

Меловые плезиозавры-эласмозавриды России

Н. Г. Зверьков¹, М. С. Архангельский^{2,3}

¹Геологический институт РАН (Москва, Россия)

²Саратовский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского (Саратов, Россия)

³Саратовский государственный технический университет имени Ю. А. Гагарина (Саратов, Россия)

Плезиозавры семейства *Elasmosauridae* получили широкую известность благодаря своим длинным шеям с рекордным количеством позвонков. В настоящее время известно множество родов и видов эласмозаврид: от небольших до гигантских, от сверхдлинношеих до вторично короткошеих. Остатки эласмозаврид описаны из всех регионов мира и часто встречаются в меловых отложениях России. Некоторые исторические находки из России были описаны как новые виды, но впоследствии не получили признания в научном сообществе. Новые находки эласмозаврид из России проливают свет на таксономическое разнообразие и эволюционную историю этого семейства в Евразии.

Ключевые слова: меловой период, плезиозавры, *Elasmosauridae*.

Плезиозавры семейства *Elasmosauridae* (эласмозавриды) широко известны благодаря своим чрезвычайно длинным шеям, которые могли составлять более половины от общей длины животного и включали у некоторых видов до 76 позвонков [1]. Такое количество шейных позвонков является максимальным среди позвоночных. Недаром скелет эласмозавриды *Albertonectes vanderveldei* из Канады с наиболее полно сохранившейся самой длинной (по числу позвонков) шеей был недавно включен в Книгу рекордов Гиннесса. Хотя далеко не все представители семейства обладали такой длинной шеей, типовой род *Elasmosaurus* Cope, 1868 (рис. 1) имел одну из самых длинных шей среди эласмозаврид, что достигалось за счет увеличения числа позвонков наряду с пропорциональным удлинением каждого отдельно взятого позвонка [2]. Причина столь сильного удлинения шеи, как и ее функционирование остаются неясными по сей день. На момент обнаружения первого скелета эласмозавриды в 1867 г. существование животного со столь длинной шеей казалось настолько невероятным, что описавший его американский палеонтолог Э.Д. Коп посчитал, что это была не шея, а очень длинный хвост. Для объяснения анатомических противоречий подобной интерпретации он допустил инверсию сочленовных отростков невральных дуг позвонков, что, в свою очередь, послужило признаком для выделения группы высоко ранга *Streptosauria*, по мнению Коп, не связанной прямым родством с плезиозаврами [3, 4]. Почти сразу же другой известный американский зоолог и палеонтолог Дж. Лейди указал Копу на его ошибку,



Николай Геннадьевич Зверьков, кандидат геолого-минералогических наук, старший научный сотрудник Геологического института РАН. Область научных интересов – мезозойские морские рептилии, их систематика, филогенез и палеобиогеография.
e-mail: zverkovnik@mail.com



Максим Саввич Архангельский, кандидат геолого-минералогических наук, доцент кафедры общей геологии и полезных ископаемых Саратовского государственного университета имени Н.Г. Чернышевского, доцент кафедры нефтегазового дела Саратовского государственного технического университета имени Ю.А. Гагарина. Область научных интересов – систематика и эволюция морских мезозойских рептилий.
e-mail: paleozoo@gmail.com

что поддержал и конкурент Коп О.Ч. Марш [5]. Осознав правоту оппонентов, Коп попытался выкупить весь тираж своей монографии и заменить его обновленной версией, где эласмозавр был реконструирован уже как очень длинношейный плезиозавр. Несмотря на усилия Коп, история получила широкую известность, в том числе из-за публикаций Марша, который утверждал, что именно этот случай положил начало их с Копом вражде, вылившейся в печально известные «костяные войны» [5].

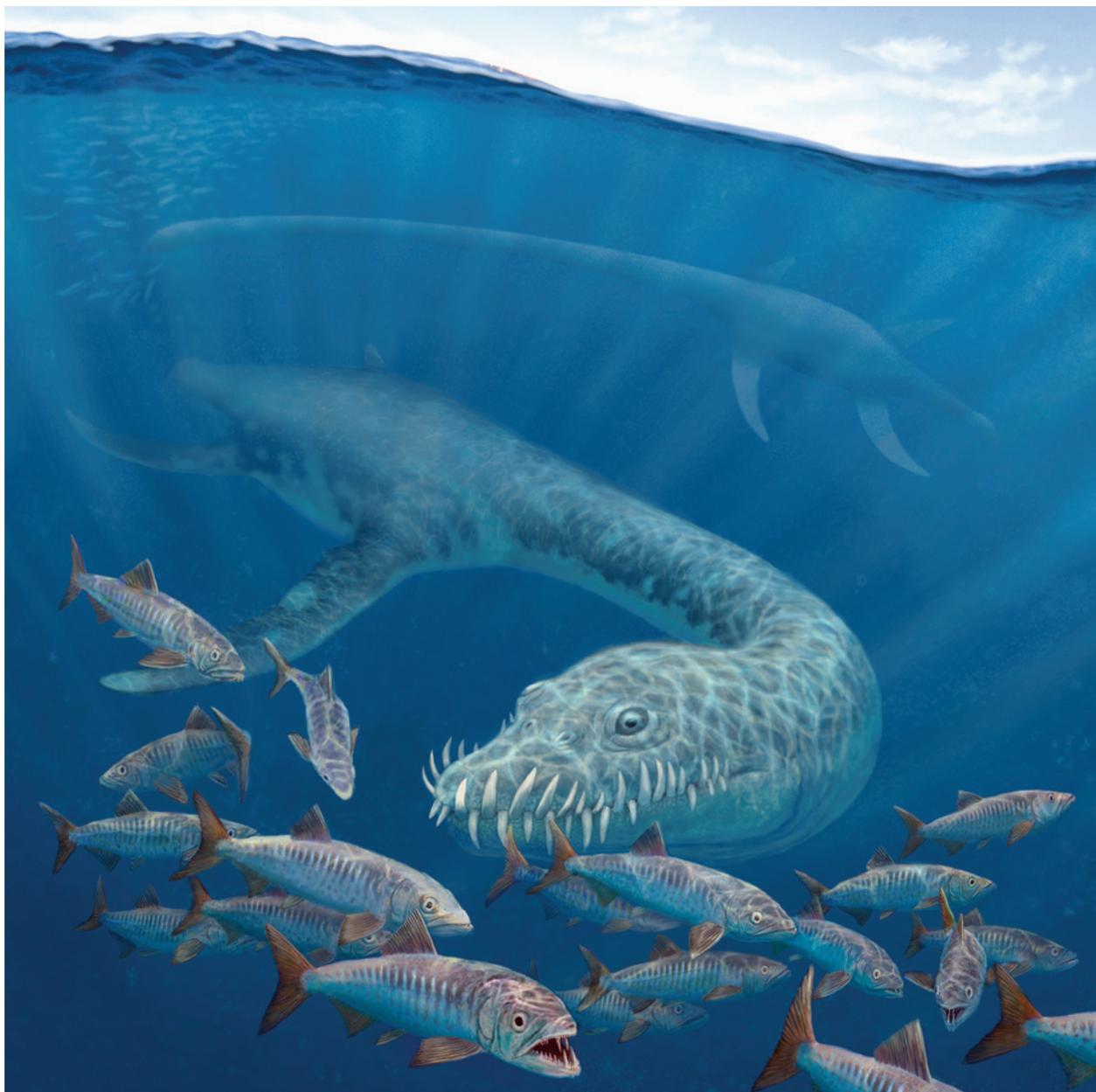


Рис. 1. Позднемеловые эласмозавры (*Elasmosaurus*) охотятся на рыб (*Enchodus*).

