

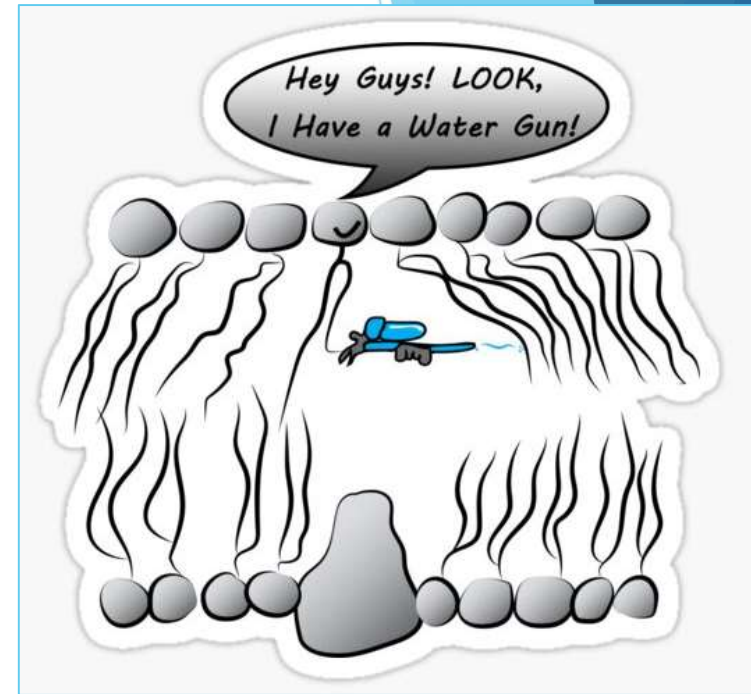
Biologie rostlinné buňky



**Oddělení
experimentální
biologie rostlin**

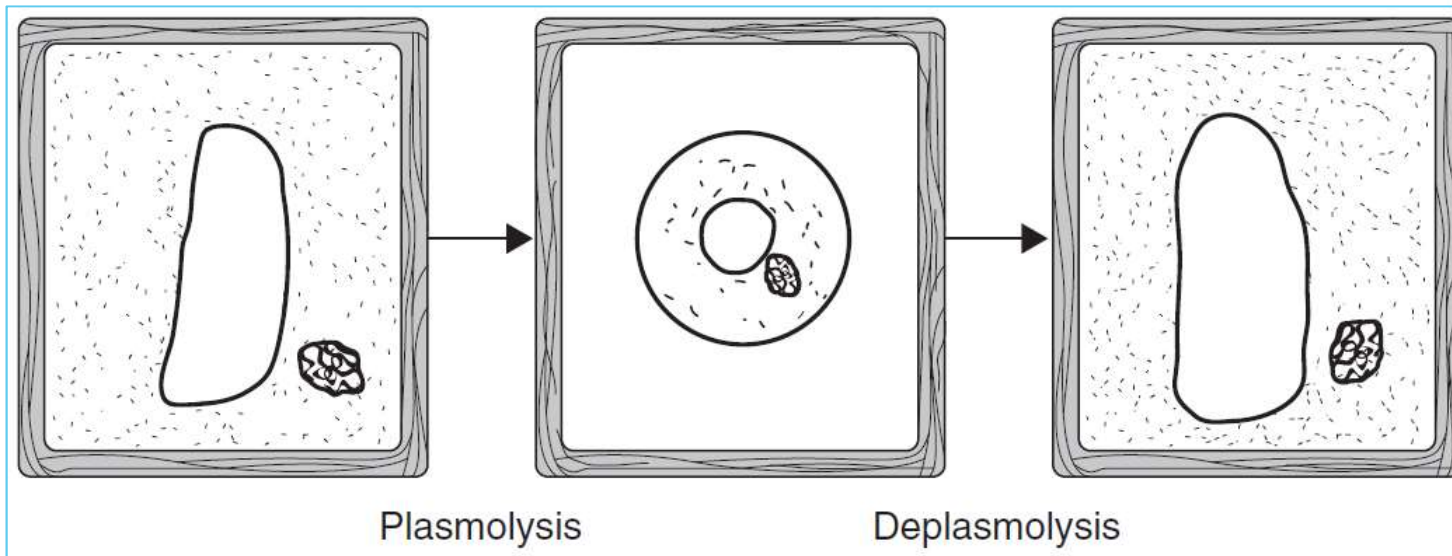
3. Plasmatická membrána (PM)

- ▶ Vnější hranice buněk
- ▶ Historie objevu a složení PM
- ▶ Izolace PM
- ▶ Techniky pro studium struktury PM
- ▶ Chemické složení PM - lipidy, proteiny
- ▶ Propustnost PM a membránový potenciál
- ▶ Typy membránového transportu
- ▶ Membránové transportní proteiny
 - ▶ Kanály, přenašečové proteiny, pumpy
 - ▶ Aquaporiny
- ▶ Plasmodezmata umožňují volný pohyb molekul mezi buňkami
 - ▶ Výskyt, složení, struktura, permeabilita



Hranice buňky

- ▶ Plazmatická membrána (PM) odděluje „živý“ prostor od prostoru „bez života“.
- ▶ PM nesmí být absolutně neprůchodná, ale musí umožnit vstup živin do buňky a vylučování odpadních látek z buňky.
 - ▶ PM nesmí být ani otevřená, ani uzavřená, ale **selektivně propustná**.
- ▶ PM snímá změny ve vnějším prostředí, tak aby buňka mohla reagovat,
 - ▶ např. světlo, gravitace, hormony, změny slanosti, opylení, napadení patogeny.
- ▶ U mnohobuněčných rostlin zahrnuje vnější prostředí také všechny ostatní buňky v rostlině, které jsou propojeny chemickými signály nebo fyzikálními silami!
- ▶ *Důkaz existence PM: plazmolýza buněk řas (1844)*



Plazmatická membrána je vnější hranice buněk

▶ Plazmatická membrána (PM) = *plasmalema*

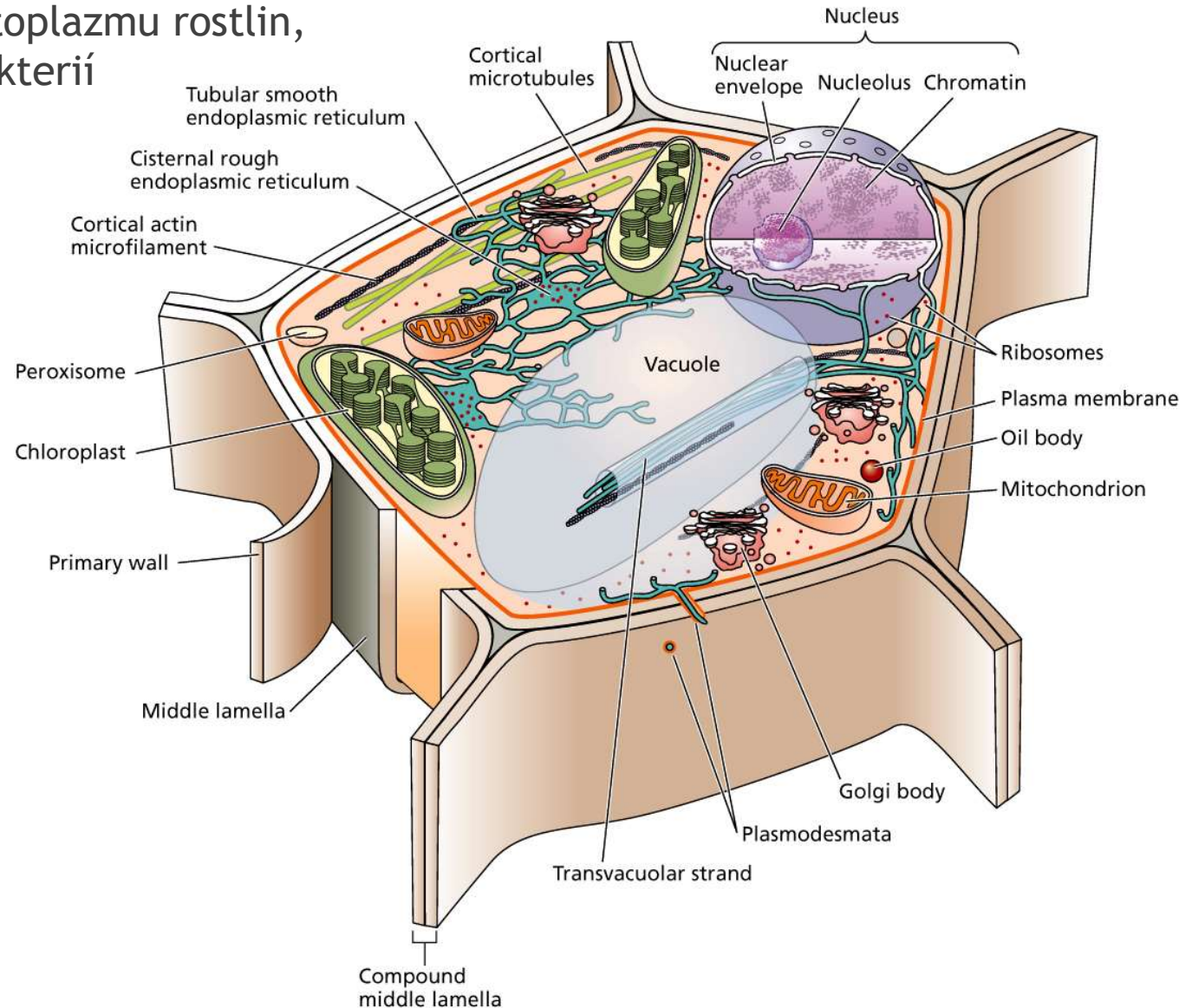
▶ Obklopuje živou cytoplazmu rostlin, živočichů, hub a bakterií

▶ **Cytoplazma** = všechny orgány + cytoskelet v cytosolu.

▶ **Cytosol** = ve vodě rozpustná a koloidní fáze uvnitř PM (ale nezahrnuje nukleoplazmu).

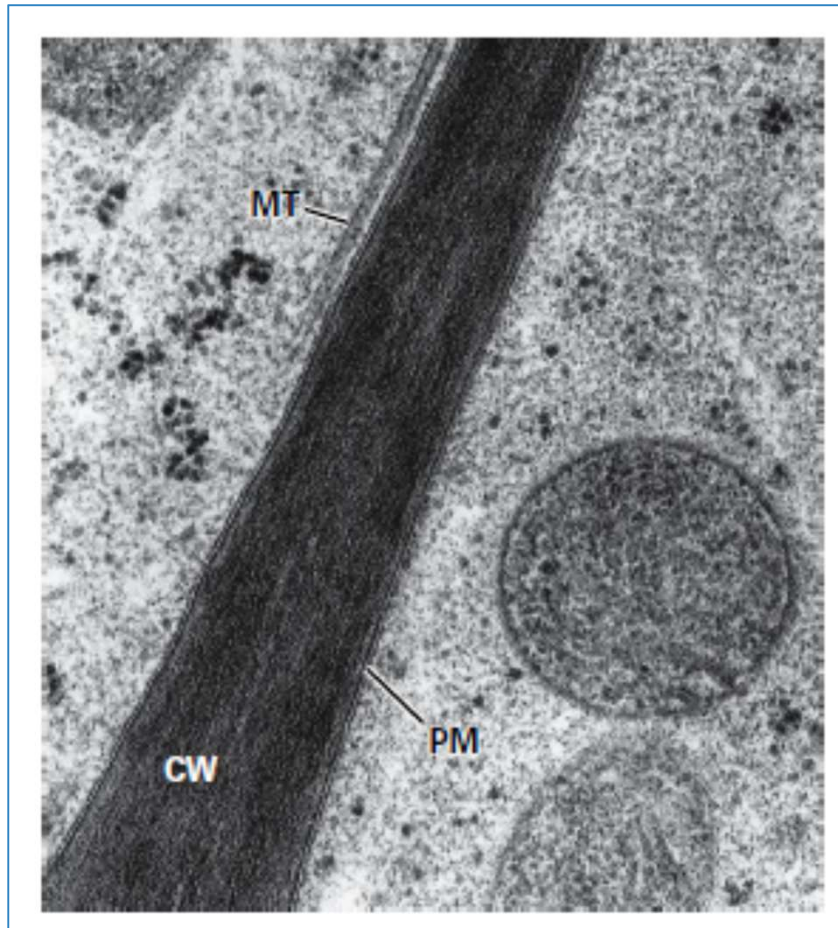
▶ Rostliny (a houby) mají **buněčnou stěnu!**

▶ **Protoplast** nemá BS!



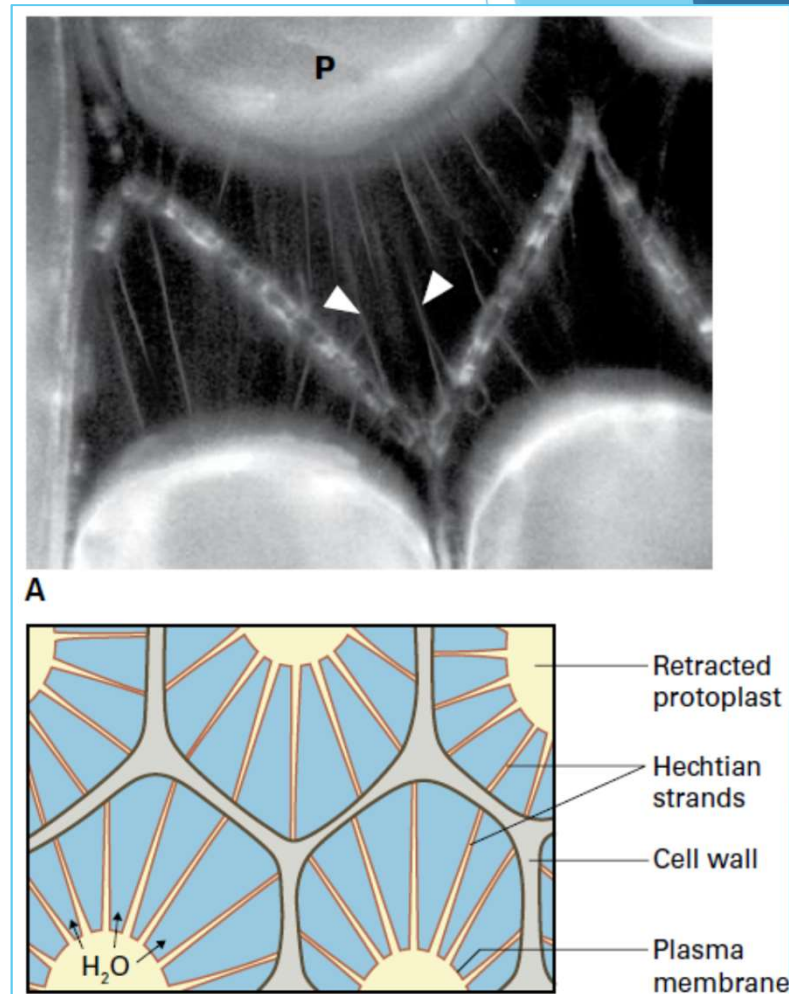
Plasmatická membrána rostlinných buněk

- ▶ Nachází se těsně pod buněčnou stěnou



TEM, cryofixed plant cells

- ▶ Viditelná u plasmolyzovaných buněk (např. epidermis cibule)

