

ПРИРОДА

3 2021

**ЧТО ТВОРИТСЯ С КЛИМАТОМ
И ЧТО ОН ТВОРИТ С НАМИ?**

С.3

**ЧЕМ ОПАСНЫ ГРОЗЫ?
ФИЗИКА ВЫСОКИХ ЭНЕРГИЙ
В АТМОСФЕРЕ ЗЕМЛИ**

С.11



Птеранодоны России

А.О.Аверьянов¹, М.С.Архангельский^{2,3}

¹Зоологический институт РАН (Санкт-Петербург, Россия)

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

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

Первая находка птерозавра в России была сделана в 1911 г. в верхнем мелу Пензенской области. Найденный фрагмент шейного позвонка (голотип *Bogolubovia orientalis*) относили последовательно к представителям птеранодонтид и аждархид. Новые находки в верхнем мелу Саратовской обл. позволили установить одновременное существование двух таксонов птерозавров — аждархид и птеранодонтид. К птеранодонтидам отнесен второй таксон волжских птерозавров — *Volgadraco bogolubovi*. К этой группе также должна относиться боголюбовия. Новые находки свидетельствуют, что птеранодонтиды были успешной и широко распространенной группой позднемеловых птерозавров.

Ключевые слова: птерозавры, Pteranodontidae, меловой период, Россия.



Волжский птеранодонтид.

Рисунок А.А.Атучина

Более 100 лет назад, в 1911 г., геолог В.Г.Хименков нашел необычную тонкостенную кость в верхнемеловых (кампанских) отложениях, обнажающихся близ с.Малая Сердоба Саратовской губернии (ныне в Пензенской обл.). Это задняя часть крупного шейного позвонка шириной 6 см — первая находка ископаемых остатков летающего ящера (птерозавра) в России. Позвонок был подробно изучен палеонтологом Н.Н.Боголюбовым, который описал на его основе новый вид *Ornithostoma (Pteranodon) orientalis* — орнитостома восточная [1]. Редкость находок птерозавров, по мнению Боголюбова, объясняется необычайной хрупкостью их костей, для сохранения которых в геологической летописи требуются исключительные условия. Действительно, тонкостенные и полые кости птерозавров имеют очень низкий потенциал сохранности в ископаемом состоянии. Практически все наши знания о птерозаврах основаны на материалах из очень немногих местонахождений — лагерштеттов, где благодаря особым условиям осадконакопления сохраняются целые скелеты с отпечатками мягких тканей [2]. Как правило, это прибрежно-морские тонкослоистые осадки, типа литографских или «бумажных» сланцев, которые сформировались в бескислородной среде, препятствовавшей бактериальному разложению организмов. Однако, хотя в лагерштеттах и встречаются целые сочленовные скелеты летающих ящеров, их кости обычно раздавлены, что значительно осложняет изучение их морфологии. Позвонок птерозавра из Малой Сердобы происходит из отложений другого типа. Это тоже прибрежно-морские фации, но сложенные глауконитовыми песками с прослоями фосфоритов, которые образовались, видимо, в зоне штормового волнения. Кости птерозавров в таких местонахождениях довольно редки и фрагментарны, но сохраняются в первозданном трехмерном виде, часто с мельчайшими деталями строения. Отложения подобного типа обычны для верхнего мела Поволжья. Следующие находки птерозавров в России сделал только в конце 1940-х годов палеонтолог Л.С.Гликман в сеноманских отложениях близ Саратова [3, 4]. Начиная с 1986 г. кости птерозавров стали находить и в кампанских отложениях Ни-



Александр Олегович Аверьянов, профессор РАН, доктор биологических наук, заведующий лабораторией териологии Зоологического института РАН. Научные интересы связаны с изучением морфологии и эволюции позвоночных животных.

e-mail: dzharakuduk@mail.ru



Максим Саввич Архангельский, кандидат геолого-минералогических наук, доцент кафедры общей геологии и полезных ископаемых Саратовского государственного университета имени Н.Г.Чернышевского и доцент кафедры геоэкологии и инженерной геологии Саратовского государственного технического университета имени Ю.А.Гагарина. Область научных интересов — систематика и эволюция морских мезозойских рептилий.

e-mail: paleozoo@gmail.com

жнего Поволжья [5]. Отсюда по фрагментарным остаткам был описан еще один таксон волжских птерозавров — *Volgadraco bogolubovi* [6].

