

Mesurer la Sixième Extinction :

le point de vue des mollusques

Benoît Fontaine
MNHN - UMR 7204

Rencontres de la Chaire Modélisation Mathématique et Biodiversité

18 février 2016

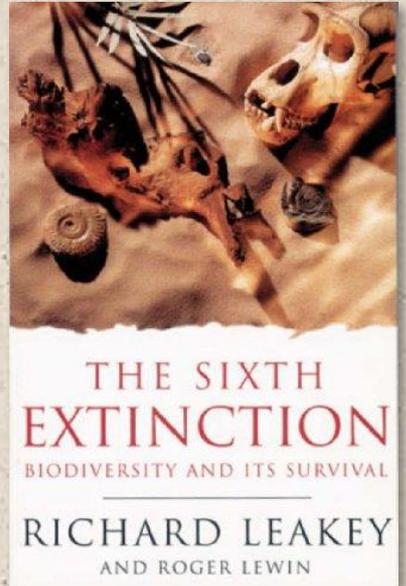
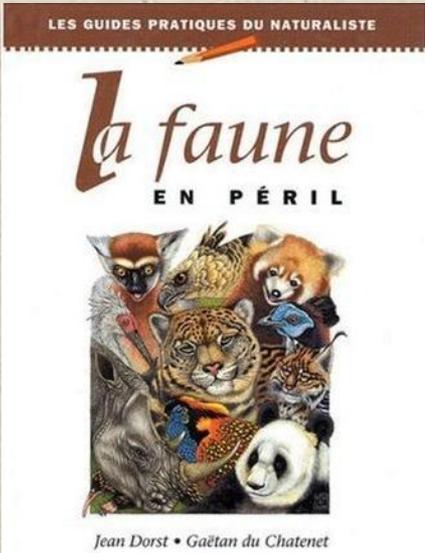
UPMC
PARISUNIVERSITAS

 **COLLÈGE
DE FRANCE**
— 1530 —



ANR

La crise de la biodiversité dans le discours médiatique :



M Planète

PLANÈTE [Climat](#) [Énergies](#) [Ressources naturelles](#) [Biodiversité](#) [Population](#) [Alimentation](#) [Pandémie](#)

Quel est l'état de la biodiversité ?

Le Monde.fr | 08.10.2012 à 18h29 • Mis à jour le 09.10.2012 à 10h37

Par Audrey Garric

Abonnez-vous à partir de 1 € Réagir Classer Imprimer Envoyer Partager

Recommander Envoyer 649 personnes le recommandent.



"La biodiversité n'a jamais été dans un si mauvais état et elle continue à décliner." C'est cette conclusion des plus pessimistes que rend le directeur de la section biodiversité du Programme des Nations unies pour l'environnement (PNUE), Neville Ash, alors que débute, lundi 8 octobre, la conférence de l'ONU sur la biodiversité biologique de Hyderabad (Inde). Pendant deux semaines, 160 pays vont tenter de concrétiser les engagements ambitieux pris il y a deux ans à Nagoya, lors de la précédente conférence, afin d'esquisser des remèdes à l'érosion toujours plus rapide de espèces et des écosystèmes.

J'aime 1,6 m
 Suivre @tft1 548K abonnés

Info
Direct
Programmes
Replay
Connect
Jeux
TF1&Vous

Accueil > Programmes > Ushuaia nature

Accueil
Vidéos
Emissions
Photos
Forum

Voir la vidéo

Interview de Nicolas Hulot

Retrouvez l'interview de Nicolas Hulot qui nous parle de son voyage au Mozambique.

DECOUVRIR, S'INSPIRER, S'INFORMER avec

Découvrez ou redécouvrez le programme du côté de **chez vous**

CLIQUEZ-ICI

Jeu-concours

Ushuaia Du 1er février au 30 Juin 2013 à l'occasion du lancement de la collection de chez vous en 600 émissions

dans le discours politique :



dans le discours scientifique :

Biodiversity

Extinction by numbers

Stuart L. Pimm and Peter Raven

Nature 2000

GLOBAL STATE OF BIODIVERSITY AND LOSS

Rodolfo Dirzo¹ and Peter H. Raven²

Annu. Rev. Environ. Resour. 2003

Scenarios for Global Biodiversity in the 21st Century

Henrique M. Pereira,^{1*†} Paul W. Leadley,^{2*} Vânia Proença,¹ Rob Alkemade,³
Jörn P. W. Scharlemann,⁴ Juan F. Fernandez-Manjarrés,² Miguel B. Araújo,^{5,6}
Patricia Balvanera,⁷ ReINETTE Biggs,⁸ William W. L. Cheung,⁹ Louise Chini,¹⁰ H. David Cooper,¹¹
Eric L. Gilman,¹² Sylvie Guénette,¹³ George C. Hurtt,^{10,14} Henry P. Huntington,¹⁵
Georgina M. Mace,¹⁶ Thierry Oberdorff,¹⁷ Carmen Revenga,¹⁸ Patrícia Rodrigues,¹
Robert J. Scholes,¹⁹ Ussif Rashid Sumaila,¹³ Matt Walpole⁴

Science 2010

REVIEW

doi:10.1038/nature09678

Has the Earth's sixth mass extinction already arrived?

Anthony D. Barnosky^{1,2,3}, Nicholas Matzke¹, Susumu Tomiya^{1,2,3}, Guinevere O. U. Wogan^{1,3}, Brian Swartz^{1,2}, Tiago B. Quental^{1,2,4}, Charles Marshall^{1,2}, Jenny L. McGuire^{1,2,3,†}, Emily L. Lindsey^{1,2}, Kaitlin C. Maguire^{1,2}, Ben Mersey^{1,4} & Elizabeth A. Ferrer^{1,2}

Nature 2011

Three ways to think about the sixth mass extinction

Philip Cafaro

Philosophy Department, School of Global Environmental Sustainability, Colorado State University, Fort Collins, CO, USA

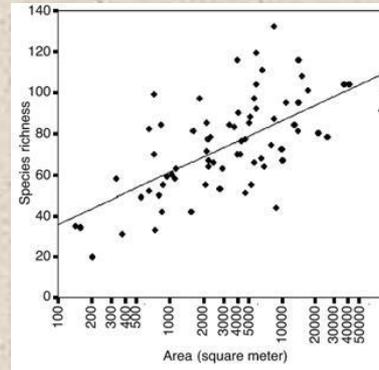
Biol. Cons. 2015

Les chiffres annoncés :

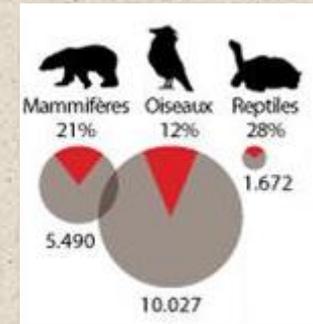
- **50%** loss of species by 2000 or soon after; **100%** by 2010-2025 (Ehrlich & Ehrlich 1981, Random House, New York)
- **9%** extinction by 2000 (Lugo *in* E.O. Wilson 1988, National Academy of Sciences, Washington, D.C.)
- **2-13%** loss between 1990 and 2015 (Reid *in* T.C. Whitmore and J.A. Sayer 1992, Chapman & Hall, London)
- **15-37%** loss of species by 2050 (Thomas et al. 2004, Nature)

Les modèles utilisés :

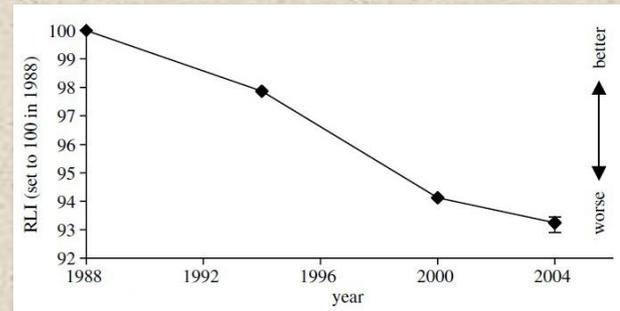
- Relations aire-espèces



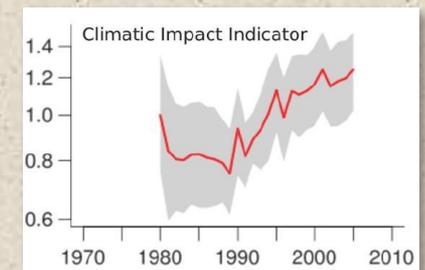
-Extrapolations à partir de taxons bien étudiés