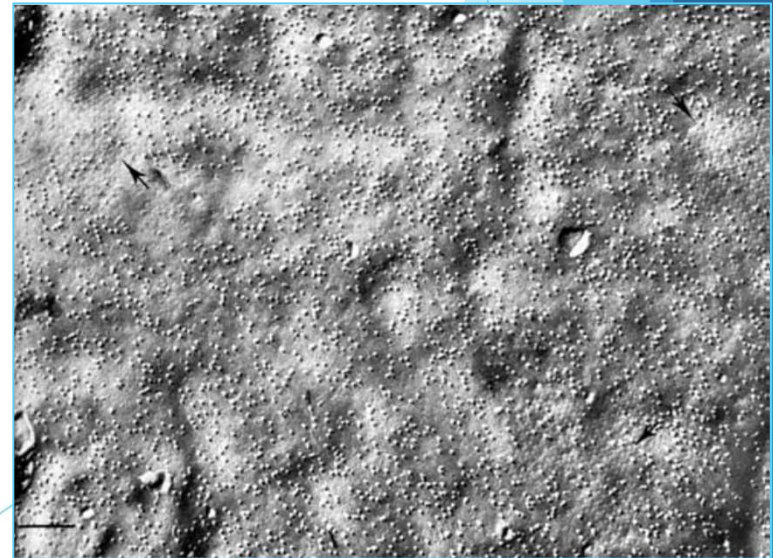


Objevy složení PM

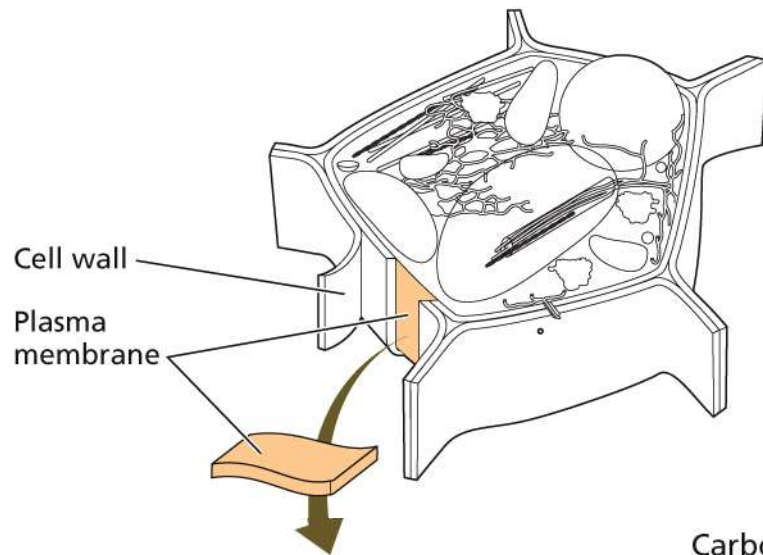
- ▶ **Wilhem Pfeffer (1877)** pojmenoval PM; protože se PM barvila jódem nebo rtutí, dospěl k závěru, že se skládá, alespoň částečně, z proteinů.
- ▶ V roce 1899 **Ernest Overton** zkoumal propustnost živých rostlinných a živočišných buněk (včetně kořenových vlásků, vláken řas, svalových buněk a červených krvinek) pro asi 500 sloučenin a přišel se sérií zobecnění, někdy nazývaných *Overtonova pravidla*.
 - ▶ Ze svých studií plazmolýzy zjistil, že cukry, aminokyseliny, neutrální soli organických kyselin a glycerol se sotva dostávají do živých buněk, zatímco alkoholy, aldehydy, ketony a uhlovodíky rychle pronikají.
 - ▶ Došel k závěru, že přítomnost nabitě nebo polární funkční skupiny (COO^- , OH , NH_2) v chemické látce snižuje její schopnost pronikat do živých buněk.
- ▶ Overton dále ukázal, že barviva, která byla rozpustná v lipidech, pronikala buňkou rychleji než ta, která nebyla, což dokazuje, že **PM musí být složeny z lipidů**.

*Mikrofotografie zmrazené frakce
PM mezofylové buňky (1980).
Měřítka 100 nm.*

O 100 let později!!!



Biologické membrány jsou fosfolipidové dvojvrstvy, které obsahují proteiny



▶ **Model fluidní mozaiky:** všechny biologické membrány se skládají z dvojité vrstvy (dvojvrstvy) lipidů, do které jsou zabudovány proteiny.

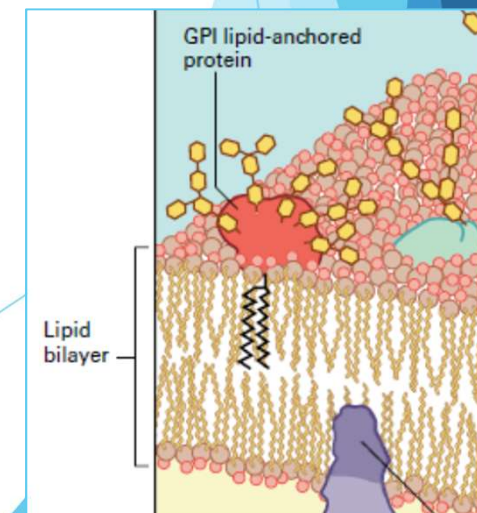
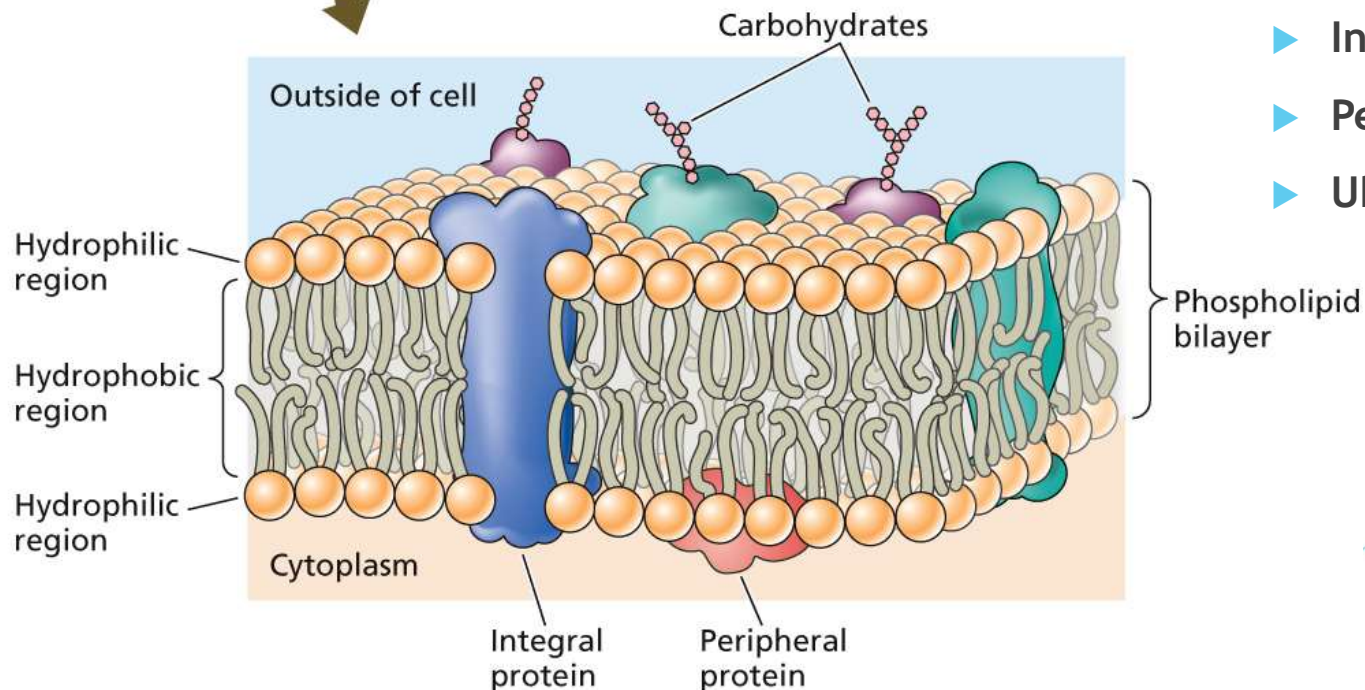
▶ **Fosfolipidy** jsou nejvýznamnějšími lipidy v rostlinných membránách

▶ **Proteiny:** 3 hlavní typy

▶ Integrální

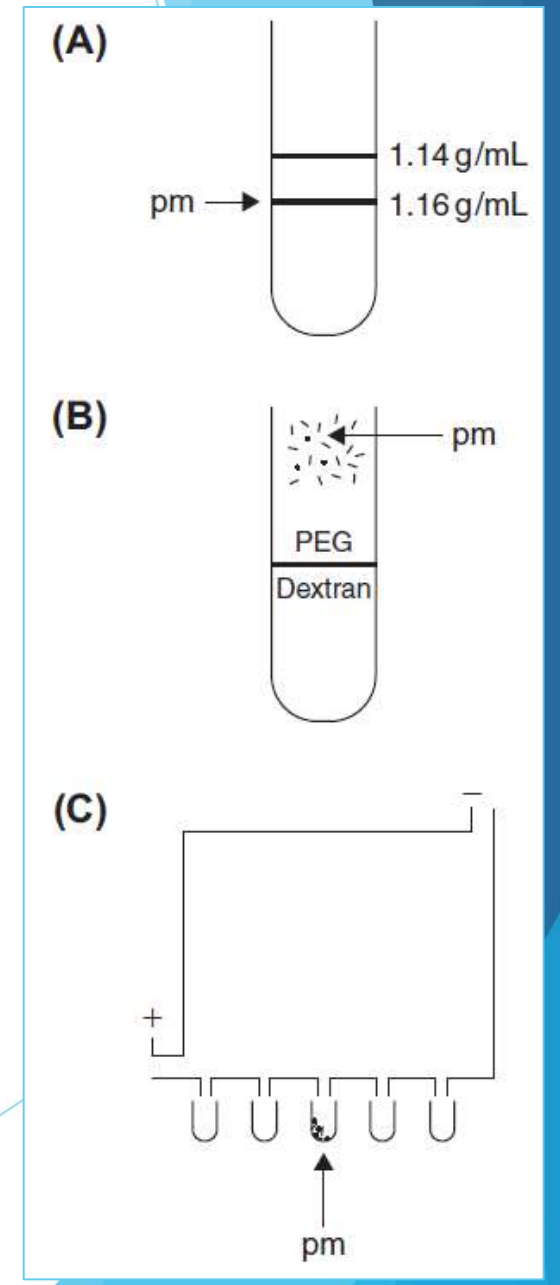
▶ Periferální

▶ Ukotvené (*anchored*)



Izolace PM

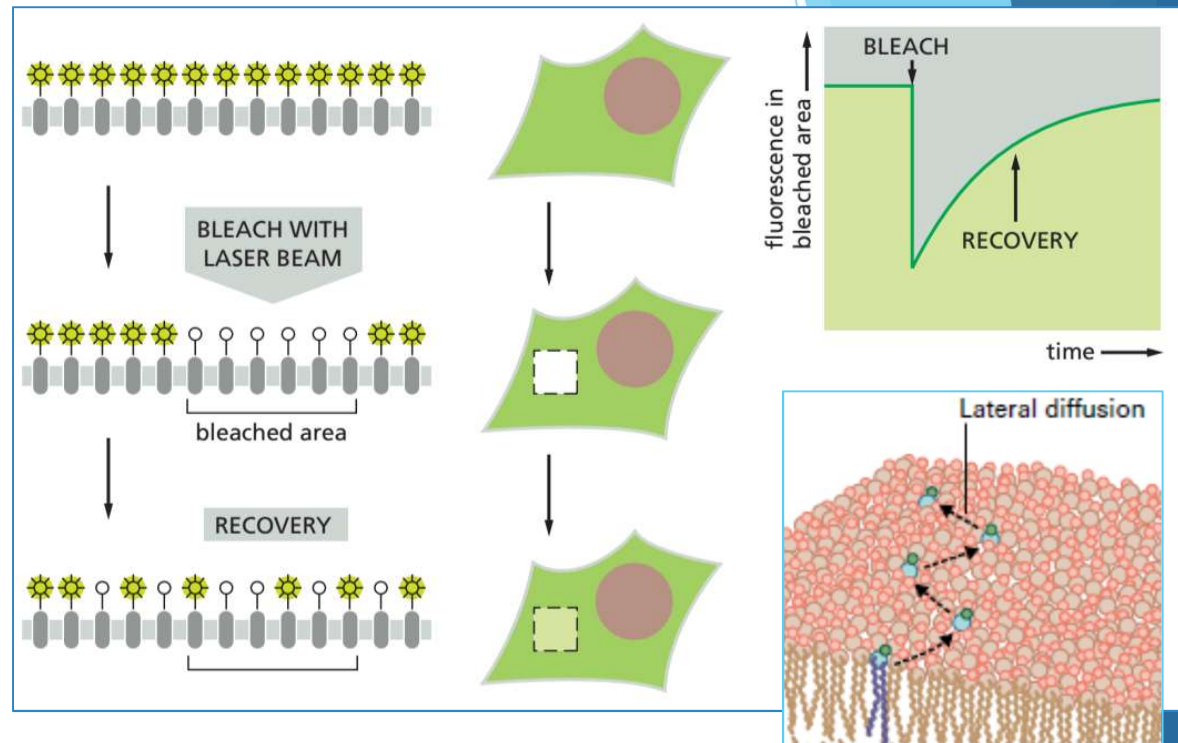
- ▶ Ve většině buněk PM tvoří méně než 5 % buněčných membrán.
 - ▶ Proto musí být oddělena od všech ostatních membrán v buňce.
- ▶ Rostlina se musí homogenizovat, přefiltrovat a zcentrifugovat
 - ▶ aby se odstranily celé buňky a buněčné stěny a
 - ▶ organely se oddělily na základě rozdílných rychlostí sedimentace
- ▶ Filtrát se odstředuje při 10 000 g 15 min, aby se získal supernatant bez jader, plastidů a mitochondrií.
- ▶ Supernatant (malé částice) se centrifuguje při 100 000 g 30 min, aby se oddělily membrány od většiny cytosolických proteinů.
- ▶ Pelet se resuspenduje a PM se izoluje pomocí:
 - ▶ (A) centrifugace s vyváženým hustotním gradientem (*equilibrium density-gradient*), např. sacharóza
 - ▶ (B) vodní dvoufázové dělicí centrifugace (*aqueous two-phase partitioning*), např. dextran je hydrofilnější, polyethylenglykol (PEG) je hydrofóbnější
 - ▶ (C) elektroforéza s volným průtokem (*free-flow electrophoresis*) rozdělení podle různé hustoty náboje
- ▶ *Jedním z principů buněčné biologie je analyzovat vlastnosti (PM) in vitro a použít je k pochopení vlastností in vivo!*



Techniky pro studium struktury PM

- ▶ Pohyby membránových molekul (*rychlost laterální difúze*) lze pozorovat technikou známou jako **fluorescence recovery after photobleaching FRAP**.

