

Позднемеловые плезиозавры-поликотилиды Европейской 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)

Поликотилиды – характерные меловые плезиозавры с относительно короткой шеей и удлинёнными челюстями. Долгое время их изучали преимущественно по находкам из Северной Америки. Многочисленные находки поликотилид из России проливают свет на их разнообразие в позднемеловых эпиконтинентальных морях Европы. Российские находки позволяют доказать, что некоторые представители семейства были широко распространены географически, а также проливают свет на неожиданные особенности палеоэкологии поздних представителей семейства.

Ключевые слова: поздний мел, кампанский век/ярус, плезиозавры, Polycotyliidae.

Плезиозавры – одна из самых необычных и при этом весьма эволюционно успешных групп мезозойских морских рептилий. Характерные черты строения плезиозавров – длинная шея, малоподвижное бочкообразное туловище и четыре веслообразных конечности, которые в равной степени активно участвуют в движении. Подобное строение не имеет аналогов как среди ныне живущих, так и среди вымерших морских позвоночных, а его становление связывают с освоением ранними плезиозаврами пелагиали в поздне триасе [1]. Расцвет группы приходится на юрский и меловой периоды [2]. В общей сложности плезиозавры просуществовали около 140 млн лет, однако к концу мелового периода сохранились только две группы [2]: гигантские длинношеие эласмозавриды (семейство Elasmosauridae) и небольшие короткошеие и длинномордые поликотилиды (семейство Polycotyliidae). Эти семейства изучены в основном благодаря находкам полных скелетов из Северной и Южной Америки. В отложениях верхнего мела Евразии остатки плезиозавров очень редки и преимущественно фрагментарны [3]. Территория Европейской России в этом отношении составляет исключение: здесь известны местонахождения, где остатки этих животных многочисленны (рис. 1). Находки из этих местонахождений позволяют понять, какие плезиозавры населяли позднемеловые эпиконтинентальные



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

морья Евразии. В статье приводится обзор наиболее важных находок представителей семейства Polycotyliidae из европейской части России.

Поликотилиды характеризовались относительно короткой по меркам других плезиозавров шеей, включавшей от 19 до 32 позвонков, тонкими,

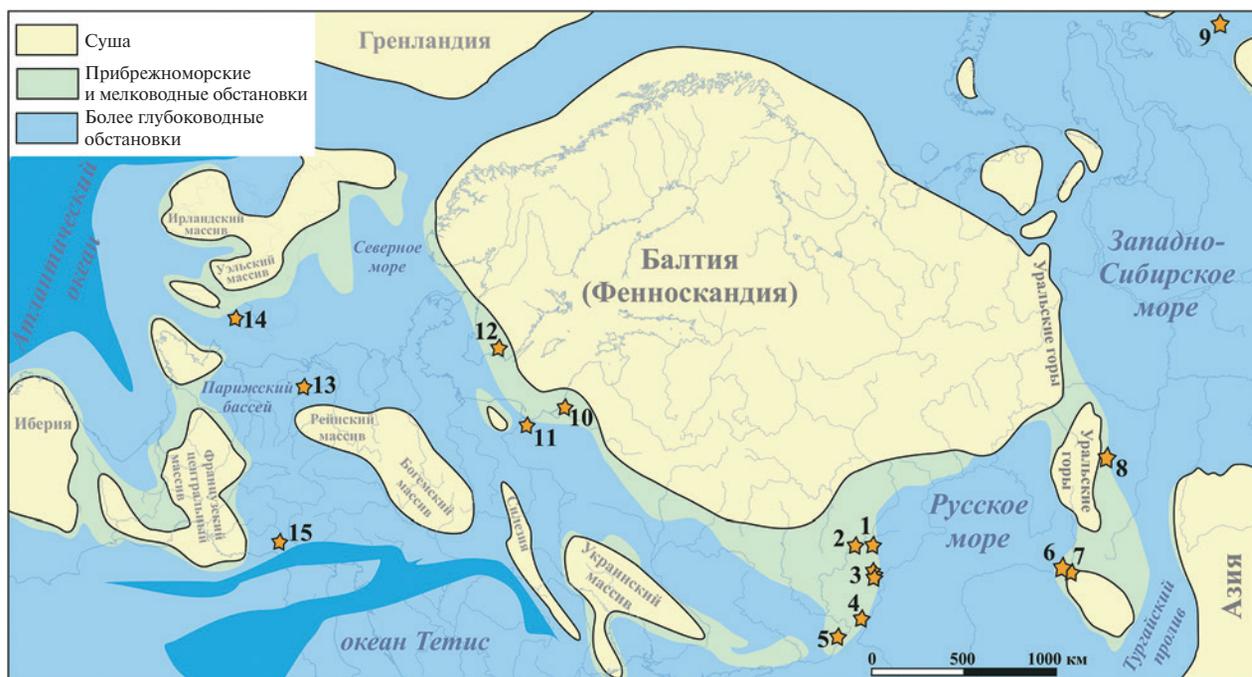


Рис. 1. Палеогеография Европы в кампанском веке с основными местонахождениями поликотилид: 1 – Малая Сердоба; 2 – Затолокино (Пензенская обл.); 3 – Карякино, Широкий Карамыш и Белое Озеро (Саратовская обл.); 4 – Полунино; 5 – Лысов (Волгоградская обл.); 6 – Ижберда; 7 – Аккермановка (Оренбургская обл.); 8 – Каменск-Уральский (Свердловская обл.); 9 – р. Янгода (Красноярский край); 10 – исторические местонахождения в окрестностях г. Калининграда; 11 – г. Мальборк в Польше; 12 – остров Ивё в Швеции; 13 – Лонзе в Бельгии; 14 – Хоутон в Англии; 15 – Дзаваттарелло в Италии.

Иллюстрация Н. Г. Зверькова по палеогеографической основе адаптированной из [4]

значительно удлинёнными челюстями, чрезвычайно широкими костями поясов конечностей и мощными жесткими лапами. Это свидетельствует о высокой маневренности и относительно быстрой скорости передвижения представителей данного семейства [5]. В среднем поликотилиды достигали 3–4 м в длину, а наиболее крупные формы могли достигать длины 5.5 м. Некрупные изогнутые конические зубы у большинства представителей семейства свидетельствуют о том, что основным объектом их охоты были небольшие рыбы и головоногие моллюски [6]. Однако среди ранних поликотилид известны формы с более крупными (клыковидными) зубами и мощными челюстями (*Edgarosaurus*, *Plesiopleurodon*), которые могли охотиться на крупную добычу, возможно даже на других морских рептилий. То, что плезиозавры, как и большинство других вымерших морских рептилий, являлись живородящими, было установлено именно по находке беременной самки поликотилида [7].

