



国家出版基金项目

中国古生物研究丛书
Selected Studies of Palaeontology in China

无颌类演化史与中国化石记录

EVOLUTIONARY HISTORY OF AGNATHANS AND
THEIR FOSSIL RECORDS IN CHINA

盖志琨 朱 敏 著
N. Tamura 杨定华 史爱娟 绘



上海科学技术出版社



无颌类演化史与中国化石记录

Evolutionary History of Agnathans and
Their Fossil Records in China



盖志琨 朱 敏 著
N. Tamura 杨定华 史爱娟 绘



图书在版编目(CIP)数据

无颌类演化史与中国化石记录 / 盖志琨, 朱敏著. —上海:

上海科学技术出版社, 2017. 6

ISBN 978-7-5478-3594-4

I. ①无… II. ①盖… ②朱… III. ①无颌类—研究
IV. ①Q915. 861

中国版本图书馆CIP数据核字 (2017) 第141053号

丛书策划 季英明

责任编辑 季英明

装帧设计 戚永昌

无颌类演化史与中国化石记录

盖志琨 朱 敏 著

上海世纪出版股份有限公司

上海 科 学 技 术 出 版 社 出 版

(上海钦州南路71号 邮政编码200235)

上海世纪出版股份有限公司发行中心发行

200001 上海福建中路193号 www. ewen. co

南京展望文化发展有限公司排版

上海中华商务联合印刷有限公司印刷

开本 940×1270 1/16 印张 21 插页 4

字数 610千字

2017年6月第1版 2017年6月第1次印刷

ISBN 978-7-5478-3594-4/Q • 53

定价: 398. 00元

本书如有缺页、错装或坏损等严重质量问题, 请向工厂联系调换

内 容 提 要

本书详细介绍了化石与现生无颌类各大类群的形态、解剖、分类、演化、生态、行为等内容，同时涉及化石的发现过程和研究历史等相关知识。选取全球范围内盲鳗亚纲、七鳃鳗亚纲、牙形动物、阿兰达鱼亚纲、星甲鱼亚纲、骨甲鱼亚纲、异甲鱼亚纲、花鳞鱼亚纲、缺甲鱼亚纲和茄甲鱼亚纲的部分代表性化石，以及中国无颌类昆明鱼目和盔甲鱼亚纲的大部分化石材料，共计47科99属107种，对其进行系统古生物学记述，每个属、种均有特征、产地与层位等信息，并配以素描图和生态复原图。

本书主要读者对象是古生物学、生物学、地质学工作者及爱好者，高校师生，自然博物馆类机构的工作人员和科普工作者。

Brief Introduction

The morphology, anatomy, taxonomy, evolution, ecology, and behavior of major groups of fossil and extant agnathans were presented in depth, and the relevant fossil finding and research history were introduced as well. A majority of Myllokunmingiida and Galeaspida found in China, and representatives of Euconodonta and other major agnathan groups including Myxini, Petromyzontida, Arandaspida, Astraspida, Heterostraci, Anaspida, Thelodontida, Pituriaspida and Osteostraci, 47 Families, 99 genera, 107 species in total, were selected for systematic description. The data of each genus and species included diagnosis, locality, horizon, and age, accompanied by fossil photos, anatomical illustrations and ecological restorations. This book is suitable to read for both professionals of paleontology , biology, geology, and amateurs of paleontology.

序





《中国古生物研究丛书》由上海科学技术出版社编辑出版，今明两年内将陆续与读者见面。这套丛书有选择地登载中国古生物学家近20年来，根据中国得天独厚的化石材料做出的研究成果，不仅记录了一些震惊世界的发现，还涵盖了对一些古生物学和演化生物学关键问题的探讨和思考。出版社盛邀在某些领域里取得突出成绩的多位中青年学者，以多年工作积累和研究方向为主线，进行一次阶段性的学术总结。尽管部分内容在国际高端学术刊物上发表过，但在整理和综合的基础上，首次全面、系统地编撰成中文学术丛书，旨在积累专门知识、方便学习研讨。这对我国学者和能阅读中文的外国读者而言，不失为一套难得的、专业性较强的古生物学研究丛书。

