

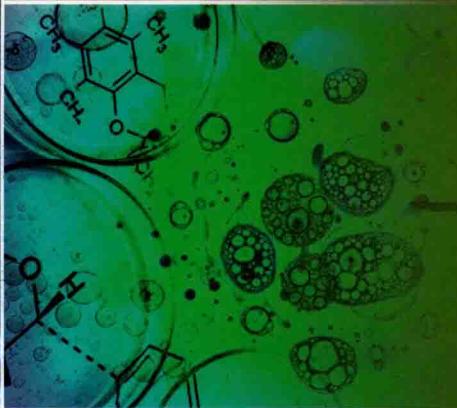
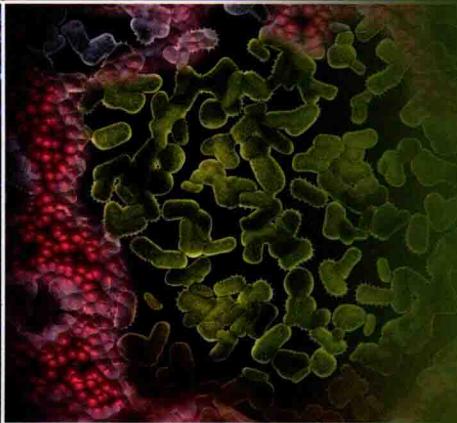


普通高等教育农业部“十二五”规划教材
全国高等农林院校“十二五”规划教材

免 疫 学

MIANYIXUE

张青斌•主编



 中国农业出版社

普通高等教育农业部“十二五”规划教材
全国高等农林院校“十二五”规划教材

免 疫 学

张吉斌 主编

中国农业出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

免疫学 / 张吉斌主编. —北京：中国农业出版社，
2016. 8
普通高等教育农业部“十二五”规划教材 全国高等
农林院校“十二五”规划教材
ISBN 978-7-109-21397-5

I. ①免… II. ①张… III. ①免疫学—高等学校—教
材 IV. ①Q939. 91

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2016) 第 180037 号

中国农业出版社出版
(北京市朝阳区麦子店街 18 号楼)
(邮政编码 100125)
策划编辑 刘 梁
文字编辑 陈睿赜

北京中科印刷有限公司印刷 新华书店北京发行所发行
2016 年 8 月第 1 版 2016 年 8 月北京第 1 次印刷

开本：787mm×1092mm 1/16 印张：17

字数：400 千字

定价：33.50 元

(凡本版图书出现印刷、装订错误，请向出版社发行部调换)

内 容 简 介

全书共分13章，涉及免疫进化、免疫系统、抗原、抗体及免疫球蛋白、补体系统、主要组织相容性抗原（MHC）、固有免疫、特异性免疫应答与调节、超敏反应与自身免疫病、感染免疫与免疫缺陷、植物免疫、免疫学技术、免疫学的应用等内容。本书较为系统地阐述了免疫学的基本概念和基础理论，并结合现代免疫学最新进展，简明扼要、深入浅出地介绍了重要免疫学现象的分子机制和免疫学技术及其应用，主要适用于高等农林院校和综合性大学生命科学类各专业的本科免疫学教学，也可供高等院校生命科学类研究生和免疫学专业人员作为学习和掌握现代免疫学理论的参考书。

编写人员

主编 张吉斌

副主编 苏 莉 胡咏梅 刘明秋

庄振宏 田文霞

编 者 (按姓名笔画排序)

王国华 湖北大学

田文霞 山西农业大学

庄振宏 福建农林大学

刘明秋 复旦大学

祁高富 华中农业大学

苏 莉 华中科技大学

李 瑞 复旦大学

余晓岚 湖北大学

张吉斌 华中农业大学

周 焘 长江大学

郑 芳 华中科技大学

胡咏梅 华中农业大学

虞 沂 武汉大学

前　　言

免疫学是生命科学中发展最为迅速的学科之一，已经超出了传统的医学免疫而扩展到植物免疫，并且形成众多的分支学科。为体现农林和综合性大学免疫学的特点，本书对传统免疫学内容进行了扩展，例如根据最新研究进展对免疫进化的相关内容进行了归纳；增加了植物免疫学；对固有免疫部分内容进行了加强；免疫的范围除了涉及人的医学免疫范畴外，内容推及动物和植物；免疫学的应用也日益广泛，故专门列为一章。

