

Микробные ассоциации при инфекционном кератоконъюнктивите и мастите КРС: роль *Moraxella* spp., общих оппортунистов и экологических детерминант

Н. В. Пименов[✉], доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой «Иммунология и биотехнология»

Н. А. Бузмакова, ассистент кафедры «Иммунология и биотехнология»

Э. Р. Зилькарнеев, кандидат биологических наук, руководитель сектора коммерциализации научных разработок

ФГБОУ ВО Московская государственная академия ветеринарной медицины и биотехнологии – МВА имени К.И. Скрябина

109472, г. Москва, ул. Академика Скрябина, д.23

[✉]pimenov-nikolai@yandex.ru.

Резюме. Охарактеризован спектр сопутствующей микробиоты при инфекционном кератоконъюнктивите (ИКК) у крупного рогатого скота (КРС) в хозяйствах РФ и выделены ключевые факторы риска, влияющие на циркуляцию *Moraxella* spp. Проведён анализ 110 проб биоматериала (смывы с глаз, слюна, молоко) от животных с клиническими признаками ИКК и мастита, отобранных в 2024–2025 годах в нескольких регионах РФ (Московская обл., Смоленская обл., Владимирская обл., Респ. Мордовия, Башкортостан и др.). Идентифицированы сопутствующие бактерии и дрожжевые грибы; сопоставлены с эпидемиологическими факторами (сезон, энтомофауна (Diptera), УФ-инсоляция). При ИКК у КРС наряду с *Moraxella bovis* обнаруживали *Staphylococcus* spp., *Enterococcus* spp., *Pseudomonas aeruginosa*, *Klebsiella pneumoniae*, *Acinetobacter* spp., *E. coli* и др.; в отдельных случаях фиксировали *Candida albicans*. Выявлены сопутствующие/конкурирующие агенты для МРС и мастита (в т.ч. *Moraxella catarrhalis*). К факторам риска отнесены высокая активность мух (*Musca* spp.), летний сезон и УФ-излучение. Этиология ИКК полиэтиологична; микробные ассоциации с *Moraxella* spp. требуют комплексной диагностики и сочетания антибактериальной терапии с управлением факторами среды (борьба с мухами, защита от УФ). Практически значимы учёт локальной микробиоты, сезонности и мер биобезопасности.

Ключевые слова: инфекционный кератоконъюнктивит; *Moraxella bovis*; *Moraxella bovoculi*; микробиота глаза; КРС; мухи *Musca*; сезонность; ультрафиолет.

Для цитирования: Пименов Н. В., Бузмакова Н. А., Зилькарнеев Э. Р. Микробные ассоциации при инфекционном кератоконъюнктивите и мастите КРС: роль *Moraxella* spp., общих оппортунистов и экологических детерминант // Вестник Ульяновской государственной сельскохозяйственной академии. 2025. №3 (71). С. 114–120. doi:10.18286/1816-4501-2025-3-114-120

Microbial Associations in Infectious Keratoconjunctivitis and Mastitis in Cattle: The Role of *Moraxella* spp., Common Opportunists, and Environmental Determinants

N. V. Pimenov[✉], N. A. Buzmakova, E. R. Zulkarnееv

Moscow State Academy of Veterinary Medicine and Biotechnology – MVA named after K. I. Skryabin

109472, Moscow Akademika Skryabina St., 23

[✉]pimenov-nikolai@yandex.ru

Abstract. We characterized the spectrum of accompanying microbiota in infectious keratoconjunctivitis (IKC) in cattle under Russian farm conditions and identified key risk factors influencing the circulation of *Moraxella* spp. A total of 110 clinical samples (ocular swabs, saliva, milk) were collected from animals with clinical signs of IKC and mastitis across several regions (Moscow, Smolensk, and Vladimir Oblasts; the Republics of Mordovia and Bashkortostan) in 2024–2025. Bacterial and yeast co-isolates were identified and analyzed against epidemiological variables (season, Diptera activity, UV insolation). Alongside *Moraxella bovis*, IKC cases commonly yielded *Staphylococcus* spp., *Enterococcus* spp., *Pseudomonas aeruginosa*, *Klebsiella pneumoniae*, *Acinetobacter* spp., *Escherichia coli*, and others. *Candida albicans* was detected in some cases. Concomitant/competing agents for MRS and mastitis (including *Moraxella catarrhalis*) have been identified. Risk factors include high activity of flies (*Musca* spp.), the summer season and UV radiation. The etiology of ICC is polyethological; microbial associations with *Moraxella* spp. require comprehensive diagnosis and a combination of antibacterial therapy with environmental factor management (fly control, UV protection). Consideration of local microbiota, seasonality, and biosafety measures is practically significant.

Keywords: infectious keratoconjunctivitis; *Moraxella bovis*; *Moraxella bovoculi*; ocular microbiota; cattle; *Musca* flies; seasonality; ultraviolet radiation.

