



Fisiología de la retina (I)

El mensaje visual en la primera sinapsis

César Urtubia Vicario

Profesor Dpto. Óptica y Optometría (EUOOT) (UPC)

El procesamiento visual en la retina lo realizan siete tipos básicos neuronales, cinco aferentes: fotorreceptores, bipolares, horizontales, amacrinas y ganglionares, y dos tipos eferentes, las células interplexiformes (amacrinas modificadas) y las biplexiformes (ganglionares modificadas). Los fotorreceptores hacen sinapsis con las células bipolares, que transmiten el mensaje a las ganglionares. En la primera sinapsis que tiene lugar en la plexiforme externa, la señal visual es regulada por las células horizontales, que contribuyen además a definir la resolución espacial de la imagen que se proyecta en la retina al organizar los campos receptores.

La visión

Los antiguos griegos pensaban que la visión era un «fluido interno que emanaba del ojo». Hoy día sabemos que es la energía radiante que reflejada en los objetos que componen una escena, incide en el ojo, donde comienza la primera etapa del procesado de la información visual. El espectro visible para el ojo humano en condiciones de iluminación normales (luz diurna), abarca desde los 380 a los 780 nm, es decir, desde el violeta al rojo. Los receptores son los conos y bastones (fotorreceptores), que suponen aproximadamente el 70% de los receptores de todo el organismo humano. Casi un 30% de las vías nerviosas aferentes, que

proyectan al sistema nervioso central, está constituido por fibras de los dos nervios ópticos. Estos datos dan a la visión el rango de sentido dominante en el ser humano. El proceso visual puede ser subdividido en seis fases de las cuales las cinco primeras explican las etapas de la vía sensorial o perceptiva, y la sexta resume los sistemas que modulan esta percepción mediante un proceso retroactivo:

I. Organización del estímulo luminoso: Refracción de los rayos luminosos y enfoque de imágenes sobre la retina.

II. Fototransducción: Transformación o transducción de cuantos de luz (fotones) en una señal nerviosa a través de la actividad fotoquímica. Tiene lugar exclusivamente en los fotorreceptores de la retina.

III. Codificación de la señal visual en la retina: Procesamiento de la actividad neural en la retina, (bipolares-ganglionares) y transmisión de impulsos codificados a través del nervio óptico.

Correspondencia
urtubia@oo.upc.es





IV. *Codificación de la señal visual en el tálamo:* Amplificación de la señal visual de la retina y supresión de información no pertinente en los cuerpos geniculados laterales.

V. *Descodificación de la señal visual en la corteza:* Procesamiento de la señal visual primero en la corteza visual primaria (lóbulo occipital), posteriormente en las áreas de asociación, que culmina con la percepción visual.

VI. *Retroalimentación en el sistema visual:* Reflejos asociados con el sistema visual, como la acomodación, la graduación de la abertura pupilar y el control de los movimientos oculares (Urtubia, 1999).

Proceso visual en la retina

La retina es la membrana fotosensible del ojo. El procesamiento visual en la retina lo realizan siete tipos básicos neuronales (fig. 1), cinco aferentes: fotorreceptores, bipolares, horizontales, amacrinas y ganglionares, y dos tipos eferentes, las células interplexiformes (amacrinas modificadas) y las biplejiformes (ganglionares modificadas). Los fotorreceptores hacen sinapsis con las células bipolares, que transmiten el mensaje a las ganglionares. En la

primera sinapsis que tiene lugar en la plexiforme externa, la señal visual es regulada por las células horizontales, que contribuyen además a definir la resolución espacial de la imagen que se proyecta en la retina (organización de los campos receptores). En la segunda sinapsis, en la plexiforme interna, las células amacrinas organizan la resolución temporal que llevarán a cabo las células ganglionares, únicas células de la retina cuya respuesta al estímulo luminoso consiste en una modulación (variación) de la frecuencia de descarga básica de los potenciales de acción que están emitiendo en situación de oscuridad. Éstas conectan mediante sus largos axones que constituyen el nervio óptico, con el tálamo en su vía aferente y con los colículos superiores y otras estructuras encefálicas que serán las vías de retroalimentación para los reflejos visuales y movimientos oculares. Desde el tálamo la vía visual hace relevo en la corteza occipital o corteza visual primaria para culminar en la corteza visual de asociación en parte de los lóbulos temporal y parietal posterior.

