

# Chapitre 2 : La cellule bactérienne

---

## 1. Techniques d'étude

La mise au point du premier **microscope** par Antony Van Leeuwenhoek au cours du XVII<sup>ème</sup> siècle marque le point de départ de la microbiologie. L'appareil utilisé, constamment amélioré depuis, permet avec des grossissements pouvant aller jusqu'à 2500 (1000 étant l'utilisation courante) d'observer des structures dont la taille est de l'ordre de 1µm. Divers procédés peuvent être utilisés :

- Observation entre lame et lamelle, dite à **l'état frais** de microorganismes en milieu liquide. Sa variante, la coloration à l'encre de Chine, assure la mise en évidence de la capsule. Le lutage de la préparation empêche sa dessiccation trop rapide.
- Observation de frottis séchés, fixés et colorés (**coloration de Gram** et de Ziehl Nielsen). Les **frottis** sont examinés à l'immersion en plaçant une goutte d'huile spéciale entre la lentille de l'objectif et la préparation, afin d'obtenir une image plus nette. Tout cela concerne la **microscopie photonique** où on utilise le rayonnement lumineux. Le pouvoir de résolution reste cependant limité et, pour révéler des éléments d'une taille de 5 à 10 nm, on fait appel à la **microscopie électronique** en utilisant la propriété des différentes structures de retenir ou de laisser passer un faisceau d'électrons. Cette technique exige une préparation préalable du matériel cellulaire.

La **microscopie électronique à balayage** permet d'obtenir des images en relief de la cellule bactérienne.

## 2. Morphologie cellulaire

Lorsqu'on observe des bactéries au microscope optique à partir de prélèvements pathologiques ou d'un milieu de culture, on reconnaît rapidement la forme des cellules, leurs dimensions, enfin les arrangements ou les groupements qu'elles constituent entre elles. Toutes ces informations définissent la morphologie bactérienne et constituent un des critères de reconnaissance et d'identification.

Du point de vue **taille**, les bactéries se situent entre les virus et les algues unicellulaires ou les protozoaires...

Les formes des bactéries sont extrêmement diverses. Nous en retiendrons trois principales :...

- La **forme sphérique** ou coccoïde. Elle caractérise les cocci. Leur mode de division donne naissance à des groupements typiques, utiles à observer du point de vue diagnostique
- **La forme cylindrique ou en bâtonnet**. On en distingue deux principales :

Le bâtonnet droit ou bacille et le bâtonnet incurvé ou vibrion.

**La première (bacille)** caractérise de nombreuses bactéries : les entérobactéries aux extrémités arrondies, les Bacillus beaucoup plus gros et nettement rectangulaires, les bacilles fusiformes aux extrémités effilées, en fuseau, les corynébactéries renflées à l'un de leurs pôles (en massue).

Parfois ces bacilles peuvent être de très petite taille et se confondre avec des cocci, on leur donne le nom de coccobacilles (ex . Brucella)

**La deuxième forme cylindrique est celle du vibrion**, bacille incurvé, en virgule. Les vibrions ne constituent qu'un seul genre réunissant de nombreuses espèces aquatiques et quelques espèces pathogènes pour l'homme (*Vibrio cholerae*)

- **La forme spiralée ou hélicoïdale.** On la rencontre chez un petit groupe de microorganismes possédant une structure typique, un corps hélicoïdal et extrêmement allongé. On les distingue entre eux par leur longueur, le nombre et l'amplitude de leurs ondulations.

Exemples : les leptospires de 5 à 10  $\mu\text{m}$  de long (extrémités en crochet)

les tréponèmes peuvent atteindre 15 $\mu\text{m}$

les spirochaeta (30 à 500 $\mu\text{m}$ )

### 3. La cellule bactérienne

Les bactéries sont les plus petits organismes connus doués de métabolisme et capables de croître et de se diviser aux dépens de substances nutritives. Leur diamètre est d'environ 1 $\mu\text{m}$ . C'est la microscopie électronique avec ses différents modes d'exploitation qui a mis en lumière l'architecture de la bactérie (voir schéma de la cellule bactérienne).

