



Synthèse de l'article

The biomass distribution on Earth

Juillet 2018

Référence Yinon M. Bar-On, Rob Phillips, and Ron Milo (2018). The biomass distribution on Earth. *PNAS Proceedings of the National Academy of Sciences* 115 (25): 6506-6511. DOI: 10.1073/pnas.1711842115

www.pnas.org/content/early/2018/05/15/1711842115

Répartition globale de la biomasse au sein de la biosphère

La quantification de l'abondance de chaque composant individuel est essentielle pour décrire un système complexe comme la biosphère (c'est-à-dire les espèces ou les groupes taxonomiques plus larges). Les premiers efforts pour estimer la biomasse mondiale ont principalement porté sur des groupes uniques comme les plantes, les procaryotes¹ (Whitman *et al.*, 1998) ou les poissons avec une révision récente de leur biomasse grâce à de nouvelles techniques d'échantillonnage (Irigoiien X *et al.*, 2014). Il manque parfois des données sur des groupes importants comme les arthropodes.

Deux tentatives d'une comptabilité globale de tous les composants de la biomasse mondiale ont été publiées, celle de Whittaker et Likens au début des années 1970, qui n'incluait pas la biomasse bactérienne et fongique, et celle de Smil en 2013. Wikipedia fournit également une gamme d'estimations sur divers taxons. Mais **aucune de ces études ne donne une vue complète et intégrée et c'est ce qui fait l'originalité du présent travail.**

Le progrès des techniques de séquençage permet actuellement la détermination de la composition des communautés naturelles sur la base de l'abondance relative des génomes. L'amélioration de la télédétection autorise également une appréhension de l'environnement à l'échelle mondiale avec une résolution sans précédent. Enfin, les grandes expéditions comme l'expédition *Tara Oceans* ou les observatoires locaux (comme le Réseau national d'observatoires écologiques en Amérique du Nord) concourent aux efforts d'échantillonnage global et à la connaissance fine des habitats naturels.

La présente analyse est basée sur des centaines d'études portant sur les principaux groupes taxonomiques constituant le vivant. Les chercheurs ont choisi d'utiliser la biomasse terrestre comme mesure de l'abondance des différents groupes d'espèces (les taxons) et de leur importance relative au sein du vivant. **Elle résume les connaissances actuelles sur la distribution de la biomasse mondiale.**

1. À la différence de Mora *et al.* (2011), Bar-On *et al.* englobent dans leur analyse les procaryotes (bactéries et archées, organismes unicellulaires dont la cellule, de structure simple, est dépourvue de noyau). L'estimation de la biomasse des procaryotes est entachée d'une très forte incertitude ; à tel point que Bar-On *et al.* ont dû spécifiquement tester l'hypothèse selon laquelle la biomasse bactérienne serait réellement inférieure à celle des plantes.



Résultats

Cette analyse de la distribution de la biomasse mondiale fournit une image globale intégrée des abondances relatives et absolues des principaux taxons qui composent le vivant et démontre que :

- **L'un des résultats saillants est le fort contraste entre biomes terrestres et marins : en termes de biomasse, les paysages marins sont dominés par les animaux, tandis que les végétaux dominent les paysages terrestres.** La biomasse végétale globale est estimée à ~ 450 Gt C. Si l'on exclut les troncs et les branches pour ne retenir que les parties métaboliquement les plus actives (feuilles et racines), la biomasse des plantes est alors estimée à ~ 150 Gt C, soit 84 % de la biomasse vivante globale de la biosphère. La biomasse marine est quant à elle composée de ~ 70 % de microorganismes (bactéries et protistes), les ~ 30 % restant étant surtout des arthropodes et des poissons. Dans le sous-sol profond de la planète vivent à un rythme très lent des bactéries et des archées² (~ 15 % de la biomasse de la biosphère), dont le taux de renouvellement se compte en mois voire en milliers d'années.
- Alors que les groupes comme les insectes dominent en termes de richesse spécifique (avec environ 1 million d'espèces décrites), leur fraction de biomasse relative est faible par rapport aux plantes par exemple ;
- **Certaines espèces contribuent beaucoup plus que des familles entières ou même des classes**, comme l'espèce de krill antarctique *Euphausia superba* qui contribue pour 0,05 Gt C à la biomasse globale, autant que les humains ou les vaches ;
- La contribution des termites par exemple dépasse de loin la biomasse de classes entières de vertébrés comme les oiseaux.

