

Revista Chapingo. Serie ciencias forestales y del ambiente
Universidad Autónoma Chapingo
rforest@correo.chapingo.mx
ISSN (Versión impresa): 0186-3231
MÉXICO

2007

H. Viveros Viveros / J. J. Vargas Hernández

DORMANCIA EN YEMAS DE ESPECIES FORESTALES

Revista Chapingo. Serie ciencias forestales y del ambiente, julio-diciembre, año/vol.

13, número 002

Universidad Autónoma Chapingo

Chapingo, México

pp. 131-135

Red de Revistas Científicas de América Latina y el Caribe, España y Portugal

Universidad Autónoma del Estado de México

<http://redalyc.uaemex.mx>



DORMANCIA EN YEMAS DE ESPECIES FORESTALES

H. Viveros-Viveros, J. J. Vargas-Hernández

Programa Forestal, Campus Montecillo, Colegio de Postgraduados.
Km 36.5 Carr. México-Texcoco. Montecillo, Estado de México.
C. P. 56230. Correo-e: hectorvv@colpos.mx, vargashj@colpos.mx

RESUMEN

La mayoría de las plantas perennes de clima templado-frío presentan un periodo de dormancia durante su ciclo anual de crecimiento. Desde hace más de cuarenta años los investigadores han tratado de explicar cuál es el valor adaptativo de este proceso a través del entendimiento de la relación que guarda con factores ambientales. En este documento se describe el conocimiento existente en este tema.

PALABRAS CLAVE: quiescencia de yemas, especies forestales, temperatura, fotoperiodo.

BUD DORMANCY IN FOREST TREES

SUMMARY

Most perennial plants of cold-temperate zones have a dormancy period during their annual growth cycle. For over forty years scientists have intended to explain the adaptive value of dormancy through the understanding of the relationships among bud dormancy and specific environmental factors. Current knowledge on this topic is described in this document.

KEY WORDS: bud quiescence, forest species, temperature, photoperiod.

INTRODUCCIÓN

El ciclo anual de crecimiento vegetativo de la mayoría de las plantas perennes incluye dos etapas: un periodo de alargamiento del brote, relativamente breve, durante el cual el eje principal de la planta se extiende y emerge follaje nuevo; y un periodo generalmente mucho más largo, durante el cual no hay un alargamiento visible del brote, ocurriendo en cambio, la diferenciación de nuevas unidades de crecimiento (Lavender, 1985; Borchert, 1991). En este último periodo, la morfología de la planta se mantiene relativamente estable, pero la fisiología cambia drásticamente desde el momento en que la yema entra en reposo a mediados del verano hasta que reinicia el crecimiento en la siguiente primavera. Kozłowski y Pallardy (1997) establecieron que las yemas completamente desarrolladas de árboles forestales en zonas templadas alternan el crecimiento activo durante la estación cálida y el cese del crecimiento durante la estación fría; a este último estado se le conoce como dormancia.

Conocer cómo se da este proceso en árboles forestales

es importante para comprender los procesos adaptativos de estas especies a sus ambientes naturales (Borchert, 1991). Por lo anterior, se han desarrollado diversos estudios que han tratado de explicar el papel que desempeñan los factores ambientales en la inducción y cese de la dormancia (Repo, 1992; Turner y Mitchell, 2003); otros estudios han determinado la influencia genética en la inducción y cese de la dormancia (Thompson *et al.*, 1985).

El presente trabajo tiene como objetivos discutir y analizar el conocimiento existente en lo referente a la fisiología de la dormancia en yemas de árboles forestales, incluyendo el patrón estacional que presentan algunas especies leñosas y los factores ambientales más importantes que influyen en este proceso

CONCEPTO DE DORMANCIA

Para abordar el tema de dormancia, debe plantearse una pregunta inicial que ayude a aclarar y a comprender la forma en que ha evolucionado este concepto, así como los

distintos enfoques que se le han dado; la pregunta es: ¿Qué se entiende por dormancia?.

