

侯超文, 王志辉, 李晓玲, 等. 基于农艺性状和 SSR 分子标记的百合遗传多样性及关联分析[J]. 江苏农业学报, 2026, 42(6): 1135-1147.
doi:10.3969/j.issn.1000-4440.2026.06.006

基于农艺性状和 SSR 分子标记的百合遗传多样性及关联分析

侯超文, 王志辉, 李晓玲, 龚秀娟, 刘泽湘, 蒋林芳, 杨康怡, 姜 晓, 童巧珍
(湖南中医药大学药学院/湘产大宗道地药材种质资源及规范化种植重点研究室/湖南省普通高等学校中药现代化研究重点实验室, 湖南 长沙 410208)

摘要: 为深入了解百合种质资源的遗传背景, 挖掘与农艺性状相关联的分子标记, 本研究以 20 个百合种群的 200 份百合样品为研究对象, 分析其 14 个农艺性状和简单序列重复 (SSR) 分子标记的遗传多样性, 并采用 *t* 检验进行二者的关联性分析。结果表明, 14 个农艺性状变异系数介于 19.48%~87.23%, 均值为 41.89%, 表现出丰富的表型遗传多样性; 20 个百合种群的观测等位基因数、有效等位基因数、观测杂合度、期望杂合度及香农指数分别为 1.706~1.882, 1.612~1.859, 0.447~0.605, 0.594~0.835 和 0.317~0.435, 种群间遗传分化系数为 0.579 6, 基因流为 0.362 7, 种群间变异占比 (56%) 高于种群内 (44%), 遗传距离与相似度均值分别为 0.070 4 和 0.932 4, 表明种群间存在显著遗传分化且基因交流较少。聚类分析结果与 Structure 分析结果相互验证, 可有效区分龙牙百合、金百合、卷丹 3 个百合类型, 并将同一种群的 10 个样品聚为一类, 但部分地理位置相近的种群未聚为一类。关联分析筛选出 7 个 SSR 分子标记 (SSR-16、SSR-40、SSR-59、SSR-71、SSR-77、SSR-84、SSR-87) 均与株高、茎粗等 5 个农艺性状显著关联。综上, 供试 20 个百合种群均具有较高遗传丰富度, 筛选出的 SSR 分子标记可为百合遗传改良提供重要参考依据。

关键词: 百合; 简单序列重复 (SSR) 分子标记; 农艺性状; 遗传多样性; 关联分析

中图分类号: S644.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2026)06-1135-13

Genetic diversity and association analysis of lily based on agronomic traits and SSR molecular markers

HOU Chaowen, WANG Zhihui, LI Xiaoling, GONG Xiujuan, LIU Zexiang, JIANG Linfang, YANG Kangyi, JIANG Xiao, TONG Qiaozhen

(School of Pharmacy, Hunan University of Chinese Medicine/Key Laboratory for Germplasm Resources and Standardized Planting of Genuine Medicinal Materials Produced in Hunan Province/Key Laboratory of Modern Research of Traditional Chinese Medicine, Education Department of Hunan Province, Changsha 410208, China)

Abstract: To gain a deeper understanding of the genetic background of lily germplasm resources and to identify molecular markers associated with agronomic traits, this study analyzed 200 lily samples from 20 lily populations. The genetic diversity of 14 agronomic traits and simple sequence repeat (SSR) molecular markers was assessed, and the association between them was examined using the *t*-test. The results

showed that the coefficients of variation for the 14 agronomic traits ranged from 19.48% to 87.23%, with a mean of 41.89%, indicating abundant phenotypic genetic diversity. For the 20 lily populations, the observed number of alleles, effective number of alleles, observed heterozygosity, expected heterozygosity, and Shannon's information index were 1.706–1.882, 1.612–1.859, 0.447–

收稿日期: 2025-08-14

基金项目: 国家中药材产业技术体系食用百合龙山综合试验站资助项目 (CARS-21); 龙山百合生态种植及品质提升关键技术研究与示范项目 (2023NCKJTPY0276)

作者简介: 侯超文 (1998–), 男, 山东烟台人, 硕士研究生, 研究方向为中药资源与开发。 (E-mail) 2813487381@qq.com

通讯作者: 童巧珍, (E-mail) 410849649@qq.com

0.605, 0.594–0.835, and 0.317–0.435, respectively. The genetic differentiation coefficient of 20 lily populations was 0.579 6, and the gene flow was 0.362 7. The proportion of variation among populations (56%) was higher than that within populations (44%). The mean genetic distance and genetic similarity were 0.070 4 and 0.932 4, respectively, indicating significant genetic differentiation among populations and limited gene flow. The results of cluster analysis and Structure analysis validated each other. The three lily types, namely Longya lily, Jin lily, and Juandan (*Lilium lancifolium*), could be effectively distinguished, and the ten samples from the same population were clustered into one group. However, some populations with close geographical locations were not clustered together. Seven SSR markers (SSR-16, SSR-40, SSR-59, SSR-71, SSR-77, SSR-84, and SSR-87) were identified by association analysis, and all were significantly associated with five agronomic traits, including plant height and stem diameter. In conclusion, all 20 tested lily populations exhibited high genetic richness, and the identified SSR markers can provide important references for genetic improvement of lily.

Key words: lily; simple sequence repeat (SSR) molecular markers; agronomic traits; genetic diversity; association analysis

百合(*Lilium* L.)为百合科百合属多年生草本植物,兼具药用、食用与观赏价值。据 2020 年版《中国药典》^[1]记载,药用百合的基原植物共 3 种,即卷丹(*Lilium lancifolium*)、细叶百合(*Lilium pumilum*)与百合(*Lilium brownii* var. *viridulum*),其核心药理活性涵盖抗肿瘤、抗氧化、抗炎、抗抑郁及抗病毒等^[2-6]。湖南省作为中国四大百合主产区之一,其湘西自治州卷丹与邵阳龙牙百合均被列为国家地理标志保护产品,具备显著的经济价值^[7]。此外,观赏百合品种金百合已成功引种至湖南省,并取得初步种植成效。随着中医药产业政策的持续推进及居民生活水平的提升,百合市场需求呈现快速增长趋势。野生百合资源的稀缺进一步推动了人工栽培产业的发展,但当前百合种植规模的扩张并未伴随产品质量的同步提升。具体问题表现为:种植户普遍缺乏专业栽培管理知识,育种体系缺乏统一规范;同时,百合生产周期长、生产成本高,且无性繁殖方式易导致病毒积累与品种退化^[8]。上述问题造成市场产品质量参差不齐,严重制约了百合产业的可持续健康发展。

遗传多样性分析不仅能够揭示物种的起源演化、基因分布格局及种质资源的适应能力等核心信息,还可广泛应用于核心种质创制与种质创新等关键领域^[9-10]。形态学观测与分子标记技术分析是遗传多样性研究的两大核心手段。基于形态学的分析方法可直观鉴定种质资源,评估其开发潜力,已被广泛应用于核心种质的构建^[11],但该方法通常仅适用于遗传多样性的初步分析。相比之下,基于分子标记的遗传多样性分析具有稳定性高、信息含量丰富、受外界环境影响小等显著优势,能够更精准地解析物种的遗传丰富度及亲缘演化关系。目前,百合遗传多样性研究中常用的