La totalité de la biomasse terrestre a été estimée dans l'étude à 550 gigatonnes de carbone (Gt C) réparties comme suit :

| | |
|-----------------------|---------------------------------|
| Plantes : 450 GT C | Protistes ³ : 4 GT C |
| Bactéries : 70 GT C | Animaux : 2 GT C |
| Champignons : 12 GT C | Virus : 0,2 GT C |
| Archées : 7 GT C | |

Et parmi les animaux, la répartition est la suivante :

| | |
|-----------------------------------|----------------------------------|
| Arthropodes : 1,2 GT C | Animaux domestiques : 0,1 GT C |
| Poissons : 0,7 GT C | Humains : 0,06 GT C |
| Mollusques : 0,2 GT C | Nématodes : 0,02 GT C |
| Annélides ⁴ : 0,2 GT C | Mammifères sauvages : 0,007 GT C |
| Cnidaires ⁵ : 0,1 GT C | Oiseaux sauvages : 0,002 GT C |

Biomasse végétale au-dessus du sol : 320 Gt C, sous la surface du sol : 130 Gt C ;

Biomasse marine : 6 GT C ;

Biomasse des microbes résidant dans le sol et sous-sol profond pour 100 Gt C.

2. Les archées sont des microorganismes constitués d'une cellule unique qui ne comprend ni noyau ni organites, et qui se distinguent des bactéries au niveau génétique, biochimique et moléculaire. Elles vivent en particulier dans les milieux extrêmes.

3. Groupe très diversifié d'eucaryotes unicellulaires, de taille très variable, abondants en milieu marin (diatomées, foraminifères, radiolaires, etc.). Les protistes jouent des rôles variés (producteurs primaires, consommateurs, décomposeurs) dans le fonctionnement des réseaux trophiques.

4. Animaux vermiformes vivant essentiellement dans l'eau et dans le sol (les sangsues ou les lombrics).

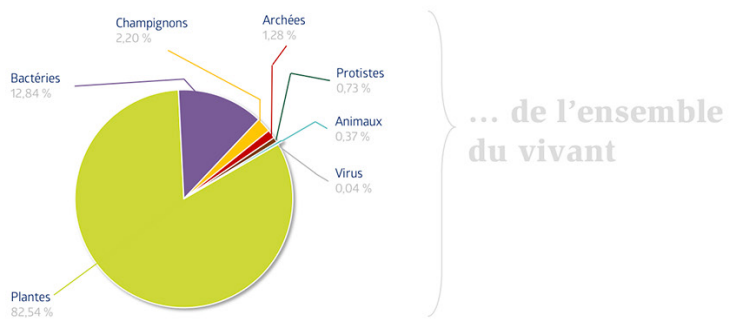
5. Groupe d'espèces animales principalement aquatique, par exemple les coraux, les anémones et les méduses.

BIOMASSE

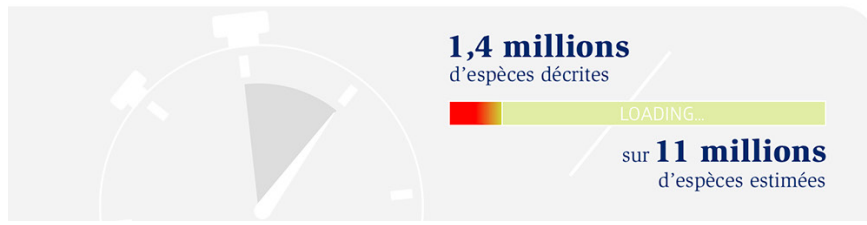
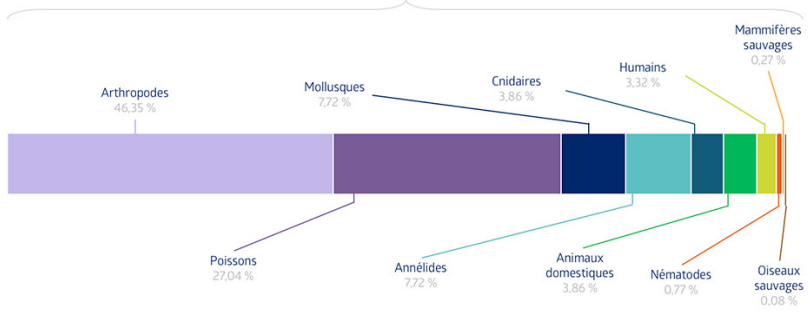
“ En écologie, la biomasse se réfère à la masse totale des organismes vivants. ”

| | | |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------|------------------------------------|
| Biomasse marine ≈ 1% <small>(alors que les océans représentent 71% de la surface de la Terre !)</small> | Biomasse souterraine ≈ 42% | Biomasse terrestre ≈ 57% |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------|------------------------------------|

Répartition de la biomasse...



