

All



ADVANCED SEARCH

Journals & Magazines > IEEE Transactions on Neural N... > Volume: 31 Issue: 9

Design Principles for Central Pattern Generators With Preset Rhythms

Publisher: IEEE

Cite This

PDF

Matteo Lodi ; Andrey L. Shilnikov ; Marco Storace All Authors

9

Paper

Citations

419

Full

Text

Views



More Like This

具有预设节奏的中枢模式发生器的设计原则

Design Principles for Central Pattern Generators With Preset Rhythms

作者：Matteo Lodi, Andrey L. Shilnikov, Marco Storace, Nicholas E. Hallworth, 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：Bifurcation analysis, central pattern generators, neuronal models, parameter optimization.

Translated by Xinxin Qie, School of Mathematics, SCUT.

Link to the Journal: [IEEE Transactions on Neural Networks and Learning Systems](#)

摘要 [Abstract]

本文研究了合成中枢模式生成器 (CPGs) 的设计。生物 CPGs 是决定动物各种节律性活动的神经回路，包括运动。合成的 CPG 是一个由动力学元素（这里称为细胞）组成的网络，由各种突触适当耦合来模拟由生物 CPG 产生的节律。我们关注用于四足动物运动的 CPGs，并基于非线性动力学、分岔理论和参数优化等原理提出了我们的设计方法。这种方法让我们设计具有一组期望节奏的合成 CPG，并在它们之间切换，因为代表大脑控制动作的参数是不同的。已被研究的四细胞 CPG 可以产生四种不同的步态：行走、小跑、疾驰和跳跃，类似于老鼠的运动。并利用不同的细胞模型和突触模型，验证了网络设计原则的鲁棒性和适应性。

I 引言 [Introduction]

用于运动的中枢模式发生器 (CPGs) 是 (小型) 神经网络，即使在没有任何感觉反馈或更高的运动计划输入的情况下，也能够产生有节奏的输出 [1] – [4]。CPGs 在许多不同学科中都进行了研究，包括生物学、神经科学、机器人技术、非线性动力学和生物力学等。不同的目标导致每个学科使用不同的工具来面对这个共同的研究方向。我们可以了解它们的生理结构，理解它们的功能作用，在数学模型中再现它们的功能机制，以及在机器人或神经修复应用中加以利用。大多数脊椎动物的生物 CPGs 由大量耦合神经元组成，这些神经元可以细分为较小的集群或行为连贯的队列。因此，可以将每个集群的协调活动建模为单个神经元产生的活动。这样的集群可以用很多方式命名，我们在本文中采用的术语是：神经种群，单位，模块或细胞。细胞通过突触连接构建 CPG。

在本文中，我们专注于决定和控制四足动物运动的 CPGs 模型。特别地，我们讨论了一组会用在我们的合成 CPGs 设计中的操作原理，以重现许多特定于小鼠运动的规定步态。我们的目标是为多功能 CPGs 构建设计原理，这些原理通过改变驱动或分岔参数可以产生不同的小鼠步态并在它们之间进行平滑过渡。这样的参数可以代表来自大脑的控制动作，或者更准确地说，整个神经元的脑干控制可以作为高级运动控制中心和 CPGs 之间的关键中介 [11]-[13]。我们模拟运动 CPG 的方法是基于动力学系统的理论 [5] – [6]，它非常适合理解多种非线性周期振荡，稳定性条件，以及在这种小节奏生成神经网络中可能发生的分岔 [7] – [10]。之前，我们提出了计算工具包 CEPAGE[15] 来分析随着控制参数的变化而模拟四足 (小鼠) 运动的简单 CPG 中的动力学和分岔 ([14], [16])。在这里，我们提出了一种高级的四细胞 CPG 模型，该模型在现象学上更适合控制四足运动的生物 CPGs，并能够产生四种不同的步态：步行，小跑，疾驰和奔跑。我们还讨论了所采用的细胞和突触模型应满足的最小操作原理以及通用属性，以确保所需 CPG 功能的鲁棒性和结构稳定性。

总之，在本文中我们做到了以下几点：1) 指出细胞和突触模型满足设计目标的定性特性；2) 通过一系列步骤来设计一个简化多功能 CPG 模型，此模型可以产生多个节律，并随着控制参数的变化在多个节奏之间进行平滑转换；3) 证明我们的设计方法在选择突触和细胞模型方面非常可靠。

本文的其余部分是这样进行组织的。在第二节介绍了已构建 CPG 的主要特点。在第三节中详细介绍了如何设计一个具有节奏预设的合成 CPG。在第四节中，我们验证了所提出的设计相对于其构成要素 (模型) 变化的鲁棒性。最后，在第五节中得出结论。

II 基本元素 [BASIC ELEMENTS]

A 细胞 [Cell]

我们的主要目标是更好地了解在 CPG 细胞网络中节律发生的功能机制。因此，我们在本文中对所有细胞的描述并不意味着一组同步神经元有 1:1 的对应关系，而是几个中间神经元组一起作用的宏观模型，例如半中心振荡器。换句话说，我们的 CPG 模型更加抽象。从这个角度来看，通常用于表示 CPG[17] 或提出的功能子网络方法的层次结构 [18]，这些很难与我们的神经回路相提并论，因为根据前一种方法设计的 CPG 具有细粒度，即它们包含比我们的简化模型更多的细胞。通过一个代表膜电压 $V_i(t)$ 的变量来揭示通用第 i 个细胞的活性。

B 现象学设计大纲 [Phenomenological Design Outline]

动物的节律运动是由感觉系统 (传感器), 肌肉骨骼系统 (执行器) 和神经系统 (控制) 之间的相互作用引起的。特别是神经系统执行三个主要的控制动作 [3]。第一个开环控制动作是由 CPG 在脊髓水平上提供的, 它产生了给定的步调; 这些神经网络包括半中心振荡器, 这是一对通过抑制性突触相互耦合的神经群体, 它们在交替中自主振荡 ([19], [20])。第二个闭环控制动作是由感官驱动的反馈提供的, 该反馈提供有关动物身体与环境的机械相互作用的信息, 并确保在非卧床旅行期间适应意外的障碍和不确定性。第三种也称为闭环控制动作, 是由超脊柱网络确保的, 该网络基于感觉信息 (通常主要是视觉和触觉), 及时告知 CPG 要施加的节奏 (和相应的步态), 从而改变肌肉活动。在这里, 我们仅考虑第三个控制动作的第一个部分。这些基本机制的相互作用符合肢体间的协调, 并产生灵活而有效的运动。运动背后的详细生物物理机制尚未完全了解。因此, 当前专注于现象学上减少的 CPG 设计 (面向机器人应用) 的研究追求基于分散控制的几个开发线 [21], 使用功能块的自下而上的方法 [18], 非线性动力学和分岔理论 ([16],[22])。

