



Блинова Софья Анатольевна

Самаркандский государственный медицинский университет, Республика Узбекистан, г. Самарканд

ТАЪМ ОРГАНИ ВА ТАЪМ РЕЦЕПТОРЛАРИ

Блинова Софья Анатольевна

Самарканд давлат тиббиёт университети, Ўзбекистон Республикаси, Самарканд ш.

THE ORGAN OF TASTE AND TASTE RECEPTORS

Blinova Sofya Anatolyevna

Samarkand State Medical University, Republic of Uzbekistan, Samarkand

e-mail: info@sammu.uz

Резюме. Ушбу мақолада таъм органи ҳужайраларининг тузилиши ва бешта асосий таъмни (ширин, умами, аччиқ, шўр ва нордон) қабул қилиш ва узатишнинг молекуляр механизмлари ҳақида долзарб маълумотлар келтирилган. I турдаги ҳужайралар сут эмизувчиларнинг таъм куртаклари ҳужайраларнинг ярмини ташкил қилади. Улар морфологик ва молекуляр механизмлари хусусиятларига кўра «глиал ўхшаш» деб аталади. Ширин, аччиқ ва умами танийдиган ҳужайралар II турдаги ҳужайралар бўлиб, таъм куртаклари ҳужайраларининг тахминан 25% ни ташкил қилади. Бу ҳужайралар G оқсил билан боғланган рецепторлари ёрдамида таъмли моддаларни танийди. III турдаги ҳужайралар деб ҳам аталадиган йон ва кислотага сезгир ҳужайралар отопетрин 1 йон канали ёрдамида нордон стимуляторларни танийдилар. Бу ҳужайралар таъм куртаклари 5-11% ни ташкил қилади. Таъм рецепторлари ўз лигандларини нафакат таъм рецепторлари ҳужайраларида, балки таъмга эга бўлмаган органларда ҳам аниқлаш учун жавобгардир. Таъм рецепторлари туғма иммунитетнинг баъзи жиҳатларини тартибга солиштирма иштирок этади ва анъанавий антибиотикларга муқобил бўлган потенциал терапевтик мақсадлар бўлиб хизмат қилишни мумкин. Булар бўйича тадқиқот давом этмоқда.

Калим сўзлар: таъм органи, таъм рецепторлари.

Abstract. This paper presents current data on the structure of taste organ cells and the molecular mechanisms of reception and transmission of five basic tastes (sweet, umami, bitter, salty, and sour). Type I cells make up half of all mammalian taste bud cells. They are called "glia-like" based on their morphological and molecular features. Cells that recognize sweet, bitter and umami are type II cells and make up about 25% of taste bud cells. These cells recognize taste substances using G protein-coupled receptors. Ion- and acid-sensitive cells, also known as type III cells, recognize sour stimuli using the otoperin 1 ion channel. These cells make up 5% to 11% of taste bud cells. Taste receptors are responsible for detecting their ligands not only in taste receptor cells but also in non-taste organs. Taste receptors are involved in regulating some aspects of innate immunity and may serve as potential therapeutic targets, offering an alternative to traditional antibiotics. Their research is currently ongoing.

Key words: taste organ, taste receptors.

Орган вкуса – это вкусовые луковицы (или почки), которые представляют собой скопления нейроэпителлиальных клеток. В полости рта вкусовые рецепторные клетки предназначены для обнаружения химических соединений в пищевых продуктах и передачи сигналов во вкусовые нервные волокна. Способность ощущать вкус позволяет нам получать удовольствие от еды и избегать потенциально испорченных или ядовитых продуктов. В настоящее время пять вкусовых качеств (сладкий, умами, горький, соленый и кис-

лый) общепринято считаются основными вкусами. Каждый из них может играть определенную роль в обнаружении питательных и ядовитых веществ: сладкий для углеводных источников калорий, умами для содержания белка и аминокислот, горький для вредных соединений, соленый для минералов и кислый для спелых фруктов и испорченных продуктов. Недавние исследования выявили молекулярные механизмы приема и передачи этих пяти основных вкусов. Сладкий, умами и горький вкусы опосредуются рецептора-

ми, сопряженными с G-белком (GPCR), и каскадами сигнальных вторичных мессенджеров. Соленый и кислый вкусы опосредуются рецепторами канального типа. Помимо пяти основных вкусовых ощущений, вкусовые рецепторные клетки могут обладать способностью распознавать вкус жира, вызываемый жирными кислотами, и вкус кальция, вызываемый кальцием. Вкусовые соединения, вызывающие как вкус жира, так и вкус кальция, могут распознаваться специфическими белками GPCR, экспрессируемыми во вкусовых рецепторных клетках [10,18].

