



**HAL**  
open science

# Le *Penicillium roqueforti*, morphologie, physiologie, intérêt en industrie fromagère, mycotoxines. (Révision bibliographique)

Claude Moreau

► **To cite this version:**

Claude Moreau. Le *Penicillium roqueforti*, morphologie, physiologie, intérêt en industrie fromagère, mycotoxines. (Révision bibliographique). *Le Lait*, 1980, 60 (595\_596), pp.254-271. hal-00928855

**HAL Id: hal-00928855**

**<https://hal.science/hal-00928855>**

Submitted on 11 May 2020

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

**Le *Penicillium roqueforti*,  
morphologie, physiologie, intérêt en industrie fromagère,  
mycotoxines**

(Révision bibliographique)

par

Claude MOREAU\*

Dès le Moyen Age, la « moisissure verte » était utilisée dans le Rouergue pour la préparation du célèbre fromage de Roquefort. Mais si ce champignon est surtout connu grâce aux travaux menés dans l'industrie des fromages dits persillés, son étude a trouvé récemment un regain d'actualité d'une part en raison des substrats variés sur lesquels il se développe, d'autre part pour les métabolites qu'il est susceptible d'élaborer.

### HISTORIQUE

Johan-Olsen, plus connue sous le nom de Mme Sopp, semble être la première à avoir suspecté l'importance de ce champignon. Elle l'a désigné successivement sous les noms de *Penicillium aromaticum casei* [40], *P. aromaticum* I et II [92], *P. atroviride* [92], *P. aromaticum (gamelost)* et *P. roquefort* [92]. L'imprécision de ses descriptions et l'absence de culture type n'ont pas permis de retenir ces dénominations.

C'est la terminologie *Penicillium roqueforti* Thom [99] qui paraît seule valable en nomenclature [20].

---

\* Centre National de la Recherche Scientifique, Laboratoire de Biologie Végétale et de Microbiologie, Université de Bretagne Occidentale - 29283 Brest cedex.

On considère maintenant comme synonymes les champignons décrits sous les noms de : *P. gorgonzola* Weidemann [107], *P. stilton* Biourge [7], *P. suaveolens* Biourge [7], *P. biourgei* Arnaudi [3].

De plus, la variété *weidemannii* Westling [108] n'aurait pas lieu d'être retenue.

## DESCRIPTION

La monographie de Raper et Thom [82] et la récente mise au point de Samson *et al.* [84] fournissent de bonnes descriptions du *P. roqueforti*.

Ce champignon est classé par Raper et Thom [82] dans la section *asymmetrica*, sous-section *velutina*.

Sur milieu de Czapek gélosé, les thalles ont une croissance rapide atteignant 4 à 6 cm de diamètre en 2 semaines à 25° C. Ils sont constitués d'un feutrage dense, non zoné, de conidiophores à aspect typiquement velouté dans les jeunes isolements, plus laineux et mêlés de mycélium aérien stérile après plusieurs repiquages successifs. D'abord de couleur bleu vert proche du pois ou vert feuille, ces thalles s'assombrissent par la suite. Ils présentent une marge aranéuse blanche. Souvent, on constate des exsudats de gouttelettes hyalines. Aucune odeur notable n'est à signaler. Les revers de culture sont verdâtres, présentant fréquemment des zones plus sombres vert foncé.

Les conidiophores (1) (fig. 1 a) ont deux ou trois séries de branches ; ils mesurent  $100-200 \times 4-6 \mu\text{m}$  et sont, surtout vers la base, typiquement ornés de verrues, incrustations ou petits tubercules, dont l'importance varie selon les souches.

Les pinceaux conidifères sont asymétriques, irrégulièrement ramifiés.

Les metulae, de  $10-15 \times 3-4,5 \mu\text{m}$ , à paroi verruqueuse, portent des bouquets de 4 à 7 phialides.

Les phialides, lagéniformes, sont munies d'un bec assez court. Elles mesurent  $8-12 \times 3-3,5 \mu\text{m}$ .

Les conidies forment des chaînes lâches ; elles sont globuleuses à subglobuleuses, à paroi lisse, de  $4-5 \mu\text{m}$ , exceptionnellement  $8 \mu\text{m}$  de diamètre.

Dans quelques cas, on trouve des pinceaux de type monovercillé, portés par des conidiophores assez courts (fig. 1 b) ou, dans les cultures immergées, des conidiophores à ramification diffuse, rappelant un *P.* de la sous-section *divaricata*.

---

(1) Pour la signification des termes techniques utilisés dans la description d'un *Penicillium*, se reporter à notre étude du *Penicillium camemberti*. (*Le Lait*, t. LIX, n° 585-586, p. 219-223, mai-juin 1979).

