

四川都江堰迁地保育的42种杜鹃属植物 开花–展叶物候节律

庄 平*

(中国科学院植物研究所华西亚高山植物园, 四川都江堰 611830)

摘要: 目前有研究表明被子植物类群中单一的开花或展叶物候模式可能具有遗传性, 但两类物候事件的节律关系是否受遗传因素控制, 各种节律模式的形成与演化机制及其与生物系统演化的关系仍不清楚。作者对四川都江堰市迁地保育的2个海拔点的杜鹃属(*Rhododendron*)4亚属4组13亚组42种植物的开花–展叶节律模式进行了5年的观察研究。作者假定杜鹃属的开花–展叶节律模式为进化遗传特性, 包括先花后叶(F→L)、先花后叶部分重叠(F+L)、叶期包花期(L⊆F)、先叶后花部分重叠(L+F)和先叶后花(L→F)等5种类型。同一地点不同年份以及不同地点同一物种的相关物候观察结果均显示, 尽管它们5年的物候发生时间随年度和观察点海拔不同而有波动, 但物候发生次序和开花–展叶节律模式均未见随年份而变化, 即每个物种只对应一种节律模式, 支持了上述假设。作者进一步提出了开花–展叶节律模式与物种的系统演化存在进化程度上的差异和序列关系的假设。不同节律模式的物种其区系地理以及不同海拔和分类群中的物种数量分布特征表明: (1)进化程度不同的节律模式分别对应于古老的中国–日本森林植物亚区和年轻的中国–喜马拉雅森林植物亚区物种, 较原始的节律模式倾向于出现在中高山海拔区域, 并与杜鹃属可能起源山地的一定海拔区域构成关联, 而进化程度较高的节律模式倾向于出现在更高或更低的海拔地段; (2)节律模式的进化程度与有关亚属、组、亚组的系统位置和进化程度有一定关联; (3)节律模式的演化与生活型、叶性进化同步, 环境胁迫、生长期长度变化、光资源竞争等都可能是节律模式演化的外部动力。研究还表明, 在气候波动条件下物候事件间的发生次序比单一物候事件的时间属性更加稳定。

关键词: 开花–展叶节律, 物候学, 系统演化, *Rhododendron*

Analysis of the flowering-leafing phenorhythm of 42 *Rhododendron* species conserved *ex situ* in Dujiangyan, Sichuan Province, China

Ping Zhuang*

West China Sub-alpine Botanical Garden, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Dujiangyan, Sichuan 611830

Abstract: Recent research suggests that the timing of flowering and leafing out are genetically controlled. It remains unknown, however, whether it is genetic or environmental factors that control the flowering-leafing phenorhythm, and whether this character can be linked to the systematic evolution of a group. In this study, the flowering-leafing phenorhythm type of 42 *Rhododendron* species belonging to 4 subgenera, 4 sections and 13 subsections were determined conserved *ex situ* at two sites with different elevations in Dujiangyan, Sichuan Province, China. The phenorhythm of the *Rhododendron* species was divided into five types: (1) flowering before leafing (F→L); (2) flowering ahead and covering part time of leafing (F+L); (3) leafing covers flowering (L⊆F); (4) leafing ahead and covering part time of flowering (L+F); and (5) leafing before flowering (L→F). We tested the following hypotheses: flowering-leafing phenorhythm type is a heritable trait for *Rhododendrons*, and phenorhythm is related to evolutionary processes resulting in an evolutionary sequence among the five types. The results showed that *Rhododendron* species at the same site or at different sites displayed only one flowering-leafing phenorhythm type that did not change through time, thereby

收稿日期: 2013-10-28; 接受日期: 2014-02-26

基金项目: 四川省科技厅高山杜鹃花低海拔开发试验示范(2013NZ0031)和中国科学院战略生物资源技术支撑体系专项(CZBZX-1)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: pzhuang@ibcas.ac.cn

supporting the hypothesis that phenorhythm is heritable. Floristic components, proportion of *Rhododendron* species at different elevations, and the different taxa showed that the phenorhythm type is related to the phylogenetic evolution supporting the second hypothesis. The primitive species are present at the mid-elevation range and the advanced species are present at a lower and higher range. The evolution of these phenorhythm types agree with life form and leaf trait evolution. Environmental stress, growing season length and light resource availability could be selective pressures driving phenorhythm type evolution. Overall, the results indicate that the timing sequences of phenological events are more stable than the specific timing of any single phenological event in response to climate change.

Key words: flowering-leafing phenorhythm, phenology, phylogenetic evolution, *Rhododendron*

物候学(phenology)是研究自然界的植物、动物和环境条件(气候、水文、土壤条件)的周期之间相互关系的科学(宛渭敏和刘秀珍, 1979; 葛全胜等, 2010)。近20年来物候学的研究已突破了传统的农业与园艺学应用领域, 在讨论全球气候变化和陆地生态系统碳循环等方面日益显现出活力, 尤其是有关植物对环境变化的响应和适应策略方面的研究十分活跃(如Miller-Rushing & Inouye, 2009; Hideyuki *et al.*, 2010; 葛全胜等, 2010)。

Brody(1997)指出开花物候模式很可能是物种对选择压力变化的进化响应, 是可遗传的; Fennera(1998)也强调了环境选择压力的作用, 指出在影响植物系统发生的条件中, 每一阶段的物候模式(如发生时间、频率、持续时间与同步程度等)都可能受选择压力变化的影响, 如季相气候、可获取资源、传粉者、捕食者及种子散布者的变化等; 而Forrest和Abraham(2010)指出许多物候事件的开始时间(如繁殖启动、进入或打破休眠)受到遗传和环境因素的复杂影响, 其中环境因素(如气温、降水量、光周期)可能直接控制着物候事件的开始时间。那么, 物候学上的变异究竟是随时间发生而在不同个体中表现出的遗传差异, 还是仅仅是个体对环境异质性的可塑性响应呢(Forrest & Abraham, 2010)?

