

All



ADVANCED SEARCH

Journals & Magazines > IEEE Transactions on Circuits... > Volume: 65 Issue: 3 

Design of Synthetic Central Pattern Generators Producing Desired Quadruped Gaits

Publisher: IEEE

Cite This

PDF

Matteo Lodi ; Andrey Shilnikov; Marco Storace  [All Authors](#)

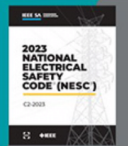

9

Paper
Citations

483

Full
Text
ViewsNATIONAL ELECTRICAL
SAFETY CODE®(NESC®)

ONLINE SUBSCRIPTION OPTIONS

2023 Edition
Now Available!LEARN MORE 

More Like This

产生所需四足步态的中枢模式发生器的设计

Design of Synthetic Central Pattern Generators Producing Desired Quadruped Gaits

作者: MatMatteo Lodi, Andrey Shilnikov, Marco Storace, Senior Member

组织: M. Lodi and M. Storace are with the Department of Electrical, Electronic, Telecommunications Engineering and Naval Architecture, University of Genoa, 16145 Genoa, Italy;

A. L. Shilnikov is with the Department of Mathematics and Statistics, Neuroscience Institute, Georgia State University, Atlanta, GA 30303 USA.

时间: Manuscript received July 16, 2018; revised April 8, 2019; accepted October 1, 2019.

关键词: Central pattern generators, dynamical systems, bifurcation analysis.

Translated by Xinxin Qie, School of Mathematics, SCUT.

Link to the Journal: [IEEE Transactions on Circuits and Systems I: Regular Papers](#)

摘要 [Abstract]

本文介绍了一种设计和分析特定神经网络的方法,称为中央模式发生器(CPGs),它在动物体内产生初级节律模式。本文着重于由几个基本元素组成的合成CPGs,并在外部驱动的控制下控制四足动物的步态和步态转换。该方法结合了分岔理论原理、对称几何特性和基于最近提出的工具箱 CEPAGE 的数值分析。该方法适用于两种 CPGs,一种是仿生的,另一种是纯合成的。在这两种情况下,该方法都提供了一种通过改变与外部驱动相关的分岔参数来获得所需步态序列的方法。

I 引言 [Introduction]

脊髓中控制运动的运动回路通常被称为中央模式发生器(CPGs)。CPG是一种神经网络,能够产生独立于感觉输入的有组织的运动活动模式,从而产生呼吸、咀嚼、吮吸、爬行、飞行、游泳和行走等初级节律行为[1]。在脊椎动物中,肌肉活动的规划涉及许多脊髓上网络,这些网络激活决定步态的CPGs([2]-[7])。CPG包括选择要激活的肌肉、强度和持续时间,从而允许强度和速度变化很大的运动模式,而脊上神经网络基于感觉反馈通路和前庭通路驱动CPG的输出(允许步态变化和适应行走过程中的障碍和不确定性([8],[9]-[11])。闭环和开环控制系统的这种组合允许获得运动的鲁棒控制,其特征在于节奏性(CPG提供的特定周期模式)、抗扰动和噪声的稳定性(该模式对应于由于稳定极限循环而产生的自持振荡)、适应性(由于反馈路径)和多样性(通过改变步态)([12]-[16])。

运动系统神经科学的一个基本挑战是发现CPG网络的内在功能机制及其整合下降的方式来自脑干的输入,而脑干又受到控制基底神经节和皮层的损伤([3],[17])。生物学和相关学科(其主要目的是充分理解CPG的生理结构和功能)以及非线性动力学都面临着这一挑战,其主要目的是通过诉,诸群论[18]或多参数分岔理论([19]-[21]),理解底层机制的功能性,并用最简单的动力学网络建模真实结构(仿生CPG)或仅特定功能(合成CPG)。此外,工程的主要目标是在嵌入式电路设计上设计和实现CPGs,用于特定应用([12],[22]),主要用于生物机器人([23],[24])和康复领域([25],[26])。

然后,首字母缩写CPG用于表示真实的神经网络(在脊椎动物中可以由数百/数千个神经元组成)及其模型。由于在真实网络中存在行为连贯的神经元组,其协同活动可以建模为一个独特的功能模块(以多种方式称为,例如,细胞、单位、振荡器、神经元),因此作为

模型的CPG总是由几个细胞组成。完整的CPG功能是包含这些模块作为基本块的神经电路的结果。此后,除非另有说明,CPG将表示真实神经网络的模型。

在本文中,我们提出了一种基于多参数分岔理论的CPGs设计和分析方法。当然,该方法独立于用于实现它的工具,但这里我们将使用最近提出的软件工具(称为CEPAGE)[27]。

通过两个与四足动物的运动和步态转换有关的案例研究,说明了所提出的策略,而这又是本文的新颖元素。第一个案例研究是一个8细胞生物启发的CPG控制四足动物的步态[28]。尽管[28]中描述的真实CPG及其40细胞模型都很复杂,但所提出的8细胞CPG模型能够捕捉真实CPG的主要功能行为。这有双重优势:首先,简化指出了网络的主要组成部分所起的作用;其次,简化的网络具有较低的计算复杂度,然后可以利用它来提高仿真速度或实现能够在实时环境中模拟网络行为的嵌入式系统。第二个案例研究是4细胞纯合成CPG,其被设计为获得与之前相同的步态转变。在这两种情况下,通过遵循一些规定的步骤,我们通过作用于分岔参数来获得所需的步态过渡对脊髓上神经网络驱动进行建模。

本文的结构如下。第II节简要描述了工作框架,即如何对CPG进行建模以及CEPAGE的主要特点。第III节描述了拟议的设计和分析策略,第IV,V节分析了两个案例研究。最后,第VI节得出了一些结论。

II CPGS 和 CEPAGE[CPGS AND CEPAGE]

A CPG 模型 [CPG models]

CPG模型基本上由两个元素定义:

- 细胞,可以是神经元模型(例如, Hodgkin Huxley, FitzHugh-Nagumo, Morris-Lecar, Hindmarsh Rose, integrate-and-fire models)或另一个振荡器(例如, Kuramoto, Hopf, Van der Pol);

- 细胞之间的连接(突触),定义了CPG拓扑结构,可以是电性、化学抑制性或化学兴奋性。

第三个可能的因素(CPG输入,当它不能自主工作时)是脑干驱动,它从脊髓上网络向CPG提供输入,允许步态变化和适应。CEPAGE对由N个细胞组成的CPG进行建模,每个细胞由以下动力学系统($i = 1, \dots, N$)描

述:

$$\dot{z}_i = \begin{bmatrix} \dot{V}_i \\ \dot{x}_i \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} f_i(z_i, \alpha, I_{syn}^{(i)}(\alpha)) \\ p_i(z_i) \end{bmatrix} \quad (1)$$

假设细胞是神经元模型, V_i 是膜电压, x_i 是包含其他状态变量的向量 (其动力学由向量场 p_i 描述), α 是与脑干驱动相关的参数 $I_{syn}^{(i)}(\alpha)$ 是传入的突触电流, 包含以下贡献:

$$I_{syn}^{(i)} = \sum_{j=0}^{N-1} g_{ij}^{in}(\alpha) h_{in}(V_i, V_j, s_{ij}^{in}) + \sum_{j=0}^{N-1} g_{ij}^{ex}(\alpha) h_{ex}(V_i, V_j, s_{ij}^{ex}) + \sum_{j=0}^{N-1} g_{ij}^{el}(\alpha) (V_j - V_i) \quad (2)$$

其中 h_{in} 和 h_{ex} 分别描述了一般的化学抑制性和化学兴奋性突触作用, 通常取决于突触前和突触后细胞膜电位 V_j 和 V_i 以及细胞 i 和 j 之间 x 型突触的状态 s_{ij}^{xx} , 其根据非线性动力学系统 $\dot{s}_{ij}^{xx} = \hat{f}(s_{ij}^{xx}, V_j)$ 。函数 $g_{ij}^{in}(\alpha)$ 、 $g_{ij}^{ex}(\beta)$ 和 $g_{ij}^{el}(\gamma)$ 分别代表细胞 i 和 j 之间的化学抑制、化学兴奋和电突触强度, 通常取决于通过参数 α 的脑干驱动。如果突触强度不依赖于 α , 它减小到恒定系数; $g_{ij}^{xx} = 0$ 意味着细胞 i 和 j 不通过 x 型突触连接。在本文中, 突触动作没有动力学, 并根据快速阈值调制范式进行建模 [29], 如下所示:

$$h_{in}(V_i, V_j) = \frac{E_{in} - V_i}{1 + e^{v(V_j - \theta)}}, h_{ex}(V_i, V_j) = \frac{E_{ex} - V_i}{1 + e^{v(V_j - \theta)}} \quad (3)$$

其中 h_{in} 和 h_{ex} 分别是抑制性和兴奋性突触反向电位, 而 v 和 θ 作用于化学突触激活功能形状。

B 分析策略 [Analysis strategy]

