

LİMBİK SİSTEM ANATOMİSİ

Çiğdem İÇKE

Dokuz Eylül Üniversitesi Tıp Fakültesi, Anatomi Anabilim Dalı

ÖZET

Limbik sistem diencephalon, telencephalon ve mesencephalon'un yapısal ve fonksiyonel olarak ilişkili alanlarından oluşan bir sistem olarak değerlendirilebilir. Hayvanlar ve insanlarda yapılan deneysel çalışmalar limbik sistemi oluşturan yapılardan bazılarının uyarılması ya da zedelenmesinin büyük değişikliklere neden olduğunu ortaya koymaktadır. Limbik sistem patolojilerinde kliniğe yansıyan semptomların başlıcaları beslenme alışkanlıklarının normalden sapması, kişilik değişiklikleri (agresif-pasif), anosmi, koku hallüsinasyonları, bellek bozuklukları, seksüel hiperaktivitedir. Bu derlemede limbik sistemi oluşturan anatomik yapılar ve yollar ile ilgili bilgiler kliniğe ışık tutması amacıyla gözden geçirilmiştir.

Anahatır sözcükler: Limbik sistem, anatomi.

SUMMARY

Limbic system may be considered a functional complex constituted structurally and functionally interrelated areas of the diencephalon, the telencephalon and the mesencephalon. The experimental studies performed in animals and humans have indicated that stimulating or damaging some components of the limbic system causes profound changes. The general symptoms of the limbic system disorders are bizarre eating and drinking habits, altering in personality (aggressive-passive), anosmia, olfactory hallucinations, memory disorders, sexual hyperactivity. In this review article anatomic structures and pathways of the limbic system have been reviewed with the aim of giving an idea to the clinical studies.

Key words: Limbic system, anatomy

Limbik sistem cortex cerebri'nin filogenetik olarak eski bölümlerini, bağlantılı subkortikal yapıları ve diencephalon ile truncus encephali'yi bağlayan lifleri içeren fonksiyonel bir komplekstir. Limbik sistem elemanlarını buldukları yerlere göre gruplandırabiliriz (1).

Diencephalon'da yer alanlar:

- *Hypothalamus
- *Nucleus anterior thalami
- *Nuclei habenulae

Telencephalon'da yer alanlar:

- *Area preoptica ve area septalis
- *Hippocampus (Formatio hippocampalis) ve gyrus paraterminalis (subcallosi), gyrus cinguli, gyrus parahippocampalis
- *Amygdala (Corpus amygdaloideum)
- *Rhinencephalon

Mesencephalon'da yer alanlar: Orta hatta yer alan ya da orta hatta yakın yerleşen çok sayıda hücre grubu tarafından oluşturulur.

- *Area tegmentalis ventralis (Tsai)
- *Nucleus raphes dorsalis
- *Nucleus centralis superior (Bechterew)
- *Nucleus reticularis tegmenti pontis (Bechterew)
- *Nucleus tegmentalis dorsalis (Gudden)

Limbik sistemin santral döngüsüne geçmeden önce bu döngüde yer alan temel yapıları gözden geçirelim.

A-Hypothalamus

Hypothalamus, ventriculus tertius'un tabanını ve lateral duvarlarının bir bölümünü oluşturan diencephalon'un ventral parçasını çevreler. Hypothalamus'un üst kenarı ventriküler tarafta sulcus hypothalamicus olarak adlandırılan yüzeyel bir olukla belirtilir. Kaudalde hypothalamus mesencephalon'un periventriküler ve tegmental gri cevherine doğru ilerler. Geleneksel olarak hypothalamus'un arka kenarı corpus mamillare'

lerin tam kaudalinden geçen vertikal düzlem olarak tanımlanır. Hypothalamus'un rostral kenarı, foramen Monro'dan chiasma opticum'un ortasına doğru uzanan vertikal düzleme uyar. Chiasma opticum'un tam arkasında yeralan infundibulum, hypothalamus'un huni şeklindeki rostroventral parçası ile hipofizi birbirine bağlar.

Hypothalamus'un içinde medialden laterale doğru düzenlenme gösteren üç zon ayırdedilebilir (2):

- *Zona periventricularis
- *Zona medialis
- *Zona lateralis

Zona periventricularis, ventriküler yüzeye paralel olarak düzenlenmiş küçük hücrelerden oluşan birkaç tabakayı içerir. Çoğunu myelinsiz liflerin oluşturduğu ince tabakalar şeklinde dizilmişlerdir. Hypothalamus'un en bazal bölümüne yerleşmiş bir hücre kitlesi olan nucleus infundibularis zona periventricularis'in bir derivativesi olarak değerlendirilebilir.

Relatif olarak hücreden daha zengin olan **zona medialis**, az ya da çok özelleşmiş hücre gruplarının biraraya gelmesiyle oluşmuştur. Bu hücre grupları yerleşimlerine göre üçe ayrılırlar.

Ön grup: Nucleus anterior

- Nucleus supraopticus
- Nucleus paraventricularis

Orta grup: Nucleus dorsomedialis

- Nucleus ventromedialis

Arka grup: Nucleus mamillaris medialis

- Nucleus mamillaris intermedialis
- Nucleus mamillaris lateralis
- Nucleus posterior'u içerir.

