

**МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ  
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ (МИНОБРНАУКИ РОССИИ)  
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Государственный научный центр Российской Федерации  
ИНСТИТУТ БИООРГАНИЧЕСКОЙ ХИМИИ  
*им. академиков М.М. Шемякина и Ю.А. Овчинникова*  
*Российской академии наук*  
(ГНЦ ИБХ РАН)**

СОГЛАСОВАНО:

Ученый совет ГНЦ ИБХ РАН  
Протокол № 3 от «15» апреля 2026 г.

Ученый секретарь  
д.ф.-м.н. В.А.Олейников

от «15» апреля 2026 г.

УТВЕРЖДАЮ:

Врио директора ГНЦ ИБХ РАН

академик А.Г.Габибов

от «15» апреля 2026 г.

**Программа кандидатского экзамена по научной специальности 1.5.2.  
Биофизика  
основной образовательной программы высшего образования – программы  
подготовки научных и научно-педагогических кадров в аспирантуре**

**Москва, 2026**

Программа кандидатского экзамена научной специальности 1.5.2. Биофизика сформирована на основе федеральных государственных требований высшего образования по программам подготовки научных и научно-педагогических кадров в аспирантуре.

## **I. Содержание программы**

### **Теоретическая биофизика**

**Кинетика биологических процессов.** Основные особенности кинетики биологических процессов. Описание динамики биологических процессов на языке химической кинетики. Математические модели. Задачи математического моделирования в биологии. Общие принципы построения математических моделей биологических систем. Понятие адекватности модели реальному объекту.

Динамические модели биологических процессов. Линейные и нелинейные процессы.

**Стационарные состояния биологических систем.** Множественность стационарных состояний. Устойчивость стационарных состояний.

Модели триггерного типа. Примеры. Колебательные процессы в биологии. Автоколебательные режимы. Предельные циклы и их устойчивость. Примеры.

**Кинетика ферментативных процессов.** Особенности механизмов ферментативных реакций. Понятие о физике ферментативного катализа. Кинетика простейших ферментативных реакций. Условия реализации стационарности. Уравнение Михаэлиса-Ментен. Влияние модификаторов на кинетику ферментативных реакций. Кинетика простейших реакций. Общие принципы анализа более сложных ферментативных реакций. Влияние температуры на скорость реакций в биологических системах. Взаимосвязь кинетических и термодинамических параметров. Роль конформационных свойств биополимеров.

**Термодинамика биологических процессов.** Классификация термодинамических систем. Первый закон термодинамики и его применение к биологическим системам. Второй закон термодинамики в биологии. Понятие термодинамического равновесия. Теплоемкость и сжимаемость белковых глобул.

**Изменение энтропии в открытых системах.** Изменение энтропии в открытых системах. Постулат Пригожина. Термодинамические условия осуществления стационарного состояния. Применение линейной термодинамики в биологии. Нелинейная термодинамика. Связь энтропии и информации в биологических системах.

**Биоинформатика и вычислительная биофизика.** Биоинформатические базы данных: структурные (PDB, SCOP, CATH), последовательностей (GenBank, UniProt), литературные (PubMed). Выравнивание последовательностей: глобальное и локальное, матрицы замен, алгоритмы Нидлмана-Вунша и Смита-Уотермана. BLAST и PSI-BLAST. Множественное выравнивание последовательностей. Поиск доменов и мотивов. Предсказание вторичной и третичной структуры белков.

**Молекулярное моделирование.** Силовые поля для молекулярной динамики. Алгоритмы молекулярной динамики: термостаты и баростаты, периодические граничные условия. Анализ траекторий молекулярной динамики: RMSD, радиус инерции, карты Рамачандрана. Расчеты свободной энергии методами зонтичной выборки и метадинамики. Докинг и виртуальный скрининг.

**Молекулярный докинг лигандов в активные центры белков.** Функции оценки (scoring functions). Виртуальный скрининг библиотек соединений. Оценка аффинности связывания.

**Системная биология.** Анализ биологических сетей. Метаболические сети и их моделирование. Белок-белковые взаимодействия. Генные регуляторные сети. Методы анализа высокопроизводительных данных (транскриптомика, протеомика, метаболомика).

## Молекулярная биофизика

**Пространственная организация биополимеров.** Макромолекула как основа организации биоструктур. Пространственная конфигурация биополимеров. Водородные связи: силы Ван-дер-Ваальса, электростатические взаимодействия, поворотная изомерия и энергия внутреннего вращения. Статистический характер конформации биополимеров. Условия стабильности конфигурации макромолекул.

