

# Un cranc nou, *Eogeryon elegius* gen. nov., sp. nov. del Cenomanià tardà de la península Ibèrica

Alex Ossó<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Llorenç de Villalonga, 17B, 1er-1, 43007 Tarragona, Catalunya. e-mail: aosso@comt.cat

Rebut el 10.03.2021. Acceptat el 22.03.2021.

Es descriu un decàpode nou Heterotremata (Brachyura) procedent del Cenomanià tardà de Condemios de Arriba (Guadalajara, Espanya). Les afinitats amb els portunoïdeus basals que presenta el nou tàxon suggereixen que la ubicació en Portunoidea és apropiada. Les comparacions amb tots els Eubrachyura del Cretaci coneguts actualment mostren que *Eogeryon elegius* gen. nov., sp. nov. és un cranc prou avançat, malgrat els seus orígens cenomanians, i això indica que deriva d'ancestres que encara desconeixem, a la vista del registre fòssil actual. Com a resultat d'aquestes comparacions, es proposa una nova família, Eogeryonidae, inclosa dins de Portunoidea, per tal d'acomodar el gènere i espècie nous. *E. elegius* gen. nov., sp. nov. es compara, a més a més, amb tàxons de l'Eocè inicial i també d'actuals, amb especial èmfasi amb la família de portunoïdeus no nedadors, els Geryonidae. *E. elegius* gen. nov., sp. nov. podria ser també un ancestre de formes més derivades de Portunoidea, cosa que suggereix que l'evolució dels Eubrachyura va ocórrer, al menys, durant del Cretaci inicial.

La present publicació serveix per validar els actes de nomenclatura establerts en Ossó (2016) per tal de complir els requisits de l'ICZN (2012).

*Mots clau:* Crustacea, Brachyura, Heterotremata, Geryonidae, Cretaci, Espanya.

## A new crab, *Eogeryon elegius* gen. nov., sp. nov. from the late Cenomanian of the Iberian Peninsula.

A new Heterotremata (Eubrachyura) decapod from the late Cenomanian of Condemios de Arriba (Guadalajara, Spain) is described. The new taxon has affinities with the basal portunoids, and their features suggest placement within the Portunoidea. Comparisons with all the currently known Cretaceous Eubrachyura taxa demonstrates how *Eogeryon elegius* gen. nov., sp. nov. is an advanced crab in spite of its Cenomanian origins, suggesting that it evolved from ancestors previously unknown according to the current fossil record. As a result of those comparisons, a new family, Eogeryonidae, within Portunoidea, is proposed to accommodate the new genus and species. In addition, *E. elegius* gen. nov., sp. nov. is also compared with early Eocene and extant related taxa, with emphasis on the non-swimming portunoid family Geryonidae. *E. elegius* gen. nov., sp. nov. appears to be an ancestor of most derived forms of Portunoidea, suggesting that the evolution of Eubrachyura must have occurred at least during the Early Cretaceous.

This publication principally serves to validate the nomenclatural acts in Ossó (2016), in order to fulfil the requirements outlined in ICZN (2012).

*Keywords:* Crustacea, Brachyura, Heterotremata, Geryonidae, Cretaceous, Spain.

El descobriment d'*Eogeryon elegius* gen. nov., sp. nov. en estrats del Cenomanià tardà de Condemios de Arriba (Guadalajara, Espanya) és de primer ordre. Les seves característiques ventrals, molt ben conservades, no deixen cap dubte sobre la seva pertinença a Heterotremata (Eubrachyura). L'aspecte general, el pla corporal, l'estèrnum, el plèon i la quela dreta heterodòntica són atributs que corresponen a un decàpode amb

un grau de carcinització molt avançat, malgrat la seva antigor. Aquest treball indica clarament que els Eubrachyura evolucionaren molt abans del que podríem preveure a la vista del registre fòssil actual.

Tot i que el registre fòssil ens mostra que els Eubrachyura ja estaven presents durant el Cretaci inicial (Luque, 2015), per exemple Telamonocarididae Larghi, 2004 (Dorippoidea MacLeay, 1838) i

Tempexicarcinidae Luque, 2015 (superfamília incerta) (vegeu Luque, 2015; van Bakel et al., 2021), aquests es consideren primitius (Guinot et al., 2013). Així doncs, sembla ser que *E. elegius* gen. nov., sp. nov. evolucionà de formes del Cretaci inicial més avançades que les famílies abans esmentades. Les comparacions amb tots els Eubrachyura coneguts al Cretaci mostren com *E. elegius* gen. nov., sp. nov. difereix de molts d'ells, tal com s'explica més endavant. Tanmateix, trobem algunes afinitats amb el seu coetani *Marocarcinus pasinii* Guinot, De Angeli & Garassino, 2008, i amb altres tàxons més joves com gèneres i espècies pertanyents a les famílies portunoïdes Carcineretidae Beurlen, 1930 i Longusorbiidae Karasawa, Schweitzer & Feldmann, 2008, i amb el possible portunoïdeu *Styracocarcinus meridionalis* (Secrétan, 1961). Les afinitats de *E. elegius* gen. nov., sp. nov. amb els Portunoidea semblen evidents i els seus caràcters dorsals i la quela encaixen bé amb la diagnosi fornida per a aquesta superfamília per Karasawa et al. (2008) i Spiridonov et al. (2014). En relació a les seves afinitats amb els portunoïdeus, cal destacar que la totalitat de les característiques ventrals típiques dels portunoïdeus més derivats, com per exemple els Portunidae Rafinesque, 1815, no van ser completament adquirides fins l'Eocè mitjà-tardà, d'acord amb el registre fòssil actual. Així doncs, en principi, no caldria esperar característiques ventrals completes típiques en portunoïdeus del Cretaci o del Paleocè. Particularment, les característiques generals, ja siguin dorsals o ventrals de *E. elegius* gen. nov., sp. nov., recorden les dels portunoïdeus no nedadors, com els de la família Geryonidae Colosi, 1923, considerada com la més basal de Portunoidea (Karasawa et al., 2008; Schubart & Reuschel, 2009; Spiridonov et al., 2014; Davie et al., 2015; Mantelatto et al., 2018; Spiridonov, 2020). En aquest sentit, algunes espècies de *Litoricola* Woodward, 1873 de l'Eocè inicial, antigament referides a *Coeloma* A. Milne-Edwards, 1865 i possiblement relacionades amb Geryonidae, presenten afinitats amb *E. elegius* gen. nov., sp. nov. i podrien ser considerades com a formes a mig camí entre *E. elegius* gen. nov., sp. nov. i els actuals Geryonidae. No obstant, les diferències que trobem entre *E. elegius* gen. nov., sp. nov. i els tàxons anteriorment esmentats, a més de la diferència temporal existent entre ells, garanteix la proposta d'una nova família, dins de Portunoidea, per acomodar el nou tàxon. *E. elegius* gen. nov., sp. nov. sembla ser un dels ancestres de formes més derivades de portunoïdeus. Els Portunoidea són el grup

de Eubrachyura més ben representat durant el Cretaci mitjà i tardà i van superar amb èxit l'esdeveniment K/P, i és en l'actualitat un dels grups més diversos i rics en espècies dels Eubrachyura.

La present publicació serveix per validar els actes de nomenclatura establerts en Ossó (2016), per tal de complir els requisits descrits a ICZN (2012) pel que fa als mètodes de publicació (vegeu ICZN, 2012).

urn:lsid:zoobank.org:pub:2186D300-68FF-44F8-874D-8114C7E4AE95

**Marc geogràfic i geològic:** Vegeu Ossó (2016: 232, fig. 1-3) i referències que hi figuren.

## Resultats

### Sistemàtica paleontològica

Ordre DECAPODA Latreille, 1802

Infraordre BRACHYURA Latreille, 1802

Secció EUBRACHYURA de Saint Laurent, 1980

Subsecció HETEROTREMATA Guinot, 1977

Superfamília PORTUNOIDEA Rafinesque, 1815

### Família EOGERYONIDAE fam. nov.

**Gènere tipus:** *Eogeryon* gen. nov. monotípic.

**Raó del nom:** relatiu al gènere tipus.

**Diagnosi:** closca de mida mitjana, subhexagonal, lleugerament més ampla que llarga, dorsalment aplanada, lateralment quasi perpendicular, lleugerament convexa en el terç anterior. Amplada màxima al terç anterior, al nivell de la tercera dent anterolateral. Regions moderadament definides. Front bilobat, lòbuls bífid. Òrbites amples, amb dues fissures supraorbitals; peduncles oculars ben calcificats. Marge anterolateral amb quatre dents (inclosa la dent exorbital); primera i segona dent grans, subtriangulars; tercera dent cònica; quarta dent (epibrànquial) node rom i petit. Marge posterolateral convex, perpendicular. Marge posterior recte, amb voraviu lateral. Procés gàstric poc definit; regió mesogàstrica no definida; lòbuls protogàstrics lleugerament inflats amb aresta transversal; regió epigàstrica deprimida pel mig; regió urogàstrica lleugerament inflada, separada de la mesogàstrica per solc cervical. Regió cardíaca lleugerament inflada. Lòbuls epibrànquial inflats, amb aresta sigmoïdal; lòbuls mesobranquials inflats; àrea metabranquial deprimida. Solc cervical en V en el centre. Solcs branquiocardiàcs profunds. Estèrnum toràcic relativament ample; esternita toràcica 3 subrectangular; esternita

4 subtrapezoïdal allargada, ambdues lleugerament deprimides medialment; esternites 3-4 fusionades; sutura 3/4 distinta, indicada per solc marcat; esternites 5-6 subtrapezoïdals, lateralment dirigides cap enrere. Episternites 4-5-6 dirigides cap enrere. Plèon mascle estret, cobrint la cavitat esternopleonal, amb sis somites pleonals lliures i tèlson; somites 1 i 3 subtrapezoïdal, somita 2 no conservada; somites 4-5-6 subrectangular, que són cada cop més estretes, la somita 4 és la més ampla, la somita 6 és el doble de llarga que la 4 i la 5; tèlson subtriangular, arriba als 2/3 de l'esternita 4. Quelípede dret poderós, llis; carp massís amb una forta espina interna; meros massís, llis; propodi fort, llis; dàctils amb una dent proximal forta, molariforme, seguida per dents còniques. Pereiopodis P2-4 proporcionalment llargs, llisos; amb secció suboval; P5 no es coneix, podria ser més petit i potser subdorsal.

