



评述

生态适应研究新方法: 从种群遗传学到景观基因组学

王天瑞¹, 冯力², 杜芳^{1*}

1. 北京林业大学生态与自然保护学院, 北京 100083;
2. 西安交通大学药学院, 西安 710061
* 联系人, E-mail: dufang325@bjfu.edu.cn

收稿日期: 2020-08-11; 接受日期: 2020-10-13; 网络版发表日期: 2021-01-06
国家重点研发计划(批准号: 2016YFC0503100, 2016YFC0503106)和国家自然科学基金(批准号: 41671039, 31901075)资助

摘要 生态适应是物种应对环境变化的重要方式, 解析物种的生态适应分子机制可以为物种的保护和利用奠定理论基础. 景观基因组学从基因组水平来研究物种的遗传变异与景观特征之间的相互作用, 可明确量化环境变化引起的遗传变异在基因组水平的响应, 为生态适应研究提供了新思路, 比经典的种群遗传学方法更进一步. 本文首先总结了生态适应研究的系列方法, 尤其侧重介绍了基因型-环境互作关系(genotype-environment associations, GEAs)中涉及到的广义线性混合模型、多变量统计分析和非线性模型等方法及相应的计算工具, 重点比较了这些方法的优缺点. 其次, 介绍了新近发展起来的“非适应性风险分析”方法(risk of non-adaptedness, RONA)及其应用, 该方法结合等位基因频率和环境因子变化, 可为预估物种应对当前及未来环境梯度的适应潜力提供参考. 最后, 结合树木研究实例为生态适应研究方向提出了建议.

关键词 遗传变异, 气候变化, 基因型-环境互作关系, 生态适应

气候变化是导致全球生物多样性丧失的主要因素^[1,2]. 一般来说, 缺乏表型可塑性(phenotypic plasticity)的物种可通过扩散到其他适宜的生境来适应变化的环境^[3,4], 亦可通过由基因流(gene flow)或固有遗传变异(standing genetic variation)引起的适应性进化(adaptive evolution)而保留在原来的生长区域^[5,6]. 然而, 对大部分植物而言, 当气候变化速率远快于植物适应的速率时, 其很难通过迁移或扩散来适应快速变化的气候^[5,7-10], 而是主要通过固有遗传变异来适应^[6,11]. 此外, 目前利用单一方法解决生态适应相关的

一系列问题可能存在一定缺陷, 这表明需要利用多样化的新方法来揭示和预测植物适应新气候和环境的能力, 从而帮助人们更深入地理解植物如何适应快速变化的气候^[12,13].

经典的检测生态适应遗传基础的方法依赖于种群遗传学^[14], 该方法尝试通过比较种群内或种群间的遗传分化(F_{ST}), 即物种(近缘种)内种群间的平均近交系数, 找出明显区别于中性进化的遗传分化特异性(outlier)位点, 并认为这些位点最有可能受到自然选择的影响^[15,16]. 然而, 该方法需要依赖大量样本并且不考

引用格式: 王天瑞, 冯力, 杜芳. 生态适应研究新方法: 从种群遗传学到景观基因组学. 中国科学: 生命科学, 2021, 51: 167-178
Wang T R, Feng L, Du F. New approaches for ecological adaptation study: from population genetics to landscape genomics (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2021, 51: 167-178, doi: 10.1360/SSV-2020-0265

虑环境异质性, 因此会产生许多假阳性的结果^[17,18]. 新近发展出来的景观基因组学方法聚焦于利用基因型-环境互作关系(genotype-environment associations, GEAs)来揭示生态适应的分子机制^[2,19,20]. 景观基因组学通过整合遗传变异和生物的空间模型, 可以从基因组水平研究物种的适应性遗传变异与景观特征之间的相互作用^[21,22]. 利用景观基因组学领域涉及到的广义线性混合模型^[23,24]、多变量统计分析^[25,26]和非线性模型^[27,28]等多种方法可深入挖掘出与环境因子相关联的位点以及功能性基因, 比种群遗传学研究具有更高的准确性; 然而, 种群遗传学可以帮助人们了解物种的分布格局和种群历史变化过程, 因此, 综合利用种群遗传学和景观基因组学的原理和方法可以帮助人们深入了解物种生态适应的分子机制, 从而推测该物种应对未来环境变化的能力^[20,29]. 本文首先总结了基于遗传分化特异性位点检测、广义线性混合模型、多变量统计分析和非线性模型等鉴定生态适应的方法, 搭建了一般的技术流程(图1)并比较其优缺点(表1). 其次, 介绍了新近发展起来的“非适应性风险分析”方法(risk of non-adaptedness, RONA), 该方法结合等位基因频率和环境因子变化, 可评估物种应对当前环境并进一步预测其对未来环境的适应性, 为预估物种应对当前及未来环境梯度的适应潜力提供参考. 最后, 介绍了国内外树木生态适应的最新研究实例并为今后生态适应研究的发展方向提出了建议.

1 生态适应检测方法

1.1 基于遗传分化特异性位点检测

揭示与适应性进化相一致的分子印记的经典方法基于遗传分化(F_{ST})特异性位点分析, 旨在寻找超出中性选择预期的遗传分化特异性位点^[15,16,30]. 目前已经开发出大量的基于遗传分化(F_{ST})特异性位点检测生态适应的方法^[31,32], 本文选取两类应用最广的方法进行介绍^[31,33](图1, 表1).

一类方法利用种群间等位基因频率的差异从遗传数据中鉴定出受自然选择的基因位点. 该方法的理论基础是受定向选择(适应性选择或正选择)的位点显示出比中性位点更高的遗传分化, 而受平衡选择(净化选择或负选择)的位点显示出比中性位点更低的遗传分化^[31]. 本方法的优点是考虑现实的生态情景、有效种

群大小(effective population size)和迁移率(migration rate), 有效降低了假阳性. 具体操作时, 首先通过计算种群遗传位点的分化系数获得模型中各种群遗传分化位点的先验概率, 接着对中性模型设置先验概率(prior odds), 然后计算后验概率(posterior odds)的分布情况, 与中性理论预期的遗传分化(F_{ST})显著不同的位点即为遗传分化特异性位点^[31]. 但是在应用此方法时要特别注意后验概率的选择, 对于基因位点较多的数据, 若设置较低的后验概率将会导致假阳性; 设置较高的后验概率会导致假阴性. 同时还要注意, 若遗传分化位点位于候选基因上, 则特异性位点的数量可能要大于随机挑选的位点数量^[34,35]. 此方法的应用以BayeScan软件为代表, 该软件通过直接计算每个位点的后验分布概率来检测特异性位点^[31]. BayeScan分析需把遗传数据转换成GESTE/BayeScan格式, 并对输入(input)、输出(output)、程序估计的迭代次数(iterations)进行设定. 在分析开始之前需要试运行来估计模型模拟时参数的均值和方差, 通常设定试运行次数(pilot runs)为20, 试运行长度(pilot run length)为5000. 最终, 后验概率大于设定阈值的遗传位点即被检测为遗传分化特异性位点.