Вкусовые почки состоят из 50–100 клеток эпителиального происхождения, включая глиоподобные клетки (тип I) и два типа рецепторных клеток (типы II и III). Все эти вкусовые клетки обновляются на протяжении жизни организма из пула некоммутированных базальных клеток. Незрелые клетки входят в почку у ее основания, созревая в один из трех типов зрелых клеток. Механизм гибели и/или выхода вкусовых клеток из почки, а также роль глиоподобных клеток в этом процессе остаются неясными. Умиравшие клетки имеют морфологические признаки, типичные для апоптоза: набухший эндоплазматический ретикулум, крупные лизосомы, деградирующие органеллы, растянутые наружные ядерные мембраны, реорганизацию гетерохроматина, сморщивание клеток и фрагментацию клеток и/или ядер. Большинство умирающих клеток на ранней стадии имеют морфологию клеток II типа, в то время как некоторые демонстрируют признаки клеток III типа. Многие умирающие клетки поддерживают контакты с нервными волокнами, но эти постсинаптические волокна часто кажутся оторванными от основного ствола афферентного нерва. Умиравшие клетки, такие как зрелые вкусовые клетки II и III типов, окружены глиоподобными клетками I типа. Во многих случаях клетки I типа, по видимому, поглощают своих умирающих соседей, что указывает на их новую, фагоцитарную, роль. Удивительно, но практически ни одни клетки I типа не проявляют признаков апоптоза, хотя, как сообщается, они имеют самое короткое время пребывания во вкусовых сосочках. Поэтому окончательная судьба клеток I типа остается неизвестной [34].

Клетки I типа составляют половину всех клеток вкусовых сосочков млекопитающих. Их называют «глиоподобными» на основании морфологических и молекулярных особенностей, но исследований, описывающих их функции, немного. Выявлено, что вызванное вкусом высвобождение афферентного АТФ хемосенсорными клетками II типа, помимо возбуждения вкусовых афферентных волокон, также активирует глиоподобные вкусовые клетки I типа. Предполагается, что клетки I типа воспринимают хемосенсорную ак-

тивацию и участвуют в синаптической передаче сигналов, подобно глиальным клеткам в трёхсторонних синапсах ЦНС [23]. Клетки I типа обволакивают своими пластинками другие вкусовые клетки и метаболизируют избыток нейромедиаторов. Эти клетки гидролизуют внеклеточный АТФ с помощью связанных с мембраной нуклеозидтрифосфатдифосфогидролаз, также известных как НТФД-азы [5]. «Глиоподобные» клетки I типа с их обволакивающей морфологией в основном рассматриваются как ответственные за очистку нейротрансмиттеров и как «клей», скрепляющий вкусовые сосочковые рецепторы. Поскольку клетки типа I синтезируют ГАМК, известный глиотрансмиттер, а соответствующие рецепторы присутствуют как на пресинаптических, так и на постсинаптических элементах, клетки типа I могут участвовать в ГАМКергической синаптической передаче подобно астроцитам в трехсторонних синапсах [21].

Клетки, которые распознают сладкое, горькое и умами, относятся к клеткам II типа и составляют около 25 % клеток вкусовых сосочков. Эти клетки распознают вкусовые вещества с помощью рецепторов, сопряженных с G-белком (GPCR). Вкусовые рецепторы типа 1 (Tas1rs у мышей и TAS1R у человека; также известные как T1R) распознают сладкий вкус и вкус умами, а вкусовые рецепторы типа 2 (Tas2rs у мышей и TAS2R у человека; также известные как T2R) распознают горький вкус. После активации эти клетки генерируют потенциал действия и высвобождают АТФ, который затем активирует рецепторы P2X2/3 на вкусовых нейронах.

