

Comunicación oral individual

Investigación teórica

# El Desarrollo Histórico del Modelo Científico de Membrana Plasmática: perspectivas didácticas<sup>1</sup>

## The Historical Development of Plasma Membrane Scientific Model: didactics perspectives

*Joglar, Carol<sup>1</sup>; Quintanilla, Mario<sup>2</sup>; Ravanal, Eduardo<sup>3</sup>; Brunstein, Juan<sup>2,y4</sup>*

PUC de Chile<sup>2</sup>, UCEN<sup>3</sup>, UCH<sup>4</sup>

[cjoglar@uc.cl](mailto:cjoglar@uc.cl); [mquintag@uc.cl](mailto:mquintag@uc.cl); [lravanalm@ucentral.cl](mailto:lravanalm@ucentral.cl); [jfbrunst@uc.cl](mailto:jfbrunst@uc.cl)

### Resumen

La implementación de la historicidad disciplinar, como un apoyo al desarrollo de la modelización escolar y competencias de pensamiento científico en la escuela, es hoy una preocupación también de la didáctica de las ciencias. Esta investigación teórica tiene como objetivo aportar fundamentos históricos para el trabajo del docente de biología, durante la enseñanza del modelo de membrana plasmática. Se inicia de las preconcepciones estudiantiles sobre de la membrana plasmática y sus relaciones con tres grandes fases que caracterizaron la investigación hacia el desarrollo actual del modelo: 1) la fase de estudios del comportamiento de los lípidos en el agua, 2) la fase de desarrollo de las características estructurales estáticas de la membrana, 3) y la fase del desarrollo de los aspectos dinámicos de la membrana plasmática. Este camino recorrido por el modelo, puede darnos pistas a como los profesores de biología pueden buscar maneras de enseñar la membrana plasmática.

**Palabras clave:** membrana celular, modelo científico escolar, historia de la ciencia

### Abstrac:

The implementation of the historical discipline, as a support to the development of school science models and the development of scientific thinking skills in school, is now a concern also of the teaching of science. This theoretical research aims to provide historical foundations for the work of teachers of biology, during the teaching model plasma membrane. Based on student misconceptions about the plasma membrane and their relationships with three major phases characterized the inquiry into the current development model: phase behavior studies of lipids in the water phase development of structural characteristics static membrane, and the development phase of the dynamic

---

<sup>1</sup> Esta comunicación se inscribe dentro de las directrices teóricas y metodológicas de los proyectos FONDECYT 1110598 y AKA-04, Facultad de Educación, PUC de Chile.

aspects of the plasma membrane. The path taken by the model can give us clues to biology teachers to seek ways to teach the plasma membrane in High School.

Key words: plasma membrane, school science model, history of science

## **Introducción**

La implementación de la metaciencia, Historia de la Ciencia, en el currículo del profesorado y específicamente en profesores de biología es un requerimiento teórico incuestionable para el desarrollo y promoción de conocimiento profesional y la reflexión docente. Las directrices necesarias para esta implementación, ya planteadas por algunas investigaciones (Álvarez, 2006; Camacho & Quintanilla, 2008; Matthews, 1991), han sido discutidas bajo la idea de aportar en la organización de estas orientaciones para la enseñanza de la historia de las ciencias en la formación del estudiantado (Izquierdo, Caamaño, Quintanilla, 2007), pues permiten comprender la evolución de la ciencia o de determinado concepto en el tiempo (Quintanilla, Izquierdo, 2006).

Según los Planes y programas para el sub-sector Biología (MINEDUC, 2011) (currículo de la asignatura de biología para la Enseñanza Media en Chile), un contenido mínimo obligatorio, que debe ser enseñado en la asignatura de biología en la enseñanza media, es la noción científica de membrana plasmática. Este concepto debido a sus características abstractas, presenta grandes dificultades para ser estudiado en lo que se refiere a la biología escolar. La importancia de esta temática se refiere directamente a la comprensión de los mecanismos intracelulares y extracelulares que ocurren a nivel celular como la entrada de nutrientes; difusión de los gases; salida de vesículas de excreción; señalización y otros que dependen de una comprensión del dinamismo de la membrana plasmática, el cual podrá ser generado a partir de la modelización del concepto en la clase de biología (Jiménez, 2000).

Según Barrutia, Artacho, Díaz y Pérez (2002) los estudiantes presentan preconcepciones difíciles de cambiar sobre el concepto discutido, entre ellas se destacan la noción de membrana como una barrera impermeable que aísla la célula. Los estudiantes no vinculan esta entidad celular propia y peculiar para la adherencia intercelular, para algunos es una monocapa lipídica y para otros es una bicapa lipídica, consideran la membrana celular de animales y vegetales como diferentes, además entienden que la estructura química de las membranas intracelular es diferente de la membrana plasmática, es decir, frente a diferentes funciones las membranas deben tener estructuras distintas (Barrutia, et al., 2002). Esto nos lleva a pensar que esta noción es básica para la comprensión de la fisiología celular, debe ser estudiada con mayor cuidado en la biología escolar.

