

УДК 582.594.2+581.5+502.753  
DOI: 10.26456/vtbio199

## **HAMMARBYA PALUDOSA (L.) KUNTZE: ТАК МНОГО ВОПРОСОВ**

**П.Ю. Жмылев<sup>1,4</sup>, И.В. Татаренко<sup>2</sup>, Е.Ю. Воронина<sup>1</sup>,  
Г.В. Дмитриев<sup>3</sup>, Е.М. Храпунова<sup>4</sup>**

<sup>1</sup>Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва

<sup>2</sup>Московский государственный педагогический университет, Москва

<sup>3</sup>Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина, Москва

<sup>4</sup>Университет «Дубна», Дубна

История изучения редкого растения *Hammarbya paludosa* насчитывает уже более ста лет. Однако до сих пор остается не ясным причины редкости этой миниатюрной орхидеи. В связи с этим рассмотрены литературные и оригинальные данные по ее встречаемости, разнообразию местообитаний, экологии, размножению, биоморфологии и микоризе. Особое внимание уделено не решенным вопросам.

**Ключевые слова:** *Hammarbya paludosa*, орхидные, редкие растения, экология, популяционная биология, биоморфология, микориза.

**Введение.** *Hammarbya paludosa* – болотная миниатюрная орхидея, высота которой обычно не превышает 10 см. Ее ареал, один из самых обширных среди орхидей Голарктики, простирается в Евразии и Северной Америке от Атлантического до Тихоокеанского побережий (Вахрамеева и др., 1994, 2014; Брагина, Вахрамеева, 2008). В силу этого в Красном списке МСОП *H. paludosa* характеризуется как вид, который в целом вызывает наименьшее опасение (LC по: Maiz-Tome, 2017). Между тем почти везде он встречается редко или очень редко, а его численность во многих регионах сокращается (Käsermann, Moser, 1999; Брагина, Вахрамеева, 2008; Harrap, Harrap, 2009; Jarzombkowski et al., 2014; Fay, 2015; Maiz-Tome, 2017; и др.).

Обычно редкость *H. paludosa* связывают с ее стеноитностью или недостатком подходящих местообитаний в конкретном регионе (Lietuvos..., 2007; Harrap, Harrap, 2009; Ефимов, 2011; Stroh, 2015; Maiz-Tome, 2017; Баркалов, Таран, 2019; и др.). Правда ряд авторов полагают, что это может быть ложным восприятием (Baldwin, 1961; Волкова, 2010; Efimov, 2011; Пучнина и др., 2015). В частности, A. Skogen (1973, p. 53) считает, что *H. paludosa*, обладая широким температурным диапазоном и индифферентностью к океаничности/континентальности климата, вообще проявляет черты «вездесущего вида», который просто просматривают. Этому вторят и

другие ботаники, сравнивая *H. paludosa* с «хамелеоном», который незаметен на общем фоне болотных растений (Whitfeld et al., 2015), или с явлением «солнечного затмения», когда растение не каждый год появляется на площадках (Seite, Durfort, 1995).

Очевидно, что это все взгляды на *H. paludosa* с разных позиций. Очевидно, что ситуация в разных регионах неодинакова. Однако, чем дальше вглядываешься в облик этой миниатюрной орхидеи, тем эти «очевидно» постепенно отступают на второй план перед растущим списком вопросов, на которые не находится однозначных ответов. Их краткому обзору и посвящено данное сообщение.

**Распространение и встречаемость.** Ареал *H. paludosa* трактуют по-разному, часто как циркумбореальный или как голарктический дизъюнктивный, реже как циркумтемператный или даже амфибореальный (Ebel, Mühlberg, 1991; Блинова, 2003; Брагина, Вахрамеева, 2008; Кириллова, 2010; Lieurade, Thomassin, 2011; Жмылев и др., 2013; Вахрамеева и др., 2014; Jarzombkowski et al., 2014; Хомутовский, 2014а,б; Bartók et al., 2019). Оценить степень адекватности этих определений непросто. Однако вполне ясно следующее: подавляющее большинство местонахождений *H. paludosa* расположены в лесной полосе, а их число в европейской части ареала так или иначе уменьшается в южном направлении (рис. 1). Севернее полосы бореальных лесов этот вид если и известен, то только в двух местах Канады (Whitfeld et al., 2015). Южнее, в лесостепной зоне, он очень редок, хотя в Челябинской области и достигает северных пределов степей (Мамаев и др., 2004).

Обычно *H. paludosa* встречается на равнинах и в предгорьях до высоты 300-500 м. И только на юге западноевропейской части своего ареала она поднимается в горы до 1400-1500 м над у. м. (Käsermann, Moser, 1999; Prosser, Bertolli, 2016). В силу этого *H. paludosa* иногда считают бореально-монтанным видом (Carey, Dines, 2002; Stroh, 2015).

Понятно, что ареал *H. paludosa* связан с происхождением этой орхидеи. К сожалению, на сей счет почти ничего не известно. Среди всех представителей подтрибы Malaxidinae монотипный р. *Hammarbya* обычно сближают с *Liparis* и *Malaxis*, с последним из которых даже объединяют. Эти два рода насчитывают по 300-400 видов наземных и эпифитных орхидей, большинство из которых встречаются в Юго-Восточной Азии. Молекулярно-филогенетические исследования указывают на то, что переход от эпифитного к наземному образу жизни в подтрибе Malaxidinae происходил однократно. В силу этого рода *Liparis* и *Malaxis* воспринимают сейчас как полифилетичные, а положение *H. paludosa* оценивают как не очень ясное (Cameron, 2005; Kadereit et al., 2016).

Понятно, что ареал *H. paludosa* связан с распространением болот. Например, по данным GBIF (Hammarbya..., 2019) больше всего местонахождений этого вида зарегистрировано в Швеции, Финляндии и Англии (рис. 1), то есть в тех районах Западной Европы, которые характеризуются наибольшей заболоченностью (Montanarella et al., 2006). Подобных примеров можно подобрать много (см. напр., северо-

