



# Лекция №11

## Анамния и амниота

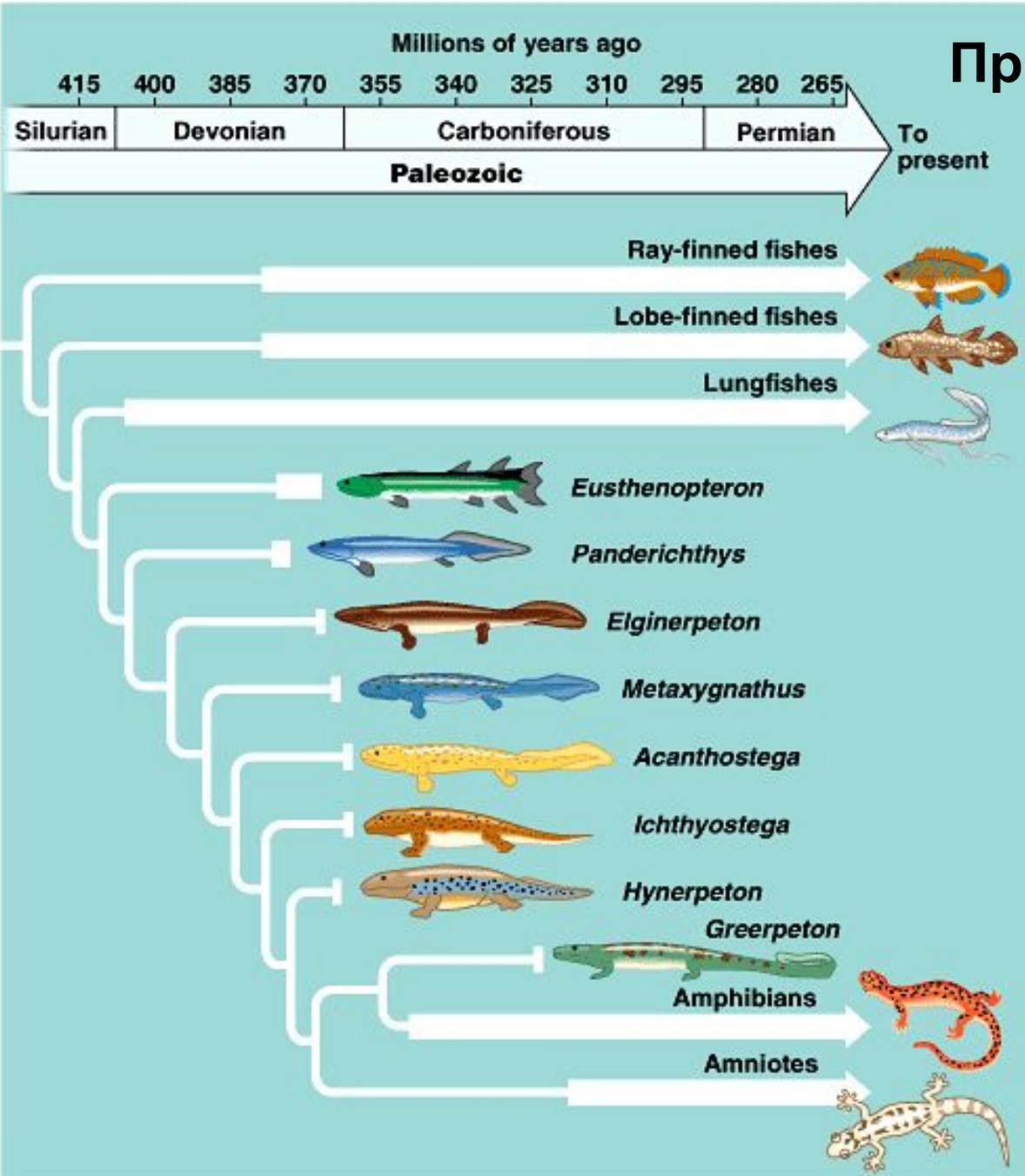
Блохин  
Геннадий  
Иванович

## Содержание лекции

- Характеристика группы Anamnia
- Характеристика группы Amniota
- Происхождение пресмыкающихся
- Эволюция пресмыкающихся

- Земноводные будучи переходным (амфибиотическим) классом тетрапод сохранили еще определенные черты сходства с водными позвоночными (рыбами и бесчелюстными), хотя они и относятся к разным надклассам позвоночных животных, что подчеркивает принципиальные отличия между ними.
- На основании сходства ряда принципиальных особенностей их организации, классы круглоротых, хрящевых рыб, костных рыб и земноводных объединяют в группу *анамний* (не придавая ей таксономического значения); остальные классы - пресмыкающихся, птиц и млекопитающих - составляют группу наземных позвоночных - *амниот*.