**Diagnosis:** *Carapace sub-hexagonal, medium sized, dorsally flattened, almost perpendicular laterally, slightly wider than long, gently convex longitudinally at anterior third. Maximum width at anterior third, at level of third anterolateral tooth. Regions fairly defined. Front bilobed, lobes bifid. Orbits large, two supra-orbital fissures, eyestalks well calcified. Lateral margins strongly stepped. Anterolateral margins with four teeth (including exorbital tooth); first and second teeth strong, subtriangular; third tooth conical; fourth tooth (epibranchial) small blunt node. Posterolateral margins slightly convex, laterally perpendicular. Posterior margin straight, rimmed laterally. Gastric process poorly defined; mesogastric region not defined; protogastric lobes slightly swollen with transverse ridges; epigastric region medially depressed; urogastric region slightly swollen, separated from mesogastric lobe by cervical groove; cardiac region slightly swollen; epibranchial lobe sigmoidal, inflated, ridged; mesobranchial lobe inflated; metabranchial area depressed. Cervical groove V shaped; branchiocardiac grooves deep. Sternum relatively wide; sternite 3 subrectangular; sternite 4 subtrapezoidal elongate, both slightly depressed medially; sternites 3-4 fused; suture 3/4 well distinct by a deep groove; sternites 5-6 subtrapezoidal, laterally downward directed. Episternites 4-5-6 downward directed. Male abdomen narrow, with 6 somites free and telson covering sterno-abdominal cavity; telson subtriangular reaching 2/3 of sternite 4, somite 4 the broader; somites 1 and 3 subtrapezoidal, transversally narrow, somite 2 not preserved; somites 4-5-6, subrectangular becoming progressively narrower, somite 6 twice as high as 4*

*and 5. Right cheliped strong, smooth; merus massive, smooth; carpus massive, strong inner spine; propodus strong, smooth; dactyli with strong proximal molariform tooth followed by conical teeth. Ambulatory legs P2- P4 proportionally long, smooth, equal, sub-oval in section; P5 not preserved, appears to be smaller and maybe subdorsal.*

### Gènere *Eogeryon* gen. nov.

**Espècie tipus:** *Eogeryon elegius* sp. nov.

**Raó del nom:** del grec *Eo-*, “primigeni, antic” i *Geryon*, “relatiu a la mitologia grega” i usat en carcinologia.

**Diagnosi:** la mateixa que per la família.

**Diagnosis:** *as for the family.*

**Observacions:** Tot i que el caràcter més distintiu dels Heterotremata (Eubrachyura) és la presència de vulves a les esternites toràciques de les femelles (Guinot, 1977) i l'holotip de *Eogeryon elegius* gen. nov., sp. nov. és clarament un mascle, no hi ha cap dubte de la condició heterotrema del nou tàxon. La morfologia dorsal de la closca és típica dels Eubrachyura. El pla corporal general indica que *E. elegius* gen. nov., sp. nov. és un braquiür avançat: closca aplanada sense solcs transversals, encara que els costats posterolaterals són perpendiculars i sembla que la branquiosteguita no està completament plegada sota la closca (Schram, 1980, 1983; Feldmann et al., 2008); front bilobat i relativament ample, forma de les òrbites i marge posterior recte (Dixon et al., 2003, p. 966; Guinot et al., 2013, p. 203); potes ambulatories més o menys d'igual mida (Schram, 1980, 1983; Feldmann et al., 2008) i una quela dreta massissa i especialitzada (Spiridonov et al., 2014). Més enllà de l'aspecte dorsal d'eubraquiür, les estructures ventrals són molt informatives i confirmen la condició heterotrema de *E. elegius* gen. nov., sp. nov.: esternum toràcic relativament ample amb veritable cavitat esternopleonal, on s'insereix el plèon relativament estret i doblegat entre les somites 2 i 3, que deixa exposada la resta del esternum toràcic (Guinot et al., 2013). Segons Guinot & Tàvares (2001), tots els mascles Eubrachyura (Heterotremata + Thoracotremata), tenen l'esternum visible a ambdós costats del plèon. Al contrari que en els Podotremata, on l'esternum dels mascles és en general completament cobert pel plèon.

Un cop establerta la condició d'Heterotremata del nou gènere, el comparem amb totes les formes d'Heterotremata conegudes en el Cretaci, a saber: *Archaeopus*

Rathbun, 1908 (Archaeopidae Karasawa, Kishimoto, Ohara & Ando, 2019); membres de Carcineretidae Beurlen, 1930 (Portunoidea); *Componocancer* Feldmann, Schweitzer & Green, 2008 (Componocancridae Feldmann, Schweitzer & Green, 2008); *Costacopluma* Collins & Morris, 1975 (Retroplumidae Gill, 1894); membres de Lithophylacidae Van Straelen, 1936; membres de Longusorbiidae Karasawa, Schweitzer & Feldmann, 2008 (Portunoidea); *Marocarcinus* Guinot, De Angeli & Garassino, 2008 (Marocarcinidae Guinot, De Angeli & Garassino, 2008); *Megaxantho* Vega, Feldmann, García-Barrera, Filkorn, Pimentel & Avendaño, 2001 (Eriphioidea MacLeay, 1838); *Ophthalmoplax* Rathbun, 1935 (Portunoidea); *Palaeoxanthopsis* Beurlen, 1958, *Palaeoxantho* Bishop, 1986 i *Paraxanthopsis* Vega, Feldmann, García-Barrera, Filkorn, Pimentel & Avendaño, 2001 (Palaeoxanthopsidae Schweitzer, 2003); *Parapirimela* Van Straelen, 1937 (?Portunoidea); *Titanocarcinus* A. Milne-Edwards, 1864 (Tumidocarcinidae, Schweitzer, 2005); *Prebranchioplax* Vega & Ahjong, 2018 (Mathildellidae, Karasawa and Kato, 2003) i *Styracocarcinus* Schweitzer & Feldmann, 2012 (?Portunoidea). També, altres tàxons considerats Eubrachiura tal com Telamonocarcinidae Larghi, 2004 (?Dorippoidea), Tepexicarcinidae Luque, 2015 (superfamília incerta) i Archaeochiapasidae Guinot, Carbot-Chanona & Vega, 2019, es comparen amb *Eogeryon* gen. nov.

Els membres cretacs de Retroplumioidea, com són *Costacopluma* del Cretaci tardà del Golf de Mèxic, oest d'Àfrica i Índia, o *Archaeopus* del Cretaci tardà de la costa oest d'Amèrica del Nord i del Japó, són clarament distingibles d'*Eogeryon* gen. nov. pel la seva closca quadrangular o transversalment ovada travessada per arestes i el rostre estret normalment bífid o espatulat, mentre en *Eogeryon* gen. nov. la closca és subhexagonal, llis i el front és molt més ample i les òrbites no són tan amples com en aquests dos gèneres. Les diferències esternopleonals també són molt evidents: *Costacopluma* i *Archaeopus* tenen l'estèrnum ample i les esternites toràciques tenen una aresta transversal mentre que *Eogeryon* gen. nov. té un estèrnum més estret i les esternites són planes i llises. A més a més, tots els Retroplumioidea tenen el cinquè pereïpodi (P5) reduït i molt prim, mentre que *Eogeryon* gen. nov. el té normal o lleugerament reduït (vegeu de Saint Laurent, 1989; McLay, 2006; Karasawa et al., 2019).

Els Carcineretidae com *Carcineretes* Beurlen, 1930 del Maastrichtià de Jamaica, Belize i Mèxic i *Woodbinax*

Stenzel, 1952 del Cenomanià de Texas (EUA), tenen afinitats amb *Eogeryon* gen. nov. com són: òrbites amples amb dues fissures supraorbitals; similar contorn de la closca; arestes als lòbuls protogàstrics; aresta epibrànquial marcada; solc branquiocardiàc ben marcat, que delimita les regions urogàstrica i cardíaca; i un estèrnum relativament ample. Ara bé, difereixen d'*Eogeryon* gen. nov. perquè tenen: una closca més quadrada; front més quadrat i amb una protusió axial; els marges antero- i posterolateral no ben definits; i òrbites més amples que les d'*Eogeryon* gen. nov., i també els manquen les dents anterolaterals com en el cas de la nova espècie. A més d'això, la cavitat esternopleonal és molt més profunda en *Carcineretes*, i arriba a l'esternita 3. A més, les queles de *Carcineretes* tenen quilles longitudinals a la cara externa, mentre que en *Eogeryon* gen. nov. són llises i més massisses. Els P2-P4 són de la mateixa mida i el P5 acaba en forma de pala, mentre que en *Eogeryon* gen. nov., sembla ser normal i quelcom reduït. Les relacions entre ambdós tàxons no es poden descartar, però les diferències són prou clares (vegeu Withers, 1922; Beurlen, 1930; Guinot & Breton, 2006; Schweitzer et al., 2007b).

*Componocancer*, l'únic membre de Componocancroidea, de l'Albià de Montana (EUA), presenta en vista dorsal algunes afinitats amb *Eogeryon* gen. nov. Tot i que l'holotip i paratip de *Componocancer* estan mal conservats dorsalment (Feldmann et al., 2008, f. 2 A, B, C, E), el marge supraorbital té dues fissures com *Eogeryon* gen. nov. El marge anterolateral de *Componocancer* també sembla similar, quant a la dent extraorbital i que l'amplada màxima també està a l'alçada de la tercera dent anterolateral (trencada). Les regions estan moderadament marcades en ambdós gèneres, que comparteixen un solc cervical curt i en forma de V i clotets gàstrics al mateix nivell; un solc branquiocardiàc ben marcat que delimita les regions urogàstrica i cardíaca; regions branquials lleugerament inflades i el pterigostoma té una forma similar (vegeu Feldmann et al., 2008, fig. 2). Tanmateix, les diferències hi són, per exemple *Eogeryon* gen. nov. és més aplanat dorsalment que *Componocancer* i el perfil general és hexagonal, lleugerament allargat, mentre que *Componocancer* el té més quadrat i és tan ample com llarg. En vista ventral, l'estèrnum mascle d'*Eogeryon* gen. nov. és més ample que el de *Componocancer* i les esternites 3-4 no estan tan deprimides axialment; a més, *Componocancer* té les esternites toràciques 4 i 5 no fusionades lateralment i en canvi *Eogeryon* gen.

nov., sí que les té. En *Componocancer*, les esternites 7-8 són reduïdes, cosa que indica que el P4 i P5 es portaven dorsalment, en canvi, en *Eogeryon* gen. nov., les esternites 7-8 no s'han conservat, però les coxes dels P2-P4 són de la mateixa mida i les restes de la cavitat artrodial del P5, tot i que sembla lleugerament més petita i el P5 fos possiblement més reduït que la resta de pereïpodis, indica que no devia ser carregat dorsalment (vegeu també (Guinot et al., 2008; Guinot et al., 2013).

