
Épithéliums digestifs : aspects cellulaires et moléculaires

Jean-Yves SCOAZEC, hôpital Édouard Herriot, Lyon

Les épithéliums digestifs forment le revêtement interne de l'ensemble du tube digestif et sont au contact direct de la lumière digestive. Ils occupent donc une position clé à l'interface entre le milieu extérieur et le milieu intérieur. Cette position explique leur importance physiologique, puisqu'ils participent, directement ou indirectement, à toutes les fonctions du tube digestif. Elle explique aussi leur importance en physiopathologie et en pathologie, puisque les épithéliums digestifs constituent les premières cibles des agressions provenant du milieu extérieur et sont impliqués dans la plupart des processus pathologiques intéressant l'appareil digestif.

1. FONCTIONS DES ÉPITHÉLIUMS DIGESTIFS

Une première fonction des épithéliums digestifs est de former une barrière protectrice entre le milieu extérieur, représenté par le contenu de la lumière digestive, et le milieu intérieur [1-3]. Cette barrière est à la fois physique, chimique et immunitaire : physique, grâce à la cohésion des cellules épithéliales et à leurs interactions avec le tissu conjonctif sous-jacent ; chimique, grâce à la sécrétion de mucus et de substances défensives et protectrices ; immunitaire, grâce à la participation des cellules épithéliales à l'immunité innée et à leurs interactions avec le système lymphoïde annexé au tube digestif.

Les épithéliums digestifs sont également impliqués de manière directe dans le processus de digestion. Ils facilitent la progression du bol alimentaire, notamment par la sécrétion de mucus, qui concourt à la lubrification de la paroi digestive. Ils participent à la dégradation des aliments en sécrétant dans la lumière digestive de nombreuses enzymes. Ils jouent un rôle essentiel dans l'absorption des nutriments, qu'ils captent dans la lumière digestive puis transportent, de manière souvent active et régulée, jusqu'au milieu intérieur. Enfin, ils participent à la phase d'élimination des déchets en contrôlant les flux hydro-électrolytiques entre le milieu intérieur et la lumière digestive. Enfin, les épithéliums digestifs contribuent à la régulation de l'ensemble des fonctions du tube digestif, notamment grâce à leur composante endocrine, capable de sécréter plusieurs dizaines de peptides différents.

2. CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES ÉPITHÉLIUMS DIGESTIFS

Les épithéliums digestifs s'intègrent dans des structures complexes, les muqueuses digestives, et appartiennent à deux types histologiques principaux : le type malpighien et le type simple [1, 2].

2.1. Organisation des muqueuses digestives

La muqueuse forme la tunique la plus interne de la paroi digestive, qui en comporte quatre : muqueuse, sous-muqueuse, musculuse et adventice (encore appelée sous-séreuse).

2.1.1. Structure des muqueuses digestives

Les muqueuses digestives comportent trois compartiments : l'épithélium proprement dit, le chorion (ou *lamina propria*) formé d'un tissu conjonctif lâche, et la musculaire muqueuse (ou *muscularis mucosae*) constituée de fibres musculaires lisses séparant la muqueuse de la sous-muqueuse sous-jacente.

Le chorion assure plusieurs fonctions. Il contient des vaisseaux sanguins qui assurent la nutrition des cellules épithéliales, et des vaisseaux lymphatiques qui permettent le transport vers le milieu intérieur des substances absorbées par les cellules épithéliales. Il sert de domicile aux cellules immunitaires du système lymphoïde annexé aux muqueuses digestives. Enfin, il contient les fibres nerveuses impliquées dans la régulation des fonctions épithéliales.

2.1.2. Une structure spécialisée, la lame basale sous-épithéliale

Les cellules épithéliales sont séparées du chorion sous-jacent par la lame basale, une structure spécialisée du tissu conjonctif associée à des fibroblastes spécialisés, dits sous-épithéliaux, qui jouent un rôle important dans l'acquisition et le maintien de la différenciation épithéliale [4]. Du point de vue moléculaire, la lame basale est constituée d'un réseau de collagène non fibrillaire, le collagène IV, associé à des glycoprotéines, comme les laminines, et à des protéoglycannes, comme le perlécan [5]. Les cellules épithéliales adhèrent à la lame basale par l'intermédiaire de récepteurs spécialisés, comme les intégrines et les protéines CD44. La lame basale contribue à réguler la prolifération et la différenciation des cellules épithéliales. En pathologie, elle joue un rôle de barrière essentiel : sa destruction et son franchissement par les cellules néoplasiques d'origine épithéliale signent le passage de la phase *in situ* à la phase invasive du processus néoplasique.

