



C@C, 2018, 10:1-26.

LA DIVERSITE ANATOMIQUE DU CHIASSA OPTIQUE CHEZ LES VERTEBRES

CHANET Bruno ⁽¹⁾, SALAUD Céline ⁽²⁾ et GUINTARD Claude ^{(3)*}

(1) Institut de Systématique, Evolution, Biodiversité (ISYEB) (UMR 7205 MNHN-CNRS-Sorbonne Université-EPHE), Muséum national d'Histoire naturelle, Département Origines et Évolution CP 30, 57 rue Cuvier - 75005 Paris, France. [chanet@mnhn.fr]

(2) Services de Neuro-Radiologie Diagnostique et Interventionnelle et de Neurochirurgie, Hôpital Guillaume et René LAENNEC, CHU Nantes, Inserm UMR 1087, Bd Jacques Monod - St Herblain - 44093 NANTES Cedex 1, France. [celine.salaud@chu-nantes.fr]

(3) Laboratoire d'Anatomie Comparée, ONIRIS – Ecole Nationale Vétérinaire de l'Agroalimentaire et de l'Alimentation, Nantes Atlantique, Route de Gachet, CS 40 706, 44307 NANTES Cedex 03, France. [claude.guintard@oniris-nantes.fr], * corresponding author.

English title:

The anatomical diversity of the optic chiasm in vertebrates

Mots-clés: Anatomie, chiasma optique, fibres optiques ipsilatérales et controlatérales, vertébrés

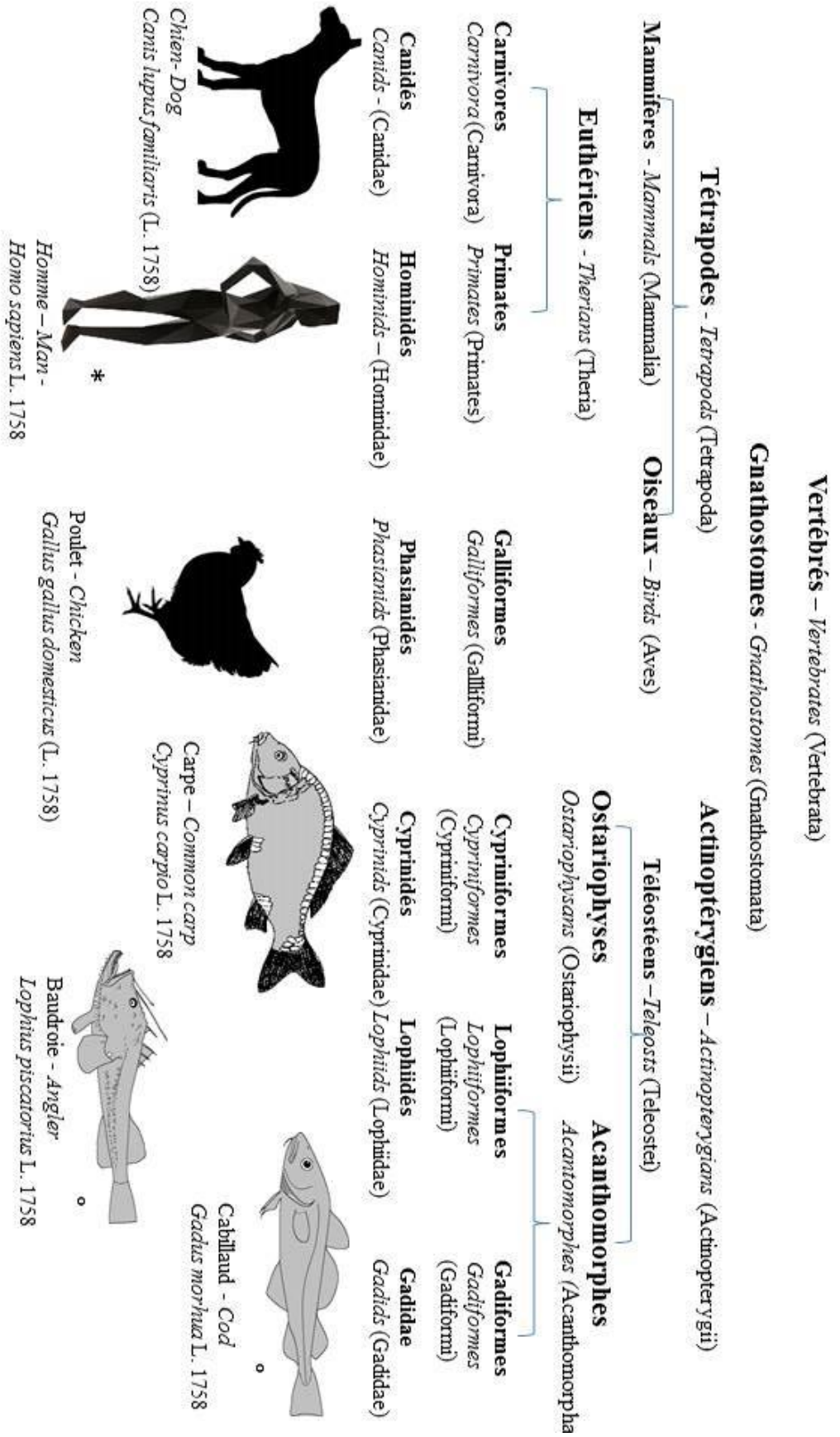
Keywords: Anatomy, Optic chiasm, ipsilateral and contralateral optic fibers, vertebrates

Résumé. Le but de cet article est de présenter la diversité anatomique du chiasma optique dans un contexte phylogénétique sur la base de dissections et de données bibliographiques.

Abstract. *The purpose of this work is to present the anatomical diversity of the optic chiasm within vertebrates in a phylogenetic framework on the basis of both dissections and bibliographical data.*

Systématique – Systematics (latin)

Figure 1. Systématique simplifiée des espèces étudiées →
[Simplified systematics of the here studied species]



o modifié d'après acanthoweb.fr
 * modifié d'après Veithan (2012)

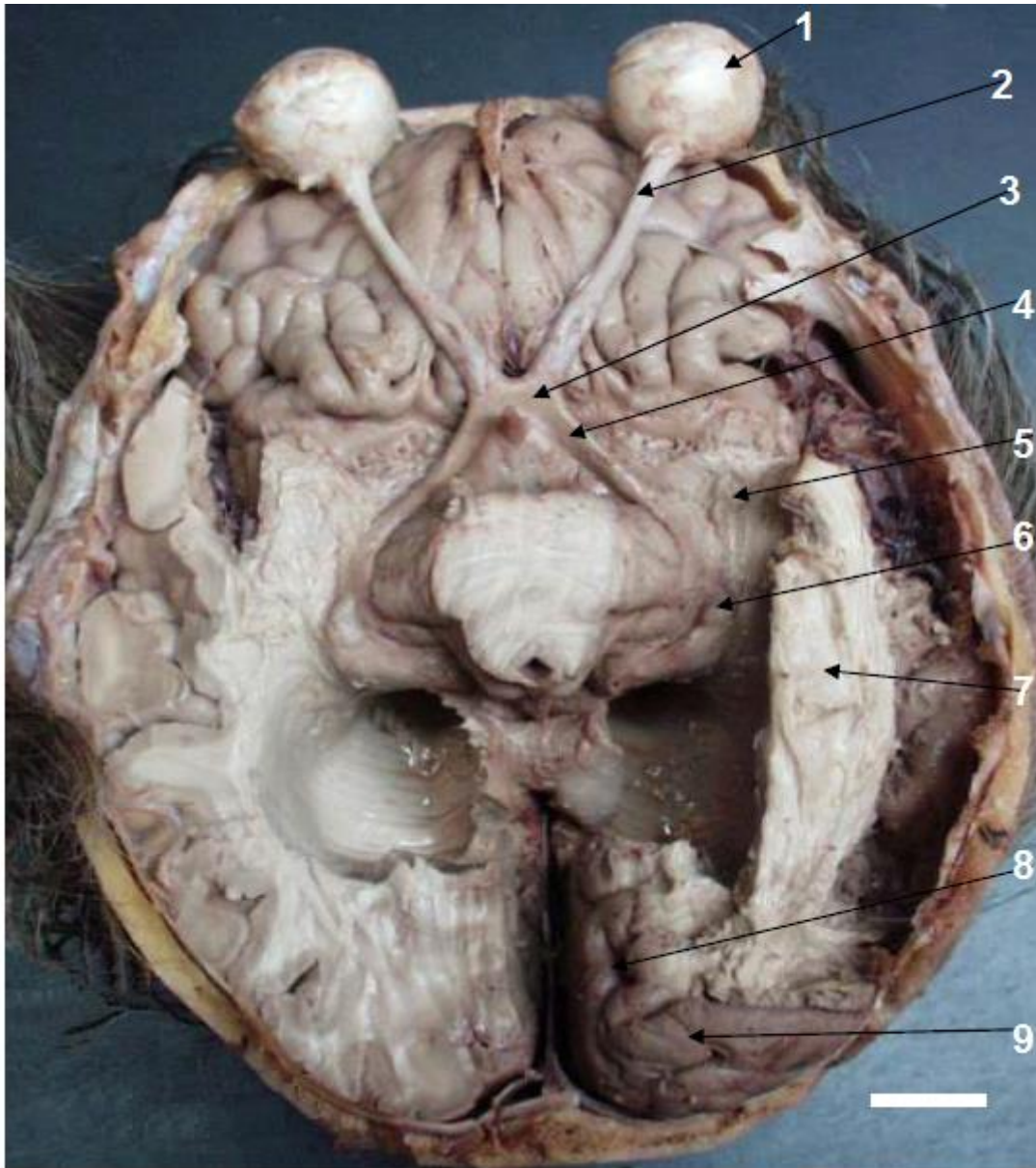
Chez tous les vertébrés, les nerfs optiques se croisent sur la face ventrale de l'encéphale en un chiasma optique. Le terme chiasma provient de la lettre grecque khi (« X ») pour illustrer cette forme en croix, en référence à l'aspect de la structure ainsi formée. La nécessité de son existence chez ces animaux aurait été supposée par Isaac Newton en 1730 selon Pettigrew (1986). Chez les Cyclostomes (lamproie et myxine), ce chiasma est incorporé à l'encéphale et n'est donc pas directement visible (Lussanet et Osse, 2012). Un double chiasma optique a été décrit d'une part chez les Hexapodes et d'autre part chez les Malacostracées. Si l'hypothèse d'homologie est confirmée, cela constituerait un état de caractère dérivé partagé témoignant de la proche parenté de ces deux groupes d'arthropodes (Lecointre et Le Guyader, 2001 ; Kenning *et al.*, 2013 ; Harzsch, 2006). Ce rapprochement avait déjà été proposé et discuté par Lankester (1904), mais rejeté par la suite. Ce double chiasma n'est en aucun cas homologue du chiasma simple présent chez les vertébrés.

