

一次および二次抗体反応への X線効果の比較

金沢大学医学部放射線医学教室（主任：平松博教授）
金沢大学結核研究所細菌免疫部（主任：西東利男教授）

伊 藤 喜 祐

（受付：昭和41年5月2日）

緒 言

抗原注射前のX線照射によって一次抗体反応の抑制されることは Benjamin & Sluka¹⁾ 以来、多くの研究者のひとしく認めているところであるが、二次抗体反応に関しては今日必ずしも意見の一致をみていない。すなわち Taliaferro & Taliaferro²⁾ はウサギ対ヒツジ血球で検討して二次反応も一次反応同様X線感性であるとしており、これに反し Dixon et al³⁾ はウサギ対ウシ γ -globulin で実験を行ない、二次反応は一次反応とは異なりX線耐性であると報告している。Talmage et. al.⁴⁾ はこの両者の成績の相違は抗原が1つは粒子状、他は液状であって従って注射された単位抗原量に顕著な差があることに基づくのではないかと推定

している。著者は、しかしながら、抗原の性状以外に前者はウサギが正常に保有している Forssman 抗体 (F抗体) 後者は免疫後生ずるウシ γ -globulin 抗体について検討していることを考慮し、ウサギ対ヤギ血球の関係においてF抗体および isophile 抗体 (I抗体) ——正常にはF抗体は存在するが、I抗体は存在しない——の一次および二次反応に及ぼすX線照射の影響を観察した。

その結果一次抗体反応はX線感性であるが、二次抗体反応は比較的X線耐性であると推測される成績がえられた。

以下はその成績の概要を記載したものである。

実験材料および実験方法

I. 実験材料

- 1) 動物：一定期間一定条件下で飼育した 3.5-3.0 kg の健康白色ウサギを用いた。
- 2) 抗原：ヤギ血球を用いた。ほぼ同量の alsever 液中に採取し、生食水で繰り返し充分洗浄した後、所要濃度生食水浮遊液とした。

II. 実験方法

- 1) 免疫方法
10%ヤギ血球生食水浮遊液 1 ml を耳静脈内に注射した。

2) X線放射

島津製信愛号で、一次電圧 200 Kv 二次電流 15 mA、フィルター Cu 0.9 mm + Al 1.0 mm、焦点皮膚間隔 80 cm とし 200 ないし 600 r の全身放射を行なった。
実験の項で特に記載しない場合の照射量は 500 r である。

3) 血清学的反応

ヤギ血球溶血反応および凝集反応は一柳の方法⁵⁾ に準じて行なった。

実験成績

I. 採血の抗体価に及ぼす影響

2羽のウサギについて毎日 5-6 ml の血液を2週間にわたって採取し、それら血清のヤギ血球に対する溶血価を測定した。表1にその成績を示したが、各ウサギは終始それぞれほぼ同一価を示すことが実証された。

II. X線放射後の抗体価の変動

X線 200 r, 400 r, あるいは 600 r の全身照射を行ない、以後適宜採取した血清についてヤギ血球溶血価を測定した。表1はその成績を示したものである。すなわちいずれの照射量においても照射2~3日後より溶血価の低下がみられはじめ、最大低下は照射10~14日後となっている。また照射量の多いほど低下度強く、かつその持続が長い。

III. 一次抗体反応についての検討

(A) ヤギ血球1回注射後の抗体価の消長

1. 非照射群

ここで実験成績を述べるに先立って付言を要することがある。それは周知のごとく無処置ウサギ血清中には自然に Forssman 抗体 (F 抗体) が存在しておるが、一柳⁹⁾の記載によるとこの F 抗体はヤギ血球を溶血するが凝集しない。しかしヤギ血球の注射を受けたウサギの血清がこれを凝集するのは F 抗体の増産によるのではなく、あらたに産生された Isophile 抗体 (I 抗体) によるということである。

さて表2はヤギ血球の注射を受けた17羽のウサギ血清についてヤギ血球溶血および凝集反応を検討した成績を要約したものである。この表からわかるように溶血価はほぼ全例において注射4日後上昇しはじめ7~8日後最高となるものが多数を占め、しかも最高溶血価は注射前値の 2^2-2^7 倍となっている。これに反して凝集価は注射後35日に至るも認められないもの6例、9例において5~10日後、2例において2~3週の間に認められるに至ったが、いずれもその価はきわめて低かった。