Здесь и далее иллюстрации и фото Н.Г. Зверькова

Сейчас различные варианты этой истории можно встретить в научно-популярной литературе, детских книгах и даже комиксах.

Удивительно, но до сих пор описанный Копом *Elasmosaurus platyurus* известен по единственному найденному скелету. Однако многочисленные скелеты, отдельные кости и зубы представителей других родов и видов эласмозаврид были с тех пор обнаружены практически повсеместно. Долгое время к эласмозавридам относили почти всех длинношеих плезиозавров и считалось, что предста-

вители данного семейства существовали в юре и даже в позднем триасе [6]. Однако последние ревизии подвергли существенному пересмотру систематику плезиозавров [7]. В настоящее время считается, что эласмозавриды – это исключительно меловое семейство, а остатки древнейших его достоверных представителей отмечены из валанжинского и готеривского ярусов нижнего мела (140–125.7 млн лет назад) Европы и Южной Америки, в том числе они встречены и в России [8–10]. Эти древнейшие представители группы появляются

в ископаемой летописи, обладая многими типичными характеристиками семейства, включая значительно удлиненные шейные позвонки. При этом, судя по довольно примитивному строению их конечностей и черепа, эласмозавриды имеют больше общего с раннеюрскими, чем с известными в настоящее время средне- и позднеюрскими плезиозаврами, поэтому весьма вероятно, что в будущем остатки ранних эласмозавридов обнаружат и в юрских отложениях.

Эласмозавриды были весьма успешной группой, достигшей высокого по меркам плезиозавров разнообразия: в настоящее время исследователи признают валидность около 30 родов в составе семейства, ежегодно выходят публикации с описаниями новых родов и видов [11]. Эласмозавриды можно условно разделить по общему плану строения тела на три группы (рис. 2). К первой группе относятся формы с чрезвычайно удлиненными шейными позвонками и их большим количеством (до 76), такие как *Elasmosaurus*. Многие длинношеие эласмозавриды достигали крупных

размеров, до 12 м в длину, их иногда объединяют в подсемейство *Elasmosaurinae*. Ко второй группе относят формы, у которых тела шейных позвонков примерно равной длины и высоты, а число позвонков в шее не слишком большое (менее 60), иногда их называют градой *Cimoliasaurus*, так как именно для этого рода впервые были описаны позвонки с такими пропорциями. Однако это, по всей видимости, парафилетическая группа, от которой в разные моменты возникали формы с удлиненными и сильно укороченными позвонками [12, 13]. Наконец, к последней группе относятся эласмозавриды с существенно укороченными телами шейных позвонков и уменьшенным числом позвонков в шее (40–45). Это подсемейство *Aristonectinae*, характерное главным образом для маастрихтского века конца мела Южного полушария [12]. В отличие от остальных эласмозавридов, которые питались рыбой и головоногими моллюсками, аристонектины развили необычный способ питания, процеживая мелкую пищу через сито из многочисленных тонких игловидных зубов [14].

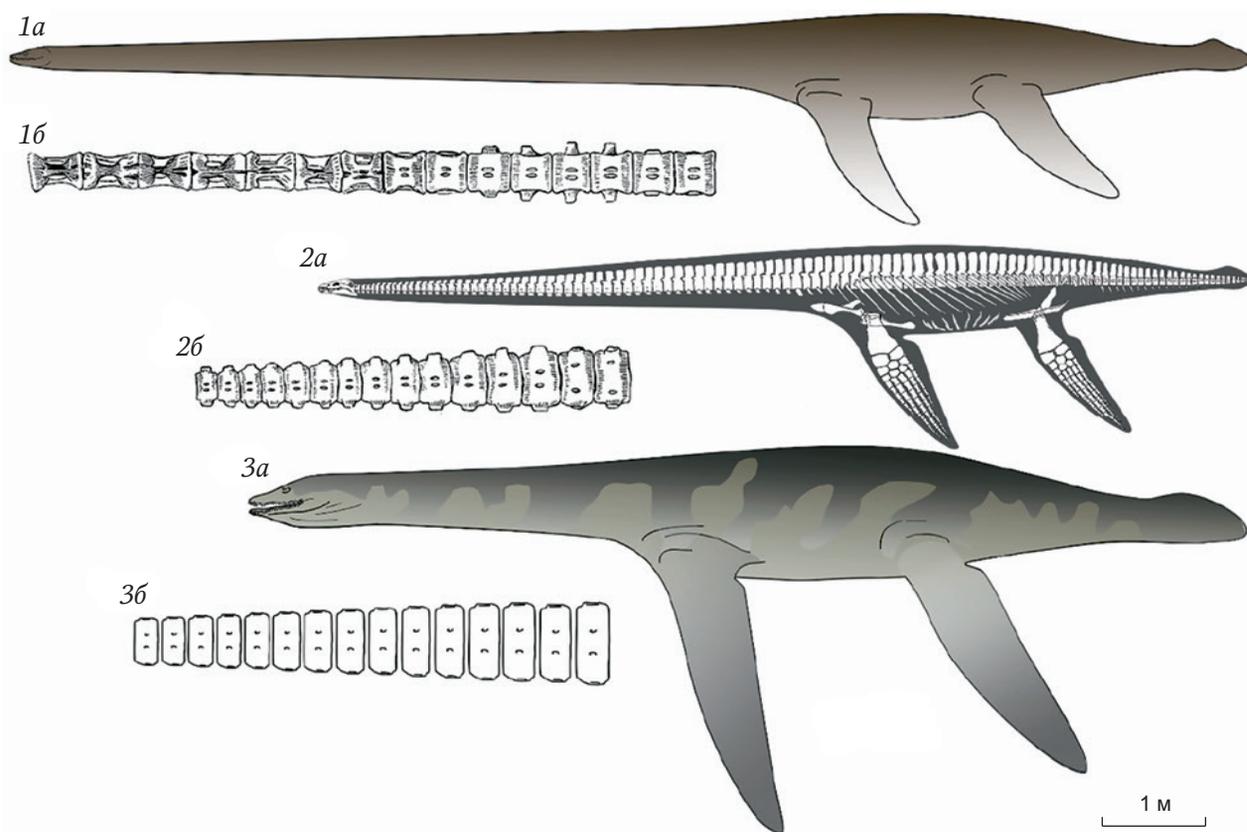


Рис. 2: а – План строения тела различных эласмозавридов; б – пропорции их шейных позвонков. Сверхдлинношеие формы (1) на примере *Elasmosaurus* (шейные позвонки по [4]); формы с шеей умеренной длины (2) из грады *Cimoliasaurus* на примере *Hydrotherosaurus* (реконструкция скелета по [15] с изменениями) и *Cimoliasaurus* (шейные позвонки по [4]); короткошеие формы (3) на примере *Aristonectes*.

Долгое время скелеты эласмозаврид находили только в верхнем мелу Северной Америки, тогда как на других континентах встречались лишь отдельные кости и зубы представителей этого семейства. В последние годы очень активно изучаются весьма своеобразные эласмозавриды Южной Америки, Океании и Антарктики. В Азии наиболее значимые находки эласмозаврид были сделаны в Японии, откуда в 2006 г. был описан *Futabasaurus suzukii* [16]. Копии скелета футабазавра были переданы в крупнейшие палеонтологические музеи мира, в том числе и в Палеонтологический музей имени Ю.А. Орлова Палеонтологического института имени А.А. Боросяка РАН, где этот экспонат встречает посетителей в вестибюле. Однако в меловых отложениях Европы остатки плезиозавров крайне редки и преимущественно фрагментарны [17, 18]. России с находками эласмозаврид повезло больше, чем другим европейским странам. В нашей стране обнаружены не только многочисленные кости и зубы эласмозаврид, но и несколько скелетов.