目前, 已经有许多研究表明被子植物类群中物种某些物候学上的变异是可遗传的(如Billings & Mooney, 1968; Dahl, 1986; Makrodimos *et al.*, 2007; Kudo *et al.*, 2008; Christian, 2009)。例如, Sailesh等(2013)对中国高黎贡山和尼泊尔Kanchenjunga地区树形杜鹃(*Rhododendron arboreum*)的研究表明, 不同海拔高度的开花物候尤其是盛花期(peak flowering)相似, 表现出很高的同步性。类似的现象不但表现在杜鹃属(*Rhododendron*)植物的开花物候(花期、花朵寿命)上, 也表现在其主要的传粉媒介和

花粉的传播方式上(Gaku, 1993; Escaravage & Wagner, 2004; Hirao *et al.*, 2006; Gaku *et al.*, 2011)。另一方面, 也有报道指出杜鹃花植物不同物种或类群之间在物候学上存在差异(李亚男等, 2008; Malciūtė *et al.*, 2010)。Malciūtė等(2010)根据叶片生长期长短, 将北美的落叶杜鹃划分为短、中、长3种展叶物候节律类型(phenorhythmotype)。在其他被子植物类群的物候学研究中也有类似情形(如Billings & Mooney, 1968; Dahl, 1986; Makrodimos *et al.*, 2007; Kudo *et al.*, 2008; Christian, 2009)。

有关开花期(flowering phase)与展叶期(leafing out phase)的物候关系中包含了3种基本模式: 即先花后叶型、花叶同开型和先叶后花型(宛敏渭和刘秀珍, 1979)。尽管单一的开花或展叶物候模式可能具有可遗传性, 但二者的节律模式是否固定, 以及它们的形成与演化机制、生物学意义(Forrest & Abraham, 2010)、与生物系统演化的关系还需进一步研究。

杜鹃属是北温带植物区系中最大的木本植物属, 主产东亚和东南亚。按Chamberlain(1996)系统, 含8个亚属, 约1,000种(Gibbs *et al.*, 2011)。中国有6个亚属, 576种, 垂直分布于我国除新疆以外的海拔5,000 m及其以下的山地区域, 滇、川、藏所在的喜马拉雅山与横断山为其现代分布中心与多度中心(方明渊和方瑞征, 2005)。该属植物约起源于晚白垩纪与早第三纪的康滇古陆温暖湿润的山地森林, 即现今中国滇、川、藏与缅甸北部的交界地带或稍偏东的区域(闵天禄和方瑞征, 1979, 1990)。无论是Chamberlain等(1996)或稍早的Cullen和Chamberlain(1978)的分类系统均认为, 常绿杜鹃亚属(Subgen. *Hymenantes*)为亚属级原始类群, 中国学者倾向于认为该亚属中的云锦杜鹃亚组(Subsect. *Fortunea*)为最原始的类群(闵天禄和方瑞征, 1990;

胡文光, 1990; 方瑞征和闵天禄, 1995)。杜鹃属植物由常绿杜鹃的原始类群向有鳞类和无鳞类2个分支分别演化(闵天禄和方瑞征, 1990)。前者在中国, 尤其是在中国西南海拔较高的山地分化出众多的次级分类单位; 后者则渐次进化出适合我国东部低海拔地区生存的马银花亚属(Subgen. *Azaleastrum*)与映山红亚属(Subgen. *Tsutsusi*), 映山红亚属又进一步演化出羊躑躅亚属(Subgen. *Pentanthera*) (闵天禄和方瑞征, 1990; 方瑞征和闵天禄, 1995; 丁炳扬和金孝锋, 2009)(图1)。这些研究表明, 杜鹃属植物在东亚, 尤其是在喜马拉雅造山运动波及区域(Billings, 1974), 经历了漫长的演化历程以适应严酷的环境变化(方瑞征和闵天禄, 1981; 孙航, 2002), 其生活型与生物学特性变化巨大, 从大乔木到小灌木, 从常绿、半常绿到落叶, 从革质、纸质到草质(方明渊和方瑞征, 2005)。

总之, 杜鹃属植物具有共同的遗传背景, 起源与演化区域独特, 总体进化特征明显, 种系与功能形态演化式样丰富, 水平与垂直分布广泛, 形态分类与系统演化及区系地理研究比较成熟, 是将物候学与生物系统演化结合开展研究的理想类群。我们于2003–2007年在华西亚高山植物园系统观测了42种迁地保育的杜鹃属植物的开花–展叶物候关系节律模式(简称花–叶节律模式), 初步探讨了各种模式的生物学意义。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

观察主要选择在四川都江堰华西亚高山植物园龙池基地进行, 同时将位于都江堰市海拔750 m的新关山基地作为辅助观察点。研究地点处于青藏高原东部、四川盆地西缘的“华西雨屏带”范围内(庄平和高贤明, 2002), 植物区系处在中国–日本森林植物亚区和中国–喜马拉雅森林植物亚区交汇带的偏东侧, 属前一亚区的华中植物区(吴征镒, 1991; 应俊生和陈梦玲, 2011; 吴征镒等, 2011); 在植被区划上属川西盆周山地区的龙门山植被小区。保育地点龙池东、西、北三面环山, 其原生植被为中亚热带山地常绿、落叶阔叶混交林, 人工植被主要为杉木(*Cunninghamia lanceolata*)–柳杉(*Cryptomeria japonica*)林。成土母质为花岗岩, 土壤为山地黄棕壤。气候属中亚热带湿润性季风气候, 常年阴湿多

雨, 云雾缭绕, 湿度大, 日照少。年平均温度为8.0℃, 极端最高气温为25℃, 极端最低气温为–12℃, 年降雨量1,600–2,000 mm, 空气相对湿度为87%(陈昌笃等, 2000)。在保育地点及其邻近海拔段, 自然分布的杜鹃花类群有云锦杜鹃亚组(3种)、银叶杜鹃亚组(Subsect. *Argyrophyll*)(1种2变种)、麻花杜鹃亚组(Subsect. *Maculifera*)(1种)、三花杜鹃亚组(Subsect. *Triflora*)(3种)、川西杜鹃组(Subsect. *Moupinensia*)(1种)等类群。

新关山基地年平均温度15.2℃, 极端最高气温37℃, 极端最低气温–2℃, 年降雨量1,200 mm, 空气相对湿度80%(陈昌笃等, 2000)。

1.2 材料及其来源

观测材料分属4亚属4组13亚组, 计42种(含2个种下等级)。其类群来源与产地涵盖四川(包括龙池、汶川、泸定、椅子丫口、峨眉山、海螺沟、龙肘山、二郎山、卧龙、木理)、云南(包括新主、玉龙雪山、片马、战河、无量山)、西藏(多雄拉)、贵州(大方)、江西(庐山)等地1,300–4,000 m的海拔区段。其中, 龙池基地包括全部42种材料(表1), 均为迁地保育中表现为适宜或很适宜的种类(庄平等, 2012), 新关山基地仅有大白杜鹃(*Rhododendron decorum*)、岷江杜鹃(*R. hunnewellianum*)和映山红(*R. simsii*)3种。

1.3 方法

1.3.1 物候与生长节律记载

按宛敏渭和刘秀珍(1979)的物候记载方法, 在龙池基地内每个杜鹃种类选取5株作常年定株观察, 同时对新关山的3种杜鹃的生长节律进行相应的辅助观察。在出现生长迹象后, 每3天观察1次生长动态, 记载内容包括芽、叶、花、果的生长动态和对应时间, 其中花、叶生长期指开花(从显蕾→初花→盛花→末花)和展叶(初展→盛展→末展)的整个时间段。本文仅报道开花和展叶阶段的物候发生和结束时间及其二者的物候时间关系。