2. 照射群

表3a および表3b はヤギ血球注射の前ある

いは後にX線照射を行なうと抗体産生がどのように修飾されるかをみた成績を一括したものである。

まず注射1日前照射の場合であるが、溶血価の消長の pattern にいくつかの変化が認められる。すなわち潜伏期の延長、最高溶血価の低下、および溶血価上昇率の低下などである。しかしこのような変化も表1でみられたX線照射のみで招来された溶血価の低下の pattern と比べるとかなり軽度であることは(表4参照)注目すべきことであってX線照射による溶血価の低下が照射1日後の注射である程度償われているのみならず後に至って照射前値より上昇していることがうかがわれる。しかし凝集価についてみると35日後に至るまで全く認められない。

次いで注射1日後照射の場合であるが、溶血価についてみると潜伏期が5~6日、最高溶血価への到達期間は11~12日で、照射によりそれぞれ1日および4~5日延長しているとみられるが、最高溶血価は高くなり、注射後照射は抗体産生に増強的に作用すると考えられる成績をえた。

凝集価についてみると、これもまた非照射群および照射後注射群に比べて顕著な上昇が認められた。

更に注射後照射までの間隔を3日および4日とすると、1日間隔群でみたような潜伏期の延長は溶血価については全くなくなり、凝集価についても同様な傾向を示している。また1日間隔群に比べ最高抗体価への到達日数は短縮の傾向にあるが、最高溶血価および最高凝集価はいずれも顕著な差を示さない。

(B) ヤギ血球2回注射後の抗体価の変動

上記実験において注射前照射が抗体産生に対しきわめて抑制的であることが確認された。そこでここではこの抑制が再注射によってどのような影響を受けるかについて検討を加えた。表5はその大要を示したものである。

1. 溶血価

まず非照射群についてみると1回注射群と2回注射群（注射間隔を7日、14日および21日とした）の間で潜伏期にかわりのないことは当然である。最高抗体価は7日間隔再注射群で最も高く、14日間隔群がこれに次ぎ、21日間隔群、1回注射群の順に低くなっている。この表からはわからないが、2回注射群のうち7日間隔群では抗体価は第1回注射後低下の時期を経ずに第2回注射で更に上昇しており、14日および21日間隔群では第1回注射後上昇し一度下降後、再注射でまた上昇している。21日間隔群中には再上昇時の最高値が初回上昇時の最高値に及ばないものもみられた。

次いで照射群では1回注射群の潜伏期が10日間前後であって、2回注射群では注射間隔が7、14および21日とした関係上いずれも潜伏期は10日前後であるのは当然といえよう。しかるに抗体価の上昇は1回注射群に比べて2回注射群において顕著であり、ことに7日および14日間隔群では高く、21日間隔群ではそれより低かった。

ここで2回注射各群について非照射群と照射群を比較してみると、7日間隔群では両者の最高抗体価の間に顕著な差がみられたが、14日および21日間隔群ではそれぞれほぼ同一値を示した。このことからX線のF抗体産生抑制は照射2週～3週後までにはほぼ回復してきていると推測される。

2. 凝集価

非照射群についてみると1回注射群に比べて2回注射群では最高抗体価はかなり高い。照射群のうち1回注射群では抗体価の上昇は35日に至るも認められないが、2回注射群では第2回注射後いずれも認められるに至る。2回注射各群ごとに非照射群と照射群の間の最高抗体価を比較すると7日間隔群では著明な差が認められ前者に高く、14日間隔群ではこの差が減少し、21日間隔群ではついに有意と思われる差がなくなるようである。このことはX線の凝集素抑制作用は照射後ほぼ2～3週の間で恢復することを示唆しており、かつ7日、14日および21日間隔群の再注射後の潜伏期を比較すると21日間隔

