

基于 WLC 模型的七鳃鳗神经系统数值分析^{*}

刘深泉¹, 张同斌², 陈树春¹

(1. 华南理工大学 理学院, 广州 510640; 2. 河南工业大学 理学院, 郑州 450001)

摘要: 采用描述抑制连接的 WLC 模型分析外界刺激对七鳃鳗左右运动神经元的影响, 并利用 WLC 模型模拟七鳃鳗神经系统的动作电位, 结果表明, 在直流刺激和交流刺激 2 种方式下, 左右运动神经元的电位发放出现相互交替的变化. 在交流刺激情况下, 当刺激频率改变时, 运动神经元的 ISI 序列出现加周期现象. 这些数值结果解释了外界刺激情况下七鳃鳗的实验现象.

关 键 词: 七鳃鳗; 峰峰间期; WLC 模型; 运动神经元

中图分类号: R318.01

文献标识码: A

文章编号: 1671-0924(2008)09-0086-08

Numerical Analysis of Lamprey Neural System Based on WLC Model

LIU Shen-quan¹, ZHANG Tong-bin², CHEN Shu-chun¹

(1. Department of Applied Mathematics South China University of Technology, Guangzhou 510640, China;

2. College of Science, Henan University of Technology, Zhengzhou 450001, China)

Abstract: The WLC model is used to simulate the action potential of Lamprey neural system. The result shows that left or right motoneuron appears alternately fire in circumstances of direct-current and alternate-current stimulation. In circumstances of alternate-current stimulation, when we vary the stimulation frequency, the ISI sequence of motoneuron appears increasing periodic phenomena. These numerical results explain the experiment phenomena when lamprey is influenced by external stimulation.

Key words: Lamprey; ISI; WLC model; motoneuron

哺乳动物的脊椎神经系统十分复杂, 数量众多的神经元形成功能不同的中枢模式发生器, 控制动物的肌肉运动, 如漫步、行走和快跑等. 由于问题的复杂性, 对高等哺乳动物的脊椎神经系统的研究比较困难. 目前, 大量的研究集中在简单的脊椎神经系统, 如低等的脊椎动物七鳃鳗等. 由于七鳃鳗神经元数量相对于哺乳动物少得多, 运动

性质的实验研究相对容易, 因此, 很多文献选取七鳃鳗神经系统作为研究游泳运动的出发点, 分析七鳃鳗的脊椎神经系统的中枢模式发生器结构, 研究系统中左右运动神经元的变化节律, 肌肉收缩产生的牵张感受器神经元的反馈, 外界刺激对牵张感受神经元的影响等. 国外有许多学者对七鳃鳗进行实验研究, 特别是对七鳃鳗的中枢产生

^{*} 收稿日期: 2008-06-21

作者简介: 刘深泉(1964-), 男, 河南人, 博士, 教授, 主要从事神经传导、神经计算方面的研究.

的节律问题,例如 Sten Grillner 等利用七鳃鳗的实验结果给出具体的神经系统结构,并对网络结构中神经元的发放活动规律做出了理论描述,并利用包含离子通道的 Hodgkin-Huxley (HH)模型描述的神经元活动仿真了七鳃鳗游泳运动特性,包括用 3D 模型仿真七鳃鳗的前向游泳、后向游泳及改变游泳方向等运动姿势^[3-4]. Ekeberg 和 Li ZhaoPing 则利用模型分析七鳃鳗几个脊髓节段组成网络结构,研究七鳃鳗脊髓系统与七鳃鳗前向游泳、后向游泳及改变游泳方向的关系,实验发现,通过增强突触强度和外界刺激的输入可以控制七鳃鳗的游泳运动^[1]. Erik Svensson 和 Joshua Woolley 等则通过实验调节多巴胺浓度,研究突触连接强度对七鳃鳗模式运动的影响^[2]. 此外,很多作者实验研究七鳃鳗头部神经元和七鳃鳗脊椎侧部神经元受到的外界刺激对七鳃鳗整体运动节律的影响^[9-12].

许多模型可用于七鳃鳗神经系统动作电位的模拟,如 HH 模型、Chay 模型等,根据神经系统中神经元的发放分析,不仅可以利用运动神经元的发放分析七鳃鳗的运动特性,而且可以研究外界刺激的强度对七鳃鳗运动的影响. 例如计算神经元的 ISI(峰峰间期)序列,分析外界刺激和运动频率的关系,添加各类学习分析突触连接的变化等. 由于七鳃鳗神经系统中的神经元之间的关系是相互抑制的.