Fotorreceptores

Los fotorreceptores de la retina en los primates son de dos tipos: conos, que responden a niveles elevados de luminosidad y que son responsables de la visión diurna y en color (visión fotópica), y bastones, con respuestas a muy baja intensidad luminosa y que permiten la visión nocturna (visión escotópica), sin detalles ni color (fig. 2). En ellos tiene lugar la fototransducción es decir la transformación del estímulo luminoso en un impulso nervioso que

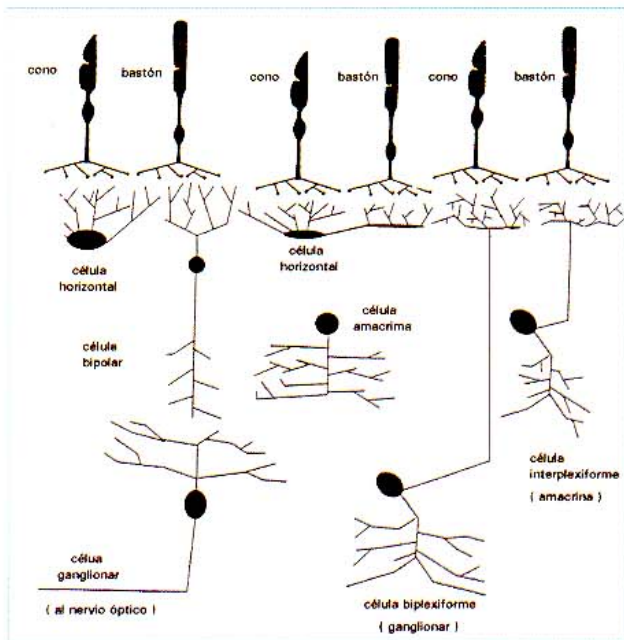


Fig. 1. Tipos funcionales de neuronas en la retina (Adaptado de Urtubia, 1999)

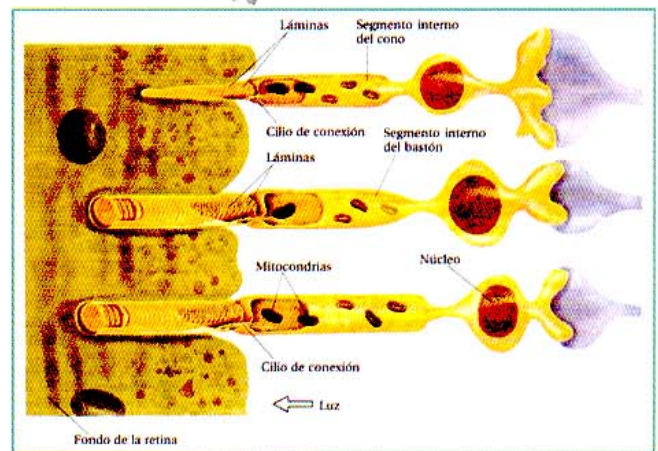


Fig. 2. Fotorreceptores con sus segmentos externos inmersos en el epitelio pigmentario de la retina (de Carlson 2000).



será percibido en última instancia en las zonas específicas de la corteza cerebral. Supone como primer evento la captación del fotón por la molécula de cromóforo (retinal) que se localiza en el interior del fotorpigmento (rodopsina en bastones y conopsinas en los conos). Recientemente se ha actualizado y descrito con mucho detalle en dos artículos de esta revista (Ramos et al. 2002; Valle, del et al, 2002), este proceso que hace algún tiempo se publicó también en solitario por este autor en sendos artículos (Urtubia, 1986, a; Urtubia, 1986, b).

Campos receptores en la retina

Campo receptor de una neurona de la vía visual es la zona de la retina sobre la cual tiene que incidir la luz para que esa neurona sea estimulada y de una respuesta. Si una neurona recibe información de fotorreceptores localizados en la fóvea, su campo receptor se localiza en el punto de fijación ocular. Si la recibe de la periferia retiniana, su campo receptor se localizará fuera y a un lado de dicho punto. En la periferia de la retina muchos fotorreceptores individuales convergen en una única célula ganglionar, suministrando información de una zona relativamente amplia de la retina y por ende del campo visual. La visión foveal es más directa, ya que existen allí el casi el mismo número de ganglionares y de conos. Este hecho explica porqué la visión central (foveal) es muy aguda mientras la visión periférica es menos precisa (fig. 3).

