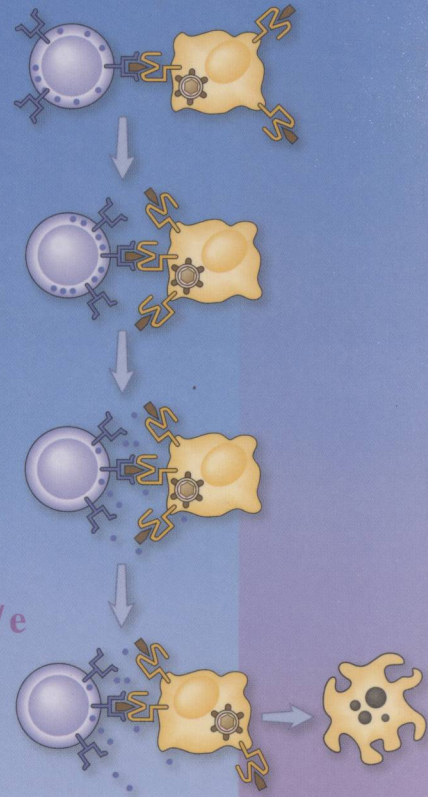


# 基礎免疫學

免疫系統的功能和異常

Basic Immunology

Functions and Disorders of the Immune System 2/e



原著 Abul K. Abbas, Andrew H. Lichtman  
編譯 林璧鳳·江伯倫  
校閱 吳文勉

# 基礎免疫學

## 免疫系統的功能和異常

### Basic Immunology: Functions and Disorders of the Immune System 2/e

原 著 Abul K. Abbas, Andrew H. Lichtman

編 譯 林璧鳳

台灣大學生化科技學系暨微生物與生化學研究所教授

江伯倫

台灣大學醫學院臨床醫學研究所教授

校 閱 吳文勉

輔仁大學食品營養學系助理教授

藝軒圖書出版社

# Basic Immunology: Functions & Disorders of the Immune System, Updated Second Edition

Abul K. Abbas & Andrew H. Lichtman  
ISBN: 1-4160-2403-4

Copyright ©2004 by Elsevier. All rights reserved.

Authorized translation from English language edition  
published by the Proprietor.  
ISBN: 981-259-476-0

Copyright © 2006 by Elsevier (Singapore) Pte Ltd.  
All rights reserved.

## Elsevier (Singapore) Pte Ltd.

3 Killiney Road #08-01  
Winsland House I, Singapore 239519  
Tel: (65) 6349-0200  
Fax: (65) 6733-1817

All rights reserved. No part of this publication may be reproduced, stored in a retrieval system, or transmitted in any form or by any means, electronic, mechanical, photocopying, recording, or otherwise, without the prior written permission of the publisher.

本書任何部份之文字及圖片，如未獲得本公司之書面同意，不得用任何方式抄襲、節錄或翻印。

First Published in 2006  
2006年初版  
Printed in Taiwan

## 國家圖書館出版品預行編目資料

基礎免疫學：免疫系統的功能和異常 / Abul K. Abbas, Andrew H. Lichtman 原著；林璧鳳，江伯倫編譯。  
-- 第一版。-- 臺北縣新店市  
：藝軒，2006 [民 95]  
面；公分  
參考書目：面 含索引  
譯自：Basic Immunology: Functions & Disorders of the Immune System, 2/e

ISBN 957-616-852-X (平裝)

1. 免疫學  
369.85

94021945

## 基礎免疫學：免疫系統的功能和異常

Basic Immunology: Functions & Disorders of the Immune System, Second Edition

Copyright © 2004 by Elsevier Limited.

Authorized translation from the English language  
edition published by the Proprietor.

Chinese edition © 2006 by Yi Hsien Publishing Co., Ltd.  
All Rights Reserved

本書譯自 Basic Immunology: Functions and Disorders of the Immune System, Second Edition  
係經 Elsevier 授權藝軒圖書出版社出版及發行中文版。

本書任何部份之文字或圖片，如未獲得本社書面同意，  
不得以任何方式抄襲、節錄及翻印

新聞局出版事業登記證局版台業字第一六八七號

## 基礎免疫學：免疫系統的功能和異常

原著者：Abul K. Abbas, Andrew H. Lichtman

編譯者：林璧鳳、江伯倫

校閱者：吳文勉

發行所：藝軒圖書出版社

發行人：彭賽蓮

總公司：台北縣新店市寶高路 7 巷 1 號 5 樓

電話：(02)2918-2288

傳真：(02)2917-2266

網址：www.yihisient.com.tw

E-mail:yihisient@ms17.hinet.net

總經銷：藝軒圖書文具有限公司

台北市羅斯福路三段 316 巷 3 號

(台大校門對面·捷運新店線公館站)

電話：(02)2367-6824

傳真：(02)2365-0346

郵政劃撥：0106292-8

台中門市

台中市北區五常街 178 號

(健行路 445 號宏總加州大樓)

電話：(04)2206-8119

傳真：(04)2206-8120

大夫書局

高雄市三民區十全一路 107 號

(高雄醫學大學正對面)

電話：(07)311-8228

本公司常年法律顧問／魏千峰、邱錦添律師

二〇〇六年元月第一版

ISBN 957-616-852-X

※本書如有缺頁、破損或裝訂錯誤，請寄回本公司更換。  
讀者訂購諮詢專線：(02) 2367-0122

# 譯 序

多年來從事營養與免疫的研究與教學工作，常覺得如何讓學生很快地進入免疫領域，應用於飲食對免疫影響的探討，是一項入門的重點。因為免疫的領域除了需要生化、分生與細胞學的背景外，新知又是日新月異地不斷增加，對學生或研究者進入探討免疫相關問題，是一大挑戰。因此，如何讓從事免疫相關應用領域的學生或研究者，能夠在短期內，了解最基本的免疫系統的主軸與調控，十分重要，才能對相關指標的結果，做正確的解讀與引申。