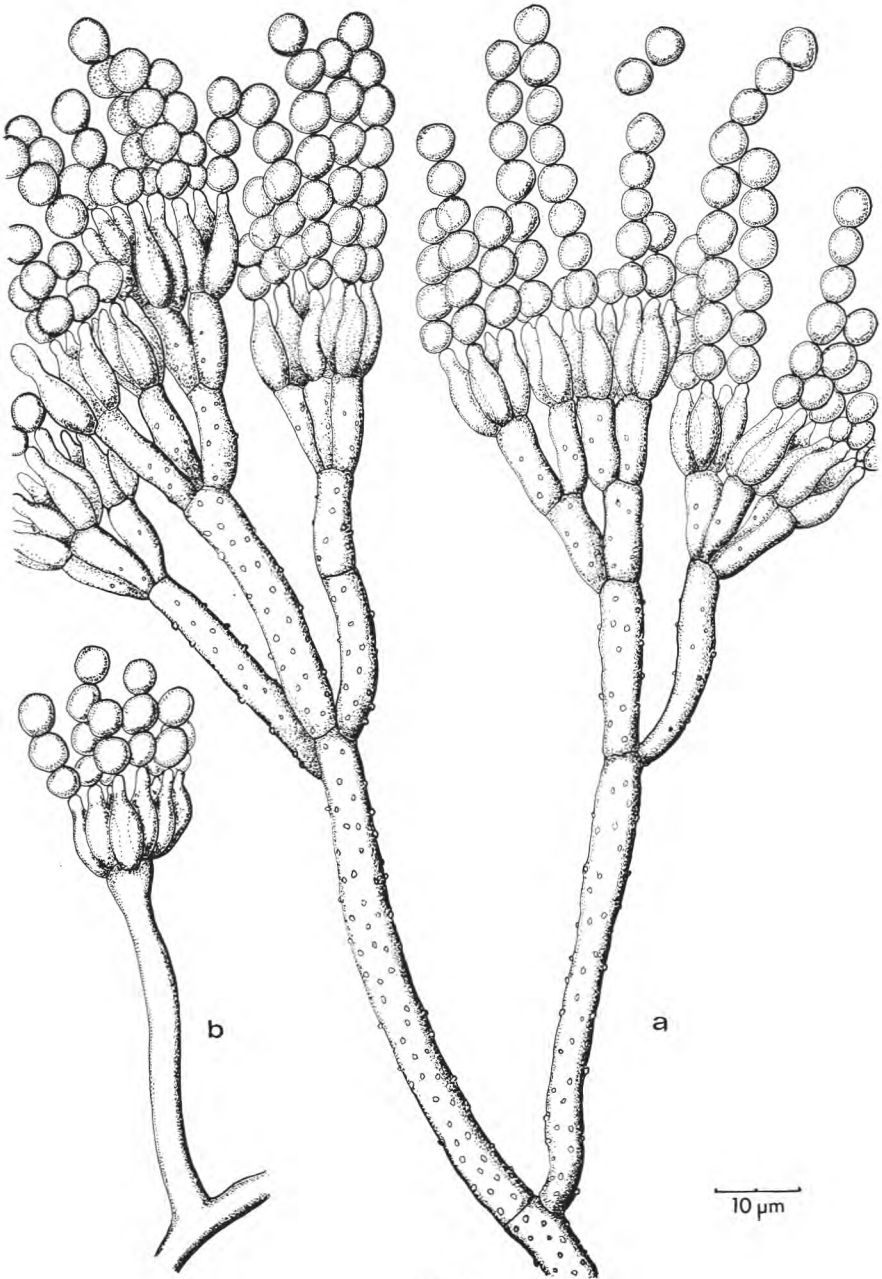


fig. 1

*Penicillium roqueforti* Thom

- a : pinceau conidifère normal, de type biverticillé.  
b : pinceau conidifère de type monoverticillé.

Des sclérotés sont parfois formés dans de vieilles cultures ; ils sont blanchâtres, de 50-100  $\mu\text{m}$  de diamètre, constitués de filaments lâches qui enveloppent une masse pseudoparenchymateuse.

La croissance sur malt gélosé est un peu plus rapide (8 à 10 cm de diam. en 10 jours) et la coloration du revers des cultures est plus foncée.

Au sein de l'espèce-type, on peut reconnaître diverses races, formes, souches... :

— Dattilo Rubo [10] distingue, sous le nom de variété *viride*, des souches de couleur vert-jaunâtre plus claires que dans le type ; ce sont elles qui sont surtout utilisées pour la préparation des fromages de Gorgonzola ;

— une forme brune a été isolée de grains d'orge (souche CBS 501.75 = IMI 54229) ; elle a parfois contaminé des fromages les rendant impropres à la vente ;

— des mutants blancs ont été obtenus par irradiation aux ultraviolets d'une souche normale verte [43, 66].

On a parfois confondu le *P. roqueforti* avec des formes veloutées du *P. verrucosum* var. *cyclopium* ; selon Samson *et al.* [84], il convient de rattacher à cette espèce le *P. casei* Staub [94], que Raper et Thom [82] avaient à tort placé au voisinage du *P. roqueforti*.

## CONDITIONS DE DEVELOPPEMENT

Le *Penicillium roqueforti* est, à maints égards, un champignon fort intéressant par ses conditions particulières de développement qui expliquent son écologie.

### Température

Le *P. roqueforti* peut être classé parmi les mésophiles faibles. En effet, sa croissance est optimale vers 20-25° C. Il pousse encore bien à 5° C mais est incapable de se développer au-dessus de 35° C.

### Humidité

Le *P. roqueforti* affectionne particulièrement les milieux humides, à  $a_w$  élevée.

### Anaérobiose

Certains champignons sont capables de se développer en présence de  $\text{CO}_2$  et en l'absence complète d'oxygène. Ce n'est pas le cas du *P. roqueforti* [17]. Cependant, il tolère fort bien une atmosphère appauvrie en oxygène ; dès 1913, Thom et Curie [100] avaient constaté

qu'il pouvait vivre dans un mélange gazeux renfermant moins de 5 p. 100 d'oxygène.

## pH

Les souches de *P. roqueforti* tolèrent mieux les variations de pH que celles du *P. camemberti*. La plupart se développent dans une gamme de pH comprise entre 3 et 10,5, la production de mycélium étant bonne de 4,5 à 7,5 [38].

## Tolérance à l'alcool

Après 2 mois d'immersion dans du vin, des thalles de *P. roqueforti* n'ont rien perdu de leur vigueur ; les spores semblent même stimulées tant au point de vue pourcentage de germination que vitesse de croissance des tubes germinatifs [59]. Faut-il rapprocher cette observation de la pratique empirique des fabricants de Stilton qui, après avoir perforé leurs fromages de grosses aiguilles, versaient dans les trous durant deux à trois semaines du porto ou du sherry ?

## Tolérance au sel

En milieu acide, le *P. roqueforti* tolère de fortes concentrations en sel [100]. Sa croissance est meilleure en présence de 5 à 8,5 p. 100 de sel qu'en l'absence de chlorure de sodium [18].

## Exigences nutritionnelles

Gottlieb [28] a étudié l'utilisation des acides aminés comme sources de carbone pour le *P. roqueforti* : leucine, cystéine et méthionine ne sont pas utilisées, lysine et glycine le sont faiblement.

Ce champignon est capable d'utiliser le sulfate d'ammonium comme seule source d'azote [55, 56].

## ROLE DANS LA PREPARATION DES FROMAGES

Le *Penicillium roqueforti* intervient dans la préparation des fromages dits à pâte persillée, soit à partir de lait de brebis (Roquefort), soit à partir de lait de vache (bleus d'Auvergne, bleus du Haut-Jura, fourme d'Ambert, Gorgonzola, Dorset, Stilton, Gammelost, etc.).

La moisissure cultivée sur du pain (préparé avec un mélange en parties égales de farines de seigle et d'orge pétries avec un levain légèrement acidulé) est généralementensemencée dans le caillé. La pâte est légèrement aérée par des piquages qu'on réalise à l'aide d'aiguilles ; on a récemment préconisé l'addition de certaines bactéries

*Leuconostoc* qui assureraient de telles ouvertures grâce à la production de gaz [109].

La croissance du *P. roqueforti* dans le fromage devient évidente 8 à 10 jours après l'ensemencement. Son développement est maximal après affinage de 1 à 3 mois dans des caves spécialement aérées. La moisissure occupe les veines et fissures du fromage, conférant à la coupe un aspect marbré.

Le *P. roqueforti* est le principal responsable de la maturation du fromage dans lequel il intervient par ses enzymes protéolytiques et surtout lipolytiques.

Le système enzymatique responsable de la protéolyse apparaît constitué d'au moins trois composants [29, 30]. On a décrit une protéase acide [58, 110] et une protéase inhibée par l'EDTA [31]. La protéolyse réalisée dans le fromage est intense : les divers types de caséine sont dégradés [4, 52, 98] et on note l'apparition d'une forte concentration d'acides aminés libres.

Le système lipolytique du *P. roqueforti* est très important [13, 19]. Des lipases hydrosolubles estérifient les triglycérides en libérant une quantité notable d'acides gras à courtes chaînes (acides caproïque, caprylique, caprique) [2, 49, 40, 51]. Le *P. roqueforti* oxyde les acides gras en méthyl-cétones ; ce fait est connu depuis 1924 [93], il a été confirmé par Gehrig et Knight [25, 26, 27] ; ce processus serait l'apanage des spores, non du mycélium. C'est ainsi que sont formées de l'heptanone-2, du pentanone-2 et du nonanone-2. De plus, les méthyl-cétones peuvent être réduites pour former des alcools secondaires (heptanol-2, pentanol-2, nonanol-2) [16, 24, 32, 37].