# Происхождение Анамний



**Систематика анамний**

Подтип позвоночные

Раздел Бесчелюстные

Надкласс Бесчелюстные

**Класс Круглоротые**

Раздел Челюстноротые

Надкласс Рыбы

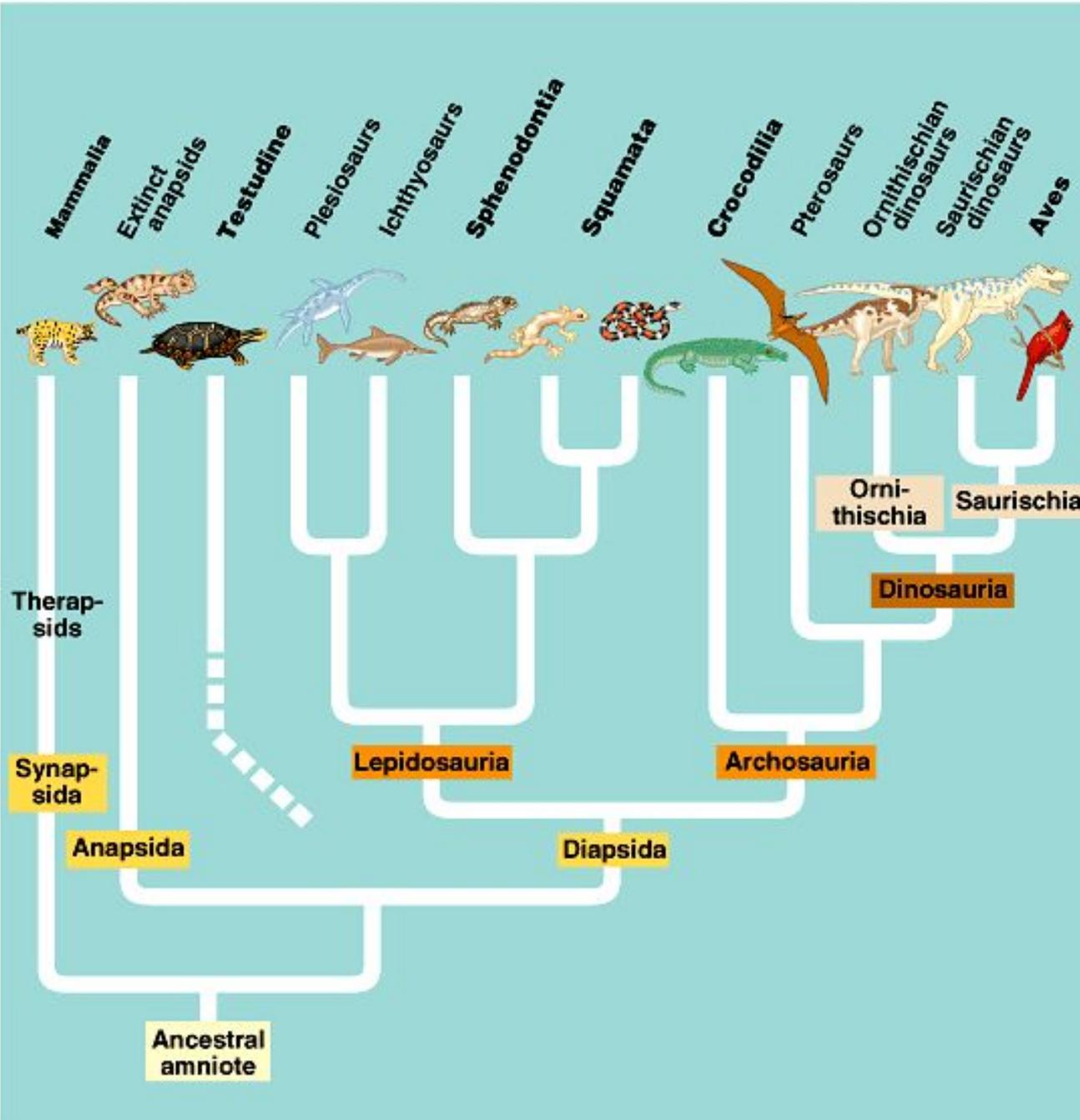
**Класс Хрящевые рыбы**

**Класс Костные рыбы**

Надкласс Четвероногие

**Класс Земноводные**

# Происхождение Amniota



Систематика амниот

Надкласс Четвероногие

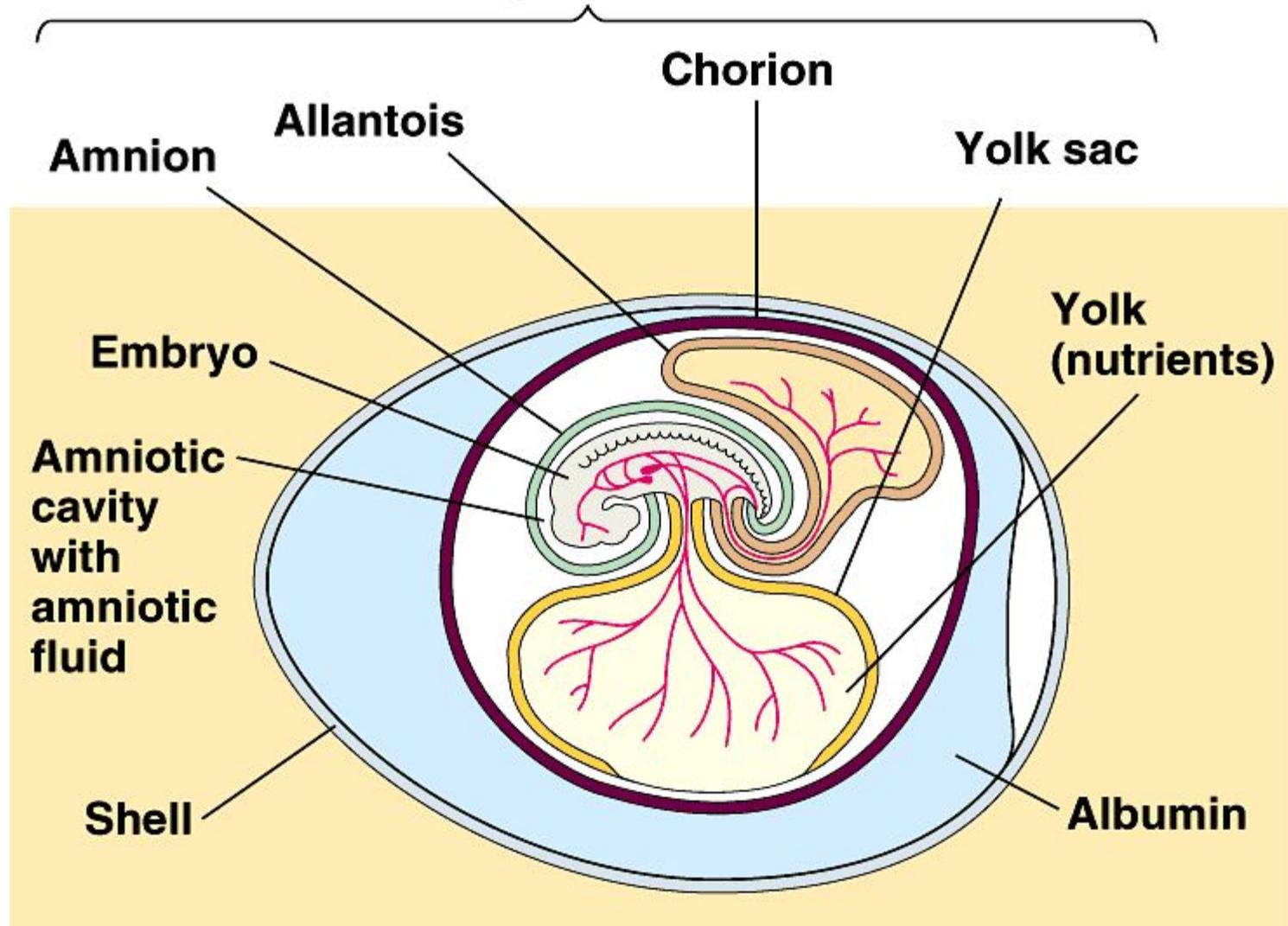
Класс Пресмыкающиеся

Класс Птицы

Класс Млекопитающие

- **Особенности организации.** У большинства анамний оплодотворение наружное, но у хрящевых рыб и части земноводных — внутреннее. Яйцо развивается в воде, вылупившаяся личинка ведет водный образ жизни и только после метаморфоза земноводные могут покинуть водную среду; лишь у немногих земноводных возникают приспособления, обеспечивающие возможность развития яйца вне воды. По этим особенностям анамнии — первичноводные позвоночные, ведущие водный образ жизни постоянно или на начальных этапах онтогенеза. Амниоты - первичноназемные позвоночные. Оплодотворение у них только внутреннее. У яйцекладущих, амниот яйцо может развиваться только в воздушной среде; вторично перешедшие к обитанию в водоемах амниоты для откладки яиц выходят на сушу (морские черепахи, крокодилы и др.) или у них развивается живорождение (морские змеи). Личиночная стадия отсутствует, развитие идет без метаморфоза. Различия между анамниями и амниотами проявляются в строении яиц, характере эмбрионального развития и во многих особенностях строения взрослых особей.
- **Строение яиц.** Яйца анамний окружены студенистой оболочкой, обеспечивающей сохранение формы яйца в воде; желтка относительно немного, а необходимая для развития зародыша вода поступает извне через проницаемые яйцевые оболочки. В яйцах амниот заметно возрастает количество желтка, содержащего необходимые для формирования зародыша пластические и энергетические вещества. Резко увеличивается белковая оболочка (белок яйца), содержащая достаточный для развития зародыша запас воды. Образуются наружные оболочки, одна из которых особенно плотна и обеспечивает сохранение формы яйца в воздушной среде, у пресмыкающихся она слагается из переплетающихся волокон рогоподобного вещества и имеет пергаментообразный вид; у некоторых видов откладывающиеся между волокнами кристаллики извести увеличивают прочность скорлуповой оболочки. У крокодилов и птиц из кристаллов углекислой и фосфорнокислой извести, скрепленных волокнами органического вещества, образуется прочная скорлупа. Пронизывающие ее тонкие извитые каналы обеспечивают доступ внутрь яйца кислорода и выполняют роль фильтра, задерживающего микробов и споры грибов. Во время эмбриогенеза часть известковых солей растворяется и, поступая внутрь яйца, используется при формировании скелета зародыша.