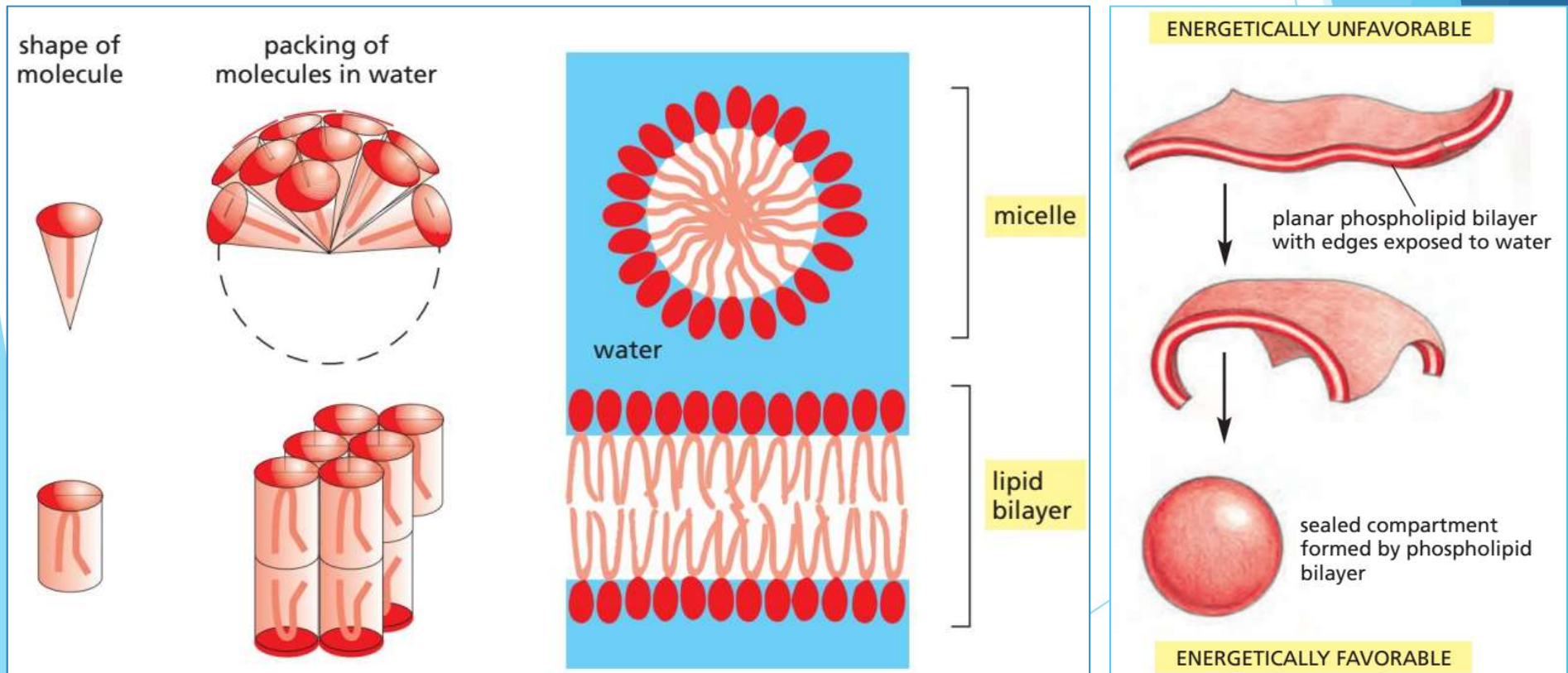
- ▶ Fluorescenčně značené molekuly po vybělení difundují zpět.



- ▶ Mobilitu jednotlivých proteinů PM lze také pozorovat pomocí techniky **single-particle tracking**, závisí na počítačově vylepšené mikroskopii.
- ▶ Je termodynamicky nepravděpodobné, že by lipid nebo protein přecházely z jedné vrstvy do druhé „**flip-flop**“ (vysoká energetická potřeba k vytvoření kontaktu mezi hydrofilními a hydrofobními molekulami).
 - ▶ Pohyb lze monitorovat značením membránových molekul molekulou, která obsahuje nepárový elektron (tj. spinovou značkou, *a spin label*), a pozorovat jej pomocí **elektronového spinového rezonančního spektrometru**.

Chemické složení PM - lipidy

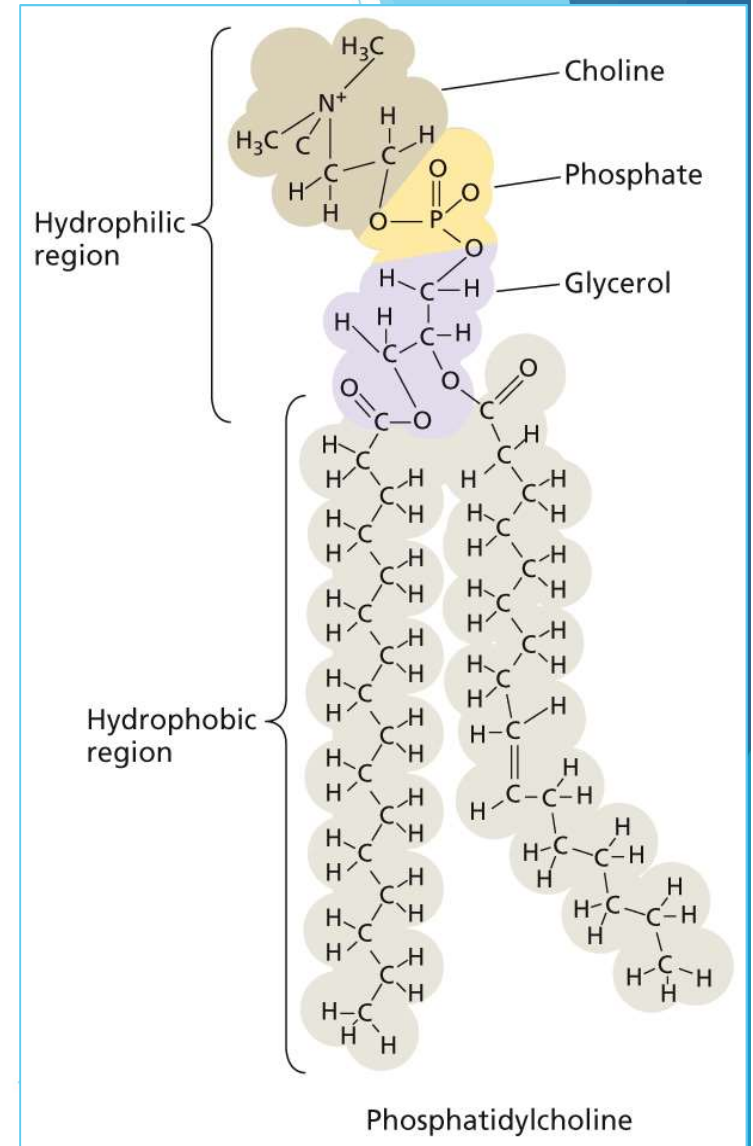
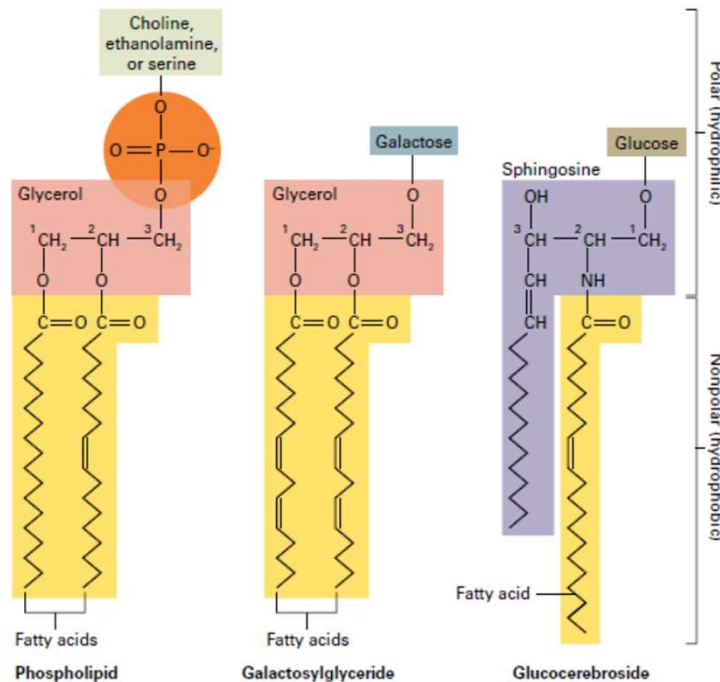
- ▶ Membránové lipidy tvoří asi 30 % hmotnosti PM
 - ▶ fosfolipidy, glykolipidy a steroly
- ▶ *Amfifilní molekuly: hydrofilní „head“ hydrofobní „tail“*
- ▶ Amfipatická podstata membránových lipidů umožňuje spontánní tvorbu dvouvrstev:



Chemické složení PM - fosfolipidy a glykolipidy

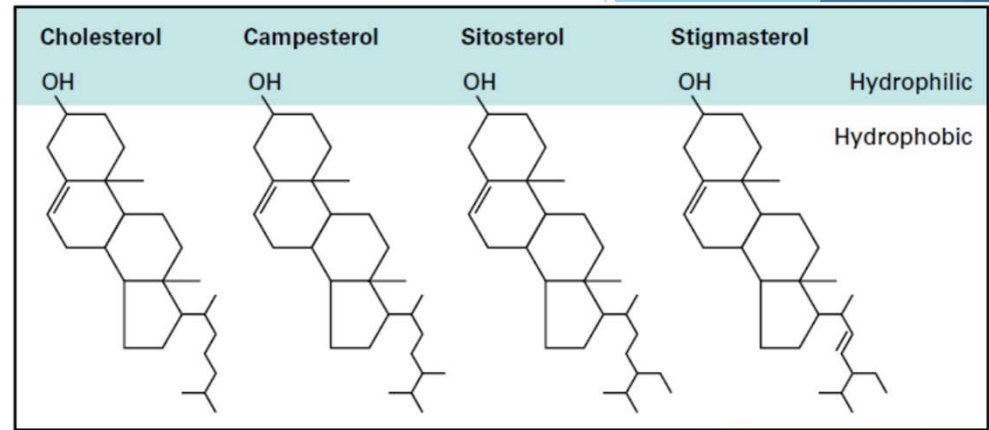
- ▶ **Phospholipidy** obsahují molekulu glycerolu s fosfátovou skupinou připojenou přes esterovou vazbu k jednomu uhlíku a dvěma uhlovodíkovým (mastným kyselinám).
 - ▶ K fosfátové skupině je připojena proměnná skupina (serin, cholin, inositol), hydrofilní vysoce polární oblast
 - ▶ Mastné kyseliny, hydrofobní nepolární oblast
- ▶ **Glykolipidy** jsou polární, obsahují jednu nebo více cukerných skupin.
 - ▶ Buď glycerolová kostra (**glyceroglykolipidy**) nebo sfingosinovou kostra (**sfingolipidy**).

- ▶ V PM plastidech jsou lipidové složky téměř zcela deriváty galaktózy (**galaktolipidy**)



Chemické složení PM - steroly

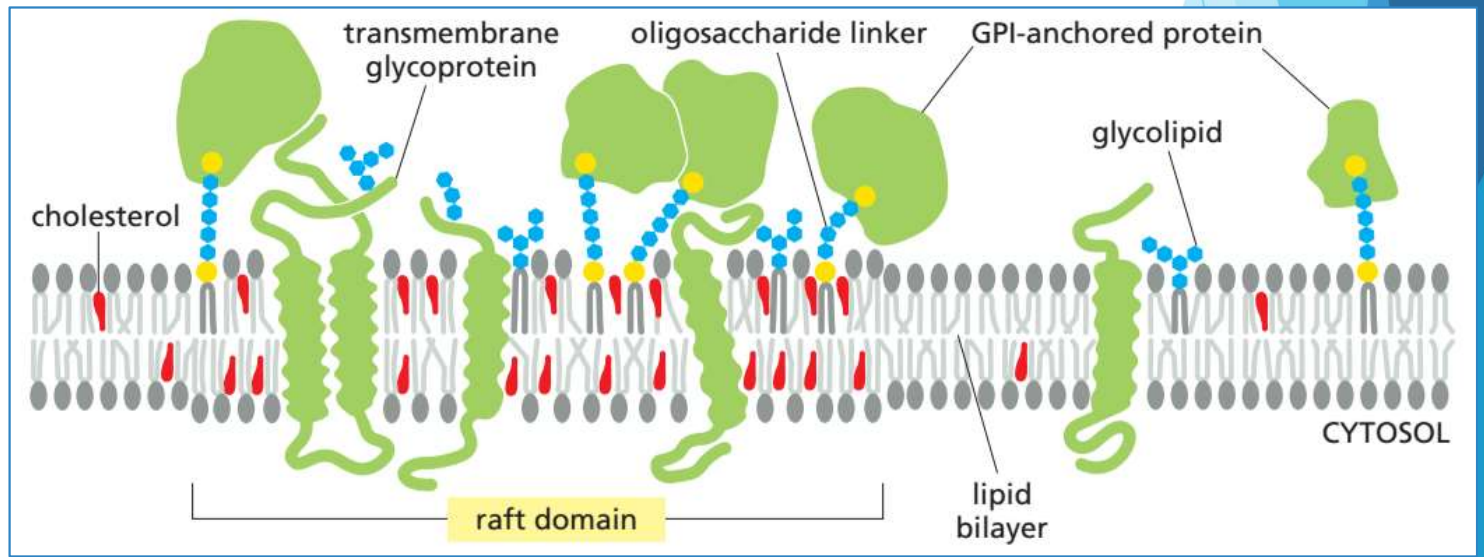
- ▶ **Steroly** neutrální a nepolární lipidy.
- ▶ U rostlin (na rozdíl od živočichů, kde je cholesterol jediným sterolem), tvoří steroly *komplexní směs* (až 250) zahrnující cholesterol, campesterol, sitosterol, stigmasterol a brassinosteroidy.



- ▶ V průměru jsou PM složeny ze 40,7 % fosfolipidů (molárních %), 27,3 % glykolipidů a 25,4 % volných sterolů (podobně jako u zvířat).
 - ▶ Naproti tomu uhlovodíkové kompozice (mohou mít velký vliv na tekutost PM) rostlinných a živočišných plazmatických membrán se liší.