Els Icriocarcininae Števcíć, 2005 (Lithophylacidae), com *Icriocarcinus* Bishop, 1988, *Branchiocarcinus* Vega, Feldmann & Sour-Tovar, 1995 i *Icriobranchiocarcinus* Vega in Vega et al., 2018a, del Campanià-Maastrichtià de la costa est i oest dels EUA i Mèxic (vegeu Phillips et al., 2014) i *Cancrixantho* Van Straelen, 1934 del sud de França i de Catalunya a Europa, tots qüestionablement inclosos en Lythophylacidae, es distingeixen fàcilment d'*Eogeryon* gen. nov. per: la closca subtrapezoïdal invertida, doble d'ampla que de llarga; òrbites molt amples, sense fissures i que ocupen completament els marges anteriors; pseudo-rostre llarg i prim; dors amb fortes arestes transversals i solc cervical profund; estèrnium toràcic ample i cavitat esternopleonal profunda; i queles espinoses i amb quilles. Cap d'aquestes característiques està present en *Eogeryon* gen. nov. més enllà de les arestes als lòbuls protogàstrics i això descarta una relació propera amb *Eogeryon* gen. nov. (vegeu Téodori et al., 2013; Nyborg et al., 2014; Kornecki, 2014; Kornecki et al., 2017; Vega et al., 2018a). El mateix es pot dir respecte a *Lithophylax* (Lithophylacinae, Lythophylacidae) que comparteix molts dels caràcters dorsals i ventrals amb els gèneres abans esmentats, a més del P5 molt reduït i això l'allunya encara més d'*Eogeryon* gen. nov. (vegeu Guinot & Breton, 2006).

Els membres de Longusorbiidae: *Longusorbis* Richards, 1975 del Coniacià al Campanià de la costa del Pacífic de l'Amèrica del Nord i Central i *Binkhorstia* Noetling, 1881 del Maastrichtià d'Europa, difereixen d'*Eogeryon* gen. nov. perquè tenen una closca subtrapezoïdal invertida o quadrada; el front recte i amb rostre espatulat, estret i doblegat; òrbites molt amples i queles espinoses. Però, els marges posterolateral són perpendiculars i els peduncles oculars estan molt calcificats, com és el cas en *Eogeryon* gen. nov. Ventralment, també hi han semblances: similar esternopleonal estructura, més o menys allargada i amplada màxima al nivell de l'esternita 5, esternites 3-4 fusionades,

esternita 4 llarga, esternites 5-6 subtrapezoïdals; sutura 2/3 completa, sutura 3/4 distinta marcada per solc transversal, sutures 4/5 i 5/6 no paral·leles; plèon amb somites lliures, la 6 la més llarga. Tot i les diferències abans indicades, en vista de les similituds esternopleonals, no es pot descartar una relació entre aquesta família i el nou gènere (vegeu Richards, 1975; Schweitzer et al., 2003; Fraaije et al., 2006; Schweitzer & Feldmann, 2011).

*Marocarcinus*, l'únic gènere de Marocarcinidae, del Cenomanià de Marroc, presenta moltes afinitats amb *Eogeryon* gen. nov., però al mateix temps també algunes diferències. L'acurada observació de les figures i descripcions de Guinot et al. (2008) i de nou material disponible (observació personal de l'autor) ens mostra com *Marocarcinus* té els marges antero- i posterolaterals ben definits, armats amb quatre dents, la primera i la segona subtriangulars com en el cas d'*Eogeryon* gen. nov. *Marocarcinus* també té: una closca aplanada amb les regions poc definides i un perfil similar; el front és similar, recte, lleugerament bilobat però no amb quatre dents com té *Eogeryon* gen. nov.; òrbites similars, amb dues fissures supraorbitals i peduncles oculars ben calcificats. Pel que fa a les característiques esternopleonals, nou material fotogràfic d'un mascle de *Marocarcinus* proporcionat per A. Garassino (2014) mostra un estèrnium toràcic ovoide i allargat amb amplada màxima al nivell de l'esternita 5, similar al d'*Eogeryon* gen. nov. No obstant, la sutura 2/3 sembla ser incompleta en aquest mascle i en *Eogeryon* gen. nov. és completa, tot i que la diagnòsi de Guinot et al. (2008) indica la sutura 2/3 completa (per a femella); en el mascle *Marocarcinus* la sutura 3/4 és quasi completa, només interrompuda al mig, mentre que en *Eogeryon* gen. nov. és distinta, només discernible per un solc transversal; l'esternita 4 de *Marocarcinus* té dues protrusions a ambdós costats de la cavitat esternopleonal, mentre que en *Eogeryon* gen. nov. l'esternita 4 és llisa; també, la somita pleonal 5 és tan llarga com la somita 6, mentre que en *Eogeryon* gen. nov. la somita 5 és la meitat de llarga que la somita 6 (A. Garassino, comunicació personal, 2014). Les queles semblen fortes i massisses i heteroquèliques, probablement homodòntiques (vegeu Guinot et al., 2008, fig. 2, 3A), però en *Eogeryon* gen. nov. la quela dreta és encara més robusta i els dàctils són clarament heterodòntics. Tenint en compte les similituds esmentades, tot i les diferències, no es descarta una possible relació entre ambdós gèneres.

*Megaxantho*, del Maastrichtià de Mèxic, difereix

clarament d'*Eogeryon* gen. nov. per tenir: una closca més aplanada i més ampla; un front més ample i unes òrbites més petites; dents anterolateral rectangulars mentre que *Eogeryon* gen. nov. les té triangulars i punxegudes; el dàctil de la quela dreta té una dent proximal molt forta i excèntrica, mentre que en *Eogeryon* gen. nov. la dent proximal és aplanada. Ventralment, les evidències no són tan evidents, en qualsevol cas, però, *Megaxantho* té les esternites toràciques 3-4 més allargades, la somita pleonal 6 és més ampla i el tèlson és més agut que en *Eogeryon* gen. nov. (vegeu Vega et al., 2001; Dietl & Vega, 2008; Vega et al., 2018b).

El portunoïdeu *Ophthalmoplax* del Campanià tardà de Marroc i del Maastrichtià de les costes atlàntiques d'Amèrica, es diferencia d'*Eogeryon* gen. nov. (com en el cas de Carcineretidae) per tenir: una closca subquadrada amb els marges mal definits; regions ben definides i moltes d'elles amb arestes transversals, mentre que *Eogeryon* gen. nov. té les regions poc definides i només presenta arestes en els dos lòbuls protogàstrics; el marge fronto-orbital és més ample en *Ophthalmoplax* que en *Eogeryon* gen. nov., i el marge supraorbital presenta dents més fortes que en el nou gènere; El front és quadrat amb nodes distals i molt doblegat, però no presenta l'aspecte de quadridentat d'*Eogeryon* gen. nov.. Ventralment, té la cavitat esternopleonal molt més profunda que *Eogeryon* gen. nov. i arriba fins l'esternita toràcica 3; l'esternita 8 és parcialment visible ventralment en *Ophthalmoplax* però no en *Eogeryon* gen. nov. A més, *Ophthalmoplax* té les queles espinoses i amb quilles i té el propodi del P5 lanceolat, mentre que *Eogeryon* gen. nov. té la quela més robusta i llisa i el P5 no s'ha conservat. Les possibles relacions són remotes (vegeu Rathbun, 1935; Karasawa et al., 2008; Ossó-Morales et al., 2010; Vega et al., 2013).

*Parapirimela* (?Portunoidea), erigit per acomodar aquest tàxon d'Angola, primer assignat a una edat miocena i posteriorment, amb reserves, a l'Albià per da Veiga-Ferreira (1957), té un marge anterolateral bastant similar, però es diferencia d'*Eogeryon* gen. nov. per tenir un nombre imparell d'espines frontals, regions i solcs molt ben marcats (vegeu Van Straelen 1937; Veiga-Ferreira, 1957).

*Palaeoxanthopsis*, *Parazanthopsis* i *Palaeoxantho*, el gèneres cretácics de Palaeoxanthopsidae, del Maastrichtià de Brasil i Mèxic, es diferencien clarament d'*Eogeryon* gen. nov. per la seva closca fortament voltada

longitudinalment, més ampla que llarga, amplada màxima en el segon terç a l'alçada de la espina epibrànquial (molt llarga en *Palaeoxanthopsis*); i regions ben definides per solcs profunds, inflades i amb bonys esfèrics. Només l'aspecte quadridentat del front bilobat és similar a *Eogeryon* gen. nov. (vegeu Beurlen, 1958; Schweitzer, 2003: 21, fig. 5, 4-5; Luque et al., 2017, fig. 8B; Vega et al., 2018b: 338-340, fig. 11, 1-19).

L'espècie cretácica *Titanocarcinus mamillatus* Secrétan, 1964 del Cretaci tardà de Madagascar, es distingeix clarament d'*Eogeryon* gen. nov. per la seva closca més quadrada, moderadament voltada; regions ben definides per solcs profunds, en lloc de la closca llisa i regions poc definides d'*Eogeryon* gen. nov. i sobretot per l'absència de les dents anterolateral subtriangulars com en el nou gènere (vegeu Schweitzer et al., 2007a; Charbonnier et al., 2012).

*Prebranchioplax*, del Campanià tardà de Mèxic, presenta una closca aplanada i un perfil similar a *Eogeryon* gen. nov., amb quatre espines anterolaterals, les dues primeres subtriangulars, però es diferencia d'aquest per tenir un front semirectangular en comptes de quadridentat, les regions són més arrodonides, el lòbul mesogàstric és més marcat i molt més estret, i els lòbuls protogàstrics i epibrànquials no tenen les característiques arestes que *Eogeryon* gen. nov. presenta. Respecte a les característiques ventral, les diferències també són evidents: l'estèrnium toràcic és més ample i aplanat que el d'*Eogeryon* gen. nov. i el plèon és triangular en comptes de subrectangular (vegeu Vega et al., 2018a).