La cellule apparaît entourée d'une enveloppe rigide, **la paroi**, qui lui donne sa forme, sa résistance et qui entoure une seconde enveloppe beaucoup plus mince et délicate, la **membrane cytoplasmique**. Le **cytoplasme** sous-jacent, en général très homogène, contient essentiellement des granulations d'acide ribonucléique, **les ribosomes**, parfois aussi des **substances de réserve** qui rendent sa structure plus grossière. Il ne renferme aucun des organites décrits dans la cellule eucaryote (réticulum endoplasmique, mitochondries, etc...). Dans le cytoplasme, **l'appareil nucléaire** n'est pas entouré d'une membrane.

La paroi, la membrane, le cytoplasme et l'appareil nucléaire représentent les structures essentielles de la cellule. Elles sont toujours présentes. D'autres peuvent éventuellement s'y adjoindre

- **la capsule** (enveloppe externe)
- **les flagelles** , de nature protéique qui confèrent à la bactérie sa mobilité
- **les pili ou fimbriae** , plus fins que les flagelles, rigides et cassants ; certains ,appelés pili sexuels, joueraient un rôle au cours de la conjugaison bactérienne.
- **les spores**, qui sont des formes de résistance n'existant que chez certaines espèces bactériennes

### 3.1. La paroi

Enveloppe caractéristique de la cellule procaryote, la paroi est un véritable exosquelette qui confère à la cellule sa forme et sa rigidité (rôle de protection). La paroi est formée d'un polymère, le peptidoglycane (appelé aussi mucopeptide ou muréine). La paroi permet la différenciation de deux grands types de bactéries. En effet, la distinction entre bactéries à gram positif et à Gram négatif repose sur une différence de composition pariétale. En microscopie électronique, on observe une nette différence de structure entre les parois des bactéries à Gram+ et à Gram- . La paroi des G+ est en général plus épaisse (15 à 80nm) et d'aspect plus homogène, alors que celles des G- est plus fine (6 à 15 nm) et plus hétérogène (+complexe). L'élément structural de base pour toutes les bactéries est le peptidoglycane

N.B. La paroi ne constitue pas une barrière sélective comme la membrane, elle est perméable chez les bactéries à Gram-.

#### 3.1.1 Le peptidoglycane

Il s'agit d'un glycosaminopeptide comportant une molécule de N-acétylglucosamine et une molécule d'acide N-acétylmuramique reliées entre elles par une liaison glycosidique ( $\beta$ -1-4). L'acide acétylmuramique est en outre associé à une courte chaîne peptidique de quatre acides aminés appelés tétrapeptides( 2 alanines, 1 ac. glutamique, 1 lysine). Cette structure de polymère en réseau , qui donne à la cellule sa rigidité est caractérisée par :

- Les liaisons glycosidiques  $\beta$ -1-4 entre l'acide N-acétylmuramique et la N-acétylglucosamine.
- L'ordre invariable des acides aminés qui se succèdent dans le chaînon peptidique.
- L'existence des formes D et L
- La liaison  $\beta$ -glycosidique qui unirait l'acide téchoïque (G+) au résidu du N-acétylglucosamine
- Le pontage entre la D-alanine d'un tétrapeptide et la L-lysine d'un autre tétrapeptide voisin , grâce à un pentapeptide de glycine (*S. aureus*).

Ainsi, se forme le peptidoglycane , polymère d'un poids moléculaire élevé, structure de base de toutes les parois et qui représente jusque 90% du matériel de cette paroi.

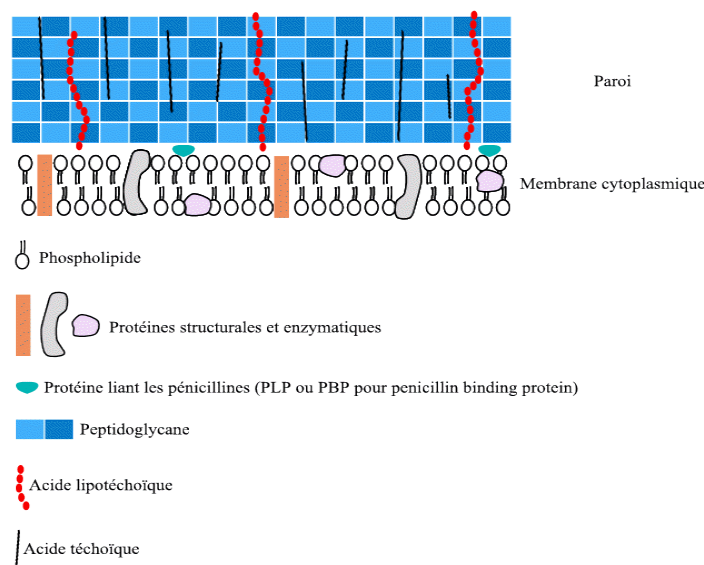
#### 3.1.2. La coloration de Gram (mise au point par le Danois Gram en 1884).

