

Was macht die Flora in der Nacht? Sie duftet, sie flirtet, sie tanzt!



Prof. Michael HOHLA

Therese-Riggle-Straße 16
A-4982 Obernberg am Inn
m.hohla@eduhi.at

Es sind die wirklich magischen Momente eines lauen Sommerabends: Es dämert bereits. Wir stehen im Garten und beobachten gespannt das Öffnen der Nachtkerzenblüten (*Oenothera* spp.), besser gesagt das Aufplatzen der lebensprallen Knospen. Eine, zwei, drei ... viele! Um uns herum öffnen sich wie von Zauberhand gesteuert dutzende gelb leuchtende Blüten. „Schönheit der Nacht“ bezeichnete sie einst mein Vater. Und genau das sind sie! Wer oder was gibt ihnen das Kommando zum Öffnen der Blüten? Was treiben die Pflanzen eigentlich sonst noch so in der Nacht? Wachen oder schlafen sie? Können Pflanzen etwa sogar träumen? Es geht also um die nächtlichen Abenteuer unserer Flora. Beleuchten wir gemeinsam einige Phänomene!

Seit jeher haben sich die Menschen, besonders aber Dichter*innen und Philosoph*innen, über die Nacht Gedanken gemacht. Auch ein FRIEDRICH NIETZSCHE (1988) tat dies, denn er schreibt: «*Es giebt einen Theil der Nacht, von welchem ein Einsiedler sagen wird: „horch“ jetzt hört die Zeit auf!*» Bei allen Nachtwachen, insbesondere, wenn man sich auf ungewöhnlichen nächtlichen Fahrten und Wanderungen befindet, hat man in Bezug auf diesen Theil der Nacht (ich meine die Stunden von Eins bis Drei) ein wunderliches erstauntes Gefühl, eine Art von „Viel zu kurz!“ oder „Viel zu lang!“ ... Mich dünkt, daß eben dies auch die Alten ausdrückten mit „*intempestiva nocte*“ und „*en aoronykti*“ (Aeschylus ...), also „da in der Nacht, wo es keine Zeit giebt.“» Es sind also nicht die Momente der Dämmerung oder die romantischen Mondscheinlandschaften, die hier gemeint sind, sondern jene Zeit, in der ein großer Teil der Menschheit normalerweise schläft, die Zeit, in der es scheinbar keine Zeit gibt.

Das mit dem allgemeinen nächtlichen Schlafen war früher einmal eindeutiger. Nach der Einführung des elektrischen Lichts wurde für viele die Nacht zum Tag und der Tag zur Nacht. Heute kann man nur staunen, wie viel Verkehr auf unseren Straßen auch mitten in den Nächten herrscht – und das nicht nur in den Städten: Menschen auf dem Weg von der oder zur Arbeit, Heimkehrende, Liebende, Verzeifelte, Ruhelose ... Aber es macht einen wesentlichen Unterschied, ob man in einem Fahrzeug durch die Nacht gleitet oder ob man zu

Fuß, vielleicht sogar ohne Lichtquelle, unterwegs ist. Auf den nächtlichen Wegen sind es oft Menschen, die nicht schlafen können, die ihre Hunde ausführen oder Nachtschwärmer*innen, die mehr oder weniger trunken nach Hause ziehen. Es dürfte nicht besser werden mit unseren Nächten, denn „das Anthropozän“, so der aus Dänemark stammende Soziologe Nicolaj Schultz, sei „*offenbar kein guter Ort zum Schlafen*“ (SCHULTZ 2024)!

Erlebnis Nacht

In der Dunkelheit durch die Landschaft zu wandern, kann ein Erlebnis sein, wie John Lewis-Stempel in seinem Buch „Wandern bei Nacht“ (LEWIS-STEMPEL 2024) wunderbar beschreibt. Unsere Sinne werden geschärft, die Schritte konzentrierter gesetzt, die Stimmen der Wildnis gehört. In der Nacht erwacht die Natur zu neuem Leben. Um uns kreisen und flattern die Fledermäuse in der Luft, Graugänse (*Anser anser*) streifen in Formation über unsere Köpfe hinweg und vereinzelt hören wir deren Rufe, Glühwürmchen leuchten durch die Sommernacht, Igel rascheln im Gebüsch, eine dicke Kröte sitzt am Weg und ein Waldkauzweibchen (*Strix aluco*) ruft sein „Kuwit“. Und die Pflanzen? Sie werben um die Gunst der Nachtfalter, ... wenn diese nicht gerade durch das viele künstliche Licht unserer Städte, Siedlungen und Straßen irritiert sind. Lichtverschmutzung! Schon skurril, dass Licht verschmutzt, indem es erhellt!

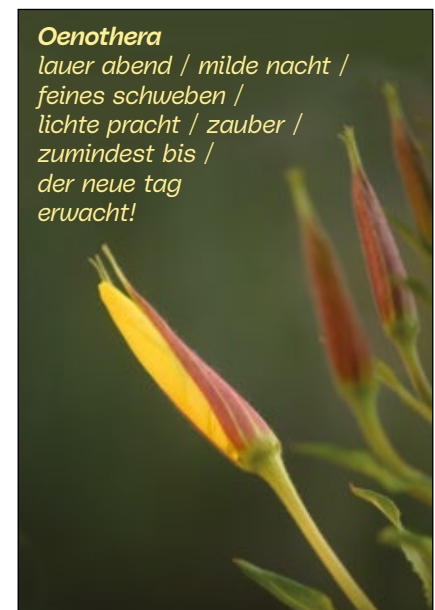


Abb. 1: Eine sich öffnende Knospe der Rotkelch-Nachtkerze (*Oenothera erythrosepala*) in unserem Garten – auch nahezu geschlossen bereits eine Schönheit!



Abb. 2: Die Rotkelch-Nachtkerze (*Oenothera erythrosepala*) mit weit offenen Blüten – die männlichen Staubgefäße haben schon gestäubt, die weiblichen vierteiligen Narben hängen aufnahmebereit weit aus der Blüte heraus.

Schönheit der Nacht

Das Öffnen der Nachtkerzenblüten (Abb. 1 u. 2) an Sommerabenden gehört zum Erstaunlichsten und Schönsten, was „unsere“ Flora zu bieten hat. Aus diesem Grund wird die Nachtkerze



Abb. 3: Die zu Mitte Oktober schon etwas chaotisch blühende Rotkelch-Nachtkerze (*Oenothera erythrosepala*) mit sich nicht mehr öffnenden Knospen, mit frischen und erschlafte Blüten und vielen Früchten – man merkt, es geht dem Ende zu!



Abb. 4: Ausgetrocknete, aufgesprungene Kapseln einer Nachtkerze (*Oenothera* sp.) gegen Ende September in Schärding. Das Archiv eines erfolgreichen Sommers – die meisten Samen sind schon ausgestreut.

hierzulande auch „Schönheit der Nacht“ genannt. Dieser Anblick hatte einst John Clare (1793–1864) zu seinem poetischen Kleinod „Evening Primrose“ inspiriert, beginnend mit: „*When once the sun sinks in the west, And dewdrops pearl the evening’s breast; Almost as pale as moonbeams are, Or its companionable star, The evening primrose opens anew its delicate blossoms to the dew; ...*“ (CLARE 1835).

