

**BELLHEXAPUS GRANULATUS DE ANGELI, GUINOT & GARASSINO, 2010  
(DECAPODA, BRACHYURA, HEXAPODIDAE)  
DELL'Eocene MEDIO DI CAVA ALBANELLO DI NOGAROLE VICENTINO  
(VICENZA, ITALIA SETTENTRIONALE)**

**ANTONIO DE ANGELI\*, CLAUDIO BESCHIN\*\***

\* Collaboratore del Museo Civico "G. Zannato". E-mail: antonio.deangeli@alice.it

\*\* Museo Civico "G. Zannato", piazza Marconi, 15, I - 36075, Montecchio Maggiore (Vicenza), Italia. E-mail: beschin.cl@libero.it

**Key words:** Crustacea, Decapoda, Hexapodidae, middle Eocene, NE Italy.

**RIASSUNTO**

Viene descritto un nuovo esemplare di *Bellhexapus granulatus* De Angeli, Guinot & Garassino, 2010 (Decapoda, Brachyura, Hexapodidae) dell'Eocene medio di cava Albanello di Nogarole Vicentino (Vicenza, Italia settentrionale). La buona condizione dell'individuo ha permesso un riesame delle caratteristiche morfologiche di questa rara specie di brachiuro.

**ABSTRACT**

***Bellhexapus granulatus* De Angeli, Guinot & Garassino, 2010 (Decapoda, Brachyura, Hexapodidae) from the middle Eocene of Albanello quarry of Nogarole Vicentino (Vicenza, NE Italy).**

A new specimen of *Bellhexapus granulatus* De Angeli, Guinot & Garassino, 2010 (Decapoda, Brachyura, Hexapodidae) from the middle Eocene of Albanello quarry in Nogarole Vicentino (Vicenza, NE Italy) is described. The specimen's good condition has allowed a re-examination of the morphological characteristics of this rare species of brachyuran.

**INTRODUZIONE**

La tassonomia degli Hexapodidae Miers, 1886 è stata oggetto di revisione da parte di MANNING & HOLTHUIS (1981); i caratteri morfologici della famiglia e i rispettivi generi e specie incluse sono stati discussi da GUINOT (1978, 1979, 2006), GUINOT & BOUCHARD (1998), GUINOT *et al.* (2010), Ng (1998), SCHWEITZER & FELDMANN (2001), HUANG *et al.* (2002) e DE ANGELI *et al.* (2010).

Gli hexapodidi sono facilmente distinguibili dagli altri brachiuri per avere solamente quattro paia di pereopodi, invece di cinque (l'ultimo pereopode è rappresentato solamente da una rudimentale coxa), gli sterniti 5-7 sono similmente sviluppati e lo sternite 8 è estremamente ridotto e può essere celato completamente sotto il carapace. La famiglia è rappresentata da un ristretto numero di specie viventi e fossili, distribuite dal Cretaceo superiore al Recente.

Nella presente nota viene illustrato un nuovo esemplare di *Bellhexapus granulatus*, proveniente dalle marne vulcanoclastiche di cava Albanello di Nogarole Vicentino, località tipo di questa specie (Fig. 1), ma considerata anche in passato per alcuni interessanti ritrovamenti di crostacei fossili che sono depositati nella collezione paleontologica del Museo Civico G. Zannato di Montecchio Maggiore.

La perfetta conservazione dell'esemplare ci consente di fornire un riesame delle caratteristiche morfologiche di questa interessante specie.

**PARTE SISTEMATICA**

L'esemplare è depositato presso il Museo Civico G. Zannato di Montecchio Maggiore (Vicenza) (Acronimo MCZ = Museo Civico G. Zannato, I.G. = Inventario Generale dello Stato). Le dimensioni sono espresse in millimetri. Per l'inquadramento sistematico si sono seguite le impostazioni proposte da DE GRAVE *et al.* (2009) e SCHWEITZER *et al.* (2010).