群では漸次二次反応形式に移行しつつあるのではないかと考えられる。

これら溶血価と凝集価の消長から推定されるX線障害からの快復に要する日数は正常ウサギにX線照射を行なって確かめられた溶血価の復元日数とほぼ一致している。

IV. 二次抗体反応についての検討

(A) 溶血価の変動

1. 一次および二次反応時非照射群（対照群）

ヤギ血球を初めに1回注射し、5カ月後追加注射し、両注射後の溶血価の消長を比較観察した。表3aにその成績の概要を示した。すなわち追加注射後の潜伏期および、最大価への到達日数は短縮し、最大値も高いものが多い。

2. 一次反応時照射、二次反応時非照射群

一次反応時、注射の1日前あるいはあとにX線照射を行なったものについて、5カ月後追加注射し、その抗体価の消長のpatternを対照群のそれと比較した。表3aにその成績を示した。これで見ると一次反応時非照射群、注射1日前照射で抑制された群および注射1日後照射で昂進した群のいずれの間にも追加注射による抗体価の消長にはかわりが認められなかった。

3. 一次反応時非照射、二次反応時照射群

表6aはその成績を示したものである。これによると二次反応時非照射群に比べて注射1日前照射群および注射1日後照射群とも潜伏期および最大値到達日数の延長が認められる。しかし注射後3日および4日後照射群では非照射群と差を示さない。

このような成績を表3aで示した一次反応へのX線の影響の成績と比較すると二次反応ではそれぞれ対応する処置群において潜伏期と最大値への到達日数の短縮および最大値の上昇が認められ、明らかに抗体産生は強い。

(B) 凝集価の変動

1. 一次および二次反応時非照射群（対照群）

表3bにその成績を示した。これによると一次反応に比べて二次反応では潜伏期および最高抗体価への到達日数も顕著に短縮し、加うるに最高抗体価も高い。

2. 一次反応時照射、二次反応時非照射群

表 3b に一次反応時, 注射前照射および注射後照射を行なったものに 5 カ月後それぞれ追加注射してえられた成績を示した。これによると処置の差によって一次反応では抗体産生に顕著な差を生じたものも二次反応ではいずれも照射群とはほぼ同一潜伏期を示し, 最高抗体価にもそれに至る日数にも顕著な差がみられない。ただ例外的に一次反応時, 注射前照射を受けたもので追加注射で潜伏期長く最高抗体価の低いものがあつた。

3. 一次反応時非照射, 二次反応時照射群

表 6b にその成績を示した。ここでも注射前照射群に比べ注射後照射群では潜伏期短かく,

最高抗体価もやや高い。注射後照射群についてみると両処置が 1 日間隔群では対照群に比べ潜伏期は 1 日長く, 最高抗体価も多少低く, これへの到達日数も長い, 3 日および 4 日間隔群では対照群とすべてほとんどかわりが認められない。

このような成績を表 3b で示した一次反応への X 線の影響の成績と比較すると二次反応ではそれぞれ対応する処置群において潜伏期と最高抗体価への到達日数の経過および最高抗体価の上昇などいずれをとってみても抗体産生は強い。

総括ならびに考案

X 線の体液性抗体産生に及ぼす影響に関しては 1908 年 Benjamin & Sluka¹⁾ が X 線照射 (以下単に照射) を受けたウサギにウシ血清を注射すると抗ウシ血清抗体の産生低下が認められることを報告しており, ことにこの報告において抗体産生が照射と抗原注射 (以下単に注射) の時間的關係に著しく左右されることを指摘した点は注目し得る。しかし X 線の抗体産生への効果を系統的に詳細にわたって検討したのは Taliaferro et al.^{2) 3)} および Dixon et al.^{4) 5)} らであつて, 彼らによると一次抗体反応 (以下一次反応) に対しては先人の報告のとおり注射前照射は抑制的に, 注射後照射はほとんど無影響であるか時には昂進的に作用するという。しかるに二次抗体反応 (以下二次反応) への注射前照射の効果に関しては必ずしも意見の一致をみず Taliaferro et al.²⁾ はウサギ対ヒツジ血球, Dixon et al.³⁾ はウサギ対ウシ γ -globulin の關係において検討して前者は X 線感性, 後者は X 線耐性であるとしている。Talmage et al.⁶⁾ はその原因が用いた抗原の差異^{7) 8)}——液状蛋白性抗原と粒子状多糖体性抗原——, あるいは産生される抗体の差異⁹⁾——沈降抗体と溶血抗体——などに基づくのではないかという疑問に答えるため, ウサギ対ヒツジ血球の關係において Forssman 抗体 (F 抗体)

