

## ДРЕВНЕЙШИЕ ИСКОПАЕМЫЕ СЛЕДЫ ЖИЗНЕНДЕЯТЕЛЬНОСТИ В АССОЦИАЦИИ С БИОТОЙ ЭДИАКАРСКОГО ТИПА ИЗ ВЕРХНЕГО ВЕНДА ЮЖНОГО УРАЛА

© 2023 г. А. В. Колесников<sup>1,\*</sup>, В. Д. Десяткин<sup>1</sup>, В. А. Терехова<sup>1</sup>,  
В. Н. Паньков<sup>1</sup>, член-корреспондент РАН А. В. Маслов<sup>1</sup>

Поступило 02.05.2023 г.

После доработки 30.06.2023 г.

Принято к публикации 30.06.2023 г.

Изучены ихнофоссилии и остатки палеопасцихид из басинской свиты ашинской серии венда Южного Урала (юго-западная периферия Сулеймановской антиклинали, Челябинская обл., г. Усть-Катав, Шубинский карьер). Показано, что общая морфология и сохранность ихнофоссилий схожи с поздневендинскими–раннекембрийскими субгоризонтальными двуслойными норами *Didymaulichnus*. Установлено, что палеонтологические остатки приурочены к краине мелководным обстановкам осадконакопления и расположены стратиграфически ниже пласта вулканических туфов, циркон из которых имеет U–Pb-изотопный возраст  $578 \pm 7$  млн лет. До настоящего момента считалось, что первое появление роющих организмов и связанная с ними “агрономическая революция” приурочены к временному интервалу ~560–550 млн лет. Результаты нашего исследования показывают, что подвижный бентос и биологическое перемешивание осадка могли появиться на 20–30 млн лет раньше, а также подтверждают гипотезу о том, что начало первой “агрономической революции” и “кембрийского взрыва” биоразнообразия значительно не совпадали по времени.

**Ключевые слова:** венд, Южный Урал, ихнофоссилии, биота эдиакарского типа, агрономическая революция, *Palaeopascichnus*, *Didymaulichnus*

**DOI:** 10.31857/S2686739723600856, **EDN:** DTZMTW

С началом кембрийского периода связан важнейший этап эволюции жизни на Земле – перестройка биосферы протерозойского типа в фанерозойский [1]. Одними из главных причин наблюдавших изменений являются глобальное распространение и активное освоение роющими организмами осадка в переходном интервале до кембрия–кембрия [2]. Так, на временной отметке ~550 млн лет появление в морских бассейнах ползающих и роющих билатерий и последующее увеличение глубины и интенсивности переработки осадка привели к значительному снижению роли микробиальных матов в морских экосистемах и практически полному исчезновению мягкотелых организмов эдиакарского типа [3, 4]. Данное событие получило в литературе специальное обозначение – “первая агрономическая революция” [5]. Несмотря на очевидные успехи в области изучения пограничных отложений докембрия и кембрия недостаточная изученность и отсутствие ин-

формации из ключевых разрезов все еще не позволяют точно оценить время появления “первых агрономов” в ископаемой летописи докембрия.

До настоящего момента наиболее древние палеонтологические свидетельства ископаемых следов жизнедеятельности были представлены примитивными горизонтальными ходами и вертикальными норами с примерным возрастом 560–565 млн лет [6, 7]. В данной статье мы приводим результаты исследования макроскопических остатков эдиакарского типа (палеопасцихиды) и ихнофоссилий из разреза басинской свиты ашинской серии венда, расположенного в юго-западной части Сулеймановской антиклинали и частично вскрытого в Шубинском карьере на северной окраине г. Усть-Катав (Челябинская обл.). Возраст указанных остатков существенно древнее предыдущих находок.

Ашинская серия представляет собой наиболее молодые отложения протерозоя Башкирского мегантиклиниория на западном склоне Южного Урала (рис. 1 а). Она объединяет бакеевскую, урюкскую, басинскую, куккарскую и зигансскую свиты [8]. На вендинский возраст серии указали уже первые K–Ar-датировки глауконита из

<sup>1</sup>Геологический институт Российской академии наук,  
Москва, Россия

\*E-mail: anton.kolesnikov@icloud.com

песчаников бакеевской, урюкской и басинской свит, составившие соответственно 625–615, 590 и 570 млн лет [9]. Помимо этого, в басинской и зиганской свитах обнаружены ископаемые остатки организмов эдиакарского типа [10]. Среди них диагностирован индекс-таксон *Palaeopascichnus linearis*, диапазон распространения которого, в хроностратиграфическом смысле, соответствует объему вендской системы (~600–535 млн лет) [11]. В 2011 г. из прослоя вулканических (пепловых) туфов в разрезе ашинской серии на северной окраине г. Усть-Катав получен U–Pb-взраст циркона, который составил  $548.2 \pm 7.6$  млн лет [12]. Позже циркон из этого туфового прослоя был проанализирован повторно, и получено значение возраста  $547.6 \pm 3.8$  млн лет [13]. Тем не менее стратиграфическое положение части разреза с туфовыми прослойями в г. Усть-Катав являлось предметом дискуссии. Так, по мнению одних исследователей, он принадлежит зиганской свите [12, 13], согласно другим – басинской [14].

