

DOI: 10.13718/j.cnki.xdzk.2026.06.009

游怡宁, 李斌玉, 胡紫茵, 等. 犬弓首蛔虫原肌球蛋白的免疫保护性分析 [J]. 西南大学学报(自然科学版), 2026, 48(6): 106-113.

# 犬弓首蛔虫原肌球蛋白的免疫保护性分析

游怡宁<sup>1</sup>, 李斌玉<sup>1</sup>, 胡紫茵<sup>1</sup>, 罗永莉<sup>2</sup>, 胡铃<sup>3</sup>, 周荣琼<sup>1</sup>

1. 西南大学 动物医学院, 重庆 402460; 2. 重庆三峡职业学院 动物科技学院, 重庆 404155;

3. 重庆市璧山区来凤街道产业发展服务中心, 重庆 402763

**摘要:** 为探究犬弓首蛔虫(*Toxocara canis*, *Tc*)原肌球蛋白(Tropomyosin, TM)对小鼠的免疫保护效果, 选取 90 只 6~7 周龄昆明系小鼠随机分为 6 组, 分别为 50、75、125  $\mu\text{g}/\text{mL}$  *Tc*-TM 免疫组和 75  $\mu\text{g}/\text{mL}$  pET-32a 免疫组、阴性对照组、PBS 阳性对照组。于第 0、14、28 d 对小鼠进行 3 次免疫, 三免后第 14 d, 除阴性对照组外每只小鼠经口接种 3 000 个 *T. canis* 感染性虫卵, 采用间接 ELISA 法检测血清中特异性 IgG 抗体水平; 通过 qRT-PCR 分析脾淋巴细胞 *IFN- $\gamma$* 、*IL-2*、*IL-4*、*IL-10* 等细胞因子 mRNA 的表达水平; 计算幼虫减虫率并采用 HE 染色观察肝脏和肺脏的病理变化。结果显示: 与 PBS 阳性对照组相比, 三免后 *Tc*-TM 免疫组小鼠的 IgG 抗体水平显著上升( $p < 0.05$ )。 *IFN- $\gamma$* 、*IL-2*、*IL-4* 和 *IL-10* 的表达显著升高( $p < 0.01$ ), 且 *IL-4* 和 *IL-10* 显著高于 *IFN- $\gamma$*  和 *IL-2* ( $p < 0.05$ ), 表现出以 Th2 型体液免疫为主。此外, 3 个免疫组的肝脏、肺脏幼虫回收数极显著减少( $p < 0.0001$ ), 减虫率分别为 24.6%、38.6% 和 43.3%。HE 染色结果显示: *Tc*-TM 免疫组炎性浸润和出血点显著减少, 病变程度有所改善。综合显示: *Tc*-TM 能够诱导小鼠以 Th2 型为主的 Th1/Th2 免疫反应, 并对 *T. canis* 感染有一定的免疫保护作用。

**关键词:** 犬弓首蛔虫; 原肌球蛋白; 免疫应答; 病理变化

中图分类号: S852.7 文献标识码: A

文章编号: 1673-9868(2026)06-0106-08

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



## Immunoprotective Analysis of Tropomyosin from *Toxocara canis*

YOU Yining<sup>1</sup>, LI Binyu<sup>1</sup>, HU Ziyang<sup>1</sup>,  
LUO Yongli<sup>2</sup>, HU Ling<sup>3</sup>, ZHOU Rongqiong<sup>1</sup>

1. College of Veterinary Medicine, Southwest University, Chongqing 402460, China;

2. College of Animal Science and Technology, Chongqing Three Gorges Vocational College, Chongqing 404155, China;

3. Industrial Development Service Center of Laifeng Subdistrict, Bishan Chongqing, Chongqing 402763, China

**Abstract:** To investigate the immunoprotective effect of *Toxocara canis* tropomyosin (*Tc*-TM) in mice, a total of 90 Kunming mice (6–7 weeks old) were randomly assigned into 6 groups: 50, 75, and 125  $\mu\text{g}/\text{mL}$  *Tc*-TM immunized groups, a 75  $\mu\text{g}/\text{mL}$  pET-32a group, a negative control group, and a PBS positive

收稿日期: 2025-04-30

基金项目: 国家自然科学基金项目(32473075); 重庆市教委科学技术研究项目(KJQN202203504)。

作者简介: 游怡宁, 硕士研究生, 主要从事寄生虫分子生物学研究。

通信作者: 周荣琼, 教授。

control group. Mice were immunized three times on days 0, 14, and 28. On the 14<sup>th</sup> day after the third immunization, all groups were orally challenged with 3 000 infective *T. canis* eggs, except the negative control group. Serum-specific IgG antibody levels were measured using indirect ELISA. The mRNA expression levels of cytokines (*IFN- $\gamma$* , *IL-2*, *IL-4*, and *IL-10*) in splenic lymphocytes were analyzed by qRT-PCR. The larvae reduction rate was calculated, and histopathological changes in liver and lung were observed using HE staining. The results indicated that compared with the PBS positive control group, significant increases in IgG antibody levels were observed in all three immunized groups ( $p < 0.05$ ). The expression levels of *IFN- $\gamma$* , *IL-2*, *IL-4*, and *IL-10* were significantly elevated ( $p < 0.01$ ), with *IL-4* and *IL-10* being significantly higher than *IFN- $\gamma$*  and *IL-2* ( $p < 0.05$ ), indicating a predominant Th2-type humoral immune response. Moreover, the larval recovery counts in the liver and lungs of the three immunization groups were significantly reduced ( $p < 0.000 1$ ), with reduction rates of 24.6%, 38.6%, and 43.3%, respectively. HE staining revealed that the *Tc*-TM immunized groups showed significant reductions in inflammatory infiltration and hemorrhage, with an improvement in pathological lesions. These results suggest that *Tc*-TM can induce a Th2-dominant Th1/Th2 immune response in mice and provides partial protection against *T. canis* infection.