Ces divers produits sont responsables de l'arôme très particulier de ces fromages.

Une telle saveur est si intéressante que des brevets américains [6, 9] préconisent la culture du champignon sur milieu aéré liquide puis l'utilisation du produit obtenu pour agrémente des sauces et divers plats succulents.

La production d'enzymes par le *P. roqueforti* varie en fonction des conditions de culture [95].

## ECOLOGIE

Si le substrat de prédilection du *P. roqueforti* est le fromage persillé, il est capable d'envahir d'autres types de fromages, causant alors des accidents de fabrication. C'est ainsi que nous l'avons plusieurs fois observé à l'intérieur même de certains Camemberts (et le fait a été signalé par Gueguen *et al.* [33], tant chez des Camemberts que chez des pavés d'Auge) ; il se développe surtout dans des fromages préparés « à la louche », lorsque l'une des louches ne s'est

pas bien resoudée à la précédente, ou bien dans des « trous de moulage » liés à un mauvais égouttage et une fermentation lactique insuffisante. Nous l'avons également rencontré dans des Emmentals éclatés en raison d'un excès de ferments butyriques. Dans tous les cas, ces infections étaient en relation avec une contamination des produits laitiers par des spores de *P. roqueforti* provenant des ensilages consommés par les vaches.

En effet, les ensilages (Graminées herbagères ou grains humides, pulpe de betterave, etc.) constituent également un excellent substrat pour le *P. roqueforti*. Il se localise alors dans des « poches » lorsque le tassement est insuffisant ; l'atmosphère appauvrie en oxygène, les fermentations des produits qui l'entourent sont favorables à son développement. Il y est parfois accompagné du *Monascus purpureus*, du *Trichoderma viride* et du *Byssoschlamys nivea* [77, 101]. Il constitue quelquefois de curieuses « boules » compactes, agglomérat de mycélium et de fragments de substrat.

Le *P. roqueforti*, parfois présent sur les raisins [36], est un hôte fréquent des caves à vin. Il se développe sur les bouchons de liège des bouteilles d'autant plus facilement lorsque ceux-ci sont recouverts d'une capsule métallique de surbouchage [59] ; il ne semble cependant pas altérer les qualités organoleptiques du vin.

Ce champignon a, en outre, été reconnu contaminant des aliments variés :

- produits laitiers (crème, beurre, yaourts, etc.) crème glacée ;
- produits céréaliers, riz [102, 103], pain ;
- produits oléagineux (arachide...) ;
- produits sucrés, confitures ;
- produits carnés : viande fraîche, jambons, saucissons [35, 39, 53, 76, 81] ;
- fruits et légumes, jus de fruits.

Le *P. roqueforti* est également capable de se développer sur des substrats divers, tels que des joints de porte de réfrigérateurs [21], etc.

## MYCOTOXINES

### Alerte sur le Roquefort

Le 22 août 1973, le journal allemand « *Rhein-Zeitung* » publia un article qui fit sensation. Il mettait en garde ses lecteurs sur le danger qui pouvait résulter de la consommation quotidienne de fromages tels que le Roquefort, le Gorgonzola ou le Stilton. Il rapportait en effet le résultat d'essais menés à l'Université du Wisconsin selon lesquels une substance élaborée par le *Penicillium roqueforti* pouvait provoquer en quelques heures la mort de rats auxquels elle était injectée. Il oubliait simplement de dire que les travaux de Still, Wei



et leurs collaborateurs [96] concernaient une souche de *P. roqueforti* isolée d'un aliment pour animaux et qui produisait, en cultures au laboratoire, une mycotoxine, la PR toxine [106].

Le *P. roqueforti*, hôte fréquent des ensilages, avait, dès 1956, au Japon, été rendu responsable de la mort brutale de bétail après consommation de grains ensilés moisiss [101].

En 1968 et 1970, ce champignon avait déjà retenu l'attention de Kanota [41, 42] qui, à partir d'une souche isolée de farine de riz, en avait extrait trois toxines :

— une toxine 1, de formule  $C_7H_{11}O_7$  ou  $C_7H_{12}O_7$  possédant une fonction lactone, de toxicité relativement faible ;

— une toxine 2, capable de provoquer de graves altérations du foie et des hémorragies dans le tractus digestif ;

— une toxine 3, de toxicité assez faible.

### La PR toxine et autres dérivés de l'éremophilane

Pour Wei *et al.* [106], la principale mycotoxine du *P. roqueforti* est la PR toxine, toxique pour le rat chez qui elle induit des altérations

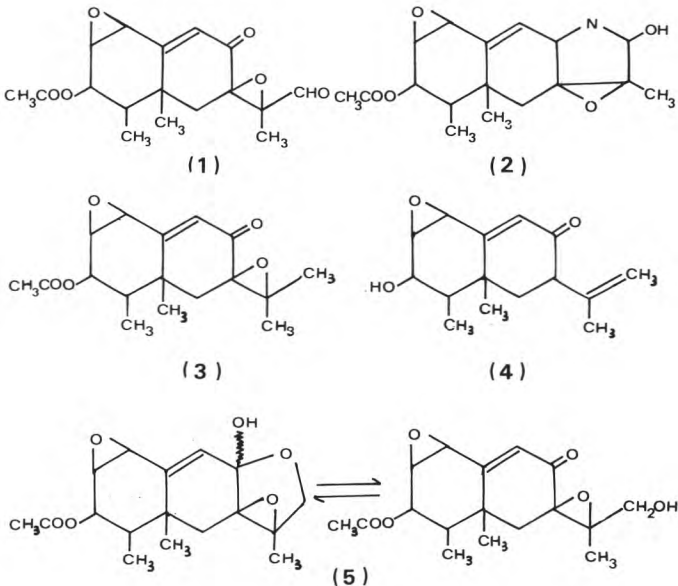


fig. 2

Métabolites du *Penicillium roqueforti*  
dérivés de l'éremophilane

(1) : PR toxine.

(2) : PR imine.

(3) : éremofortine A.

(4) : éremofortine B.

(5) : éremofortine C.

histologiques du foie et des reins et des hémorragies et qui peut provoquer des phénomènes trémorgènes, des avortements et des rétentions placentaires chez le bétail. Ils en ont établi la formule [104] qui fut confirmée par la suite [61]; il s'agit d'un sesquiterpène  $C_{17}H_{20}O_6$ .

Dans les essais réalisés sur souris, on a constaté que, en intoxication aiguë, la PR toxine provoquait tout d'abord un œdème intersticiel du poumon.

Sa  $DL_{50}$  par voie intrapéritonéale est d'environ 7 mg/kg pour des rats et souris [70]; par voie orale, de 115 mg/kg pour des rats [78].

