



ПЕРЕХОДНЫЕ ПРОЦЕССЫ И АВТОКОЛЕБАТЕЛЬНЫЕ РЕЖИМЫ ВБЛИЗИ МЕМБРАНЫ КЛЕТКИ ВОДОРОСЛИ *CHARA CORALLINA*

А.И. Лаврова, Т.Ю. Плюснина, Г.Ю. Ризниченко

Исследуется математическая модель ионных потоков через клеточную мембрану водоросли *Chara corallina*. Рассматриваются переходные процессы и автоколебательные режимы, связанные с потенциалозависимым транспортом протонов через мембрану клетки. Обсуждается значение таких процессов для растительной клетки.

Введение

Гигантские клетки харовых водорослей (*Chara corallina* и *Nitellopsys obtusa*) уже на протяжении многих лет являются удобным объектом биофизических исследований, поскольку имеют большие размеры (6–8 см в длину, 1–2 мм в диаметре). На мембране клеток харовых водорослей наблюдается генерация потенциала действия с амплитудой порядка 200 мВ в ответ на стимуляцию электрическим током, точечным тепловым раздражением или локальным интенсивным облучением [1]. Транспортная система мембраны, которая отвечает за проведение возбуждения, хорошо исследована, это система калиевых и хлорных каналов [2]. После освещения клетки в примембранной области вдоль ее поверхности наблюдается перераспределение рН и трансмембранного потенциала. Возникают «щелочные» (рН от 9.5 до 10.5) и «кислые» (рН от 6.5 до 8) зоны шириной 1–3 мм [3–9]. Значение трансмембранного потенциала в «щелочных» зонах составляет $\varphi = -220$ мВ и в «кислых» $\varphi = -250$ мВ. Разница в трансмембранных потенциалах между зонами (около 30 мВ) существенно ниже потенциалов действия. Эти зоны в терминах нелинейной динамики рассматриваются как диссипативные структуры [10, 11].

Диссипативные структуры вблизи мембраны изучены не так подробно, как генерация потенциала действия. Становление диссипативных структур и переходные процессы, предшествующие их появлению в примембранной области клеток водоросли, были исследованы в работах [10–13]. Физиологическое значение таких нелинейных режимов до конца не ясно. Предполагается, что возникновение областей с различным значением рН предшествует ростовым процессам в клетке, а также необходимо для отложения солей кальция в «щелочных» зонах, что обеспечивает структурную поддержку клетке.

Экспериментально были получены как затухающие, так и незатухающие колебания мембранного потенциала [14, 15], которые обычно измеряются в выбранной точке на мембране. Колебания длительностью несколько минут могут возникать после выключения и быстрого последующего включения света [15, 16]; они также могут существовать долговременно, в течение часа, при слабом освещении [15]. Колебательные переходные процессы могут возникать спонтанно, независимо от изменения интенсивности света, проводимости ионных каналов, потенциала покоя и т.д. (например, колебания рН и потенциала при неизменном составе среды и постоянной освещенности).

В процессе возникновения диссипативных структур (зон рН) изменения рН и трансмембранного потенциала снаружи клетки происходят, в основном, за счет работы активного транспортера протонов – АТФ-азы (аденозинтрифосфатаза), которая переносит протоны через плазматическую мембрану из цитоплазмы во внешнюю среду, а также за счет работы протонных каналов, через которые осуществляется поток протонов внутрь клетки [17, 18].

В работе [19] нами была разработана математическая модель, позволяющая описать как колебательные режимы, так и возникновение диссипативных структур вдоль клеточной мембраны водоросли *Chara corallina*. В качестве переменных были выбраны концентрация протонов снаружи клетки и трансмембранный потенциал. Изменение рН снаружи клетки вблизи мембраны зависит от диффузии протонов вдоль мембраны, работы протонной АТФ-азы и протонных каналов. Чтобы описать перенос протонов через мембрану, мы принимали во внимание клеточные процессы, показанные на рис. 1. На модели было исследовано образование рН структур, их свойства, зависимость их роста от интенсивности света [19, 20]. Были получены колебания рН и потенциала в примембранной области. Существенное отличие модели, предложенной в работе [19], от моделей, в которых описываются генерация и рас-