因此，當藝軒圖書公司引進這本精簡版的「Basic Immunology」時，簡單明瞭卻又重點式的簡圖吸引了我，許多免疫調控的基本概念清楚地呈現出來。於是我以本書作為「營養與免疫」相關課程的教科書多年，對從未修習免疫的同學，很快對免疫系統與調控，有了初步而印象深刻的認識，可以對文獻上免疫相關的研究結果很快地了解。免疫系統的組成份與調控路徑錯綜複雜，有些細節，本書並未著墨，因此，閱讀本書，不宜侷限本書內容，而是要了解其主要參與反應的成員與調控機轉的主軸，以便在應用時能知其所以然。若有更詳細或更新進的資訊，也能很快地融入基礎的免疫概念架構中。

由於目前越來越多非免疫專長的學者和研究人員，對免疫反應相關的研究感到興趣，包括保健食品的開發，慢性病如心血管疾病與癌症的發展過程，也與免疫力有關，還有發炎性的相關疾病，例如肝炎與關節炎等，也逐漸著重於免疫系統中發炎反應所扮演的角色。因此，免疫的基本概念，對非免疫專長的研究人員如何選擇正確的免疫指標，以及對免疫相關指標的抑制或促進，做正確的解讀，十分重要。免疫系統在個體是受到嚴謹的調控以維持最佳的防禦外侵者的恆定狀態，亦即免疫細胞一旦活化後便可能進行細胞凋亡，而使免疫活化衰退。因此，當待測樣品對某個免疫指標的顯著促進或抑制，在整個免疫反應調節中，對個體是利或弊，須做全盤考量，所代表意義為何，須對整個免疫系統的調節機轉，以及調節失常所造成的後果有所了解。

因此，當藝軒圖書公司取得翻譯版權，我認為值得將本書譯成中文，使有興趣的研究者或學生能有一本精簡易讀的中文「基礎免疫學」，能較快對免疫系統有個清楚的概念，而接受了這翻譯的工作。本書後半段多涉及疾病的章節，是由具醫學背景的台灣大學醫學院臨床醫學研究所江伯倫教授翻譯，希望能更準確地呈現免疫失調與疾病發展的關係。然而，翻譯過程專有名詞的統一，令平時慣於直接研讀英文資料的我，大費周章地搜尋常用的中譯名詞，而耗費不少時間，也許有些譯名採用的不甚完

美，希望能在將來逐漸統一。在此，特別感謝參與本次翻譯審稿的輔仁大學食品營養學系吳文勉老師，及台灣大學生命科學院微生物與生化學研究所的學生，陳妙齡、洪永瀚、王姿晴、羅文音、黃繼萱、趙文婉和李佩芸，由於他們的協助修改，使得整篇文章較為通暢易讀，在此致上最深的感謝。

林璧鳳

台灣大學生化科技學系暨  
微生物與生化學研究所

# 原序

第二版的「基礎免疫學」已根據對免疫系統新進的知識作修正，以對教師和學生最有力的方式提供免疫學最新的資訊。修課的學生對第一版的「基礎免疫學」反應良好，故第二版的主要章節架構並未更改。身為免疫學的教師，我們開始警覺到詳細的資訊和實驗上的探討方式不斷增加，對許多醫學院和大學生的課程，是有困難。應教到多詳細才恰當是個迫切而實際的問題，因為所有生物醫學科學的資訊，是不斷而快速地大量增加中。加上許多醫學院發展很多整合性課程，使講授的課時數減少，而強調社會與行為科學以及基本的健康保健，使此問題更加突顯。基於以上理由，我們領悟到需要以最精簡而清楚的方式，給予許多醫學院學生免疫學的基礎原理。

我們的觀點是，幾項發展已經去蕪存菁，形成一個精簡而有現代觀念的免疫學的實際目標。最重要的，免疫學已發展成熟為一個學門。目前對免疫系統的必需組成份在免疫反應中何時出現，以及如何相互作用，已有相當的了解。當然，要放入許多的細節和將基礎的原則應用到人類疾病，仍舊是一大挑戰。無論如何，我們目前可以相當有自信地來教導我們的學生，免疫系統如何來運作。第二個重要的發展是，大家愈來愈強調免疫學的根本，就是在對抗感染的角色。因此，我們可以將實驗結果，利用簡單的模式，與較複雜但生理上相關之宿主防禦病原體感染的議題，建立關聯性。

這本書主要是針對醫學生和大學部同學的需要來撰寫，讓他們能夠對免疫學有更新的了解。我們嘗試要達到幾個目標。首先，我們標示出負責免疫系統功能最重要的原則。我們的基本目標是由急速進展的免疫學所產生的大量實驗數據中精簡出重要的觀念。而重要性的選擇決定於何者是已經清楚地經由實驗證明的最重要觀念，學生最容易混淆的地方，以及能夠解釋免疫系統奧妙的有效性和經濟性。但是，這些選擇還是會有主觀的成份在內，這些主觀的考量，主要是著重於免疫反應中細胞間的互動，而非生化與分子機轉事實。第二點，我們強調對抗感染性微生物的免疫反應，所以本書的內容將涵蓋所有這方面的討論。第三點，我們強調人類（而不是實驗動物）的免疫系統，有需要時則兩者都會加以討論。第四點，我們利用許多圖解來強調重要的原則，而減少其他更詳細的教科書所涵蓋的贅述。第五點，我們也依據原則來討論免疫疾病，強調它們與正常免疫反應的關係，並避免過度詳細描述臨床症狀和治療。我們在附錄中加入了幾個選擇的病例，來說明免疫學的觀念如何應用到常見的人類疾病上。最後，我們也了解利用如此精簡的討論來說明如此複雜的現象，無可避免地會出現一些例外和小分歧。我們已經儘可能避免這些例外和小分歧，也非常願意在未來有

新的資訊出來時，來修改我們的結論。

我們誠摯希望學生們能夠認為這本書清楚、適切和可讀。最重要的，我們期盼這本書能夠讓大家體會到免疫系統的奧妙和對其如何參與人類健康和疾病的關聯，而感到興奮。最後，雖然我們因為參與醫學生課程而撰寫此書，我們更期盼這一本書對其他醫學相關科系和生物學系的學生也有助益。如果此書能夠回答這些學生對免疫系統有關的問題，則能讓他們對免疫學更有興趣。

