıklarının belirlenmesi için işçiler eş ışık şiddetlerine sahip 590 ve 640 nm'lik monokromatik ışık uyaranlarına 590 nm besin ödüllü olacak şekilde eğitilmişlerdir. Hipotezimize göre böcek gözü bir foton sayacı gibi davrandığından eşdeğer ışık şiddetinde yeşil fotoreseptör kendisine daha yakın olan 590 nm'de çok daha fazla foton yakalayacağından 590 nm'lik bir uyaran 640 nm'lik

uyarana göre daha parlak görünecek dolayısıyla karınca bu şiddet farklılığını kullanarak iki uyaran arasında bir ayırım yapabilecekti. Eğitimdeki koşullarla yapılan kontrol testi hipotezimizi şüphe götürmeyecek şekilde destekler nitelikte olup işçiler eğitilmiş oldukları 590 nm'yi 640 nm'den ayırt edebilmişlerdir (Şekil 4.6a). Ancak, 590 nm'lik uyaranın şiddeti nötral yoğunluk filtreleri ile 10 kat düşürüldüğünde (kritik test I) işçiler iki uyaran arasında anlamlı bir tercih yapamamışlardır (Şekil 4.6b). Şiddetin 10 kat düşürülmesi iki uyaranı böcek gözünde parlaklık açısından benzer kıldığı için L-reseptör ayırım yapabilek derecede farklı sayıda foton yakalama gerçekleştirememiştir. Aynı uyaran 100 kat daha düşük ışık şiddetinde (kritik test II) sunulduğunda ise işçilerin tercihi bu kez eğitimde negatif olarak kullanılan 640 nm'lik uyaran yönünde olmuştur (Şekil 4.6c). Çünkü bu durumda 640 nm'lik uyaran daha parlak olacağından L- reseptör burada daha fazla foton yakalamış, bir bakıma bu uyaran karınca tarafından eğitimdeki 590 nm olarak algılanmıştır. Sonuç olarak bir foton sayacı gibi davranan böcek gözü kırmızı fotoreseptöre sahip olmasa da kırmızı bölgedeki uyaranlar yeşil fotoreseptörü tarafından algılanabilir ve hatta birbirlerinden ayırt edilebilir. **Bu bulgu karıncalar dünyası için yenidir**. Bu algılamada kromatik bilginin değil akromatik ipuçlarının kullanıldığı ve bu bölgedeki iki uyaran arasında ayırımın ancak bu ipuçlarına bağlı olarak yapılabildiği açıktır. Sonuçlar aynı zamanda işçilerin kırmızı bölgedeki uyaranlar arasında bir renk ayırımı yapamadıklarının da göstergesidir.

Kelber ve Henique (1999) kırmızı bölge duyarlılığının *M. stellatarum* güvelerinde de var olduğunu tespit etmişlerdir. Diurnal bir tür olan bu güve spektrumun UV (λ_{max} 357 nm), mavi (λ_{max} 450 nm), ve yeşil (λ_{max} 520 nm) bölgelerine duyarlı olan 3 tip fotoreseptöre sahip trikromat bir türdür. Elektroretinogramlar ile öne sürülen kırmızı fotoreseptörünün varlığı (Hasselmann, 1962) henüz davranışsal olarak gösterilememiştir. Kelber ve Henique, güveleri ikili koşullarda 595 ve 620 nm'lik uyaranlara eğitmiş ve test etmişlerdir. Yeşil fotoreseptörlerinin duyarlılıklarına bağlı olarak güvelerin 595 nm'deki duyarlılıkları 620 nm'deki duyarlılıklarından daha fazladır. Diğer bir ifadeyle bu iki uyaran eş ışık şiddetine sahip olacak şekilde güvelere sunulursa güveler 595 nm'de çok daha fazla sayıda foton yakalamaktadırlar. 595 ve 620 nm'lere, 595 nm'lik uyaran besin ödüllü olacak şekilde eğitilen güveler eğitimdeki koşullar ile yapılan kontrol testinde eğitildikleri 595 nm'lik uyaranı %90 gibi yüksek bir

oranda seçmişlerdir. Pozitif uyaranın şiddeti 10 kat düşürüldüğünde ise güveler uyaranları karıştırarak aralarında anlamlı bir seçim yapamamışlardır. Uyaranlar arasındaki şiddet farkı 100 kata çıkarıldığında ise bu kez eğitimde ödülsüz olarak kullanılan 620 nm'lik uyaranı daha fazla tercih etmişlerdir. Tüm bu sonuçlar değerlendirildiğinde şu durum ortaya çıkmaktadır; güveler 595 nm'yi 620 nm'den ayırt etmeyi öğrenmede akromatik ipuçlarını kullanmaktadırlar ki bu da yeşil fotoreseptörünce daha fazla sayıda foton yakalanması ile sağlanmaktadır. İşte bu yüzden güveler 595 nm'lik uyaran 100 kat daha düşük şiddette sunulduğunda 620 nm'lik uyarandan daha fazla foton yakalayabildikleri için bu uyaranı tercih etmişlerdir. Bu sonuçlar *M. stellatarum* güvelerinin gerçek renkli görmede kullanabilecekleri bir kırmızı fotoreseptörleri olmadığını kanıtlamaktadır.

Bir fotoreseptörün spektral duyarlılığı esas olarak o fotoreseptörde bulunan görsel pigmentin spektral duyarlılığına bağlıdır. Görsel pigmentin spektral duyarlılığı da içerdiği opsin proteini ile belirlenmektedir. Opsinler dışındaki bazı moleküllerin de rabdoma düşen ışığı filtre ederek fotoreseptörlerin duyarlılıklarını değiştirdiği bilinmektedir (Stavenga Arikawa, 2006). Aynı opsine sahip farklı fotoreseptörlerle ilişkili olan farklı filtre edici pigmentler fotoreseptörlerin spektral duyarlılıklarını değiştirebilmektedirler. Örneğin *Papilio xuthus* kelebeklerinin erkeklerinde farklı ommatidyumlarda bulunan ve rabdomu çevreleyen açık veya koyu renkli filtre edici pigmentler bulundukları fotoreseptörlerin maksimal spektral duyarlılıklarını 620 ve 640 nm'lere çıkarmakta ve bu iki dalga boyu arasında bir renk ayırımı yapılmasına da olanak sağlamaktadırlar. *Pieris rapae* türü kelebeklerde de her ne kadar 560, 620 ve 640 nm'lerde maksimum duyarlılığa sahip üç tip uzun dalga boyu fotoreseptörü tespit edilmiş olsa da moleküler çalışmalar aslında bu üç fotoreseptör tipinde de 563 nm'de maksimum duyarlılığı olan bir görsel pigmentin varlığını göstermiştir (Wakakuwa vd. 2004). Aynı görsel pigmente sahip olmalarına rağmen bu fotoreseptörlerin duyarlılık değerlerini değiştiren ise rabdom etrafında yer alan ve spektral filtreler olarak iş gören açık ve koyu renkli kırmızı renkli pigmentlerdir.

Haliconius erato da kırmızı fotoreseptörü olmasa da kırmızı bölgede duyarlılık gösteren ancak *M. stellaratorum'*un aksine bu bölgede dalga boyu ayırımı da yapabilen

bir kelebek türüdür (Zaccardi vd. 2006). UV-mavi-yeşil trikromatik bir renkli görme sistemine sahip olan bu kelebek türünün yeşil fotoreseptörlerinin maksimum duyarlılıkları 570 nm'dir. İkili bir seçim düzeneğinde 590 nm (+) ve 440 nm'lere karşı eğitilen kelebekler testlerde eğitim uyaranını şiddetten bağımsız olarak ayırıp tercih etmişlerdir. 590 nm'ye karşı 620 nm, ve tam tersi olacak şeklide eğitildiklerinde de kelebekler şiddetlerine bakılmaksızın eğitimde ödüllü olarak sunulan uyaranı daha sık tercih etmişlerdir. Burada kelebeklerin seçimleri şiddetten bağımsız olup uyaranların dalga boylarına dayandığı için aynı bireyler 620 (+) ve 640 nm'ye de eğitilip test edilmişlerdir. Ancak 620 nm'lik bir ışık uyaranı kelebekler tarafından 640 nm'lik uyarana göre daha parlak algılanacağından 620 nm 100 kat daha düşük şiddette sunulmuştur ve bu şiddet farklılığına rağmen *H. erato* kelebekleri ödüllü eğitim dalga boyu olan 620 nm'yi anlamlı bir şekilde daha sık tercih etmişlerdir. Tüm bu sonuçlar *H. erato* kelebeklerinin kırmızı dalga boyu aralığında renk ayırımı yapabildiklerini göstermektedir. *Papilio aegeus* türü kelebeklerin de 590 ve 620 nm'lik uyaranları birbirlerinden ayırt edebildikleri tespit edilmiştir (Kelber ve Pfaff, 1999). *Papilio*'nun bu yeteneği sahip oldukları duplike L-opsinlere dayanmaktadır (Arikawa, 2003). Zaccardi vd. (2006) de *H. erato*'da tespit ettikleri kırmızı bölgedeki renkli görmenin birden fazla sayıda L-opsininin ifade edilip edilmemesiyle ilişkili olup olmadığını belirlemek için ergin kelebeklerin gözlerinden sentezledikleri cDNA dizilimini çıkarmışlar ve *H. erato* spektrumun uzun dalga boyu aralığındaki ışık uyaranlarını birbirlerinden ayırt edebilme yeteneğinin ekstra bir L-opsini varlığına bağlanamayacağını ortaya koymuşlardır. *H. erato'*nun uzun dalga boyu duyarlılığı için ileri sürülen mekanizma yine filtre edici pigmentlerin varlığından olsa gerektir.

Kretz (1979)'in *C. bicolor* işçileri için elde ettiği spektral duyarlılık fonksiyonu 342, 425, 505 ve 570 nm'lerde dört pik noktasına sahiptir. Kretz, spektral duyarlılık deneyleri ile elde ettiği 570 nm'deki pik noktası için dördüncü bir fotopigment tipinin varlığına işaret etmiştir. Kretz'e göre bu uzun dalga boyu duyarlılığı üç olasılık ile açıklanabilir. Bunlardan bir tanesi ommatidyumlardaki retinula hücreleri arasında konumsal düzenlenmelerinden kaynaklanan olası bir etkileşimdir. Bu türün işçilerinin petek gözlerindeki tek bir ommatidyumun 8 distal 1 de proksimal retinula hücresinden oluşmaktadır. 530–540 nm'ye duyarlı fotopigmentin proksimal hücrede yer aldığı

varsayılırsa bu durumda bu fotopigmentin duyarlılığı selektif olarak UV, mavi ve yeşil ışığı filtreleyen distal hücreler tarafından değiştirilecektir. Bu yalıtım etkisinden dolayı bu proksimal hücrenin maksimal duyarlılığı da daha uzun dalga boylarına doğru kaymış olacaktır. Uzun dalga boyu duyarlılığını açıklayabilecek diğer bir olasılık lateral filtrasyon etkisine (lateral filtering effect) yol açan komşu rabdomerler arasındaki optik bağlantıdır (optical coupling). Yalıtım pigment granüllerinin göç hareketleri ile meydana gelen lateral filtrasyon etkisi de uzun dalga boylarına ait fotonların yeşil fotopigmenti tarafından absorpsiyon olasılığını arttırabilmektedir. Örneğin, su akrepleri (Bruckmoser, 1968) ve kerevitteki (Goldsmith, 1978) böylesi bir yalıtım pigmenti etkisi 30–35 nm'lik bir kaymaya neden olmuştur. Qui ve Arikawa (2003) ve Zaccardi vd. (2006) *Papilio rapae* ve *Haliconius erato* ve türü kelebeklerin L-reseptörlerinin duyarlılıklarının daha uzun dalga boylarına kaymalarında da pigmentlerin filtre edici etkilerinin rol oynadığını ileri sürmüşlerdir.

Wehner ve Toggweiler (1972)'in *C. bicolor* için spektral duyarlılık fonksiyonu (davranışsal) ile elde ettikleri 600 nm'deki pik de Kretz (1979)'in çalışmasında olduğu gibi (570 nm'deki spektral duyarlılık fonksiyonu değeri) dalga boyu ayırımı fonksiyonu deneylerinde elde edilememiştir. Marak ve Wolken (1965)'in *S. saevissima* ile elde ettikleri aksiyon spektrumunda da 620 nm'de bir duyarlılık tespit edilmiştir. Marak ve Wolken, tespit ettikleri bu kırmızı bölge duyarlılığını retinula hücrelerini çevreleyen pigment granülleri ya da ommokromların olası etkilerine bağlamışlardır. Çamlıtepe vd. (2006)'nin yaptığı davranışsal deneyler ile de *Formica pratensis* türü kırmızı orman karıncalarının *F. cunicularia*'dakine benzer bir kırmızı bölge duyarlılığı sergiledikleri tespit edilmiştir. Dolayısıyla, özellikle laboratuar ortamında araştırıcıların gözlem kolaylığını sağlamak amacıyla kırmızı ışık altında yapılan davranışsal deneylerde, test edilen türlerin spektral duyarlılıklarının bilinmesi ve kırmızıya karşı bir renk duyarlılığı sergilemedikleri bilinenler için bile en azından çok loş bir kırmızı ışık kullanılması gereklidir.

Bal arısı *Apis mellifera* ile yapılan çalışmalarda (UV-mavi-yeşil trikromatik renkli görüş sistemine sahiptir) yeşil fotoreseptörlerinin maksimum duyarlılık değerlerinden daha uzun dalga boylarına da duyarlı oldukları belirlenmiştir (Chittka ve

Waser, 1997). Bal arılarının spektral ayırım fonksiyonu kısa dalga boyunda 350 nm, uzun dalga boyunda ise 550 nm'de sıfıra ulaşmaktadır. Her ne kadar dalga boyları arasında ayırım yapabilmesi yalnızca 350 ve 550 nm'ler arasında mümkün olsa da L-reseptörünün (yeşil fotoreseptörü) duyarlılık eğrisinin kuyruğu 650 nm'ye kadar ulaştığı için arılar bu bölgede de de bir duyarlılık sergilemektedirler (Chittka ve Waser, 1997).

Doğada çiçekler monokromatik özellikte bir ışık yansıtmamaktadırlar (Chittka ve Waser, 1997). Çoğu çiçek, özellikle de insana kırmızı, portakal rengi, sarı ve beyaz renklerde görünenler adım fonksiyonları ***(step functions)*** şeklinde yansıma (reflectance) özelliklerine sahiptirler. Arıların L-reseptörlerinin duyarlılıkları 650 nm'ye kadar ulaştığı için de Chittka ve Waser (1997) arıların çiçekleri yansıma özelliklerine göre ayırt edebileceklerini ile sürmüşlerdir. Çünkü böylesi (step fonksiyonuna sahip) yansıma özellikleri arının renk sahasında farklı yerlerde konumlanacağından ayırt edilebilir özellikte olacaklardır. Buna göre arılar, UV de dahil olmak üzere kısa dalga boylarında bir yansımaları olmasa da yeşil, sarı ve kırmızı renkleri yansıtan çiçekleri birbirlerinden ayırt edebilmektedirler. Örneğin kırmızı olarak sınıflandırılan pek çok çiçek arılara mavi görünmektedir. :Çünkü bu çiçeklerin mavi yansıması yeşil ve kırmızıya oranla çok daha güçlüdür. Bazı kırmızı renkli çiçekler ise 400 nm'den daha düşük yansımalara sahip olup arılar tarafından UV olarak algılanırlar.

Kırmızı bölgedeki bir duyarlılığın veya renk ayırımı yapabilmenin bir hayvana faydası ne olabilir? Örneğin kelebekler için böylesi bir duysal özellik daha fazla sayıda çiçeğin ayırt edilmesine ve yumurta bırakımı için daha iyi konak bitkilerin bulunmasının kolaylaştırılmasına olanak sağlayabilir (Kelber, 1999). Polinatör kuşlar tarafından ziyaret edilen çiçekler de genellikle parlak kırmızı renklidirler ve bu çiçekler trikromatik bir renkli görüşe sahip bir Hymenopteran böcek tarafından siyah olarak algılanmaktadırlar (Peitsch vd. 1992). Prokopy ve Owens (1983) yeşil yaprakların sarı ve kırmızı substratlardan ayırt edilebilmesi için kırmızıya duyarlı bir fotoreseptöre ihtiyaç olduğunu ileri sürmüşlerdir. Benzer şekilde Mollon (1989) ve Osorio ve Vorobyev (1996) da primatlardaki kırmızı-yeşil fotoreseptör sisteminin evriminde sarı ve kırmızı meyvaları yeşil yapraklardan ayırma ihtiyacının itici güç olarak rol oynadığını ileri sürmüşlerdir. Yumurtalarını bırakacak kırmızı yaprakları seçmek için

Lycaena kelebeklerinin kırmızı fotoreseptörlerini kullandıkları bilinmektedir (Kelber, 1999). Hymenopterler arasında *Tenthredo* türleri de kırmızı fotoreseptörüne sahip olmalarına rağmen yumurtlamak için yeşil yaprakları tercih etmektedirler. Burada önemle vurgulanması gereken bir nokta böceklerin aslında doğada monokromatik renk uyaranları ile karşılaşmaktan ziyade çoğunlukla objeleri yansıma özellikleri ile görmek ve ayırt etmek durumunda kaldıklarıdır (Chittka ve Waser, 1997). Gün içinde farklı saatlerde ortam aydınlanmasındaki kalitenin artması ya da azalması gibi etkenler nedeniyle objelerin yansıma özellikleri etkileneceğinden örneğin kırmızı çiçekleri ziyaret etmek durumunda kalan bir böcek için renkten ziyade belli bir anda o çiçeklerden algılanabilecek akromatik ipuçları daha önemli hale gelebilecektir. İşte belki de bu akromatik algıya bağlı olarak kırmızı renge duyarlı olmamalarına rağmen arıların doğada pek çok kırmızı çiçeği ziyaret ettiklerini görmek mümkündür. Karıncaların söz konusu bu uzun dalga boyu duyarlılıklarını açıklayacak adaptif bir mekanizma ileri sürmek ise oldukça zordur.

UV bölge ince ayar renk ayırımı deneyleri için her iki şartlandırma prosedürü ile gerçekleştirilen eğitimler sonrası yapılan testlerde uygulanan eğitim tipine göre işçiler farklı davranmışlardır. Tekli prosedür ile karanlığa karşı 340 nm'ye eğitilen işçiler (alternatif uyaran karanlık) ilk kritik testte 340 nm'yi yalnızca 380 nm'den ayırt edememekle kalmamış, aynı zamanda eğitimdeki koşullar ile yapılan kontrol testinde karanlıktan da ayırt edememişlerdir (Şekil 4.7a,b). Tekli şartlandırmanın kullanıldığı eğitimden sonra yapılan üçüncü tip testte işçiler eğitim dalga boyunu yeşil bölgeden seçilen 550 nm'lik uyarandan ayırt etmede de başarısız olmuşlardır (Şekil 4.7c). Aynı başarısızlık ayırımsal prosedür ile eğitilen işçilern aynı uyaranlar arasındaki tercihlerinde (340 vs 550 nm) de söz konusudur (Şekil 4.8c). Yeşil bölge ince ayar renk ayırımı ve şiddet eşik değerlerinin sonuçlarından (Şekil 4.13.) da görüleceği gibi işçilerin bu bölge uyaranlarına karşı duyarlılıkları kullanılan diğer tüm dalga boyları ile karşılaştırıldığında çok daha hassastır. Buna göre üçüncü tip testteki başarısızlık yeşil uyaranın cezp ediciliği veya işçilerin eğitim esnasında kullanılmayan ve yeni karşılaştıkları bu uyaranın bulunduğu kolu ziyaret etme yönündeki merakları ile açıklanabilir. Ayırımsal prosedür ile 380 nm'ye karşı 340 nm'ye besin ödüllü olarak eğitilen işçiler ise eğitildikleri bu dalga boyunu hem 380 nm'lik alternatif eğitim

uyaranından hem de diğer eğitim tipinin alternatif uyaranı olan karanlıktan yüksek bir yüzde ile ayırt edebilmişlerdir (Şekil 4.8a,b). Tüm bu sonuçlara göre *F. cunicularia* işçileri gerçek renkli görmeye sahip oldukları belirlenen spektrumun UV bölgesinde ince ayar renk ayırımı (40 nm) yapabilmektedirler ancak ayırımdaki performansları üzerine eğitimde uygulanan koşullar etki etmektedir.