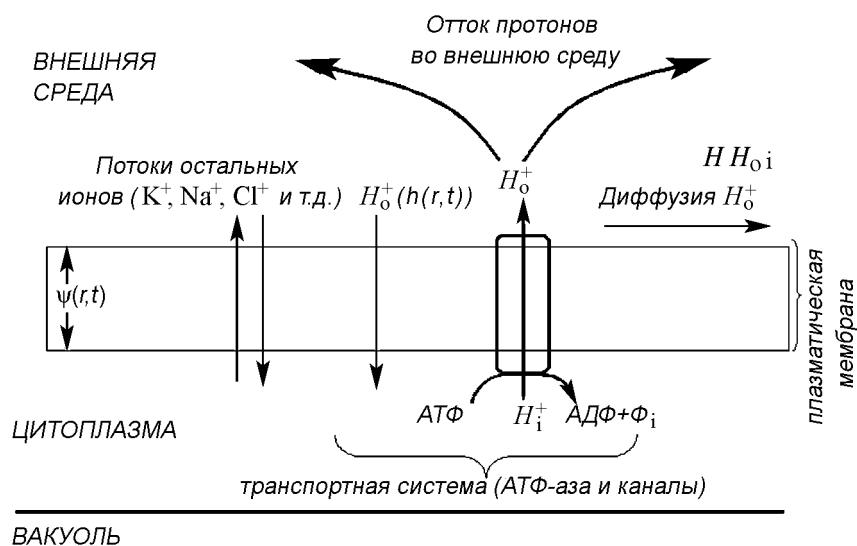


Рис. 1. Процессы вблизи мембраны клетки водоросли *Chara corallina*, которые рассматривались в модели. H_i – концентрация протонов в цитоплазме, $H_o(h(r,t))$ – концентрация протонов снаружи клетки, $\psi(r,t)$ – мембранный потенциал, АДФ – аденозиндифосфат

пространение потенциалов действия, состоит в том, что механизм возникновения диссипативных структур определяется, в основном, работой протонной транспортной системы, тогда как в генерации потенциала действия, в основном, участвует система калиевых и хлорных каналов.

Основное внимание в данной работе уделено исследованию переходных процессов, предшествующих возникновению диссипативных структур. На математической модели было проведено детальное исследование переходных и автоколебательных процессов при малых интенсивностях света, когда в системе еще нет диссипативных структур.

1. Математическая модель

Изучение переходных процессов проводилось на разработанной нами [19] модели (*), описывающей возникновение диссипативных структур и колебаний потенциала и pH вблизи мембраны.

$$\begin{aligned} \frac{dh}{d\tau} &= \frac{he^\Psi(1-n)}{2qh + e^{2\Psi}(1+h)^2(n+1)} - \gamma h + D_1 \frac{\partial^2 h}{\partial r^2}, \\ \frac{d\Psi}{d\tau} &= \frac{-he^\Psi(1-n)}{2qh + e^{2\Psi}(1+h)^2(n+1)} z - g(\Psi - \Psi_0) + D_2 \frac{\partial^2 \Psi}{\partial r^2}. \end{aligned} \quad (*)$$

Переменными модели являются концентрация протонов вблизи внешней стороны мембраны h и безразмерный трансмембранный потенциал $\Psi = \frac{\varphi F}{2RT}$.

Первое уравнение описывает изменение концентрации протонов вблизи мембраны, которое происходит за счет потока протонов через АТФ-азу (функция $\frac{he^\Psi(1-n)}{2qh + e^{2\Psi}(1+h)^2(n+1)}$), за счет обмена протонов между средой и клеткой (γh) и за счет диффузии вдоль мембраны $\left(D_1 \frac{\partial^2 h}{\partial r^2}\right)$. Чтобы вывести выражение для потока через АТФ-азу, мы рассматривали кинетическую схему работы фермента (рис. 2, [19]).

В ходе вывода было сделано допущение о том, что процессы переноса протонов с одной стороны мембраны на другую ($E_3 \leftrightarrow E_4$; $E_6 \leftrightarrow E_5$) происходят гораздо медленнее по сравнению с процессами присоединения и отщепления протонов ($E_1 \leftrightarrow E_3$; $E_3 \leftrightarrow E_5$; $E_2 \leftrightarrow E_4$; $E_4 \leftrightarrow E_6$). Элементарные константы переноса протонов с одной стороны мембраны на другую зависят от трансмембранного потенциала: $k_{-2} = k_{-2}^0 \exp\left(-\frac{F\varphi}{2RT}\right)$, $k_2 = k_2^0 \exp\left(\frac{F\varphi}{2RT}\right)$ и $k_3 = k_3^0 \exp\left(\frac{F\varphi}{2RT}\right)$.

