

# ASOSIASI SPESIES POLINATOR PADA *FICUS* spp. DI TAMAN WISATA ALAM BATUPUTIH

---

Elisabet A. Soares <sup>(1)</sup>, Hard N. Pollo <sup>(2)</sup>, Reynold P. Kainde <sup>(2)</sup>

<sup>1</sup>Mahasiswa Program Studi Ilmu Kehutanan, Fakultas Pertanian, Universitas Sam Ratulangi  
Manado, Sulawesi Utara

<sup>2</sup>Dosen Program Studi Kehutanan, Fakultas Pertanian, Universitas Sam Ratulangi  
Manado, Sulawesi Utara

---

## Abstrak

*Ficus* merupakan genus tumbuhan yang membutuhkan bantuan dari luar agar dapat melakukan polinasi. Penyerbukan di dalam buah *Ficus* sangat bergantung pada berbagai serangga polinator. Serangga polinator ini yang akan membantu proses polinasi pada *Ficus*. Tujuan penelitian ini ialah mengetahui spesies polinator yang berasosiasi dengan empat spesies *Ficus* di Taman Wisata Alam Batuputih. Penelitian ini menggunakan metode dengan menelusuri kawasan TWA Batuputih untuk melakukan pendataan empat spesies *Ficus*. Hasil penelitian menunjukkan bahwa terdapat 8 spesies polinator yang berasosiasi dengan 4 spesies *Ficus* yang terdiri dari 66 individu polinator berasal dari Famili Agaonidae, ordo Hymenoptera. Polinasi pada empat spesies *Ficus* tidak hanya dilakukan oleh satu spesies serangga polinator per *Ficus* melainkan oleh dua bahkan tiga spesies serangga polinator dan satu spesies polinator dapat menyerbuki lebih dari satu spesies *Ficus*. Analisis distribusi frekuensi menunjukkan jumlah frekuensi polinator yang ditemukan pada empat spesies *Ficus*. Hasil analisis indeks keanekaragaman menunjukkan keanekaragaman polinator pada empat spesies *Ficus* tergolong rendah. Pada analisis regresi menunjukkan penambahan yang sangat rendah pada setiap kenaikan satu unit diameter, sedangkan hasil analisis korelasi menunjukkan diameter sikonia dan jumlah serangga polinator tidak berkorelasi.

**Kata kunci:** Asosiasi spesies polinator, *Ficus* spp., Taman Wisata Alam Batuputih.

## Abstract

*Ficus* is a genus of plants that require external assistance in order to pollinate. Pollination infruct is *Ficus* highly dependent on various pollinator insects. This pollinator insect will help the pollination process in *Ficus*. The purpose of this study was to determine the pollinator species associated with four species *Ficus* in the Batuputih Nature Park. This study used a method by tracing the Batuputih Nature Park area to collect data on four species *Ficus*. The results showed that there were 8 pollinator species associated with four species *Ficus*, consisting of 66 pollinators from the family Agaonidae, ordo Hymenoptera. Pollination in four species is *Ficus* not only carried out by one pollinator insect species per *Ficus* but by two or even three pollinator insect species and one pollinator species can pollinate more than one species *Ficus*.

Frequency distribution analysis shows the number of pollinator frequencies found in four species *Ficus*. The results of the diversity index analysis showed that the diversity of pollinators in the four species was *Ficus* low. The regression analysis showed a very low addition for each increase in one unit diameter, while the results of the correlation analysis showed that the diameter of syconia and the number of pollinator insects were not correlated.

Keywords: Association of pollinator species, *Ficus* spp., Batuputih Nature Park.

---

## **Pendahuluan**

Indonesia merupakan salah satu negara yang memiliki iklim tropis. Hal inilah yang mengakibatkan negara Indonesia memiliki tingkat keanekaragaman hayati yang tergolong tinggi. *Ficus* merupakan genus terbesar dari Famili Moraceae yang banyak dijumpai di Indonesia, baik di dataran tinggi maupun di dataran rendah. *Ficus* merupakan salah satu genus tumbuhan yang penting di kawasan tropis (Baskara dan Wicaksono, 2013).