在本文中, CPG 按照耦合在网络中的振荡或爆裂单元的所谓相位滞后或相位差表示进行分析 ([13], [14], [16], [30], [31]), 这允许使用非线性动力学的标准工具检查网络生成的节奏模式的存在性和稳定性。该方法的第一个假设是, 所有细胞都保持振荡, 具有相对接近的时间特性。这意味着每第 i 个单元都停留在周期 T_i 的结构稳定的周期轨道 $\hat{z}_i(t)$ 上, 并且该轨道可以 (通过模函数) 映射到相位变量 $\phi_i \in [0, 1)$ 使得当 V_i 增长超过阈值 V_{ih} 时 i 被重置为 0。采用 $N - 1$ 个描述参考细胞 1 和其他网络细胞之间相位差的状态变量来表示网络策略的相位差: $\Delta\phi_{1i}(t) = (\phi_i(t) - \phi_1(t)) \bmod 1$ ($i = 2, \dots, N$)。这些状态变量的时间演化是先验未知的, 通常通过对 (1) 的多个初始条件进行积分来确定, 以揭示可能的多重稳定性。从数值角度来看, 相位差可以如下计算。设 $t_i(k)$ 为第 i 个电池的膜电压 V_i 超过阈值 V_{ih} 的第 k 个时间。相位滞后 第 i 个单元和参考单元 1 之

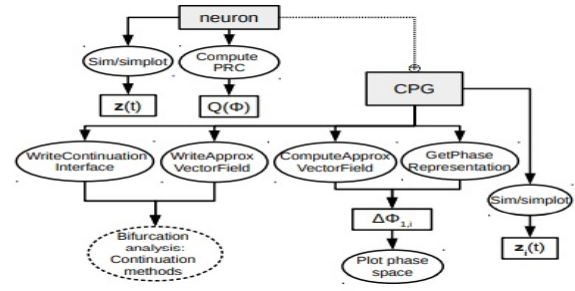


图 1: C
EPAGE 对象之间的关系。

TABLE I
GAIT CHARACTERISTICS IN TERMS OF DUTY-CYCLE (dc) AND PHASE DIFFERENCES BETWEEN LEGS (L=LEFT, R=RIGHT, F=FORE, H=HIND).

Gait	dc	$\Delta\phi_{RF-LF}$	$\Delta\phi_{RF-LH}$	$\Delta\phi_{RF-RH}$
Walk	0.25	0.5	0.75	0.25
Trot	0.5	0.5	0	0.5
Bound	0.65	0	0.5	0.5
Transverse gallop	0.6	0.1(0.9)	0.7(0.5)	0.6
Rotary gallop	0.6	0.1(0.9)	0.4(0.7)	0.6

间的 $\Delta\phi_{1i}(k)$ 可以如下数值计算:

$$\Delta\phi_{1i}(k) = \frac{t_i(k) - t_1(k)}{T_1} \bmod 1 \quad (4)$$

其中 T_1 是第一单元的周期。随着时间的推移, 这些相位滞后可以收敛并稳定在一些稳定的锁相状态, 可能不止一个 (网络的多重稳定性)。Motiftoolbox[32] 也采用了这种表示。

C 工具箱功能 [Toolbox features]

CEPAGE 是一个面向对象的工具箱, 用于模拟和 CPG 分析 [27]。它有两层组织: 外层是一个 MATLAB 接口, 可以很容易地指定 CPG 配置, 并提供数据分析和可视化; 内层用于数值积分, 并基于 Boost C++ 库和 MEX 文件 (MEX 文件是一种计算机文件, 它提供了 MATLAB 与用 C、C++ 或 Fortran 编写的函数之间的接口。它代表 “MATLAB 可执行文件”。编译时, MEX 文件是动态加载的, 允许从 MATLAB 中调用外部函数, 就像它们是内置函数一样)。MATLAB 层为 CEPAGE 提供了灵活性, 因为它使很容易添加新的神经元和突触模型进行模拟并通过扩展基础为包添加新功能课程。此外, MATLAB 允许用户编写简洁明了的脚本, 但仍保留了完整的底层 C/C++ 代码的功能和速度。

图 1 显示了类 (灰色框)、主要方法 (实心椭圆) 和相应输出数据 (白色框) 之间的函数关系。虚线椭圆表示可应用于所获得数据的外部分析工具。并行计算、MEX 文件和 Boost C++ 库用于减少模拟时间。神经元类、突触

类和 CPG 类分别描述了单个细胞、突触和 CPG。

工具箱的主要功能包括：

-) **CPG 的仿真**：通过使用 CPG 类的 `sim` 方法，用户可以容易地获得描述网络的状态变量的时间演化；也可以从不同的初始条件开始并行模拟。如果只考虑一个初始条件，则可以使用 `simplot` 方法，该方法还绘制了状态演化；

-) **极限循环延续**：当需要检测极限环分岔时，此功能很有用；通过方法 `writeContinuationInterface`，可以生成 AUTO[33] 或 MATCONT[34] 文件用于极限循环延续；

-) **CPG 相位差模拟**：CPG 类 `getPhaseRepresentation` 的方法允许获得 CPG 单元相位差的演化；也在这个在这种情况下，可以利用并行计算来集成系统从不同的初始条件开始。然后通过 `plotPhaseSpace` 绘制模拟结果方法此功能可用于获得蛮力相位差的分岔图，但对于相对较大的网络来说，这是非常耗时的；

-) **CPG 近似相位差模拟**：CPG 类的 `computeApproxVectorField` 方法对执行蛮力（即基于数值积分和庞加莱截面 [35]）的相位差分析减少了模拟时间。近似值该解决方案仅适用于弱耦合网络并从所谓的相位重置开始计算曲线 (PRC)[36]，可通过方法计算类神经元模型的 `computePRC`；

-) **相位差延续**：近似公式还允许知道描述相位差演变，使其成为可能分析网络生成的模式。倒计时可以通过 `writeMapproxVectorField` 方法自动生成文件，该方法可用于执行延续使用 AUTO 或 MATCONT 进行分析。

III 合成 CPG 设计方法 [SYNTHETIC CPG DESIGN METHOD]

CEPAGE 可以用作设计合成 CPG 的工具，该合成 CPG 能够通过改变具有固定结构的指定（例如，仿生）CPG 中的分岔参数或通过设计（包括结构）纯合成 CPG 来生成一些四足动物典型的特定步态（即，小跑、行走、束缚、旋转驰骋、横向驰骋）。在这两种情况下，我们的目标都是——对于直接依赖于脑干驱动力的细胞或突触，通过参数 α 的适当功能获得所需步态和步态转换。为此，根据第 II-A 节中描述的框架，我们引入了一些参数对 α 的显式依赖性，并选择分段线性 (PWL) 函数，连接通过分岔分析检测到的点。

表 I 显示了我们想要实现的每个步态的主要特征。每种步态的占空比特性对于许多四足动物来说是常见

的，而步态的振幅和频率取决于每种特定的动物。在这项工作（案例研究 1）中，我们重点关注小鼠的典型振幅和频率值 [28]。提供了不同步态的表示作为补充材料。

我们假设每个肢体由一个细胞驱动，那么我们将考虑包含至少四个细胞的 CPG。该策略可用于任何左右对称的步态。它也可以应用于不对称步态（可能变化不大，如第 V-E 节所示）。

获得特定对称步态的建议设计步骤如下：

- 步骤 1：我们分析一个简单的结构（在指定的 CPG 中不止一次或在纯合成 CPG 中用作构建块），通常为半中心振荡器 (HCO)。通过进行分岔分析，我们可以分析这种可能的稳定行为关于所选分岔参数的结构。所需行为对应于特定范围的此参数的值。最后，我们通过一个 PWL 函数将这个范围与外部驱动器 α 联系起来。

- 步骤 2：我们分析 CPG 子结构（步骤 1 的简单结构或步骤 1 的更复杂子集 CPG 元件），其控制左右 (LR) 协调；这个亚结构通常包含两种抑制和兴奋性突触通过选择兴奋性突触作为 α ，我们可以改变图案之间的相位差由子结构的每个单元生成。CEPAGE 是用于获得用作设计的分岔图地图。

- 步骤 3：我们分析完整 CPG 的行为（或其一部分，存在对称性）通过分析 α 对前后 (FH) 的影响协作即使在改变 α 时，我们也必须确保 LR 和 FH 配位的结构稳定性。通过选择正确的参数设置（通过用 CEPAGE 进行分岔分析），CPG 可以生成稳健的模式。通过设置一些参数成为 α 连接鲁棒性的适当 PWL 函数模式，我们还可以获得所需的步态序列过渡。

- 步骤 4：完整 CPG 的后验分析，如果没有已在步骤 3 中执行。

在接下来的章节中，将提出该策略的两个应用示例：第一个案例研究涉及具有指定结构的生物启发的 8 细胞 CPG 的分析和具有相同（固定）结构的合成 CPG 的设计；第二个案例研究是设计纯合成的 4 细胞 CPG。在这两种情况下，主要目的都是生成四足动物典型的步态。

IV 案例研究 1：生物激励 CPG[BIO-INSPIRED CPG]