UV bölge ile karşılaştırıldığında işçilerin yeşil bölgedeki ince ayar renk ayırımı performanslarının her iki eğitim koşulunda da iyi olduğu ortaya çıkmıştır. Hem tekli hem de ayırımsal şartlandırma prosedürü ile gerçekleştirilen eğitimler sonrası yapılan testlerin sonuçlarına göre *F. cunicularia* işçileri eğitilmiş oldukları 510 nm'yi tüm test koşullarında alternatif uyaranlar olan 550 nm, karanlık ve 370 nm'den istatistiki olarak anlamlı bir şekilde ayırt edebilmişlerdir (Şekil 4.9. ve 4.10.). Buna göre *F. cunicularia* işçileri gerçek renkli görmeye sahip oldukları belirlenen spektrumun yeşil bölgesinde 40 nm'lik ince ayar renk ayırımı yapabilmektedir ve UV bölgedeki sonuçların aksine eğitimde uygulanan koşulların testlerdeki performansları üzerine olumsuz yönde bir etkileri yoktur. Diğer bir deyişle, yeşil bölgedeki 40 nm'lik ince ayar renk ayırımı performansı için şartlandırma prosedürlerinden birisinin diğerine bir üstünlüğü söz konusu değildir. **Karıncaların ince ayar renk ayırımı (ton ayırımı) yapabildikleriyle ilişkili bu bulgular karıncalar dünyası için yenidir.**

Sonuçlar, arılarda olduğu gibi, uygulanan şartlandırma prosedürlerinin karıncaların ayırım başarıları üzerine etkili olduğunu çok açık bir şekilde göstermektedir (bkz Şekil 4.7. ve 4.8.). Bir diğer bulgu da karıncaların hem UV ve yeşil bölge performanslarının birbirlerinden farklı olduğu hem de arılardan farklı olarak tekli şartlandırma prosedürünün de, en azından yeşil bölgede, ayırımsal prosedür kadar seçim başarısı üzerinde pozitif yönde etkili olduğudur. Hem bal arıları hem de yaban arıları ile yapılan deneylerde arıların yakın renkleri ayırt edebilmeleri için eğitimde ayırımsal şartlandırma prosedürünün kullanılmasının gerektiği, tekli prosedür ile eğitilen arıların yakın renkleri ayırt etmede başarısız oldukları tespit edilmiştir (Dyer ve Chittka, 2004a,b,c; Giurfa, 2004). Backhaus vd. (1987) ise tekli ya da ayırımsal şartlandırma prosedürleri ile eğitilen bal arılarının renk ayırımı performansları arasında istatistiksel olarak anlamlı bir fark bulamamışlardır: Ancak yine de birbirlerine yakın renklerin

kullanıldığı deneylerde arılar ayırımsal prosedür ile eğitildiklerinde dikkate değer şekilde daha başarılı olmuşlardır. *F. cunicularia* işçileri de yeşil bölgedeki 510 ve 550 nm'lik uyaranlar arasında her iki şartlandırma prosedürü sonrasında da başarılı bir şekilde ayırım yapabilmişlerdir.

Eğitim koşullarının hayvanların seçim performanslarını farklı yönlerde etkileyebilmesi her bir eğitim prosedüründe öğrenilen bilgi farklılığına bağlanabilir. Tekli prosedürde hayvanlar yalnızca ödüllü uyaranın özelliklerini öğrenebilmektedirler. Ayırımsal prosedürde ise uyaranları birbirlerinden ayırt edilebilmesine yarayacak ayırt edici özelliklerine dikkat ederek karşılaştırmalı olarak öğrenebilirler; örneğin uyaranları birbirlerinden ayırt edilebilmesine yarayacak ayırt edici özelliklerine dikkat etmeyi öğrenebilirler (Zentall ve Riley, 2000).

Eğitimde uygulanan prosedürler bal arılarının hem renk ayırımı performanslarını hem de model tanıma ve ayırt etme yeteneklerini etkilemektedir (Giurfa vd. 1999; Giurfa 2004). Giurfa (2004) algısal olarak yakın renklerin ayırt edilebilmeleri için arıların eğitim esnasında her iki uyaranı da görmeleri gerektiğini, dolayısıyla ayırımsal şartlandırma prosedürünün uygulanması gerektiğini belirlemiştir. Ayırımsal şartlandırma prosedürü ile mor ve mavi disklere [mor – mavi arasındaki renk uzaklığı ($D_{küçük}$) = 1.56 hekzagonal birim] ve tekli şartlandırma prosedürü ile yalnızca mor diske (alternatif olarak besin ödülsüz gri uyaran kullanılmıştır) eğitilen arılar çok hızlı bir şekilde besin ödüllü uyaranı tercih etmeye başlamışlardır. Eğitimdeki koşullar ile aynı şartlarda yapılan kontrol testleri arıların mor diski öğrenebildiklerini göstermektedir. Tekli şartlandırma prosedürü ile mor diske eğitilen arılar bunun yanına alternatif olarak mavi disk konulduğunda ise, her ne kadar mor diski tercih frekansları %60 gibi bir değere yakın olsa da, bu iki rengi birbirlerinden ayırt edememişlerdir. Ayırımsal şartlandırma prosedürü ile eğitilen arılar ise zaten maviden ayırt etmeyi öğrendikleri mor diski, gri zemin ile beraber sunulduğunda da yüksek bir yüzde ile tercih etmişlerdir. Her iki eğitim grubunu oluşturan arılar, mor diskin yanına alternatif olarak mordan algısal olarak uzak sarı renkli bir uyaran konulduğunda da [mor – sarı arasındaki renk uzaklığı ($D_{büyük}$) = 12.19 hekzagonal birim] eğitim rengi olan moru yüksek bir yüzde ile tercih etmişlerdir.

Giurfa vd. (1999) arıların model ayırımı deneylerinde kullanılan eğitim tipine bağlı olarak farklı şekillerde davrandıklarını göstermişlerdir. Model tanıma esnasında uygulanan eğitim tipine bağlı olarak farklı parametreler kullanmışlardır. Tekli şartlandırma prosedürü, kullanılan modellerin alt yarılarının tanınmasıyla sınırlandırırken ayırımsal prosedürde tüm modelin tanınması söz konusu olmuştur. Tekli prosedür ile eğitilen arılar eğitim modellerinin üst kısımlarını görüp öğrenmişler ancak alt kısmından edindikleri görsel bilgiye daha bir önem vermişlerdir.

Dyer ve Chittka (2004 a,b,c)'nın yaban arıları ile yaptıkları deneylerin sonuçları da bal arıları ile elde edilenlere benzerlik göstermektedir. Dyer ve Chittka (2004a) renkli çiçek modellerine tekli şartlandırma prosedürü ile eğittikleri arıların yakın renkleri (0,045 hekzagonal birim) ayırt edemediklerini ancak algısal olarak birbirlerinden uzak renkler (0,152 hekzagonal birim) arasında ayırım yapabildiklerini göstermişlerdir. 0,045 birim uzaklıktaki renklerin ayırt edilememelerinin nedeni belki de renklerin birbirlerine çok yakın olmalarıdır. Ama ikili şartlandırma prosedürü ile eğitilip test edilen arılar bu yakın renkleri ayırt edebilmeyi çok kısa bir zamanda öğrenebildikleri için yakın renklerin yaban arıları tarafından da birbirlerinden ayırt edilebilmeleri mümkündür. Ama bunun için arıların eğitim koşullarında her iki rengi de görmeleri gerekmektedir. Ayırımsal şartlandırma prosedürünün arılara kazandırdığı bir avantaj da uzun dönemli bir hafıza sağlamasıdır. Dyer ve Chittka (2004a) bu eğitim tipi ile eğittikleri bazı arıları normal testlerden birkaç gün sonra test ettiklerinde de yüksek bir ayırım yüzdesine sahip olduklarını belirlemişlerdir. Dyer ve Chittka (2004b) da yaban arılarının yakın renkleri ayırt edebildiklerini (0,062 hekzagonal birim) ve renk uyaranları arasındaki mesafe arttıkça yaptıkları hataların yüzde olarak arttığını tespit etmişlerdir. Yaban arıları tekli ve ayırımsal şartlandırma prosedürleri sonrasında yapılan renk ayırımı deneylerinde aynı bal arıları gibi davranmışlardır. Bal arılarında olduğu gibi yaban arılarında da ayırımsal şartlandırma prosedürü yakın renklerin ayırt edilebilmesi açısından önem teşkil etmektedir.

Dyer ve Chittka (2004b) yaban arıları ile elde ettikleri sonuçlarla ortamdaki spektral değişimlerin hayvanların renk performanslarını etkileyeceğini göstermişlerdir.

Yaban arıları mavi ve gri ışık altında aralarındaki renk uzaklığı 0.185, 0.102 ve 0.062 hekzagon birimi olan ve mavi bölgeden seçilen renk uyaranlarını birbirlerinden ayırma yönünde test edildiklerinde gri ışık altında, artan renk uzaklığına bağlı olarak daha iyi bir seçim başarısı sergilemişlerdir. Aynı arılar mavi ışık altında test edildiklerinde ise seçim başarıları gri ışık altındakine göre daha düşük seviyede kalmıştır. Arılar mavi yeşil bölgeden seçilen uyaranlara karşı eğitilip test edildiklerinde ise hem gri hem de mavi ışık altında nispeten benzer bir seçim performansı sergilemişlerdir. Bir önceki deney grubunun sonuçları bu ikinci deneyin sonuçları ile karşılaştırıldığında ortamdaki aydınlanmanın spektral içeriğindeki değişimin spektrumun farklı bölgelerinde farklı etki ettiği sonucuna varılabilir. Aynı çalışmada UV bölgedeki renk ayırımı için test edilen yaban arıları 0.035 hekzagon birimlik iki uyaran arasında bir ayırım yapamamışlardır.

Güveler de algısal olarak birbirlerine yakın dalga boyları arasındaki ayırım yetenekleri incelenen diğer bir böcek grubudur. Kelber and Henique (1999) gündüz aktif bir tür olan *M.stellatarum*'un spektral özelliklerini yoğun bir şekilde araştırmışlardır. *M. stellatarum* güveleri duyarlı oldukları bölgedeki uyaranlara karşı çok rahat bir şekilde eğitilebilmekte ve test uyaranlarını kısa bir süre içinde birbirlerinden ayırt etmeyi öğrenmektedirler. Kelber ve Henique (1999)'un yaptıkları renk ayırımı deneylerinde güveler aralarındaki dalga boyu uzaklığı ($\Delta\lambda$) 15 nm olan iki uyaran (365 ve 380 nm) arasında bir ayırım yapabilmişseler de bunu gerçek renkli görme ile mi yoksa akromatik ipuçlarını kullanarak mı yaptıklarını belirlemek mümkün olmamıştır. Diğer taraftan, 470 nm (besin ödüllü) ve 500 nm'ye karşı eğitilen güveler pozitif uyaranın şiddeti 10 kat azaltıldığında dahi bu uyaranı diğerine tercih etmişlerdir. Buna göre güvelerin 30 nm uzaklığa sahip uyaranları ayırt etmelerinde ışık şiddeti önemli bir rol oynamamıştır. Kelber (2005) aynı türün 440 ve 470 nm'lik ışık uyaranları arasında da bir ayırım yapabildiğini göstermiştir.

Kelber (2005) güveleri dalga boyları farklı ancak şiddetleri eş olan iki uyaranı [440 (+) vs 470] ayırt etme yönünde eğitip test etmiştir. Test sonuçları güvelerin pozitif olan 440 nm'lik uyaranı 470 nm'den ayırt edebildiklerini göstermiştir. Bu tür güvelerin 440 nm'ye çok güçlü ve 540 nm'ye de daha az oranda doğuşsal (içsel) bir tercihlerinin olduğu bilinmektedir ve bu dalga boylarının çekiciliği artan ışık şiddetiyle beraber

artmaktadır (Kelber, 1996). Ancak 440 vs 470 ayırımında bu doğuşsal tercihin söz konusu olmadığı söylenebilir çünkü güveler eğitildikleri uyaranı 10 kat daha düşük şiddette sunulduğunda da tercih etmişlerdir. Kelber (2005) başka bir grup güveyi aynı uyaranlara (440 nm vs 470 nm) bu kez şiddetleri de farklı olacak şekilde eğitip test etmiştir (440 nm loş, 470 nm parlak olacak şekilde). Kontrol testinde güveler daha loş olan 440 nm'yi tercih edebilmişlerdir. 440 nm'lik uyaran yanlış şiddette (parlak olacak şekilde) sunulduğunda da seçimleri bu uyarandan yana olmuştur. Buna göre bir çatışma durumunda rengin kromatik özelliği daha fazla önemsenmiş, akromatik özelliği ise göz ardı edilmiştir. 440 nm (+) ve 470 nm'ye eğitilen güveler 440 nm ve 410 nm'lik iki uyaran ile test edildiklerinde bile 440 nm'yi tercih etmişler.

Arıların gelişmiş bir renkli görme sistemine sahip olmaları ile çiçekli bitkilerle olan beslenme-tozlaştırma ilişkileri birbirleri ile çok sıkı ilişkilidir. Hymenopteran böceklerin renkli görme sistemlerinin ve çiçeklerin spektral yansımalarının incelenmesi arıların fotoreseptörlerinin bu çiçekleri optimal düzeyde tanıyıp ayırt edebilmelerine olanak sağlayacak şekilde olduğunu göstermektedir (Chittka ve Menzel, 1992; Menzel ve Shmida, 1993). Dolayısı ile çiçekli bitkilerin renklenmelerinde işleyen selektif baskı çiçek renklerinin başta arılar olmak üzere polinatör hayvanların renkli görme kapasitelerince en uygun şekilde tanınabilecek şekilde evrimleşmesine neden olmuştur (Menzel ve Backhaus, 1991). Bu yüzden de çiçekler gerek morfoloji gerekse de renklenme bakımından birbirlerine benzememe eğilimindedirler. Arılar doğada çiçekleri rasgele ziyaret etmeyip belli bir zamanda ve belli bir yerde genellikle tek bir türe ait çiçekleri ziyaret etmektedirler. Bunun için de çok geniş alanlara yayılmış ve çok farklı spektral yansımaları olan çiçekler arasından hedef çiçekleri tanımaları gerekmektedir. İşte arıların bu davranışları çiçek sadakati olarak bilinmektedir. Ancak farklı çiçeklerin renkleri birbirlerine ne kadar yakın ise bu durumda arılar benzer renkli çiçekler için bir genellemeye de gitmek durumunda kalmakta ve çiçekler arsındaki renk uzaklığı ancak belli bir düzeyden fazla ise arılar çiçek sadakati sergileyebilmektedirler (Chittka vd. 1997, Gumbert, 2000). Örneğin arılar aralarındaki renk uzaklığı 0,1 hekzagonal birim olan çiçekler arasında bir genelleme yapmakta ve ancak 0,2 hekzagonal birim uzaklığa sahip çiçeklere bağlılık sergilemektedirler. Vorobyev ve Menzel (1999)'in ileri

sürdükleri teorik analiz de arıların renkli görme sistemlerinin farklı çiçek renklerini karıştırmayacak kadar ince iş gördüğünü ifade etmektedir.

Günümüzde tanımlanmış ve birbirlerinden çok değişik habitatlarda yaşayan ve beslenme alışkanlıkları da farklılık gösteren 12.000'i aşkın karınca türü olmasına rağmen karıncalarla tozlaştırıldığı bilinen çok az sayıda bitki türü belirlenmiştir (Peakall vd. 1991). Karıncaları bitkilere çeken en önemli özellik extrafloral nektarlardır. Karıncalar da bitkilerden aldıkları bu besin karşılığında bitkiye herbivor böceklere karşı bir koruma sağlamaktadır. Karıncaları etkin polinatör olmaktan alıkoyan birkaç özellik söz konusudur. Karıncaların küçük vücutlu olmaları pek çok çiçeğin anter ve stigmalarına temaslarını sınırlandırmaktadır. Diğer taraftan nispeten pürüzsüz olan integümentleri ve sık sık kendilerini temizleme davranışı sergilemeleri polen taşıma yeteneklerini de en aza indirgemektedir. Karınca işçilerinin uçamıyor olmaları da polen transferini yeterli kılmamaktadır. Tüm bunlara rağmen karıncaların arılar ve kelebekler gibi aktif çiçek ziyaretçisi polinatör böcekler gibi yakın renkler arasında da bir renk ayırımı yapabiliyor olmaları ilgi çekicidir. *F. cunicularia* ile elde edilen sonuçlar renkli görmenin bu özelliği ile karıncalarla ilgili ilk veriler olup bu grup ile yapılacak başka çalışmalara için temel özelliği taşımaktadır.

Renkli görmenin fonksiyonları incelendiğinde de karıncaların bu başarılarını açıklayabilecek bazı noktalar tespit edilebilir. Ultraviyole ışınları doğal objelerden farklı şekilde yansıtıldığı için böcek gözünde insan gözünün göremediği gizli modeller oluştururlar. Böylece bize tamamen aynı renkte görülen çiçeklerin polenleri ve nektarları UV yansıması sonucunda ayrı renklerde fark edilebilirler. Böcek kanatları veya diğer hayvanların vücutları üzerinde bu ve buna benzer yansımalar beslenme, kur yapma ve avın tanınması gibi davranışlarda önemlidir. Yeşil fotoreseptörler ise özellikle objelerin tanınması ve ayırt edilmesinde kullanılmaktadırlar. Dolayısı ile gerek UV gerekse de yeşil bölgedeki hassas bir renk ayırımı bireylerin doğal oriyentasyonlarında optimal başarı sağlamaları için kullanabilecekleri duysal bir özellikleri olacaktır.

Renkli görme deneylerinin sonuçları *F. cunicularia* işçilerinde mavi ve kırmızı fotoreseptörlerinin olmadığını göstermiş olsa da işçilerin kırmızı bölge duyarlılık

deneylerinde akromatik ipuçları ile bu bölgede bir algılamaya sahip olduklarının tespit edilmesi bu bölge uyaranlarının tamamen algılanamaz olmadıklarını ortaya koymuştur. Acaba ışık uyaranlarının algılanması hangi ışık şiddetine kadar devam etmektedir? Bu soruyu yanıtlamak için *F. cunicularia* işçilerinin monokromatik ışık uyaranlarını algıyabildikleri en düşük ışık şiddetinin belirlenmesi amacıyla işçiler dairesel oriyentasyon platformunda sıra ile 370, 440, 540 ve 640 nm'lik ışık uyaranlarına eğitilmiş ve test edilmişlerdir. Sonuçlar farklı dalga boyu uyaranlarında farklı duyarlılıkların olduğunu, yeşil bölge duyarlılığının diğer bölgelere oranla çok daha iyi olduğunu ve mavi ve kırmızı bölgedeki duyarlılığın eğitimde kullanılan ışık şiddeti 10 kat düşürüldüğünde kaybolduğunu göstermektedir. Ancak buna rağmen işçiler spektrum boyunca 370 nm'den 650 nm'ye kadar geniş bir alanda gerek kromatik ipuçlarını (renkli görme ve ince ayar renk ayırımı deneylerinin gösterdiği gibi) gerekse de akromatik ipuçlarını kullanabilmektedirler.