Wie von Zauberhand gesteuert, öffnen sich – nahezu zeitgleich – die leuchtend gelben Blüten aller rundherum stehenden Nachtkerzen; im Hochsommer nach neun Uhr abends, zu Herbstbeginn bereits einige Zeit vor fünf Uhr, durchgehend von Juni bis Oktober. Gründe für dieses Schauspiel sind Wärme, Luftfeuchtigkeit und der Licht-Dunkel-Wechsel (SIGMOND 1930a

u. 1930b, ARNOLD 1959, VAN DOORN u. VAN MEETEREN 2003). Großartig zu sehen, wie rasch das Entfalten der Blüten vor sich geht. Innerhalb weniger Minuten platzen die Knospen auf und es rollen sich die darin gefalteten Blütenblätter aus, um schließlich ihren leuchtend gelben Schirm aufzuspannen. Dies geht magisch gleitend vor sich, wie im Zeitraffer, manchmal mit kleineren Ruckbewegungen, wenn der Druck der Kronblätter zu groß wird und die Kelchblätter entlang einer dünnen Naht wieder ein Stück weiter einreißen. Ringsumher flackern immer mehr gelbe Blütenlichter in der fahlen Abenddämmerung. Zauberhaft!

Während viele andere Blumen ihren Duft untertags freigeben, gehören die Nachtkerzen zu den „nachtaktiven“ Duftpflanzen (HOHLA 2017). Etwa fünf-

zehn bis zwanzig Minuten nach dem Öffnen beginnt ein schwerer, sinnlicher Duft aus den Blüten zu strömen, erinnernd an ein intensives Parfum. Dieser Duft ist hauptsächlich Lockmittel für Nachtfalter, allen voran Schmetterlinge aus der Familie der Schwärmer (*Sphingidae*). Aber nicht nur Gelb, sondern auch die Blütenfarben Weiß und Violett sind für die Nachtfalter attraktiv (HESS 2019).

Im Laufe des nächsten Tages werden die Blüten auch noch von Bienen, Hummeln und Tagfaltern besucht. Die Kronblätter färben sich dann dunkel bis orangegelb, erschlaffen zusehends, hängen verknittert nach unten und fallen schließlich ab, um den Früchten Platz zu machen. An heißen Tagen geht dies deutlich rascher vor sich. Im Herbst können Blüten auch noch



Abb. 5: Das Echte Geißblatt (*Lonicera caprifolium*) – eine ausgesprochene Nachtfalterpflanze – mit unglaublich duftenden Blüten – 2016 verwildert in der Leite unterhalb des Schlosses Starhemberg in Haag am Hausruck

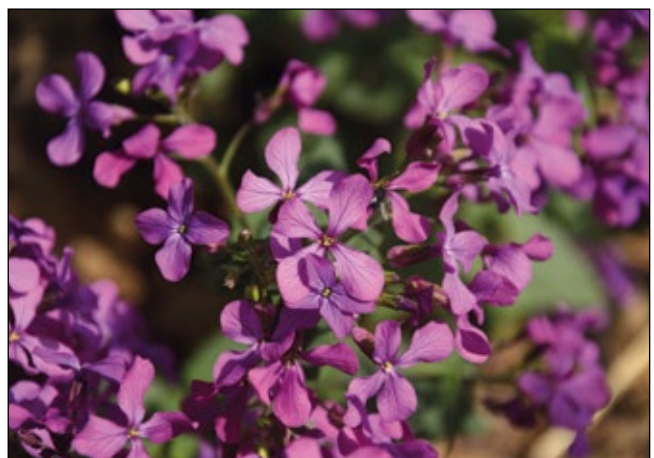


Abb. 6: Die Garten-Mondviole (*Lunaria annua*) – eine beliebte Zier- und Nachtfalterpflanze – hier 2020 verwildert in St. Martin im Innkreis



Abb. 7: Eine verwilderte Garten-Nachviole (*Hesperis matronalis*) 2013 in Mattsee – ebenfalls bei Nachtfaltern beliebt



Abb. 8: Prachtvolle Engelstropeten (*Brugmansia* sp.) 2024 im Garten des Kurhauses Schärding. Es ist klar zu erkennen, dass nur Nachtfalter mit langem Rüssel diese Pflanze bestäuben können.

den Folgetag überdauern ... gegen Ende Oktober lösen sich die Phasen schließlich in Chaos auf: Blüten öffnen sich irgendwann oder gar nicht mehr, manche bleiben über Tage hinweg bestehen, erschlaffen dann doch einmal ... es geht dem Ende zu (Abb. 3)!

Tag für Tag, Blüte für Blüte, Frucht für Frucht, einen ganzen Sommer lang, mit fast eiserner Disziplin. Im Spätherbst und Winter tragen die starren Stängel schließlich dutzende dicht gedrängte, trockene Früchte, deren Klappen aufspringen, ein Archiv des vergangenen Sommers sozusagen (Abb. 4). Mit Hilfe des Windes, hungriger Vögel und anstreifender Tiere werden die Nachtkerzensamen im Umkreis der Mutterpflanzen verstreut. Nach dem Keimen folgt ein Jahr in Form einer energiesammelnden Rosette und ein weiteres der Blüten-, Frucht- und Samenbildung, um daraufhin abzusterben ... Biennalen der Ästhetik und Blühfreude. Den Nachtkerzen zum Fortbestand, den Insekten zur Nahrung und uns zur Freude!

Love is in the Air

„Because the night belongs to lovers“, heißt es in einem bekannten Lied der US-amerikanischen Lyrikerin und Rockikone Patti Smith. Auch unter den Pflanzen gibt es sie, die nächtlichen Lovers. Zwar etwas anders als im Menschen- bzw. Tierreich, aber nicht minder intensiv und vor allem vielschichtig, vielseitig und geheimnisvoll. Das Rätsel um die Befruchtung bei Pflanzen wurde erst von Rudolf Jacob Camerarius (1665–1721) gelöst. Zwar stellte schon

der griechische Philosoph Theophrast (371–285 v. Chr.), Schüler des Aristoteles, Überlegungen zur möglichen Sexualität der Pflanzen an und war nicht weit entfernt von der richtigen Erkenntnis (MÄGDEFRAU 1973); den endgültigen Beweis lieferte jedoch erst Camerarius, einstiger Professor der Medizin und Direktor des Botanischen Gartens Tübingen (CAMERARIUS 1899).

Das nächtliche Liebesleben von Pflanzen ist gar nicht so ungewöhnlich. Statt zu ruhen, sind manche bei Einbruch der Nacht aktiver als am Tag, wie es scheint. Eine Reihe von Arten haben sich durch die Bildung von nächtlichen Blüten bzw. Blütendüften auf späten Besuch eingestellt. Nicht der Pfeile schießende römische Liebesgott Amor ist für sie zuständig, sondern es werden die Insekten quasi als Liebesboten losgeschickt, um diesen Job zu erledigen. Im Fall der Nachtkerzen sind Männchen und Weibchen in einer Zwitterblüte versammelt; ein tief liegender Fruchtknoten mit einer vierteiligen Narbe und 7 bis 9 weit aus der Blüte hängende Staubblätter warten auf ihren großen Augenblick; erst reifen die Männchen, dann die Weibchen; man nennt dies „vormännlich“. Aber Nachtkerzen sind außerdem selbstkompatibel und autogam, wie etwa die Gewöhnliche Nachtkerze (*Oenothera biennis*). Das heißt, diese bestäubt sich selbst, etwa mit Hilfe von Schmetterlingen (CHEN u. a. 2007). Und noch ein Weiteres: Die einzelnen Arten kreuzen sich mühelos untereinander und bilden viele fruchtbare Nachkommen. Dies ist der Grund, dass sich nach der Einfuhr bzw. Einschleppung der Nachtkerzen aus

Amerika vor über 200 Jahren laufend neue Arten bildeten und dies auch heute noch tun (HASSLER u. MUER 2022).