Esta comunicación, es resultado de un trabajo de reflexión teórica grupal donde el docente se pregunta el origen de los contenidos (Zeichner, 2008), fue realizado dentro del marco teórico-metodológico del laboratorio de investigación en didáctica de las ciencias experimentales (GRECIA) y de alguna manera, pretende discutir y por cierto valorar la Historia de la Biología, como insumo teórico para comprender la construcción del conocimiento (rol epistemológico) y desde ahí, orientar el diseño de actividades científicas escolares que favorezcan el aprendizaje (rol didáctico) considerando los obstáculos o preconcepciones que

declaran los estudiantes. Desde este enfoque, hemos sistematizado el conocimiento de y sobre la membrana plasmática desde una perspectiva histórica, destacando las principales problemáticas propias de una época que estimularon la investigación sobre la célula. Veremos a seguir que la historia del desarrollo del modelo de la membrana plasmática se asemeja con las preconcepciones presentes en los estudiantes, principalmente en lo que se refiere a las dos primeras fases del desarrollo del modelo científico de membrana plasmática. Lo que justifica de sobremanera la enseñanza de este modelo desde su desarrollo histórico, en el aula de biología en la Enseñanza Media y en las fases iniciales del estudio de la biología celular en la universidad.

Este análisis toma en cuenta la propuesta de Matthews (1991), en el cual se menciona *el beneficio del acercamiento histórico a la enseñanza de las ciencias*, este autor también destaca la importancia de comprender los obstáculos enfrentados en el desarrollo de la historia de ciencia, como una potente herramienta para entender los obstáculos enfrentados por los estudiantes en la comprensión de determinada noción científica.

Este trabajo tuvo como objetivo también investigar la manera cómo se genera el conocimiento científico y comprender e identificar posibles perspectivas didácticas a la enseñanza de la noción científica de membrana plasmática (García, 2009).

## **El modelo de Membrana Plasmática, antecedentes, estructuración y avances hacia su consolidación.**

Con excepción de algunos virus, la mayoría de los seres vivos contiene membranas, estas son un componente limítrofe y activo que separa la célula del medio extracelular. También se componen de membranas compartimientos internos de la célula, como por ejemplo los organelos (Eichman, 1999). El estudio de las biomembranas está mezclado desde sus inicios con el estudio de los lípidos (petróleo y aceites) y su interacción con el agua. Eichman (1999) menciona que uno de los primeros en describir la relación de los lípidos con el agua fue Plinio el Viejo, en su obra enciclopédica Historia Natural (año 77 D.C), compuesta por 37 libros. Plinio señala que el agua del mar puede ser calmada fácilmente con el petróleo, idea que con el pasar del tiempo se convirtió en parte del folclor. Siglos más tarde entre los primeros experimentos realizados y registrados está el de Benjamín Franklin en 1774, el cual derramó una cucharada de aceite sobre el mar encrespado, cuenta el:

*“ [...] aunque no era más que una cucharada, producía una calma instantánea, sobre varia yardas cuadradas, la cual se extendía de manera asombrosa y gradual hasta que alcanzó el sotavento e hizo que toda esa porción del estanque, tal vez la mitad de un acre, fuera tan lisa como un cristal.” (Voet & Voet, 2004, p. 405)*

En ese momento B. Franklin no sabía el por qué se reducían las olas cuando se derramaba el aceite, y tampoco el por qué solamente conseguía calmar olas pequeñas. Esta situación se generaba debido a la reducción de la tensión superficial del agua, provocada por una fina capa monomolecular de lípidos (Heimburg, 2007).

Las investigaciones acerca de las capas monomoleculares fueron retomadas cien años después. En 1890 Lord Raleigh, científico con formación en el área de física y matemática en

Cambridge, fue capaz de repetir el trabajo de Franklin y además midió el tamaño de la zona que ocuparía determinado volumen de petróleo al ser esparcido en el agua, y el grosor de la película formada. Un año después, una mujer llamada Agnes Pockels, le escribe una carta contando que había conseguido desarrollar un dispositivo en experimentos realizados en su propia cocina, para medir el área exacta que el aceite ocupa cuando es esparcido sobre el agua. Las bases de este dispositivo todavía son utilizadas hoy por los científicos que desarrollan estudios en fenómenos de superficie (Eichman, 1999).

El uso del concepto “membrana biológica” se atribuye al botánico alemán Pfeffer que en el año de 1887 (Meza, Romero-Méndez, Lincón, & Sánchez-Armáss, 2010), realizaba estudios con respecto a las propiedades osmóticas en las células vegetales, donde identifica semejanzas entre éstas y las membrana obtenidas al precipitar ferrocianuro cúprico sobre las paredes porosas de la cerámica. Los estudios permitieron que Pfeffer desarrollara la hipótesis en la cual admitía la existencia al derredor de la célula de una capa de protoplasma de propiedades apropiadas, mas con un espesor fino e invisible, podría tener propiedades osmóticas.

