

# 植食性小型哺乳动物觅食的功能反应模型及其机制检验

陶双伦<sup>1</sup> 刘季科<sup>2\*</sup> 都玉蓉<sup>3</sup> 李俊年<sup>2</sup> 马建滨<sup>3</sup>

(1 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁, 810001)

(2 浙江大学生命科学学院, 杭州, 310012)

(3 青海师范大学生物系, 西宁, 810001)

**摘要:** 采用新鲜苜蓿叶片密集的食物斑块, 测定和检验根田鼠觅食苜蓿叶片功能反应模型及其机制。苜蓿叶片大小可调节根田鼠口量, 进而控制其瞬时摄入率; 根田鼠觅食苜蓿叶片的口量 ( $S$ ) 与其瞬时摄入率 ( $I$ ) 为渐进函数关系, 属  $\text{Type II}$  型功能反应, 回归方程为  $I = 0.094S / (0.001 + S)$ ; 根田鼠收获率 ( $B$ ) 随其口量 ( $S$ ) 的增加呈非线性递减, 回归方程为  $B = 0.095 / (0.001 + S)$ ; 最大处理速率的测定值与模型预测值极为近似; 瞬时摄入率测定值与预测值之间存在极显著 ( $P < 0.01$ ) 的线性回归关系。结果验证了植食性哺乳动物  $\text{Type II}$  型功能反应模型能有效地预测其瞬时摄入率动态, 收获与咀嚼间的竞争可调节其收获率及瞬时摄入率的假设。

**关键词:** 植食性小型哺乳动物; 根田鼠; 觅食功能反应; 叶片大小; 口量; 瞬时摄入率; 收获率

中图分类号: Q958.12 文献标识码: A 文章编号: 1000-1050(2002)01-0030-09

植食性哺乳动物对植物的功能反应是觅食生态学主要研究内容之一<sup>[1]</sup>, 为营养生态学家和进化生态学家所关注。

自 Solomon<sup>[2]</sup>和 Holling<sup>[3~4]</sup>提出动物捕食功能反应及其模型以来, 生态学家在不同的时空条件下, 对植食性哺乳动物功能反应进行了研究<sup>[5~13]</sup>, 并以各种方程测定和描述特定物种的功能反应<sup>[12~15]</sup>。但就整体而言, 尚未深入探讨动物对食物的摄入过程和制约功能反应的植物可利用性变量<sup>[16~18]</sup>, 建立的机制模型甚少<sup>[19~24]</sup>, 更缺乏对已有模型的检验<sup>[13,15,25]</sup>。

本文选择对植食性小哺乳动物根田鼠 (*Microtus oeconomus*) 觅食过程及摄入率具有显著作用的植物可利用性变量集紫花苜蓿 (*Medicago sativa*) 为材料, 在实验室条件下, 测定动物觅食行为对植物密度、生物量密度和植物大小的功能反应模型与机制。目的在于检验  $\text{Type II}$  型功能反应模型能有效地预测植食性小哺乳动物摄入率动态; 植食性小哺乳动物收获与咀嚼间的竞争可调节其收获率和摄入率的假设。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (38970149); 中国科学院海北高寒草甸生态系统开放站基金资助项目 (2040740)

作者简介: 陶双伦 (1968-), 男, 博士研究生, 主要从事动物行为生态学及进化生态学研究。

收稿日期: 2000-06-28; 修回日期: 2001-12-21

\*通讯作者

## 1 材料与方 法

以  $100 \times 30.5 \times 1.5 \text{ cm}^3$  的木质纤维板作为根田鼠觅食斑块。设置 10 个苜蓿叶片大小等级, 控制每个等级的叶片重量, 最小叶片干重为  $1.07 \pm 0.13 \text{ mg}$ , 最大叶片为  $10.09 \pm 0.83 \text{ mg}$ 。相邻叶片等级间干重相差为  $1 \text{ mg}$ , 叶片间距为  $1.0 \text{ cm}$ 。用小型金属夹将新鲜苜蓿叶片固定于觅食斑块, 构成食物密集斑块。

