

29

CAPÍTULO

Ribosomas

Una vez esclarecido el aspecto informacional empleado en el proceso general de expresión de la información genética, cabe discutir los aspectos estructurales y funcionales de las partículas donde ocurre el fenómeno de descodificación, cuyo resultado es la síntesis de una molécula de proteína.

Los ribosomas fueron observados por primera vez con la ayuda del microscopio electrónico por *George Palade*, en 1955, por lo que algunos autores aún los siguen llamando gránulos de Palade. Con posterioridad se ha podido demostrar la presencia de éstos en el citoplasma de todas las células animales y vegetales, hongos y bacterias, así como en algunos organelos citoplasmáticos, especialmente los cloroplastos de las células vegetales y las mitocondrias.

Los ribosomas son los más abundantes de los componentes celulares. En una bacteria en fase de crecimiento activo pueden encontrarse cerca de 20 000 ribosomas, los cuales contienen aproximadamente el 10 % de las proteínas y el 80 % del ARN celular. En eucariontes la proporción de proteínas es menor, pero mayor su número absoluto, y contiene la mayor parte del ARN celular.

Los ribosomas bacterianos se encuentran unidos al ARNm que a su vez está unido al ADN. En el citoplasma de los eucariontes los ribosomas están comúnmente asociados al citoesqueleto y en ocasiones a membranas del retículo endoplasmático; todo esto significa que durante la traducción no están libres en las células, sino asociados directa o indirectamente con alguna de las estructuras celulares.

El interés en el estudio de los ribosomas no radica sólo en su participación en la síntesis de proteínas, sino además, en el proceso de su propia formación a partir de sus componentes moleculares. También es de interés la interrelación funcional que se establece entre sus componentes, que se manifiesta en el hecho de que, ellos por separado, no pueden dar cuenta de ninguno de los principales eventos que tienen lugar cuando todos están organizados en la forma adecuada.

Los avances tecnológicos alcanzados en los años que van desde mediados de la década de los 60 hasta nuestros días, han permitido comenzar a desentrañar la estructura molecular de los ribosomas, la organización tridimensional y la biogénesis, así como han posibilitado una primera aproximación a la relación estructura-función de estos organelos.

Este capítulo comenzará por el estudio de los ribosomas bacterianos, especialmente los de la *E. coli*, lo que servirá de referencia para la comparación con los de otro origen. Los aspectos funcionales de estas partículas, sin embargo, sólo serán completamente comprensibles después del estudio del capítulo siguiente.

Primeros indicios

La historia del conocimiento de los ribosomas se remonta al descubrimiento en los primeros años de la década de los 50, de que la capacidad de diversos tipos celulares para sintetizar proteínas se relacionaba con el contenido celular de ARN, y que la mayor proporción de éste aparecía en forma de pequeñas partículas (que entonces denominaron microsomas) en el citoplasma celular; esto sugería que las partículas debían intervenir de alguna forma en la síntesis de proteínas, pero la importancia real de los ribosomas sólo se puso de manifiesto después de algunos años de intensa investigación bioquímica.

El trabajo principal fue desarrollado por *Paul C. Zamecnik* y otros, quienes añadían a homogenatos de hígado de rata, aminoácidos marcados con ^{14}C y ATP como fuente de energía para lograr detectar la formación de pequeñas cantidades de proteínas. Mediante un proceso de eliminación llegaron a establecer que varios organelos celulares, entre ellos el núcleo y las mitocondrias, no eran necesarios para la síntesis de proteínas, pero que los ribosomas eran esenciales. También lograron identificar otros componentes esenciales para la síntesis de proteínas, entre ellos, los ARNt y la enzima que une los aminoácidos a los ARNt correspondientes. Estos sistemas, sin embargo, producían una escasa cantidad de proteínas. Los avances posteriores se llevaron a cabo con los trabajos presentados por *Marshall W. Nirenberg* y *J. Heinrich Matthaei*, acerca de los sistemas libres de células, descritos en el capítulo anterior.

A partir de ese momento se comenzó el estudio intensivo de los ribosomas, la separación y la caracterización de sus componentes, la función de cada uno de ellos en la traducción, el ensamblaje de la partícula y su regulación, que son los aspectos que se tratan a continuación.

Composición molecular

Los ribosomas de la *E. coli* se han estudiado con mayor intensidad que los de cualquier otro organismo; al ser analizados en la ultracentrífuga presentan un coeficiente de sedimentación de 70 S, con un peso de partícula de 2 520 kD y están constituidos por 66 % de ARN y 34 % de proteínas.

Esta partícula puede ser disociada en 2 subunidades de tamaño desigual. La menor presenta un coeficiente de sedimentación de 30 S, se le conoce como subunidad 30 S, con un peso de 930 kD; está formada por una molécula de ARN de 16 S que tiene un total de 1 541 nucleótidos, para un peso molecular de 560 kD, lo que representa el 60 % del peso de la subunidad, el 40 % restante lo constituyen 21 proteínas con un peso total de 370 kD, que se han designado S1 a S21 para indicar que pertenecen a la subunidad menor (*small*, pequeño) del ribosoma.