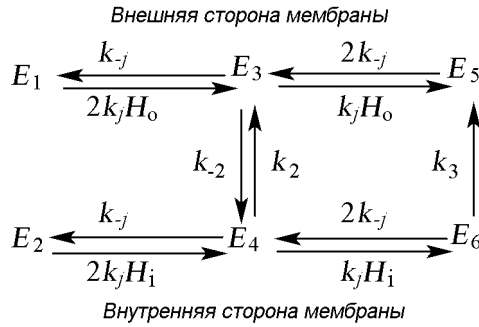


Рис. 2. Кинетическая схема работы фермента (АТФ-азы), в которой реализуются шесть конформационных состояний: $E_1, E_2, E_3, E_4, E_5, E_6$. H_i — концентрация протонов в цитоплазме, H_o — концентрация протонов снаружи клетки; k_2, k_{-2}, k_3 — потенциало-зависимые константы переноса протона с внутренней стороны мембраны на внешнюю

Второе уравнение описывает изменение трансмембранного потенциала вдоль мембраны за счет тока через АТФ-азу, тока утечки ($g(\psi - \psi_0)$) и распределения потенциала вдоль мембраны $\left(D_2 \frac{\partial^2 \psi}{\partial r^2}\right)$.

Безразмерные переменные модели: $h = \frac{[H_0]}{K_1}$ – концентрация протонов вблизи внешней стороны мембраны; $\tau = \frac{t}{t_0}$ – время; $r = \frac{x}{L}$ – пространственная координата; ψ – трансмембранный потенциал.

Параметры модели: $K_1 = \frac{k_{-1}}{k_1}$, $n = \frac{1}{K_3 h_i + 1}$, $q = \frac{(1 + h_i)^2 K_2 n}{h_i}$, $K_2 = \frac{k_{-2}}{k_2}$, $K_3 = \frac{k_3}{2k_2}$, $h_i = \frac{[H_i]}{K_1}$, $\bar{g} = \frac{gt_0}{C}$, $z = \frac{pF^2 K_1}{CRT}$, $\psi_0 = \frac{\varphi_0 F}{2RT}$, $D_1 = \frac{Dt_0}{L^2}$, $D_2 = \frac{pt_0}{2L^2 R_i C}$, где \bar{g} – проводимость пассивных каналов, C – емкость мембраны, p – диаметр клетки, F – число Фарадея, φ_0 – потенциал покоя на плазматической мембране, L – длина клетки, R_i – сопротивление цитоплазмы, $[H_i]$ – концентрация протонов в цитоплазме (в данной модели $[H_i]$ является параметром). Как было показано выше, все нелинейные режимы (автоколебания, переходные процессы, диссипативные структуры) наблюдаются при изменении интенсивности света. В лабораторных экспериментах [21] было показано, что при включении света концентрация протонов в цитоплазме изменяется. Поэтому для проведения численных экспериментов мы ввели феноменологическую зависимость концентрации протонов в цитоплазме h_i от интенсивности света I . Мы предположили, что такая зависимость является экспоненциальной и имеет вид $h_i = h_i^0 e^{-I}$, где h_i^0 – безразмерный параметр, соответствующий концентрации протонов в цитоплазме в темноте; I – параметр интенсивности света. Таким образом, параметры модели n и q будут зависеть от интенсивности света сложным, нелинейным образом.

Интервалы изменения безразмерных параметров модели для численного счета были оценены в статье [17]: $K_1 = 5.02 \cdot 10^{-7}$ моль \cdot м $^{-3}$, $k_{-2} = 3.36 \cdot 10^9$ с $^{-1}$, $K_2 = 8.484 \cdot 10^{-4}$, $K_3 = 0.007$, $\bar{g} = 0.03 \div 0.08$, $\psi_0 = -5 \div -1.335$, $h_i = 8.3 \div 40$, $n = 0.5 \div 0.92$, $q = 0.001 \div 0.005$.