For citation: Pimenov N. V., Buzmakova N. A., Zulkarneev E. R. Microbial Associations in Infectious Keratoconjunctivitis and Mastitis in Cattle: The Role of *Moraxella* spp., Common Opportunists, and Environmental Determinants **For citation:** // Vestnik of Ulyanovsk state agricultural academy. 2025;3(71): 114-120 doi:10.18286/1816-4501-2025-3-114-120

Исследование выполнено за счёт гранта Российского научного фонда № 24 26-00168 <https://rscf.ru/project/24-26-00168/>

(https://grant.rscf.ru/site/user/forms?rid=00000000000008246704-1_)

Введение

Инфекционный кератоконъюнктивит (ИКК, IBK) остаётся одной из наиболее значимых офтальмопатологий в промышленном скотоводстве, он существенно снижает молочную и мясную продуктивность, требует существенных затрат на лечение и ухудшает благополучие животных. Ключевой причинный агент — *Moraxella bovis*, тогда как роль *M. bovoculi* рассматривается как вклад в колонизацию глаза и/или ко-инфекции, причём оба вида могут обнаруживаться в одном и том же глазу [1]. Эпидемиология ИКК многофакторна: мухи (*Musca autumnalis*) выступают как механические переносчики, ультрафиолетовое излучение как повреждающий кофактор роговицы и микротравмы (растительные остии, пыль)[2]. Контроль лета мух ассоциирован со снижением заболеваемости; экспериментальные и полевые данные подтверждают вклад UV [3,4].

С позиции патогенеза, у *M. bovis* детально изучен RTX-цитотоксин MbxA (порообразующий лейко/цитотоксин), отвечающий за некроз эпителия роговицы и повреждение нейтрофилов; у *M. bovoculi* описан гомологичный RTX-токсин MbvA. Эти факторы сочетаются с пилиями IV типа – ключевыми структурами адгезии и колонизации, для которых показана генетическая и антигенная вариабельность [5, 6, 7]. Персистенции и рецидивам ИКК способствует биоплёночная форма *Moraxella*: в исследованиях *in vitro* показано, что пили IV типа критичны для биоплёнокообразования [8], а минимальные бактерицидные концентрации для биоплёнок возрастают на порядки по сравнению с планктонными популяциями – это объясняет терапевтические неудачи при корректно выбранных антибиотиках [9-11].

Для успешной колонизации конъюнктивы важна железахватная адаптация: у *M. bovis* описаны наружные железерегулируемые белки (напр., IrpA) и системы, обеспечивающие использование трансферрина/лактоферрина хозяина (Tbp/Lbp) под контролем Fur-подобной регуляции [12-14].

Диагностика всё чаще опирается на MALDI-TOF MS и молекулярные методы, а именно показано, что модели биомаркеров MALDI-TOF способны различать штаммы *M. bovoculi* по наличию/отсутствию RTX-оперонов; параллельно полногеномное секвенирование уточняет вариабельность вирулентных признаков и плазмид [6].

ИКК часто разворачивается на фоне сопутствующих инфекций и «фоновых» агентов (вкл.

Mycoplasma/Mycoplasma и вирусы респираторного комплекса). В частности, BHV-1 рассматривают как предрасполагающий фактор к вспышкам ИКК, что подтверждено эпидемиологически и экспериментально.

Наконец, профили антибиотикочувствительности *Moraxella* имеют межвидовые различия (*M. bovis* vs *M. bovoculi* vs *M. ovis*), что требует учёта видовой принадлежности изолятов и локального мониторинга при выборе стартовой терапии. Учитывая полиэтиологичность, вклад факторов среды (мухи/UV[15]) и ключевые вирулентные механизмы (RTX, пили IV типа, железахват), целесообразно анализировать структуру сопутствующей микробиоты при ИКК в связке с сезонными и управляемыми факторами риска, опираясь на лабораторную верификацию (культура-MALDI-TOF-генетика) и локальный АБ-мониторинг [4, 8, 9].

Цель исследования – определить распространённость и видовой вклад *Moraxella* spp. при ИКК и мастите у КРС/МРС, охарактеризовать сопутствующие микробные ассоциации и антибиотикочувствительность изолятов, а также оценить влияние управляемых факторов риска