*Styracocarcinus*, el gènere erigit per acomodar *Titanocarcinus meridionalis* Secrétan, 1961 del Cretaci tardà de Marroc, amb clares afinitats portunoïdes (qüestionablement ubicat dins de Tumidocarcinidae pel fet de tenir l'estèrnium toràcic en forma d'Y), mostra similituds amb *Eogeryon* gen. nov. L'estudi detallat de l'holotip al MNHN de París i de nou material molt ben conservat dipositat al MGB de Barcelona (Ossó, 2016, fig. 6A-B) mostra que ambdós gèneres comparteixen: una closca hexagonal i aplanada similar, amplada màxima al nivell de la tercera dent anterolateral; regions justament marcades i dèbils arestes transversals en els lòbuls protogàstrics; conspícues arestes epibrànquials sigmoïdals, inflors hepàtiques; solcs branquiocardiàcs profunds; marges posterolaterals perpendiculars; front bilobat amb aparença quadridentada; òrbites relativament amples amb dues fissures supraorbitals; marges anterolaterals amb quatre

dents, la primera (exorbital) i la segona subtriangulars, amb la vora externa lleugerament serrada o nodosa; similar estèrnium toràcic, ovoide i allargat; i una quela dreta forta i massissa (lleugerament espinosa en els exemplar juvenils de *Styracocarcinus*). Tanmateix, les diferències són presents. *Styracocarcinus* té: les regions dorsals més arrodonides i lleugerament inflades; les arestes protogàstriques no són tan marcades com en *Eogeryon* gen. nov.; bonyes epigàstriques marcats; la tercera i quarta dent anterolateral també són subtriangulars, com les anteriors; el marge posterolateral és nodós, o espinós en els espècimens juvenils; l'estèrnium toràcic és lleugerament més estret que el d'*Eogeryon* gen. nov.; la sutura 3/4 és visible pels costats, la sutura 4/5 dirigida cap el costat mentre que en *Eogeryon* gen. nov. està dirigida obliquament cap enrere; el telson és més agut i la somita pleonal 6 és més alta que la d'*Eogeryon* gen. nov. I a més a més, en *Styracocarcinus* els propodis dels P4 i P5 són aplanats, quasi bé lanceolats. Malgrat les diferències, la relació entre ambdós gèneres resulta plausible (vegeu Secrétan, 1961; Schweitzer & Feldmann, 2012: 23-25, fig.1, 1-3; Ossó, 2016).

Els gèneres pertanyents a les famílies Telamonocarcinidae, Tepexicarcinidae i Archaeochiapasidae, considerats primitius, tenen prou diferències morfològiques per considerar que no guarden cap relació ni familiar ni suprafamiliar amb *Eogeryon* gen. nov., tal com s'argumenta a Ossó (2016: 238) i Guinot et al. (2019).

## Discussió

Tal com s'ha indicat a dalt, *Eogeryon* gen. nov. és un cranc prou avançat, però la seva ubicació sistemàtica encara no està prou clara. Com s'ha vist a les comparacions precedents, sembla que només estaria relacionat amb alguns tàxons del Cretaci tardà, principalment amb el coetani *Marocarcinus* i/o altres tàxons més joves de les famílies Carcineretidae i Longusorbiidae, ambdós Portunoidea, i amb *Styracocarcinus* (probable Portunoidea).

En molts aspectes, el perfil i l'aspecte dorsal d'*Eogeryon* gen. nov. recorda el d'alguns portunoïdeus, a la vista de les dents agudes i triangulars dels marges anteriors, i de les arestes transversals d'algunes regions (vegeu Karasawa et al., 2008). També, els dàctils de la quela tenen dents especialitzades i ben diferenciades (vegeu Spiridonov et al., 2014). Basats en les diagnòsies de Portunoidea, les característiques d'*Eogeryon* gen. nov. encaixen bé amb alguns dels caràcters allí descrits: “closca subhexagonal... generalment més ampla

que llarga però ocasionalment igual... front amb osca medial... marges anterolaterals quasi sempre espinosos o dentats, que van des de 3 a 9 espines o dents... regions poc o moderadament definides, closca amb aresta epibrànquial arquejada...” (Karasawa et al., 2008: 94); “marge fronto-orbital més ample que el marge posterior... quelípeds generalment robusts, heteroquèlic i/o heterodòntics...” (Spiridonov et al., 2014: 418).

Tanmateix, respecte als caràcters esternopleonals, tot i que l'holotip està incomplet ventralment, *Eogeryon* gen. nov. no presenta el típic aspecte ‘portuníid’, evident en moltes de les famílies de Portunoidea, per exemple: l'estèrnium toràcic generalment ample i aplanat, l'esternita 8 visible ventralment, el plèon dels mascles en forma de T invertida, les somites pleonals 3-5 fusionades, la somita 3 amb quilla, ni tampoc el típic P5 en forma de paleta, molt habitual en aquesta superfamília. No obstant, presenta afinitats, almenys aparents, amb alguns tàxons fòssils semblants als portunoïdeus, i també amb els portunoïdeus no nedadors Geryonidae, dels quals ja es va suggerir la seva pertinença a Portunoidea per Manning & Holthuis (1981: 110) i admesa per Bowman & Abele (1982: 24). La condició portunoïdea dels Geryonidae està ben suportada pels cladogrames basats en la morfologia externa segons Karasawa et al. (2008, figs. 3-6), i en els cladogrames basats en mètodes moleculars que usen dues fonts independents de seqüències d'ADN, de gens nuclears i mitocondrials, de Schubart & Reuschel (2009, fig. 1), Spiridonov et al. (2014, fig. 4-7; 2020, fig. 2) i Evans (2018, fig. 10), tots els quals ubiquen, sense excepció, el clade Geryonidae com els Portunoidea més basals.

Les afinitats entre *Eogeryon* gen. nov. i els Geryonidae es poden observar, per exemple: “closca hexagonal, més ampla que llarga, llisa o granular, regions feble o moderadament definides, sovint amb una aresta arquejada a l'àrea epibrànquial; front amb un nombre parell d'espines i osca axial; òrbites només moderadament amples, fissurades, l'angle orbital interior amb node o espina, espina infraorbital llarga, visible dorsalment; marge anterolateral convex, amb 3-5 espines; sutura 3/4 ben marcada, esternita toràcica 8 no visible” (Karasawa et al., 2008: 96), entre altres semblances en els quelípeds i les estructures toràciques i pleonals (vegeu també Manning & Holthuis, 1989; Spiridonov et al., 2014).

Prèviament, alguns autors ja havien suggerit un possible origen dels Geryonidae. Per exemple, Karasawa et al. (2008: 11) indicaven: “La posició de Carcineretidae

i *Ophthalmoplax* en el cladograma suggereix que Geryonidae, Mathildellidae, Catoptridae i Carcinidae podrien haver tingut orígens cretácis, tot i que encara no hi ha fòssils que suportin aquesta hipòtesis...". Així doncs, semblava ser que els Portunoidea, i especialment els grups més derivats, eren un grup geològicament jove. Però de fet, tenen parents geològicament més vells en el Eocè i àdhuc en el Cretaci. També, referint-se a la evolució de les capacitats natatòries en els portunoïdeus, Spiridonov et al. (2014: 418) suggerien: "A més, els Geryonidae, els quals tenen moltes plesiomorfies, poden ser similars a un hipotètic ancestre comú i són formes no nedadores o no regularment nedadores."

Així doncs, es veu com *Eogeryon* gen. nov. compareix amb membres de Geryonidae: una closca subhexagonal lleugerament més ampla que llarga; regions poc marcades; aresta epibrànquial conspicua; regió cardíaca similar, lleugerament inflada; regió mesobrànquial inflada; clotets gàstrics al nivell del solc cervical; solcs branquiocardiàcs ben marcats, flanquejant la regió urogàstrica; front bilobat, lòbuls bífids, amb aparença quadridentada; ràtio fronto-orbital similar; òrbites relativament grans; marge supraorbital amb dues osques o fissures; marges anterolaterals armats amb quatre espines o dents (inclosa l'espina exorbital); marges posterolaterals convexes, perpendiculars lateralment; marge posterior recte, amb reentrant de P5 poc marcat; possible supradorsal posició del P5; quelípeds robusts, generalment sense quilles; mers del quelípede amb una espina dorsal subdistal; carp amb espina interior forta; propodis massissos amb dàctils amb dents proximals molariformes i aplanades, seguides de sèrie de dents còniques; esternites toràciques 3 i 4 fusionades, que formen un plastró allargat i sutura 3/4 distinta, assenyalada per un solc transversal.

No obstant, també s'observen diferències entre *Eogeryon* gen. nov. i els membres de Geryonidae, com són: l'angle delimitant els marges antero i posterolaterals ubicat més anteriorment en Geryonidae que en *Eogeryon* gen. nov.; òrbites arrodonides i més petites (rectangulars in *Zariquieyon* Manning & Holthuis, 1989); absència d'arestes transversals en els lòbuls protogàstrics; de vegades la superfície externa dels propodis té arestes longitudinals, mentre que en *Eogeryon* gen. nov. és llisa; la sutura 4/5 està dirigida cap el costat mentre que en *Eogeryon* gen. nov. està dirigida cap enrere, com succeeix en molts Eubrachyura primitius (vegeu Larghi, 2004; Feldmann et al., 2008); l'abdomen

dels mascles és clarament triangular en Geryonidae, mentre que en *Eogeryon* gen. nov. és subrectangular i s'estreix progressivament; les somites pleonals 3-5 estan separades per sutures però són immòbils en Geryonidae, mentre que les d'*Eogeryon* gen. nov. semblen completament lliures (vegeu Karasawa et al., 2008; Spiridonov et al., 2014).

També s'observen similituds d'*Eogeryon* gen. nov. amb altres tàxons d'aspecte portunoïdeu. Per exemple i tal com s'ha explicat més amunt, amb *Styracocarcinus* (vegeu Ossó, 2016, fig. 6A-B), i que mostra clares afinitats portunoïdees (*sensu* Spiridonov et al., 2014), per la qual cosa es transfereix aquí a Portunoidea (família incerta), en comptes de la seva actual ubicació (vegeu Schweitzer et al., 2018).

També, diverses espècies atribuïdes a *Coeloma* i transferides al gènere *Litoricola* Woodward, 1873 per Jagt et al. (2010: 247), de l'Eocè inicial i mitjà, comparteixen moltes característiques amb *Eogeryon* gen. nov. (vegeu Ossó, 2016: 239, fig. 6C-I). En aquest sentit, *Xanthilites macrodactylus* Van Straelen, 1924 (= *Coeloma*, vegeu Schweitzer et al., 2010), és transferit aquí al gènere *Litoricola* també. Tal com s'explica a Ossó (2016: 239-240), les afinitats de *Litoricola* amb Portunoidea (*sensu* Spiridonov et al., 2104) semblen evidents i tot i que hi ha diferències, molts dels seus caràcters són compartits pels portunoïdeus basals no nedadors Geryonidae (Geryoninae Colosi, 1923 i Benthochasconinae Spiridonov, Neretina & Schepetov, 2014). Així doncs, *Litoricola* és col·locada aquí en Geryonidae (Ossó, 2016: 239 i referències que hi figuren). El mateix es podria aplicar a *Coeloma* que, junt amb *Litoricola*, comparteix amb Geryonidae, a més dels caràcters abans indicats, les sutures 4/5 i 5/6 incompletes (Davie et al., 2015: 1100; Mychko, 2018, fig. 5.1b), per la qual cosa, i fins una futura revisió profunda d'aquest gènere, es transfereix provisionalment a Geryonidae en lloc de Polybiinae Ortmann, 1893 (Carcinidae MacLeay, 1838) (vegeu Ossó: 239; Spiridonov, 2020: 158).

