

Revue bibliographique

Distribution épidémiologique du virus de la Bronchite infectieuse aviaire autour du monde

S. FELLAHI¹, M. EL HARRAK², M.M. ENNAJI³, O. FASSI FIHRI¹, M. EL HOUADFI¹

(Reçu le 06/03/2015; Accepté le 04/04/2015)

Résumé

Le virus de bronchite infectieuse aviaire fait partie des virus aviaires majeurs rencontrés chez les poulets depuis les débuts de l'élevage industriel. On retrouve la maladie de bronchite infectieuse dans la plupart des pays producteurs de volailles au niveau mondial. Malgré l'utilisation de vaccins qui contribuent au contrôle des signes cliniques, l'émergence de nouveaux virus sauvages variants conforte le fait que la bronchite infectieuse est une cible mouvante difficile à maîtriser. Le présent article est une mise à jour des connaissances sur la distribution épidémiologique et moléculaire des variants de l'IBV dans les différents pays du monde.

Mots clés: Virus de la bronchite infectieuse, Variants, Revue bibliographique, Monde.

Abstract

Infectious bronchitis virus (IBV) is ubiquitous in most parts of the world where poultry are reared. A large number of IBV variants exist worldwide; some being unique to a particular area, others having a more general distribution. The purpose of this review is to give an update on IBV strains currently circulating in commercial chickens worldwide and present a clear picture of the relationship between many of these viruses.

Keywords: Infectious bronchitis virus, Variant strains, Review, World.

INTRODUCTION

La bronchite infectieuse (BI) est une maladie virale de distribution mondiale, très fréquente et très contagieuse. Elle entraîne de grandes pertes dans la production d'oeufs et le gain de poids, et peut aussi provoquer des saisies à l'abattoir. Le virus de la bronchite infectieuse aviaire (IBV) présente une grande diversité génétique et antigénique (Cavanagh, 2007). Régulièrement, des vagues épidémiques liées à l'émergence de nouvelles souches d'IBV sont observées dans le monde (Cook *et al.*, 2012; Stoker, 2013). Depuis la description de la première souche Massachusetts aux USA à la fin des années 1930, d'autres virus, mutants et pathogènes, sont apparus: variants américains dans les années 1970 (Arkansas), variants néerlandais (type Doorn) dans les années 1980, variants anglais (793B) dans les années 1990, variant Italien (Italy 02) et variant chinois (Qx) dans les années 2000 (Jackwood, 2012).

La maladie continue à causer des pertes économiques très importantes dans le monde entier. Elle est responsable d'environ deux tiers des infections respiratoires aviaires en Europe (Worthington *et al.*, 2008). Toutefois la compréhension de l'épidémiologie de la BI dans chaque pays doit tenir compte de l'épidémiologie globale régissant

la circulation de l'IBV partout dans le monde. Ainsi, le présent article résume la distribution épidémiologique et l'évolution de l'IBV dans les différents pays du monde.

VIRUS DE LA BRONCHITE INFECTIEUSE AVIAIRE EN EUROPE

L'IBV est le virus aviaire le plus étudié en Europe (De Wit *et al.*, 2011). Les premiers rapports sur l'IBV ont décrits principalement le génotype Massachusetts (Mass), ainsi le développement, en Angleterre, des techniques de culture de l'IBV sur des cultures d'organes de trachée pour l'isolement et le sérotypages de ce virus a fait une révolution dans l'identification et la caractérisation de nouveaux variants (Darbyshire, 1980). Par conséquent, plusieurs variants de l'IBV ont été publiés dans les années quatre-vingt en Angleterre et en Hollande (Cavanagh *et al.*, 1988).

En 1991, un génotype unique, désigné 793B (4/91) a été isolé pour la première fois en Angleterre (Cook *et al.*, 1996), mais une étude rétrospective réalisée par Cavanagh *et al.*, (1998) a montré l'existence de ce génotype en France depuis 1985.

Plusieurs variants d'IBV ont été isolés dans nombreux pays européens, notamment en Angleterres (Gough *et al.*, 1992), France (Picault *et al.*, 1986), Belgique (Meulemans *et al.*,

¹ Unité de Pathologie Aviaire, Département de Pathologie et Santé Publique Vétérinaire, Institut Agronomique et Vétérinaire Hassan II, Rabat, Maroc. E-mail: elhouadfimohammed@yahoo.fr

² Société de Produits Biologiques et Pharmaceutiques Vétérinaires, Rabat, Maroc

³ Laboratoire de Virologie, Microbiologie et Qualité/ETB- Faculté des Sciences et Techniques, Mohammedia, Université Hassan II- Casablanca, Mohammedia, Maroc (20650)

1987), Italy (Zanella *et al.*, 2000, 2003), et en Espagne (Dolz *et al.*, 2006, 2008). Beaucoup de ces variants, voir la majorité, ont été détectée pendant une brève période, avec une importance limitée. Cependant, il y en avait d'autres qui ont fait une grande épidémie de cette maladie en Europe, avec des pertes économiques très considérables. Un exemple de ce variant est le B1648 qui a été détecté pour une courte durée au cours des années 1990 et qui a été principalement associée à des problèmes rénaux chez des élevages vaccinés en Belgique et les pays voisins.

