

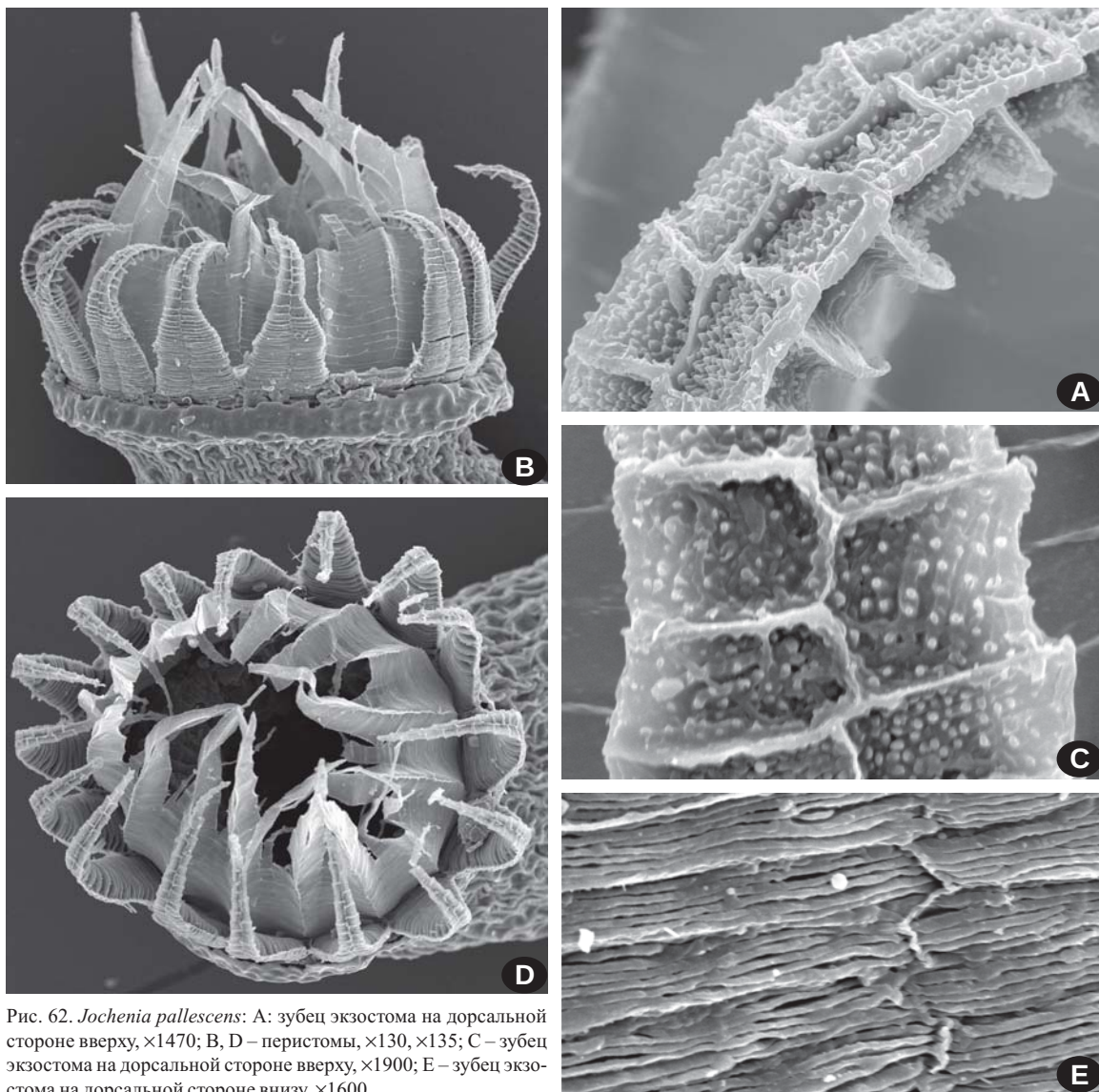


Рис. 62. *Jochenia pallescens*: А: зубец экзостома на дорсальной стороне вверх, $\times 1470$; В, D – перистомы, $\times 130$, $\times 135$; С – зубец экзостома на дорсальной стороне вверх, $\times 1900$; Е – зубец экзостома на дорсальной стороне вниз, $\times 1600$.