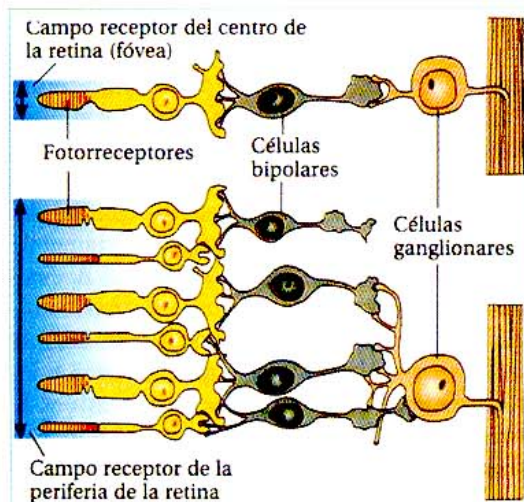


Fig. 3. Estructura de los campos receptores en la retina central y en la periférica retina (de Carlson 2000).

Kuffler en 1953 estudiando las respuestas de las células ganglionares de la retina del gato, descubrió que sus campos receptores consisten en un centro aproximadamente circular rodeado por una periferia anular (fig. 4). La estimulación de las zonas central o periférica tenía efectos opuestos. Cuando el estímulo luminoso se presenta en el interior de los límites del campo, un tipo de célula reacciona mediante una excitación, seguida, al finalizar la iluminación, de una inhibición de su actividad. Otro tipo de célula ganglionar reacciona mediante una inhibición de su actividad. Existen pues en la retina de mamíferos superiores dos tipos de campos receptores: El centro puede ser excitatorio con una periferia inhibidora (este tipo celular se llama célula de centro «ON» o célula de encendido en el centro); o bien puede ser de centro inhibitorio con una periferia excitadora (entonces la neurona se llama célula de centro «OFF» o célula de apagado en el centro). Se habla de codificación oponente. Es decir, cada campo receptor está organizado en un sistema centro-periferia con configuración circular concéntrica.

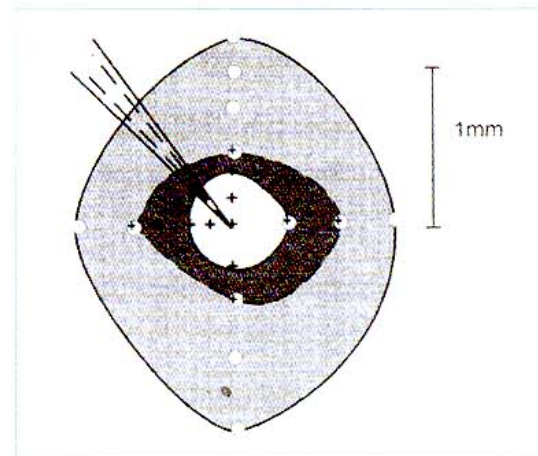


Fig. 4. Patrones de descarga en el campo receptor de una célula ganglionar (adaptado de Kuffler 1953, en Urtubia, 1999).

Campo receptor puede definirse por lo tanto, en sentido amplio, como la zona de influencia de una neurona. La base anatómica de estos campos receptores fue propuesta por Dowling y Boycott en 1966 según: la secuencia directa de fotorreceptores a células bipolares y a una célula ganglionar, se traduce en el sustrato anatómico del centro de un campo receptor, y la secuencia indirecta de fotorreceptores a bipolares a través de las horizontales y de las



bipolares a la misma ganglionar a través de las amacrinas, es el encadenamiento básico de la zona periférica.

Células bipolares

Ramón y Cajal (1893), ya describió dos tipos básicos de células bipolares, unas que recibían ingresos exclusivamente de conos y otras que lo hacían exclusivamente de bastones. Esto reforzaba la teoría de la duplicidad retiniana, pues establecía dos vías centrípetas para la conducción del estímulo visual: conos-bipolar de conos y bastones-bipolar de bastones, si bien entre las primeras cabe distinguir en un primer término entre polisinápticas o difusas y enanas o monosinápticas (fig. 5). Un solo pedículo de cono, establece sinapsis con dos tipos de bipolares individuales en la retina de los primates: la bipolar invaginante (enana), cuyas dendritas constituyen el elemento central de la tríada y la bipolar plana (enana), que establece contactos del tipo unión basal en la membrana no invaginada del pedículo.