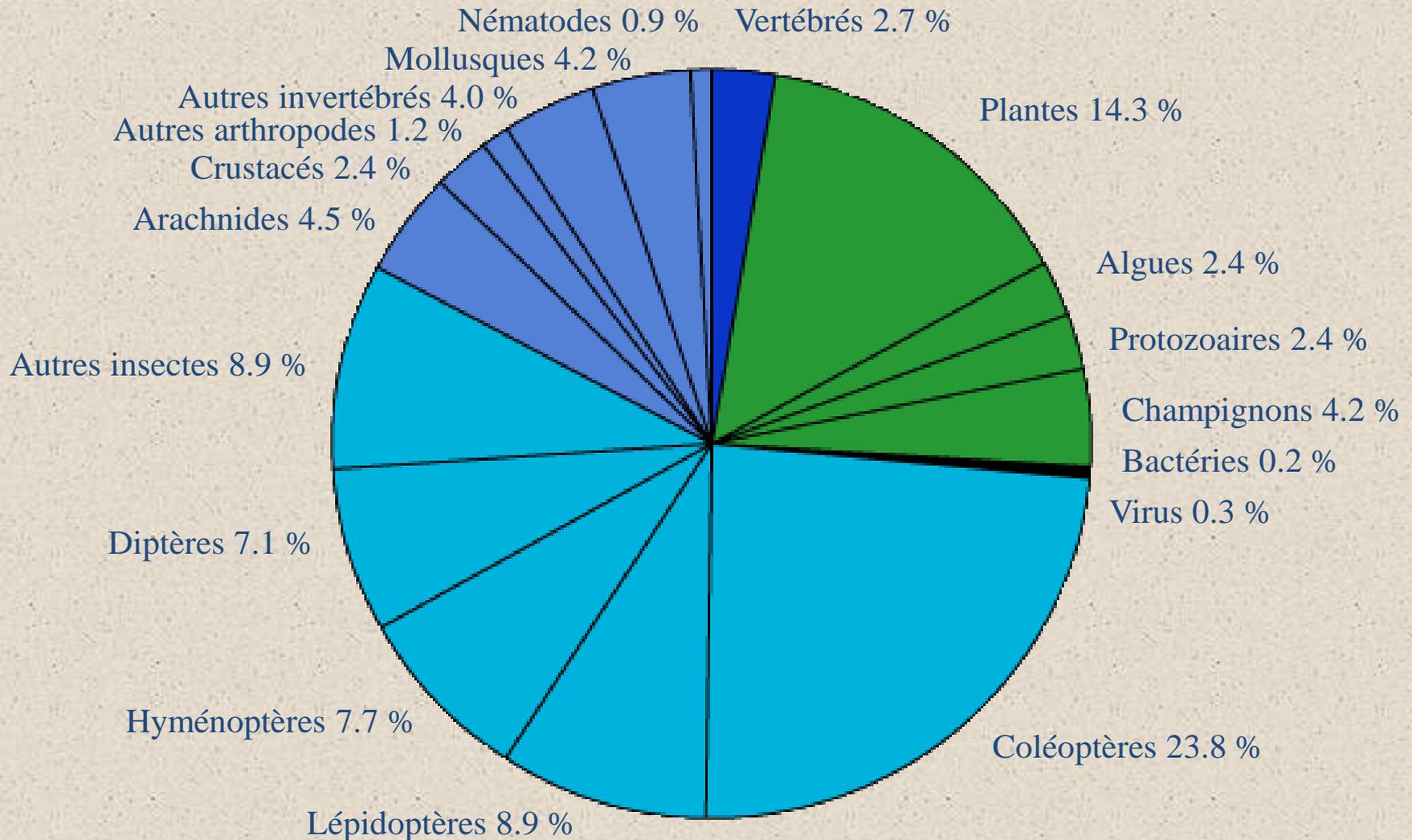
-Système du Red List Index

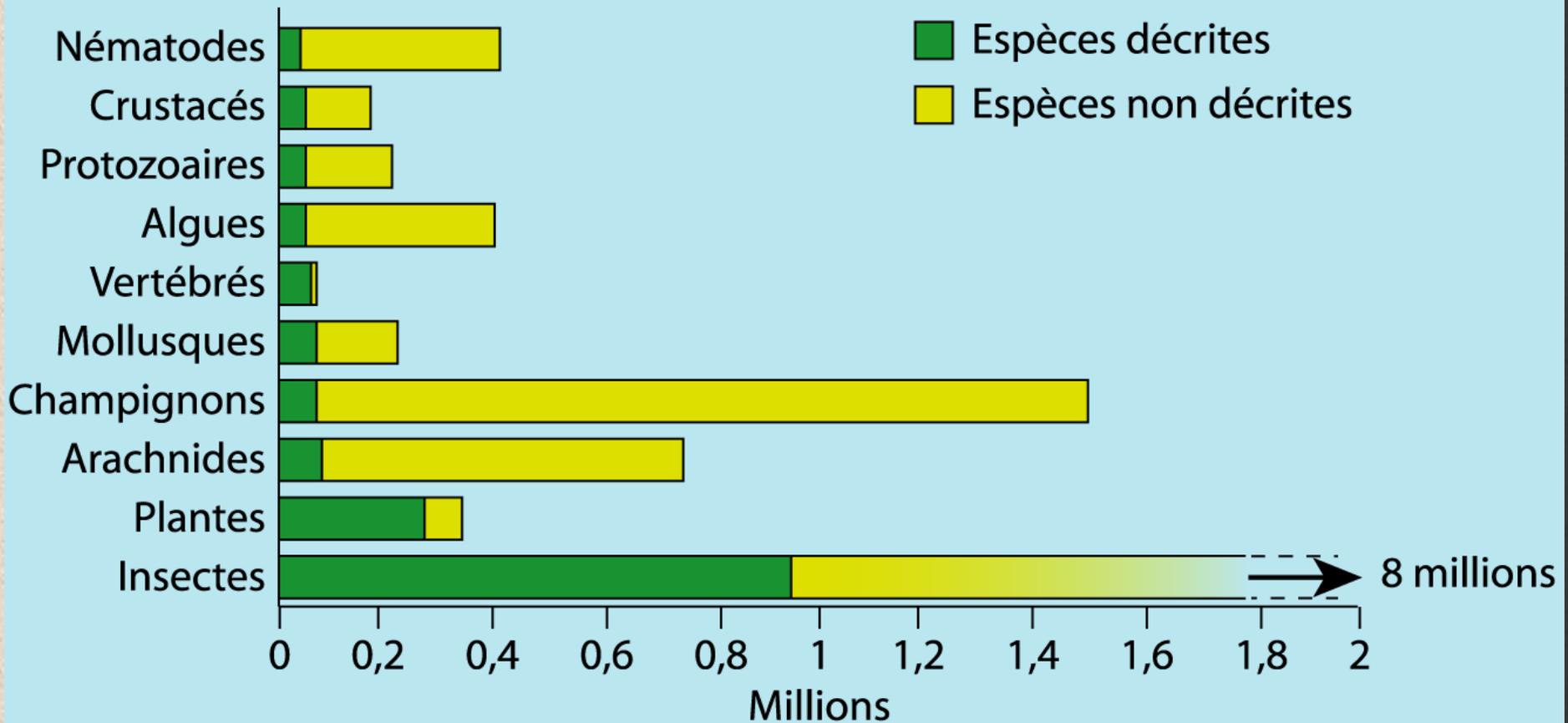


- Scénarios basés sur le changement climatique



Principaux groupes d'organismes : espèces décrites (ca. 1,9 million)





Espèces connues : ca. 1,9 million
 Espèces actuelles : 5-10 millions

La Liste Rouge

The IUCN Red List of Threatened Species™ 2015-4 [Login](#) | [FAQ](#) | [Contact](#) | [Terms of use](#) | [IUCN.org](#)

[About](#) | [Initiatives](#) | [News](#) | [Photos](#) | [Partners](#) | [Sponsors](#) | [Resources](#) | [Take Action](#)

Enter Red List search term(s) [OTHER SEARCH OPTIONS](#) [Discover more](#)

[DONATE NOW!](#)

LEAST CONCERN (LC) | NEAR THREATENED (NT) | **< VULNERABLE (VU) >** | ENDANGERED (EN) | CRITICALLY ENDANGERED (CR) | EXTINCT IN THE WILD (EW) | EXTINCT (EX)

2015 IUCN Species Highlights
 12 January 2016 - Throughout 2015, the IUCN Global Species Programme and Species Survival Commission (SSC) have been working together tirelessly toward the mission of reducing the loss of diversity of life on... [more](#)

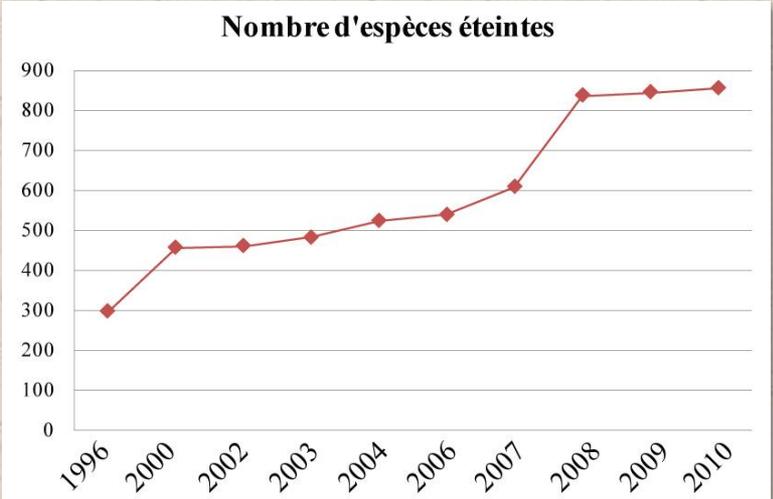
Our Red List Species Assessors: an interview with Benoit Dodelin, Saproxylic Beetle Expert
 04 February 2016 - Saproxylic beetles play an important role in decomposition processes and nutrient recycling in natural ecosystems, as they are involved in, or dependent on, wood decay. Dr. Dodelin is based in... [more](#)

SPLENDID TOADFISH
Sanopus splendidus

Category	Number of Species
Least Concern (LC)	325
Near Threatened (NT)	136
Vulnerable (VU)	78
Endangered (EN)	113
Critically Endangered (CR)	67
Extinct in the Wild (EW)	61
Extinct (EX)	39
Data Deficient (DD)	21
Not Evaluated (NE)	14

858 espèces éteintes recensées par l'UICN en 2015

Décalage entre magnitude de la biodiversité et mesure des extinctions

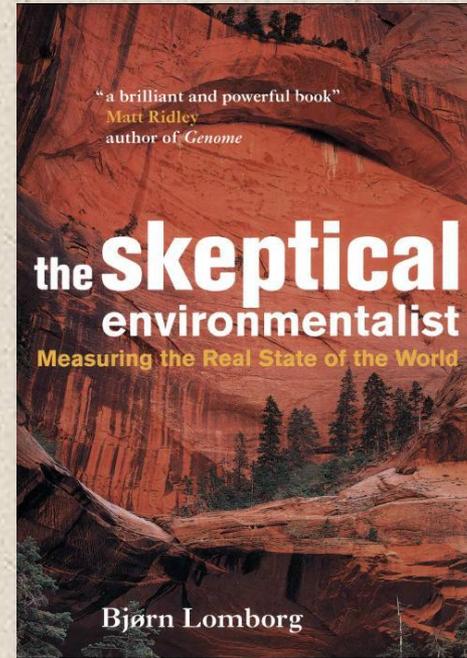


- 1,9 millions d'espèces décrites
- plusieurs millions d'espèces à décrire
- 16-18 000 nouvelles espèces décrites chaque année

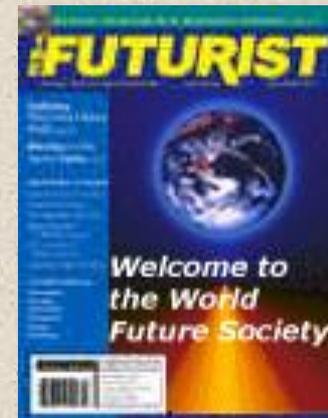
- les chiffres de l'extinction évoluent très peu
- à peine 0,05% des espèces décrites sont éteintes

Un petit nombre d'extinctions loin des scénarios catastrophe, qui alimente un discours éco-sceptique :

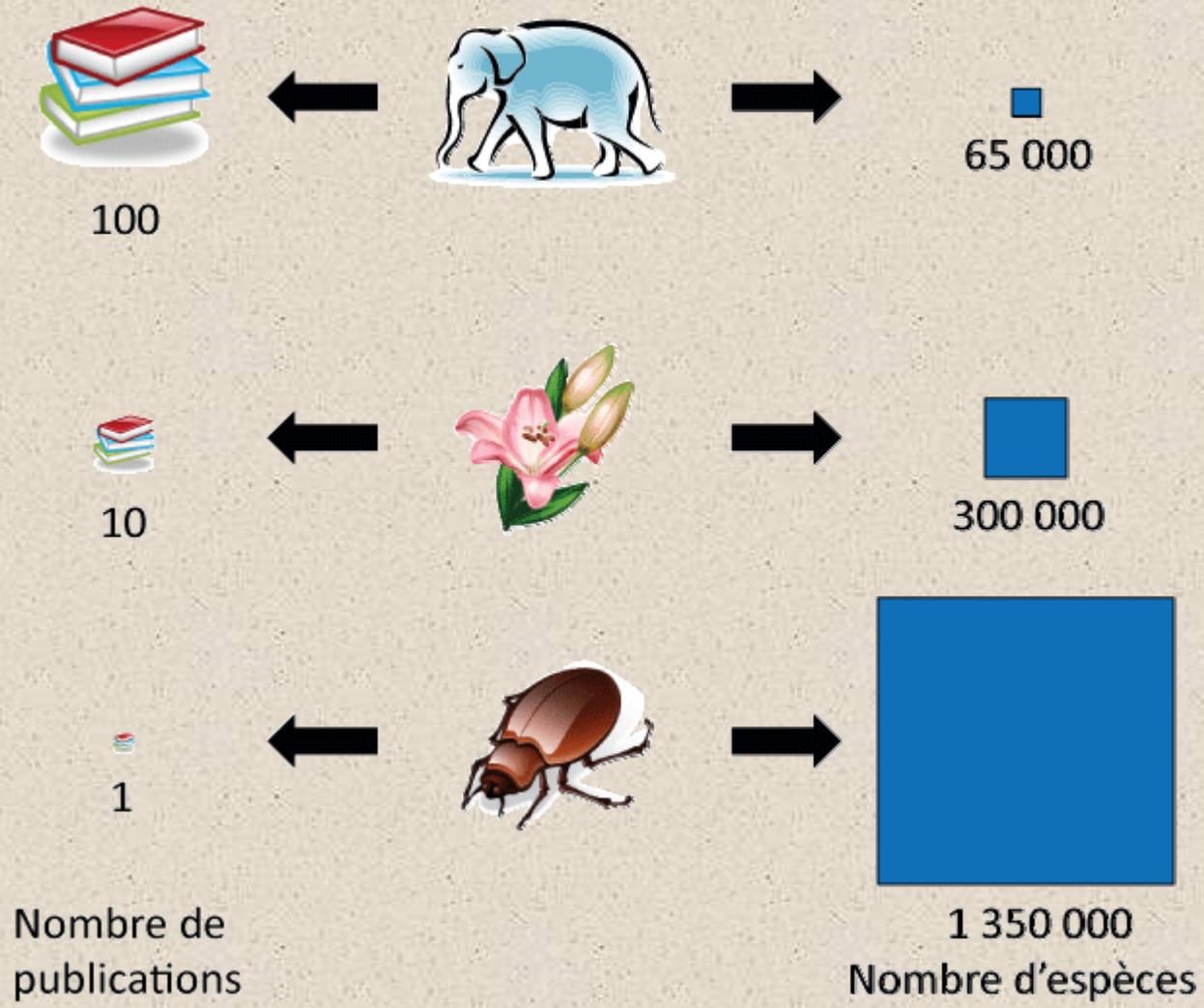
« Although these assertions of massive extinctions of species have been repeated everywhere you look, they simply do not equate with the available evidence » (Lomborg 2002).