2.2. Les épithéliums malpighiens

Les épithéliums malpighiens ont une distribution restreinte aux extrémités proximale et distale du tube digestif : œsophage et canal anal [1]. Ce sont des épithéliums pluristratifiés, formés par plusieurs couches superposées de cellules dites pavimenteuses à cause de leur cytoplasme aplati. Les cellules malpighiennes naissent dans la partie profonde de l'épithélium, au contact de la lame basale. Elles migrent progressivement vers la partie superficielle de l'épithélium, en subissant une maturation progressive. Elles disparaissent en desquamant à partir des couches les plus superficielles de l'épithélium.

Les épithéliums malpighiens reposent sur un chorion très fibreux, ce qui contribue à rendre la réalisation de prélèvements biopsiques plus difficile au niveau des muqueuses malpighiennes que des autres muqueuses digestives. Contrairement à celui des épithéliums glandulaires, le chorion des épithéliums malpighiens ne contient pas de tissu lymphoïde organisé. Cependant, les épithéliums malpighiens contiennent des cellules dendritiques, similaires aux cellules de Langerhans de l'épiderme [6].

Comme les autres épithéliums malpighiens de l'organisme, les épithéliums malpighiens digestifs sont avant tout des structures de protection contre les agressions mécaniques et physiques. Ils sont mal équipés pour résister aux agressions chimiques : c'est ainsi que l'épithélium malpighien du bas œsophage est particulièrement vulnérable aux agressions liées au reflux acide d'origine gastrique, qui peut entraîner son remplacement par une muqueuse glandulaire métaplasique, la muqueuse de Barrett.

2.3. Les épithéliums simples

Les épithéliums simples revêtent l'essentiel de la longueur du tube digestif, depuis la limite supérieure de l'estomac jusqu'à la partie basse du rectum. Bien que leurs aspects histologiques soient très différents d'un segment du tube digestif à l'autre, voire à l'intérieur d'un même segment digestif, ils présentent néanmoins des caractéristiques générales communes.

2.3.1. Organisation générale

L'organisation générale d'un épithélium digestif peut être schématisée de la façon suivante. Un épithélium de surface, situé au contact direct de la lumière digestive et formé d'une seule assise de cellules épithéliales reposant directement sur la lame basale, s'invagine de manière régulière dans la profondeur du chorion pour former des cryptes, dont le nombre, la forme et le degré de complexité varient selon le segment du tube digestif. Dans l'estomac, les cryptes se prolongent par des glandes qui s'ouvrent à leur partie profonde.

Les épithéliums simples digestifs comportent trois grands types de populations cellulaires : (a) des cellules exocrines mucosécrétantes, (b) des cellules exocrines spécialisées, propres à chaque segment du tube digestif et (c) des cellules endocrines. Toutes les cellules épithéliales, exocrines ou endocrines, présentes dans un segment donné du tube digestif dérivent d'une même cellule souche, habituellement localisée au niveau du collet des cryptes. À partir de leur origine commune, les précurseurs des différentes lignées migrent vers leur localisation définitive tout en acquérant progressivement leur différenciation finale [7]. Les mécanismes moléculaires impliqués dans la différenciation des différentes lignées cellulaires commencent à être connus [7]. La durée de vie des cellules superficielles du tube digestif est courte, de l'ordre de 3 à 5 jours, alors que la durée de vie des cellules des cryptes ou des glandes est beaucoup plus longue, comprise entre 15 et 200 jours, selon le type cellulaire [8].

2.3.2. Les cellules mucosécrétantes

Leur fonction est de sécréter le film de mucus indispensable à la lubrification de la muqueuse digestive et à sa protection contre les agressions mécaniques et chimiques. Deux grands types histologiques sont représentés dans le tube digestif [1, 2] : (a) les cellules muqueuses dites à pôle fermé, présentes dans l'estomac et les glandes de Brunner du duodénum, contiennent de nombreuses vacuoles sécrétées progressivement au pôle apical, (b) les cellules muqueuses dites à pôle ouvert, ou cellules caliciformes (*goblet cells* de la littérature anglo-saxonne), de l'intestin grêle et du côlon, sont caractérisées par la présence de très larges vacuoles de mucus occupant tout le pôle apical et sécrétées en bloc. Dans les deux cas, malgré les différences morphologiques, la sécrétion de mucus se fait de façon identique, par exocytose régulée.

