



HAL
open science

Pollution des sols par les hydrocarbures, biodégradation microbienne et rôle des plantes

Aurélie Cébron, Thierry Beguiristain, Marc Crampon, Marie-Paule Norini, Pierre Leglize

► To cite this version:

Aurélie Cébron, Thierry Beguiristain, Marc Crampon, Marie-Paule Norini, Pierre Leglize. Pollution des sols par les hydrocarbures, biodégradation microbienne et rôle des plantes. Editions Quae. Dépollution verte. Utiliser les végétaux pour réhabiliter les milieux contaminés, pp.84-94, 2025, 978-2-7592-4181-1. <10.35690/978-2-7592-4182-8>. <hal-05551143>

HAL Id: hal-05551143

<https://hal.univ-lorraine.fr/hal-05551143v1>

Submitted on 13 Mar 2026

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.



Distributed under a Creative Commons CC BY-NC-ND 4.0 - Attribution - Non-commercial use - No Derivative Works - International License

Chapitre 7

Pollution des sols par les hydrocarbures, biodégradation microbienne et rôle des plantes

*Aurélie Cébron, Thierry Beguiristain, Marc Crampon,
Marie-Paule Norini, Pierre Leglize*

Les hydrocarbures pétroliers représentent 54 % des polluants identifiés dans les sols en France (Ademe, 2016). Leur présence provient principalement d'activités anthropiques industrielles anciennes et actuelles *via* des épandages, accidentels ou non, ou des retombées atmosphériques. Ils peuvent être d'origine soit diagénétique (pétroles bruts), soit pétrogénique (issus du raffinage), soit pyrolytique (combustion incomplète de la matière organique). Classés selon leur structure (nombre et agencement des atomes de carbone) et leurs propriétés physico-chimiques (ex. : solubilité, volatilité, hydrophobicité, viscosité), ils se répartissent en trois groupes : les alcanes (hydrocarbures aliphatiques) à chaînes linéaires ou ramifiées, les hydrocarbures aromatiques monocycliques (BTEX : benzène, toluène, éthylbenzène et xylènes) et les hydrocarbures aromatiques polycycliques (HAP). Les concentrations en hydrocarbures dans les sols sont généralement faibles (quelques microgrammes par kilogramme de sol), mais elles peuvent atteindre plusieurs centaines de milligrammes par kilogramme sur des friches industrielles (Barnier *et al.*, 2014). Dans ces sols anthropisés, ils coexistent souvent avec des pollutions métalliques (ex. : plomb, cadmium, zinc) et peuvent avoir de forts impacts sur la santé humaine et sur les organismes vivant dans les sols (Alegbeleye *et al.*, 2017). Par exemple, ils perturbent la reproduction et la survie des vers de terre, réduisent la germination et la croissance des plantes et provoquent la disparition de certains microorganismes essentiels au recyclage des matières organiques.

Dans les sols, une petite fraction peut être volatilisée (hydrocarbures aliphatiques légers $< C_{12}$) ou transférée aux milieux aquatiques. La majorité s'adsorbe sur les constituants organiques et minéraux, réduisant leur biodisponibilité et expliquant leur persistance dans l'environnement (Northcott et Jones, 2001). Leur transformation et leur dégradation peuvent toutefois intervenir grâce à l'activité des microorganismes. En effet, une contamination en hydrocarbures favorise l'émergence de communautés microbiennes hydrocarbonoclastes (capables de biodégrader les hydrocarbures), intéressantes pour la bioremédiation.

La bioremédiation est un procédé de dépollution à faible technologie et non invasif, utilisant les organismes vivants pour détoxifier ou dégrader les polluants en composés moins toxiques ou non toxiques (Megharaj *et al.*, 2011). La phytoremédiation, couplant microorganismes et plantes, devrait se déployer davantage en raison de son faible impact environnemental, son faible coût et sa bonne efficacité (Alegbeleye *et al.*, 2017). Cependant, elle est jusqu'à aujourd'hui peu choisie par les professionnels du traitement des sols qui préfèrent avoir recours aux techniques physiques et chimiques représentant plus de 75 % des traitements en France (Ademe, 2015).

Ce chapitre présente les stratégies de bioremédiation et de phytoremédiation des sols pollués par les hydrocarbures. La première section examine les capacités métaboliques des microorganismes (bactéries, champignons et consortia microbiens) pour biodégrader ces hydrocarbures. La seconde présente le rôle des plantes dans la transformation et la disponibilité des hydrocarbures ainsi que leurs interactions avec les microorganismes en symbiose et dans leur rhizosphère. La troisième section traite de l'optimisation de la phytoremédiation par la sélection de plantes et de microorganismes. Enfin, les défis à surmonter pour déployer la phytoremédiation *in situ* seront discutés.

►► Métabolismes microbiens de biodégradation des hydrocarbures et application en bioremédiation

L'efficacité de biodégradation des hydrocarbures par les microorganismes, souvent réalisée en présence d'oxygène (métabolisme aérobie) dans les sols, est fonction de la nature et de l'hydrophobicité des polluants. Ainsi, les alcanes linéaires sont plus aisément biodégradés que les alcanes ramifiés et les hydrocarbures aromatiques à faible poids moléculaire. Les HAP sont, eux, plus difficilement biodégradés.