Un autre exemple de variant émergent, mais avec une grande importance non seulement en Europe, mais à l'échelle internationale, le variant appelée diversement 4/91, 793B et CR88 (IB 4/91) (Gough *et al.*, 1992; Parsons *et al.*, 1992; Stoker, 2013). Ce variant a émergé au début des années 1990, il était associée à des problèmes principalement néphropathologiques dans les élevages bien vaccinés. IB 4/91 s'est propagé rapidement dans nombreuses parties du monde et son contrôle a nécessité le développement d'un vaccin vivant atténué, commercialisé actuellement à l'échelle internationale. Ce virus continue d'être une préoccupation majeure dans les élevages avicoles dans plusieurs pays du monde. En revanche, jusqu'à l'heure actuelle aucun cas n'a été signalé aux Etats-Unis.

Récemment, l'utilisation des technologies moléculaires, notamment la RT-PCR et le séquençage ont permis une augmentation de la détection de nouveaux variants d'IBV dans l'Europe (Worthington *et al.*, 2008). Cependant, il est important de se rappeler que la détection d'un variant par des méthodes moléculaires ne signifie pas nécessairement que le virus concerné cause des problèmes majeurs de la maladie. Ceux-ci peut être illustrée par le variant IB italien 02 (Italy 02). Ce virus semble être facilement détectable par RT-PCR (Jones *et al.*, 2005; Dolz *et al.*, 2006), mais il est difficile à isoler, et son association avec une épidémie mondiale reste à établir (De Wit *et al.*, 2011).

Un autre exemple de variant est le Qx. Cette souche est facilement isolée et détectée par RT-PCR, elle est associée à de grande perte avicole, notamment chez la poule pondeuse et reproductrice, elle est responsable du syndrome de fausses pondeuses avec des chutes dans la production d'oeufs. Chez le poulet de chair, elle est associée à des problèmes rénaux et respiratoires. Ce variant a été initialement décrit en Chine, causant des proventriculites chez le poulet de chair, à la fin des années 1990 (Yu *et al.*, 2001), ensuite il a été détecté tout au long de la Russie (Bochkov *et al.*, 2006), et il est apparu dans beaucoup de pays de l'Europe (Beato *et al.*, 2005; Benyeda *et al.*, 2009; Stoker, 2013). Bien qu'aucun vaccin homologué n'est disponible jusqu'à présent, mais un certain succès a été rapporté dans le contrôle de ses effets à l'aide des vaccins BI disponibles sur le marché (Terregino *et al.*, 2008; De Wit *et al.*, 2009).

VIRUS DE LA BRONCHITE INFECTIEUSE AVIAIRE EN AMÉRIQUE

La bronchite infectieuse aviaire a pour la première fois été observée dans le Nord Dakota aux Etats-Unis (USA) en 1930, Ainsi l'étiologie virale a été décrite par Schalm et Beach (1936), les premières cultures sur œufs embryonnés

ont été réussies par Beaudette et Hudson (1937). Ensuite plusieurs rapports ont décrits plusieurs variants de l'IBV circulant aux USA (Fabricant *et al.*, 1998; De Wit *et al.*, 2011; Jackwood, 2012; Cook *et al.*, 2012).

Dans le cadre d'une étude d'épidémiologie-rétrospective, étalée sur onze ans et en utilisant le génotypage par RT-PCR, Jackwood *et al.* (2005) ont identifié 82 variants de l'IBV au USA, principalement Mass, Connecticut (Conn), JMK, Holte, Gray et Iowa, avec une prévalence maximale du génotype connu Arkansas (Ark).

En 2008, deux variants de l'IBV (GA07 et GA08), causant des symptômes respiratoires aiguë et pour les quelles les vaccins Mass et Ark ne protègent pas, ont été isolés dans les élevages de poulet de chair à l'Etat de Georgia et au sud de la Californie. L'analyse moléculaire de la glycoprotéine S1 a montré que les deux variants possèdent une séquence unique du gène S1 (De Wit *et al.*, 2011; Jackwood, 2012).

En Amérique latine, Mass a été isolé pour la première fois au Brésil (Hipólito, 1957), cependant le variant Ark, endémique dans le continent américain, n'a été identifié qu'en 1986 (De Wit *et al.*, 2011). Récemment, plusieurs génotypes ont été identifiés au Brésil par des études moléculaires de la glycoprotéine S1 (Montassier *et al.*, 2006, 2008), tandis qu'aucune expérimentation clinique pour évaluer la protection du vaccin H120 (unique vaccin utilisé dans ce pays) n'a été étudiée (Jackwood, 2012).