**Фазовые переходы.** Динамика электронно-конформационных переходов. Переходы глобула-клубок. Кооперативные свойства макромолекул. Факторы стабилизации макромолекул, надмолекулярных структур и биомембран. Роль конформационной подвижности в функционировании ферментов и транспортных белков.

**Взаимодействие макромолекул с растворителем.** Состояние воды и гидрофобные взаимодействия в биоструктурах. Роль воды в динамике белков. Особенности пространственной организации белков и нуклеиновых кислот. Модели фибриллярных и глобулярных белков.

**Динамические свойства глобулярных белков.** Структурные и энергетические факторы, определяющие динамическую подвижность белков. Гиперповерхности уровней конформационной энергии. Динамическая структура олигопептидов и глобулярных белков; конформационная подвижность. Методы изучения конформационной подвижности: изотопный обмен, люминесцентные методы, ЭПР, гамма-резонансная спектроскопия, ЯМР высокого разрешения, импульсные методы ЯМР, методы молекулярной динамики.

**Электронные свойства биополимеров.** Электронные уровни в биополимерах. Основные типы молекулярных орбиталей и электронных состояний. (-электроны, энергия делокализации). Схема Яблонского для сложных молекул. Принцип Франка-Кондона и законы флуоресценции. Люминесценция биологически важных молекул. Механизмы миграции энергии: резонансный механизм, синглет-синглетный и триплет-триплетный переносы, миграция экситона.

**Возбужденные состояния и трансформация энергии в биоструктурах.** Перенос электрона в биоструктурах. Различные физические модели переноса электрона. Туннельный эффект. Электронно-конформационные взаимодействия и релаксационные процессы в биоструктурах.

**Современные представления о механизмах ферментативного катализа.**

Электронно-конформационные взаимодействия в фермент-субстратном комплексе. Формула для константы скорости образования многоцентровой активной конфигурации.

## Биофизика мембранных процессов

**Структура и функционирование биологических мембран.** Мембрана как универсальный компонент биологических систем. Развитие представлений о структурной организации мембран. Характеристика мембранных белков. Характеристика мембранных липидов. Динамика структурных элементов мембраны. Белок-липидные взаимодействия. Вода как составной элемент биомембран. Модельные мембранные системы. Монослой на границе раздела фаз. Бислойные мембраны. Протеолипосомы.

Физико-химические механизмы стабилизации мембран. Особенности фазовых переходов в мембранных системах. Вращательная и трансляционная подвижность фосфолипидов, флип-флоп переходы. Подвижность мембранных белков. Белок-липидное взаимодействие в мембранах. Влияние внешних (экологических) факторов на структурно-функциональные характеристики биомембран.

Поверхностный заряд мембранных систем; происхождение электрокинетического потенциала. Явление поляризации в мембранах. Особенности структуры живых клеток и тканей, лежащие в основе их электрических свойств. Свободные радикалы при цепных реакциях окисления липидов в мембранах и других клеточных структурах. Образование свободных радикалов в тканях в норме и при патологических процессах. Роль активных форм кислорода. Антиоксиданты, механизм их биологического действия. Естественные антиоксиданты тканей и их биологическая роль.

**Биофизика процессов транспорта веществ через биомембраны и биоэлектrogenез.**

Движущие силы процесса переноса вещества через мембрану. Пассивный и активный транспорт веществ через биомембраны. Простая диффузия, ограниченная диффузия. Транспорт электролитов. Электрохимический потенциал. Проницаемость мембран для воды. Связь проницаемости мембран с растворимостью проникающих веществ в липидах. Облегченная диффузия. Транспорт сахаров и аминокислот через мембраны с участием переносчиков. Пиноцитоз.

**Транспорт электролитов.** Электрохимический потенциал. Ионное равновесие на границе мембрана-раствор. Профили потенциала и концентрации ионов в двойном электрическом слое. Равновесие Доннана. Пассивный транспорт; движущие силы переноса ионов. Электродиффузионное уравнение Нернста-Планка. Проницаемость и проводимость.

**Потенциал покоя, его происхождение.** Активный транспорт. Электрогенный транспорт ионов. Участие АТФаз в активном транспорте ионов через биологические мембраны. Ионные каналы; теория однорядного транспорта. Ионная селективность мембран (термодинамический и кинетический подходы).