Traditionnellement, chez les vertébrés, c'est l'anatomie du chiasma optique humain qui est présentée. Cette structure est visible par les techniques d'imagerie et par dissection après coupe horizontale sur la face ventrale de l'encéphale (Fig.2).

*In all vertebrate species, the optic nerves cross on the ventral face of the encephalon forming the optic chiasm. The word chiasm comes from the Greek letter khi (« X ») to illustrate this cross shape. The necessity of this structure in animals would have been suggested by Isaac Newton in 1730, according to Pettigrew (1986). Among Cyclostomes (lampreys and hagfishes), this chiasm is incorporated in the brain and cannot be seen directly (Lussanet and Osse, 2012). A double optic chiasm has been described in both Hexapodes and Malacostracans. If the hypothesis of homology is confirmed, that would be a derived and shared character-state indicating the close relationship between those two arthropod taxa (Lecointre et Le Guyader, 2001 ; Kenning *et al.*, 2013 ; Harzsch, 2006). This gathering had already been proposed and discussed by Lankester (1904), but rejected afterwards. This double chiasm is absolutely non homologous to the simple chiasm present in vertebrates.*

Traditionally, in vertebrates, the anatomy of the human optic chiasm is presented. This structure is visible by imagery technics and by dissection after horizontal section on the ventral face of the brain (Fig.2).

Figure 2. Tête humaine en coupe transversale au niveau des yeux
 [Transversal section of a human head at the level of the eyes]



Echelle : 20 mm

scale : 20 mm

Légende

- 1. globe oculaire
- 2. nerf optique
- 3. chiasma optique
- 4. tractus optique
- 5. genou de Von Willebrand
- 6. corps genouillé latéral
- 7. radiations optiques latérales gauches
- 8. scissure calcarine
- 9. cortex occipital visuel

Legend

- 1. eyeball
- 2. optic nerve
- 3. optic chiasm
- 4. optic tract
- 5. von Willebrand's knee
- 6. lateral geniculate body
- 7. left optic radiations
- 8. calcarine sulcus
- 9. occipital visual cortex

Les nerfs et tractus optiques contiennent les fibres optiques ; les premiers relient les rétines au chiasma optique, les seconds assurent les liens entre le chiasma optique et les corps genouillés latéraux. Chacun contient des fibres optiques ipsilatérales (FOIL) (reliant la rétine d'un côté à l'encéphale du même côté) et des fibres optiques controlatérales ¹ (FOCL) (reliant la rétine d'un côté à l'encéphale du côté opposé) (Fig.3).

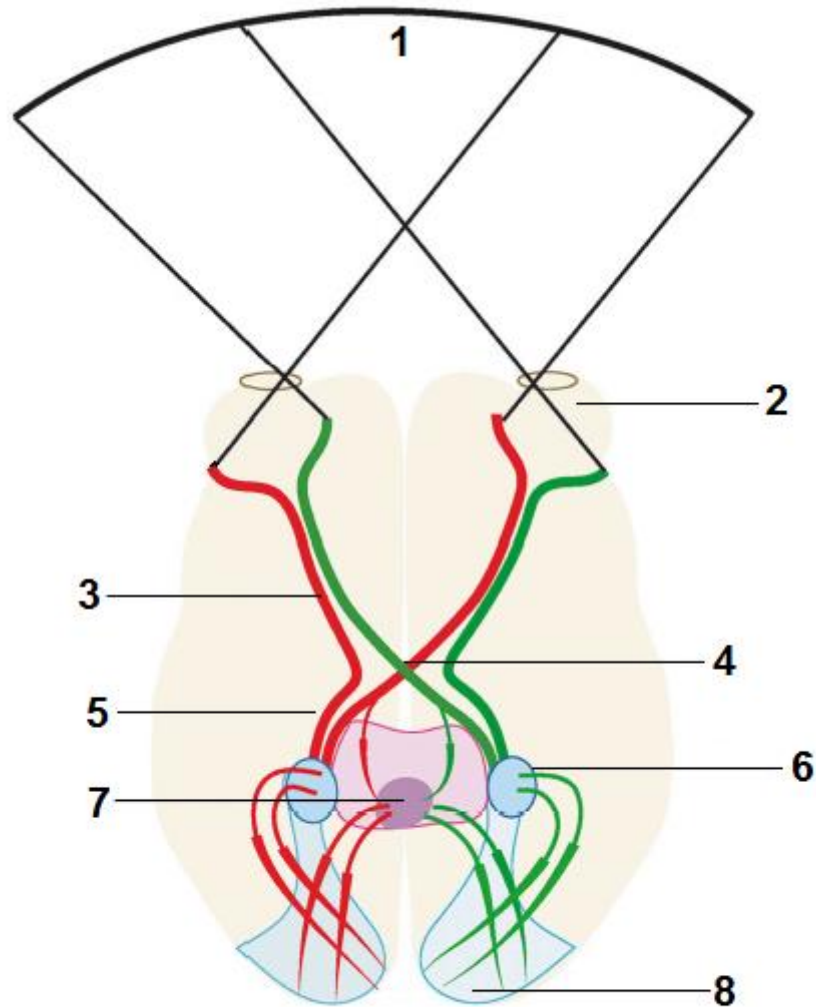
Optic fibers are contained in optic nerves and optic tracts; the first ones carry information from retinas to optic chiasm while the second ones convey these information from chiasm to lateral geniculate bodies. Each contains ipsilateral optic fibers (ILOF) (linking retina and brain of the same side of the body) and contralateral optic fibers (CLOF) (linking retina and brain of the opposite side) (Fig. 3).

Un système visuel centrifuge (SVC) comportant des projections de l'encéphale vers la rétine a été décrit dès la fin du XIX^e siècle (Ramon y Cajal, 1889; Dogiel, 1895; Wallenberg, 1898). Il a été observé chez tous les groupes de vertébrés (Repérant and Gallego, 1976; Repérant *et al.*, 1989; Uchiyama, 1989 ; Rio, 1996).

*A centrifuge visual system (CVS) composed by projections from the brain to the retina has been described at the end of the XIX^e century (Ramon y Cajal, 1889; Dogiel, 1895; Wallenberg, 1898). This system has been observed in all vertebrate groups (Repérant and Gallego, 1976; Repérant *et al.*, 1989; Uchiyama, 1989 ; Rio, 1996).*

(1) ¹ En langue française, les adjectifs contralatéral et controlatéral peuvent être utilisés.
https://www.larousse.fr/dictionnaires/francais/controlat%C3%A9ral_controlat%C3%A9rale_controlat%C3%A9raux/18931

Figure 3. Trajet des voies visuelles chez un primate (modifié d'après Larsson (2015 , fig.1)).
 [Visual pathways in a primate(modified from Larsson (2015, fig.1).]



Légende

1. champ visuel binoculaire
2. globe oculaire
3. nerf optique
4. chiasma optique
5. tractus optique
6. corps genouillé latéral
7. colliculus supérieur
8. cortex occipital visuel

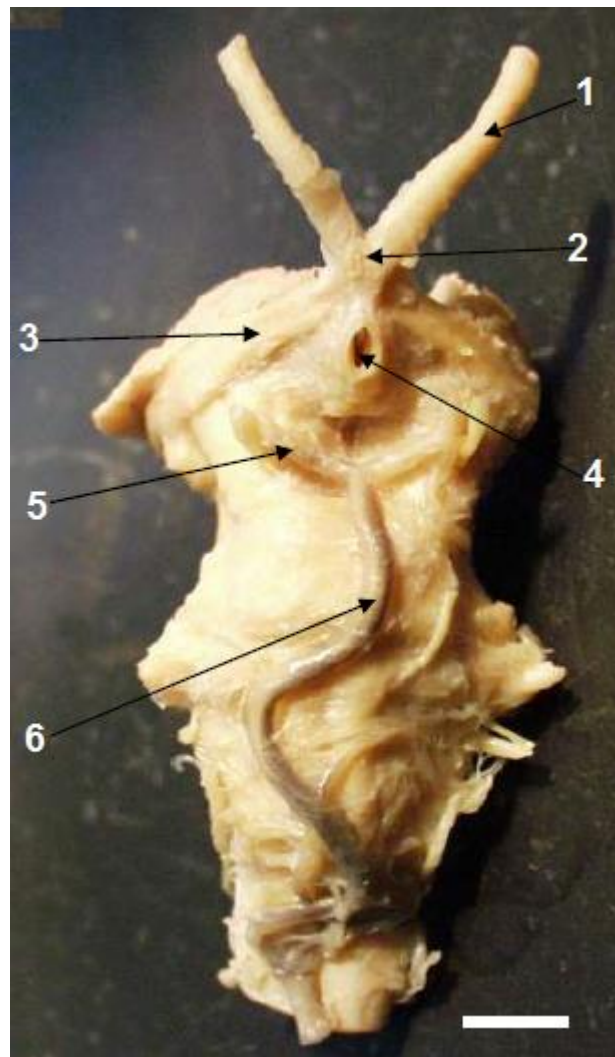
Legend

1. binocular field
2. eyeball
3. optic nerve
4. optic chiasm
5. optic tract
6. lateral geniculate body
7. superior colliculus
8. occipital visual cortex

Ainsi, dans l'encéphale humain, les fibres optiques se croisent partiellement avec des fibres ipsi- et controlatérales. La même anatomie se retrouve chez les autres mammifères, tel un chien (fig. 4).