化石是镌刻在石头上的史前生命。形态各异、栩栩如生的化石告诉我们许多隐含无数地质和生命演化的奥秘。中国不愧为世界上研究古生物的最佳地域之一，因为这片广袤土地拥有重要而丰富的化石材料。它们揭示史前中国曾由很多板块、地体和岛屿组成；这些大大小小的块体原先分散在不同气候带的各个海域，经历很长时期的分隔，才逐渐拼合成现在的地理位置；这些块体表面，无论是海洋还是陆地，都滋养了各时代不同的生物群。结合其生成的地质年代和环境背景，可以揭示一幕幕悲（生物大灭绝）喜（生物大辐射）交加、波澜壮阔的生命过程。自元古代以来，大批化石群在中国被发现和采集，尤其是距今5.2亿年的澄江动物群和1.2亿年的热河生物群最为醒目。中国的古生物学家之所以能做出令世人赞叹的成果，首先就是得益于这些弥足珍贵的化石材料。

其次，这些成果的取得也得益于中国古生物研究的悠久历史和浓厚学术氛围。著名地质学家李四光、黄汲清先生等，早年都是古生物学家出身，后来成为地质学界领衔人物。正是中国的化石材料，造就了以他们为代表的一大批优秀古生物学家群体。这个群体中许多前辈的野外工作能力强、室内研究水平高，在严密、严格、严谨的学风中沁润成优良的学术氛围，并代代相传，在科学界赢得了良好声誉。现今中青年古生物学家继承老一辈的好学风，视野更宽，有些已成长为国际权威学者；他们为寻找掩埋在地下的化石，奉献了青春。我们知道，在社会大转型的过程中，有来自方方面面的诱惑。但凭借着对古生物学的热爱和兴趣，他们不在乎生活有多奢华、条件有多优越，而在乎能否找到更好、更多的化石，能否更深入、精准地研究化石。他们在工作中充满激情，愿意为此奉献一生。我们深为中国能拥有这一群体感到骄傲和自豪。

同时，中国古生物学还得益于改革开放带来的大好时光。我们很幸运地得到了国家（如科技部、中国科学院、自然科学基金委、教育部等）的大力支持和资助，这不仅使科研条件和仪器设备有了全新的提高，也使中国学者凭借智慧和勤奋，在更便利和频繁的国际合作交流中创造出优秀的成果。

将要与读者见面的这套丛书，全彩印刷、装帧精美、图文并茂，其中不乏化石及其复原的精美图片。这套丛书以从事古生物学及相关研究和学习的本科生、研究生为主要对象。读者可以从作者团队多年工作积累中，阅读到由系列成果作为铺垫的多种学术思路，了解到国内外相关专业的研究近况，寻找到与生命演化相关的概念、理论和假说。凡此种种，不仅对有志于古生物研究的年轻学子，对于已经入门的古生物学者也不无裨益。

戎嘉余 周忠和
《中国古生物研究丛书》主编
2015年11月

前 言



无颌类是脊椎动物中最原始也是最早出现的高阶元类群，包括昆明鱼目、圆口纲和甲胄鱼纲三大类群。它们早在寒武纪第二世（早寒武世）的澄江动物群中就已出现，是寒武纪大爆发中前途光明的物种，至今已有5亿多年的演化历史。无颌类现存种类已不多，但在志留纪、泥盆纪时期却非常繁盛，主要是各种“戴盔披甲”的甲胄鱼类，包括异甲鱼类、缺甲鱼类、花鳞鱼类、茄甲鱼类、骨甲鱼类、盔甲鱼类等类群，它们曾经一度是地球上的优势物种。3.6亿年前泥盆纪结束的时候，盛极一时的甲胄鱼类突然遭受灭顶之灾，彻底灭绝，无颌类只有营特殊寄生生活的盲鳗类和七鳃鳗类两个类群残存至今。由于无颌类的大部分类群均已灭绝，现生无颌类圆口纲种数仅占现生脊椎动物物种数的0.2%不到，因此无颌类对大多数人来说是陌生的。适逢上海科学技术出版社邀请撰写一部关于无颌类演化史与中国化石记录方面的专著，我们欣然接受，我们觉得十分有必要把无颌类这一神秘的类群全面、系统地介绍给公众。