另一类方法将物种的种群动态拟合为零假设分布模型, 并将该模型下的遗传分化与实际存在的遗传分化进行比较并检测其显著性. 该方法考虑杂合度对遗传分化的影响, 并对不同杂合度设定不同阈值, 以此来鉴定特异性遗传分化位点^[33]. 通过Fdist2软件可实现该算法, 首先假设岛屿模型, 模拟种群历史动态并与真实的遗传分化位点进行比较来检测特异性遗传分化位点; 然后基于计算的杂合度, 观测遗传分化(F_{ST})与软件自动模拟的杂合度, 估计遗传分化(F_{ST})比较检验. 该软件获得的结果可能对特定的种群历史动态非常敏感, 与BayeScan相比, 其结果的假阳性较高^[15].

1.2 广义线性混合模型

遗传分化对所研究物种的遗传变异位点进行鉴定的方法通常需要来自不同种群的大量样本^[17], 但是并未考虑环境异质性. GEAs的检测可基于广义线性混合模型, 通过鉴别与环境梯度相关的遗传变异揭示物种适应性的遗传模式^[36], 该方法考虑了种群间的环境异质性, 与上述介绍的遗传分化特异性位点检测方法相比具有优势. 科学家开发出了一系列通过等位基因频

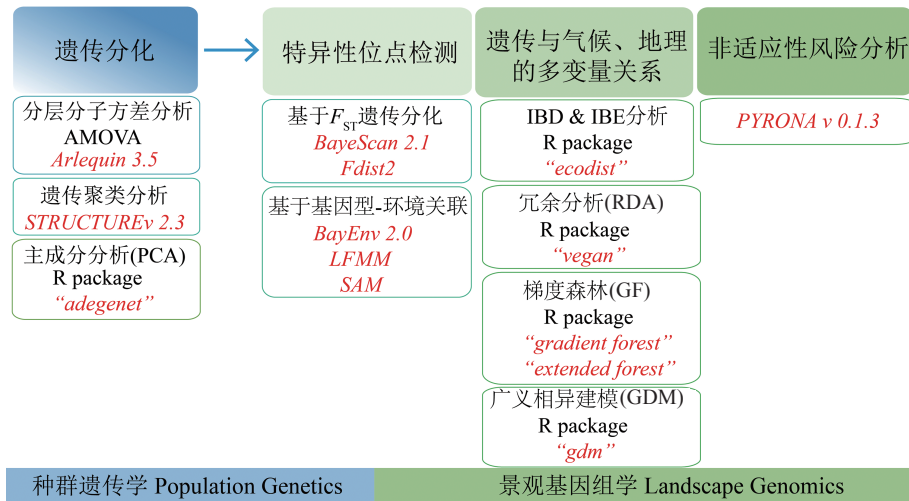


图 1 生态适应研究策略. 红色斜体为分析所需软件和R包, 详细信息参表1

Figure 1 Overview of strategies used for local adaptation analysis. The software and R package used for analysis are shown in italics in red. The detailed information is listed in Table 1

表 1 基于遗传分化和基因-环境关联的检测方法和软件概述

Table 1 Overview of methods and software available for genetic differentiation and environmental association analysis

方法	关联类型	个体/种群数据	软件或者R包	参考文献	
遗传分化特异性位点检测	贝叶斯	马尔科夫链蒙特卡罗	Fdist2	[31]	
			BayeScan 2.1	[33]	
	贝叶斯混合模型	线性	个体和种群	Bayenv 2.0	[23]
广义线性混合模型	混合线性模型	线性	个体	"LEA" R package	[24]
	多重逻辑斯蒂回归	马尔科夫链蒙特卡罗	个体	SAM Matlab®	[37,38]
多变量统计分析	线性回归	线性	个体	"geosphere, ecodist" R package	[41,47]
	多重回归	线性	个体	"vegan" R package	[48]
非线性模型	非参数机器学习回归树	非线性	个体	"gradient forest, extended forest" R package	[27]
	置换矩阵回归	非线性	种群	"gdm" R package	[28]

率与环境因子关联分析的手段鉴定生态适应位点的方法, 本文以最广泛使用的贝叶斯混合模型^[23]、潜在因素混合模型^[24]以及空间分析算法^[37,38]为例进行介绍(图1, 表1).

贝叶斯混合模型估计种群间等位基因频率协方差的经验模型, 然后将该模型用作检验个体遗传位点的零假设, 本方法最大的特点是使用中性遗传标记建立零假设模型作为参考, 排除了种群历史动态对检测结果的干扰^[23], 此分析可由BayEnv软件包实现. 具体操作该软件包时, 首先通过中性遗传位点建立并计算各种群等位基因频率与环境变量的协方差矩阵, 其次通

过零假设先验分布模型来计算每个遗传位点的等位基因频率与每个环境变量相关性的后验分布P值, 并通过贝叶斯因子(Bayes factor)来鉴定相关性强度^[23]. 该方法对于检测种群间对环境具有一致性响应方式的位点非常有效, 但在进行位点是否受到差异化的局地适应影响的分析时, 还需进行单独的区域分析或时间片层分析(time slice analyses)^[39]. 另外, 该方法在分析时有一定的限制, 只能依次逐个地测试大量遗传位点和环境变量的关系^[40].