Taman Wisata Alam Batu Putih merupakan salah satu kawasan konservasi yang terletak di Kota Bitung, Provinsi Sulawesi Utara. Kawasan ini merupakan salah satu tempat tinggal bagi berbagai spesies vertebrata, diantaranya; tarsius, monyet hitam sulawesi atau yang sering disebut yaki serta beberapa hewan lainnya. Di

kawasan ini juga dapat ditemui berbagai spesies tumbuhan yang berasal dari genus *Ficus*.

Buah *Ficus* dan polinatornya atau yang sering disebut tawon ara menarik dan memiliki keunikan secara ilmiah. Terdapat empat keunikan *Ficus* dan polinatornya yaitu, (1) *Ficus* tersebar di seluruh hutan tropis (Berg, 2003). (2) komunitas polinator atau tawon ara terdiri dari pesaing, parasit, dan hiper-parasit (Kerdelhue et al., 2000; West et al., 1996) (3) merupakan sumber daya penting di hutan tropis, di mana tercatat 1200 spesies vertebrata yang memakan buah ara (Shanahan et al., 2001) (4) buah *Ficus* memiliki sistem penyerbukan yang sangat terkonservasi (Cook dan Rasplus, 2003; Galil dan Eisikowitch, 1968).

Meskipun buah *Ficus* mampu untuk berbuah sepanjang tahun, akan

tetapi penyerbukan yang terjadi di dalam buah *Ficus* tidak dapat dilakukan sendiri. Oleh karena itu, penyerbukan di dalam buah *Ficus* sangatlah bergantung pada berbagai serangga polinator (Kerdehue et all, 2000). Serangga-serangga polinator inilah yang akan membantu proses polinasi pada *Ficus*.

Di alam, jumlah serta pola persebaran per buah, per jenis dan antar jenis *Ficus*, tidak terdapat secara merata. Hal inilah yang dapat mengindikasikan bahwa adanya kemungkinan asosiasi dari serangga polinator juga mengikuti pola ketidakteraturan tersebut. Oleh karenanya, terdapat kemungkinan bahwa akan ada buah *Ficus* yang tidak terdapat polinatornya.

Penelitian ini bertujuan untuk mengetahui spesies polinator yang berasosiasi dengan empat spesies *Ficus* di Taman Wisata Alam Batuputih. Dengan manfaat penelitian, untuk tujuan konservasi, akan diketahui daya regenerasi dari pohon *Ficus* di Taman Wisata Alam Batu Putih

### **Metodologi Penelitian**

Penelitian ini dilaksanakan di Taman Wisata Alam Batuputih, Kota Bitung, Provinsi Sulawesi Utara, pada bulan Maret tahun 2021.

Alat dan bahan yang digunakan dalam penelitian adalah Loop, pelastik sampel, *cutter*, alat tulis menulis, kertas label, phi-band, *tally sheet*, jangka sorong, kamera, mikroskop, alkohol 70%, suntik, pelastisin, serangga polinator.

Setiap serangga polinator yang ditemukan pada setiap sikonia akan diidentifikasi dengan menggunakan bantuan mikroskop. Proses identifikasi dibantu menggunakan kunci identifikasi dan daftar spesies polinator menggunakan data dari weiblen, 2002.

Dalam penelitian ini, peneliti melakukan pendataan empat spesies *Ficus* yang dijadikan pohon sampel dengan cara menelusuri kawasan Taman Wisata Alam Batuputih. *Ficus* yang dijadikan pohon sampel haruslah yang telah memiliki sikonia.

### **Analisis data**

Penelitian ini menggunakan tiga analisis data, yaitu Analisis Distribusi Frekuensi, Analisis Shannon-Wiener,

dan Analisis Regresi Linear sederhana & Korelasi. Ketiga analisis data tersebut akan dilakukan menggunakan aplikasi Microsoft excel.