**Потенциал действия.** Роль ионов  $\text{Na}^+$  и  $\text{K}^+$  в генерации потенциала действия в нервных и мышечных волокнах; роль ионов  $\text{Ca}^{2+}$  и  $\text{Cl}^-$  в генерации потенциала действия у других объектов. Распределение ионов по обе стороны биологической мембраны. Кинетика изменений потоков ионов при возбуждении. Структура и свойства каналов, их роль в ионном транспорте. Механизмы переноса ионов через канал. Механизмы активации и инактивации каналов. Описание ионных токов в модели Ходжкина-Хаксли.

Флуктуации напряжения и проводимости в модельных и биологических мембранах. Распространение возбуждения. Кабельные свойства нервных волокон. Проведение импульса по немиелиновым и миелиновым волокнам. Математические модели процесса распространения нервного импульса. Физико-химические процессы в нервных волокнах при проведении рядов импульсов (ритмическое возбуждение). Энергообеспечение процессов распространения возбуждения. Основные понятия теории возбудимых сред.

**Молекулярные механизмы процессов энергетического сопряжения.** Связь транспорта ионов и процесса переноса электрона в хлоропластах и митохондриях. Локализация электронтранспортных цепей в мембране; структурные аспекты функционирования

связанных с мембраной переносчиков; асимметрия мембраны. Основные положения теории Митчела; электрохимический градиент протонов; энергизированное состояние мембран; роль векторной  $H^+$ -АТФазы. Сопрягающие комплексы, их локализация в мембране. Протеолипосомы как модель для изучения механизма энергетического сопряжения. Бактериородопсин как молекулярный фотоэлектрический генератор. Физические аспекты и модели энергетического сопряжения.

**Биофизика сократительных систем.** Основные типы сократительных и подвижных систем. Молекулярные механизмы подвижности белковых компонентов сократительного аппарата мышц. Термодинамические, энергетические и мощностные характеристики сократительных систем. Функционирование поперечнополосатой мышцы позвоночных. Молекулярные механизмы немышечной подвижности.

**Биофизика рецепции.** Гормональная рецепция. Общие закономерности взаимодействия лигандов с рецепторами; равновесное связывание гормонов. Роль структуры плазматической мембраны в процессе передачи гормонального сигнала. Рецептор-опосредованный внутриклеточный транспорт. Представления о цитоплазматическом транспорте. Методы исследования гормональных рецепторов. Сенсорная рецепция. Проблема сопряжения между первичным взаимодействием внешнего стимула с рецепторным субстратом и генерацией рецепторного (генераторного) потенциала. Общие представления о структуре и функции рецепторных клеток. Место рецепторных процессов в работе сенсорных систем.

Фоторецепция. Строение зрительной клетки. Молекулярная организация фоторецепторной мембраны; динамика молекулы зрительного пигмента в мембране.

Механорецепция. Рецепторные окончания кожи, проприорецепторы. Механорецепторы органов чувств: органы боковой линии, вестибулярный аппарат, кортиева орган внутреннего уха. Общие представления о работе органа слуха. Современные представления о механизмах механорецепции; генераторный потенциал. Электрорецепция.

Хеморецепция. Обоняние. Восприятие запахов: пороги, классификация запахов. Вкус. Вкусовые качества. Строение вкусовых клеток. Проблема вкусовых рецепторных белков. Рецепция медиаторов и гормонов. Проблема клеточного узнавания. Механизмы взаимодействия клеточных поверхностей.

### **Биофизика фотобиологических процессов**

**Механизмы трансформации энергии** в первичных фотобиологических процессах. Взаимодействие квантов с молекулами. Основные стадии фотобиологического процесса. Роль электронно-конформационных взаимодействий.

Биофизика фотосинтеза. Структурная организация и функционирование фотосинтетических мембран. Электронно-конформационные взаимодействия. Механизмы переноса электрона в электрон-транспортных цепях при фотосинтезе.

**Фоторегуляторные и фотодеструктивные процессы.** Билюминесценция и хемилуминесценция в биологических системах. Фитохром – универсальная фоторецепторная система регуляции метаболизма растений. Фотохимические реакции в белках, липидах и

нуклеиновых кислотах. ДНК как основная внутриклеточная мишень при летальном и мутагенном действии ультрафиолетового света. Механизмы фотодинамических процессов. Эффекты фоторепарации и фотозащиты. Ферментативный характер и молекулярный механизм фотореактивации. Роль фотоиндуцированного синтеза биологически активных соединений в процессе фотозащиты.

## Методы исследований в биофизике

Излучения как инструмент исследований структуры и свойств молекул. Рентгеноструктурный анализ, лучевая ультрамикрометрия, радиационно-химические методы. Спектроскопия в УФ и видимой области. Лазерная спектроскопия, исследования электронно-вращательных спектров, фотохимические методы исследования. Инфракрасное излучение, инфракрасная спектроскопия. Микроволновая спектроскопия, спектроскопия ЭПР, спектроскопия ЯМР, диэлектрическая спектроскопия, методы электропроводности.

