

МОДЕЛИРОВАНИЕ ГИСТЕРЕЗИСА В РАСПРЕДЕЛЕНИИ pH ВБЛИЗИ МЕМБРАНЫ КЛЕТКИ ВОДОРОСЛИ *Chara corallina*

© 2005 г. А.И. Лаврова, Т.Ю. Плюснина, А.А. Булычев, Г.Ю. Ризниченко, А.Б. Рубин

*Биологический факультет Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова,
119899, Москва, Воробьевы горы
E-mail: arlekino-rosa@yandex.ru*

Поступила в редакцию 06.06.05 г.

Известно, что при освещении клетки водоросли *Chara corallina* вблизи мембраны возникают участки, неоднородные по величине pH. Экспериментально показано, что в определенном диапазоне освещенности одной и той же величине интенсивности света могут соответствовать два состояния в распределении pH: полностью гомогенное состояние и полностью сформированные структуры. Переход к состоянию с высокой амплитудой пиков pH происходит при большем значении интенсивности света, чем переход к гомогенному состоянию, т.е. в системе наблюдается гистерезис. Данное явление исследовано с помощью математической модели. Обсуждается возможный механизм возникновения гистерезиса.

Ключевые слова: структуры с распределением pH, гистерезис, клеточная мембрана, протонный транспорт, мембранный потенциал.

В биологических системах явления гистерезиса распространены достаточно широко [1]. Известно, что триггерные свойства ферментативных систем играют важную роль в регулировании внутриклеточных процессов метаболизма [2], в процессах клеточной дифференциации [3], при изменении скорости распространения нервного импульса [4].

Для гигантских клеток водоросли *Chara corallina* показано, что при освещении клетки вдоль ее поверхности могут возникать зоны, отличающиеся значениями pH и трансмембранного потенциала. При освещении значение pH в «щелочной» зоне увеличивается до 9,5 – 10 от исходного уровня pH 7 – 8 в темноте, тогда как в «кислой» зоне значение pH уменьшается до 6 – 6,5. Таким образом, разница в значениях pH полностью сформированных зон может достигать 2,5 – 3 единиц. В работах [5,6] была исследована зависимость величины таких сформированных структур pH от интенсивности постоянного освещения. В области значений интенсивностей от 1 до 100 Вт/м² изменение освещенности сказывается в основном на числе щелочных и кислых зон, но слабо влияет на перепады pH между этими зонами. Однако сам характер формирования pH зон меняется при освещении светом с интенсивностью ~1 Вт/м² и ниже. При одном и том же значении интенсивности света может реализоваться как гомо-

генное распределение pH, так и pH зоны в зависимости от того, увеличивается интенсивность света в эксперименте или уменьшается, т.е. в системе наблюдается гистерезис. Наблюдения двух устойчивых профилей pH при одной и той же интенсивности света в зависимости от режима изменения освещенности в опытах на отдельных клетках были дополнены объединенными данными, полученными на разных клетках.

Ранее [7] нами была разработана модель потенциалазависимого переноса протонов через мембрану, описывающая образование зон pH в примембранной области клетки *Chara corallina*. Целью данной работы является исследование с помощью модели экспериментально обнаруженного явления гистерезиса. Обсуждается возможный механизм возникновения гистерезиса в системе с учетом пространственных взаимодействий.

ЭКСПЕРИМЕНТ

Для изучения явления гистерезиса была выполнена серия экспериментов. Методика проведения эксперимента описана в работах [5,6]. Профили pH вдоль поверхности клетки измеряли с помощью сурьмяных pH-электродов и сканирующего микроскопного столика. Для освещения клеток использовали диапроектор с

галогенной лампой накаливания. Максимальная интенсивность света составляла 100 Вт/м^2 , для ослабления интенсивности использовали нейтральные светофильтры. Эксперимент проводили следующим образом. Перед началом опыта клетку адаптировали к темноте для достижения однородного распределения pH, а затем последовательно выдерживали при интенсивностях света $0,24$; $0,5$; $1,78$ и $0,5 \text{ Вт/м}^2$, как показано на диаграмме для одного из опытов (рис. 1а).

