

ПОИМКА ГОЛУБОГО КРАБА (*CALLINECTES SAPIDUS*, DECAPODA, CRUSTACEA) В РОССИЙСКОМ СЕКТОРЕ ЧЕРНОГО МОРЯ

© 2011 Пашков А.Н., Решетников С.И., Бондарев К.Б.

Кубанский государственный университет, Краснодар, 350040;
apashkov@mail.ru

Поступила в редакцию 31.01.2011

Описан случай поимки в Российском секторе Черного моря аллохтонного для его фауны вида – голубого краба (*Callinectes sapidus* Rathbum, 1896). Проведена систематизация всех известных случаев его обнаружения в Черном и Азовском морях. Проанализированы степень, вероятность и возможные последствия натурализации голубого краба в Азово-Черноморском бассейне.

Ключевые слова: голубой краб, *Callinectes sapidus*, аллохтонный вид, натурализация, акклиматизация, расселение.

Введение

Современная фауна Черного моря состоит из видов разного происхождения и экологии. Это связано с длительным периодом ее формирования, насчитывающим, вероятно, около 15.5 млн лет [Расс, 1993], существованием в море водных масс с различными гидрологическими характеристиками [Сорокин, 1982], соединением Черного моря с более богатым в видовом отношении Средиземным [Заика, 2000], служащим постоянным источником проникновения новых видов гидробионтов. В последние годы важным фактором, способствующим появлению в экосистеме моря чужеродных видов, стал их перенос с балластными водами судов [Carlton, Geller, 1993].

По подсчетам Б.Г. Александрова [2004], за последние 200 лет в Черное море проникло не менее 142 видов-вселенцев. Одни из них полностью натурализовались, другие – через некоторое время исчезли, третьи встречаются спорадически.

Представителем последней группы является голубой краб *Callinectes sapidus* Rathbum, 1896. Нативным ареалом этого вида является

прибрежная зона западной части Атлантического океана от Новой Шотландии до северной части Аргентины, в том числе Бермудские и Антильские острова [Van Engel, 1958; Eldredge, 1995], а также эстуарии и нижние участки рек, впадающих в океан в пределах указанных границ [Шавердашвили, Нинуа, 1975; Stein, 1991; Meise, Stehlik, 2003].

В XX в. было отмечено расширение его ареала за счет завоза с балластными водами судов в восточную часть Атлантического океана и моря его бассейна, а также к берегам Японии [Van Engel, 1958]. У европейских берегов голубой краб был впервые отмечен в 1900 г. в устье р. Жиронды [Шавердашвили, Нинуа, 1975]. В настоящее время он встречается практически вдоль всего восточного побережья Атлантического океана от Северного до Средиземного, Черного и Азовского морей [Squires, 1990; Дирипаско и др., 2009].

В Российском секторе Черного моря до настоящего времени был известен единственный случай обнаружения этого вида в районе мыса Утриш [Монин, 1984].

Результаты и обсуждение

Голубой краб – один из крупных представителей отряда десятиногие (Decapoda), способный к плаванию в толще воды с помощью пятой пары ног, дистальный членик которых веслообразно утолщен. Наиболее характерными признаками этого вида являются наличие на лобном крае карапакса четырех заостренных шипов треугольной формы, а также девяти шипов на его переднебоковых краях, последний из которых очень развит, удлинен и в месте соединения с карапаксом переходит в далеко заходящую выпуклость [Макаров, 2004].

Сведения о его максимальных размерах разнятся. По одним данным [Aldridge, Cameron, 1982] ширина карапакса самцов достигает 23.0, самок – 19.8 см, а масса особей может превышать 0.5 кг, по другим [Species Fact..., 2011] – максимальная ширина карапакса самцов составляет 20.9 см, самок – 20.4 см. В Средиземном море у берегов Турции (лагуна Беймелек) ширина карапакса самцов голубого краба достигает 18.1 см, самок – 17.5 см при максимальной массе соответственно 448 и 290 г [Atar, Seçer, 2003].

Голубой краб обитает на глубинах от 0 до 90 м. По одним сведениям [Species Fact..., 2011] он держится на илистом и песчаном дне, по другим [Williams, 1984] – на различных типах грунта.

Вид имеет достаточно важное промысловое значение. Во второй половине XX в. величина его годового вылова изменялась от 43 тыс. т (1956 г.) до 125 тыс. т (1993 г.). В последние годы объемы добычи несколько снизились и находятся в пределах 70–90 тыс. т. Основной район промысла – Атлантическое побережье США [Species Fact..., 2011].

