

Original article

낙동강 합천창녕보 주변 습지공원지역에 서식하는 자생 초본식물과 귀화 초본식물의 기능 형질 분석

손민정 · 남기정^{1,*}

경상국립대학교 생물교육과, ¹경상국립대학교 농업생명과학연구원

Analysis of Functional Traits of Non-woody Native and Naturalized Plant Species Living in a Riparian Park Area near the Hapcheon-Changyeong Weir in Nakdong River. *Min-Jeong Son* (0000-0001-5936-5563) and *Ki-Jung Nam*^{1,*} (0000-0003-0040-1595) (*Department of Biology Education, Gyeongsang National University, Jinju 52828, Republic of Korea; ¹Institute of Agriculture & Life Science, Gyeongsang National University, Jinju 52828, Republic of Korea*)

Abstract The two main hypotheses that explain why invasive alien plants successfully colonize new environments are: 1) invasive alien plants are functionally different from native plants in a community, and 2) the plants can adapt well to new environments because they are functionally similar to native plants. The present study investigated the functional traits of naturalized alien herbaceous plants and their native neighbors in a riparian park area near the Hapcheon-Changyeong weir along the Nakdong River to determine which of the two hypotheses applied to the study area. According to the results, leaf functional traits, such as leaf area, specific leaf area, leaf thickness, leaf dry matter content, leaf nitrogen content, and leaf carbon content differed between naturalized alien and native plants, which could be attributed to the higher leaf nitrogen contents in naturalized alien plants than in native plants. The high leaf nitrogen contents are associated with high photosynthetic rates, which lead to effective resource use and rapid growth; therefore, naturalized alien plants growing in the study area were considered to have such functional traits. The results of the present study support the hypothesis that the successful establishment of invasive alien plants is attributed to the functional trait differences between invasive and native plants.

Key words: ecological niche, functional traits, naturalized alien plants, native plants

서 론

외래식물의 의도적, 비의도적 유입 빈도가 점점 증가하고 이에 따른 국내생태계의 교란 정도가 심해짐에 따라,

국내 자생식물을 보호하고 생태계의 건강성을 유지하고자 하는 노력도 점점 증가하고 있다(Kang *et al.*, 2020). 구체적으로, 국가 차원에서는 외래생물 중 특히 확산력이 크고 교란잠재성이 큰 종들을 선정하여 그들의 분포 및 확산 양상을 파악하고 물리적으로 제거하는 등의 노력을 해왔고, 학계에서는 미기록종을 찾아 보고하거나, 관심을 가질 필요가 있는 종의 분포 양상과 확산 정도를 파악하는 등의 연구를 적극적으로 수행하였다(Kim *et al.*, 2021; Lee *et*

Manuscript received 18 November 2021, revised 18 November 2021,

revision accepted 30 November 2021

* Corresponding author: Tel: +82-55-772-2238, Fax: +82-55-772-2239

E-mail: Prin225@gnu.ac.kr

© The Korean Society of Limnology. All rights reserved.

This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution Non-Commercial License (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc/3.0/>), which permits unrestricted non-commercial use, distribution, and reproduction in any medium, provide the original work is properly cited.

al., 2021).

침입생태학적 관점에서, 비자생종이 원래의 서식지가 아닌 곳에 도착한 후 그 지역 생물 군집의 새로운 일원으로서 성공적으로 정착하여 번성하기 위해서 여러 과정들이 필요하며, 이는 여러 생물종들이 모여 군집을 형성할 때에 작용하는 원리와 밀접한 관련이 있다. 이와 관련하여, Darwin의 naturalization 가설(침입생태학에서는 ‘try harder’ 가설 혹은 ‘try differently’ 가설이라고도 한다)에 따르면 외래종이 정착지 군집의 구성원들과 충분히 다를 경우 경쟁을 피할 수 있기 때문에 성공적으로 정착할 가능성이 높다(Catford *et al.*, 2009). 즉, 기존의 군집 구성원들과 기능적으로 다른 외래식물은 비어 있는 생태적 지위(niche)를 이용할 수 있어 성공적으로 군집 내에 정착할 가능성이 높다. 반면, environmental filtering 가설(침입생태학에서는 ‘joining the locals’ 가설이라고도 한다)에 따르면 특정 지역의 환경 조건이 생물의 생존에 영향을 미치기 때문에 그 지역에 성공적으로 정착하기 위해서는 그 지역 환경 조건하에서 성공적으로 적응하여 생활하고 있는 도착지 군집 구성원들과 어느 정도 유사해야 한다(Hulme and Bernard-Verdier, 2017). 즉, 외래식물이 그 지역의 군집에 성공적으로 정착할 수 있기 위해서는 그 지역 환경 조건에 미리 적응되어 있어야 한다.

