# Répartition de la biomasse sur la planète

**Auteur :**
**JOYARD Jacques**, Directeur de recherche honoraire au CNRS, Laboratoire de Physiologie cellulaire et végétale, Université Grenoble Alpes

13-05-2024

*Que représente la biosphère sur Terre ? Comment la biomasse est-elle répartie entre océans et continents ? Lors d'une randonnée en montagne, en forêt ou lors d'une plongée sous-marine, nous apprécions la diversité de la nature : la flore colorée d'une prairie alpine, l'incroyable diversité de la faune d'un lagon et les traces discrètes des animaux d'une forêt ! Le contraste entre biomes marins et terrestres est frappant, mais la quantification de ces différences reste difficile. Notre vision des espèces qui peuplent la planète est biaisée. Nous remarquons les organismes les plus visibles - ou les plus gros - mais nous sommes loin d'imaginer l'importance de "la majorité invisible" [1], les procaryotes ou plus largement les microorganismes, en particulier dans les sols. Comment estimer correctement la biomasse globale de tous les organismes vivants et quantifier l'abondance des constituants de la biosphère ? C'est une question fondamentale en biologie. La quantification de la biomasse du vivant sur Terre présentée ici - ventilée par grands groupes taxonomiques, stratégies écologiques et environnements globaux - constitue une base pour explorer les grandes questions environnementales actuelles.*

# 1. Biodiversité, matière vivante et biomasse

## 1.1. De la biodiversité au bilan quantitatif de la biomasse

Des siècles d'observation de la nature ont permis de dresser un tableau de plus en plus détaillé - mais toujours incomplet - des espèces qui peuplent notre planète et des rôles respectifs qu'elles jouent au sein des divers écosystèmes (Lire Qu'est-ce que la biodiversité ?). Depuis le début du siècle, plusieurs avancées technologiques et scientifiques majeures ont permis d'élargir notre compréhension de la biodiversité sur Terre :

Les nouvelles **approches de séquençage des génomes** ont permis d'obtenir une vue très détaillée de la composition de

nombreuses communautés naturelles. En caractérisant de courts fragments de leur ADN qui persistent dans le milieu, il est ainsi possible d'inventorier la biodiversité d'un écosystème à partir d'échantillons d'eau, de sol, etc. (Lire Code-barres ADN pour caractériser la biodiversité) ;

Les récents **efforts d'échantillonnage à l'échelle mondiale**, tels que ceux de l'expédition *Tara Oceans* (Figure 1) et ses homologues continentaux dans le monde entier, apportent des descriptions plus solides des peuplements des habitats naturels (Lire Quand l'expédition Tara Océans explore la diversité du plancton) ;

De meilleurs **outils de télédétection** permettent de sonder l'environnement à l'échelle planétaire avec une résolution et une spécificité sans précédent. [Voir par exemple la vidéo du *NASA Earth Observatory* sur le phytoplancton des océans : Feeding the Sea: Phytoplankton Fuel Ocean Life]

*Figure 1. Sur le pont de la goélette Tara lors d'un échantillonnage au cours de la campagne Tara Oceans en mer du Labrador. [Source : photo © Francois Aurat / Fondation Tara Expéditions - NASA Goddard Space Flight Center, CC BY 2.0].*

Pour décrire un système complexe comme la biosphère, il est essentiel de quantifier l'abondance des composants individuels du système (c'est-à-dire les espèces, les groupes taxonomiques plus larges…) au sein des divers écosystèmes. Une description quantitative de la distribution de la biomasse est essentielle pour faire le point sur le carbone bioséquestré [2] et modéliser les cycles biogéochimiques [3] à l'échelle planétaire, ainsi que pour déterminer l'impact passé et futur des activités humaines.

Une telle analyse quantitative exhaustive de la biomasse de chaque taxon a été récemment proposée par une équipe israélienne [4,5] : grâce à une méta-analyse des données publiées, Bar-on *et al.* ont effectué un recensement de la biomasse de tous les règnes du vivant et ont fourni une vue holistique de la composition de la biosphère sur terre comme dans les océans. Cela a permis de construire des modèles spécifiques des catégories taxonomiques, des lieux géographiques et des modes trophiques. Le cadre général de cette stratégie est résumé dans le focus associé (Lire Comment estimer la biomasse globale ?).

## 1.2. Le carbone comme marqueur de la matière organique et du vivant

La **biomasse** microbienne, végétale ou animale est principalement **constituée** d'**eau**, de **minéraux** et de **composés organiques** ; elle contient donc une grande quantité d'hydrogène, d'oxygène, de **carbone** et, dans une moindre mesure, d'azote (Tableau 1). La vie concentre certains des éléments qui ne sont pas abondants sur la Terre dans son ensemble. Par exemple, l'atmosphère est riche en azote et en oxygène mais contient peu de carbone et d'hydrogène, tandis que la croûte terrestre, bien que contenant de l'oxygène et une petite quantité d'hydrogène, contient peu de carbone et d'azote. Ainsi, le **carbone** est en quelque sorte un **marqueur** de la **matière organique** (organismes vivants ou morts).

***Tableau 1.*** *Pourcentage approximatif des éléments dans les organismes vivants (par exemple les humains) par rapport à la croûte terrestre ou l'atmosphère* [6].

| Elément | Vivant (Humains) | Atmosphère | Croûte terrestre |
|---|---|---|---|
| Oxygène (O) | 65% | 21% | 46% |
| Carbone (C) | 18% | trace | trace |
| Hydrogène (H) | 10% | trace | 0.1% |
| Azote (N) | 3% | 78% | trace |

Le carbone bioséquestré est directement lié à la biomasse formée par les organismes photosynthétiques (cyanobactéries, plantes

vertes...). Ils absorbent l'énergie solaire, captent l'eau ($H_2O$) et le dioxyde de carbone ($CO_2$) et les transforment en sucres et en dioxygène ($O_2$) dans un processus appelé **photosynthèse** (Lire Lumière sur la photosynthèse et Le chemin du carbone dans la photosynthèse). L'équation de la photosynthèse peut être résumée comme suit :

$6\ CO_2 + 12\ H_2O + \text{lumière} \rightarrow C_6H_{12}O_6\ (\text{glucose}) + 6\ H_2O + 6\ O_2$

Les quantités colossales de matière vivante fabriquées en permanence par la photosynthèse sont utilisées ensuite chaque jour, dans un vaste équilibre dynamique entre vie, mort, nutrition, métabolisme, croissance et décomposition [7]. Ainsi, le carbone fixé dans la biomasse végétale entre dans les réseaux alimentaires car il est utilisé par une grande diversité d'organismes liés entre eux par des relations trophiques. Les plantes (organismes producteurs) sont consommées par les animaux herbivores (organismes consommateurs) avec l'aide de micro-organismes associés (microbiotes). Dans les océans, la biomasse entre dans la chaîne alimentaire grâce au phytoplancton. La plupart des organismes vivants utilisent la **respiration** aérobie (en présence d'oxygène) qui transfère l'énergie chimique du glucose dans l'ATP, molécule clé du métabolisme énergétique cellulaire. La respiration aérobie est le catabolisme des nutriments (glucose) en dioxyde de carbone, eau et ATP, et implique un système de transport d'électrons dans lequel le dioxygène est l'accepteur final d'électrons. La réaction globale de la respiration est la suivante :