1 七鳃鳗网络结构

根据 Sten Grillner 等进行的七鳃鳗实验^[4],将具有相同特性的一簇神经元简化为一个神经元,可以得到七鳃鳗的简化网络结构. 如图 1 所示^[4],七鳃鳗的头部神经系统可抽象为 14 个神经元,系统网络中只包含兴奋和抑制 2 种连接关系,七鳃鳗神经系统中的兴奋以谷氨酸为神经递质,抑制以甘氨酸为神经递质连接神经元,神经系统包括 RS(脑干神经元)、SR 神经元(牵张感受器神经元)、脊髓节段神经元和 M(运动神经元)4 部分. 其中 SR 神经元分为 2 种:一种是起兴奋作用的 SR-E 神经元,另一种是起抑制作用的 SR-I 神

元. CPG(中枢节律产生器)由 E、I 和 C 神经元组成,由这 3 类神经元产生运动节律,其中 E 为兴奋的中间神经元, L 和 I 为 2 种起抑制作用的中间神经元. L 只对同侧的 I 神经元起抑制作用,而 I 神经元对对侧的节段神经元产生抑制作用. M 包含在一个脊椎节段内,CPG 通过产生运动节律输出到 M. M 自身不产生节律,只起节律输出的功能,控制肌肉运动,产生游泳运动,塑造了各种运动模式. 下面阐述各部分神经元的相互转化.

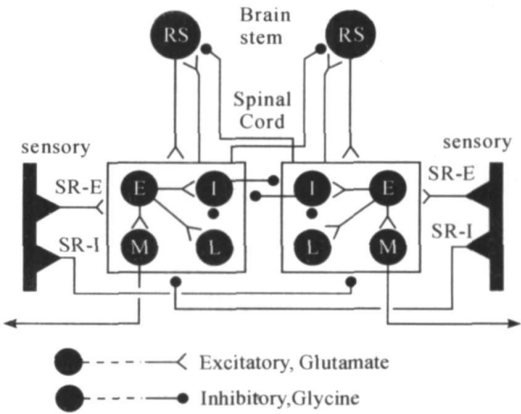


图 1 七鳃鳗简化头部神经系统结构

1) RS 兴奋七鳃鳗脊椎节段内的神经元, CPG 将产生的运动节律输出到 M, RS 从而可决定七鳃鳗运动的整体活动水平.

2) SR 神经元从躯干运动中接收外界刺激. 实验显示,当左肌肉收缩,右肌肉松弛时,七鳃鳗神经系统中的神经元将处于左脊椎兴奋、右脊椎抑制的状态.

这是因为左 E 将对同侧左 I 兴奋,左 I 将对对侧的脊椎抑制,这种机制保证左脊椎兴奋,右脊椎抑制;左 M 处于兴奋状态,右 M 处于抑制状态;右 SR 神经元处于兴奋程度不断增强的状态,左 SR 神经元处于兴奋程度不断减弱的状态.随着右 SR 神经元兴奋程度的增强,右 SR-E 将不断地使右脊椎兴奋,右 SR-I 将不断地抑制左脊椎,因此,经过一段时间后,右脊椎将从抑制状态转化为兴奋状态,而左脊椎将从兴奋状态转化为抑制状态.

在右脊椎变为兴奋状态,左脊椎变为抑制状态后,由 CPG 产生运动节律输出到 M,此时,由于右 E 对右 M 的兴奋不断地增强,且左 I 对右 M 的

抑制不断地减弱,从而右 M 将从抑制状态转化为兴奋状态;同样,由于左 E 对左 M 的兴奋不断地减弱,且右 I 对左 M 的抑制不断地增强,从而左 M 将从兴奋状态转化为抑制状态.

由于 M 连结肌肉组织,因此在右 M 变为兴奋状态后,右肌肉将产生收缩,从而右肌肉将从松弛状态转化为收缩状态;同理,左 M 变为抑制状态后,左肌肉将产生松弛,从而左肌肉将从收缩状态转化为抑制状态.

因此,左肌肉松弛,右肌肉收缩将使得神经系统中的神经元出现以下转化:左脊椎处于抑制状态,右脊椎处于兴奋状态;左 M 处于抑制状态,右 M 处于兴奋状态;右 SR 神经元处于兴奋强度不断减弱的状态,左 SR 处于兴奋程度不断增强的状态.如此周而复而,实现神经系统中各部分神经元状态的相互转化.

左肌肉和右肌肉收缩和松弛相互转化,将使脊髓节段向某一侧弯曲,然后有节奏的向另一侧弯曲,相邻脊髓节段连续收缩松弛以致于产生连续的波形,从而七鳃鳗通过收缩松弛肌肉以波形的方式从头到尾推动自身向前游泳.