本书共分 13 章，均由教学第一线的具有丰富教学经验的老师编写，具体分工如下：张吉斌（第一章），胡咏梅（第二章），虞沂（第三章），刘明秋、李瑞（第四章），庄振宏（第五章），郑芳（第六章），祁高富（第七章），余晓岚（第八章），田文霞（第九章和第十章），周燚（第十一章），苏莉（第十二章），王国华（第十三章）。华中科技大学同济医学院的沈关心教授和华中农业大学的毕丁仁教授对本书的编写格局和内容提出了大量宝贵意见，并进行了认真细致的审稿修改，在此表示衷心的感谢！主编研究团队的研究生景雪萍、王延英、傅坚英、翟义乐、张可、陈圆圆、仲威达、朱剑梅在资料整理方面做了大量工作，在此一并致谢！

由于编者水平所限，本书在内容和图表等方面还存在疏漏和不妥之处，恳请读者批评指正。

编　　者

2016 年 6 月

目 录

前言

第一章 免疫学导论	1
第一节 概述	1
一、免疫的本质	1
二、免疫系统的组成	1
三、免疫系统的功能	2
四、免疫应答	2
五、抗原、抗体及免疫反应的应用	3
第二节 免疫进化	3
一、固有免疫的进化	4
二、适应性免疫的进化	4
三、免疫系统的进化	6
四、固有免疫和适应性免疫的进化关系	8
第三节 免疫学的分支学科	8
第二章 免疫系统	12
第一节 免疫系统的功能	12
第二节 免疫器官	13
一、中枢免疫器官	14
二、外周免疫器官	16
第三节 免疫细胞	19
一、T/B淋巴细胞	19
二、固有免疫细胞	26
第四节 免疫分子	29
一、免疫细胞表面分子	29
二、免疫效应/活性分子	30
第三章 抗原	35
第一节 构成抗原的条件	35
一、抗原的理化性质	35
二、异己性	36

三、进入机体的途径	37
第二节 抗原的特异性	37
一、抗原表位及其类型	37
二、决定抗原特异性的因素	38
三、共同抗原	38
四、研究抗原特异性的意义	39
第三节 抗原的分类	39
第四节 重要天然抗原	42
一、细菌抗原	42
二、真菌抗原	43
三、病毒抗原	43
四、动、植物的组织成分抗原	43
五、人类血型抗原	44
六、MHC 分子	45
七、移植抗原	45
八、超抗原	46
第四章 抗体	50
第一节 抗体的概念和理化性质	50
一、抗体的概念	50
二、抗体的理化性质	51
第二节 抗体的基本结构	51
一、抗体分子基本结构	52
二、Ig 分子的轻链 (L 链)	53
三、Ig 分子的重链 (H 链)	53
四、Ig 分子的可变区、恒定区和铰链区	54
五、IgG 的酶解和化学分解片段	56
六、Ig 分子的功能区	57
七、Ig 分子的单体、双体和五聚体	58
八、Ig 分子的抗原结合价	58
九、J 链和分泌片段	59
十、Ig 分子的构象	59
第三节 抗体的分类	60
一、IgG	60
二、IgM	61
三、IgA	61
四、IgE	62
五、IgD	62
六、IgY	62