Поликотилиды были впервые установлены по находкам из верхнего мела Северной Америки в середине XIX в. Э.Д. Копом [8]. В настоящее время в составе семейства выделяют 13–18 родов,

которые включают 19 видов [9]. Эти плезиозавры были широко распространены географически и обитали как на территории низких, так и высоких широт [10, 11]. Их остатки обнаружены на всех континентах и иногда встречаются даже в пресноводных отложениях [12].

Поликотилиды Европейской России были впервые описаны еще в XIX в. В.А. Киприяновым из альб-сеноманских отложений современной Курской области и кампанских отложений современной Пензенской области [13]. Однако Киприянов отнес их остатки к роду *Plesiosaurus*. Позднее Н.Н. Боголюбовым эти находки были отнесены к поликотилидам [14]. Кроме того, по нескольким изолированным костям (преимущественно по позвонкам) он описал ряд новых видов из верхнего мела Поволжья (Пензенская область) и Южного Урала (Оренбургская область) [14]. В настоящее время эти виды считаются невалидными из-за крайней фрагментарности типового материала [15].

Новые сведения о поликотилидах Европейской России появились лишь спустя более чем полвека, когда профессор Саратовского университета В.Г. Очев описал обнаруженные в Пензенской

области (с. Затолокино Бековского района) череп и переднюю часть посткраниального скелета крупного поликотилида, назвав его *Georgiasaurus penzensis* [16]. Хрупкие кости животного в значительной мере растворились, поэтому в породе сохранились лишь полости и отпечатки (рис. 2). Изначально был найден полный скелет, но его задняя часть была пущена на бутовый камень до того, как

рабочие карьера осознали ценность находки [16]. Указанный Очевым сантонский возраст георгиязавра требует подтверждения в связи с нехарактерным для этого яруса типом породы, и весьма вероятно, что скелет происходит из кампанского яруса. Голотип георгиязавра – самый полный скелет поликотилида в России, однако большая часть его черепа скрыта внутри блока песчаника и может

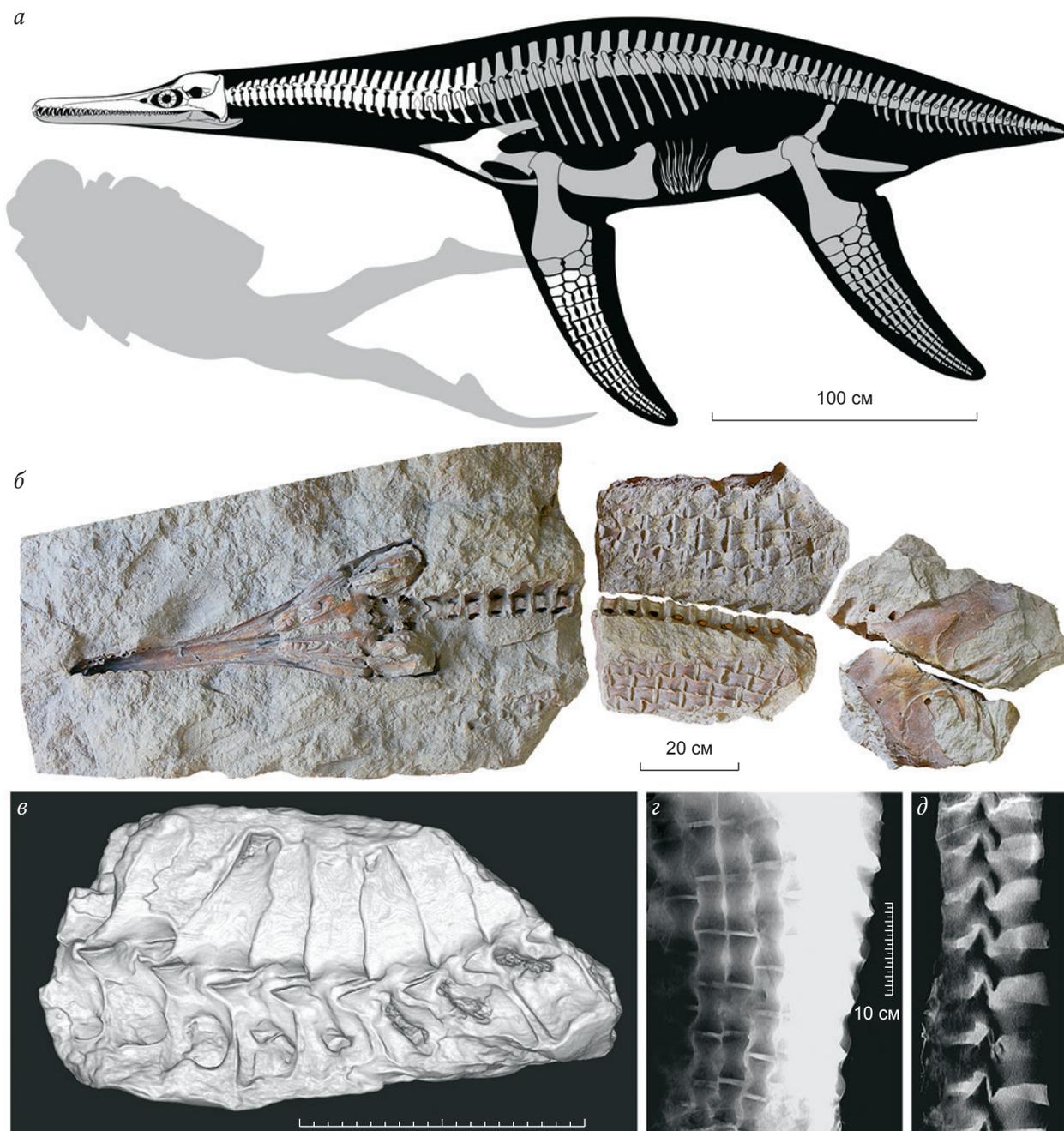


Рис. 2. Скелет *Georgiasaurus penzensis*: а – реконструкция скелета, сохранившиеся части показаны белым цветом; б – фото голо-типа; в–д – результаты томографии из [17].

