



Analyse des tendances populationnelles du Minioptère de Schreibers (*Miniopterus schreibersi*) sur la période 1995-2024 en France métropolitaine

AMI Surveillance nationale du Minioptère de Schreibers

Avec le soutien financier de :



Société Française pour l'Étude et la Protection des
Mammifères

Version 1.3 du 2025-07-30
alanglais.analytics@gmail.com

Table des matières

Résumé.....	4
1. Introduction.....	5
1.1. Contexte écologique.....	5
1.2. Objectifs scientifiques.....	5
2. Description des données brutes.....	6
2.1. Source et nature des données.....	6
2.2. Structure des données.....	7
2.3. Nettoyage et filtrages.....	8
2.3.1. Uniformisation du jeu de données brutes.....	8
2.3.2. Catégorisation des variables.....	9
2.3.3. Règles spécifiques de modification.....	9
2.3.4. Imputation de données manquantes.....	10
2.4. Statistiques exploratoires.....	10
3. Méthodologie.....	15
3.1. Synthèse des hypothèses posées.....	15
3.2. Stratégie d'analyse.....	16
3.2.1. Pipeline de préparation des données.....	16
3.2.2. Modèle TRIM comme référence de base.....	18
3.2.3. Modèle GLMM pour explorer la variabilité.....	19
3.2.4. Modèle bayésien hiérarchique pour des estimations crédibles.....	20
3.2.5 Présentation des résultats.....	21
4. Résultats.....	22
4.1. Exploration descriptive.....	22
4.2. Modèles TRIM.....	25
4.3. Modèles GLMM.....	27
4.4. Modèles bayésiens hiérarchiques.....	29
4.4.1. Comparaison et sélection des modèles.....	29
4.4.2. Résultats des modèles sélectionnés.....	31
5. Discussion.....	41
5.1. Une tendance estivale de déclin modérée mais crédible.....	41
5.2. Des contrastes marqués entre saisons.....	41
5.3. Une variabilité interannuelle hétérogène selon les régions.....	41
5.4 Forces et limites de l'approche.....	42
6. Conclusion.....	43
Références.....	44

Résumé

Le Minioptère de Schreibers (*Miniopterus schreibersii*) est une chauve-souris européenne protégée et classée vulnérable sur la liste rouge nationale des espèces menacées de l'UICN. Cette espèce, principalement retrouvée dans la partie sud de la France, a toujours été connue pour ses effectifs importants au sein de ces sites, distinctif de sa présence. En 2002, un épisode important d'une épizootie a entraîné un déclin important des effectifs observés au sein des sites connus. Cet épisode a ainsi engendré un désir fort de surveillance de l'espèce et la mobilisation des acteurs locaux a pu être dynamisée grâce à la Société Française pour l'Étude et la Protection des Mammifères, coordonnant un programme de surveillance nationale de l'espèce. Les connaissances sur l'espèce ont grandi d'année en année et c'est à partir de 1990 que les sites connus ont commencé à être suivis de manière plus ou moins régulière par les acteurs locaux. Ces effectifs, maintenant accumulés depuis plusieurs dizaines d'années, font l'objectif d'une première évaluation de tendance.

Dans un premier temps, les données sont préparées pour garantir une utilisation homogène selon des paramètres de choix standardisés pour l'ensemble des modèles et des comparaisons. Suite à cela, la stratégie méthodologique consiste à s'appuyer sur le modèle TRIM pour une première estimation standardisée des tendances temporelles, puis à affiner l'analyse via un GLMM qui explore la variabilité et les facteurs influençant ces tendances, et enfin à consolider les résultats grâce à un modèle bayésien hiérarchique fournissant des estimations probabilistes fiables à partir des éléments de modélisation pertinents découverts avec les itérations précédentes. En raison du nombre de données limitées sur la grande période étudiée, un compromis entre complexité et robustesse est conservé comme objectif principal pour garder des tendances interprétables. En raison de l'absence de participation d'un acteur local de la région Provence-Alpes-Côte-d'Azur, cette région n'a pu être conservée dans les tendances nationales.

Les analyses mettent en évidence une probabilité élevée de déclin des effectifs nationaux, bien que les intervalles de crédibilité incluent la stabilité. En été, la tendance nationale estimée est négative (pente $\beta \approx -0,032$; probabilité de déclin $P = 92,6\%$), traduisant une baisse moyenne de $-61,9\%$ sur la période 1995–2024, avec toutefois une incertitude importante (IC95 % : $-92,1\%$ à $+92,3\%$). À l'échelle régionale, des déclins robustes sont observés en Occitanie ($P = 98,9\%$), en Bourgogne-Franche-Comté ($P = 97,2\%$) et en Corse ($P = 97,6\%$), tandis que la Nouvelle-Aquitaine et l'Auvergne-Rhône-Alpes présentent des signaux plus incertains mais orientés à la baisse ($P > 85\%$). En hiver, la tendance nationale est proche de zéro ($\beta \approx -0,034$), mais la probabilité de déclin demeure élevée ($P = 89,5\%$), ce qui suggère que la stabilité apparente doit être interprétée avec prudence. La plupart des régions présentent des intervalles de crédibilité larges, traduisant une grande source de variabilité, mais les estimations régionales sont également orientées majoritairement à la baisse avec des probabilités de déclin souvent supérieures à 80 %. Seules la Bourgogne-Franche-Comté ($P = 99,6\%$) et la Corse ($P = 98\%$) affichent des déclins robustes et biologiquement préoccupants.

Malgré une mobilisation croissante remarquable des suivis et du comptage des sites, et une accumulation annuelle toujours plus importante des effectifs, la variabilité entre les comptages et les régions est encore forte sur l'ensemble de la période étudiée. Cette variabilité d'effort de suivi importante génère un bruit rendant les estimations instables. Cependant, certaines tendances ressortent comme particulièrement crédibles selon les modélisations retenues, et les tendances moyennes sont globalement en accord avec un déclin sur la période 1995–2024, et ce en prenant en compte la variabilité intra-site et intra-régionale. À noter que l'absence de la région PACA de la modélisation nationale entraîne une incertitude supplémentaire. Les résultats crédibles semblent assez inquiétants en présentant un déclin probable et fort. Toutes les régions semblent touchées par ce déclin.

1. Introduction

1.1. Contexte écologique

Le Minioptère de Schreibers (*Miniopterus schreibersii*) est une espèce de chauve-souris grégaire et cavernicole présente en partie sur la moitié sud de la France métropolitaine. Liée au milieu souterrain, cette espèce est très sensible aux dérangements anthropiques et aux conditions thermiques et hygrométriques internes de leurs gîtes.

Il s'agit d'une espèce d'intérêt communautaire et classée comme « Vulnérable » sur la liste rouge de l'UICN. **Elle est ciblée spécifiquement dans le 3^{ème} Plan National d'Actions en faveur des Chiroptères**, intégralement protégée par la loi en France métropolitaine, au même titre que toutes les autres espèces de Chiroptères.



Photographie d'un Minioptère de Schreibers en vol © Aurélien AUDEVARD

Cette espèce a subi une épizootie fracassante en 2002, ayant entraîné une perte colossale de ses populations au niveau national. D'après une première évaluation de ses populations hivernantes en 2018, la tendance est significativement à la diminution. Suite à cet évènement, dans le cadre de la surveillance populationnelle de l'espèce, la Société Française pour l'Étude et la Protection des Mammifères (SFEPM) porté un projet multi-partenarial d'envergure nationale qui propose deux actions principales permettant d'acquérir des connaissances sur les effectifs et les tendances des populations, tout en structurant et consolidant le réseau d'acteurs agissant en faveur de cette espèce à l'échelle nationale. Cette surveillance nationale propose à la fois d'améliorer, homogénéiser et standardiser les méthodes existantes d'une part, et également d'élaborer, tester et éprouver des nouvelles techniques de surveillance d'autre part.

1.2. Objectifs scientifiques

Cette étude s'appuie donc dans la logique du programme de surveillance pour comprendre et quantifier, dans la mesure du possible, les dynamiques populationnelles à différentes échelles. Les résultats ainsi récupérés permettent dorénavant d'avoir un suivi plus-ou-moins régulier de nombreux sites au travers du pays chaque année depuis plus de 30 ans. Suite à l'épisode d'épizootie qu'a subi cette espèce, l'hypothèse d'un déclin durable est toujours d'actualité, ainsi cette étude se fixe pour objectif d'étudier cette hypothèse et d'apporter des éléments de réponses. La série temporelle disponible permet par ailleurs de **réaliser une évaluation de l'effet du temps sur les effectifs** et d'identifier par la même occasion des régions plus à enjeu que d'autres.

Ainsi, les objectifs scientifiques de cette étude sont :

1. **Quantifier** (dans la mesure du possible) la tendance temporelle des effectifs adultes estivaux et hivernaux entre 1995 et 2024
2. **Identifier** les régions ou les tendances significativement différentes du reste du territoire.
3. **Comparer** les tendances observées entre les périodes.

2. Description des données brutes

2.1. Source et nature des données

Les données brutes ont été **produites par les structures locales de chaque région** à l'issue de sessions de comptages impliquant les salariés des structures mais aussi des bénévoles investis dans les suivis scientifiques. Ces données sont initialement extraites des bases de données de saisie naturaliste locales, qui peuvent différer en fonction des structures et des régions. Ces données, provenant de différents formats, ont été récupérées par la SFEPM qui a ainsi continué le travail d'uniformisation des données. **Un important premier toilettage a été réalisé conjointement par la SFEPM et les structures fournisseuses de données en amont afin d'uniformiser la forme selon un modèle défini initialement.**

A ce jour, toutes les régions ont répondu avec l'entièreté de leurs données (a minima sur la période 1995-2024) à l'exception de la région Provence-Alpes-Côte-d'Azur où la structure référente n'a pas souhaité fournir de données.

Merci aux 64 structures pour leur coopération : ALEPE, ANA, Association Aldène, Carcassonne Agglo, CCGPSL, CCVH, CD30, CD34, CD66, CDS30, CDS34, CEN Nouvelle-Aquitaine, CEN Occitanie, CEN PACA, CG66, Charente Nature, CHIROP'TERRA, COGard, Communauté d'agglomération de Carcassonne, Conservatoire du Littoral, CORA Faune Sauvage, CPIE HL, DREAL LR, DREAL Occitanie, DSNE, ECOMED, Ecodiv, Ecologistes de l'Euzière, ENE, Faunae, Fédération Aude Claire, GAIADOMO, GCA, GCC, GCLR, GMHL, Grand Site Salagou – Cirque de Moureze, Groupe Derivaz, Harvard University, LPO, LPO AURA, MNHN, MYOTIS, NATURALIA, NE17, OFB, ONF, Passepartrou, PNC, PNP Pyrénées, PNR du Haut-Languedoc, PNR Narbonnaise, PNRPL, SCMNE, SCSP, SEPANLOG, SFEPM, SHNA, SMGG, SYMBIOSE, Symbiose, Syndicat Mixte des Gorges du Gardon, Syndicat Mixte Rivage et Vienne Nature.

Et bien sûr, merci aux presque 800 bénévoles et salarié(e)s investi(e)s sans lequel(le)s ce suivi d'envergure ne serait pas possible autrement

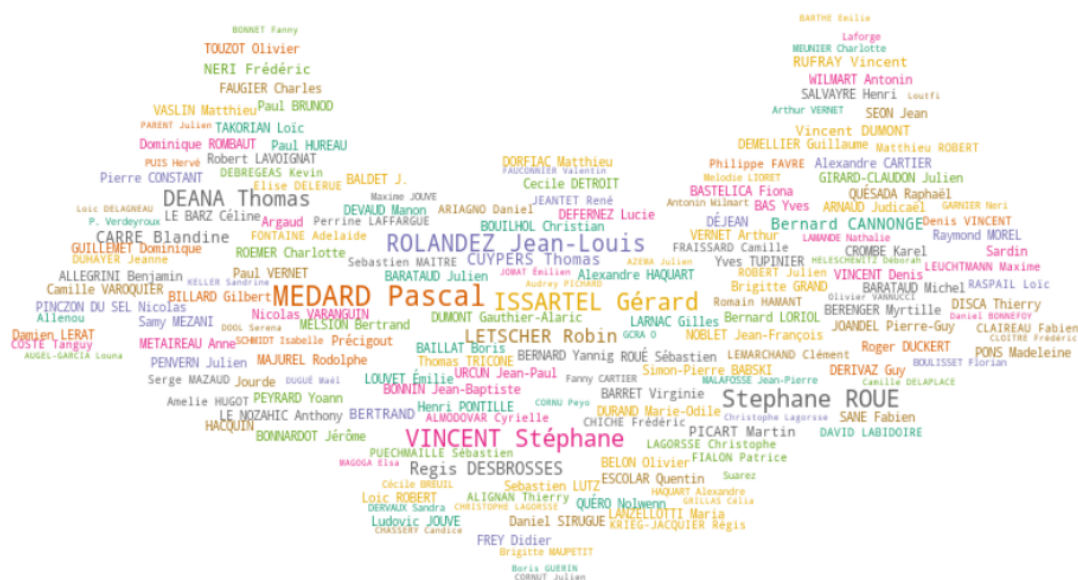


Figure 1 – Nuage des noms des bénévoles ayant participé aux collectes

2.2. Structure des données

Les données brutes initiales se présentent sous la forme de **six tableaux structurés** (un par région) avec un format cohérent et compatible les uns avec les autres. En effet, la demande d’export des données a été réalisée en amont par la SFEPM qui a sollicité les partenaires locaux de chaque région pour extraire et mettre en forme leurs données (sur au moins la période étudiée) selon un modèle prévu à cet effet.

Chaque ligne correspond à une instance de comptage pour un site donné. Plusieurs doublons et valeurs incohérentes ont été identifiés lors de l’exploration, ce qui nécessitera plusieurs étapes de nettoyage et standardisation des données avant la modélisation.

Chaque tableau présente a minima plusieurs colonnes pour identifier le site, sa localisation géographique et la méthodologie liée aux effectifs comptés (Table 1.).

Table 1. – Liste des champs demandés sur les exports

Demande à l’export	Champs	Description
Obligatoire	gite	Code ou nom unique pour un gîte
Obligatoire	date	Format JJ/MM/AAAA
Obligatoire	departement	Nom (ou numéro) du département
Obligatoire	Minsch	Effectifs uniquement en numérique
Obligatoire	Minsch juvéniles non volants	Effectifs uniquement en numérique
Obligatoire	Commune	Nom de la commune (selon INSEE 2022)
Facultatif	typegite	Nature du gîte
Facultatif	X	En Lambert 93
Facultatif	Y	En Lambert 93
Obligatoire	Observateur	Prénom Nom
Obligatoire	Structure	Nom de la structure source de la donnée
Facultatif	Mise bas	Oui ou non
Obligatoire	Fiabilité Donnée	Oui, partiel ou non
Facultatif	commentaire	Format libre
Obligatoire	Méthode de comptage	Selon protocoles standards

La participation de toutes les régions a permis de récolter de nombreuses données ; sur la période souhaitée (1995-2024) :

- ▶ **Bourgogne-Franche-Comté** : 1607 données
- ▶ **Occitanie** : 1576 données
- ▶ **Nouvelle-Aquitaine** : 1018 données
- ▶ **Auvergne-Rhône-Alpes** : 653 données
- ▶ **Corse** : 397 données
- ▶ **Provence-Alpes-Côte-d’Azur** : 97 données (incomplet)

⚠ En raison de l’absence de participation d’un des acteurs locaux de la région PACA, le nombre de données est insuffisant pour l’intégrer aux tendances nationales sans générer un bruit statistique significatif.

2.3. Nettoyage et filtrages

2.3.1. Uniformisation du jeu de données brutes

Les données ont été concaténées afin d'avoir un jeu de données unifié, qui subira au besoin des filtrages en fonction des problématiques étudiées dans la suite des analyses.

Plusieurs modifications de casse, de types et de formats ont été réalisées afin de garantir l'uniformité des données et faciliter les analyses. Aussi, les noms des colonnes ont été simplifiés.

La variable DATE a été convertie au format ISO 8601 standard (YYYY-MM-DD) afin d'assurer la compatibilité avec les fonctions de manipulation temporelle et de permettre un traitement chronologique homogène. Suite à cela, les variables factorielles ANNEE, MOIS et JOUR ont été extraites automatiquement à partir de ces données afin de faciliter les agrégations temporelles et les filtrages.

Une nouvelle variable PERIODE a été introduite pour flécher les observations selon la saison de comptage :

- **ETE** : correspondant aux mois complets de juin et juillet ; période de suivi estival standardisé.
- **HIVER** : correspondant aux moins complets de décembre, janvier et février ; période de comptage en hibernation standardisé.
- **TRANSIT** : regroupe les autres comptages, considérés comme intermédiaires ou hors protocole standardisé.

Les données géographiques ont aussi subi quelques ajustements afin d'associer une bonne granulométrie spatiale. La variable REGION a été ajoutée afin d'associer chaque site à sa région administrative. Cette catégorisation permet une agrégation régionale harmonisée. Concernant la variable COMMUNE, elle a été normalisée par une conversion en majuscules puis un remplacement des séparateurs typographiques (tirets et esperluettes) par des espaces simples, ceci permet de limiter les redondances liées aux potentielles différences de saisie. Une normalisation similaire a été appliquée à la variable SITE, avec comme modification supplémentaire une simplification du nom en ne conservant que le premier terme en cas de concaténation multiple puis en réalisant une fusion manuelle des libellés correspondant à un même site géographique (i.e. avec les mêmes coordonnées géographiques) permettant d'éviter les doublons liés aux variations de nommage.

- **Autres modifications non essentielles**

La variable OBSERVATEUR a été uniformisée par l'usage systématique de la virgule comme séparateur entre les noms, dans un format identique pour toutes les lignes. Cette homogénéisation a simplement pour objectif de faciliter le décompte des contributeurs et valoriser la contribution bénévole.

Les variables MISE_BAS et FIABILITE ont été converties en majuscules, de manière à unifier les modalités et éviter les doublons artificiels lors des groupements ou filtrages.

2.3.2. Catégorisation des variables

Au vu du faible nombre de données et afin de ne pas surcharger l'échantillon avec un grand nombre de catégories, les variables PROTOCOLE et TYPE_GITE ont été simplifiées en **catégorisant les modalités à une échelle moins fine**.

Les modalités de la variable PROTOCOLE ont alors été catégorisées en **quatre catégories** : « Comptage en sortie de gîte », « Estimation à vue », « Capture et baguage » et « Inconnu » si l'information est manquante. **Les données issues des sessions de capture et de baguage ont été exclues** du jeu de données étudiées.

Les modalités de la variable TYPE_GITE ont aussi été catégorisées en **huit catégories** : « Bati », « Carrière souterraine », « Cavité souterraine », « Grotte naturelle », « Mine », « Ouvrage d'art », « Tunnel » et « NC » si l'information est manquante.

2.3.3. Règles spécifiques de modification

Quelques **règles de modifications des données** ont été volontairement mise en place afin d'uniformiser les données de comptage et leur fiabilité relative associée pour correspondre a minima aux exigences demandées dans le protocole d'étude.