Ordine DECAPODA Latreille, 1802

Infraordine BRACHYURA Linnaeus, 1758

Sottosezione HETEROTREMATA Guinot, 1977

Superfamiglia HEXAPODOIDEA Miers, 1886

Famiglia HEXAPODIDAE Miers, 1886

Genere *Bellhexapus* De Angeli, Guinot & Garassino, 2010  
Specie tipo: *Bellhexapus granulatus* De Angeli, Guinot & Garassino, 2010 da originale designazione.

***Bellhexapus granulatus***

De Angeli, Guinot & Garassino, 2010

Figg. 2A-D, 3A-D

2010 *Bellhexapus granulatus* De Angeli, *et al.*, p. 56, ff. 2A-D, 3A-E

2010 *Bellhexapus granulatus* De Angeli *et al.* - Guinot *et al.*, pp. 295, 300

2012 *Bellhexapus granulatus* De Angeli *et al.* - Busulini *et al.*, p. 60, t. 4, ff. 5-6



Fig. 1 - Ubicazione di Cava Albanello di Nogarole Vicentino e visione della cava con punto di ritrovamento dell'esemplare studiato (\*) / Location of the Albanello quarry in Nogarole Vicentino and vision of the quarry with point of recovery of the studied specimen (\*).

**Materiale:** un esemplare (MCZ 3495-I.G.336966) in matrice marnosa vulcanoclastica grigio-giallastra, che conserva il carapace, entrambi i chelipedi e alcuni articoli dei pereopodi. Le parti ventrali non sono osservabili perché inglobate nel sedimento.

**Dimensioni:** larghezza del carapace: 14,6 mm; lunghezza del carapace: 11,3 mm; larghezza del margine orbito-frontale: 7,0 mm; larghezza della fronte: 3,3 mm.

**Diagnosi emendata** - Carapace più largo che lungo, ornato da una densa granulazione che si presenta analoga anche sullo sterno toracico; solco cervicale e branchiale debolmente distinti, solo i solchi branchiocardiaci sono marcati da due profonde depressioni; due ampie ed arrotondate depressioni metabranchiali sono presenti sulla parte posteriore del carapace; fronte larga, con margine distale convesso; orbite grandi, rotonde; occhi reniformi, ridotti; apparato stridulatorio che consiste di otto striature oblique, allungate e spaziate, non situate su una cresta prominente; sterno toracico molto largo, marcatamente convesso; sterniti 5-7 approssimativamente simili nella taglia e forma; suture 4/5, 5/6 e 6/7 quasi parallele ed equidistanti; episterniti 4-5 triangolari ed espansi posteriormente; addome maschile lungo, proporzionalmente largo, fortemente convesso e liscio, con maggior parte dei somiti liberi, separati da suture bene distinte; somite 1 non visibile; somiti 2-3 fusi, indivisi e senza suture; somite 6 più sviluppato, subrettangolare, più lungo che largo e con un evidente processo laterale.

**Emended diagnosis** - Carapace slightly wider than long; granular ornamentation on whole carapace and thoracic sternum; cervical and branchial grooves weakly distin-

ct, only branchiocardiac grooves marked by two deep branchiocardiac depressions; two wide and round metabranchial depressions appear on the posterior part of the carapace; wide front, with convex distal margin; large, rounded orbits; kidney-shaped eyes, reduced; presence of a stridulatory apparatus, consisting of eight oblique, elongated, spaced striae, not located on a prominent ridge; very wide thoracic sternum, markedly convex; sternites 5-7 approximately similar in size and shape; subparallel sutures 4/5, 5/6, 6/7, nearly parallel and equidistant; triangular episternites 4-5, expanded posteriorly; long male abdomen, proportionally wide, strongly convex, smooth surface; most of somites free, separated by well distinct sutures; somite 1 not visible; somites 2-3 fused, undivided, without trace of sutures; somite 6 more developed, longer than wide, subrectangular, with a conspicuous lateral process.