**Key words:** *Toxocara canis*; tropomyosin; immune response; pathological change

犬弓首蛔虫(*Toxocara canis*)是一种广泛分布于世界各地的人畜共患寄生线虫,主要寄生于犬和犬科动物的肠道。*T. canis*生活史复杂,其虫卵随粪便排出后,在适宜的外界环境下发育为感染性虫卵<sup>[1]</sup>。终末宿主(犬、狐狸、狼等)摄入感染性虫卵后,幼虫经循环系统移行至肠道发育为成虫。人和非特异宿主(鼠、兔、牛等)摄入被感染性虫卵污染的食物、水或含有感染性幼虫的肉制品而感染;幼虫则移行到神经、肌肉、内脏等组织器官,成为滞育的L<sub>3</sub>幼虫<sup>[2-3]</sup>。人感染后主要表现为内脏幼虫移行症(Visceral Larva Migrans, VLM)、眼幼虫移行症(Ocular Larva Migrans, OLM)、神经弓首蛔虫病(Neurotoxocarosis, NT)和隐性弓首蛔虫病(Covert Toxocarosis, CT)等多种临床综合征,因此弓首蛔虫病在兽医学及公共卫生学上都应引起足够重视。

原肌球蛋白(Tropomyosin, TM)是一种酸性蛋白,主要由两条 $\alpha$ 螺旋纤维蛋白链构成<sup>[4]</sup>。TM存在于多种肌肉组织(如平滑肌、骨骼肌和心肌)中,与肌动蛋白结合形成复合物,参与调节肌肉收缩过程和ATP酶活性,并与肌钙蛋白相互作用构成钙敏感屏障<sup>[5-6]</sup>。TM具有多种生物学功能,如调节宿主免疫、抑制癌细胞迁移和控制肌肉收缩等。小鼠TM可以促进Th2细胞因子(*IL-4*、*IL-5*、*IL-10*和*IL-13*)和IgE抗体的释放,从而诱导激活Th2型免疫反应,提高宿主的抗炎能力<sup>[7]</sup>;裸鼠TM4可明显减少胃癌细胞转移瘤数目和肿瘤体积,具有抑制胃癌细胞转移的能力<sup>[8]</sup>。果蝇(*Drosophilidae*)TM2与肌钙蛋白复合物结合,可维持肌肉收缩,参与调节肌肉运动<sup>[9-10]</sup>。

在寄生虫中, TM也参与多种生物学过程,如运动、繁殖、过敏和免疫调节。抑制秀丽隐杆线虫(*Caenorhabditis elegans*)TM可导致体壁肌肉中的肌动蛋白丝瘫痪和卵巢收缩被抑制,虫体表现为运动缓慢或者瘫痪,以及雌虫无法生殖和产卵等<sup>[11]</sup>。痒螨(*Psoroptes ovis*)TM与尘螨过敏患者血清IgE结合,可引发皮肤过敏性炎症反应<sup>[12]</sup>。小亚璃眼蜉(*Hyalomma anatolicum*)TM免疫家兔可以引起高滴度的抗体反应<sup>[13-15]</sup>。目前关于犬弓首蛔虫TM(*Tc*-TM)的相关研究尚未见报道。

为探讨*Tc*-TM的免疫保护效果,本试验通过*Tc*-TM重组蛋白免疫小鼠,检测小鼠体液及细胞免疫应答水平及其抵抗*T. canis*感染的能力,旨在为寻求*T. canis*安全高效的亚单位疫苗奠定基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验动物及虫种

90只6~7周龄雌性昆明小鼠(体质量约25g),购自西南医科大学实验动物中心。从动物医院患病犬粪便中收集*T. canis*成虫,并从雌虫子宫中收集虫卵,在培养皿中培养2~3周,发育至感染性虫卵后收

集备用。所有动物饲养及试验方法由西南大学实验动物伦理审查委员会监督(审查号: LAC 2024-2-0170)。

## 1.2 菌种及重组蛋白

重组菌株 pET-32a/*Tc*-TM-BL-21 由西南大学分子寄生虫学实验室构建并保存, 经 IPTG 诱导表达和纯化, 获得高纯度的 *Tc*-TM 重组蛋白后备用。

## 1.3 主要试剂

BCA 蛋白浓度测定试剂盒、红细胞裂解液和 TMB 显色液, 北京索莱宝科技有限公司; 弗氏完全佐剂和弗氏不完全佐剂, 碧云天生物技术(上海)有限公司; HRP 标记的山羊抗鼠 IgG, Sangon Biotech 公司; PrimeScript™ RT reagent Kit、TB Green® Premix Ex Taq™ II 和 Trizol 试剂, Takara 公司; CCK-8 试剂盒, Biosharp 公司。

