СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА ЭФФЕКТИВНОСТИ DROP-ВОЗДЕЙСТВИЙ И «ПЕРИОДИЧЕСКОЙ ЗАСУХИ» КАК ПРИЕМОВ УПРАВЛЕНИЯ РОСТОМ РАСТЕНИЙ ОГУРЦА (*Cucumis sativus* L.)*

Т.Г. ШИБАЕВА, А.Ф. ТИТОВ

Ежесуточные кратковременные понижения температуры (DROP, англ. падение) и «периодическая засуха» (создание нелетального водного дефицита) часто применяются в растениеводстве как альтернатива ретардантам для торможения роста растений, однако открытым остается вопрос о том, какой из этих двух агроприемов эффективнее и может ли их влияние усиливаться при совместном применении. В этом сообщении на примере растений огурца мы впервые показали, что результативность DROP метода выше; снижение температуры в сочетании с периодической засухой замедляет линейный рост и повышает устойчивость растений к водному дефициту, но снижает некоторые физиолого-морфологические характеристики в зависимости от относительной влажности воздуха (ОВВ). Цель работы заключалась в изучении раздельного и совместного действия двух естественных факторов (температура и влажность) как способов воздействия на линейный рост и устойчивость растений в условиях теплицы. Растения огурца (*Cucumis sativus* L.) в течение 6 сут подвергали действию температуры 10 °С в течение 2 ч в конце ночного периода (вариант DROP). Также растения поливали ежедневно или проводили полив после высыхания субстрата (1 раз в 2-3 сут), создавая условия «периодической засухи» (вариант «засуха»). Контролем служили растения, получающие ежедневный полив и не подвергавшиеся низкотемпературным воздействиям. Все опыты выполняли при низкой (30 %) или высокой (80 %) относительной влажности воздуха. По окончании DROP-воздействий часть растений из каждого варианта (контроль, DROP, «засуха», DROP + «засуха») подвергали холодовому тесту в темноте в течение 1 сут при температуре 4 °С. Определяли высоту растений, длину черешков листьев, площадь и число листьев и сухую биомассу растений. Компактность рассчитывали как отношение сухой массы растения к его высоте (мг/см) или как отношение площади листьев к высоте растения (см²/см). Об устойчивости листьев к низким температурам и водному стрессу судили по относительному выходу электролитов из тканей листа и интенсивности перекисного окисления липидов, оцениваемому по содержанию малонового диальдегида. Разницу между средними значениями оценивали по критерию LSD и считали статистически значимой при $p < 0,05$. Полученные данные свидетельствуют об эффективности DROP-воздействий для торможения линейного роста растений, при этом они вызывают повышение отношения площади листьев и биомассы растения к его высоте в условиях высокой ОВВ, то есть делают растения более компактными. В условиях низкой ОВВ эти эффекты нивелируются. Режим полива, при котором создаются условия «периодической засухи», хотя и приводит к уменьшению размеров растений, но снижает отношение площади листьев и биомассы растения к его высоте. Следовательно, можно заключить, что DROP-воздействия более эффективны, чем «периодическая засуха», и могут применяться в качестве альтернативы ретардантов для управления ростом и получения более компактных растений. Сочетание DROP-воздействий с «периодической засухой» также позволяет получать более компактные растения, при этом повышается их устойчивость к водному стрессу, индуцированному низкой температурой. Однако по ряду параметров (число листьев, компактность растений при низкой ОВВ) при сочетании DROP-воздействий и «периодической засухи» результат был хуже, чем после применения только первого из этих двух приемов.

Ключевые слова: низкая положительная температура, водный стресс, рост растений, устойчивость, выход электролитов, перекисное окисление липидов.

Многие годы наиболее эффективным способом управления линейным ростом растений считалось применение химических регуляторов, обладающих ретардантным эффектом (1, 2). Однако в последние 30 лет в мире постоянно вводятся все новые правовые ограничения на их применение из-за риска загрязнения окружающей среды и потенциальной опасности остатков химических веществ для здоровья человека. Это стало ве-

* Исследования выполнены на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук». Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (0218-2019-0074).

сомой побудительной причиной для проведения исследований с целью поиска новых способов и приемов управления ростом тепличных сельскохозяйственных культур (5-8). При этом используются такие естественные факторы, влияющие на рост растений, как температура, свет (интенсивность и спектральный состав), фотопериод, относительная влажность воздуха (ОВВ), концентрация CO₂, а также плотность посадки растений и размер контейнеров. Результаты манипулирования этими факторами и их анализ показали, что не все способы, эффективно уменьшающие высоту растений, применимы с коммерческой точки зрения. Наиболее перспективным в практическом плане оказалось управление ростом растений посредством изменения температуры и параметров водного режима (2, 4, 9, 10). Так, в середине 1980-х годов обнаружили, что с помощью более низкой дневной температуры можно снижать высоту у многих видов (3, 5, 7). Однако практическое использование этой возможности ограничено в течение года периодами с низкой температурой воздуха. Несколько позже в тепличных хозяйствах стали применять более экономичный прием ежесуточного кратковременного понижения температуры, получивший название «temperature drop» (в Европе) и «temperature dip» или «cool morning pulse» (в США), который тормозил рост в высоту у многих культур ((7, 11, 12). Обычно в этом случае температуру снижают в конце ночи, а утром за счет ламп подсветки обеспечивают дополнительный приток энергии для подъема температуры после ее понижения.

Аналогично низкотемпературным воздействиям, так называемая «периодическая засуха» (создание нелетального водного дефицита) тоже применяется в растениеводстве с целью торможения роста растений как еще одна альтернатива ретардантам (13-16). Считается, что при этом у растений не только уменьшается высота, но и повышается устойчивость, благодаря чему они лучше переносят возможные стрессы, возникающие, например, во время транспортировки, продажи или после высадки в грунт (17). Водный стресс в основном применяют в тепличном производстве рассады клумбовых растений (14, 17, 18), у которых высота служит важным показателем качества, так как чрезмерный рост приводит к увеличению расходов на транспортировку и большей чувствительности к условиям хранения (15, 16).

Следовательно, и ежесуточные кратковременные понижения температуры (DROP-воздействия), и водный стресс («периодическая засуха») способны тормозить линейный рост растений. Однако в литературе нет данных о том, какой из этих двух агроприемов эффективнее. Неясно также, может ли эффект усиливаться при их совместном применении, поскольку механизмы действия этих факторов на растения неодинаковы.

В этом сообщении на примере растений огурца мы впервые показали большую результативность DROP метода. Снижение температуры в сочетании с периодической засухой так же замедляет линейный рост и при этом повышает устойчивость растений к водному дефициту, но ухудшает некоторые физиолого-морфологические характеристики в зависимости от относительной влажности воздуха (ОВВ).

Цель работы заключалась в изучении отдельного и совместного влияния двух естественных факторов (температура и влажность) как способов воздействия на линейный рост и устойчивость растений в условиях теплицы.

Методика. Растения огурца (*Cucumis sativus* L., гибрид Зозуля F₁) выращивали в вегетационных сосудах (250 мл) с песком в камере искусственного климата (Vötsch VB 1014, «Vötsch Indusrietechnik GmbH», Герма-

ния) при поливе питательным раствором (в мг/л: 226 N, 55 P, 370 K, 180 Ca, 40 Mg, 45 S, 17 Na, 52 Cl, 2,5 Fe, 0,6 Mn, 0,35 B, 0,3 Zn, 0,15 Cu и 0,05 Mo, pH 6,2–6,4); температура воздуха 23 °C, фотосинтетически активная радиация (ФАР) 150 мкмоль/(м² · с), фотопериод 12 ч. Все опыты проводили при условно высокой (80 %) или низкой (30 %) ОБВ. Начиная с 6-х сут от замачивания семян, когда развернулись семядольные листья, применяли разные режимы полива — ежесуточно или после высыхания субстрата (песка) (1 раз в 2–3 сут), создавая тем самым условия так называемой «периодической засухи» (вариант «засуха»). Начиная с 14-х сут от замачивания семян, когда первый настоящий лист находился в фазе активного роста, достигнув половины окончательного размера, часть растений с разными режимами полива в течение 6 сут подвергали действию температуры 10 °C в течение 2 ч (плюс 30 мин на снижение и 30 мин на повышение температуры) в конце ночного периода (вариант DROP). Температуру снижали и повышали со скоростью 0,4 °C/мин. Контролем служили растения, получающие ежесуточный полив и не подвергавшиеся низкотемпературным воздействиям. Всего провели две серии опытов в условиях разной ОБВ — высокой (80 %) или низкой (30 %), в каждой из которых было по 4 варианта со следующими условиями: 1-й вариант — постоянная температура 23 °C, ежесуточный полив (контроль); 2-й вариант — DROP-воздействия, ежесуточный полив (DROP); 3-й вариант — постоянная температура 23 °C, «периодическая засуха» («засуха»); 4-й вариант — DROP-воздействия, «периодическая засуха» (DROP + «засуха»).

По окончании DROP-воздействий по 6 растений из каждого варианта (контроль, DROP, «засуха», DROP + «засуха») подвергали воздействию температуры 4 °C в темноте в камере с ОБВ 90–100 % в течение 24 ч («холодовой тест»), после чего их помещали на 24 ч в камеру с температурой 23 °C.

Все измерения проводили через 1 сут после завершения DROP-воздействий или через 1 сут после завершения ходового теста. Определяли высоту растений, длину черешков листьев, площадь и число листьев, достигших длины 10 мм и более, и сухую биомассу растений. Компактность растений рассчитывали как отношение сухой массы растения к его высоте (мг/см) или как отношение площади листьев к высоте растения (см²/см) (19).

Об устойчивости листьев к низким температурам и водному стрессу судили по относительному выходу электролитов (ОВЭ) из тканей листа, который определяли с использованием кондуктометра Эксперт-002 с датчиком для микрообъемов УЭП-П-С («Эконикс-Эксперт», Россия) и по интенсивности перекисного окисления липидов, оцениваемой по содержанию малонового диальдегида (МДА) по методике R.L. Heath и L. Packer (20).

Каждый опыт повторяли дважды. На рисунках представлены средние значения (*M*) для $n \geq 6$ и их стандартные ошибки ($\pm$ SEM). Разницу между средними значениями определяли на основе дисперсионного анализа (по критерию LSD) с использованием программного обеспечения Statistica (v. 8.0.550.0, «StatSoft Inc.», США) и считали статистически значимой при $p < 0,05$.

Результаты. Проведенное исследование показало, что и DROP-воздействия, и «периодическая засуха» уменьшают высоту растения и длину черешков листьев при высокой и низкой ОБВ (рис. 1, А, Б, табл.). При совместном действии DROP и «засухи» эффект оказался сильнее, что привело к еще большему уменьшению высоты и длины черешков листьев. Отметим, что в таблице приведены значения показателей в процентах от

контроля, но в условиях низкой ОВВ значения биометрических параметров контрольных растений (высота растения, длина черешков листьев, площадь листьев и сухой вес растений) были снижены вдвое, а число листьев — на треть.

Рис. 1. Высота растения (А), длина черешков листьев (Б), площадь (В), сухая масса (Г) и компактность (Д, Е) контрольных (1) и подвергавшихся DROP-воздействиям (2), «засухе» (3) и совместному действию DROP и «засухи» (4) растений огурца (*Cucumis sativus* L., гибрид Зозуля F₁) при относительной влажности воздуха 80 % или 30 % (вегетационные опыты). Разные буквы указывают на статистическую достоверность различий средних значений при $p < 0,05$.

Показатели роста, развития и устойчивости растений огурца (*Cucumis sativus* L., гибрид Зозуля F₁) под влиянием DROP-воздействий, «периодической засухи» и их совместного применения (от контроля, %) (вегетационные опыты)

Показатель	Варианты опыта					
	ОВВ 80 %			ОВВ 30 %		
	DROP	засуха	DROP + «засуха»	DROP	засуха	DROP + «засуха»
Высота растений	90*	97	83*	95	92*	87*
Длина черешков листьев	92*	90*	71*	83*	79*	61*
Площадь листьев	103	77*	79*	90*	75*	59*
Количество листьев	100	100	80*	103	94	73*
Сухой вес растений	112*	87*	95*	98	69*	59*
Компактность						
по биомассе	124*	89*	114*	103	75*	68*
по площади листьев	113*	80*	100	94	82*	71*
Содержание МДА	95	48*	34*	100	93	83*
ОВЭ	102	57*	21*	65*	76*	65*

Примечание. Показатели контрольных растений приняты за 100 %. Абсолютные значения показателей контрольных растений приведены на рисунках 1 и 2. Содержание малонового диальдегида (МДА) и относительный выход электролитов (ОВЭ) приведены для листьев растений после холодового теста.

* Различия с контролем статистически значимы при $p < 0,05$.

Площадь листьев не уменьшалась в результате DROP-воздействий (с ежесуточным поливом) при высокой ОВВ и снижалась на 10 % при

низкой ОБВ. «Засуха» приводила к достоверному ($p < 0,05$) уменьшению площади листьев на 23 и 25 % в условиях соответственно высокой и низкой ОБВ (см. рис. 1, В, табл.). При совместном действии DROP и «засухи» эффект усиливался (уменьшение площади листьев на 41 %, $p < 0,05$) только в условиях низкой ОБВ. DROP-воздействия и «засуха» не влияли на скорость появления листьев, однако при совместном действии этих факторов число листьев уменьшалось на соответственно 20 и 27 % ($p < 0,05$) в условиях высокой и низкой ОБВ (см. табл.).

Сухая масса растений под влиянием DROP-воздействий увеличивалась по сравнению с контролем на 12 % ($p < 0,05$) при высокой ОБВ и не отличался от контроля при низкой ОБВ (см. рис. 1, Г, табл.). «Засуха» снижала сухую массу растений в условиях высокой и низкой ОБВ соответственно на 13 и 31 % ($p < 0,05$). При совместном действии DROP и «засухи» сухая масса уменьшалась на 5 % ($p < 0,05$) при высокой ОБВ и на 41 % ($p < 0,05$) — при низкой. Под влиянием DROP-воздействий при высокой ОБВ увеличивалось соотношение сухой биомассы и высоты растения (на 24 %, $p < 0,05$), а также отношение площади листьев к высоте растения (на 13 %, $p < 0,05$); при низкой ОБВ эти показатели не отличались от контроля (см. рис. 1, Д, Е, табл.). «Засуха» во всех вариантах опыта приводила к снижению показателей компактности растений. Совместное действие DROP и «засухи» вызывало увеличение отношения сухой биомассы к высоте растения на 14 % ($p < 0,05$) только в условиях высокой ОБВ, а при низкой ОБВ компактность была даже ниже, чем при раздельном применении этих методов.

Рис. 2. Содержание МДА (А, Б) и относительный выход электролитов (ОВЭ) (В, Г) до холодового тестирования (А, В) и после него (Б, Г) у контрольных (1) и подвергавшихся DROP-воздействиям (2), «засухе» (3) и совместному действию DROP и «засухи» (4) растений огурца (*Cucumis sativus* L., гибрид Зозуля F₁) при относительной влажности воздуха 80 % или 30 % (вегетационные опыты). Разные буквы указывают на статистическую достоверность различий средних значений при $p < 0,05$.

Содержание МДА, свидетельствующее об интенсивности перекисного окисления липидов, было ниже на 11 и 17 % ($p < 0,05$) в листьях растений, подвергавшихся DROP-воздействиям соответственно при высо-

кой и низкой ОБВ (рис. 2, А). «Засуха» снижала содержание МДА на 11 % ($p < 0,05$) только в условиях высокой ОБВ, не влияя на этот показатель при низкой ОБВ. При совместном действии DROP и «засухи» и высокой ОБВ происходило большее снижение содержания МДА (на 27 %, $p < 0,05$), тогда как при низкой ОБВ оно составляло 17 % ($p < 0,05$), как и в случае отдельного применения DROP-воздействий. Значения ОБЭ при высокой ОБВ у растений под влиянием DROP были на 15 % ниже ($p < 0,05$) контрольных, но в вариантах «засуха» и DROP + «засуха» не отличались достоверно от контроля (см. рис. 2, В). При низкой ОБВ DROP-воздействия не влияли на ОБЭ, а «засуха» отдельно и совместно с DROP приводила к увеличению ОБЭ соответственно на 20 и 15 % ($p < 0,05$).

Рис. 3. Первый и второй настоящий лист контрольных растений (Контроль) и подвергавшихся DROP-воздействиям (DROP), «периодической засухе» («Засуха») и совместному действию DROP и «засухи» при относительной влажности воздуха (ОВВ) 30 % (А) или 80 % (Б) после холодового теста (4 °С в течение 1 сут) у огурца (*Cucumis sativus* L., гибрид Зозуля F₁) (вегетационные опыты).

После холодового теста (4 °С в течение 1 сут) визуально фиксируемые холодовые повреждения (некроз листьев) во всех вариантах опыта были более выраженными у растений, выросших в условиях высокой ОБВ (рис. 3). Наиболее поврежденными были листья контрольных растений, а наименьшие повреждения наблюдались у растений, подвергавшихся совместному действию DROP и «засухи» (см. рис. 3). Содержание МДА в листьях растений, подвергавшихся DROP-воздействиям, не отличалось от контроля (см. рис. 2, Б, табл.), независимо от ОБВ. Листья растений, под-

вергавшихся действию «засухи», имели значительно более низкое (на 52 %) содержание МДА при высокой ОВВ и сопоставимое с контролем — при низкой ОВВ. В варианте DROP + «засуха» содержание МДА было на 66 и 17 % ниже контроля соответственно при высокой и низкой ОВВ.

ОВЭ после холодового теста был на уровне контроля у растений, подвергавшихся DROP-воздействиям при высокой ОВВ, и на 24% меньше при низкой ОВВ. В вариантах «засуха» и DROP + «засуха» ОВЭ при высокой ОВВ значительно снижался — соответственно на 43 и 79 %, а при низкой ОВВ — только на 24-35 % (см. рис. 2. Г, табл.).

Результаты работы показали, что в условиях высокой ОВВ и нормального полива DROP-воздействия оказывают хорошо выраженный морфогенетический эффект, уменьшая линейные размеры растений. При этом несколько увеличивается сухой вес растений, что приводит к повышению отношения сухой массы к высоте растения. Увеличивается также отношение площади листьев к высоте растения, то есть растения становятся более компактными. Ранее сходный эффект был показан при поливе рассады томатов холодной водой (5 °C и 15 °C), что приводило к увеличению отношения сухой массы к высоте растения на 28 и 32 % по сравнению с вариантом, в котором полив проводился водой с температурой 27,5-30,5 °C (21). Компактность растений, которая определяется не просто как уменьшение линейных размеров органов растения, а как отношение сухой массы растения к его высоте (19), так же, как и в нашем опыте, увеличивалась в результате уменьшения высоты растения при сохранении скорости накопления биомассы.

При низкой ОВВ мы наблюдали значительное торможение всех ростовых процессов — и линейного роста, и накопления биомассы, однако относительное уменьшение высоты растений было больше, чем снижение сухой массы, что в результате также привело к увеличению отношения биомассы растения к его высоте при нормальном поливе. В этих условиях DROP-воздействия не дали дополнительного эффекта. Следовательно, можно заключить, что низкая ОВВ нивелирует влияние DROP в отношении компактности растений. Сама по себе низкая ОВВ в наших опытах приводила к значительному снижению высоты растений, что противоречит мнению некоторых авторов (22, 23) о слабом влиянии ОВВ на рост растений в высоту, но согласуется с выводами о наличии положительной корреляции между длиной побега и ОВВ (24-26). Однако необходимо отметить, что хотя при низкой ОВВ происходит торможение роста, а отношение сухой массы растения к его высоте увеличивается, такой способ вряд ли представляет практический интерес в качестве альтернативы ретардантам из-за значительного снижения площади листьев и биомассы растений.

«Периодическая засуха» также оказала на растения хорошо выраженный морфогенетический эффект, заключающийся в снижении высоты и длины черешков листьев, но, в отличие от DROP-воздействий, «засуха» уменьшала площадь листьев и сухую массу растений. В результате уменьшалось отношение сухой массы растения к его высоте и отношение площади листьев к высоте растения. Подобные результаты, когда «засуха» уменьшала линейные размеры растений, но не увеличивала их компактность, наблюдали и у других видов (19). В литературе также отмечаются другие побочные эффекты применения водного стресса для управления ростом растений: снижение скорости фотосинтеза, уменьшение ветвления, увеличение разброса по высоте растений, ухудшение декоративных свойств (например, из-за изменения угла наклона листьев), более позднее и менее обильное цветение (16, 27, 28).

Совместное действие DROP и «засухи» усилило торможение линейного роста по сравнению с их отдельным применением, но вследствие уменьшения площади листьев и сухой массы растений это вело к увеличению отношения сухой массы растения к его высоте лишь на 14 % ($p < 0,05$) и только в условиях высокой ОБВ, тогда как повышение этого показателя под влиянием DROP-воздействий при нормальном поливе составляло 24 % ($p < 0,05$). Кроме того, при совместном действии DROP и «засухи» мы наблюдали задержку в появлении листьев.

Следует отметить тот факт, что, по нашим данным, и DROP-воздействия, и «периодическая засуха» не приводят ни к повышению интенсивности перекисного окисления липидов, оцениваемого по содержанию МДА, ни к увеличению проницаемости клеточных мембран, охарактеризованную по показателю ОБЭ. Результаты холодого теста продемонстрировали, что растения, подвергавшиеся совместному действию DROP и «засухи», оказались наиболее холодоустойчивыми. Вероятно, их повышенная устойчивость к низкой температуре обусловлена большей устойчивостью к водному стрессу, вызванному действием низкой температуры. Во многих работах показано, что охлаждение влияет на теплолюбивые растения косвенно, через водный стресс, нарушая водный обмен растений (29). В подобных случаях первичной причиной холодовых повреждений у теплолюбивых видов служит падение тургора в результате нарушения контроля за устьичной проводимостью и потери воды в процессе транспирации при снижении способности корней компенсировать эти потери. После возвращения в нормальные условия на высохших частях листьев появляются некротические пятна, что и наблюдалось в наших опытах, особенно у контрольных растений, выросших в условиях высокой ОБВ. Ранее также сообщалось, что закаливание засухой предотвращает холодовые повреждения у теплолюбивых растений (30). Более высокая устойчивость растений к низкой температуре в варианте сочетания DROP-воздействий с «засухой», по-видимому, связана с их лучшей способностью регулировать устьичную проводимость в условиях стресса.

Итак, полученные нами данные свидетельствуют об эффективности DROP-воздействий для торможения линейного роста растений с одновременным повышением отношения площади листьев и биомассы растения к его высоте в условиях высокой ОБВ, то есть DROP делает растения более компактными. В условиях низкой ОБВ эти эффекты нивелируются. Режим полива, при котором создаются условия «периодической засухи», хотя и приводит к уменьшению размеров растений, но снижает отношение площади листьев и биомассы растения к его высоте. Следовательно, можно заключить, что DROP-воздействия как агроприем эффективнее «периодической засухи» и могут применяться для управления ростом и получения более компактных растений в качестве альтернативы ретардантам. Сочетание DROP-воздействий с «периодической засухой» также позволяет получать более компактные растения, при этом повышается их устойчивость к водному стрессу, индуцированному низкой температурой. Однако по ряду параметров (число листьев, компактность растений в условиях низкой ОБВ) при сочетании DROP-воздействий и «засухи» результат хуже, чем при применении только первого из этих двух приемов.

COMPARATIVE EFFECTIVENESS OF SHORT-TERM DAILY TEMPERATURE DROP AND PERIODIC DROUGHT AS METHODS TO REGULATE ELONGATION OF CUCUMBER (*Cucumis sativus* L.) PLANTS

T.G. Shibaeva, A.F. Titov

Institute of Biology — Subunit of Karelian Research Center RAS, 11, ul. Pushkinskaya, Petrozavodsk, 185910 Russia, e-mail shibaeva@krc.karelia.ru, titov@krc.karelia.ru (✉ corresponding author)

ORCID:

Shibaeva T.G. orcid.org/0000-0003-1287-3864

Titov A.F. orcid.org/0000-0001-6880-2411

The authors declare no conflict of interests

Acknowledgements:

The work was performed using the equipment of the Central Scientific Center of the Karelian Scientific Center RAS.

Supported financially from the federal budget for the KarRC RAS State assignment (0218-2019-0074)

Received July 6, 2018

doi: 10.15389/agrobiology.2019.3.528eng

Abstract

Daily short-term temperature drop (DROP) and “periodic drought” (non-lethal water deficit) are used for plant height control as techniques inhibiting plant growth as an alternative to the use of retardants (chemical growth control). However, it is not known which of these two techniques is more effective and whether their combined effect can be stronger. In this paper taking cucumber as an example we have shown for the first time that a temperature drop technique is more effective than “periodic drought”. Temperature drops combined with “periodic drought” retard plant growth and enhance plant tolerance, but depending on the relative air humidity may decrease values of some physiological and morphological parameters. The aim of this work was: (a) a comparative assessment of the effectiveness of DROP treatments and “periodic drought”, and (b) the study of the combined effects of these two techniques on plant growth and tolerance to chilling temperature and water stress. Cucumber plants (*Cucumis sativus* L.) were exposed daily to a temperature of 10 °C for 2 hours at the end of the night (DROP treatment) for 6 days. The plants were watered daily or watered after the drying of the substrate (once every 2-3 days) creating “periodic drought” (drought treatment). Control plants were watered daily and not exposed to low-temperature treatments. All experiments were carried out at a low (30 %) or high (80 %) relative air humidity (RH). After the termination of the DROP treatments, plants from each treatment (control, DROP, drought, DROP + drought) were subjected to a cold test in the darkness for 1 day at a temperature of 4 °C. The plant height, length of leaf petioles, the area and number of leaves and plant dry mass were determined. The compactness of the plants was determined as the plant dry weight or leaf area per unit stem length (in mg/cm or cm²/cm). Plant tolerance to low temperature and water stress was estimated by relative electrolyte leakage from leaf tissues and the intensity of lipid peroxidation, as assessed by the content of malonic dialdehyde. Differences between the treatments means were tested with one-way ANOVA followed the least significance difference (LSD) test with $p < 0.05$ level of significance. The obtained results indicate that DROP-treated plants had more dry mass and leaf area per unit length of the stem compared to those treated by “periodic drought”. However, DROP treatments were effective in increasing plant compactness only under high (80 %) RH, while low (30 %) RH leveled out the effects of a temperature drop. “Periodic drought” can produce small, but not truly compact plants due to a more significant decrease in the leaf area and plant biomass compared to plant size. Thus, a temperature drop is a more effective technique compared to “periodic drought” that can be used to control plant growth and obtain compact plants. The combination of DROP treatments with “periodic drought” also increases plant compactness and besides enhances plant tolerance to water stress induced by low temperature. However, for a number of parameters (number of leaves, compactness of plants at low RH), the combination of DROP treatments and “drought” led to a worse result than the application of only the first of these two agro-practices.

Keywords: chilling temperature, water stress, plant growth, tolerance, release of electrolytes, lipid peroxidation.

REFERENCES

1. Rademacher W. Plant growth regulators: Backgrounds and uses in plant production. *J. Plant Growth Regul.*, 2015, 34: 845-872 (doi: 10.1007/s00344-015-9541-6).
2. Bergstrand K.-J.I. Methods for growth regulation of greenhouse produced ornamental pot- and bedding plants — a current review. *Folia Hort.*, 2017, 29(1): 63-74 (doi: 10.1515/fhort-2017-0007).

3. Heins R.D., Erwin J.E. The history of DIF and the use of a morning temperature dip to control plant height. *Minnesota Commercial Flower Growers Bulletin*, 1991, 40: 1-4.
4. Runcle E. Non-chemical height control techniques. *Greenhouse Product News*, 2014, 8: 58.
5. Moe R. Control of plant morphogenesis and flowering by temperature alterations. *Flowering Newsletter*, 1993, 15: 30-34.
6. Bachman G.R., McMahon M.J. Day and night temperature differential (DIF) or the absence of far-red light alters cell elongation in 'Celebrity White' petunia. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2006, 131: 309-312 (doi: 10.21273/JASHS.131.3.309).
7. Runcle E. Controlling height with temperature drops. *Greenhouse Product News*, 2009, 4: 50.
8. Poorter H., Bühler J., van Dusschoten D., Climent J., Postma J.A. Pot size matters: a meta-analysis of the effects of rooting volume on plant growth. *Functional Plant Biology*, 2012, 39: 839-850 (doi: 10.1071/FP12049).
9. Currey C.J., Lopez R.G. Non-chemical height control. *Greenhouse Grower*, 2010, 11: 24-30.
10. Dean J. Using temperature to control growth. *Greenhouse Management*, 2011, 6: 1.
11. Myster J., Moe R. Effect of diurnal temperature alternations on plant morphology in some greenhouse crops: a mini review. *Scientia Horticulturae*, 1995, 62(4): 205-215 (doi: 10.1016/0304-4238(95)00783-P).
12. Moe R., Heins R.D. Thermo- and photomorphogenesis in plants. In: *Advances in floriculture research. Report no 6/2000*. E. Strømme (ed.). Agricultural University of Norway, Spekter, Oslo, 2000: 52-64.
13. Hendriks L., Ueber E. Alternative methods of regulating the elongation growth of ornamental plants: a current assessment. *Acta Horticulturae*, 1995, 378: 159-167 (doi: 10.17660/ActaHortic.1995.378.20).
14. Latimer J.G., Severson R.F. Effects of mechanical and moisture-stress conditioning on growth and cuticle composition of broccoli transplants. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 1997, 122: 788-791 (doi: 10.21273/JASHS.122.6.788).
15. Liptay A., Sikkema P., Fonteno W. Transplant growth control through water deficit stress — a review. *HortTechnology*, 1998, 8(4): 540-543 (doi: 10.21273/HORTTECH.8.4.540).
16. Carvalho S.M.P., van Noort F., Postma R., Heuvelink E. Possibilities for producing compact floricultural crops. Report 173. Wageningen UR Greenhouse Horticulture, Wageningen, 2008. Available <http://library.wur.nl/WebQuery/wurpubs/fulltext/11685>. No date.
17. Latimer J.G., Oetting R. Greenhouse conditioning affects landscape performance of bedding plants. *Journal of Environmental Horticulture*, 1998, 16: 138-142.
18. Brown R.D., Eakes J., Behe B.K., Gilliam C.H. Moisture stress: An alternative method of height control to B-nine (daminozide). *Journal of Environmental Horticulture*, 1992, 10: 232-235.
19. van Iersel M.W., Nemali K.S. Drought stress can produce small but not compact marigolds. *HortScience*, 2004, 39(6): 1298-1301 (doi: 10.21273/HORTSCI.39.6.1298).
20. Heath R.L., Packer L. Photoperoxidation in isolated chloroplasts. I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. *Arch. Biochem. Biophys.*, 1968, 125(1): 189-198 (doi: 10.1016/0003-9861(68)90654-1).
21. Chen J.J., Sun Y.W., Sheen T.F. Use of cold water for irrigation reduces stem elongation of plug-grown tomato and cabbage seedlings. *HortScience*, 1999, 34(5): 852-854 (doi: 10.21273/HORTSCI.34.5.852).
22. Mortensen L.M. Effects of air humidity on growth, flowering, keeping quality and water relations of four short-day greenhouse species. *HortScience*, 2000, 86: 299-310 (doi: 10.1016/S0304-4238(00)00155-2).
23. Eveleens B.A., Heuvelink E., Van Noort F.R. *Invoed van EC en RV op de groei en kwaliteit van Kalanchoe*. Wageningen UR Glastuinbouw, Bleiswijk, 2007.
24. Armitage A.M., Kowalski T. Effect of irrigation frequency during greenhouse production on the postproduction quality of *Petunia hybrida* Vilm. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 1983, 108: 118-121.
25. Mortensen L.M. Effect of relative humidity on growth and flowering of some greenhouse plants. *Scientia Horticulturae*, 1986, 29(4): 301-307 (doi: 10.1016/0304-4238(86)90013-0).
26. Gislerød H.R., Nelson P.V. Effect of relative air humidity and irradiance on growth of *Dendranthema grandiflorum* (Ramat.) Kitamura. *Gartenbauwissenschaft*, 1997, 62: 214-218.
27. Hanssen S.W., Petersen K.K. Reduced nutrient and water availability to hibiscus rosa-sinensis Cairo Red as a method to regulate growth and improve post-production quality. *European Journal of Horticultural Science*, 2004, 69: 159-166.
28. Runcle E. Height control for vegetable transplants. *Greenhouse Product News*, 2010, 2: 50.
29. Janowiak F. Effect of water saturated atmosphere on chilling injuries of maize seedlings (*Zea mays* L.). *Acta Physiologiae Plantarum*, 1989, 11(2): 89-96.
30. Starck Z., Choluj D., Gawronska H. The effect of drought hardening and chilling on ABA content in xylem sap and ABA — delivery rate from root of tomato plant. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2004, 20(1): 41-48 (doi: 10.1007/s11738-998-0041-1).