

龍葵(*Solanum nigrum* L.)種子發芽能力之週年變遷

侯金日 顏照軒

國立嘉義大學 農藝學系

摘 要

本研究報告主要探討台灣旱田常見之雜草龍葵種子發芽能力之季節性的週年變遷。在嘉義地區採收之龍葵種子，埋於 10 公分深土中，每個月取樣，在室內四種不同溫度下和田間地表下 0.3 公分土中進行發芽試驗，凡兩年。掩埋試驗顯示，出土龍葵種子，在照光處理下除了掩埋初期發芽率不高 (30-66%) 外，在 30/25、25/20、20/15 和 23/13°C 下兩年皆有很高之發芽率。黑暗處理中掩埋初期之休眠期較長約 3 個月，之後發芽率提高，顯示無休眠狀態，在夏天高溫 (30/25、25/20 和 23/13°C) 發芽率下降 (38-60%)，則略顯出制約休眠現象。出土種子田間萌芽平均分佈於全年。每月種子季節性之自然萌芽集中於前三月。田間每月耕犁之試驗顯示龍葵種子全年皆可發芽。

關鍵詞：制約休眠、溫度、龍葵、發芽、種子

Seasonal Changes in the Germinability of Buried Seeds of Nightshade (*Solanum nigrum* L.)

Chin Jin Hou and Tauh-Shang Yen

Department of Agronomy, National Chiayi University,
Taiwan, R. O. C.

Abstract

The purpose of this report was to study the annual changes in the germinability of the buried seeds of nightshade grown in the dry farmland of Taiwan. The seeds were collected in Chiayi and buried in the upland soil of 10 cm in depth and exhumed monthly, for up to two years. The exhumed seeds were then tested for germination under four different temperature regimes or field soil of 0.3 cm in depth. The germination of buried seeds incubated at 30/25, 25/20, 20/15, and 23/13°C in light was high except short treatment of seed buried being 33-66% of seed germination. The seed buried in dark condition more than three months that appeared high germination, therefore the seed of nightshade exhibited an annual non-dormancy. However, these buried seeds incubated at 30/25, 25/20 and 23/13°C in summer were low germination (38-60%). This result is conjectured that the seed of nightshade exhibited a conditional dormancy. The emergent rates of exhumed seed were not different among seed sowed monthly. Two years measurement of nightshade seed emergence showed that the buried seeds mostly germinated at the beginning of three months after the burial treatment. These results of monthly plowing experiment indicated nightshade seed could germinate all year round.

Key words : conditional dormancy , temperature, nightshade, *Solanum nigrum* L., germination, seed.

前 言

雜草的滋長一直是農民栽培作物上最感困惑之問題，近年來農村勞力缺乏，經營利潤微薄，作物栽培日漸粗放，然而耕地雜草種子之發芽季節各有不同，此對田間管理者及農民而言往往造成管理上之困擾。且由於化學藥劑的開發以取代傳統的人工除草，但已有學者發現，在長期且大量使用的影響下，會使部分雜草相發生改變以及種內抗性增加至使藥效降低，例如在水田已發現鴨舌草有種內變種之發生其在生理反應及生態行為上發生很大變異，此現象在稗草、豬母草、田字草、及滿天星等主要水田雜草中亦有類似情形發生⁽³⁾。這些特性顯示雜草具有適應自然及人為壓力的高度潛力。

雜草種子在土中之發芽具有季節性，有些固定在春、夏、或冬天出土，

有些則在一年之中不定時發芽，許多埋於土中之種子會經歷休眠與非休眠之循環。所謂休眠種子 (Dormant seed) 一般是指具有活力之成熟種子，在適當之環境下，即溫度、水分及氧氣皆適當之供給者，種子仍未能發芽之特性。Baskin and Baskin⁽⁹⁾將土中雜草依休眠的型式分為五大類：形態休眠型、物理休眠型、生理休眠型、形態—生理休眠及物理—生理休眠，而於種子庫的一年生雜草種子，絕大部分是由生理休眠型所控制。另外，土壤中種子休眠特性並非一成不變，其程度會隨著埋在土中時間的增長而有所變化，甚至部分呈現休眠的循環。