In the human brain, optic fibers cross partially with ipsi- and contralateral fibers. The same anatomical pattern is found in all mammal species, like a dog (Fig. 4).

Figure 4. Vue ventrale de l'encéphale formolé d'un chien
[Ventral face of the brain (preserved) of a dog]



Echelle : 10 mm

scale : 10 mm

Légende

1. nerf optique
2. chiasma optique
3. tractus optique
4. tige pituitaire
5. artère cérébrale antérieure
6. artère basilaire

Legend

1. optic nerve
2. optic chiasm
3. optic tract
4. pituitary stalk
5. anterior cerebral artery
6. basilar artery

Barone et Bortolami (2004) signalent que 75% des fibres traversent le chiasma vers le côté opposé chez un chien, alors que ce nombre est de 65% chez un chat ², de 53% chez un homme, de 81% chez un cheval, de 83% chez un bœuf, 89% chez un mouton et 89% chez un porc. Il attendrait même 100% chez un cobaye.

Selon Campbell et Hayhow (1971, 1972) les données concernant les fibres optiques des monotrèmes sont très parcellaires. Mais, Ward *et al.* (1995) ont montré que les FOIL étaient rares mais présentes au sein de ce groupe.

Chez les marsupiaux, ces fibres existent avec une grande variation quant aux pourcentages de fibres entrecroisées ; cela semblerait en relation avec les différences d'habitat (Ward *et al.*, 1995).

La même disposition anatomique se retrouve chez un poulet (Figs. 5 et 6). Mais, il a été observé que les FOIL d'un embryon d'oiseau régressent avant l'éclosion (Thanos et Bonhoeffer, 1984) de sorte qu'un oiseau adulte n'en possède que fort peu (Remy et Gunturkun, 1991 ; Ward *et al.*, 1995 ; Larsson, 2015.).

Barone and Bortolami (2004) indicate that 75% of the fibers cross the chiasm towards the opposite side in a dog, while this number is 65% in a cat ², 53% in man, 81% in a horse, 83% in an ox, 89% in a sheep and 89% in a pig. It could reach 100% in a guinea pig.

In Monotremes, Campbell and Hayhow (1971, 1972) think that data are insufficient. But, Ward et al. (1995) have shown that ILOF are nevertheless rare but present in the species of this group.

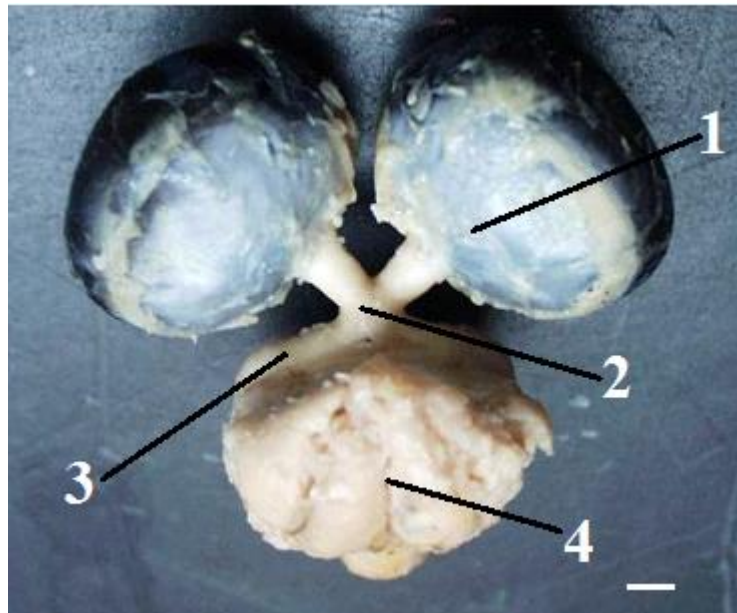
In marsupials, these fibers exist with a big variation in the number of crossing fibers, this might be related to the differences in the habitats (Ward et al., 1995).

The same anatomical organization exists as well in a chicken (Figs. 5 and 6). But, It has been observed that ILOF of a chick embryo regress before hatching (Thanos and Bonhoeffer, 1984) so that an adult bird possess only few ILOF (Remy and Gunturkun, 1991 ; Ward et al., 1995 ; Larsson, 2015.).

² Chez les chats siamois et les mammifères albinos en général, une mutation génétique du locus albinos pourrait causer jusqu'à 100% de fibres entrecroisées (Shatz, 1988 ; Käsmann-Kellner *et al.*, 2003 ; Schmitz *et al.*, 2003).

In Siamese cats and albino mammals, a genetic mutation at the albino locus may be responsible of the crossing of 100% of fibers in the optic chiasm (Shatz, 1988 ; Käsmann-Kellner *et al.*, 2003; Schmitz *et al.*, 2003).

Figure 5. Vue antérieure de l'encéphale formolé d'un poulet.
[Anterior face of the brain (preserved) of a chicken]



Echelle : 2 mm

scale : 2 mm

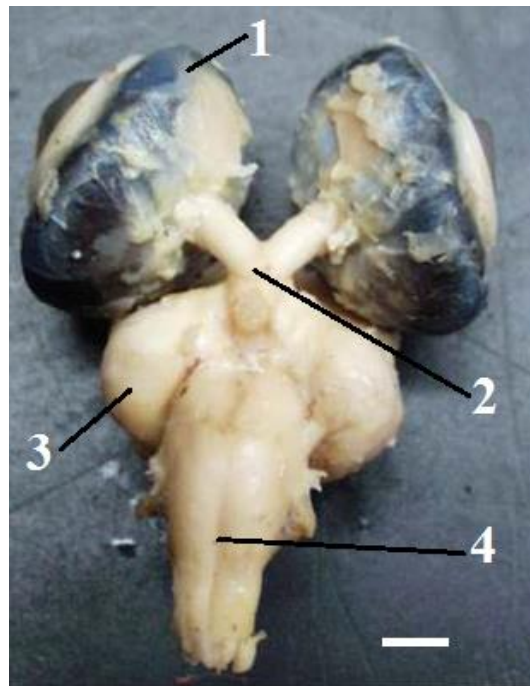
Légende

- 1. globe oculaire
- 2. chiasma optique
- 3. tractus optique
- 4. encéphale

Legend

- 1. eyeball
- 2. optic chiasm
- 3. optic tract
- 4. brain

Figure 6. Vue ventrale de l'encéphale formolé d'un poulet,
 [Ventra face of the brain(preserved) of a chicken]



Echelle : 2 mm

scale : 2 mm

Légende

1. globe oculaire
2. chiasma optique
3. lobe optique
4. tronc cérébral

Legend

1. eyeball
2. optic chiasm
3. optic lobe
4. cerebral trunk

Chez les autres sauropsides (Chéloniens, Lépidosauriens et Crocodiliens), la variabilité est importante. Une seule des espèces de tortues (*Trionyx cartilagineus*, espèce reconnue valide en tant que *Amyda cartilaginea*, Trionychidae) étudiées à ce jour ne possède pas de FOIL (Ward *et al.*, 1995 ; Larsson, 2015). Les FOIL sont généralement présentes chez les serpents et lézards avec de grandes variations (Ward *et al.*, 1995 ; Larsson, 2015) : chez le caméléon (*Chameleo chamaeleon*, Chamaeleonidae), aucune FOIL n'a été mise en évidence (Bennis *et al.*, 1994 ; Ward *et al.*, 1995 ; Larsson, 2015). Peu d'études ont été menées sur ce sujet chez des crocodiles (Ward *et al.*, 1995 ; Larsson, 2015). Mais des FOIL n'ont été décrites que chez une espèce, *Caiman sclerops*, Alligatoridae (Larsson, 2015).

Des FOIL ont été mentionnées à maintes reprises chez les amphibiens (Larsson, 2015).

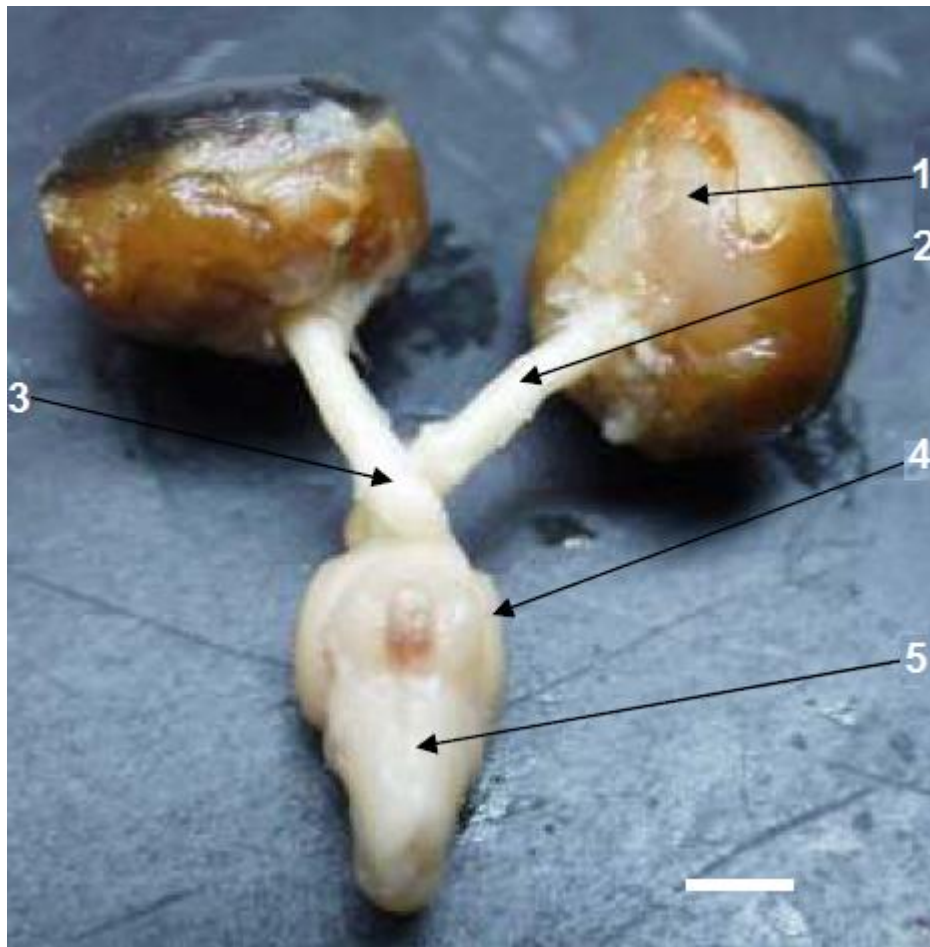
In the other sauropsids (Chelonia, Lepidosauria and Crocodilia), the variability is important. A sole species of turtles (Trionyx cartilagineus, now valid as Amyda cartilaginea, Trionychidae) has been shown to not possess ILOF (Ward et al., 1995 ; Larsson, 2015). ILOF are generally present in snakes and lizards with big variations (Ward et al., 1995 ; Larsson, 2015) : in the chameleon (Chameleo chamaeleon, Chamaeleonidae), no ILOF has been discovered (Bennis et al., 1994 ; Ward et al., 1995 ; Larsson, 2015). Few studies have been conducted on the optic pathways in crocodiles (Ward et al., 1995 ; Larsson, 2015). But ILOF have only been described in one species, Caiman sclerops , Alligatoridae (Larsson, 2015).