« The environmentalist movement (...) gives voice to prophecies that are false because they are unfounded » (Simon 1995)



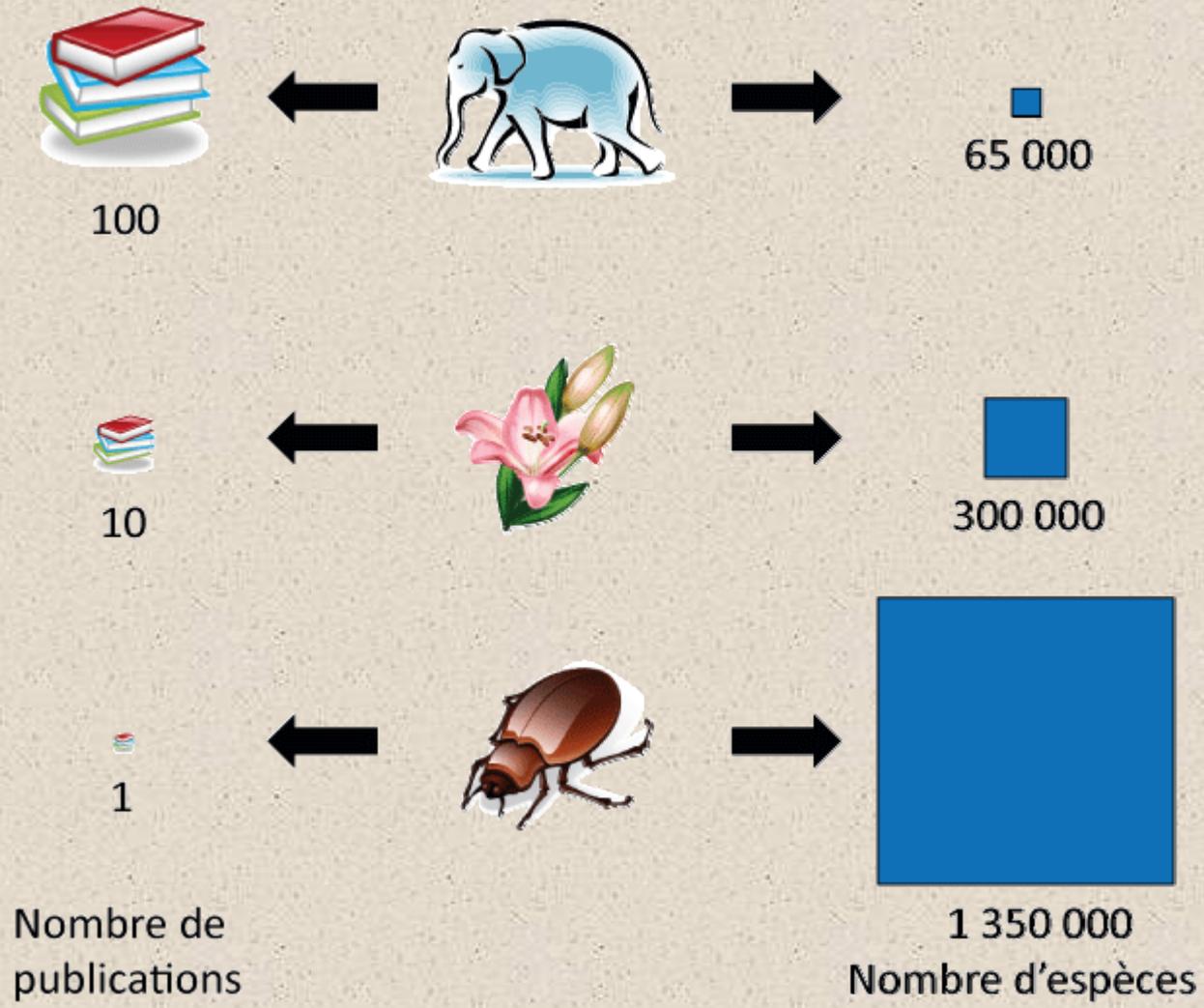
Le handicap taxonomique



Nombre de publications

1 350 000
Nombre d'espèces

Le handicap taxonomique



Selon les taxons, jusqu'à 50% des espèces connues uniquement de la description originale

Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria

Version 10 (February 2013)

2.3 Nature of the criteria

There are five quantitative criteria which are used to determine whether a taxon is threatened or not, and if threatened, which category of threat it belongs in (Critically Endangered, Endangered or Vulnerable) (Table 2.1). These criteria are based around the biological indicators of populations that are threatened with extinction, such as rapid population decline or very small population size. Most of the criteria also include subcriteria that must be used to justify more specifically the listing of a taxon under a particular category. For example, a taxon listed as “Vulnerable C2a(ii)” has been placed in the Vulnerable category because its population is fewer than 10,000 mature individuals (criterion C) and the population is undergoing a continuing decline and all its mature individuals are in one subpopulation (subcriterion a(ii) of criterion C2).

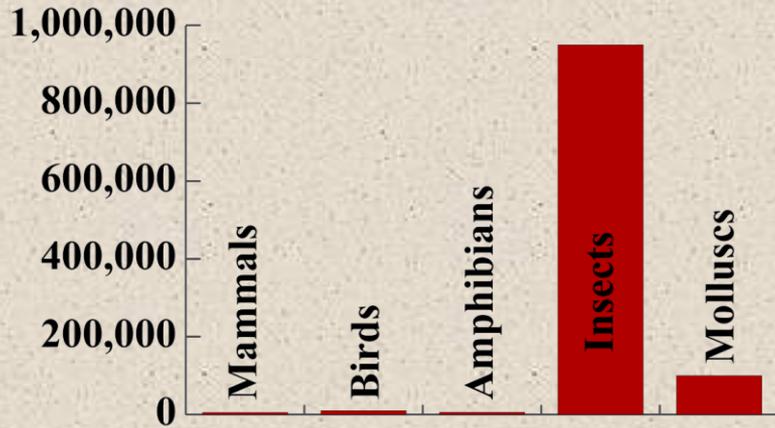
The five criteria are:

- A. Declining population (past, present and/or projected)**
- B. Geographic range size, and fragmentation, decline or fluctuations**
- C. Small population size and fragmentation, decline, or fluctuations**
- D. Very small population or very restricted distribution**
- E. Quantitative analysis of extinction risk (e.g., Population Viability Analysis)**

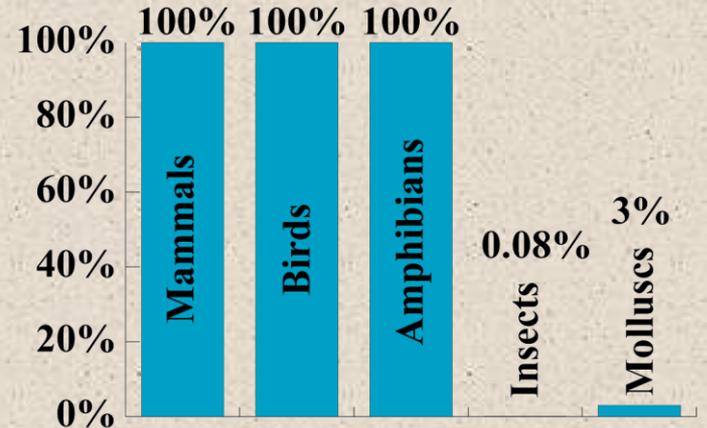
SUMMARY OF THE FIVE CRITERIA (A-E) USED TO EVALUATE IF A TAXON BELONGS IN AN IUCN RED LIST THREATENED CATEGORY (CRITICALLY ENDANGERED, ENDANGERED OR VULNERABLE).¹

A. Popu		C. Small population size and decline			
		Critically Endangered	Endangered	Vulnerable	
A1					
A2, A3 &					
A1	Popu the unc				
A2	Popu pas unc				
A3	Popu futu				
A4	An red (up not				
		C. Small population size and decline			
		Critically Endangered	Endangered	Vulnerable	
Number of mature individuals		< 250	< 2,500	< 10,000	
AND at least one of C1 or C2					
C1. An observed, estimated or projected continuing decline of at least (up to a max. of 100 years in future):		25% in 3 years or 1 generation (whichever is longer)	20% in 5 years or 2 generations (whichever is longer)	10% in 10 years or 3 generations (whichever is longer)	
C2. An observed, estimated, projected or inferred continuing decline AND at least 1 of the following 3 conditions:					
(a)	(i) Number of mature individuals in each subpopulation	≤ 50	≤ 250	≤ 1,000	
	(ii) % of mature individuals in one subpopulation =	90–100%	95–100%	100%	
	(b) Extreme fluctuations in the number of mature individuals				
B. Geog		D. Very small or restricted population			
		Critically Endangered	Endangered	Vulnerable	
B1. Ext					
B2. Area					
AND at					
(a) Se					
(b) Co					
(c) Ex					
		D. Very small or restricted population			
		Critically Endangered	Endangered	Vulnerable	
D. Number of mature individuals		< 50	< 250	D1. < 1,000	
D2. <i>Only applies to the VU category</i> Restricted area of occupancy or number of locations with a plausible future threat that could drive the taxon to CR or EX in a very short time.		-	-	D2. typically: A00 < 20 km ² or number of locations ≤ 5	
E. Quantitative Analysis		E. Quantitative Analysis			
		Critically Endangered	Endangered	Vulnerable	
Indicating the probability of extinction in the wild to be:		≥ 50% in 10 years or 3 generations, whichever is longer (100 years max.)	≥ 20% in 20 years or 5 generations, whichever is longer (100 years max.)	≥ 10% in 100 years	

¹ Use of this summary sheet requires full understanding of the *IUCN Red List Categories and Criteria* and *Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria*. Please refer to both documents for explanation of terms and concepts used here.



Nombre d'espèces décrites



Proportion d'espèces évaluées pour la Liste Rouge



?



?



?

Mesurer les extinctions

11. Guidelines for Applying the Extinct Categories and Tag

11.1 The extinct categories (EX and EW)

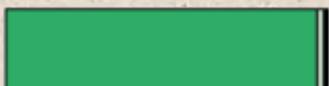
The category of Extinct is used when ‘there is no reasonable doubt that the last individual has died’. However, extinction—the disappearance of the last individual of a species—is very difficult to detect. Listing of a species as Extinct requires that exhaustive surveys have been undertaken in all known or likely habitat throughout its historic range, at appropriate times (diurnal, seasonal, annual) and over a timeframe appropriate to its life cycle and life form. Listing as Extinct has significant conservation implications, because protective measures and conservation funding are usually not targeted at species believed to be extinct. Therefore, a species should not be listed in the Extinct (EX) or Extinct in the Wild (EW) categories if there is any reasonable possibility that they may still be extant, in order to avoid the ‘Romeo Error’ (Collar 1998), where any protective measures and funding are removed from threatened species in the mistaken belief that they are already extinct. This term was first applied to the case of Cebu Flowerpecker *Dicaeum quadricolor*, which was rediscovered in 1992 after 86 years

Disparité de la qualité des données selon les groupes

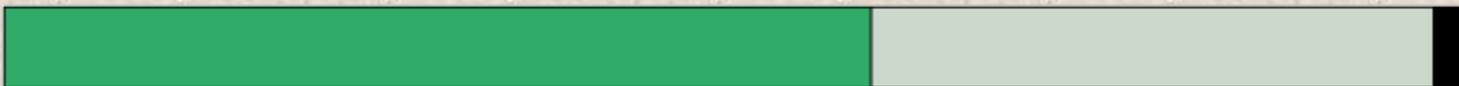


Disparité de la qualité des données selon les groupes

Mammifères (5490)



Mollusques terrestres (~ 25 000)



Espèces éteintes (325)

Zone d'incertitude (?)

Disparité de la qualité des données selon les groupes



Mammifères (5490)



Mollusques terrestres (~ 25 000)



Coléoptères (~ 400 000)



Espèces éteintes (16)

Zone d'incertitude (?)

Peut-on évaluer la crise d'extinction pour les invertébrés ?

