DOI: 10.19812/j.cnki.jfsq11-5956/ts.H20260304005
引用格式: 严礼, 宋晟, 周培华, 等. 酱卤肉制品中可移动遗传元件介导的功能基因水平转移风险[J]. 食品安全质量检测学报, 2026, 17(14): 42–50.
Yan Li, Song Sheng, Zhou Peihua, et al. Risk assessment of horizontal gene transfer mediated by mobile genetic elements in sauced meat products [J]. Journal of Food Safety & Quality, 2026, 17(14): 42–50. (in Chinese with English abstract).

酱卤肉制品中可移动遗传元件介导的功能基因水平转移风险

严 礼[1,2], 宋 晟[1,2*], 周培华[1,2], 张继红[1,2], 言 剑[1,2], 张 丽[1,2], 刘 赛[1,2], 刘漾伦[1,2], 袁凤君[1,2], 汪霞丽[1,2]

(1. 食品安全监测与预警湖南省重点实验室, 长沙 410000; 2. 湖南省产商品质量检验研究院, 长沙 410000)

摘 要: 目的 阐明酱卤肉制品中可移动遗传元件(mobile genetic elements, MGEss)的肉品类型依赖性分布规律。**方法** 采集 5 个品牌 20 份样品(牛肉、猪肉、鸡肉、鸭肉各 5 份), 宏基因组测序结合 mobileOG 数据库分析 MGEss 组成、宿主来源及携带的耐药基因和毒力因子。**结果** 共注释到 2180 个非冗余 *MGEs* 基因, 酱卤猪肉中 MGEs 丰富度最高(1789 个, 其中 960 个为猪肉独有), 鸭肉最低; 4 组间存在 1557 个跨组共享基因及 94 个核心 MGEs 基因。功能层面以“复制/重组/修复”类为主(40.6%), 猪肉中“整合/切除”(62.6%)与“转移”(52.3%)功能显著富集; 接合转移(*Tra*)家族、整合酶及转座酶在猪肉中分别为其他肉品的 3.9~31.8 倍, 提示猪肉基质中 MGEs 介导的基因组重排与水平迁移活性最强。毒素-抗毒素系统呈明显肉品选择性, *Ccd* 系统仅见于鸡肉和猪肉。微生物溯源表明, 肠球菌属、乳杆菌属和柠檬酸杆菌属是驱动 MGEs 多样性的核心菌群; 猪肉 P004 中存在接合转移相关 MGEs 共现簇, P002 中存在乳酸菌相关 MGEs 共现簇, 说明存在耐药基因水平转移及发酵工艺输入的潜在风险。**结论** 酱卤肉制品中 MGEs 分布呈显著肉品类型依赖性, 猪肉基质中水平基因转移活性最强, 肠球菌属等为核心驱动菌群; 发酵工艺可能引入乳酸菌相关 MGEs 并增加耐药基因转移风险。

关键词: 酱卤肉制品; 可移动遗传元件; 水平基因转移; 耐药基因; 宏基因组
中图分类号: TS201.3 **文献识别码:** A **文章编号:** 2095–0381(2026)14–0042–09

Risk assessment of horizontal gene transfer mediated by mobile genetic elements in sauced meat products

YAN Li[1,2], SONG Sheng[1,2*], ZHOU Pei-Hua[1,2], ZHANG Ji-Hong[1,2], YAN Jian[1,2], ZHANG Li[1,2], LIU Sai[1,2], LIU Yang-Lun[1,2], YUAN Feng-Jun[1,2], WANG Xia-Li[1,2]

(1. *Hunan Povincial Key Laboatoy of Food Safety Monitoing and Ealy Waning*, *Changsha* 410000, *China*; 2. *Hunan Povincial Institute of Poduct and Goods Quality Inspection*, *Changsha* 410000, *China*)

收稿日期: 2026-03-04
基金项目: 湖南省自然科学基金项目(2025JJ80232)
第一作者: 严礼(1983—), 男, 硕士, 高级工程师, 主要研究方向为食品微生物检验与食品安全监测。E-mail: yanli402@hotmail.com
***通信作者:** 宋晟(1979—), 男, 硕士, 高级工程师, 主要研究方向为食品质量安全研究与风险评估。E-mail: 55074740@qq.com

ABSTRACT: Objective　To clarify the meat type dependent distribution pattern of mobile genetic elements (MGEss) in sauced meat products. **Methods**　A total of 20 samples from 5 brands were collected, including 5 samples each of beef, pork, chicken and duck. Metagenomic sequencing was performed, and the mobileOG database was employed to analyze MGEs composition, host sources and associated antimicrobial resistance genes and virulence factors. **Results** A total of 2180 non-redundant MGEs genes were annotated. Braised pork exhibited the highest MGEs richness (1789 genes, of which 960 were pork-specific), while duck showed the lowest. Across the 4 groups, 1557 cross-group shared genes and 94 core MGEs genes were identified. Functionally, “replication/recombination/repair” genes predominated (40.6%). Pork showed significant enrichment in “integration/excision” (62.6%) and “transfer” (52.3%) functions. The expression levels of conjugative transfer (*Tra*) family genes, integrases and transposases in pork were 3.9–31.8-fold higher than those in other meat types, indicating the strongest MGEs-mediated genomic rearrangement and horizontal transfer activity in pork matrices. Toxin-antitoxin systems exhibited marked meat-type selectivity, with the *Ccd* system detected exclusively in chicken and pork. Microbial source tracking revealed that *Enterococcus*, *Lactobacillus* and *Citrobacter* were the core bacterial taxa driving MGEs diversity. Co-occurrence clusters of conjugative transfer-related MGEss were identified in pork sample P004, while *Lactobacillus*-associated MGEs co-occurrence clusters were found in P002, suggesting potential risks of antimicrobial resistance gene horizontal transfer and starter culture contamination during fermentation processing. **Conclusion**　The distribution of MGEs in sauced meat products exhibits significant meat-type dependency, with the highest horizontal gene transfer activity observed in the pork matrix and *Enterococcus* spp. identified as the core driving microbiota; fermentation processes may introduce lactic acid bacteria-associated MGEs, thereby increasing the risk of antimicrobial resistance gene transfer.