ILOF have been mentioned several times in amphibians (Larsson, 2015).

Chez les téléostéens (ont été disséqués ici des individus des espèces suivantes : carpe, baudroie et cabillaud), la situation est différente (Figs. 7, 8 et 9).

In teleostean fishes (individuals of the following species have examined for this work: common carp, angler, cod), the organisation is different (Figs. 7, 8 et 9).

Figure 7. Vue ventrale de l'encéphale formolé d'une carpe
[ventral face of the brain (preserved) of a common cap]



Echelle : 2 mm

scale : 2 mm

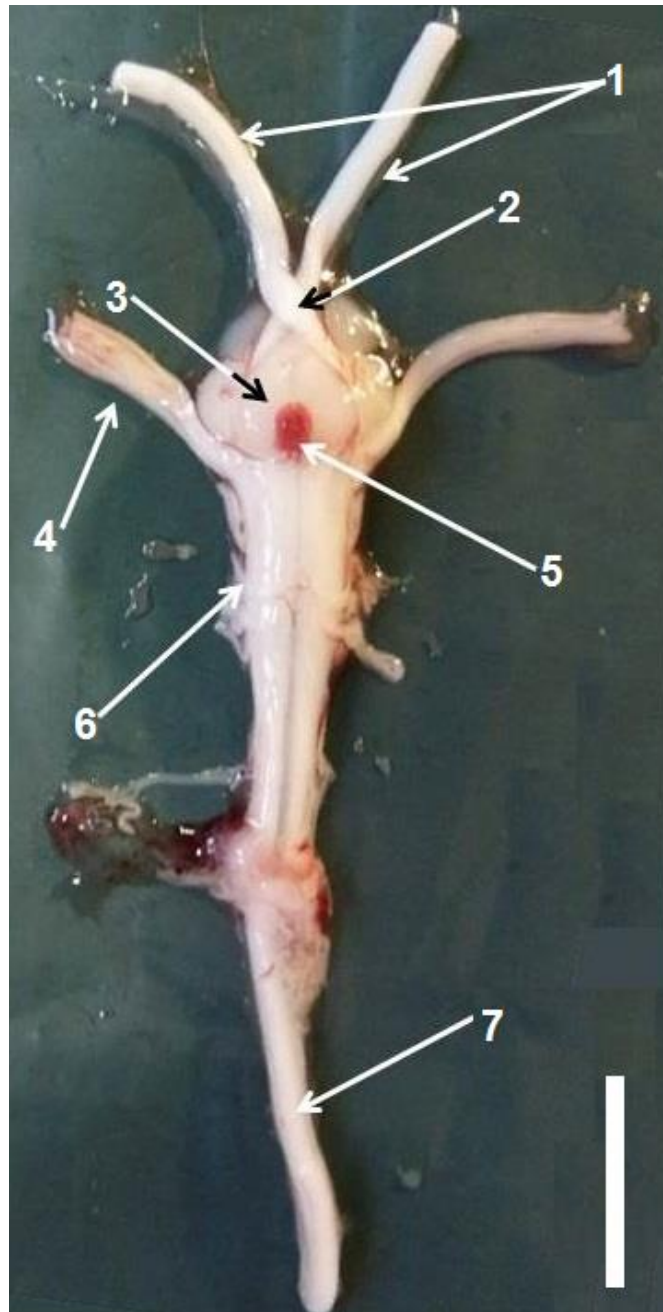
Légende

1. globe oculaire
2. nerf optique
3. chiasma optique
4. tractus optique
5. tronc cérébral

Legend

1. eyeball
2. optic nerve
3. optic chiasm
4. optic tract
5. cerebral trunk

Figure 8. Vue ventrale de l'encéphale frais d'une baudroie
[ventral face of the brain (preserved) of an angler]



Echelle : 1 cm

scale : 1 cm

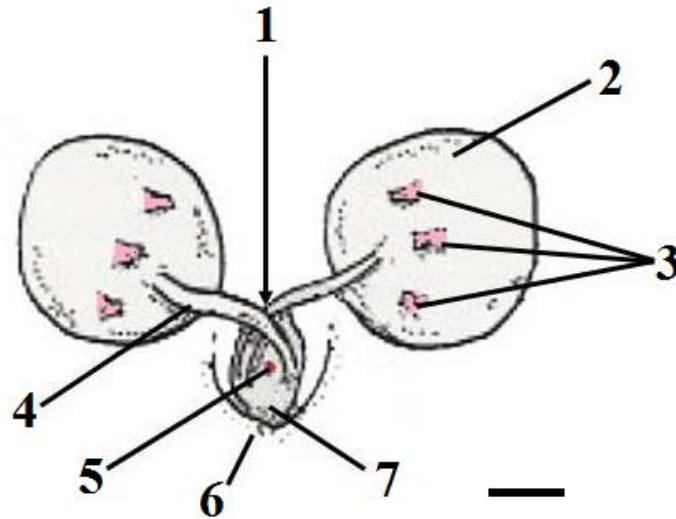
Légende

- 1. nerf optique
- 2. chiasma optique
- 3. diencéphale
- 4. nerf crânien
- 5. tige pituitaire
- 6. nerf rachidien
- 7. moelle épinière

Legend

- 1. optic nerve
- 2. optic chiasm
- 3. diencephalon
- 4. cranial nerve
- 5. pituitary stalk
- 6. spinal nerve
- 7. spinal cord

Figure 9. Chiasma optique chez un cabillaud formolé (modifié d'après Chanet (2001))
 [*Optic chiasm in a preserved cod (modified from Chanet (2001))*]



Echelle : 1 cm

scale : 1 cm

Légende

- 1. chiasma optique
- 2. globe oculaire
- 3. muscles oculaires sectionnés
- 4. nerf optique
- 5. tige pituitaire
- 6. os crâniens découpés
- 7. diencéphale

Legend

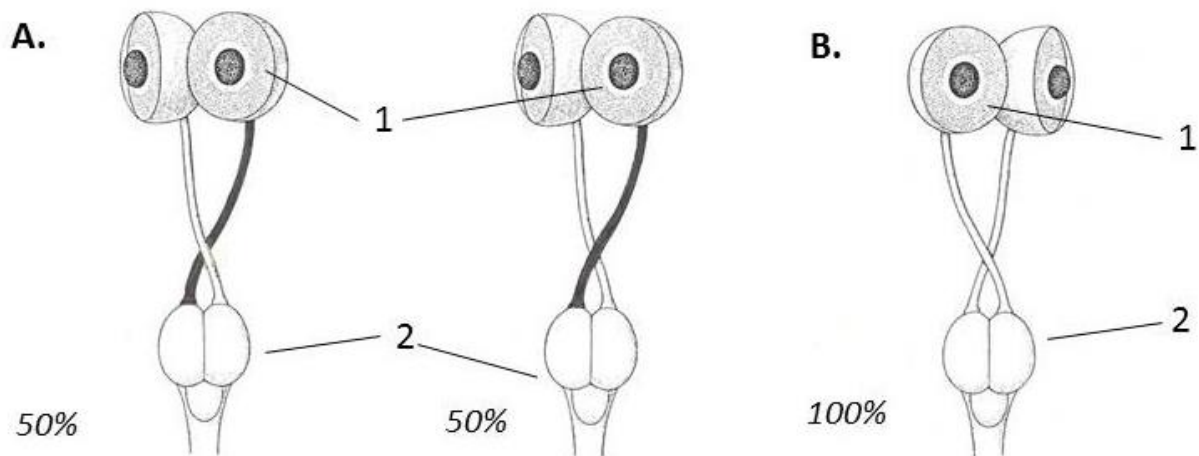
- 1. *optic chiasm*
- 2. *eyeball*
- 3. *sectioned ocular muscles*
- 4. *optic nerve*
- 5. *pituitary stalk*
- 6. *sectioned cranial bones*
- 7. *diencephalon*

Dans la vue classique, aucun chiasma optique (au sens strict³) n'a été décrit, ni observé chez les Téléostéens ; les deux nerfs optiques se croisent en se chevauchant sans que les fibres ne s'entrecroisent réellement, bien qu'une certaine variabilité existe (Grassé, 1958). Les nerfs sont dits décussés [du chiffre romain dix, écrit par un «X»]. Au sein d'une même espèce, 50% des individus ont le nerf droit qui est dorsal dans le chiasma, tandis que les 50% restant ont le nerf gauche dorsal dans le chiasma (Norman, 1934 ; Policansky, 1982 ; Chanet *et al.*, 2007). Un tel chiasma est appelé dimorphique (Fig. 10A). Les informations provenant de l'œil droit sont traitées pas l'encéphale gauche et réciproquement.

