

Particularités physiologiques du dromadaire : conséquences pour son alimentation

C. KAYOULI
CHAIRE DE ZOOTECHNIE
INA TUNIS
TUNISIE

J.P. JOUANY
C. DARDILLAT
CRNH
INRA THEIX
63122 ST GENES-CHAMPANELLE
FRANCE

J.L. TISSERAND
INRA-ENESAD DE RECHERCHES ZOOTECHNIE
DIJON
FRANCE

RESUME - Contrairement à ce qui est connu chez les ruminants classiques, les poches estomacales chez le dromadaire sont au nombre de 3 et le premier compartiment comprend des glandes sécrétoires. Celles-ci contribuent à augmenter le pouvoir tampon du contenu et y limiter les risques d'acidose. Un taux de dilution plus élevé et un temps de séjour plus long des particules solides, y augmentent l'utilisation de glucides pariétaux par les microbes de l'estomac des camélidés. Un taux élevé de recyclage de l'urée sanguine y favorise la croissance microbienne. Toutefois, dans l'état actuel de nos connaissances, il convient d'allier ces connaissances scientifiques à la tradition, pour définir le rationnement du dromadaire, dans le but d'utiliser rationnellement les parcours et de lutter contre la désertification.

Mots-clés : Dromadaire, physiologie, alimentation, digestion.

SUMMARY - "Physiological features of the dromedary: feeding implications". Unlike what is known of classical ruminants, the dromedary has three stomach compartments, the first of which contains secretion glands. These contribute to an increase of the buffer effect of the content and limit the risk of acidosis. A higher dilution rate and a longer passage time for solid particles, increase off the degradation of wall glucides by the camelid stomach microbes. A high rate of recycling of blood urea favours microbial growth. Nonetheless, given the state of the art, it is convenient to combine scientific knowledge with tradition in the definition of dromedary rations, in order to make a rational use of ranges and to fight against desertification.

Key words: Dromedary, physiology, feeding, digestion.

Introduction

Dans les zones arides et semi-arides, les fourrages sont irrégulièrement disponibles

et leur valeur nutritive est souvent médiocre. Ces conditions sévères d'alimentation sont peu favorables à l'élevage des bovins et des petits ruminants alors que le dromadaire est capable de bien s'y adapter.

Dans les zones naturelles plus favorables, le dromadaire est réputé mieux utiliser que les autres catégories de ruminants, les parcours et les résidus de cultures pauvres qui sont faiblement exploités.

Les études physiologiques qui ont été réalisées essentiellement par une équipe de chercheurs de l'Ecole Vétérinaire de Hanovre (v. Engelhardt), complétées récemment par des travaux scientifiques sur la digestion microbienne chez les camélidés, mis en place par une équipe de chercheurs (J.P. Jouany, C. Dardillat : France ; D.I. Demeyer : Belgique et C. Kayouli : Tunisie), ont permis de mieux comprendre les particularités de la physiologie digestive et d'expliquer les aptitudes nutritionnelles spécifiques des camélidés. Les conséquences pratiques pour leur alimentation seront discutées dans cette synthèse.

Rappels sur les caractéristiques anatomiques et physiologiques des pré-estomacs des camélidés

Les pré-estomacs des camélidés rappellent ceux du ruminant classique, mais présentent des différences notables : le compartiment 3 qui correspond au feuillet est confondu avec la caillette ; la première poche stomacale "rumen" appelé "compartiment 1" se présente sous forme d'un seul réservoir réniforme incurvé sur lui-même ; alors que la deuxième poche "réseau" appelé "compartiment 2" est beaucoup plus petite et largement ouverte sur la première poche. Le compartiment est tapissé sur sa plus grande partie d'une muqueuse pluristratifiée de type oesophagien ; en outre il présente de même que le compartiment 2 des organes particuliers "les sacs glandulaires" formés de cellules en doigts de gants tapissées d'une muqueuse glandulaire à une seule couche qui secrète du mucus (Jouany et Kayouli, 1989).

Comme chez les ruminants classiques, les pré-estomacs des camélidés renferment une population microbienne abondante assurant la dégradation des aliments, notamment des fibres végétales.

Particularités digestives et conséquences alimentaires chez les camélidés

Pouvoir tampon dans les poches stomacales

Les digesta sont tamponnées par les sécrétions salivaires qui contiennent les minéraux nécessaires (bicarbonates et phosphates) pour maintenir un pH favorable à la dégradation microbienne, surtout à l'activité cellulolytique.