および isophile 抗体 (I 抗体) の溶血能を指標として X 線の二次反応に及ぼす影響をみたところいずれに対しても明らかに抑制的であつたという。更にこの抑制作用は注射抗原量の多いほど低いことから Taliaferro et al.²⁾ のヒツジ血球と, Dixon et al.³⁾ のウシ γ -globulin を用いた実験では計算上後者においてはるかに多い単位抗原が投与されている結果, 前者に比し X 線耐性であつたのではないかと推定している。

ところで著者は両者^{2) 3)} の成績の相違が単に抗原の性状に基づくものと断定する前に一方は抗原注射時既に存在する F 抗体を, 他は抗原注射後はじめて産生される抗ウシ γ -globulin 抗体を対象としていることを考慮に入れ, 本編においてはウサギ対ヤギ血球の關係において F 抗体および I 抗体の産生に及ぼす X 線の影響を検討した。既に教室の一柳¹⁰⁾ はこの關係においては F 抗体は溶血反応で, I 抗体は凝集反応で明確に実証され, かつ I 抗体の凝集価と溶血価はほぼ同程度であることなどを明らかにしている。しかも F 抗体は初回注射時存在しており, I 抗体は存在しない。ヤギ血球注射によるこの両種抗体産生への X 線効果の解析は抗体産生機序の解明にも資するところがあると思われる。

えられた成績のうち重要なものを取りあげこ

れに考察を加えると以下のようである。

一次反応に対して注射前照射は抑制的であり、注射後照射は無影響であるか、時にはかえって昂進的に作用するという先人の成績⁹⁾を確認した。昂進の機序はなんであろうとも重要な知見である。

二次反応に対しても注射前照射は抑制的であるが、一次反応に比べてかなり軽度である。注射後照射はほぼ無影響であり、昂進活用はみられないようであって、この点に関しては Dixon et al.⁹⁾ は一次反応のあと *potentially responsive cells* が残存しているためとしている。

ところで一次反応について注目すべきことが実証された。それは正常ウサギへのX線照射によるF抗体の低下を照射1日後の注射が償って余りあることである。なるほど注射前照射がF抗体産生を抑制することは明らかであるが、照射後注射が照射によるF抗体の減少を軽減するのみならず照射前より増加させることもまた確かである。一方I抗体は正常には存在せず注射前照射によってその産生は完全に抑制された。Talmage et al.⁴⁾ のように一次反応におけるI抗体とF抗体産生の間にはそれぞれ難易の差があり、従って注射前照射の抑制効果も前者には強く、後者には弱くみられるのかもしれない。しかしI抗体は一次反応では完全に抑制されても追加注射によって二次反応形式で産生されており、この二次反応は注射前照射に比較的耐性を示した。一方F抗体の一次反応と二次反応に対するX線効果の間には顕著な差が認められなかったが、これはF抗体については一次反応時既にI抗体の二次反応時と近似な条件下にあるためではないかと推測されるのである。すなわち正常F抗体価の照射による著しい低下はあるが、一方一次および二次F抗体反応において潜伏期にそれほど差のないこと、潜伏期を過ぎてからの照射が抗体産生を抑制していないことがこの推測を支持していると考えられる。このことはいわゆる正常F抗体の中に免疫F抗体が混入しており、一次反応に既に二次反応的要素が

加味されていることを示唆するといえよう。このような見解に立つと Taliaferro et al.²⁾ がF抗体を対象として一次および二次反応ともX線感受性が同一であるとし、Dixon et al.⁹⁾ が抗ウシ γ -globulin を指標として両反応のX線感受性を異なるとしていることが理解できるようである。

さてここで照射1日後初回注射を行なった動物を3群に分ち、それぞれ7日、14日および21日後に再注射を実施した。その結果X線による抑制からの回復の曙光は照射後7日には既に認められており、F抗体の産生は2週後、I抗体のそれは2～3週後にはほぼ完全に回復していることが推測された。