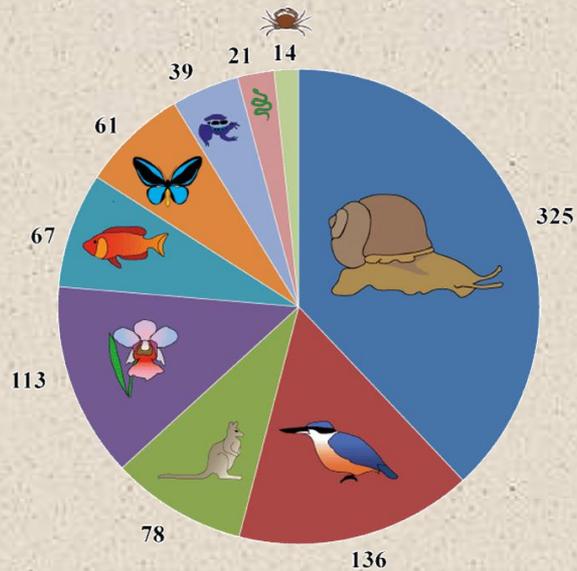
Mass extinction in poorly known taxa

Claire Régnier^{a,1,2}, Guillaume Achaz^{b,c,d,1}, Amaury Lambert^{d,e,f}, Robert H. Cowie^g, Philippe Bouchet^a, and Benoît Fontaine^h

^aInstitut de Systématique, Evolution, Biodiversité, UMR 7205 CNRS Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN), Université Pierre et Marie Curie (UPMC), Ecole pratique des hautes études (EPHE), Muséum national d'Histoire naturelle, Sorbonne Universités, 75231 Paris Cedex 05, France; ^bUMR 7138, CNRS Evolution Paris Seine, Université Pierre et Marie Curie, 75252 Paris Cedex 05, France; ^cAtelier de Bioinformatique, Université Pierre et Marie Curie, 75252 Paris Cedex 05, France; ^dUMR 7241, INSERM U1050, Center for Interdisciplinary Research in Biology, Collège de France, 75005 Paris, France; ^eUMR 7599 Laboratoire de Probabilités et Modèles Aléatoires, Université Pierre et Marie Curie, CNRS, 75252 Paris Cedex 05, France; ^fUMR 7599 Laboratoire de Probabilités et Modèles Aléatoires, Université Paris Diderot, CNRS, 75252 Paris Cedex 05, France; ^gPacific Biosciences Research Center, University of Hawaii, Honolulu, HI 96822; and ^hUMR 7204, Département Ecologie et Gestion de la Biodiversité, Muséum National d'Histoire Naturelle, 75231 Paris Cedex 05, France

Edited by Peter M. Kareiva, The Nature Conservancy, Seattle, WA, and approved May 5, 2015 (received for review February 5, 2015)

Mollusques terrestres



Permanence *post mortem* des coquilles



Bon réseau d'observateurs



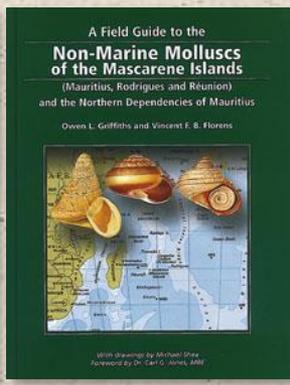
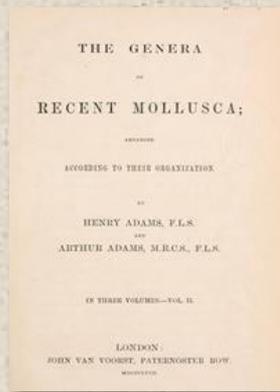
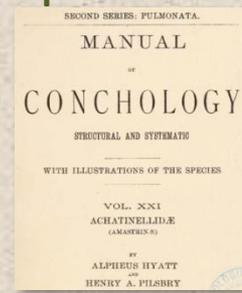
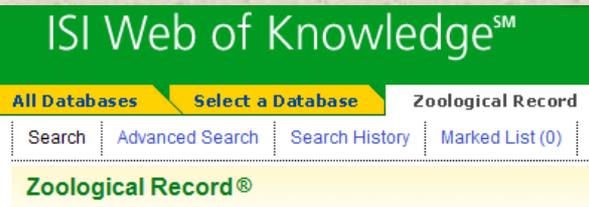
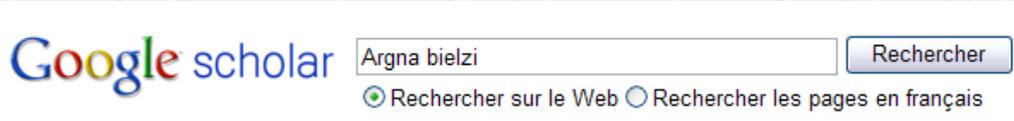
Qualité des données historiques



■ Etablissement d'un échantillon aléatoire de 200 espèces de mollusques

Treatise on Recent Terrestrial Pulmonate Molluscs (Shileyko, 1998 – 2007)
17102 numéros d'espèces, tirage aléatoire de 200 numéros
Etablissement de listes d'espèces par genres sélectionnés

■ Compilation de toutes les informations publiées



■ Recherche dans les collections (MNHN, Museum of Comparative Zoology (Harvard), Field Museum (Chicago), National Museum of Natural History (Washington, DC), Academy of Natural Sciences (Philadelphia))



- Date de description
- Dates de collecte
- Localités
- Statut de conservation,
- Données écologiques ou démographiques

Evaluation UICN

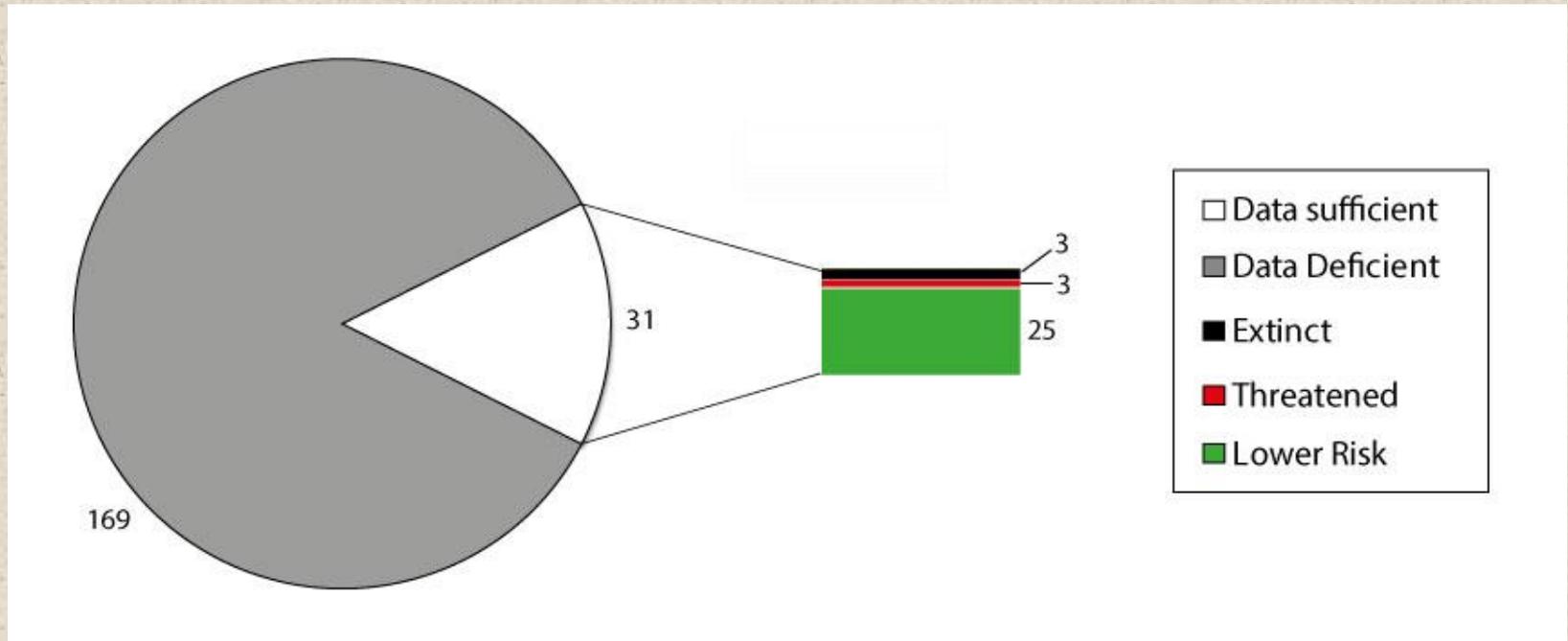
9 espèces déjà listées (3 EX, 2 T, 3 LR, 1 DD)

22 autres espèces évaluables

Evaluation UICN

9 espèces déjà listées (3 EX, 2 T, 3 LR, 1 DD)

22 autres espèces évaluables



Consultation de 32 experts spécialistes d'une région ou d'un taxon :

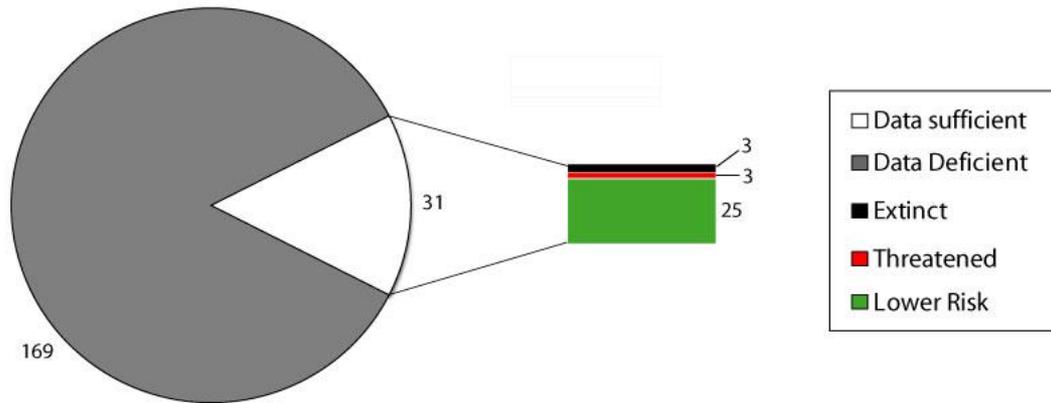
- Avez-vous personnellement collecté l'espèce X ?
- Sources (publiées ou non) sur les dernières mentions concernant l'espèce X
- Que pouvez-vous dire de son statut ("not threatened", "endangered", "extinct" ou "impossible to assess") ?

Lorsqu'il n'y avait pas d'expert :

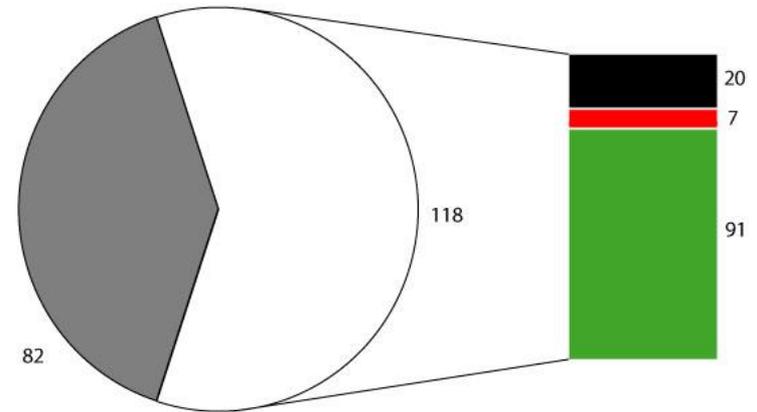
- (1) Species collected alive at least five times in the last 50 years with no specific habitat threat identified were evaluated by us as not threatened.
- (2) Species not collected in the last 50 years and with insufficient information on range size and habitat quality were given the benefit of the doubt and evaluated as impossible to assess.
- (3) Species not collected in the last 50 years or more, occurring in a highly disturbed or vanished habitat shared by other species already listed by the IUCN as Critically Endangered or Extinct were assessed as extinct.

■ Résultats

Evaluation UICN



Evaluation experts



Anceyodonta sexlamellata (Pfeiffer, 1845)

Famille : Endodontidae

Localité type : archipel des Gambier, Polynésie Française

Coquilles vides en 1934 et 1997



Evaluation UICN :
Pas de date
d'extinction
connue, pas de
description des
enquêtes menées
pour rechercher
le taxon



Evaluation experts :
Radiation
d'Endodontidae
totalement éteinte
aux Gambiers,
assez bonne
expertise

➤ **Extinct**

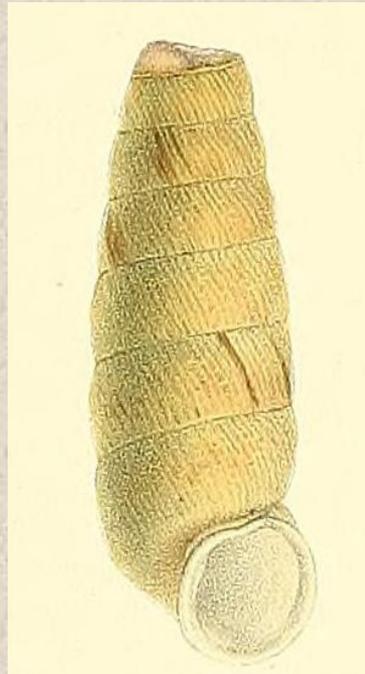
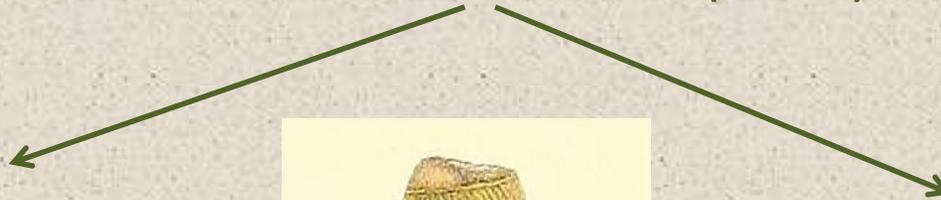
➤ **Data Deficient**

Eucalodium moussonianum Crosse & Fischer, 1872

Famille : Urocoptidae

Localité : état de Vera Cruz, Mexique

Collecté une seule fois (1872)