...des animaux



Méthode et incertitudes associées aux estimations de la biomasse mondiale.
L'avantage de l'indicateur biomasse est de pouvoir comparer des taxons comprenant des espèces de tailles très différentes. Pour estimer la biomasse, la teneur en carbone a été utilisée avec 1 Gt C = 10¹⁵ g de carbone, car cette mesure est indépendante de la teneur en eau et a été largement utilisée dans la littérature. D'autres indicateurs alternatifs d'approche de la biomasse, tels que le poids sec, n'ont pas été retenus et ont été discutés dans la partie *Matériel et Méthodes* de la publication complète.

Les auteurs estiment les biomasses des groupes taxonomiques en s'appuyant sur différents travaux (plus de 300 publications scientifiques, qui globalement révèlent les lacunes d'un échantillonnage fragmentaire de la biosphère). Pour chaque groupe, l'estimation de biomasse est obtenue en calculant une moyenne⁶ des résultats de plusieurs travaux indépendants. Afin d'attacher un intervalle de confiance à

6. Les auteurs utilisent la moyenne géométrique, i.e. la moyenne arithmétique des logarithmes des quantités considérées.

l'estimation de la biomasse d'un groupe taxonomique donné, les auteurs prennent en compte (i) les incertitudes qui figurent dans chacun des travaux analysés ; et aussi, entre les divers travaux, (ii) les discordances entre résultats et (iii) les différences entre méthodes employées.

Pour obtenir une plage d'incertitude comparable à intervalle de confiance, la procédure de calcul que les auteurs appliquent les conduit à utiliser un facteur multiplicatif de la moyenne (-fold). Concrètement, la biomasse des plantes est estimée à 450 Gt C avec une incertitude de 1.2-fold. Cela signifie qu'il lui correspond l'intervalle de confiance à 95 % : [375-540] Gt C. On peut calculer au même seuil (95 %) les intervalles de confiance [7-700], [4-36], [0,5-91], [1-16], [0,4-10], respectivement attachés aux biomasses estimées des bactéries (70), des champignons (12), des archées (7), des protistes (4) et des animaux (2), toutes ces quantités étant exprimées en Gt C.

Les plantes

C'est le taxon pour lequel on a la meilleure estimation car il existe plusieurs sources de données indépendantes, comme l'état des forêts mondiales (source FAO) incluant plusieurs rapports nationaux détaillant la superficie et la densité de la biomasse des forêts dans chaque pays selon une méthodologie normalisée. La FAO détient également un registre des écosystèmes non forestiers par pays, tels que les savanes et zones arbustives. Les données de télédétection, confirmées par des relevés de terrain, permettent également d'estimer la biomasse végétale avec une précision élevée, par exemple, la hauteur des arbres ou le nombre de tiges d'arbres par unité de surface. Les auteurs confirment que les plantes sont le groupe dominant sur terre (450 Gt C) avec une probabilité de 90 %.

Les procaryotes

Leur biomasse est entachée de grandes incertitudes, notamment en ce qui concerne les **procaryotes marins**, même si des améliorations majeures ont récemment été réalisées et ont permis d'affiner les estimations mondiales de la biomasse des procaryotes marins souterrains profonds en diminuant de deux ordres de grandeur leur biomasse totale grâce à une plus grande diversité des sites d'échantillonnage (Kallmeyer *et al.*, 2012). Dans leur cas, la concentration cellulaire moyenne est calculée pour chaque niveau d'un gradient de profondeur et le nombre total de procaryotes marins est estimé en multipliant chacune de ces concentrations par le volume d'eau correspondant à chaque profondeur. Le nombre total de cellules est ensuite converti en biomasse en utilisant la teneur caractéristique en carbone des procaryotes marins.