Il a été observé que les glandes salivaires chez les camélidés ressemblaient sur les plans morphologiques et physiologiques à celles des bovins et des moutons mais qu'elles sécrètent une quantité plus importante de salive plus riche en bicarbonates et en phosphates (Kay *et al.*, 1989). De plus, il a été constaté que la muqueuse des "sacs glandulaires" sécrète une quantité modérée de bicarbonates et de phosphates qui joueraient un rôle supplémentaire dans le pouvoir tampon du contenu (Eckerlin et Stevens, 1973).

La plus grande production de salive chez les camélidés a des conséquences importantes sur l'utilisation digestive des aliments, particulièrement ceux riches en lignocellulose :

- i. Un recyclage plus important d'azote uréique sanguin par la salive
- ii. Une meilleure stabilité des conditions physico-chimiques (pH) qui favorise la digestion ruminale.

Dans plusieurs essais, nous avons observé des valeurs de pH plus élevées et plus stables chez les camélidés que chez les moutons bien que les concentrations en acides gras volatiles (AGV) aient été comparables, voire même supérieures chez les premiers (Table 1). Récemment, nous avons trouvé avec un régime riche en céréale (50% de la ration) un pouvoir tampon des digesta du compartiment 1 en milieu acide significativement plus élevé chez les dromadaires par rapport à celui mesuré chez les moutons. A l'inverse les digesta de dromadaires ont un pouvoir tampon en milieu basique plus faible comparé à celui des moutons, aussi bien avec un régime à base de fourrages grossiers qu'avec un régime riche en concentré (Table 2).

Ces phénomènes indiquent qu'avec des régimes riches en glucides fermentescibles, les risques d'acidose seraient très limités chez les camélidés par contre les risques d'intoxication avec des régimes riches en azote solubles sont grands (voir paragraphe Digestion et utilisation de l'azote).

Taux de dilution du liquide stomacal

Il est généralement admis qu'il existe une relation positive entre les apports de bicarbonate dans le rumen et le taux de dilution dans le rumen (Harrison *et al.*, 1975).

Un pouvoir tampon élevé favorise donc le renouvellement de la phase liquide ruminale. Dans nos essais (Kayouli *et al.*, 1992) ainsi que dans ceux réalisés par d'autres (Claerhout *et al.*, 1990 ; Heller *et al.*, 1986) il a été observé que la phase liquide dans les pré-estomacs des camélidés se renouvelle plus rapidement que dans le rumen de moutons (Table 3).

Cette particularité physiologique donnerait un avantage nutritionnel aux camélidés, car un taux de dilution élevé est favorable à l'activité microbienne surtout cellulolytique suite à une élimination rapide des produits de fermentation et un renouvellement rapide de la population microbienne qui est en moyenne plus jeune. En effet, certains auteurs rapportent que l'absorption des AGV est plus importante chez les camélidés

et que l'épithélium glandulaire des "sacs glandulaires" est très perméable aux AGV avec échange de bicarbonates (Schmidt-Nielsen, 1964 ; Engelhaus et Sallman, 1972).

En définitive, les sécrétions salivaires et stomacales plus importantes chez les camélidés augmentent le pouvoir tampon et le taux de dilution et constituent un mécanisme efficace de la digestion et de l'utilisation des fourrages pauvres chez les animaux.

Table 1. Paramètres de fermentation dans les pré-estomacs des dromadaires et d'ovins

Paramètre	Animaux	Essais			
		(1) 2°-4 ⁺	(2) 2°-3 ⁺	(3) 4°-4 ⁺	(4) 4°-4 ⁺
pH	Dromadaires	6,5*	6,6*	6,8	6,3
	Moutons	6,2	6,3	6,7	6,1
N-NH ₃ (mg par 100 ml)	Dromadaires	13*	22*	4,4*	12*
	Moutons	19	27	7,3	15
AGV (mmol par l)	Dromadaires	95*	97	82*	86*
	Moutons	71	92	69	75
H. acet. (% molaire)	Dromadaires	61	72*	71*	65
	Moutons	61	75	73	65
H. prop. (% molaire)	Dromadaires	20	17*	17	18
	Moutons	26	15	16	18
H. butyr. (% molaire)	Dromadaires	16*	10*	9	14
	Moutons	10	9	8	12

* : Valeurs sur une même colonne significativement différents ($P < 0,05$)