分子标记技术主要包括相关序列扩增多态性(SRAP)、简单序列重复(SSR)、简单序列重复区间扩增多态性(ISSR)、随机扩增多态性 DNA(RAPD)等^[12]。其中,SSR 分子标记具有多态性高、重复性好、成本低廉、变异位点丰富等突出优点,还能揭示亲本与子代间不受培养条件、环境因素及基因表达差异影响的遗传本质^[13],在百合遗传研究中应用最为广泛。本研究以湖南省境内 20 个百合种群的种质资源为研究对象,系统观测了 14 个农艺性状,并结合 SSR 分子标记技术解析其遗传背景,旨在挖掘与农艺性状显著关联的 SSR 分子标记,为百合辅助育种提供科学的理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

本研究从湖南湘西自治州、邵阳市、永州市、常德市、怀化市、岳阳市 6 个地区收集 20 个百合种群的健康无病害百合种球材料。所有百合种球于 2022 年 10 月 14 日经消毒处理后,统一移栽至湖南省岳阳市平江县南江镇天药堂中医药文化发展有限公司的种植基地。采用高畦栽培方式,行距 30 cm、株距 15 cm,种球顶部覆盖的土层厚度为 3~6 cm。培土完成后,需浇透水并进行杀菌处理,最后覆盖茅草保湿保温。待翌年百合陆续出苗后,按照随机取样法从每个种群中挑选出 10 株并挂牌标注(表 1),于 2023 年 5 月初从挂牌的 200 株百合植株顶端收集 2~3 片嫩绿叶片,置于做好标记的密封袋中,用液氮速冻并置于-80℃冰箱保存备用。

1.2 试验方法

1.2.1 农艺性状观测 本研究于 2023 年 4–7 月对挂牌的 200 份百合材料的 14 个农艺性状(株高、茎

粗、叶片数、叶长、叶宽、花柱长、花丝长、着花数、花药长、子房长、鳞片长、鳞片宽、花瓣长、花瓣宽)进行观测,观测依据^[14]如表 2 所示。百合播种期、现蕾期及盛花期田间表现见图 1。

表 1 20 个百合种群质资源相关信息

Table 1 Relevant information of germplasm resources of 20 lily populations

类型	采集地	种群编号	采集时间(年-月-日)	样本量	样品编号
龙牙百合	邵阳市隆回县雨山镇小水村	XS	2022-08-04	10	1~10
	常德市鼎城区棉花科学研究所	DC-LY	2022-08-31	10	11~20
	岳阳市平江县南江镇红门村	HM	2022-09-26	10	21~30
	怀化市麻阳苗族自治县岩门镇岩门村	YM	2022-07-29	10	31~40
	岳阳市平江县南江镇阜山村	FS	2022-08-12	10	41~50
	永州市东安县水岭乡下丰村	XF	2022-08-10	10	51~60
	邵阳市隆回县滩头镇三面村	TT-SM	2022-09-26	10	61~70
	邵阳市隆回县周旺镇杨林村	YL	2022-09-26	10	71~80
	邵阳市隆回县北山镇莫家村	MJ	2022-08-09	10	81~90
	怀化市中方县中方镇中方村	ZF	2022-08-12	10	91~100
	邵阳市隆回县高坪镇毛坪村	MP	2022-07-30	10	101~110
	邵阳市隆回县西洋江镇五星村	WX	2022-09-26	10	111~120
	常德市鼎城区棉花科学研究所	DC-JBH	2022-08-31	10	121~130
金百合					
卷丹	湘西自治州龙山县洗洛镇小河村	XH	2022-07-20	10	131~140
	湘西自治州龙山县石牌镇桃兴村	TX	2022-07-19	10	141~150
	湘西自治州龙山县洗洛镇大井村	DJ	2022-07-20	10	151~160
	湘西自治州龙山县石牌镇上母村	SP-SM	2022-07-19	10	161~170
	湘西自治州龙山县民安街道红星村	HX	2022-07-19	10	171~180
	岳阳市平江县南江镇显高村	XG	2022-08-12	10	181~190
	湘西自治州龙山县石牌镇龙洞村	LD	2022-07-19	10	191~200

表 2 百合 14 个农艺性状的测定依据

Table 2 Basis for determination of 14 agronomic traits in *Lilium*

性状	测定标准
鳞片长(cm)	从鳞茎盘到鳞片尖端的长度
鳞片宽(cm)	外轮鳞片中部的宽度
茎粗(cm)	茎基部的直径
株高(cm)	由地表至花梗基部垂直于地面的植株高度
叶片数(个)	附着在茎秆上无损伤的叶片
叶长(cm)	茎秆中部叶片的叶基部到叶尖的长度
叶宽(cm)	茎秆中部叶片最宽处的宽度
着花数(个)	每个花序上着生的全部花朵数
花瓣长(cm)	花瓣与花梗连接处到花瓣顶点之间的距离
花瓣宽(cm)	外轮花瓣最宽处的宽度
花丝长(cm)	花丝基部(着生点)到花药基部的直线长度
子房长(cm)	子房基部与花梗连接点到与花柱连接处之间的长度
花柱长(cm)	花柱与子房的连接点到柱头的长度
花药长(cm)	花朵初放、花药还未展开时的长度

1.2.2 百合 DNA 提取 利用 DP350 试剂盒[天根生化科技(北京)有限公司产品]在挂牌标记的 200 份百合叶片中提取基因组 DNA,通过 1%琼脂糖凝胶电泳进行质量检测,利用 Nano-200 分光光度计测定 DNA 样本的 OD_{260}/OD_{280} 值及浓度值,合格样本置于-20℃冰箱保存备用。

1.2.3 引物初筛 本研究的 100 对 SSR 引物参考中国知网已公开的百合引物序列^[15-19],所有引物均由上海生工生物工程股份有限公司合成,纯化方式为羟基磷灰石(HAP)。以 YL-76、DC-JBH-126、FS-46 的 DNA 提取液作为基因组 DNA 模板,以合成的 100 对 SSR 标记引物进行 PCR 扩增,采用 1.2%琼脂糖凝胶电泳检测。

1.2.4 反应体系优化及验证 以 DC-JBH-126 作为 DNA 模板,从初筛引物中随机选择 1 对作为试验引物,针对引物用量、2×Taq MasterMix 添加量、DNA 模

板用量 3 个体系影响因素,设计四水平正交试验;通过正交设计助手生成正交试验表,每个处理设置 3 次重复。PCR 扩增产物经 2.0% 琼脂糖凝胶电泳检测,以筛选最优 SSR 反应体系。采用优化后的 SSR

反应体系及上述初筛引物,对 6 份百合种质(DC-DC-LY-16、MJ-86、TT-SM-66、ZF-96、SP-SM-166、XH-136)进行 PCR 扩增,扩增产物同样经 2.0% 琼脂糖凝胶电泳检测,验证该体系的可靠性与稳定性。



图 1 百合播种期、现蕾期及盛花期间表现

Fig.1 Field performance of *Lilium* at sowing, bud formation, and flowering stages

1.2.5 退火温度筛选 将 SSR 正反引物退火温度的平均值作为退火中心温度,根据正反引物的退火温度区间设置温度梯度后进行扩增,PCR 扩增产物用 2.0% 琼脂糖凝胶电泳检测。