При интенсивности света, равной $0,24$ и $0,5 \text{ Вт/м}^2$, наблюдалось гомогенное распределение pH (рис. 1б, кривая 1). При интенсивности света, равной $1,78 \text{ Вт/м}^2$, возникал устойчивый профиль с щелочными и кислыми зонами (рис. 1б, кривая 2). Повышение интенсивности проводилось через каждые 30 минут. При интенсивности света, равной $1,78 \text{ Вт/м}^2$, амплитуда структур достигает максимума. После получения устойчивого профиля структур интенсивность света ступенчато понижали до $0,5 \text{ Вт/м}^2$ через каждые 30 минут, при этом амплитуда структур не изменялась (рис. 1б, кривая 2). Таким образом, одной и той же интенсивности света $0,5 \text{ Вт/м}^2$ соответствовали два типа распределения pH: гомогенное и устойчивый профиль pH с амплитудой пиков, равной $2,5$ единиц pH. Аналогичные результаты получены и во втором цикле изменения интенсивности, в котором наибольшая интенсивность составляла $1,2 \text{ Вт/м}^2$.

Различное влияние изменения условий освещенности на характер формирования зон pH наглядно выявляется при анализе совокупности данных, полученных на разных клетках. Поскольку амплитуда щелочных пиков на разных клетках различается, была проведена нормировка сдвигов pH. Для каждой клетки определяли среднее значение перепада pH между кислыми и щелочными зонами в интервале интенсивностей $10 - 100 \text{ Вт/м}^2$ и принимали его за единицу. Совокупные экспериментальные результаты, полученные при такой нормировке, представлены на рис. 4а. Видно, что при понижении интенсивности света щелочной пик (последний из нескольких пиков в исходном профиле) зачастую сохраняется при очень низких интенсивностях (до $0,1 - 0,01 \text{ Вт/м}^2$), тогда как при повышении освещенности пики pH возникают при интенсивности света не менее 1 Вт/м^2 . Полученные данные свидетельствуют о наличии гистерезиса.

МОДЕЛЬ

Для исследования явления гистерезиса мы использовали модель потенциалозависимого

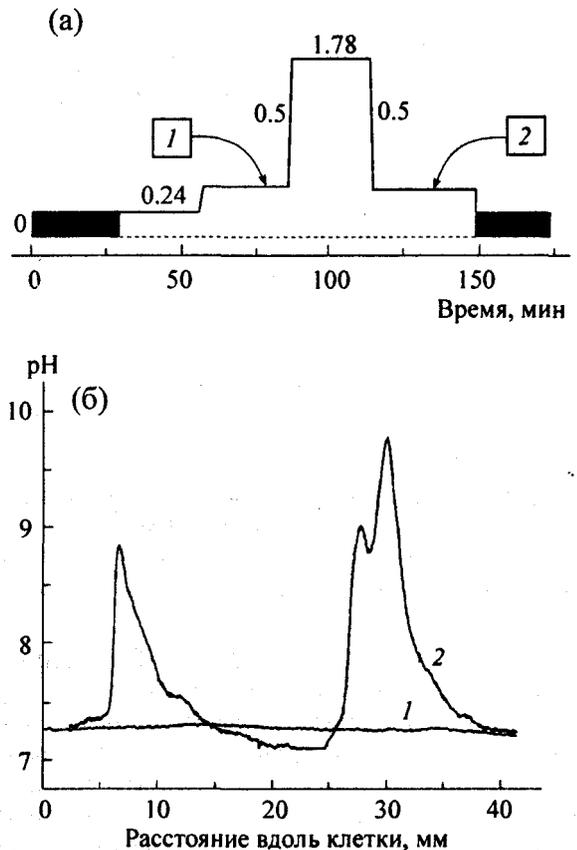


Рис. 1. Появление бистабильных состояний (гистерезисных переходов) для профиля pH у клеток *Chara corallina*. Эксперимент. (а) – Диаграмма изменения интенсивности действующего света в первом цикле одного из опытов. Перед началом опыта клетку адаптировали к темноте, а затем последовательно выдерживали при интенсивностях света $0,24$; $0,5$; $1,78$ и $0,5 \text{ Вт/м}^2$, как показано на диаграмме. Стрелками отмечены моменты измерения продольных профилей pH, представленных на рис. 1б. (б) – Профили pH 1 и 2 измерены на стадиях ступенчатого повышения и понижения интенсивности действующего света, как показано на рис. 1а. При интенсивности света, равной $1,78 \text{ Вт/м}^2$, возникал устойчивый профиль с щелочными и кислыми зонами. 1 – через 30 мин после повышения интенсивности от $0,24$ до $0,5 \text{ Вт/м}^2$; 2 – через 30 мин после понижения интенсивности от $1,78$ до $0,5 \text{ Вт/м}^2$.