° : Nombre de dromadaires

+ : Nombre de moutons

(1) : Régime alimentaire à base de grignons d'olive et son de blé (60 : 40). Kayouli *et al.* (1991)

(2) : Régime alimentaire à base de foin vesce-avoine complétementé par 500 et 100 g de concentré. Kayouli *et al.* (1992)

(3) et (4) : Régimes alimentaires à base de foin de vesce avoine (3) et foin : concentré (50 : 50). (4) : essais en cours

La flore microbienne

La population de bactéries dans les pré-estomacs des camélidés a été peu étudiée (Williams, 1963 ; Ghosal *et al.*, 1981). Par contre plusieurs observations ont été faites sur la population des protozoaires (Jouany et Kayouli, 1989). Comme cela est présenté dans la Table 4, nous avons trouvé dans nos essais un nombre total plus faible de protozoaires dans les pré-estomacs des camélidés comparés à ceux des moutons. Le mélange de protozoaires est généralement de type A chez le mouton, alors que les camélidés hébergent une population de type B caractérisée par la présence du genre *Epidinium* sp. Celle-ci pourrait donner un avantage aux camélidés, car elle est considérée plus active dans la dégradation de la cellulose (Jouany, 1990).

Table 2. Pouvoir tampon dans les pré-estomacs de dromadaires et d'ovins

Animaux	Essais (1)			
	4°-4 ⁺		4°-4 ⁺	
	meq HCl	meq NaOH	meq HCl	meq NaOH
Dromadaires	11,1	2,0	11,0*	2,6*
Ovins	10,6	2,2	8,6	4,8

* : Valeurs sur une même colonne significativement différentes (P < 0,05)

(1) : Régimes alimentaires à base de foin de vesce-avoine

° : Nombre de dromadaires

+ : Nombre de moutons

Temps de séjour des aliments dans les pré-estomacs

Le temps de séjour des aliments dans les pré-estomacs des ruminants est considéré comme un facteur déterminant de la digestion surtout si le fourrage est riche en ligno-cellulose dégradée lentement.

Ainsi, contrairement à l'évolution de la phase liquide, nous avons trouvé que les particules alimentaires ou "phase solide" séjournent plus longtemps dans les pré-estomacs des dromadaires que dans le rumen de mouton (Table 2). Ces résultats ont été également observés par d'autres auteurs (Claerhout *et al.*, 1990 ; Lechner-Doll *et al.*, 1991). Le temps de séjour élevé des aliments dans le compartiment 1 du dromadaire explique la capacité d'ingestion plus faible de ces animaux (Table 5).

Les camélidés sont donc adaptés à la digestion des fourrages ligneux en utilisant mieux les aliments peu digestibles qu'ils ingèrent en quantité faible.

Digestibilité des aliments

Dans les essais comparatifs menés avec des petits ruminants nous avons trouvé que les camélidés ont une meilleure aptitude à digérer les aliments (Table 6). Cet avantage en faveur des camélidés est d'autant plus important que le fourrage est riche en ligno-cellulose (Kayouli *et al.*, 1991). Nos résultats confirment les travaux réalisés en Egypte sur l'utilisation digestive chez les dromadaires nourris à base de sous-produits de faible valeur nutritive tels que les pulpes d'olive et les noyaux de dattes (Gihad *et al.*, 1989).

Table 3. Temps de rétention des particules alimentaires et du volume liquide dans les pré-estomacs de dromadaires et de moutons

Animaux	Vitesse de sortie (D %h ⁻¹) et temps de séjour (heures) de la phase liquide				Vitesse de sortie (K %h ⁻¹) et temps de séjour (heures) de la phase solide			
	Essai (2)		Essai (5)		Essai (2)		Essai (5)	
	D (%h ⁻¹)	(h)	D (%h ⁻¹)	(h)	K (%h ⁻¹)	(h)	K (%h ⁻¹)	(h)
Dromadaires (n = 2)	17	6	19	5	1,8*	55*	3,2	32
Moutons (n = 3)	12	8	11	9	3,4	30	4,5	22

* : Valeurs sur une même colonne significativement différentes (P < 0,05)

(2) : Régime alimentaire à base de foin vesce-avoine complétement par 500 et 100 g de concentré respectivement par dromadaire et par mouton. Kayouli *et al.* (1992)

(5) : Régime alimentaire à base de foin vesce-avoine. Claerhout *et al.* (1990)

Dans l'état actuel de nos connaissances nous avons pu expliquer la meilleure utilisation digestive des fourrages pauvres chez les camélidés par trois mécanismes distincts dont les effets s'ajoutent et qui ont été discutés plus haut.