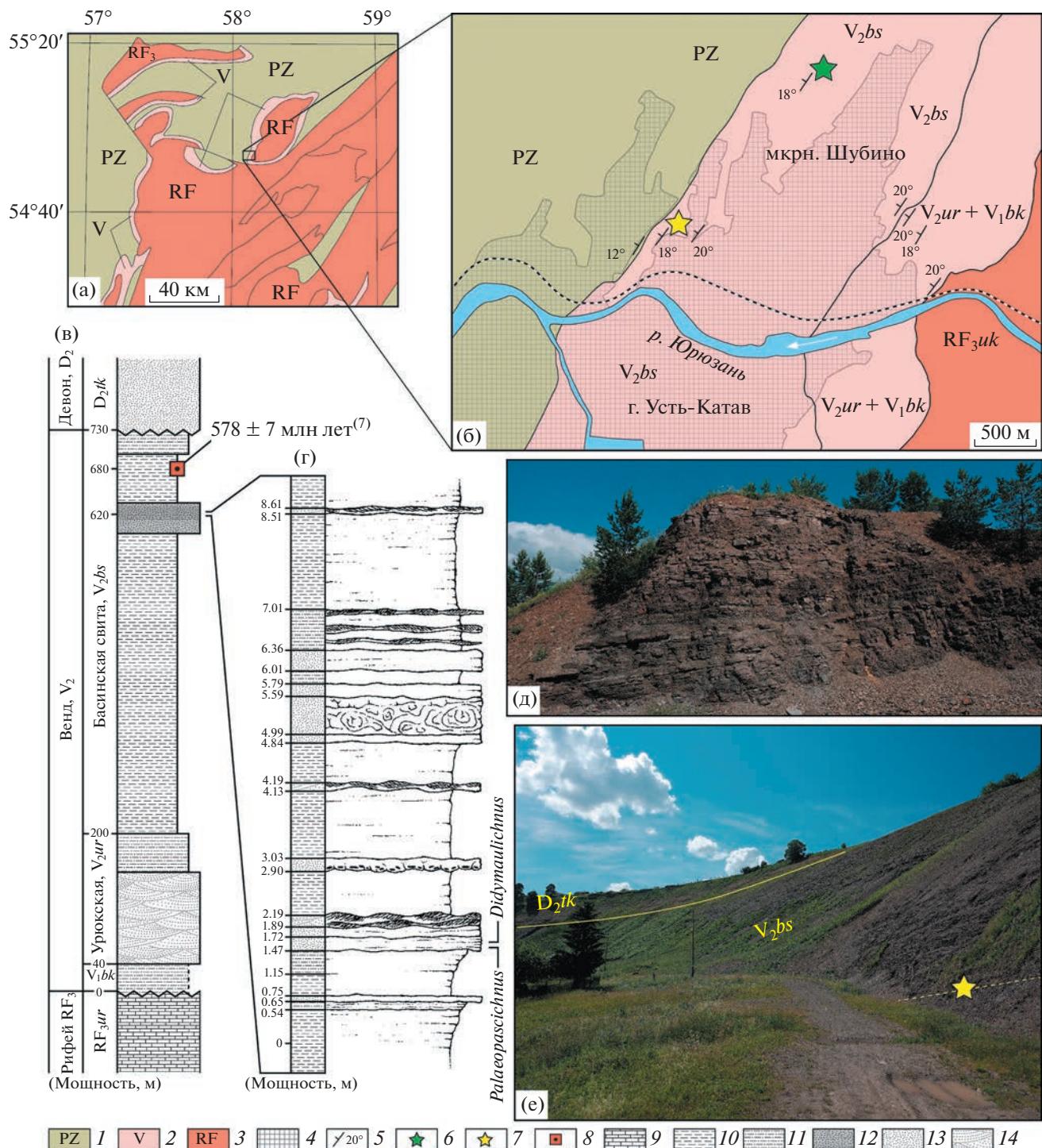
Относительно “молодой” U–Pb-взраст вулканического циркона и отсутствие классических представителей биоты эдиакарского типа, таких как дикинсонии, рангеморфы, трибрахициумы и другие, позволили отнести большую часть ашинской серии, начиная с урюкской свиты, к котлинскому горизонту венда Восточно-Европейской платформы (ВЕП) [12, 14]. В то же время более “древний” Rb–Sr-изохронный возраст аутигенного глауконита из песчаников бакеевской свиты ( $642 \pm 9$  млн лет) [15] позволил предполагать наличие в разрезе ашинской серии перерыва между бакеевской и урюкской свитами. Вместе с тем в 2020 г. для циркона из пепловых туфов басинской свиты на западном крыле Алатауского антиклиниория (новая дорога с. Петровское–д. Кулгунино) получен U–Pb-изотопный возраст  $573 \pm 2$  млн лет [16]. В 2022 г. еще раз продатирован циркон из пепловых туфов басинской свиты на юго-западном крыле Сuleймановской антиклинали ( $578 \pm 7$  млн лет, северная окраина г. Усть-Катав), на восточном крыле Алатауского антиклиниория ( $570 \pm 2$  млн лет, д. Толпарово), а также циркон из пепловых туфов зиганской свиты на западном крыле Алатауского антиклиниория ( $566 \pm 5$  млн лет, новая дорога с. Петровское–д. Кулгунино) [17]. Все эти датировки циркона из пепловых туфов позволили, в конечном счете, уверенно коррелировать структурно разобщенные разрезы ашинской серии Башкирского мегантиклиниория. Новые данные не подтверждают прежние значения изотопного возраста циркона из вулканических туфов басинской свиты ( $\sim 548 \pm 4$  млн лет) [12, 13], которые, по мнению [17], являются ошибочными, но не противоречат ранее полученным датировкам из бакеевской ( $642 \pm 9$  млн лет) [15] и басинской свит ( $573 \pm 2$  млн лет) [16].

