Fisiología de la retina III Mensaje visual en la segunda sinapsis: las células ganglionares

César Urtubia Vicario
Profesor de Fisiología Ocular y Neurofisiología de la Visión
Departament d´Óptica i Optometria (EUOOT)
GBMI Grup de Biotecnologia Molecular e Industrial

El propósito fundamental de la segunda sinapsis de la vía visual, es procesar los aspectos temporales de las señales eléctricas, lo que llevan a cabo las células ganglionares. El sistema visual responde a cambios rápidos y lentos de la energía luminosa en función del tiempo, interpretando casi instantáneamente, la información de ese medio exterior variable. Esta sensibilidad temporal y espacial del sistema visual, está organizada precisamente por interacciones excitadoras e inhibidoras entre los elementos nerviosos del sistema visual aferente. Las células ganglionares reciben el flujo de información a través de las bipolares y amacrinas. Estas células, sin ninguna estimulación, están disparando continuamente potenciales de acción que se propagan a lo largo de sus axones. Su amplitud es constante independientemente de la intensidad del estímulo, y la diferente frecuencia de disparo de los potenciales de acción será la respuesta a una inhibición (más lentitud) o a una excitación (mayor frecuencia).

Resolución temporal en el sistema visual

El propósito fundamental de la segunda sinapsis de la vía visual, es procesar los aspectos temporales de las señales eléctricas, lo que llevan a cabo las células ganglionares. (Victor, 1999). El sistema visual de los vertebrados ha evolucionado de tal forma, que permite la interpretación práctica del entorno físico exterior, a través de un contacto indirecto, como son las sensaciones provocadas a partir de la energía luminosa. El sistema visual se ha adaptado a la iluminación disponible, con niveles muy altos o muy bajos de luminancia. Además, responde a cambios rápidos y lentos de la energía luminosa en función del tiempo, interpretando casi instantáneamente, la información de ese medio exterior variable. La mayor parte de una determinada escena visual son pequeñas porciones elegidas de una variedad potencialmente infinita de imágenes tomadas de nuestro medio circundante y que se proyectan en la retina. El sistema visual las muestrea de forma periódica, almacena, borra y diferencia matices, con lo que se perciben escenas relativamente estables. Fisiológicamente, procesa esta información, condensando o descartando aspectos redundantes o irrelevantes, a la vez que amplifica y retiene información esencial. Lo que tiene significado para el proceso visual es la presencia de «algo diferente», es decir un cambio en una imagen. Por ejemplo los contrastes de luz o de cromaticidad, y los cambios en su situación (lugar del espacio) o en su magnitud (intensidad). Asimismo, el sistema visual recalca los límites, y detecta los cambios temporales en sus posiciones. Actúa a la vez como un *diferenciador*, separando aspectos dispares de imágenes, y como un *integrador*, agrupando sensaciones similares. El sistema visual funciona comparando y extrapolando, para llenar los vacíos aparentes en el contenido visual. Esta sensibilidad temporal y

Correspondencia
urtubia@oo.upc.es

espacial del sistema visual, está organizada precisamente por interacciones excitadoras e inhibidoras entre los elementos nerviosos del sistema visual aferente.

Células ganglionares

Las células ganglionares reciben el flujo de información a través de las bipolares y amacrinas. Estas células, sin ninguna estimulación, están disparando continuamente potenciales de acción que se propagan a lo largo de sus axones. Su amplitud es constante independientemente de la intensidad del estímulo, y la diferente frecuencia de disparo de los potenciales de acción será la respuesta a una inhibición (más lentitud) o a una excitación (mayor frecuencia). Las células amacrinas modulan la respuesta directamente al actuar sobre las ganglionares o interaccionando entre sí. Esta acción, junto con la que las células horizontales ejercían sobre las bipolares contribuye a la organización de los campos receptores en las células ganglionares y a las propiedades que éstos manifiestan.

Morfológicamente, las células ganglionares se dividen a grandes rasgos en *ganglionares difusas o polisinápticas* y *ganglionares enanas o monosinápticas*. A su vez, las ganglionares difusas se subdivididen en dos grupos: aquéllas cuyas dendritas se extienden de forma difusa, a través de la capa plexiforme interna y las que las presentan estratificadas en uno o más subestratos de dicha capa (figs. 1 [1 a 5]).