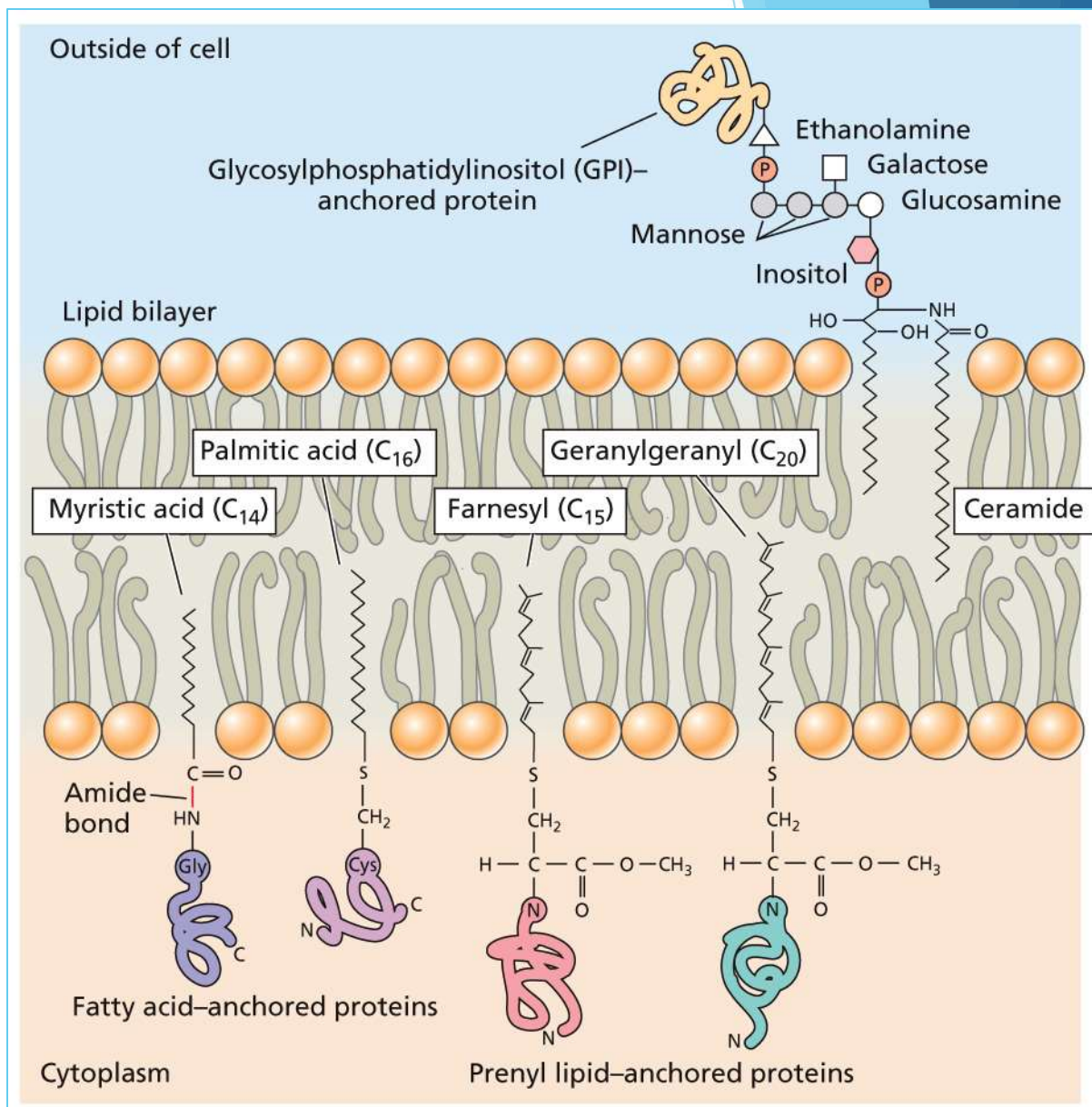
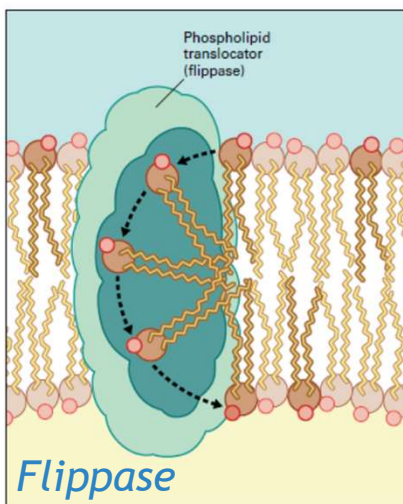
▶ Lipid rafts

- ▶ *Mikrodomény* obohacené cholesterolem a sfingolipidy, podílející se na laterální kompartmentalizaci molekul na povrchu buněk.

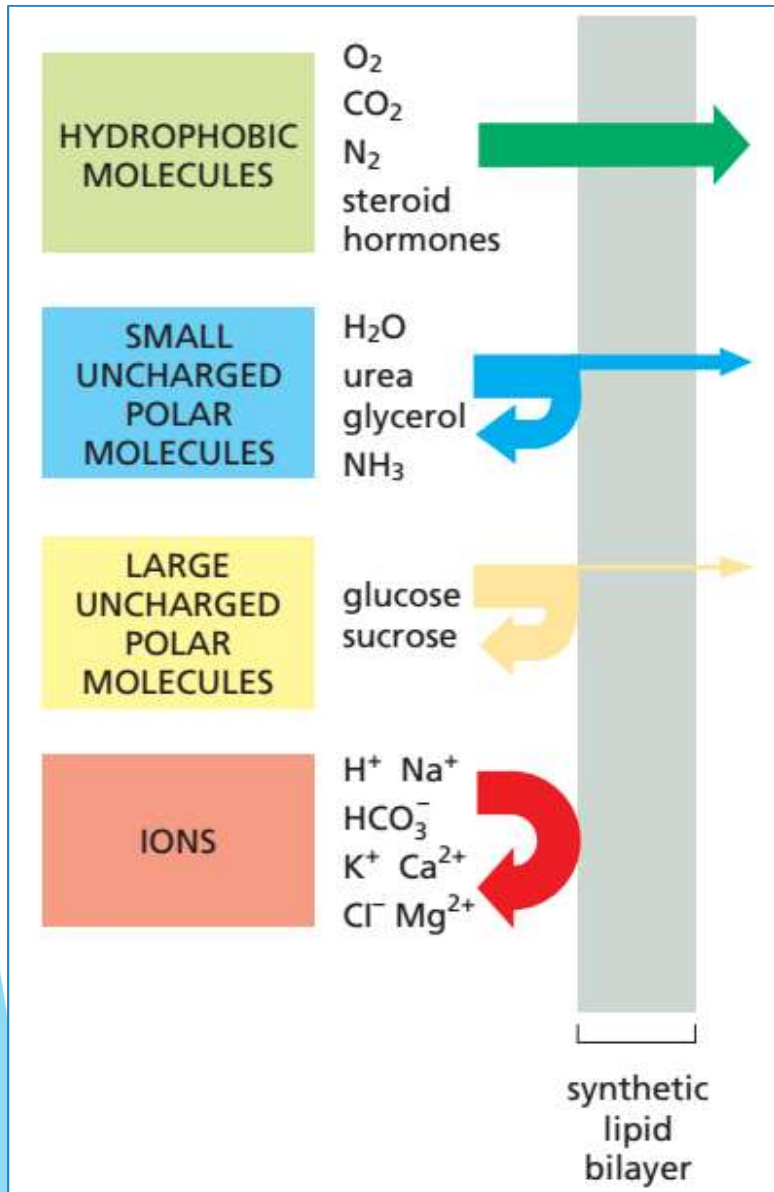


Dvoustrannost PM je dána různými fosfolipidy

- ▶ Vnější strana (*leaflet*) PM se liší od vnitřní strany PM směřující k cytosolu.
 - ▶ Díky asymetrické distribuci různých fosfolipidů.
- ▶ Je zajímavé, že přítomnost mnoha typů lipidů (cca 100) udržuje tekutost dvojvrstvy, protože každý z nich působí jako nečistota pro ostatní a zabraňuje krystalizaci.

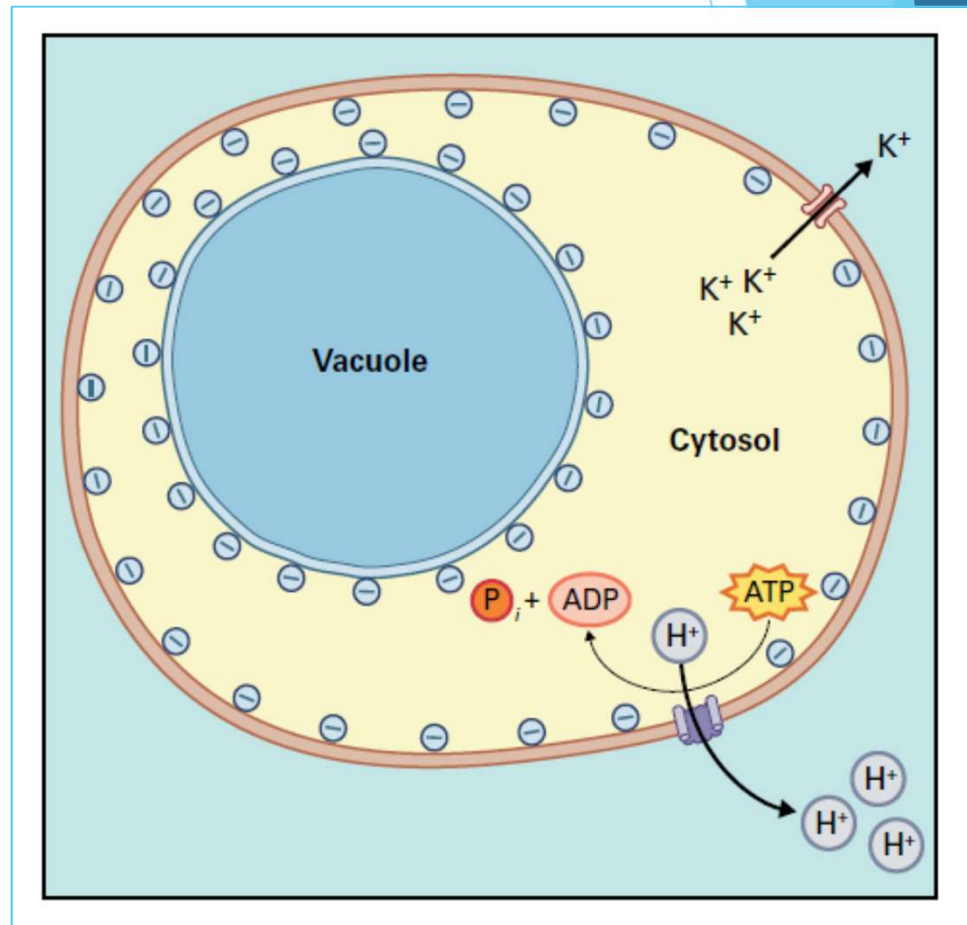


Propustnost PM

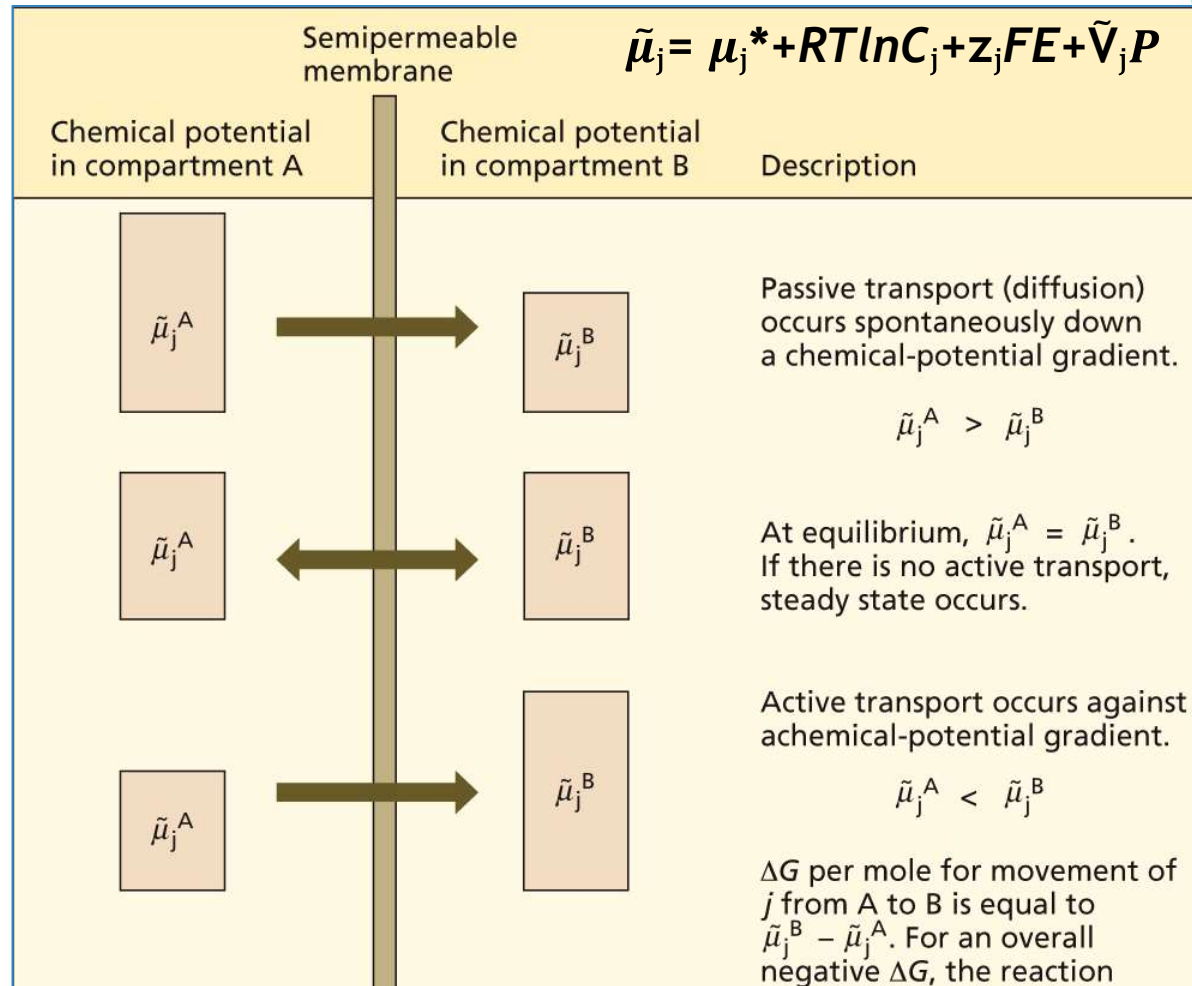


- ▶ V eukaryotických buňkách má K^+ největší vnitřní koncentraci a nejvyšší propustnost membrány

▶ Membránový potenciál



Chemický potenciál, $\tilde{\mu}$, a transport molekul přes semipermeabilní membránu



- ▶ **Elektrochemický potenciál ~ jakékoli nabité molekuly**
 - ▶ Ionty mohou být pasivně poháněny proti koncentračnímu gradientu, pokud je aplikováno elektrické pole (napětí).

Všechny živé buňky vykazují membránový potenciál napříč PM

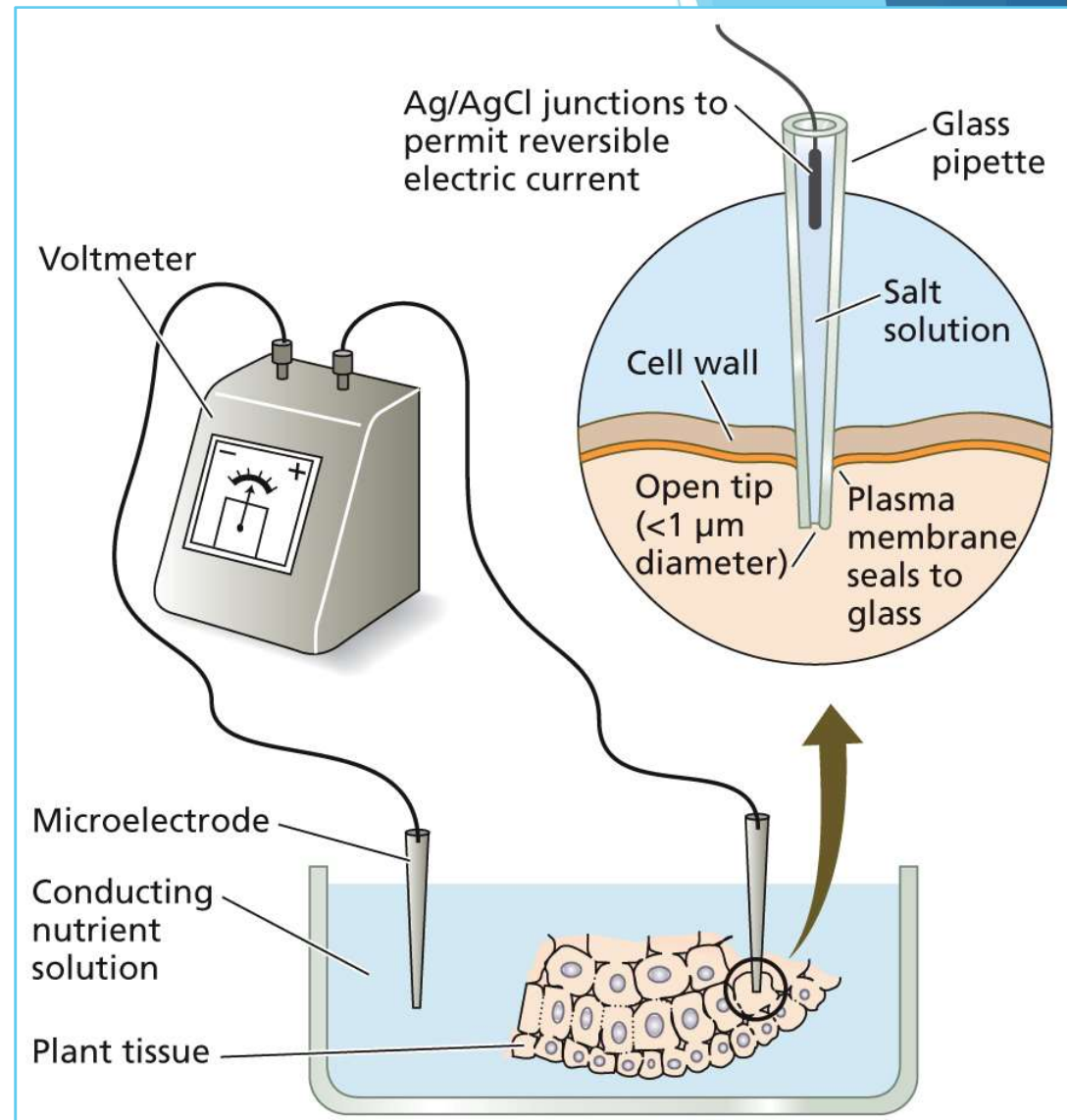
- ▶ Díky asymetrické distribuci iontů mezi vnitřkem a vnějškem buňky
- ▶ Transport protonů je hlavním faktorem membránového potenciálu
 - ▶ Např. rostliny/houby membr. potenciál: -200 až -100 mV
- ▶ Nernstův potenciál (ΔE_j) je rozdíl elektrického potenciálu v koncentraci iontu vyváženého rozdílem napětí mezi dvěma oddíly.