KEY WORDS: sauced meat products; mobile genetic elements; horizontal gene transfer; antimicrobial resistance gene; metagenomics

0　引　言

可移动遗传元件(mobile genetic elements, MGEss)是能够在基因组内或基因组间自主移动的 DNA 片段, 包括整合子(integrons)、转座子(transposons)、质粒(plasmids)、插入序列(insertion sequences, IS)及噬菌体(phages)等[1–3]。作为细菌水平基因转移(horizontal gene transfer, HGT)的主要载体, MGEss 在细菌进化过程中发挥关键作用, 可捕获、整合并传播外源基因, 赋予宿主菌抗生素抗性、毒力因子及环境适应性[4–6]。Handelsman 等[7]提出的环境宏基因组学方法为研究不可培养微生物的 MGEss 提供了技术基础。

酱卤肉制品作为我国传统即食食品, 其加工过程涉及原料腌制、卤制及保藏等环节, 高盐、高蛋白环境为微生物群落提供了生态位, 复杂的菌群互作促进了 MGEss 的增殖与基因交换[8–9]。研究表明, 酱卤牛肉中肠杆菌科细菌富集, 而酱卤禽肉中假单胞菌属和不动杆菌属占优势, 这种宿主差异直接影响 MGEss 的携带与传播模式[10–11]。有研究通过宏基因组学方法证实熟制禽肉制品中存在丰富的整合子和转座子元件[12–14]。目前, 针对酱卤肉制品这一特定加工场景下 MGEs 的系统研究仍十分匮乏, 尤其缺乏对不同类型酱卤肉(牛肉、鸡肉、鸭肉、猪肉)中 MGEs 分布差异的比较分析, 无法揭示肉品基质属性与加工工艺对 MGEs 富集与存续的差异化影响[15–16]。从技术层面看, 传统依赖细菌分离培养的研究方法受限于可培养微生物的占比, 难以捕捉复杂食品微生物组中完整的 MGEs 图景; 而宏基因组学能全面解析基因库组成, 初步研究的 MGEs 转移活性与风险[17–18]。

为了系统解析酱卤牛肉、鸡肉、鸭肉及猪肉中 MGEs 的基因组成、功能类别及微生物来源, 项目组采集酱卤牛肉、酱卤猪肉、酱卤鸡肉、酱卤鸭肉各 5 份, 通过宏基因组测序结合 mobileOG 数据库分析, 解析 MGEss 介导的功能基因水平转移情况, 为评估酱卤肉制品中耐药基因水平转移风险及发酵工艺输入途径提供了直接的分子证据。

1　材料与方法

1.1　材料与试剂

采集长沙市滨江农贸综合市场 5 个品牌 20 份酱卤肉制品(表 1): 酱卤牛肉 5 份(B001~B005)、酱卤猪肉 5 份(P001~P005)、酱卤鸡肉 5 份(C001~C005)、酱卤鸭肉 5 份(D001~D005), 每份 1 kg。购样后用无菌袋封装, 暂存于有冰袋的泡沫箱, 2 h 内转移至–20 ℃冰箱。

磁珠法 DNA 提取试剂盒(美国欧米加生命技术有限公司); Qubit3.0 DNA 检测试剂盒(美国英杰生命技术有限公司)。

1.2 仪器与设备

PL602E 电子天平(感量 0.01 g, 瑞士梅特勒托利多公司); Qubit®3.0 荧光仪(美国英杰生命技术有限公司); ETC 811 PC 扩增仪(北京东胜创新生物科技有限公司); F980A 生物电泳图像分析系统(上海复日科技有限公司)。

表 1 样品信息
Table 1 Sample information

序号	样品编号	样品名称	样品类别
1	B001	牛腱-陈记荷花池捆鸡	酱卤牛肉
2	B002	牛肚-陈记荷花池捆鸡	酱卤牛肉
3	B003	牛腱-姊妹卤	酱卤牛肉
4	B004	牛腩-彭记正宗卤牛肉	酱卤牛肉
5	B005	金钱肚-彭记正宗卤牛肉	酱卤牛肉
6	C001	鸡爪-陈记荷花池捆鸡	酱卤鸡肉
7	C002	捆鸡-陈记荷花池捆鸡	酱卤鸡肉
8	C003	荷花鸡-姊妹卤	酱卤鸡肉
9	C004	鸡爪-金湘权	酱卤鸡肉
10	C005	盐焗鸡-岭南祥烧鹅	酱卤鸡肉
11	D001	鸭腿-金湘权	酱卤鸭肉
12	D002	鸭脖-金湘权(合并到鸭翅)	酱卤鸭肉
13	D003	鸭翅-金湘权	酱卤鸭肉
14	D004	鸭爪-金湘权	酱卤鸭肉
15	D005	烧鸭-岭南祥烧鹅	酱卤鸭肉
16	P001	扣肉-陈记荷花池捆鸡	酱卤猪肉
17	P002	猪耳-陈记荷花池捆鸡	酱卤猪肉
18	P003	猪尾-姊妹卤	酱卤猪肉
19	P004	猪蹄-姊妹卤	酱卤猪肉
20	P005	叉烧-岭南祥烧鹅	酱卤猪肉

1.3 样品中细菌 DNA 的提取与浓度测定

使用 Omega Mag-Bind® Food DNA Kit 进行磁珠法 DNA 提取, 包含溶菌酶(20 mg/mL, 37 ℃孵育 30 min)和蛋白酶 K (20 mg/mL, 55 ℃孵育 1 h)裂解步骤, 采用磁珠法提取总 DNA, Qubit 3.0 检测 DNA 浓度与纯度。

1.4 样品的宏基因组分析

样本 DNA 经 Illumina Miseq™/Hiseq™平台双端测序, 原始数据经 Trimmomatic 质控、Bowtie 2 去除宿主污染后, 使用 MEGAHIT 进行序列拼接。采用 Prodigal 进行基因预测, 通过 Diamond 比对 mobileOG 数据库进行 MGEss 注释[19–20]。基于每百万转录本数(transcripts per million, TPM)值计算基因相对丰度。

1.5 数据处理

数据统计分析采用 R (v4.3.1)软件进行多样性分析、相关性分析及可视化[21]; 组间差异分析采用 Kruskal-Wallis 非参数检验, 相关性分析采用 Spearman 相关检验[22–23]; 所有统计检验均以 $P<0.05$ 为显著性水平, 进行后期编辑。

2 结果与分析

2.1 样本中 MGEss 的总体分布

20 份酱卤肉制品样品中共注释到 2180 个非冗余 MGEs 相关基因, 构成了酱卤肉制品 MGEs 的核心基因库。结果表明, 酱卤猪肉中 MGEs 基因最为丰富, 检出的 1789 个基因中, 有 960 个(53.7%)为猪肉样品所独有; 而酱卤鸭肉中 MGEs 的多样性与丰度均明显低于其他 3 类肉制品。值得注意的是, 4 组检出基因数简单加和为 3737, 大于非冗余基因库(2180), 差值(1557)反映了不同肉品类型间存在广泛的跨组共享基因)。其中, 鸡肉与猪肉的共享基因数最多(666 个), 牛肉与猪肉次之(488 个), 4 组共有的核心 MGEs 基因达 94 个, 表明部分 MGEs 基因在酱卤肉制品中具有普遍分布特征(图 1)。