Реконструкция и фото Н.Г. Зверькова

быть изучена лишь с помощью томографии [17]. Находка требует детального изучения, однако из-за технических сложностей с томографией блока с черепом это пока что не представляется возможным. Сейчас скелет георгиазавра выставлен в экспозиции Пензенского государственного краеведческого музея.

К настоящему времени на территории России открыто более двух десятков местонахождений поликотилид в стратиграфическом интервале от альба до кампана (113–72 млн лет назад). География находок включает Красноярский край, Республику

Мордовия, Белгородскую, Курскую, Воронежскую, Рязанскую, Московскую, Тамбовскую, Волгоградскую, Пензенскую, Саратовскую и Оренбургскую области (рис. 1). Три наиболее крупных местонахождения поздне меловых поликотилид – Малая Сердоба, Белое Озеро и Ижберда расположены на территории трех последних регионов соответственно.

В окрестностях с. Малая Сердоба – райцентра одноименного района Пензенской области – по оврагам обнажаются глауконитовые пески с фосфоритами рыбаушкинской свиты (кампанский ярус),

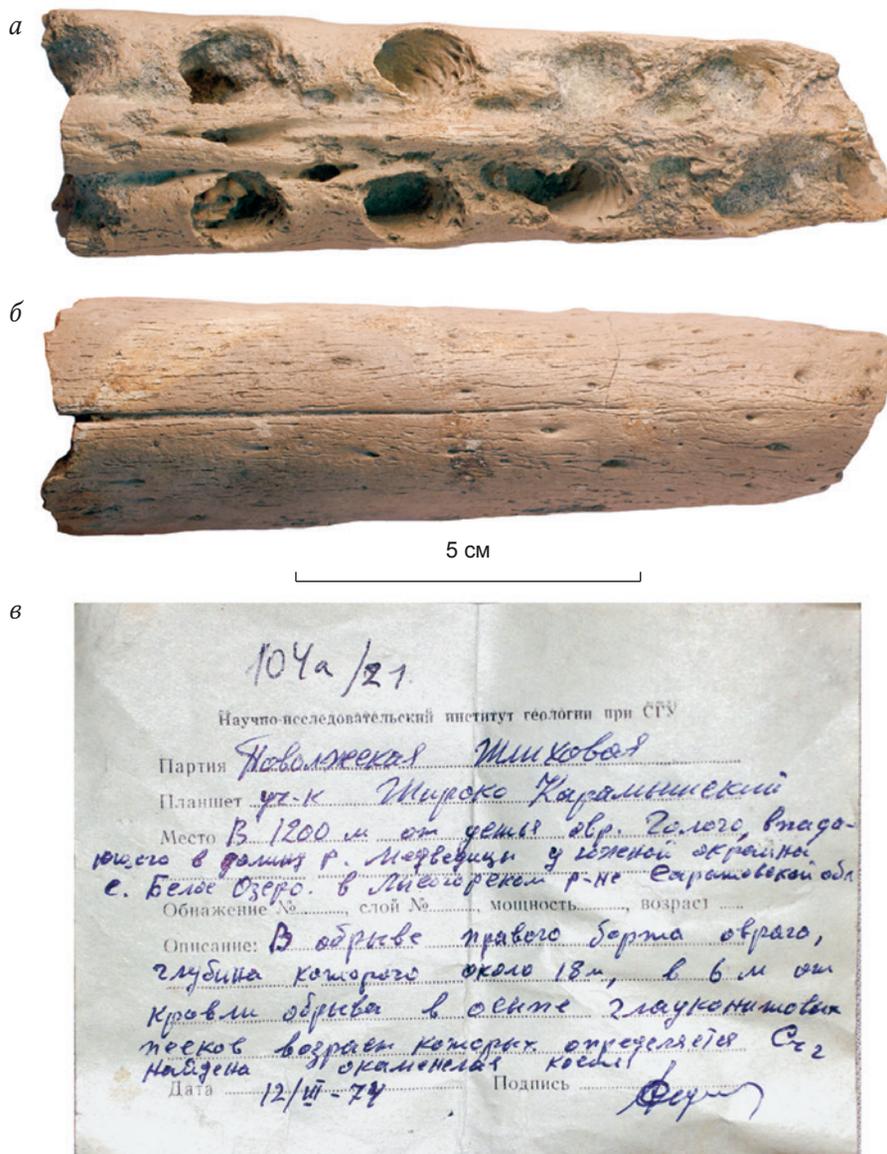


Рис. 3. Первая находка поликотилида из местонахождения Белое Озеро. Конец нижней челюсти: а – сверху; б – снизу; в – оригинальная этикетка к находке, составленная Поволжской шлиховой партией.

Фото Н.Г. Зверькова



Рис. 4. Овраг Голый (местонахождение Белое Озеро). В борту видны выходы кампанских глауконитовых песков с костеносным горизонтом.

Фото М.С. Архангельского

в которых нередко встречаются кости морских рептилий. Именно отсюда В.А. Киприяновым были описаны первые находки кампанских поликотилид [13], а позднее по шейным позвонкам Н.Н. Боголюбов установил для местных поликотилид новый вид *Polycotylus ultimus* [14]. Однако данное местонахождение не получило заслуженного внимания специалистов, хотя сотрудниками Саратовского университета в 1990-е гг. проводились экспедиции и был собран интересный материал. Значительная коллекция остатков морских ящеров, включая поликотилид, была также собрана за последние несколько десятилетий местным краеведом С.А. Пчелинцевым [18]; она хранится в Мало-сердобинском краеведческом музее. Эти находки все еще требуют изучения.

Местонахождение Белое Озеро находится у одноименной деревни в Лысогорском районе Саратовской области. Впервые данные о нем были опубликованы В.Г. Очевым в статье с описанием георгазавра [16]. В ней автор коротко упомянул и привел фото небольшого фрагмента конца нижней челюсти поликотилида (рис. 3). Однако никаких точных данных о географическом положении местонахождения, кроме близости к д. Белое Озеро, и стратиграфическом положении находки Очев не представил. Позже было выяснено, что фрагмент челюсти был обнаружен Поволжской шлиховой

партией (НИИ геологии при СГУ) в июне 1974 г. на 1.2 км выше устья оврага Голый, впадающего в долину р. Медведица у южной окраины д. Белое Озеро (рис. 4). Кость была найдена в обрыве правого борта, в 6 м ниже бровки, в осыпи глауконитового песка.