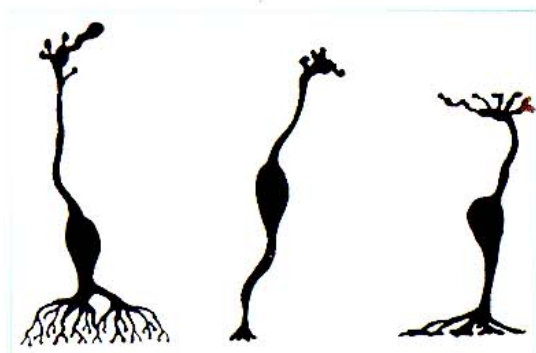


Fig. 5. Los tres tipos fundamentales de bipolares, de izquierda a derecha: bipolar para bastones, bipolar enana para cono y bipolar polisináptica para cono (de Hogan-Alvarado en Dantas, 1985).

Además se ha descrito en la retina de primates otras bipolares de conos, la bipolar difusa plana, la bipolar difusa invaginante, que forman sinapsis con seis o siete conos y la bipolar de bastones (bipolar en brocha). Variaciones en forma y tamaño de estos tipos básicos, hace que se consideren hasta 8 clases de bipolares para cono en la especie humana y un único tipo para bastón. Han sido descritas la mayoría en los últimos veinte años por varios autores (Boicot y Wässle, 1991; Kolb et al., 1992; Mariani, 1981, 1983). Las dendritas de la bipolar

de bastones penetran en el complejo sináptico de las esférulas de bastones (invaginación), estableciendo cada bipolar sinapsis con muchos bastones, hasta 40 o 50. Su axón termina en la zona más interna de la capa plexiforme interna. En la capa plexiforme interna, las bipolares presentan contactos sinápticos típicos con bandas sinápticas rodeadas de vesículas y dos elementos postsinápticos: una dendrita de célula ganglionar y un proceso de célula amacrina, lo que se ha denominado diada. Han sido descritas además sinapsis recíprocas entre amacrinas y bipolares cuyo significado biológico se desconoce hasta el momento.

Respuestas eléctricas en células bipolares

Las células bipolares no generan potenciales de acción del tipo «todo o nada». Responden a los estímulos presinápticos con potenciales graduados transitorios de dos tipos: hiperpolarizantes y despolarizantes. Dado que los axones de estas células son muy cortos, los potenciales generados en sus dendritas son también conducidos por electrotono hacia sus terminaciones axónicas.

Campo receptor en células bipolares

Campo receptor de una célula bipolar, es la zona de la retina cuya estimulación provoca respuesta en esta célula (fig. 6). El tamaño del campo receptor de centro-ON o de centro-OFF, se corresponden muy exactamente con la

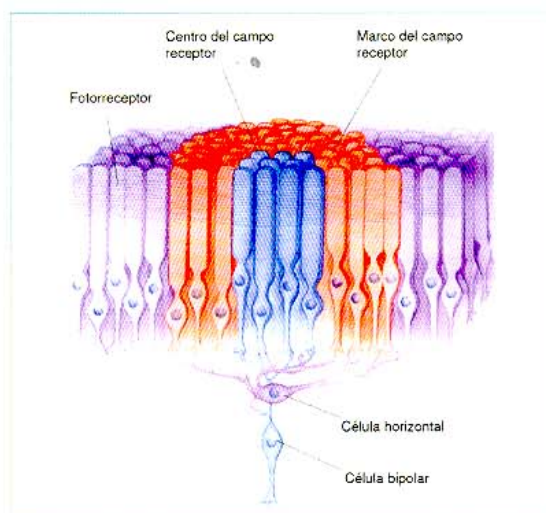


Fig. 6 Estructura del campo receptor de una célula bipolar (de Bear, 1998)



dispersión de las ramificaciones dendríticas de la bipolar, por lo que la respuesta central debe estar producida por los fotorreceptores en contacto sináptico directo. Dado que la periferia del campo receptor es mucho más extensa que las ramificaciones dendríticas de la bipolar, la respuesta debe originarse a partir de la contribución de fotorreceptores que influyan en la bipolar de manera indirecta, mediante la interacción lateral de células horizontales.

Existen dos tipos funcionales de células bipolares: bipolar de centro-ON: Se despolariza con estímulos luminosos puntuales que incidan en el centro del campo receptor, hiperpolarizándose con estímulos luminosos anulares en su periferia; bipolar de centro-OFF: Se hiperpolariza con estímulos luminosos puntuales que incidan en el centro del campo receptor, despolarizándose con estímulos anulares en su periferia (fig. 7).