2.2 MGEss 功能类别分布特征

复制/重组/修复类基因最为丰富, 检出 884 条, 占比 40.6%; 其次为整合/切除类(523 条, 24.0%)和转移类(322 条, 14.8%); 噬菌体类检出 272 条(12.5%); 稳定/转移/防御类检出最少, 为 179 条(8.2%)。整体呈现出以复制/重组/修复功能为主导、整合切除与转移功能为辅、噬菌体及稳定防御功能相对较低的分布格局(图 2)。

对复制、重组、修复类基因进行统计分析, 结果显示: 该类基因在酱卤猪肉中占比相对较高, 为 57.3%, 在鸡肉、牛肉和鸭肉中分别占 24.0%、13.8%和 4.9%(基于该类基因在 4 组样品间总 TPM 的相对比例)。从检出规模来看, 猪肉样品共检出 701 条基因(检出率 79.3%), 总 TPM 达 2450.98; 鸡肉检出 426 条(检出率 48.2%), 总 TPM 为 1025.49; 牛肉检出 244 条(检出率 27.6%), 总 TPM 为 590.39; 鸭肉检出 155 条(检出率 17.5%), 总 TPM 为 209.53。各肉品类型内部样品间变异较大, 猪肉样品变异系数(variable coefficient, CV)为 116.3% (P002 高达 1325.53 TPM), 鸭肉 CV 达 173.3% (D004 为 171.78 TPM, 其余样品均低于 13 TPM)。该类基因主要包括 DNA 复制起始蛋白(*RepA*、*RepB*)、DNA 聚合酶(*DnaE*、*PolA*)、解旋酶(*DnaB*、*UvrD*)、重组修复蛋白(*RecA*、*RecB*、*RecC*、*RecF*、*RuvA*、*RuvB*、*RuvC*、*RadA*、*RadC*)、单链 DNA 结合蛋白(*Ssb*)及拓扑异构酶(*GyrA*、*GyrB*、*ParC*)等[24–25]。

对整合、切除类基因进行统计分析, 结果显示: 该类基因在酱卤猪肉中占比相对较高, 为 62.6%, 在鸡肉、牛肉和鸭肉中分别占 18.9%、17.2%和 1.3%(基于该类基因在 4 组样品间总 TPM 的相对比例)。从检出规模来看, 猪肉样品共检出 463 条基因(检出率 88.5%), 总 TPM 达 2297.36; 鸡肉检出 253 条(检出率 48.4%), 总 TPM 为 692.08; 牛肉检出 167 条(检出率 31.9%), 总 TPM 为 630.96; 鸭肉检出 103 条(检出率 19.7%), 总 TPM 为 47.82。各肉品类型内部

样品间变异较大, 猪肉样品 CV 为 117.4% (P004 高达 1160.58 TPM, P002 为 921.65 TPM), 鸡肉 CV 达 122.8% (C002 高达 398.43 TPM), 鸭肉 CV 达 141.5% (D004 为 33.52 TPM, 其余样品均低于 7 TPM), 牛肉 CV 为 85.1% (B003 为 250.98 TPM)。该类基因主要包括转座酶(*tnpA*、*tnp*、*tnpB*、*istA*)、插入序列相关蛋白(*insK*、*insH6*、*insG*、*insF1*、*insD1*、*insO1*、*insC1*)、整合酶(*int1*、*intI*、*int*)及解离酶/重组酶(*tnpR*、*xerD*、*xerC*、*res*、*ccrA*、*ccrB*、*bin3*)等[26]。