2. Результаты моделирования

Как было сказано выше, предложенная система (*) позволяет описать распределение pH и потенциала (диссипативные структуры) вблизи мембраны [19, 20], рис. 3. Для получения диссипативных структур система была линеаризована и найдена область неустойчивости Тьюринга. Затем численно решалась нелинейная система при следующих граничных условиях: $\frac{dh_0}{dr}(0, \tau) = \frac{dh_0}{dr}(1, \tau) = 0$, $\frac{d\psi}{dr}(0, \tau) = \frac{d\psi}{dr}(1, \tau) = 0$. Далее в численном счете была детально исследована точечная модель. При этом предполагалось, что клетка равномерно освещена и рассматриваются синхронные во времени процессы вдоль всей мембраны.

Исследование системы показало, что в ней возможно несколько стационарных состояний (триггер). Ввиду сложности системы не представляется возможным ана-

литически найти общее выражение для стационарных значений переменных $\bar{\psi}$ и \bar{h} . Поэтому для дальнейшего аналитического исследования были выбраны фиксированные стационарные значения переменных $\bar{\psi} = -4.7$, $\bar{h} = 21$, реализующиеся в темновых условиях ($I = 0$). Для исследования существования различных режимов в качестве управляющего параметра была выбрана интенсивность света I при фиксированных значениях остальных параметров. Далее для ряда значений интенсивности I (интенсивность изменялась в интервале от 0 до 0.2 с шагом 0.01) был получен численный ряд стационарных значений переменных. Для каждого стационарного состояния был проведен линейный анализ системы с помощью программы MathCad 5.0. Для некоторых состояний были найдены критические значения параметра интенсивности света I , при которых устойчивый фокус переходит в неустойчивый (предположительно, реализуется бифуркация Хопфа).

Далее система была исследована численно вблизи выбранных особых точек. Для проведения численного эксперимента использовалась программа TRAX для решения обыкновенных дифференциальных уравнений. В ходе численного эксперимента было получено, что при $I = 0$ в системе реализуется устойчивый узел (рис. 4, а, состояние 1). При повышении интенсивности света до $I = 0.02$ в системе возникает мультистационарность, появляются неустойчивый фокус и седло (рис. 4, б, состояния 2 и 3). При дальнейшем увеличении интенсивности от 0.05 до 0.053 происходит бифуркация, в результате которой неустойчивый фокус переходит в устойчивый, вокруг которого возникает неустойчивый предельный цикл (рис. 4, в). При значении $I = 0.054$ стационарное состояние 1 из устойчивого узла превращается в устойчивый фокус (данные не приведены). При изменении I от 0.061 до 0.068 вокруг особой точки I возникает неустойчивый предельный цикл, при этом рождается предельный устойчивый цикл, охватывающий оба стационарных состояния (см. рис. 4, в). При дальнейшем увеличении I до 0.07 в системе остается одно стационарное состояние – устойчивый фокус (рис. 4, д), которое затем при $I = 0.2$ переходит в устойчивый узел (рис. 4, е). Таким образом, переход от одного устойчивого стационарного состояния $\bar{\psi} = -4.7$, $\bar{h} = 21$ до другого $\bar{\psi} = -2.2$, $\bar{h} = 6.7$ при изменении освещенности от $I = 0$ до $I = 0.2$ характеризуется многоэтапностью и многообразием нелинейных режимов. Пунктирными линиями на рисунках указаны нуль-изоклины системы

$$\psi' = \frac{d\psi}{d\tau} \Big|_{h=\bar{h}, \psi=\bar{\psi}} = 0, \quad h' = \frac{dh}{d\tau} \Big|_{h=\bar{h}, \psi=\bar{\psi}} = 0.$$

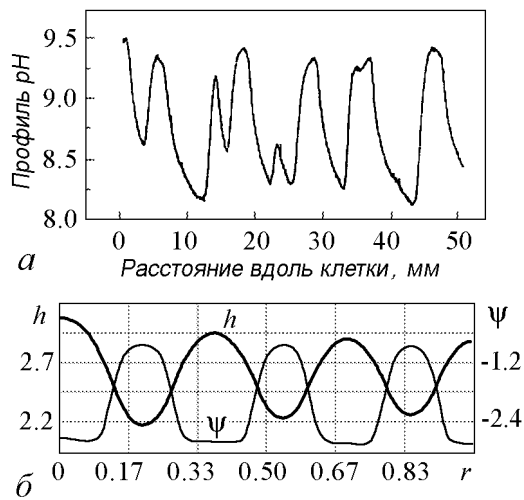


Рис. 3. а – профиль $\text{pH} = -\lg H_o^+$ вдоль клетки водоросли *Chara corallina*. Экспериментальные данные [13]. б – распределение концентрации протонов h и потенциала ψ вдоль клетки водоросли *Chara corallina*, полученное на модели. Параметры системы: $z = 0.65$, $n = 0.9$, $q = 0.001$, $\gamma = 0.01$, $g = 0.035$, $\psi_0 = -1.301$, $D_1 = 1.44 \cdot 10^{-3}$, $D_2 = 3.6 \cdot 10^{-4}$; r – расстояние вдоль клетки