从丁文江先生1914年滇东地质考察算起，中国无颌类化石已有整整百年的发现史。在中国发现的无颌类化石有昆明鱼类、花鳞鱼类、盔甲鱼类和七鳃鳗类等，其中昆明鱼类、盔甲鱼类、七鳃鳗类的许多研究成果为解决脊椎动物若干重大演化问题，如脊椎动物起源、颌的起源等，提供了关键资料。几代学者的不懈努力为本书的编写提供了珍贵的基础资料。我们都是在学术生涯之初就开始接触、研究无颌类化石，见证了中国无颌类化石研究的发展过程，也得益于刘玉海、潘江、Philippe Janvier等多位研究前辈的悉心指导与帮助。2006年起，我们开始应用大科学装置同步辐射X射线显微成像和计算机三维虚拟复原技术，开展盔甲鱼类曙鱼脑颅的三维重建和有颌脊椎动物起源的研究。历时5年完成7个曙鱼脑颅的三维重建与复原，同时结合分子发育生物学的最新资料，在脊椎动物颌的起源这一前沿领域取得了一定进展，相关成果在*Nature*杂志以封面推荐文章发表，引起国际学术界广泛关注，成果先后入选英美经典教科书*History of Life*（第五版）、*Vertebrate Palaeontology*（第四版），以及*New Scientist*（2904期）杂志封面故事，曙鱼被认为是与

提克塔利克鱼、始祖鸟、弗洛勒斯人等同等重要的生物演化中的缺失环节。无颌类化石及其演化也开始越来越多地吸引学界与公众的目光。

目前，专门系统介绍无颌类演化的专著非常少，仅在部分教科书中有零散的介绍，既不系统，也不全面。对无颌类作最全面介绍的著作当属法国自然历史博物馆Philippe Janvier教授1996年出版的*Early Vertebrates*，它被业内认为是研究早期脊椎动物必读的“圣经”。但该书仅系统总结了1996年前的无颌类研究成果，此后再无新版本问世。我们在其基础上吸收总结最近20年来，特别是新技术条件下，无颌类研究取得的新进展，尽最大可能地复原无颌类各大类群的外表形态、内部解剖、生态环境、生活习性等，同时系统阐述无颌类的演化历史、系统分类等，尝试性地还原脊椎动物在从无颌到有颌的过渡中所经历的重大变化。本书将是国内第一本详细介绍无颌类各大类群比较解剖与系统演化的专著。

感谢西北大学早期生命研究所舒德干院士，中国科学院南京地质古生物研究所赵方臣博士，台湾“中央研究院”细胞与个体生物学研究所Kinya G. Ota博士，英国布里斯托大学Philip C. J. Donoghue教授、Carlos Martinez-Perez博士，澳大利亚Brian Choo博士，加拿大多伦多大学Gerry De Iuliis博士，以及中国科学院古脊椎动物与古人类研究所张弥曼院士、张江永研究员、郭肖聪、耿丙河等为本书提供部分精美插图；感谢山东科技大学孙智新、澳大利亚Susan Turner、瑞典乌普萨拉大学瞿清明博士、中国科学院古脊椎动物与古人类研究所潘照晖等同事和同行的大力支持与帮助，值此书完成之时，向他们表示衷心的感谢！

本书所涉及的研究工作得到国家自然科学基金（项目批准号：41572108、41530102、41372025）、中国科学院前沿科学重点研究项目（QYZDJ-SSW-DQC002）、中国科学院战略性先导科技专项（XDPB05）、国家高层次人才特殊支持计划（“万人计划”）、中国科学院脊椎动物演化与人类起源重点实验室的资助，在此一并表示感谢。

限于编著者的水平，书中难免有疏漏、错误和不妥之处，谨祈读者批评指正。

目 录





序

前言

1 无颌类概述	1
1.1 无颌类的定义	1
1.2 无颌类的系统分类	3
1.3 无颌类的起源假说	7
2 现生无颌类	11
2.1 概述	11
2.2 盲鳗亚纲	14
2.2.1 外部形态	14
2.2.2 内部解剖	15
2.2.3 骨骼系统	19
2.2.4 生活方式	21
2.2.5 生殖方式	24
2.2.6 现生盲鳗的系统分类	24
2.3 七鳃鳗亚纲	25
2.3.1 外部形态	25
2.3.2 内部解剖	27
2.3.3 骨骼系统	31
2.3.4 生活习性	33
2.3.5 生殖方式	36
2.3.6 现生七鳃鳗的系统分类	36