протонного переноса через плазмалемму, разработанную нами ранее [7]. Для получения конкретного вида потока протонов была использована кинетическая схема работы транспортной системы, включающей в себя потоки наружу клетки через АТФазу, а также поток протонов через каналы (рис. 2). Существуют предположения, что АТФаза и протонные каналы структурно связаны между собой в единую транспортную систему [8]. Поэтому потоки через АТФазу и каналы были объединены в одной

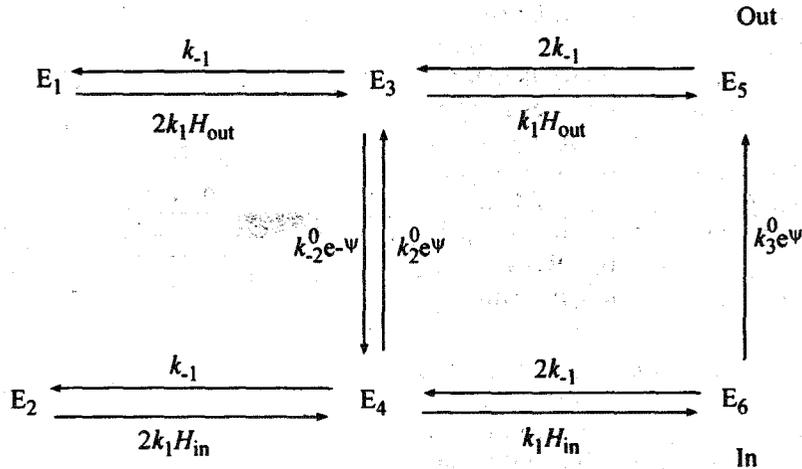


Рис. 2. Кинетическая схема работы транспортной системы. Out – внешняя сторона мембраны, In – внутренняя сторона мембраны, H_{in} – концентрация протонов в цитоплазме, H_{out} – концентрация протонов вблизи внешней стороны мембраны. $E_1, E_2, E_3, E_4, E_5, E_6$ – конформационные состояния транспортной системы. $k_2^0 e^{\psi}, k_2^0 e^{-\psi}, k_3^0 e^{\psi}$ – потенциалозависимые константы переноса протона через мембрану.

кинетической схеме (рис. 2). Чтобы получить выражение для изменения концентрации протонов снаружи клетки, применили метод Кинга-Альтмана (метод графов). В ходе вывода было сделано допущение о том, что процессы переноса протонов с одной стороны мембраны на другую ($E_3 \leftrightarrow E_4, E_6 \leftrightarrow E_5$, рис. 1) происходят гораздо медленнее по сравнению с процессами присоединения и отщепления протонов ($E_1 \leftrightarrow E_3, E_3 \leftrightarrow E_5, E_2 \leftrightarrow E_4, E_4 \leftrightarrow E_6$, рис. 1).

Модель представляет собой систему двух дифференциальных уравнений в частных производных. Переменными модели являются концентрация протонов вблизи внешней стороны мембраны (h) и трансмембранный потенциал (ψ).

$$\frac{\partial h}{\partial \tau} = \frac{he^{\psi}(1-n)}{2qh + e^{2\psi}(1+h)^2(n+1)} - \gamma h + D_1 \frac{\partial^2 h}{\partial r^2}, \quad (1)$$

$$\frac{\partial \psi}{\partial \tau} = \frac{-he^{\psi}(1-n)}{2qh + e^{2\psi}(1+h)^2(n+1)} - g(\psi - \psi_0) + D_2 \frac{\partial^2 \psi}{\partial r^2}$$

Первое уравнение описывает изменение концентрации протонов вблизи внешней стороны мембраны. Второе уравнение описывает изменение трансмембранного потенциала.