混合线性模型的方法基于贝叶斯马尔科夫链蒙特卡罗(Bayesian Markov chain Monte Carlo, MCMC)算

法^[24], 可分析预测变量和等位基因频率之间的关联。本方法考虑了潜在因素(如种群结构)的影响, 可避免由于种群进化历史(demography)和地理隔离(isolation by distance, IBD)^[41]引起的模型混杂效应(confounding effects)对计算结果的干扰, 结果的假阳性较低^[24]。混合线性模型方法首先使用贝叶斯估计回归系数生成显示种群结构与环境变量关联的数据对混杂效应进行校正, 然后鉴定出的等位基因频率与环境变量之间存在关联的特定基因位点即可作为自然选择的标志^[24]。潜在因素混合模型(latent factor mixed models, LFMM)分析可实现上述过程。LFMM分析首先使用R语言^[42]中的LEA函数包^[43]将遗传数据转换为lfmm格式, 利用稀疏性非负矩阵分解(sparse nonnegative matrix factorization, snmf)功能补充缺失数据。接着设定运行长度参数(iterations, burn-in), 当数据集相对较小时(几百个个体, 几千个基因位点), 程序结果对运行长度参数较为敏感, 在这种情况下可适当增加运行长度参数^[43]。最后设置潜在因素即种群结构, 并运行10次独立的运算以模拟遗传位点等位基因频率与环境变量的相关性, 根据假设检验的显著性水平(P)来评估遗传位点等位基因频率与环境变量的相关关系。该方法最大优势是在不必事先确定种群结构或假定中性位点的情况下, 可同时估算中性种群结构和环境对等位基因频率的影响^[39]。

空间分析方法(spatial analysis method, SAM)是在空间分析的基础上结合地理信息系统(geographical information system, GIS)、环境变量和分子数据来检测自然选择特征的一种方法^[37,38]。这种方法不仅可识别遗传分化特异性位点, 还考虑了生态因素。该方法首先基于分子标记位点以及在采样点的相应环境参数去构建矩阵, 接着利用多元单变量逻辑斯蒂回归(multiple univariate logistic regression)模型检测分子标记位点的等位基因频率和环境变量之间的关联。该方法可通过Matlab[®]开发的SAM程序, 利用广义线性模型拟合(generalized linear model fitting, GLMfit)^[44]功能来运行。通过输入要计算的模型数量(即分子标记位点和环境变量的数量)求解似然方程并确定参数的最大似然估计值, 结果可通过在Excel宏中设置动态表来展现^[37]。然而, 由于该方法忽视了种群结构, 如果研究的物种具有复杂的种群动态历史, 可能产生较高的假阳性^[24,45]。最近开发的模块化的SAMBADA软件很好地

克服了上述存在于SAM程序中的缺陷, 实现了多变量分析, 可在计算时将中性的种群结构定义为一个额外的因子进行分析^[46]。此外, 该软件还可量化基因型的空间自相关(spatial autocorrelation)水平, 并可对不同的分析进行并行运算。

1.3 多变量统计分析

多变量统计分析通常将环境梯度与空间遗传结构结合在一起, 来测试环境梯度与整个种群结构之间的多元关系。此类方法最具有代表性的是Mantel检验, 即地理/环境隔离分析^[41,47]和冗余分析(redundancy analyses, RDA)^[48](图1, 表1)。

地理隔离^[41]和环境隔离(isolation by environment, IBE)^[47]是评测驱动种群结构的地理/环境距离和遗传变异关系最常用的一种方法, 通过皮尔森相关系数(Pearson correlation coefficient)比较遗传分化矩阵与地理/环境距离矩阵之间的相关性实现^[49,50]。然而该方法仅限于分析的数据在分类单元中存在成对距离的情况, 与其他同类检测方法相比, 其检验效率不高, 有一定的假阳性^[51]。

IBD/IBE检验时为使遗传分化(F_{ST})和成对的线性地理距离能以最短的距离进行回归, 会通过线性变换计算 $F_{ST}/(1-F_{ST})$ ^[52,53]。根据采样点的经纬度数据, 利用R语言的geosphere函数包^[54]计算地理距离矩阵; 利用ecodist函数包^[55]来计算采样点之间以及环境数据之间的距离矩阵。最后利用地理/气候距离矩阵和遗传分化矩阵进行IBD/IBE检验以检测种群间的地理距离差异、气候差异和遗传分化之间的相关性^[56-58]。特别需要注意的是, 在分析地理/环境隔离时, 应该控制环境/地理距离的线性影响, 因此还需进行偏Mantel检验^[59]和距离矩阵多元回归分析(multiple regression on distance matrices, MRM)^[60]。

IBD/IBE检验只能分析广义的地理/环境矩阵对遗传分化的影响, 而无法鉴定特定环境矩阵, 如降水、温度、土壤等因子与遗传变异的相关性, 冗余分析克服了以上缺点。RDA是一种约束排列的方法^[48], 为主成分分析和多元回归分析的组合。RDA通过将遗传数据与特定的环境因子整合进行多元建模, 可讨论特定环境梯度上遗传变异的分布情况^[22,25,61], 假阳性较低^[53]。RDA可使用R语言的vegan函数包中的冗余分析(rda)功能^[62]计算。其中, 遗传数据是因变量, 为每个个体在

每个遗传位点的等位基因频率, 可通过R语言中的 LEA 函数包^[43]进行转换; 环境数据为自变量. 为了避免在分析气候变量时地理(经纬度)因素的影响, 通常也同时进行偏RDA(partial RDA, $pRDA$)分析. 最后对气候和遗传数据进行置换检验来评估分析的显著性. 由于自然选择通常是一个多基因共同作用的过程, 并且往往由多个环境变量共同驱动, 因此, 与传统的单变量分析相比, 多变量分析在研究物种的生态适应过程上具有更大的优势^[63]. 类似的多变量统计分析方法还有距离依赖的冗余分析(distance-based redundancy analysis, $dbRDA$)^[64]、典范对应分析(canonical correspondence analysis, CCA)^[65]等.

1.4 非线性模型

环境因子对遗传分化的影响在绝大多数情况下可能不符合线性模型, 因此, 使用基于线性模型的方法解析遗传变异和环境梯度之间是否存在相关性将导致一定的误差. 在生态分析中, 研究人员主要关注物种对环境梯度的响应以及确定最重要的环境变量, 这些变量可用于预测生物多样性的地理格局. 这类方法中最具代表性的方法包括梯度森林(gradient forests, GF)^[27]和广义相异建模(generalized dissimilarity modelling, GDM)^[28](图1, 表1).

梯度森林为一种非参数机器学习回归树(nonparametric machine-learning regression tree)方法, 是随机森林(random forests)的扩展. 随机森林可提高预测精度, 并指出梯度丰度变化(gradient abundance changes)的位置^[66]. 梯度森林通过综合单因素随机森林分析并交叉验证重要值来衡量预测的环境变量的作用, 可直接模拟遗传变异的组成变化, 探索空间、环境和等位基因变量的非线性关联, 也可用来检测单个遗传位点对环境梯度的响应模式. 但随着遗传位点数目增多, GF 计算能力会受到限制^[67]. R语言的 $gradientForest$ 和 $extendedForest$ 函数包^[68,69]可整合多个物种随机森林的结果来分析大量潜在的预测变量, 并得到各个预测变量解释的遗传变异比例, 通过计算相应的预测变量沿环境梯度组分变化的比例^[27,70], 从而评估不同环境变量对研究种群遗传变异的影响.