Dairesel oriyentasyon platformunda $1{,}1x10^{11}$ fotonluk ışık şiddetine sahip 370 nm'lik ışık uyaranına eğitilen işçiler kontrol testinde bu uyarana doğru anlamlı bir yönelim göstermişlerdir (Şekil 4.11a). Bu yönelim ışık şiddeti 10 kat düşürüldüğünde ($1{,}1x10^{10}$ foton) de devam ederken, şiddet 25 kat düşürüldüğünde ise işçilerin ($0{,}44x10^{10}$ foton) platformdaki dağılımları rasgele olmuştur (Şekil 4.12b,c). 540 nm'ye eğitilen işçilerin bu uyarana olan yönelimleri ise ancak ışık şiddeti 400 kat düşürüldüğünde ($2{,}75x10^{8}$ foton) rasgele olmuştur (Şekil 4.13f). Buna göre 540 nm'lik uyaranın algılanabilmesi için gerekli en düşük ışık şiddeti değeri $1{,}1x10^{9}$ foton olarak tespit edilmiştir. 440 ve 640 nm'lere eğitilen işçiler ise eğitim şiddetinde ($1{,}1x10^{11}$ foton) test edildiklerinde her iki uyarana da anlamlı bir yönelim göstermişken (Şekil 4.12a ve 4.14a) şiddet değeri 10 kat düşürüldüğünde bu yönelimleri her iki uyaranda da kaybolmuştur (Şekil. 4.12b ve 4.14b). **Işık şiddeti eşik değeri ile ilgili tüm bu bulgular karıncalar dünyası için yenidir.**

F. cunicularia ile elde edilen bu sonuçlar karıncaların yeşile olan duyarlılıklarının UV'ye göre çok daha hassas olduğunu göstermektedir. Diğer taraftan, bal arıları, sinekler ve pek çok diğer böcek UV ışığa yeşil ile karşılaştırıldığında 2-100 kat daha duyarlıdırlar (Menzel, 1979). Laughlin (1976) UV fotoreseptörlerinin bu

yüksek duyarlılığın doğal koşullar altında UV ışığın düşük şiddetini telafi edecek bir mekanizma olduğunu ileri sürmüştür. Böcekler eş şiddete sahip UV ve yeşil ışıklar ile karşılaştıklarında da UV yönelimleri yeşile oranla daha fazladır, ancak yüksek ışık şiddetlerinde UV ışık pozitif fototaksi oranını düşürme eğilimindedir (Menzel ve Backhaus, 1991). Menzel ve Greggers (1985) de karanlık adaptasyonuna tabi tuttukları bal arılarının fototaktik davranışlarındaki kendilerine sunulan 537 nm'lik bir uyarana yönelmeye başladıkları şiddet değerinin de $8.3x10^7$ foton olduğunu hesaplamışlardır.

Dairesel oriyentasyon platformundaki ışık şiddeti eşik değeri deneylerinin ortaya çıkardığı bir diğer sonuç da karıncaların mavi ve kırmızı körü olmalarına rağmen bu uyaranları akromatik ipuçları ile algılayabiliyor olmalarıdır. Ancak bu algılama UV ve yeşil ile karşılaştırıldığında daha zayıftır. Test edilen tüm dalga boylarında duyarlılığın belli bir ışık şiddetinde kaybolmasının altında yatan en önemli etken düşük ışık şiddetlerinde yaşanan foton noise'dan dolayı algıda yaşanan kaybolmadır (Land ve Osorio, 2003). Petek gözler foton sayan birer sayaç gibi iş gördüklerinden fotoreseptörlerin duyarlılıklarının düşük ışık şiddetlerinde kaybolması olağan bir durumdur.

Böceklerin aynı dalga boyuna sahip ama farklı ışık şiddeti özellikleri sergileyen iki uyaran arasındaki tercihlerinin bilinmesi de akromatik bilginin algılanıp kullanılmasının tespiti bakımından önemlidir. Bunun için işçiler aynı dalga boyuna sahip ancak şiddetleri farklı monokromatik ışık uyaranlarını ayırt etme yönünde eğitilip test edilmişlerdir. İşçiler 370 ve 540 nm'lik uyaranlar için 100 kat, 440 ve 640 nm'lik uyaranlar için ise 10 kat şiddet farklılığına sahip uyaranlar ile eğitilip test edilmişlerdir. 440 ve 640 nm'lik uyaranların kullanıldığı testler öncesindeki eğitimde uyaranlar arasındaki şiddet farklılığı 100 kat olacak şekilde ayarlanamamıştır. Hem mavi hem de kırmızı bölge ışık şiddeti eşik değeri deneylerinde işçiler şiddeti eğitim şiddetinden 10 kat daha düşük olan test uyaranlarına ($1,1x10^{10}$ foton) doğru anlamlı bir yönelim sergileyemedikleri için (Şekil 4.12b ve Şekil 4.14b) şiddet ayırımı deneyleri için besin ile ödüllendirilen (+) 440 ve 640 nm'lik uyaranlar $1,1x10^{12}$, besin ile ödüllendirilmeyen (-) uyarnlar da $1,1x10^{11}$ (bu dalga boyları için algılanabilen şiddet değeri) fotonluk ışık şiddetlerinde kullanılmışlardır. Uyaranlar arsındaki şiddet farklılığını 100 kat yapmak için (+) uyaranların $1,1x10^{13}$ fotonluk bir şiddete sahip olacak şekilde kullanılmaları

gerekmiştir. Ancak hem 440 hem de 640 nm'lik uyaranlar ile bu şiddet değeri elde edilmeye çalışıldığında uyaranların oldukça parlak olduğu görülmüştür ki yüksek ışık şiddetinde karıncaların yönelimlerinin (tercihlerinin) olumsuz yönde etkilenme olasılığı vardır. Diğer taraftan, böylesi bir şiddet elde etmek için ışık kutularına çok yüksek değerlerde akım ve gerilim verilmesi gerekmiştir. Bu yüksek akım ve gerilimin ışık kutularındaki halojen lambalarda çok yüksek ısı oluşturduğu görülmüş ve bu ısının hem filtrelere hem de ışık kutularına zarar verme olasılığı da göz ününe alınarak bu şiddet değeri kullanılmamıştır. Yüksek ısının aynı zamanda karıncaların platformdaki oriyentasyonlarını da olumsuz yönde etkileme olasılığı vardır.

370 ve 540 nm'lerin kullanıldığı deneylerde işçiler aralarındaki şiddet farkı 100 kat olan uyaranlara eğitilip test edildiklerinde eğitilmiş oldukları parlak uyaranları her iki renk bölgesi için de başarılı bir şekilde loş olan uyarandan ayırt edebilmişlerdir. Ancak uyaranların arasındaki şiddet farkı 10 kata düşürüldüğünde işçiler uyaranları birbirlerinden ayırt edememişlerdir (Şekil 4.15. ve 4.17.). Aralarındaki şiddet farkı 10 kat olan 440 nm'lik iki uyarana eğitilen işçiler ise 370 ve 540 nm'lik uyaranların kullanıldığı deneylerin aksine bu iki 440 nm'lik uyaran arasındaki seçimlerimde %93 gibi çok yüksek bir yüzde ile eğitildikleri parlak uyaranı tercih etmişlerdir (Şekil 4.16a). Bu şekilde yüksek bir seçim yüzdesi UV ve yeşil bölge şiddet ayırımı deneylerinde dahi elde edilmemiştir. Uyaranlar arsındaki şiddet farkı nötral yoğunluk filtreleri ile 6 kata indirildiğinde ise karıncalar uyaranları karıştırmışlardır (Şekil 4.16b). Kırmızı bölge şiddet ayırımı deneylerinde ise işçiler aralarında 10 kat şiddet farkı bulunan iki 640 nm'lik uyaranı birbirlerinden ayırt edememişlerdir (Şekil 4.18.). Ancak L-reseptörü foton yakalama deneylerinin sonuçlarına göre *F. cunicularia* işçilerinin aralarındaki şiddet farkı 100 kat olan 590 ve 640 nm'lik uyaranlar arasında ışık şiddetine bağlı olarak bir ayırım yapabildiklerinin belirlenmiş olması işçilerin iki 640 nm'lik uyaran arasındaki şiddet farklılığı 10 kattan daha fazla olduğu taktirde bu uyaranlar arasında da bir ayırım yapabilecekleri olasılığını kuvvetlendirmektedir.

F. cunicularia'daki şiddet ayırımı deneyleri sonuçlarında ilginç olan mavi fotoreseptörleri olmasa da işçilerin 440 nm'lik iki uyaran arasındaki şiddet farklılığını algılamada spektrumun diğer bölgelerine oranla daha başarılı olmalarıdır. Mavi renge duyarlı bir fotoreseptörleri olmamasına rağmen acaba işçilerin iki mavi uyaran arasında

bu denli başarılı bir ayırım yapmış olmalarının altında yatan etken ne olabilir? Bir fotoreseptörün spektral duyarlılığı temel olarak söz konusu bu reseptörün içerdiği fotopigment ve/veya fotopigmentlerinin absorpsiyon özelliklerine dayanmaktadır (Menzel, 1975). Ancak bazı diğer faktörlerin de fotoreseptör spektral duyarlılığını etkilediği tespit edilmiştir. Örneğin aynı ommatidyumda bulunan retinula hücreleri arasındaki elektriksel bağlantı bu hücrelerdeki fotopigmentlerin duyarlılık alanlarını genişletmekte ya da sekonder piklere neden olmaktadır. Menzel ve Blakers (1976) bal arısında yaptıkları çalışmalarında yeşil fotoreseptörlerinin sekonder olarak bir UV duyarlılıklarının (asıl yeşil pik'inin %20-60'ı kadar) ve UV fotoreseptörlerinin de sekonder olarak bir yeşil duyarlılığının (asıl UV pik'inin %5-30'ı kadar) olduğunu belirlemişlerdir. Araştırıcılar farklı fotoreseptörlerdeki bu sekonder piklere retinula hücreleri arasındaki pozitif bir elektriksel etkileşimin neden olduğunu ileri sürmüşlerdir. Mote ve Wehner (1980)'in *C. bicolor* ile elde ettikleri sonuçlar da UV fotoreseptörlerinin diğer dalga boyları tarafından uyarılabildiğini göstermektedir. Araştırıcılar mavi ve yeşil ışık uyaranları kullanarak UV fotoreseptörlerinde bir depolarizasyon dalgası oluşturabilmişlerdir. Benzer şekilde, bal arılarının UV fotoreseptörlerinin 450 ve 550 nm'lerde 350 nm'deki duyarlılıklarının %20 ve %15'ini sergileyebildikleri tespit edilmiştir (Menzel, 1979). Erkek bal arılarında da UV ve mavi fotoreseptörleri arasında tespit edilen elektriksel bir etkileşime bağlı olarak UV fotoreseptörlerinin 400 nm'den daha büyük dalga boylarında, mavi fotoreseptörlerinin de 370 nm'den daha kısa dalga boylarında artan bir duyarlılıklarının olduğu belirlenmiştir (Peitsch vd. 1992). Dolayısıyla, *F. cunicularia* işçilerinde de UV ya da yeşil fotoreseptörlerinin birisi ya da ikisinin de iş gördüğü bir mekanizma ile mavi bölgede şiddet ayırımındaki hassasiyet bu şekilde açıklanabilir. Ancak bu durumun petek gözlerden alınacak elektrofizyolojik ölçümler ile test edilmesi ve açıklığa kavuşturulması gereklidir.

Sonuçlar *F. cunicularia* işçilerinin kromatik ipuçları yönünden bir farklılık sunmayan uyaranlar arasında da bir ayırım yapabildiklerini göstermektedir. Diğer taraftan çok iyi bir renkli görme sistemine sahip olmalarına rağmen arıları uyaranlar arasındaki şiddet farklılıklarına eğitmenin kromatik farklılıklara eğitmeyle karşılaştırıldığında çok daha zor olduğu tespit edilmiştir (Chittka ve Wells, 2004). Ancak çok yoğun bir şekilde eğitilirlerse aynı dalga boyuna fakat farklı şiddetlere sahip

uyaranlar arasında ayırım yapabilmektedirler (Labhart, 1974; Menzel ve Backhaus, 1991). Labhart (1974) arıların aralarındaki şiddet farklılığı çok fazla olan (%99) iki uyaran ile test edildiklerinde parlak olanı tercih ettiklerini rapor etmiştir.

Renkli görmenin önemli özelliklerinden birisi de ışığın şiddet özelliğidir. Hayvanların gün içerisinde karşılaştıkları renk uyaranlarının şiddet özellikleri zamana ya da gölgeler gibi çevresel etmenlere bağlı olarak değişiklik göstermektedir. Dolayısı ile hayvanlar eğer sadece kromatik ipuçlarına bağlı olarak yönelimlerini geçekleştiriyorlarsa bu durumda meydana gelebilecek her türlü şiddet değişimlerini telafi edecek bir mekanizmaya sahip olmalı ya da alternatif olarak akromatik ipuçlarını da kullanmalıdırlar. Pek çok böcekte olduğu gibi karıncalar da ışık uyaranına doğru yönelme eğilimindedirler ve bu eğilim uyaranın şiddeti arttıkça daha da kuvvetlenir (Kretz, 1979). Karıncaların spektral duyarlılıkları ile ilgili çalışmalar incelendiğinde esas olarak kromatik ipuçlarının algılanması ve kullanımına yönelik araştırmaların yapıldığı, akromatik duyarlılıkları ile ilgili ise çok fazla bir araştırma yapılmadığı görülmektedir (Tsuneki, 1953; Kiepenhauer, 1968, Wehner ve Toggweiler, 1972). *Camponotus obscrupes* ve *Leptothorax spinosior* türü karıncalarda herhangi bir renk öğrenme tespit edemeyen Tsuneki (1953) işçilerin iki monokromatik ışık uyaranı ile aynı anda karşılaştıklarında şiddeti diğerinden daha yüksek olan ışığa bağlı olarak yönelimlerini gerçekleştirdiklerini gözlemlemiştir. Uyaranların şiddetleri birbirlerine yaklaştıkça da işçiler ışığa yönelimlerini kaybetmişlerdir. Işık şiddeti Marak ve Wolken (1965)'in *S. saevissima*'da elde ettikleri aksiyon spektrumunda da karıncaların verdikleri tepkiler üzerine etki etmiştir. Kretz (1979) de *C. bicolor* işçilerinin aynı dalga boyuna sahip iki monokromatik ışık uyaranı arasındaki seçim performanslarını test etmiş ve ışık uyaranları arasındaki şiddet farklılığı azaldıkça işçilerin ayırım başarılarının da düşüş gösterdiğini ortaya koymuştur. Kretz'in bu deneylerde kullandığı dört dalga boyu arasında (340, 434, 493, 574 nm) işçilerin şiddet farklılıklarına verdikleri yanıtlar arasında bir farklılık söz konusu değildir. Kullanılan bu dört dalga boyu Krezt'in *C. bicolor* işçileri için spektral duyarlılık fonksiyonu deneyleri ile tespit ettiği maksimal duyarlılık bölgeleridir. *F. cunicularia* işçileri de gerçek renkli görmeye sahip oldukları UV ve yeşil bölgede aynı dalga boyuna ancak farklı şiddete sahip uyaranlar arasındaki şiddet ayırımı performanslarında aynı şekilde davranmışlardır. Kırmızı bölgede de aynı dalga boyuna sahip farklı şiddetteki seçilen uyaranları ise ayırt

edememişlerdir. Benzer şekilde Labhart (1974) de arıların sergilemiş oldukları şiddet ayırımının doğruluğunun ışık uyaranlarının spektral kompozisyonlarına bağlı olmadığını tespit etmiştir. Bu amaçla arıların UV (359 nm), mavi (445 nm) ve yeşil (550 nm) ışık uyaranlarındaki şiddet ayırımı başarılarını test etmiş ve her 3 ışık uyaranda da ayırım doğruluğunun hemen hemen benzer olduğunu bulmuştur.

Bazı Lepidoptera türleri de ışık şiddeti ayırımı yetenekleri için test edilmişlerdir. Nokturnal bir güve türü olan *Deilephila elpenor*'un farklı şiddet özelliklerine sahip sarı ya da mavi uyaranlar arasında bir ayırım yapamadığı gösterilmişse de (Kelber vd. 2002) Kelber vd. (2003b) eğitim esnasında kromatik ipuçları olmadığı durumda güvelerin akromatik ipuçlarını da öğrenebileceklerini belirtmişlerdir. Genelde hayvanlar renkli bir uyaranın kromatik ve akromatik özellikleri ile aynı anda karşılaştıklarında akromatik özellikler çok daha geç öğrenilmektedir. Örneğin *M. stellatarum* güveleri rengin her iki özelliğini de öğrenebilmektedir ancak akromatik özellikler çok daha yavaş öğrenilmektedir (Kelber, 2005). Güveler eş ışık şiddetine sahip iki farklı dalga boyuna [440 (+) vs 470 nm] eğitildiklerinde ödüllü olan uyaranı iki günde ve daha yüksek doğruluk ile (%95 doğru seçim) ayırt etmeyi öğrenebilmişlerdir. Diğer taraftan aralarında 10 kat şiddet farkı bulunan iki 440 nm'lik uyaran arasında ancak altıncı gün sonunda ve daha düşük bir doğruluk payı ile (%70 doğru seçim) bir ayırım yapabilmişlerdir. Akromatik ve kromatik ipuçları aynı anda sunulduğunda ise güveler şiddeti dikkate almayıp uyaranları sadece kromatik özelliklerine göre değerlendirerek tercihlerini yapmışlardır. Bu güve türünün 595 ve 620 nm'lik uzun dalga boyları arasındaki tercihleri de tamamen ışık şiddetinin algılanması ile ilişkilidir (Kelber ve Henique, 1999).