目 录

第四节 抗体的生物学活性	63
一、V区介导的中和作用	64
二、C区的功能	65
第五节 抗体基因多样性的遗传基础	66
一、一级水平的免疫球蛋白基因重排	66
二、二级水平的抗体库多样化机制	71
第六节 抗原-抗体反应的原理及抗体分子的抗原性	73
一、抗原-抗体反应的作用力	74
二、抗原-抗体反应的特点	74
三、抗体分子的抗原性	76
第五章 补体系统	81
第一节 补体的概念和组成	81
一、补体的概念	81
二、补体的组成	81
第二节 补体系统的激活	82
一、经典激活途径	82
二、旁路激活途径	84
三、凝集素激活途径	85
四、三条补体激活途径的特点及比较	85
第三节 补体激活的调节	86
一、补体成分衰变的调节	87
二、补体灭活因子的调控	87
三、跨膜调节蛋白的调节	87
第四节 补体的生物学活性	88
一、补体的调理作用	88
二、补体的溶胞作用	88
三、补体介导的炎症反应	88
四、补体成分的其他功能	90
第六章 主要组织相容性抗原	94
第一节 MHC的基因组成及定位	94
一、人类的MHC基因	94
二、小鼠的MHC基因	96
第二节 MHC分子的结构与分布	97
一、MHCⅠ类分子的结构与分布	97
二、MHCⅡ类分子的结构与分布	98
第三节 MHC分子的生物学作用	98
一、抗原递呈作用	98

二、参与 T 细胞发育	100
三、参与 NK 细胞的功能调控	100
四、对免疫应答的遗传控制	101
五、参与诱导器官移植排斥反应	101
第七章 固有免疫	104
第一节 固有免疫的概念和特点	104
第二节 固有免疫的物质基础	105
一、屏障结构	105
二、参与固有免疫的细胞	106
三、固有免疫分子	109
第三节 固有免疫应答机制	110
一、识别对象：病原相关分子模式	110
二、模式识别受体	110
第四节 固有免疫的生物学作用	117
一、固有免疫是机体抗感染的第一道屏障	117
二、固有免疫通过模式识别发挥识别“自己”和“非己”的能力	118
三、固有免疫成分参与适应性免疫	119
第八章 特异性免疫应答与调节	122
第一节 T 细胞介导的免疫应答	122
一、T 细胞对抗原的特异性识别	123
二、T 细胞的活化增殖及分化	124
三、T 细胞免疫应答效应及其机制	127
第二节 B 细胞介导的免疫应答	130
一、B 细胞对抗原的特异性识别	130
二、B 细胞的活化增殖及分化	132
三、B 细胞介导的体液免疫应答的规律	136
四、B 细胞介导的体液免疫应答效应	138
第三节 免疫耐受	139
一、免疫耐受的特征	139
二、免疫耐受形成的条件和机制	139
三、免疫耐受的建立、维持、终止及意义	143
第四节 免疫调节	144
一、基因水平的免疫调节	145
二、分子水平的免疫调节	146
三、细胞水平的免疫调节	147
四、独特型网络的免疫调节	151
五、整体水平的免疫调节	152

目 录

六、群体水平的免疫调节	153
第九章 超敏反应与自身免疫病	159
第一节 I型超敏反应	159
一、参与I型超敏反应的主要成分	159
二、I型超敏反应发生机制	160
三、临床常见的I型超敏反应	162
四、I型超敏反应的防治	162
第二节 II型超敏反应	162
一、II型超敏反应发生机制	163
二、临床常见的II型超敏反应	163
第三节 III型超敏反应	164
一、III型超敏反应发生机制	165
二、临床常见的III型超敏反应	166
第四节 IV型超敏反应	167
一、IV型超敏反应发生机制	167
二、临床常见的IV型超敏反应	167
第五节 自身免疫病	168
一、导致自身免疫病的相关因素	169
二、常见的自身免疫病	170
三、自身免疫病的治疗	170
第十章 感染免疫与免疫缺陷	175
第一节 感染免疫类型及其机制	175
一、细胞内微生物感染免疫	175
二、细胞外微生物和寄生虫感染免疫	180
第二节 病原体免疫逃逸及其机制	183
一、细胞内微生物免疫逃逸	184
二、细胞外微生物和寄生虫免疫逃逸	186
第三节 免疫缺陷病	187
一、免疫缺陷及免疫缺陷病	187
二、原发性免疫缺陷	189
三、继发性免疫缺陷	191
第十一章 植物免疫	195
第一节 植物免疫的概念和应用	195
一、植物免疫的概念	195
二、植物免疫的应用	196
第二节 植物免疫的诱导因子及作用机制	196