La paroi bactérienne peut être plus ou moins perméable au passage de certains solvants. Cette propriété est mise à profit au cours de la coloration de Gram. Elle consiste à traiter un frottis ou un étalement bactérien séché et fixé à la chaleur par une solution de violet de Gentiane (ou violet de cristal), puis une solution iodo-iodurée

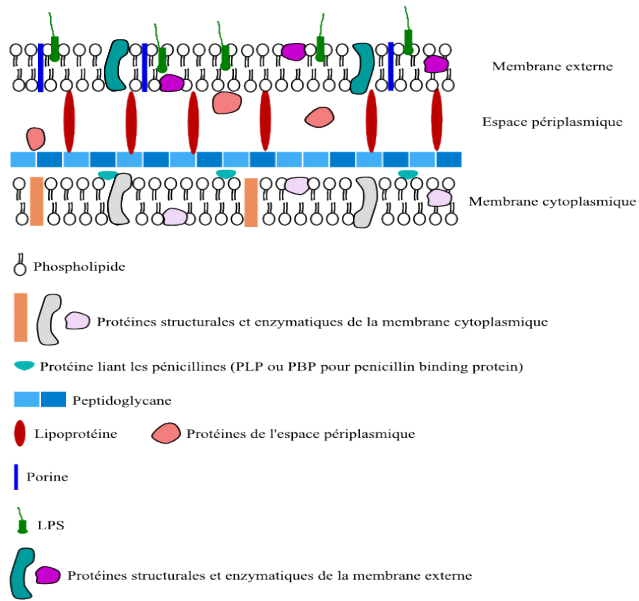
(lugol). En soumettant la préparation à l'action de l'éthanol (alcool), les cellules bactériennes réagissent de deux façons et forment deux groupes : les une dites à Gram négatif décolorent rapidement sous l'action du solvant. Les autres, au contraire, conservent leur coloration violette et sont dites à Gram positif. Pour accentuer le contraste, la préparation est finalement traitée par de la fuchsine ou de la safranine. Les bactéries à G- se colorent en rose alors que les bactéries à G+ restent colorées en violet. Les résultats correspondent à des différences chimiques fondamentales entre la paroi des bactéries à Gram+ et celles des bactéries à Gram -.

La paroi des bactéries à G+ constitue un rempart, une barrière interdisant le passage de l'alcool, celle des bactéries à Gram - l'autorise et le cytoplasme coloré en violet se décolore. La coloration de Gram traduit donc bien une différence de structure pariétale chez les bactéries en même temps qu'une différence fonctionnelle.

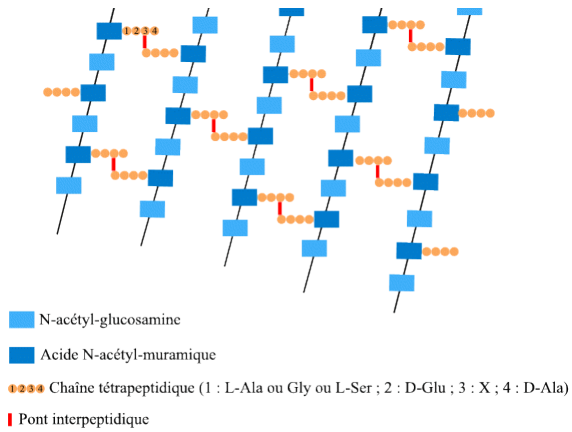
### Schéma de la paroi d'une bactérie à Gram positif