Les arthropodes terrestres ou les protistes terrestres

Ils bénéficient de moins de jeux de données complets, car leur échantillonnage est limité par des contraintes techniques : la possibilité de biais systématiques dans l'estimation est plus grande et l'incertitude est plus grande. La biomasse des champignons et protistes présents dans les profondeurs du sous-sol n'a pas été estimée en raison de la rareté des données.

Reptiles et amphibiens

Leur contribution à la biomasse animale totale a été considérée comme négligeable. Les amphibiens connaissent un déclin dramatique de leurs populations, mais restent mal caractérisés. De futures recherches seront nécessaires pour réduire l'incertitude des estimations actuelles, notamment en échantillonnant plus d'environnements représentatifs de la diversité de la biosphère sur Terre.

Parasites

La quantification de leur biomasse est une des grandes lacunes de cette étude. Elle pourrait être plus grande que la biomasse des prédateurs supérieurs dans certains environnements (Kuris *et al.*, 2008).

Environnements souterrains profonds

Tels que les aquifères profonds et la croûte océanique (qui pourraient contenir le plus grand aquifère au monde) : **les études dans ces environnements sont rares**, ce qui entache les estimations de leur biomasse de niveaux d'incertitude particulièrement élevés et des biais systématiques inconnus. Les principales lacunes de connaissances concernent la distribution de la biomasse entre les fluides aquifères et les roches environnantes et la distribution de la biomasse entre différents taxons microbiens (bactéries, archées, protistes et champignons). Par exemple, le rapport entre les cellules attachées et les cellules non attachées dans les aquifères profonds est un contributeur majeur des incertitudes associées à l'estimation de la biomasse des bactéries, archées et virus. L'amélioration de la compréhension de ce paramètre spécifique pourrait aider à mieux estimer les biomasses globales de domaines entiers du vivant.

Le sous-sol profond est défini comme les sédiments marins sous-marins et la croûte océanique, ainsi que le substratum terrestre à plus de 8 mètres de profondeur, à l'exclusion du sol (Whitman *et al.*, 1998).

Cette étude permet de mettre en lumière l'impact de l'humanité sur la biosphère.

Les scientifiques ont suivi de près l'impact de l'homme sur la biodiversité mondiale (Newbold *et al.*, 2015 ; Isbell *et al.*, 2017), mais le manque de connaissances sur la biomasse totale entraîne néanmoins une forte incertitude notamment en ce qui concerne l'impact de l'humanité sur la biomasse des vertébrés.

Impact sur les vertébrés

L'activité humaine a entraîné une diminution de 0,1 Gt de la biomasse totale des vertébrés, soit l'équivalent de l'extraction par les pêcheries ou encore la biomasse des mammifères domestiques.

Impact sur les mammifères terrestres et marins

La domestication, l'agriculture et la révolution industrielle sont les étapes marquantes de l'emprise de l'humanité sur la nature. Il y a 100 000 ans, la biomasse des mammifères sauvages était de ~ 0,04 Gt C⁷. Après avoir chuté de moitié entre - 50 000 et - 3 000 ans (extinction de la mégafaune du Quaternaire)⁸, elle n'est plus que de ~ 0,007 Gt C aujourd'hui, loin derrière l'homme (~ 0,06 Gt C) et ses cheptels bovins et porcins (~ 0,1 Gt C). Il en est de même de la biomasse des oiseaux sauvages (~ 0,002 Gt C) environ trois fois moindre que celle des oiseaux domestiques, dominée par les poulets (~ 0,005 Gt C). En domaine marin, la chasse aux cétacés et autres mammifères s'est soldée par l'effondrement de leur biomasse (chute de 0,2 à 0,004 Gt C)⁹. De nos jours, la biomasse de l'homme et de ses animaux d'élevage surpasse la biomasse des vertébrés sauvages, à l'exception notable de celle des poissons (~ 0,7 Gt C). Cependant, la biomasse humaine ne représente qu'une petite fraction de la biomasse animale totale (~ 2 GtC), elle-même pour moitié formée d'arthropodes (~ 1 GtC).

7. Barnosky A.D. (2008). Megafauna biomass tradeoff as a driver of Quaternary and future extinctions. *PNAS* 105 (Supp. 1) 11543-11548. DOI:10.1073/pnas.0801918105.