Ganglionar enana. Los primates la presentan en la región parafoveal de su retina. Su cuerpo neuronal y expansiones dendríticas son muy reducidas, y sinapta exclusivamente con el terminal axónico de una única célula bipolar. Presenta dos variedades: una de ellas, tiene sus dendritas ramificadas en la sublámina *a*, o porción externa de la plexiforme interna; la otra, presenta su árbol dendrítico ramificado en la sublámina *b*, o porción interna (fig. 2). Por tanto, las dos variedades de bipolar de cono (invaginante y plana) transmiten sus señales a dos ganglionares enanas, que a su vez según su contacto con la bipolar serán: *On* para la que contacta con la bipolar *On* en la sublámina *b y Off* para la que lo hace en la sublámina a con la bipolar *Off* (Kolb y Nelson, 1984).

Campos receptores de las células ganglionares de la retina

Cada célula ganglionar reacciona a la iluminación de una porción limitada de la retina.

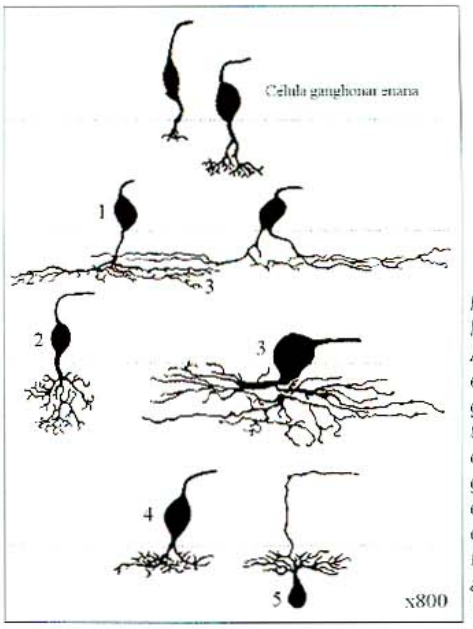


Fig. 1. Tipos de células ganglionares. Arriba: ganglionares enanas. 1 a 5 ganglionares polisinápticas. La número 3 corresponde a la ganglionar "parasol" de Poliak o "gigante" de Ramón y Cajal (de Hogan-Alvarado, adaptadopor Dantas, 1985).

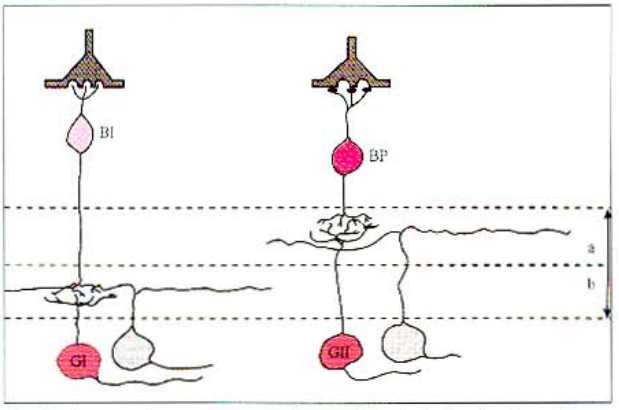
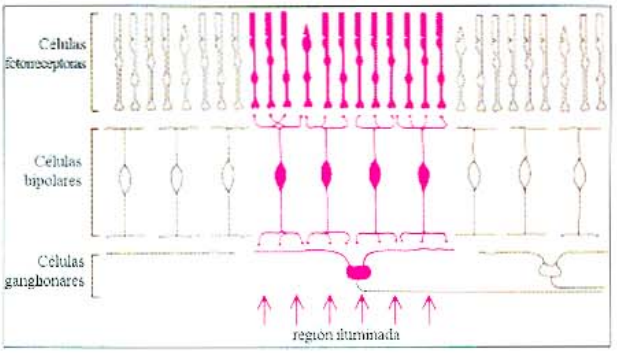


Fig. 2. Las ganglionares enanas (monosinápticas) "on" o invaginante (izda) y "off" o plana (dcha), efectúan las sinapsis con las bipolares enanas en dos respectivos subestratos de la plexiforme interna (de Gallego en Tresguerres, 1992).

Fig. 3. a) Iluminación del "centro" (campo anatómico) de una célula ganglionar. Los fotorreceptores están próximos a la célula.