Hidalgo *et al.* (1976) ont décrit le premier isolement de l'IBV au Chili en 1975 (serotype Mass). Dans les années 1980, l'IBV a été identifié comme une cause majeure des problèmes respiratoires dans les élevages de poulets de chair, ainsi les sérotypes Mass et Conn ont été isolés.

Au Mexique, après l'isolement du sérotype Ark au début des années 1990 (De Wit *et al.*, 2011), l'utilisation des méthodes moléculaires ont permis l'identification, dans les élevages de poulets de chair, des variants locaux propres à ce pays (Gelb *et al.*, 2001).

De façon assez surprenante, les variants IBV n'ont pas été rapporté en Argentine jusqu'à très récemment, lorsque Rimondi *et al.* (2009), en utilisant uniquement les techniques moléculaires, ont détecté trois groupes de génotypes uniques à ce pays (en plus de Mass et Conn); Des techniques similaires ont été utilisées quelques années plus tôt en Colombie, et ils ont caractérisé génétiquement pour la première fois un variant local (Alvarado *et al.*, 2005).

VIRUS DE LA BRONCHITE INFECTIEUSE AVIAIRE EN AUSTRALIE

En raison de la situation géographique de ce continent, l'Australie est l'unique continent où l'IBV a toujours évolué d'une façon indépendante du reste du monde (Ignjatovic *et al.*, 2006). Plusieurs variants ont été isolés et caractérisés depuis le début des années 1960 (Cumming, 1963) et dont les analyses *in vivo* ont été réalisées avec ces variants, en particulier le serotype Australien «T» (Klieve and Cumming, 1988). L'utilisation des deux anticorps monoclonaux dirigés contre les protéines majeures de l'IBV et les études moléculaires basées principalement sur

le séquençage, a révélé plusieurs variants très différents des souches de références internationales (Ignjatovic *et al.*, 2006). Ignjatovic *et al.* (2002) dans le cadre d'une étude comparative, rétrospective, moléculaire et pathogénique de 25 souches australiennes, isolées entre 1960 et 1990. Ces auteurs, en utilisant les résultats du séquençage du fragment S1, ont classés les isolats de l'IBV en trois groupes, le premier regroupe les souches classiques, tandis que 2^{ème} et 3^{ème} groupes contiennent les nouvelles souches émergentes en Australie. Pour l'étude clinique de pathogénicité, parmi 12 souches d'IBV isolées entre 1961 et 1976, neuf ont eu un tropisme néphropathogène. Cependant, seulement trois sur 13 souches isolées entre 1981 et 1994 ont été associés à des néphrites. Les auteurs ont suggéré un changement dans le tropisme tissulaire des souches d'IBV dans le temps, ainsi les souches très néphropathogène isolées entre (1960 à 1970) ont changé du tropisme pour les voies respiratoires dominant dans les années 1980 et au début des années 1990.

VIRUS DE LA BRONCHITE INFECTIEUSE AVIAIRE EN ASIE

Au cours de ces dernières années, de nombreuses études ont été réalisées dans différents pays du continent asiatique.

En Malaisie, où l'IBV a été isolé pour la première fois en 1967, des variants ont été identifiés depuis 1976 (Lohr, 1977). Plus récemment, des études épidémiologiques et moléculaires rétrospectives sur des souches isolées en Malaisie et Singapour ont montré la co-circulation de plusieurs variants avec la souche classique Mass (Yu *et al.*, 2001). Ces variants présentent un maximum d'homologie moléculaire avec des variants isolés en Chine et au Taiwan (Yu *et al.*, 2001). Ces auteurs ont suggéré que les variants identifiés ont circulé en Asie depuis très longtemps. Cette constatation a été corroborée par l'étude de Zulperi *et al.* (2009), qui ont utilisé le séquençage et l'analyse phylogénétique pour étudier deux variants isolés en Malaisie avec 10 années d'intervalle. Le premier isolat a été semblable à plusieurs variants chinois, tandis que l'autre a été caractérisée comme nouveau variant unique à la Malaisie, cependant aucune étude de protection croisée n'a été effectuée sur ces variants.

Depuis les années 1950, l'IBV a causé des pertes économique très importantes en Thaïlande malgré l'utilisation de nombreux vaccins. Une étude moléculaire par l'analyse phylogénétique du gène S1 a identifié deux groupes de variants IBV en Thaïlande: le premier groupe était unique au pays, tandis que le deuxième groupe a montré une relation génétique très étroite avec des variants chinois, y compris le variant émergent A2 (Pohuang *et al.*, 2009). Les mêmes auteurs ont publié en 2011, l'apparition d'un nouveau variant, par une recombinaison homologue naturelle sur la partie S1 du génome de l'IBV. Cette recombinaison a été identifiée entre la souche locale et le variant Qx (Pohuang *et al.*, 2011).