Материалы и методы

Исследование проведено в два последовательных эпизоотических сезона, охватив период с марта 2024 по июль 2025 г., в ходе которого, исходя из повседневной клинической практики и без вмешательства, способных модифицировать течение заболевания, от коров и, при наличии показаний, от овец/коз с признаками инфекционного кератоконъюнктивита и/или мастита были отобраны 110 проб биоматериала — смывы с конъюнктивы, слюна и молоко, – при этом в 2024 г. исследования проводили в хозяйствах Московской области, Республики Мордовия и Республики Башкортостан, а в 2025 г. география была расширена за счёт подключения хозяйств Смоленской и Владимирской областей, что обеспечило сопоставимость результатов между сезонами и позволило учесть пространственную неоднородность эпидемиологических детерминант; отбор осуществлялся стерильными тампонами или через асептический сбор молока в одноразовые контейнеры, с немедленной маркировкой, охлаждением до 4 °C и доставкой в лабораторию не позднее 24 ч, причём, руководствуясь принципом минимизации преданалитических искажений, единицей последующего анализа считалась именно «проба», а не «голова», поскольку часть животных

предоставляла более одной пробы различного типа, что заранее оговаривалось в реестре сопроводительной документации. Культуральную изоляцию бактерий проводили на обогащённых питательных средах с инкубацией при 33...35 °C в аэробных условиях; первичная идентификация *Moraxella*-подобных изолятов основывалась на совокупности фенотипических признаков – характер микроколоний, грамвариабельные коккобациллы, оксидазо- и каталазоположительность при отсутствии ферментации углеводов, после чего с целью повышения валидности видовой атрибуции и исключения смешанных культур, по показаниям применялись MALDI-TOF MS и/или таргетированные молекулярные тесты, тогда как изоляты сопутствующих таксонов (*Staphylococcus*, *Streptococcus*, *Enterococcus*, *Pseudomonas* spp., *Klebsiella* spp., *Acinetobacter* spp., *E. coli*, *Corynebacterium* spp., *Candida* spp.) учитывались в составе микробных ассоциаций, фиксировались в лабораторных журналах и включались в сводные таблицы; параллельно, для эпизоотологической интерпретации результатов, в стандартизированных картах наблюдений регистрировали сезон, погодные условия, выраженность энтомофауны (*Diptera*, *Musca* spp.) и технологические параметры содержания (влажность, запылённость, теневая защищённость), что далее использовали в анализе факторов риска. Внутривлабораторный контроль качества обеспечивался применением положительных и отрицательных контролей по ключевым биохимическим реакциям, дублированием критичных посевов и повторной переидентификацией спорных изолятов; исследования проводили в рамках текущей ветеринарной помощи и в соответствии с действующими нормами биобезопасности, при этом оценка антибиотикочувствительности не входила в цели настоящего сообщения и выполнялась точечно, исключительно для клинических нужд, без включения в аналитический массив статьи.

Результаты

В совокупной серии 2024-2025 гг., включившей 110 проб из хозяйств ЦФО и ПФО (глазные смывы и молоко от клинических животных), воспроизводилась устойчивая картина полимикробных ассоциаций, при которой на фоне выявления ведущего этиологического агента инфекционного кератоконъюнктивита (*Moraxella bovis*) в конъюнктивальных материалах практически во всех сезонах фиксировались оппортунистические грамотрицательные бактерии *Pseudomonas aeruginosa*, *Klebsiella pneumoniae*, *Acinetobacter* spp., *Escherichia coli*, *Proteus* spp. и широкий спектр грамположительных кокков и коринебактерий *Staphylococcus* spp. (включая представителей группы «не-ауреус»: *S. pseudointermedius*, *S. hominis*, *S. lentus*), *Enterococcus faecalis/faecium*, *Corynebacterium* spp., а также отдельные дрожжевые грибы (*Candida albicans*), что согласуется с современной концепцией «микробных сообществ поражённого глаза» при ИКК и механистически

укладывается в модель, где адгезия и повреждение роговицы инициируются RTX-цитотоксинами и пилиями IV-типа *Moraxella*, а персистенция поддерживается биоплёнкообразованием и ко-флорой [5, 6, 7].

На этапе расширения географии в 2025 г. (Смоленская и Владимирская области) прицельная MALDI-TOF-идентификация позволила детализировать состав сопутствующей микрофлоры как в глазных смывах, так и в молочных пробах, где помимо перечисленных выше таксонов систематически обнаруживались *Mammaliococcus sciuri* (недавно выделенный из рода *Staphylococcus* по данным филогеномики) [8], *Staphylococcus delphini*, *Aerococcus viridans*, *Psychrobacter* spp. (*P. phenylpyruvicus/graminis/oleovorans*), *Proteus vulgaris*, *Alcaligenes faecalis*, *Corynebacterium amycolatum*, *Rothia nasimurium*, *Brachybacterium muris*, а в молоке дополнительно *Limosilactobacillus fermentum*; при этом таксоны, традиционно ассоциируемые с маститом (в частности, *A. viridans* и *Klebsiella* spp.), рассматривали как вероятные участники транзитных глазных консорциумов и как индикаторы санитарно-технологических детерминант [9,10], что согласуется с данными о возрастающем эпидемиологическом значении *A. viridans* для мастита и о высокой клинической значимости *Klebsiella pneumoniae* в молочном скотоводстве [11-13].