По мнению Боголюбова, птерозавр из Малой Сердобы наиболее близок по размерам и строе-



Среднешейные позвонки: а — *Bogolubovia orientalis* [1]; б — *Volgadraco bogolubovi* (вверху — вид сверху; внизу — вид сзади).

нию шейных позвонков к представителям рода птеранодон (*Pteranodon*) из Северной Америки. Во второй половине XIX в. различали всего пять родов позднемеловых птерозавров: *Pterodactylus*, *Ornithocheirus*, *Ornithostoma*, *Pteranodon* и *Nyctosaurus*. К роду *Ornithostoma* отнесли фрагменты челюстей беззубого птерозавра из кембриджского зеленого песчаника (альбский ярус нижнего мела) Англии [7]. Когда выяснилось, что птеранодон тоже не имеет зубов, некоторые авторы посчитали его младшим синонимом орнитостомы. Отсюда такое сложное название, которое дал Боголюбов пензенскому птерозавру: *Ornithostoma (Pteranodon) orientalis*. Пожалуй, самым необычным признаком восточной орнитостомы оказался ее крупный размер. Большинство птерозавров, известных в XIX в., происходили из юрских отложений, преимущественно из зольнховенских литографских сланцев (лагерштеттов) в Баварии, где были также найдены остатки археоптериксов. Юрские птерозавры значительно уступали по размерам меловым. Отложения зольнховенской лагуны сформировались сравнительно недалеко от берега. Сюда сносило ветром из прибрежной зоны преимущественно молодых животных, неспособных сопротивляться его сильным порывам. Долгое время эти мелкие птерозавры относились к разным видам, пока не выяснилось, что разница в размерах объясняется различным индивидуальным возрастом особей. Так, пять выделенных видов рамфоринхов из Зольнховена оказались воз-

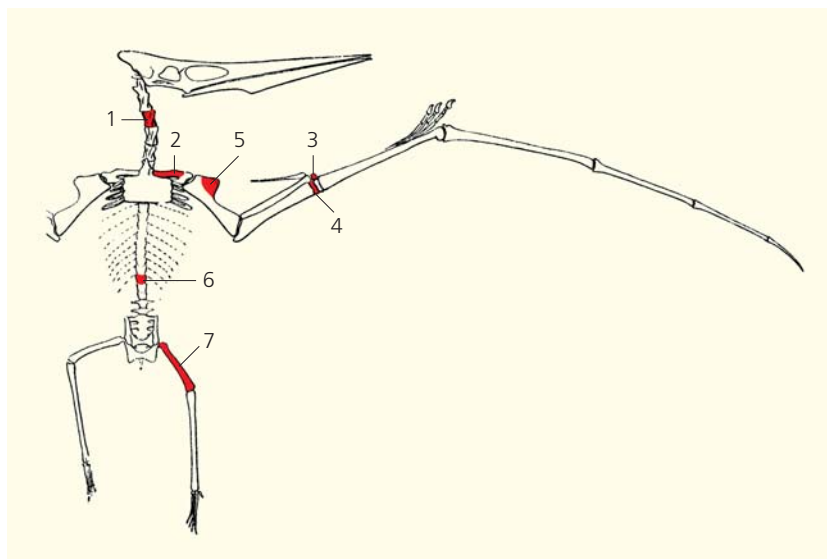
растными стадиями одного вида *Rhamphorhynchus muensteri* [8], взрослые особи которого достигали 1.8 м в размахе крыльев.