在本节中，我们将展示如何使用 CEPAGE 分析 8 细胞 CPG 并设置其参数，以生成表 I 中列出的所有步态。特别是，在 [28] 中，描述和分析了四足动物 40 细胞 CPG，其能够产生小跑、行走和跳跃。脑干驱动通过参数 α 直接作用于某些 CPG 细胞，范围在区间 [0, 1]。

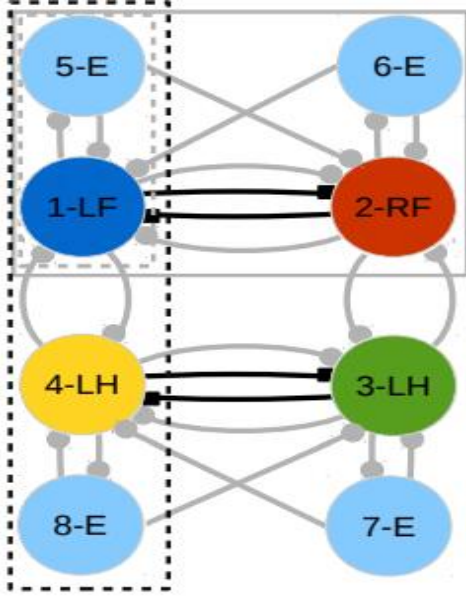


图 2: (彩图)8 单元 CPG 的结构。中央细胞 (1-4) 驱动每条腿的屈肌 ($L = 左, R = 右, F = 前, H = 后$), 而上下细胞 (5-8) 驱动相应的伸肌。(化学的) 突触, 无论是抑制性的 (以填充的圆圈结束) 还是兴奋性的 (以填充的正方形结束), 都用灰色的连接表示。依赖于脑干驱动兴奋性连接显示为黑色

相对于 40 细胞 CPG, 所提出的 8 细胞 CPG(如图 2 所示) 仅维持直接驱动每条腿中屈肌 (从 1 到 4 的中央细胞, 其中 $L = 左, R = 右, F = 前, H = 后$) 和伸肌 (从细胞 5 到细胞 8) 的神经元群。根据被替换群体的性质, 其他群体被快速化学突触、抑制性突触 (以实心圆圈结尾) 或兴奋性突触取代, 从而获得 8 细胞 CPG。事实上, 去除的群体基本上表现为放大器, 而不会在动作电位向屈肌和伸肌的传递中引入显著延迟 ([37], [38])。

由于在 40 细胞 CPG 中, 脑干驱动作用于此处被兴奋性突触取代的兴奋性神经元群体, 因此根据等式 (2), 我们通过引入相应突触效率 g_{ij}^{ex} 对参数 α 的非线性和单调增加的依赖性来建模该效应。这解释了 CPG 的另一个关键特征, 即在各种运动行为期间细胞的差异募集。特别是, 一些细胞在不同类型的运动中是活跃的, 而其他细胞则被选择性地招募用于每项任务 ([1], [39]-[42])。通过多项式拟合确定了函数 $g_{ij}^{ex}(\alpha)$, 使得 8 单元网络在以下 $\Delta\phi_{12}$ 表现为 40 单元 CPG。拟合提供了 10 阶多项式 (见附录 A)。其他突触效率假定为常数 (非零值列于附录 A 表 II)。它们的值已通过优化确定, 以再现原始 40 细胞 CPG 的行为。为了比较, 每个细胞在 CEPAGE 中通过 [28] 中使用的相同神经元模型建模 (参见附录 A), 其中参数具有与 [28] 相同的值, 并在附录 A 中报告。关于突触, 这里 (与 [28] 中不同) 我们使用了生物物理学上更合理的模型。

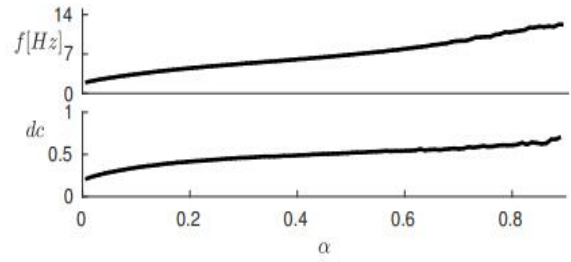


图 3: 每个屈肌单元的峰值频率 f (上面板) 和占空比 dc 与 α 。

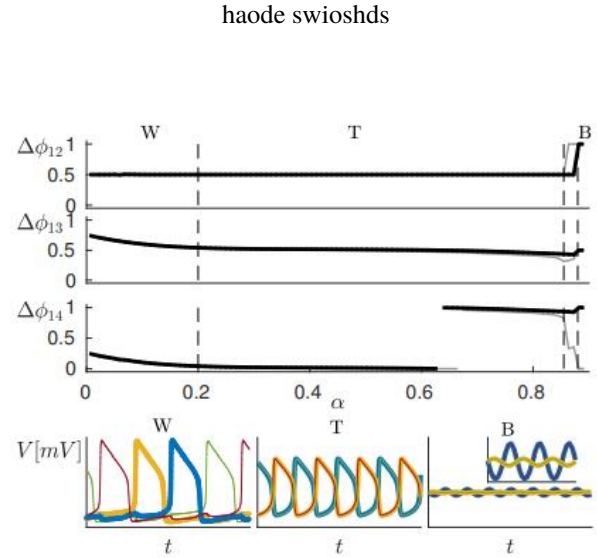


图 4: (彩图) 上部面板: 1D 分岔图 $\Delta\phi_{1i}(\alpha)$, $i = 2$ (顶部面板), $i = 3$ (中间面板), $i = 4$ (底部面板), 通过增加 (黑线) 或减少 (灰色线) 分岔参数获得 α 。分岔图指出了行走 (W)、小跑 (T) 和跳跃 (B) 是唯一稳定步态的区域。底部面板: 膜电压 $V_i(t)$ (间隔范围 $[60, 10]mV$)(颜色代码与图 2 中的单元相同)。

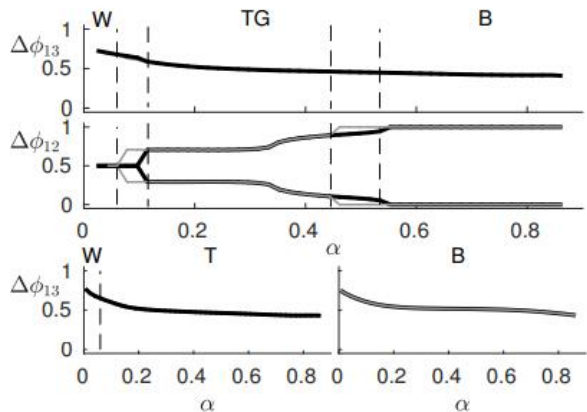


图 5: 稳定相位差/滞后 $\Delta\phi_{12}$ 和 $\Delta\phi_{13}$ 。上面板: 消融原 40 个细胞 CPG 中的细胞 V_{0V} 。左下面板: V_{0D} 和 V_{0V} 单元的消融。右下面板: V_3 单元的消融术。对于底部面板, $\Delta\phi_{12}$ 在 0(左) 和 0.5(右) 保持恒定。

A 分析 [Analysis]

我们通过改变分岔参数 α 来分析 CPG 行为, 如 [28] 所示。每个屈肌细胞最终产生相同的周期尖峰模式, 但相位不同。图 3 显示了每个屈肌单元的峰值频率 f (上面板) 和占空比 dc 对 α 。很明显, f 和 dc 随着 α , 这与 [28]。稳定相位差 $\Delta\phi_{1j}$ ($j = 2, 3, 4$) 与 α 的关系如图 4 的三个上部面板所示。通过改变 α , CPG 能够产生行走 (区域 W)、小跑 (区域 T) 和束缚 (区域 B)。这些蛮力分岔图是通过使用 CEPAGE 通过增加 (黑线) 和减少 (灰线) α 值来模拟 CPG 而获得的。比较指出, 区域 T 和 B 之间存在双稳态间隔。600ms 窗口上屈肌细胞的相应膜电压 $V_i(T)$ 如底部面板所示, 其中颜色代码与图 2 中的细胞相同。

图 5 显示了 $\Delta\phi_{12}$ 通过去除一些突触连接而改变。这些结果与生物物理实验一致, 其中一些 CPG 细胞被基因消融 [43], 并且与 [28] 中针对 40 细胞 CPG 获得的结果完全相似。

因为在我们的简化模型中原来的 40 细胞 CPG 不再包括在内, 我们修改了突触功效如下 (不熟悉生理细节的读者可参考 [28] 获得更深入的见解关于移除的单元/连接):

- V_{0V} : 我们降低了屈肌细胞 1-2 和 3-4 之间抑制性连接的突触效率, 因为涉及 40 单元 CPG 中的单元 V_{0V} 在两种可能的抑制性连接中的一种 (其他连接涉及电池 V_{0D}) 被认为是屈肌细胞。