供试的实验动物群体、实验条件、实验程序、觅食行为测定装置及觅食行为参数估计, 已有报道<sup>[26]</sup>, 不再赘述。

以非线性回归分析, 检验实验个体摄入率对苜蓿叶片大小及其口量的功能反应格局, 并建立相应的功能反应模型。

在植食性哺乳动物觅食过程中, 由于颌的收获与咀嚼动作不能同时发生<sup>[25, 27]</sup>, 故其收获率为收获与处理每口食物所需时间的函数, 因此, 以方程<sup>[23]</sup>

$$\frac{1}{H} = B = \frac{R_{max}}{R_{max}h + S}$$

检验实验个体觅食苜蓿叶片收获与咀嚼间的功能关系, 并估计其收获率。式中,  $H$  为处理食物的时间 (min);  $B$  为收获率 (bites/min);  $\bar{h}$  为平均收获一口食物的时间 (min/bites);  $S$  为动物的口量;  $R_{max}$  为无收获时, 处理叶片的最大速率, 是一集合, 以咀嚼投入 ( $C_e$ ) (g/chew) 与咀嚼频次 ( $C_f$ ) (chews/min) 之积<sup>[23]</sup>估计:

$$R_{max} = C_e \times C_f$$

由于收获和咀嚼间的竞争约束动物对食物的摄入, 运用方程<sup>[23]</sup>

$$I = \frac{R_{max}S}{R_{max}h + S}$$

预测实验个体对苜蓿叶片的摄入率, 并依次估计  $R_{max}$ 。式中,  $I$  为动物的瞬时摄入率 (g/min)。

为检验功能反应模型的精确度, 分别比较最大处理速率  $R_{max}$  的测定值与预测值。以线性回归分析法, 分析摄入率测定值与预测值的相关性。

## 2 结果

根田鼠瞬时摄入率 ( $I$ ) 与苜蓿叶片大小 (leaf size) ( $LS$ ) 的反应为 型功能反应 (图 1),  $I$  随  $LS$  的增加呈渐进的双曲线函数增高。在  $LS$  增大的初期,  $I$  增高较快。次后, 随  $LS$  的增大,  $I$  增高渐趋减慢。当  $LS$  增至  $6 \text{ mg}$  附近时,  $I$  增高趋于停止, 亦即, 反应曲线为 型功能反应曲线。二者非线性回归方程为  $I = 0.094LS / (0.001 + LS)$ 。

然而, 根田鼠口量 ( $S$ ) 对  $LS$  变化的反应不一致 (图 2)。在  $LS$  增大的初期,  $LS$  与  $S$  几乎呈等量关系, 两个变量的散点分布集中。但随  $LS$  继续增加,  $S$  无明显变化, 表明根田鼠在觅食  $1 \sim 6 \text{ mg}$  小叶片或较小叶片时, 几乎能一口摄取一个叶片, 但在觅食  $6 \sim 10 \text{ mg}$  大叶片时, 则需两口或更多口。