Baskin and Baskin⁽⁶⁾認為休眠循環由以下三部分所構成：(1) 先天性休眠：種子已完全成熟，但受內在生理所調控，在正常條件下亦無發芽能力；(2) 無休眠：休眠種子經由後熟作用休眠已完全解除，可發芽溫度達最大範圍，此時即為無休眠狀態；(3) 制約性休眠：統括休眠到無休眠這段部分，種子正在後熟作用，可能在某環境下不發芽，但移到特殊環境條件就能解除休眠並發芽，故制約性休眠之種子遇到特殊環境下才有明顯的交感作用。在制約性休眠狀態下的種子具有發芽能力，但只在特定的環境下發芽。

有關種子周年休眠循環的研究中，以 Baskin and Baskin^(5,7,9)的成果最為豐碩，他們針對溫帶地區所收集的 311 種草本植物種子作研究，結果將不同植物依其種子發芽季節的不同分為以下數類：(1) 春季發芽的絕對夏季一年生植物：種子在春天發芽，植株在秋天下霜前完成整個生活史。在冬季時解除休眠，春季無休眠狀態；而夏季時為休眠誘導，秋季為休眠狀態。(2) 春、夏季發芽的兼性夏季一年生植物：種子在春、夏季都能發芽，植株在秋天下霜前完成生活史。春季、夏季是無休眠狀態，在秋季、冬季為制約性休眠。(3) 春、秋季發芽的兼性冬季一年生植物：在春、秋兩季都能發芽，秋天發芽的種子，其生活史與絕對冬季一年生植物相同。而春天發芽的種子，直到春末、夏初才完成整個休眠史。夏天種子休眠解除，秋季為無休眠狀態，但是冬季為制約性休眠狀態。(4) 秋季發芽的絕對冬季一年生植物：種子在夏季時解除休眠，秋天發芽，春天產生種子，冬天進入二次休眠狀態。(5) 多年生植物：為一年四季若環境適合，都可發芽，但種子剛成熟時為制約性休眠，一旦解除休眠，在任何生長季節都能發芽。

當雜草種子成熟掉落後，經耕犁而混入土壤中，故土壤可稱為雜草種子庫，而研究耕地及草地內種子庫的問題已有段相當長的歷史⁽¹²⁾。雜草季節性萌芽受種子本身遺傳及環境因子所影響甚深⁽⁶⁾，故種子季節性萌芽，是雜草隨環境分化的結果⁽²⁾。因此要全盤了解雜草季節性萌芽因素，進而發展出有效的農地雜草管理策略，就必先對各種雜草特性有徹底的了解，才能定出有效的防治計劃。

龍葵為茄科草本植物，又名苦葵、水茄，主要分佈於熱帶及溫帶地區。

在台灣生長於低海拔之原野，路旁及村落附近，是田間常見的一種雜草，其繁殖力和競爭力強。而龍葵除為雜草外，亦為常見之食用野菜，食用部位為嫩葉和漿果，嫩葉炒熟供蔬菜食用，東南亞諸國均食用之，果實成熟時紫黑色，味甘，可生食。除此外全草可供藥用，具有解熱、利尿、解毒藥；外敷腫毒，跌打損傷。故如何對龍葵種子發芽之生態研究，著實為田間雜草管理及推廣作為食用野菜之有效策略之一。

故本研究擬以龍葵種子為供試材料，進行室內發芽及田間萌芽試驗，以了解其季節性變遷。並探討整地處理，是否會改變雜草季節性萌芽。並收集中央氣象局發行的農業氣象有關嘉義地區月氣溫之氣象資料。藉由這些資料希望能了解龍葵種子發芽能力是否具有季節性之週年變遷。這些資料有助於提供農民未來雜草管理及推廣為食用野菜的依據。

材料與方法

種子材料

龍葵種子採收自嘉義地區農田，時間為 1998 年 12 月至 1999 年 1 月採收。採收後的龍葵果實先經泡水、水洗，後取出下沉之種子，並將種子置於乾燥箱中風乾，降低種子含水率至 10% 以下，此時種子千粒重約為 1.475 克。處理好之種子貯存在冰箱之冷凍庫中，直到實驗前才取出，由於在此低溫下，種子之休眠性變動很小，因此取出之種子仍視為新鮮種子。

一般發芽試驗

選定四種溫度進行發芽：25/20、20/15、23/13 及 30/25°C (2000 年 3 月加入)(日/夜各 8/16 小時)；每一發芽溫度，再分成種子接受黑暗處理及每日照光 8 小時處理兩種。照光處理是在培養箱中裝設日光燈，以定時器在早上 9 點啟動日光燈及下午 5 點關掉光源。黑暗處理是在發芽培養皿外包兩層鋁箔以隔絕光線。種子發芽試驗採用的程序是：每個培養皿各置放 50 粒種子、4 重複進行發芽試驗。照光處理種子，每 7 天調查一次發芽數，發芽試驗期間共計 28 天；黑暗處理發芽種子至第 28 天才調查發芽數，凡種子胚根突出 0.2cm 以上即認為發芽。