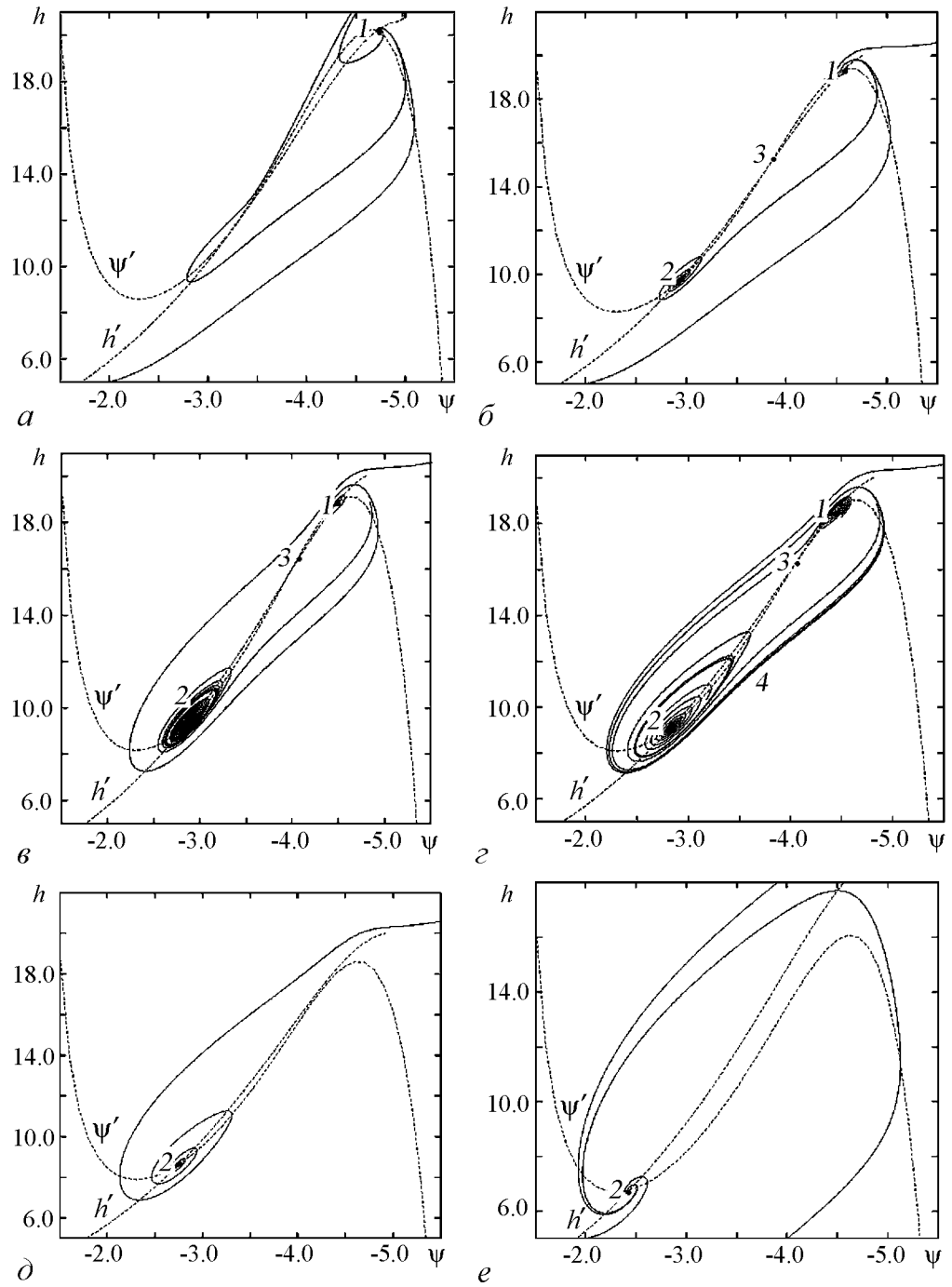


Рис. 4. Фазовые портреты системы при постепенном повышении интенсивности света. Параметры системы: $K_2 = 5.1 \cdot 10^{-5}$, $g = 0.03$, $K_3 = 0.005573$, $\gamma = 0.0085$, $\psi_0 = -1.28$, $z = 0.6$, $h_1^0 = 21$. $a - I = 0$, устойчивый узел I ; $b - I = 0.02 \div 0.04$, I - устойчивый узел $\bar{\psi} = -4.6$, $\bar{h} = 19.8$, 2 - неустойчивый фокус $\bar{\psi} = -2.9$, $\bar{h} = 9.8$, 3 - седло $\bar{\psi} = -3.79$, $\bar{h} = 14.75$; $c - I = 0.045 \div 0.048$, I - устойчивый фокус $\bar{\psi} = -4.4$, $\bar{h} = 19.6$, 2 - устойчивый фокус $\bar{\psi} = -2.8$, $\bar{h} = 9.5$ с неустойчивым предельным циклом, 3 - седло $\bar{\psi} = -4$, $\bar{h} = 15.9$; $d - I = 0.048 \div 0.05$, $I, 2$ - устойчивые фокусы $\bar{\psi} = -4.4$, $\bar{h} = 18.6$ и $\bar{\psi} = -2.8$, $\bar{h} = 9.1$ с неустойчивыми предельными циклами, 3 - седло $\bar{\psi} = -4.06$, $\bar{h} = 16.35$, 4 - устойчивый предельный цикл; $e - I = 0.065$, устойчивый фокус $\bar{\psi} = -2.74$, $\bar{h} = 8.59$; $e - I = 0.2$, устойчивый узел $\bar{\psi} = -2.42$, $\bar{h} = 6.66$

Обсуждение и заключение

В рассматриваемой точечной системе (*) при изменении интенсивности света I были получены колебательные режимы, сходные с описанными ранее экспериментальными данными [14, 15]. При исследовании системы мы получили, что при постепенном изменении параметра интенсивности света в системе реализуется множественность стационарных состояний. «Уходя» от одного устойчивого состояния (устойчивый узел I) при изменении I и «приближаясь» к другому устойчивому состоянию, система «проходит» через ряд колебательных режимов. При определенных значениях интенсивности в системе начинает «работать» положительная обратная связь, обуславливающая возникновение колебаний концентрации протонов и мембранного потенциала. Увеличение потока протонов через АТФ-азу наружу клетки приводит к увеличению (по модулю) мембранного потенциала, что, в свою очередь, активирует АТФ-азу и приводит к еще большему увеличению потока протонов наружу. Возникающие колебания, по-видимому, являются переходным процессом к возникновению диссипативных структур (зон рН).