步态	f [Hz]	dc	LF-RF(Δ_{12})	LF-LH(Δ_{14})	LF-RH(Δ_{13})	α
\bar{W}	[2,4]	<0.4	0.5	0.25	0.75	[0,0.25]
\bar{W}	[4,9]	0.5	[0.4,0.51]	0.25	0.75	[0,0.25]
\bar{W}	[9,10]	0.5	>0.51	0.25	0.75	[0,0.25]
\bar{W}	[10,12]	0.5	>0.51	0.25	0.75	[0,0.25]

表 1: 步态特性: 频率 (f), DC, 相位滞后和相应的 α 值

C 有效变量和参数 [Effective Variables and Parameters]

通过引入振荡或爆发细胞 ([7],[24],[25]) 的所谓相位滞后分析了 CPG 产生的节奏模式的存在和稳定性。假定所有孤立/耦合的单元都具有并保持相对接近的时间特征。在动力学系统术语中, 这意味着每个第 i 个单元都位于相应模型的状态空间中周期 T_i 的结构稳定的周期性轨道上。可以使用新的相位变量 $\phi_i(t) \in [0, 1)$ 确定其在周期轨道上的当前位置, 定义为模 1, 这样, 当电压 V_i 在时间 $t_i^{(k)}$ 增加到某个突触阈值 V_{th} 以上时, ϕ_i 重置为 0。 N 细胞网络的相位滞后表示使用 $N-1$ 个状态变量来描述在参考细胞 1 中的尖峰/突发启动和网络内耦合的其他启动之间的相位滞后 $\Delta_{1i}(t) = \phi_i(t) - \phi_1(t)$ 。这些状态变量的时间演变, 由于非线性相互作用而非常复杂, 可以通过数值模拟来确定。为此, 我们将离散时刻集中的耦合单元之间的相位滞后计算为:

$$\Delta_{1i}^{(k)} = \frac{t_i^{(k)} - t_1^{(k)}}{t_1^{(k)} - t_1^{(k-1)}}, \quad (1)$$

随着时间的推移, 相位滞后 $\Delta_{1i}^{(k)}$ 可以收敛到单个或几个稳定或锁相状态。多稳定性的存在可以通过整合控制网络密集扫描初始条件的方程组来证明。

四足动物的运动是通过肢体运动与特定速度 (频率) 以及姿势和摆动阶段之间的比率 [占空比 (DC)] 以及给定阶段以驱动肢体的重复模式进行协调而产生的。肢体之间的协调, 即特定的相位滞后, 决定了动物的步态, 而步态通常随着速度而变化。这篇建模论文集中在小鼠的运动上, 它们可以表现出四种不同的步态: 步行 (W)、小跑 (T)、疾驰 (G) 和跳跃 (B), 频率 f 和 DC 在分别在区间 [2,12]Hz 和 [0.25,0.6] 内变化。表 I 总结了小鼠步态的特征, 提取自 [27] 和 [28]。假设 CPG 每条腿包含一个细胞, 其中 L = 左, R = 右, F = 前, H = 后, 我们将作为参考腿 LF 并计算 LF-RF(Δ_{12}), LF-LH(Δ_{14}) 和 LF-RH(Δ_{13}) 的相位滞后。

在低速 ($f < 4$ Hz) 下, 小鼠行走: 在这种步态下, 摆动阶段比站立阶段短, 四肢一次摆动一个。小跑以中速 ($4 < f < 9$ Hz) 发生: 在此步态中, 姿势和摆动阶段具有相同的持续时间, 左右和前后肢交替运动。疾驰在中高速 ($9 < f < 10$ Hz) 下显示: 在该步态中, 摆动阶段比站立阶段稍长, 左右肢体几乎一起移动, 而前肢和后肢交替移动。以高速 ($f > 10$ Hz) 束缚小鼠: 在此步态中, 摆动阶段再次比站立阶段稍长, 前后肢体交替运动, 而左右肢

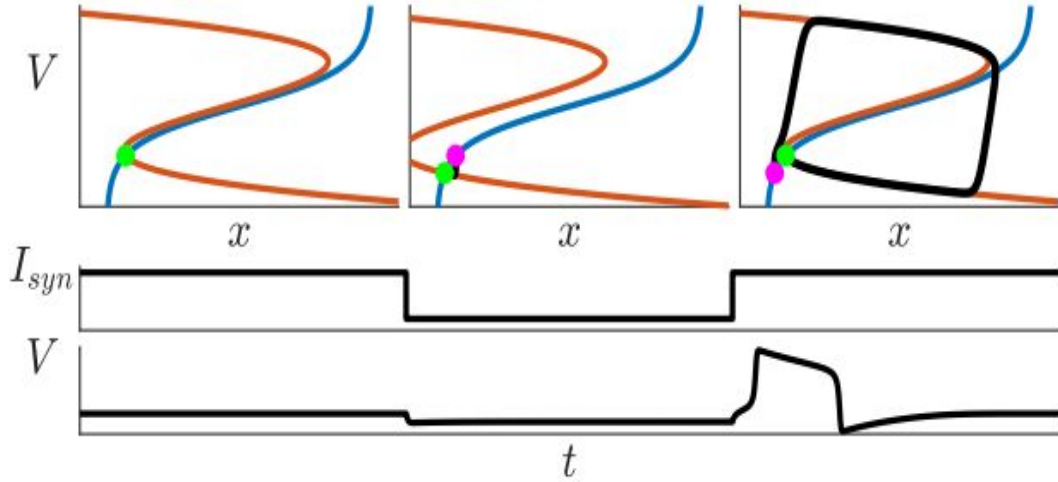


图 1: 除 $g_D=0$ 外, B 模型的抑制后反弹机制参见附录 A 中列出的参数。顶部: 相空间中的抑制后轨迹 (黑线) 与在平衡态 (绿点) 交叉的快速 V 和慢速 x 零线 (分别为橙色和蓝色) 叠加。施加负脉冲 (中间) 会导致第一个超极化, 然后是细胞电压 (底部) 的抑制性反弹。

