

1 Einleitung

Wir wollen uns in diesem Kapitel einen ersten Überblick über die Aufgaben und die einzelnen Komponenten des Immunsystems verschaffen. Dafür ist es wichtig, zunächst die Grundzüge der angeborenen und der erworbenen Immunantwort kennenzulernen; auf die Details wird in den nachfolgenden Kapiteln eingegangen.

1.1 Aufgabe des Immunsystems

Die Leistung des Immunsystems besteht darin, die Integrität eines Individuums zu bewahren, indem ein Schutz gegen Angriffe von „außen“ (durch Krankheitserreger) und von „innen“ (entartete Zellen, Gewebeschädigung) vermittelt wird. Dazu muss das Immunsystem zwei wesentliche Aufgaben bewältigen (◉ Abb. 1.1):

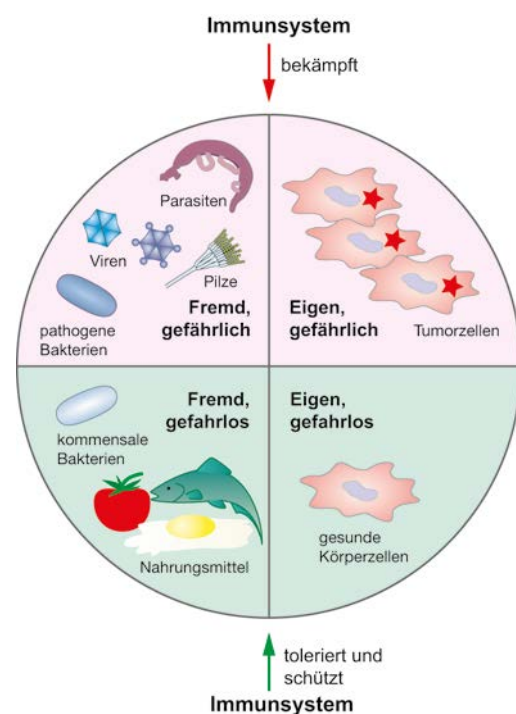
- „Eigen und gefahrlos“ und „fremd und gefährlich = Gefahr“ unterscheiden, um damit pathogene Mikroorganismen oder pathogene Körperzellen zu erkennen.
- Entartete Körperzellen oder pathogene Mikroorganismen effektiv beseitigen und einen stärkeren Schutz gegen erneuten Kontakt bieten.

Die Ausführung dieser Aufgaben wird als Immunantwort bezeichnet. Die Art der Immunantwort, d. h. die zugrundeliegende Strategie richtet sich nach der Art des „Feindes“ (Pathogen) und seinen Eigenschaften und Lebensräumen (intra- bzw. extrazellulär).

Wir kennen grundsätzlich fünf große Gruppen von (Mikro-)Organismen, die im Menschen Krankheiten auslösen können und daher auch als Pathogene bezeichnet werden:

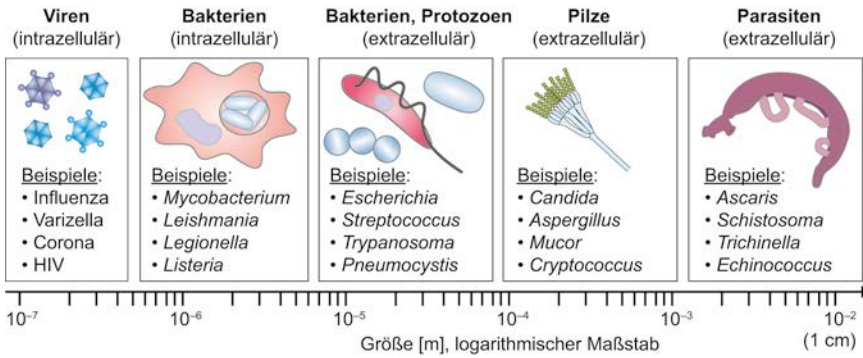
- Viren,
- Bakterien (inklusive Archaeen),
- Pilze sowie
- Protozoen (eukaryotische Einzeller) und
- vielzellige eukaryotische Organismen, z. B. Helminthen (Würmer), die man unter dem Begriff Parasiten zusammenfasst (◉ Abb. 1.2).

Krankheitserreger unterscheiden sich nicht nur in ihrer Größe, sondern auch in ihrem bevorzugten Lebensraum und der Art, wie sie uns krank machen (► Kap. 5.3). Diese Eigenschaften eines Pathogens bestimmen in hohem Maße die Art der Abwehrstrategie durch unser Immunsystem.



◉ Abb. 1.1 Aufgabe des Immunsystems

Eine erfolgreiche Abwehr von Krankheitserregern beruht auf einem Zusammenspiel verschiedener Ebenen unseres Immunsystems und wird über unterschiedlich organisierte immunologische Effektorsysteme vermittelt: über das angeborene (unspezifische) und das erworbene (spezifische) Immunsystem. Häufig werden synonym auch die Begriffe nicht adaptive und adaptive Immunantwort bzw. Immunität verwendet. Nur das enge Zusammenspiel von angeborener und erworbener Immunantwort gewährleistet die Beseitigung von und den Schutz vor Pathogenen und entarteten Zellen (z. B. Tumorzellen), die für den Organismus gefährlich werden können.