В 2022 г. мы провели доизучение фрагментов разрезов и обнажений ашинской серии в окрестностях г. Усть-Катав (рис. 1 а, б), что позволило уточнить строение урюкской и басинской свит, а также установить положение пепловых туфов с возрастом  $578 \pm 7$  млн лет [17] и палеонтологических остатков в разрезе.

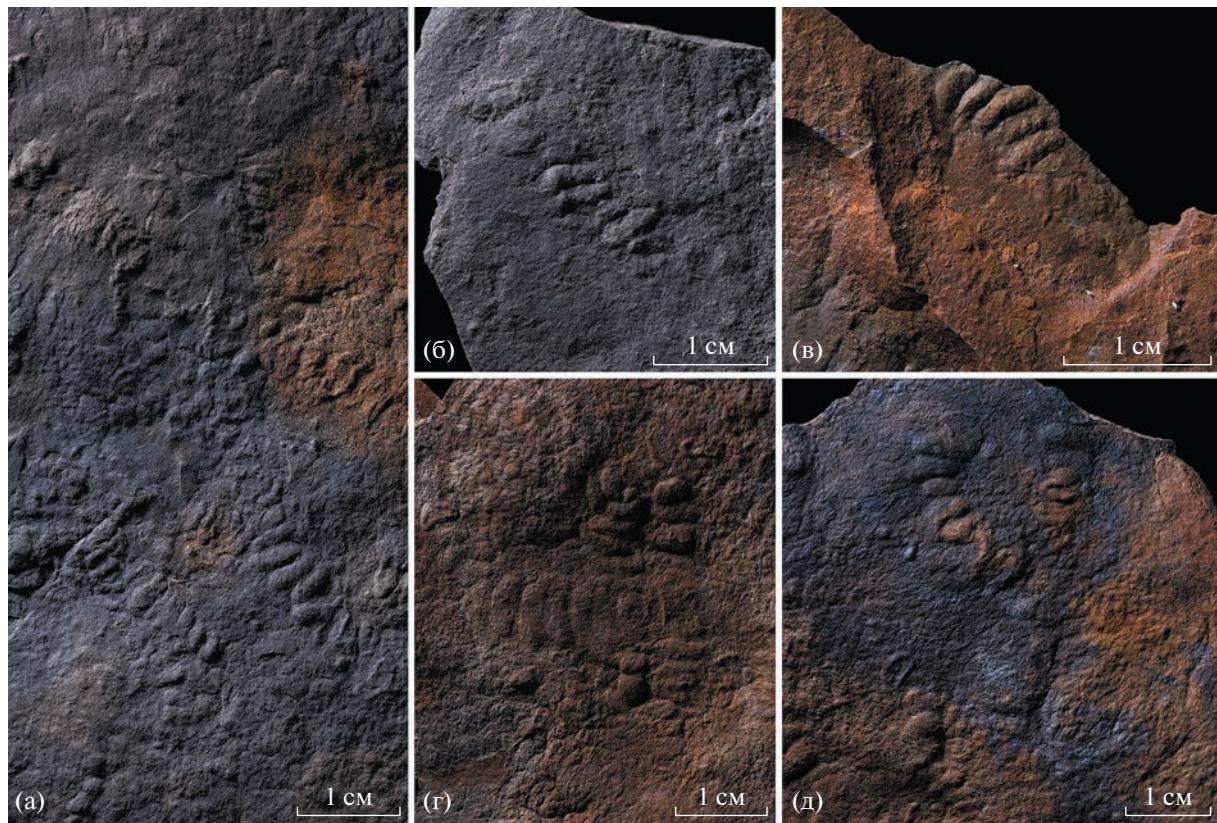
**Бакеевская свита.** Залегает несогласно на строматолитовых известняках уксской свиты верхнего рифея и наилучшим образом представлена в обнажении в железнодорожной выемке на восточной окраине г. Усть-Катав и южном склоне горы Медведь (рис. 1 б). Свита представлена здесь преимущественно толщей (40 м) переслаивающихся мелкозернистых зеленовато-серых песчаников с алевролитами и аргиллитами. Палеонтологические остатки в бакеевской свите не обнаружены.