广义相异建模是基于采样点之间的相异性来模拟遗传分化位点的空间变异情况, 以此解释遗传距离与环境地理距离之间的非线性关系. GDM 利用成对的

地理位置之间生物多样性的空间变异进行建模^[28], 是基于距离矩阵回归的非线性延伸, 可通过拟合样条(I -spline)来确定沿环境梯度等位基因组成变化的比率, 并以重要性百分比来解释模型的拟合程度^[70]. 这种基于距离的方法能够解释由种群动态(如地理/环境隔离)所引起的遗传变异的空间模式; 其次, 理论上, GDM 可分析无限量的具有任意基因频率的遗传位点^[28]. GDM 适合于具有成对的地理和环境距离位点的拟合分析, 可通过R语言中的 gdm 函数包实现^[71]. GF 和 GDM 的优势在于它们可处理大型的基因组数据, 提供受到局地选择的基因组区域的信息. 此外, 在探索未来气候变化条件下生物多样性的时空变化趋势上, 相较于前文所列举的方法, GF 和 GDM 具有明显的优势^[19].

2 非适应性风险分析

在气候变化的背景下, 确定物种在未来气候条件下的“适应性”(即适应能力)至关重要. 传统的生态位模拟(ecological niche models, $ENMs$)可根据物种当前的分布记录和生物气候变量预测物种在未来气候情景下的潜在分布范围, 并基于预测结果划定需要优先进行保护的区域或种群, 为物种的保护及保护策略的制定提供有效的指导^[72,73]. 然而生态位模拟将物种作为一个整体进行分析, 忽略了物种对特别的生物或非生物因子的局地适应能力, 而物种的局地适应能力在不同的种群间往往存在差异^[74-76].

为了克服生态位模型的缺陷, 研究者利用回归分析建立了物种不同种群的等位基因频率在现在及未来气候条件下的变化趋势, 并以此来预测种群在未来气候条件下的适应潜力, 即 $RONA$ 方法^[77](图1). 该方法通过 $RONA$ 值代表种群能在未来气候条件下存活的可能, 种群的 $RONA$ 值越高表明种群适应未来气候条件的潜力越低; $RONA$ 值越低则种群的适应能力越高. 已有研究表明, 如果种群 $RONA$ 值在十年间变化小于0.1, 表明可适应这十年间的气候变化; 如果该值的变化范围为0.1~0.2, 则表明种群对气候变化的适应出现明显的迟滞^[78]. 与传统的生态位模型相比, $RONA$ 方法的优势在于其不仅考虑物种的分布范围, 同时也考虑物种的等位基因频率.

进行 $RONA$ 分析时, 首先下载不同浓度路径(representative concentration pathway, RCP)的气候数据,

并通过LFMM方法获取种群中个体的等位基因频率以及环境因子的假定值(P -value)矩阵, 接着结合现在和未来的气候数据使用PYRONA^[29]进行RONA分析. PYRONA根据和环境因子关联的遗传位点数量对环境因子进行排序, 并通过每个环境因子所涉及的相关性的 R^2 值进行加权来获得平均RONA值, 该值即为种群在未来气候条件下的适应潜力. 最新的研究报道把预测物种在未来环境梯度下的适应潜力的方法精确地定义为未来非适应性风险分析(future risk of nonadaptedness, f-RONA)^[79]. 研究表明, 对于那些由于当前的气候改变而数量减少的物种来说, 当前气候的非适应性风险可能比未来气候显得更为重要. 基于此原理, 研究者通过对RONA的进一步扩展, 开发了当前非适应性风险分析方法(current risk of nonadaptedness, c-RONA)^[79], 该方法可预测物种在当前环境梯度下的适应潜力.

3 生态适应研究在森林生态学中的应用

树木世代周期长、有效种群大, 经常占据高度异质的环境, 具有独特的生态适应模式, 是生态适应研究的良好材料^[40]. 早期关于树木生态适应的研究主要利用种群遗传学的方法^[14,16]. 2010年以后, 景观基因组学方法被广泛应用于树木的生态适应研究, 这为揭示树木生态适应的机制提供了全新的研究视角^[13,20]. 例如, Rellstab等人^[77]使用目标混样测序(targeted pooled sequencing)方法研究了广泛分布于瑞士的三种栎树(*Quercus petraea*, *Q. pubescens*, *Q. robur*)的局地适应, 通过环境关联分析(environmental association analysis, EAA)发现, 在这三个物种中, 均存在与降水、土壤中黏土含量等环境因素显著相关的基因位点. Martins等人^[80]使用基因分型测序(genotyping by sequencing, GBS)技术对分布于墨西哥高海拔地区的栎树(*Quercus rugosa*)进行生态适应研究, 他们从17个种群103个个体中鉴定出5354个单核苷酸多态性(single nucleotide polymorphism, SNP)位点, 环境关联分析结果表明, 97个SNP与气候变量尤其是季节性降水呈显著相关, 该结果为这一物种的保护和资源管理策略的制定提供了理论依据.

自然界中的物种通常可对多个外部环境变量产生响应, 因此多变量统计分析被广泛应用于物种遗传变

异对环境响应的研究中. Sork等人^[26]利用40个与芽/开花、生长、渗透胁迫和温度胁迫相关的参考基因, 从13个加利福尼亚州落叶栎(*Quercus lobata*)种群中鉴定出195个SNP, 等位基因频率与气候梯度的关联分析进一步鉴定出5个受选择的SNP位点, 这些位点涉及与芽/开花以及与温度胁迫相关的基因; 作者通过RDA发现, 气候变量解释了多达67%的适应性遗传变异, 而仅解释了33%的中性遗传变异. 此外, 越来越多的研究表明, 物种的遗传变异和环境梯度之间可能不仅仅是简单的线性相关, 同时还可能存在着非线性的相关关系, 因此非线性模型在解析物种遗传变异时发挥了明显的作用. 例如, Gugger等人^[70]应用景观基因组学方法研究了分布于夏威夷的一种具有重要经济和生态价值的植物——金合欢(*Acacia koa*), 作者从311个个体中鉴定出超过11000个SNP, 通过GF和GDM鉴定出金合欢的空间遗传结构与年平均降雨量存在显著关联, 模型预测的结果显示, 降雨模式的改变可能会导致该物种的遗传偏移(genetic offset).