許多人在撰寫此書時扮演了重要的角色。編輯 Jason Malley，非常專業而且從頭到尾都給大家最佳的協助。我們也很幸運地再度與 DNA illustration 的 David 和 Alexandra Baker 合作，他們將我們的想法以具有說明性和有趣的圖來表示。我們的專門編輯 Linda Grigg，讓出書的計畫在有時間和邏輯的壓力下仍然有組織地按計畫進行。我們在此獻上最高的謝意。

*Abul K. Abbas*  
*Andrew H. Lichtman*

# 目次

<b>1</b>	<b>免疫系統簡介</b> 命名、一般性質、和免疫系統組成 ..... 1
<b>2</b>	<b>自然免疫力</b> 對感染的早期防禦 ..... 21
<b>3</b>	<b>抗原的捕獲與呈獻給淋巴細胞</b> 淋巴細胞認識什麼 ..... 41
<b>4</b>	<b>適應性免疫系統的抗原辨識</b> 淋巴細胞抗原受器的構造和免疫族群的發育 .. 63
<b>5</b>	<b>細胞主導性免疫反應</b> 細胞相關的微生物對 T 細胞的活化 ..... 83
<b>6</b>	<b>細胞主導性免疫力的作用機轉</b> 清除細胞內微生物 ..... 105
<b>7</b>	<b>體液性免疫反應</b> B 細胞活化和抗體製造 ..... 123
<b>8</b>	<b>體液性免疫力的作用機轉</b> 清除細胞外微生物和毒素 ..... 143
<b>9</b>	<b>免疫耐受性和自體免疫</b> 免疫系統自我—非自我的分辨和失調 ..... 161
<b>10</b>	<b>對抗腫瘤和移植物的免疫反應</b> 對抗非感染性的轉形和外來細胞的免疫力 .... 177
<b>11</b>	<b>過度免疫反應疾病</b> 免疫反應所引起的異常 ..... 193
<b>12</b>	<b>先天性和後天性免疫缺乏</b> 免疫反應缺損所引起的疾病 ..... 209
	<b>延伸閱讀</b> ..... 225
	<b>附錄 I CD 分子的基本特徵</b> ..... 229
	<b>附錄 II 辭彙</b> ..... 263
	<b>附錄 III 臨床病例</b> ..... 291
	<b>索引</b> ..... 301

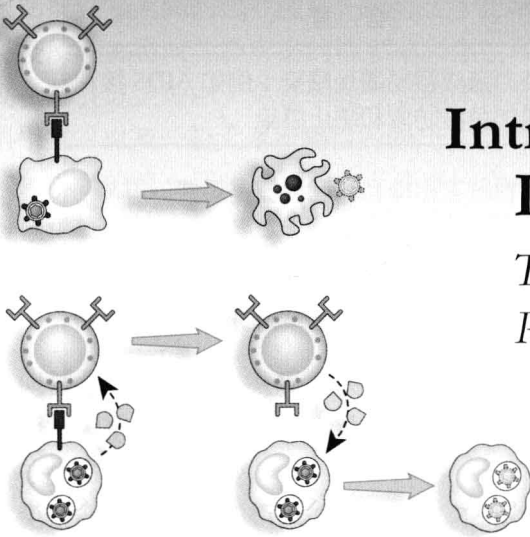


# 免疫系統簡介

命名、一般性質、  
和免疫系統組成

## Introduction to the Immune System

*The Nomenclature, General  
Properties, and Components  
of the Immune System*



**免**疫力的定義為抵抗疾病，尤其是感染性疾病。細胞、組織、和分子共同抵抗感染的整體，稱為免疫系統。對抗感染微生物的細胞和分子的協調性反應，稱為免疫反應。免疫學是一門研究免疫系統和對侵入病菌產生免疫反應的學問。免疫系統在生理上的功能是**避免感染和消滅已遭受的感染**，為本書的主要內容，並廣泛討論其中的免疫反應。

免疫系統對健康的重要性深受矚目，因為經常觀察到免疫反應有缺陷的個體，容易遭受嚴重的感染，通常是致命性的（圖 1-1）。相反地，利用疫苗接種刺激對抗微生物的免疫反應，是避免個體遭受感染最有效的方法。例如，天花疫苗接種的方法已杜絕全世界的天花傳染（圖 1-2）。自從 1980s 的後天性免疫不全症候症（AIDS）的發生，強調了免疫系統保護個體避免感染的重要性，但是免疫學的影響程度遠超於感染性疾病（圖 1-1），以器官移植替代衰竭器官的治療法逐漸增多，但免疫反應卻是器官移植成功的主要障礙。現今許多嘗試以刺激免疫反應的方式對抗癌細胞，

自然和適應性免疫力  
適應性免疫力的種類  
適應性免疫反應的性質

- 特异性
- 記憶性

免疫反應的各階段  
免疫系統的細胞

- 淋巴細胞
- 抗原呈獻細胞
- 作用細胞

免疫系統的組織

- 周邊淋巴器官
- 淋巴細胞再循環

總結

免疫系統的角色	含意
對抗感染的防禦力	缺乏免疫力造成容易遭受感染；例如 AIDS 接種疫苗可增加免疫防禦和防止感染
免疫系統對組織移植和新導入的蛋白質會辨識和產生反應	免疫反應對器官移植和基因治療是重要的屏障
對抗腫瘤	具潛力的癌症免疫治療法
抗體是具高度專一性的，可用以檢測任何種類分子的試劑	免疫法被廣泛使用在臨床醫學和研究的實驗分析上