Arılar da kelebeklere benzer şekilde akromatik ipuçlarını çok daha yavaş öğrenmektedirler ve hatta Frisch (1914) hiç öğrenmediklerini söylemiştir. Sonraki çalışmalar arıların hem kromatik hem de akromatik ipuçlarını öğrendiklerini göstermiştir ancak akromatik ve kromatik işlemleri farklı spatiyal rezolüsyonlara sahiptir. Akromatik yol yeşil fotoreseptörleri ile algılanırken kromatik bilginin işlenmesi her üç fotoreseptör tipi arasında var olan iki zıt etkileşim ile mümkün olmaktadır (Menzel ve Backhaus, 1991). Kontrollü Y-boru deneylerinde arılar objelerin

kromatik özelliklerini 15°'den daha yüksek görsel açılarda, akromatik özelliklerini ise bu değerden daha düşük açılarda öğrenmişlerdir (Giurfa vd. 1997). Arılar da, aynı kelebekler gibi, kromatik kontrast içermeyen uyaranları güvenilir bir biçimde öğrenmek için çok fazla sayıda denemeye ihtiyaç duymaktadırlar. Yüksek kontrast olduğu durumlarda arılar büyük objeleri bile akromatik ipuçları ile algılayabilmektedirler. Akromatik kontrast objelerin tanınmasında kromatik kontrasta göre genellikle daha az güvenilir bir ipucu olarak görülmektedir. Gölgeler ve objeler yüksek kromatik kontrasta neden olabilirler. Dahası, değişen ışık koşullarında akromatik kontrast daha az güvenilir bir ipucudur. Yeşil yaprakların oluşturduğu zemine göre daha koyu olan mavi bir çiçek bir böceğin yeşil fotoreseptörü için alacakaranlıkta çok daha parlak hale gelebilir. Her ikisinin de bulunduğu koşullarda ise arıların kromatik ve akromatik ipuçlarına verdikleri önem hakkında çok az şey bilinmektedir. Ancak arıların kromatik ipuçlarına daha fazla önem verdiklerini gösterir sonuçlar da bulunmaktadır. Bir arı doğada serbestçe uçtuğu zaman etrafta var olan her türlü çiçek belli bir mesafeden arıya çok küçük görünecektir. Bu nedenle önce akromatik kontrast görünecek (ve muhtemelen kullanılacak), kromatik kontrast ise ancak arı çiçeğe yaklaştığı zaman görülebilecektir. Spaethe vd. (2001) Y şeklindeki ikili seçim düzeneğinde arılar ile yaptıkları deneylerde arılar büyük çiçek modellerine eğitildiklerinde harcadıkları zamanın çiçeklerin zemin ile oluşturdukları kromatik kontrast ile ilişkili olduğu bulunmuştur. Ancak çiçek modelleri daha küçük kullanıldıklarında (8 mm çap) ise çiçekleri arama zamanlarının bu kez akromatik kontrast ile ilişkili olduğu bulunmuştur. Buna göre, aynı güvelerde olduğu gibi, arılar da öğrenme koşullarına göre uyaranlardan birine daha fazla önem verebilir ve elde edilebilir olduğu zaman kromatik sinyalleri tercih edebilirler.

Gece koşullarında, yani insanın renk algılamasının olmadığı ışık şiddetlerinde renk algılayan ve hatta renk değişmezliği gösteren nokturnal türlerin olması ilginçtir. Böylesi organizmaların görüşleri, diurnal türlerdeki fotopik görüşün aksine skotopik görüş olarak isimlendirilmektedir. İnsanlar 10^{-3} cd m^{-2}'lik bir ışık şiddetine kadar sarıyı, 10^{-2} cd m^{-2}'lik şiddete kadar da maviyi renk olarak görebilmektedirler (Kelber vd. 2002). Ancak bu algı akromatik ipuçları ortadan kalktığında mümkün olamamaktadır. Mesela skotopik ışık şiddetlerinde insanlar mavi rengi açık gri tonlarından, sarıyı da koyu gri tonlarından ayırabilmektedirler. Ancak maviyi koyu gri, sarıyı da açık gri

tonlarından ayırt etmeleri istendiğinde, akromatik ipuçları ortadan kalktığından bu ayırımı yapamamaktadırlar. Nokturnal bir güve türü olan *D. elpenor ise* yukarıdaki düşük ışık şiddetlerinden çok daha düşük şiddetlerde renkleri algılayabilmekte, birbirlerinden ayırt edebilmekte ve hatta renk değişmezliği sergilemektedir. Nokturnal türler kural olarak parlak renkli değildirler ve belli bazı renklerin böylesi türlerin yaşamlarında önemli bir rol oynamaları pek olası görünmemektedir. Yine de, renkli görme bu türler için objelerin zeminden (arka plandan) ayırt edilmesi konusunda önemli hale gelebilir.

Akromatik kontrast objelerin tanınmasında kromatik kontrasta göre genellikle daha az güvenilir bir ipucu olarak görülmektedir. Gölgeler ve objeler yüksek kromatik kontrasta neden olabilirler. Dahası, değişen ışık koşullarında akromatik kontrast daha az güvenilir bir ipucudur. Yeşil yaprakların oluşturduğu zemine göre daha koyu olan mavi bir çiçek bir böceğin yeşil fotoreseptörü için alacakaranlıkta çok daha parlak hale gelebilir. Diurnal bir güve olan *M. stellatarum* krepuscular ya da nokturnal atalarından türemiştir. Bu nedenle çiçekleri tespit edebilmek için rengin kromatik özelliğini kullanması ve iyi bir renk değişmezliğine sahip olması şaşırtıcı değildir. Nokturnal olan güvelerde günümüze kadar sadece kromatik görme test edilmiştir. *D. elpenor* türü çiçeklerin renklerini şiddetten bağımsız olarak öğrenmektedir ve iyi bir renk değişmezliğine sahiptir. Ancak nokturnal güvelerle tozlaşmaları sağlanan çiçeklerin çoğu beyazdır (UV ışığı yansıtmazlar) ve bu nedenle de yaprakların siyah renkli arka zeminlerine güvenilir ve yüksek bir akromatik kontrast oluştururlar. Nokturnal hayvanların bu ipucunu diurnal olanlara göre çok daha fazla kullanmaları olasıdır.

Eğer *F. cunicularia* işçileri gece ya da çok loş ışık altındaki oriyentasyonlarında renkli görme sistemini kullanıyor ise karşısına çıkan uyaranları mutlaka renk olarak algılamasına gerek yoktur. Örneğin farklı renkli objelerin nispi parlaklıkları arasında fark vardır. İnsan görüşü örnek alındığında; çomak hücreleri parlak ışık altında çok az bir duyarlılığa sahiptir, fakat aydınlık bir ortamdan karanlık bir ortama girildiğinde zaman içinde algılama yeteneklerini kazanırlar. İnsan gözünün adapte olabileceği ışık şiddeti algılama aralığı çok geniştir. İnsanlarda bu geniş aralıkta iş gören iki tip hücre vardır; parlak ışıkta iş gören ve renkli görme yetisine sahip koni ve düşük ışık altında iş

gören karanlığa adapte olmuş çomak hücreleri. Spektrumun mavi bölgesine doğru gidildiğinde koni hücreleri çomak hücrelerine göre daha iyi çalışmaktadırlar ve mesela koniler koyu kırmızı rengi algılayabilirken çomak hücreleri için bu rengin algılanması mümkün değildir. Dolayısıyla çomaklar söz konusu olduğunda kırmızı ışık 'siyah'a karşılık gelecektir. Buna göre, parlak ışık altında parlak kırmızı renkli bir kağıt mavi bir kağıttan daha parlak algılanacaktır ama karanlıkta durum tam tersi olur. Purkinje etkisi olarak bilinen bu fenomen doğada loş ışık altında organizmaların renkli algılama yeteneklerine paralel olarak objeleri diğer objelerden ya da bulundukları ortamda arka plandan ayırt edebilmeleri yönünde bir avantaj sağlayabilir. Tüm bu bilgilerden yola çıkarak karıncaların da çok düşük aydınlanma koşullarında objeleri nispi parlaklılarındaki farklılıklara göre algılayabilecekleri olasılığını ileri sürmek yanlış olmayacaktır.

Böceklerin çevrelerindeki objeleri arka plandaki gökyüzünün önünde birer siluet olarak algılayabilecekleri ileri sürülmüştür (Wehner, 1981; Collett ve Zeil, 1997). Güneşten gelen ışığın UV içeriği pek çok doğal objeden, özellikle de vejetasyondan yansıyan UV ışığı ile karşılaştırıldığında oldukça yüksektir. Dolayısıyla, objeler ve gökyüzü arasında UV içerik bakımından var olan kontrast bu objelerin arka plandan ayırt edilmelerinde kullanılabilir. Örneğin, çöl ortamı habitatlarındaki oriyentasyonlarında *Cataglyphis* karıncaları çevresel objeleri kullanırken UV-yeşil antagonizmini kullanmaktadırlar (Mote ve Wehner, 1980; Labhart, 1986). Möller (2002) de nümerik bir metoda dayanarak böceklerdeki UV ve yeşil fotoreseptörlerini içeren bir kontrast mekanizmasının, UV-mavi kontrastıyla karşılaştırıldığında, çeşitli aydınlanma koşulları altında ön plandaki objelerin arka plandaki gökyüzünden daha güçlü bir şekilde ayırt edilmelerini garanti edeceğini ileri sürmüştür. Ancak UV-yeşil kontrastına dayalı bir mekanizma yalnızca doğada açık gökyüzü altındaki bir oriyentasyonda söz konusu olmaktadır. Diğer taraftan, UV ışığın hiç olmadığı laboratuar ortamında da çevresel objelere bağlı bir yönelim gerçekleştirilebilmektedir. Bu durumda böcekler sadece yeşil fotoreseptörlerinin iş gördüğü ve şiddete bağlı bir kontrast mekanizmasını kullanmak zorunda kalmaktadırlar. Örneğin çöl karıncaları bu tip bir oriyenytasyon için yalnızca UV ve yeşil fotoreseptörlerini kullanmaktadırlar (Mote ve Wehner, 1980; Labhart, 1986). Bal arılarında UV ve yeşil fotoreseptörlerinin

aynı ommatidyumda olduğunu ve tüm petek göz boyunca bu birlikteliğin devam ettiğini gösteren Menzel ve Blakers (1976) da UV-yeşil antagonizmine dikkati çekmektedir. Burada unutulmaması gereken objeler arasında yapılacak bir ayırım için UV kanalın önemli olduğu, görünür ışığın tek başına güveniliri bir obje - gökyüzü ayırımını sağlamadığıdır.

Böceklerin dış gezileri esnasında, çevrelerindeki objeleri tanıma ve birbirlerinden ayırt etme konusunda karşılaşacakları en büyük problem gün içinde aydınlanmada yaşanan değişimlerdir (Möller, 2002). Özellikle sürekli değişebilen bulut örtüsü ve güneşin gün içindeki hareketi nedeniyle objelerin parlaklıkları zaman geçtikçe değişiklik gösterir. Dolayısıyla, yuvasından ayrılan bir böceğin o esnada çevresine ilişkin olarak gördüğü görüntü ile geri döndüğü zaman gördükleri birbirlerinden tamamen farklı olabilir. Bu yüzden çevresel objelerin tanınmalarında kullanılabilecek en iyi stratejinin objelerin parlaklıklarını dikkate almak yerine gökyüzünü arka plan ve objeleri de ön plan görüntüsü olarak ayırt etmek olduğu açıktır. Pek çok doğal habitatta vejetasyondaki klorofil arka plan olarak iş görmektedir. Renkli görme yetenekleri kanıtlanan çoğu Hymentoptera böcek türlerinin uzun dalga boyu reseptörleri klorofil molekülünün spektral yansımasını (λ_{max}=530–540 nm) tam karşılayacak şekildedir (Menzel ve Backhaus, 1991). Doğada pek çok çiçek, 470 nm'den daha kısa ve 530 nm'den daha uzun dalga boylarını yansıttıkları için herhangi bir obje ile yeşil arka plan arasındaki spektral kontrast artacaktır.

Sonuç olarak, *F. cunicularia* ile yapılan tüm davranışsal deneylerin sonuçları bu türün işçilerinin UV-yeşil dikromatik bir renkli görme sistemine sahip olduklarını, UV ve yeşil bölgede ince ayar renk ayırımı (renk tonu ayırımı) yapabildiklerini, kırmızı hariç UV, mavi ve yeşil bölgede aynı dalga boyuna sahip uyaranlar arasında dahi şiddet farklılığına bağlı olarak ayırım yapabildiklerini, kırmızı bölgede ise L-reseptör foton yakalamaya bağlı olarak şiddet ayırımı yapabildiklerini ve kullanılan bütün dalga boylarında uyaranları belli bir şiddet eşik değerine kadar algılayabildiklerini göstermektedir. *F. cunicularia* için elde edilen sonuçlar Hymenoptera üyelerinin spektral duyarlılıkları ile ilgili bilgilere katkı sağlaması bakımından önemlidir. Peitsch vd. (1992)'nin hiçbir karınca türünü dahil etmedikleri 43 Hymenoptera türünde elde

ettikleri spektral duyarlılık fonksiyonlarına göre pek çok tür trikromatik bir renkli görme sistemine sahiptir. Test edilen 43 türün 26'sında UV, mavi ve yeşil trikromatik bir renkli görme sistemi tespit edilmiştir. 7 türde ise sadece mavi ve yeşil fotoreseptörleri, yine 7 türde ise sadece yeşil fotoreseptörleri bulunmuştur. UV fotoreseptörlerinin kaydedilmesi zor olduğu için 15 türde bu fotoreseptör tipine rastlanmamıştır. Bununla birlikte bu 15 türün sahip olduğu mavi ve yeşil fotoreseptörlerini UV bölgede ikincil bir duyarlılık piklerinin olduğu da belirlenmiştir. Test edilen 4 türde ise (*Xiphydria camelus, Tenthredo scrophulariare, T. campestris, Callonychium petuniae*) maksimum duyarlılığı 600 nm civarında olan bir kırmızı fotoreseptörü tespit edilmiştir.

UV duyarlılığı böcekler arasında çok yaygın duysal bir özellik olup günümüze kadar incelenen tüm böcek türlerinde UV fotoreseptörlerinin var olduğu tespit edilmiştir (Briscoe ve Chittka, 2001). Pek çok tür ile yapılan spektral fototaksi deneyleri 330-370 nm'ler arasindaki uyaranların en cezb edici uyaranlar olduğunu ortaya koymuştur (Menzel, 1979). UV ışığın varlığı açık alan anlamına geldiği için fototaktik bir davranış bir kaçış davranışıdır ve bu yüzden de UV ışık en güvenilir uyarandır. Böcekler çevresel objeleri arka plandan ayırmak için spektrumun UV bölgesindeki farklılıkları kullanabilirler. Örneğin UV bölgede parlak görünen bulutlu ya da mavi renkli (açık) bir gökyüzü parçası önünde karşılarına çıkan objeleri koyu silüetler şeklinde görürler. Pek çok böcekte polarize ışık duyarlılığı UV fotoreseptörleri ile sağlanmaktadır (Wehner, 1984; Homberg, 2004). Hayvanların UV gibi belli duysal kapasitelerine neden sahip olduklarını anlamak için bu hayvanları kendileri ile aynı yaşam tarzına sahip olmayan yakın akrabaları ile karşılaştırmamız gerekir. Örneğin, arılardaki UV duyarlılığının bitkilerin tespitine yönelik bir adaptasyon olup olmadığını incelemek için çiçekli bitkilerin ortaya çıkışından önce arılardan ayrılan soy hatlarındaki böcekler ile günümüzde çiçekler ile beslenmeyen soylardaki böceklere bakmak gerekir. Chittka (1996) böylesi bir analiz yaparak maksimum duyarlılıkları 340 nm olan UV fotoreseptörlerinin sadece pterygot böceklerde değil aynı zamanda Chelicerata ve bazı Crustacea'lerde de bulunduğunu tespit etmiştir. Filogenetik analizler Cheliceratların, kabukluların ve böceklerin kambriyen atalarının muhtemelen UV ışığı görebildiklerini

ortaya çıkarmıştır (Chittka ve Briscoe, 2001). Bu eski arthropodların spektrumun yeşil bölgesine (520 nm) duyarlı fotoreseptörlere ve daha sonra pretygotlarda kazanılan bir özellik olan mavi fotoreseptörlerine de sahip oldukları sonucuna varılabilir. Buna göre arılardaki trikromatik renkli görme sistemi en azından Devon devrine kadar uzanmaktadır (> 360 milyon yıl öncesi). Dolayısı ile arılara akraba karıncalarda da UV duyarlılığı çok eskiye dayanan atasal bir özelliktir.

F. cunicularia ile yapılan deneylerin sonuçları (hem ince ayar renk ayırımı deneylerinde her iki eğitim prosedüründe de pozitif sonuç alınması, hem de şiddet eşik değeri deneyinde şiddet 100 kat düşürülse dahi algılamanın olması) karıncaların yeşil bölge uyaranlarına karşı çok daha duyarlı olduğunu göstermektedir. Yeşil fotoreseptörleri yalnızca renkli görmeye katkı sağlamaz, aynı zamanda spektrum boyunca genel bir ışık duyarlılığı için duysal bir sistem olarak da kullanılmaktadırlar (Menzel, 1975). Yeşil duyarlığındaki bu başarı ve hassasiyet her bir ommatidyumdaki yeşil fotoreseptörlerinin sayısı ile açıklanabilir. *F. cunicularia* işçilerinin petek gözlerinin ince yapısı ve fotoreseptörlerin konumsal ve sayısal düzenlenmeleri bilinmese de incelenen diğer karınca türleri ve bal arıları ile ilgili bilgilerden yola çıkarak olası bir açıklama ileri sürülebilir. Bal arılarının petek gözleri ommatidyal spektral kompozisyonları bakımından heterojenite göstermektedir. Wakakuwa vd. (2005) bal arıları işçilerinin, Tip I, II ve III olarak isimlendirdikleri üç farklı tipte ommatidyuma sahip olduklarını tespit etmişlerdir. Bu üç tipten de elde edilen opsin mRNA ifadesi sonuçları hepsinin altı tane yeşil fotoreseptörüne sahip olduğunu göstermiştir. Diğer taraftan, Tip I ommatidyumlar bir UV ve bir mavi fotoreseptörü içerirken Tip II ommatidyumlar iki UV fotoreseptörü içermektedirler. Her ommatidyumun altı yeşil fotoreseptörüne sahip olması farklı görsel davranışlarda bu reseptörlerden gelen bilginin önemini göstermektedir. Yeşil fotoreseptörleri *F. polyctena* işçilerinin petek gözlerinde de UV reseptörlere göre daha fazla sayıda bulunmaktadırlar (Menzel, 1973). Bu türün işçilerinin petek gözleri, her biri sekiz retinula hücresinden oluşan yaklaşık 750 ommatidyumdan oluşmaktadır. Menzel, sekiz retinula hücresinden küçük olan iki tanesinin UV, büyük olan diğer altı hücrenin ise yeşile duyarlı fotoreseptörler içerdiğini göstermiştir. Eğer *F. cunicularia*'da da yeşil fotoreseptörlerinin sayısı UV fotoreseptörlerine göre daha fazla ise, bu reseptörler ile