体一起运动。

从一个步态到另一个步态的顺序切换由分岔参数 $\alpha \in [0, 1]$ 控制, 该参数表示由超脊柱网络提供的控制动作: 小鼠的速度随 α 值的增加而增加。随着参数的增加/减少, 这些步态之间的过渡顺序发生; 我们选择将参数范围的四分之一分配给每个步态。

III 方法 [PROPOSED METHOD]

在本节中, 我们提出了一系列工作原理和步骤, 以设计简化的 CPG 电路, 从而产生所需的步态。

A 细胞模型的选择: PIR 机制 [Choice of the Cell Model: The PIR Mechanism]

在合成 CPG 的设计中, 对其生物学功能的正确理解有助于优化生物现象不可避免的复杂性与数学建模的必要简单性之间的权衡。因此, 本文中使用的模型必须具有再现细胞膜电压的所谓抑制后反弹 (PIR) 的机制, 一旦突触后静止细胞突然从超极化抑制中释放出来 (例如, 由于外部电流脉冲) 或来自网络的另一个突触前单元。PIR 机制允许两个相互抑制的细胞产生自持振荡 ([19],[29])。特别是, 在由两个细胞与快速抑制性突触相互耦合的半中心振荡器中, 这种机制使半中心振荡器在交替中产生自我持续的尖峰/爆发。对于由附录 A 中的模型 B 描述的孤立细胞, 在图 1 中定性说明了这种效果。该模型具有两个动态变量 V 和 x , 分别表示快速电压和慢速门控变量。图 1 的上部分显示了 (x, V) 相位图, 在其上具有 $\dot{V} = 0$ 的快速 Z 型零线 (橙色线) 和 $\dot{x} = 0$ 的慢速零线 (蓝色线)。它们在 V 的零等值线的低分支上膝盖右侧的唯一交点是模型的稳定平衡状态 (标记为绿点), 对应于细胞的静态超极化状态。由于模型的慢-快特性, 它的解按照快速零斜线的形状收敛到该状态。外部电流的负脉冲 I_{syn} , 使 x 的零等值线保持完整, 使 V 的零等值线向左移动, 以使未扰动系统的稳定平衡状态 (由顶部中央面板中的紫色点标记) 在扰动的 V 的零等值线中向下和向左移动 (绿点)。相应地, $V(t)$ 下降 (底部)。我们注意到, PIR 机制需要满足三个必要条件: 由于外部脉冲或抑制电流引起的超极化扰动必须: 1) 强; 2) 足够长; 3) 必须具有快速终止阶段。这意味着脉冲的上升前沿必须接近垂直, 如图 1 中的中间所示, 并且突触必须是快速的, 而不是缓慢的。 I_{syn} 突然关闭后, 状态 (x, V) 从消失的平衡点 (右上方的紫色点) 的位置开始, 跟随 V 零等值线的上下分支并收敛回到原始平衡点 (绿色点), 并追踪与电压轨迹 (底部) 中的爆发相对应的瞬态偏移 (右上方的黑色粗轨迹)。

在我们的 CPG 模型中，细胞由以下方程描述：

$$\dot{z}_i = \begin{bmatrix} \dot{V}_i \\ \dot{x}_i \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} f_i(z, I_{syn}^{(i)}(\alpha), g_D D_i(\alpha)(V_i - E)) \\ P_i(z_i) \end{bmatrix} \quad (2)$$

其中 V_i 被视为第 i 个细胞的膜电位，而 x_i 代表其门控变量，而 $I_{syn}^{(i)}$ 是其输入的突触电流。术语 $g_D D_i(\alpha)(V_i - E_{ex})$ 描述了脊髓上网络对给定突触后细胞的总体影响（通过 α 参数调节）。

为了检查和调整 CPG 结果，在本文中，我们采用了三种均表现出 PIR 的细胞模型。这些是 [30] 中使用的基于电导的模型（代号为模型 A），广义 FitzHugh-Nagumo 模型 [8]（模型 B）和自适应指数积分与射击模型 [31]（模型 C）也可以产生爆发活动。它们在附录 A 中有描述。

B 突触模型的选择 [Choice of the Synapse Model]

我们的 CPG 模型中的突触需要证明快速的时间过程 [20]。在这里，我们考虑这种快速突触的三种模型：前两种由快速阈值调制 (FTM) 突触表示 [32]，具有不同的激活函数，即由 s 形（模型 β ）和逐步回归函数（模型 γ ）给出；第三个模型是动态 α -突触（模型 δ ）([19],[33])，通常不一定很快。

在由 N 细胞组成的 CPG 中，我们引入了第 i 个细胞上的抑制性、兴奋性和延迟抑制性化学突触如下：

$$I_{syn}^{(i)}(\alpha) = \sum_{j=1}^N \{ g_{ij}^{in} A(V_j(t), s_{in}(t)) (E_{in} - V_i(t)) \\ + g_{ij}^{di} A(V_j(t - \tau), s_{di}(t)) (E_{in} - V_i(t)) \\ + g_{ij}^{ex}(\alpha) A(V_j(t), s_{ex}(t)) (E_{ex} - V_i(t)) \} \quad (3)$$

其中 $I_{syn}^{(i)}$ 是注入第 i 个细胞的电流， V_i 和 V_j 分别是突触前和突触后细胞中的膜电位， s_{xx} 是突触状态（仅适用于动态突触）， g_{ij}^{xx} 是最大突触强度， $A(V_j, s_{xx})$ 是突触激活功能（ A 仅取决于动态突触的状态）， E_{xx} 是突触反向电位， τ 是突触延迟；在这里， in ， di 和 ex 分别代表抑制性，延迟抑制性和兴奋性。

我们注意到，如第 III-C 节中所述，兴奋性突触的权重随 α 值的变化而变化，以重现在真实 CPG 中脑干对兴奋性中间神经元群体的影响。

C 网络装配线：操作原理 [Network Assembly Line: Operating Principles]