La PR toxine est une mycotoxine dont l'étude s'est révélée fort intéressante en raison des dérèglements métaboliques qu'elle provoque. Dans les cellules du foie du rat, elle altère le mécanisme de transcription et de traduction sans nécessité d'un quelconque processus d'activation, en inhibant à la fois l'initiation et l'élongation des chaînes de polynucléotides [5, 68, 69, 70, 71, 72]. Il a été prouvé que la toxicité de la PR toxine était liée à la présence dans sa formule d'une fonction aldéhyde [65]: des composés voisins, de même type érémo-philane, mais qui en sont dépourvus, n'ont pas la même activité biologique.

La PR toxine est instable. Si on lui ajoute de l'ammoniaque ou du sulfate d'ammonium, elle se transforme en PR imine, substance peu toxique.

La PR toxine n'a jamais été mise en évidence dans le fromage de Roquefort. Des recherches menées tant en France [78] qu'en Allemagne [15, 21] ou en Italie [79] l'ont prouvé. Cette toxine est produite par certaines souches de *P. roqueforti* dans des conditions bien précises; par exemple la souche NRRL 849 en produit lorsqu'elle est cultivée sur riz entre 15° C et 30° C (avec production optimale à 15° C bien que la croissance du champignon soit optimale à 20-26° C) [76]. Un milieu de culture enrichi à 15 p. 100 de saccharose, un pH constant, proche de 4,5, une aération suffisante du milieu, etc. lui sont favorables.

Ainsi que le soulignent divers auteurs [34, 78, 79, 87], ces conditions très particulières d'élaboration de la PR toxine sont très différentes des conditions de développement du *P. roqueforti* dans les fromages persillés (ambiance microaérophile, faible teneur en glucides, pH, température, etc.). De plus, même s'il en était formé, son instabilité et l'existence dans le fromage de composés aminés ou d'ammoniaque suffiraient à la convertir immédiatement en PR imine pratiquement atoxique [85].

On connaît maintenant une série de sesquiterpénoïdes proches de la PR toxine, tous dérivés époxydes de l'érémo-philane, les érémo-fortines A, B et C qui peuvent être obtenues soit dans des cultures de *P. roqueforti*, soit par biotransformation de la PR toxine [8, 60, 62].

Ces divers composés sont maintenant bien détectables, notamment par chromatographie liquide à haute performance [63].

Il semble que l'on puisse considérer l'éremofortine C comme un précurseur de la PR toxine [64].

### Alcaloïdes et autres mycotoxines

La PR toxine et autres dérivés de l'éremophilane ne sont pas les seules mycotoxines produites par le *P. roqueforti*.

Dès 1958, Taber et Vinning [97] avaient soupçonné l'élaboration d'alcaloïdes proches de ceux de l'ergot.

En 1976, Scott *et al.* [88] mirent en évidence deux alcaloïdes dans le mycélium d'une souche de *P. roqueforti*. Ils les appelèrent roquefortine ( $C_{22}H_{23}N_5O_2$ ) et isofumigaclavine A ( $C_{18}H_{22}N_2O_2$ ). Ce dernier est identique à la substance isolée l'année précédente par Ohmomo *et al.* [73] à laquelle ils avaient donné le nom de roquefortine A par opposition à la roquefortine B qui possède une molécule H à la place du radical  $CH_3CO$ .

La configuration de ces composés a été récemment confirmée [89].

Ces alcaloïdes ont été trouvés dans 16 échantillons (sur 16 examinés) de Stilton, Gorgonzola et Roquefort [80, 86] dans une proportion variant de 0,66 à 6,8 mg/kg ; ils migrent peu dans la pâte du fromage et on les détecte surtout au voisinage des parties riches en moisissures. En outre, on a signalé des traces d'isofumigaclavine B, un isomère stéréochimique de l'isofumigaclavine A.

Ce sont là des substances neurotoxiques que, après extraction, on purifie par l'éther de pétrole afin de séparer les lipides. Précisé-

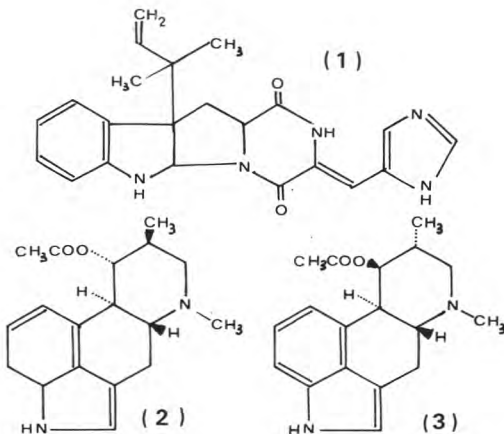


fig. 3

Alcaloïdes isolés du  
*Penicillium roqueforti*

- (1) : roquefortine  
(de Scott *et al.*).
- (2) : isofumigaclavine A  
(= roquefortine A  
de Ohmomo *et al.*).
- (3) : isofumigaclavine B.

ment, c'est ce solvant qui avait été utilisé par Abdel Kader et ses collaborateurs [1] pour purifier une substance toxique à partir d'un fromage persillé égyptien ; des rats nourris pendant 3 semaines avec une ration contenant 3,4 p 100 de cet extrait sont morts.

La DL<sub>50</sub> de la roquefortine, par voie intrapéritonéale, est de 15-20 mg/kg pour des souris mâles [47].

Selon Shibata *et al.* [9] et Saito [83], certaines souches de *P. roqueforti*, cultivées sur milieu de Czapek, seraient aptes à fournir de l'acide pénicillique, substance à forte action mitotique.

A partir d'une souche atypique isolée d'une contamination de Cheddar, Olivigni et Bullerman [74, 75] ont obtenu non seulement de l'acide pénicillique mais aussi de la patuline. Harwig *et al.* [36] en ont obtenu, dans des souches isolées de raisin moisi, mais pas dans celles isolées de fromage.

Plus récemment, Lafont *et al.* [46] ont décelé de l'acide mycophénolique, une substance toxique pour les leucocytes, en cultivant *in vitro* certaines souches de *P. roqueforti*.

Des travaux se poursuivent pour déterminer le pouvoir toxogène de diverses souches de *P. roqueforti* [47, 48, 54, 57, 67, 76, 105]. La détection des toxines se fait par des analyses physicochimiques comme l'analyse densitométrique UV [14] ou par voie biologique. Outre les tests classiques sur embryon de poulet, on fait appel à des tests faisant intervenir l'inhibition du *Bacillus megaterium* [67] ou d'autres bactéries Gram + [44, 45] ou la sensibilité de protozoaires ciliés comme le *Colpidium campylum* [12]. Précisons que, selon Demirer (11), le *P. roqueforti* est inapte à élaborer des aflatoxines.

## CONCLUSIONS

Les consommateurs se sont, à juste titre, émus d'apprendre que le *Penicillium roqueforti* dont ils connaissaient l'intérêt pour la préparation d'un fromage particulièrement apprécié, pouvait élaborer des substances toxiques. Qu'ils se rassurent, tout corrobore à prouver que la plupart de ces mycotoxines, notamment la PR toxine, ne sont pas présentes dans le fromage de Roquefort, même si les souches de moisissures utilisées peuvent en produire dans des conditions de laboratoire bien précises [15, 91]. Les rares mycotoxines détectées dans des fromages persillés sont en si faible quantité que le dégustateur de fromage ne court aucun risque.