**Descrizione** - Carapace più largo che lungo; i margini anterolaterali all'inizio divergono in modo significativo per continuare poi per un tratto regolarmente espansi; i margini posterolaterali sono diritti e segnati sull'angolo esterno da una grande incisione per l'inserzione del quarto pereopode; superficie dorsale senza indicazione delle regioni e regolarmente coperta da evidenti granulazioni; solco cervicale e branchiale debolmente distinti; i solchi branchiocardiaci non sono incisi ma evidenziati da due depressioni profonde. Sono presenti alcune piccole fossette che corrispondono ad impressioni muscolari, due fossette gastriche arrotondate sulla parte mediana del carapace, due larghe ed arrotondate depressioni metabranchiali sulla parte posteriore del carapace e due deboli protuberanze protogastriche. Fronte

larga, ampia e convessa sulla parte distale, fortemente rivolta in basso e con margini esterni leggermente concavi; una debole depressione mediana longitudinale è presente sulla regione frontale. Orbite grandi, rotonde, che occupano il resto del margine orbito-frontale; margine sopraorbitale con un orlo granulato; occhi non ridotti, che mostrano una struttura curvata, occhio grande ma poco allungato, cornea sagomata a forma di rene, provvista di granuli sul margine superiore. Apparato stridulatorio caratterizzato da striature oblique, allungate, bene-spaziate (non più di otto), non situate su una cresta prominente come osservato in altre tipologie di crostacei. Sterno toracico marcatamente convesso, provvisto di ornamentazione granulare come quella presente sulla superficie dorsale; sternite 4 molto sviluppato, rigonfio; sterniti 5-7 convessi, approssimativamente simili in dimensioni e forma; suture 4/5, 5/6 e 6/7 quasi parallele ed equidistanti. Sternite 8 appena visibile; episterniti 4-5 triangolari, molto espansi posteriormente; episternite 6 piccolo, non triangolare. Addome maschile lungo, proporzionalmente largo, fortemente convesso e con superficie liscia; somiti liberi, separati da distinte suture; somite 1 non visibile; somiti 2-3 apparentemente fusi, senza traccia di suture, che si mostrano come una lunga, larga, subrettangolare placca, con i margini laterali convessi; somiti 4-5 più larghi; somite 6 molto sviluppato, più lungo che largo, subquadrato, con un evidente processo laterale prossimale; il telson non è conosciuto. Chelipedi robusti, merus lungo, subcilindrico; carpus subovale, con superficie bombata e granulata; propodus alto, con margine inferiore convesso e margine superiore corto e curvo, superficie esterna convessa e granulata; index lungo, con un largo dente sul margine distale; dactylus lungo e curvo, con due creste granulose longitudinali, una sul margine esterno ed una

sul margine superiore. Il chelipede sinistro è più piccolo del destro e la superficie esterna del palmo mostra un minor numero di granulazioni. Il merus dei 2-4 pereopodi è lungo, cilindrico, granulato e provvisto di carena granulata sul margine superiore.

Osservazioni - Il nuovo esemplare non consente la visione delle parti ventrali in quanto coperte dalla matrice, tuttavia esso conserva in maniera ottimale il carapace, entrambi i chelipedi e alcuni segmenti dei pereopodi. Il confronto con i tipi che sono anch'essi depositati nella collezione paleontologica del Museo Civico G. Zannato di Montecchio Maggiore, ha portato alla individuazione di alcuni caratteri non rilevati in precedenza e quindi si è ritenuto opportuno fornire una aggiunta alla diagnosi e descrizione di questa specie.