Les variants de l'IBV ont été associés à des épidémies de la maladie en Corée au milieu des années 1980 (Song *et al.*, 1998). Initialement, les vaccins à base de la souche

Mass ont permis de maîtriser la maladie, mais depuis 1990, des épidémies ont été observées dans des élevages vaccinés, avec un accroissement de l'incidence des troubles néphropathologiques. Des études récentes ont rapporté davantage la diversité génétique des variants coréens isolés à partir des élevages infectés; dont certains étaient indigène au pays, tandis que d'autres partagent des relations génétique avec les variants des pays de la région (Lee *et al.*, 2008).

Au Japon, Mase *et al.* (2004) ont fait une étude moléculaire détaillée des variants de l'IBV. Ces auteurs ont identifié trois groupes génétiques majeurs. Un groupe, présent uniquement au Japon depuis au moins 1960, tandis que les deux autres, qui ont été identifié à partir des souches isolées, était liés à des variants chinois et taïwanais. Ces groupes étaient très distincts des souches isolées en Europe ou aux Etats-Unis. Cependant, le génotype 4/91 est le seul variant universel isolé au Japon (Mase *et al.*, 2008).

A Taiwan, les premiers isolats ont été identifiés Mass sérotype au début des années 1960. Récemment, Kuo *et al.*, (2010) ont suggéré dans leur étude, que la dominance d'un variant local, est le résultat d'une recombinaison dans la partie 5' du gène N entre un IBV local et un IBV étranger. L'échec de la vaccination avec la souche Mass contre ce variant dominant en Taiwan a conduit le pays à la mise au point et la production d'un vaccin à partir de cette souche locale indigène (Wang et Hang, 2000).

Plusieurs publications sur les variants de l'IBV ont été publiées en Chine, mais malheureusement, les chercheurs ne sont pas toujours d'accord sur la même nomenclature pour les variants détectés (Jackwood, 2012). Actuellement, neuf groupes génétiques différents ont été reconnu en Chine: LX4 (QX), LDT3, LHLJ, BJ, LDL (Q1), N1 / 62, et LSC (Han *et al.*, 2011), de plus que les virus de type Mass et 793B. A l'issue de cette étude, Deux variants qui restent avec un impact clinique et économique très importants en Chine, à savoir le variant QX désigné par LX4 et le variant Q1 dans le groupe de LDL; ces deux génotypes sont importants en raison de leur pouvoir pathogène et leur distribution à grande échelle.

En Israël, Mass serotype était le seul type détecté pendant de nombreuses années jusqu'à ce que le serotype 793B (Israël/793B/variant 1/96) a été identifié en 1996. Deux ans plus tard, un nouveau virus Israël/variant 2/98 a été caractérisée (Calisson *et al.*, 2001). D'autres variants ont été également caractérisés, notamment Israël/IS720/720/99 et Israël/IS720/885/00, appartenant à la fois au type IS720 (Meir *et al.*, 2004). En Iran et en Irak, le type Mass et 793B ont été rapportés (Shapouri *et al.*, 2004). En outre un variant Irak/Sul/01/09 appartenant au type israélien IS720 a été caractérisé (Mahmood *et al.*, 2011).

Les deux génotypes Mass et 793B ont été les plus fréquemment rapportés en Inde depuis 1991 (Elankumaran *et al.*, 1999). Au cours des années 2000, des lésions néphropathologiques ont été observées chez les oiseaux de moins de 2 semaines d'âge, ainsi plusieurs souches néphropathologiques ont été identifiés (Bayry *et al.*, 2005), y compris l'Inde / PDRC / Pune / 9/99.

VIRUS DE LA BRONCHITE INFECTIEUSE AVIAIRE EN AFRIQUE

En Afrique du sud, l'IBV était pendant plusieurs années associé au syndrome de la grosse tête, c'est qu'au début des années 1980, que Morley et Thomson, (1984) ont pu isoler un virus IBV supposé comme variant. Ensuite, Cook *et al.*, (1999), ont identifié et caractérisé un variant d'IBV différent de la souche vaccinale Mass par une étude de protection croisée. La seule autre étude faite sur la détection des variants d'IBV dans l'Afrique subsaharienne est le rapport de Ducatez *et al.* (2009), qui a caractérisé un nouveau variant nommé «IBADAN» au Nigeria et au Niger, qui était antigéniquement différent des autres génotypes connus.

Cependant, aucune association de ce variant avec la pathogénicité n'a été démontrée et il n'y a pas d'information sur la capacité des vaccins actuellement disponibles pour protéger contre ce variant. Toffan *et al.*, (2011) ont identifié pour la première fois en Afrique et particulièrement en Zimbabwe, le génotype Qx, en utilisant le séquençage de la glycoprotéine S1.