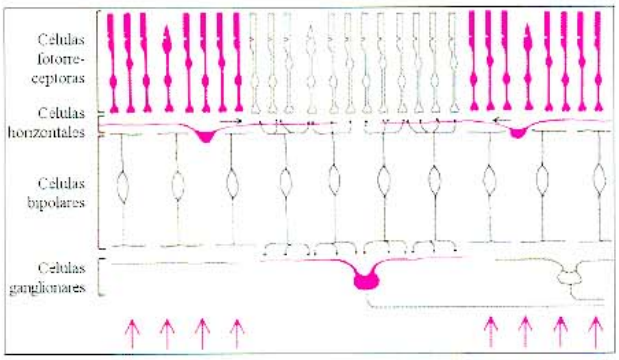


Fig. 3. b) Iluminación anular (periférica) de esa misma ganglionar. Los fotorreceptores alejados de la célula provocan una respuesta antagonista gracias a la mediación de las células horizontales que producen un efecto inhibidor (de Masland, 1987).

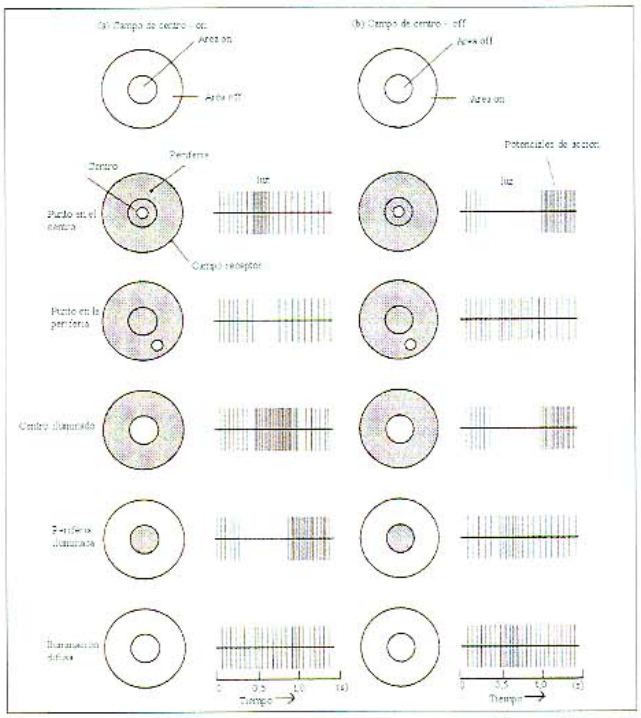
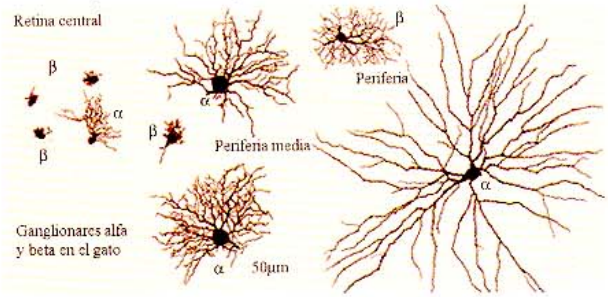


Fig 4. Izda. Diversas respuestas a la iluminación de una célula ganglionar de centro "On". Dcha. Idem para una célula de centro "Off" (de Urtubia, 1999, adaptado de Kuffler, 1953).

Fig. 5 Tipos de células ganglionares en la retina del gato (de Kolb, Fernández y Nelson, 2006)



En 1952 Stephen Kuffler registró la actividad de células ganglionares aisladas en la retina de gato. Comprobó cómo incluso en la oscuridad estas células transmitían continuamente impulsos nerviosos de poca intensidad y que la luz modulaba esta actividad espontánea.

El campo receptor de una célula ganglionar de la retina, es la zona de la retina cuya estimulación puede modular la frecuencia de descargas de dicha célula. Podría compararse el potencial graduado local (potencial lento) a la amplitud modulada (AM) en fotorreceptores y bipolares, mientras que en las ganglionares los potenciales de acción son similares a la modulación digital o frecuencia modulada (FM) que son despolarizaciones equipotenciales (igual amplitud). El número de despolarizaciones en unidad de tiempo refleja la intensidad del estímulo, como en los nervios periféricos. Incluso sin estimulación, transmiten impulsos continuos a ritmos que oscilan según el tipo de ganglionar, entre los 5 y los 40 m/s. Las señales excitadoras incrementan el número de impulsos, mientras que las inhibidoras lo disminuyen.