1.2.6 引物复筛及扩增 以分属不同种群的 10 份百合种质(MP-106、XF-56、LD-196、XH-136、DC-JBH-126、HM-26、TT-SM-66、DC-LY-16、SP-SM-166、TX-146)作为 DNA 模板,利用最佳 SSR 反应体系对初筛引物进行 PCR 扩增,产物经 8.0% 变性聚丙烯酰胺凝胶电泳(150 V、62 min)后银染显影,条带清晰、多态性丰富的引物为核心引物。银染法具体操作步骤如下:将经纯水清洗后的聚丙烯酰胺凝胶置于固定液(40 mL 无水乙醇+2 mL 冰醋酸+400 mL 纯水)中振摇 13 min,随后用纯水快速冲洗凝胶 30 s,转入染色液(0.1% AgNO₃ 溶液)中振摇 8 min,继续用纯水冲洗凝胶 2 次,每次 30 s,再置于显影液(5 g NaOH+2 mL 37% 甲醛溶液 + 400 mL 纯水)中充分振摇,待条带清晰显现后,立即将凝胶转入纯水中终止反应,最后拍照记录并保存结果。

1.3 数据分析

采用 Microsoft Excel 软件计算百合 14 个农艺性状的平均值、最大值、最小值、标准差及变异系数。以 50 bp DNA Ladder Marker 为参考标准,采用人工判读法记录聚丙烯酰胺凝胶电泳结果,清晰条带记为“1”,无条带显现或条带模糊记为“0”,构建二元数据矩阵。采用 GenAlEx 6.5 软件进行遗传多样性分析;利用 Powermarker 3.25 软件^[20]计算多态性信息

含量(PIC);通过 Origin 2024 软件进行层次聚类分析;利用 Structure 2.3.4 软件^[21]进行贝叶斯聚类,K 值设置为 2~13,将马尔可夫链蒙特卡洛(MCMC)预迭代次数设为 20 000 次,有效迭代次数同为 20 000 次,程序重复运行 3 次。通过 Structure Harvester^[22]工具确定最佳 K 值(K:遗传簇数)。利用 IBM SPSS Statistics 23 软件进行 t 检验分析。

2 结果与分析

2.1 百合农艺性状的遗传变异

从表 3 可知,20 个百合种群的 200 份百合样品的 14 个农艺性状变异系数区间为 19.48%~87.23%,变异系数最大的为着花数(87.23%),其次为叶片数和株高,分别为 50.20% 和 44.93%。叶宽的变异系数最小,为 19.48%。14 个农艺性状的变异系数平均值为 41.89%,呈现较高的遗传多样性。

2.2 SSR 分子标记的遗传多样性参数

基于 17 对 SSR 引物的遗传多样性分析结果(表 4)显示,20 个百合种群的 200 份百合样品中共检测出 62 个等位基因,各等位基因数(N_a)分布范围为 2~7 个。其中多态性位点最丰富的为 SSR-71,为 7 个;SSR-40、SSR-57、SSR-78、SSR-84 的等位基因数较少,均为 2 个。有效等位基因数(N_e)变幅为 1.201~4.334,均值 2.340;香农指数(I)变幅为 0.075~0.693,均值 0.532;观测杂合度(H_o)变幅为 0.085~1.000,均值 0.725;期望杂合度(H_e)分布范围为 0.051~0.500,均值 0.380;多态性信息含量指

数(*PIC*) 变幅为 0.078~0.375, 均值 0.317, 大于 0.250, 说明筛选的 SSR 分子标记具有较为丰富的

遗传多样性, 可用于后续遗传分析。图 2 为 1~40 号百合材料在 SSR-37 引物下的扩增图谱。

表 3 百合农艺性状遗传变异特征

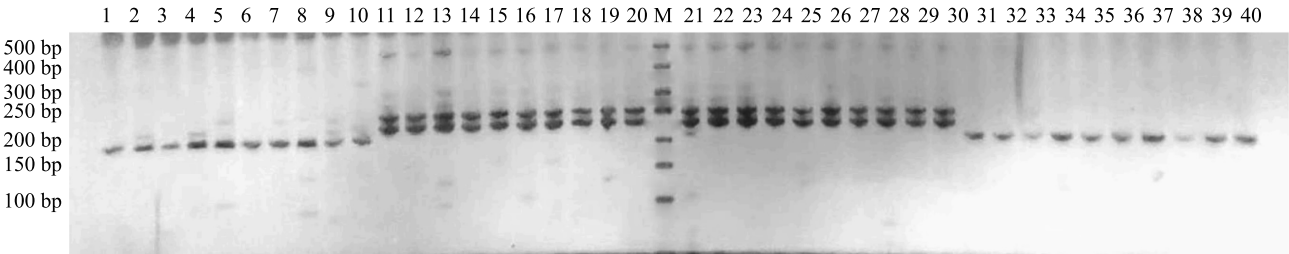
Table 3 Genetic variation characteristics of *Lilium* agronomic traits

性状	均值	最大值	最小值	标准差	性状	变异系数(%)
株高(cm)	66.08	120.37	12.67	29.69	株高	44.93
茎粗(cm)	0.79	1.57	0.33	0.33	茎粗	42.15
叶长(cm)	14.06	26.81	6.78	2.90	叶长	20.62
叶宽(cm)	1.92	2.71	1.06	0.37	叶宽	19.48
叶片数(个)	64.58	149.00	5.00	32.42	叶片数	50.20
花柱长(cm)	7.67	12.04	4.94	3.12	花柱长	40.63
花瓣长(cm)	12.41	18.13	9.01	4.84	花瓣长	39.04
花瓣宽(cm)	3.33	5.53	1.71	1.33	花瓣宽	39.80
花丝长(cm)	8.25	11.67	5.88	2.96	花丝长	35.90
子房长(cm)	2.32	3.58	1.32	0.93	子房长	39.95
花药长(cm)	1.17	2.07	0.72	0.50	花药长	42.88
着花数(个)	2.91	13.00	1.00	2.54	着花数	87.23
鳞片长(cm)	4.82	9.76	2.66	1.95	鳞片长	40.39
鳞片宽(cm)	2.65	4.70	1.93	1.00	鳞片宽	37.65

表 4 17 个 SSR 分子标记的遗传多样性参数

Table 4 Genetic diversity parameters of 17 SSR molecular markers

引物	等位基因数(个)	有效等位基因	香农指数	观测杂合度	期望杂合度	多态性信息含量指数
SSR-16	4	2.725	0.139	0.200	0.100	0.164
SSR-23	4	2.419	0.693	1.000	0.500	0.375
SSR-24	5	3.306	0.506	0.705	0.362	0.352
SSR-35	4	2.371	0.693	0.995	0.500	0.375
SSR-37	5	3.311	0.443	0.480	0.301	0.298
SSR-38	3	1.761	0.671	0.850	0.479	0.369
SSR-40	2	1.304	0.685	0.955	0.492	0.375
SSR-57	2	1.272	0.312	0.450	0.225	0.288
SSR-58	3	2.393	0.693	1.000	0.500	0.375
SSR-59	4	2.446	0.145	0.110	0.089	0.099
SSR-64	3	1.912	0.678	0.885	0.485	0.372
SSR-71	7	4.334	0.580	0.820	0.416	0.367
SSR-77	5	3.053	0.693	1.000	0.500	0.375
SSR-78	2	1.201	0.075	0.085	0.051	0.078
SSR-84	2	1.215	0.663	0.880	0.472	0.371
SSR-87	4	2.918	0.693	1.000	0.500	0.375
SSR-90	3	1.831	0.684	0.910	0.491	0.373