The Nernst equation is

$$V = \frac{RT}{zF} \ln \frac{C_o}{C_i}$$

where

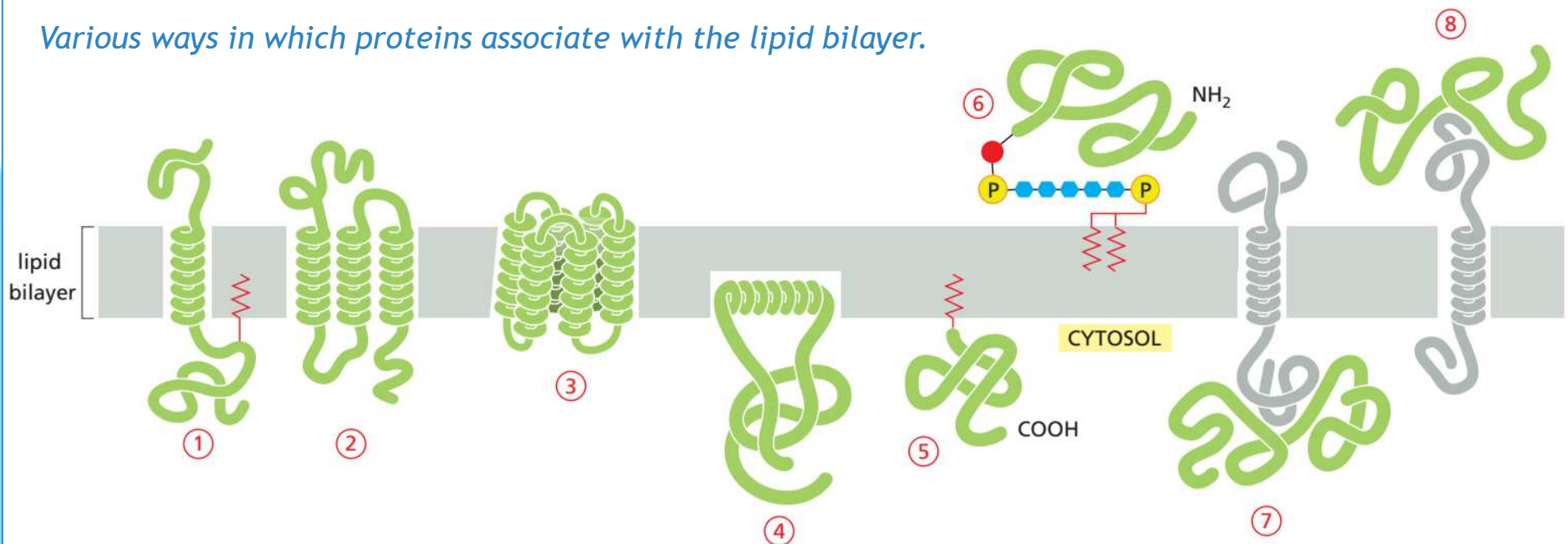
- V = the equilibrium potential in volts (internal potential minus external potential)
- C_o and C_i = outside and inside concentrations of the ion, respectively
- R = the gas constant ($8.3 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$)
- T = the absolute temperature (K)
- F = Faraday's constant ($9.6 \times 10^4 \text{ J V}^{-1} \text{ mol}^{-1}$)
- z = the valence (charge) of the ion
- \ln = logarithm to the base e



Chemické složení PM - proteiny

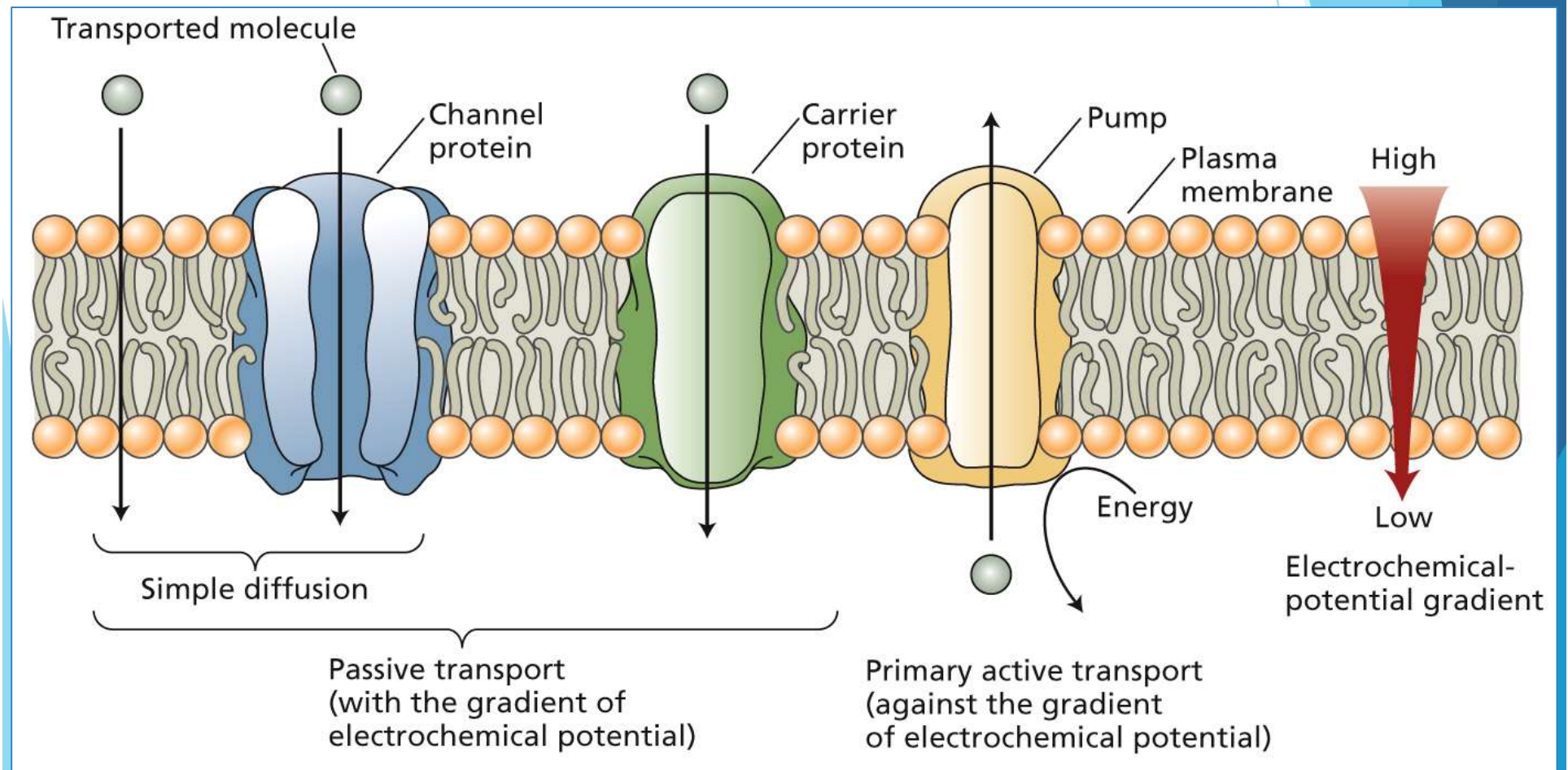
- ▶ Proteiny tvoří přibližně dvě třetiny hmotnosti PM.
- ▶ Vlastnosti proteinů jsou částečně dány vlastnostmi jejich aminokyselin (polární, hydrofilní, nepolární, hydrofobní, nabité, kyselé). *Tři typy proteinů v PM:*
- ▶ **Integrální** - překleňují PM dvojvrstvu, jedna část interaguje s vnějším buňky, hydrofobní membránou a cytosolem, např. iontové kanály, receptory.
- ▶ **Ukotvené** ~ vázané molekuly lipidů, ke kterým jsou kovalentně připojeny, mezi lipidy patří mastné kyseliny, prenylové skupiny nebo glykosylfosfatidylinositol (GPI)-ukotvené proteiny (č. 6 - vždy směřující ven z buňky!).
- ▶ **Periferní** ~ vázané k povrchu membrány nekovalentními (iontovými nebo H⁺).

Various ways in which proteins associate with the lipid bilayer.



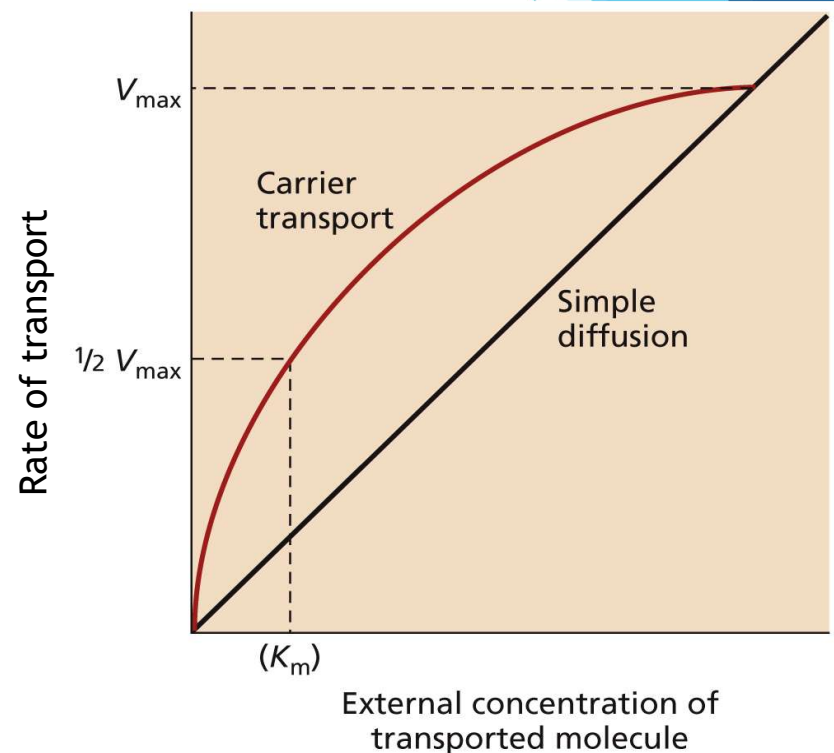
Membránové transportní proteiny

- ▶ Usnadňují průchod vybraných iontů a dalších molekul, často velmi specifické.
- ▶ **Kanály (*channel proteins*)** - obsahují velké vodní póry, hradlované (*gated*).
- ▶ **Přenašečové proteiny (*carrier proteins*)** - působí jako enzymy, změna konformace.
- ▶ **Pumpy = primární transportéry (*transporters*)** - přeměňují volnou energii chemických vazeb (ATP) na volnou energii elektrochemického gradientu.



Typy membránového transportu

- ▶ **Usnadněná difúze**, pasivní pohyb rozpuštěných látek po elektrochemickém gradientu.
- ▶ **Aktivní transport**, pohyb rozpuštěné látky proti jejímu elektrochemickému gradientu, spojený s hydrolyzou ATP.
- ▶ **Sekundární aktivní transport**, transport iontů a organických molekul pomocí volné energie elektrochemického gradientu vytvořeného primárním transportérem.
 - ▶ **uniporter**, transportuje jeden typ iontů jedním směrem
 - ▶ **symporter**, spojený transport, dva typy rozpuštěných látek ve stejném směr
 - ▶ **antiporter**, transport v opačných směrech
- ▶ **Kinetická analýza může objasnit transportní mechanismus**
 - ▶ Transport přenašečem často vykazuje kinetiku enzymů, včetně saturace (V_{\max}).
 - ▶ Jednoduchá difúze otevřenými kanály je přímo úměrná koncentraci transportované látky.



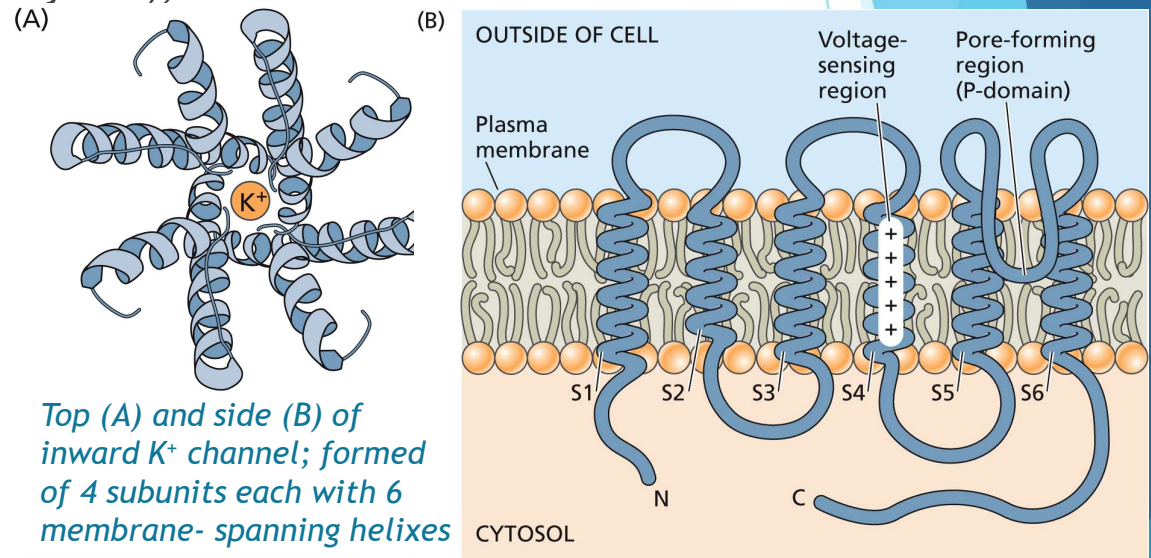
Kanály zvyšují difúzi přes membrány

- ▶ Kanály jsou transmembránové proteiny, které fungují jako selektivní póry pro ionty nebo některé neutrální molekuly, vždy **pasivní transport**.
- ▶ Specifičnost závisí na velikosti pórů a povrchovém náboji jejich vnitřku.
- ▶ Otvírají a zavírají se „bránami“, extrémně rychlá difúze (10^8 iontů za sekundu!)
- ▶ **Regulační signály**: změny membránového potenciálu, ligandy, hormony, světlo, posttranslační modifikace (fosforylace), mechanická síla atd.