De plus, il a même été démontré, chez le rat et chez la truite, qu'une consommation prolongée de fromage de Roquefort ou d'aliment contaminé par le *P. roqueforti* n'entraînait aucun risque particulier de cancer [22, 23].

Le problème est évidemment différent pour des animaux qui consomment de grandes quantités d'ensilages altérés par le *P. roque-*

*forti*. On aura, dans ce cas, intérêt à limiter autant que possible le développement de la moisissure.

Il n'en reste pas moins vrai que l'étude des diverses mycotoxines élaborées par le *P. roqueforti* a apporté à la science des éléments fort intéressants dans le domaine des dérèglements métaboliques qu'elles provoquent, notamment dans le mécanisme des synthèses de protéines.

### Résumé

Une description du *Penicillium roqueforti* est donnée ; les conditions de développement de cette moisissure sont précisées ; ses activités enzymatiques et leur rôle dans la fabrication des fromages sont indiquées. Le *P. roqueforti*, utile pour certains fromages, est parfois indésirable dans d'autres ; en outre c'est un hôte fréquent dans des ensilages et il se développe sur les bouchons dans les caves à vin ; on l'a également trouvé sur des substrats variés.

Les principales mycotoxines qu'il produit sont la PR toxine ainsi que d'autres dérivés de l'éremophilane : les éremofortines. Ces mycotoxines n'ont jamais été trouvées dans le fromage, où d'ailleurs elles seraient aisément détruites en raison de leur instabilité. Des alcaloïdes (roquefortine, isofumigaclavines), de l'acide pénicillique, de la patuline et l'acide mycophénolique ont aussi été détectés, en faible quantité, dans des cultures de *P. roqueforti*.

### Summary

PENICILLIUM ROQUEFORTI,  
MORPHOLOGY, PHYSIOLOGY, IMPORTANCE IN THE CHEESE MAKING, MYCOTOXINS.  
(BIBLIOGRAPHIC REVISION)

A description of *Penicillium roqueforti* is reported with its conditions of development, its enzymatic activities and their importance in the cheese making. *P. roqueforti* is useful for some cheeses, but sometimes undesirable for other ; besides it is frequently present in silages, and developed on corks in wine cellars ; it has been found on various substrates.

The main mycotoxins that it produces are PR toxin and some other derivatives of eremophilan : eremofortins. These mycotoxins have never been found in cheese where they should be easily destroyed because of their instability. Alcaloïds (roquefortin, isofumigaclavins), penicillic acid, patuline, mycophenolic acid have also been detected, in small quantities in cultures of *P. roqueforti*.

Reçu pour publication en mars 1980.

### Bibliographie

- [1] ABDEL KADER (M. M.), ZAKI (A. H.), EL-KIRDASSY (Z. M. M.), EL-KAMMAH (B.) and BOSSEILA (A. A.) (1969). — An aspect on the nutritive value of Roquefort cheese. *J. Egypt. Med. Assoc.*, t. LII, 764-774.
- [2] ALIFAX (R.) (1975). — Activité lipolytique de quelques micro-organismes. II. Moisissures. *Le Lait*, t. LV, 541-542, 41-50.
- [3] ARNAUDI (C.) (1928). — Ueber die Penicillien des Gorgonzolakäses. *Zentl. f. Bakt. Parasitkde*, Abt. II, t. LXXIII, 321-330.
- [4] ASSENAT (L.) (1967). — Contribution à l'étude d'une méthode d'identification des laits et fromages au moyen de l'électrophorèse sur gel de polyacrylamide. *Le Lait*, t. XLVII, 393-414 et 495-502.
- [5] AUJARD (C.), MOREL-CHANY (E.), ICARD (C.) and TRINCAL (G.) (1979). — Effects of PR toxin on liver cells in culture. *Toxicology*, t. XII, 3, 313-323.
- [6] BEATRICE FOOD Co. (1971). — Preparation of blue cheese flavoured product. Brevet US 3 720 520. P 13-3-73, A 10-11-71 (197 481).
- [7] BIOURGE (P.) (1923). — Les moisissures du groupe *Penicillium* Link. Monographie. *La Cellule*, t. XXXIII, 7-331.
- [8] CACAN (M.), MOREAU (S.) and TAILLEZ (R.) (1977). — In vitro metabolism of *Penicillium roqueforti* toxin (PR T) and a structurally related compound Eremofortin A by rat liver. *Toxicology*, t. VIII, 2, 205-212.
- [9] CORNELL RES. FOUND. (1974). — Preparation of blue cheese flavor. Brevet US 4 133 895. P 9-1-79, A 10-9-74 (504 714).
- [10] DATTILO-RUBO (S.) (1938). — The taxonomy of fungi of blue-veined cheese. *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, t. XXII, 174-181.
- [11] DEMIRER (M. A.) (1974). — Bazi peynirlerimizden izole ettigimiz kufler ve bunlarin aflatoksin yeteneklerinin arastirilmesi. *J. Fac. Med Univ. Ankara*, t. XXI, 180-198.
- [12] DIVE (D.), MOREAU (S.) and CACAN (M.) (1978). — Use of a ciliate protozoan for fungal toxins studies. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.*, t. XIX, 4, 489-495.
- [13] EITENMILLER (R. R.) (1968). — Production and properties of a *Penicillium roqueforti* lipase. Th. M. Sci., Univ. Nebraska.
- [14] ENGEL (G.) (1979). — UV-densitometrische Analyse von Roquefortin und PR toxin. *J. Chromatogr.*, t. CLXX, 1, 288-291.
- [15] ENGEL (G.) and PROKOPEK (D.) (1979). — Kein Nachweis von *Penicillium roqueforti* Toxin in Käse. *Milchwissenschaft*, t. XXXIV, 5, 272-274.
- [16] ERNSTROM (C. A.) and WONG (N. P.) (1974). — Milk-clotting enzymes and cheese chemistry. In *Fundamental of Dairy Chemistry*. 2nd ed., AVI Publishing Co, Westport, Conn.
- [17] ESCOULA (L.) et LE BARS (J.) (1973). — Etudes sur la mycoflore des ensilages. III. Croissance d'espèces fongiques en anaérobiose. *Ann. Rech. vétér.*, t. IV, 2, 253-264.
- [18] FORGE (M.), GUIRAUD (J. P.) et GALZY (P.) (1977). — Etude d'un accident de fabrication du fromage de Roquefort. *Le Lait*, t. LVII, 561-562, 24-36.
- [19] FOURNET (G. P.) (1971). — Etude de l'hétérogénéité des *Penicillia roqueforti* et de son influence sur l'affinage des fromages de Roquefort. *Thèse Doct. Spécial. Biochimie*, Univ. Montpellier.
- [20] FRANK (H. K.) (1966). — Ein Beitrag zur Taxonomie der Gattung *Penicillium*. Habilitationsschrift, Techn. Hochschule München.