Pour la variable FIABILITE, **si la modalité est manquante**, le comptage est considéré comme fiable par défaut, sauf mention contraire dans les commentaires. **Si un doute est suggéré, ou que la donnée provient d'une archive ancienne**, la fiabilité est considérée comme partielle. Enfin, si la fiabilité est directement critiquée dans les commentaires, elle est définie comme non fiable.

La colonne MINSCH_Ad, correspondant au comptage des adultes, a subi une modification de surface pour répondre aux pratiques de comptages des gîtes. **Si la valeur de MINSCH_Ad est inférieure à la valeur de MINSCH_Juv ou qu'elle n'a pas été saisie**, elle est automatiquement rapportée au nombre de MINSCH_Juv (pour uniformiser l'usage initiale de la règle du « un juvénile = un adulte »).

Pour la colonne MINSCH_Juv, les données absentes et sans commentaire ont été classées « NA ».

- **Cas particulier des comptages intra-annuels sur une même période**

Plusieurs valeurs peuvent exister pour un même site à une même période. L'exploration des données a révélé que les valeurs supplémentaires ne correspondaient que très rarement à des répliquas de comptages standardisés, introduisant alors une variabilité et une source d'erreur importante. Il a alors été décidé de ne conserver qu'une donnée de comptage par site et par période. Les règles utilisées sont les suivantes :

- **Si les valeurs au sein d'un même site à une même période sont radicalement différentes** (i.e. >50 % de différence), alors la valeur du comptage avec le protocole le plus adapté est conservée, sinon, celui avec la meilleure fiabilité, sinon, la valeur maximum.

Si parmi les doublons, une ligne présente une valeur identique entre MINSCH_Ad et MINSCH_Juv (hors valeurs manquantes), cette ligne est considérée comme un doublon issu d'un comptage non différencié. Dans ce cas, MINSCH_Ad est remplacé par NA afin de ne pas fausser l'analyse des effectifs adultes réellement comptés.

Si des valeurs anecdotiques sont répétées à la même date, sur le même site, avec les mêmes observateurs, alors, les valeurs sont additionnées car susceptibles d'être un ajout successif d'individus observés.

- Si les valeurs au sein d'un même site à une même période sont proches ou cohérentes (i.e. <20 % de différence), alors on conserve la valeur maximum observée.
- Si les valeurs au sein d'un même site à une même période sont identiques, mais ne sont pas enregistrées à la même date, alors on ne conserve que la première donnée.

A noter que les données de la période de transit ne sont pas traitées selon ces règles, car cette période n'est pas étudiée dans les modélisations.

2.3.4. Imputation de données manquantes

Certaines données non critiques et absentes peuvent faire l'objet d'une imputation basée sur les informations saisies en commentaires voire selon la bibliographie liée au site. Ceci permet **d'enrichir le jeu de données et réduire le nombre de valeurs manquantes sans introduire de biais décisif dans les modélisations.**

Les données absentes de la variable TYPE_GITE ont subi des remplacements en fonction de la catégorie la plus juste, en se basant sur la bibliographie du site étudiée, selon l'emplacement des coordonnées géographiques précises et/ou des commentaires donnant une information complémentaire. Si aucune information fiable n'a pu être retrouvée, alors la catégorie a été laissée en Non Classé (NC).

Dans quelques cas, si les valeurs sont absentes des variables COMMUNE, X_LB93, Y_LB93 pour un site, mais existantes ailleurs pour ce même site, alors les valeurs manquantes sont remplies avec celles des autres données.

2.4. Statistiques exploratoires

Le jeu de données nettoyé comprend **6 424 observations décrites par 21 variables.**

On recense 3 813 valeurs manquantes, majoritairement liées à l'absence de comptage des juvéniles sur les sites où seuls les adultes ont été dénombrés, ce qui reste cohérent avec le protocole de collecte.

Aucune donnée critique n'est manquante pour l'intégration du jeu de données aux modélisations statistiques.

Le jeu couvre 443 gîtes, répartis sur **337 communes**, pour un total de **3 644 dates de comptage.**

⚠ Le faible et déséquilibré nombre de sites par région nécessitera un compromis entre la complexité des modélisations et la bonne prise en compte de la variabilité. De plus, de nombreux sites n'ont pas été suivi avec régularité, mais seulement quelques uns, ce qui peut potentiellement nuire aux précisions dans les futures modélisations.

Le tableau ci-dessous (Table 2.) décrit les données de comptages. **Les effectifs adultes présentent une forte asymétrie** (valeurs allant de 0 à 48 000, médiane = 38), suggérant une distribution très étalée et fortement biaisée. **Le nombre de juvéniles est encore plus concentré autour de 0**, avec une médiane nulle et un maximum à 8 000. Ce qui est attendu car les juvéniles ne sont pas toujours comptés d'une part (notamment l'hiver), et sont généralement estimés à vu ou sur photographie.

Table 2. – Description des données de comptages du Minioptère de Schreibers

Variable	Valeurs manquantes	% complétion	Moyenne	Écart-type	Min	Q1	Médiane	Q3	Max
MINSCH_Ad	34	99.5 %	940	2 919	0	2	38	528	48 000
MINSCH_Juv	4825	24.9 %	189	525	0	0	0	21	8 000

Les données de comptage semblent classiquement suivre une distribution proche de la loi de Poisson, qui est une distribution discrète et asymétrique, définie uniquement pour des valeurs positives (≥ 0). Toutefois, la forte proportion de zéros observés suggère une sur-représentation des absences, ce qui pourrait contrevenir aux hypothèses classiques de la loi de Poisson. Afin de préparer les données pour des modélisations ultérieures et d'atténuer l'influence des zéros sur la distribution, une transformation logarithmique de base 10 a été appliquée aux valeurs non nulles lorsque nécessaire (Figure 2.). **Cette transformation permet également de réduire l'asymétrie et de stabiliser la variance.**

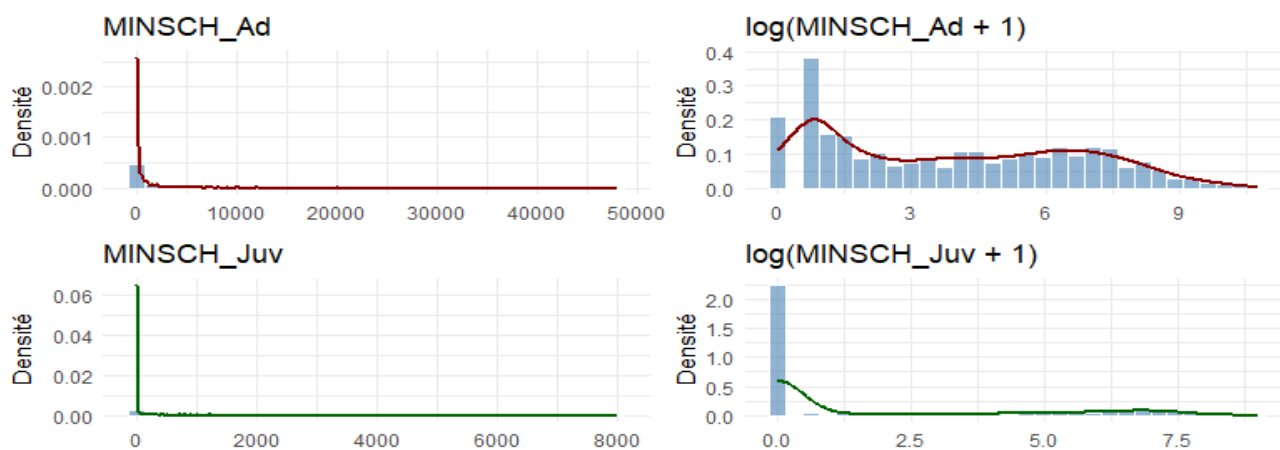


Figure 2. – Distribution des données de comptages (gauche) et transformation avec lien-log (droite). Les lignes colorées montrent les courbes de densité. La transformation en logarithme de base 10 appliquée a réduit considérablement l'asymétrie des comptages.

Pour les adultes, **les distributions en été et en hiver diffèrent clairement** (Figure 3.). L'hiver présente une densité plus marquée dans les faibles effectifs (pic autour de $\log_{10} \approx 1-2$), tandis que l'été montre une distribution plus étalée avec une concentration accrue vers des effectifs plus élevés ($\log_{10} \approx 6-8$). Cela est cohérent car les données suggèrent, comme attendu, que les colonies estivales comprennent en moyenne un nombre d'adultes plus important.

Pour les juvéniles, la différence est encore plus marquée, la densité hivernale est nulle, avec un pic brutal à 0, indiquant l'absence totale de juvéniles en hiver. À l'inverse, la densité estivale montre une véritable distribution avec un pic modéré entre $\log_{10} \approx 6-7$. Cette observation est donc conforme à la biologie de l'espèce, la reproduction ayant lieu en été uniquement.

Ces différences saisonnières soulignent l'importance de traiter séparément les périodes estivales et hivernales dans les analyses, et justifient pleinement une stratification des modèles par période.

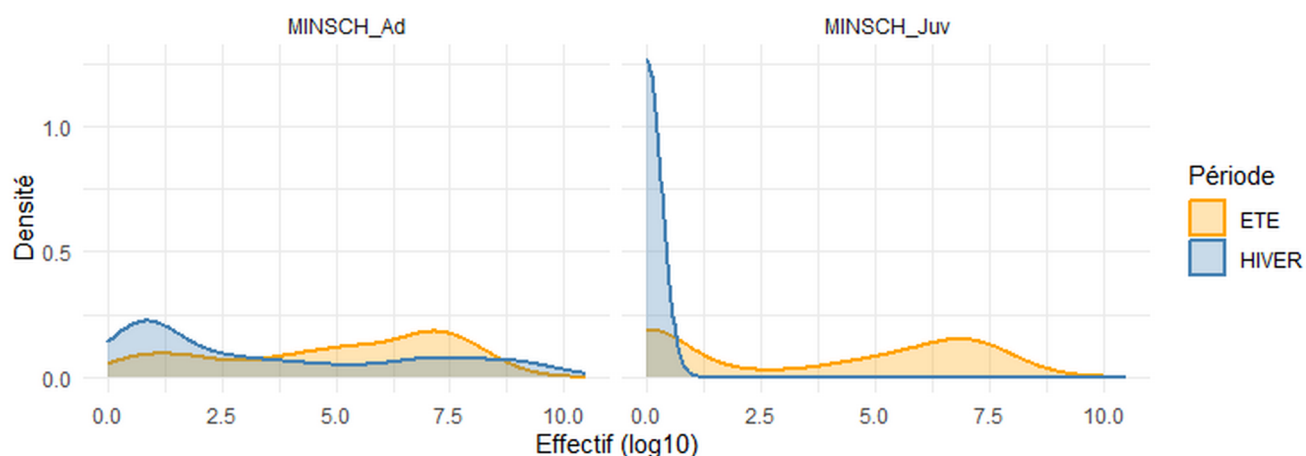


Figure 3. – Distribution des comptages (avec transformation log10) des adultes (MINSCH_Ad) et des juvéniles (MINSCH_Juv) selon les périodes

Concernant la fiabilité relative des données (Figure 4.), on observe que les comptages qualifiés de « Fiable » présentent des effectifs nettement plus élevés et plus dispersés que ceux associés aux catégories « Partiellement fiable » et « Non fiable ».

Les protocoles de type « Comptage en sortie de gîte » et « Estimation à vue » génèrent les effectifs les plus élevés parmi les comptages fiables, tandis que la méthode « Capture et baguage » présente des effectifs plus modérés mais moins variables. À l'inverse, les comptages « Non fiable » sont quasi systématiquement associés à des effectifs nuls ou négligeables, indépendamment du protocole.

Il convient toutefois de souligner que **la notion de fiabilité est subjective car elle correspond à l'auto-évaluation de l'observateur quant à la qualité de son propre comptage**. Elle n'est donc pas indépendante du contexte (protocole employé, accessibilité du site, expérience de l'observateur, etc.) et doit être interprétée avec précaution.

Les données partiellement fiables montrent des tendances intermédiaires, avec des médianes plus proches de celles des comptages fiables mais une variabilité accrue, en particulier pour les estimations à vue. Le graphique ci-dessous souligne l'importance de prendre en compte la fiabilité perçue comme un facteur potentiel d'incertitude dans les analyses, et invite à la prudence dans l'interprétation des résultats issus des comptages non fiables (qui restent cependant en marge).

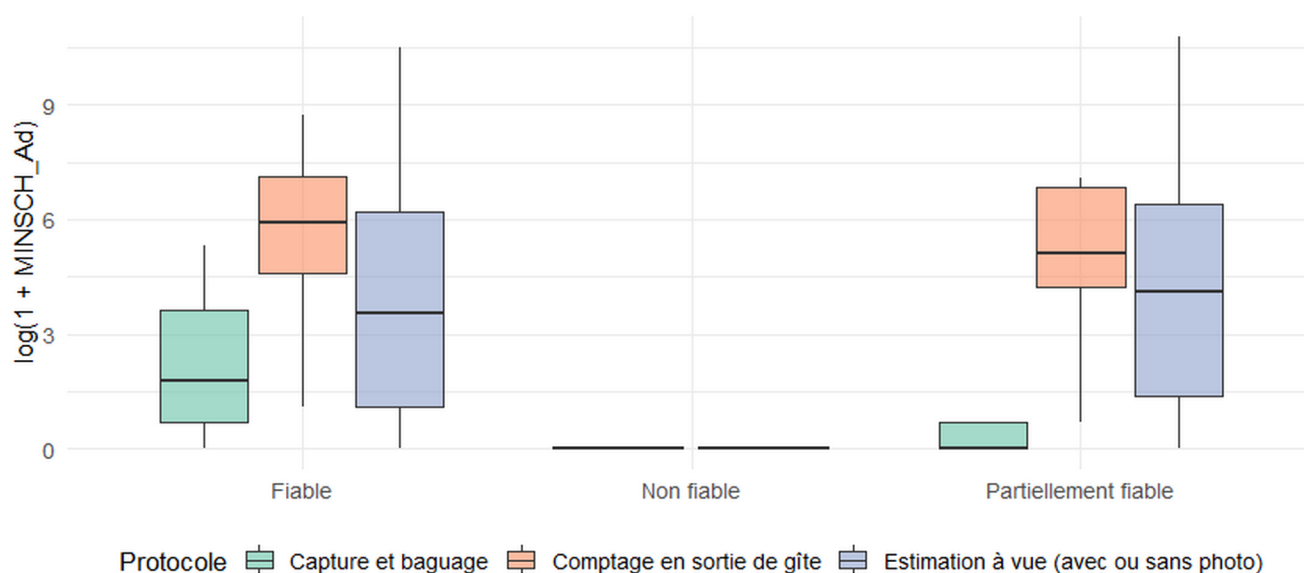


Figure 4. – Boîtes à moustaches de la distribution des comptages en fonction de la famille de protocoles employées et la fiabilité relative décrite par les observateurs

Un dernier point exploratoire porte sur la **variabilité intra-régionale des comptages**. En effet, les régions ne disposent pas du même nombre de sites suivis, ni de la même régularité de suivi dans le temps. Cette hétérogénéité structurelle, à la fois spatiale (nombre et identité des sites) et temporelle (fréquence et période des comptages), peut engendrer une variabilité interannuelle marquée à l'intérieur d'une même région. En fonction de la période (été ou hiver), certains sites peuvent être temporairement absents du suivi, ce qui modifie la composition spatiale des comptages annuels. Ainsi, une baisse ou une hausse apparente des effectifs dans une région donnée pourrait parfois résulter davantage de changements dans le dispositif de suivi que d'une réelle dynamique de population.

Afin d'illustrer cette variabilité, une régression linéaire naïve a été appliquée aux séries de comptages par région et par période (Figure 5.). **Cette approche volontairement simplifiée ne tient pas compte des effets confondants potentiels** (structure des données, effort de suivi, fiabilité du protocole, etc.), mais elle permet de visualiser les tendances brutes des effectifs observés au sein des différents sites.

On observe des dynamiques contrastées entre sites, certaines séries montrent des tendances croissantes, d'autres décroissantes, et beaucoup présentent une grande dispersion inter-annuelle. Cette variabilité locale, visible même à l'intérieur d'une même région ou d'une même période, **souligne l'importance de considérer les effets de site et de région dans les modèles statistiques ultérieurs**. Elle met également en lumière l'intérêt de mobiliser des modèles hiérarchiques ou mixtes pour distinguer les fluctuations réelles des populations de la variabilité liée au suivi.

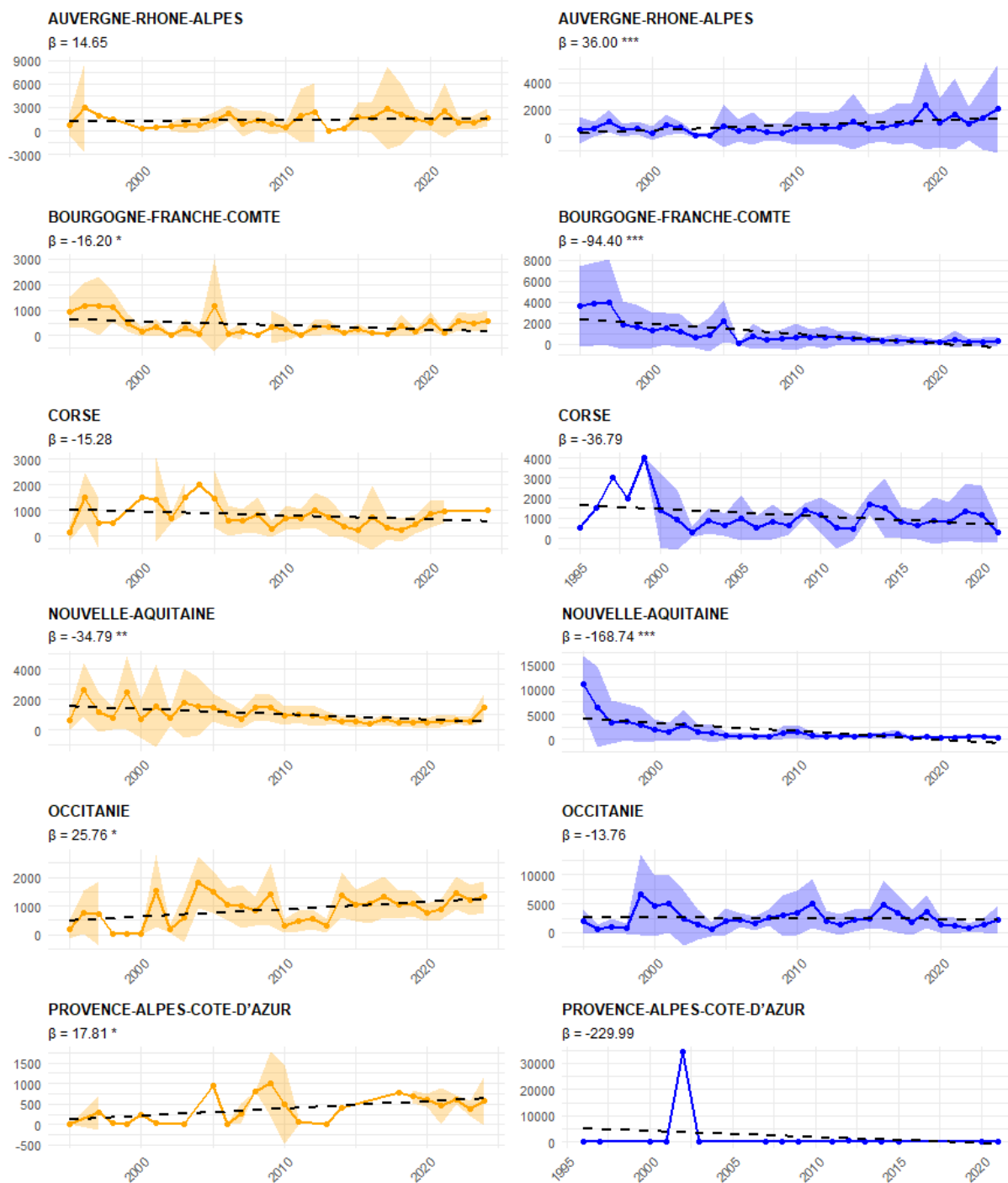


Figure 5. – Régression linéaire (naïve) de l'évolution de l'abondance relative par site selon la période (ETE à gauche et HIVER à droite) sur l'ensemble du jeu de données disponible. Chaque ligne représente la tendance linéaire des effectifs sans prise en compte des effets aléatoires. Une forte hétérogénéité des dynamiques locales entre les sites sont observables, y compris au sein d'une même région. Le coefficient de pente (β) quantifie l'intensité de la tendance linéaire. La présence d'astérisques indique la significativité statistique de la régression (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$).