Первые достоверные находки остатков эласмозаврид из европейской части России были описаны В.А. Киприяновым [19] из сеномана (100.5–93.9 млн лет назад) Курской области (здесь и далее указаны современные названия регионов России) и из кампана (83.6–72.1 млн лет назад) Пензенской области (местонахождение Малая Сердоба). К сожалению, Киприянов не был знаком с публикациями по североамериканским плезиозаврам и по традиции того времени выделил новый вид в составе рода *Plesiosaurus*, к которому исследователи во всем мире относили большинство находок плезиозавров вплоть до конца XIX в. Несмотря на то, что в его распоряжении были лишь отдельные позвонки и некоторые другие кости, Киприянов попытался реконструировать внешний облик животного и оценить его размеры. Он пришел к выводу, что этот плезиозавр мог достигать длины более 30 футов (чуть больше 9 м) и обладал особенно длинной шеей, включавшей 40 и даже больше позвонков [19]. Позже известный российский исследователь морских рептилий Н.Н. Боголюбов отмечал достижение этого ученого [20, с. 100]: «Киприянов из европейских палеонтологов был ближе других к правильному пониманию организации этого типа плезиозавра. <...> Описание остатков *Ples. helmersenii* и сделанные на основании этих находок выводы нельзя не признать имеющими выдающееся значение. Киприянов здесь доказал, что, располагая недостаточным материалом, путем тщательного изучения его, можно прийти к выводам довольно близким к истине.

Употребленные им здесь методологические приемы палеонтологического изучения являются безукоризненными. Для полной правильности заключений ему не доставало знакомства с сочинениями Копа по верхнемеловым плезиозаврам».

Вскоре после публикации Киприянова сходные крупные позвонки были описаны Г. Шредером [21] из верхнего мела окрестностей Кенигсберга (ныне г. Калининград). Шредер отнес позвонки к этому же виду. Один из этих позвонков сохранился до наших дней в коллекции Калининградского областного историко-художественного музея [22].

В 1911 г. Боголюбов установил принадлежность части материала, по которому Киприянов описал *P. helmersenii*, к эласмозавридам, а части – к короткошеим плезиозаврам поликотилидам [20]. Боголюбов относил всех меловых эласмозаврид с удлинненными шейными позвонками к роду *Elasmosaurus*. За описанными Киприяновым остатками эласмозаврид из кампана Малой Сердобы Боголюбов предложил сохранить видовое название *Elasmosaurus helmersenii*, тогда как для более древних экземпляров из сеномана Курской области он предложил новое видовое название – *Elasmosaurus kurskensis*. В дополнение к этим видам Боголюбов описал по единственному переднешейному позвонку из Малой Сердобы второй для данного местонахождения вид эласмозавров – *Elasmosaurus serdobensis*, отличающийся от прочих изученных им экземпляров вогнутыми сочленовными поверхностями. По нескольким позвонкам из верхнего мела Губерлинских гор неподалеку от г. Орска был описан *Elasmosaurus orskensis*. Судя по весьма крупным размерам одного из этих позвонков (рис. 3), данный плезиозавр мог достигать длины 10 м. Кроме того, по характерно укороченному шейному позвонку из Губерлинских гор Боголюбов выделил вид *Cimoliasaurus nazarowi*. Позднее шведский палеонтолог П.О. Перссон описал очень похожие позвонки из одновозрастных отложений Швеции и посчитал, что они заметно более укорочены, чем у *Cimoliasaurus*, и могут быть отнесены к отдельному роду *Scanisaurus*, для которого описанный Боголюбовым вид стал типовым [17]. Несмотря на фрагментарность материала, название *Scanisaurus* все еще встречается в литературе, ведь для Швеции оно стало брендовым. Неподалеку от места находки шведских сканизавров в г. Брумелла был даже установлен фонтан со скульптурной композицией из двух ярких керамических сканизавров. Вне зависимости от статуса *Scanisaurus nazarowi* сам факт присутствия небольших и относительно короткошеих эласмозаврид в верхнем мелу России и Швеции весьма важен. Не исключено, что короткошеим



Рис. 3. Шейные позвонки эласмозаврид, описанные Н.Н. Боголюбовым [20]: 1–3 – экземпляры из типовой серии *Elasmosaurus orskensis*; 4 – голотип *Scanisaurus nazarowi*; 5 – голотип *Elasmosaurus serdobensis*; а – со стороны сочленовной поверхности; б – сбоку; в – снизу.

сканизавры близки специализированным короткошеим эласмозавридам подсемейства *Aristonectinae* Южного полушария.

Одна из самых значительных находок эласмозаврид в истории отечественной палеонтологии была сделана в 1912 г. казаками у хутора Лысова в бассейне р. Лиски (ныне Волгоградская область). В верхнемеловых отложениях был обнаружен посткраниальный скелет крупного эласмозаврида [23], включающий помимо прочих костей 86 позвонков, 54 из которых – шейные (сохранившаяся длина шеи – 5 м). Материал попал на изучение к профессору Донского политехнического института в Новочеркасске П.А. Православлеву. В личной переписке Боголюбов поздравил коллегу: «Насколько хватает моих познаний, он [скелет] относится к роду *Elasmosaurus*... Ваш Кабинет первый нашел в Европе скелет этого американского гиганта» [23]. Чтобы лучше разобраться с таксономической принадлежностью находки, Православлев посетил Музей естественной истории в Лондоне. Вернувшись в Петроград, он опубликовал несколько работ [24–26], включая подробное описание скелета, и описал таким образом

новый вид, назвав его *Elasmosaurus amalitskii* в честь своего выдающегося учителя В.П. Амалицкого [25]. По сей день эта находка остается наиболее полным из описанных скелетов позднемеловых эласмозаврид в Европе, хотя ее нынешнее место хранения неизвестно. Весьма вероятно, что она была утрачена во время революции.

Позднее в течение долгого времени никто в России не искал и не изучал эласмозаврид целенаправленно, хотя отдельные сообщения иногда публиковались. В 1915 г. А.Н. Рябинин сообщил о находке фаланги эласмозаврида в верхнем мелу р. Амба на о. Сахалин [27]. Несмотря на то, что попытка Рябинина «предварительно» выделить по одной фаланге новый вид (*Elasmosaurus* (?) *sachalinensis*) представляется сомнительным решением, судя по крупным размерам и характерной удлинённости фаланги, высока вероятность, что она действительно принадлежит представителю этого семейства. В 1939 г. Рябинин описал шейный позвонок из альбских (113–100.5 млн лет назад) отложений о. Уединения в Карском море [28]. Он отнес позвонок к виду *Plesiosaurus latispinus*, описанному Р. Оуэном из одновозрастных отло-



Рис. 4. Шейный позвонок голотипа «*Elasmosaurus antiquus*» из готерива Кировской области (1), описанный в [8]; позвонок из альба острова Уединения в Карском море (2), описанный в [28]: а – со стороны сочленовной поверхности; б – сбоку; в – снизу; фаланга эласмозаврида с о. Сахалин (3), описанная в [27].

жений Англии [29]. Действительно, описанный Рябиным позвонок (рис. 4) весьма схож с шейным позвонком, описанным Оуэном, и, несомненно, принадлежит раннему эласмозавиду. Однако, как и в случае с другими видами, описанными по отдельным позвонкам, *Plesiosaurus latispinus* в современных работах рассматривается как сомнительное название (*nomen dubium*).