- i. Une activité cellulolytique plus grande des micro-organismes dans les pré-estomacs des camélidés,
- ii. Un pouvoir tampon plus important qui permet de maintenir des conditions de pH plus stable dans le compartiment 1,
- iii. Un temps de séjour de particules alimentaires plus long permettant aux micro-organismes fixés d'être plus efficaces,
- iv. Un turnover plus rapide de la phase liquide qui pourrait favoriser l'efficacité de la synthèse microbienne.

Digestion et utilisation de l'azote

Dans l'ensemble des essais conduits, nous avons constaté que les concentrations en azote ammoniacales (N - NH₃) étaient plus faibles dans les pré-estomacs des camélidés, particulièrement dans les premières heures qui suivent la distribution de l'aliment. Farid *et al.* (1985) ont également montré que les concentrations en N - NH₃ étaient plus faibles chez les camélidés en comparaison aux petits ruminants et cet écart entre espèces animales croît davantage après une période de jeûne hydrique prolongée. Ces résultats suggèrent une synthèse microbienne plus importante (suite à l'utilisation de l'N - NH₃) et/ou une épargne d'azote alimentaire (moins de dégradation chez les camélidés). Dans ces conditions les apports en acides aminés dans les intestins seraient plus élevés.

Table 4. Nombre total (10⁵) et types de protozoaires chez les dromadaires et les moutons

Animaux	Nombre total				Types			
	Essais				Essais			
	(1)	(2)	(3)	(4)	(1)	(2)	(3)	(4)
	2°-4 ⁺	2°-3 ⁺	4°-4 ⁺	4°-4 ⁺				
Dromadaires	3,3*	3,1*	2,7*	3,3*	B	B	B	B
Moutons	4,4	6,2	4,1	5,0	A	A	A	A

* : Valeurs sur une même colonne significativement différentes (P < 0,05)

(1) : Régime alimentaire à base de grignons d'olive, son de blé (60 : 40) (Kayouli *et al.*, 1991)

(2) : Régime alimentaire à base de foin vesce-avoine complémenté par 500 et 100 g de concentré respectivement par dromadaire et par mouton (Kayouli *et al.*, 1992)

(3) et (4) : Régime alimentaire à base de foin vesce-avoine (3) et foin : concentré (50 : 50) : essais en cours

° : Nombre de dromadaires

+ : Nombre de moutons

Plusieurs études ont montré que les camélidés présentent une meilleure aptitude au recyclage de l'azote endogène, comparés aux bovins et aux petits ruminants ; ceci est d'autant plus important que l'alimentation est à base de fourrages pauvres en azote soluble. Selon Emmanuel *et al.* (1976) ; Engelhardt et Schneider (1977) et Engelhardt (1978) ; 90% de l'azote uréique sanguin peut être recyclé chez les camélidés.

Le recyclage d'azote chez les camélidés améliore considérablement leur bilan azoté (Gihad *et al.*, 1989). Les excréments d'azote urinaire plus faibles chez les camélidés sont fortement réduites en période de jeûne hydrique prolongée (Gihad *et al.*, 1989).

Chez les ruminants classiques, les excréments azotés urinaires sont positivement corrélés aux quantités d'azote ingérées par l'animal. Cela montre que les reins jouent un rôle important dans l'élimination des excès d'azote endogène. Selon Engelhardt *et al.* (1984), l'épargne d'azote urinaire très importante chez les camélidés serait due au recyclage important par la salive associé au mécanisme spécifique de fonctionnement de la filtration glomérulaire des reins. Leur capacité de rétention et de réabsorption d'azote uréique serait supérieure chez les camélidés.

Table 5. Ingestion d'aliments chez les dromadaires et les moutons (kg MS par 100 kg PV)

Animaux	Essais		
	(1)	(2)	(3)
	2°-4 ⁺	2°-3 ⁺	4°-4 ⁺
Dromadaires	1,2*	1,5*	1,0*
Moutons	3,1	2,5	2,0

(1) : Animaux nourris à base de grignons d'olive et de son de blé (60 : 40) avec distribution limitée de paille : 500 g et 100 g respectivement par dromadaire et par mouton (Kayouli *et al.*, 1991)

(2) : Animaux nourris à base de foin de vesce-avoine à volonté complétement avec 500 et 100 g de concentré contenant 10% d'urée (Kayouli *et al.*, 1992)

(3) : Animaux nourris à base de foin de vesce-avoine (essai en cours)

° : Nombre de dromadaires

+ : Nombre de moutons

Ces phénomènes ont des conséquences importantes sur l'alimentation azotée pratique de ces animaux.