1~40 代表不同的百合样品编号;M 代表 Marker。

图 2 部分百合种群样品在 SSR-37 引物下的扩增图谱

Fig.2 Amplification profiles of partial *Lilium* population samples using primer SSR-37

2.3 基于 SSR 分子标记的百合遗传多样性

2.3.1 遗传多样性 本研究对 20 个百合种群的遗传多样性水平进行分析,结果(表 5)显示,20 个百合种群有较为丰富的遗传多样性,其中,观测等位基因数变幅为 1.706~1.882,平均值为 1.797;有效等位基因数变幅为 1.612~1.859,平均值为 1.745;观测杂合度变幅为 0.447~0.605,平均值为 0.532;期

望杂合度变幅为 0.594~0.835,平均值为 0.725;香农指数变幅为 0.317~0.435,平均值为 0.380。其中怀化市麻阳苗族自治县岩门镇岩门村种群的有效等位基因数、观测杂合度、期望杂合度、香农指数均最高,分别为 1.859、0.605、0.835、0.435。20 个百合种群的观测杂合度均小于期望杂合度,说明杂合度较低。

表 5 20 个百合种群的遗传多样性水平

Table 5 Genetic diversity levels of 20 *Lilium* populations

种群	样本数 (个)	观测等位基因数 (个)	有效等位基因数	观测杂合度	期望杂合度	香农指数
XH	10	1.765	1.747	0.525	0.735	0.377
TX	10	1.824	1.824	0.571	0.824	0.412
DJ	10	1.765	1.692	0.504	0.671	0.358
TT-SM	10	1.706	1.625	0.461	0.600	0.326
HX	10	1.706	1.612	0.447	0.594	0.317
XG	10	1.765	1.712	0.507	0.694	0.362
LD	10	1.882	1.762	0.567	0.729	0.400
XS	10	1.824	1.795	0.563	0.771	0.404
DC-LY	10	1.824	1.806	0.566	0.794	0.407
HM	10	1.824	1.814	0.568	0.800	0.409
YM	10	1.882	1.859	0.605	0.835	0.435
FS	10	1.765	1.739	0.522	0.724	0.374
XF	10	1.824	1.773	0.555	0.747	0.397
SP-SM	10	1.824	1.740	0.532	0.718	0.379
YL	10	1.824	1.701	0.524	0.676	0.369
MJ	10	1.706	1.700	0.488	0.688	0.351
ZF	10	1.824	1.770	0.547	0.747	0.391
MP	10	1.882	1.772	0.558	0.753	0.395
WX	10	1.765	1.740	0.523	0.712	0.376
DC-JBH	10	1.765	1.707	0.509	0.688	0.363

种群 XH、TX、DJ、TT-SM、HX、XG、LD、XS、DC-LY、HM、YM、FS、XF、SP-SM、YL、MJ、ZF、MP、WX、DC-JBH 见表 1。

2.3.2 遗传分化分析 基于内氏遗传多样性(Nei's)指数对 20 个百合种群的遗传多样性指数、遗传分化系数和基因流进行计算,结果如表 6 所示,总遗传变异指数(H_t)为 0.184 5,种群内变异指数(H_s)为 0.077 6,遗传分化系数(Gst)为 0.579 6,基因流(N_m)值为 0.362 7。分子方差分析是一种通过进化距离来度量并计算单倍型(或基因型)间基因分化和遗传变异的群体遗传学分析方法。从方差分析结果(表 7)可以看出,种群间变异百分率为 56%,种群内变异百分率为 44%,种群间遗传变异程度高于种群内。

表 6 20 个百合种群内氏遗传多样性(Nei's)分析

Table 6 Nei's genetic diversity analysis among 20 *Lilium* populations

总遗传变异指数 (H_t)	种群内变异指数 (H_s)	遗传分化系数 (Gst)	基因流 (N_m)
0.184 5	0.077 6	0.579 6	0.362 7

表 7 20 个百合种群间分子方差分析(AMOVA)

Table 7 Analysis of molecular variance (AMOVA) among 20 *Lilium* populations

变异来源	自由度	平方和	方差分量	变异百分率 (%)	P 值
种群间	19	3 803.620	18.574	56	<0.001
种群内	180	2 601.800	14.454	44	
总体	199	6 405.420	33.028	100	

2.3.3 遗传距离和同源性 对 20 个百合种群间进行遗传距离和同源性分析,结果(表 8)发现,种群间的平均遗传距离为 0.070 4,平均遗传相似度为 0.932 4。种群间遗传距离范围为 0.017 8~0.236 6,其中永州市东安县水岭乡下丰村种群和邵阳市隆回县滩头镇三面村种群的遗传距离最小,为 0.017 8,遗传相似度较高;常德市鼎城区棉花科学研究所种群(金百合)和湘西自治州龙山县民安街道红星村种群的遗传距离最远,为 0.236 6,遗传相似度较低。

2.3.4 聚类分析 聚类分析结果(图 3)显示,20 个百合种群的 200 份百合样品可划分成 6 类,第Ⅰ类群(黄色)为 40 份卷丹材料,包含湘西自治州龙山县洗洛镇小河村种群 10 份样品、湘西自治州龙山县石牌镇桃兴村种群 10 份样品、湘西自治州龙山县洗洛镇大井村种群 10 份样品、湘西自治州龙山县石牌镇龙洞村种群 10 份样品。第Ⅱ类群(紫色)有 30 份卷丹材料,