История поимок голубого краба в Азово-Черноморском бассейне начинается с 1960-х гг. К настоящему времени она имеет следующую хронологию (рис. 1):

1. 1967 г. Первое обнаружение в Черном море. Краб был отловлен в Варненском заливе на глубине 5–6 м на песчаном грунте. Ширина карапакса (CW) пойманной особи составила 16.6, длина (CL) – 7.0 см [Булгурков, 1968].

2. 1971 г. Первое обнаружение в водах бывшего СССР. Голубой краб (самка) был отловлен в нескольких сотнях метров от внешней стороны южного мола порта г. Поти, где он попал в рыболовную трехстенную сеть на глубине 8–10 м. Краб также имел крупные размеры: CW – 19.4, CL – 7.5 см. Для района его поимки характерно наличие мощного гидрофронта, создаваемого р. Риони. Соленость воды в месте поимки не превышала 15‰ [Шавердашвили, Нинуа, 1975].

3. 1975 г. Два голубых краба отловлены А.В. Коидрицким в Керченском проливе. Один из них имел ширину карапакса 17.0 см и массу 331 г, а второй – 20.5 см и 585 г соответственно [Зайцев, 1998].

4. 1979 г. Район мыса Большой Утриш. Самец голубого краба был пойман на глубине 20 м на илисто-песчаном грунте с редкими зарослями филлофоры. Соленость воды в месте поимки составила 18‰. Размеры особи составили: CW – 20.0, CL – 8.0 см [Монин, 1984].

5. 1984 г. Еще один экземпляр голубого краба выловлен в Варненском заливе [Зайцев, 1998].

6. 1998 г. Поимка голубого краба у берегов Румынии [Bashtannyu et al., 2002].

7. 2006 г. Первое обнаружение описываемого вида в Азовском море. Голубой краб был пойман в районе г. Бердянска и содержался в аквариуме одного из городских зоомагазинов [Дирипаско и др., 2009].

8. 2007 г. Самец голубого краба пойман в южной части Азовского моря в координатах 45°35' с. ш. и 37°07' в. д. (около 20 миль к северо-востоку от Керченского пролива). Размерные характеристики: CW – 15.0, CL – 7.5 см. [Дирипаско и др., 2009].

9. 2007 г. Поимка у берегов Крыма. Самка голубого краба отловлена в Василёвой балке (район Балаклавы) на песчаном грунте на глубине 30 м. Ширина ее карапакса составила 18,0, длина – 7,0 см [Хворов, 2010].

10. 2008 г. В северной части Азовского моря неподалеку от пос. Седово Новоазовского района Донецкой области на расстоянии до 1 км от берега поймана самка этого вида следующих размеров: CW – 14,0, CL – 7,3 см [Дирипаско и др., 2009].

11. 2010 г. Голубой краб добыт 6 ноября в Российском секторе Черного моря в районе пос. Лазаревское (рис. 2)

в жаберную сеть с шагом ячеи 30 мм на глубине 5–6 м. Грунт в месте поимки представлял собой выходы скальных пород с песчаными прогалинами между ними. Температура морской воды в день поимки – 18°C. Попавшая в сеть особь была самцом следующих размеров: CW (с шипами) – 20,0, CW (без шипов) – 15,1, CL – 8,1 см, масса – 470 г. Внешний вид пойманной особи приведен на рисунке 3.

Краб хранится в научной коллекции кафедры водных биоресурсов и аквакультуры Кубанского государственного университета.



Рис. 1. Места поимок голубого краба в Азово-Черноморском бассейне (расшифровка цифровых обозначений в тексте).

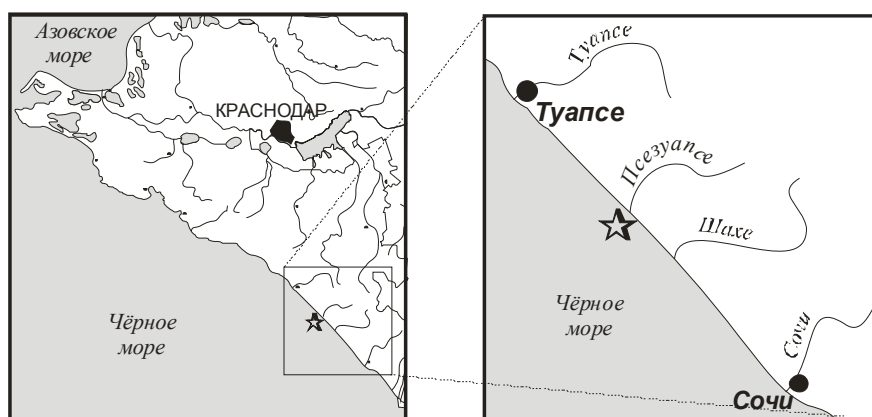


Рис. 2. Место поимки голубого краба в Российском секторе Черного моря.