Клетки, чувствительные к ионам и кислоте, также известные как клетки III типа, распознают кислые раздражители с помощью ионного канала отопетрина 1 (OTOP1). Эти клетки, составляющие от 5% до 11% клеток вкусовых почек, отличаются некоторым молекулярным разнообразием. PKD2L1, 5-HT и SNAP25 активно экспрессируются в клетках, отвечающих за восприятие кислого вкуса, в задних вкусовых полях, в то время как в передних вкусовых полях и мягком нёбе есть подтипы, которые экспрессируют только PKD2L1, SNAP25 или GAD67 [33]. Помимо кислот, эти клетки распознают солёно-горький вкус хлорида аммония, который часто встречается в скандинавских лакричных снеках [22], а также чрезмерно высокие концентрации солёных веществ. В отличие от клеток II типа, клетки III типа содержат классические синаптические пузырьки и выделяют нейромедиатор серотонин [17]. Хотя серотонин считается единственным нейромедиатором, выделяемым клетками III типа, АТФ, активируя рецепторы P2X2/3, играет важную роль в передаче сигналов вкусовым нейронам, отвечая за все вкусовые ощущения, включая

кислый вкус [13]. Самый короткий интервал времени до появления вкусового ощущения — у соленого раздражителя, а самый длительный — у горького. Наблюдается незначительное ослабление чувствительности вкусовых рецепторов с увеличением возраста испытуемых. Также было выявлено, что юноши наиболее восприимчивы к соленому и горькому вкусу, а девушки — к сладкому и кислому [2]. Предполагается, что некоторые вкусовые клетки также могут участвовать в иммунном надзоре, подобно своим аналогам в кишечнике [15].

Обнаружена новая популяция вкусовых клеток, которые широко реагируют на различные вкусовые стимулы, включая горькие, сладкие, кислые и умами-вкусовые стимулы. Они названы широко реагирующими клетками. Эти клетки представляют собой подмножество клеток III типа, которые реагируют на кислые вещества, но также используют сигнальный путь PLC β для реакции на горькие, сладкие вещества и умами. В отличие от клеток II типа, отдельные бикарбонатные рецепторы имеют широкую настройку и реагируют на множество стимулов, относящихся к разным вкусовым модальностям. Анализ активности c-Fos в ядре одиночного пути также показал, что для нормальной экспрессии, вызванной стимулом, необходимы функциональные клетки II типа и широко реагирующие клетки [9].

Взаимодействия между вкусовыми клетками и вкусовыми нейронами. Вкусовые почки грибовидных сосочков и сосочков мягкого нёба иннервируются барабанной струной и большим поверхностным каменистым нервом, берущими начало в коленчатых ганглиях, а вкусовые почки листовидных и желобоватых сосочков иннервируются языкоглоточным нервом, идущим от каменистого ганглия. Эти вкусовые нейроны передают информацию от сосочков в ядро одиночного пути в стволе головного мозга [32, 28]. Рецепторные клетки передают вкусовую информацию из полости рта в высшие мозговые центры через вкусовые сенсорные нейроны VII и IX черепных ганглиев [5]. Хотя давно было изучено, что у взрослых позвоночных поддержание вкусовых сосочков зависит от их афферентных нервов, но только в последнее время генетически было показано, что вкусовые нейроны абсолютно необходимы для правильного формирования их органов-мишеней — вкусовых сосочков [11].

Регенерация вкусовых клеток и их эмбриогенез. Вкусовые сосочки млекопитающих обладают высокой способностью к регенерации и могут восстанавливаться после естественного износа эпителия языка или после физических и химических воздействий, включая ожоги, химиотерапию и повреждение нервов. Это обусловлено постоянной пролиферацией, дифференцировкой и

созреванием вкусовых клеток-предшественников, которые затем должны восстановить связь с периферическими вкусовыми нейронами для передачи вкусовых сигналов в мозг. Обновление и восстановление периферических вкусовых синапсов жизненно важны для поддержания этой сложной сенсорной системы. За последние несколько десятилетий механизмы передачи сигнала и высвобождения нейромедиаторов во вкусовых клетках были хорошо изучены. Однако сложная динамика взаимодействия между синаптическими партнерами в языке (вкусовой клеткой и вкусовым нейроном) изучена лишь частично [21]. Одним из примечательных свойств вкуса является то, что вкусовое восприятие практически не прерывается на протяжении всей жизни, при этом рецепторные клетки внутри сосочек постоянно обновляются; каждые 1-2 месяца все вкусовые клетки постепенно обновляются. Было показано, что несколько факторов транскрипции выполняют различные функции в образовании вкусовых рецепторных клеток. SOX2, который необходим для дифференциации вкусовых сосочков у эмбрионов, также необходим для обновления взрослых рецепторных клеток [4]. Эпителий языка, включая вкусовые сосочки, быстро обновляется из резидентных взрослых стволовых клеток, которые могут быть идентифицированы на популяционном уровне по их экспрессии фактора транскрипции SOX2, цитокератинов 5 и 14, а также LGR6 и LGR5 в грибовидных и желобоватых сосочках. Пролиферирующие предшественники производят дочерние клетки, которые дифференцируются во невкусовые кератиноциты, составляющие плоский эпителий языка. Кроме того, предшественники генерируют вкусовые дочерние клетки, которые выходят из клеточного цикла, входят во вкусовые сосочки и включают экспрессию Sonic Hedgehog (SHH) [12].