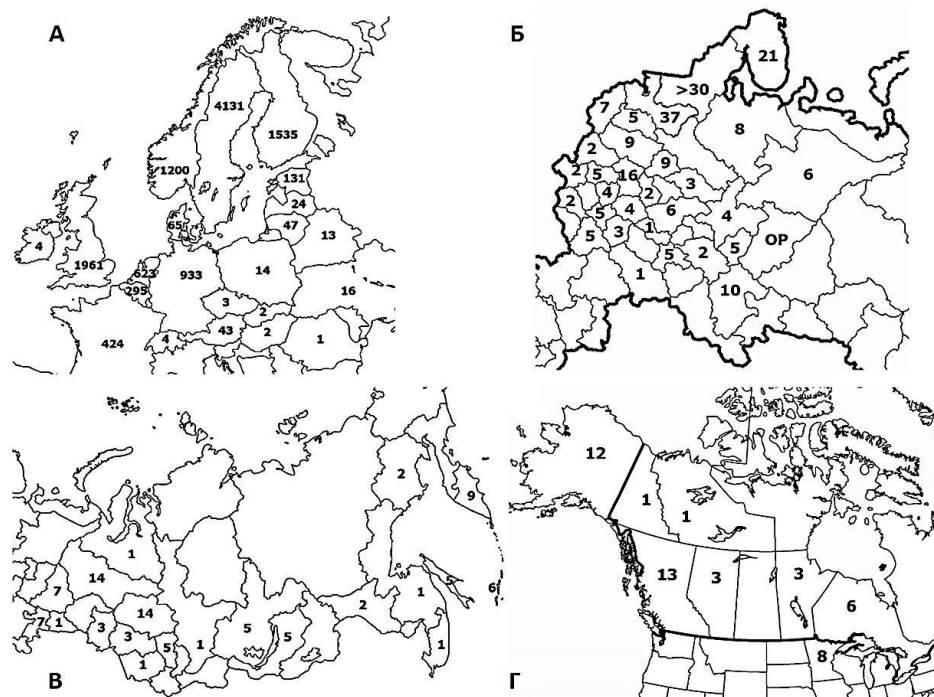


Рис. 1. Число местонахождений *H. paludosa* в странах Западной Европы (А), регионах РФ (Б, В) и Северной Америки (Г) по данным GBIF, региональным Красным книгам и специальным публикациям (всего 97 источников)

запад европейской России, рис. 1). Однако противоположных случаев кажется не меньше. Самый яркий из них - Западная Сибирь. Здесь, в частности в Томской области, уровень заболоченности которой в отдельных районах достигает 75% (Ландшафты..., 2012), известно всего 14 местонахождений *H. paludosa* (Красная..., 2002). По сравнению с некоторыми менее заболоченными районами Европы это очень скромное число (рис. 1). Конечно подобные сравнения наталкиваются на замечания, что флористическая изученность территорий разная, или, что эта миниатюрная орхидея постоянно «скрывается» от наблюдателя. Все так. Но если абстрагироваться от

этого или допустить, что это далеко не главный фактор, то необходимо обратить внимание на следующее.

1. По нашим подсчетам к настоящему времени известно около 12 тыс. местонахождений *H. paludosa*. Почти все они (97%) находятся в Европе (рис. 1). Из них больше половины ( $\approx 60\%$ ) – это территория Швеции, Норвегии и Финляндии. В силу этого *H. paludosa*, вероятно, следует рассматривать как преимущественно европейский вид, тяготеющий к районам Балтийского моря (см. Hultén, Fries, 1986).

2. В Европе и Северной Америке число местонахождений *H. paludosa* увеличивается к районам, которые прилегают к морям и океанам (рис. 1). При этом на Дальнем Востоке этот вид встречается главным образом на Сахалине, о-вах Большой Курильской гряды и тихоокеанском побережье Камчатки (Бурый, Чернягина, 2018; Баркалов, Таран, 2019), а в Восточной Азии – только в Японии (10 указаний GBIF, Hammarbya..., 2019). В связи с этим можно предположить, что встречаемость *H. paludosa* зависит как минимум от взаимодействия двух факторов: заболоченности территории и океаничности климата. В качестве иллюстрации приведем два примера. В Польше местонахождения *H. paludosa* расположены главным образом вдоль побережья Балтики (Sotek, 2010; Jarzombkowski et al., 2014), хотя переходные болота, на которых она здесь обычно растет, распространены гораздо шире. В Великобритании *H. paludosa* чаще всего встречается на севере (Шотландия) и вдоль западного побережья, то есть в тех районах, где выпадает много осадков и широко представлен один из двух типов болот, с которыми ассоциирована эта орхидея на Британских островах (Elkington et al., 2002; Stroh, 2015). Примечательно в связи с этим, что согласно шкалам Landolt (1977) и Ellenberg et al. (1991) *H. paludosa* приурочена соответственно к субокеаническому и океаническому-субокеаническому климату.

**Местообитания.** Удивительно, но при всей редкости *H. paludosa* список ее местообитаний довольно широкий. Прежде всего это болота и сфагновые сплавины (рис. 2). При этом, судя по литературным данным, эти болота разные: верховые, переходные и низинные (включая минератрофные, карстовые и ключевые), облесенные и открытые (рис. 2В), с озерками, лужицами или без оных. Здесь *H. paludosa* встречается на кочках или между ними, на голом торфе или моховом «ковре» из сфагновых, гипновых, а иногда даже зеленых мхов (Reeves, Reeves, 1985; Whitfeld et al., 2015). Кроме сплавин и болот эту орхидею, хотя и очень редко, регистрируют также на нарушенных торфяниках, заболоченных берегах ручьев, замшелых приморских скалах, сыром песке и сырых отложениях вулканического

шлака (Веcker, 2005; Кравченко, 2007; Баркалов, 2009; Головки и др., 2009; Шведчикова и др., 2012).

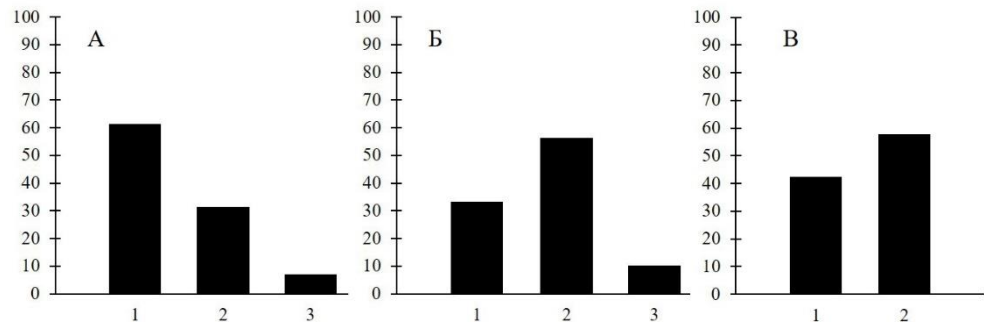


Рис. 2. Встречаемость (%) *N. paludosa* на: А – болотах (1), сплавины (2) и других местообитаниях (3), Б – верховых (1), переходных (2) и низинных болотах (3), В – на лесных (1) и открытых (2) болотах (по данным 172 публикаций)

По-видимому, с «точки зрения» *N. paludosa*, все это разнообразие местообитаний должно объединять следующее.