La subunidad mayor presenta un coeficiente de sedimentación de 50 S, se le conoce como subunidad 50 S, con un peso de partícula de 1 590 kD; está formada por 2 moléculas de ARN, una de 23 S que contiene 2 904 nucleótidos y otra de 5 S que contiene 120 nucleótidos, que en total representan 70 % del peso de la partícula, el 30 % restante lo constituyen 31 proteínas designadas L1 a L34 (*large*, grande). Aunque se considera que hubo un error en la asignación inicial de los números a las proteínas, aún se sigue usando la numeración del 1 al 34. El cuadro 29.1 resume los aspectos principales de la composición de los ribosomas procariontes.

Cuadro 29.1. Composición molecular de los ribosomas de procariontes y eucariontes

Propiedad	Procariontes	Eucariontes
Subunidad menor		
Peso molecular	0,9 x 10 ⁶	1,44 x 10 ⁶
ARN	16 S	18 S
Peso molecular	0,51 x 10 ⁶	0,7 x 10 ⁶
Proteínas	21	35
Peso molecular	8 300 - 25 800	11 200 - 41 500
Peso total de proteínas	0,39 x 10 ⁶	0,74 x 10 ⁶
Sedimentación	30 S	40 S
Subunidad mayor		
Peso molecular	1,8 x 10 ⁶	2,8 x 10 ⁶
ARN tipo/peso	5 S/ 40 000	5 S/ 39 000
	23 S/0,98 x 10 ⁶	5,8 S/ 51 000
		28 S/1,7 x 10 ⁶
Peso total de ARN	1,02 x 10 ⁶	1,79 x 10 ⁶
Proteínas	32	50
Peso molecular	5 300 - 24 600	11 500 - 41 800
Peso total de proteínas	0,78 x 10 ⁶	1,05 x 10 ⁶
Sedimentación	50 S	60 S

Se ha podido establecer, tanto la secuencia de bases de los 3 ARNr como la de aminoácidos de las 52 proteínas ribosomales. Por análisis de secuencia de ARNr de diferentes orígenes se han elaborado los modelos correspondientes de estructura secundaria de cada uno de los ARNr de la *E. coli*. En general se observa gran conservación en la secuencia y la organización consiste en la alternancia de zonas pequeñas apareadas y no apareadas (Fig. 29.1).

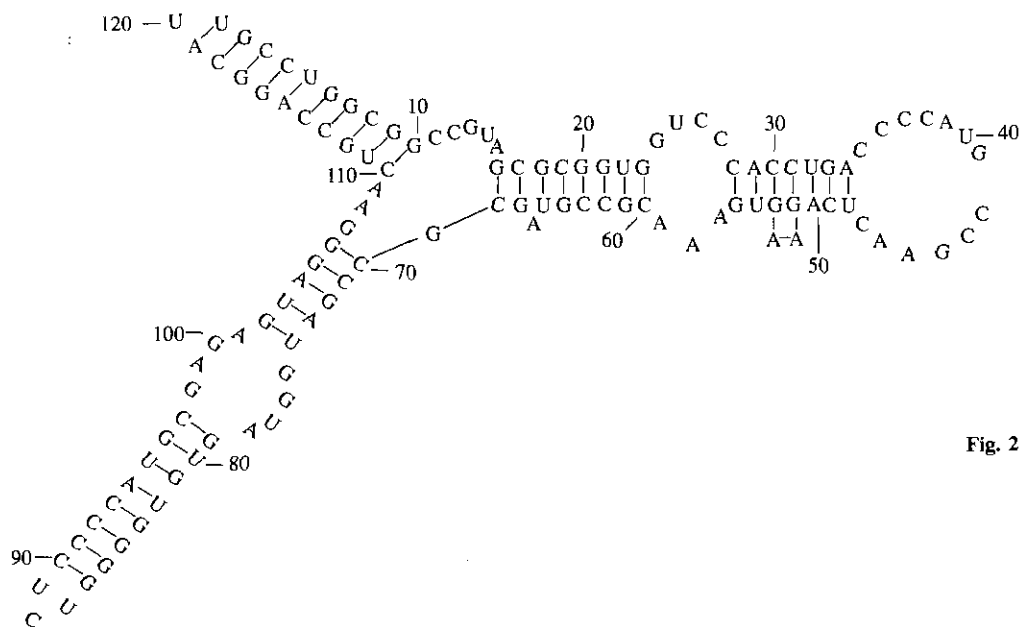


Fig. 29.1. Estructura secundaria del ARNr de 5 S. Como se muestra en la figura para el ARNr de 5 S los demás ARNr muestran una estructura, caracterizada por la alternancia de zonas cortas de apareamiento y zonas de no apareamiento también cortas.

En cuanto a las proteínas no parecen presentar relación estructural alguna según su secuencia aminoacídica y sus propiedades inmunológicas. Existen 2 excepciones: la S20 es idéntica a la L26, en el 80 % de los casos se aísla asociada a la subunidad menor, pero en algunos casos aparece en la mayor reflejando posiblemente que se localiza en la zona de unión entre las 2 subunidades. La L7 difiere de la L12 sólo por presentar un grupo acetilo unido al grupo amino terminal. Esta proteína, designada L7/L12, forma dímeros en solución, por lo que existen 2 dímeros por ribosoma. Todas las demás proteínas están presentes en una copia por ribosoma, lo que significa que todos los ribosomas de una bacteria tienen exactamente la misma composición.