Evaluation UICN :
Aucune donnée

➤ **Data Deficient**

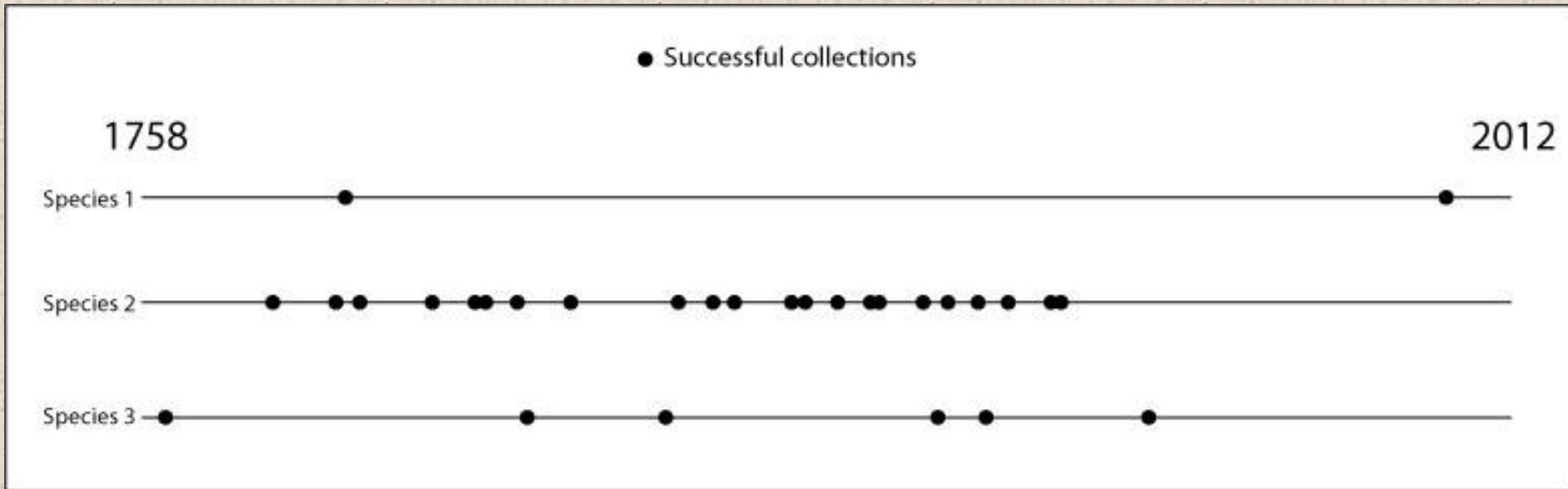
Evaluation experts :
Peu de recherches
dans cette région,
possibilité que
l'espèce soit toujours
vivante

➤ **Data Deficient**

L'approche modèle

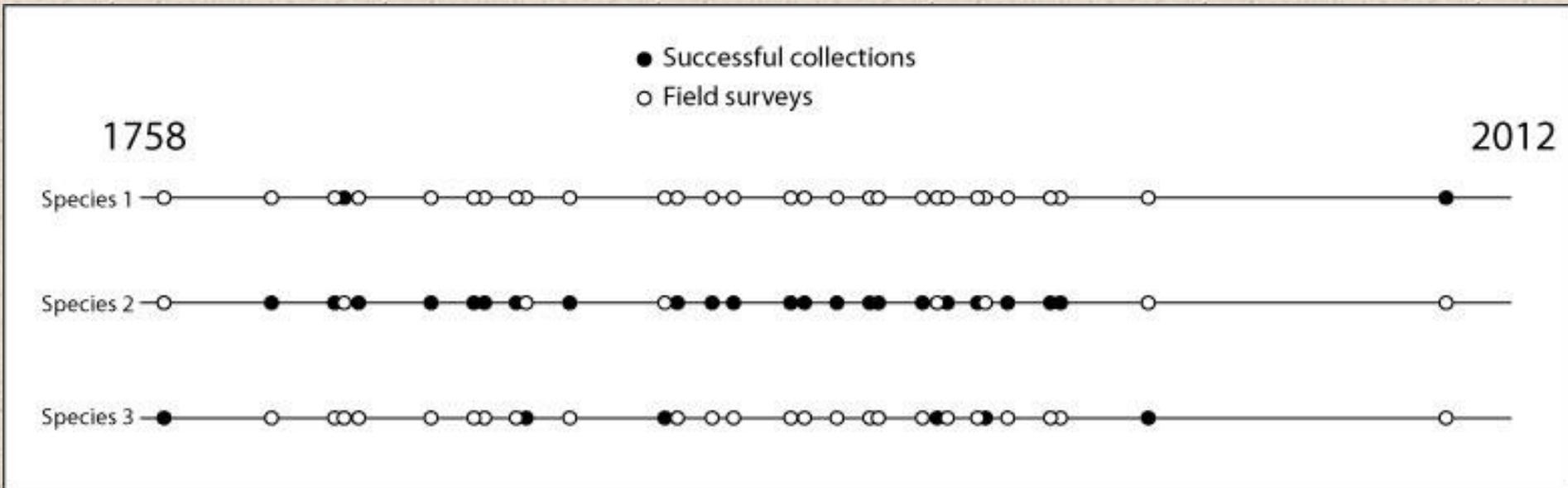
L'idée :

Valoriser les seules données disponibles pour les espèces mal connues :
les dates de collecte

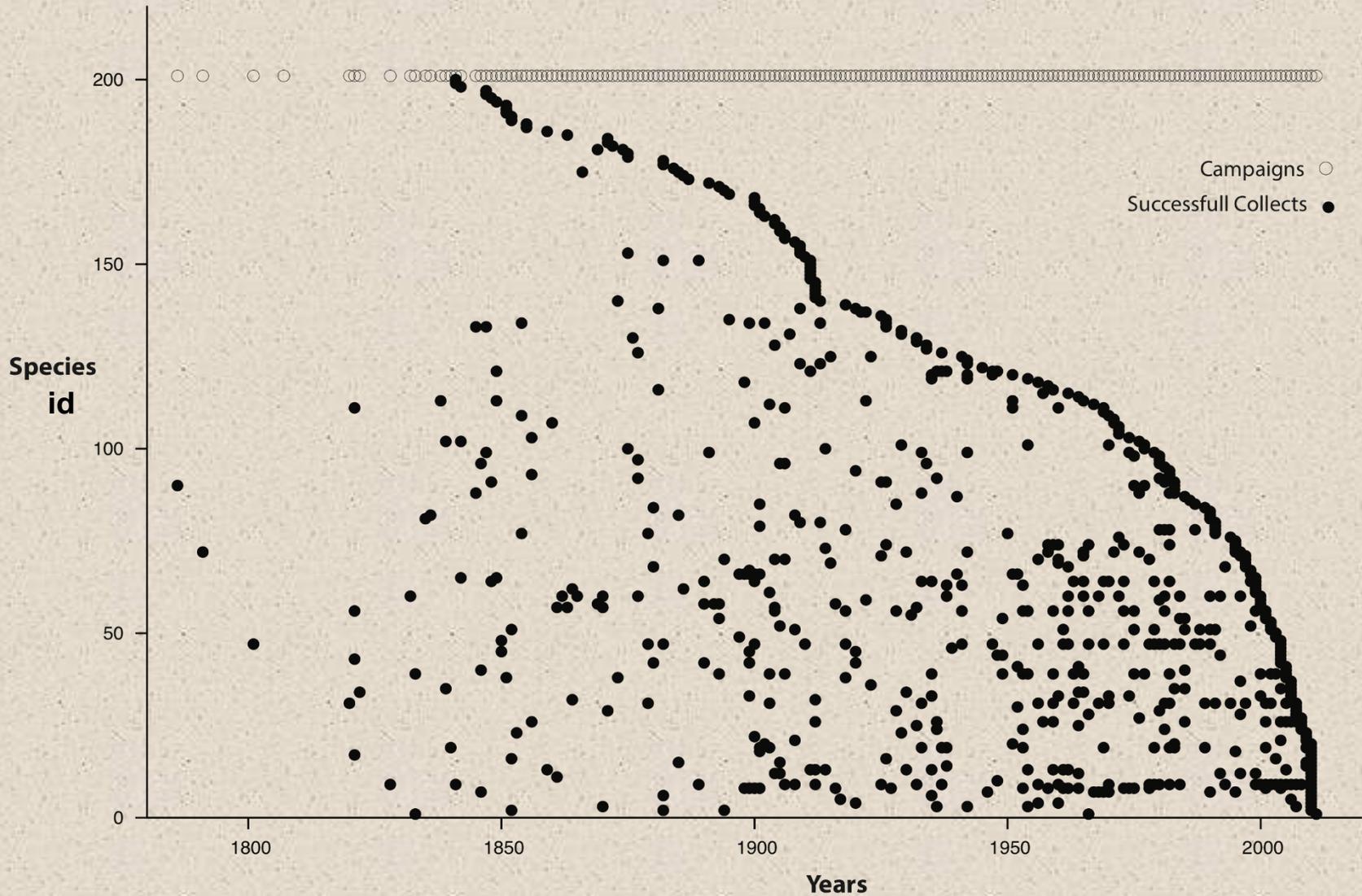


L'idée :

Valoriser les seules données disponibles pour les espèces mal connues :
les dates de collecte



Les données

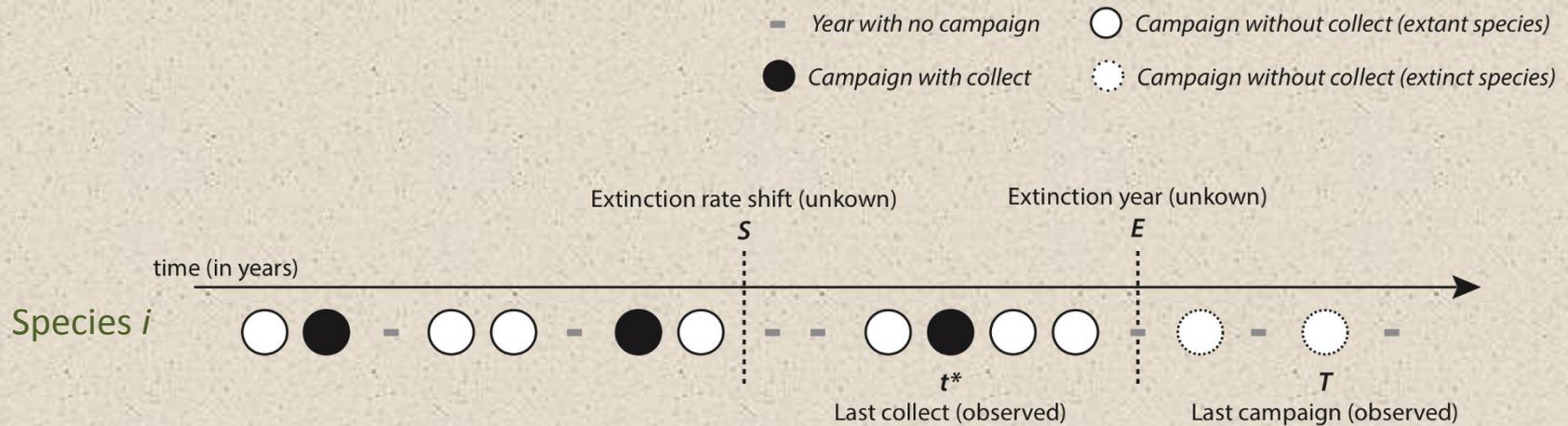


14 zones géographiques



Similarités en termes de biogéographie, d'histoire des collectes et de facteurs d'extinction

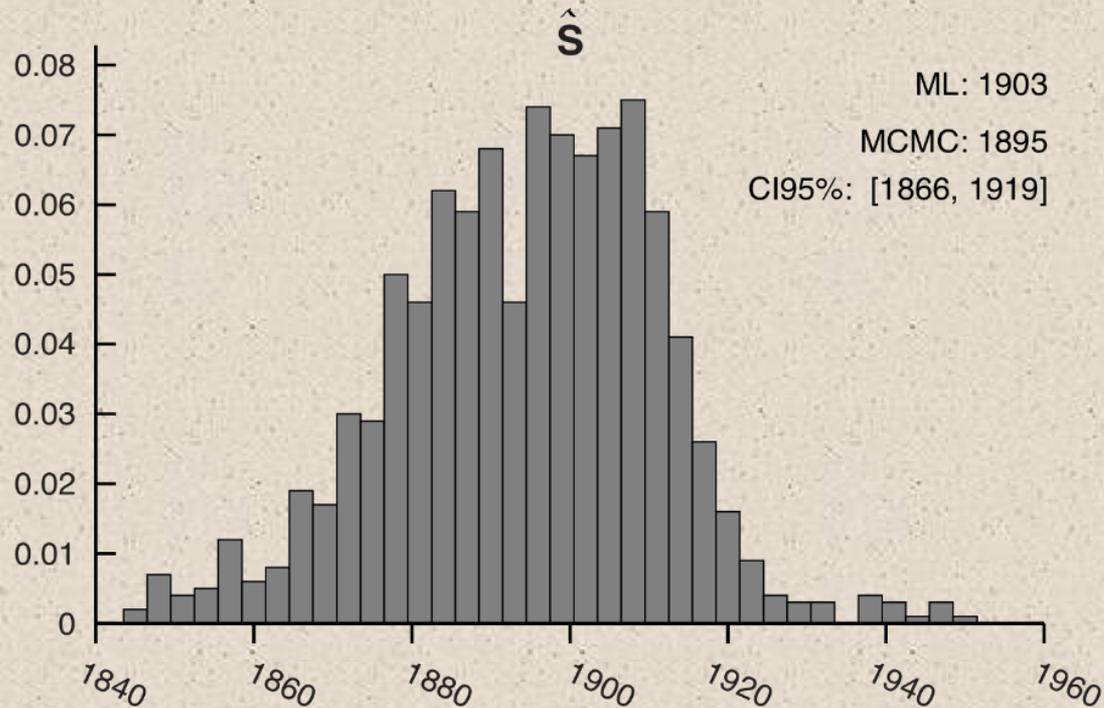
A Discrete Probabilistic Model



A model with only 3 parameters

- S - year above which extinction is possible
- λ - probability of success of a given campaign (extant species)
- μ - probability of extinction for each year

