

## Sir John C. Eccles: de la sinapsis a la conciencia

M. L. García de la Rocha

Neurología. Hospital Nuestra Señora del Prado. Talavera de la Reina. Madrid.

Presentado parcialmente en la LXIV Reunión Anual de la Sociedad Española de Neurología, noviembre 2012.

### RESUMEN

La figura del australiano Sir John Eccles, premio Nobel de Medicina en 1963, cuya vida ocupó prácticamente todo el siglo XX, resulta sumamente interesante. Realizó sus estudios de posgrado a finales de los años 20 e inicio de los 30 en Oxford, bajo la tutela de Sherrington, cuya personalidad, según él mismo reconoce, le marcó. De vuelta a Australia consigue realizar investigaciones importantes pese al escaso, casi nulo, apoyo recibido. Posteriormente, logra montar en Nueva Zelanda un laboratorio con el mejor instrumental del momento. Además, su capacidad para diseñar experimentos y para liderar y cohesionar grupos de trabajo se traduce en múltiples publicaciones de primera línea, lo que le valió ser llamado a dirigir el Laboratorio de Canberra. Los 13 años que pasó allí, hasta su jubilación, fueron extraordinarios: lideró el laboratorio de neurofisiología más importante del momento, en el que se formó toda una generación de científicos de renombre. Posteriormente, siguió trabajando en Estados Unidos y tras su retiro definitivo de la actividad de laboratorio, cincuenta años después de haberla iniciado, se mantuvo alerta de las novedades en su campo y siguió publicando. Sherrington había despertado su interés por los niveles superiores del funcionamiento cerebral, interés que mantuvo siempre y que a raíz de su encuentro con Popper se potenció, pasando a ocupar el centro de su actividad intelectual una vez dejó la experimentación.

### PALABRAS CLAVE

John C. Eccles, Nobel, neurofisiología, sinapsis, Karl Popper, mente-cerebro

### Introducción

Sir John Eccles vivió de 1903 a 1997, prácticamente todo el siglo XX. Comenzó sus trabajos experimentales en 1925 y se retiró definitivamente de los laboratorios en 1975: 50 años de vida profesional activa en la que produjo no menos de 500 artículos y más de 15 libros, solo o en colaboración, y que le granjeó múltiples premios y reconocimientos, entre ellos el Nobel, concedido en 1963, junto a Hodgkin y Huxley. Y aún retirado siguió publicando hasta casi su muerte, a los 94 años de edad. Esta extensa actividad, centrada en la fisiología del Sistema Nervioso, desde los fenómenos iónicos de la sinapsis hasta el 'cableado' del cerebelo, estuvo siempre permeada por un interés en utilizar este conocimiento para desvelar las bases del funcionamiento de la conciencia; él mismo dice que lo que le llevó a la fisiología fue el problema mente-cerebro.

### 1. Primeros años

Nació en Melbourne (Australia) el 27 de enero de 1903<sup>1</sup>, hijo de maestros de procedencia inglesa e irlandesa y de raíz católica. Estudió en dicha ciudad hasta terminar Medicina, graduándose en 1925, a los 23 años. Era un magnífico estudiante, organizaba y participaba en reuniones, actos sociales y bailes, actividades a las que fue siempre aficionado, y era un deportista destacado. Demostraba ya una gran curiosidad: lector asiduo, en estos años de universidad leyó el libro de Sherrington *The Integrative Action of the Nervous System*, publicado en 1906, y decidió ser investigador y estudiar con él. Con este propósito, se presentó a la beca Victorian Rhodes, que ganó, y pudo ir a Oxford, adonde llegó en octubre de 1925.

### 2. Oxford

Cursó dos años de Ciencias Naturales, es decir fisiología y bioquímica, obteniendo el grado BA (Bachelor of Arts).

