

Ein neuer taxonomischer Ansatz für die Gattung *Lithops* N.E.Br.

Harald Jainta

Zusammenfassung:

Als Ergebnis jahrelanger, extensiver Feldforschung sowie vergleichender Beobachtung der Pflanzen in Kultur und Literatur kommt der Autor zu dem Schluss, dass eine Reduzierung der Taxa in der Gattung *Lithops* N.E.Br. auf insgesamt 38 Arten ohne weitere Unterarten bzw. Varietäten die Gattung am besten darstellt. Eine ausführliche und bebilderte Beschreibung der Forschungsarbeit, die zu dieser revidierten Taxonomie führt, sowie eine umfangreiche Bibliografie der Artenbeschreibungen und begleitender taxonomischer Literatur finden sich in dem Werk des Autors „Wild *Lithops*“ (JAINTA, 2017). Der vorliegende Artikel soll das neue Artenkonzept zusammenfassen und stellt die taxonomische Evolution der Gattung in tabellarischer Form dar.

Die Gattung *Lithops* N.E.Br. („stonefaces“, „living stones“, „flowering stones“, „lebende Steine“) ist eine Gruppe von hochsukkulenten Vertretern der Mittagsblumen bzw. der Familie der Aizoaceae. Die Pflanzen unterscheiden sich insbesondere morphologisch durch Form, Farbe und Markierungen der sichtbaren Oberflächen. Diese Endflächen entwickelten sich einst aus den Blattunterseiten. Die Ausprägung von Kanälen, Inseln bzw. Flecken sowie das Farbenspiel wird zur Unterscheidung der „Fensterpflanzen“ herangezogen. Ferner ist die Farbe der Blüten die entscheidende und derzeit akzeptierte taxonomische Diskriminante. Weitere Merkmale wie zum Beispiel Größe und Struktur der Blüten, der Samenkapseln und der Samen sowie die Größe der Pflanzen werden dagegen vom Autor als weniger relevant eingeschätzt. Darüber hinaus sind viele Attribute an den Fundorten variabel und innerhalb von Kolonien bzw. zwischen Populationen überlappend (siehe Abbildungen 1–3). Die natürliche Diversität führte zu einer Vielzahl von beschriebenen Taxa mit mehr als 150 Varianten sowie einer großen Zahl von Kultivaren, die stabilisierte Klone mit extremen morphologischen Eigenschaften darstellen. Hinzu kommen weitere Standortformen und in der Natur vorkommende extreme Individuen, die letztlich die gesamte Biodiversität der Gattung abbilden.

COLE (1988; 2000; 2006; 2012) reduzierte die Gattung bereits auf 91 Taxa, die entweder den Rang von Spezies, Subspezies oder Varietäten hatten. *L. steineckeana* wird hier nicht weiter berücksichtigt, da es sich um eine gärtnerische Hybride handelt. Zuletzt wurden in der aktuellsten Systematik durch Cole alle Varietäten zu Synonymen reduziert und insgesamt 53 Spezies und Subspezies wurden unterschieden (COLE & COLE in HARTMANN, 2017).

Im vorliegenden Artikel soll die Taxonomie der Gattung weiter vereinfacht werden. Drei zuletzt im Rang von Subspezies bzw. Va-

rietät befindlichen Taxa werden in den Rang einer Spezies erhoben:

1. *Lithops euniceae* (DE BOER) JAINTA stat. nov.

Basionym: *Lithops aucampiae* var. *euniceae* DE BOER in Succulenta, 45 (4): 54, 1966.

Die Art wurde bislang lediglich an zwei Standorten in der Nähe von Hopetown (Südafrika) gefunden (je ein Fundort von den Synonymen var. *euniceae* und var. *fluminalis* ist bekannt). Das Verbreitungsgebiet ist sehr isoliert im äußersten Südwesten gelegen, durch den Fluss Vaal prominent getrennt und über 100 km entfernt vom nächsten Habitat von *L. aucampiae* in Griquatown. Ferner unterscheiden sich die relativ uniformen und durch auffällige Randmarkierungen charakterisierten Pflanzen von *L. aucampiae* (siehe JAINTA, 2017; Seiten 62 ff. und 428).

2. *Lithops burchellii* (D.T. COLE) JAINTA stat. nov.

Basionym: *Lithops lesliei* ssp. *burchellii* D.T. COLE in *Lithops Flowering Stones*, 169, 1988.

In extremen Südwesten des Verbreitungsgebietes von *L. lesliei* wurde *L. burchellii* bislang nur an zwei Standorten im Umkreis von ca. 15 km bei Douglas (Südafrika) gefunden. Das Areal ist isoliert und ca. 80 km getrennt von dem der Varietäten von *L. lesliei*. Die charakteristischen Markierungen ähneln am ehesten denen von *L. euniceae* (abgrenzbar durch graue Färbung von *L. burchellii*) und sind ansonsten nicht im Formenkreis von *L. lesliei* anzutreffen, auch nicht bei der ebenfalls grau gefärbten var. *venteri*, die ca. 100 km entfernt wächst (siehe JAINTA, 2017; Seiten 59 f und 427).

3. *Lithops glaudinae* (DE BOER) JAINTA stat. nov.

Basionym: *Lithops glaudinae* DE BOER in Succulenta, 1960 (12): 129, 1960.

Anders als bei *L. bromfieldii* kann *L. glaudinae* durch auffällige, metallisch-glänzende Punkte („dusky dots“) unterschieden werden. Geografisch überlappen beide Verbreitungsgebiete nicht und *L. glaudinae* bildet einen Halbkreis östlich des Formenkreises von *L. bromfieldii* (siehe JAINTA, 2017; Seiten 186 f und 447).

Weiterhin wurden folgende Reduktionen bzw. Aufspaltungen betrachtet und in die Revision integriert:

1. *L. dinteri* besteht aus einer Anzahl von Populationen mit überlappenden Charakteristika an den natürlichen Fundorten, die insbesondere durch rote Flecken („Rubrications“) auffallen. Die Abgrenzung zu den Subspezies *frederici* und *multipunctata* ist nicht geeignet. Dies gilt ebenfalls für die extreme Form *L. dorotheae* und die vormals zu *L. schwantesii* oder zu *L. dinteri* gestellte Varietät *marthae*. Der Komplex ist ansonsten gut von anderen Arten unterscheidbar und geht im Nordwesten des Verbreitungsgebietes in *L. schwantesii* über. Alle Taxa blühen gelb und werden hier zu einer Art kombiniert.

2. *L. francisci*, *L. gesinae* und *L. hermetica* sind ebenfalls in einen Komplex zusammenzufassen und *L. francisci* hat hierbei Priorität. Das Aussehen und die äußeren Markierungen der Pflanzen ähneln sich stark und etwaige Farbvarianten sind durch die Adaptation an das jeweilige Gestein bedingt. Sie gehören ferner zu den gelbblühenden Formen, sind geografisch eingrenzbar und unterscheiden sich ansonsten gut von den in der Natur angrenzenden Arten *L. schwantesii* und *L. bella*.

3. *L. herrei* ist von *L. geyeri* insbesondere an der östlichen Verbreitungsgrenze von *L. herrei* nicht zu unterscheiden. Nicht überraschend wurde *L. geyeri* bereits früher als Varietät von *L. herrei* behandelt. → Seite 8

A new taxonomic approach for the genus *Lithops* N.E.Br.

Harald Jainta

Summary:

As a result of extensive field research as well as comparative observations of plants in cultivation and literature the author has come to the conclusion that the genus *Lithops* N.E.Br. can be reduced to 38 species without further separation into subspecies or variety level. Detailed and illustrated explanations of the scientific work which led to the present revision as well as a complete bibliography of the species descriptions along with supplemental literature is given in the book "Wild Lithops" (JAINTA, 2017). The present article provides a complete reassessment of the genus, with the changes in taxonomic status provided in a comprehensive table.

The genus *Lithops* N.E.Br. ("stonefaces", "living stones", "flowering stones", "Lebende Steine") belongs to a group of highly succulent members of the mid-day flower family Aizoaceae. *Lithops* are mainly identified by the shape, colour and pattern of the topmost visible parts. These "faces" are considered to have evolved from leaf undersides and the presence of channels, islands, rubrications and dots, as well as the play of colours, is used to differentiate the "window plants". Taxonomically, flower colour is a currently accepted and ultimate marker. Other attributes such as flower size and structure, seed capsule and seed as well as plant size are considered less relevant by the author. Furthermore, characteristics vary considerably in natural habitat and overlap within and between the colonies (see figures 1–3). Natural diversity has led to a multiplicity of more than 150 described taxa as well as a vast number of cultivars which are stabilised clones in horticulture with extreme morphological features. Additionally, more local forms and naturally occurring oddities contribute to the complete biodiversity of the genus.

Cole (1988; 2000; 2006; 2012) reduced the taxonomic diversity of the genus *Lithops* to 91 taxa that either had the status of species, subspecies or variety. *L. steineckeana* is not considered here as it is assumed to be an horticultural hybrid. In the latest systematics of Cole all varieties have been eliminated and in total 53 species and subspecies are differentiated (COLE & COLE in HARTMANN, 2017).