De los estudios de las propiedades osmóticas de las células y la relación del estudio del comportamiento de los lípidos en superficies con la membrana ocurre de forma “casi casual”, ya que durante este mismo periodo Ernest Charles Overton (1895), botánico especializado en fisiología celular y farmacología, realizaba su doctorado en botánica en la Universidad de Zurich. Entre sus investigaciones, Overton buscaba explicar cómo las células vegetales conseguían absorber algunas sustancias y excretar otras, en ese contexto el percibe que sustancias de origen lipídico atravesaban la membrana con relativa facilidad, por eso las llama de “lipoides”, pues las relaciona a la naturaleza química apolar de las mismas, también menciona que no hay diferencia cuanto a las propiedades de permeabilidad entre las células vegetales y animales. Esta situación viene en contra de lo que se pensaba en esa época en el mundo científico, ya que la idea era que la membrana era impermeable a casi todo excepto el agua. Estos estudios permitieron a Overton enunciar dos hipótesis: 1. Hay similitudes entre las membranas biológicas y los lípidos, como el aceite de oliva. 2. Ciertas moléculas (lípidos) pasan por “disolución” dentro lípidos de la membrana (Eichman, 1999).

A pesar de los trabajos desarrollados por Overton, sus hipótesis no fueron tomadas en cuenta, y los estudios de la membrana plasmática, quedaron de cierta forma parados durante algún tiempo. Sin embargo, los trabajos de investigación acerca de las capas monomoleculares fueron retomados por Irving Langmuir, científico de formación en Física y Química, que trabajaba en los laboratorios de la empresa General Electric - EUA, llegando de esa forma al estudio del aceite con el agua. Para eso usa una versión mejorada del aparato desarrollado por Agnes Pockels, quien consiguió mediciones precisas de las superficies ocupadas por cantidades conocidas de petróleo. Finalmente en el año de 1916, Langmuir publica un artículo sobre sus estudios acerca de monocapa moleculares (Langmuir, 1916) en el cual relató el comportamiento de los fosfolípidos en el agua, donde sus grupos polares se disponían perpendicularmente al agua y los hidrocarburos en dirección opuesta a ella. Estas conclusiones fueron claves para la comprensión, posterior, de la bicapa lipídica de las membranas biológicas.

La comprensión de la estructura de la membrana era todavía reducida y tangenciales a los estudios de los lípidos y su comportamiento. Sin embargo Gorter profesor médico pediatra y también investigador, llamado E. Gorter, junto con su asistente de investigación F. Grendel, trabajaban en el laboratorio del hospital pediátrico de la universidad de Leiden, Holanda y fueron de cierta forma los primeros en investigar específicamente las membranas biológicas y su espesor. De los trabajos realizados por Langmuir en 1916 sobre el comportamiento en agua, de las monocapas de lípidos, estos investigadores extrajeron los lípidos de las membranas de eritrocitos provenientes de varios animales, cuyas células rojas tienen tamaños

diferenciados. Para esto usaron acetona juntamente a otros solventes (Gorter, Grendel, 1925) y notaron que al extenderlos sobre el agua, éstos ocupaban el doble de la superficie de cada una de las células desde donde provenían, como lo mencionan en el artículo de su autoría:

*“Nosotros, por tanto, suponemos que todo eritrocito está rodeado por una capa de lípidos, de los cuales los grupos polares se dirigen al interior y al exterior, en gran parte de la misma manera en que Bragg (1) supone que las moléculas se orientan en un "cristal" de un ácido graso, y como se disponen las moléculas de una burbuja de jabón según Perrin (2). En el límite de dos fases, siendo una la solución acuosa de la hemoglobina, y la otra el plasma, dicha orientación parece ser a priori la más probable. Cualquier otra explicación que no tenga en cuenta esta relación constante entre la superficie de los eritrocitos[...] y el contenido de lipoides parece muy difícil de sostener. Hemos examinado la sangre del hombre y del conejo, perro, conejillo de indias, ovejas y cabras. Existe una gran diferencia en el tamaño de los hematíes de estos animales, pero la superficie total de los eritrocitos en 0,1 cc de sangre no muestran una divergencia similar, porque los animales que tienen células muy pequeñas (de cabra y oveja) tienen mayor cantidad de estas células en su sangre que los animales con células de mayores dimensiones (perro y el conejo). Damos todos los resultados de nuestros experimentos, omitiendo únicamente aquellos en los que no hemos podido evitar pérdidas en el procedimiento de evaporación de la acetona. Está claro que todos nuestros resultados concuerdan muy bien con la suposición de que los eritrocitos están cubiertos por una capa de sustancias grasas que es de dos moléculas de espesor.”<sup>2</sup>.*

Esto los llevó a la importante conclusión que la membrana de los eritrocitos está cubierto por una capa de sustancias de naturaleza lipídica, la cual tiene como espesor el tamaño de dos moléculas. Podemos notar la importancia de este descubrimiento, ya que habla de una posible estructura de doble capa de lípidos (bicapa lipídica), a pesar de que en sus resultados presentaron algunos pequeños errores de cálculo en los resultados, sus conclusiones fueron correctas y como veremos más adelante, básicas para el modelo actual de membrana plasmática.