圖 1-1 免疫系統的重要性。免疫系統的一些功能和特質、及對健康與疾病的重要性之簡表。

疾 病	病例最大數	2000 年的病例數	改變的百分比
白喉	206,939 (1921)	2	-99.99
麻疹	894,134 (1941)	63	-99.99
腮腺炎	152,209 (1968)	315	-99.80
百日咳	265,269 (1934)	6,755	-97.73
小兒麻痺症	21,269 (1952)	0	-100.0
德國麻疹	57,686 (1969)	152	-99.84
破傷風	1,560 (1923)	26	-98.44
B 型流行感冒嗜血桿菌	~20,000 (1984)	1,212	-93.14
B 型肝炎	26,611 (1985)	6,646	-75.03

圖 1-2 預防疫苗對一些普通感染疾病的重要性。幾種感染疾病因為有效的疫苗開發後，疾病發生率急劇下降。有些病例，例如 B 型肝炎疫苗使用後的疾病發生率也逐漸下降。

(摘自 Orenstein WA, AR Hinman, KJ Bart, and SC Hadler. Immunization. In GL Mandell, JE Bennett, and R Dolin [eds]. Principles and Practices of infectious Diseases, 4th ed. Churchill Livingstone, New York, 1995, and Morbidity and Mortality Weekly Reports, Centers for Disease Control 49: 1159-1201, 2001)

來治療許多人類的惡性腫瘤。此外，不正常的免疫反應會造成許多疾病的罹患率和死亡率提高。基於以上理由，免疫學領域是臨床醫師、科學家、以及一般大眾所矚目的學門。

本書的第一章節，將簡介免疫學的命名、一些免疫反應中重要的一般性質、和主要組成免疫系統的細胞與組織。特別是針對以下的問題：

- 何種免疫反應可保護個體以避免感染？
- 免疫力重要的特徵是什麼？什麼機轉提供這些特徵？
- 免疫系統的細胞和組織如何建構，才能找到微生物？如何消滅該微生物？

本章介紹最基本的原理，免疫反應的詳細討論將於其餘的章節敘述。

## 自然和適應性免疫力

### Innate and Adaptive Immunity

宿主防禦機制包括自然免疫力，主導最初的保護作用以防感染，和適應性免疫力，發展較慢，主導較晚期但更有效地對抗感染（圖 1-3）。自然免疫力（亦稱為天然或先天性免疫力）是指在健康個體一直具有的一種宿主的防禦力，準備阻斷微生物的侵入和快速消滅成功進入宿主組織的微生物。適應性免疫力（亦稱為特異性或後天性免疫力），是宿主受侵入組織的微生物刺激後，對存在的微生物侵入者進行應變的一種防禦力。

自然免疫力的第一道防線是由上皮屏障、特化的細胞、和在上皮層的自然抗體（natural

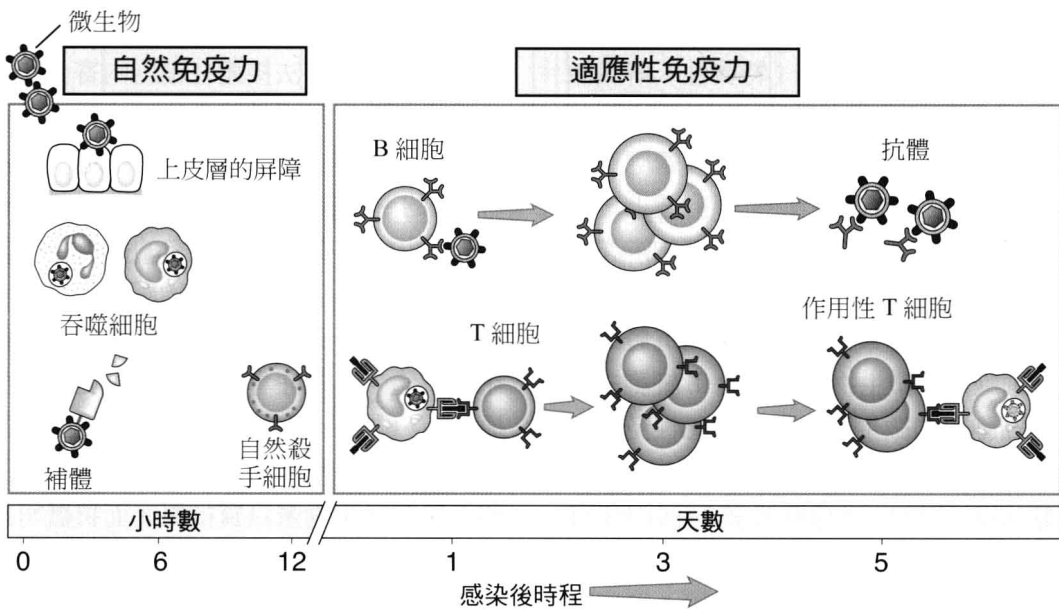


圖 1-3 自然和適應性免疫力的主要機制。自然免疫系統的機制提供初始的防禦感染。有些機制是避免感染（例如上皮層的障礙），而其他機制是消滅微生物（例如，吞噬細胞、自然殺手細胞、和補體）。適應性免疫反應發展較晚，由淋巴細胞和其產物所主導。抗體阻止感染和消滅微生物，T 細胞消滅侵入細胞內的微生物。自然和適應性免疫反應的動力學相近，並會隨著不同的感染而不同。

antibody) 所組成，功用為阻斷微生物的侵入。如果微生物穿過上皮層和進入組織或循環，會受到吞噬細胞、稱為自然殺手 (natural killer, NK) 細胞的特殊的淋巴細胞、和幾種血漿蛋白，包括補體系統的蛋白質攻擊。所有自然免疫力的機轉會特定地辨識並與微生物反應，但不與非感染性的外來物質反應。對不同種微生物產生的分子，自然免疫力可能有不同的機轉。自然免疫力除了提供早期的感染防禦力，也能夠促進適應性免疫力對抗感染。自然免疫力的組成和機制，將於第二章作詳細的討論。