$C_6H_{12}O_6\ (\text{glucose}) + 6\ O_2 + 36\ (\text{ADP+Pi}) \rightarrow 6\ CO_2 + 6\ H_2O + 36\ \text{ATP}$

## 1.3. Mesurer la biomasse : poids sec et contenu en carbone

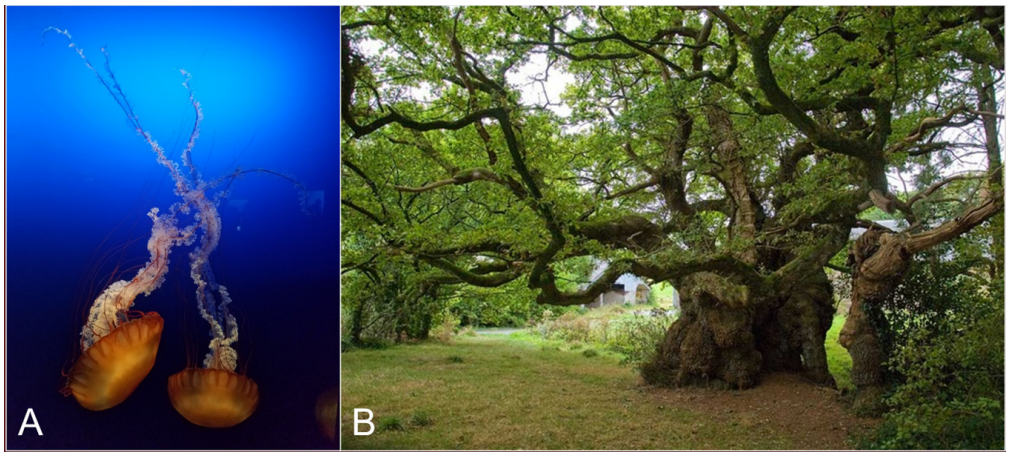


*Figure 2. L'eau est le constituant majoritaire des organismes vivants. A, Méduses (Chrysaora fuscescens) [Source : photo prise à l'aquarium d'Omaha © Betty Steffens, via Pexels] ; B, Chêne pédonculé (Quercus robur) remarquable de la forêt de Tronjoly âgé de 1500 à 1700 ans [Source : Michel Lefrancq, CC BY-SA 3.0, via Wikimedia Commons]*

La teneur en eau est très variable d'un organisme vivant à l'autre : une méduse est composée d'environ 95 % d'eau alors qu'un arbre vivant est constitué de plus de deux tiers d'eau en masse (Figure 2) ! Il est donc préférable d'utiliser un paramètre indépendant de l'eau pour donner une vue d'ensemble de la biomasse. C'est le cas tant pour le poids sec que pour la teneur en carbone. D'ailleurs, une bonne approximation du facteur de conversion caractéristique entre le carbone et la masse sèche totale a une valeur de 2. Prenons un chêne centenaire de 20 tonnes de bois (poids sec). Cela correspond à environ 10 tonnes de carbone, principalement contenu dans les molécules de cellulose et de lignine, les principaux constituants du bois.

Dans leur méta-analyse de la biomasse des organismes vivants de la biosphère sur l'ensemble de la planète, Bar-on *et al.* [4,5] ont exprimé la biomasse en gigatonnes de carbone, avec 1 Gt C = $10^{15}$ g de carbone.

Cette référence à la quantité de carbone est donc une manière d'estimer *(i)* ce que représentent les différents taxons en terme de biomasse et *(ii)* leur importance relative au sein de la biosphère. Bien évidement, le carbone contenu dans les organismes vivants ne représente pas la totalité du carbone de la matière organique des sols. Issue principalement de la décomposition des végétaux dans le sol, cette matière organique constitue des stocks considérable de carbone (Lire La place des sols dans le cycle du carbone ). De même, la matière organique accumulée dans les océans représente des quantités de carbone bien supérieures à celle que l'on peut mesurer dans les organismes vivants (Lire La pompe à carbone biologique de l'océan).

# 2. Répartition de la biomasse dans la biosphère

## 2.1. Les plantes dominent en termes de biomasse

Les meilleures estimations de la biomasse de chaque taxon [8] analysé sont présentées dans la figure 3 [9]. La somme de la biomasse de tous les taxons sur Terre est estimée à environ 550 Gt C, dont :

≈80% (≈450 Gt C) sont des plantes [10] ;

≈15 % (≈70 Gt C) sont des bactéries, le deuxième composant majeur de la biomasse ;

le reste est dû à d'autres groupes ; par ordre décroissant : champignons (≈12 Gt C), archées (≈8 Gt C), protistes (≈4 Gt C), animaux (≈2 Gt C) et virus (≈0,2 Gt C).

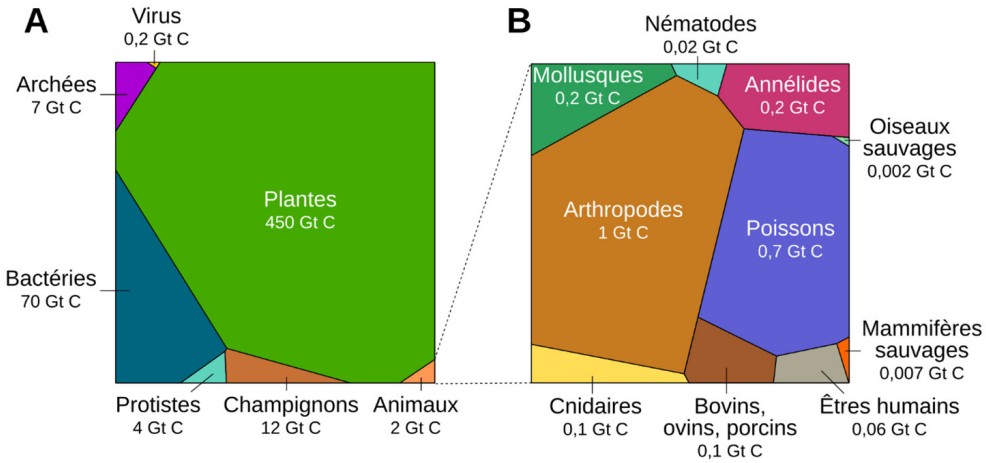


*Figure 3. Répartition de la biomasse en fonction des groupes d'êtres vivants. (A) Les biomasses sont représentées sur un diagramme de Voronoï où l'aire de chaque surface est proportionnelle à la biomasse du groupe d'êtres vivants considéré. (B) Biomasse de différents groupes d'animaux. Les groupes dont la biomasse est négligeable ne sont pas représentés. Les diagrammes ont été générés à partir de l'outil Proteomaps (voir ref. [9]). Les groupes apparentés tels que les vertébrés (oiseaux, poissons, mammifères) sont situés les uns à côté des autres. La contribution des reptiles et des amphibiens à la biomasse animale totale est négligeable. [Source : schéma d'après Bar-On et al. ref. [4], traduit par Pascal Combemorel ; Article en libre accès distribué sous licence CC BY-NC-ND 4.0]*

Les **estimations de la biomasse mondiale** varient en fonction de la quantité d'informations sur lesquelles elles sont basées et, par conséquent, de leur incertitude (Lire Focus Comment estimer la biomasse globale ?). Une estimation présentant un **degré de certitude relativement élevé** est celle des **plantes**, qui repose sur de nombreuses sources indépendantes permettant une évaluation robuste de la biomasse végétale totale [11]. En revanche, un cas caractéristique de **plus grandes incertitudes** est illustré par les **procaryotes marins**, dont les concentrations cellulaires sont mesurées en divers endroits de la planète et classées en fonction de la profondeur.