2.4 盲鳗与七鳃鳗化石的记录	37
2.4.1 梅溪生物群	37
2.4.2 熊溪灰岩生物群	38
2.4.3 黑色炭质页岩生物群	38
2.4.4 蒙索莱米讷生物群	39
2.4.5 热河生物群	41
2.5 系统古生物学	42
3 最早的无颌类	53
3.1 概述	53
3.1.1 澄江动物群	53
3.1.2 布尔吉斯页岩动物群	55
3.2 寒武纪无颌类发现史	61
3.3 形态特征	62
3.3.1 脊索和原始脊椎	62
3.3.2 肌节	63
3.3.3 头的分化	65
3.3.4 相机型眼	65
3.3.5 鳃囊及鳃弓	65
3.3.6 奇鳍和偶鳍	65
3.3.7 生殖腺	67
3.4 系统分类	67
3.5 系统古生物学	67
4 牙形动物之谜	79
4.1 概述	79
4.2 牙形动物发现史	81
4.3 形态特征	82
4.3.1 脊索和神经索	82
4.3.2 肌节	82
4.3.3 头的分化	83

4.3.4 捕食器官	83
4.3.5 尾部	84
4.4 组织学特征	84
4.5 牙形动物与有颌类牙齿的起源	85
4.6 系统位置	85
4.7 生活习性	87
4.8 系统古生物学	87
5 甲胄鱼类的出现	91
5.1 概述	91
5.2 奥陶纪无颌类发现史	94
5.3 阿兰达鱼亚纲	97
5.3.1 形态特征	97
5.3.2 组织学特征	98
5.4 星甲鱼亚纲	98
5.4.1 形态特征	99
5.4.2 组织学特征	99
5.5 系统分类	100
5.6 生活方式	102
5.7 地史分布	102
5.8 系统古生物学	103
6 甲胄鱼类的辐射	109
6.1 概述	109
6.2 异甲鱼亚纲	115
6.2.1 外部形态	115
6.2.2 内部解剖	118
6.2.3 组织学特征	120
6.2.4 系统分类	120
6.2.5 生活方式	123
6.2.6 地史分布	124

6.3 缺甲鱼亚纲	124
6.3.1 外部形态	125
6.3.2 内部解剖	126
6.3.3 组织学特征	126
6.3.4 系统分类	126
6.3.5 生活方式	129
6.3.6 地史分布	130
6.4 花鱗魚亞綱	130
6.4.1 外部形态	130
6.4.2 内部解剖	131
6.4.3 组织学特征	132
6.4.4 系统分类	132
6.4.5 生活方式	132
6.4.6 地史分布	133
6.5 茄甲魚亞綱	134
6.5.1 外部形态	134
6.5.2 内部解剖	134
6.5.3 系统分类	134
6.5.4 地史分布	134
6.6 骨甲魚亞綱	135
6.6.1 外部形态	135
6.6.2 内部解剖	138
6.6.3 组织学特征	142
6.6.4 系统分类	143
6.6.5 生活方式	146
6.6.6 地史分布	146
6.7 系统古生物学	149
7 中国的无颌类	187
7.1 概述	187
7.2 盔甲鱼类发现史	188
7.2.1 盔甲鱼化石的零星记录	188

7.2.2 茄甲鱼类发现的井喷期	189
7.2.3 新疆塔里木盆地茄甲鱼类的发现	190
7.2.4 新方法在茄甲鱼类研究中的应用	191
7.3 外部形态	192
7.3.1 头甲背面	192
7.3.2 头甲腹面	196
7.3.3 头甲突起	197
7.3.4 侧线系统	199
7.3.5 头甲纹饰	202
7.3.6 躯干和尾	203
7.4 内部解剖	203
7.4.1 咽颅	204
7.4.2 脑颅	205
7.4.3 循环系统	207
7.5 组织学特征	210
7.6 系统分类	211
7.6.1 汉阳鱼目	211
7.6.2 真茄甲鱼目	212
7.6.3 多鳃鱼目	213
7.6.4 华南鱼目	213
7.6.5 基干类型的科	214
7.7 生活方式	215
7.8 地史分布	216
7.8.1 志留纪	216
7.8.2 泥盆纪	220
7.9 系统古生物学	221
参考文献	291
分类索引	303
名词索引	312