Rabinowich 提出的 WLC 模型^[5],模型中单个神经元用 FitzHugh-Nagumo 描述,神经元之间包含相互抑制连接,其他连接关系描述为外界刺激,具体描述为: $x_i(t)$ 表示第 i 个神经元的膜电位, $y_i(t)$ 表示恢复变量, $z_i(t)$ 表示神经元之间的突触抑制影响, $G(x)$ 为单位阶跃函数.当 $x>0$ 时, $G(x)=1$,当 $x\leq 0$ 时, $G(x)=0$, g_{ji} 表示抑制连接强度,若第 j 个神经元对第 i 个神经元抑制, $g_{ji}=2$,否则取 0, S_i 表示第 i 个神经元的外界刺激,参数 $a=0.7$, $b=0.8$, $\tau_1=0.08$, $\tau_2=3.1$, $v=-1.5$.

$$\tau_1\frac{dx_i(t)}{dt}=x_i(t)-\frac{1}{3}x_i^3(t)-y_i(t)-z_i(t)[x_i(t)-v]+0.35+S_i,$$

$$\frac{dy_i(t)}{dt}=x_i(t)-by_i(t)+a, \quad i=1,2,\cdots,N \quad (1)$$

$$\tau_2\frac{dz_i(t)}{dt}=\sum_j g_{ji}G[x_j(t)]-z_i(t),$$

WLC 模型主要描述抑制神经系统,七鳃鳗神经系统中的主要联系也是抑制连接,所以可以采

用 WLC 来模拟七鳃鳗头部神经系统,对七鳃鳗神经系统中的兴奋连接,这里描述为是对神经元的扰动,相当于神经元受周围神经元的兴奋看成是对神经元加外界刺激^[6].包含兴奋刺激扰动的 WLC 模型为:

$$\frac{dy_i(t)}{dt}=\frac{1}{\tau_1}\{x_i(t)-\frac{1}{3}x_i^3(t)-y_i(t)+z_i(t)[x_i(t)-v]+0.35+S_i\}+\sum_{j\neq i}E_{ji}x_j(t),$$

$$\frac{dy_i(t)}{dt}=x_i(t)-by_i(t)+a, \quad i=1,2,\cdots,14 \quad (2)$$

$$\frac{dy_i(t)}{dt}=\frac{1}{\tau_2}\left\{\sum_j g_{ji}G[x_j(t)]-z_i(t)\right\},$$

其中 E_{ji} 表示兴奋连接强度,描述第 j 个神经元对第 i 个神经元的兴奋.如果七鳃鳗头部神经系统每个神经元用式(2)描述,得到七鳃鳗神经系统的 WLC 模型.

2 模型分析

利用 WLC 模型(2),运用 4 阶龙格库塔法,模拟七鳃鳗神经系统中每个神经元的动作电位.主要选取左右运动神经元动作电位的发放,分析在直流外界刺激和交流外界刺激下,电位发放的 ISI(峰峰间距)序列.直流刺激选取 $S_i=I_i$,交流刺激取 $S_i=I_i\cos(wt)$,其中 I_i 表示刺激振幅, w 为交流刺激频率.计算中为了防止神经元的发放受初值选取的影响,这里忽略前 1 500 s 的结果,取 1 500 s 到 4 500 s 的计算结果来确定左右运动神经元 M 的 ISI 序列.外界刺激每变化一次,神经系统都以初始值 $x_i(t)=-1.2$, $y_i(t)=0.62$, $z_i(t)=0$ 重新开始计算.神经元发放图的时间为 4 500 s, $g_{ji}=2$, $E_{ji}=2$,外界刺激:

$$\text{左侧 } S_{RS_L}=1.4, S_{SR-E_L}=0.8, S_{SR-I_L}=0.6, S_{E_L}=0.01$$

$$S_{L_L}=0.01, S_{I_L}=0.01, S_{M_L}=0.01.$$

$$\text{右侧 } S_{RS_R}=0.1, S_{SR-E_R}=0.2, S_{SR-I_R}=0.2, S_{E_R}=0.29$$

$$S_{L_R}=1, S_{I_R}=1, S_{M_R}=0.01$$

首先利用 WLC 模型,计算得到交流刺激频率

$W_SR-E_L=205$ 时,七鳃鳗头部神经系统左右侧神经元 RS, L, E, I 动作电位的发放,如图 2 所示.