Tot i els caràcters compartits amb els gèneres esmentats, cap d'ells, ni tan sols els Geryonidae, presenten les característiques arestes transversals que *Eogeryon* gen. nov. té en els lòbuls protogàstrics i això enfosqueix una potencial relació filogenètica directa entre *Eogeryon* gen. nov. i Geryonidae a través de formes intermèdies. Així doncs, si l'emplaçament d'*Eogeryon* gen. nov. dins de Portunoidea sembla adequat, no trobem cap família de Portunoidea que el pugui acollir, consegüentment



sembla més prudent erigir una nova família per tal d'acomodar-lo: Eogeryonidae fam. nov. (vegeu discussió ampliada en Ossó, 2016).

*Eogeryon elegius* sp. nov.

Fig. 1-2

2016 *Eogeryon elegius* Ossó: 21-246, fig. 4-5.

2018 *Eogeryon elegius* Ossó, 2016. Schweitzer et al.: 12, fig. 4-5.

2018 *Eogeryon* Ossó, 2016. Prado et al.: 11.

2018 *Eogeryon elegius* Ossó, 2016. Vega et al.: 4.

2018 *Eogeryon elegius* Ossó, 2016. Guinot et al.: 308-309.

2019 *Eogeryon* Ossó, 2016. Robin et al.: 4.

2020 *Eogeryon elegius* Ossó, 2016: Spiridonov: 149, 157-158.

**Localitat tipus:** Condemios de Arriba (Guadalajara, Espanya).

**Estrat tipus:** Formació Villa de Ves, Cenomanià tardà, Cretaci mitjà. Biozona *Vascoceras gamai*.

**Raó del nom:** del llatí *Elegius*, l'escollit, dedicat al meu fill Eloi.

**Diagnosi:** la mateixa que per la família.

**Diagnosi:** *as for the family*.

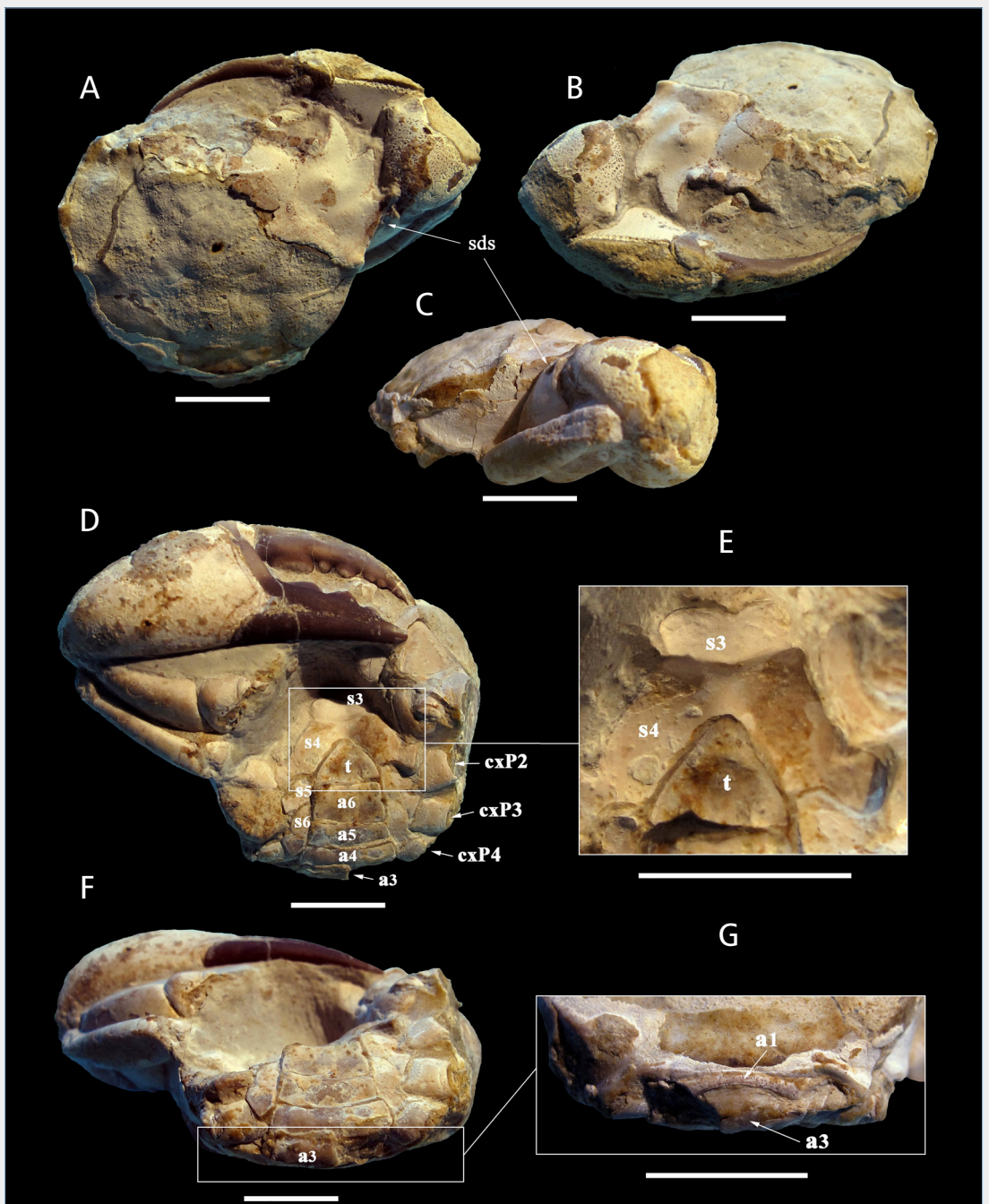
**Material:** Un exemplar, l'holotip, mascle, amb la closca decorticada i front absent, estructures esternopleonals quasi completes i quelípede dret complet. La reconstrucció de la closca es basa en les fotos d'un segon exemplar en mans privades, malauradament no disponible per a estudi (una rèplica d'aquest exemplar està dipositada en el Museu de Geologia de Barcelona, amb el número de registre MGB 69152).

Holotip MGB 69151, llargada de la closca = 30; amplada de la closca = 33; amplada orbitofrontal = 24; amplada frontal = 7. Rèplica del segon espècimen MGB 69152, llargada de la closca = 37; amplada de la closca = 45; amplada orbitofrontal = 32; amplada de la closca = 12. (Mesures en mm.).

**Descripció:** Closca subhexagonal de mida mitjana, lleugerament més ampla que llarga, lleugerament convexa longitudinalment en el terç anterior, epicutícula llisa. Amplada màxima en el terç anterior, al nivell de la tercera dent anterolateral. Regions moderadament definides. Regió hepàtica amb lòbul semicircular inflat, amb aresta en mitja lluna. Procés gàstric poc definit. Regió epigàstrica deprimida medialment; lòbuls protogàstrics lleugerament inflats amb arestes transversal ben marcades; regió mesogàstrica no definida; regió

metagàstrica no definida; regió urogàstrica lleugerament inflada, separada de les regions meso-metagàstriques pel profund solc cervical en forma de V; cloquets gàstrics presents en el solc cervical. Regió cardíaca lleugerament inflada. Regió intestinal deprimida. Regions urogàstrica i cardíaca flanquejades lateralment per solcs branquiocardiàcs ben marcats. Lòbuls epibranquials sigmoïdals, inflats, amb aresta parcial; lòbuls mesobranquials inflats; àrees metabranquials deprimides. Front bilobat, amb doble marge, lleugerament doblegat cap avall, lòbuls bifids, aspecte general quadridentat. Òrbites moderadament grans; marge supraorbital amb lleuger voraviu, amb dues fissures; peduncles oculars relativament llargs, ben calcificats. Marges anterolaterals quasi perpendiculars lateralment, amb quatre dents; la primera (exorbital) subtriangular, gran, dirigida cap a l'interior; la segona subtriangular, dirigida cap a fora, marge extern amb nodes minúsculs; tercera dent cònica, dirigida cap endavant; quarta dent (epibranquial) petita, com un node arrodonit. Marges posterolaterals convexos, lateralment perpendiculars. Marge posterior recte, amb voraviu, reentrant dels P5 poc marcat. Estèrnium toràcic relativament ample, còncau al mig de les esternites toràciques 3-4; esternites 1-2 no conservades; esternita 3 subrectangular; esternita 4 subtrapezoïdal allargada; esternites 3 i 4 fusionades; sutura 3/4 discernible per solc transversal; esternites 5-6 subtrapezoïdals, lateralment dirigides cap enrere, sutures esternals 4/5 i 5/6 no paral·leles. Episternites 4, 5 i 6 dirigides cap enrere. Plèon de mascle estret, amb sis somites lliures i tèlson, que cobreix la cavitat esternopleonal; el tèlson arriba als 2/3 de l'esternita 4; somites 1 i subtrapezoïdals transversalment estretes; somita 2 no preservada; somites 4, 5 i 6, subrectangular, que s'estreixen progressivament, somita 6 el doble d'alta que la 4 i la 5, somita 4 la més ampla. Quelípede dret robust, llis, que suggereix heteroquèlia marcada; meros amb espina dorsal subdistal; carp massís, amb forta espina interna; propodi fort, llis, dàctil llarg tan com el propodi; dàctil i pòlex, ambdós amb una dent proximal molariforme i aplanada, seguides per una sèrie de cinc dents còniques. Pereiopodis P2-4 relativament llargs, llisos, iguals, amb secció suboval; coxes dels P2-4 subquadrades, iguals; P5 no conservat, sembla ser quelcom més petit, probablement subdorsal.