В молочных пробах 2025 г., полученных от клинических коров из тех же хозяйств, идентифицировали *A. viridans*, *K. pneumoniae*, *Corynebacterium amycolatum*, *Mammaliococcus sciuri/Staphylococcus epidermidis*, *Proteus vulgaris*, *Psychrobacter* spp., *Rothia nasimurium*, *Brachybacterium muris*, *Alcaligenes faecalis*, а также *Limosilactobacillus fermentum*, что подтверждает известный для молочной железы состав патогенов и сопутствующей микробиоты и объясняет возможный перенос части этих организмов на глазную поверхность при манипуляциях, через аэрозоли, пыль и мухи; для *Klebsiella* показано, что клинические формы мастита нередко протекают тяжело и хуже поддаются стандартной терапии цефазолином относительно *E. coli*, а распространённость «клебсиеллёзного» мастита зависит от управляемых факторов среды и гигиены, включая подстилку и контакт с навозом [11-13].

Эпидемиологический срез, синхронно собираемый с пробами, подтвердил модифицирующее влияние управляемых факторов рисков [16]. Летняя сезонность, высокая инсоляция и активность мух предшествовали росту частоты клинических случаев, причём как исторические полевые наблюдения, так и систематический анализ факторов среды указывают на прямую связь между численностью *Musca autumnalis* и выделением гемолитических штаммов *M. bovis*, а также на повреждающее действие УФ-излучения, ускоряющее манифестацию ИКК; следовательно, клиническая успешность при

прочих равных определяется не только выбором антибактериальной схемы, но и жёсткой реализацией инсектицидных и организационно-гигиенических мероприятий (бирки/ловушки, управление субстратами размножения мух, защита от УФ, снижение запылённости и микротравматизации растительными осями) [2–4].

В свете уточнённой таксономии «стафилококков» важно учитывать, что многочисленные

изоляты, ранее проходившие как *Staphylococcus sciuri*, по результатам филогеномики 2020 г. относятся к новому роду *Mammaliicoccus*, что не только объясняет текущие подписи MALDI-TOF, но и требует осторожной экстраполяции исторических данных чувствительности/вирулентности на обновлённые таксоны [8].

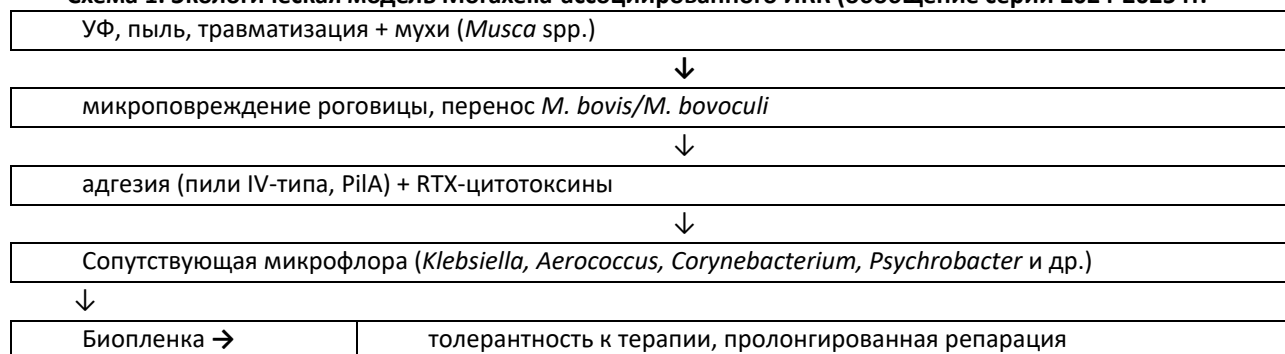
Таблица 1. Сопутствующие изоляты при ИКК у КРС (смывы с конъюнктивы), 2025 год, Смоленская и Владимирская области

Таксон (MALDI-TOF)	Примечания по роли/контексту
<i>Mammaliicoccus sciuri</i>	“Не-ауреус” стафилококк; переклассифицирован из <i>Staphylococcus</i>
<i>Staphylococcus delphini</i>	Опportunистический кокк кожно-слизистых ниш
<i>Aerococcus viridans</i>	Возбудитель мастита; возможный транзитный участник глазной сопутствующей микрофлоры
<i>Psychrobacter phenylpyruvici/graminis/oleovorans</i>	Психротолерантные грамотрицательные бактерии окружающей среды
<i>Proteus vulgaris</i>	Энтеробактерия, возможная трансферная контаминация
<i>Acinetobacter sp.</i>	Условно-патогенные Гр(–), участники биоплёнок
<i>Klebsiella pneumoniae</i>	Ведущий колиформный возбудитель мастита, высокая клиническая значимость
<i>Alcaligenes faecalis</i>	Опportunист, внешнесредовая контаминация
<i>Corynebacterium amycolatum</i>	Кожный комменсал/опportunист
<i>Rothia nasimurium, Brachybacterium muris</i>	Мало-патогенные актинобактерии; маркёры санитарного фона