In the present revision the taxonomy of the genus is further simplified. Three taxa formerly listed as subspecies or varieties are now ranked as species:

1. *Lithops euniceae* (DE BOER) JAINTA stat. nov.

Basionym: *Lithops aucampiae* var. *euniceae* DE BOER in Succulenta, 45 (4): 54, 1966.

The species has so far only been found at two localities near Hopetown, South Africa (one for var. *euniceae* and var. *fluminalis* respectively). The distribution is very isolated in the southwest, prominently separated by the Vaal River and otherwise 100 km apart from the closest habitat of *L. aucampiae* in Griquatown. Moreover the plants differ from *L. aucampiae* in having relatively uniform and prominent markings at their outer margins (see JAINTA, 2017; pages 62 ff and 428).

2. *Lithops burchellii* (D.T. COLE) JAINTA stat. nov.

Basionym: *Lithops lesliei* ssp. *burchellii* D.T. COLE in Lithops – Flowering Stones, 169, 1988.

In the extreme southwest of *L. lesliei*'s distribution *L. burchellii* has been found at only two localities in a circle of 15 km near Douglas, South Africa. The area is well separate and approx. 80 km apart from other *L. lesliei* forms. The characteristic markings resemble more than anything else those of *L. euniceae* (differentiated from the grey colour of *L. burchellii*) and are otherwise not present in the cluster of *L. lesliei*. These distinct markings are also not seen in the likewise grey-coloured var. *venteri* growing some 100 km away (see JAINTA, 2017; pages 59 f and 427).

3. *Lithops glaudinae* (DE BOER) JAINTA stat. nov.

Basionym: *Lithops glaudinae* DE BOER in Succulenta, 1960 (12): 129, 1960.

L. glaudinae differs from *L. bromfieldii* mainly in its prominent, metallic-looking dots ("dusky dots"). Geographically neither taxa overlaps in its distribution and *L. glaudinae* forms a semi-circle east of the *L. bromfieldii* swarm (see JAINTA, 2017, pages 186 f and 447).

Furthermore the following changes are considered and implemented into the species revision:

1. *L. dinteri* consists of a number of populations in which the plants have overlapping characteristics at their natural localities. In particular they are recognised by their red markings ("rubrications"), seen in all taxa. A differentiation between subspecies *frederici* and *multipunctata* is not appropriate. This is also true for the extreme forms of *L. dorotheae* and *marthae* that were formerly either considered as a variety of *L. schwantesii* or of *L. dinteri*. Otherwise the complex of *L. dinteri* is well discrete and transforms into *L. schwantesii* in the northwestern edge of its distribution. All taxa flower yellow and are combined into one species.

2. *L. francisci*, *L. gesinae* and *L. hermetica* are combined here into one complex with *L. francisci* having priority. The habit as well as the markings of the plants are similar; colour deviants are understood as being an adaptation to the surrounding local stone formations. All are yellow-flowering. Together they form a distinct geographical cluster which can be easily differentiated from its neighbouring species *L. schwantesii* and *L. bella*.

3. *L. herrei* cannot be differentiated from *L. geyeri* in the wild especially in the eastern distribution edge of *L. herrei*. Not unsurprisingly, *L. geyeri* has in the past been recognised as a variety of *L. herrei*.

4. A taxonomic separation of the subspecies of *L. julii* is not appropriate. Single forms are mixed in several populations. Otherwise the cluster is consistently different from *L. karasmontana*.

5. Small differences in morphology as seen in *L. gracilidelineata* and its subspecies *brandbergensis* are special colour adaptations and represent local forms. → page 9



Abb. 1 / Fig. 1: *L. julii* (J133, 20 km N Warmbad, Namibia); blasse Lippenstift- (links) und netzförmig-markierte Pflanzen (rechts) wachsen nebeneinander / pale lipstick-lined (left) and reticulate (right) specimens grow side-by-side

4. Eine taxonomische Differenzierung der bisherigen Unterarten von *L. julii* ist nicht sinnvoll. Einzelne Formen sind jeweils in den Populationen gemischt und die Pflanzen bilden ansonsten einen auch von *L. karasmontana* klar abgrenzbaren Formenkreis.

5. Unwesentliche Unterschiede in der Morphologie wie bei *L. gracilidelimeata* und deren Subspezies *brandbergensis* sind spezielle farbliche Anpassungen und stellen daher lokale Formen dar.

6. Der Formenkreis von *L. pseudotruncatella* wird in zwei Arten aufgespalten, die morphologisch eindeutig zu unterscheiden sind: abgerundete, polsterbildende Pflanzen bei *L. pseudotruncatella* sowie flache und wenig proliferierende Arten bei *L. dendritica*. Eine weitere Unterscheidung dieser beiden Taxa unterhalb des Artranges ist jedoch nicht sinnvoll. Geografisch ist *L. dendritica* und deren Synonyme *groendrayensis* und *archerae* im südwestlichen Teil des Verbreitungsgebietes von *L. pseudotruncatella* (mit ihren früheren Unterarten *pseudotruncatella* und *volkii*) abgegrenzt. Der neue, überraschende Fund T94/J404 („*L. aff. groendrayensis*“; Uijs, 2019) im extremen Süden von *L. dendritica* wird als Bestätigung der Kombination betrachtet.

7. *L. karasmontana* wird vor allem biogeografisch in zwei Formenkreise aufgespalten: *L. bella* (westliches Cluster) und *L. karasmontana* (östliches Verbreitungsgebiet), die über 100 km entfernt und durch das Flusssystem des Fisch River getrennt sind. Jedoch sind beide Arten hoch variabel und entwickelten eine Reihe von Standortformen. Daher ist es nicht ausgeschlossen, dass weitere Funde im Grenzbereich der Verbreitung eher für eine Art sprechen, die dann aus Prioritäts-Gründen *L. karasmontana* sein würde.

8. Eine Separierung der beiden Unterarten *bella* und *eberlanzii* ist nicht begründet, da die geringen Unterschiede der Markierungen

eine Adaptation der Pflanzen an ihre Umgebung darstellen. Ferner wachsen die Taxa in der Natur in gemischten Kolonien. *L. bella* hat Priorität.

9. Die drei Subspezies von *L. villetii* wachsen nördlich von Loeriesfontein in einem Streifen von 100 km in relativ kleiner Anzahl. Die nördlichen Taxa *deboeri* und *kennedyi* stellen Extremformen von *L. villetii* dar und sind keine Unterarten. Die Pflanzen überlappen sich in der Natur und sind morphologisch ähnlich. Die extremste Farbvariante ist *kennedyi*. Sie werden daher zu einer Art zusammengefasst.

Die hiermit akzeptierten Taxa und deren neue Synonyme (synon. nov.) finden sich in der nachfolgenden Tabelle. Für alle Spezies wurde das Bild der Holotyp-Pflanze reproduziert (falls vorhanden) und mit einer Abbildung einer vom Autor als repräsentativ angesehen lebenden Pflanze des jeweiligen Taxons verglichen. Ferner wurden eine Vielzahl eigener Standortfotos sowie Pflanzen in der Kultur herangezogen.

Erste genetische (KELLNER et al., 2008; 2001) oder molekulare bzw. biochemische Untersuchungen (REZNIK, 1957; WOHLPART & MABRY, 1968; SCOGIN, 1972; WALLACE, 1990; CLARK, 1994) liegen nur anfänglich sowie mit geringer taxonomischer Bedeutung vor. Sie sind nicht geeignet, die Systematik der Gattung zu novellieren. HARTMANN (2011) bezweifelt sogar „aufgrund mangelnder offensichtlicher Merkmale und wegen des Fehlens eines klaren Artenkonzeptes“, dass *Lithops* geeignet ist, genetische Marker zu finden. Es muss daher festgestellt werden, dass molekulare Stammbäume der Gattung *Lithops* N.E.BR. derzeit nicht vorliegen und die Revision der Gattung folglich nur morphologisch und phytogeografisch erfolgen

kann. Jedoch werden weitere genetische bzw. molekulare Studien ein wesentlich besseres Bild über die taxonomisch schwierige Gattung *Lithops* geben. Insbesondere erhofft sich der Autor hierbei eine Klärung folgender offener Fragen:

1. Bedeutung der Blütenfarbe als wichtigstes taxonomisches Unterscheidungsmerkmal der Gattung,
2. *L. lesliei* vs. *L. aucampiae* (sehr ähnliche Arten, die vor allem geografisch separiert sind),
3. *L. bella* vs. *L. karasmontana* (sehr ähnliche Arten, die vor allem geografisch separiert sind),
4. *L. herrei* (unterschieden von *L. optica* fast nur durch die unterschiedliche Blütenfarbe),
5. *L. meyeri* (eine ggf. Extremform der benachbarten *L. herrei*),
6. *L. amicorum* (wahrscheinlich eine Miniaturform von *L. julii*),
7. *L. wernerii* (möglicherweise eine Miniaturform von *L. gracilidelimeata*) sowie
8. *L. schwantesii* ssp. *gebseri* (ggf. ausgestorben und daher ein Taxon unklaren Ursprungs).