1.3.2 花–叶节律模式划分

根据宛敏渭和刘秀珍(1979)报道, 被子植物的开花–展叶节律模式按开花期与展叶期在时间上的先后次序及其是否重叠, 可划分为3种基本类型, 即: 先花后叶型(F→L型)、花叶同开型和先叶后花型(L→F型), 再加上我们观察到杜鹃花属植物的花叶同开型分别有F+L型、L∈F型和L+F型3个变型, 故其节律模式可分为以下5种类型(包括变型):

表1 42种杜鹃属植物开花-展叶节律模式与地理区系成分的关系
Table 1 Relationship between flowering-leafing phenorhythm type and the area-type of 42 *Rhododendron* species

| 地理区系 Geographic flora | 观察种数 No. of species | F→L | | F+L | | L∈F | | L+F | | L→F | |
|---|------------------------|-----|------|-----|------|-----|------|-----|------|-----|------|
| | | N | % | N | % | N | % | N | % | N | % |
| 中国-日本亚区 Sino-Japan subregion | 18 | 10 | 55.6 | 2 | 11.1 | 3 | 16.7 | 3 | 16.7 | — | — |
| 常绿杜鹃亚属 Subgen. <i>Hymenanthes</i> | 11 | 7 | 63.6 | 2 | 18.2 | 2 | 18.2 | 1 | 9.1 | — | — |
| 杜鹃亚属 Subgen. <i>Rhododendron</i> | 5 | 3 | 60.0 | — | — | 1 | 20.0 | 1 | 20.0 | — | — |
| 中国-喜马拉雅亚区 Sino-Himalaya subregion | 12 | 1 | 8.3 | 4 | 33.3 | 2 | 16.7 | 3 | 25.0 | 2 | 16.7 |
| 常绿杜鹃亚属 Subgen. <i>Hymenanthes</i> | 4 | — | — | 2 | 50.0 | 1 | 25.0 | — | — | 1 | 25.0 |
| 杜鹃亚属 Subgen. <i>Rhododendron</i> | 8 | 1 | 12.5 | 2 | 25.0 | 1 | 12.5 | 3 | 37.5 | 1 | 12.5 |
| 两亚区共有 Common species between the two subregions | 12 | 4 | 33.3 | 1 | 8.3 | 3 | 25.0 | 2 | 16.7 | 2 | 16.7 |
| 常绿杜鹃亚属 Subgen. <i>Hymenanthes</i> | 5 | 2 | 40.0 | — | — | 2 | 40.0 | 1 | 20.0 | — | — |
| 杜鹃亚属 Subgen. <i>Rhododendron</i> | 6 | 2 | 33.3 | 1 | 16.7 | 1 | 16.7 | 1 | 16.7 | 1 | 16.7 |

F→L: 先花后叶型; F+L: 先花后叶、部分重叠型; L∈F: 叶期包花期型; L+F: 先叶后花、部分重叠型; L→F: 先叶后花型。由于映山红亚属与羊躑躅亚属的观察种类少, 故未单列数据。
F→L, Flowering before leafing; F+L, Flowering ahead and covering part time of leafing; L∈F, Leafing covers flowering; L+F, Leafing ahead and covering part time of flowering; L→F, Leafing before flowering. Data of Subgen. *Tsutsusi* and Subgen. *Pentanthera* are not listed in the table due to few species being observed.

(1) F→L型: 先花后叶型, 先花后叶、开花期与展叶期无重叠; (2) F+L型: 先花后叶、部分重叠型, 先花后叶、开花期与展叶期部分重叠; (3) L∈F型: 叶期包花期型, 展叶期全覆盖开花期; (4) L+F型: 先叶后花部分重叠型, 先叶后花, 展叶期与开花期部分重叠; (5) L→F型: 先叶后花型, 先叶后花, 展叶期与开花期无重叠。

1.3.3 矫正海拔、地理区系及分类系统

矫正海拔的意义在于, 将不同纬度条件下缺乏可比性的海拔数据转化为具有可比性的数值, 保证不同纬度、不同海拔带分布的类群和种类的垂直分布数据更加合理。具体的方法是, 以保育地龙池(31°30' N、海拔1,800 m)为基点, 纬度每减少或增加1°, 则矫正海拔高度比采集点记录海拔减少或增加100 m(Christian, 2009)。

参考吴征镒等(2011)的种子植物地理区系划分方案, 并根据所研究种类的分布情况, 判断是否归属中国-日本森林植物亚区和中国-喜马拉雅森林植物亚区两亚区, 或为两亚区共有。杜鹃属分类系统参照Chamberlain等(1996), 演化系统主要参考闵天禄和方瑞征(1990)。

1.3.4 假设

我们提出以下两个假设: (A)杜鹃属开花-展叶节律模式为进化遗传特性; (B)上述5种开花-展叶节律模式类型存在进化程度上的差异和一定的进化

顺序, 依次是F→L型、F+L型、L∈F型、L+F型和L→F型, 从各种节律类型与区系地理成分、海拔分布、经典的系统分类和演化方向(如Chamberlain *et al.*, 1996; 方瑞征和闵天禄, 1995)的关联性等3个方面的数量特征来验证该假设。

2 结果

2.1 物候与开花-展叶节律模式

所观察的42个杜鹃花种类涵盖了所有5种节律模式, 每个种只对应其中的一种节律模式(附表1), 说明杜鹃属物种开花-展叶节律模式为进化遗传习性, 支持假设A成立。尽管它们5年的物候发生时间随年度和观察点海拔不同而有波动, 但芽、叶、花、果的物候发生都有非常固定的次序, 物候发生次序和开花-展叶节律模式也均未见随年份而变化。以岷江杜鹃为例, 在龙池基地(海拔1,700–1,800 m), 盛花期出现在每年的4月上中旬至中旬(年际间差异为7–12 d), 而在新关山基地(海拔750 m), 盛花期出现在每年的3月上旬至中旬(比前者提前30 d左右); 但其物候发生次序和开花-展叶节律模式并不随年份和观察点海拔变化而改变。其他受观测种也表现了年际变化中开花-展叶关系模式的稳定性。

2.2 节律模式与区系地理的关系

从不同的节律模式对应的区系地理成分来看, 5种节律模式分别对应分布于古老的中国-日本森

林植物亚区和年轻的中国-喜马拉雅森林植物亚区。通过研究采集地点和分布记录并结合中国植物区系区划,可以确定被观察的42种杜鹃属植物均为东亚特有种,其中中国-日本森林植物亚区18种,中国-喜马拉雅森林植物亚区12种,两亚区共有成分12种(表1)。在古老的中国-日本亚区中,假设为最原始的F→L型种数最多,占该类型全部研究种数的55.6%,明显高于共有成分(33.3%)和年轻的中国-喜马拉雅亚区(8.3%);尤其是在该亚区中,常绿杜鹃亚属和杜鹃亚属的F→L型比例分别高达63.6%和60.0%,而不存在假定为最进化的L→F型。而L→F型的数量分布特征则具有中国-日本亚区(0)<共有区(16.7%)≤中国-喜马拉雅亚区(16.7%)的趋势。