Estructura tridimensional

El modelo asimétrico es el más aceptado como conformación general del ribosoma de la *E. coli*, en el cual la partícula 70 S aparece más o menos redondeada con un diámetro aproximado de 23 nm.

La subunidad menor es una partícula asimétrica alargada hacia los polos, con dimensiones aproximadas de 23 x 11 nm, ésta se presenta dividida en 2 partes desiguales por una especie de depresión. La menor, recibe el nombre de cabeza y ocupa el tercio superior; la mayor; se designa como base, de la cual sobresale una pequeña porción denominada plataforma, que está separada de la cabeza por una hendidura. La distribución del ARN y las proteínas es aproximadamente concéntrica, pero no homogénea, pues las proteínas están hacia la periferia y el ARN, que tiene una disposición en forma de V, está hacia el centro. Este modelo que aparece representado en la figura 29.2 (a) ha sido confirmado con numerosas pruebas experimentales.

La subunidad mayor consiste en un cuerpo principal de forma hemisférica con un diámetro aproximado de 23 nm que tiene 3 protuberancias que difieren en su forma y tamaño: una protuberancia central redondeada y 2 laterales; una de ellas tiene forma de varilla y contiene las proteínas L7/L12 y se extiende de 8 a 12 nm hacia un lado de la partícula; la protuberancia del lado opuesto es más bien redondeada y se caracteriza por la presencia de la proteína L1. En una proyección perpendicular a la protuberancia L7/L12 aparece una muesca o depresión en la superficie de la partícula. La distribución de los ARN (hacia dentro) y las proteínas (hacia afuera) es más homogénea que en la subunidad 30 S; sus rasgos esenciales se recogen en la figura 29.2 (b).

En el ribosoma 70 S la subunidad menor está colocada asimétricamente sobre la mayor, lo que permite que la plataforma de la 30 S entre en contacto con la subunidad 50 S, ya que la depresión entre la cabeza y la base de la subunidad menor queda alineada con la muesca de la subunidad mayor como se representa en la figura 29.2 (c).

Localización de los componentes

Muchas de las proteínas y algunas zonas de los ARNr, que componen los ribosomas, han sido localizadas mediante diferentes procedimientos de los cuales los de mejor resultado han sido los métodos inmunológicos asociados con la microscopía electrónica, la dispersión neutrónica y la formación de enlaces cruzados. A continuación se expone una versión simplificada de cada uno de ellos, sus especificaciones, así como algunos de los resultados obtenidos.

Para el primero se procede de la siguiente forma: se obtienen las proteínas ribosomales, se aíslan y purifican, después cada una de ellas por separado se utiliza, mediante métodos de inmunización, para obtener anticuerpos específicos para cada una de las proteínas ribosomales. A una suspensión de ribosomas se le añade un anticuerpo específico contra una de sus proteínas y después de dejar que la reacción antígeno-anticuerpo se lleve a cabo, la muestra se prepara para su observación por microscopio electrónico. Las microfotografías muestran la posición del anticuerpo