土中種子發芽能力之週年變遷

1. 掩埋試驗：掩埋試驗龍葵種子從 1999 年 1 月開始進行，自冷凍櫃取出處理好之種子，以每批種子數 2500 粒為 1 包，共 30 包，裝於 0.13 平方公尺孔目之細尼龍網袋並封口，於嘉義大學農場試驗田挖掘 10 公分溝深，

將細尼龍網袋平放於溝中並覆土，然後澆水使土壤密合。每月月初挖出一小包細尼龍網袋，先以清水沖洗種子，然後放室內風乾 2 天再進行一般發芽試驗。

2. 掩埋後龍葵種子在田間之萌芽試驗：利用每個月發芽試驗剩餘之同批種子，取樣 400 粒（4 重複，每重複 100 粒），播在試驗用栽植盆中，覆土深約 0.3~0.4cm，每 15 天調查其發芽數目。田間萌芽試驗所用之土，須經高溫滅菌完全之無菌土，以減少土中原有之種子干擾。

田間自然萌芽

1. 播種後種子之季節性自然萌芽：在 1999 年 2 月，將每處理 2000 粒之龍葵種子播種在距土表 0.4cm 的位置，試驗周圍經常保持無植物的狀態，使種子能接受自然溫度和光照在田間萌芽，每 15 天記錄其萌芽數。
2. 不同月分整地對龍葵幼苗出土的影響：在 1999 年 2 月於嘉義朴子農田進行週年整地試驗。選擇之試區；據以往觀察此塊田龍葵曾出現過，為往後調查方便及準確性將試驗田分為 48 個小區，小區面積 $2.5 \times 3 \text{m}^2$ ，每月逢機取 4 個小區整地（四重複），整地過的小區放任各種雜草生長，等兩個月後再以 $0.5 \text{m} \times 0.5 \text{m}^2$ 的小木框調查龍葵的植株數目，每小區逢機調查 4 個位置。

統計分析方法

所得資料以電腦套裝軟體 SAS 進行統計分析，若有顯著則採用鄧肯氏多變域分析法或最少顯著差異測驗法(least significant difference test)來計算。

氣象資料收集

收集嘉義地區 1999 年 2 月至 2001 年 2 月平均最高溫度、最低溫度及平均溫度。

結 果

氣象資料收集

嘉義地區 1999 年 2 月至 2001 年 2 月平均最高溫度、最低溫度及平均溫度的分佈，由圖 1 所示。由圖可看出周年的氣溫呈有規則的變動。平均溫度最高集中在 6、7、8、9 月，以 8 月最高為 28.2°C ，而平均溫度最低則為 12、1、2 月，其中以 89 年 1、2 月最低為 16.8 及 16.3°C 。