1

无颌类概述

1.1 无颌类的定义

无颌类(Agnathans) 顾名思义就是没有颌的脊椎动物，在分类上属于脊索动物门(Chordata) 脊椎动物亚门(Vertebrata) 无颌超纲(Agnatha)，与之对应的则是脊椎动物亚门的另一大类群——有颌类，即有颌超纲(Gnathostomata)。现生无颌类的种类已非常少，仅有圆口纲(Cyclostomata) 的七鳃鳗和盲鳗两个类群，总共只有120多种，不到现生脊椎动物物种数的0.2%。其余现生脊椎动物

均为有颌类，主要包括软骨鱼类、辐鳍鱼类和肉鳍鱼类(肺鱼、拉蒂迈鱼和四足动物)(图1-1)。由于七鳃鳗和盲鳗这两个类群均具有一个圆形的口，无真正的上下颌和齿，只有可伸缩的角质齿，因此称为“圆口类”。圆口类是现生脊椎动物中最原始的类群，其化石记录最早可追溯到晚泥盆世，但系统发育分析表明它们的起源可能发生于寒武纪。

虽然无颌类现生种类不多，但在地史时期却非常繁盛，主要是活跃在志留—泥盆纪时期一些“戴盔披甲”的

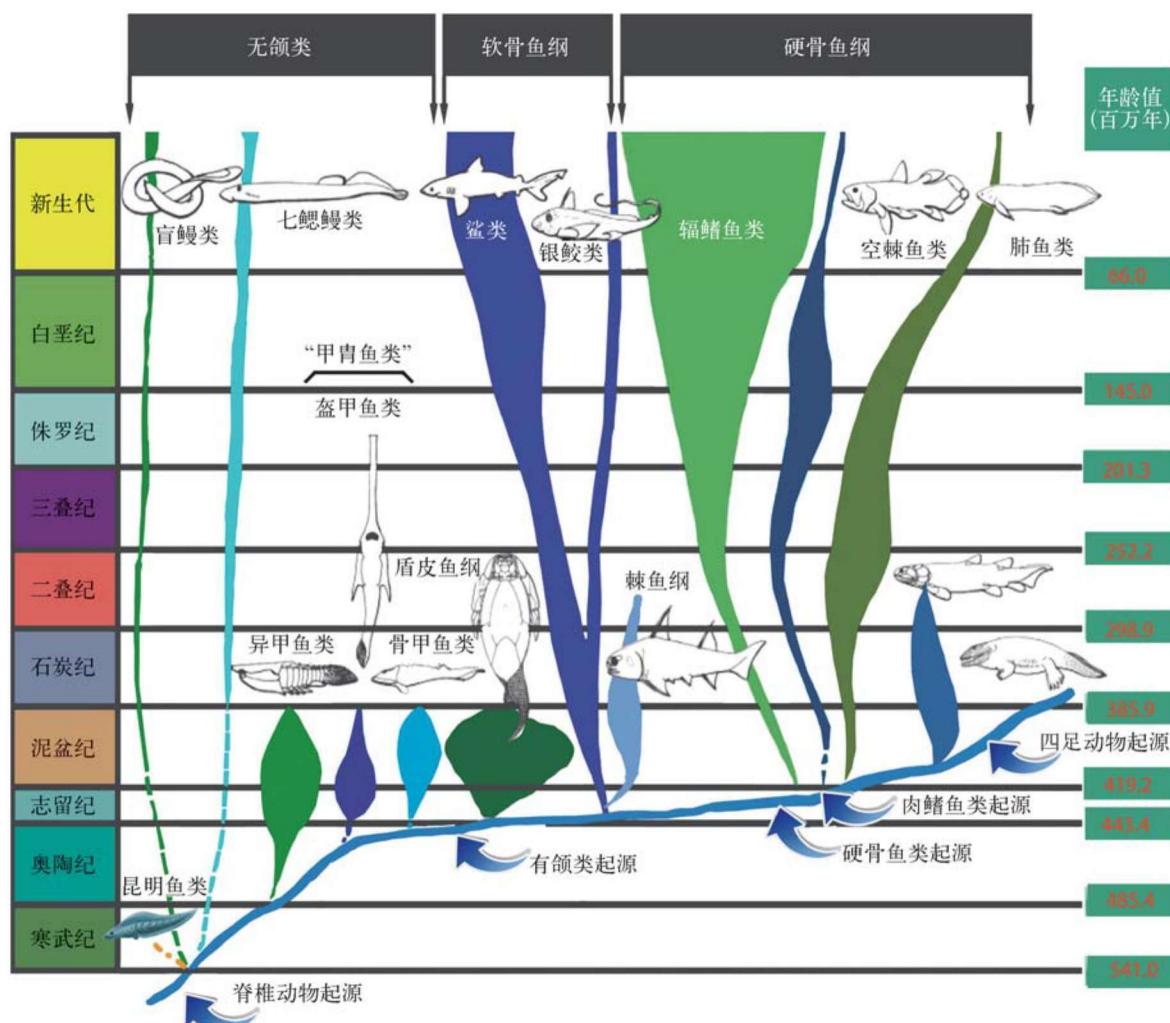


图1-1 无颌类在脊椎动物演化史中的地位



甲胄鱼类，包括星甲鱼类、阿兰达鱼类、异甲鱼类、缺甲鱼类、花鳞鱼类、茄甲鱼类、盔甲鱼类、骨甲鱼类等主要类群。目前这些类群在系统发育关系上被一致认为是现生圆口类和有颌类之间的过渡类群，即有颌类干群，这些类群对了解有颌类的起源与早期演化，特别是有颌类如何逐步获得其关键特征，起着至关重要的作用（图1-2）。