• **Abb. 1.2** Gruppen möglicher Krankheitserreger mit Angabe von Größe und bevorzugtem Lebensraum

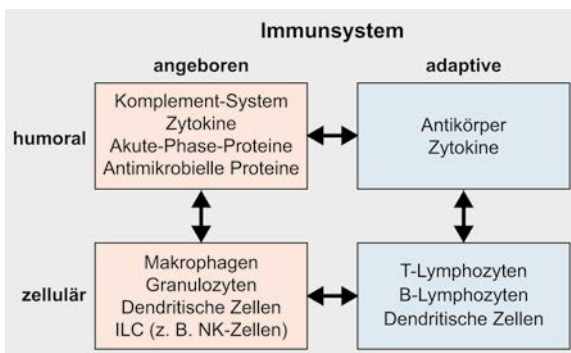
1.2 Angeborene und adaptive Immunantwort

Die **angeborene Immunantwort** dient der **ersten Abwehr** von Krankheitserregern. Dabei werden die Erreger nicht spezifisch erkannt und auch kein gezielter Schutz gegen eine erneute Infektion (= immunologisches Gedächtnis) entwickelt. Im Wesentlichen soll die angeborene Immunantwort die Entstehung eines Infektionsherds verhindern oder zumindest seine Verbreitung eindämmen. Wichtige Effektoren des angeborenen Immunsystems sind auf zellulärer Ebene die **Phagozyten** (insbesondere Makrophagen, neutrophile Granulozyten und dendritische Zellen), **angeborene lymphatische Zellen** (ILC) wie natürliche Killerzellen (NK-Zellen) sowie als potente humorale (lösliche) Effektoren das **Komplementsystem** und ein Netzwerk unterschiedlicher **Zytokine**, **Akute-Phase-Proteine** und **antimikrobieller Proteine** (• Abb. 1.3). Phagozyten und ILC sowie das Komplementsystem sorgen bevorzugt für die Beseitigung der extrazellulären, zumeist bakteriellen Erreger. Natürliche Killerzellen und Typ-1-Interferone aus der Gruppe der Zytokine spielen eine wichtige Rolle bei der angeborenen Abwehr von intrazellulären Erregern, zumeist Viren.

Häufig gelingt es der angeborenen Immunantwort allein nicht, den Erreger zu vernichten. Sie ist aber die

essenzielle Basis für die Auslösung einer adaptiven Immunantwort. Eine **adaptive Immunantwort** zeichnet sich durch die **Spezifität** der Pathogenerkennung und durch das **immunologische Gedächtnis** aus, das einen verstärkten Schutz gegen eine erneute Infektion mit dem gleichen Pathogen gewährleistet. **Lymphozyten** spielen die zentrale Rolle in allen adaptiven Immunantworten. Jeder Lymphozyt – egal, ob B- oder T-Lymphozyt – trägt einen Rezeptor, der spezifisch für ein bestimmtes Antigen ist. Nach Kontakt mit diesem Antigen kommt es zur Aktivierung der entsprechenden Zelle, was zum einen dazu führt, dass sie sich teilt und identische Nachkommen produziert (Proliferation). Es entsteht also ein Zellklon dieses spezifischen Lymphozyten. Zum anderen kommt es zur Aktivierung bestimmter zellulärer und humoraler Effektorsysteme, die letztlich den Erreger eliminieren. Der Unterschied zwischen B- und T-Zellen liegt darin, dass B-Zellen ihr Antigen direkt erkennen, während T-Zellen das Antigen nur im Zusammenhang mit einer Zelle binden können, die die fremde Struktur auf ihrer Oberfläche zeigt (antigenpräsentierende Zelle, APC). Auch die anschließenden Effektormechanismen sind unterschiedlich: B-Zellen produzieren **lösliche Antikörper**, die extrazelluläre Pathogene binden; T-Zellen können andere Immunzellen unterstützen bzw. infizierte Zellen töten. Ein Teil der proliferierenden B- bzw. T-Lymphozyten differenziert zu **Gedächtniszellen**.

Eine erfolgreiche Immunantwort basiert auf der Interaktion von adaptiven und angeborenen Effektorsystemen und ist die Grundlage eines immunologischen Schutzes bei erneuter Begegnung mit dem entsprechenden Krankheitserreger.



• **Abb. 1.3** Funktionsstruktur des Immunsystems
ILC: innate lymphoid cells, angeborene lymphatische Zellen; NK-Zellen: natürliche Killerzellen

1.3 Bestandteile des Immunsystems

Immunantworten werden durch unterschiedliche Zellen und durch lösliche Mediatoren vermittelt. Die Bereitstellung der Immunzellen und die Organisation einer erfolgreichen Immunabwehr erfolgt in lymphatischen Organen bzw. Geweben.

1.3.1 Zellen des Immunsystems

Alle immunkompetenten Zellen haben ihren Ursprung in einer pluripotenten **hämatopoetischen Stammzelle** im Knochenmark. Aus ihr können sich über eine lymphatische Vorläuferzelle (CLP, common lymphoid precursor) Lymphozyten, angeborene lymphatische Zellen (ILC, innate lymphoid cells) und natürliche Killerzellen (NK-Zellen) sowie die sog. plasmazytoiden dendritischen Zellen entwickeln. Myeloische Vorläuferzellen (CMP, common myeloid precursor) generieren unreife dendritische Zellen, Vorläuferzellen der roten Blutzellen und der Blutplättchen sowie Granulozyten-/Makrophagen-Vorläuferzellen, aus denen sich Monozyten und neutrophile sowie eosinophile und basophile Granulozyten ableiten. Granulozyten werden aufgrund ihres ungleichmäßig geformten Zellkerns auch als polymorphkernige Leukozyten bezeichnet. In das Gewebe eingewanderte Monozyten entwickeln sich zu Makrophagen. Gewebeständige Mastzellen und die Hauptgruppe dendritischer Zellen, die als myeloische dendritische Zellen bezeichnet werden, haben ihren Ursprung ebenfalls in der myeloischen Vorläuferzelle (Abb. 1.4).