Biodégradation par les bactéries

Le métabolisme bactérien de minéralisation (transformation du contaminant organique en dioxyde de carbone, eau et biomasse cellulaire) est le processus majeur de dégradation des hydrocarbures (figure 7.1). Dans ce processus, les hydrocarbures sont utilisés comme source de carbone et d'énergie. De nombreux genres bactériens appartenant aux protéobactéries (ex. : *Pseudomonas*, *Burkholderia*, *Sphingomonas*), aux actinobactéries (ex. : *Arthrobacter*, *Mycobacterium*) et aux firmicutes (ex. : *Bacillus*, *Paenibacillus*) ont été décrits et isolés pour leur capacité de biodégradation des hydrocarbures (Van Beilen *et al.*, 2003; Johnsen *et al.*, 2005). Les alcanes et les monoaromatiques sont dégradés relativement facilement par un grand nombre de genres bactériens, alors que seules quelques souches dégradent des HAP à quatre cycles et plus. La première étape de transformation est réalisée par des enzymes de type monooxygénases ou dioxygénases (figure 7.1). Les n-alcanes peuvent être oxydés soit par des alcane-monooxygénases alkB, soit par des cytochromes P450 monooxygénases (Abbasian *et al.*, 2015). Les HAP sont oxydés au niveau d'un des cycles benzéniques par des dioxygénases (Gibson et Parales, 2000). Les BTEX sont oxydés par des monooxygénases ou des dioxygénases *via* les voies «tol» et «tod» (El-Naas *et al.*, 2014). L'ensemble des voies de biodégradation mène à des intermédiaires du cycle des acides tricarboxyliques (cycle de Krebs) par la voie de la bêta-oxydation. Par ailleurs, la biodégradation des hydrocarbures peut aussi être réalisée par co-métabolisme,

en utilisant une autre source de carbone. Ainsi, la bactérie *Pseudomonas saccharophila* minéralise le benzo[a]pyrène en utilisant le phénanthrène comme substrat de croissance (Nzila, 2013).

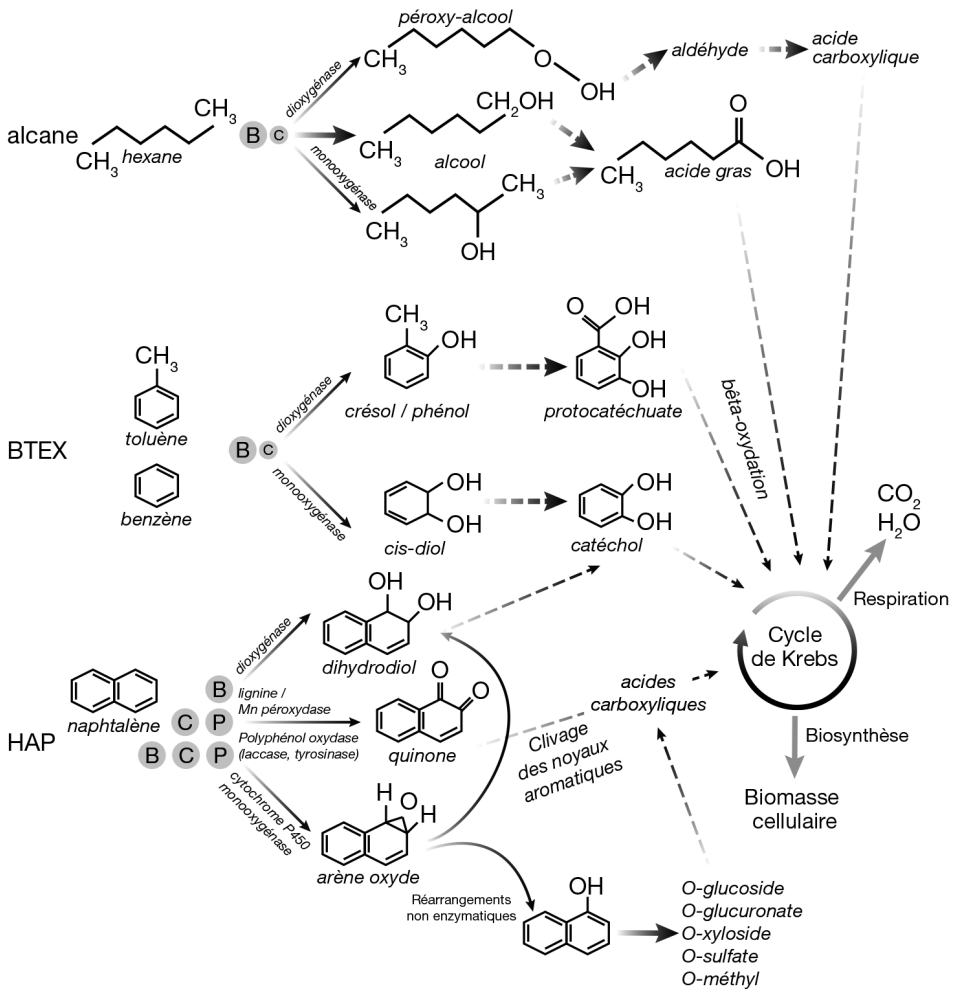


Figure 7.1. Principaux mécanismes enzymatiques de dégradation des hydrocarbures (alcanes, BTEX et HAP) en aérobiose, chez les bactéries, les champignons et les plantes.

