

建立台灣氣候變遷的生態預警系統- 以八色鳥為例

(國立台灣大學生態學與演化生物學研究所 李培芬、林瑞興、白梅玲、柯智仁)

前言

有關氣候變遷對於生態之衝擊，在國際間相關的研究很多。然而在台灣，這方面的成果卻非常有限。在缺乏基礎科學資料與研究下，將不容易分析氣候變遷可能帶來的相關衝擊，也難以訂立適宜的調適策略來因應衝擊，也無法維持生態系正常的運作與制訂國家永續發展政策。

改善方式之一，可藉由彙整國內外相關研究資料與報告，針對台灣生態之特色，探討氣候變遷對於台灣的生態衝擊與不確定性，並參考國際間的作法，分析國內減輕衝擊之對策與調適策略，歸納整理台灣尚欠缺的研究與資料，建議未來科學研究可以推動之項目與方向，皆是當前刻不容緩的工作。另一方面，建立生態預警系統與監測機制，以察覺變化，進而擬定因應對策，也很重要。

台灣的陸域生態系包含豐富多樣的生態環境，從森林、草原、到高山生態系，各自蘊含了豐富的生物物種，也提供了多樣的產品與服務。但在氣候變遷的影響下，陸域生態系將在不同的層面遭受衝擊。由國際的研究顯示，在物種的層面上，生物可能因氣候變化而消失或改變其分布，且在族群數量上，亦有明顯的消長。這種改變將直接地造成生物群聚內物種組成的改變(IPCC, 2001)，或者造成生態系中成員間相互關係的調整，進而造成生態系統的功能與類型上的改變(Thomas et al., 2004; Thuiller, 2004)，甚至造成整個生態系的瓦解(Bakkenes et al., 2002, Erasmus et al., 2002,

Peterson et al., 2002)。其中對於稀有性生物的影響將更為顯著，因為其生理適應範圍較為狹小，一旦環境因為氣候變遷而有所變動，勢必影響其有限棲地之品質，進而影響其整體族群的存活 (Pasinelli et al., 2001, Carey and Alexander, 2003)。

生物分布的改變，整體的趨勢為向兩極和高海拔地區移動，同時也會促使許多區域外來種的突然增加，造成物種間相互關係的改變，生態系內的食物網結構也將因而調整 (Blackburn et al. 1999)。此外，氣候變遷也將造成地景的變遷，影響地景單元在其組成與空間分布上產生改變，進而造成分布於此地景中物種種類和組成之改變。由生產者之角度而言，樹種分布會因為氣候變遷而改變，森林植群與林相也會面臨改變。許多關於北半球高緯度地區森林線的研究，已發現有向極區移動的情形(Hamburg and Cogbill, 1988; Briffa et al., 1998)，可能的原因是在氣候變遷的影響下，因水資源分布、蟲害、紫外線的改變，以及融雪時間的提早所造成。此外，高山草原的分布也有往高海拔地區移動的現象(Grabherr et al., 1994)。

動物方面的研究也顯示出相類似的情形，在歐洲與北美已經發現，在溫度上升的情形之下，蝴蝶的分布範圍有向兩極和高海拔移動的情形 (Pollard, 1979; Parmesan, 1996; Parmesan et al., 1999)。鳥類的分布範圍在南極、北美、歐洲、澳洲(Emslie et al., 1998; Prop et al., 1998)，也都已發現有向兩極移動的情

形。而哺乳動物分布的改變，多是由於食物資源或傳染疾病病媒分布受到氣候變遷影響而改變的結果(Hart et al., 1985)。

物種分布的改變，是一種自發性的調適，可以減輕氣候變遷對物種生存的衝擊，但在某些受限的狀況之下，或是氣候改變的程度過大、速度過快時，這種自發性的調適將無法補償氣候變遷帶來的負面影響，最終將造成族群的滅絕。例如高山生態系的物種分布已被觀察到有向高海拔移動的情形，但某些原侷限生存於高山的物種，因為更高海拔環境的侷限，也有滅絕的情形發生(Grabherr et al., 1994)。又例如在哥斯大黎加 Monteverde Cloud Forest Reserve，Golden Toad (*Bufo periglenes*) 和 Harlequin Frog (*Atelopus varius*)的消失，被認為是極度乾旱氣候所造成(Pounds and Crump, 1987)，而另外也有四種蛙類與兩種蜥蜴族群的崩潰，被證實與氣溫上升、乾季時霧氣的減少等因素相關(Pounds et al., 1999)。