L'esemplare esaminato ha dimensioni confrontabili con i tipi; superficie dorsale densamente cosparsa da granulazioni; regioni indistinte, con accentuati solo i solchi brachiocardiaci; regione cardiaca ristretta posteriormente e su ogni lato con una larga e rotonda depressione metabranchiale, anch'essa cosparsa di granulazioni (Fig. 3A). La parte distale della fronte, parzialmente coperta dal chelipede sinistro nel paratipo MCZ 3011-I.G.336941, risulta bene osservabile nel nuovo esemplare e mostra il margine non bilobo, ma bensì completamente convesso (Fig. 3C).

I chelipedi sono entrambi robusti, tuttavia quello destro è più sviluppato del sinistro; il propodus sinistro possiede un minor numero di granulazioni e l'index ha due creste granulose sulla superficie esterna e quattro denti sul margine oclusale (Fig. 3D). Il nuovo esemplare conserva i meri dei pereopodi, tutti bene sviluppati e riccamente granulati, provvisti di una cresta granulata sul margine superiore.

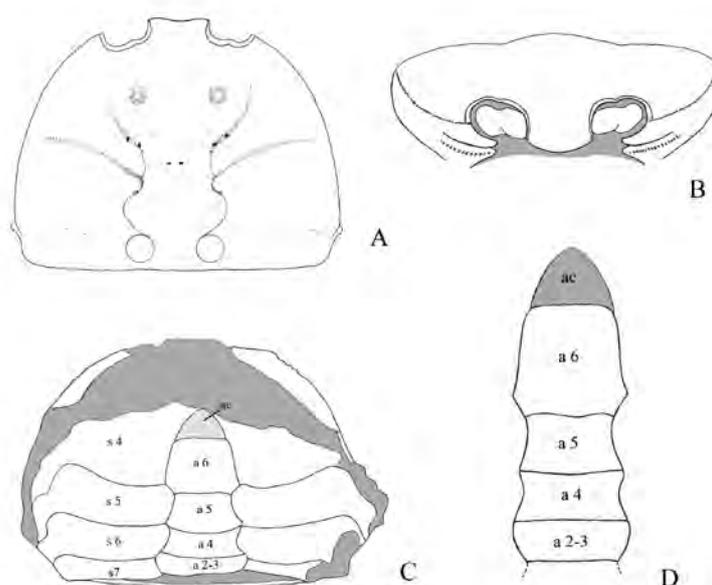


Fig. 2 - *Bellhexapus granulatus* De Angeli, Guinot & Garassino, 2010. **A)** ricostruzione del carapace / carapace reconstruction; **B)** visione orbito-frontale / orbito-frontal view; **C)** visione ventrale / ventral view; **D)** somiti addominali maschili / male abdominal somites. (s: sternite; a: somite addominale; ac: cavità sterno-addominale) (da De Angeli *et al.*, 2010, modificato / from De Angeli *et al.*, 2010, modified).

## CONCLUSIONI

Gli hexapodidi viventi sono brachiuri estremamente modificati che si sono adattati per vivere spesso nei tubi di policheti e nelle cavità di idrozoi (MANNING & HOLTHUIS, 1981). Questa particolare condizione di vita ha portato il corpo ad assumere generalmente una forma allargata trasversalmente, all'eliminazione di estroflessioni e alla scomparsa delle gambe posteriori, per il fatto che le stesse avrebbero fortemente danneggiato l'animale nel muoversi all'interno di tali strette cavità (TESCH, 1918). Tuttavia, non tutti gli hexapodidi vivono in spazi tubolari, ad esempio *Lethohexapus granosus* Huang, Hsueh & Ng, 2002, che ha il corpo fortemente ornato, preferisce i fondali molli (HUANG *et al.*, 2002) e *Spiroplax spiralis* (Barnard, 1950), che è caratterizzato da un carapace non allargato trasversalmente, conduce vita intertidale nel sedimento fangoso o sabbioso abitato da talassinidi (PEREYRA LAGO, 1988).