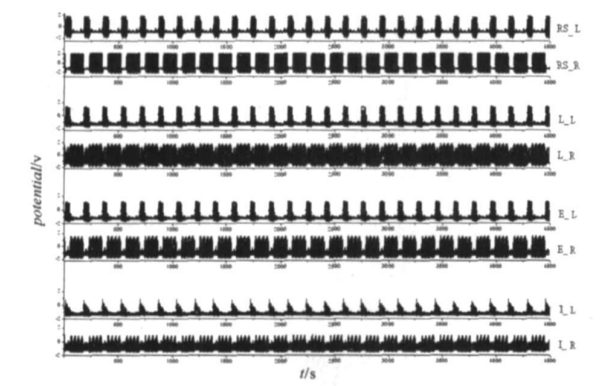


图 2 从上到下依次为左 RS, 右 RS, 左 L, 右 L, 左 E, 右 E, 左 I, 右 I 神经元的发放

实验表明,七鳃鳗神经系统最典型的实验现象是脊椎左右神经元的电位交替耦合发放^[2].从图 2 中看到两侧的 RS, L, E, I 神经元呈现明显的交替发放现象,这与实验中七鳃鳗两侧神经元的动作电位出现交替发放^[7,9]是一致的.很多实验研究七鳃鳗头部神经元 RS 对七鳃鳗节律的影响^[8],若七鳃鳗头部恼干的刺激,导致七鳃鳗脊椎的激发,对应神经元左右交替发放,显示七鳃鳗的向前运动.随着刺激的加强,七鳃鳗的向前运动出现漫步、小跑到飞跑的转变.对七鳃鳗嘴部的外界刺激,直流强度的增加,模型显示的左右神经元发放频率的交替变化现象与实验符合,但这里的结果更加详细,而且可以说明本研究采用的 WLC 模型可以很好地描述七鳃鳗头部神经元的电位发放.

1) 直流刺激对牵张感受神经元的影响.对七鳃鳗神经系统左右两侧牵张感受神经元 SR-E, SR-I 添加直流外界刺激.为分析七鳃鳗运动频率的变化,这里计算左右运动神经元 M 的 ISI 序列,结果如图 3~4 所示.注意 ISI 的意义是峰峰间距,说明当 ISI 的值取较小时,电位发放的频率较为频繁,对应七鳃鳗的实验结果,表示七鳃鳗向同侧运动加速,相反,ISI 值大,电位发放的频率缓慢.先分析对两侧的牵张感受神经元的加直流刺激.

图 3 1)和 3)表明,对左 SR-E 直流刺激逐渐加大,左 M 的运动频率会出现先快后慢现象,而对右 SR-E 直流刺激逐渐加大,左 M 的运动频率会

出现先慢后快现象.图 3 2)和 4)表明,对左 SR-E 逐渐加直流刺激或者对右 SR-E 逐渐加直流刺激,右 M 均出现对称的频率变化.

文献[11]中的研究显示,当七鳃鳗头部两侧的神经元受到的刺激强度成倍增加时,七鳃鳗神经元发放的时间间隔可以增加 45%;若对七鳃鳗左侧添加刺激,七鳃鳗右侧的神经元发放时间间隔会增加.这里的模型结果不仅看到了 ISI 的增加,而且得到随刺激增加的变化过程.此外,文献[11]中给出七鳃鳗游泳运动出现转向或转身动作的过程中,实验结果显示其振幅和发放间距离会出现明显改变,这里可以解释直流刺激的结果(图 3),当刺激强度增加时,七鳃鳗的游泳运动出现转向或转身变化行为.

图 4 1)和 3)表明,对左 SR-I 逐渐加直流刺激,左 M 的运动频率会出现先慢后快现象,而对右 SR-I 逐渐加直流刺激,左 M 的运动频率则会出现先快后慢现象;图 4 2)和 4)表明,对左 SR-I 逐渐加直流刺激,右 M 的运动频率是先快后慢现象,而对右 SR-I 逐渐加直流刺激,右 M 的运动频率则会出现先慢后快现象.

图 4 的结果和文献[11]中的实验一致,特别是刺激强度增加,七鳃鳗左右两侧神经元的发放交替变化,发放间距随刺激强度逐渐增加而减小.

当七鳃鳗头部神经元 RS 受到直流刺激时,同样显示左右神经元交替发放的特性,如图 5,显然头部神经元 RS 的刺激周期变化更丰富加周期现象,这显示七鳃鳗头部大脑对身体运动的控制,一般控制规律需要通过延长脊椎阶段来研究,内在的变化我们另外分析.