Таким образом, вкусовые стволовые клетки, характеризующиеся экспрессией SOX2, цитокератина 5 и 14, а также LGR5 и 6, находятся в базальной части эпителия и дают начало кератиноцитам и вкусовым клеткам [25]. После митоза клетки, которым суждено попасть во вкусовые почки и стать вкусовыми клетками, начинают экспрессировать SHH. Эти предшественники вкусовых клеток (или клетки IV типа) дают начало всем зрелым типам вкусовых клеток [24]. Прежде чем стать зрелыми вкусовыми клетками, клетки IV типа часто контактируют со сплетением нервных волокон у основания вкусовой почки [35]. Эти контакты, по-видимому, не имеют какой-либо пресинаптической специализации, включая утолщение клеточной стенки, синаптические пузырьки или атипичные митохондрии, и поэтому вряд ли могут быть синаптическими по своей природе. Функция этих контактов может быть

важна для молекулярной передачи сигналов нейронально производного SHN, который управляет дифференцировкой вкусовых клеток [7, 21].

Транскрипционный фактор SOX2 является одним из ключевых факторов развития сенсорных систем млекопитающих. Иммунопозитивная реакция к SOX2 выявляется в клетках эпителия языка начиная с 10-й недели и на всех последующих стадиях внутриутробного развития. Наибольшее количество иммунопозитивных к SOX2 ядер локализовано в базальном слое эпителия и в местах эвагинаций эпителия, связанных с морфогенезом сосочков. Начиная с 15-й недели внутриутробного развития наблюдается нарастание уровня экспрессии SOX2 в апикальных частях вкусовых сосочков и в клетках вкусовых луковиц. Сравнение распределения иммунопозитивных ядер с основными морфогенетическими событиями в эпителии языка плодов человека показало, что SOX2 осуществляет регуляцию морфогенеза сосочков языка и на ранних сроках развития (до 10-й недели) не участвует в дифференцировке клеток вкусовых луковиц [3]. Расположение сигнальных и реагирующих клеток внутри и вокруг зарождающихся вкусовых сосочков, а также время появления этих сигналов остаются малоизученными. Так как рецепторные клетки обладают характеристиками как эпителиальных клеток, так и нейронов, существовали разные предположения об их эмбриональном происхождении. Решался вопрос: возникают ли вкусовые сосочки локально в развивающемся эпителии ротовой полости или же они полностью или частично происходят из нейрогенных источников, таких как нервный гребень или краниальные нейрогенные плакоды? На данный момент твердо установлено локальное эпителиальное происхождение вкусовых сосочков на протяжении всей эволюции позвоночных. Развитие грибовидных сосочков в эмбриогенезе не зависит от нервов, тогда как дифференцировка вкусовых рецепторных клеток, которая начинается перед рождением, зависит от иннервации. В то время как вкусовые сосочки, расположенные сзади, быстро теряются после повреждения нерва, вкусовые сосочки на кончике языка могут сохраняться в течение недель и дольше после экспериментальной денервации. Различия в роли иннервации в эмбриональном развитии желобоватых и грибовидных сосочков могут заложить основу для различий в нейронной зависимости, наблюдаемых у взрослых [4].

Возрастные изменения и патология органа вкуса. С возрастом происходит ухудшение вкуса. Более глубокое понимание механизмов работы вкуса может помочь обратить вспять нарушения вкуса, связанные со старением. Недавние достижения в понимании молекулярных механизмов работы вкусовых рецепторных клеток,

расположенных во вкусовых сосочках, помогают понять, как работает вкус. Открытие «классических» эндокринных гормонов во вкусовых рецепторных клетках указывает на то, что вкусовые сосочки являются настоящими эндокринными органами [8]. Оценка возрастных изменений вкуса проводилась путем изучения электрофизиологических свойств вкусовых рецепторных клеток. Оказалось, что старение снижает потенциалзависимую плотность токов Na^+ и K^+ клеток III типа (кислых и/или солерецепторных клеток), но не влияет на плотность токов в клетках II типа. На периферическом уровне из-за старения снижается возбудимость клеток III типа, что может влиять на передачу сигнала к вкусовым нервам [26, 29].