- V_{0D} 和 V_{0V} : 我们移除了抑制性连接屈肌细胞 1-2 和 3-4 之间, 原因如上所述。

- V_3 : 出于类似的原因, 我们移除了屈肌细胞 1-2 和 3-4 之间的兴奋性连接。

在上图中, 由于左右屈肌细胞之间的抑制性连接强度较低, 区域 T 消失, 而区域 B 比图中大。

4. 此外, 区域 TG 出现, 这意味着四足动物可以产生横向驰骋步态。黑色和灰色线条的含义与图 4 相同, 并显示了两个过渡区中存在双稳态。在最后两种情况下, 解释非常直接: 由于左侧和右侧之间缺乏抑制性 (兴奋性) 连接, CPG 只能产生同相 (反相) 模式。这可以防止四足动物产生束缚 (左下角) 或行走和小跑 (右下角)。

综上所述, 我们的分析表明, 8 细胞 CPG 具有与 40 细胞 CPG 相同的行为, 并且在表 I 中列出的那些步态中, 最多可以产生四种步态 (如果我们保持 CPG 结构不变, 只有三种)。现在, 我们想看看是否有可能获得表中列出的所有五种步态, 通过将 CPG 结构固定并仅以 g_{ij}^{ex} 和 D_i 依赖于脑干参数 α 的方式作用。因此, 在分

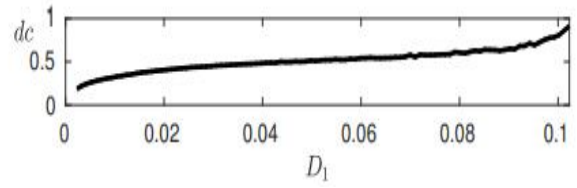


图 6: 步骤 1 (参见图 2 中的灰色虚线矩形): 前屈肌单元的渐近占空比 dc 与 D_1 。

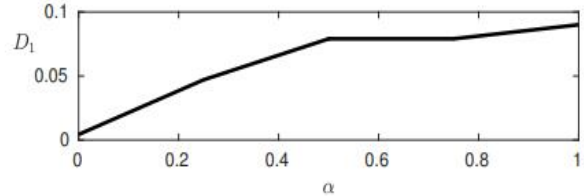


图 7: 步骤 1: 选择的 PWL 函数 $D_1(\alpha)$ 。

析问题之后, 现在我们面临设计问题, 遵循第 III 节中描述的步骤。

B 步骤 1 [Step 1]

我们分析了一对前屈肌-伸肌 (见图 2 中的灰色虚线矩形)。图 6 显示了同一单元的渐近屈肌单元占空比与参数 D_1 (见附录 A, 系统 (5) 的最后一个方程) 的关系。我们希望生成的最小和最大 dc 值分别为 0.25 (行走) 和 0.65 (跳跃)。那么 D_1 的范围可以在 0.0043 和 0.09 之间, 我们将其定义为非递减 PWL 函数 $D_1(\alpha)$ 。这种选择允许为不同的 α 值获得相同的占空比, 因此, 我们可以获得共享相同占空比的不同步态。图 7 显示了所考虑的示例中选择的函数 $D_1(\alpha)$ 。

C 步骤 2 [Step 2]

我们分析了图 2 中灰色实心框内的子结构, 其中前屈伸肌对是相同的。通过 CEPAGE, 我们对稳定相位差进行了二维分岔分析 $\Delta\phi_{12}$ 相对于 α 和 $g^{ex} (= g_{12}^{ex} = g_{21}^{ex})$ 。图 8 显示了获得的蛮力分岔图。

在蓝色区域, (唯一的) 稳定平衡点具有相位坐标 $\Delta\phi_{12} = 0$ (同相)。在黄色区域, (唯一的) 稳定平衡点具有锁相 $\Delta\phi_{12} = 0.5$ (反相)。相反, 在第三中间区域, 两个稳定平衡共存; 该图显示了相位 $0 < \Delta\phi_{12} < 0.5$ 。第二平衡 (未显示) 具有阶段 $1 - \Delta\phi_{12}$ 。这是因为图的色条范围从 0 到 0.5。总体上, 我们可以获得 0 和 1 之间的任何相位差。红色曲线标记了超临界 pitchfork 分岔, 再次通过 CEPAGE (蛮力法) 获得。

我们注意到, 尽管双稳性的存在使生成的图案不那么健壮, 但对于不对称步态, 我们可以通过打破对称性

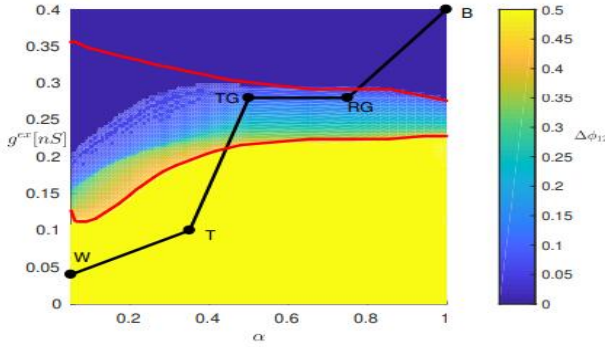


图 8: (彩图) 步骤 2(参见图 2 中的灰色实心框): 参数平面中的蛮力分岔图 (α, g^{ex})。红色曲线: 超临界 pitchfork 分岔。黑点: 对应于五种不同步态的选定参数对。黑线: 选择路径以获得步态序列。

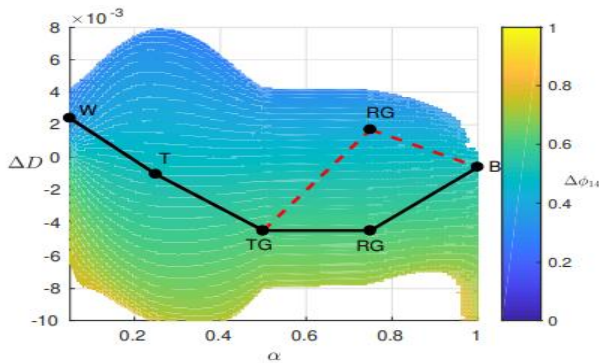


图 9: (彩图) 步骤 3(参见图 2 中的黑色虚线框): 参数平面 (αD) (2)。黑点: 对应于五种不同步态的选定参数对。白色像素表示对应于单元的静态行为的参数对(在状态下不发生尖峰)。选择的 PWL 功能 $D_3(\alpha)$ (实心黑线)和 $D_4(\alpha)$ (红色虚线)。

来获得单稳性,我们将在下面看到。对于对称步态,双稳态只是指四肢以相反的顺序运动,但步态保持不变。

此时,我们可以定义一个函数 $g^{ex}(\alpha)$ 以便具有连续的步态。所选函数如图 8 所示(黑色 PWL 曲线)。

D 步骤 3[Step 3]

步骤 3 与图 2 中黑色虚线框内的 CPG 子网络分析有关。细胞 1 取决于 $D_1(\alpha)$, 而细胞 4 最初取决于两个参数至 $D_4(\alpha, \Delta D) = D_1(\alpha) + \Delta D$ 。CEPAGE 提供了如图 9 所示的相对于 α 和 ΔD 的 $\Delta\phi_{14}$ 的 2D 分岔图。通过正确选择 ΔD 作为 α 的 PWL 函数连接步骤 1 结束时选择的值(用黑点标记),我们可以得到一个函数 $\Delta D_4(\alpha)$ 确保前后腿之间所需的相位滞后 $\Delta\phi_{14}$ 。

如果我们只想获得对称步态,我们可以将 CPG 的正确部分设计与与分析的子网络相同。相反,如果我们想获得不对称的步态,我们必须对两侧进行不同的设计。特别是,在本案例研究中,我们可以定义两个函数

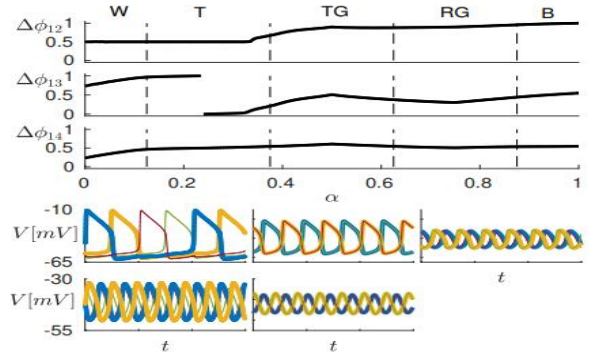


图 10: (彩图) 上面板: 通过将 α 的选定函数应用于整个 CPG, 提供步态行走(W 区)、小跑(T)、横向疾驰(TG)、旋转疾驰(RG)、束缚(B)的序列, 获得的 1D 分岔图。底部面板: 五个区域屈肌细胞的膜电压 $V_i(t)$, 超过 600ms 的窗口(图中细胞的颜色代码图 2)。