## Schéma de la paroi d'une bactérie à Gram négatif

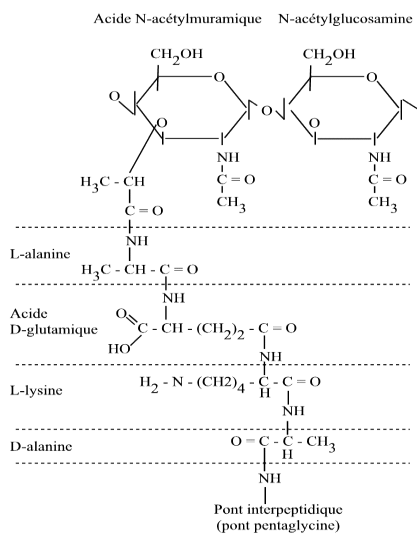


## Structure schématique du peptidoglycane

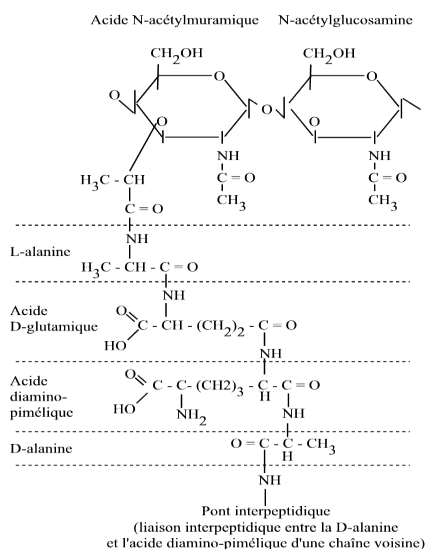


## Structure du peptidoglycane

Structure du peptidoglycane de *Staphylococcus aureus*



Structure du peptidoglycane de *Escherichia coli*



	Bactéries à Gram positif	Bactéries à Gram négatif
Aspect en microscopie électronique	Une couche épaisse et amorphe.	Deux couches séparées par un espace clair.
Présence d'une membrane externe	<b>Non</b>	<b>Oui</b>
Présence d'un espace périplasmique	<b>Non</b>	<b>Oui</b>
Peptidoglycane	<b>Épais</b> (10 à 80 nm), représente 40 p. cent du poids sec, détermine la morphologie bactérienne.	<b>Mince</b> (2 à 6 nm), représente moins de 10 p. cent du poids sec, détermine la morphologie bactérienne.
Acides téichoïques	<b>Présents</b>	<b>Absents</b>
Présence de protéines	Possible : liaisons covalentes avec le peptidoglycane, rôle éventuel dans le pouvoir pathogène, rôle éventuel dans l'antigénicité spécifique.	Fréquente
Présence de polysaccharides	Possible : antigènes spécifiques de groupe pour certaines espèces	Possible
Lipopolysaccharides	<b>Absents</b>	<b>Présents</b>

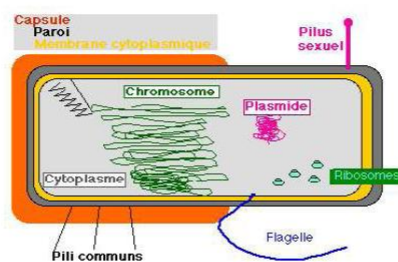
### 3.2. La membrane cytoplasmique

La membrane cytoplasmique limite le cytoplasme de la bactérie. Elle a une épaisseur de 8 nm environ et comporte deux feuillets denses limitant un feuillet interne transparent (structure en double feuillet). Elle contient principalement des phospholipides (30 à 40%) et des protéines (60 à 70%).

Les lipides sont de loin les plus abondantes (phospholipides) et sont à la base de la structure de la membrane. Son rôle essentiel est celui d'une barrière hydrophobe et osmotique. L'eau et les petites molécules hydrophiles diffusent librement, tandis que les plus grosses molécules hydrophiles la franchissent par l'intermédiaire de transporteurs protéiques (perméases).

Outre son rôle de barrière, la membrane exerce de nombreuses fonctions grâce à de nombreuses enzymes qui lui sont associées : enzymes des chaînes respiratoires, perméases, ATPases, phosphotransférases, enzymes impliquées dans la synthèse de la paroi et des pili.