生物多樣性(biodiversity)的減少是當前台灣以及全球面臨最嚴重的環境課題。生物多樣性保育已漸被世界各國所重視；在台灣，行政院亦已於 2001 年 8 月通過生物多樣性推動方案。

由於動物位於食物鏈的高階位置，對於環境的改變也非常敏感，非常適合作為氣候變遷的指標。過去在英國就有運用長期之生物資料庫，以鳥類為環境品質的指標，監測環境長期之變動趨勢；而美國在這方面的範例，也非常多，如 BBS (Breeding Bird Survey) 與 CBS (Christmas Bird Count) 等。相較而言，我國在這方面的進展非常欠缺。不過，不同生態系與地區，所需建立的預警與監測項目也可能有差異，如何建立預警指標與機制。因此，我們擬以八色鳥為例，探討建立生態預警系統的可行性。以下說明選定的理由與目前的資料：

預警系統

理論上，生態預警系統的建構必須具有代表性，最好能涵蓋台灣島最具有代表性的區域，利用定期、定時、固定方法的監測方式，建立生態資料庫，長期追蹤，分析其趨勢變化，方可作為探討氣候變遷對於陸域生物多樣性衝擊的評估依據。

目前的研究顯示，生物的分布會因為氣候的改變造成影響，有可能會離開原生活區域至其他較適合之區域，如鳥類，也可能因為缺乏活動能力，以及外在環境的壓力，而縮小其活動範圍，如兩生類。因此，選定物種也非常重要。在台灣的高生物多樣性之下，我們選定八色鳥為特定對象。

八色鳥

八色鳥(*Pitta nympha*)是東亞地區的稀有瀕危物种 (紅皮書界定為 Vulnerable 級)，近 30 年來，繼紅尾伯勞、灰面鵟鷹、黑面琵鷺、水雉後，又一個引發全世界保育人士廣泛注意的鳥種。

八色鳥(*Pitta nympha*)是屬雀形目 (Passeriformes) 八色鳥科(Pittidae)，本科共有 32 種，只有在東半球熱帶及亞熱帶的森林中才看得到牠們美麗的身影，主要分布東亞地區 (下頁圖 1)，但有部分種類分布非洲、澳洲、新幾內亞、印度、大陸、日本及台灣等，台灣只發現有八色鳥一種。八色鳥名列亞洲各國的保護鳥種，在台灣，政府依據野生動物保育法，將八色鳥列為珍貴稀有之保育類動物。已知八色鳥的繁殖區域包括韓國、日本、大陸的雲南、安徽、河南、河北、福建、台灣等地。馬來西亞的婆羅洲與印尼一帶則是八色鳥的度冬區。全球八色鳥數量已因棲地破壞、人為獵捕而大量減少，已成稀有鳥種，是國際間公認的亟待保護鳥類。

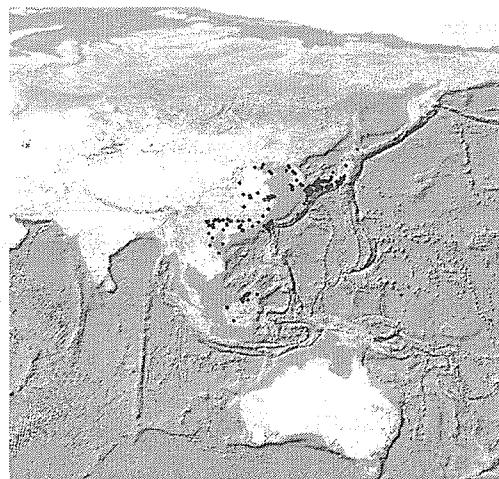


圖 1、八色鳥的全世界分布圖
(資料來源：BirdLife International, 2001)