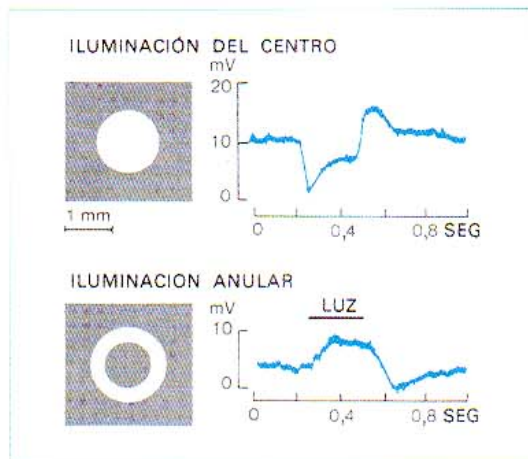


Fig. 7 Respuestas al iluminar el centro (arriba) y la periferia (abajo) en una célula bipolar de centro Off (de Kuffler, 1982)

Mensaje visual en la primera sinapsis de la retina

Vía de bastones

En la retina de gato hay una separación anatómica y funcional de vías de bastones y de conos a través de células bipolares hacia células ganglionares. La vía de bastones es una cadena de por lo menos cuatro neuronas desde el fotorreceptor hasta la célula ganglionar. Los bastones forman sinapsis directas con células bipolares de bastones (en brocha). El tamaño

del campo receptor de las bipolares de bastones es mucho mayor que el tamaño de su ramificación dendrítica. Probablemente, las terminaciones del axón de las células horizontales tipo B, sean responsables de esta gran superficie de integración espacial para señales de bastones. La respuesta de la célula bipolar de bastones en peces, en el conejo, en el gato y en primates presenta despolarización central (centro-ON). Esta bipolar hace sinapsis con células amacrinas de tipo AII que mantendrían la despolarización en presencia de luz. A su vez, la AII efectúa sinapsis mediante uniones hendidas con bipolares de conos.

Vía de conos

La vía de conos hacia las células ganglionares tiene un número menor de elementos sinápticos. Los conos, que también reciben ingresos directamente desde bastones adyacentes, forman conexiones sinápticas con los cuerpos celulares de las células horizontales del tipo A y del tipo B en el gato. Los conos efectúan conexiones sinápticas con dos tipos funcionales de células bipolares que inician dos vías separadas de conducción del estímulo visual: células bipolares de centro ON (bipolares invaginantes) y células bipolares de centro OFF (bipolares aplanadas). En la oscuridad los fotorreceptores liberan continuamente glutamato, que provoca en los dos tipos de bipolares diferente respuesta. La bipolar invaginante inhibida por el glutamato se hiperpolariza, pero la célula horizontal y la bipolar aplanada permanecen despolarizadas. Cuando incide la luz se hiperpolariza el fotorreceptor, y disminuye o cesa la liberación de neurotransmisor. La célula bipolar invaginante quedará despolarizada (centro ON) al ser desinhibida, mientras la aplanada quedará hiperpolarizada (centro OFF) ya que el neurotransmisor la excitaba.

Cada tipo de bipolar conecta respectivamente de forma directa con un sistema células ganglionares, las ganglionares de centro-ON y las ganglionares de centro-OFF. La diferente respuesta de la bipolar (ON u OFF) se debe a que poseen receptores de membrana diferentes para el glutamato. Según demostraron Nawy y Jahr (1990), la despolarización se mantiene en las células bipolares ON, gracias a que fluyen cationes a través de los canales abiertos en ausencia del transmisor, pues hay una alta concentración de GMP_c . El glutamato parece ser justamente la causa del cierre de estos



canales, precisamente de la misma forma en que la luz causa el cierre de los canales de Na^+ , pues activará un segundo mensajero que haría disminuir los niveles de GMP_c . Las células bipolares tendrían un receptor de glutamato, específico, que al igual que la rodopsina activaría una proteína-G, quizás otra transducina, que a su vez activaría a la fosfodiesterasa de GMP_c .

Células horizontales

Morfológicamente se distinguen dos tipos de células horizontales en la retina de los vertebrados: células horizontales de axón corto y células horizontales sin axón, que se diferencian en su estructura y conexiones con los fotorreceptores. Los vertebrados tetrápodos en general, exceptuando los primates, tienen un solo tipo de célula de axón corto, que según las especies presenta diferencias en el número de sus dendritas y en la estructura y longitud de su axón. En la retina de gato se distinguieron dos tipos funcionales (Gallego, 1971; Kolb, 1974; Nelson, 1975; Boycott, 1978):

Células horizontales de tipo A o sin axón

Son grandes neuronas estrelladas. Sus árboles dendríticos conectan conos con conos, que modulan su excitabilidad.