Danksagung

Ich danke Ingo Breuer (Deutschland), Urs Eggli (Schweiz), Steven Hammer (USA), Andy Young (Großbritannien) und Catherine Arthur (Spanien) für ihre freundliche Durchsicht, redaktionelle Hinweise sowie ihre Ratschläge für diese Arbeit.

Dieser Artikel ist Prof. Desmond Cole (1922–2018) gewidmet, dessen Lebensleistung für die Gattung *Lithops* unvergessen bleiben wird.

→ Seite 10

6. The various forms of *L. pseudotruncatella* are split into two discrete species which can be easily differentiated morphologically: rounded, cushion-forming as in *L. pseudotruncatella* as well as the flat, less proliferating plants of *L. dendritica*. A further separation of both taxa below species level is not appropriate. Geographically, *L. dendritica* and the synonymous *groendrayensis* and *archerae* are separated in the southwest from the distribution range of *L. pseudotruncatella* (with its former subspecies *pseudotruncatella* and *volkii*). The new surprising find of T94/J404 ("*L. aff. groendrayensis*"; Uijs, 2019) in the extreme south of *L. dendritica* fits well into the present combination.

7. *L. karasmontana* is split here mainly due to geographical reasons into: *L. bella* (western cluster) and *L. karasmontana* (eastern distribution range). The Fish River separates both by more than 100 km. However, the species are highly variable and develop a range of local forms. Hence new localities in the bordering area could well exist and would argue for the combination of both taxa into *L. karasmontana* which has priority.

8. A separation of the former subspecies *bella* and *eberlanzii* is not justified since small differences in the markings are obviously the result of adaptations to the different substrates in which they live. Otherwise the taxa are found mixed in habitat. *L. bella* has priority.

9. The three subspecies of *L. villetii* occur in relatively low numbers in a swathe of 100 km north of Loeriesfontein. The northern

taxa *deboeri* and *kennedyi* are assumed to be extreme forms of *L. villetii* which do not justify subspecies level. Individuals overlap in nature when the colonies are compared and their morphology is similar, with *kennedyi* as an extreme colour aberrant. The three subspecies are combined here to one species.

All accepted species as well as their new synonyms (synon. nov.) are listed in the following table. For all taxa pictures of the holotypes (if available) have been reproduced and compared with living plants considered to be typical by the author. Moreover, numerous habitat pictures and photographs of cultivated plants were studied.

Preliminary genetic investigations of the genus (KELLNER et al., 2008; 2001) and other molecular or biochemical findings (REZNIK, 1957; WOHLPART & MABRY, 1968; SCOGIN, 1972; WALLACE, 1990; CLARK, 1994) have been shown to have limited use in changing the systematics of the genus. HARTMANN (2011) even doubts that lithops are a good place to start when it comes to selecting appropriate genetic markers for testing, due to "the lack of obvious characters and the lack of a clear species concept". Therefore, it is concluded that due to the non-existence of a reliable molecular phylogeny for the genus *Lithops* N.E.Br., a current revision can only be made morphologically and phytogeographically. However, future genetic or molecular testing is expected to provide a better assessment of

the taxonomically difficult genus *Lithops*. In particular, it is anticipated to provide clarification about the following open issues and species status:

1. Importance of flower colour as a leading taxonomic marker in the genus,
2. *L. herrei* (separated from *L. optica* primarily by the different flower colour),
3. *L. lesliei* vs. *L. aucampiae* (very similar species, mainly geographically separated),
4. *L. bella* vs. *L. karasmontana* (very similar species, mainly geographically separated),
5. *L. meyeri* (likely an extreme form of the neighbouring *L. herrei*),
6. *L. amicum* (possibly a miniature form of *L. julii*),
7. *L. wernerii* (possibly a miniature form of *L. gracilidelineata*), and
8. *L. schwantesii* ssp. *gebseri* (likely extinct and therefore an unresolved taxon).

Acknowledgements

I thank Ingo Breuer (Germany), Urs Egli (Switzerland), Steven Hammer (USA), Andy Young (United Kingdom) and Catherine Arthur (Spain) for kindly reviewing the manuscript and for their valuable suggestions in compiling this work.

This article is dedicated to Prof. Desmond Cole (1922-2018) whose pioneering life-time work and genius around the genus *Lithops* will remain unforgettable. → page 10



Abb. 2 / Fig. 2: *L. salicola* (J024, 20 km WNW Luckhoff, Südafrika); gefleckte (links) und Individuen mit komplett offenem Fenster (rechts) / maculate (left) and individuals with completely open windows (right)

Tabelle

Dargestellt ist das neue Spezieskonzept der Gattung *Lithops* N.E.Br. sowie deren taxonomischer Entwicklung in tabellarischer Form (von rechts nach links) seit der Erstbeschreibung der in den beiden rechten Spalten als relevant eingeschätzten Taxa. Die angegebenen Referenzen sind – wenn nicht anders angegeben – in JAINTA (2017) ausführlich gelistet. Der Einfachheit halber wurden nur in den beiden linken Spalten alle Autorenangaben gemacht.

Table

The new species concept of the genus *Lithops* N.E.Br. is given in tabulated form and includes the historical development (from right to left) of the taxonomy from the first descriptions. In the right column all taxa are listed which were considered to be relevant by the author. All references – if not otherwise defined – are given in Jainta (2017). For the sake of simplicity authors are given only in the first two columns.

Neue Taxonomie nach / New Taxonomy according to JAINTA, 2017	Taxonomie nach / Taxonomy according to COLE & COLE, 2017 und neue Synonyme / and new synonyms (syn.nov.)	Taxonomie nach / Taxonomy according to COLE, 1988 & 2006	Erstbeschreibung / First Description	Taxon ¹
<i>L. amicorum</i> D.T.COLE	<i>L. amicorum</i> D.T.COLE	<i>L. amicorum</i> (COLE, 2006c)	<i>L. amicorum</i> (COLE, 2006c)	<i>amicorum</i>
<i>L. aucampiae</i> L.BOLUS	<i>L. aucampiae</i> L.BOLUS ssp. <i>aucampiae</i> synon. nov.	<i>L. aucampiae</i> ssp. <i>aucampiae</i> var. <i>aucampiae</i> (COLE, 1988)	<i>L. aucampiae</i> (BOLUS, 1932c)	<i>aucampiae</i>
		<i>L. aucampiae</i> ssp. <i>aucampiae</i> var. <i>koelemanii</i> (COLE, 1988)	<i>L. koelemanii</i> (DE BOER, 1960a)	<i>koelemanii</i>
<i>L. euniceae</i> (DE BOER) JAIN- TA stat. nov.	<i>L. aucampiae</i> L.BOLUS ssp. <i>euniceae</i> (DE BOER) D.T.COLE	<i>L. aucampiae</i> ssp. <i>euniceae</i> var. <i>euniceae</i> (COLE, 1988)	<i>L. aucampiae</i> var. <i>euniceae</i> (DE BOER, 1966c)	<i>euniceae</i>
		<i>L. aucampiae</i> ssp. <i>euniceae</i> var. <i>fluminalis</i> (COLE, 1988)	<i>L. aucampiae</i> var. <i>fluminalis</i> (COLE, 1970a)	<i>fluminalis</i>
<i>L. bella</i> N.E.Br.	<i>L. karasmontana</i> (Din- ter & Schwantes) N.E.Br. ssp. <i>bella</i> (N.E.Br.) D.T.Cole synon. nov.	<i>L. karasmontana</i> ssp. <i>bella</i> (Cole, 1988)	<i>L. bella</i> (Brown, 1922)	<i>bella</i>
		<i>L. karasmontana</i> ssp. <i>bella</i> (COLE, 1988)	<i>Mesembrianthemum delaetianum</i> nom. nud. (DINTER, 1923b)	<i>delaetianum</i>
	<i>L. karasmontana</i> (DINTER & SCHWANTES) N.E.Br. ssp. <i>eberlanzii</i> (DINTER & SCHWANTES) D.T.COLE synon. nov.	<i>L. karasmontana</i> ssp. <i>eberlan- zii</i> (COLE, 1988)	<i>Mesembrianthemum (Lithops) eberlanzii</i> (DINTER & SCHWANTES in: SCHWANTES, 1925b); <i>Lithops eberlanzii</i> (BROWN, 1926)	<i>eberlanzii</i>
		<i>L. karasmontana</i> ssp. <i>eberlan- zii</i> (COLE, 1973a)	<i>L. edithiae</i> (BROWN, 1934)	<i>edithiae</i>
		<i>L. karasmontana</i> ssp. <i>eberlan- zii</i> (COLE, 1984d)	<i>L. erniana</i> (LÖSCH & SWÜSTE in: SWÜSTE, 1936b)	<i>erniana</i>
		<i>L. karasmontana</i> ssp. <i>eberlan- zii</i> (COLE, 1988)	<i>L. erniana</i> var. <i>witzputzensis</i> (DE BOER, 1964a)	<i>witzputzensis</i>