**Рентгеноструктурный анализ.** Принципы генерации рентгеновского излучения на различных источниках. Сравнительные характеристики рентгеновского излучения от различных источников. Основные требования к пробоподготовке объектов для рентгеноструктурного и рентгено-динамического анализа биомакромолекул и кристаллов. Применение малоуглового рассеяния рентгеновского излучения для изучения структуры биообъектов. Дифракция рентгеновского излучения на кристаллах и единичных макромолекулах. Типичные параметры рентгеновского излучения для XFEL. Особенности взаимодействия ультрамощных рентгеновских импульсов с молекулами.

Нейтроннография. Рассеяние тепловых нейтронов на атомных ядрах. Упругое и неупругое рассеяние. Использование дейтерозамещения в нейтроннографии биомакромолекул.

**Оптическая микроскопия.** Оптическая микроскопия в проходящем и отраженном свете. Поляризационная микроскопия. Широкопольная флуоресцентная и лазерная сканирующая конфокальная микроскопия. Многофотонное возбуждение флуоресценции молекул и многофотонная микроскопия. Флуоресцентная корреляционная спектроскопия и микроскопия (ФКСМ). Определение коэффициента диффузии, гидродинамического радиуса и массы молекул. Исследование образования комплексов молекул методом ФКСМ. Кросс-корреляционный анализ. Методы флуоресцентной микроскопии сверх-высокого разрешения: 4Pi-микроскопия, микроскопия на основе стимулированного истощения эмиссии (СИЭ), микроскопия на основе структурированного освещения. Методы исследования распределения флуорофоров на основе регистрации сигналов одиночных молекул (N-STORM, PALM). Исследования одиночных молекул и комплексов методами оптической микроскопии.

**Просвечивающая электронная микроскопия.** Устройство просвечивающего электронного микроскопа. Виды источников электронов и электронных детекторов. Подготовка образцов для просвечивающей электронной микроскопии (негативное контрастирование, крио-ЭМ). Отличия сканирующей и просвечивающей электронной микроскопии. Рассеяние электронов. Фазовый и амплитудный контраст. Преимущества и недостатки метода криоэлектронной микроскопии для определения структур белков в сравнении с рентгеноструктурным анализом

и ЯМР. Обработка изображений, полученных с помощью просвечивающей электронной микроскопии, и получение трёхмерных реконструкций молекул. Интерпретация реконструкций в зависимости от разрешения. Томография. Крио-электронная просвечивающая микроскопия.

**Атомно-силовая микроскопия.** Принцип действия атомно-силового микроскопа. Основные понятия: кантилевер, сканирование, обратная связь, пьезоманипулятор. Обработка изображений, полученных с помощью АСМ. Основные режимы АСМ: контактный, полуконтактный, силовая спектроскопия. Быстрая съемка силовых кривых. Особенности использования АСМ в жидкости. Взаимодействие биополимеров с твердой подложкой. Выбор подложек для АСМ, примеры влияния подложки на конформацию адсорбированных объектов.

**Масс-спектрометрия для задач структурной биологии.** Принцип метода и его особенности. Анализ первичной структуры и модификаций биомолекул. Определение точной молекулярной массы белков и пептидов, определение посттрансляционных модификаций. Определение структуры белковых комплексов в их нативном состоянии, олигомерный состав и стехиометрия. (Native MS). Общие подходы к определению белок-белковых взаимодействий (Cross-linking MS). Использование метода MSI для определения локализации биомолекул непосредственно в тканях. Принцип метода MSI. Метод MALDI-TOF, основные принципы и преимущества.