无颌类是地球上最原始的脊椎动物，早在距今5.2亿年的寒武纪早期就已出现。1999年，舒德干等人在*Nature*上报道了在中国寒武纪第二世（早寒武世）澄江动物群中发现的昆明鱼（*Myllorhynchia*）和海口鱼（*Haikouichthys*）化石（Shu et al., 1999）。这两条鱼具纺锤形身体，有“W”形肌节，还有较复杂的软骨质头颅、鳃弓、围心腔和鳍条，这些特征与现生七鳃鳗幼体十分相似。后续研究进一步确认海口鱼已具有原始脊椎，头部

具有侧眼、鼻囊和听囊等感觉器官（Shu et al., 2003），表明它们已进入脊椎动物的范畴，从而将脊椎动物的起源时间向前推进了5 000万年，这一时间与校正后的分子钟预测的时间越来越接近。寒武纪这些全身裸露的无颌类在形态学上既不同于现生圆口类（七鳃鳗、盲鳗），也迥异于古生代形形色色“戴盔披甲”的甲胄鱼类，可能代表了一个脊椎动物早期演化的独特类群——昆明鱼目（Myllorhynchidae）（Shu, 2003），在演化位置上可能属于脊椎动物的干群（stem-group vertebrates），因此对于了解脊椎动物的起源有着重要意义（图1-1）。

从寒武纪芙蓉世（晚寒武世）开始，地球上出现了最早具有硬组织的脊索动物——牙形动物（conodonts）。牙形动物与最早的脊椎动物一样，是一种全身裸露的鳗形动物，因此很少在化石中完整保存。保存下来的通常只

