



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL



RENATO LUIZ FERNANDES

**INVASÃO BIOLÓGICA DE *SOLANUM ELAEAGNIFOLIUM* CAV. (SOLANACEAE)
NA AMÉRICA DO SUL FRENTE ÀS MUDANÇAS CLIMÁTICAS**

Belo Horizonte

2021

Renato Luiz Fernandes

**INVASÃO BIOLÓGICA DE *SOLANUM ELAEAGNIFOLIUM* CAV. (SOLANACEAE)
NA AMÉRICA DO SUL FRENTE ÀS MUDANÇAS CLIMÁTICAS**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal do Departamento de Botânica do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal.

Área de Concentração: Taxonomia e Biodiversidade

Orientador: Dr. João Renato Stehmann
Universidade Federal de Minas Gerais

Coorientador: Dr. Marcelo Bueno de Oliveira
Universidade Estadual do Mato Grosso do Sul

Belo Horizonte

2023

043

Fernandes, Renato Luiz.

Invasão biológica de *Solanum elaeagnifolium* Cav. (Solanaceae) na América do Sul frente às mudanças climáticas [manuscrito] / Renato Luiz Fernandes. – 2021.

69 f. : il. ; 29,5 cm.

Orientador: Dr. João Renato Stehmann. Coorientador: Dr. Marcelo Bueno de Oliveira.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Minas Gerais, Instituto de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal.

1. Espécies Introduzidas. 2. *Solanum*. 3. Aquecimento Global. I. Stehmann, João Renato. II. Oliveira, Marcelo Bueno de. III. Universidade Federal de Minas Gerais. Instituto de Ciências Biológicas. IV. Título.

CDU: 581



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS COLEGIADO DO CURSO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

FOLHA DE APROVAÇÃO
DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

RENATO LUIZ FERNANDES - MATRÍCULA 2019663141

Mat.: 2019663141 CPF: 08848969607

"Invasão biológica de *Solanum elaeagnifolium* Cav. (Solanaceae) na América do Sul frente as mudanças climáticas" Defesa realizada em 22 de novembro de 2021 a aprovada pela banca examinadora:

Membro da Comissão Examinadora	Instituição	Resultado
Dr. João Renato Stehmann (orientador)	Universidade Federal de Minas Gerais	Aprovado
Dr. Gustavo Heringer	Universidade Federal de Lavras	Aprovado
Dra. Leila Meyer	Universidade Federal de Minas Gerais	Aprovado

Assinatura dos membros da banca

Documento assinado eletronicamente por **Leila Meyer, Usuário Externo**, em 22/11/2021, às 18:17, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).Documento assinado eletronicamente por **João Renato Stehmann, Professor do Magistério Superior**, em 23/11/2021, às 08:45, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).Documento assinado eletronicamente por **Gustavo Heringer, Usuário Externo**, em 24/11/2021, às 10:44, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).A autenticidade deste documento pode ser conferida no site https://sei.ufmg.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador **1059113** e o código CRC **48B0D9BB**.

*Ao Sô João e à Dona Edith, que me ensinaram
o amor pelas coisas da natureza.*

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente aos meus orientadores, João e Marcelo, pela confiança, compreensão, boa vontade, e por todo o apoio que me permitiu concluir este trabalho.

Aos professores e professoras, mestres e mestras que tive ao longo da vida, com os quais tive a oportunidade de aprender, e que despertaram em mim a paixão pelo conhecimento.

Aos meus professores-orientadores de iniciação científica: João Renato, Fernando Silveira (Lelê) e João Batista (JANB). Ao querido Alexandre Salino. Aos amigos e colegas do laboratório de Sistemática Vegetal, novos e antigos, que sempre me apoiaram, em especial Suzana e Bruno, saudades imensas de vocês! Aos amigos do grupo 'Desorientados', e da 'Gangue do Limoeiro'. Aos amigos do extinto Laboratório de Ecologia e Evolução de Plantas Tropicais (LEEPT). Aos demais colegas do PPG Biologia Vegetal.

À Leila pelo apoio no início do projeto. Ao caro amigo Pablo, grande botânico, músico e ser humano excepcional. Ao Lelê pelo carinho. À Luiza Fonseca e Luísa Azevedo, pelas eternas memórias dos campos mais divertidos e insalubres na 'Pedra do Bagão'. Aos amigos e amigas do curso de Ciências Biológicas, em especial Mayara e Gustavo.

Aos queridos amigos de longa data: Michel, Soldado, Lawsann, Espiga, Betto, Yves, Clodô. Aos demais amigos e amigas, que não nomeei por receio de cometer uma injustiça por algum esquecimento, a minha gratidão!

À minha mãe, Magna, mulher forte e batalhadora, que me transmitiu o gosto pela leitura. À Mariana, que sempre se faz presente pela sua personalidade. Amo vocês! Aos familiares que me apoiaram e acreditaram em mim.

Agradeço de forma especial à minha amada companheira Joyce, sem a qual tudo teria sido muito mais difícil. Obrigado por estar ao meu lado todo esse tempo!

Por fim, à UFMG e ao Instituto de Ciências Biológicas, pela excelência na formação de seus alunos, ao colegiado do PPG Biologia Vegetal pelo suporte, e à CAPES pelo apoio financeiro. A todos que lutam pela melhoria da Ciência e Educação do país.

RESUMO

As invasões biológicas estão entre as mais importantes ameaças à biodiversidade mundial, e tendem a aumentar com o aquecimento global. A espécie *Solanum elaeagnifolium* Cav. (Solanaceae) é um arbusto com distribuição nativa anfitropical nas Américas, mas reconhecida como uma espécie invasora agressiva em várias regiões do planeta, causando impactos econômicos principalmente na agricultura. Esta pesquisa trouxe um panorama sobre as invasões biológicas, e procurou inferir as áreas de adequabilidade ambiental da espécie *S. elaeagnifolium* no presente e fez previsões da distribuição futura da espécie na América do Sul, no contexto das mudanças climáticas. Para isso, avaliamos dois cenários do IPCC, um otimista (RCP4.5) e um pessimista (RCP8.5), para dois períodos temporais, 2041-2060 e 2061-2080 com o uso de modelos de nicho ecológico. Nossos resultados indicaram um incremento das áreas adequadas climaticamente para o estabelecimento da espécie em ambos os cenários, sobretudo no cenário de maior aumento da temperatura global, onde a espécie poderá ocupar áreas de grande relevância ecológica. Relatamos pela primeira vez a ocorrência da espécie para o Brasil, país que deverá ser o mais afetado pela expansão da espécie no continente. Ressaltamos a importância do trabalho para embasar ações de monitoramento e prevenção da invasão da espécie *S. elaeagnifolium* na região, evitando ou reduzindo seus impactos ambientais e econômicos.

Palavras-chave: Espécies exóticas invasoras. Modelos de Nicho Ecológico. Invasões biológicas. Aquecimento global.

ABSTRACT

Biological invasions are among the most important threats to global biodiversity, and tend to increase with global warming. *Solanum elaeagnifolium* Cav. (Solanaceae) is a shrub with an amphitropical native distribution in the Americas, recognized as an aggressive invasive species in several regions of the planet, causing economic impacts mainly in agriculture. This research outlined an overview of biological invasions and estimate the areas of environmental suitability of *S. elaeagnifolium* in the present and made predictions of the future distribution of the species in South America, in the context of climate change. For this, we evaluated 2 IPCC scenarios, an optimistic (RCP4.5) and a pessimistic (RCP8.5), for 2 time periods, 2041-2060 and 2061-2080, using ecological niche models. Our results indicated an increase in climatically suitable areas for the establishment of the species in both scenarios, especially in the scenario of higher increase in global temperature, where the species may occupy areas of high ecological relevance for conservation. We also report, for the first time, the occurrence of the species for Brazil, the country that should be the most affected by the expansion of the species on the continent. We emphasize the importance of the work to support actions to monitor and prevent the invasion of the species *S. elaeagnifolium* in the region, avoiding or reducing its environmental and economic impacts.

Keywords: Invasive alien species. Ecological Niche Modelling. Biological invasions. Global warming.

SUMÁRIO

APRESENTAÇÃO	10
CAPÍTULO 1. ESPÉCIES EXÓTICAS INVASORAS: BASES CONCEITUAIS E METODOLÓGICAS	11
1. Espécies exóticas invasoras e histórico da Biologia da Invasão	11
2. Consequências e impactos das espécies exóticas invasoras	14
3. Mudanças Climáticas e Invasões Biológicas	17
4. Espécies exóticas invasoras no Brasil e América do Sul	18
5. Um estudo de caso: <i>Solanum elaeagnifolium</i> Cav. (Solanaceae)	20
5.1 Informações taxonômicas.....	20
5.2 Características da espécie.....	21
5.3 Perfil da espécie enquanto invasora.....	21
6. Modelagem de nicho ecológico como ferramenta para o estudo de espécies invasoras.....	25
REFERÊNCIAS.....	28
CAPÍTULO 2. INVASÃO BIOLÓGICA DE <i>SOLANUM ELAEAGNIFOLIUM</i> CAV. (SOLANACEAE) NA AMÉRICA DO SUL FRENTE ÀS MUDANÇAS CLIMÁTICAS.....	41
1. INTRODUÇÃO	41
2. MÉTODOS.....	43
Características da espécie estudada	43
Dados de ocorrência da espécie	44
Variáveis preditoras.....	45
Modelagem de nicho	46
3. RESULTADOS	47
Cenário otimista (RCP4.5).....	49
Cenário pessimista (RCP8.5).....	50
Variáveis bioclimáticas e parâmetros dos modelos	51
4. DISCUSSÃO	54
Modelos climáticos.....	54
Adequabilidade ambiental e potencial invasivo	55

5. CONCLUSÃO.....	58
REFERÊNCIAS.....	59

APRESENTAÇÃO

A dissertação está apresentada em dois capítulos: o primeiro aborda os aspectos gerais sobre a biologia da invasão e seu histórico. Abordo também as principais causas e consequências das invasões biológicas, e sua importância ecológica, econômica e social, gerando um panorama que permite uma compreensão basilar sobre o assunto. Em outra parte, abordo como estudo de caso, a espécie invasora *Solanum elaeagnifolium* Cav. (Solanaceae), apresentando uma breve descrição da espécie, assim como as características que fazem dela uma importante invasora em várias regiões do mundo, e aponto para a necessidade desse estudo, que oficializa a presença da espécie no Brasil. Na terceira parte desse primeiro capítulo abordo as bases teóricas por trás da modelagem de nicho ecológico.

No segundo capítulo apresento o primeiro estudo sobre a distribuição atual e futura da espécie na América do Sul, no contexto de mudanças climáticas. Os objetivos foram avaliar a adequabilidade ambiental para a espécie na América do Sul, e como essas áreas irão se comportar em dois cenários futuros, um otimista, onde o aumento da temperatura média global se limita ao máximo 2.6°C até 2100, e um pessimista, onde o aumento da temperatura média global poderia alcançar 4.8°C no mesmo período, em relação ao período pré-industrial. Avalio também as regiões onde a espécie pode habitar no presente e onde poderá em cenários futuros.

Esperamos que os resultados aqui apresentados possam contribuir para embasar políticas públicas voltadas para o controle ou erradicação da espécie no Brasil, no âmbito da Estratégia Nacional de Combate às Espécies Exóticas do Ministério do Meio Ambiente, e nos demais países da América do Sul, que terão um embasamento para direcionar esforços a fim de conter a invasão por *Solanum elaeagnifolium* em seus territórios, e mitigar possíveis problemas econômicos e ambientais.

CAPÍTULO 1. ESPÉCIES EXÓTICAS INVASORAS: BASES CONCEITUAIS E METODOLÓGICAS

1. Espécies exóticas invasoras e histórico da Biologia da Invasão

Espécies exóticas são espécies que não ocorreriam naturalmente em uma dada região geográfica sem o transporte humano, seja ele acidental ou intencional. As Espécies Exóticas Invasoras (EEI) são o conjunto de espécies exóticas que conseguem manter populações viáveis e se dispersam para áreas distantes do local da introdução, invadindo novas regiões (Pyšek et al. 2004; Blackburn et al. 2011). A maioria das espécies que se estabelecem em outras regiões (i.e. naturalizadas) não se tornam um problema, mas algumas acabam se tornando invasoras, com elevado potencial de ameaça aos ecossistemas invadidos (Boltovskoy & Correa 2015; Novoa et al. 2015; van Wilgen, Zengeya & Richardson 2021).

Os termos exóticas, naturalizadas e invasoras podem ter sentidos diversos e às vezes conflitantes na literatura. Com o intuito de padronizar os termos utilizados na Biologia da Invasão, Richardson e colaboradores e depois Pyšek e colaboradores propuseram parâmetros mais precisos para diferenciar as categorias de plantas exóticas (*Alien plants*). Blackburn e colaboradores propuseram uma unificação da terminologia e uma padronização das etapas do processo de invasão (Richardson et al. 2000; Pyšek et al. 2004; Blackburn et al. 2011): as plantas naturalizadas são plantas exóticas que conseguem manter populações após vários ciclos de vida sem que seja necessário a intervenção humana, mas que não necessariamente invadem áreas distantes da planta mãe. As plantas invasoras seriam um subconjunto das plantas naturalizadas, que produzem prole frequentemente e em alto número, em distâncias consideráveis da planta mãe, e possui potencial para se espalharem em uma grande área (mais de 100m em até 50 anos para espécies que se propagam por sementes, e mais de 6m em até 3 anos para espécies que se reproduzem por rizomas, estolões ou sistemas radiculares). No entanto, muitas vezes o termo “espécie exótica invasora” se refere exclusivamente às espécies que causam algum tipo de problema fora da sua área de ocorrência nativa, afetando negativamente a economia, meio ambiente ou saúde dos seres humanos, definição adotada pela União Internacional para a Conservação da Natureza (IUCN). Essa é a definição utilizada pela Convenção

sobre Diversidade Biológica (CDB), Convenção Internacional de Proteção das Plantas (CIPP) e a Organização Mundial do Comércio (OMC). Mais útil para fins de regulamentações e tratados internacionais, ela deixa de lado espécies invasoras que ainda não tiveram seus impactos econômicos, ambientais ou sanitários evidenciados, e.g., espécies recém estabelecidas numa região e que possuem grande potencial invasivo (IUCN 2000; Richardson et al. 2000; Iannone et al. 2021).

A presença de plantas, fungos, animais e microrganismos em áreas fora dos seus limites geográficos naturais, isto é, sua área nativa, está intrinsecamente ligada à movimentação da espécie humana pelo planeta. Embora os seres humanos já se movimentassem há milhares de anos entre os continentes, carregando consigo patógenos, plantas e animais domesticados, o transporte de espécies exóticas pelo globo foi impulsionado pelas grandes navegações no fim do século XV e início do XVII (Intercâmbio Colombiano), seguindo nos próximos séculos de forma lenta e constante, aumentando na medida em que as nações estabeleciam mais contatos comerciais e novas rotas de trocas entre os povos surgiam. Um segundo período importante de aumento na taxa das invasões biológicas ocorre com o advento da Revolução Industrial e a expansão da influência de nações europeias em países da África e Ásia (Crosby 2003, 2011; Hulme 2009). Mais recentemente, o avanço da globalização e a aceleração do crescimento populacional, que envolvem a troca constante de mercadorias e movimentação de pessoas entre todas as regiões do globo, ajudaram a impulsionar a chegada de espécies exóticas e conseqüentemente, as invasões biológicas em escala global, como nunca fora observado (Hulme 2009; Simberloff et al. 2013; Seebens et al. 2015; Chapman et al. 2017; Turbelin, Malamud & Francis 2017).

Para que uma invasão ocorra, é necessário que o organismo tenha passado por alguns filtros, isto é, barreiras que impedem que o processo de invasão ocorra: 1. Barreira Geográfica (continental ou intercontinental), rompida quando a espécie é transportada pelo homem, i.e., introduzida. 2. Barreira Ambiental Local, i.e., as condições bióticas e abióticas do local que vão permitir ou não a sobrevivência dos espécimes transportados; 3. Barreira Reprodutiva, que diz respeito à reprodução a longo prazo e produção contínua de descendentes; 4. Barreiras de Dispersão, uma vez estabelecida num local, a espécie introduzida precisa romper barreiras geográficas locais, o que a torna naturalizada numa região; 5. Barreiras Ambientais em habitats diferentes, uma vez que a espécie consegue se dispersar para outras

regiões (Richardson et al. 2000). Todo o processo pode ser entendido como um *continuum* que se inicia com a introdução, passa pela colonização, naturalização e culmina com a invasão.

Os debates conceituais e terminológicos a respeito de espécies exóticas são apenas uma pequena parte de um vasto assunto, com extensa literatura, que cresceu exponencialmente nas últimas décadas (Simberloff 2004; Richardson & Pyšek 2008; Moro et al. 2012; Richardson & Ricciardi 2013; Silva, Elias & Silva 2021). O tema já era mencionado pelos naturalistas do século XVIII, como Darwin e DeCandolle, mas somente no século XX, com a publicação em 1958 do livro *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*, pelo zoólogo Charles S. Elton, ganha o status de novo campo de estudo (Elton 1958; Ludsin & Wolfe 2001; Richardson 2011).

Embora *The Ecology of Invasions by Animals and Plants* seja considerado um marco, os estudos sobre as invasões biológicas só tiveram um impulso significativo a partir da década de 1980, após um encontro do Comitê Científico para os Problemas do Meio Ambiente (SCOPE), que sugeriu a criação de um programa global voltado para a ecologia das invasões biológicas, que seria criado e denominado GISP - *Global Invasive Species Program* (Simberloff 2013). Desde então, as EEI se tornam um dos tópicos mais frequentes da ecologia contemporânea, com trabalhos que vão desde indicações práticas de combate à determinada espécie invasora a debates filosóficos acalorados (Simberloff 2003; Colautti & MacIsaac 2004; Larson 2005; Larson 2010; Davis & Chew 2017; Russell & Blackburn 2017a, 2017b; Boltovskoy, Sylvester & Paolucci 2018; Guiaşu & Tindale 2018; Cassini 2020).

O debate sobre a questão das EEI tem um papel relevante também no âmbito político, sendo um assunto comumente tratado em encontros internacionais sobre meio ambiente. A Convenção Internacional de Biodiversidade, da qual o Brasil é signatário, estipulou, durante a X Conferência das Partes, ocorrida em Nagoya no ano de 2010, o Plano Estratégico para a Biodiversidade, para o decênio 2011-2020. Nele, estão incluídas as Metas de Aichi, um conjunto de objetivos que os países signatários devem buscar alcançar. A meta 9 propõe identificar as EEI, e controlar ou erradicar, com medidas que previnam sua chegada e estabelecimento em novos sítios (CBD 2010, 2014). A ONU, em sua resolução conhecida como Agenda 2030 para o Desenvolvimento Sustentável, adotada em 2015, estipula em sua meta 15.8, a adoção de medidas para evitar a introdução e reduzir os impactos das EEI nos ecossistemas, e controlar ou erradicar espécies prioritárias (UN 2015).

Por envolver diversas áreas da ciência além da ecologia e biologia, como política, sociologia e economia, o uso do termo 'Ciência das Invasões' é indicado como sendo mais apropriado para esse amplo e interdisciplinar campo de estudo (Vaz et al. 2017; Cassini 2020; Heger, Jeschke & Kollmann 2021), que pode ser entendido sinteticamente como “*o estudo das causas e consequências da introdução de organismos fora de suas áreas nativas*” (Richardson & Ricciardi 2013).

2. Consequências e impactos das espécies exóticas invasoras

As invasões biológicas causam danos ecológicos, econômicos e sociais, sendo reconhecidas como uma das principais causas de perda de biodiversidade mundial, e a mais importante em ambientes insulares (Hoffmann 2010; Simberloff 2013; Bradshaw et al. 2016; IUCN 2017; IPBES 2019; Lenzner et al. 2020). Embora algumas espécies exóticas e mesmo invasoras possam beneficiar a vida humana de certas maneiras (Shackleton, Shackleton & Kull 2019), os efeitos adversos relacionados às EEI são reconhecidos na literatura como preponderantes (Pyšek et al. 2020). Os principais problemas associados à presença de EEI relatados na literatura são: 1) extinções de espécies e perda de biodiversidade (Bellard, Cassey & Blackburn 2016; Bellard, Bernery & Leclerc 2021; Dueñas et al. 2021); 2) prejuízos à agricultura e danos em infraestruturas (Pimentel 2009; Paini et al. 2016; Booy et al. 2017); 3) alterações em processos ecossistêmicos (Brooks et al. 2004; Simberloff 2011; Capinha et al. 2015; Vilá & Hulme 2017) e homogeneização biótica (Olden et al. 2004; La Sorte, Mckinney & Pyšek 2007; Mckinney & La Sorte 2007; Muthukrishnan & Larkin 2020); 4) danos diretos e indiretos à saúde humana, como doenças e redução da qualidade de vida (Mazza et al. 2013; Bradshaw et al. 2016; Jones 2017; Shackleton, Shackleton & Kull 2019). Ainda podemos citar a modificação de paisagens, reduzindo seu valor cultural (Shackleton, Shackleton & Kull 2019), e aumento das emissões de gases de efeito estufa na atmosfera (O’Byrne et al. 2021).

Muitas vezes os impactos gerados pelas EEI são difíceis de serem mensurados, principalmente aqueles relacionados às alterações nos ecossistemas e homogeneização biótica, enquanto outros são mais facilmente percebidos e quantificados, como os danos estruturais causados por infestações do bivalve *Limnoperma fortunei* em usinas hidrelétricas, ou a destruição causadas pelos javalis

(*Sus scrofa*) na vegetação nativa ou em plantações de grãos (Richardson et al. 2000; Gurevitch 2004; Strayer 2012; Simberloff 2013; Packer et al. 2017). A perda de biodiversidade talvez seja o problema mais importante do ponto de vista biológico, por colocar em risco a estrutura de comunidades inteiras, ocasionando desequilíbrios ecológicos. Espécies já consideradas em risco de extinção são também afetadas pelas EEI. A revisão de Dueñas e colaboradores (2021) revelou que 14% dos vertebrados em risco crítico de extinção, segundo a IUCN, estão ameaçados pela presença de EEI em seus habitats. Em ilhas, esse número sobe para 28%. Embora os problemas causados pelas EEI sejam reconhecidos mundialmente, o conhecimento sobre seus impactos atuais e futuros na biodiversidade ainda é incipiente, em razão do tempo que leva entre as invasões e a percepção dos danos nos ecossistemas (i.e., *invasion debt*), podendo levar décadas para que seja percebida a real dimensão do problema (Essl et al. 2011; Rouget et al. 2016; Kueffer 2017; Bellard, Bernery & Leclerc 2021; Dueñas et al. 2021).