## II. Список рекомендуемой литературы

1. Волькенштейн, М. В. Биофизика: учебное пособие / М. В. Волькенштейн. — 4-е изд., стер. — Санкт-Петербург: Лань, 2022. — 608 с. — ISBN 978-5-8114-0851-1.
2. Рубин А. Б. Биофизика: в 3-х томах. - Ижевск: ИКИ, 2013.
3. Плутахин, Г. А. Биофизика: учебное пособие / Г. А. Плутахин, А. Г. Кощев. — 2-е изд., перераб., доп. — Санкт-Петербург : Лань, 2022. — 240 с. — ISBN 978-5-8114-1332-4.
4. Ризниченко Г. Ю. Лекции по математическим моделям в биологии (изд. 2-е, испр. И дополн.) М.-Ижевск: РХД, 2011 г.
5. J. Wan, X. Zhang, K. Fu, X. Zhang, L. Shang, Z. Su, Highly fluorescent carbon dots as novel theranostic agents for biomedical applications, *Nanoscale*. 13 (2021) 17236
6. Нанобиотехнологии: практикум. Под ред. А. Б. Рубина. М.: Бином, 2011.
7. Спирин, А. С. Молекулярная биология. Рибосомы и биосинтез белка: учебное пособие / А. С. Спирин. — Москва: Лаборатория знаний, 2019. ISBN 978-5-00101-623-6.
8. Кэри П., Применение спектроскопии КР И РКР в биохимии, пер. с англ. М.. 1985. Б. В. Локшин.
9. Грассели Дж., Снейвили М., Балкин Б., Применение спектроскопии КР в химии, пер. С англ.. М., 1984.
10. Л.Л. Гладков, К.Н. Соловьев, А.С. Старухин, С.Ф. Шкирман. Спектроскопия порфиринов: Колебательные состояния. - Минск: Наука и техника, 1985.
11. К.Н. Соловьев И др. Квантово—химические расчеты электронной структуры и спектроскопических свойств тетрапиррольных молекулярных систем. // Спектроскопия и люминесценция молекулярных систем. - Минск, 2002.

12. Pier Carlo Braga, Davide Ricci "Atomic Force Microscopy in Biomedical Research", Humana Press, 2004, ebook ISBN 978-1-59259-647-8
13. Campbell I.D. Biophysical Techniques, Oxford University Press, 2012.
14. Антонов В.Ф., Смирнова Е.Ю., Шевченко Е.В. Липидные мембраны при фазовых превращениях. М., 1992.
15. Артюхов В.Г., Ковалева Т. А., Шмелев В.П. Биофизика. Воронеж. 1994.
16. Hillenkamp F., Karas M., Beavis R. C., Chait B. T. Matrix-assisted laser desorption/ionization mass spectrometry of biopolymers. (англ.) // Analytical Chemistry. — 1991. — 15 December (vol. 63, no. 24). — P. 1193—1203. — PMID 1789447
17. Введение в мембранологию. 1990. 208 с. (авторы: А.А.Болдырев и др.)
18. Принципы и методы биохимии и молекулярной биологии: учебное пособие / под редакцией К. Уилсон, Дж. Уолкер; перевод с английского Т. П. Мосоловой, Е.Ю. Бозелек-Решетняк. — 3-е изд. — Москва : Лаборатория знаний, 2020. — 855 с. — ISBN 978-5-00101-786-8.
19. Степанов, В. М. Молекулярная биология, структура и функция белков: учебник / В. М. Степанов. — 3-е изд. — Москва : МГУ имени М.В.Ломоносова, 2005. — 336 с. — ISBN 5-211-04971-3.
20. Спиринов, А. С. Молекулярная биология. Рибосомы и биосинтез белка: учебное пособие / А. С. Спиринов. — Москва: Лаборатория знаний, 2019. — 594 с. — ISBN 978-5-00101-623-6.
21. Нельсон, Д. Основы биохимии Ленинджера: учебное пособие / Д. Нельсон, М. Кокс; перевод с английского Т. П. Мосоловой [и др.]. — 4-е изд. — Москва: Лаборатория знаний, 2020 — Том 1: Основы биохимии, строение и катализ — 2020. — 749 с. — ISBN 978-5-00101-864-3.
22. Нельсон, Д. Основы биохимии Ленинджера : учебное пособие / Д. Нельсон, М. Кокс; перевод с английского Т. П. Мосоловой [и др.]. — 4-е изд. — Москва: Лаборатория знаний, 2020 — Том 2: Биоэнергетика и метаболизм — 2020. — 691 с. — ISBN 978-5-00101-865-0.
23. «Нейронауки. Исследование мозга» Беар М.Ф., Коннорс Б В., Парадизо М.А. Изд. «Диалектика», 2020
24. Кольс О. Р., Максимов Г. В., Раденович Ч.Н. Биофизика ритмического возбуждения. М. 1993. 208 с.
25. Введение в мембранологию. 1990. 208 с. (авторы: А.А.Болдырев и др.)
26. Суслов А. А., Чижик С. А. Сканирующие зондовые микроскопы (обзор) // Материалы, Технологии, Инструменты — Т.2 (1997), № 3, С. 78-89
27. В. Л. Миронов, Основы сканирующей зондовой микроскопии. Российская академия наук, Институт физики микроструктур г. Нижний Новгород, 2004 г. — 110 с