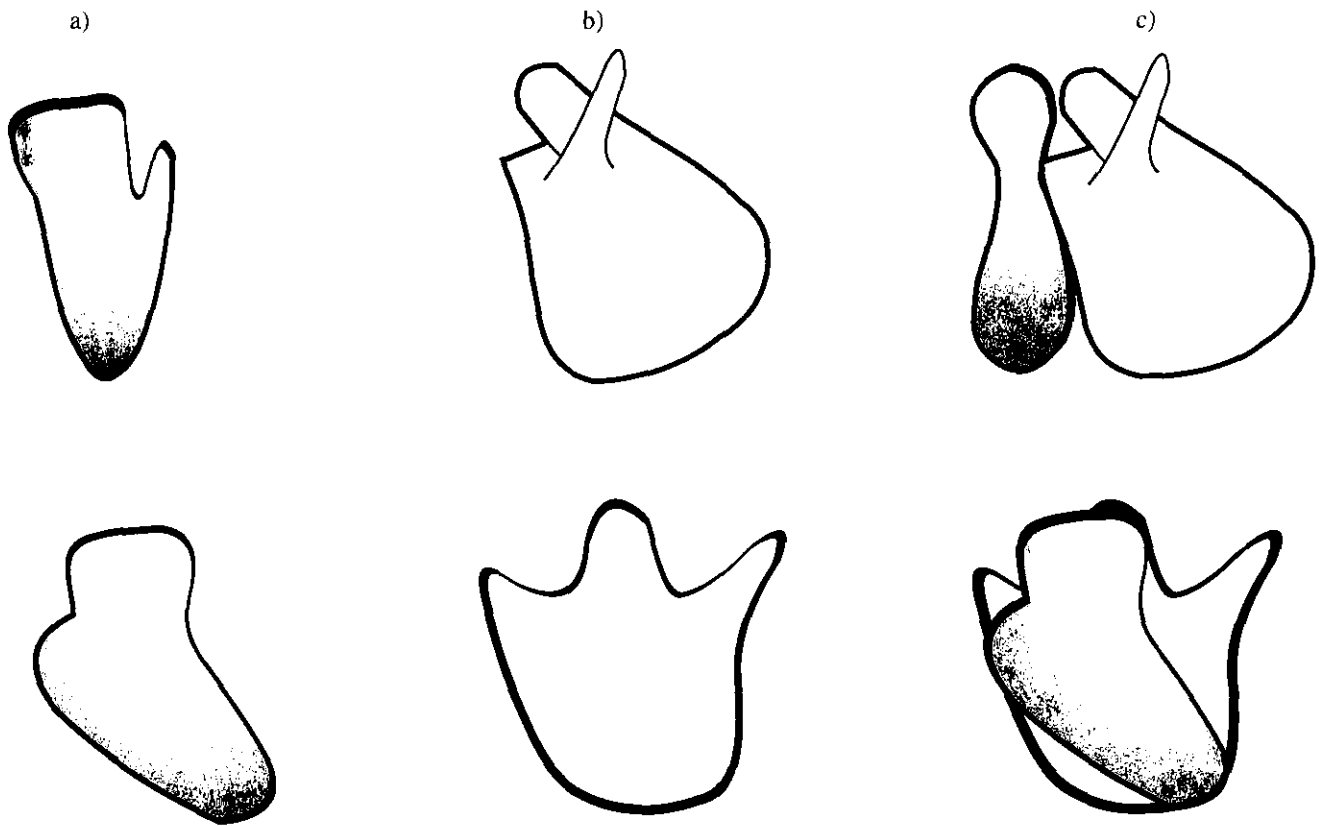


Fig. 29.2. Modelo asimétrico del ribosoma de la *E. coli*. Se muestra una vista frontal y otra lateral de la subunidad menor (izquierda), mayor (centro) y el ribosoma funcional (derecha), según el modelo asimétrico construido a partir de numerosos datos experimentales obtenidos de los ribosomas de la *E. coli*. Una descripción detallada del modelo aparece en el texto.

sobre la superficie del ribosoma, detectando la posición que en él ocupa la proteína en estudio. La experiencia se repite utilizando otras proteínas y con los resultados se va creando una especie de mapa de localización de los componentes ribosomales. Es posible también formar anticuerpos específicos contra determinadas zonas de los ARNr y ubicarlas de forma parecida a las proteínas. Con este procedimiento se ha podido determinar la posición de varias proteínas, tanto en la subunidad menor, como en la mayor (Fig. 29.3). Su limitación consiste en que sólo es totalmente fiable cuando el componente a estudiar se localiza sobre la superficie de la partícula.

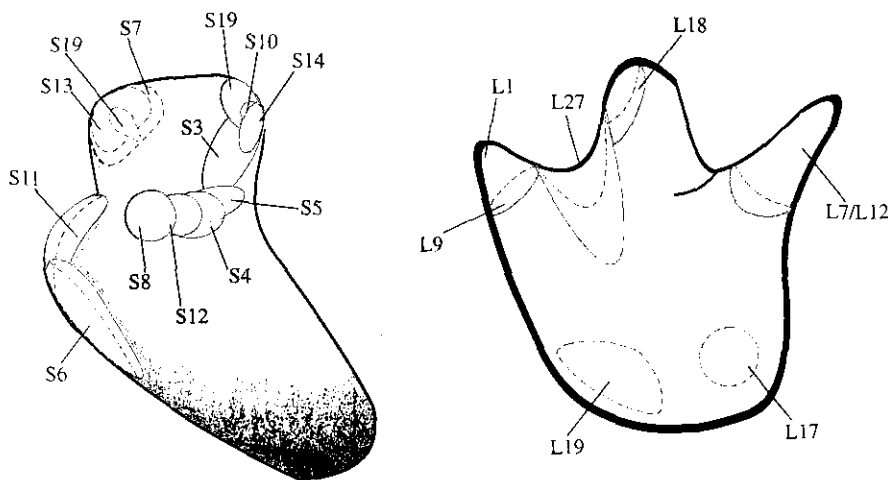


Fig. 29.3. Localización de proteínas ribosomales. Por diferentes procedimientos se ha podido determinar la posición que ocupan diferentes proteínas en la subunidad menor (izquierda) y mayor (derecha) en el ribosoma de la *E. coli*.

El método de dispersión neutrónica permite estudiar la estructura interna del ribosoma. Si una bacteria se hace crecer en un medio que contenga agua pesada (que contiene deuterio, isótopo pesado del hidrógeno y D_2O), sus proteínas (las ribosomales) contendrán el isótopo. Se procede entonces a realizar la reconstrucción del ribosoma, utilizando proteínas ligeras (que contienen hidrógeno) combinadas con 2 proteínas pesadas (que contienen deuterio). Una vez reconstruidos los ribosomas, se les hace incidir un haz de neutrones que al atravesar la partícula se dispersa. El ángulo de dispersión es diferente para el hidrógeno y para el deuterio, si se mide se puede determinar a qué distancia están las proteínas pesadas dentro del ribosoma. Repitiendo la experiencia con otras proteínas se puede ir ubicando la posición relativa de cada una de ellas. (Fig. 29.4).