Dados todos os impactos negativos associados às invasões biológicas, elas geram um importante ônus econômico, impacto indireto, porém facilmente compreendido por diferentes atores sociais, desde o cidadão comum, aos *stakeholders* e agentes públicos tomadores de decisão. Somente nos EUA, onde cerca de 50.000 espécies são reconhecidas como exóticas, grande parte delas no arquipélago do Havaí, os prejuízos foram estimados em cerca de 120 bilhões de dólares anuais (Pimentel et al. 2000; Pimentel, Zuniga & Morrison 2005). Estimativas do custo global gerado pelas EEI (i.e., seus efeitos diretos e indiretos e custos com manejo dessas espécies) giram em torno de 1,4 trilhões de dólares anuais, cerca de 5% da economia mundial (Pimentel et al. 2001; Pimentel, Zuniga & Morrison 2005).

Os dados sobre os custos econômicos das EEI sempre foram alvo de críticas por não serem tão confiáveis, implicando em dificuldades na implementação de políticas públicas por exemplo, o que requer dados mais assertivos e concretos (Bradshaw et al. 2016). Essa necessidade levou Diagne e colaboradores (2020) a implementarem uma base de dados pública, o *InvaCost*, que permite o acesso aos custos gerados pelas EEI em 90 países desde 1970. Desde então, foram feitos levantamentos dos custos para a Europa (Haubrock et al. 2021a), e países como Austrália (Bradshaw et al. 2021), Rússia (Kirichenko et al. 2021), EUA (Fantle-Lepczyk et al. 2021), Alemanha (Haubrock et al. 2021b), Reino Unido (Cuthbert et al. 2021) e Argentina (Duboscq-Carra et al. 2021). Em geral, esses trabalhos indicam um

aumento de gastos econômicos e prejuízos relacionados com as EEI ao longo das últimas décadas.

A frequência com que as invasões vêm ocorrendo cresceu no século passado, com grande aumento nas últimas décadas (Vitousek et al. 1997; Hulme 2009; Hulme 2015; Seebens et al. 2015; Diagne et al. 2021), o que vale para todos os grandes grupos taxonômicos, sem sinal de estabilização ou redução (Seebens et al. 2017; Shabani et al. 2020; Seebens et al. 2021), condizendo com o aumento dos custos associados já mencionados. Mais de um terço de todos os registros de primeira ocorrência de uma espécie exótica invasora foram registrados somente entre os anos de 1970 e 2014 (Seebens et al. 2017) e tendem a continuar a subir com as mudanças climáticas (Walther et al. 2009; Pyšek et al. 2020). A projeção feita por Seebens e colaboradores (2020) calcula um aumento de 35% na quantidade de espécies exóticas no planeta até 2050, com uma média de 1300 novas espécies em cada continente, das quais uma parcela se tornará invasora (Seebens et al. 2020).

O desenvolvimento socioeconômico de uma região também está relacionado de maneira direta com as invasões. O estabelecimento e aumento populacional de plantas exóticas numa região são influenciados pela extensão da malha rodoviária e a intensidade do tráfego nas rodovias, devido às formas como elas se dispersam (Wilson et al. 2009; Joly et al. 2011; Essl et al. 2011; Aufrett, Berg & Cousins 2014; Lemke et al. 2021). Os veículos agem como vetores dos propágulos, aumentando a capacidade natural de dispersão destes organismos, e assim, aumentando a pressão de propágulo (frequência e quantidade de indivíduos que chegam em uma área) e também a pressão de colonização (número de espécies introduzidas em uma área), dois dos fatores tidos como mais importantes para o processo de invasão (Colaiutti, Grigorovitch & Maclsaac 2006; Duncan et al. 2019; Blackburn, Cassey & Duncan 2020).

As plantas vasculares respondem por mais de 40% das espécies consideradas invasoras no mundo, conforme uma análise feita por Pyšek e colaboradores (2008), com informações de estudos dos anos 1980 a 2006 disponíveis no banco de dados *Web of Science*. Eles mostraram também um viés geográfico na distribuição das espécies invasoras, relacionado de forma direta com a quantidade de estudos sobre o tema em diferentes regiões (Pyšek & Richardson 2006; Pyšek et al. 2008). Em artigo publicado na revista *Nature* em 2015, van Kleunen e colaboradores apontam que 13.168 espécies de plantas vasculares (3,9% da diversidade mundial) se tornaram

naturalizadas em ao menos uma das 843 regiões presentes no banco de dados do GloNAF devido à ação humana (van Kleunem et al. 2019), número que pode estar subestimado devido à escassez de dados (van Kleunem et al. 2015). Dentre as 100 espécies invasoras consideradas as piores do mundo numa listagem da IUCN feita por especialistas de 63 países, 39 são plantas, colocando o grupo em 1º lugar na lista de *species non grata* (Lowe et al. 2000; Luque et al. 2014).

Diante deste cenário, vários países têm somado esforços na tentativa de combaterem as bioinvasões, e os temas sobre biossegurança e espécies exóticas passaram a ser recorrentes nos encontros internacionais sobre biodiversidade e conservação (IUCN 2000; McNeely et al. 2001; CBD 2010; IPBES 2019). A Nova Zelândia é um exemplo de sucesso em lidar com as plantas exóticas em seu território, conseguindo erradicar várias espécies invasoras, através da implementação de medidas de biossegurança, como a implementação de leis nacionais sobre o manejo de espécies não nativas, a criação de uma lista de espécies permitidas para importação, monitoramento de atividades de horticultura, entre outras medidas que incluem a participação ativa de *stakeholders* (Hulme 2020). O trabalho de Wilgen, Zengeya & Richardson (2021) faz um apanhado dos estudos sobre os impactos causados pelas EEI em ambientes naturais e urbanos na África do Sul, revelando a extensão do problema e dos desafios para o manejo das EEI.

Ainda que haja muitas questões em aberto sobre as EEI e seus impactos sobre a biodiversidade (Essl et al. 2020), a necessidade de países trabalharem em conjunto para lidarem com um problema tão desafiador parece ser uma unanimidade entre os pesquisadores e as agências internacionais (McNeely et al. 2005; CBD 2010; Hulme 2015; Early et al. 2016). Especialistas alertam para a necessidade de um esforço global para compreender melhor esse cenário, e agir para conter as invasões em curso, através do manejo e controle das espécies exóticas (Perrings, Mooney & Williamson 2010; Hulme 2015; Early et al. 2016; Pyšek et al. 2020), e recomendam a criação de uma rede de colaboração internacional (Packer et al. 2017).

3. Mudanças Climáticas e Invasões Biológicas

O aumento da temperatura média do planeta causado pela elevação na concentração de gases do efeito estufa na atmosfera e consequentemente, as mudanças climáticas, como previstas pelo Painel Intergovernamental sobre Mudanças

Climáticas (IPCC) afetarão a distribuição de espécies no planeta (Walther et al. 2002, 2009; IPCC 2014). A elevação da concentração de gases do efeito estufa na atmosfera e conseqüentemente, alterações como o aumento da temperatura, mudança na dinâmica das precipitações, como chuvas e nevascas mais intensas e períodos de seca mais longos podem impedir que algumas espécies se reproduzam e se estabeleçam em determinadas regiões, assim como permitir a expansão da área de distribuição de outras, que não conseguiriam sob as condições climáticas pré-revolução industrial, devido aos limites fisiológicos específicos de cada espécie. Como o clima é um fator chave na distribuição geográfica das plantas, é esperado que as mudanças climáticas afetem também a distribuição das espécies invasoras (Thuiller et al. 2008; Bellard et al. 2013; Shabani et al. 2020).

O trabalho de Hellmann e colaboradores (2008) descreve possíveis conseqüências das mudanças climáticas para as EEI que, ao interferir no transporte, colonização, estabelecimento e capacidade de dispersão, culminariam na mudança em suas distribuições, em seus impactos ambientais e na efetividade do manejo. É esperado que o aquecimento global aumente a taxa de invasões em regiões temperadas e a reduza em regiões tropicais e subtropicais (Walther et al. 2009; Seebens et al. 2015, 2020; Hulme 2017; Shabani 2020) Embora haja indicações de que as mudanças climáticas poderão contribuir para uma expansão geográfica de certas espécies (Thuiller, Richardson & Midgley 2008; Bradley et al. 2010), outros trabalhos indicam contração na distribuição de espécies invasoras de plantas (Bradley 2009; Shabani 2020), não havendo, portanto, um consenso científico sobre como as mudanças climáticas afetarão a distribuição das EEI. Por isso, é necessário que cada espécie seja analisada de acordo com suas peculiaridades e seu potencial de invasão para um manejo mais efetivo.

4. Espécies exóticas invasoras no Brasil e América do Sul

Como em outros continentes, as EEI também são um problema ambiental na América do Sul, uma das regiões mais ricas em espécies do planeta, com 5 dos 34 *hotspots* de biodiversidade, incluindo os Andes tropicais, com mais de 20.000 plantas endêmicas, a Floresta Atlântica Brasileira com mais de 8.000 plantas exclusivas (Myers et al. 2000; Mittermeier et al. 2005; Mittermeier 2011; Zappi et al.

2015) e o Cerrado como a Savana de maior riqueza em espécies, com mais de 11.000 espécies de plantas, sendo mais de 4.000 endêmicas (Ribeiro & Walter 2008). Segundo dados da IUCN, já estariam presentes e estabelecidas na região 41 das 100 espécies consideradas as piores invasoras no mundo (IUCN 2000). Parte dessas são de origem europeia ou asiática, ou já se encontravam naturalizadas nesses continentes. Muitas vezes são trazidas acidentalmente, mas chegam também de forma intencional, seja para fins comerciais, como o javali europeu (*Sus scrofa*), os eucaliptos (*Eucalyptus* spp.), o caramujo gigante africano (*Achatina fulica*), seja para o controle populacional de outras espécies, como o caso dos mangustos (*Herpestes javanicus*), trazidos da Ásia para predação de ratos e serpentes em plantações no norte do continente sul-americano, mas que se espalhou rapidamente, predando a fauna endêmica e transmitindo zoonoses (Ziller et al. 2005; Salvador & Fernandez 2014).

Um exemplo peculiar de invasão biológica na América do Sul é o caso dos hipopótamos (*Hippopotamus amphibius*) na Colômbia, comprados pelo narcotraficante Pablo Escobar e levados para uma das suas fazendas nos anos 80, junto com outros animais exóticos. Posteriormente, com sua morte nos anos 90, os animais foram transportados para um zoológico, porém os quatro hipopótamos foram deixados para trás devido às dificuldades de transporte. Posteriormente eles escaparam e se estabeleceram em áreas úmidas na região. Hoje já constam populações de dezenas de indivíduos soltos na natureza, causando impactos variados, incluindo ataques a pescadores ocasionando mortes. As medidas de controle desses icônicos mamíferos ainda divide a opinião dos especialistas e da sociedade civil (Vásquez 2012; Dembitzer 2017).

Apesar dos vários casos de problemas com as EEI na região relatados na literatura (ver Jaksic & Castro 2021), os países da América do Sul ainda ficam atrás da América do Norte e Europa no que concerne às publicações científicas sobre o tema. Entre os anos de 1990 e 2010, houve um crescimento significativo de publicações somente na Argentina, Brasil e Chile, enquanto os demais países mostraram pouco ou nenhum aumento ao longo desses anos (Speziale et al. 2012). Heringer e colaboradores (2021), usando dados do InvaCost (Diagne et al. 2020), estimaram os custos das invasões na América do Sul e América Central em torno de 146.5 bilhões de dólares entre 1970 e 2020, com um aumento significativo a partir da década de 90, sendo o Brasil o país com maiores prejuízos econômicos associados

às EEI. Levando em conta o déficit de pesquisas na região, estes custos devem ser ainda maiores (Heringer et al. 2021).

No Brasil, apesar do Ministério do Meio Ambiente ter reconhecido a presença de 543 espécies exóticas no país (MMA 2006), não há uma lista oficial atualizada. Em 2018, o governo federal criou o plano denominado “Estratégia Nacional sobre Espécies Exóticas Invasoras”, aprovado por meio da resolução CONABIO nº 07, de 29 de maio daquele ano (a primeira versão havia sido criada em 2009), com o objetivo de “Orientar a implementação de medidas para evitar a introdução e a dispersão e reduzir significativamente o impacto de espécies exóticas invasoras sobre a diversidade biológica brasileira e serviços ecossistêmicos, controlar ou erradicar espécies exóticas invasoras” (BRASIL 2018a). As medidas a serem implementadas contam com o horizonte temporal de 12 anos, e estão oficializadas na Portaria nº 3, de 16 de agosto de 2018 (BRASIL 2018b). Porém, até o momento, estão consolidados planos de manejo e controle a nível nacional somente para três espécies: o Javali (*Sus scrofa*), o Mexilhão-Dourado (*Limnoperma fortunei*) e o Coral-Sol (*Tubastraea* spp.).

5. Um estudo de caso: *Solanum elaeagnifolium* Cav. (Solanaceae)

5.1 Informações taxonômicas

Solanaceae é uma das mais ricas famílias de angiospermas, com cerca de 100 gêneros e 2.800 espécies, com ampla distribuição em todo o globo, exceto Antártica. A maior diversidade é encontrada no Novo Mundo, sendo a América do Sul o seu centro de diversidade taxonômica e endemismos (D’arcy 1991) e segundo Dupin e colaboradores (2017), é também onde a família teria se originado e começado a diversificar. Com grande importância econômica por incluir vários dos principais cultivares como a batata (*Solanum tuberosum* L.), tomate (*S. lycopersicum* L.), berinjela (*S. melongena* L.), pimentas e pimentões (*Capsicum* spp.), tabaco (*Nicotiana tabacum* L.), a família também possui espécies utilizadas para fins ornamentais e etnobotânicos (*Petunia* spp., *Schizanthus* spp., *Datura* spp.), e também pelo seu uso farmacológico (*Atropa belladonna*) (Hawkes 1999).

Solanum L. é um dos dez gêneros de plantas com mais de 1000 espécies descritas (Frodin 2004), onde encontramos aproximadamente metade das espécies da família (ca. 1200 spp.). Possui distribuição cosmopolita, ocorrendo em diversos tipos de habitats. São plantas herbáceas (perenes ou anuais) ou lenhosas (arbustos, lianas ou árvores), caracterizadas em geral por possuírem flores pentâmeras com anteras poricidas, ovário bicarpelar, e frutos do tipo baga. *Solanum* é comumente dividido entre dois grupos: os *Solanum* aculeados e os *Solanum* inermes, baseado na presença ou ausência de acúleos em suas partes vegetativas (Hunziker 2001; Echeverría-Londoño 2020). O clado Leptostemonum, que engloba a maior parte das espécies com acúleos, contem cerca de 40% da diversidade do gênero (ca. 550 spp.), com maior diversidade nos Neotrópicos (Särkinen et al. 2013). Neste grupo, temos o clado *Solanum elaeagnifolium*, com cinco espécies: *S. elaeagnifolium* Cav., foco do presente trabalho, *S. hindsianum* Benth., *S. homalospermum* Chiarini, *S. houstonii* Dunal, e *S. mortonii* Hunz.. Todas elas são arbustos de pequeno a médio porte (menos de 1m de altura, raramente chegando a 2m) com sistema caulinar subterrâneo rizomatoso, encontradas principalmente em desertos e florestas secas na América do Norte e América do Sul (Knapp et al. 2017). Numa revisão feita por Pyšec e colaboradores (2017), *Solanum* aparece como o gênero com maior número de espécies naturalizadas no mundo, com 112 espécies (Pyšec et al. 2017).

5.2 Características da espécie

Solanum elaeagnifolium Cav. (Solanaceae), conhecida popularmente como *Silver-leaf Nightshade* (EUA), *White Horsenettle* (Austrália) *Meloncillo del Campo*, *Revienta Caballos* (Argentina), *Tomatillo* (Chile), é um arbusto de caule rizomatoso, com altura entre 20 e 50cm em média com alto grau de polimorfismo, principalmente na quantidade de tricomas. Possui o caule ereto, formado por unidades simpodiais difolioladas, esparsa ou densamente armado, raramente inerme. Os ramos jovens são densamente cobertos com tricomas porrectos lepidotos, sésseis ou subsésseis, estrelados, de coloração laranja ou avermelhada. As folhas são simples ou levemente lobadas, com 3-6 cm de comprimento, elípticas, às vezes lanceoladas ou ovadas, concolores, de cor verde amarelado ou verde prateado, densamente coberto em suas faces abaxiais e adaxiais de tricomas lepidotos subsésseis. As inflorescências são

terminais ou laterais, com 4-6 flores pentâmeras, comumente hermafroditas. O cálice é cônico ou em forma de taça, com lobos de 2-4mm; a corola tem coloração roxa a violeta ou raramente branca, possui 2.5-3 cm de diâmetro e é lobada. Os estames são poricidas, iguais ou levemente desiguais no tamanho. O ovário é globoso a ovalado, com tricomas estrelados, com estigma clavado, papiloso. O fruto é do tipo baga, globoso, e possui pericarpo glabro, amarelo a laranja quando maduro, se tornando alaranjado ou marrom quando seco, permanecendo na planta e liberando as sementes no solo, i.e. autocóricas. (Knapp et al. 2017). *Solanum elaeagnifolium* possui n=12, com populações diploides na América do Norte e demais continentes (áreas invadidas), e diploides, tetraploides ou hexaploides na Argentina. (Scaldaferro et al. 2012; Knapp et al. 2017; Chiarini 2018).

A espécie possui distribuição nativa anfitropical, com populações no sul e sudoeste dos Estados Unidos e norte e nordeste do México, na América do Norte, e na Argentina, Chile, Paraguai e Uruguai na América do Sul, onde estaria presente desde o Plioceno (Chiarini 2018). Fora da sua área de ocorrência nativa, se espalhou pelo México e por 21 estados nos EUA, onde é considerada erva daninha, e em diversas regiões tropicais e subtropicais, ocorrendo em todos os continentes exceto Antártica. Ocorre numa ampla faixa altitudinal, indo desde o nível do mar a 3200m, tendo preferência por ambientes abertos e alterados (Knapp et al. 2017).

5.3 Perfil da espécie enquanto invasora

Solanum elaeagnifolium é considerada espécie exótica invasora na Austrália, Nova Zelândia, Grécia, Itália, Portugal, Espanha, Índia, Arábia Saudita, Israel, Kuwait, Malta, Egito, Argélia, Lesoto, Marrocos, Namíbia, África do Sul, Zimbábue, Porto Rico, Coréia do Sul e várias ilhas no globo, incluindo o Cuba e Havaí. Há registros de ocorrência também na Guatemala, Honduras, Croácia, Chipre, França, Suíça, Sérvia, Turquia, Líbano, Iraque, Líbia, Jordânia, entre outros países. (Hong 2014; Qasem 2014; Knapp et al. 2017; CABI 2020). Na Austrália, onde sua presença foi registrada pela primeira vez em 1901, é considerada a segunda espécie invasora mais importante e está presente em todos os estados. Estima-se que ela ocupe mais de 350.000ha, podendo chegar a 398 milhões de hectares em todo o território australiano, causando diversos prejuízos (Kwong et al. 2008; Feuerherdt 2009). Desde

que chegou no Marrocos em 1949, a espécie se tornou invasora em vários países do Mediterrâneo, sendo reconhecida como uma importante praga em diversas culturas na região, como algodão, sorgo, milho, trigo e alfafa (Brunel 2011).

Em 2009, foi registrada pela primeira vez no Brasil, no município de Porto Murtinho, MS, região centro-oeste do país (voucher MBM 360544 – Figura 1). A amostra, no entanto, permaneceu sete anos sem identificação, o que ocorreu apenas em 2016, sendo o único registro confirmado da espécie no território brasileiro até o momento. No banco de dados do GBIF existem outros registros para o Brasil, um no estado do Rio de Janeiro, do ano de 1829. Possivelmente se trata de uma planta levada pra cultivo, e certamente a espécie não se estabeleceu por ali, já que jamais fora coletada posteriormente. Outro está localizado em Rondônia no ano de 1806, mas como não está devidamente georreferenciado, e as informações da exsicata não confirmam a localidade, consideramos um registro duvidoso. Um terceiro registro da espécie (Duarte & de Carvalho 1999) também foi descartado por se tratar de um erro de identificação, constatado por especialista.

A espécie é conhecida pela velocidade com que ocupa novas áreas, formando densas colônias, e pela dificuldade em erradicá-la uma vez estabelecida numa dada região, seja por meios mecânicos, químicos ou biológicos. Esses fatores que podem ser atribuídos respectivamente à profusa reprodução assexuada e sexuada e à capacidade de regeneração do seu sistema radicular. Fragmentos com menos de 1cm de comprimento do rizoma podem gerar novos ramos mesmo quando em profundidades de 20 cm no solo. Suas sementes ficam viáveis no solo por mais de 3 anos, e sua taxa de germinação em condições ideais ultrapassa os 80% (Mekki 2007; Stanton, Wu & Lemerle 2012; Qasem 2014; Gitsopoulos, Damalas & Georgoulas, 2017).

Solanum elaeagnifolium compete por água e nutrientes com diferentes cultivos, causando perdas nas lavouras de alfafa, algodão, sorgo, milho, amendoim, trigo, entre outras. A espécie possui glicoalcaloides em seus frutos que a torna impalatável e neurotóxica ao gado e a outros animais de criação, porém alguns são resistentes, e auxiliam em sua dispersão, como ovelhas e cabras (Boyd, Murray & Tyrl 1984; Mekki 2007). Ela também pode ser vetor de fitopatógenos, e há relatos de alelopatia em diferentes cultivares. A presença da espécie em áreas agricultáveis pode diminuir o

valor das terras e aumentar o custo das práticas agrícolas. Dado os diversos impactos que a espécie pode causar fora de sua área nativa, sua prevenção, erradicação ou controle são altamente recomendados. Quanto mais precoce sua detecção, maior a chance de conter a invasão e reduzir os impactos e os custos gerados por essa importante invasora (Boyd & Murray 1982a; Boyd & Murray 1982b; Boyd, Murray & Tyrl 1984; EPPO 2007; Brunel 2011; Stanton, Wu & Lemerle 2011; Uludag et al. 2016; CABI 2020).