## Extraembryonic membranes



- **Эмбриональное развитие.** У амниот развивающаяся яйцеклетка претерпевает полное, хотя и неравномерное, дробление. Сформировавшаяся личинка прорывает яйцевые оболочки и выходит в воду, где дышит жабрами. Выросшая личинка земноводных проходит метаморфоз, во время которого образуются конечности наземного типа, формируется легочное дыхание и перестраивается кровеносная система, что позволяет перейти к наземному образу жизни. У амниот яйцеклетка перегружена желтком. Поэтому дробление идет только на анимальном полюсе, где образуется плавающий на желтке однослойный зародышевый диск. На нем возникает первичная бороздка, в которой часть клеток перемещается под эктодерму, давая начало мезодермальному и энтодермальному слоям. После этого образуются сомиты и начинается формирование всех систем органов. Одновременно по краевым участкам зародышевого диска образуется полая кольцевая складка (полость внутри нее называют внезародышевой). Разрастаясь, она постепенно окружает зародыш, а ее края срастаются так, что наружный и внутренний листки становятся непрерывными: возникают наружная - серозная - зародышевая оболочка и внутренняя оболочка - амнион (отсюда и название амниоты, т. е. имеющие амнион). В результате зародыш оказывается погруженным в амниотическую полость, которая заполняется амниотической жидкостью, выделяемой клетками амниона; эта жидкость предохраняет зародыш от высыхания и механических повреждений и создает для него благоприятную среду. Она изотонична жидкостям тела развивающегося зародыша.
- Однако с образованием амниотической полости доступ кислорода к зародышу затрудняется; не может зародыш и выделять в амниотическую полость продукты распада, так как это быстро привело бы к самоотравлению. Опасность того и другого устраняется образованием специального зародышевого органа - аллантоиса, или зародышевого мочевого пузыря. Он развивается как выпячивание задней кишки зародыша и внедряется во внезародышевую полость между амнионом и серозной оболочкой; в него и сбрасываются продукты распада. Одновременно аллантонс служит зародышевым органом дыхания; в его наружной стенке, примыкающей к серозной оболочке, развивается капиллярная сеть, в которой кровь насыщается атмосферным кислородом, проникающим через поры скорлуповой оболочки. У высших млекопитающих аллантоис вместе с примыкающей к нему частью серозной оболочки участвует в образовании плаценты, или детского места, - органа, обеспечивающего обмен между зародышем и материнским организмом. Жаберные щели у зародышей амниот прорываются, но вскоре исчезают; лишь первая жаберная щель преобразуется в полость среднего уха. Жабры не появляются даже и в виде зачатков. Сформировавшийся зародыш прорывает зародышевые и скорлуповые оболочки; он вполне приспособлен к жизни в воздушной среде.
- Эти особенности строения яйца и эмбрионального развития были частью тех важных приобретений, которые позволили амниотам в отличие от земноводных полностью порвать с водной средой и заселить все участки суши.

Одна из наиболее сложных проблем - появление яйца со скорлупой. Предполагаемые предшественники пресмыкающихся откладывали свои мягкие, студенистые яйца в воде, где происходило наружное оплодотворение. Пресмыкающиеся, являясь наземными животными, откладывают свои яйца на суше, но развивающиеся внутри яиц зародыши все же нуждаются в жидкой окружающей среде. Яйцо со скорлупой разрешает эту проблему. Но с этим связано большое изменение процесса оплодотворения: для этого требуется внутреннее оплодотворение до того, как яйцо оденется скорлупой. Чтобы осуществить это, необходимы новые половые органы, новое поведение в спаривании и новые инстинкты.

Покрытие яйца скорлупой привело бы к последующим удивительным изменениям, обеспечивающим развитие пресмыкающегося и, в конце концов, его высвобождение из яйца. Например, внутри скорлупы должны присутствовать разные оболочки и мешки, такие, как амнион. Амнион заполнен жидкостью, в которой развивается зародыш. Аллантоис принимает и скапливает продукты обмена веществ зародыша, служа своего рода мочевым пузырем. Он также снабжен кровеносными сосудами, которые поглощают кислород, проникающий сквозь скорлупу, и доставляет его к зародышу».

Существуют еще и другие сложные различия, которые невозможно объяснить эволюционной теорией. Зародыши в яйцах рыб и земноводных выделяют продукты обмена веществ в окружающую их воду в виде растворимой мочевины. Но внутри покрытых скорлупой яиц пресмыкающихся мочевины была бы смертельной для зародышей. Поэтому в яйцах, которые покрыты скорлупой, идут совершенно иные химические процессы: отходы - нерастворимая мочевиная кислота - скапливаются в аллантоисе. Следует принять во внимание также и следующее: яичный желток служит питанием для растущего зародыша, позволяя пресмыкающемуся вылупиться полностью развитым, - в отличие от земноводных, которые не выходят из яйца в зрелом виде. А для того чтобы выбраться из скорлупы, зародыш снабжен характерным яичным зубом, при помощи которого он прорывается из своего заключения.

- **Усиление взрослых особей.** Кожа ананний пронизана для воды и газов и покрыта слизью, выделяемой многочисленными кожными железами. Она участвует в газовом и водном обмене и удалении продуктов распада. Защитные кожные образования - чешуи, покровные кости - развиваются в соединительнотканном слое кожи. У амниот резко сокращается количество кожных желез (кроме млекопитающих), а поверхностные слои эпидермиса ороговевают (в клетках накапливается кератогиалин), что делает кожу мало проницаемой для воды и газов. Это исключает ее участие в дыхании и выделении, но вместе с тем предохраняет организм от иссушения. Защитные роговые образования кожи амниот - чешуи, когти, перья, волосы - производные эпидермиса. Роговые чешуи улучшают защиту тела от механических и химических повреждений, а у птиц и млекопитающих перьевой и волосистой покров выполняет и теплоизолирующую функцию, обеспечивая теплокровность.
- Совершенствование опорно-мышечной системы значительно увеличивает подвижность амниот по сравнению с анамниями (земноводными). Это выражается в полном окостенении скелета, в большей дифференцировке позвоночного столба, усилении поясов конечностей и укреплении их связи с осевым скелетом, в большем развитии и дифференцировке мускулатуры.
- Усиление челюстей, развитие жевательной мускулатуры и дальнейшая дифференцировка пищеварительного тракта позволили расширить спектр используемых кормов и повысить степень их усвоения. Возрастание потребления кислорода обеспечивается увеличением поверхности легких и интенсификацией дыхания благодаря образованию грудной клетки. У пресмыкающихся, по сравнению с земноводными, усиливается разобщенность большого и малого кругов кровообращения, а у птиц и млекопитающих они полностью разделены. Число эритроцитов в единице объема крови увеличивается, а их размеры уменьшаются; поэтому возрастает общая поверхность эритроцитов и увеличивается кислородная емкость крови. Параллельно растет масса красного костного мозга - основного органа кроветворения у амниот.
- Характерные для анамний мезонефрические почки функционируют только у зародышей амниот. Во второй половине эмбрионального развития формируются метанефрические, или тазовые, почки, одновременно развиваются их протоки - мочеточники. У самок амниот редуцируются мезонефрические почки и вольфовы каналы; сохраняются выполняющие функцию яйцеводов мюллеровы каналы. У самцов сохраняется лишь часть мезонефрической почки, становящейся придатком семенника, вольфовы каналы выполняют функцию семяпроводов. В метанефрической почке, по сравнению с мезонефрической, почечные канальцы (нефроны) заметно усложняются. Выделение продуктов распада идет не только путем фильтрации плазмы из капилляров клубочков в просвет боуменовых капсул, но и секрецией железистыми клетками стенок почечных канальцев. Этот фильтрат - первичная моча, проходя по почечному канальцу, существенно изменяется, так как через его стенки идет обратное всасывание воды и абсорбция ряда нужных организму веществ - солей, органических молекул и т. п. Благодаря этому метанефрическая почка амниот не только служит практически единственным органом выделения, но активно участвует в водном и солевом обмене, обеспечивая экономию воды.
- У амниот возрастают относительные размеры головного мозга, особенно переднего (где резко возрастает число нервных клеток в дне мозга - в полосатых телах), и мозжечка. У пресмыкающихся и птиц в крыше переднего мозга увеличиваются скопления нервных клеток (зачатки этих скоплений обнаруживаются у земноводных), а у млекопитающих они разрастаются в кору больших полушарий - неопаллиум, где образуются новые высшие мозговые центры. Изменения в деталях строения рецепторов повышают их эффективность. Органы боковой линии у амниот не развиваются.
- Все эти преобразования обеспечивают амниотам, по сравнению с анамниями, в среднем более высокий уровень жизнедеятельности, большую устойчивость по отношению к неблагоприятным изменениям внешней среды. Усложнение высшей нервной деятельности находит свое выражение в возрастании роли индивидуального опыта, в усложнении внутривидовой организации и межвидовых взаимоотношений. Более высокий уровень жизнедеятельности сделал возможным более активные отношения с абиотическими и биотическими факторами окружающей среды и позволил амниотам заселить практически все биотопы суши. Некоторые группы пресмыкающихся, млекопитающих и птиц вторично освоили водные биотопы, успешно конкурируя в них с первичноводными позвоночными - анамниями.