Lymphozyten sind bei allen adaptiven Immunantworten essenziell. Zusätzlich wurden NK-Zellen-ähnliche

lymphoide Zellen identifiziert, die sich in peripheren Geweben aufhalten und Entzündungsmediatoren im Rahmen einer angeborenen Immunantwort freisetzen. Diese Zellen werden als **angeborene lymphatische Zellen (ILC)** bezeichnet. NK-Zellen und ILC besitzen im Gegensatz zu den Lymphozyten keine Antigen-spezifität und sind insbesondere für die frühe angeborene Abwehr intrazellulärer Erreger wichtig. Makrophagen und neutrophile Granulozyten nehmen Erreger auf und können sie abtöten. Sie werden daher auch als **Phagozyten** bezeichnet. Eosinophile und basophile Granulozyten sowie Mastzellen sind in der Lage, über Freisetzung ihrer zytotoxischen Granula Erreger zu töten, schädigen aber häufig auch umliegendes Gewebe. Die Zellen des angeborenen Immunsystems können auch mit dem Begriff **immunologische Sensorzellen** zusammengefasst werden, da sie auf Signale von Krankheitserregern über entsprechende angeborene Erkennungsrezeptoren (Kap. 2.2) reagieren, indem sie Zytokine zur weiteren Informationsübertragung in Richtung Immunantwort produzieren.

Dendritische Zellen stellen wichtige Kommunikatoren zwischen angeborenem und erworbenem Immunsystem dar. Sie werden im Rahmen einer angeborenen

1

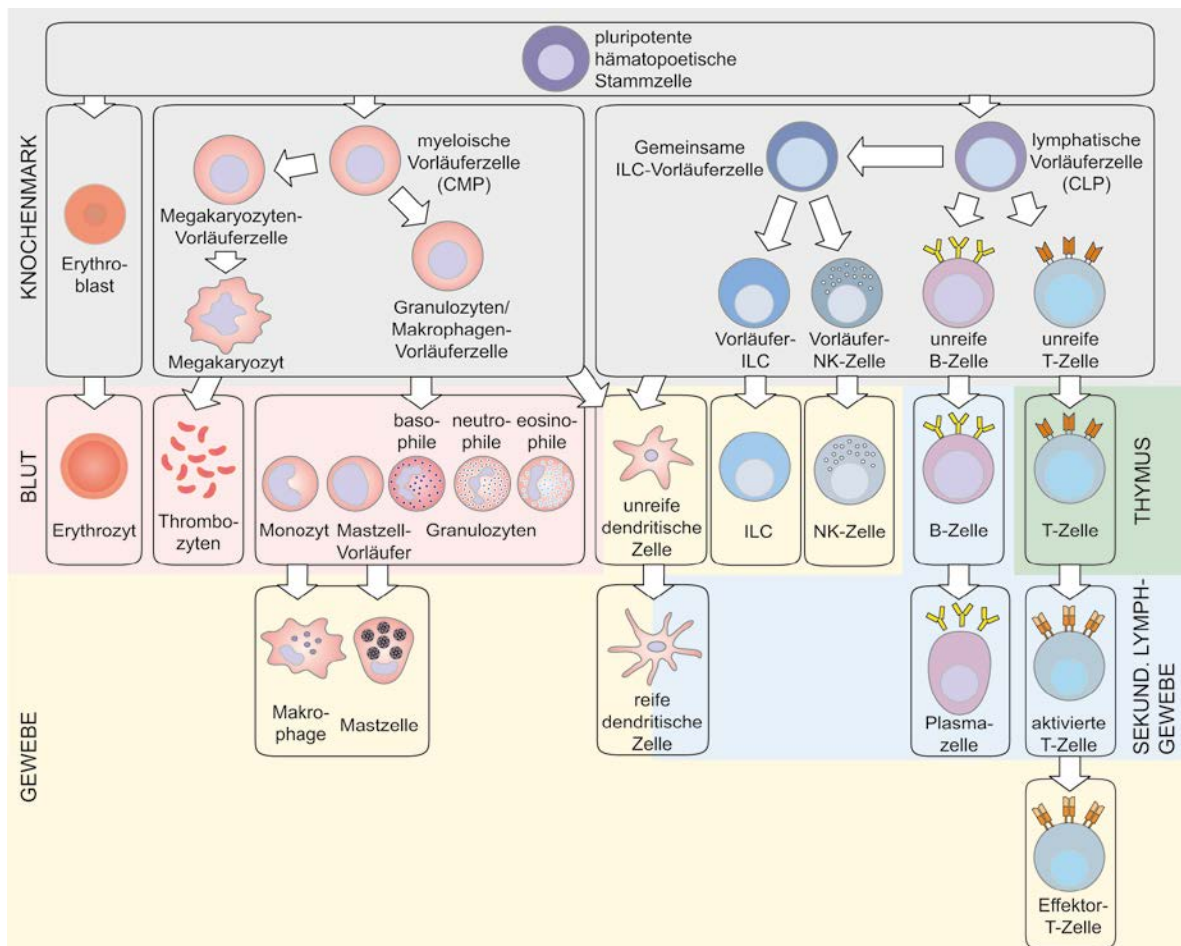


Abb. 1.4 Hämatopoese

Immunantwort aktiviert, nehmen Erreger auf, um die entsprechenden Antigene anschließend Lymphozyten zu präsentieren, die daraufhin im Rahmen einer adaptiven Immunantwort zu Antigen-spezifischen Effektorlymphozyten differenzieren (► Kap. 3.3).