а



б

Рис. 3. Пойманный в районе пос. Лазаревское самец голубого краба:
а – вид с дорсальной стороны, б – вид с вентральной стороны.

Каким образом голубой краб проникает в Черное и Азовское моря, недостаточно ясно. Большинство специалистов придерживаются версии заноса этого вида десятиногих ракообразных с балластными водами судов [Zaitsev, Ozturk, 2001; Дирипаско и др., 2009 и др.]. Так, О.А. Дирипаско с соавторами [2009] указывают, что причиной масштабного расселения голубого краба за пределами естественного ареала является большая длительность личиночной стадии, значительно облегчающая его перевозку в балластных водах.

Однако против этой версии расселения применительно к Черному и Азовскому морям свидетельствует отсутствие поимок в их акваториях молодых некрупных особей голубого краба. Этот вид до сих пор не обнаружен и в северо-западной части Черного моря, где расположен один из крупнейших портов – Одесса.

Поэтому не следует исключать и возможности саморасселения краба в Азово-Черноморском бассейне. Известно, что для представителей этого вида характерны достаточно протяженные перемещения, связанные, прежде всего с особенностями его нерестовой биологии [Hines 2003; Forward, Cohen, 2004]. Так, в районе Флориды несколько половозрелых особей голубого краба проплыли свыше 800 км приблизительно за 100 дней [Oesterling, 1976].

В.Л. Монин [1984] указывает, что последовательность первых обнаружений голубого краба в разных районах Черного моря совпадает с географическим распространением средиземноморских эмигрантов, связанным с распределением соленых глубинных вод Нижнебосфорского течения. По данным турецких специалистов, голубой краб уже многие годы встречается в Босфорском проливе [Зайцев, 1998], откуда отдельные особи этого вида вполне могут периодически проникать в воды Черного и даже Азовского морей.

На наш взгляд, возможно существование сразу двух векторов попадания голубого краба в Азово-Черноморский бассейн: как с балластными водами судов, так и в результате саморасселения из морей Средиземноморского бассейна.

В пользу первой версии свидетельствует достаточно пестрая картина распределения мест поимок голубого краба в регионе, как во временном, так и в географическом аспектах (рис. 1), а также частые случаи вылова этих беспозвоночных вблизи портов или в районах интенсивного судоходства.

В то же время практически все случаи обнаружения голубого краба в Азово-Черноморском бассейне объясняются и возможным распространением этих животных из Босфора по градиенту снижения солености поверхностных вод. При этом более частые случаи их поимок в восточной части Черного моря и в Азовском море по сравнению с другими районами могут быть связаны с совпадением миграций крабов с направлениями Анатолийского и Кавказского течений. В случае же их перемещения в северо-западном направлении крабам приходится преодолевать направленное в сторону Босфора достаточно мощное Румелийское течение.

На какой стадии акклиматизации в Азово-Черноморском бассейне находится голубой краб, пока также недостаточно ясно.

Р.С. Шавердашвили и Н.Ш. Нинуа [1975] считают, что, поскольку голубой краб тяготеет к распресненным участкам морей, а также имеет высокую плодовитость (до 2 млн икринок), можно ожидать, что он распространится и приживется в Азово-Черноморском бассейне.

По мнению Ю.П. Зайцева [Зайцев, 1998, 2006], природные условия моря, в том числе низкая соленость его воды, вполне пригодны для голубого краба и формируют условия для того, чтобы он стал массовым. Поэтому в настоящее

время происходит его натурализация в Черном море.

Аналогичного мнения придерживаются и О.А. Дирипаско с соавторами [2009], указывающие, что при определенном стечении обстоятельств натурализация голубого краба в Азово-Черноморском бассейне возможна.

Положительную роль в натурализации могут сыграть и особенности репродуктивной биологии самок, которые спариваются один раз в жизни в трехлетнем возрасте, а затем ежегодно в течение нескольких лет откладывают яйца [Монин, 1984].