Ainsi, malgré la grande incertitude associée à la biomasse totale des bactéries [10], les plantes sont le groupe dominant en termes de biomasse avec une probabilité de ≈90%.

La biomasse végétale est dominée par les plantes terrestres, et plus précisément par les plantes vasculaires, avec seulement une contribution mineure des bryophytes (les mousses par exemple) et de toute la biomasse végétale marine. Cette biomasse végétale représente celle des écosystèmes forestiers et non forestiers et tient compte des effets des changements d'affectation des sols. [12] Les tissus végétaux sont composés d'un réseau extracellulaire de parois cellulaires (principalement de la cellulose et de la lignine), renfermant un réseau cytoplasmique, appelé protoplasme. Le rapport entre protoplasme et paroi cellulaire varie selon les compartiments végétaux, les feuilles contenant le moins de tissus de soutien alors que les tiges des plantes ligneuses (comme les arbres) sont principalement composées de tissus de soutien :

≈70% de la biomasse végétale sont dus aux tiges et aux troncs d'arbres, et sont donc relativement inertes sur le plan métabolique ;

La partie restante (≈30%) est concentrée dans les tissus végétaux métaboliquement très actifs (principalement les feuilles et les parties racinaires métaboliquement actives).

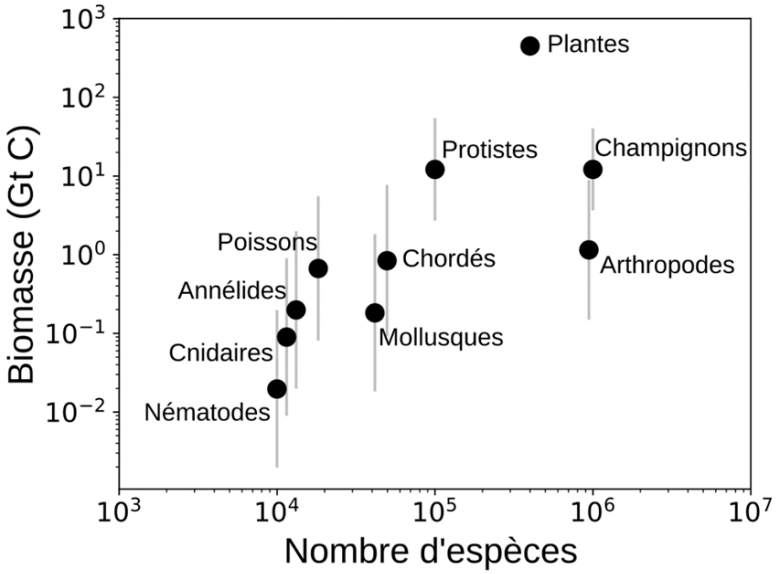


*Figure 4. Relation entre la richesse en espèces et la biomasse de différents taxons. Le nombre total d'espèces dans chaque taxon est représenté par rapport à la biomasse totale du taxon. Les barres d'erreur reflètent notre projection de l'incertitude de l'estimation de la biomasse. [Source : schéma d'après Bar-On et al. ref. [4], traduit par Pascal Combemorel ; Article en libre accès distribué sous licence CC BY-NC-ND 4.0]*

La biomasse aérienne (≈320 Gt C) représente ≈60 % de la biomasse planétaire, la biomasse souterraine étant principalement composée de racines de plantes (≈130 Gt C) et de microbes résidant dans le sol et le sous-sol profond (≈100 Gt C).

Les bactéries comprennent environ 90 % de la biomasse des sous-sols profonds (principalement dans les aquifères et sous le plancher océanique), qui ont une activité métabolique très lente et des temps de renouvellement du carbone de la biomasse associée de plusieurs mois à des milliers d'années. Si l'on exclut ces contributions, la biomasse totale des sols reste dominée par les plantes, principalement constituées de ≈150 Gt C de racines et de feuilles de plantes et de ≈9 Gt C de bactéries terrestres et marines dont la contribution est pratiquement à égalité avec les ≈12 Gt C de champignons.

## 2.2. La biomasse n'est pas directement liée au nombre d'espèces

À l'heure actuelle, environ 1,7 à 2 millions d'espèces ont été décrites, mais leur nombre est estimé entre 3 et 100 millions. La figure 3 représente la relation entre la richesse en espèces et la biomasse de différents taxons. Les bactéries, les archées et les virus ne sont pas inclus dans cette représentation car la définition des espèces est problématique pour ces organismes.

*Figure 5. Krill antarctique Euphausia superba. Il vit en grands groupes, appelés « essaims », atteignant parfois des densités de 10 000 à 30 000 individus par mètre cube. [Source : Krill666.jpg: Uwe Kils, CC BY-SA 3.0, via Wikimedia Commons]*

Les champignons, les arthropodes [13] et les plantes présentent le plus grand nombre d'espèces. Les plantes à fleurs représentent la majeure partie de la biomasse terrestre, répartie entre environ 380 000 espèces [14]. Alors que des groupes comme les insectes

(une classe des arthropodes) dominent en termes de richesse en espèces (avec environ 1 million d'espèces décrites) [15], leur fraction de biomasse relative est minuscule. Certaines espèces contribuent beaucoup plus que des familles ou même des classes entières. Par exemple, l'espèce de krill Antarctique *Euphausia superba* (Figure 5) contribue à hauteur de ≈0,05 Gt C à la biomasse mondiale [16], au même niveau que d'autres espèces éminentes telles que les humains (≈0,06 Gt C) ou les vaches.

Cette valeur est comparable à la contribution d'autres membres du phylum des arthropodes, les termites [17], qui contiennent de nombreuses espèces, et dépasse de loin la biomasse de classes entières de vertébrés comme les oiseaux (≈0,002 Gt C).

D'autres groupes, comme les nématodes [18], surpassent toutes les autres espèces animales en termes de nombre d'individus, mais ne constituent qu'environ 1 % de la biomasse animale totale (Figure 6).

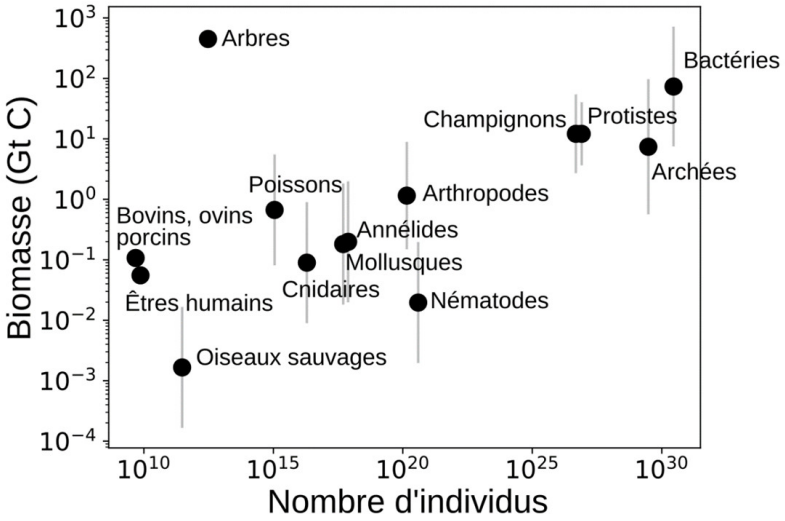


*Figure 6. Relation entre l'abondance et la biomasse de différents taxons. Le nombre total d'individus de chaque taxon est représenté par rapport à la biomasse totale du taxon. Les barres d'erreur reflètent la projection d'incertitude de l'estimation de la biomasse. [Source : schéma d'après Bar-On et al. ref. [4], traduit par Pascal Combemorel ; Article en libre accès distribué sous licence CC BY-NC-ND 4.0]*

Ainsi, l'image qui se dégage de la biomasse de la biosphère complète l'accent communément mis sur la richesse en nombre d'espèces (voir Figure 4). Cette étude relativise les affirmations relatives à la prédominance de groupes tels que les termites [16], les fourmis [19], les nématodes [20] et les procaryotes [21].