Gli hexapodidi comprendono diciannove generi (dodici viventi, uno fossile e vivente e sei fossili) ai quali sono assegnate un ridotto numero di specie (DE ANGELI *et al.*, 2010). Le specie fossili note per il territorio veneto sono:

***Bellhexapus granulatus*** De Angeli, Guinot & Garassino, 2010 - Eocene medio di cava Albanello di Nogarole Vicentino (Vicenza) ed Eocene superiore di Possagno (Treviso).

***Eohexapus albertii*** De Angeli, Guinot & Garassino, 2010 - Eocene medio di cava Albanello di Nogarole Vicentino (Vicenza).

***Eohexapus orthogonius*** Beschin, De Angeli, Checchi & Zarantonello, 2012 - Eocene medio di Grola di Cornedo Vicentino (Vicenza).

***Eurohexapus lobatus*** De Angeli, Guinot & Garassino, 2010 - Eocene medio di cava Albanello di Nogarole Vicentino (Vicenza).

***Holthusea cesarii*** (Beschlin, Busulini, De Angeli & Tessier, 1994) - Eocene inferiore (Ypresiano superiore) di Monte Serea di San Giovanni Ilarione (Verona) ed Eocene medio di cava Boschetto di Nogarole Vicentino (Vicenza).

***Palaeopinnixa alontensis*** De Angeli, Guinot & Garassino, 2010 - Eocene superiore (Priaboniano) di Alonte (Vicenza) e Possagno (Treviso).

Il livello fossilifero di cava Albanello è costituito da marne vulcanoclastiche ricche di foraminiferi, nummuliti, coralli, echinidi e molluschi ed è correlabile alla ricca fauna dell'"Orizzonte di San Giovanni Ilarione". Da questa cava provengono anche uno stomatopode (*Co-*

*ronidopsis albanellensis* De Angeli & Beschlin, 2006), un palinuridae (*Justitia vicetina* Beschlin, De Angeli & Garassino, 2001) e numerosi brachiuri descritti in BESCHLIN *et al.* (1996a, 1996b, 2001), BESCHLIN & DE ANGELI (2004), DE ANGELI & BESCHLIN (2006), DE ANGELI *et al.* (2010).

La coabitazione nello stesso ambiente di ben quattro differenti specie di hexapodidi, rappresenta un fatto insolito in quanto i fossili di questi crostacei sono piuttosto rari e per lo più localizzati in pochi giacimenti (DE ANGELI *et al.*, 2010). La presenza di *Bellhexapus granulatus* con carapace cosparso di abbondanti granulazioni sulla superficie dorsale e ventrale e sui propodi dei chelipedi e di *Eurohexapus lobatus*, caratterizzato dalla superficie del carapace ornata da evidenti lobi, fa ipotizzare che questi hexapodidi vivessero per lo più infossati nel sedimento, piuttosto che all'interno dei tubi di policheti e nelle cavità di idrozoi come molti degli attuali rappresentanti.

Numerosi esemplari di *Holthusea cesarii* associati ad altri decapodi, echinodermi, bivalvi, gasteropodi, foraminiferi e squame di pesci, sono stati individuati nell'Ypresiano superiore di Monte Serea di San Giovanni Ilarione (Verona) (BESCHLIN *et al.*, 2009). La specie era sicuramente legata ad un substrato costituito da fanghiglie calcaree. *Eohexapus orthogonius* proviene dai livelli vulcanodetritici di Grola, che sono indicativi di eventi istantanei di trasporto in massa, correlati probabilmente all'acme dell'attività vulcanica lessinea (BESCHLIN *et al.*, 2012).

*Palaeopinnixa alontensis* è stato istituito sulle caratteristiche di otto carapaci raccolti nel Priaboniano di Alonte. I livelli sono costituiti da calcareniti ben stratificate ricche soprattutto di modelli di molluschi. A questa specie, BUSULINI *et al.* (2012) hanno riferito dubitativamente anche un carapace leggermente deformato, privo di cuticola, raccolto nelle marne arenacee priaboniane di cava Le "Coe" di Possagno (Treviso).