## 1.4 试验分组及免疫接种程序

将 90 只小鼠随机分为 6 组, 即 50、75、125  $\mu\text{g}/\text{mL}$  *Tc*-TM 免疫组和 75  $\mu\text{g}/\text{mL}$  pET-32a 免疫组、阴性对照组、PBS 阳性对照组, 每组 15 只。分别于第 0、14、28 d 对小鼠进行 3 次免疫, 第 42 d 时除阴性对照组外每只小鼠经口接种 *T. canis* 感染性虫卵(表 1)。于第 49 d 脱颈法处死小鼠, 采集肝脏和肺脏观察病理变化, 计算幼虫减虫率, 收集各阶段小鼠血清用于后续试验。

表 1 免疫分组

分组	剂量/mL	感染数量/个	分组	剂量/mL	感染数量/个
阴性对照组	/	0	50 $\mu\text{g}/\text{mL}$ <i>Tc</i> -TM	0.1	3 000
PBS 阳性对照组	0.1	3 000	75 $\mu\text{g}/\text{mL}$ <i>Tc</i> -TM	0.1	3 000
75 $\mu\text{g}/\text{mL}$ pET-32a	0.1	3 000	125 $\mu\text{g}/\text{mL}$ <i>Tc</i> -TM	0.1	3 000

## 1.5 *Tc*-TM 对小鼠体液免疫水平的影响

收集各组小鼠免疫前(0 d)、免疫后(14、28、42 d)及攻虫后第 7 d(49 d)的血液样本, 离心收集上清。使用 2  $\mu\text{g}/\text{mL}$  的 *Tc*-TM 作为包被液, 每孔加入 100  $\mu\text{L}$  抗原稀释液置于 4  $^{\circ}\text{C}$  包被过夜。PBST 洗涤 3 次, 每孔加入 100  $\mu\text{L}$  封闭液; PBST 洗涤 3 次, 稀释后的血清样本(1: 200)为一抗, 山羊抗鼠 IgG-HRP(1: 5 000)为二抗, 3 次 PBST 洗涤后加入 TMB 显色液进行显色; 使用终止液终止反应, 测定  $OD_{450}$  值。

## 1.6 *Tc*-TM 对小鼠细胞因子的影响

在首免后第 14 d(14 d)及三免后第 14 d(42 d), 每组随机选取 3 只小鼠, 无菌分离脾淋巴细胞于 RPMI 1640 培养液中。PBS 阳性对照组使用 Con A(10  $\mu\text{g}/\text{mL}$ )刺激。在 37  $^{\circ}\text{C}$ , 5%  $\text{CO}_2$  培养箱中培养 48 h 后提取细胞总 RNA, 利用 qRT-PCR 检测细胞因子 *IFN- $\gamma$* 、*IL-2*、*IL-10*、*IL-4* 的 mRNA 表达水平, 每组设置 3 个重复, 引物序列信息见表 2。

表 2 实时荧光定量 PCR 扩增引物

引物名称	引物序列(5'-3')	引物名称	引物序列(5'-3')
<i>IL-4</i>	F: AGCCATATCCACGGATGCAA	<i>IFN-<math>\gamma</math></i>	R: CTCATTGAATGCTTGCGCT
<i>IL-4</i>	R: TTCGTTGCTGTGAGGACGTT	<i>IL-2</i>	F: GACCTCTGCGGCATGTTCTG
<i>IL-10</i>	F: CAGAGAAGCATGGCCCAGAA	<i>IL-2</i>	R: AAAGTCCACCACAGTTGCTG
<i>IL-10</i>	R: GCTCCACTGCCTTGCTCTTA	<i>GAPDH</i>	F: TGATGGGTGTGAACCACGAG
<i>IFN-<math>\gamma</math></i>	F: AAGACAATCAGGCCATCAGCA	<i>GAPDH</i>	R: AGTGATGGCATGGACTGTGG

## 1.7 犬弓首蛔虫幼虫的收集与计数

在攻虫感染后第 7 d 采集小鼠的肝脏和肺脏, 采用人工胃液消化法和改良贝尔曼方法收集幼虫, 计算幼虫减虫率( $R$ )。

$$R = \frac{N_{\text{阳}} - N_{\text{免}}}{N_{\text{阳}}} \times 100\% \quad (1)$$

式中： $N_{\text{阳}}$  为 PBS 阳性对照组平均每鼠检获虫体数； $N_{\text{免}}$  为免疫组平均每鼠检获虫体数。

## 1.8 病理组织观察

在攻虫感染后第 7 d 采集小鼠的肝脏和肺脏，用 4% 多聚甲醛固定各组织 48 h 后，进行脱水、浸蜡、包埋、切片、HE 染色并观察各组织的病理变化。

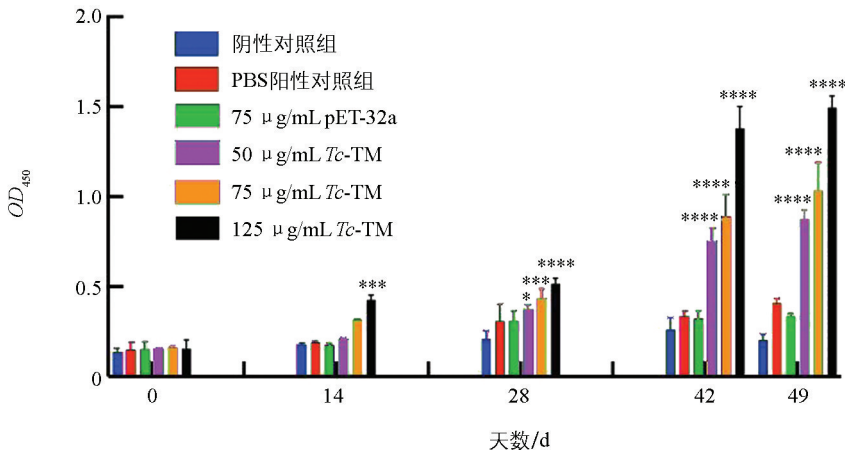
## 1.9 数据分析

采用 GraphPad Prism 10.3.1 分析各试验数据，结果用  $\bar{x} \pm s$  表示，两组独立样本之间用  $t$  检验， $p < 0.05$  为差异有统计学意义。