Abb. 3 / Fig. 3: *L. karasmontana* (J015, 20 km WNW Grünau, Namibia); natürliche Variabilität hier durch sechs doppelköpfige Pflanzen gezeigt / range of natural diversity shown by six double-headed plants

<i>L. karasmontana</i> (DINTER & SCHWANTES) N.E.Br.	<i>L. karasmontana</i> (DINTER & SCHWANTES) N.E.Br. ssp. <i>karasmontana</i> synon. nov.	<i>L. karasmontana</i> ssp. <i>karasmontana</i> var. <i>karasmontana</i> (COLE, 1988)	<i>Mesembrianthemum karasmontanum</i> (DINTER & SCHWANTES in: SCHWANTES, 1920a); <i>L. karasmontana</i> (BROWN, 1926)	<i>karasmontana</i>
		<i>L. karasmontana</i> ssp. <i>karasmontana</i> var. <i>karasmontana</i> (COLE, 1988)	<i>L. commoda</i> nom. nud. (DINTER; unpublished see: Jacobsen, 1937b)	<i>commoda</i>
		<i>L. karasmontana</i> (BROWN, 1926); <i>L. karasmontana</i> ssp. <i>karasmontana</i> var. <i>karasmontana</i> (COLE 1988)	<i>Mesembryanthemum damaranum</i> (BROWN, 1920); <i>L. damarana</i> (BROWN, 1922)	<i>damarana</i>
		<i>L. karasmontana</i> ssp. <i>karasmontana</i> var. <i>karasmontana</i> (COLE, 1988)	<i>L. jacobseniana</i> nom. nud. (SWÜSTE, 1936d); <i>L. jacobseniana</i> nom. invalid (JACOBSEN, 1955)	<i>jacobseniana</i>
		<i>L. karasmontana</i> ssp. <i>karasmontana</i> var. <i>karasmontana</i> (COLE, 1988)	<i>L. laterita</i> (DINTER, 1928b)	<i>laterita</i>
		<i>L. karasmontana</i> ssp. <i>karasmontana</i> var. <i>tischeri</i> (COLE, 1988)	<i>L. karasmontana</i> var. <i>tischeri</i> (COLE, 1973a)	<i>tischeri</i>
		<i>L. karasmontana</i> ssp. <i>karasmontana</i> var. <i>tischeri</i> (COLE, 1988)	<i>L. fossulifera</i> nom. nud. (TISCHER in: JACOBSEN, 1955)	<i>fossulifera</i>
		<i>L. karasmontana</i> ssp. <i>karasmontana</i> var. <i>karasmontana</i> (COLE, 1988)	<i>L. grünau</i> nom. nud. (SWÜSTE, 1936d)	<i>grünau</i>
		<i>L. karasmontana</i> ssp. <i>karasmontana</i> var. <i>karasmontana</i> (COLE, 1988)	<i>L. mickbergensis</i> (DINTER, 1928b)	<i>mickbergensis</i>
		<i>L. karasmontana</i> ssp. <i>karasmontana</i> var. <i>karasmontana</i> (COLE, 1988)	<i>Mesembryanthemum summitatum</i> (DINTER, 1927a) <i>L. karasmontana</i> var. <i>summitata</i> (DE BOER & BOOM, 1961b)	<i>summitatum</i>
		<i>L. karasmontana</i> ssp. <i>karasmontana</i> var. <i>karasmontana</i> (COLE, 1988)	<i>L. ursulae</i> = <i>L. jacobseniana</i> nom. nud. (SWÜSTE, 1936a; OESTEREICH, 1937c)	<i>ursulae</i>
		<i>L. karasmontana</i> ssp. <i>karasmontana</i> var. <i>immaculata</i> (COLE, 2012)	<i>L. karasmontana</i> ssp. <i>karasmontana</i> var. <i>immaculata</i> (COLE, 2012)	<i>immaculata</i>
		<i>L. karasmontana</i> ssp. <i>karasmontana</i> var. <i>lericheana</i> (COLE, 1988)	<i>Mesembrianthemum lericheanum</i> (<i>Lithops lericheana</i>) (DINTER & SCHWANTES in SCHWANTES, 1925b); <i>L. lericheana</i> (BROWN, 1926)	<i>lericheana</i>
		<i>L. karasmontana</i> ssp. <i>karasmontana</i> var. <i>karasmontana</i> (COLE, 1988)	<i>L. opalina</i> (DINTER, 1927c)	<i>opalina</i> ²
		<i>L. karasmontana</i> ssp. <i>karasmontana</i> var. <i>aiaisensis</i> (COLE, 1988)	<i>L. erniana</i> var. <i>aiaisensis</i> (DE BOER, 1964a)	<i>aiaisensis</i>
<i>L. bromfieldii</i> L.BOLUS	<i>L. bromfieldii</i> L.BOLUS	<i>L. bromfieldii</i> var. <i>bromfieldii</i> (COLE, 1988)	<i>L. bromfieldii</i> (BOLUS, 1934)	<i>bromfieldii</i>
		<i>L. bromfieldii</i> var. <i>insularis</i> (FEARN, 1970)	<i>L. insularis</i> (BOLUS, 1937a)	<i>insularis</i>
		<i>L. bromfieldii</i> var. <i>mennellii</i> (COLE, 1988)	<i>L. mennellii</i> (BOLUS, 1937a)	<i>mennellii</i>
<i>L. glaudinae</i> (DE BOER) JAIN-TA stat. nov.	<i>L. glaudinae</i> DE BOER	<i>L. bromfieldii</i> var. <i>glaudinae</i> (COLE, 1973a)	<i>L. glaudinae</i> (DE BOER, 1960d)	<i>glaudinae</i>
<i>L. coleorum</i> S.A.HAMMER & UIJS	<i>L. coleorum</i> S.A.HAMMER & UIJS	<i>L. coleorum</i> (HAMMER & UIJS, 1994a)	<i>L. coleorum</i> (HAMMER & UIJS, 1994a)	<i>coleorum</i>