Во-первых – это постоянная увлажненность корнеобитаемого слоя. Действительно *N. paludosa* чаще всего обнаруживают или регистрируют большое скопление ее особей на сфагновых сплавины и топких участках болот (сфагновые, гипновые и торфяные мочажины). При этом она очень чувствительна к сезонным колебаниям увлажненности верхнего слоя торфа и, по мнению А. Skogen (1973), избегает не только периодически сухих, но и периодически затапливаемых мест. С другой стороны, скорее всего *N. paludosa* не любит застойного переувлажнения (Наггар, Наггар, 2009). Во всяком случае, часто отмечают, что она приурочена к условиям проточного переувлажнения (наклонные болота) или к тем участкам болот, на которых есть хотя бы слабый поток воды в приповерхностном слое (Брагина, Вахрамеева, 2008; Наггар, Наггар, 2009; Lieurade, Thomassin, 2011; Вахрамеева и др., 2014; Stroh, 2015; Блинова, 2016, и др.).

Во-вторых – это наличие свободных мест. В силу своих скромных размеров *N. paludosa*, очевидно, не обладает способностью долго удерживать занятые участки и характеризуется слабой конкурентной способностью (Skogen, 1973). Многие авторы указывают на это прямо или подчеркивают, что *N. paludosa* встречается в сообществах с разреженным травяным покровом, быстро исчезает при зарастании сфагновых ковров, или для сохранения ее популяций необходимо искусственное создание голых участков

(Gunnarsson et al., 2002; Becker, 2005; Lieurade, Thomassin, 2011; Dijk et al., 2015; Урбанавичуте, 2019; Кирилова, 2019, и др.).

Поскольку болота проявляют зонально-климатическую изменчивость, то естественно предположить, что на протяжении своего ареала болотные предпочтения *H. paludosa* могут быть разными. Правда, А. Skogen (1973), вероятно следуя своему восприятию этой орхидеи как «вездесущего вида», заявляет, что уловить подобные закономерности в Западной Европе невозможно. Наверно это так, но считаем преждевременным переносить это «невозможно» на весь ареал *H. paludosa*. Например, в Северной Америке, на Аляске и в Британской Колумбии этот вид обычно растет на открытых бедных сфагновых болотах (muskegs), а южнее (Монтана) – только в лесных богатых болотах (rich conifer swamps) с доминированием *Picea mariana* (Whitfeld et al., 2015; E-Flora BC ..., 2020). На северо-западе Европейской России *H. paludosa* чаще встречается на аапа болотах (Кравченко, 2007), а в Тульской области и Башкортостане – только на карстовых болотах (Волкова, 2010; Мулдашев, 2011).

К сожалению, выявление зонально-климатических закономерностей в предпочтениях *H. paludosa* к местообитаниям затруднено в силу различных подходов к классификации болот и недостатка детальных описаний.

**Экологические факторы.** Если в отношении увлажнения облик *H. paludosa* в целом кажется понятным (гигрофит или даже субгидрофит по: Лапшина, 2003), то в отношении других экологических факторов картина менее ясная. Обычно *H. paludosa* считают светолюбивым растением, которое изредка встречается при небольшом затенении (Брагина, Вахрамеева, 2008; Жмылев и др., 2013; Вахрамеева и др., 2014; Хомутовский, 2014а; Maiz-Tome, 2017, и др.)<sup>1</sup>. Это не означает, что *H. paludosa* встречается только на открытых болотах. Число ее местонахождений на лесных (и облесенных) болотах незначительно меньше (рис. 2). Правда это преимущественно светлые леса (сосняки, лиственничники, березняки) и участки с небольшой сомкнутостью крон. Однако на юге своего североамериканского ареала *H. paludosa* растет только на лесных болотах, в том числе в глубокой тени темнохвойных пород (Reeves, Reeves, 1985). Предполагают, что это связано с ее потребностью в более прохладных условиях (B.C. Conservation..., 1996). Аналогичную ситуацию мы наблюдали на переходном болоте в Московской области. Здесь наибольшее скопление *H. paludosa* находилось под полностью

---

<sup>1</sup> 4 и 9 баллы по шкалам Landolt (1977) и Ellenberg et al. (1991) соответственно.

сомкнутым пологом *Pinus sylvestris* и *Alnus glutinosa* (Жмылев и др., 2013). Возможно, освещенность не всегда является главным фактором для этого вида. Однако, у других орхидей в условиях затенения увеличивается микогетеротрофия (Liebel, 2016; см. раздел «Микориза»).

Обычно *H. paludosa* относят к облигатным ацидофилам (Брагина, Вахрамеева, 2008; Жмылев и др., 2013; Вахрамеева и др., 2014; Maiz-Tome, 2017)<sup>2</sup>, хотя она встречается и на щелочных болотах (Nagar, Nagar, 2009; Alkaline..., 2019), а значения pH, которые для нее приводят, охватывают интервал от 4,5 до 7,5 (Skogen, 1973; Pawlikowski, Jarzombkowski, 2009; Головки и др., 2009; Jarzombkowski et al., 2014; Bartók et al., 2019; Блинова, 2016). В силу гетерогенности болот вполне возможно, что оптимальные условия *H. paludosa* находятся в довольно узком диапазоне pH. Например, на болотах Норвегии и Ленинградской области этот вид ведет себя как умеренный ацидофил (Skogen, 1973; Брагина, Вахрамеева, 2008), а на болотах Нидерландов – как индикатор редких контактных сред между кислыми и нейтральными условиями, который очень чувствителен к подкислению (Dijk et al., 2015). Примечательно в связи с этим, что в кислых условиях и застойного переувлажнения количество и активность микоризных грибов уменьшаются (Шуэс et al., 2009; см. раздел «Микориза»).

Специальных исследований отношения *H. paludosa* к богатству почвы пока мало (Головки и др., 2009; Dijk et al., 2015). Судя по литературным данным, этот вид чаще встречается на переходных (рис. 2б) и мезотрофных болотах (Skogen, 1973; Блинова, 2003; Головки и др., 2009, и др.). Правда для отдельных территорий его связывают с олиготрофными условиями<sup>3</sup> или, напротив, с богатыми (эутрофными) болотами (Gunnarsson et al., 2002; Lieurade, Thomassin, 2011; Stroh, 2015; Whitfeld et al., 2015, и др.). Возможно *H. paludosa* вообще не требовательна к богатству почвы (Брагина, Вахрамеева, 2008; Вахрамеева и др., 2014). Если это действительно так, то:

1. Негативное влияние эфтрофикации на *H. paludosa* (Dijk et al., 2015), а также редкость этого вида на низинных (богатых) болотах (рис. 2б) могут быть обусловлены его слабой конкурентоспособностью, а не олиго- или мезо-олиготрофностью.

2. Вероятно, на минеротрофных (Jarzombkowski et al., 2014; Варлыгина и др., 2015; Кожин, 2015; Блинова, 2016, и др.) и переходных болотах для *H. paludosa* складывается наиболее

---

<sup>2</sup> 1 и 2 баллы по шкалам Landolt (1977) и Ellenberg et al. (1991) соответственно.