Птеранодон был первым крупным птерозавром, ставшим известным науке. Его обнаружил американский палеонтолог О.Ч.Марш в 1870 г. в верхнемеловых отложениях Канзаса (США). Экспедиции под руководством Марша в Канзасе раскопали несколько скелетов птеранодонов с размахом крыльев 6–7 м. Сто лет птеранодон был крупнейшим известным летающим ящером, но в 1972 г. в верхнемеловых отложениях Техаса (США) нашли остатки кецалькоатля (*Quetzalcoatlus*) с размахом крыльев 10–12 м. Позвонок восточной орнитостомы близок по размерам к крупным экземплярам птеранодонов из США. Боголюбов определил размах ее крыльев примерно в 6 м.

Долгое время восточную орнитостому относили к семейству Pteranodontidae, следуя определению Боголюбова [9–11]. Однако в 1989 г. ленинградский палеонтолог Л.А.Несов предположил, что восточная орнитостома в действительности относится к другой группе беззубых птерозавров — к аждархидам [12]. Аждархиды в позднем мелу имели всеветное распространение, тогда как птеранодонтиды в те времена были известны преимущественно из Северной Америки [13–15]. Восточная орнитостома была выделена Несовым в особый род аждархид — *Bogolubovia*.

Остатки птеранодонов в США собирают уже более 100 лет, и количество собранных скелетов этих

летающих ящеров в различных музеях уже превышает 1100 экземпляров. Коллекция позднемеловых птерозавров из России гораздо более скромная и включает изолированные и большей частью фрагментарные кости. Однако ситуация постепенно улучшается. В 2017–2019 гг. сотрудники Саратовского государственного технического университета провели масштабные раскопки на наиболее перспективном местонахождении, расположенном у с.Белое Озеро в Саратовской обл. С учетом более ранних сборов это местонахождение дало внушительную по нашим меркам коллекцию из 20 костей птерозавров. По количеству определимых костей это одно из крупнейших местонахождений позднемеловых летающих яще-

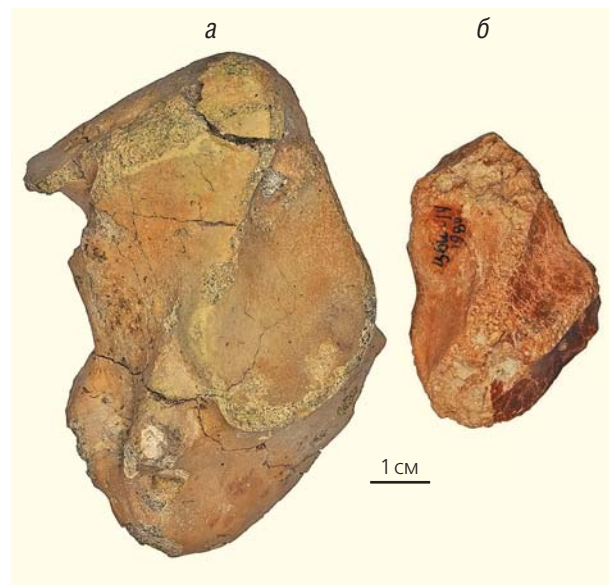


Скелет птеранодона, на котором показаны кости птеранодонтиды, найденные у с.Белое Озеро. 1 — средний шейный позвонок, 2 — лопатка, 3 — преаксиальная кость, 4 — проксимальная синкарпальная кость, 5 — плечевая кость, 6 — грудной позвонок, 7 — бедренная кость.

ров в Европе. Изучение коллекции привело к неожиданному открытию: в ней представлены кости двух разных птерозавров. Ранее считалось, что в позднем мелу Восточного полушария была представлена только одна группа птерозавров — аждархиды. Часть костей птерозавров из Белого Озера безусловно относится к этому семейству летающих рептилий. Другие кости можно уверенно отнести к представителю семейства Pteranodontidae. В полученном материале также имеются кости, которые имеют практически одинаковое строение у птеранодонтид и аждархид. Эти остатки пока не удается однозначно отнести ни к одной из этих групп.