1.3.2 Humorale Bestandteile

Eine Immunantwort wird durch eine Vielzahl von löslichen Molekülen moduliert:

- Das Komplement, ein komplexes Enzymsystem, spielt sowohl bei der angeborenen als auch bei der adaptiven Immunantwort eine wichtige Rolle (► Kap. 2.1.2 und ► Kap. 3.3.4).
- Akute-Phase-Proteine wie das C-reaktive Protein (CRP) dienen durch Opsonisierung der Krankheitserreger in der Regel einer verbesserten Phagozytose und damit vorwiegend der angeborenen Immunantwort (► Kap. 2.1.2.).
- Die Gruppe der antimikrobiellen Proteine (z. B. Enzyme wie Lysozym, Peptide wie Defensine oder Cathelicidine und Lektine wie Lectidine) wird vor allem in Schleimhäuten produziert und dient ebenfalls einer angeborenen Sofortabwehr. Antimikrobielle Proteine töten Erreger ab (► Kap. 2.1.2.).
- Zytokine/Chemokine, eine große Gruppe von Proteinen, vermitteln die Kommunikation unterschiedlicher Immunzellen im Vorlauf einer Immunantwort und sind wichtig für die adaptive und angeborene Immunität (► Kap. 2.3 und ► Kap. 3.3).
- Antikörper, von B-Zellen produziert, fungieren als wesentliche lösliche Werkzeuge der adaptiven Immunantwort (► Kap. 3.3.4).

1.4 Lokalisation des Immunsystems

Unser Immunsystem ist über den ganzen Körper verteilt und in speziellen Funktionseinheiten organisiert.

Die Entwicklung und Organisation unserer Immunzellen findet in spezifischen Geweben und Organen statt. Nach ihrer Funktion unterscheidet man zwei Arten von lymphatischen Geweben (◉ Abb. 1.5):

- primäre Immungewebe, auch zentrale oder generative Immungewebe genannt, und
- sekundäre oder periphere Immungewebe.

Thymus und **Knochenmark** stellen die **primären** lymphatischen Gewebe eines erwachsenen Menschen dar. Beim Fötus ist das auch die Leber. In ihnen findet die Bildung, Entwicklung und Reifung der Immunzellen statt. Im Knochenmark werden alle Zellen des Immunsystems aus einer gemeinsamen hämatopoetischen Stammzelle gebildet. Die weitere Entwicklung und Reifung vollziehen sich für die T-Lymphozyten im Thymus, für B-Lymphozyten und alle weiteren Immunzel-

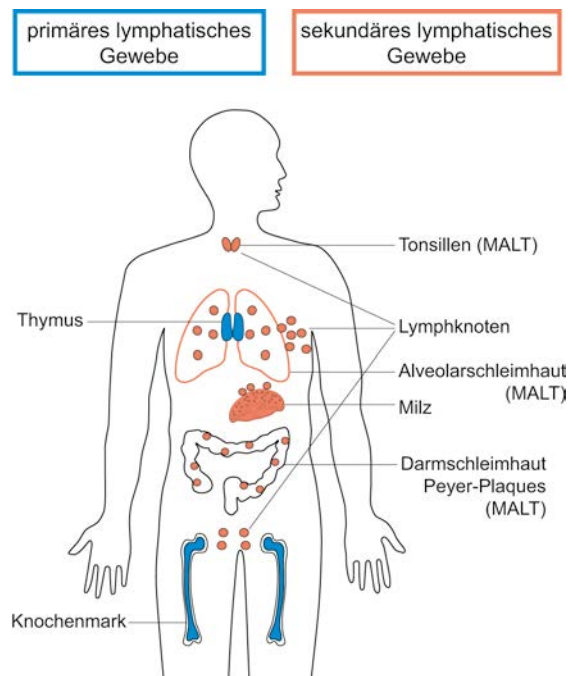
len im Knochenmark. Die einzelnen Schritte der Lymphozytenentwicklung (**Lymphopoese**) werden in ► Kap. 3.1.1 besprochen.

Zu den **sekundären** oder peripheren Immunorganen und -geweben zählen die **Milz**, die **Lymphknoten** und die sog.n Mucosa-assoziierten lymphatischen Gewebe (**MALT**, mucosa-associated lymphoid tissue).

Die sekundären lymphatischen Organe sind Orte, an denen die Strategie einer erregerspezifischen adaptiven Immunantwort entwickelt wird. Lymphozyten treffen in den peripheren lymphatischen Organen auf Antigene und reagieren darauf. Sekundäre lymphatische Gewebe sind also **Organisationsplattformen** der Fremderkennung (Antigenpräsentation) und der Kommunikation unterschiedlicher Immunzellen mit dem Ziel der Ausbildung von Effektorzellen. So wird die Entwicklung und spätere Speicherung (immunologisches Gedächtnis) einer adaptiven Immunantwort gewährleistet.

Reife Lymphozyten sind in der Lage, über das Blutgefäßsystem und das lymphatische System durch unseren ganzen Körper zu wandern.

Obwohl sich die sekundären lymphatischen Organe in ihrem Erscheinungsbild unterscheiden, zeigen sie **denselben Grundaufbau** und funktionieren nach demselben Prinzip: Sie sind anatomisch streng reguliert und so organisiert, dass Antigene von Krankheitserregern bzw. Zellen, die diese Antigene präsentieren (antigenpräsentierende Zellen) und die entsprechenden Lymphozyten aufeinandertreffen können. Antigene/antigenpräsentierende Zellen wie auch spezifische Lym-