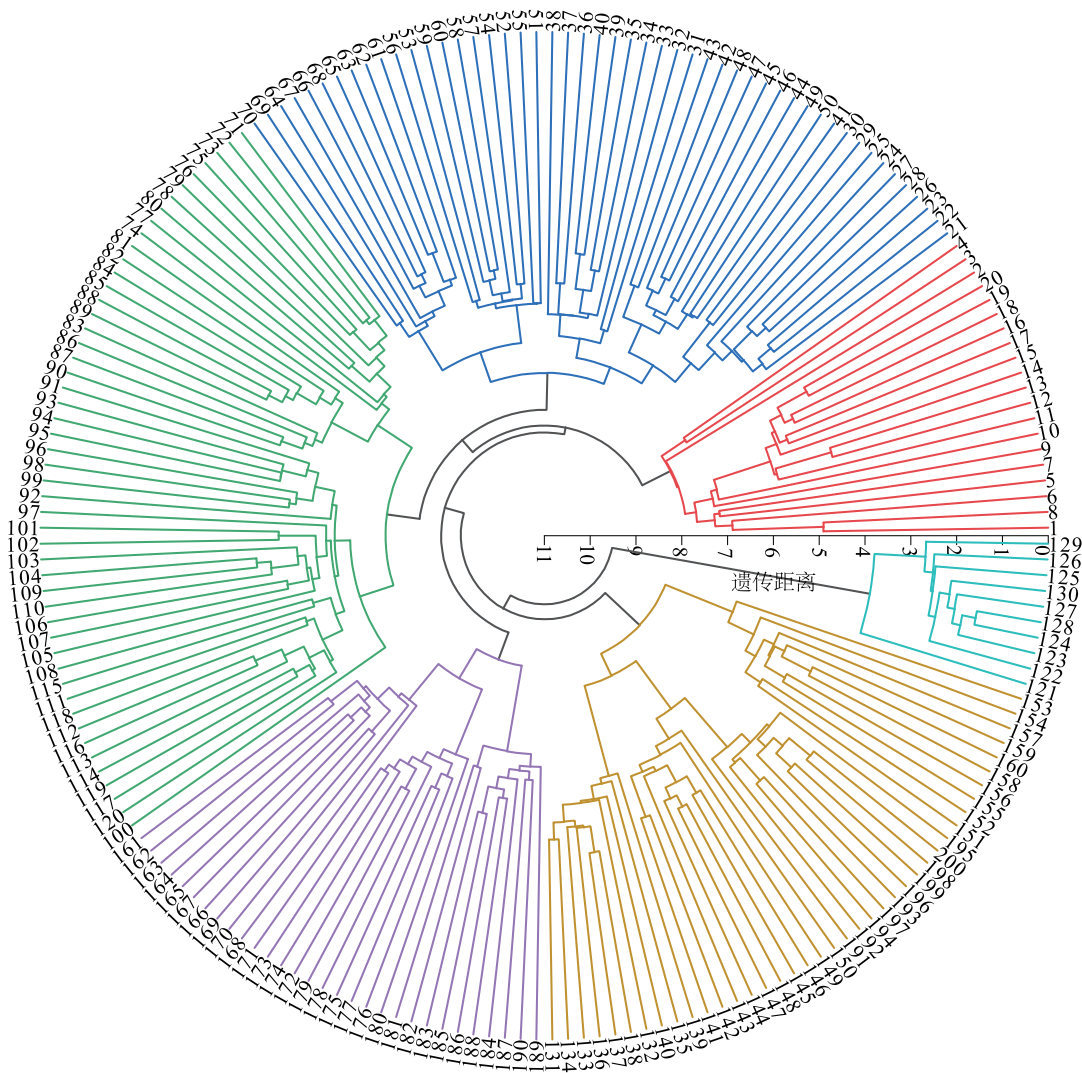
包含湘西自治州龙山县石牌镇上母村种群 10 份样品、湘西自治州龙山县民安街道红星村种群 10 份样品、岳阳市平江县南江镇显高村种群 10 份样品。第Ⅲ类群(红色)有 20 份龙牙百合材料,为常德市鼎城区棉花科学研究所种群 10 份样品、邵阳市隆回县雨山镇小水村种群 10 份样品。第Ⅳ类群(蓝色)有 50 份龙牙百合材料,包含岳阳市平江县南江镇红门村种群 10 份样品、怀化市麻阳苗族自治县岩门镇岩门村种群 10 份样品、岳阳市平江县南江镇阜山村种群 10 份样品、永州市东安县水岭乡下丰村种群 10 份样品、邵阳市隆回县滩头镇三面村种群 10 份样品。第Ⅴ类群(绿色)有 50 份龙牙百合材料,包含邵阳市隆回县周旺镇杨林村种群 10 份样品、邵阳市隆回县北山镇莫家村种群 10 份样品、怀化市中方县中方镇中方村种群 10 份样品、邵阳市隆回县高坪镇毛坪村种群 10 份样品、邵阳市隆回县西洋江镇五星村种群 10 份样品。第Ⅵ类群(蓝绿色)有 10 份金百合材料,为常德市鼎城区棉花科学研究所种群 10 份样品。

2.3.5 遗传结构与类群划分 利用筛选出来的 17 对 SSR 引物对 20 个百合种群 200 份百合样品的扩增结果进行 Structure 群体结构分析。由图 4 可知, $K=7$ 时 ΔK 值最大,因此将 $K=7$ 作为最佳 K 值。200 份百合样品被划分成 7 类(图 5),其中 12 个龙牙百合种群被分为 4 类,第Ⅰ类群(紫色)包含邵阳市隆回县雨山镇小水村种群、常德市鼎城区棉花科学研究所种群(龙牙百合);第Ⅱ类群(绿色)包含岳阳市平江县南江镇红门村种群、怀化市麻阳苗族自治县岩门镇岩门村种群、岳阳市平江县南江镇阜山村种群、永州市东安县水岭乡下丰村种群、邵阳市隆回县滩头镇三面村种群;第Ⅲ类群(蓝色)包含邵阳市隆回县周旺镇杨林村种群、邵阳市隆回县北山镇莫家村种群;第Ⅳ类群(黄色)包含怀化市中方县中方镇中方村种群、邵阳市隆回县高坪镇毛坪村种群以及邵阳市隆回县西洋江镇五星村种群。7 个卷丹种群被分成 2 类,第Ⅰ类群(红色)包含湘西自治州龙山县洗洛镇小河村种群、湘西自治州龙山县石牌镇桃兴村种群、湘西自治州龙山县石牌镇龙洞村种群,第Ⅱ类群(橙色)包含湘西自治州龙山县洗洛镇大井村种群、湘西自治州龙山县石牌镇上母村种群、湘西自治州龙山县民安街道红星村种群、岳阳市平江县南江镇显高村种群。常德市鼎城区棉花科学研究所种群(金百合)单独聚成一类(青色)。

表 8 20 个百合种群的遗传相似度和遗传距离
Table 8 Genetic similarity and genetic distance of 20 *Lilium* populations