2.3 节律模式与海拔分布的关系

从节律模式的海拔分布可以看出(表2),较原始的节律模式倾向于出现在中高海拔区域并与杜鹃属可能起源的山地的一定海拔区域构成关联,而进化程度较高的节律模式倾向于出现在更高或更

低的海拔地段。

被假定为最原始的F→L型在1,500–2,500 m的中高海拔区段的相对比例最高(50%),并分别向高海拔锐减(直至0),向低海拔稍减(至40%),这一特征与杜鹃属起源于康滇古陆的古北热带山地一定海拔区段的论断(闵天禄和方瑞征, 1979, 1990)可能有一定的生物地史关联性;而L∈F型、L+F型和L→F型的相对比例均在该海拔区段呈现为最低,并分别向高、低海拔两个方向递增至20%以上,尤其是L→F型,在海拔1,500–2,000 m的中山地段没有出现,而仅见于更高和更低的海拔区段。

2.4 节律模式与系统分类与演化的关系

观察结果还表明,节律模式的进化程度与经典的系统分类和演化中有关亚属、组、亚组的系统位置与进化程度构成一定关联(表3)。进化程度较高的映山红亚属与羊躑躅亚属的全部3个种所对应的节律模式为进化程度较高的L→F型(2种)和L+F型(1种);而在常绿杜鹃亚属中,假设为最原始的F→L

表2 42种杜鹃属植物开花-展叶节律模式与海拔分布的关系
Table 2 Relationship between the flowering-leafing phenorhythm type and the elevation range of 42 *Rhododendron* species

| 矫正海拔区间(m) Rectified elevation range | 观察种数 No. of species | F→L | | F+L | | L∈F | | L+F | | L→F | |
|--|------------------------|-----|------|-----|------|-----|------|-----|------|-----|------|
| | | N | % | N | % | N | % | N | % | N | % |
| <1,500 | 5 | 2 | 40.0 | – | – | 1 | 20.0 | 1 | 20.0 | 1 | 20.0 |
| 1,500–2,000 | 8 | 4 | 50.0 | 1 | 12.5 | 2 | 25.0 | 1 | 12.5 | – | – |
| 2,000–2,500 | 12 | 6 | 50.0 | 2 | 16.7 | 1 | 8.3 | 2 | 16.7 | 1 | 8.3 |
| 2,500–3,000 | 12 | 3 | 25.0 | 3 | 25.0 | 2 | 16.7 | 3 | 25.0 | 1 | 8.3 |
| >3,000 | 5 | – | – | 1 | 20.0 | 2 | 40.0 | 1 | 20.0 | 1 | 20.0 |

各种节律模式的含义见表1。
The meaning of each phenorhythm type shows in Table 1.

表3 42种杜鹃属开花-展叶节律模式与系统发育的关系
Table 3 Relationship between the flowering-leafing phenorhythm type and phylogeny of 42 *Rhododendron* species

| 类群 Group | 观察种数 No. of species | F→L | | F+L | | L∈F | | L+F | | L→F | |
|-------------------------------------|------------------------|-----|------|-----|------|-----|------|-----|------|-----|-------|
| | | N | % | N | % | N | % | N | % | N | % |
| 常绿杜鹃亚属 Subgen. <i>Hymenanthus</i> | 21 | 9 | 42.9 | 4 | 19.1 | 5 | 23.8 | 2 | 9.5 | 1 | 4.8 |
| 云锦杜鹃亚组 Subsect. <i>Fortunea</i> | 6 | 4 | 66.7 | – | – | 1 | 17.5 | 1 | 17.5 | – | – |
| 银叶杜鹃亚组 Subsect. <i>Argyrophylla</i> | 5 | 3 | 60.0 | 2 | 40.0 | – | – | – | – | – | – |
| 麻花杜鹃亚组 Subsect. <i>Maculifera</i> | 3 | 1 | 33.3 | – | – | 1 | 33.3 | 1 | 33.3 | – | – |
| 杜鹃亚属 Subgen. <i>Rhododendron</i> | 18 | 6 | 33.3 | 3 | 16.7 | 3 | 16.7 | 5 | 27.8 | 1 | 5.6 |
| 三花杜鹃亚组 Subsect. <i>Triflora</i> | 13 | 2 | 15.4 | 3 | 23.1 | 2 | 15.4 | 5 | 38.6 | 1 | 7.7 |
| 映山红亚属 Subgen. <i>Tsutsusi</i> | 2 | – | – | – | – | – | – | 1 | 50.0 | 1 | 50.0 |
| 羊躑躅亚属 Subgen. <i>Pentanthera</i> | 1 | – | – | – | – | – | – | – | – | 1 | 100.0 |
| 合计 Total | 42 | 15 | 35.7 | 7 | 21.4 | 8 | 19.1 | 8 | 19.1 | 4 | 9.5 |

各种节律模式的含义见表1。
The meaning of each phenorhythm type shows in Table 1.

型的种数比例(42.9%)高于杜鹃亚属(Subgen. *Rhododendron*)(33.3%);但在杜鹃亚属中,进化程度较高的L+F型和L→F型种数比例之和(33.4%)高于常绿杜鹃亚属(14.3%)。

F→L型以最原始的云锦杜鹃亚组比例最高(66.7%),其次是银叶杜鹃亚组(Subsect. *Argyrophylla*) (60.0%),叶片革质且多被毛、中等进化的大理杜鹃亚组(Subsect. *Taliensia*)和树形杜鹃亚组(Subsect. *Arborea*)的3个种均为中间类型(F+L或L∈F型)(表1),在杜鹃亚属中,中等进化的大类群三花杜鹃亚组(Subsect. *Triflora*)的节律类型以过渡态的F+L型、L∈F型和L+F型比例较高,其中L+F型(38.6%)为其主要的节律模式。

常绿杜鹃亚属中原始性状突出的杯毛杜鹃亚组(Subsect. *Falconera*)的大王杜鹃(*R. rex*)和杜鹃亚属中原始的有鳞大花亚组(Subsect. *Maddenia*)的百合花杜鹃(*R. liliiflorum*)均为原始的F→L型;中等进化的麻花杜鹃亚组的节律模式类型有所分化, F→L型、L∈F型和L+F型各1种。但出乎意料的是,按Chamberlain等(1996)系统进化程度高的糙叶杜鹃亚组(Subsect. *Scabrifolia*)的柔毛碎米花(*R. mollicomum*)和腋花杜鹃(*R. racemosum*)也为F→L型(表1)。