СЕМ. JOCHENIACEAE Jan Kučera & Ignatov
— ЙОХЕНИЕВЫЕ

М.С. Игнатов

Растения от умеренно мелких до средних размеров, в густых, плоских или б.м. рыхлых дерновинках, беловато- или буровато-зеленые, слабо или сильно блестящие. *Стебель* простертый, правильно перисто ветвящийся в одной плоскости или неправильно, прерывисто ветвящийся, все-сторонне или б. м. уплощенно, б. м. густо облиственный; веточки облиственны как и стебель; гиалодермис отсутствует, центральный пучок из немногих клеток, слабо развитый, но почти всегда хорошо заметный; парафиллии отсутствуют;

проксимальные веточные листья в латеральном положении относительно зачатков веточек, ланцетные или яйцевидно-ланцетные, иногда разделенные на две доли почти до основания; ризоиды на стебле ниже места прикрепления листа. *Стеблевые листья* односторонне серповидно согнутые, иногда всесторонне обращенные, яйцевидно-ланцетные или ланцетные, постепенно суженные в длинную узкую верхушку, иногда оттянутую в почти волосовидный кончик, в основании слабо полого закругленные, вогнутые; край плоский или внизу узко отогнутый, пильчатый на всем протяжении, но иногда зубцы низкие и туповатые; *клетки* линейные, (5–)7–12:1, гладкие или со слабо выступающими верхними углами, в углах осно-

вания многочисленные или единичные квадратные и коротко прямоугольные, б. м. толстостенные, обычно с хлоропластами, образующие неясно отграниченную группу в 5–15 клеток высотой. *Веточные листья* мельче и более узкие, в остальном сходны со стеблевыми. *Однородный, спорофиты* часто. *Перихециальные листья* складчатые, без жилки. *Ножка* длинная. *Коробочка* прямостоячая или слабо наклоненная, внизу почти прямая, выше середины более резко согнутая, бледно-бурая. *Крышечка* с длинным клювиком. *Колечко* отпадающее. *Перистом* полно развитый, бледно окрашенный; *зубцы экзостомы* внизу на дорсальной стороне поперечно штриховатые, выше мелко папиллозные; *эндостом* с высокой базальной мембраной и широкими сегментами, не перфорированными по килю, реснички длинные. *Споры* мелкие. *Колпачок* клубковидный, голый.

Hypnum pallescens, а затем *Stereodon pallescens* занимал обособленное положение в этих родах, и в результате был выделен в отдельный род (Schlesak *et al.*, 2018), который был отнесен к семейству Entodontaceae. Углубленный анализ на более широкой выборке, однако, не подтвердил обоснованность отнесения к этому семейству, так что *Jochenia* было предложено выделить в отдельное однородное семейство (Kučera *et al.*, 2019). Хотя явных родственных групп у семейства нет, нельзя не отметить относительно большее сходство с Rylaisiadelphaceae (пыльчатый по всей длине край листа, крышечка с длинным клювиком, преобладание эпифитов).

Род. 1. **Jochenia** Hedenäs, Schlesak & D. Quandt
— Йохения

Тип рода: *Jochenia pallescens* (Hedw.) Hedenäs, Schlesak & D. Quandt. Род включает 2 вида, распространенных преимущественно в гемибореальной зоне Северного полушария. Название в честь Йохена Хайнрикса (Jochen Heinrichs, 1969–2018), немецкого бриолога и палеонтолога, внесшего большой вклад в разработку методологии эволюционного анализа и изучение филогении мохообразных, преимущественно печеночников.