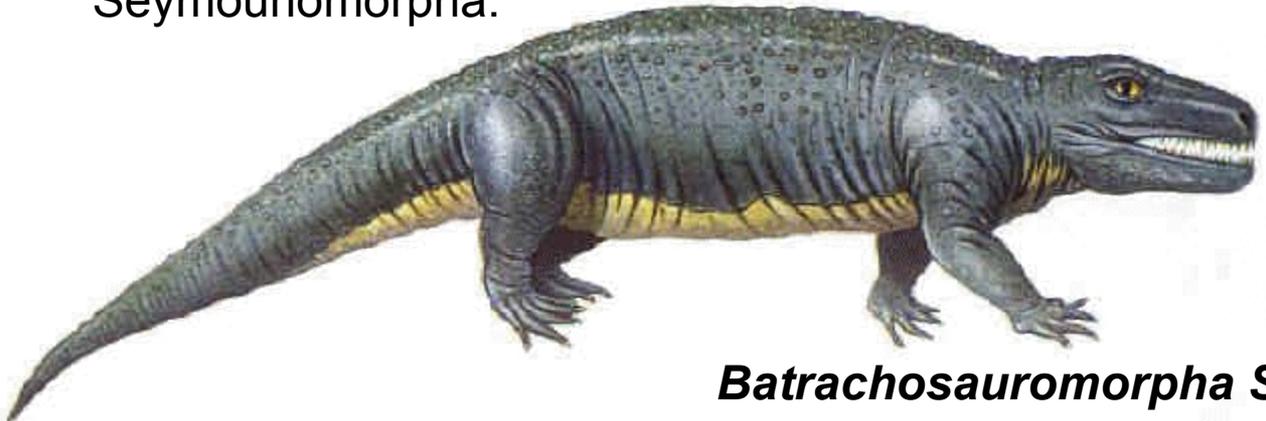
- Остатки наиболее древних пресмыкающихся известны из верхне каменноугольного периода (верхнего карбона; возраст примерно 300 млн. лет). Однако их обособление от земноводных предков должно было начаться раньше, видимо, в среднем карбоне (320 млн. лет), когда от примитивных эмболомерных стегоцефалов - антракозавров, подобных Diplovertebron, обособлялись формы, видимо, обладавшие большей наземностью. Как и их предки, они были еще связаны с влажными биотопами и водоемами, питались мелкими водными и наземными беспозвоночными, но обладали большей подвижностью и несколько большим мозгом; возможно, у них уже началось ороговение покровов.



Diplovertebron

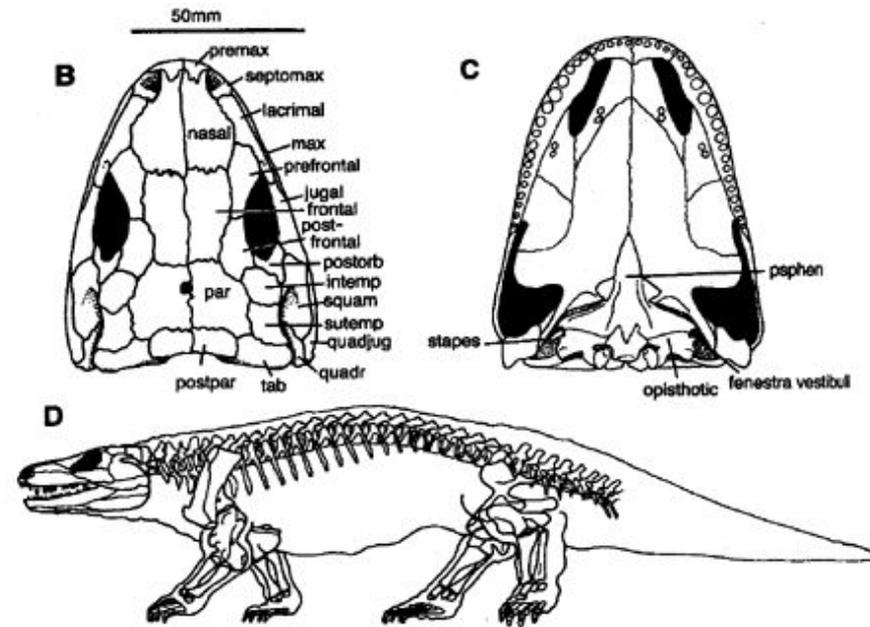


В среднем карбоне от подобных форм возникает новая ветвь - сеймуриоморф - Seymouriomorpha.



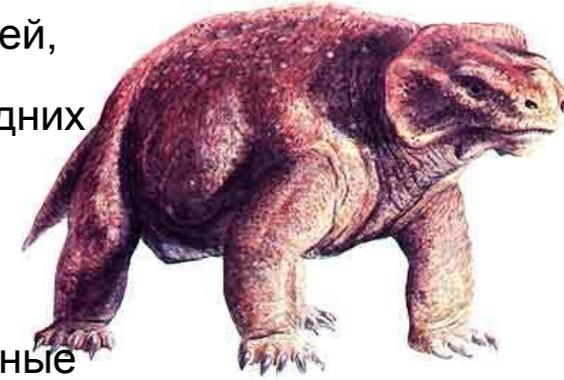
***Batrachosauromorpha Seymouriamorpha (Fam.)***

- Остатки сеймуриоморф обнаружены в верхнем карбоне - нижней перми. Они занимают переходное положение между земноводными и пресмыкающимися, имея несомненные рептильные черты; некоторые палеонтологи относят их к амфибиям. Строение их позвонков обеспечивало большую гибкость и одновременно прочность позвоночника; наметилось преобразование двух первых шейных позвонков в атлант и эпистрофей. Для наземных животных это создавало важные преимущества при ориентации, охоте за подвижной добычей и защите от врагов. Скелет конечностей и их поясов полностью окостеневал; имелись длинные костные ребра, однако, еще не замыкавшие в грудную клетку. Более сильные, чем у стегоцефалов, конечности приподнимали тело над грунтом. Череп имел затылочный мышцелок; у части форм сохранялись жаберные дуги. Сеймурия, котлассия (найдена на Сев. Двине), как и другие сеймуриоморфы, еще были связаны с водоемами; полагают, что они, возможно, еще имели водных личинок.



Seymouriomorpha

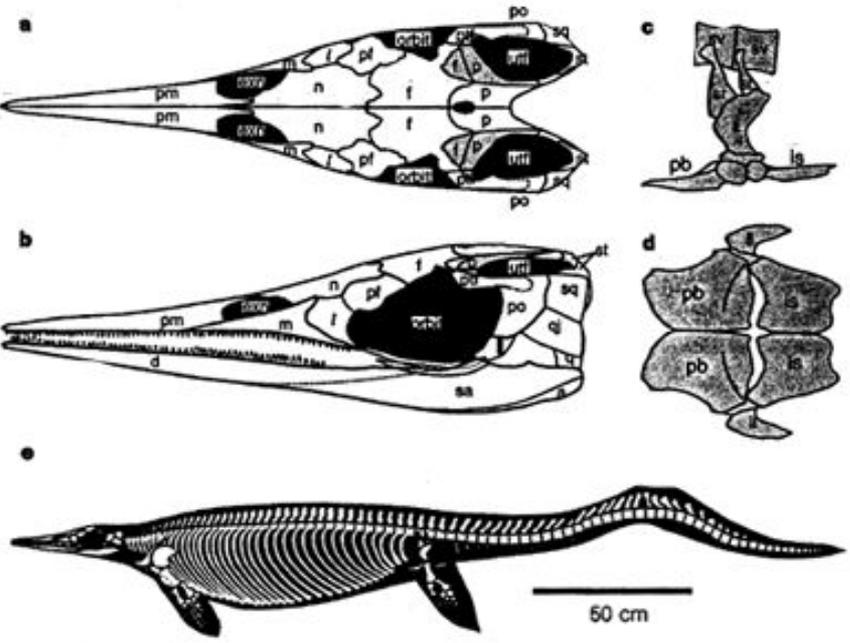
## Котилозавры



- Когда сложился присущий амниотам характер размножения и развития яйца в воздушной среде, пока не ясно. Можно предполагать, что это произошло в карбоне при становлении котилозавров - Cotylosauria. Крыша их черепа была сплошной и состояла из костей, характерных и для современных пресмыкающихся. Завершилось образование атланта и эпистрофея. Покровные кости пояса передних конечностей были развиты слабее, чем у сеймурии. Конечности у некоторых форм уже поднимали тело над землей. В крестцовом отделе было 2-5 позвонков. Адаптивная радиация этой группы энергично шла в конце карбона и в пермском периоде. Среди них были мелкие похожие на ящериц формы, питавшиеся, видимо, различными беспозвоночными, и крупные (длиной до 3 м) массивные растительноядные парейазавры типа северодвинского скутозавра. Часть котилозавров вела полуводный образ жизни, населяя влажные биотопы, а другие, видимо, стали настоящими наземными обитателями.