近 7 年來，八色鳥可以說是除了黑面琵鷺和水雉以外，最為「風光」的鳥類。2000 年八色鳥在台灣所引起的保育風波，震撼全台，連陳水扁總統也站出來替八色鳥請命，國際鳥盟 (BirdLife International) 亦相當重視此事，曾派員來台，並在其出版的刊物中大篇幅的報導，並發動國際性的連署保護八色鳥。這場風波的起因是雲林縣縣政府因中二高工程用土的問題，決定開採縣內湖本村的砂石，村民為了保護家園免於遭受陸砂開採的破壞，原本純樸的村民開始想辦法與砂石業者對抗，由於鄉內有許多八色鳥，因此便以保育類動物八色鳥當作議題，開始了一連串的保土的行動。

美麗的八色鳥在台灣為夏候鳥，每年春夏間約四月底、五月初來台，在許多地方都有繁殖記錄，約九、十月離開。牠常隱蔽於茂密的次生林中，十分不易被發現，在繁殖期中為了佔據領域的叫聲，常是鳥友們發現牠們的方式。在台灣，直到 1987 年 7 月 14 日八色鳥的巢首度被發現且發表於學術期刊上。八色鳥早於 1864 年 Robert Swinhoe 首先記載，文獻上記錄「另一種有趣的珍禽是隻新種的八色鳥，是於 5 月 16 日收到的，來自福爾摩沙山區」，Swinhoe 以新種視之，但爾後被併入已知種。過去在分類上，

因為資訊不足，而被冠以 *Pitta oreas* (Swinhoe 1864 年命名) 或 *Pitta brachyura*，但根據 Sibley 和 Monroe 的分類系統，正式的學名為 *Pitta nympha*。

以下說明八色鳥在台灣的分布研究情形。

分布現況

在 2000 年時，我們對於八色鳥分布的了解，僅有鳥會資料庫與零星的記載，一共有 54 筆，發現的時程涵蓋 1980-2000。我們首先運用這些分布資料，在 $2 * 2 \text{ km}$ 網格系統下，利用環境因子資料庫，找出海拔高度、年均溫、總雨量、到河川距離、到達海拔 3,000 公尺以上區域之最近距離、都市化程度指標、... 等變數，可以界定八色鳥的分布區域，於 GIS 下，採用交集關係，推導出台灣八色鳥的初步分布區域(圖 2)，共有 2,031 個網格屬於可能出現，約佔台灣本島的 21.6% (林瑞興，2001)。

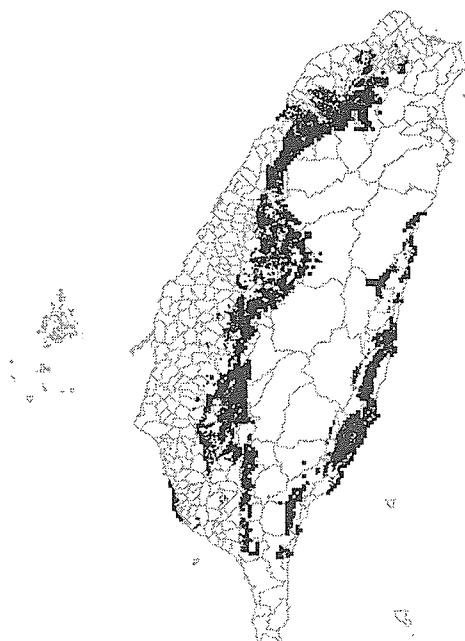


圖 2、2001 年 3 月完成的八色鳥在台灣分布預測

為了要偵測八色鳥在台灣的分布情形，在全國 250 位鳥友的協助下，採用圖 2 的預測為基礎，利用錄放反應法(Playback-Response)的方法(林瑞興等，2002)，在共 3 年(2001、2002

與 2005)將近 15,000 個調查點中，偵測臺灣八色鳥的分布情形，若以 $1 \times 1 \text{ km}$ 網格系統為基礎，共有 2,000 多個調查網格，其中 500 個以上的網格有發現紀錄。利用這些資料反推前述模式的預測準確度，約為 50-60% 間 (林瑞興，2001)。