Nucleus posterior kaudale doğru substantia grisea periventricularis mesencephali ve substantia grisea tegmentalis mesencephali ile devam eder.

Zona lateralis, fornix postcommissuralis adı

verilen formatio hippocampalis ile corpus mamillare'leri birleştiren geniş bir bant aracılığıyla zona medialis'den ayrılmıştır. Zona lateralis'in lateral sınırını capsula interna'nın ve area subthalamica'nın facies medialis'i oluşturur. Kaudalde bu zon tegmentum mesencephali'nin ventraline doğru uzanır. Rostralde ise area preoptica lateralis ile devam eder. Birkaç tane lokal hücre birikimi içermesine karşın zona lateralis hypothalami'nin büyük bölümünü yaygın nöronal matriks oluşturur. Bu matriks area hypothalamica lateralis olarak adlandırılır.

B-Area preoptica ve area septalis

Limbik sistem'in telencephalon'da yer alan elemanlarından area preoptica ve area septalis hypothalamus'a yakın yerleşimi gösterirler.

Area preoptica

Commissura anterior'dan chiasma opticum'un rostral bölümüne uzanan oldukça dar ve vertikal bir doku şeridi görünümündedir. Ventriculus tertius'un en rostral bölümünün çevresinde yeralır. Bu bölge telencephalon'dan orjin almasına karşın yapı olarak hypothalamus'a çok benzer. İçinde bulunan ve az farklılaşma gösteren nucleus preopticus periventricularis, nucleus preopticus medialis ve nucleus preopticus lateralis hypothalamus zonlarının rostral genişlemeleri olarak değerlendirilebilir (1).

Area septalis (Septum verum, septum precommissuralis)

Hemispheria cerebri'lerin medial duvarının bir bölümünü oluşturur. Gyrus paraterminalis (subcallosi) içindeki lamina terminalis'e direk rostral yerleşim gösterir.

Dorsalde corpus callosum, rostralde hippocampus praecommissuralis, kaudalde commissura anterior ve area preoptica tarafından sınırlanır. Ventrolateralde nucleus accumbens septi'ye bitişiktir. Yerleşim ve fonksiyon olarak limbik ve ekstrapiramidal sistemler arasında yeralan geniş bir hücre kitlesidir.

Nucleus septi medialis ve nucleus septi lateralis arasında az sayıda ve çok farklılaşma göstermeyen hücre grupları bulunur (1).

C- Mesencephalon'da yeralan limbik sistem elemanları

Limbik sistem'in mesencephalon'da yer alan elemanlarını, orta hattın çevresinde yerleşen iki grup çekirdek oluşturur (3). Area tegmentalis ventralis'i içeren ilk grup rostrale doğru area lateralis hypothalami ve nucleus interpeduncularis ile devam eder. İkinci grup substantia grisea centralis'in medial bölümü, nucleus raphes dorsalis, nucleus centralis superior (Bechterew) ve nucleus tegmentalis dorsalis (Gudden)'den oluşur.

Santral limbik döngü

Nauta limbik sistemin merkezinde yeralan bağlantıların **santral limbik döngü** olarak adlandırılan geniş bir fonksiyonel sistem oluşturduklarını belirtmiştir (4,5). Şematize edildiğinde area hypothalamica septalis, area hypothalamica preoptica, area hypothalamica anterior'un bu dairenin rostral kutbunu, area paramediana mesencephali'nin de kaudal kutbunu oluşturduğu söylenebilir. Hypothalamus rostral ve kaudal kutuplar arasında yeralan bir istasyon olarak

tanımlanabilir. Limbik sistemin telencephalon'da yer alan elemanlarından amygdala ve formatio hippocampalis döngünün polus rostralis'i ile bağlantılıdır. Döngünün kaudal kutbu formatio reticularis'in orta hattın çevresinde yerleşen bir alt bölümü olarak değerlendirilebilir. Bu kutbu oluşturan merkezler hem yükselen hem de inen yollar ile birlikte geniş bir yer tutarlar.

Kaudal kutbun yükselen yolları formatio reticularis'in alt bölümleri ve medulla oblongata'nın kaudal bölümüne yerleşmiş visseral sensoryal Merkezler ile hypothalamus arasında bağlantı sağlar. İnen yolları ise impulsları hypothalamus'dan truncus encephali ve medulla spinalis'deki visseral ve somatik motor merkezlere taşır (4-8).

Hypothalamus'un bu bağlantılarının yanısıra, çok sayıda fonksiyonel bağlantısı vardır. Bunların en önemlileri:

- 1- Zona preoptico-hypothalamica lateralis nucleus medialis dorsalis thalami ve nuclei paracentrales ile karşılıklı olarak bağlantılıdır (5,8).
 - 2-Aynı zon neocortex'in pars orbitofrontalis'inden gelen bilgileri de alır (8,9).
 - 3-Corpusmamillare'ye formatio hippocampalis'den geniş bir afferent lif demeti gelir. Buradan çıkan efferentlerin çoğu nucleus anterior thalami'ye ulaşır.
- Bu bağlantı "Papez'in döngüsü" olarak bilinen kapalı bir hipocampo – mamillo – thalamo – cingulo - hippocampal sistemin bir bölümüdür (8,10,11).