Le mucus est un gel hydraté, riche en électrolytes, formé par des macromolécules, les mucines, composées d'un squelette protéique (ou apomucine) sur lequel sont fixées de longues chaînes polysaccharidiques. Les cellules mucosécrétantes digestives sécrètent, en fonction de leur localisation, une large gamme de mucines différant par la composition de leurs chaînes glucidiques (notamment leur richesse en acide sialique, tableau 1) et la nature de l'apomucine impliquée (au moins 7 types en sont connus dans le tube digestif, tableau 2) [9]. Les différentes mucines digestives peuvent être distinguées par des colorations histochimiques et des techniques immunohistochimiques ; elles se comportent comme des marqueurs de différenciation, et leur profil d'expression est altéré, parfois de manière caractéristique, dans de nombreuses situations pathologiques.

2.3.3. Les cellules endocrines

Des cellules endocrines sont présentes dans pratiquement tous les segments du tube digestif, où elles sont dispersées au sein des autres cellules épithéliales [10]. Les cellules

dites « fermées » sont situées à la partie profonde de l'épithélium, au contact de la lame basale, sans contact direct avec la lumière digestive. Les cellules dites « ouvertes » s'étendent sur toute la hauteur de l'épithélium et leur pôle apical est en contact direct avec la lumière digestive. Les cellules endocrines, difficiles à voir sur les colorations histologiques de routine, peuvent être mises en évidence par des colorations histochimiques (coloration de Grimélius) et des techniques immunohistochimiques, utilisant des marqueurs spécifiques, comme les chromogranines.

Les cellules endocrines digestives sécrètent une très large gamme de peptides contribuant à la régulation de nombreuses fonctions digestives par des mécanismes de type endocrine ou paracrine. Plus d'une vingtaine de lignées différentes ont été identifiées dans le tube digestif en fonction de leur localisation, de leurs caractéristiques morphologiques et de leur(s) produit(s) de sécrétion (tableau 3).

Tableau 1. Les principaux types de mucines dans le tube digestif et leur distribution

MUCINES	LOCALISATION						
	ESTOMAC		INTESTIN GRÊLE			CÔLON	
	fundus	antre	duodénum	jéjunum	iléon	côlon	rectum
Mucines neutres	+	+	-	-	-	-	-
Sialomucines N-acétylées	+/-	+/-	+	+	+	+	-
Sialomucines O-acétylées	+/-	+/-	+	-	+	+	+
Sulfomucines	+/-	+/-	-	-	+	+	+

Tableau 2. Les apomucines exprimées dans le tube digestif et leur distribution

APOMUCINES	LOCALISATION						
	ESTOMAC			INTESTIN GRÊLE		CÔLON ET RECTUM	
	surface	glandes	cellules caliciformes	entérocytes	glandes de Brunner	cellules caliciformes	entérocytes
MUC1	+	+	+/-	+/-	-	+/-	+/-
MUC2	-	-	+	-	-	+	-
MUC3	-	-	+	+	-	+	+
MUC4	-	-	+/-	+/-	-	+	+
MUC5AC	+	-	-	-	-	-	-
MUC5B	+	-	+/-	+/-	+	+/-	+/-
MUC6	-	+	-	-	+	-	-