雖然自然免疫力可以有效地對抗許多感染，但人類致病性 (即有能力造成疾病) 的微生物，已進化能抗拒自然免疫力。因此，對抗這類的感染物，就需要適應性免疫力，也就是為何適應性免疫力有缺陷的人容易遭受感染。適應性免疫系統由淋巴細胞和其產物，例如抗體所組成。只不過自然免疫力的機轉是辨識微生物共通的結構，而適應性免疫力的細胞，即淋巴細胞，是專一地 (特異性) 辨識微生物所產生的不同的物質，和非感染性的分子。這些物質稱為**抗原 (antigen)**。適應性免疫反應只有在微生物或它們的抗原穿透上皮屏障，被輸送到淋巴器官以便被淋巴細胞辨識之後，才被啟動。適應性免疫反應產生的機轉，是專一地對抗不同種類的感染。例如抗體的功能在消滅細胞外的微生物，而活化 T 細胞去消滅存活在細胞內的微生物，這些適應性免疫力的特異性機制於本書都有詳細的敘述。適應性免疫反應經常利用自然免疫系統的細胞和分子，而適應性免疫力的功能也大大地促進自然免疫力的抗微生物機轉。例如，抗體 (適應性免疫力的組成份) 和微生物結合，增加被包覆的微生物與活化的吞噬細胞 (自然免疫力的組成份) 之親和力，以便吞噬細胞吞入並破壞此微生物。有許多自然免疫力和適應性免疫力之

間合作的例子，將於後面章節敘述。除非特別聲明，傳統定義的免疫系統和免疫反應通常是指適應性免疫力。

## 適應性免疫力的種類

### Types of Adaptive Immunity

適應性免疫力有兩種，稱為**體液性免疫力**和**細胞性免疫力**，由不同的細胞和分子所主導，分別抵禦細胞外微生物和細胞內微生物 (圖 1-4)。體液性免疫力是由稱為**抗體 (antibody)** 的蛋白質所主導，抗體是由稱為**B 細胞 (B lymphocyte)** 的淋巴細胞所分泌。抗體分泌到循環和黏膜液中，可中和以及消除存在循環中與黏膜器官腔內 (例如腸胃道和呼吸道) 的微生物和微生物毒素。抗體最重要的功能，就是阻止存在於黏膜表面和在血管內的微生物繁殖，並阻止其移居入宿主細胞或結締組織。抗體藉此方式，來防止再次遭受曾感染過的微生物感染。抗體無法接近在細胞內寄生和增殖的微生物，要對抗這細胞內的微生物要靠細胞性免疫力，因為主要是由稱為**T 細胞 (T lymphocyte)** 的淋巴細胞所主導。有些 T 細胞可活化吞噬細胞，令其破壞被吞噬的微生物，其他 T 細胞可殺死任何已被微生物感染的宿主細胞，此部分將於第三章和後面章節敘述。B 細胞分泌的抗體，目的在專一地辨識細胞外微生物抗原，而 T 細胞則辨識由細胞內產生的抗原。B 和 T 細胞另一個重要的不同點是，大部分 T 細胞只辨識微生物蛋白質抗原，而抗體可以辨識許多不同種類的微生物抗原，包括蛋白質、多醣類、和脂質。

免疫力在個體被感染或施予疫苗 (主動免疫力) 時被誘發，或由另一已被主動免疫之個體的抗體或淋巴細胞所轉予 (被動免疫力)。當一個體接觸到微生物的抗原時，主動產生反

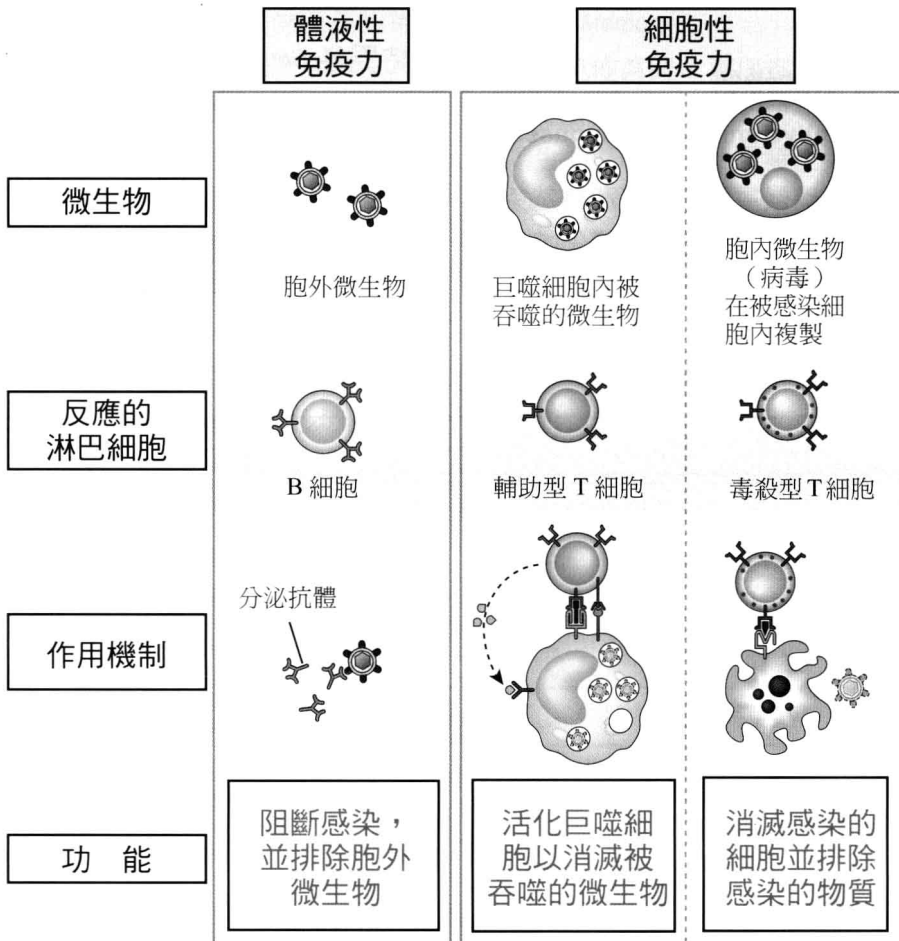


圖 1-4 適應性免疫力的種類。在體液性免疫力，B 細胞分泌抗體以消滅細胞外的微生物。在細胞性免疫力，T 細胞可活化巨噬細胞以破壞已被吞噬的微生物，亦可殺死被感染的細胞。