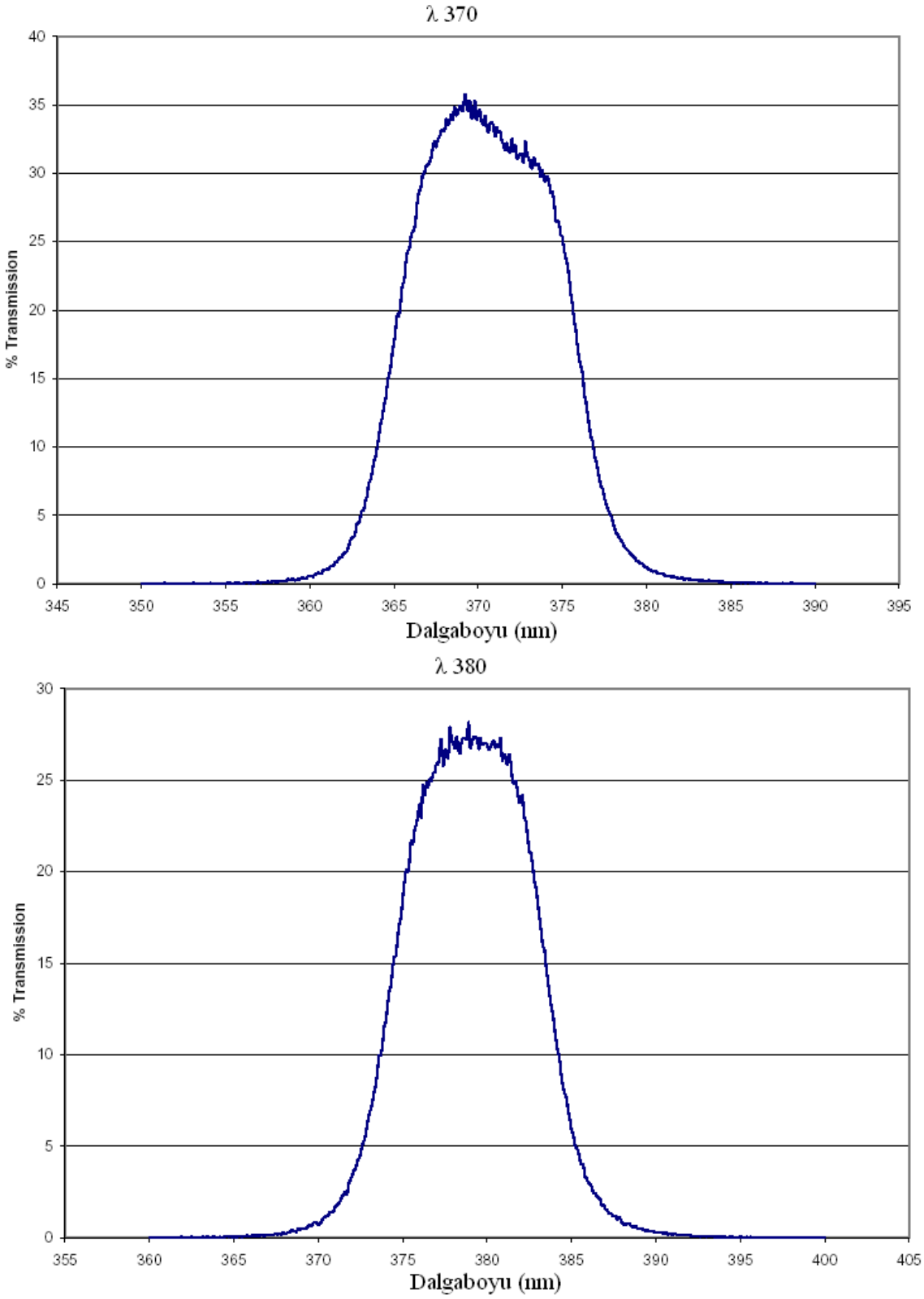
alınan bilgi UV fotoreseptörleri ile alınan bilgiye oranla daha fazla davranışsal yanıtın oluşmasında kullanılıyorsa ve karıncaların ommatidyumları arasında yeşil duyarlılığını arttırıcı yönde optik ve/veya elektriksel bir etkileşim söz konusu ise bu türdeki yüksek yeşil bölge duyarlılığı açıklanabilmiş olur.

Duysal ekolojide en çok sorulan sorulardan birisi de neden pek çok hayvanın dünyayı bizdekinden farklı renk reseptörleri ile gördüğüdür (Chittka ve Briscoe, 2001). Bu sorunun yanıtının da adaptif açıklamalar ile verilebileceği kuşkusuzdur. Eğer farklı türler arasında fotoreseptör tipleri bakımından farklılık var ise bunun farklı ışık ortamlarına (photic environment) karşı bir adaptasyonu temsil etmesi gerektiğini, eğer benzer fotoreseptörler var ise de bu türlerin benzer seleksiyon baskıları altında yaşıyor olmaları gerektiğini düşünebiliriz. Örneğin oldukça derin bölgelerde yaşayan balıkların koni hücrelerinin duyarlılıkları, derin ortamdaki spektral özelliklere bağlı olarak büyük oranda mavi bölgeye doğru kaymıştır. İnsanların trikromatik sistemleri de muhtemelen meyve ile beslenmeye bir adaptasyonu göstermektedir (Chittka ve Briscoe, 2001). Benzer şekilde arıların görsel sistemleri de evrimsel olarak çiçeklerin renk özelliklerini kodlayacak şekilde gelişmiştir (Chittka ve Menzel, 1992). Ancak duysal özellikler ve ortam arasında bir ilişkinin kurulamadığı durumlar da vardır. Farklı taksonlara dahil olup da benzer ortamlarda yaşayan balıklar genellikle benzer görsel pigmentlere sahip iken birbirlerine çok yakın akraba olan ancak farklı ışık koşullarına sahip habitatlarda yaşayan balıklar bazen benzer görsel pigmentlere sahip olmaktadırlar. Arılarla ilgili adaptif açıklama da aslında bazı zorluklarla karşılaşmaktadır. Örneğin her biri farklı ortamlarda yaşayan *Notonecta,* bir isopod türü olan *Ligia*, nokturnal güveler ve bazı kelebeklerin larval osellusları da arılarınkine benzer fotoreseptörlere sahiptirler (referanslar için Chittka ve Briscoe, 2001). Dolayısı ile bir takım fotoreseptörlerin varlığı için adaptif bir değer aramak yerine filogeniyi incelemek yeterli olur ve bu soruya bir yanıt bulunabilir. Bu yüzden de Goldsmith (1990) renk duyarlılığı ile ilgili olarak adaptif bir yaklaşımdan ziyade filogenetik ve moleküler özelliklerin daha önemli bir rol oynayacağını ileri sürmüştür.

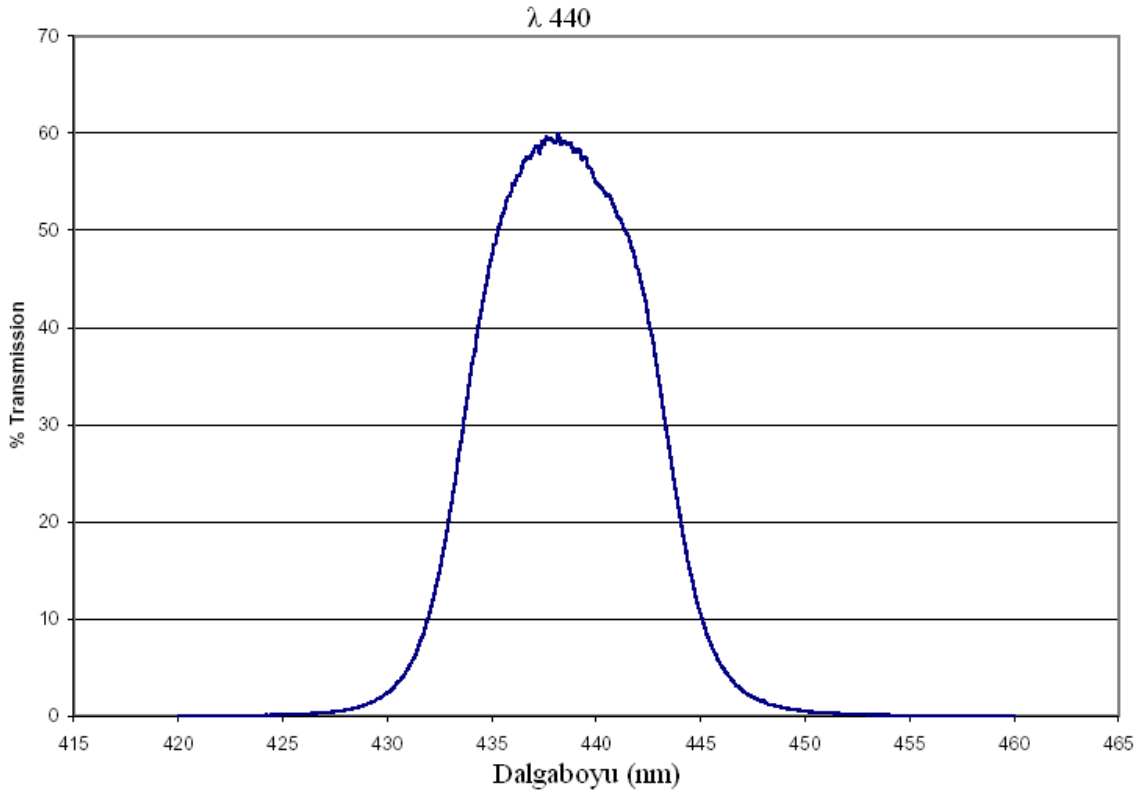
Sosyalliğin en gelişmiş basamağının temsilcilerinden olan karıncalar kuşlar ve arılardan sonra bilinen en iyi yön bulucu hayvanlardır. Yüksek sosyal organizasyonları ve gelişmiş duysal kapasiteleri değişik ortamlara adapte olmalarını sağlamış ve tüm

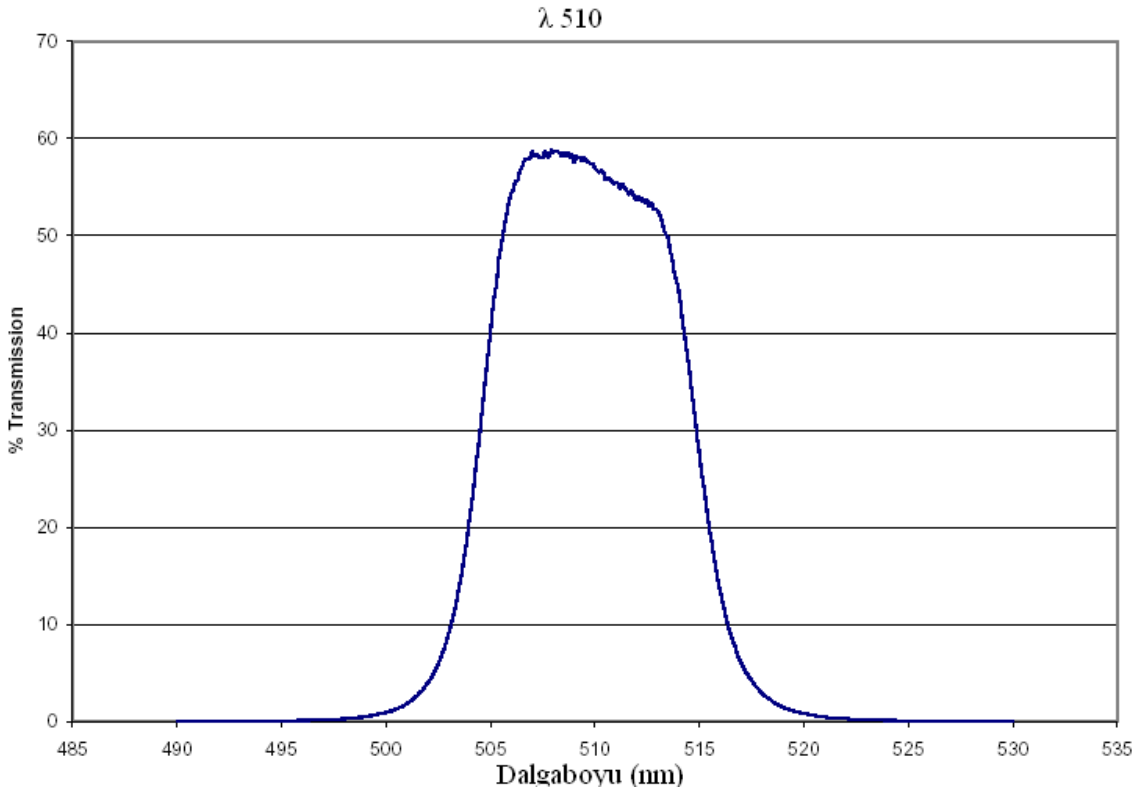
dünyaya yayılmalarında başlıca etken olmuştur. Şu ana kadar incelenen türlerde hiç de küçümsenmeyecek spektral duyarlılık özelliklerinin ortaya çıkarılmış olması bu duysal kapasitelerinin de oldukça gelişmiş olduğunun bir göstergesidir. Ancak eldeki veriler kuşkusuz ki çok yetersizdir. Dolayısı ile bu çalışmada elde edilen davranışsal deneylerin sonuçları ile gerek *F. cunicularia* gerekse de diğer karınca türleri ile yapılacak sonraki çalışmalarda elde edilecek yeni bulgular mevcut bilgi eksikliğini giderecektir. Renkli görmede kullanılan kromatik ve akromatik ipuçlarının etkileşimlerini ortaya çıkarabilmek için davranışsal renk ayırımı deneylerinin yanı sıra elektrofizyolojik çalışmaların da yapılması, moleküler düzeyde yapılacak çalışmalar ile de renkli görmenin evriminde karıncalar ile ilgili boşluğun doldurulması ve renkli şekil ve modeller kullanılarak yapılacak deneylerden de elde edilecek sonuçlarla beraber diğer arılar ve kelebeklerle karşılaştırmalı olarak kullanılabilecek verilerin elde edilmesi bir gerekliliktir. Diğer böcek gruplarına oranla arı ve karıncalarda daha gelişmiş bir beynin ve paralelinde daha gelişmiş bir optik lobun bulunuşu bu canlıları hafıza ile ilgili deneylerde de cezbedici kılmaktadır. İnsanoğlu içinde yaşadığı doğayı anlayabilmek ve her ne şartta olursa olsun onun bir parçası olduğunu unutmamak için mutlaka ve mutlaka diğer canlı grupları ile ilgili bilinmeyenleri ortaya koymalı ve evrim gibi olağan üstü bir olguyu daha iyi anlamalı ve anlatmalıdır. Davranışın evriminin ileride çok daha ilgi görecek bir alan olması konu ile ilgili tüm çalışanların ortak dileğidir.

6. EKLER

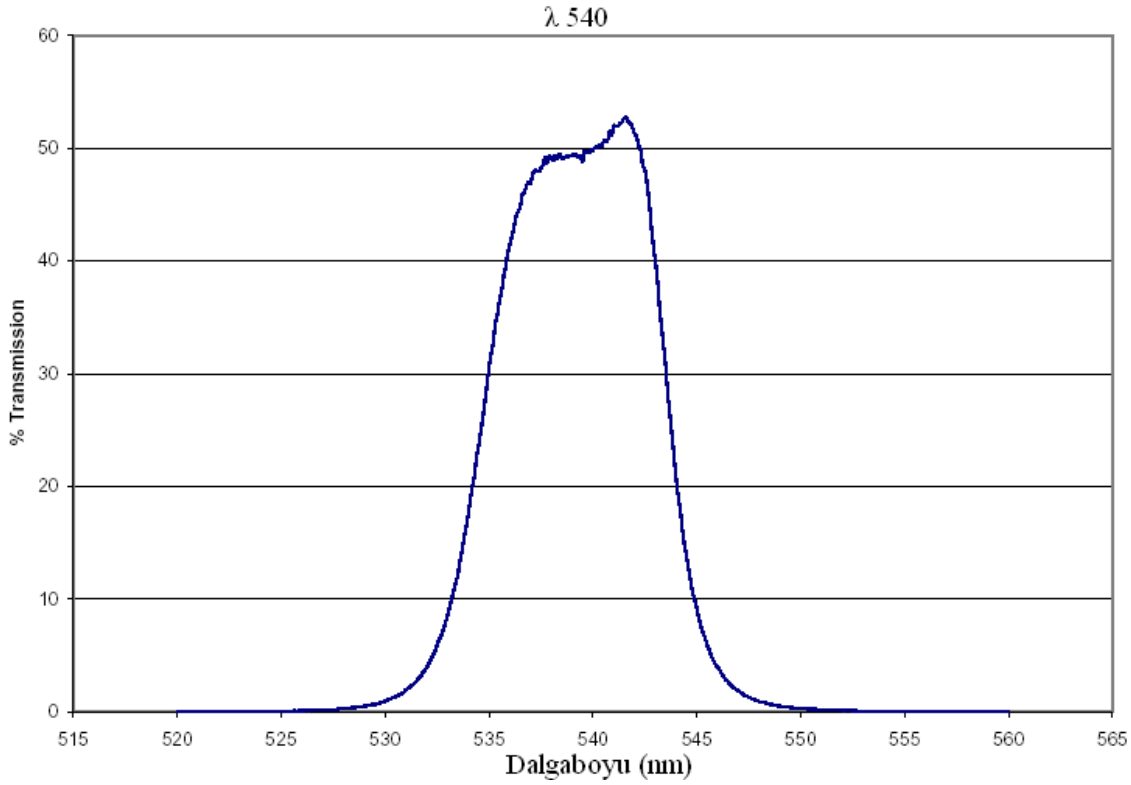


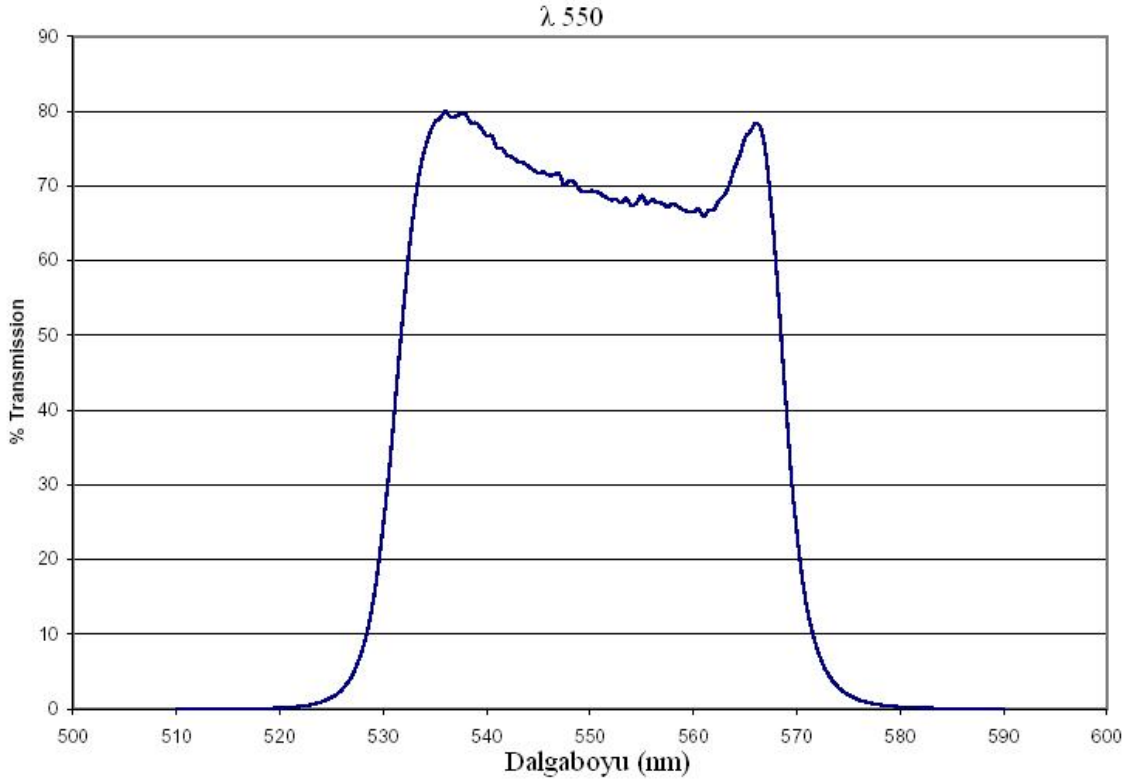
Ek A. Monokromatik ışı uyaranlarının elde edilmesi için kullanılan için dar bant aralığına sahip renkli filtrelerin (Thorlabs Inc. bandpass filters, CWL= 340, 370, 380, 440, 510, 540, 550, 590, 610, 630, 640 ve 650 nm) geçirgenlik değerleri.