Kohn¹⁰⁾ はX線の抗体産生への効果を分析して抗体産生の経過を *adaptation phase* および *production phase* に分けて考え、それぞれX線感性および耐性であるとし、Taliaferro et al.²⁾ は更に細かく *preinduction*, *induction* および *production phase* の3期に区分し、それぞれX線感性、抗体の出現を遅らせる、およびX線耐性の時期であるとしているが、著者の成績はいずれもこの考え方に矛盾しない。

しかるに一方では Porter¹²⁾ がウサギ対ウシ γ -globulin の関係においてX線障害の長期にわたって存在するのを認めたとしているが、Dixon et al.⁹⁾ に比べて抗原使用量ははるかに少ない。しかし Talmage et al.⁴⁾ の計算に準ずると著者の抗原量よりはるかに多い。

これらのことを総合するとX線の抗体産生に及ぼす影響は動物と抗原の組み合わせにより、また同一組み合わせにおいては抗原量によって異なると推測される。著者はウサギ対ヤギの関係において検討を加えたところF抗体——正常に存在する——を指標とすると一次および二次反応はほぼ同一X線感受性であり、I抗体——正常に存在しない——を指標とすると一次反応はX線感性、二次反応はX線耐性であると考えられる成績がえられた。

結 論

ウサギは正常にF抗体を保有しており、これにヤギ血球を注射するとF抗体の増産および、あらたにI抗体の産生がみられる。この両抗体を指標として一次および二次抗体反応に対するX線の影響を検討したところ次のような成績がえられた。

1. 正常ウサギに 200, 400 および 600 r の X線照射を行なうと、いわゆる正常抗体として存するF抗体は減少し、その程度および期間は照射量に比例する。照射1日後の注射によってF抗体価の低下度は軽減し、低下期間は短縮するのみならず、更に後に至って軽度ながらF抗体価の上昇がみられる。
2. 注射1日前照射によって一次および二次抗体反応はいずれも抑制されるが、後者において軽度である。しかして一次および二次反応の抑制度の差はF抗体ではきわめて小さく、I抗体でははなはだ大きい。

3. 注射1日前照射による一次抗体反応の抑制も1, 2あるいは3週後の再注射で軽減され軽減度はこの順に大となる。
4. 注射後照射は一次抗体反応に対し無影響であるか、時にはかえって昂進的に作用し、二次反応に対してはほぼ無影響である。
5. 注射のみ、注射前照射あるいは注射後照射を受けて、それぞれ異なる一次抗体反応を示した動物も3~5ヵ月後の追加注射によってほぼ同程度の二次反応を呈した。
6. 以上の成績から抗体産生機構のうちX線感受性の部分はきわめて初期のところに限局しているとする見解に賛意を表するとともに、これまでの抗体産生に対するX線効果についての意見の不一致の一因は一方はいわゆる正常抗体を、他は免疫抗体を対象とした実験成績に準拠している点にあるのではないかと考える。

文 献

- 1) Benjamin, E. and Sluka, E. : Wien Klin. Wochschr., 21, 311, 1908.
- 2) Taliaferro, W. H. et al. : J. Infect. Dis., 91, 105, 1952.
- 3) Dixon, F. G. et al. : J. Immunol., 68, 693, 1952.
- 4) Talmage, D. W. et al. : J. Infect. Dis., 99, 246, 1956.
- 5) 一柳兵蔵 : 金大結研年報, 22(下), 161, 1965.
- 6) Taliaferro, W. H. et al. : J. Immunol., 66, 181, 1951.
- 7) Silverman, M. S. et al. : J. Immunol., 73, 120, 1954.
- 8) Talmage, T. W. Ann. Rev. Microbiol., 9, 335, 1955.
- 9) Dixon, F. J. et al. : Immunopathology, IIIrd International Symposium, 158, 1963.
- 10) Kohn, H. I. : J. Immunol., 66, 525, 1951.
- 11) Taliaferro, W. H. : Ann. N. Y. Acad. Sci., 69, 745, 1957.
- 12) Porter, R. J. : J. Immunol., 84, 485, 1960.