Потеря вкуса при COVID-19 является одним из наиболее распространенных симптомов заболевания. Было проведено выявление РНК SARS-CoV-2 и оценка возможных морфологических и иммунопатологических изменений в тканях языка у пациентов, умерших с инфекцией SARS-CoV-2 в анамнезе. Выявлено наличие РНК SARS-CoV-2 в нитевидных, листовидных и желобоватых сосочках у 6 из 8 пациентов с COVID-19+, в то время как все образцы с COVID-19- дали отрицательный результат. Гистология показала тяжелое воспаление сосочков COVID-19+ с разрушением вкусовых рецепторов. Вирус обнаруживался в большинстве языков пациентов с COVID-19+. Наблюдалось воспалительное повреждение сосочков языка [16]. Распространенность таких симптомов как нарушения вкуса у пациентов с COVID-19 не одинакова в различных популяциях. Вероятно, это обусловлено различиями в S-белке нескольких разновидностей вируса, либо межпопуляционными отличиями человеческих белков, которые используются вирусом для проникновения в клетки, что изменяет инфекционные свойства вируса [1].

Вкусовые рецепторы. С молекулярной идентификацией вкусовых белков GPCR стало ясно, что вкусовая сигнализация не ограничивается вкусовыми сосочками. Вкусовые рецепторы также экспрессируются вне ротовой полости, включая слизистую оболочку желудочно-кишечного тракта. Tas2rs/TAS2R привлекли внимание как потенциальные мишени для профилактики или лечения метаболических нарушений. Эти рецепторы горького вкуса экспрессируются в функционально различных типах клеток слизистой оболочки желудочно-кишечного тракта, включая энтероэндокринные клетки, которые при стимуляции увеличивают внутриклеточный уровень Ca^{2+} и высвобождают сигнальные молекулы, регулирующие хемосенсорные процессы в кишечнике, критически важные для переваривания и всасывания питательных веществ, нейтрализации и выведения вредных веществ, а также

для регуляции метаболизма. Также это происходит во многих типах клеток дыхательных путей. К ним относятся одиночные хемосенсорные клетки, клетки мерцательного эпителия и гладкомышечные клетки. Рецепторы горького вкуса наиболее обильно выражены в дыхательных путях, где они реагируют на раздражающие химические вещества и стимулируют защитные рефлексы дыхательных путей, используя те же нисходящие сигнальные эффекторы, что и вкусовые клетки [20]. Было доказано, что вкусовые рецепторы, отвечающие за восприятие умами, сладкого и горького, присутствуют также в мозге, желудочно-кишечном тракте и репродуктивных органах. Внеротовые хемосенсорные пути вкусовых рецепторов и эндогенные лиганды вкусовых рецепторов в целом неизвестны, но появляется всё больше данных, свидетельствующих о том, что вкусовые рецепторы участвуют в регуляции некоторых аспектов врождённого иммунитета и потенциально могут контролировать состав микробиома носа у здоровых людей или пациентов с заболеваниями верхних дыхательных путей, такими как хронический риносинусит. По этой причине вкусовые рецепторы могут служить потенциальными терапевтическими мишенями, предлагая альтернативу традиционным антибиотикам [6]. Вкусовые рецепторы играют важную роль в выработке оксида азота врождённым иммунитетом и секреции антимикробных пептидов и могут быть полезными мишенями для стимуляции иммунных реакций в верхних дыхательных путях с помощью местной терапии. Вкусовые рецепторы представляют собой новый класс терапевтических мишеней, которые потенциально могут стимулировать эндогенные иммунные реакции и лечить пациентов без применения традиционных антибиотиков [14]. Рецепторы горького вкуса (TAS2R) экспрессируются в полости рта, кишечнике, дыхательных путях и гладких мышцах сосудов, где они регулируют физиологические процессы, включая иммунные реакции. Однако активация TAS2R запускает сигнальные пути, влияющие на воспаление, метаболизм и пролиферацию клеток, что предполагает их потенциал в качестве терапевтических мишеней при таких заболеваниях, как болезнь Альцгеймера, болезнь Паркинсона, астма и рак. Горькие соединения, способные активировать TAS2R, продемонстрировали потенциал в модуляции этих путей, что открывает новые возможности для разработки лекарственных препаратов. Экспрессия TAS2R в различных тканях, их сложная физиологическая роль и потенциальные терапевтические применения, включают лечение заболеваний и адресную доставку лекарств [31].

