

УДК 581.1

СОВМЕСТНОЕ ДЕЙСТВИЕ ВОДНОГО И СОЛЕВОГО СТРЕССОВ НА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКУЮ АКТИВНОСТЬ ЛИСТЬЕВ ПШЕНИЦЫ РАЗНОГО ВОЗРАСТА

А.А. ИВАНОВ

*Институт фундаментальных проблем биологии Российской академии наук
142290 Пущино Московской обл., ул. Институтская, 2
e-mail: demfarm@mail.ru*

Исследовали активность фотосинтетического аппарата, водный обмен и накопление пролина в закончивших рост и активно растущих листьях проростков пшеницы (*Triticum aestivum* L.) в условиях совместного действия засухи и засоления. При низких концентрациях NaCl в субстрате (0,05—0,10 М) продолжительность жизни проростков пшеницы в условиях развивающейся засухи увеличивалась без серьезных изменений фотосинтетической активности. Восстанавливалась фотосинтетическая функция после прекращения засухи только у растущих листьев при низкой концентрации NaCl. Количество накапливаемого пролина в клетках листьев прямо зависело от концентрации соли в субстрате и уменьшалось с возобновлением полива. При высоких концентрациях NaCl в субстрате (0,20—0,30 М) фотосинтетическая активность и обводненность листьев быстро уменьшались. Во всех вариантах активно растущие листья были более устойчивыми к действию засухи по сравнению с листьями, закончившими рост. Установлено, что совместное действие водного и солевого стрессов характеризуется некоторым критическим уровнем концентрации соли в среде выращивания растений (0,10 М), выше которого положительное влияние NaCl меняется на резко отрицательное, усиливая действие засухи.

Ключевые слова: *Triticum aestivum* L., рост, солевой стресс, водный стресс, NaCl, фотосинтез, пролин, относительное содержание воды.

Наблюдаемое в последнее время сокращение площадей пахотных земель с достаточной влагообеспеченностью сопровождается увеличением засоленности почвы и является одной из главных причин снижения урожайности сельскохозяйственных культур [19]. Водный дефицит в условиях засоления может усиливать действие солевого стресса. Нарушение водного режима растения при засухе и засолении приводит к развитию окислительного стресса, для защиты от повреждающего действия которого активизируется антиоксидантная система клеток. Для предотвращения обезвоживания тканей в растении включаются механизмы поддержания баланса поглощения и потери воды, такие как закрытие устьиц, структурные изменения тканей, понижение водного потенциала клеток путем накопления осмотически активных веществ [21], которые могут выступать также в качестве стабилизаторов макромолекул и клеточных структур [4].

Однако интенсивность и кинетика развития стресса при засухе и засолении могут различаться по способу осмотического регулирования,

природе и клеточной локализации вовлеченных в этот процесс соединений. При достаточно сильном водном стрессе может инициироваться преждевременное старение органов растения, в то время как для развития токсического эффекта соли требуется существенно больше времени [14]. Это связано с изолированием поступающих ионов натрия от чувствительных к ним компонентов цитоплазмы путем компартментализации в вакуолях клеток [11] или с транспортом ионов из мезофилла листьев во флоэму, а также регуляцией на уровне ксилемной загрузки в мембранах эндодермы корней [8]. В то же время поглощаемые при солевом стрессе ионы сами способны выступать в качестве веществ, понижающих внутренний водный потенциал у гликофитов [6].

Механизмы солеустойчивости можно разделить на следующие категории: устойчивость к осмотическому стрессу, выведение ионов Na^+ из листьев, устойчивость тканей к накоплению ионов Na^+ [16]. Таким образом, солеустойчивость представляет собой комплексное явление, подразумевающее взаимодействие механизмов защиты от водного и солевого стрессов.

Комплексному изучению реакции растений на комбинированное действие засухи и засоления в настоящее время уделяется недостаточно внимания. Этой теме посвящены лишь некоторые работы, целью которых было получение большей информации о физиологических особенностях произрастания растений в экстремальных условиях [22].

Большинство зерновых культур обладают высокой чувствительностью к засоленности почвы, что проявляется в снижении скорости их роста и урожайности [2]. Ингибирование роста может происходить по ряду причин, включая осмотический эффект, прямое токсическое действие ионов, ограничение поглощения питательных веществ, особенно ионов K^+ [23], а также является вторичным эффектом индуцированного стрессом уменьшения фотосинтетической активности и закрытия устьиц [5]. Однако было показано, что рост тканей при стрессе приостанавливается значительно быстрее, чем происходит ингибирование фотосинтеза [10]. Последующее дифференциальное восстановление роста таких растений связано с их адаптацией к новым условиям, что дает возможность сохранить и перераспределить ставшие дефицитными ресурсы [7]. Более того, степень отрицательного воздействия засоления на некоторые сельскохозяйственные культуры меняется на разных фенологических стадиях развития растения [15]. Мы предполагаем, что чувствительность отдельных листьев к абиотическим стрессам может быть связана с различной активностью метаболических процессов, меняющейся в ходе развития растения.

Целью наших экспериментов было исследование устойчивости листьев пшеницы разного возраста к действию водного стресса при различных концентрациях NaCl в субстрате.

Методика

Растения мягкой яровой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Московская 35 выращивали в контролируемых условиях климатической камеры (ШКВ-1, Россия) в сосудах емкостью 0,5 л при интенсивности света $690 \text{ мкмоль}/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$, измеряемой квантовым фотометром LI-250 QSX-01 («Quantum meter Li-Cor», США) на уровне листьев, и 12-часовом фотопериоде. В качестве субстрата использовали чистый, хорошо отмытый от

растворимых соединений речной песок. Относительную влажность субстрата вычисляли в процентах его полной влагоемкости. Температура выращивания составляла 20/17 °С (день/ночь), относительная влажность воздуха — $65 \pm 5 \%$. Полив осуществляли дистиллированной водой до полного насыщения субстрата.

Через 10 сут от момента прорастания семян в сосуды каждого из вариантов вносили различные количества 2,5 М раствора NaCl и доводили дистиллированной водой до конечной концентрации 0,05, 0,10, 0,20 и 0,30 М соли, выравнивая массы сосудов до одного значения с учетом полной влагоемкости субстрата. После этого полив прекращали во всех вариантах. Вариант без внесения NaCl использовали в качестве контроля. Динамика развития засухи представлена в таблице в виде изменения относительной влажности субстрата во времени. В точках полного прекращения фотосинтеза полив возобновляли, как указано выше.

Рост растений оценивали по накоплению сухой массы листьев. Выборка включала 20 растений.

Скорость O₂-газообмена измеряли полярографом LP-7E (Чехия) в 5-миллилитровой термостатированной ячейке со стандартным платиновым электродом Кларка при интенсивности света 1200 мкмоль/(м² · с), температуре 28 °С в 50 мМ калий-фосфатном буфере (рН 7,5) [3]. Перед началом измерений в буферный раствор ячейки добавляли избыточное количество гидрокарбоната натрия (10 мМ NaHCO₃), достаточное для насыщения фотосинтеза источником углерода. Фотосинтетическое выделение растениями O₂ вычисляли с учетом их темнового дыхания после 15 мин инкубации образцов в темноте.

Относительное содержание воды (ОСВ) определяли на отрезках листьев (20 мм) по соотношению масс сырого (FM) и сухого (DW) вещества по уравнению

$$\text{ОСВ} = 100 (\text{FW} - \text{DW}) / (\text{TW} - \text{DW}),$$

где TW — масса сырых листьев при полном водном насыщении.

Показатель TW определяли после предварительного помещения отрезков листьев в дистиллированную воду при 20 °С на слабом свете на 24 ч, DW измеряли после высушивания листьев в термостате при 75 °С в течение 48 ч [17].

Относительное содержание воды в субстрате (% полной влагоемкости) в условиях развивающейся засухи при различных уровнях засоления

Время от начала засухи, сут	Вариант				
	H ₂ O	0,05 М NaCl	0,10 М NaCl	0,20 М NaCl	0,30 М NaCl
1	60,4	62,8	65,9	73,5	84,1
2	28,8	43,4	48,1	60,4	68,7
3	11,9	23,0	31,6	47,4	57,1
4	5,8	14,2	22,7	37,7	44,9
5	—	8,9	16,3	29,2	35,0
6	—	5,3	11,6	22,8	30,2
7	—	—	8,6	18,6	—
8	—	—	5,8	—	—
9	—	—	4,3	—	—

Количество свободного пролина определяли спектрофотометрически в сухом растительном материале по методу Бейтса и соавт. [1]. В качестве стандарта использовали *L*-пролин («Sigma», США).

Опыты проводили в 3–5 биологических повторностях. На рисунках представлены средние значения и стандартные отклонения 3–5 независимых измерений. Во всех экспериментах измерения проводили в трех аналитических повторностях.

Результаты и обсуждение

На 10-е сутки после прорастания 1-е листья проростков завершили свой рост, а 2-е листья находились в стадии активного роста. Потенциальная фотосинтетическая активность, определяемая по выделению O_2 , в молодых листьях мало менялась в течение первых дней развивающейся засухи (рис. 1, а, б). В вариантах без соли и с низким ее содержанием (0,05–0,10 М NaCl) фотосинтетическое выделение O_2 сохранялось на достаточно высоком уровне даже в условиях пониженного содержания воды в субстрате. Существенное падение фотосинтетической активности начиналось лишь при очень низкой относительной влажности субстрата. Принципиально иная картина наблюдалась в вариантах с высоким содержанием соли в субстрате. В вариантах с 0,20 и 0,30 М NaCl резкое

снижение фотосинтетической активности происходило уже на 2-е сутки от начала засухи, т.е. соответственно при 60 и 70 % относительной влажности субстрата, хотя обводненность листьев в обоих вариантах оставалась еще достаточно высокой (рис. 2).

При низких концентрациях NaCl в субстрате время, в течение которого в условиях засухи фотосинтетическая активность молодых растущих листьев существенно не изменялась, увеличивалось от 4 сут в варианте без соли до 6 и 9 сут в вариантах соответственно с 0,05 и 0,10 М NaCl. Можно предположить, что повышение устойчивости проростков при низких концентрациях соли в субстрате связано с накоплением NaCl в вакуолях, где она выполняет функцию осмотически активного вещества, поддерживая водный баланс клеток в условиях развивающейся засухи, как это имеет место у галофитов [12]. Функционирование подобного механизма может способствовать поддержанию фотосинтетической активности и обводненности листьев пшеницы на ранних стадиях развития водного

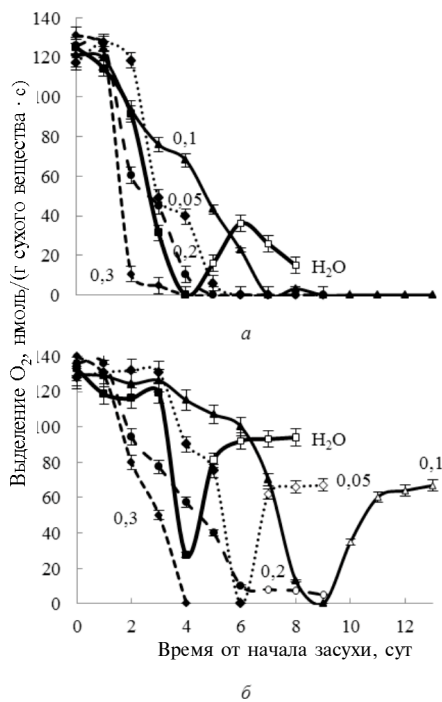


Рис. 1. Скорость фотосинтетического выделения O_2 в закончивших рост (а) и молодых (б) листьях проростков пшеницы в условиях развивающегося водного стресса при различных уровнях засоления субстрата (цифры возле кривых). Здесь и на рис. 2 светлыми символами на кривых указаны данные после возобновления полива

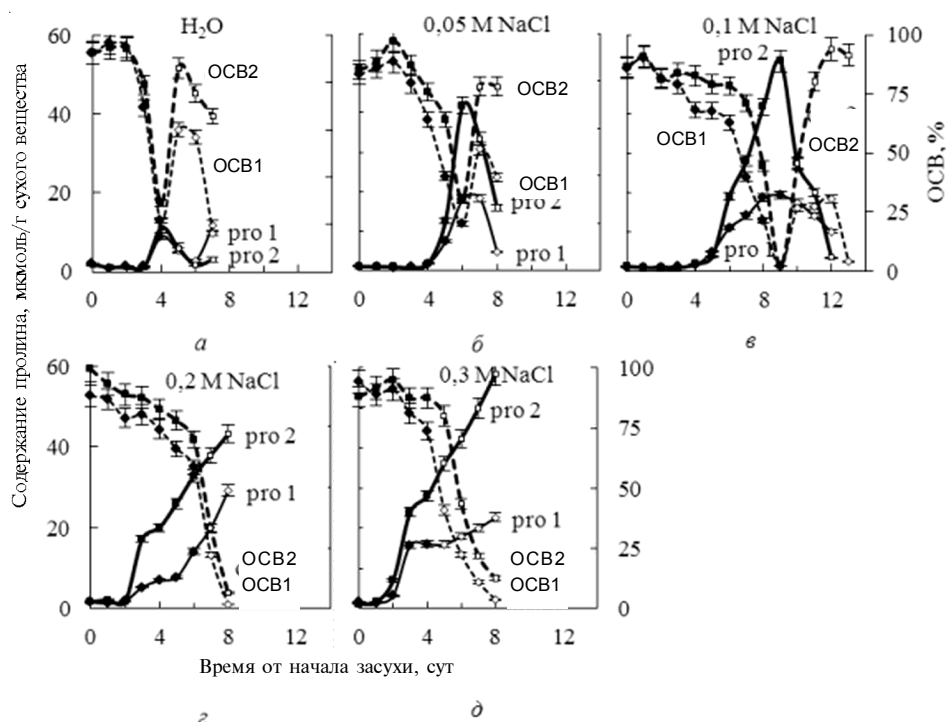


Рис. 2. Изменение относительного содержания воды (OCB1, OCB2) и пролина (pro1, pro2) в закончивших рост (OCB1, pro1) и молодых (OCB2, pro2) листьях проростков пшеницы в условиях развивающегося водного стресса при различных уровнях засоления субстрата:

a — отсутствие соли; *б–д* — содержание соли в субстрате 0,05 (*б*), 0,10 (*в*), 0,20 (*г*), 0,30 М (*д*) (исходная концентрация)

стресса. Солевая обработка способна повышать активность H^+ -АТФаз плазматической мембраны листьев, значительно стимулировать Na^+/H^+ -обмен на тонопласте [20] с вовлечением в систему ответа растения компонентов сигнальных систем и регулирующих их генов, включая *SOS2*, *SOS3* [9]. Резкое снижение устойчивости растений при высокой концентрации $NaCl$ в субстрате ($> 0,10$ М), наблюдаемое как падение фотосинтетической активности задолго до начала сильного обезвоживания тканей уже на ранних этапах засухи, как раз и может быть связано с нарушением работы этих транспортных механизмов выведения соли из цитоплазмы клеток. Растения в этих вариантах уже не восстанавливались после прекращения действия засухи с началом полива.

В то же время засуха развивалась с различной скоростью в зависимости от содержания соли в вариантах опыта (см. таблицу). При наличии $NaCl$ в субстрате водный потенциал понижался вследствие гидратации ионов Na^+ и Cl^- в растворе. С одной стороны, это способствовало сохранению воды в субстрате, но с другой — делало ее менее доступной для растений. Тем не менее проростки пшеницы оказались способными поддерживать достаточный уровень обводненности листьев при значительном снижении ОСВ субстрата. По-видимому, при совместном действии водного и солевого стрессов отрицательные последствия уменьшения доступности воды для растений вследствие физиологической сухости субстрата при слабом засолении имеют значительно меньшее значение по сравнению с положительным эффектом снижения темпов

развития засухи. При этом период, в течение которого вода в субстрате остается доступной растениям, возрастает, благодаря чему увеличивается время для реализации физиолого-биохимических механизмов, препятствующих накоплению в клетках токсических концентраций NaCl. Таким образом, NaCl в малых дозах может оказывать положительное влияние, способствуя сохранению жизнедеятельности растения в реальных условиях действия нескольких стрессовых факторов.

Чувствительность целого растения к стрессовым факторам может меняться в процессе его развития [13]. В наших экспериментах показано, что у проростков пшеницы одного возраста устойчивость к стрессу отдельных частей растения различная и в сильной степени зависит от возраста листьев, их ростовых показателей. Молодые листья, находящиеся в стадии активного роста, дольше сохраняли свою фотосинтетическую активность в условиях засухи (см. рис. 1, б) по сравнению с более старыми листьями (см. рис. 1, а), к этому времени уже закончившими свой рост.

При постепенном уменьшении содержания воды в субстрате уровень фотосинтетической активности снижался, а при сильном обезвоживании субстрата — падал практически до нуля. Эту точку считали критической в процессе развития засухи, после ее достижения полив возобновляли до полного насыщения субстрата водой. При этом фотосинтетическая функция восстанавливалась только у молодых листьев при концентрации соли в субстрате, не превышающей критический уровень — 0,10 М (см. рис. 1, а, б), белые маркеры. В данных условиях способность к восстановлению после окончания стрессового воздействия может быть обусловлена лучшим сохранением потенциальных возможностей фотосинтетического аппарата молодых листьев.

Согласно распространенному мнению, более старые листья используются в качестве депо ионов Na^+ , что ограничивает их поступление в меристематические ткани и активно растущие фотосинтезирующие клетки [14]. С возобновлением полива закончившие рост листья не восстанавливались, возможно, в связи с накоплением больших количеств ионов Na^+ , что и приводило к их гибели. Не исключено, что повышенная устойчивость молодых листьев к солевому стрессу связана с их более высоким биосинтетическим потенциалом, реализуемым при синтезе *de novo* защитных осмотически активных соединений или с активацией транспортных систем, вовлеченных в выведение соли из цитоплазмы через плазмалемму или компартментализацию ионов Na^+ в вакуоли, что часто рассматривается в качестве определяющего фактора солеустойчивости [24].

Солевой стресс и тесно связанный с ним водный стресс сопровождаются уменьшением обводненности тканей. Одной из стратегий противодействия этому процессу является синтез больших количеств осмотически активных веществ, например пролина, который накапливается в растениях при различных неблагоприятных факторах среды, в том числе засухе и засолении [18].

По нашим данным, скорость накопления пролина зависит от типа стрессового воздействия и, по-видимому, связана с наличием соли в среде выращивания. Так, в варианте с отсутствием соли в субстрате накопление пролина было незначительным (см. рис. 2, а) и могло быть связано с усилением водного дефицита. При наличии даже незначительных количеств соли в субстрате накопление пролина значительно увеличивалось (см. рис. 2, б, в).

В вариантах без соли и с низкой ее концентрацией (0,05–0,10 М NaCl) накопление пролина происходило вплоть до точки минимальной обводненности тканей и быстро уменьшалось с возобновлением полива (см. рис. 2, а–в), что согласуется с распространенным мнением о функции пролина как осмотически активного вещества [21]. В отличие от старых листьев в молодых пролин накапливался быстрее, чем, возможно, и объясняется их повышенная устойчивость к действию стрессовых факторов. Не исключено, что накапливаемый пролин может выступать в качестве вещества-антиоксиданта [4], нейтрализующего негативные последствия окислительного стресса. Повышенная устойчивость могла быть связана также с большей активностью антиоксидантных систем клеток или транспортных механизмов выведения соли из мезофилла листьев во флоэму [8].

В вариантах с высокой концентрацией NaCl (0,2–0,3 М) с возобновлением полива количество свободного пролина в листьях продолжало увеличиваться, даже когда функциональные показатели растений не восстанавливались (см. рис. 2, г, д). Растения в этих условиях, по-видимому, находились под влиянием сильного солевого стресса, сопровождающегося нарушением работы защитных клеточных систем, деструкцией внутриклеточных мембран и высвобождением гидролитических ферментов. Не исключено, что значительная часть накапливаемого пролина могла образоваться в результате распада белков.

Таким образом, установлено, что в условиях развивающейся засухи при низких концентрациях NaCl в субстрате (до 0,10 М) значительно увеличивалось время, в течение которого фотосинтетическая активность проростков пшеницы серьезно не изменялась. При совместном действии водного и солевого стрессов зафиксирован некоторый критический уровень концентрации соли в среде выращивания растений (0,10 М), выше которого положительное влияние NaCl менялось на резко отрицательное, усиливая действие засухи.

Листья проростков пшеницы разного возраста обладают различной чувствительностью к стрессовым воздействиям. В отличие от закончивших рост органов листа, находящиеся в стадии активного роста, проявляли большую устойчивость к действию засухи, выражавшуюся в сохранении высокой функциональной активности фотосинтетического аппарата, поддержании водного баланса клеток, связанного с выработкой больших количеств пролина, а также высокой способностью тканей к восстановлению после прекращения стрессового воздействия. Синтез пролина стимулировался при наличии NaCl в среде выращивания.

1. Bates L.S., Waldren R.P., Teare I.D. Rapid determination of free proline for water stress studies // *Plant Soil*. — 1973. — **39**, N 1. — P. 205–207.
2. Bernstein L. Effects of salinity and sodicity on plant growth // *Annu. Rev. Plant Physiol.* — 1975. — **26**. — P. 295–312.
3. Bil' K.Ya., Fomina I.R., Tsenova E.N. Effects of nitrogen nutrition on photosynthetic enzyme activities, type of photosynthates and photosystem 2 activity in maize leaves // *Photosynthetica*. — 1985. — **19**, N 2. — P. 216–220.
4. Bohnert H.J., Jensen R.G. Strategies for engineering waterstress tolerance in plants // *Trends Biotechnol.* — 1996. — **14**, N 3. — P. 89–97.
5. Catala R., Ouyang J., Abreu I.A. et al. The arabidopsis E3 sumo ligase siz1 regulates plant growth and drought responses // *Plant Cell*. — 2007. — **19**, N 9. — P. 2952–2966.
6. Cerda A., Pardines J., Botella M.A., Martinez V. Effect of potassium on growth, water relations, the inorganic and organic solute contents. 2. Maize cultivars grown under saline conditions // *J. Plant Nutr.* — 1995. — **18**, N 4. — P. 839–851.

7. Fricke W., Akhryarova G., Wei W. et al. The short-term growth response to salt of the developing barley leaf // J. Exp. Bot. — 2006. — **57**, N 5. — P. 1079—1095.
8. Gorham J., Wyn Jones R.G., Bristol A. Partial characterization of the trait for enhanced K⁺-Na⁺ discrimination in the D genome of wheat // Planta. — 1989. — **180**, N 4. — P. 590—597.
9. Horie T., Schroeder J.I. Sodium transporters in plants. Diverse genes and physiological functions // Plant Physiol. — 2004. — **136**, N 1. — P. 2457—2462.
10. Hsiao T.C., Xu L.-K. Sensitivity of growth of roots versus leaves to water stress: biophysical analysis and relation to water transport // J. Exp. Bot. — 2000. — **51**, N 350. — P. 1595—1616.
11. Leigh R.A., Storey R. Intercellular compartmentation of ions in barley leaves in relation to potassium nutrition and salinity // Ibid. — 1993. — **44**, N 4. — P. 755—762.
12. Martinez J.P., Kinet J.M., Bajji M., Lutts S. NaCl alleviates polyethylene glycol-induced water stress in the halophyte species *Atriplex halimus* L. // Ibid. — 2005. — **56**, N 419. — P. 2421—2431.
13. Moradi F., Ismail A.M. Responses of photosynthesis, chlorophyll fluorescence and ROS-scavenging systems to salt stress during seedling and reproductive stages in rice // Ann. Bot. — 2007. — **99**, N 6. — P. 1161—1173.
14. Munns R. Comparative physiology of salt and water stress // Plant Cell Environ. — 2002. — **25**, N 2. — P. 239—250.
15. Munns R., James R.A., Lauchli A. Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals // J. Exp. Bot. — 2006. — **57**, N 5. — P. 1025—1043.
16. Munns R., Tester M. Mechanisms of salinity tolerance // Annu. Rev. Plant Biol. — 2008. — **59**. — P. 651—681.
17. Pardossi A., Vernieri P., Tognoni F. Involvement of abscisic acid in regulating water status in *Phaseolus vulgaris* L. during chilling // Plant Physiol. — 1992. — **100**, N 3. — P. 1243—1250.
18. Raymond M.J., Smirnov N. Proline metabolism and transport in maize seedlings at low water potential // Ann. Bot. — 2002. — **89**, N 7. — P. 813—823.
19. Richards R.A. Improving crop production on salt-affected soils: by breeding or management? // Exp. Agr. — 1995. — **31**, N 4. — P. 395—408.
20. Vera-Estrella R., Barkla B.J., Garcia-Ramirez L., Pantoja O. Salt stress in *Thellungiella halophila* activates Na⁺ transport mechanisms required for salinity tolerance // Plant Physiol. — 2005. — **139**, N 3. — P. 1507—1517.
21. Verslues P.E., Agarwal M., Katiyar-Agarwal S. et al. Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status // Plant J. — 2006. — **45**, N 4. — P. 523—539.
22. Yousefi S., Serret M.D., Voltas J., Araus J.L. Effect of salinity and water stress during the reproductive stage on growth, ion concentrations, $\Delta^{13}\text{C}$, and $\delta^{15}\text{N}$ of durum wheat and related amphiploids // J. Exp. Bot. — 2010. — **61**, N 13. — P. 3529—3542.
23. Zhu J.K., Liu J., Xiong L. Genetic analysis of salt tolerance in arabidopsis: evidence for a critical role of potassium nutrition // Plant Cell. — 1998. — **10**, N 7. — P. 1181—1191.
24. Zhu J.K. Plant salt tolerance // Trends Plant Sci. — 2001. — **6**, N 2. — P. 66—71.

Получено 11.09.2012

СУМІСНА ДІЯ ВОДНОГО І СОЛЬОВОГО СТРЕСІВ НА ФОТОСИНТЕТИЧНУ АКТИВНІСТЬ ЛИСТКІВ ПШЕНИЦІ РІЗНОГО ВІКУ

А.О. Іванов

Інститут фундаментальних проблем біології Російської академії наук, Пушино Московської обл.

Досліджували активність фотосинтетичного апарату, водний обмін і накопичення проліну в листках проростків пшениці (*Triticum aestivum* L.), що закінчили ріст, та в листках, які активно росли, за умов сумісної дії посухи і засолення. За низьких концентрацій NaCl у субстраті (0,05—0,10 М) тривалість життя проростків пшениці в умовах посухи, що розвивалась, збільшувалась без серйозних змін фотосинтетичної активності. Відновлювалась фотосинтетична функція після припинення посухи тільки в листках, що росли, за низької концентрації NaCl. Кількість накопичуваного проліну в клітинах листків прямо залежала від концентрації солі в субстраті і зменшувалась з відновленням поливу. За високих концентрацій NaCl у субстраті (0,20—0,30 М) фотосинтетична активність і обводненість листків швидко зменшувались. В усіх варіантах листки, що активно росли, були стійкіші-

ми до дії посухи порівняно з листками, які закінчили ріст. Установлено, що сумісна дія водного і сольового стресів характеризується деяким критичним рівнем концентрації солі в середовищі вирощування рослин (0,10 М), вище від якого позитивний вплив NaCl змінюється на різко негативний і посилює дію посухи.

THE COMBINED EFFECTS OF WATER AND SALT STRESSES ON
PHOTOSYNTHETIC ACTIVITY OF WHEAT LEAVES OF DIFFERENT AGE

A.A. Ivanov

Institute of Basic Problems of Biology, Russian Academy of Sciences
2 Institutskaya St., Pushchino, Moscow region, 142290, Russia

The activity of photosynthetic apparatus, water exchange and accumulation of proline in actively growing and completely expanded leaves of wheat seedlings (*Triticum aestivum* L.) under the combined effect of drought and salinity were investigated. At low concentrations (0.05–0.10 M) NaCl in the substrate, the life time without major changes to the photosynthetic activity of the wheat seedlings during the drought increased. Restoration of tissues after ending the drought was observed for the young leaves at low concentrations of NaCl only. The contents of proline in leaves directly depended on the salt concentration in the substrate and decreased after the resumption of watering. At high concentrations (0.2–0.3 M) NaCl in the substrate, the rapid decreases in photosynthetic activity and relative water content in leaves was taken place. In all variants the actively growing leaves were more resistant to drought, compared with old leaves. The combined effect of water and salt stress was characterized by the existence of some critical level of salt concentration (0.1 M), after which the positive effect of NaCl has been changed on the sharply negative one reinforcing the effects of drought.

Key words: *Triticum aestivum* L., growth, salt stress, water stress, NaCl, photosynthesis, proline, relative water content.