国内研究者多使用中性标记对树木进行进化历史研究, 对树木的适应性遗传变异研究较少. 近年来, 研究者也逐渐开始重视环境因子对物种适应性遗传变异的影响. Xia等人^[81]通过线粒体和核基因组分析了环境和地理对油松(*Pinus tabulaeformis*)种群结构的影响, outlier检测发现油松存在与温度、降水和土壤类型等相关的多个遗传分化特异性位点, RDA结果表明, 这些分化特异性位点存在显著的局地适应信号, 该研究为进一步研究油松适应性变异的起源奠定了基础. Gao等人^[82]使用简化基因组测序技术对森林树种麻栎(*Quercus acutissima*)的生态适应进行研究, GEAs检测结果表明, 麻栎的遗传分化特异性位点与降水量显著相关; IBE结果表明, 麻栎种群之间的基因流受到自然选择和生态适应的限制, 从而导致部分遗传位点和表型适应性分化, 该研究对于理解森林树种遗传变异的产生和维持机制有重要意义. Zhao等人^[83]使用外显子捕获测序(exome capture sequencing)技术对分布在青藏高原上的关键种高山松(*Pinus densata*)的种群结构和生态适应进行研究, 在控制高山松种群进化历史的影响后, 检测到约4%的基因位点受到选择的影响. 此外, 通过等位基因冲浪(allele surfing)和基因型-环境关联分析发现, 高山松应对未来气候变化的适应潜力受限.

环境异质性与局部适应性之间的相互作用对于理解物种的进化历史至关重要,但对大多数物种而言,环境异质性如何精确地促进种群分化,以及基因组变异如何促进适应性进化仍知之甚少。Jia等人^[84]对广泛分布于我国北方地区的造林树种侧柏(*Platycladus orientalis*)进行了全分布区水平取样,利用简化基因组测序技术获得了侧柏基因组高质量的遗传变异位点,澄清了侧柏大尺度的遗传变异格局,基于梯度森林算法建立了侧柏种群响应未来气候变化的基因组响应模型,并利用该模型识别到了在未来气候变化情景下侧柏不同地理种群响应气候变化的空间模式,建立了气候变化下侧柏种质资源的利用策略。本实验室^[85,86]对在中国西南部横断山生物多样性热点区的建群树种川滇高山栎(*Quercus aquifolioides*)展开了生态适应研究。通过混样测序65个与干旱和缺氧胁迫相关的候选基因,鉴定出381个SNP位点,环境关联分析结果显示,该物种横断山分支和西藏分支的遗传变异分别与环境(降水)和地理(经纬度)相关联;非适应性风险分析预测表明,横断山分支对横断山地区未来的降水变量有更好的适应潜力。该研究解析了气候变化背景下,地理、气候因子对川滇高山栎种群生态适应模式的影响。树木生态适应的最新研究实例表明,环境变量在构建种群适应性遗传变异中发挥了显著的作用。因此,确定环境及景观因素对物种适应性遗传变异的影响至关重要,从种群遗传学发展而来的景观基因组学,为深入理解物种对环境的生态适应提供了极大帮助。

然而,目前使用景观基因组学的方法进行生态适应研究也存在巨大的挑战。首先,研究者使用景观基因组学的研究方法来揭示和评估物种的生态适应或适应性遗传变异,但这些方法往往集中在物种或种下水平,很少涉及到群落水平的研究。未来应当在景观群落基因组学(landscape community genomics)的框架下,利用景观基因组学的研究方法,对位于同一区域的多个物种进行生态适应研究,该方法有利于得出这些物种对共有的陆地景观或环境的生态进化动态(eco-evolutionary dynamics)的响应,加深人们对生态适应或适应性遗传变异的认识^[87]。在群落水平的生态适应研究中,当前面临的主要挑战是如何模拟种群的局地适应格局和对未来气候变化的适应潜力,而使用GDM、GF模型以及RONA进行群落水平的景观基因组学的

分析是解决上述问题的一个可能途径。

其次,对于利用景观基因组学进行生态适应分析,从分析方法上而言,并不存在使用一种方法就可解决涉及生态适应的所有问题,这表明了利用多学科的分析方法进行综合分析的必要性。然而在现今的景观基因组学的分析中,存在大量的分析方法,这些分析方法具有不同的假设、优势和缺陷^[13,39,88,89],在具体分析时要进行综合解释。

最后,在已有的使用景观基因组学方法进行生态适应的研究中,研究者往往低估了采样策略对最终结果的影响。传统的景观基因组学研究的采样策略以及基因组数据的产生通常源自于解决其他研究领域问题的需要,并且研究者往往在采样完成后才考虑已有的数据可以解决哪些景观基因组学所涉及的问题^[90]。在未来使用景观基因组学方法进行生态适应的研究中,采样策略必须考虑研究物种的种群动态过程和经历的环境变异在空间尺度上的代表性^[13,90-92]。最新的研究表明,控制研究对象的采样数量在景观基因组学的研究中非常重要。为观测到明显的适应性信号,对于扩散能力有限的物种而言,采集200个个体进行研究已经足够;而对于随机配对的物种而言,需要扩大到400个个体^[93]。此外,在未来的研究中,研究者还需要考虑研究对象已有的基因组学资源(如是否存在参考基因组)等。虽然目前已经存在大量的基因组水平的测序方法可用于生态适应的研究(如简化基因组测序、转录组测序等),然而SNP标记数量的获取量以及是否能检测到存在强烈选择信号的适应性位点,与测序策略的选取存在很大关联^[94]。

综上所述,在未来使用景观基因组学的方法进行具体研究时,首先应该通过种群遗传学方法研究物种遗传多样性、种群结构及种群内和种群间的基因流,以期了解物种的进化历史模式(pattern)。在对物种进化历史深入了解的基础上,采用合适的采样策略和分析方法,整合环境与遗传变异分析,可探求物种或群落对环境的适应性,了解其生态进化动态(process)。最后,可以利用非适应性风险分析推测物种未来的命运,揭示其适应机制,为科学、合理地保护物种打下理论基础并提供实践指导。例如,未来在对具有保护价值,尤其是对存在适应性遗传变异的保护物种进行景观基因组学研究,可为相应保护措施(如采取就地保护还是迁地保护,使用辅助基因流(assisted gene flow)还是辅