Les cercles représentent les bactéries (B), les champignons (C) et les plantes (P). La taille des cercles est représentative de leur importance pour chaque processus. L'épaisseur des flèches indique la fréquence à laquelle ces voies sont rencontrées chez ces organismes.

Biodégradation par les champignons

De nombreux genres fongiques, dont *Talaromyces*, *Aspergillus*, *Fusarium*, *Cephalosporium*, *Penicillium*, *Trichocladium* ou *Achremonium*, sont capables de dégrader les hydrocarbures (figure 7.1; Haritash et Kaushik, 2009). Toutefois, ils sont rarement utilisés comme source de carbone. Les champignons ligninolytiques (champignons décomposeurs du bois ou pourriture blanche) peuvent dégrader les HAP grâce aux

enzymes telles que les lignines peroxydases, les peroxydases dépendantes du manganèse, les phénol-oxydases (laccases, tyrosinases), ou les époxyde hydrolases (figure 7.1; Haritash et Kaushik, 2009). Outre la biodégradation, les champignons peuvent absorber les HAP dans leur mycélium au sein de vésicules (Thion *et al.*, 2012), facilitant ainsi leur transport dans les sols et l'accès des HAP pour les bactéries (Banitz *et al.*, 2013).

Biodégradation par des consortia

Des consortia bactériens ou bactériens-fongiques peuvent être plus efficaces pour minéraliser les hydrocarbures, et notamment lorsqu'il s'agit de mélanges (Gupta *et al.*, 2016). Par exemple, la co-inoculation de 6 souches bactériennes était plus efficace pour dégrader les alcanes, dans un sol pollué par du diesel, que les mêmes souches seules (Ghazali *et al.*, 2004). Ce phénomène peut s'expliquer par une complémentarité métabolique entre les microorganismes ou des rôles différents de chacune des souches (production de biosurfactants ou biodégradation) (Atakpa *et al.*, 2022).

► Rôle des plantes dans la dynamique des hydrocarbures

Bien que les plantes pionnières telles que le bouleau ou les graminées soient couramment retrouvées sur les friches industrielles, il n'existe pas de plantes spécifiquement adaptées aux sols pollués par les hydrocarbures.

Transformation des hydrocarbures par les plantes

Même si les plantes n'ont pas la capacité de dégrader spécifiquement les hydrocarbures, ceux-ci peuvent être dégradés de manière non spécifique par des enzymes végétales libérées dans le sol (laccases, peroxydases et déshydrogénases) (figure 7.1). L'anthracène et le phénanthrène sont ainsi dégradés par les peroxydases du sorgho et de la luzerne (Dubrovskaya *et al.*, 2017). Certains hydrocarbures, moyennement hydrophobes, peuvent également être absorbés par les plantes et détoxifier (séquestration, transformation) (Schröder et Collins, 2002). Toutefois, cette absorption reste limitée, représentant pour le ray-grass une accumulation d'anthracène de 0,16 ‰ dans les racines à partir d'un sol contaminé à 5 g/kg (Binet *et al.*, 2000).

La plante peut aussi augmenter la disponibilité des hydrocarbures par la sécrétion d'acides organiques (malate, citrate et oxalate; Vasquez-Cuevas *et al.*, 2020) ou de biosurfactants (saponines; Yao *et al.*, 2023), permettant d'accroître leur dégradation par les microorganismes.

Stimulation de la biodégradation dans la rhizosphère : la rhizoremédiation

Le rôle majeur des plantes réside dans l'accélération de la dégradation des polluants organiques au sein de leur rhizosphère, zone de sol sous l'influence des racines; cela correspond à la rhizoremédiation (Hoang *et al.*, 2021). En effet, dans la rhizosphère, l'abondance et l'activité microbienne sont supérieures par rapport au sol environnant grâce à : l'apport d'exsudats racinaires riches en carbone, l'aération du sol et la régulation de l'humidité. En retour, les microorganismes améliorent la croissance des plantes (fourniture d'éléments nutritifs, protection contre les agents pathogènes et dégradation des contaminants, réduisant leur toxicité).

De nombreuses études ont montré une efficacité supérieure des microorganismes présents dans la rhizosphère de différentes espèces végétales à dégrader les hydrocarbures (Abdulha *et al.*, 2020).

Rôle des symbioses mycorhiziennes et des endophytes

Les sols de friches industrielles historiquement pollués en hydrocarbures ne sont généralement pas favorables à la croissance des plantes en raison de leur faible fertilité physique et chimique (Séré *et al.*, 2017). Dans ce contexte, les organismes symbiotiques, comme les champignons mycorhiziens, les bactéries fixatrices d'azote (Rhizobiaceae) ou les microorganismes endophytes (présents dans les racines), peuvent favoriser la croissance des plantes en améliorant leur nutrition et leur résistance aux stress (Leyval et Binet, 1998). Ainsi, des champignons endophytes de couleur brune (pseudomycorrhizes) permettent à leur plante hôte de résister aux stress biotiques et abiotiques (Akhtar *et al.*, 2022). De plus, des bactéries endophytes (*Pseudomonas putida* PD1) associées au saule ou au ray-grass permettent de réduire la teneur en phénanthrène du sol (Khan *et al.*, 2014).