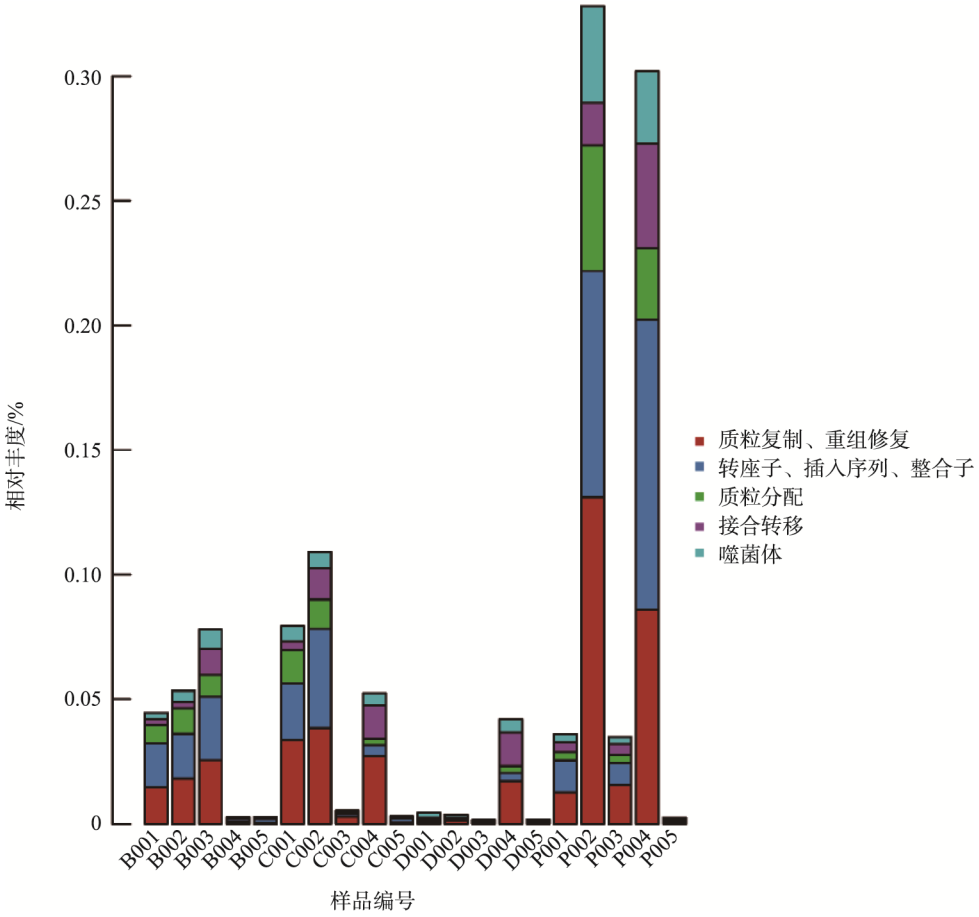


图 1　不同肉源样品中 MGEss 分析图

Fig.1　Analysis diagram of MGEss in different meat source samples

对转移类基因进行统计分析, 结果显示: 该类基因在酱卤猪肉中占比相对较高, 为 52.3%, 在鸡肉、牛肉和鸭肉中分别占 23.5%、12.3%和 11.9%(基于该类基因在四组样品间总 TPM 的相对比例)。从检出规模来看, 猪肉样品共检出 267 条基因(检出率 82.9%), 总 TPM 达 668.20; 鸡肉检出 110 条(检出率 34.2%), 总 TPM 为 300.34; 牛肉检出 70 条(检出率 21.7%), 总 TPM 为 157.13; 鸭肉检出 45 条(检出率 14.0%), 总 TPM 为 151.46。各肉品类型内部样品间变异较大, 猪肉样品 CV 为 126.5% (P004 高达 412.64 TPM, P002 为 173.38 TPM), 鸭肉 CV 达 199.2% (D004 为 138.08 TPM, D005 仅 0.41 TPM), 牛肉 CV 为 131.2% (B003 为 102.80 TPM, B004 仅 2.73 TPM), 鸡肉 CV 为 108.7% (C004 为 134.79 TPM, C005 仅 1.81 TPM)。该类基因主要包括接合转移相关蛋白(*TraA*、*TraB*、*TraC*、*TraD*、*TraE*、*TraF*、*TraG*、*TraH*、*TraI*、*Trb* 家族)、IV 型分泌系统组分(*VirB1~VirB11*、*VirD2*、*VirD4*)、松弛酶/转移起始蛋白(*Mob*、*MobA*、*MobB*、*MobC*、*Mbe*、*TraI*)、配对形成蛋白(*Mpf*)及接合转移调控蛋白等[27]。

对噬菌体类基因进行统计分析, 结果显示: 该类基因在酱卤猪肉中占比相对较高, 为 62.1%, 在鸡肉、牛肉和鸭肉中分别占 17.1%、13.3%和 7.4%(基于该类基因在四组样品间总 TPM 的相对比例)。从检出规模来看, 猪肉样品共检出 217 条基因(检出率 79.8%), 总 TPM 达 667.82; 鸡肉检出 115 条(检出率 42.3%), 总 TPM 为 184.24; 牛肉检出 74 条(检出率 27.2%), 总 TPM 为 143.20; 鸭肉检出 42 条(检出率 15.4%), 总 TPM 为 79.34。各肉品类型内部样品间变异较大, 猪肉样品 CV 为 124.3% (P002 高达 391.05 TPM, P004 为 211.32 TPM), 牛肉 CV 达 106.7% (B003 为 70.18 TPM, B004、B005 几乎未检出), 鸭肉 CV 为 99.5% (D004 为 43.16 TPM, D003 仅 3.86 TPM)。该类基因主要包括噬菌体结构蛋白(衣壳蛋白、尾鞘蛋白、尾丝蛋白、基板蛋白)、DNA 包装与复制相关蛋白(末端酶、portal 蛋白、DNA 聚合酶、解旋酶)、裂解相关蛋白(溶菌酶、穿孔素)及溶原性

调控蛋白(整合酶、阻遏蛋白、抗阻遏蛋白)等[28]。

对稳定、转移、防御类基因进行统计分析，结果显示：该类基因在酱卤猪肉中占比相对较高，为 59.9%，在鸡肉、牛肉和鸭肉中分别占 19.7%、18.2%和 2.2%(基于该类基因在四组样品间总 TPM 的相对比例)。从检出规模来看，猪肉样品共检出 141 条基因(检出率 78.8%)，总 TPM 达 857.92；鸡肉检出 71 条(检出率 39.7%)，总 TPM 为 282.21；牛肉检出 40 条(检出率 22.3%)，总 TPM 为 261.34；鸭肉检出 33 条(检出率 18.4%)，总 TPM 为 31.81。各肉品类型内部样品间变异较大，猪肉样品 CV 为 128.9% (P002 高达 511.36 TPM，P004 为 281.95 TPM)，鸭肉 CV 达 175.1% (D004 为 26.16 TPM，其余样品均低于 3.5 TPM)，鸡肉 CV 为 115.9% (C001 为 134.96 TPM，C003 仅 1.98 TPM)。该类基因主要包括毒素-抗毒素系统(*RelE*/*RelB*、*MazF*/*MazE*、*HicA*/*HicB*、*VapC*/*VapB*)、限制性修饰系统(*HsdR*、*HsdM*、*HsdS*、*McrA*)、CRISPR-Cas 系统相关蛋白(*Cas1*、*Cas2*)、质粒稳定分配蛋白(*ParA*、*ParB*、*SopA*、*SopB*)及成瘾性模块蛋白等[29]。

2.3 关键 MGEs 基因家族的丰度特征

接合转移(*Tra*)家族基因在酱卤猪肉中的检出数(94 个)和丰度(85.3 TPM)均为 4 组最高，检出数分别是牛肉的 3.9 倍、鸡肉的 3.9 倍、鸭肉的 8.5 倍；丰度分别是牛肉的 1.5 倍、鸡肉的 4.3 倍、鸭肉的 13.5 倍。*Tra* 蛋白是 IV 型分泌系统(*T4SS*)的核心能量供应与菌毛组装因子，其高丰度提示酱卤猪肉样品中可能存在活跃的质粒接合转移事件；整合酶(*Int*)与转座酶(*Tnp*)家族同样表现出猪肉富集特征。整合酶在猪肉中的丰度(278.5 TPM)显著高于其他 3 组；转座酶在猪肉中的丰度(432.4 TPM)分别是牛肉、鸡肉和鸭肉的 11.3 倍、6.2 倍和 31.8 倍。插入序列(*Ins*)基因亦呈现相似规律。上述结果表明，酱卤猪肉中 MGEs 的基因组插入、跳跃和重排活性最强，可能导致耐药基因或毒力基因在菌群间的快速播散；复制相关(*Rep*)家族基因在酱卤鸡肉和猪肉中丰度较高(344.0 TPM 和 701.4 TPM)，主要编码质粒复制起始蛋白(*RepA*、*RepB*)和 DNA 聚合酶亚基，为 MGEs 的自主复制提供基础；毒素-抗毒素系统是原核生物维持质粒稳定性、应对环境胁迫的重要遗传模块[30]。本研究共检出 *Ccd*、*Maz* 和 *Rel* 三类 TA 系统。TA 系统的高检出率说明酱卤猪肉和鸡肉中可能存在较多低拷贝质粒或接合型转座子，其通过分离后杀伤机制维持自身在菌群中的稳定遗传[22](表 2)。