*In a classical view, no optic chiasm (in a strict definition³) has been described, nor observed in teleostean fishes; the two optic nerves cross each other without intercalation of fibers. Grassé (1958) mentions anyway a variability on the latter point. This disposition of the nerves is called decussated [from the Roman number ten, written by an «X»]. Within a same species, 50% of the individuals possess a right optic nerve in dorsal position in the chiasm while the 50% others have the left optic nerve being dorsal in the chiasm (Norman, 1934 ; Policansky, 1982 ; Chanet *et al.*, 2007). Such a chiasm is named dimorphic (Fig. 10A). Informations from the right eye are analysed by left encephalon and reciprocally.*

Figure 10. A. Chiasma optique dimorphique chez un poisson plat senestre, vue dorsale (modifié d'après Policansky (1982)). B. Chiasma optique monomorphique chez un poisson plat dextre, vue dorsale (modifié d'après Policansky (1982)). Se référer au texte.

[A. Dimorphic optic chiasm in a sinistral flatfish, dorsal view (modified from Policansky (1982)). B. Monomorphic optic chiasm in a dextral flatfish, dorsal view (modified from Policansky (1982)). See text.]



³ Le terme de chiasma sera toutefois gardé, y compris chez les Téléostéens, car il est très largement employé dans la littérature.

The term chiasm is therefore used in literature as well for teleostean fishes.

Chez certaines familles de poissons plats⁴ (ordre des Pleuronectiformes), la littérature mentionne l'existence d'un chiasma où le nerf optique de l'œil migrateur (droit ou gauche selon les espèces) est toujours dorsal dans le chiasma (Norman, 1934 ; Policansky, 1982 ; Chanet *et al.*, 2007). Un tel chiasma est appelé monomorphique (Fig. 10B).

In some flatfish⁴ families (order Pleuronctiformes), literature mentions the existence of a chiasma where the optic nerve of the migrating eye (right or left according to the species) is always dorsal in the chiasm (Norman, 1934 ; Policansky, 1982 ; Chanet et al., 2007). Such a chiasm is called monomorphic (Fig. 10B).

Ce type de disposition quant à la décussation des nerfs optiques ne permet pas l'existence de FOIL, et Larsson en 2015, même si il reconnaît l'existence de FOIL chez certains poissons, dresse le schéma d'ensemble de la structure du chiasma optique chez les vertébrés (Fig. 11).

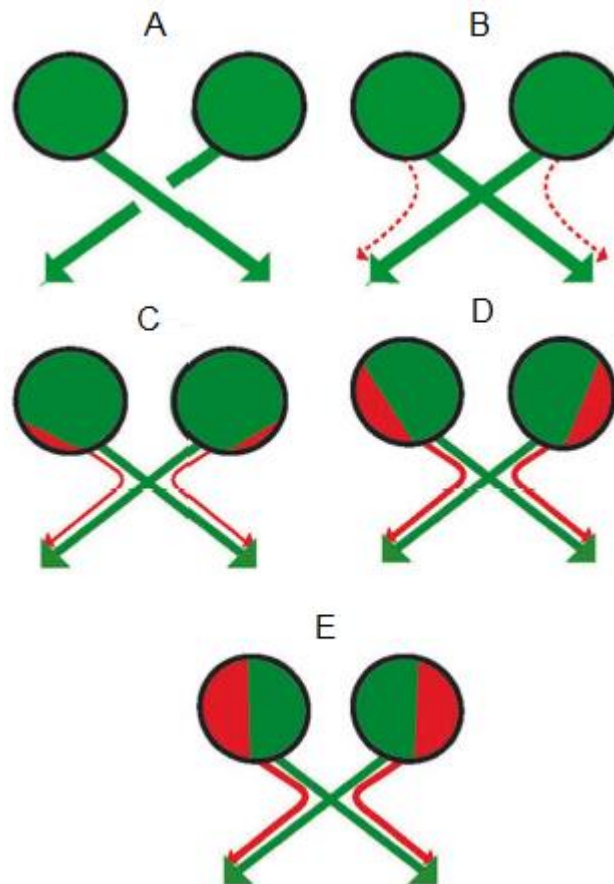
This kind of organisation of decussated optic nerves doesnot allow the existence ILOF, and Larsson (2015), even if he admits the existence of ILOF in some fish species, builds the global scheme onn the structure of the optic chiasm within vertebrates (Fig. 11).

⁴ Chez les adultes des poissons plats, ou pleuronectiformes, la tête est asymétrique avec les deux yeux présents sur une des deux faces corporelles (droite ou gauche selon les espèces). Au cours du développement, un des deux yeux, l'œil migrateur, bouge et rejoint l'autre œil sur l'autre face (<http://www.acanhoweb.fr/content/un-groupe-d-interet-durable-pour-l-equipe-les-pleuronectiformes>).

In adult flatfishes, or pleuronectiformes, the head is asymmetrical with the two eyes present on one lateral side (right or left according to the species). During the development, one of the two eyes, the migrating eye, moves and comes close to the other eye on the other side of the body (<http://www.acanhoweb.fr/en/content/group-worthy-interest-team-pleuronectiformes>).

Figure 11. Les voies visuelles chez différents vertébrés selon Larsson (2015, fig.2). **En vert** : voies contralatérales (FOCL), **en rouge** : voies ipsilatérales (FOIL). A. « poissons » (exceptés les cyclostomes), B. poulet (adulte), C. souris, D. furet, E. primate.

[Visual pathways in vertebrates according to Larsson (2015, fig.2). **In green**: contralateral projections (CLOF), **in red**: ipsilateral projections (ILOF). A. « fishes » (cyclostomes excepted), B. chicken (adult), C. mouse, D. ferret, E. primate]



Mais, dans ce schéma (Fig. 11), Larsson (2015) considère les poissons comme un groupe homogène, ce qu'ils ne sont pas (Lecointre et Le Guyader, 2001 et ⁵). De la sorte, Larsson (2015) présente l'absence de FOIL chez les poissons à la fois comme l'une de leurs caractéristiques et comme un état de caractère primitif. Cependant, un étude bibliographique montre que ces fibres sont aussi connues chez ces animaux.

But, in his scheme (Fig. 11), Larsson (2015) considers fishes as an homogenous group, that it is not the case (Lecointre and Le Guyader, 2001 and ⁵). By this way, Larsson (2015) presents the absence of ILOF in fishes both as a characteristic of them and as a primitive state of character. However, a bibliographical study shows that these fibers are present as well in these animals.

⁵ Pour plus d'information, consulter <http://www.acanthoweb.fr/>

Des FOIL ont été décrites chez les cyclostomes (Kosareva, 1980 ; Ward *et al.*, 1995 ; Larsson, 2015), les chondrichthyens (Northcutt et Wathey, 1980 ; Ward *et al.*, 1995), les sarcoptérygiens (Ward *et al.*, 1995) les actinoptérygiens les plus basaux comme les polyptères (Repérant *et al.*, 1981 ; Mogi *et al.*, 2009), les esturgeons (Repérant *et al.*, 1982), *Lepisosteus* (Northcutt et Butler 1976), *Amia* (Butler et Northcutt 1992), ainsi que les téléostéens (Ward *et al.*, 1995 ; Larson, 2011). Toutefois, Larsson (2015) mentionne que les FOIL sont moins fréquemment décrites chez les téléostéens et que leur nombre diminue chez les formes dérivées (Von Bartheld et Meyer, 1987 ; Medina *et al.*, 1993 ; Ward *et al.*, 1995, Mogi *et al.*, 2009).

Ward *et al.* (1995) et Mogi *et al.* (2009) détaillent l'anatomie du chiasma optique chez les téléostéens⁶. Ces derniers décrivent un troisième type de chiasma chez ces animaux avec certaines fibres entremêlées (Fig. 12A). De la sorte, des FOIL ont été observées chez les Téléostéens et décrites chez les ostéoglossomorphes (Butler et Saidel, 1991 ; Lázár, *et al.*, 1984), les élopomorphes (Mogi *et al.*, 2009) les clupéomorphes (Northcutt and Butler 1993 ; Mogi *et al.*, 2009), les cypriniformes [Springer et Gaffney, 1981 ; Mogi *et al.*, 2009], les characiformes (Voneida et Sligar, 1976) ; Ebbesson et Ito, 1980 ; Mogi *et al.*, 2009], les siluriformes (Rajendra Babu et Prasada-Rao, 1988), les gymnotiformes (Lázár, *et al.*, 1987), les salmonidés (Ebbesson *et al.*, 1988 ; Ward *et al.*, 1995), les argentiniformes (Mogi *et al.*, 2009) , les aulopiformes (Mogi *et al.*, 2009) et chez l'acantomorphe anabantiforme *Channa micropeltes* (Von Bartheld et Meyer, 1988).

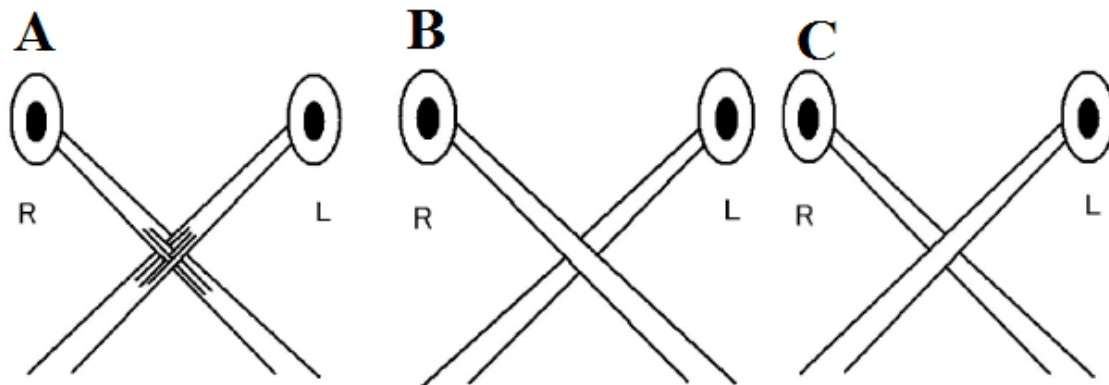
ILOF have been described in cyclostomes (Kosareva, 1980 ; Ward *et al.*, 1995 ; Larsson, 2015), chondrichthyan species (Northcutt and Wathey, 1980 ; Ward *et al.*, 1995), sarcopterygian species (Ward *et al.*, 1995), most basal actinopterygians like reeffishes (Polypteriformes) (Repérant *et al.*, 1981 ; Mogi *et al.*, 2009), sturgeons (Repérant *et al.*, 1982), *Lepisosteus* (Northcutt and Butler 1976), *Amia* (Butler and Northcutt 1992) and teleostean fishes as well (Ward *et al.*, 1995 ; Larson, 2011). Nevertheless, Larsson (2015) mentions that *ILOF* have been less described in teleosts and the number of these fibers decreases in derived forms (Von Bartheld and Meyer, 1987 ; Medina *et al.*, 1993 ; Ward *et al.*, 1995, Mogi *et al.*, 2009).