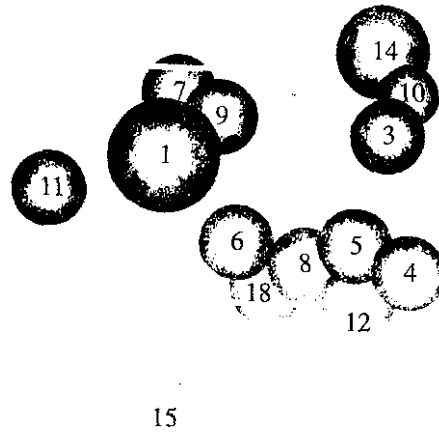


Fig. 29.4. Resultados de la dispersión neutrónica. Se muestra esquemáticamente los resultados del método de dispersión neutrónica aplicado a la subunidad 30 S del ribosoma de la *E. coli*.

La formación de enlaces cruzados se realiza tratando los ribosomas con algún reactivo que pueda formar enlaces covalentes entre grupos cercanos (el más empleado es el 2-imino-tiolano); después las partículas son disociadas en sus componentes y por métodos electroforéticos se identifican los componentes que resultaron unidos por el agente entrecruzador. Este método permite conocer las moléculas que están más próximas unas a otras. Variando las características del reactivo se puede aumentar la distancia entre las proteínas que resultan unidas. Por métodos similares puede conocerse la disposición de diferentes sectores de los ARNr; este procedimiento ha sido de suma importancia para conocer las moléculas que se encuentran ubicadas en la superficie de contacto entre las 2 subunidades (Fig. 29.5).

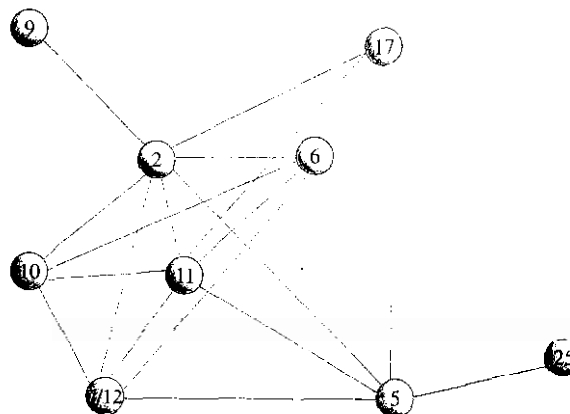


Fig. 29.5. Resultado de los experimentos de entrecruzamiento. A partir de los resultados obtenidos con los reactivos de entrecruzamiento se ha construido este esquema de la subunidad mayor del ribosoma de la *E. coli*. Nótese las amplias relaciones estructurales de la proteína L2 y las escasas de L9 y L25.

Utilizando estos 3 procedimientos se ha podido localizar la posición de muchas proteínas en las 2 subunidades y además algunos sitios funcionales, por lo que se ha podido determinar que las proteínas S3, S7, S10, S14 y S19 están en la zona de la cabeza; S4, S5, S8 y S12 en la depresión que separa la cabeza de la base, y S6 y S11 en la plataforma. La protuberancia central contiene la L18 y los 2 extremos del ARN 5 S, las 4 moléculas de L7/L12 están en la rama de la derecha y la L1 y L9 en la cresta de la izquierda.

Por procedimientos diferentes se han podido conocer algunas de las zonas de interacción entre los ARNr y las proteínas (Fig. 29.6).

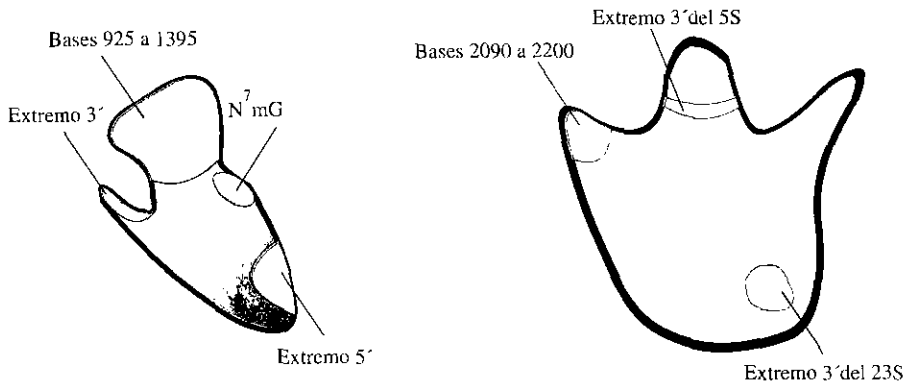


Fig. 29.6. Localización de los ARNr. Se muestran algunos sectores de los ARNr que han sido localizados por diferentes procedimientos en la subunidad menor (izquierda) y la mayor (derecha) del ribosoma de la *E. coli*.

Dominios funcionales

Los ribosomas de todos los organismos presentan en general 2 regiones funcionales: la traduccional y la de salida o secreción; ubicadas en lugares opuestos. El dominio traduccional incluye la cabeza y la plataforma de la subunidad menor, así como la protuberancia central y las laterales de la subunidad mayor; es en este dominio donde han sido localizados varios sitios funcionales (Fig. 29.7).