3. Méthodologie

3.1. Synthèse des hypothèses posées

Suite à cette première exploration, plusieurs hypothèses ont été posées afin d'explorer les dynamiques temporelles de l'abondance des adultes du Minioptère de Schreibers en France métropolitaine (+ Corse). Ces hypothèses visent à évaluer l'existence de tendances générales, mais aussi leur variabilité selon les régions. Elles forment l'ensemble des problématiques statistiques qui motiveront les analyses et modélisations qui suivront.

Toutes les analyses et visualisations ont été réalisées à l'aide de R (4.4.2) et des principaux packages `rtrim` (2.3.0), `lme4` (1.1-37) et `brms` (2.22.0) pour les modélisations.

► H1 – Tendances temporelles régionales

H₁ : il existe une tendance temporelle significative de l'abondance des adultes dans certaines régions de France métropolitaine.

Cette hypothèse repose sur des premières visualisations suggérant une diminution régulière des effectifs dans certaines régions. L'objectif est ici de vérifier si cette tendance est statistiquement significative dans une ou plusieurs régions, en modélisant l'évolution des effectifs en fonction du temps.

► H2 – Influence de la période (été ou hiver) sur les tendances

H₂ : la tendance temporelle de l'abondance des adultes diffère entre la période estivale et la période hivernale au sein d'au moins une même région.

L'analyse graphique suggère des comportements temporels opposés selon la saison. Dans certaines régions, les courbes d'évolution en hiver et en été semblent diverger, laissant penser que la dynamique populationnelle pourrait être dépendante de la période. Cette hypothèse suppose une interaction entre le temps et la saison.

► H3 – Hétérogénéité de la variabilité interannuelle selon les régions

H₃ : l'amplitude inter-annuelle des effectifs des adultes varie selon les régions.

Au-delà des tendances moyennes, certaines régions montrent une dispersion annuelle plus importante des effectifs. Des intervalles de confiance larges ou très fluctuants d'une année à l'autre suggèrent une instabilité ou une sensibilité particulière dans ces zones. L'hypothèse vise à explorer cette hétérogénéité de variabilité temporelle à l'échelle régionale.

► H4 – Différences de pente de tendance entre régions

H₄ : les régions n'ont pas toutes la même pente de régression temporelle.

Cette hypothèse repose sur l'observation que les lignes de tendance temporelle (issues de premiers ajustements ou lissages) semblent diverger fortement d'une région à l'autre : certaines sont en déclin marqué, d'autres apparaissent plutôt stables ou légèrement croissantes. Il s'agit ici d'évaluer si ces différences sont significatives, et si les dynamiques locales reflètent des réalités contrastées en matière de conservation.

► H5 – Déclin national de l'abondance des adultes

H₅ : la tendance nationale de l'abondance relative des adultes décline significativement sur la période étudiée.

A une échelle globale, les observations issues des comptages et le ressenti des chiroptérologues convergent vers l'idée d'un déclin global des effectifs adultes. L'objectif est de confirmer ou infirmer statistiquement cette tendance, en quantifiant une pente nationale d'évolution au cours de la période étudiée.

3.2. Stratégie d'analyse

3.2.1. Pipeline de préparation des données

La sélection des données en entrée des modèles est une étape cruciale qui nécessite d'être rigoureusement contrôlée pour garantir la comparabilité des modèles d'une part, et assurer la crédibilité des résultats d'un point de vue statistique comme écologique d'autre part en sélectionnant selon plusieurs paramètres pertinents d'après la littérature (Katsis et al., 2025 ; Auger-Méthé et al., 2021 ; Smith et al., 2014). **Ce pipeline de préparation des données permet donc de tester rapidement différentes configuration tout en garantissant une reproductibilité pendant les itérations.**

Il permet de filtrer le jeu de données en fonction de la période étudiée ainsi que de la fenêtre temporelle souhaitée. Il permet par ailleurs de filtrer par une sélection de régions. Pour garantir la cohérence statistique des analyses, une sélection des sites est ensuite opérée selon trois critères paramétrables :

1. **Effectif minimal observé** : un site est considéré comme une colonie uniquement s'il atteint un nombre minimal d'individus observés au moins une fois sur la période (i.e. éviter les individus solitaires hors colonies).
2. **Effectif moyen** : un seuil minimal peut être imposé sur l'effectif moyen observé afin d'éviter les biais numériques (i.e. éviter les trop grosses variations).
3. **Fréquence de suivi** : les sites doivent être suivis sur un pourcentage minimal de la période d'étude (i.e. éviter les colonies « one-shot » et favoriser les suivis fiables sur le long-terme).

Un **quatrième paramètre permet d'exclure les sites dont le nombre d'années avec un comptage nul dépasse celui des années avec des effectifs positifs**, permettant d'éviter la sur-représentation d'un site vide de manière régulière. Aussi, sauf nécessité contraire d'un modèle spécifique, les données d'effectif absentes (NA) ont été retirées.

La Corse a volontairement été traitée à part des données nationales, en raison de son isolement géographique et de la faible connectivité de ses populations avec celles du continent. Son inclusion risquerait d’introduire une hétérogénéité non représentative des dynamiques métropolitaines, ce qui compromettrait la robustesse et l’interprétabilité des tendances nationales modélisées.

Les données hivernales pouvant être en recouvrement sur deux années, **les données de décembre d’une année sont automatiquement fléchées à l’année suivante** pour garder la cohérence des suivis annuels et ne pas risquer d’introduire un double comptage.

Table 3. – Synthèse des paramètres sélectionnés pour le filtrage des données

Paramètre	Valeur	Description
Année de départ	1995	Période étudiée : de 1995 à 2024, incluses.
Année de fin	2024	L’année de départ sert de référence pour le modèle TRIM.
Effectif minimal	5	Le site doit avoir eu au moins une fois 5 individus pour être considéré comme un gîte à colonie
Effectif moyen	10/100	Le site doit avoir au moins une moyenne de 10 individus sur l’ensemble de ses comptages (en été) Le site doit avoir au moins une moyenne de 100 individus sur l’ensemble de ses comptages (en hiver)
Suivi minimal	0.25	Le site doit être compté au moins 25 % de la période étudiée (7 années)
Seuil nombre d’année	5	Le site doit avoir au moins 5 années avec un comptage positif (> 0)
Exclusion NA	Oui, sauf pour le modèle TRIM	

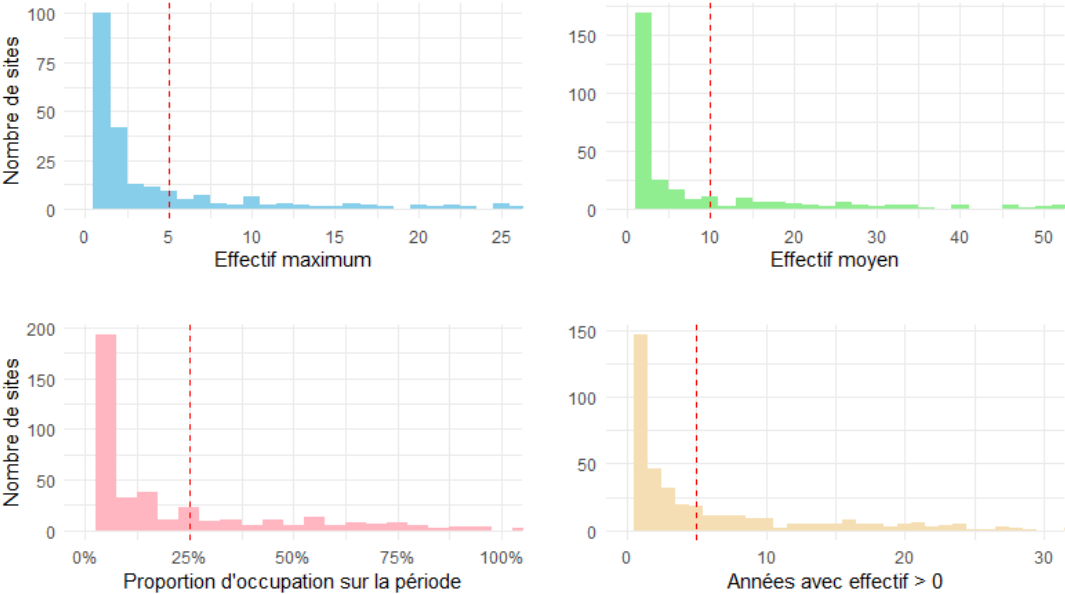


Figure 6. – Représentation graphique univariée des choix réalisés pour le filtrage des sites (N = 443). De haut-gauche à bas-droite : distribution de l’effectif maximum par site ; distribution de l’effectif moyen par site ; distribution de la proportion d’occupation par site sur la période étudiée ; distribution du nombre d’années avec un effectif positif par site. Les lignes pointillées rouges sont les choix de filtrage réalisés (respectivement : 5, 10, 25 % et 5).

3.2.2. Modèle TRIM comme référence de base

Résumé

TRIM est un modèle log-linéaire de régression de Poisson utilisé pour estimer les tendances annuelles de population à partir de données de comptages avec données manquantes. Il est largement validé dans les programmes de suivi faunistique, y compris chez les chauves-souris.

Utilisé ici comme baseline de tendance, TRIM fournit une première estimation simple, robuste et transparente de l'évolution des effectifs.

Pour analyser l'évolution des effectifs de chauves-souris sur le long terme, un point de départ classique est d'utiliser le modèle TRIM (TRENds & Indices for Monitoring data). TRIM est un outil largement employé dans les programmes de suivi fauniques, initialement développé pour les oiseaux mais appliqué à d'autres groupes, notamment les chauves-souris (Pannekoek & van Strien, 2005).

Il s'agit d'un modèle log-linéaire de régression de Poisson qui **calcule des indices annuels de population et des tendances à partir de données de comptages**, tout en gérant les données manquantes. Un avantage majeur de TRIM est sa capacité à corriger la surdispersion (variance excessive par rapport à la moyenne) et l'autocorrélation des décomptes successifs, et à imputer les valeurs manquantes de façon robuste. Des pondérations peuvent même être appliquées pour corriger d'éventuels biais spatiaux d'échantillonnage. Ce modèle a fait ses preuves dans de nombreux programmes nationaux de suivi de populations animales en Europe comme par exemple dans le cadre du schéma paneuropéen de suivi des oiseaux communs (PECBMS). En France, TRIM a également servi de référence pour estimer des tendances brutes à partir de données de comptage de chauves-souris, offrant une première évaluation de l'évolution globale des effectifs.

Tant que le taux de données manquantes reste modéré (<60 % de sites non suivis certaines années), les estimations fournies par TRIM sont alors considérées comme robustes, malgré qu'elles ne tiennent pas compte de la structure hiérarchique des données.

Il convient toutefois de noter que TRIM présente quelques limitations méthodologiques. D'une part, **il ne permet d'inclure que des covariables catégorielles**, ce qui oblige à discrétiser des variables continues si l'on souhaite les intégrer au modèle. D'autre part, l'approche classique de TRIM modélise les tendances sur des segments linéaires (avec éventuellement des points de changement identifiés a posteriori), ce qui peut **manquer de flexibilité pour décrire des trajectoires non linéaires complexes**. Malgré ces limites, TRIM reste une méthode de référence largement validée par les pairs, idéale pour établir une baseline de tendance à laquelle comparer des analyses plus sophistiquées. Il fournit un point de départ synthétique tout en étant transparent et reproductible.

Le modèle TRIM est le seul pour lequel les données manquantes (NA) ont été conservées, afin de bénéficier de sa capacité intégrée d'imputation, basée sur la structure temporelle et les tendances globales du modèle.

3.2.3. Modèle GLMM pour explorer la variabilité

Résumé

Les modèles linéaires généralisés mixtes (GLMM) permettent d'affiner l'analyse des tendances. Ils tiennent compte de la structure hiérarchique des données (ex : variation entre sites, années ou observateurs) via des effets aléatoires, et offrent une grande flexibilité pour intégrer des covariables explicatives continues.

Les GLMM complètent TRIM en offrant une modélisation plus souple, plus fine et plus robuste aux lacunes des données.

Après avoir établi une tendance globale avec TRIM, il est recommandé d'affiner l'analyse en utilisant un modèle linéaire généralisé à effets mixtes (GLMM). Les GLMM constituent une extension des GLM (modèles linéaires généralisés) en **introduisant des effets aléatoires capables de capturer la structure hiérarchique ou la variabilité non observée des données** (e.g. variabilité entre sites, entre régions ou entre observateurs). Concrètement, dans un suivi de chauves-souris, un GLMM peut modéliser les décomptes annuels avec une distribution de Poisson (ou binomiale négative) tout en ajoutant un effet aléatoire par site afin de tenir compte du fait que chaque gîte ou localité a un niveau d'abondance de base différent. On peut également inclure un effet aléatoire par année pour modéliser les fluctuations interannuelles imprévues, ou un effet aléatoire par observateur si la détection varie selon les personnes. Cette approche permet de mieux creuser la variabilité dans les données, en distinguant les tendances moyennes des écarts spécifiques à certains sites ou années.

Dans le cas présent, le choix d'un GLMM permet aussi **d'incorporer plus aisément des covariables explicatives** (y compris continues) pour investiguer les facteurs liés aux tendances. Par exemple, l'étude nationale s'appuyant sur les données Vigie-Chiro a utilisé des GLMM à distribution binomiale négative pour estimer les tendances de 11 espèces de chauves-souris, en combinant plusieurs protocoles de suivi (Bas et al., 2020). L'emploi d'une loi binomiale négative est fréquent lorsque les comptages présentent de la surdispersion non résolue par un simple modèle de Poisson. Cette modélisation mixte offre donc une flexibilité supérieure à TRIM : **elle peut intégrer simultanément différentes sources de données, contrôler des effets fixes (tendance temporelle globale et influence de covariables environnementales) tout en tenant compte d'effets aléatoires (variations inhérentes à chaque colonie).**

Un autre avantage est que le GLMM peut fournir des estimations de tendance même lorsque TRIM échoue à converger ou à calculer un indice, par exemple en cas de série temporelle trop incomplète pour un site donné. Dans un travail de suivi de colonies en Suisse, les tendances décennales calculées par TRIM et par un modèle de régression à effets mixtes (Poisson ou binomial négatif) ont été comparées, montrant des résultats globalement cohérents. Cependant, TRIM n'a pas pu estimer certaines tendances locales faute de données suffisantes, alors que le modèle à effets mixtes, en empruntant de l'information aux données globales, y parvenait (Schmid, 2021). Cela illustre bien l'intérêt d'un GLMM pour exploiter au mieux des données incomplètes ou structurées, tout en confirmant les grandes orientations fournies par l'analyse TRIM initiale.

Enfin, notons que si la tendance temporelle globale peut être modélisée de façon linéaire dans un GLMM, on peut tout aussi bien introduire des termes plus flexibles (polynomiaux, splines) ou opter pour un modèle additif généralisé mixte (GAMM) pour détecter d'éventuelles non-linéarités dans l'évolution des effectifs.

Un modèle GLMM reste par ailleurs une très bonne alternative pour réaliser une visualisation claire et pertinente pour le grand public, sans être trop complexe ni trop simpliste.

3.2.4. Modèle bayésien hiérarchique pour des estimations crédibles

Résumé

Les modèles hiérarchiques bayésiens représentent une technique très solide pour analyser les tendances de populations en intégrant pleinement l'incertitude, la structure hiérarchique (région, site, année, etc.) et des sources de données multiples.

Recommandé par la communauté scientifique pour le suivi à long terme, ce type de modèle est désormais préféré aux approches traditionnelles (GLMM, TRIM) dans de nombreux contextes de conservation.

En complément des approches précédentes, l'utilisation d'un modèle hiérarchique bayésien est pleinement adapté pour obtenir des estimations de tendances avec une incertitude maîtrisée et facilement interprétable. Un modèle bayésien hiérarchique reprend en général la même structure qu'un GLMM (avec effets aléatoires pour les niveaux hiérarchiques tels que sites et années), **mais il est ajusté via des méthodes bayésiennes (par exemple par échantillonnage MCMC) au lieu des estimateurs classiques de maximum de vraisemblance**. L'apport de cette approche est triple.

Premièrement, le cadre bayésien fournit des **intervalles de crédibilité plutôt que de simples intervalles de confiance fréquentistes**. Ces intervalles de crédibilité ont l'avantage de se prêter à une interprétation probabiliste directe : par exemple, on peut énoncer qu'il y a 95 % de probabilité que la vraie tendance annuelle se situe entre deux valeurs données, compte tenu des données et des connaissances a priori (Sauer & Link, 2011). Des études récentes sur les chauves-souris illustrent cette approche : dans une analyse à long terme de deux espèces migratrices en Amérique du Nord, un modèle bayésien hiérarchique a permis d'estimer non seulement la tendance annuelle moyenne, mais aussi la probabilité que la population ait diminué de plus de 30 % ou 50 % en 20 ans (Green et al., 2020).