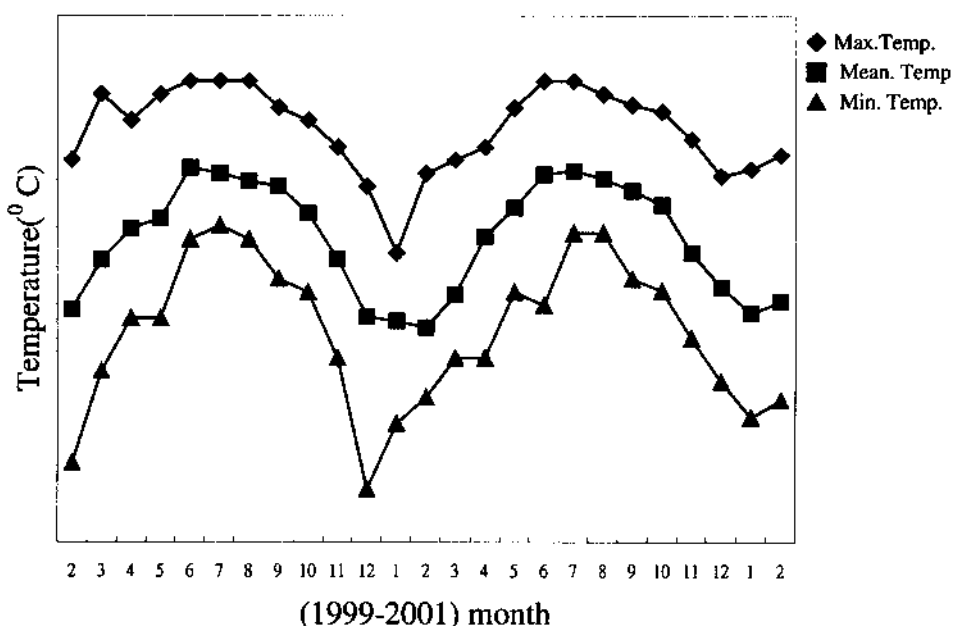


圖 1. 試驗期間大氣平均溫度之變化(從 1999 年 2 月至 2001 年 2 月)

Fig. 1. Changes in the mean ambient temperature during the period of experiment from Feb, 1999 to Feb, 2001.

土中種子發芽能力之週年變遷

1. 土中種子之休眠循環：掩埋種子於不同溫度之生長箱下進行發芽試驗

照光處理：龍葵種子於 1999 年 1 月開始進行掩埋試驗。2 月開始每一個月取出，進行發芽試驗，龍葵種子在溫度 30/25、25/20、23/13 和 20/15°C 的處理下，結果顯示龍葵種子在 1999 年 2 月埋土 1 個月後發芽率並不高，介於 30% (25/20°C) - 66% (20/15°C、23/13°C) 之間，之後近 2 年期間在四種溫度下種子發芽率則在 70-100% 之間 (圖 2)。

黑暗處理：在不同溫度 (30/25、25/20、23/13 和 20/15°C) 及黑暗處理的環境下發芽試驗結果，剛採收的埋土一個月 (1999 年 2 月) 之種子在黑暗下並不發芽，而經過 3 個月後發芽率提高到 68% 以上 (1999 年 5 月)，而在夏天高溫 (30/25、25/20 及 23/13°C) 發芽率降低至 38-60% 之間。在 23/13 及 20/15°C 之溫度下、

高變溫者 23/13°C 則較低變溫(20/15°C)有較低之發芽能力(圖 3)。

2. 土中種子的休眠循環：田間萌芽率

埋土試驗過程中每個月所挖掘出土的種子，經清洗、風乾，立即播種於土壤中，調查其田間的幼苗出土率(圖 4)。因種子具有後熟作用故 1999 年 2~4 月其發芽率明顯偏低，5、6、7 月後熟作用完成，萌芽率提高，而萌芽率之高峰則集中在 11 月至歷年 1 月間(圖 4)。

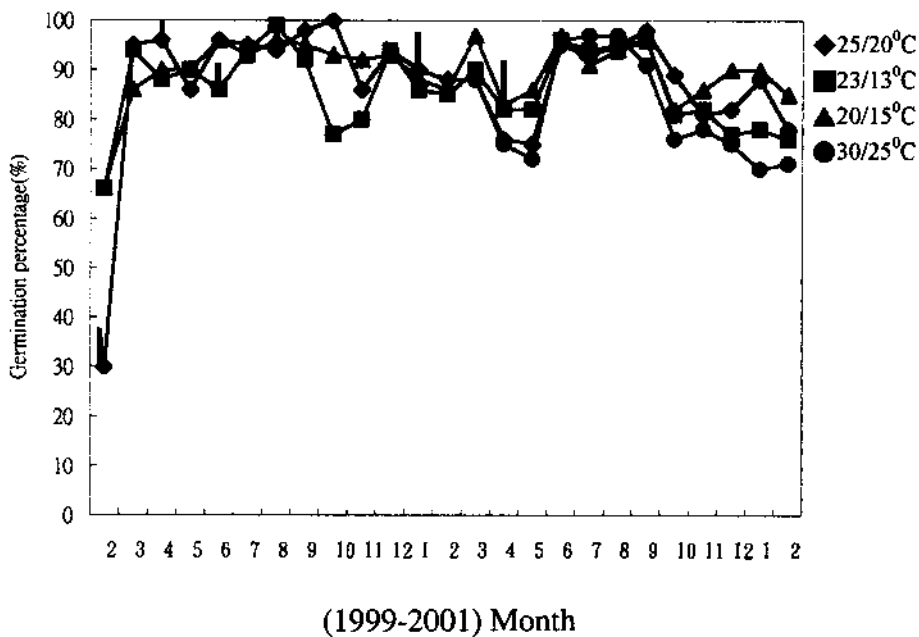


圖 2. 每月出土之龍葵種子在四種溫度加光照下的發芽率，試驗期為 1999 年 2 月至 2001 年 2 月，發芽試驗期間 28 天。

Fig. 2. Germination percentage of 1999 buried nightshade seeds under four temperature regimes in the light for 28 days during the period of experiment from Feb, 1999 to Feb, 2001. (bars denote Standard Error, if > 5%)