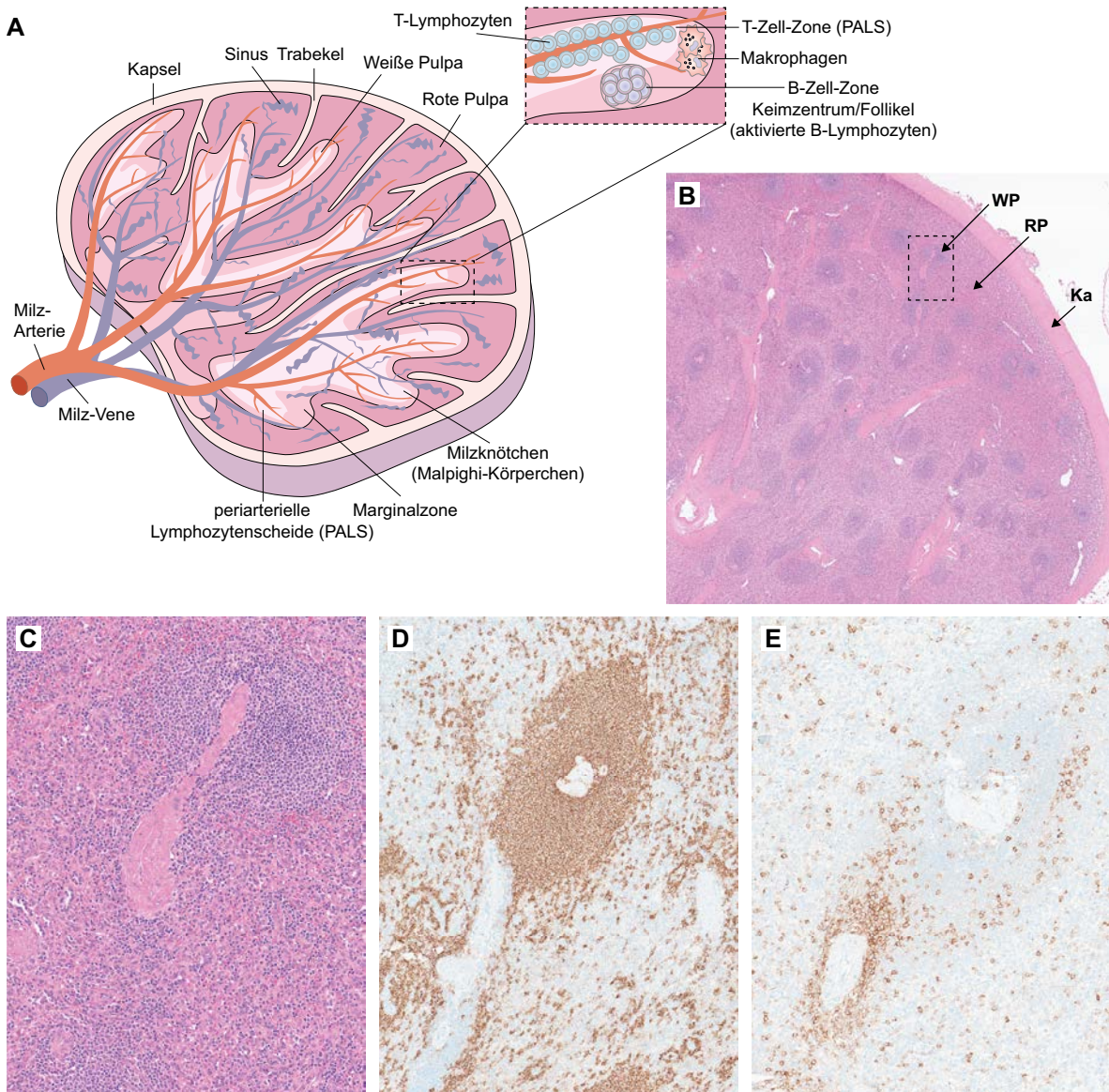
◉ **Abb. 1.5** Immungewebe

phozyten kommen nur in äußerst geringen Mengen vor und werden in den sekundären lymphatischen Organen so konzentriert und lokalisiert, dass eine Interaktion und damit der Beginn einer adaptiven Immunantwort möglich ist (► Kap. 3.2.2).

Die **Milz** ist im abdominalen Bereich unseres Körpers lokalisiert. In der Milz werden hauptsächlich Antigene, die aus dem Blut kommen, konzentriert und festgehalten. Sie werden entweder von B-Zellen direkt erkannt oder durch dendritische Zellen als klassische antigen-präsentierende Zellen T-Zellen präsentiert. ◉ Abb. 1.6 zeigt den anatomischen Aufbau der Milz: Die Antigen-präsentation und Aktivierung der Lymphozyten erfolgt

in der weißen Pulpa, die eine T-Zell-Zone (periarterielle Lymphozytenscheide, PALS) und eine B-Zell-Zone (Lymphfollikel) aufweist. Die weiße Pulpa stellt das eigentliche lymphoide Gewebe dar. Die rote Pulpa ist vor allem für den Abbau von alten Erythrozyten und Thrombozyten verantwortlich und weist für diese Aufgabe eine hohe Dichte an venösen Sinusoiden (weitlumige Blutgefäße) und dazwischenliegenden Makrophagen auf.

Lymphknoten sind knotenförmige Ansammlungen lymphoiden Gewebes, die entlang der Lymphgefäße in allen Körperregionen lokalisiert sind. Die Lymphknoten fangen Antigene ab, die sich in der Lymphflüssigkeit befinden und von B-Zellen direkt gebunden werden



◉ **Abb. 1.6** Aufbau der Milz

(A) schematische Darstellung eines Querschnitts durch die Milz;

(B) histologischer Schnitt einer Milz nach Hämatoxylin-Eosin-Färbung; Ka: Kapsel; WP: weiße Pulpa; RP: rote Pulpa

(C) vergrößerter Ausschnitt aus (B): Zu sehen ist weiße Pulpa mit PALS und Follikel (D) Mithilfe von Antikörpern gegen

CD20 werden die B-Zellen im Follikel immunhistochemisch dargestellt. (E) Über CD3 können die T-Zellen immunhisto-

chemisch nachgewiesen werden.

oder durch antigenpräsentierende Zellen aus epithelialelem Gewebe oder Bindegewebe absorbiert wurden.