文献[10]中的研究显示,当对应脊椎背部两侧都有强度为 100~200 μA 的脉冲或 20 Hz 的交流刺激时,七鳃鳗背部神经元的发放显示不对称的发放,嘴部左侧的刺激出现背部左侧的密集发放;嘴部左右侧同时刺激,刺激强度大的一侧,发放数目多,这里的模型结果给出理论上的解释,而且一般的直流刺激结果是,除对左 SR-E 逐渐加直流刺激或者对右 SR-E 逐渐加直流刺激右 M 不出现交替变化的情况外,其他情况均出现单个 M 的运动频率的交替变化,这种交替变化可以描

述成七鳃鳗在游泳时,左右M运动频率的互相转化,这种互相转化最终将描述成肌肉收缩松弛之间的相互转化,以至于当七鳃鳗游泳时,出现向左到向右弯曲的互相转化,或者向右到向左弯曲的互相转化,对头部神经元的刺激结果更加复杂,一般的控制规律更有意义.但这些模型中发放随刺激的影响的结果需要实验验证.

2)交流刺激对牵张感受神经元的影响.下面研究七鳃鳗神经系统牵张感受神经元添加交流刺激对运动神经元的影响,分别对左SR-E,左SR-I,右SR-E,右SR-I添加交流刺激 $S_i=I_i\cos(\omega t)$,分析左右运动神经元M关于左SR-E,右SR-E交流刺激频率关于的ISI序列变化,结果如图6~7.

从图6中可明显看出,ISI序列呈现某种程度的对称性,这体现七鳃鳗节律的交替运动.从图6 1)和3)中可观察到,随着左SR-E交流刺激频率

的增加,左M的总体运动频率慢,而随着右SR-E交流刺激的频率的增加,左M的总体运动频率快;从图6 2)和4)中可观察到,右M随着左SR-E交流刺激的频率的增加和随着右SR-E交流刺激频率的增加,其总体运动频率大体相当;同样可以分析左右运动神经元M关于左SR-I,右SR-I交流刺激频率关于频率的ISI序列变,结果如图7.

图7的ISI序列也体现七鳃鳗节律的交替运动.从图7 1)和2)中可观察到,对比左M和右M的总体运动水平,随着左SR-I交流刺激的频率的增加,左M的总体运动频率慢,而右M的总体运动频率快;从图7 3)和4)中可观察到,随着右SR-I交流刺激的频率的增加,左M的总体运动频率快,而右M的总体运动频率慢.

当七鳃鳗头部神经元RS受到交流刺激时,左右神经元交替发放的特性更加明显,如图8,这说明七鳃鳗大脑对身体运动的控制具有一定规律.