4-Hypothalamus'un efektör mekanizması truncus encephali ve medulla spinalis'e giden lif sistemlerinden başka hypothalamo-hypophyseal iki yol içerir. Hypothalamus bu yollardan tubero-infundibulo-hypophyseal sistem aracılığıyla kısmen nöral, kısmen de humeral olarak ön hipofiz'den çeşitli hormonların üretimini kontrol eder.

Limbik sistem döngüsüne katılan ana yollar

I-Fasciculus telencephalicus medialis

Limbik sistem'in prosencephalon ile mesencephalon arasındaki devamlılığını sağlayan santral longitudinal yol olarak değerlendirilebilir. Gevşek düzenlenme gösteren ve çoğunlukla ince liflerden oluşan bu demet area septalis'den tegmentum mesencephalicum'a uzanır. İlerleyişi sırasında area lateralis hypothalami'den geçer.

II-Fasciculus longitudinalis dorsalis (Shütz'ün demeti)

Bu demet pars posterior hypothalami'den medulla oblangata'nın kaudaline uzanır ve yolu boyunca periventriküler yerleşim gösterir. Fasciculus longitudinalis dorsalis içinde yer alan inen ve yükselen yolların çoğu ya mesencephalon'da griseum centrale mesencephali'de ya da nucleus tegmentalis dorsalis'de (Gudden) kesintiye uğrarlar. Ancak son çalışmalar direk olarak

hypothalamus'dan medulla oblangata'nın alt bölümündeki otonomik merkezlere hem giden hem de gelen liflerin bulunduğunu belirtmektedir (8,12-15).

III-Fasciculus mamillaris princeps

Nuclei mamillares'in efferentleri "fasciculus mamillaris princeps" olarak bilinen geniş kompakt bir demet oluştururlar. Bu demet dorsale doğru kısa bir yol alır ve daha sonra iki bölüme ayrılır, geniş olanı tractus mamillothalamicus daha ince olanı ise tractus mamillotegmentalis'dir. Nucleus anterior thalami'ye doğru ilerleyen tractus mamillothalamicus "Papez'in döngüsü'nün bir bölümünü oluşturur.

Tractus mamillotegmentalis tegmentum mesencephalicum'a doğru kaudale yönelik bir eğri çizer ve nucleus tegmentalis dorsalis (Gudden) ile nucleus reticularis tegmenti pontis'de (Bechterew) sonlanır (16).

Pedunculus corporis mamillaris'in nucleus tegmentalis dorsalis (Gudden)'den aldığı lifler önce ventrale doğru ilerler daha sonra facies ventralis mesencephali boyunca yükselerek corpus mamillare'ye gelir. Liflerinin çoğu burada sonlanır, bazıları da fasciculus telencephalicus medialis'e katılarak zona preoptico-hypothalamica

lateralis ve nucleus septi medialis'e atlarlar (8,17,18).

IV-Tractus habenulae lateralis ve tractus habenulae medialis

Stria medullaris thalami ve tractus habenulointerpeduncularis birlikte dorsal yerleşimli bir iletim yolu oluştururlar ve bu yol nuclei habenulae'de sinaptik olarak kesintiye uğratılır. Stria medullaris thalami(stria habenularis)'yi oluşturan lifler commissura anterior'un arkasındaki alanda toplanırlar ve thalamus'un dorsomedial kenarı boyunca nuclei habenulae'ye doğru ilerlerler. Son araştırmalarda epithalamus'da yeralan nucleus habenulae medialis ve nucleus habenulae lateralis'in dorsal iletim yolunda yalnızca gidiş istasyonları oldukları belirtilmektedir (19).

Tractus habenulae medialis

Nucleus habenulae medialis'in afferentleri septumun medial bölümünden ve nucleus Bandeletta diagonalis(Broca)'den stria medullaris thalami (stria habenularis) yolu ile gelir (20,21). Nucleus habenulae medialis'in efferent lifleri sadece nucleus interpeduncularis'de sonlanır (22). Nucleus interpeduncularis'in nucleus tegmentalis dorsalis'e giden efferent lifleri tractus habenulae medialis'deki zincirin ileri bir halkasını oluştururlar (8).

Tractus habenulae lateralis

Nucleus habenulae lateralis'in afferentleri:

- 1- Zona preoptico-hypothalamica lateralis ile nucleus habenulae lateralis'i birleştiren lifler (8,23);
- 2- Pallidum'un medial segmentinden stria

medullaris thalami (stria habenularis) yolu ile nucleus habenulae lateralis'e gelen lifler (15,19,24,25);

Nucleus habenulae lateralis'den orjin alan efferent lifler tractus habenulointerpeduncularis içinde ilerlerler, nucleus interpeduncularis'i geçerler ve substantia nigra (pars compacta), griseum centrale mesencephali, nucleus raphes dorsalis, nucleus centralis superior, formatio reticularis mesencephali gibi çeşitli merkezlerde sonlanırlar (8,15,22,25,26).

Ekstrapiramidal sistemin "tractus habenulae lateralis" aracılığıyla limbik ve retiküler sistemlerin döngüsüne girdiği söylenebilir.