1. Листья односторонне согнутые в сухом и влажном состоянии, постепенно суженные к верхушке; клетки углов основания листа квадратные, образующие ушковую группу в 10(15) клеток высотой; коробочки 1.5–2 мм дл.
..... 1. *J. pallescens*
- Листья согнутые, но при этом направленные отчасти в разные стороны, и особенно во влаж-

ном состоянии выглядят всесторонне обращенными; сужение от основания к верхушке листа б. м. резкое; клетки углов основания листа б. ч. прямоугольные, образуют ушковую группу в 3–6(–10) клеток высотой; коробочки 1.1–1.5 мм дл. 2. *J. protuberans*

1. Leaves falcate-secund, gradually narrowed to apices; leaf margins with 10(15) mostly quadrate alar cells; capsules 1.5–2 mm long

..... 1. *J. pallescens*

Jochenia pallescens is a common species in the southern boreal zone and hemiboreal zone of European Russia as well as in southern parts of Siberia and the Russian Far East. It usually grows in forests on newly fallen logs and *Betula*, *Alnus*, *Tilia*, *Quercus*, *Picea*, and *Abies* trunk bases. Occasionally it occurs on acidic rocks. The species can be recognized by its regularly pinnate branching and numerous capsules with rostrate opercula. In European Russia *J. pallescens* is the least variable species (Fig. 63) in a genus that is especially difficult in Asia and the Far East probably because of occasional hybridization events between populations of *J. pallescens* and *J. protuberans*. One such likely hybrid from the Kuril Islands is shown in Fig. 64.

- Leaves ± falcate, not secund, pointed in various directions, somewhat abruptly tapered to narrowly lanceolate acumina; leaf margins with 3–6 (–10) mostly short-rectangular alar cells; capsules 1.1–1.5 mm long

2. *J. protuberans*
For a long time *Jochenia protuberans*—usually under the name *J. pallescens* var. *reptile*—has been controversially treated in West Europe. Ando (1976) provided type specimen illustrations of *Hypnum reptile* Michx. and *Hypnum protuberans* that highlighted the differences between *Hypnum protuberans* and *H. pallescens*, although he did not accept *H. protuberans* as a separate taxon. Recently its status as a distinct species has been established on the basis of DNA barcode evidence (Kučera *et al.*, 2019). *Jochenia protuberans* occurs mainly in oceanic or otherwise humid climates. Most Russian collections are from Kamchatka, Sakhalin Island and the Kuril Islands. It has also been found in southern Siberia (Khamar-Daban Range, Baikal area). Plants of *J. protuberans* are especially distinctive when they are wet because the leaf apices are strongly curved and reflexed in various directions giving the plants a non-*Hypnum* aspect that is very much different from that of *J. pallescens*. In