Ein Lymphknoten besteht aus einer äußeren Rindenschicht (Kortex) und dem inneren Mark (Medulla), die durch einen parakortikalen Bereich getrennt sind (Abb. 1.7). Im Bereich des Kortex sind die B-Lymphozyten in Follikeln (primäre Follikel) organisiert. Nach Stimulation durch ein Antigen transformieren ruhende Primärfollikel durch Einwandern aktivierter und stark proliferierender B-Zellen in Sekundärfollikel mit Keimzentren. Im Parakortex befinden sich dendritische Zellen, die die ebenfalls hier befindlichen T-Zellen durch Antigenpräsentation aktivieren. Die Medulla besteht aus Strängen von Retikulumzellen, Makrophagen und kurzlebigen Plasmazellen.

DEFINITION Retikulumzellen (lat. *reticulum*, kleines Netz, kleiner Raum) bilden das retikuläre Bindegewebe in sekundären lymphatischen Organen. Dieses Gewebe gewährleistet, dass sich die eingewanderten Immunzellen frei bewegen und miteinander in Kontakt treten können.

DEFINITION Das Lymphsystem setzt sich aus Lymphgefäßen und darin enthaltener wässriger Flüssigkeit, der sog. Lymphe, zusammen und ist neben dem Blutkreislauf das wichtigste Transportsystem in unserem Körper. Über die Lymphgefäße gelangen Gewebeflüssigkeit, Zellen (Phagozyten) und Partikel zu den Lymphknoten, die als Sammelstelle und Filter für die Lymphe dienen. Hier werden möglicherweise vorhandene Antigene konzentriert.

Haut und Schleimhäute weisen unter ihrer Epithelschicht zahlreiche, diffus verstreute Immunzellen (dendritische Zellen, Makrophagen, B- und T-Lymphozyten) auf, sowie diskrete, klar organisierte Ansammlungen von Lymphozyten und antigenpräsentierenden Zellen, die als Mucosa-assoziierte lymphatische Gewebe (MALT) bezeichnet werden (Abb. 1.8): MALT befinden sich überwiegend im Darm (gut-associated lymphoid tissues, GALT) und im Bereich der Atemwege (bronchial-associated lymphoid tissues, BALT) (Abb. 1.9) sowie im Nasen-Bereich (nose-associated lymphoid tissues, NALT) und im Urogenitaltrakt (genital organ-associated lymphoid tissues, GOALT). Zu den MALT gehören die Tonsillen und die Peyer'schen Plaques des Darms. Dort werden Antigene, die epitheliale Schleimhautbarrieren mittels spezialisierter Zellen (M-Zellen) passiert haben, präsentiert und entsprechende Immunantworten vorbereitet (Kap. 4).

DEFINITION Tonsillen sind mandelförmige Ansammlungen von lymphatischen Zellen und liegen beidseitig des Rachens; sie sind Bestandteil des GALT. Peyer-Plaques sind organisierte Ansammlungen von vornehmlich B-Lymphozyten und einigen T-Lymphozyten sowie dendritischen Zellen entlang des Dünndarms; sie gehören zu den GALT.

Krankheitserreger werden nach der ersten Runde der Infektabwehr (angeborene Immunantwort) durch **Makrophagen** oder **dendritische Zellen** zersetzt, ihre **Antigene** aus den Infektionsherden über Blut oder Lymphflüssigkeit abtransportiert und im **peripheren**