就這些資料來看，八色鳥出現地點廣泛、帶狀、卻僅零星地分布於台灣的低海拔丘陵地帶，而且台灣南、北兩端出現記錄相對偏低(圖 3)。從調查點記錄有八色鳥的百分比，或是各調查點的平均記錄數量來看，在 $1 \times 1 \text{ km}$ 解析度下，雲林縣林內與斗六丘陵是目前已知八色鳥分布最為集中且密度較高的區域，此外，石門水庫、台中縣市交界處與高雄美濃一帶，也略多於其他地區，東部地區由於地形上的限制，八色鳥的分布相對少於西部 (林瑞興，2005)。

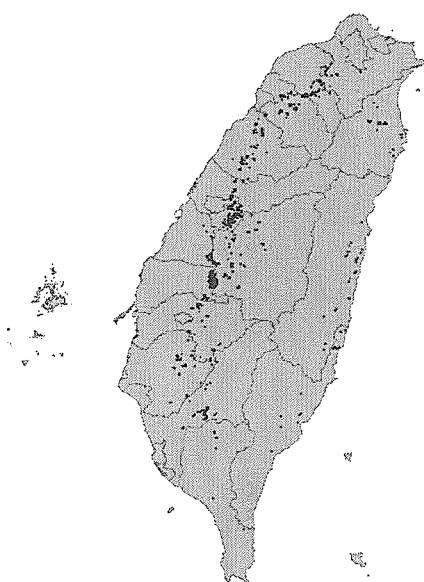


圖 3、已知八色鳥的分布情形(2005 年統計)

巨觀生態需求

整體而言，八色鳥的分布具有一定的環境特徵 (表 1)。八色鳥的棲地喜好上，以低海拔山區為主，尤其是 1,000 公尺以下的丘陵地 (圖 4)，地形相對陡峭，區域內海拔高差大，

有高植被覆蓋(76.9%)，但卻非原始性森林(自然度中等)，溫度上，年均溫約 22.1°C (圖 5)，5 月時月均溫達 25°C 以上，年總雨量中等，缺水期短，且缺水量亦少。到達海拔 3,000 公尺以上區域之最近距離、主要城市、幹道與海岸線稍遠，離河流區域近。所在區域開發較少，但離人類居住區頗近，不過，道路密度相對稍低 (李培芬，2005)。

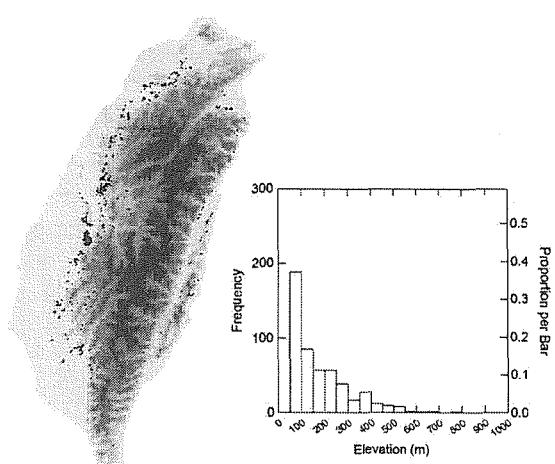


圖 4、八色鳥分布之海拔範圍與空間分布

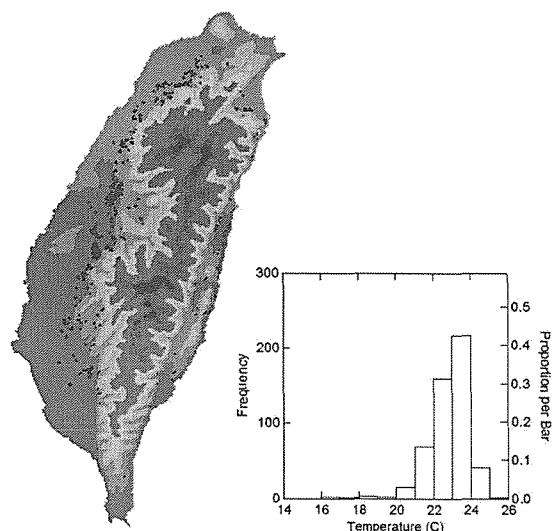


圖 5、八色鳥分布區域與年均溫之關係

表 1、八色鳥的巨觀棲地喜好特徵(n=510)