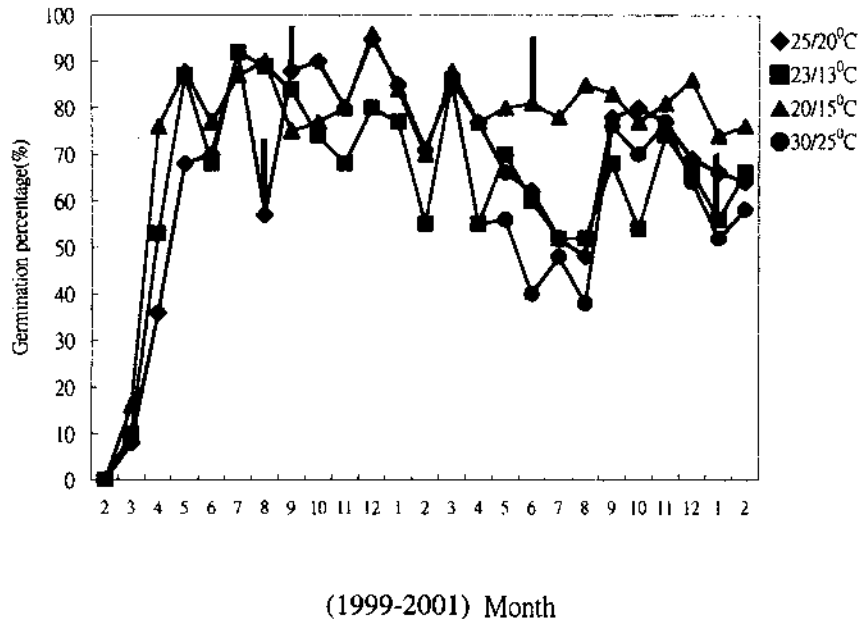


圖 3. 每月出土之龍葵種子在四種溫度及黑暗下的發芽率，試驗期為 1999 年 2 月至 2001 年 2 月，發芽試驗期間 28 天。種子出土及發芽試驗前短暫曝光。

Fig. 3. Germination percentage of 1999 buried nightshade seeds under four temperature regimes in the dark for 28 days during the period of experiment from Feb,1999 to Feb, 2001. Note that the seeds were exposed to short light regimes during exhuming and preparation for germination tests. (bars denote Standard Error, if > 5%)

3. 播種種子之周年萌芽

1999 年 2 月播種的 2000 粒種子於當月即已萌芽達 65%，出土發芽幼苗數可達 1300 株左右，以後 3 月陸續有較多之幼苗出土，此時萌芽率已達 83%，出土發芽幼苗數達 1660 株。之後則出土數明顯減少，累計 2 年調查結束幼苗萌芽出土數目已達 90% 左右（圖 5）。

4. 不同月份整地對龍葵種子出土之影響

在嘉義朴子地區農田試驗田區，於 1999 年 2 月至 2000 年 1 月期間，每月月初逢機選取四塊小區加以整地，等二個月後才調查龍葵的植株數

目。數據顯示(圖 6)經過耕犁後,龍葵植株全年 12 個月整地時皆可出現,1999 年 12 月至翌年 2 月在 1m^2 萌芽幼苗數約有 130~160 株。4~6 月則田間幼苗出土數則尚有 35 株以上。故不同月份整地對田間幼苗出土之影響,顯示並沒有季節性之變遷,全年每月皆有幼苗出土,但是 4,5 月份春季幼苗出土有較低之現象。