3 讨论与结论

3.1 花叶节律模式的性质与特征

对42种杜鹃属植物在同一地点不同年份及同一物种不同海拔地点的开花-展叶物候现象的研究初步说明,尽管杜鹃属植物的物候发生时间随年份波动并明显地受生长地点海拔的影响,但特定种类的开花-展叶物候关系节律模式却不随年份和生长地点海拔的变化而变化,而且每种只对应于一种模式类型。这表明,杜鹃属植物的上述物候节律模式是物种经历长期进化而形成的、可遗传的生物学特性。

本研究中,杜鹃属植物的5种开花-展叶物候节律模式与不同性质的植物区系、海拔区段和类群的数量分布特征关联,支持了各种模式类型之间在进化程度上的差异并具有一定的进化顺序,支持假设B成立。譬如,F→L型的数量分布特点与古老、稳定的中国-日本森林植物亚区(吴征镒等, 2011; 应俊生和陈梦玲, 2011)、中山-亚高山海拔区段(可能与起源于山地森林一定的海拔环境有关)(闵天禄和方瑞征, 1979)和原始类群(如常绿杜鹃亚属、云锦杜

鹃亚组)(胡文光, 1990; 方瑞征和闵天禄, 1995)存在较明显的正关联。由此,我们推测最原始的节律模式就是F→L型,其进化顺序可能是F→L型、F+L型、L∈F型、L+F型和L→F型,并与杜鹃属的系统分类(Chamberlain *et al.*, 1996)与演化(闵天禄和方瑞征, 1990)存在一定的关联(图1)。

3.2 花叶节律模式的成因探讨

根据开花物候模式很可能是对选择压力变化的进化响应(Brody, 1997)和植物生活史策略(Molau, 1993)的观点,笔者认为杜鹃属植物的花叶节律模式类型的差异和进化序列的形成应该是其对长期、变化和复杂多样的选择压力(方瑞征与闵天禄, 1981)的进化响应。具体地说:

F→L型:可能是杜鹃属植物的最原始节律模式,其生活型通常为常绿大型灌木乃至乔木,如美容杜鹃(*R. calophytum*)、腺果杜鹃(*R. davidii*)、大王杜鹃、繁花杜鹃(*R. floribundum*)、海绵杜鹃(*R. pingianum*)等,与原始类群(如云锦杜鹃亚组)、古老区系(中国-日本亚区)和中高海拔地段及其起源地温润、稳定、生长期较长的气候条件相关。

F+L型:为F→L型和L∈F型之间的过渡型,通常为中型和大型常绿灌木,主要由常绿杜鹃亚属和杜鹃亚属(三花杜鹃亚组3种)的中等进化类群构成,分布海拔稍高于F→L型,大量出现有鳞类杜鹃成分(三花杜鹃组),个体比F→L型小,说明该节律型的形成中已经历了选择压力,其中鳞片的出现与环境光照加强和湿度降低有关(闵天禄和方瑞征, 1990)。

L∈F型:典型的花叶同开型,为中等常绿型灌木,主要由杜鹃亚属(三花杜鹃亚组4种)和常绿杜鹃亚属的中等进化类群构成,部分种类的分布海拔进一步升高,环境胁迫加剧;同时,一些分布于较低海拔干湿交替气候特征明显的种类(如马缨杜鹃*R. delavayi*)(庄平等, 2012)和常绿阔叶林环境中的种类(如喇叭杜鹃(*R. discolor*))也为该节律型。这说明伴随海拔升高的环境变化(如气温下降导致生长期缩短)以及花期有限的降水和光资源竞争激烈的常绿阔叶林环境等都可能向L∈F型演化的成因。

L+F型:为L∈F型与L→F型的中间过渡型,通常为中小型常绿乔木,包括三花杜鹃亚组5种、常绿杜鹃亚组2种和生于低山区半常绿的映山红1种。从这些已知的种类及其属性来看,随海拔升高的环境胁迫可能不再是形成L+F型的主要原因,这里的大

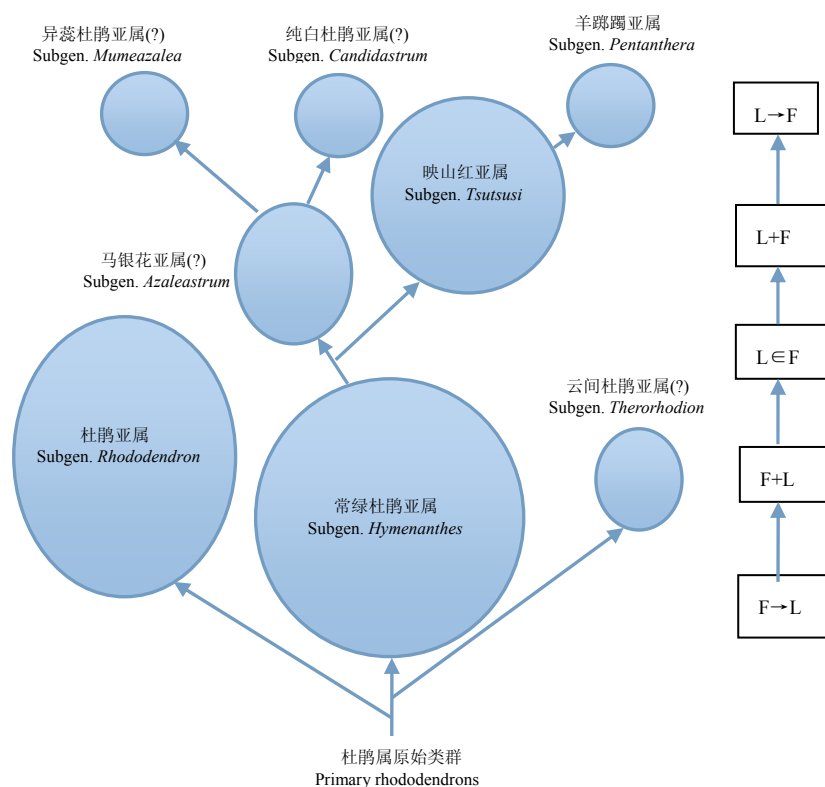


图1 杜鹃属植物亚属间关系及其花叶物候节律模式的演化方向。各节律模式的含义见表1。“?”表示相应亚属的花叶节律尚不清楚。
Fig. 1 Phylogenetic relationship of *Rhododendron* subgenera and evolutionary sequence of their flowering-leafing phenorhythm type. The meaning of each phenorhythm type shows in Table 1. “?” shows the flowering-leafing phenorhythm type is not clear in the subgenera.