En Egypte, les variants de l'IBV ont été identifiés depuis les années 1950, avec l'isolement et l'identification par des tests de sero-neutralisation d'un variant étroitement liée au variant D3128 néerlandais (Sheble *et al.*, 1986). Par la suite, plusieurs variants liées soit aux types Mass (Egypte/Masse/F/03), ou à d'autres variants européennes (D274 (Egypte/D274/D/89)) ou des variants israéliens, ont été identifiés par l'analyse génétique de l'IB dans ce pays (Abdel Moneim *et al.*, 2006, 2012).

En Tunisie, Bouroga *et al.* (2009, 2012) ont utilisé à la fois des outils moléculaires, sérologiques et pathogéniques pour identifier des isolats de l'IBV, ainsi l'étude de pathogénicité des variants tunisiens TN20/00 et TN335/01 a confirmé la sévérité de leur pouvoir pathogène avec des scores cliniques et lésionnels assez élevés. L'évaluation de la capacité du vaccin Massachusetts H120 à protéger les oiseaux contre ces isolats, a démontré un faible niveau de protection, en particulier vis-à-vis de l'isolat TN20/00.

Au Maroc, le premier isolement et identification de l'IBV a été rapporté par El-Houadfi et Jones (1985), ainsi cinq isolats désigné D, E, F, H et M ont été sérologiquement lié au sérotype Mass, alors qu'un nouveau variant entérotrope, connu sous le nom IB 'G' était différent du sérotype Mass et d'autres sérotypes européens connus à cette époque. Les auteurs ont démontré par une infection expérimentale; que le vaccin Mass (H120) confère une faible protection contre la souche G (El Houadfi *et al.*, 1986). Par la suite, le séquençage du gène S1 a montré que le variant 'G' et le variant 4/91 sont étroitement liés génétiquement, partageant probablement une origine commune (Jones *et al.*, 2004).

En 2004, Alarabi a mené une étude moléculaire pour identifier la relation entre les variants d'IBV en circulation sur le terrain et les lésions nephropathologiques observées dans les élevages de poulets de chair au Maroc entre 1996 et 2000. Ainsi, trois groupes différents ont été caractérisés par RT-PCR couplée avec le polymorphisme de longueur des

fragments de restriction (RFLP). Les isolats du groupe I ont été identifiés comme Mass, les autres groupes IBV (groupe II et groupe III) étaient différents. L'isolat 12/97 représentatif du groupe III, a donné des lésions rénales très remarquables et un taux très élevé de mortalité, en comparaison avec isolat 7/97 du groupe II. L'étude de protection croisée a montré que l'utilisation des deux vaccins H120 et 4/91, aux 1 et 14^{ème} jours d'âge, respectivement, donne une meilleure protection contre l'isolat 12/97 en comparaison une seule vaccination avec H120 ou 4/91. En outre, le séquençage du site de restriction de cet isolat, a montré une très forte homologie avec le variant G (Alarabi, 2004).

El Bouqdaoui *et al.* (2005) ont montré par une étude antigénique, moléculaire et pathogénique des isolats viraux issus des poulets non vaccinés, l'existence de 5 génotypes dont trois différents des souches vaccinales Ma5 et 4/91.

CONCLUSION

La situation épidémiologique de l'IBV dans chaque pays du monde est très complexe, en raison de la diversité antigénique associée à l'émergence de nouveaux sérotypes et génotypes de ce virus. Les études relatives à cette topique ont été analysées et résumées dans le présent travail. Ainsi plusieurs variants sont ubiquitaires et présents dans presque tout les pays du monde, en revanche plusieurs variants indigènes à chaque pays ont été rapportés.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abdel-Moneim A.S., El-Kady M.F., Ladman B.S. and Gelb J.Jr. (2006). S1 gene sequence analysis of a nephropathogenic strain of avian infectious bronchitis virus in Egypt. *Virol. J.* 3: 78.
- Alarabi M.A.H. (2004). A field study of kidney disease among the broiler flocks in Morocco and its relationship with infectious bronchitis virus. Agronomy and Veterinary Institute Hassan II. PhD thesis.
- Alvarado I.R., Villegas P., Mossos N. and Jackwood M.W. (2005). Molecular characterization of avian infectious bronchitis virus strains isolated in Colombia during 2003. *Avian Dis.*, 49: 494-499.
- Bayry J., Goudar M.S., Nighot P.K., Kshirsagar S.G., Ladman B.S., Gelb Jr.J., Ghalsasi G.R. and Kolte G.N. (2005). Emergence of a nephropathogenic avian infectious bronchitis virus with a novel genotype in India. *J. Clin. Microbiol.*, 43: 916-918.
- Schalm O.W. and Beach J.R. (1936). Cultural Requirements of the Fowl-Coryza Bacillus. *J. Bacteriol.* 31(2): 161-169.
- Beato M.S., De Battisti C., Terregino C., Drago A., Capua I. and Ortali G. (2005). Evidence of circulation of a Chinese strain of infectious bronchitis virus (QXIBV) in Italy. *Vet. Rec.* 156: 720.
- Beaudette F.R. and Hudson C.B. (1937). Cultivation of the virus of infectious bronchitis. *J. Am. Vet. Med. Ass.* 90: 51-60.
- Benyeda Z., Mato T., Suveges T., Szabo E., Kardi V., Abonyi-Toth Z., Rusvai M. and Palya V. (2009). Comparison of the pathogenicity of QX-like, M41 and 793/B infectious bronchitis strains from different pathological conditions. *Avian Pathol.* 38: 449-456.