# 2 结果与分析

## 2.1 特异性 IgG 抗体水平的变化

分别用 50、75、125  $\mu\text{g/mL}$   $Tc$ -TM 免疫小鼠，通过间接 ELISA 法检测血清中特异性 IgG 抗体的变化。结果表明，与 PBS 阳性对照组相比，首免与二免后  $Tc$ -TM 免疫组 IgG 抗体含量随免疫次数的增加而上升，三免后  $Tc$ -TM 免疫组 IgG 抗体水平达到最高。攻虫后第 7 d，各  $Tc$ -TM 免疫组抗体含量仍维持在较高水平(图 1)。结果表明， $Tc$ -TM 能诱导机体产生高滴度的 IgG 抗体。



\* 表示  $p < 0.05$ ，\*\* 表示  $p < 0.01$ ，\*\*\* 表示  $p < 0.001$ ，\*\*\*\* 表示  $p < 0.0001$ ，差异有统计学意义，下同。

图 1 血清中特异性 IgG 抗体水平的检测

## 2.2 细胞因子 mRNA 的表达水平

利用 qRT-PCR 检测细胞因子 mRNA 的表达水平，结果显示，与 PBS 阳性对照组相比，首免后第 14 d 各免疫组细胞因子表达水平均较低 ( $p > 0.05$ )。三免后第 14 d，3 个免疫组的  $IFN$ - $\gamma$ 、 $IL$ -2、 $IL$ -4 和  $IL$ -10 表达水平均较高 ( $p < 0.01$ )(图 2)，且  $IL$ -4 和  $IL$ -10 的表达水平显著高于  $IL$ -2 和  $IFN$ - $\gamma$  ( $p < 0.05$ )，表明免疫后小鼠机体免疫应答趋向于 Th2 型体液免疫。

## 2.3 幼虫减虫率

在攻虫后 7 d 收集肝脏、肺脏的幼虫并计算减虫率，结果显示，与 PBS 阳性对照组相比，pET-32a 免疫组幼虫回收数差异不明显， $Tc$ -TM 免疫组肝脏、肺脏的幼虫回收数明显减少，差异有统计学意义 ( $p < 0.0001$ )，减虫率分别为 24.6%、38.6% 和 43.3%(图 3)。

## 2.4 小鼠肝脏和肺脏病理变化

攻虫后第 7 d，分离肝脏和肺脏组织制作石蜡切片并进行 HE 染色观察，结果显示，PBS 阳性对照组的肝脏组织中可见大量炎性细胞浸润，主要由淋巴细胞和巨噬细胞组成，呈慢性炎症反应，炎症灶周围的肝细胞出现明显变性，并伴有局灶性坏死(图 4)。肺脏可见大面积炎症细胞聚集和浸润，主要由嗜中性粒细胞和巨噬细胞组成，肺泡轮廓不清(图 5)。 $Tc$ -TM 免疫组的肝脏和肺脏显示出的炎性浸润和出血点显著减