В 2001 г. сотрудники Саратовского университета Е.М. Первушов и М.С. Архангельский обнаружили местонахождение Белое Озеро повторно. В результате ретроспективного осмотра оврага Голый были найдены несколько костей морских рептилий, а также остатки рыб. Было установлено, что все они происходят из фосфоритового горизонта рыбушкинской свиты кампанского возраста. Заложенные годом позже пробные шурфы показали, что кости и зубы позвоночных в фосфоритовом горизонте встречаются в значительном количестве и имеют прекрасную сохранность. Далее работы на местонахождении были прерваны и возобновлены лишь в 2013 г.

С 2015 г. усилиями сотрудников и студентов Саратовского государственного технического университета имени Ю.А. Гагарина в местонахождении Белое Озеро начали проводиться масштабные раскопки (рис. 5). В результате была собрана большая коллекция ископаемых животных, хранящаяся в настоящее время в Ундоровском палеонтологическом музее (Ульяновская область),



Рис. 5. Раскопки на местонахождении Белое Озеро с участием студентов Саратовского государственного технического университета под руководством М.С.Архангельского.

Фото из архива М.С.Архангельского

Музее Мирового океана (Калининград), Зоологическом институте РАН (Санкт-Петербург) и Саратовском государственном техническом университете. К настоящему времени данное местонахождение морских и субконтинентальных позвоночных можно считать крупнейшим кампанским местонахождением в Европе. В нем обнаружены многочисленные остатки мозазавров, плезиозавров, морских черепах, птерозавров и рыб [19–27]. Многие из описанных представителей герпетофауны ранее были известны лишь на территории Северной Америки. В материале, собранном из местонахождения Белое Озеро, присутствуют и многочисленные остатки поликотилид. К сожалению, их не удастся с уверенностью определить до родового и видового уровня в связи с недостаточной изученностью посткраниального скелета. Выделять по отдельным костям новые виды, как это делали исследователи позапрошлого и прошлого веков, представляется нецелесо-

образным. Однако очевидно, что в местонахождении присутствуют остатки нескольких таксонов сходных с одновозрастными североамериканскими: небольшие и среднеразмерные формы (2–3 м в длину), подобные *Dolichorhynchops*, более крупные формы (до 5 м в длину), близкие *Polycotylus*, а также загадочные довольно крупные формы с архаичными чертами строения позвонков (удлиненные тела и слившиеся зигапофизы), как у ранних поликотилид (рис. 6). Таким образом, европейские поликотилиды кампанского века были не менее разнообразными, чем американские.

Местонахождение Ижберда представляет собой карьер по добыче глин рядом с д. Ижберда, в 30 км к западу от г. Орска в Гайском районе Оренбургской области. Костный материал здесь происходит из маломощного слоя глауконитового песка с фосфоритовым горизонтом поздне-сантонско-раннекампанского возраста, который перекрывает немую толщу бентонитовых глин.

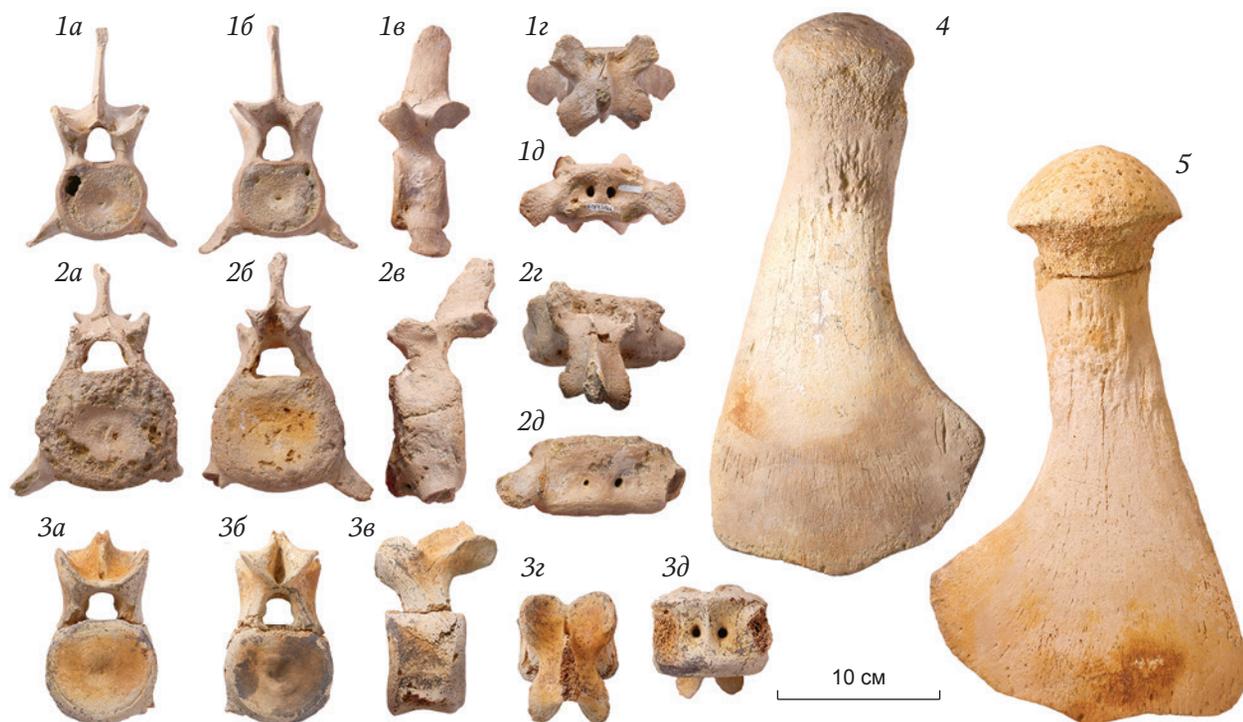


Рис. 6. Шейные позвонки (1–3) и плечевые кости (4, 5) поликотилид из местонахождения Белое Озеро: 1 – cf. *Dolichorhynchops*; 2 – cf. *Polycotylus*; 3 – *Polycotyliidae* indet. архаичного облика; 4, 5 – *Polycotyliinae* cf. *Polycotylus*. Обозначения для 1–3: а – спереди; б – сзади; в – сбоку; з – сверху; д – снизу.