- Bochkov Y.A., Batchenko G.V., Shcherbakova L.O., Borisov A.V. and Drygin V.V. (2006). Molecular epizootiology of avian infectious bronchitis in Russia. *Avian Pathol.* 35: 379-93.
- Bourogâa H., Miled K., Larbi I., Nsiri J., Gribâa L., El Behi I., Benrhouma W., Allagui F., Sassi H. et Ghram A. (2009a). La bronchite infectieuse aviaire en Tunisie: séroprévalence, pathogénicité et étude de compatibilité vaccins-isolats. *Arch Inst Pasteur Tunis* 86: 1-4
- Bourogâa H., Miled K., Gribâa L., El Behi I. and Ghram A. (2009b). Characterization of new variants of avian infectious bronchitis virus in Tunisia. *Avian Dis.* 53: 426-433.
- Bourogâa H., Hellal I., Hassen J., Fathallah I. and Ghram A. (2012). S1 gene sequence analysis of new variant isolates of avian infectious bronchitis virus in Tunisia. *Vet. Medicine: Res. and Rep.* 3: 41-48.
- Cavanagh D., Davis P.J. and Mockett A.P. (1988). Amino acids within hypervariable region 1 of avian coronavirus IBV (Massachusetts serotype) spike glycoprotein are associated with neutralization epitopes. *Virus Res.*, 11:141-150.
- Cook J.K.A., Orbell S.J., Woods M.A. and Huggins M.B. (1996). A survey of the presence of a new infectious bronchitis virus designated 4/91 (793B). *Vet. Rec.* 138: 178-180.
- Cook J.K.A., Orbell S.J., Woods M.A. and Huggins M.B. (1999). Breadth of protection of the respiratory tract provided by different live-attenuated infectious bronchitis vaccines against challenge with infectious bronchitis viruses of heterologous serotypes. *Avian Pathol.* 28: 477-485.
- Cook J.K.A., Jackwood M. and Jones R.C. (2012). The long view: 40 years of infectious bronchitis research. *Avian Pathol.* 41: 239-250.
- Cumming R.B. (1963). Infectious avian nephrosis (uraemia) in Australia. *Aust Vet.* 39: 145-147.
- Darbyshire J.H. (1980). Assessment of cross-immunity in chickens to strains avian infectious bronchitis virus using tracheal organ cultures. *Avian Pathol.* 9: 179-184.
- De Wit J.J. and Van de Sande H. (2009). Efficacy of combined vaccines at day of hatch against a D388 challenge in SPF and commercial chickens. In U. Heffels-Redmann and E.F. Kaleta (Eds.). Proceedings of the VIth International Symposium on Corona- and Pneumoviruses and Complicating Pathogens. Rauschholzhausen, Germany, 177-182.
- De Wit J. J., Cook J. K. and Van der Heijden H. M. (2011). Infectious bronchitis virus variants: a review of the history, current situation and control measures. *Avian Pathol.* 40: 223-35.
- Dolz R., Pujols J., Ordóñez G., Porta R. and Majó N. (2006). Antigenic and molecular characterization of isolates of the Italy 02 infectious bronchitis virus genotype. *Avian Pathol.* 35: 77-85.
- Dolz R., Pujols J., Ordonez G., Porta R. and Majó N. (2008). Molecular epidemiology and evolution of avian infectious bronchitis virus in Spain over a fourteen-year period. *Virology* 374: 50-59.
- Ducatez M.F., Martin A.M., Owoade A.A., Olatoye I.O., Alkali B.R., Maikano I., et al. (2009). Characterization of a new genotype and serotype of infectious bronchitis virus in Western Africa. *J Gen Virol.*, 90: 2679-2685.