8. La moitié des grandes espèces (> 44 kg) de mammifères terrestres a disparu au cours de cette extinction. Smith *et al.* (2018) mettent en évidence la signature humaine (la traque des plus grandes espèces), et envisagent la possibilité que, dans quelques siècles, le plus grand mammifère terrestre soit une vache domestique de ~ 900 kg (Smith F.A., Elliott Smith R.E., Lyons S.K., Payne J.L. (2018). Body size downgrading of mammals over the late Quaternary. *Science* 360: 310-313. DOI: 10.1126/science.aao5987).

9. Voir notamment : Tulloch V.J.D., Plagányi É.E., Matear R., Brown C.J., Richardson A.J. (2018). Eco-system modelling to quantify the impact of historical whaling on Southern Hemisphere baleen whales. *Fish and Fisheries* 19(1): 117-137. DOI:10.1111/faf.12241 ; Clements C.F., Blanchard J.L., Nash K.L., Hindell M.A., Ozgul A. (2017). Body size shifts and early warning signals precede the historic collapse of whale stocks. *Nature Ecology & Evolution* 1(7): 0188. DOI:10.1038/s41559-017-0188 ; Rocha R.C., Clapham P.J., Ivashchenko Y.V. (2014). Emptying the oceans: a summary of industrial whaling catches in the 20th century. *Marine Fisheries Review* 76(4): 37-48.



Impact sur le carbone séquestré par les plantes

En le captant à son profit, l'homme a également profondément remodelé la quantité totale de carbone séquestré par les plantes. Un recensement mondial du nombre total d'arbres (Crowther *et al.*, 2015) ainsi qu'une comparaison entre la biomasse réelle et potentielle des plantes (Erb *et al.*, 2017) a suggéré que la biomasse végétale totale (et, par approximation la totalité de la biomasse terrestre) a diminué d'un facteur deux par rapport à sa valeur pré-humaine. La biomasse totale des cultures est estimée à 10 Gt C, ce qui représente seulement 2 % de la biomasse totale des plantes (Erb *et al.*, 2017).

La distribution de la biomasse dans les environnements et les modes trophiques.

En 1998, Field *et al.* ont estimé la production primaire de la biosphère à 105 Gt C / an (gigatonnes de carbone par an). Presque la moitié (49 Gt C /an) de cette production globale est attribuée au phytoplancton marin, qui compense sa relativement faible biomasse (<< 1 % de la biomasse photosynthétique totale de la planète) par le fait qu'elle se renouvelle rapidement (le *turn-over* est de l'ordre de quelques jours). Selon Bar-On *et al.* (2018), cette forte productivité explique la « pyramide inversée » de la hiérarchie des biomasses entre producteurs primaires (~ 1 Gt C) et consommateurs (~ 5 Gt C) marins. Une telle situation est due au fait que le *turn-over* des premiers est globalement beaucoup plus élevé que celui des seconds — e.g., quelques années en moyenne chez les poissons. En domaine terrestre, la situation est symétrique : les biomasses des producteurs et des consommateurs sont respectivement estimées à 450 et 20 Gt C.

Conclusion

L'identification des lacunes de connaissances met en évidence les domaines pour lesquels une exploration scientifique plus poussée pourrait avoir le plus grand impact sur notre compréhension de la biosphère en affinant les estimations et en aboutissant à une catégorisation plus fine des taxons. Il existe ainsi une grande incertitude sur le total des protistes terrestres, des champignons marins et des contributions des environnements souterrains profonds.

Cette étude met aussi en perspective les affirmations antérieures sur la prédominance de groupes tels que les termites et les fourmis (Schultz *et al.*, 2000), les nématodes (Wilson *et al.*, 2003) et les procaryotes (Whitman *et al.*, 1998). Par exemple, la biomasse des termites [≈ 0.05 Gt C (25)] est comparable à celle des humains, mais reste d'un ordre de grandeur inférieur à celui d'autres taxons, tels que les poissons ($\approx 0,7$ Gt C). **D'autres groupes, tels que les nématodes, surpassent toutes les autres espèces animales en termes de nombre d'individus, mais ne constituent qu'environ 1 % de la biomasse animale totale.**

synthèse Hélène Soubelet,
docteur vétérinaire et directrice de la FRB

relecture Jean-François Silvain,
directeur de recherche à l'IRD et président de la FRB
Philippe Gros,
chercheur à l'Ifremer et membre du conseil
scientifique de la FRB