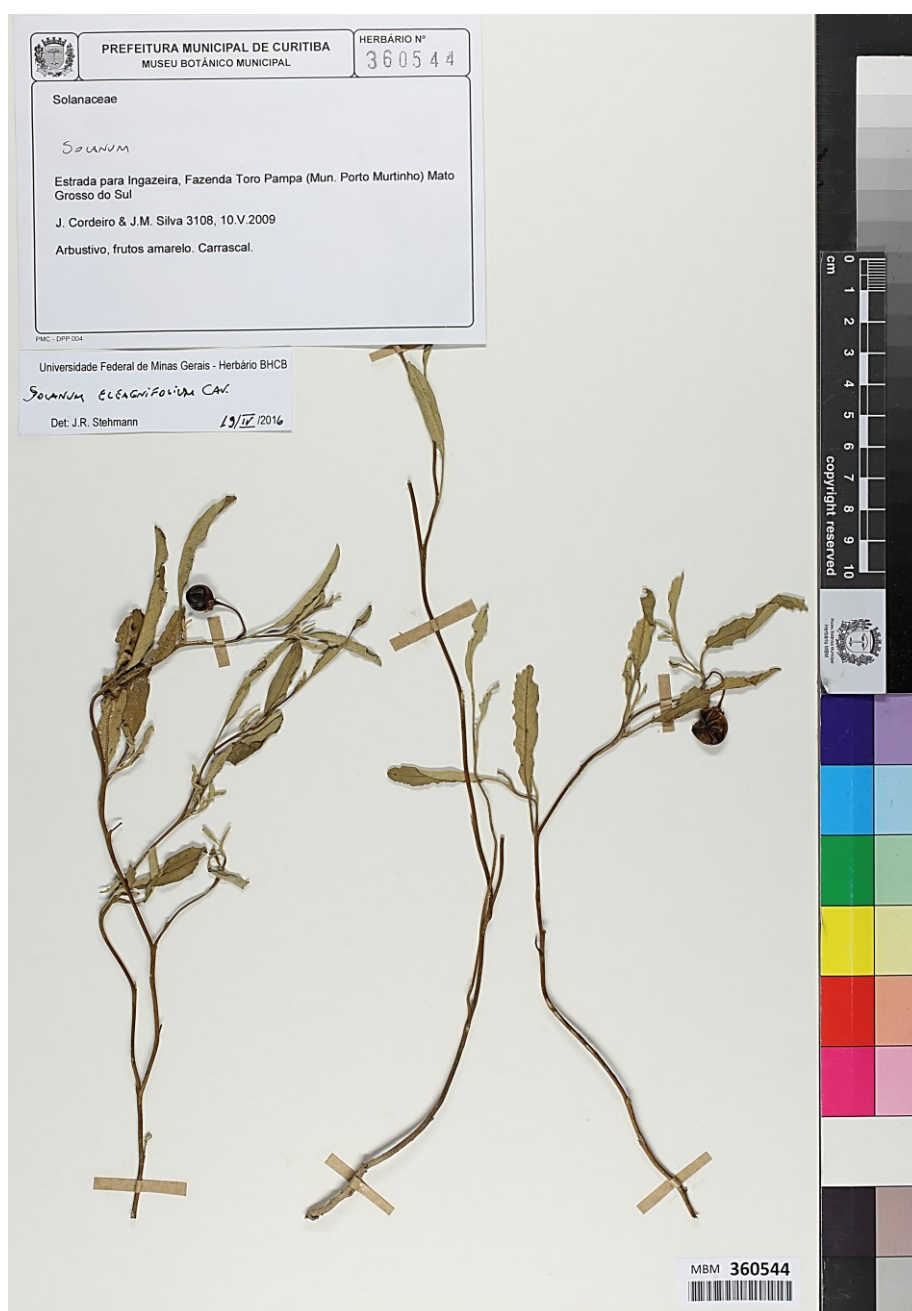


Figura 1 – Único registro confirmado de *Solanum elaeagnifolium* Cav. (Solanaceae) para o Brasil. Voucher MBM 360544 – Duplicata do herbário BHCB.

6. Modelagem de nicho ecológico como ferramenta para o estudo de espécies invasoras

A Modelagem de Nicho Ecológico é uma técnica utilizada para inferir a distribuição geográfica atual ou em cenários passados e futuros de uma ou mais espécies, através da previsão de áreas onde teriam maior chance de ocorrer, com base na relação entre as ocorrências geográficas das espécies e sua correspondência com variáveis ambientais (Peterson et al. 2011). Embora não sejam propriamente sinônimos, muitos trabalhos usam o termo Modelagem de Distribuição de Espécies (SDMs) ou Modelagem de Nicho Ecológico para se referirem ao mesmo procedimento (Peterson & Soberón 2012).

Desde que os primeiros modelos de distribuição de espécies foram feitos em 1984 na Austrália (Booth 2018), a modelagem tem sido amplamente utilizada em diversas áreas e propósitos, como conservação da biodiversidade e seu planejamento e manejo (Shwartz 2012; Franklin 2013; Porfirio et al. 2014); predição de áreas de ocorrência de espécies, inclusive espécies raras (Guisan et al. 2006; Guisan et al. 2013; Valencia-Rodríguez et al. 2021); distribuição de espécies atuais no passado e no futuro (Minter et al. 2020; Montti et al. 2021); paleobiogeografia (Varella, Lobo e Hortal 2011); estudos sobre efeitos das mudanças climáticas nas populações (Berry et al. 2002; Booth et al. 2014; Kariyawasam et al. 2021), distribuição de invasoras e avaliação de riscos de invasão (Peterson 2003; Jiménez-Valverde 2011; Guisan et al. 2014; Adhikari, Tiwary & Barik 2015; Silva, Elias & Silva 2021); biogeografia e macroecologia (Guisan & Thuiller 2005; Vasconcelos, Rodríguez & Hawkins 2012) e epidemiologia (Peterson 2006), com centenas de trabalhos publicados anualmente.

Basicamente, os Modelos de Nicho Ecológico usam duas fontes de informação: 1- Os dados de ocorrência da(s) espécie(s), ou seja, a localização geográfica dos pontos onde a espécie foi coletada ou observada, os chamados 'pontos de presença'. Dependendo do modelo utilizado, pode-se usar também posições geográficas onde é sabido que a espécie não ocorre, os chamados 'pontos de ausência'. Alguns modelos também utilizam a 'pseudoausência', na falta dos pontos de ausência; e 2- Dados ambientais, que podem incluir fatores abióticos, como temperatura e pluviosidade. Alguns modelos podem incorporar explicitamente dados de interações bióticas, como presença de predadores, recursos, dinâmica populacional, etc., que limitam a

distribuição de determinada espécie, sendo estes conhecidos como modelos mecanísticos (Elith & Leathwick 2009; Kearney & Porter 2009).

O clima é considerado como um dos principais fatores que regulam a distribuição geográfica das plantas, e os dados de temperatura e pluviosidade têm sido os mais tradicionalmente utilizados para modelar o nicho ambiental de uma espécie (Elith & Leathwick 2009; Franklin 2013; Peterson & Soberón 2012; Tu et al. 2021). Alguns estudos indicam que o uso de dados edáficos nas análises pode torná-las mais robustas e com maior poder preditivo, abordagem que vem ganhando espaço nos trabalhos de modelagem de nicho (Hageer et al. 2017; Figueiredo et al. 2018; Cramer et al. 2019; Zuquim 2019).

A construção de SDMs está sustentada sobre a premissa da teoria de nicho ecológico, formulada originalmente por Joseph Grinnell em 1917, que introduz o termo 'nicho', com foco na interação dos organismos com o clima. Outras concepções de nicho surgiram ao longo das décadas, se destacando a de Charles S. Elton em 1927, que foca nas interações ecológicas entre os organismos (nicho eltoniano) e a de George E. Hutchinson em 1957, que traz o conceito de nicho multidimensional, condicionado por múltiplos fatores, bióticos e abióticos, e essas interações interferem nas condições de sobrevivência e reprodução da espécie, delimitando sua área de ocupação. O espaço onde teoricamente uma espécie poderia ocupar é chamado de nicho fundamental, onde se encontram as condições abióticas que permitem a sobrevivência de determinada espécie. O espaço onde a espécie é de fato encontrada e que contém, além das condições abióticas, as interações bióticas favoráveis à sobrevivência dos indivíduos, é chamado de nicho realizado ou nicho efetivo. Em outras palavras, a distribuição desses fatores (condições abióticas e bióticas positivas) no espaço geográfico determinaria a distribuição das espécies (Soberón 2007, Soberón & Nakamura 2009).

Mais recentemente, os trabalhos teóricos de Jorge Soberón e Andrew T. Peterson forneceram uma visão de nicho que combina as teorias anteriores com a capacidade de locomoção e dispersão das espécies, com o objetivo de operacionalizar, tornar mais aplicável as teorias de nicho às estimativas de distribuição. A interação dos fatores bióticos e abióticos com a dimensão da acessibilidade, que são os locais onde a espécie consegue chegar determina quatro tipos de nichos possíveis, e seu correspondente no espaço geográfico: o nicho fundamental existente – a área com condições abióticas adequadas; o nicho

bioticamente reduzido – a área de distribuição potencial, algo como o nicho realizado de Hutchinson; o nicho passível de invasão – áreas no espaço geográfico com as condições abióticas adequadas; e o nicho ocupado – a área de distribuição, isto é, o subconjunto das regiões acessíveis à espécie onde existem condições bióticas e abióticas adequadas à manutenção das populações (Soberón & Peterson 2005; Peterson et al. 2011).

A acessibilidade de uma espécie depende tanto da capacidade de locomoção e dispersão, como de fatores externos, como barreiras geográficas. As invasões biológicas ocorrem quando as barreiras naturais de dispersão de determinada espécie são quebradas por ação humana, intencional ou não. Uma vez em áreas que antes eram inacessíveis, mas que contém os requisitos metabólicos para o seu estabelecimento e reprodução, a espécie poderá se tornar uma invasora. A interação entre os três fatores, bióticos, abióticos e a capacidade de dispersão ou mobilidade da espécie, é representada graficamente no chamado Diagrama BAM (*Biotic, Abiotic, Movement*). A teoria de nicho de Soberón & Peterson tem grande implicação para a modelagem de EEI, pois explica em parte como é possível uma espécie fora de sua área de ocorrência nativa ser bem sucedida em outras regiões, sendo a acessibilidade parte essencial para o entendimento dos modelos (Soberón & Peterson 2005; Soberón 2007; Barve et al. 2011; Peterson et al. 2011).

Outra premissa por trás dos estudos de modelagem de nicho ecológico é a conservação filogenética de nicho ou conservatismo de nicho, que é a tendência de o nicho de uma espécie se manter inalterado ao longo do tempo ecológico, ou sofrer apenas pequenas alterações (Pearman et al. 2008; Liu et al. 2020), o que implica que determinada espécie tende a viver e a se desenvolver sob as mesmas condições tanto em sua área nativa como nas regiões invadidas, no caso de espécies invasoras. Embora seja uma condição usualmente aceita nos estudos de modelagem, a conservação de nicho pode não ser a regra em alguns casos, como indica diversos trabalhos (Pearman et al. 2008; Gallagher et al. 2010; Atwater, Ervine & Barney 2018; Atwater & Barney 2021). Mesmo com ressalvas, o conservantismo de nicho é um conceito chave por trás das projeções de áreas de adequabilidade de uma espécie no tempo e espaço, permitindo a inferência do aumento ou diminuição dessas áreas no contexto das mudanças climáticas (Wiens & Graham 2005, Petipierre et al. 2012; Soberón & Nakamura 2009; Liu et al. 2020).

REFERÊNCIAS

- Adhikari, D., Tiwary, R., & Barik, S. K. (2015). Modelling hotspots for invasive alien plants in India. *PLoS one*, *10*(7), e0134665.
- Atwater, D. Z., Ervine, C., & Barney, J. N. (2018). Climatic niche shifts are common in introduced plants. *Nature Ecology & Evolution*, *2*(1), 34-43.
- Auffret, A. G., Berg, J., & Cousins, S. A. (2014). The geography of human-mediated dispersal. *Diversity and Distributions*, *20*(12), 1450-1456.
- Barve, N., Barve, V., Jiménez-Valverde, A., Lira-Noriega, A., Maher, S. P., Peterson, A. T., ... & Villalobos, F. (2011). The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling*, *222*(11), 1810-1819.
- Bellard, C., Bernery, C., & Leclerc, C. (2021). Looming extinctions due to invasive species: Irreversible loss of ecological strategy and evolutionary history. *Global Change Biology*, *27*(20), 4967-4979.
- Bellard, C., Cassey, P., & Blackburn, T. M. (2016). Alien species as a driver of recent extinctions. *Biology Letters*, *12*(2), 20150623.
- Bellard, C., Thuiller, W., Leroy, B., Genovesi, P., Bakkenes, M., & Courchamp, F. (2013). Will climate change promote future invasions?. *Global change biology*, *19*(12), 3740-3748.
- Berry, P. M., Dawson, T. P., Harrison, P. A., & Pearson, R. G. (2002). Modelling potential impacts of climate change on the bioclimatic envelope of species in Britain and Ireland. *Global ecology and biogeography*, *11*(6), 453-462.
- Blackburn, T. M., Cassey, P., & Duncan, R. P. (2020). Colonization pressure: a second null model for invasion biology. *Biological Invasions*, *22*(4), 1221-1233.
- Blackburn, T. M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J. T., Duncan, R. P., Jarošík, V., ... & Richardson, D. M. (2011). A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in ecology & evolution*, *26*(7), 333-339.
- Boltovskoy, D. & Correa, N. (2015). Ecosystem impacts of the invasive bivalve *Limnoperna fortunei* (golden mussel) in South America. *Hydrobiologia*, *746*(1), 81-95.
- Boltovskoy, D., Sylvester, F., & Paolucci, E. M. (2018). Invasive species denialism: Sorting out facts, beliefs, and definitions. *Ecology and evolution*, *8*(22), 11190-11198.
- Booth, T. H. (2018). Species distribution modelling tools and databases to assist managing forests under climate change. *Forest Ecology and Management*, *430*, 196-203.
- Booth, T. H., Nix, H. A., Busby, J. R., & Hutchinson, M. F. (2014). BIOCLIM: the first species distribution modelling package, its early applications and relevance to most current MAXENT studies. *Diversity and Distributions*, *20*(1), 1-9.
- Booy, O., Cornwell, L., Parrott, D., Sutton-Croft, M., & Williams, F. (2017). Impact of biological invasions on infrastructure. *Impact of biological invasions on ecosystem services*, 235-247.

- Boyd, J. W., & Murray, D. S. (1982). Effects of shade on silverleaf nightshade (*Solanum elaeagnifolium*). *Weed Science*, 30(3), 264-269.
- Boyd, J. W., and Murray, D. S. (1982b). Growth and development of silverleaf nightshade (*Solanum elaeagnifolium*). *Weed Science* 30(3): 238-243.
- Boyd, J. W., Murray, D. S., and Tyrl, R. J. (1984). Silverleaf nightshade, *Solanum elaeagnifolium*, origin, distribution, and relation to man. *Economic Botany* 38(2): 210-217.
- Bradley, B. A. (2009). Regional analysis of the impacts of climate change on cheatgrass invasion shows potential risk and opportunity. *Global Change Biology*, 15(1), 196-208.
- Bradley, B. A., Wilcove, D. S., & Oppenheimer, M. (2010). Climate change increases risk of plant invasion in the Eastern United States. *Biological Invasions*, 12(6), 1855-1872.
- Bradshaw, C. J., Hoskins, A. J., Haubrock, P. J., Cuthbert, R. N., Diagne, C., Leroy, B., ... & Courchamp, F. (2021). Detailed assessment of the reported economic costs of invasive species in Australia. *NeoBiota*, 67, 511-550.
- Bradshaw, C. J., Leroy, B., Bellard, C., Roiz, D., Albert, C., Fournier, A., ... & Courchamp, F. (2016). Massive yet grossly underestimated global costs of invasive insects. *Nature communications*, 7(1), 1-8.
- BRASIL. Ministério do Meio Ambiente. Portaria n° 3, de 16 de agosto de 2018. Diário Oficial da União, Brasília, DF. ed. 159 s.1 p. 75 ago/2018b. Disponível em <<https://www.in.gov.br/web/dou/-/portaria-n-3-de-16-de-agosto-de-2018-37213106>> Acesso em: 10 set. 2020.
- BRASIL. Ministério do Meio Ambiente. Resolução n° 7 de 29 de maio de 2018. Diário Oficial da União, Brasília, DF. ed. 12 s.1 p. 69 jun/2018a. Disponível em <<https://www.mma.gov.br/biodiversidade/comissao-nacional-de-biodiversidade/resolucoes>> Acesso em: 10 set. 2020.
- Brooks, M. L., D'antonio, C. M., Richardson, D. M., Grace, J. B., Keeley, J. E., DiTomaso, J. M., ... & Pyke, D. (2004). Effects of invasive alien plants on fire regimes. *BioScience*, 54(7), 677-688.
- Brunel, S. (2011). Pest risk analysis for *Solanum elaeagnifolium* and international management measures proposed. *EPPO bulletin*, 41(2), 232-242.
- CABI (2020). *Solanum elaeagnifolium*. In: *Invasive Species Compendium*. Wallingford, UK: CAB International. Disponível em <https://www.cabi.org/isc/datasheet/50516>. Acesso em: 10 Ago. 2020.
- Capinha, C., Essl, F., Seebens, H., Moser, D., & Pereira, H. M. (2015). The dispersal of alien species redefines biogeography in the Anthropocene. *Science*, 348(6240), 1248-1251.
- Cassini, M. H. (2020). A review of the critics of invasion biology. *Biological Reviews*, 95(5), 1467-1478.
- CBD - Convention on Biological Diversity (2010) Conference of the Parties 10 Decision X/17. Consolidated update of the Global Strategy for Plant Conservation 2011-2020. Convention on Biological Diversity, Nagoya. 13p.
- CBD - Convention on Biological Diversity. (2014). Pathways of Introduction of Invasive Species, their Prioritization and Management. Montreal: Convention on Biological Diversity.

- Chapman, D., Purse, B. V., Roy, H. E., & Bullock, J. M. (2017). Global trade networks determine the distribution of invasive non-native species. *Global Ecology and Biogeography*, 26(8), 907-917.
- Chiarini, F. E., Scaldaferrro, M. A., Bernardello, G., & Acosta, M. C. (2018). Cryptic genetic diversity in *Solanum elaeagnifolium* (Solanaceae) from South America. *Australian Journal of Botany*, 66(7), 531-540.
- Colautti, R. I., & MacIsaac, H. J. (2004). A neutral terminology to define 'invasive' species. *Diversity and distributions*, 10(2), 135-141.
- Colautti, R. I., Grigorovich, I. A., & MacIsaac, H. J. (2006). Propagule pressure: a null model for biological invasions. *Biological invasions*, 8, 1023-1037.
- Cramer, M. D., Wootton, L. M., van Mazijk, R., & Verboom, G. A. (2019). New regionally modelled soil layers improve prediction of vegetation type relative to that based on global soil models. *Diversity and Distributions*, 25(11), 1736-1750.
- Crosby, A. W. (2003). *The Columbian Exchange: Biological and Cultural Consequences of 1492*. 30 Year Edition. Westport, CT: Preager.
- Crosby, A. W. (2011). *Imperialismo ecológico*. Editora Companhia das Letras.
- Cuthbert, R. N., Bartlett, A. C., Turbelin, A. J., Haubrock, P. J., Diagne, C., Pattison, Z., ... & Catford, J. A. (2021). Economic costs of biological invasions in the United Kingdom. *NeoBiota*, 67, 299-328.
- D'arcy, W. G. (1991). The Solanaceae since 1976, with a review of its biogeography. *Solanaceae III. Taxonomy, Chemistry and Evolution.*, 75-137.
- Davis, M. A., & Chew, M. K. (2017). 'The denialists are coming!' well, not exactly: a response to Russell and Blackburn. *Trends in Ecology & Evolution*, 32(4), 229-230.
- Dembitzer, J. (2017). The case for hippos in Colombia. *Israel Journal of Ecology and Evolution*, 63(3-4), 5-8.
- Diagne C, Catford JA, Essl F, Nuñez MA, Courchamp F (2020) What are the economic costs of biological invasions? A complex topic requiring international and interdisciplinary expertise. *NeoBiota* 63: 25-37. <https://doi.org/10.3897/neobiota.63.55260>
- Diagne, C., Leroy, B., Gozlan, R. E., Vaissière, A. C., Assailly, C., Nuninger, L., ... & Courchamp, F. (2020). InvaCost, a public database of the economic costs of biological invasions worldwide. *Scientific data*, 7(1), 1-12.
- Diagne, C., Leroy, B., Vaissière, A. C., Gozlan, R. E., Roiz, D., Jarić, I., ... & Courchamp, F. (2021). High and rising economic costs of biological invasions worldwide. *Nature*, 592(7855), 571-576. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03405-6>
- Duarte, A. C., & de Carvalho, A. F. (1999). Genus *Solanum* in Pocos de Caldas, Minas Gerais, Brazil. *Leandra*, 14, 1-15.
- Duboscq-Carra, V. G., Fernandez, R. D., Haubrock, P. J., Dimarco, R. D., Angulo, E., Ballesteros-Mejia, L., ... & Nuñez, M. A. (2021). Economic impact of invasive alien species in Argentina: a first national synthesis. *NeoBiota*, 67, 329.
- Dueñas, M-A., D.J., Hemming, A., Roberts, and H., Diaz-Soltero (2021). "The threat of invasive species to IUCN-listed critically endangered species: A systematic review." *Global Ecology and Conservation*. 26:e01476.