<sup>3</sup> 1 и 2 баллы по шкалам Landolt (1977) и Ellenberg et al. (1991) соответственно.



благоприятная обстановка по условиям проточного увлажнения, рН и активности микоризных грибов.

**Популяции.** Несмотря на то, что *H. paludosa* размножается семенами и вегетативными диаспорами, ее популяции обычно небольшие или даже маленькие с численностью 10-50 растений и плотностью 0,2-3,0 особей/м<sup>2</sup> (Gudžinskas, 2001; Narrap, Narrap, 2009; Jarzombkowski et al., 2014; Вахрамеева и др., 2014; Dijk et al., 2015, и др.). Популяции более крупные (> 100 особей) или с более высокой плотностью особей (max 14 особей/м<sup>2</sup>) встречаются редко (Seite, Durfort, 1995; Блинова, 2003; Becker, 2005; Брагина, Вахрамеева, 2008; Жмылев и др., 2013; Хомутовский, 2014а, и др.). При этом почти все авторы подчеркивают групповое расположение особей в популяциях и значительную динамику их численности по годам. К этому необходимо добавить следующее:

1. *H. paludosa* – самонесовместимый облигатный энтомофил (для сравнения см. Ефимов, 2011, Argue, 2012). Его мелкие, невзрачные цветки посещают разные двукрылые, но только один из них – (♂) *Phronia digitata* – зафиксирован как опылитель (Reeves, Reeves, 1984; Rakosy, 2014). Этот грибной комарик (голарктический вид) встречается на всем протяжении североамериканского ареала *H. paludosa* (Gagné, 1975), а в Европе известен только на севере России (Карелия), в Финляндии, Швеции и Норвегии (Kjærandsen et al., 2007). Возможно границы распространения *Ph. digitata* до конца не известны. Возможно *H. paludosa* могут опылять и другие мелкие двукрылые (Seite, Durfort, 1995; Narrap, Narrap, 2009). К сожалению исследований, на сей счет очень мало. Между тем плодоносит *H. paludosa* более или менее регулярно на всем протяжении своего ареала. Правда, процент плодообразования обычно невысокий, хотя в некоторых популяциях или в отдельные годы может достигать 64-90% (Reeves, Reeves, 1984; Käsermann, Moser, 1999; Seite, Durfort, 1995; Kjærandsen et al., 2007; Брагина, Вахрамеева, 2008; Narrap, Narrap, 2009; Вахрамеева и др., 2014; Rakosy, 2014; Хомутовский, 2014а, и др.). Ряд авторов связывают низкий репродуктивный успех (соотношение плодов и цветков) *H. paludosa* с общим недостатком опылителей, влиянием на активность опылителей погоды, расположением соцветия ниже уровня травостоя или поеданием плодов грызунами и насекомыми (Argue, 2012; Seite, Durfort, 1995; Rakosy, 2014; Хомутовский, 2014а).

2. Семена *H. paludosa* разносятся ветром и водой. В разных условиях и в зависимости от размера коробочек средняя реальная семенная продуктивность ее плода варьирует от 370 до 1512 семян (Reeves, Reeves, 1984; Татаренко, 1996; Брагина, Вахрамеева, 2008; Хомутовский, 2014а). Логика подсказывает, что во избежание погребения семян в торф первичный покой у *H. paludosa* должен быть



непродолжительны, тем более, что длина ее проростка едва превышает 2-3 см (Татаренко, 1996; Брагина, Вахрамеева, 2008). Действительно в опытах Z. Pilyés (2011) семена этой орхидеи быстро прорастали на сфагнуме и тростниково-осоковом торфе. Однако, *H. paludosa* фигурирует среди редких растений с перманентным семенным банком (Baskin, Baskin, 2014). Следовательно, ее семена должны сохранять всхожесть как минимум 2 года. В таком случае восстановление популяций *H. paludosa* через несколько лет после их исчезновения (Lieurade, Thomassin, 2011; Jarzombkowski et al., 2014) может быть связано не только с заносом семян, но и с их одновременным прорастанием. К сожалению, пока мало что известно об эффективности семенного размножения и первых стадиях онтогенеза этой орхидеи (Вахрамеева и др. 2014).

3. Многие авторы указывают, что *H. paludosa* размножается преимущественно вегетативно (Seite, Durfort, 1995; Käsermann, Moser, 1999; Блинова, 2003; Наггар, Наггар, 2009, и др.). Правда это «преимущественно вегетативно» не подкреплено специальными исследованиями. Достоверно известно только следующее: а) популяции *H. paludosa* характеризуются групповым расположением особей; б) на листьях *H. paludosa* и, реже, прицветниках эндогенно закладываются пропагулы (0,1-0,5 см дл.), которые хотя и могут разноситься водой, но обычно в конце лета опадают рядом с материнским растением; в) в разных условиях число пропагул на одном листе варьирует от 2 до 40 (Taylor, 1967; Reeves, Reeves, 1984; Брагина, Вахрамеева, 2008; Вахрамеева и др., 2014; Хомутовский, 2014а, и др.). При этом дочерняя особь первого года жизни – это миниатюрное растение (0,8-2,9 см дл.) без корней, для последующего развития которого необходима инфицированность микоризным грибом (Rasmussen, 1995; Брагина, Вахрамеева, 2008). Правда в некоторых популяциях образование пропагул вообще не обнаружено (Татаренко, 1996; Жмылев и др., 2013; Rakosy, 2014). Возможно на способность *H. paludosa* образовывать пропагулы влияют не только условия местообитания, но и генетические различия популяций в силу их дистанционной разобщенности.

4. *H. paludosa* не числится в списке видов с продленным покоем (Жмылев и др., 2018). Возможно в будущем это будет исправлено поскольку: зимний покой у нее эндогенный (Reeves, Reeves, 1984), а также есть указания о повторном появлении растений через несколько лет после исчезновения (Seite, Durfort, 1995; Lieurade, Thomassin, 2011; Баранова, 2012; Силаева, 2017). В частности, мы наблюдали в одной из популяций Московской области появление нескольких генеративных особей через 2 года после исчезновения всей популяции. Если действительно *H. paludosa* способна к продленному покою, то

совместно с семенным банком это должно вносить определенный вклад в динамику ее популяций.

**Габитус.** Хотя онтогенез *H. paludosa* полностью не изучен, развитие системы ее побегов описано подробно (Ebel, Müehlberg, 1991; Татаренко, 1996, 2015; Брагина, Вахрамеева, 2008; Tatarenko, 2007; Вахрамеева и др., 2014). В силу этого мы обратим внимание только на следующие особенности.