Kuffler observó que el campo receptor de las células ganglionares era de tipo circular y que su tamaño era diferente según la zona de la retina estimulada. La gran diferencia entre la proporción de fotorreceptores y células ganglionares indica el notable grado de convergencia que opera en la retina. La fóvea, que carece de bastones, contiene alrededor de 4.000 a 5.000 conos/mm^2 y el mismo número de ganglionares. En la fóvea, el campo receptor es angosto, dado que su factor de convergencia es muy bajo, correspondiéndose la unidad de línea independiente a un cono con un campo receptor de célula ganglionar (un espacio de 2 micrómetros de ancho que sería el diámetro de un cono foveal, corresponde al ángulo de unos pocos minutos de arco. Como los conos en esta región tienen este diámetro, la fóvea será por tanto la zona con máxima capacidad discriminativa y la parte de un objeto que se aprecia con mayor nitidez es la que incide sobre ella. Supondrá una elevada agudeza visual. De hecho la máxima agudeza que existe en la retina corresponde a la foveola cuyos conos tienen un diámetro de 1,5 micrómetros, y allí será donde los campos receptores tengan el menor tamaño de toda la retina. En esencia, una unidad funcional formada por un cono, una célula bipolar y una célula ganglionar, forman un sistema de línea privada que se proyecta a través del nervio óptico hasta el CGL y de allí a la corteza visual

En la retina extrafoveal o periférica, son más amplios, ya que el grado de convergencia

aumenta a medida que nos alejamos de la fóvea, y corresponden a un mayor número de fotorreceptores que convergen en una sola célula bipolar (a su vez muchas bipolares lo hacen sobre una ganglionar). Esta convergencia también será de tipo mixto, es decir, de varios bastones y conos en sendas bipolares y varias de éstas en una ganglionar. En el grado máximo hasta más de 50 bastones convergen en una célula bipolar y unos 600 pueden hacerlo a través de las interneuronas en una única célula ganglionar. El campo receptor de una ganglionar de la retina periférica puede tener hasta 1mm o algo más de diámetro, lo que corresponde a un arco de entre 3 y 5º del campo visual. En la retina un grado de arco corresponde aproximadamente a 0,25 mm. En esta región se tendrá por tanto una agudeza visual baja y la detección será más grosera (se percibirán sólo objetos más grandes con resolución más imperfecta).

Clasificación de las ganglionares según su campo receptor

El campo anatómico de una célula ganglionar, viene determinado por la superficie que cubren sus ramificaciones dendríticas. También es mucho menor que su campo receptor, y coincide con el centro del mismo, por lo que las respuestas a los estímulos de su periferia, deben venir mediadas por las influencias de otras células de asociación horizontal, sean horizontales o amacrinas.

Kuffler (1953) clasificó las células ganglionares, en dos tipos de acuerdo a sus respuestas del centro: las células ganglionares de centro *«On»*, aumentan la frecuencia de descarga que tenían en reposo (potenciales de acción) cuando se ilumina el centro, y las células ganglionares de centro *«Off»*, que disminuyen la frecuencia de su descarga cuando se ilumina el centro de sus campos receptores. Ambos tipos están presentes en igual número en la retina. La luz difusa no era un estímulo eficaz en ninguno de los dos tipos de campos receptores, mientras que sí lo era un punto luminoso que provocará diferentes respuestas según incida en el centro de uno de estos dos tipos de ganglionares (fig. 3a). El estímulo más efectivo para su región periférica era un anillo circular de luz que también provocaba efectos antagónicos según el tipo de ganglionar (fig. 3b) .

a) Células ganglionares de centro-On. Reciben contribución de las bipolares despolarizantes de conos (bipolares invaginantes). Su campo receptor tiene una zona central excitatoria y una periferia inhibitoria. Dan respuestas (aumento de la frecuencia de descarga) al inicio de un estímulo luminoso en el centro del campo *(On)* y respuestas antagónicas a un estímulo en la periferia del campo *(Off)*, respondiendo cuando cesa (fig. 4 izda).

b) Células ganglionares de centro-Off. Reciben contribución de las bipolares hiperpolarizantes de conos (bipolares aplanadas). Su campo receptor presenta una zona central inhibitoria y una periferia excitatoria. Dan respuestas tipo *Off* (cese o disminución de la frecuencia de potenciales de acción) cuando la luz incide en el centro del campo y respuestas antagónicas, *On*, cuando la luz incide en su periferia (fig. 4 dcha). También puede decirse que darían un ligero aumento de la frecuencia de descarga cuando cesa el estímulo luminoso, debido a un fenómeno inercial de repolarización de la membrana.

Barlow (1957) demostró que los efectos de adaptación desempeñaban un papel en la definición de estos mecanismos de centro-periferia, y que disminuían mucho el efecto antagónico de la periferia en el estado de adaptación a la oscuridad.

Como se verá en un próximo artículo, los efectos antagónicos centro-periferia, pueden lograrse con longitudes de onda de colores opuestos (efecto oponente).