En revanche, la biomasse des amphibiens (comme la grenouille), dont la population connaît un déclin spectaculaire [22], reste mal caractérisée.

# 3. Distribution de la biomasse en fonction des biotopes et des modes trophiques

## 3.1. Biomasse des organismes vivant dans les divers environnements

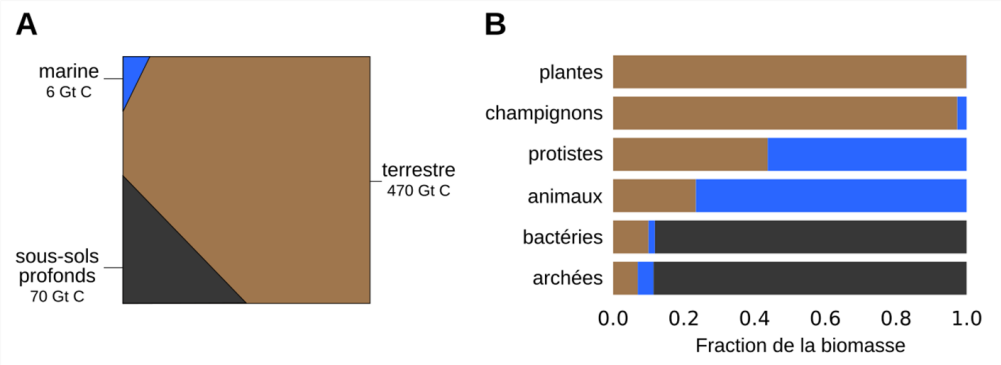


*Figure 7. Distribution de la biomasse des organismes vivant dans différents environnements (marins- en bleu-, terrestres -en brun- et sous-sols profonds -en noir). (A) La biomasse absolue est représentée à l'aide d'un diagramme de Voronoï, la surface de chaque cellule étant proportionnelle à la biomasse globale dans chaque environnement. (B) Fraction de la biomasse de chaque groupe concentré dans l'environnement terrestre, marin ou du sous-sol profond. Les nombres sont exprimés en gigatonnes de carbone. [Source : schéma d'après Bar-On et al. ref. [4], traduit par Pascal Combemorel ; Article en libre accès distribué sous licence CC BY-NC-ND 4.0]*

Les différences de la biomasse globale entre les environnements terrestres et marins sont très marquées (Figure 7 et Tableau 2). L'océan couvre 71 % de la surface de la Terre et occupe un volume beaucoup plus important que l'environnement terrestre, et pourtant la biomasse terrestre, avec ≈470 Gt C, est environ deux ordres de grandeur plus élevée que les ≈6 Gt C de la biomasse marine, comme le montre la figure 7A. Par contre, la productivité primaire des deux milieux est à peu près égale [23].

Pour les plantes, la plupart de la biomasse est concentrée dans les environnements terrestres (les plantes ne sont qu'une petite fraction de la biomasse marine, <1 Gt C, sous forme d'algues -vertes et rouges- et de prairies marines ; Figure 7B).

Pour les animaux, la plupart de la biomasse est concentrée dans le milieu marin, provenant des poissons (≈0,7 Gt C), des arthropodes marins (≈1 Gt C), des mollusques et des annélides.

Pour les bactéries et les archées, la majeure partie de la biomasse est concentrée dans les environnements souterrains profonds [24],[25], tels que les aquifères profonds et la croûte océanique, qui pourrait contenir le plus grand aquifère sur Terre [26].

***Tableau 2.*** *Biomasse globale des taxons dans les environnements terrestres, marins ou les sous-sols profonds. [Tableau réalisé d'après les données de Bar-On et al. ref. [4] ; Article en libre accès distribué sous licence CC BY-NC-ND 4.0]*

| Milieu terrestre | | Milieu marin | | Sous-sols p |
|---|---|---|---|---|
| Taxon | Biomasse [Gt C] | Taxon | Biomasse [Gt C] | Taxon |
| Plantes | 450 | Poissons | 0,7 | |
| Champignons du sol | 12 | Champignons marins | 0,3 | |
| Bactéries du sol | 7 | Bactéries marines | 1,3 | Bactéries des sous-sols profonds terrestres |
| | | | | Bactéries des sous-sols profonds marins |
| Protistes terrestres | 1,6 | Protistes marins | 2 | |
| Archées du sol | 0,5 | Archées marines | 0,3 | Archées des sous-sols profonds terrestres |
| | | | | Archées des sous-sols profonds marins |
| Arthropodes terrestres | 0.2 | Arthropodes marins | 1 | |
| Mammifères sauvages | 0,003 | Mammifères marins | 0,004 | |
| Nématodes terrestres | 0,006 | Nématodes marins | 0,01 | |
| Annélides | 0,2 | | | |
| Bétail | 0,1 | | | |
| Humains | 0,06 | | | |
| Oiseaux sauvages | 0,002 | | | |
| | | Mollusques marins | 0,2 | |
| | | Cnidaires | 0,1 | |
| Total | 470 | Total | 6 | Tot |

Cependant, plusieurs des résultats de la figure 7B doivent être interprétés avec prudence en raison de la grande incertitude associée à certaines des estimations, principalement celles des protistes terrestres totaux, des champignons marins et -plus globalement- des contributions des environnements souterrains profonds (Lire Focus Comment estimer la biomasse globale ?).

## 3.2. Biomasse des organismes vivant dans les océans

Dans les océans (Figure 8), la biomasse des êtres vivants décroît selon l'ordre suivant :

**Animaux**, principalement représentés par les Crustacés (un sous-embranchement des Arthropodes ; essentiellement copépodes, crevettes et krill, voir Figure 5) et les poissons (essentiellement les petits poissons de la zone mésopélagique) ;

**Protistes**, aussi bien unicellulaires avec, notamment, les Diatomées, Coccolithophoridés et Dinoflagellés… que pluricellulaires avec, essentiellement, les Phéophycées [27] (comme les laminaires et autres algues brunes) ;

**Bactéries**, et en particulier les cyanobactéries des genres *Prochlorococcus* et *Synechococcus* dont la biomasse est estimée à ≈15% de la biomasse bactérienne marine ;

**Plantes** (au sens large - les Archéoplastidés - comprenant les algues vertes et rouges [24] ainsi que les plantes à fleurs comme les herbiers de zostères ou de posidonies) ;

**Archées**, dont la biomasse correspond à ≈20% de la biomasse bactérienne marine**;**

**Virus**, en particulier des phages, qui jouent un rôle important dans le recyclage des nutriments lors de la lyse des bactéries marines (Lire focus Virus des océans & La pompe à carbone biologique des océans). Si les virus marins sont plus nombreux que les bactéries et les archées d'environ un ordre de grandeur dans divers habitats [28], en termes de biomasse dans l'océan, ils ne constituent qu'une fraction minuscule, ≈1%, de la biomasse totale.