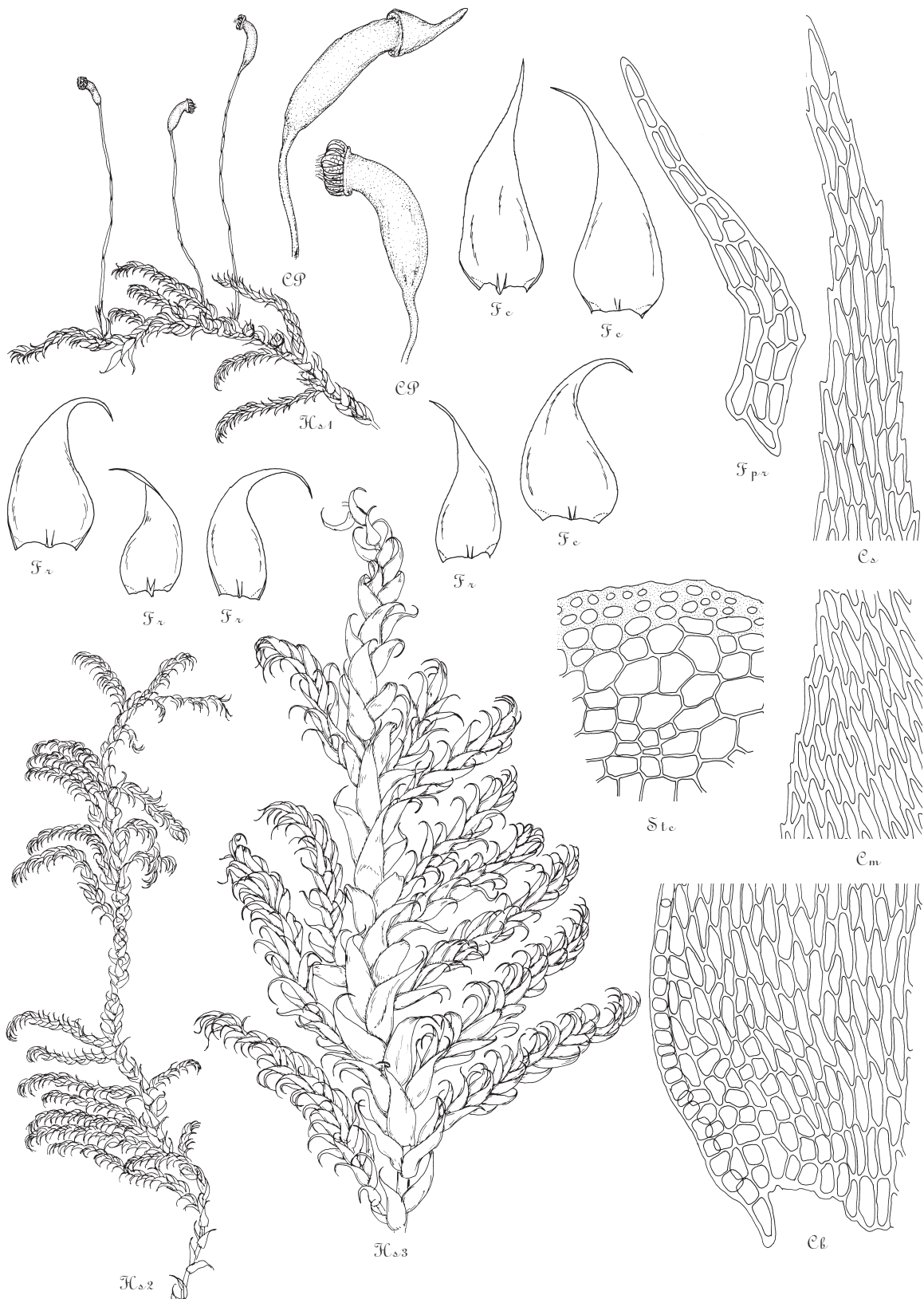


Рис. 63. *Jochenia palleescens*: $\mathcal{H}_{s1-2} \times 5$; $\mathcal{H}_{s3} \times 15$; $\mathcal{CP} \times 15$; $\mathcal{F} \times 31$; $\mathcal{Stc} \times 310$; $\mathcal{Fpr} \times 310$; $\mathcal{C}_s, m, b \times 310$.

the Kuril Islands there are populations that are genetically intermediate between *J. protuberans* and *J. pallescens* (Fig. 64). These populations form hoary tufts and have somewhat flexuose leaf apices. However such intermediates are not common when compared to both parent species (Ignatov *et al.*, 2022a), and this supports their acceptance as distinct species.

1. **Jochenia pallescens** (Hedw.) Hedenäs, Schlesak & D. Quandt, Bryoph. Diversity & Evol. 40(2): 47. 2018. — *Leskea pallescens* Hedw., Sp. Musc. Frond. 219–220, pl. 55, f. 1–6. 1801. — *Hypnum pallescens* (Hedw.) P. Beauv., Prodr. Aethéogam. 67. 1805. — *Stereodon pallescens* (Hedw.) Mitt., J. Proc. Linn. Soc., Bot., Suppl. 1(2): 99. 1859. — **Йохения бледноватая**. Рис. 62–64.

Растения в густых, плоских дерновинках, беловато- или буровато-зеленые. *Стебель* простертый, 2–5 см дл., правильно перисто ветвящийся, всесторонне или б. м. уплощенно, б. м. густо облиственный; веточки до 5 мм дл. *Стеблевые листья* односторонне серповидно согнутые (обычно сильно, иногда слабо), 0.8–1.4×0.3–0.5 мм, яйцевидно-ланцетные, вогнутые, постепенно суженные в длинную узкую верхушку, в основании слабо закругленные; край пильчатый на всем своем протяжении, иногда внизу узко отвороченный; *клетки* (25–)35–55(–80)×(6–)7–8(–9) μm, в углах основания листа многочисленные квадратные и коротко прямоугольные, б. м. толстостенные, образующие ушковую группу в 10–15 клеток высотой. *Веточные листья* 0.6–1.0×0.2–0.35 мм. *Ножка* 0.8–1.2 см. *Коробочка* 1.5–2.0 мм дл. *Споры* 12–17 μm.