Ward *et al.* (1995) and Mogi *et al.* (2009) study in detail the anatomy of the optic chiasm in teleostean species⁶. These latter authors describe a third type of chiasm in these animals with tangled fibers (Fig. 12A). In this structure, *ILOF* have been observed in teleosts and described in osteoglossomorphs (Butler and Saidel, 1991 ; Lázár, *et al.*, 1984), in elopomorphs (Mogi *et al.*, 2009), clupeomorphs (Northcutt and Butler 1993 ; Mogi *et al.*, 2009), cypriniforms (Springer and Gaffney, 1981 ; Mogi *et al.*, 2009), characiforms (Voneida and Sligar, 1976) ; Ebbesson and Ito, 1980 ; Mogi *et al.*, 2009], siluriforms (Rajendra Babu and Prasada-Rao, 1988), les gymnotiformes (Lázár, *et al.*, 1987), salmonids (Ebbesson *et al.*, 1988 ; Ward *et al.*, 1995), argentiniforms (Mogi *et al.*, 2009) , aulopiforms (Mogi *et al.*, 2009) and in the acantomorph anabantiform *Channa micropeltes* (Von Bartheld and Meyer, 1988).

⁶ Pour plus d'informations sur la diversité et la phylogénie des téléostéens : <http://www.acanhoweb.fr/> et <https://sites.google.com/site/guilleorti/home/classification-v-2>

For further information on the diversity and the phylogeny of teleostean fishes: <http://www.acanhoweb.fr/> et <https://sites.google.com/site/guilleorti/home/classification-v-2>

Figure 12. Les différents types de chiasmas optiques chez les téléostéens, modifié d'après Mogi *et al.*, 2009 : 499, fig. 2). A. chiasma optique dont les voies nerveuses sont entremêlées. B et C chiasmas optiques aux voies nerveuses isolées. R : droite, L : gauche
[The different types of optic chiasms in teleostean fishes, modified from Mogi *et al.*, 2009 :499, fig. 2). A. Optic chiasm with intercalated bundles. B and C optic chiasms with isolated bundles. R: right, L: left]



Mogi *et al.* (2009) ne trouvent que des chiasmas dimorphiques ou monomorphiques chez la dizaine d'espèces d'Acanthomorphes étudiée. Les FOIL sont cependant également présentes mais rares chez, au moins, Pleuronectiformes (Medina *et al.*, 1993).

Ainsi, la présence de FOIL, si toutes sont homologues, semble être un état généralisé chez les vertébrés et leur réduction, voire absence, une tendance ultérieure apparue, au moins, à la fois chez les téléostéens et les oiseaux. Cela conduit Ward *et al.* (1995) à considérer que ces voies visuelles sont fonctionnellement sélectivement neutres et que la présence très hétérogène des FOIL chez les vertébrés amène à penser qu'elles ne sont le résultat que de phénomènes purement aléatoires. Parallèlement, Repérant *et al.* (2007) pensent que le système des voies visuelles centrifuges (SVC) ne forme pas une entité homogène constituée par des neurones de même origine embryologique, mais constitue plutôt un ensemble complexe issu de pas moins de huit systèmes distincts se mettant en place au sein du système nerveux central. En est-il de même pour les FOIL ? Il est logique de se poser la question. Par conséquent, à ce stade, aucune information phylogénétique ne peut être déduite de l'absence ou présence de des FOIL.

Auparavant, présentées comme l'apanages de vertébrés « supérieurs »⁷, elles sont présentes en fait chez tous et tendent à se réduire chez les téléostéens sans qu'aucune information phylogénétique claire ne puisse encore en être tirée (Fig. 13).

Mogi et al. (2009) find only dimorphic and monomorphic chiasmas in their decade of examined acantomorph species.. ILOF are therefore rare but described in, at least, Pleuronectiformes (Medina et al., 1993).

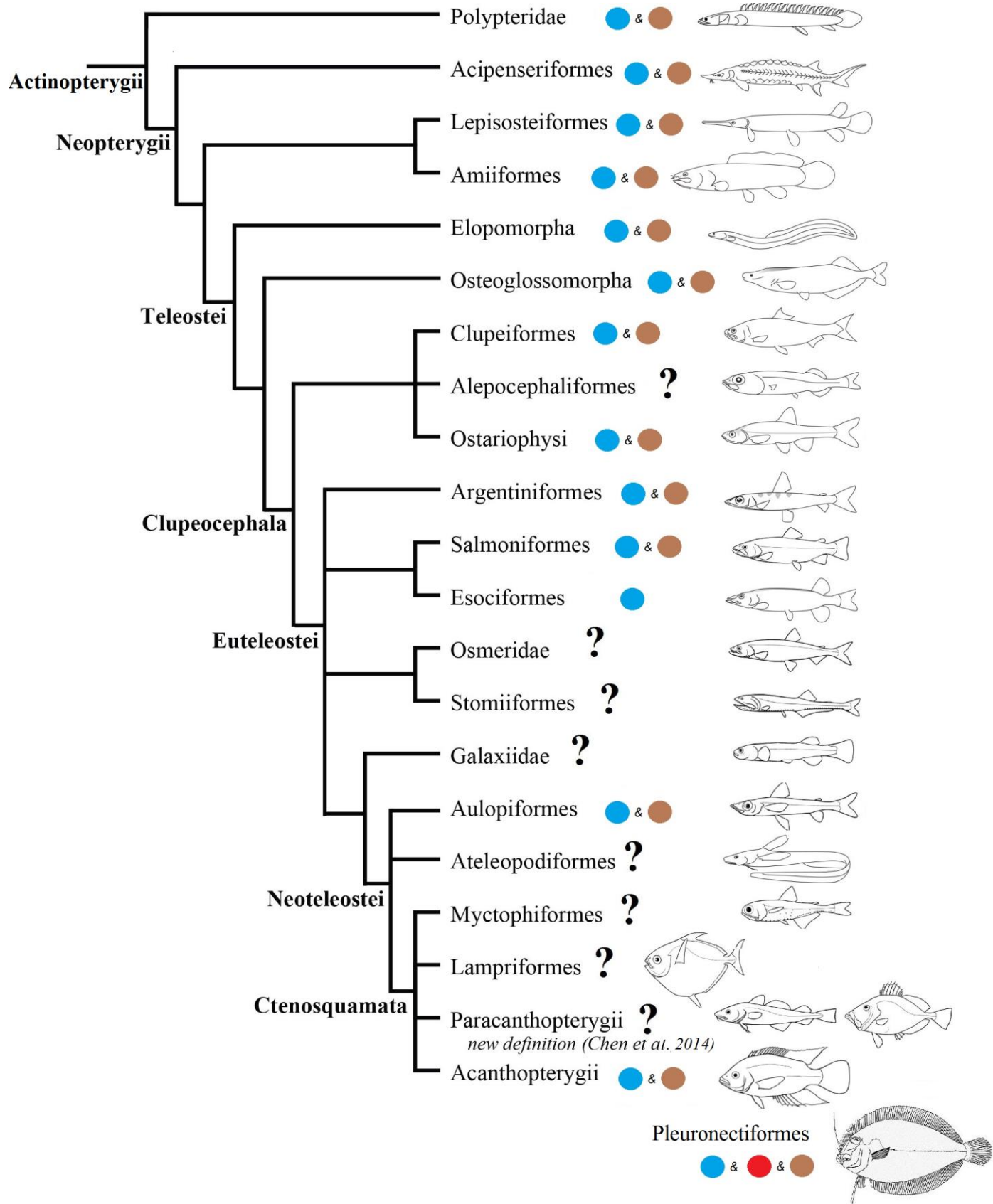
Then, the presence of ILOF, if all of them are homologous, seem to be a general state of character in vertebrates and the reduction, and maybe absence, of ILOF, is a tendency which occurred afterwards, at least, twice: in teleostean fishes and birds. This point leads Ward et al. (1995) to consider that ipsilateral visual projections are functionally neutral and are the result of purely random processes. Meanwhile, Repérant et al. (2007) think that centrifuge visual system (CVS) does not form a homogenous entity, constituted by neurons from a unique embryological origin, but rather forms a complex group of structures coming from, at least, eight distinct unities present within the central nervous system.. Is the same thing for the ILOF ? It is logical to ask the question. Consequently, at this present state of knowledge, no phylogenetic information can be deduced from the absence or presence of ILOF.

Before, the presence of those fibers was presented as an advanced character-state for "higher" vertebrates⁷, finally they are present in all vertebrate taxa and tend to reduce in teleostean fishes and no phylogenetic information can be yet deduced from it (Fig. 13).