一、植物免疫的物质基础及理化作用	197
二、激发子诱导的植物免疫及作用原理	198
三、活体微生物诱导的植物免疫及作用机制	201
四、植物免疫的发生机制	202
第三节 植物免疫的诱导抗病性及其信号转导	206
一、水杨酸介导的抗病信号传递途径	207
二、茉莉酸/乙烯介导的抗病信号传递途径	208
三、水杨酸途径和茉莉酸/乙烯途径的关系	209
第四节 植物疫苗与应用	210
一、植物疫苗	210
二、植物疫苗的应用	211
第十二章 免疫学技术	217
第一节 免疫沉淀反应	217
第二节 凝集反应	219
第三节 补体结合试验	220
第四节 中和反应	222
第五节 免疫标记检测法	224
第六节 多克隆抗体制备技术	226
第七节 单克隆抗体制备技术	227
第八节 基因工程抗体技术	228
第九节 免疫学技术举例	229
一、酶联免疫吸附试验	229
二、免疫组织化学技术和免疫荧光技术	230
三、蛋白质免疫印迹	231
四、免疫共沉淀技术	233
五、流式细胞术	234
第十三章 免疫学的应用	239
第一节 免疫预防	239
一、人类疾病的免疫预防	239
二、养殖业疫病的免疫防治	242
三、种植业病虫害的免疫防治	243
第二节 免疫治疗	244
一、免疫治疗的分类	244
二、非特异性免疫治疗	244
三、特异性免疫治疗	247
第三节 免疫检测	250
一、临床诊断	251

目 录

二、养殖业疫病的检测	251
三、种植业病虫害的检测及其他应用	251
四、免疫检测在食品质量控制与安全中的应用	252
五、免疫检测在环境保护中的应用	254
第四节 免疫学的其他应用	255
一、免疫监测	255
二、调控动物生长发育	255

第一章 免疫学导论

第一节 概述

一、免疫的本质

免疫 (immune) 是指免除瘟疫 (传染病、流行性疾病)，来自拉丁文 “*immunitas*”。人们对免疫的认识，起始于对传染性疾病和流行性疾病的认识。早在公元前 430 年，古希腊历史学家 Thucydides 在描述当时的一次瘟疫时写道：“（疾病再次流行时）患过这种疾病而康复过来的病人以及濒临死亡而又复生的人得到了幸免。根据经验，知道它不再攻击（至少不致命性攻击康复过来的）同一个人”。公元 541 年东罗马帝国发生了查士丁尼鼠疫，对于这场瘟疫，历史学家 Procopius 写道：“后来（瘟疫）回来了，那些在这块土地居住的人，上次被他痛苦地折磨着，这次却没有被伤害”。(参考 http://blog.sina.com.cn/s/blog_6c0bb54a0100obtf.html) 尽管当时人们并不知道导致这些瘟疫的病原是什么，但是已经观察到人体对同种疾病的再次感染具有抵抗力，即“免疫力”。人们在与病原微生物感染的长期斗争中，原有的“免疫”概念不断被充实，例如：对青霉素过敏者使用青霉素后出现的变态反应，同种抗体进行器官移植时出现的排斥反应等都是由于免疫反应所导致。

现代免疫学中，“免疫”被定义为：机体识别和排除“异己”的应答过程中所产生的生物学效应，正常情况下维持机体内环境的平衡和稳定，但异常情况下对机体有害。免疫系统是人体负责免疫功能的完整的解剖系统，与其他系统一样有着自身的机制并和其他系统相互协调与制约，共同维护生命过程的平衡。

免疫学 (immunology) 是研究免疫系统的结构与功能的学科，包括免疫识别、免疫应答、免疫耐受、免疫调节及其在相关疾病发生发展中的作用，免疫学技术在疾病诊断、治疗与预防中的应用。