한편, 생물의 기능 형질(functional traits)을 이용하여 생태적 과정 및 원리를 파악하고자 하는 연구가 형질에 근거한 접근(trait-based approach)란 이름으로 큰 관심을 받으며 다양한 분야에서 시도되고 있다(Funk *et al.*, 2017). 군집의 구성원 각각의 형질들이 모여 군집 전체의 형질을 이루며, 이 형질이 기능과 연관되어 있고, 이를 이용하여 환경 변화에 대한 군집의 반응을 예측할 수도 있음을 여러 연구 결과들이 시사하고 있다(Pérez-Ramos *et al.*, 2019). 침입생태학 분야에서는 외래생물의 기능 형질을 이용하여 앞선 두 가설의 타당성을 시험하는 연구가 세계적으로 활발하게 진행되어 왔는데, 결과는 각각의 가설들을 지지하는 연구결과들이 혼재하고(Drenovsky *et al.*, 2012; Zeballos *et al.*, 2014), 두 가설 모두가 중요하다는 증거도 보고되었다(Scharfy *et al.*, 2011; Tecco *et al.*, 2013). 이러한 세계적 경향에 반하여 국내의 경우엔 아직 기능형질을 연구에 이용하고자 하는 시도가 거의 이루어지지 않고 있으며, 따라서 관련하여 이용가능한 자료가 거의 없는 실정이다.

본 연구는 낙동강변에 서식하는 초본 군집을 대상으로 외래식물의 기능 형질과 자생식물의 기능 형질을 비교함으로써, 외래식물의 성공적 정착과정에서 형질의 차이 혹은 유사함 중 무엇이 중요한 역할을 하는지 알아보려고 한다.

재료 및 방법

본 연구를 수행하기 위한 장소로 낙동강 합천창녕보 근처 수변공원지역(보 좌안, 창녕군 이방면)을 선정하였다. 이 지역은 농경지로 이용되던 곳으로, 2009~2010년 보 설치 및 준설 공사 시에 생태공원으로 조성된 이후 현재까지 공원으로 관리되고 있다. 그러나 제방 위 자전거도로가 주로 이용되고 공원 내부 지역은 이용도가 높지 않아, 자전거도로 주변 및 공원 입구, 주차장 등 일부 지역 위주로 관리가 진행되고 이외 공원 내부 지역은 최소한의 관리하에 있어, 공원 조성 시의 인위적인 교란 이후, 여러 귀화식물 및 침입 식물들을 포함한 다양한 초본식물들이 자연스럽게 군집을 형성하여 서식하고 있다.

이 지역의 연 평균 기온은 13.2°C (7.5~20.1°C)이고 연 평균 강수량은 1289.9 mm이며, 여름 평균 기온은 24.4°C (19.9~30.0°C), 평균 강수량은 731 mm이다. 연구지 토양은 사양토(모래 76.2%, 미사 10%, 점토 13.8%)이고, 유기물 함량은 1.85%, 전 질소함량은 0.1%, NH₃⁺-N은 80.1 mg kg⁻¹, NO₃⁻-N은 166.6 mg kg⁻¹, 유효인산은 112.18 mg kg⁻¹, 치환성 칼륨은 0.09 mg kg⁻¹, 치환성 칼슘은 5.01 mg kg⁻¹, 양이온치환용량은 10.3 cmol⁺ kg⁻¹, pH는 6.8이다(12개 샘플 평균값).

본 연구에서는 식물의 기능형질 중 잎 기능형질인 잎 면적(leaf area, LA, mm²), 잎 면적비(specific leaf area, SLA, mm² mg⁻¹), 잎 두께(leaf thickness, LT, mm), 잎 건조중량(leaf dry matter content, LDMC, mg mg⁻¹), 잎 질소량(leaf nitrogen content, %) , 잎 탄소량(leaf carbon content, %)을 측정하였다. 기능 형질 측정 방법(개체 선정 및 채집 방법, 실험실 처리 방법 등)은 Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013)을 참조하였다.

기능 형질을 측정할 식물종을 채집하기 위해, 2020년 8월~9월초, 비가 오지 않는 맑은 날, 연구 지역 내에 2 m×2 m 방형구 6개(보를 기준으로 상부쪽 3개, 하부쪽 3개)를 무작위로 선택하고, 방형구 내에 출현한 각 식물종들의 피도를 전수 조사하였다. 이후 종별로 병해충의 피해가 없는 것으로 보이는 개체 5개체를 무작위로 선정, 채집하여 조심스럽게 비닐봉지에 넣어 밀봉한 후 얼음팩이 들어있는 아이스박스에 넣어 실험실로 운반하였다. 방형구 내에서 채집에 적합한 5개체를 찾기 어려운 식물종의 경우, 방형구 근처에서 개체를 선정하여 채집하였다.