- [21] FRANK (H. K.) (1974). — Bundesforschungsanstalt für Ernährung in Karlsruhe. Jahresbericht, 92 p.
- [22] FRANK (H. K.), ORTH (R.), IVANKOVIC (S.), KUHLMANN (M.) und SCHMAHL (D.) (1977). — Investigations on carcinogenic effects of *Penicillium caseicolum* and *P. roqueforti* in rats. *Experientia*, t. XXXIII, 515-516.
- [23] FRANK (H. K.), ORTH (R.), REICHEL (G.) und WUNDER (W.) (1975). — Fütterungsversuche an Forellen mit Camembert - und Roquefort - Kulturen. *Milchwissenschaft*, t. XXX, 10, 594-597.
- [24] FRANZQUE (C.) und THURME (V.) (1970). — Zur Bildung von Methylketonen aus Fettsäuren durch *Penicillium roqueforti*. *Ernährungsforschung*, t. XV, 379-380.
- [25] GEHRIG (R. F.) and KNIGHT (S. G.) (1958). — Formation of ketones from fatty acids by spores of *Penicillium roqueforti*. *Nature, London*, t. CLXXXII, 1237.
- [26] GEHRIG (R. F.) and KNIGHT (S. G.) (1961). — Formation of 2-heptanone from caprylic acid by spores of various filamentous fungi. *Nature, London*, t. CXCII, 1185.
- [27] GEHRIG (R. F.) and KNIGHT (S. G.) (1963). — Fatty acid oxidation by spores of *Penicillium roqueforti*. *Appl. Microbiol.*, t. XI, 166-170.
- [28] GOTTLIEB (D.) (1946). — The utilization of amino acids as a source of carbon by fungi. *Arch. Biochem.*, t. IX, 341-351.
- [29] GRIPON (J. C.) et BERGÈRE (J. L.) (1972). — Le système protéolytique du *Penicillium roqueforti*. I. Conditions de production et nature du système protéolytique. *Le Lait*, 518, 497-514.
- [30] GRIPON (J. C.) et DEBEST (B.) (1976). — Etude électrophorétique du système protéolytique exocellulaire de *Penicillium roqueforti*. *Le Lait*, t. LVI, 557, 423-438.
- [31] GRIPON (J. C.) et HERMIER (J.) (1974). — Le système protéolytique de *Penicillium roqueforti*. III. Purification, propriétés et spécificité d'une protéase inhibée par l'EDTA. *Biochimie*, t. LVI, 1323-1332.
- [32] GROUX (M.) et MOINAS (M.) (1974). — La flaveur des fromages. II. Etude comparative de la fraction volatile neutre de divers fromages. *Le Lait*, t. LIV, 531-532, 44-52.
- [33] GUEGUEN (M.), DESFLEURS (M.) et LEMARINIER (S.) (1978). — *Penicillium roqueforti* Thom responsable d'un nouvel accident en fromageries de pâtes molles. *Le Lait*, t. LVIII, 577, 327-335.
- [34] GUIRAUD (J.), PIVA (M. T.), CROUZET (J.) et GALZY (P.) (1977). — Action de quelques facteurs du milieu sur l'excrétion de la PR toxine. *Ann. Nutr. Alim.*, t. XXXI, 551-555.
- [35] HADLOK (R.), SAMSON (R. A.) und SCHNORR (B.) (1975). — Schimmelpilze und Fleisch: Gattung *Penicillium*. *Fleischwirtschaft*, t. LI, 979-984.
- [36] HARWIG (J.), BLANCHFIELD (B. J.) and SCOTT (P. M.) (1978). — Patulin production by *Penicillium roqueforti* from grape. *Canad. Inst. Food Sci. Technol. J.*, t. XI, 3, 149-151.
- [37] JACKSON (H. W.) and HUSSONG (R. V.) (1958). — Secondary alcohols in blue cheese and their relation to methyl ketones. *J. Dairy Sci.*, t. XLI, 920-924.
- [38] JACQUET (J.), VILLETTE (O.), DELACROIX (J.), GONDOUIN (H.) et DESFLEURS (M.) (1955). — Considérations sur l'action du pH dans la croissance des moisissures utilisées pour la fabrication du Camembert. Rôle du sel. *Bull. Soc. Linn. Norm.*, 9<sup>e</sup> sér., t. VIII, 115-132.
- [39] JIRKOWSKÝ (M.) et GALGOCZY (J.) (1965). — A magyar teliszalami penészgomba-florának vizsgalata. *Hussipar*, t. XIV, 106-108.

- [40] JOHAN-OLSEN (O.) (1898). — Die bei der Käseerifung wirksamen Pilze. *Zentbl. f. Bakt. Parasitkde*, Abt. II, t. IV, 161-169.
- [41] KANOTA (K.) (1968). — Studies on toxic metabolites of *Penicillium roqueforti*. *Proc. 1st US-Jap. Conf. on toxic microorganisms*, Honolulu, 129.
- [42] KANOTA (K.) (1970). — Studies on toxic metabolites of *Penicillium roqueforti*. In Herzberg M., *Toxic microorganisms*, 129-132.
- [43] KNIGHT (S. C.), MOHR (W. H.) and FRAZIER (W. C.) (1950). — White mutants of *Penicillium roqueforti*. *J. Dairy Sci.*, t. XXXIII, 929-933.
- [44] KOPP (B.) and REHM (H. J.) (1979). — Antimicrobial action of Roquefortine. *Europ. J. Appl. Microbiol. Biotechnol.*, t. VI, 4, 397-401.
- [45] KOPP (B.) und REHM (H. J.) (1979). — Ein biologischer Test zur quantitativen Bestimmung von Roquefortin. *Z. Lebensmittel-Unters. u. Forsch.*, t. CLXIX, 2, 90-91.
- [46] LAFONT (P.), DEBEAUPUIS (J. P.), GAILLARDIN (M.) and PAYEN (J.) (1979). — Production of mycophenolic acid by *Penicillium roqueforti* strains. *Appl. Environ. Microbiol.*, t. XXXVII, 3, 365-368.
- [47] LAFONT (P.), LAFONT (J.), PAYEN (J.), CHANY (E.), BERTIN (G.) and FRAYSSINET (C.) (1976). — Toxin production by 50 strains of *Penicillium* used in the cheese industry. *Food Cosmet. Toxicol.*, t. XIV, 2, 137-139.
- [48] LAFONT (P.), SIRIWARDANA (M. G.) et LAFONT (J.) (1979). — Contamination de fromages par des métabolites fongiques. *Méd. Nutrit.*, t. XV, 4, 257-262.
- [49] LAWRENCE (R. C.) (1966). — The oxidation of fatty acids by spores of *Penicillium roqueforti*. *J. Gen. Microbiol.*, t. XLIV, 393-405.
- [50] LAWRENCE (R. C.) (1967). — The metabolism of triglycerides by spores of *Penicillium roqueforti*. *J. Gen. Microbiol.*, t. XLVI, 65-76.
- [51] LAWRENCE (R. C.) and HAWKE (J. C.) (1968). — The oxidation of fatty acids by mycelium of *Penicillium roqueforti*. *J. Gen. Microbiol.*, t. LI, 289-302.
- [52] LEDFORD (R. A.), O'SULLIVAN (A. C.) and NATH (K. R.) (1966). — Residual casein fractions in ripened cheese determined by polyacrylamidegel electrophoresis. *J. Dairy Sci.*, t. XLIX, 1098-1101.
- [53] LEISTNER (L.) and AYRES (J. C.) (1967). — Schimmelpilze und Fleischwaren. *Fleischwirtschaft*, t. XLVII, 1320-1326.
- [54] LUCK (H.), WEHNER (F. C.) and STEYN (M.) (1978). — Toxicity of *Penicillium* spp. from mould-ripened cheese. *S. Afr. J. Dairy Technol.*, t. X, 4, 187-192.
- [55] MEYERS (E.) and KNIGHT (S. G.) (1958). — Studies on the nutrition of *Penicillium roqueforti*. *Appl. Microbiol.*, t. VI, 3, 174-178.
- [56] MEYERS (E.) and KNIGHT (S. G.) (1961). — Studies on the intracellular amino acids of *Penicillium roqueforti*. *Mycologia*, t. LIII, 115-122.
- [57] MINTZLAFF (H. J.) und MACHNIK (W.) (1973). — Untersuchungen über das Toxinbildungsvermögen von *Penicillium caseicola* und *Penicillium roqueforti* Stämmen, die für die Herstellung verschiedener Käsesorten von Bedeutung sind. *Jahresber. der Bundesanst. f. Fleischforsch.*, t. I, 52-53.
- [58] MODLER (H.), BRUNNER (J. R.) and STINE (C. M.) (1974). — Extracellular protease of *Penicillium roqueforti*. II. Characterization of a purified enzyme preparation. *J. Dairy Sci.*, t. LVII, 5, 528-534.
- [59] MOREAU (M.) (1978). — La mycoflore des bouchons de liège. Son évolution au contact du vin ; conséquences possibles du métabolisme des moisissures. *Rev. de Mycol.*, t. XLII, 155-189.
- [60] MOREAU (S.), CACAN (M.) and LABLACHE-COMBIER (A.) (1977). — Eremofortin C: a new metabolite obtained from *Penicillium roqueforti* cultures and from biotransformation of PR toxin. *J. Org. Chem.*, t. XLII, 2632-2634.