二、免疫系统的组成

免疫系统 (immune system) 是机体负责执行免疫功能的组织系统，可分为免疫器官、免疫细胞和免疫分子 3 个层次。

1. 免疫器官 根据其功能不同可分为中枢免疫器官和周围免疫器官。中枢免疫器官是免疫细胞发生、分化、选择与成熟的场所，包括骨髓、胸腺或腔上囊 (鸟类中又称法氏囊)。周围免疫器官是免疫细胞定居和增殖的场所，也是免疫细胞接受抗原刺激产生免疫应答的场所，包括脾脏、淋巴结、扁桃体及皮肤黏膜淋巴相关组织等。

2. 免疫细胞 免疫细胞是指所有参与免疫应答的细胞或免疫相关细胞。根据免疫细胞在免疫应答中发挥的作用，主要分为以下几种。

(1) 淋巴细胞。包括 T 淋巴细胞和 B 淋巴细胞，分别介导细胞免疫和体液免疫，以及参与固有免疫的自然杀伤细胞 (NK 细胞) 和 NKT 细胞等。

(2) 抗原递呈细胞 (APC)。主要有树突细胞、单核细胞和巨噬细胞，能够捕获、处理并递呈抗原，在免疫应答过程中具有重要的作用，发挥递呈抗原肽及免疫调节的作用。

(3) 粒细胞。如中性粒细胞、嗜酸性粒细胞和嗜碱性粒细胞等，在非特异性免疫中发挥重要作用。

(4) 其他参与免疫应答和免疫效应的细胞。如肥大细胞、红细胞、血小板等，在非特异性免疫中发挥重要作用。

3. 免疫分子 根据其存在的状态可以分为膜分子和分泌性分子。膜分子是存在于细胞膜表面的抗原或受体分子，是参与免疫细胞间或免疫系统与其他系统（如神经系统、内分泌系统等）细胞间信息传递、相互协调与制约的分子，包括 T 细胞受体 (TCR)、B 细胞受体 (BCR)、主要组织相容性抗原 (MHC 分子)、白细胞分化抗原 (CD 分子)、细胞黏附分子、补体受体、细胞因子受体、模式识别受体、免疫球蛋白的 Fc 受体、死亡受体等。这些膜分子不仅决定细胞执行免疫功能（信号识别传递），也是对细胞进行鉴定分类的重要依据。分泌性分子包括发挥固有免疫效应的分子和由活化的免疫细胞所产生的多种效应分子，包括抗体分子、补体分子和细胞因子等。

三、免疫系统的功能

机体的免疫功能是免疫系统对异己的抗原性物质刺激产生的各种生物学效应，正常免疫可以维持机体内环境相对稳定，产生对机体有益的免疫保护作用；异常免疫会产生免疫性病理损伤作用。其功能主要概括为：免疫防御 (immunological defence)、免疫自稳 (immuno-logical homeostasis) 和免疫监视 (immunological surveillance)。

四、免疫应答

免疫应答 (immune response) 是指机体的免疫系统识别并清除“异物”的生理适应过程。适度的免疫应答使机体的免疫系统行使免疫功能，保护机体免受其他生物体及其成分的侵害；不适宜的免疫应答可致免疫性疾病。

1. 免疫应答的类型及其特征 机体的免疫应答根据其应答特性分为两种类型：一是固有性免疫，又称为非特异性免疫或天然免疫；二是适应性免疫，又称为特异性免疫或获得性免疫。

(1) 固有性免疫 (innate immunity)。又称非特异性免疫 (nonspecific immunity) 或天然免疫 (natural immunity)，其作用并非针对某种病原体，故称非特异性免疫，是机体在种系发育进化过程中逐渐建立起来的一系列天然防御功能，经遗传获得，能传给下一代，由屏障结构、吞噬细胞及正常体液和免疫成分构成。其特征是：①先天具备；②可稳定遗传；③初次与抗原接触即能发挥效应，维持时间短，且无记忆性；④无特异性，作用广泛；⑤在同一物种的正常个体之间差异不大。固有免疫是机体抵御病原体及其产物的第一道防线，并且参与特异性免疫应答。