Células horizontales de tipo B o de axón corto

Son más pequeñas, poseen dendritas más numerosas y un axón muy largo, que en el gato se extiende aproximadamente 300 micrómetros desde su cuerpo celular, para terminar en una zona de telodendria muy ramificada. Se supone que es eléctricamente independiente del tramo de las dendritas, y parece funcionar en forma aislada. Un axón terminal de tipo B recibe e integra ingresos de hasta 3000 bastones. Estas células conectan conos con bastones, e inhiben según algunos autores, a éstos últimos en condiciones fotópicas. Sin embargo, el hecho de la independencia eléctrica de axón y dendritas entra en contradicción con esta hipótesis.

En la retina de los primates, que carece de células horizontales sin axón, se clasificaron las horizontales en dos tipos funcionales de células

de axón corto, según sus contactos con los fotorreceptores (Kolb y col. 1980; Gallego, 1986; Boycott y col. 1987; Mariani, 1985):

Células horizontales de axón corto tipo I (H1)

Conectan con sus dendritas pedículos de los tres tipos de conos, mientras que su axón penetra en el complejo sináptico de los bastones.

Células horizontales de axón corto tipo II (H2)

Sus dendritas recogen información de conos y su axón, retorcido y ampliamente ramificado, se introduce únicamente en las invaginaciones de los pedículos de cono. Cada célula horizontal de tipo H2 recibiría información de un solo tipo de conos, y por tanto estas células estarían implicadas en la visión del color. Las células horizontales provocan las respuestas antagónicas en la bipolar.

Hace aproximadamente un decenio, Kolb et al (1992, 1994) describieron un nuevo tipo de célula horizontal, en la retina humana, que denominaron célula horizontal H3. Como características morfológicas más sobresalientes, sus dendritas son más abundantes en un 30% que las de H1, y de diámetro más ancho (fig. 8). El estudio se hizo mediante tinción de Golgi, combinado con un moderno análisis fractal del patrón dendrítico de su arborización (Fernández et al, 1994).

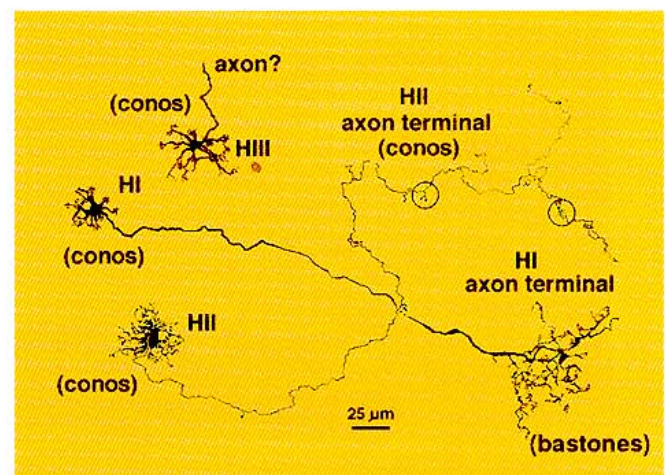


Fig. 8. Los tres tipos de células horizontales en la retina de primate (adaptado de Kolb y Fernández, 2002)

Respuesta eléctrica en las horizontales

En las células horizontales no se han detectado hasta la fecha potenciales de acción.



En la mayor parte de las especies responden con una despolarización o una hiperpolarización, según la longitud de onda incidente. En primates su respuesta es en todos los casos hiperpolarizante. Mediante las conexiones transversales, estas células modulan la respuesta del sistema fotorreceptor-bipolar. En gran parte, las conexiones entre células horizontales se efectúan mediante sinapsis eléctricas y estas células, pueden mediar en la información lateral transferida a larga distancia. La acción inhibitoria de la célula horizontal es la que modula las interacciones antagónicas entre zonas retinianas concéntricas (fotorreceptores centrales y periféricos) En la zona límite entre iluminación y oscuridad, las diferencias de polarización de las membranas de los fotorreceptores son máximas. La célula horizontal aumenta el contraste entre las dos zonas, facilitando la distinción de contornos. Este mecanismo es la base de la discriminación del contraste, y se repetirá sucesivamente en los niveles superiores para amplificar el contraste claridad-oscuridad. Así pues, el antagonismo centro-periferia que tiene lugar en varios tipos celulares de la vía visual, es la forma que emplea el sistema visual para la «detección de bordes», independientemente de cuál sea el nivel de iluminación.