Описание всех костей птерозавров из Белого Озера, которые можно однозначно отнести к птеранодонтиду, было недавно опубликовано [16]. Это средний шейный позвонок, грудной позвонок, фрагменты лопатки и плечевой кости, проксимальная синкарпальная, преаксиальная карпальная и бедренная кости. У птерозавров кости запястья сливаются в две большие кости: проксимальную и дистальную синкарпальные, которые соединяются сложным суставом. Проксимальная синкарпальная кость птеранодонтида из Белого Озера уникальна своими огромными размерами — 60×84 мм. Это самая крупная известная проксимальная синкарпальная кость птерозавров. Возможно, у кецалкоатля такая кость была еще крупнее, но публикаций о ней нет. К слившимся костям запястья у птерозавров также крепилась особая кость — преаксиальная карпальная, с которой сочленяется птероид — тонкая, уникальная для птерозавров косточка, с помощью которой регулировался наклон пропатагиума (кожистой складки между шейным отделом и крылом). Преаксиальная карпальная кость птеранодонтида из Белого Озера практически неотличима по строению от аналогичной кости американского птеранодона [16]. Особый интерес представляет практически полная бедренная кость птеранодонтида. Целые бедренные кости птерозавров такой сохранности встречаются исключительно редко. На этой хорошо видна одна из особенностей, отличающая бедренные кости птеранодонтид и аждархид: на дистальном эпифизе медиальный и латеральные мыщелки асимметричны, латеральный больше выступает назад и вбок. У аждархид дистальный эпифиз почти симметричный, латеральный и медиальный мыщелки развиты примерно одинаково.

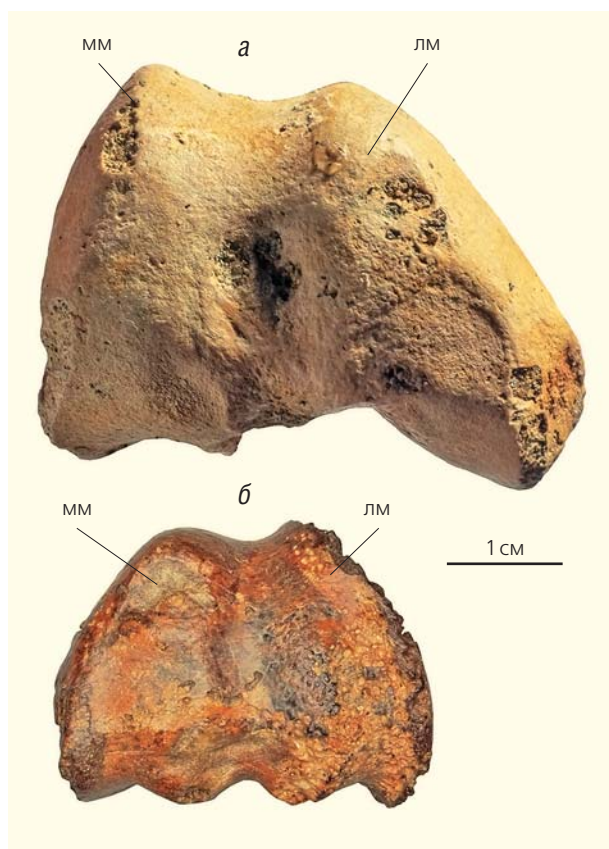
Находки птеранодонтид у с.Белое Озеро позволили по-новому взглянуть на второго волжского птерозавра — *Volgadraco bogolubovi*. При описа-



Правые проксимальные синкарпальные кости (вид с дистальной стороны): а — птеранодонтида из Белого Озера; б — аждархида *Azhdarcho lancicollis*.



Левая бедренная кость птеранодонтида из Белого Озера: а — вид сзади, б — вид спереди и сбоку.