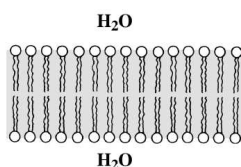


Figura 1: La membrana plasmática propuesta por Gorter y Grendel, 1935 (Heimburg, 2007)

Siete años después el biofísico Kenneth Stewart Cole (1932), hoy reconocido como el padre de la biofísica debido a sus estudios de las propiedades eléctricas de las células vivas, concluyó que la membrana celular tenía que estar formada por otros componentes además de lípidos (Eichman, 1999; Heimburg, 2007).

James F. Danielli, inglés con formación en el área de la química, que desde los inicios de sus trabajos como investigador tuvo una fuerte inclinación a los estudios de las membranas celulares junto a su amigo Hugh Davson. Fue becado por dos años para desarrollar investigaciones en la Universidad de Princeton, EUA, lo que le permitió desarrollar trabajos junto a E. Newton Harvey, experto en estudios de superficie celular. En una de sus investigaciones con Harvey evidenciaron el requerimiento de un factor adicional en la membrana, que serían las proteínas. Fue uno de los periodos más fructíferos de la vida de Danielli.

En el año de 1935, volvió a Inglaterra a la University College of London, y continuó desarrollando sus estudios acerca del transporte en la membrana celular con Hugh Davson,

<sup>2</sup> Traducción y destaque del autor, desde el artículo escrito por el médico E. Gorter y su asistente de investigación F. Grendel (Gorter & Grendel, 1925).

fisiólogo y amigo particular. A pesar de ser mundialmente conocido por el desarrollo del primer modelo de membrana plasmática, Danielli desarrolló una gran cantidad de otras investigaciones, como por ejemplo el transporte facilitado, también desarrolló investigaciones en diversas áreas de la bioquímica (Stein, 1986).

El modelo propuesto por Danielli y Davson en el año 1935 para la membrana plasmática fue aceptado por gran parte de la comunidad científica de aquella época. A diferencia del anterior, este modelo incluía proteínas en la membrana plasmática, donde por sobre la bicapa se encontraban proteínas adsorbidas, la mayoría solubles en el agua, y que los fosfolípidos son anfipáticos. En el artículo propuesto en la época, ellos mencionan:

*“En la actualidad existe un cuerpo de evidencia considerable que apoya la opinión de que las células vivas están rodeadas por una fina película de material lipídico. El término lipóide utilizado aquí se refiere a una sustancia mucho más soluble en hidrocarburos que en el agua [...] Esto ofrece un argumento bastante sólido respecto a que en estas células la película que separa el contenido de la celda eléctrica del medio circundante es de grosor unimolecular y trimolecular. Si, como parece razonable suponer, la misma membrana de una película se ocupa tanto de las propiedades eléctricas y de la permeabilidad, se convierte en relevante para considerar si las potencialidades de una película de tal dimensión son suficientes para explicar los fenómenos observados en los sistemas biológicos” (Danielli & Davson, 1935, pag 495) (Traducción del autor).*

La propuesta de Danielli y Davson, que fue conocida como la teoría *Paucimolecular* (Meza et al., 2010), describe una bicapa lipídica y dos capas de proteínas globulares, siendo una interna y la otra externa a la bicapa (figura 2). La región externa de las proteínas sería hidrofílica y la interior hidrofóbica. Estas conclusiones partieron de la observación de entrada y salida de sustancia a la célula, motivo por el cual no fue considerado como un modelo, ya que en este periodo las evidencias acerca de la membrana eran indirectas pues la resolución de los microscopios de aquella época se limitaba a los 200 nm, impidiendo así la observación de la estructura bimolecular de la membrana, la cual tiene cerca de 5 y 10 nm de espesor (Heimburg, 2007).

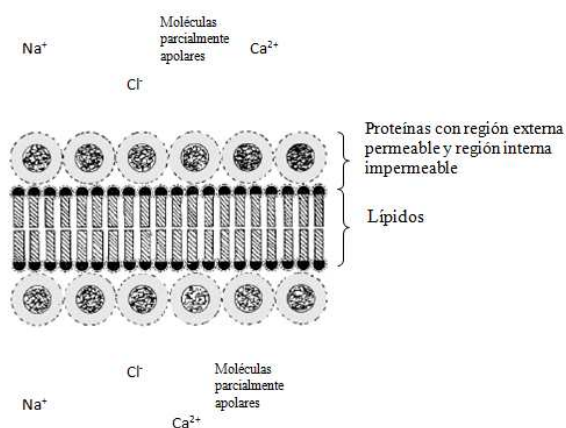


Figura 2: El modelo de membrana plasmática propuesto por Danielli y Davson (Heimburg, 2007)

Danielli y Davson concluyen que la permeabilidad de las membranas a los solutos se explica desde los conceptos de la fisicoquímica acerca de las regiones hidrófilas y lipófilas de las membranas celulares y no por reacciones químicas, también que los solutos son necesarios para explicar las propiedades de transporte de las membranas celulares (Heimburg, 2007).

Básicamente este modelo era un “sándwich” de lípidos cubierto por ambos lados de proteínas. Este modelo de estructura de la membrana fue aceptado durante largo tiempo, siendo gradualmente insuficiente para explicar resultados de nuevas investigaciones.