應以消除感染，並產生對以後再被同樣微生物感染的抗性。這稱為此個體被該微生物「致免 (immune)」，和未曾接觸到該微生物抗原的「原始 (naive)」個體，恰好相反，本書將著重於主動免疫的機制。被動免疫力是一個體從另一已被感染而致免的個體接受其細胞（例如淋巴細胞）或分子（例如抗體），在被移植的

細胞或抗體存活的期間，受贈者可抵禦感染的能力。因此，被動免疫力在受贈者產生主動免疫力前，很快地提供了免疫力，但並不誘發長期性對感染的抵抗力。新生兒即是最好的例子，新生兒免疫系統尚未完全成熟足以對抗許多病原菌，但他們受到從母體經過胎盤或母乳來的後天性抗體保護。

## 適應性免疫反應的性質

### Properties of Adaptive Immune Responses

適應性免疫反應最重要的、可和自然免疫反應區別的性質是：對個別抗原結構的特異性和對曾受感染的抗原具記憶性（圖 1-5）。

### 特異性 Specificity

免疫反應的特異性，是對先前已接觸過的抗原，再次暴露於此抗原時，可產生較高的反應，但不對其他未曾接觸過的抗原反應，即使它們是相似的抗原（圖 1-6）。免疫系統有區分至少十億種不同的抗原或抗原一部份的潛力。

性質	對抗微生物的免疫力之重要性
特異性	有能力專一的辨識許多不同的微生物並產生反應
記憶性	可促進對再次或持續性感染所產生的反應
專門化	對個別的微生物產生最適化的反應以抵抗這些微生物
對自體抗原不反應	避免對抗宿主細胞和組織產生破壞性的免疫反應

圖 1-5 適應性免疫反應的性質。適應性免疫反應的重要性，和其特性對宿主防禦微生物的貢獻簡表。

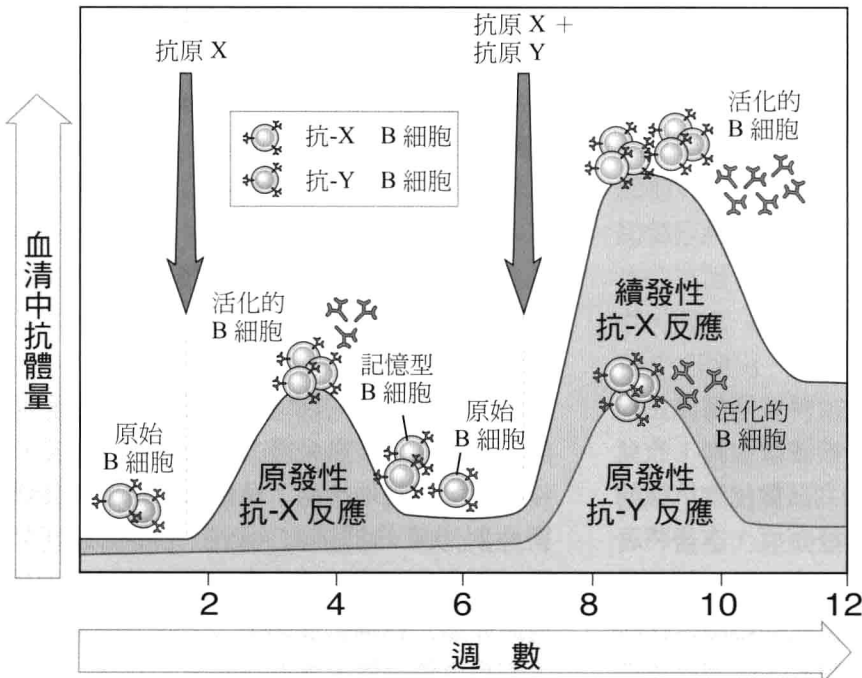


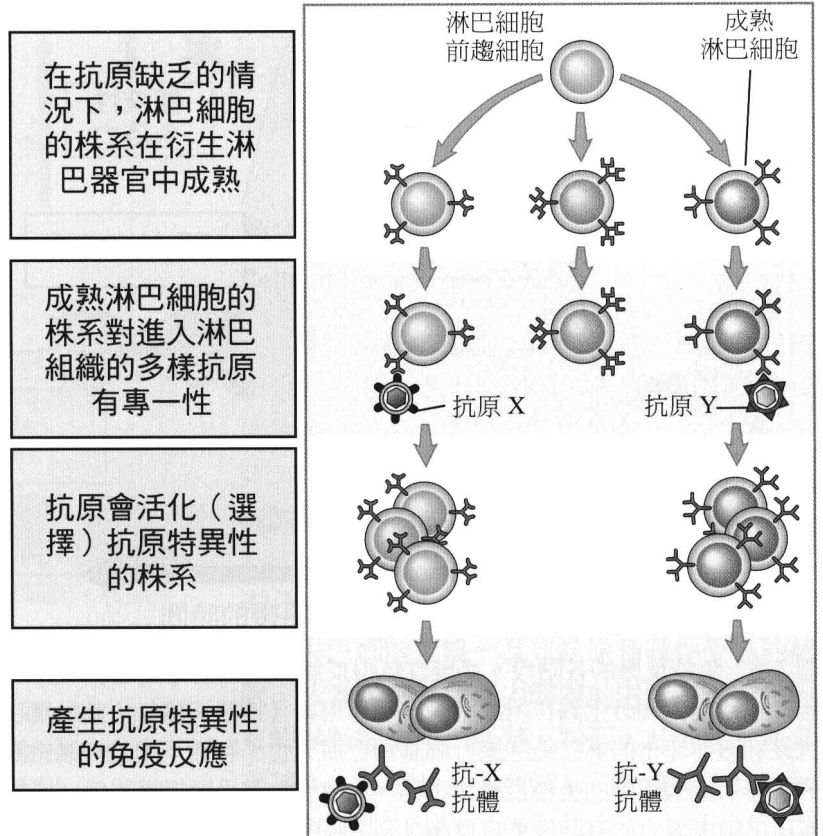
圖 1-6 由原發性和續發性免疫反應所呈現的適應性免疫力的特異性和記憶性。抗原 X 和抗原 Y 誘發不同抗體的產生（特異性）。在第二次對抗原 X 所產生的抗體生成之免疫反應，比初次反應更快更多（記憶性），相較於針對對抗原 Y 的原發性反應是不同的（可見其具有特異性）。抗體量在免疫反應過後會下降。