Левые бедренные кости (вид с дистального конца): а — птеранодонтида из Белого Озера, б — аждархида *Azhdarcho lancicollis*. Отмечены: лм — латеральный мыщелок, мм — медиальный мыщелок.

нии этот таксон был отнесен к аждархидам [6]. Для представителей этой группы характерна длинная шея с удлинёнными средними позвонками — с пятого по шестой (всего у птеродактилоидов было девять шейных позвонков). Удлиненные шейные позвонки аждархид имели весьма необычное строение. Тело позвонка большей частью соединялось с невральной дугой, образуя длинную полую трубку. Остистый отросток расположен в задней части позвонка, он очень низкий, едва заметный. По бокам и сверху от переднего и заднего отверстия неврального канала находятся пневматические отверстия, ведущие в длинные каналы, которые идут параллельно невральному. А вот пневматического отверстия на боковой стенке позвонка (оно есть у многих птерозавров) на средних позвонках аждархид нет. Позвонков с таким признаками никогда не находили в Поволжье. Для волгадрако известно два шейных позвонка: последний девятый, короткий у всех птеродактилоидов, и умеренно длинный позвонки с мощным остистым отростком, зани-

мавшим почти всю длину невральной дуги, и отверстием пневматизации на боковой стороне. При описании волгадрако мы посчитали, что это третий шейный позвонки, который имеет примерно такое же соотношение длины и ширины, как у аждархид [6]. На момент описания трудно было представить, что в Поволжье могли присутствовать остатки других птерозавров, кроме аждархид. Теперь, после находки бесспорных птеранодонтид в Белом Озере, стало ясно, что шейные позвонки волгадрако по морфологии гораздо больше соответствуют таковым птеранодонтид [17]. Позвонки волгадрако, который мы считали третьим шейным, — скорее всего, средний шейный (четвертый—шестой). У птеранодона на всех шейных позвонках были мощные остистые отростки и отверстие пневматизации на боковой стенке. Таким образом, волгадрако был переведен нами в семейство Pteranodontidae [16].

Находки птеранодонтид у с.Белое Озеро позволили найти ответ и на другую загадку. Волгоградский исследователь А.А.Ярков еще в 1992 г. нашел на поздне меловом (кампанском) местонахождении Полунино 2 в Волгоградской обл. фрагмент необычной кости птерозавра. Эта находка долго не поддавалась определению, поскольку заметно отличалось от костей аждархид, к которым по тогдашней парадигме она должна была относиться. Теперь выяснилось, что данный фрагмент почти не отличается от локтевой кости птеранодона, так что данную находку следует отнести к Pteranodontidae [18].

Описанные выше кардинальные изменения в наших представлениях о разнообразии птерозавров в позднем мелу Восточной Европы вновь ставят вопрос о таксономической принадлежности боголюбовии. Решить этот вопрос не так просто, учитывая, что образец, описанный Боголюбовым, не сохранился, а само местонахождение (Дружинин овраг) заросло лесом и недоступно для палеонтологических раскопок. Правда, фрагментарные кости птерозавров в окрестностях Малой Сердобы находили и позже [5], но они не несут диагностических признаков и не проливают свет на систематическое положение боголюбовии. Другая проблема заключается, как ни странно, в недостаточной изученности американского птеранодона, на что обращал внимание еще Боголюбов [1]. Несмотря на 1100 скелетов птеранодона в американских музеях, детальных работ с описанием их морфологии очень немного [17, 19]. Это связано с тем, что большинство костей этих птерозавров раздавлено и находится в сочленении, что сильно осложняет изучение морфологии суставов между костя-



Место первой находки птерозавра в России — Дружинин овраг близ с.Малая Сердоба, Пензенская обл.