Autor para correspondencia: Dra. María Luisa García de la Rocha  
C/ Bocangel 18 2D 28028. Madrid

Correo electrónico: delarocha@hotmail.es

Recordará siempre el ambiente ‘multidisciplinar’ de Oxford, en el que estudiantes de las más diversas ramas coincidían y hablaban de todo lo divino y lo humano (según cuenta sus compañeros más asiduos, se dedicaban a la Filología Inglesa, la Química, Humanidades Clásicas, Filosofía y Teología)<sup>2</sup>.

Posteriormente trabajó bajo la tutela de Sir Charles Sherrington, a quien había ido a buscar pues, según dejó escrito: “era el único hombre en el mundo al que hubiera querido por maestro”<sup>2</sup>.

Oxford, en tiempos de Sherrington, era un magnífico lugar para investigar. Las técnicas de su laboratorio de fisiología eran las más avanzadas de la época. Su prestigio atraía a los mejores investigadores y recibía visitas de los ya consagrados de Europa y Norteamérica.

Los primeros años del siglo XX, así como los últimos del XIX, habían sido de auténtica ebullición en el campo de la Neurociencia. Tras el reconocimiento de la teoría neuronal propuesta por Cajal se comenzaba a indagar sobre las conexiones entre neuronas individuales. Sherrington había sido uno de los primeros en admitir la teoría neuronal. El nombre de sinapsis para designar los contactos entre neuronas fue propuesto por él<sup>3</sup>.

En el otoño de 1927, inicia en Exeter su primer proyecto de investigación sobre el cerebelo, supervisado por Sherrington y bajo la dirección de Denny-Brown y Liddell<sup>3</sup>.

Poco después pasó a experimentar con R.S. Creed sobre inhibición en la médula espinal y en 1928 sobre los reflejos extensores cruzados con Granit<sup>4</sup>. Ya demostró perspicacia y atención al detalle, al descubrir que los registros de la contracción muscular (que era la medida que usaban de la respuesta refleja) eran alterados por la fricción del soporte del miógrafo que los registraba, diseñando otro sistema de registro libre de tal fricción<sup>5</sup>. Presentó este nuevo dispositivo en diciembre de 1929 a la Sociedad Fisiológica, donde acababa de ser admitido como miembro. En ese mismo año obtuvo el MA (Master of Arts) y el PhD.

Hacia mediados de 1928 había comenzado a trabajar con el propio Sherrington descubriendo (basándose en el diámetro) dos poblaciones distintas de fibras nerviosas motoras periféricas<sup>6</sup>. En 1945 Lesksell demostró que se trataban de los axones de las motoneuronas alfa y gamma.

También trabajó con él en una serie de experimentos sobre los reflejos flexores que dio lugar a varios artículos

publicados en el volumen 107 de marzo de 1931 de los *Proceedings of the Royal Society of London*. Fueron los últimos trabajos experimentales en los que Sherrington, ya de 74 años de edad, participó personalmente.

Por estos años había mucha controversia sobre el mecanismo de transmisión en las sinapsis del SNC. Los trabajos de Loewi y de Sir Henry Dale proporcionaban fuertes evidencias de que la transmisión en las sinapsis (tanto excitadoras como inhibitorias) del SN periférico era química; sin embargo algunos (Eccles entre ellos) pensaban que en el SNC era similar a la propagación eléctrica de los impulsos que ocurría en las fibras nerviosas. Tras cada comunicación en la Sociedad Fisiológica, las discusiones eran vivas y animadas; pero en el mas puro espíritu ‘sport’ inglés no se hacían ni se tomaban nunca las críticas a título personal, de tal modo que los invitados, concedores de sus discrepancias, se extrañaban de los buenos términos que existían entre Eccles y Dale, Feldberg, Gaddum o Brown (todos ellos partidarios de la transmisión química). De hecho, Dale y Eccles mantuvieron su amistad toda la vida, aún en el seno de esta larga discusión que no se zanjó hasta 1952<sup>7</sup>.

De su capacidad y buen hacer es indicativo el hecho de que le invitan a participar con Sherrington, Denny-Brown, Creed y Liddell (a él, recién doctorado y que aún no tenía 30 años) en el libro *The Reflex Activity of the Spinal Cord*<sup>8</sup>, que se publicó en 1932, año en que Sherrington recibió el premio Nobel.