Deuxièmement, le modèle hiérarchique bayésien opère une **intégration plus complète de l'information et de l'incertitude**. Grâce à l'utilisation de distributions a priori conjointement aux données, il peut « régulariser » les estimations extrêmes et réduire l'incertitude lorsque les données sont peu abondantes. Par exemple, pour une espèce suivie sur de nombreux sites, un modèle hiérarchique va estimer des tendances spécifiques à chaque site tout en imposant qu'elles suivent une distribution commune (d'où le terme « hiérarchique »). Les sites avec très peu de données verront leurs estimations de tendance partiellement orientées par la tendance moyenne des autres sites, évitant des valeurs aberrantes peu crédibles. **Ce partage d'information entre niveaux aboutit en général à des estimations plus précises** : dans le cadre du Breeding Bird Survey en Amérique du Nord, l'adoption de modèles hiérarchiques bayésiens à la place des anciennes régressions par route a significativement réduit la largeur des intervalles d'incertitude des tendances annuelles (Sauer & Link, 2011). Cette amélioration de la précision statistique renforce la crédibilité des estimations de tendance obtenues. Par ailleurs, la démarche bayésienne permet de modéliser explicitement des données manquantes ou des variables latentes.

Troisièmement, les modèles bayésiens hiérarchiques offrent une grande souplesse pour **combinaison de différentes sources de données et différents niveaux d'organisation**. On peut aisément construire un modèle unifié englobant, par exemple, les données de comptages en hibernation et les données de colonies de mise bas, ou encore des indices acoustiques multi-sites, en attribuant à chaque jeu de données des paramètres spécifiques tout en estimant une tendance commune. Cette approche intégrative commence à se répandre dans les travaux européens. De façon générale, la communauté scientifique encourage de plus en plus l'adoption de modèles hiérarchiques pour le suivi des populations à long terme. Les travaux de

Sauer et Link (2011) analysant plus de 420 espèces d'oiseaux, concluent que les modèles hiérarchiques bayésiens restituent mieux les dynamiques de population dans le temps et en recommandent l'usage de préférence aux méthodes traditionnelles. Ces modèles sont particulièrement adaptés pour capter des dynamiques différenciées sur des gradients environnementaux (Rodhouse et al., 2021).

3.2.5 Présentation des résultats

Afin de garantir à la fois la robustesse des inférences statistiques et la lisibilité des résultats pour les acteurs régionaux, une approche méthodologique mixte a été adoptée, conforme aux recommandations des grands programmes de suivi faunistique comme TRIM (Pannekoek & van Strien, 2005), le PECBMS (European Bird Census Council), ou encore les protocoles déployés par le MNHN à travers Vigie-Chiro ou le STOC. Cette approche distingue clairement deux niveaux d'analyse :

1. **Un modèle hiérarchique national**, utilisé pour produire des estimations rigoureuses des tendances temporelles (pentes, intervalles de confiance, significativité), en tenant compte de la structure imbriquée des données (site imbriqué dans région).
2. **Des modèles régionaux simples, sans effet aléatoire, utilisés exclusivement pour la visualisation** des dynamiques locales, à partir des moyennes annuelles empiriques.

Le modèle hiérarchique, que ce soit via TRIM (Pannekoek & van Strien, 2005) ou via des modèles bayésiens (Fournier et al., 2019), permet de partager l'information entre régions et sites, **ce qui stabilise les estimations dans les régions peu renseignées et évite de surinterpréter les fluctuations locales**. Ces modèles sont donc les seuls utilisés pour tirer des conclusions sur les tendances régionales ou nationales. En parallèle, les courbes régionales présentées dans les graphiques sont issues d'un GLM (ou GAM) ajusté directement sur les valeurs empiriques régionales (moyennes annuelles des effectifs), ce qui permet de visualiser clairement les dynamiques locales tout en restant prudent sur leur portée interprétative.

Cette distinction est également recommandée par les développeurs du programme TRIM, qui soulignent que les courbes régionales peuvent diverger des résultats statistiques hiérarchiques, mais ne doivent pas être utilisées seules pour conclure à une tendance (CBS, 2021). Elle est également conforme aux principes promus dans les bonnes pratiques de modélisation temporelle en écologie (Buckland et al., 2005 ; Isaac et al., 2020).

4. Résultats

4.1. Exploration descriptive

La visualisation du nombre de sites comptés chaque année (Figure 7.) montre une implication croissante dans la surveillance de l'espèce, avec une augmentation importante de l'effort de suivi chaque année depuis les années 1990 et un peu plus calme depuis 2020, notamment en hiver.

On observe donc une augmentation progressive de l'effort de suivi à partir du milieu des années 1995. Cette rupture coïncide avec la structuration d'un réseau de prospection local, notamment associatif, mais aussi à la standardisation et l'évolution des pratiques de suivi naturaliste avec la mise en place progressive de bases de données unifiées et facile de saisie.

Avant 1995, le suivi est sporadique et peu coordonné, avec moins de 10 sites par an, et des années sans aucune donnée. Illustrant très probablement un éparpillement des données naturalistes sur des supports individuels (i.e. carnets ou récits naturalistes) et dont les informations se sont perdues avec le temps. Après 1995, le nombre de sites augmente nettement, jusqu'à dépasser 60 sites suivis en été et 100 sites en hiver autour de 2019.

Cette tendance confirme une amélioration quantitative de la couverture spatio-temporelle, mais elle implique également une hétérogénéité importante dans la profondeur historique des séries. **C'est pourquoi les modèles statistiques tiendront compte de cette structure déséquilibrée dans le temps en modélisant les données qu'à partir de 1995.** Le choix a été fait de ne pas démarrer en 1994 au regard du creux de sites suivis cette année-là.

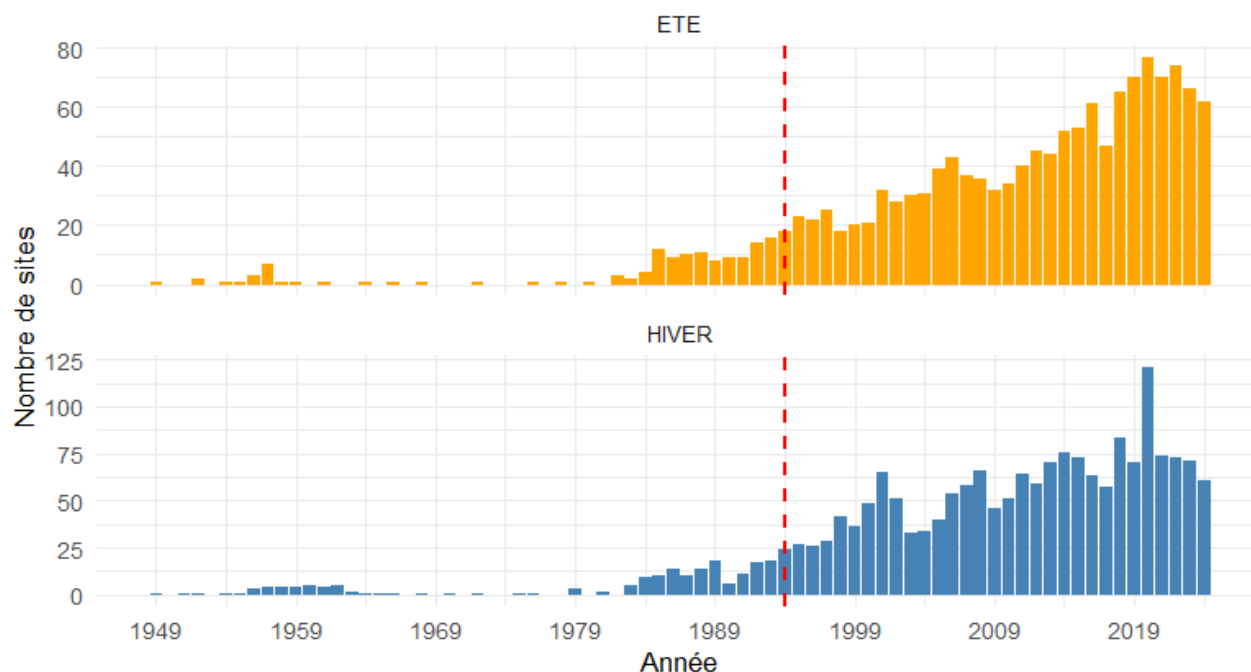


Figure 7. – Evolution du nombre de sites comptés chaque année entre 1949 et 2024 (ligne rouge = 1995)

À noter qu’une hétérogénéité importante dans la distribution du nombre de sites suivis entre les régions pourrait influencer la robustesse des estimations régionales. La région Occitanie est la plus représentée, avec 99 sites comptés au moins une fois en hiver, contre 107 en été. Elle est suivie par la Nouvelle-Aquitaine, avec 151 sites en hiver et 46 en été. La région Bourgogne-Franche-Comté dispose d’un effectif plus modeste, avec 50 sites en hiver et 36 en été. Les régions Auvergne-Rhône-Alpes et Corse sont nettement moins fournies, avec respectivement 17 et 8 sites comptés en été, puis 27 et 14 sites comptés en hiver.

Enfin, la région Provence-Alpes-Côte d’Azur ne comprend que 14 sites en hiver et 8 en été. Il convient toutefois de souligner que les données pour cette région sont incomplètes, ce qui justifie son exclusion des analyses principales.

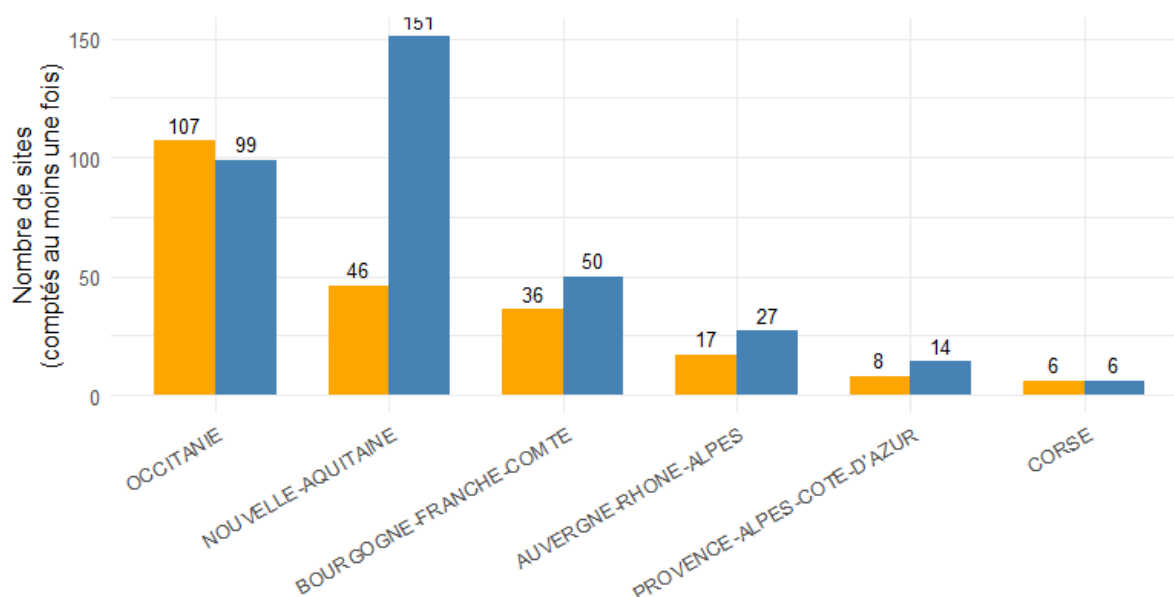


Figure 7. – Répartition du nombre de sites suivis au moins une fois par période et par région étudiée (ETE = orange ; HIVER = bleu)

La distribution des dates de comptages permet de vérifier la cohérence temporelle des données de terrain, en accord avec les recommandations protocolaires fournies par la SFEPM (Figure 8.).

On observe que les comptages hivernaux sont majoritairement concentrés entre les semaines 1 à 8 et 48 à 52, tandis que les comptages estivaux se concentrent autour des semaines 23 à 29, correspondant aux fenêtres biologiques recommandées pour le suivi des colonies en hibernation et en reproduction. La période de transit est également bien répartie entre ces deux blocs saisonniers, illustrant un suivi régulier et de l’enrichissement de données en dehors des fenêtres temporelles recommandées.

En termes de répartition hebdomadaire, la concentration marquée des comptages entre vendredi et dimanche révèle une organisation logistique orientée vers la fin de semaine, en cohérence avec une activité bénévole.

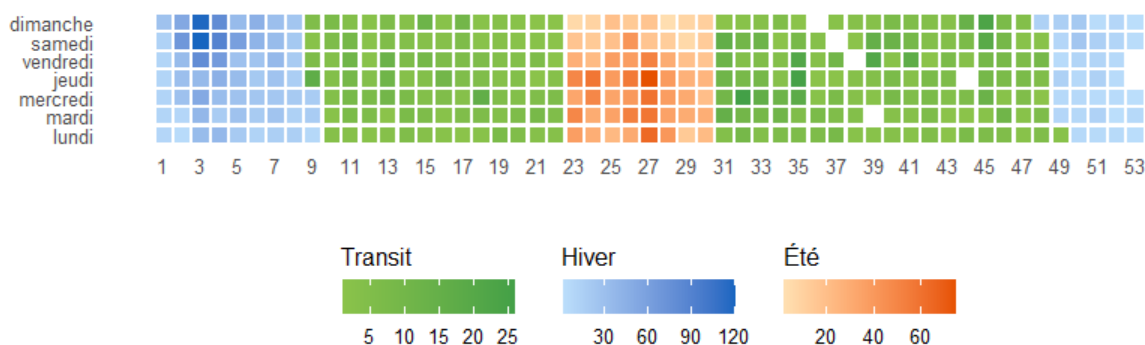


Figure 8. – Couverture temporelle annuelle moyenne des comptages de la période 1995–2024 (toutes régions confondues)

Le jeu de données comporte 443 sites distincts. Parmi ceux-ci, **la régularité et la temporalité du suivi varient fortement d'un site à l'autre**. Une large part des sites ne sont suivis que sur quelques années, tandis qu'un noyau plus restreint bénéficie d'un suivi prolongé et régulier. Plus précisément, 163 sites n'ont été suivis qu'une seule année, 114 sites ont fait l'objet d'un suivi sur 2 à 5 années, 57 sites ont été comptés entre 6 et 10 années, et 110 sites présentent une série de suivi supérieure à 11 années. Les sites à suivi ponctuel constituent une source d'information utile pour les analyses de distribution, mais leur poids dans l'estimation de tendances temporelles est limité. A noter que les dates de suivi ne sont pas forcément consécutives.

La répartition des sites selon les périodes de suivi montre également une couverture inégale car certains sites sont occupés seulement en été ou en hiver, tandis que d'autres font l'objet d'une occupation saisonnière complète. **Cette hétérogénéité a été prise en compte dans les modèles d'analyse des tendances temporelles via une stratification des modèles par période**. Ce choix se justifie aussi par la différence comportementale et l'unité dénombré qui est différente l'été (femelles et jeunes actifs) et l'hiver (genres mixtes, non différenciation des juvéniles et individus en léthargie).

En raison de l'évolution progressive du nombre de sites suivis chaque année, ainsi que de la variabilité interannuelle de la composition des sites suivis, une normalisation de l'abondance a été préférée à une approche basée sur une année de référence fixe (hors TRIM). **Plus précisément, les abondances relatives ont été centrées sur la moyenne des effectifs observés sur l'ensemble de la période d'étude (1995-2024), afin de mieux refléter les tendances générales tout en neutralisant l'effet des variations structurelles de l'effort de suivi.**

Cette approche permet également d'éviter le biais potentiel qu'introduirait le choix arbitraire d'une année de référence, notamment dans un jeu de données dont la couverture spatio-temporelle s'est construite de manière progressive.

4.2. Modèles TRIM

Le modèle TRIM a été utilisé dans un premier temps pour estimer les tendances annuelles d’abondance relative à partir des données de comptage collectées entre 1995 et 2024. Deux modèles ont été ajustés séparément pour les périodes estivale et hivernale à l’échelle nationale. Ce modèle présente plusieurs avantages : il corrige les effets structurels liés aux différences d’abondance entre les gîtes, gère automatiquement les données manquantes (y compris pour les sites suivis de façon irrégulière), et fournit un indice d’abondance annuel ainsi qu’une tendance globale sur la période.

Ce modèle présente l’avantage de gérer automatiquement les données manquantes, notamment celles des sites suivis de manière irrégulière, en s’appuyant sur la structure temporelle et les tendances globales observées. Il permet ainsi de corriger la surdispersion, d’imputer les absences, et de fournir un indice d’abondance annuel, accompagné d’une tendance globale sur la période étudiée.

Cependant, lorsque le jeu de données comporte de nombreux sites suivis de façon très hétérogène, cela peut générer un bruit statistique important, réduire la précision des estimations, et élargir les intervalles de confiance. Ce phénomène souligne l’importance de compléter TRIM par des approches plus souples pour mieux tenir compte de la structure fine des données.

Les résultats du modèle TRIM indiquent une tendance à la baisse des effectifs en période estivale, estimée à $-0,44\%$ par an (IC95 % $[-1,90\%; 1,04\%]$, $p = 0,564$), mais cette diminution n’est pas statistiquement significative. Sur l’ensemble de la période étudiée, la baisse cumulée atteindrait $-40,82\%$, avec un intervalle de confiance très large ($-79,87\%$ à $+84,18\%$), reflétant une forte incertitude. À l’inverse, la période hivernale présente un déclin marqué et statistiquement significatif, avec une tendance annuelle estimée à $-3,03\%$ (IC95 % $[-4,39\%; -1,65\%]$, $p < 0,001$) et une baisse cumulée de $-78,66\%$ sur la période (IC95 % $[-92,73\%; -46,00\%]$).

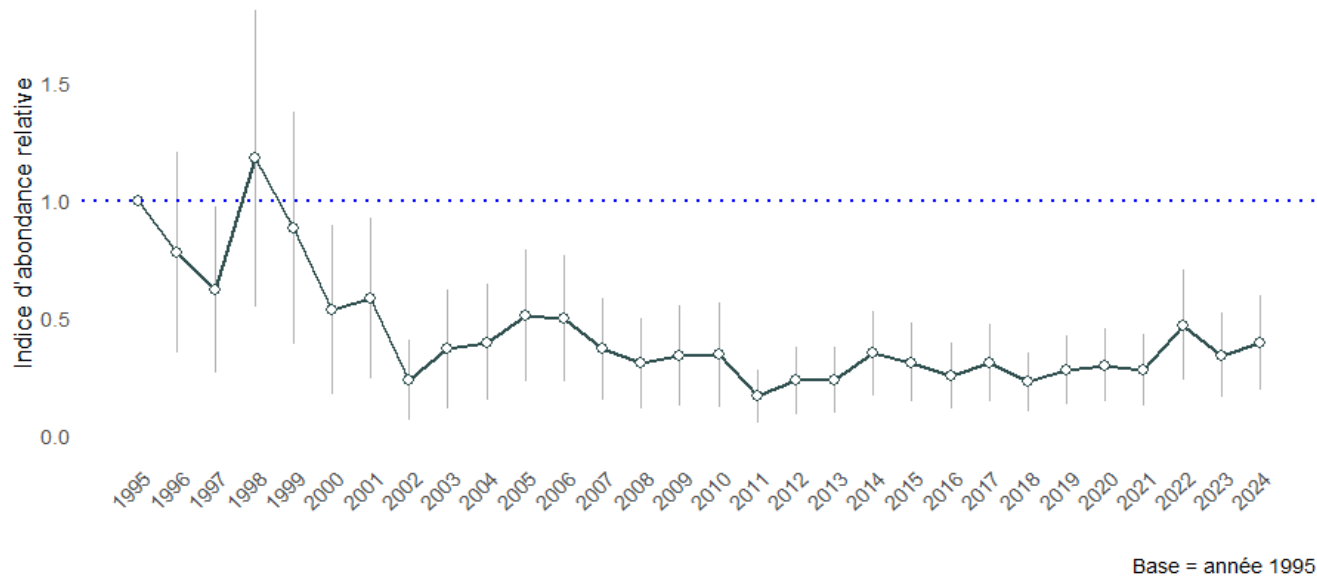
Table 4. – Résumé des résultats des modèles TRIM nationaux par période (adultes)

Période	Type de tendance	Estimation (%)	IC 95 % inf.	IC 95 % sup.	p-value
ETE	Annuelle	-0.44	-1.90	1.04	0.5635
	Période	-40.82	-79.87	84.18	
HIVER	Annuelle	-3.03	-4.39	-1.65	< 0.001
	Période	-78.66	-92.73	-46.00	

Le modèle TRIM appliqué à la série temporelle indique une **tendance décroissante non-significative**, marquée par une **incertitude importante** autour du coefficient multiplicatif annuel. Cette incertitude traduit soit un manque de puissance statistique, soit une variabilité interannuelle élevée non captée par le modèle, soit une surreprésentation des imputations automatiques du modèle lié à la non régularité du suivi de certains sites.