- Теплый и влажный климат карбона благоприятствовал земноводным. В конце карбона - начале перми интенсивное горообразование (поднятие гор Урала, Карпат, Кавказа, Азии и Америки - герцинский цикл) сопровождалось расчленением рельефа, усилением зональных контрастов (похолодание в высоких широтах), уменьшением площади влажных и возрастанием доли сухих биотопов. Это способствовало становлению наземных позвоночных. Основной предковой группой, давшей все многообразие ископаемых и современных пресмыкающихся, были названные выше котилозавры. Достигнув расцвета в перми, они, однако, вымерли уже к середине триаса, видимо, под воздействием конкурентов - обособившихся от них разнообразных прогрессивных групп пресмыкающихся. В перми от котилозавров отделились черепахи - Chelonia - единственные их прямые потомки, сохранившиеся до наших дней. У первых черепах, как, например, у пермской Eunotosaurus, резко расширенные ребра еще не образуют сплошной спинной панцирь. Сеймуриоморфы, котилозавры и черепахи объединяются в подкласс Anapsida.

- Видимо, в верхнем карбоне от котилозавров произошел подкласс ихтиоптеригий – *Ichthyopterygia*, пресмыкающихся, вновь перешедших к водному образу жизни.
- В подкласс синаптозавров - *Synaptosauria* включают два отряда. Проторозавры — *Protorosauria* (некоторые палеонтологи включают проторозавров в подкласс лепидозавров) известны с верхнего карбона; это мелкие животные, внешне напоминавшие ящериц. Вели наземный образ жизни, позже появились древесные и водные формы. Вымерли, к началу мела. Значительно более разнообразные и многочисленные зауроптеригии - *Sauropterygia* известны с триаса: вели земноводный образ жизни; некоторые вновь перешли к жизни в воде; в юрском и меловом периоде достигли расцвета.



Ichthyopterygia

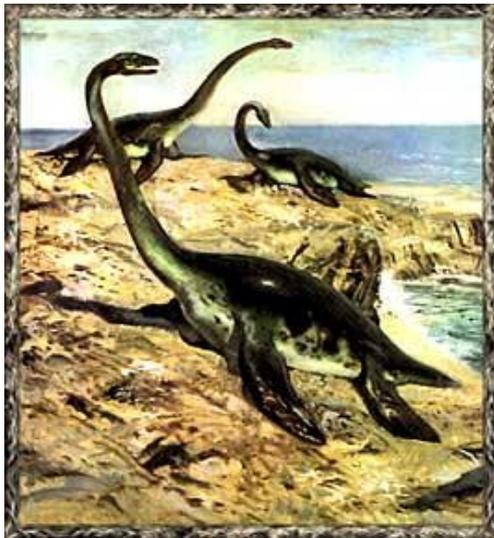


Synaptosauria



Плакодонт

отряд ископаемых морских  
пресмыкающихся подкласса  
синаптозавров



- В перми от котилозавров обособилась крупная ветвь диапсидных пресмыкающихся, в черепе которых образовались две височные ямы; эта группа в дальнейшем распалась на два подкласса: лепидозавров и архозавров. Наиболее примитивные диапсиды - отряд эозухий - *Eosuchia* подкласса *Lepidosauria* - мелкие (до 0,5 м), напоминающие ящериц пресмыкающиеся; имели амфицельные позвонки и мелкие зубы на челюстях и небных костях; вымерли в начале триаса.
- В перми от каких-то эозухий отделились клювоголовые – *Rhynchocerphalia*.
- В конце перми от примитивных диапсид (возможно, непосредственно от эозухий) обособились чешуйчатые - *Squamata* (ящерицы), ставшие многочисленными и разнообразными в мелу. В конце этого периода от ящериц произошли змеи. Расцвет чешуйчатых приходится на кайнозойскую эру; они составляют подавляющее большинство ныне живущих пресмыкающихся.

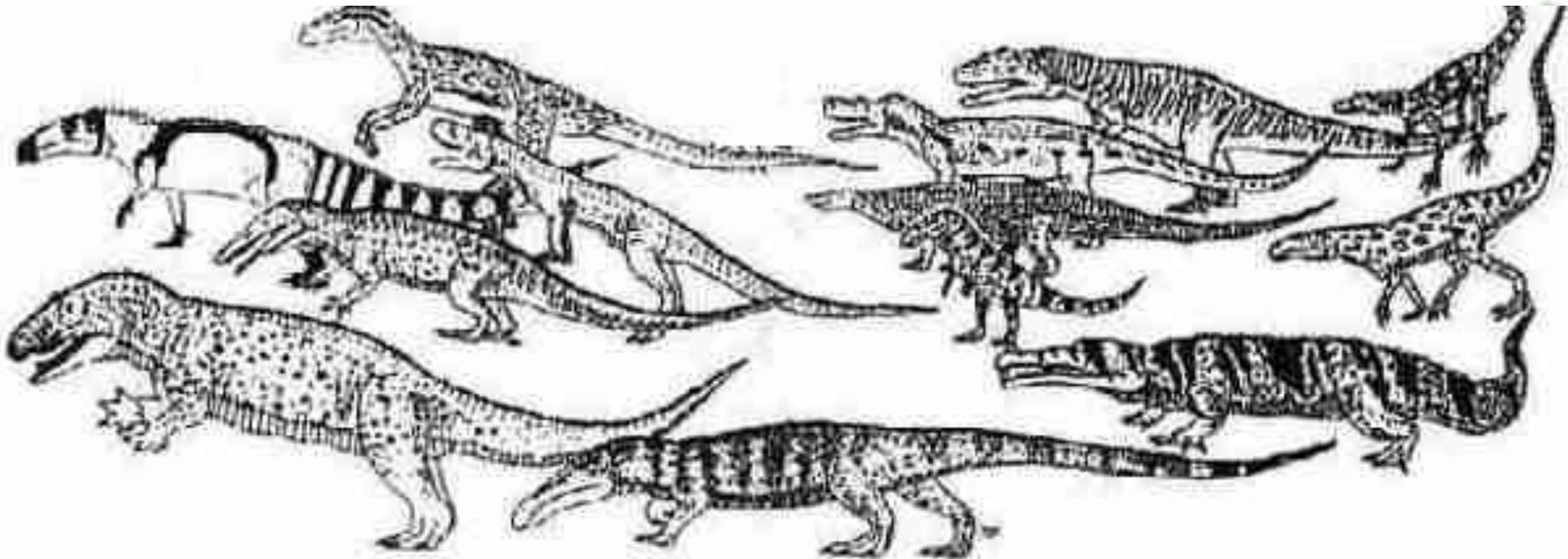
Наиболее разнообразным по формам и экологической специализации в мезозойскую эру был подкласс архозавров Archosauria. Архозавры заселяли сушу, водоемы и завоевывали воздух. Исходной группой архозавров были текодонты - Thecodontia (или псевдозухии), обособившиеся от эозухий, видимо, в верхней перми и достигшие расцвета в триасе. Они походили на ящериц длиной от 15 см до 3-5 м, большинство вело наземный образ жизни; задние конечности обычно были длиннее передних. Некоторые из текодонтов (орнитозухии), вероятно, лазили по ветвям и вели древесный образ жизни; видимо, от них произошел потом класс птиц. Другая часть текодонтов перешла к полуводному образу жизни; от них в конце триаса возникли крокодилы - Crocodilia, образовавшие в юре - мелу много, различных форм. По палеонтологическим материалам хорошо прослеживается, как в конце мела — начале третичного периода формировался тип строения, характерный для современных крокодилов (перемещение ноздрей, образование вторичного неба, редукция ключиц, возникновение предельных позвонков и др.). В середине триаса от текодонтов произошли летающие ящеры, или птерозавры, - Pterosauria;

В верхнем триасе от хищных, передвигавшихся преимущественно на задних конечностях псевдозухий (текодонтов), обособились еще две группы: ящеротазовые - Saurischia и птицетазовые - Ornithischia динозавры, различающиеся деталями строения таза.