V-Tractus hypothalamo-hypophysealis

Nucleus supraopticus ve nucleus paraventricularis gibi hypothalamus'un ön bölümünde yeralan çekirdekler infundibulum yolu ile hipofizin arka lobuna doğru inen aksonlar verirler.Birlikte tractus supraoptico – paraventriculo - hypophysealis'i oluşturan bu aksonlar oksitosin ve vazopressin içeren kolloid damlacıklarını kana salındıkları yer olan hipofiz arka lobuna (nörohipofiz) taşırlar.

Nucleus infundibularis'in hücreleri ön hipofiz hormonlarının salınımını kontrol ederler. Bunu da ön hipofiz hormonlarının salınımını uyaran ya da inhibe eden düzenleyici hormonların kontrolünü sağlayarak gerçekleştirirler. Ön hipofiz hormonlarının herbirine karşılık gelen bir düzenleyici hormon vardır. Düzenleyici hormonlar nucleus infundibularis hücrelerinin aksonları boyunca eminentia medialis'e gelirler. Eminentia medialis hormonların akson terminallerinden hipofiz portal sisteminin kapillerleri içine salındığı

nörohumoral bir organdır. Hipofizin portal sistemi infundibulum ile adenohipofiz arasında vasküler bir zincir oluşturur (1).

D-Amygdala ve Formatio hippocampi

Limbik sistemin telencephalon'da yer alan elemanları **amygdala** ve **formatio hippocampi** santral limbik döngünün rostral bölümü ile bağlantılı yapılarıdır.

Amygdala ya da **corpus amygdaloideum** lobus temporalis'in dorsomedial bölümü içine yerleşmiş geniş bir çekirdek grubudur. Lobus temporalis'in bu bölümü ventriculus lateralis'in cornu inferior'unun rostromedial ve rostradorsal parçasını oluşturur (1).

Corpus amygdaloideum kortikomedial ve basolateral çekirdek grupları ile nucleus centralis amygdalae'den oluşur (27,28):

Kortikomedial grupta çok sayıda küçük hücre grubu, nucleus corticalis amygdalae, nucleus medialis amygdalae yer alır ve amygdala'nın dorsomedial bölümünü oluştururlar. Basolateral grupta nucleus basalis amygdalae, nucleus lateralis amygdalae, nucleus basalis accessorius amygdalae bulunur ve amygdala'nın çıkıntılı bölümünü oluştururlar.

Relatif olarak daha küçük olan nucleus centralis amygdalae bazen kortikomedial grubun bir parçası olarak da ele alınır.

Stria olfactoria lateralis, stria terminalis, fibrae amygdalofugales ventrales amygdala'yı encephalon'un diğer bölümlerine bağlayan üç geniş lif demetidir (1).

Stria olfactoria lateralis, sekonder koku liflerini nucleus corticalis amygdalae ve nucleus medialis

amygdalae'ye getirir. **Stria terminalis** amygdala'nın kaudomedial yüzünde başlangıç yerinden commissura anterior'a kadar, nucleus caudatus'un medial kenarı boyunca belirgin bir eğri oluşturur. Commissura anterior'un hemen dorsokaudalinde ise üçe ayrılır:

- 1-Lifleri commissura anterior'un önünde inen pars precommissuralis (pars supracommissuralis),
- 2-Commissura anterior'a katılan pars commissuralis,
- 3-Commissura anterior'un kaudaline inen pars postcommissuralis.

Fibrae amygdalofugales ventrales corpus amygdaloideum'dan diencephalon'un rostral bölümüne uzanan gevşek düzenlenmiş liflerden oluşur. Liflerinin bir bölümü cortex cerebri'nin pars frontomedialis'ine, diğer bölümü zona preoptico-hypothalamica lateralis'e, son bölümü de nucleus medialis thalami'de sonlanmak üzere pedunculus thalami inferior'a doğru ilerler.

Corpus amygdaloideum'un afferent ve efferent lifleri

Afferent lifler dört grupta toplanabilir:

- 1-Bulbus olfactorius ve cortex cerebri'nin olfaktor bölümünden orjin alan lifler (29-34),
- 2-Area preoptica ve hypothalamus'dan doğan lifler (35-37),
- 3-Truncus encephali'den gelen direk afferentler (38),
- 4-Cortex cerebri'nin çeşitli alanlarından gelen lifler. Örneğin gyrus cinguli (34,39), gyrus temporalis inferior (40,41), cortex orbitofrontalis (33,34,42,43)'den doğan lifler.

Efferent lifler:

- 1-Septo-preoptico-hypothalamic yol (5,40,44-48),
- 2-Thalamus dorsalis (40,49-51),
- 3-Formatio reticularis ve truncus encephali'de yerleşen diğer çeşitli hücre grupları (52),
- 4-Cortex cerebri'nin çeşitli alanlarından örneğin: Cortex entorhinalis ve subiculum (43,54,55), 25 ve 32 numaralı frontal alanlar, 35 ve 36 numaralı temporal alanlar, cortex insulae'dan gelirler (34,51).

Hippocampus (Formatio hippocampalis)

Formatio hippocampalis hemispherium cerebri'lerin medial duvarını oluşturan C şeklinde geniş bir yapıdır. Hippocampus corpus callosum ile olan ilişkisine göre morfolojik olarak üç bölüme ayrılır (1):

- *Hippocampus praecommissuralis
- *Hippocampus supracommissuralis
- *Hippocampus retrocommissuralis

Hippocampus praecommissuralis ve hippocampus supracommissuralis relatif olarak küçük yapılardır, iyi gelişmiş olan hippocampus retrocommissuralis ise formatio hippocampalis'in ana bölümünü oluşturur.