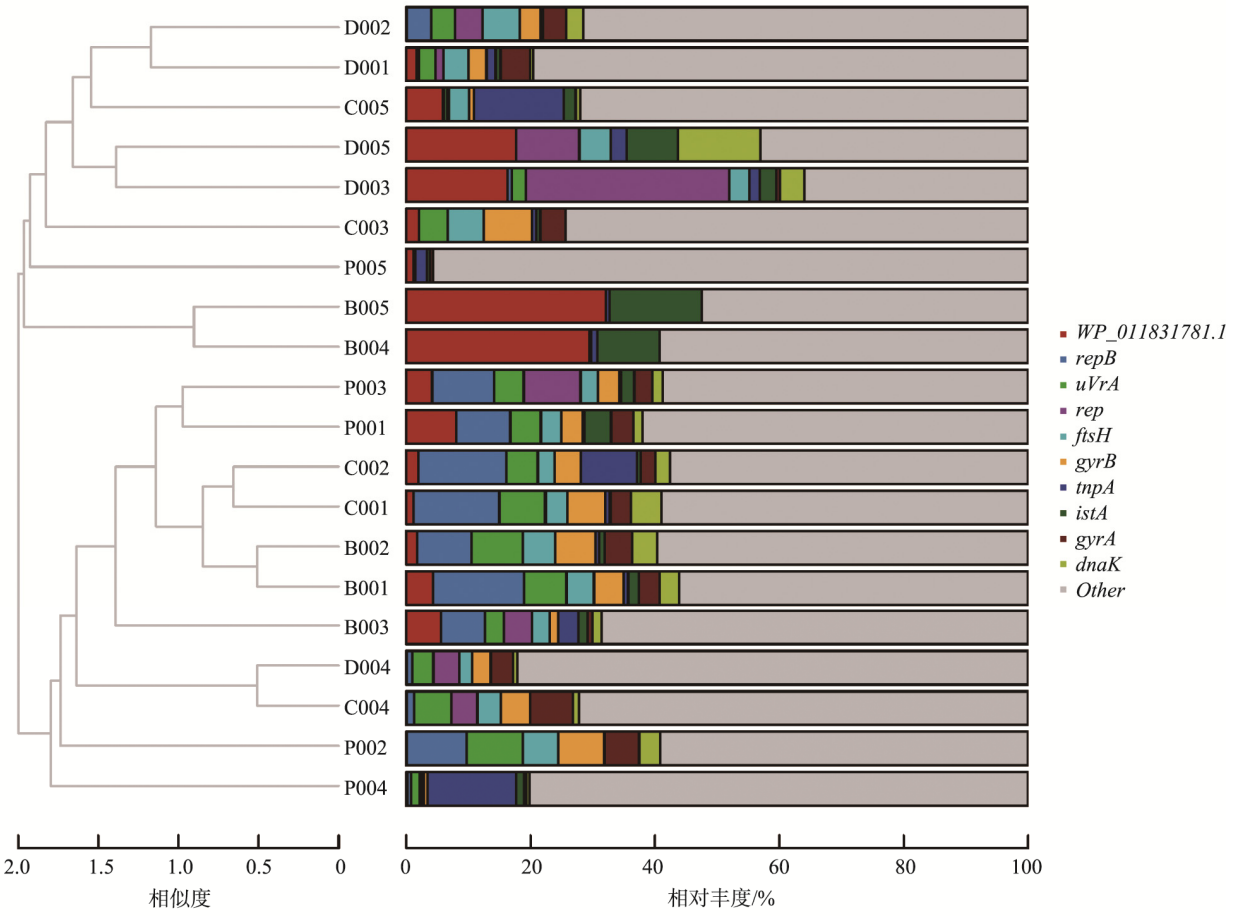


图 2 不同肉源样品中可移动功能基因分析图

Fig.2 Analysis diagrams of mobile functional gene in different meat source samples

表 2　关键 MGEss 基因家族在各酱卤肉制品中的检出与丰度情况

Table 2　Detection and abundance status of key MGEss gene families in various sauced meat products

基因家族	总基因数	牛肉检出个数/TPM	鸡肉检出个数/TPM	鸭肉检出个数/TPM	猪肉检出个数/TPM
接合转移相关	153	24/56.0	24/19.9	11/6.3	94/85.3
整合酶	95	21/87.7	22/101.9	14/2.5	38/278.5
转座酶	197	32/38.2	45/69.7	14/13.6	106/432.4
插入序列	110	15/54.6	31/63.2	12/1.4	52/419.2
复制相关	407	53/175.3	111/344.0	56/98.1	187/701.4
松弛酶	27	7/6.8	3/22.1	2/0.3	15/96.8
动员蛋白基因	82	10/22.2	31/142.1	9/76.5	32/288.0
分配相关	66	13/28.9	18/18.3	5/4.4	30/80.5
毒素-抗毒素	7	0/0	1/0	0/0	6/30.1
毒素-抗毒素	10	0/0	4/7.3	3/4.8	3/3.2
毒素-抗毒素	13	2/1.5	3/2.6	0/0	8/68.0

2.4　MGEss 丰度与微生物类群的相关性分析

不同酱卤肉制品中 MGEss 的微生物来源存在显著差异:

肠球菌属来源的 MGEss 在酱卤猪肉中丰度量最高(525.19 TPM), 其次为鸡肉(240.12 TPM)和牛肉(144.93 TPM), 鸭肉中极低(4.62 TPM)。肠球菌属是酱卤肉制品中的常见污染菌和发酵菌, 其携带的质粒分配蛋白(ParA/ParC)等是 MGEss 的重要来源。

气单胞菌属来源的 MGEss 表现出强烈的猪肉富集特征: 猪肉样品中气单胞菌属来源 MGEss 的 TPM 达 1112.32(主要由 P004 贡献), 占猪肉总 MGEss 的 16.02%, 而牛肉、鸡肉和鸭肉中分别仅为 7.17、65.04 和 0.30 TPM。该结果与酱卤猪肉中高频检出的杀鲑气单胞菌、豚鼠气单胞菌等条件致病菌密切相关。

葡萄球菌属来源的 MGEss 在酱卤鸡肉(460.70 TPM, 主要由 C004 贡献)和鸭肉(386.65 TPM, 主要由 D004 贡献)中占比较高, 而在猪肉(121.95 TPM)和牛肉(35.13 TPM)中相对较低, 反映了鸡肉和鸭肉样品中可能存在以金黄色葡萄球菌为宿主的噬菌体及质粒元件。