(2) 适应性免疫 (adaptive immunity)。又称特异性免疫 (specific immunity) 或获得性免疫 (acquired immunity)，是出生后经被动或主动免疫方式而获得的。获得性免疫是在生活过程中接触某种抗原而产生，只对相应特定病原体等抗原性异物起作用，将其从体内清除的防御功能，故称为特异性免疫。执行特异性免疫应答的主要是表面具有特异性抗原识别受

体的 T、B 淋巴细胞，其特征是：①特异性：即 T、B 淋巴细胞只针对对应的抗原表位产生免疫应答。②获得性：是指个体出生后在特定抗原刺激下获得的免疫。③记忆性：即再次遇到相同抗原刺激时，存在于体内的记忆细胞产生免疫效应，表现出迅速而增强的应答。④耐受性：在胚胎期，免疫细胞接受特定抗原刺激后，亦可导致针对该抗原的特异性不应答，即免疫耐受。机体对自身组织成分的耐受遭破坏或对致病抗原（如肿瘤抗原或病毒抗原）产生耐受，均可引发相应的免疫病理过程。⑤可传递性：可直接将特异性免疫应答产物（抗体、致敏 T 细胞），输给受者，使其获得相应的特异性免疫力（被动免疫）。⑥自限性：可通过免疫调节，将免疫应答控制在适度水平。

2. 免疫应答异常的危害 接受“非己”抗原性异物刺激后，机体免疫应答适度可产生对人体有益的抗感染、抗肿瘤等免疫保护作用。机体免疫应答过高可引发对人体有害的超敏反应，其中包括由特异性 IgE 抗体介导的速发型超敏反应，如青霉素过敏性休克；或由效应 T 细胞介导的迟发型超敏反应，如接触性皮炎。在感染、物理、化学因素刺激诱导下，机体免疫自身稳定功能紊乱，可引发自身免疫疾病，如系统性红斑狼疮和强直性脊柱炎。机体免疫应答过低或缺失则可引发肿瘤、重症或持续性感染及免疫缺陷病，如 X 性连锁无丙种球蛋白血症、重症联合免疫缺陷病和获得性免疫缺陷综合征（AIDS）等。

五、抗原、抗体及免疫反应的应用

1. 抗原 (antigen) 是指可被 T 淋巴细胞、B 淋巴细胞识别，能够刺激免疫系统诱导免疫应答产生相应的抗体和/或致敏淋巴细胞，同时又能在体内、外与抗体或致敏淋巴细胞发生特异性反应的物质，如病原微生物、异体蛋白质分子。一个完全抗原应包括两方面的基本性质：①免疫原性 (immunogenicity) 或抗原性 (antigenicity)，即诱导刺激免疫系统产生抗体或致敏淋巴细胞的能力；②免疫反应性 (immunoreactivity)，指与相应抗体或致敏淋巴细胞在体内、外发生特异性结合，引起免疫反应的特性。

2. 抗体 (antibody) 是 B 细胞接受抗原刺激后增殖分化为浆细胞所产生的能与抗原发生特异性结合的免疫球蛋白 (immunoglobulin, Ig)。抗体主要存在于血清内，但在其他体液及外分泌液中也有存在。

抗原和抗体在体内及体外发生的特异性反应是最基本的免疫学反应，该特异性反应发生于生物体内，可介导一系列的免疫防护反应（免疫信号递呈、吞噬、杀菌、中和毒素等），更重要的是在体外利用抗原-抗体反应的高度特异性，建立起一系列免疫测定法 (immuno-assay, IA)，又称免疫分析法 (methods of immunological analysis)。免疫分析方法特别适应于成分复杂样品的分析检验，除了用于免疫学、临床医学检验、医疗保健、生物制品的生产和分析研究外，还在生物分类、生化测定、食品检验和法医鉴定等诸多方面有广泛的应用。免疫组化技术，特别是单克隆抗体的应用，以及与分子杂交技术的结合，可以对基因及其表达进行定量、定性和定位。