1. *H. paludosa* – одностебельное растение с безрозеточным (на сфагнуме) или, реже розеточными (на голом торфе) генеративным побегом. По разным данным стебель такого побега несет 4-6 листовых придатков, отличающихся развитием листовой пластинки, окраской (чешуи или листья) и наличием мясистого влагалища (Ebel, Müehlberg, 1991; Татаренко, 1996; Брагина, Вахрамеева, 2008). Обычно при описании такого побега указывают на наличие только одной боковой почки, которая расположена в пазухе верхнего листа (почка возобновления). Между тем, хотя возможно и очень редко, встречаются особи с двумя генеративными побегами (Брагина, Вахрамеева, 2008). Это позволяет предполагать, что *H. paludosa* может вегетативно размножаться не только посредством вегетативной диаспории, но и партикуляции s.l.

2. *H. paludosa* традиционно относят к травянистым многолетникам. Облик ее «подземного тела» описывают как симподиально нарастающее вертикальное корневище, у которого последнее междоузлие каждого годовичного прироста видоизменено в псевдобульбу (клубень). Тип такого корневища зависит от субстрата: удлиненное или укороченное соответственно на сфагнуме и голом торфе. По мнению Е.А. Брагиной и М.Г. Вахрамеевой (2008), нередко встречаются растения с пятью клубнями, условный возраст которых не менее семи лет. Однако большинство авторов указывают, что клубни сохраняются не более (1)2(3) лет (Reeves, Reeves, 1984; Seite, Dürfort, 1995; Käsermann, Moser, 1999; Harrap, Harrap, 2009; Lieurade, Thomassin, 2011; Dijk et al., 2015; Stroh, 2015, и др.). Исходя из этого, следует признать, что в зависимости от условий (местообитание, регион) *H. paludosa* может развиваться не только как многолетник, но и как замещающий двулетник.

3. Функцию запасаения у *H. paludosa* выполняют клубень и мясистые влагалища чешуй и листьев (Reeves, Reeves, 1984; Ebel, Müehlberg, 1991; Rasmussen, 1995; Harrap, Harrap, 2009; Stroh, 2015). По мнению F. Ebel и H. Müehlberg (1991) пустые клетки влагалищ функционально напоминают гиалиновые клетки сфагнома. Кроме того, в мясистых влагалищах расположены гифы грибов (Rasmussen, 1995).

4. Согласно H.N. Rasmussen (1995) у *H. paludosa* развивается только один придаточный корень на побеге. Он растет внутри предыдущего прироста корневища («внутренний» корень), а функцию всасывания из внешней среды выполняют трихомы, расположенные на 1-2-ом междоузлии. Предполагают, что такой «внутренний» корень не только абсорбирует вещества, образующиеся при распаде старых тканей корневища, но и является транспортным путем для грибного инфицирования нового побега возобновления (Rasmussen, 1995; Nagar, Nagar, 2009). Очень редко сообщается, что у *H. paludosa* развивается еще 1-4 коротких (0,5-1,5 см дл.) придаточных «внешних» корня с корневыми волосками (Reeves, Reeves, 1984; Брагина, Вахрамеева, 2008). По наблюдениям И.В. Татаренко в одной из популяций Приморья такие «внешние» корни есть не у всех взрослых особей.

**Микориза.** Обычно в публикациях, посвященных экологии и биологии *H. paludosa*, ее связь с микоризными грибами даже не упоминается. Действительно, данных очень мало. Однако их характер позволяет высказать следующие соображения.

1. Предположение некоторых авторов о перманентной связи *H. paludosa* с микоризными грибами (Summerhayes, 1951; Nilson, 1979 – цит. по: Татаренко, 1996) очевидно следует признать подтвержденным. Семена этой орхидеи прорастают *in vitro* только в присутствии грибов (Андропова и др., 2000; Куликов, Филиппов, 2001; Мамаев и др., 2004), а для всех последующих этапов ее онтогенеза зарегистрированы цитологические или молекулярно-генетические маркеры наличия микоризных грибов (Татаренко, 1996; Шлы́с, 2011; Шлы́с et al., 2014; Вахрамеева и др., 2014; Дмитриев, 2017, 2018).

2. Местоположение грибов в теле взрослых особей *H. paludosa* до конца не выяснено. По одним указаниям – это основания мясистых чешуевидных листьев, охватывающих клубень, и «внутренний» корень (Rasmussen, 1995), по другим – корневище (Дмитриев, 2017) или «внешние» корни (Вахрамеева и др., 2014), если они развиваются. Могут ли все эти структуры быть инфицированы одновременно, или расположение грибов зависит от стадии сезонного развития растения и условий местообитания? Эти вопросы остаются пока без ответа. Требуется подтверждения и представление H. N. Rasmussen (1995) о проникновении грибов через «внутренний» корень из прошлогоднего прироста в новый побег возобновления.

3. К настоящему времени благодаря молекулярно-генетическим исследованиям идентифицированы 4 микобионта *H. paludosa* из двух популяций (Шлы́с, 2011; Шлы́с et al., 2014; Дмитриев, 2017, 2018). Это базидиальные грибы *Tulasnella* sp. (Венгрия, Мурманская обл.) и *Ceratobasidium cornigerum* (Bourdot) D.P. Rogers (Мурманская обл.), и

аксомицеты *Meliniomyces* sp. и *Varicosporium elodeae* Kegel. (Мурманская обл.). Первые два вступают в микоризу с растениями разных семейств, включая орхидные, а вторые - являются эндофитами *H. paludosa* с неизвестными функциями (Дмитриев, 2017).

4. Судя по литературным данным, все выявленные микобионты *H. paludosa* потенциально способны присоединять ее в мицелиальные сети с другими растениями болот, прежде всего с хвойными деревьями и эрикоидными кустарничками (Дмитриев, 2017). Если это действительно так, то естественно предположить, что взрослые особи *H. paludosa* проявляют черты как минимум частичной гетеротрофии. Предварительные результаты определения  $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$  и соотношения N/C в растениях из одной популяции Мурманской области не отрицают такой возможности (Дмитриев, 2018).

**Заключение.** Так что же такое *H. paludosa*? Растение болот, которое в силу его миниатюрности ботаники просто просматривают? Или редкий вид в силу своих биологических и экологических особенностей? Скорей всего и то и другое. Изложенная выше попытка анализа литературных данных не только свидетельствует о недостаточной изученности его биологии и экологии, но и подталкивает к новым вопросам. Возможно *H. paludosa* при всей огромности своего ареала тяготеет к районам с океаническим климатом. Возможно *H. paludosa* встречаясь на разных болотах приурочен здесь к особым условиям (увлажнение, кислотность и др.). Возможно *H. paludosa* обладает продленным покоем, а плотность его популяций зависит от численности микоризных грибов. Впрочем, мы умышленно старались не навязывать своего мнения по всем рассмотренным вопросам, и причин тому несколько. Во-первых, почти все упомянутые в обзоре мнения (заключения) на данном этапе следует рассматривать как более или менее обоснованные предположения. Во-вторых, мы посчитали, что в условиях малочисленности детальных исследований и калейдоскопа суждений важнее обратить внимание на проблемы, нежели искать правоту той или иной точки зрения. Несомненно, что без решения этих проблем трудно рассчитывать на высокую эффективность мероприятий по сохранению *H. paludosa*.