### Pengolahan data

Distribusi kuantitatif dari spesies polinator untuk setiap inang akan dihitung menggunakan rumus yang diusulkan oleh Bush et al. (1997). Untuk mengetahui frekuensi sikonia terinfestasi pada setiap *Ficus* digunakan rumus:

$$\frac{\text{Jumlah sikonia terinfestasi}}{\text{Jumlah sikonia dalam sampel}} \times 100$$

Intensitas infestasi serangga polinator (Jumlah individu polinator dalam satu spesies *Ficus*), sesuai dengan rumus:

$$\frac{\text{Jumlah sikonia yang dihuni spesies } x}{\text{Jumlah individu dari spesies } x} \times 100$$

Analisis Shannon-Wiener digunakan untuk mengetahui keanekaragaman dari serangga polinator yang ditemukan pada setiap spesies *Ficus*, dengan rumus:

$$H' = -\sum P_i \ln P_i$$

Keterangan:

H' = Indeks keanekaragaman jenis

P<sub>i</sub> = Proporsi nilai penting jenis ke-I (n<sub>i</sub>/N)

n<sub>i</sub> = Jumlah individu jenis ke-i

ln = Logaritma natural

N = Total jumlah dari individu keseluruhan jenis

Kriteria Indeks Keanekaragaman Shannon-Wiener terbagi dalam 3 kategori yaitu:

Tabel 1. Kategori Keanekaragaman Menurut Wilhm and Dorris (1986)

No	Nilai H'	Keterangan
1	H' < 1	Keanekaragaman rendah
2	1 < H' < 3	Keanekaragaman sedang
3	H' > 3	Keanekaragaman tinggi

Analisis regresi linear sederhana digunakan untuk mengetahui hubungan sebab akibat antara variabel satu dengan variabel lainnya. Dalam hal ini untuk mengetahui hubungan dari diameter sikonia dengan jumlah serangga polinator yang ditemukan. Regresi linear sederhana memiliki bentuk fungsi Y = a + bX, di mana:  
Y = Variabel bebas/*predictor* (Jumlah Serangga Polinator)

X = Variabel tergantung/*response*  
(Diameter Sikonia)

a = Konstanta

b = Koefisien regresi

Nilai a dan b dapat dihitung dengan menggunakan rumus:

$$a = \frac{\sum Y - b(\sum X)}{n}$$

$$b = \frac{n(\sum XY) - (\sum X)(\sum Y)}{n(\sum X^2) - (\sum X)^2}$$

Analisis korelasi digunakan untuk mengetahui keeratan hubungan antara diameter sikonia dengan jumlah serangga polinator. Keeratan hubungan antar variabel yakni sikonia dan serangga polinator, dilihat dari hasil nilai koefisien korelasi.

Keeratan hubungan atau korelasi antara diameter sikonia dan serangga polinator diberikan nilai-nilai dari KK sebagai patokan. Berikut adalah patokan nilai dari KK tersebut (Astusi, 2017).

Tabel 2. Nilai Koefisien Korelasi

Nilai Koefisien Korelasi	Keterangan
KK = 0	Tidak ada korelasi
0 < KK ≤ 0,20	Korelasi sangat rendah atau lemah
0,20 < KK ≤ 0,40	Korelasi rendah atau tidak pasti

0,40 < KK ≤ 0,70	Korelasi yang cukup berarti
0,70 < KK ≤ 0,90	Korelasi tinggi; kuat
0,90 < KK ≤ 1,00	Korelasi sangat tinggi
KK = 1	Korelasi sempurna

## Hasil dan Pembahasan

Berdasarkan metode penelitian yang digunakan untuk mendata spesies *Ficus* di dalam Kawasan Taman Wisata Alam Batuputih, maka dapat ditentukan empat spesies pohon *Ficus* sebagai pohon sampel yaitu *Ficus tinctoria*, *Ficus septica*, *Ficus variegata* dan *Ficus microcarpa*.