### La bactérie: anatomie fonctionnelle



- Structures constantes**
- Paroi
  - Membrane cytoplasmique
  - Appareil nucléaire
  - Cytoplasme

- Structures inconstantes**
- Capsule
  - Couche S
  - Flagelles
  - Fimbriae, Pili
  - Spore
  - Eléments génétiques mobiles

### 3.3. Le cytoplasme

Le cytoplasme est un hydrogel colloïdal (pH situé entre 7 et 7,2) comprenant :

- Une phase dispersante composée de protéines et de sels minéraux
  - Et une phase dispersée formée de ribosomes et de diverses inclusions
- **Les ribosomes** sont de petites granulations sphériques de 20 à 30 nm de diamètre, contenant environ 66% d'ADN ribosomal (ARNr) et 33% de protéines. Les ribosomes bactériens (constante de sédimentation 70S) se dissocient en deux sous-unités :



**la petite sous unité** de CS 30S (constituée par de l'ARN 16S et par 21 protéines)

**la grande sous unité**, de constante de sédimentation 50S (constituée par de l'ARNr 23S, de l'ARNr 5S et 21 protéines)

Les ribosomes sont le lieu de traduction du message génétique en protéines.

- **Les inclusions** renferment des matières organiques ou inorganiques constituant des substances de réserve

**Les substances de réserve** de nature polysaccharidique (amidon ou glycogène) se forment dans les milieux riches en sucre et pauvres en protéines. On trouve de telles inclusion dans les genres *Acetobacter*, *Neisseria*, *Bacillus*, *Micrococcus*, chez quelques clostridies et chez de nombreuses entérobactéries.

**Des lipides neutres et des esters d'acides gras** à longues chaînes sont stockés dans des vacuoles chez les mycobactéries.

**Le poly-bêta-hydroxybutyrate** est formé chez des bactéries aéro-anaérobies (*Vibrio* sp.) en l'absence d'oxygène lorsque le métabolisme est fermentatif. En aérobiose, les bactéries utilisent les réserves comme source de carbone et d'énergie au cours d'un métabolisme qui devient oxydatif. Ces réserves sont également présents chez les *Pseudomonas* sp. et les microcoques.

**Les granulations métachromiques** (colorés en rouge pourpre par le bleu de toluidine) sont également appelées volutines. Elles sont constituées de phosphates inorganiques et leur mise en évidence chez certaines bactéries pathogènes comme *Corynebacterium diphtheriae* était considérée comme un critère important d'identification.

**Le soufre**, accumulé sous forme de globules, représente une source d'énergie chez les bactéries qui oxydent les composés résidus du soufre.

Remarques : certaines espèces microbiennes contiennent dans leur cytoplasme des organites spécialisés

- chromatophores qui ont un rôle dans la biosynthèse chez les algues
- et les vacuoles à gaz permettant à certains groupes d'habitat aquatique de flotter à la surface de l'eau.

### 3.4. Le matériel génétique : l'appareil nucléaire

Le matériel génétique d'une bactérie comprend :

- un chromosome ou nucléoïde ou appareil nucléaire
- des éléments extra-chromosomiques ou plasmides
- et des séquences génétiques présents sur le chromosome ou sur les plasmides et jouissant d'une certaine autonomie (transposons, intégrons...)

#### 3.4.1. Appareil nucléaire (ou nucléoïde)

Chez les bactéries, l'absence de membrane nucléaire conduit à parler d'appareil nucléaire ou de nucléoïde ou de chromosome plutôt que de noyau. Sauf exception (2 chromosomes de taille différente chez *Brucella*), le chromosome est constitué d'un unique filament continu et circulaire formé d'une double chaîne d'ADN (à laquelle semblent associées des protéines basiques comme la spermine qui correspondent aux histones chez les eucaryotes). Son poids moléculaire est de l'ordre de  $3 \cdot 10^9$  daltons et le nombre de paires de bases de  $5 \cdot 10^6$  environ échelonnées le long de la double hélice. La molécule d'ADN de *E. coli* est de grande taille. Elle atteint  $1360 \mu\text{m}$  (soit 1,3mm) lorsqu'elle est déroulée. La taille du chromosome diffère selon les genres et les espèces et les souches .

Le chromosome d' <i>E. coli</i> comprend	environ 4700 kpb
« de <i>Clostridium perfringens</i>	3500 kpb
« <i>Mycoplasma pneumoniae</i>	600 kpb

Le chromosome est porteur de toute l'information génétique nécessaire à la vie et à la reproduction de la cellule bactérienne.