Hippocampus praecommissuralis; dar, vertikal yerleşimli bir oluşumdur. Area subcallosa'nın kaudal bölümünde septum verum'un tam rostraline yerleşmiştir. Bu yapı dorsolaterale indusium griseum olarak devam eder. Indusium griseum corpus callosum'un tüm uzunluğu boyunca yer alır ve **hippocampus supracommissuralis**'i belirtir. İki küçük lif demeti stria longitudinalis medialis ve stria longitudinalis lateralis bunun içine gömülmüştür. Stria longitudinalis medialis ve stria longitudinalis lateralis fornix'in corpus

callosum'un üzerine yerleşen bölümünü oluştururlar. Hippocampus supracommissuralis, splenium corporis callosi yakınında formatio hippocampalis'in genişlemiş en kaudal parçası olan **hippocampus retrocommissuralis**'i oluşturur. Lobus temporalis'in medial bölümüne yer alan hippocampus retrocommissuralis, gelişim sırasında longitudinal bir oluk olan sulcus hippocampalis'in üzerine yerleşir. Burada yaptığı katlanma sonucunda ventriculus lateralis'in cornu inferior'una doğru çıkıntı yapar. Hippocampus retrocommissuralis'in en rostral parçası dorsale doğru bir kavis çizer ve uncus hippocampi olarak bilinen yuvarlak bir kabartı oluşturur.

Hippocampus retrocommissuralis fascia dentata, cornu ammonis, subiculum olarak adlandırılan ve longitudinal düzenlenme gösteren belirgin üç yapıya farklılaşmıştır. Fascia dentata lateralde cornu ammonis, aşağıda ise subiculum ile bağlantılıdır. Hippocampus'un katlanmasına bağlı olarak fascia dentata sulcus hippocampalis'in üst tarafında, subiculum ise alt tarafında yer alır.

Hippocampus, gyrus parahippocampi, gyrus cinguli birlikte geniş bir eğri oluştururlar. Hippocampus bu eğrinin iç halkasında, gyrus parahippocampi ve gyrus cinguli de dış halkasında yer alırlar.

Cingulum corpus callosum'un etrafını saran kısa ve uzun assosiyasyon liflerinden oluşan bir demettir. Gyrus cinguli ve gyrus parahippocampalis'in merkezinde ilerleyerek area septalis'den uncus gyri temporalis'e uzanır.

Fornix hippocampus ile hypothalamus'u ve diğer yapıları birleştiren kompakt bir lif demetidir. Lifler

önce cornu ammonis'in ventriküler yüzeyi üzerinde ince beyaz bir tabaka olan alveus'u oluşturur ve sonra hippocampus'un medial yüzü boyunca yer alan fimbria hippocampi'ye ulaşır. Fimbria'nın arkaya yukarıya doğru ilerleyen lifleri splenium corporis callosi'nin altında kemer şeklinde bir yapı oluşturan crus fornicis'e katılırlar. Karşı tarafa çapraz yapan liflerin bir bölümü burada commissura fornicis'i oluştururlar. Thalamus'un üzerinde rostrale doğru uzanan crus fornicis'ler, corpus callosum'un tam altında corpus fornicis'i oluşturmak üzere birleşirler. Ancak corpus fornicis thalamus'un polus anterior'u düzeyinde yine iki demete ayrılarak columna fornicis'leri oluşturur. Bunlar ventralde foramen interventriculare'lerin önünde, commissura anterior'un arkasında yer alan bir eğri çizerek hypothalamus'a doğru ilerlerler. Liflerin bir bölümü foramen interventriculare'lerin hemen arkasında columna fornicis'i terk ederek nucleus anterior thalami ve stria terminalis'e doğru yönelir. Fornix'den commissura anterior'un tam yukarısında ayrılan diğer lifler fornix precommissuralis'i oluşturur. Fornix'in ana demeti olan fornix postcommissuralis ise corpus mamillare'ye ulaşmak için hypothalamus'a uzar (1).

Hippocampus'un afferent ve efferent lifleri

Afferent lifler dört farklı yerden gelir:

- 1-Area entorhinalis (54-62),
- 2-Area septalis (5,21,63),
- 3-Hypothalamus (64,65),
- 4-Truncus encephali'nin rostral bölümü (65),

Hippocampus'un efferent lifleri:

Günümüzün ilerleyen teknikleri hippocampus'un

efferent bağlantılarına bakışa radikal değişiklikler kazandırmıştır. Yaklaşık bir yüzyıldır bilinenlerin aksine fornix postcommissuralis'in tamamının ve fornix precommissuralis'in büyük bölümünün cornu ammonis'den çok subiculum'dan köken aldığı anlaşılmıştır. Cornu ammonis'in fornix'e çok az katkıda bulunduğu, bunun da fornix precommissuralis'e ait olduğu gösterilmiştir (65-68). Bu bulguların ışığında hippocampus'un efferentleri dört grupta toplanmaktadır:

- 1-Cornu ammonis'in efferentleri (67,68),
- 2-Subiculum'un fornix precommissuralis'e katkıları (66,68),
- 3-Subiculum'un fornix postcommissuralis'e katkıları (65-68),
- 4-Fornix'e ait olmayan efferentler (66).