Выражение $\frac{he^{\psi}(1-n)}{2qh + e^{2\psi}(1+h)^2(n+1)}$ описывает изменение концентрации протонов за счет работы транспортной системы. Для описания об-

щего изменения концентрации протонов снаружи мембраны клетки учитывались также отток протонов из примембранной области в среде γh и диффузия вдоль мембраны клетки $D_1 \frac{\partial^2 h}{\partial r^2}$.

Изменение трансмембранного потенциала происходит за счет тока протонов через транспортную систему, пассивного тока утечки $g(\psi - \psi_0)$ и распределения потенциала вдоль мембраны $D_2 \frac{\partial^2 \psi}{\partial r^2}$. Чтобы перевести выражение для потока протонов через транспортную систему в единицы электрического тока полученное выражение умножали на константу Фарадея F .

В модели были использованы безразмерные переменные:

$$h = \frac{[H_{out}]}{K_1} - \text{концентрация протонов вблизи}$$

внешней стороны мембраны; $\tau = \frac{tk_{-2}[E_0]}{K_1}$ – вре-

мя, $r = \frac{x}{L}$ – пространственная координата,

$\psi = \frac{\varphi F}{2RT}$ – трансмембранный потенциал. При

этом $K_1 = \frac{k_{-1}}{k_1}$, моль·м⁻³; E_0 – полная концен-

трация всех состояний транспортера, моль·м⁻²; L – длина клетки, м. Следующие параметры модели были выражены через элементарные константы кинетической схемы и электрические характеристики мембраны:

$$n = \frac{1}{K_3 h_i + 1}, \quad q = \frac{1 + h_i)^2 K_2 n}{h_i}, \quad K_2 = \frac{k_{-2}}{k_2},$$

$$K_3 = \frac{k_3}{2k_2}, \quad h_i = \frac{[H_{in}]}{K_1}, \quad g = \frac{\tilde{g} K_1}{C k_{-2} [E_0]}, \quad z = \frac{p F^2 K_1}{CRT},$$

$$\psi_0 = \frac{\varphi_0 F}{2RT}, \quad D_1 = \frac{DK_1}{L^2 k_{-2} [E_0]}, \quad D_2 = \frac{p K_1}{2L^2 R_i C k_{-2} [E_0]}, \text{ где}$$

константы k_1 , моль·с⁻¹·м⁻³ и k_{-1} , с⁻¹, характеризуют присоединение и отщепление протона; константы k_2 , с⁻¹, k_3 , с⁻¹ – перенос протона через мембрану во внешнюю среду за счет работы АТФазы; k_{-2} , с⁻¹ – перенос протонов в клетку через каналы (рис. 2); g – проводимость пассивных каналов, Ом⁻¹·м⁻²; C – емкость мембраны, мкФ·м⁻²; p – диаметр клетки, м; φ_0 – потенциал покоя на плазматической мембране, В; R_i – сопротивление цитоплазмы, Ом·м. Элементарные константы переноса протонов с одной стороны мембраны на другую зависят от трансмембранного потенциала [9]:

$$k_{-2} = k_{-2}^0 \exp\left(-\frac{F\varphi}{2RT}\right), \quad k_2 = k_2^0 \exp\left(\frac{F\varphi}{2RT}\right) \text{ и}$$

$$k_3 = k_3^0 \exp\left(\frac{F\varphi}{2RT}\right).$$

В качестве начальных условий брались стационарные значения мембранного потенциала и концентрации протонов в примембранной области клетки: $h = 9,1$, $\psi = -4,18$. В качестве граничных условий принимается отсутствие потока H^+ и градиента потенциала на торцах клетки:

$$\frac{\partial h}{\partial r}(0, \tau) = \frac{\partial h}{\partial r}(1, \tau) = 0, \quad \frac{\partial \psi}{\partial r}(0, \tau) = \frac{\partial \psi}{\partial r}(1, \tau) = 0.$$

РЕЗУЛЬТАТЫ МОДЕЛИРОВАНИЯ

Зависимости рН цитоплазмы от интенсивности света. Известно [10], что при включении света рН цитоплазмы увеличивается, а концентрация протонов в цитоплазме соответственно уменьшается. 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: $h_i = h_i^0 e^{-I/I_0}$. h_i^0 – концентрация протонов в цитоплазме в темноте, $h_i^0 = 6,98$. I – величина интенсивности света, которая в эксперименте менялась от 0 до 1,78 Вт/м². I_0 – насыщающая интенсивность света, выбранная из диапазона интенсивностей

в котором амплитуда рН структур не меняется [6]. Значение $I_0 = 40$ Вт/м² выбиралось таким образом, чтобы рН цитоплазмы в модели менялась в экспериментально измеряемых пределах от 6,9 до 7,4 [10].