En 1934, consiguió una plaza fija en Oxford. Seguía experimentando sobre transmisión sináptica, ahora en el ganglio simpático cervical superior (un sistema más simple que la médula espinal). Permaneció en Oxford hasta 1937. Pero en esos años Europa comienza a ser un mal lugar para vivir y Oxford, sin la figura de Sherrington, ha ido cambiando para él.

De Oxford se llevó la impronta que marcó toda su vida; no solo la técnica de experimentación y la sistemática de trabajo, sino también la comunicación interdisciplinar y la interpretación dualista-interaccionista de las relaciones mente-cerebro, heredada de Sherrington.

### 3. Instituto Kanematsu, Sidney

En 1937, Eccles recibe una invitación de Kellaway para volver a Australia. Por aquella época, Australia era un desierto para la investigación con un único oasis: el Instituto Hall asociado al Hospital de Melbourne, en el que la figura magnífica de Kellaway permitía el desarrollo de

investigaciones en estrecha colaboración con la actividad hospitalaria y la universidad<sup>9</sup>. Kellaway le pedía a Eccles que se incorporara al Instituto Kanematsu en Sidney con la intención de desarrollarlo y hacerlo comparable al Hall. El reto era tentador, pero Eccles encontró un ambiente muy distinto. El Instituto estaba separado física y espiritualmente del hospital y de la universidad, de hecho en ningún momento tuvo una asociación formal con la universidad. Sidney era una ciudad sin vida intelectual y él no tenía ningún colaborador ni ninguna autoridad, de hecho comenta que el edificio en el que le instalaron se cerraba con candado y guarda a las 5 de la tarde<sup>2</sup>.

El hospital no miraba con buenos ojos su actividad 'sin ninguna utilidad práctica'. Eccles llevó a cabo estudios sobre la atrofia por desuso del músculo estriado con el fin de satisfacer las exigencias de experimentos con 'relevancia clínica'. Para alguien sin la tenacidad, motivación y talento de Eccles, este hubiera sido el final de su carrera como investigador.

La llegada en 1938 de Stephen Kuffler, exiliado desde Austria, y la consecución de una beca para que en 1939 se uniera a ellos Bernard Katz fue su único alivio. Entre los tres, trabajando sobre la unión neuromuscular, descubren el potencial de placa, su farmacología y su papel en la generación de la descarga de impulsos a lo largo de la fibra muscular. Katz ganará el Nobel en 1970, precisamente por sus estudios sobre el mecanismo de acción de la acetilcolina, el descubrimiento de los 'potenciales miniatura' y el papel del calcio en las sinapsis neuromusculares.

En 1941, la Segunda Guerra Mundial llegó al Pacífico. Eccles, que había sido elegido miembro de la Real Sociedad en marzo de ese año, fue incluido en una serie de comités y proyectos de investigación sobre problemas de visión, de audición y de ruido a bordo de aeronaves y tanques. Investigar era cada vez más difícil.

#### 4. Universidad de Otago, Dunedin, Nueva Zelanda

En 1943, tras un cambio de dirección en el Instituto, Eccles decide abandonarlo. Consigue un puesto de profesor de Fisiología en la única Facultad de Medicina de Nueva Zelanda, sita en la Universidad de Otago en Dunedin. Como él mismo comenta, la Universidad más cercana al Polo Sur<sup>2</sup>. Llegó allí en enero de 1944.

En los siguientes dos años se dedicó a los cursos universitarios, modificando el estilo de enseñanza, intentando acercarlo al que era su ideal: Oxford. Su nombramiento

oficial era de profesor de Fisiología y Bioquímica y, como él mismo reconoce, tuvo que dedicar casi todo su tiempo a repasar y ponerse al día en la materia e impartir las clases.