Фото М.С.Архангельского

ми. В полной мере это касается шейных позвонков — до сих пор опубликовано лишь одно изображение среднешейного позвонка сзади [19: табл.6, фиг.14], видимо, не очень достоверное. Все же на позвонке боголюбовии есть ряд особенностей, свидетельствующих о его принадлежности птеранодонтиду. Эти же особенности можно наблюдать и на позвонке волгадрако. Задний мыщелок тела позвонка веретеновидный, тогда как у аждархид он часто вогнут сверху. Постэкзапофизы (отростки, идущие вбок от этого мыщелка) сравнительно длинные и мощные, а у аждархид они заметно короче. Отверстия пневматизации по бокам неврального канала очень крупные, больше отверстия самого канала. У аждархид они, как правило, меньше неврального канала, имеется также дополнительное отверстие пневматизации, расположенное сверху от канала. Хотя верхняя часть невральной дуги у боголюбовии сильно разрушена, кажется, что остистый отросток был мощный — как у волгадрако и птеранодона, тогда как у аждархид он намного меньше.

Из этого следует, что Боголюбов был прав. Позвонок восточной «орнитостомы» почти наверняка принадлежит птеранодонтиду. Если и волгадрако — представитель птеранодонтид, то не следует ли отнести все эти кости к одному виду? Ранее мы уже предполагали возможную синонимию родов *Bogolubovia* и *Volgadraco*, отложив решение этого вопроса до получения более полного материала [6]. Между позвонками боголюбовии и волгадрако имеются некоторые различия. Гребень между постзигапофизами, идущий над невральным каналом, у боголюбовии и птеранодона выпуклый вверх, а у волгадрако он прямой. У волгадрако и птеранодона есть также вертикальный гребень, перпендикулярный предыдущему и идущий на заднюю сторону остистого отростка. У боголюбовии такого гребня не видно, но не результат ли это худшей сохранности ископаемого позвонка? Пока не ясно: имеют ли отмеченные признаки таксономическое значение или могут просто варьировать на разных шейных позвонках — их морфология у птеранодонтид недостаточно изучена. Необходимы новые

ископаемые находки, чтобы решить эту таксономическую проблему.

Обнаружение североамериканских птеранодонтид в позднем мелу Поволжья может показаться удивительным, однако это открытие хорошо согласуется с другими находками представителей североамериканской фауны позвоночных в кампане данного региона. К таким находкам относятся гигантские морские черепахи *Protostegidae* (близкие к *Protostega gigas*) [20], мозазавриды *Clidastes propython* [21] и зубастые птицы *Hesperornis* [22]. Отмеченные таксоны характерны для верхнемеловой формации Ниобрара в Канзасе. Это геологическое образование сложено преимущественно псчим мелом, образовавшимся на дне неглубокого эпиконтинентального Внутреннего моря, которое в течение почти всего позднемелового периода разделяло Северную Америку на два континента: западную Ларамиду и восточную Аппалачию. Именно оттуда происходит большая часть находок американских птеранодонов. Птеранодонтиды долгое время считались эндемика-

ми Северной Америки. Однако недавно птеранодонтид (*Tethydraco regalis*) был описан из отложений конца позднего мела в Северной Африке (Марокко) [23]. Этот птеранодонтид жил совместно с аждархидами и никтозавридами. Кости крупного птеранодонтида также обнаружили в позднем мелу о.Хоккайдо в Японии [24]. Птеранодонтиды также, возможно, представлены в верхнем мелу восточного побережья США Великобритании и Венгрии [16]. Как и североамериканский птеранодон, евроазиатские птеранодонтиды были крупными животными. Размах крыльев японского птеранодонтида оценивается в 6.8 м — это крупнейшая летающая рептилия Азии [24]. Птеранодонтид из Белого Озера с размахом крыльев около 6.5 м лишь немного уступал ему [16]. Новые находки птеранодонтид в Восточном полушарии свидетельствует, что это была довольно успешная и широко распространенная группа летающих ящеров. Эти находки также подчеркивают, насколько мало мы еще знаем эволюционную историю птерозавров. ■

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (грант 19-14-00020).