En 1953, Svaetichin descubre unos potenciales lentos y graduales en las células horizontales, denominados luego potenciales S (slow), que atribuye en un principio a los fotorreceptores. Kaneko, en 1970, determina su origen en células horizontales de teleosteos (fig. 9). Estos potenciales se propagan a través del plexo de las horizontales sin axón, mediante un acoplamiento eléctrico a partir de uniones hendidas. Responden a dos tipos funcionales: horizontales tipo L (respuestas a la luminosidad). Su respuesta es hiperpolarizante tanto para luz blanca como para luces monocromáticas de cualquier longitud de onda. En los mamíferos, las respuestas hiperpolarizantes son de diferente grado, según la longitud de onda del estímulo; horizontales tipo C (respuestas al color). Dan respuestas hiperpolarizantes para unas longitudes de onda y despolarizantes para las que corresponden a los colores opuestos. No existen en mamíferos.

Respecto al tipo de neurotransmisor que liberan las células horizontales, estudios en peces teleosteos, revelaron que las células horizontales liberan GABA como neurotransmisor en los mecanismos de retroalimentación

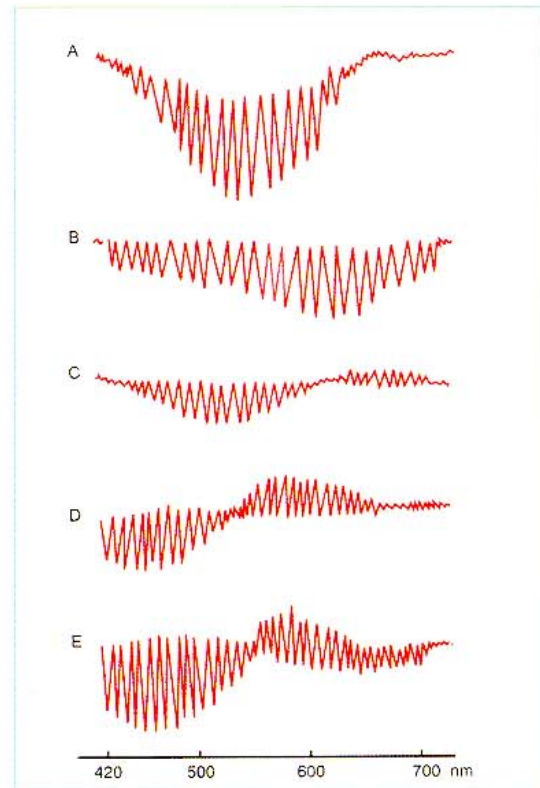


Fig. 9. Potenciales "S" de la retina de la carpa dorada: AB, del tipo "L" (acromáticos); CDE del tipo "C" o cromáticos (de Tresguerres, 1992).

sobre los fotorreceptores. En primates, se ha confirmado recientemente que, de forma similar, la célula horizontal estaría secretando GABA en ambiente de oscuridad, el cual hiperpolarizaría a los fotorreceptores. Al incidir la luz, se inhibiría la secreción de GABA, con lo que el fotorreceptor se despolarizaría. Por tanto, son las células horizontales las que modulan el mensaje visual en su primera etapa (Quian et al, 1993).

En síntesis las células horizontales desempeñan funciones primordiales para la modulación del mensaje visual en la primera etapa, puesto que adaptan a los fotorreceptores a la intensidad luminosa contribuyen a la formación del campo receptor antagónico de bipolares y ganglionares, lo que coadyuva en el fenómeno de discriminación del contraste. En especies de vertebrados no primates contribuyen a la discriminación del color.

En la primera sinapsis de la retina se organiza la señal visual en su aspectos espaciales. En una próxima publicación se analizará la resolución temporal de dicha señal mediante el sistema de amacrinas-ganglionares.



Bibliografía básica

- Bear MF, Connors BW, Paradiso MA. Neurociencia. Explorando el cerebro. Barcelona: Masson, 1998.
- Carlson NR. Fisiología de la conducta. Barcelona: Ariel, 2000.
- Dantas AM. Tratado de neurooftalmología. Barcelona: JIMS, 1985.
- Kuffler SW, Nichols JG. De la neurona al cerebro. Barcelona: Reverté, 1982.
- Pinel JPJ. Biopsicología. 4ª ed., Madrid: Pearson Educación, 2001.
- Tresguerres JAF. Fisiología Humana. 2ª ed., Madrid: Interamericana, 1998.
- Urtubia C. Neurobiología de la visión. 2ª ed., Barcelona: Edicions UPC, 1999.