Clasificación funcional de las células ganglionares

Morfología de las células ganglionares en la retina de gato

Boycott y Wässle (1974), diferenciaron dos tipos morfológicos básicos de células ganglionares en la retina del gato: alfa, con cuerpo neuronal grande y amplias expansiones dendríticas, y beta, con cuerpo neuronal pequeño y cuyas dendritas se agrupan densamente en un campo pequeño. Un tercer tipo, con cuerpo neuronal inferior al de las beta, pero con expansiones dendríticas muy ramificadas, se ha subdividido en: gamma, delta y épsilon (fig. 5). Registros electrofisiológicos intracelulares, previos a inyecciones de tintura en células ganglionares han puesto de manifiesto una correlación estricta entre los estratos de ramificación dendrítica de células ganglionares y sus características de respuesta de campos receptores.

Las células ganglionares de todos los tipos morfológicos con respuestas de centro *Off*, tienen árboles dendríticos que se ramifican en el tercio

externo de la capa plexiforme interna, que se denomina sublámina a. Las células ganglionares con respuestas de centro *On*, independientemente de su tamaño, tienen árboles dendríticos que se ramifican en los dos tercios internos de la capa plexiforme interna, que corresponden a la llamada sublámina b, más próxima a los cuerpos de las células ganglionares. No obstante, un hallazgo reciente, demuestra que tanto en la sublámina a como en la b, hay células ganglionares que dan los dos tipos de respuesta *On* y *Off*, confirmando los datos que prueban que en las dos subláminas existen terminales axónicas, tanto de bipolares invaginantes como planas.

Cada punto, en la retina del gato, parece estar cubierto por lo menos por una célula de centro *Off*, y una célula de centro *On*, de cada uno de los tipos alfa y beta. Cada tipo de células ganglionares alfa y beta estaría dispuesto en un patrón de mosaico regular diseminado a través de toda la retina. Se estima que entre un 40 y un 50% de todas las células ganglionares en la retina de gato, es diferente de los tipos alfa y beta. Hay por lo menos 21 tipos morfológicos diferentes de células ganglionares además de las variedades alfa y beta. Se ha demostrado recientemente, que algunas células gamma están dirigidas sólo por ingresos de los bastones y parecen ramificarse exclusivamente en la sublámina a de la capa plexiforme interna. Tienen respuestas de centro *Off* y se cree que poseen un ingreso de campo receptor primariamente a través de las células amacrinas del sistema de bastones.

Células ganglionares de «asociación»

Existe un tipo de célula ganglionar descrito por Gallego y Cruz (1965) en el perro, que denominaron de asociación, cuya existencia fue confirmada por Honrubia (1966). El axón de este tipo de ganglionar no se une a las fibras del nervio óptico, sino que después de un recorrido variable intrarretiniano, se divide en varias ramas a nivel de la plexiforme interna (fig. 6). Estas células pueden representar un papel de asociación entre las células ganglionares. Según Gallego, serían activadas por las vías centrípetas visuales comprendidas en la superficie retiniana cubierta por sus dendritas, y los impulsos de su axón modificarían la respuesta de células ganglionares situadas a distancia, con las cuales efectuarían sinapsis sus ramas terminales. Son células muy poco frecuentes en la retina.

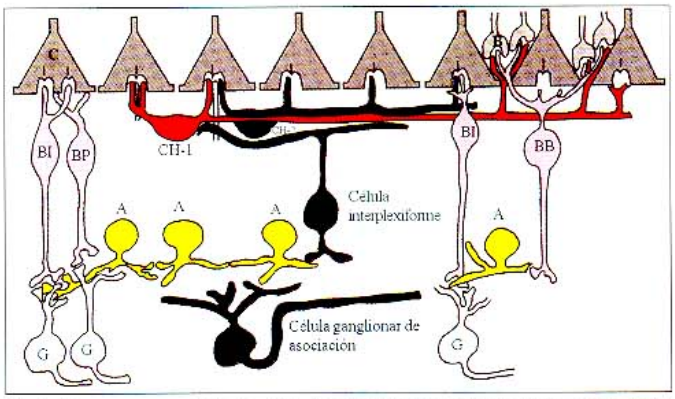


Fig 6. Esquema general de la retina de primate propuesto por Gallego en 1992. Pueden verse la célula interplexiforme (amacrina) y la célula ganglionar de asociación, ambas descubiertas por este autor español. (de Gallego en Tresguerres, 1992).

Clasificación de las ganglionares según su respuesta temporal en la retina de gato

Enroth-Cugell y Robson en 1966 y Cleland, Dubin y Levick en 1971, mediante registros electrofisiológicos, hallaron los siguientes tipos funcionales de células ganglionares en la retina del gato, que relacionaron además con su forma y cometido en el proceso visual.