Schwärmerblütigkeit

„Nachtaktiv“ sind neben den Nachtkerzen noch viele weitere Pflanzen, etwa Arten der Gattung Geißblatt (*Lonicera* spp., Abb. 5), Mondviolen (*Lunaria* spp., Abb. 6), Nachtviole (*Hesperis matronalis*, Abb. 7), Engelstropeten (*Datura* spp. und *Brugmansia* spp., Abb. 8) und eine Reihe weiterer Arten, die sich die Nächte erblühen. Das Echte Seifenkraut (*Saponaria officinalis*, Abb. 9) blüht am Tag und in der Nacht; bei Dunkelheit verstärkt sich jedoch der Duft und wiederum werden nachtaktive Schmetterlinge angelockt. Gleiches gilt für das Nickende



Abb. 9: Das Echte Seifenkraut (*Saponaria officinalis*) 2012 am Hochwasserschutzdamm in Braunau blüht Tag und Nacht und lockt in der Nacht die Nachtfalter mit ihrem Duft an.



Abb. 10: Das Nickende Leimkraut (*Silene nutans*) 2020 an einer mageren Straßenböschung in Kopfing – ebenfalls eine bei Nachtfaltern beliebte Blütenpflanze



Abb. 11: Trägt die Nachtblütigkeit im Namen: das in Oberösterreich seltene Nacht-Leimkraut (*Silene noctiflora*). Diese Art ist vor allem im östlichen Österreich zu finden.
Foto: Alexander Mrkvicka



Abb. 12: Jedes Mal eine Freude: ein Taubenschwänzchen (*Macroglossum stellatarum*) aus der Familie der Schwärmer an Blüten des Chinesischen Sternjasmins (*Trachelospermum jasminoides*)

Leimkraut (*Silene nutans*, Abb. 10), ein Nelkengewächs magerer Wiesen und Waldsäume; auch hier sind es wieder vor allem Vertreter der Familie der Schwärmer, die angelockt werden. Diese besitzen den längsten Rüssel unter den Schmetterlingen und können den Nektar am Blütengrund erreichen (DÜLL u. KUTZELNIGG 2016). Ein Nelkengewächs trägt die Nachtblütigkeit sogar in ihrem Namen: *Silene noctiflora* – das im pannonischen Ostösterreich verbreitete, im restlichen Österreich jedoch seltene Nacht-Leimkraut (Abb. 11). Von Botaniker*innen wird ein bestimmter Typ von Blüten, der an Bestäubung

durch Schwärmer (Abb. 12) besonders adaptiert ist, „sphingophil“ genannt (BAKER u. HURD 1968, LUKAS 2017).

Königin der Nacht

Ein anderes nächtliches Bestäubungsphänomen ist die Fledermausblütigkeit (Chiropterophilie), allerdings ist diese bei uns nicht zu erleben. Sie ist vor allem in den Tropen zu finden, auch in den trockenen tropischen und subtropischen Lebensräumen der Neuen Welt. Von Fledermäusen werden etwa Agavengewächse (Agavoideae), Kakteen (Cactaceae), Bromeliengewächse

(Bromeliaceae) oder Wollbaumgewächse (Bombacoideae) bestäubt, ebenso die Wildbananen (*Musa* spp.) (FLEMING u. a. 2009). „Blütigkeit“ hat übrigens nichts mit dem Blut zu tun, was man spontan vermuten könnte, sondern mit der Blüte.

Eine der fledermausblütigen Pflanzen und zugleich Glanzlicht Botanischer Gärten ist die Königin der Nacht (*Selenicereus grandiflorus*, Abb. 13). Diese Attraktion hängt nicht mit der bizarren Figur in Mozarts Zauberflöte und ihrer berühmten Arie zusammen; sie ist vielmehr ein Kaktus, dessen große, nach Vanille duftenden Blüten immer nur für eine Nacht blühen, vom frühen Abend bis in die Morgenstunden. Ursprünglich stammt die Königin der Nacht aus Mexiko, den südöstlichen USA, Jamaika und den Kleinen Antillen (BACKEBERG 1979). Im Handel sind heute vor allem Kulturhybriden erhältlich (GÖTZ u. GRÖNER 1996). Blütenfledermäuse finden vor allem gärrige Gerüche attraktiv; der süße Vanilleduft der Blüten von *Selenicereus* lässt daher zusätzlich auch auf eine Bestäubung durch Nachtfalter schließen.

Neo-Illuminati

Was manche Pilze, Insekten und Meeresbewohner können, nämlich in der Nacht leuchten, ist den Pflanzen von Natur aus nicht möglich, außer man baut fremde Gene in sie ein, wie etwa jenes der Glühwürmchen für die Luciferase. Oder man koppelt sie mit dem kompletten Leuchtsystem von Pilzen, wie es mit der Petunie „Firefly“ (für „Glühwürmchen“) geschah, die vor zwei Jahren in den USA zugelassen wurde (MITIOUCHKINA u. a. 2020, LANGENBACH 2024). Solche Kuriositäten werden den Pflanzen vermutlich keinen „persönlichen“ Vorteil bringen, wohl aber die Fantasie der Menschen und deren Umgebung zum Leuchten bringen.

Bewegungstalente

Pflanzen bewegen sich in der Nacht. Man nennt dieses Phänomen Nyktinastie. Wie darf man das verstehen? Sind Pflanzen quasi Schlafwandler oder begeben sie sich zur Ruhe, wie wir uns müde ins Bett fallen lassen? Wenn die Sonne aufgeht, richten sich die Pflanzen auf, wenn sie untergeht, schlafen sie scheinbar. Wie sieht das Schlafen einer Pflanze aus? In manchen Fällen hängen die Blätter der Schwerkraft folgend nach unten, die Blütenblätter schließen sich oder die Blätter falten sich.

Aber Schlaf kann es ja nicht sein, wenn man den gängigen Definitionen folgt: Laut DUDEN (2024) ist der Schlaf etwa ein „der Erholung des Organismus dienender Zustand der Ruhe, der Entspannung (bei Menschen und Tieren), in dem die Augen gewöhnlich geschlossen, viele Körperfunktionen herabgesetzt sind und das Bewusstsein stark eingeschränkt oder ausgeschaltet ist.“

Also warum machen Pflanzen das? Es gibt da einige Erklärungen: Die nächtliche Taubildung auf den Blättern wird etwa durch das Hängenlassen, Aufstellen oder Falten dieser vermindert, wodurch sie geschützt sind und die Transpiration gefördert wird. Außerdem werden die Blätter vor Frostschäden bewahrt, indem es zu weniger Wärmeverlust kommt. Das Schließen der Blüten bzw. Blütenköpfchen, wie es etwa das Gänseblümchen (*Bellis perennis*, Abb. 14) oder auch andere Vertreter der Korbblütler (Asteraceae) praktizieren, dient zum Schutz der Geschlechtsorgane vor den „Unbilden der Witterung“ wie Wind, Regen, Tau oder Schnee. Umgekehrt verhalten sich die „Nachtblüher“ (siehe oben), die ihre Geschlechtsorgane den Nachtfaltern exponieren (KERNER 1873, BURGERSTEIN 1887, STRASBURGER u. a. 1911).

Viele Pflanzen führen nyktinastische Bewegungen auch als Wachstumsbewegungen aus, etwa Gänsefußgewächse (Chenopodiaceae), Nelkengewächse (Caryophyllaceae) oder Springkrautgewächse (Balsaminaceae). Bei Sauerkleegewächsen (Oxalidaceae) oder Schmetterlingsblütlern (Fabaceae) handelt es sich hingegen um Variationsbewegungen, die oft aufhören, wenn die Blätter ausgewachsen sind (STRASBURGER u. a. 1911). Solche Bewegungen entstehen entweder durch rasches Wachstum oder durch Veränderung des Drucks (Turgor) innerhalb von Zellen, etwa an Blattgelenken.