Таблица 2. Таксоны, выявленные в молоке при клиническом мастите, 2025 г. (те же хозяйства)

Таксон (MALDI-TOF)	Клиническая значимость в молочной железе
<i>Aerococcus viridans</i>	Возрастающая роль в мастите, фенотипическое/генотипическое разнообразие
<i>Klebsiella pneumoniae</i>	Тяжёлые формы мастита, экономические потери; терапевтические трудности
<i>Corynebacterium amycolatum</i>	Частый сопутствующий/субклинический изолят
<i>Mammaliicoccus sciuri/Staphylococcus epidermidis</i>	«Не-ауреус» стафилококки, комменсалы и опportunисты
<i>Limosilactobacillus fermentum</i>	Маркёр технологической/окружающей контаминации
<i>Proteus vulgaris, Psychrobacter spp., Rothia nasimurium, Brachybacterium muris, Alcaligenes faecalis</i>	Реже встречаемые опportunисты/маркерные организмы санитарного фона

Схема 1. Экологическая модель *Moraxella*-ассоциированного ИКК (обобщение серии 2024-2025 гг.)



Совокупно полученные результаты позволяют трактовать ассоциированную микрофлору не как случайную «контаминационную мешанину», а как функционально вовлечённый компонент патологического сообщества, где *Moraxella* задаёт адгезивно-цитотоксический «тон», а присоединившиеся опportunисты – преимущественно колиформные и «не-ауреус» кокки – поддерживают биоплёнку и

воспаление; такая интерпретация хорошо согласуется с экспериментальными представлениями о роли RTX/пилей IV-типа и биоплёнок и объясняет наблюдаемые задержки клинического ответа при корректных схемах, подчёркивая необходимость параллельного управления факторами среды [17].

Обсуждение

Исходя из совокупности данных 2024-2025 гг., подтверждает, что ИКК у КРС в типичных для ЦФО и ПФО производственных условиях имеет чётко выраженную полиэтиологию, где представители рода *Moraxella* - прежде всего *M. bovis*, при участии *M. bovoculi* выступают иницирующим звеном повреждения роговицы, тогда как устойчивое присутствие грамотрицательных оппортунистов (*Pseudomonas*, *Klebsiella*, *Acinetobacter*, *Escherichia*, *Proteus*) и грамположительных кокков (*Staphylococcus sensu lato*, включая «не-ауреус» группу, и *Enterococcus*) формирует микробные ассоциации и биоплёночные сообщества, повышающие толерантность к терапии и пролонгирующие репарацию; такая картина укладывается в механистическую модель, где адгезия и цитотоксичность определяются пилиями IV-типа (PilA) и RTX-токсинами (*mbxA/mbvA*), а биоплёнокообразование и присоединившиеся оппортунисты поддерживают воспалительную персистенцию на поверхности глаза, что согласуется с современными представлениями патогенеза IBK и экспериментальными работами по вирулентности моракселл и их биоплёночной форме [5, 6, 7].

В наших исследованиях 2025 г., где MALDI-TOF позволил детализировать микрофлору как в глазных смывах, так и в молоке, особый интерес представляют *Mammaliococcus sciuri* (переклассифицированный «не-ауреус» стафилококк), *Staphylococcus delphini*, *Aerococcus viridans*, *Psychrobacter* spp., *Klebsiella pneumoniae* и др., поскольку сочетание этих таксонов одновременно отражает санитарно-технологический фон молочного производства и потенциальные механизмы транзитной колонизации глаза; при этом эпидемиологическая значимость *A. viridans* для мастита и клиническая тяжесть клебсиеллёзных форм подтверждены независимыми исследованиями, что при интерпретации наших изолятов подкрепляет гипотезу о роли «молочно-кожного» резерва в поддержании глазной биоплёнки [11, 12, 13].

Ключевыми внешними модераторами остаются мухи (*Musca autumnalis*) и ультрафиолетовая инсоляция, причём полевые наблюдения и экспериментальные данные последовательно демонстрируют как связь численности мух с частотой выделения гемолитических штаммов *M. bovis*, так и повреждающее действие УФ-излучения, ускоряющее манифестацию клиники; следовательно, эффект любой антибактериальной схемы будет неполным без рутинной интеграции инсектицидных мер (ушные бирки, ловушки, управление субстратами размножения, санитария навозохранилищ и влажных зон), а также без организационных шагов по снижению УФ-нагрузки (тени/навесы, корректировка выпаса по часам пиковой инсоляции, контроль пыли и травматизации пастбищной растительностью) [2, 3, 4].