<i>L. comptonii</i> L.BOLUS	<i>L. comptonii</i> L.BOLUS	<i>L. comptonii</i> var. <i>comptonii</i> (COLE, 1988)	<i>L. comptonii</i> (BOLUS, 1930a)	<i>comptonii</i>
		<i>L. comptonii</i> var. <i>weberi</i> (COLE, 1988)	<i>L. weberi</i> (NEL, 1940b)	<i>weberi</i>
<i>L. dinteri</i> SCHWANTES	<i>L. dinteri</i> SCHWANTES ssp. <i>dinteri</i> synon. nov.	<i>L. dinteri</i> ssp. <i>dinteri</i> var. <i>dinteri</i> (COLE, 1988)	<i>L. dinteri</i> (SCHWANTES, 1927b)	<i>dinteri</i>
		<i>L. dinteri</i> var. <i>brevis</i> (FEARN, 1970)	<i>L. brevis</i> (BOLUS, 1932d)	<i>brevis</i>
	<i>L. dinteri</i> SCHWANTES ssp. <i>frederici</i> (D.T.COLE) D.T.COLE synon. nov.	<i>L. dinteri</i> ssp. <i>frederici</i> (COLE, 1988)	<i>L. dinteri</i> var. <i>frederici</i> (COLE, 1973c)	<i>frederici</i>
	<i>L. dinteri</i> SCHWANTES ssp. <i>multipunctata</i> (DE BOER) D.T.COLE synon. nov.	<i>L. dinteri</i> ssp. <i>multipunctata</i> (COLE, 1988)	<i>L. dinteri</i> var. <i>multipunctata</i> (DE BOER, 1966a)	<i>multipunctata</i>
	<i>L. dorotheae</i> NEL synon. nov.	<i>L. dorotheae</i> (NEL, 1939)	<i>L. dorotheae</i> (NEL, 1939)	<i>dorotheae</i>
		<i>L. dorotheae</i> (SWÜSTE, 1939)	<i>L. eksteeniae</i> (BOLUS, 1939)	<i>eksteeniae</i>
<i>L. marthae</i> LÖSCH & TISCHER sensu COLE synon. nov.	<i>L. schwantesii</i> ssp. <i>schwantesii</i> var. <i>marthae</i> (COLE, 1988)	<i>L. marthae</i> (LÖSCH & TISCHER in SWÜSTE, 1936b)	<i>marthae</i> ³	
<i>L. divergens</i> L.BOLUS	<i>L. divergens</i> L.BOLUS	<i>L. divergens</i> var. <i>divergens</i> (COLE, 1988)	<i>L. divergens</i> (BOLUS, 1934)	<i>divergens</i>
		<i>L. divergens</i> var. <i>divergens</i> (COLE, 1988)	<i>L. divergens</i> var. <i>amethystina</i> (DE BOER & BOOM, 1961a)	<i>amethystina</i>
<i>L. francisci</i> (DINTER & SCHWANTES) N.E. BR.	<i>L. francisci</i> (DINTER & SCHWANTES) N.E.BR.	<i>L. francisci</i> (BROWN, 1926)	<i>Mesembrianthemum</i> (<i>Lithops</i>) <i>francisci</i> (DINTER & SCHWANTES in: SCHWANTES, 1925a)	<i>francisci</i>
		<i>L. halenbergensis</i> TISCHER synon. nov.	Unsolved taxon (COLE, 1988); Possibly a natural hybrid of <i>L. karasmontana</i> ssp. <i>eberlanzii</i> x <i>L. francisci</i> (HAMMER, 1999)	<i>L. halenbergense</i> (TISCHER, 1932)
	<i>L. schickiana</i> DINTER synon. nov. (Note: Taxon is not listed in COLE & COLE, 2017)	Possibly <i>L. francisci</i> (COLE, 1988)	<i>L. schickiana</i> nom. nud. (DINTER, 1928b)	<i>schickiana</i>
	<i>L. gesinae</i> DE BOER synon. nov.	<i>L. gesinae</i> var. <i>gesinae</i> (COLE, 1988)	<i>L. gesinae</i> (DE BOER, 1955)	<i>gesinae</i>
		<i>L. gesinae</i> var. <i>gesinae</i> (COLE, 1973a)	<i>L. namtipbergensis</i> nom. nud. (TISCHER & ERNI; unpublished)	<i>namtipbergensis</i>
		<i>L. gesinae</i> var. <i>annae</i> (COLE, 1973a)	<i>L. annae</i> (DE BOER, 1956)	<i>annae</i>
<i>L. gesinae</i> var. <i>annae</i> (COLE, 1973a)		<i>L. herbertii</i> nom. nud. (SCHWANTES, 1955; unpublished)	<i>herbertii</i>	
<i>L. hermetica</i> D.T.COLE synon. nov.	<i>L. hermetica</i> (COLE, 2000b)	<i>L. hermetica</i> (COLE, 2000b)	<i>hermetica</i>	
<i>L. fulviceps</i> (N.E.BR.) N.E.BR.	<i>L. fulviceps</i> (N.E.BR.) N.E.BR.	<i>L. fulviceps</i> var. <i>fulviceps</i> (COLE, 1988)	<i>Mesembryanthemum fulviceps</i> (BROWN, 1914); <i>L. fulviceps</i> (BROWN, 1922)	<i>fulviceps</i>
		<i>L. fulviceps</i> var. <i>fulviceps</i> (COLE, 1988)	<i>L. lydiae</i> (JACOBSEN, 1933)	<i>lydiae</i>
		<i>L. fulviceps</i> var. <i>fulviceps</i> (COLE, 1988)	<i>L. ortendahliae</i> nom. nud. (DINTER, 1928a)	<i>ortendahliae</i>
		<i>L. fulviceps</i> var. <i>lactinea</i> (COLE, 1973a)	<i>L. fulviceps</i> var. <i>lactinea</i> (COLE, 1973a)	<i>lactinea</i>
		<i>L. fulviceps</i> var. <i>laevigata</i> (COLE, 2006b)	<i>L. fulviceps</i> var. <i>laevigata</i> (COLE, 2006b)	<i>laevigata</i>

<i>L. gracilidelineata</i> DINTER	<i>L. gracilidelineata</i> DINTER ssp. <i>gracilidelineata</i> synon. nov.	<i>L. gracilidelineata</i> ssp. <i>gracilidelineata</i> var. <i>gracilidelineata</i> (COLE, 1988)	<i>L. gracilidelineata</i> (DINTER, 1928b)	<i>gracilidelineata</i>
		<i>L. gracilidelineata</i> ssp. <i>gracilidelineata</i> var. <i>gracilidelineata</i> (COLE, 1988)	<i>L. streyi</i> (SCHWANTES, 1951c)	<i>streyi</i>
		<i>L. gracilidelineata</i> ssp. <i>gracilidelineata</i> var. <i>waldroniae</i> (COLE, 1988)	<i>L. gracilidelineata</i> var. <i>waldroniae</i> (DE BOER, 1963a)	<i>waldroniae</i>
	<i>L. gracilidelineata</i> DINTER ssp. <i>brandbergensis</i> (DE BOER) D.T.COLE synon. nov.	<i>L. gracilidelineata</i> ssp. <i>brandbergensis</i> (COLE, 1988)	<i>L. gracilidelineata</i> var. <i>brandbergensis</i> (DE BOER, 1963c)	<i>brandbergensis</i>
<i>L. hallii</i> DE BOER	<i>L. hallii</i> DE BOER	<i>L. hallii</i> var. <i>hallii</i> (COLE, 1988)	<i>L. hallii</i> (DE BOER, 1957)	<i>hallii</i>
		<i>L. hallii</i> var. <i>ochracea</i> (COLE, 1973a)	<i>L. fulleri</i> var. <i>ochracea</i> (DE BOER, 1962a)	<i>ochracea</i>
<i>L. helmutii</i> L.BOLUS	<i>L. helmutii</i> L.BOLUS	<i>L. helmutii</i> (BOLUS, 1933a)	<i>L. helmutii</i> (BOLUS, 1933a)	<i>helmutii</i>
<i>L. herrei</i> L.BOLUS	<i>L. herrei</i> L.BOLUS	<i>L. herrei</i> (BOLUS, 1932d)	<i>L. herrei</i> (BOLUS, 1932d)	<i>herrei</i>
		<i>L. herrei</i> (NEL, 1946)	<i>L. herrei</i> var. <i>plena</i> (BOLUS, 1932d)	<i>plena</i>
		<i>L. herrei</i> (JACOBSEN, 1935)	<i>L. translucens</i> (BOLUS, 1932d)	<i>translucens</i>
	<i>L. geyeri</i> NEL synon. nov.	<i>L. geyeri</i> (NEL, 1943)	<i>L. geyeri</i> (NEL, 1943)	<i>geyeri</i>
		<i>L. geyeri</i> (BOOM, 1971d)	<i>L. hillii</i> nom. invalid (BOLUS, 1958; 1964)	<i>hillii</i>
<i>L. hookeri</i> (A.BERGER) SCHWANTES	<i>L. hookeri</i> (A.BERGER) SCHWANTES	<i>L. hookeri</i> var. <i>hookeri</i> (COLE, 1988)	<i>Mesembryanthemum truncatellum</i> (HOOKER, 1874); <i>Mesembryanthemum hookeri</i> (BERGER, 1908a; SCHWANTES, 1928b)	<i>hookeri</i>
		<i>L. hookeri</i> var. <i>hookeri</i> (COLE, 1988)	<i>Mesembryanthemum turbiniforme</i> (HAWORTH, 1821)	<i>turbiniforme</i>
		<i>L. hookeri</i> var. <i>hookeri</i> (COLE, 1988)	<i>L. turbiniformis</i> (BROWN, 1920)	<i>turbiniformis</i>
		<i>L. hookeri</i> var. <i>hookeri</i> (COLE, 1988)	<i>L. aurantiaca</i> (BOLUS, 1932d)	<i>aurantiaca</i>
		<i>L. hookeri</i> var. <i>subfenestrata</i> (COLE, 1988)	<i>L. turbiniformis</i> var. <i>subfenestrata</i> (DE BOER, 1964b)	<i>subfenestrata</i>
		<i>L. hookeri</i> var. <i>subfenestrata</i> (COLE, 1973a)	<i>L. turbiniformis</i> var. <i>brunneo-violacea</i> (DE BOER, 1964b)	<i>brunneo-violacea</i>
		<i>L. hookeri</i> var. <i>dabneri</i> (COLE, 1988)	<i>L. dabneri</i> (BOLUS, 1965)	<i>dabneri</i>
		<i>L. hookeri</i> var. <i>elephina</i> (COLE, 1988)	<i>L. turbiniformis</i> var. <i>elephina</i> (COLE, 1970a)	<i>elephina</i>
		<i>L. hookeri</i> var. <i>lutea</i> (COLE, 1988)	<i>L. turbiniformis</i> var. <i>lutea</i> (DE BOER, 1964b)	<i>lutea</i>
		<i>L. hookeri</i> var. <i>marginata</i> (COLE, 1988)	<i>L. marginata</i> (NEL, 1946)	<i>marginata</i>
		<i>L. hookeri</i> var. <i>susannae</i> (COLE, 1988)	<i>L. turbiniformis</i> var. <i>susannae</i> (COLE, 1970a)	<i>susannae</i>