根田鼠觅食苜蓿叶片的瞬时摄入率 ( $I$ ) 与其  $S$  的变化密切相关 (图 3)。在  $S$  增大

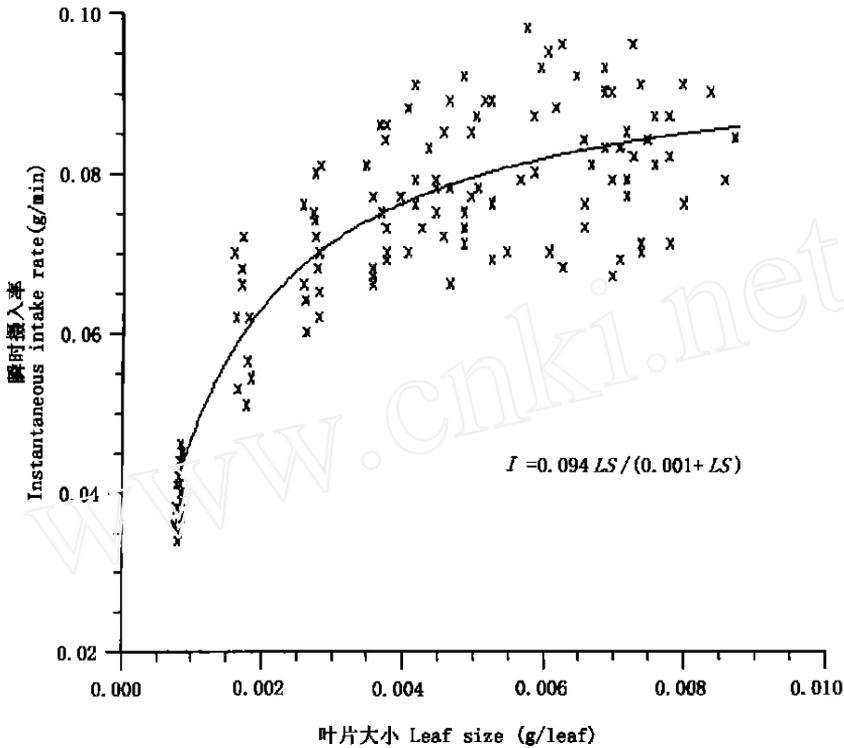


图1 根田鼠瞬时摄入率与叶片大小的渐进函数关系

Fig. 1 Asymptotic function relationship between instantaneous intake rates and leaf sizes in root voles

的初期,  $I$  增高较快。其后, 随  $S$  增加,  $I$  增高减慢, 在  $S$  接近 6 mg 时,  $I$  则不再增大。因之,  $I$  随  $S$  增加呈渐进增大,  $I$  是  $S$  的函数, 二者非线性回归方程为  $I = 0.094S / (0.001 + S)$ 。即根田鼠  $I$  对  $S$  为  $S$  型功能反应, 曲线属  $S$  型功能反应曲线。根田鼠  $S$  对其  $I$  的回归达到极显著水平 ( $F = 342.26, df = 1, 119, P = 0.000 < 0.01, R^2 = 0.71$ )。

根田鼠觅食苜蓿叶片的  $S$  型功能反应及其模型揭示, 以  $LS$  代替的  $S$  是预测  $I$  的主要变量。由于  $I$  是  $B$  与  $S$  的函数, 且受收获与咀嚼间功能竞争的约束, 因此,  $B$  对  $S$  能作出明显的反应。当觅食大叶片时, 则收获超过 1 口的叶片, 使收获与口量的函数反应快速下降。

根田鼠的  $B$  与  $S$  间存在渐进的递减关系 (图 4)。当  $S$  最小时,  $B$  最大; 其后, 随  $S$  的增大,  $B$  则以减速率下降; 当  $S$  增至最大值时,  $B$  达到最小值, 亦即  $B$  随  $S$  的增