Cas de rations pauvres en azote

L'azote uréique sanguin recyclé à travers les sécrétions salivaires et la paroi des pré-estomacs, est hydrolysé par les micro-organismes qui l'utilisent pour la synthèse de leurs protéines. Par conséquent, avec des régimes alimentaires déficitaires en azote, le recyclage d'azote endogène chez les camélidés permet de rétablir un niveau normal de protéosynthèse microbienne qui aura pour conséquences d'une part de stimuler la digestion cellulolytique et d'autre part d'améliorer l'apport en acides aminés pour l'animal.

Cas des rations riches en azote dégradable

Puisque la rétention rénale de l'azote uréique est élevée chez les camélidés, ceux-ci sont mal adaptés à des régimes alimentaires riches en azote dégradable ou contenant une part importante d'urée, particulièrement s'ils sont par ailleurs carencés en énergie appropriée.

Table 6. Digestibilité des aliments chez les dromadaires et les moutons

Essai	Animaux	Substrat étudié	Disparition MS (%)	Méthode
(1)	Dromadaires (N = 2)	Paille de blé	29*	<i>in sacco</i> (48 h)
	Moutons (N = 4)		21	
	Dromadaires	Foin vesce-avoine	56*	
	Moutons		47	
Dromadaires	Mélange : 60% grignons d'olive et 40% son de blé	54*		
Moutons		47		
	Dromadaires	Berseen	84	
	Moutons		82	
(2)	Dromadaires (N = 2)	Foin vesce-avoine	61*	<i>in vivo</i>
	Moutons (N = 3)		53	
(3)	Dromadaires (N = 4)	Foin vesce-avoine	54*	<i>in sacco</i> (72 h)
	Moutons (N = 4)		44	
(4)	Dromadaires (N = 4)	Foin vesce-avoine	49*	<i>in sacco</i> (72 h)
	Moutons (N = 4)		40	

* : Valeurs sur une même colonne significativement différentes ($P < 0,05$)

(1) : Régime alimentaire à base de grignons d'olive ; son de blé (60 : 40) ; Kayouli *et al.* (1991)

(2) : Régime alimentaire à base de foin vesce-avoine complétementé par 500 et 100 g de concentré par dromadaire et par mouton respectivement ; Kayouli *et al.* (1992)

(3) et (4) : Régimes alimentaires à base foin vesce-avoine (3) et foin : concentré (50 : 50) : essais en cours

De plus, comme il est indiqué dans la Table 2, nous avons observé un pouvoir tampon des contenus du compartiment 1 des dromadaires faible en milieu alcalin. Lorsque la concentration en N - NH₃ augmente, le pH devient élevé et la vitesse d'absorption d'N - NH₃ se trouve accrue. Dans de telles conditions, les reins ne peuvent pas éliminer les excès très importants d'azote uréique sanguin et les risques d'intoxication deviennent élevés.

Selon Engelhardt (1978), lorsque les camélidés reçoivent une alimentation contenant de l'azote non protéique, il est recommandé d'apporter un complément en énergétique approprié et d'observer une période d'adaptation suffisamment longue (10 semaines), au cours de laquelle la distribution sera progressive.

Quelles conséquences pratiques ?

Malgré les progrès effectués ces dernières années dans la connaissance du comportement alimentaire et de la physiologie digestive du dromadaire, il n'est pas encore possible d'établir des recommandations alimentaires précises pour le dromadaire, cet animal fascinant susceptible de survivre dans des milieux particulièrement arides.

Il convient d'être prudent et de raisonner son alimentation en tenant compte des observations faites sur le terrain, en un mot, de la tradition.

Toutefois, il est possible à la lumière des travaux réalisés par le groupe bénéficiant du contrat C.E.E. de faire quelques recommandations, malheureusement encore partielles, aux éleveurs.