Parameter Estimates (MCMC)



$S = 1894$

μ et λ estimés indépendamment pour chacune des 14 zones géographiques

Pour chaque espèce :

- Probabilité d'être éteint depuis t^* :

$$P_E = 1 - (1 - \mu)^{(T-t^*)}$$

- Probabilité de ne pas avoir été collecté depuis t^* , en étant présent :

$$P_{NC} = (1 - \lambda)^{(n_{0,T} - n_{0,t^*})}$$

- Likelihood Ratio des deux scénarios :

$$LR = P_E / P_{NC}$$

λ : probabilité de succès d'une campagne (espèce présente)

μ : probabilité d'extinction annuelle

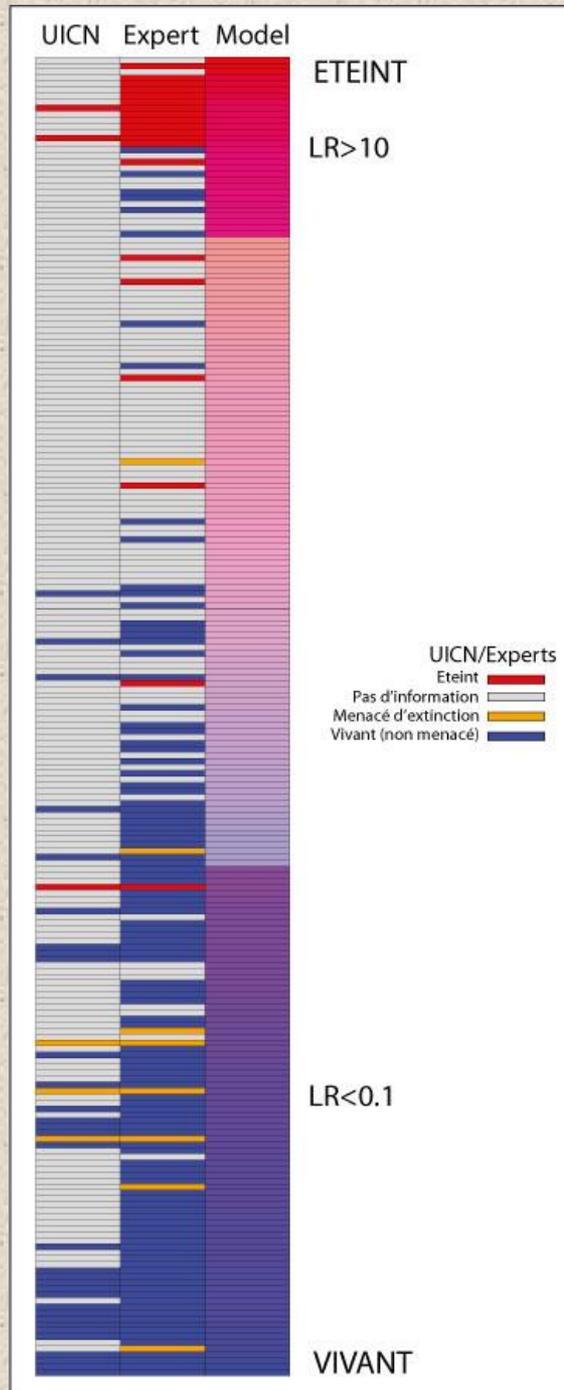
T : année de la dernière campagne

t^* : année de la dernière collecte fructueuse

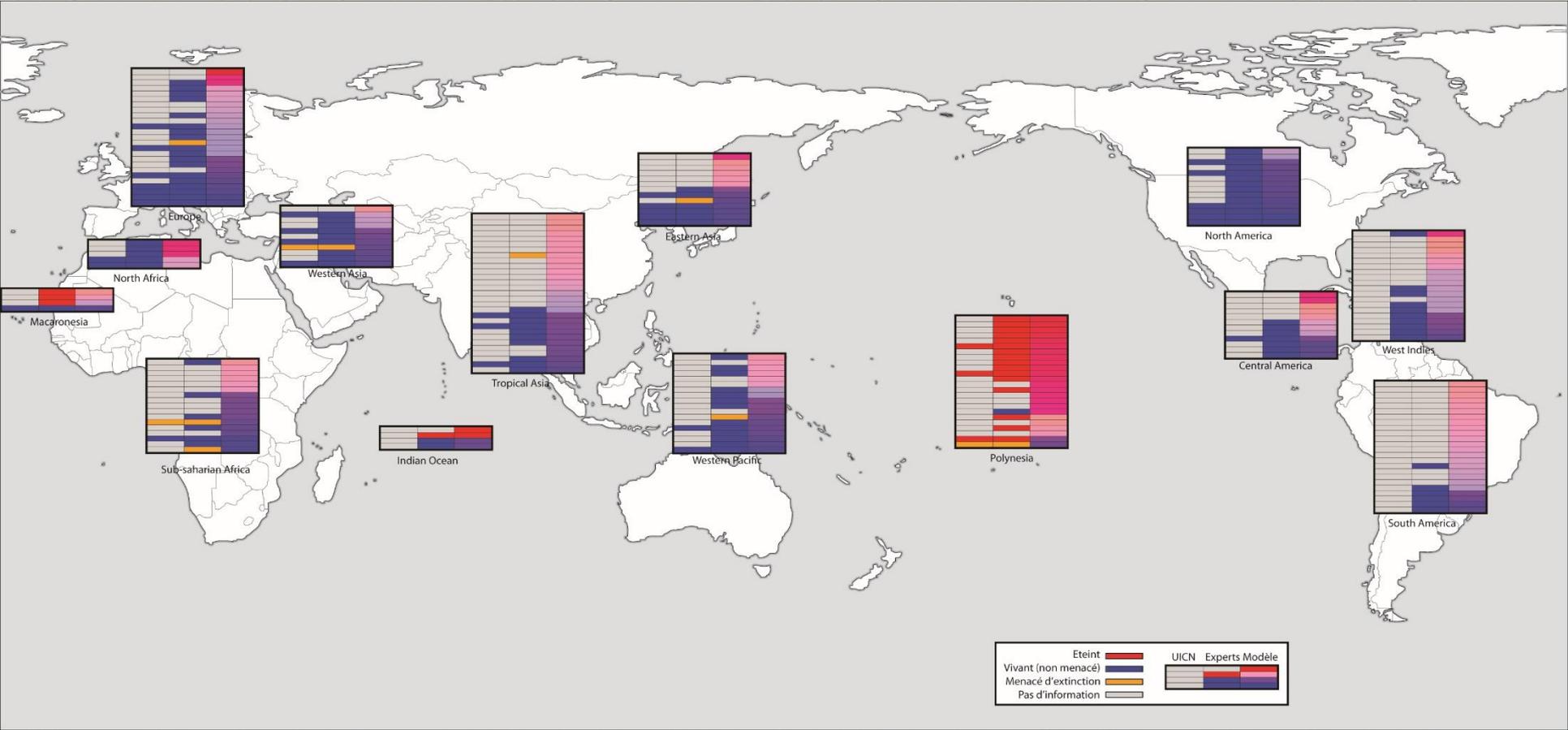
n_1 : nombre de campagnes avec collecte

$n_{0,x}$: nombre de campagnes sans collecte avant l'année x





UICN : 28 extant, 3 extinct
 Experts : 98 extant, 20 extinct
 Modèle : 84 extant, 25 extinct



- Le concept actuel de 6^{ème} extinction repose sur des connaissances issues de 1% de la biodiversité.



Données mammifères / oiseaux



Hypothèse 1 (la plus robuste)

Entre 0,04% et 1,5% de la biodiversité a déjà disparu



Mesure la crise de la biodiversité et les résultats des mesures de conservation

- La problématique de la crise de la biodiversité abordée du point de vue des invertébrés apporte un éclairage nouveau au débat.



Données invertébrés



Hypothèse 2 (la plus réaliste)
7% de la biodiversité a déjà disparu



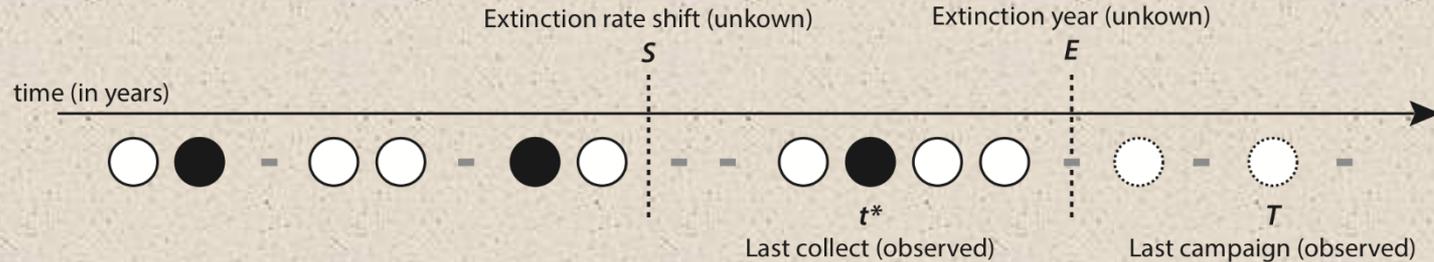
Mesure brute de la crise de la
biodiversité et de l'impact de l'homme

Evaluation du statut de conservation des espèces mal connues possible : approche complémentaire de la Liste Rouge

Applications aux taxons terrestres (niveaux d'endémisme, tailles d'aire de répartition similaires)

Perspectives : insectes

The Likelihood function



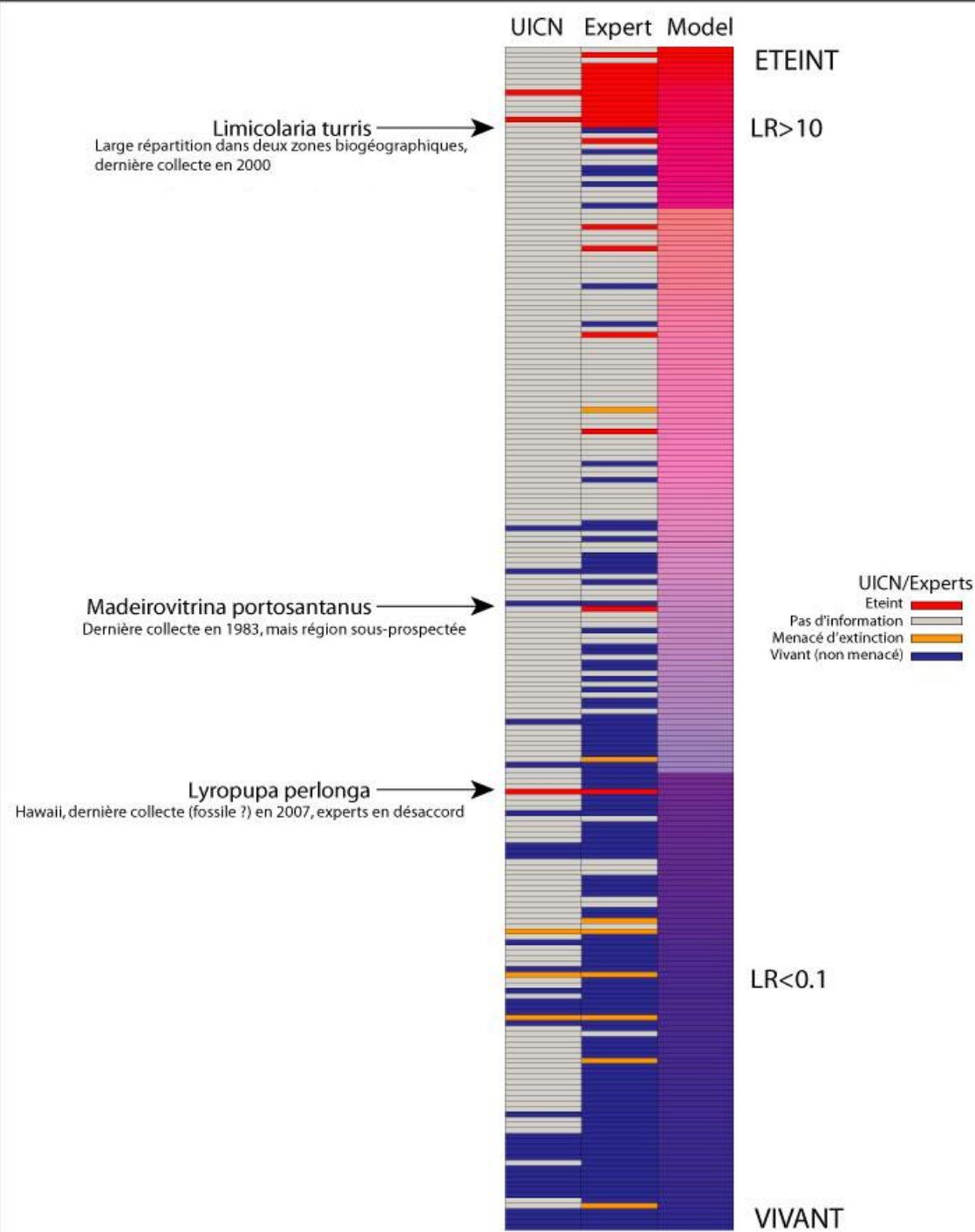
S - year above which extinction is possible
 λ - probability of success of a given campaign (extant species)
 μ - probability of extinction for each year

$$L(S, \mu, \lambda) = \lambda^{n_1} (1 - \lambda)^{n_{0,t^*}} (1 - \mu)^{(t^* - S + 1)} \times \left. \right\} \text{years} \leq t^*$$