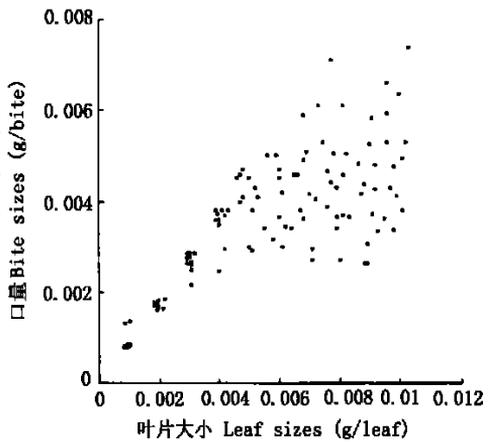


图2 根田鼠口量对苜蓿叶片大小的反应

Fig. 2 Response of bite sizes in root voles to sizes of alfalfa leaves

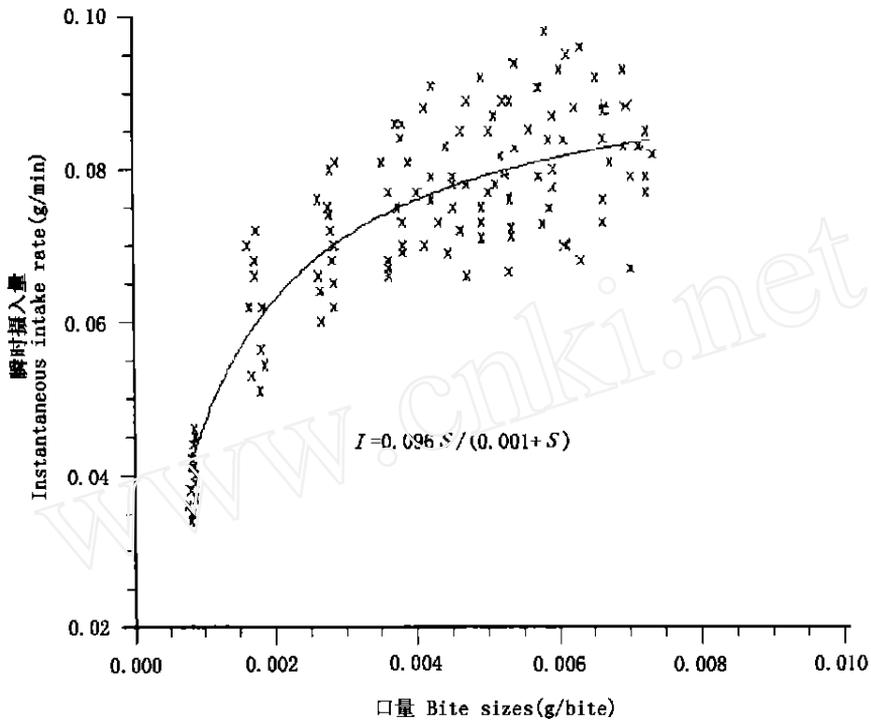


图3 根田鼠瞬时摄入率与口量的渐进函数关系

Fig. 3 Asymptotic function relationship between instantaneous intake rates and bite sizes in root voles

大呈非线性下降趋势，B 为 S 的函数，二者非线性回归方程为  $B = 0.095 / (0.001 + S)$ ，回归达到极显著水平 ( $F = 281.43$ ,  $df = 1.119$ ,  $P = 0.000 < 0.01$ ,  $R^2 = 0.82$ )。

前已述及，植食性哺乳动物型功能反应模型，不仅可预测根田鼠处理叶片时对其 I 的约束作用，且能反映咀嚼对根田鼠最大处理速率 ( $R_{max}$ ) 的限制效应。根田鼠觅食苜蓿叶片的  $R_{max}$  及  $R_{max}h$  测定值与型功能反应模型估计的预测值(表 1) 极为近似，表明根田鼠功能反应参数  $R_{max}$  及  $R_{max}h$  的测定值与预测值无明显差异。

根田鼠摄入率的测定值与模型估计的预测值的线性回归分析(图 5) 表明，二者回归达到极显著水平 ( $F = 387.54$ ,  $df = 1.119$ ,  $P = 0.000 < 0.01$ ,  $R^2 = 0.728$ )，其

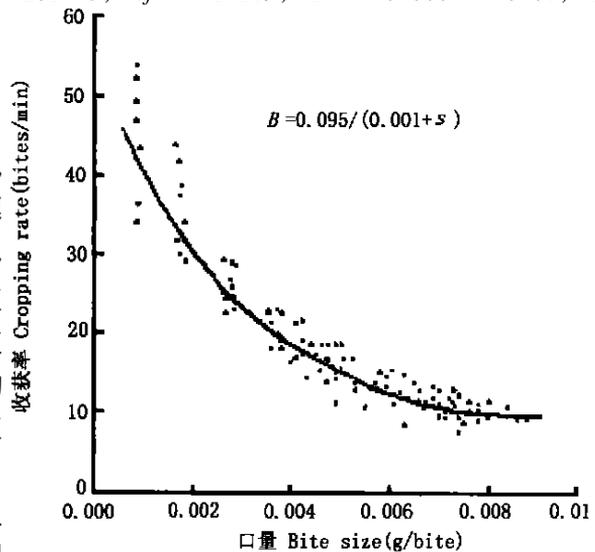


图4 根田鼠觅食苜蓿叶片收获率与其口量的非线性关系  
Fig. 4 Non-linear relationship between cropping rates and bite sizes for root voles foraging alfalfa leaves