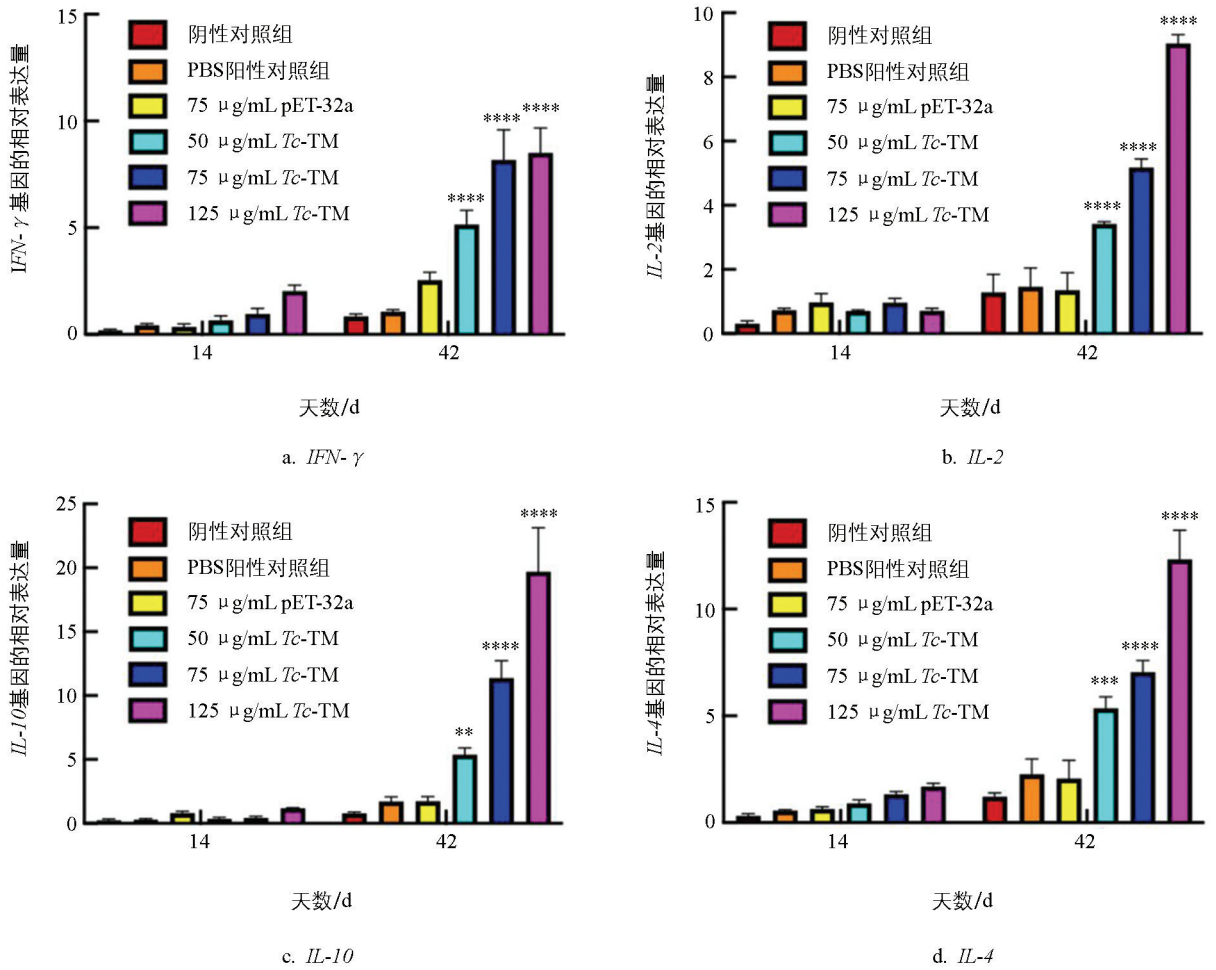


图 2 细胞因子 mRNA 表达水平

少, 炎症聚集程度有所改善, 表明重组 *Tc*-TM 免疫后可缓解犬弓首蛔虫在宿主体内移行引起的组织损伤。

### 3 讨论与结论

#### 3.1 讨论

TM 作为肌动蛋白丝 (Actin Filament) 的辅助或调控介质, 在维持寄生虫结构、介导虫体入侵宿主以及免疫反应中发挥着重要作用。有研究表明, *C. elegans* TM 通过与原肌球蛋白相互作用, 共同调控细肌丝尖端 (Pointed ends) 的长度, 从而维持肌肉细胞骨架结构的稳定性<sup>[14]</sup>。疟原虫 (*Plasmodium falciparum*) TM 表达降低导致入侵红细胞效率显著下降, 严重阻碍 *P. falciparum* 的入侵<sup>[15]</sup>。旋毛虫 (*Trichinella spiralis*) TM 能诱导 *IL-4*、*IL-5*、*IL-13*、*IL-10* 等 Th2 型细胞因子的表达, 上调 *IL-10*、*TGF-β*、*Arginase-1*、*CCL2* 等的表达水平, 从而有利于虫体的存活<sup>[16]</sup>。