Figure 13. Arbre de relations de parenté entre actinoptérygiens (modifié d'après Chanet *et al.* (2017), issu de la synthèse des données de Betancur-R *et al.* (2013) et Chen *et al.* (2014). Un cercle bleu ● indique la présence d'un chiasma dimorphique, la présence d'un cercle rouge ● indique la présence d'un chiasma monomorphique, la présence d'un cercle brun ● indique la présence de FOIL un point d'interrogation indique l'absence d'information, d'après les données de Ward *et al.* (1995) et Mogi *et al.* (2009). Se référer au texte. →

[Interrelationships tree of actinopterygian fishes (modified from Chanet et al. (2017), from data of Betancur-R et al. (2013) and Chen et al. (2014). Blue dot ● indicates the presence of dimorphic optic chiasm, red dot ● indicates the presence of a monomorphic optic chiasm, the presence of ILOF is indicated by a brown dot ●, a question mark indicates that there is no information, data from Ward et al. (1995) and Mogi et al. (2009). See text.] →

⁷ <http://www.acanhoweb.fr/content/fin-de-partie-pour-le-modele-poisson>
<http://www.acanhoweb.fr/en/content/endgame-fish-model>



Ainsi, par exemple, chez les Pleuronectiformes ou poissons plats, plusieurs auteurs (Parker, 1903 ; Regan, 1910 ; Wu, 1932 ; Norman, 1934 ; Hubbs, 1945 ; Policansky, 1982 ; Hensley et Ahlstrom, 1984 ; Chanet *et al.*, 2007) avaient tenté d'utiliser la présence d'un chiasma monomorphique pour considérer comme apparentées certaines familles. Mais, les conclusions de Ward *et al.* (1995) sur la complexité de cette structure amènent à reconsidérer ces travaux et à reanalyser plus finement ces caractères avant d'essayer de les utiliser pour clarifier des relations de parenté.

Au regard de cette reanalyse, les téléostéens apparaissent, une fois encore, ici en ce qui concerne les voies optiques, comme plus dérivés que les mammifères, un résultat déjà trouvé par Parenti (1987) pour les types d'os chez les Eutéleostéens, par Chanet et Meunier (2014) sur l'anatomie de la glande thyroïde ou encore par Chanet *et al.* (2017) sur l'anatomie du pancréas endocrine.

Conclusion :

Le chiasma optique est propre aux vertébrés. Sa présence sur la face ventrale de l'encéphale, et non à l'intérieur de celui-ci, semble être une synapomorphie des vertébrés gnathostomes. Tous possèdent en général des FOIL et des FOCL. Mais, les premières tendent à régresser en nombre de manière convergente au moins chez les téléostéens les plus dérivés et chez les oiseaux. Toutefois, cela a été mise en évidence que chez peu d'espèces au regard de la diversité des vertébrés. De surcroît, les hypothèses d'homologie de ces caractères doivent être confirmées et la variabilité reste grande et complexe pour cette structure au sein des groupes de vertébrés. Aucune information phylogénétique précise ne peut être tirée à l'heure actuelle de leur distribution.

For instance, in Pleuroectiformes, or flatfishes, several authors auteurs (Parker, 1903 ; Regan, 1910 ; Wu, 1932 ; Norman, 1934 ; Hubbs, 1945 ; Policansky, 1982 ; Hensley and Ahlstrom, 1984 ; Chanet et al., 2007) tried to use the presence of a monomorphic chiasm to consider as related some families. But the conclusions of Ward et al. (1995) on the complexity of this structure lead to reconsider these works and to reanalyse more accurately these characters before using them to clarify relationships.

Regarding this analysis, teleostean fishes appear one more time, and here for optic pathways, as more derived than mammals, a result already found by Parenti (1987) for bone types in Euteleosteans, by Chanet and Meunier (2014) for the anatomy of the thyroid gland and by Chanet et al. (2017) for the anatomy of the endocrine pancreas.

Conclusion :

The optic chiasm is only known in vertebrate species. Its presence on the ventral side of the brain, and not inside it, appears to be a synapomorphy of gnathostome vertebrates. All generally possess ILOF and CLOF. But, the first ones tend to regress in number convergently at least in most derived teleostean fishes and in birds. Nevertheless, this point has been shown to be present in only few species regarding the diversity of vertebrates. Moreover, the homology hypotheses between characters have to be confirmed and the variability remains high and complex for these structures within the vertebrate taxa. No detailed phylogenetic information can be brought yet on the basis of their distribution.

Remerciements : E. Betti (ONIRIS, Nantes, France), P. Chanet (Paris, France), Y. Blin et S. Lagier (Laboratoire d'Anatomie, Université de Nantes, Nantes, France), J.F. Dejouannet (UMR 7138 CNRS S et pôle dessin UMS 2700 CNRS, MNHN, Paris, France), A. Hivonnait (INSERM UMR 1087 / CNRS UMR 6291, Nantes, France), P. Jolivel (Faculté Des Sciences, Nantes, France), A. Hamel, G. Pradal et R. Robert (Faculté de Médecine, Nantes, France) et deux arbitres anonymes.

Acknowledgements: E. Betti (ONIRIS, Nantes, France), P. Chanet (Paris, France), Y. Blin et S. Lagier (Laboratoire d'Anatomie, Université de Nantes, Nantes, France), J.F. Dejouannet (UMR 7138 CNRS S and pôle dessin UMS 2700 CNRS, MNHN, Paris, France), A. Hivonnait (INSERM UMR 1087 / CNRS UMR 6291, Nantes, France), P. Jolivel (Faculté Des Sciences, Nantes, France), A. Hamel, G. Pradal and R. Robert (Faculté de Médecine, Nantes, France)) and two anonymous reviewers.

Orientations bibliographiques :

<http://www.acanhoweb.fr/>

<http://www.acanhoweb.fr/content/un-groupe-d-interet-durable-pour-l-equipe-les-pleuronectiformes>

<http://www.acanhoweb.fr/content/fin-de-partie-pour-le-modele-poisson>

<https://sites.google.com/site/guilleorti/home/classification-v-2>

BARONE R. & R. BORTOLAMI (2004). Anatomie comparée des mammifères domestiques. Tome 6 : Neurologie I (Système nerveux central), Vigot, Paris

BENNIS M., REPÉRANT J., RIO J.-P. & R. WARD (1994). An experimental re-evaluation of the primary visual system of the chameleleon, *Chamaeleo chameleleo*. *Brain Behav. Ecol.*, 43: 173-188.

BETANCUR-R R., BROUGHTON R.E., WILEY E.O., CARPENTER K., LÓPEZ J.A., LI C., HOLCROFT N.I., ARCILA D., SANCIANGCO M., JAMES C CURETON J.C., ZHANG F., BUSER T., CAMPBELL M.A., BALLESTEROS J.A., ROA-VARON A., WILLIS, BORDEN W.C., ROWLEY T., RENEAU P.C., HOUGH D.J., LU G., GRANDE T., ARRATIA G. & G. ORTÍ (2013). The Tree of Life and a new classification of bony fishes. *PLOS Currents Tree of Life*. 2013 Apr 18 [last modified: 2013 Apr 23]. Edition 1.

BUTLER A.B. & W.M. SAIDEL (1991). Retinal projections in the freshwater butterfly fish, *Pantodon buchholzi* (Osteoglossidae). I. Cytoarchitectonic analysis and primary visual pathways. *Brain Behav. Ecol.*, 38: 127-153.

BUTLER A.B. & R.G. NORTHCUTT (1992). Retinal projections in the bowfin, *Amia calva*: cytoarchitectonic and experimental analysis. *Brain Behav. Ecol.*, 39: 169-194.

CAMPBELL C.B.G. & W.R. HAYHOW (1971). Primary optic pathways in the echidna, *Tachyglossus aculeatus*. *J. Comp. Neurol.*, 143 : 119-136.

CAMPBELL C.B.G. & W.R. HAYHOW (1972). Primary optic pathways in the duckbill platypus, *Ornithorhynchus anatinus*. *J. Comp. Neurol.*, 145: 195-208.

- CHANET B. (2001). Mise en évidence du chiasma optique sur une tête de poisson. *Biologie Géologie*, 2001(4): 701-704.
- CHANET B., DESOUTTER-MENIGER M. & C. GUINTARD (2007). Imagerie médicale et plastination au service de la compréhension de la phylogénie des poissons plats (Pleuronectiformes). *Cybium*, 31(2), suppl.: 107-113.
- CHANET B., CHEN W.-J., SCHNELL N. & C. GUINTARD (2017). The anatomy of the endocrine pancreas among teleosts: phylogenetic implications. *Poster, Asian Society of Ichthyologists (ASI 2017)*, Ho-Chi-Minh-Ville, Vietnam, 22-24 August 2017.
- CHEN W.-J., SANTINI F., CARNEVALE G., CHEN J.C., LIU S.-H., LAVOUÉ S. & R.L.MAYDEN (2014). New insights on early evolution of spiny-rayed fishes (Teleostei: Acanthomorpha). *Frontiers in Marine Science*, 1(53):1-17.
- DOGIEL A.S. (1895). Die Retina der Voegel. *Archiv fur mikroskopische Anatomie*, 44: 622-646.
- EBBESSON S.O.E. & H. ITO (1980). Bilateral retinal projections in the black piranha (*Serrasalmus niger*), *Cell Tiss. Res.*, 206: 243-250.
- EBBESSON S.O.E., BAZER, G.T., REYNOLDS, J.B. & P. BAILEY (1988). Retinal projections in sockeye salmon smolts (*Onchorhynchus nerka*), *Cell Tiss. Res.*, 252: 215-218.
- GRASSE P.-P. (1958). *Traité de zoologie: anatomie, systématique, biologie*. Tome XIII, Agnathes et poissons. Fascicule 2 : anatomie, éthologie, systématique. Chez Masson, Paris.
- HARZSCH S. (2006). Neurophylogeny: Architecture of the nervous system and a fresh view on arthropod phylogeny. *Integrative and Comparative Biology*, 46(2): 162–194.
- HENSLEY D.A. & E.H. AHLSTROM (1984). Pleuronectiforms: Relationships. In: *Ontogeny and Systematics of Fishes* (Moser H.G., Richards W.J., Kendall A. W., Fahay M.P., Richardson S.L. & D.M. Cohen, eds). *Am. Soc. Ichthyol. Herpetol., Spec. Publ.*, 1: 670-687.
- HUBBS C.L.(1945) Phylogenetic position of the Citharidae, a family of flatfishes. *Misc. Pub. Mus. Zool. Univ. Mich.*, 63: 1-38.
- KÄSMANN-KELLNER B., SCHÄFER T., KRICK C.M., RUPRECHT K.W., REITH W. & B.L. SCHMITZ (2003). Anatomical differences in optic nerve, chiasma and tractus opticus in human albinism as demonstrated by standardised clinical and MRI evaluation. *Klin Monbl Augenheilkd.*, 220(5): 334-44.
- KENNING M., C., MULLERA C., WIRKNER B. & S. HARZSCH (2013). The Malacostraca (Crustacea) from a neurophylogenetic perspective: New insights from brain architecture in *Nebalia herbstii* Leach, 1814 (Leptostraca, Phyllocarida). *Zoologischer Anzeiger* 252: 319-336.
- KOSAREVA A.A. (1980). Retinal projections in lamprey (*Lampetra fluviatilis*). *J Hirnforsch.*, 21(3): 243-56.
- LANKESTER E.R. (1904). The structure and classification of the Arthropoda. *Quarterly Journal of Microscopical Science*, 47: 523-582.