Несомненно, что положительную роль в расселении голубого краба в Азово-Черноморском бассейне будет играть его эврибионтность. Этот вид может обитать в широких диапазонах солености и температуры воды: от пресных вод до гиперсоленых лагун в температурных пределах от 3 до 35 °C [Ettinger, Blye, 1981; Williams, 1984].

Но при длительном (15 суток и более) выдерживании при более низких температурах отмечается высокая смертность подопытных особей. При температурах воды ниже 5 °C у части крабов наблюдается аутономия конечностей для сохранения энергии [Rome et al., 2005].

Лимитирующими с точки зрения возможной натурализации голубого краба в Азово-Черноморском бассейне могут стать требования к температурному режиму и солености воды со стороны его личинок. Так, по имеющимся данным [Sulkin et al., 1976], для их выклева оптимальны температура воды более 19 °C и соленость свыше 20‰. По другим сведениям [Costlow et al., 1959], личинки для своего развития нуждаются в солености 22‰ и выше.

Анализ имеющихся данных показывает, что в последние годы частота поимок голубого краба в регионе, несомненно, возросла. За период с 2000 по 2010 г. в Черном и Азовском морях было отловлено столько же особей этого вида, сколько

за предыдущие 33 года. Но пока отлавливают только крупных особей и, преимущественно, самцов. Ни одного случая поимки самки, вынашивающей икру, не зафиксировано. Видимо, размножение этого краба в Азово-Черноморском бассейне пока не происходит.

Интересно, что количество аллохтонных для фауны Черного моря видов крабов (*Brachyura*) сравнительно невелико. Как указывает Н.В. Шадрин [2000], в отличие от остальных ракообразных, успех вселения в Черное море крабов не столь значителен, а экологические последствия этого процесса не изучены. Это мнение вполне справедливо и в отношении голубого краба.

Так, Ю.П. Зайцев [2006] отмечает, что плавающий голубой краб легко находит рыболовные сети и повреждает улов, предпочитая внутренние органы рыб. С другой стороны, благодаря крупным размерам он сможет стать объектом не только любительского, но и коммерческого лова. Автором предполагается даже возможность искусственного ускорения натурализации голубого краба в Черном море путем вселения в него крупной партии особей этого вида, но только после тщательного предварительного анализа последствий вселения [Зайцев, 1998].

Безусловно, следует учитывать широкий спектр питания голубого краба с преобладанием животной пищи и хищничества. Известно [Laughlin, 1982; Fitz, Wiegert, 1992; Species Fact..., 2011], что эти животные практически всеядны и употребляют в пищу детрит, моллюсков и других бентосных беспозвоночных, погибших животных, водную растительность, мелких крабов, в том числе особей собственного вида.

Таким образом, очевидно, что экологические последствия натурализации голубого краба в Азово-Черноморском бассейне будут неоднозначны.

Случай поимки голубого краба в районе пос. Лазаревское требует начать

обсуждение и еще одной важной проблемы – отсутствия налаженной отечественной системы мониторинга видового состава и состояния популяций видов-вселенцев в бассейне Черного моря.

Так, в районе пос. Лазаревское за последние годы, кроме голубого краба, отмечены случаи поимки еще нескольких аллохтонных для фауны моря видов гидробионтов – зеленой тигровой креветки *Penaeus semisulcatus* [Хворов и др., 2006], сальпы *Sarpa salpa* (сообщение готовится), судака *Sander lucioperca* (сообщение готовится), а также регулярно мигрирующей в Черное море, но пока ненатурализованной в нем европейской сардины *Sardina pilchardus* [Решетников и др., 2006].

Но этот район с гидрологической точки зрения не является уникальным для восточной части Черного моря. Аналогичный гидрологический режим характерен, по крайней мере, для всей прибрежной акватории Туапсе – Адлер, подвергающейся некоторому опреснению со стороны впадающих сюда крупных рек – Мзымты, Шахе, Псеуапсе, Аше и др.

Все случаи обнаружения указанных видов и, в том числе голубого краба, связаны с деятельностью Б.К. Бондарева, долгое время работавшего в Территориальном межрайонном отделении управления Россельхознадзора по г. Сочи и наладившего сбор данных от рыбаков о случаях поимок в этом районе аллохтонных видов гидробионтов.