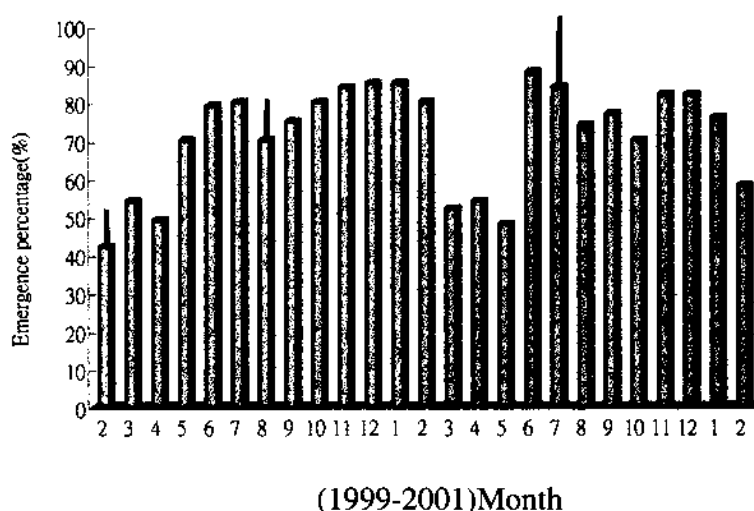


圖 4. 每月出土的龍葵種子播種於土中之出土萌芽率。播種後 30 天內計算苗數。

Fig. 4. Field emergence of the monthly exhumed seeds of buried nightshade seeds. The exhumed seeds were planted in 0.6 cm depth soil and percentage emergence percentage emergence counted within 30 days. (bars denote Standard Error, if > 5%)

討 論

根據田間觀察的經驗,嘉南平原耕地雜草經常有龍葵出現、且其季節性之周年變遷並不明顯,但以冬天出現最為明顯。這樣的觀察也可以由試驗加以佐證,不論是出土的種子立即播種(圖 4)、一次播種後的週年萌芽(圖 5)、

或是週年的耕犁試驗（圖 6）都顯示龍葵全年皆可出現，但以 10 月至第二年 1 月為其出現之高峰。

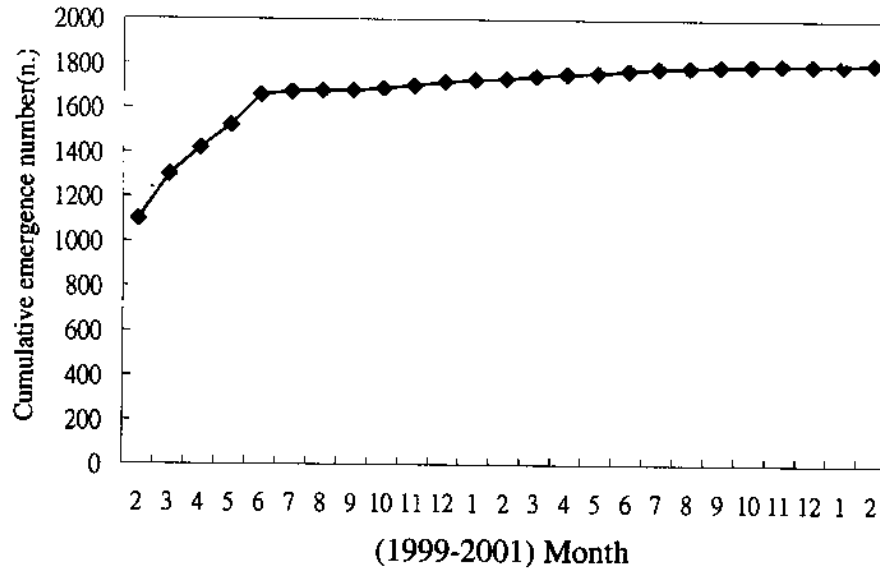


圖 5. 2000 粒之龍葵種子在 1999 年 2 月播種於 0.6 公分深土中每個月之萌芽數。每月底計算並拔去幼苗。

Fig. 5. Cumulative emergence number of nightshade seed in field. The 2000 seeds were planted in 0.6 cm depth soil on Feb, 1999. Number of seedlings were counted and removed at the end of each month.

龍葵植株的季節性生長可以由種子生態學的研究加以解釋或預測。雜草自土中萌芽的可能性，需要三個要素的配合，第一、土中需要有種子，第二、該等種子需具備立即發芽的能力，第三、環境條件適合該等種子的發芽。在有種子的情況下，許多雜草會集中於某季節萌芽，部分雜草種子則全年皆可萌芽^(1, 6, 14)。

土中龍葵的種子大體上呈現全年無休眠的現象，這個特性接近於在美國的多年生植物，如蓼科酸模屬植物 (*Rumex crispus*)。種子在開始掩埋時，除了 15/6°C 溫度處理下的種子，其發芽率為 45% 外，在其他溫度處理下的種子，其發芽率都在 75~95% 之間，掩埋後 2 個月後，種子的休眠已完全解除，在五種溫度處理下，種子發芽率皆很高，處於無休眠狀態⁽⁶⁾。故 *Rumex crispus* 種子剛掩埋時是處於制約休眠，一旦解除休眠後，種子全年皆可發芽，處於