В 1967 г. С.Г. Дубейковский и В.Г. Очев описали три шейных позвонка (рис. 4) из готеривского яруса (132.6–125.8 млн лет назад) Кировской области как новый вид *Elasmosaurus antiquus* [8]. На тот момент это был древнейший из известных эласмозаврид, что авторы и отразили в видовом названии. Однако они посчитали преждевременным выделять новый род по столь фрагментарным материалам. Они отмечали: «имеющиеся остатки слишком неполны для достаточно надежного обоснования выделения нового рода. Дальнейшие исследования должны показать, существует ли действительно в нижнемеловых отложениях севера Европейской части СССР особый род, промежуточный между муринозавром и эласмозавром» [8].

В целом, в советское время каких-либо значительных находок эласмозаврид из России никто не описывал, только иногда в литературе отмечалось присутствие их остатков в верхнем мелу, например, на севере Сибири и на Чукотке [30–32].

В начале XXI в. было сделано несколько попыток обобщения знаний о плезиозаврах России [33–35]. Однако эти работы исходили из предпосылок того, что по отдельным позвонкам и другим фрагментам посткраниального скелета невозможно определить низкоранговые таксоны плезиозавров. Таким образом, все ранее описанные виды эласмозаврид из России было предложено рассматривать как невалидные, а их типовые материалы были определены как *Elasmosauridae indet.* Нельзя не согласиться, что большинство типовых экземпляров российских эласмозаврид слишком фрагментарные, однако то, что они принадлежат различным формам эласмозаврид было убедительно продемонстрировано авторами начала прошлого века [20, 24], проблема состоит лишь в их сравнении с зарубежными таксонами. К сожалению, для большинства известных находок эласмозаврид, особенно для североамериканских форм, данные о строении посткраниального скелета крайне скудно отражены в литературе, ведь большинство авторов сосредотачивают внимание на особенностях строения черепа и поясов конечностей. Этого более чем достаточно для разделения родов и видов, но такой подход существенно затрудняет определение и сравнение отдельных позвонков. Даже значительная часть позвоночного столба не позволит определить находку в рамках

современных подходов. Для серьезной переоценки статуса исторических таксонов и в целом для выяснения таксономического разнообразия позднемеловых эласмозавридов России требуются дополнительные данные по морфологии позвоночника уже описанных форм из других регионов мира.

С каждым годом находок эласмозавридов из России становится все больше. Недавно из готеривских отложений Ульяновского Поволжья удалось описать новый род и вид эласмозаврида *Jucha squalea* [9, 36]. Наиболее интересная особенность этого эласмозаврида – существенно удлинненные шейные позвонки (рис. 5). Анализ этого признака показал, что удлинения и укорочения шейных позвонков

происходили у эласмозавров многократно, и максимально длинными шеями они обзавелись к концу позднего мела, тогда как *Jucha squalea* демонстрирует одну из первых попыток эласмозавридов по удлинению шеи. Шейные позвонки готеривского эласмозаврида, описанного Дубейковским и Очевым [8], также весьма удлиненные, но отличаются отсутствием морщинистости по краю боковых поверхностей и наличием выступа в центре сочленовных поверхностей и поэтому принадлежат другому виду. Еще один скелет эласмозаврида, отличающийся от юхи пропорциями шейных позвонков и формой костей пояса передних конечностей, был недавно описан из готерива Чувашии [37].

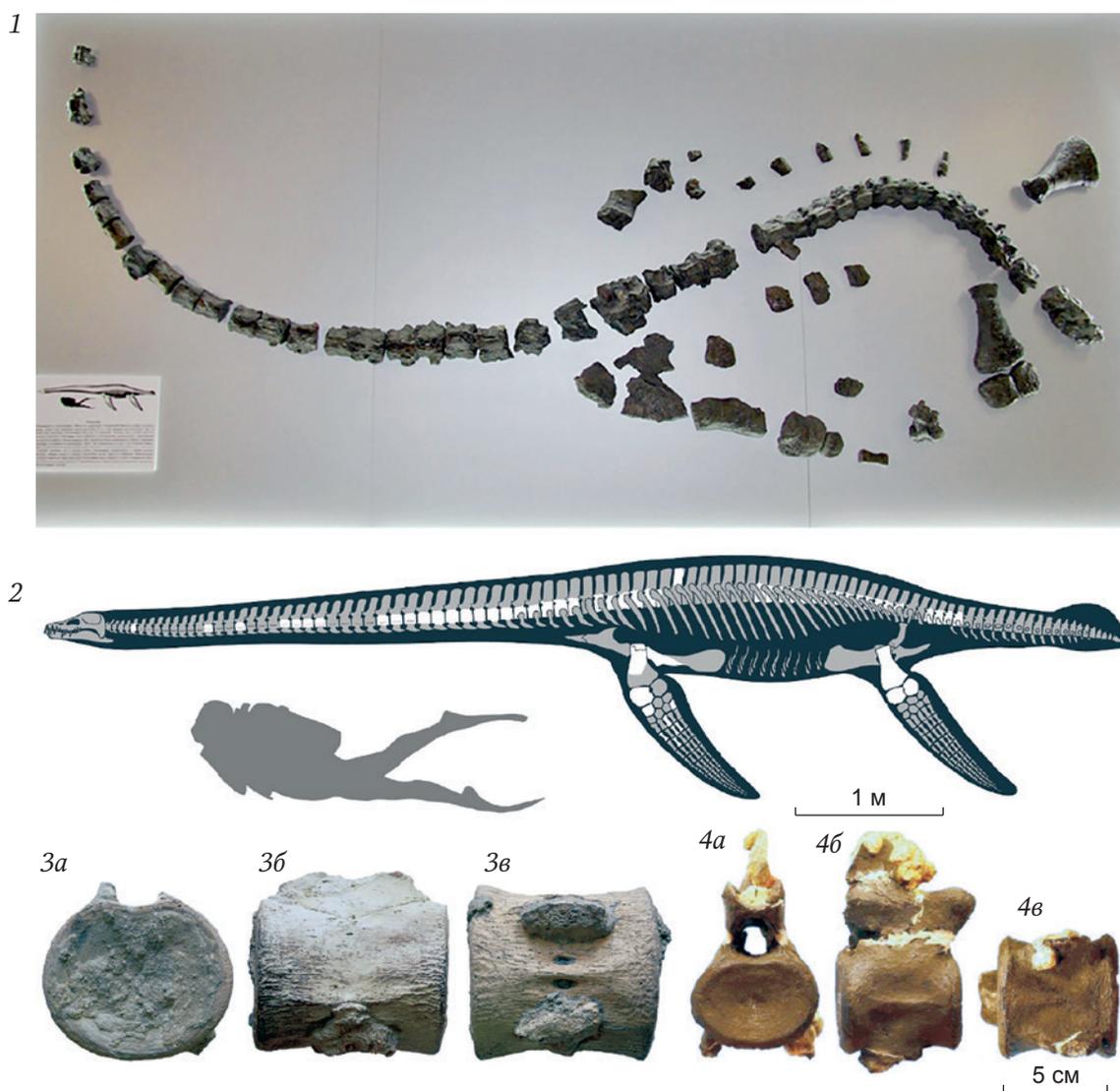


Рис. 5. Готеривские плезиозавры России. Скелет *Jucha squalea* в экспозиции Ундоровского палеонтологического музея (1) и реконструкция скелета, где недостающие элементы показаны серым цветом (2). Шейный позвонок *Jucha squalea* (3) и шейный позвонок эласмозаврида из Чувашии (4), описанный в [37]; а – со стороны сочленовной поверхности; б – сбоку; в – снизу. Фото (1) и реконструкция (2) Н.Г. Зверькова, фото (3) и (4) адаптированы из [9] и [37] соответственно.

Находки эласмозаврид в готериве России проливают свет на становление семейства в начале мелового периода. Они демонстрируют, что уже в готеривском веке эласмозавриды были разнообразными, а у некоторых из них развились значительно удлиненные шейные позвонки.