► Optimisation de la phytoremédiation

Pour optimiser la mise en place de la phytoremédiation, certains choix doivent être faits sur le type de plante, les amendements à faire, ou encore le type de microorganismes à apporter pour s'adapter au mieux à chaque site.

Choix des plantes

Lors du choix des plantes, six paramètres doivent être pris en compte : la tolérance aux polluants et aux conditions édaphiques du site, la morphologie et la profondeur du système racinaire, une biomasse élevée, une croissance rapide, la présence sur le site (organisme indigène) et la facilité de récolte pour une valorisation économique ultérieure (figure 7.2).

Les espèces de la famille des Poaceae (graminées) et des Fabaceae (légumineuses) sont souvent sélectionnées, car elles ont une croissance rapide, une grande tolérance aux hydrocarbures et un système racinaire fibreux dense qui pénètre assez profondément dans le sol, permettant de le décompacter et de l'oxygéner. Si la pollution est plus profonde, les arbres de la famille des Salicaceae (saules et peupliers) sont les meilleurs candidats, car ils sont faciles à propager (bouture), ont une croissance rapide, une tolérance aux environnements stressants, produisent une biomasse importante et génèrent des systèmes racinaires profonds et étendus. Ces différentes plantes développent également des relations symbiotiques. Ainsi, l'association d'une légumineuse avec une bactérie fixatrice d'azote et le champignon mycorhizien *Funneliformis mosseae*, ou du saule des vanniers avec des champignons mycorhiziens à arbuscules, a permis d'améliorer l'efficacité de la phytoremédiation de sols pollués par des HAP par rapport aux plantes cultivées seules (Ren *et al.*, 2017 ; Li *et al.*, 2023).

Choix des microorganismes

Si la bioremédiation est réalisée avec des microorganismes indigènes et sans apport d'amendement, on parle alors d'atténuation naturelle. En revanche, elle peut être

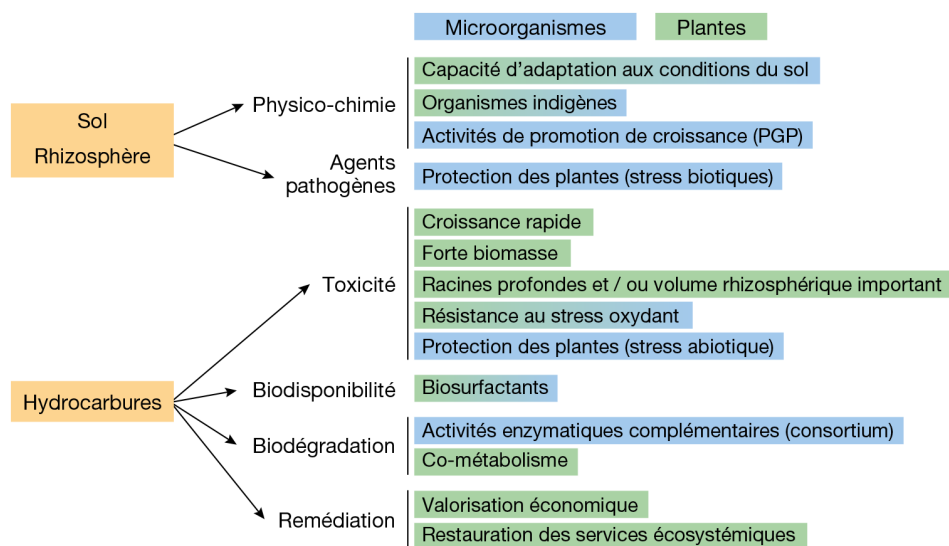


Figure 7.2. Propriétés intéressantes des plantes (en vert) et des microorganismes (en bleu) en phytoremédiation des hydrocarbures (mélange vert-bleu lorsque les propriétés sont communes aux deux). Ces propriétés sont utiles pour favoriser l'adaptation et la colonisation des sols contaminés, résister à la présence de contaminants et biodégrader les hydrocarbures.

optimisée par des actions de biostimulation en amplifiant l'activité microbienne *via* l'ajout de nutriments (solution nutritive constituée d'azote, de phosphore et de potassium, similaire à de l'engrais), d'oxygène, ou par l'ajustement du pH (Langenbach, 2013), et/ou en augmentant la biodisponibilité des hydrocarbures par l'ajout de surfactants. Peuvent aussi être envisagées des actions de bioaugmentation *via* l'inoculation de souches microbiennes isolées du sol du site ou d'autres sites. Les microorganismes sélectionnés peuvent être capables de dégrader les hydrocarbures et/ou de produire des biosurfactants et/ou d'avoir des activités de promotion de croissance des plantes.