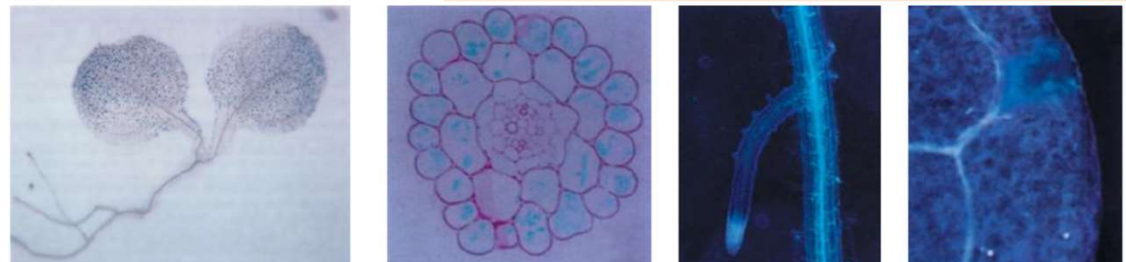
- ▶ **K⁺ kanály** ~ dovnitř (inward) nebo ven (outward) usměrňující (rectifying) kanály

- ▶ **Ca²⁺ kanály** - umožňují pouze tok Ca²⁺ do cytosolu (během přenosu signálu)

- ▶ **aniontové kanály** ~ anionty proudí z buněk (rostliny obecně akumulují anionty)



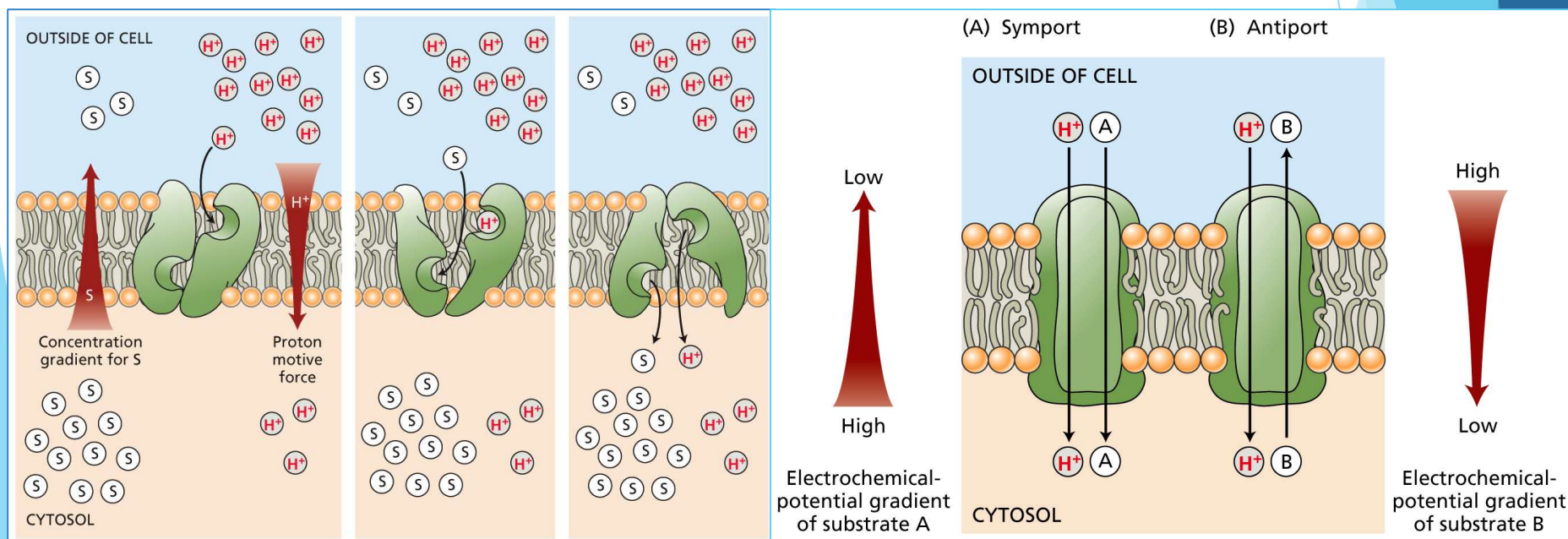
Top (A) and side (B) of inward K⁺ channel; formed of 4 subunits each with 6 membrane-spanning helices



Tissue-specific expression of plant inward-rectifying K⁺ channel KAT1

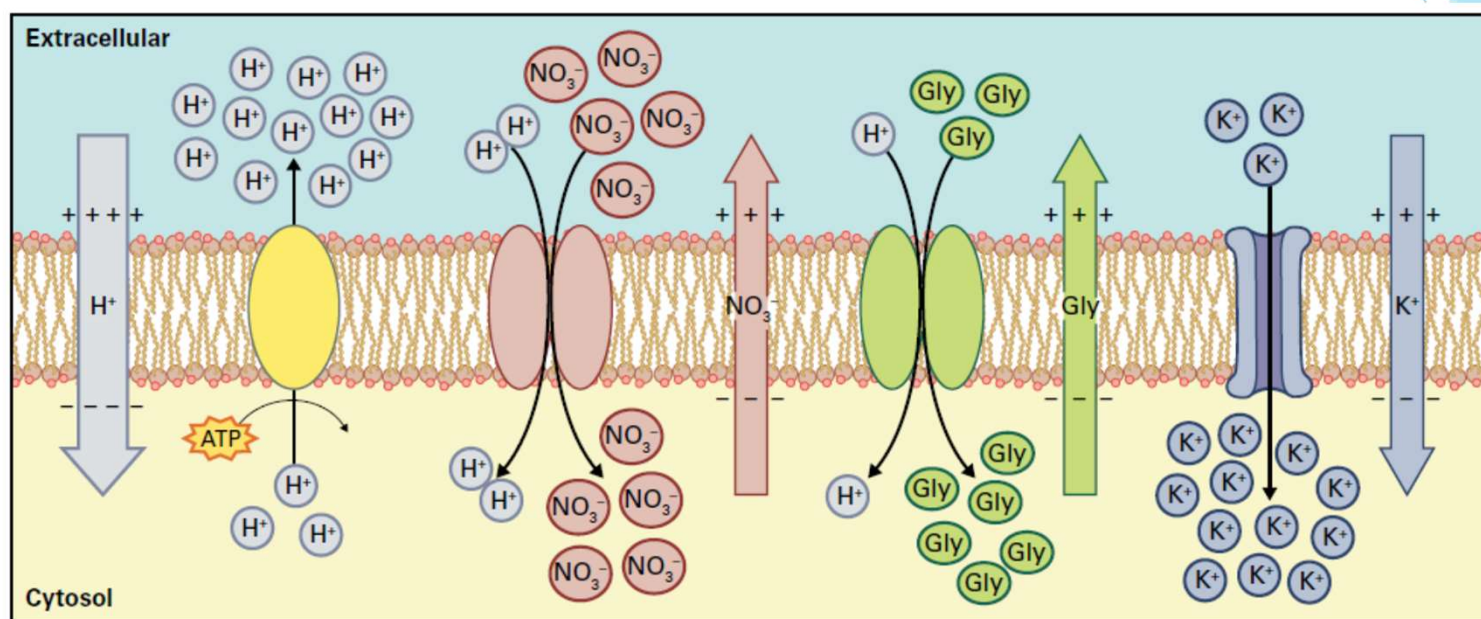
Přenašeči váží a transportují specifické látky

- ▶ Transport anorganických nebo organických iontů a dalších organických metabolitů.
 - ▶ váží transportovanou molekulu na jedné straně membrány a uvolňují ji na druhé straně; vazba způsobuje *konformační změnu proteinu* (pouze 100-1000 iontů nebo molekul za s).
- ▶ Transport buď **pasivní = usnadněná difúze**; nebo
- ▶ **Sekundární aktivní transport** ~ využívá uloženou energii, např. ve formě H^+ gradientu tzv. protonové hybné síly (protony pumpované z cytosolu H^+ -ATPázami).
 - ▶ Transport substrátu (S) proti jeho koncentračnímu gradientu
 - ▶ Dva typy: (A) **symport** (proteiny nazývané *symportery*) nebo (B) **antiport** (*antiportery*)



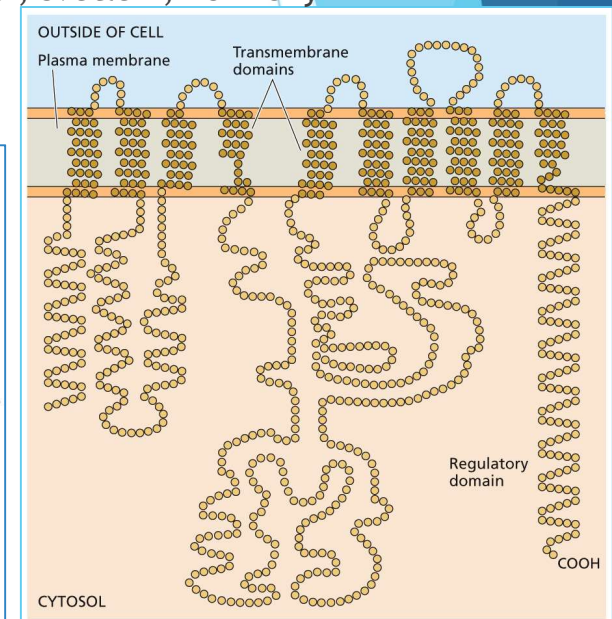
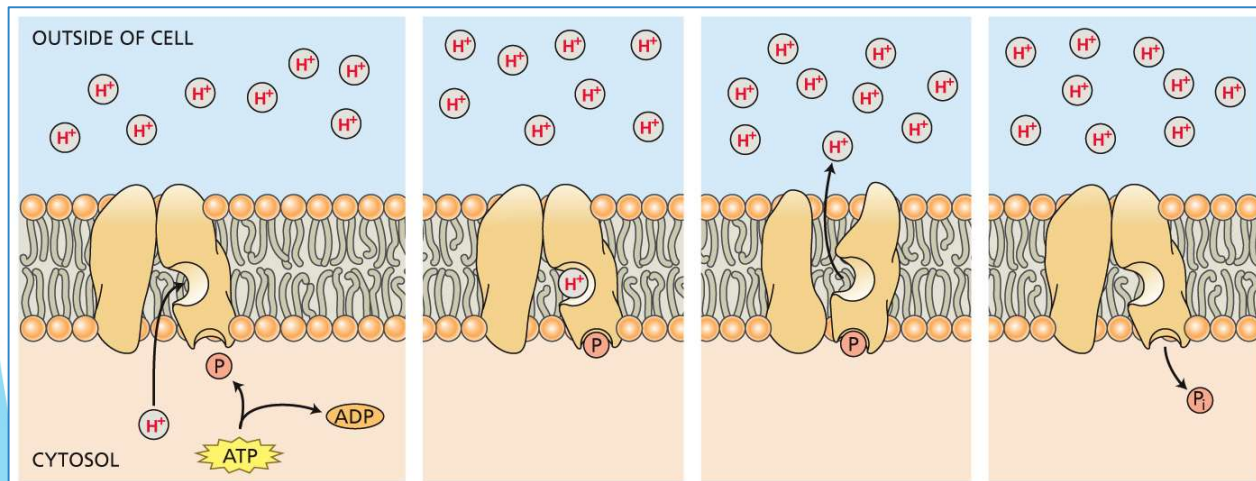
Přenašeči váží a transportují specifické látky

- ▶ **Kationtové transportéry** - přenášejí kationty do rostlinných buněk např. HAK (H^+-K^+ symport), HKT (H^+-K^+ a Na^+-K^+ symport), SOS1 (*Salt Overly Sensitive*, Na^+-H^+ antiporter)
- ▶ Transportéry pro sloučeniny obsahující dusík (**makroživiny**)
 - ▶ amonium (NH_4^+), dusičnany (NO_3^-), aminokyseliny, peptidy
- ▶ **Aniontové transportéry** pro hlavní anorganické dusičnanové (NO_3^-), chloridové (Cl^-), sírové (SO_4^{2-}), fosfátové (PO_4^{3-}) a malátové²⁻ anionty v rostlinách
 - ▶ Nespecifické iontové kanály pro pasivní eflux, ale specifické aniontové přenašeče pro příjem
- ▶ Transportéry pro kovy a metalové ionty (Fe, Mn, Zn, Cu, Mo) **mikroživiny**



Pumpy vykonávají primární aktivní transport

- ▶ Membránové proteiny vázané přímo na zdroj energie, typicky hydrolýza ATP, oxidace-redukce (mitochondrie, chloroplasty), absorpce světla
- ▶ Většina pump transportuje anorganické ionty (H^+ , Ca^{2+}), ale i organické molekuly
- ▶ **PM H^+ -ATPázy** rostlin/hub jsou ATPázy typu P, které jsou fosforylovány
 - ▶ Regulované jako ostatní enzymy konc. substrátu (ATP), pH, teplotou, světlem, hormony
 - ▶ Kódovány genovou rodinou se specifickými vzory exprese
- ▶ **Transport protonů proti jejich gradientu!**

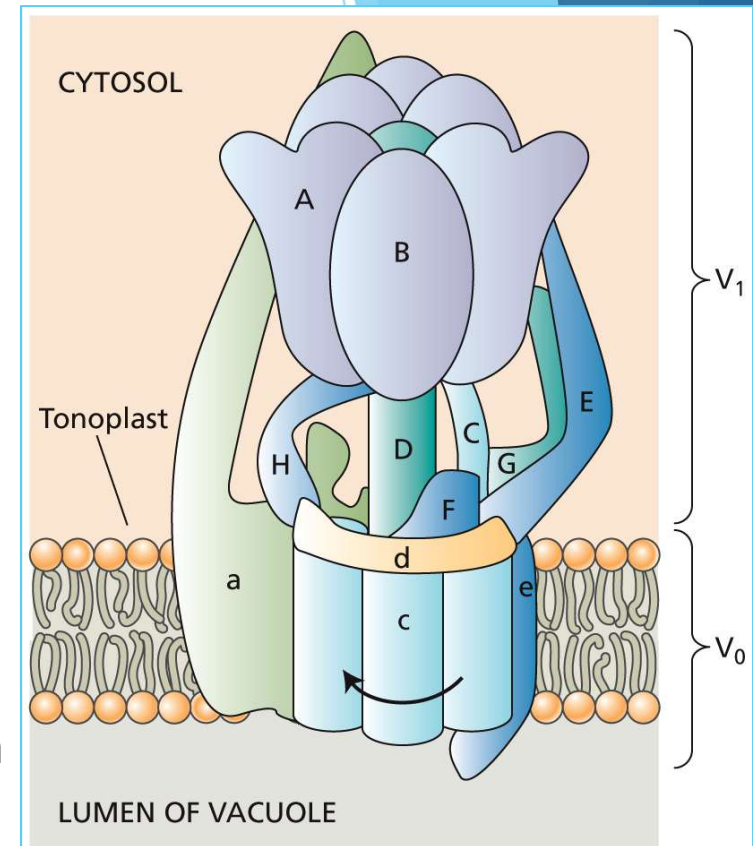


- ▶ **Ca^{2+} -ATPázy** jsou ATPázy typu P (štěpení ATP)
- ▶ pumpují Ca^{2+} - do vakuoly a ven z cytosolu
 - ▶ Ca^{2+} přísně regulovan, uložen ve vakuole
 - ▶ (Ca^{2+} - H^+ antiport do vakuoly, Ca^{2+} kanály do cytosolu)

- ▶ **Model kvasinkové PM H^+ -ATPázy** (podobné rostlinám)
- ▶ 10 membrán překlenujících domén
- ▶ **Katalytická doména**, která katalyzuje ATP a je fosforylována, je na cytosolové straně
- ▶ **Regulační doména** je *autoinhibiční*, pokud je odstraněna ATPáza *trvale aktivní*.