Ces résultats soulignent l’intérêt d’explorer des approches plus flexibles (comme les modèles à effets mixtes ou les modèles bayésiens hiérarchiques), capables d’intégrer explicitement des effets spatiaux et temporels complexes, et de mieux modéliser la dynamique interannuelle de l’espèce.

Tendance nationale (hors PACA) du Minioptère de Schreibers (1995-2024, été, adultes)
Modèle TRIM log-linéaire (effet site + année)



Tendance nationale (hors PACA) du Minioptère de Schreibers (1995-2024, hiver, adultes)
Modèle TRIM log-linéaire (effet site + année)

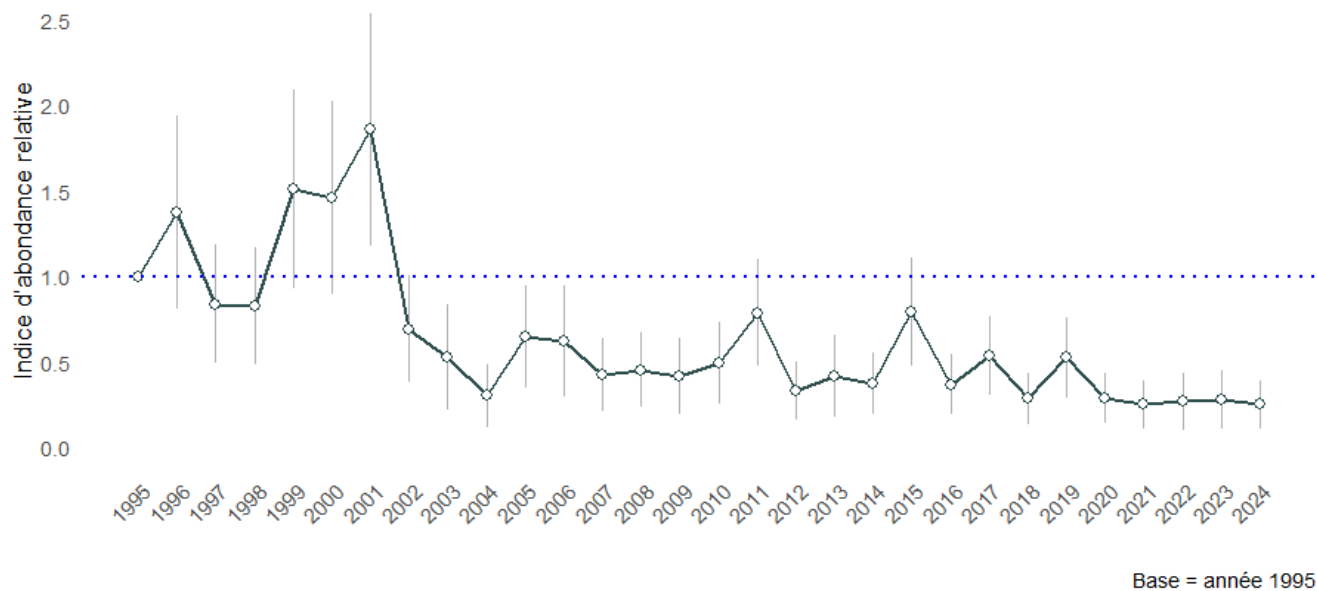


Figure 9. – Courbes des tendances issues des estimations du modèle TRIM. Les points sont les estimations nationales annuelles estimées par le modèle avec leurs intervalles de confiance à 95 % associés. La ligne pointillée bleue représente l'abondance relative de référence (base = 1 à l'année 1995).

4.3. Modèles GLMM

Un modèle linéaire généralisé à effets mixtes (GLMM) a été ajusté pour estimer les tendances d’abondance relative, en intégrant explicitement la structure hiérarchique des données (sites imbriqués dans les années). Ce modèle permet de tenir compte de l’hétérogénéité entre gîtes et des fluctuations interannuelles, en modélisant les effectifs selon une loi de Poisson (ou binomiale négative si surdispersion), avec un lien logarithmique.

Un premier modèle GLMM a été ajusté avec une distribution de Poisson, en intégrant un effet fixe de l’année et un effet aléatoire de site, afin de tenir compte des différences structurelles d’abondance entre gîtes. Les diagnostics ont mis en évidence une absence de surdispersion significative ($p = 0.232$), mais une forte déviation des résidus simulés par rapport à l’uniformité attendue ($p < 0.001$, test KS et test d’outliers), indiquant un mauvais ajustement du modèle. De plus, un excès de zéros a été détecté, non pris en charge par la loi de Poisson.

En réponse, un second modèle GLMM a été ajusté avec une distribution négative binomiale (NB2). **Ce modèle permet de modéliser explicitement la surdispersion résiduelle et de mieux gérer les zéros structurels.** Les résultats de simulation des résidus ont montré une amélioration nette de l’ajustement sans surdispersion détectée ($p = 0.0568$), et une distribution uniforme des résidus simulés, conforme aux attentes du modèle.

Dans un troisième temps, un autre modèle GLMM a été réalisé afin d’évaluer l’existence de dynamiques temporelles différentielles entre les régions, en intégrant de ce fait une interaction entre l’année et la région. Le modèle complet inclut un effet aléatoire par site pour tenir compte de la structure hiérarchique des données. L’analyse du rapport de vraisemblance (Tableau 5) indique que le modèle avec interaction fournit un ajustement significativement meilleur que le modèle additif ($\chi^2 = 50.8$, ddl = 4, $p < 0.001$), et ce malgré une amélioration relativement modeste du critère d’information ($\Delta AIC \approx 38$). Cela suggère fortement que les tendances temporelles de l’abondance varient selon les régions.

En conséquence, le modèle avec interaction est retenu pour l’analyse et l’interprétation des résultats.

Table 5. – Tableau du rapport de vraisemblance entre le modèle avec et le modèle sans interaction des régions (hiver, adultes)

Modèle	AIC	BIC	logLik	Deviance	χ^2	Df χ^2	p-value
annee_c + (1 SITE)	11152.1	11170.4	-5572.1	11144.1	–	–	–
annee_c * REGION + (1 SITE)	11113.4	11159.1	-5546.7	11093.4.7	50.8	4	< 0.001

La tendance globale tous sites confondus n’est pas significative ($\beta = 0.0022$, IC95% [–0.0397 ; 0.0442], $p = 0.916$), ce qui indique une stabilité moyenne des effectifs. Les effets régionaux (intercepts) suggèrent des abondances initiales comparables, bien que la Bourgogne-Franche-Comté présente une différence marginalement significative ($\beta = -1.244$, $p = 0.070$). Concernant les dynamiques temporelles, aucune interaction n’est significative pour la Nouvelle-Aquitaine ($p = 0.299$), mais l’Occitanie présente une interaction négative et significative ($\beta = -0.0517$, IC95% [–0.1007 ; –0.0027], $p = 0.038$), suggérant un déclin plus marqué que la région de référence (Auvergne-Rhône-Alpes). La Bourgogne-Franche-Comté montre une tendance marginale ($\beta = -0.0451$, $p = 0.057$).

La tendance globale est positive et significative ($\beta = 0.0686$, IC95% [0.0287 ; 0.1086], $p < 0.001$), ce qui correspond à une augmentation moyenne annuelle d’environ +7,1 %. Cependant, cette tendance masque des contrastes régionaux très marqués. Toutes les interactions régionales avec l’année sont fortement négatives et significatives ($p < 0.001$), indiquant

que Bourgogne-Franche-Comté ($\beta = -0.1568$), Nouvelle-Aquitaine ($\beta = -0.1141$) et Occitanie ($\beta = -0.1115$) connaissent des déclin hivernaux importants par rapport à la tendance globale, malgré un signal global positif.

Table 6. – Résumé des résultats du modèle GLMM avec interaction (été, adultes). Le terme de référence du modèle est Auvergne-Rhône-Alpes pour les régions. Les effets sont exprimés sur l'échelle du lien log.

Terme	Est.	SE	z	p	IC95% bas	IC95% haut
(Intercept)	6.973	0.546	12.773	<0.001	5.903	8.043
annee_c	0.0022	0.0214	0.105	0.916	-0.0397	0.0442
REGION : Bourgogne–Franche–Comté	-1.244	0.687	-1.812	0.070	-2.590	0.103
REGION : Nouvelle–Aquitaine	-0.340	0.658	-0.517	0.606	-1.629	0.949
REGION : Occitanie	0.209	0.612	0.341	0.733	-0.991	1.409
annee_c × Bourgogne–Franche–Comté	-0.0451	0.0236	-1.907	0.057	-0.0914	0.0013
annee_c × Nouvelle–Aquitaine	-0.0259	0.0249	-1.040	0.299	-0.0747	0.0229
annee_c × Occitanie	-0.0517	0.0250	-2.072	0.038	-0.1007	-0.0027

Table 7. – Résumé des résultats du modèle GLMM avec interaction (hiver, adultes). Le terme de référence du modèle est Auvergne-Rhône-Alpes pour les régions. Les effets sont exprimés sur l'échelle du lien log.

Terme	Est.	SE	z	p	IC95% bas	IC95% haut
(Intercept)	7.271	0.810	8.977	<0.001	5.683	8.859
annee_c	0.0686	0.0204	3.371	<0.001	0.0287	0.1086
REGION : Bourgogne–Franche–Comté	-2.181	0.9451	-2.308	0.021	-4.034	-0.327
REGION : Nouvelle–Aquitaine	-0.935	0.9051	-1.033	0.301	-2.709	0.839
REGION : Occitanie	0.467	0.9349	0.500	0.617	-1.365	2.299
annee_c × Bourgogne–Franche–Comté	-0.1568	0.0240	-6.522	<0.001	-0.2040	-0.1096
annee_c × Nouvelle–Aquitaine	-0.1141	0.0239	-4.766	<0.001	-0.1610	-0.0672
annee_c × Occitanie	-0.1115	0.0247	-4.522	<0.001	-0.1599	-0.0631

Les modèles GLMM ajustés aux périodes estivale et hivernale révèlent des contrastes marqués entre saisons. En été, la dynamique temporelle globale apparaît stable (effet année non-significatif), mais certaines régions, notamment l'Occitanie et la Bourgogne-Franche-Comté, présentent des déclin plus prononcés, bien que ces effets restent faibles à modérés. À l'inverse, en hiver, la tendance globale est positive et significative (+7 % par an), mais cette augmentation moyenne masque des disparités régionales majeures : toutes les régions analysées présentent des interactions négatives et significatives avec l'année, indiquant des déclin locaux importants malgré une tendance nationale en hausse.

L'apport principal des modèles GLMM réside dans leur capacité à intégrer la structure hiérarchique des données. Ils montrent que la variabilité inter-sites et les différences régionales contribuent fortement à la dynamique observée. Ces résultats soulignent la nécessité d'approches hiérarchiques pour dissocier les contributions des facteurs spatiaux et temporels et éviter des interprétations globales trompeuses.

4.4. Modèles bayésiens hiérarchiques

4.4.1. Comparaison et sélection des modèles

Afin d'évaluer les tendances temporelles d'abondance, tout en tenant compte de la structure spatiale hiérarchique des données (gîtes, régions), une série de douze modèles bayésiens a été testée. Ceux-ci varient selon la forme de la tendance temporelle (linéaire ou spline non-linéaire), le niveau de complexité hiérarchique (intercepts ou pentes aléatoires par site et/ou région) et la capacité à capter des dynamiques locales différenciées.

Chaque modèle a été ajusté avec une loi négative binomiale pour tenir compte de la surdispersion des comptages, et comparé via les critères d'information bayésiens LOO (Leave-One-Out) et WAIC (Widely Applicable Information Criterion). Les modèles les plus performants sont ensuite comparés via des métriques prédictives classiques (RMSE, MAE) et leur coefficient de détermination bayésien (R^2).

Les priors utilisés étaient de type faiblement informés, choisis pour régulariser les effets sans contraindre excessivement les estimations :

- **Coefficients fixes [b, normal(0, 2)]** : centré, tolère des effets moyens à forts.
- **Effets aléatoires [sd, exponentiel(1)]** : contraint les écarts-types à des valeurs raisonnables (> 0).
- **Paramètre de surdispersion [shape, gamma(2, 0.01)]** : permet une grande flexibilité tout en limitant les queues extrêmes non contrôlées.

Table 8. – Résumé des modèles testés et de leur structure. Les indices LOO et WAIC permettent d'appréhender la pertinence de chaque modèle.

Modèle	Structure	LOO-CV	WAIC
mod_1	ANNEE	-476.1	-501.0
mod_2	ANNEE + (1 REGION/SITE)	-78.9	-86.7
mod_3	annee_c + (1 REGION) + (1 SITE)	-78.2	-87.3
mod_4	annee_c + (annee_c REGION) + (1 SITE)	-79.3	-87.5
mod_5	s(annee_c) + (1 REGION) + (1 SITE)	-70.8	-79.2
mod_6	s(annee_c, by = REGION) + (1 SITE)	-70.8	-79.2
mod_7	annee_c + (annee_c REGION/SITE)	-3.2	-2.6
mod_8	annee_c + REGION + (1 REGION:SITE)	-77.9	-86.9
mod_9	s(annee_c) + (annee_c REGION/SITE)	0.0	0.0
mod_10	annee_c + (annee_c REGION) + (1 SITE)	-79.3	-87.5
mod_11	s(annee_c) + (annee_c REGION) + (1 SITE)	-70.3	-79.0
mod_12	s(annee_c) + s(annee_c, by = REGION) + (1 SITE)	-63.1	-68.1

Parmi toutes les structures de modèle testées, le modèle mod_1, purement linéaire et sans structure hiérarchique, s’est révélé inadapté (LOO-CV = -476). Les modèles mod_2 à mod_6 intègrent progressivement des effets aléatoires (SITE, REGION) ou des tendances non linéaires par spline. Les modèles mod_8, et mod_10 à mod_12 intègrent beaucoup plus de complexité, générant un nombre de paramètres considérables par rapport aux jeu de données disponibles. Leur performance s’est avérée bien meilleure que le modèle simple, mais reste inférieure aux deux modèles les plus équilibrés.

Table 9. – Résumé des deux modèles sélectionnés et de leurs indices de comparaison complémentaires.

Modèle	Structure	LOO-CV	WAIC	R ²	RMSE	MAE
mod_7	annee_c + (annee_c REGION/SITE)	-3.2	-2.6	0.599	938.6	497.4
mod_9	s(annee_c) + (annee_c REGION/SITE)	0.0	0.0	0.596	991.4	511.1

Parmi les deux modèles les plus pertinents, mod_7 est un modèle linéaire avec pente spécifique pour chaque site. Le second modèle mod_9 est construit sur la même structure mais se compose d’une spline temporelle globale supplémentaire lui permettant de suivre avec plus de finesse les variations temporelles (montées et descentes).

Les deux modèles offrent des performances similaires, **avec l’explication d’environ 60 % de la variance** ($R^2 \approx 0.6$) dans un contexte de données de comptage avec une forte variabilité entre les sites et une dispersion temporelle significative, ce qui en fait un score tout à fait correct, surtout dans un contexte de structure hiérarchique. De même concernant la précision des prédictions, un MAE d’environ 500 souligne une variabilité très importante, mais reste proportionnellement raisonnable au regard de l’échelle des valeurs de comptage observées (> 3000). Par ailleurs, la forte variabilité inter-sites impacte inévitablement cette métrique.

Ces deux modèles sont **statistiquement équivalents selon LOO-CV et WAIC** ($\Delta \approx -3$ à -2.6 , non-significatif). mod_7 présente un RMSE plus faible (938 vs 991), ce qui traduit une meilleure précision des prédictions ponctuelles, tandis que mod_9 offre une modélisation plus souple et réaliste de la dynamique temporelle globale.

En l'absence de différence statistiquement significative entre les deux modèles, et dans la mesure où l’objectif est de **quantifier et comparer des tendances linéaires temporelles**, le modèle **linéaire hiérarchique avec pente spécifique par site** (mod_7) est retenu. Il permet une estimation directe des vitesses d’évolution des effectifs, comparables entre gîtes ou régions et est plus facilement interprétable.

Le modèle mod_9, plus souple grâce à une spline temporelle, reste conservé comme **outil complémentaire** pour **explorer éventuellement des non-linéarités** potentielles ou **vérifier la robustesse des résultats linéaires**.

4.4.2. Résultats des modèles sélectionnés

Les résultats des modèles TRIM et GLMM ont permis de poser une première estimation fréquentiste des tendances temporelles à l'échelle nationale. Néanmoins, leurs limitations structurelles (absence d'effets croisés, traitement partiel des incertitudes, difficulté à intégrer plusieurs niveaux ou types de données, etc.) **justifie le recours à une approche probabiliste plus flexible.**

Pour approfondir l'analyse, un modèle bayésien hiérarchique a été ajusté, intégrant explicitement la structure des données (sites imbriqués dans les régions et effet temporel non-linéaire) et offrant une quantification probabiliste des incertitudes.

Le modèle utilisé repose sur une distribution négative binomiale, avec un effet temporel non linéaire modélisé via des splines de type B-splines, et des effets aléatoires imbriqués des sites, au sein des régions, au fur et à mesure des années. Pour l'ajustement du modèle, **les années ont été centrées afin de garantir une stabilité numérique et la convergence des chaînes MCMC.** Ceci permet de réduire la variance a posteriori, assure une meilleure régularisation des effets hiérarchiques, et permet une interprétation plus claire de l'intercept.