种群	XH	XS	DC-LY	TX	DJ	HM	YM	FS	SP-SM	XF	TT-SM	HX	DC-JBH	XG	YL	MJ	LD	ZF	MP	WX
XH		0.962 9	0.896 6	0.909 0	0.904 5	0.883 0	0.907 6	0.886 7	0.874 2	0.880 8	0.871 3	0.862 1	0.834 2	0.854 6	0.832 5	0.809 4	0.858 7	0.867 5	0.867 4	0.851 0
XS	0.031 3		0.909 0	0.924 2	0.905 9	0.893 2	0.923 4	0.910 6	0.896 5	0.903 8	0.897 0	0.888 8	0.834 4	0.870 2	0.838 5	0.818 4	0.871 0	0.879 9	0.883 3	0.871 2
DC-LY	0.109 1	0.095 4		0.954 1	0.957 0	0.913 3	0.909 3	0.849 2	0.872 1	0.878 4	0.869 9	0.861 1	0.845 1	0.890 6	0.884 1	0.856 5	0.887 0	0.883 7	0.880 1	0.861 4
TX	0.095 4	0.078 8	0.047 0		0.929 3	0.907 0	0.944 4	0.908 0	0.888 8	0.913 2	0.903 0	0.897 8	0.834 5	0.870 2	0.885 1	0.841 2	0.875 4	0.882 4	0.883 6	0.851 2
DJ	0.100 4	0.098 8	0.044 0	0.073 3		0.919 3	0.926 7	0.907 5	0.882 5	0.890 0	0.878 1	0.866 3	0.839 9	0.869 3	0.872 6	0.866 3	0.899 4	0.902 9	0.895 4	0.877 2
HM	0.124 4	0.113 0	0.090 7	0.097 6	0.084 1		0.939 3	0.904 1	0.898 2	0.865 4	0.857 8	0.859 2	0.845 1	0.844 7	0.852 6	0.868 9	0.918 9	0.897 9	0.880 8	0.886 0
YM	0.097 0	0.079 7	0.095 0	0.057 2	0.076 2	0.062 6		0.940 0	0.924 0	0.909 3	0.908 9	0.903 9	0.837 5	0.835 6	0.859 3	0.860 2	0.909 6	0.913 8	0.893 9	0.889 9
FS	0.120 3	0.093 7	0.111 8	0.096 6	0.097 1	0.100 8	0.061 8		0.959 2	0.927 8	0.930 4	0.922 0	0.833 4	0.842 9	0.852 5	0.853 3	0.885 1	0.913 4	0.894 1	0.906 4
SP-SM	0.134 5	0.109 2	0.139 6	0.117 8	0.125 0	0.107 4	0.079 0	0.041 7		0.913 4	0.913 5	0.922 5	0.793 4	0.808 3	0.816 6	0.833 6	0.863 5	0.877 2	0.869 9	0.893 0
XF	0.126 9	0.101 2	0.129 6	0.090 8	0.116 6	0.144 6	0.095 1	0.074 9	0.090 6		0.982 4	0.971 6	0.814 0	0.842 0	0.847 1	0.834 5	0.843 2	0.876 8	0.945 5	0.879 7
TT-SM	0.137 8	0.108 7	0.139 4	0.102 0	0.130 0	0.153 4	0.095 5	0.072 1	0.090 5	0.017 8		0.971 3	0.815 2	0.837 9	0.846 2	0.838 5	0.836 2	0.866 9	0.939 1	0.875 5
HX	0.148 4	0.117 8	0.149 5	0.107 8	0.143 5	0.151 8	0.101 0	0.081 2	0.080 7	0.028 8	0.029 1		0.789 3	0.810 1	0.820 7	0.813 7	0.829 0	0.824 8	0.921 4	0.867 2
DC-JBH	0.181 3	0.181 0	0.168 3	0.108 9	0.174 5	0.168 3	0.177 3	0.182 3	0.231 4	0.205 8	0.204 4	0.236 6		0.903 3	0.877 1	0.839 8	0.840 8	0.830 1	0.833 1	0.800 0
XG	0.157 1	0.139 1	0.115 8	0.139 1	0.140 1	0.168 7	0.179 6	0.170 9	0.212 8	0.171 9	0.176 8	0.210 6	0.101 6		0.882 4	0.842 0	0.844 0	0.866 9	0.848 3	0.809 5
YL	0.183 4	0.176 1	0.123 2	0.122 1	0.136 3	0.159 4	0.151 6	0.159 6	0.202 6	0.166 0	0.167 0	0.197 6	0.131 2	0.125 1		0.907 0	0.864 3	0.881 2	0.875 5	0.831 4
MJ	0.211 5	0.200 4	0.154 9	0.172 9	0.143 6	0.140 6	0.150 6	0.158 6	0.182 0	0.180 9	0.176 1	0.206 1	0.174 6	0.171 9	0.097 7		0.917 0	0.898 2	0.858 3	0.843 5
LD	0.152 4	0.138 1	0.119 9	0.133 1	0.106 0	0.084 5	0.094 7	0.122 0	0.146 8	0.170 5	0.178 8	0.187 5	0.173 4	0.169 6	0.145 8	0.086 7		0.867 5	0.861 3	0.886 7
ZF	0.142 2	0.127 9	0.123 6	0.123 6	0.125 1	0.102 2	0.107 7	0.090 2	0.090 6	0.131 0	0.131 5	0.142 8	0.192 6	0.186 3	0.142 8	0.126 5	0.107 4		0.894 1	0.905 8
MP	0.142 3	0.124 1	0.127 7	0.123 8	0.110 5	0.127 0	0.112 2	0.112 0	0.139 4	0.056 0	0.062 8	0.081 9	0.182 6	0.164 5	0.133 0	0.152 7	0.149 3	0.112 0		0.895 1
WX	0.161 4	0.137 9	0.149 3	0.161 1	0.131 0	0.121 0	0.116 7	0.098 3	0.113 2	0.128 2	0.133 0	0.142 5	0.223 1	0.211 4	0.184 6	0.170 2	0.120 2	0.098 9	0.110 8	

种群 XH、XS、DC-LY、TX、DJ、HM、YM、FS、SP-SM、XF、TT-SM、HX、DC-JBH、XG、YL、MJ、LD、ZF、MP、WX 见表 1。对角线上方为遗传相似度, 对角线下方为遗传距离。



1~200 见表 1。

图 3 20 个百合种群的 200 份样品聚类图

Fig.3 Cluster diagram of 200 samples from 20 *Lilium* populations

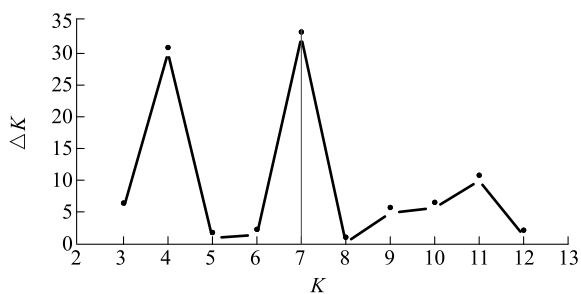


图 4 不同亚群数目 K 对应的 ΔK 值变化

Fig.4 Variation of ΔK values corresponding to different numbers of subpopulations (K)