В верхнемеловых отложениях на территории европейской части России остатки эласмозаврид встречаются практически повсеместно: они отмечены из Белгородской, Курской, Рязанской, Московской, Кировской, Тамбовской, Волгоградской, Пензенской, Саратовской и Оренбургской

областей. Отдельные кости и зубы эласмозаврид часто встречаются в кампанских местонахождениях Малая Сердоба в Пензенской области и Белое Озеро в Саратовской области. Особенно крупная коллекция была собрана в местонахождении Белое Озеро, благодаря масштабным раскопкам усилиями сотрудников и студентов Саратовского государственного технического университета имени Ю.А. Гагарина. К сожалению, как мы уже отмечали, на нынешнем уровне знаний определение отдельных позвонков эласмозаврид вызывает трудности. Судя по находкам из Белого Озера,

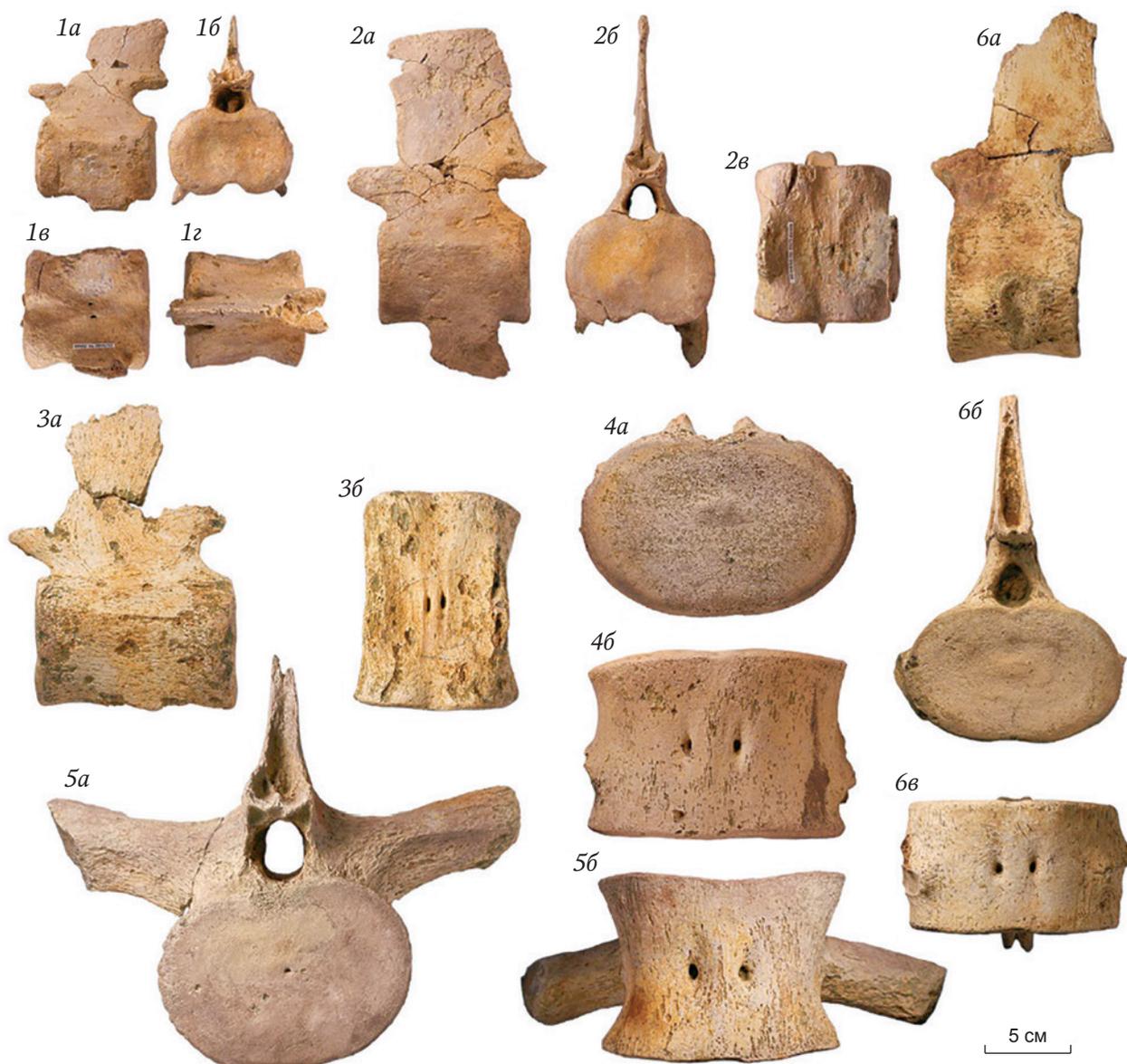


Рис. 6. Позвонки эласмозаврид из местонахождения Белое Озеро. 1–5 – позвонки крупных длинношейх эласмозаврид: 1 – позвонок из передней части шеи; 2, 3 – позвонки из средней части шеи; 4 – грудной позвонок, 5 – туловищный позвонок. 6 – заднешейный позвонок эласмозавриды из грады *Cimoliasaurus*. Ракурсы для (1, 2, 6): а – сбоку; б – со стороны сочленовной поверхности; в – снизу; г – сверху; для (3): а – сбоку; б – снизу; для (4, 5): а – со стороны сочленовной поверхности; б – снизу.