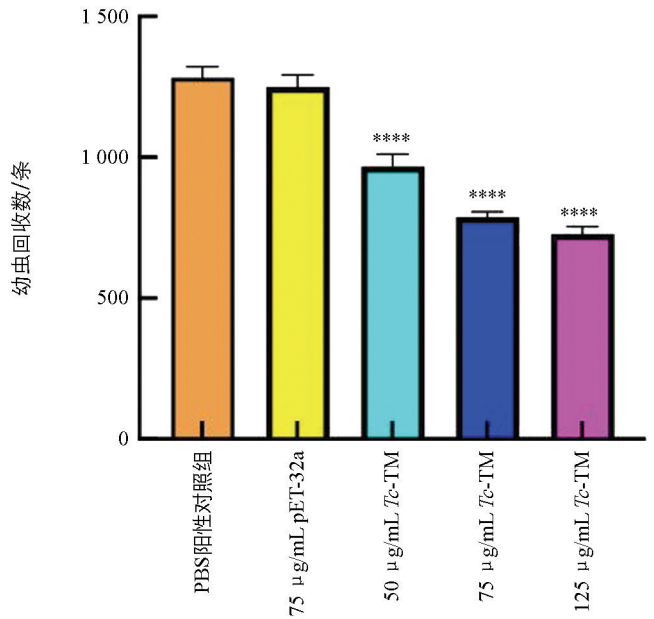


图 3 幼虫减虫率分析

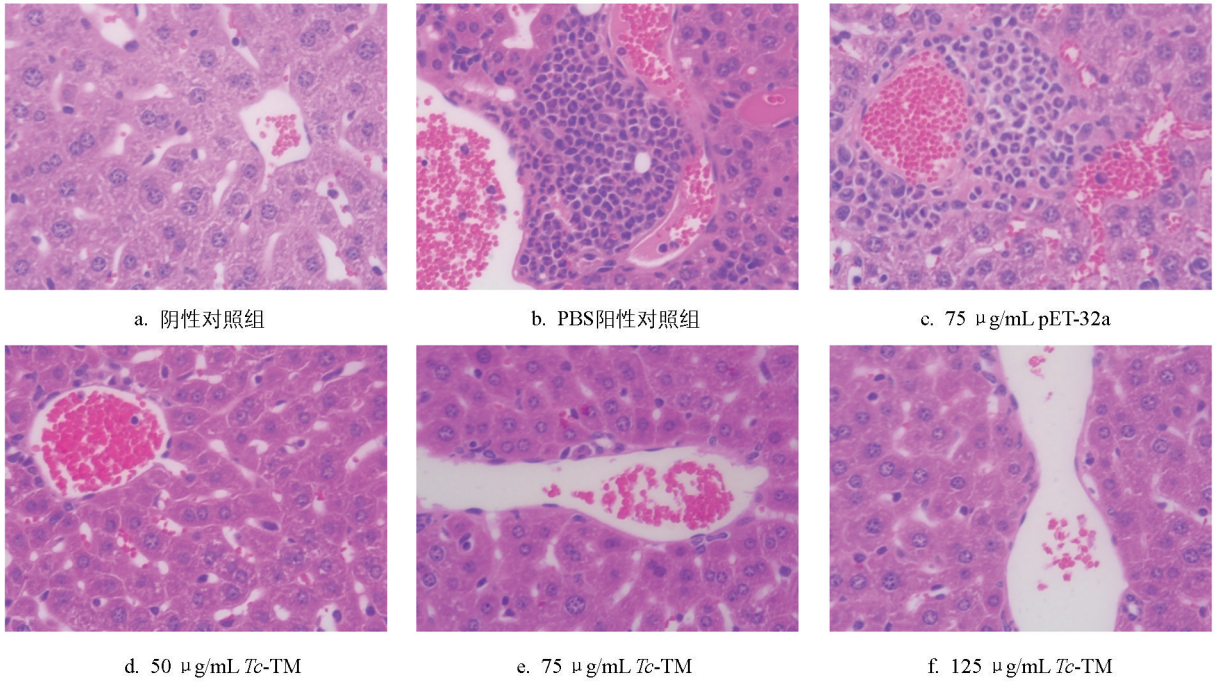


图 4 感染 *T. canis* 小鼠肝脏组织病理学变化(HE 染色, 400 $\times$ )

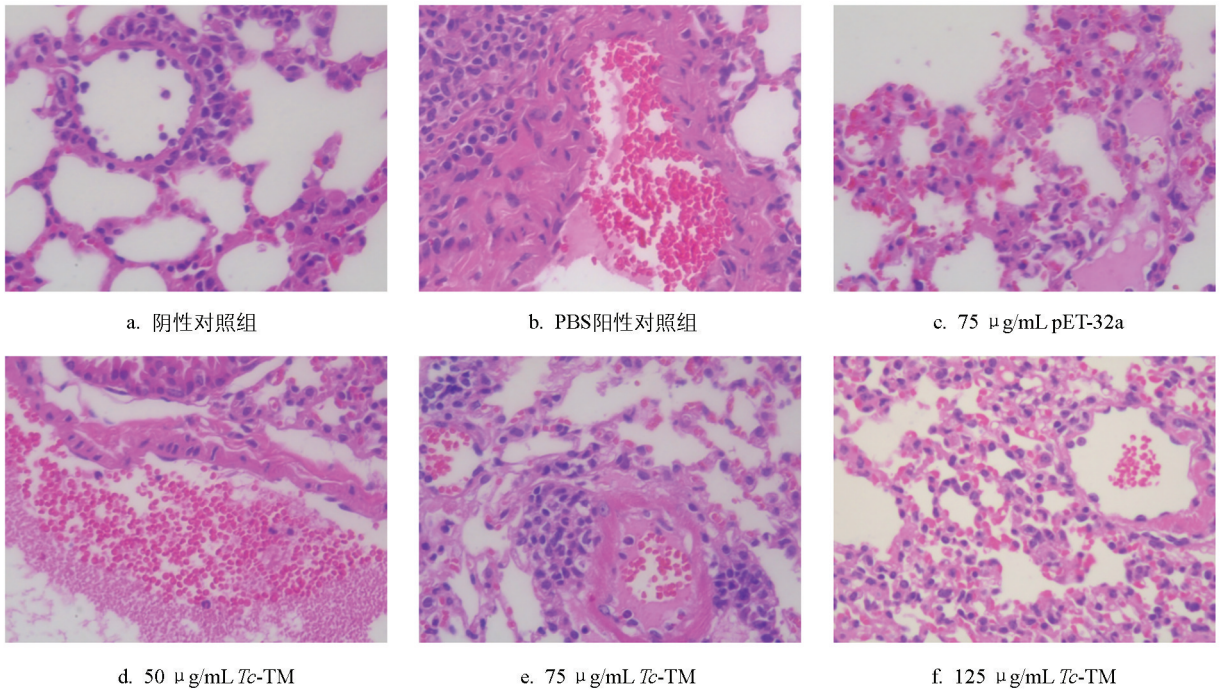


图 5 感染 *T. canis* 小鼠肺脏组织病理学变化(HE 染色, 400 $\times$ )