Berdasarkan hasil identifikasi yang dilakukan, ditemukan 66 individu polinator dengan jumlah sikonia yang terinfestasi sebanyak 36 sikonia dari total sikonia sebanyak 120 sikonia. Dari 66 individu polinator yang ditemukan diketahui terdapat 8 spesies polinator yang berasal dari Famili Agaonidae, Ordo Hymenoptera. Famili Agaonidae secara umum tersebar di seluruh negara beriklim tropis dan subtropis, terdiri dari 6 sub famili yakni, Agaoninae, Sycoecinae, Outitesellinae, Epichrysomallinae, Sycophaginae, Sycoryctinae. Sub Famili Agaoninae terdiri dari 20 genus,

di mana dari 8 polinator yang diidentifikasi, 3 di antaranya yakni dengan genus *Pleistodontes* sp., *Tetrapus* sp. dan spesies *Pleistodontes imperialis* diketahui termasuk dalam sub Famili Agaoninae (Weiblen, 2002). Marussich & Machado (2007) menjelaskan bahwa, *Ficus* hanya dapat diserbuki oleh polinator Aganonin. Polinator Aganonin ialah polinator yang berasal dari Famili Agaonidae, sub Famili Agaoninae. Polinator Agaonin hanya dapat bereproduksi ketika berada di dalam bunga *Ficus*. Ciri khas dari Famili Agaonidae adalah bentuk kepala yang panjang dan pipih, tubuh umumnya halus, femur tengah jelas lebih ramping dibandingkan kaki lainnya. Spesies dari Famili Agaonidae sangat dimorfik secara seksual, di mana polinator jantan tidak bersayap sedangkan polinator betina memiliki sayap.

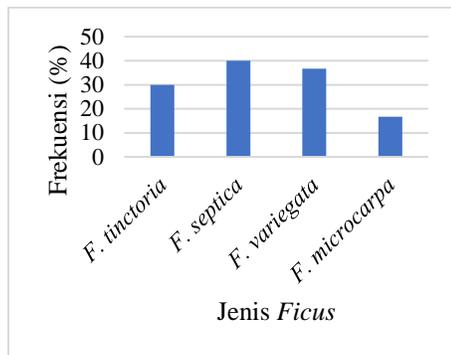
### Distribusi Frekuensi Polinator

Komunitas serangga polinator yang berasosiasi dengan empat spesies *Ficus* di Taman Wisata Alam Batuputih terdiri dari 8 spesies yang berbeda.

Spesies polinator yang ditemukan dirangkum dalam Tabel 3.

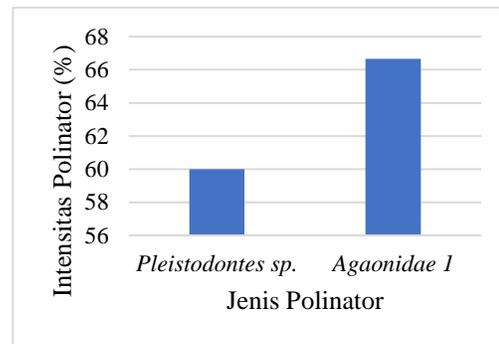
Tabel 3. *Ficus*, Polinator, Jumlah Individu dan Sikonia yang Terinfestasi

No	Ficus	Polinator	Jumlah Individu	Jumlah Sikonia Terinfestasi
1	<i>Ficus tinctoria</i>	<i>Pleistodontes</i> sp.	5	3
2	<i>Ficus tinctoria</i>	Agaonidae 1	9	6
3	<i>Ficus septica</i>	<i>Tetrapus</i> sp.	1	1
4	<i>Ficus septica</i>	Agaonidae 2	27	11
5	<i>Ficus variegata</i>	<i>Pleistodontes imperialis</i>	5	1
6	<i>Ficus variegata</i>	Agaonidae 3	1	1
7	<i>Ficus variegata</i>	Agaonidae 4	14	9
8	<i>Ficus microcarpa</i>	Agaonidae 5	2	2
9	<i>Ficus microcarpa</i>	Agaonidae 1	2	2
<b>Total</b>			<b>66</b>	<b>36</b>