线性回归方程为：

$$Y = 1.0776X - 0.0018。$$

表1 根田鼠觅食苜蓿功能反应的参数值

Table 1 Parameters of functional response in root voles foraging alfalfa leaves

参数值 Parameters	$C_f$ (chews/ min)	$1/C_e$ (chews/ g)	$R_{max}$ (g/ min)	$\bar{R}_{max}t$ (g)
观测的参数值 Observed parameters	448 ± 56	4562 ± 247	0.098 ± 0.008	0.0012 ± 0.0001
预测的参数值 Predicted parameters			0.095 ± 0.002	0.0011 ± 0.0002

上述检验结果说明，根田鼠觅食苜蓿叶片主要为收获与咀嚼间的竞争所调节，其型功能反应模型具有显著的可靠性和精确的预测性。

### 3 讨论

动物觅食功能反应模型源于对食肉动物觅食生态学过程的研究。植食性哺乳动物的觅食过程不同于食肉动物，因之，食肉动物功能反应模型不能反映植食性哺乳动物调节食物摄入的生态学过程。Holling<sup>[3]</sup>的捕食者—猎物圆盘方程和随机寄生模型，需要分析动物搜寻与处理的关系。食肉动物能将觅食时间分配给搜寻与处理动作，使二者不相重叠。此外，食肉动物功能反应模型是预测其单位时间捕获同等大小的猎物数量<sup>[2,28~31]</sup>。而植食性动物则不同，其食物大小动态具有明显的差异，甚至，所食同一种植物大小的变化常大于一个数量级。食肉动物常为消费特定猎物而终止搜寻活动，而植食性哺乳动物在口中处理食物的同时，还能继续搜寻下一个食物。因此，在时间上，搜寻与处理相互重叠。但是，当植物在空间分布充分集中时，搜寻与处理则不会产生竞争。

Gross等<sup>[13]</sup>通过分析植食性哺乳动物在食物密集斑块觅食的功能反应，提出型功能反应为Michaelis - Menten函数的假设。该假设认为，Holling<sup>[3]</sup>的圆盘方程与Michaelis - Menten函数的代数式恒等，动物收获率与口量的线性函数为Michaelis - Menten函数。因为，当给植食性哺乳动物提供的植物密度为一常量时，收获率的变化仍会超过一个数量级。显然，在数学意义上，植食性哺乳动物型功能反应模型与捕食者—猎物圆盘方程一致，但二者的作用机制不同<sup>[13]</sup>。

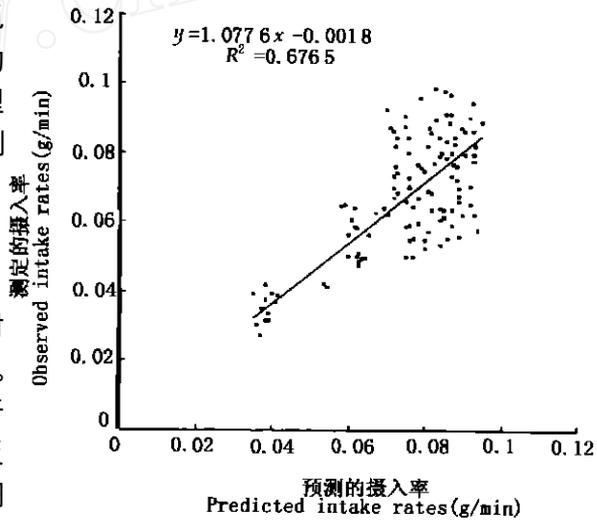


图5 根田鼠摄入率预测值与测定值线性回归分析

Fig.5 Linearly regressive analysis between predicted and observed intake rates in root voles

上述分析说明，植食性哺乳动物功能反应的调节机制与食肉动物不同。植食性哺乳动物以收获与咀嚼间的竞争调节摄入率。而食肉动物则以搜寻与处理调节摄入率。植食性哺乳动物能分配收获和咀嚼时间，使两者不能同时进行<sup>[28]</sup>。动物收获和咀嚼间的竞争不需要在收获下一口食物之前咀嚼完口腔中的食物，任何时刻都能以一次性咀嚼来处理几口食物，说明咀嚼对食物的收获率具有限制作用。动物将食物输入口中的速率不会超过为吞咽而输出的速率。由于大口量比小口量需更长时间的咀嚼，因此，颌运动的竞争可降低收获率。Spalinger 等<sup>[23]</sup>与 Laca 等<sup>[22]</sup>根据收获与咀嚼间的竞争调节机制提出，在食物密集条件下，预测植食性哺乳动物收获率与最大瞬时摄入率的一型功能反应方程，并对其机制作了深入的解释。已有的研究证明<sup>[13,18]</sup>，此类一型功能反应机制模型，对预测植食性哺乳动物收获率和摄入率具有可靠的准确性和应用性。根田鼠觅食苜蓿叶片的一型功能反应模型验证了植食性哺乳动物收获与咀嚼间的竞争调节其摄入率的假设。