Здесь и далее фото Н.Г. Зверькова

Данное местонахождение расположено в непосредственной близости от исторических точек, материал из которых в начале прошлого века описал Н.Н. Боголюбов [14].

Впервые ижбердинское местонахождение было обследовано юными геологами-экологами Орска в 2012 г., после того как работниками карьера было сообщено о находках ископаемых костей морских рептилий [28]. В течение последующих лет раскопки в карьере постоянно осуществлялись членами клуба юных геологов-экологов под руководством Г.А. Сопощко, А.В. Никифорова и О.С. Чумановой, с привлечением палеонтологов (рис. 7) [28]. В результате было собрано значительное количество остатков плезиозавров, мозазавров, морских черепах, а также редкие кости птерозавров и динозавров [29–33]. Коллекция в настоящее время хранится в Геологическом музее при Дворце пионеров и школьников г. Орска. Важной особенностью местонахождения является то, что под фосфоритовым горизонтом нередко попадаются фрагменты скелетов в естественном сочленении, что является уникальным для Европы, хотя сохранность костей при этом довольно плохая, что осложняет раскопки и извлечение материала. Первая из таких

находок – неполный посткраниальный скелет поликотилида – была обнаружена в 2014 г. и описана как новый вид – *Polycotylus sopooskoi* [34, 35]. Позднее в данном местонахождении было найдено еще несколько неполных скелетов представителей данного вида, принадлежащих особям разных онтогенетических стадий (рис. 8): от совсем молодых около 2.5 м длиной до взрослых, по-видимому, достигавших 5 м в длину. Присутствие поликотилусов в верхнем мелу как Северной Америки, так и Восточной Европы подчеркивает широкое распространение отдельных родов плезиозавров и требует осторожности в предположениях об «эндемичных» таксонах плезиозавров в определенных регионах мира.

Изучение отдельных зубов поликотилид из кампанских местонахождений России позволило сделать ряд интересных наблюдений [4]. Часто встречаются зубы стандартной формы, которые по размерам и характеру скульптуры эмали можно с долей условности соотнести с североамериканскими родами *Dolichorhynchops*, *Polycotylus* и *Martinctes* (рис. 9). При этом для североамериканских форм нехарактерен износ коронок и их кончики всегда заостренные, тогда как некоторые



Рис. 7. Раскопки на местонахождении Ижберда в 2021 г. при участии Палеокружка при Палеонтологическом музее имени Ю.А. Орлова Палеонтологического института имени А.А. Борисяка РАН и студентов Санкт-Петербургского государственного университета.

зубы поликотирид из кампана России несут следы сильного износа вершины коронки. Особенно ярким примером является один зуб из местонахождения Карякино в Саратовской области, коронка которого стерта почти наполовину, что свидетельствует о питании специфической добычей. Также следы износа вершин коронок встречаются на зубах из местонахождений Белое Озеро, Малая Сердоба и Ижберда. Подобный износ наблюдается у некоторых популяций современных косаток, охотящихся на акул, чья кожа хорошо известна своими абразивными свойствами [36]. Вероятно, и некоторые поликотириды из России могли питаться акулами, тем более, что зубы этих рыб в кампанских местонахождениях встречаются в больших количествах. По-видимому, в отличие от своих североамериканских сородичей, предпочитавших охотиться на мягкотелые организмы, некоторые европейские поликотириды не брезговали добычей с грубыми покровами.

Еще больший интерес представляют находки очень крупных коронок зубов поликотирид в местонахождениях Малая Сердоба и Ижберда.

В отличие от типичных зубов кампанских поликотирид с коронками 1.5–3 см в высоту и диаметром 0.7–1.5 см у основания, диаметр основания этих коронок может достигать 2.5 см, а высота превышает 4 см (рис. 9). При этом вершины коронок тоже сильно сточены, так что целиком высота некоторых могла достигать 6 см. Такие размеры зубов являются рекордными для кампанских плезиозавров. Очевидно, они принадлежали плезиозавру, который мог охотиться на крупную добычу. Хотя крупные клыковидные зубы известны для ранних альбских и сенманских поликотирид *Edgarosaurus* и *Plesiopleurodon*, которые могли быть суперхищниками, кампанские коронки из России отличает сильный износ. То есть российские большезубые поликотириды должны были регулярно охотиться на крупную добычу с абразивными покровами, будь то акулы или какие-либо крупные лучеперые рыбы с жесткой чешуей. При внимательном изучении литературы удалось найти изображения и описания еще двух подобных крупных зубов со сходным характером скульптуры эмали и следами износа из кампана Швеции и Канады.