Les bactéries dégradant les hydrocarbures

Des essais de phytoremédiation avec de la luzerne (*Medicago sativa* L.) inoculée avec une bactérie (*Pseudomonas aeruginosa*) ont montré une augmentation de la biodégradation des hydrocarbures de 47 % à 68 %, une meilleure croissance de la luzerne et l'atténuation du stress dû aux hydrocarbures en 90 jours de culture (Agnello *et al.*, 2016). Dans le cas d'une pollution par un mélange complexe, l'inoculation avec un consortium semble plus efficace pour la dégradation (Anza *et al.*, 2019). Ainsi, un essai de phytoremédiation avec du vétiver inoculé avec un consortium de cinq souches bactériennes (*Bacillus subtilis*, *B. atrophaeus*, *Plantibacter auratus*, *P. resinovorans* et *Staphylococcus pasteurii*) montre l'amélioration de la croissance des plantes et de la dégradation du pétrole (plante seule 77 %, et 85 % avec la bioaugmentation) (Kiamarsi *et al.*, 2020). Certaines bactéries produisent également des biosurfactants (rhamnolipides par *P. aeruginosa*, tréhalose par *Rhodococcus* sp.) permettant d'accroître la biodisponibilité des hydrocarbures. Ainsi, la co-inoculation d'une souche de *B. subtilis*, produisant un biosurfactant lipopeptidique avec un consortium bactérien dégradant les hydrocarbures, a amélioré de 50 % la dégradation de diesel (Mnif *et al.*, 2015).

Les bactéries promotrices de croissance des plantes (PGP)

Le stress oxydant dû à la présence d'hydrocarbures peut également être réduit par l'inoculation de bactéries PGP et tolérantes aux hydrocarbures (Hou *et al.*, 2015). Ainsi, dans un sol pollué aux hydrocarbures, l'inoculation d'un consortium bactérien composé de cinq souches PGP (des genres *Alcaligenes*, *Bacillus*, *Pseudomonas*, et *Serratia*), fixatrices d'azote, solubilisant le phosphate, ou produisant des phytohormones ou des sidérophores, a conduit à une augmentation de biomasse de l'herbacée *Distichlis spicata* plus de six fois supérieure par rapport au traitement non inoculé (Xia *et al.*, 2020).

Les champignons saprophytes

Les champignons basidiomycètes de la pourriture blanche, tels que *Bjerkandera adusta*, *Irpex lacteus*, *Phanerochaete chrysosporium*, *Pleurotus eryngii* ou *Trametes versicolor*, sont plébiscités dans des essais de bioremédiation appelés « mycoremédiation » (Treu et Falandysz, 2017). Par exemple, l'inoculation de *P. chrysosporium* permet de doubler l'efficacité de dégradation des hydrocarbures en 21 jours par rapport à un sol non inoculé (Brodkorb et Legge, 1992). Les champignons filamenteux tels que *Aspergillus*, *Fusarium* ou *Penicillium* sont également efficaces pour dégrader les HAP (Zheng et Obbard, 2003) ou le pétrole brut (Balaji *et al.*, 2014).

Les champignons mycorhiziens

Bien que l'implication directe des champignons mycorhiziens dans la dégradation des hydrocarbures n'ait pas été démontrée, l'inoculation de champignons mycorhiziens à arbuscules (AMF, voir chapitre 6) peut favoriser la croissance des plantes, stimuler l'activité microbienne dans la rhizosphère et donc la dissipation des HAP (Shi *et al.*, 2023). L'inoculation de la luzerne avec les champignons *Funneliformis mosseae* et *Claroideoglomus etunicatum*, ou du saule avec ces mêmes champignons ou avec *Rhizophagus intraradices* (nouvellement renommé *Rhizophagus irregularis*), montre respectivement une dégradation de 88 % du pyrène et, de 98 % du phénanthrène (Gao *et al.*, 2011) et de 62 % du benzo[a]pyrène (Li *et al.*, 2023). Bien que certains champignons ectomycorhiziens aient montré en culture pure des capacités de dégradation des HAP, il semble que leur potentiel de rhizoremédiation est limité (Meharg et Cairney, 2000).

►► Challenge de la phytoremédiation *in situ*

Changement d'échelle : des essais de laboratoire à l'application *in situ*

Un grand nombre d'essais de phytoremédiation des hydrocarbures sont menés en pots au laboratoire, en conditions contrôlées, optimisant ainsi les paramètres de croissance des plantes (éclairage, arrosage, température, photopériode, fertilisation, micro-organismes ajoutés). Toutefois, le même soin ne peut pas être apporté aux plantes sur le terrain. De même, certaines études réalisées au laboratoire utilisent des sols artificiellement pollués par une ou quelques molécules modèles, alors qu'*in situ* les sols sont pollués par des mélanges d'hydrocarbures et des pollutions anciennes avec une faible disponibilité. Pour répondre à cet enjeu, l'ajout de surfactants, de souches bactériennes produisant des biosurfactants ou d'amendements peut permettre

d'augmenter la disponibilité des hydrocarbures (Hussain *et al.*, 2018). Enfin, la germination des graines et la croissance des plantes sont souvent plus limitées en condition *in situ* que dans les essais au laboratoire. En effet, *in situ*, de nombreux paramètres (ex. : multicontamination, teneur en argile, température du sol, humidité, pH, salinité, carences en nutriments) peuvent impacter négativement le développement des plantes. Il est donc recommandé de bien caractériser les sols avant d'envisager la phytoremédiation afin de prévoir des traitements complémentaires (chaulage, lavage, amendements) et de sélectionner les plantes et les microorganismes les plus adaptés.

Législation

Il n'existe pas en France de cadre légal réglementant l'inoculation d'une souche ou d'un consortium microbien à des fins de bioremédiation. En pratique, lors d'un traitement de sol par bioaugmentation, le responsable du traitement fournit au responsable du site un certificat garantissant que les microorganismes inoculés ne sont ni génétiquement modifiés, ni pathogènes. Un antibiogramme peut également être demandé. Dans l'idéal, il faudrait pouvoir suivre le devenir des souches microbiennes introduites au cours du temps pendant et à l'issue du procédé de remédiation (Dueholm *et al.*, 2015).