我们控制小鼠运动的网络来自 [30] 中提出的 40 个细胞 CPG 的减少，以调节小鼠的速度和步态。40 个细胞的 CPG 由四个节律发生器 (RG) 组成，每个节律发生器驱动一个肢体，这些肢体均通过抑制性和兴奋性中间神经元群体交联。每个 RG 包含两个种群，屈肌和伸肌，它们相互抑制并控制肢体的摆动和姿势阶段。特别是，当屈肌（伸肌）群体活跃时，相应的肢体处于摆动（站立）阶段。CPG 产生的步态可以通过 α 的变化来控制。

为了简化 40 个细胞 CPG，我们采用了 [14] 和 [16] 中提出的策略，可以概括为三个步骤：1) 根据被替换群体的性质，用快速的化学突触，抑制性或兴奋性替代中间神经元群体；2) 去除伸肌群；摆动阶段仍由屈肌单元调节，而当屈肌单元沉默时，姿势阶段被激活；3) 在左右细胞之间添加抑制性延迟突触，以重现伸肌群的作用。

我们注意到，步骤 A 可以使用几种抑制途径来实现，如图 2 所示。特别地，图 2(c) 所示的简化的两单元电路可以模拟图 2(a) 和 (b) 所示的抑制途径，它们常见于生物神经回路 [34]、[35]。由此得到的简化的 CPG 电路如图 3(a) 所示。它仅包含四个编号的单元格，每个单元格驱动特定的肢体，标记如下： $L =$ 左， $R =$ 右， $H =$ 后， $F =$ 前。它们与快速抑制（灰色），兴奋性（黑色）和延迟抑制（橙色）突触交叉连接。图 3(b) 给出了电路的等效但紧凑的符号。图 3 中的电路具有一般结构，该结构不仅可以代表简化的生物学启发的 CPG，还可以代表一些具有四个的通用合成 CPG（仅具有同侧和连合连接）调节四足动物肢体屈肌的细胞。在各种生物 CPG 中已经发现了类似的空间对称回路，包括软体动物 *Melibe leonina* 和 *Dendronotus iris* 中的游泳 CPG [36]-[38]。换句话说，CPG 拓扑可以是生物启发的，也可以由设计者分配决定。

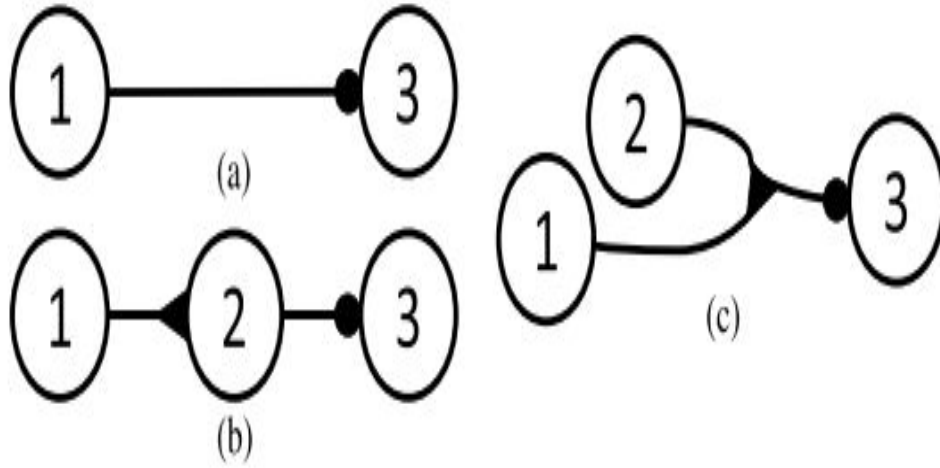


图 2: 减少的电路 (a) 代表两个典型的抑制性 3 细胞途径, 其中细胞 1 首先激发中间细胞 2, 然后抑制细胞 3 (b), 或者兴奋性细胞 1 促进从细胞 2 投射到突触后细胞 3 上的抑制 (c)。抑制性和兴奋性突触分别由圆形和三角形末端标记。

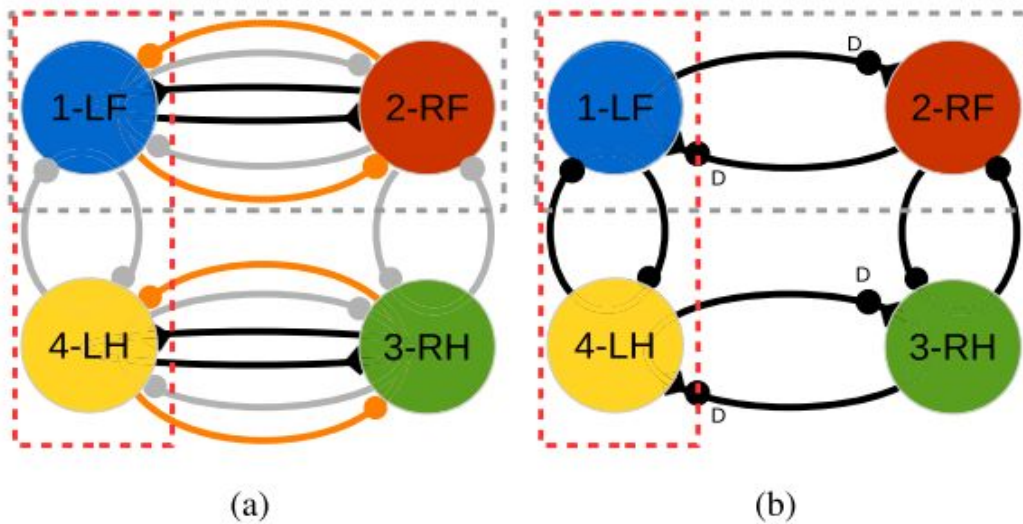


图 3: 提出了 4 细胞 CPG 来控制小鼠的运动, 具有 (a) 完整和 (b) 紧凑的电路。四个编号的细胞与突触交叉连接: 快速抑制 [在 (a) 和 (b) 中以灰色/黑点标记], 延迟抑制 [在 (a) 中以橙色点和 D_i (b) 标记], 和兴奋性 (黑色三角形)。