Por entonces, mayo de 1945, tuvo lugar un encuentro para él crucial: conoció a Karl Popper, filósofo vienés exiliado en Nueva Zelanda a causa de su origen judío. Era miembro del *College* de la Universidad de Canterbury en Christchurch desde 1937, donde impartía Filosofía de la Ciencia. Atendiendo a una invitación de Eccles, permaneció en Dunedin durante una semana celebrando seminarios y discusiones.

Las ideas de Popper, publicadas originalmente en alemán en 1934, influyeron en su forma de plantearse los experimentos e interpretar los hallazgos. Para Popper una teoría es científica cuando está claramente formulada de manera que pueda ser testada mediante un experimento<sup>11</sup>.

La forma habitual de hacer ciencia, la inducción, nunca puede dar lugar a una 'ley', a una verdad: por muchas veces que observemos que a A le sigue B no podemos afirmar que sea así siempre; si sucede muchas veces esto apoya nuestra suposición pero no la asegura. La metodología científica es esencialmente deductiva. El científico (de forma activa, creativa) propone una teoría T, de la cual se pueden deducir consecuencias (c1, c2, c3, ...). Dichas consecuencias deben ser susceptibles de ser contrastadas empíricamente, entendiendo la contrastación como la posibilidad de refutar T si los datos empíricos no coinciden con las predicciones c<sub>i</sub>. La fortaleza de una hipótesis viene dada por la cantidad de veces que falle el intento de 'falsarla' y no por la evidencia que aparentemente la sostiene (falsar es un verbo español que significa 'rebatir una proposición'). Luego una teoría científica siempre es provisional: cierta mientras no se demuestre lo contrario. Es un punto de vista evolucionista: las mejores teorías son las que sobreviven. Todo ello encontró terreno abonado en el pensamiento de Eccles: él buscaba en sus experimentos base para una teoría de más altos vuelos, una teoría de la conciencia.

La capacidad de Eccles para encontrar y conseguir colaboradores valiosos se demostró de nuevo en Dunedin con John Coombs, un físico que había aprendido electrónica trabajando con radares durante la guerra y que renovó y modernizó el aparataje del laboratorio de Eccles, creando los amplificadores que, junto con las micropipetas (usadas como microelectrodos) fabricadas por Brock, permitieron los primeros registros intracelulares en la

médula espinal del gato en 1951 (se había hecho con anterioridad en el axón del calamar gigante).

Con estos medios, Eccles pudo testar la transmisión eléctrica en la sinapsis. Siguiendo lo aprendido de Popper, redefinió su teoría de modo que un experimento clave la pusiera a prueba, proponiendo que eran los potenciales de acción presinápticos los que iniciaban respuestas de despolarización locales en zonas especializadas de la membrana postsináptica. El retraso sináptico y el curso temporal del potencial se debían a la progresión de las corrientes presinápticas y a las propiedades eléctricas de la membrana postsináptica. Su hipótesis incluye la existencia de una interneurona de axón corto (célula de Golgi) que hace sinapsis con las motoneuronas, pero que no llega a descargar un potencial de acción cuando es excitada por impulsos aferentes inhibitorios; estos originan corrientes que fluyen a través de los terminales axónicos de la célula de Golgi y deprimen pasivamente la excitabilidad de la motoneurona. Los registros intracelulares demostraron que la inhibición se producía por una hiperpolarización activa de la membrana de la motoneurona: el cambio de potencial registrado era el opuesto a la predicción de Eccles, según su hipótesis y como él mismo escribió: "Since the experimental evidence has falsified the Golgi-cell hypothesis of inhibition and left the chemical transmitter hypothesis as the only likely explanation, it suggests further that excitatory synaptic action is also mediated by a chemical transmitter"<sup>12</sup>.

Y a continuación, reconoce como cierta la posición de Dale en una carta pública. Siguiendo su carácter, lo hizo de una forma tan total y contundente que el propio Dale lo comparó con la conversión de Pablo camino de Damasco.