**Урюкская свита.** Залегает согласно, без видимых признаков перерыва, на бакеевской свите. Контакт свит на юго-западном склоне горы Медведь и восточном склоне горы Шихан задернован (рис. 1 б). Наиболее представительные разрезы обнажены на склонах и вершине горы Шихан, а также на северо-восточной окраине г. Усть-Катав вдоль автодороги в направлении д. Минка. Нижняя и средняя части свиты представлены толщей (115 м) средне- и крупнозернистых косослоистых арковых песчаников. Верхняя часть урюкской свиты обнажена в многочисленных грифках, траншеях и сериях обнажений вдоль улиц частного сектора на северо-восточной окраине города. Она представлена преимущественно толщей (45 м) переслаивающихся арковых песчаников с алевролитами и редкими слоями аргиллитов. Общая мощность урюкской свиты составляет, по нашим данным, ~160 м; ранее она была оценена в 125 м [14]. Палеонтологические остатки в урюкской свите не обнаружены.

**Басинская свита.** Залегает согласно, без видимых признаков перерыва, на урюкской свите. Контакт свит можно видеть в небольшом обнажении (грифке) приблизительно в 100 м восточнее частного сектора (ул. Феничева) г. Усть-Катав (54.940783 с.ш., 58.195957 в.д.). Нижняя и средняя части басинской свиты обнажены в многочисленных грифках на северо-восточной и северной окраинах города. Суммарно в них вскрыта мощная (до 390 м) толща переслаивающихся коричневато-серых аргиллитов и зеленовато-серых алевролитов с редкими прослойками маломощных (до 20 см) зеленовато-серых пластов песчаников. Верхняя часть свиты обнажена на северной (Шубинский карьер) и северо-западной окраинах города. В Шубинском карьере вскрыта пачка (40 м) тонко переслаивающихся (биоламинитовых) алевролитов и песчаников. В восточной части карьера в одной из стенок обнажена (рис. 1 г, д) тол-



**Рис. 1.** Схема расположения местонахождения ископаемых следов жизнедеятельности и биоты эдиакарского типа на юго-восточном обрамлении Восточно-Европейской платформы: а – северо-западная часть Башкирского мегантиклиниория; б – геологическое строение окрестностей г. Усть-Катав; в – разрез ашинской серии в окрестностях города; г – фрагмент обнажения басинской свиты с указанием уровня палеонтологических находок; д – изученное обнажение басинской свиты в Шубинском карьере; е – обнажение верхней части басинской свиты на северо-западной окраине города. 1 – палеозойские толщи; 2 – ашинская серия, венд; 3 – рифейские толщи; 4 – городская застройка; 5 – элементы залегания осадочных пород; 6 – местоположение изученного обнажения басинской свиты в карьере; 7 – местоположение точки отбора пепловых туфов, по которым получена датировка  $578 \pm 7$  млн лет [17]; 8 – положение пепловых туфов в разрезе ашинской серии; 9 – известняки; 10 – переслаивание аргиллитов и алевролитов; 11 – переслаивание аргиллитов, алевролитов и песчаников; 12 – биоламинитовые алевролиты и песчаники; 13 – песчаники; 14 – косослоистые песчаники. Индексами на колонке и геологической карте обозначены свиты: RF<sub>3</sub>uk – уксская, V<sub>1</sub>bk – бакеевская, V<sub>2</sub>ur – урюкская, V<sub>2</sub>bs – басинская, D<sub>2</sub>tk – такатинская.