Fornix postcommissuralis, limbik lobun hem iç hem de dış halkasına yayılan merkezlerin ve bağlantıların kapalı sisteminin bir bölümünü oluşturur. Daha önce kısaca açıklanan bu sistem "Papez'in döngüsü" olarak adlandırılmaktadır. Dış halkayı oluşturan gyrus cinguli ve gyrus parahippocampalis neocortex'in geniş alanlarından aldıkları impulsları cingulum yolu ile iç halkaya iletir.

E-Rhinencephalon

Tamamen telencephalon'a sınırlıdır ve bilateral olarak bulbus olfactorius, tractus olfactorius, area olfactoria basalis'den oluşur (1).

Bulbus olfactorius, koku duyusu uyarılarının alındığı primer merkezdir. Bulbus olfactorius lamina cribrosa ossis ethmoidalis üzerinde yer alan küçük, yassı, oval bir yapıdır. Bulbus olfactorius'un polus posterior'undan doğan tractus

olfactorius lobus frontalis'in basal yüzünde geriye doğru ilerleyerek hemispherium cerebri'ye tutunur. **Tractus olfactorius** hemispherium cerebri'ye tutunma yerinde stria olfactoria medialis ve stria olfactoria lateralis'e ayrılır. Stria olfactoria medialis ve stria olfactoria lateralis'lerin başlangıç bölümleri Bandeletta diagonalis (Broca) ile birlikte substantia perforata anterior olarak bilinen yapıyı oluştururlar. Stria olfactoria medialis lobus frontalis'in facies medialis'i üzerindeki area subcallosa'ya doğru uzanır; stria olfactoria lateralis laterale geçerek lobus temporalis'in rostromedial bölümüne katılmak için limen insulae etrafında keskin bir kıvrım oluşturur. Küçük bir demet şeklindeki stria olfactoria intermedialis kısa bir süre tractus olfactorius'un yolu boyunca ilerler ve daha sonra substantia perforata anterior içinde yelpaze şeklinde yayılır.

Area olfactoria basalis bulbus olfactorius'dan direk lifler alan gri cevher tarafından oluşturulur ve nucleus olfactorius anterior, tuberculum olfactoria, cortex prepiriformis ve nucleus corticalis amygdalae'yi kapsar (30,32). **Nucleus olfactorius anterior**, bulbus olfactorius'un kaudal bölümünde, tractus olfactorius'da ve trigonum olfactoria'nın en rostral parçasında yer alan küçük nöron gruplarını içerir. **Tuberculum olfactoria**, substantia

perforata anterior içine yerleşmiş ince bir gri cevher tabakasıdır. **Cortex prepiriformis** medial ve lateral olmak üzere iki bölüme ayrılır. Medial bölüm stria olfactoria lateralis'in üzerini örterken lateral bölüm de limen insulae'dan lobus temporalis'in anteromedial bölümüne uzanır. Cortex prepiriformis kaudale doğru amygdala'nın nucleus corticalis'ine değişir.

Koku duyusunu algılayan ilk yapı septum nasi'de regio olfactoria'da bulunan ince bipolar hücrelerdir. Bu hücrelerin küçük demetler halinde kümeleşen ince aksonları lamina cribriformis'i geçerek bulbus olfactorius'a katılırlar. Bulbus olfactorius içindeki primer koku lifleri çeşitli hücrelerle sinaps yaparlar, bu hücreler arasında en belirgin olanı geniş mitral hücrelerdir. Bu hücrelerin aksonları tractus olfactorius içinde arkaya doğru ilerleyerek sekonder koku alanlarında dağılırlar. Deneysel çalışmalar sekonder koku liflerinin stria olfactoria medialis'e uğramadığını kesin olarak ortaya koymaktadır (30,32,49). Sekonder olfaktor yol nucleus olfactorius anterior ve tuberculum olfactoria'ya dağılan lifleri aldıktan sonra stria olfactoria lateralis'e katılır. Stria olfactoria lateralis'de ilerleyen lifler sonlanım yerleri olan cortex prepiriformis'e ve nucleus corticalis amygdaloidea'ya gelirler.