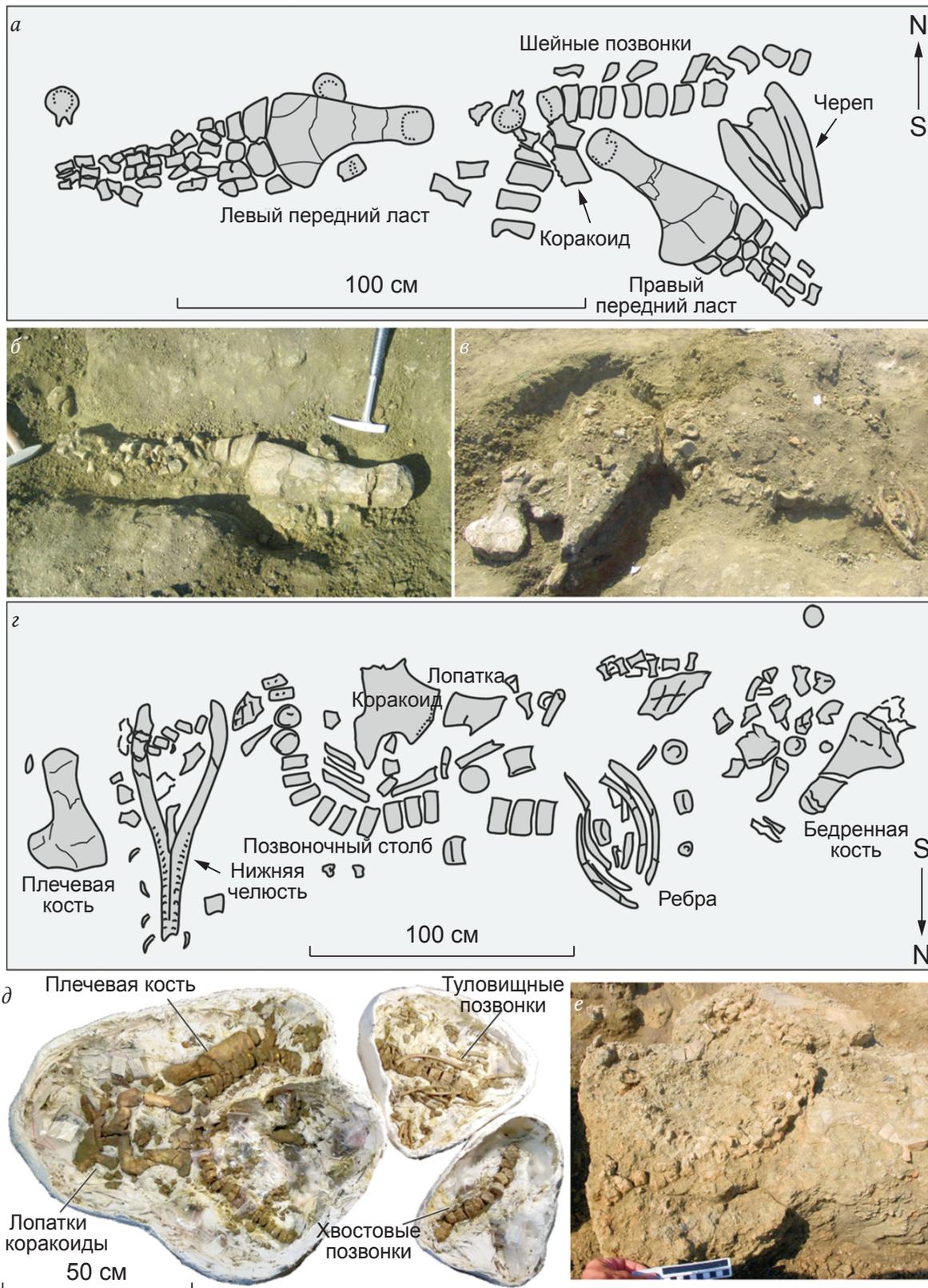


Рис. 8. Скелеты *Polycotylus sopoiko* из местонахождения Ижберда: а, б – скелет молодой особи, голотип ОШММ 247: а – схема залегания скелета; б – передний лап голотипа во время раскопок; в, г – скелет крупной взрослой особи, экз. ОШММ 337: в – передняя часть скелета во время раскопок; г – схема залегания скелета; д, е – скелет ювенильной особи, экз. ОШММ 507: д – после препаровки; е – фото передней части во время раскопок. Иллюстрация адаптирована из [35].

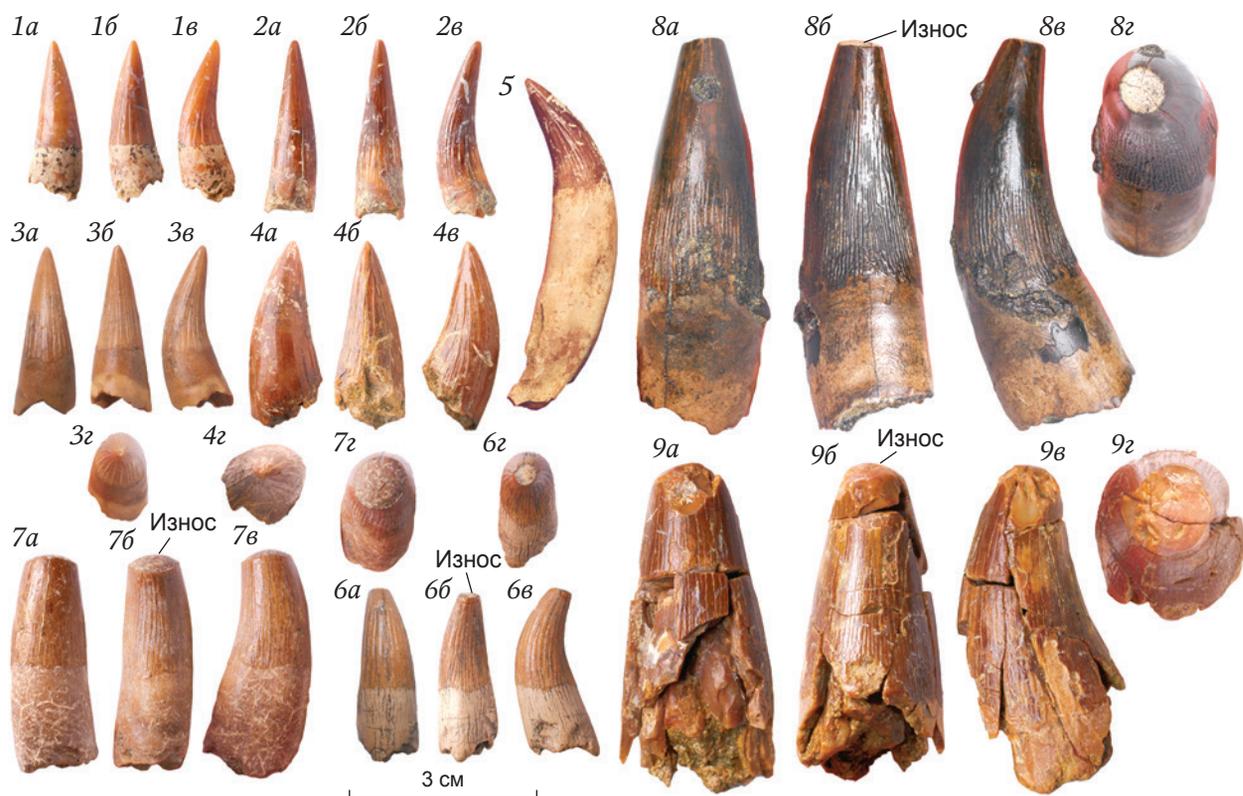


Рис. 9. Зубы поликотилид из верхнемеловых местонахождений России: 1–3 – Небольшие зубы с тонкой ребристостью cf. *Dolichorhynchops*; 4–6 – более крупные зубы с грубой ребристостью cf. *Polycotylus*; 7 – крупный зуб с тонкой ребристостью и сильным износом вершины; 8, 9 – очень крупные зубы с износом вершины; 1, 2, 4, 5, 9 – Ижберда; 3, 6 – Белое Озеро; 7 – Карякино; 8 – Малая Сердоба. Обозначения: а – снаружи (лабиально); б – изнутри (лингвально); в – сбоку; z – со стороны вершины (апикально).