Литература / References

1. Боголюбов Н.Н. О позвонке птеродактиля из верхнемеловых отложений Саратовской губернии. Ежегодник по геологии и минералогии России. 1914; 16(1): 1–7. [Bogolyubov N.N. On the pterodactyl vertebra from the Upper Cretaceous deposits of Saratov Province. Ezhegodnik po Geologii i Mineralologii Rossii. 1914; 16(1): 1–7. (In Russ.).]
2. Butler R.J., Benson R.B.J., Barrett P.M. Pterosaur diversity: Untangling the influence of sampling biases, Lagerstätten, and genuine biodiversity signals. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2013; 372: 78–87.
3. Хозацкий Л.И. Птерозавр сеномана (поздний мел) Саратова. Вестник Санкт-Петербургского университета. Сер.3. 1995; 2(10): 115–117. [Khozatsky L.I. Pterosaur of the Cenomanian (Late Cretaceous) of Saratov. Vestnik Sankt-Peterburgskogo Universiteta, Seriya 3. 1995; 2(10): 115–117. (In Russ.).]
4. Аверьянов А.О. Орнитохейриды (Pterosauria, Ornithocheiridae) середины мела России и Узбекистана. Палеонтологический журнал. 2007; 1: 75–82. [Averianov A.O. Mid-Cretaceous ornithocheirids (Pterosauria, Ornithocheiridae) from Russia and Uzbekistan. Paleontological Journal. 2007; 41(1): 79–86.]
5. Аверьянов А.О. Новые находки аждархид (Pterosauria, Azhdarchidae) в позднем мелу России, Казахстана и Средней Азии. Палеонтологический журнал. 2007; 2: 73–79. [Averianov A.O. New records of azhdarchids (Pterosauria, Azhdarchidae) from the Late Cretaceous of Russia, Kazakhstan, and Central Asia. Paleontological Journal. 2007; 41(2): 189–197.]
6. Аверьянов А.О., Архангельский М.С., Первушов Е.М. Новый аждархид (Pterosauria, Azhdarchidae) из позднего мела Поволжья. Палеонтологический журнал. 2008; 6: 61–68. [Averianov A.O., Arkhangelsky M.S., Pervushov E.M. A new Late Cretaceous azhdarchid (Pterosauria, Azhdarchidae) from the Volga Region. Paleontological Journal. 2008; 42(6): 634–642.]
7. Averianov A.O. *Ornithostoma sedgwicki* — valid taxon of azhdarchoid pterosaurs. *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*. 2012; 316(1): 40–49.
8. Bennett S.C. A statistical study of *Rhamphorhynchus* from the southern limestone of Germany: year classes of a single large species. *Journal of Paleontology*. 1995; 69(3): 569–580.
9. Хозацкий Л.И., Юрьев К.Б. Надотряд Pterosauria. Летающие ящеры. Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся и птицы. М., 1964; 589–603. [Khozatsky L.I., Yur'ev K.B. Superorder Pterosauria. Flying reptiles. Fundamentals of Paleontology. Amphibians, Reptiles and Birds. Moscow, 1964; 589–603. (In Russ.).]
10. Wellnhofer P. Handbuch der Paläoherpétologie. Teil 19. Pterosauria. Stuttgart; N.Y., 1978.
11. Хозацкий Л.И. Класс Reptilia. Пресмыкающиеся. Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. Т. XI: Верхний отдел меловой системы. М., 1949; 268–281. [Khozatsky L.I. Class Reptilia. Reptiles. Atlas of the leading forms of the fossil faunas of the USSR. V.XI: Upper Cretaceous. Moscow, 1949; 268–281. (In Russ.).]