然而，本项研究所揭示的根田鼠功能反应机制与 Clutton - Brook 等<sup>[32]</sup>的输入进食调节假设不同。输入进食调节假设认为，动物的口容量决定口量，且对最大摄入率具有限制作用。由于摄入率为一常数，因之，摄入率能对每口消费的食物量能作出直接反应；摄入率随口量的增大呈线性增高，即二型功能反应；并提出动物收获率对口量的反应不敏感。

与输入进食调节假设相反，根田鼠对苜蓿叶片的摄入率随口量和叶片大小的增大呈渐进的非线性增高（图 1，图 3），而收获率随口量的增大呈渐进的非线性下降（图 4）；以咀嚼频率（ $C_f$ ）和咀嚼投入（ $C_e$ ）直接估计的最大处理速率（ $R_{max}$ ）与模型的预测值极为近似（表 1）。这些结果充分证明，植食性哺乳动物口腔处理食物对收获率的调节作用，以及动物收获率对摄入率的限制作用。

一些生态学家认为，植食性哺乳动物收获与咀嚼间的竞争对其摄入率的调节，与其所食植物的结构和形态有关。植物组织纤维<sup>[33]</sup>和细胞壁厚度<sup>[14]</sup>可使动物的咀嚼投入增大，进而降低其最大处理速率，但对收获时间的直接作用甚小。具针和刺的植物可降低动物的收获率<sup>[34,35]</sup>。植物形态变化<sup>[36]</sup>可增加动物收获每口食物所需的时间。小型植物较大型植物更易为其形态结构所保护。当植物叶片增大时，动物需要投入更多的时间进行咀嚼，咀嚼投入的增大对收获率及摄入率的作用更大。

本项研究采用适口性强、纤维含量低的新鲜苜蓿叶片作为根田鼠食物，所获得的咀嚼投入、咀嚼频率以及由咀嚼投入与咀嚼频率估计的最大处理速率，可能与动物觅食其他植物所获得的结果有差异。

在检验功能反应模型的研究中，实验设计常受许多因素的限制，进而影响功能反应的合理性。本项实验为根田鼠提供高质量低纤维的苜蓿叶片，从而消除了食物的适口性和食物复杂的物理结构等不利因素对摄入率的潜在影响。由于选择具有强烈摄食动机和饥饿状态的根田鼠，因此对其摄入率具有明显的作用，且能影响动物功能反应模型的预测效果。

时间尺度是检验功能反应的另一个重点。测定植食性哺乳动物功能反应的时间尺度，即检验功能反应的时间参数，从几十秒、几分、几十分、几小时到大于 24 h 不等。

然而,已有的研究表明,较大的时间尺度可使动物收获与咀嚼间的竞争机制过程易与动物的消化抑制、饱食及厌腻过程相混淆。因此,本项实验在系统设计的首蓿斑块条件下,以小于60 s的时间尺度检验根田鼠功能反应机制,获得了比较理想的效果。

总括上述,根田鼠觅食苜蓿叶片可利用性变量集的功能反应,以及型功能反应机制模型,验证了本文提出的植食性哺乳动物觅食功能反应的假设,为深入探讨中亚青藏高原特殊环境植食性小哺乳动物觅食生态学,以及植食性哺乳动物与植物协同进化提供了依据。