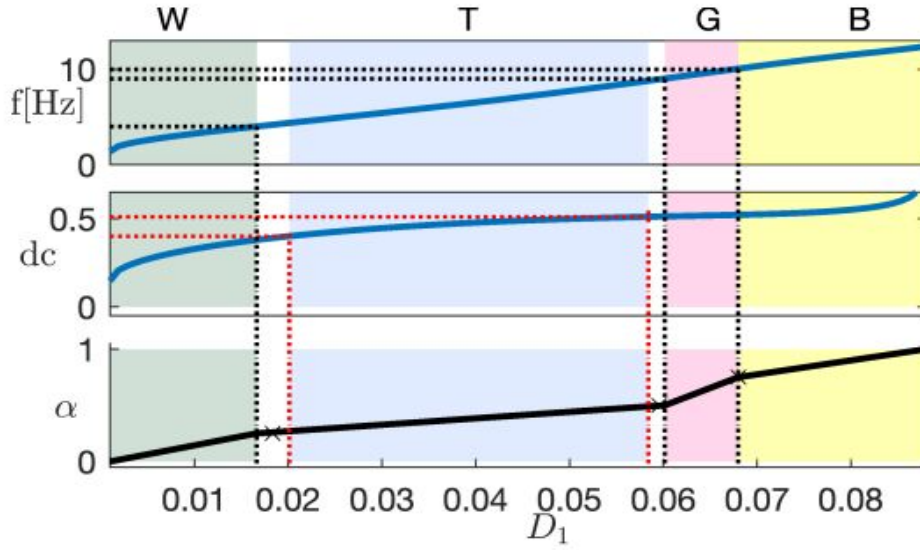


图 4: 频率 f (顶部) 和 DC (中间) 相对于控制参数 α 的驱动函数 $D_1(\alpha)$ 绘制 (底部)。虚线: 每个步态的边界 (见表 I)。十字: 用于定义函数 $D_1(\alpha)$ 的界标。白色区域: 共存的稳定步态。

D 参数选择策略 [Parameter Selection Strategy]

我们通过采用与 [14] 中相同的细胞和突触模型来描述参数选择策略。这使我们既可以说明我们的设计方法, 又可以通过与该基准进行比较来验证所获得的结果。

一旦定义了 CPG 拓扑 (通过简化生物启发模型或通过直接参考依赖于对称属性的结构), 我们首先必须选择依赖于 α 参数的 CPG 部分。对于生物启发的架构, 可以简单地从原始 CPG 推断出此信息。对于合成 CPG, 我们可以遵循两个准则: 1) 所有的细胞都必须依赖于 α , 以产生依赖于 α 的频率和直流电; 2) 关于突触, 我们假设依赖于 α 的那些允许我们打破对称性, 从而实现步态过渡。当然, 可以使用更精细的策略: 例如, 可以确定先验所有突触都依赖于 α , 然后检查哪些连接显示出对脑干控制的有效依赖性。付出的代价将是计算成本的增加。这是一个开放的问题, 此处提出的解决方案是在设计阶段的计算复杂性与所获得模型的准确性之间进行权衡。

总之, 在我们的案例研究中, 我们假设所有细胞 [通过功能 $D_i(\alpha)$] 和所有兴奋性突触 [通过优势 $g_{ij}^{ex}(\alpha)$] 依赖于 α , 如 (2) 和 (3) 中指出的, 而我们将抑制突触强度 g_{ij}^{in} 和 g_{ij}^{di} 固定为附录 B 中列出的值。

为简单起见, 我们假设函数 $D_i(\alpha)$ 和 $g_{ij}^{ex}(\alpha)$ 是分段线性 (PWL)。我们校准这些功能, 以便使我们的 CPG 能够产生表 I 中列出的所有步态。为此, 我们借助计算工具箱 CEPAGE [15] 进行以下步骤。

步骤 1 [时钟调谐 (作用于前细胞)]: 让我们关注与 CPG 其余部分分离的参考细胞 1。我们首先评估 D_1 价值范围内状态变量 $V_1(t)$ 的频率 f 和 DC。例如, 图 4 中所示分岔图建立在等距 D_1 价值的一维长度为 100 的阵列上。根据 (2) 和 (4), 我们指出 D_1 会影响细胞 1 的行为。选择 D_1 范围以使细胞不会静止。该图说明了所产生的膜电压 $V_1(t)$ 的频率 f (顶部) 和 DC (中间) 如何随着 D_1 的增加而变化。这些图 (使用 CEPAGE 包的数值获得) 用于根据表 I 识别对应于不同步态的 D_1 范围。例如, 绿色区域对应于行走, 如在 D_1 范围 [0.017] 中, 频率范围为 [2, 4] Hz 和 DC 保持低于 0.4。其他有色区域也是如此。

接下来, 我们选择通过一组选定地标的单调增加的 PWL 函数 $D_1(\alpha)$ 。选择 PWL 函数 $D_1(\alpha)$, 使得当 α 从 0 增加到 1 时, f 和 DC 在表 I 中给出的最小值和最大值之间单调增加: f 的范围在 2 和 12 Hz 之间, 而 DC 在 0.25 和 0.65 之间变化。为此, 我们在平面 (D_1, α) (底部) 上设置了一些地标: 我们选择将它们设置在步态之间的过渡处, 强加这些过渡发生在值 $\alpha = 0.25, 0.5, 0.75$, 根据表 I。PWL 函数 $\alpha(D_1)$ (黑色厚曲线) 仅是这些界标的线性插值, 其逆是所需的函数 (D_1, α) 。最后, 我们设置 $D_2(\alpha) = D_1(\alpha)$, 因为细胞 2 (分离时) 与细胞 1 相同。通过这一步, 我们定义了影响细胞动力学的 PWL 函数 $D_1(\alpha)$, 利用强力分岔分析建立了 f 和 DC 对 α 的直接依赖关系 [2]。

步骤 2 [前-后协调 (作用于后细胞)]: 现在, 我们考虑图 3 中虚线红色矩形内的神经回路, 并设置 $D_4(\alpha) = D_1(\alpha) + \Delta D_1(\alpha)$ 。接下来, 我们进行分岔分析以找到 PWL 函数 $\Delta D_1(\alpha)$, 该函数可确保单元 1 和 4 之间 (即后肢