Клетка всегда «стремится» установить баланс процессов, при котором возможно ее функционирование. Возможно, автоколебания – это некоторый переходный процесс, позволяющий живой системе при резком изменении внешних условий (например, при выключении света) перейти в новое состояние не скачкообразно, что могло бы негативно отразиться на физиологических функциях клетки, а постепенно «подстраивая» все параметры к новому состоянию. Существование таких колебаний связано как с внутренним метаболизмом клетки, так и с мембранными процессами транспорта протонов, в частности с изменением активности АТФ-азы. Колебания, возникающие при включении света, предшествуют возникновению диссипативных структур (зон рН). Существование «кислых» и «щелочных» зон способствует накоплению кальция в щелочных зонах, поскольку, как показано в [5, 22, 23], соли кальция проникают в клетку именно в щелочных зонах, что приводит к отложению кристаллов кальция в клетке.

Подробное количественное сравнение полученных колебательных и переходных процессов с экспериментально наблюдаемыми и описанными в разных публикациях провести не удастся, так как результаты лабораторных экспериментов, как правило, бывают получены при различных экспериментальных условиях. Важна не только фиксированная интенсивность облучения, но и спектральный состав действующего света, температура и т. д. Важна «предыстория» функционирования клетки. Поскольку в лабораторных экспериментах такая многоэтапность и разнообразие нелинейных режимов до настоящего времени не прослеживались, было бы интересно провести эталонные эксперименты.

В дальнейшем нами предполагается рассмотреть взаимосвязь мембранных потоков и движения цитоплазмы, влияющего на процессы клеточного метаболизма. По-видимому, имеется связь генерации потенциалов действия и возникновения более «тонких» процессов, определяемых проводимостью АТФ-азы.