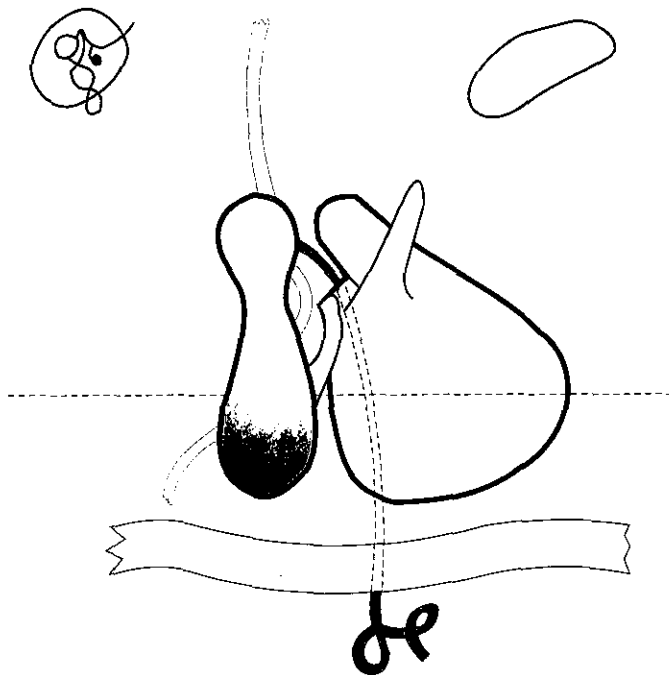


Fig. 29.7. Dominios en el ribosoma. Los ribosomas presentan 2 dominios distinguibles: el traduccional que aparece en la parte superior de la línea discontinua y el de salida o secreción que aparece en la inferior. La figura muestra la unión al dominio traduccional de los ARNr y proteínas que intervienen en la traducción (P), así como el dominio de secreción unido a membranas celulares hacia donde está saliendo el polipéptido recién sintetizado. El ARNm se representa en rojo.

Durante la traducción existe una especialización funcional de las 2 subunidades, mientras en la de 30 S se produce el reconocimiento codon-anticodon, en la subunidad 50 S es donde se produce el enlace peptídico que unirá los aminoácidos durante la síntesis de las proteínas. Para la actividad ribosomal es necesario que las 2 subunidades se encuentren unidas, pues la unión de ellas permite la formación de los sitios funcionales del ribosoma como el P o peptidil, el A o aminoacil y el E o de salida. La función de estos sitios en la síntesis de proteínas se estudiará en el capítulo siguiente.

El sitio de unión de los aminoacil-ARNt está localizado en la zona de la cabeza de la subunidad 30 S donde se ubican las proteínas S3, S10, S14 y S19, así como las S4, S5, S8 y S12. En esta misma zona es donde se unen otras proteínas que son necesarias durante el proceso de traducción (capítulo 30), también se encuentran los sitios de unión a los factores de iniciación 1, 2 y 3, y los factores de elongación FE-Tu y FE-G (Fig. 29.8).

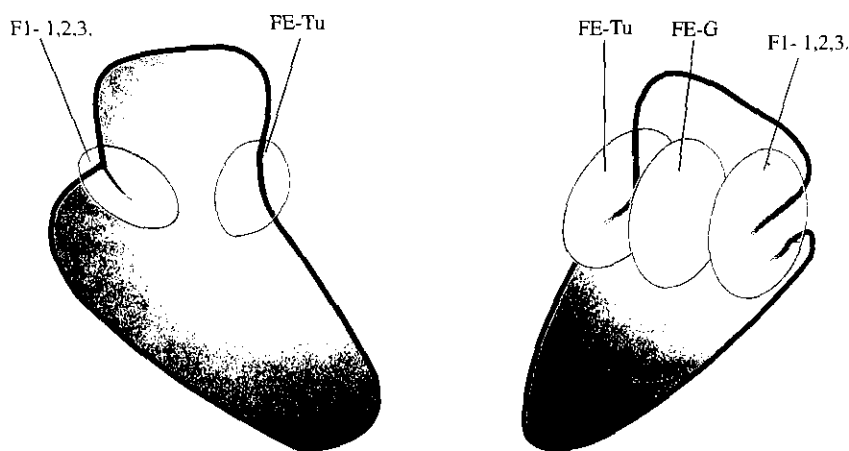


Fig. 29.8. Localización de interacción con proteínas no ribosomales. Se representa la zona de interacción de la subunidad menor con algunas proteínas no ribosomales que participan en la iniciación de la traducción. Para una explicación más detallada ver el capítulo siguiente.

Diferentes experimentos indican que la proteína S11 participa en el reconocimiento codon-anticodon, luego este evento ocurre en la plataforma que es donde se localiza dicha proteína. El extremo 3'-OH del ARNr de 16 S interactúa durante la iniciación de la traducción con el extremo 5'-P del ARNm y también está ubicado en esta zona.

La protuberancia derecha (L7/L12) de la subunidad mayor está implicada en la hidrólisis de GTP a la cual se encuentra acoplado el proceso de traducción.

Por último, existen evidencias de que la proteína L27 está relacionada con la actividad de formación de los enlaces peptídicos. La localización de esta proteína entre la protuberancia central y la izquierda (L1), cercana a la plataforma de la 30 S, hace suponer que es en este sitio donde se lleva a cabo la unión de los diferentes aminoácidos.