- Elankumaran S., Balachandran C., Chandran N.D., Roy P., Albert A. and Manickam R. (1999). Serological evidence for a 793B related avian infectious bronchitis virus in India. *Vet. Rec.* 144: 299-300.
- El Bouqdaoui M., Mhand R.A., Bouayoune H. and Ennaji M.M. (2005). Genetic Grouping of Nephropathogenic Avian Infectious Bronchitis Virus Isolated in Morocco. *Inter. J. Poul. Sci.* 4: 721-727.
- El-Houadfi M. and Jones R. C. (1985). Isolation of avian infectious bronchitis viruses in Morocco including an enterotropic variant. *Vet. Rec.* 116: 445.
- El-Houadfi M., Jones R.C., Cook J.K. and Ambali A.G. (1986). The isolation and characterization of six avian infectious bronchitis viruses isolated in Morocco. *Avian Pathol.* 15: 93-105.
- Fabricant J. (1998). The early history of infectious bronchitis. *Avian Dis.* 42: 648-650.
- Gelb J., Ladman B.S., Tamayo M., Gonzalez M. and Sivanandan V. (2001). Novel infectious bronchitis virus S1 genotypes in Mexico 1998-1999. *Avian Dis.* 45: 1060-1063.
- Gough et al. 1992 Gough R.E., Randal C.J., Dagless M., Alexander D.J., Cox W.J. and Pearson D. (1992). A "new" strain of infectious bronchitis virus infecting domestic fowl in Great Britain. *Vet Rec.*, 130: 493-494.
- Hidalgo H., Gallardo R. and Rosende S. (1976). Isolation of infectious bronchitis virus from broiler chickens in Chile. *Avian Dis.*, 20: 601-603.
- Hipolito O. (1957). Isolamento e identificação do vírus da bronquite infecciosa das galinhas no Brasil. *Arquivo Escola Veterinaria Universidade de Minas Gerais*, 10: 131-151.
- Ignjatovic J., Ashton D.F., Reece R., Scott P. and Hooper P. (2002). Pathogenicity of Australian strains of avian infectious bronchitis virus. *J. Comp. Pathol.* 126: 115-23.
- Ignjatovic J., Gould G. and Sapats S. (2006). Isolation of a variant infectious bronchitis virus in Australia that further illustrates diversity among emerging strains. *Arch. Virol.* 151: 1567-1585.
- Jackwood M. J., Brown T. P. and Huff G. R. (2005). Reproduction of proventriculitis in commercial and specific-pathogen-free broiler chickens. *Avian Dis.*, 49: 352-360.
- Jackwood M.W. (2012). Review of Infectious Bronchitis Virus Around the World. *Avian Dis.*, 56:634-641.
- Jones R.C., Savage C.E., Naylor C.J., Cook, J.K.A. and El-Houadfi M.A. (2004). Possible North African progenitor of the major European infectious bronchitis variant (793B, 4/91, CR88). In E.F. Kaleta and U. Heffels-Redmann (Eds.). Proceedings of the IV International Symposium on Avian Corona- and Pneumovirus Infections. Rauschholzhausen, Germany, 105-111.
- Jones R.C., Worthington K.J., Capua I. and Naylor C.J. (2005). Efficacy of live infectious bronchitis vaccines against a novel European genotype, Italy 02. *Vet. Rec.* 156: 646-647.
- Klieve A.V. and Cumming R.B. (1988). Immunity and cross-protection to nephritis produced by Australian infectious bronchitis viruses used as vaccines. *Avian Pathol.* 17: 829-839.