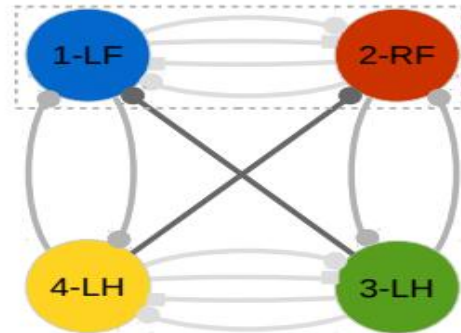


图 11: (彩图) 4 单元合成 CPG。灰色虚线框: 半中心振荡器(见步骤 1), 具有标准抑制性突触连接(实心圆圈)和额外兴奋性突触联系(实心正方形)。CPG 由中灰色(参见步骤 2)和深灰色(参见第 3 步)抑制性连接完成。

$\Delta D_3(\alpha)$ 和 $\Delta D_4(\alpha)$ (左右两侧各一个), 以便具有连续的步态序列。所选功能如图所示。9: 红色虚线与左腿相关, 黑色实线与右腿相关。

E 步骤 4[Step 4]

步骤 4 最后, 我们通过执行与图 4 中相同的分岔分析, 来检查设计的 CPG, 通过使用 $g_{12}^{ex} = g_{21}^{ex} = g_{43}^{ex} = g^{ex}(\alpha)$, $D_2(\alpha) = D_1(\alpha)$, $D_3(\alpha) = D_1(\alpha) + \Delta D_3(\alpha)$, $D_4(\alpha) = D_1(\alpha) + \Delta D_4(\alpha)$, 还有之前步骤获得的 α 的 PWL 函数。结果如图 10 所示。上部面板显示了通过应用所选函数获得的分岔图, 并指出了步态的正确顺序。底部面板显示了五个区域屈肌细胞的稳态膜电压 $V_i(t)$ 的相应演变, 在 600ms 的窗口内, 电压在间隔内变化 $[-60, -10]$ mV(颜色代码与图 2 中的相同)。如第 III 节所述, 每个电压都有自己的占空比、振幅、频率和相位, 总体上决定了相应的步态。

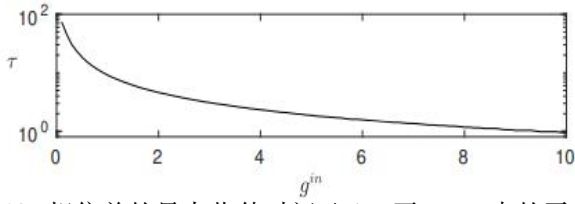


图 12: 相位差的最大收敛时间 $\Delta\phi_{12}$ 至 HCO 中的平衡点, $g_{12}^{ex} = g_{21}^{ex} = 0$ 。

V 案例研究 2: 合成 CPG[CASE STUDY 2: A SYNTHETIC CPG]

在本节中,我们将演示如何设计一个纯 4 单元合成 CPG,以便生成与之前相同的步态。所选择的神经元模型是 [21] 中描述的修改的 FitzHugh Nagumo 模型,并在附录 B 中报告,以便于参考。在这个模型中,所有变量都是归一化和无量纲。我们使用突触模型 (2),其中 $\nu = 0.3, \theta = 0, E_{in} = 1.5, E_{ex} = 1$ 。在这种情况下,我们只考虑相位关系每个步态的四肢之间,即,我们关注肢体和地面之间的“最大接触”。为了简单起见,在本例中,我们忽略了占空比,它解释了接触的持续时间。换句话说,这个网络只是一个节律生成器,需要更复杂的细胞模型或进一步细胞(例如,模式形成网络和运动神经元,在 [44] 中提出的成为现实 CPG,能够调控占空比,振幅和频率的细胞驱动屈肌和伸肌。考虑到这一点,从今以后,这个网络将被称为 CPG。

在第二个案例研究中,我们的目标是设计一个合成 CPG,在给定的参数设置下,只产生一个稳定的图案,以确保生成的图案的鲁棒性。

有些突触是固定的,而另一些则取决于分岔参数 $\alpha \in [0, 1]$,以便 CPG 能够在所需步态之间切换。

完整的 CPG 参考结构如图 11 所示。实际上,设计策略从一个更简单的模块块开始,即灰色虚线框内的 HCO。对于标准 HCO(仅包含抑制性突触,以实心圆圈结尾的浅灰色连接),这里我们还添加了兴奋性突触(以实心正方形结尾),其强度 g_{ij}^{ex} 取决于 α 。

设计的第二步涉及两个 HCO(由细胞 1-2 和 3-4 组成),它们通过垂直的灰色抑制突触连接。

第 3 步还涉及深灰色抑制性(或兴奋性)突触,其中的强度 g_{ij}^{ex} 取决于 α 。每个步骤都需要一些分析(使用 CEPAGE 进行),下面将详细描述。

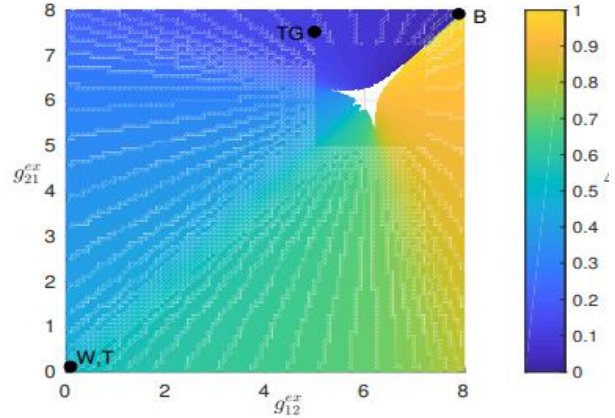


图 13: (彩图) 第 1 步: HCO 兴奋性突触效率的二维分岔图(图 11 中的灰色虚线框)。

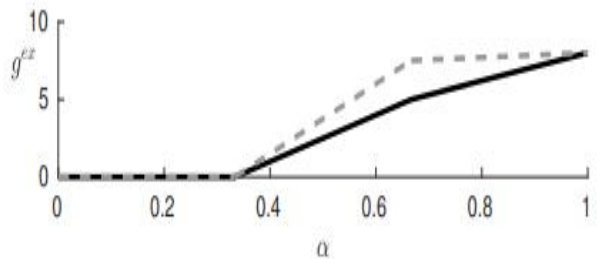


图 14: 步骤 1: 选择 PWL 函数 $g_{12}^{ex}(\alpha)$ (黑色实线) 和 $g_{21}^{ex}(\alpha)$ (灰色虚线)。

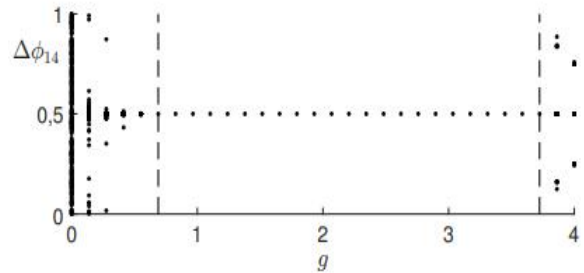


图 15: 步骤 2: 相位差的渐近值 $\Delta\phi_{12}$ 相对于 g 。

A 步骤 1[Step 1]

首先,我们设置抑制性突触的强度,这将作为整个设计过程的参考。由于 HCO 对于相位差始终有一个稳定的平衡点,我们可以将突触效能 g 设置为(对于两个连接都相同 $1 \rightarrow 2$ 和 $2 \rightarrow 1$) 根据期望的收敛时间尺度。图 12 显示了相位差的最大收敛时间 $\Delta\phi_{12}$ 到平衡点, $g_{12}^{ex} = g_{21}^{ex} = 0$ 。我们选择 $g^{in} = 4$, 以便在某些归一化时间单位的尺度上具有收敛时间。

现在,我们必须设置兴奋性突触的强度。为此,我们得到了一个二维分岔图,显示了平衡相位差 $\Delta\phi_{12}$ 相对于 g_{12}^{ex} 和 g_{21}^{ex} (见图 13)。白色像素表示存在多重稳定平衡。白色区域是由于沿主对角线存在亚临界的干叉分岔,该分岔在对角线外退化为 *fold* 分岔(由于对称性破坏)。

图中的 W/T、TG、B 点标记了根据相应的左右相位差(见表 I) 选择的两对,用完整的 CPG 再现不同的步态:行走和小跑(W/T, 逆相 LR 交替),束缚(B, 同相 LR),横向驰骋(TG, 几乎同相 LRR 交替)。图 14 显示了所选函数 $g_{12}^{ex}(\alpha)$ (黑色实线)和 $g_{21}^{ex}(\alpha)$ (灰色虚线)。

B 步骤 2[Step 2]

底部 HCO 与顶部 HCO 相同, g_{12}^{ex} 和 g_{21}^{ex} 设置为点 A, 以便左右交替 $\Delta\phi_{12} = 0.5$ 。这里,我们分析了 CPG 行为相对于图 11 所示的 4 个中灰色抑制性突触的强度 g 的变化。

图 15 中的 1D 分岔图显示了相位差的平衡值 $\Delta\phi_{14}$ 相对于 g 。分岔图包含三个区域,其边缘由垂直虚线标记。在左侧区域,由于 g 值太低,没有相位锁定(即使用 Arnoldtongue CPG)。在右侧区域, g 强度接近 $g^{in} = 4$, 出现进一步的稳定平衡,从而产生不希望的多重稳定性。