λ 440
% Transmission
Dalgaboyu (nm)
0
10
20
30
40
50
60
70
415
420
425
430
435
440
445
450
455
460
465

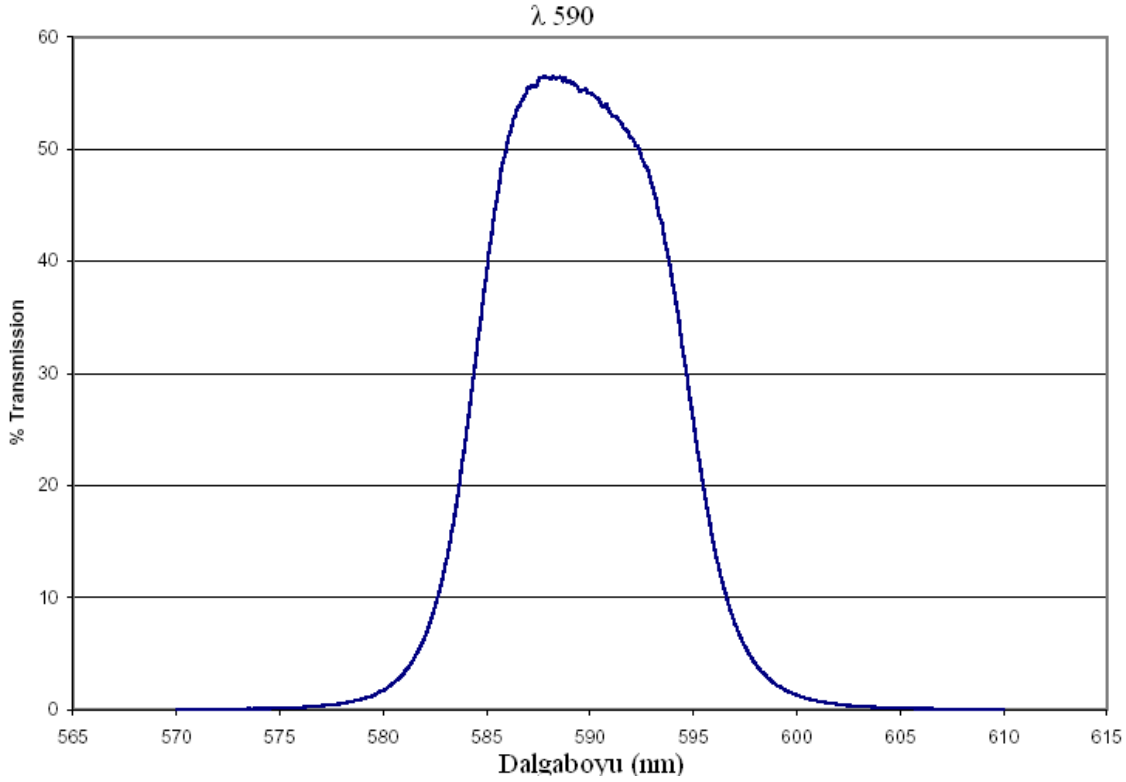

λ 510
% Transmission
Dalgaboyu (nm)
0
10
20
30
40
50
60
70
485
490
495
500
505
510
515
520
525
530
535

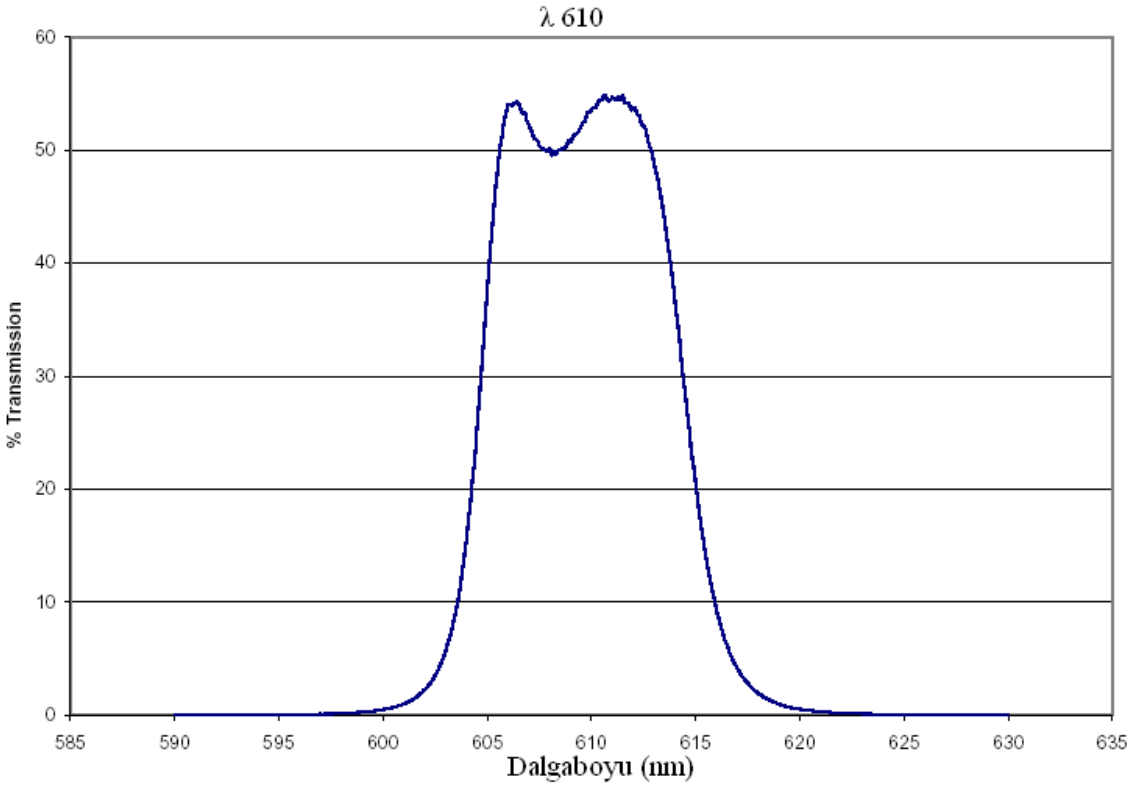
Ek A. devam


λ 540
% Transmission
Dalgaboyu (nm)
0
10
20
30
40
50
60
515
520
525
530
535
540
545
550
555
560
565

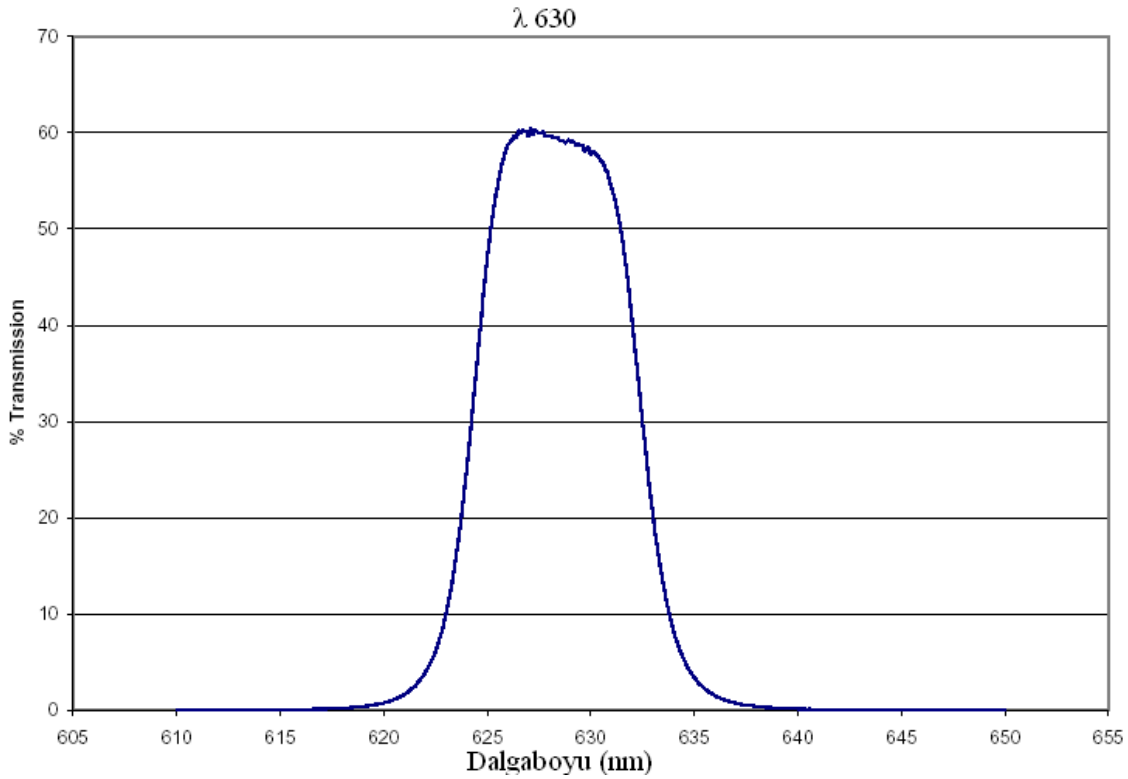

λ 550
% Transmission
Dalgaboyu (nm)
0
10
20
30
40
50
60
70
80
90
500
510
520
530
540
550
560
570
580
590
600

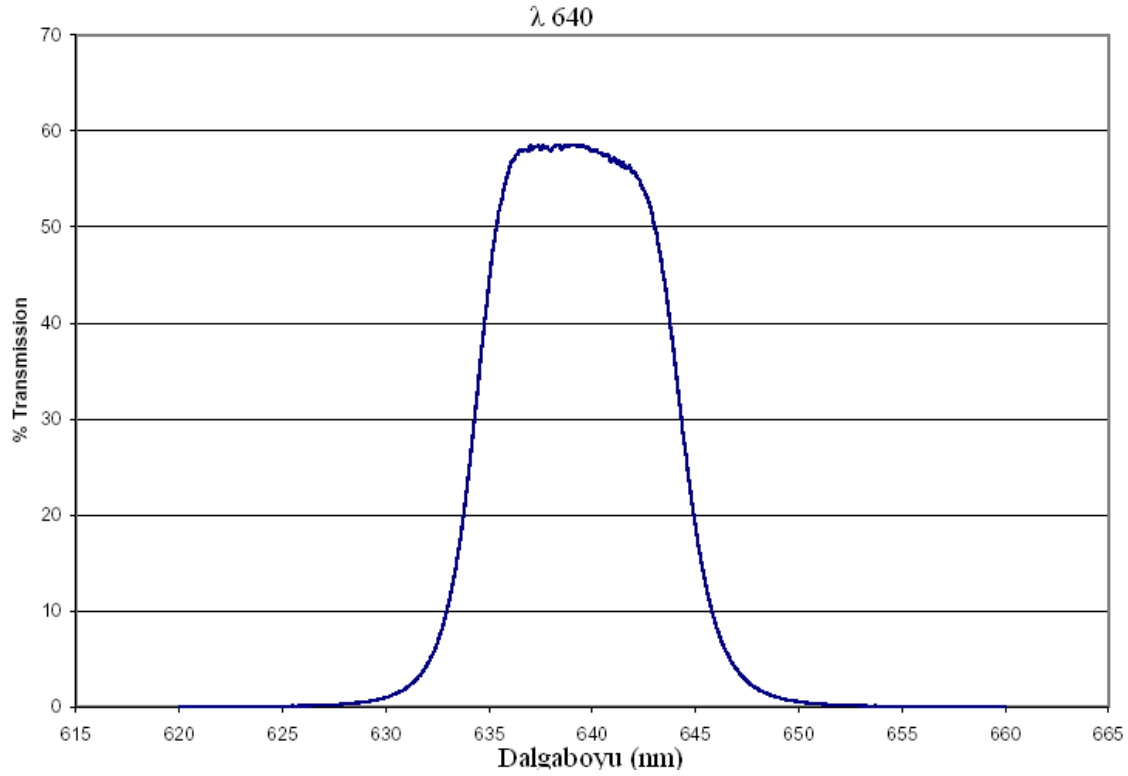
Ek A. devam


λ 590
% Transmission
Dalgaboyu (nm)
0
10
20
30
40
50
60
565
570
575
580
585
590
595
600
605
610
615

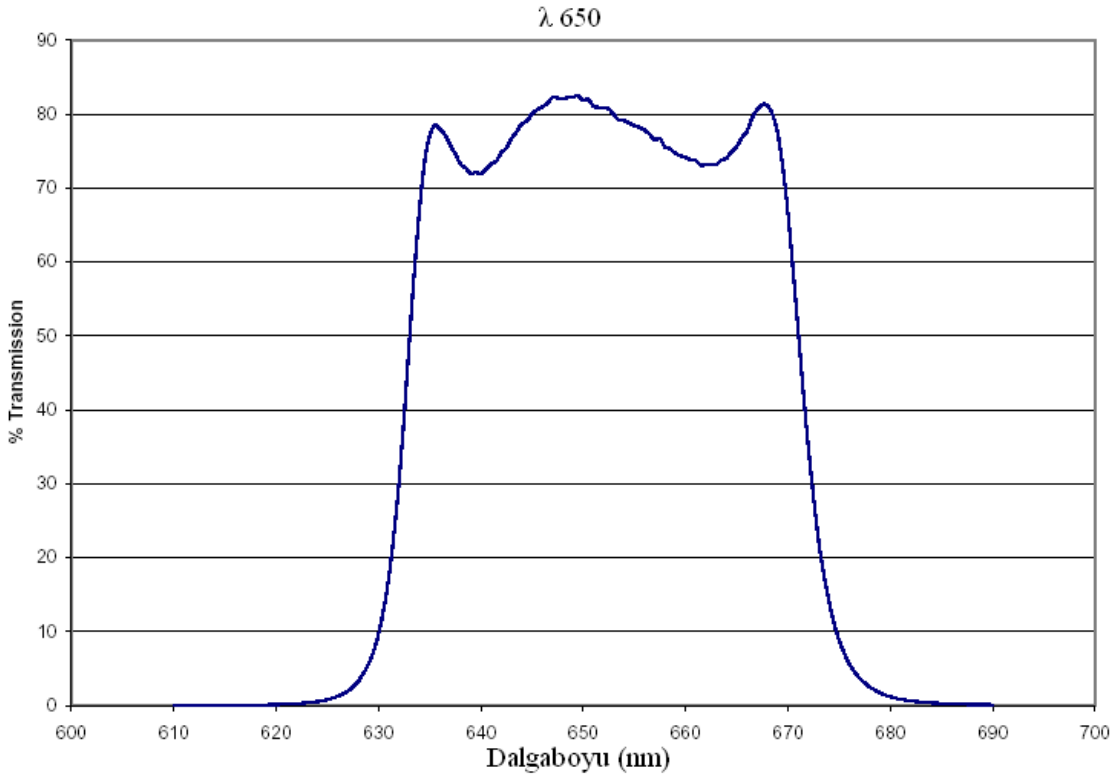

λ 610
% Transmission
Dalgaboyu (nm)
0
10
20
30
40
50
60
585
590
595
600
605
610
615
620
625
630
635

Ek A. devam

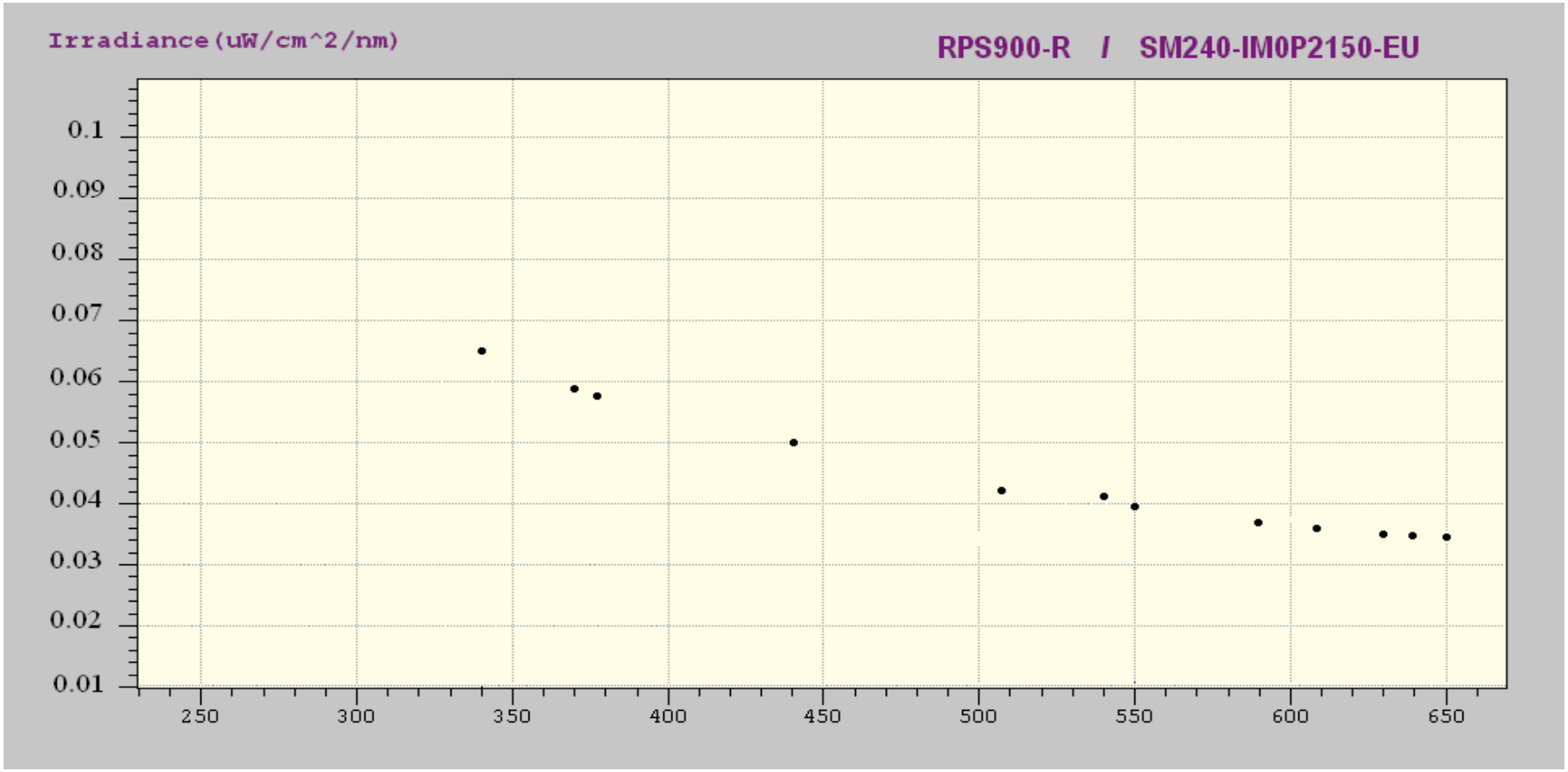

λ 630
% Transmission
Dalgaboyu (nm)
0
10
20
30
40
50
60
70
605
610
615
620
625
630
635
640
645
650
655


λ 640
% Transmission
Dalgaboyu (nm)
0
10
20
30
40
50
60
70
615
620
625
630
635
640
645
650
655
660
665

Ek A. devam


λ 650
% Transmission
90
80
70
60
50
40
30
20
10
0
600
610
620
630
640
650
660
670
680
690
700
Dalgaboyu (nm)

Ek A. devam



Ek B. Deneylerde kullanılan monokromatik ışık uyaranlarının eş sayıda fotona (1,1x1011 foton) sahip olmaları için gerekli, kalibre edilmiş spektroradyometre (International Light RPS 900)ile ölçülmüş ışık şiddeti değerleri

	590 nm		610 nm		630 nm		650 nm	
N	**↑●**	**T**	**↑●**	**t**	**↑●**	**t**	**↑●**	**t**
1	350	5	300	14	10	18	20	28
2	125	5	0	13	5	13	35	12
3	355	5,5	320	12	100	14	240	10
4	0	17	270	9,5	240	36	150	6
5	0	8,5	290	8	160	10	85	17
6	250	13	0	12,5	55	10	255	13
7	0	8	130	16	235	17	0	12
8	0	7	220	15	30	8,5	0	15
9	350	7	185	12	275	15	140	14
10	5	18	25	10	165	12	290	28
11	275	4,5	230	14	65	18	160	7
12	0	6	105	23	195	33	110	20
13	265	14	240	45	310	14	0	8
14	0	6,5	280	23	75	17	315	13
15	150	10	70	97	300	8	0	6
16	210	15	205	17	215	9	310	11
17	0	7	270	35	70	18	290	6
18	290	25	310	33	40	14	0	10
19	0	15	300	17	40	4	10	17
20	330	10	340	13	0	23	335	8
21	265	15	320	26	70	23	330	10
22	340	7	50	15	40	10	0	10
23	340	25	250	6	20	11	340	27
24	195	13	335	30	0	20	0	6
25	95	12	295	15	170	40	30	20
26	340	8	60	12	70	20	0	14
27	290	10	285	20	165	7	235	21
28	0	8	275	12	0	21	0	8
29	65	11	280	26	160	65	260	9
30	0	31	0	14	340	20	250	35

Ek C. Kırmızı bölge duyarlılık deneylerinde test edilen 30'ar işçinin dairesel oriyentasyon platformundaki açısal yönelimleri ve testlerin tamamlanması için geçen süreler. **N**= birey sayısı; **↑●**= Açısal yönelim; **t**= zaman.