致谢:承蒙苏建平研究员对数据分析的帮助,谨此表示感谢。

### 参考文献:

- [1] 陶双伦,刘季科,李俊年.植食性哺乳动物觅食的功能反应及其模型[J].兽类学报,2000,20(4):297-303.
- [2] Soloman M E. The natural control of vertebrate populations [J]. *Journal of Animal Ecology*, 1949, 18: 1-35.
- [3] Holling C S. Some characteristics of simple types of predation and parasitism [J]. *Canadian Entomologist*, 1959, 41: 386-398.
- [4] Holling C S. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation [J]. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 1965, 45: 1-60.
- [5] Skogland T. Comparative summer feeding strategies of arctic and alpine rangifer [J]. *Journal of Animal Ecology*, 1980, 49: 81-89.
- [6] Batzli G O, Jung H J G, Guntenspergen G. Nutritional ecology of microtine rodents: linear foraging rate curves for brown lemmings [J]. *Oikos*, 1981, 37: 112-116.
- [7] Wickstrom M L, Robbins C T, Hanley T A, Spalinger D E, Parish S W. Food intake and foraging energetics of elk and mule deer [J]. *Journal of Wildlife Management*, 1984, 48: 1285-1301.
- [8] Short J. The functional response of kangaroos, sheep and rabbits and arid grazing system [J]. *Journal of Applied Ecology*, 1985, 22: 435-447.
- [9] Hudson R J, Niefeld M T. Effect of forage depletion on the feeding rate of Wapiti [J]. *Journal of Range Management*, 1985, 38: 80-82.
- [10] Hudson R J, Watkins W G. Foraging rates of Wapiti on green and cured pastures [J]. *Canadian Journal of Zoology*, 1986, 64: 1705-1708.
- [11] Hudson R J, Frank S. Foraging ecology of bison in aspen boreal habitats [J]. *Journal of Range Management*, 1987, 40: 71-75.
- [12] Lundberg P. 1988. Functional response of a small mammalian herbivore: the disc equation revisited [J]. *Journal of Animal Ecology*, 57: 999-1006.
- [13] Gross J E, Shipley L A, Hobbs N T, Spalinger D E, Wunder B A. Foraging by herbivores in food-concentrated patches: tests of a math model of functional response [J]. *Ecology*, 1993a, 74: 778-791.
- [14] Spalinger D E, Hanley T A, Robbins C T. Analysis of the functional response in foraging in the stika black-tailed deer [J]. *Ecology*, 1988, 69: 1166-1175.
- [15] Lundberg P, Danell K. Functional response of herbivores: Tree exploitation by moose [J]. *Oikos*, 1990, 58: 378-384.
- [16] Moran N, Hamilton W D. Low nutritive quality as defense against herbivores [J]. *Journal of Theoretical Biology*, 1980, 86: 247-254.
- [17] Robbins C T, Hanley T A, Hangerman A E, Hjeljord O, Baker D L, Schwartz C C, Mautz W W. Role of tannins in defending plants against ruminants: Reduction in protein availability [J]. *Ecology*, 1987, 68: 98-107.