助迁移(assisted migration)^[10,95]的手段)的制定提供理论依据。

4 总结

了解生态适应的遗传基础是分子生态学和进化生物学的重点, 本文整合了生态适应研究的前沿理论和方法, 提出在进行生态适应研究时既需要利用种

群遗传学方法了解物种的分布模式和种群历史变化过程, 同时又结合景观基因组学方法, 将遗传变异与环境因子和景观因子要素结合起来综合研究物种的适应性遗传变异与景观特征之间的相互作用。结合新近发展的可用于预测物种对当前以及未来气候因子适应潜力的非适应性风险分析方法, 阐明当前及未来环境状况下物种适应性遗传变异的响应机制, 可为物种生态适应研究提供新的思路。

致谢 感谢北京师范大学张大勇教授、中国科学院武汉植物园魏新增研究员、北京林业大学毛建丰教授对本文提供意见。

参考文献

- 1 Bellard C, Bertelsmeier C, Leadley P, et al. Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecol Lett*, 2012, 15: 365–377
- 2 de Lafontaine G, Napier J D, Petit R J, et al. Invoking adaptation to decipher the genetic legacy of past climate change. *Ecology*, 2018, 99: 1530–1546
- 3 Nicotra A B, Atkin O K, Bonser S P, et al. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends Plant Sci*, 2010, 15: 684–692
- 4 Thompson P L, Fronhofer E A. The conflict between adaptation and dispersal for maintaining biodiversity in changing environments. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2019, 116: 21061–21067
- 5 Aitken S N, Yeaman S, Holliday J A, et al. Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evol Appl*, 2008, 1: 95–111
- 6 Alberto F J, Aitken S N, Alía R, et al. Potential for evolutionary responses to climate change—Evidence from tree populations. *Glob Chang Biol*, 2013, 19: 1645–1661
- 7 Corlett R T, Westcott D A. Will plant movements keep up with climate change? *Trends Ecol Evol*, 2013, 28: 482–488
- 8 Hampe A, Petit R J. Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecol Lett*, 2010, 8: 461–467
- 9 Zhu K, Woodall C W, Ghosh S, et al. Dual impacts of climate change: forest migration and turnover through life history. *Glob Chang Biol*, 2012, 20: 251–264
- 10 Aitken S N, Whitlock M C. Assisted gene flow to facilitate local adaptation to climate change. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 2013, 44: 367–388
- 11 Savolainen O, Lascoux M, Merilä J. Ecological genomics of local adaptation. *Nat Rev Genet*, 2013, 14: 807–820
- 12 Isabel N, Holliday J A, Aitken S N. Forest genomics: advancing climate adaptation, forest health, productivity, and conservation. *Evol Appl*, 2020, 13: 3–10
- 13 Rellstab C, Gugerli F, Eckert A J, et al. A practical guide to environmental association analysis in landscape genomics. *Mol Ecol*, 2015, 24: 4348–4370
- 14 Wright S I, Gaut B S. Molecular population genetics and the search for adaptive evolution in plants. *Mol Biol Evol*, 2005, 22: 506–519
- 15 Excoffier L, Hofer T, Foll M. Detecting loci under selection in a hierarchically structured population. *Heredity*, 2009, 103: 285–298
- 16 Hohenlohe P A, Phillips P C, Cresko W A. Using population genomics to detect selection in natural populations: key concepts and methodological considerations. *Int J Plant Sci*, 2010, 171: 1059–1071
- 17 Eveno E, Collada C, Guevara M A, et al. Contrasting patterns of selection at *Pinus pinaster* ait. Drought stress candidate genes as revealed by genetic differentiation analyses. *Mol Biol Evol*, 2008, 25: 417–437
- 18 Hoban S, Kelley J L, Lotterhos K E, et al. Finding the genomic basis of local adaptation: pitfalls, practical solutions, and future directions. *Am Nat*, 2016, 188: 379–397
- 19 Fitzpatrick M C, Keller S R. Ecological genomics meets community-level modelling of biodiversity: mapping the genomic landscape of current

- and future environmental adaptation. *Ecol Lett*, 2015, 18: 1–16
- 20 Sork V L. Genomic studies of local adaptation in natural plant populations. *J Hered*, 2017, 109: 3–15
- 21 Holderegger R, Kamm U, Gugerli F. Adaptive vs. neutral genetic diversity: implications for landscape genetics. *Landscape Ecol*, 2006, 21: 797–807
- 22 Sork V L, Davis F W, Westfall R, et al. Gene movement and genetic association with regional climate gradients in California valley oak (*Quercus lobata* Née) in the face of climate change. *Mol Ecol*, 2010, 19: 3806–3823
- 23 Coop G, Witonsky D, Di Rienzo A, et al. Using environmental correlations to identify loci underlying local adaptation. *Genetics*, 2010, 185: 1411–1423
- 24 Frichot E, Schoville S D, Bouchard G, et al. Testing for associations between loci and environmental gradients using latent factor mixed models. *Mol Biol Evol*, 2013, 30: 1687–1699
- 25 Lasky J R, Des Marais D L, McKAY J K, et al. Characterizing genomic variation of *Arabidopsis thaliana*: the roles of geography and climate. *Mol Ecol*, 2012, 21: 5512–5529
- 26 Sork V L, Squire K, Gugger P F, et al. Landscape genomic analysis of candidate genes for climate adaptation in a California endemic oak, *Quercus lobata*. *Am J Bot*, 2016, 103: 33–46
- 27 Ellis N, Smith S J, Pitcher C R. Gradient forests: calculating importance gradients on physical predictors. *Ecology*, 2012, 93: 156–168
- 28 Ferrier S, Manion G, Elith J, et al. Using generalized dissimilarity modelling to analyse and predict patterns of beta diversity in regional biodiversity assessment. *Divers Distrib*, 2007, 13: 252–264
- 29 Pina-Martins F, Baptista J, Pappas Jr G, et al. New insights into adaptation and population structure of cork oak using genotyping by sequencing. *Glob Chang Biol*, 2018, 25: 337–350
- 30 Beaumont M A, Balding D J. Identifying adaptive genetic divergence among populations from genome scans. *Mol Ecol*, 2004, 13: 969–980
- 31 Beaumont M A, Nichols R A. Evaluating loci for use in the genetic analysis of population structure. *P Roy Soc Lond B Bio*, 1996, 263: 1619–1626
- 32 Foll M, Gaggiotti O. A genome-scan method to identify selected loci appropriate for both dominant and codominant markers: a Bayesian perspective. *Genetics*, 2008, 180: 977–993
- 33 Vitalis R, Dawson K, Boursot P. Interpretation of variation across marker loci as evidence of selection. *Genetics*, 2001, 158: 1811–1823
- 34 Csilléry K, Lalagüe H, Vendramin G G, et al. Detecting short spatial scale local adaptation and epistatic selection in climate-related candidate genes in European beech (*Fagus sylvatica*) populations. *Mol Ecol*, 2014, 23: 4696–4708
- 35 Roschanski A M, Csilléry K, Liepelt S, et al. Evidence of divergent selection for drought and cold tolerance at landscape and local scales in *Abies alba* Mill. in the French Mediterranean Alps. *Mol Ecol*, 2016, 25: 776–794
- 36 Forester B R, Lasky J R, Wagner H H, et al. Comparing methods for detecting multilocus adaptation with multivariate genotype-environment associations. *Mol Ecol*, 2018, 27: 2215–2233
- 37 Joost S, Bonin A, Bruford M W, et al. A spatial analysis method (SAM) to detect candidate loci for selection: towards a landscape genomics approach to adaptation. *Mol Ecol*, 2007, 16: 3955–3969
- 38 Joost S, Kalbermatten M, Bonin A. Spatial analysis method (SAM): a software tool combining molecular and environmental data to identify candidate loci for selection. *Mol Ecol Resour*, 2008, 8: 957–960
- 39 Fenderson L E, Kovach A I, Llamas B. Spatiotemporal landscape genetics: Investigating ecology and evolution through space and time. *Mol Ecol*, 2020, 29: 218–246
- 40 Sork V L, Aitken S N, Dyer R J, et al. Putting the landscape into the genomics of trees: approaches for understanding local adaptation and population responses to changing climate. *Tree Genet Genomes*, 2013, 9: 901–911
- 41 van Strien M J, Holderegger R, Van Heck H J. Isolation-by-distance in landscapes: considerations for landscape genetics. *Heredity*, 2015, 114: 27–37
- 42 R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, 2018
- 43 Frichot E, François O. LEA: An R package for landscape and ecological association studies. *Methods Ecol Evol*, 2015, 6: 925–929
- 44 MacCullagh P, Nelder J A. Generalized Linear Models. London: Chapman & Hall/CRC, 1989
- 45 De Mita S, Thuillet A C, Gay L, et al. Detecting selection along environmental gradients: analysis of eight methods and their effectiveness for outbreeding and selfing populations. *Mol Ecol*, 2013, 22: 1383–1399