<i>L. julii</i> (DINTER & SCHWANTES) N.E.Br.	<i>L. julii</i> (DINTER & SCHWANTES) N.E.Br. ssp. <i>julii</i> synon. nov.	<i>L. julii</i> ssp. <i>julii</i> (COLE, 1988)	<i>Mesembrianthemum (Lithops) julii</i> (DINTER & SCHWANTES in: SCHWANTES, 1925b); <i>L. julii</i> (BROWN, 1926)	<i>julii</i>
		<i>L. julii</i> ssp. <i>julii</i> (COLE, 1988)	<i>L. chrysocephala</i> (NEL, 1943)	<i>chrysocephala</i>
		<i>L. julii</i> ssp. <i>julii</i> (COLE, 1988)	<i>L. helmae</i> nom. nud. (TRIEBNER in: SCHWANTES, 1957)	<i>helmae</i>
		<i>L. julii</i> ssp. <i>julii</i> (COLE, 1988)	<i>L. lactea</i> (SCHICK & TISCHER in: TISCHER, 1933a)	<i>lactea</i>
		<i>L. julii</i> ssp. <i>julii</i> (COLE, 1988)	<i>L. julii</i> var. <i>littlewoodii</i> (DE BOER, 1963b)	<i>littlewoodii</i>
		<i>L. julii</i> ssp. <i>julii</i> (COLE, 1988)	<i>L. pallid</i> nom. invalid (TISCHER in: JACOBSEN, 1935)	<i>pallida</i>
		<i>L. julii</i> ssp. <i>julii</i> (COLE, 1988)	<i>L. julii</i> var. <i>reticulata</i> nom. invalid (TISCHER in: JACOBSEN, 1935)	<i>reticulata</i>
		<i>L. julii</i> ssp. <i>julii</i> (COLE, 1988)	<i>L. julii</i> var. <i>typica</i> nom. invalid. (SCHWANTES, 1957)	<i>typica</i>
		<i>L. julii</i> ssp. <i>julii</i> var. <i>rouxii</i> (COLE, 1988)	<i>L. julii</i> var. <i>rouxii</i> (DE BOER, 1964f)	<i>rouxii</i>
		<i>L. julii</i> ssp. <i>fulleri</i> var. <i>brunnea</i> (FEARN, 1970; 1976b)	<i>L. fulleri</i> var. <i>brunnea</i> (DE BOER, 1962a)	<i>brunnea</i>
	<i>L. julii</i> (DINTER & SCHWANTES) N.E.Br. ssp. <i>fulleri</i> (N.E.Br.) FEARN synon. nov.	<i>L. julii</i> ssp. <i>fulleri</i> var. <i>fulleri</i> (COLE, 1988)	<i>L. fulleri</i> (BROWN, 1927)	<i>fulleri</i>
		<i>L. julii</i> ssp. <i>fulleri</i> var. <i>fulleri</i> (COLE, 1988)	<i>L. maughanii</i> (BROWN, 1929)	<i>maughanii</i>
		<i>L. julii</i> ssp. <i>fulleri</i> var. <i>fulleri</i> (COLE, 1988)	<i>L. fulleri</i> var. <i>tapscottii</i> (BOLUS, 1929b)	<i>tapscottii</i>
<i>L. lesliei</i> (N.E.Br.) N.E.Br.	<i>L. lesliei</i> (N.E.Br.) N.E.Br. ssp. <i>lesliei</i> synon. nov.	<i>L. lesliei</i> ssp. <i>lesliei</i> var. <i>lesliei</i> (COLE, 1988)	<i>Mesembrianthemum lesliei</i> (BROWN in: BURTT-DAVY, 1912); <i>L. lesliei</i> (BROWN, 1922)	<i>lesliei</i>
		<i>L. lesliei</i> ssp. <i>lesliei</i> var. <i>lesliei</i> (COLE, 1988)	<i>L. lesliei</i> var. <i>applanata</i> nom. nud. (DE BOER, unpublished)	<i>applanata</i>
		<i>L. lesliei</i> ssp. <i>lesliei</i> var. <i>lesliei</i> (COLE, 1988)	<i>L. lesliei</i> var. <i>luteoviridis</i> (DE BOER, 1962b)	<i>luteoviridis</i>
		<i>L. lesliei</i> ssp. <i>lesliei</i> var. <i>lesliei</i> (COLE, 1988)	<i>Mesembrianthemum ferrugineum</i> (SCHWANTES, 1922b)	<i>ferrugineum</i>
		<i>L. lesliei</i> ssp. <i>lesliei</i> var. <i>lesliei</i> (COLE, 1988)	<i>L. orpenii</i> nom.nud. (BOLUS, unpublished)	<i>orpenii</i>
		<i>L. lesliei</i> ssp. <i>lesliei</i> var. <i>hornii</i> (COLE, 1988)	<i>L. lesliei</i> var. <i>hornii</i> (DE BOER, 1966b)	<i>hornii</i>
		<i>L. lesliei</i> ssp. <i>lesliei</i> var. <i>mariae</i> (COLE, 1988)	<i>L. lesliei</i> var. <i>mariae</i> (COLE, 1970a)	<i>mariae</i>
		<i>L. lesliei</i> ssp. <i>lesliei</i> var. <i>minor</i> (COLE, 1988)	<i>L. lesliei</i> var. <i>minor</i> (DE BOER & BOOM, 1961b)	<i>minor</i>
		<i>L. lesliei</i> ssp. <i>lesliei</i> var. <i>rubrobrunnea</i> (COLE, 1988)	<i>L. lesliei</i> var. <i>rubrobrunnea</i> (DE BOER, 1962b)	<i>rubrobrunnea</i>
		<i>L. lesliei</i> ssp. <i>lesliei</i> var. <i>venteri</i> (COLE, 1988)	<i>L. venteri</i> (NEL, 1940a)	<i>venteri</i>
<i>L. lesliei</i> ssp. <i>lesliei</i> var. <i>venteri</i> (COLE, 1988)	<i>L. lesliei</i> var. <i>maraisii</i> (DE BOER, 1962b)	<i>maraisii</i>		
<i>L. burchellii</i> (D.T.COLE) JAINTA stat. nov.	<i>L. lesliei</i> (N.E.Br.) N.E.Br. ssp. <i>burchellii</i> D.T.COLE	<i>L. lesliei</i> ssp. <i>burchellii</i> (COLE, 1988)	<i>L. lesliei</i> ssp. <i>burchellii</i> (COLE, 1988)	<i>burchellii</i>
<i>L. localis</i> N.E.Br. (SCHWANTES)	<i>L. localis</i> N.E.Br. (SCHWANTES)	<i>L. localis</i> (HAMMER, 1995a)	<i>Mesembryanthemum locale</i> (BROWN, 1920); <i>Lithops localis</i> (JACOBSEN, 1938a)	<i>localis</i>
		<i>L. localis</i> (HAMMER, 1995a)	<i>L. peersii</i> (BOLUS, 1929a)	<i>peersii</i>
		<i>L. localis</i> (HAMMER, 1995a)	<i>L. terricolor</i> (BROWN, 1922)	<i>terricolor</i>