#### 3.4.2. Plasmides

La cellule bactérienne peut contenir des éléments génétiques extrachromosomiques capables d'autoreproduction que Lederberg en 1952 proposa d'appeler les plasmides. Les plasmides sont des molécules d'ADN bicaténaires , généralement circulaires (des plasmides linéaires sont présents chez les *Borrelia* spp. et les streptomycètes sp.), extrachromosomiques, d'une taille variant de 1 à 400 kb, douées de répllication autonome (réplicon) et transmissibles de façon stable à la descendance. Les plasmides sont très largement répandus dans le monde bactérien puisqu'ils ont pu être identifiés dans pratiquement toutes les espèces où ils ont été recherchés. Ils peuvent être perdus, soit spontanément au cours des repiquages ou de la conservation des souches, soit sous l'influence de facteurs physiques (rayons UV) ou de facteurs chimiques (agents curants comme les colorants d'acridine ou les quinolones à des concentrations non bactéricides). Les plasmides portent souvent des gènes qui ne sont pas indispensables à la vie normale de la cellule mais notons que de nombreuses activités

biologiques sont sous la dépendance de plasmides. Les plus importantes sont les propriétés de résistance aux antibiotiques, l'acquisition de facteurs de pathogénicité et l'acquisition de nouvelles propriétés métaboliques.

### **3.4.3. Transposons**

Les transposons ou éléments génétiques transposables sont des séquences d'ADN linéaires (non circulaires), n'apparaissant jamais à l'état libre, capable de promouvoir leur translocation d'une molécule d'ADN à une autre ou leur translocation à un autre site de la même molécule d'ADN.

Ce sont des éléments génétiques mobiles qui n'ont pas d'existence autonome stable et qui doivent s'intégrer dans un réplicon et être dupliqués avec lui.

La transposition conduit à l'insertion d'un élément génétique transposable dans l'ADN cible ; il y a addition et non échange de matériel génétique.

### **3.4.4. Intégrons**

Un intégron est un élément génétique immobile ; incapable d'autoréplication et obligatoirement porté par un réplicon (chromosome, plasmide, transposon).

Un intégron est capable de deux fonctions : il capture et intègre des gènes qualifiés de « gènes cassette » et il assure l'expression de ces gènes (transcription et traduction).

Les intégrons constituent donc un système de capture et d'expression des gènes jouant un rôle important dans l'acquisition et la dissémination des gènes de résistance aux antibiotiques.

## **3.5. Capsule**

De nombreuses bactéries élaborent des substances organiques visqueuses qui entourent leur paroi d'une couche plus ou moins compacte appelée capsule. Pour sa mise en évidence, on procède habituellement à la coloration à l'encre de Chine. Sa présence et surtout son importance donnent aux colonies obtenues en milieu solide un aspect muqueux caractéristique, colonies de type « M » (ex. *Klebsiella pneumoniae*). La capsule est habituellement constituée de polyosides (polysaccharides), plus rarement polypeptidiques.

La capsule ne joue pas un rôle vital pour la bactérie et en l'absence de sa synthèse, la bactérie est capable de se multiplier. En revanche, la capsule joue un rôle important dans le pouvoir pathogène car elle s'oppose à la phagocytose.

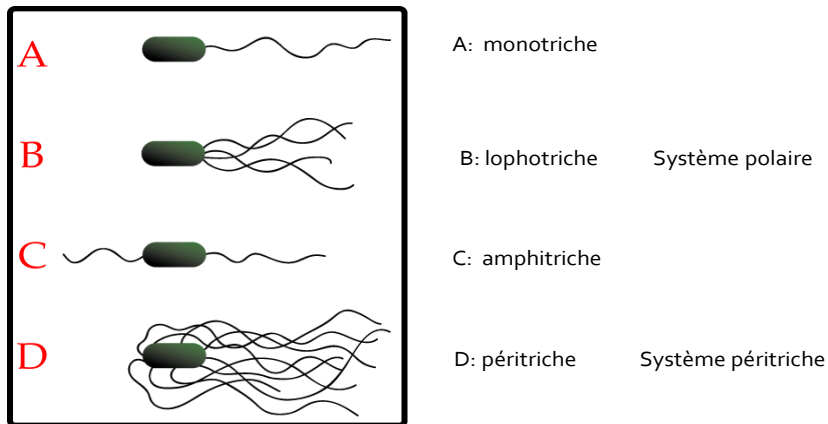
Les substances capsulaires peuvent être donc le support de propriétés physiopathologiques et immunologiques. Elles ont été surtout étudiées à propos des pneumocoques. Les pneumocoques capsulés sont pathogènes ; injectés à la souris, ils déclenchent en 24 heures une septicémie mortelle. Les mêmes cellules , acapsulées, perdent leur agressivité. Les substances capsulaires sont donc de véritables facteurs de virulence. Supports du pouvoir infectieux , elles empêchent les défenses de l'organisme hôte de se manifester en protégeant les bactéries de la phagocytose.. Les substances capsulaires sont aussi le support de l'antigénicité. Injectées à un animal, elles l'obligent à élaborer des anticorps protecteurs mais aussi agglutinants (précipitants).