Этот пример наглядно показывает, что работа одного человека в аспекте мониторинга, по крайней мере, видового состава вселенцев, может быть эффективнее масштабных, но кратковременных экспедиционных работ целых научно-исследовательских институтов. Мы можем только предположить, сколько чужеродных для фауны Черного моря видов гидробионтов попадают в сети рыбаков на протяжении почти 475 км его

российской части и оказываются нигде не учтенными и не описанными.

Очевидно, что на российском побережье Черного моря должен быть организован эффективно функционирующий центр экологического мониторинга морских видов-вселенцев.

Литература

- Александров Б.Г. Проблема переноса водных организмов судами и некоторые подходы к оценке риска новых инвазий // Морський екологічний журнал. 2004. Т. III. № 1. С. 5–17.
- Дирипаско О.А., Изергин Л.В., Кошкалда А.И. Первые находки голубого краба, *Callinectes sapidus* (Portunidae, Decapoda), в Азовском море // Вестник зоологии. 2009. Т. 43. № 6. С. 529–532.
- Заика В.Е. Морское биологическое разнообразие Черного моря и Восточного Средиземноморья // Экология моря. 2000. Вып. 51. С. 59–62.
- Зайцев Ю. Самое синее в мире. Нью-Йорк: Изд-во ООН, 1998. 142 с.
- Зайцев Ю.П. Введение в экологию Черного моря. Одесса: Эвен, 2006. 224 с.
- Макаров Ю.Н. Фауна Украины. Т. 26. Высшие ракообразные. Вып. 1–2. Десятиногие ракообразные. Киев: Наукова думка, 2004. 429 с.
- Монин В.Л. Новая находка голубого краба *Callinectes sapidus* (Decapoda, Brachyura) в Черном море // Зоологический журнал. 1984. Т. 63, вып. 7. С. 1100–1101.
- Расс Т.С. Ихтиофауна Черного моря и некоторые этапы ее истории // В сб.: Ихтиофауна черноморских бухт в условиях антропогенного воздействия. Киев: Наукова думка, 1993. С. 6–16.
- Решетников С.И., Пашков А.Н., Бондарев Б.К. Новый случай поимки европейской сардины *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792) (Clupeidae, Clupeiformes) в Северо-Восточной части Черного моря // Вопросы ихтиологии. 2006. Т. 46. № 6. С. 842–844.

- Сорокин Ю.И. Черное море: Природа, ресурсы. М.: Наука, 1982. 280 с.
- Хворов С.А. Десятиногие раки (Decapoda) // Вселенцы в биоразнообразии и продуктивности Азовского и Черного морей / Под общ. ред. Г.Г. Матишова и А.Р. Болтачева. Ростов н/Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2010. С. 70–75.
- Хворов С.А., Болтачев А.Р., Решетников С.И., Пашков А.Н. Первая находка зеленой тигровой креветки *Penaeus semisulcatus* (Penaeidae, Decapoda) в Черном море // Экология моря. 2006. Вып. 72. С. 65–69.
- Шавердашвили Р.С., Ниуа Н.Ш. О нахождении нового для Черного моря вида краба *Callinectes sapidus* Rathbun, 1896 // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. 1975. № 9. С. 19–20.
- Шадрин Н.В. Дальние вселенцы в Черном и Азовском морях: экологические взрывы, их причины, последствия, прогноз // Экология моря. 2000. Вып. 51. С. 72–77.
- Булгурков К. *Callinectes sapidus* Rathbun (Crustacea – Decapoda) в Черном море // Изв. НИИ рыб. стоп. и океаногр. 1968. Т. 9. С. 33–36.
- Aldridge J.B., Cameron J.N. Gill morphometry in the blue crab *Callinectes sapidus* Rathbun (Decapoda: Brachyura) // Crustaceana. 1982. V. 43. № 3. P. 279–305.
- Atar H.H., Seçer S. Width/Length-Weight Relationships of the Blue Crab (*Callinectes sapidus* Rathbun 1896) Population Living in Beymelek Lagoon Lake // Turk. J. Vet. Anim. Sci. 2003. № 27. P. 443–447.
- Bashtanny R., Webster L., Raaymakers S. 1st Black Sea Conference on Ballast Water Control and Management. Odessa, Ukraine, 10–12 October 2001: Conf. Report. GloBallast Monograph Ser. № 3. London: IMO, 2002. 112 p.
- Carlton J.T., Geller J. Ecological roulette: the global transport of nonindigenous marine organisms // Science. 1993. V. 261. P. 78–82.
- Costlow J.D., Bookhout Jr., Bookhout C.G. The larval development of *Callinectes sapidus* Rathbun reared in the laboratory // Biol. Bull. 1959. V. 116. № 3. P. 373–396.
- Eldredge L.G. First Record of the Blue Crab (*Callinectes sapidus*) in Hawaii (Decapoda: Brachyura) // Records of the Hawaii Biological Survey for 1994. Bishop Museum Occasional Papers / Ed. L. Neal Evenhuis and Scott E. Miller. 1995. V. 42. P. 55–58.
- Ettinger W.S., Blye R.W. Occurrence of blue crab *Callinectes sapidus* in the tidal freshwater reaches of the Delaware and Schuylkill rivers in 1976 // Journal of Crustacean Biology. 1981. V. 1. P. 177–182.
- Fitz H.C., Wiegert R.G. Local population dynamics of estuarine blue crabs: abundance, recruitment and loss // Marine Ecology Progress Series. 1992. V. 87. P. 23–40.
- Forward R.B., Cohen J.H. Factors affecting the circatidal rhythm in vertical swimming of ovigerous blue crabs, *Callinectes sapidus*, involved in the spawning migration // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 2004. V. 299. № 2. P. 255–266.
- Hines A.H. Ecology of juvenile and adult blue crabs: summary of discussion of research themes and directions // Bulletin of Marine Science. 2003. V. 72. № 2. P. 423–433.
- Laughlin R.A. Feeding Habits of the blue crab, *Callinectes sapidus* Rathbun, in the Apalachicola Estuary, Florida // Bulletin of Marine Science. 1982. V. 32. № 4. P. 807–822.
- Meise C.J., Stehlik L.L. Habitat use, temporal abundance variability, and diet of blue crabs from a New Jersey estuarine system // Estuaries. 2003. V. 26. № 3. P. 731–745.
- Oesterling M.J. Reproduction, growth and migration of blue crabs along Florida's Gulf Coast // State Univ. Syst. Florida Sea Grant. Rept. 1976. SUSF-SG-76-003. 19 p.
- Rome M.S., Young-Williams A.C., Davis G.R., Hines A.H. Linking temperature and