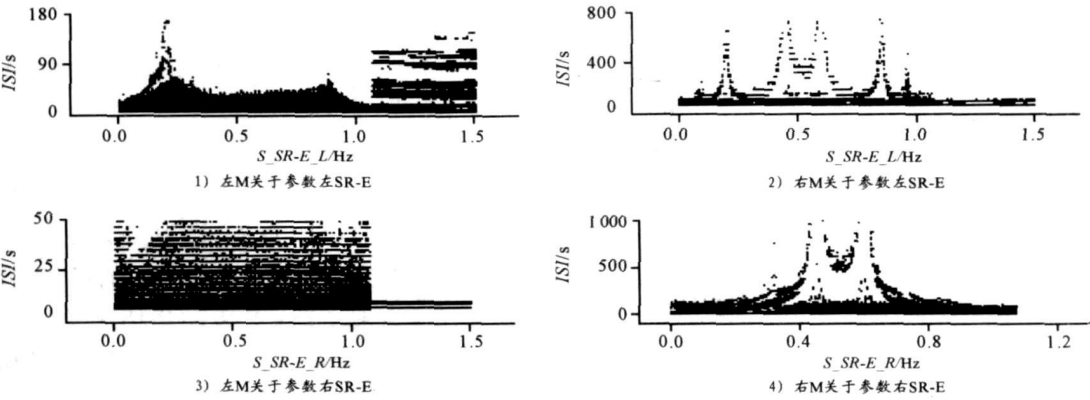


图3 直流外界刺激的ISI序列1

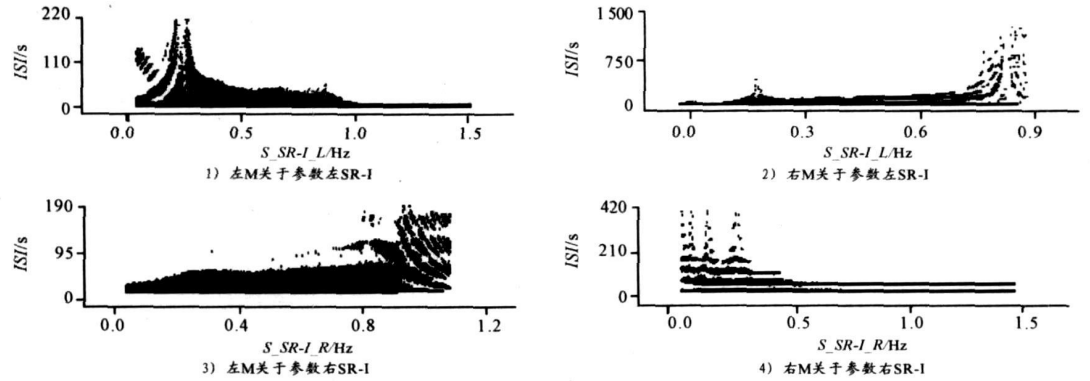


图4 直流外界刺激的ISI序列2

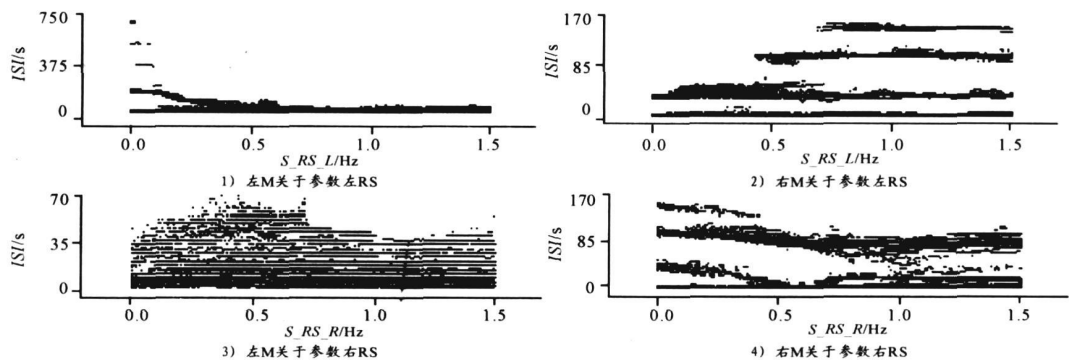


图 5 直流外界刺激的 ISI 序列 3

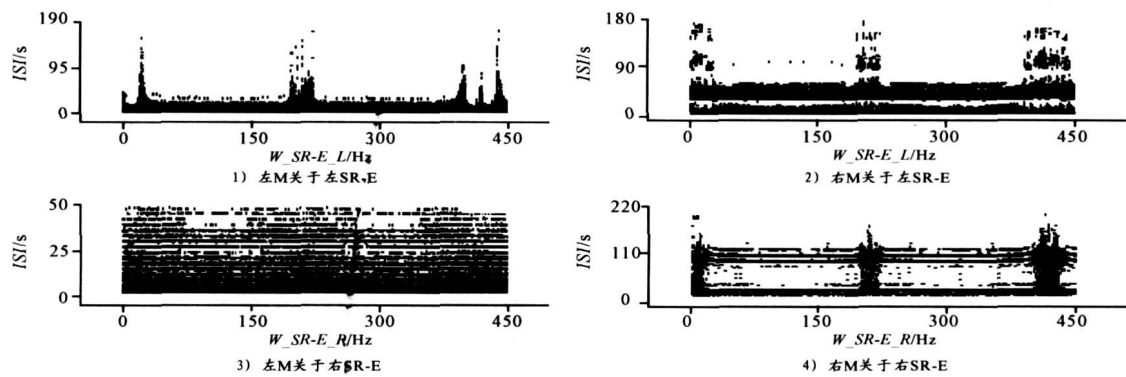


图 6 交流刺激频率的 ISI 序列 1

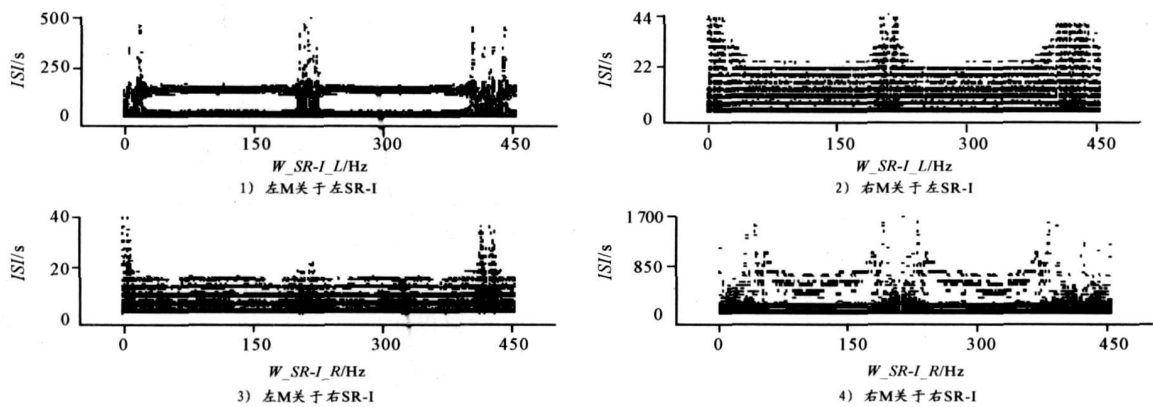


图 7 交流刺激频率的 ISI 序列 2

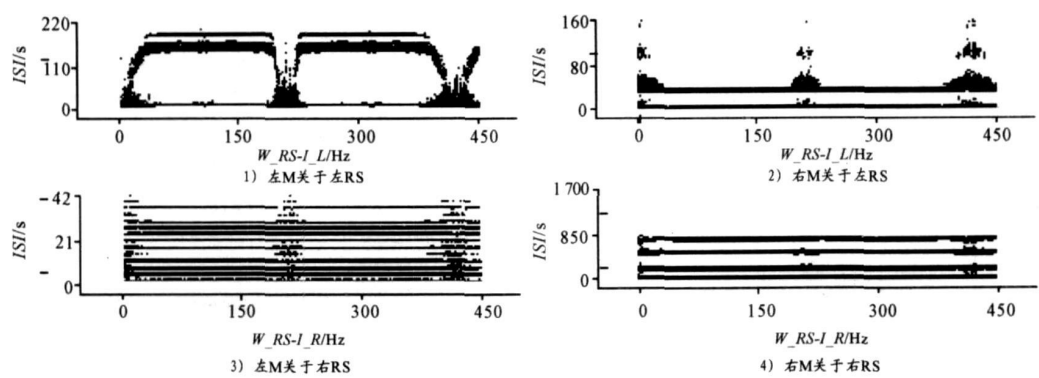


图 8 交流刺激频率的 ISI 序列 3

以上结果表明, 对左 SR-E 加交流刺激, 左右 M 总体运动频率不会受到左 SR-E 的交流刺激频率的增加的影响, 而分别对右 SR-E, 左 SR-I, 右 SR-I 加交流刺激, 左右 M 总体运动频率, 会随着单个牵张感受神经元的交流刺激频率的增加而出现一侧的总体运动频率快, 另一侧总体运动频率慢, 总体运动频率快的一侧, 肌肉收缩程度大, 相反, 总体运动频率慢的一侧, 肌肉收缩程度小, 从而导致七鳃鳗向一侧弯曲, 对头部神经元的刺激结果类似. 比较文献[10]中的结果, 当对应脊椎背部两侧都有 20 Hz 的交流刺激时, 七鳃鳗背部神经元显示不对称的发放, 这里的模型结果随着刺激频率的增加七鳃鳗两侧神经元的发放出现交替现象, 一般的结果其规律理论很难描述解释.

3 讨论