- Kuo S.M., Wang C.H., Hou M.H., Huang Y.P., Kao H.W. and Su H.L. (2010). Evolution of infectious bronchitis virus in Taiwan: characterisation of RNA recombination in the nucleocapsid gene. *Vet. Micro.* 144: 293-302.
- Lee E. K., Jeon W.J., Lee Y.J., Jeong O.M., Choi J.G., Kwon J.H. and Choi K.S. (2008). Genetic diversity of avian infectious bronchitis virus isolates in Korea between 2003 and 2006. *Avian Dis.* 52: 332–337.
- Lohr J.E. (1977). Studies on avian infectious bronchitis virus in New Zealand. I. Serotypes. *New Zealand Vet. J.*, 25: 48-51.
- Mahmood, Z.H., Sleman R.R. and Uthman A.U. (2011). Isolation and molecular characterization of Sul/01/09 avian infectious bronchitis virus, indicates the emergence of a new genotype in the Middle East. *Vet. Microbiol.* 150: 21–27.
- Mase M., Tsukamoto K., Imai K. and Yamaguchi S. (2004). Phylogenetic analysis of avian infectious bronchitis virus strains isolated in Japan. *Arch. Virol.* 149: 2069-2078.
- Mase M., Inoue T., Yamaguchi S. and Imada T. (2008). Existence of avian infectious bronchitis virus with a European-prevalent 4/91 genotype in Japan. *J. Vet. Med. Sc.* 70: 1341-1344.
- Meir R., Rosenblut E., Perl S., Kass N., Ayali G., Perk S. and Hemsani E. (2004). Identification of a novel nephropathogenic infectious bronchitis virus in Israel. *Avian Dis.* 48: 635-641.
- Meulemans G., Carlier M.C., Gonze M., Petit P. and Vandebroek M. (1987). Incidence, characterisation and prophylaxis of nephropathogenic avian infectious bronchitis viruses. *Vet. Rec.* 120: 205-206.
- Montassier M.F.S., Brentano L., Richtzenhain L.J. and Montassier H.J. (2006). Genetic diversity on S1 glycoprotein of avian infectious bronchitis virus strains isolated in Brazil between 1988-2000. In U. Heffels-Redmann and E.F. Kaleta (Eds.). Proceedings of the Vth International Symposium on Corona- and Pneumovirus Infections. Rauischholzhausen, Germany, 119-131.
- Montassier M.F.S., Brentano L., Montassier H.J. and Richtzenhain L.J. (2008). Genetic grouping of avian infectious bronchitis virus isolated in Brazil based on RT-PCR/RFLP analysis of the S1 gene. *Pesquisa Vet. Brasileira*, 28: 190-194.
- Morley, A.J. and Thomson, D.K. (1984). Swollen-head syndrome in broiler chickens. *Avian Dis.*, 28: 238-243.
- Parsons D., Ellis M.M., Cavanagh D. and Cook J.K.A. (1992). Characterisation of an infectious bronchitis virus isolated from vaccinated broiler breeder flocks. *Vet. Rec.* 131: 408-411.
- Picault J.P., Drouin P., Guittet M., Bennejean G., Protais J., L'Hospitalier R., et al. (1986). Isolation, characterisation and preliminary cross-protection studies with a new pathogenic avian infectious bronchitis virus (strain PL-84084). *Avian Pathol.* 15: 367-383.
- Pohuang T., Chansiripornchai N., Tawatsin A. and Sasipreeyajan J. (2009). Detection and molecular characterization of infectious bronchitis virus isolated from recent outbreaks in broiler flocks in Thailand. *J. Vet. Sc.* 10: 219-223.
- Pohuang T., N. Chansiripornchai A. Tawatsin J. and Sasipreeyajan. (2011). Sequence analysis of S1 genes of infectious bronchitis virus isolated in Thailand during 2008–2009: identification of natural recombination in the field isolates. *Virus Gen.* 43: 254–260.
- Rimondi A., Craig M.I., Vagnozzi A., König G., Delamer M. and Pereda A. (2009). Molecular characterization of avian infectious bronchitis virus strains from outbreaks in Argentina (2001-2008). *Avian Pathol.*, 38: 149-153.
- Schalk, A.F. and Hawn, M.C. (1931). An apparently new respiratory disease in baby chicks. *J. Am. Vet. Med. Assoc.* 78, 413–422.
- Sheble A., Sabry M.Z., Davelaar F.G., Burger A.G., Khafagy A.R., Moustafa M.M. and Henna M. (1986). Present status of infectious bronchitis in Egypt. *J. Egypt. Vet. Med. Asso.* 46: 393-411.
- Song C.S., Lee Y.J., Kim J.H., Sung H.W., Lee C.W., Izumiya Y., et al. (1998). Epidemiological classification of infectious bronchitis virus isolated in Korea between 1986 and 1997. *Avian Pathol.* 27: 409-416.
- Stooker L. (2013). Pan-European survey on the distribution of different strains of Infectious Bronchitis virus in 2011, World Veterinary Poultry Association, French branch (GF-AMVA), Nantes, France, 383.
- Terregino C., Toffan A., Beato M.S., De Nardi R., Vascellari M., Meini A., et al. (2008). Pathogenicity of a QX strain of infectious bronchitis virus in specific pathogen free and commercial broiler chickens, and evaluation of protection induced by a vaccination programme based on the Ma5 and 4/91 serotypes. *Avian Pathol.* 37: 487-493.
- Toffan A., Monne I., Terregino C., Cattoli G., Hodobo C.T., Gadaga B., Makaya P.V., Mdlongwa E. and Swiswa S. (2011). QX-like infectious bronchitis virus in Africa. *Vet. Rec.* 169:589.
- Wang C.H. and Huang Y.C. (2000). Relationship between serotypes and genotypes based on the hypervariable region of the S1 gene of infectious bronchitis virus. *Arch Virol.* 145: 291-300.
- Worthington K. J., Currie R. J. W. and Jones R. C. (2008). A reverse transcriptase-polymerase chain reaction survey of infectious bronchitis virus genotypes in Western Europe from 2002 to 2006. *Avian Pathol.* 37: 247-257.
- Yu L., Jiang Y., Low S., Wang Z., Nam S.J., Liu W. and Kwang J. (2001). Characterization of three infectious bronchitis virus isolates from China associated with proventriculus in vaccinated chickens. *Avian Dis.* 45: 416-424.
- Zanella A., Coaro R., Fabris G., Marchi R. and Lavazza A. (2000). Avian infectious bronchitis virus: isolation of an apparently new variant in Italy. *Vet. Rec.* 146: 191-193.
- Zanella A., Lavazza A., Marchi R., Moreno Martin A. and Paganelli F. (2003). Avian infectious bronchitis: characterization of new isolates from Italy. *Avian Dis.* 47: 180-185.
- Zulperi Z.M., Omar A.R. and Arshad S.S. (2009). Sequence and phylogenetic analysis of S1, S2, M, and N genes of infectious bronchitis virus isolates from Malaysia. *Virus Gen.* 38: 383-391.