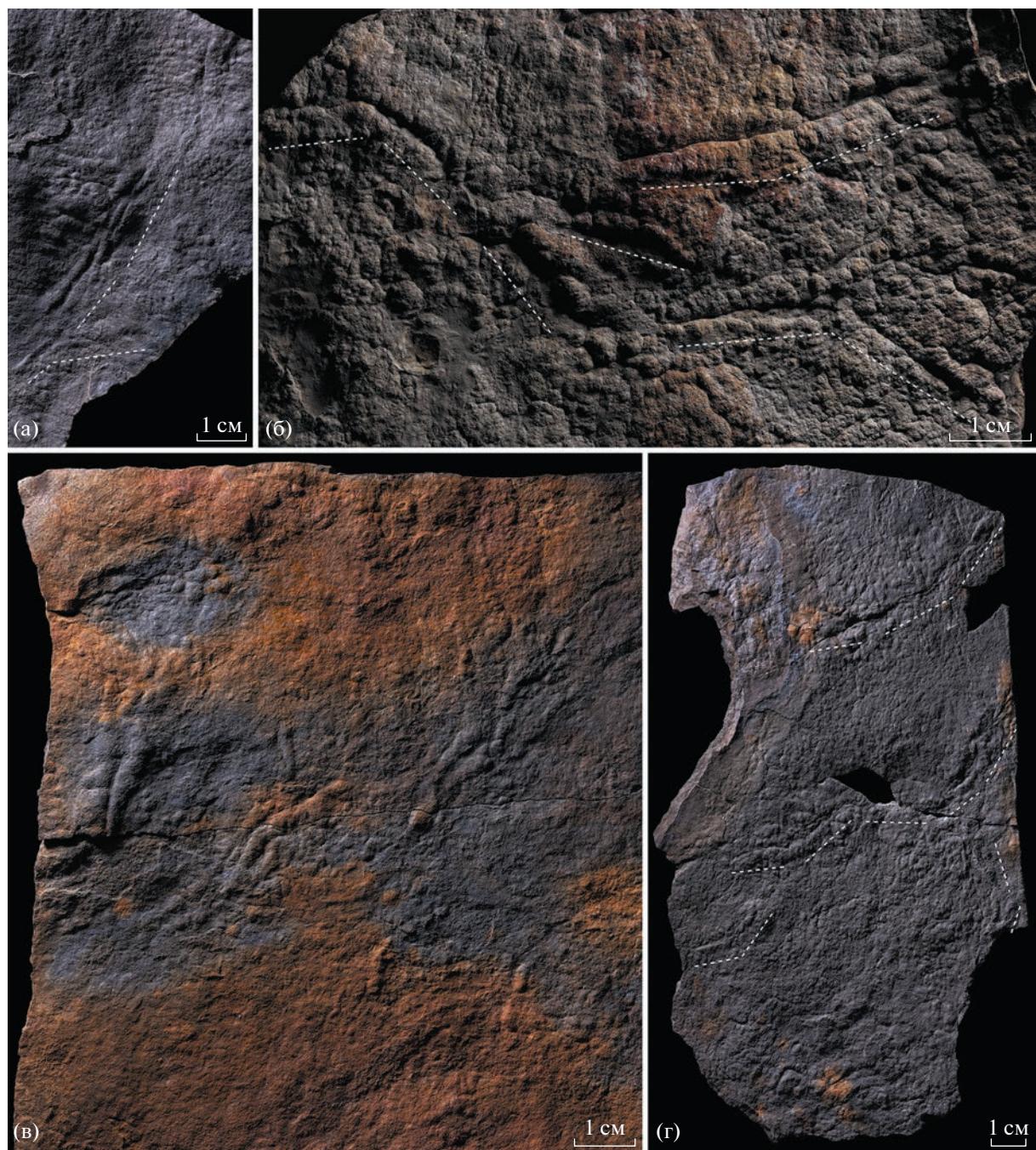
**Рис. 2.** Представители ископаемой биоты эдиакарского типа (группа палеопасцихнид) из басинской свиты в Шубинском карьере: а – обр. № SU22/21-3, *Palaeopascichnus linearis*; б – обр. № SU22/21-4, *P. linearis*; в – обр. № AG-2019-53, *P. linearis*; г, д – обр. № SU22/21-2, *P. delicatus*.

ща (9 м), в которой обнаружены многочисленные и хорошо диагностируемые ископаемые остатки следов жизнедеятельности и организмов группы палеопасцихнид.

Указанная толща представлена зеленовато-серыми тонкослоистыми биоламинитовыми алевролитами (пласты мощностью 0.3–1.5 м), темно- и зеленовато-серыми параллельнослоистыми биоламинитовыми мелкозернистыми песчаниками (0.1–0.4 м), зеленовато-серыми песчаниками с косоволнистой слоистостью, в редких случаях – с многоэтажной косой слоистостью (0.05–0.3 м) и такого же цвета песчаниками с конволютной слоистостью (0.5–0.6 м) (рис. 1 г). На подошве пластов песчаников обнаружены многочисленные слепки трещин усыхания, мелких кубических кристаллов соли и отпечатки микробиально-индустрированных осадочных текстур (шагреневые поверхности, текстуры типа “слоновья кожа” и пузырчатые образования микробиальных матов), а в некоторых случаях в нижней части песчаников присутствуют мелкие плоские глиняные гальки. Наблюдаемые особенности строения данного интервала разреза басинской свиты характерны для крайне мелководных участков бассейнов, приливно-отливных равнин и лагун, которые были

подвержены кратковременным периодическим осушениям. На подошвах параллельнослоистых биоламинитовых песчаников (рис. 1 г, инт. 1.47–1.72 м) обнаружены объемные слепки палеопасцихнид (рис. 3) и следов перемещения организмов в осадке (рис. 4).

Самая верхняя часть разреза басинской свиты в окрестностях г. Усть-Катав обнажена на его северо-западной окраине. Она представлена толщей (65 м) переслаивающихся коричневато-серых аргиллитов и зеленовато-серых алевролитов с редкими прослойками маломощных (до 10 см) зеленовато-серых песчаников. В свите на уровне 480 м от подошвы присутствует несколько прослоев вулканических (пепловых) туфов (рис. 1 е), для одного из которых получен U–Pb-возраст  $578 \pm 7$  млн лет [17]. Выше обнажена толща переслаивающихся зеленовато-серых аргиллитов, алевролитов и песчаников (35 м), на которых с параллельным несогласием залегают терригенные породы такатинской свиты среднего девона. Общая мощность басинской свиты в окрестностях г. Усть-Катав составляет 530 м. Стоит отметить, что в изученном районе обнажена, по всей видимости, не вся басинская свита, максималь-