- Duncan, R. P., Cassey, P., Pigot, A. L., & Blackburn, T. M. (2019). A general model for alien species richness. *Biological Invasions*, 21, 2665-2677.
- Dupin, J., Matzke, N. J., Särkinen, T., Knapp, S., Olmstead, R. G., Bohs, L., & Smith, S. D. (2017). Bayesian estimation of the global biogeographical history of the Solanaceae. *Journal of Biogeography*, 44(4), 887-899.
- Early, R., Bradley, B. A., Dukes, J. S., Lawler, J. J., Olden, J. D., Blumenthal, D. M., ... & Sorte, C. J. (2016). Global threats from invasive alien species in the twenty-first century and national response capacities. *Nature communications*, 7(1), 1-9.
- Echeverría-Londoño, S., Särkinen, T., Fenton, I. S., Purvis, A., & Knapp, S. (2020). Dynamism and context-dependency in diversification of the megadiverse plant genus *Solanum* (Solanaceae). *Journal of Systematics and Evolution*.
- Elith, J., & Leathwick, J. R. (2009). Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 40, 677-697.
- Elton, C. S. (2020). *The ecology of invasions by animals and plants*. Springer Nature.
- EPPO. 2007. Data sheets on quarantine pests. *Solanum elaeagnifolium*. EPPO Bulletin 37 (2): 236-245.
- Essl, F., Dullinger, S., Rabitsch, W., Hulme, P. E., Hülber, K., Jarošík, V., ... & Pyšek, P. (2011). Socioeconomic legacy yields an invasion debt. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(1), 203-207.
- Essl, F., Lenzner, B., Bacher, S., Bailey, S., Capinha, C., Daehler, C., ... & Roura-Pascual, N. (2020). Drivers of future alien species impacts: An expert-based assessment. *Global Change Biology*, 26(9), 4880-4893.
- Fantle-Lepczyk, J. E., Haubrock, P. J., Kramer, A. M., Cuthbert, R. N., Turbelin, A. J., Crystal-Ornelas, R., ... & Courchamp, F. (2021). Economic costs of biological invasions in the United States. *bioRxiv* (preprint).
- Feuerherdt, L. (2009). Overcoming a deep-rooted perennial problem-silverleaf nightshade (*Solanum elaeagnifolium*) in South Australia. *Plant Protection Quarterly*, 24(3), 123.
- Figueiredo, F. O., Zuquim, G., Tuomisto, H., Moulatlet, G. M., Balslev, H., & Costa, F. R. (2018). Beyond climate control on species range: The importance of soil data to predict distribution of Amazonian plant species. *Journal of Biogeography*, 45(1), 190-200.
- Franklin, J. (2013). Species distribution models in conservation biogeography: developments and challenges. *Diversity and Distributions*, 19(10), 1217-1223.
- Frodin, D. G. (2004). History and concepts of big plant genera. *Taxon*, 53(3), 753-776.
- Gallagher, R. V., Beaumont, L. J., Hughes, L., & Leishman, M. R. (2010). Evidence for climatic niche and biome shifts between native and novel ranges in plant species introduced to Australia. *Journal of ecology*, 98(4), 790-799.
- Gitsopoulos, T. K., Damalas, C. A., & Georgoulas, I. (2017). Chemical options for the control of silverleaf nightshade (*Solanum elaeagnifolium*). *Planta Daninha*, 35.
- Guiaşu, R. C., & Tindale, C. W. (2018). Logical fallacies and invasion biology. *Biology & philosophy*, 33(5), 1-24.

- Guisan, A., & Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology letters*, 8(9), 993-1009.
- Guisan, A., Lehmann, A., Ferrier, S., Austin, M., Overton, J. M. C., Aspinall, R., & Hastie, T. (2006). Making better biogeographical predictions of species' distributions. *Journal of Applied Ecology*, 43(3), 386-392..
- Guisan, A., Petitpierre, B., Broennimann, O., Daehler, C., & Kueffer, C. (2014). Unifying niche shift studies: insights from biological invasions. *Trends in ecology & evolution*, 29(5), 260-269.
- Guisan, A., Tingley, R., Baumgartner, J. B., Naujokaitis-Lewis, I., Sutcliffe, P. R., Tulloch, A. I., ... & Buckley, Y. M. (2013). Predicting species distributions for conservation decisions. *Ecology letters*, 16(12), 1424-1435.
- Gurevitch, J., & Padilla, D. K. (2004). Are invasive species a major cause of extinctions? *Trends in ecology & evolution*, 19(9), 470-474.
- Hageer, Y., Esperón-Rodríguez, M., Baumgartner, J. B., & Beaumont, L. J. (2017). Climate, soil or both? Which variables are better predictors of the distributions of Australian shrub species?. *PeerJ*, 5, e3446.
- Haubrock, P. J., Cuthbert, R. N., Sundermann, A., Diagne, C., Golivets, M., & Courchamp, F. (2021b). Economic costs of invasive species in Germany. *NeoBiota*, 67, 225-246.
- Haubrock, P. J., Turbelin, A. J., Cuthbert, R. N., Novoa, A., Taylor, N. G., Angulo, E., ... & Courchamp, F. (2021a). Economic costs of invasive alien species across Europe. *NeoBiota*, 67, 153-190.
- Hawkes, J. G. (1999). The economic importance of the family Solanaceae. In: Solanaceae IV. Advances. In: Nee M, Symon D. E., Lester R. N. & Jessop J. P.. *Biology & Utilization*. Kew, Royal Botanic Gardens: 1-8.
- Heger T, Jeschke JM, Kollmann J (2021) Some reflections on current invasion science and perspectives for an exciting future. *NeoBiota* 68: 79-100. <https://doi.org/10.3897/neobiota.68.68997>
- Hellmann, J. J., Byers, J. E., Bierwagen, B. G., & Dukes, J. S. (2008). Five potential consequences of climate change for invasive species. *Conservation biology*, 22(3), 534-543.
- Heringer G, Angulo E, Ballesteros-Mejia L, Capinha C, Courchamp F, Diagne C, Duboscq-Carra VG, Nuñez MA, Zenni RD (2021) The economic costs of biological invasions in Central and South America: a first regional assessment. In: Zenni RD, McDermott S, García-Berthou E, Essl F (Eds) The economic costs of biological invasions around the world. *NeoBiota* 67: 401-426. <https://doi.org/10.3897/neobiota.67.59193>
- Hoffmann, M., Hilton-Taylor, C., Angulo, A., Böhm, M., Brooks, T. M., Butchart, S. H., ... & Darwall, W. R. (2010). The impact of conservation on the status of the world's vertebrates. *science*, 330(6010), 1503-1509.
- Hong, J. R., Joo, M. J., Hong, M. H., Jo, S. J., & Kim, K. J. (2014). *Solanum elaeagnifolium* Cav. (Solanaceae), an unrecorded naturalized species of Korean flora. *Korean Journal of Plant Taxonomy*, 44(1), 18-21.

- Hulme, P. E. (2009). Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization. *Journal of applied ecology*, 46(1), 10-18.
- Hulme, P. E. (2015). Invasion pathways at a crossroad: policy and research challenges for managing alien species introductions. *Journal of Applied Ecology*, 52(6), 1418-1424.
- Hulme, P. E. (2017). Climate change and biological invasions: evidence, expectations, and response options. *Biological Reviews*, 92(3), 1297-1313.
- Hulme, P. E. (2020). Plant invasions in New Zealand: global lessons in prevention, eradication and control. *Biological Invasions*, 1-23.
- Hunziker, A. T. (2001). *Genera Solanacearum: the genera of Solanaceae illustrated, arranged according to a new system*. ARG Gantner.
- Iannone, B. V., Carnevale, S., Main, M. B., Hill, J. E., McConnell, J. B., Johnson, S. A., Enloe, S. F., Andreu, M., Bell, E. C., Cuda, J. P., & Baker, S. M. (2021). Invasive Species Terminology: Standardizing for Stakeholder Education. *Journal of Extension*, 58(3)
- IPBES (2019). Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. In E. S. Brondizio, J. Settele, S. Díaz, & H. T. Ngo (Eds.). Bonn, Germany: IPBES Secretariat.
- IPCC, 2014: Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 151 pp.
- IUCN (2017) Guidance for interpretation of CBD categories on introduction pathways. Technical note prepared by IUCN for the European Commission
- IUCN Council (2000). "Guidelines for the Prevention of Biodiversity Loss Caused by Alien Invasive Species." in *Prepared by IUCN SSC Invasive Species Specialist Group (ISSG) Approved by 51st Meeting IUCN Council Gland Switzerland*. 1, 12–25.
- Jaksic, F. M., & Castro, S. A. (2021). Biological invasions in the South American Anthropocene: global causes and local impacts. *Springer Nature*.
- Jiménez-Valverde, A., Peterson, A. T., Soberón, J., Overton, J. M., Aragón, P., & Lobo, J. M. (2011). Use of niche models in invasive species risk assessments. *Biological invasions*, 13(12), 2785-2797.
- Joly, M., Bertrand, P., Gbangou, R. Y., White, M. C., Dubé, J., & Lavoie, C. (2011). Paving the way for invasive species: road type and the spread of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*). *Environmental management*, 48(3), 514-522.
- Jones, B. A. (2017). Invasive species impacts on human well-being using the life satisfaction index. *Ecological Economics*, 134, 250-257.
- Kariyawasam, C. S., Kumar, L., Ratnayake, S. S., & Wijesundara, D. S. A. (2021). Potential risks of Invasive Alien Plant Species on native plant biodiversity in Sri Lanka due to climate change. *Biodiversity*, 22(1-2), 24–34.
- Kearney, M., & Porter, W. (2009). Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology letters*, 12(4), 334-350.

- Kirichenko N, Haubrock PJ, Cuthbert RN, Akulov E, Karimova E, Shneider Y, Liu C, Angulo E, Diagne C, Courchamp F (2021) Economic costs of biological invasions in terrestrial ecosystems in Russia. In: Zenni RD, McDermott S, García-Berthou E, Essl F (Eds) The economic costs of biological invasions around the world. *NeoBiota* 67: 103-130. <https://doi.org/10.3897/neobiota.67.58529>
- Knapp, S., Sagona, E., Carbonell, A. K., & Chiarini, F. (2017). A revision of the *Solanum elaeagnifolium* clade (Elaeagnifolium clade; subgenus Leptostemonum, Solanaceae). *PhytoKeys*, (84), 1.
- Kueffer, C. (2017). Plant invasions in the Anthropocene. *Science*, 358(6364), 724-725.
- Kwong, R. M., Saggiocco, J. L., Weiss, J., Hunt, T., & Morfe, T. (2008, May). Feasibility of biological control of silverleaf nightshade in Australia. In *Proceedings of the 16th Australian Weeds Conference, Cairns Convention Centre, North Queensland, Australia* (pp. 18-22).
- L.(Coord.). CORADIN. (2006). *Espécies exóticas invasoras: situação brasileira*. Ministério do Meio Ambiente.
- La Sorte, F. A., Mckinney, M. L., & Pyšek, P. (2007). Compositional similarity among urban floras within and across continents: biogeographical consequences of human-mediated biotic interchange. *Global Change Biology*, 13(4), 913-921.
- Larson, B. M. (2005). The war of the roses: demilitarizing invasion biology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 3(9), 495-500.
- Larson, B. M. (2010). Reweaving narratives about humans and invasive species. *Études rurales*, (185), 025-038.
- Lemke A, Buchholz S, Kowarik I, Starfinger U, von der Lippe M (2021) Interaction of traffic intensity and habitat features shape invasion dynamics of an invasive alien species (*Ambrosia artemisiifolia*) in a regional road network. *NeoBiota* 64: 55-175. <https://doi.org/10.3897/neobiota.64.58775>
- Lenzner, B., Latombe, G., Capinha, C., Bellard, C., Courchamp, F., Diagne, C., ... & Essl, F. (2020). What will the future bring for biological invasions on islands? An expert-based assessment. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8, 280.
- Liu, C., Wolter, C., Xian, W., & Jeschke, J. M. (2020). Most invasive species largely conserve their climatic niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(38), 23643-23651.
- Lowe, S., Browne, M., Boudjelas, S., & De Poorter, M. (2000). *100 of the world's worst invasive alien species: a selection from the global invasive species database* (Vol. 12). Auckland: Invasive Species Specialist Group.
- Ludsin, S. A., & Wolfe, A. D. (2001). Biological invasion theory: Darwin's contributions from The Origin of Species. *Bioscience*, 51(9), 780-789.
- Luque, G. M., Bellard, C., Bertelsmeier, C., Bonnaud, E., Genovesi, P., Simberloff, D., & Courchamp, F. (2014). The 100th of the world's worst invasive alien species. *Biological Invasions*, 16(5), 981-985.
- Mazza, G., Tricarico, E., Genovesi, P., & Gherardi, F. (2013). Biological invaders are threats to human health: an overview. *Ethology Ecology & Evolution*, 26(2-3), 112-129.

- McKinney, M. L., & La Sorte, F. A. (2007). Invasiveness and homogenization: synergism of wide dispersal and high local abundance. *Global Ecology and Biogeography*, 16(3), 394-400.
- McNeely, J. A., Mooney, H. A., Neville, L. E., Schei, P. J., & Waage, J. K. (2005). A global strategy on invasive alien species: synthesis and ten strategic elements. *Scope-Scientific Committee on Problems of the Environment International Council of Scientific Unions*, 63, 332.
- Meinshausen, M., Smith, S. J., Calvin, K., Daniel, J. S., Kainuma, M. L., Lamarque, J. F., ... & van Vuuren, D. P. (2011). The RCP greenhouse gas concentrations and their extensions from 1765 to 2300. *Climatic change*, 109, 213-241.
- Mekki, M. (2007). Biology, distribution and impacts of silverleaf nightshade (*Solanum elaeagnifolium* Cav.). *EPPO bulletin*, 37(1), 114-118.
- Minter, M., Dasmahapatra, K. K., Thomas, C. D., Morecroft, M. D., Tonhasca, A., Schmitt, T., ... & Hill, J. K. (2020). Past, current, and potential future distributions of unique genetic diversity in a cold-adapted mountain butterfly. *Ecology and evolution*, 10(20), 11155-11168.
- Mittermeier, R. A., Da Fonseca, G. A., Rylands, A. B., & Brandon, K. (2005). A brief history of biodiversity conservation in Brazil. *Conservation Biology*, 19(3), 601-607.
- Mittermeier, R. A., Turner, W. R., Larsen, F. W., Brooks, T. M., & Gascon, C. (2011). Global biodiversity conservation: the critical role of hotspots. In *Biodiversity hotspots* (pp. 3-22). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Montti, L., Velazco, S. J. E., Travis, J. M., & Grau, H. R. (2021). Predicting current and future global distribution of invasive *Ligustrum lucidum* W.T. Aiton: Assessing emerging risks to biodiversity hotspots. *Diversity and Distributions*, 27: 1568– 1583.
- Moro, M. F., Souza, V. C., Oliveira-Filho A. T., Queiroz, L. P., Fraga, C. N., Rodal, M. J. N., ... & Martins, F. R. (2012). Alienígenas na sala: o que fazer com espécies exóticas em trabalhos de taxonomia, florística e fitossociologia? *Acta Botanica Brasilica*, 26(4): 991-999.
- Muthukrishnan, R., & Larkin, D. J. (2020). Invasive species and biotic homogenization in temperate aquatic plant communities. *Global Ecology and Biogeography*, 29(4), 656-667.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853-858.
- Novoa, A., Le Roux, J. J., Robertson, M. P., Wilson, J. R., & Richardson, D. M. (2015). Introduced and invasive cactus species: a global review. *AoB Plants*, 7.
- O'Bryan, C. J., Patton, N. R., Hone, J., Lewis, J. S., Berdejo-Espinola, V., Risch, D. R., ... & McDonald-Madden, E. (2021). Unrecognized threat to global soil carbon by a widespread invasive species. *Global Change Biology*.
- Olden, J. D., Poff, N. L., Douglas, M. R., Douglas, M. E., & Fausch, K. D. (2004). Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in ecology & evolution*, 19(1), 18-24.
- Packer, J. G., Meyerson, L. A., Richardson, D. M., Brundu, G., Allen, W. J., Bhattarai, G. P., ... & Pyšek, P. (2017). Global networks for invasion science: benefits, challenges and guidelines. *Biological Invasions*, 19(4), 1081-1096.

- Paini, D. R., Sheppard, A. W., Cook, D. C., De Barro, P. J., Worner, S. P., & Thomas, M. B. (2016). Global threat to agriculture from invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(27), 7575-7579.
- Pearman, P. B., Guisan, A., Broennimann, O., & Randin, C. F. (2008). Niche dynamics in space and time. *Trends in ecology & evolution*, 23(3), 149-158.
- Perrings, C., Mooney, H., & Williamson, M. (2010). The problem of biological invasions. *Bioinvasions and globalization: Ecology, economics, management and policy*, 1-16.
- Peterson A. T. (2006). Ecologic niche modeling and spatial patterns of disease transmission. *Emerging infectious diseases*, 12(12), 1822–1826. <https://doi.org/10.3201/eid1212.060373>
- Peterson, A. T. (2003). Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling. *The quarterly review of biology*, 78(4), 419-433.
- Peterson, A. T., & Soberón, J. (2012). Integrating fundamental concepts of ecology, biogeography, and sampling into effective ecological niche modeling and species distribution modeling. *Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, 146(4), 789-796.
- Peterson, A. T., Soberón, J., Pearson, R. G., Anderson, R. P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., & Araújo, M. B. (2011). *Ecological niches and geographic distributions (MPB-49)*. Princeton University Press.
- Petitpierre, B., Kueffer, C., Broennimann, O., Randin, C., Daehler, C., & Guisan, A. (2012). Climatic niche shifts are rare among terrestrial plant invaders. *Science*, 335(6074), 1344-1348.
- Pimentel, D. (2009). Invasive plants: their role in species extinctions and economic losses to agriculture in the USA. In *Management of invasive weeds* (pp. 1-7). Springer, Dordrecht.
- Pimentel, D., Lach, L., Zuniga, R., & Morrison, D. (2000). Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *BioScience*, 50(1), 53-65.
- Pimentel, D., McNair, S., Janecka, J., Wightman, J., Simmonds, C., O'connell, C., ... & Tsomondo, T. (2001). Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions. *Agriculture, ecosystems & environment*, 84(1), 1-20.
- Pimentel, D., Zuniga, R., & Morrison, D. (2005). Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological economics*, 52(3), 273-288.
- Porfirio, L. L., Harris, R. M., Lefroy, E. C., Hugh, S., Gould, S. F., Lee, G., ... & Mackey, B. (2014). Improving the use of species distribution models in conservation planning and management under climate change. *PLoS One*, 9(11), e113749.
- Pyšek, P., & Richardson, D. M. (2006). The biogeography of naturalization in alien plants. *Journal of Biogeography*, 33(12), 2040-2050.
- Pyšek, P., Hulme, P. E., Simberloff, D., Bacher, S., Blackburn, T. M., Carlton, J. T., ... & Jeschke, J. M. (2020). Scientists' warning on invasive alien species. *Biological Reviews*.
- Pyšek, P., Pergl, J., Essl, F., Lenzner, B., Dawson, W., Kreft, H., ... & Antonova, L. A. (2017). Naturalized alien flora of the world. *Preslia*, 89(3), 203-274.

- Pyšek, P., Richardson, D. M., Pergl, J., Jarošík, V., Sixtová, Z., & Weber, E. (2008). Geographical and taxonomic biases in invasion ecology. *Trends in ecology & evolution*, 23(5), 237-244.
- Pyšek, P., Richardson, D. M., Rejmánek, M., Webster, G. L., Williamson, M., & Kirschner, J. (2004). Alien plants in checklists and floras: towards better communication between taxonomists and ecologists. *Taxon*, 53(1), 131-143.
- Qasem, J. R. (2014). Silverleaf nightshade (*Solanum elaeagnifolium*) in the Jordan Valley: Field survey and chemical control. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 89(6), 639-646.
- Ribeiro, J. F., & Walter, B. M. T. (2008). As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. *Cerrado: ecologia e flora*, 1, 151-212.
- Richardson, D. M. (2011). Invasion science: the roads travelled and the roads ahead. *Fifty years of invasion ecology: The legacy of Charles Elton*, 397-401.
- Richardson, D. M., & Pyšek, P. (2008). Fifty years of invasion ecology—the legacy of Charles Elton.
- Richardson, D. M., & Ricciardi, A. (2013). Misleading criticisms of invasion science: a field guide. *Diversity and Distributions*, 19(12), 1461-1467.
- Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M. G., Panetta, F. D., & West, C. J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and distributions*, 6(2), 93-107.
- Rouget, M., Robertson, M. P., Wilson, J. R., Hui, C., Essl, F., Renteria, J. L., & Richardson, D. M. (2016). Invasion debt—quantifying future biological invasions. *Diversity and Distributions*, 22(4), 445-456.
- Russell, J. C., & Blackburn, T. M. (2017a). Invasive alien species: denialism, disagreement, definitions, and dialogue. *Trends in ecology & evolution*, 32(5), 312-314.
- Russell, J. C., & Blackburn, T. M. (2017b). The rise of invasive species denialism. *Trends in Ecology & Evolution*, 32(1), 3-6.
- Salvador, C. H., & Fernandez, F. A. S. (2014). Using the Eurasian wild boar phenotype as a basis to document a new process of invasion by *Sus scrofa* L. in a Neotropical biodiversity hotspot. *Wildlife Biology in Practice*, 10(3), 22-29.
- Särkinen, T., Bohs, L., Olmstead, R. G., & Knapp, S. (2013). A phylogenetic framework for evolutionary study of the nightshades (Solanaceae): a dated 1000-tip tree. *BMC evolutionary biology*, 13(1), 1-15.
- Scaldaferro, M., Chiarini, F., Santinaque, F. F., Bernardello, G., & Moscone, E. A. (2012). Geographical pattern and ploidy levels of the weed *Solanum elaeagnifolium* (Solanaceae) from Argentina. *Genetic resources and crop evolution*, 59(8), 1833-1847.
- Schwartz, M. W. (2012). Using niche models with climate projections to inform conservation management decisions. *Biological Conservation*, 155, 149-156.
- Seebens, H., Blackburn, T. M., Dyer, E. E., Genovesi, P., Hulme, P. E., Jeschke, J. M., ... & Essl, F. (2017). No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nature communications*, 8(1), 1-9.

- Seebens, H., Blackburn, T. M., Hulme, P. E., van Kleunen, M., Liebhold, A. M., Orlova-Bienkowskaja, M., ... & Essl, F. (2021). Around the world in 500 years: Inter-regional spread of alien species over recent centuries. *Global Ecology and Biogeography*.
- Seebens, H., Essl, F., Dawson, W., Fuentes, N., Moser, D., Pergl, J., ... & Blasius, B. (2015). Global trade will accelerate plant invasions in emerging economies under climate change. *Global change biology*, 21(11), 4128-4140.
- Shabani, F., Ahmadi, M., Kumar, L., Solhjoui-fard, S., Tehrany, M. S., Shabani, F., ... & Esmaeili, A. (2020). Invasive weed species' threats to global biodiversity: Future scenarios of changes in the number of invasive species in a changing climate. *Ecological Indicators*, 116, 106-436.
- Shackleton RT, Shackleton CM, Kull CA (2019) The role of invasive alien species in shaping local livelihoods and human well-being: a review. *J Environ Manage* 229:145–157
- Silva, L. D., Elias, R. B., & Silva, L. (2021). Modelling invasive alien plant distribution: A literature review of concepts and bibliometric analysis. *Environmental Modelling & Software*, 105-203.
- Simberloff, D. (2003). Confronting introduced species: a form of xenophobia?. *Biological invasions*, 5(3), 179-192.
- Simberloff, D. (2004). A rising tide of species and literature: a review of some recent books on biological invasions., *BioScience*, Volume 54, Issue 3, Pages 247–254, [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2004\)054\[0247:ARTOSA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2004)054[0247:ARTOSA]2.0.CO;2)
- Simberloff, D. (2011). How common are invasion-induced ecosystem impacts?. *Biological invasions*, 13(5), 1255-1268.
- Simberloff, D. (2013). *Invasive species: what everyone needs to know*. Oxford University Press.
- Simberloff, D., & Rejmánek, M. (Eds.). (2011). *Encyclopedia of biological invasions* (No. 3). Univ of California Press.
- Simberloff, D., Martin, J. L., Genovesi, P., Maris, V., Wardle, D. A., Aronson, J., ... & Pyšek, P. (2013). Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends in ecology & evolution*, 28(1), 58-66.
- Soberón, J. (2007). Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology letters*, 10(12), 1115-1123.
- Soberón, J., & Nakamura, M. (2009). Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(Supplement 2), 19644-19650.
- Soberon, J., & Peterson, A. T. (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. <http://dx.doi.org/10.17161/bi.v2i0.4>
- Speziale, K. L., Lambertucci, S. A., Carrete, M., & Tella, J. L. (2012). Dealing with non-native species: what makes the difference in South America?. *Biological Invasions*, 14(8), 1609-1621.
- Stanton, R., Wu, H., & Lemerle, D. (2011). Root Regenerative Ability of Silverleaf Nightshade ('*Solanum elaeagnifolium*'Cav.) in the Glasshouse. *Plant Protection Quarterly*, 26(2), 54.