| Variable | Mean | Standard deviation | Median | Q1 | Q3 | Interquartile Range (Q3-Q1) |
|--|-------|--------------------|--------|-------|-------|-----------------------------|
| DTM_mean (m) | 269.9 | 165.7 | 237.5 | 153.5 | 337.2 | 183.7 |
| DTM_Std | 47.8 | 25.1 | 41.9 | 30.8 | 59.1 | 28.3 |
| Slope_mean (%) | 18.99 | 6.26 | 19.76 | 15.2 | 23.5 | 8.2 |
| Slope_std (STD) | 9.2 | 2.0 | 9.1 | 8.2 | 10.2 | 2.1 |
| Temperature | 22.2 | 1.11 | 22.5 | 21.5 | 23 | 1.5 |
| Total precipitation (mm) | 2154 | 494 | 2104 | 1773 | 2394 | 621 |
| Months of water deficiency | 2.2 | 1.6 | 2 | 1 | 3 | 2 |
| Total water deficiency (mm) | 41.4 | 34.0 | 42.0 | 1.0 | 73.0 | 72.0 |
| Months that are wet | 9.9 | 1.6 | 10 | 9 | 11 | 2 |
| Proximity to areas above 3000 m asl (Km) | 52.0 | 9.1 | 41.7 | 36.7 | 47.2 | 10.5 |
| Proximity to city (Km) | 9.4 | 10.9 | 6.7 | 2.0 | 11.4 | 9.4 |
| Proximity to major roads (Km) | 3.6 | 2.6 | 3 | 1.4 | 5.7 | 4.2 |
| Proximity to sea (Km) | 29.2 | 12.4 | 30.6 | 20.6 | 38.6 | 18.0 |
| Proximity to river (Km) | 0.2 | 0.2 | 2.0 | 1.0 | 3.2 | 2.2 |
| Urbanness index | 56.3 | 14.5 | 57 | 44 | 69 | 25 |
| Population density | 655 | 804 | 417 | 216 | 749 | 533 |
| % of build area | 0.9 | 2.2 | 0.2 | 0.03 | 0.7 | 0.7 |
| Road density (m/m2) | 17.2 | 16.6 | 13.8 | 4.2 | 25.6 | 21.5 |
| Forest density (%) | 77.7 | 21.9 | 83.5 | 69.1 | 95.0 | 25.9 |
| Natureness | 4.7 | 1.3 | 5 | 4 | 5 | 1 |
| No of Forest patch | 7.4 | 9.1 | 4 | 1 | 10 | 9 |
| Forest patch area (ha) | 77.7 | 21.9 | 83.5 | 69.1 | 95.0 | 25.9 |

藉由各調查地點八色鳥的出現狀況與當地地景（巨觀）棲地特徵的相關性，找出最能解釋八色鳥分布的巨觀棲地特徵與建立統計模式。這些因子大致上可分成 5 大類：地形、氣候、距離因子、人類干擾、森林與植被等。

分布預測模式

我們一共採用 5 種模式來預測八色鳥在台灣的分布情形（李培芬，2005）。使用的模式包括 rule-based model 和 spatial statistical/artificial intelligence model。前者採用出現區之環境因子為基礎，利用交集之方法，逐一淘汰掉不合適之區域後，得到八色鳥可能的分布範圍圖(此方法簡稱為 MaxCDF)。而 spatial statistical model 以 Logistic Regression model(LR)、Discriminant Function Analysis(DFA)為主；兩個人工智慧的模式為 GARP(Genetic Algorithm for Rule-Set Prediction)與 ANN(Artificial Neural Network)。

從各模式使用的變數來看，數量均不多，而且一致性亦高。變數中，到達海拔 3,000 公尺以上區域之最近距離是共同的變數(圖 6)，其次是地形因子，如坡度或 DTM(Digital Terrain Model，海拔數位高程)，溫度因子亦是共同因子。比較不同的是 LR 多了道路密度，DFA 用了 NDVI (Normalized Difference Vegetation Index，植生指標)，而 MaxCDF 則有到達海岸之最近距離。