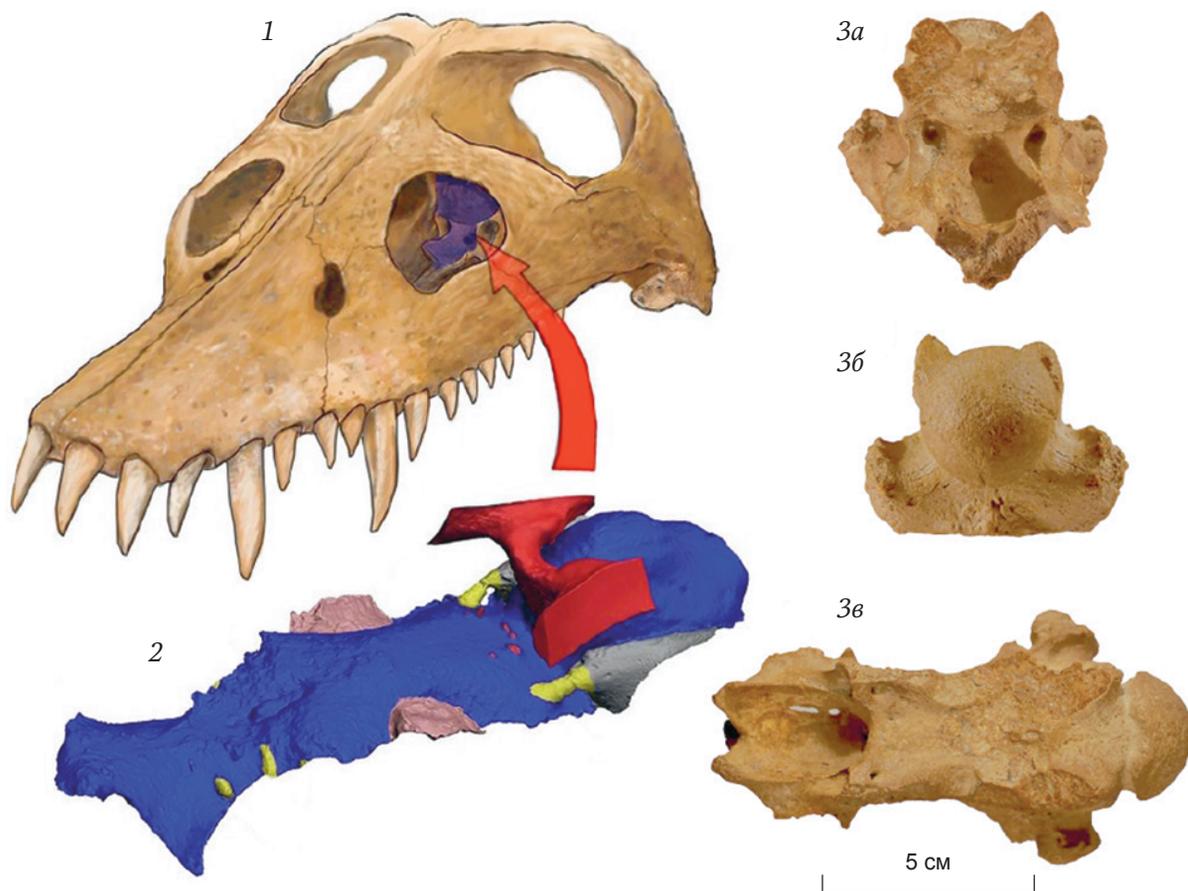


Рис. 7. Реконструкция черепа эласмосаврида (1) с указанием расположения базикрания; виртуальный слепок нижней части мозговой полости (2); базикраний эласмосаврида из местонахождения Белое Озеро (3), описанный в [38]: а – спереди; б – сзади; в – сверху.

можно утверждать, что в данном местонахождении присутствует несколько родов эласмосаврид, включая очень крупные формы с чрезвычайно длинной шеей и формы средних и небольших размеров с умеренно длинной и даже относительно укороченной шеей (рис. 6). Зубы эласмосаврида из Белого Озера заметно различаются по размерам, форме сечения и характеру орнамента эмали, что говорит о разных пищевых предпочтениях их обладателей. В 2018 г. из данного местонахождения был описан фрагмент основания черепа (базикрания) эласмосаврида прекрасной сохранности [38]. Внутренняя часть черепа на тот момент не была изучена у других эласмосаврид, и находка позволила впервые охарактеризовать детали строения базикрания у представителей семейства и даже сделать частичную реконструкцию мозговой полости (рис. 7), но, к сожалению, не дала возможности определить родовую и видовую принадлежность животного [38]. Хочется надеяться, что это не последняя находка черепного материала эласмосаврида в данном местонахождении.

Спустя сто лет после того, как Боголюбов описал остатки позднемиоценовых плезиозавров из Губерлинских гор, в этой местности было открыто новое крупное местонахождение плезиозавров в карьере около д. Ижберда. Начиная с 2012 г. сбором материала здесь занимается Клуб юных геологов-экологов г. Орска [39]. В этом местонахождении помимо скелетов короткошеих плезиозавров-поликотилид были обнаружены части нескольких скелетов эласмосаврида [40]. Одна из первых находок эласмосаврида в этом местонахождении – часть позвоночного столба эласмосаврида с относительно короткими шейными позвонками, как у *Cimoliasaurus* (рис. 8) – была сначала ошибочно отнесена к поликотилидам [41, 42]. Находки последних лет из местонахождения Ижберда позволяют говорить о существовании в раннем кампане Русского моря не только гигантских длинношеих эласмосаврид, подобных *Elasmosaurus* и *Albertonectes*, но и не менее чем трех форм эласмосаврида средних размеров с шеей умеренной длины и даже укороченной. Эти находки

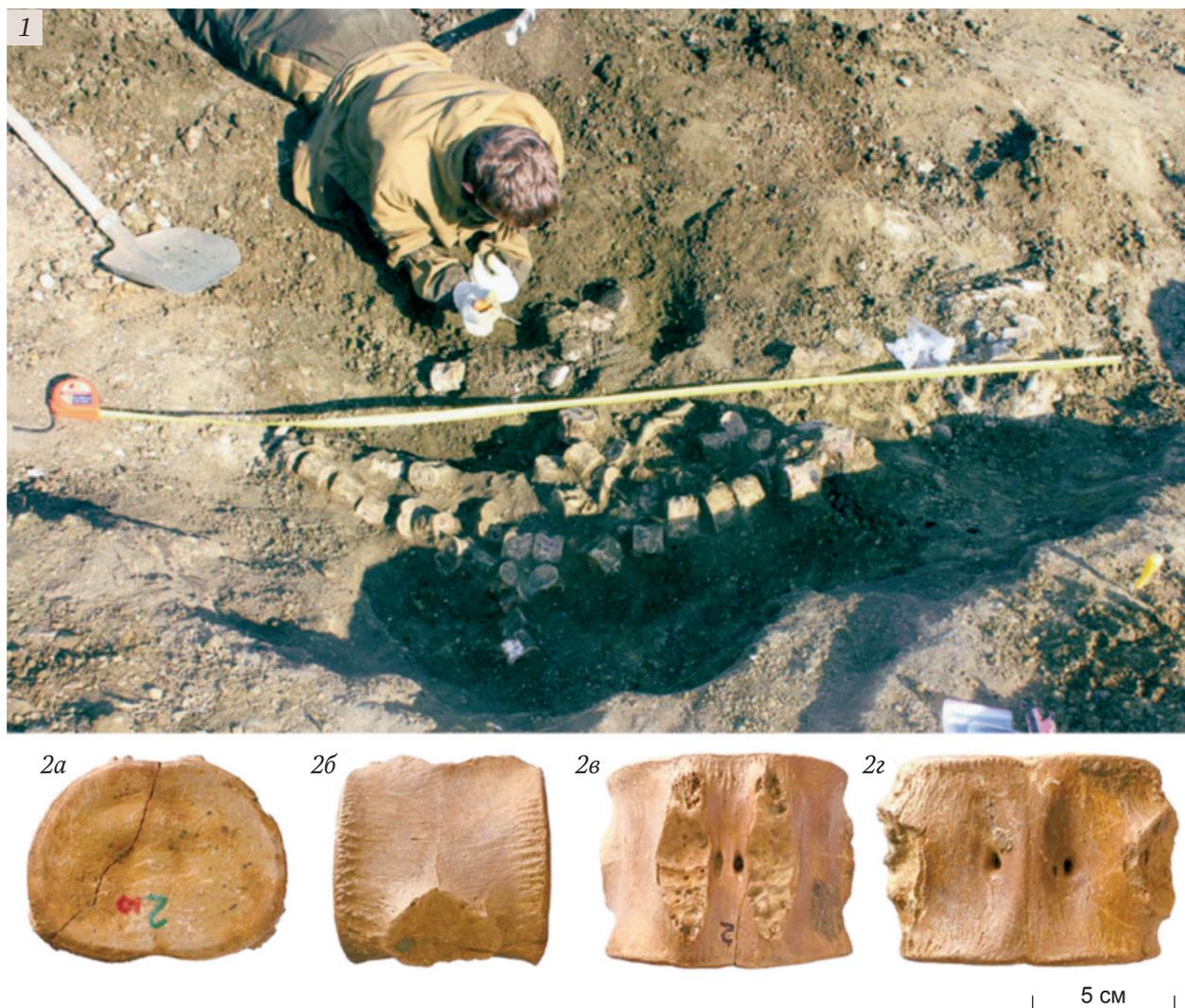


Рис. 8: 1 – раскопки скелета небольшого эласмозаврида на местонахождении Ижберда в 2016 г.; длина растянутой через раскоп рулетки около 2 м; 2 – отдельный шейный позвонок эласмозаврида, подобного *Cimoliasaurus*, из местонахождения Ижберда: а – спереди; б – сбоку; в – сверху; з – снизу.