La respuesta a la pregunta planteada se puede dar desde tres puntos de vista o enfoques: a) definición clásica de dormancia; b) la dormancia definida por medio de la actividad mitótica; y c) la dormancia definida como el periodo de máxima resistencia al estrés (Lavender, 1985; Lang *et al.*, 1985; Lang *et al.*, 1987; Kozlowski y Pallardy, 1997).

La definición clásica de dormancia fue la primera en establecerse y es la más ampliamente utilizada por diferentes autores; por ejemplo, Lang *et al.*, (1985) y Lang *et al.*, (1987) definieron la dormancia como la suspensión temporal del crecimiento en las estructuras que contienen meristemas primarios. Por otra parte, Owens y Molder (1973) acuñaron el término de “dormante” en yemas de Abeto Douglas (*Pseudotsuga menziesii* var. *glauca* (Bassin.) Franco), cuando la actividad mitótica en células de las yemas es cero, condición que ocurre de diciembre a febrero. Una tercera definición es la que establece la dormancia como el periodo de máxima resistencia de las plantas al estrés (Herman, 1967; Lavender y Wareing, 1972).

La definición clásica de dormancia y la definida mediante la actividad mitótica se aplican básicamente a la yema o al tejido interno de la misma, mientras que la dormancia definida como máxima resistencia al estrés se refiere a la plántula entera (Fuchigami *et al.*, 1977). La definición clásica de dormancia y la relacionada con la actividad mitótica coinciden en que ambas ocurren en invierno. Esta última definición puede ser más útil que la clásica debido a que la actividad mitótica en la yema se correlaciona fuertemente (en forma negativa) con la resistencia al estrés en plántulas (Lavender, 1985).

FASES DE LA DORMANCIA

Según Kozlowski y Pallardy (1997), después del crecimiento estacional del brote y de la formación de las yemas, estas últimas entran primero a una fase reversible de inactividad (algunas veces llamada quiescencia o predormancia). El estado de dormancia de la yema progresa paulatinamente hasta que los ápices del brote no pueden alargarse aun cuando las plantas se coloquen en condiciones ambientales favorables. Eventualmente, la dormancia termina después de que las yemas se exponen al frío, presentándose un estado quiescente seguido por una fase activa de crecimiento. En el estado más avanzado de dormancia las yemas no se alargan en forma apreciable, lo que puede limitar la actividad metabólica (Perry, 1971a).

En forma similar, Turner y Mitchell (2003) dividen el periodo de dormancia en tres fases: quiescencia inicial, receso y quiescencia de post-dormancia. La quiescencia inicial se entiende como la ausencia de actividad mitótica en la zona apical (Owens y Molder, 1973) al reducirse el

fotoperiodo y la temperatura. El receso es controlado por la fisiología interna de la planta, el cual ocurre como respuesta a las señales ambientales (cambio en fotoperiodo y temperaturas) recibidas en la fase anterior. La fase final de la dormancia comúnmente es llamada quiescencia de post-dormancia y al igual que la primera fase es controlada por el ambiente (Turner y Mitchell, 2003).

De acuerdo con lo anterior, la dormancia en las yemas está controlada por diferentes factores, incluyendo tanto el ambiente, el ápice del brote y la condición interna del órgano. Considerando estos factores, Lang *et al.* (1987) definieron los siguientes tres tipos de dormancia: (1) ecodormancia, regulada por factores ambientales; (2) paradormancia, regulada por factores fisiológicos externos a la estructura implicada; por ejemplo, el proceso de dominancia apical; y (3) endodormancia, regulada por factores fisiológicos internos de la estructura implicada, pero inducida por noches largas y temperaturas nocturnas bajas (Howe *et al.*, 1999).