Tonoplast H⁺-ATPase pumpuje H⁺ do vakuol

- ▶ V-ATPáza je elektrogenní protonová pumpa, která transportuje H⁺ z cytosolu do vakuoly
- ▶ Strukturně a funkčně se liší od PM ATPázy (podobná s F-ATPázami mitochondrií a chloroplastů)
- ▶ Netvoří fosforylovaný meziprodukt
- ▶ Velký enzym s mnoha doménami,
 - ▶ periferní komplex V₁ zodpovědný za hydrolýzu ATP
 - ▶ integrální membránový kanálový komplex V₀ translokuje H⁺ přes membránu
- ▶ *Model rotačního motoru V-ATPase*
- ▶ Nízké pH (5,5) ve vakuole udržované transportem aniontů (Cl⁻ nebo malát²⁻) z cytosolu do vakuoly (*hyperacidifikace* např. citron, rebarbora)



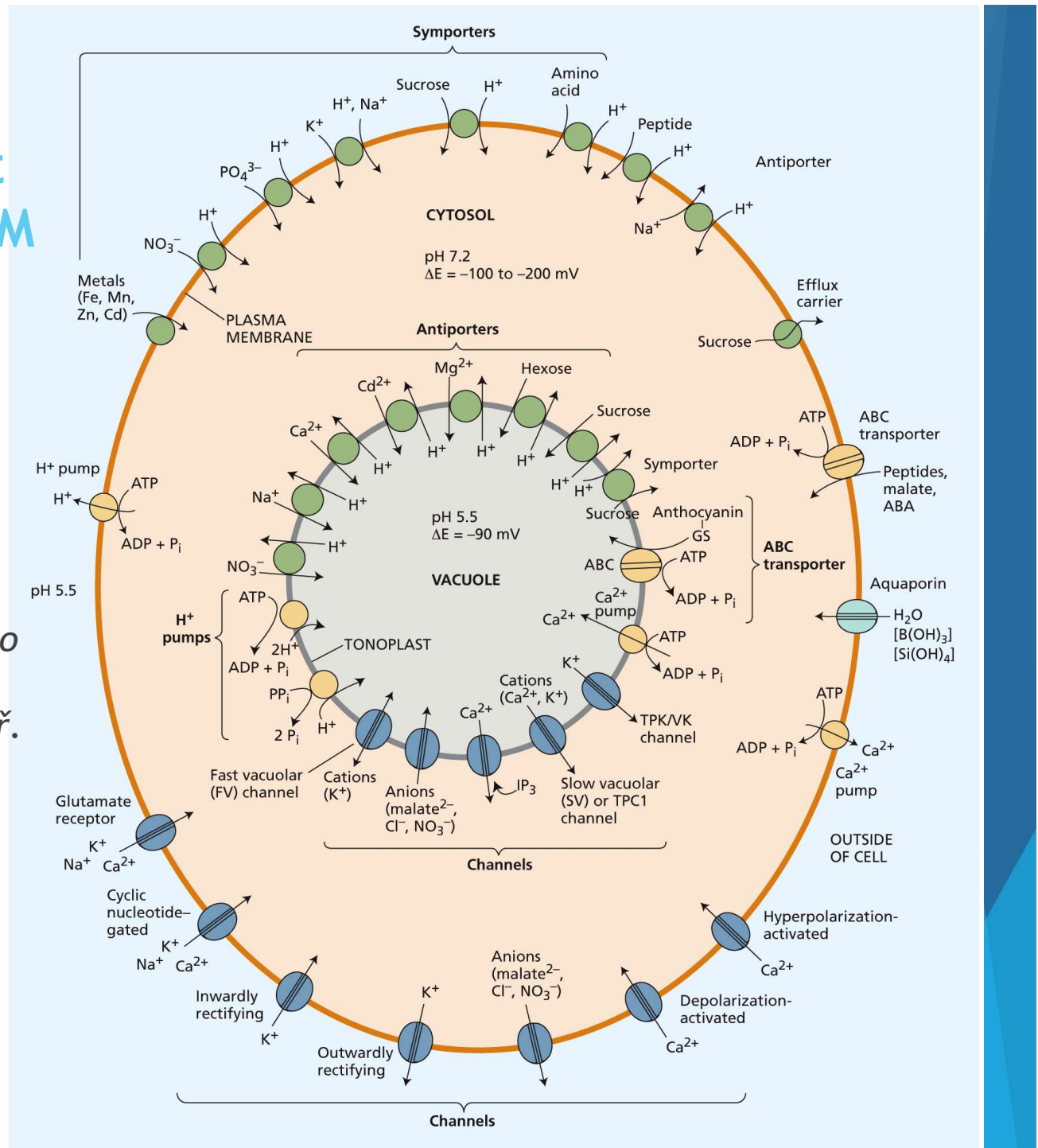
H⁺-pyrophosphatáza také pumpuje H⁺ do vakuoly

- ▶ H⁺-PPáza funguje paralelně s V-ATPázou a vytváří PMF (*proton motive force*) napříč tonoplastem. Nachází se pouze v rostlinách; na tonoplastech a dalších endomembránách.
- ▶ *Jediný polypeptid, který hydrolyzuje anorganický pyrofosfát (PPi)!*

Overview of the various transport proteins in the PM and tonoplast of plant cells

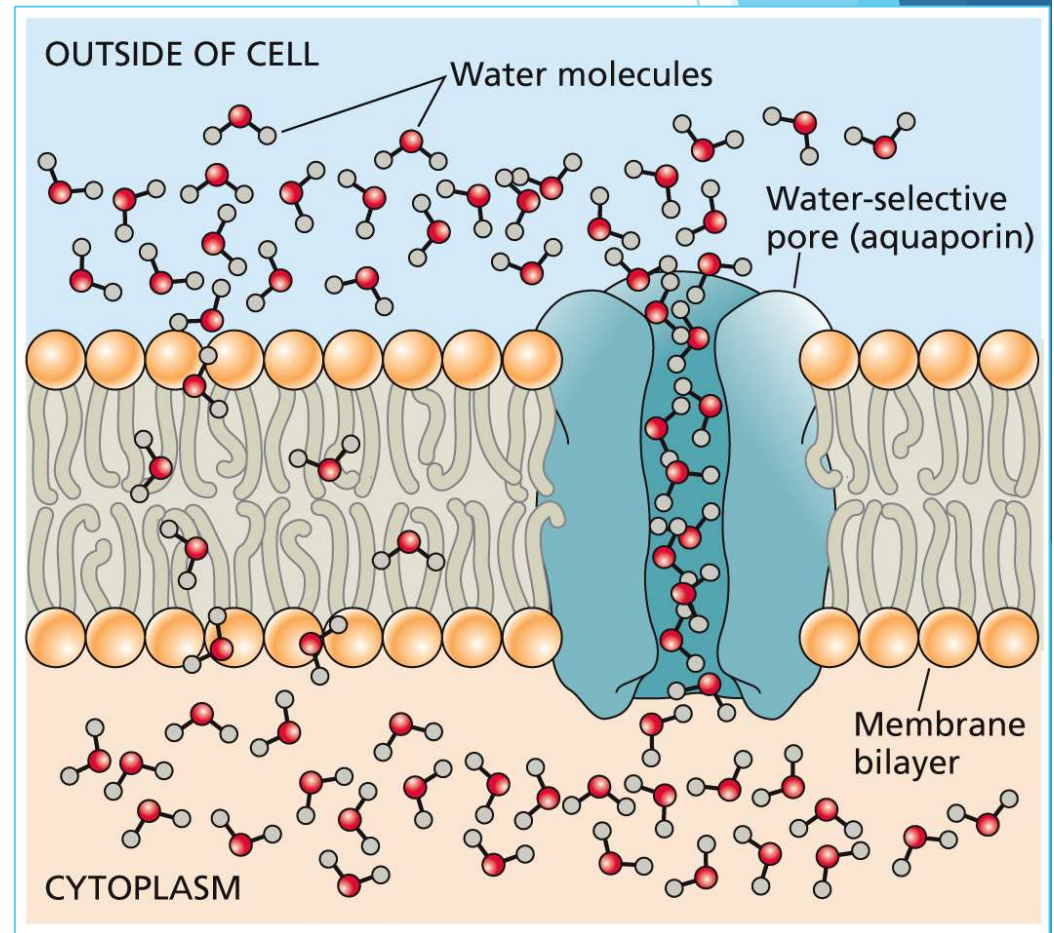
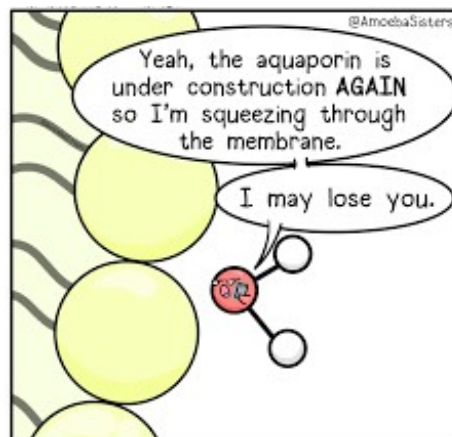
▶ **ABC transportéry** extrémně velká rodina proteinů, využívají přímo energii ATP, transportují různorodý substrát, např. peptidy, malát, ABA

▶ **Aquaporiny**



Aquaporiny (*aquaporins*)

- ▶ Voda může procházet PM rostlin prostou difúzí molekul vody a také lineární difúzí přes aquaporiny.
- ▶ Póry selektivní pro vodu tvořené integrálními membránovými proteiny.
- ▶ Usnadňují a zrychlují pohyb vody.
- ▶ Nelze změnit směr pohybu vody!
- ▶ Mohou přecházet mezi otevřeným a uzavřeným stavem.
- ▶ Reagují na fyziologické parametry jako pH, Ca^{2+} .
- ▶ *Rostliny mají schopnost regulovat propustnost svých PM pro vodu!*



Fyziologické odpovědi lokalizované v PM

- ▶ **Svěrací buňky**- otevírání a zavírání průduchů v důsledku příjmu a ztráty vody
 - ▶ způsobeno osmotickým tlakem regulovaným K^+ kanály v PM v reakci na prostředí
- ▶ **Motorické orgány** - např. Mimosa, pohyb je způsoben změnami turgoru
 - ▶ přechod iontů přes PM specializovaných buněk v orgánech známých jako *pulvini*
- ▶ **Polarizace buněk** - např. rhizoidy, pylové láčky
 - ▶ polarizovaná distribuce iontových proudů; v důsledku polarizované distribuce pump a kanálů v PM hraje roli v růstu a vývoji, např. auxin efflux carriers, Casparův proužek

Strukturní specializace PM

- ▶ **Invaginace PM** - zvětšený povrch u různých rostlin, např. žlázové buňky masožravých rostlin, které vylučují trávicí enzymy; řasy

Spojení (*continuum*) cytoskeletu-PM-BS

- ▶ **Hechtova vlákna** - vlákna protoplazmy, která při plazmolýze přilnou k buněčné stěně, odtržení probíhá nerovnoměrným způsobem...
- ▶ **Integriny** - PM proteiny (membránové receptory), které spojují proteiny BS s cytoskeletem (aktin).



Break



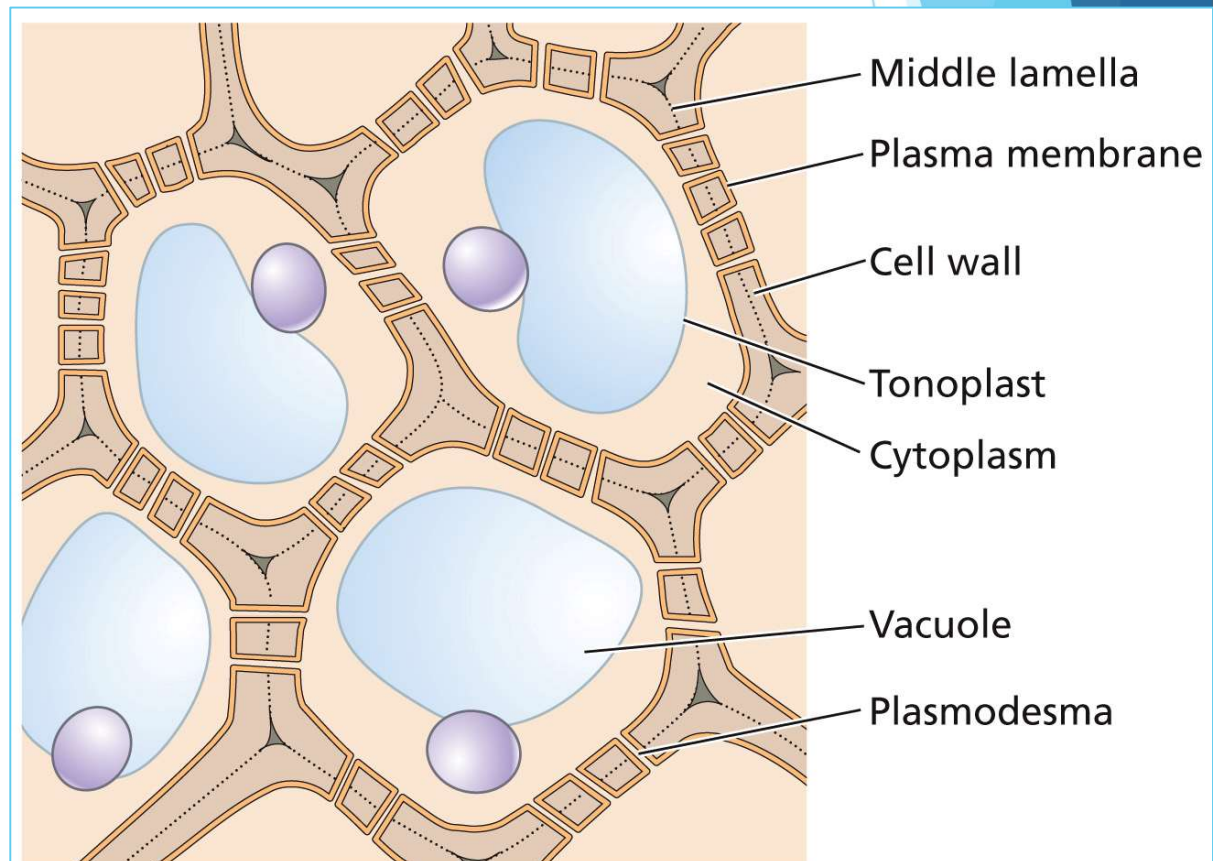
Plazmodezmata umožňují volný pohyb molekul mezi buňkami

- ▶ propojují cytoplazmy sousedních buněk, a tím usnadňují přímou komunikaci mezi buňkami (vystlány PM)
- ▶ Výměna vývojových signálů, včetně nukleových kyselin, proteinů, cukrů.
- ▶ **Symplast** = cytoplazmatické kontinuum (propojené rostlinné buňky)

- ▶ **Symplastický transport** = intracelulární transport malých molekul přes plasmodesmata