2.4 关联性分析

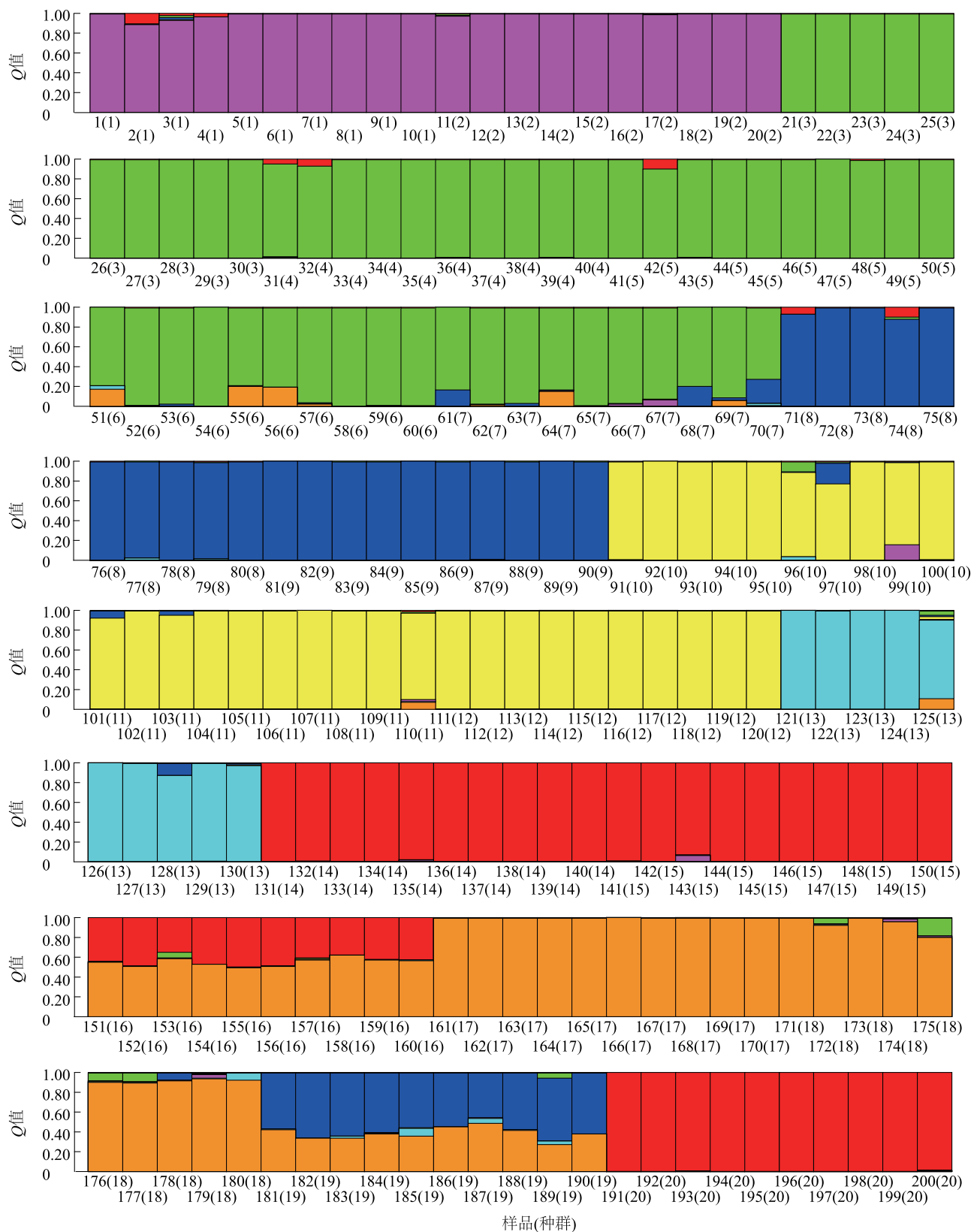
本研究通过 t 检验筛选出与 5 个百合农艺性状

(株高、茎粗、叶宽、叶片数、鳞片宽) 相关联的 7 个 SSR 分子标记(表 9)。其中, *SSR-40* 分子标记与株高、鳞片宽呈极显著相关 ($P < 0.01$), 与叶宽呈显著相关 ($P < 0.05$); *SSR-16*、*SSR-84*、*SSR-87* 分子标记与茎粗呈显著相关 ($P < 0.05$); *SSR-59* 与叶宽呈极显著相关 ($P < 0.01$); *SSR-77* 与叶宽、叶片数呈极显著相关 ($P < 0.01$), *SSR-71* 与鳞片宽呈极显著相关 ($P < 0.01$)。

3 讨论

3.1 20 个百合种群的 200 份百合样品的 14 个农艺性状变异情况

表型性状变异程度能够直观反映出种质资源的遗传变异丰富度。本研究对 20 个百合种群的 200



Q 值表示群体归属系数。括号外数据 1~200 为样品编号,括号内数字代表相应种群编号。

图 5 K 值为 7 时 20 个百合种群的 200 份百合样品 SSR-PCR 遗传结构图

Fig.5 SSR-PCR genetic structure of 200 *Lilium* samples from 20 lily populations at $K=7$

表 9 与百合表型性状显著关联的 SSR 分子标记

Table 9 SSR molecular markers significantly correlated with phenotypic traits of lily

性状	分子标记	F 值
株高	SSR-40	1.834 **
茎粗	SSR-16	3.127 *
茎粗	SSR-84	3.671 *
茎粗	SSR-87	3.671 *
叶宽	SSR-40	14.599 *
叶宽	SSR-59	18.197 **
叶宽	SSR-77	13.586 **
叶片数	SSR-77	1.954 **
鳞片宽	SSR-40	1.493 **
鳞片宽	SSR-71	0.332 **

* 表示在 0.05 水平上显著相关; ** 表示在 0.01 水平上极显著相关。

份百合样品的 14 个农艺性状进行变异分析,结果发现,着花数变异率最高,为 87.23%,其次为叶片数和株高,分别为 50.20%和 44.93%。着花数是重要的观赏性状,叶片数和株高则属于重要的生长性状,今后可根据需求合理选育高产、多花的百合新品种。该研究结果与其他学者的研究结果^[23-25]存在些许差异,可能与试验材料、观测依据以及观测地点的环境等不同有关。

3.2 20 个百合种群的 200 份百合样品资源的多样性分析

杂合度是分析遗传变异趋势的有效手段,在一定程度上反映出物种的环境适应能力。本研究中 20 个百合种群的平均期望杂合度(0.725)大于平均观测杂合度(0.532),存在杂合子缺失现象。该现象的产生大概率与百合不同种群间存在显著的遗传结构分化相关,这一推测也得到了本研究中 Structure 遗传结构分析与聚类分析结果的佐证。20 个百合种群中观测杂合度及期望杂合度最大的种群均为怀化市麻阳苗族自治县岩门镇岩门村种群,表明其遗传多样性最丰富,适应外界环境能力更强;湘西自治州龙山县民安街道红星村种群的观测杂合度最低,适应环境能力较差。香农多样性指数可以体现生物多样性水平,其指数越大,物种多样性越高。本研究 20 个百合种群中香农多样性指数最高的种群为怀化市麻阳苗族自治县岩门镇岩门村种群,最低的为湘西自治州龙山县民安街道红星村种群,这与杂合度指标分析结果一致,说明怀化市麻阳苗族自

治县岩门镇岩门村种群具有较高的应用价值,而湘西自治州龙山县民安街道红星村种群可能存在退化风险。20 个百合种群间遗传分化系数(G_{st})为 0.579 6,说明约有 58%的遗传差异来源于不同种群间,与分子方差分析中种群间变异率(56%)接近,表明百合种群间存在显著的遗传分化;基因流(N_m)能够反映出物种间的基因交流频率,本研究中 20 个百合种群间的基因流为 0.362 7,小于 1.000 0,说明百合种群间基因交流较少,也表明种群间具有较高的遗传分化。永州市东安县水岭乡下丰村种群和邵阳市隆回县滩头镇三面村种群地理位置较近,遗传距离较小,可能与地区间种质交换及引种栽培有关。本研究聚类结果能够将龙牙百合、金百合和卷丹 3 个百合类型分开,且同一种群下的百合样品均能聚到 1 类,说明本研究筛选的 SSR 分子标记体系较为可靠,能够揭示出种群间的遗传分化。另外,本研究聚类结果不能将地理位置相近的种群完全聚成 1 类,可能是人为干预、自然选择、随机遗传漂变等因素共同作用的结果,也可能基于 SSR 分子标记自身的局限性,这与韩嘉琪等^[18]得出的结论较为相似。Structure 分析与聚类分析结果极为相似,二者的差异仅表现为聚类分析中的第 I 类群在群体结构分析中被划分为第 III 类群和第 IV 类群,因此二者可以在一定程度上相互验证。

3.3 关联性分析

农艺性状是遗传多样性的外在体现,SSR 分子标记是遗传多样性的内在体现,二者相结合不仅可以更全面地了解 20 个百合种群的遗传多样性信息,还可以获取与农艺性状相关联的 SSR 分子标记,为今后百合的辅助育种及遗传改良提供参考依据。吴怡超等^[26]挖掘出 2 个 SSR 分子标记可与苦荞中的芦丁含量显著关联。李晓瑜等^[27]利用关联分析筛选出 54 个能够与苦荞表型性状显著关联的 SSR 分子标记,且 1 个基因可作用于多个表型性状。本研究发现这种分子位点共有 2 个,其中分子标记 SSR-40 与株高、叶宽和鳞片宽 3 个农艺性状关联紧密;标记 SSR-77 与叶宽和叶片数 2 个农艺性状密切相关,这可能是一个主效基因同时调控多个性状或者同一分子标记所处的染色体区域内含有分别控制相应性状的多个基因而产生的结果,因此需改良多个性状的情况下可以选择此类分子标记以节省时间和成本。本研究结果还存在同一性状受多个基因共同调控的