Table 1. Change of natural Forssman antibody titer after X-irradiation

X-ray dose (r)	Rabbit No.	Days after X-irradiation																
		0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	21	28
0	1000	·	7	7	7	7	7	·	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7
	1001	·	8	8	8	8	·	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8
200	1002	5	5	5	4	·	4	·	4	·	·	4	·	3	·	4	4	5
	1003	5	5	4	4	·	3	·	3	·	·	3	·	3	·	4	4	5
400	1004	8	8	·	7	7	7	·	7	7	·	7	·	·	·	7	8	8
	1005	6	6	·	5	5	4	·	4	4	·	4	·	·	·	5	5	6
	1006	5	5	5	4	·	4	4	3	·	·	3	·	2	·	3	4	5
	1007	7	7	6	6	·	6	6	5	·	·	5	·	5	·	6	6	6
600	1008	9	·	7	7	7	7	·	7	·	·	5	·	5	·	5	6	6
	1009	6	·	6	5	5	5	·	3	·	·	3	·	2	·	3	5	5
	1010	6	6	6	5	·	4	·	4	·	·	4	·	3	·	4	5	6

Note; Antibody titer is shown as n in an expression of antiserum dilution 1:2ⁿ

Table 2. Change of hemolysin and hemagglutinin titer after the injection of GRC

Rabbit No.	Primary response							
	hemolysin				hemagglutinin			
	I	II	III	IV	I	II	III	IV
1050	5	7	10	9-10	5	0>	1	9-10
1051	5	7	12	8	5	0>	2	7
1052	4	4	10	7	8-10	0>	1	13-14
1053	4	4	9	9-10	35<	0>	0>	·
1054	4	7	12	7	35<	0>	0>	·
1070	4	4	9	15-18	5	0>	2	11-12
1071	4	6	11	9-10	6-7	0>	1	8
1072	4	7	12	7	35<	0>	0>	·
1073	4	7	11	8	35<	0>	0>	·
1074	4	4	10	7	35<	0>	0>	·
1075	5	7	12	7	15-21	0>	1	15-21
1076	4	8	14	7	8-10	0>	1	11-21
1077	4	7	14	6	5	0>	1	7
1078	4	7	11	7	5	0>	2	7
1079	4	6	8	7	35<	0>	0>	·
1080	4	6	14	7	5	0>	2	9-10
1081	5	6	12	7	15-21	0>	1	22-28

Note; I latent period (days)

II antibody titer before the injection

III maximum antibody titer after the injection

IV interval between the day of the injection and the day of maximum antibody titer

GRC; goat red cell

Table 3a. Effect of X-ray on primary hemolysin response

Rabbit No.	Primary response				Secondary response						
	Treatment	I	II	III	IV	Treatment	I	II	III	IV	
1050	Injection of GRC	5	7	10	9-10	Injection of GRC	3	9	12	6	
1051		5	7	12	8		3	9	13	4	
1052		4	4	10	7		3	9	14	6	
1053		4	4	9	9-10		3	9	14	6	
1054		4	7	12	7		3	8	12	5	
1055	X-ray ↑	9-10	9	11	11-12		Injection of GRC	3	8	15	6
1056	1 day ↓	9-10	7	9	9-10			2	7	13	4
1057	Injection of GRC	11-12	6	9	22-28			3	7	14	7
1058	X-ray	15-18	4	6	19-21			3	9	15	8
1059	Injection of GRC	6	7	13	11-12			2	8	15	5
1060	1 day ↑	6	5	13	11-12	3		8	14	6	
1061	X-ray ↓	5	3	12	11-12	2		9	15	6	
1062	Injection of GRC	5	4	11	13-14	3		8	15	5	
1063	Injection of GRC	4	4	11	11-12	Injection of GRC	3	8	15	5	
1064	3 dsys ↑ X-ray ↓	4	4	12	11-12						
1065	Injection of GRC	4	6	11	11-12	Injection of GRC	3	8	15	5	
1066	4 days ↑ X-ray ↓	4	7	10	7						