**Description:** *Carapace sub-hexagonal, medium sized, flattened, slightly wider than long, gently convex longitudinally at anterior third, epicuticle smooth.*

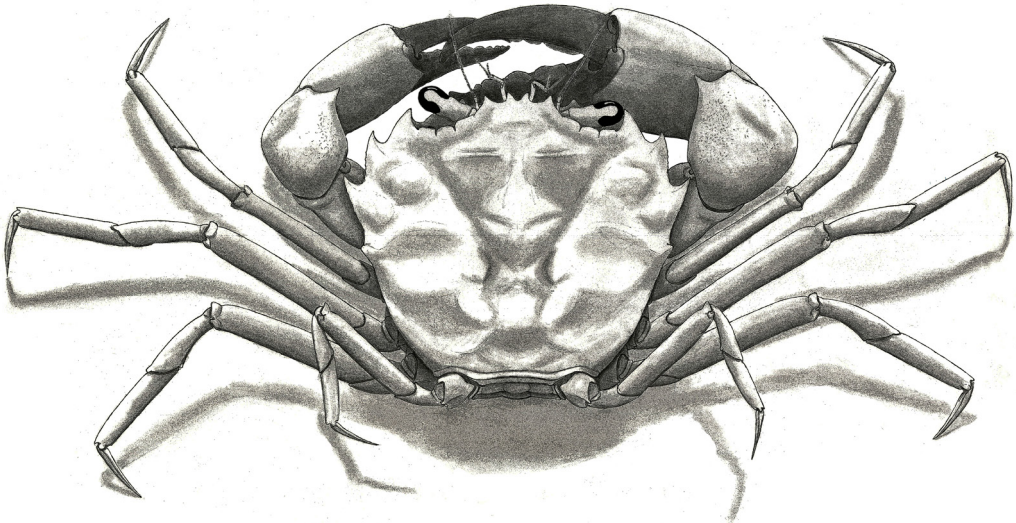


**FIGURA 1.** *Eogeryon elegius* gen. nov., sp. nov. Holotip MGB 69151, Cenomanià tardà de Condemios de Arriba (Guadalajara, Espanya). **A:** vista dorsal; **B:** vista frontal; **C:** vista lateral; **D:** vista ventral; **E:** detall de l'estèrnum; **F:** vista posteroventral; **G:** detall de la part posterodorsal. Abreviature: a = somita pleonal; cxP = coxa dels pereiopodis; s = esternita toràica; sds = espina dorsal subdistal; t = tèlson. Barra d'escala igual a 10 mm.

*Eogeryon elegius* n. gen, n. sp. Holotype MGB 69151, late Cenomanian, Condemios de Arriba (Guadalajara, Spain). **A:** dorsal view; **B:** frontal view; **C:** lateral view; **D:** ventral view; **E:** close-up of sternum; **F:** postero-ventral view; **G:** close-up of posterior-dorsal view. Abbreviations: a = pleonal somite; cxP = coxa of pereopods; s = thoracic sternite; sds = dorsal subdistal spine; t = telson. Scale bar equal to 10 mm.

Maximum width at anterior third, at level of third anterolateral tooth. Regions fairly defined. Hepatic region with swollen semi-circular lobe, half-moon ridged. Gastric process poorly defined. Epigastric region medially depressed; protogastric lobes slightly swollen with well-marked transverse ridges; mesogastric region not defined; metagastric region not defined; urogastric region slightly swollen separated from meso-metagastric region by deep V-shaped cervical groove; gastric pits present in cervical groove. Cardiac region slightly swollen. Intestinal region depressed. Urogastric and cardiac regions, bounded by deep cardio-branchial grooves. Epibranchial lobe sigmoidal, inflated, partially ridged; mesobranchial lobe inflated; metabranchial area depressed. Front bilobed, bimarginate, slightly downturned, lobes bifid, four-tipped appearance. Orbits moderately large; supra-orbital margin slightly rimmed, two supra-orbital fissures; eyestalks relatively long, well calcified. Anterolateral margins laterally almost perpendicular, with four teeth; first anterolateral tooth (exo-orbital), subtriangular, large, inward directed; second anterolateral tooth subtriangular, forward directed, outer margin ornate with very small nodes; third tooth conical, upward directed; fourth anterolateral tooth (epibranchial) small, blunt node.

Posterolateral margins convex, perpendicular laterally. Posterior margin straight, rimmed laterally. Sternum relatively wide, longitudinally medially concave at level of sternites 3-4; sternites 1-2 not present; sternite 3 subrectangular; sternite 4 subtrapezoidal elongate; sternites 3, 4 fused; suture 3/4 well discernible by a deep transverse groove; sternites 5-6 subtrapezoidal, downward directed laterally, sternal sutures 4/5 and 5/6 not parallel. Episternites 4-5-6 downward directed. Male abdomen narrow, with 6 somites free, and telson covering sterno-abdominal cavity; telson subtriangular reaching 2/3 of sternite 4, somite 4 the broader; somites 1 and 3 subtrapezoidal, transversally narrow; somite 2 not preserved; somites 4-5-6, subrectangular becoming progressively narrower, somite 6 twice as high as 4 and 5. Right cheliped strong, smooth, suggesting marked heterochely; merus with subdistal dorsal spine, carpus massive, with inner strong spine; propodus strong, smooth; dactylus length equal as propodus; both, dactylus and fixed finger with proximal strong, flattened, molariform tooth, followed by five serial conical teeth. Pereopods P2-4 proportionally long, smooth, equal, sub-oval in section; coxae of P2-4 subquadrate, equal; P5 not preserved, appears to be slightly smaller, probably subdorsal.



**FIGURE 2.** Reconstrucció esquemàtica de la closca dorsal i pereiopods d'*Eogeryon elegius* gen. nov., sp. nov., basada en l'holotip i fotografies d'un segon espècimen (dibuix de Fernando Ari Ferratges).

Schematic reconstruction of dorsal carapace and appendages of *Eogeryon elegius* n. gen., n. sp., based on holotype and pictures of a second specimen (drawing by Fernando Ari Ferratges).

## Conclusions

El sorprenent descobriment d'*Eogeryon elegius* gen. nov., sp. nov. en roques del Cenomanià tardà ens dona una nova visió de l'evolució dels decàpodes eubraquiürs. Efectivament, comparat amb tàxons coetanis o més antics, *E. elegius* gen. nov., sp. nov. sembla ser un Eubranchyura força avançat, molt més del que es podria esperar atesa la seva edat. Si es compara amb formes de l'Albià, com alguns Dorippoidea, acceptats com els eubraquiürs conegut més antics (per exemple Luque, 2015; van Bakel et al., 2021) o *Componocancer roberti* Feldmann, Schweitzer & Green, 2008, o amb el seu coetani *Marocarcinus pasinii*, s'observa com *E. elegius* gen. nov., sp. nov. presenta un grau de carcinització molt més alt que aquests, cosa que suggereix que evolucionà de formes ancestrals durant el Cretaci inicial.

Els Portunoidea, tot i els seus antics orígens confirmats aquí, es mostren com eubraquiürs força avançats, al contrari que els primitius Dorippoidea, els quals es consideren un dels grups més basals d'Eubranchyura. Els Portunoidea sembla ser el grup més divers i ben representat d'Eubranchyura durant el Cretaci, tal com demostra la presència d'*E. elegius* gen. nov., sp. nov. i d'altres com l'aparent portunoïdeu *Parapirimela* i el possible portunoïdeu *Lithophylax* durant el Cretaci mitjà, així com els nombrosos membres de les famílies Carcineretidae, Lithophylacidae i Longusorbiidae, o els gèneres *Ophthalmoplax* i *Styracocarcinus*.

Cal destacar que aquests tàxons del Cretaci tardà presenten una combinació aleatòria dels típics caràcters que observem en els portunoïdeus més derivats, com són: una closca més ampla que llarga, sovint amb aresta epibranchial; l'esternita 8 visible; plèon en forma de T invertida; somita pleonal amb una quilla transversal; queles amb quilles i/o espinoses; P5 modificat en forma de paleta. No obstant, aquest conjunt de característiques no està totalment present en el seu conjunt en cap dels tàxons abans esmentats, tal com veiem en els portúnids s.s. geològicament més joves o en els actuals. D'acord amb l'actual registre fòssil, no és fins l'Eocè mitjà-tardà quan apareixen els representants de la família Portunidae s.s., afegint al conjunt de caràcters a dalt indicats, la fusió de les somites pleonals 3, 4 i 5, caràcter típic d'aquesta família i d'altres famílies de Portunoidea. Per exemple, en *Archaeoportunus isabensis* Artal, Ossó & Domínguez, 2013 (Archaeoportunidae Artal, Ossó & Domínguez, 2013) de l'Ipresia (Eocè inicial), s'observa clarament com sota una closca perfectament atribuïble a un

portúnid i amb el P5 en forma de paleta (Artal et al. 2013, fig. 3b, 4a-b'; Ferratges, 2017, fig. 40, pl. 26, fig. A-B) es troba un estèrnium toràcic i plèon que no es correspon amb els típics ventres dels portúnids tal com s'ha indicat anteriorment.

La potencial condició portunoïdea d'*E. elegius* gen. nov., sp. nov. proposada per Ossó (2016) no ha estat refusada per la majoria de treballs posteriors, per exemple Guinot et al. (2019), Vega et al. (2018) o Spiridonov (2020), i fins i tot sembla confirmada per anàlisis filogenètics en curs (J. Luque, com. pers. Febrer 2021). En aquest sentit, aquí no s'accepta l'assimilació a Tumidocarcinidae (Carpilioidea) feta per Schweitzer et al. (2018: 10, 12, fig. 8.5a-5b). Futures troballes de més espècimens ajudaran a confirmar la posició sistemàtica d'aquest tàxon.

L'actual registre fòssil mostra com els Portunoidea es van recuperar bé després de l'esdeveniment K/P i com l'Eocè inicial va ser un temps de diversificació d'aquest grup. Així, *E. elegius* gen. nov., sp. nov. sembla ser un dels ancestres d'altres formes portunoïdees que, a través formes intermèdies, han originat un dels grups més diversos i ric en espècies dels Eubranchyura.

Futures troballes en altres estrats del Cretaci tardà, com el Coniacià i el Santonià, que tenen el registre més pobre d'eubraquiürs fòssils, haurien de posar llum als nostres coneixements actuals.