*Proterosuchus*

## Order Thecodontia



## КЛАССИФИКАЦИЯ ДИНОЗАВРОВ

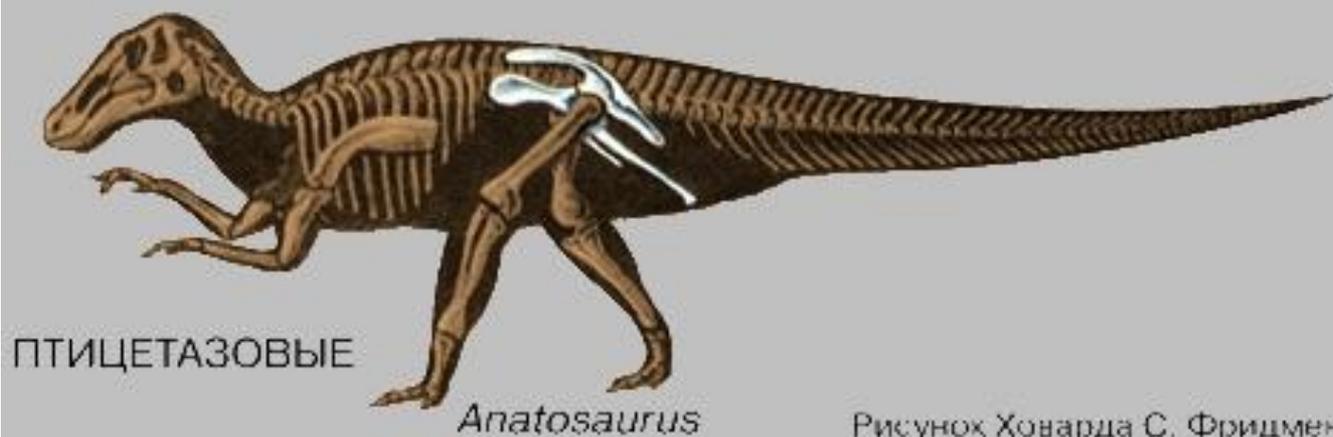
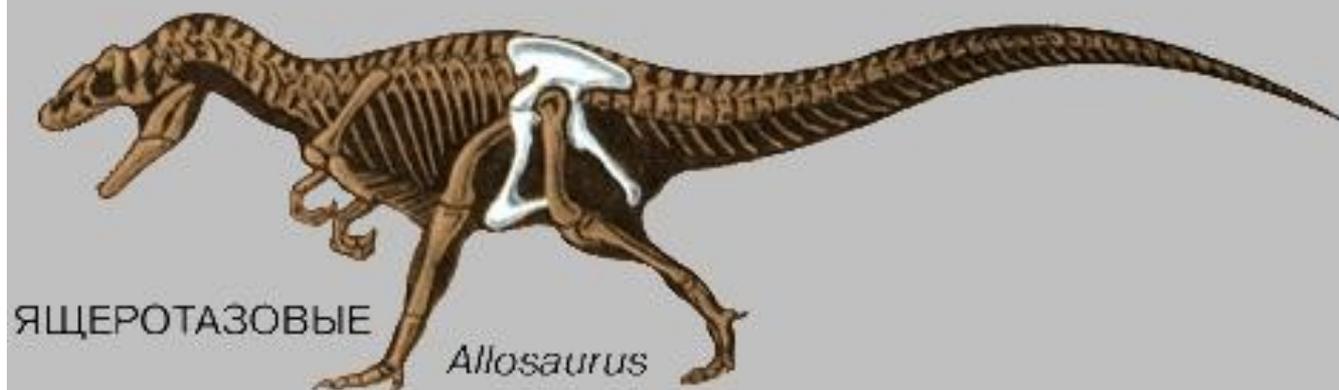


Рисунок Ховарда С. Фридмена

- Наконец, последняя ветвь пресмыкающихся - подкласс звероподобные, или синапсиды, - Theromorpha, seu Synapsida, едва ли не первой отделилась от общего ствола рептилий. Они обособились от примитивных каменноугольных котилозавров, населявших, видимо, влажные биотопы и еще сохранявших многие амфибийные черты (богатую железам кожу, строение конечностей и др.). Синапсиды начали особую линию развития рептилий. Уже в верхнем карбоне и перми возникли разнообразные формы, объединяемые в отряд пеликозавров - Pelycosauria. Они имели амфицельные позвонки, череп со слабо развитой одной ямой и одним затылочным мышцелком, зубы имелись и на небных костях, были брюшные ребра. По внешнему облику они походили на ящериц, длина их не превышала 1 м; лишь одиночные виды достигали 3-4 м длины. Среди них были настоящие хищники и растительноядные формы; многие вели наземный образ жизни, но встречались околотовные и водные формы. К концу перми пеликозавры вымерли, но раньше от них отделились зверозубые пресмыкающиеся - терапсиды — Therapsida. Адаптивная радиация последних шла в верхней перми - триасе, при непрерывно возрастающей конкуренции со стороны прогрессивных рептилий - особенно архозавров. Размеры терапсид варьировали в широких пределах: от мыши до крупного носорога. Среди них были растительноядные - мосхопс - Moschops - и крупные хищники с мощными клыками — иностранцевия - Inostrancevia (длина черепа 50 см) и др. Некоторые мелкие формы имели, подобно грызунам, большие резцы и, видимо, вели роющий образ жизни. К концу триаса - началу юры разнообразно и хорошо вооруженные архозавры полностью вытеснили зверозубых терапсид. Но уже в триасе какая-то группа мелких видов, вероятно, населявшая сырые, густо заросшие биотопы и способная к рытью убежищ, постепенно приобретала черты более прогрессивной организации и дала начало млекопитающим.