Описан из Швеции. Обычный и массовый вид на юге части бореальной зоны и на севере зоны хвойно-широколиственных лесов на большей части территории Европы; не заходит в Арктику, на юг проникает до Марокко, Кавказа, Средней Азии, Гималаев, Китая, Тайваня; также указывается как широко распространенный вид в Северной Америке. Однако данные о распространении этого вида основаны на широком его понимании, когда род *Jochenia* понимали как включающий один вид. В мировом масштабе род не обработан, поэтому распространение видов можно оценить пока только предварительно. На большей части европейской России *J. pallescens* морфологически мало изменчива; здесь он растет на недавно упавших валежинах, пнях, на деревьях, особенно на наклоненных стволах березы, липы, дуба, а в горах азиатской части России – на стволах и ветвях ели и пихты. Редок на камнях (гранитах и песчаниках), но на севере таежной зоны встречается именно на камнях, и здесь вид внешне выглядит уже иначе: у него часто почти прямые листья. В азиатской России встречается преимущественно в южных рай-

онах, в Якутии только на самом юге, на Дальнем Востоке – на север до Камчатки. На Курильских островах встречаются популяции, промежуточные по данным ДНК-маркирования между *J. pallescens* и *J. protuberans*. В данной “Флоре...” такие генотипы рассматриваются в пределах *J. pallescens* (Рис. 64, также см. ниже).

Mu **Krl**Ar Ne ZFI NZ **Km Kmu** Ura
Kn Le Ps No Vo Ki Ud Pe Sv
Sm Br Ka Tv Msk Tu Ya Iv Ko Vl Rz Nn Ma Mo Chu Ta Ba Che
Ku Be OrL Li Vr Ro Tm Pn Ul Sa Sr Vlg Kl As Or
Cr Krd Ady St KCh KB SO In Chn Da
 YG Tan SZ NI Ynw Ynh Yne VI Chw Chc Chs Chb
 Uhm **YN HM** Krn Tas Ev Yol Yyi Yko **Mg Kkn**
Sve Krg Tyu Om Nvs To Krm Irm Yc Yvl Yal Khn Kks Kam Kom
Al Alt Ke Kha Ty Krs Irs Irb **Bus Bue Zbk**
Am Khm Khs Evr Prm Sah Kur

Вид часто встречается с коробочками, что позволяет легко его заметить и узнать, тем более, что на стволах деревьев и валежнике это почти единственный вид с односторонне согнутыми листьями. *Sanionia uncinata*, другой широко распространенный вид, растущий в сходных местообитаниях, легко отличается в природе более крупными размерами растений, обычно желтоватой окраской, сильно согнутыми, сильно продольно складчатыми листьями с характерно вздернутыми кончиками и простой жилкой. *Hypnum cupressiforme*, другой эпифит (относительно нередкий в более западных и южных районах европейской части России), обычно имеет более крупные размеры растений и лишь сверху слабо пильчатые листья; истонченные теневые формы *H. cupressiforme* могут приближаться к *J. pallescens* по размерам, но они не имеют столь густого и правильного ветвления и у них практически никогда не развиваются спорофиты (а если они есть, то они насыщенной буроватой окраски, но бледные как у *J. pallescens*). Сравнительно широко распространенный в Азии *Pseudohygrohypnum fauriei*, часто растущий на деревьях, имеет гораздо более сильно согнутые листья, а часто встречающиеся коробочки у него сильно согнутые, буроватые или оранжеватые, с конической крышечкой без клювика. На Курильских островах были собраны растения с сильно оттянутыми верхушками листьев, которые по последовательностям ДНК оказались промежуточными между *J. pallescens* и *J. protuberans* (Рис. 64).

2. **Jochenia protuberans** (Brid.) Jan Kučera & Ignatov, Taxon 68(4): 647. 2019. — *Hypnum protuberans* Brid., Bryol. Univ. 2: 612. 1827. — **Йохения выступающая**. Рис. 65.