*Авторы чрезвычайно признательны М.Г. Вахрамеевой и Т.И. Варлыгиной (МГУ) за консультации, Е.Ф. и В.Ф. Мальшевым (БИН РАН) за помощь в проведении молекулярной идентификации микобионтов и А.В. Тиунуову (ИПЭЭ РАН) за проведение изотопного анализа образцов.*

### **Список литературы**

- Андропова Е.В., Куликов П.В., Филиппов Е.Г., Васильева В.Е., Батыгина Т.Б.* 2000. Проблемы и перспективы семенного размножения *in vitro* орхидных умеренной зоны // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепция. Т. 3. Системы репродукции. СПб.: Мир и семья. С. 513-524.
- Баранова О.Г.* 2012. Хаммарбия болотная // Красная книга Удмуртской Республики. Чебоксары: Перфектум. С. 317.
- Баркалов В.Ю.* 2009. Флора Курильских островов. Владивосток: Дальнаука. 468 с.
- Баркалов В.Ю., Таран А.А.* 2019. Хаммарбия болотная // Красная книга Сахалинской области: Растения и грибы. Кемерово: ООО Технопринт. С. 133.
- Блинова И.В.* 2003. Материалы к биологии *Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze (Orchidaceae) в Мурманской области (Россия) // Бюл. Моск. об-ва исп. природы. Отд. биол. Т. 108. Вып. 6. С. 47-51.
- Блинова И.В.* 2016. О сопряженности пространственного размещения популяций редких видов орхидных и осоковых с кислотностью и электропроводностью почв на минеротрофном и насыщенном основаниями болоте в Мурманской области (Россия) // Вест. Кольск. науч. центра РАН. №4. С. 108-120.
- Брагина Е.А., Вахрамеева М.Г.* 2008. Гаммарбия болотная // Биологическая флора Московской области. Вып. 16. Тула: Гриф и К. С. 26-42.
- Бурый В.В., Чернягина О.А.* 2018. Гаммарбия болотная // Красная книга Камчатки. Т. 2. Растения. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 48.
- Варлыгина Т. И., Голубева М.А., Сорокин А. И.* 2015. Представители семейства Orchidaceae на ключевых минеротрофных болотах средней России // Охрана и культивирование орхидей. Минск: Вараксин А.Н. С. 44-49.
- Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Татаренко И.В.* 2014. Орхидные России (биология, экология, охрана). М.: КМК. 495 с.
- Вахрамеева М. Г., Татаренко И. В., Быченко Т. М.* 1994. Экологические характеристики некоторых видов евразийских орхидных // Бюл. Моск. об-ва исп. природы. Отд. биол. Т. 99. Вып. 4. С. 75-82.
- Волкова Е.М.* 2010. Гаммарбия болотная // Красная книга Тульской области: растения, грибы. Тула: Гриф и К. С.142.
- Головко О.В., Орлов А.А., Якушенко Д.Н.* 2009. Эколого-ценотические особенности *Hammarbia paludosa* (L.) O.Kuntze в Ривненском природном заповеднике (Украина) // Растительность болот: современные проблемы классификации, картографирования, использования и охраны. Минск: Право и экономика. С. 120-124.
- Дмитриев Г.В.* 2017. Первые данные о микобионтах *Hammarbya paludosa* (L.) Kuntze (Orchidaceae). Режим доступа: [https://lomonosov-msu.ru/archive/Lomonosov\\_2017/data/10743/uid146464\\_report.pdf](https://lomonosov-msu.ru/archive/Lomonosov_2017/data/10743/uid146464_report.pdf) (дата обращения: 01.10.2020).

- Дмитриев Г.В.* 2018. Анализ микогетеротрофии *Goodyera repens* (L.) R. Br. и *Hammarbya paludosa* (L.) Kuntze // Матер. IV (XII) Межд. бот. конф. молодых ученых в Санкт-Петербурге 22–28 апреля 2018 года. БИН РАН, СПб. С. 208.
- Ефимов П.Г.* 2011. Орхидные северо-запада европейской России. М.: КМК. 211 с.
- Жмылев П.Ю., Карпухина Е.А., Веряскина Е.В., Терехова А.С.* 2013. *Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze (Orchidaceae): новое местонахождение редкого вида в Московской области // Вестник РУДН. Сер. Экология и безопасность жизнедеятельности. № 2. С. 19-24.
- Жмылев П.Ю., Татаренко И.В., Вахрамеева М.Г., Воронина Е.Ю., Лазарева Г.А., Прохоров В.П.* 2018. “Спящие красавицы”: краткий обзор разнообразия продленного покоя у растений // Бюл. Моск. об-ва исп. природы. Отд. биол. Т. 123. Вып. 3. С. 41-53.
- Кириллова И.А.* 2010. Орхидные Печоро-Илычского заповедника (Северный Урал). Сыктывкар. 144 с.
- Кирилова И.А.* 2019. Гаммарбия болотная // Красная книга Республики Коми. Сыктывкар: Коми респ. типограф. С. 404.
- Кожин М. Н.* 2015. Редкие виды сосудистых растений и растительные сообщества минеротрофного болота между Кандалакшей и Колвицей (Мурманская область) // Труды КарНЦ РАН. № 4. С. 48-64.
- Кравченко А. В.* 2007. Конспект флоры Карелии. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. 403 с.
- Красная книга Томской области.* 2002. Томск: Том. ун-т. 402 с.
- Куликов П.В., Филиппов Е.Г.* 2001. Особенности становления микоризного симбиоза в онтогенезе орхидных умеренной зоны // Экология. № 6. С.442-446.
- Ландшафты болот Томской области.* 2012. Томск: НТЛ. 400 с.
- Лапишина Е.Д.* 2003. Флора болот юго-востока Западной Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та. 296 с.
- Мамаев С.А., Князев М.С., Куликов П.В., Филиппов Е.Г.* 2004. Орхидные Урала: систематика, биология, охрана. Екатеринбург: УрО РАН. 123 с.
- Мулдашев А.А.* 2011. Хаммарбия болотная // Красная книга Республики Башкортостан. Т. 1. Уфа: МедиаПринт. С. 89.
- Пучнина Л.В., Головина Е.О., Филиппов Д.А., Галанина О.В., Макарова М. А., Кучеров И.Б.* 2015. Местонахождения редких и охраняемых видов в проектируемом природном парке «Звозский» и его окрестностях (Архангельская область) // Вест. САФУ. Сер. Естеств. науки. № 4. С. 100–110.
- Силаева Т.Б.* 2017. Гаммарбия болотная // Красная книга Республики Мордовия. Т. 1. Редкие виды растений и грибов. Саранск: Морд. ун-т. С. 204.
- Татаренко И.В.* 1996. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М.: Аргус. 207 с.
- Татаренко И.В.* 2015. Атлас побегово-корневых модулей орхидных России и Японии. М.: Модерат. 238 с.