12. Несов Л.А., Ярков А.А. Новые птицы мела — палеогена СССР и некоторые замечания по истории возникновения и эволюции класса. Труды Зоологического института АН СССР. 1989; 197: 78–97. [Nesov L.A., Yarkov A.A. New Cretaceous–Paleogene birds of the USSR and some remarks on the origin and evolution of the class Aves. Trudy Zoologicheskogo Instituta AN SSSR. 1989; 197: 78–97. (In Russ.).]
13. Averianov A.O. Review of taxonomy, geographic distribution, and paleoenvironments of Azhdarchidae (Pterosauria). ZooKeys. 2014; 432: 1–107.
14. Witton M.P. Titans of the skies: azhdarchid pterosaurs. Geology Today. 2007; 23(1): 33–38.
15. Witton M.P. Pterosaurs: Natural History, Evolution, Anatomy. Princeton; Oxford, 2013.
16. Averianov A.O., Arkhangelsky M.S. A large pteranodontid pterosaur from the Late Cretaceous of Eastern Europe. Geological Magazine. 2020; 1–13.
17. Bennett S.C. The osteology and functional morphology of the Late Cretaceous pterosaur *Pteranodon*. Part I. General description and osteology. Palaeontographica, Abteilung A: Palaeozoologie, Stratigraphie. 2001; 260(1–6): 1–112.
18. Аверьянов А.О., Ярков А.А. Первая находка птеранодонтиды (Pterosauria, Pteranodontidae) в позднем мелу нижнего Поволжья. Палеонтологический журнал. 2021; 1: 104–108. [Averianov A.O., Yarkov A.A. The first record of a pteranodontid (Pterosauria, Pteranodontidae) from the Late Cretaceous of the Lower Volga Region. Paleontological Journal. 2021; 55(1): 101–104.]
19. Eaton G.F. Osteology of *Pteranodon*. Memoirs of the Connecticut Academy of Arts and Science. 1910; 2: 1–38.
20. Danilov I.G., Obraztsova E.M., Arkhangelsky M.S. et al. Cretaceous chelonoid turtles of Northern Eurasia: previous records and new findings. Turtle Evolution Symposium, Japan 2018: Program and Abstracts. Tübingen, 2018; 30–33.
21. 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.]
22. Зеленков Н.В., Пантелеев А.В., Ярков А.А. Новые находки гесперорнисов в Европейской России, с замечаниями по систематике евразийских Hesperornithidae. Палеонтологический журнал. 2017; 5: 89–97. [Zelenkov N.V., Panteleyev A.V., Yarkov A.A. New finds of hesperornithids in the European Russia, with comments on the systematics of Eurasian Hesperornithidae. Paleontological Journal. 2017; 51(5): 547–555.]
23. Longrich N.R., Martill D.M., Andres B. Late Maastrichtian pterosaurs from North Africa and mass extinction of Pterosauria at the Cretaceous–Paleogene boundary. PLoS Biology. 2018; 16(3): e2001663.
24. Kellner A.W.A., Costa F.R., Wang X., Cheng X. Redescription of the first pterosaur remains from Japan: the largest flying reptile from Asia. Historical Biology. 2016; 28 (1–2): 304–309.

Pteranodons from Russia

A.O.Averianov¹, M.S.Arkhangelsky^{2,3}

¹Zoological Institute, RAS (Saint Petersburg, Russia)

²Saratov Chernyshevsky State University (Saratov, Russia)

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

The first pterosaur finding in Russia dates back to 1911; it was done in the Upper Cretaceous sediments of Penza Oblast. The discovered cervical vertebra fragment (the holotype of *Bogolubovia orientalis*) was subsequently referred to the Pteranodontidae and Azhdarchidae. New findings in the Upper Cretaceous of Saratov Oblast demonstrate coexistence of two pterosaurian taxa, azhdarchids and pteranodontids. *Volgadraco bogolubovi*, the second taxon of Volga pterosaurs, is also attributed to the Pteranodontidae. New findings show that pteranodontids were flourishing and widely distributed group of Late Cretaceous pterosaurs.

Keywords: pterosaurs, Pteranodontidae, Cretaceous, Russia.