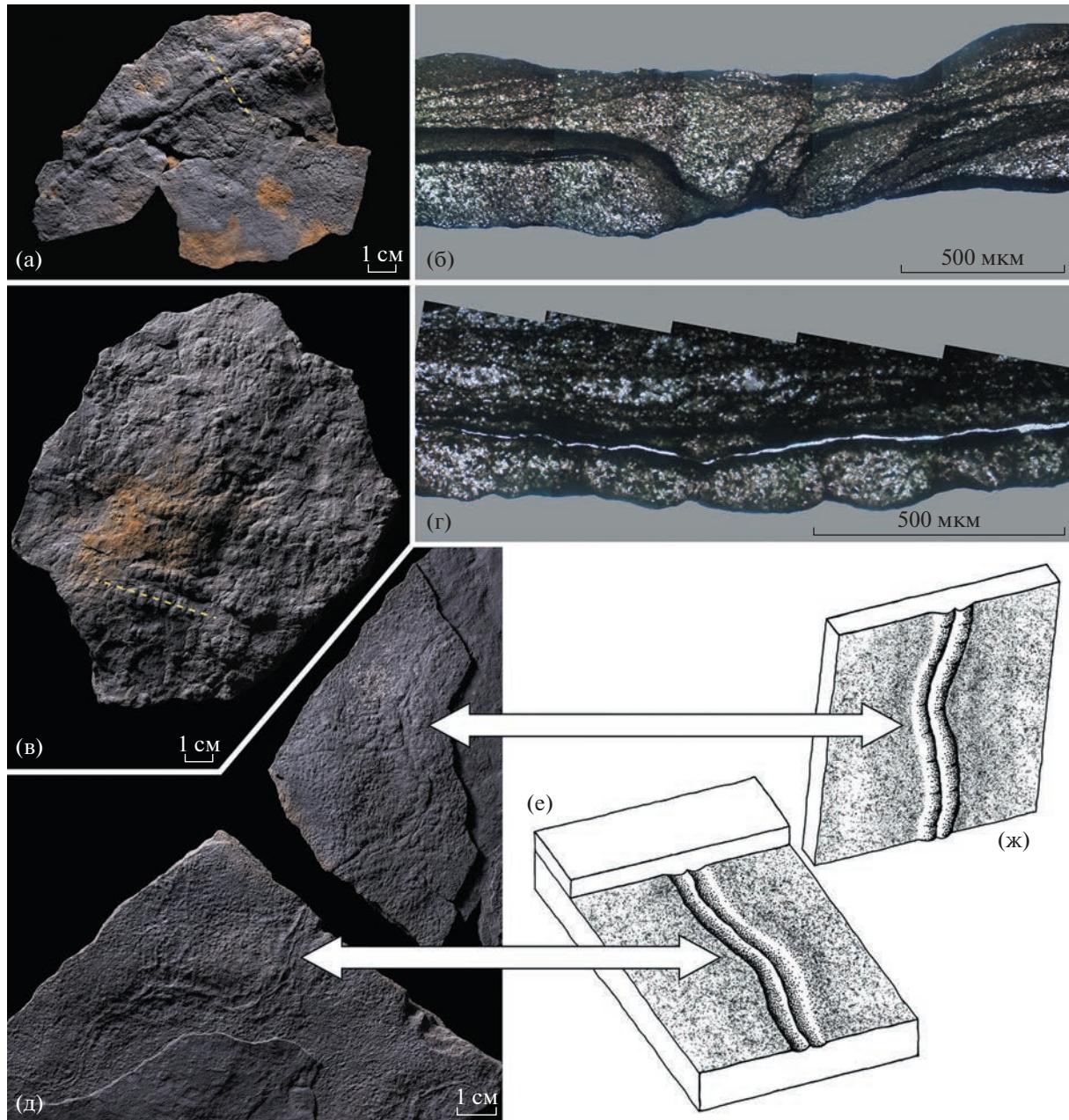


**Рис. 3.** Ископаемые следы жизнедеятельности *Didymaulichnus* из басинской свиты в Шубинском карьере: а – обр. № SU22/21-D27, б – обр. № AG-2019-35, в – обр. № AG-2019-18, г – обр. № AG-2019-15.

ная мощность которой по разным оценкам достигает 800 м [8, 9, 14, 17].

*Организмы группы палеопасцихнид.* В своем большинстве остатки палеопасцихнид представлены однорядными цельными сериями выпуклых слепков камер на подошвах алевролитов и мелко-зернистых песчаников (позитивный гипорельеф) (рис. 2). В некоторых случаях они имеют неполную сохранность в виде слепков коллапсирован-

ных стенок камер (рис. 2 а, д). Несмотря на относительно низкую высоту рельефа камер по отношению к поверхности напластования они надежно выявлены с помощью узконаправленного источника света. Среди палеопасцихнид диагностированы два вида: *Palaeopascichnus linearis*, состоящий из однорядных серий глобулярных или слегка вытянутых камер шириной от 2 до 6 мм (рис. 2 а, б, д); *P. delicatus*, представленный



**Рис. 4.** Морфология и сохранность следов *Didymaulichnus* из басинской свиты: а – обр. № AG-2019-8, б – поперечный срез по линии (а); в – обр. № AG-2019-10; г – поперечный срез по линии (в); д – обр. № AG-2019-11, противотип (в); е – реконструкция сохранности ископаемого следа в негативном эпирельефе; ж – реконструкция сохранности ископаемого следа в позитивном гипорельефе.