Зафиксированная нами *Moraxella catarrhalis* в отдельных молочных пробах у коров с маститом

остаётся нетипичной, но патобиологически правдоподобной находкой в рамках оппортунистической колонизации или транзитной контаминации, в связи с чем оптимальной тактикой видится повторная лабораторная верификация (пересев, уточняющая идентификация) и эпизоотологический контроль контактов с поправкой на то, что «маститная» этиология в целом широка и включает ряд грамотрицательных и грамположительных таксонов, способных при определённых условиях участвовать и в глазных консорциумах [11, 12, 13].

Практические следствия логично вытекают из этой модели и заключаются в том, что диагностический алгоритм должен сочетать культурально-биохимическую идентификацию с расширенным поиском сопутствующих патогенов и, при рецидивах, оценкой биоплёнокообразования; терапевтическая стратегия дополнять системно-местную антибактериальную схему обязательным блоком борьбы с мухами и снижением УФ-нагрузки [15], а в хозяйствах с повторяющимися вспышками рассматривать вакцинационные подходы (включая аутовакцины) с учётом антигенной специфики *M. bovis/M. bovoculi* (PilA/RTX).

Заключение

ИКК у КРС - управляемый полиэтиологический синдром: *M. bovis/M. bovoculi* иницируют повреждение роговицы (пили IV-типа, RTX), а присоединившаяся оппортунистическая микробиота формирует консорциумы и биоплёнки, затягивая воспаление и снижая ответ на терапию. В серии 2024-2025 гг. расширенная MALDI-TOF-верификация стабильно выявляла ряд «маститных» таксонов, что указывает на «молочно-кожный» резервуар и континуум «вымя-среда-глаз», объясняющий транзитную колонизацию и вариабельность клинического течения [18, 19].

В нашей когорте исследований доля лабораторно подтверждённых *Moraxella*-положительных проб при ИКК составила порядка 40 %. Этот результат не отменяет причинной роли *Moraxella*, но подчёркивает синдромную природу заболевания в полевых условиях, где клиника определяется наложением видовой мозаики и управляемых факторов среды. Редкие находки (*Moraxella catarrhalis* в молоке при мастите) трактуются нами как оппортунистическая колонизация/контаминация и требуют повторной верификации, учитывая пересмотр таксономии «не-ауреус» кокков, что важно для интерпретации исторических данных по чувствительности. Таким образом, ИКК в отечественных условиях должен рассматриваться не как патология строго специфической этиологии, а как управляемый экосистемный синдром, где лабораторная верификация, анти-биоплёночные подходы и экологическая профилактика реализуются одновременно и взаимно усиливают друг друга [20].