По зубу из Канады даже был выделен отдельный род и вид *Piratosaurus plicatus* [37]. Это единственный описанный в литературе зуб поликотилида из Северной Америки с износом вершины коронки. Несмотря на то, что сейчас этот таксон забыт и считается невалидным, его крупные размеры, ха-

рактерная орнаментация эмали и износ вершины, позволяют предполагать, что загадочные пиратозавры могли быть широко распространены в северном полушарии в кампанском веке. Остается лишь найти что-то помимо зубов, чтобы лучше понять строение этих необычных поликотилид – охотников на акул.

Авторы выражают благодарность 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; руководителям Клуба юных геологов-экологов г. Орска А.В. Никифорову и О.С. Чумановой, а также ныне покойной Г.А. Сопощко 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; руководителям Палеокружка при Палеонтологическом музее Ю.А. Орлова Палеонтологического института А.А. Борисьяка РАН А.С. Шмакову и Л.В. Кулагиной, учащимся Палеокружка и их родителям, принимавшим участие в раскопках на местонахождении в 2021 г., волонтерам Русского географического общества, участвовавшим в раскопках в 2022–2023 гг., и краеведу из с. Малая Сердоба С.А. Пчелинцеву, который нашел один из крупных зубов и много иных костей плезиозавров.

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

Литература / References

1. Wintrich T., Hayashi S., Houssaye A. et al. A Triassic plesiosaurian skeleton and bone histology inform on evolution of a unique body plan. *Science Advances*. 2017; 3(12).
2. Benson R.B.J., Druckenmiller P.S. Faunal turnover of marine tetrapods during the Jurassic-Cretaceous transition. *Biological Reviews*. 2014; 89(1): 1–23.
3. Bardet N., Godefroit P. *Plesiosaurus houzeaui* Dollo, 1909 from the Upper Campanian of Ciplu (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.
4. Dercourt J., Gaetani M., Vrielynck B. et al. Peri-Tethys palaeogeographical atlas. Commission for the Geological Map of the World. Paris, 2000.
5. Adams D.A. *Trinacromerum bonneri*, new species, last and fastest pliosaur of the Western Interior Seaway. *Texas Journal of Science*. 1997; 49(3): 179–198.
6. Massare J.A. Tooth morphology and prey preference of Mesozoic marine reptiles. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 1987; 7(2): 121–137.
7. O'Keefe F.R., Chiappe L.M. Viviparity and K-Selected life history in a Mesozoic marine plesiosaur (Reptilia, Sauropterygia). *Science*. 2011; 333(6044): 870–873.
8. Cope E.D. Synopsis of the extinct Batrachia and Reptilia of North America. Part 1. *Transactions of the American Philosophical Society. New Series*. Philadelphia, 1869; 14(1): 235.
9. Clark R.O., O'Keefe F.R., Slack S.E. A new genus of small polycotyloid plesiosaur from the Upper Cretaceous of the Western Interior Seaway and a clarification of the genus *Dolichorhynchops*. *Cretaceous Research*. 2024; 157: 105812.
10. Novas F.E., d'Angelo J.S., O'Gorman J.P. et al. First record of Polycotyliidae (Sauropterygia, Plesiosauria) from the Upper Cretaceous of Antarctica. *Cretaceous Research*. 2015; 56: 563–568.
11. 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.
12. Stromer E. Wirbeltierreste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 15. Plesiosauria. *Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften Mathematisch-naturwissenschaftliche Abteilung. Neue Folge*. 1935; (26): 1–55.
13. 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.
14. Боголюбов Н.Н. Из истории плезиозавров в России. М., 1911. [*Bogolubov N.N. About the history of plesiosaurs in Russia*. Moscow, 1911. (In Russ.)]
15. Storrs G.W., Arkhangelsky M.S., Efimov V.M. Mesozoic marine reptiles of Russia and other former Soviet republics. *Benton M.J., Shishkin M.A., Unwin D.M. et al. The age of dinosaurs in Russia and Mongolia*. Cambridge, 2000: 187–210.
16. Очев В.Г. Новый плиозавр из верхнего мела Пензенской области. *Палеонтологический журнал*. 1976; (2): 135–138. [*Otshev V.G. A new pliosaur from the upper Cretaceous of Penza province*. *Paleontological Journal*. 1976: 241–244.]
17. Зверьков Н.Г., Бурко П.А., Иванова Л.Н. и др. Первый в России опыт компьютерной томографии скелета плезиозавра. *Палеоэкология. Методологические основы, фактологический потенциал, применение в музейных экспозициях*. М., 2017: 91–93. [*Zverkov N.G., Burko P.A., Ivanova L.N. et al. The first experience in Russia of computed tomography of a plesiosaur skeleton*. *Palaeoecology. Methodological basis, factual potential, application for museum expositions*. Moscow, 2017: 91–93. (In Russ.)]
18. Нелихов А.Е., Архангельский М.С., Иванов А.В. Когда Волга была морем. Левиафаны и пилигримы. М.: Университетская книга, 2018. [*Nelikhov A.E., Arkhangelsky M.S., Ivanov A.V. When the Volga River was a sea. Leviathans and Pilgrims*. Moscow: University Book Publisher, 2018. (In Russ.)]
19. Аверьянов А.О., Пантелеев А.В. Фрагменты коракоида крупного аждархида (Pterosauria, Azhdarchidae) из кампана Саратовской области. *Исследования по палеонтологии и биостратиграфии древних континентальных отложений (памяти проф. В.Г. Очева)*. Саратов, 2009: 74–77. [*Averianov A.O., Panteleev A.V. Fragments of a coracoid of a large azhdarchid (Pterosauria, Azhdarchidae) from the Campanian of the Saratov region*. *Research in paleontology and biostratigraphy of ancient continental deposits (in memory of prof. V.G. Ochev)*. Saratov, 2009: 74–77. (In Russ.)]
20. Аверьянов А.О., Попов Е.В. Позвонок птерозавра из верхнего мела Саратовской области. *Палеонтологический журнал*. 2014; 3: 101–104. [*Averianov A.O., Popov E.V. A pterosaurian vertebra from the Upper Cretaceous of the Saratov Region*. *Paleontological Journal*. 2014; 48(3): 326–329.]
21. Аверьянов А.О., Архангельский М.С., Меркулов С.М. Плечевая кость аждархида (Pterosauria, Azhdarchidae) из верхнего мела Саратовской области. *Палеонтологический журнал*. 2016; 4: 93–97. [*Averianov A.O., Arkhangelsky M.S., Merkulov S.M. An azhdarchid humerus (Pterosauria, Azhdarchidae) from the Upper Cretaceous of Saratov Region*. *Paleontological Journal*. 2016; 50(4): 414–417.]
22. Григорьев Д.В., Архангельский М.С., Меркулов С.М. О находке *Clidastes propython* Cope (Squamata, Mosasauridae) в верхнем мелу Саратовской области. *Палеонтологический журнал*. 2015; 5: 60–68. [*Grigoriev D.V., Arkhangelsky M.S., Merkulov S.M. A record of Clidastes propython Cope (Squamata, Mosasauridae) in the Upper Cretaceous of the Saratov region (Russia)*. *Paleontological Journal*. 2015; 49(5): 512–520.]