- Stanton, R., Wu, H., & Lemerle, D. (2012). Factors affecting silverleaf nightshade (*Solanum elaeagnifolium*) germination. *Weed Science*, 60(1), 42-47.
- Strayer, D. L. (2012). Eight questions about invasions and ecosystem functioning. *Ecology Letters*, 15(10), 1199-1210.
- Thuiller, W., Richardson, D.M., Midgley, G.F. (2008). Will Climate Change Promote Alien Plant Invasions?. In: Nentwig, W. (eds) Biological Invasions. Ecological Studies, vol 193. Springer, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-540-36920-2_12
- Tu, W., Xiong, Q., Qiu, X., & Zhang, Y. (2021). Dynamics of invasive alien plant species in China under climate change scenarios. *Ecological Indicators*, 129, 107919.
- Turbelin, A. J., Malamud, B. D., & Francis, R. A. (2017). Mapping the global state of invasive alien species: patterns of invasion and policy responses. *Global Ecology and Biogeography*, 26(1), 78-92.
- Uludag, A., Gbehounou, G., Kashefi, J., Bouhache, M., Bon, M. C., Bell, C., & Lagopodi, A. L. (2016). Review of the current situation for *Solanum elaeagnifolium* in the Mediterranean Basin. *EPPO Bulletin*, 46(1), 139-147.
- UNITED NATIONS. General Assembly. (2015). Resolution 70/1. Transforming our world: the 2030 Agenda for Sustainable Development. *A/RES/70/1*.
- Valencia-Rodríguez D, Jiménez-Segura L, Rogéliz CA, Parra JL (2021) Ecological niche modeling as an effective tool to predict the distribution of freshwater organisms: The case of the Sabaleta *Brycon henni* (Eigenmann, 1913). *PLoS ONE* 16(3): e0247876. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0247876>
- van Kleunen, M., Dawson, W., Essl, F., Pergl, J., Winter, M., Weber, E., ... & Antonova, L. A. (2015). Global exchange and accumulation of non-native plants. *Nature*, 525(7567), 100-103.
- van Kleunen, M., Pyšek, P., Dawson, W., Kreft, H., Pergl, J., Weigelt, P., ... & Winter, M. (2019). The global naturalized alien flora (GloNAF) database. *Ecology*. 2019; 100: 1.
- van Wilgen, B. W., Zengeya, T. A., & Richardson, D. M. (2021). A review of the impacts of biological invasions in South Africa. *Biological Invasions*, 1-24.
- Varela, S., Lobo, J. M., & Hortal, J. (2011). Using species distribution models in paleobiogeography: a matter of data, predictors and concepts. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 310(3-4), 451-463.
- Vasconcelos, T. S., Rodríguez, M. Á., & Hawkins, B. A. (2012). Species distribution modelling as a macroecological tool: a case study using New World amphibians. *Ecography*, 35(6), 539-548.
- Vásquez, C. A. V. (2012). Wild hippos in Colombia. *Aliens: The Invasive Species Bulletin*, 8.
- Vaz, A. S., Kueffer, C., Kull, C. A., Richardson, D. M., Schindler, S., Muñoz-Pajares, A. J., Vicente, J. R., Martins, J., Hui, C., Kühn, I., & Honrado, J. P. (2017). The progress of interdisciplinarity in invasion science. *Ambio*, 46(4), 428-442. <https://doi.org/10.1007/s13280-017-0897-7>
- Vilà, M., & Hulme, P. E. (Eds.). (2017). *Impact of biological invasions on ecosystem services* (Vol. 12). Cham: Springer International Publishing.

- Vitousek, P. M., D'antonio, C. M., Loope, L. L., Rejmanek, M., & Westbrooks, R. (1997). Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology*, 1-16.
- Walther, G. R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J., ... & Bairlein, F. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416(6879), 389-395.
- Walther, G. R., Roques, A., Hulme, P. E., Sykes, M. T., Pyšek, P., Kühn, I., ... & Czucz, B. (2009). Alien species in a warmer world: risks and opportunities. *Trends in ecology & evolution*, 24(12), 686-693.
- Wiens, J. J., & Graham, C. H. (2005). Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 36, 519-539.
- Wilson, J. R., Dormontt, E. E., Prentis, P. J., Lowe, A. J., & Richardson, D. M. (2009). Something in the way you move: dispersal pathways affect invasion success. *Trends in ecology & evolution*, 24(3), 136-144.
- Zachariah Atwater, D., & Barney, J. N. (2021). Climatic niche shifts in 815 introduced plant species affect their predicted distributions. *Global Ecology and Biogeography*, 30(8), 1671-1684.
- Zappi, D. C., Filardi, F. L. R., Leitman, P., Souza, V. C., Walter, B. M., Pirani, J. R., ... & Gomes-Klein, V. L. (2015). Growing knowledge: an overview of seed plant diversity in Brazil. *Rodriguésia*, 66, 1085-1113.
- Ziller SR, Reaser JK, Neville LE, Brandt K (2005) Invasive alien species in South America: national reports and directory of resources. Global Invasive Species Programme, Cape Town
- Zuquim, G., Costa, F. R. C., Tuomisto, H., Moulatlet, G. M., & Figueiredo, F. O. G. (2020). The importance of soils in predicting the future of plant habitat suitability in a tropical forest. *Plant and Soil*, 450(1), 151-170.

CAPÍTULO 2. INVASÃO BIOLÓGICA DE *SOLANUM ELAEAGNIFOLIUM* CAV. (SOLANACEAE) NA AMÉRICA DO SUL FRENTE ÀS MUDANÇAS CLIMÁTICAS

1. INTRODUÇÃO

As invasões biológicas são reconhecidas como uma das principais ameaças à biodiversidade mundial (Bellard et al. 2016; IPBES 2019; Pyšek et al. 2020; Bellard et al. 2021; Dueñas et al. 2021). Elas causam danos ecológicos, econômicos e sociais, contribuindo para a extinção de espécies e homogeneização biótica (Simberloff et al. 2013; Bradshaw et al. 2016; IPBES 2019; Muthukrishnan & Larkin 2020; Pyšek et al. 2020; Dueñas et al. 2021). Muitos desses impactos podem ser definidos e quantificados como custos econômicos: gastos para prevenir, reduzir ou mitigar as perdas causadas por espécies exóticas invasoras (Zenni et al. 2021). Diversos trabalhos relatam o aumento dos gastos associados às EEI ao longo das últimas décadas, colocando-as como uma importante fonte de prejuízo econômico em vários países (Diagne et al. 2020; Bradshaw et al. 2021; Crystal-Ornelas et al. 2021; Cuthbert et al. 2021; Diagne et al. 2021; Haubrock et al. 2021).

O aumento do fluxo de mercadorias e pessoas entre os países tornam as invasões mais frequentes por todo o globo (Hulme 2009; Chapman et al. 2017; Seebens et al. 2021). As mudanças climáticas irão alterar a distribuição das espécies e poderão impulsionar as taxas de invasões nas próximas décadas, um problema de grande relevância para o meio ambiente e a sociedade (Walther et al. 2009; IPBES 2019; Pyšek et al. 2020; Shabani et al. 2020; Adelino et al. 2021). Conhecer a distribuição das espécies invasoras e prever como se comportarão no futuro é essencial para o planejamento de ações preventivas (Thuiller et al. 2005; McGeoch et al. 2016; Pyšek et al. 2020), e numa realidade de mudanças climáticas e de incertezas, essas tarefas são tanto importantes quanto desafiadoras (Bradley et al. 2010; Hulme 2015, 2017; Essl et al. 2020).

A América do Sul é uma das regiões com maior riqueza de espécies, com cinco dos 34 *hotspots* de biodiversidade (a Mata Atlântica, o Cerrado, as Florestas Temperadas Valdivianas, os Andes tropicais, e o complexo Tumbes-Chocó-Magdalena), e quatro dos 17 países megadiversos do mundo (Brasil, Colômbia, Peru e Venezuela), cada um com mais de 5.000 espécies de plantas endêmicas (Myers et

al. 2000; Mittermeier et al. 2011; UNEP 2016; Fuentes-Castillo et al. 2020). Os estudos sobre invasões biológicas só ganharam força nos últimos 30 anos, embora a quantidade de espécies exóticas na região venha aumentando desde a chegada dos europeus, há mais de cinco séculos. As espécies exóticas invasoras na região são ameaças a biomas vulneráveis como o Cerrado e a Mata Atlântica no Brasil, e o Gran Chaco na Argentina, Bolívia, Brasil e Paraguai, incluindo áreas de proteção ambiental (de Sá Dechoum et al. 2021; Jaksic & Castro 2021). Ao menos 41 das 100 espécies consideradas as piores invasoras no mundo já são encontradas no continente sulamericano (IUCN 2000). Em um levantamento feito por Moodley et al. (2021 *in press*), a América do Sul aparece como a segunda região com os maiores custos associados às EEI em áreas de proteção ambiental. O número de plantas exóticas pode se aproximar de 3.800 espécies até 2050, o que representa um aumento de 21% em relação ao início do século, das quais algumas centenas poderiam se tornar invasoras (Seebens et al. 2021).

A espécie *Solanum elaeagnifolium* Cav., conhecida como 'silverleaf nightshade', está entre as plantas invasoras (*weeds*) mais nocivas em várias regiões do globo (Mekki 2007; Feuerherdt 2009; Wu, Stanton & Lemerle 2016). Possui distribuição nativa anfitropical, ocorrendo no norte do México e sudoeste dos Estados Unidos e na Argentina, Chile, Paraguai e Uruguai, mas se espalhou por todos os continentes, exceto Antártica, colonizando preferencialmente áreas abertas em ambientes áridos ou semiáridos, mas podendo ocorrer em diferentes habitats, sobretudo ambientes perturbados, como beira de estradas e terrenos baldios (Scaldeferro et al. 2012; Uludag et al. 2016; Knapp et al. 2017). Para o Brasil, há um único registro de ocorrência da espécie em herbário (MBM 360544), feito em 2009, para a região limítrofe com o Paraguai, próximo ao Chaco, mas a espécie ainda não aparece nas listagens oficiais de EEI no país (BRASIL 2017; BRASIL 2019). *Solanum elaeagnifolium* ocupa rapidamente as áreas invadidas formando densas colônias, competindo com plantas nativas ou cultivos por espaço, água, luz e nutrientes, gerando perdas na lavoura, aumento dos custos das práticas agrícolas e diminuição do valor da terra (EPPO 2007; Brunel 2011; Stanton, Wu & Lemerle 2011; Uludag et al. 2016; CABI 2020). Impacta também na reprodução das plantas nativas, devido à competição por polinizadores (Tscheulin & Petanidou 2013), e causa contaminação por patógenos em outras plantas (Brunel 2011; Stanton, Wu & Lemerle 2011). Dado

os diversos impactos que a invasão por *S. elaeagnifolium* pode causar, sua prevenção deve ser a principal medida adotada e, uma vez estabelecida numa área, sua erradicação é altamente recomendada (Mekki 2007; Stanton, Wu & Lemerle 2012; Qasem 2014; Gitsopoulos, Damalas & Georgoulas 2017).

Neste trabalho, investigamos a distribuição potencial de *S. elaeagnifolium* na América do Sul, considerando os cenários de mudanças climáticas previstos pelo IPCC (Riahi et al. 2011; Thomson et al. 2011; van Vurren et al. 2011; IPCC 2014), através do uso de Modelos de Nicho Ecológico (MNEs). Os MNEs são ferramentas amplamente utilizadas para auxiliar na tomada de decisões e planejamento do controle de EEI (Bellard et al. 2013; Roger et al. 2015; Battini et al. 2019; Bustamante et al. 2020; Montti et al. 2021). Os MNEs tentam inferir a possível distribuição geográfica atual ou em cenários passados e futuros de uma ou mais espécies, através da estimativa do nicho fundamental (Peterson et al. 2011; Peterson & Soberón 2012). O clima é considerado como um dos principais fatores que regulam a distribuição geográfica das plantas, e os dados de temperatura e pluviosidade têm sido os mais tradicionalmente utilizados para modelar o nicho fundamental de uma espécie (Elith & Leathwick 2009; Peterson & Soberón 2012; Franklin 2013; Tu et al. 2021).

Nossa expectativa é que os modelos indiquem uma expansão da área de distribuição da espécie nos cenários de aquecimento global, especialmente no território brasileiro, que possui ambientes abertos e semiáridos, propícios para o seu estabelecimento (Scaldaferro et al. 2012; Knapp et al. 2017). Esperamos também que nossos resultados possam contribuir para o monitoramento da espécie na América do Sul, evitando assim os prováveis impactos ambientais e econômicos que a expansão da sua área de ocorrência acarretará.

2. MÉTODOS

Características da espécie estudada

Solanum elaeagnifolium é uma planta herbácea, lenhosa na base, com 20cm a 50cm, podendo alcançar 1m de altura. Possui caule ereto esparsa ou densamente armado, raramente inerme e um sistema horizontal de caule rizomatoso e raízes

verticais tuberosas com profundidade superior aos 2m. Se reproduz vegetativamente, através de fragmentos do e sexuadamente, através de um rápido ciclo reprodutivo, com grande produção de frutos e sementes (Mekki 2007). Folhas simples com margem inteira ou levemente lobadas, elípticas, concolores, de coloração verde-amarelada ou verde-prateada, densamente pubescentes em ambas as faces com tricomas lepidotos. Os frutos são bagas persistentes na planta, com deiscência autocórica, com até 60 sementes cada (Knapp et al. 2017). As sementes possuem 2-3 mm e germinam facilmente, fatores que tornam seu controle extremamente difícil (Qasem 2014; Wu, Stanton & Lemerle 2016). *Solanum elaeagnifolium* possui $n=12$, com populações diploides na América do Norte, e diploides, tetraploides ou hexaploides na Argentina, apresentando alto polimorfismo (Scaldaferro et al. 2012; Chiarini 2019) (Figura 1).

Dados de ocorrência da espécie

Os dados de ocorrência da espécie *Solanum elaeagnifolium* Cav. foram extraídos da base de dados do *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF; <https://www.gbif.org/>, acesso em 17/03/2021, <https://doi.org/10.15468/dl.w4jawa> e em 28/03/2021, <https://doi.org/10.15468/dl.8bamce>) (Figura 1). Utilizamos dados de todo o continente americano, que abrange a área nativa da espécie e regiões invadidas dos EUA, e da América Latina, o que garante modelos mais acurados que aqueles usando somente registros da área nativa (Beaumont et al. 2009). Em ambos os casos, os filtros usados foram *basis of record: 'preserved specimen'*, que seleciona apenas os registros depositados em herbário na forma de exsiccatas; *Location: 'including coordinates'*, que exclui registros sem coordenadas geográficas; e *Continent: 'south america' ou 'north america'* (inclui Américas Central e do Norte), para selecionar a área geográfica de interesse.

A próxima etapa foi a verificação ponto a ponto de cada uma das coordenadas geográficas. Foram excluídos todos os registros duplicados e aqueles que caíam nos centroides de países ou municípios, pontos duvidosos ou locais onde a espécie certamente não ocorre (e.g., oceano e outros corpos d'água). Após a limpeza dos dados obtivemos um total de 787 pontos, sendo 271 dos 405 iniciais para a América do Sul, e 516 dos 796 registros utilizados para a América do Norte e América Central.

O único registro confirmado da espécie para o Brasil (voucher MBM 360544), foi adicionado posteriormente nas análises, já que não constava no banco de dados do GBIF, totalizando 788 registros (Figura 1).

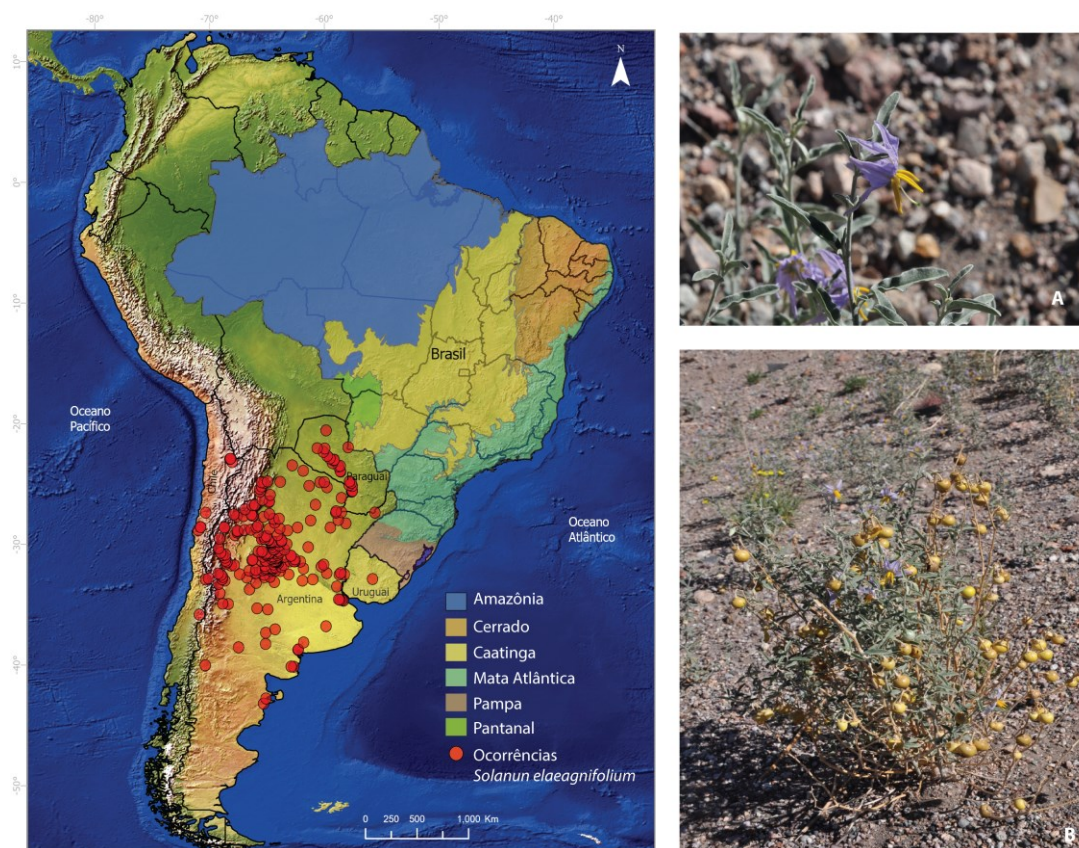


Figura 1 - Mapa de ocorrência (pontos vermelhos) da espécie *Solanum elaeagnifolium* na América do Sul. Fotos da espécie em seu habitat: A- detalhe da flor e B- planta com frutos maduros. Créditos: Sandy Knapp – Solanaceae Source.

Variáveis preditoras

Como variáveis preditoras utilizamos as 19 variáveis bioclimáticas do *WorldClim* 2.1 (Fick & Hijmans 2017) disponíveis no <worldclim.org/data/bioclim.html> na resolução espacial de 2,5 minutos (o equivalente a 5km² por quadrícula) para o período atual (1970-2000) e para as projeções futuras. Para os cenários de 2050 e 2070, utilizamos as projeções do CMIP5 (Taylor et al. 2009), a base para o 5º Relatório de Avaliação do Painel Intergovernamental para Mudanças Climáticas (IPCC Fifth Assessment Report) (Taylor, Stouffer & Meehl 2012; IPCC 2014). As áreas de adequabilidade ambiental foram avaliadas para cenários futuros, onde utilizamos dois modelos - os *Representative Concentration Pathways*: um otimista, RCP4.5 (estabilização das emissões) e um cenário pessimista, o RCP8.5 (aumento das

emissões) (Meinshausen et al. 2011; IPCC 2014) projetados para os períodos de 2050 (média para 2041-2060) e 2070 (média para 2061-2080).

O RCP4.5 assume a adoção de políticas de redução de emissões de gases de efeito estufa, com emissões globais moderadas, e moderado uso da terra, o que estabilizaria o aumento da temperatura global média em 1.1°C a 2.6°C até 2100 (equivalente a 550 ppm CO₂) (Thomson et al. 2011). O cenário RCP8.5 combina um aumento nas emissões de gases de efeito estufa com crescimento populacional, com desenvolvimento econômico baseado em uso de combustíveis fósseis, pequenas mudanças tecnológicas e poucas melhorias no setor energético, uma situação hipotética e extrema, onde a sociedade falhou em tomar medidas mínimas para reduzir o aquecimento global. O RCP8.5 prevê um aumento global médio na temperatura de 2.6°C a 4.3°C até 2100 (equivalente a 1200 ppm CO₂) (Riahi et al. 2011).

Para lidar com a multicolinearidade, as variáveis de importância foram selecionadas de acordo com o critério do VIF (*Variance Inflation Factor*), um meio de quantificar a colinearidade entre as variáveis através de um conjunto de análises de regressão, permitindo que se remova aquelas com valores mais altos. Um VIF < 5 indicam baixa multicolinearidade entre as variáveis (Akinwande et al. 2015). Para incluir nos modelos, selecionamos apenas as variáveis com VIF < 4.

Modelagem de nicho

Para a modelagem utilizamos a técnica *Ensemble Forecasting*, implementada no pacote sdm (Naimi & Araújo 2016), que permite combinar diferentes modelos climáticos e algoritmos para gerar um mapa de consenso. A técnica reduz a incerteza dos modelos separados e faz um balanço da acurácia, podendo tornar mais robusta a análise (Araújo & New 2007). Para o *ensemble* foram utilizados modelos gerados com os algoritmos GAM (*Generalized Additive Model*), GLM (*Generalized Linear Model*), RF (*Random Forest*) e o Maxent (*Maximum Entropy*), e para cada um dos modelos foram feitas 10 replicações com o método *subsampling*, totalizando 40 modelos diferentes para cada cenário, presente e futuro. Para incluir a pseudoausência (*background*) nos modelos foram gerados aleatoriamente 1000 pontos (Barbet-Massin et al. 2012). Para os testes dos modelos foi usada uma parcela

de 30% das observações implementados no pacote *sdm* (default). Para os modelos finais dos cenários, foi utilizado o *ensemble* pelo método *weighted averaging* com a *True Skill Statistic* (TSS). Os valores de TSS variam entre -1 e 1, sendo uma métrica comumente usada para ajustar os modelos, onde valores próximos de 1 estão associados a um excelente desempenho, enquanto valores ≤ 0 estão associados a um péssimo desempenho do modelo (Allouche et al. 2006). O valor de AUC mede a acurácia dos modelos. Em geral, valores de AUC entre 0.5-0.7 são considerados baixos e representam uma baixa performance, valores entre 0.7-0.9 são considerados médios, e valores acima de 0.9 representam uma excelente performance (Ellith et al. 2006).