En effet, si le dromadaire est apte à trouver sa nourriture en faisant des choix sur les parcours dans des conditions qui ne sont pas complètement expliquées, il est incontestable que sa production reste faible, ce qui ne permet pas un niveau correct de revenu pour les petits éleveurs. Comment augmenter la production de cette espèce qui a tendance à se sédentariser et peut jouer un rôle dans l'animation touristique ?

Il faut se garder de raisonner par rapport à des ruminants plus connus comme les bovins. Car nous venons de voir que sa physiologie digestive apparaît différente de celle d'un vrai ruminant.

Il faut utiliser l'aptitude du dromadaire à utiliser les fourrages pauvres, pour valoriser au mieux les sous-produits disponibles localement (grignons d'olives, déchets de dattes par exemple) ce qui est déjà pratiqué dans les régions concernées.

Il convient de plus d'augmenter l'utilisation des fourrages lignifiés par une complémentation appropriée sous forme de céréales en évitant par une distribution modérée de créer des phénomènes de substitution. L'orge, en particulier, peut jouer un rôle efficace.

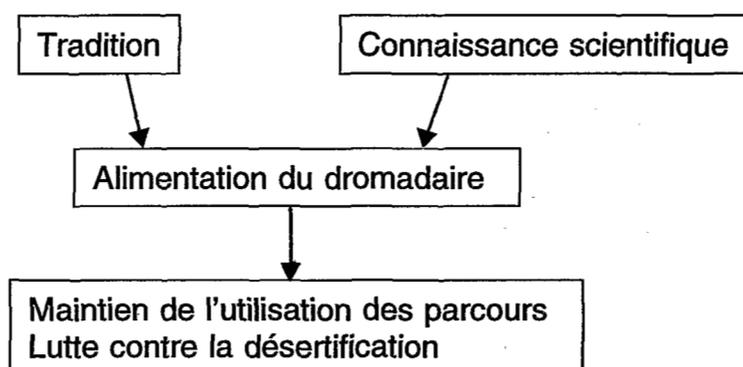
Il n'apparaît pas nécessaire de préconiser une alimentation azotée de haute qualité étant donné l'aptitude du dromadaire à recycler son urée sanguine. Pour utiliser au

mieux l'aptitude de l'écosystème microbien de son préestomac à synthétiser, à partir de cette source d'azote soluble, des protéines microbiennes, il faut apporter une petite quantité d'énergie rapidement dégradable.

Il convient de mettre au point une complémentation permettant de pallier les carences alimentaires minérales et vitaminées les plus connues.

En ce qui concerne enfin l'abreuvement, bien que le dromadaire s'avère particulièrement apte à résister à la sécheresse, ce qui est légendaire, il est souhaitable dans toute la mesure du possible de mettre à sa disposition de l'eau aussi régulièrement que possible car cela augmente son ingestion d'aliments secs. Un abreuvement régulier apparaît très important pour la femelle reproductrice et les jeunes en croissance notamment.

En conclusion : le schéma ci-dessous pourrait guider les éleveurs pour raisonner l'alimentation du dromadaire.



L'amélioration des conditions d'alimentation passe par un compromis entre les apports scientifiques et la tradition. L'importance de cette dernière devant diminuer au fur et à mesure que nous aurons fait des progrès dans la connaissance de la digestion et de l'alimentation des camélidés.

C'est ainsi que nous pourrons non seulement maintenir cette espèce qui contrairement à ce que certains pensent ne constitue pas le passé mais est susceptible dans l'avenir de maintenir la vie dans les zones arides et de lutter contre la désertification.

Références

CLAERHOUT, P., KAYOULI, C., TAOUEB, H., ALI-ALI, A., DEMEYER, D.J. (1990).
Vergelijking tussen de pensvertering bij schaaap en dromedaris. Dans : Proc. 15e
Studielag Nederlandstalige Voedingson derzoekers, Utrecht, 20 Avril 1990. A. Th.
Van't Klooster, ed., pp. 9-10.