однорядными сериями камер, имеющих аллантоидную форму и прогрессивно увеличивающуюся ширину (рис. 2 в, г).

**Ископаемые следы жизнедеятельности.** Представлены на подошвах слоев мелководных песчаников в позитивном гипорельефе в виде билатерально-симметричных линейных извилистых, меандрирующих, иногда пересекающих друг друга субгоризонтальных нор, шириной 5–15 мм (рис. 3, 4). Все находки имеют форму близ-

корасположенных друг к другу вытянутых валиков, разделенных узкой продольной центральной бороздой (рис. 3; рис. 4 а, в, г). Поверхность валиков осложнена местами относительно тонкой (менее 0.5 мм) или более крупной (до 1 мм) поперечной сегментацией. В негативном эпирельефе следы представляют собой относительно глубокие борозды с тонкой поперечной морщинистостью, разделенные остроконечным меандрирующим хребтиком (рис. 4 д, е). Часто следы пересе-

кают друг друга, однако случаи пересечения самих себя у отдельных экземпляров не выявлены. В поперечном сечении норы имеют корытообразную форму, где продольная борозда ограничена по бокам двумя выступающими валиками, для латеральных частей которых характерны резкие скосы (рис. 4 а, б). В целом эти двуопастные следы перемещения морфологически просты и не демонстрируют определенной стратегии поведения организма. Данная категория ископаемых следов жизнедеятельности, как правило, представляет собой горизонтальные, либо слабонаклонные ходы, для которых не характерны признаки питания организма, например, пропускание осадка через себя. Плохая и неполная сохранность ундуляции (периодического погружения) нор, не позволяет в полной мере определить палеонтологические остатки до ихновида, тем не менее, наблюдаемый набор признаков отчасти характерен для двуопастных билатерально-симметричных представителей ихнорода *Didymaulichnus* [18], который, согласно принятой классификации ихнотаксономии, включен в состав следов перемещения (*Repichnia*) [19].

Ископаемая летопись зарождения сложноустроенной жизни на Земле полна намеков и противоречивых свидетельств, главными недостатками которых являются узкий провинциализм находок и неполнота геологических (и палеонтологических) данных. До настоящего времени находки ископаемых следов жизнедеятельности в венде (эдиакарии) были чрезвычайно редки и приурочены в основном к временному интервалу ~ 560–540 млн лет [18–20]. Полученные нами при исследовании басинской свиты в окрестностях г. Усть-Катав новые данные, наряду с результатами датирования циркона из нескольких стратиграфически различных прослоев вулканических (пепловых) туфов ашинской серии [17], убедительно показывают, что некоторые представители организмов группы палеопасцихнид, в частности вид *Palaeopascichnus delicatus*, а также более сложные организмы с билатеральной симметрией и способностью к перемещению и переработке осадка, могли появиться уже ~575–580 млн лет назад, т.е. на 25–35 млн лет раньше, чем считалось прежде [1–5, 18–20]. Следовательно, начало “первой агрономической революции” и “кембрийского взрыва” биоразнообразия значительно не совпадали по времени. Кроме того, обнаружение новых ископаемых остатков с относительно высокой степенью сохранности в басинской свите ашинской серии Южного Урала указывает на то, что палеонтологический потенциал верхнего докембрая востока ВЕП раскрыт далеко не полностью. Представляется, что разрезы ашинской серии Южного Урала продолжают оставаться одним из наиболее важных/ключевых объектов для изучения функциональных особенностей

живых систем на ранних этапах эволюции Metazoa и реконструкции их ареала расселения.