- [61] MOREAU (S.), FRAYSSINET (C.) et JEMMALI (M.) (1975). — La PR toxine. Colloque INSERM « Les mycotoxines », t. XLVI, 89-92.
- [62] MOREAU (S.), GAUDEMER (A.), LABLACHE-COMBIER (A.) et BIGUET (J.) (1976). — Métabolites de *Penicillium roqueforti* : PR toxine et métabolites associés. *Tetrahedron Lett.*, 11, 833-834.
- [63] MOREAU (S.), MASSET (A.) and BIGUET (J.) (1979). — Resolution of *Penicillium roqueforti* toxin and Eremofortin A, B and C by high-performance liquid chromatography. *Appl. Environment. Microbiol.*, t. XXXVII, 6, 1059-1062.
- [64] MOREAU (S.), MASSET (A.) and BIGUET (J.) (1979). — Biosynthesis of PR toxin by *Penicillium roqueforti*. 4th Int. I.U.P.A.C. Symposium on Mycotoxins and Phycotoxins, Lausanne, 29-31 Aug. 1979. *Chemische Rundschau*, t. XXXII, 35.
- [65] MOREAU (S.), MOULE (Y.) et BOUSQUET (J.F.) (1977). — Relations entre la structure chimique et certaines propriétés biologiques de quelques métabolites fongiques de type érémophilane. *Ann. Nutr. Aliment.*, t. XXXI, 4-6, 881-884.
- [66] MORRIS (H.A.), JEZESKI (J.J.) and COMBS (W.B.) (1954). — The use of white mutants of *Penicillium roqueforti* in cheese making. *J. Dairy Sci.*, t. XXXVII, 711-716.
- [67] MOUBASHER (A. H.), ABDEL-KADER (M. I. A.) and EL-KADY (I. A.) (1978). — Toxicogenic fungi isolated from Roquefort cheese. *Mycopathologia*, t. LXVI, 3, 187-190.
- [68] MOULE (Y.) (1977). — Mécanisme d'action des mycotoxines. *Ann. Nutr. Aliment.*, t. XXXI, 4-6, 803-810.
- [69] MOULE (Y.), JEMMALI (M.) and DARRACQ (N.) (1978). — Inhibition of protein synthesis by PR toxin, a mycotoxin from *Penicillium roqueforti*. *FEBS Lett.*, t. LXXXVIII, 2, 341-344.
- [70] MOULE (Y.), JEMMALI (M.) and ROUSSEAU (N.) (1976). — Mechanism of the inhibition of transcription by PR toxin, a mycotoxin from *Penicillium roqueforti*. *Chem. Biol. Interactions*, t. XIV, 207-216.
- [71] MOULE (Y.), JEMMALI (M.), ROUSSEAU (N.) and DARRACQ (N.) (1977). — Action of monovalent cations on the biological properties of PR toxin, a mycotoxin from *Penicillium roqueforti*. *Chem. Biol. Interact.*, t. XVII, 153-162.
- [72] MOULE (Y.), MOREAU (S.) and BOUSQUET (J.F.) (1977). — Relationships between the chemical structure and the biological properties of some eremophilane compounds related to PR toxin. *Chem. Biol. Interact.*, t. XVII, 185-192.
- [73] OHMOMO (S.), SATO (T.), UTAGAWA (T.) and ABE (M.) (1975). — Isolation of festuclavine and three new indole alkaloids, roquefortine A, B and C from the cultures of *Penicillium roqueforti*. *Agr. Biol. Chem.*, t. XXXIX, 1333-1334.
- [74] OLIVIGNI (F. J.) and BULLERMAN (L. B.) (1977). — Simultaneous production of penicillic acid and patulin by a *Penicillium* species isolated from Cheddar cheese. *J. Food Sci.*, t. XLII, 6, 1654-1665.
- [75] OLIVIGNI (F. J.) and BULLERMAN (L. B.) (1978). — Production of penicillic acid and patulin by an atypical *Penicillium roqueforti* isolate. *Appl. Environment. Microbiol.*, t. XXXV, 2, 435-438.
- [76] ORTH (R.) (1976). — PR - Toxinbildung bei *Penicillium roqueforti* - Stämmen. *Z. Lebensm. Untersuch.-Forsch.*, t. CLX, 2, 131-136.
- [77] PELHATE (J.) (1975). — Mycoflore des maïs-fourrages ensilés. Déterminisme de son évolution. *Rev. de Mycol.*, t. XXXIX, 65-95.
- [78] PIVA (M. T.), GUIRAUD (J.), CROUZET (J.) et GALZY (P.) (1976). — Influence des conditions de culture sur l'excrétion d'une mycotoxine par quelques souches de *Penicillium roqueforti*. *Le Lait*, t. LVI, 557, 397-406.