Tanz der Mimosen

Die ersten Beobachtungen von nächtlichen Bewegungen von Pflanzen reichen weit zurück. Schon Plinius der Ältere (23/24–79 n. Chr.) hat in seiner „Naturalis historia“ die Beobachtung aufgezeichnet, dass die Blättchen der Kleepflanze sich bei bevorstehendem Unwetter schließen. Im 16. Jahrhundert beobachtete der portugiesische Arzt und Botaniker Garcia de Orta die nächtlichen Bewegungen der Blätter des Tamarindenbaumes (*Tamarindus indica*), der deutsche Botaniker Vale-



Abb. 13: Die Königin der Nacht (*Selenicereus grandiflorus*) – aufgrund ihrer kurzlebigen, großen Blüten ist sie eine Attraktion vieler Botanischer Gärten.

Foto: Johann Kienbichl/ Botanischer Garten Linz



Abb. 14: Gänseblümchen (*Bellis perennis*) schließen ihre Blütenköpfchen in der Nacht und bei Regen, um die Blüten vor Nässe zu schützen.

rius Cordus jene an den Blättern einer in Russland und Asien kultivierten Süßholzart. Prospero Alpini, ein gleichfalls im 16. Jahrhundert lebender italienischer Arzt und Botaniker, berichtet von dem oben genannten Tamarindenbaum, dass die Blätter stets der Sonne folgen, sich aber beim Untergang in sich selbst zusammenfaltend zur Knospenlage zurückkehren, bis sie der neue Tag wieder aufs Neue entfaltet (BURGERSTEIN 1887).

Durch Carl von Linné wurden diese als „Pflanzenschlaf“ bezeichneten Bewegungen und ihre größere Verbreitung an Blüten und Blättern allgemeiner

bekannt (LINNÉ 1755). Linné erwähnt diese Bewegungen zwar schon in der „Flora Lapponica“ (LINNÉ 1737), aber den Anstoß zur genaueren Untersuchung gab das sonderbare Verhalten des Vogelfuß-Hornklee (*Lotus ornithopodioides*), von dem er Samen aus Montpellier erhalten hatte. Bei dieser Pflanze legen sich nachts die drei Teilblättchen wie beim Klee zusammen und die Blütenstände krümmen sich unter die Laubblätter, sodass sie nicht mehr zu sehen sind. Daraufhin beobachteten in der Folge Linné und sein Schüler Peter Bremer die Schlafbewegungen an Vertretern aus 43 verschiedenen

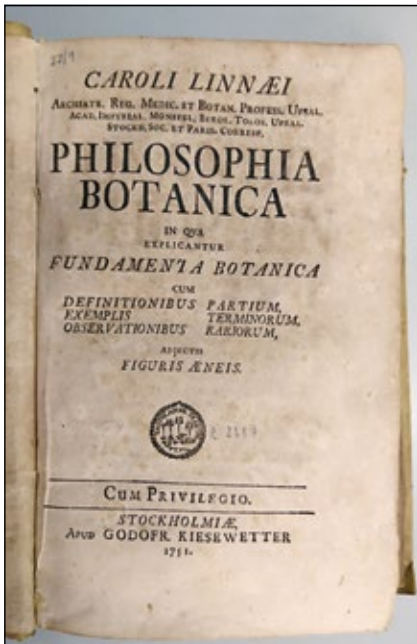


Abb. 15: Titelblatt der „Philosophia botanica“ von Carl von Linné (LINNÉ 1751)
Foto: Beplvi, CC BY-SA 4.0.



Abb. 16: Die empfindliche Mimose (*Mimosa pudica*) – hier im Botanischen Garten Innsbruck – klappt ihre Blättchen bei Nacht und nach einer Berührung zusammen. Deswegen wurde und wird viel mit dieser Art experimentiert.



Abb. 17: Charles Darwin erforschte „Schlafbewegungen“ auch an der Feuerbohne (*Phaseolus coccineus*) – sie ist darin besonders „begabt“.



Abb. 18: Die Blätter der Robinie (*Robinia pseudoacacia*) zeigen ebenfalls nächtliche „Schlafbewegungen“ – die Fiederblättchen sind nachts abwärts geschlagen, im zerstreuten Tageslicht flach ausgebreitet, in der heißen Mittagssonne aufwärtsgerichtet.



Abb. 19: Der in Österreich sehr seltene Kleefarn (*Marsilea quadrifolia*) – Erhaltungskultur im Botanischen Garten Innsbruck. *Marsilea* ist die einzige FarnGattung, bei der die Blätter „Schlafbewegungen“ ausführen (BENDEL u. ALSAKER 2021).



Abb. 20: Der ursprünglich mediterrane Horn-Sauerklee (*Oxalis corniculata*) – heute eine häufige Art unserer Siedlungen – zeigt ebenfalls „Schlafbewegungen“.

Pflanzengattungen. Auch dem Öffnen und Schließen der Blüten widmete Linné besondere Aufmerksamkeit und stellte eine „Blumenuhr“ („Horologium florum“, *Philosophia botanica*, LINNÉ 1751, Abb. 15) zusammen, aus der man vom Morgen bis zum Abend die Stunde ablesen kann (MÄGDEFRAU 1980).

Aber schon einige Jahre zuvor, im Jahr 1729, stellte der französische Astronom Jean Jacques d'Ortois de Mairan eine Mimose (*Mimosa pudica*, Abb. 16) in einen dunklen Schrank und bemerkte, dass sich die Stellung ihrer Blätter zwischen Tag und Nacht veränderte. Ungefähr ein Jahrhundert später führte der Schweizer Botaniker Alphonse de Candolle dann genauere Untersuchungen mit *Mimosa pudica* durch. Er sah als Ursache dieses Phänomens in seiner „Physiologie Végétale“ (DE CANDOLLE 1832) eine Art innere Uhr.

Charles Darwin wiederholte später die Versuche mit Mimosen und zusätzlich mit vielen weiteren nyktinastisch begabten Pflanzenarten, darunter etwa die Feuerbohne (*Phaseolus coccineus*, Abb. 17), die Robinie (*Robinia pseudoacacia*, Abb. 18), der Kleefarn (*Marsilea quadrifolia*, Abb. 19) oder der Horn-Sauerklee (*Oxalis corniculata*, Abb. 20). Darwin meinte ausdrücklich, dass „die Bewegungen von angeborenen Ursachen abhängen und von adaptiver Natur sind“. Er meinte, dass die nächtliche Position der Blätter eine Anpassung an Strahlungswärmeverlust und Feuchtigkeitsverlust sein könnte (DARWIN 1876, DARWIN u. DARWIN 1880, vgl. auch KAO u. a. 2016, DE ANDRADE u. BEALE 2024).

Innere Uhr vs. äußere Reize

Um diese „Schlafbewegungen“ zu erforschen wurden seither unzählige Versuche durchgeführt, im normalen Zustand, mit künstlichen Lichtquellen, bei Temperatur- und Feuchtigkeitsveränderungen, unter dem Einfluss von Strom, Chemie, Strahlung ... Zu den wichtigen Fragen gehörte etwa jene, ob diese Bewegungen durch Umweltveränderungen beeinträchtigt werden, in welchem Ausmaß dies geschieht und ob solche Bewegungen (Abb. 21) auch autonomer Natur sein können. Geforscht wurde wiederum mit jenen Arten, bei denen Schlafbewegungen schon damals bekannt waren (siehe oben; PFEFFER 1875, 1907 u. 1908, WIESNER 1891 u. 1911, STOPPEL u. KNIEP 1911, STOPPEL 1916 u. 1926).