## Bibliografia

- Artal, P., Ossó, À. & Domínguez, J. L. 2013.** *Archaeoportunus isabensis*, a new genus and species of portunoid crab (Crustacea, Decapoda) from the lower Eocene of Huesca (Spain). *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 65(2): 307-317.
- Beurlen, K., 1930.** Vergleichende Stammesgeschichte Grundlagen, Methoden, Probleme unter besonderer Berücksichtigung der höheren Krebse. *Fortschritte der Geologie und Palaeontologie*, 8(26): 317-586.
- Beurlen, K., 1958.** Dois crustáceos do Cretáceo Superior do Nordeste do Brasil. *Boletim do Museu Nacional, Geologia*, 26: 1-21.
- Bishop, G. A. 1986.** Two new crabs, *Parapaguristes tuberculatus* and *Palaeoxantho libertiensis*, from the Prairie Bluff formation (middle mastrichtian), union county, Mississippi. *U.S.A. Proc. Biol. Soc. Wash.* 99: 604-611.
- Bishop, G.A., 1988.** Two crabs, *Xandaros sternbergi* (Rathbun, 1926) n. gen., and *Icriocarcinus xestos* n. gen., n. sp., from the Late Cretaceous of San Diego County, California, USA, and Baja California Norte, Mexico. *Transactions of the San Diego Society of Natural History*, 21: 245-257.
- Bowman, T. E. & Abele, L. G. 1982.** Classification of the Recent Crustacea: 1-27. In: L. G. Abele (ed.), *Systematics, the fossil record, and biogeography: The Biology of Crustacea*, Vol. 1, Academic Press, New York.
- Charbonnier, S, Garassino, A. & Pasini, G. 2012.** Revision of Mesozoic

- decapod crustaceans from Madagascar. *Geodiversitas* 34(2): 313-357.
- Collins, J. S. H. & Morris S. F. 1975.** A new crab, *Costacopluma concava*, from the upper Cretaceous of Nigeria. *Palaeontology*, 18(4): 823-829.
- Colosi, G. 1923.** Una specie fossile de Gerionide (Decapodi brachiuri). *Bolletino della Società dei Naturalisti in Napoli*, series 2, 15: 248-255.
- Davie P. J. F., Guinot D. & Ng P. K. L. 2015.** Systematics and classification of Brachyura. In: *Decapoda: Brachyura*, Treatise on zoology – anatomy, taxonomy, biology (P. Castro, P. Davie, D. Guinot, F.R. Schram & J.C. von Vaupel Klein, eds.), Vol. 9C-II, pp. 1049–1130. Brill, Leiden, The Netherlands.
- Dietl, G., Vega, F. J. 2008.** Specialized shell-breaking crab claws in Cretaceous seas. *Biology Letters*. 4: 290-293.
- Dixon, C. J., Ah Yong, S. T. & Schram, F. R. 2003.** A new hypothesis of decapod phylogeny. *Crustaceana*, 76(8): 935-975.
- Evans, N. 2018.** Molecular phylogenetics of swimming crabs (Portunoidea Rafinesque, 1815) supports a revised family-level classification and suggests a single derived origin of symbiotic taxa. *PeerJ*, 6: e4260.
- Feldmann, R. M., Schweitzer, C. E. & Green, R. 2008.** Unusual Albian (Early Cretaceous) Brachyura (Homoloidea: Componocancroidea new superfamily) from Montana and Wyoming, U.S.A. *Journal of Crustacean Biology*, 28(3): 502-509.
- Ferratges, F. A. 2017.** Los crustáceos fósiles de las cuencas Surpirenaicas. *Cuadernos de Paleontología Aragonesa*, 8. 100 pp.
- Fraaije, R. H. B., Vega, F. J., van Bakel, B. W. M. & Garibay-Romero, L. M., 2006.** Late Cretaceous dwarf decapods from Guerrero, southern Mexico and their migration patterns. *Contributions to Zoology*, 75: 121-132.
- Gill, T. 1894.** A new Bassalian type of crabs. *American Naturalist*, 28: 1043-1045.
- Goret, B., Téodori, D. & Lebrun, P. 2013.** Le Crétacé-Paléogène des Petites Pyrénées, des fossiles en Haute-Garonne et Ariège. *Fossiles*, 16: 44-58.
- Guinot, D. 1977.** Proposition pour une nouvelle classification des Crustacés Décapodes Brachyours. *Comptes Rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des Sciences (Paris)*, D, 285: 1049-1052.
- Guinot D. & Breton G. 2006.** *Lithophylax trigeri* A. Milne-Edwards & Brocchi, 1879 from the French Cretaceous (Cenomanian) and placement of the family Lithophylacidae Van Straelen, 1936 (Crustacea, Decapoda, Brachyura). *Geodiversitas*, 28(4): 591-633.
- Guinot, D., Carbot-Chanona, G. & Vega, F. J. 2019.** Archaeochiapasidae n. fam., a new early Cenomanian brachyuran family from Chiapas, Mexico, new hypothesis on Lecythocaridae Schweitzer & Feldmann, 2009, and phylogenetic implications (Crustacea, Decapoda, Brachyura, Eubranchyura). *Geodiversitas*, 1(7): 285-322.
- Guinot, D., De Angeli, A. & Garassino, A. 2008.** Marocarcinidae, a new eubranchyuran family, and *Marocarcinus pasinii* n. gen., n. sp. from the Upper Cretaceous (Cenomanian-Turonian) of Gara Sbaa, southeastern Morocco (Crustacea, Decapoda, Brachyura). *Atti della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale in Milano*, 149(1): 25-36.
- Guinot, D., Tavares, M. 2001.** Une nouvelle famille de crabes du Crétacé, et la notion de Podotremata Guinot, 1977 (Crustacea, Decapoda, Brachyura). *Zoosystema*, 23(3): 507-546.
- Guinot, D., Tavares, M. & Castro, P. 2013.** Significance of the sexual openings and supplementary structures on the phylogeny of brachyuran crabs (Crustacea, Decapoda, Brachyura), with new nomina for higher-ranked podotreme taxa. *Zootaxa*, 3665(1): 1-414.
- ICZN 2012.** Amendment of Articles 8, 9, 10, 21 and 78 of the International Code of Zoological Nomenclature to expand and refine methods of publication. *Zootaxa*, 3450: 1-7.
- Jagt, J. W. M., Van Bakel, B. W. M. & Fraaije, R. H. B., 2010.** *Coeloma rupeliense* (Crustacea, Decapoda, Brachyura) from the Bilzen Formation (Rupel Group, Lower Oligocene) in northeast Belgium. *Bulletin De L'institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*, 80: 245-252.
- Karasawa, H., Kato, H. 2003.** The family Goneplacidae MacLeay, 1838 (Crustacea: Decapoda: Brachyura): systematics, phylogeny, and fossil records. *Paleontological Research*, 7: 129-151.
- Karasawa, H Kishimoto, S., Ohara, M. & Ando, Y. 2019.** Late Cretaceous Decapoda from the Izumi Group of Japan, with descriptions of two new genera and one new species of Axiidea and one new family of Brachyura. *Bulletin of the Mizunami Fossil Museum*, 5: 43-85.
- Karasawa, H., Schweitzer, C. E. & Feldmann, R. M. 2008.** Revision of the Portunoidea Rafinesque, 1815 (Decapoda: Brachyura) with emphasis on the fossil genera and families. *Journal of Crustacean Biology*, 28(1): 82-127.
- Kornecki, K. M. 2014.** Cretaceous Confluence in the Coon Creek Formation (Maastrichtian) of Mississippi and Tennessee, USA: Taphonomy and Systematic Paleontology of a Decapod Konservat-Lagerstätte. M.S. dissertation. Kent State University, Kent, Ohio, p. 202.
- Kornecki, K. M., Feldmann, R. M. & Schweitzer, C. E. 2017.** Decapoda (Crustacea) of the Coon Creek Formation (Maastrichtian) of Mississippi and Tennessee. *Florida Museum of Natural History. Bulletin* 53 (6): 269-334.
- Larghi, C. 2004.** Brachyuran decapod Crustacea from the Upper Cretaceous of Lebanon. *Journal of Paleontology*, 78: 528-541.
- Latreille, P. A. 1802.** Histoire naturelle, général et particulière, des Crustacés et des Insectes, Volume 3. Familles naturelles des genres: Paris, Dufart, 467 p.
- Lórenthey, E. & K. Beurlen. 1929.** Die fossilen Dekapoden der Länder der Ungarischen Krone. *Geologica Hungarica, Series Palaeontologica*, 3, 421 p.
- Luque, J. 2015.** The oldest Higher True Crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura): insights from the Early Cretaceous of the Americas. *Palaeontology*, 58(2): 251-263.
- Luque, J., Schweitzer, C. E., Santana, W., Portell, R. W., Vega, F. J., Klompmaker, A. A. 2017.** Checklist of fossil decapod crustaceans from Tropical America Part I: Anomura and Brachyura. *Nauplius*, 25: 1-85.
- McLay, C. L. 2006.** Retroplumidae (Crustacea, Decapoda) from the Indo-Malayan archipelago (Indonesia, Philippine) and the Melanesian arc islands (Solomon Islands, Fiji and New Caledonia), and paleogeographical comments, in Richer de Forges, B., Justine, J.L. (eds): *Tropical Deep-Sea Benthos*, 24. Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, (193): 375-391.
- MacLeay, W. S. 1838.** On the brachyuran decapod Crustacea brought from the Cape by Dr. Smith, in Smith, A. (ed.), *Illustrations of the Annulosa of South Africa*; being a portion of the objects of natural history chiefly collected during an expedition into the interior of South Africa, under the direction of Dr. Andrew Smith, in the years 1834, 1835 and 1836; fitted out by "The Cape of Good Hope