PATRÓN DE DORMANCIA EN ÁRBOLES FORESTALES

Algunos autores han estudiado el proceso de la dormancia en especies forestales, encontrando que en general, en parte del otoño (septiembre a octubre), el fotoperiodo corto y la disminución de la temperatura causan una transición rápida de quiescencia inicial a dormancia intensa (receso). La intensidad de la dormancia aumenta de octubre a enero, y para febrero las yemas dormantes entran a la quiescencia de post-dormancia, lo que sugiere que el principal valor adaptativo de la dormancia es evitar el rompimiento de la yema en el otoño, previniendo la muerte de los brotes nuevos en invierno. Durante febrero y marzo, la reanudación del crecimiento del brote en campo se retarda por las bajas temperaturas (receso debido al frío, Borchert, 1991).

La variedad costera del Abeto Douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco var. *menziesii*), por ejemplo, entra en quiescencia inicial en los primeros días de otoño, en receso en los últimos días de invierno y la post-dormancia se presenta en los primeros días de la primavera (Turner y Mitchell, 2003).

Plántulas del Abeto Douglas (*Pseudotsuga menziesii* var. *glauca* (Bassin.) Franco) y del Abeto Engelmann (*Picea engelmannii* (Parry) Engelm.) que inicialmente crecieron en una cámara de crecimiento y a los doce meses de edad se pasaron a vivero, con temperaturas día/noche de 26 a 18 °C y fotoperiodos largos, se mantienen en dormancia completa por 42 y 35 días, respectivamente; y a partir de los 72 días entraron a un estado de quiescencia, mientras que plántulas de Pino Ponderosa (*Pinus ponderosa* var. *scopulorum* Engelm.) entraron en quiescencia a los 22 días. Las tres especies se mantuvieron quiescentes por aproximadamente 97 días y la yema terminó de romper a los 133 días (Burr *et al.*, 1993).

FACTORES QUE INTERVIENEN EN LA DORMANCIA

En el Abeto Douglas (*Pseudotsuga menziesii* var. *glauca* (Bassin.) Franco) y otras coníferas, la quiescencia usualmente es inducida por cambios en el fotoperiodo, temperatura, humedad del suelo y disponibilidad de nutrientes (Eriksson *et al.*, 1978; MacDonald y Owens, 1993; Turner y Mitchell, 2003).

La temperatura, al igual que la luz, es un factor importante en el crecimiento y el desarrollo de árboles debido a que influye en muchas actividades fisiológicas a través de su efecto sobre la tasa metabólica (Brown, 1980). Por lo que se puede decir, que los dos principales factores que inducen o ponen fin a la dormancia son el fotoperiodo, la temperatura, la humedad y los nutrientes (Repo, 1992). A continuación se describen los efectos de cada uno de estos factores:

Fotoperiodo

Existen investigaciones que demuestran que el fotoperiodo juega un papel central en el control del desarrollo estacional en árboles de clima templado y frío; sin embargo la respuesta al fotoperiodo varía ampliamente de una especie a otra (Borchert, 1991). Los cambios en el fotoperiodo son detectados por el fitocromo de la planta (Kozlowski y Pallardy, 1997).

Fue a partir de los años noventa cuando se aclaró el papel del fotoperiodo en la inducción de la dormancia, siendo Borchert (1991) quien indicó que en la inducción de la dormancia y en la tolerancia al frío, tiene mayor efecto el acortamiento del fotoperiodo en otoño que la disminución paulatina de la temperatura, como una respuesta anticipada al invierno. Tanto en árboles tropicales como de clima templado se presenta una reducción en la extensión del brote al acortarse el fotoperiodo.