Численный эксперимент. С помощью модели был воспроизведен лабораторный эксперимент. Численный эксперимент проводился с помощью программы TRAX, разработанной для решения обыкновенных дифференциальных уравнений и программы, решения уравнений в частных производных [9]. Были использованы параметры, при которых изменение рН вблизи мембраны в модели совпадало с экспериментально наблюдаемым изменением рН. Для модельных экспериментов мы брали ряд значений интенсивности света ($I = 0,006 - 0,04$), соответствующий значениям интенсивностей, используемых в лабораторном эксперименте ($I = 0,24 - 1,78$ Вт/м²), при этом рН цитоплазмы в модели менялось от 6,9 до 7,4. В данном интервале значений интенсивности в точечной системе существует только одно устойчивое стационарное состояние (устойчивый фокус).

В результате линейного анализа были получены параметры системы, при которых в распределенной системе возникает неустойчивость. Было найдено критическое значение интенсивности света $I_{кр} = 0,025$, при котором в системе возникают структуры (зоны рН и потенциала). Оно составляет $I_{кр} = 1,6$ Вт/м².

В численном эксперименте была исследована динамика возникновения структур в зависимости от изменения интенсивности света. Было обнаружено, что время установления структур зависит от близости параметра I к пороговому значению $I_{кр}$. Вблизи $I_{кр}$ время, требуемое для установления неоднородного стационарного профиля рН и потенциала $\tau \sim 200$. При удалении параметра интенсивности от $I_{кр}$ время роста структур сильно уменьшается и составляет $\tau \sim 5$.

Для воспроизведения лабораторного эксперимента, где интенсивность света изменялась через каждые 30 минут, в численном эксперименте параметр интенсивности также меняли через определенный интервал времени $\tau = 40$. В размерном виде этот интервал равен ~ 30 мин. В численном счете было обнаружено, что при увеличении параметра интенсивности в системе возникают рН-структуры при значении интенсивности света больше порогового $I_1 = 0,04$ ($I_1 = 1,78$ Вт/м²) (рис. 3а). При дальнейшем увеличении значения интенсивности их ампли-