Si el dominio traduccional está bastante bien conocido, todo lo contrario sucede con el de salida o secreción. Pocas proteínas (L7 y L19) han sido localizadas en esta zona, por donde la cadena polipeptídica recién formada abandona al ribosoma.

Biogénesis de los ribosomas

Para la formación de los ribosomas es necesario la presencia simultánea de todos sus componentes, las 3 moléculas de ARNr (5, 16 y 23 S) y las 52 proteínas. Como se estudió en el capítulo 27, los ARNr de la *E. coli* están codificados en el ADN en forma continua y se transcriben al unísono en un precursor de gran tamaño, que es procesado hasta que cada uno alcanza su forma definitiva. La *E. coli* tiene 7 copias de estos genes.

También los genes que codifican proteínas ribosomales se encuentran organizados en grupos (operones) y varias de estas proteínas se transcriben en un solo ARNm policistrónico. Estos grupos de genes se encuentran localizados en diferentes sitios del cromosoma bacteriano; se han descrito 7 operones que controlan la síntesis de las proteínas ribosomales (Fig. 29.9).

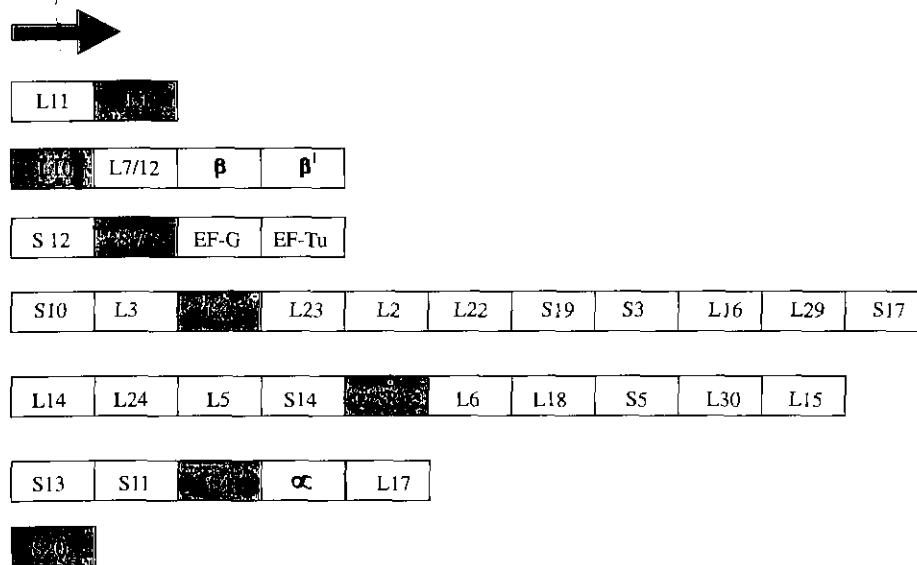


Fig. 29.9. Operones de las proteínas ribosomales. Las proteínas ribosomales están codificadas en 7 segmentos de ADN de longitud variable. Cada uno de ellos se transcribe en un solo ARNm que se traduce secuencialmente. A, B y B' representan subunidades α , β y β' , respectivamente de la ARN polimerasa. EF-G y EF-Tu representan proteínas no ribosomales indispensables para la traducción. En rojo aparecen las proteínas que controlan la expresión de cada uno de los fragmentos (operones).

Las subunidades ribosomales se han podido reconstruir a partir de sus componentes purificados, con lo cual se pretende conocer el orden exacto en que cada uno de los componentes es integrado en la formación de la partícula.

Todo el sistema de síntesis de los ribosomas está sometido a un fino y complejo control que será analizado detenidamente en un capítulo posterior.

Ribosomas eucariontes

Los ribosomas del citoplasma de los eucariontes son de mayor tamaño que los de procariontes con un coeficiente de sedimentación de 80 S con un peso de partícula de 4 420 kD y están constituidos por 60 % de ARNr y 40 % de proteínas.

La subunidad menor presenta un coeficiente de sedimentación de 40 S con una masa de 1 400 kD y está formada por una molécula de ARN de 18 S que contiene 1 900 nucleótidos, con un peso total de 700 kD que representa el 50 % de la partícula; el 50 % restante corresponde a unas 35 proteínas con un peso total de 700 kD.

La subunidad mayor -de 60 S y un peso de 2 820 kD- presenta en su composición 3 moléculas diferentes de ARNr, una de 28 S con 4 700 nucleótidos, otra de 5,8 S con 160 nucleótidos y la tercera de 5 S con 120 nucleótidos; ellos 3 constituyen el 65 % del peso de la partícula que incluye además unas 50 proteínas. En la figura 29.1 se recogen los principales aspectos de la composición molecular de los ribosomas eucariontes.

La complejidad estructural de estos organelos hace que su estudio no esté tan avanzado como en los procariontes, por lo que no se puede contar hasta el momento con un modelo detallado de su estructura.

La biogénesis de los ribosomas ocurre en el nucléolo donde se sintetizan los ARNr de 28, 18 y 5,8 S; el de 5 S se produce en el nucleoplasma. Las proteínas ribosomales son sintetizadas por los ribosomas en el citoplasma y son transportadas al núcleo

donde se produce el ensamblaje de las subunidades que más tarde son llevadas al citoplasma donde se forman los ribosomas funcionales de 80 S.