En el año de 1957, J. D. Robertson, científico del departamento de Anatomía de la Universidad College, Londres, escribió un artículo donde presentó su testimonio y mostró las imágenes que se podían observar de la membrana celular y también de su estructura única, lo que llamó de “unidad de membrana” (Robertson, 1957), también conocido como el modelo unitario. Este modelo **confirma los avances realizados** por Gorter & Grendel (1925) y de Danielli y Davson (1935), ya que se percibía una característica trilaminar de la membrana donde las dos líneas exteriores serían las capas de proteínas y la interior la bicapa de lípidos. En el artículo de la época Robertson concluye:

*“Aunque este documento no da respuesta a la naturaleza precisa de la sustancia puente, demuestra por primera vez la presencia de capas definidas dentro de la membrana de la célula de Schwann y establece una continuidad directa de cada una de estas capas con capas de dimensiones comparables en la vaina de mielina. Se ha demostrado que no existe dicha continuidad en los 150  $\mu$ . Un hueco central en mesaxones con cualquier capa de mielina de dimensiones comparables. De hecho, el puente es, a los límites de la resolución de las micrografías que aquí se presentan, obliterados en la vaina de mielina. Por lo tanto, parece que las capas lipídicas organizadas de la mielina no se continúan en el puente central del mesaxon. Esta conclusión se enfrenta de manera importante con la controversia iniciada hace varios años por Sjöstrand and Rhodin (1953), con su hipótesis de que las capas lipídicas organizadas están presentes en los espacios entre las capas densas de las membranas intercelulares y otras membranas de este tipo. Se considera que esta hipótesis es refutada por los resultados presentados aquí” (Robertson, 1957, pag. 1046) (Traducción del autor)..*

Robertson la definía, conforme lo menciona Meza, et. Al. (2010), “la bicapa lipídica como una barrera al libre flujo de iones y moléculas hidrófilas, no descartaba la posible presencia de canales acuosos a través de los cuales pudiese darse el transporte de estos materiales”. En su investigación Robertson describe la “estructura común” (figura 3) de todas las membranas celulares, incluso de los orgánulos, sin embargo “eso no quita la posibilidad de composiciones diferenciadas” de acuerdo a su especificidad (Eichman, 1999; Heimburg, 2007; Robertson, 1957).

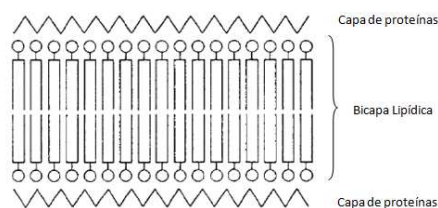


Figura 3: Estructura de la membrana relatada por D. J. Robertson (Heimburg, 2007)

El modelo de unidad de la membrana fue enseñado en las escuelas durante la década del sesenta e inicios de la década de setenta. En los libros de texto aparecía una imagen de micrografía electrónica (figura 4) para demostrar la estructura trilaminar de la membrana y su aspecto de “sándwich”. Sin embargo durante la década de los sesenta a través de microfotografías, se percibió que las proteínas tienen formato helicoidal, estando de esta forma como mosaico, no como una camada continua, y la estructura de las capas lipídicas

también presentaban características más de líquidos que sólidos, llevando a cuestionar así el modelo propuesto por Robertson.

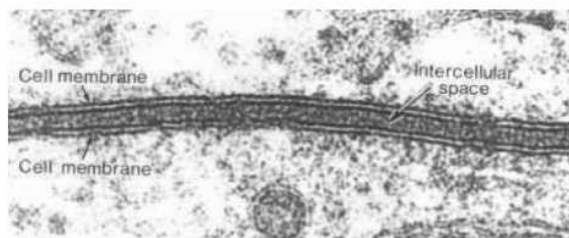


Figura 4: Imagen de las membrana celular trilaminar mencionada por J. D. Robertson (Heimburg, 2007)

A inicios de la década del setenta, el modelo de la unidad de membrana fue reemplazado por el modelo propuesto por los bioquímicos S. J. Singer, profesor de biología de la Universidad de California y Garth Nicolson investigador asociado de Armand Hammer Cancer Center, del Salk Institute para Estudios Biológicos, los dos en La Jolla, San Diego, EUA (Singer & Nicolson, 1972). Estos investigadores propusieron un “nuevo” modelo de membrana, para eso mantuvieron la bicapa lipídica propuesta por Gorter & Grendel (1925), que fue modificada por Danielli y Davson (1935) y por Robertson (1959), entretanto a las proteínas propuestas por los investigadores que los antecedieron, se les propuso una forma globular y flotantes en la bicapa lipídica, anulando de cierta forma el modelo de “sándwich”. A este modelo se le llamó de **Modelo de Mosaico Fluido**, como lo describen en el artículo de la época:

*“Se presenta un modelo de mosaico fluido para la organización general y estructura de las proteínas y los lípidos de las membranas biológicas. El modelo es consistente con las restricciones impuestas por la termodinámica. En este modelo, las proteínas integradas a la membrana son un conjunto heterogéneo de moléculas globulares dispuestas en una estructura anfipática, es decir, con los grupos iónicos y altamente polares sobresaliendo de la membrana hacia la fase acuosa, y gran parte de los grupos no polares profundos en el interior hidrofóbico de la membrana. Estas moléculas globulares están parcialmente incrustadas en una matriz de fosfolípidos. La mayor parte de los fosfolípidos están organizada como una doble capa fluida discontinua, aunque una pequeña fracción de los lípidos pueden interactuar específicamente con las proteínas de membrana. La estructura de mosaico fluido es, por lo tanto, formalmente análoga a una solución de proteínas integrales (o lipoproteínas) orientada de modo bidimensional en el solvente viscoso de la bicapa fosfolípidica” (Singer & Nicolson, 1972, pag. 730) (Traducción del autor)..*

El modelo (figura 5) propone que las biomembranas se componen básicamente de proteínas y lípidos los cuales son compuestos por las colas hidrofóbica, que están localizadas para el lado interno de la bicapa que es fluida y por las cabezas hidrofílica para los lados externos de la membrana en contacto con el agua y el medio líquido intra y extracelular. Las proteínas estarían flotando en esa bicapa y son de dos tipos: a) las proteínas periféricas que están en la región más externa de la membrana y se ligan y desligan fácilmente de la misma, b) las proteínas integrales, las cuales no se pueden separar fácilmente de los lípidos de la bicapa, éstas componen la mayor cantidad de proteínas de la membrana. Según Heimburg (2007) El nombre del modelo provendría de Danielli y Davson (1935), a pesar que estos investigadores no lo mencionaron, ellos destacaron que algunas proteínas parecía que interactuaba con los lípidos circundantes. Otras proteínas pueden contener canales o “poros”. De acuerdo a investigaciones posteriores estas proteínas estarían el área que está en contacto con la bicapa lipídica con características hidrofóbicas (Heimburg, 2007; Singer & Nicolson, 1972).

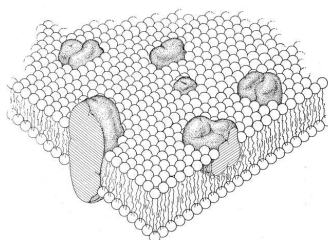


Figura 5: Figura del Modelo de Mosaico Fluido propuesto Singer y Nicolson.(Singer & Nicolson, 1972).

Tiempos después surgieron observaciones al modelo de Singer y Nicolson entre ellas (Meza, Romero\_Méndez, Lincón, & Sánchez-Armáss, 2010), quienes mencionan que “los parámetros intrínsecos de los materiales de la membrana (por ejemplo: densidad, módulo elástico, viscosidad, energía libre superficial y módulo de deformación) mostraban diferencias significativas con respecto a los observados en bicapas lipídicas artificiales”. Debido a este tipo de inconsistencias las críticas no demoraron, lo que no se esperaba para el modelo propuesto, esto llevó a la incorporación de la noción de asimetría entre las dos monocapas lipídicas. Los estudios realizados a partir de bicapas y monocapas sintéticas, según Meza et al. (2010) “permitió establecer los principios termodinámicos que subyacen la segregación de fases inter e intra monocapas”.

En el año 1988 Simons y van Meer, proponen el modelo de *microdominios lipídicos* (Simons & Meers, 1988), conocido actualmente como “balsas de membrana”. Hay discordancias cuanto a que si este sería realmente un nuevo modelo o simplemente una mejora del modelo de Singer y Nicolson, ya que para algunos científicos este modelo todavía es válido (Eddin, 2003; Vereb et al., 2003) y para otros fue substituido por el modelo de Eddin (2003). Simons y van Meer plantean que los complejos glicosfingolípidos-colesterol se mantiene estrechamente empaquetado y se comportan como unidades de balsas en la monocapa externa de la membrana plasmática. Posteriormente, en la década de noventa se demuestra que esta situación también ocurre en la monocapa interna, o sea la que está en contacto con el citoplasma, sin embargo su estructura y sus propiedades, todavía no son claras para los investigadores (Meza et al., 2010).

En los últimos años se ha consensuado la redefinición del concepto balsa lipídicas (*lipid rafts*) a favor de balsas de membranas (*membrane rafts*), éstas según Meza et al. (2010) se “componen de pequeños dominios en la membrana, heterogéneos, altamente dinámicos, enriquecidos con esteroides y esfingolípidos que compartimentan procesos celulares”. Actualmente se conocen dos tipos de balsas de membranas: 1) las balsas planas, las cuales son muy pequeñas y dinámicas y 2) las caveolas, que son invaginaciones de la membrana plasmática. Se adjudica un papel importante hoy a las balsas de membrana en la coordinación de la transducción de señales extracelulares, apoptosis, infecciones provocadas por virus, endocitosis y exocitosis. También se sabe que la desestabilización de las mismas podría afectar la expresión y/o la actividad de algunas proteínas de la membrana (Meza et al., 2010).