### 3.6. Cils et flagelles

Ce sont des filaments de plusieurs  $\mu\text{m}$  constitués d'une seule protéine, la flagelline, permettant le mouvement des bactéries (1 à 30 flagelles par bactérie, à localisation polaire ou péritriche.

- **Dans le système polaire**, le ou les cils sont insérés à une ou aux deux extrémités de la cellule. La cellule est :
  - **Monotriche** si l'on ne rencontre qu'un seul flagelle à l'une de ses extrémités
  - **Amphitriche** lorsqu'un flagelle émerge à chacun des pôles
  - **Lophotriche** lorsqu'une touffe de cils apparaît à l'une ou aux deux extrémités
- **Dans le système péritriche**, la bactérie porte de très nombreux cils insérés sur tout le pourtour de la cellule. L'intérêt de ces notions est évident en taxonomie.

Pour la mise en évidence de ces cils ou flagelles, on doit utiliser des techniques de coloration en particulier la méthode classique de Leifson (fuchsine basique). Cependant, la meilleure méthode d'étude est l'observation au microscope électronique qui , seule, permet de détailler leur forme, leur mode d'insertion et leurs dimensions.



Les bactéries flagellées se déplacent dans les milieux liquides ou à la surface des géloses molles qu'elles recouvrent parfois en formant un véritable film. Cet envahissement est classique chez les *Proteus* et les *Pseudomonas*. Pour mieux mettre en évidence ce mouvement, on ensemence un milieu faiblement gélosé (semi-liquide, semi solide) en piqûre centrale :

les bactéries immobiles se développent le long de la piqûre et les cellules mobiles envahissent toute la masse.

Les bactéries mobiles sont douées de chimiotactisme (ou chimiotaxie). Certaines substances (sucres, acides aminés) les attirent. D'autres (phénols, acides gras) les repoussent. Il existe donc une chimiotaxie positive et négative.

### 3.7. Pili ou fimbriae

L'existence d'appendices filiformes différents des flagelles a été révélée par le microscope électronique. Ils sont fréquents chez les bacilles à Gram négatif, rares chez les formes à Gram positif. On peut parler de :

- **Pili** pour désigner les appendices qui jouent un rôle dans la conjugaison (pili sexuels ou pili F) et de
- **Fimbriae** (pili communs de type I à IV) pour désigner les appendices impliqués dans les phénomènes d'adhésion.

Les pili de type I, inhibés par le mannose sont des adhésines qui permettent aux bactéries d'adhérer, de s'agréger et qui sont des récepteurs de phages.

### 3.8. Les spores bactériennes

**L'endospore ou spore** est un organite facultatif qui se forme au sein du cytoplasme de certaines bactéries et qui diffère de la cellule végétative par sa forme, sa structure, son équipement enzymatique et par sa résistance aux agents physiques et chimiques, ce qui lui permet de survivre dans des conditions très défavorables.

**La sporulation** est un phénomène de différenciation qui conduit de la forme végétative à la spore.

La transformation inverse est appelée la **germination**.

Les endospores (à part quelques exceptions) ne sont présents que chez des bactéries à Gram positif.

Les principales espèces capables de sporuler appartiennent aux genres *Acetonea*, *Bacillus*, *Clostridium*, *Sporosarcina*...