• *Células ganglionares X, tónicas o sostenidas.* Presentan sumación espacial lineal y su respuesta es de tipo *On* o tipo *Off* durante todo el tiempo de la iluminación retiniana. Son de tamaño mediano (entre 10 y 15 micrómetros) y de velocidad de conducción axonal media (aproximadamente 14 m/s). Corresponden a las betamorfológicas. Sus campos receptores son pequeños y representan aproximadamente un 55% de las células registradas. Se hallan concentradas en la región parafoveal y sus axones proyectan exclusivamente en el cuerpo geniculado lateral. Responden óptimamente a estímulos puntuales y menos intensamente a estímulos más amplios. Cada una de ellas recibe señales de al menos un cono, por lo que serían responsables del inicio del procesamiento de la información cromática. Intervienen en el análisis detallado de alta resolución y la discriminación cromática. Las células de centro *On* y *Off*, reciben entrada directamente de bipolares y la respuesta periférica viene mediada por amacrinas sostenidas. La periferia antagónica de la mayoría de las células ganglionares, implica la mediación de amacrinas sostenidas.

• *Células ganglionares Y, fásicas o transitorias (On-Off).* Presentan sumación espacial no lineal. Sólo reaccionan de una forma muy breve. Producen una serie de descargas fásicas al comienzo y al

final de la estimulación. Fueron llamadas *On-Off*, puesto que otras tienen sólo respuesa *On* o respuesta *Off*. Su velocidad de transmisión es muy rápida, alcanzando velocidades superiores a los 50 m/s. Tienen gruesos axones y un cuerpo neuronal muy grande (hasta de 30 micrómetros). Corresponden a las alfamorfológicas. Sus estímulos más eficaces son grandes imágenes en movimiento, por lo que presentan campos receptores extensos. Son las más escasas, ya que suponen sólo un 5% de las neuronas investigadas. Reciben ingreso directo de amacrinas transitorias. Responden como muchas amacrinas transitorias, a cambios rápidos de la imagen visual, sea a movimientos rápidos de la misma, o a cambios instantáneos de la intensidad luminosa, y envían descargas durante fracciones de segundo antes de que se extinga la señal.

Intervendrían en un análisis inicial de la imagen y en la percepción del movimiento. Sus axones proyectan tanto al cuerpo geniculado lateral como a los colículos superiores, que forman parte de la vía aferente alterna, la cual participa en la regulación de los movimientos del globo ocular. Estas células informan al sistema visual de un acontecimiento anormal «diferente», en cualquier parte del campo visual, si bien no especifican su situación de una forma precisa. Proporcionarían los «indicios» para mover los ojos en esa dirección concreta. La conexión entre el colículo superior y la célula transitoria son el sistema mediante el cual un estímulo en movimiento puede despertar una respuesta de orientación en el animal. Cuando las células transitorias de éste son estimuladas por un movimiento súbito, el mensaje provoca un rápido desplazamiento del globo ocular que hace que el estímulo quede directamente enfrente de la fóvea, para que el animal pueda ver la imagen con más claridad. Las células ganglionares transitorias, permiten que ya en la retina, se combine el código del espacio (localización en la retina) con el código del tiempo (movimiento).

• *Células ganglionares W.* Son el 40% aproximadamente de las restantes ganglionares, y no han sido bien caracterizadas mediante registros electrofisiológicos. Recordemos que habría subgrupos denominados delta y épsilon que deben acabar de definirse. De cuerpo neuronal muy pequeño (inferior a 10 micrómetros), presentan grandes campos receptores debido a su amplia ramificación dendrítica. Reciben información de áreas extensas. Su respuesta y velocidad de conducción son las más lentas de entre todas las ganglionares (8 m/s), y pueden ser *On-Off* u *On y Off*.