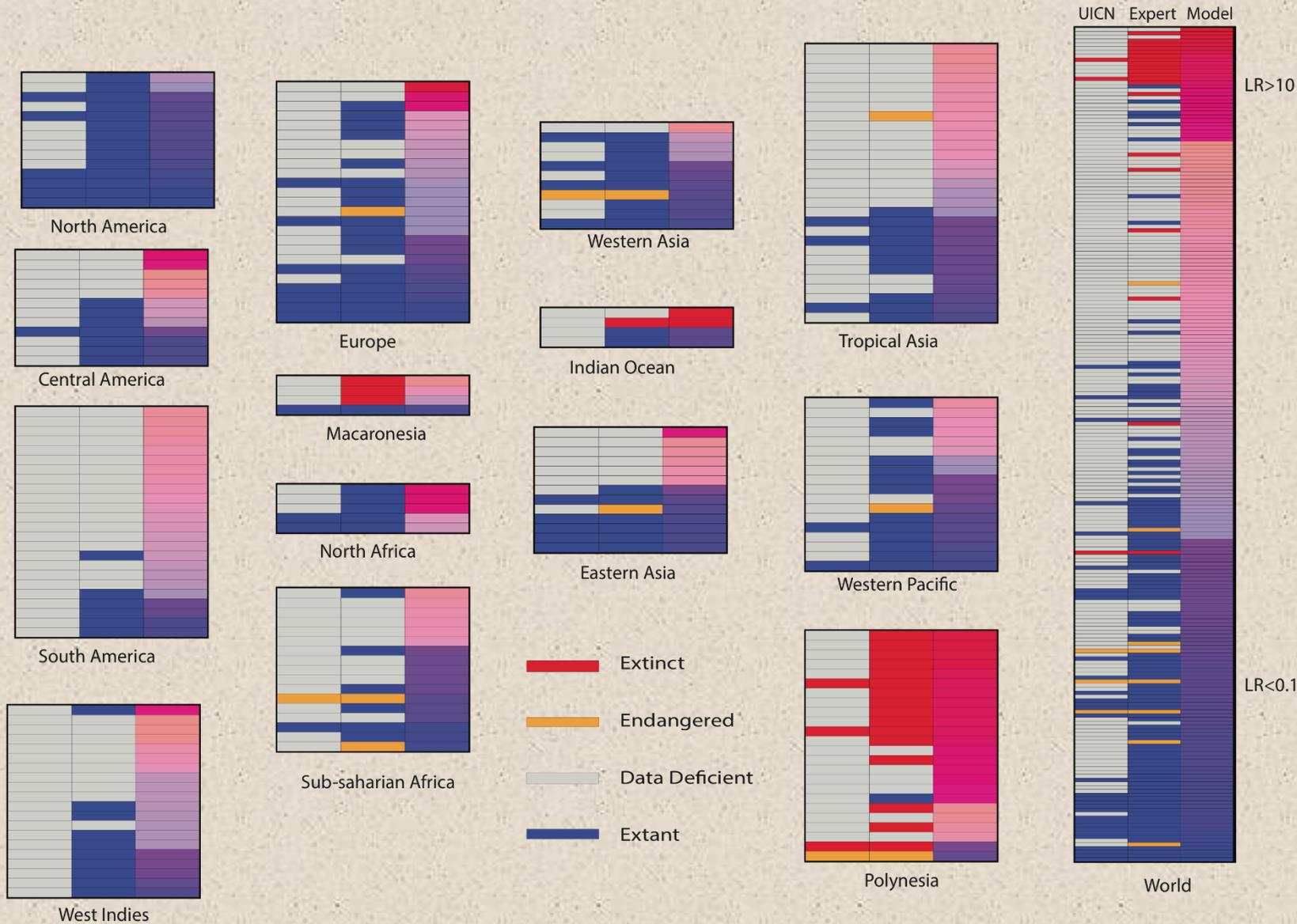
$$\left[\sum_{E = \max(t^* + 1, S)}^T \mu (1 - \mu)^{(E - S + 1)} (1 - \lambda)^{(n_{0,E} - n_{0,t^*})} + (1 - \mu)^{(T - S + 1)} (1 - \lambda)^{(1 + n_{0,T} - n_{0,t^*})} \right] \left. \right\} \text{years} > t^*$$

n_1 – number of campaigns with collect ; $n_{0,x}$ – number of campaigns without collect before time x

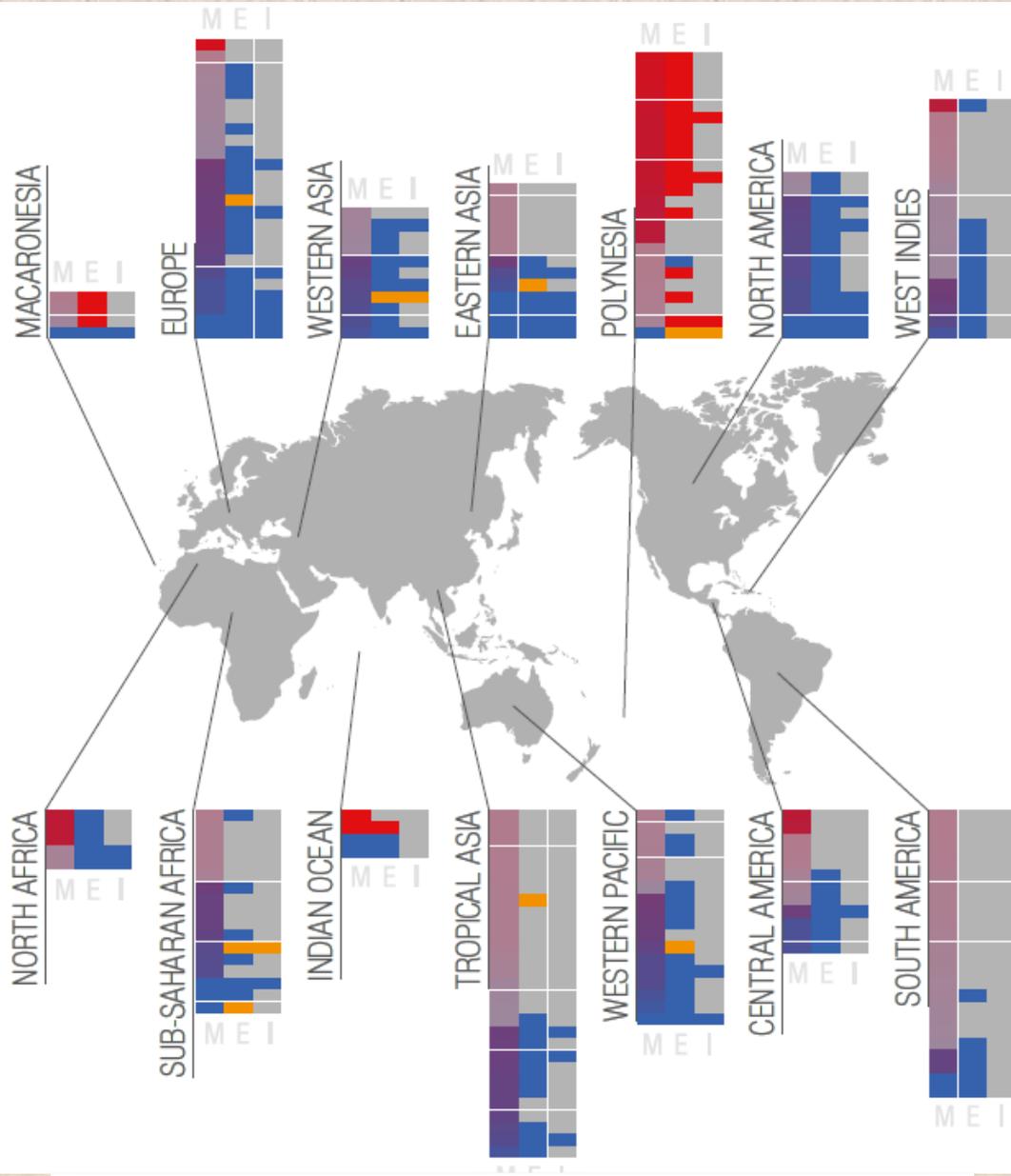
$$L_T(\mu, \lambda, \mathbf{S}) = \prod_{\text{species}} L(\mu, \lambda, \mathbf{S})$$



Massive Species Extinction?



From area estimates: 84 extant ; 30 extinct



M	PROBABLY EXTINCT	UNABLE TO DECIDE	PROBABLY EXTANT
E	EXTINCT	THREATENED	IMPOSSIBLE TO ASSESS
I	EXTINCT	ENDANGERED	DATA DEFICIENT
			EXTANT

MODEL EXPERTS IUCN

Le handicap taxonomique : plusieurs régions du monde, plusieurs familles sans expertise

Asie du sud-est



Subulinidae



?



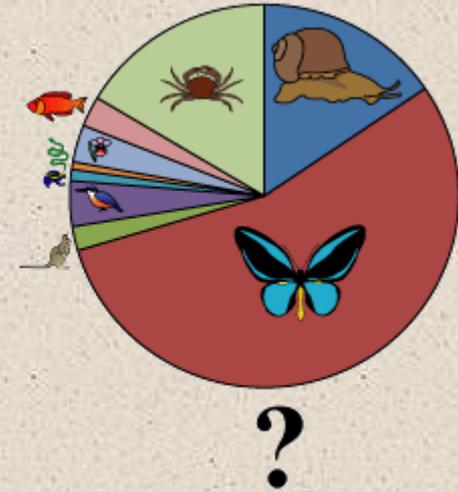
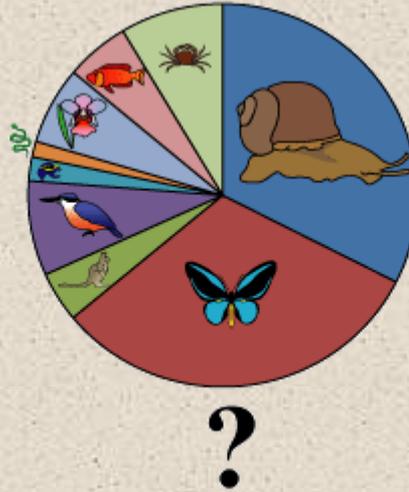
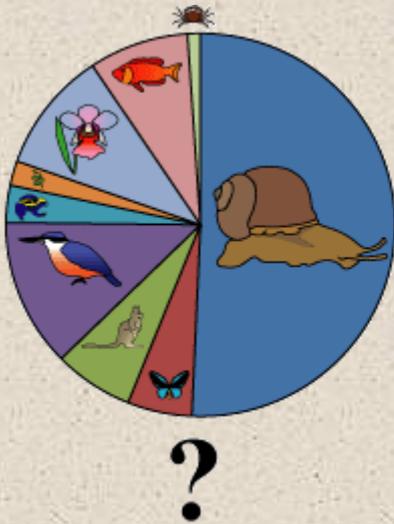
?



?

?