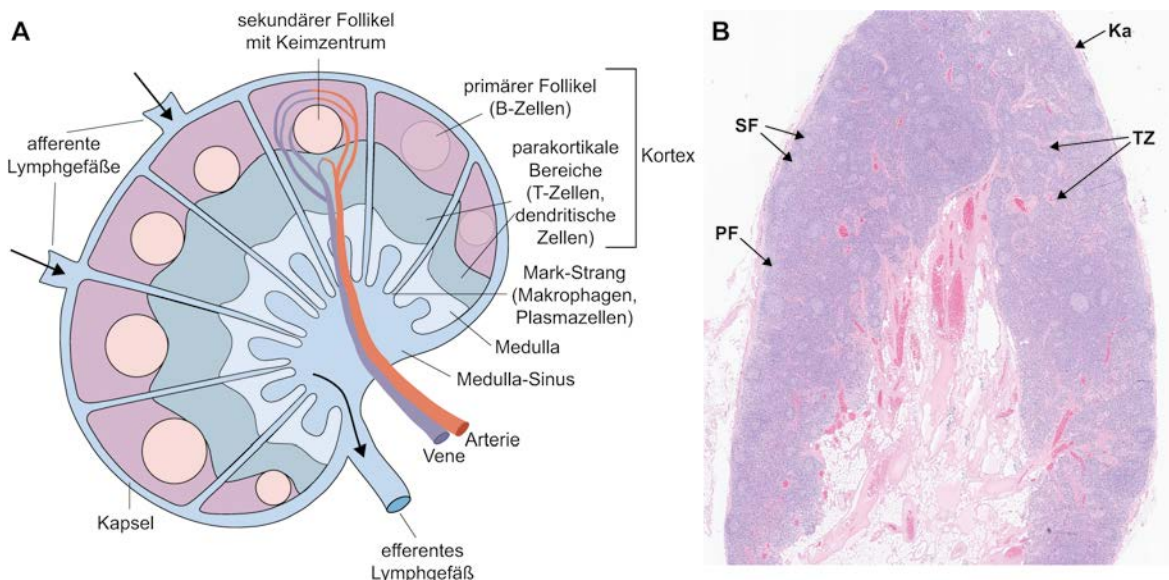
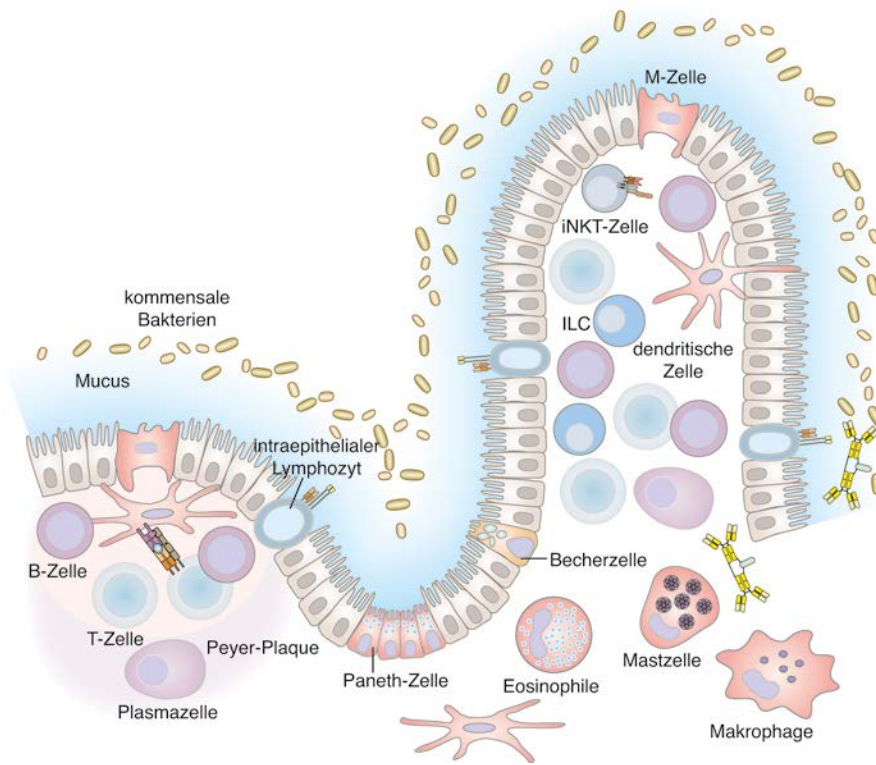
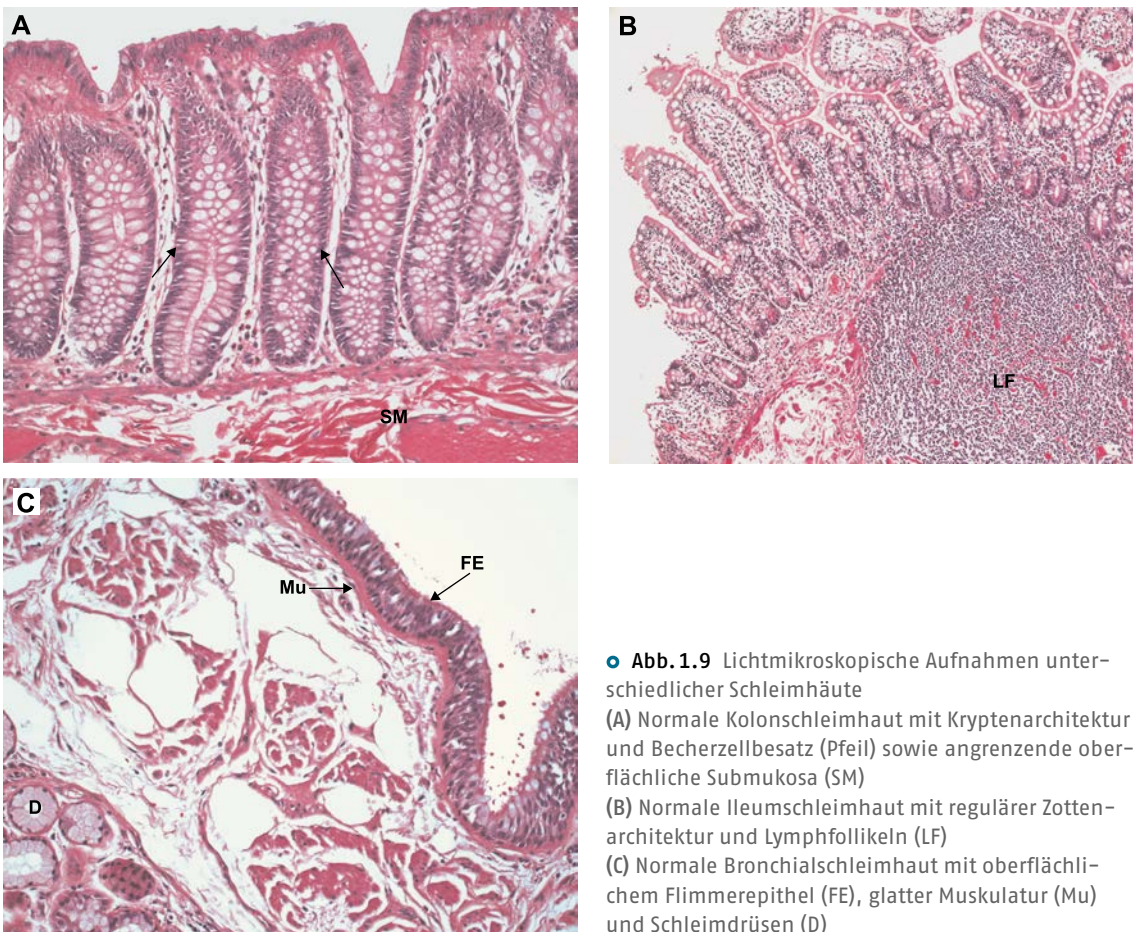