Para os mapas binários (presença/ausência) foi usado o *threshold de maxSSS* (*maximum training sensitivity plus specificity*) (Liu et al. 2013). A escolha deste *threshold* tem indicado resultados consistentes independentemente do conjunto de dados usado. A avaliação da qualidade dos modelos foi feita através dos valores de *True Skill Statistic* (TSS) e da *Area Under the Receiving Operating Characteristic Curve* (AUC). Todo processamento de dados para a modelagem, a criação dos modelos e demais análises foram feitos no aplicativo R versão 1.4 (R Development Core Team 2021). Os layouts finais dos mapas foram realizados no software QGIS v. 3.16 (QGIS Development Team 2021).

3. RESULTADOS

A distribuição potencial atual para a espécie *S. elaeagnifolium* na América do Sul é de 134.967 km². Os cenários futuros otimistas (RCP4.5) e o pessimistas (RCP8.5), preveem a expansão da área de adequabilidade climática para *Solanum elaeagnifolium* na América do Sul, principalmente no Brasil, em ambos os períodos analisados (2050 e 2070) (Figura 2). Para o cenário otimista, verificamos uma expansão projetada de 29.980 km² de área para o período 2050 e de 37.647 km² para o período 2070 em relação à área atual, perfazendo um aumento de 7.667 km² (25.6%) entre os dois períodos.

Os mapas da figura 3 mostram uma expansão na distribuição da espécie em todos os cenários. Para o cenário pessimista, houve uma expansão de 42.116 km² de área para o período 2050 e de 208.600 km² para o período 2070 (Tabela 1), o que

representa um incremento de 166.484 km² (395%) entre os dois períodos. As áreas potenciais de expansão podem ser contíguas à área de distribuição nuclear da espécie (expansão contínua) ou fragmentada, isto é, em áreas disjuntas e dispersas nos diferentes biomas brasileiros, também evidente no mapa binário (presença/ausência).

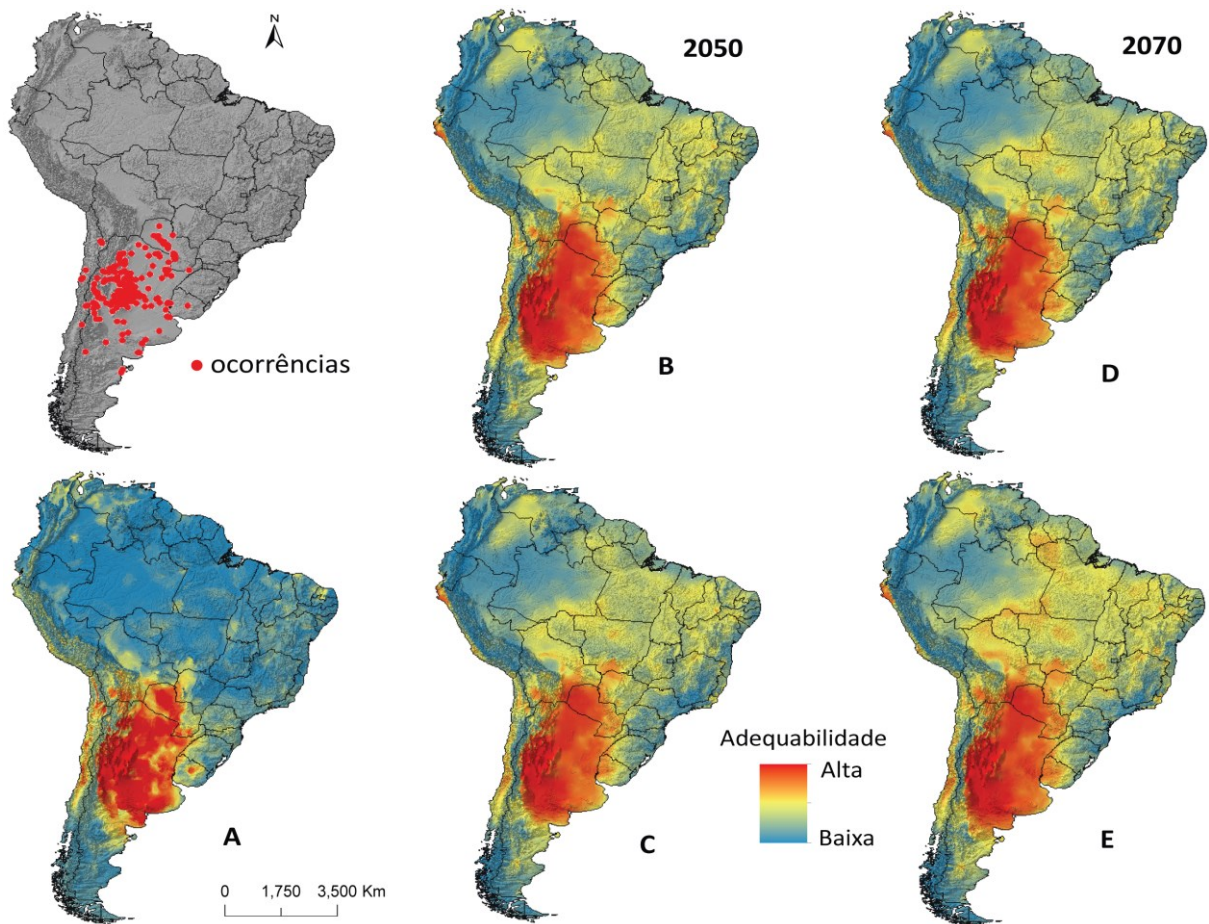


Figura 2. Pontos de ocorrência de *S. elaeagnifolium* e mapas de adequabilidade na América do Sul: para o presente - **A**, e projeções para dois cenários futuros de mudanças climáticas, um otimista (**B** - RCP4.5 2050 e **C** - RCP4.5 2070) e outro pessimista (**D** - RCP8.5 2050 e **E** - RCP8.5 2070).

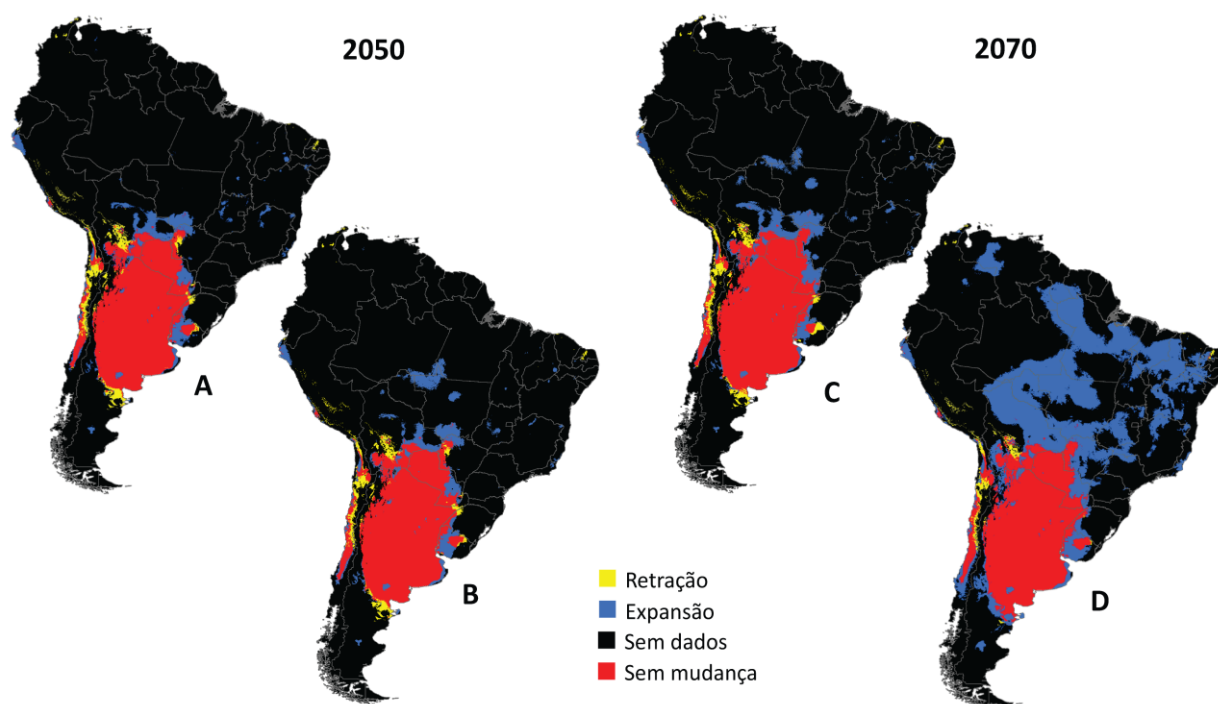


Figura 3. Mapas binários de ocupação de *Solanum elaeagnifolium* na América do Sul, projetados para dois cenários futuros de mudanças climáticas, um otimista (A - RCP4.5 2050 e C - RCP4.5 2070) e outro pessimista (B - RCP8.5 2050 e D - RCP8.5 2070).

Tabela 1: Mudanças na extensão da área de ocupação da espécie *Solanum elaeagnifolium* nas projeções RCP4.5 2050, RCP4.5 2070, RCP8.5 2050 e RCP8.5 2070. ¹ganho ou perda de área em relação ao período de cada cenário climático.

Cenário / Extensão da distribuição	Área (Km ²)					
	4.5 2050	4.5 2070	Mudança ¹	8.5 2050	8.5 2070	Mudança ¹
Expansão	29980	37647	7667 (25,6%)	42116	208600	166484 (395,3%)
Sem ocupação (ausência em ambos)	703623	695956	-7667 (-1,1%)	691487	525003	-166484 (-24,1%)
Sem mudança (presença em ambos)	134967	136044	1077 (0,8%)	136574	142681	6107 (4,5%)
Retração	14308	13231	-1077 (-7,5%)	12701	6594	-6107 (-48,1%)

Cenário otimista (RCP4.5)

No cenário RCP4.5 2050 (Figura 3-A) há expansão para o Paraguai, Bolívia, Uruguai, Peru e Brasil. Na costa norte do Peru a expansão ocorre de maneira disjunta com as áreas core de distribuição da espécie. No Brasil, áreas de expansão contínuas

se destacam no Pantanal norte (norte do estado do Mato Grosso do Sul e sul do estado do Mato Grosso) e, em menor extensão, no sul do Brasil, no Pampa (Campos Pampeanos). De forma disjunta, há enclaves dignos de nota nos Biomas Cerrado (estados de Goiás e Tocantins) e Caatinga (Norte do estado de Minas Gerais e no Piauí). Na região dos Andes chilenos ocorre uma retração, principalmente na região norte do Chile, na região centro-sul da Bolívia e ao sul da área core na Argentina.

No cenário RCP4.5 2070 (Figura 3-C) ocorre uma maior expansão em relação ao cenário anterior na Bolívia, Paraguai e Brasil, enquanto que no Uruguai ocorre uma retração na região centro-norte. No Brasil, surge uma nova área no estado do Mato Grosso, em uma região ecotonal entre o Cerrado e a Amazônia. Mais ao norte desse mesmo estado ocorre expansão descontínua, uma área adentrando o estado do Amazonas na divisa com o estado de Rondônia, e outra adentrando o estado do Pará.

Cenário pessimista (RCP8.5)

Para o cenário RCP8.5 2050 (Figura 3-B) há expansão para o Paraguai, Bolívia, Uruguai e Brasil. Na Bolívia a expansão se dá em três áreas disjuntas, e ainda de forma contínua na região sudeste, divisa com o Brasil. No Uruguai ocorre uma pequena retração na fronteira com o Brasil, mas uma maior expansão em direção à Argentina. No Brasil, áreas de expansão contínuas se destacam no Pantanal Norte. Assim como no cenário RCP4.5 2070, há uma área de expansão na região centro-norte do Mato Grosso, fronteira entre os domínios do Cerrado e da Amazônia. A espécie também se expande para uma área no norte do Mato Grosso, mas desta vez cresce de forma contínua para o sul dos estados do Amazonas e Pará. Alguns enclaves ocorrem ao longo do Cerrado na direção leste, sendo o mais relevante no estado de Goiás.

No cenário RCP8.5 2070 (Figura 3-D) foi prevista a maior expansão para a espécie, que poderá se distribuir em extensas regiões da Bolívia, Venezuela, Guiana, Uruguai e principalmente Brasil. Ocorrem retrações no Chile, Bolívia e, em pequena escala, no Peru. Na Colômbia temos uma pequena expansão na região central e outra na região nordeste do país, que se prolonga na Venezuela, indo em direção ao norte. Na Guiana ocorre uma expressiva expansão na metade sul do país. No sudoeste do Suriname temos uma expansão que se une com áreas do Brasil e Guiana. No norte

do Peru, a região de expansão se mantém em relação ao demais cenários. Na Bolívia há uma expressiva expansão em relação aos demais cenários, ocupando toda a fronteira com o Brasil e adentrando até as regiões centrais, nas encostas dos Andes. Na região centro-sul da Argentina ocorre uma expansão fragmentada da área core. No Paraguai, a área contínua também se expande.

Para o Brasil, a espécie tem o maior ganho de área em relação ao presente nesse cenário, avançando nos biomas na Amazônia, na Caatinga e no Cerrado, e em pequenas áreas da Mata Atlântica e do Pampa. Destaca-se uma grande área na região norte e nordeste do país, na Amazônia e na Caatinga, principalmente nos estados do Pará, Maranhão e Piauí, mas também em áreas no norte da Bahia, em Pernambuco, Paraíba, Ceará e Rio Grande do Norte. Nesta área está a região conhecida como MATOPIBA, onde a agricultura se expandiu a partir das últimas 3 décadas, com extensas áreas de plantações de grãos como soja e milho. Em Minas Gerais, uma área contínua vai do centro do estado até a Bahia. Outra importante área de expansão contínua atinge os estados do Mato Grosso, no norte e no sul, já no Pantanal. No Mato Grosso do Sul ela se expande pela região do Pantanal norte, avançando pelo Cerrado até o estado de São Paulo, onde se mantém somente na divisa com Minas Gerais, na região do triângulo mineiro, se juntando com Goiás. Na região sul, ocorre expansão nos Pampas do Rio Grande do Sul, avançando até o sul do Uruguai. O modelo também projetou a ocorrência da espécie em enclaves no sul do Espírito Santo e norte do Rio de Janeiro, na Mata Atlântica.

Variáveis bioclimáticas e parâmetros dos modelos

Das 19 variáveis ambientais, foram utilizadas pelos modelos as sete que apresentaram os menores valores de correlação ($VIF < 4$), estabelecidos através do *Variance Inflation Factor*. As variáveis utilizadas como preditoras do nicho da espécie *Solanum elaeagnifolium* foram a Média da amplitude diurna da temperatura (bio 2); Isotermalidade (bio 3); Temperatura máxima do mês mais quente (bio 5); Temperatura máxima do trimestre mais úmido (bio 8); Temperatura média do trimestre mais seco (bio 9); Sazonalidade da precipitação (bio 15) e a Precipitação do trimestre mais frio (bio 18), veja Tabela 2.

Tabela 2: *Variance Inflation Factor* (VIF) das variáveis selecionadas como preditoras da distribuição de *Solanum elaeagnifolium*.

Variável Bioclimática	VIF
Bio 2	1.979
Bio 3	1.650
Bio 5	3.744
Bio 8	2.373
Bio 9	2.778
Bio 15	1.770
Bio 18	1.650

As variáveis mais importantes para a predição das áreas de adequabilidade com base na métrica de correlação de Pearson foram a bio 9 (33.4%), bio 3 (22.2%) e bio 8 (20.7%) (Figura 4). Com o uso da métrica de AUC, as variáveis de maior importância foram as mesmas: bio 9 (26.4%), bio 3 (15.8%) e bio 8 (14.9%), indicando uma boa resposta dos modelos em predizer as preferências climáticas da espécie. Obtivemos também as curvas de resposta para cada variável selecionada, conforme apresentado na figura 5.

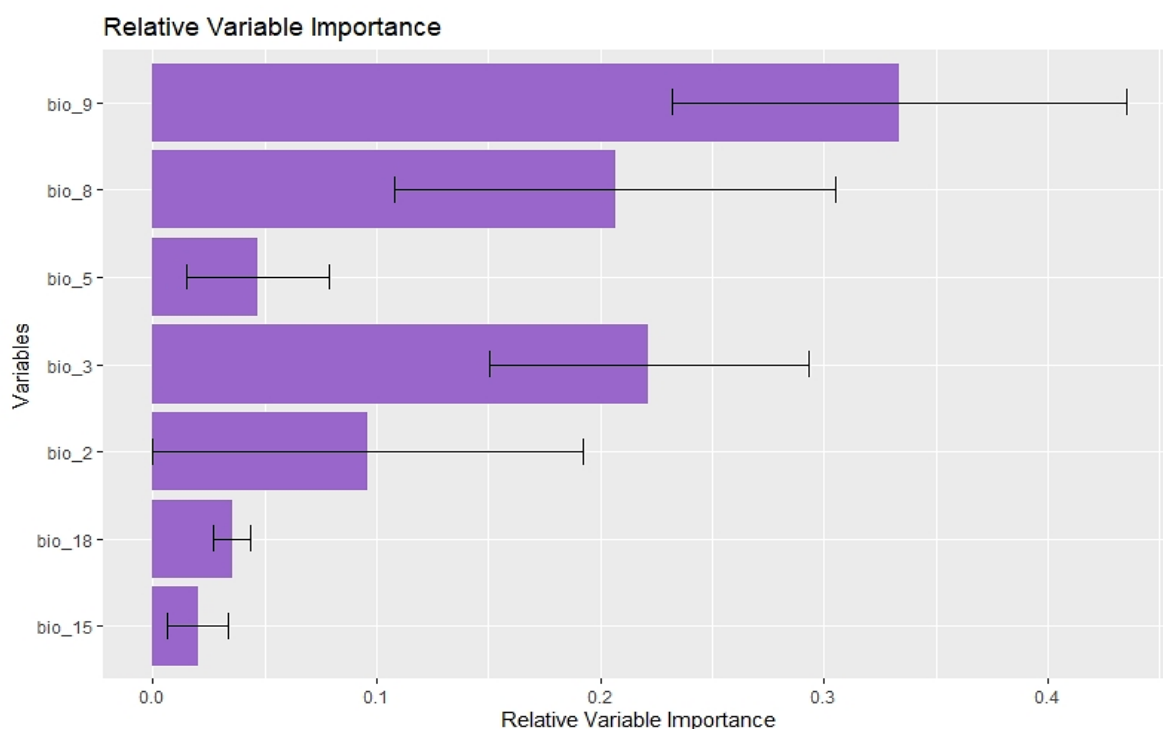


Figura 4 - Importância Relativa das Variáveis Climáticas - Variáveis bioclimáticas e sua importância relativa (barras) e desvio padrão, usadas na modelagem dos cenários presente e futuros para a espécie *Solanum elaeagnifolium* (bio 2= Média da amplitude diurna da temperatura; bio 3= Isotermalidade (%); bio 5= Temperatura máxima do mês mais quente; bio 8= Temperatura máxima do trimestre mais úmido; bio 9= Temperatura média do trimestre mais seco; bio 15= Sazonalidade da precipitação; bio 18= Precipitação do trimestre mais frio).

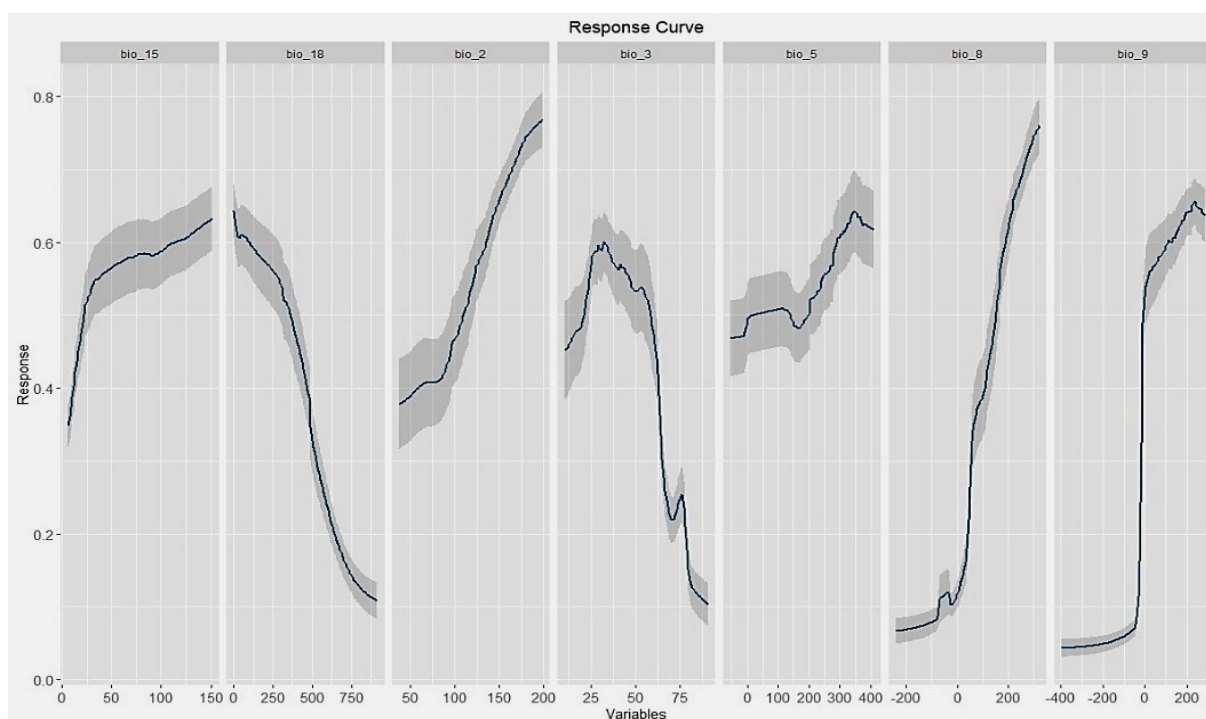


Figura 5 - Curvas de resposta das variáveis – Resposta de adequabilidade da espécie *Solanum elaeagnifolium* para cada uma das variáveis bioclimáticas utilizadas nos modelos. Os valores do eixo x são próprios de cada variável: mm³ para precipitação, °C x 10 para temperatura (bio 2= Média da amplitude diurna da temperatura; bio 3= Isotermalidade (%); bio 5= Temperatura máxima do mês mais quente; bio 8= Temperatura máxima do trimestre mais úmido; bio 9= Temperatura média do trimestre mais seco; bio 15= Sazonalidade da precipitação; bio 18= Precipitação do trimestre mais frio).