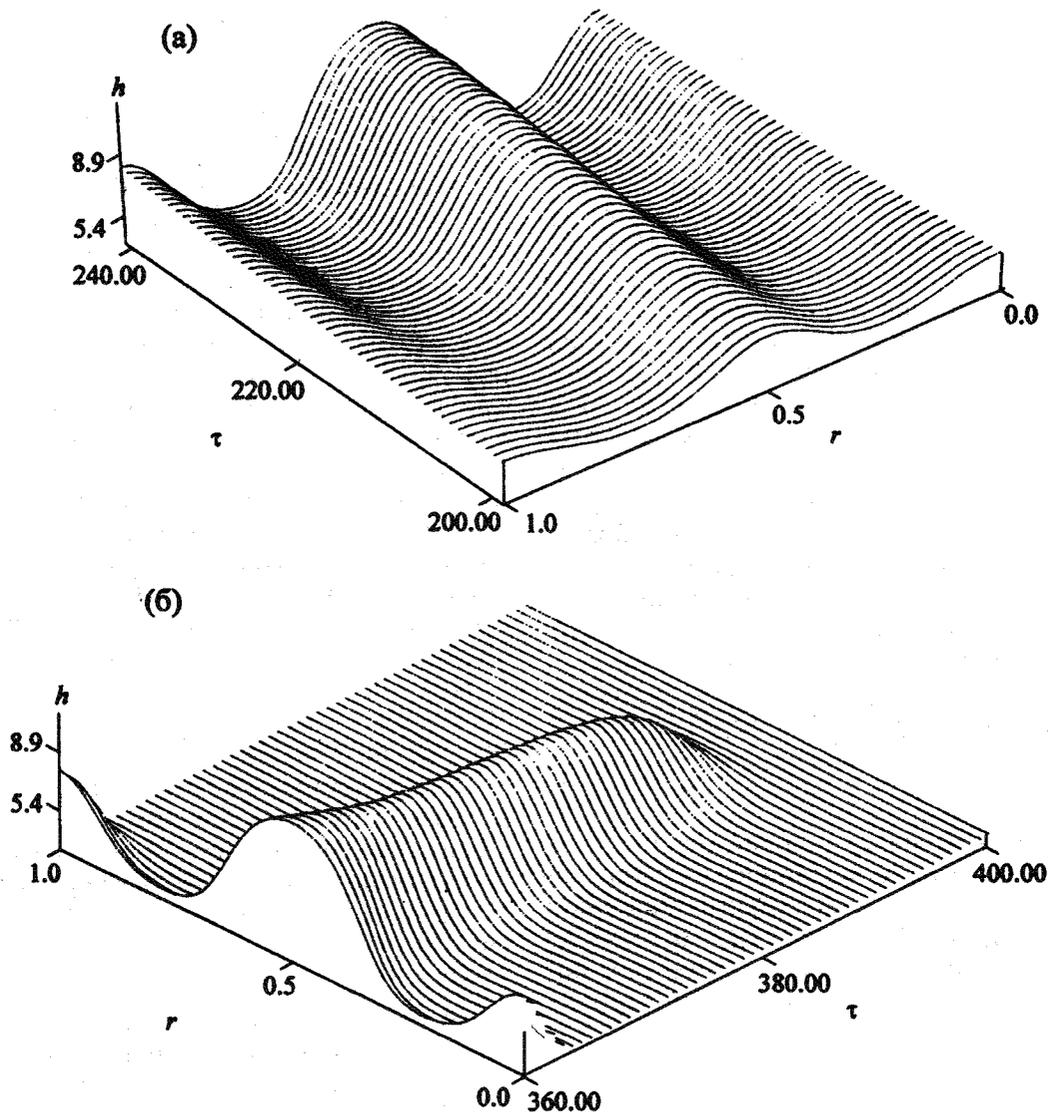


Рис. 3. Результаты численного эксперимента. (а) – Рост структур при пороговом значении интенсивности света $I_1 = 0,04$. (б) – Уменьшение амплитуды структур при значении интенсивности ниже порогового $I_2 = 0,006$. Параметры системы: $h^0 = 6,98$, $\alpha = 1$, $\gamma = 0,025$, $g = 0,08$, $\psi_0 = -1,335$.

туда остается постоянной. При уменьшении параметра интенсивности через тот же интервал времени структуры исчезают при значении интенсивности, ниже порогового значения $I_2 = 0,006$ ($I_2 = 0,24$ Вт/м²) (рис. 3б). Таким образом, в модельной системе наблюдается гистерезис в изменении рН, как это было и в эксперименте. Как указывалось выше, для объединения экспериментальных данных, полученных на разных клетках, была проведена нормировка сдвигов рН. Поэтому для сопоставления результатов численного счета с экспериментальными данными (рис. 4а) амплитуда рН структур была выражена в относительных единицах (рис. 4б). Величина амплитуды рН структур, полученная

в численном счете, была нормирована на максимальную амплитуду рН структур.

Интервалы параметров модели для численного счета были оценены в статье [7]. Для сравнения полученных результатов на модели с экспериментом мы перевели безразмерные переменные в размерный вид. Параметры $K_1 = 0,15 \cdot 10^{-7}$ моль·м⁻³, $k_{-2} = 3,36 \cdot 10^9$ с⁻¹, $K_2 = 8,484 \cdot 10^{-4}$, $K_3 = 0,996$, $n = 0,912$, $q = 0,0948$, $g = 0,08$, $\varphi_0 = -1,335$ (~ -50 мВ) были определены с помощью процедуры идентификации в работе [7]. Остальные параметры были взяты из литературы: $E_0 = 5 \cdot 10^{-12}$ моль·м⁻³ [11], $p = 1$ мм [8], $\tilde{g} = 3,12$ Ом⁻¹·м⁻² [4], $\varphi_0 = -220$ мВ [12].

ОБСУЖДЕНИЕ

Экспериментальные результаты, показанные на рис. 1, демонстрируют существование двух состояний в распределении рН при одной и той же величине интенсивности света. Переход к состоянию с высокой амплитудой пиков рН происходит при увеличении интенсивности света, переход к гомогенному состоянию при уменьшении интенсивности света (рис. 4а).