利用 WLC 模型模拟了七鳃鳗神经系统的节律, 对七鳃鳗神经系统头部神经元和牵张感受神经元采取直流和交流 2 种方式加刺激, 得到七鳃鳗神经系统的节律变化和左右 M 随各参数变化的 SI 序列. 结果表明, WLC 模型很好描述了七鳃鳗神经系统的左右两侧神经元的交替节律. 用七鳃鳗两侧的牵张感受神经元的支流、交流刺激, 分析外界因素对七鳃鳗节律的影响. 当添加直流刺激时, 左右 M 的运动频率基本上会出现左右交替变化, 从而导致两侧肌肉收缩松弛的相互转化, 对应七鳃鳗前进和转弯游泳运动; 对单个牵张感受神经元的加交流刺激, 左右 M 基本上会出现一侧的,

总体运动频率快, 另一侧总体运动频率慢, 从而导致七鳃鳗向一侧弯曲均匀前进运动. 理论结果部分解释了七鳃鳗头部神经元和脊椎侧面神经元的实验现象, 由于七鳃鳗生物实体实验的复杂性(例如 RS 细胞族包含大约 2 500 个神经元^[13]), 已有的实验结果仍能精确给出神经元发放刺激的响应, 有些实验现象仍然矛盾, 完整的实验结果和模型分析的比较是一个十分紧迫的工作, 特别是头部神经元的控制特性, 侧部神经元的影响规律等.

对七鳃鳗的脊椎神经系统, 本研究的 WLC 分析显示七鳃鳗左右神经元的节律运动, 说明七鳃鳗的脊椎运动系统具有稳定的控制运动功能. 实际上, 若用网络系统的特征路长和群集系数来分析七鳃鳗脊椎神经系统, 可以确定七鳃鳗的脊椎神经系统具有明显的小世界网络特性, 这显示的七鳃鳗脊椎神经系统具有很高的信息传递效率, 利用七鳃鳗脊椎系统来控制运动机器人的运动同样能引起人们的兴趣^[13]. 实验显示, 七鳃鳗脊椎神经系统总的节长大约 100 多段, 对如此重要的简单生物系统, 其实验结果仍然是目前研究的热点, 七鳃鳗脊椎网络的实验和理论分析都需要深入进行.