- ECKERLIN, R.H., STEVENS, C.E. (1973). Bicarbonate secretion by the glandular saccules of the llama stomach. *Cornell Veterinarian* 63 : 436-445.
- EMMANUEL, B., HOWARD, B.R., EMADY, M. (1976). Urea degradation in the camel. *Canadian Journal of Animal Science* 56 : 595-601.
- ENGELHARDT, W.v., SALLMAN, H.P. (1972). Resorption und Sekretion im Pansen des Guanako (*Lama guanaco*). *Zentralblatt für Veterinärmedizin A* (19) : 117-132.
- ENGELHARDT, W.v., SCHNEIDER, W. (1977). Energy and nitrogen metabolism in the llama. *Animal Research and Development* 5 : 68-72.
- ENGELHARDT, W.v. (1978). Adaptation to low protein diets in some mammals. Dans : *Zodiac Symposium on Adaptation*. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, pp. 110-115.
- ENGELHARDT, W.v., RUBSAMEN, K., HELLER, R. (1984). The digestive physiology of camelids. Dans : *The camelid, an all purpose animal*. Volume 1. W. Ross Cockrill, ed., W. Scandinavian Institute of African studies, Uppsala, pp. 323-346.
- FARID, M.F.A., SOOUD, A.O., HASSAN, N.I. (1985). Effects of type of diet, of level protein intake on feed utilisation in camel and sheep. Dans : *Proceedings of the 3rd AAAP Animal Science Congress, Mai 1985, Seoul Korea*, pp. 781-784.
- GHOSAL, A.K., TANWAR, R.K., DWARAKNATH, P.K. (1981). Note on rumen micro-organisms and fermentation pattern in dromedary. *Ind. J. Anim. Sci.* 51 : 1011-1012.
- GIHAD, E.A., EL-GALLAD, T.T., SOOUD, A.E., ABOU EL-NASR, FARID, M.F.A. (1989). Feed and water intake, digestibility and nitrogen utilization by camels compared to sheep and goats fed low protein desert by products. Dans : *Actes du Séminaire sur la Digestion, la Nutrition et l'Alimentation du Dromadaire*. J.L. Tisserand, ed., Ouargla, Algérie, 28 Février - 1 Mars 1988, *Options Méditerranéennes A(2)* : 75-81.
- HARRISSON, D.G., BEEVER, D.E., THOMSON, D.J., OSBOURN, D.F. (1975). Manipulation of rumen fermentation in sheep by increasing the rate of flow of water from the rumen. *J. Agric. Sci.* 85 : 93-101.
- HELLER, R., LECHNER-DOLL, M., WEYRETER, H., ENGELHARDT, W.v. (1986). Forestomach fluid volume and retention of fluid and particles in the gastro-intestinal tract of dromedaries (*Camelus dromedarius*). *J. Vet. Med. A(33)* : 396-399.
- JOUANY, J.P., KAYOULI, C. (1989). La digestion microbienne chez les camélidés. Dans : *Actes du séminaire sur la digestion, la nutrition et l'alimentation du dromadaire*. J.L. Tisserand, ed., Ouargla, Algérie, 28 Février -1 Mars 1988, *Options Méditerranéennes A(2)* : 89-96.
- JOUANY, J.P. (1990). Effects of diet on population of rumen protozoa in relation to fibre digestion. Dans : *Pole of Protozoa and Fungi in Ruminant digestion*. R.A. Leng and J.V. Nolan, eds. Penambul Books, Armidale. Australie, pp. 59-74.

- KAY, R.N.B., ENGELHARDT, W.v., WHITE, R.G. (1980). The digestive physiologie of wild ruminants. Dans : Digestive Physiology and Metabolism in Ruminants. Y. Ruckwbusch et P. Thivendj, eds. MTP Press, Lancaster.
- KAYOULI, C., JOUANY, J.P., BEN AMOR, J. (1991). Comparison of microbial activity in the forestomachs of the dromadary and the sheep measured *in vitro* and *in sacco* on mediterranean roughages. Anim. Feed. Sci. Tech. 33 : 237-245.
- KAYOULI, C., JOUANY, J.P., DEMEYER, D.I., ALI-ALI, A., TAOUEB, H., DARDILLAT, C. (1992). Comparative studies on the degradations and mean retention time of solid and liquid phases in the forestomachs of dromadarius and sheep fed on low-quality roughages from Tunisia. Accepted in Anim. Feed. Sci. Tech.
- LECHNER-DOLL, M., KASKE, M., ENGELHARDT, W.v. (1991). Factors affecting the mean retention time of particles in the forestomach of ruminant and camelids. Dans : "Physiological aspects of digestion and metabolism in ruminants". T. Tsuda, Y. Sasaki and R. Kawashima, eds. Academic Press, Tokyo, Japon, pp. 455-483.
- SCHMIDT-NIELSON, K. (1964). Desert Animals. Clarendon Press, Oxford.
- WILLIAMS, V.J. (1963). Rumen functions in the dromedary. Nature 197 : 1221.