Man stellte etwa fest: Übermäßig hohe Beleuchtung oder Temperatur

veranlasst die Blätter, die übliche Tagstellung zu verlassen und eine neue Lage aufzusuchen, die entweder mit der Nachtstellung äußerlich übereinstimmt oder ihr diametral entgegengesetzt ist. So sind die Fiederblättchen bei der Robinie (*Robinia pseudoacacia*) nachts abwärts geschlagen, im zerstreuten Tageslicht flach ausgebreitet, in der heißen Mittagssonne aufwärtsgerichtet (STRASBURGER u. a. 1911).

Haben Pflanzen über eine längere Zeit ihre nächtlichen Bewegungen aufgrund des täglichen Lichtwechsels durchgeführt, so setzen sie diese auch noch einige Tage lang fort, wenn sie konstantem Licht oder konstanter Dunkelheit ausgesetzt sind, wie viele Versuche gezeigt haben. Es kommt interessanterweise zu „Nachschwingungen“ (PFEFFER 1875).

Chronobiologie

Inwieweit die Pflanzen in der Nacht tatsächlich einer inneren Uhr („circadianen Rhythmen“) folgen oder auf äußere Einflüsse reagieren, das ist auch heute noch Forschungsgegenstand, mittlerweile jedoch vor allem mit Hilfe der Genetik (BROWN u. a. 1970, ENGELMANN 2002, VENKAT u. MUNEER 2022). Wie bei vielen anderen genetischen Untersuchungen auch, wird in Sachen Chronobiologie die Ackerschmalwand (*Arabidopsis thaliana*, Abb. 22) herangezogen. Seit mehreren Jahrzehnten dient diese Pflanze als Modellorganismus für die biologische und genetische Pflanzenforschung. Das relativ kleine, mittlerweile vollständig entschlüsselte Genom sowie der kurze Generationszyklus von nur acht Wochen machen *Arabidopsis thaliana* zum perfekten Studienobjekt (WEIGEL u. NORDBORG 2016, GIESE u. a. 2023, LIAN u. a. 2024). Sie ist die wohl am meisten untersuchte Pflanze der Welt. Was die Fruchtfliege (*Drosophila melanogaster*) bei den Tieren ist, ist die Ackerschmalwand in der Pflanzenforschung (THE ARABIDOPSIS GENOME INITIATIVE 2000).

In den letzten Jahren hat sich immer mehr gezeigt, dass die Pflanzen sowohl den rhythmischen Umweltreizen wie Licht, Dunkelheit und Temperatur folgen, als auch interne Stoffwechselzyklen und weitere physiologische Reize existieren (BARAK u. a. 2000, WEBB u. a. 2019, WANG u. a. 2022). Außerdem wurden inzwischen verschiedene Botenstoffe festgestellt, die im Reizleitungssystem von Pflanzen aktiv und für deren Bewegungen verantwortlich sind; bei der Bewegungsreaktion der

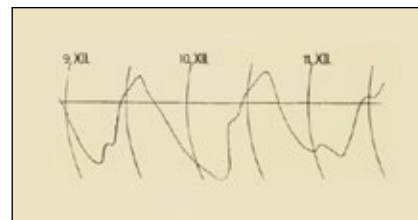


Abb. 21: Keep swinging! – über drei Tage hinweg aufgezeichnete normale „Schlafbewegungen“ von Feuerbohnenblättern (STOPPEL 1916)



Abb. 22: Die Ackerschmalwand (*Arabidopsis thaliana*) – die wohl am meisten untersuchte Pflanze der Welt – quasi die „Fruchtfliege der Pflanzenforschung“

Mimose (*Mimosa pudica*) sind es etwa hochwirksame Turgorine, das sind Glykoside der Gallussäure und andere Hydrobenzoesäuren (HODDINOTT 1977, SEN 2023).

Keep Swinging

Auch Bäume werden mit modernen Methoden untersucht. Es gelang einem internationalen Forschungsteam aus Österreich, Finnland und Ungarn, das Schlafverhalten ausgewachsener Bäume zu messen, indem sie Zeitserien von Laser-Scanner-Punktwolken (Methode zur schnellen und genauen Vermessung dreidimensionaler Objekte) aufnahmen, die jeweils aus mehreren Millionen Messpunkten bestehen. Es zeigte sich, dass die Blätter und Zweige von Birken (*Betula pendula*,



Abb. 23: Hänge-Birken (*Betula pendula*) – wie hier der prachtvolle Baum beim Schloss Ort am Traunsee – lassen ihre Zweige in den Nächten noch tiefer hängen.

Abb. 23) in der Nacht kontinuierlich nach unten sinken; ihre tiefste Position erreichen sie einige Stunden vor Sonnenaufgang. Am Morgen kehren sie zu ihrer ursprünglichen Position zurück. Ob sie von der Sonne „aufgeweckt“ werden oder durch ihren eigenen internen Rhythmus, ist noch nicht geklärt. Die Änderungen waren nicht groß, bis zu 10 cm bei einem Baum mit einer Höhe von fünf Metern, aber sie waren systematisch und traten bei den Versuchen an der gleichen Baumart in verschiedenen Ländern konstant auf (PUTTONEN u. a. 2016, AIGNER 2016).

Dunkelatmung

Was oft vergessen wird: Grüne Pflanzen atmen ständig, auch in der Dunkelheit, wenn die Photosynthese zum Erliegen kommt. Durch die sich

weiter fortsetzende Dunkelatmung der Blätter strömt CO_2 nach außen und der zur Atmung benötigte Sauerstoff diffundiert in das Blatt. In der Tag-Nacht-Bilanz wird allerdings mehr CO_2 verbraucht als produziert und gleichzeitig mehr Sauerstoff produziert als von den Pflanzen nachts verbraucht wird, wodurch Pflanzen „die“ Sauerstoffproduzenten unseres Planeten sind.

Überleben im Dunkeln

Pflanzen sind erstaunliche Organismen, die sich im Laufe der Evolution an eine Vielzahl von Umgebungen und Bedingungen angepasst haben, darunter auch an Situationen mit Lichtmangel. In der Dunkelheit entwickeln Pflanzen verschiedene Anpassungen, um ihr Überleben zu sichern.

Eines dieser Phänomene ist die Etiolation. Das ist ein Prozess, bei dem Pflanzen in dunklen Umgebungen nach Licht suchen, indem sie sich in Richtung der Lichtquelle strecken. Dieser Vorgang führt zu einem länglichen Wachstum der Sprossachsen und einer reduzierten Bildung von Blättern. Das Ziel ist es, die Pflanze in Richtung des verfügbaren Lichts zu bewegen, um die Chancen auf Photosynthese zu erhöhen. Für dieses Längenwachstum nutzen die Pflanzen ihre Energiereserven.

Dauert die Dunkelheit zu lange, verlangsamen Pflanzen ihr Wachstum, um Energie zu sparen. Außerdem können sie ihre Blätter abwerfen, um Wasserverdunstung zu reduzieren und Ressourcen zu sparen. Außerdem lernen Pflanzen in solchen Situationen, mit weniger Licht umzugehen und dieses effizienter zu nutzen. Dazu gehört eine ganz raffinierte Methode der Wiederverwertung, die Autophagozytose (siehe unten).

Recycling

Wer schon einmal Pflanzen für ein paar Tage im Keller stehen hatte, wird festgestellt haben, dass diese problemlos längere Zeit in der Dunkelheit überleben. Wissenschaftler*innen haben sich in einer Studie näher mit den dahinterliegenden Mechanismen beschäftigt. Die meisten Pflanzen sind vom Licht abhängig, um mit der Photosynthese Energie zu gewinnen. Was aber, wenn es in einer langen Dunkelphase zu „Hungersituationen“ kommt? Dann bauen sie kurzerhand bestimmte Zellkomponenten ab, um sie woanders wiederzuverwerten. Auf diese Weise werden beschädigte oder falsch konstruierte Proteine sowie „verbrauchte“ Zellbestandteile recycelt. Dieser Prozess wird Autophagozytose oder Autophagie genannt. Im Wildtyp der Ackerschmalwand (*Arabidopsis thaliana*) konnte nachgewiesen werden, dass Chlorophyll-Proteine abgebaut werden, wenn man diese einige Tage in Dunkelheit hält (HIROTA u. a. 2018, PFLANZENFORSCHUNG.DE 2018).