- salinity tolerance to winter mortality of Chesapeake Bay blue crabs (*Callinectes sapidus*) // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 2005. V. 319. P. 129–145.
- Species Fact Sheets. *Callinectes sapidus* (Rathbun, 1896) (Электронный документ) // FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations). Fisheries and Aquaculture Department // (<http://www.fao.org/fishery/species/2632/en>). Проверено 11.01.2011.
- Squires H.J. Decapod Crustacea of the Atlantic Coast of Canada // Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Sciences. 1990. V. 221. P. 1–532.
- Stein J.J. Blue crab (*Callinectes sapidus*) distribution and habitat utilization in the lower Hudson river and Tributaries: a report of the 1991 Polgar Fellowship Program. New Britain: Central Connecticut State University, 1991. 24 p.
- Sulkin S.D., Branscomb E.S., Miller R.E. Induced winter spawning and culture of larvae of the blue crab, *Callinectes sapidus* Rathbun // Aquaculture. 1976. V. 8. P. 103–113.
- Van Engel W.A. The blue crab and its fishery in Chesapeake Bay. Part I – Reproduction, early development, growth, and migration // Commercial Fisheries Review. 1958. V. 20. № 6. P. 6–17.
- Williams A.B. Shrimps lobsters, and crabs of the Atlantic coast of the United States, Maine to Florida. Washington: Smithsonian Institution Press, 1984. 550 p.
- Zaitsev Yu., Ozturk B. Exotic species in the Aegean, Marmara, Black, Azov and Caspian seas. Istanbul: Turkish Marine Research Foundation, 2001. 265 p.

**THE CAPTURE OF BLUE CRAB
(*CALLINECTES SAPIDUS*, DECAPODA, CRUSTACEA)
IN THE RUSSIAN SECTOR OF THE BLACK SEA**

© 2011 Pashkov A.N., Reshetnikov S.I., Bondarev K.B.

Kuban State University, Krasnodar, 350040;
apashkov@mail.ru

The case of alien blue crab (*Callinectes sapidus* Rathbum, 1896) capture in the Russian sector of the Black Sea is described. All known cases of this species detection in the Black and Azov seas are listed. The degree, probability and possible consequences of blue crab naturalization in the Azov-Black Sea basin are analyzed.

Key words: blue crab, *Callinectes sapidus*, allochthonous species, naturalization, spreading.