**Champignons**, que l'on trouve aussi bien dans les profondeurs de l'océan que dans les eaux côtières comme les mangroves ou les estuaires à faible salinité.

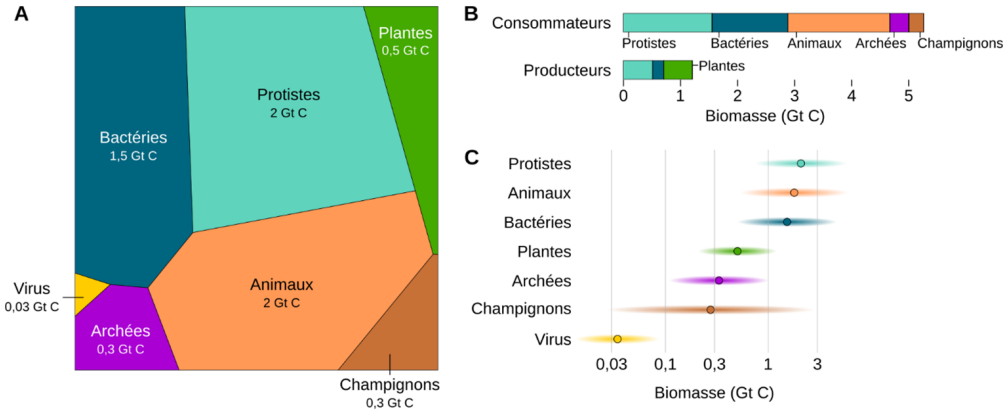


*Figure 8. Biomasse des océans. A. Les biomasses de chaque groupe d'êtres vivants sont représentées sur un diagramme de Voronoï, où l'aire de chaque surface est proportionnelle à la biomasse du groupe d'êtres vivants considéré. B. Distribution des biomasses des différents groupes de producteurs et de consommateurs des environnements océaniques. C. Représentation des incertitudes sous forme de dégradés autour des valeurs estimées en A. [Source : schéma de Pascal Combemorel, d'après Baron et Milo, ref. [5], Licence : CC-BY-SA]*

Les trois premiers groupes de ce classement (Animaux, protistes et bactéries) représentent à eux seuls près de 80 % de la biomasse océanique alors qu'ils ne forment que 2 % de la biomasse continentale ! À l'inverse, les plantes, qui dominent largement les écosystèmes terrestres en y constituant plus de 80 % de la biomasse, ne représentent qu'une faible fraction de la biomasse océanique (moins de 10 %). Par ailleurs, cette dernière est, pour les deux tiers, constituée par des êtres vivants unicellulaires.

En termes d'habitat, la majorité de la biomasse marine est planctonique (transportée par les courants océaniques), une fraction beaucoup plus faible appartient au necton (qui peut se déplacer indépendamment des courants océaniques) puis on trouve les organismes fixés aux particules (fixés aux micro- ou macro-agrégats en pleine mer) et enfin les organismes vivant sur le fond marin (ou benthiques). Cette représentation globale varie selon les règnes. Ainsi, les macroalgues peuvent être à la fois benthiques ou planctonique (par exemple, le genre commun d'algues brunes *Sargassum*). Par contre, la plupart de la biomasse végétale est benthique et non planctonique. Cette répartition doit cependant prendre en compte les grandes incertitudes liées aux analyses (Lire Focus Comment estimer la biomasse globale ?) et le fait que la biomasse globale des nombreux points chauds du plancher océanique (canyons sous-marins par exemple) est encore largement inconnue.

En permettant de mieux connaître la structure des écosystèmes océaniques ainsi que leur biomasse, cette étude permet de mieux paramétrer le stock de carbone de ces environnements. C'est un élément important pour les modèles climatiques.

## 3.3. Biomasse des producteurs et des consommateurs

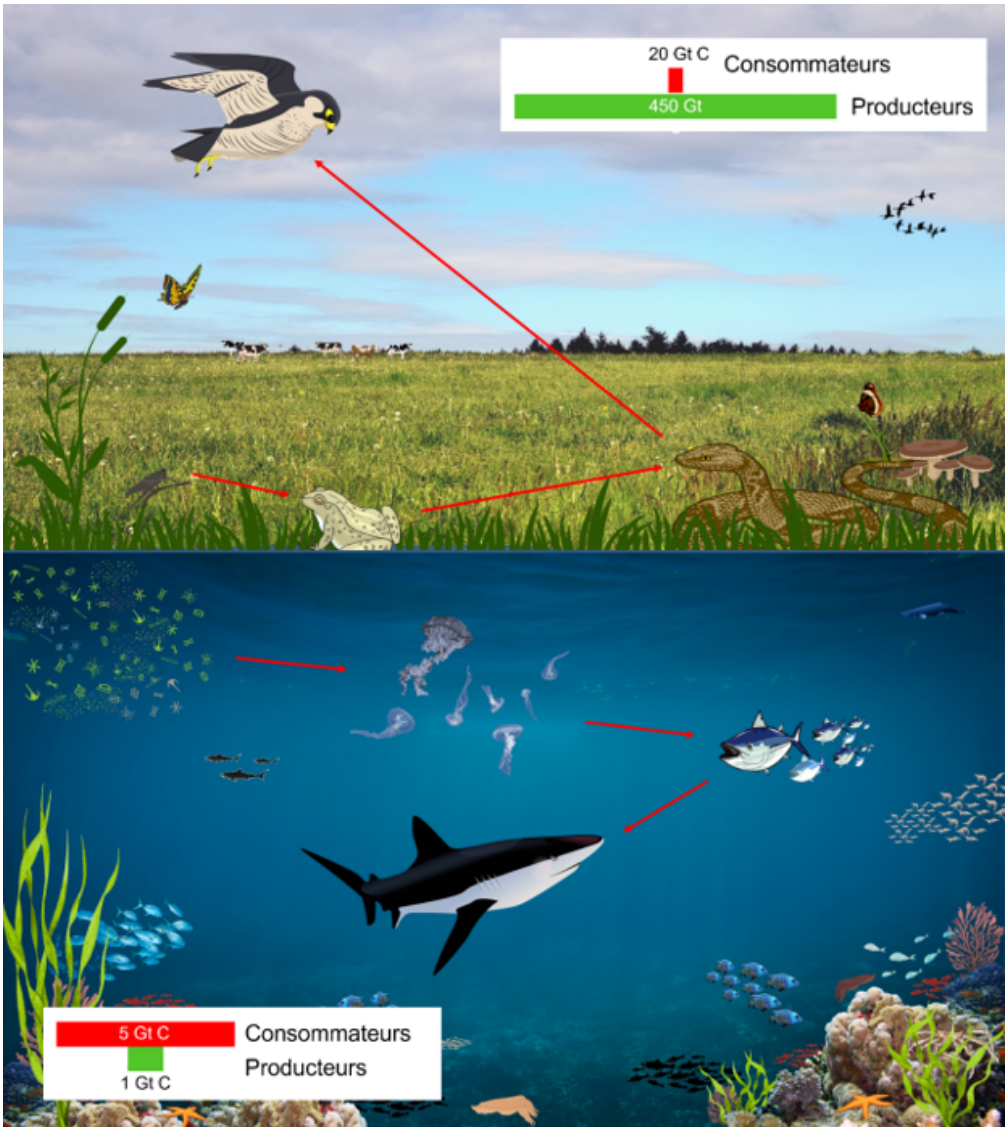


*Figure 9. Exemple de chaînes alimentaires et de répartition de la biomasse (en Gt C) dans les milieux terrestres (en haut) et marins (en bas). Les producteurs sont des autotrophes, principalement photosynthétiques, et les consommateurs sont des hétérotrophes. [Source : schémas EEnv]*

La figure 9 présente la répartition de la biomasse entre les producteurs (autotrophes) et les consommateurs (hétérotrophes) dans les écosystèmes terrestres et marins. Tous les organismes hétérotrophes, y compris les détritivores, font partie de la biomasse des consommateurs.