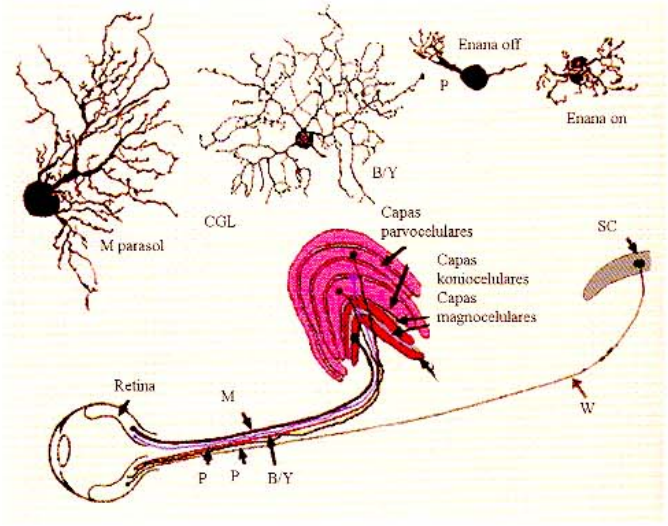
Corresponden a las gammamorfológicas. Reciben casi todos sus ingresos de bastones, a través de bipolares y amacrinas. Sus axones proyectan exclusivamente en los colículos superiores y estarían relacionadas con vías reflejas para los movimientos oculares y de la cabeza. Un tipo de ellas serían detectoras locales de bordes, mientras que otras, relacionadas con amacrinas colinérgicas, podrían ser clasificadas como selectivas a la dirección. Asimismo parecen ser importantes para la transmisión de los mensajes de los bastones en visión escotópica.

Ganglionares en la retina de primate

Se han confirmado dos categorías de células ganglionares en la retina de primate (fig. 7) (Leventhal, Rodieck y Dreher, 1981):

1) Las células de tipo B, al igual que las (X, beta) tienen campos receptores pequeños, producen respuestas tónicas (sostenidas), y en general no son sensibles al movimiento, pero sí a las diferentes longitudes de onda. Debido al tamaño de su cuerpo celular y al de su pequeña ramificación dendrítica se denominan células ganglionares enanas. Perry et al. (1984), estimaron que las células B, que ellos habían denominado P_{beta}, constituyen aproximadamente el 80% de la población de las ganglionares de la retina de primate. Provienen casi en su totalidad de la región macular y proyectan exclusivamente al cuerpo geniculado lateral, en sus capas parvocelulares (P). Actualmente, se denominan células P a las propias células ganglionares de la

Fig 7. Tipos célulares en la retina de primate de Kolb, Fernández y Nelson, 2006



retina que proyectan a las capas parvocelulares del CGL (Kolb et al. 1992, Rockhill et al, 2002).

2) Las células de tipo A, como las (Y, alfa) tienen campos receptores grandes, producen respuestas fásicas, son especialmente sensibles al movimiento y no discriminan longitud de onda. Constituyen aproximadamente el 10 % en la retina de primate (P_{alfa}) (Perry et al, 1984). Se localizan en la retina periférica y proyectan al cuerpo geniculado lateral, en sus capas magnocelulares (M). Como en el caso anterior a veces se las ha denominado células M por este motivo. Además, ramificaciones colaterales, inciden en el colículo superior. Su gran tamaño y asimismo el de sus amplias ramificaciones dendríticas hizo que Poliak las denominara células ganglionares «parasol» (células ganglionares gigantes de Ramón y Cajal). Se ha comprobado que su campo receptor es hasta dos y tres veces más extenso que el de las células B, y que son casi 10 veces más sensibles al contraste que aquellas. Del mismo modo, actualmente este tipo de células se denomina células M (Kolb et al, 1992, Rockhill et al, 2002).

Como señaló Gallego (1992), es posible que no exista una exacta equiparación de las ganglionares de primate y de gato. Efectivamente, a partir de recientes estudios revisados por Shapley et al (1986), surge otro punto de vista, y se sugiere una nueva nomenclatura de las ganglionares basándose en el esquema inicial de Enroth-Cugel y Robson y considerando además su proyección al CGL.

La idea es que las células A y su diana magnocelular en el CGL, constan de dos subgrupos funcionales que se correspondan fisiológicamente con las X e Y del gato. Las más numerosas son las M_x (75%) y las más escasas las M_y (25%), que proyectan a la zona magnocelular del CGL. Según esto, las células B (P_x), con un comportamiento electrofisiológico equivalente a las X del gato y que proyectan a las parvocélulas del CGL, no tendrían equivalente en la retina del gato.

Estudios más recientes, parecen confirmar que sólo los primates poseen sistema parvocelular entre los mamíferos. No obstante, las células P proporcionan información sobre el color y los detalles finos de la escena, mientras que las M lo harían sobre los estímulos en movimiento, con lo que hasta cierto punto se mantiene el paralelismo funcional. Estas células serían pues la base de dos subsistemas diferentes en el sistema visual de los primates: el sistema parvocelular, relacionado con el color y el sistema magnocelular, relacionado con el movimiento.