Table 5. Effect of the reinjection of the antigen on primary antibody response

Treatment	Rabbit No.	Hemolysin response				Hemagglutinin response			
		I	II	III	IV	I	II	III	IV
Injection of GRC	10	3	4	10	7	5	0>	1	9-10
	11	4	4	9	9-10	7	0>	2	11-12
	12	4	7	12	7	6	0>	1	9-10
	13	5	7	10	9-10	22-24	0>	1	25-28
	14	5	7	12	8	35<	0>	0>	.
X-ray←1 day→ Injection of GRC	15	9-10	9	11	11-12	35<	0>	0>	.
	16	9-10	7	9	9-10	35<	0>	0>	.
	17	11-12	6	9	22-28	35<	0>	0>	.
	18	15-18	4	6	19-21	35<	0>	0>	.
Injection of GRC ←7 days→ Injection of GRC	19	4	7	21	13(6)	7	0>	6	13(6)
	20	4	7	22	10(3)	7	0>	9	15-17 (9-10)
	21	4	6	22	12(5)	5	0>	9	13(6)
X-ray←1 day→ Injection of GRC ←7 days→ Injection of GRC	22	11(4)	6	16	14(7)	28(21)	0>	2	30(23)
	23	11(4)	7	20	15-18 (8-11)	13 (6)	0>	2	27(20)
Injection of GRC ←14days→ Injection of GRC	24	4	7	16	16(2)	5	0>	4	20(6)
	25	4	6	17	17(3)	5	0>	6	22(8)
X-ray←1 day→ Injection of GRC ←14days→ Injection of GRC	26	9-14	8	17	20(6)	18(4)	0>	3	24(10)
	27	9-14	5	16	20(6)	24(10)	0>	2	26(12)
Injection of GRC ←21 days→ Injection of GRC	28	4	4	14	24(3)	5	0>	4	27(6)
	29	4	7	13	9	10	0>	4	27(6)
X-ray←1 day→ Injection of GRC ←21 days→ Injection of GRC	30	9-14	8	13	28(7)	25(4)	0>	4	31(10)
	31	9-14	7	12	27(6)	25(4)	0>	6	31(10)

Note; Numerals in () show days after the second injection of antigen

Table 6a. Effect of X-ray on secondary hemolysin response

Rabbit No.	Primary response				Secondary response					
	Treatment	I	II	III	IV	Treatment	I	II	III	IV
1070	Injection of GRC	4	4	9	15-18	X-ray	9-10	9	11	11-14
1071		4	6	11	9-10	1 day	4	8	11	9-10
1072		4	7	12	7	Injection of GRC	15-21	9	11	15-21
1073		4	7	11	8		6	8	10	8
1074		4	4	10	7	Injection of GRC	4	10	12	6
1075		5	7	12	7	1 day	4	9	13	6
1076		4	8	14	7	X-ray	3	9	14	7
1077		4	7	14	6		4	7	15	7
1078		4	7	11	7	Injection of GRC	3	7	14	5
1079		4	6	8	7	3 days	3	7	12	5
1080		4	6	14	7	X-ray				
1081	5	6	12	7	Injection of GRC	3	10	13	5	
					4 days	2	7	12	5	
					X-ray					

Table 6b. Effect of X-ray on secondary hemagglutinin response

Rabbit No.	Primary response				Secondary response					
	Treatment	I	II	III	IV	Treatment	I	II	III	IV
1070	Injection of GRC	5	0>	2	11-12	X-ray	6	0>	5	11-12
1071		6-7	0>	1	8	1 day	4	0>	5	14-21
1072		28<	0>	0>	.	Injection of GRC	6	0>	4	11-12
1073		28<	0>	0>	.		6	0>	2	11-12
1074		28<	0>	0>	.	Injection of GRC	4	0>	6	14-21
1075		15-21	0>	1	15-21	1 day	4	0>	6	9-10
1076		7-10	0>	1	11-12	X-ray	4	0>	7	9-10
1077		5	0>	1	7		4	0>	5	14-21
1078		5	0>	2	7	Injection of GRC	3	0>	6	5
1079		28<	0>	0>	.	3 days	3	0>	5	8
1080		5	0>	2	9-10	X-ray				
1081	15-21	0>	1	22-28	Injection of GRC	3	0	4	5	
					4 days	3	2	8	7	
					X-ray					