Tableau 3. Les principales populations de cellules endocrines digestives

NOM	PRODUITS DE SÉCRÉTION	LOCALISATION							RÔLES PHYSIOLOGIQUES
		ESTOMAC		INTESTIN GRÊLE			CÔLON		
		fundus	antre	duodénum	jéjunum	iléon	côlon	rectum	
D	Somatostatine	++	+++	++	++	++	+	+	Régulation des sécrétions digestives et de la motilité digestive
D1 (?)	VIP <i>Vasoactive Intestinal Peptide</i>	++	++	+	+	+	++	+	Régulation de la motilité digestive
EC	Sérotonine Motiline Substance P leu-enképhaline	++	++	++	++	++	++	++	Régulation de la motilité digestive
ECL	Histamine Pancréastatine Peptide YY Entéroglucagon	+++							Régulation de la sécrétion gastrique
G	Gastrine ACTH-like met-enképhaline		+++	+					Régulation de la sécrétion gastrique
IG	Gastrine			+	+/-				Régulation de la sécrétion gastrique
I	Cholécystokinine			+	+/-				Contraction de la vésicule biliaire Sécrétion exocrine du pancréas
K	<i>Gastric inhibitory peptide (GIP)</i>			+	+	+/-			Inhibition de la sécrétion gastrique
L	Glicentine (entéroglucagon) Peptide YY			+	+	++	+	++	Glycogénolyse hépatique
M	Motiline			++	+				Régulation de la motilité digestive
N	Neurotensine			+/-	+/**	++	+/-	+/-	Neurotransmetteur local
P	GRP	+	++	++	+	+			
PP	Polypeptide pancréatique	+/-	+	+/-	+/-	+	+	++	Sécrétion pancréatique exocrine
S	Sécréfine			++	++				Sécrétion biliaire Sécrétion pancréatique exocrine
	Calcitonine	+	+						
	Ghréline	+++	+						Sécrétion de GH Régulation de l'appétit Régulation de la masse adipeuse
	Xénine	+	+						Régulation de la sécrétion gastrique et de la sécrétion pancréatique Régulation de la motricité digestive

3. LES DIFFÉRENTS ÉPITHÉLIUMS DIGESTIFS

3.1. Œsophage

L'œsophage est tapissé sur toute sa longueur par un épithélium malpighien non kératinisé, reposant sur un chorion fibreux ne comportant pas de tissu lymphoïde organisé. La limite entre l'épithélium et le chorion dessine des invaginations, les crêtes papillaires, qui s'étendent sur une hauteur normalement inférieure aux 2/3 de la hauteur totale de l'épithélium. Des glandes séromuqueuses sont présentes à la partie inférieure de l'œsophage ; elles sont situées dans la sous-muqueuse et communiquent avec la lumière digestive par un canal excréteur traversant toute la hauteur de l'épithélium.

À l'état normal, l'épithélium malpighien caractéristique de la muqueuse œsophagienne se termine de manière abrupte à la partie inférieure de l'œsophage et laisse place, sans transition, à la muqueuse gastrique. Rappelons qu'en cas de reflux chronique, la muqueuse malpighienne normale du bas œsophage peut être remplacée, sur une hauteur variable, par une muqueuse glandulaire métaplasique, ou muqueuse de Barrett.

3.2. Estomac

L'estomac est tapissé sur toute sa hauteur par une muqueuse glandulaire, présentant trois types histologiques différents en fonction de la localisation anatomique : la muqueuse cardiaque a une distribution restreinte à l'extrémité supérieure de l'estomac, la muqueuse fundique tapisse la grosse tubérosité et le corps gastrique (soit près de 80 % de la surface gastrique) et la muqueuse antrale (ou pylorique) est localisée dans l'antrum et la région pré-pylorique (soit environ 20 % de la surface gastrique). Les transitions entre les différents types histologiques de muqueuse gastrique sont progressives ; il existe en particulier entre la muqueuse fundique et la muqueuse antrale une zone transitionnelle, dont l'étendue est variable d'un individu à l'autre.

Les trois types histologiques de muqueuse gastrique ont des caractères communs. Ils comportent deux couches : la couche superficielle, formée par l'épithélium de surface et les cryptes, et la couche profonde, formée par les glandes. Celles-ci, de forme tubulaire, s'ouvrent au fond des cryptes et communiquent avec leur lumière qui sert de canal excréteur à leurs produits de sécrétion. Le chorion est peu abondant, parcouru de fibres musculaires lisses et de nombreux vaisseaux sanguins et lymphatiques, dépourvu de tissu lymphoïde organisé.