然后将 g 设置为中心区域内的值。为了确保结构稳定性,我们选择 $g = 2$ 。

C 步骤 3[Step 3]

现在我们要设置图 11 所示的两个深灰色抑制性突触的强度 g_c , 以产生所有所需的前后交替,对应于不同的节奏

为此,图 16 提供了显示稳定平衡相位差配置的 HCO 相对于 g_c 的一维分岔图 $\Delta\phi_{12}$ 和 $\Delta\phi_{14}$ 图 13 中 W、T(黑线)、TG(灰色线)、B(浅灰色线)。

我们希望确保 g_c 设置为 (i) 所做的值不改变现有的 LR 相位差,并且 (ii) 提供期望的 FH 相位差。图 16 中的上分岔图显示了实际稳定平衡相位差 $\Delta\phi_{12}$ 与 g_c (实

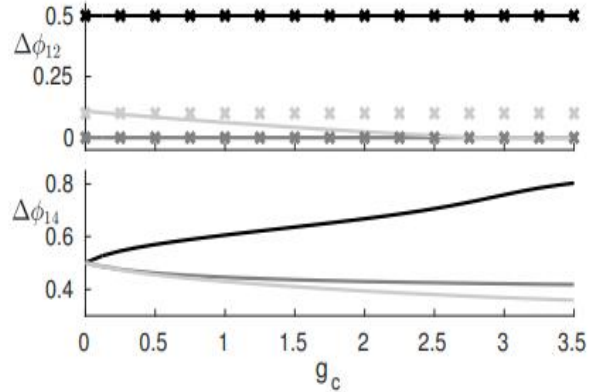


图 16: 步骤 3: 一维分岔图, 显示了抑制性突触情况下 g_c 的稳定平衡。

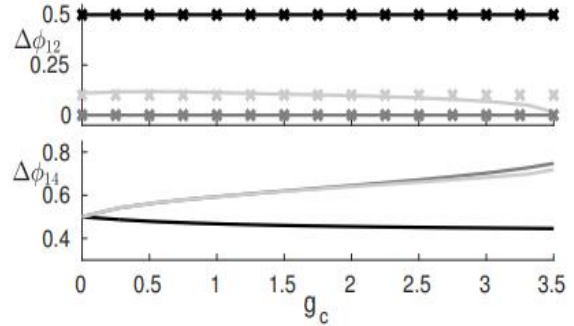


图 17: 步骤 3: 一维分岔图, 显示了兴奋性突触情况下 g_c 的稳定平衡。

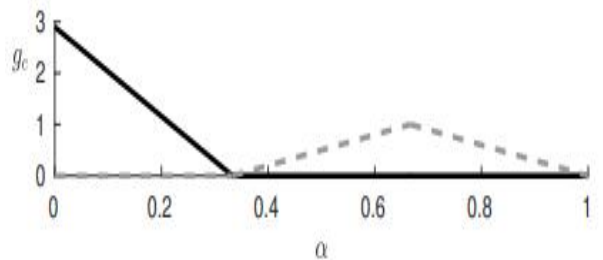


图 18: 步骤 3: 在抑制性(黑色实线)或兴奋性(灰色虚线)突触的情况下, 选择 PWL 功能 $g_c(\alpha)$ 。

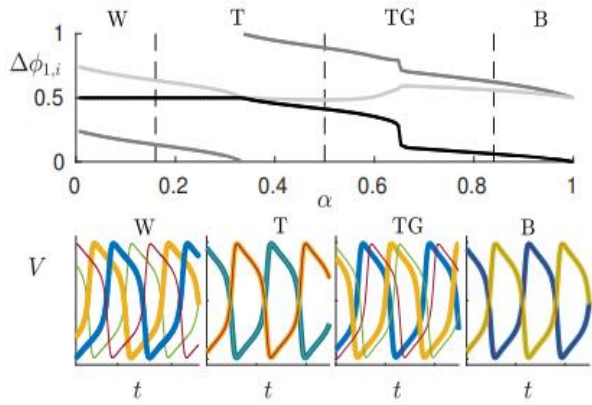


图 19: (彩图) 步骤 3(见正文)。上面板: 通过将以下选定函数应用于整个 CPG 而获得的 1D 分岔图 α 、提供了步行(W 区)、小跑(T)、横向驰骋(TG)、跳跃(B)的节奏序列。底部面板: 四个区域 CPG 细胞的归一化膜电压 $V_i(t)$, 在间隔内变化 $[-1, 1]$ 在 50 个时间单位的窗口中(图 11 中单元格的颜色代码)。

线)和步骤 1 中设置的值(交叉标记)。显然, 对于参数设置 W、T 和 TG 的得到期望平衡值 $\Delta\phi_{12}$ 适用于任何 g_c , 而对于参数设置 B, 只有低于约 0.2 的 g_c 值允许保持期望的平衡值 $\Delta\phi_{12}$ 。

关于条件 (ii), 从下分岔图中我们推断出, 对于参数设置 W、T(黑线), 我们只能在前肢和后肢之间存在延迟 ($\Delta\phi_{14} > 0.5$), 并且作用于 g_c , 我们可以在合理的时间间隔内控制该延迟 ($\Delta\phi_{14}$ 范围为 0.5 至约 0.8)。相反, 对于其他两种设置, 我们只能使前肢相对于后肢前进 ($\Delta\phi_{14} < 0.5$), 并且作用于 g_c , 我们可以在一个小间隔内控制该延迟 ($\Delta\phi_{14}$ 范围约为 0.4 至 0.5)。

如果突触连接的性质改变为兴奋性, 我们可以得到如图所示的分岔图。17。图。图 16 和 17 清楚地表明, 这两种连接具有互补作用。这表明, 在 W、T 抑制性连接可以有利地用于获得前肢和后肢之间的规定延迟, 而兴奋性连接更好地获得规定的提前。类似地, 在这种情况下, TG 和 B 抑制性(兴奋性)连接可以用于获得规定的提前(延迟)。

在允许的 g_c 值中, 我们选择与平衡值相对应的值 $\Delta\phi_{14}$ 最接近所需节律(见表 D), 从而获得图 18 所示的函数 $g_{13}^{in}(\alpha) = g_{24}^{in}(\alpha)$ (黑色实线)和 $g_{13}^{ex}(\alpha) = g_{24}^{ex}(\alpha)$ (灰色虚线)。

D 步骤 4[Step 4]

图 19 显示了通过改变 α 以获得所需的节奏: 行走(W 区)、小跑(T)、横向驰骋(TG)和跳跃(B)。下部面板中时间轴的宽度为 50 个时间单位(请注意, 附录 B 中

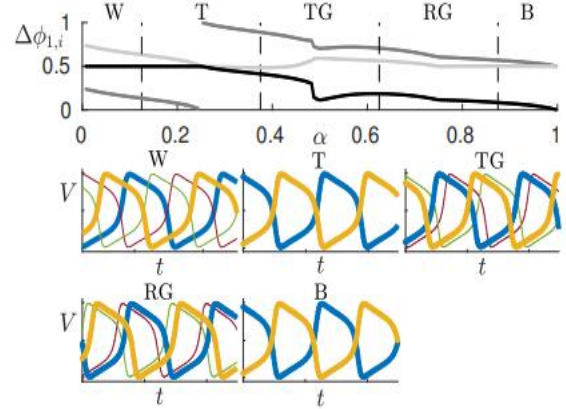


图 20: (彩图) 不对称节奏的步骤 3(见正文)。上图: 通过将 α 的选定函数应用于整个 CPG 获得的 1D 分岔图, 提供了节奏行走(W 区)、小跑(T)、横向疾驰(TG)、旋转疾驰(RG)、束缚(B)的序列。底部面板: 四个区域中 CPG 细胞的归一化膜电压 $V_i(t)$, 在间隔内变化 $[-1, 1]$ 在 50 个时间单位的窗口中(图 11 中单元格的颜色代码)。

描述的本案例研究中使用的模型是标准化的, 并使用无量纲变量)。

E 不对称节律 [Asymmetric rhythms]

如果我们想在节奏序列中加入不对称节奏, 那么在对称节奏的情况下, 步骤 3 中描述的程序必须改变。在完整的 CPG 中, 细胞 1 和 2 最初被假定为不连接, 以避免 LR 同步, 而细胞 3 和 4 通过具有 PWL 功能的突触保持连接 $= g_{12}^{ex}(\alpha)$ 和 $g_{43}^{ex}(\alpha) = g_{21}^{ex}(\alpha)$ (见图 14)。

现在我们再次获得关于 g_c 的分岔图(如图 17 和 18 所示), 以选择适当的 g_c 值和适当的 PWL 函数 $g_c(\alpha)$ 。

最后, 我们选择适当的 g_{12}^{ex} 和 g_{21}^{ex} 值(如图。13)以及相关的 PWL 函数 $g_{12}^{ex}(\alpha)$ 和 $g_{21}^{ex}(\alpha)$ (如图。14)通过保持 $g_{34}^{ex}(\alpha)$ 和 $g_{43}^{ex}(\alpha)$ 不变。图 20 显示了相的稳定平衡值差异(上图)与神经元的时间演化通过改变 α 以获得所需的节奏: 行走(W 区)、小跑(T)、横向驰骋(TG), 旋转驰骋(RG)和束缚(B)。