식물이 들어있는 비닐봉지는 연구실에 도착한 후 수돗물 1~2 방울을 넣은 뒤 4°C에 하루 동안 냉장 보관하여 잎이 충분히 수분을 흡수하도록 하였다. 이후 샘플을 꺼내 식물체 상부에 있는 다 자란 잎(가장 큰 혹은 긴 잎)을

선정한 후, 버니어캘리퍼 (Mitutoyo, Japan)로 두꺼운 잎맥을 피해 잎의 두께를 측정하고, 이어 저울을 이용하여 잎의 무게를 측정하였다. 두께와 무게를 측정한 잎은 스캐너 (Epson, USA)로 스캔한 후, Image J (v.1.53) 프로그램을 이용하여 잎 면적(한쪽면)을 구하였다. 스캔한 잎은 건조오븐을 이용 70°C 조건하에서 2일간 건조한 후 잎의 건조량을 측정하였다. 식물 잎의 질소, 탄소량 측정을 위해, 이전과 같은 조건으로 건조시킨 잎을 막자사발로 곱게 갈아 분말로 만들었고, 이후 분석기관에 의뢰하여 미량원소분석기 (Flash 2000)를 이용하여 정량하였다.

연구 지역 토양의 물리 화학적 특성을 알아보기 위해 방형구당 2개 (총 12개)의 토양 샘플을 채취하여 비닐지퍼백에 넣은 후 아이스박스로 실험실까지 운반하였다. 운반한 후에는 상온의 그늘에서 충분히 건조하였고, 완전 건조된 흙은 잘게 부순 후 2 mm 체로 걸렀다. 그 과정에서 섞여 들

어난 식물 뿌리나 줄기는 제거한 후 분석기관에 의뢰하여 분석하였다.

본 연구에서는 국내 자생식물이 아닌 식물을 귀화식물로 일원화하여 분석하였다. 따라서 비침입성 외래식물, 침입성 외래식물 모두 귀화식물 그룹으로 처리하였다. 연구 지역에 임시적으로 서식하는 외래식물은 없으므로 귀화식물은 성공적으로 정착한 외래식물을 의미한다. 각 식물종들의 기능 형질값은 6개 방형구에서 얻은 값들을 평균하여 구하였다. 식물종들의 기능 형질들에 일정한 경향이 있는지 그리고 형질들 간에 상호 연관성이 있는지 확인하기 위해, 기능 형질들을 재료로 주성분 분석 (principle component analysis)을 실시하였다 (prcomp function in R) (R Core team, 2014). 주성분 분석에서 얻어진 축 세 개에 대해, 각 축에서 자생식물종들과 귀화식물종들 간 형질의 차이가 있는지 알아보기 위해 Wilcoxon rank sum test를