Abb. 1.7 Aufbau des Lymphknotens

(A) Schematische Darstellung eines Querschnitts (B) Histologischer Schnitt eines Lymphknotens nach Hämatoxylin-Eosin-Färbung; Ka: Kapsel; PF: primärer Follikel; SF: sekundärer Follikel; TZ: T-Zell-Zone



• **Abb. 1.8** Aufbau einer Mukosa am Beispiel des Darms; schematische Darstellung eines Querschnitts der Mukosa



• **Abb. 1.9** Lichtmikroskopische Aufnahmen unterschiedlicher Schleimhäute
 (A) Normale Kolonschleimhaut mit Kryptenarchitektur und Becherzellbesatz (Pfeil) sowie angrenzende oberflächliche Submukosa (SM)
 (B) Normale Ileumschleimhaut mit regulärer Zottenarchitektur und Lymphfollikeln (LF)
 (C) Normale Bronchialschleimhaut mit oberflächlichem Flimmerepithel (FE), glatter Muskulatur (Mu) und Schleimdrüsen (D)

Lymphgewebe festgehalten. Krankheitserreger bzw. ihre Antigene können aber auch direkt mit der Lymphe, dem Blut oder den spezialisierten Zellen (M-Zellen) der Schleimhäute in die entsprechenden sekundären lymphatischen Organe (Lymphknoten, Milz, MALT) gelangen.

Lymphozyten auf der anderen Seite haben die Fähigkeit, konstant durch diese sekundären lymphatischen Gewebe zu wandern, in denen dann gegebenenfalls Antigene eines Krankheitserregers in konzentrierter Form vorliegen. So wird ein **Kontakt** von naiven Lymphozyten mit ihrem spezifischen Antigen ermöglicht.

In den sekundären lymphatischen Geweben sind die Lymphozyten in **T- bzw. B-Zell-Zonen** organisiert, was durch das Vorhandensein spezifischer Chemokine im lymphatischen Gewebe und ihrer Rezeptoren auf T- bzw. B-Lymphozyten bewerkstelligt wird. Sobald die Lymphozyten durch Antigenkontakt aktiviert sind, können sie ihre zugeordneten Bereiche verlassen und mit-

einander interagieren. In der Folge kommt es zur Ausbildung entsprechender Antigen-spezifischer Effektorzellen. Dies wird im ►Kap. 3 ausführlich besprochen.

Nachdem Antigen-spezifische Lymphozyten **Proliferations- und Differenzierungsphasen** in den peripheren lymphatischen Organen durchlaufen haben, verlassen sie und/oder ihre Produkte (Antikörper, Zytokine) die Organe über efferente lymphatische Gefäße oder das Blut. Die ausdifferenzierten B-Zellen (**Plasmazellen**) wandern größtenteils in das Knochenmark und sezernieren ihre **Effektormoleküle**, die Antikörper, in die Zirkulation. Die **aktivierten T-Lymphozyten** verlassen ebenfalls den Lymphknoten. Ihrer Aufgabe gemäß wandern sie zum Infektionsherd, um ihre Effektorfunktionen auszuüben. Die peripheren lymphatischen Organe sind beim Erstkontakt mit einem Pathogen entscheidend, da die primäre adaptive Immunantwort hier vorbereitet, entwickelt und ausgelöst wird (►Kap. 3).

Zusammenfassung

Es ist die **physiologische Funktion** des Immunsystems, das Individuum vor Infektionen durch Krankheitserreger zu schützen und die Unversehrtheit und funktionelle Homöostase körpereigener Zellen zu gewährleisten.

Die **angeborene Immunantwort** ist die erste und äußerst wirksame Abwehrreaktion, die Infektionen unter Kontrolle halten oder sogar beseitigen kann, bevor das adaptive Immunsystem aktiv wird; allerdings besitzt sie **keine Spezifität** in der Erkennung der Krankheitserreger und kann keinen immunologischen Schutz vor erneuter Infektion aufbauen. Akteure der angeborenen Immunantwort sind einerseits Zellen (vor allem Phagozyten und NK-Zellen) und andererseits lösliche Faktoren (Komplement, antimikrobielle Proteine, Zytokine), die immer vorhanden sind.

Die **adaptive Immunantwort** entwickelt sich dagegen erst durch die Präsenz des Krankheitserregers und zeigt eine **klare Spezifität** für das Pathogen.

Nach wiederholter Pathogenexposition reagiert das adaptive Immunsystem effektiver (**immunologisches Gedächtnis**). **Lymphozyten** sind die wesentlichen zellulären Komponenten, **Antikörper** die wichtigsten löslichen Bestandteile des adaptiven Immunsystems.

Die Gewebe des Immunsystems bestehen aus den **primären Immunorganen**, in denen Lymphozyten reifen und kompetent werden, Antigene zu erkennen. In den **sekundären Immunorganen** wird die adaptive Immunantwort durch ein Zusammenbringen von antigenpräsentierenden Zellen und Lymphozyten initiiert. Durch B- und T-Zellinteraktionen wird die adaptive Immunantwort spezifiziert und weiterentwickelt, indem Antigen-spezifische Effektorzellen bzw. lösliche Effektormoleküle bereitgestellt werden. Die jeweilig entwickelte Abwehrstrategie gegenüber einem spezifischen Krankheitserreger wird in Form von Antigen-spezifischen Gedächtniszellen gespeichert.