все еще ждут описания. На данный момент трудно выяснить, представляют ли эти формы новые роды и виды эласмозавриды или же относятся к уже описанным из других регионов мира таксонам. Одно очевидно – эласмозавриды в верхнем

мелу России не являются редкими, и перспективы новых находок их скелетных остатков в нашей стране значительно выше, чем в любой другой европейской стране. Хочется надеяться, что новые находки не заставят себя долго ждать.

Авторы выражают благодарность руководителям Клуба юных геологов-экологов г. Орска А.В. Никифорову и О.С. Чумановой, а также ныне покойной Г.А. Сопоцько за организацию экспедиций на местонахождении Ижберда и всестороннее продвижение исследований этого уникального места; учащимся и выпускникам Клуба юных геологов-экологов и их родителям, ежегодно принимающим участие в раскопках, и волонтерам Русского географического общества, участвовавшим в раскопках в 2022–2023 гг.; А.В. Иванову (Институт географии РАН) за помощь в организации раскопок местонахождения Белое Озеро, а также студентам и выпускникам Саратовского государственного технического университета имени Ю.А. Гагарина за помощь в проведении полевых работ.

Работа выполнена при поддержке гранта Российского научного фонда, проект № 23-27-00042.

Литература / References

1. Kubo T., Mitchell M.T., Henderson D.M. *Albertonectes vanderveldei*, a new elasmosaur (Reptilia, Sauropterygia) from the Upper Cretaceous of Alberta. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2012; 32: 557–572.
2. O’Gorman J.P. How elongated? The pattern of elongation of cervical centra of *Elasmosaurus platyurus* with comments on cervical elongation patterns among plesiosauiromorphs. *Diversity*. 2024; 16(2): 106.
3. Cope E.D. On the reptilian orders, Pythonomorpha and Streptosauria. *Proceedings of the Boston Society of Natural History*. 1869; 12: 250–266.
4. Cope E.D. Synopsis of the extinct Batrachia and Reptilia of North America. *Transactions of the American Philosophical Society*. New Series. 1869. 14: 1–235.
5. Storrs G.W. *Elasmosaurus platyurus* and a page from the Cope-Marsh war. *Discovery*. 1984; 17: 25–27.
6. Сенников А.Г., Архангельский М.С. О находке типично юрской завроптеригии в верхнетриасовых отложениях о. Земля Вильчека (Архипелаг Земля Франца-Иосифа). *Палеонтологический журнал*. 2010; 5: 84–89. [Sennikov A.G., Arkhangelsky M.S. On a typical Jurassic sauropterygian from the Upper Triassic of Wilczek Land (Franz Josef Land, Arctic Russia). *Paleontological Journal*. 2010; 44(5): 567–572.]
7. Benson R.B.J., Druckenmiller P.S. Faunal turnover of marine tetrapods during the Jurassic-Cretaceous transition. *Biological Reviews*. 2014; 89: 1–23.
8. Дубейковский С.Л., Очев В.Г. Об остатках плезиозавров в юрских и меловых отложениях бассейна верхнего течения р. Кама. *Вопросы геологии Южного Урала и Поволжья*. 1967; 4: 97–103. [Dubeikovskiy S.G., Ochev V.G. On the remains of plesiosaurs from the Jurassic and Cretaceous deposits of the basin of the upstream of the river Kama. *Problems of Geology of the Southern Urals and Volga Region*. 1967; 4: 97–103. (In Russ.)]
9. Fischer V., Zverkov N.G., Arkhangelsky M.S. et al. A new elasmosaurid plesiosaurian from the Early Cretaceous of Russia marks an early attempt at neck elongation. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 2021; 192(4): 1167–1194.
10. Зверьков Н.Г. Киселев Д.Н. Плезиозавры из нижнего мела разреза у с. Глебово Ярославской области. Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии. *Материалы IX Всероссийского совещания 17–21 сентября 2018 г. Белгород*, 2018: 137–141. [Zverkov N.G., Kiselev D.N. Plesiosaurs from the Lower Cretaceous of Glebovo Section, Yaroslavl region. *Proceedings of IX All-Russian meeting Cretaceous system of Russia and neighboring countries: Problems of the stratigraphy and paleogeography*. 17–21 September 2018. Belgorod, 2018: 137–141. (In Russ.)]
11. O’Gorman J.P., Canale J.I., Bona P. et al. A new elasmosaurid (Plesiosauria: Sauropterygia) from the López de Bertodano Formation: New data on the evolution of the aristonectine morphology. *Journal of Systematic Paleontology*. 2024; 22(1): 2312302.
12. Otero R.A. Taxonomic reassessment of *Hydralmosaurus* as *Styxosaurus*: New insights on the elasmosaurid neck evolution throughout the Cretaceous. *PeerJ*. 2016; 4: e1777.
13. Serratos D.J., Druckenmiller P., Benson R.B. A new elasmosaurid (Sauropterygia, Plesiosauria) from the Bearpaw Shale (Late Cretaceous, Maastrichtian) of Montana demonstrates multiple evolutionary reductions of neck length within Elasmosauridae. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2017; 37: e1278608.
14. O’Keefe F.R., Otero R.A., Soto-Acuna S. et al. Cranial anatomy of *Morturneria seymourensis* from Antarctica, and the evolution of filter feeding in plesiosaurs of the Austral Late Cretaceous. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2017; 37: e1347570.
15. Welles S.P. Elasmosaurid plesiosaurs with description of new material from California and Colorado. *Memoirs of the University of California*. 1943; 13: 125–254.
16. Sato T., Hasegawa Y., Manabe M. A new elasmosaurid plesiosaur from the Upper Cretaceous of Fukushima, Japan. *Palaeontology*. 2006; 49: 467–484.
17. Bardet N., Godefroit P. *Plesiosaurus houzeaui* Dollo, 1909 from the Upper Campanian of Ciplly (Belgium) and a review of the Upper Cretaceous plesiosaurs from Europe. *Bulletin de l’Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*. 1995; 65: 179–186.
18. Persson P.O. Reptiles from the Senonian (U. Cret.) of Scania (S. Sweden). *Arkiv för Mineralogi och Geologi*. 1959; 2(35): 431–519.
19. Kiprijanoff W. Studien über die fossilen Reptilien Russlands. Theil 2. Gattung *Plesiosaurus* Conybeare aus dem severischen Sandstein oder Osteolith der Kreide-gruppe. *Memoires de l’Academie Imperiale des Sciences de St.-Petersbourg*. 1882; 30(7): 1–55.
20. Боголюбов Н.Н. Из истории плезиозавров в России. М., 1911. [Bogolubov N.N. On the history of plesiosaurs in Russia. Moscow, 1911. (In Russ.)]
21. Schröder H. Saurierreste aus der baltischen oberen Kreide. *Jahrbuch der Königlich Preussischen Geologischen Landesanstalt*. 1884; 5: 293–333.
22. Мычко Э.В. Янтарный край: страницы ископаемой летописи. *Природа*. 2019; (3): 47–57. [Mychko E.V. Pages of the fossil record of the Amberland. *Priroda*. 2019; (3): 47–57. (In Russ.)]
23. Домбровский Б. О находке костей *Elasmosaurus*’а близ х. Лысова, Донской обл. *Ежегодник по геологии и минералогии России*. 1913; 15(1): 1–7. [Dombrovskiy B. Ueber den Knochenfund des *Elasmosaurus* beim Chutor Lyssow im Dongebiet. *Annuaire géologique et minéralogique de la Russie*. 1913; 15(1): 1–7. (In Russ.)]