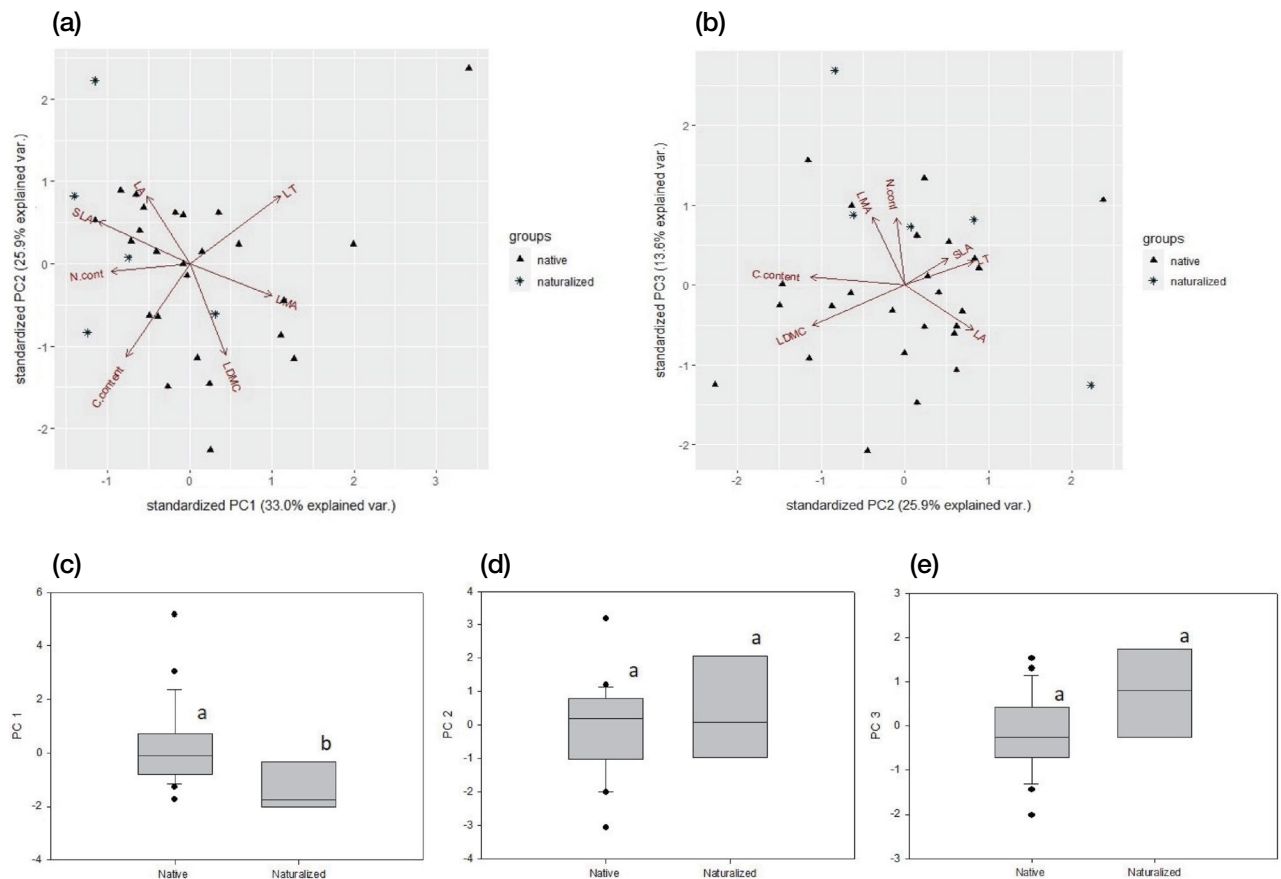


Fig. 1. (a, b) Ordination of native (n = 25) and naturalized alien species (n = 5) using principal component analysis (PCA) based on 7 variables (trait means) : leaf area, specific leaf area (SLA), leaf mass area (LMA), leaf thickness (LT), leaf dry matter content (MDMC), leaf nitrogen content (N.cont), leaf carbon content (C.content). Principal component (PC) 1 explained 33%, PC 2 25.9%, PC 3 13.6%, and cumulatively 72.5% of variance. (c~e) Results from Wilcoxon rank sum tests describing overall trait difference between native and naturalized alien species along PCA axis 1, 2, 3, respectively. Different letters above the box plots mean statistically significant differences between groups.

실시하였다. 또한, 기능 형질들이 축을 따라 경향성을 보이는지 확인하기 위해서는 회귀 분석을 실시하였고(데이터 도구 in Excel), 형질들 간 관계 유무 및 자생식물종과 귀화식물종 간 차이 유무를 파악하기 위해서는 standard major axis를 이용한 회귀 분석을 실시하였다(SMTR package in R) (Wartson *et al.*, 2006). 각 형질에 대해 자생식물종과 귀화식물종들 간의 차이를 알아보기 위해서는 Wilcoxon rank sum test를 실시하였다.

결과 및 고찰

주성분 분석의 처음 세 개의 축이 총 변이의 72.5%를 설명하였다(Fig. 1a, b). 형질들의 화살표는 귀화식물이 일반적으로 잎 질소량, 잎 면적비(SLA), 잎 면적(LA)과 양의 상관관계에 있음을 암시하였다. 세 개의 축 중 첫 번째 축(PC1)에서 자생식물과 귀화식물이 통계적으로 유의하게 구분되었다(Fig. 1c~e). 이 첫 번째 축은, 잎 면적비, 잎 질소량, 잎 탄소량과는 음의 상관관계를, 잎 두께와는 양의 상관관계를 보인 반면, 잎 면적, 잎 건조중량과는 뚜렷한 관계를 보이지 않았다(Fig. 2). 형질들 중, 잎 면적비와 잎 두께, 잎 탄소량과 잎 두께만 음의 상관관계가 있었고, 나

머지는 통계적으로 유의한 상관관계를 보이지 않았다(Fig. 3). 귀화식물과 자생식물의 형질들을 비교한 결과, 잎 질소량만 귀화식물이 자생식물보다 통계적으로 유의하게 많았고, 나머지 형질들은 두 그룹 간 통계적으로 유의한 차이가 없었다(Fig. 4).

본 연구의 결과는 특정 형질에서 외래식물과 자생식물 간 차이를 강조하는 ‘try harder’ 가설을 지지하는 듯하다. 식물의 기능형질로 다변량 분석을 한 결과 첫 번째 축에서 자생식물과 귀화식물이 구분되었고, 이는 주로 잎의 질소량(Figs. 2b, 4e)에서, 그리고 적어도 일부는 잎 면적비(Fig. 4b)에서 나타난 그룹 간 차이가 반영된 결과로 보인다. 잎 면적비값은 그룹 간 통계적으로 유의하게 다르지는 않았지만 PCA 분석에서 축에 미치는 영향의 정도를 나타낸다고 생각되는 로딩(loading) 값이 첫 번째 축에 대해 잎 질소량값보다 컸다.