<i>L. marmorata</i> (N.E.Br.) N.E.Br.	<i>L. marmorata</i> (N.E.Br.) N.E.Br.	<i>L. marmorata</i> var. <i>marmorata</i> (COLE, 1988)	<i>Mesembryanthemum marmoratum</i> (BROWN, 1920); <i>L. marmorata</i> (BROWN, 1922)	marmorata
		<i>L. marmorata</i> var. <i>marmorata</i> (COLE, 1988)	<i>L. herrei</i> var. <i>albiflora</i> nom.nud. (JACOB- SEN, 1955)	<i>albiflora</i>
		<i>L. marmorata</i> var. <i>marmorata</i> (COLE, 1988)	<i>L. helmutii</i> var. <i>albiflora</i> nom.nud. (DE BOER, 1969c)	<i>albiflora</i>
		<i>L. marmorata</i> var. <i>marmorata</i> (COLE, 1988)	<i>L. diutina</i> (BOLUS, 1932d)	<i>diutina</i>
		<i>L. marmorata</i> var. <i>marmorata</i> (COLE, 1988)	<i>L. framesii</i> (BOLUS, 1930b)	<i>framesii</i>
		<i>L. marmorata</i> var. <i>marmorata</i> (COLE, 1988)	<i>L. umdausensis</i> (BOLUS, 1932d)	<i>umdausensis</i>
		<i>L. marmorata</i> var. <i>elisae</i> (COLE, 1973a)	<i>L. elisae</i> (DE BOER, 1961)	elisae
<i>L. meyeri</i> L.BOLUS	<i>L. meyeri</i> L.BOLUS	<i>L. meyeri</i> (BOLUS, 1932a)	<i>L. meyeri</i> (BOLUS, 1932a)	meyeri
<i>L. naureeniae</i> D.T.COLE	<i>L. naureeniae</i> D.T.COLE	<i>L. naureeniae</i> (COLE, 1980)	<i>L. naureeniae</i> (COLE, 1980)	naureeniae
<i>L. olivacea</i> L.BOLUS	<i>L. olivacea</i> L.BOLUS	<i>L. olivacea</i> var. <i>olivacea</i> (COLE, 1988)	<i>L. olivacea</i> (BOLUS, 1929a)	olivacea
		<i>L. olivacea</i> var. <i>olivacea</i> (COLE, 1988)	<i>L. olivacea</i> var. <i>maculata</i> nom. nud. (DE BOER, unpublished)	<i>maculata</i>
		<i>L. olivacea</i> var. <i>nebrownii</i> (COLE, 1988)	<i>L. olivacea</i> var. <i>nebrownii</i> (COLE, 1988)	nebrownii
<i>L. optica</i> (MARLOTH) N.E.Br.	<i>L. optica</i> (MARLOTH) N.E.Br.	<i>L. optica</i> (BROWN, 1922)	<i>Mesembryanthemum opticum</i> (MARLOTH, 1910) <i>L. optica</i> (BROWN, 1922)	optica
		<i>L. optica</i> (COLE, 1988)	<i>L. elevata</i> (BOLUS, 1932d)	<i>elevata</i>
		<i>L. optica</i> cv ‚Rubra‘ (COLE, 1988)	<i>Mesembryanthemum opticum</i> var. <i>rubrum</i> (TISCHER, 1925a) <i>L. rubra</i> (BROWN, 1926)	<i>rubra</i>
		<i>L. optica</i> (COLE, 1988)	<i>L. schlechteri</i> (ROWLEY, 1952)	<i>schlechteri</i>
<i>L. otzeniana</i> NEL	<i>L. otzeniana</i> NEL	<i>L. otzeniana</i> (NEL, 1937)	<i>L. otzeniana</i> (NEL, 1937)	otzeniana
<i>L. pseudotruncatella</i> (A.BERGER) N.E.Br.	<i>L. pseudotruncatella</i> (A.BERGER) N.E.Br. ssp. <i>pseudotruncatella</i> synon. nov.	<i>L. pseudotruncatella</i> ssp. <i>pseu-</i> <i>dotruncatella</i> var. <i>pseudotrunc-</i> <i>atella</i> (COLE, 1988)	<i>Mesembryanthemum pseudotruncatellum</i> (Berger, 1908a); <i>L. pseudotruncatella</i> (BROWN, 1922)	pseudotrunca- tella
		<i>L. pseudotruncatella</i> ssp. <i>pseu-</i> <i>dotruncatella</i> var. <i>pseudotrunc-</i> <i>atella</i> (COLE, 1988)	<i>L. alpina</i> (DINTER, 1927b)	<i>alpina</i>
		<i>L. pseudotruncatella</i> ssp. <i>pseu-</i> <i>dotruncatella</i> var. <i>pseudotrunc-</i> <i>atella</i> (COLE, 1988)	<i>L. pseudotruncatella</i> var. <i>alta</i> (TISCHER, 1926)	<i>alta</i>
		<i>L. pseudotruncatella</i> ssp. <i>pseu-</i> <i>dotruncatella</i> var. <i>riehmerae</i> (COLE, 1988)	<i>L. edithae</i> (JACOBSEN, 1955) incorrectly known (COLE, 1984c)	riehmerae
		<i>L. pseudotruncatella</i> ssp. <i>pseu-</i> <i>dotruncatella</i> var. <i>riehmerae</i> (COLE, 1973a)	<i>L. edithae</i> (JACOBSEN, 1955)	<i>edithae</i>
		<i>L. pseudotruncatella</i> ssp. <i>pseu-</i> <i>dotruncatella</i> var. <i>pseudotrunc-</i> <i>atella</i> (COLE, 1988)	<i>L. mundtii</i> (TISCHER, 1926)	<i>mundtii</i>
		<i>L. pseudotruncatella</i> ssp. <i>pseu-</i> <i>dotruncatella</i> var. <i>elisabethiae</i> (COLE, 1988)	<i>L. elisabethiae</i> (DINTER, 1933b)	elisabethiae
		<i>L. pseudotruncatella</i> (A.BERGER) N.E.Br. ssp. <i>volkii</i> (DE BOER & BOOM) D.T.COLE synon. nov.	<i>L. pseudotruncatella</i> ssp. <i>volkii</i> (COLE, 1988)	<i>L. volkii</i> nom.invalid (SCHWANTES, see JACOBSEN, 1955); <i>L. pseudotruncatella</i> var. <i>volkii</i> (DE BOER & BOOM, 1961c)

L. dendritica NEL	L. pseudotruncatella (A.BERGER) N.E.BR. ssp. dendritica (NEL) D.T.COLE synon. nov.	<i>L. pseudotruncatella</i> ssp. <i>dendritica</i> (COLE, 1988)	<i>L. dendritica</i> (NEL, 1946)	dendritica
		<i>L. pseudotruncatella</i> ssp. <i>dendritica</i> (COLE, 1988)	<i>L. pseudotruncatella farinosa</i> nom.nud. (DINTER, 1928b)	<i>farinosa</i>
		<i>L. pseudotruncatella</i> ssp. <i>dendritica</i> (COLE, 1988)	<i>L. pseudotruncatella pulmonuncula</i> nom.nud. (DINTER, 1928b)	<i>pulmonuncula</i>
	L. pseudotruncatella (A.BERGER) N.E.BR. ssp. groendrayensis (H.JACOBSEN) D.T.COLE synon. nov.	<i>L. pseudotruncatella</i> ssp. <i>groendrayensis</i> (COLE, 1988)	<i>L. pseudotruncatella</i> var. <i>groendrayensis</i> (JACOBSEN, 1961b)	groendrayensis
L. pseudotruncatella (A.BERGER) N.E.BR. ssp. archerae (DE BOER) D.T.COLE synon. nov.	<i>L. pseudotruncatella</i> ssp. <i>archerae</i> (COLE, 1988)	<i>L. archerae</i> (DE BOER, 1967b)	archerae	
L. ruschiorum (DINTER & SCHWANTES) N.E.BR.	L. ruschiorum (DINTER & SCHWANTES) N.E.BR.	<i>L. ruschiorum</i> var. <i>ruschiorum</i> (COLE, 1988)	<i>L. ruschiorum</i> (SCHWANTES & DINTER in: SCHWANTES, 1925b)	ruschiorum
		<i>L. ruschiorum</i> var. <i>ruschiorum</i> (COLE, 1988)	<i>L. nelii</i> (SCHWANTES, 1939)	<i>nelii</i>
		<i>L. ruschiorum</i> var. <i>ruschiorum</i> (COLE, 1988)	<i>L. pillansii</i> (BOLUS, 1929a)	<i>pillansii</i>
		<i>L. ruschiorum</i> var. <i>ruschiorum</i> (COLE, 1988)	<i>L. ruschiorum</i> var. <i>stiepelmanii</i> (SCHWANTES, 1957)	<i>stiepelmanii</i>
		<i>L. ruschiorum</i> var. <i>lineata</i> (COLE, 1988)	<i>L. lineata</i> (NEL, 1946)	lineata
L. salicola L.BOLUS	L. salicola L.BOLUS	<i>L. salicola</i> (BOLUS, 1936)	<i>L. salicola</i> (BOLUS, 1936)	salicola
		Possibly a natural hybrid of <i>L. hallii</i> var. <i>hallii</i> x <i>L. salicola</i> (COLE, 1988)	<i>L. salicola</i> var. <i>reticulata</i> (DE BOER, 1960c)	<i>reticulata</i>
L. schwantesii DINTER	L. schwantesii DINTER ssp. schwantesii synon. nov.	<i>L. schwantesii</i> ssp. <i>schwantesii</i> var. <i>schwantesii</i> (COLE, 1988)	<i>L. schwantesii</i> (DINTER, 1928b)	schwantesii
		<i>L. schwantesii</i> ssp. <i>schwantesii</i> var. <i>schwantesii</i> (COLE, 1988)	<i>L. gulielmi</i> (BOLUS, 1937b)	<i>gulielmi</i>
		<i>L. schwantesii</i> ssp. <i>schwantesii</i> var. <i>schwantesii</i> (COLE, 1988)	<i>L. triebneri</i> (BOLUS, 1933b)	<i>triebneri</i>
		<i>L. schwantesii</i> ssp. <i>schwantesii</i> var. <i>urikosensis</i> (COLE, 1988)	<i>L. urikosensis</i> (DINTER, 1928b)	urikosensis
		<i>L. schwantesii</i> ssp. <i>schwantesii</i> var. <i>urikosensis</i> (COLE, 1988)	<i>L. christinae</i> (DE BOER, 1958)	<i>christinae</i>
		<i>L. schwantesii</i> ssp. <i>schwantesii</i> var. <i>urikosensis</i> (COLE, 1988)	<i>L. schwantesii</i> var. <i>urikosensis</i> f. <i>coerulea</i> nom. nud. (FEARN, 1966e)	<i>coerulea</i>
		<i>L. schwantesii</i> ssp. <i>schwantesii</i> var. <i>urikosensis</i> (COLE, 1988)	<i>L. hirneri</i> nom. nud. (TRIEBNER, unpublished)	<i>hirneri</i>
		<i>L. schwantesii</i> ssp. <i>schwantesii</i> var. <i>schwantesii</i> (COLE, 1988)	<i>L. kuibisensis</i> (DINTER in: JACOBSEN, 1933)	<i>kuibisensis</i>
		<i>L. schwantesii</i> ssp. <i>schwantesii</i> var. <i>urikosensis</i> (COLE, 1988)	<i>L. kunjasensis</i> (DINTER, 1928b)	<i>kunjasensis</i>
		<i>L. schwantesii</i> ssp. <i>schwantesii</i> var. <i>urikosensis</i> (COLE, 1988)	<i>L. schwantesii</i> var. <i>nutupsdriftensis</i> (DE BOER, 1964d)	<i>nutupsdriftensis</i>
		<i>L. schwantesii</i> ssp. <i>schwantesii</i> var. <i>rugosa</i> (COLE, 1988)	<i>L. rugosa</i> (DINTER, 1928a)	rugosa
L. schwantesii DINTER ssp. gebseri (DE BOER) D.T.COLE synon. nov.	<i>L. schwantesii</i> ssp. <i>gebseri</i> (COLE, 1988a)	<i>L. schwantesii</i> ssp. <i>gebseri</i> (DE BOER, 1964d)	gebseri ⁵	
L. vallis-mariae (DINTER & SCHWANTES) N.E.BR.	L. vallis-mariae (DINTER & SCHWANTES) N.E.BR.	<i>L. vallis-mariae</i> (COLE, 1988)	<i>Mesembrianthemum</i> (<i>Lithops</i>) <i>vallis-mariae</i> (DINTER & SCHWANTES in: SCHWANTES, 1925b); <i>L. vallis-mariae</i> (BROWN, 1926)	vallis-mariae
		<i>L. vallis-mariae</i> (COLE, 1988)	<i>L. vallis-mariae</i> var. <i>margarethae</i> (DE BOER, 1969a)	<i>margarethae</i>