La **thermorésistance** est l'une des propriétés les plus étudiées chez la spore. D'une façon générale, les spores survivent après un chauffage de 70°C à 80°C durant 10mn. Certaines résistent plus de 8 heures à 100°C et 5mn à 120°C. Cette thermorésistance des spores pose des problèmes difficiles au cours des opérations de stérilisation aussi bien dans les hôpitaux, les salles de chirurgie que dans les industries alimentaires où l'on recherche les moyens les plus adaptés à la stabilisation des conserves.

La thermorésistance de la spore est en rapport avec la présence d'un constituant chimique (absent chez les formes végétatives), l'acide dipicolinique (acide pyridine-2,6-dicarboxylique)

La spore n'est pas uniquement thermorésistante. Sa résistance est aussi significative vis-à-vis d'autres agents physiques comme les rayons UV, les rayons X et surtout les ultrasons.

Au microscope en contraste de phase, la spore apparaît comme un espace clair très réfringent et limité par un contour net et régulier. Elles sont rondes ou ovales, d'un diamètre variant de 0,2 à 2µm.

Si le diamètre est supérieur à celui de la cellule végétative, la spore est qualifiée de déformante, dans le cas contraire, elle est non déformante. Sa situation à l'intérieur de la cellule permet de reconnaître des spores centrales, subterminales ou terminales.

Sauf exception, (par ex. *Clostridium disporicum*), on ne trouve qu'une seule spore par bactérie.

### **Les principaux stades de la sporulation (voir figure)**

La sporulation est provoquée par l'épuisement du milieu en substrat nutritif et elle peut nécessiter des conditions particulières ; absence d'oxygène pour les clostridies et présence d'oxygène pour *Bacillus anthracis*). Le processus de sporulation débute à la fin de la phase de croissance exponentielle et il se déroule en 6 étapes :

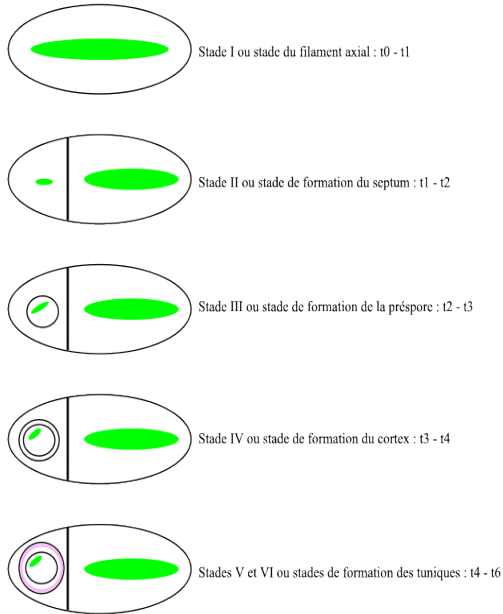
**Le stade I** ou stade du filament axial se caractérise par la présence d'un matériel nucléaire qui s'étend sur toute la longueur de la cellule et qui correspond à 2 génomes.

**Au stade II**, les deux génomes se séparent et en même temps la membrane cytoplasmique s'invagine près d'un pôle de la cellule pour former un septum de sporulation qui partage la cellule en deux parties inégales.

Ce septum de sporulation va envelopper le cytoplasme de la plus petite partie pour former une préspore caractéristique **du stade III**.

Entre les deux membranes limitant la préspore se forme la paroi sporale puis apparaît rapidement le cortex dont la présence est caractéristique **du stade IV**.

**Aux stades V et VI**, les tuniques sont élaborées et, après maturation, la cellule mère se lyse et libère la spore mature.



. **Le stade I** ou stade du filament axial se caractérise par la présence d'un matériel nucléaire qui s'étend sur toute la longueur de la cellule et qui correspond à 2 génomes.

. **Au stade II**, les deux génomes se séparent et en même temps la membrane cytoplasmique s'invagine près d'un pôle de la cellule pour former un septum de sporulation qui partage la cellule en deux parties inégales.

. Ce septum de sporulation va envelopper le cytoplasme de la plus petite partie pour former une préspore caractéristique **du stade III**.

. Entre les deux membranes limitant la préspore se forme la paroi sporale puis apparaît rapidement le cortex dont la présence est caractéristique **du stade IV**.

. **Aux stades V et VI**, les tuniques sont élaborées et, après maturation, la cellule mère se lyse et libère la spore mature.