我们再次指出, 在这种情况下(与第一个案例研究相反), 我们只关注相位差, 因为只有使用更完整的 CPG 模型才能正确调制电池电压的振幅、频率和占空比。由于本文的重点是设计方法, 因此按原样使用细胞模型, 并应用该方法以使 CPG 产生正确的相位差。这就是为什么在这种情况下电压 $V_i(t)$ 仅在相位上不同的原因。

VI 结束语 [CONCLUDING REMARKS]

虽然在科学文献中，专门分析 CPG 的论文相当常见，但缺乏主要关注其设计的论文。本文旨在弥补这一差距，重点研究四足动物的运动控制。拟议设计策略的主要特点可概括如下：

- 基于多参数分岔理论的分析与设计并行开发；
- 结合局部分析 (以及 CPG 的一些局部特性/参数的相关设计) 和整体分析，以确保整个系统的结构稳定性；
- 使用分岔参数对来自脊髓上神经网络的脑干驱动进行建模，以通过非线性函数 $g_{ij}^{ex}(\alpha)$ 正确控制步态转换。

该方法已应用于相对简单动态网络要么是实结构 (第一种情况研究、仿生 CPG 的简化版) 或仅特定四足动物的功能 (第二个案例研究，合成 CPG)，通过使用工具箱 CEPAGE 高效的数值分析。经过适当的稳健性分析对于细胞和突触模型，在将参数 α 与感觉输入适当关联后 (为了引入有效的闭环控制，除了 CPG 提供的开环控制)，获得的结果可以找到生物机器人领域的应用 ([23],[24]) 和康复 ([25],[26])。此外，我们必须介绍一种直接的感觉反馈，以适当调整步态存在机械扰动，例如，如果一条腿找不到立足点 ([45],[46])。

最后，我们简要介绍了与应用程序相关的物理实现问题。如 [12] 所述，基于 CPG 的运动控制通常以软件编程并在硬件 (微控制器、DSP、FPGA 或专用硬件) 上运行。提供可能的硬件实现的概述 (除了纯数字解决方案) 取决于细胞和突触模型的具体选择，这超出了本文的范围。关于这个问题，请读者参考调查，如 ([12],[47]) 或与引用的应用相关的具体研究 ([48],[49])。

VII 致谢 [ACKNOWLEDGMENT]

MS would like to thank his colleague and friend Federico Bizzarri for stimulating discussions. The authors also thank Simon Danner for providing benchmark results for case study 1.

附录 A

案例 1 [CASE STUDY 1]

第一个案例研究中采用的模型是 [28]:

$$\begin{aligned}
 C \frac{dV_i}{dt} &= -I_{Na} - I_L - I_D^{(i)}(\alpha) + I_{syn}^{(i)} \\
 \tau \frac{dh}{dt} &= h_\infty - h \\
 I_L &= g_L \cdot (V_i - E_L) \\
 I_{Na} &= g_{Na} \cdot m \cdot h \cdot (V_i - E_{Na}) \\
 m &= \left(1 + e^{\frac{V_i - V_m}{k_m}}\right)^{-1} \\
 h_\infty &= \left(1 + e^{\frac{V_i - V_h}{k_h}}\right)^{-1} \\
 \tau &= \tau_0 + \frac{\tau_M - \tau_0}{\cosh\left(\frac{V_i - V_\tau}{k_\tau}\right)} \\
 I_D^{(i)}(\alpha) &= g_D \cdot D_i(\alpha) \cdot (V_i - E_{ex})
 \end{aligned} \tag{5}$$

其中, $C = 10\text{pF}$, $g_L = 4.5\text{nS}$, $E_L = -62.5\text{mV}$, $g_{Na} = 4.5\text{nS}$, $E_{Na} = 50\text{mV}$, $V_m = -40\text{mV}$, $k_m = -6\text{mV}$, $V_h = -45\text{mV}$, $k_h = 4\text{mV}$, $\tau_0 = 80\text{ms}$, $\tau_M = 160\text{ms}$, $V_\tau = -35\text{mV}$, $k_\tau = 15\text{mV}$, $g_D = 10\text{nS}$, $D_5 = D_6 = D_7 = D_8 = 0.1$, $D_1 = D_2 = 0.1\alpha + 0.0023$, $D_3 = D_4 = 0.104\alpha + 0.0010$ 突触参数 $\nu = 0.3\text{mV}^{-1}$, $\theta = -30\text{mV}$, $E_{ex} = -10\text{mV}$, $E_{in} = -75\text{mV}$.

兴奋性突触的突触强度取决于

$$\begin{aligned}
 g_{12}^{ex}(\alpha) &= g_{21}^{ex}(\alpha) = 115.98\alpha^{10} - 231.71\alpha^9 + 25.54\alpha^8 \\
 &\quad + 329.37\alpha^7 - 407.13\alpha^6 + 235.88\alpha^5 - 76.053\alpha^4 \\
 &\quad + 13.751\alpha^3 - 1.1155\alpha^2 + 0.11545\alpha + 0.16808 \\
 g_{34}^{ex}(\alpha) &= g_{43}^{ex}(\alpha) = 3058.8\alpha^{10} - 13011\alpha^9 + 23662\alpha^8 \\
 &\quad - 23916\alpha^7 + 14651\alpha^6 - 5568.3\alpha^5 + 1292\alpha^4 \\
 &\quad - 172.9\alpha^3 + 12.005\alpha^2 - 0.25126\alpha + 0.1689
 \end{aligned} \tag{6}$$

附录 B

案例 2 [CASE STUDY 2]

第二个案例研究中使用的模型是 [21]

$$\begin{aligned}
 \frac{dV_i}{dt} &= V_i - V_i^3 - x_i + I + \beta I_{syn}^{(i)} \\
 \frac{dx_i}{dt} &= \epsilon \left(\frac{1}{1 - e^{-10V_i}} - x_i \right)
 \end{aligned} \tag{7}$$

其中 $I = 0.5$, $\beta = 10^{-3}$, $\epsilon = 0.3$ 。

参考文献 [References]

- [1] M. Goulding, “Circuits controlling vertebrate locomotion: moving in a new direction,” *Nature Reviews Neuroscience*, vol. 10, no. 7, pp. 507–518, 2009.
- [2] K. L. Briggman and W. B. Kristan, “Imaging dedicated and multifunctional neural circuits generating distinct behaviors.” *J. Neurosci.*, vol. 26, no. 42, pp. 10 925–10 933, Oct 2006. [Online]. Available: <http://dx.doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3265-06.2006>
- [3] S. Grillner and T. M. Jessell, “Measured motion: searching for simplicity in spinal locomotor networks,” *Current opinion in neurobiology*, vol. 19, no. 6, pp. 572–586, 2009.
- [4] O. Kiehn, “Decoding the organization of spinal circuits that control locomotion,” *Nature Reviews Neuroscience*, 2016.
- [5] A. Sakurai and P. S. Katz, “Functional recovery after lesion of a central pattern generator.” *J. Neurosci.*, vol. 29, no. 42, pp. 13 115–13 125, Oct 2009. [Online]. Available: <http://dx.doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3485-09.2009>
- [6] A. I. Selverston, “Invertebrate central pattern generator circuits.” *Philos. T. R. Soc. Lond. B*, vol. 365, no. 1551, pp. 2329–2345, Aug 2010. [Online]. Available: <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2009.0270>
- [7] P. S. Katz, “Neural mechanisms underlying the evolvability of behaviour.” *Philos. T. R. Soc. B*, vol. 366, no. 1574, pp. 2086–2099, Jul 2011. [Online]. Available: <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2010.0336>
- [8] S. Grillner, “Biological pattern generation: the cellular and computational logic of networks in motion,” *Neuron*, vol. 52, no. 5, pp. 751–766, 2006.
- [9] L. M. Jordan, “Initiation of locomotion in mammals,” *Annals of the New York Academy of Sciences*, vol. 860, no. 1, pp. 83–93, 1998.
- [10] L. M. Jordan, J. Liu, P. B. Hedlund, T. Akay, and K. G. Pearson, “Descending command systems for the initiation of locomotion in mammals,” *Brain research reviews*, vol. 57, no. 1, pp. 183–191, 2008.
- [11] S. Rossignol, R. Dubuc, and J.-P. Gossard, “Dynamic sensorimotor interactions in locomotion,” *Physiological reviews*, vol. 86, no. 1, pp. 89–154, 2006.
- [12] J. Yu, M. Tan, J. Chen, and J. Zhang, “A survey on CPG-inspired control models and system implementation,” *IEEE Transactions on neural networks and learning systems*, vol. 25, no. 3, pp. 441–456, 2014.
- [13] S. Jalil, D. Allen, J. Youker, and A. Shilnikov, “Toward robust phaselocking in melibe swim central pattern generator models,” *Chaos: An Interdisciplinary Journal of Nonlinear Science*, vol. 23, no. 4, p. 046105, 2013.
- [14] J. Wojcik, R. Clewley, and A. Shilnikov, “Order parameter for bursting polyrhythms in multifunctional central pattern generators,” *Phys. Rev. E*, vol. 83, no. 5, p. 056209, 2011.
- [15] J. T. C. Schwabedal, A. B. Neiman, and A. L. Shilnikov, “Robust design of polyrhythmic neural circuits.” *Phys. Rev. E*, vol. 90, no. 2, p. 022715, Aug 2014.
- [16] J. Wojcik, J. Schwabedal, R. Clewley, and A. L. Shilnikov, “Key bifurcations of bursting polyrhythms in 3-cell central pattern generators,” *PloS One*, vol. 9, no. 4, p. e92918, 2014.
- [17] A. Kozlov, M. Huss, A. Lansner, J. H. Koteleski, and S. Grillner, “Simple cellular and network control principles govern complex patterns of motor behavior,” *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 106, no. 47, pp. 20 027–20 032, 2009.
- [18] M. Golubitsky, I. Stewart, P.-L. Buono, and J. Collins, “Symmetry in locomotor central pattern generators and animal gaits,” *Nature*, vol. 401, no. 6754, pp. 693–695, 1999.
- [19] L. P. Shilnikov, A. L. Shilnikov, D. V. Turaev, and L. O. Chua, *Methods of qualitative theory in nonlinear dynamics. Volume I.* World Scientific, 1998, vol. 5. [20] L. P. Shilnikov, A. L. Shilnikov, D. V. Turaev, and L. O. Chua, *Methods of qualitative theory in nonlinear dynamics. Volume II.* World Scientific, 2001, vol. 5.
- [21] J. Schwabedal, D. Knapper, and A. Shilnikov, “Qualitative and quantitative stability analysis of penta-rhythmic circuits,” *Nonlinearity*, no. 39, p. 647 “3676, 2016.
- [22] F. Li, A. Basu, C.-H. Chang, and A. H. Cohen, “Dynamical systems guided design and analysis of silicon oscillators for central pattern generators,” *IEEE Transactions on Circuits and Systems I: Regular Papers*, vol. 59, no. 12, pp. 3046–3059, 2012.
- [23] A. J. Ijspeert, “Central pattern generators for locomotion control in animals and robots: a review,” *Neural Networks*, vol. 21, no. 4, pp. 642–653, 2008.
- [24] Y. Hu, J. Liang, and T. Wang, “Parameter synthesis of coupled nonlinear oscillators for CPG-based robotic locomotion,” *IEEE Transactions on Industrial Electronics*,