Avantages indirects de la phytoremédiation

Au-delà du processus de biodégradation, la phytoremédiation présente d'autres avantages par rapport aux autres techniques : traitement *in situ* sans excavation ni transport des terres (étapes faisant de ces terres un déchet avec une réglementation spécifique); coût et entretien limités; réduction de l'érosion des sols. La création de parcelles en phytoremédiation permet également de recréer des espaces urbains végétalisés sur les friches industrielles, conduisant à réduire les impacts négatifs des îlots de chaleur et à augmenter l'esthétique de ces sites délaissés. Ces espaces naturalisés sont également propices au développement d'une riche biodiversité en favorisant par exemple les insectes pollinisateurs. La phytoremédiation est aussi un moyen de rétablir de nombreux services écosystémiques, tels que la séquestration de carbone (grâce aux plantes), la régulation du cycle de l'eau ou la production de biomasse (non alimentaire).

► Conclusion

La phytoremédiation, technique peu onéreuse et applicable à de grandes surfaces, est une approche innovante pour la gestion des sols pollués aux hydrocarbures. Elle possède une bonne acceptation sociétale et présente des avantages écologiques et environnementaux. Dans le cas des pollutions aux hydrocarbures, l'utilisation des plantes vise principalement à activer et à renforcer les activités microbiennes au sein de la rhizosphère. Sans intervention spécifique, la phytoremédiation spontanée peut s'apparenter à de l'atténuation naturelle et permet également de limiter le transfert de polluants aux autres compartiments de l'environnement.

Les processus de biodégradation peuvent être optimisés (phytoremédiation assistée) en combinant la sélection de plantes adaptées au type d'environnement à décontaminer avec l'inoculation de microorganismes hydrocarbonoclastes, produisant des biosurfactants pour accroître la biodisponibilité des hydrocarbures, ou favorisant la croissance des plantes en limitant le stress lié aux contaminants. Ces choix doivent être guidés par la biodiversité présente sur le site en favorisant la sélection de plantes

et de microorganismes indigènes. L'efficacité de la mise en place de traitements de phytoremédiation *in situ* nécessite cependant une bonne connaissance des contraintes édaphiques et une phase de test et de validation au laboratoire des prétraitements nécessaires et des associations plantes-microorganismes sélectionnées. Enfin, ces approches de phytoremédiation nécessitent un suivi et un entretien régulier qu'il faut prendre en compte dans les coûts de mise en place de tels traitements.

► Références bibliographiques

- Abbasian F., Lockington R., Mallavarapu M., Naidu R., 2015. A comprehensive review of aliphatic hydrocarbon biodegradation by bacteria. *Applied Biochem. Biotechnol.*, 176, 670-699. <https://doi.org/10.1007/s12010-015-1603-5>
- Abdullah S.R.S., Al-Baldawi I.A., Almansoori A.F., Purwanti I.F., Al-Sbani N.H. *et al.*, 2020. Plant-assisted remediation of hydrocarbons in water and soil: application, mechanisms, challenges and opportunities. *Chemosphere*, 247, 125932. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2020.125932>
- Ademe, 2015. Taux d'utilisation et coûts des différentes techniques et filières de traitement des sols et des eaux souterraines pollués en France. Étude Ernst & Young, synthèse des données de 2012, 148 p.
- Ademe, 2016. *Les sites et sols pollués en France : bilan des connaissances et des actions*. Ademe, France.
- Agnello A.C., Bagard M., van Hullebusch E.D., Esposito G., Huguenot D., 2016. Comparative bioremediation of heavy metals and petroleum hydrocarbons co-contaminated soil by natural attenuation, phytoremediation, bioaugmentation and bioaugmentation-assisted phytoremediation. *Sci. Total Environ.*, 563, 693-703. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2015.10.061>
- Akhtar N., Wani A.K., Dhanjal D.S., Mukherjee S., 2022. Insights into the beneficial roles of dark septate endophytes in plants under challenging environment: resilience to biotic and abiotic stresses. *World J. Microbiol. Biotechnol.*, 38 (5), 79. <https://doi.org/10.1007/s11274-022-03264-x>
- Alegbeye O.O., Opeolu B.O., Jackson V.A., 2017. Polycyclic aromatic hydrocarbons: a critical review of environmental occurrence and bioremediation. *Environmental Management*, 60, 758-783. <https://doi.org/10.1007/s00267-017-0896-2>
- Anza M., Salazar O., Epelde L., Becerril J.M., Alkorta I. *et al.*, 2019. Remediation of organically contaminated soil through the combination of assisted phytoremediation and bioaugmentation. *Appl. Sci.*, 9 (22), 4757. <https://doi.org/10.3390/app9224757>
- Atakpa E.O., Zhou H., Jiang L., Ma Y., Liang Y. *et al.*, 2022. Improved degradation of petroleum hydrocarbons by co-culture of fungi and biosurfactant-producing bacteria. *Chemosphere*, 290, 133337. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2021.133337>
- Balaji V., Arulazhagan P., Ebenezer P., 2014. Enzymatic bioremediation of polyaromatic hydrocarbons by fungal consortia enriched from petroleum contaminated soil and oil seeds. *J. Environ. Biol.*, 35 (3), 521-529. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/24813008/>
- Banitz T., Johst K., Wick L.Y., Schamfuß S., Harms H. *et al.*, 2013. Highways versus pipelines: contributions of two fungal transport mechanisms to efficient bioremediation. *Environ. Microbiol. Rep.*, 5 (2), 211-218. <https://doi.org/10.1111/1758-2229.12002>
- Barnier C., Ouvrard S., Robin C., Morel J.-L., 2014. Desorption kinetics of PAHs from aged industrial soils for availability assessment. *Sci. Total Environ.*, 470e471, 639-645. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2013.10.032>
- Binet P., Portal J.M., Leyval C., 2000. Dissipation of 3–6-ring polycyclic aromatic hydrocarbons in the rhizosphere of ryegrass. *Soil Biology and Biochemistry*, 32 (14), 2011-2017. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(00\)00100-0](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00100-0)
- Brodkorb T.S., Legge R.L., 1992. Enhanced biodegradation of phenanthrene in oil tar-contaminated soils supplemented with *Phanerochaete chrysosporium*. *Applied and Environmental Microbiology*, 58 (9), 3117-3121. <https://doi.org/10.1128/aem.58.9.3117-3121.1992>
- Dubrovskaya E., Pozdnyakova N., Golubev S., Muratova A., Grinev V. *et al.*, 2017. Peroxidases from root exudates of *Medicago sativa* and *Sorghum bicolor*: catalytic properties and involvement in PAH degradation. *Chemosphere*, 169, 224-232. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2016.11.027>