Растения в рыхлых дерновинках, светло- или бледно желтовато-зеленые, блестящие. *Стебель* простертый, 3–6 см дл., умеренно правильно или прерывисто перисто ветвящийся, всесторонне облиственный, верхушки листьев обращены в разные стороны; веточки до 5 мм дл. *Стеблевые листья* согнутые, 0.8–1.2×0.4–0.5 мм, яйцевидные, слабо вогнутые, умеренно резко суженные в узкую



Рис. 64. *Jochenia pallescens* (Курильские острова – Kuril Islands): Hs1 $\times 14$; CP $\times 14$; Hs2 $\times 22.5$; F $\times 31$; Stc $\times 310$; Cs, m, b $\times 310$.

ланцетную верхушку, в основании слабо закругленные; край пильчатый на всем своем протяжении или внизу почти цельный, иногда внизу узко отвороченный; клетки $(21-30-55(-72) \times (3-4-6(-7) \mu\text{m})$, в углах основания коротко прямоугольные и немногочисленные квадратные, б. м. толстостенные, образующие нерезко отграниченную группу в 3–6(–10) клеток высотой. Веточные листья 0.6–1.1 $\times$ 0.2–0.4 мм. Ножка 0.8–1.2 см. Коробочка 1.1–1.5 мм дл. Споры 15–17 μm .

Описан из Западной Европы без указания конкретного местонахождения. До недавнего времени вид не рассматривался как самостоятельный и считался формой предыдущего (а иногда рассматривался как синоним *Hypnum reptile*, описанного из Северной Америки). Подробные описания и иллюстрации типового материала и *Hypnum reptile*, и *H. protuberans* привел Андо (Ando, 1976), подчеркнувший отличия последнего от *J. pallescens*, хотя сам он и не придал *H. protuberans* какого-либо таксономического статуса из-за наличия переходных форм. Генетические отличия *J. protuberans* и *J. pallescens*