Таким образом, вкусовые рецепторы отвечают за обнаружение своих лигандов не только во

вкусовых рецепторных клетках (TRC), но и в невкусовых органах. В течение нескольких десятилетий многие исследовательские группы накапливали доказательства подобной «эктопической» экспрессии вкусовых рецепторов. Особое внимание уделяется специализированным эпителиальным клеткам, называемым пучковыми клетками в кишечном эпителии и других органах, которые в настоящее время считаются родственными клетками II типа. Эктопические вкусовые рецепторы в значительной степени участвуют в трёх биологических процессах. Во-первых, вкусовые рецепторы могут участвовать в регуляции метаболизма благодаря своей способности обнаруживать циркулирующие питательные вещества и экзогенные соединения. Во-вторых, при воздействии соединений микробного происхождения вкусовые рецепторы, экспрессируемые в пучковых клетках, могут запускать иммунные реакции, взаимодействуя с иммунными клетками через цепь ILС-2. Наконец, вкусовые рецепторы помогают регулировать непроизвольный мышечный тонус. Поскольку большинство исследований функций эктопических вкусовых рецепторов основывалось на фармакологическом применении вкусовых веществ *in vitro* и *in vivo*, наблюдаемые эффекты легко ошибочно приписать вкладу самих эктопических вкусовых рецепторов. Поэтому генетические подходы всегда должны дополнять фармакологические подходы для подтверждения функций эктопических вкусовых рецепторов. Однако ожидается, что дальнейшие исследования подтвердят хотя бы часть предполагаемого терапевтического потенциала вкусовых рецепторов и их лигандов [19].

Литература:

1. Абдувакилов Ж. У., Ризаев Ж. А. Особенности течения воспалительных заболеваний пародонта при метаболическом синдроме //Вісник проблем біології і медицини. – 2018. – Т. 1. – №. 2 (144). – С. 353-355.
2. Азимов М., Ризаев Ж. А., Азимов А. М. К вопросу классификации одонтогенных воспалительных заболеваний //Вісник проблем біології і медицини. – 2019. – №. 4 (1). – С. 278-282.
3. Бутовт Р., фон Бартельд К.С. Аносмия при COVID-19: основные механизмы и оценка роли обонятельного пути в развитии инфекционного поражения головного мозга// Juvenis scientia. 2021. Том 7. № 5. С. 28-59. DOI: 10.32415/jscientia_2021_7_5_28-59.
4. Кропова Ю.Г., Кукушкина О.В. Особенности функционирования вкусового анализатора человека // Вестник Московского городского педагогического университета. Серия: Естественные науки.- 2023.- №1 (40).- С. 8-26.