- Association for Exploring Central Africa": Smith, Elder, and Co., London, 53–71.
- Manning, R. B. & Holthuis, L. B. 1981.** West African brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda). Smithsonian Contributions to Zoology, 306:1-379.
- Manning, R. B. & Holthuis, L. B. 1989.** Two new genera and nine new species of geryonid crabs (Crustacea, Decapoda, Geryonidae). Proc. Biol. Soc. Wash., 102(1):50-77.
- Mantelatto, F. L., Robles, R., Wehrtmann, I. S., Schubart, C. D. & Felder, D. D. 2018.** New insights into the molecular phylogeny of the swimming crabs of the genera *Portunus* Weber, 1795 and *Achelous* De Haan, 1833 (Brachyura: Portunidae) of the Americas. Journal of Crustacean Biology, 1-8.
- Milne-Edwards, A. 1864.** Monographie des Crustacés de la famille Cancériens. Annales des Sciences Naturelles, (Zoologie), (5), 1: 31-88.
- Milne-Edwards, A. 1865.** Monographie des crustacés de la famille Cancériens. Annales des Sciences naturelles (Zoologie), (5), 3: 297-351.
- Mychko, E. 2018.** New findings of crabs of *Coeloma balticum* Schlüter, 1879 in Upper Eocene of the Sambia Peninsula (Kaliningrad Region). Moscow University Geology Bulletin, 9(3): 6-72 (en Rus).
- Noetling, F. 1881.** Ueber einige Brachyuren aus dem Senon von Maestricht und dem Tertiär Norddeutschlands. Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft, 33: 357-371.
- Nyborg, T., Ossó, À. & Vega, F. J. 2014.** A new species of icriocarcinid crab (Crustacea, Portunoidea) from the uppermost Cretaceous of California, USA: palaeobiogeographic implications. In: Fraaije, R. H. B., Hyžný, M., Jagt, J. W. M., Krobicki, M., Van Bakel, B. W. M. (eds.) Proceedings of the 5th Symposium on Mesozoic and Cenozoic Decapod Crustaceans, Krakow, Poland, 2013: A tribute to Pál Mihály Müller. Scripta Geologica, 147: 83-93.
- Ortmann, A. 1893.** Abtheilung: Brachyura (Brachyura genuina Boas), II. Unterabtheilung: Cancroidea, 2. Section: Cancrinea, 1. Gruppe: Cyclometopa. Die Decapoden-Krebse des Strassburger Museums, mit besonderer Berücksichtigung der von Herrn Dr. Döderlein bei Japan und bei den Liu-Kiu-Inseln gesammelten und zur Zeit im Strassburger Museum aufbewahrten Formen, VII Theil: Zoologische Jahrbücher, (Systematik, Geographie und Biologie der Thiere, 7: 411-495.
- Ossó, À. 2016.** *Eogeryon elegius* n. gen. and n. sp. (Decapoda: Eubrachyura: Portunoidea), one of the oldest modern crabs from late Cenomanian of the Iberian Peninsula. Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana, 68(2): 21-246.
- Ossó-Morales, À., Artal, P. & Vega, F. J. 2010.** New crabs (Crustacea, Decapoda) from the Upper Cretaceous (Campanian) of the Moyenne Moulouya, northeast Morocco. Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, 27: 213-224.
- Phillips, G. E., Nyborg, T., & Vega, F. J. 2014.** Icriocarcinidae, a family of portunoid crabs from the Upper Cretaceous of North America. Paläontologische Zeitschrift, 88: 139-158.
- Rafinesque, C. S. 1815.** Analyse de la Nature ou Tableau de l'Univers et des Corps Organisés: Jean Barravecchia, Palerme, 230 p.
- Rathbun, M. J. 1908.** Descriptions of fossil crabs from California. Proceedings of the Biological Society of Washington, 35(1647): 341-349.
- Rathbun, M. J. 1935.** Fossil Crustacea of the Atlantic and Gulf Coastal Plain. Geological Society of America, Special Papers, 2. 1-160.
- Richards, B. C. 1975.** *Longusorbis cuniculosus*: a new genus and species of Upper Cretaceous crab; with comments on Spray Formation at Shelter Point, Vancouver Island, British Columbia. Canadian Journal of Earth Sciences, 12: 1850-1863.
- Robin, N., van Bakel, B. W. M., Hyžný, M., Cincotta, A., Garcia, G., Charbonnier, S., Godefroit, P. & Valentin, X. 2019.** The oldest freshwater crabs: claws on dinosaur bones. Scientific Reports, 9: 20220.
- Saint Laurent, M. de 1980.** Sur la classification et la phylogénie des Crustacés Décapodes Brachyours. I. Podotremata Guinot, 1977, et Eubrachyura sect. nov. Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences, Paris, (D) 290: 1265-1268.
- Saint Laurent, M. de 1989.** La nouvelle superfamille des Retroplumoidea Gill, 1894 (Decapoda, Brachyura): systématique, affinités et évolution. In: Forest, J. (Ed.), Résultats des Campagnes MUSORSTOM, vol. 5. Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, A, Zoologie, 144: 103–179.
- Schram, F. R. 1980.** On the classification of Eumalacostraca. Journal of Crustacean Biology 1: 1-10.
- Schram, F. R. 1983.** Method and madness in phylogeny. In, F. R. Schram (ed.): Crustacean Phylogeny, A. A. Balkema, Rotterdam, 331-350.
- Schubart, C.D. & Reuschel, S. 2009.** A proposal for a new classification of Portunoidea and Cancroidea (Brachyura: Heterotremata) based on two independent molecular phylogenies, in Martin, J.W., Crandall, K.A., Felder, D.L. (eds.), Decapod Crustacean Phylogenetics (Crustacean Issues Series, 18): Boca Raton, Florida, CRC Press, 533-549.
- Schweitzer, C. E. 2003.** Utility of Proxy Characters for Classification of Fossils: An Example from the Fossil Xanthoidea (Crustacea: Decapoda: Brachyura). Journal of Paleontology, 77(6): 1107-1128.
- Schweitzer, C. E. 2005.** The genus *Xanthilites* Bell, 1858 and a new xanthoid family (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Xanthoidea): new hypotheses on the origin of the Xanthoidea MacLeay, 1838. Journal of Paleontology, 79: 277-295.
- Schweitzer, C. E., Artal, P., Van Bakel, B., Jagt J. W. M. & Karasawa, H. 2007a.** Revision of the Genus *Titanocarcinus* (Decapoda: Brachyura: Xanthoidea) with two new genera and one new species. Journal of Crustacean Biology, 27: 278-295.
- Schweitzer, C. E. & Feldmann, R. M. 2011.** Revision of some fossil podotrematous Brachyura (Homolodromiidae; Longodromitidae; Tornyommidae). Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen, 260(2): 237-256.
- Schweitzer, C. E. & Feldmann, R. M. 2012.** Revision of Decapoda deposited in The Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. Bulletin of the Mizunami Fossil Museum, 38: 15-27.
- Schweitzer, C. E., Feldmann, R. M., Fam, J., Hessin, W. A., Hetricks, S. W., Nyborg, T. G. & Ross, R. M. L. 2003.** Cretaceous and Eocene Decapod Crustaceans from Southern Vancouver Island, British Columbia, Canada. National Research Council Press, Ottawa, 66 p.
- Schweitzer, C. E., Feldmann, R. M., Garassino, A., Karasawa, H. & Schweigert, G., 2010.** Systematic list of fossil decapod crustacean species. Crustaceana Monographs, 10, viii + 221 p.
- Schweitzer, C. E., Feldmann, R. M. & Karasawa, H. 2007b.** Revision of the Carcineretiidae Beurlen, 1930 (Decapoda: Brachyura: Portunoidea) and remarks on the Portunidae Rafinesque, 1815. Annals of Carnegie Museum, 76: 15-37.
- Schweitzer C. E., Feldmann R. M. & Karasawa, H. 2018.** Part R, Revised, Volume 1, Chapter 8T2: Systematic descriptions: Superfamily Carpilioidea. Treatise Online, 112: 1-22.
- Secrétan, S. 1961.** Une nouvelle espèce de Xanthidés au Maroc:

- Titanocarcinus meridionalis* nov. sp.: Notes de Service Géologique de Maroc, 20(152): 39-50.
- Secrétan, S. 1964.** Les Crustacés décapodes du Jurassique supérieur et du Crétacé de Madagascar. Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, Nouvelle série, Série C, Sciences de la Terre, 14: 1-226.
- Spiridinov, V. A. 2020.** An update of phylogenetic reconstructions, classification and morphological characters of extant Portunoidea Rafinesque, 1815 (Decapoda, Brachyura, Heterotremata), with a discussion of their relevance to fossil material. *Geologija*, 63/1: 133-166.
- Spiridonov, V. A., Neretina, T. V., Schepetov, D. 2014.** Morphological characterization and molecular phylogeny of Portunoidea Rafinesque, 1815 (Crustacea Brachyura): Implications for understanding evolution of swimming capacity and revision of the family-level classification. *Zoologischer Anzeiger*, 253: 404-429.
- Stenzel, H. B. 1952.** Decapod crustaceans from the Woodbine Formation of Texas. In: L. W. Stephenson (ed.): Larger invertebrate fossils of the Woodbine Formation (Cenomanian) of Texas. Geological Survey Professional Paper, 242: 212-217.
- Stephenson, W. & Campbell, B. 1960.** The Australian portunids (Crustacea: Portunida) IV. Remaining genera. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 11(1): 73-122.
- Števčić, Z. 2005.** The reclassification of brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Natura Croatica (Fauna Croatica)*, 14, suppl. 1: 1-159.
- Téodori, D., Ossó, À., Nyborg, T. & Vega, F. 2013.** The Icriocarcinidae (Brachyura, Portunoidea), a widely distributed family during the latest Cretaceous times. In: Krobicki, M. (ed.), 5th Symposium on Mesozoic and Cenozoic Decapod Crustaceans, 72. Kraków, Poland: Abstract Book. Polish Geological Institute, National Research Institute, Warszawa.
- Van Bakel, B. W. M., Mychko, E. V., Spiridonov, A., Jagt, J. W. M. & Fraaije, R. H. B. 2021.** New Cretaceous crabs (Crustacea, Brachyura) from Moscow Oblast and Dagestan (Russia): patterns in phylogeny and morphospace of the oldest eubrachiurans (Dorippoidea). *Cretaceous Research*, 119: 1-21.
- Van Straelen, V. 1924.** Description de Brachyours montiens du Cominges. *Bulletin de la Société Belge de Géologie*, 34: 58-62.
- Van Straelen, V. 1934.** Contribution à l'étude des crustacés décapodes fossiles de la Catalogne. *Géologie des Pays Catalans*, 3(25): 1-6.
- Van Straelen, V. 1936.** Crustacés Décapodes nouveaux ou peu connus de l'époque crétacique. *Bulletin du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique*, 12(45): 1-50.
- Van Straelen, V. 1937.** *Parapirimela angolensis*, Brachyure nouveau du Miocène de l'Angola. *Bulletin du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique, Bruxelles*, 8(5): 1-4.
- Vega, F. J., Ah Yong, S. T., Espinosa, B., Flores-Ventura, J., Luna, L. & González-González, A. H. 2018b.** Oldest record of Mathildellidae (Crustacea: Decapoda: Goneplacoidea) associated with Retroplumidae from the Upper Cretaceous of NE Mexico. *Journal of South American Earth Sciences*, 82: 1-14.
- Vega, F. J., Charbonnier, S., Gómez-Pérez, L. E., Coutiño, M. A., Carbot-Chanonac, G., Távora, V. T., Serrano-Sánchez, M. L., Téodori, D. & Oscar Hernández-Monzón, O. 2018a.** Review and additions to the Maastrichtian (Late Cretaceous) crustacea from Chiapas, Mexico. *Journal of South American Earth Sciences*. Volume 85: 325-344
- Vega, F. J., Feldmann, R. M., García-Barrera P., Filkorn H., Pimentel, F. & Avendaño, J. 2001.** Maastrichtian Crustacea (Brachyura: Decapoda) from the Ocozocauhtla Formation in Chiapas, southeast Mexico. *Journal of Paleontology*, 75(2): 319-329.
- Vega, F. J., Feldmann, R. M. & Sour-Tovar, F. 1995.** Fossil crabs (Crustacea: Decapoda) from the Late Cretaceous Cárdenas Formation, east-central Mexico. *Journal of Paleontology*, 69: 340-350.
- Vega, F. J., Phillips, G. E., Nyborg, T., Flores-Ventura, J., Clements, D., Espinosa, B. & Solís-Pichardo, G. 2013.** Morphology and size variation of a portunoid crab from the Maastrichtian of the Americas. *Journal of South American Earth Sciences*, 47: 116-135.
- Veiga Ferreira, O. da 1957.** Acerca de *Parapirimela angolensis* Van Straelen nas Camadas de Iela, Angola. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, 38: 465-468.
- Withers, T. H. 1922.** On a new brachyurous crustacean from the Upper Cretaceous of Jamaica: *Annals and Magazine of Natural History*, 9(10): 534-541.
- Woodward, H. 1873.** Further notes on Eocene Crustacea from Portsmouth. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 29: 25-31.