Dans l'environnement terrestre, la biomasse végétale représente la biomasse totale des autotrophes terrestres. Le reste de la biomasse terrestre, notamment les bactéries du sol (≈7 Gt C), les archées du sol (≈0,5 Gt C), les champignons du sol (≈12 Gt C), les protistes du sol (≈1,5 Gt C) et les animaux terrestres (≈0,5 Gt C) sont considérés comme des hétérotrophes terrestres (Lire Focus La biomasse du sol).

Dans le milieu marin, la biomasse totale des herbes marines (≈0,1 Gt C), des macroalgues (≈0,1 Gt C), du picoplancton (≈0,4 Gt C), des diatomées (≈0,3 Gt C) et de *Phaeocystis* (≈0,3 Gt C) produit une estimation de la biomasse totale des autotrophes marins de ≈1,3 Gt C. La biomasse marine restante de ≈5 Gt C comprenant les bactéries marines (≈1,3 Gt C), les archées (≈0,3 Gt C), les champignons (≈0,3 Gt C), les protistes hétérotrophes (≈1,1 Gt C) et les animaux (≈2 Gt C), a été considérée comme la biomasse hétérotrophe marine.

Cette étude confirme un résultat bien connu en écologie : en milieu aquatique, la biomasse des consommateurs dépasse largement celle des producteurs (≈5 Gt C contre ≈1 Gt C). A l'inverse, sur terre, la biomasse des producteurs primaires est beaucoup plus importante que celle des consommateurs primaires et secondaires (Figure 9).

Une telle inversion de la pyramide des biomasses dans les océans s'explique par un taux de renouvellement des producteurs plus important que celui des consommateurs : les producteurs primaires marins renouvellent rapidement leur biomasse [de l'ordre de quelques jours [29], alors que les consommateurs ne renouvellent leur biomasse que beaucoup plus lentement [quelques années dans le cas des poissons mésopélagiques [30]. Ainsi, le stock permanent de consommateurs est plus important, même si la productivité des producteurs est nécessairement plus élevée. Le rapport inversé consommateur/producteur a également été décrit

pour la biomasse planctonique globale [31]. Cela reste vrai si l'on considère la biomasse globale de tous les producteurs et consommateurs de l'environnement marin.

Il faut souligner que la biomasse des parasites n'est pas encore séparée de celle de leurs hôtes. Elle pourrait être plus importante que la biomasse des « super prédateurs » dans certains environnements [32].

# 4. L'impact de l'humanité sur la biosphère

## 4.1. Les êtres humains ne représentent qu'une petite fraction de la biomasse animale

Sur la période relativement courte de l'histoire de l'humanité, des innovations majeures, telles que la domestication du bétail, l'adoption d'un mode de vie agricole et la révolution industrielle, ont permis l'augmentation de la population humaine de façon spectaculaire et ont eu des effets écologiques radicaux sur la biomasse planétaire [6] (Lire Impacts de l'agriculture sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes).

Aujourd'hui, la biomasse des humains (≈0,06 Gt C) et la biomasse du bétail (≈0,1 Gt C, dominée par les bovins et les porcs) dépassent de loin celle des mammifères sauvages, dont la masse est de ≈0,007 Gt C.

Il en va de même pour les oiseaux sauvages et domestiques, pour lesquels la biomasse des volailles domestiquées (≈0,005 Gt C, dominée par les poulets) est environ trois fois plus élevée que celle des oiseaux sauvages (≈0,002 Gt C).

En fait, la biomasse des humains et du bétail dépasse celles de tous les vertébrés réunis, à l'exception des poissons.

Même si les humains et le bétail dominent la biomasse mammalienne, ils ne représentent qu'une petite fraction des ≈2 Gt C de biomasse animale, qui comprend principalement les arthropodes (≈1 Gt C), suivis des poissons (≈0,7 Gt C).

## 4.2. Les humains ont modelé la biomasse de la planète

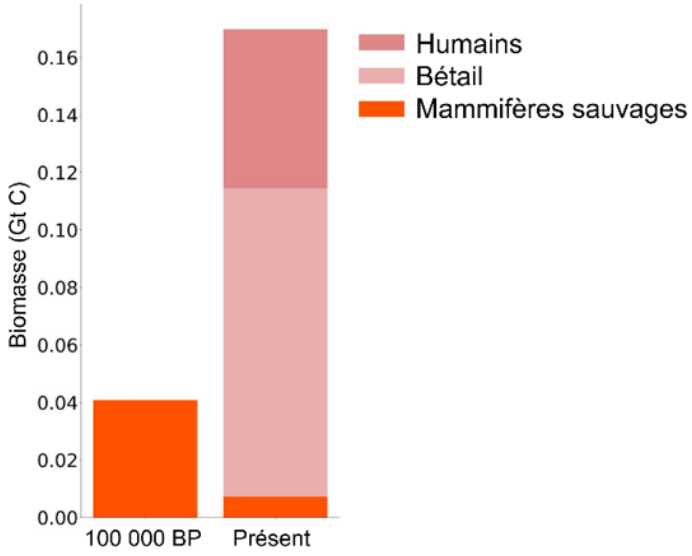


*Figure 10. Impact de la civilisation humaine sur la biomasse des mammifères. La biomasse des mammifères sauvages, du bétail (dominé par les bovins) et des humains avant la civilisation humaine (BP, Before Present) et à l'heure actuelle. [Schéma d'après Bar-On et al. ref. [4] ; Article en libre accès distribué sous licence CC BY-NC-ND 4.0]*

La comparaison de la biomasse mondiale actuelle avec les valeurs préhumaines (qu'il est très difficile d'estimer avec précision) permet d'évaluer l'impact des humains sur la biosphère (Figure 10) :

L'activité humaine a contribué à l'**extinction de la mégafaune quaternaire** entre ≈50 000 et ≈3 000 ans, qui a emporté environ la moitié des espèces de grands mammifères terrestres (>40 kg) [33]. La biomasse des mammifères terrestres sauvages avant cette période d'extinction a été estimée par Barnosky [29] à ≈0,02 Gt C. La biomasse actuelle des mammifères terrestres

sauvages serait environ sept fois plus faible, à ≈0,003 Gt C.

La chasse intensive à la baleine et l'exploitation d'autres mammifères marins ont entraîné une diminution d'environ cinq fois de la biomasse globale des mammifères marins (de ≈0,02 Gt C à ≈0,004 Gt C [34]).