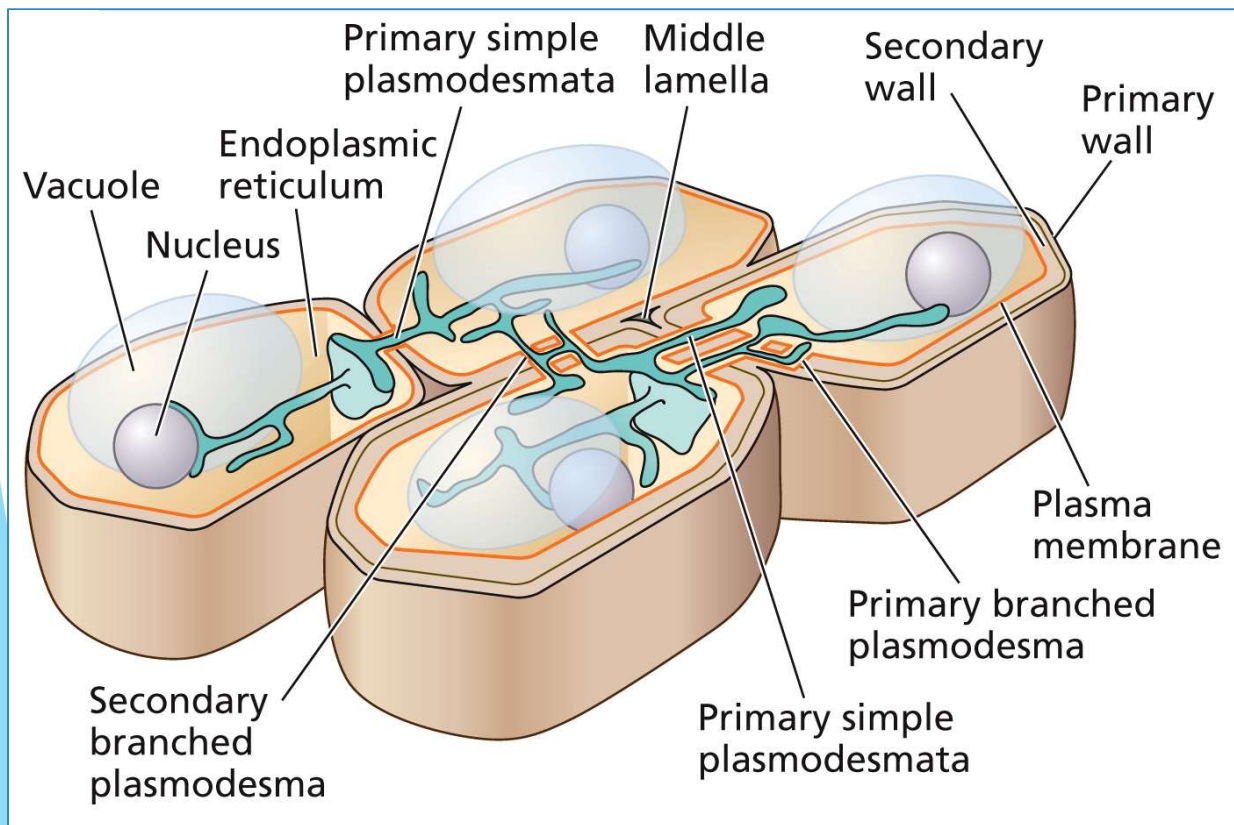
- ▶ Velikostní limit!

- ▶ **Apoplastický transport** = transport prostorem buněčné stěny (apoplast)

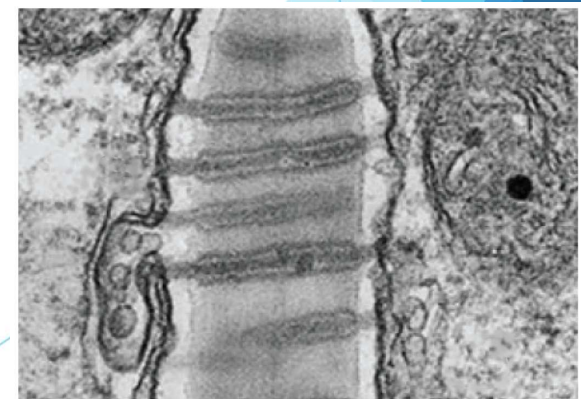


Plasmodezmata a související buněčné stěny

- ▶ Primární plasmodezmata se tvoří během buněčného dělení v primární BS.
- ▶ Sekundární plasmodezmata se vytvoří, po dokončení buněčného dělení v primární a sekundární BS, natrávením malých oblastí BS enzymy a PM sousedních buněk a spojí se za vzniku kanálku.
 - ▶ ER je také spojeno a prochází skrz, tvoří tzv. *desmotubule*.

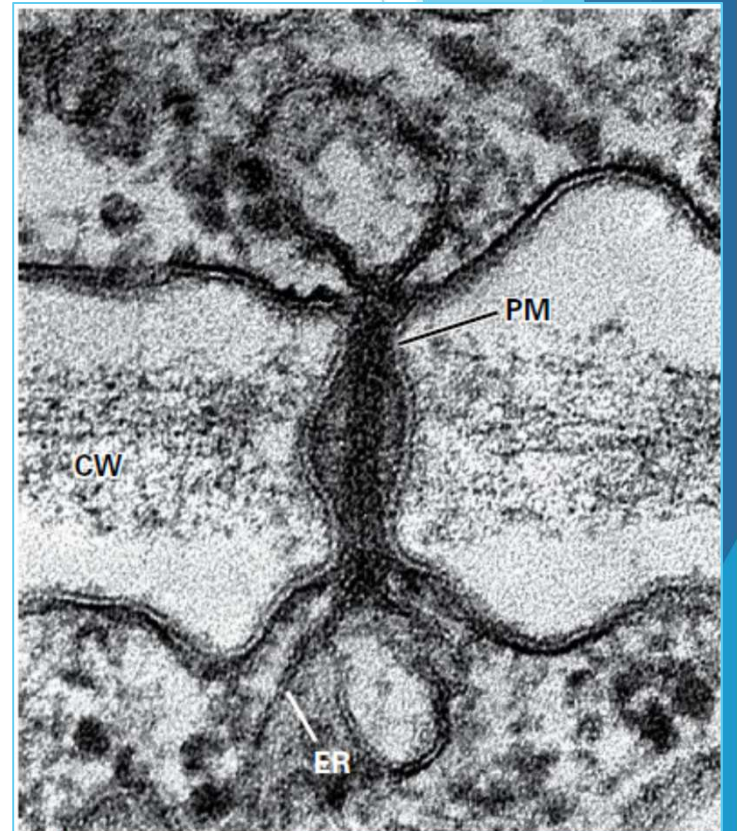
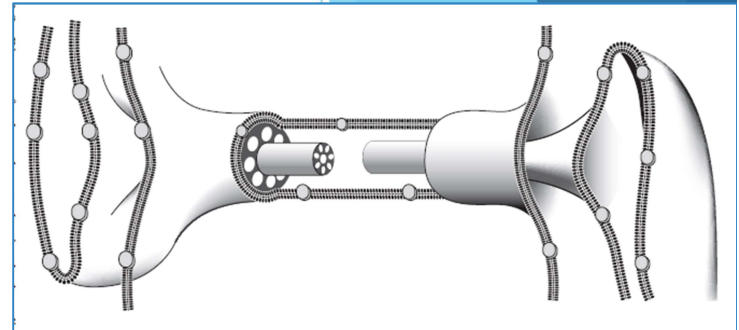


- ▶ **Jednoduchá plasmodezmata** = jeden kanál
- ▶ **Větvená plasmodezmata** = spojená dohromady



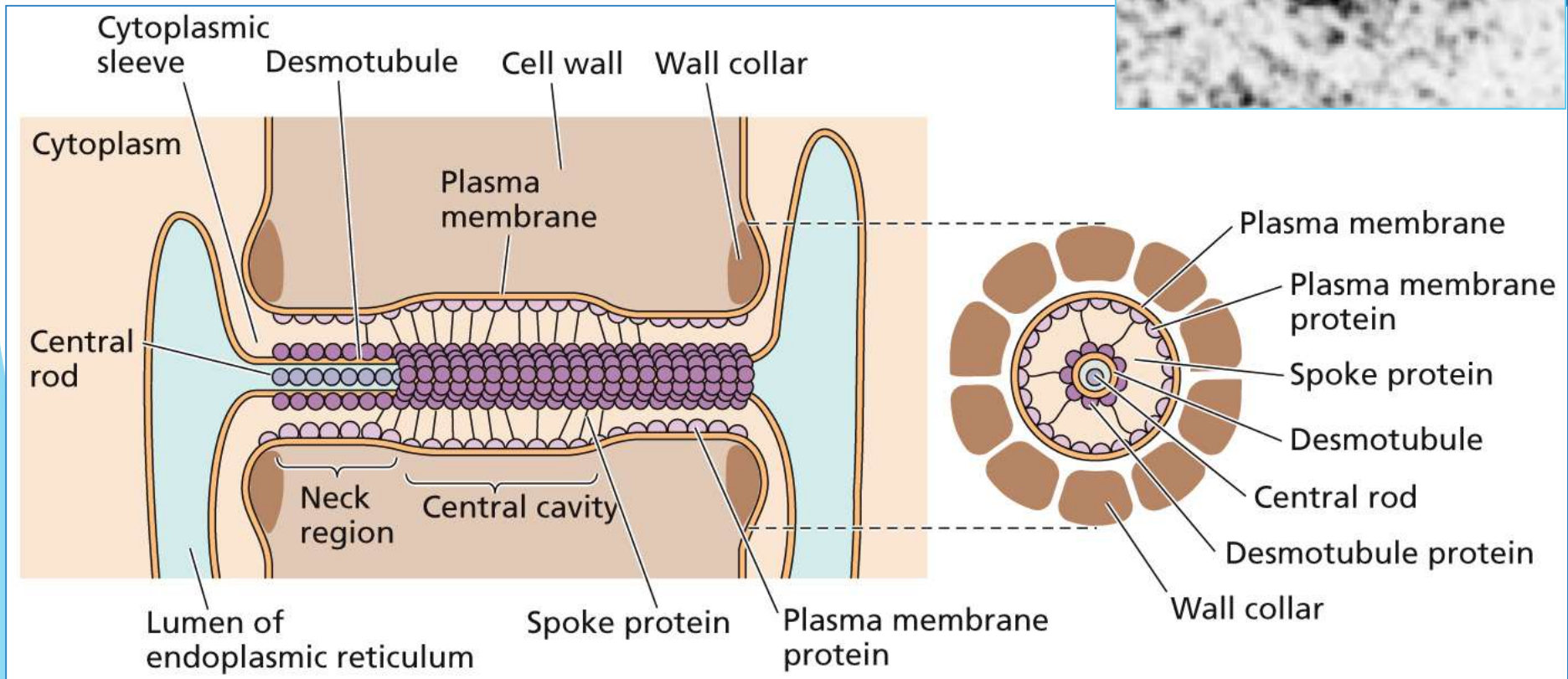
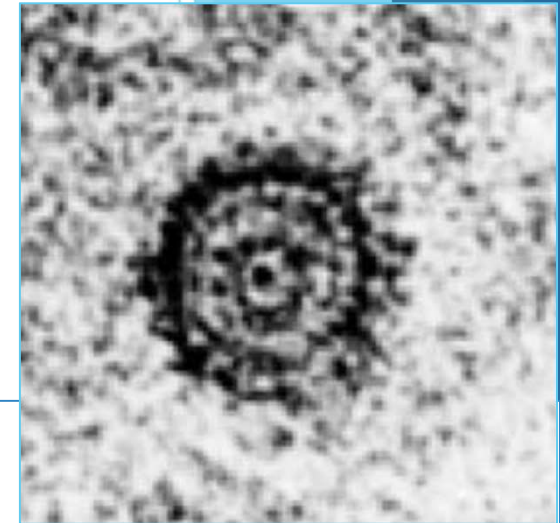
Výskyt a složení palsmodezmat

- ▶ jsou trubicovité, membránou lemované kanály 40-50 nm.
- ▶ Vyskytují se u všech hlavních skupin rostlin od řas až po vyšší rostliny, podobná struktura.
- ▶ Distribuovány buď rovnoměrně po celé buňce, nebo se vyskytují v agregátech.
- ▶ Počet a hustota v buňce jsou přesně určeny, ale mohou se v průběhu času měnit.
 - ▶ VE zralosti ztrácejí průduchy a tracheární elementy všechna plasmodesmatální spojení se sousedními buňkami!
- ▶ Obsahují proteiny:
 - ▶ protein podobný connexinu (po celé délce), myosin, aktin, proteinkinázy, protein vážící kalózu a další.
- ▶ Obsahují lipidy:
 - ▶ často mohou být přítomny jako lipidové rafty.
- ▶ Nemají celulózovou syntázu, PM H⁺-ATPázu a aquaporiny.



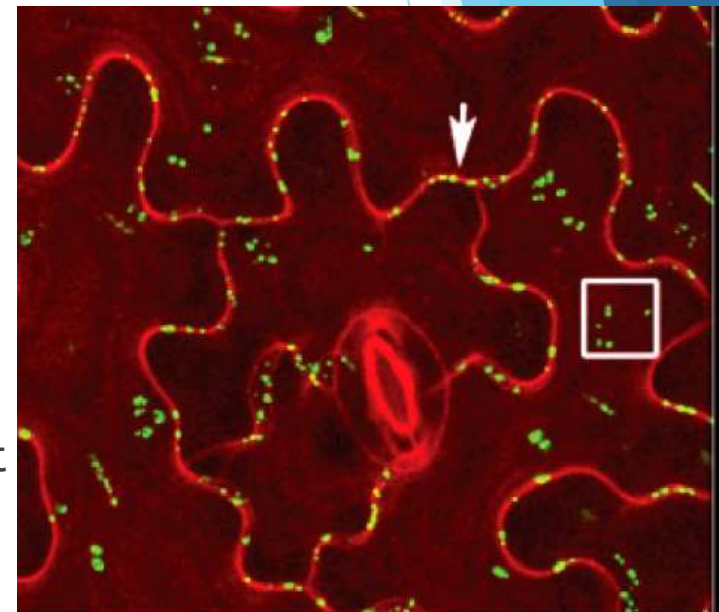
Struktura plasmodezmat

- ▶ Vystlány PM a cytoplasmou, uvnitř je ER (desmotubule).
- ▶ Vnější proteiny **desmotubule** a vnitřní povrch PM jsou spojeny vláknitými proteiny (**paprsky**) rozdělujícími **cytoplazmatický rukáv** na mikrokanálky.
- ▶ Ventilové **nástěnné límce**, složené z polysacharidu kalózy, obklopují hrdla kanálku na obou koncích a slouží k omezení velikosti pórů (depozicí kalózy uzavření, degradace = otevření).



Permeabilita plasmodezmat

- ▶ Nízkoodporová dráha mezi buňkami, kterou mohou **velké hydrofilní molekuly** cestovat rychleji, než kdyby musely projít skrz PM.
- ▶ **Hydrofobní molekuly** mohou také procházet jejich lipidovými dvojvrstvami.
 - ▶ Přibližně 10 000krát propustnější než PM pro barviva s molekulovou hmotností menší než 700 Da, pro > 1000 Da, propustnost stejná jako PM.
- ▶ Změny během vývoje buňky, regulované tlakem, intracelulárním Ca^{2+} , aktinovými mikrofilamenty.
- ▶ Pohyb **proteinů** přes plazmodesmata může vyžadovat, aby se protein rozvinul a znovu se složil při výstupu.
 - ▶ Také plasmodezmatální proteiny mohou změnit konformaci pomocí molekulárních chaperonových proteinů (zvyší se limit velikosti vyloučení).
- ▶ **Viry a další patogeny** (např. houby) se mohou šířit z buňky do buňky prostřednictvím plasmodezmat
 - ▶ (viry modifikují a rozšiřují průměr na 60-80 nm), small RNAs, virová DNA .



Arabidopsis CW
GFP plasmodesmata 30 μm