- 46 Stucki S, Orozco-terWengel P, Forester B R, et al. High performance computation of landscape genomic models including local indicators of spatial association. *Mol Ecol Resour*, 2017, 17: 1072–1089
- 47 Manthey J D, Moyle R G. Isolation by environment in White-breasted Nuthatches (*Sitta carolinensis*) of the Madrean Archipelago sky islands: a landscape genomics approach. *Mol Ecol*, 2015, 24: 3628–3638
- 48 Legendre P, Legendre L F. *Numerical Ecology*. Amsterdam: Elsevier Ltd, 2012
- 49 Diniz-Filho J A F, Soares T N, Lima J S, et al. Mantel test in population genetics. *Genet Mol Biol*, 2013, 36: 475–485
- 50 Mantel N. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Res*, 1967, 27: 209–220
- 51 Harmon L J, Glor R E. Poor statistical performance of the Mantel test in phylogenetic comparative analyses. *Evolution*, 2010, 64: 2173–2178
- 52 Rousset F. Genetic differentiation and estimation of gene flow from F -statistics under isolation by distance. *Genetics*, 1997, 145: 1219–1228
- 53 Slatkin M. Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. *Evolution*, 1993, 47: 264–279
- 54 Hijmans R J. *Geosphere: Spherical Trigonometry*. R package geosphere version 1.5-7, 2014
- 55 Goslee S C, Urban D L. The ecodist package for dissimilarity-based analysis of ecological data. *J Stat Soft*, 2007, 22: 1–9
- 56 Wang I J. Examining the full effects of landscape heterogeneity on spatial genetic variation: a multiple matrix regression approach for quantifying geographic and ecological isolation. *Evolution*, 2013, 67: 3403–3411
- 57 Wang I J, Glor R E, Losos J B. Quantifying the roles of ecology and geography in spatial genetic divergence. *Ecol Lett*, 2013, 16: 175–182
- 58 Wang I J, Bradburd G S. Isolation by environment. *Mol Ecol*, 2014, 23: 5649–5662
- 59 Smouse P E, Long J C, Sokal R R. Multiple regression and correlation extensions of the Mantel test of matrix correspondence. *Syst Zool*, 1986, 35: 627
- 60 Lichstein J W. Multiple regression on distance matrices: a multivariate spatial analysis tool. *Plant Ecol*, 2007, 188: 117–131
- 61 Sork V L, Waits L. Contributions of landscape genetics—Approaches, insights, and future potential. *Mol Ecol*, 2010, 19: 3489–3495
- 62 Oksanen J, Blanchet F G, Kindt R, et al. *vegan: Community Ecology Package*. R package version, 2017
- 63 Forester B R, Jones M R, Joost S, et al. Detecting spatial genetic signatures of local adaptation in heterogeneous landscapes. *Mol Ecol*, 2016, 25: 104–120
- 64 Legendre P, Anderson M J. Distance-based redundancy analysis: testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments. *Ecol Monogr*, 1999, 69: 1–24
- 65 ter Braak C J F. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 1986, 67: 1167–1179
- 66 Breiman L. Statistical modeling: The two cultures (with comments and a rejoinder by the author). *Stat Sci*, 2001, 16: 199–231
- 67 van den Wollenberg A L. Redundancy analysis an alternative for canonical correlation analysis. *Psychometrika*, 1977, 42: 207–219
- 68 Liaw A, Wiener M. Classification and regression by randomForest. *R news*, 2002, 2: 18–22
- 69 Smith S J, Ellis N, Pitcher C R. Conditional variable importance in R package extendedForest. *R vignette*, 2011
- 70 Gugger P F, Liang C T, Sork V L, et al. Applying landscape genomic tools to forest management and restoration of Hawaiian koa (*Acacia koa*) in a changing environment. *Evol Appl*, 2018, 11: 231–242
- 71 Manion G, Lisk M, Ferrier S. Package'gdm', A toolkit with functions to fit, plot, and summarize Generalized Dissimilarity Models: CRAN Repository, R. 2018
- 72 Elith J, Leathwick J R. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 2009, 40: 677–697
- 73 Maguire K C, Nieto-Lugilde D, Fitzpatrick M C, et al. Modeling species and community responses to past, present, and future episodes of climatic and ecological change. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 2015, 46: 343–368
- 74 Ikeda D H, Max T L, Allan G J, et al. Genetically informed ecological niche models improve climate change predictions. *Glob Chang Biol*, 2017, 23: 164–176
- 75 Peterson M L, Doak D F, Morris W F. Incorporating local adaptation into forecasts of species' distribution and abundance under climate change. *Glob Chang Biol*, 2019, 25: 775–793
- 76 Smith A B, Beever E A, Kessler A E, et al. Alternatives to genetic affinity as a context for within-species response to climate. *Nat Clim Chang*, 2019, 9: 787–794
- 77 Rellstab C, Zoller S, Walthert L, et al. Signatures of local adaptation in candidate genes of oaks (*Quercus* spp.) with respect to present and future