IgG 是体液免疫中最主要的特异性免疫球蛋白, 主要通过细胞毒性(ADCC)和调理吞噬作用在抗寄生虫感染中发挥效应<sup>[17]</sup>。Hewitson 等<sup>[18]</sup>发现 IgG1 抗体通过特异性结合多形螺旋线虫(*Heligmosomoides polygyrus*)分泌的抗原, 协同 *IL-4* 和 *IL-25* 依赖的效应细胞募集髓样细胞包围和限制幼虫迁移发育, 从而提供保护性免疫。Venturiello 等<sup>[19]</sup>研究发现 IgG 包被的 *T. spiralis* 幼虫在体外可被嗜酸性粒细胞、中性粒细胞和单核细胞介导的 ADCC 所杀伤。Clausen 等<sup>[20]</sup>发现 *P. falciparum* 孢子在进入肝细胞前可被循环 IgG 中和或被补体溶解, 从而阻断感染。在本研究中, 首免后, IgG 抗体水平上升较为缓慢。随着免疫次数的增加, 不同质量浓度 *Tc*-TM 免疫组的 IgG 抗体水平显著升高, 说明脾脏中相应 B 细胞克隆的扩增和大量浆细胞已然生成, 这正是有效免疫应答的基础。小鼠在 *T. canis* 感染

后仍维持高滴度的 IgG, 这可能是 *Tc*-TM 诱导了持久的免疫记忆, 刺激宿主发动体液免疫应答, 从而抵抗 *T. canis* 的感染。

寄生虫感染可诱导不同类型的免疫应答, 其表现为 Th1/Th2 型细胞因子的表达水平变化<sup>[21]</sup>。刚地弓形虫(*Toxoplasma gondii*)致密颗粒蛋白(GRA7)免疫小鼠后显著上调 *IFN- $\gamma$* 、*IL-2*、*IL-4* 的表达水平<sup>[22]</sup>。日本血吸虫(*Schistosoma japonicum*)的可溶性虫卵抗原(SEA)免疫小鼠后 *IL-4*、*IL-10* 的表达水平升高, 并伴随嗜酸性粒细胞浸润增加, 明显诱导 Th2 型免疫应答<sup>[23]</sup>。在本试验中, 三免后 14 d *Tc*-TM 免疫组的 Th1 型细胞因子 *IFN- $\gamma$* 、*IL-2* 和 Th2 型细胞因子 *IL-4*、*IL-10* 转录水平均显著高于 PBS 阳性对照组( $p < 0.01$ ), 且 *IL-4* 和 *IL-10* 表达水平显著高于 *IL-2* 和 *IFN- $\gamma$* ( $p < 0.05$ ), 这说明 *Tc*-TM 抗原在小鼠体内主要诱导以 Th2 型为主的 Th1/Th2 型混合免疫应答。

特异性免疫应答能有效降低寄生虫侵袭宿主组织的能力, 从而缓解其引发的病理损伤<sup>[24]</sup>。Faz-López 等<sup>[25]</sup>研究发现在曼氏血吸虫(*Schistosoma mansoni*)感染引起的宿主组织损伤修复过程中, Th2 型免疫反应通过诱导巨噬细胞分泌抗炎因子与生长因子, 显著降低寄生虫的侵袭能力并减少其幼虫数量。另有研究表明, 捻转血矛线虫(*Haemonchus contortus*)TM 山羊免疫组与攻虫组相比, 成虫数减少 48%, 虫卵数减少 34%, 说明 TM 在抵抗寄生虫感染方面具有显著效果<sup>[26]</sup>。在本研究中, 3 个免疫组的幼虫回收数显著减少, 减虫率分别为 24.6%、38.6%和 43.3%, 这提示 *Tc*-TM 可能诱导高水平的抗体和细胞因子产生, 增强了宿主对幼虫的清除作用。HE 染色结果显示, *Tc*-TM 缓解了 *T. canis* 移行造成的炎性细胞浸润和出血病变, 且病变程度随 *Tc*-TM 免疫浓度的增加而减轻, 说明 *Tc*-TM 在小鼠体内发挥了免疫保护作用, 有效限制了 *T. canis* 的组织侵袭并减轻了宿主的炎症损伤。

### 3.2 结论

本研究发现 *Tc*-TM 免疫可诱导小鼠产生特异性免疫应答, 发挥抗 *T. canis* 感染入侵的作用, 并减轻了肝脏、肺脏的病理损伤, 这一结果为进一步研究犬弓首蛔虫原肌球蛋白的生物学功能奠定了基础。

### 参考文献:

- [1] ZHENG W B, ZOU Y, HE J J, et al. Global Profiling of LncRNAs-miRNAs-mRNAs Reveals Differential Expression of Coding Genes and Non-Coding RNAs in the Lung of Beagle Dogs at Different Stages of *Toxocara canis* Infection [J]. International Journal for Parasitology, 2021, 51(1): 49-61.
- [2] FAKHRI Y, GASSER R B, ROSTAMI A, et al. *Toxocara* Eggs in Public Places Worldwide: A Systematic Review and Meta-Analysis [J]. Environmental Pollution, 2018, 242: 1467-1475.
- [3] CHEN J, LIU Q, LIU G H, et al. *Toxocarosis*: A Silent Threat with a Progressive Public Health Impact [J]. Infectious Diseases of Poverty, 2018, 7(1): 59.
- [4] BAILEY K. Tropomyosin: A New Asymmetric Protein Component of Muscle [J]. Nature, 1946, 157(3986): 368-369.
- [5] SCELLINI B, PIRODDI N, FLINT G V, et al. Impact of Tropomyosin Isoform Composition on Fast Skeletal Muscle Thin Filament Regulation and Force Development [J]. Journal of Muscle Research and Cell Motility, 2015, 36(1): 11-23.
- [6] BOROVNIKOV Y S, AVROVA S V, KARPICHEVA O E, et al. The Effect of the Dilated Cardiomyopathy-Causing Glu40Lys TPM1 Mutation on Act in Myosin Interactions during the ATPase Cycle [J]. Biochemical and Biophysical Research Communications, 2011, 411(3): 496-500.
- [7] FEI Q L, HAN Y X, QI R J, et al. Shuang-Huang-Lian Prevents Basophilic Granulocyte Activation to Suppress Th2 Immunity [J]. BMC Complementary and Alternative Medicine, 2018, 18(1): 2.
- [8] GONG P T, ZHANG J Z, CAO L L, et al. Identification and Characterization of Myeloma-Associated Antigens in *Trichinella spiralis* [J]. Experimental Parasitology, 2011, 127(4): 784-788.
- [9] MADAN A, VISWANATHAN M C, WOULFE K C, et al. TNNT2 Mutations in the Tropomyosin Binding Region of TNT1 Disrupt Its Role in Contractile Inhibition and Stimulate Cardiac Dysfunction [J]. PNAS, 2020, 117(31): 18822-18831.