5 種模式所得到的「較佳」模式，其預測準確度、KAPPA 值與預測變數不盡相同，整體而言，GARP 的預測準確度最高，可達 85%，其餘的模式則在 71-73%，就我們的經驗而言，GARP 和 LR 是比較理想的預測模式。除了 GARP 的 KAPPA 值達 0.70，其餘模式的數值僅在 0.30 間，若以 0.4 為界線，顯示這些模式中，以 GARP 的預測能力最佳(圖

7)，預測的變數為到達海拔 3,000 公尺以上區域之最近距離、DTM 的標準偏差、年均溫。而 LR 模式所得，準確度 72%，基本上，分布型態也頗為類似(圖 8)，預測的變數包括到達海拔 3,000 公尺以上區域之最近距離、坡度級、5 月的月均溫、道路密度。比較 GARP 和 LR 兩種模式所得到的預測分布圖，LR 趨近於保守，而 GARP 則似有過度樂觀的情形(圖 9)；GARP 比 LR 多預測了 5,838 個網格，而 LR 單獨預測出現的網格僅有 435 個，兩者共有 2,931 個。

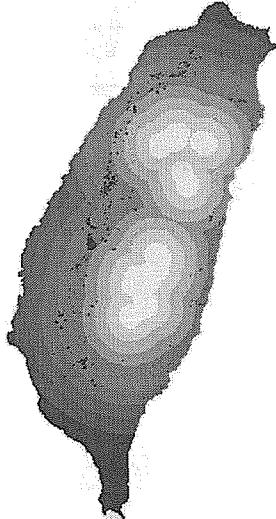


圖 6、八色鳥分布與到達海拔 3000 公尺以上區域之最近距離的關係

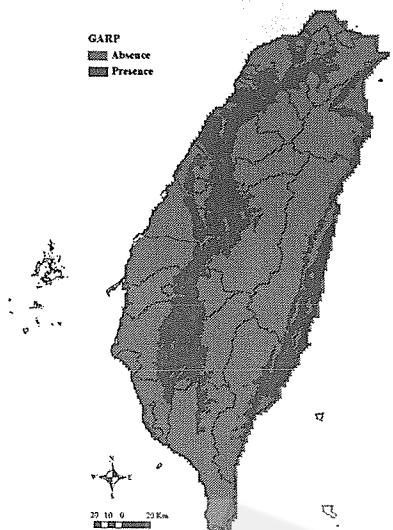


圖 7、以 GARP 預測八色鳥在台灣之分布情形

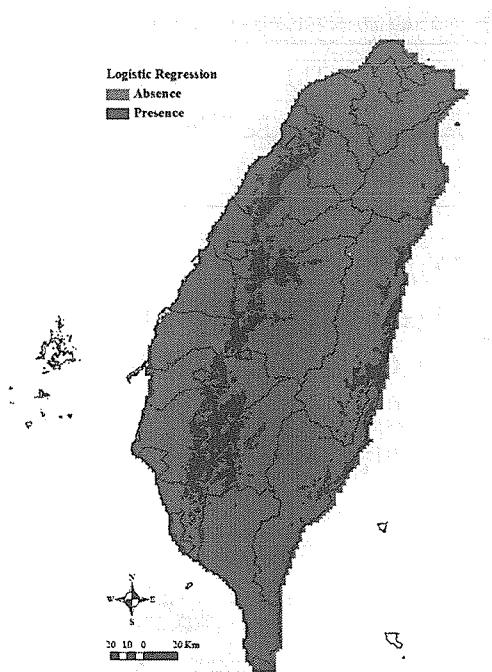


圖 8、以 Logistic Regression 預測八色鳥在台灣之分布情形

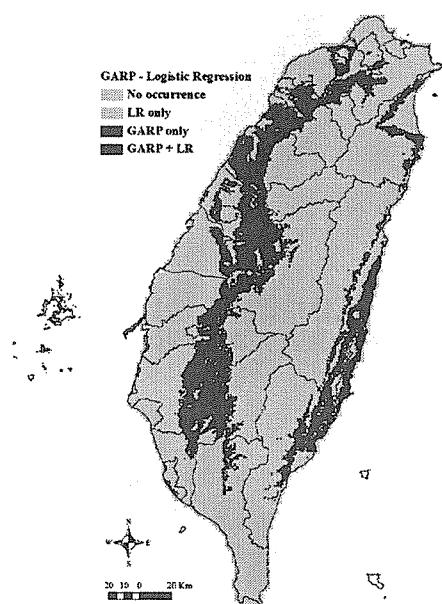


圖 9、以 GARP 和 Logistic Regression 預測八色鳥分布的比較，兩種模式共同預測到的區域有 2931 個 1*1 km 納格

為何選八色鳥作為預警系統指標？

從以上的說明可知八色鳥是稀有種，有遷