- [18] Gross J E, Hobbs N T, Wunder B A. Independent variables for predicting intake rate of mammalian herbivores: Biomass density, plant density, or bite size [J]? *Oikos*, 1993b, 68: 75 - 81.
- [19] Demment M W, Laca E A, Greenwood GB. Intake in grazing ruminants: a conceptual framework [A]. In: Owens F N ed. *Symp Proc: Feed intake by beef cattle* [C]. Anim Sci Dept, Agric Exp Stn, Oklahoma St Univ, 1987. 208 - 225.
- [20] Illius A W, Gordon IJ. The allometry of food intake in grazing ruminants [J]. *Journal of Animal Ecology*, 1987, 56: 989 - 999.
- [21] Lundberg P, Astrom M. Functional response of optimally foraging herbivores [J]. *Journal of Theoretical Biology*, 1990, 144: 367 - 377.
- [22] Laca E A, Demment M W. Modelling intake of a grazing ruminant in a heterogeneous environment [A]. In: Okubo T, Hubert B, Arnold eds. *Proceedings of the International Symposium on Vegetation-Herbivore Relationships* [C]. New York: Academic Press, 1992. 57 - 76.
- [23] Spalinger D E, Hobbs N T. Mechanisms of foraging in mammalian herbivores: New models of functional response [J]. *American Naturalist*, 1992, 140: 325 - 348.
- [24] Shiply L A, Spalinger D E. Mechanics of browsing in dense food patches: effects of plant and animal morphology on intake rate [J]. *Canadian Journal of zoology*, 1992, 70: 1743 - 1752.
- [25] Ardran GM, Kemp F H, Ride W D L. A radiographic analysis of mastication and swallowing in the domestic rabbit: *Oryctolagus cuniculus* [J]. *Proc Zool Soc Lond*, 1958, 130: 257 - 274.
- [26] 陶双伦, 刘季科等. 根田鼠瞬时摄入量对植物可利用性变量集功能反应的格局 [J]. *兽类学报*, 2001, 21 (4): 297 - 380.
- [27] Greaves W S. The jaw lever system in ungulates: a new model [J]. *Journal of Zoology*, 1978, 84: 271 - 285.
- [28] Fortelius M. Ungulate cheek teeth: Development, functional, and evolutionary interrelations [J]. *Acta Zoologica Fennica*, 1985, 180: 1 - 76.
- [29] Rogers D. Random search and insect population models [J]. *Journal of Animal Ecology*, 1972, 41: 369 - 383.
- [30] Trexler J C, McCulloch C E, Travis J. How can the functional response best be determined [J]? *Oecologia*, 1988, 76: 206 - 214.
- [31] Abrams P A. The effect of adaptive behavior on the type-2 functional response [J]. *Ecology*, 1990, 71: 877 - 885.
- [32] Clutton-Brock T H, Harvey P. The functional significance of variation in body size among mammals [M]. 1983. 632 - 663.
- [33] Balch C C. Proposal to use time spent chewing as an index of the extent to which diets for ruminants possess the physical property of fibrousness characteristic of roughness [J]. *British Nutrition*, 1971, 26: 383 - 392.
- [34] Dunham K M. The feeding behavior of time impala (*Aepyceros melampus*) [J]. *Australian Agricultural Research*, 1980, 18: 253 - 257.
- [35] Cooper S M, Owen-Smith N. Effects of plant spinescence on large mammalian herbivores [J]. *Oecologia*, 1986, 68: 446 - 455.
- [36] Men-naughton S J. Grazing lawns: animals in herds, plant form and coevolution [J]. *American Naturalist*. 1984, 124: 863 - 886.

## A MODEL AND TESTS OF ITS MECHANISM OF FUNCTIONAL RESPONSE ON SMALL MAMMALIAN HERBIVORES

TAO Shuanglun<sup>1</sup> LIU Jike<sup>2</sup> DU Yurong<sup>3</sup> LIJunnian<sup>2</sup> MA Jianbing<sup>1</sup>

(1 Northwest Plateau Institute of Biology, the Chinese Academy of Sciences, Xining, 810001)

(2 College of Life Science, Zhejiang University, Hangzhou, 310012)

(3 Department of Biology, Qinghai Normal University, Xining, 810001)

**Abstract:** Type- functional responses are frequently observed in mammalian herbivores feeding in patches where plants are concentrated in space. In the patches of fresh alfalfa (*Medicago sativa*) leaves, we devised leaf biomass density by changing leaf size to measured and the patterns and to tested the mechanism of the set of alfalfa leaf variables influencing on instantaneous intake rates of root voles (*Microtus oeconomus*). Alfalfa leaf size could control the intake rates of root voles through regulating bite size. There was an asymptotic functional relationship between bite size of root voles and their intake rates, which belonged to a type- functional response with a non-linear regression equation  $I = 0.094S / (0.001 + S)$ . With the increase and the decrease in the cropping rate, there was a relationship of non-linear decreasing with a non-linear regression equation  $B = 0.095 / (0.001 + S)$ . The observed and predicted maximum handling rates of root voles consuming alfalfa leaves were quite similar, and the regression of the observed and predicted intake rates was significantly different ( $P < 0.01$ ). These results fully indicated that (a) the hypothesis of the competition between mammalian herbivores cropping and chewing can regulate cropping rates and intake rates, and (b) the model of type- functional responses can effectively predict the intake rates of small mammalian herbivores.

**Key words:** Small mammalian herbivore; Root vole (*Microtus oeconomus*); Foraging functional response; Leaf size; Bite size; Instantaneous intake rate; Cropping rate