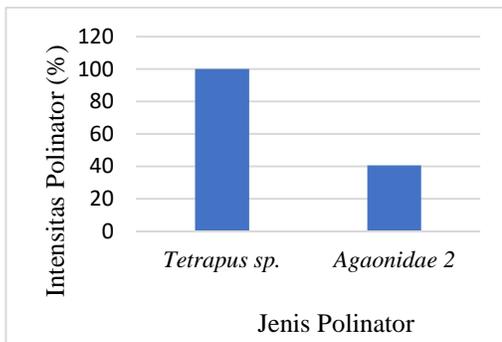
Gambar 1. Diagram Jumlah Frekuensi Sikonia Terinfestasi Pada Empat Spesies *Ficus*

Pada Gambar 1. merupakan hasil distribusi polinator pada 4 spesies *Ficus* yang dijadikan pohon sampel. Diagram batang menunjukkan distribusi frekuensi polinator pada *Ficus septica* 40%, *Ficus variegata* 36.66%, *Ficus tinctoria* 30%, dan pada *Ficus microcarpa* 16.66%. Data frekuensi yang dihasilkan diperoleh dari data sikonia yang terinfestasi. Semakin banyak sikonia yang terinfestasi oleh polinator, maka dapat diketahui semakin tinggi pula intensitas polinator yang menghuni sikonia pada *Ficus*.



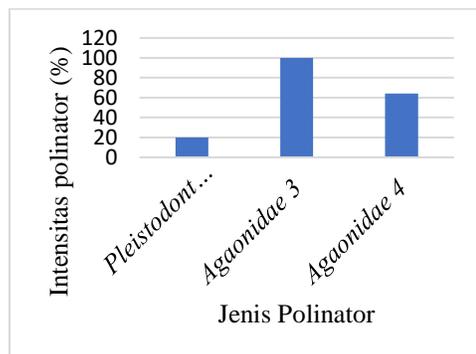
Gambar 2. Diagram Intensitas Infestasi Serangga Polinator pada *Ficus tinctoria*

Pada gambar 2. menunjukkan hasil intensitas infestasi 2 polinator yang ditemukan pada *Ficus tinctoria*. Dari kedua polinator yakni *Pleistodontes sp.*, dan Agaonidae dapat diketahui bahwa *Pleistodontes sp.* memiliki nilai intensitas infestasi serangga polinator yang lebih rendah dibandingkan polinator Agaonidae. Hal ini dikarenakan jumlah individu dari polinator *Pleistodontes sp.* lebih sedikit ditemukan dalam sampel sikonia sedangkan jumlah individu dari polinator agaonidae lebih banyak ditemukan. Dengan jumlah intensitas polinator *Pleistodontes sp.* 60% dan Agaonidae 66.66%.



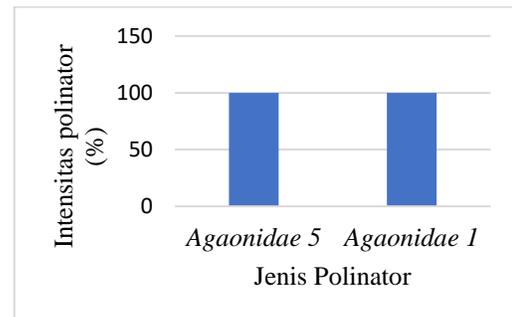
Gambar 3. Diagram Intensitas Infestasi Serangga Polinator Pada *Ficus septica*

Pada Gambar 3. dapat diketahui bahwa *Agaonidae 2* memiliki jumlah presentase infestasi polinator yang lebih tinggi yakni 100% sedangkan polinator *Tetrapus sp.* 40%. Hal ini disebabkan walaupun jumlah individu polinator *Tetrapus sp.* lebih banyak dibandingkan *Agaonidae* yang ditemukan di dalam sampel, akan tetapi jumlah sikonia ditemukan polinator dari *Tetrapus sp.* lebih sedikit.



Gambar 4. Diagram Intensitas Infestasi Serangga Polinator pada *Ficus variegata*

Berdasarkan Gambar 4. dapat diketahui intensitas infestasi dari ketiga polinator pada *Ficus variegata* yakni polinator *Pleistodontes imperialis* 20%, *Agaonidae 3* 100%, dan *Agaonidae 4* 64.28%. Maka dapat disimpulkan bahwa intensitas polinator pada sikonia memiliki besaran presentase frekuensi yang berbeda. Perbedaan presentase frekuensi tersebut dipengaruhi oleh banyaknya jumlah individu polinator dan jumlah sikonia yang dihuni oleh polinator.