Afin d'évaluer l'éventuelle non-linéarité de la tendance temporelle, des modèles bayésiens avec fonction spline (via B-splines) ont été testés en complément du modèle linéaire. Une comparaison basée sur la validation croisée par critère LOO-CV (Leave-One-Out Cross-Validation) a montré que les modèles non-linéaires n'apportaient qu'un gain marginal en performance prédictive par rapport au modèle linéaire. Compte tenu de cet écart faible et de l'objectif principal (quantifier une tendance directionnelle sur l'ensemble de la période étudiée) le modèle linéaire a été retenu. Cette approche permet une interprétation directe de la pente annuelle et de l'amplitude de variation sur la période, tout en garantissant la stabilité des estimations.

De ce fait, des modèles bayésiens hiérarchiques linéaires ont été **ajustés séparément pour les périodes estivales et hivernales**, afin d'estimer les tendances temporelles de l'abondance relative tout en tenant compte explicitement de la structure hiérarchique des données. Le modèle retenu prolonge les analyses réalisées avec TRIM et GLMM en intégrant une dimension supplémentaire liée aux variations intra-régionales. Le modèle inclut alors un effet fixe de l'année centrée, un effet aléatoire du site, ainsi qu'un effet aléatoire des régions sur l'interception et la pente temporelle des effectifs. En raison de la distribution négative binomiale employée, les effets suivants sont exprimés sur une échelle logarithmique.

Bien que certains modèles plus simples suggéraient un déclin national marqué, ils produisaient des estimations excessivement tranchées avec des probabilités postérieures de déclin égales à 1, ce qui n'était pas cohérent avec les intervalles de crédibilité. Les modèles retenus, plus complexes, permettent une estimation plus réaliste et nuancée des tendances, avec des incertitudes mieux prises en compte, bien que plus difficilement interprétables écologiquement parlant.

Table 10. – Résumé des résultats des modélisations bayésiennes avec interaction (adultes). La pente et son IC95 sont exprimés sur l'échelle du lien log.
*La tendance nationale est ex primée sans la région Provence-Alpes-Côte-d'Azur.

SAISON	REGION	Pente	lwr	upr	P(B >0)	% période	lwr_pct	upr_pct
HIVER	FRANCE*	-0.0339	-0.104	0.0411	0.895	-63.83	-95.58	243.15
	AUVERGNE-RHONE-ALPES	-0.0182	-0.0754	0.0569	0.741	-42.07	-89.59	451.24
	BOURGOGNE-FRANCHE-COMTE	-0.0646	-0.12	-0.016	0.996	-85.60	-97.27	-38.12
	NOUVELLE-AQUITAINE	-0.026	-0.068	0.0197	0.88	-54.16	-87.00	80.58
	OCCITANIE	-0.0243	-0.0762	0.0309	0.822	-51.76	-89.83	152.69
	CORSE**	-0.0879	-0.179	-0.00677	0.980	-92.84	-99.53	-18.38
ETE	FRANCE*	-0.0322	-0.0846	0.0218	0.926	-61.94	-92.10	92.32
	AUVERGNE-RHONE-ALPES	-0.0234	-0.0663	0.029	0.851	-50.44	-86.32	138.69
	BOURGOGNE-FRANCHE-COMTE	-0.0363	-0.0763	0.00115	0.972	-66.34	-89.86	3.51
	NOUVELLE-AQUITAINE	-0.0234	-0.0573	0.0178	0.883	-50.44	-82.08	70.57
	OCCITANIE	-0.0446	-0.0882	-0.00668	0.989	-73.76	-92.91	-18.16
	CORSE**	-0.0399	-0.0803	-0.000348	0.976	-69.79	-91.01	-1.04

La Corse, analysée séparément, présente une pente hivernale estimée à $-0,088$ (IC95 % : $[-0,179 ; -0,007]$) avec une probabilité de déclin de 98,0 % et une variation cumulée estimée à $-92,8$ % (IC95 % : $[-99,5$ % ; $-18,4$ %]). Ce résultat suggère un déclin hivernal marqué et robuste pour cette région.

Les modèles bayésiens ont globalement bien convergé, avec **0 divergence détectée en été** et moins de **2 divergences en hiver**, ce qui reste satisfaisant pour une interprétation fiable. L'ensemble des chaînes a montré une bonne convergence (R-hat = 1) et des tailles effectives postérieures suffisantes.

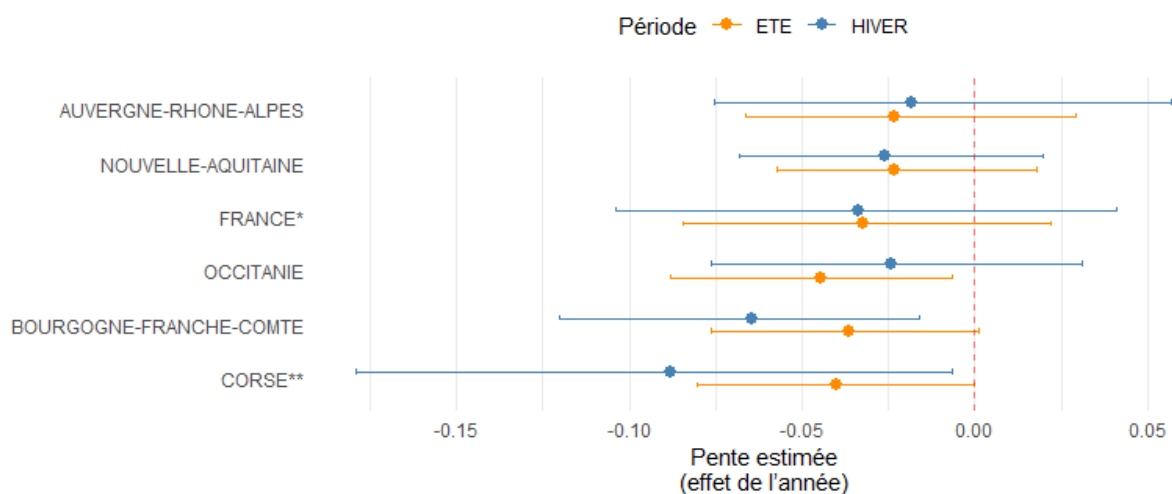


Figure 10. – Synthèse des tendances (lien log) par région et par période (ETE = orange ; HIVER = bleu). Les pentes des tendances linéaires bayésiennes avec leurs intervalles de confiance (95%). La ligne pointillée rouge représente le point de référence d'une tendance stable. * Tendance nationale hors Provence-Alpes-Côte-d'Azur. ** Corse évaluée indépendamment des autres régions.

Le modèle bayésien hiérarchique indique une pente nationale (hors PACA) légèrement négative ($\beta = -0,032$; IC95 % : $[-0,085 ; 0,022]$), avec une probabilité postérieure de déclin de 92,6 %. Cette estimation suggère une tendance modérément décroissante, bien que l'intervalle de crédibilité inclue la stabilité. La variation cumulée sur la période est estimée à -61,9 % (IC95 % : $[-92,1 \% ; +92,3 \%$]), reflétant une incertitude importante.

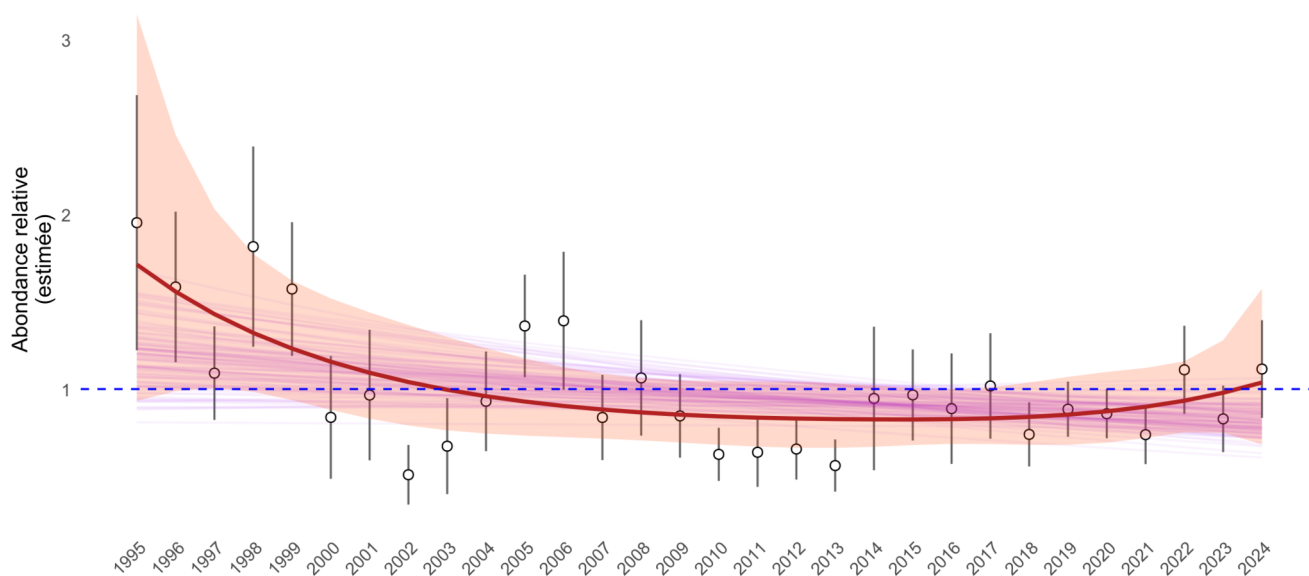
À l'échelle régionale, toutes les pentes estivales sont négatives :

- **Occitanie** : $\beta = -0,0446$ (IC95 % : $[-0,088 ; -0,0067]$), $P(\beta < 0) = 98,9 \%$, variation estimée -73,8 % (IC95 % : $[-92,9 \% ; -18,2 \%$]) → déclin marqué et robuste.
- **Bourgogne-Franche-Comté** : $\beta = -0,0363$ (IC95 % : $[-0,076 ; 0,0012]$), $P(\beta < 0) = 97,2 \%$, variation estimée -66,3 % (IC95 % : $[-89,9 \% ; +3,5 \%$]) → tendance fortement probable, mais intervalle large.
- **Nouvelle-Aquitaine** : $\beta = -0,0234$ (IC95 % : $[-0,057 ; 0,0178]$), $P(\beta < 0) = 88,3 \%$, variation estimée -50,4 % (IC95 % : $[-82,1 \% ; +70,6 \%$]).
- **Auvergne-Rhône-Alpes** : $\beta = -0,0234$ (IC95 % : $[-0,066 ; 0,029]$), $P(\beta < 0) = 85,1 \%$, variation estimée -50,4 % (IC95 % : $[-86,3 \% ; +138,7 \%$]).

> **Corse** (hors comparaison directe) : $\beta = -0,0399$ (IC95 % : $[-0,080 ; -0,0003]$), $P(\beta < 0) = 97,6 \%$, variation estimée -69,8 % (IC95 % : $[-91,0 \% ; -1,0 \%$]).

Tendance nationale (hors PACA) du Minioptère de Schreibers (1995-2024, été, adultes)

Modèle bayésien hiérarchique à effets mixtes (-61.9% [-92.1 ; +92.3])



Base = moyenne de l'abondance sur la période étudiée

Figure 11. – Représentation de la tendance nationale (hors PACA) du Minioptère de Schreibers sur la période estivale de 1995-2024. Les points représentent les effectifs moyens annuels, normalisés sur l'ensemble de la période. Les courbes violettes correspondent aux différentes trajectoires linéaires simulées par le modèle bayésien hiérarchique ; elles reflètent l'incertitude autour de la direction générale de la tendance. La courbe rouge est un GLM simple fournissant une lecture descriptive indépendante du modèle, mettant en évidence les variations temporelles brutes.

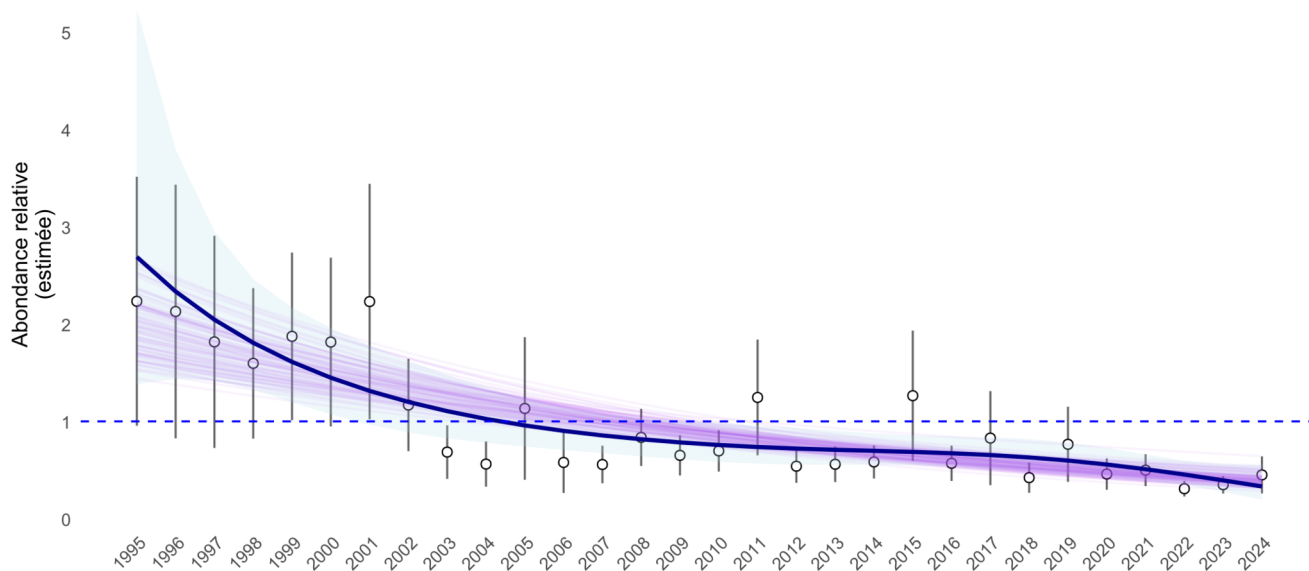
En hiver, la pente nationale (hors PACA) est légèrement négative ($\beta = -0,0339$; IC95 % : $[-0,104 ; 0,041]$), avec une probabilité de déclin de 89,5 % et une variation cumulée estimée à $-63,8\%$ (IC95 % : $[-95,6\% ; +243,2\%]$). Les estimations régionales montrent :

- **Bourgogne-Franche-Comté** : $\beta = -0,0646$ (IC95 % : $[-0,12 ; -0,016]$), $P(\beta < 0) = 99,6\%$, variation $-85,6\%$ (IC95 % : $[-97,3\% ; -38,1\%]$) → déclin fort et robuste.
- **Nouvelle-Aquitaine** : $\beta = -0,0260$ (IC95 % : $[-0,068 ; 0,0197]$), $P(\beta < 0) = 88,0\%$, variation $-54,2\%$ (IC95 % : $[-87,0\% ; +80,6\%]$).
- **Occitanie** : $\beta = -0,0243$ (IC95 % : $[-0,076 ; 0,0309]$), $P(\beta < 0) = 82,2\%$, variation $-51,8\%$ (IC95 % : $[-89,8\% ; +152,7\%]$).
- **Auvergne-Rhône-Alpes** : $\beta = -0,0182$ (IC95 % : $[-0,075 ; 0,0569]$), $P(\beta < 0) = 74,1\%$, variation $-42,1\%$ (IC95 % : $[-89,6\% ; +451,2\%]$).

> **Corse** (hors comparaison directe) : $\beta = -0,0879$ (IC95 % : $[-0,179 ; -0,0068]$), $P(\beta < 0) = 98,0\%$, variation $-92,8\%$ (IC95 % : $[-99,5\% ; -18,4\%]$).

Tendance nationale (hors PACA) du Minioptère de Schreibers (1995-2024, hiver, adultes)

Modèle bayésien hiérarchique à effets mixtes (-63.8% $[-95.6 ; +243.2]$)



Base = moyenne de l'abondance sur la période étudiée

Figure 12. – Représentation de la tendance nationale (hors PACA) du Minioptère de Schreibers sur la période hivernale de 1995-2024. Les points représentent les effectifs moyens annuels, normalisés sur l'ensemble de la période. Les courbes violettes correspondent aux différentes trajectoires linéaires simulées par le modèle bayésien hiérarchique ; elles reflètent l'incertitude autour de la direction générale de la tendance. La courbe bleue est un GLM simple fournissant une lecture descriptive indépendante du modèle, mettant en évidence les variations temporelles brutes.

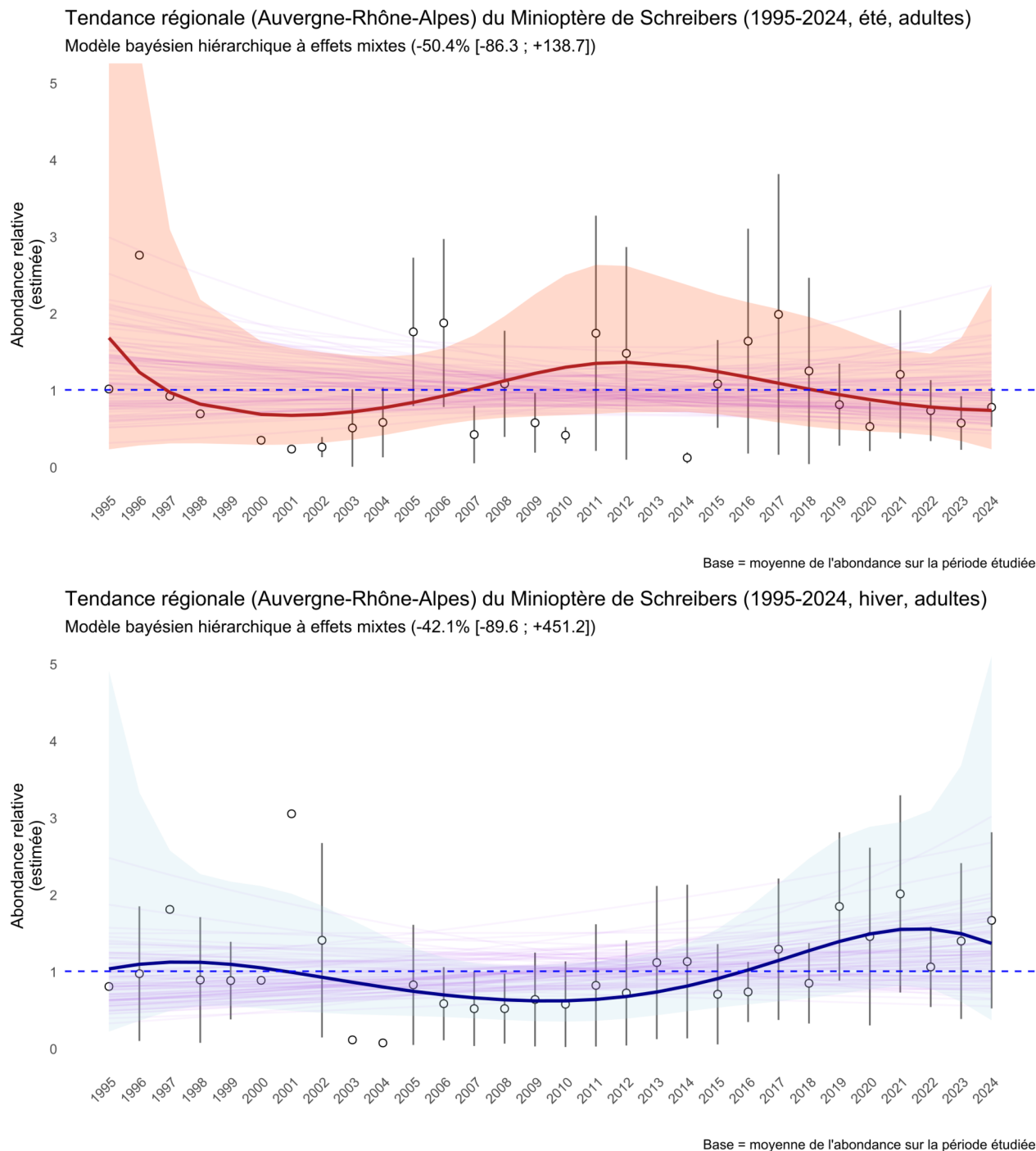


Figure 13. – Représentations de la tendance régionale du Miniophtère de Schreibers en Auvergne-Rhône-Alpes sur la période estivale (en haut) et hivernale (en bas) de 1995-2024. Les points représentent les effectifs moyens annuels, normalisés sur l'ensemble de la période. Les courbes violettes correspondent à un échantillon de trajectoires linéaires simulées par un modèle bayésien ; elles reflètent l'incertitude autour de la direction générale de la tendance. Les courbes rouge et bleue sont des modèles GLM simples fournissant une lecture descriptive indépendante du modèle, mettant en évidence les variations temporelles brutes.