Литература

1. O'Connor A. M. Infectious bovine keratoconjunctivitis: An update. *Bovine Practitioner*. 2021 Vol. 54 No. 2. P. 75-79.
2. Maier G. U., Doan B., O'Connor A. M. The role of environmental factors in the epidemiology of infectious bovine keratoconjunctivitis. *Vet Clin North Am Food Anim Pract*. 2021. Vol. 37 No 2. P. 309-320. doi:10.1016/j.cvfa.2021.03.006
3. The role of face flies in an episode of infectious bovine keratoconjunctivitis / R. R. Gerhardt, J. W. Allen, W. H. Greene, et al. // *J. Am. Vet. Med. Assoc*. 1982. Vol. 180. No. 2. P. 156–159. PMID: 7061312.
4. Kopecky K. E, Pugh G. W Jr, McDonald T. J. Infectious bovine keratoconjunctivitis: contact transmission in the absence of face flies // *Am J Vet Res*. 1986. Vol. 47. No. 3. P. 622–624. PMID: 3963562
5. Angelos J. A, Hess J. F, George L. W. An RTX operon in hemolytic *Moraxella bovis* is absent from nonhemolytic strains // *Vet Microbiol*. 2003. Vol. 92. No. 4 P. 363–377. doi:10.1016/S0378-1135(02)00410-8
6. Heterologously secreted MbxA from *Moraxella bovis* induces a membrane blebbing response of the human host cell / I.N. Erenburg, S. Hänsch, F.M Chacko et al. // 2022 Vol. 17825 No.12. doi: 10.1038/s41598-022-22480-x
7. Angelos J. A, Ball L. M, Hess J. F. Identification and characterization of complete RTX operons in *Moraxella bovoculi* and *Moraxella ovis* // *Vet Microbiol*. 2007. Vol. 125. No. 1. P. 73–79. doi: 10.1016/j.vetmic.2007.05.009
8. Relatedness of type IV pilin (PilA) among diverse *Moraxella bovoculi* isolates from IBK / J.A. Angelos, D. A. Ward, L. M. Ball, et al // *J Med Microbiol*. 2021. Vol. 70. No. 6 P.0012939(1-12) doi 10.1099/jmm.0.001293
9. Biofilm-forming capacity of *Moraxella bovis*, *M. bovoculi* and *M. ovis* is associated with different environmental niches / C. Prieto, D. O. Serra, P. Martina, et al. // *Vet. Microbiol*. 2013. Vol. 166. No. 3–4. P. 504–515. doi: 10.1016/j.vetmic.2013.06.003
10. Kakuda T., Oishi D., Tsubaki S., Takai S. Molecular cloning and characterization of a 79-kDa iron-repressible outer-membrane protein of *Moraxella bovis* // *FEMS Microbiol. Lett*. 2003. Vol. 225, No. 2. P. 279–284. doi:10.1016/S0378-1097(03)00554-8
11. Yu R.-H., Schryvers A. B. Bacterial lactoferrin receptors: insights from characterizing the *Moraxella bovis* receptors // *Biochemistry and Cell Biology*. 2002. Vol. 80. No. 1. P. 81-90. doi:10.1139/o01-235
12. Whole genome sequencing of *Moraxella bovis* strains from North America reveals two genotypes with different genetic determinants / E. L. Wynn, M. M. Hille, J. D. Loy, et al. // *BMC Microbiology*. 2022. Vol. 22, No. 1. Article 258. doi:10.1186/s12866-022-02670-3
13. Dynamics of *Moraxella bovis* infection and humoral immune response to bovine herpes virus type 1 during a natural outbreak of infectious bovine keratoconjunctivitis in beef calves / M. V. Zbrun, G. C. Zielinski, H. C. Piscitelli, et al. // *J. Vet. Sci*. 2011. Vol. 12, No. 4. P. 347–352. doi:10.4142/jvs.2011.12.4.347
14. Differences in the antimicrobial susceptibility profiles of *Moraxella bovis*, *M. bovoculi* and *M. ovis* / G. Maboni, L. T. Gressler, J. P. Espindola, et al. // *Braz. J. Microbiol*. 2015. Vol. 46. No. 4. P. 1181-1186.
15. Assessment of Cidofovir for Treatment of Ocular Bovine Herpesvirus-1 Infection via Explanted Bovine Corneal Rings / C. R. Alling, A. A. O'Donnell, D. C. Tilley, et al. // *Viruses*. 2021. Vol. 13. No. 10. P. 2102. doi:10.3390/v13102102
16. ScienceDirect Topics. *Moraxella bovis* — overview (iron acquisition machinery; Tbp/Lbp; Fur). Accessed 2024–2025.
17. Arnold M., Lehmkuhler J. Infectious Bovine Keratoconjunctivitis (“Pinkeye”) in Cattle. ID-135. Lexington, KY: University of Kentucky Cooperative Extension Service; 2012. P. 8. publications.ca.uky.edu/sites/publications.ca.uky.edu/files/id135.pdf (дата обращения: 21.09.2025).
18. A cross-sectional study of keratoconjunctivitis among dairy cattle farms subject to Mediterranean climatic conditions / L. H. Maartens, P. N. Thompson, J. D. Grewar, et al. // *Trop. Anim. Health Prod*. 2025. Vol. 57, No. 3. Article 141. doi:10.1007/s11250-025-04341-7
19. Non-antimicrobial approaches for the prevention or treatment of infectious bovine keratoconjunctivitis in cattle applicable to cow-calf operations: A scoping review / D. B. Sheedy, F. E. Samah, A. Garzon, et al. // *Animal*. 2021. Vol. 15. No. 8. P. 100166. doi:10.1016/j.animal.2021.100166.
20. Мохаммед З. С., Пименов Н. В. Патогенная роль *Moraxella* и направления в борьбе с моракселлезной инфекцией // *Ветеринария, зоотехния и биотехнология*. 2023. № 1. С. 73-83. doi: 10.36871/vet.zoo.bio.202301007.

References

1. O'Connor A. M. Infectious bovine keratoconjunctivitis: An update. *Bovine Practitioner*. 2021 Vol. 54 No. 2. P. 75-79.
2. Maier G. U., Doan B., O'Connor A. M. The role of environmental factors in the epidemiology of infectious bovine keratoconjunctivitis. *Vet Clin North Am Food Anim Pract*. 2021. Vol. 37 No 2. P. 309-320. doi:10.1016/j.cvfa.2021.03.006
3. The role of face flies in an episode of infectious bovine keratoconjunctivitis / R. R. Gerhardt, J. W. Allen, W. H. Greene, et al. // *J. Am. Vet. Med. Assoc*. 1982. Vol. 180. No. 2. P. 156–159. PMID: 7061312.
4. Kopecky K. E, Pugh G. W Jr, McDonald T. J. Infectious bovine keratoconjunctivitis: contact transmission in the absence of face flies // *Am J Vet Res*. 1986. Vol. 47. No. 3. P. 622–624. PMID: 3963562