En los organelos los ribosomas presentan formas variadas. En las mitocondrias de eucariontes inferiores (hongos) son algo mayor que los de *E. coli*; en las plantas son algo menores que los del citoplasma de la propia célula; en los mamíferos sin embargo, son mucho más pequeños con un tamaño total de 60 S y una baja proporción de ARNr (25-31 %). En los cloroplastos los ribosomas tienen un tamaño semejante a los de las bacterias pero con una mayor proporción de ARNr. Ni la composición detallada ni la estructura tridimensional de estos ribosomas ha sido estudiada en detalle.

Polirribosomas

En los procariontes varios ribosomas se unen a un mismo ARNm formando los polirribosomas o polisomas, éstos pueden estar libres en el «citoplasma» o unidos a la membrana plasmática.

En eucariontes la mayoría de los ribosomas se encuentran en forma de polisomas y sólo una pequeña fracción se halla como ribosomas libres. Es fácil distinguir 2 tipos de polisomas: los que aparentemente están libres en el citoplasma y los que se encuentran unidos a las membranas del retículo endoplasmático, éste es el único tipo de membranas eucariontes al cual pueden unirse los ribosomas.

Los polisomas adheridos forman modelos característicos como asas, rosetas, círculos, espirales e hileras dobles en los que participa un número variable de ribosomas (de 5 a más de 20). En algunos tipos celulares predomina un solo modelo, por ejemplo, espirales en los plasmocitos e hileras dobles en los fibroblastos, mientras que en otros hay mezclas variadas.

Los polisomas libres sintetizan principalmente proteínas para el uso de la célula, en tanto los adheridos lo hacen para la secreción, membranas u organelos membranosos, pero no existen diferencias estructurales entre ellos. La proporción de ribosomas libres y adheridos puede variar notablemente durante la vida celular, una célula exocrina, por ejemplo, comienza su proceso de diferenciación con una población predominante de polisomas libres, que elaboran las proteínas necesarias para su crecimiento y reproducción, pero al estar completamente diferenciada, presenta casi todos sus polisomas adheridos y sólo una fracción muy pequeña en forma libre.

Resumen

Los ribosomas son los organelos especializados en la síntesis de las proteínas y constituyen un componente universal de todos los organismos celulares.

Los ribosomas procariontes están formados por 2 subunidades de tamaño diferente. La menor o de 30 S tiene un ARNr de 16 S y 21 proteínas; su función fundamental consiste en el reconocimiento codon-anticodon. La mayor o de 50 S presenta 2 tipos de ARNr, el de 23 S y el de 5 S y 31 proteínas, su función específica fundamental es la formación del enlace peptídico. La partícula funcional o de 70 S es la que funciona durante la traducción.

Su estructura tridimensional se define a partir del modelo asimétrico. La subunidad de 30 S consta de una cabeza, una base y una plataforma, y la de 50 S consta de un cuerpo hemisférico con 3 protuberancias y una muesca. En el ribosoma funcional la unión de las 2 subunidades conserva el carácter asimétrico.

Empleando técnicas inmunológicas asociadas con la microscopía electrónica, la dispersión neutrónica y la formación de enlaces cruzados se han podido determinar la posición de varios componentes ribosomales, así como algunos de sus sitios

funcionales. La mayoría de las localizaciones se han realizado en el dominio traduccional y muy pocas en el de salida o secretor.

La formación de los ribosomas es un proceso complejo que requiere de la participación simultánea de todos sus componentes, para lo cual es necesario la síntesis tanto de los ARNr como de las proteínas. Algo se ha avanzado en los últimos años en la reconstrucción *in vitro* de los ribosomas.

Los ribosomas eucariontes son mayores y más complejos. La subunidad menor o de 40 S presenta un ARNr de 18 S y unas 35 proteínas. La mayor o de 60 S tiene 3 ARNr de 28; 5,8 y 5 S y alrededor de 50 proteínas. Juntas forman la partícula funcional de 80 S.

La estructura de los ribosomas de organelos (mitocondrias y cloroplastos) es mucho menos conocida.

En las células los ribosomas se agrupan formando polisomas que pueden estar aparentemente libres en el citoplasma, o unidos a membranas formando figuras características. Los polisomas libres elaboran proteínas citoplasmáticas, en tanto los adheridos sintetizan proteínas de secreción o de componentes membranosos.

Ejercicios

1. ¿Cómo se evidencia en la estructuración de los ribosomas el principio de organización de las macromoléculas?
2. ¿Cómo procedería usted para determinar la posición de alguna de las proteínas que forman parte de los ribosomas?
3. ¿Cuáles son las principales diferencias entre los ribosomas procariontes y los eucariontes?
4. ¿Existen algunas diferencias entre los polisomas libres y los unidos a membranas en los eucariontes?
5. En el ciclo celular de los eucariontes existe una etapa en que cesa la biogénesis de los ribosomas ¿Puede usted deducir en cuál y por qué?
6. Desde hace tiempo se sabe que la estreptomycin es un inhibidor de la iniciación de la traducción; después se demostró que este antibiótico se une fuertemente a la proteína S12 ¿Cuáles son las posibles conclusiones que pueden derivarse de estos 2 hechos?