## RINGRAZIAMENTI

Ringraziamo il dott. Roberto Ghiotto, Direttore del Museo Civico "G. Zannato" di Montecchio Maggiore per avere messo a disposizione per lo studio il materiale conservato presso il Museo; il sig. Massimo Gambillara per avere prontamente consegnato l'esemplare descritto in questa nota; il prof. Paolo Mietto del Dipartimento di Geoscienze dell'Università di Padova e il dott. Alessandro Garassino, Conservatore della Sezione degli Invertebrati del Museo Civico di Storia Naturale di Milano per la lettura critica del manoscritto.

## BIBLIOGRAFIA

BESCHLIN C., BUSULINI A., DE ANGELI A., TESSIER G. (1996a) - *Eopalicus* nuovo genere di brachiuro (Decapoda) del Terziario Veneto (Italia settentrionale). *Lavori - Soc. Ven. Sc. Nat.*, 21: 75-82.

BESCHLIN C., BUSULINI A., DE ANGELI A., TESSIER G. (1996b) - *Retroplumioidea* (Crustacea, Brachyura) nel Terziario del Vicentino (Italia settentrionale). *Lavori - Soc. Ven. Sc. Nat.*, 21: 83-102.

BESCHLIN C., DE ANGELI A., GARASSINO A. (2001) - *Justitia vicetina* sp. nov. (Crustacea, Decapoda) dell'Eocene di Chiampo (Vicenza, Italia settentrionale). *Studi Trent. Sci. Nat., Acta Geol.*, Trento, 76 (1999): 89-97.

BESCHLIN C., DE ANGELI A., CECCHI A., ZARANTONELLO G. (2012) - Crostacei del giacimento eocenico di Grola presso Spagnago di Cornedo Vicentino (Vicenza, Italia settentrionale) (Decapoda, Stomatopoda, Isopoda). Museo di Archeologia