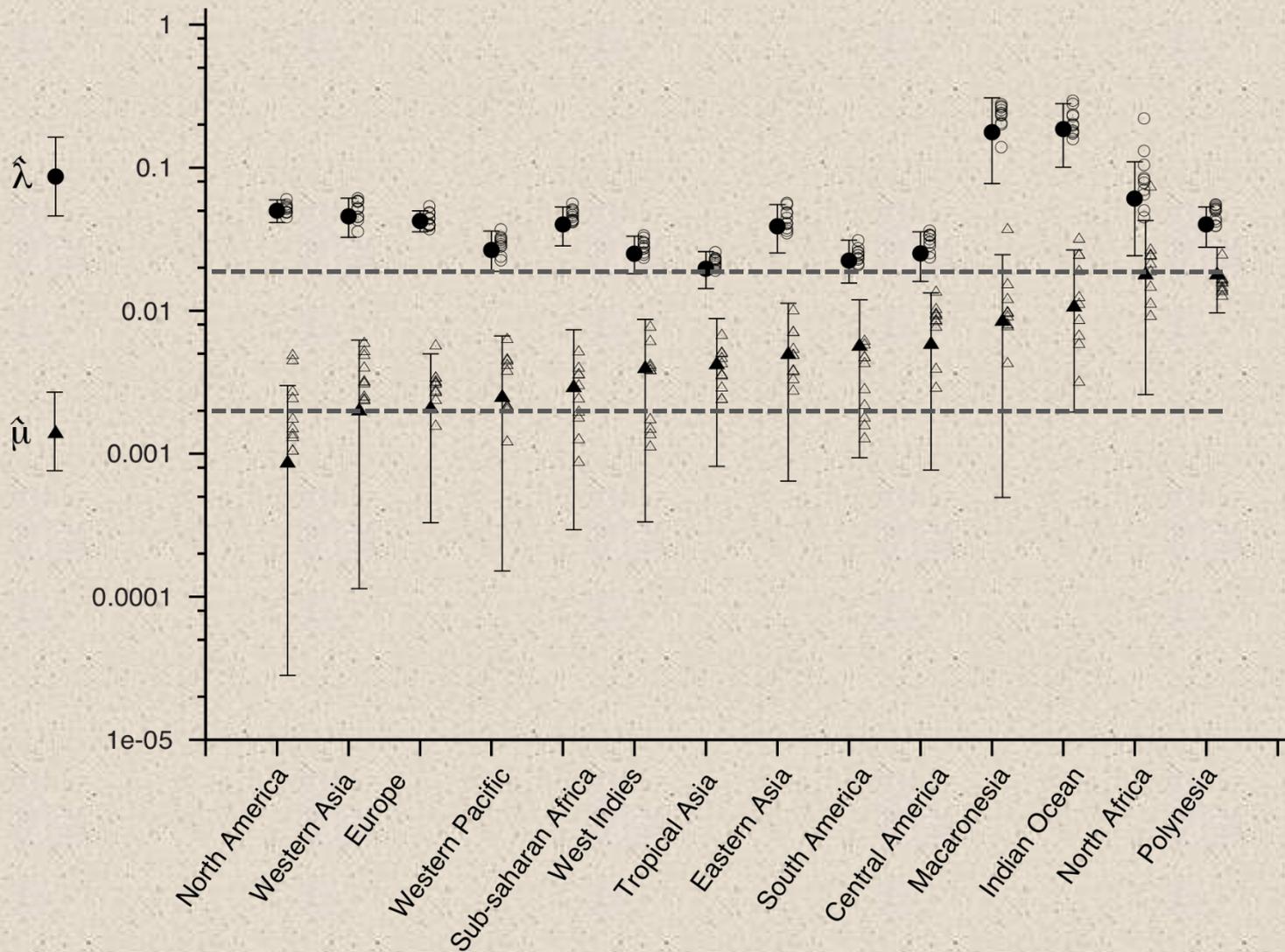
Le concept de 6^{ème} extinction repose sur des données factuelles fragiles



Combien d'espèces d'invertébrés sont déjà éteintes ?

- Quelle proportion des extinctions connues est capturée par la Liste Rouge ?
- Peut-on évaluer le statut de conservation des invertébrés ?

Estimates Inside the Areas



Wide variation in the estimated parameters

Quelle proportion des extinctions connues est capturée par la Liste Rouge ?

1. Vérification du statut des espèces de la LR auprès des assesseurs

Achatinella abbreviata
Status: Extinct ver 2.3
(needs updating)

Achatinella buddii
Status: Extinct ver 2.3
(needs updating)

Achatinella caesia
Status: Extinct ver 2.3
(needs updating)

2. Recensement des extinctions signalées dans la littérature

The cause of mollusk decline on the Ogasawara Islands

ISAMU OKOCHI^{1,*}, HIROKI SATO¹ and TAKASHI OHBAYASHI²

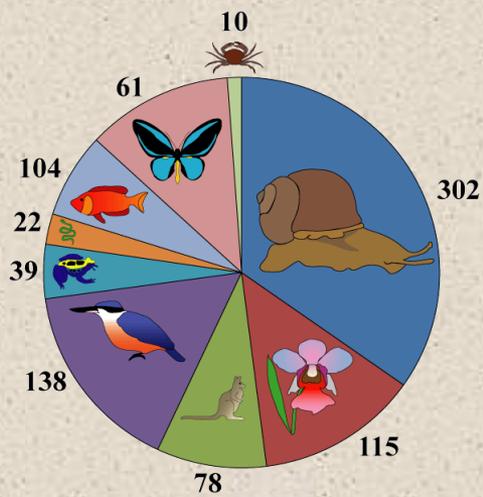
CONSERVATION STATUS, THREATS AND HABITAT REQUIREMENTS OF AUSTRALIAN TERRESTRIAL AND FRESHWATER MOLLUSCA

WINSTON. F. PONDER

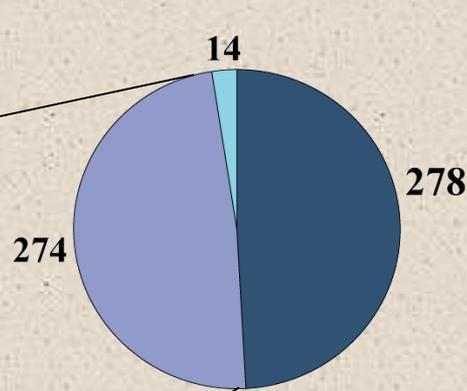
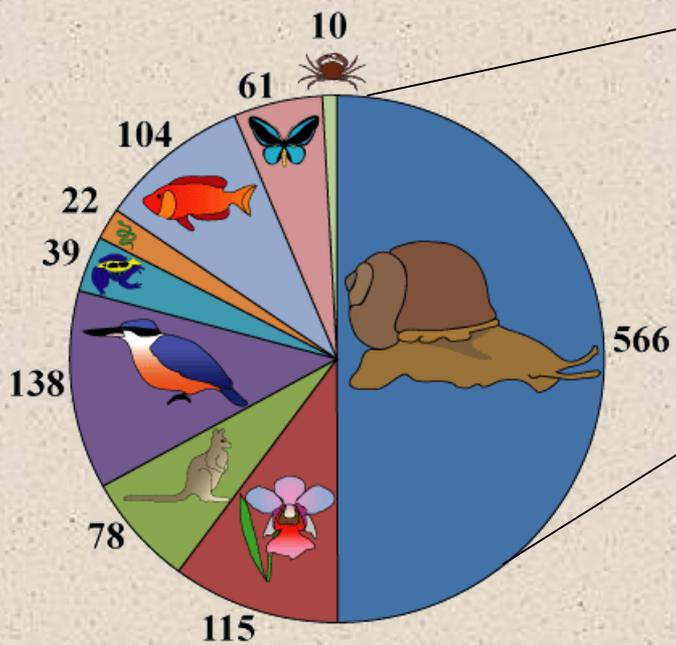
From 61 species to five: endemic tree snails of the Society Islands fall prey to an ill-judged biological control programme

Trevor Coote and Éric Loève

3. Soumission aux experts d'une liste étendue contenant les extinctions déjà listées et les extinctions documentées mais non listées

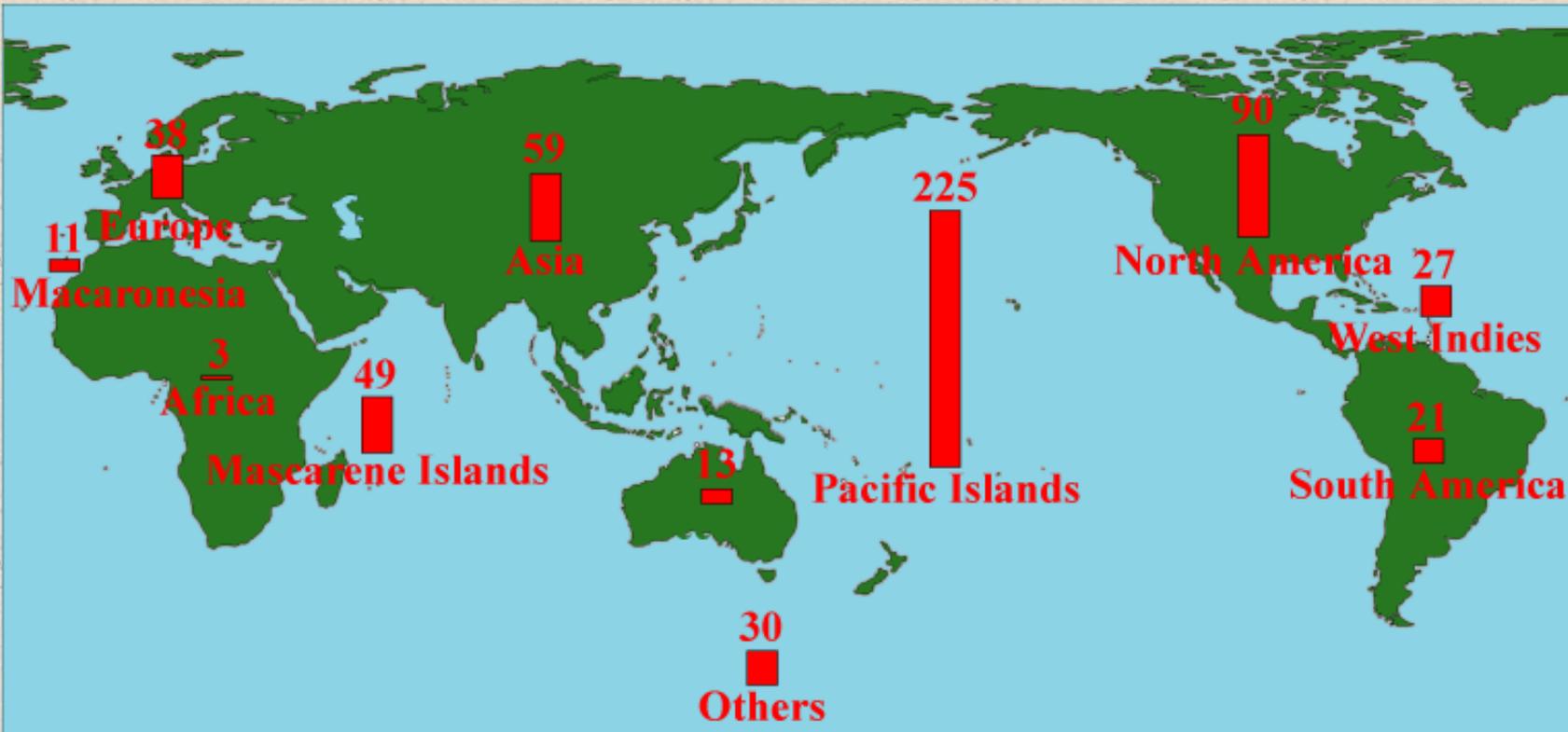


288 cas d'extinctions de mollusques non listés



- Already listed on the Red List
- Recorded as extinct in the literature but not captured on the Red List
- Extinctions recorded neither in the literature nor on the IUCN Red List (personal communications)

Biais géographique :



Samoana sp.



Achatina fulica



Euglandina rosea

➤ **Le recensement des extinctions est biaisé**

- On ne documente que les extinctions des faunes bien étudiées (Amérique du Nord, Europe, îles du Pacifique).

➤ **La Liste Rouge ne prend pas en compte une grande partie des extinctions documentées**

- Difficulté de remontée de l'information, manque de relais

➤ **Sous-estimation du nombre d'extinctions**

- Difficulté de l'exercice : l'extinction n'est pas un phénomène observable

- Réticence des spécialistes à déclarer une espèce éteinte

Parameter Estimation

$$(\hat{\mu}, \hat{\lambda}, \hat{S})$$

Likelihood $P(\text{Data} \mid \text{Parameters})$

$$L_T(\mu, \lambda, S) = \prod_{\text{species}} L(\mu, \lambda, S)$$

Maximum Likelihood

Mode of the L_T distribution
Straight optimization

Average weighted by their Likelihood

Mean of marginal posterior distribution ($C \times L_T \times \text{Prior}$)
Optimized random walk (*i.e.* MCMC)