#### 5. Canberra. La cumbre (1951-1966)

En 1951, acepta el puesto de profesor de Fisiología en la Universidad Nacional Australiana de Canberra. Tardó 15 meses en poner en marcha su nuevo laboratorio e iniciar trabajos experimentales (se llevó cuatro unidades de estimulación y registro eléctrico desde Dunedin, fabricadas en Nueva Zelanda con diseño de John Coombs, que el propio Eccles reconoce que eran 'lo mejor del mundo'), aunque parte de este tiempo lo empleó en viajar a Inglaterra y EE. UU.<sup>2</sup> Durante su estancia en Oxford, impartió ocho clases magistrales (*Waynflote Lectures*), sobre neurofisiología de la membrana y de la sinapsis, plasticidad neuronal, memoria, reflejos condicionados, cortex cere-



**Figura 1.** Eccles fotografiado en su laboratorio en noviembre de 1963. Image courtesy of John Curtin School of Medical Research, Australian National University.

bral y el problema mente-cerebro, que se recogieron en un tomo editado en 1953 con el título *The Neurophysiological Basis of Mind: Principles of Neurophysiology*. Su posición dualista sobre la relación mente-cerebro, ya publicada previamente<sup>13</sup>, dio lugar a intensas discusiones. Visitó a Sherrington en febrero de 1952 y, tras su muerte el 4 de marzo, volvió a Dunedin, vía EE. UU., donde participó en el *Cold Spring Harbor Symposium* sobre la neurona.

En marzo de 1953, retoma en Canberra su trabajo experimental y lo continúa durante 13 años, en la cumbre de su carrera. Con múltiples ayudantes de todas partes del mundo (pasaron por allí, bajo la dirección de Eccles, 74 investigadores visitantes procedentes de 20 países diferentes), con un edificio magnífico (aunque no se terminó hasta 1957) y un ambiente estimulante y favorecedor (se pagaba a los colaboradores el viaje y la casa para ellos y sus familias), todo ello debido a la acción directa del primer ministro australiano McKenzie.

En 1963, se le concede el Premio Nobel de Medicina, compartido con Hodgkin y Huxley, "for their discoveries concerning the ionic mechanisms involved in excitation

and inhibition in the peripheral and central portions of the nerve cell membrane<sup>14</sup>. Simultáneamente publica *The Physiology of Synapses*<sup>15</sup>.

Tras unos diez años trabajando sobre la médula espinal, comenzó a estudiar la transmisión sináptica en el núcleo cuneatus, en el núcleo ventrobasal del tálamo y en el hipocampo, donde descubre que las células en cesta proporcionan un intenso y prolongado potencial inhibitorio postsináptico sobre las células piramidales, y no excitador como se creía. Esto le llevó, en 1963, a estudiar las células en cesta del cerebelo. Desde esta fecha, y hasta prácticamente su retiro de la experimentación activa en 1975, se dedica al estudio del cerebelo. Colaboró con Janos Szentágothai, magnífico histólogo de Budapest, con el que nunca había publicado, y Masao Ito, al que había conocido como becario en su laboratorio<sup>16</sup>. Juntos publican en 1967, estando ya Eccles en EE. UU., el libro titulado *The Cerebellum as a Neuronal Machine*<sup>17</sup>, en el que aúnan descripciones de microscopía electrónica con los resultados de registros intracelulares que permiten describir las interacciones entre tipos celulares. Según uno de sus críticos: “cada paso es el resultados de deducciones extraídas de conjuntos de ingeniosos experimentos complementarios entre sí, todos ellos completamente documentados”, muchos de ellos publicados en la revista *Experimental Brain Research*, de la que era cofundador y coeditor. Este libro es un auténtico monumento, realizado por alguien que ya tenía el Premio Nobel y no necesitaba postularse; es más ‘oficialmente’ estaba retirado en el momento de su publicación.

Cuando se encuentra en plenitud de su capacidad y dirigiendo el laboratorio que era el centro de la neurofisiología mundial le llegó el retiro a los 65 años. Se sintió completamente destrozado. Él insistía en que su maestro Sherrington había realizado la labor investigadora más importante de su vida pasados los 60 años. Le parecía imposible retirarse. Necesitaba seguir en un laboratorio<sup>16</sup>.