5. Куртова А.И. Иммуногистохимическое исследование распределения транскрипционного фактора Sox2 в эпителии языка эмбрионов и плодов человека // *Современные технологии в медицине*. -2014. –Т.6, №1.- С. 23-27.
6. Мусаев У. Ю., Ризаев Ж. А., Шомурадов К. Э. Новые взгляды на проблему стигм дизэмбриогенеза зубочелюстной и лицевой системы с позиции их формирования в инвалидизации населения // *Stomatologiya*. – 2017. – №. 3. – С. 9-12.
7. Ортикова Н. Х., Ризаев Ж. А., Мелибаев Б. А. Психологические аспекты построения стоматологического приема пациентов детского возраста // *Editor coordinator*. – 2021. – С. 554.
8. Ризаев Ж. А., Шамсиев Р. А. Причины развития кариеса у детей с врожденными расщелинами губы и нёба (обзор литературы) // *Вісник проблем біології і медицини*. – 2018. – Т. 1. – №. 2 (144). – С. 55-58.
9. Ризаев Ж. А., Назарова Н. Ш. Состояние местного иммунитета полости рта при хроническом генерализованном парадонтите // *Вестник науки и образования*. – 2020. – №. 14-4 (92). – С. 35-40.
10. Ризаев Ж. А., Назарова Н. Ш., Кубаев А. С. Особенности течения заболеваний полости рта у работников производства стеклопластиковых конструкций // *Вестник науки и образования*. – 2020. – №. 21-1 (99). – С. 79-82.
11. Ярмухамедова Н. А., Ризаев Ж. А. Изучение Краткосрочной Адаптации К Физическим Нагрузкам У Спортсменов Со Вторичными Иммунодефицитами // *Журнал гуманитарных и естественных наук*. – 2023. – №. 6. – С. 128-132.
12. Barlow LA. The sense of taste: Development, regeneration, and dysfunction. *WIREs Mech Dis*. 2022 May;14(3):e1547.
13. Bartel DL, Sullivan SL, Lavoie EG, Sévigny J, Finger TE. Nucleoside triphosphate diphosphohydrolase-2 is the ecto-ATPase of type I cells in taste buds. *J Comp Neurol*. 2006 Jul 1;497(1):1-12.
14. Carey RM, Lee RJ. Taste Receptors in Upper Airway Innate Immunity. *Nutrients*. 2019 Aug 28;11(9):2017.
15. Castillo-Azofeifa D, Losacco JT, Salcedo E, Golden EJ, Finger TE, Barlow LA. Sonic hedgehog from both nerves and epithelium is a key trophic factor for taste bud maintenance. *Development*. 2017 Sep 1;144(17):3054-3065. .
16. Chia CW, Yeager SM, Egan JM. Endocrinology of Taste with Aging. *Endocrinol Metab Clin North Am*. 2023 Jun;52(2):295-315.
17. Dutta Banik D, Benfey ED, Martin LE, Kay KE, Loney GC, Nelson AR, Ahart ZC, Kemp BT, Kemp BR, Torregrossa AM, Medler KF. A subset of broadly responsive Type III taste cells contribute to the detection of bitter, sweet and umami stimuli. *PLoS Genet*. 2020 Aug 13;16(8):e1008925.
18. Dutta Banik D, Medler KF. Taste Receptor Signaling. *Handb Exp Pharmacol*. 2022;275:33-52.
19. Fan D, Chettouh Z, Consalez GG, Brunet JF. Taste bud formation depends on taste nerves. *Elife*. 2019 Oct 1;8:e49226.
20. Finger TE, Barlow LA. Cellular Diversity and Regeneration in Taste Buds. *Curr Opin Physiol*. 2021 Apr;20:146-153.
21. Flammer LJ, Ellis H, Rivers N, Caronia L, Ghidewon MY, Christensen CM, Jiang P, Breslin PAS, Tordoff MG. Topical application of a P2X2/P2X3 purine receptor inhibitor suppresses the bitter taste of medicines and other taste qualities. *Br J Pharmacol*. 2024 Sep;181(17):3282-3299.
22. Freund JR, Lee RJ. Taste receptors in the upper airway. *World J Otorhinolaryngol Head Neck Surg*. 2018 Mar 16;4(1):67-76.
23. Heisey EM, McCluskey LP. A possible role for taste receptor cells in surveying the oral microbiome. *PLoS Biol*. 2023 Jan 13;21(1):e3001953.
24. Henin D, Pellegrini G, Carmagnola D, Lanza Attisano GC. et al. Morphological and Immunopathological Aspects of Lingual Tissues in COVID-19. *Cells*. 2022 Apr 6;11(7):1248.
25. Huang YA, Maruyama Y, Stimac R, Roper SD. Presynaptic (Type III) cells in mouse taste buds sense sour (acid) taste. *J Physiol*. 2008 Jun 15;586(12):2903-12.
26. Iwata S, Yoshida R, Ninomiya Y. Taste transductions in taste receptor cells: basic tastes and moreover. *Curr Pharm Des*. 2014;20(16):2684-92.
27. Ki SY, Jeong YT. Taste Receptors beyond Taste Buds. *Int J Mol Sci*. 2022 Aug 26;23(17):9677.
28. Kinnamon SC. Taste receptor signalling - from tongues to lungs. *Acta Physiol (Oxf)*. 2012 Feb; 204(2):158-68.
29. Landon SM, Baker K, Macpherson LJ. Give-and-take of gustation: the interplay between gustatory neurons and taste buds. *Chem Senses*. 2024 Jan 1; 49:bjae029.
30. Liang Z, Wilson CE, Teng B, Kinnamon SC, Liman ER. The proton channel OTO1 is a sensor for the taste of ammonium chloride. *Nat Commun*. 2023; 14 (1):6194.
31. Medler KF, Margolskee RF, Kinnamon SC. Electrophysiological characterization of voltage-gated currents in defined taste cell types of mice. *J Neurosci*. 2003 Apr 1;23(7):2608-17.
32. Miura H, Scott JK, Harada S, Barlow LA. Sonic hedgehog-expressing basal cells are general post-mitotic precursors of functional taste receptor cells. *Dev Dyn*. 2014 Oct;243(10):1286-97.
33. Ohmoto M, Ren W, Nishiguchi Y, Hirota J, Jiang P, Matsumoto I. Genetic Lineage Tracing in Taste Tissues Using Sox2-CreERT2 Strain. *Chem Senses*. 2017 Sep 1;42(7):547-552.