Lichtverschmutzung und Blattverhärtung

Noch ein Phänomen: Die zunehmende Lichtverschmutzung vor allem in Großstädten während der Nacht hat für Pflanzen und Tiere tiefgreifende Folgen, wie Forschende der Chinese Academy of Sciences nachgewiesen

haben (CAO u. a. 2024). Zuerst ist den Forscher*innen aufgefallen, dass die Blätter der Bäume in den meisten Städten nur wenig Anzeichen einer Schädigung durch Insekten aufweisen. Es wurde daraufhin festgestellt, dass künstliches Licht in der Nacht bei zwei der häufigsten Baumarten in Peking zu zäheren Blättern und damit zu einer Verringerung der pflanzenfressenden Insekten geführt hat. Das künstliche Licht hat die Nachthelligkeit um fast zehn Prozent erhöht. Diese Blattverhärtung bedeutet für die Insekten eine weitere Verschlechterung ihrer ohnehin schon degradierten und fragmentierten Lebensbedingungen, ... sie durchleben im wahrsten Sinne des Wortes harte Zeiten!

Endlose Polarnacht

Eine Frage, die mich schon länger beschäftigt, ist jene, wie Pflanzen in den Polarregionen es schaffen, durch die monatelange Polarnacht zu kommen. Die Nord- und Südpolargebiete beherbergen trotz ihres extremen Klimas eine zum Teil erstaunlich reiche Flora. Diese nimmt jedoch kontinuierlich ab, je weiter man sich Richtung Pol bewegt. Man findet in der Tundra vor allem Flechten, Moose und Zwergsträucher. Polarpflanzen haben drei Gemeinsamkeiten: Sie meistern kalte bis extrem kalte Umgebungstemperaturen, kommen mit Eis und Schnee zurecht und ertragen die extremen saisonalen Schwankungen von Sonnenlicht und Temperatur (WOR 2019).

Polarpflanzen überleben den langen, dunklen Winter nicht anders, wie Pflanzen der gemäßigten Klimazone. Der Unterschied ist nur, dass sie gezwungen sind, den kurzen arktischen Sommer besonders effizient zu nutzen, ähnlich wie unsere Pflanzen im Hochgebirge. Die außerordentliche Kälte und die lebensfeindlichen Bedingungen sind der Grund, warum sie sehr langsam wachsen und oft Jahre benötigen, um zu geschlechtsreifen Pflanzen heranzuwachsen aber auch dafür, dass sie sehr alt werden können. Man denke etwa an „Old Tjikko“ die fast 10.000 Jahre alte Fichte in den schwedischen Bergen, zugleich der älteste bekannte Baum der Welt (WIKMAN 2008). Die Energiereserven, welche die Pflanzen während des kurzen Sommers durch Photosynthese erarbeiten, investieren die Gewächse nicht in das Wachstum neuer Blätter, sondern lagern sie zumeist in Form von Stärke in den Wurzeln ein, also unterirdisch. Tundren-

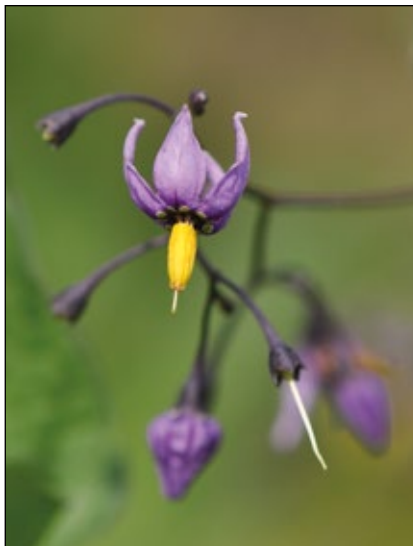


Abb. 24: Bittersüßer Nachtschatten (*Solanum dulcamara*) – ein relativ harmloser und attraktiver Vertreter der Nachtschattengewächse – verbreitet in Feuchtlebensräumen, gelegentlich auch Zierde auf Burgmauern

gewächse wie etwa die Rosmarinheide (*Andromeda polifolia*) speichern bis zu 75 Prozent ihrer Energiereserven in ihr Wurzelsystem (WOR 2019).

Falsche Freunde

Abschließend sei noch erwähnt, dass einige Pflanzennamen uns („unbewusst“, sic!) in eine falsche Richtung lenken. Im Englischen würde man „false friends“ dazu sagen. So haben etwa die Nachtschattengewächse (*Solanaceae*, Abb. 24) nicht viel mit den Nächten oder den nächtlichen Schatten zu tun, sondern mit den Schäden, die manche



Abb. 25: Verwilderter Schlaf-Mohn (*Papaver somniferum*) 2013 in Obernberg am Inn – eine sehr alte Kulturpflanze der Menschheit – enthält Morphin und andere Alkaloide.

giftige Arten dieser Familie, etwa das Schwarze Bilsenkraut (*Hyoscyamus niger*), die Tollkirsche (*Atropa belladonna*) oder der Stechapfel (*Datura stramonium*) verursachen können. Nachtschatten kommt von Nachtschaden, was so viel bedeutet wie Albtraum (DÜLL u. KUTZELNIGG 2016).

Ähnlich ist dies beim Schlafmohn (*Papaver somniferum*, Abb. 25) der Fall, der nicht auf die Müdigkeit der Pflanze verweist, sondern auf die Wirkung des Opiums, das aus dem Milchsaft unreifer Kapseln gewonnen wird. Im Gegensatz dazu – das Schlafmoos (*Hypnum*, Abb. 26) – es wurde im Mittelalter ge-



Abb. 26: Das Schlafmoos (*Hypnum* sp.) wurde im Mittelalter zum Füllen von Matratzen und Kissen verwendet, daher der Name.



Abb. 27: Nächtlicher Besuch eines Mittleren Weinschwärmers (*Deilephila elpenor*) an einer höchst bereiten Nachtkerzenblüte.
Foto: LeahReiter/Pixabay

trocknet für Kissen- und Matratzenfüllungen verwendet. *Hypnum* entstammt dem Griechischen *hypnos*, was übersetzt Schlaf bedeutet (WIRTH u. DÜLL 2000). Auf solchen Moosen liegend kann man wohl nur von einem erholsamen Spaziergang im Wald träumen.

Sommernachtstraum

Abschließend noch ein weiterer schöner Traum: Es ist ein lauer Sommerabend, um mich herum eine Fülle sanftmütiger Pflanzen, Windstille, höchstens ein Hauch, über allem ein süßer Duft. Unmerkbar langsam beginnen sich die Blätter und Zweige zu neigen, gleich höflichen Verbeugungen bei einem Rokoko-Menuett, einander, mir und auch dem Mond zugewandt, ... jede Nacht ein einziges großes „Compliment“, den ganzen Sommer hindurch. Doch nicht elegante französische Barockmusik klingt in meinem Innersten, sondern ein exotisch anmutendes Musikstück aus Stevie Wonders „Journey through The Secret Life of Plants“, eine Plattenaufnahme, die mir schon seit den 1980er Jahren immer wieder durch den Kopf geht ... und dann ... wie aus dem Nichts ... das feine Surren und Schwirren eines riesigen nächtlichen Schwärmers (Abb. 27) auf dem Weg zur höchst bereiten *Oenothera*. Phantastisch!