柠檬酸杆菌属来源 MGEss 在猪肉中富集(65.52 TPM , 占猪肉总 MGEss 的 0.94%), 与猪肉中高频检出的弗氏柠檬酸杆菌和布氏柠檬酸杆菌相关, 其携带的质粒稳定性相关基因是 MGEss 的重要贡献者。

克雷伯氏菌属来源 MGEss 在猪肉中丰度量为 144.23 TPM, 主要编码接合转移相关蛋白(TraD)及可移动元件相关蛋白, 提示可能存在耐药质粒的传播风险。

假单胞菌属来源 MGEss 在牛肉中异常高丰度(总 277.99 TPM, 主要由 B003 贡献), 主要编码整合酶和转座酶, 与该样品中假单胞菌属多种条件致病菌(包括腐败假单胞菌和铜绿假单胞菌等)的高丰度相关。

乳杆菌属和魏斯氏菌属来源 MGEss 在猪肉 P002 中占主导地位(合计 TPM=1577.97, 占 P002 总 MGEss 的 47.49%), 主要编码复制/重组/修复类基因和质粒稳定性蛋白(ParC 等), 与发酵肉制品中的乳酸菌 MGEss 特征一致。

基于 MGEss 注释的菌种分类信息, 以 20 个样品为样本点, 对各菌属来源 MGEss 丰度与样品总 MGEss 丰度进行 Spearman 相关性分析。结果显示, 肠球菌属(r=0.842, P<0.001)、乳杆菌属(r=0.866, P<0.001)和柠檬酸杆菌属(r=0.709, P<0.001)来源的 MGEss 丰度与样品总 MGEss 丰度呈极显著正相关; 魏斯氏菌属(r=0.733, P<0.001)、肠杆菌科(r=0.660, P<0.01)、肠杆菌属(r =0.676, P<0.01)和克雷伯氏菌属(r=0.669, P<0.01)亦呈极显著或显著正相关; 气单胞菌属(r=0.561, P<0.05)、葡萄球菌属(r=0.487, P<0.05)和假单胞菌属(r=0.577, P<0.01)呈显著正相关。进一步分析表明, 乳杆菌属(r=0.844, P<0.001)和魏斯氏菌属(r=0.686, P<0.01)来源 MGEss 与总 MGEss 丰度的相关性在移除 P002 样品后依然极显著, 表明该关联具有样品间稳定性, 但 P002 中乳酸菌 MGEss 的异常高丰度提示发酵工艺或发酵剂污染可能是酱卤肉 MGEss 库的重要输入途径。上述结果表明, 肠球菌属、乳杆菌属、魏斯氏菌属及柠檬酸杆菌属等类群是驱动酱卤肉 MGEss 多样性的核心微生物, 而气

单胞菌属和葡萄球菌属则在特定肉品类型中发挥重要的 MGEss 载体作用。

2.5 MGEss 共现网络与耐药基因传播风险评估

2.5.1 高共现 MGEss 基因簇识别(猪肉 P004)

在猪肉 P004 中, 接合转移相关基因呈现显著富集。其中, 气单胞菌属来源的 *tra* 家族基因(*traC*、*traD*、*traI*、*traN*、*traU*、*traV*、*traW*)共检出 14 条序列, 总 TPM=9.58; *mob* 家族松弛酶基因共检出 23 条序列, 总 TPM=93.35, 其中 *mobB* 总 TPM=28.80(以杀鲑气单胞菌来源为主, TPM=16.13)、*mobA* 总 TPM=11.83、*mobC* 总 TPM=50.20、*mobL* 总 TPM=1.78、*mobI* 总 TPM=0.75; 核心整合酶基因(*int/intI*)共检出 11 条序列, 总 TPM=25.54(其中 *intI* 总 TPM=23.01)。上述基因与 DNA 聚合酶 *dnaE* 家族(含 *dnaE2*, 总计 18 条序列, 总 TPM=25.30)、解旋酶 *uvrD*(总 TPM=20.54, 12 条序列)及毒素-抗毒素系统 *relE*(总 TPM=40.50)和 *relB*(总 TPM=27.23)共存。值得注意的是, 这些基因虽在 P004 中同时检出, 但其注释来源涉及气单胞菌属、柠檬酸杆菌属、埃希氏菌属、摩根氏菌属、巴斯德氏菌属、沙门氏菌属和葡萄球菌属等多个菌属, 提示 P004 中可能存在多种来源的 MGEss 元件共同富集, 形成了复杂的接合转移与质粒维持功能网络。

2.5.2 猪肉 P002 中乳酸菌相关 MGEss 共现簇

猪肉 P002 中乳酸菌相关 MGEss 基因高度富集。其中, 魏斯氏菌属来源的 *repB*(食源魏斯氏菌 TPM=68.47、希腊魏斯氏菌 TPM=95.56, 合计 TPM=164.03)与 *ssb*(TPM=57.23, 2 条序列, 含融合魏斯氏菌来源)、肠球菌属来源的 *dnaK*(总 TPM=35.67, 3 条序列)与 *soj_2*(总 TPM=63.38, 3 条序列)、乳杆菌属来源的 *parC*(总 TPM=32.27, 3 条序列)与 *rnj*(总 TPM=28.81, 3 条序列)及明串珠菌属来源的 *dcm*(总 TPM=139.44, 2 条序列)共同构成了该网络的主体。

限制修饰系统 *hsdM* 在 P002 中丰度极低(总 TPM=1.07, 4 条序列, 含 *hsdM_2* 变体), *hsdR* 在 P002 及 P004 中均未检出。值得注意的是, P002 中 *mob* 家族松弛酶基因丰度较高(总 TPM=110.71, 3 条序列, 以食源魏斯氏菌来源 *mobA* 为主, TPM=108.61), 提示该样品中可能存在活跃的质粒动员蛋白基因系统。高丰度的整合酶背景(*int* 家族总 TPM=197.23, 4 条序列)与相对较低的转座酶丰度(*tnp* 家族总 TPM=5.50, 9 条序列)共存, 说明该网络可能以整合酶介导的位点特异性重组为主要 MGEss 驱动机制。