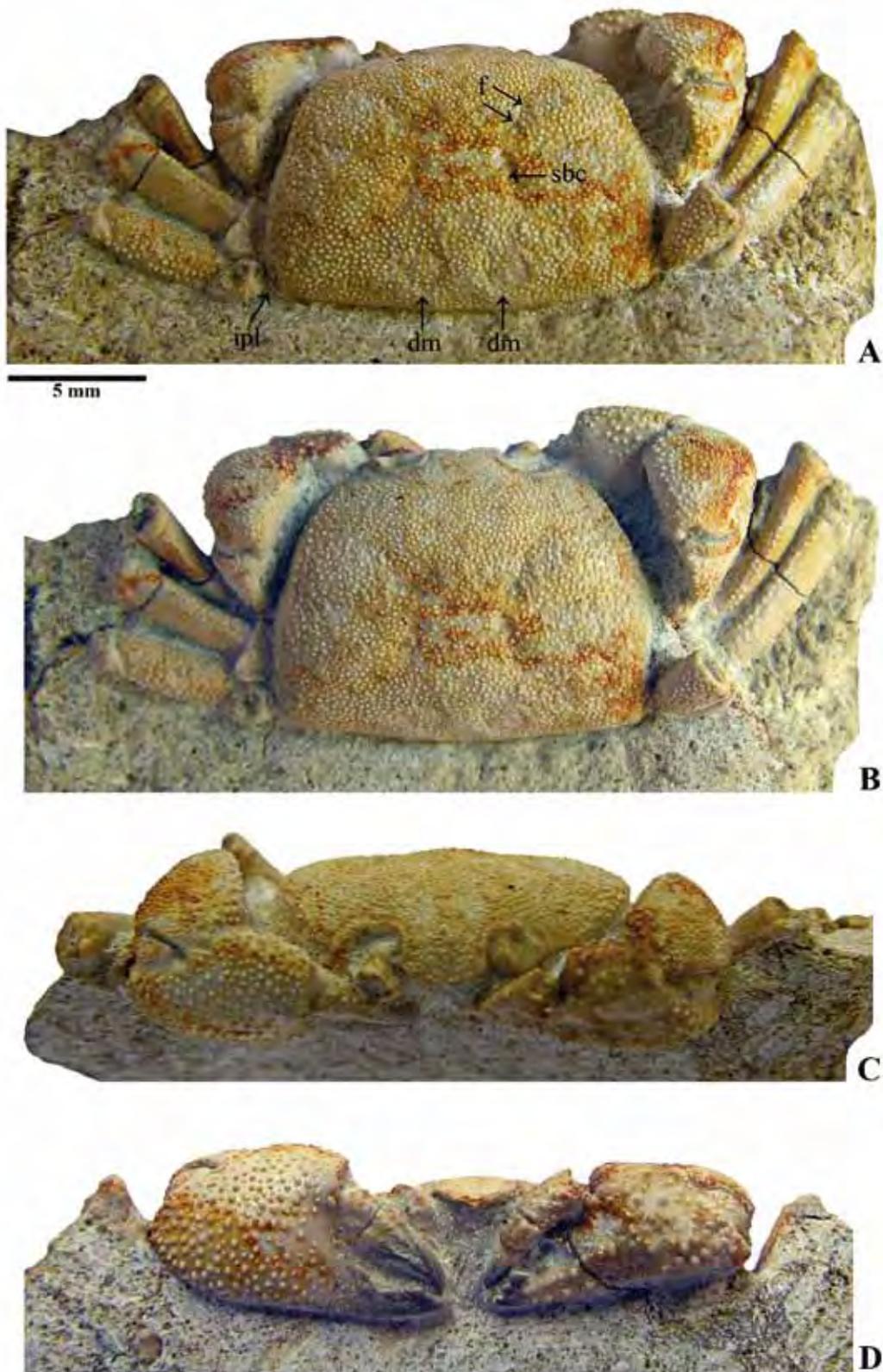


Fig. 3 - *Bellhexapus granulatus* De Angeli, Guinot & Garassino, 2010, es. MCZ 3495-I.G.336966; **A**) visione dorsale-posteriore / dorsal-posterior view (dm: depressione metabranchiale / metabranchial depression; ipl: incisione postero-laterale del quarto pereiopode / posterolateral incision of fourth pereiopod; sbc: solco branchiocardiaco / branchiocardiac groove; f: fossette di impressioni muscolari / pits of muscular impressions); **B**) visione dorsale / dorsal view; **C**) visione frontale / frontal view; **D**) chelipedi / chelipeds.