對許多不同抗原具有專一性，整體淋巴細胞特異性的總集合，有時簡稱「淋巴細胞族群」，具相當的多樣性。這顯著的特異性和多樣性是基於淋巴細胞表現的抗原受器，在各細胞株系各不相同，亦即淋巴細胞整個族群是由許多不同的株系組成的（每個株系都是由一個細胞和其子代所組成的）。每個細胞株系的抗原受器都不同於族群中所有的其他株系。於 1950 年代提出的「株系選擇假說 (clonal selection hypothesis)」，正確預測了在尚未遇到抗原以前，每株淋巴細胞對不同的抗原即具有特異性，抗原選擇和活化某一株專一的細胞株系，而誘發免疫反應（圖 1-7）。目前已知淋巴細胞的特異性和多樣性是如何形成的（詳見第四章）。

記憶性 Memory

當免疫系統重複遇到同樣抗原，可產生更多和更有效的反應。對第一次遭遇到的抗原，所產生的反應，稱為**原發性免疫反應 (primary immune response)**，所產生的反應由稱為**原始淋巴細胞 (naive lymphocyte)**，亦即由第一次遭遇抗原的淋巴細胞所主導。此名詞「原始淋巴細胞」是指這些細胞在免疫方面是毫無經驗，不曾辨識抗原和對其產生反應。後續的再次遭遇同樣抗原所產生的反應，稱為**續發性免疫反應 (secondary immune response)**，可產生比原發性反應更快、更多、和更好的反應，以清除抗原（圖 1-6）。續發性反應是活化**記憶淋巴細胞 (memory lymphocyte)** 的結果，記憶淋巴細胞是生命期較長的細胞，在原發性免疫反

圖 1-7 株系選擇假說。帶有許多抗原受器的淋巴細胞在尚未遇到抗原前已發育成熟。每個抗原（舉例，抗原 X 和 Y）選擇一個已存在的某特定淋巴細胞株，刺激此株系的增生和分化。此圖表示只有 B 細胞衍生為抗體分泌作用細胞，同理可說明 T 細胞之株系產生。此圖所呈現抗原為微生物表面分子，至於可溶性的抗原也符合株系選擇假說。



應時被誘發，免疫性記憶使免疫系統能更充分地對抗持續和再發生的感染，因為每次遭遇一個微生物就產生更多的記憶細胞，並活化先前已產生的記憶細胞。記憶性也是為何疫苗可提供長期的保護以免感染的原因之一。

免疫反應還有其他特性在功能上很重要（圖 1-5）。免疫反應是專門化的，並對不同種類的微生物設有不同的反應。免疫系統可對抗大量和多樣的微生物以及其他外來物質，但正常下是不和宿主自己潛在的抗原物質，亦稱自

體抗原，產生反應。所有免疫反應是受到自身的限制，並在感染消除後會衰退，使系統恢復到休止期，準備面對下次的感染。免疫學大部分專注於探討得以解釋適應性免疫反應的特性的機制。