## ИСТОЧНИК ФИНАНСИРОВАНИЯ

Исследование проведено при финансовой поддержке гранта РНФ (проект № 21-77-10106).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Wood R., Liu A.G., et al. Integrated records of environmental change and evolution challenge the Cambrian Explosion // Nat. Ecol. Evol. 2019. V. 3. P. 528–538.
2. Mángano M.G., Buatois L.A. Decoupling of body-plan diversification and ecological structuring during the Ediacaran–Cambrian transition: evolutionary and geobiological feedbacks // Proc. Royal Soc. B. 2014. V. 281. 20140038.
3. Seilacher A. Biomat-related lifestyles in the Precambrian // Palaios. 1999. V. 14. P. 86–93.
4. Mángano M.G., Buatois L.A. The Cambrian revolutions: Trace-fossil record, timing, links and geobiological impact // Earth-Sci. Rev. 2017. V. 173. P. 96–108.
5. Seilacher A., Pfleiderer F. From biomats to benthic agriculture: A biohistoric revolution / Biostabilization of Sediments // Bibliotheks- und Informationssystem der Carl von Ossietzky Universität Oldenburg, Oldenburg, 1994. P. 97–105.
6. Seilacher A., Buatois L.A., et al. Trace fossils in the Ediacaran–Cambrian transition: Behavioral diversification, ecological turnover and environmental shift // Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol. 2005. V. 227. P. 323–356.
7. Liu A.G., McIlroy D., et al. First evidence for locomotion in the Ediacara biota from the 565 Ma Mistaken Point Formation, Newfoundland // Geology. 2010. V. 38 (2). P. 123–126.
8. Беккер Ю.Р. Молассы докембрия. Л.: Недра, 1988, 288 с.
9. Беккер Ю.Р. О выделении бакеевских отложений в стратотипическом разрезе рифея // Известия Академии наук СССР. Серия геологическая. 1975. № 6. С. 125–129.
10. Беккер Ю.Р. Молассы докембрия. Л.: Недра, 1988. 288 с.
11. Kolesnikov A., Desiatkin V. Taxonomy and palaeoenvironmental distribution of palaeopascichnids // Geological Magazine. 2022. V. 159. P. 1175–1191.
12. Гражданкин Д.В., Марусин В.В. и др. Котлинский горизонт на Южном Урале // ДАН. 2011. Т. 440. № 2. С. 201–206.
13. Levashova N.M., Bazhenov M.L., et al. Paleogeography of Baltica in the Ediacaran: Paleomagnetic and geochronological data from the clastic Zigan Formation, South Urals // Precambrian Research. 2013. V. 236. P. 16–30.
14. Kolesnikov A.V., Marusin V.V., et al. Ediacaran biota in the aftermath of the Kotlinian Crisis: Asha Group of the South Urals // Precambrian Research. 2015. V. 263. P. 59–78.

15. Зайцева Т.С., Кузнецов А.Б. и др. Основание венда на Южном Урале: Rb–Sr возраст глауконитов бакеевской свиты // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 2019. Т. 27. № 5. С. 82–96.
16. Разумовский А.А., Новиков И.А. и др. Древнейшие вендские ископаемые северной Евразии: U–Pb-изотопный возраст басинской свиты (ашинская серия, Южный Урал) // ДАН. 2020. Т. 495. № 2. С. 3–8.
17. Рязанцев А.В., Разумовский А.А. и др. Возраст вулканических туфов в разрезах басинской и зиганской свит ашинской серии венда (эдиакария) на Южном Урале: результаты U–Th–Pb (SIMS и LA-ICP-MS) датирования акцессорного циркона // Доклады Российской АН. Науки о Земле. 2023. Т. 508. № 1. С. 68–78.
18. Jensen S., Mens K. Trace fossils *Didymaulichnus* cf. *tiraseensis* and *Monomorphicus* isp. From the Estonian Lower Cambrian, with a discussion of the early Cambrian ichnocoenoses of Baltica // Proc. Estonian Acad. Sci. Geol. 2001. V. 50 (2). P. 75–85.
19. Seilacher A. Trace fossil analysis. Berlin: Springer-Verlag, 2007. 226 p.
20. Chen Z., Zhou C., et al. Trace fossil evidence for Ediacaran bilaterian animals with complex behaviour // Precambrian Research. 2013. V. 224. P. 690–701.

## THE OLDEST TRACE FOSSILS IN ASSOCIATION WITH EDIACARA-TYPE BIOTA IN THE UPPER VENDIAN OF THE SOUTH URALS

A. V. Kolesnikov<sup>a, #</sup>, V. D. Desiatkin<sup>a</sup>, V. A. Terekhova<sup>a</sup>,  
V. N. Pan'kov<sup>a</sup>, and Corresponding Member of the RAS A. V. Maslov<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Geological Institute of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

<sup>#</sup>E-mail: kolesnikov@ginras.ru

Trace fossils and palaeopascichnids have been studied from the Basa Formation of the Vendian Asha Group of the South Urals (southwestern periphery of the Suleiman Anticline, Shubino quarry in the Ust'-Katav city, Chelyabinsk Region. The general morphology and preservation of ichnofossils was shown to be similar to the Late Vendian-Early Cambrian subhorizontal bilobate burrows of *Didymaulichnus*. The paleontological remains were found to be confined to extremely shallow depositional settings and located stratigraphically below the volcanic tuff layer, the zircon from which has a U–Pb isotopic age of  $578 \pm 7$  Ma. Until now, the first occurrence of trace fossils and the associated “Agronomic Revolution” were thought to be timed to the interval of ~560–550 Ma. Our results show that mobile benthos and biological mixing of sediments may have occurred 20–30 Ma earlier and support the hypothesis that the onset of the first “Agronomic Revolution” and the “Cambrian Explosion” were not significantly coincident in time.

**Keywords:** Vendian, South Urals, ichnofossils, Ust'-Katav, Ediacara biota, *Palaeopascichnus*, *Didymaulichnus*