無休眠狀態。此結果與本研究中龍葵在掩埋初期高溫 (25/20°C) 發芽率為 30%，掩埋後 2 個月發芽率提高為 86%，而呈現出無休眠之狀態，且直到試驗結束皆呈無休眠現象之結果相似。

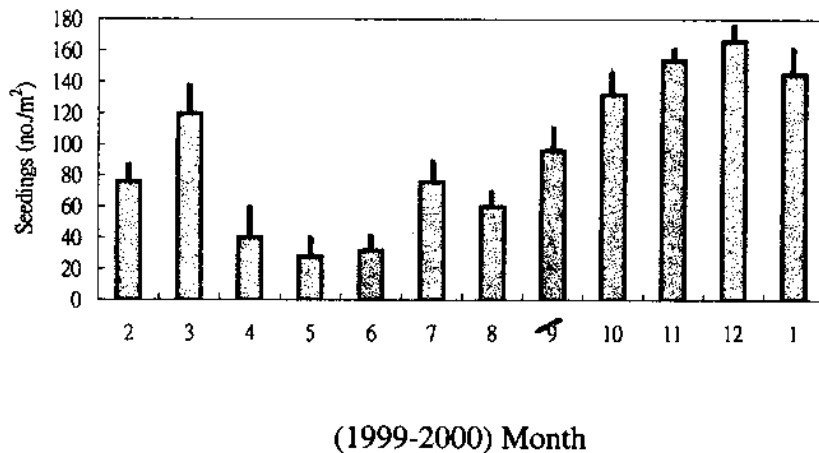


圖 6. 犁田對土中龍葵種子萌芽之影響。犁田兩個月後調查田間植株數。
Fig. 6. Effect of plowing time on the number of nightshade seedling. Number of plants were counted two months after plowing. (bars denote Standard Error, if > 5%)

在亞熱帶氣候下，龍葵種子在土中種子的發芽潛能會隨著季節而改變，冬天較春末發芽為多。且能在土中形成持續性的種子庫⁽¹⁵⁾。雖然本研究未進行種子庫的週年調查，但是本研究深及土中 10cm 的掩埋的兩年當中，龍葵種子在第二年 12 月 (圖 3) 時，該等種子發芽率達最低亦達 65% 以上，顯示種子處於無休眠之狀態，且出土的種子仍可保持高度活力；而此種子即使是處於無休眠狀態，在 10cm 土中也不會發芽。

光照是控制土中種子發芽的重要因素，特別是小粒種子常需要光照的刺激才能發芽，以做為測量種子本身埋土深度的機制⁽¹³⁾；因為埋土太深而發芽，則幼苗尚未能出土行光合作用之前，就可能因本身儲存的養分用罄而死。本埋土試驗所出土的種子在進行各溫度下的發芽試驗時，也將種子分成兩部分，分別在培養箱的照光下與黑暗中 (培養皿外包以鋁箔防光) 進行，結果

顯示在黑暗中的發芽能力雖然有時較照光下為差，尤其是在夏季高溫（30/25 和 25/20°C）及變溫較大（23/13°C）下，黑暗處理較照光處理發芽率差。似乎表示龍葵種子在無休眠時照光處理具有促進發芽之效果，尤其在田間高溫（夏季）環境下之種子，在較高溫度下發芽，更須具備照光處理。而本研究中之黑暗處理，在種子出土時及種子分送於培養皿中，並沒有經過預防措施，因此已經有短暫的曝光，故並非完全之黑暗處理，因而可能亦影響到其發芽。Bouwmeester and Karssen⁽¹⁰⁾將種子袋先埋入黑色塑膠盆內，再將整個塑膠盆埋入田間。種子袋挖掘出土時，是連整個塑膠盆挖出來，外面並覆一層黑色塑膠布，可使種子袋在挖掘過程徹底隔絕光線對種子的影響；種子分裝時也在暗綠光下進行，故黑暗處理與照光處理的種子發芽率，可相差達 100%；鴨舌草子經由同樣的預防措施，則埋土一年中所出土的種子在黑暗下完全無發芽能力；若不做預防措施，則無休眠狀況的種子在黑暗下發芽率可高達 40%⁽¹¹⁾。