KAYNAKLAR

1. Nieuwenhuys R, Voogd J, van Huijzen C. Olfactory and limbic systems. The Human Central Nervous System. Berlin-Heidelberg: Springer-Verlag 1981; 185-215.
2. Crosby EC, Woodburne RT. The comparative anatomy of the preoptic area and the hypothalamus. Res Publ Assoc Res Nerv Ment Dis 1940; 20: 52-169.
3. Nauta WJH. Hippocampal projections and related neural pathways to the midbrain in the cat. Brain 1958; 81: 319-340.
4. Nauta WJH. The central visceromotor system: a general survey. Limbic System Mechanics and Autonomic Function. Springfield, Illinois: Thomas, 1972; 21-38.
5. Nauta WJH, Haymaker W. Hypothalamic nuclei and fiber connections. The Hypothalamus. Springfield, Illinois: Thomas, 1969; 136-209.
6. Herman JP, Prewitt CM, Cullinan WE. Neuronal circuit regulation of the hypothalamo-pituitary-adrenocortical stress axis. Crit Rev Neurobiol 1996; 10: 371-394.
7. Van Domburg PH, ten Donkelaar HJ. The human substantia nigra and ventral tegmental area. A neuroanatomical study with notes on aging and aging diseases. Adv Anat Embryol Cell Biol 1991; 121: 1-132.
8. Cornwall J, Cooper JD, Philipson OT. Afferent and efferent connections of the laterodorsal tegmental nucleus in the rat. Brain Res Bull 1990; 25: 271-84.
9. Nauta WJH. Neural associations of the amygdaloid complex in the monkey. Brain 1962; 85: 505-519.
10. Thompson SM, Robertson RT. Organization of subcortical pathways for sensory projections to the limbic cortex. I. Subcortical projections to the medial limbic cortex in the rat. J Comp Neurol 1987; Nov; 265: 175-188.
11. Papez JW. A proposed mechanism of emotion. Arch Neurol Psychiatry 1937; 38: 725-743.
12. Crutcher KA. An attempt to identify the suprasegmental source of spinal cord monoamines in the opossum. Anat Rec 1977; 187: 559.
13. Hancock MB. Cells of origin of hypo-thalamo-spinal projections in the rat. Neurosci Lett 1976; 3: 179-184.
14. Saper CB, Loewy AD, Swanson LW, Cowan MW. Direct hypothalamo-autonomic connections. Brain Res. 1975; 92: 450-455.
15. Semba K, Fibiger HC. Afferent connections of the laterodorsal and the pedunculopontine tegmental nuclei in the rat: a retro- and anterograd transport and immunohistochemical study. J Comp Neurol 1992; 323: 387-410.
16. Cruce JAF. An autoradiographic study of the descending connections of the mamillary nuclei of the rat. J Comp Neurol 1977; 176: 631-644.
17. Morest DK. Connections of the dorsal tegmental nucleus in rat and rabbit. J Anat 1961; 95: 229-246.
18. Nauta WJH, Kuypers HGJM. Some ascending pathways in the brain stem reticular formation. Reticular Formation of the Brain. Toronto: Little and Brown, 1958; 3-31.
19. Herkenham M, Nauta WJH. Afferent connections of the habenular nuclei in the rat. A

- horseradish peroxidase study, with a note on the fiber-of-passage problem. *J Comp Neurol* 1977; 173: 123- 146.
20. Domesick VB. Projections of the diagonal band of Broca in the rat. *Anat Rec* 1976;184:391- 392.
21. Meibach RC, Siegel A. Efferent connections of the septal area in the rat: an analysis utilizing retrograde and anterograde transport methods. *Brain Res* 1977; 119: 1-20.
22. Herkenham M, Nauta WJH. Projections of the habenular nuclei in the rat. *Anat Rec.* 1977; 187: 603.
23. Troiano R, Siegel A. The ascending and descending connections of the hypothalamus in the cat. *Exp Neurol* 1975; 49: 161-173.
24. Nauta WJH. Evidence of a pallidohabenular pathway in the cat. *J Comp Neurol* 1974; 156: 19-27.
25. Haber SN, Lynd Balta E, Mitchell SJ. The organization of the descending ventral pallidal projections in the monkey. *J Comp Neurol* 1993; Mar; 329: 111-28.
26. Aghajanian GK, Wang RY. Habenular and other midbrain raphe afferents demonstrated by a modified retrograde tracing technique. *Brain Res* 1977; 122: 229-242.
27. Crosby EC, Humphrey T. Studies of the vertebrate telencephalon. II. The nuclear pattern of the anterior olfactory nucleus, tuberculum olfactorium and the amygdaloid complex in adult man. *J Comp Neurol* 1941; 47: 309- 352.
28. Crosby EC, Humphrey T, Lauer EW. *Correlative Anatomy of the Nervous System*. New York: MacMillan, 1962.
29. Powell TPS, Cowan MW, Raisman G. The central olfactory connections. *J Anat (Lond)* 1965; 99: 791-813.
30. Rosene DL, Heimer L. Olfactory bulb efferents in the rhesus monkey. *Anat Rec* 1977; 187: 698.
31. Scott JW, Leonard CM. The olfactory connections of the lateral hypothalamus in the rat, mouse and hamster. *J Comp Neurol* 1971; 331- 345.
32. Turner BH, Grupta KC, Mishkin M. The locus and cytoarchitecture of the projection areas of the olfactory bulb in *Macaca mulatta*. *J Comp Neurol* 1978; 177: 381-396.
33. Valverde F. *Studies on the piriform lobe*. Cambridge: Harvard University Press, 1965.
34. Oades RD, Halliday GM. Ventral tegmental (A10) system: neurobiology. 1. Anatomy and connectivity. *Brain Res* 1987; 434:117-165.
35. Cowan WM, Raisman G, Powell TS. The connexions of the amygdala. *J Neurol Neurosurg Psychiatry* 1965; 28: 137-151.
36. Renaud LP, Hopkins DA. Amygdala afferents from the mediobasal hypothalamus: an electrophysiological and neuroanatomical study in the rat. *Brain Res* 1977; 121: 201- 213.
37. Swanson LW. An autoradiographic study of the efferent connections of the efferent connections of the efferent connections of the preoptic region in the rat. *J Comp Neurol* 1976; 167: 227-256.
38. Norgren RE. Taste pathways to hypothalamus and amygdala. *J Comp Neurol.* 1976;166:17-30.
39. Pandya DN, Van Hoesen GW, Domesick VB. A cingulo-amygdaloid projection in the rhesus monkey. *Brain Res* 1973; 61: 369-373.
40. Nauta WJH. Fibre degeneration following lesions of the amygdaloid complex in the monkey. *J Anat (Lond)* 1961; 95: 515-531.
41. Whitlock DG, Nauta WJH. Subcortical