Gambar 5. Diagram Intensitas Infestasi Serangga Polinator pada *Ficus microcarpa*

Pada gambar 5. berdasarkan hasil presentase frekuensi dalam diagram batang, diketahui bahwa jumlah ditemukannya polinator setara dengan jumlah sikonia yang terinfestasi. Sehingga dapat disimpulkan bahwa

penyebaran dari kedua spesies polinator Agaonidae pada *Ficus microcarpa* sulit untuk ditemukan dan tergolong rendah.

### Keanekaragaman Polinator

Hasil analisis keanekaragaman jenis polinator pada empat spesies *Ficus* dirangkum dalam Tabel 7 di bawah ini.

Tabel 4. Keanekaragaman Jenis Polinator pada Empat Spesies *Ficus*

No	Spesies <i>Ficus</i>	H'
1	<i>Ficus tinctoria</i>	0,651757
2	<i>Ficus septica</i>	0,154076
3	<i>Ficus variegata</i>	0,746033
4	<i>Ficus microcarpa</i>	0,693147

Berdasarkan Tabel 4. diketahui hasil dari nilai H' pada setiap *Ficus* berbeda-beda dikarenakan jumlah individu polinator yang ditemukan pada masing-masing *Ficus* berbeda pula. Dengan kriteria hasil analisis indeks keanekaragaman yakni apabila H' bernilai kurang dari 1 maka keanekaragamannya tergolong rendah. Dapat disimpulkan bahwa komunitas dari polinator memiliki kompleksitas yang rendah dan interaksi spesies yang

rendah pula pada masing-masing spesies *Ficus*.

### Regresi Linear Sederhana

Nilai X pada data memiliki banyak nilai 0, hal ini menyebabkan data analisis regresi menyebar tidak normal sehingga perlu dilakukan transformasi data pada nilai X menggunakan transformasi data  $\sqrt{X + 4}$  dan data nilai Y ditransformasi dengan dikalikan 10.

Pada *Ficus tinctoria* memiliki nilai fungsi  $y = 3,8616 + 0,0830x$ , *Ficus septica*  $y = 6,0412 - 0,0610 x$ , *Ficus variegata*  $y = 1,14132 + 0,0962 x$  dan *Ficus microcarpa*  $Y = 3,5691 + 0,7308 x$ . Setiap penambahan satu unit diameter pada *Ficus tinctoria*, *Ficus variegata* dan *Ficus microcarpa* akan meningkatkan jumlah serangga polinator karena koefisien regresi bernilai positif. Sedangkan pada *Ficus septica*, dikarenakan nilai koefisien regresi bernilai negatif, maka penambahan satu unit diameter sikonja berpengaruh negatif terhadap jumlah serangga polinator. Hal ini berarti setiap penambahan satu unit diameter

akan mengurangi jumlah serangga polinator.

### **Korelasi**

Berdasarkan data yang diperoleh dengan menggunakan koefisien korelasi ( $R^2$ ) dapat diketahui pada *Ficus tinctoria* memiliki koefisien korelasi  $R^2 = 0,0183$ , *Ficus septica* 0,0196, *Ficus variegata* 0,1967 dan *Ficus microcarpa* memiliki nilai koefisien korelasi sebesar 0,0266. Dengan menggunakan kriteria nilai koefisien korelasi antara -1 dan +1 ( $-1 \leq KK \leq +1$ ), maka dapat diketahui keempat spesies *Ficus* yakni *Ficus tinctoria*, *Ficus septica*, *Ficus variegata* dan *Ficus microcarpa* memiliki nilai koefisien 0 yang berarti tidak memiliki korelasi.

### **Kesimpulan dan Saran**

#### **Kesimpulan**

1. Dari 120 sikonia dapat ditemukan 8 spesies polinator yang berasosiasi dengan 4 spesies *Ficus* di Taman Wisata Alam Batuputih, terdiri dari 66 individu

polinator yang berasal dari Famili Agaonidae, Ordo Hymenoptera.