23. Григорьев Д.В., Архангельский М.С., Колчанов В.В. и др. Применение зигапофизальной скелетохронологии для определения индивидуального возраста базального мозазаврида (Squamata, Mosasauridae) из кампана Саратовской области. Палеонтологический журнал. 2022; 7: 87–94. [Grigoriev D.V., Arkhangelsky M.S., Kolchanov V.V. et al. The use of zygapophyseal skeletochronology for individual age determination of a basal mosasaurid (Squamata, Mosasauridae) from the Campanian of Saratov Region. Paleontological Journal. 2022; 56(4): 441–447.]
24. Averianov A.O., Arkhangelsky M.S. A large pteranodontid pterosaur from the Late Cretaceous of Eastern Europe. Geological Magazine. 2021; 158(7): 1143–1155.
25. Danilov I.G., Obraztsova E.M., Arkhangelsky M.S. et al. *Protostega gigas* and other fossil sea turtles from the lower Campanian (Late Cretaceous) of Eastern Europe (Beloe Ozero locality). Cretaceous Research. 2022; 135: 105196.
26. Ebersole J.A., Solonin S.V., Cicimurri D.J. et al. Marine fishes (Chondrichthyes, Holocephali, Actinopterygii) from the Upper Cretaceous (Campanian) Rybushka Formation near Beloe Ozero, Saratov region, Russia. Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia. 2022; 128(2): 369–409.
27. 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.
28. Никифоров А.В., Чуманова О.С., Бусыгин К. и др. Новое местонахождение поздне меловой фауны «Ижберда». Горная промышленность. 2020; 1: 43–47. [Nikiforov A.V., Chumanova O.S., Busygin K. et al. A new locality of Late Cretaceous fauna «Izhberda». Mining. 2020; 1: 43–47. (In Russ.)]
29. Аверьянов А.О., Зверьков Н.Г., Никифоров А.В. Находка динозавра на Южном Урале. Доклады РАН. Науки о Земле. 2021; 498(2): 121–123. [Averianov A.O., Zverkov N.G., Nikiforov A.V. A new dinosaur fossil from the Southern Urals. Doklady Earth Sciences. 2021; 498(2): 456–458.]
30. Аверьянов А.О., Зверьков Н.Г., Никифоров А.В. Первая находка птерозавра в верхнем мелу Южного Урала. Палеонтологический журнал. 2021; 6: 91–97. [Averianov A.O., Zverkov N.G., Nikiforov A.V. First finding of a pterosaur in the Upper Cretaceous of the Southern Urals. Paleontological Journal. 2021; 55: 678–683.]
31. Аверьянов А.О., Зверьков Н.Г., Никифоров А.В. Новая находка птерозавра на Южном Урале. Доклады РАН. Науки о Земле. 2022; 503(2): 138–141. [Averianov A.O., Zverkov N.G., Nikiforov A.V. A new finding of a pterosaur in the Southern Urals. Doklady Earth Sciences. 2022; 503(2): 503: 185–188.]
32. Скучас П.П., Бапинаев Р.А., Сичинава Е.А. и др. Новые данные о динозаврах в поздне меловых отложениях на территории Южного Урала. Доклады РАН. Науки о Земле. 2022; 505(2): 181–184. [Skutschas P.P., Bapinaev R.A., Sichinava E.A. et al. New data on dinosaurs in the Late Cretaceous sediments of the Southern Urals. Doklady Earth Sciences. 2022; 505(2): 562–564.]
33. Grigoriev D.V., Zverkov N.G., Nikiforov A.V. Mosasaurs (Squamata: Mosasauridae) from the Upper Cretaceous of the Southern Urals. Paleontological Journal. 2024; 58(4): 457–474.
34. Ефимов В.М., Мелёшин 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.]
35. 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.
36. Ford J.K., Ellis G.M., Matkin C.O. et al. Shark predation and tooth wear in a population of northeastern Pacific killer whales. Aquatic Biology. 2011; 11: 213–224.
37. Leidy J. Cretaceous reptiles of the United States. Washington, 1856.

Late Cretaceous polycotyloid plesiosaurs of European Russia

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

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

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

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

Polycotyloids are Cretaceous plesiosaurs with a relatively short neck and an elongated snout. For a long time, they were studied mainly based on the fossils from North America. Numerous finds of polycotyloids from Russia shed light on their diversity in Late Cretaceous epicontinental seas of Europe. Russian finds demonstrate that some representatives of the family were widely distributed geographically and also shed light on unexpected features of the paleoecology of late representatives of the family.

Keywords: Late Cretaceous, Campanian, plesiosaurs, Polycotyloidea.