白杜鹃、山育杜鹃(*R. oreotrephes*)和三花杜鹃(*R. triflorum*)等种类都具有偏半干旱区分布的特征,而半常绿的映山红在我国东部通常与马尾松(*Pinus massoniana*)在强酸性且季节性变化明显的环境中构成标志性的植物群落。因此我们推断, L+F型的成因可能与季节性水湿变化有关,或更为复杂。

L→F型: 可能是最进化的节律型, 为小中型常绿、半常绿或落叶灌木, 已知成分包括进化程度高的映山红亚属、羊躑躅亚属以及杜鹃亚属和常绿杜鹃亚属中的进化成分。其分布的海拔变异极大, 尤其是分布在4,000 m高海拔的云雾杜鹃(*R. chamaethomsonii*)也具有该节律型, 成因尚难以解释。而对于具有一定落叶性质的亮毛杜鹃(*R. microphyton*)和羊躑躅(*R. moll*)来说, 先叶后花对于快速恢复因落叶而造成的营养水平下降可能有益。

上述分析表明, 开花-展叶节律模式的演化与生活型与叶性进化同步, 环境胁迫、物种间光资源竞争与海拔变化引起的生长期变化等都可能是演

化的外部动力。这说明, 在长期的选择压力作用下, 杜鹃属植物的物候习性演化同其形态、功能的系统演化在同步进行。但从更深层次来说, 上述节律模式在数千万年漫长的生物地质演化过程中, 同白垩纪晚期杜鹃属起源地的湿润气候、第三纪渐新世前后青藏高原漫长的渐进抬升和第四纪高原的迅速隆升及冰川的多次进退等3个地质历史节点和事件究竟存在何种联系(方瑞征和闵天禄, 1981; 庄平, 2012; 庄平等, 2013), 我们仍知之甚少。

3.3 花叶节律模式的生物学意义

开花和展叶是被子植物生殖生长和营养生长的两个重要物候阶段(宛渭敏和刘秀珍, 1979; Fennera, 1998; Kudo *et al.*, 2008; Malciūtė *et al.*, 2010), 从二者的生长起止与持续时间关系出发, 开展开花-展叶物候节律型分类同单一器官的生长发育物候期分类有较大区别。前者强调两个物候现象发生过程的时间关系, 而后者注重单一器官生长发育的起止和持续的时间属性(Fennera, 1998;

Forrest & Abraham, 2010)。本研究证明, 花期与叶期的启动时间及长短易受外界气候波动的影响, 而物种固有的开花-展叶节律关系模式类型却通常不因气候波动而改变。由此笔者认为, “单一物候事件的时间属性”比“物候事件间的时间关系”易受环境干扰; 换句话说, 后一“关系”比前一“属性”稳定。

本研究尝试探讨了杜鹃属物种开花-展叶节律模式进化与系统演化的关系, 初步证明了杜鹃属的开花-展叶节律模式可能是经历长期进化而形成的物候遗传习性; 各种节律模式之间存在进化程度上的差异和顺序特征, 这一结果为深入认识开花-展叶节律模式的本质和发掘其生物学意义提供了一些新思路。但是, 由于目前对于物候事件的深层次机理尚不清楚, 物候学也一直未同系统演化甚至进化生态与生物地理学研究关联起来。正如研究形态与功能的统一性(Nilsen, 2003)一样, 应该重视物候习性与其功能的统一性研究。

此外, 本研究中还存在一些例外情况, 如被认为进化程度很高的糙叶杜鹃亚组的成分(2种), 其开花-展叶节律模式却均为原始的F→L型, 这似乎支持了该类群的分类处理与系统位置存在争议的观点(熊子仙等, 2000; 方明渊和方瑞征, 2005)。因此, 有必要在进一步摸清杜鹃属植物开花-展叶节律模式本底的基础上, 尝试物候学与系统演化学科的整合分析与创新。

致谢: 本研究资料由华西亚高山植物园李烨收集, 并得到中科院植物研究所高贤明副研究员帮助, 特此致谢!

参考文献

- Billings WD (1974) Adaptations and origins of alpine plants. *Arctic and Alpine Research*, **6**, 129–142.
- Billings WD, Mooney HA (1968) The ecology of arctic and alpine plant. *Biological Reviews*, **43**, 481–529.
- Brody AK (1997) Effects of pollinators, herbivores, and seed predators on flowering phenology. *Ecology*, **78**, 1624–1631.
- Chamberlain DF, Hyam R, Argent G (1996) *The Genus Rhododendron: Its Classification and Synonymy*. Royal Botanic Garden Edinburgh, Edinburgh.
- Chen CD (陈昌笃), Zhuang P (庄平), Hu JC (胡锦矗) (2000) *Biodiversity Research and Conservation in Dujiangyan, China* (都江堰生物多样性研究与保护), pp. 11–27. Sichuan Science and Technology Press, Chengdu. (in Chinese)
- Christian K (translated by Wu N (吴宁), Luo P (罗朋)) (2009) *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems* (高山植物功能生态学), pp. 7–36, 87–96, 190–194, 223–236. Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Cullen J, Chamberlain DF (1978) A preliminary synopsis of the genus *Rhododendron*. *Notes from the Royal Botanic Garden Edinburgh*, **36**, 105–126.
- Dahl E (1986) Zonation in arctic and alpine tundra and fell-field ecobiomes. In: *Ecosystem Theory Application* (ed. Polunin N), pp. 35–62. Wiley, London.
- Ding BY (丁炳扬), Jin XF (金孝锋) (2009) *Taxonomic Study on Rhododendron Subgen. Tsutsusi Sleumer (Ericaceae)* (杜鹃花属映山红亚属的分类研究), pp. 246–256. Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Escaravage N, Wagner J (2004) Pollination effectiveness and pollen dispersal in a *Rhododendron ferrugineum* (Ericaceae) population. *Plant Biology*, **6**, 606–615.
- Fang MY, Fang RZ (2005) *Flora of China*, Vol. 14. pp. 255–455. Science Press, Beijing.
- Fang RZ (方瑞征), Min TL (闵天禄) (1981) The influence of uplift of Himalayas on the floristic formation of genus *Rhododendron*. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **3**, 147–157. (in Chinese with English abstract)
- Fang RZ (方瑞征), Min TL (闵天禄) (1995) The floristic study on the genus *Rhododendron*. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **17**, 359–379. (in Chinese with English abstract)
- Fennera M (1998) The phenology of growth and reproduction in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **1**, 78–91.
- Forrest J, Abraham JM (2010) Toward a synthetic understanding of the role of phenology in ecology and evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **365**, 3101–3112.
- Gaku K (1993) Relationships between flowering time and fruit set of the entomophilous alpine shrub, *Rhododendron aureum* (Ericaceae), inhabiting snow patches. *American Journal of Botany*, **80**, 1300–1304.
- Gaku K, Akira SH, Yuka K (2011) Pollination efficiency of bumblebee queens and workers in the alpine shrub *Rhododendron aureum*. *International Journal of Plant Sciences*, **172**, 70–77.
- Ge QS (葛全胜), Dai JH (戴君虎), Zheng JY (郑景云) (2010) The progress of phenology studies and challenges to modern phenology research in China. *Disciplinary Development (科学发展)*, **25**, 310–316. (in Chinese with English abstract)
- Gibbs D, Chamberlain D, Argent G (2011) *The Red List of Rhododendrons*, pp. 6–8. Botanic Gardens Conservation International, Richmond, UK.
- Hideyuki D, Mayumi T, Izumi K (2010) Genetic diversity increases regional variation in phenological dates in response to climate change. *Global Change Biology*, **16**, 373–379.