- [79] POLONELLI (L.), MORACE (G.), DELLE MONACHE (F.) and SAMSON (R. A.) (1978). — Studies on the PR toxin of *Penicillium roqueforti*. *Mycopathologia*, t. LXVI, 1-2, 99-104.
- [80] POLONSKY (J.), MERRIEN (M. A.) and SCOTT (P. M.) (1977). — Roquefortine and isofumigaclavine A, alkaloides from *Penicillium roqueforti*. *Ann. Nutr. Alim.*, t. XXXI, 693-698.
- [81] RACOVITA (A.), RACOVITA (A.) und CONSTANTINESCU (T.) (1969). — Die Bedeutung von Schimmelpilzüberzügen auf Dauerwürsten. *Fleischwirtschaft*, t. XLIX, 461-466.
- [82] RAPER (K. B.) and THOM (C.) (1968). — A manual of the Penicillia. 875 p., Hafner Publ. Co.
- [83] SAITO (M.) (1972). — Mycotoxin in pathology. Annual meeting of the Japanese pathological Society. Tokyo.
- [84] SAMSON (R. A.), ECKARDT (C.) and ORTH (R.) (1977). — The taxonomy of *Penicillium* species from fermented cheeses. *Antonie van Leeuwenhoek*, t. XLIII, 3-4, 341-350.
- [85] SCOTT (P. M.) and KANHERE (S. R.) (1979). — Instability of PR toxin in blue cheese. *Journ. AOAC*, t. LXII, 1, 141-147.
- [86] SCOTT (P. M.) and KENNEDY (B. P. C.) (1976). — Analysis of blue cheese for roquefortine and other alkaloides from *Penicillium roqueforti*. *J. Agric. Food Chem.*, t. XXIV, 865-868.
- [87] SCOTT (P. M.), KENNEDY (B. P. C.), HARWIG (J.) and BLANCHFIELD (B. J.) (1977). — Study of conditions for production of roquefortine and other metabolites of *Penicillium roqueforti*. *Appl. Environment. Microbiol.*, t. XXXIII, 2, 249-253.
- [88] SCOTT (P. M.), MERRIEN (M. A.) and POLONSKY (J.) (1976). — Roquefortine and isofumigaclavine A, metabolites from *Penicillium roqueforti*. *Experientia*, t. XXXII, 140-142.
- [89] SCOTT (P. M.), POLONSKY (J.) and MERRIEN (M. A.) (1979). — Configuration of the 3.12 double bond of roquefortine. *J. Agric. Food Chem.*, t. XXVII, 1, 201-202.
- [90] SHIBATA (S.), NATORI (S.) and UDAGAWA (S.) (1964). — List of fungal products. *Univ. Tokyo Press*, 170 p.
- [91] SIEBER (R.) (1978). — Zur Frage der gesundheitlichen Unbedenklichkeit von in der Käsefabrikation verwendeten Schimmelpilzkulturen. *Z. Ernährungswiss.*, t. XVII, 112-113.
- [92] SOPP (O.) (1912). — Monographie der Pilzgruppe *Penicillium* mit besonderer Berücksichtigung der in Norwegen gefundenen Arten. *Vidensk. Selsk. Kristiana, Naturw. Kl.*, t. XI, 1-208.
- [93] STARKLE (M.) (1924). — Die Methylketone im oxydativen Abbau einiger Triglyceride (bzw. Fettsäuren) durch Schimmelpilze unter Berücksichtigung der besonderen Ranzidität des Kokosettes. *Biochem. Zeitsch.*, t. CLI, 371-412.
- [94] STAUB (W.) (1911). — *Penicillium casei* n. sp. als Ursache der rotbraunen Rinderfärbung bei Emmentaler Käsen. *Centrbl. f. Bakt. (II)*, t. XXXI, 454.
- [95] STEPANIAK (L.), KORNACKI (K.), GRABSKA (J.) et WODECKI (E.) (1980). — Influence de certaines conditions de la culture superficielle sur la production des lipases et des protéases par des souches de *Penicillium roqueforti* et *Penicillium candidum*. *Le Lait*, t. LX, 591-592, 45-55.
- [96] STILL (P. E.), WEI (R. D.), SMALLEY (E. B.) and STRONG (F. M.). — A mycotoxin from *Penicillium roqueforti* isolated from toxic cattle feed. *Fed. Proc., Fed. Americ. Soc. Exp. Biol.*, t. XXXI, 733.

- [97] TABER (W. A.) and VINING (L. C.) (1958). — The influence of certain factors on the in vitro production of ergot alkaloids by *Claviceps purpurea* (Fr.) Tul. *Canad. J. Microbiol.*, t. IV, 611-626.
- [98] TAKAHASHI (F.) (1973). — A comparative study on the antigenicities of the degradation products of caseins in the various types of ripened cheeses. *Jap. J. Zootech. Sci.*, t. XLIV, 241-247.
- [99] THOM (C.) (1906). — Fungi in cheese ripening. Camembert and Roquefort. *U.S. Dept. Agr., Bur. Anim. Ind., Bull. n° 82*, 1-39.
- [100] THOM (C.) and CURRIE (J. N.) (1913). — The dominance of Roquefort mold in cheese. *Journ. Biol. Chem.*, t. XV, 249-258.
- [101] TSUBAKI (K.) (1976). — *Penicillium* isolated from toxic ensilage. *Trans. Mycol. Soc. Japan*, t. I, 6-7.
- [102] TSUNODA (H.) (1970). — Microorganisms which deteriorate stored cereals and grains. In Herzberg (M.). *Toxic microorganisms*, 143-162.
- [103] UDAGAWA (S. I.), ICHINOE (M.) and KURATA (H.) (1970). — Occurrence and distribution of mycotoxin producers in Japanese foods. In Herzberg (M.). *Toxic microorganisms*, 174-184.
- [104] WEI (R. D.), SCHNOES (H. K.), HART (P. A.) and STRONG (F. M.) (1975). — The structure of PR toxin, a mycotoxin from *Penicillium roqueforti*. *Tetraedron*, t. XXXI, 2, 109-114.
- [105] WEI (R. D.) and LIU (G. W.) (1978). — PR toxin production in different *Penicillium roqueforti* strains. *Appl. Environment. Microbiol.*, t. XXXV, 4, 797-799.
- [106] WEI (R. D.), STILL (P. E.), SMALLEY (E. B.), SCHNOES (H. K.) and STRONG (F. M.) (1973). — Isolation and partial characterization of a mycotoxin from *Penicillium roqueforti*. *Appl. Microbiol.*, t. XXV, 111.
- [107] WEIDEMANN (C.) (1907). — Morphologische und physiologische Beschreibung einiger *Penicillium*-arten. *Centrbl. f. Bakt. (II)*, t. XIX, 675-690, 755-770.
- [108] WESTLING (R.) (1911). — Ueber die grünen Spezies der Gattung *Penicillium*. *Ark. f. Botanik*, t. XI, 1-156.
- [109] X. (1979). — Pour un meilleur « persillage » des fromages « bleus ». *Cah. Ingén. Agron.*, 334, 7.
- [110] ZEVACO (C.), HERMIER (J.) et GRIPON (J. C.) (1973). — Système protéolytique de *Penicillium roqueforti*. II. Purification et propriétés de la protéase acide. *Biochimie*, t. LV, 11-12, 1353-1360.
-