34. Ren W, Li W, Cha X, Wang S, Cai B, Wang T, Li F, Li T, Xie Y, Xu Z, Wang Z, Liu H, Yu Y. Single-cell transcriptomic atlas of taste papilla aging. *Aging Cell*. 2024 Dec;23(12):e14308.
35. Rodriguez YA, Roebber JK, Dvoryanchikov G, Makhoul V, Roper SD, Chaudhari N. "Tripartite Synapses" in Taste Buds: A Role for Type I Glial-like Taste Cells. *J Neurosci*. 2021 Dec 1;41(48):9860-9871.
36. Roper SD, Chaudhari N. Taste buds: cells, signals and synapses. *Nat Rev Neurosci*. 2017 Aug;18(8):485-497. doi: 10.1038/nrn.2017.68. Epub 2017 Jun 29.
37. Takeuchi K, Yoshii K, Ohtubo Y. Age-related electrophysiological changes in mouse taste receptor cells. *Exp Physiol*. 2021 Feb; 106(2):519-531.
38. Taruno A, Nomura K, Kusakizako T, Ma Z, Nureki O, Foskett JK. Taste transduction and channel synapses in taste buds. *Pflugers Arch*. 2021 Jan; 473(1):3-13.
39. Tong A, Yang H, Yu X, Wang D, Guan J, Zhao M, Li J. Mechanisms and novel therapeutic roles of bitter taste receptors in diseases. *Theranostics*. 2025 Mar 3; 15(9):3961-3978.
40. Whitehead MC. Anatomy of the gustatory system in the hamster: synaptology of facial afferent terminals in the solitary nucleus. *J Comp Neurol*. 1986 Feb 1; 244(1):72-85.
41. Wilson CE, Finger TE, Kinnamon SC. Type III cells in anterior taste fields are more immunohistochemically diverse than those of posterior taste fields in mice. *Chem Senses*. 2017; 42(9):759-767.
42. Wilson CE, Lasher RS, Salcedo E, Yang R, Dzowo Y, Kinnamon JC, Finger TE. Death in the taste bud: engulfment of dying taste receptor cells by

glial-like Type I cells. *Glia*. 2025 авг.;73(8):1660-167

43. Yang R, Dzowo YK, Wilson CE, Russell RL, Kidd GJ, Salcedo E, Lasher RS, Kinnamon JC, Finger TE. Three-dimensional reconstructions of mouse circumvallate taste buds using serial blockface scanning electron microscopy: I. Cell types and the apical region of the taste bud. *J Comp Neurol*. 2020 Apr 1; 528(5):756-771.

ОРГАН ВКУСА И ВКУСОВЫЕ РЕЦЕПТОРЫ

Блинова С.А.

Резюме. Представлены современные данные о строении клеток органа вкуса, молекулярных механизмах приема и передачи пяти основных вкусов (сладкий, умами, горький, соленый и кислый). Клетки I типа составляют половину всех клеток вкусовых сосочков млекопитающих. Их называют «глиоподобными» на основании морфологических и молекулярных особенностей. Клетки, которые распознают сладкое, горькое и умами, относятся к клеткам II типа и составляют около 25 % клеток вкусовых сосочков. Эти клетки распознают вкусовые вещества с помощью рецепторов, сопряжённых с G-белком. Клетки, чувствительные к ионам и кислоте, также известные как клетки III типа, распознают кислые раздражители с помощью ионного канала отопетрина 1. Эти клетки составляют от 5% до 11% клеток вкусовых почек. Вкусовые рецепторы отвечают за обнаружение своих лигандов не только во вкусовых рецепторных клетках, но и в невкусовых органах. Вкусовые рецепторы участвуют в регуляции некоторых аспектов врождённого иммунитета, они могут служить потенциальными терапевтическими мишенями, предлагая альтернативу традиционным антибиотикам. Их исследования в настоящее время продолжаются.

Ключевые слова: орган вкуса, вкусовые рецепторы.