3 讨论与结论

本研究通过宏基因组学系统解析了酱卤肉制品中 MGEss 的肉品类型依赖性分布规律。核心发现表明, 酱卤猪肉中 MGEs 种类和丰度最高(共检出 1789 个基因, 其中 960 个为猪肉独有), 鸭肉最低; 4 组间存在广泛的跨组共享基因(1557 个), 其中鸡肉与猪肉共享最多(666 个), 并鉴定出 94 个跨组核心 MGEs 基因, 说明 MGEs 在酱卤肉制品中具有普遍分布与交叉传播的基础。功能层面, 复制/重组/修复类基因占主导地位(40.6%), 而猪肉中整合/切除(62.6%)与转移(52.3%)功能显著富集, 且各肉品类型内部样品间变异较大(CV 多超过 100%), 说明 MGEs 表达受个体样品微生物群落结构的强烈影响。接合转移(*Tra*)家族、整合酶与转座酶家族在猪肉中表达量分别为其他肉品的 3.9~31.8 倍, 表明猪肉基质中 MGEs 介导的基因组重排与水平迁移活性最强; 复制相关(*Rep*)家族在鸡肉(344.0 TPM)和猪肉(701.4 TPM)中表达量较高, 为 MGEs 自主复制提供了分子基础。毒素-抗毒素(*TA*)系统呈现明显的肉品选择性, *Ccd* 系统仅在鸡肉和猪肉中检出, *Maz*/*Rel* 系统在猪肉中分布最多, 提示 MGEs 通过分裂后杀伤机制维持稳定遗传。微生物溯源显示, 肠球菌属、乳杆菌属和柠檬酸杆菌属是驱动 MGEs 多样性的核心菌群, 而气单胞菌属和葡萄球菌属分别在猪肉 P004 和禽肉中发挥重要载体作用。特别值得注意的是, P002 中乳杆菌属和魏斯氏菌属来源 MGEs 占比高达 47.49%, 说明发酵剂污染可能是酱卤肉 MGEs 库的重要输入途径; P004 中存在接合转移相关 MGEs 共现簇, 提示酱卤肉制品存在耐药基因水平转移的潜在风险。

本研究的局限性主要包括: 样本量(20 份)及地域覆盖有限, 代表性不足; 仅基于宏基因组学进行间接推断, 未通过接合转移实验直接验证 MGEs 的实际转移能力; 未系统考察卤制温度、时间、pH 及盐浓度等加工参数对 MGEs 丰度与活性的影响。未来工作应着力于 3 方面: (1)扩大样本覆盖范围与地域代表性, 建立酱卤肉制品 MGEs 污染基线数据库; (2)开展体外接合转移实验, 直接验证关键 MGEs 元件(尤其是猪肉中 *Tra* 家族及 *mob* 松弛酶基因)的水平转移能力; (3)结合加工参数进行纵向追踪, 明确卤制工艺对 MGEs 表达与传播的调控机制, 为制定针对性的微生物安全控制措施提供实验依据。

参考文献

[1] 郝佳慧, 杨泽华. 细菌整合子检测方法研究进展[J]. 检验医学, 2022, 37(9): 887–891.
Hao Jiahui, Yang Zehua. Research progress of bacterial integron determination methods [J]. Laboratory Medicine, 2022, 37(9): 887–891.

[2] 钱扬会, 齐永志, 李晓燕, 等. 2020—2022 年某儿童专科医院铜绿假单胞菌分离株耐药性及I类整合子变化趋势[J]. 中华医院感染学杂志, 2024, 34(15): 2372–2376.
Qian Yanghui, Qi Yongzhi, Li Xiaoyan, et al. Changing trends of drug resistance and class I integron of *Pseudomonas aeruginosa* isolates in a

children's hospital from 2020 to 2022 [J]. Chinese Journal of Nosocomiology, 2024, 34(15): 2372–2376.

[3] 魏玉杰, 梁春彩, 王旭丹, 等. 抗菌药物减量对规模奶牛场抗生素抗性基因多样性的影响[J]. 中国兽医学报, 2024, 44(9): 2031–2039.
Wei Yujie, Liang Chuncai, Wang Xudan, et al. Effect of antimicrobial reduction on the diversity of antibiotic resistance genes in large scale dairy farms [J]. Chinese Journal of Veterinary Science, 2024, 44(9): 2031–2039.

[4] 刘宗保. 肉食品加工链多重耐药菌及耐药基因分布与传播研究[D]. 广州: 华南理工大学, 2015: 3–16.
Liu Zongbao. Prevalence and dissemination of multidrug-resistant bacteria and resistant genes in meat products industry chain [D]. Guangzhou: South China University of Technology, 2015: 3–16.

[5] 李许南. 厨余垃圾多途径生物资源化高效利用及抗生素抗性基因控制的微生物机制研究[D]. 上海: 华东师范大学, 2023: 3–8.
Li Xunan. Microbial mechanisms of multichannel bioresource efficient utilization of food waste and their control of antibiotic resistance genes [D]. Shanghai: East China Normal University, 2023: 3–8.

[6] 蒋梦雪. 鸭屠宰场中细菌的耐药性及 *qnrB* 耐药基因的传播机制研究[D]. 杭州: 浙江工商大学, 2021: 12–18.
Jiang Mengxue. Study on bacterial drug resistance and transmission mechanism of *qnrB* resistance gene in duck slaughterhouse [D]. Hangzhou: Zhejiang Gongshang University, 2021: 12–18.

[7] Handelsman J, Rondon M R, Brady S F, et al. Molecular biological access to the chemistry of unknown soil microbes: a new frontier for natural products [J]. Chemistry & Biology, 1998, 5(10): R245–R249.

[8] 修瑜. 鲍曼不动杆菌临床分离株第 1 类整合子、碳青霉烯酶基因和生物膜相关基因的分析[D]. 淮南: 安徽理工大学, 2024: 2–13.
Xiu Yu. Analysis of class 1 integron, carbapenemase gene and biofilm-related genes in clinical isolates of *Acinetobacter baumannii* [D]. Huainan: Anhui University of Science & Technology, 2024: 2–13.

[9] 侯悦, 刘洁. 肠炎沙门氏菌中侵袭相关毒力基因研究进展[J]. 食品安全质量检测学报, 2021, 12(10): 3867–3873.
Hou Yue, Liu Jie. Research progress of invasion-related virulence genes in *Salmonella enteritidis* [J]. Journal of Food Safety & Quality, 2021, 12(10): 3867–3873.

[10] Huang Xinyi, Wu Weichen, Tian Xiaoxiao, et al. A total infectome approach to understand the etiology of infectious disease in pigs [J]. Microbiome, 2022, 10(1): 73.

[11] 郑鑫洱. 生猪屠宰环节耐药菌分布及抗性基因传播特征研究[D]. 杭州: 浙江工商大学, 2023: 4–15.
Zheng Xiner. Study on the distribution of drug-resistant bacteria and the transmission characteristics of resistance genes in pig slaughtering process [D]. Hangzhou: Zhejiang Gongshang University, 2023: 4–15.