Os quatro algoritmos utilizados mostraram um padrão consistente para os cenários e métricas de precisão, confirmando a acurácia de nossos modelos (Tabela 3), com os valores de TSS altos, variando de 0.73 a 0.85 (Allouche et al. 2006), e de AUC com valores entre 0.93 a 0.96, indicando que as variáveis ambientais utilizadas nos modelos descrevem bem a distribuição da espécie *S. elaeagnifolium*.

Tabela 3: Performance média dos modelos em diferentes metodologias, usando a partição de teste. AUC= Area Under the ROC Curve; COR= Pearson Correlation; TSS= True Skill Statistic; RF= Random Forest; GLM= Generalized Linear Model; Maxent= Maximum Entropy; GAM= Generalized Additive Model

Métodos	AUC	COR	TSS	Deviance
---------	-----	-----	-----	----------

RF	0.96	0.85	0.85	0.49
GLM	0.93	0.76	0.73	0.69
Maxent	0.95	0.82	0.8	0.83
GAM	0.94	0.82	0.8	0.61

4. DISCUSSÃO

Modelos climáticos

Este estudo reuniu um conjunto de ocorrências de *Solanum elaeagnifolium* no continente Americano e forneceu mapas detalhados de sua distribuição geográfica potencial sob as condições climáticas atuais e futuras na América do Sul. Os modelos gerados evidenciaram uma boa adequabilidade ambiental nos padrões geográficos baseados nos valores obtidos pelo AUC e TSS (Araújo et al. 2005; Bueno et al. 2017a), sugerindo que as variáveis ambientais analisadas em nossos modelos proveram importantes informações sobre a distribuição da espécie frente as mudanças climáticas. Esse resultado se mostra congruente com a importância relativa das variáveis, onde a BIO9, que representa a temperatura média do trimestre mais seco, obteve o maior valor, representando a preferência da espécie por ambientes mais secos (Knapp et al. 2017).

Modelos de nicho e de distribuição de espécies são generalizações feitas a partir da análise das respostas de uma espécie frente a uma combinação de variáveis ambientais, que quando transferidas para o espaço geográfico, nos permite reconhecer e delimitar as regiões com as condições requeridas pela espécie (Soberón & Peterson 2005; Soberón & Nakamura 2009). Se tratando de espécies com distribuições disjuntas, como muitas vezes ocorre com plantas invasoras, usar na modelagem os pontos da distribuição nativa e de áreas invadidas pode tornar as projeções mais acuradas (Beaumont et al. 2009). Por ser uma espécie com grande potencial invasivo, dado as características já citadas, consideramos que as áreas indicadas com alta e média adequabilidade (>60%) devem ser vistas como regiões com potencial de invasão por *S. elaeagnifolium*.

Um fator que pode levar as espécies invasoras a expandirem sua distribuição geográfica é a mudança de nicho (*niche shifts*), permitindo a colonização de

ambientes diferentes daqueles de sua área nativa, o que interfere nas estimativas de nicho calculadas pelos modelos, como ressaltam alguns autores (Broennimann et al. 2007; Tingley et al. 2014; Atwater, Ervine & Barney 2018; Zachariah & Barney 2021). No entanto, ainda não há consenso sobre o que seria mais comum durante as invasões, já que em muitos casos parece não haver mudanças de nicho (Petitpierre et al. 2012; Liu et al. 2020; Ramírez-Albores et al. 2020). Há evidências de conservantismo de nicho em linhagens de *Solanum* (Giacomin, Kamino & Stehmann 2014), enquanto outras, como espécies selvagens de tomate do Andes (*Solanum* spp.), registraram mudanças de nicho ao longo da divergência do grupo (Nakazato et al. 2010). As cinco espécies do clado *Elaeagnifolium* ocupam desertos e florestas secas na América do Norte e América do Sul (Knapp et al. 2017), e embora a invasora *S. elaeagnifolium* parece ter um maior espectro de tolerância ambiental, as curvas de resposta das variáveis (Figura 5) indicam uma preferência da espécie por ambientes mais secos e quentes, o que já era esperado, devido a sua distribuição nativa na América do Norte ser em desertos no norte do México e sudoeste dos EUA.

Adequabilidade ambiental e potencial invasivo

Os resultados indicam uma expansão das áreas de adequabilidade para a espécie *S. elaeagnifolium*, sobretudo no cenário climático pessimista, onde a acentuação das mudanças climáticas deverá acelerar o processo de desertificação em áreas susceptíveis, aumentar os períodos de estiagem, e a frequência das queimadas. As mudanças climáticas alterarão a forma como o clima afetará a distribuição das espécies (Willian, Jackson & Kutzbach 2007; IPCC 2014), e que poderá beneficiar algumas espécies, aumentando as áreas de adequabilidade ambiental, enquanto outras terão cada vez menos áreas adequadas para seu estabelecimento e reprodução (Walther et al. 2009; Bellard et al. 2013; Shabani et al. 2020). Outros fatores, como a quantidade de estradas, a intensidade do tráfego de veículos e a conectividade entre as regiões são determinantes para o sucesso da invasão (Krigas et al. 2021; Lemke et al. 2021).

Os cenários RCP4.5 e RCP8.5 mostram um expressivo aumento nas áreas de adequabilidade para a espécie *S. elaeagnifolium*, o que significa uma expansão de sua área de ocorrência na América do Sul ao longo das próximas décadas. Embora a espécie possua tradicionalmente preferência por ambientes mais secos (Knapp et al.

2017), encontramos também uma expansão para áreas com maior pluviosidade. A espécie apresentou adequabilidade ambiental para invadir também áreas mais úmidas no cenário atual, como o sudoeste do Pantanal e o Chaco úmido, que são áreas de grande relevância para a biodiversidade na região (Bueno et al. 2017b; Rezende et al. 2020).

A alta variabilidade morfológica e citogenética encontrada nas populações da América do Sul em relação a outras áreas invadidas no mundo (Chiarini et al. 2018; Mancini et al. 2021), possivelmente reflita o processo de radiação histórico-geográfica no continente e a ocupação de diferentes ambientes, uma vez que a região possui uma grande extensão latitudinal e variadas formas de relevo, com condições climáticas heterogêneas (Reboita et al. 2010). Em todos os demais continentes invadidos, são encontradas apenas populações diploides, enquanto no continente sul-americano temos 2 linhagens distintas, com populações diploides(2x), tetraploides(4x) e hexaploides(6x) (Chiarini et al. 2018). A poliploidia pode estar associada a uma maior capacidade de lidar com condições ecológicas adversas devido a maior variabilidade genética que os poliploides apresentam, aumentando o potencial de plantas invasoras na colonização de novos ambientes (Soltis & Soltis 2000; te Beest et al. 2012; Van de Peer et al. 2017). Chiarini et al. (2018) encontraram uma linhagem 6x em ambientes mais úmidos na Argentina, o que parece divergir da preferência ambiental das populações 2x e 4x conhecidas, encontradas em ambientes mais secos. No Brasil, a espécie foi encontrada em uma área úmida na fronteira com o Paraguai, indicando que a espécie está avançando nesses ambientes.

Em ecossistemas brasileiros, além de ameaçar a biodiversidade das áreas invadidas, as plantas exóticas invasoras são componentes importantes na mudança da paisagem (Matos & Pivello 2009; Zenni & Ziller 2011; Heringer et al. 2021). Plantas invasoras costumam atingir altas densidades e dominância na comunidade invadida, produzindo alterações significativas na composição, estrutura e processos dos ecossistemas naturais (Vilà et al. 2011; Cronk & Fuller 2014). Sabe-se que, dentre estes, a alteração no regime de fogo é um dos mais significativos, e que as mudanças provocadas pelas queimadas tendem a favorecer algumas espécies enquanto outras são prejudicadas, alterando a comunidade e a dinâmica do ecossistema invadido (D'Antonio 2000; Brooks et al. 2009; Frizzo et al. 2011). Isto, associado às previsões climáticas do último relatório do Painel Intergovernamental sobre Mudanças

Climáticas, publicado em 2021 (IPCC 2021), não deixa dúvidas de que há uma grande probabilidade de aumento no número e frequência de queimadas na região. Desta forma, as áreas indicadas como adequadas ambientalmente e potenciais para a ocorrência e invasão da *S. elaeagnifolium*, como os biomas Pantanal e Cerrado, que já apresentam no seu contexto ecológico o histórico de fogo (Miranda et al. 2002; Pennington, Lewis & Ratter 2006; Rivaben et al. 2021), devem ser reconhecidas como áreas com alto potencial invasivo para *S. elaeagnifolium*, dada a sua facilidade em colonizar ambientes alterados. A massiva produção de sementes e rápida germinação são outros fatores que fazem da espécie uma boa invasora, além de sua facilidade em se propagar vegetativamente (Zhu et al. 2013; Gioria & Pysek 2017; Knapp et al. 2017).

As áreas na Amazônia previstas no cenário pessimista como potenciais para invasão também precisam ser consideradas, levando-se em conta o aumento do desmatamento e das queimadas na região, assim como os impactos do avanço das monoculturas e da pecuária extensiva (Vera-Diaz 2009; Domingues & Bermann 2012; Vidal 2017). Embora a espécie raramente prospere em áreas sombreadas, as regiões de floresta onde houve desmatamento poderão ser ocupadas por espécies invasoras como gramíneas africanas (e.g. *Brachiaria* spp.) e arbustos como *S. elaeagnifolium*, comprometendo a regeneração dessas áreas pela competição com as espécies nativas. Vale lembrar ainda que no bioma amazônico são encontrados enclaves de savana, e outras áreas abertas (IBGE 2017) que abrigam alta riqueza de espécies que já se encontram ameaçadas (Aguiar et al. 2014; de Carvalho & Mustin 2017; Mustin et al. 2017; Flores & Holmgren 2021), e sendo propícias à invasão por *S. elaeagnifolium*, poderão encontrar mais um revés em sua conservação (Lannes et al. 2020).

Ao considerar custos econômicos para apenas 16 espécies de pelo menos 460 espécies exóticas classificadas como invasoras no Brasil, Adelino e colaboradores (2020) advertem que o impacto econômico das espécies invasoras ficaria em torno de US\$ 105,53 bilhões, sendo uma estimativa mínima conservadora do impacto econômico real, estimando o custo com espécies exóticas invasoras correspondendo a 0,26% da soma do Produto Interno Bruto do Brasil de 1984 a 2019 (Adelino et al. 2021). Deste modo, é incontestável que as espécies invasoras podem influenciar negativamente a produção e impactar diretamente uma ampla gama de *commodities*,

com custos distribuídos entre reparo de danos, mitigação de invasões de espécies e estratégias de prevenção (Oliveira et al. 2013, 2014; Pozebon et al. 2020; Adelino et al. 2021)

Como indicado neste trabalho, o potencial invasor de *Solanum elaeagnifolium* na América do Sul, principalmente no Brasil, requer a atenção dos órgãos públicos responsáveis, que devem tomar medidas como a inclusão da espécie em listas oficiais que sirvam para alertar setores mais interessados, como gestores de áreas de proteção ambiental e o setor agrícola. Esforços para a busca ativa da espécie em regiões limítrofes com áreas onde a espécie já ocorre, seja como nativa ou invasora também são desejáveis, pois é necessário identificar sua presença para então conter seu avanço, ou mesmo erradicar as populações. Para saber qual medida de manejo deve ser implementada, é necessário conhecer a extensão da área invadida e a densidade populacional da espécie (Brunel et al. 2011; WMSSA 2018; Ziller et al. 2020). De qualquer forma, a prevenção sempre é a melhor medida a ser tomada, neste caso, impedir que sementes e fragmentos da raiz cheguem em uma nova área. Na Grécia, onde a espécie foi introduzida de forma não intencional na década 1930, hoje são contabilizadas mais de 1500 populações, distribuídas em todas as regiões administrativas, um aumento de 1750% em sua área de distribuição em cinco décadas (Krigas et al. 2021). Os autores também mostram que a combinação entre áreas agrícolas e a conectividade das rodovias formam um cenário propício para o seu estabelecimento, tornando as áreas naturais adjacentes mais vulneráveis à invasão por *S. elaeagnifolium*.

5. CONCLUSÃO

Nossos modelos indicaram que *Solanum elaeagnifolium* expandirá sua distribuição na América do Sul em decorrência das mudanças climáticas, especialmente no Brasil, Bolívia e Uruguai. Foi evidenciado que não apenas os ambientes mais secos tendem a ser potencialmente invadidos, mas também ambientes mais úmidos, como porções do Chaco presentes na Argentina e Paraguai, e em menor extensão no Brasil, onde se encontram com o Pantanal.

Além dos fatores climáticos, as mudanças na paisagem decorrentes da destruição da vegetação nativa pelo desmatamento e pelo fogo, o avanço da fronteira

agropecuária e da infraestrutura para o transporte de *commodities* e o subsequente aumento do tráfego de veículos nas rodovias, fatores presentes na maioria das regiões com adequabilidade ambiental para a espécie, tendem a potencializar o processo invasivo, aumentando a pressão do propágulo (Lokwood et al. 2005; Simberloff 2009).

Ampliar os estudos sobre o impacto das espécies invasoras, torna-se mais relevante e urgente no contexto das mudanças climáticas (Coville et al. 2021), onde se espera que muito mais espécies sejam introduzidas e se tornem invasoras em todo o mundo (Walther et al. 2009; Seebens et al. 2017, 2020), resultando em alterações no funcionamento dos ecossistemas, perda de biodiversidade e de serviços ecossistêmicos. Recomendamos, portanto, a adoção de medidas de monitoramento e manejo, incluindo ações como detecção precoce e erradicação para controlar o alto potencial invasor da espécie, e assim, reduzir ou evitar futuros impactos econômicos e ambientais.

REFERÊNCIAS

- Adelino, J. R. P., Heringer, G., Diagne, C., Courchamp, F., Faria, L. D. B., & Zenni, R. D. (2021). The economic costs of biological invasions in Brazil: a first assessment. *NeoBiota*, 67, 349. <https://doi.org/10.3897/neobiota.67.59185>
- Aguiar, A., Barbosa, R.I., Barbosa, J.B.F., Mourão, M. (2014). Invasion of *Acacia mangium* in Amazonian savannas following planting for forestry. *Plant Ecology & Diversity* 7: 359–369. <https://doi.org/10.1080/17550874.2013.771714>
- Akinwande, M. O., Dikko, H. G., & Samson, A. (2015). Variance inflation factor: as a condition for the inclusion of suppressor variable (s) in regression analysis. *Open Journal of Statistics*, 5(07), 754. doi: [10.4236/ojs.2015.57075](https://doi.org/10.4236/ojs.2015.57075)
- Allouche, O., Tsoar, A., & Kadmon, R. (2006). Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of applied ecology*, 43(6), 1223-1232. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01214.x>
- Araújo, M. B., & New, M. (2007). Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in ecology & evolution*, 22(1), 42-47. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.09.010>
- Araujo, M. B., Pearson, R. G., Thuiller, W., & Erhard, M. (2005). Validation of species–climate impact models under climate change. *Global change biology*, 11(9), 1504-1513. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.01000.x>
- Atwater, D. Z., Ervine, C., & Barney, J. N. (2018). Climatic niche shifts are common in introduced plants. *Nature Ecology & Evolution*, 2(1), 34-43.
- Barbet-Massin, M., Jiguet, F., Albert, C. H., & Thuiller, W. (2012). Selecting pseudo-absences for species distribution models: how, where and how many?. *Methods in*

ecology and evolution, 3(2), 327-338. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00172.x>

- Battini, N., Farías, N., Giachetti, C. B., Schwindt, E., & Bortolus, A. (2019). Staying ahead of invaders: using species distribution modeling to predict alien species' potential niche shifts. *Marine Ecology Progress Series*, 612, 127-140. <http://dx.doi.org/10.3354/meps12878>
- Beaumont, L. J., Gallagher, R. V., Thuiller, W., Downey, P. O., Leishman, M. R., & Hughes, L. (2009). Different climatic envelopes among invasive populations may lead to underestimations of current and future biological invasions. *Diversity and Distributions*, 15(3), 409-420. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00547.x>
- Bellard, C., Bernery, C., & Leclerc, C. (2021). Looming extinctions due to invasive species: Irreversible loss of ecological strategy and evolutionary history. *Global Change Biology*, 27(20), 4967-4979. <https://doi.org/10.1111/gcb.15771>
- Bellard, C., Cassey, P., & Blackburn, T. M. (2016). Alien species as a driver of recent extinctions. *Biology letters*, 12(2), 20150623. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0623>
- Bellard, C., Thuiller, W., Leroy, B., Genovesi, P., Bakkenes, M., & Courchamp, F. (2013). Will climate change promote future invasions?. *Global change biology*, 19(12), 3740-3748. doi: 10.1111/gcb.12344
- Bradley, B. A., Wilcove, D. S., & Oppenheimer, M. (2010). Climate change increases risk of plant invasion in the Eastern United States. *Biological Invasions*, 12(6), 1855-1872.
- Bradshaw, C. J., Hoskins, A. J., Haubrock, P. J., Cuthbert, R. N., Diagne, C., Leroy, B., ... & Courchamp, F. (2021). Detailed assessment of the reported economic costs of invasive species in Australia. *NeoBiota*, 67, 511-550.
- Bradshaw, C. J., Leroy, B., Bellard, C., Roiz, D., Albert, C., Fournier, A., ... & Courchamp, F. (2016). Massive yet grossly underestimated global costs of invasive insects. *Nature communications*, 7(1), 12986.
- BRASIL. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. Instrução Normativa nº 23, de 14 de junho de 2017 – Disponível em <https://www.gov.br/agricultura/pt-br/assuntos/sustentabilidade/recursos-geneticos-1/lista-de-plantas> Acesso em: 06 fev. 2021
- BRASIL. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. Instrução Normativa Nº 3, de 20 de março de 2019. Disponível em < <https://www.in.gov.br/web/dou/-/instrucao-normativa-n-3-de-20-de-marco-de-2019-68159746>> Acesso em: 06 fev. 2021
- Broennimann, O., Treier, U. A., Müller-Schärer, H., Thuiller, W., Peterson, A. T., & Guisan, A. (2007). Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecology letters*, 10(8), 701-709.
- Brooks, M., & Lusk, M. (2009). *Fire management and invasive plants: a handbook*. US Department of the Interior, US Fish & Wildlife Service.
- Brunel, S. (2011). Pest risk analysis for *Solanum elaeagnifolium* and international management measures proposed. *EPPO bulletin*, 41(2), 232-242. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2338.2011.02457.x>
- Bueno, M. L., Pennington, R. T., Dexter, K. G., Kamino, L. H. Y., Pontara, V., Neves, D. M., ... & de Oliveira-Filho, A. T. (2017a). Effects of Quaternary climatic fluctuations on

- the distribution of Neotropical savanna tree species. *Ecography*, 40(3), 403-414. <https://doi.org/10.1111/ecog.01860>
- Bueno, M. L., Rezende, V. L., Pontara, V., & de Oliveira-Filho, A. T. (2017b). Floristic distributional patterns in a diverse ecotonal area in South America. *Plant Ecology*, 218(10), 1171-1186. <https://doi.org/10.1007/s11258-017-0759-1>
- Bustamante, R. O., Alves, L., Goncalves, E., Duarte, M., & Herrera, I. (2020). A classification system for predicting invasiveness using climatic niche traits and global distribution models: application to alien plant species in Chile. *NeoBiota*, 63, 127. <https://doi.org/10.3897/neobiota.63.50049>
- CABI (2020). *Solanum elaeagnifolium*. In: *Invasive Species Compendium*. Wallingford, UK: CAB International. Disponível em <https://www.cabi.org/isc/datasheet/50516>. Acesso em: 10 Ago. 2020
- Chapman, D., Purse, B. V., Roy, H. E., & Bullock, J. M. (2017). Global trade networks determine the distribution of invasive non-native species. *Global Ecology and Biogeography*, 26(8), 907-917.
- Chiarini, F. E., Scaldaferrro, M. A., Bernardello, G., & Acosta, M. C. (2018). Cryptic genetic diversity in *Solanum elaeagnifolium* (Solanaceae) from South America. *Australian Journal of Botany*, 66(7), 531-540.
- Coville, W., Griffin, B. J., & Bradley, B. A. (2021). Identifying high-impact invasive plants likely to shift into northern New England with climate change. *Invasive Plant Science and Management*, 14(2), 57-63. doi:10.1017/inp.2021.10
- Cronk, Q. C., & Fuller, J. L. (2014). *Plant invaders: the threat to natural ecosystems*. Routledge.
- Crystal-Ornelas, R., Hudgins, E. J., Cuthbert, R. N., Haubrock, P. J., Fantle-Lepczyk, J., Angulo, E., ... & Courchamp, F. (2021). Economic costs of biological invasions within North America. *NeoBiota*, 67, 485-510.
- Cuthbert, R. N., Bartlett, A. C., Turbelin, A. J., Haubrock, P. J., Diagne, C., Pattison, Z., ... & Catford, J. A. (2021). Economic costs of biological invasions in the United Kingdom. *NeoBiota*, 67, 299-328. <https://doi.org/10.3897/neobiota.67.59743>
- D'Antonio, C. M. (2000). Fire, plant invasions, and global changes. *Invasive species in a changing world*, 65-93.
- de Carvalho, W. D., & Mustin, K. (2017). The highly threatened and little known Amazonian savannahs. *Nature Ecology & Evolution*, 1(4), 1-3. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0100>
- de Sá Dechoum, M., Sühs, R. B., de Melo Futada, S., & Ziller, S. R. (2021). Distribution of Invasive Alien Species in Brazilian Ecoregions and Protected Areas. *Invasive Alien Species: Observations and Issues from Around the World*, 4, 24-42. <https://doi.org/10.1002/9781119607045.ch35>
- Diagne C, Catford JA, Essl F, Nuñez MA, Courchamp F (2020) What are the economic costs of biological invasions? A complex topic requiring international and interdisciplinary expertise. *NeoBiota* 63: 25-37. <https://doi.org/10.3897/neobiota.63.55260>