Alors que la biomasse totale des mammifères sauvages (marins et terrestres) a diminué d'environ un facteur 6, la masse totale des mammifères a été multipliée par quatre environ, passant de ≈0,04 Gt C à ≈0,17 Gt C en raison de la vaste augmentation de la biomasse de l'humanité et du bétail associé.

L'activité humaine a également eu un impact sur les stocks mondiaux de vertébrés, avec une diminution de ≈0,1 Gt C de la biomasse totale de poissons, une quantité similaire à la biomasse totale restante dans les pêcheries et au gain de la biomasse totale de mammifères dû à l'élevage.

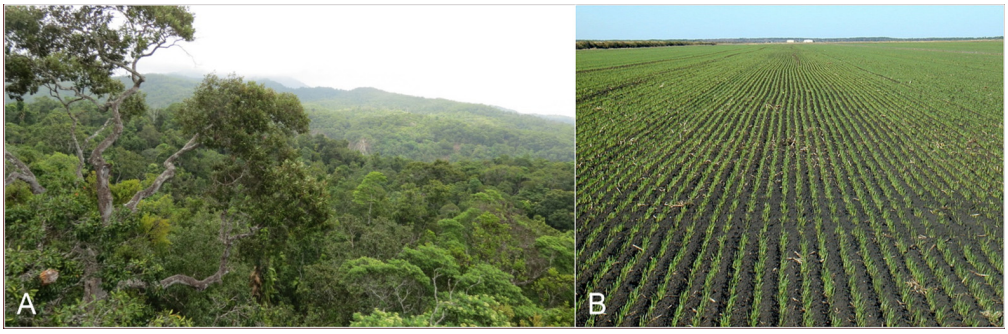


*Figure 11. L'agriculture a remodelé la biomasse végétale. A, Forêt tropicale de Daintree, Queensland, Australie, la plus ancienne forêt tropicale humide du monde ayant survécu sans interruption [Photo © Robert Linsdell from St. Andrews, Canada, CC BY 2.0, via Wikimedia Commons]. B, germination du blé d'hiver à la ferme Open Grounds à Beaufort, Caroline du Nord, États-Unis [Soil-Science.info, CC BY 2.0, via Wikimedia Commons]*

L'impact de la civilisation humaine sur la biomasse mondiale ne s'est pas limité aux mammifères mais a également profondément remodelé la quantité totale de carbone séquestré par les végétaux (Figure 11). Un recensement mondial du nombre total d'arbres [35], ainsi qu'une comparaison de la biomasse végétale réelle et potentielle [6], ont suggéré que la biomasse végétale totale (et, par extension, la biomasse totale sur Terre) a été divisée par deux environ par rapport à sa valeur avant le début de la civilisation humaine. La biomasse totale des plantes cultivées par les humains est estimée à ≈10 Gt C, ce qui ne représente que ≈2 % de la biomasse végétale totale existante [6].

# 5. Messages à retenir

Le recensement de la répartition de la biomasse (≈550 Gt C) sur Terre fournit une image globale des abondances relatives et absolues de tous les règnes du vivant : plantes (≈450 Gt C), bactéries (≈70 Gt C), archées (≈7 Gt C) et animaux (≈2 Gt C) ;

La biomasse terrestre est environ deux ordres de grandeur plus élevée que la biomasse marine et on estime un total de ≈6 Gt C dans les organismes marins ;

La biomasse végétale (qui domine la biosphère) est principalement située sur terre ; elle représente moins de 10 % de la biomasse totale dans l'océan.

Les animaux, les protistes et les bactéries représentent ensemble ≈80 % de la biomasse marine, alors que sur terre ils ne représentent que ≈2 %.

La biomasse animale est principalement marine ; elle est constituée de petits poissons et crustacés mésopélagiques, principalement des copépodes, des crevettes et du krill.

Le milieu marin est principalement occupé par des microbes, essentiellement des bactéries et des protistes, qui représentent ≈70% de la biomasse marine totale. Les ≈30% restants sont principalement composés d'arthropodes et de poissons.

Les virus dominent l'océan en termes de nombre mais ne constituent que ≈1% de la biomasse totale.

Le sous-sol marin profond renferme ≈15% de la biomasse totale de la biosphère. Elle est principalement composée de bactéries

et d'archées.

Les océans contiennent beaucoup plus de biomasse de consommateurs (≈5 Gt C) que de biomasse de producteurs (≈1 Gt C). A l'inverse, sur terre, la biomasse des producteurs primaires (≈450 Gt C) est beaucoup plus importante que celle des consommateurs primaires et secondaires (≈20 Gt C).

La masse des humains est d'un ordre de grandeur supérieure à celle de tous les mammifères sauvages réunis.

Les humains ont eu un impact historique sur la biomasse globale de la plupart des taxons importants, à savoir :

L'énorme diminution de la biomasse totale des animaux sauvages, y compris les poissons ;

Le gain de la biomasse totale des mammifères dû à l'élevage du bétail ;

Le profond remaniement de la quantité totale de carbone piégé par les plantes.

Les principales lacunes dans nos connaissances concernent la répartition de la biomasse entre les différents taxons microbiens, tels que les bactéries, les archées, les protistes et les champignons.

Notre connaissance de la composition de la biomasse des différents taxons est principalement déterminée par notre capacité à échantillonner, par exemple dans les environnements du sous-sol marin profond.

---

*Ce texte repose sur les travaux de l'équipe de Ron Milo (Weizman Institute of Science, Rehovot, Israël), publiés en « Open access » et distribués sous licence Creative Commons (CC BY-NC-ND 4.0) :*

*Bar-On Y.M., Phillips R. & Milo R. (2018) The biomass distribution on Earth. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 115:6506-6511 ; DOI: 10.1073/pnas.1711842115*

*Bar-On, Y.M. & Milo R. (2019) The biomass composition of the oceans: A blueprint of our blue planet, Cell, 179 :1451–1454 ; https://doi.org/10.1016/j.cell.2019.11.018*

**--**

*L'auteur remercie vivement M. Pascal Combemorel (Planet-Vie) et le Pr. Laurence Després pour leur relecture critique de ce texte.*

---

## Notes et références

**Image de couverture.** Une certaine idée de la biomasse : Zèbres (*Equus zebra*) et gnous (*Connochaetes taurinus*) dans la savane africaine, *Masai Mara National Reserve*, Kenya. [Source : photo © Jacques Joyard]

[1] Whitman W.B., Coleman D.C. & Wiebe W.J. (1998) Prokaryotes: The unseen majority. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95:6578–6583.

[2] Carvalhais N. *et al.* (2014) Global covariation of carbon turnover times with climate in terrestrial ecosystems. *Nature* 514:213–217.

[3] Quere C.L. *et al.* (2005) Ecosystem dynamics based on plankton functional types for global ocean biogeochemistry models. *Glob. Change Biol.* 11:2016–2040.

[4] Bar-On Y.M., Phillips R. & Milo R. (2018) The biomass distribution on Earth. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 115:6506-6511; DOI: 10.1073/pnas.1711842115

[5] Bar-On, Y.M. & Milo R. (2019) The biomass composition of the oceans: A blueprint of our blue planet, *Cell*, 179

:1451–1454 ; https://doi.org/10.1016/j.cell.2019.11.018

[6] https://courses.lumenlearning.com/wmopen-nmbiology1/chapter/atoms-and-elements/

[7] Vernadsky V.I. (1998) Photosynthetic living matter. *The Biosphere* (Copernicus, New York, NY), pp 72–84.