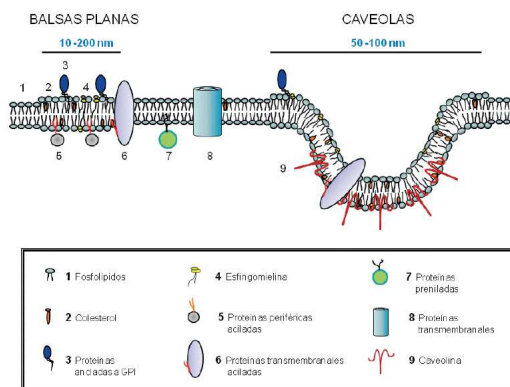


Figura 6: Tipos de balsas de membrana: planas y caveolas (extraído de Meza et al., 2010, pag. 6)

A pesar del profundo y notorio avance del modelo de membrana plasmática, a inicios de la segunda década del siglo veintiuno, las críticas al modelo de balsas de la membrana ya se han iniciado.

Los principales hitos en la evolución del modelo de membrana plasmática se iniciaron muchos años antes que su visualización en el microscopio. Como mencionamos anteriormente, desde los estudios de la interacción de los lípidos con el agua de forma lenta y gradual, esos conocimientos han sido usados para la comprensión de las propiedades de la membrana plasmática, sus características estructurales y finalmente el desarrollo de los aspectos dinámicos de la membrana

Tabla 1: Síntesis comparativa de los procesos de desarrollo, en la historia, del modelo de membrana plasmática

Fase del desarrollo del modelo	Principales hitos
<b>Comportamiento de los lípidos en el agua.</b>	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. <b>77 D.C. - Plinio el viejo:</b> menciona el efecto provocado por los lípidos en el agua (Heimburg, 2007; Voet &amp; Voet, 2004).</li> <li>2. <b>1774 - B Franklin:</b> describe la reducción de las pequeñas olas cuando se derrama aceite por sobre las mismas (Eddin, 2003; Heimburg, 2007; Voet &amp; Voet, 2004).</li> <li>3. <b>1890 – Lord Raleigh:</b> Midió el volumen y la zona ocupada por una determinada porción de petróleo esparcida por el agua (Eddin, 2003; Heimburg, 2007).</li> <li>4. <b>1891 - Agnes Polkeds:</b> desarrolla un dispositivo para medir el área exacta ocupada por el aceite sobre el agua (Eichman, 1999; Heimburg, 2007).</li> <li>5. <b>1916 – Irving Langmuir:</b> relata el comportamiento de las monocapas de los fosfolípidos en el agua y su porción hidrofílica y hidrofóbica (Eddin, 2003; Langmuir, 1916).</li> </ol>
<b>Desarrollo de las características estructurales estáticas de la membrana</b>	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. <b>1887 – Pfeffer:</b> propone la hipótesis de que admitía la existencia al alrededor de la célula una capa de protoplasma de propiedades apropiadas, mas con un espesor fino, e invisible, podría tener propiedades osmóticas (Meza et al., 2010).</li> <li>2. <b>1895 – Ernest Charles Overton:</b> relaciona la salida o entrada de sustancias a la célula, con la naturaleza química apolar de las mismas (similitudes de las membranas con el aceite y algunas moléculas pasa por disolución dentro de lípidos) (Eddin, 2003; Eichman, 1999)</li> <li>3. <b>1925 – E. Gorter &amp; F. Grendel:</b> los lípidos extraídos de las membranas celulares ocupan el doble del área de las membranas, por lo cual se concluye que la membrana es compuesta por una doble capa lipídica (Gorter &amp; Grendel, 1925).</li> <li>4. <b>1932 – Kenneth Stewart Cole:</b> concluye que las membranas celulares deben estar formadas por otros componentes que no son lípidos (Eddin, 2003; Heimburg, 2007).</li> <li>5. <b>1935 – J. F. Danielli &amp; Hugh Davson:</b> Modelo de “sándwich”, donde la bicapa lipídica era revestida interna y externamente por capas proteicas (Danielli &amp; Davson, 1935; Stein, 1986).</li> <li>6. <b>1957 – J. D. Robertson:</b> Modelo de de unidad de la membrana en el cual todas las</li> </ol>

	membranas tendrían la misma estructura, sin necesariamente tener la misma composición. Confirma la estructura trilaminar del modelo de Danielli y Davson y su aspecto de “sándwich” y la bicapa lipídica de Gorte y Grendel (Eddin, 2003; Heimburg, 2007; Robertson, 1957).
<b>Desarrollo de los aspectos dinámicos de la membrana plasmática</b>	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. <b>1972 – S. J. Singer &amp; Garth Nicolson:</b> proponen el modelo de “mosaico fluido”, donde la bicapa lipídica es fluida y las proteínas están en la bicapa (Eddin, 2003; Heimburg, 2007; Singer &amp; Nicolson, 1972).</li> <li>2. <b>1988* – Simons &amp; van Meer:</b> el modelo de las “balsas de membrana” plantea que los complejos glicoesfingolípidos-colesterol se mantiene estrechamente empaquetado y se comportan como unidades de balsas en la monocapa externa de la membrana plasmática (Eddin, 2003; Meza et al., 2010; Simons &amp; Meers, 1988; Vereb et al., 2003).  *Si el modelo del Mosaico Fluido fue substituido por el modelo de balsas, o este último es una adaptación es todavía una temática en discusión en la comunidad científica (Eddin, 2003; Meza et al., 2010; Vereb et al., 2003)</li> </ol>