# Therapsida

Pachydictes



Lophorhinus



Bullacephalus



Lobalopex



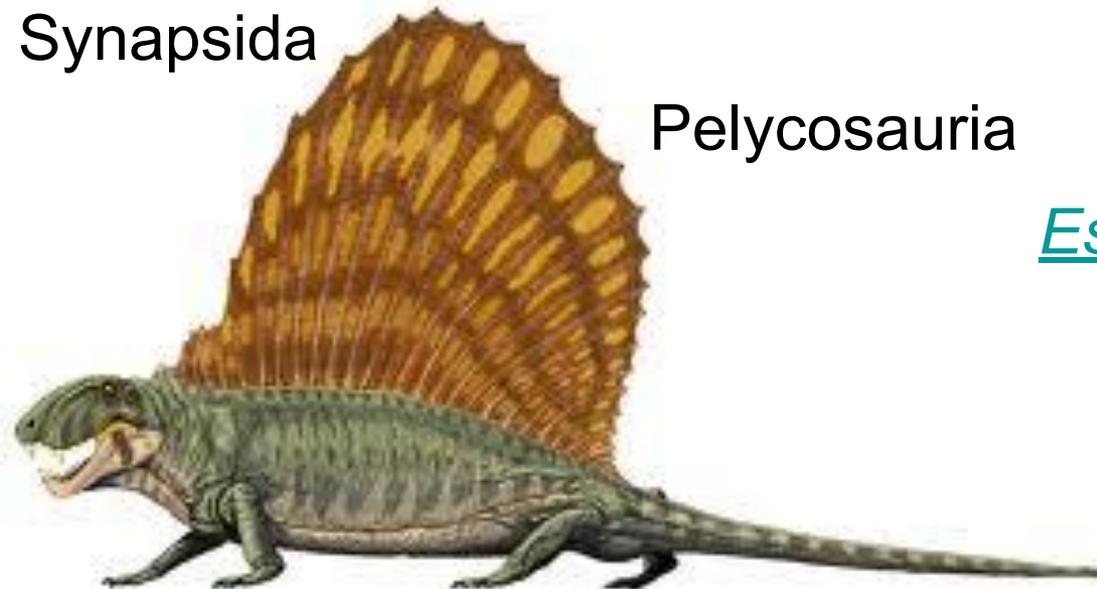
Lemurosaurus



Mal 290



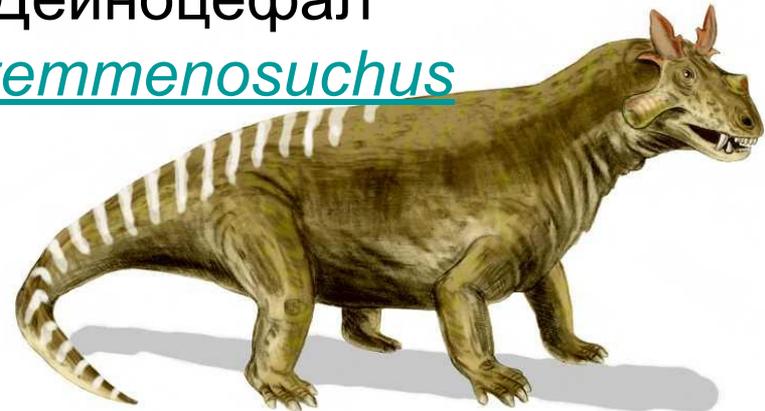
# Synapsida



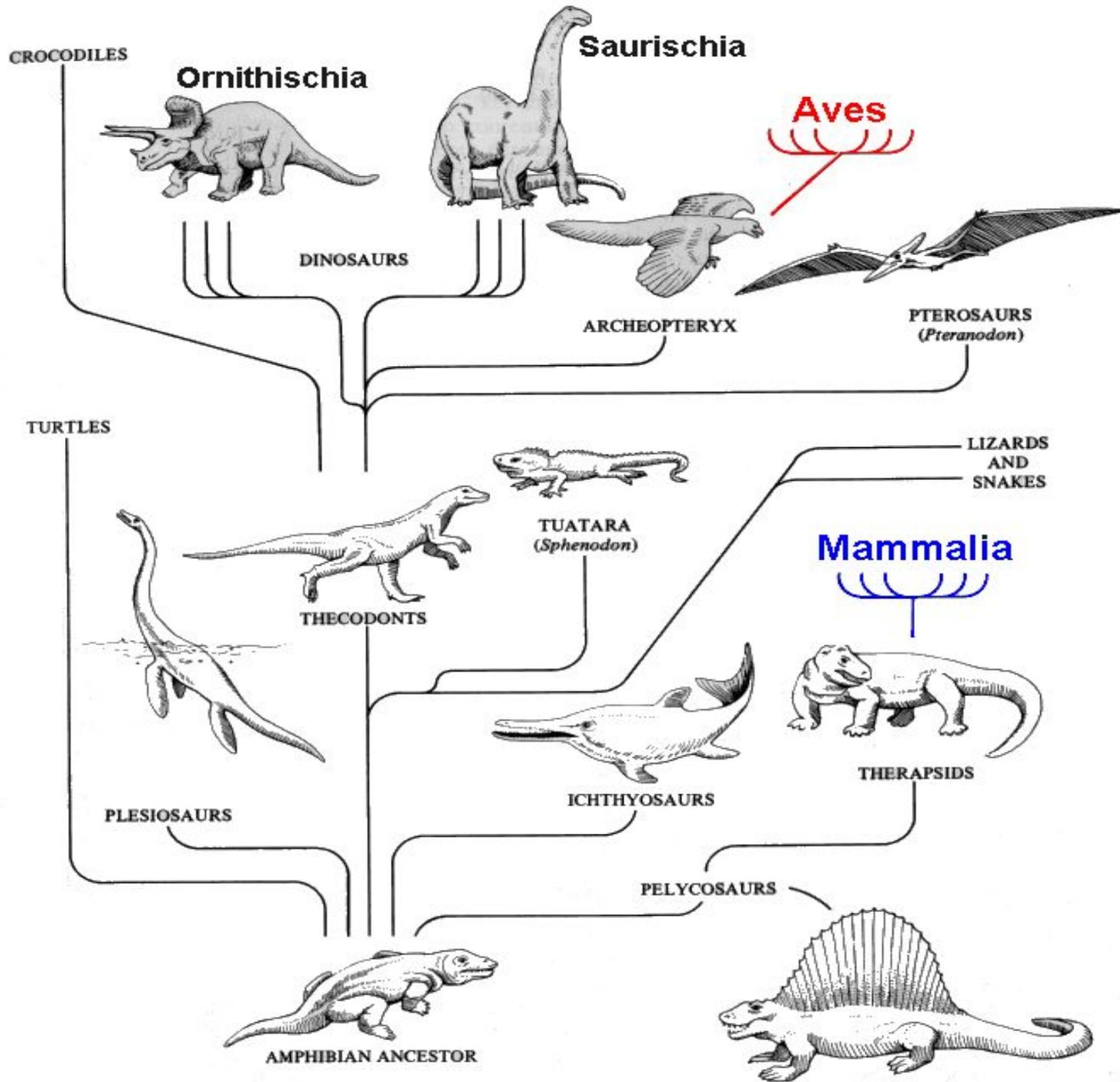
# Pelycosauria

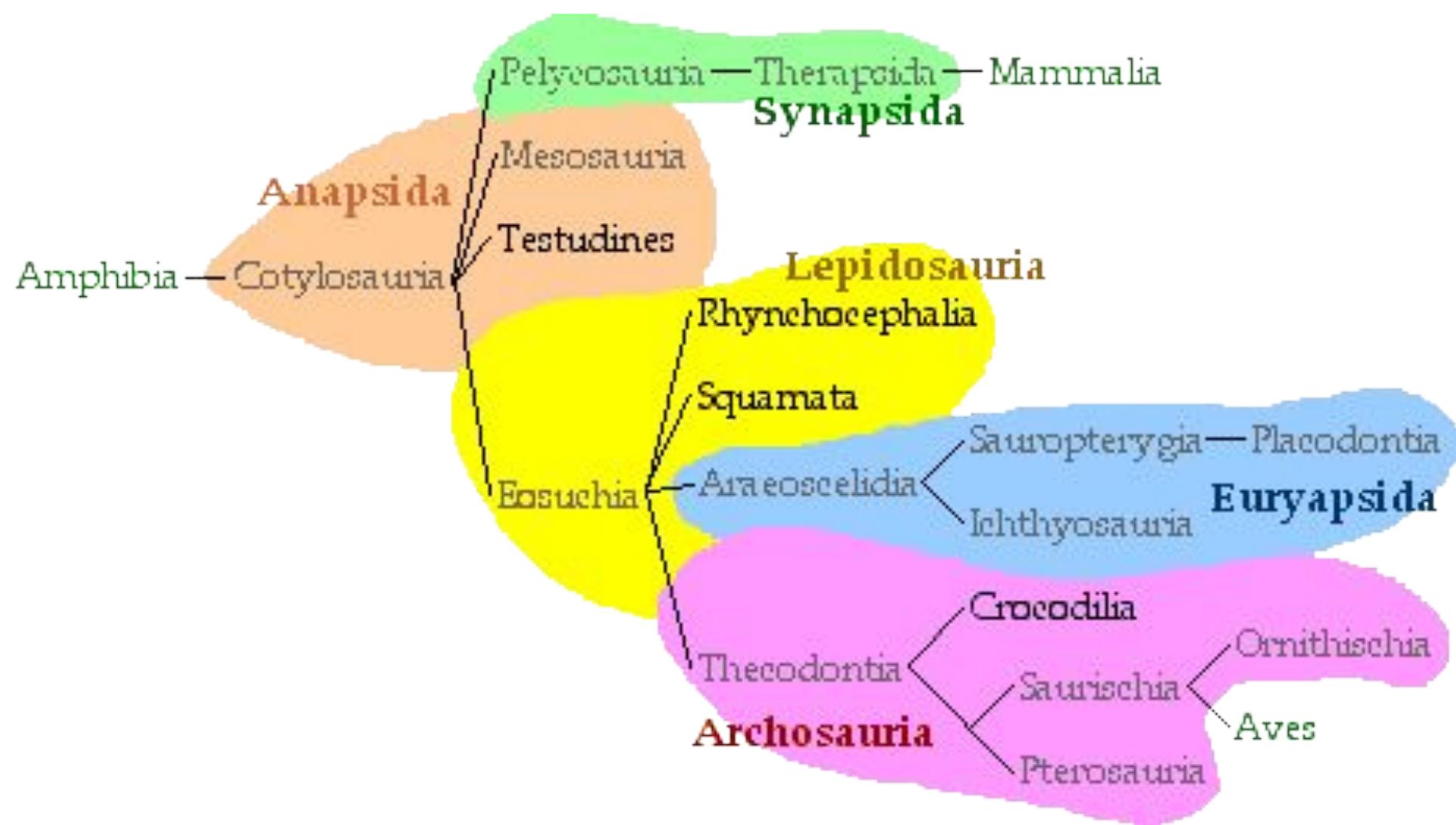
# Дейноцефал

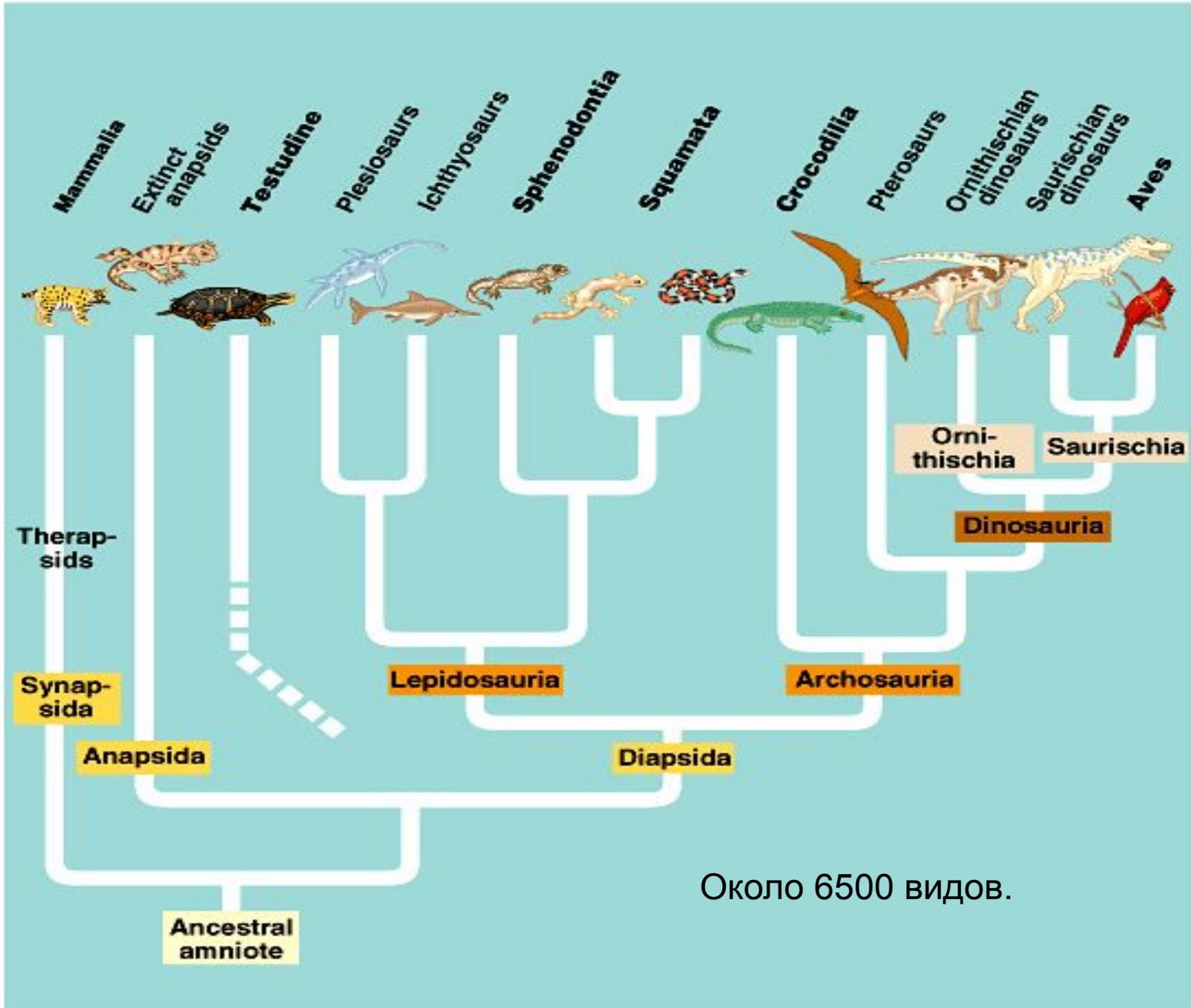
# Estemmenosuchus



**Пресмыкающиеся по сравнению с земноводными представляют собой следующий этап приспособления позвоночных животных к жизни на суше. Это первые настоящие наземные позвоночные, характеризующиеся тем, что размножаются на суше яйцами, дышат только легкими, механизм дыхания у них всасывательного типа (при помощи изменения объема грудной клетки), хорошо развиты проводящие дыхательные пути, кожа покрыта роговыми чешуйками или щитками, кожных желез почти нет, в желудочке сердца имеется неполная или полная перегородка, вместо общего артериального ствола от сердца отходят три самостоятельных сосуда, почки тазовые (метанефрос). У пресмыкающихся увеличивается подвижность, что сопровождается прогрессивным развитием скелета и мускулатуры: меняется положение различных отделов конечностей по отношению друг к другу и к телу, укрепляются пояса конечностей, позвоночник расчленяется на шейный, грудной, поясничный, крестцовый и хвостовой отделы, увеличивается подвижность головы. Череп пресмыкающихся, как и у птиц, в отличие от других позвоночных животных, соединяется с позвоночником одним (непарным) мыщелком. В скелете свободных