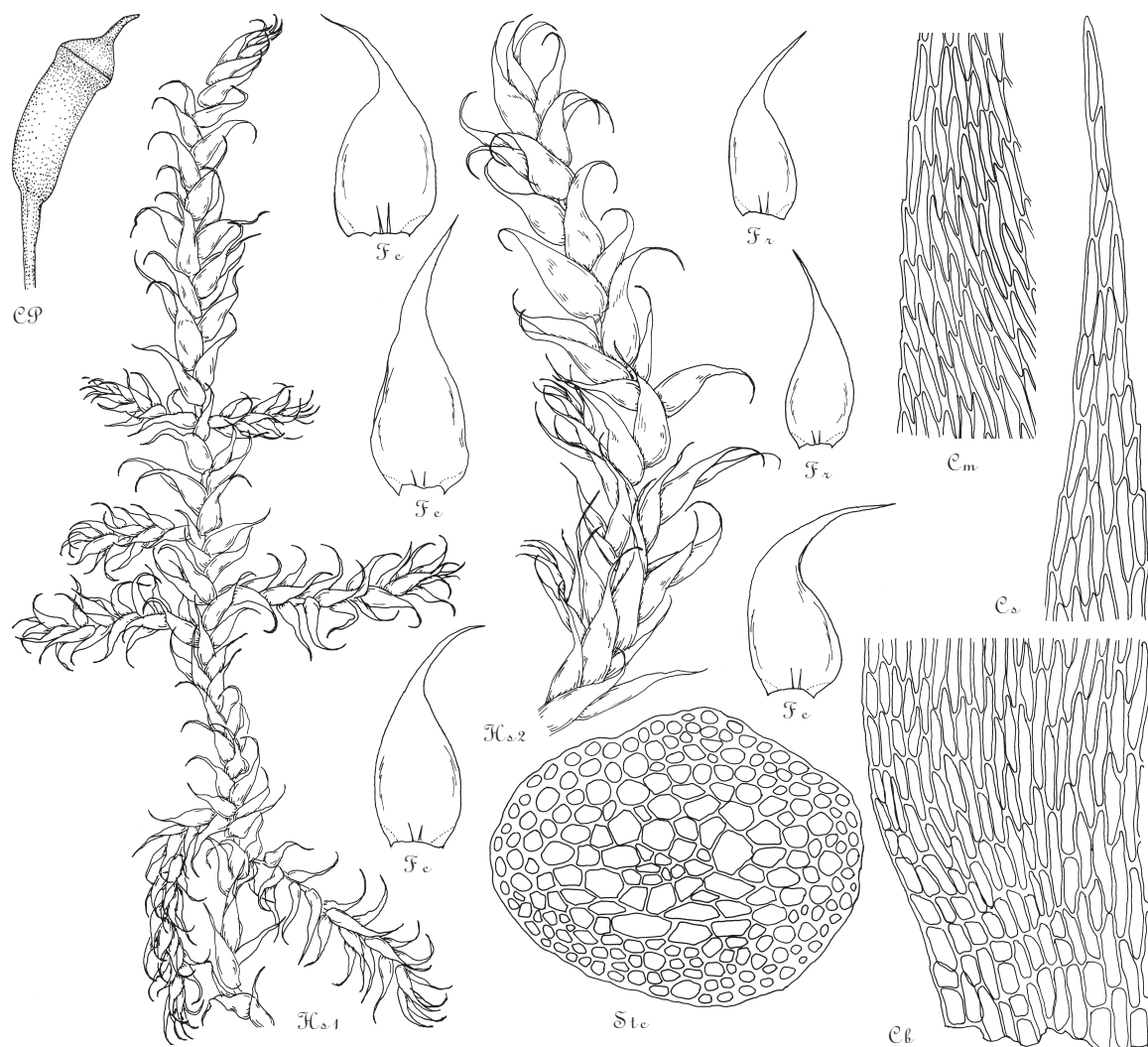


Рис. 65. *Jochenia protuberans*: Hs1 $\times 12$; Hs2 $\times 23.5$; CP $\times 12$; F $\times 30$; Stc $\times 300$; Cs, m, b $\times 310$.

были показаны Яном Кучерой с соавторами (Куцера *et al.*, 2019). Растения, соответствующие западноевропейским по данным ДНК маркирования, встречаются также в Северной Америке, на атлантическом побережье Канады, а в России – на Дальнем Востоке (на Камчатке и Курилах), а также в высокогорьях хребта Хамар-Дабан у озера Байкал. На Южных Курилах и Сахалине имеется довольно много сборов типичной *J. protuberans* (Ignatov *et al.*, 2022a), хотя на Курильских островах были собраны и растения, имеющие промежуточные признаки между двумя видами *Jochenia* (Рис. 64); здесь они отнесены к *J. pallescens*, поскольку соответствуют этому виду по форме листа и клеткам ушной группы. Как и *J. pallescens*, *J. protuberans* – эпифит и эпиксил.

Mu Krl Ar Ne ZFI NZ Km Kmu Ura
Kn Le Ps No Vo Ki Ud Pe Sv
Sm Br Ka Tv Msk Tu Ya Iv Ko VI Rz Nn Ma Mo Chu Ta Ba Che
Ku Be Orl Li Vr Ro Tm Pn Ul Sa Sr Vlg Kl As Or
Cr Krd Ady St KCh KB SO In Chn Da

YG Tan SZ NI Ynw Ynh Yne VI Chw Chc Chs Chb
Uhm YN HM Krn Tas Ev Yol Yyi Yko Mg Kkn
Sve Krg Tyu Om Nvs To Krm Irn Yc Yvl Yal Khn Kks **Kam** Kom
Al Alt Ke Kha Ty Krs Irs Irb **Bus** Bue Zbk
Am Khm Khs Evr Prm **Sah Kur**

В природе *J. protuberans* можно спутать как с *J. pallescens*, так и с *Pylaisiadelphina tenuirostris*. Последний вид можно отличить от *J. protuberans* по красному стеблю и крупным, нередко вздутым клеткам в углах основания листа и более длинным коробочкам с очень длинным клювиком. В природе *J. protuberans* можно отличить от *J. pallescens* по характеру облиственности, особенно во влажном состоянии, когда листья сильнее отогнуты и обращены в разные стороны, а не односторонне обращенные. Кроме того, узнать *J. protuberans* помогает сравнительно короткая коробочка, имеющая при этом крышечку с длинным клювиком. Немногочисленные клетки углов основания листа хорошо дифференцируют этот вид от *J. pallescens* при изучении под микроскопом.