Bibliografía

- Boycott BB, Peichl L, Wässle H. Morphological types of horizontal cells in the retina of the domestic cat. Proc R Soc Lond 1978;B203:229-245.
- Boycott BB, Hopkins JM, Sperling HG. Cone connections of the horizontal cells of the rhesus monkey's retina. Proc R Soc Lond 1987;B229:345-379.
- Boycott BB, Wässle H. Morphological classification of bipolar cells of the primate retina. Eur J Neurosci 1991;3:1069-1088.
- Dowling JE, Boycott BB. Organization of the primate retina: electron microscopy. Proc R Soc Lond 1966;B166:80-111.
- Fernández E, Eldred WD, Ammermüller J, Block A, von Bloh W, Kolb H. Complexity and scaling properties of amacrine, ganglion, horizontal and bipolar cells in the turtle retina. J Comp Neurol 1994;347:397-408.
- Gallego A. Horizontal and amacrine cells in the mammals retina. Vision Res 1971;311:33-50.
- Gallego A. Comparative study of the horizontal cells and a note on microglial cells. Prog Ret Res 1986;5:165-206.
- Kaneko A. Physiological and morphological identification of horizontal, bipolar and amacrine cells in godfish retina. J. Physiol 1970;207:623-633.
- Kolb H. The connections between horizontal cells and photoreceptors in the retina of the cat: electron microscopy of Golgi preparations. J Comp Neurol 1974; 155: 1-14.
- Kolb H, Mariani A, Gallego A. A second type of horizontal cell in the monkey retina. J Comp Neurol 1980;189:31-44.
- Kolb H, Linberg KA, Fisher SK. Neurons of the human retina: a Golgi study. J Comp Neurol 1992;318:147-187.
- Kolb H, Fernández E, Schouten J, Ahnelt P, Linberg KA, Fisher SK. Are there three types of horizontal cell in the human retina?. J Comp Neurol 1994;343:370-386.
- Kolb H, Fernández E, Nelson R. Web Vision. Retina[™] <http://webvision.med.utah.edu/>, 2002.
- Kuffler SW. Discharge patterns and functional organization of the mammalian retina. J Neurophysiol 1953;16: 37-68.
- Mariani AP. A diffuse, invaginating cone bipolar cell in primate retina. J Comp Neurol 1981;197: 661-671.
- Mariani AP. Giant bistratified bipolar cells in monkey retina. Ana Record 1983;206:215-220.
- Mariani AP. Multiaxonal horizontal cells in the retina of the tree shrew, Tupaia glis. J Comp Neurol 1985;233:553-563.
- Nawy S, Jahr CE. Suppression by glutamate of GMP-activated conductance in retinal bipolar cells. Nature 1990;346:269-271.
- Nelson R, Lutzov AV, Kolb H, Gouras P. Horizontal cells in the cat retina with independent dendritic systems. Science 1975;189: 137-139.
- Ramón E, Gómez J, Valle del L, Urtubia C, Götzens G, Garriga P. Estructura tridimensional de la rodopsina. Ver y Oír 2002;19(166):403-410.
- Ramón y Cajal S. La rétine des vertébrés. La Cellule. 1892-1893;9: 119-259.
- Qian H, Dowling JE. Novel GABA responses from rod-driven retinal horizontal cells. Nature 1993;361:162-164.
- Svaetichin G. The cones action potential. Acta Physio Scand. 1953;106:565-600.
- Urtubia C. Estructura y función de la rodopsina. Ver y Oír 1986a; 19.
- Urtubia C. (1986 b) La transducción visual. Ver y Oír 1986b; 21.
- Valle del L, Ramos E, Bosch L, Götzens G, Urtubia C, Garriga P. Mecanismo de activación de la rodopsina. Ver y Oír, 2002;19 (170): 723-727.

Cesar Urtubia Vicario, es profesor del Departament d' Òptica i Optometria de l'Escola Universitaria d'Òptica i Optometria de Terrassa de la Universitat Politècnica de Catalunya. Ha escrito diversos artículos en revistas técnicas especializadas tanto nacionales como internacionales, ha participado en congresos con comunicaciones, abstracts y ponencias, ha colaborado en la confección de diversos capítulos de libros y ha escrito sus propias obras entre las que destacan «Neurobiología de la Visión» y «Fisiología y Bioquímica». Actualmente desarrolla su actividad profesional en el campo de la investigación en el sector de la optometría clínica y más concretamente llevando a cabo investigaciones sobre la visión y el aprendizaje y las anomalías de la visión del color.