일반적으로 식물의 잎의 질소량은 광합성률과 양의 상관관계에 있음이 알려져 있다(Pérez-Hargindeguy *et al.*, 2014). 그러므로 본 연구의 결과로부터 귀화식물그룹이 자생식물그룹보다 평균 광합성률이 더 높다고 추론 가능하며, 이는 귀화식물그룹이 자생식물그룹보다 자원을 더 적극적으로 이용함을 시사한다. 잎 면적비가 식물의 상대적 성장률과 일반적으로 정의 상관관계에 있음이 보고되어

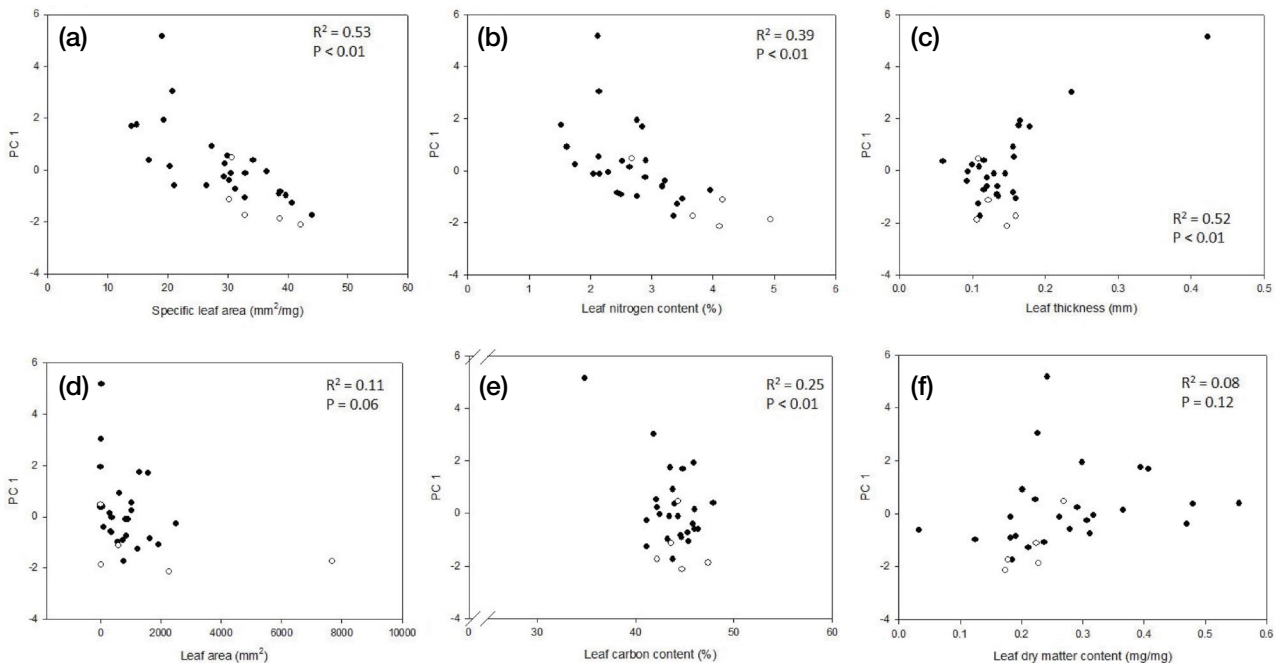


Fig. 2. Relationships between functional traits (a: specific leaf area; b: leaf nitrogen content; c: leaf thickness; d: leaf area; e: leaf carbon content; f: leaf dry matter content) and the first principal component (PC 1). Closed circles represent native species and open circle naturalized alien species. R^2 and p -value resulting from regression analysis are inserted in each scatter plot.