- Урбанавичуте С.П. 2019. Гаммарбия болотная (*Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze) в заповеднике «Керженский» // Тр. Гос. природ. биосфер. зап. «Керженский». Том 9. Ниж. Новгород. С. 44-47.
- Хомутовский М.И. 2014а. *Hammarbya paludosa* (L.) Kuntze на территории Тверской области: биология, экология, вопросы охраны // Вест. Нижегород. у-та им. Н.И. Лобачевского. № 3. С. 128-141.
- Хомутовский М.И. 2014б. Орхидные (Orchidaceae Juss.) Валдайской возвышенности // Фиторазнообразие вост. Европы. Т. 8. № 3. С. 45-62.
- Шведчикова Н.К., Аветов Н.А., Шишконокова Е.А. 2012. Новые местонахождения редких растений на территории ХМАО-Югры // Turczaninowia. Вып. 15. С. 45-50.
- Alkaline fens in Poland – diversity, resources, conservation.* 2019. Natur. Club, Świebodzin. 315 p.
- Argue C.L. 2012. The pollination biology of North American Orchids. V. 2. North of Florida and Mexico. Springer, New York, N.Y. 202 p.
- Baldwin W.K.W. 1961. *Malaxis paludosa* (L.) Sw. in the Hudson Bay low lands // Canad. Field-Natur. V. 75. P. 74-77.
- Bartók A., Brădeanu A.N., Bobocea M.-M., Goja P.L. 2019. Rediscovery and a new record of the elusive and enigmatic *Hammarbya paludosa* (L.) Kuntze (Orchidaceae) in Romania // Contr. Bot. V. 54. P. 99-106.
- Baskin C., Baskin J.M. 2014. Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. Academic Press, San Diego. 1586 p.
- B.C. Conservation Data Centre. 1996. Species Summary: *Malaxis brachypoda*. B.C. Minist. of Environment. Available: <http://a100.gov.bc.ca/pub/eswp/> (accessed Sep 4, 2020).
- Becker T. 2005. Die Sumpfwurzel *Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze auf der nordfriesischen Insel Amrum // Kiel. Not. Pflanzenkd. Schleswig-Holstein Hamb. V. 33. S. 98–100.
- Cameron K.M. 2005. Leave it to the leaves: a molecular phylogenetic study of Malaxideae (Epidendroideae, Orchidaceae) // Amer. J. Bot. V. 92. P. 1025-1032.
- Carey P.D., Dines T.D. 2002. *Hammarbya paludosa* L. // New Atlas of the British and Irish Flora. Oxford Univ. Press, Oxford. P. 841.
- Dijk G., Loeb R., Brouwer E., Smolders F., Eimers N. 2015. Standplaatseigenschappen van de veenmosorchis in Nederlands // De Levende Natuur. V. 116. P. 208-214.
- E-Flora BC: Electronic Atlas of the Plants of British Columbia.* 2020 [eflora.bc.ca].
- Ebel F., Mühlberg H. 1991. Notizen zur Oekomorphologie von *Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze // Flora. V. 185. P. 143-150.
- Efimov P. G. 2011. Revealing the decline and expansion of orchids of NW European Russia // Europ. J. Envir. Sci. V. 1. P. 7–17.
- Elkington T., Dayton N., Jackson D.L., Strachan I.M. 2002. National Vegetation Classification: Field guide to mires and heaths. Peterborough: JNCC. 120 p.
- Ellenberg H., Weber H. E., Düll R., Wirth V., Werner W., Paulißen D. 1991. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa // Scr. Geobot. V. 18. S. 1-248.



- Fay M.F. 2015. British and Irish orchids in a changing world // *Curtis's Bot. Mag.* V. 32. P. 3-23.
- Gagné R.J. 1975. A revision of the Nearctic species of the genus *Phronia* (Diptera: Mycetophilidae) // *Trans. Am. Ent. Soc.* V. 101. P. 227-318.
- Gudžinskas Z. 2001. Diversity, State, and protection of Orchidaceae species in Lithuania // *J. Eur. Orch.* V. 33. P. 415-441.
- Gunnarsson U., Malmer N., Rydin H. 2002. Dynamics or constancy in *Sphagnum* dominated mire ecosystems? A 40-year study // *Ecography.* V. 25. P. 685-704.
- Harrap A., Harrap S. 2009. *Orchids of Britain and Ireland.* A & C Black, London. 480 p.
- Hammarbya paludosa* Kuntze in *GBIF Secretariat (2019)*. GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/39omei> accessed via GBIF.org on 2020-08-22. Global Biodiversity Information Facility, GBIF. *Hammarbya paludosa* Kuntze. URL: <https://www.gbif.org/species/2817361> (дата обращения: 20.08.2020).
- Hultén E., Fries M. 1986. *Atlas of North European vascular plants north of the Tropic of Cancer.* V. 1. Koeltz Scientific Books, Königstein. 498 p.
- Illyés Z. 2011. Habitat studies and laboratory analyses aimed at promoting the active protection of Hungarian marsh orchids, with special regard to the species fen orchid (*Liparis loeselii*) and bog orchid (*Hammarbya paludosa*). PhD thesis, Eötvös Loránd Univ., dep. Plant Physiol. Mol. Plant Biol., Budapest. 10 p.
- Illyés Z, Halsz K, Rudnoy S, Ouanphanivanh N, Garay T, Bratek Z. 2009. Changes in the diversity of the mycorrhizal fungi of orchids as a function of the water supply of the habitat // *J. Appl. Bot. Food Quality.* V. 83. P. 28-36.
- Jarzombkowski F., Bernacki L., Pawlikowski P., Szczepański M., Przemyski A., Bróz E. 2014. *Hammarbya paludosa* (L.) Kuntze // *Polska Czerwona Księga Roślin.* Inst. Ochrony Przyrody PAN, Kraków. P. 798-800.
- Kadereit J. W., Albach D. C., Ehrendorfer F., Galbany-Casals M., Garcia-Jacas N., Gehrke B., Kadereit G., Kilian N., Klein J. T., Koch M. A., Kropf M., Oberprieler C., Pirie M.D., Ritz C.M., Röser M., Spalik K., Susanna A., Weigend M., Welk E., Wesche K., Zhang L.-B., Dillenberger M.S. 2016. Which changes are needed to render all genera of the German flora monophyletic? // *Willdenowia* V. 46. P. 39-91.
- Käsermann Ch., Moser D.M. 1999. *Merkblätter Artenschutz: Blütenpflanzen und Farne.* Buwal Schriftenreihe Vollzug Umwelt. 344 s.
- Kjærandsen J., Hedmark K., Kurina O., Polevoi A., Økland B., Götmark F. 2007. Annotated checklist of fungus gnats from Sweden (Diptera: Bolitophilidae, Diadocidiidae, Ditomyiidae, Keroplatidae and Mycetophilidae) // *Insect Syst. Evol. Suppl.* V. 65. P. 1-128.
- Landolt E. 1977. *Okologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora* // *Veroff. Geobot. Inst. ETH. Zurich.* H. 64. S. 1-208.
- Lietuvos raudonoji knyga.* 2007. Kaunas: Lututė. 800 p.
- Lieurade A., Thomassin G. 2011. *Hammarbya paludosa* (L.) Kuntze dans le Massif armoricain: état des lieux en 2009 et proposition d'un plan de