#### 6. Chicago: el error (1966-1968)

Así en 1966 acepta una invitación del Institute for Biomedical Research, perteneciente a la American Medical Association (AMA) en Chicago, en lo que él mismo reconoce fue un gran error<sup>2</sup>: la AMA no estaba en absoluto interesada en contratarle y el ambiente personal era bastante tirante. Aunque montó un laboratorio y siguió investigando sobre el córtex cerebeloso, abandonó en cuanto tuvo opción.

#### 7. Buffalo

En 1968, recibió una invitación de la Universidad Estatal de Nueva York, con sede en Buffalo, y como “no había otra cosa”<sup>2</sup>, se trasladó allí a un puesto de *Distinguished Professor of Physiology and Biophysic* (según él mismo dice, el tener ya los 65 años cumplidos desanimaba a las universidades a contratarle), en principio hasta cumplir 70 años, pero se retiró efectivamente a los 72. En estos 7 años tuvo 20 colaboradores de 11 países, entre ellos el Profesor Rubia<sup>18</sup>, publicando 43 artículos. Estudió, entre otras cosas, las aferencias sensitivas al cerebelo (células de Purkinje), utilizando un novedoso estimulador mecánico y haciendo ya uso de ordenadores. También revisó la inhibición en el hipocampo, lo que fue materia de sus últimos trabajos como investigador en activo<sup>18</sup>.

#### 8. Suiza, últimos años

Una vez abandonados los laboratorios y la tarea experimental, a finales de 1975, se dedicó según sus propias palabras “al campo que me atrajo (me llevó) a la neurofisiología: el problema mente-cerebro”<sup>2</sup>. Se trasladó a vivir a Contra, en Suiza, desde donde viajó frecuentemente para acudir a reuniones científicas y dar conferencias en Inglaterra, Alemania, Japón y Norteamérica.

Retomando su nunca abandonada amistad con Popper, publican juntos, en 1977, un libro titulado *The Self and its Brain*<sup>19</sup>, traducido en castellano como *El yo y su cerebro*<sup>20</sup>, estructurado en tres partes. La primera, firmada por Popper, en la que expone su teoría de los tres mundos y la interacción entre ellos, critica el materialismo y hace consideraciones en torno al yo y el problema cuerpo-mente. La segunda, de autoría de Eccles, en la que resume sus conocimientos sobre la organización y el funcionamiento del cerebro, y una tercera que recoge las charlas entre ellos compartiendo sus puntos de vista sobre la posible interacción mente-cerebro. En las charlas entre ambos se intenta hacer una versión ‘neurofisiológica’ de la teoría de los tres mundos. Queda claro que es partidario de un dualismo interaccionista, pero no explica mucho más. No deja de resultar curioso que tras una dilatada carrera de investigador en busca de hechos demostrables<sup>21</sup> su posición no fuera materialista, sino dualista, manteniendo una teoría que no podría en modo alguno llamarse científica atendiendo a los postulados de su amigo Popper, y que resultaba imposible someter a experimentación.

Aprovechaba todos los conocimientos que otros investigadores en activo aportaban (se mantenía completamente al día) y seguía publicando tanto sobre materias neurofisiológicas<sup>22,23</sup> como teorías en torno a la relación mente-cerebro<sup>24,25</sup>.

Prácticamente todas sus conferencias invitadas comenzaban hablando de neurofisiología para pasar luego a exponer sus teorías sobre la interacción mente-cerebro, suscitando comentarios críticos que no le arredraban en absoluto.

Así las *Gifford Lectures* de 1977-1979, tituladas *Lectures on Natural Theology* y a las que es invitado, dan lugar a un libro titulado *The Human Psyche*, publicado por Springer en 1979.

Era consciente de la debilidad de su posición y buscaba cómo hacerla compatible con los conocimientos científicos existentes, para lo que propuso distintas aproximaciones a lo largo de su vida desde la interacción entre 'dendrones' y 'psychones' hasta llegar a la mecánica cuántica intentando explicar la interacción mente-cerebro en alguna forma que no violara las leyes de la Física.