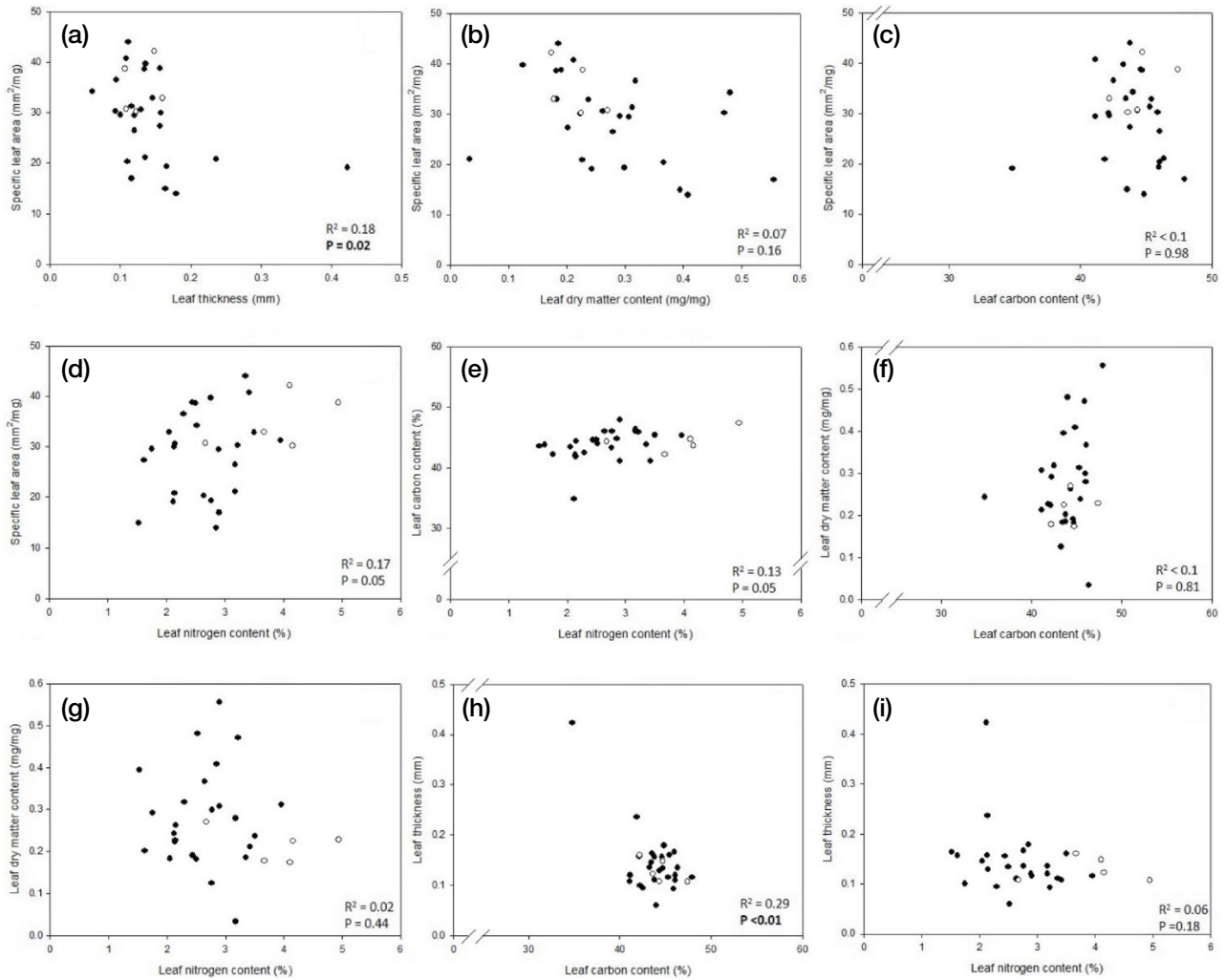


Fig. 3. Relationships among functional traits resulting from standardized major axis regression analyses. Closed circles represent native species and open circle naturalized alien species. R^2 and p-value resulting from regression analysis are inserted in each scatter plot.

있으므로 (Gallagher *et al.*, 2014), Fig. 4b에서 보이는 경향 (0.05 신뢰구간에서 통계적으로 유의하지는 않지만 귀화식물그룹의 잎 면적비가 자생식물그룹의 잎 면적비보다 다소 높은 경향이 있다) 역시, 다소 조심스럽지만, 잎 질소량 결과와 상통하는 것으로 해석 가능하다.

이러한 연구 결과는 ‘try harder’ 가설을 지지하는 여러 연구들의 결과와 같은데, 이들 연구들은 외래식물이 일반적으로 자생식물보다 잎 질소량과 인(P)량 및 엽록소의 양이 더 많으며 이는 외래식물이 더 높은 광합성 잠재력을 가짐을 시사한다고 보았다 (Leishman *et al.*, 2010; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2014). 또한, 외래식물의 잎면적비도 자생식물보다 상대적으로 높는데 이는 자원을 신속하게 획득하는 능력과 결부되고 빠른 생장 및 빠른 잎, 뿌리 회전

율 (turnover rate)과도 연관된다고 해석하였다 (Grotkopp *et al.*, 2002; Grotkopp and Rejmánek, 2007).

이용가능한 자원이 부족하지 않은 환경에서는 자원을 효율적으로 획득할 수 있는 능력이, 반대로 자원이 부족한 조건에서는 자원을 덜 사용하며 견디는 능력 (보수적이라 표현한다)이 유리한 형질이라 생각되어왔다 (Funk, 2013). 관련하여 ‘try harder’ 가설에 의하면, 성공적으로 정착한 외래식물은 자원이 부족하지 않은 환경에서는 빠른 자원 획득 능력이, 반대로 자원이 부족한 환경에서는 적은 자원으로 견디는 능력이 자생식물보다 더 뛰어나다 (Lodge *et al.*, 2018). 본 연구는 식물의 형질값 비교결과에 근거하여 연구지인 낙동강변 수변공원지역이 자원이 부족한 곳은 아니며 이곳에 성공적으로 정착한 외래식물은 자생식물과