- Diagne, C., Leroy, B., Vaissière, A. C., Gozlan, R. E., Roiz, D., Jarić, I., ... & Courchamp, F. (2021). High and rising economic costs of biological invasions worldwide. *Nature*, 592(7855), 571-576. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03405-6>
- Domingues, M. S., & Bermann, C. (2012). O arco de desflorestamento na Amazônia: da pecuária à soja. *Ambiente & sociedade*, 15, 1-22. <https://doi.org/10.1590/S1414-753X2012000200002>
- Dueñas, M-A., D.J., Hemming, A., Roberts, and H., Diaz-Soltero (2021). "The threat of invasive species to IUCN-listed critically endangered species: A systematic review." *Global Ecology and Conservation*. 26:e01476.
- Elith, J., & Leathwick, J. R. (2009). Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 40, 677-697.
- Elith, J., H. Graham, C., P. Anderson, R., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., ... & E. Zimmermann, N. (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29(2), 129-151. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x>
- EPPO. 2007. Data sheets on quarantine pests. *Solanum elaeagnifolium*. EPPO Bulletin 37 (2): 236-245.
- Essl, F., Lenzner, B., Bacher, S., Bailey, S., Capinha, C., Daehler, C., ... & Roura-Pascual, N. (2020). Drivers of future alien species impacts: An expert-based assessment. *Global Change Biology*, 26(9), 4880-4893. <https://doi.org/10.1111/gcb.15199>
- Feuerherdt, L. (2009). Overcoming a Deep-Rooted Perennial Problem - Silverleaf Nightshade (*Solanum elaeagnifolium*) in South Australia. *Plant protection quarterly*, 24, 123-124.
- Fick, S. E., & Hijmans, R. J. (2017). WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International journal of climatology*, 37(12), 4302-4315.
- Flores, B. M., & Holmgren, M. (2021). White-Sand Savannas Expand at the Core of the Amazon After Forest Wildfires. *Ecosystems*, 1-14. <https://doi.org/10.1007/s10021-021-00607-x>
- Franklin, J. (2013). Species distribution models in conservation biogeography: developments and challenges. *Diversity and Distributions*, 19(10), 1217-1223.
- Frizzo, T. L., Bonizario, C., Borges, M. P., & Vasconcelos, H. (2011). Uma revisão dos efeitos do fogo sobre a fauna de formações savânicas do Brasil. *Oecologia Australis*, 15(2), 365-379.
- Fuentes-Castillo, T., Hernández, H. J., & Plischoff, P. (2020). Hotspots and ecoregion vulnerability driven by climate change velocity in Southern South America. *Regional Environmental Change*, 20(1), 1-15. <https://doi.org/10.1007/s10113-020-01595-9>
- Giacomin, L. L., Kamino, L. H. Y., & Stehmann, J. R. (2014). Speeding up the discovery of unknown plants: a case study of *Solanum* (Solanaceae) endemics from the Brazilian Atlantic Forest. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão. Nova Série*, 35, 121-135.
- Gioria, M., & Pyšek, P. (2017). Early bird catches the worm: germination as a critical step in plant invasion. *Biological Invasions*, 19(4), 1055-1080. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1349-1>

- Gitsopoulos, T. K., Damalas, C. A., & Georgoulas, I. (2017). Chemical options for the control of silverleaf nightshade (*Solanum elaeagnifolium*). *Planta Daninha*, 35.
- Haubrock, P. J., Turbelin, A. J., Cuthbert, R. N., Novoa, A., Taylor, N. G., Angulo, E., ... & Courchamp, F. (2021). Economic costs of invasive alien species across Europe. *NeoBiota*, 67, 153-190.
- Heringer G, Angulo E, Ballesteros-Mejia L, Capinha C, Courchamp F, Diagne C, Duboscq-Carra VG, Nuñez MA, Zenni RD (2021) The economic costs of biological invasions in Central and South America: a first regional assessment. In: Zenni RD, McDermott S, García-Berthou E, Essl F (Eds) The economic costs of biological invasions around the world. *NeoBiota* 67: 401-426. <https://doi.org/10.3897/neobiota.67.59193>
- Hulme, P. E. (2009). Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization. *Journal of applied ecology*, 46(1), 10-18.
- Hulme, P. E. (2015). Invasion pathways at a crossroad: policy and research challenges for managing alien species introductions. *Journal of Applied Ecology*, 52(6), 1418-1424.
- Hulme, P. E. (2017). Climate change and biological invasions: evidence, expectations, and response options. *Biological Reviews*, 92(3), 1297-1313.
- INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA (IBGE), 2003. Amazônia Legal 1:250.000: banco de dados geográficos – vegetação. IBGE, Rio de Janeiro. Disponível em: <https://www.ibge.gov.br/geociencias-novoportal/informacoes-ambientais/geologia/15819-amazonia-legal.html?=&t=downloads>. Acesso em: 07 novembro de 2021.
- IPBES (2019) Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. IPBES secretariat, Bonn. <https://doi.org/10.5281/zenodo.3553579>
- IPCC, 2014: Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 151 pp.
- IPCC. Climate Change 2021, The Physical Science Basis, 09/08/2021 https://www.ipcc.ch/report/ar6/wg1/downloads/report/IPCC_AR6_WGI_Full_Report.pdf
- IUCN (2017) Guidance for interpretation of CBD categories on introduction pathways. Technical note prepared by IUCN for the European Commission
- IUCN Council (2000). "Guidelines for the Prevention of Biodiversity Loss Caused by Alien Invasive Species." in *Prepared by IUCN SSC Invasive Species Specialist Group (ISSG) Approved by 51st Meeting IUCN Council Gland Switzerland*. 1, 12–25.
- Jaksic, F. M., & Castro, S. A. (2021). *Biological invasions in the South American Anthropocene: global causes and local impacts*. Springer Nature.
- Knapp, S., Sagona, E., Carbonell, A. K., & Chiarini, F. (2017). A revision of the *Solanum elaeagnifolium* clade (Elaeagnifolium clade; subgenus *Leptostemonum*, Solanaceae). *PhytoKeys*, (84), 1. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.84.12695>

- Krigas, N., Tsiafouli, M. A., Katsoulis, G., Votsi, N. E., & van Kleunen, M. (2021). Investigating the Invasion Pattern of the Alien Plant *Solanum elaeagnifolium* Cav. (Silverleaf Nightshade): Environmental and Human-Induced Drivers. *Plants*, 10(4), 805. <https://doi.org/10.3390/plants10040805>
- Lannes, L. S., Karrer, S., Teodoro, D. A., Bustamante, M. M., Edwards, P. J., & Olde Venterink, H. (2020). Species richness both impedes and promotes alien plant invasions in the Brazilian Cerrado. *Scientific Reports*, 10(1), 11365.
- Lemke A, Buchholz S, Kowarik I, Starfinger U, von der Lippe M (2021) Interaction of traffic intensity and habitat features shape invasion dynamics of an invasive alien species (*Ambrosia artemisiifolia*) in a regional road network. *NeoBiota* 64: 55-175. <https://doi.org/10.3897/neobiota.64.58775>
- Liu, C., White, M., & Newell, G. (2013). Selecting thresholds for the prediction of species occurrence with presence-only data. *Journal of biogeography*, 40(4), 778-789. <https://doi.org/10.1111/jbi.12058>
- Liu, C., Wolter, C., Xian, W., & Jeschke, J. M. (2020). Most invasive species largely conserve their climatic niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(38), 23643-23651. <https://doi.org/10.1073/pnas.2004289117>
- Lockwood, J. L., Cassey, P., & Blackburn, T. (2005). The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in ecology & evolution*, 20(5), 223-228. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.02.004>
- Mancini, M., Chiarini, F., Calviño, A., & Stiefkens, L. (2021). Estudios citogenéticos y morfo-anatómicos comparativos entre diploides y poliploides de *Solanum elaeagnifolium* (Solanaceae). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 56(2), 31-40. DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v56.n2.32517>
- Matos, D. M. S., & Pivello, V. R. (2009). O impacto das plantas invasoras nos recursos naturais de ambientes terrestres: alguns casos brasileiros. *Ciência e Cultura*, 61(1), 27-30.
- McGeoch, M. A., Genovesi, P., Bellingham, P. J., Costello, M. J., McGrannachan, C., & Sheppard, A. (2016). Prioritizing species, pathways, and sites to achieve conservation targets for biological invasion. *Biological Invasions*, 18, 299-314.
- Mekki, M. (2007). Biology, distribution and impacts of silverleaf nightshade (*Solanum elaeagnifolium* Cav.). *EPPO bulletin*, 37(1), 114-118.
- Miranda, H. S., Bustamante, M. M., & Miranda, A. C. (2002). 4. The Fire Factor. In *The cerrados of Brazil* (pp. 51-68). Columbia University Press.
- Mittermeier, R. A., Turner, W. R., Larsen, F. W., Brooks, T. M., & Gascon, C. (2011). Global biodiversity conservation: the critical role of hotspots. In *Biodiversity hotspots* (pp. 3-22). Springer, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-20992-5_1
- Montti, L., Velazco, S. J. E., Travis, J. M., & Grau, H. R. (2021). Predicting current and future global distribution of invasive *Ligustrum lucidum* W.T. Aiton: Assessing emerging risks to biodiversity hotspots. *Diversity and Distributions*, 27: 1568– 1583. <https://doi.org/10.1111/ddi.13303>
- Moodley, D., Angulo, E., Cuthbert, R. N., Leung, B., Turbelin, A., Novoa, A., ... & Diagne, C. (2021). Economic costs of biological invasions in protected areas worldwide-where do we stand?. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-289130/v1>

- Mustin, K., Carvalho, W. D., Hilário, R. R., Costa-Neto, S. V., Silva, C., Vasconcelos, I. M., ... & Toledo, J. J. (2017). Biodiversity, threats and conservation challenges in the Cerrado of Amapá, an Amazonian savanna. *Nature Conservation*, 22, 107.
- Muthukrishnan, R., & Larkin, D. J. (2020). Invasive species and biotic homogenization in temperate aquatic plant communities. *Global Ecology and Biogeography*, 29(4), 656-667. <https://doi.org/10.1111/geb.13053>
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Da Fonseca GA, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853–858. pmid:10706275. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Naimi, B., & Araújo, M. B. (2016). sdm: a reproducible and extensible R platform for species distribution modelling. *Ecography*, 39(4), 368-375. <https://doi.org/10.1111/ecog.01881>
- Nakazato, T., Warren, D. L., & Moyle, L. C. (2010). Ecological and geographic modes of species divergence in wild tomatoes. *American Journal of Botany*, 97(4), 680-693.
- Oliveira, C. M., Auad, A. M., Mendes, S. M., & Frizzas, M. R. (2013). Economic impact of exotic insect pests in Brazilian agriculture. *Journal of Applied Entomology*, 137(1-2), 1-15. <https://doi.org/10.1111/jen.12018>
- Oliveira, C. M., Auad, A. M., Mendes, S. M., & Frizzas, M. R. (2014). Crop losses and the economic impact of insect pests on Brazilian agriculture. *Crop Protection*, 56, 50-54. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2013.10.022>
- Pennington, R. T., Lewis, G. P., & Ratter, J. A. (2006). An overview of the plant diversity, biogeography and conservation of neotropical savannas and seasonally dry forests. *Neotropical savannas and seasonally dry forests*, 1-29.
- Peterson, A. T., & Soberón, J. (2012). Integrating fundamental concepts of ecology, biogeography, and sampling into effective ecological niche modeling and species distribution modeling. *Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, 146(4), 789-796.
- Peterson, A. T., Soberón, J., Pearson, R. G., Anderson, R. P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., & Araújo, M. B. (2011). *Ecological niches and geographic distributions (MPB-49)*. Princeton University Press
- Petitpierre, B., Kueffer, C., Broennimann, O., Randin, C., Daehler, C., & Guisan, A. (2012). Climatic niche shifts are rare among terrestrial plant invaders. *Science*, 335(6074), 1344-1348.
- Pozebon, H., Marques, R. P., Padilha, G., O' Neal, M., Valmorbidia, I., Bevilaqua, J. G., ... & Arnemann, J. A. (2020). Arthropod invasions versus soybean production in Brazil: a review. *Journal of Economic Entomology*, 113(4), 1591-1608. <https://doi.org/10.1093/jee/toaa108>
- Pyšek, P., Hulme, P. E., Simberloff, D., Bacher, S., Blackburn, T. M., Carlton, J. T., ... & Jeschke, J. M. (2020). Scientists' warning on invasive alien species. *Biological Reviews*. <https://doi.org/10.1111/brv.12627>
- Qasem, J. R. (2014). Silverleaf nightshade (*Solanum elaeagnifolium*) in the Jordan Valley: Field survey and chemical control. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 89(6), 639-646.

- QGIS. (2021). A Free and Open Source Geographic Information System. <https://qgis.org/en/site/>.
- R Core Team (2021). R: A language and environment for statistical computing. Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Ramírez-Albores, J. E., Bizama, G., Bustamante, R. O., & Badano, E. I. (2020). Niche conservatism in a plant with long invasion history: the case of the Peruvian peppertree (*Schinus molle*, Anacardiaceae) in Mexico. *Plant Ecology and Evolution*, 153(1), 3-11. <https://doi.org/10.5091/plecevo.2020.1562>
- Reboita, M. S., Gan, M. A., Rocha, R. P. D., & Ambrizzi, T. (2010). Precipitation regimes in South America: a bibliography review. *Revista Brasileira de Meteorologia*, 25(2), 185-204. <https://doi.org/10.1590/S0102-77862010000200004>
- Rezende, V. L., Pontara, V., Bueno, M. L., van den Berg, E., & de Oliveira-Filho, A. T. (2020). Climate and evolutionary history define the phylogenetic diversity of vegetation types in the central region of South America. *Oecologia*, 192(1), 191-200. <https://doi.org/10.1007/s00442-019-04561-3>
- Riahi, K., Rao, S., Krey, V., Cho, C., Chirkov, V., Fischer, G., ... & Rafaj, P. (2011). RCP 8.5—A scenario of comparatively high greenhouse gas emissions. *Climatic change*, 109(1), 33-57. <https://doi.org/10.1007/s10584-011-0149-y>
- Rivaben, R. C., Pott, A., Bueno, M. L., Parolin, P., Neyra, M. O. C., Oldeland, J., ... & Damasceno-Junior, G. A. (2021). Do fire and flood interact to determine forest islet structure and diversity in a Neotropical wetland?. *Flora*, 151874. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151874>
- Roger, E., Duursma, D. E., Downey, P. O., Gallagher, R. V., Hughes, L., Steel, J., ... & Leishman, M. R. (2015). A tool to assess potential for alien plant establishment and expansion under climate change. *Journal of Environmental Management*, 159, 121-127. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2015.05.039>
- Scaldaferro, M., Chiarini, F., Santinaque, F. F., Bernardello, G., & Moscone, E. A. (2012). Geographical pattern and ploidy levels of the weed *Solanum elaeagnifolium* (Solanaceae) from Argentina. *Genetic resources and crop evolution*, 59(8), 1833-1847. <https://doi.org/10.1007/s10722-012-9807-9>
- Seebens, H., Bacher, S., Blackburn, T. M., Capinha, C., Dawson, W., Dullinger, S., ... & Essl, F. (2021). Projecting the continental accumulation of alien species through to 2050. *Global Change Biology*, 27(5), 970-982. <https://doi.org/10.1111/gcb.15333>
- Seebens, H., Blackburn, T. M., Dyer, E. E., Genovesi, P., Hulme, P. E., Jeschke, J. M., ... & Essl, F. (2017). No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nature communications*, 8(1), 1-9. <https://doi.org/10.1038/ncomms14435>
- Shabani, F., Ahmadi, M., Kumar, L., Solhjoui-fard, S., Tehrany, M. S., Shabani, F., ... & Esmaeili, A. (2020). Invasive weed species' threats to global biodiversity: Future scenarios of changes in the number of invasive species in a changing climate. *Ecological Indicators*, 116, 106436. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106436>
- Simberloff, D. (2009). The role of propagule pressure in biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 81-102. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120304>

- Simberloff, D., Martin, J. L., Genovesi, P., Maris, V., Wardle, D. A., Aronson, J., ... & Vilà, M. (2013). Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends in ecology & evolution*, 28(1), 58-66.
- Soberón, J., & Nakamura, M. (2009). Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(Supplement 2), 19644-19650.
- Soberon, J., & Peterson, A. T. (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. <http://dx.doi.org/10.17161/bi.v2i0.4>
- Soltis, P. S., & Soltis, D. E. (2000). The role of genetic and genomic attributes in the success of polyploids. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(13), 7051-7057. <http://www.jstor.org/stable/122765>
- Stanton, R., Wu, H., & Lemerle, D. (2011). Root Regenerative Ability of Silverleaf Nightshade ('*Solanum elaeagnifolium*'Cav.) in the Glasshouse. *Plant Protection Quarterly*, 26(2), 54.
- Stanton, R., Wu, H., & Lemerle, D. (2012). Factors affecting silverleaf nightshade (*Solanum elaeagnifolium*) germination. *Weed Science*, 60(1), 42-47.
- Taylor, K. E. (2009). A summary of the CMIP5 experiment design. http://cmip-pcmdi.llnl.gov/cmip5/docs/Taylor_CMIP5_design.pdf.
- Taylor, K. E., Stouffer, R. J., & Meehl, G. A. (2012). An overview of CMIP5 and the experiment design. *Bulletin of the American meteorological Society*, 93(4), 485-498. <https://doi.org/10.1175/BAMS-D-11-00094.1>
- te Beest, M., Le Roux, J. J., Richardson, D. M., Brysting, A. K., Suda, J., Kubešová, M., & Pyšek, P. (2012). The more the better? The role of polyploidy in facilitating plant invasions. *Annals of botany*, 109(1), 19-45. DOI: 10.1093/aob/mcr277
- Thomson, A. M., Calvin, K. V., Smith, S. J., Kyle, G. P., Volke, A., Patel, P., ... & Edmonds, J. A. (2011). RCP4. 5: a pathway for stabilization of radiative forcing by 2100. *Climatic change*, 109, 77-94.
- Thuiller, W., Richardson, D. M., Pyšek, P., Midgley, G. F., Hughes, G. O., & Rouget, M. (2005). Niche-based modelling as a tool for predicting the risk of alien plant invasions at a global scale. *Global change biology*, 11(12), 2234-2250.
- Tingley, R., Vallinoto, M., Sequeira, F., & Kearney, M. R. (2014). Realized niche shift during a global biological invasion. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(28), 10233-10238.
- Tscheulin, T., & Petanidou, T. (2013). The presence of the invasive plant *Solanum elaeagnifolium* deters honeybees and increases pollen limitation in the native co-flowering species *Glaucium flavum*. *Biological Invasions*, 15(2), 385-393. <https://doi.org/10.1007/s10530-012-0293-y>
- Tu, W., Xiong, Q., Qiu, X., & Zhang, Y. (2021). Dynamics of invasive alien plant species in China under climate change scenarios. *Ecological Indicators*, 129, 107919.
- Uludag, A., Gbehounou, G., Kashefi, J., Bouhache, M., Bon, M. C., Bell, C., & Lagopodi, A. L. (2016). Review of the current situation for *Solanum elaeagnifolium* in the Mediterranean Basin. *EPPO Bulletin*, 46(1), 139-147. <https://doi.org/10.1111/epp.12266>

- UNEP-WCMC (2016) The State of Biodiversity in Latin America and the Caribbean: A mid-term review of progress towards the Aichi Biodiversity Targets. UNEP-WCMC, Cambridge, UK
- Van de Peer, Y., Mizrahi, E., & Marchal, K. (2017). The evolutionary significance of polyploidy. *Nature Reviews Genetics*, 18(7), 411-424. <https://doi.org/10.1038/nrg.2017.26>
- Van Vuuren, D. P., Edmonds, J., Kainuma, M., Riahi, K., Thomson, A., Hibbard, K., ... & Rose, S. K. (2011). The representative concentration pathways: an overview. *Climatic change*, 109, 5-31. <https://doi.org/10.1007/s10584-011-0148-z>
- Vera-Diaz, M. C., Kaufmann, R. K. & Nepstad, D. C. (2009). *The Environmental Impacts of Soybean Expansion and Infrastructure Development in Brazil's Amazon Basin* Working Papers 179072, Tufts University, Global Development and Environment Institute. DOI: 10.22004/ag.econ.179072
- Vidal J (2017) Amazon rainforest's final frontier under threat from oil and soya. The Guardian. <https://www.theguardian.com/global-development/2017/feb/16/amazon-rainforest-final-frontier-in-brazil-under-threat-from-oil-and-soya>
- Vilà, M., Espinar, J. L., Hejda, M., Hulme, P. E., Jarošík, V., Maron, J. L., ... & Pyšek, P. (2011). Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology letters*, 14(7), 702-708. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2011.01628.x
- Walther, G. R., Roques, A., Hulme, P. E., Sykes, M. T., Pyšek, P., Kühn, I., ... & Czucz, B. (2009). Alien species in a warmer world: risks and opportunities. *Trends in ecology & evolution*, 24(12), 686-693 <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.06.008>
- Williams, J. W., Jackson, S. T., & Kutzbach, J. E. (2007). Projected distributions of novel and disappearing climates by 2100 AD. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(14), 5738-5742.
- WMSSA - The Weed Management Society of South Australia (2018) Silverleaf Nightshade Australian Best Practice Management Manual 2018 https://www.dpi.nsw.gov.au/data/assets/pdf_file/0004/839857/Silverleaf-nightshade-best-practice-management-manual-2018.pdf
- Wu, H., Stanton, R., & Lemerle, D. (2016). Herbicidal control of *Solanum elaeagnifolium* Cav. in Australia. *Crop Protection*, 88, 58-64. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2016.06.001>
- Zachariah Atwater, D., & Barney, J. N. (2021). Climatic niche shifts in 815 introduced plant species affect their predicted distributions. *Global Ecology and Biogeography*, 30(8), 1671–1684. <https://doi.org/10.1111/geb.13342>
- Zenni, R. D., & Ziller, S. R. (2011). An overview of invasive plants in Brazil. *Brazilian Journal of Botany*, 34, 431-446. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042011000300016>
- Zenni, R. D., Essl, F., García-Berthou, E., & McDermott, S. M. (2021). The economic costs of biological invasions around the world. *NeoBiota*, 67, 1. <https://doi.org/10.3897/neobiota.67.69971>
- Ziller, S. R., de Sá Dechoum, M., Silveira, R. A. D., da Rosa, H. M., Motta, M. S., da Silva, L. F., ... & Zenni, R. D. (2020). A priority-setting scheme for the management of invasive non-native species in protected areas. *NeoBiota*, 62, 591-606.

Zhu, X. C., Wu, H. W., Stanton, R., Burrows, G. E., Lemerle, D., & Raman, H. (2013). Morphological variation of *Solanum elaeagnifolium* in south-eastern Australia. *Weed Research*, 53(5), 344-354.