Авторы выражают благодарность профессору Ю.М. Романовскому за полезные обсуждения.

Работа поддержана грантом РФФИ № 03-04-04000.

Библиографический список

1. *Tasaki I., Watanabe A., Hallet M.* Fluorescence of squid axon membrane labelled with hydrophobic probes // *J. Membr. Biol.* 1972. Vol. 8. P. 109.
2. *Кольс О.Р., Максимов Г.В., Раденович Ч.Н.* Биофизика ритмического возбуждения. М.: Изд. МГУ, 1993.
3. *Spear D.G., Barr J.K., Barr C.E.* Localization of hydrogen ions and chloride fluxes in *Nitella* // *J. Gen. Physiol.* 1969. Vol. 54. P. 397.
4. *Smith F.A., Walker N.A.* Chloride transport in *Chara corallina* and the electrochemical potential difference for hydrogen ions // *Exp. Bot.* 1976. Vol. 27. P. 451.
5. *Lucas W. J.* Photosynthetic assimilation of exogenous HCO_3^- by aquatic plants // *Ann. Rev. Plant Physiol.* 1983. Vol. 34. P. 71.
6. *Lucas W.J. and Dainty J.* Spatial distribution of functional. OH^- carriers along a characean internodal cell: Determined by the effect of cytochalasin B on $\text{H}^{14}\text{CO}_3^-$ assimilation // *J. Membrane Biol.* 1977. Vol. 32. P. 75.
7. *Fisahn J., Lucas W.J.* Direct measurement of the reversal potential and the current-voltage characteristics in the acid and alkaline regions of *Chara corallina* // *Planta*, 1992. Vol. 186. P. 506.
8. *Fisahn J., Lucas W.J.* Spatial organization of transport domains and subdomain formation in the plasma membrane of *Chara corallina* // *J. Memb. Biol.* 1995. Vol. 147. P. 275.
9. *Булычев А.А., Черкашин А.А., Рубин А.Б., Мюллер С.* Распределение кислых и щелочных зон на поверхности клеток *Chara corallina* при стационарном и локальном освещении // *Физиология растений.* 2002. Т. 49. С. 805.
10. *Toko K., Hayashi K., Yoshida T., Fujiyoshi T., Yamafuji K.* Oscillations of electric spatial patterns emerging from the homogeneous state in characean cells // *Eur. Biophys. J.* 1988. Vol. 1. P. 11.
11. *Toko K., Chosa H., Yamafuji K.* Dissipative structure in the *Characeae*: Spatial pattern of proton flux as a dissipative structure in characean cells // *J. Teor. Biol.* 1985. Vol. 114. P. 127.
12. *Leonetti M., Pelce P.* On the theory of pH bands in characean algae // *C.R. Acad. Sci. Paris, Science de la vie/Life Sciences.* 1994. Vol. 317. P. 801.
13. *Bulychev A.A., Polezhaev A.A., Zykov S.V., Pljusnina T.Yu., Riznichenko G.Yu., Rubin A.B., Jantoss W., Zykov V.S., Muller S.C.* Light-triggered pH banding profile in *Chara* cells revealed with a scanning pH microprobe and its relation to self-organization phenomena // *J. Theor. Biol.* 2001. Vol. 7. P. 275.
14. *Fisahn J., McConnaughey T., Lucas W.J.* Oscillations in extracellular current, external pH and membrane potential and conductance in the alkaline bands of *Nitella* and *Chara* // *J. Exp. Bot.* 1989. Vol. 40. P. 1185.
15. *Fisahn J., Mikschl E., Hansen U.P.* Separate oscillations of the electrogenic pump and of a K-channel in *Nitella* as revealed by simultaneous measurement of membrane potential and of resistance // *J. Exp. Bot.* 1986. Vol. 37. P. 34.
16. *Boels H.D., Hansen U.P.* Light and electrical current stimulate the same feed-back system in *Nitella* // *Plant Cell Physiol.* 1982. Vol. 23. P. 343.