- [10] ZHANG N, ZHOU S J, JI H H, et al. Effects of the IQ1 Motif of *Drosophila* Myosin-5 on the Calcium Interaction of Calmodulin [J]. *Cell Calcium*, 2022, 103: 102549.
- [11] ONO S, ONO K. Tropomyosin Inhibits ADF/Cofilin-Dependent Actin Filament Dynamics [J]. *The Journal of Cell Biology*, 2002, 156(6): 1065-1076.
- [12] BRADBURY P, NADER C P, CIDEM A, et al. Tropomyosin 2.1 Collaborates with Fibronectin to Promote TGF- $\beta$ 1-Induced Contraction of Human Lung Fibroblasts [J]. *Respiratory Research*, 2021, 22(1): 129.
- [13] MANJUNATHACHAR H V, SARAVANAN B C, KUMAR B, et al. Expression and Determination of Immunization Dose of Recombinant Tropomyosin Protein of *Hyalomma anatolicum* for the Development of Anti-Tick Vaccine [J]. *The Indian Journal of Animal Sciences*, 2017, 87(3): 275-279.
- [14] 张世成. 圆圈病毒人源 1 型抗体/抗原 ELISA 检测方法的建立及应用 [D]. 泰安: 山东农业大学, 2022.
- [15] ONO S, LEWIS M, ONO K. Mutual Dependence between Tropomodulin and Tropomyosin in the Regulation of Sarcomeric Actin Assembly in *Caenorhabditis elegans* Striated Muscle [J]. *European Journal of Cell Biology*, 2022, 101(2): 151215.
- [16] DAS S, LEMGRUBER L, TAY C L, et al. Actin is Critical for Malaria Parasite Gametocyte Egress and Parasite Transmission to the Mosquito [J]. *Microbiology*, 2017, 8(5): e00605.
- [17] 吴天乐, 游怡宁, 王磊, 等. 犬弓首蛔虫超氧化物歧化酶的免疫保护性分析 [J]. *中国兽医学报*, 2025, 45(1): 66-73.
- [18] HEWITSON J P, FILBEY K J, ESSER-VON BIEREN J, et al. Concerted Activity of IgG1 Antibodies and *IL-4/IL-25*-Dependent Effector Cells Trap Helminth Larvae in the Tissues Following Vaccination with Defined Secreted Antigens, Providing Sterile Immunity to Challenge Infection [J]. *PLoS Pathogens*, 2015, 11(3): e1004676.
- [19] VENTURIELLO S M, GIAMBARTOLOMEI G H, COSTANTINO S N. Immune Killing of Newborn *Trichinella larvae* by Human Leucocytes [J]. *Parasite Immunology*, 1993, 15(10): 559-564.
- [20] CLAUSEN T M, CHRISTOFFERSEN S, DAHLBÄCK M, et al. Structural and Functional Insight into how the *Plasmodium falciparum* VAR2CSA Protein Mediates Binding to Chondroitin Sulfate a in Placental Malaria [J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2012, 287(28): 23332-23345.
- [21] 田雪, 于可响, 胡峰, 等. 鸡传染性腺胃炎相关的圆圈病毒 3 型 SYBR Green I 实时荧光定量 PCR 方法的建立 [J]. *中国动物传染病学报*, 2022, 30(2): 93-99.
- [22] DŁUGOŃSKA H. *Trichinella spiralis*: The Role of Secreted Antigens in Host Invasion and Immune Evasion [J]. *Acta Parasitologica*, 2013, 58(2): 166-173.
- [23] VERCAMMEN M, SCORZA T, HUYGEN K, et al. DNA Vaccination with Genes Encoding *Toxoplasma gondii* Antigens GRA1, GRA7, and ROP2 Induces Partially Protective Immunity Against Lethal Challenge in Mice [J]. *Infection and Immunity*, 2000, 68(1): 38-45.
- [24] PEARCE E J, MACDONALD A S. The Immunobiology of Schistosomiasis [J]. *Nature Reviews Immunology*, 2002, 2(7): 499-511.
- [25] FAZ-LÓPEZ B, MORALES-MONTOR J, TERRAZAS L I. Role of Macrophages in the Repair Process during the Tissue Migrating and Resident Helminth Infections [J]. *BioMed Research International*, 2016: 8634603.
- [26] NUTMAN T B. Human Infection with *Strongyloides stercoralis* and Other Related Strongyloides Species [J]. *Parasitology*, 2017, 144(3): 263-273.