Dank

Ich danke Frau Leah Reiter (Mühdorf am Inn/Oberbayern) für ihr Foto der Nachtkerze mit Schwärmer, Herrn DI Alexander Mrkvicka (Wien) für das Foto der Nacht-Leimkraut und Herrn Johann Kienbichl (Botanischer Garten Linz) für das Foto der Königin der Nacht aus dem Botanischen Garten Linz.

Sofern nicht anders angegeben, stammen alle Bilder vom Autor.

Literatur

- AIGNER F. (2016): Wieschlafen Bäume? News. TU Wien. <https://www.tuwien.at/tu-wien/aktuelles/news/news/wie-schlafen-baeume> (Abfrage: 4.10.2024).
- ARNOLD C.-G. (1959): Die Blütenöffnung bei *Oenothera* in Abhängigkeit vom Licht-Dunkelrhythmus. *Planta* 53: 198–211.
- BACKEBERG C. (1979): Das Kakteenlexikon. *Enumeratio diagnostica Cactacearum*, 5. Auflage. Jena, Gustav Fischer Verlag.
- BAKER H. G., HURD P. D. (1968): Intrafloral Ecology. *Annual Review of Entomology* 13: 385–414. doi:10.1146/annurev.en.13.010168.002125. <https://www.annualreviews.org/content/journals/10.1146/annurev.en.13.010168.002125> (Abfrage: 1.10.2024).

BARAK S., TOBIN E. M., GREEN R. M., ANDRONIS C., SUGANO S. (2000): All in good time: the *Arabidopsis* circadian clock. *Trends Plant Sci.* 5: 517–522. doi: 10.1016/S1360-1385(00)01785-4. <https://www.annualreviews.org/content/journals/10.1146/annurev.en.13.010168.002125> (Abfrage: 1.10.2024).

BENDEL M., ALSAKER F. (2021): Farne, Schachtelhalme und Bärlappe. *Der Naturführer zu den Farnpflanzen Mitteleuropas*. Bern, Haupt Verlag.

BROWN F., HASTINGS J., PALMER J. (1970): *The biological clock: Two views*. New York, Academic Press.

BURGERSTEIN A. (1887): Ueber die nyctitropischen Bewegungen der Perianthien (Blumenschlaf). *Schriften des Vereins zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse Wien*: 615–656.

CAO Y., ZHANG S., MA K.-M. (2024): Artificial light at night decreases leaf herbivory in typical urban areas. *Frontiers in Plant Science*. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1392262> (Abfrage: 1.10.2024).

CAMERARIUS R. J. (1899): Ueber das Geschlecht der Pflanzen (De sexu plantarum epistola, 1694). MÖBIUS M. (Hrsg.): Ausgabe 105 von Ostwald's Klassiker der exakten Wissenschaften. Leipzig, W. Engelmann.

CHEN J., HOCH P. C., WAGNER W. L. (2007): *Oenothera* In: ZHENG-YI W., RAVEN P. H., HONG D. (Hrsg.): *Flora of China, Volume 13 – Clusiaceae through Araliaceae*. Beijing und St. Louis, Science Press und Missouri Botanical Garden Press.

CLARE J. (1835): *The Rural Muse: Poems by John Clare*. London, Whittaker.

DARWIN C. R. (1876): *Die Bewegungen und Lebensweise der kletternden Pflanzen*. Stuttgart, Schweizerbart.

DARWIN C. R., DARWIN F. (1880): *The Power of Movements in Plants*. London, John Murray.

DE ANDRADE T. G., BEALE A. D. (2024): Darwin and the biological rhythms. *PNAS Nexus* 3/8: 318. <https://doi.org/10.1093/pnasnexus/pgae318> (Abfrage: 3.10.2024).

DE CANDOLLE M. A.-P. (1832): *Physiologie vegetale, ou Exposition des forces et des fonctions vitales des végétaux*. Paris, Béchet Jeune.

DUDEN (2024): Schlaf, der. https://www.duden.de/rechtschreibung/Schlaf_Ruhezustand (Abfrage: 2.10.2024).

DÜLL R., KUTZELNIGG H. (2016): *Taschenlexikon der Pflanzen Deutschlands und angrenzender Länder*, 8., korrigierte und erweiterte Auflage. Wiebelsheim, Quelle & Meyer.

ENGELMANN W. (2002): *Rhythmen in Organismen. Beobachten, experimentieren, messen und auswerten*. <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-37901http://hdl.handle.net/10900/49263> (Abfrage: 3.10.2024).