## 免疫反應的各階段

### Phases of Immune Responses

免疫反應由連續的階段組成：抗原辨識、

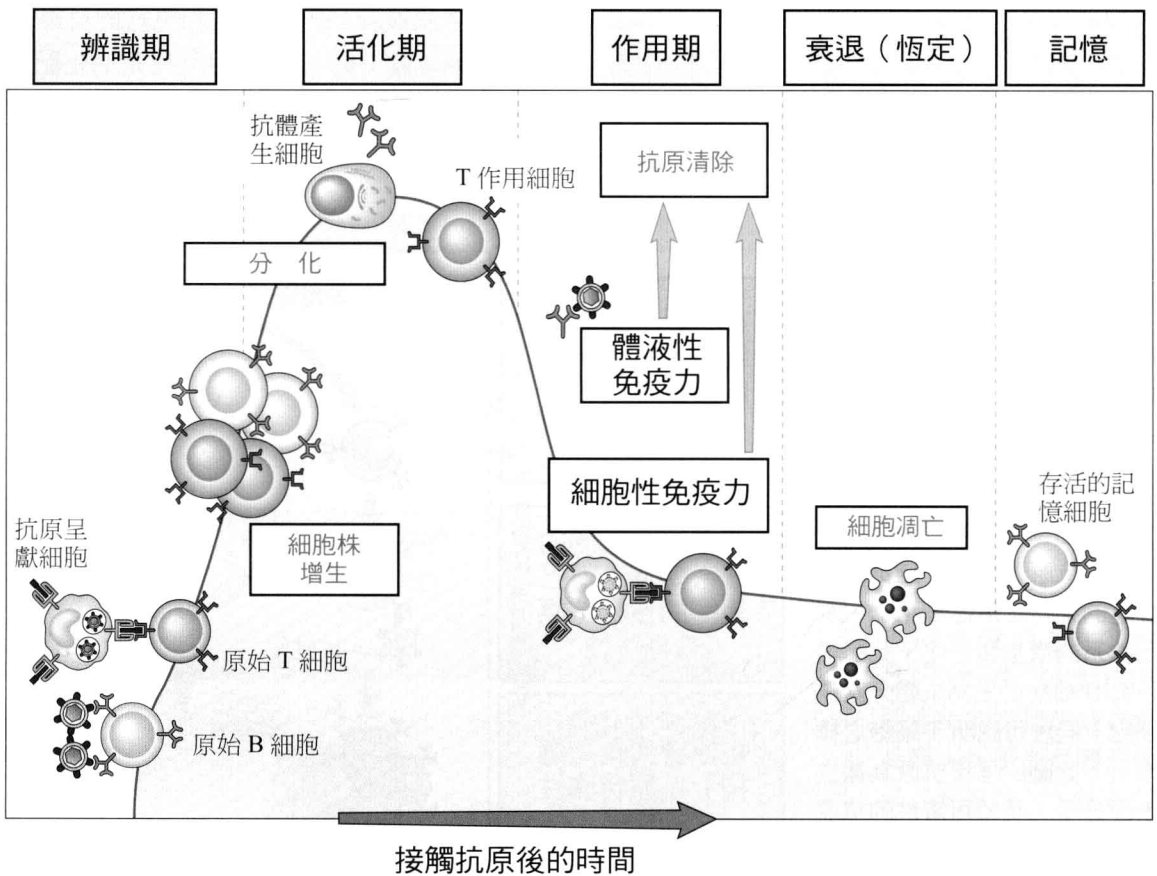


圖 1-8 免疫反應的各階段。適應性免疫反應由連續的階段組成：特异性淋巴細胞辨識抗原、活化淋巴細胞（包括增生和分化為作用細胞）、和作用期（抗原清除）。此反應在抗原被清除後逐漸衰退，大部分受抗原刺激而活化的淋巴細胞進行細胞凋亡而死亡，存活下來的抗原特异性的細胞成為記憶細胞。每個階段的長短可能因不同的免疫反應而不同。Y 軸代表對反應規模的任一度量單位，此原理適用於體液性免疫力（B 細胞主導）和細胞性免疫反應（T 細胞主導）。



淋巴細胞活化、抗原清除、衰退、和記憶（圖 1-8）。每個階段對應免疫系統中淋巴細胞和其他組成份特定的反應。在抗原辨識期，抗原特異性的原始淋巴細胞到達微生物侵入處，並辨識該抗原。接著的淋巴細胞活化期，需要至少兩種訊息（圖 1-9）。抗原與淋巴細胞上的抗原受器結合（已知的訊息 1）為起始所有免疫反應所必需，另外，由微生物和自然免疫力對微生物反應所產生的其他訊息（總稱為訊息 2），是原發性免疫反應時活化淋巴細胞所必需。由微生物誘發第二訊息可確保適應性免疫反應，是針對微生物所誘發的反應，而不是被無害非感

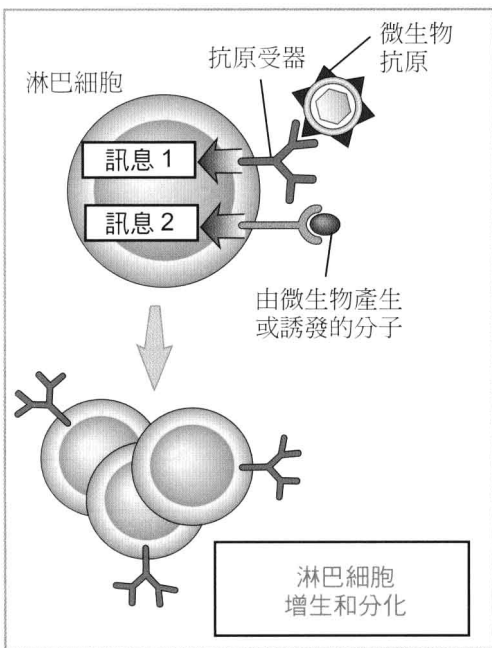


圖 1-9 雙訊息為淋巴細胞活化所必需。抗原被淋巴細胞辨識後提供訊息 1 以活化淋巴細胞，和微生物的組成份或被微生物誘發的自然免疫反應所產生的物質，提供了訊息 2。在此圖中，淋巴細胞可為 T 細胞或 B 細胞。習慣上，T 細胞主要的第二訊息稱為「協同刺激分子」，因為它們和抗原一起作用而刺激細胞。T 細胞和 B 細胞的第二訊息的性質將於後面章節再做介紹。

染性的抗原所誘發。此淋巴細胞活化的「雙訊息」觀念將於第二章和後面章節再作敘述。在活化期，遭遇抗原的那株淋巴細胞進行快速的細胞分裂，產生大量的後代，此過程稱為**細胞株增生 (clonal expansion)**。有些淋巴細胞從原始的細胞分化為**作用淋巴細胞 (effector lymphocyte)**，製造具清除抗原的物質。例如，B 細胞分化為分泌抗體的作用細胞。有些 T 細胞分化為作用細胞，可殺死宿主被感染的細胞。作用細胞和其產物可清除微生物，通常需要自然免疫力組成份的協助。在清除抗原的階段，稱為免疫反應的**作用期 (effector phase)**。一旦感染被消除後，活化淋巴細胞的刺激已消失，因此，大部分被該抗原活化的淋巴細胞會受一種稱為**細胞凋亡 (apoptosis)** 過程調控而死亡。這些死亡細胞在尚未產生有害反應下，很快地被吞噬細胞清除。免疫反應減退後，那些仍然存活的淋巴細胞成為記憶細胞，能以靜止狀態存活數月到數年，當再次遭遇到同樣抗原時，可快速地反應。

## 免疫系統的細胞

### Cells of the Immune System

免疫系統的細胞由淋巴細胞、捕捉和呈獻微生物抗原的專門化細胞、和清除微生物的作用細胞所組成（圖 1-10）。在接下來的章節，將討論主要細胞族群的重要功能的性質，這些細胞詳細的形態學可在組織學教科書上查詢。

### 淋巴細胞 *Lymphocytes*

淋巴細胞是唯一具有抗原特異性受器的細胞，故為**適應性免疫力關鍵的主導者**。雖然所有的淋巴細胞在形態學上類似，在外觀上無顯著差異，但在血系、功能、和表現型，以及複雜的生物反應與活性能力上並不相同（圖