- Hirao AS, Kameyama Y, Ohara M, Isagi Y, Kudo G (2006) Seasonal changes in pollinator activities influence pollen dispersal and seed production of the alpine shrub *Rhododendron aureum* (Ericaceae). *Molecular Ecology*, **15**, 1165–1173.
- Hu WG (胡文光) (1990) A study on the genus *Rhododendron* L. Subsection *Fortunea* Sleumer in China. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **12**, 367–374. (in Chinese with English abstract)
- Kudo G, Ida TY, Tani T (2008) Linkages between phenology, pollination, photosynthesis, and reproduction in deciduous forest understory plants. *Ecology*, **89**, 321–331.
- Li YN (李亚男), Yang DM (杨冬梅), Sun SC (孙书存), Gao XM (高贤明) (2008) Effects of twig size on biomass allocation within twigs and on Lamina area supporting efficiency in *Rhododendron*: allometric scaling analyses. *Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), **32**, 1175–1183. (in Chinese with English abstract)
- Makrodimos N, Blionis GJ, Krigas N, Vokou D (2007) Flower morphology, phenology and visitor patterns in an alpine community on Mt. Olympos, Greece. *Flora*, **203**, 449–468.
- Malciūtė A, Naujalis JR, Šaulienė I (2010) The seasonal development characteristic of different rhododendrons taxa and cultivars in Northern Lithuania. 1. Leafing peculiarities. *Agriculture*, **97**, 107–114.
- Miller-Rushing AJ, Inouye DW (2009) Variation in the impact of climate change on flowering phenology and abundance: an examination of two pairs of closely related wildflower species. *American Journal of Botany*, **96**, 1821–1829.
- Min TL (闵天禄), Fang RZ (方瑞征) (1979) On the origin and geographic distribution of genus *Rhododendron* L. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **1**, 121–127. (in Chinese with English abstract)
- Min TL (闵天禄), Fang RZ (方瑞征) (1990) The phylogeny and evolution of genus *Rhododendron*. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **12**, 353–365. (in Chinese with English abstract)
- Molau U (1993) Relationships between flowering phenology and life history strategies in tundra plants. *Arctic and Alpine Research*, **25**, 391–402.
- Nilsen ET (2003) Unique anatomical traits in leaves of *Rhododendron* section *Vireya*: a discussion of functional significance. In: *Rhododendrons in Horticulture and Science* (eds Argent G, McFarlane M), pp. 20–36. Edinburgh, Scotland.
- Sailesh R, Eike L, Krishna KS, Kaiyun G, Xu JC (2013) Flowering phenology of tree rhododendron along an elevation gradient in two sites in the Eastern Himalayas. *International Journal of Biometeorology*, **57**, 225–240.
- Sun H (孙航) (2002) Tethys retreat and Himalayas-Hengduanshan Mountains uplift and their significance on the origin and development of the Sino-Himalayan elements and alpine flora. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **24**, 273–288. (in Chinese with English abstract)
- Wan WM (宛渭敏), Liu XZ (刘秀珍) (1979) *Observation Method for China's Phenology* (中国物候观测方法), pp. 1–40. Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Wu ZY (吴征镒) (1991) The areal-types of Chinese genera of seed plant. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **13**(Suppl. IV), 1–139. (in Chinese with English abstract)
- Wu ZY (吴征镒), Sun H (孙航), Zhou ZK (周浙昆), Li DZ (李德铎), Peng H (彭华) (2011) *Floristics of Seed Plants of China* (中国种子植物区系地理), pp. 52–120. Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Xiong ZX (熊子仙), Du Q (杜青), Wang QD (王启德) (2000) Taxon and anatomy leaves in *Rhododendron* from China. *Guihaia* (广西植物), **20**, 335–338. (in Chinese with English abstract)
- Ying TS (应俊生), Chen ML (陈梦玲) (2011) *Plant Geography of China* (中国植物地理), pp. 68–79. Shanghai Science and Technology Press, Shanghai. (in Chinese)
- Zhuang P (庄平) (2012) Discussion on the *Rhododendron* geographical distribution types and their cause of formation in China. *Guihaia* (广西植物), **32**, 150–156. (in Chinese with English abstract)
- Zhuang P (庄平), Gao XM (高贤明) (2002) The concept of “The West China Rainy Zone” and its significance to the biodiversity conservation in China. *Biodiversity Science* (生物多样性), **10**, 339–344. (in Chinese with English abstract)
- Zhuang P (庄平), Zheng YR (郑元润), Shao HM (邵慧敏), Wang F (王飞) (2012) An assessment on the adaptability of *Rhododendron* plants under *ex situ* conservation. *Biodiversity Science* (生物多样性), **20**, 665–675. (in Chinese with English abstract)
- Zhuang P (庄平), Wang F (王飞), Shao HM (邵慧敏) (2013) Comparative study on *Rhododendron* and its distribution in W-Sichuan and SE-Tibet. *Guihaia* (广西植物), **33**, 791–797. (in Chinese with English abstract)

(责任编辑: 马克平 责任编辑: 周玉荣)

附录 Supplementary Material

附表1 都江堰迁地保护的42种杜鹃属植物开花-展叶节律模式

Table S1 Flowering-leaving phenorhythm type of 42 *Rhododendron* species conserved *ex situ* in Dujiangyan, Sichuan Province
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/w2013-232-1.pdf>