La muqueuse fundique est caractérisée par la présence de cryptes courtes (environ 1/3 de la hauteur totale de la muqueuse), non ramifiées, prolongées par des glandes tubulaires complexes, regroupées en amas souvent volumineux. L'épithélium de surface et celui des cryptes sont formés de cellules mucosécrétantes à pôle fermé, sécrétant des mucines neutres. Les glandes fundiques contiennent deux types de cellules exocrines : les cellules pariétales, ovales ou arrondies, à cytoplasme abondant et clair, et les cellules principales, plus petites, de forme cylindrique, à cytoplasme granulaire. Les cellules pariétales produisent l'acide chlorhydrique, constituant caractéristique du suc gastrique ; leur cytoplasme, très riche en mitochondries, est parcouru par un canalicule central, communiquant avec la lumière glandulaire ; la membrane canaliculaire est enrichie en pompes à protons, capables d'excréter les ions H⁺ produits par la cellule ; la sécrétion d'ions H⁺ est stimulée par l'histamine, par exemple, qui agit sur des récepteurs de type H₂ situés au pôle basal des cellules pariétales. Les cellules principales produisent des enzymes, principalement les pepsinogènes, transformés dans la lumière digestive en pepsine active. La partie profonde des glandes fundiques contient des cellules endocrines, le plus souvent de type entérochromaffine-like (ECL), produisant notamment de l'histamine (tableau 3), et contribuant à la régulation de la sécrétion acide.

La muqueuse antrale est caractérisée par la présence de cryptes longues (au moins le 1/3 de la hauteur totale de la muqueuse), souvent ramifiées, prolongées par des glandes tubulaires. L'épithélium de la surface, des cryptes et des glandes comporte une majorité de cellules mucosécrétantes à pôle fermé, identiques à celles de la muqueuse fundique. Il existe en outre des cellules endocrines localisées dans la partie basse des cryptes et la partie haute des glandes, et appartenant à plusieurs lignées fonctionnelles (tableau 3). Les plus caractéristiques sont les cellules G, sécrétant la gastrine, qui stimule la libération d'histamine par les cellules ECL de la muqueuse fundique et contribue donc à la régulation de la sécrétion acide gastrique.

La muqueuse dite cardiale est localisée à l'extrémité supérieure de l'estomac. Son étendue varie de 5 à 40 mm de hauteur. Elle ressemble de très près à la muqueuse antrale, mais ne comporte que peu ou pas de cellules endocrines. Il a été suggéré que la muqueuse cardiale n'est qu'une muqueuse métaplasique traduisant une inflammation chronique de la jonction œso-gastrique [11]. Cependant, la mise en évidence constante d'une muqueuse de type cardiale chez le fœtus avant la naissance n'est pas en faveur de cette hypothèse.

3.3. Intestin grêle (figure 1)

Les trois segments de l'intestin grêle, duodénum, jéjunum et iléon, sont revêtus d'une muqueuse présentant beaucoup de points communs, traduisant sa spécialisation dans une double fonction de barrière et de transport.

3.3.1. Organisation générale

La principale caractéristique de la muqueuse intestinale est la formation de villosités qui augmentent la surface d'échange de l'épithélium de surface (figures 1a et 1b) ; dans l'espace inter-villositaire, celui-ci s'invagine pour former de courtes cryptes, les cryptes de Lieberkühn (figure 1c). Au niveau du duodénum, la hauteur des villosités représente environ les 2/3 de la hauteur totale de la muqueuse. Les villosités sont comparativement plus longues dans le jéjunum et un peu plus courtes dans l'iléon. Le chorion est riche en cellules immunitaires (lymphocytes et plasmocytes sécrétant des IgA) qui forment un tissu lymphoïde organisé ; celui-ci est particulièrement développé au niveau de l'iléon, où il constitue les plaques de Peyer ; en regard des plaques de Peyer, des cellules épithéliales spécialisées, les cellules M, facilitent le transfert des antigènes intestinaux vers le système lymphoïde [2]. Il existe également une population résidente de lymphocytes intra-épithéliaux ; leur densité est d'environ 1 lymphocyte pour 5 à 10 cellules épithéliales.

3.3.2. L'épithélium intestinal : populations cellulaires

L'épithélium de l'intestin grêle comporte quatre principales populations de cellules épithéliales. Deux sont majoritaires : les entérocytes, spécialisés dans l'absorption, et les cellules mucosécrétantes de type caliciforme (figure 1b). Deux sont minoritaires : les cellules de Paneth (figure 1c) et les cellules endocrines. Certains types cellulaires rares, essentiellement décrits sur des critères ultrastructuraux, sont morphologiquement proches des entérocytes ; parmi ceux-ci, les *brush* ou *tuft cells* des auteurs anglo-saxons pourraient avoir un rôle de chémorécepteurs [12]. Enfin, les cellules M, déjà évoquées, ont une distribution restreinte aux formations lympho-épithéliales.