- e Scienze Naturali "G. Zannato", Montecchio Maggiore (Vicenza). pp. 100.
- BESCHIN C., DE ANGELI A. (2004) - Nuovi brachiuri eocenici dei Monti Lessini Vicentini (Italia nordorientale). *Studi e Ricerche - Assoc. Amici Mus. - Mus. Civ. "G. Zannato", Montecchio Maggiore (Vicenza)*, 11: 13-22.
- BESCHIN C., DE ANGELI A., ZORZIN R. (2009) - Crostacei fossili del Veneto: una inedita fauna eocenica dei Lessini orientali (Monte Serea di San Giovanni Ilarione, Verona), con descrizione di tre nuove specie. *Boll. Mus. Civ. St. Nat. Verona*, 33: 59-83.
- BUSULINI A., BESCHIN C., TESSIER G. (2012) - Nuovo contributo alla conoscenza dei crostacei decapodi della marna di Possagno (Eocene superiore - Italia settentrionale). *Lavori - Soc. Ven. Sc. Nat.*, 37: 43-72.
- DE ANGELI A., BESCHIN C. (2006) - Stomatopodi terziari del Veneto (Italia settentrionale). *Studi e Ricerche - Assoc. Amici Mus. - Mus. Civ. "G. Zannato", Montecchio Maggiore (Vicenza)*, 13: 25-34.
- DE ANGELI A., GUINOT D., GARASSINO A. (2010) - New hexapodid crabs from the Eocene of Vicenza (NE Italy) (Crustacea, Decapoda, Brachyura, Hexapodidae). *Atti Soc. It. Sci. Nat. Mus. Civ. St. Nat. Milano*, 151 (1): 51-75.
- DE GRAVE S., PONTCHEFF N. D., AHYONG S. T., CHAN T.-Y., CRANDALL K. A., DWORSCHAK P. C., FELDER D. L., FELDMANN R. M., FRANSEN C. H. M., GOULDING L. Y. D., LEMAITRE R., LOW M. E. Y., MARTIN J. W., NG P. K. L., SCHWEITZER C. E., TAN S. H., TSHUDY D., WETZER R. (2009) - A classification of living and fossil genera of decapod crustaceans. *Raffles Bull. Zool.*, Suppl. 21: 1-109.
- GUINOT D. (1978) - Principes d'une classification évolutive des Crustacés Décapodes Brachyours. *Bull. Biol. France et Belgique*, 112 (3): 211-292.
- GUINOT D. (1979) - Données nouvelles sur la morphologie, la phylogénèse et la taxonomie des Crustacés Décapodes Brachyours. *Mém. Mus. Nat. Hist. nat.*, (A) 112: 1-354.
- GUINOT D. (2006) - Rediscovery of the holotype of *Paeduma cylindraceum* (Bell, 1859) and description of a new genus of Hexapodidae (Decapoda, Brachyura). *Zoosystema*, 28 (2): 553-571.
- GUINOT D., BOUCHARD J.-M. (1998) - Evolution of the abdominal holding systems of brachyuran crabs (Crustacea, Decapoda, Brachyura). *Zoosystema*, 20 (4): 613-694.
- GUINOT D., DE ANGELI A., GARASSINO A. (2010) - *Holthuissea* n. gen., a new fossil genus from the Eocene of Italy (Crustacea, Decapoda, Brachyura, Hexapodidae). In Fransen *et al.* (eds.), Lipke Bijdeley Holthuis Memorial Volume. *Crustaceana Monogr.*, 14: 283-304.
- HUANG J. F., HSUEH P.-W., NG P. K. L. (2002) - Crabs of the family Hexapodidae (Decapoda: Brachyura) from Taiwan, with description of a new genus and species. *J. Crust. Biol.*, 22 (3): 651-660.
- MANNING R. B., HOLTHUIS L. B. (1981) - West African Brachyuran Crabs (Crustacea: Decapoda). *Smith. Contr. Zool.*, 306: 1-379.
- NG P. K. L. (1998) - Crabs. In: FAO Species Identification Guide for Fishery Purposes. The Living Marine Resources of the Western Central Pacific. K. E. Carpenter & N. Volker (eds.). *Food Agricult. Organ.*, Rome, 1: 1045-1155.
- PEREYRA LAGO R. (1988) - Larval development of *Spiroplax spiralis* (Barnard, 1950) (Brachyura Hexapodidae) in the laboratory; the systematic position of the family on the basis of larval morphology. *J. Crust. Biol.*, 8 (4): 576-953.
- SCHWEITZER C. E., FELDMANN R. M. (2001) - Differentiating fossil Hexapodidae Miers (Decapoda: Brachyura) from similar forms. *J. Paleont.*, 75: 330-345.
- SCHWEITZER C. E., FELDMANN R. M., GARASSINO A., KARASAWA H., SCHWEIGERT G. (2010) - Systematic list of fossil decapods crustacean species. *Crustaceana*, Monogr. 10: 1-222.
- TESCH J. J. (1918) - The Decapoda Brachyura of the Siboga Expedition. I. Hymenosomidae, Retroplumidae, Ocypodidae, Grapsidae and Gecarcinidae. *Siboga Expeditie 39c*, 82: 1-148.