Esta revisión tuvo como fin generar un aporte teórico sobre del desarrollo histórico del modelo actual de membrana plasmática para el docente. Presenta las distintas fases hasta llegar al actual modelo, donde se nota semejanza con las diferentes preconcepciones existentes en los estudiantes y reflejadas en el estudio del desarrollo histórico de la membrana plasmática, mencionadas por Barrútia, et al. (2002). Este proceso histórico parte de simples observaciones del comportamiento del aceite en el agua y llega al complejo modelo de balsas de membrana, este modelo dinámico y actual posibilita entender las repercusiones funcionales que tiene en el contexto de cada célula, sin embargo todavía deja una gran camino a recorrer por los científicos para, quien sabe, descubrir nuevos y complejos mecanismos de funcionamiento de las biomembranas, que a pesar de tan pequeñas y delgadas, realizan funciones fundamentales en el mantenimiento de la integridad celular y consecuentemente del ser vivo. El estudio de la membrana plasmática desde una mirada histórica permite así al estudiante pasar de cierta forma por algunas de las fases que este modelo científico ha enfrentado, identificar y comprender el aspecto dinámico de la membrana, aportando así a la modelización de este modelo científico en la ciencia escolar.

## Referencias

- Álvarez, M. (2006). ¿Qué historia de la ciencia enseñar? In M. Quintanilla (Ed.), *Historia de la Ciencia. Aportes para su divulgacion y enseñanza* (pp. 55-57). Santiago, Chile.
- Camacho, J., & Quintanilla, M. (2008). Resolución de Problemas Científicos desde la História de la Ciencia: Retos y Desafíos para Promover Competencias Cognitivo Linguísticas en la Enseñanza de la Química Escolar. *Ciencia & Educação, 14*(2), 197-212.
- Danielli, J. F., & Davson, H. (1935). A contribution to the theory of permeability of thin films. *Journal of Cellular Physiology, 5*(4), 495-508.
- Eddin, M. (2003). Lipids on the fronteir: a century of cell-membrane bilayers. *Nature, 4*(May), 414-416.
- Eichman, P. (1999). From the Lipid Bilayer to the Fluid Mosaic: A Brief History of Membrane Models. *Resource Center for Sociology, History and Philosophy in Science Teaching - Teachers´ Network News, 9*(2), 1, 5-8.

- García, A. (2009, 2009). *Aportes de la historia de la ciencia a la formación permanente del profesorado universitario. un caso en el área de la fisicoquímica*, Barcelona.
- Gorter, E., & Grendel, F. (1925). On bimolecular layers of lipids on the chromocytes of the blood." *Journal of Experimental Medicine. Journal of Experimental Medicine*, 41(4), 439-443.
- Heimburg, T. (2007). Membranes - An introduction. In T. Heimburg (Ed.), *Thermal Biophysics of Membranes* (pp. 1-19).
- Jiménez, M. P. (2000). Modelos Didácticos. In F. Perales & P. Cañal (Eds.), *Didáctica de las Ciencias Experimentales*. Alcoy: España: Editorial Marfil.
- Langmuir, I. (1916). The constitution and Fundamental Properties of Solids and Liquids. *Journal of the American Chemical Society*, 252, 1-75. doi: 10.1021/ja02268a002
- Matthews, M. (1991). Un lugar para la historia y la filosofía en la enseñanza de las ciencias. *CL & E: Comunicación, lenguaje y educación*(11-12), 141-156.
- Meza, U., Romero\_Méndez, A. C., Lincón, Y., & Sánchez-Armás, S. (2010). La Membrana Plasmática: Modelos, Balsas y Señalización. *Revista de Educación Bioquímica*, 29(4), 125-134.
- Robertson, D. (1957). Observations on the Ultrastructure of the Membranes of Frog of Anatomy. *Journal Biophys Biochemical Cytology*, 3(6), 1043-1048.
- Simons, K., & Meers, G. V. (1988). Perspectives in Biochemistry Lipid Sorting in Epithelial Cells. *Biochemistry*, 27(17), 6197-6202.
- Singer, S. J., & Nicolson, G. L. (1972). The fluid mosaic model of the structure of cell membranes. *Science*, 175(23), 720-731.
- Stein, W. D. (1986). James Frederic Danielli . 13 November 1911-22 April 1984. *Biographical Memoirs of Fellows of the Royal Society*, 32, 116-135.
- Vereb, G., Szollosi, J., Matko, J., Nagy, P., Farkas, T., Vigh, L., . . . Damjanovich, S. (2003). Dynamic, yet structured: The cell membrane three decades after the Singer-Nicolson model. [Research Support, Non-U.S. Gov't Review]. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 100(14), 8053-8058. doi: 10.1073/pnas.1332550100
- Voet, D., & Voet, J. G. (2004). Lípidos y Membranas *Bioquímica* (pp. 405). Argentina: Editorial Panamericana. (Reprinted from: 3a. ).
- Zeichner, K. M. (2008). Uma análise crítica sobre a "reflexão" como conceito estruturante na formação docente. *Educ. Soc.*, 29(103), 535-554.