参考文献:

[1] Li Zhaoping, Alex Lewis, Silvia Scarpetta. Mathematical Analysis and Simulation of the Neural Circuit for Locomotion in Lamprey[J]. Phys Rev Lett, 2004, 198: 1-4.
[2] Erik Svensson, Joshua Woolley, Martin Wikstrom, et al. Endogenous dopaminergic modulation of lamprey spinal lo-

- comotor network[J] . Brain Research, 2003, 970: 1—8.
- [3] Öjjan Ekeberg, Sten Grillner, Anders Lansner. The Neural Control of Fish Swimming Studied Through Numerical Simulations[J] . Adaptive Behavior, 1995(3): 363—384.
- [4] Sten Grillner. From Ion Channel to Network and Behavior: Modeling and Biological Experiments in Interaction. Neuroimage[J] . Journal of Computational Neuroscience, 1998 (5/2): 121—140.
- [5] Rabinovich M, Volkovskii A, Lecanda P, et al. Dynamical Encoding by Networks of Competing Neuron Group: Winnerless Competition[J] . Phys Rev Lett, 2001, 68: 1—4.
- [6] 刘深泉, L Song. 龙虾胃肠神经系统的数值分析[J] . 生物物理学报, 2004(20): 217—224.
- [7] Sten Grillner, Peter Wallen. Cellular bases of a vertebrate locomotor system—steering intersegment and segmental coordination and sensory control[J] . Brain Research Reviews, 2002(40): 92—106.
- [8] Sten Grillner, Cangiano L, G-Y Hu, et al. The intrinsic function of a motor system—from ion channels to networks and behavior[J] . Brain Research, 2000(886): 224—236.
- [9] AW Jackson, Horinek DF, Boyd MR, McClellan Disruption of Left-Right Reciprocal Coupling in the Spinal Cord of Larval Lamprey Abolishes Brain-Initiated Locomotor Activity[J] . J Neurophysiol, 2005(94): 2031—2044.
- [10] Fagerstedt P, Zelenin PV, Deliagina TG, et al. Crossed reciprocal inhibition evoked by electrical stimulation of the lamprey spinal cord[J] . Exp Brain Res, 2000(134): 147—154.
- [11] Andrew D. McClellan, André Hagevik. Descending Control of Turning Locomotor Activity in Larval Lamprey: Neurophysiology and Computer Modeling[J] . The Journal of Neurophysiology, 1997(78): 214—228.
- [12] Wannier T, Deliagina TG, Orlovsky GN, et al. Differential effects of the reticulospinal system on locomotion in lamprey [J] . J Neurophysiol, 1998(80): 3—112.
- [13] Fukuoka Y, Kimura H, Cohen A H. Adaptive dynamic walking of a quadruped robot on irregular terrain based on biological concepts[J] . Int J of Robotics Research, 2003 (22): 187—202.

(责任编辑 陈松)

(上接第 46 页)

参考文献:

- [1] 沈明荣. 岩体力学[M] . 上海: 同济大学出版社, 1999.
- [2] 张永兴. 岩石力学[M] . 北京: 中国建筑工业出版社, 2004.
- [3] 公路隧道设计规范[S] . 北京: 人民交通出版社, 2004.
- [4] 关宝树. 隧道工程设计要点集[M] . 北京: 人民交通出版社, 2003.
- [5] 王晓彤. 浅埋洞室围岩压力若干问题研究[D] . 上海: 同济大学, 2006.
- [6] 高谦. 地下工程系统分析与设计[M] . 北京: 建材工业出版社, 2005.
- [7] 周建民, 金丰年. 洞室跨度对围岩分类影响探讨[J] . 岩土力学, 2005, 26(增刊): 303—305.
- [8] Barton N, Lien R, Lunde J. Classification of rock masses for the design of tunnel support[J] . Rock Mechanics, 1974, 6: 189—236.
- [9] Goel R K, Jethwa J L, Dhar B B. Effect of tunnel size on support pressure[J] . Rock Mechanics, 1996, 33(7): 749—755.
- [10] Bhawani S, Goel R K, Jethwa J L, et al. Support pressure assessment in arched underground openings through poor rock masses[J] . Engineering Geology, 1997, 48: 59—81.

(责任编辑 刘舸)