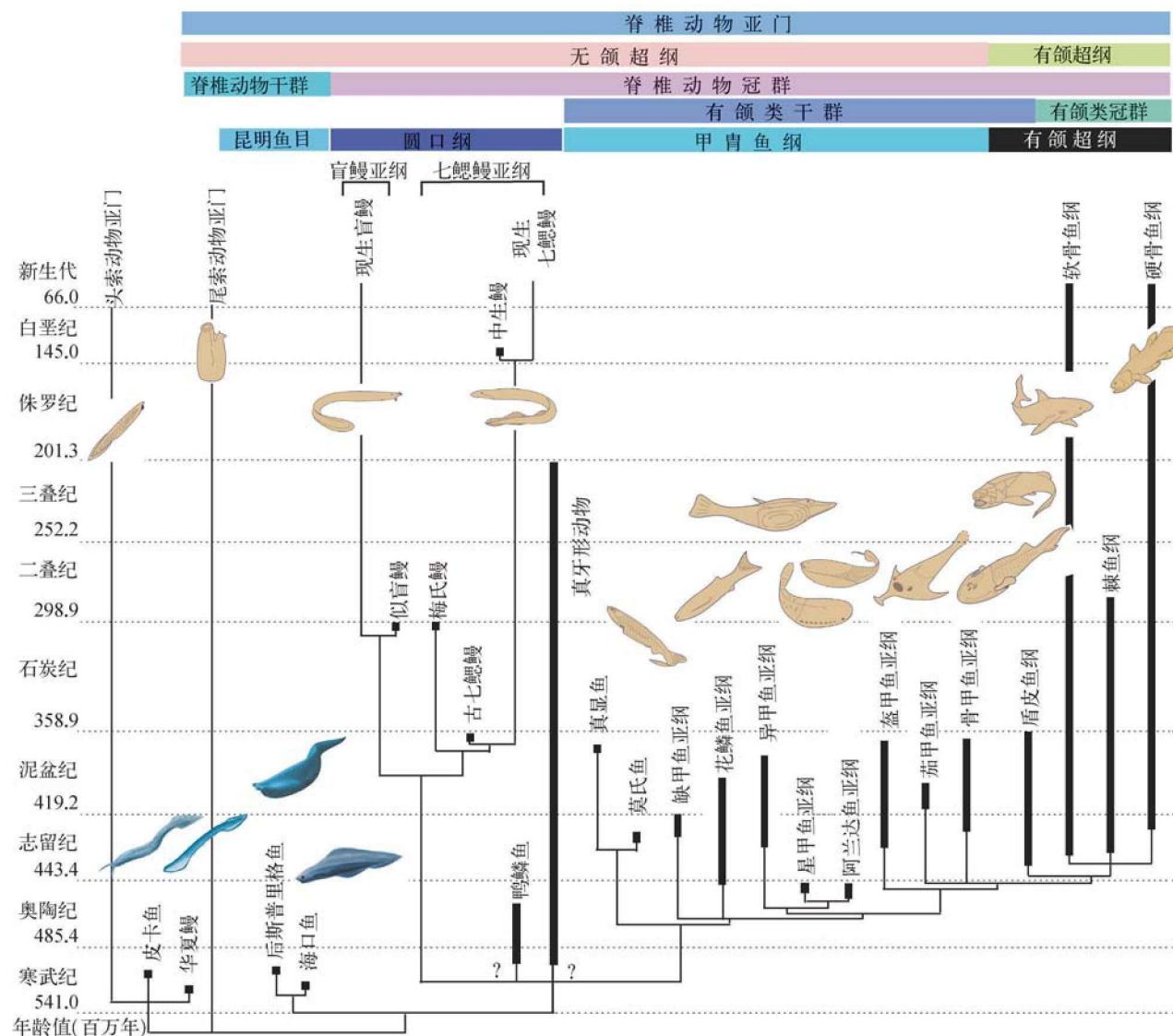


图1-2 无颌类在地史时期的分布

是它们身体中较硬的一些类似于牙齿的结构，在文献中常被称作牙形分子(conodont elements)。牙形动物与现代七鳃鳗很相似，身体呈鳗形，两侧对称，具有一非常小的头，但上面长有一对大眼睛，肛门后位，有肌节和脊索，还有背鳍和可能有软骨辐条支撑的尾鳍等脊索动物典型特征。把牙形动物归到脊索动物门已无疑义，但它们是否属于真正的脊椎动物，目前仍有很大争议（图1-2）。

虽然甲胄鱼类的疑似骨片在寒武纪芙蓉世（晚寒武世）就已出现，但最早无争议的具外骨骼保护的甲胄鱼类化石记录只能追溯到中奥陶世晚期（距今约4.7亿年）来自澳大利亚中部楼梯砂岩（Stairway Sandstone）的阿兰达鱼（*Arandaspis*）。稍晚一些的有来自晚奥陶世早期（距今约4.5亿年）在北美落基山脉地区发现的星甲鱼（*Astraspis*）、显褶鱼（*Eriptychius*）以及在南美玻利维亚地区发现的萨卡班坝鱼（*Sacabambaspis*），这些奥陶纪无颌类化石呈现了甲胄鱼类的最初形态（图1-2）。

虽然甲胄鱼类化石从中奥陶世，甚至寒武纪芙蓉世（晚寒武世）就已出现，但直到奥陶纪末期，这些当时最有前途的脊椎动物却并未得到发展，整个奥陶纪的海洋仍是无脊椎动物的天下。到奥陶纪末期，由于赫南特大冰期的影响，地球生物圈经历了寒武纪大爆发以来的第一次生物大灭绝，导致无脊椎动物大量灭绝，古生代海洋出现了广阔生态空位。熬过了大冰期的甲胄鱼类终于在志留一泥盆纪时期迎来辐射式发展，演化出以下几大类群：异甲鱼亚纲（Heterostraci）、缺甲鱼亚纲（Anaspida）、花鳞鱼亚纲（Thelodonti）、茄甲鱼亚纲（Pituriaspida）、骨甲鱼亚纲（Osteostraci）和盔甲鱼亚纲（Galeaspida），开始进入全盛的甲胄鱼类时代（图1-2）。无颌类经过志留纪晚期和泥盆纪早期的繁盛，从泥盆纪中期开始衰落，到泥盆纪结束时，盛极一时的甲胄鱼类彻底灭绝。无颌类中只有盲鳗类和七鳃鳗类延续到现在。