情况:茎粗能够同时与分子标记 *SSR-16*、*SSR-84*、*SSR-87* 相关联,叶宽可同时与分子标记 *SSR-40*、*SSR-59*、*SSR-77* 相关联,鳞片宽同时与分子标记 *SSR-40*、*SSR-71* 相关联,因此在对植物进行性状改良时,可以适当选择多个标记组合以提升改良效果。目前关于百合农艺性状与分子标记的关联分析研究尚处于初级阶段,相关研究深度和广度仍有待进一步拓展,后续可加强该领域的系统研究,为百合分子育种体系的完善提供更丰富的理论支撑。

4 结 论

本研究以湖南省 20 个百合种群的 200 份百合样品为研究对象,系统分析其农艺性状与 SSR 分子标记的遗传多样性,并对两者进行关联性分析。表型性状遗传分析结果显示,叶宽的变异系数最小,仅有 19.48%;着花数的变异系数最大,高达 87.23%,其余性状的变异系数多介于 20.00%~51.00%,200 份百合样品间表现出较高的遗传多样性。SSR 分子标记结果显示,20 个百合种群间的基因流为 0.362 7,遗传分化系数为 0.579 6,基因交流较少,遗传分化程度较高。20 个百合种群中怀化市麻阳苗族自治县岩门镇岩门村种群的遗传多样性较高,具有较大的开发潜力。Structure 分析及聚类分析能够相互验证,可以将龙牙百合、金百合和卷丹 3 个百合类型分开,将亲缘关系相近的百合种群划分为一类,为百合种质资源开发利用、辅助育种提供了科学依据。基于 *t* 检验的关联分析结果显示,7 个 SSR 分子标记(*SSR-16*、*SSR-40*、*SSR-59*、*SSR-71*、*SSR-77*、*SSR-84*、*SSR-87*)可与百合 5 个农艺性状(株高、茎粗、叶宽、叶片数、鳞片宽)显著关联,为今后百合的遗传改良奠定了理论基础。

参考文献:

- [1] 国家药典委员会. 中国药典[S]. 一部. 北京:中国医药科技出版社,2020.
- [2] GUO J W, LU L N, LI J, et al. Extraction, structure, pharmacological activity, and structural modification of *Lilium* polysaccharides[J]. *Fitoterapia*, 2024, 172: 105760.
- [3] QUAN H, CAI Y X, LU Y Z, et al. Effect of microwave treatments combined with hot-air drying on phytochemical profiles and antioxidant activities in lily bulbs (*Lilium lancifolium*) [J]. *Foods*, 2023, 12(12): 2344.
- [4] KAUSHIK N, KIM J H, NGUYEN L N, et al. Characterization of bioactive compounds having antioxidant and anti-inflammatory effects of Liliaceae family flower petal extracts [J]. *Journal of Functional Biomaterials*, 2022, 13(4): 284.
- [5] SIM W S, CHOI S I, JUNG T D, et al. Antioxidant and anti-inflammatory effects of *Lilium lancifolium* bulbs extract[J]. *Journal of Food Biochemistry*, 2020, 44(5): 13176.
- [6] CHEN W, ZHANG H, WANG J F, et al. Flavonoid glycosides from the bulbs of *Lilium speciosum* var. *gloriosoides* and their potential antiviral activity against RSV[J]. *Chemistry of Natural Compounds*, 2019, 55(3): 461-464.
- [7] 胡再,孙志国,黄莉敏,等. 百合资源地理标志权与植物新品种权保护[J]. *安徽农业科学*, 2012, 40(16): 8997-8999.
- [8] 杨彩玲,买自珍,曹少娜,等. 百合生长发育规律、光合特性及产量构成性状研究[J]. *广东农业科学*, 2020, 47(10): 25-33.
- [9] 兴旺,崔平,潘荣,等. 不同国家甜菜种质资源遗传多样性研究[J]. *植物遗传资源学报*, 2018, 19(1): 76-86.
- [10] 李自超,张洪亮,孙传清,等. 植物遗传资源核心种质研究现状与展望[J]. *中国农业大学学报*, 1999, 4(5): 51-62.
- [11] 陈雪燕,王亚娟,雒景吾,等. 陕西省小麦地方品种主要性状的遗传多样性研究[J]. *麦类作物学报*, 2007, 27(3): 456-460.
- [12] 何瑞超. 绿豆遗传多样性研究及种子萌发期耐盐性评价[D]. 呼和浩特:内蒙古农业大学,2021.
- [13] DAUDI H, SHIMELIS H, MATHEW I, et al. Genetic diversity and population structure of groundnut (*Arachis hypogaea* L.) accessions using phenotypic traits and SSR markers: implications for rust resistance breeding[J]. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 2021, 68(2): 581-604.
- [14] 车飞. 秦巴山区野生百合种质资源调查、收集及保存研究[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2008.
- [15] 陈庭见智,袁文斌,吴景芝,等. 基于 SSR 分子标记的紫斑百合和栽培百合亲缘关系研究[J]. *南方农业学报*, 2019, 50(12): 2647-2655.
- [16] 杜方. 百合不同器官转录组分析及 SSR 标记开发应用[D]. 杭州:浙江大学,2014.
- [17] 王立,王有国,崔光芬,等. 雄性不育东方百合转录组 SSR 信息分析及其分子标记开发[J]. *西南农业学报*, 2019, 32(2): 259-266.
- [18] 韩嘉琪,王海平,宋江萍,等. 基于 SSR 标记的百合资源遗传背景分析[J]. *生物工程学报*, 2024, 40(4): 1211-1224.
- [19] WEI Z Z, LUO L B, ZHANG H L, et al. Identification and characterization of 43 novel polymorphic EST-SSR markers for *Arum lily*, *Zantedeschia aethiopica* (Araceae) [J]. *American Journal of Botany*, 2012, 99(12): 493-497.
- [20] LIU K J, MUSE S V. PowerMarker: an integrated analysis environment for genetic marker analysis [J]. *Bioinformatics*, 2005, 21(9): 2128-2129.
- [21] FALUSH D, STEPHENS M, PRITCHARD J K. Inference of population structure using multilocus genotype data: linked loci and correlated allele frequencies [J]. *Genetics*, 2003, 164(4): 1567-1587.
- [22] EARL D A, VONHOLDT B M. STRUCTURE HARVESTER: a

- website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method [J]. *Conservation Genetics Resources*, 2012, 4(2):359-361.
- [23] 张倩男,杨彩玲,买自珍,等. 百合种质资源农艺与营养品质性状分析及综合评价[J]. *江苏农业学报*, 2024, 40(4):721-733.
- [24] 丁映风,李盈青,尹学辉,等. 基于隶属函数法和主成分分析的滇西食用百合品质综合评价[J]. *种子*, 2025, 44(11):128-137,148.
- [25] 段青,马璐琳,崔光芬,等. 云南泸定百合种质资源及表型多样性研究[J]. *西南农业学报*, 2018, 31(11):2276-2281.
- [26] 吴怡超,李晓瑜,何星星,等. 苦荞种质资源芦丁含量与 SSR 标记关联分析[J]. *西南大学学报(自然科学版)*, 2023, 45(9):2-11.
- [27] 李晓瑜,方小梅,伍浩天,等. 苦荞种质资源主要农艺性状 SSR 标记关联分析[J]. *作物学报*, 2022, 48(12):3091-3107.

(责任编辑:黄克玲)