5. Angelos J. A, Hess J. F, George L. W. An RTX operon in hemolytic *Moraxella bovis* is absent from nonhemolytic strains // *Vet Microbiol.* 2003. Vol. 92. No. 4 P. 363–377. doi:10.1016/S0378-1135(02)00410-8
6. Heterologously secreted MbxA from *Moraxella bovis* induces a membrane blebbing response of the human host cell / I.N. Erenburg, S. Hänsch, F.M Chacko et al. // 2022 Vol 17825 No.12. doi.org/10.1038/s41598-022-22480-x
7. Angelos J. A, Ball L. M, Hess J. F. Identification and characterization of complete RTX operons in *Moraxella bovoculi* and *Moraxella ovis* // *Vet Microbiol.* 2007. Vol. 125. No. 1. P. 73–79. doi: 10.1016/j.vetmic.2007.05.009
8. Relatedness of type IV pilin (PilA) among diverse *Moraxella bovoculi* isolates from IBK / J.A. Angelos, D. A. Ward, L. M. Ball, et al // *J Med Microbiol.* 2021. Vol. 70. No. 6 P.0012939(1-12) doi 10.1099/jmm.0.001293
9. Biofilm-forming capacity of *Moraxella bovis*, *M. bovoculi* and *M. ovis* is associated with different environmental niches / C. Prieto, D. O. Serra, P. Martina, et al. // *Vet. Microbiol.* 2013. Vol. 166. No. 3–4. P. 504–515. doi: 10.1016/j.vetmic.2013.06.003
10. Kakuda T., Oishi D., Tsubaki S., Takai S. Molecular cloning and characterization of a 79-kDa iron-repressible outer-membrane protein of *Moraxella bovis* // *FEMS Microbiol. Lett.* 2003. Vol. 225, No. 2. P. 279–284. doi:10.1016/S0378-1097(03)00554-8
11. Yu R.-H., Schryvers A. B. Bacterial lactoferrin receptors: insights from characterizing the *Moraxella bovis* receptors // *Biochemistry and Cell Biology.* 2002. Vol. 80. No. 1. P. 81–90. doi:10.1139/o01-235
12. Whole genome sequencing of *Moraxella bovis* strains from North America reveals two genotypes with different genetic determinants / E. L. Wynn, M. M. Hille, J. D. Loy, et al. // *BMC Microbiology.* 2022. Vol. 22, No. 1. Article 258. doi:10.1186/s12866-022-02670-3
13. Dynamics of *Moraxella bovis* infection and humoral immune response to bovine herpes virus type 1 during a natural outbreak of infectious bovine keratoconjunctivitis in beef calves / M. V. Zbrun, G. C. Zielinski, H. C. Piscitelli, et al. // *J. Vet. Sci.* 2011. Vol. 12, No. 4. P. 347–352. doi:10.4142/jvs.2011.12.4.347
14. Differences in the antimicrobial susceptibility profiles of *Moraxella bovis*, *M. bovoculi* and *M. ovis* / G. Maboni, L. T. Gressler, J. P. Espindola, et al. // *Braz. J. Microbiol.* 2015. Vol. 46. No. 4. P. 1181–1186.
15. Assessment of Cidofovir for Treatment of Ocular Bovine Herpesvirus-1 Infection via Explanted Bovine Corneal Rings / C. R. Alling, A. A. O'Donnell, D. C. Tilley, et al. // *Viruses.* 2021. Vol. 13. No. 10. P. 2102. doi:10.3390/v13102102
16. ScienceDirect Topics. *Moraxella bovis* — overview (iron acquisition machinery; Tbp/Lbp; Fur). Accessed 2024–2025.
17. Arnold M., Lehmkuhler J. Infectious Bovine Keratoconjunctivitis (“Pinkeye”) in Cattle. ID-135. Lexington, KY: University of Kentucky Cooperative Extension Service; 2012. P. 8. publications.ca.uky.edu/sites/publications.ca.uky.edu/files/id135.pdf (дата обращения: 21.09.2025).
18. A cross-sectional study of keratoconjunctivitis among dairy cattle farms subject to Mediterranean climatic conditions / L. H. Maartens, P. N. Thompson, J. D. Grewar, et al. // *Trop. Anim. Health Prod.* 2025. Vol. 57, No. 3. Article 141. doi:10.1007/s11250-025-04341-7
19. Non-antimicrobial approaches for the prevention or treatment of infectious bovine keratoconjunctivitis in cattle applicable to cow-calf operations: A scoping review / D. B. Sheedy, F. E. Samah, A. Garzon, et al. // *Animal.* 2021. Vol. 15. No. 8. P. 100166. doi:10.1016/j.animal.2021.100166.
20. Mohammed Z. S., Pimenov N. V. The pathogenic role of *Moraxella* and approaches to the control of *Moraxella* infection // *Veterinariya, Zootekhnika i Biotekhnologiya.* 2023. No. 1. doi: 10.36871/vet.zoo.bio.202301007.