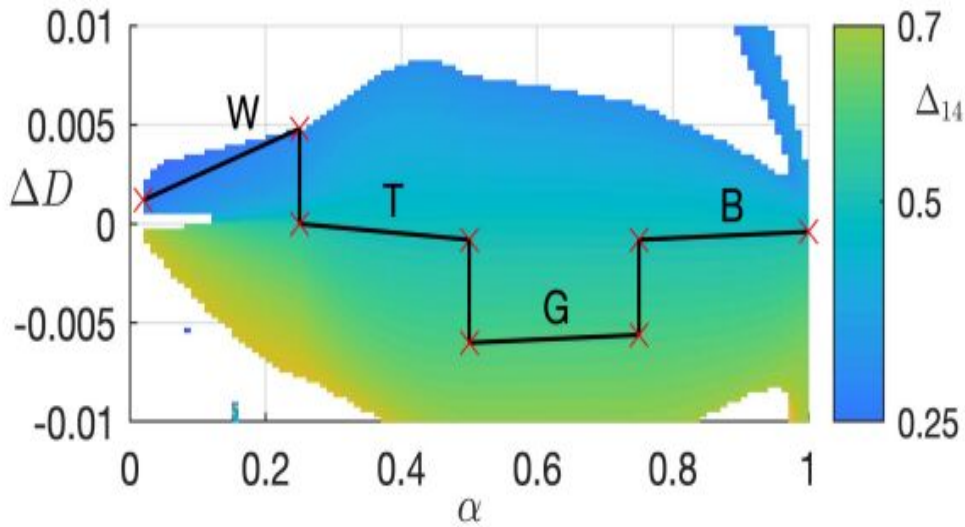


图 5: $(\alpha, \Delta D)$ -参数平面中的分岔图。根据锁相滞后 Δ_{14} (右侧垂直条) 的值对其进行颜色映射。CPG 在白色区域中是无声的, 并在彩色区域中产生有节奏的结果。红叉: 用于定义函数 $D(\alpha)$ (PWL 黑线) 的界标。

和前肢之间)的期望同步。为此, 我们通过绘制 D 和 α 值网格的渐近相位滞后 Δ_{14} 来获得强力二维分岔图。例如, 图 5 中的分岔图对应于参数值的均匀 200×200 网格上的二维参数 $(\alpha, \Delta D)$ 扫描。在白色区域中, CPG 不会振荡, 因为细胞 1 和 4 保持无活性。在着色区域中, Δ_{14} 在范围 $[0.25, 0.7]$ 中变化。这意味着由细胞 1 和 4 (负责前后同步) 制成的左侧半中心振荡器可以表现出很大的渐近锁相状态能力, 从而确保步态的大变异性。接下来, 我们定义函数 $\Delta D(\alpha)$, 使其通过 $(\alpha, \Delta D(\alpha))$ 扫描图上的一组选定点。为了选择地标(在图 5 中由红叉表示), 我们再次关注不同步态之间的过渡。例如, 步行步态对应于 $\Delta_{14} = 0.25$ (参见表 I)。因此, 我们放置两个界标, 其 α 坐标为 0 和 0.25 (步行步态的边界, 参见表 I) 和 D 坐标对应于深蓝色像素, 即锁相滞后 $\text{LF-LH}\Delta_{14} = 0.25$ 。此外, 为了确保步态保持在整个 α 间隔内, 我们选择两个界标, 以使连接段位于深蓝色像素上。通过对所有步态进行相同的推理, 我们将 $\Delta D(\alpha)$ 定义为连接地标的 PWL 函数, 如图 5 所示 (黑线): PWL 曲线停留在参数空间中的颜色区域内, 并且 $\Delta D(\alpha)$ 的每个片段对应于在给定 α 窗口内出现的特定步态 (对应于颜色)。最后, 我们根据网络对称性设置 $D_3(\alpha) = D_4(\alpha)$ 。

步骤 3 [左右协调 (作用于突触)]: 在这一步中, 我们调整了在图 3 中的虚线灰色矩形, 并设置 $g_{21}^{ex}(\alpha) = g_{12}^{ex}(\alpha) = g^{ex}(\alpha)$ (黑色突触的强度), 由于有实验证据 [3], 脑干控制以相同的方式作用于连接细胞 1-2 和 3-4 的突触。对于前面的步骤, 通过利用分岔分析来定义 PWL 函数 $g^{ex}(\alpha)$, 以确保左右单元之间的期望同步。首先, 我们找到 g^{ex} 和 α 值数组的锁相滞后 Δ_{12} , 以获得另一个强力二维分岔图。图 6 显示了针对我们的案例研究在均匀 200×200 网格上进行二维参数 (α, g^{ex}) 扫描的结果。在分岔图的顶部 (深蓝色区域), 细胞同步同相 ($\Delta_{12} = 0$), 而在底部 (黄色区域), 它们同步反相 ($\Delta_{12} = 0.5$), 根据右侧的相位滞后 Δ_{12} 的色条。在中心区域, 用两条红色曲线标记, 网络变得双稳态, 可以生成两个不同的节律模式。这种双稳态是由于在红线标记的参数值处出现了两个向前和向后的 pitchfork 分岔, 通过 CEPAGE 进行了强力数值分析。在此双稳态区域中, 存在两种稳定的平衡状态: 一种与相位坐标 $0 \leq \Delta_{12} \leq 0.5$ 相关联, 其镜像与相位 $(1 - \Delta_{12})$ 相关联。

最后, 我们定义函数 $g^{ex}(\alpha)$, 使其通过找到的分岔图中的一组地标。只是为了设定想法 (步态顺序是不必要的, 在这一步), 我们开始校准 CPG 电路, 以便它可以产生束缚步态, 具有所需的锁相滞后 LF-RF (见表 I)。该步态要求 $\Delta_{12} = 0$, 因此, 驱动功能 $g^{ex}(\alpha)$ 的范围必须位于图 6 中的深蓝色区域内。为简单起见, 我们选择 $0.8 \leq \alpha \leq 1$ 的 $g^{ex}(\alpha) \simeq 0.6$ 。接下来, 对于 $0 \leq \alpha \leq 0.5$, 我们选择 $g^{ex}(\alpha) = 0$, 对应于步行和小跑步态, 其特征为 $\Delta_{12} = 0.5$ 。最后, 对于中速疾驰, 我们选择一组地标 (红叉), 在分岔图的中心区域产生 $\Delta_{12} \simeq 0.1$ 。整体上, 函数 $g^{ex}(\alpha)$ 是图 6 所示的 PWL 绿色曲线。