移的習性。基本上，我們對於牠們的分布，已有一定的了解，在台灣，這些鳥廣泛但零星的出現於低海拔的丘陵地，更重要的是，牠們有特定的棲地喜好，對於使用過的環境，也有一定的忠誠度，而其所在的環境，雖然自然度不是最高，但也代表了台灣低海拔森林生態系的主要類型。

數年前，因為陸沙開採與湖山水庫的問題，引發了一系列的八色鳥保育研究，如今已累積了一些監測資料。由於這些資料採用系統化的方式收集，因此，可以作微關查環境變遷的基礎資訊。在執行的過程中，我們也發現，進行八色鳥的監測，可以採用錄放反應法，調查上雖然時間短暫，同一時間需要耗費相當大的人力，不過，換個角度來看，這個監測方式有調查時間集中、人力密集、所需技術門檻不高、調查者只需經過簡單的行前訓練等優點。同時，所需的經費也不大。加上已有堅實的監測資料、未來執行時，已有可以比較的資料。

由於目前諸多的研究顯示，鳥類會受到氣候變遷而往高海拔移動。因此，若以八色鳥為低海拔的代表，發展類似的指標系統（如以族群和分布為基礎），應可以比較方便又快速。

發展這個系統還有另一個附加的價值-國際性的保育 (BirdLife International, 2001)。八色鳥的保育應該是一個國際性的課題，因為牠是一種遷移性的鳥類，分布區域還包括許多的國家(圖 1)，光有一地的保護絕對不夠。所以，國際間的合作非常重要。跨國的行動計畫，不管是透過國際鳥盟或是相關團體的協助，應該是最好的開始。從族群量來看，若以國際鳥盟認為全世界的八色鳥最高量僅有 10,000 隻當標準，台灣的 3,000 隻，也確實扮演一個重要的角色。

目前八色鳥的分布區域被保護到的情形，仍是有限。台灣現有的保護區系統(國家

公園、自然保留區、野生動物保護區、野生動物重要棲息環境)，無法有效地保護到八色鳥的棲息地。現在的分布，這些區域大多為低海拔的丘陵地，土地所有權可能屬於私人所有，面臨強大的開發壓力。以八色鳥作為監測的指標，在保育上有非常重要的價值與貢獻。