[8] Notre connaissance de la composition de la biomasse de différents taxons est principalement déterminée par la capacité à échantillonner leur biomasse dans la nature, par exemple dans les environnements profonds des océans et de la croûte terrestre. Les principales lacunes dans nos connaissances concernent la répartition de la biomasse entre les différents taxons microbiens, tels que les bactéries, les archées, les protistes et les champignons.

[9] L'ensemble des données rassemblées et analysées par Bar-on *et al.* [4,5] est disponible sur GitHub. La représentation des données pour les figures est réalisée à l'aide de l'outil Proteomaps.

[10] Ce que Bar-On *et al.* (ref. [4]) définissent comme plantes sont l'ensemble des Embryophytes (que l'on appelle les plantes terrestres), les algues vertes et les algues rouges. Pour des auteurs francophones (Romaric Forêt et son Dictionnaire de sciences de la vie, Le Guyader & Lecointre et leur Classification phylogénétique du vivant), le terme de plantes est synonyme d'Embryophytes. Pour Wikipédia, le terme de plantes est synonyme d'Archéoplastidés (lignée verte).

[11] L'incertitude associée à cette estimation de la biomasse des plantes est relativement faible (≈1,2 fois). Par contre l'incertitude associée à l'estimation de la biomasse des bactéries est beaucoup plus importante (≈9 fois) (voir ref. [4]).

[12] Erb K.-H. *et al.* (2017) Unexpectedly large impact of forest management and grazing on global vegetation biomass. *Nature* 553:73–76

[13] Les arthropodes sont un embranchement animal dont le plan d'organisation est caractérisé par un corps segmenté recouvert de chitine. Ils renferment des animaux aussi variés que les myriapodes (les mille-pattes), les crustacés (krill, crabes…), arachnides (araignées), insectes (sauterelles, mouches, abeilles…), etc.

[14] Kew Botanical Garden (2017) State of the World's Plants 2017, online

[15] Chapman A.D. (2009) Numbers of Living Species in Australia and the World (Australian Biological Resources Study, Canberra, Australia).

[16] Atkinson A., Siegel V., Pakhomov E.A., Jessopp M.J. & Loeb V. (2009) A re-appraisal of the total biomass and annual production of Antarctic krill. *Deep Sea Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* 56:727–740.

[17] Sanderson M.G. (1996) Biomass of termites and their emissions of methane and carbon dioxide: A global database. *Global Biogeochem. Cycles* 10:543–557.

[18] Les nématodes sont des vers ronds et effilés ayant une organisation très simple. On en trouve dans tous les milieux : marins, eau douce, dans les sols, dans les animaux ou bien dans les parties aériennes des plantes. De nombreuses espèces sont des parasites des plantes (phytophages). Beaucoup d'espèces de nématodes libres des sols favorisent la décomposition des matières organiques.

[19] Schultz T.R. (2000) In search of ant ancestors. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97:14028–14029.

[20] Wilson E.O. (2003) The encyclopedia of life. *Trends Ecol. Evol.* 18:77–80.

[21] Whitman W.B., Coleman D.C. & Wiebe W.J. (1998) Prokaryotes: The unseen majority. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95:6578–6583.

[22] Wake D.B. & Vredenburg V.T. (2008) Colloquium paper: Are we in the midst of the sixth mass extinction? A view from the world of amphibians. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 105:11466–11473.

[23] Field C.B., Behrenfeld M.J., Randerson J.T. & Falkowski P. (1998) Primary production of the biosphere: Integrating terrestrial and oceanic components. *Science* 281:237–240.

[24] Les sous-sols profonds sont définis comme la zone de sédiments du sous-sol marin et de la croûte océanique, ainsi que le substrat terrestre d'une profondeur supérieure à 8 m, à l'exclusion du sol.

[25] La plupart des bactéries et des archées sur Terre ($1,2 \times 10^{30}$ cellules) existent dans les "cinq grands" habitats : le sous-sol océanique profond ($4 \times 10^{29}$), les sédiments océaniques supérieurs ($5 \times 10^{28}$), le sous-sol continental profond ($3 \times 10^{29}$), le sol (3

× 1029) et les océans ($1 \times 10^{29}$), dont 40 à 80 % du nombre total sont présents dans les biofilms (une incertitude double). Flemming, H.-C. & Wuertz, S. Bacteria and archaea on Earth and their abundance in biofilms. *Nat. Rev. Microbiol.* https://doi.org/10.1038/s41579-019-0158-9 (2019)

[26] Johnson H.P. & Pruis M.J. (2003) Fluxes of fluid and heat from the oceanic crustal reservoir. *Earth Planet Sci. Lett.* 216:565–574.

[27] Les macroalgues constituent un groupe diversifié d'algues multicellulaires, qui comprend les algues vertes (Chlorophycées) et rouges (Rhodophycées) appartenant au clade des plantes (Archaoplastidés), ainsi que des algues brunes (Phéophycées), qui font partie du clade des protistes. Bar-On *et al.* [5] ont d'abord estimé la biomasse totale des macroalgues benthiques, c'est-à-dire les variantes vertes, rouges et brunes. Nous notons que les algues holoplanctoniques (algues qui passent tout leur cycle de vie en eaux libres) sont des algues brunes (qui sont des protistes).

[28] Wigington C.H., Sonderegger D., Brussaard C.P.D. *et al.* (2016) Re-examination of the relationship between marine virus and microbial cell abundances. *Nat. Microbiol.* 1: 15024

[29] Zubkov M.V. (2014) Faster growth of the major prokaryotic versus eukaryotic $CO_2$ fixers in the oligotrophic ocean. *Nat. Commun.* 5:3776.

[30] Catul V., Gauns M. & Karuppasamy P.K. (2011) A review on mesopelagic fishes belonging to family Myctophidae. *Rev. Fish. Biol. Fish.* 21:339–354.

[31] Buitenhuis E.T. *et al.* (2013) MAREDAT: Towards a world atlas of MARine ecosystem DATa. *Earth Syst Sci Data* 5:227–239.

[32] Kuris A.M. & *et al.* (2008) Ecosystem energetic implications of parasite and free-living biomass in three estuaries. *Nature* 454:515–518.

[33] Barnosky A.D. (2008) Colloquium paper: Megafauna biomass tradeoff as a driver of Quaternary and future extinctions. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 105:11543–11548.

[34] Christensen L.B. (2006) Marine mammal populations: Reconstructing historical abundances at the global scale. *Fisheries Centre Research Reports* 14

[35] Crowther T.W. *et al.* (2015) Mapping tree density at a global scale. *Nature* 525:201–205.

---

L'Encyclopédie de l'environnement est publiée par l'Université Grenoble Alpes - www.univ-grenoble-alpes.fr

Pour citer cet article: **Auteur :** JOYARD Jacques (2024), Répartition de la biomasse sur la planète, Encyclopédie de l'Environnement, [en ligne ISSN 2555-0950] url : http://www.encyclopedie-environnement.org/?p=19107

Les articles de l'Encyclopédie de l'environnement sont mis à disposition selon les termes de la licence Creative Commons Attribution - Pas d'Utilisation Commerciale - Pas de Modification 4.0 International.

---