<i>L. verruculosa</i> NEL	<i>L. verruculosa</i> NEL	<i>L. verruculosa</i> var. <i>verruculosa</i> (COLE, 1988)	<i>L. verruculosa</i> (NEL, 1943)	<i>verruculosa</i>
		<i>L. verruculosa</i> var. <i>verruculosa</i> (COLE, 1973a)	<i>L. inae</i> (NEL, 1943)	<i>inae</i>
		<i>L. verruculosa</i> var. <i>glabra</i> (DE BOER, 1966d)	<i>L. verruculosa</i> var. <i>glabra</i> (DE BOER, 1966d)	<i>glabra</i>
		<i>L. verruculosa</i> var. <i>glabra</i> (DE BOER, 1966d)	<i>L. geoffreyi</i> nom.nud. (McLACHLAN, 1962, unpublished)	<i>geoffreyi</i>
<i>L. villetii</i> L.BOLUS	<i>L. villetii</i> L.BOLUS ssp. <i>villetii</i> synon. nov.	<i>L. villetii</i> ssp. <i>villetii</i> (COLE, 1988)	<i>L. villetii</i> (BOLUS, 1950)	<i>villetii</i>
		<i>L. villetii</i> L.BOLUS ssp. <i>deboeri</i> (SCHWANTES) D.T.COLE synon. nov.	<i>L. villetii</i> ssp. <i>deboeri</i> (COLE, 1988)	<i>deboeri</i>
		<i>L. villetii</i> L.BOLUS ssp. <i>kennedyi</i> (DE BOER) D.T.COLE synon. nov.	<i>L. villetii</i> ssp. <i>kennedyi</i> (COLE, 1973a)	<i>L. fulleri</i> var. <i>kennedyi</i> (DE BOER, 1967a)
<i>L. viridis</i> H.LÜCKHOFF	<i>L. viridis</i> H.LÜCKHOFF	<i>L. viridis</i> (LÜCKHOFF, 1958)	<i>L. viridis</i> (LÜCKHOFF, 1958)	<i>viridis</i>
<i>L. werneri</i> SCHWANTES & H.JACOBSEN	<i>L. werneri</i> SCHWANTES & H.JACOBSEN	<i>L. werneri</i> (COLE, 1988)	<i>L. werneri</i> (SCHWANTES & H.JACOBSEN, 1951)	<i>werneri</i>
Not accepted	<i>L. steineckeana</i> TISCHER	<i>L. steineckeana</i> (TISCHER, 1951)	<i>L. steineckeana</i> (TISCHER, 1951)	<i>steineckeana</i> ⁶

Fußnoten:

- 1) Die fettgedruckten Taxa sind Arten, Unterarten oder Varietäten, die von Cole vor 2017 akzeptiert wurden.
- 2) Das Taxon *opalina* wurde fälschlicherweise als nom. nud. definiert und ist vielmehr *aiaisensis* (siehe: Jainta, 2018).
- 3) Das Taxon *marthae* wird in den Formenkreis von *L. dinteri* kombiniert.
- 4) Nach Cole kann die Validität des Taxon nicht geklärt werden.
- 5) Der einzige natürliche Standort wurde durch Gebser 1960 entdeckt und 1968 durch Cole besucht. Ansonsten sind keine weiteren Standortinformationen bekannt. Daher kann die Validität des Taxon final nicht geklärt werden.
- 6) Sehr wahrscheinlich eine im Gartenbau entstandene inter-generische Hybride.

Footnotes:

- 1) Taxa in bold are species, subspecies or varieties accepted by Cole before 2017.
- 2) The taxon *opalina* was erroneously defined as nom. nud. and resembles *aiaisensis* as verified in habitat (see: Jainta, 2018).
- 3) The taxon *marthae* shall be transferred into the complex of *L. dinteri* as verified in habitat.
- 4) According to Cole, the validity of the taxon cannot be assessed.
- 5) The only locality was discovered in 1960 by Gebser and visited by the Coles in 1968. No further sighting is reported, hence the taxon's validity cannot be confirmed.
- 6) Almost certainly a horticultural inter-generic hybrid.

References/Literatur

- CLARK, J.Y. (1994): Whiter than white? Mesemb Study Group Bulletin, **9** (2): 36.
- COLE, D.T. (1988): Lithops – Flowering Stones. Acorn Books & Russel Friedman Books, Randburg: 168–169 (figures 169).
- COLE, D.T. (2000): *Lithops hermetica* COLE – A new species from Namibia. Cactus and Co., **IV** (4): 156–161.
- COLE, D.T. (2006): *Lithops* due nuovi taxa – two new taxa. Cactus & Co., **1** (10): 57–63.
- COLE, D.T. (2012): *Lithops karasmontana* subsp. *karasmontana* var. *immaculata* – Una nuova varietà – A new variety. Cactus and Co., **16** (1): 8–13.
- DE BOER, H.W. (1960): *Lithops glaudinae* DE BOER spec. nov. Succulenta, 1960 (12): 129–132 (figures 129, 130, 131, 132).
- DE BOER, H.W. (1966): *Lithops aucampiae* var. *euniceae* DE BOER var. nov.. Succulenta, **45** (4): 54 (figure 49, cover sheet).
- HARTMANN, H.E.K. (2011): Guest editorial. Mesemb Study Group Bulletin, **26** (3): 48.
- HARTMANN, H.E.K. (2017): Illustrated Handbook of Succulent Plants: Aizoaceae H–Z. Second Edition. Springer-Verlag, Berlin.
- JAINTA, H. (2017): Wild Lithops. Klaus Hess Publisher, Göttingen.
- JAINTA, H. (2018): Rediscovery of *Lithops opalina* Dinter. Mesemb Study Group Bulletin (**33**) 3: 60–61.
- KELLNER, A.; RITZ, C. M.; SCHLITTENHARDT, P. & HELLWIG, F. H. (2008): Is the genus *Lithops* N.E.Br monophyletic?. Poster, Systematics 2008, 10th Annual Meeting of the Gesellschaft für Biologische Systematik, 7–11. April 2008, Göttingen.
- KELLNER, A.; RITZ, C. M.; SCHLITTENHARDT, P. & HELLWIG, F. H. (2011): Genetic differentiation in the genus *Lithops* L. (Ruschioideae, Aizoaceae) reveals a high level of convergent evolution and reflects geographic distribution. Plant Biology, **13** (2): 368–380.
- REZNIK, H. (1957): Die Pigmente der Centrospermen als systemisches Element. Planta, **49** (4): 406–434.
- SCOGIN, R. (1972): Proteins of the genus *Lithops* (Aizoaceae): developmental and comparative studies. Journal of South African Botany, **38** (1): 55–61.
- UIJS, R. (2019): Reporting on a striking lithops find. Mesemb Study Group Bulletin, submitted.
- WALLACE, R.S. (1990): Systematic significance of allozyme variation in the genus *Lithops* (Mesembryanthemaceae). In Proceedings of the 12th plenary meeting of AETFAT (Symposium VI), Hamburg, Germany.
- WOHLPART, A. AND MABRY, T.J. (1968): The distribution and phylogenetic significance of the betalains with respect to Centrospermae.
- Harald Jainta
www.wild-lithops.com