	370 nm (I)		370 nm (I/10)		370 nm (I/25)	
N	↑●	t	↑●	t	↑●	t
1	295	7	0	11	80	9
2	135	14	330	13	50	18
3	0	4	65	10	285	6
4	0	7	0	8	345	8
5	255	5	245	12	85	7
6	0	13	0	5	315	26
7	220	16	15	12	180	24
8	260	17	30	7	210	8
9	70	8	115	11	250	7
10	30	8	95	12	20	13
11	0	5	330	11	285	25
12	280	10	310	20	145	10
13	0	25	90	15	225	15
14	350	6	340	7	290	9
15	0	5	0	20	265	12
16	40	20	40	17	80	41
17	320	21	345	7	340	12
18	0	11	325	14	265	11
19	355	7	0	8	180	5
20	320	11	0	5	45	7
21	30	3	155	19	275	7
22	65	20	325	7	300	30
23	15	4	0	25	70	20
24	0	4	340	13	340	23
25	40	7	320	7	300	15
26	130	5	305	7	345	5
27	355	5	50	8	50	8
28	70	5	280	9	100	10
29	115	8	160	36	180	11
30	145	7	25	13	210	7

Ek D. UV şiddet eşik değeri deneylerinde (kontrol ve kritik testler) test edilen 30'ar işçinin dairesel oriyentasyon platformundaki daki açısal yönelimleri ve testlerin tamamlanması için geçen süreler. **N**= birey sayısı; ↑●= Açısal yönelim; **t**= zaman

	440 nm (I)		440 nm (I/10)	
N	**↑●**	**t**	**↑●**	**t**
1	0	4	355	22
2	0	4	230	5
3	355	8	330	27
4	130	6	200	14
5	155	13	255	9
6	245	6	320	12
7	150	5	40	3
8	30	7	10	13
9	0	11	0	14
10	55	8	220	16
11	355	7	175	9
12	175	6	190	9
13	0	4	270	14
14	0	5	100	13
15	0	6	0	6
16	0	10	310	9
17	5	7	280	12
18	170	20	295	12
19	20	6	215	6
20	235	6	290	37
21	0	6	280	9
22	0	9	20	3
23	225	8	330	15
24	210	15	295	5
25	0	17	240	8
26	145	18	320	4
27	5	5	0	4
28	250	8	75	6
29	0	9	50	19
30	100	18	0	8

Ek E. Mavi şiddet eşik değeri deneylerinde (kontrol ve kritik testler) test edilen 30'ar işçinin dairesel oriyentasyon platformundaki açısal yönelimleri ve testlerin tamamlanması için geçen süreler. **N**= birey sayısı; **↑●**= Açısal yönelim; **t**= zaman.

	540 nm (I)		540 nm (I/10)		540 nm (I/25)		540 nm (I/40)		540 nm (I/100)		540 nm (I/400)	
N	**↑●**	**t**	**↑●**	**t**	**↑●**	**t**	**↑●**	**t**	**↑●**	**t**	**↑●**	**t**
1	0	32	330	7	0	9	0	14	85	9	125	7
2	350	32	340	6	75	7	0	11	15	4	170	5
3	100	9	0	8	175	11	355	13	80	14	295	14
4	5	4	45	4	5	5	310	7	10	6	165	6
5	115	10	0	7	335	8	0	6	15	7	320	7
6	0	11	330	4	330	3	335	9	50	5	60	7
7	5	31	0	7	160	17	20	14	310	45	0	7
8	150	7	300	4	0	33	25	23	120	7	130	5
9	335	6	325	10	350	29	295	8	0	6	290	5
10	310	11	105	10	0	8	295	12	240	5	300	16
11	300	21	285	7	300	12	265	16	335	8	310	5
12	265	7	0	5	340	18	260	15	320	20	355	7
13	25	20	295	6	45	17	165	7	20	6	155	8
14	305	6	0	4	50	12	305	33	310	5	70	27
15	50	4	305	6	255	5	20	7	260	3	60	24
16	270	6	315	17	220	13	70	11	0	4	355	7
17	355	5	40	7	160	24	290	8	10	8	245	8
18	320	6	0	4	330	9	300	7	55	5	20	50
19	320	8	0	7	50	6	0	4	140	6	170	18
20	265	8	0	10	330	60	355	6	20	8	20	12
21	20	6	20	8	50	45	335	7	45	8	285	6
22	355	6	355	5	40	8	0	21	65	9	330	17
23	355	5	305	4	280	6	330	10	275	7	20	10
24	60	6	75	6	210	4	65	24	60	6	55	6
25	160	13	130	6	115	8	355	5	140	9	40	7
26	215	14	305	6	0	7	270	9	230	10	175	20
27	340	5	235	5	300	3	20	5	215	5	185	30
28	0	11	170	5	255	7	20	8	165	5	185	8
29	265	8	250	9	115	26	310	6	60	4	70	13
30	0	5	160	5	70	38	0	7	275	6	240	16

Ek F. Yeşil eşik değeri deneylerinde (kontrol ve kritik testler) test edilen 30'ar işçinin dairesel oriyentasyon platformundaki açısal yönelimleri ve testlerin tamamlanması için geçen süreler. **N**= birey sayısı; ↑●= Açısal yönelim; **t**= zaman

	640 nm (I)		640 nm (I/10)	
N	**↑●**	**t**	**↑●**	**t**
1	20	28	0	12
2	35	12	95	25
3	240	10	310	7
4	150	6	110	5
5	85	17	165	12
6	255	13	285	21
7	0	12	355	5
8	0	15	135	15
9	140	14	270	12
10	290	28	355	19
11	160	7	0	10
12	110	20	35	21
13	0	8	140	7
14	315	13	275	6
15	0	6	150	6
16	310	11	325	15
17	290	6	335	9
18	0	10	235	12
19	10	17	55	27
20	335	8	135	10
21	330	10	0	11
22	0	10	215	8
23	340	27	65	21
24	0	6	280	12
25	30	20	135	15
26	0	14	315	14
27	235	21	270	18
28	0	8	235	9
29	260	9	180	5
30	35	35	35	25

Ek G. Kırmızı eşik değeri deneylerinde (kontrol ve kritik testler) test edilen 30'ar işçinin dairesel oriyentasyon platformundaki açısal yönelimleri ve testlerin tamamlanması için geçen süreler. **N**= birey sayısı; ↑●= Açısal yönelim; **t**= zaman

7. KAYNAKLAR

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

AKTAÇ, N. 1982. Doğu Anadolu Karınca Türleri (Hymenoptera; Formicidae) ve Bölgedeki Dağılımları (Doçentlik Tezi) 93 s.

ARIKAWA, K. 2003. Spectral organization of the eye of a butterfly *Papilio*. *J. Comp. Physiol*. A 189: 791-800.

ARIKAWA, K., INOKUMA, K., EGUCHI, E. 1987. Pentachromatic visual system in a butterfly. *Naturwissenschaften* 74: 297–298.

BACKHAUS, W. 1991. Color opponent coding in the visual system of the honeybee. *Vision Research*, 31: 1381-1397.

BACKHAUS, W. 1992. The Bezold-Brücke Effect in the Color Vision System of the Honeybee. *Vision Reseach*, 32 (8): 1425-1431.

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

BACKHAUS, W., MENZEL, R., KREIßL, S. 1987. Multidimensional scaling of color similarity in bees. *Biological Cybernetics*, 56: 293-304.

BAKER, G. T., MA, P. W. K. 2006. Morphology and number of ommatidia in the compound eyes of *Solenopsis invicta, Solenopsis richteri,* and their hybrid (Hymenoptera; Formicidae). *Zoologischer Anzeiger- A Journal of Comparative Zoology*. 245 (2): 121-125.

BALKENIUS, A, KELBER, A. 2004. Colour constancy in diurnal and nocturnal hawkmoths *J. Exp. Biol*. 207 (19): 3307 - 3316.

BARTH, F. G., SCHMID, A. (Eds). 2001. Ecology of Sensing. Springer-Berlag Berlin Heidelberg. pp. 341.

BISCH-KNADEN, S., WEHNER, R. 2001. Egocentric information helps desert ants to navigate around familiar obstacles. *J.Exp. Biol.* 204: 4177–4184.

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

BRANDT, R., VOROBYEV, M. 1996. Metric Analysis of Threshold Spectral Sensitivity in the Honeybee. *Vision Research*, 37: 425-439.

BRISCOE, A.D. **1998**. Molecular Diversity of Visual Pigments in the Butterfly *Papilio glaucus*. *Naturwissenschaften*, 85 (1): 33-35.

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

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

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

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

CAMLITEPE, Y., STRADLING, D. J. 1995. Wood ants orient to magnetic fields. *P. Roy. Soc. Lond. B Bio*, 261: 37-41.

CHENG, K., COLLETT, T. S., PICKHARD, A., WEHNER, R. 1987. The use of visual landmarks by honeybees: Bees weight landmarks according to their distance from the goal. *J. Comp. Physiol. A* 161: 469–475.

CHITTKA, L. 1992. The colour hexagon: a chromaticity diagram based on photoreceptor excitations as a generalized representation of colour opponency. *J. Comp. Physiol. A* 170: 533-543.

CHITTKA, L. **1996**. Optimal sets of colour receptors and opponent processes for coding of natural objects in insect vision. *Journal of Theoretical Biology*, 181: 179-196.

CHITTKA, L. **1999.** Bees, white flowers, and the color hexagon – a reassessment? No, not yet. *Naturwissenschaften,* 86: 595-597.

CHITTKA, L., BRISCOE, A. 2001. Why sensory ecology needs to become more evolutionary- Insect colour vision as a case in point. In: Ecology of Sensing, Eds; Barth, F. G.; Schmid, A. Springer-Verlag, Berlin, pp. 19-37.

CHITTKA, L., GUMBERT, A., KUNZE, J. 1997. Foraging dynamics of bumble bees: correlates of movements within and between plant species. *Behav Ecol* 8:239–249.

CHITTKA, L., MENZEL, R. 1992. The evolutionary adaptation of flower colours and the insect pollinator's colour vision. *Journal of Comparative Physiology A* 170:171-181.

CHITTKA, L., SPAETHE, J., SCHMIDT, A., HICKELSBERGER, A. 2001. Adaptation, constraint and chance in the evolution of flower color and pollinator colour

vision. In: Chittka, L., Thompson, J. D. (eds) Cognitive ecology of pollination. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 106-126.

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

CHITTKA, L. VOROBYEV, M., SHMIDA, A., MENZEL, R. 1993. Bee colour vision- The optimal system for the discrimination of flowers with three spectral photoreceptor types? In *Sensory System of Arthropods.* Wiese K, Gribakin F.G. Popov A.V., Renninger G. (eds); Birkhauser Basel / Switzerland pp 211-218.

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

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

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

COLLETT, T. S., ZEIL, J. 1997. The selection and use of landmarks by insects. In: *Orientation and Communication in Arthropods,* (Lehrer, M., ed.) pp. 41-65. Birkhäuser Verlag Basel, Switzerland.

CRONIN, T. W., JARVILETHO, M., WECKSTROM, M., LALL, A. B. 2000. Tuning of photoreceptor spectral sensitivity in fireflies (Coleoptera: Lampyridae). *J. Comp. Physiol. A* 186: 1-12.

ÇAMLITEPE, Y., AKSOY, V. ÜREN, N., TÜRKOĞLU, A. K., YILMAZ , A. 2006. Siyah sırtlı orman karıncası *Formica pratensis* (Hymenoptera: Formicidae)'de kırmızı dalga boyu duyarlılığı, *XVIII. Ulusal Biyoloji Kongresi*, 26-30 Haziran 2006 Kuşadası –AYDIN.

DAUMER, K. 1956. Reizmetrische Untersuchung des Farbensehens der Bienen. *Z. Vgl. Physiol*. 38: 413-478.

DEPICKERE, S., FRESNEAU, D., DENEUBOURG, J-L. 2004. The influence of red light on the aggregation of two castes of the ant, *Lasius niger*. *Journal of Insect Physiology*. 50: 629-635.

DYER, A. G. 1998. The colour of flowers in spectrally variable illumination and insect pollinator vision. *J. Comp. Physiol A*. 183: 203-212.

DYER, A. G. 1999. Broad spectral sensitivities in the honeybee's photoreceptors limit colour constancy. *J. Comp. Physiol. A* 185: 445-453.

DYER, A. G., CHITTKA, L. 2004a. Fine colour discrimination requires differential conditioning in bumblebees. *Naturwissenschaften,* 91: 224-227.

DYER, A. G., CHITTKA, L. 2004b. Bumblebees (*Bombus terrestris*) sacrifice foraging speed to solve difficult colour discrimination tasks. *J. Comp. Physiol. A* 190: 759-763.

DYER, A. G., CHITTKA, L. 2004c. Biological significance of distinguishing between similar colours in spectrally variable illumination: bumblebees (*Bombus terrestris*) as a case study. *J. Comp. Physiol. A* 190: 105-114.

DUELLI, P., WEHNER, R. 1973. The spectral sensitivity of polarized light orientation in *Cataglyphis bicolor* (Formicidae, Hymenoptera). *J Comp Physiol.* 86: 37–53.

ENDLER, J. A. 1993. The colour of light in forest and its implications. *Ecol. Monogr*. 63: 1-27.

FENT, K.. WEHNER, R. 1985. Ocelli: a celestial compass in the desert ant *Cataglyphis*. *Science.* 228: 192-194.

FISCHER, S., SAMIETZ, J., WÄCKERS, F. L., DORN, S. 2004. Perception of chromatic cues during host location by the pupal parasitoid *Pimpla turionellae* (L.) (Hymenoptera: Ichneumonidae. *Environ. Emtomol.* 33(1): 81-87

GIGER, A. D., SRINIVASAN, M. V. 1997. Honeybee Vision: Analysis of orientation and colour in the lateral, dorsal and ventral fields of view *The Journal Of Experimental Biology.* 200: 1271-1280.

GIURFA, M. 2004, Conditioning procedure and color discrimination in the honeybee *Apis mellifera. Naturwissenschaften.* 91-5: 228-231.

GIURFA, M. LEHRER, M. 2001. Honeybee vision and floral displays: from detection to close-up recognition. In Cognitive Ecology of Pollination (ed. L. Chittka and J. D. Thomson), pp. 61-82. Cambridge: Cambridge University Press.

GIURFA, M., NÚÑEZ, J., CHITTKA, L., MENZEL, R. **1995**. Colour preferences of flower-naive honeybees. *J Comp Physiol A* 177: 247-259.

GIURFA, M., VOROBYEV, M., BRANDT, R., POSNER, B., MENZEL, R. 1997. Discrimination of coloured stimuli by honeybees: alternative use of achromatic and chromatic signals *J. Comp. Physiol. A* 180: 235-243.

GIURFA, M., ZACCARDI, G., VOROBYEV, M. 1999. How bees detect coloures targets using different regions of their compound eyes. *J. Comp. Physiol. A* 185: 591-600.

GLEADALL, I. G., HARIYAMA, T., TSUKAHARA, Y. 1989. The visual pigment chromophores in the retina of insect compound eyes, with special reference to Coleoptera. *J. Insect Physiol*. 35: 787-795.

GOLDSMITH, T. H. 1978. The effects of screening pigments on the spectral sensitivity of some crustacea with scotopic (superposition) eyes. *Vision Research*. 18 (4): 475-82.

GOLDSMITH, T. H. 1990. Optimization, constraint, and history in the evolution of eyes. *Q. Rev. Biol*. 65: 281-322.

GOLDSMITH, T. H. 1991. The evolution of visual pigments and colour vision. In: Gouras P (ed) The perception of colour. MacMillan, London, pp 62–89.

GRAHAM, P., COLLETT, T. S. 2002. View based navigation in insects: How wood ants (*Formica rufa* L.) look at and are guided by extended landmarks. *The Journal of Experimantal Biology*. 205: 2499-2509.

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

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

GULLAN, P. J., CRANSTON, P. S. 2005. The Insects. An Outline of Entomology. Blackwell Publishing. Victoria. Australia. pp. 505.

GUMBERT, A. 2000. Color choices by bumble bees (*Bombus terrestris*): innate preferences and generalization after learning. *Behav Ecol Sociobiol.* 48: 36–43.

HABER-SCHAIM, U., CROSS, J. B., DODGE, J. H., WALTER, J. A. 1976. PSSC Physics, Fourth Ed. D. C. Heath and Company, Lexington, MA, Toronto. pp. 673.

HASSELMANN, E-M. **1962.** Uber die relative spektrale Empfindlichkeit von K¨afer—und chmetterlingsaugen bei verschiedenen Helligkeiten. *Zool. Jahrb. Physiol*. 69: 537– 76.

HEALY, S. (Ed) 2002. Spatial Representation in Animals. Oxford University Press New York. pp. 188.

HERRLING, P.L. 1976. Regional distribution of three ultrastructural retinula types in the retina of *Cataglyphis bicolor* (Formicidae, Hymenoptera) *Cell Tissue Res.* 169: 247–266.

HEUSSER, D., WEHNER, R. 2002. The visual centring response in desert ants, Cataglyphis fortis. *J. Exp. Biol***.** 205: 585-590

HILL, P. S. M., WELLS, P. H., WELLS, H. 1997. Spontaneous flower constancy and learning in honeybees as a function of colour. *Anim. Behav.* 54: 615-627.