El 10% restante de las ganglionares de la retina de primate, se compone de al menos ocho tipos diferentes. Uno de ellos, la célula ganglionar biplexiforme, establece conexiones sinápticas con bastones y con células bipolares y ganglionares (fig. 8) (Mariani, 1982).

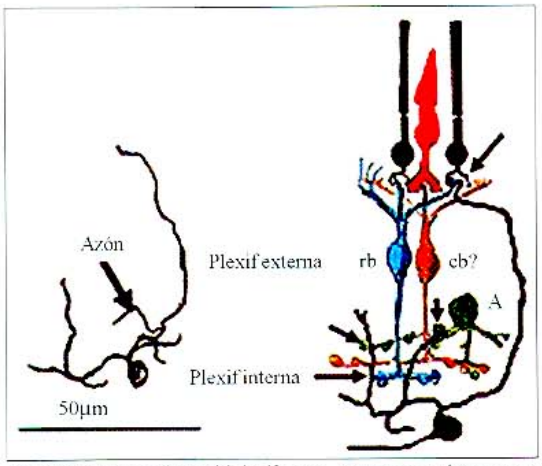


Fig. 8 Célula ganglionar biplexiforme, conecta con bastones y bipolares en la plexiforme externa y con ganglionares en la plexiforme interna (de Mariani, 1982).

Bibliografía

- Barlow HB. Purkinje shift and retinal noise. Nature 1957;179:255-256.
- Boycott BB, Wässle H. The morphological types of ganglion cells of the domestic cat´s retina. J Physiol 1974;240:397-419.
- Cleland BG, Dubin MW, Levick WR. Sustained and transient neurones in the cat´s retina and lateral geniculate nucleus. J Physiol 1971;217:473-496.
- Dantas AM. Tratado de Neurooftalmología. Barcelona: JIMS, 1985.
- Enroth-Cugell C, Robson JG. The contrast sensitivity of retinal ganglion cells of the cat. J Physiol 1966;187:517-552.
- Gallego A, Cruz J. Mammalian retina: associational nerve cells in ganglion cell layer. Science 1965;150:1313-1314.
- Gallego A. Visión II. Retina. En Fisiología humana. Tresguerres: Editor. Ed. Interamericana. Madrid 1992;16:250-272.
- Honrubia F. Estudio de los campos anatómicos de las células ganglionares de la retina. Arch Soc Oft Hisp-Am 1966;26:693-720.
- Kolb H, Nelson R. Neural architecture of the retina. Prog Ret Res 1984;3:21-60.
- Kolb H, Linberg KA, Fisher S. Neurons of the Human Retina: a Golgi studi. J Comparat Neurol 1992;318:147-187.

- Kolb H, Fernández E, Nelson R. Visual response of ganglion cells" http:// webvision.med.utah.edu/ (consulta: mayo 2006).

- Kuffler SW. Neurons in the retina: organization, inhibition and excitation problems. Cold Spring Harbor Symp Quant Biol 1952;17:281-292.

- Kuffler SW. Discharge patterns and functional organization of the mammalian retina. J Neurophysiol 1953;16:37-68.

- Leventhal AG, Rodieck RW, Dreher B. Retinal ganglion cells classes in the old world monkey: morphology and retinal projections. Science 1981;213:1139-1142.

- Mariani AP. Biplexiform cells: ganglion cells of the primate retina that contact photorreceptors. Science 1982;216:1134-1136.

- Masland RH. Arquitectura funcional de la retina. Inv C 1987;125:56-66.

- Perry VH, Oehler R, Cowey A. Retinal ganglion cells that project to the dorsal lateral geniculate nucleus in the macaque monkey. Neuroscience 1984;12: 1101-1123.

- Rockhill RL, Daly FJ, Mcneil, MA, Brown SP, Masland RH. The diversity of gangion cells in a mammalian retina. J Neurosc 2002;22(9):3831-3843.

- Shapley R, Perry VH. Cat and monkey retinal ganglion cells and their visual functional roles. Trends Neurosci 1986;9:229-235.

- Victor JD. Temporal aspects of neural coding in the retina and lateral geniculate body Network:Computer Neural System 1999;10:1-66

Cesar Urtubia Vicario

Licenciado en Ciencias Biológicas por la Universidad de Barcelona y doctor en Psicología por la Universidad de Valencia. El tema de su investigación para el título de doctor versó sobre la asimilación (efecto expansión) en la percepción del color. Es Profesor Titular de la asignatura Fisiología Ocular y Neurofisiología de la visión en la EUOOT y pertenece al grupo de investigación Biología Molecular e Industrial.