而本研究中龍葵種子在黑暗處理（圖 3）週年變遷各種溫度之發芽反應，呈現出初期經過掩埋一個月後，2 月種子在黑暗處理並無發芽率，經 2 個月（3、4 月）後種子呈現制約休眠，而後種子則呈現出無休眠之狀態，在適合之溫度（20/15°C）下試驗期（2 年）皆呈無休眠之現象，就整體而言，夏天高溫（30/25 和 25/20°C）略顯制約休眠之現象，而當田間溫度愈高時（7、8、9 月），在高溫（25/20 或 30/25°C）下制約休眠稍強。故發芽試驗前之短暫曝光之黑暗處理，對全年皆可發芽之龍葵種子在高温下具有抑制發芽之作用，因此對龍葵種子而言，不適之環境（高温）種子之休眠性可藉著照光而打破。但在合適之環境（20/15°C）照光與否對種子之發芽率影響不大（圖 2，圖 3）。

由於埋於 10cm 深土中的種子歷時兩年仍保有相當高的活力，最可能的解釋是龍葵的無休眠狀況仍需要低光量的照光才能發芽。這是構成持續性種子庫相當重要的條件^(1, 15)。若干不需光的雜草種子，如早苗蓼⁽⁴⁾埋於旱田一年內就在土中發芽而死去。因此由埋土試驗的結果暗示龍葵在耕地中具有持續性的種子庫。此外根據 Thompson *et al.*⁽¹⁶⁾就溫帶植物的調查，某植物的種子在土中是屬於持續性或暫時性的種子庫，與其重量及形狀有關，而龍葵種實的重量千粒重約為 1.475 克，是在 Thompson *et al.*⁽¹⁶⁾等作者研究溫帶地區野生植物種子所描述之持續性種子庫的範圍之內，故龍葵可以持續保存於土中至少 2 年以上的壽命。

引用文獻

1. 郭華仁 1996 種子生態學及其應用。雜草學會第八屆研討會「除草劑安全使用及草類利用管理」專刊，頁 37-61。藥物毒物試驗所，台中。
2. 彭聲揚 1982 蔗田雜草生態與化學防除。台灣商務印書館，台北。
3. 蔣慕琰、呂理榮 1982 台灣稻田雜草及其危害。中華民國雜草學會會刊 3 (1): 18-46。
4. 蘇育菽 1995 水稻田用早苗蓼作為綠肥之研究。國立台灣大學農化學系博士論文。台北。
5. Baskin, J. M. and C. C. Baskin. 1984. Role of temperature in regulating timing of germination in soil seed reserves of *Lamium purpureum* L. Weed Res. :24:341-349.
6. Baskin, J. M. and C. C. Baskin. 1985. Does Seed Dormancy Play a Role in germination Ecology of *Rumex crispus*? Weed Sci. 33:340-343.
7. Baskin, J. M. and C. C. Baskin. 1985a. The annual dormancy cycle in buried weed seeds: A continuum. BioScience 35:492-498.
8. Baskin, C. C. and J. M. Baskin. 1988. Germination ecophysiology of herbaceous plant species in temperate region. American Journal of Botany 75:286-305.
9. Baskin, J. M. and C. C. Baskin. 1989. Germination responses of buried seeds of *Capsella bursa-pastoris* exposed to seasonal temperature changes. Weed Sci. 29:205-212.
10. Bouwmeester, H. J. and C. M. Karssen. 1992. The dual role of temperature in the regulation of the seasonal change in dormancy and germination of seeds of *Polygonum persicaria* L. Oecologia 90:88-94.
11. Chen, P. H. and W. H. J. Kuo. 1999. Seasonal changes in the germination of the buried seeds of *Monochoria vaginalis*. Weed Res. 39:107-115.
12. Lewis, J. 1973. Longevity of crop and weed seeds: Survival after 20 years in soil. Weed Res. 13:179-191.
13. Pons, T. L. 1992. Seed responses to light. In Fenner, M., (ed.). Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities. CAB International, Wallingford, UK. pp.259-284.
14. Prober, R. J. 1992. The role of temperature in germination ecophysiology. In Fenner, M., (ed.) Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities. CAB International, Wallingford, UK. pp. 285-325.

15. Thompson, K. and J. P. Grime. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology* 67:893-921.
16. Thompson, K., S. R. Band, and J. G. Hodgson. 1993. Seed size and shape predict persistence in soil. *Functional Ecology* 7:236-241.