使用相同的策略, 我们可以通过选择相应的 PWL 函数 $g_{34}^{ex}(\alpha) = g_{43}^{ex}(\alpha)$ 来独立校准控制相位滞后 LH-RH

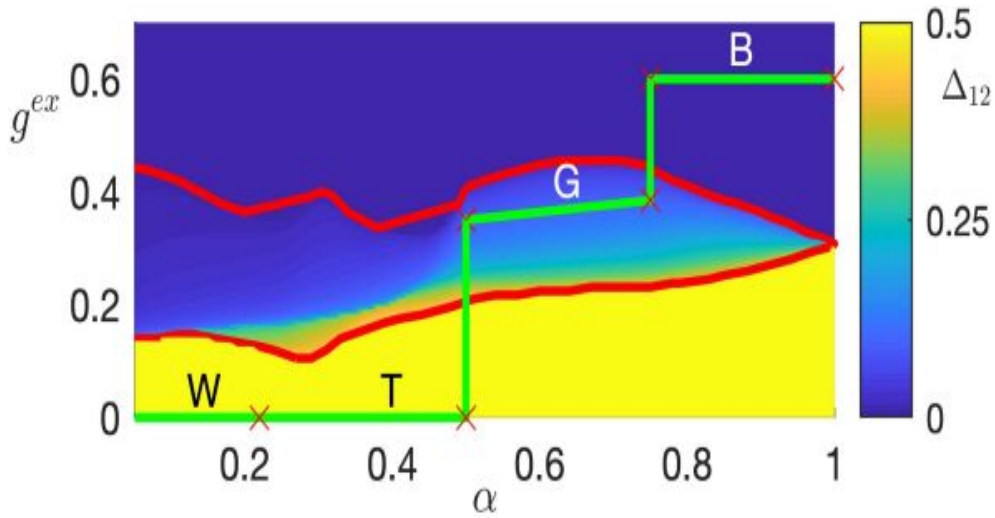


图 6: (α, g^{ex}) 参数平面中的分岔图, 根据锁相滞后 Δ_{12} (右侧的竖线) 的值进行颜色映射。界标 (红叉) 用于定义 PWL 函数 $g^{ex}(\alpha)$ (绿色曲线)。

Δ_{34} 的子网。结果完全相似 [即使不相等, 由于 $D_1(\alpha) \neq D_3(\alpha)$ 到图 6 中发现的那些, 因此为了简明起见, 这里不讨论。

第 4 步 [完整 CPG (后面验证)]: 由于前面的步骤在局部作用, 不能完全保证完整的 CPG 动态如所愿, 最后一步我们需要验证整体 CPG 行为。为此, 我们通过将在前面的步骤中选择的 PWL 函数用于 α 值网格来模拟 CPG 性能, 并将获得的渐近相位滞后与表 I 中的值进行比较。

图 7 (顶部) 显示了根据我们的案例研究的控制参数 α 绘制的表 I 中期望的 (虚线) 锁相滞后 Δ_{1i} : CPG 单元之间的 Δ_{12} (蓝线)、 Δ_{13} (红线) 和 Δ_{14} (绿线)。对于所有四个步态, 它们几乎都与模拟步态 (实线) 重叠: 步行, 小跑, 疾驰和束缚。人们可以很容易地验证相位滞后是否符合第 II-C 节中描述的要求 (腿的运动): 例如, 在步行步态中, 四个细胞以 1-4-2-3 的顺序依次激活, 如图 8 所示。

正如我们上面指出的, 在从小跑到疾驰以及从疾驰到小跑的过渡中, 发生了两个 pitchfork 分岔。这导致了在疾驰区域中的双稳态效应, 如图 7 的底部放大的。网络系统的三维 ($\Delta_{12}, \Delta_{13}, \Delta_{14}$) 相空间中的两个稳定平衡状态对应于相同的疾驰步态, 尽管其运动肢体的顺序相反。

为了检查 CPG 在步态之间平滑地切换, 图 8 示出了当 α 在以下之间的边缘平滑地增加时, 膜电压 V_i 和网络的相位滞后 Δ_{1i} 的时间演变: 行走和小跑 (顶部), 小跑和疾驰 (中间), 和疾驰和跳跃 (底部) 区域。很明显 (从时间和相位滞后图中), 所有步态过渡都是平滑的。

总之, 可以有效地减少原始 CPG 电路, 而代价是合理地使突触连接复杂化。期望的步态是通过影响参考细胞及其与网络其他细胞的突触连接。突触强度和每个细胞模型取决于单个控制参数 α 。这些依赖关系的特定轮廓是通过基于非线性动力学和分岔分析方法的设计策略来选择的。网络对称性使我们能够使用许多简化方法逐步校准 CPG, 首先是在蜂窝系统, 然后是在网络级别。我们设置参考细胞 (此处为 1) 以定义频率 f 和 DC 对单个控制参数 α 的依赖性。然后, 我们找到了在给定步态下在所有四个细胞之间保持适当锁相滞后的条件。

我们指出, 这种设计策略不能确保获得所有所需的步态, 如第 IV 节所述; 因此, 必须始终在后验中检查所得 CPG 的行为 (步骤 4)。此外, 该方法的许多部分可以改变, 因为存在多种方式来实现该过程。例如, 插值策略或参考细胞的选择。

最后, 我们指出该策略适用于具有有限数量的细胞的网络。通过构造, 我们方法的主要限制是我们必须验证所设计的 CPG 是否保留了在前面的步骤中学习到的功能。对于具有大量细胞数的 CPG, 通过我们的局部策略函数 α 来很好地捕获网络行为将变得越来越困难。另一方面, 我们方法的主要重点是设计具有运动基础的基本功能机制的简单 CPG。因此, 从这个角度来看, 我们的方法适用于简单的 CPG 并不是一种限制。