конечностей характерны межзапястные (интеркарпальные) и межпредплюсневые (интертарзальные) сочленения. В поясе передних конечностей у них есть своеобразная покровная кость-надгрудинник. К примитивным особенностям пресмыкающихся как обитателей суши следует отнести наличие двух дуг аорты, смешанную кровь в артериях туловищного отдела, низкий уровень обмена веществ и непостоянную температуру тела. Современные пресмыкающиеся представляют собой лишь разрозненные остатки богатого и разнообразного мира рептилий, населявшего Землю в мезозойскую эру. Сейчас насчитывается около 7000 видов рептилий, т. е. почти втрое больше, чем современных земноводных.**







Около 6500 видов.

Лекция закончена.  
Благодарю за внимание.  
Ваши вопросы.

Boven: een Scutosaurus wordt aangevallen door een [Inostrancevia](#) (Therapside).





### **Anapsida**

Primitive reptiles. They lack the temporal fenestrae present in higher reptiles.

### **Synapsida**

Single temporal fenestra. Westphalian B (Bashkirian) to Early Jurassic. Dominant amniotes during the Paleozoic.

### **Lepidosauria**

The first group of reptiles with a diapsid skull. Overlapping scales. Originated Permian.

### **Archosauria**

A more advanced group of diapsids. They walk with a more upright stance than the lepidosaurs and had a tendency towards bipedalism. Their teeth are set in sockets.

### **Euryapsida**

Mostly marine reptiles. They had one temporal fenestra that appears homologous with the upper fenestra of diapsids.