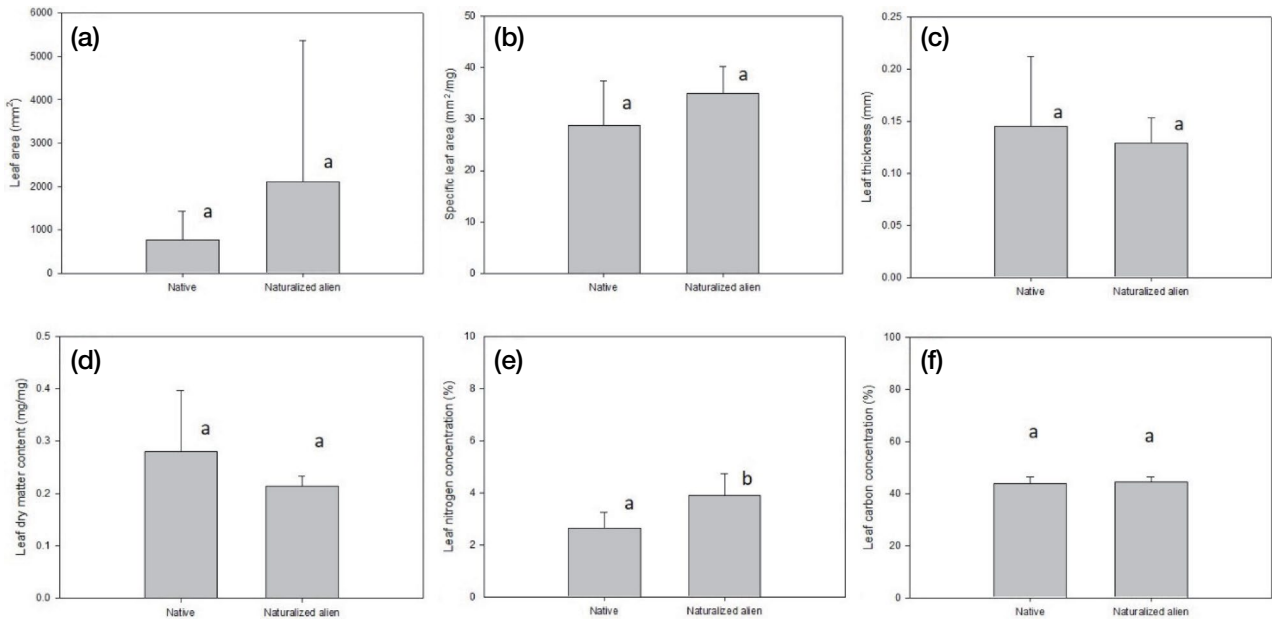


Fig. 4. Comparison of several functional traits (a: leaf area; b: specific leaf area; c: leaf thickness; d: leaf dry matter content; e: leaf nitrogen content; f: leaf carbon content) between native (n = 25) and naturalized alien species (n = 5). Error bars represent standard deviation. Different letters mean significant statistical differences ($p < 0.05$) between groups.

기능상의 차이가 있다고 추론하였다. 그러나 토양의 영양 상태나 수분 이용가능성에 관한 직접적 정보가 없고, 연구 분석한 외래식물의 샘플수 (n = 5)가 다소 적기 때문에 결과 해석에 한계가 있다. 잎 질소량을 제외한 다른 형질들에서 귀화식물과 자생식물 간 통계적으로 유의한 차이가 없으나 이 부분은 적은 샘플수에 기인한 것일 수 있다.

의도적 혹은 비의도적으로 유입된 외래식물 중 일부만이 새로운 환경에 성공적으로 정착하여 군집의 일원이 되고 영향을 미치게 된다. 식물이 가진 어떤 기능 형질이 이러한 일부의 성공적 정착에 기여하는지 이해하는 일은 현재의 외래식물의 분포 및 영향에 대한 이해뿐만 아니라 앞으로 잠재적으로 문제를 일으킬 수 있는 식물종을 예측하고 관리하는 데 큰 도움을 줄 것이다. 또한 군집 생태학 분야에서 오랫동안 관심을 기울여 온 연구 주제인 군집이 구성되는 원리 및 기작을 이해하는 데 실질적으로 기여할 수 있을 것으로 생각한다.

적 요

외래식물이 새로운 환경에 성공적으로 정착할 수 있는 이유를 설명하는 주된 두 개의 가설은, 외래식물이 새로 정착할 지역 군집 구성원들과 충분히 달라 경쟁을 피할 수

있기 때문이라는 것, 그리고 이미 적응하고 있는 그 지역 군집의 구성원과 유사하여 새로운 환경에 잘 적응할 수 있기 때문이라는 것이다. 본 연구는 낙동강변에 인위적으로 조성된 습지공원지역을 대상으로 외래 (귀화) 초본식물과 자생 초본식물의 기능 형질을 조사하여 상호 비교 분석하여 앞의 두 가설 중 어느 가설이 맞는지 확인하고자 하였다. 식물 잎 형질 중, 잎 면적, 잎 면적비, 잎 두께, 잎 건조 중량, 잎 질소량, 잎 탄소량을 이용하여 분석한 결과, 외래 (귀화)식물과 자생식물이 서로 구분되었고, 이는 외래 (귀화)식물이 자생식물보다 잎 질소량이 높기 때문인 것으로 생각되었다. 높은 잎 질소량은 높은 광합성률과 연관되고 이는 효과적인 자원 이용 및 빠른 생장과 관련있음을 고려할 때, 본 연구지역에 정착한 외래식물 역시 이러한 기능적 특징을 가지고 있는 것으로 생각되었다. 본 연구 결과는 앞의 두 가설 중 외래식물과 자생식물의 기능적 차이가 외래식물 정착 성공을 결정한다는 가설을 지지하는 것으로 보인다.