- LARSSON M.L. (2011). Binocular vision and ipsilateralretinal projections in relation to eye and forelimb coordination. *Brain Behav.Evol.* 77: 219-230.
- LARSSON M.L (2015). Binocular vision, the optic chiasm, and their associations with vertebrate motor behavior. *Front. Ecol. Evol.* 3, 89: 1-12.
- LÁZÁR G., LIBOUBAN S. & T. SZABO (1984). The mormyrid mesencephalon. III. Retinal projections in a weakly electric fish, *Gnathosemus petersii*, *J. Comp. Neurol.*, 230: 1-12.
- LÁZÁR G., TÓTH P. & T. SZABO (1987). Retinal projections in gymnotid fishes, *J. Hirnforsch.*, 28: 13-26.
- LECOINTRE G. & H. LE GUYADER (2001). *Classification phylogénétique du vivant*. 2ème édition, Belin, Paris.
- LUSSANET M.H.E. (de) & J.W.M. OSSE (2012). An ancestral axial twist explains the contralateral forebrain and the optic chiasm in Vertebrates. *Animal Biology* 62(2):193-216.
- MEDINA M., REPÉRANT J., WARD R., RIO J.-P. & M. LEMIRE (1993). The primary visual system of flatfish: an evolutionary perspective, *Anat. Embryol.*, 187: 167-191.
- MOGI K., MISAWA K., UTSUNOMIYA K., KAWADA Y., YAMAZAKI T., TAKEUCHI S. & R. TOYOIZUMI (2009). Optic chiasm in the species of order Clupeiformes, family Clupeidae: Optic chiasm of *Spratelloides gracilis* shows an opposite laterality to that of *Etrumeus teres*, *Laterality*, 14(5): 495-514.
- NEWTON, I (1730). *Opticks* (1730); On a Treatise of the Reflections, Refractions, Inflections and Colours of Light. William Innys at the West-End of St. Paul's., London.
- NORMAN J.R. (1934). A Systematic Monograph of the Flatfishes (Heterosomata). Vol. 1: Psettodidae, Bothidae, Pleuronectidae. British Museum (Natural History), London.
- NORTHCUTT R.G. & A.B. BUTLER (1976). Retinofugal pathways in the longnose gar *Lepisosteus osseus* L. *J. Comp. Neurol.*, 186: 1-16.
- NORTHCUTT R.G. & J.C. WATHEY (1980) Guitarfish possess ipsilateral as well as contralateral projections, *Neurosci. Lett.*, 20: 237-242.
- NORTHCUTT R.G. & A.B. BUTLER (1993). The diencephalon of the Pacific herring, *Clupea harengus*: retinofugal projections to the diencephalon and optic tectum, *J. Comp. Neurol.*, 328: 547-561.
- PARENTI L.R. (1986). The phylogenetic significance of bone types in euteleost fishes. *Zool. J. Linn. Soc.* 87: 37-51.
- PARKER G. H., (1903). The optic chiasma in teleosts and its bearing on the asymmetry of the Heterosomata (flatfishes). *Bull. Mus. Comp. Zool.*, XI(5): 221-242.
- PETTIGREW J.D. (1986). The evolution of binocular vision. In *Visual Neuroscience* (J.D. Pettigrew, K.J. Sanderson & W.R. Levick, eds) pp. 208-222, Cambridge University Press, London.
- POLICANSKY D. (1982). The Asymmetry of Flounders. *Sci. Am.*, 246(5): 96-102.

- RAJENDRA BABU, P. & P.D. PRASADA-RAO (1988). Retinal projections in the catfish *Mystus vittatus* (Bloch), as revealed by tracer studies with horseradish peroxidase, *Cell Tiss. Res.*, 253: 360-374.
- RAMON Y CAJAL, S. (1889). Manual de Histología normal y Técnica micrográfica, Librería de Pascual Aguilar (ed.), Valencia.
- REGAN C.T. (1910). The origin and evolution of the Teleostean fishes of the order Heterosomata. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, VI(8): 484-496.
- REMY M. & O. GUNTURKUN (1991). Retinal afferents to the tectum opticum and the nucleus opticus principalis thalami in the pigeon, *The Journal of Comparative Neurology*, 305(1): 57-70.
- REPÉRANT J. & A. GALLEGRO (1976). Fibres centrifuges dans la rétine humaine. *Archives d'Anatomie Microscopique et de morphologie Expérimentale*. 65 : 103-120.
- REPÉRANT J., RIO J.-P., MICELI D., AMOUZOU M. & J. PEYRICHOUX (1981). The retinofugal pathways in the primitive African bony fish *Polypterus senegalus* (Cuvier, 1829), *Brain Res.*, 217: 225-243.
- REPÉRANT J., VESSELKIN N.P., ERMAKOVA T.V., RUSTAMOV E.K., RIO J.-P., PALATNIKOV G.K., PEYRICHOUX J. & R.V. KASSIMOV (1982). The retinofugal pathways in a primitive actinopterygian, the chondrosteian *Acipenser giuldenstddti*. An experimental study using degeneration, radiography and HRP methods, *Brain Res.*, 251: 1-23.
- REPÉRANT J., MICELI D., N.P. VESSELKIN & S. MOLOTCHNIKOTTL (1989). The centrifugal visual system of vertebrates : a century-old search reviewed. *International Review of Cytology*, 118: 115-171.
- REPÉRANT J., MÉDINA M., WARD R., MICELI D., KENIGFEST N.B., RIO J.-P. & N.P. VESSELKIND (2007). The evolution of the centrifugal visual system of vertebrates. A cladistic analysis and new hypotheses. *Brain Research Review*, 53: 161-197.
- RIO, J.-P. (1996). Organisation Anatomico-fonctionnelle et Evolution du Système Visuel Centrifuge des Vertébrés. Thèse de Doctorat du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- SALAUD, C. (2005). Anatomie comparée du « chiasma optique » chez les Vertébrés. Mémoire de Master 1, Université de Nantes, 40 pp.
<http://studylibfr.com/doc/1144899/anatomie-compar%C3%A9e-du-%C2%AB-chiasma-optique-%C2%BB-chez-les-vert%C3%A9br%C3%A9s>
- SCHMITZ B, SCHAEFER T, KRICK CM, REITH W, BACKENS M & B. KÄSMANN-KELLNER (2003). Configuration of the optic chiasm in humans with albinism as revealed by magnetic resonance imaging. *Invest. Ophthalmol. Vis Sci.*, 44(1): 16-21.
- SHATZ C.J. (1988). Visual System, Siamese Cats. In: *Sensory System I. Readings from the Encyclopedia of Neuroscience*. Birkhäuser, Boston, MA
- SPRINGER A.D. & G.E. GAFFNEY (1981). Retinal projections in the goldfish: a study using cobaltous lysine, *J. Comp. Neurol.*, 203: 401-415.

THANOS S. & F. BONHOEFFER (1984). Development of the transient ipsilateral retinotectal projection in the chick embryo: A numerical fluorescence microscopic analysis. *J. Comp. Neurol.*, 224: 407-414.

UCHIYAMA H. (1989). Centrifugal pathways to the retina: influence of the optic tectum, *Visual Neuroscience*, 3: 183-206.

VEILHAN X. (2012). Alice. Sculpture en bronze, polyurethane peint.

VON BARTHELD C.S. & D.L. MEYER (1987). Comparative neurology of the optic tectum in ray-finned fishes: patterns of lamination formed by retinotectal projections, *Brain Res.*, 420: 277-288.

VON BARTHELD C.S. & D.L. MEYER (1988). Retinofugal and retinopetal projections in the teleost *Channa micropeltes* (Channiformes), *Cell Tiss. Res.*, 251: 651-663.

VONEIDA T.J. & C.M. SLIGAR (1976). A comparative neuroanatomic study of retinal projections in two fishes: *Astyanax hubbsi* (the blind cave fish) and *Astyanax rnexicanus*, *J. Comp. Neurol.*, 165: 89-106.

WALLENBERG A. (1898). Das mediale Opticusbündel der Taube. *Neurol. Zbl.*, 17: 532-537.

WARD R., REPÉRANT J., HERGUETA S., MICELI D. & M. LEMIRE (1995). Ipsilateral visual projections in non-eutherian species: random variation in the central nervous system? *Brain Research Reviews*, 20: 155-170.

WU H.-W. (1932). Contribution à l'étude morphologique, biologique et systématique des poissons hétérosomes (Pisces Heterosomata) de la Chine. [Thèses présentées à la faculté des Sciences de l'Université de Paris.] *Chin. Heterosomata*, 1-178.

To cite this article : Chanet et al. (2018). The anatomical diversity of the optic chiasm in vertebrates. *Cahiers d'Anatomie Comparée*, 2018(10): 1-26, C@C Tous droits réservés.

Pour citer cet article : Chanet et al. (2018). La diversité anatomique du chiasma optique chez les vertébrés. *Cahiers d'Anatomie Comparée*, 2018(10): 1-26, C@C All rights reserved.