參考文獻

- 林瑞興. 2001. 台灣地區八色鳥分布調查. 特有生物研究保育中心，南投.
- 林瑞興、劉寶華、許富雄、徐慶勳、李培芬. 2002. 生殖季初期播放鳴聲用於調查八色鳥 (*Pitta nympha*) 的有效性. 2002 年生物多樣性保育研討會論文集, 特有生物研究保育中心, 南投. 第 248-258 頁.
- 林瑞興. 2005. 台灣低海拔地區八色鳥分布及巨觀棲地分析. 水利署中區水資源局, 台中.
- 李培芬. 2005. 利用遙測與 GIS 探討瀕危物種八色鳥之棲地喜好與分布. 農委會遙測小組科技研究計畫報告, 農委會, 台北市.
- BirdLife International. 2001. *Threatened birds of Asia: the BirdLife International Red Data Book*. Cambridge, UK: BirdLife International.
- Blackburn, T.M., K.J. Gaston, R.M. Quinn, and R.D. Gregory. 1999. Do local abundances of British birds change with proximity to range edge? *Journal of Biogeography* 26:493-505.
- Bakkenes, M., J.R.M. Alkemade, F. Ihle, R. Leemans, and J.B. Latour. 2002. Assessing effects of forecasted climate change on the diversity and distribution of European higher plants for 2050. *Global Change Biology* 8:390-407.
- Briffa, K.R., F.H. Schweingruber, P.D. Jones, T.J. Osborn, S.G. Shiyatov, and E.A. Vaganov. 1998. Reduced sensitivity of recent tree-growth to temperature at high northern latitudes. *Nature* 391:678-682.
- Carey, C., and M.A. Alexander. 2003. Climate change and amphibian declines: is there a link? *Diversity and Distributions* 9:111-121.
- Erasmus, B.F.N., A.S. Van Jaarsveld, S.L. Chown, M. Kshatriya, and K.J. Wessels. 2002. Vulnerability of South African animal taxa to climate change. *Global Change Biology* 8:679-693.
- Emslie, S.D., W. Fraser, R.C. Smith, and W. Walker. 1998. Abandoned penguin colonies and environmental change in the Palmer Station area, Anvers Island, Antarctic Peninsula. *Antarctic Science* 10:257-268.
- Grabherr, G., M. Gottfried, and H. Pauli. 1994. Climate effects on mountain plants. *Nature* 369:448.
- Hamburg, S. P. and C.V. Cogbill. 1988. Historical decline of red spruce population and climatic warming. *Nature* 331:428-431.
- Hart, R.P., S.D. Bradshaw, and J.B. Iveson. 1985. *Salmonella* infections in a marsupial, the Quokka (*Setonix brachyurus*), in relation to seasonal changes in condition and environmental stress. *Applied and Environmental*

- Microbiology 49:1276–1281.
- IPCC. 2001. Climate Change 2001: Impacts, Adaptations and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Cambridge University Press, New York.
- Parmesan, C. 1996. Climate and species' range. Nature 382:765–766.
- Parmesan, C., N. Ryrholm, C. Stefanescu, J.K. Hill, C.D. Thomas, H. Descimon, B. Huntley, L. Kaila, J. Kullberg, T. Tammaru, W.J. Tennent, J.A. Thomas, and M. Warren. 1999. Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. Nature 399:579–583.
- Pasinelli, G., B. Naef-Daenzer, H. Schmid, V. Keller, O. Holzgang, R. Graf, and N. Zbinden. 2001. An avifaunal zonation of Switzerland and its relation to environmental conditions. Global Ecology and Biogeography 10:261–274.
- Peterson, A.T., M.A. Ortega-Huerta, J. Bartley, V. Sánchez-Cordero, J. Soberón, R.H. Buddemeier, and D.R.B. Stockwell. 2002. Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. Nature 416:626–629.
- Pollard, E. 1979. Population ecology and change in range of the white admiral butterfly *Ladoga camilla* L. in England. Ecological Entomology 4:61–74.
- Pounds, J.A. and M.L. Crump. 1987. Harlequin frogs along a tropical montane stream: aggregation and the risk of predation by frog-eating flies. Biotropica 19:306–309.
- Pounds, J.A., M.P.L. Fogden, and J.H. Campbell. 1999. Biological response to climate change on a tropical mountain. Nature 398:611–615.
- Prop, J., J.M. Black, P. Shimmings, and M. Owen. 1998. The spring range of barnacle geese *Branta leucopsis* in relation to changes in land management and climate. Biological Conservation 86:339–346.
- Thomas, C.D., A. Cameron, R.E. Green, M. Bakkenes, L.J. Beaumont, Y.C. Collingham, B.F.N. Erasmus, M.F. de Siqueira, A. Grainger, L. Hannah, L. Hughes, B. Huntley, A.S. van Jaarsveld, G.F. Midgley, L. Miles, M.A. Ortega-Huerta, A.T. Peterson, O.L. Phillips, and S.E. Williams. 2004. Extinction risk from climate change. Nature 427:145–148.
- Thuiller, W. 2004. Patterns and uncertainties of species' range shifts under climate change. Global Change Biology 10:2020–2027.