*It is proposed that the basic receptive units are the bundles or clusters of apical dendrites of the pyramidal cells of laminae V and III-II as described by Fleischhauer and Peters and their associates. There are up to 100 apical dendrites in these receptive units, named dendrons. Each dendron would have an input of up to 100 000 spine synapses. There are about 40 million dendrons in the human cerebral cortex. A study of the influence of mental events on the brain leads to the hypothesis that all mental events, the whole of the World 2 of Popper, are composed of mental units, each carrying its own characteristic mental experience. It is further proposed that each mental unit, named psychon, is uniquely linked to a dendron. So the mind-brain problem reduces to the interaction between a dendron and its psychon for all the 40 million linked units<sup>24</sup>.*

Siguiendo al físico Henry Magenau, de la Universidad de Yale, proponía que la interacción podía tener lugar en microlocalizaciones en términos de mecanismos cuánticos, con lo que no se violarían las leyes de la física. Colaborando con el físico cuántico alemán Friedrich Beck, propuso una hipótesis publicada en *Proceedings* de la Academia de Ciencia Americana en diciembre de 1992<sup>26</sup> que, partiendo del hecho de que la exocitosis de las vesículas sinápticas es un fenómeno cuántico (cuando un botón sináptico es activado por un impulso nervioso la exocitosis ocurre con cierta probabilidad

mucho menor de 1), introduce los conceptos de la mecánica cuántica estadística para calcular la probabilidad de dichos eventos con una elaborada teoría numérica. Lo combina con observaciones conocidas: los hallazgos de activación del área motora suplementaria durante la 'pura ideación' (eventos cognitivos que no se relacionan con ningún tipo de estimulación sensorial ni realización motora, por ejemplo, imaginar que mueves una mano, sin mover realmente nada), con el hecho descubierto por Libet de que milisegundos antes de tomar la decisión de hacer un movimiento hay una activación del área cortical correspondiente (el llamado potencial preparatorio) y que el registro intracelular de neuronas piramidales del hipocampo descubre una intensa actividad continua que se puede interpretar como mili-EPSPs generada por el bombardeo continuo de exocitosis de cientos de botones sinápticos sobre sus dendritas (un impulso que llega a un botón sináptico evoca una exocitosis y un mili-EPSP con una probabilidad en torno a 0.2-0.3) para proponer que la intención mental o voluntad resulta neuralmente efectiva mediante un aumento momentáneo de la probabilidad de exocitosis en determinadas áreas corticales como el área motora suplementaria, es decir hay una selección de eventos. Algo parecido al colapso de la función de onda cuando se la observa. Fue el último artículo suyo que se publicó, a los 89 años.

En 1994 su salud decae seriamente, tenía ya 91 años, y deja sus actividades. Murió el 2 de mayo de 1997 en Contra, Suiza, donde fue enterrado.

## Conclusiones

La contribución de Eccles a la neurociencia justifica sobradamente la concesión del Nobel. Impresiona no sólo el número de artículos publicados, sino la calidad de los mismos y la relevancia de sus aportaciones. Gran parte de lo que sabemos sobre el funcionamiento de la sinapsis se lo debemos a él<sup>27</sup>. Su trabajo sobre el cerebelo fue una obra magna. Y no fue un investigador solitario, fue capaz de organizar y liderar grupos cuyos componentes tuvieron luego trayectorias distinguidas<sup>28</sup>. Su capacidad de trabajo, su talento para el diseño de experimentos, su habilidad para la ejecución de los mismos, una fuerte motivación y curiosidad y un trato humano afable y cordial, así como su apertura a otros campos de conocimiento, lo convirtieron en uno de esos gigantes que nos suben en sus hombros para poder ver lejos.