17. Sanders D., Smith F.A., Walker N.A. Proton/chloride cotransport in Chara: mechanism of enhanced influx after rapid external acidification // *Planta*. 1985. Vol. 163. P. 411.
18. Shartzner S.A., Fisahn J., Lucas W.J. Simultaneous measurements of extracellular current and membrane potential of *Chara corallina* internodal cells during light-dependent modulation of H⁺ transport // *C. R. Acad. Sci. Paris*. 1992. Vol. 315, Serie III. P. 247.
19. Плюснина Т.Ю., Лаврова А.И., Ризниченко Г.Ю., Рубин А.Б. Моделирование неоднородного распределения и колебаний трансмембранного потенциала и рН вблизи внешней стороны мембраны клетки водоросли *Chara corallina* // *Биофизика*. 2005. Т. 50, № 3. С. 492.
20. Лаврова А.И., Плюснина Т.Ю., Булычев А.А., Ризниченко Г.Ю., Рубин А.Б. Моделирование гистерезиса в распределении рН вблизи мембраны клетки водоросли *Chara corallina* // *Биофизика*. 2005. Т. 50, № 6. С. 1088.
21. Felle H., Bertl A. Light-induced cytoplasmic pH changes and their interrelation to the activity of the electrogenic proton pump in *Riccia fluitans* // *BBA*. 1986. Vol. 848. P. 176.
22. Lucas W.J. Plasmalemma transport HCO₃⁻ and OH⁻ in *Chara corallina*: non-antiporter systems // *J. Exp. Bot.* 1976. Vol. 27. P. 19.
23. Walker N.A. Smith F.A. Circulating electric current between acid and alkaline zones associated with HCO₃⁻ assimilation in *Chara* // *J. Exp. Bot.* 1977. Vol. 28. P. 1190.

Московский государственный
университет им. М.В. Ломоносова

Поступила в редакцию 27.06.2006

TRANSIENT STATES AND SELF-OSCILLATING MODES ALONG THE CELL MEMBRANE OF ALGAE *CHARA CORALLINA*

A.I. Lavrova, T.Yu. Plusnina, G.Yu. Riznichenko

Mathematical model of ion fluxes across the cell membrane of algae *Chara corallina* is developed. The transient processes and self-oscillating modes connected with potential-dependent transport of protons across the membrane are considered. Important role of these processes for plant cell is discussed.



Лаврова Анастасия Игоревна – родилась в г. Люберцы Московской области (1978), окончила биологический факультет (2001, кафедра биофизики) МГУ им. М.В. Ломоносова. Защитила диссертацию на соискание ученой степени кандидата биологических наук в МГУ (2005) в области математического моделирования диссипативных структур в примембранном слое растительной клетки. В настоящее время является научным сотрудником кафедры биофизики биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова. Область научных интересов: математическое моделирование в иммунологии и метаболических процессов, мембранные процессы и электрофизиология клетки, диссипативные структуры в биологических системах.



Плюснина Татьяна Юрьевна – родилась в Усть-Каменогорске (1966), окончила биологический факультет (1991) и факультет прикладной математики (1995) МГУ им. М.В. Ломоносова. Защитила диссертацию на соискание ученой степени кандидата физико-математических наук в МГУ (1995) в области моделирования мембранного транспорта и действия слабых электромагнитных полей на процессы мембранного переноса. В настоящее время является доцентом кафедры биофизики биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова. Область научных интересов связана с изучением электрофизиологических явлений на клеточной мембране и их взаимосвязи с метаболическими процессами внутри клетки. Опубликовала 20 научных статей по направлениям, указанным выше.



Ризниченко Галина Юрьевна – родилась в Москве (1946), окончила физический факультет Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (1972). После окончания работает на кафедре биофизики биологического факультета МГУ. Защитила диссертацию на соискание ученой степени кандидата физико-математических наук (1978) и доктора физико-математических наук (1990) в области математического моделирования первичных процессов фотосинтеза. Автор учебника «Лекции по математическим моделям в биологии» (2002), монографий «Математические модели первичных процессов фотосинтеза» (1991) и «Математические модели в биофизике и экологии» (2003); учебных пособий: «Кинетика биологических процессов» (1978, 1987; в соавторстве с Н.Ф. Пытьевой, А.Б. Рубиным), «Математические модели биологических продукционных процессов» (1993; в соавторстве с А.Б. Рубиным), «Биофизическая динамика продукционных процессов» (2004; в соавторстве с А.Б. Рубиным), более 80 научных статей по математическому моделированию субклеточных процессов. Председатель и сопредседатель оргкомитетов более 40 междисциплинарных конференций по сериям «Математика. Компьютер. Образование», «Нелинейный мир», «Математика. Информатика. Экология».