附表1 都江堰迁地保护的42种杜鹃属植物开花-展叶节律模式

Table S1 Flowering-leafing phenorhythm type of 42 *Rhododendron* species conserved *ex situ* in Dujiangyan, Sichuan Province

| 花叶节律模式 Phenorhythmotype | 种类 Species | 来源 Source | 海拔 Elevation (m) | 开花展叶物候时间 Phenologic timing of flowering and leafing ^① | | | | |
|---|--|---|--------------------------------|---|--------------|------------|----------|--------|
| | | | | 3月 March | 4月Apr. | 5月May | 6月June | 7月July |
| F→L: 先花后叶型 Flowering before leafing | 美容杜鹃 <i>R. calophytum</i> | 龙池 Longchi | 2,000 | | ○○○○ | | △△△△△△ | |
| | 腺果杜鹃 <i>R. davidii</i> | 龙池 Longchi | 1,800 | | ○○○○△△△△ | | | |
| | 山光杜鹃 <i>R. oreodoxa</i> | 龙池 Longchi | 2,500 | | ○○○○○△△△ | | | |
| | 团叶杜鹃 <i>R. orbiculare</i> | 汶川 Wenchuan | 2,500 | | ○○○△△△△△ | | | |
| | 大王杜鹃 <i>R. rex</i> | 椅子丫口 Yiziyakou | 2,500 | | ○○○○ | | △△△△△△ | |
| | 紫斑杜鹃 <i>R. strigillosum</i> var. <i>monosematum</i> | 峨眉山 Emeishan | 2,500 | | ○○○○△△△△△△ | | | |
| | 岷江杜鹃 <i>R. hunnewellianum</i> | 龙池 Longchi | 1,400 | | ○○○○○○△△△ | | | |
| | 海绵杜鹃 <i>R. pingianum</i> | 峨眉山 Emeishan | 2,400 | | | ○○○△△△△ | | |
| | 繁花杜鹃 <i>R. floribundum</i> | 龙肘山 Longzhoushan | 2,900 | | ○○○△△△△△△△△△ | | | |
| | 百合花杜鹃 <i>R. liliiflorum</i> | 庐山 Lushan | 1,300 | | | ○○○○△△△△△△ | | |
| | 多鳞杜鹃 <i>R. polylepis</i> | 龙池 Longchi | 1,700 | | | ○○○○△△△△△△ | | |
| | 黄花杜鹃 <i>R. lutescens</i> | 龙池 Longchi | 1,700 | | ○○○△△△△ | | | |
| | 红棕杜鹃 <i>R. rubiginosum</i> | 木里 Muli | 3,200 | | | ○○○△△△△△ | | |
| | 柔毛碎米花 <i>R. mollicomum</i> | 战河 Zhanhe | 3,200 | | | ○○○△△△△△ | | |
| | 腋花杜鹃 <i>R. racemosum</i> | 战河 Zhanhe | 2,700 | | | ○○○△△△△△ | | |
| | F+L: 先花后叶、部分重叠型 Flowering ahead and covering part time of leafing | 窄叶杜鹃 <i>R. araiophyllum</i> | 新主 Xinzhu | 2,600 | | | ○◎◎△ | |
| | | 银叶杜鹃 <i>R. argyrophyllum</i> | 峨眉山 Emeishan | 2,200 | | | ○○◎◎△ | |
| | | 峨眉银叶杜鹃 <i>R. argyrophyllum</i> subsp. <i>omeiense</i> | 龙池 Longchi | 1,800 | | | ○○◎◎△△ | |
| | | 巴郎杜鹃 <i>R. balangense</i> | 卧龙 Wolong | 2,700 | | | ○◎◎△ | |
| | | 基毛杜鹃 <i>R. rigidum</i> | 木里 Muli | 3,200 | | | ○◎◎△△ | |
| | | 紫花杜鹃 <i>R. amesiae</i> | 海螺沟 Hailuogou | 3,500 | | | ○◎◎△ | |
| | | 张口杜鹃 <i>R. augustinii</i> subsp. <i>chasmanthum</i> | 片马 Pianma | 3,100 | | | ○◎◎◎△△ | |
| L∈F: 叶期包花型 Leafing covers flowering , | 喇叭杜鹃 <i>R. discolor</i> | 龙池 Longchi | 1,600 | | | | | △◎◎◎△ |
| | 绒毛杜鹃 <i>R. pachytrichum</i> | 海螺沟 Hailuogou | 3,200 | | | | △◎◎◎△ | |
| | 马缨杜鹃 <i>R. delavayi</i> | 大方 Dafang | 1,700 | | | | △△△◎◎◎△ | |
| | 皱皮杜鹃 <i>R. wiltonii</i> | 峨眉山 Emeishan | 2,400 | | | | | △◎◎◎△ |
| | 毛肋杜鹃 <i>R. augustinii</i> | 龙池 Longchi | 2,000 | | | | △△◎◎◎△ | |
| | 云南杜鹃 <i>R. yunnanense</i> | 玉龙雪山 Yulongxueshan | 3,600 | | | | △◎◎◎△ | |
| | 硬毛杜鹃 <i>R. hirtipes</i> | 多雄拉 Duoxiongla | 3,500 | △◎◎◎△△△△△△△△△△△△△△△△ | | | | |
| | 亮鳞杜鹃 <i>R. heliolepis</i> | 泸定 Luding | 3,100 | | | | △△△◎◎◎△ | |
| | L+F: 先叶后花、部分重叠型 Leafing ahead and covering part time of flowering | 大白杜鹃 <i>R. decorum</i> | 泸定 Luding | 1,800 | | | △◎◎○○ | |
| | | 硬叶杜鹃 <i>R. tatsienense</i> | 片马 Pianma | 3,200 | | | △△◎◎○ | |
| | | 长毛杜鹃 <i>R. trichanthum</i> | 川西 Chuanxi | 2,200 | | | | △△◎○○ |
| | | 问客杜鹃 <i>R. ambiguum</i> | 龙池 Longchi | 2,400 | | | △◎◎◎○ | |
| | | 山育杜鹃 <i>R. oreotrephe</i> | 泸定 Luding | 3,000 | | | △△◎◎○○ | |
| | | 三花杜鹃 <i>R. triflorum</i> | 多雄拉 Duoxiongla | 3,000 | | | △△△◎○○ | |
| | | 映山红 <i>R. simsii</i> | 大方 Dafang | 1,700 | | | △△△◎◎○ | |
| | | 长鳞杜鹃 <i>R. longesquamatum</i> | 龙池 Longchi | 2,700 | | | △△◎○○ | |
| | | L→F: 先叶后花型 Leafing before flowering | 云雾杜鹃 <i>R. chamaethomsonii</i> | 多雄拉 Duoxiongla | 4,000 | | △△△ | ○○○ |
| | | | 白面杜鹃 <i>R. zaleucum</i> | 玉龙雪山 Yulongxueshan | 3,400 | | △△△○○○ | |
| | | | 亮毛杜鹃 <i>R. microphyton</i> | 无量山 Wuliangshan | 2,700 | | △△△△○○○ | |
| | | | 羊躑躅 <i>R. moll</i> | 庐山 Lushan | 1,300 | | △△△△○○○○ | |

○○ 开花 Flowering; △△ Leafing 展叶; ◎◎ 开花展叶同时 Flowering and leafing simultaneously.