En cambio, hace más de cuatro décadas que se sabe que en la mayoría de las especies, el crecimiento se reanuda inmediatamente cuando las plantas cuentan nuevamente con fotoperiodos largos, pero algunas especies continúan en reposo y requieren de horas frío para reanudar su crecimiento. De manera similar, la exposición a fotoperiodos largos previene la inducción de la dormancia en muchas, pero no en todas, las especies de clima templado. Por ejemplo, Nienstaedt (1959, 1966), demostró que el requerimiento de frío para romper la dormancia en Abeto Blanco (*Picea glauca* (Moench) Voss) se puede compensar con exposición a fotoperiodos largos. Lo anterior también se ha demostrado en otras especies de árboles forestales como *Acer saccharum* Marsh. (Olmsted, 1951), *Tsuga canadensis* (L.) Carr. (Olsen and Nienstaedt, 1957) y *Pinus sylvestris* L. (Wareing, 1951). Por otra parte, Nienstaedt (1959, 1966), encontró que el rompimiento de la dormancia debida a días largos se da más temprano en el Abeto Noruego (*Picea abies* (L.) Karst.) que en el Abeto Blanco (*Picea glauca*

(Moench) Voss). En plántulas de *Corylus avellana* L. los fotoperiodos cortos sin presencia de frío detienen el crecimiento del brote pero no disparan los cambios morfogénicos asociados con la inducción de la dormancia; por otra parte, en plántulas de *Fraxinus excelsior* L. la dormancia desaparece cuando crecen en días largos a 12 °C, pero no a 25 °C (Borchert, 1991).

Temperatura

Vegis (1956) sugirió que las altas temperaturas pueden inducir dormancia en yemas de árboles, pero Brown (1980) encontró que las altas temperaturas diurnas y nocturnas (30 y 26 °C respectivamente) si bien reducen significativamente el crecimiento total, no inducen dormancia en yemas de *Pinus taeda* L.

Al exponer plántulas de *Fraxinus excelsior* L. a bajas temperaturas a principios de invierno se induce dormancia, pero la exposición de aquellas a finales del invierno rompe la dormancia. El efecto de la acumulación de horas frío varía con el estado fisiológico de la yema dormante. Bajo condiciones naturales, el rompimiento de la dormancia en árboles de clima templado requiere de la exposición a bajas temperaturas por un periodo mínimo. El requerimiento de horas frío, la intensidad de la dormancia, y la tolerancia al frío varían con la especie y el ecotipo, lo que refleja la naturaleza adaptativa de estos caracteres (Borchert, 1991).

La exposición de plantas a temperaturas por abajo de los 0 °C para la acumulación de horas frío permite que las yemas pasen de endodormantes a ecodormantes, en espera de condiciones favorables para el crecimiento (Lang *et al.*, 1987; Rinne *et al.*, 1997; Rinne *et al.*, 2001; Howe *et al.*, 1999).

Humedad

El incremento del estrés hídrico induce quiescencia en especies forestales (Lavender *et al.*, 1968; Blake *et al.*, 1979); por ejemplo, en el oeste de los Estados Unidos de Norte América donde el clima va de templado a cálido con verano marcadamente seco, las especies arbóreas inician la quiescencia a mediados de julio, más temprano que en lugares con veranos más húmedos. Lo anterior debido a que el estrés hídrico decrece la actividad mitótica, reduce el tamaño del domo apical y el número de primordios vegetativos de la yema. Sin embargo, el efecto del estrés hídrico generalmente se asocia con el efecto del fotoperiodo (Lavender, 1985) y en forma secundaria con el de la temperatura (MacDonald y Owens, 1993).

Nutrientes

La nutrición de las plántulas puede influir en el tiempo de inicio y de rompimiento de la dormancia. En *Pseudotsuga* sp., la disponibilidad de nutrientes afectó el patrón fenológico

de la yema terminal; una dosis elevada de nutrientes retrasa el inicio de la dormancia de la yema terminal y adelanta el rompimiento de la misma (Acevedo *et al.*, 2006). En forma similar, las concentraciones óptimas de nitrógeno en las hojas de *Picea abies* (L.) Karst. varían de 2.0 a 2.5 % (Ingestad, 1979); sin embargo, si a esta especie se le aumenta el nivel de nitrógeno se adelanta el rompimiento de la yema (Benzian *et al.*, 1974; Fløstad y Kohmann, 2004).