- conservation // E.R.I.C.A. № 24. P. 9-32.
- Maiz-Tome L.* 2017 *Hammarbya paludosa* // IUCN Red List of Threatened Species.
- Montanarella L., Jones R.J.A., Hiederer R.* 2006. The distribution of peatland in Europe // *Mires and Peat*. Art. 1. URL: <http://www.mires-and-peat.net>.
- Pawlikowski P., Jarzombkowski F.* 2009. *Hammarbya paludosa* – another species of the Orchidaceae family discovered in the mires of the Rospuda river valley // *Frag. Flor. Geobot. Polon.* V. 16. P. 33–38.
- Pladias.* 2020. Database of the Czech flora and vegetation. URL: <http://www.pladias.cz>.
- Prosser F., Bertolli A.* 2016. Second record of *Hammarbya paludosa* (L.) Kuntze (Orchidaceae) in Italy // *Italian Bot.* V. 2. P. 1-6.
- Rakosy D.* 2014. Zur Bestäubungsbiologie dreier seltener Orchideenarten in Kärnten: *Epipogium aphyllum*, *Malaxis monophyllos* und *Hammarbya paludosa* // *Carinthia II J.* 204/124. S. 589-618.
- Rasmussen H.N.* 1995. Terrestrial orchids. From seed to mycotrophic plant. Cambridge Univ. Press, Cambridge. 444 p.
- Reeves L. M., Reeves T.* 1984. Life history and reproduction of *Malaxis paludosa* in Minnesota // *Amer. Orchid Soc. Bull.* V. 53. P. 1280-1291.
- Reeves T., Reeves L.* 1985. Rediscovery of *Malaxis paludosa* (L.) Sw. (Orchidaceae) in Minnesota // *Rhodora.* V. 87. P. 133-136.
- Seite F., Durfort J.* 1995. *Hammarbya paludosa*: sa répartition dans le Massif armoricain // E.R.I.C.A., *Bull. Bot. Armor.* n° 6. P. 67-72.
- Skogen A.* 1973. Autecological studies on *Hammarbya paludosa* at Hitra, Central Norway // *Norw. J. Bot.* V. 21. P. 53-68.
- Sotek Z.* 2010. Distribution patterns, history and dynamics of peatland vascular plants in Pomerania (NW Poland) // *Biodiv. Res. Conserv.* V. 18. P. 1-82.
- Stroh P.A.* 2015. *Hammarbya paludosa* L. Bog Orchid // Species Account. Botanical Society of Britain and Ireland. URL: <https://bsbi.org/species-accounts>.
- Tatarenko I.V.* 2007. Growth habits of temperate terrestrial orchids // *Orchid biology: reviews and perspectives.* V. IX. New York Bot. Gard. Press. Bronx, New York. P. 91-161.
- Taylor R. L.* 1967. The foliar embryos of *Malaxias paludosa* // *Canad. J. Bot.* V. 45. P. 1553-1556.
- Whitfeld T.J.S., Rowe E.R., Lee M.D., Smith W.R.* 2015. New occurrences of the elusive *Malaxis paludosa* (Orchidaceae) in Minnesota // *Rhodora.* V. 117. P. 98-105.

**HAMMARBYA PALUDOSA (L.) KUNTZE:  
SO MANY QUESTIONS**

**P.Yu. Zhmylev<sup>1,4</sup>, I.V. Tatarenko<sup>2</sup>, E.Yu. Voronina<sup>1</sup>, G.V. Dmitriev<sup>3</sup>,  
E.M. Khrapunova<sup>4</sup>**

<sup>1</sup>Lomonosov Moscow State University, Moscow

<sup>2</sup>Moscow Pedagogical State University, Moscow

<sup>3</sup>Tsitsin Main Botanical Garden RAS, Moscow

<sup>4</sup>State University «Dubna», Dubna

The study of the rare plant *Hammarbya paludosa* has more than a hundred years of history. Nevertheless, the reasons for the rarity of this miniature orchid are still not clear. In this regard, the literature and original data on its occurrence, habitat diversity, ecology, reproduction, biomorphology and mycorrhiza are considered. Particular attention is paid to unresolved issues.

**Keywords:** *Hammarbya paludosa, orchids, rare plants, ecology, population biology, biomorphology, mycorrhiza.*

*Об авторах:*

ЖМЫЛЕВ Павел Юрьевич – доктор биологических наук, доцент кафедры геоботаники, ФГБОУ ВО «Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова», 119234, Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12; профессор кафедры экологии и наук о Земле университета «Дубна», 141980, Московская область, Дубна ул. Университетская, 19; e-mail: zhmylev@gmail.com.

ТАТАРЕНКО Ирина Васильевна – доктор биологических наук, старший научный сотрудник УНБЦ, ФГБОУ ВО «Московский государственный педагогический университет», 119991, Москва, ул. Малая Пироговская, д. 1; e-mail: tulotis@yandex.ru.

ВОРОНИНА Елена Юрьевна – кандидат биологических наук, доцент кафедры микологии и альгологии, ФГБОУ ВО «Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова», 119234, Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, 119234, Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12; e-mail: mvsadnik@list.ru.

ДМИТРИЕВ Гергий Владимирович – старший лаборант лаборатории молекулярной систематики растений, Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, 127276, Москва, ул. Ботаническая, д. 4; e-mail: go.dmit@mail.ru.

ХРАПУНОВА Евгения Михайловна – аспирант кафедры экологии и наук о Земле университета «Дубна», 141980, Московская область, Дубна ул. Университетская, 19; e-mail: orchidblack@mail.ru.

Жмылев П.Ю. *Hammarbya paludosa* (L.) Kuntze: так много вопросов / П.Ю. Жмылев, И.В. Татаренко, Е.Ю. Воронина, Г.В. Дмитриев, Е.М. Храпунова // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2021. №. 2(62). С. 56-73.