- Dueholm M.S., Marques I.G., Karst S.M., D'Imperio S., Tale V.P. *et al.*, 2015. Survival and activity of individual bioaugmentation strains. *Bioresour. Technol.*, 186, 192-199. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2015.02.111>
- El-Naas M.H., Acio J.A., El Telib A.E., 2014. Aerobic biodegradation of BTEX: progresses and prospects. *Journal of Environmental Chemical Engineering*, 2 (2), 1104-1122. <https://doi.org/10.1016/j.jece.2014.04.009>
- Gao Y., Li Q., Ling W., Zhu X., 2011. Arbuscular mycorrhizal phytoremediation of soils contaminated with phenanthrene and pyrene. *J. Hazard Mater.*, 185, 703-709. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2010.09.076>
- Ghazali F.M., Rahman R.N.Z.A., Salleh A.B., Basri M., 2004. Biodegradation of hydrocarbons in soil by microbial consortium. *International Biodeterioration & Biodegradation*, 54 (1), 61-67. <https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2004.02.002>
- Gibson D.T., Parales R.E., 2000. Aromatic hydrocarbon dioxygenases in environmental biotechnology. *Curr. Opin. Biotechnol.*, 11, 236-243. [https://doi.org/10.1016/s0958-1669\(00\)00090-2](https://doi.org/10.1016/s0958-1669(00)00090-2)
- Gupta G., Kumar V., Pal A.K., 2016. Biodegradation of polycyclic aromatic hydrocarbons by microbial consortium: a distinctive approach for decontamination of soil. *Soil and Sediment Contamination: An International Journal*, 25 (6), 597-623. <https://doi.org/10.1080/15320383.2016.1190311>
- Haritash A.K., Kaushik C.P., 2009. Biodegradation aspects of polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs): a review. *J. Hazard Mater.*, 169 (1-3), 1-15. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2009.03.137>
- Hoang S.A., Lamb D., Seshadri B., Sarkar B., Choppala G. *et al.*, 2021. Rhizoremediation as a green technology for the remediation of petroleum hydrocarbon-contaminated soils. *J. Hazard Mater.*, 401, 123282. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2020.123282>
- Hou J., Liu W., Wang B., Wang Q., Luo Y. *et al.*, 2015. PGPR enhanced phytoremediation of petroleum contaminated soil and rhizosphere microbial community response. *Chemosphere*, 138, 592-598. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2015.07.025>
- Hussain F., Hussain I., Khan A.H.A., Muhammad Y.S., Iqbal M. *et al.*, 2018. Combined application of biochar, compost, and bacterial consortia with Italian ryegrass enhanced phytoremediation of petroleum hydrocarbon contaminated soil. *Environ. Exp. Bot.*, 153, 80-88. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.05.012>
- Johnsen A.R., Wick L.Y., Harms H., 2005. Principles of microbial PAH-degradation in soil. *Environmental Pollution*, 133 (1), 71-84. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2004.04.015>
- Khan Z., Roman D., Kintz T., delas Alas M., Yap R. *et al.*, 2014. Degradation, phytoprotection and phytoremediation of phenanthrene by endophyte *Pseudomonas putida*, PD1. *Environ. Sci. Technol.*, 48 (20), 12221-12228. <https://doi.org/10.1021/es503880t>
- Kiamarsi Z., Kafi M., Soleimani M., Nezami A., Lutts S., 2020. Conjunction of *Vetiveria zizanioides* L. and oil-degrading bacteria as a promising technique for remediation of crude oil-contaminated soils. *Journal of Cleaner Production*, 253, 119719. <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2019.119719>
- Langenbach T., 2013. Persistence and bioaccumulation of persistent organic pollutants (POPs). *Applied Bioremediation-Active and Passive Approaches*, 10, 56418. <https://doi.org/10.5772/56418>
- Leyval C., Binet P., 1998. Effect of polyaromatic hydrocarbons in soil on arbuscular mycorrhizal plants. *J. Environ. Qual.*, 27 (2), 402-407. <https://doi.org/10.2134/jeq1998.00472425002700020022x>
- Li X., Kang X., Zou J., Yin J., Wang Y. *et al.*, 2023. Allochthonous arbuscular mycorrhizal fungi promote *Salix viminalis* L.-mediated phytoremediation of polycyclic aromatic hydrocarbons characterized by increasing the release of organic acids and enzymes in soils. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 249, 114461. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2022.114461>
- Megharaj M., Ramakrishnan B., Venkateswarlu K., Sethunathan N., Naidu R., 2011. Bioremediation approaches for organic pollutants: a critical perspective. *Environment international*, 37 (8), 1362-1375. <https://doi.org/10.1016/j.envint.2011.06.003>
- Meharg A.A., Cairney J.W., 2000. Ectomycorrhizas-extending the capabilities of rhizosphere remediation? *Soil Biology and Biochemistry*, 32 (11-12), 1475-1484. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(00\)00076-6](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00076-6)