저자정보 손민정 (경상대학교 생물교육과 석사과정), 남기정 (경상대학교 생물교육과 부교수)

저자기도 개념설정: 남기정, 조사 및 채집: 손민정, 남기정, 자료분석: 손민정, 남기정, 논문작성: 손민정, 남기정

이해관계 본 논문에는 이해관계 충돌의 여지가 없음.

연구비 이 논문은 2020년도 정부의 재원으로 한국연구재단의 지원을 받아 수행된 기초연구사업임(2020R1F1A1 072056).

REFERENCES

- Catford, J.A., R. Jansson and C. Nilsson. 2009. Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity and Distributions* **15**: 22-40.
- Drenovsky, R.E., A. Khasanova and J.J. James. 2012. Trait convergence and plasticity among native and invasive species in resource-poor environments. *American Journal of Botany* **99**: 629-639.
- Funk, J.L. 2013. The physiology of invasive plants in low-resource environments. *Conservation Physiology* **1**: 1-17.
- Funk, J.L., J.E. Larson, G.M. Ames, B.J. Butterfield, J. Cavelander-Bares, J. Firn, D.C. Laughlin, A.E. Sutton-Grier, L. Williams and J. Wright. 2017. Revisiting the Holy Grail: using plant functional traits to understand ecological processes. *Biological Reviews* **92**(2): 1156-1173.
- Gallagher, R.V., R.P. Randall and M.R. Leishman. 2014. Trait differences between naturalized and invasive plant species independent of residence time and phylogeny. *Conservation Biology* **29**: 360-369.
- Grotkopp, E. and M. Rejmánek. 2007. High seedling relative growth rate and specific leaf area are traits of invasive species: phylogenetically independent contrasts of woody angiosperms. *American Journal of Botany* **94**: 526-532.
- Grotkopp, E., M. Rejmánek and T.L. Rost. 2002. Toward a causal explanation of plant invasiveness: seedling growth and life-history strategies of 29 pine (*Pinus*) species. *American Naturalist* **159**: 396-419.
- Herms, D.A. and W.J. Mattson. 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. *Quarterly Review of Biology* **67**: 283-335.
- Hulme, P.E. and M. Bernard-Verdier. 2017. Comparing traits of native and alien plants: Can we do better? *Functional Ecology* **32**: 117-125.
- Kang, E.S., S.R. Lee, S.H. Oh, D.K. Kim, S.Y. Jung and D.C. Son. 2020. Comprehensive review about alien plants in Korea. *Korean Journal of Plant Taxonomy* **50**(2): 89-119.
- Kim, J.H., M.J. Nam, C.E. Lim and J.S. Kim. 2021. New Record for Alien Plant, *Kickxia elatine* (L.) Dumort. (Plantaginaceae) in Korea. *Korean Journal of Plant Resources* **34**(1): 98-102.
- Lee, J.M., E.J. Kim, H.H.M. Lee and K.T. Cho. 2021. Distributional Characteristics by Habitat Type of Alien Plants - For Gyeongsang Area in Korea. *Korean Journal of Ecology and Environment* **54**(2): 142-150.
- Leishman, M.R., V.P. Thomson and J. Cooke. 2010. Native and exotic invasive plants have fundamentally similar carbon capture strategies. *Journal of Ecology* **98**: 2-42.
- Lodge, A.G., T.J.S. Whitfield, A.M. Roth and P.B. Reich. 2018. Invasive plants in Minnesota are "joining the locals": A trait-based analysis. *Journal of Vegetation Science* **29**(4): 746-755.
- Pérez-Harguindeguy, N., S. Díaz, E. Garnier, S. Lavorel, H. Poorter, P. Jaureguiberry and J.H.C. Cornelissen. 2014. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **61**: 167-234.
- Pérez-Ramos, I.M., L. Matías, L. Gómez-Aparicio and Ó. Godoy. 2019. Functional traits and phenotypic plasticity modulate species coexistence across contrasting climatic conditions. *Nature Communications* **10**: 2555.
- R Core Team. 2014. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Scharfy, D., A. Funk, H. Olde Venterink and S. Güsewell. 2011. Invasive forbs differ functionally from native graminoids, but are similar to native forbs. *New Phytologist* **189**: 818-828.
- Tecco, P.A., C. Urcelay, S. Diaz, M. Cabido and N. Perez-Harguindeguy. 2013. Contrasting functional trait syndromes underlay woody alien success in the same ecosystem. *Austral Ecology* **38**: 443-451.
- Warton, D.I., I.J. Wright, D.S. Falster and M. Westoby. 2006. Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews* **81**: 259-291.
- Zeballos, S.R., M.A. Giorgis, A.M. Cingolani, M. Cabido, J.I. Whitworth-Hulse and D.E. Gurvich. 2014. Do alien and native tree species from Central Argentina differ in their water transport strategy? *Austral Ecology* **39**: 984-991.