vol. 61, no. 11, pp. 6183–6191, 2014.

[25] K. A. Mazurek, B. J. Holinski, D. G. Everaert, V. K. Mushahwar, and R. Etienne-Cummings, “A mixed-signal VLSI system for producing temporally adapting intraspinal microstimulation patterns for locomotion,” *IEEE transactions on biomedical circuits and systems*, vol. 10, no. 4, pp. 902–911, 2016.

[26] J. A. Bamford, R. M. Lebel, K. Parseyan, and V. K. Mushahwar, “The fabrication, implantation, and stability of intraspinal microwire arrays in the spinal cord of cat and rat,” *IEEE Transactions on Neural Systems and Rehabilitation Engineering*, vol. 25, no. 3, pp. 287–296, 2017.

[27] M. Lodi, A. Shilnikov, and M. Storace, “CEPAGE: a toolbox for central pattern generator analysis,” in *2017 IEEE International Symposium on Circuits and Systems (IS-CAS)*, May 28–31 2017, pp. 1–4.

[28] S. M. Danner, S. D. Wilshin, N. A. Shevtsova, and I. A. Rybak, “Central control of interlimb coordination and speed-dependent gait expression in quadrupeds,” *The Journal of physiology*, vol. 594, no. 23, pp. 6947–6967, 2016.

[29] D. Somers and N. Kopell, “Rapid synchronization through fast threshold modulation,” *Biological cybernetics*, vol. 68, no. 5, pp. 393–407, 1993.

[30] L. Zhao and A. Nogaret, “Experimental observation of multistability and dynamic attractors in silicon central pattern generators,” *Physical Review E*, vol. 92, no. 5, p. 052910, 2015.

[31] R. Barrio, M. Rodríguez, S. Serrano, and A. Shilnikov, “Mechanism of quasi-periodic lag jitter in bursting rhythms by a neuronal network,” *EPL (Europhysics Letters)*, vol. 112, no. 3, p. 38002, 2015.

[32] J. Schwabedal, D. Knapper, K. Pusuluri, and D. Alacam. Motiftoolbox. [Online].

Available: <https://github.com/jusjusjus/Motiftoolbox>

[33] E. J. Doedel, “AUTO: A program for the automatic bifurcation analysis of autonomous systems,” *Congr. Numer*, vol. 30, pp. 265–284, 1981.

[34] A. Dhooge, W. Govaerts, and Y. A. Kuznetsov, “MATCONT: a MATLAB package for numerical bifurcation analysis of ODEs,” *ACM Transactions on Mathematical Software (TOMS)*, vol. 29, no. 2, pp. 141–164, 2003.

[35] D. Linaro and M. Storace, “BAL: A library for the brute-force analysis of dynamical systems,” *Computer Physics Communications*, vol. 201, pp. 126–134, 2016.

[36] V. Novicenko and K. Pyragas, “Computation of

phase response curves via a direct method adapted to infinitesimal perturbations,” *Nonlinear Dynamics*, vol. 67, no. 1, pp. 517–526, 2012.

[37] W. E. Sherwood, R. Harris-Warrick, and J. Guckenheimer, “Synaptic patterning of left-right alternation in a computational model of the rodent hindlimb central pattern generator,” *Journal of computational neuroscience*, vol. 30, no. 2, pp. 323–360, 2011.

[38] R. H. Lee and C. Heckman, “Adjustable amplification of synaptic input in the dendrites of spinal motoneurons in vivo,” *Journal of Neuroscience*, vol. 20, no. 17, pp. 6734–6740, 2000.

[39] P. Meyrand, J. Simmers, and M. Moulins, “Construction of a patterngenerating circuit with neurons of different networks,” *Nature*, vol. 351, no. 6321, p. 60, 1991.

[40] W. B. Kristan, R. L. Calabrese, and W. O. Friesen, “Neuronal control of leech behavior,” *Progress in neurobiology*, vol. 76, no. 5, pp. 279–327, 2005.

[41] K. L. Briggman, H. D. Abarbanel, and W. B. Kristan, “Optical imaging of neuronal populations during decision-making,” *Science*, vol. 307, no. 5711, pp. 896–901, 2005.

[42] A. Berkowitz, “Physiology and morphology of shared and specialized spinal interneurons for locomotion and scratching,” *Journal of neurophysiology*, vol. 99, no. 6, pp. 2887–2901, 2008.

[43] C. Bellardita and O. Kiehn, “Phenotypic characterization of speed-associated gait changes in mice reveals modular organization of locomotor networks,” *Current Biology*, vol. 25, no. 11, pp. 1426–1436, 2015.

[44] L. E. Spardy, S. N. Markin, N. A. Shevtsova, B. I. Prilutsky, I. A. Rybak, and J. E. Rubin, “A dynamical systems analysis of afferent control in a neuromechanical model of locomotion: Ii. phase asymmetry,” *Journal of neural engineering*, vol. 8, no. 6, p. 065004, 2011.

[45] I. A. Rybak, N. A. Shevtsova, M. Lafreniere-Roula, and D. A. McCrea, “Modelling spinal circuitry involved in locomotor pattern generation: insights from deletions during fictive locomotion,” *The Journal of physiology*, vol. 577, no. 2, pp. 617–639, 2006.

[46] D. A. McCrea and I. A. Rybak, “Organization of mammalian locomotor rhythm and pattern generation,” *Brain research reviews*, vol. 57, no. 1, pp. 134–146, 2008.

[47] M. D. McDonnell, K. Boahen, A. Ijspeert, and T. J. Sejnowski, “Engineering intelligent electronic systems based on computational neuroscience,” *Proceedings of the*

IEEE, vol. 102, no. 5, pp. 646–651, 2014.

[48] A. Espinal, H. Rostro-Gonzalez, M. Carpio, E. I. Guerra-Hernandez, M. Ornelas-Rodriguez, H. Puga-Soberanes, M. A. Sotelo-Figueroa, and P. Melin, “Quadrupedal robot locomotion: a biologically inspired approach and its hardware implementation,” *Computational intelligence and neuroscience*, vol. 2016, 2016.

[49] S. Joucla, M. Ambroise, T. Levi, T. Lafon, P. Chauvet, S. Saïghi, Y. Bornat, N. Lewis, S. Renaud, and B. Yvert, “Generation of locomotor like activity in the isolated rat spinal cord using intraspinal electrical microstimulation driven by a digital neuromorphic CPG,” *Frontiers in neuroscience*, vol. 10, 2016.