- projections from the temporal neocortex in *Macaca mullata*. *J Comp Neurol* 1956; 106: 183-212.
42. Koikegami H. Amygdala and other related limbic structures; experimental studies on the anatomy and function. I. Anatomical researches with some neurophysiological observations. *Acta Med Biol* 1963; 10: 161-277.
43. Carmichael ST, Price JL. Limbic connections of the orbital and medial prefrontal cortex in macaque monkeys. *J Comp Neurol* 1995; 363: 615-641.
44. De Olmos JS. The amygdaloid projection field in the rat as studied with the cupric-silver method. In: *The neurobiology of the amygdala*. New York: Plenum Press; 1972; 145-204.
45. Heimer L, Nauta WJH. Afferent connections of the habenular nuclei in the rat. A horseradish peroxidase study, with a note on the fiber of passage problem. *J Comp Neurol* 1977; 173: 123-146.
46. Lammers HJ. The neural connections of the amygdaloid complex in mammals. In: *The neurobiology of the amygdala*. New York: Plenum Press; 1972: 123-144.
47. Leonard CM, Scott JW. Origin and distribution of the amygdalofugal pathways in the rat: an experimental neuroanatomical study. *J Comp Neurol* 1971; 141: 313-330.
48. McBride RL, Sutin J. Amygdaloid and pontine projections to the ventromedial nucleus of the hypothalamus. *J Comp Neurol* 1977; 174: 377-396.
49. Heimer L. Olfactory projections to the diencephalon. *Anatomical neuroendocrinology*. Basel: Karger; 1975: 30-39.
50. Krettek JE, Price JL. A direct input from the amygdala to the thalamus and the cerebral cortex. *Brain Res* 1974; 67: 169-174.
51. Krettek JE, Price JL. Projections from the amygdaloid complex to the cerebral cortex and thalamus in the rat and cat. *J Comp Neurol* 1977; 172: 687-722.
52. Hopkins DA. Amygdalotegmental projections in the rat, cat and rhesus monkey. *Neurosci Letters* 1975; 263-270.
53. Krettek JE, Price JL. Projections from the amygdala to the perirhinal and entorhinal cortices and the subiculum. *Brain Res* 1974; 71: 150-154.
54. Krettek JE, Price JL. Projections from the amygdaloid complex and adjacent olfactory structures to the entorhinal cortex and to the subiculum in the rat and cat. *J Comp Neurol* 1977; 172: 723-752.
55. Van Hoesen GW, Pandya DN. Some connections of the entorhinal area (area 28) and perirhinal area (area 35) cortices of the rhesus monkey. I. Temporal lobe afferents. *Brain Res* 1975; 95: 1-24.
56. Van Hoesen GW, Pandya DN, Butters M. Cortical afferents of the entorhinal cortex of the rhesus monkey. *Science* 1972; 175: 1471-1473.
57. Van Hoesen GW, Pandya DN, Butters M. Some connections of the entorhinal area (area 28) and perirhinal area (area 35) cortices of the rhesus monkey. II. Frontal afferents. *Brain Res* 1975; 95: 25-38.
58. Domesick VB. Projections from the cingulate cortex in the rat. *Brain Res* 1969; 12: 296-320.
59. Domesick VB. The fasciculus cinguli in the rat. *Brain Res* 1970; 20: 19-32.
60. Shipley MT, Sörensen KE. On the laminar

- organization of the anterior thalamus projections to the presubiculum in the guinea pig. *Brain Res* 1975; 86: 473-477.
61. Beckstead RM. Afferent connections of the entorhinal area as demonstrated by retrograde cell labeling with horseradish peroxidase. *Anat Rec* 1977; 187: 534.
62. Kemper TL. The organization and connections of the human septum and septal area. 1976;184: 444.
63. Devito JL. A horseradish peroxidase study of subcortical projections to the hippocampal formation in squirrel monkey. *Neurosci* 1977; 196.
64. Wyss JM. Hypothalamic and brainstem afferents to the hippocampal formation in the rat. *Neurosci* 1977; 209.
65. Meibach RC, Siegel A. The origin of fornix fibers which project to the mamillary bodies in the rat: a horseradish peroxidase study. *Brain Res* 1975; 88: 508-512.
66. Rosene DL, Van Hoesen GW. Hippocampal efferents reach widespread areas of cerebral cortex and amygdala in the rhesus monkey. *Science* 1977; 198: 315-317.
67. Swanson LW, Cowan WM. Hippocampo-hypothalamic connections: origin in subicular cortex, not Ammon's horn. *Science* 1975;189: 303-304.
68. Swanson LW, Cowan WM. An Autoradiographic study of the organization of the efferent connections of the hippocampal formation in the rat. *J Comp Neurol* 1977; 172: 49-84.