В численных экспериментах также было обнаружено, что при увеличении параметра интенсивности света возникают рН структуры вдоль клеточной мембраны, тогда как при уменьшении параметра интенсивности света реализуется однородное состояние (рис. 4б).

Аналитическое исследование на устойчивости линеаризованной распределенной системы дает только одно критическое значение интенсивности $I_{кр}$ (рис. 4б), при котором возникают диссипативные структуры. Поэтому в численных экспериментах можно было бы ожидать, что независимо от увеличения или уменьшения параметра интенсивности света рН структуры будут возникать при одном и том же значении интенсивности $I_{кр}$. Однако в численном счете было найдено два критических значения интенсивности света, $I_1 > I_{кр}$ и $I_2 < I_{кр}$ (рис. 4б). При значениях интенсивности I_1 и выше наблюдался рост структур рН. При значениях интенсивности I_2 и ниже наблюдалось исчезновение структур рН. А в интервале интенсивностей от I_2 до I_1 в зависимости от того, увеличивается или уменьшается величина интенсивности света, реализуется либо однородное распределение рН, либо рН-структуры.

Механизм описанного явления гистерезиса в распределении рН может быть связан с инерционными свойствами системы. Для образования устойчивых рН зон (диссипативных структур) необходимо определенное время. Структуры начинают расти при достижении значения управляющего параметра (интенсивности света) его критической величины. Чем ближе значение параметра к критической величине, тем больше времени требуется для установления структур. Вблизи точки бифуркации время роста структур может на несколько порядков превышать время роста структур при удалении от точки бифуркации.

Поскольку интервалы времени, через которые изменялась интенсивность, были ограничены (30 мин в лабораторном эксперименте, 40000 шагов в численном счете), структуры сначала «не успевали» вырасти, а затем «не успевали» исчезнуть. Поэтому при увеличении

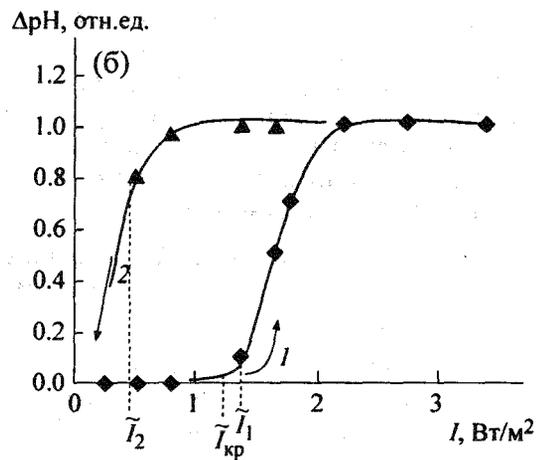
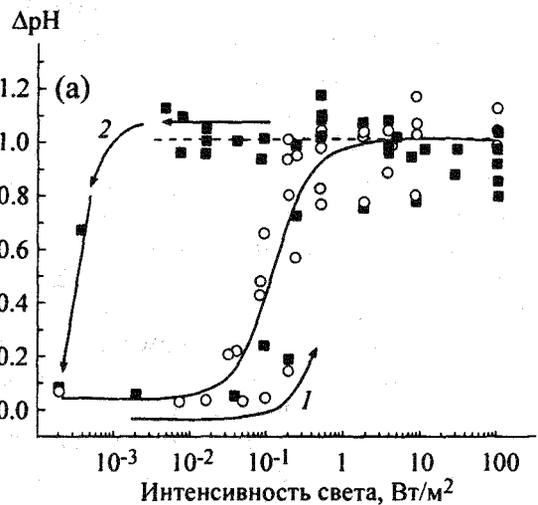


Рис. 4. Гистерезис в распределении рН вблизи мембраны клетки водоросли *Chara corallina*. (а) – Экспериментальный результат, полученный при обработке данных для разных клеток при циклическом повышении и понижении интенсивности действующего света. Светлые кружки обозначают повышение интенсивности, темные квадратик соответствуют понижению интенсивности. (б) – Результат численного эксперимента. Изменение максимального перепада рН между щелочными и кислыми зонами (ΔpH) в зависимости от повышения и понижения интенсивности действующего света. Расстояния между ромбиками соответствуют интервалам изменения интенсивности света в численном счете. Стрелка 1 – увеличение интенсивности света, стрелка 2 – уменьшение интенсивности, ромбик соответствует повышению интенсивности, треугольники – понижению.