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

HÖLLDOBLER, B., WILSON, O. 1990. The Ants. Springer-Verlag,-New York pp. 732.

http://www.aof.edu.tr/kitap/ehsm/1221/unite10.pdf (20.08.2007).

http://atbi.biosci.ohio-state.edu:210/hymenoptera/tsa.sppcount?the_taxon=Formicidae (15.10.2007).

http://lasp.colorado.edu/cassini/education/Electromagnetic%20Spectrum.htm (20.08.2007).

IBARRA, N. H. de, GIURFA, M., VOROBYEV, M. 2001. Detection of coloured patterns by honeybees through chromatic and achromatic cues *J. Comp. Physiol. A* 187: 215-224.

IBARRA, N. H. de, GIURFA, M., VOROBYEV, M. 2002. Discrimination of coloured patterns by honeybees through chromatic and achromatic cues *J. Comp. Physiol. A* 188: 503-512.

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

KELBER, A. 1996. Colour learning in the hawkmoth *Macroglossum stellatarum*. *J. exp. Biol*. 199: 1127–1131.

KELBER, A. 1997. Innate preferences for flower features in the hawkmoth Macroglossum stellatarum. *J. Exp. Biol*. 200: 829-835.

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

KELBER, A. 2002. Pattern discrimination in a hawkmoth: innate preferences, learning performance and ecology. *Proc Biol Sci*. 269 (1509): 2573–2577.

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

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

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

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

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

KELBER, A., ROTH, L. 2006. Nocturnal colour vision – not as rare as we might think. *J Exp Biol.* 209: 781-788.

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

KEVAN, P. G., BACKHAUS, W. G. K. 1998. Color vision: Ecology and evolution in making the best of the photic environment. In *Color Vision: Perspectives from Different Disciplines* (ed. W. G. K. Backhaus, R. Kliegl and J. S. Werner), pp. 163–183. Berlin: De Gruyter.

KIRAN, K. 1998. İznik Yöresi Samanlı Dağları Karınca Faunasının (Hymenoptera; Formicidae) Vertikal Dağılımı. Yüksek Lisans Tezi.

KIEPENHAUER, J. 1968. Farbunterscheidungsverm6gen bei der roten Waldameise. Formica. polyctena. *Z. vergl. Physiol*. 57: 409-411.

KINOSHITA M, ARIKAWA, K. 2000. Colour constancy in the swallowtail butterfly *Papilio xuthus J. Exp. Biol.* 203 (23): 3521 - 3530.

KINOSHITA, M., SHIMADA, N., ARIKAWA, K. 1999. Colour vision of the foraging swallowtail butterfly *Papilio xuthus*. *J. Exp. Biol*. 202: 95–102.

KRETZ, R. 1979. A Behavioural Anlysis of Colur Vision in the Ant *Cataglyphis bicolor* (Hymenoptera, Formicidae) *J. Comp. Physiol*. 1311: 217-233.

KRÚDY, A. LADUNGA K. 2001. Measuring Wavelength Discrimination Threshold Along The Entire Visible Spectrum. *Per. Pol. Mech. Eng*. 45/1: 41-48.

KUGLER, H. 1943. Hummeln als Blütenbesucher, Ergebn. Biol. 19: 143-323.

KÜHN, A. 1924. Versuche über das Unterscheidungsvermögen der Bienen und Fische für Spektrallichter. Nachr. D. Ges. Wiss. Göttingen. 1: 66-71.

LABHART, T. 1974. Behavioural analysis of light intensity discrimination and spectral sensitivity in the honeybee, *Apis mellifera. J. Comp. Physiol*., 95: 203-216.

LABHART, T. **1986.** The electrophysiology of photoreceptors in the different eye regions of the desert ant, *Cataglyphis bicolor. J. Comp. Physiol. A* 158: 1-7.

LABHART, T. **2000**. Polarization-sensitive interneurons in the optic lobe of the desert ant *Cataglyphis bicolor. Naturwissenschaften.* 87, 133-136.

LAND, M. F., OSORIO, D. C. 2003. Colour vision: Colouring the dark. *Curr. Biol*. 13, 83-85.

LAUGHLIN, S. B. 1976. The sensitivities of dragonfly photoreceptors and the voltage gain of transduction. *J. Comp. Physiol.* 111: 221-247.

LEHRER, M. 1994. Spatial vision in the honeybee: The use of different cues in different tasks. *Vision Res*. 34: 2363–2385.

LEHRER, M. (Ed) 1997. Orientation and Communication in Arthropods. Birkhäuser Verlag- Berlin. pp. 402.

LEHRER, M. 1999. Dorsaventral asymetry of colour discrimination in bees. *J. Comp. Physiol. A* 184: 195-206.

LIEBIG, J., HEINZE, J., HÖLLDOBLER, B. 1995. Queen size variation in the Ponerine ant *Ponera coarctata. Pshche.* 102: 1-12.

LIEKE, E. E. 1981. Graded and discrete receptor potentials in the compound eye of the Australian bulldog-ant (*Myrmecia gulosa*). *Biol.Cybern*. 40: 151-156.

LUBBOCK, J. **1929**. Ants, bees, and wasps. *Kegan, London, England* pp. 377.

LUNAU, K,. MAIER, E. J. 1995. Innate colour preferences of flower visitors. *J. Comp. Physiol. A* 177: 1–19.

MACQUART, D., GARNIER, L., COMBE, M., BEUGNON, G. 2005. Ant navigation *en route* to the goal: signature routes facilitate way-finding of *Gigantiops destructor*. *J. Comp Physiol. A*. 192: 221-234.

MARAK, G. E., WOLKEN, J. J. 1965. An action spectum for the fire ant *Solenopsis saevissima. Nature*, 205: 1328-1329

MARTINOYA, C., BLOCH, S., VENTURA, D.F., PUGLIA. N. M. 1975. Spectral Efficiency as measured by ERG in the Ant (*Atta sexdens rubropilosa*). *J. Comparative Physiology.* 104: 205-210.

MAZOKHIN-PORSHNYAKOV, G. A. 1969. Insect vision, pp. 306. New York, Plenum Press.

MENZEL, R. 1972. The fine structure of the compound-eye of *Formica polyctena* Functional morphology of a hymenopteran eye. *In: Information processing in the visual system of arthropods.* (R. Wehner ed.), pp. 37-47. Berlin-Heidelberg-New York: Springer.

MENZEL, R. 1973. Evidence for color receptors in the Hymenoptera eye obtained from selective adaptation experiments. *T.-I.-T.Life Sci*. 3: 95-100.

MENZEL, R. 1975. Colour receptors in insects. In: The compound eye and vision in insects, ed. G. A. Horridge. Pp.121-153. Oxford: Clarendon Press.
MENZEL, R. 1979. Spectral sensitivity and colour vision in invertebrates. In: *Handbook of sensory physiology.* Vol VII 6 A. Autrum H. (ed.) pp. 503-580. Berlin, Heidelberg. New York: Springer.

MENZEL, R. 1981. Achromatic vision in the honeybee at low light intensities. *Journal of Comparative Physiology A*. 141: 389-393.

MENZEL, R. 1985. Learning in honey bees in an ecological and behavioral context, in: Hölldobler B., Lindauer M. (Eds.), *Experimental Behavioral Ecology,* G. Fisher Verlag, Stuttgart, New York, pp. 55-74.

MENZEL, R., BACKHAUS, W. 1989. Color vision in honeybees: Phenomena and physiological mechanisms. In Stavenga, D. G and Hardie, R. C. (Eds.), Facets of Vision (pp. 281-297). Berlin: Springer**.**

MENZEL, R., BACKHAUS, W. 1991. Color vision in insects. In Gouras, R. (Ed.), Vision and visual dysfunction (Vol. VII, Perception of Color). pp. 262-293. London: Macmillan. .

MENZEL, R., BLAKERS, M. 1975. Functional organization of an insect ommatidium with a fused rhabdom. *Cytobiol*. 11: 279-298

MENZEL, R., BLAKERS, M. 1976. Colour receptors in the bee eye-morphology and spectral sensitivity. *J. Comp. Physiol*. 108: 11-33.

MENZEL, R., GREGGERS, U. 1985. Natural phototaxis and its relationship to color vision in honey bees. *J. Comp. Physiol. A* 157: 311-322.

MENZEL, R., KNAUT, R. 1973. Pigment movement during light and chromatic adaptation in the retinula cells of *Formica polyctena* (Hymenoptera, Formicidae). *J. Comp. Physiol.* 86: 125-138.

MENZEL, R., SHMIDA, A. 1993. The ecology of flower colours and the natural colour vision of insect pollinators: the israeli flora as a study case. *Biol Rev.* 68: 81–120.

MENZEL, R., WEHNER, R. 1970. Augenstrukturen bei verschiedengroflen Arbeiterinnen von *Cataglyphis bicolor* Fabr. (Formicidae, Hymenoptera). *Z. vergl. Physiol*. 68: 446-449.

MENZI, U. **1987.** Visual adaptation in nocturnal and diurnal ants. *J. Comp. Physiol. A* 160: 11–21.

MOLITOR, A. 1939. Zum Farbensinn der Faltenwespen. *Zool. Anz*. 126: 259-264.

MOLLON, J. D. 1989. "Tho' she kneel'd in that place where they grew...": The uses and origins of primate colour vision. *J. Exp. Biol.* 146: 21-38.

MOTE, M. I., WEHNER, R. 1980. Functional characteristics of photoreceptors in the compound eye and ocellus of the desert ant, *Cataglyphis bicolor*. *J. Comp Physiol*. 137: 63-71.

MÖLLER, R. 2002. Insects Could Exploit UV-Green Contrast for Landmark Navigation *Journal of Theoretical Biology, Vol.* 214 (4): 619-631.

NEUMEYER, C. 1991. In: Vision and Visual Dysfunction: Evolution of the Eye and VisualSystem (Cronly-Dillon JR, Gregory RL, eds), pp 284-305. London: Macmillan Press.

NICHOLSON, D. J., JUDD, S. P. D., CARTWRIGHT, B. A., COLLETT, T. S. 1999. Learning walks and landmark guidance in wood ants (Formica rufa). *J. Exp. Biol*. 202: 1831-1838.

OSORIO, D., VOROBYEV, M. 1996. Colour vision as an adaptation to frugivory in primates. *Proc. R. Soc. Lond. B* 263: 593-599.

PEAKALL, R., HANDEL, S. N., BEATTIE, A. J. 1991. Ant pollination. In: Huxley, C. R. and Dutler, D. F. (Eds). Ant-Plant Interactions. Oxford University Pres, New York. pp. 421-429.

PEITSCH, D., FEITZ, A., HERTEL, H., DE SOUZA, J., VENTURA, D.F., MENZEL, R. 1992. The spectral input systems of hymenopteran insects and their receptor-based colour vision. *J. Comp. Physiol. A* 170: 23–40.

PELZER, A., LANGER, H. 1990. Das visuelle System des Eulenfalters *Spodoptera exempta* (Lepidoptera, Noctuidae), eines tropischen Landwirtschaftsschädlings. *Naturwissenschaften.* 77: 457-464.

PROKOPY, R. J., OWENS, E. D. 1983. Visual detection of plants by herbivorous insects. *Annu. Rev.Entomol*. 28: 337-364.

QUI, X., ARIKAWA, K. 2003. Polymorphism of red receptors: sensitivity spectra of proximal photoreceptors in the small white butterfly *Pieris rapae crucivora*. *The Journal of Experimental Biology*, 206: 2787-2793.

RICHARDS, O. W., DAVIES, R. G. 1977. Imms' General Textbook of Entomolgy. 10th ed. Vol. 1. Structure, Physiology and Development. Chapman and Hall, Newyork pp. 418.

ROSENGREN, R. 1971. Route fidelity, visual memory and recruitment behaviour in foraging wood ants of the genus *Formica*. *Acta Zool. Fennici*, 133: 1-150.

ROTH, H., MENZEL, R. **1972.** ERG of *Formica polyctena* and selective adaptation. In: Inf. Proc. Vis. Syst. Arthr. (R. Wehner ed.), pp. 177-181

SANTSCHI, F. 1911. Observations et remarques critiques sur le mécanisme de l'orientation chez les fourmis, *Rev. Suisse Zool*. 19: 305-338.

SCHERER, C., KOLB, G. 1987. Behavioural experiments on the visual processing of color stimuli in *Pieris brassicae* L. (Lepidoptera). *J. Comp. Physiol. A* 160: 645–656.

SEKI, T., VOGT, K. 1998. Evolutionary aspects of the diversity of visual pigment chromophores in the class Insects. *Comp. Biochem. Physiol. B*. 119: 53-64.

SPAETHE, J., TAUTZ, J., CHITTKA, L. 2001. Visual constraints in foraging bumblebees: flower size and color affect search time and flight behavior. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 98: 3898-3903.

STAVENGA, D.G., ARIKAWA, K. 2006. Evolution of color and vision of butterflies. *Arthropod Struct. Dev*. 35: 307–318.

SUDD, J. H., FRANKS, N. R. 1987. The behavioural Ecology of Ants. Chapman & Hall – New York. pp. 206.

TSUNEKI, K. 1953. On colour vision in two species of ants, with special emphasis on their relative sensitivity to various monochromatic lights. *Japanese Journal of Zoology*, 11: 187-221.

TURNER, C. H. 1907. The homing of ants: An experimental study of ant behaviour. *J. Comp. Neurol. Psychol.* 17. 367-434.

von FRISCH, K. 1914. Der Farbensinn und Formensin der Biene. *Zool Jahrb Abt Allg Zool Physiol.* 35: 1-188.

von FRISCH, K. 1967. The dance language and orientation of bees. Harvard University Pres, Cambridge, MA. pp.566.

von HELVERSEN, O. 1972. Zur spektralen Unterschiedsempfindlichkeit der Honigbiene. *J. Comp. Physiol*. 80: 439-472.

VOROBYEV, M, MENZEL, R. 1999. Flower advertisement for insects: bees, a case study. In: Archer SN, Djamgoz MBA, Loew ER, Partridge JC, Vallerga S (eds) Adaptive mechanism in the ecology of vision. Kluwer, Dordrecht, The Netherlands, pp 537–553.

WAKAKUWA, M., KURASAWA, M., GIURFA, M., ARIKAWA, K. 2005. Spectral heterogeneity of honeybee ommatidia. *Naturwissenschaften.* 92: 464-467.

WAKAKUWA, M., STAWENGA, D. S., KURASAWA, M., ARIKAWA, K. 2004. A unique visual pigment expressed in green, red and deep-red receptors in the eye of the

small white butterfly, *Pieris rapae* crucivora. *The Journal of Experimental Biology.* 207: 2803-2810.

WARRANT, E., POROMBKA, T., KIRCHNER, W. H. 1996. Neural image enhancement allows honeybees to see at night. *Proc. R. Soc.London Ser. B* 263: 1521–1526.

WARRANT, E.J., KELBER, A., GISLÉN, A., GREINER, B., RIBI, W., WCISLO, W.T. 2004. Nocturnal vision and landmark orientation in a tropical halictid bee. *Current Biology* 14: 1309–1318.

WASER, N. M. 1986. Flower constancy: definition, cause, and measurement. *Am. Nat*. 127: 593–603.

WEHNER, R. 1976. Polarized-light navigation by insects. *Scientific American*. 235: 106-114.

WEHNER, R. 1981. Spatial vision in arthropods. In H. Autrum (Ed.), Handbook of Sensory Physiology, Vol.VII/6C (pp. 287-616). Berlin: Springer.

WEHNER, R. 1984. Astronavigation in insects. *Annu. Rev. Entomol*. 29: 277-298.

WEHNER, R. 1989. The hymenopteran skylight compass: matched.filtering and parallel coding. *J Exp Biol.* 146: 63–85.

WEHNER, R., DUELLI, P. 1971. The spatial orientation of desert ants, *Cataglyphis bicolor*, before sunrise and after sunset. *Experientia.* 27: 1364-1366.

WEHNER, R., SRINIVASAN, M. V. 1981. Searching behaviour of desert ants, genus *Cataglyphis* (Formicidae, Hymenoptera). *J. Comp. Physiol. A Sens. Neural Behav. Physiol*. 142: 315-338.

WEHNER, R., TOGGWEILER, F. 1972. Verhaltensphysiologischer Nachweis des Farbensehens bei *Cataglyphis bicolor* (Formicidae, Hymenoptera). *J. Comp. Physiol*. 77: 239-255.

WEISS, H. B., SORACI, F. A., MCCOY, jr. E. E. 1942. The behaviour of certain insects to various wavelengths of light. *J. N. Y. Entomol. Soc*. 49: 1-20.

WEISS, M. R. 1997. Innate colour preferences and flexible colour learning in the pipivine swallowtail. *Anim. Behav.* 53: 1043–1052.

WERNER, A., MENZEL R., WEHRHAHN, C. 1988. Color constancy in the honeybee. *Journal of Neuroscience*, 8: 156-159.

WILLIAMS, P. H. 1985. A preliminary cladistic investigation of relationship among the bumble bees (Hymenoptera, Apidae). *Syst. Entomol*. 10, 239-255.

WILSON, E. O, 1971. The insect societies. Cambridge, MA: Belknap Press. pp.548.

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

WOLF, E. 1932. The visual intensity discrimination of the honey bee. *The Journal of General Physiology.* 16: 407-422.

ZACCARDI, G. KELBER, A. SISON-MANGUS, M. P. BRISCOE, A. D. 2006. Color discrimination in the red range with only one long-wavelength sensitive opsin. *Journal of Experimental Biology.* 209: 1944-1955.

ZENTALL, T. R, RILEY, D. A. 2000. Selective attention in animal discrimination learning. *J Gen Psychol.* 127: 45–66.

ZIEGLER, P. E., WEHNER, R. 1997. Time-courses of memory decay in vector-based and landmark-based systems of navigation in desert ants, *Cataglyphis fortis*. *J. Comp. Physiol. A* 181: 13-20.

8. TEŞEKKÜR

Bu çalışma esnasında değerli bilgi birikimininin yanı sıra zaman ve mekan ayırt etmeksizin her türlü maddi ve manevi yardımlarını da benimle paylaşan, çalışmanın her aşamasında motive edici yaklaşımı ile çalışmanın son halini alması için elinden geleni esirgemeyen Hocam Sayın Prof. Dr. Yılmaz ÇAMLITEPE'ye ve maddi manevi desteklerini her zaman yanımda hissettiğim en değerli varlığım aileme teşekkürlerimi sunmayı bir borç bilirim.

9. ÖZGEÇMİŞ

20.08.1977 yılında Bursa ili Orhaneli ilçesi Yürücekler Köyünde doğdum. İlköğrenimimi Bursa/Yenişehir Aydoğdubey İlkokulunda tamamladım. Ortaöğrenimimi 1992 yılında Edirne Anadolu Lisesinde, Lise tahsilimimi de 1995 yılında aynı lisede tamamladım. Aynı yıl girdiğim Trakya Üniversitesi Fen Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümü Lisans programından 1999 yılında mezun oldum. Aynı yıl Trakya Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü Biyoloji Anabilim Dalında Yüksek Lisans programına başlayarak aynı dönem süresince Trakya Üniversitesi Fen Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümü Zooloji Anabilim Dalında Araştırma Görevlisi olarak görev yaptım. 2002 yılında "Karıncalarda Kinestetik Oriyentasyon Üzerine Bir Ön Araştırma" konulu tez ile bilim uzmanı oldum. Aynı yıl Trakya Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü Biyoloji Anabilim Dalında Doktora Programına başlayarak, Zooloji Anabilim Dalındaki görevime yeniden atandım. Halen Trakya Üniversitesi Fen Edebiyat Fakültesi Zooloji Anabilim Dalında Uzman kadrosunda görev yapmaktayım.