[12] 宋晟, 杨华, 郭焜鹏, 等. 结合平板计数与宏基因组学研究方法分析气调保鲜卤鸭掌中微生物污染[J]. 食品安全质量检测学报, 2024, 15(6): 211–217.
Song Sheng, Yang Hua, Guo Kunpeng, et al. Analysis of microbial contamination in modified atmosphere preservation bittern duck feet based on aerobit plate count and metagenomics [J]. Journal of Food Safety & Quality, 2024, 15(6): 211–217.

[13] 宋晟, 郭焜鹏, 张露苗, 等. 宏基因组测序分析熟制禽肉制品污染微生物中整合子组成[J]. 食品安全质量检测学报, 2025, 16(10): 97–104.
Song Sheng, Guo Kunpeng, Zhang Lumiao, et al. Analysis of integrative and conjugative elements composition in contaminated microorganisms of cooked poultry products by metagenomic sequencing [J]. Journal of Food Safety & Quality, 2025, 16(10): 97–104.

[14] 管永晶. 环境压力下灞河抗生素耐药性赋存特征及扩散机理研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2022: 3–14.
Guan Yongjing. Study on the occurrence characteristics and diffusion mechanism of antibiotic resistance in Bahe River under environmental stress [D]. Yangling: Northwest A & F University, 2022: 3–14.

[15] Zhao Yongda, Guo Lili, Li Jie, et al. Characterization of antimicrobial resistance genes in *Haemophilus parasuis* isolated from pigs in China [J]. PeerJ, 2018, 6: e4613.

[16] Sidhu M S, Langsrud S, Holck A. Disinfectant and antibiotic resistance of lactic acid bacteria isolated from the food industry [J]. Microbial Drug Resistance, 2001, 7(1): 73–83.

[17] Li Yiming, Cao Weiwei, Liang Shuli, et al. Metagenomic characterization of bacterial community and antibiotic resistance genes in representative ready-to-eat food in Southern China [J]. Scientific Reports, 2020, 10: 15175.

[18] 唐梦君, 张小燕, 周倩, 等. 一株同时携带 *optrA* 和 *cfrC* 基因的猪源多重耐药结肠弯曲菌的全基因组测序[J]. 微生物学通报, 2023, 50(8): 3538–3549.
Tang Mengjun, Zhang Xiaoyan, Zhou Qian, et al. Whole genome sequencing of a porcine multiresistant *Campylobacter coli* strain carrying both *optrA* and *cfrC* [J]. Microbiology China, 2023, 50(8): 3538–3549.

[19] 许艳平, 渠淑晴, 王潇, 等. 2023—2024 年徐州市空肠弯曲菌耐药及毒力基因分析[J]. 食品安全质量检测学报, 2025, 16(10): 112–118.
Xu Yanping, Qu Shuqing, Wang Xiao, et al. Analysis of drug resistance and virulence genes of *Campylobacter jejuni* in Xuzhou City from 2023 to 2024 [J]. Journal of Food Safety & Quality, 2025, 16(10): 112–118.

[20] Wang Yue, Lu Ji, Zhang Shuai, et al. Non-antibiotic pharmaceuticals promote the transmission of multidrug resistance plasmids through intra- and intergenera conjugation [J]. The ISME Journal, 2021, 15(9): 2493–2508.

[21] Michaelis C, Grohmann E. Horizontal gene transfer of antibiotic resistance genes in biofilms [J]. Antibiotics, 2023, 12(2): 328.

[22] 石奔, 赵薇, 孙景昱, 等. 全基因组测序分析 45 株沙门氏菌分子分型、耐药性与毒力携带情况[J]. 食品安全质量检测学报, 2024, 15(20): 79–88.
Shi Ben, Zhao Wei, Sun Jingyu, et al. Analysis of molecular subtyping, drug sensitivity and virulence factors of 45 strains of *Salmonella* by whole genome sequencing [J]. Journal of Food Safety & Quality, 2024, 15(20): 79–88.

[23] Fresno M, Barrera V, Gornall V, et al. Identification of diverse *Salmonella* serotypes, virulotypes, and antimicrobial resistance phenotypes in waterfowl from Chile [J]. Vector Borne and Zoonotic Diseases, 2013,

13(12): 884–887.

[24] Lee A W, Ng I C, Wong E Y, et al. Comprehensive identification of pathogenic microbes and antimicrobial resistance genes in food products using nanopore sequencing-based metagenomics [J]. Food Microbiology, 2024, 121: 104493.

[25] Liao Hanpeng, Liu Chen, Zhou Shungui, et al. Prophage-encoded antibiotic resistance genes are enriched in human-impacted environments [J]. Nature Communications, 2024, 15: 8315.

[26] 李娟, 黄梨煜, 孟璐璐, 等. 2024 年北京市部分市售生食果蔬中潜在致病菌及耐药基因的特征研究[J]. 食品安全质量检测学报, 2025, 16(14): 1–9.
Li Juan, Huang Liyu, Meng Lulu, et al. Study on the characterization of potential pathogen and antibiotic resistance genes from some commercially raw fruit and vegetables in Beijing in 2024 [J]. Journal of Food Safety & Quality, 2025, 16(14): 1–9.

[27] 周秀娟, 何逸尘, 张利达, 等. 基于基因组数据分析的细菌耐药基因识别与表型预测[J]. 微生物学报, 2024, 64(2): 432–442.
Zhou Xiujuan, He Yichen, Zhang Lida, et al. Identification and prediction of bacterial antibiotic resistance via genomic data analysis [J]. Acta Microbiologica Sinica, 2024, 64(2): 432–442.

[28] Liu Fangqin, Zhang Lu, Shen Qingchun, et al. Fifty years of chicken-source *Salmonella* in China: evolutionary shifts in epidemiology, antimicrobial resistance, and genomic lineages [J]. Poultry Science, 2026, 105(4): 106464.

[29] Shi Yi, Liu Yuguo, Li Shen, et al. Genomic characteristics and antibiotic resistance profiles of monophasic *Salmonella typhimurium* in Shaanxi Province, China [J]. Frontiers in Microbiology, 2025, 16: 1565631.

[30] Ahmad F, Sun Chao, Muhammad A, et al. Microplastics and pathogen risk across ecosystems: from biofilm to antimicrobial resistance and host susceptibility [J]. Environmental Pollution, 2026, 399: 128128.

(责任编辑: 韩晓红 曹岱琳)