INFLUENCIA GENÉTICA EN LA DORMANCIA

Desde hace tiempo se tiene la sospecha que un gran número de genes están involucrados con la dormancia de yemas (Perry, 1971b). Sin embargo, la influencia de los genes en la dormancia se demostró al encontrarse que la adaptación de plántulas de Castaño (*Corylus avellana* L.) a climas fríos puede modificarse por un gen recesivo que controla la sensibilidad a cambios en fotoperiodo. Para comprobarlo se generaron plantas mutantes no dormantes de *Corylus avellana*, que a pesar de las bajas temperaturas y de los días cortos del otoño los brotes terminales de mutantes no dormantes continúan creciendo lentamente, las yemas laterales rompen, y eventualmente las plantas mueren por temperaturas congelantes (Thompson *et al.*, 1985).

En forma más específica, Jermstad *et al.* (2003) encontraron que en el inicio de la dormancia en yemas del Abeto Douglas intervienen diez grupos de genes, siete de los cuales interactúan con la longitud del día y tres con el estrés hídrico; mientras que en el rompimiento de la dormancia participan dos grupos de genes, uno de los cuales aparentemente se encarga de la acumulación de horas frío y otro que interactúa con la fluctuación de la temperatura.

Dado que la proteína fotorreceptora del fitocromo desempeña el papel central en la detección del fotoperiodo, en los últimos años se han realizado investigaciones que intentan dilucidar qué genes producen esta proteína en *Populus*, *Picea abies* y *Pinus sylvestris* (Howe *et al.*, 1995, 1998). Por ejemplo, Ingvarsson *et al.* (2006) señalaron a los genes *phyA*, *phyB1* y *phyB2* como responsables del inicio y cese de la dormancia en el Álamo Europeo (*Populus tremula* L.).

CONCLUSIONES

La dormancia se define desde tres puntos de vista: en la forma clásica, como fase de mínima o nula actividad mitótica, y como el periodo de máxima resistencia a factores de estrés. Sin embargo, la definición clásica es la más general y los otros dos puntos de vista bien podrían integrarse a ésta como fases o estados de la dormancia clásica; posiblemente correspondan a la etapa que sigue a la quiescencia o a la endodormancia. El principal valor adaptativo de la dormancia es evitar el inicio del crecimiento

de la yema en el otoño, previniendo la muerte de los brotes nuevos en invierno.

El patrón general para las especies de clima templado establece que en otoño entran en quiescencia o predormancia debido a factores ambientales; en invierno se acentúa la dormancia entrando en receso debido al ambiente interno de la yema (factores fisiológicos internos y factores genéticos). En este periodo se da una baja actividad mitótica y es cuando la planta presenta la mayor resistencia a las bajas temperaturas. A finales del invierno y principios de primavera las plantas entran de nuevo en una etapa de quiescencia post-dormancia.

Los principales factores que influyen en la inducción de la dormancia son el fotoperiodo y la temperatura, específicamente fotoperiodos cortos y bajas temperaturas; sus efectos dependen de la especie y la edad fisiológica de los árboles. Sin embargo, es muy probable que el efecto de estos factores se dé en forma combinada. No se debe perder de vista que la dormancia está determinada genéticamente, en donde la información genética se manifiesta cuando aparecen estímulos ambientales específicos.

La tendencia actual de las investigaciones relacionadas con la dormancia de yemas en especies forestales se centra en dilucidar cuáles genes intervienen en la inducción y finalización de la dormancia, así como su interacción con los factores ambientales como el fotoperiodo y la temperatura.