2. Polinasi pada *Ficus* di Taman Wisata Alam Batuputih tidak hanya dilakukan oleh satu spesies serangga polinator per *Ficus* melainkan oleh dua bahkan tiga spesies serangga polinator dan satu spesies polinator dapat menyerbuki lebih dari satu spesies *Ficus*.
3. Analisis distribusi frekuensi menunjukkan jumlah frekuensi polinator yang ditemukan pada empat spesies *Ficus* di Taman Wisata Alam Batuputih.
4. Hasil analisis keanekaragaman jenis menunjukkan bahwa keanekaragaman polinator pada empat spesies *Ficus* tergolong dalam kategori rendah.
5. Analisis regresi menunjukkan penambahan jumlah polinator yang sangat rendah pada setiap kenaikan satu unit diameter. Pada analisis korelasi menunjukkan bahwa diameter sikonia dan jumlah serangga polinator tidak berkorelasi.

## Saran

1. Dapat dilakukan penelitian lanjutan untuk mengetahui asosiasi dari serangga polinator pada spesies *Ficus* lainnya, serta tingkatan pengaruh serangga polinator terhadap daya regenerasi dari keempat *Ficus*.

## DAFTAR PUSTAKA

- Astuti C.C.. 2017. Analisis Korelasi untuk Mengetahui Keeratan Hubungan Antara Keaktifan Mahasiswa dengan Hasil Belajar Akhir. *Journal of Information Computer Technology Education*, 1(1): 1-7.
- Baskara, M. dan Wicaksono P.W.. 2013. Tumbuhan Ficus: Penjaga Keberlanjutan Budaya dan Ekonomi di Lingkungan Karst. *Prosiding Temu Ilmiah IPLBI*. 2013. Universitas Brawijaya, Malang.
- Berg, C.C.. 2003. Flora Melesiana Precursor for the Treatment of Moraceae 1. The Main Subdivision of Ficus: The Subgenera. *Blumea*, 48(3): 167–178.
- Bibby, C., Jones & M. Marsden. 2000. Teknik-Teknik Ekspedisi Lapangan: Survei burung. *Birdlife International: Indonesia Programme*. Bogor.
- Bush, A.O., Lafferty, K.D., Lotz, J.M dan Shostak, A.W.. 1997. Parasitology Meets Ecology On Its Own Terms: Margolis et al, Revisited. *Journal of Parasitology*, 83: 575-583
- Cook, J.M., dan J.Y. Rasplus. 2003. Mutualists With Attitude: Coevolving Fig.
- Galil, J., dan D. Eisikowitch. 1968. On the Pollination Ecology of Ficus Sycomorus in East Africa. *Ecology*, 49(2): 259–269.
- Gibernau, M., M.H. McKey, M.C. Anstett, dan F. Kjellberg. 1996.
- Kerdelhue, C., Rossi J.P. & Rasplus J.Y.. 2000. Comparative Community Ecology Studies on Old World Figs and Fig Wasps. *Ecological Society of America*, 81(10): 2832–2849.
- Marussich, W.A. & C.A. Machado. 2007. Host-specificity and coevolution among pollinating and nonpollinating new world fig wasp. *Molecular ecology* 16: 1925-1946.
- Shanahan, M., dan Compton, S.G.. 2001. Vertical Stratification of Figs and Figeaters in a Bornean Lowland Rain Forest: How is the Canopy Different? *Plant Ecology* 153(1): 121–132.
- Weiblen, G.D.. 2002. How To Be a Fig Wasp. *Annual Reviews Entomologi*, 47(1): 299-330.
- West, S.A., E.A. Herre, D.M. Windsor, dan P.R.S. Green. 1996. The Ecology and Evolution of the New World Non-Pollinating Fig Wasp Communities. *Journal of Biogeography*, 23: 447–458.
- Wilhm, J. L., and T.C. Doris. 1986. Biological Parameter for water quality Criteria. *Bio. Science*: 18.