- FLEMING T. H., GEISELMAN C., KRESS W. J. (2009): The evolution of bat pollination: a phylogenetic perspective. *Ann. Bot.* 104(6): 1017–1043. doi:10.1093/aob/mcp197. <https://academic.oup.com/aob/article/104/6/1017/184229> (Abfrage: 29.9.2024).
- GIESE J., EIRICH J., WALTHER D., ZHANG Y., LAS-SOWSKAT I., FERNIE A. R., ELSÄSSER M., MAURINO V. G., SCHWARZLÄNDER M., FINKEMEIER I. (2023): The interplay of posttranslational protein modifications in *Arabidopsis* leaves during photosynthesis induction. *The Plant Journal*. Internet: DOI: 10.1111/tpj.16406. (Abfrage: 29.9.2024).
- GÖTZ E., GRÖNER G. (1996): Kakteen: Kultur, Vermehrung und Pflege. Lexikon der Gattungen und Arten. Begr. von W. Cullmann, 6., neu bearb. und erw. Auflage. Stuttgart (Hohenheim), Ulmer.
- HASSLER M., MUEER T. (2022): Flora Germanica. Alle Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands in Text und Bild, Band 1. Ubstadt-Weiher, Verlag Regionalkultur.
- HESS D. (2019): Die Blüte. Struktur, Funktion, Ökologie, Evolution, 3., völlig neu bearbeitete Auflage. Stuttgart (Hohenheim), Ulmer.
- HIROTA T., IZUMI M., WADA S., MAKINO A., ISHIDA H. (2018): Vacuolar cell degradation via autophagy provides substrates to amino acid catabolic pathways as an adaptive response to sugar starvation in *Arabidopsis thaliana*. *Plant & Cell Physiology* 59/7: 1363–1376. doi: 10.1093/pcp/pcy005. <https://academic.oup.com/pcp/article/59/7/1363/4829979> (Abfrage: 1.10.2024).
- HODDINOTT J. (1977): Rates Of Translocation And Photosynthesis In *Mimosa Pudica* L.. *New Phytologist* 79(2): 269–272.
- HOHLA M. (2017): Duftbotanik – ein olfaktorisches Informatorium. *ÖKO.L* 39(2): 3–19.
- KAO K., LOI J., SANDEN H., KIM J., LEE J., NUDEL V., WU L., GOLDEN S. S., GORMAN M., SHEREDOS B. (2016): Introduction to chronobiology. Internet: <https://bioclock.ucsd.edu/portfolio-item/an-introduction-to-chronobiology/> (Abfrage: 29.9.2024).
- KERNER A. (1873): Die Schutzmittel des Pollens gegen die Nachtheile vorzeitiger Dislocation und vorzeitiger Befechtung. *Berichte des naturwissenschaftlichen-medizinischen Verein Innsbruck*: 100–168.
- LANGENBACH J. (2024): Pilze illuminieren Blumen. *Die Presse am Sonntag, Wissen*, Ausgabe v. 20.10.2024, S. 24.
- LEWIS-STEMPEL J. (2024): Wandern bei Nacht, 2. Auflage. Köln, Dumont.
- LIAN QI., HUETTEL B., WALKEMEIER B., MAYJONADE B., LOPEZ-ROQUES C., GIL L., ROUX F., SCHNEEBERGER K., MERCIER R. (2024): A pan-genome of 69 *Arabidopsis thaliana* accessions reveals a conserved genome structure throughout the global species range. *Nature Genetics* 56: 982–991. <https://doi.org/10.1038/s41588-024-01715-9> (Abfrage: 5.10.2024).
- LINNÉ C. V. (1737): Flora Lapponica. Amstelædami, Apud Salomonem Schouten.
- LINNÉ C. V. (1751): *Philosophia botanica*. Stockholmiae, Godofr. Kiesewetter.
- LINNÉ C. V. (1755): *Somnus plantarum*. Upsalæe.
- LUKAS J. (2017): Psychophilie und Sphingophilie. Anpassung von Blüten an die Bestäubung durch Schmetterlinge. München, Grin Verlag.
- MÄGDEFRAU K. (1973): Geschichte der Botanik. Leben und Leistung großer Forscher. Stuttgart, Gustav Fischer Verlag.
- MÄGDEFRAU K. (1980): Carl von Linné (1707–1778). *Leben und Werk*. Hoppea, Denkschr. Regensb. Bot. Ges. 39: 5–25.
- MITIOUCHKINA T., MISHIN A. S., SOMERMAYER L. G. u. a. (2020): Plants with genetically encoded autoluminescence. *Nat Biotechnol* 38, 944–946. <https://doi.org/10.1038/s41587-020-0500-9> (Abfrage: 20.10.2024).
- NIETZSCHE F. (1988): Sämtliche Werke. Kritische Studienausgabe, Bd. 12. In: COLLI G., MONTINARI M. (Hrsg.), München, Berlin, New York, Dtv-de Gruyter.
- PFEFFER W. (1875): Die periodischen Bewegungen der Blattorgane. Leipzig, W. Engelmann.
- PFEFFER W. (1907): Untersuchungen über die Entstehung der Schlafbewegungen der Blattorgane. *Abhandlg. d. K. Sächs. Ges. d. Wiss.* Band 30. Leipzig, B. G. Teubner.
- PFEFFER W. (1908): Die Entstehung der Schlafbewegungen bei Pflanzen. *Biolog. Zentralbl.* 28: 389–415.
- PFLANZENFORSCHUNG.DE (2018): Recycling im Dunkeln. Energie aus „gebrauchten“ Aminosäuren. <https://www.pflanzenforschung.de/de/pflanzenwissen/journal/recycling-im-dunkeln-energie-ausgebrauchten-aminosaeur-10914> (Abfrage: 1.10.2024).
- PUTTONEN E., BRIESE C., MANDLBURGER G., WIESER M., PFENNINGBAUER M., ZLINSZKY A., PFEIFER N. (2016): Quantification of Overnight Movement of Birch (*Betula pendula*) Branches and Foliage with Short Interval Terrestrial Laser Scanning. *Frontiers in Plant Science* 7: 222. doi:10.3389/fpls.2016.00222. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC4770040/> (Abfrage: 23.9.2024).
- SCHULTZ N. (2024): Landkrank. Ein Essay, 2. Auflage. Berlin, Suhrkamp Verlag.
- SEN D. J. (2023): Nastic movements due to turgor pressure in plant. *wjpmr* 9(7): 300–305. <https://www.wjpmr.com/download/article/110062023/1690786431.pdf> (Abfrage: 4.10.2024).
- SIGMOND H. (1930a): Die Entfaltung der Blütenknospe zweier *Oenothera*-Arten. Teil I. *Beihefte des Botanisches Zentralblatt* 46: 476–488.
- SIGMOND H. (1930b): Die Entfaltung der Blütenknospe zweier *Oenothera*-Arten. Teil II. *Beihefte des Botanisches Zentralblatt* 47: 69–138.
- STOPPEL R. (1916): Die Abhängigkeit der Schlafbewegungen von *Phaseolus multiflorus* von verschiedenen Faktoren. *Zeitschrift für Botanik* 8: 609–684.
- STOPPEL R. (1926): Die Schlafbewegungen der Blätter von *Phaseolus multiflorus* in Island zur Zeit der Mitternachtsonne. *Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie. Abteilung E. Planta* Vol. 2 No. 2/3: 342–355.
- STOPPEL R., KNIEP H. (1911): Weitere Untersuchungen über das Öffnen und Schließen der Blüten. *Zeitschrift für Botanik* 3: 369–399.
- STRASBURGER E., JOST L., SCHENK H., KARSTEN G. (1911): *Lehrbuch der Botanik für Hochschulen*, 11. Jena, Verlag von Gustav Fischer.
- THE ARABIDOPSIS GENOME INITIATIVE (2000): Analysis of the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana*. *Nature* 408: 796–815. <https://doi.org/10.1038/35048692> (Abfrage: 5.10.2024).
- VAN DOORN W. G., VAN MEETEREN U. (2003): Flower opening and closure: a review. *Journal of Experimental Botany* 54(389): 1801–1812.
- VENKAT A., MUNEEER S. (2022): Role of Circadian Rhythms in Major Plant Metabolic and Signaling Pathways. *Plant Sci.* 13:836244. doi: 10.3389/fpls.2022.836244. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC9019581/> (Abfrage: 4.10.2024).
- WANG S., STEED G., WEBB A. A. R. (2022): Circadian entrainment in *Arabidopsis*. *Plant Physiology* 190/2: 981–993. doi.org/10.1093/plphys/kiac204. <https://academic.oup.com/plphys/article/190/2/981/6580214> (Abfrage: 1.10.2024).
- WEBB A. A. R., SEKI M., SATAKE A., CALDANA C. (2019): Continuous dynamic adjustment of the plant circadian oscillator. *Nat Commun* 10, 550. Internet: doi.org/10.1038/s41467-019-08398-5 (Abfrage: 1.10.2024).
- WEIGEL D., NORDBORG M. (2016): 1,135 Genomes Reveal the Global Pattern of Polymorphism in *Arabidopsis thaliana*. *Cell* 166: 1–11. doi.org/10.1016/j.cell.2016.05.063. [https://www.cell.com/cell/fulltext/S0092-8674\(16\)30667-5?returnURL=https%3A%2F%2Flinkinghub.elsevier.com%2Fretrieve%2Fpii%2FS0092867416306675%3Fshowall%3Dtrue](https://www.cell.com/cell/fulltext/S0092-8674(16)30667-5?returnURL=https%3A%2F%2Flinkinghub.elsevier.com%2Fretrieve%2Fpii%2FS0092867416306675%3Fshowall%3Dtrue) (Abfrage: 1.10.2024).
- WIESNER J. (1891): Formänderungen von Pflanzen bei Cultur im absolut feuchten Raume und im Dunkeln. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 9: 46–53.
- WIESNER J. (1911): Weitere Studien über die Lichtlage der Blätter und über den Lichtgenuß der Pflanzen. *Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse* 120: 119–178.
- WIKMAN K. (2008): World's oldest living tree discovered in Sweden. *Ulmea University Press Release*. <https://web.archive.org/web/20080420213045/http://www.info.umu.se/NYHETER/PressmeddelandeEng.aspx?id=3061> (Abfrage: 1.10.2024).
- WIRTH V., DÜLL R. (2000): *Farbatlas Flechten und Moose*. Stuttgart, Ulmer.
- WOR (2019): Die Flora und Fauna der Polarregionen. *WOR* 6/4. *World ocean review*. <https://worldoceanreview.com/de/wor-6/die-flora-und-fauna-der-polarregionen/einleben-in-der-kaelte/> (Abfrage: 1.10.2024).