параметра интенсивности через равные промежутки времени наблюдалось постепенное увеличение амплитуды структур, пока не достигалось их максимальное значение. При уменьшении параметра интенсивности света величина амплитуды начинала уменьшаться лишь при значениях интенсивности света гораздо ниже критического (рис. 4б). Таким образом, в сис-

теме возникает «псевдогистерезис», обусловленный инерционными свойствами системы.

С точки зрения биофизики процесса полученный результат можно интерпретировать следующим образом. Различным световым условиям эксперимента соответствуют разные функциональные состояния протонной транспортной системы, обуславливающей либо однородное распределение pH, либо pH зоны. В темноте активный и пассивный потоки протонов через транспортную систему равны между собой. На свету баланс потоков нарушается и может преобладать либо активный транспорт (в кислых зонах) либо пассивный транспорт (в щелочных). Изменение баланса между потоками в ответ на включение и выключение света происходит с запаздыванием вследствие постепенного подстраивания параметров транспортной системы к изменению внешних условий. Следовательно, за счет инерционности реагирования протонной транспортной системы изменение световых условий может приводить к гистерезису в распределении pH вблизи мембраны.

Авторы благодарны д.ф.-м.н. Г.Г. Малинецкому, к.ф.-м.н. Н.А. Митину и к.б.н. А.А. Черкашину за полезные обсуждения.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, гранты № 03-04-04000, № 04-04-48508.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Рубин А.Б. Биофизика. Т. 1. М.: Изд-во Высш. шк., 1999.
2. Иваницкий Г.Р., Крицкий В.И., Сельков Е.Е. Математическая биофизика клетки. М.: Наука, 1978.
3. Романовский Ю.М., Степанова Н.В., Чернявский Д.С. Математическое моделирование в биофизике. М.: Наука, 1975.
4. Кольс О.Р., Максимов Г.В., Раденович Ч.Н. Биофизика ритмического возбуждения. М.: Изд-во МГУ, 1993.
5. Bulychev A.A. et al. // Eur. Biophys. J. 2003. V. 32. P. 144.
6. Бульчев А.А. и др. // Физиология растений. 2002. Т. 49. С. 805-813.
7. Плюснина Т.Ю., Лаврова А.И., Ризниченко Г.Ю., Рубин А.Б. // Биофизика. 2005. Т. 50, вып. 3. С. 492-499.
8. Fisahn J., Lucas W. // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1992. V. 89. P. 3261-3265.
9. Lauger P. // Biochim. Biophys. Acta. 1979. V. 552. P. 143-161.
10. Felle H., Bertl A. // Biochim. Biophys. Acta. 1986. V. 848. P. 176-182.
11. Takeuchi Y., Kishimoto U., Ohkawa T., Kami-ike N. // J. Membrane Biol. 1985. V. 86. P. 17-26.
12. Sanders D., Hansen U.P., Slayman C.L. // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1981. V. 78. P. 5903-5907.
13. Плюснина Т.Ю., Лобапов А.И., Лаврова А.И., Старожилова Т.К., Ризниченко Г.Ю., Рубин А.Б. // Биофизика. 2002. Т. 47, вып. 2. С. 277-282.

Modeling of Hysteresis in pH Pattern Formation along the Cell Membrane of Algae *Chara corallina*

A.I. Lavrova, T.Yu. Plusnina, G.Yu. Riznichenko, and A.B. Rubin

Biological Department, Moscow State University, Vorob'evy Gory, Moscow, 119899 Russia

It is known that illumination of the algae *Chara corallina* results in the formation along the membrane of regions with inhomogeneous distribution of pH. It was shown that, in a particular range of illumination intensities, two states with different pH distribution are realized at one and the same value of light intensity: an entirely homogeneous state and completely formed structures (pattern). The transition from the homogeneous state to the pattern formation takes place at one value of light intensity, and the back transition, at another light intensity, i.e., the hysteresis is observed. This phenomenon was studied by mathematical modeling. The mechanism of hysteresis is discussed.

Key words: pH pattern formation, hysteresis, cell membrane, proton transport, membrane potential