**Bibliografía**

1. Curtis DR, Andersen P. Sir John Carew Eccles, A.C. *Biogr Mem Fellows R Soc.* 2001; 47: 159-87.
2. Eccles JC. My scientific odyssey. *Annu Rev Physiol.* 1977; 39: 1-18.
3. Bennett MR. The early history of the synapse: from Plato to Sherrington. *Brain Res Bull.* 1999; 50(2): 95-118.
4. Denny-Brown D, Eccles JC, Liddell EGT. Observations on electrical stimulation of the cerebellar cortex. *Proc Roy Soc B.* 1929; 104: 518-38
5. Eccles JC, Granit R. Crossed extensor reflexes and their interaction. *J Physiol.* 1929; 67(1): 97-118
6. Eccles JC, Sherrington CS. Improved bearing for the torsion myography. *J. Physiol.* 1929; 69: i.
7. Eccles JC, Sherrington CS. Numbers and contraction-values of individual motor units examined in some muscles of the limb. *Proc R Soc.* 1930; 106B: 326-46.
8. Burke RE. John Eccles' pioneering role in understanding central synaptic transmission. *Prog Neurobiol.* 2006; 78(3-5):173-88.
9. Creed RS, Denny-Brown D, Eccles JC, Liddell EGT, Sherrington CS. Reflex activity in the spinal cord. *Londres: Oxford Univ. Press;* 1932.
10. Hobbins PG. "Outside the Institute there is a Desert": The Tenuous Trajectories of Medical Research in Interwar Australia. *Med Hist.* 2010; 54(1): 1-28.
11. Popper KR. *La lógica de la investigación científica.* Madrid: Editorial Tecnos; 1962.
12. Brock LG, Coombs JS, Eccles JC. The recording of potentials from motoneurons with an intracellular electrode. *J. Physiol.* 1952; 117(4): 431-60.
13. Eccles JC. Hypotheses relating to the brain-mind problem. *Nature.* 1951; 168: 53-7.
14. Eccles JC. *The Ionic Mechanism of Postsynaptic Inhibition.* En: *Nobel Lectures, Physiology or Medicine 1963-1970.* Amsterdam: Elsevier; 1972. p. 6-26.
15. Eccles JC. *The physiology of synapses.* Berlín: Springer; 1964.
16. Ito M. Masao Ito. En: Squire LR, editor. *The History of Neuroscience in Autobiography.* San Diego: Academic press; 1998. p. 168-90.
17. Eccles JC, Ito M, Szentagothai J. *The cerebellum as a neuronal machine.* Berlín: Springer; 1967.
18. Eccles JC, Nicoll RA, Oshima T, Rubia FJ. The anionic permeability of the inhibitory postsynaptic membrane of hippocampal pyramidal cells. *Proc R Soc Lond B Biol Sci.* 1977; 198(1133): 345-61.
19. Popper KR, Eccles JC. *The self and its brain.* Berlín: Springer; 1977.
20. Popper KR, Eccles JC. *El yo y su cerebro.* Barcelona: Editorial Labor; 1982.
21. Eccles JC. The discipline of biological science with special reference to the neurosciences. *Riv Biol.* 1999; 92(3):456-9.
22. Eccles JC, McGeer PL. Ionotropic and metabotropic synaptic transmission. *Trend Neurosci.* 1978; 2: 39-40.
23. Eccles JC. Developing concepts of the synapses. *J Neurosci.* 1990; 10(12): 3769-81.
24. Eccles JC. A unitary hypothesis of mind-brain interaction in the cerebral cortex. *Proc R Soc Lond B Biol Sci.* 1990; 240(1299): 433-51.
25. Eccles JC. Evolution of consciousness. *Proc Natl Acad Sci USA.* 1992; 89: 7320-4.
26. Beck F, Eccles JC. Quantum aspects of brain activity and the role of consciousness. *Proc Natl Acad Sci USA.* 1992; 89(23): 11357-61.
27. Burke RE. John Eccles' pioneering role in understanding central synaptic transmission. *Prog Neurobiol.* 2006; 78(3-5): 173-88.
28. Stuart DG, Pierce PA. The academic lineage of Sir John Carew Eccles (1903-1997). *Prog Neurobiol.* 2006; 78(3-5): 136-55.