LITERATURA CITADA

- ACEVEDO R., R.; VARGAS H., J. J.; LÓPEZ U., J.; VELÁSQUEZ M., J. 2006. Efecto de la procedencia geográfica y de la fertilización en la fenología del brote terminal en plántulas de *Pseudotsuga* sp. *Agrociencia* 40(1): 125-137.
- BENZIAN, B.; BROWN, R. M.; FREEMAN, S. C. R. 1974. Effect of late-season top-dressing of N (and K) applied to conifer transplants in the nursery on their survival and growth on British forest site. *Forestry* 47: 153-184.
- BLAKE, J.; ZAERR, J. B.; HEE, S. 1979. Controlled moisture stress to improve cold hardiness and morphology of Douglas-fir seedlings. *Forest Science* 25(4): 576-582.
- BORCHERT, R. 1991. Growth periodicity and dormancy. pp. 221-245. *In: Tree Physiology*. Raghavendra A. S. (ed.). John Wiley & Sons, Inc. New York, USA.
- BROWN, C. L. 1980. Growth and form. pp. 125-167. *In: Trees structure and function*. Zimmermann M. H.; C. L. Brown (eds.). Springer-Verlag. New York, USA.
- BURR, K. E.; WALLNER, S. J.; TINUS, R. W. 1993. Heat tolerance, cold hardiness, and bud dormancy relationships in seedlings of selected conifers. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 118(6): 840-844.
- ERIKSSON, G.; EKBERG, I.; DORMLING, I.; MATERN, B. 1978. Inheritance of bud-set and bud-flushing in *Picea abies* (L.) Karst. *Theor. Appl. Genet.* 52: 3-19.
- FLØSTAD, I. S.; KOHMANN, K. 2004. Influence of nutrient supply on spring frost hardiness and time of bud break in Norway

- spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) seedlings. *New Forests* 27: 1-11.
- FUCHIGAMI, L. H.; HOTZE, M.; WEISER, C. J. 1977. The relationship of vegetative maturity to rest development and spring bud-break. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 102(4): 450-452.
- HERMAN, R. K. 1967. Seasonal variation in sensitivity of Douglas-fir seedlings to exposure of roots. *For. Sci.* 13: 140-149.
- HOWE, G. T.; BUCCIAGLIA, P. A.; HACKETT, W. P.; FURNIER, G. R.; CORDONNIER-PRAT, M. M.; GARDNER, G. 1998. Evidence that the phytochrome gene family in black cottonwood has one *PHYA* locus and two *PHYB* loci but lacks members of *PHYC/F* and *PHYE* subfamilies. *Mol. Biol. Evol.* 15: 160-175.
- HOWE, G. T.; DAVIS, J.; JEKNIAE, Z.; CHEN, T. H. H.; FREWEN, B.; BRADSHAW, H. D. Jr.; SARUUL, P. 1999. Physiological and genetic approaches to studying endodormancy-related traits in *Populus*. *Hortscience* 34: 1174-1184.
- HOWE, G. T.; HACKETT, W. P.; FURNIER, G. R.; KLEVORN, R. E. 1995. Photoperiodic response of a northern and southern ecotype of black cottonwood. *Physiol. Plant.* 93: 695-708.
- INGESTAD, T. 1979. Mineral nutrient requirement of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* seedlings. *Physiol. Plant.* 45: 373-380.
- INGVARSSON, P. K.; GARCÍA, M. V.; HALL, D.; LUQUEZ, V.; JANSSON, S. 2006. Clinal variation in *phyB2*, a candidate gene for day-length-induced growth cessation and bud set, across a latitudinal gradient in European aspen (*Populus tremula*). *Genetics* 172: 1845-1853.
- JERMSTAD, K. D.; BASSONI, D. L.; JECH, K. S.; RITCHIE, G. A.; WHEELER, N. C.; NEALE, D. B. 2003. Mapping of quantitative traits Loci controlling adaptive traits in Coastal Douglas fir. III. Quantitative trait loci-environment interactions. *Genetics* 165: 1489-1506.
- KOZLOWSKI, T. T.; PALLARDY, S. G. 1997. *Physiology of woody plants*. Academic Press. San Diego, California, USA. 411 p.
- LANG, G. A.; EARLY, J. D.; ARROYAVE, N. J.; DARNELL, R. L.; MARTIN, G. C.; STUTTE, G. W. 1985. Dormancy: Towards a reduced universal terminology. *HortScience* 20: 809-812.
- LANG, G. A.; EARLY, J. D.; MARTIN, G. C.; DARNELL, R. L. 1987. Endo-, para- and ecodormancy: Physiological terminology and classifications for dormancy research. *HortScience* 22: 371-377.
- LAVENDER, D. P. 1985. Bud dormancy. pp. 7-15. *In*: Proceedings: Evaluating seedling quality: principles, procedures, and predictive abilities of major test. Duryea M. L. (ed.). Workshop held October 16-18, 1984. Forest Research Laboratory, Oregon State University, Corvallis, USA.
- LAVENDER, D. P.; CHING, K. K.; HERMANN, R. K. 1968. Effect of environment on development of dormancy and growth in Douglas-fir seedlings. *Bot. Gaz.* 129: 70-83.
- LAVENDER, D. P.; WAREING, P. F. 1972. The effects of daylength and chilling on the response of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) seedlings to root damage and storage. *New Phytologist* 71: 1055-1067.
- MACDONALD, J. E.; OWENS, J. N. 1993. Bud development in coastal Douglas-fir seedlings under controlled-environment conditions. *Can. J. For. Res.* 23: 1203-1212.
- NIENSTAEDT, H. 1959. The effects of rootstock activity on the success of fall grafting of spruce. *J. For.* 57: 828-832.
- NIENSTAEDT, H. 1966. Dormancy and dormancy release in white spruce. *For. Sci.* 12(3): 374-384.
- OLMESTED, C. E. 1951. Experiments on photoperiodism, dormancy, and leaf age and abscission in sugar maple. *Bot. Gaz.* 112: 365-393.
- OLSEN, J. S.; NIENSTAEDT, H. 1957. Photoperiod and chilling control growth in hemlock. *Science* 125: 492-494.
- OWENS, J. N.; MOLDER, M. 1973. A study of DNA and mitotic activity in the vegetative apex of Douglas-fir during the annual growth cycle. *Can. J. Bot.* 51: 1395-1409.
- PERRY, T. O. 1971a. Winter season photosynthesis and respiration by twigs and seedlings of deciduous and evergreen trees. *For. Sci.* 17: 41-43.
- PERRY, T. O. 1971b. Dormancy of trees in winter. *Science* 171: 29-36.
- REPO, T. 1992. Seasonal changes of frost hardiness in *Picea abies* and *Pinus sylvestris* in Finland. *Can. J. For. Res.* 22: 1949-1957.
- RINNE, P.; HÄNNINEN, H.; KAIKURANTA, P.; JALONEN, J. E.; REPO, T. 1997. Freezing exposure releases bud dormancy in *Betula pubescens* and *B. pendula*. *Plant, Cell and Environment* 20: 1199-1204.
- RINNE, P. L. H.; KAIKURANTA, P. M.; VAN DER SCHOOT, C. 2001. The shoot apical meristem restores its symplasmic organization during chilling-induced release from dormancy. *The Plant Journal* 26: 249-264.
- THOMPSON, M. M.; SMITH, D. C.; BURGESS, J. E. 1985. Nondormant mutants in a temperate tree species, *Corylus avellana* L. *Theor. Appl. Genet.* 70: 687.
- TURNER, J.; MITCHELL, S. J. 2003. The effect of short day treatments on containerized Douglas-fir morphology, physiology and phenology. *New Forests* 26: 279-295.
- VEGIS, A. 1956. Formation of the resting condition in plants. *Experientia* 12: 94-99.
- WAREING, P. F. 1951. Growth studies in woody species. III. Further photoperiodic effects in *Pinus sylvestris*. *Physiol. Plant.* 4: 41-56.