Les entérocytes sont des cellules très spécialisées. Elles sont de forme cylindrique ; leur pôle apical est caractérisé par la présence de nombreuses microvillosités de taille égale, formant une structure régulière, la bordure en brosse ; chaque microvillosité est formée par une évagination en doigt de gant de la membrane plasmique apicale, soutenue par un cytosquelette très particulier, riche en protéines spécifiques comme la villine ; la membrane des microvillosités est riche en enzymes contribuant à la transformation des nutriments présents dans la lumière intestinale et en transporteurs membranaires permettant la prise en charge des petites molécules produites par la dégradation

des nutriments ; les nutriments absorbés par les entérocytes sont ensuite libérés au niveau de leur pôle basolatéral où ils sont pris en charge par les vaisseaux lymphatiques du chorion, ou chylifères.

Les cellules caliciformes de l'intestin grêle sécrètent des mucines acides, le plus souvent sialylées (tableau 1). Leur proportion relative augmente progressivement le long de l'intestin grêle.

Les cellules de Paneth, localisées à la partie profonde des cryptes, sont des cellules pyramidales, à cytoplasme abondant, très éosinophile, spécialisées dans la sécrétion de substances à action anti-bactérienne, comme le lysozyme et les défensines [13].

Plusieurs lignées différentes de cellules endocrines, sécrétant de nombreux peptides régulateurs, sont présentes le long de l'intestin grêle (tableau 3). Elles sont habituellement localisées à la partie profonde des cryptes.

3.3.3. La barrière intestinale

L'épithélium intestinal constitue une barrière physique, chimique et immunitaire contre les agressions provenant de la lumière digestive [14]. Il constitue également un micro-environnement favorable au développement d'une importante flore bactérienne commensale.

Les capacités de barrière de l'épithélium intestinal sont notamment expliquées par l'importance et la diversité des systèmes de jonctions intercellulaires. En plus des jonctions présentes sur toutes les cellules épithéliales, comme les desmosomes et les jonctions de communication, l'épithélium digestif comporte également un type spécifique de jonctions spécialisées, les jonctions en ceinture, qui forment un cadre continu autour du pôle apical des cellules de surface. Les jonctions en ceinture sont imperméables aux grosses molécules et empêchent le passage des bactéries (certaines bactéries pathogènes, comme les shigelles, les utilisent cependant pour envahir la paroi intestinale).

Les cellules épithéliales intestinales sont tapissées par une couche de mucus de 500 µm d'épaisseur, qui forme une véritable barrière chimique. Le mucus protège les cellules épithéliales contre l'action des enzymes digestives présentes dans la lumière intestinale. Il contient des concentrations importantes d'IgA et de peptides anti-bactériens, comme le lysozyme et les défensines sécrétées par les cellules de Paneth, qui contribuent à maintenir l'équilibre de la flore commensale.

Enfin, l'épithélium contribue aux fonctions immunitaires jouées par la muqueuse intestinale. Les cellules épithéliales participent directement à l'immunité innée, à travers l'expression de récepteurs de surface spécialisés dans la reconnaissance des bactéries, comme les récepteurs Toll-like [15]. Elles contribuent également, de manière indirecte, au développement de l'immunité acquise : l'épithélium intestinal contient une population résidente de lymphocytes intra-épithéliaux, assure la transcytose des IgA sécrétées par les plasmocytes du chorion et permet le transfert des antigènes d'origine luminale vers les follicules lymphoïdes situés dans le chorion.

3.3.4. Transports trans-épithéliaux

L'épithélium intestinal assure de multiples fonctions de transport entre la lumière intestinale et le milieu intérieur. La plupart des transports se font par la voie cellulaire, c'est-à-dire à travers les cellules épithéliales elles-mêmes. La sécrétion des petites molécules (eau, électrolytes) vers la lumière intestinale implique des transporteurs membranaires spécialisés. La sécrétion des plus grosses molécules se fait habituellement par exocytose, parfois par transcytose (notamment pour les IgA). L'absorption fait intervenir des transporteurs membranaires spécialisés, notamment pour les petites molécules (aminoacides, glucides) ou des mécanismes d'endocytose médiée par des récepteurs spécifiques. Certains transports utilisent la voie paracellulaire : ne sont concernées que des molécules de petite taille, capables de diffuser à travers les jonctions en ceinture et dans les espaces intercellulaires.