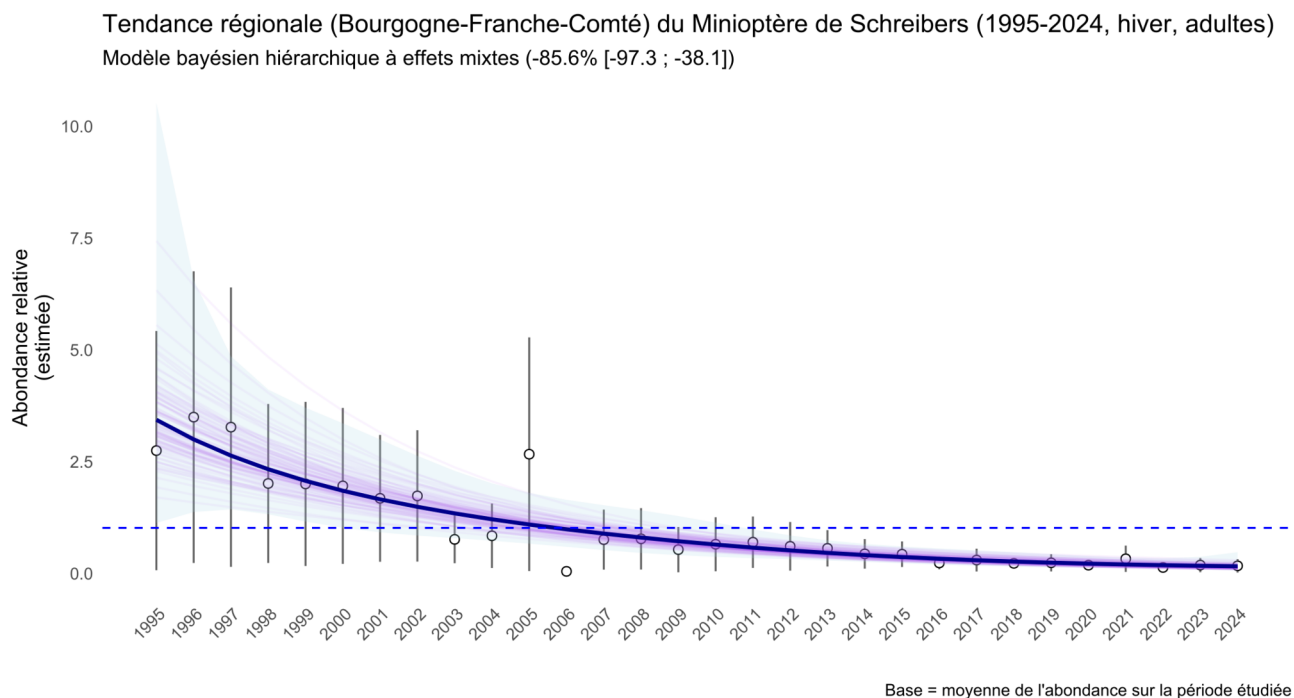
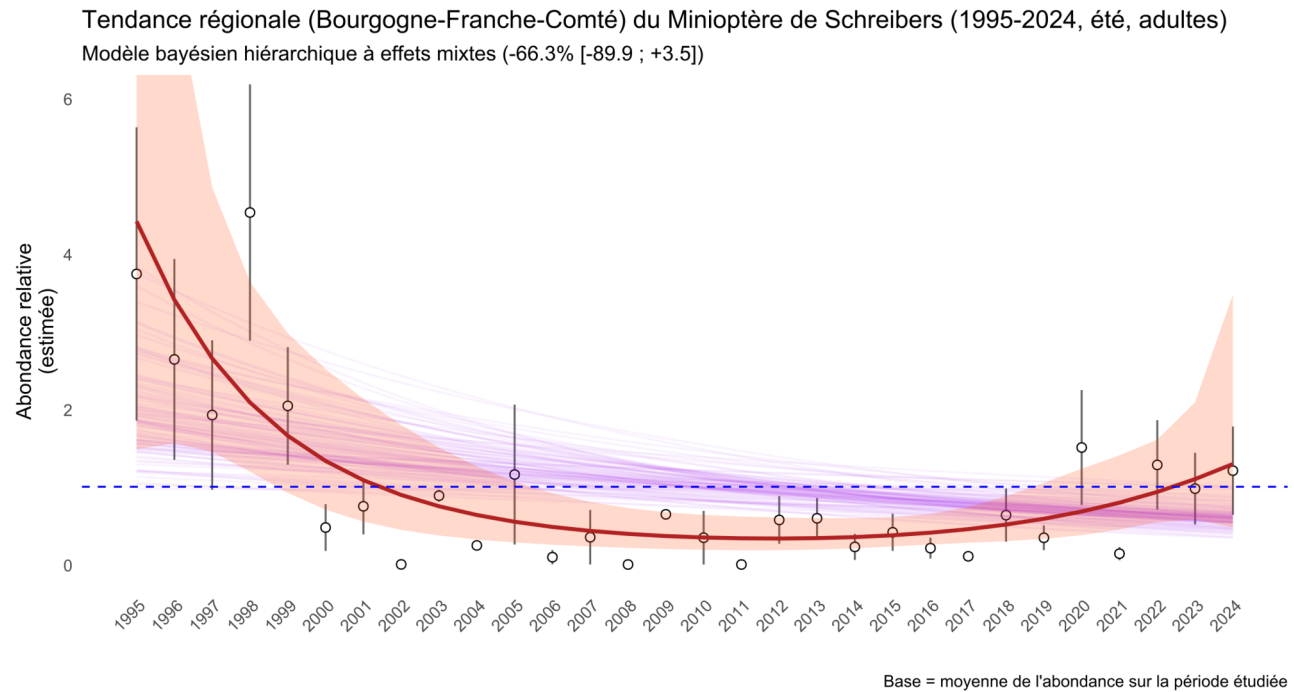


Figure 14. – Représentations de la tendance régionale du Minoptère de Schreibers en Bourgogne-Franche-Comté sur la période estivale (en haut) et hivernale (en bas) de 1995-2024. Les points représentent les effectifs moyens annuels, normalisés sur l'ensemble de la période. Les courbes violettes correspondent à un échantillon de trajectoires linéaires simulées par un modèle bayésien ; elles reflètent l'incertitude autour de la direction générale de la tendance. Les courbes rouge et bleue sont des modèles GLM simples fournissant une lecture descriptive indépendante du modèle, mettant en évidence les variations temporelles brutes.

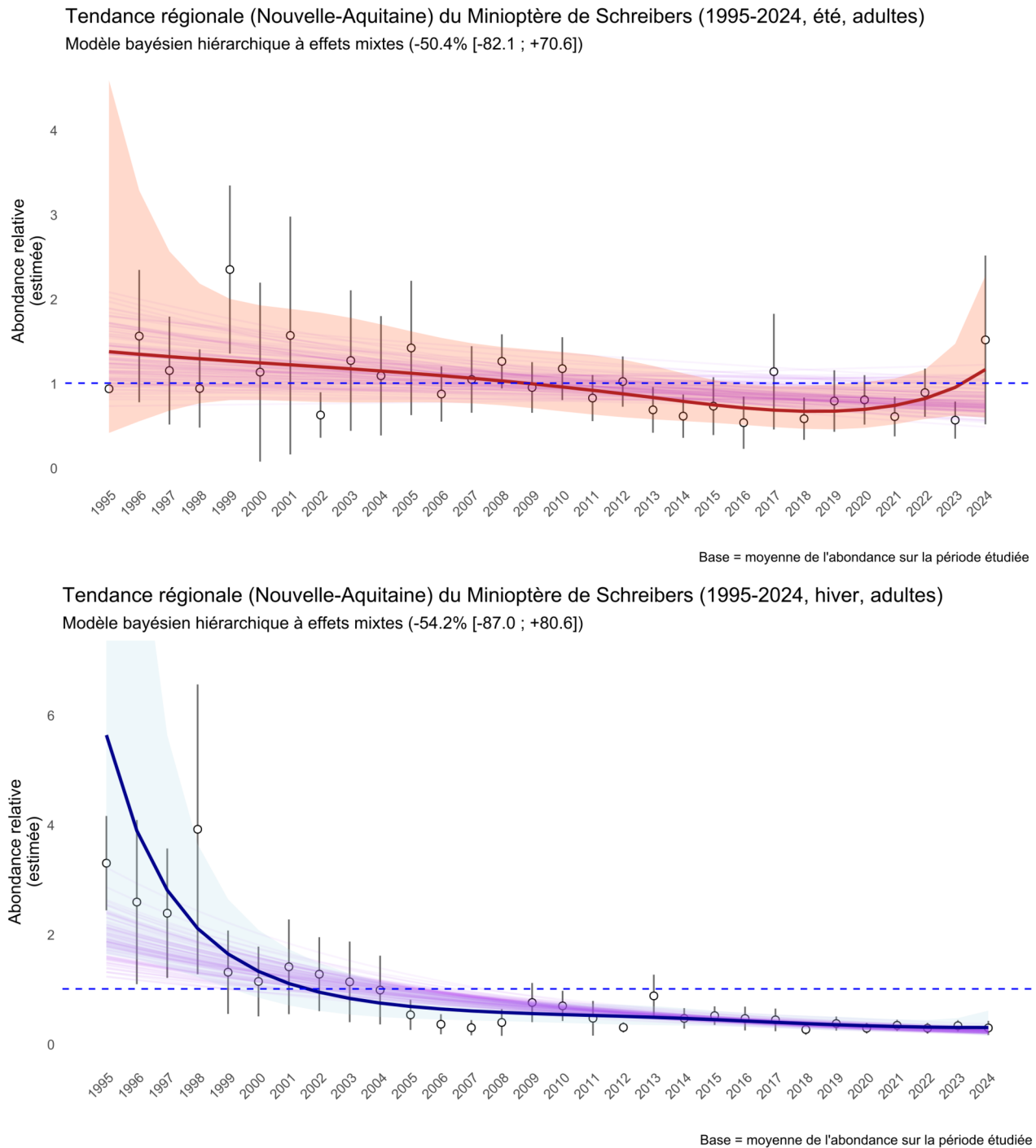


Figure 15. – Représentations de la tendance régionale du Miniopère de Schreibers en Nouvelle-Aquitaine sur la période estivale (en haut) et hivernale (en bas) de 1995-2024. Les points représentent les effectifs moyens annuels, normalisés sur l'ensemble de la période. Les courbes violettes correspondent à un échantillon de trajectoires linéaires simulées par un modèle bayésien ; elles reflètent l'incertitude autour de la direction générale de la tendance. Les courbes rouge et bleue sont des modèles GLM simples fournissant une lecture descriptive indépendante du modèle, mettant en évidence les variations temporelles brutes.

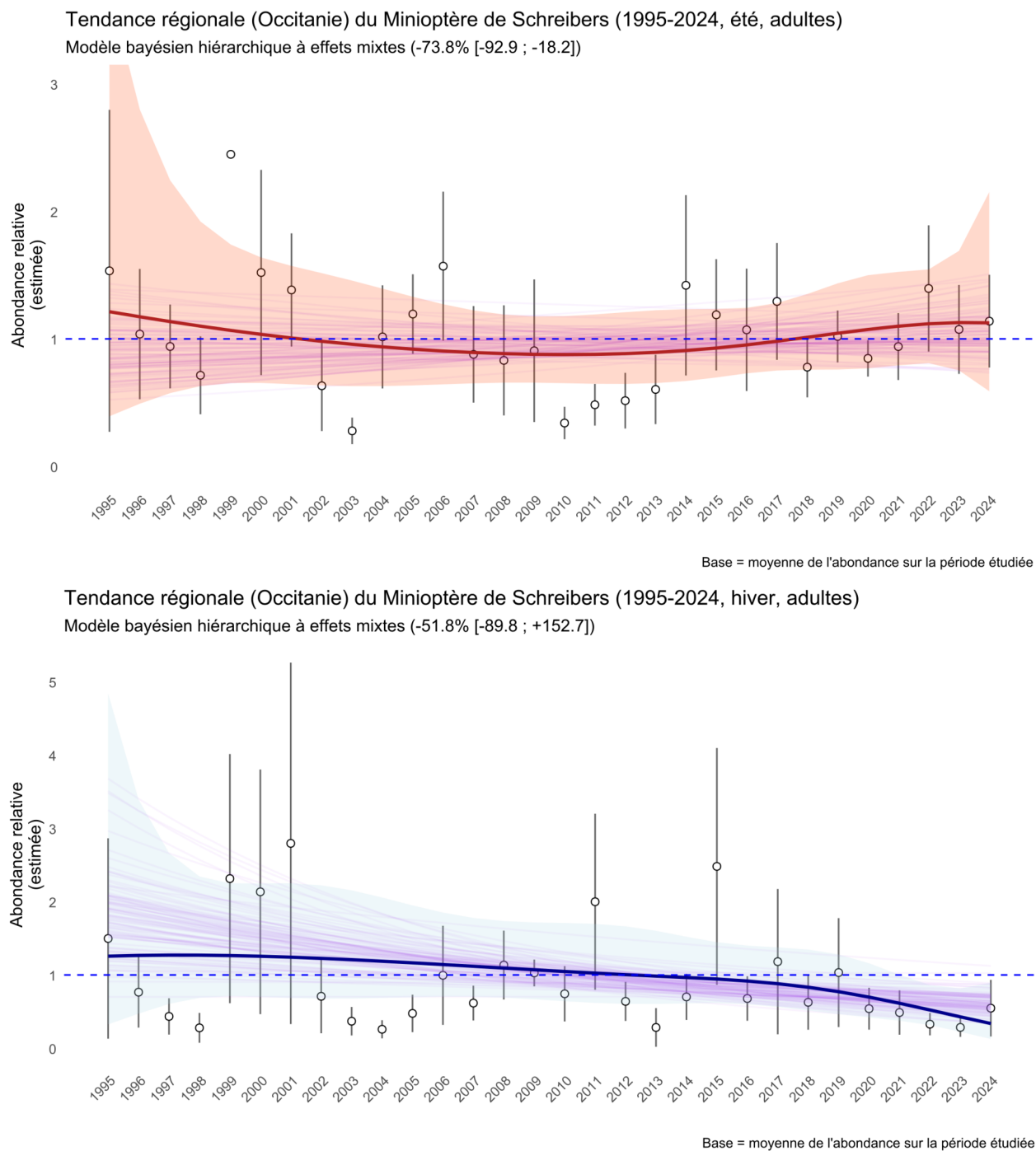


Figure 16. – Représentations de la tendance régionale du Minioptère de Schreibers en Occitanie sur la période estivale (en haut) et hivernale (en bas) de 1995-2024. Les points représentent les effectifs moyens annuels, normalisés sur l'ensemble de la période. Les courbes violettes correspondent à un échantillon de trajectoires linéaires simulées par un modèle bayésien ; elles reflètent l'incertitude autour de la direction générale de la tendance. Les courbes rouge et bleue sont des modèles GLM simples fournissant une lecture descriptive indépendante du modèle, mettant en évidence les variations temporelles brutes.

- **Cas particulier de la Corse**

La **Corse** a été analysée séparément des autres régions continentales en raison de son **isolement géographique** et de la **très faible connectivité** de ses populations de Minioptère de Schreibers avec celles du continent. Ce traitement distinct visait à éviter que des dynamiques insulaires spécifiques ne biaisent l'estimation des tendances métropolitaines.

Pour la période **hivernale**, les résultats indiquent une tendance clairement décroissante, avec une pente estimée à **-0,0879** (IC95 % : [-0,179 ; -0,0068]) et une probabilité postérieure de déclin très élevée (**P = 0,980**). La variation d'abondance relative entre 1995 et 2024 est estimée à **-92,8 %** (IC95 % : [-99,5 % ; -18,4 %]), ce qui traduit une dynamique de déclin rapide et robuste. Bien que l'intervalle reste large, il exclut les scénarios de stabilité ou d'augmentation, ce qui confère un haut niveau de confiance dans la direction générale de la tendance.

En revanche, en **été**, la tendance reste négative mais légèrement moins marquée, avec une pente estimée à **-0,0399** (IC95 % : [-0,0803 ; -0,0003]) et une probabilité de déclin également élevée (**P = 0,976**). La variation d'abondance sur la période atteint **-69,8 %** (IC95 % : [-91,0 % ; -1,0 %]). Bien que l'incertitude demeure importante, l'intervalle inférieur exclut la stabilité, renforçant l'hypothèse d'un déclin estival significatif pour la Corse.

Ces résultats renforcent l'intérêt d'une approche hiérarchique bayésienne pour la détection fine des dynamiques spatio-temporelles. En particulier, l'estimation explicite des incertitudes, la capacité à identifier des signaux régionaux même faibles, ainsi que la possibilité de traiter des territoires isolés comme la Corse en font un outil adapté pour le suivi des espèces à large distribution mais à écologie régionale contrastée.