盔甲鱼类是甲胄鱼类中土著性色彩浓厚的一个类群，目前只发现于中国和越南北部的志留一泥盆纪地层。经过近50年的研究积累，目前发现的盔甲鱼类约有58属76种，并建立起亚纲一级的分类单元，成为与骨甲鱼亚纲、异甲鱼亚纲、缺甲鱼亚纲、花鳞鱼亚纲并列的五大类群之一。近年来，研究表明盔甲鱼的脑颅在颌的起源之前就已发生关键的重组，成对鼻囊位于口鼻腔的两侧，垂体管向前延伸并开口于口腔，与七鳃鳗和骨甲鱼类的鼻垂体复合体完全不同，而与有颌类的非常相似，可能代表了在颌演化过程中的一个非常关键的中间环节。因此，

中国的盔甲鱼类是解开脊椎动物颌起源之谜的一个关键类群，最早的有颌类可能就是从志留纪盔甲鱼类分化而来，而且很可能就发生在中国。

1.2 无颌类的系统分类

颌的起源可以说是脊椎动物演化史上最具革命意义的演化事件，深刻影响了脊椎动物的演化方向，它使脊椎动物成为“顶级掠食者”，爬上了整个食物链的最顶端。自此以后，脊椎动物结束了简单的滤食生活，向更为广阔的生活空间拓展，演化出了包括我们人类在内的形形色色的有颌脊椎动物（Gai, Zhu, 2012）。

在前进化论时期，颌对脊椎动物的演化意义和分类重要性并没有被意识到，现生无颌类仅仅被看作是脊椎动物一个普通类群，从来没有人认为它们比脊椎动物其他类群原始得多。瑞士解剖学家Louis Agassiz在19世纪30年代最早从苏格兰收到第一批无颌类化石的时候，由于它们不像现在的任何生物，发现很难对这些化石进行分类。直到1844年，他才意识到这些化石没有活动的颌，并将它们归类到一个新的分类类群——甲胄鱼纲（Ostracoderma）。

一直到19世纪末，基于颌的特征将脊椎动物一分为二的分类思想，才开始形成，古生物学家E. D. Cope于1889年首次将脊椎动物区分为两大类群，建立无颌超纲（Agnatha）和有颌超纲（Gnathostomata），并正式将甲胄鱼纲置于无颌超纲之下。在Woodward (1898) 的分类方案中，无颌超纲包括现生无颌类的圆口纲和古生代化石无颌类的甲胄鱼纲，但当时的甲胄鱼纲仅包括异甲鱼亚纲（Heterostraci）、骨甲鱼亚纲（Osteostraci）和胴甲鱼亚纲（Antiarchi），胴甲鱼类后来被证明具有颌，被归入到盾皮鱼纲（Placodermi）。

20世纪初，随着后续研究发现，现生无颌类七鳃鳗和有颌类的鳃在发育过程中分别来自内胚层和外胚层（Goette, 1901），Cope的这一分类思想得到进一步支持。后来发现的阿兰达鱼亚纲（Arandaspida）、星甲鱼亚纲（Astraspida）、缺甲鱼亚纲（Anaspida）、盔甲鱼亚纲（Galeaspida）、茄甲鱼亚纲（Pituriaspida）及花鳞鱼亚纲（Thelodonti）都被归到甲胄鱼纲，占据了无颌类中的绝大多数。20世纪末，随着一系列寒武纪无颌类的发现，属于脊椎动物干群的昆明鱼目也纳入无颌超纲的范畴里。因此现在的无颌超纲应包括昆明鱼目（Myllorhynchida）、圆口纲（Cyclostomata）和甲胄鱼纲（Ostracoderma）三大类群（图1-3）。无颌超纲三大类群的详细分类系统见表1-1。