- Mnif I., Mnif S., Sahnoun R., Maktouf S., Ayedi Y. *et al.*, 2015. Biodegradation of diesel oil by a novel microbial consortium: comparison between co-inoculation with biosurfactant-producing strain and exogenously added biosurfactants. *Environmental Science and Pollution Research*, 22, 14852-14861. <https://doi.org/10.1007/s11356-015-4488-5>
- Northcott G.L., Jones K.C., 2001. Partitioning, extractability, and formation of nonextractable PAH residues in soil. 1. Compound differences in aging and sequestration. *Environ. Sci. Technol.*, 35, 1103-1110. <https://doi.org/10.1021/es000071y>
- Nzila A., 2013. Update on the cometabolism of organic pollutants by bacteria. *Environ. Pollut.*, 178, 474-482. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2013.03.042>
- Ren C.G., Kong C.C., Bian B., Liu W., Li Y. *et al.*, 2017. Enhanced phytoremediation of soils contaminated with PAHs by arbuscular mycorrhiza and rhizobium. *Int. J. Phytoremediation*, 19 (9), 789-797. <https://doi.org/10.1080/15226514.2017.1284755>
- Schröder P., Collins C., 2002. Conjugating enzymes involved in xenobiotic metabolism of organic xenobiotics in plants. *Int. J. Phytoremediation*, 4 (4), 247-265. <https://doi.org/10.1080/15226510208500086>
- Séré G., Schwartz C., Cortet J., Guimont S., Watteau F. *et al.*, 2017. Pedological engineering for brownfield reclamation. *Soils Within Cities: Global Approaches to Their Sustainable Management*, Schweizerbart Science Pub., 152-158. <https://doi.org/10.1515/boku-2017-0006>
- Shi J., Wang X., Wang E., 2023. Mycorrhizal symbiosis in plant growth and stress adaptation: from genes to ecosystems. *Annual Review of Plant Biology*, 74 (1), 569-607. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-061722-090342>
- Thion C., Cébron A., Beguiristain T., Leyval C., 2012. PAH biotransformation and sorption by *Fusarium solani* and *Arthrobacter oxydans* isolated from a polluted soil in axenic cultures and mixed co-cultures. *International biodeterioration & biodegradation*, 68, 28-35. <https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2011.10.012>
- Treu R., Falandysz J., 2017. Mycoremediation of hydrocarbons with basidiomycetes: a review. *Journal of Environmental Science and Health, Part B*, 52 (3), 148-155. <https://doi.org/10.1080/03601234.2017.1261536>
- Van Beilen J.B., Li Z., Duetz W.A., Smits T.H.M., Witholt B., 2003. Diversity of alkane hydroxylase systems in the environment. *Oil & Gas Science and Technology*, 58 (4), 427-440. <https://doi.org/10.2516/ogst:2003026>
- Vazquez-Cuevas G.M., Lag-Brotons A.J., Ortega-Calvo J.J., Stevens C.J., Semple K.T., 2020. The effect of organic acids on the behaviour and biodegradation of ¹⁴C-phenanthrene in contaminated soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 143, 107722. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.107722>
- Xia M., Chakraborty R., Terry N., Singh R.P., Fu D., 2020. Promotion of saltgrass growth in a saline petroleum hydrocarbons contaminated soil using a plant growth promoting bacterial consortium. *International Biodeterioration & Biodegradation*, 146, 104808. <https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2019.104808>
- Yao D., Wang N., Dai W., Liu Y., Tian K. *et al.*, 2023. Degradation of benzo[a]pyrene in the soil enhanced by soapwort: the role of soapwort and functional microbial community. *J. Hazard Mater.*, 458, 131993. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2023.131993>
- Zheng Z., Obbard J.P., 2003. Oxidation of polycyclic aromatic hydrocarbons by fungal isolates from an oil contaminated refinery soil. *Environmental Science and Pollution Research*, 10 (3), 173-176. <https://doi.org/10.1065/espr2002.07.126>