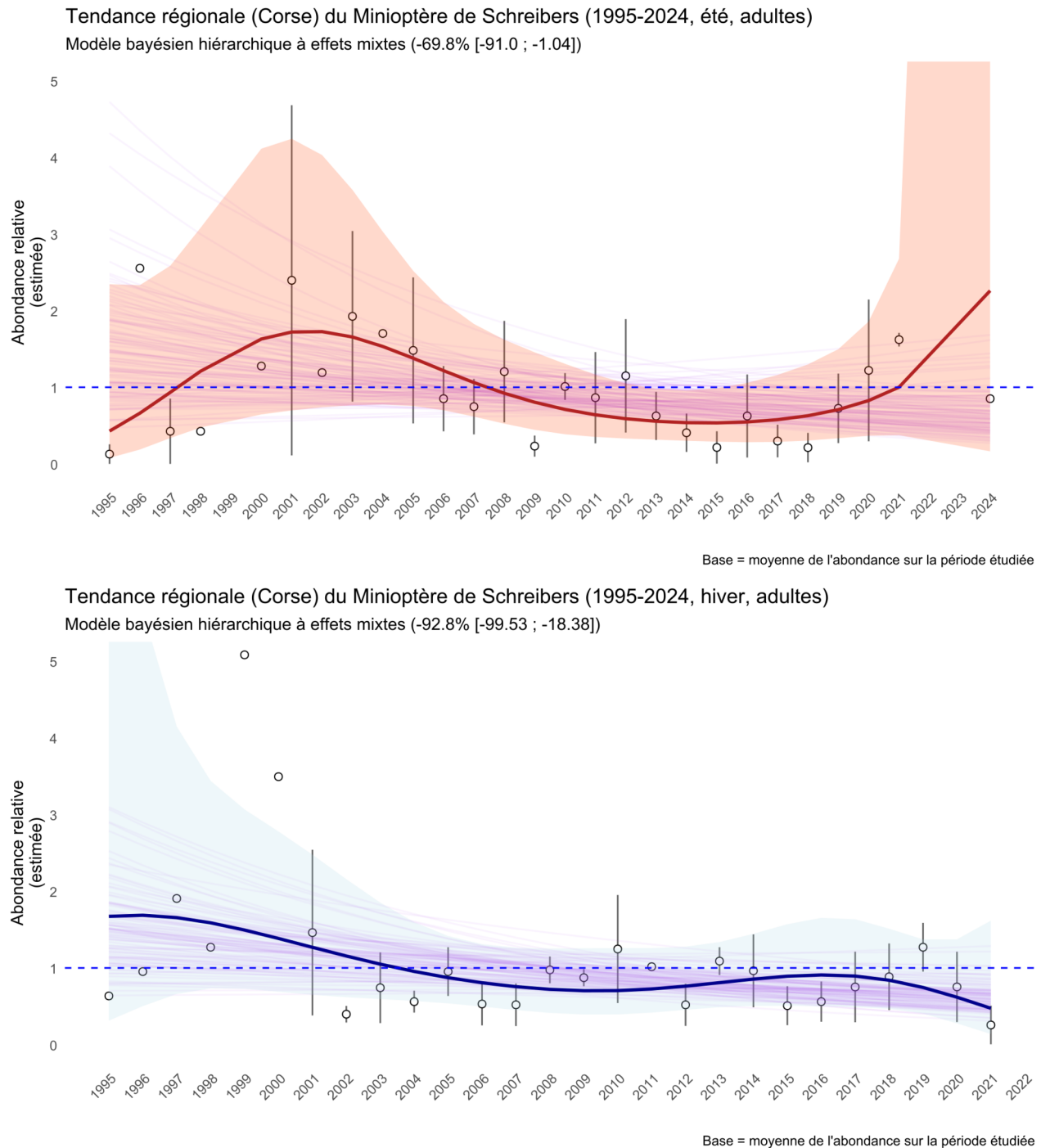


Figure 17. – Représentations de la tendance régionale du Minioptère de Schreibers en Corse sur la période estivale (en haut) et hivernale (en bas) de 1995-2024. Les points représentent les effectifs moyens annuels, normalisés sur l'ensemble de la période. Les courbes violettes correspondent à un échantillon de trajectoires linéaires simulées par un modèle bayésien ; elles reflètent l'incertitude autour de la direction générale de la tendance. Les courbes rouge et bleue sont des modèles GLM simples fournissant une lecture descriptive indépendante du modèle, mettant en évidence les variations temporelles brutes.

5. Discussion

5.1. Une tendance estivale de déclin modérée mais crédible

Les résultats issus du modèle bayésien hiérarchique suggèrent une tendance estivale globalement décroissante pour le Minioptère de Schreibers en France métropolitaine. Bien que l'intervalle de crédibilité national inclue la stabilité ($\beta = -0,032$; IC95 % : $[-0,085 ; 0,022]$), **la probabilité postérieure de déclin élevée ($P = 92,6\%$)** renforce l'hypothèse d'une dynamique négative sur la période 1995–2024. Cette tendance se traduit par une baisse estimée de $-61,9\%$ sur la période, mais avec un intervalle très large ($-92,1\%$ à $+92,3\%$), traduisant une incertitude considérable.

À l'échelle régionale, plusieurs territoires affichent des signaux convergents. L'Occitanie présente la tendance la plus robuste ($\beta = -0,0446$; $P = 98,9\%$), accompagnée d'une baisse estimée à $-73,8\%$ (IC95 % : $[-92,9\% ; -18,2\%]$). La Bourgogne–Franche–Comté suit avec une probabilité de déclin très élevée ($97,2\%$) et une pente de $-0,0363$, bien que son intervalle de crédibilité atteigne légèrement la stabilité. La Nouvelle-Aquitaine ($P = 88,3\%$) et l'Auvergne-Rhône-Alpes ($P = 85,1\%$) présentent des signaux cohérents mais incertains. Ces dynamiques indiquent que les colonies estivales, principalement composées de femelles reproductrices, subissent vraisemblablement des pressions différenciées selon les contextes régionaux.

5.2. Des contrastes marqués entre saisons

L'analyse par saison révèle **une différenciation nette**, confirmant l'hypothèse H2. Contrairement à l'été, marqué par des signaux probables de déclin, les tendances hivernales apparaissent déclinantes mais avec une forte variabilité. La pente nationale en hiver est proche de zéro ($\beta = -0,0339$; IC95 % : $[-0,104 ; 0,041]$), avec une probabilité de déclin modérée ($P = 89,5\%$) mais insuffisante pour conclure. À l'échelle régionale, seule la Bourgogne–Franche–Comté ($\beta = -0,0646$; $P = 99,6\%$) et la Corse ($\beta = -0,0879$; $P = 98\%$) affichent des déclins robustes, alors que les autres régions présentent des tendances proches de la stabilité avec des intervalles très larges.

Sur le plan écologique, cette divergence saisonnière peut s'interpréter comme le reflet de deux **dynamiques démographiques partiellement décorréliées** : les colonies estivales sont composées majoritairement de femelles reproductrices, plus exposées aux perturbations et à la variabilité des ressources, tandis que les effectifs hivernaux reflètent davantage la **survie adulte** et la capacité de fidélisation des gîtes d'hivernation, qui semblent plus stables dans le temps. L'absence de signaux hivernaux marqués pourrait également résulter d'une plus grande inertie dans les effectifs ou d'un **effet de détection plus constant** en période d'hivernation.

De plus, la variabilité de l'efficacité du protocole de comptage en été (individus actifs) et en hiver (individus en léthargie), **introduit une différence significative dans la prise en compte des effectifs**. Aussi, le nombre de sites suivis de manière régulière en hiver est nettement plus faible qu'en été, ce qui introduit une source de variabilité supplémentaire expliquant l'explosion des intervalles de confiance.

5.3. Une variabilité interannuelle hétérogène selon les régions

L'hétérogénéité spatiale demeure marquée. Le modèle hiérarchique révèle une dispersion des pentes régionales ($\sigma \approx 0,028$), traduisant des trajectoires contrastées selon les contextes biogéographiques. Certaines régions comme l'Occitanie et la Bourgogne-Franche-Comté présentent des signaux négatifs robustes en été, tandis que l'Auvergne-Rhône-Alpes apparaît plus stable. Ces écarts suggèrent l'influence de facteurs locaux non modélisés (qualité des habitats, climat, pression anthropique) et confirment l'hypothèse H3.

- **Cas particulier de la Corse**

La **Corse** a été analysée séparément, en raison de son isolement géographique et de l'indépendance supposée de ses dynamiques. Elle confirme son statut atypique avec une tendance estivale **fortement négative et robuste** ($\beta = -0,0399$; $P = 97,6\%$), traduite par une baisse estimée de **-69,8 %** (IC95 % : [-91,0 % ; -1,0 %]). Cette dynamique alarmante contraste avec l'absence de signal clair en hiver, où la pente négative demeure incertaine, probablement en raison d'un faible nombre de sites et de suivis irréguliers. Ce constat plaide pour des efforts de conservation ciblés, notamment pour les colonies reproductrices insulaires. A noter de plus que les deux dernières années de suivi des sites sont manquantes.

5.4 Forces et limites de l'approche

L'approche mobilisée présente plusieurs atouts méthodologiques. La combinaison de modèles TRIM, GLMM et bayésiens hiérarchiques a permis d'obtenir **une lecture multi-niveaux des tendances tout en contrôlant la structure hiérarchique et l'incertitude**. L'intégration des modèles bayésiens a offert une interprétation probabiliste complémentaire aux tests fréquentistes, apportant une vision nuancée, notamment lorsque les intervalles incluent la stabilité mais que la probabilité postérieure de déclin reste élevée. De plus, la standardisation de l'abondance relative sur l'ensemble de la période étudiée a permis de neutraliser les biais liés à l'effort de suivi, évitant la dépendance à une année de référence arbitraire.

Cependant, certaines limites doivent être soulignées. **La couverture spatiale et temporelle demeure hétérogène**, avec des régions largement représentées (e.g. l'Occitanie et la Nouvelle-Aquitaine) et d'autres moins représentées (e.g. la Corse et la Bourgogne-Franche-Comté), ce qui affecte la variabilité des estimations locales. L'absence de covariables explicatives dans les modèles (climat, disponibilité en habitats, perturbations anthropiques, etc.) limite l'identification des mécanismes environnementaux responsables des dynamiques observées, mais au regard du nombre de données disponibles, leur intégration auraient surcomplexifié la modélisation. **Ainsi, la modélisation repose uniquement sur des comptages, sans recours à des indicateurs démographiques ou environnementaux complémentaires.**

Malgré ces contraintes, le jeu de données utilisé **présente une ampleur spatio-temporelle remarquable**, résultant de plusieurs décennies de suivi. L'effort s'intensifie à partir de la fin des années 1990, améliorant la robustesse des estimations nationales. Toutefois, la qualité des données reste variable, avec des suivis irréguliers dans de nombreux sites. La forte proportion de sites suivis ponctuellement réduit leur poids informatif pour l'analyse des tendances. Cette irrégularité met en évidence l'importance d'une harmonisation plus poussée des protocoles, et plaide pour un réseau centré sur un nombre restreint de sites suivis de manière régulière, plutôt que sur un échantillon très dispersé mais lacunaire. **Une estimation fiable des tendances à long terme repose sur la continuité des séries temporelles plutôt que sur la multiplication des points d'observation intermittents.**

Enfin, bien que le nettoyage des données et le pipeline de filtrage aient été réalisés conformément aux recommandations de la littérature, **les paramètres retenus résultent de choix itératifs visant à concilier robustesse statistique et pertinence**

écologique. Ces décisions peuvent influencer les estimations produites. D'autres configurations, également défendables, pourraient conduire à des tendances légèrement différentes. Il convient donc d'interpréter les résultats avec prudence, en intégrant ces incertitudes méthodologiques et autres sources de variabilité justifiables.

6. Conclusion

L'analyse des tendances d'abondance relative du Minioptère de Schreibers en France sur la période 1995–2024 met en évidence une tendance estivale globalement décroissante, avec une **probabilité élevée de déclin à l'échelle nationale ($P = 92,6\%$)** et des signaux robustes dans certaines régions. L'Occitanie se distingue par une pente négative significative ($\beta \approx -0,045$; $P = 98,9\%$), tandis que la Bourgogne-Franche-Comté et la Corse affichent également des déclin probables. Ces résultats suggèrent que les colonies estivales, composées majoritairement de femelles reproductrices, sont particulièrement vulnérables, ce qui justifie une attention renforcée sur ces zones, **notamment en Corse où la probabilité de déclin est proche de 98 %**.

En revanche, les tendances hivernales apparaissent **globalement incertaines**, avec une pente nationale proche de zéro ($\beta = -0,0339$; IC95 % $[-0,104 ; 0,041]$) et des intervalles de crédibilité instables. Seules la Bourgogne-Franche-Comté et la Corse présentent des déclin robustes en hiver, mais ces signaux doivent être interprétés avec précaution en raison d'un échantillonnage réduit et d'une variabilité interannuelle élevée, classique avec des données de comptage. L'absence de tendance claire pour la majorité des régions pourrait refléter une stabilité réelle des colonies d'hibernation **ou un manque de puissance statistique lié à l'hétérogénéité des suivis intrarégionaux**.

Une approche complémentaire consisterait à analyser les tendances récentes sur les dix dernières années, période où la qualité des données semble meilleure **car mise-en-place d'une structuration organisée et standardisée des opérations de comptage**. L'intégration de covariables écologiques et anthropiques dans les modèles, ainsi que l'usage de données d'autres sources (acoustiques, captures, observations standardisées), pourraient permettre de mieux comprendre les mécanismes sous-jacents aux déclin observés.

En conclusion, les résultats indiquent une **probabilité élevée de déclin des effectifs du Minioptère de Schreibers**, tant en été qu'en hiver, bien que les intervalles de crédibilité soient légèrement instables pour certaines régions. La tendance estivale apparaît la plus préoccupante, avec des signaux robustes dans certaines régions, notamment en Occitanie, en Bourgogne-Franche-Comté et en Corse, cette dernière présentant un déclin estival particulièrement marqué. En hiver, les estimations nationales et régionales sont plus instables, mais la probabilité postérieure de déclin demeure élevée, ce qui suggère que les colonies d'hibernation pourraient être affectées de manière plus subtile que ne le laissent apparaître les intervalles larges. **A noter que l'absence de la région PACA intègre indubitablement un manque d'informations qui pourrait expliquer en partie cette variabilité.**

Ces résultats soulignent que, malgré les instabilités, les pressions négatives sur les populations sont plausibles et probablement sous-estimées par les approches traditionnelles. Ils appellent à un **renforcement du suivi à long terme**, en particulier dans les régions affichant des déclin probables, ainsi qu'à une amélioration des protocoles pour réduire l'hétérogénéité des données. La mise en place de mesures de conservation ciblées pour les colonies estivales, associée à une surveillance accrue des sites d'hibernation, apparaît essentielle pour anticiper et limiter le risque de déclin de l'espèce en France.

De plus, cette étude confirme l'intérêt des approches bayésiennes hiérarchiques pour évaluer les tendances de populations dans des contextes de données hétérogènes, en apportant une lecture probabiliste qui complète et enrichit

les inférences fréquentistes. Elle offre un socle scientifique solide pour orienter les priorités de conservation du Minioptère de Schreibers en France, tout en rappelant la nécessité d'interpréter les signaux avec prudence, notamment en hiver où les incertitudes restent importantes. Les efforts futurs devraient viser à renforcer le suivi des colonies estivales et à améliorer la qualité et la régularité des comptages hivernaux, afin d'anticiper au mieux les trajectoires démographiques de l'espèce.

Références

- Auger-Méthé, M., Newman, K., Cole, D., Empacher, F., Gryba, R., King, A. A., Leos-Barajas, V., Mills Flemming, J., Nielsen, A., Petris, G., & Thomas, L. (2021). A guide to state–space modeling of ecological time series. *Ecological Monographs*, 91(4), Article e01470. <https://doi.org/10.1002/ecm.1470>
- Bas, Y., Kerbiriou, C., Jiguet, F., Julien, J.–F., & Machon, N. (2020). *Tendances d'abondance et état de conservation des chauves-souris en France à partir du suivi Vigie-Chiro*. Muséum national d'Histoire naturelle / PatriNat.
- Buckland, S. T., Magurran, A. E., Green, R. E., & Fewster, R. M. (2005). Monitoring change in biodiversity through composite indices. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360(1454), 243–254. <https://doi.org/10.1098/rstb.2004.1589>
- CBS. (2021). *RTRIM and TRIM tools for trend estimation*. Statistics Netherlands. <https://www.cbs.nl/en-gb/society/nature-and-environment/indices-and-trends--trim-->
- Fournier, A. M. V., White, E. R., & Heard, S. B. (2019). Site-level variation in species detectability: Implications for modeling species distributions and trends. *Ecological Modelling*, 411, 108798. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.108798>
- Gelman, A., Carlin, J. B., Stern, H. S., Dunson, D. B., Vehtari, A., & Rubin, D. B. (2013). *Bayesian Data Analysis* (3rd ed.). CRC Press.
- Green, D. M., McGuire, L. P., Vanderwel, M. C., Willis, C. K., Noakes, M. J., Bohn, S. J., ... & Brigham, R. M. (2020). Local trends in abundance of migratory bats across 20 years. *Journal of Mammalogy*, 101(6), 1542–1547.
- Haysom, K. A., Dekker, J., Rodhouse, T. J., et al. (2016). Monitoring bat populations across Europe: The EUROBATs projects. In C. C. Voigt & T. Kingston (Eds.), *Bats in the Anthropocene: Conservation of Bats in a Changing World* (pp. 277–306). Springer.
- Isaac, N. J. B., Jarzyna, M. A., Keil, P., Dambly, L. I., Boersch-Supan, P. H., Browning, E., Freeman, S. N., Golding, N., Guillera-Aroita, G., & Henrys, P. A. (2020). Data integration for large-scale models of species distributions. *Trends in Ecology & Evolution*, 35(9), 777–788. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2020.05.006>
- Katsis, L. K. D., Rhinehart, T. A., Dorgay, E., et al. (2025). A comparison of statistical methods for deriving occupancy estimates from machine learning outputs. *Scientific Reports*, 15, 14700. <https://doi.org/10.1038/s41598-025-95207-3>
- Pannekoek, J., & van Strien, A. (2005). *TRIM 3 manual: Trends and indices for monitoring data*. Statistics Netherlands. https://www.researchgate.net/publication/270100638_TRIM_3_manual_Trends_and_Indices_for_Monitoring_data
- Rieger, M. R., Grüneberg, C., Oberhaus, M., Trautmann, S., Parepa, M., & Anthes, N. (2025). Bird population trend analyses for a monitoring scheme with a highly structured sampling design. *Peer Community Journal*, 5, e45.
- Rodhouse, T. J., Irvine, K. M., Vierling, K. T., et al. (2021). Hierarchical Bayesian modeling of species' population trajectories across ecological gradients. *Ecological Monographs*, 91(3), e01430.
- Sauer, J. R., & Link, W. A. (2011). Analysis of the North American Breeding Bird Survey using hierarchical models. *The Auk*, 128(1), 87–98.
- Schmid, J. (2021). *Drivers of population trends in Greater Mouse-eared Bats *Myotis myotis* at a landscape level* (Doctoral dissertation, Swiss Federal Research Institute).
- Smith, D. R., Snyder, C. D., Hitt, N. P., & Geissler, P. H. (2014). Monitoring for threshold-dependent decisions. In G. R. Guntenspergen (Ed.), *Application of threshold concepts in natural resource decision making* (pp. 87–100). Springer New York.
- van Strien, A., Pannekoek, J., Hagemeijer, W., & Verstrael, T. (2004). A loglinear Poisson regression method to analyse bird monitoring data. *Bird Census News*, 13(1), 33–39.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer.