

POLA SEGREGASI KARAKTER PENGGULUNGAN DAUN, UMUR KELUAR MALAI DAN PANJANG AKAR SEBAGAI INDIKATOR KARAKTER TOLERAN KEKERINGAN PADI PADA POPULASI F_2 SALUMPIKIT X IR20

Muhammad Yusuf¹ dan Nono Carsono²

¹Mahasiswa S1 Fakultas Pertanian Universitas Padjadjaran

Jl. Raya Jatinangor Km. 21 Bandung 40600, email : muhammad27yusuf@gmail.com

²Dosen Fakultas Pertanian Universitas Padjadjaran, email : n.carsono@unpad.ac.id

ABSTRAK

Diantara berbagai stres abiotik yang mengancam komoditas padi, kekeringan merupakan ancaman yang sangat penting untuk diperhatikan. Acaman kekeringan semakin mengkhawatirkan dengan adanya efek *climate change*. Program pemuliaan tanaman dituntut untuk dapat merakit tanaman padi yang toleran terhadap kekeringan. Informasi pola pewarisan karakter toleran kekeringan dibutuhkan untuk program seleksi tanaman padi toleran kekeringan. Penelitian ini bertujuan untuk mendapatkan informasi pola pewarisan gen yang mengendalikan karakter penggulungan daun, umur keluar malai dan panjang akar. Pola pewarisan karakter toleran kekeringan dapat diamati pada populasi F_2 . Sebanyak 334 genotip F_2 hasil persilangan Salumpikit dengan IR20 dievaluasi dengan pemberian cekaman kekeringan selama 4 minggu pada fase vegetatif di kebun percobaan Fakultas Pertanian Unpad, Ciparanje. Ketiga karakter diuji normalitasnya menggunakan normalitas *Kolmogorov-Smirnov* dan penentuan nisbah diuji menggunakan *Chi-Square*. Hasil uji normalitas menunjukan bahwa data karakter penggulungan daun, umur keluar malai dan panjang akar berdistribusi tidak normal. Adapun hasil pendugaan nisbah dari uji *Chi-Square* didapatkan karakter panjang akar memiliki nilai yang tidak signifikan pada nisbah Mendel manapun. Karakter penggulungan daun menunjukan nisbah yang sesuai dengan 3:1. Hal ini dapat diartikan bahwa karakter penggulungan daun dikendalikan oleh satu pasang gen dominan penuh. Adapun umur keluar malai menunjukan hasil yang sesuai dengan nisbah 13:3 patut diduga karakter umur keluar malai dikendalikan oleh dua gen epistasis dominan resesif.

Kata Kunci : padi, pola pewarisan, toleran kekeringan

ABSTRACT

Among various abiotic stress at rice cultivation, drought is the main threat which very important to notice. Drought threat is come worried by the effects of climate change. Plant breeding programs are required to improve the rice drought tolerance. Information on segregation pattern of drought tolerance required for selection. This study was aimed to obtain information pattern of inheritance of genes that

control for leaf rolling character, heading date and root length. The pattern of segregation can be observed in the F_2 population. 334 of F_2 progenies from crosses of Salumpukit X IR20 were evaluated by treatment of drought stress for 4 weeks in the vegetative phase. This research was conducted at the Experimental Station, Faculty of Agriculture, Universitas Padjadjaran, Jatinangor. Those data were tested normality using the Kolmogorov-Smirnov and determining the ratio tested using Chi-Square Test. Normality test results showed that the leaf rolling, heading date and root length distributed unnormally. The results of the estimation of the ratio of the Chi-Square root length obtained character has a value that is nonsignificant at any Mendelian ratio. Leaf fit to 3: 1 ratio. It is mean that leaf rolling controlled by one pair of dominant gene. The heading date show fit to 13: 3 ratio that it is mean heading date controlled by two recessive genes dominant epistasis.

Keyword : drought tolerance, pattern of segregation, rice

PENDAHULUAN

Salah satu permasalahan abiotik yang utama dalam komoditas padi ialah keterbatasan air atau kondisi kekeringan (Xoconostle-Cázares *et al.*, 2011). Menurut Zhou *et al.* (2007) cekaman kekeringan merupakan masalah serius yang saat ini banyak dihadapi terutama oleh negara berkembang. Kekeringan menyebabkan masalah serius pada produksi tanaman padi karena dapat mengganggu metabolisme tanaman dan menurunkan kualitas bulir (HongBo *et al.*, 2005; Wang *et al.*, 2003; Erdei *et al.*, 2002). Bahkan menurut Jenks dan Hasegawa (2005), kekeringan dapat menyebabkan penurunan hasil produksi pertanian hingga 50% bahkan lebih. Apabila kekeringan terjadi pada fase awal pertumbuhan atau fase dimana tanaman membutuhkan suplai air yang optimal maka akan menyebabkan tanaman mati. Kondisi kekeringan saat ini diperparah dengan efek *climate change* dimana menurut Case *et al.* (2007) rata-rata peningkatan suhu di Indonesia sekitar 0,3 °C. Keadaan tersebut akan meningkatkan suhu permukaan tanah dan mengurangi sumber air pada tanah. Di tambah lagi, keterlambatan masuknya musim kemarau ke musim hujan (*monsoon*) di Indonesia akan menyebabkan penurunan hasil komoditas padi sehingga menurunkan pendapatan petani hingga 9 – 25 % (Lal, 2011). Tentu saja kondisi kekeringan pada tahun-tahun yang akan datang akan memiliki durasi yang lebih lama dan memiliki tingkat keparahan yang lebih tinggi seperti yang dijelaskan oleh Syaikat (2011). Oleh karena itu tanaman padi yang memiliki karakter toleran kekeringan penting untuk dikembangkan.

Karakter toleran terhadap kekeringan merupakan karakter kompleks yang dipengaruhi oleh fungsi morfologi, biokimia dan molekuler (Usman *et al.*, 2013). Karakter toleran terhadap kekeringan berhubungan dengan tiga aspek yaitu; *drought escape* dengan siklus tanaman yang pendek; *drought avoidance* dengan meningkatkan penyerapan air dalam tanah dan mencegah kehilangan air dalam organ tanaman; *drought tolerance* dengan mengatur tingkat osmotik dan memproduksi antioksidan (Yue *et al.*, 2006). Ketiga aspek tersebut pada komoditas padi setidaknya berhubungan dengan karakter penggulungan daun, panjang akar dan karakter umur keluar malai.

Penggulungan daun merupakan respon *drought avoidance* pertama yang dilakukan tanaman padi dalam menjaga keadaan air pada jaringan tanaman. Menurut Singh dan Mackill (1991), tanaman yang mengalami penggulungan daun pada kondisi kekeringan diklasifikasikan sebagai tanaman yang rentan dan tanaman yang tidak mengalami penggulungan daun (dengan warna daun hijau tua dan tidak kering) merupakan tanaman yang toleran terhadap kekeringan. Penggulungan daun akan menyebabkan penurunan serapan cahaya, transpirasi dan dehidrasi daun (Kadioglu dan Terzi, 2007).

Berbeda dengan karakter penggulungan daun yang dapat dilihat secara cepat dan jelas karena berada di bagian atas atau *shoot* kondisi akar pun merupakan karakter yang penting untuk diamati. Keadaan akar tanaman akan memberikan informasi yang jelas mengenai efek kekeringan yang terjadi pada tanaman padi. Tanaman yang memiliki akar yang dalam akan dengan mudah memenuhi kebutuhan air dan nutrisinya sehingga mengurangi resiko kekeringan (Kamoshita *et al.*, 2008). Panjang akar merupakan modal utama bagi tanaman pada aspek *drought avoidance* (Uga *et al.*, 2013).

Adapun *drought escape* berhubungan erat dengan umur keluar malai. Genotip padi yang berumur genjah atau memiliki masa yang singkat pada fase vegetatifnya dapat terhindar (*escape*) dari cekaman kekeringan dan memiliki potensi daya hasil yang lebih tinggi dibandingkan dengan genotip tanaman yang berumur dalam (Ouk *et al.*, 2007). Padi berumur genjah dapat diamati pada karakter umur keluar malainya. Keluarnya malai atau *heading* ditandai dengan keluarnya malai dari pelepah daun bendera hingga akhirnya malai keluar seutuhnya dari pelepah daun bendera.

Oleh karena itu pengamatan pola segregasi ketiga karakter tersebut diharapkan mampu memberikan informasi tentang jumlah gen pengendali dan aksi gen pada karakter toleran kekeringan. Informasi tersebut bermanfaat dalam program seleksi tanaman padi toleran kekeringan.

Pola segregasi suatu karakter akan didapatkan pada generasi kedua (F_2) karena pada generasi ini segregasi berada pada kondisi maksimal. Keadaan segregasi maksimal tersebut memungkinkan untuk didapatkan sebaran frekuensi data dari karakter yang terdapat pada kedua tetua, sehingga akan diketahui data sebaran terdistribusi normal atau tidak. Data berdistribusi normal dapat diartikan bahwa karakter yang diamati merupakan karakter yang dikendalikan oleh banyak gen disebut juga karakter kuantitatif, dan data yang berdistribusi tidak normal dapat diartikan karakter dikendalikan oleh sedikit gen atau karakter tersebut merupakan karakter kualitatif (Jayasekera, 1985).

Laboratorium Pemuliaan Tanaman Fakultas Pertanian Universitas Padjadjaran memiliki benih generasi kedua hasil persilangan Salumpikit dengan IR20. Padi Salumpikit merupakan varietas padi asal Sumatra Utara yang memiliki perakaran dalam, dengan begitu padi Varietas Salumpikit memiliki ketahanan terhadap cekaman kekeringan (Biogen, 2008). Adapun padi IR20 merupakan

padi asal Filipina dengan karakter hasil yang tinggi namun merupakan padi yang cocok di lahan dengan irigasi baik (Khush dan Virk, 2005). Neumann (2003) menambahkan, bahwa IRRI mengkatagorikan Salumpikit merupakan jenis padi dataran tinggi yang memiliki karakter tahan terhadap kekeringan sedangkan IR20 merupakan padi yang sensitif terhadap kekurangan air. Persilangan ini diharapkan mampu memberikan genotip padi yang toleran terhadap kekeringan dengan tetap menjaga kestabilan daya hasilnya pada musim kemarau.

BAHAN DAN METODE

Percobaan analisis pola segregasi dilakukan di rumah plastik kebun percobaan Fakultas Pertanian Universitas Padjadjaran Ciparanje, Kecamatan Jatinangor, Sumedang Jawa Barat, dengan ketinggian sekitar 753 m dpl., pada jenis tanah Inceptisol. Percobaan dilaksanakan pada bulan November 2015 sampai dengan bulan Maret 2016. Pemberian cekaman kekeringan dilakukan pada 30 HST. Cekaman dilakukan selama 1 bulan pada 23 Desember 2015 hingga 22 Januari 2016.

Penanaman dilakukan pada PVC (diameter 15 cm dan tinggi 90 cm) dengan bahan yang digunakan adalah benih F_2 hasil persilangan Salumpikit dengan IR 20 sebanyak 336 dan tujuh varietas cek (Salumpikit, IR20, Inpari 13, Inpari 38, IR42, Ciherang, dan Rahli).

Percobaan ini menggunakan *design* tanpa rancangan percobaan dengan populasi F_2 hasil persilangan di tanam tanpa ulangan. Lahan dibuat tiga blok dalam rumah plastik. Genotip-genotip yang diuji serta kultivar cek ditempatkan pada blok tersebut secara random menggunakan *software* Excel.

Penentuan jumlah sampel pada populasi F_2 hasil persilangan Salumpikit X IR 20 menggunakan rumus Muller (1923) dan Sedcole (1977) dalam Francis *et al.* (2012) sebagai berikut:

$$N = \frac{\log_e(1-p)\log_e(1-p)}{\log_e(1-f)\log_e(1-f)}$$

Keterangan :

N = Jumlah sampel minimal

P = Probabilitas keberhasilan (99%, 95%, 90%)

f = Frekuensi alel

Suatu individu F_2 akan memiliki kemungkinan menjadi homozigot pada satu gen ialah 0,25. Diasumsikan bahwa sifat kuantitatif minimal terdiri dari tiga gen pengendali, maka individu F_2 tersebut dengan tiga gen pengendali memiliki kemungkinan homozigot adalah $(0,25)^3 f = 0,015625$. Berdasarkan rumus di atas dengan probabilitas keberhasilan 99%, maka jumlah tanaman minimal yang dibutuhkan ialah 292, atau pembulatan 300 sampel.

Data penelitian ini menggunakan uji normalitas *Kolmogorov-Smirnov* dengan menggunakan *Software* SPSS versi 17.0. Pengujian normalitas bermanfaat untuk memastikan data terdistribusi dengan normal atau tidak normal (Abdi dan Molin, 2007). Apabila data terdistribusi tidak normal maka dilanjutkan dengan menguji data menggunakan *Chi-Square* untuk melihat besarnya nilai perbandingan data percobaan yang diperoleh dari persilangan yang telah dilakukan dengan hasil yang di harapkan berdasarkan hipotesis.

Rumus *Chi-square* menurut Gomez dan Gomez (1976):

$$X^2 = \frac{\sum_{i=1}^P (f_i - F_i)^2}{F_i}$$

Keterangan :

X^2 = *Chi-Square*

f_i = Frekuensi yang didapatkan/diperoleh dari pengamatan di lapangan

F_i = Frekuensi yang diharapkan (*expected*)

HASIL DAN PEMBAHASAN

Karakter Panjang Akar

Banyak dari varietas padi dataran tinggi pada karakter panjang akarnya dikendalikan oleh gen dominan, walaupun demikian IR20 termasuk padi *semidwarfs* yang karakter panjang akarnya dikendalikan oleh gen dominan Chang *et al.* (1986). Dengan asumsi karakter panjang akar dikendalikan oleh gen dominan tersebut, pembagian untuk empat kelas pada karakter panjang akar terlihat seperti pada Tabel 1.

Tabel 1. Pembagian empat kelas karakter panjang akar

Kelas	Kategori	Range
1	Sangat Panjang	$\geq 105,9$
2	Panjang	75,6-105,85
3	Sedang	45,3-75,55
4	Pendek	$\leq 45,2$

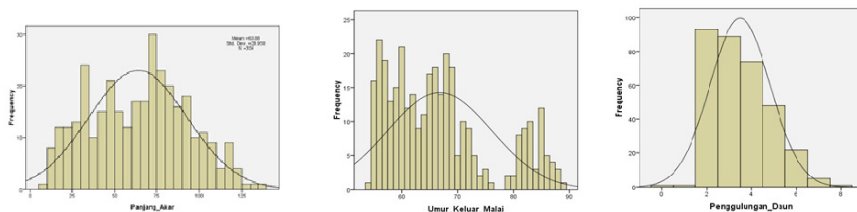
Hasil uji *chi-square* pada karakter panjang akar menunjukkan tidak ada nisbah Mendel yang sesuai untuk karakter panjang akar. Menurut Uga *et al.* (2011) *Dro1* pada kromosom 9 merupakan gen pengendali panjang akar. Gen tersebut mengendalikan 66,6% dari total fenotipik panjang akar. Uga *et al.* (2011) menambahkan bahwa hasil analisis QTL menyebutkan *Dro1* berdekatan dengan gen *Stal*, dimana *Stal* merupakan pengendali pada karakter *stele transversal* pada akar. Sehingga terdapat keterpautan antara karakter panjang akar dengan karakter akar yang tipis/halus. Akan tetapi hal ini belum jelas, apakah keadaan tersebut

memang demikian atau karena adanya efek pleotropik yaitu efek yang disebabkan oleh satu gen yang dapat mengendalikan beberapa karakter.

Tabel 2. Hasil uji normalitas dengan *Kolmogorov-Smirnov*

Karakter	N	Sig.
Panjang Akar	334	.008 ^{ns}
Penggulungan Daun	334	.000 ^{ns}
Umur Keluar Malai	334	.000 ^{ns}

Keterangan : N = Jumlah individu, ns = tidak berbeda nyata dengan χ^2 tabel pada taraf 5%.



Gambar 1. Sebaran frekuensi karakter panjang akar, umur keluar malai dan penggulungan daun pada populasi F_2

Karakter Umur Keluar Malai

Menurut Yano *et al.* (2001) umur keluar malai merupakan karakter kompleks yang dikendalikan oleh banyak gen dan faktor epigenetik. Banyak faktor lingkungan seperti panjang penyinaran matahari, suhu, dan nutrisi yang mempengaruhi umur keluar malai pada padi (Yano *et al.*, 2001).

Hasil observasi yang dilakukan oleh Xu *et al.* (2005) pada padi jenis japonica menunjukkan bahwa alel HD QTL (kecuali QHd5) mengendalikan karakter umur keluar malai pada kondisi tercekam, sehingga mendukung padi untuk lolos (*escape*) dari cekaman kekeringan.

Akan tetapi, dari hasil uji *chi-square* didapatkan bahwa umur keluar malai menunjukkan hasil yang sesuai dengan nisbah 13:1 dengan nilai *chi-square* 0,000. Dimana nilai *expected* sama dengan nilai hipotesis Sehingga dapat dikatakan umur keluar malai pada populasi F_2 hasil persilangan Salumpikit dengan IR20 dikendalikan oleh dua gen epistasis dominan resesif. Namun hal ini diduga karena terdapat pengaruh lingkungan (suhu dan kelembaban) yang besar sehingga karakter umur keluar malai berbeda dari pengamatan-pengamatan sebelumnya.

Karakter Penggulungan Daun

Terlihat dari distribusi skor karakter penggulungan daun yang cenderung dominan kearah kiri maka pada populasi F_2 hasil persilangan Salumpikit X IR20 diasumsikan karakter penggulungan daun dikendalikan oleh gen dominan, pembagian untuk empat kelas terlihat seperti pada Tabel 3.

Tabel 3. Pembagian empat kelas karakter penggulungan daun

Kelas	Kategori	Range
1	Toleran	≤ 2
2	Moderat Toleran	3-4
3	Moderat Peka	5-6
4	Peka	≥ 7

Hasil uji *chi-square* pada karakter penggulungan daun menunjukkan nilai non-signifikan pada dua nisbah mendel yaitu; 3:1 dengan nilai *chi-square* 0,89 dan nisbah 13:3 dengan nilai *chi-square* 3,54. Dari dua nisbah tersebut dipilih nilai *chi-square* yang paling kecil karena akan tetap menunjukkan nilai non-signifikan pada nilai kepercayaan 1%, sehingga nisbah yang sesuai untuk karakter penggulungan daun adalah nisbah 3:1. Nisbah tersebut menunjukkan karakter penggulungan daun dikendalikan oleh satu gen dominan penuh. Hasil tersebut sesuai dengan pengamatan yang dilakukan oleh Singh dan Mackill (1991).

KESIMPULAN

1. Berdasarkan hasil percobaan didapatkan kesimpulan bahwa karakter panjang akar tidak sesuai dengan nisbah Mendel manapun. Karakter penggulungan daun sesuai dengan nisbah 3:1 dan karakter umur keluar malai sesuai dengan nisbah 13:3.
2. Sebanyak 38 genotip F_2 hasil persilangan Salumpikit X IR20 telah diseleksi berdasarkan marka fenotipik untuk dilanjutkan ke musim berikutnya.

SARAN

Penelitian disarankan untuk dilakukan pada musim kemarau agar respon kekeringan pada tanaman lebih tereksresi. Musim kemarau akan meningkatkan jumlah air yang dievaporasi pada tanah dan meningkatkan jumlah air yang ditranspirasi pada tanaman.

DAFTAR PUSTAKA

- Abdi, H., and P. Molin. 2007. Lilliefors/Van Soest ' s test of normality. *In* Encyclopedia of Measurement and Statistics. Sage, USA.
- Biogen. 2008. Katalog Plasma Nutfah Tanaman Pangan Tahun 2008. Balai Besar Penelitian dan Pengembangan Bioteknologi dan Sumberdaya Genetika Pertanian, Bogor.
- Case, M., F. Ardiansyah, and E. Spector. 2007. Climate Change in Indonesia Implications for Humans and Nature. WWF: 1–13.
- Chang, T., Armenta, Peiris, and Loresto. 1986. Rice Genetic. *In* Proceedings of the International Rice Genetics Symposium. International Rice Research Institute, Manila.

- Erdei, L., I. Tari, J. Csiszar, A. Pecsvaradi, F. Horvath, M. Szabo, M. Ordog, L. Cseuz, M. Zhiponova, L. Szilak, and J. Gyorgyey. 2002. Osmotic stress responses of wheat species and cultivars differing in drought tolerance: Some interesting genes (advices for gene hunting). *Acta Biol. Szeged.* 46(3-4): 63–65 Available at <http://www.scopus.com/scopus/inward/record.url?eid=2-s2.0-0036060630&partnerID=40&rel=R6.5.0>.
- Francis, D.M., H.L. Merk, and D. Namuth-Covert. 2012. Gene pyramiding using molecular markers. *Plant Breed. Genomics* Available at <http://www.extension.org/pages/32465/gene-pyramiding-using-molecular-markers#.VbIQp6RVikp> (verified 24 July 2015).
- Gomez, K.A., and A.A. Gomez. 1976. *Statistical Procedures for Agricultural Research*. Second Edi. John Wiley & Sons, Canada.
- HongBo, S., L. ZongSuo, and S. MingAn. 2005. Changes of anti-oxidative enzymes and MDA content under soil water deficits among 10 wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes at maturation stage. *Colloids Surfaces B Biointerfaces* 45(1): 7–13.
- Jayasekera, N.E.. 1985. Role of quantitative genetics in the improvement of crop yields by controlled breeding. *Natl. Sci. Found.*: 39–42.
- Jenks, M.A., and P.M. Hasegawa. 2005. *Plant Abiotic Stress*. Blackwell Publishing, USA.
- Kadioglu, A., and R. Terzi. 2007. A dehydration avoidance mechanism: Leaf rolling. *Bot. Rev.* 73(4): 290–302.
- Kamoshita, A., R.C. Babu, N.M. Boopathi, and S. Fukai. 2008. Phenotypic and genotypic analysis of drought-resistance traits for development of rice cultivars adapted to rainfed environments. *F. Crop. Res.* 109: 1–23.
- Khush, G.S., and P.S. Virk. 2005. *IR Varieties and Their Impact*. International Rice Research Institute, Philippine.
- Neumann, P.M. 2003. Transient resistance to root growth inhibition by moderate water stress: A possible explanation. *Dev. Plant Soil Sci.* 101: 439–443.
- Ouk, M., J. Basnayake, M. Tsubo, S. Fukai, K.S. Fischer, S. Kang, S. Men, V. Thun, and M. Cooper. 2007. Genotype-by-environment interactions for grain yield associated with water availability at flowering in rainfed lowland rice. *F. Crop. Res.* 101(2): 145–154.
- Singh, B.N., and D.J. Mackill. 1991. Genetics of leaf rolling under drought stress. p. 159–166. *In* *Proceedings of Second International Rice Genetics Symposium*. International Rice Research Institute, Los Banos, Philippines.
- Syaukat, Y. 2011. The impact of climate change on food production and its adaptation programs in Indonesia. *Int. Soc. Southeast Asian Agric. Sci.* 17(1): 40–51.

- Uga, Y., K. Okuno, and M. Yano. 2011. Drol, a major QTL involved in deep rooting of rice under upland field conditions. *J. Exp. Bot.* 62(8): 2485–2494.
- Uga, Y., K. Sugimoto, S. Ogawa, J. Rane, M. Ishitani, N. Hara, Y. Kitomi, Y. Inukai, K. Ono, N. Kanno, H. Inoue, H. Takehisa, R. Motoyama, Y. Nagamura, J. Wu, T. Matsumoto, T. Takai, K. Okuno, and M. Yano. 2013. Control of root system architecture by DEEPER ROOTING 1 increases rice yield under drought conditions. *Nat. Genet.* 45(9): 1097–102 Available at <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/23913002>.
- Wang, W., B. Vinocur, and A. Altman. 2003. Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: Towards genetic engineering for stress tolerance. *Planta* 218(1): 1–14.
- Xoconostle-Cázares, B., F.A. Ramírez-Ortega, L. Flores-Elenes, and R. Ruiz-Medrano. 2011. Drought tolerance in crop plants. *Am. J. Plant Physiol.* 5(5): 241–256.
- Xu, J.L., H.R. Lafitte, Y.M. Gao, B.Y. Fu, R. Torres, and Z.K. Li. 2005. QTLs for drought escape and tolerance identified in a set of random introgression lines of rice. *Theor. Appl. Genet.* 111(8): 1642–1650.
- Yano, M., S. Kojima, Y. Takahashi, H. Lin, and T. Sasaki. 2001. Genetic control of flowering time in rice, short-day plant. *Society* 127: 1425–1429.
- Yue, B., W. Xue, L. Xiong, X. Yu, L. Luo, K. Cui, D. Jin, Y. Xing, and Q. Zhang. 2006. Genetic basis of drought resistance at reproductive stage in rice: Separation of drought tolerance from drought avoidance. *Genet. Soc. Am.* 172(2): 1213–1228.
- Zhou, J., X. Wang, Y. Jiao, Y. Qin, X. Liu, K. He, C. Chen, L. Ma, J. Wang, L. Xiong, Q. Zhang, L. Fan, and X.W. Deng. 2007. Global genome expression analysis of rice in response to drought and high-salinity stresses in shoot, flag leaf, and panicle. *Plant Mol. Biol.* 63(5): 591–608.