第二节 免疫进化

免疫应答分为固有免疫（或天然免疫）和适应性免疫（或获得性免疫）两种类型，它们有不同的机制和起源。固有免疫可识别“异己”细胞或分子并加以清除；适应性免

疫则对分子抗原表位进行识别，按抗原递呈细胞等有无协同信号而有所区别。两者有不同的生物学起源与意义：固有免疫源于防御入侵者的需求，适应性免疫则源于系统及个体自身发育中调节细胞发育的需求。两者协同进化形成了复杂的可识别“自己/异己”的免疫机制。

一、固有免疫的进化

从整个生物界的角度来看，无论是低等生物还是高等生物（包括植物和动物）都存在固有免疫。固有免疫系统从进化的角度来看是一类古老的防御系统。从目前已有的知识来看，所有的植物和无脊椎动物的防御都是固有免疫防御。在脊椎动物中既有固有免疫防御系统也有适应性免疫防御系统，那么在植物和动物中固有免疫是如何进化的呢？

1. 植物的固有免疫 经过漫长进化，植物逐渐形成了一系列复杂的主动适应机制。虽然植物缺乏哺乳动物中普遍存在的适应性免疫系统，但是形成了许多抵抗病原生物侵袭的能力：包括植物自身的免疫抗性和由外界因子诱导或激发子诱导的免疫抗性。目前，对于植物免疫进化的了解还较少，但对植物免疫进化规律有了初步的认识，认为植物免疫是植物-病原物相互作用过程中协同进化的结果，即植物对病原物侵染的忍耐、抵抗和适应性是在与病原物共同进化过程中逐渐产生和形成的。

2. 动物的固有免疫 从进化的角度来看，动物的固有免疫是一类古老的防御系统。无体腔动物中就具有原始吞噬作用的阿米巴细胞。环节动物的体腔细胞具有免疫功能，这些细胞具有模式识别受体（pattern recognition receptor, PRR），PRR 可以识别与病原相关的分子，即病原相关模式分子（pathogen-associated molecule pattern, PAMP），PRR 在进化上非常保守，这种识别模式也存在于哺乳动物的固有免疫中，其机制更复杂。

无脊椎动物的体液免疫中，没有免疫球蛋白，但存在一系列天然存在的和诱生的体液防御因子，如溶菌酶、凝集素和其他抗菌因子，如抗菌肽。也有一些证据表明无脊椎动物中存在有补体系统的组分，如在原口动物（Protostomia）和后口动物（Deuterostomia）中已发现类似补体因子或补体 C3b 受体蛋白，在棘皮动物海胆的吞噬细胞表面有 C3b 样受体蛋白。

脊椎动物固有免疫也是随着脊椎动物的进化而进化的。从固有免疫的细胞来看，硬骨鱼、两栖类、爬行类和鸟类有 NK 样淋巴细胞，软骨鱼和硬骨鱼的巨噬细胞有 NK 细胞毒性，鸟类的 NK 细胞与哺乳类的 NK 细胞相似，哺乳动物和人类 NK 细胞具有更复杂的受体。从免疫分子来看，无颌类脊椎动物（如盲鳗、七鳃鳗）有补体样蛋白，有旁路途径和凝集素途径，尚无补体经典激活和终末途径。硬骨鱼类有补体的三条激活途径，哺乳动物和人类补体的三条激活途径更加完善。低等脊椎动物中开始出现与哺乳类动物功能相似的细胞因子，包括白细胞介素、干扰素、肿瘤坏死因子、趋化性细胞因子和集落刺激因子等。在脊椎动物中，无论是低等脊椎动物还是高等脊椎动物都存在与无脊椎动物相类似的抗微生物肽（图 1-1）。

二、适应性免疫的进化

适应性免疫是随着脊椎动物的产生而出现的，在无脊椎动物中还没有发现适应性免疫。适应性免疫的进化是伴随着免疫系统的进化而进化的。适应性免疫系统起源于硬骨鱼类是早期的一种普遍观点。但随着研究人员的不断探索，研究发现以七鳃鳗和盲鳗为代表的无颌类