- climatic conditions. *Mol Ecol*, 2016, 25: 5907–5924
- 78 Jordan R, Hoffmann A A, Dillon S K, et al. Evidence of genomic adaptation to climate in *Eucalyptus microcarpa*: Implications for adaptive potential to projected climate change. *Mol Ecol*, 2017, 26: 6002–6020
- 79 Borrell J S, Zohren J, Nichols R A, et al. Genomic assessment of local adaptation in dwarf birch to inform assisted gene flow. *Evol Appl*, 2020, 13: 161–175
- 80 Martins K, Gugger P F, Llanderal-Mendoza J, et al. Landscape genomics provides evidence of climate-associated genetic variation in Mexican populations of *Quercus rugosa*. *Evol Appl*, 2018, 11: 1842–1858
- 81 Xia H, Wang B, Zhao W, et al. Combining mitochondrial and nuclear genome analyses to dissect the effects of colonization, environment, and geography on population structure in *Pinus tabulaeformis*. *Evol Appl*, 2018, 11: 1931–1945
- 82 Gao J, Liu Z L, Zhao W, et al. Combined genotype and phenotype analyses reveal patterns of genomic adaptation to local environments in the subtropical oak *Quercus acutissima*. *J Syst Evol*, 2020, doi: 10.1111/jse.12568
- 83 Zhao W, Sun Y Q, Pan J, et al. Effects of landscapes and range expansion on population structure and local adaptation. *New Phytol*, 2020, 228: 330–343
- 84 Jia K H, Zhao W, Maier P A, et al. Landscape genomics predicts climate change-related genetic offset for the widespread *Platycladus orientalis* (Cupressaceae). *Evol Appl*, 2020, 13: 665–676
- 85 Wang Y Y, Zhang Y, Fang J H, et al. A research method for ecological adaptation of tree species based on candidate genes: with *Quercus aquifolioides* as an example (in Chinese). *J Lanzhou Univ Nat Sci*, 2018, 54: 811–816 [王玉垚, 张悦, 方剑火, 等. 一种基于候选基因研究树木生态适应的方法—以川滇高山栎为例. *兰州大学学报(自然科学版)*, 2018, 54: 811–816]
- 86 Du F K, Wang T, Wang Y, et al. Contrasted patterns of local adaptation to climate change across the range of an evergreen oak, *Quercus aquifolioides*. *Evol Appl*, 2020, 13: 2377–2391
- 87 Hand B K, Lowe W H, Kovach R P, et al. Landscape community genomics: understanding eco-evolutionary processes in complex environments. *Trends Ecol Evol*, 2015, 30: 161–168
- 88 Balkenhol N, Waits L P, Dezzani R J. Statistical approaches in landscape genetics: an evaluation of methods for linking landscape and genetic data. *Ecography*, 2009, 32: 818–830
- 89 Jaquiéry J, Stoeckel S, Nouhaud P, et al. Genome scans reveal candidate regions involved in the adaptation to host plant in the pea aphid complex. *Mol Ecol*, 2012, 21: 5251–5264
- 90 Balkenhol N, Dudaniec R Y, Krutovsky K V, et al. Landscape Genomics: understanding relationships between environmental heterogeneity and genomic characteristics of populations. In: Rajora O, ed. *Population Genomics*. Population Genomics. Heidelberg: Springer, 2017. 1–62
- 91 Leempoel K, Duruz S, Rochat E, et al. Simple rules for an efficient use of geographic information systems in molecular ecology. *Front Ecol Evol*, 2017, 5: 33
- 92 Manel S, Joost S, Epperson B K, et al. Perspectives on the use of landscape genetics to detect genetic adaptive variation in the field. *Mol Ecol*, 2010, 19: 3760–3772
- 93 Selmoni O, Vajana E, Guillaume A, et al. Sampling strategy optimization to increase statistical power in landscape genomics: A simulation-based approach. *Mol Ecol Resour*, 2020, 20: 154–169
- 94 Lowry D B, Hoban S, Kelley J L, et al. Responsible RAD: striving for best practices in population genomic studies of adaptation. *Mol Ecol Resour*, 2017, 17: 366–369
- 95 Aitken S N, Bemmels J B. Time to get moving: assisted gene flow of forest trees. *Evol Appl*, 2016, 9: 271–290

New approaches for ecological adaptation study: from population genetics to landscape genomics

WANG TianRui¹, FENG Li² & DU Fang¹

1 School of Ecology and Nature Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;

2 School of Pharmacy, Xi'an Jiaotong University, Xi'an 710061, China

Ecological adaptation or local adaptation is one of the most important responses of species to the changing environment. Understanding the molecular mechanism of local adaptation provides a theoretical foundation for the protection and utilization of the species. Landscape genomics studies the interaction between the genetic variation of species and landscape characteristics on the genomic level which quantify the response of genetic variation caused by environmental changes at the genomic level, and can provide new insights for local adaptation research as compared with the classic population genetics methods. In this review, we first summarized series methods for local adaptation research, with particular emphasis on the introduction of generalized linear mixed models, multivariate statistical analysis, non-linear models, and calculation tools involved in genotype-environment associations (GEAs), and we also compared the advantages and disadvantages of these methods. Next, we introduced the newly developed method “risk of non-adaptedness (RONA)”, which evaluates the current and predicts future adaptability of species by combining the allele frequency and the changes in environmental factors. Finally, using case studies of tree local adaptation, we provided suggestions for the future study directions on tree local adaptation.

genetic variation, climate change, genotype-environment associations, ecological adaptation

doi: 10.1360/SSV-2020-0265