24. *Православлев П.Л.* Остатки юного плезиозавра из верхнемеловых отложений р. Лиска Донецкой области. Ежегодник по геологии и минералогии России. 1915; 17: 225–260. [*Pravoslavlev P.N.* Restes d'un jeune *Plesiosaurus* trouves dans le Cretace superieur du bassin de la riviere Liski, Province du Don. Annuaire geologique et mineralogique de la Russie. 1915; 17: 225–260. (In Russ.).]
25. *Православлев П.Л.* Эласмозавр из верхнемеловых отложений Донецкой области. Труды Петербургского общества естествоиспытателей. 1916; 38: 153–334. [*Pravoslavlev P.N.* Elasmosaur from the Upper Cretaceous deposits of the Don Region. Proceedings of the St. Petersburg Society of Naturalists. 1916; 38: 153–334. (In Russ.).]
26. *Православлев П.Л.* Геологическое распространение эласмозавров. Известия Российской академии наук. 1918; 12: 1955–1978 (ч. 1), 2325–2343 (ч. 2). [*Pravoslavlev P.N.* Geological distribution of the elasmosaurs. Bulletin of the Russian Academy of Sciences. 1918; 12: 1955–1978 (pt 1), 2325–2343 (pt 2). (In Russ.).]
27. *Рябинин А.П.* Заметка о плезиозавре с о. Сахалин. Геологический вестник. 1915; 2: 82–84. [*Riabinin A.N.* Note on a the plesiosaur from Sakhalin Island. Geological Vestnik. 1915; 2: 82–84. (In Russ.).]
28. *Рябинин А.П.* О новых находках Plesiosauria в советской Арктике и шейном позвонке *Plesiosaurus latispinus* Owen с острова Уединения в Карском море. Проблемы Арктики. 1939; 9: 49–55. [*Riabinin A.N.* On new discoveries of Plesiosauria in Soviet Arctics and of a centrum of a cervical vertebra of *Plesiosaurus latispinus* Owen from the Lonely Island in the Kara Sea. Problems of Arctic. 1939; 9: 49–55. (In Russ.).]
29. *Owen R.* A monograph of the fossil Reptilia of the Cretaceous Formations. London, 1851–1864.
30. *Захаров В.А., Бейзель А.Л., Зверев К.В. и др.* Стратиграфия верхнемеловых отложений Северной Сибири. Разрез по р. Янгоде. Новосибирск, 1989. [*Zakharov V.A., Beizel A.L., Zverev K.V. et al.* Upper Cretaceous stratigraphy of Northern Siberia. The Yangoda River section. Novosibirsk, 1989. (In Russ.).]
31. *Несов Л.А., Головнева Л.Б.* История развития флоры, фауны позвоночных и климата в позднем сеноне на северо-востоке Корякского нагорья. Континентальный мел СССР. Владивосток, 1990. [*Nesov L.A., Golovneva L.B.* Evolution of flora and vertebrate fauna and climatic fluctuations during the late Senonian in the northeastern Koryak Highland. Continental Cretaceous of the USSR. Vladivostok, 1990. (In Russ.).]
32. *Zverkov N.G., Rogov M.A., Zakharov V.A. et al.* Northernmost occurrences of plesiosaurs and turtles in the Upper Cretaceous of Eurasia. Cretaceous Research. 2023; 148: 105537.
33. *Storrs G.W., Arkhangel'sky M.S., Efimov V.M.* Mesozoic marine reptiles of Russia and other former Soviet republics. The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia. Cambridge, 2000: 187–209.
34. *Архангельский М.С., Сенников А.Г.* Подкласс Synaptosauria. Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Ч. 1. М., 2008: 231–250. [*Arkhangel'sky M.S., Sennikov A.G.* Subclass Synaptosauria. Fossil vertebrates of Russia and adjacent countries. Fossil reptiles and birds. Pt 1. Moscow, 2008: 231–250. (In Russ.).]
35. *Первушов Е.М., Архангельский М.С., Иванов А.В.* Каталог местонахождений остатков морских рептилий в юрских и меловых отложениях Нижнего Поволжья. Саратов, 1999. [*Pervushov E.M., Arkhangel'sky M.S., Ivanov A.V.* Catalogue of the localities of the remains of marine reptiles in the Jurassic and Cretaceous deposits of the Lower Volga Region. Saratov, 1999. (In Russ.).]
36. *Архангельский М.С., Зверьков Н.Г.* Новый эласмозавр из нижнего мела Ульяновского Поволжья. Природа. 2020; (11): 77–78. [*Arkhangel'sky M.S., Zverkov N.G.* New elasmosaur from the Lower Cretaceous of the Ulyanovsk Volga Region. Priroda. 2020; (11): 77–78. (In Russ.).]
37. *Березин А.Ю.* Раннемеловой плезиозавр *Elasmosauridae* gen. sp. (Plesiosauridea: Plesiosauria) из готеривских глин заповедника «Присурский». Научные труды государственного природного заповедника «Присурский». 2020; 35: 64–84. [*Berezin A. Yu.* Lower Cretaceous plesiosaur *Elasmosauridae* gen. sp. (Plesiosauridea: Plesiosauria) from Hauterivian clays of the Prisursky nature reserve. Proceedings of the Prisursky State Nature Reserve. 2020; 35: 64–84. (In Russ.).]
38. *Zverkov N.G., Averianov A.O., Popov E.V.* Basicranium of an elasmosaurid plesiosaur from the Campanian of European Russia. Alcheringa. 2018; 42(4): 528–542.
39. *Никифоров А.В., Чуманова О.С., Бусыгин К. и др.* Новое местонахождение поздне меловой фауны «Ижберда». Горная промышленность. Юниор. 2020; 1: 43–47. [*Nikiforov A.V., Chumanova O.S., Busygin K. et al.* A new locality of Late Cretaceous fauna «Izhberda». Gornaya promyshlennost. Junior. 2020; 1: 43–47. (In Russ.).]
40. *Зверьков Н.Г., Архангельский М.С.* Поздне меловые плезиозавры-поликотилиды Европейской России. Природа. 2024; (10): 27–38. [*Zverkov N.G., Arkhangel'sky M.S.* Late Cretaceous polycotyloid plesiosaurs of European Russia. Priroda. 2024; (10): 27–38. (In Russ.).]
41. *Ефимов В.М., Мелешин И.А., Никифоров А.В.* Новый вид плезиозавров рода *Polycotylus* в позднем мелу Южного Урала. Палеонтологический журнал. 2016; 5: 62–72. [*Efimov V.M., Meleshin I.A., Nikiforov A.V.* A new species of the plesiosaur genus *Polycotylus* from the Upper Cretaceous of the Southern Urals. Paleontological Journal. 2016; 50(5): 494–503.]
42. *Zverkov N.G., Grigoriev D.V., Meleshin I.A. et al.* Revision of the plesiosaur *Polycotylus sopozkoi* from the Southern Urals (Russia) confirms the wide distribution of *Polycotylus* in the Late Cretaceous of the Northern Hemisphere. Cretaceous Research. 2024; 160: 105879.

Cretaceous elasmosaurid plesiosaurs of Russia

N.G. Zverkov¹, M.S. Arkhangelsky^{2,3}

¹ Geological Institute, Russian Academy of Sciences (Moscow, Russia)

² N.G. Chernyshevsky Saratov State University (Saratov, Russia)

³ Yuri Gagarin State Technical University of Saratov (Saratov, Russia)

Plesiosaurs of the family Elasmosauridae are widely known for their long necks with a record number of vertebrae. Currently, many genera and species of elasmosaurids are known: from small to gigantic, from super-long-necked to secondarily short-necked. Elasmosaurid remains have been described from all regions of the world and are often found in Cretaceous deposits of Russia. Some historical finds from Russia were described as new species, but did not receive recognition in subsequent research. New finds of elasmosaurids from Russia shed light on the taxonomic diversity and evolutionary history of this family in Eurasia.

Keywords: Cretaceous, Elasmosauridae, plesiosaurs.