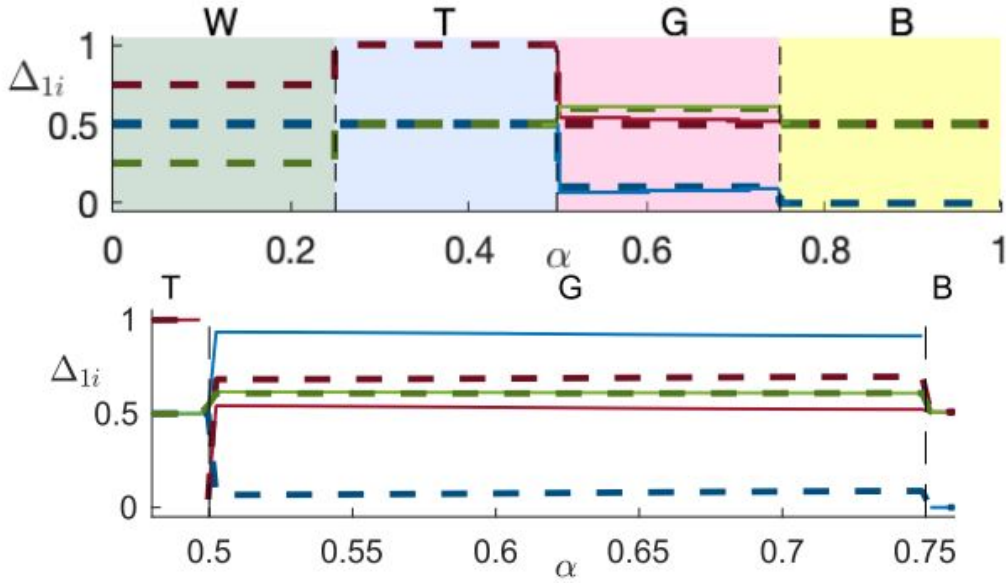


图 7: 顶部: 所需的(虚线)和模拟的(实线)锁相滞后 Δ_{1i} , 其中 $i = 2$ (蓝线), $i = 3$ (红线) 和 $i = 4$ (绿线), 绘制了与 α 的关系。颜色证明了与四个步态相对应的存在窗口: 步行, 小跑, 疾驰和束缚。底部: 用 $\alpha \in [0.475, 0.775]$ 放大, 证明了由于向前和向后的 pitchfork 分岔引起的奔腾步态的双稳态, 这引起了两个可能的渐近相位滞后 Δ_{1i} (示为虚线和实线), 对于 $i = 2$ (蓝色) 和 $i = 4$ (红色)。对于 $i = 3$ (绿色), 只有一个稳态相位滞后。

IV 设计策略的稳健性 [ROBUSTNESS OF THE DESIGN STRATEGY]

本部分展示了由不同的细胞和突触模型制成的四个另外的 CPG 的结果, 在图 3 中具有相同的接线图, 参见附录 A 和 B。尽管保留了网络拓扑, 但我们测试一下了不同的突触和细胞模型, 以验证所提出的设计策略的鲁棒性。

每个 CPG 用所采用的细胞或突触模型象征性地标记为 $[x/y]$ (见附录 A 和 B)。在前两个 CPG 中: $[B/\beta]$ 和 $[C/\beta]$, 我们考虑两个替代的细胞模型, 而在其他两个 CPG 中, 即 $[A/\gamma]$ 和 $[A/\delta]$, 我们研究了两个替代的突触模型如何改变网络动态。我们指出, 根据第 III-B 节, 选择动态突触模型 δ 的参数是为了确保快速动力学。为了构建这些 CPG, 我们遵循 III-D 中描述的清单。

正如第 III-D 节所指出的, 我们设置标志和获得所需 PWL 函数的方法不需要高分辨率的分岔图。粗略了解颜色区域就足够了。从计算的角度来看, 这当然是一个优点, 因此, 本节中的分岔图非常粗糙。

步骤 1: 起点是小区模型的校准。图 9 示出了在模型 B 和 C 中相对于 D_1 绘制的频率 f 和 DC 的一维分岔扫描 (在 100 均匀间隔的 D_1 样本的阵列上)。就模型 C 而言 [图 9(b)], D_1 的变化适当地影响网络的每个细胞的频率 (顶部) 和 DC (中间)。然而, 在模型 B [图 9(a)] 中, 频率和 DC 的范围并不涵盖 CPG 网络产生所有四个步态所需的所有值 (参见表 I)。因此, $[B/\beta]$ -CPG 只能产生行走 (左浅绿色区域) 和小跑 [图 9(a) 中的中心浅蓝色区域]。为此, 我们仅针对 $\alpha \in [0, 0.5]$ 选择 PWL 函数 $D_1(\alpha)$ 。相反, 当我们如第 III-D 节所述选择 PWL 函数 $D_1(\alpha)$ 时, 模型 C 可以很好地生成所有所需的 f 值和 DC 值。获得的结果与模型复杂性和生物学合理性水平一致。我们指出, 设置模型 C 的参数是为了具有爆发活动, 而不是像其他情况那样尖峰。

步骤 2: 图 10 中的分岔图是 Δ_{14} 在 100×100 参数值的网格上的 $(\alpha, \Delta D)$ 参数扫描, 空白对应于细胞 1 和 3 变为静止的区域。因此, 我们专注于有色区域。所有提出的 CPG 都能够为 α 的每个值生成一个在 $[0.25, 0.65]$ 范围内的渐近相位滞后 Δ_{14} , 因此细胞 1 和 4 可以调节前肢和后肢, 使其具有过多的相位滞后, 因此产生不同的步态。为了选择图 10 中的界标和 PWL 函数, 我们采用了第 III-D 节中描述的策略。我们再次指出, 对于 CPG $[B/\beta]$ [见图 10(a)], 我们只计算 $\alpha \in [0, 0.5]$ 的图, 因为这个 CPG 只能产生步行和小跑步状态。

步骤 3: 图 11 中描绘的分岔图是在 $50 \times 50 (\alpha, g^{ex})$ 对的网格上的双参数扫描。可以在所有面板中观察到相似性, 尤其是在上部 (深蓝色区域) 中, 其中细胞以 $\Delta_{12} = 0$ 的相位同步, 而在下部 (黄色区域) 中, 它们以 $\Delta_{12} = 0.5$ 的相位同步。在图中, 红线标记了将双稳区域包围的 pitchfork 分岔。总体而言, 我们可以获得任何相位滞后, 从

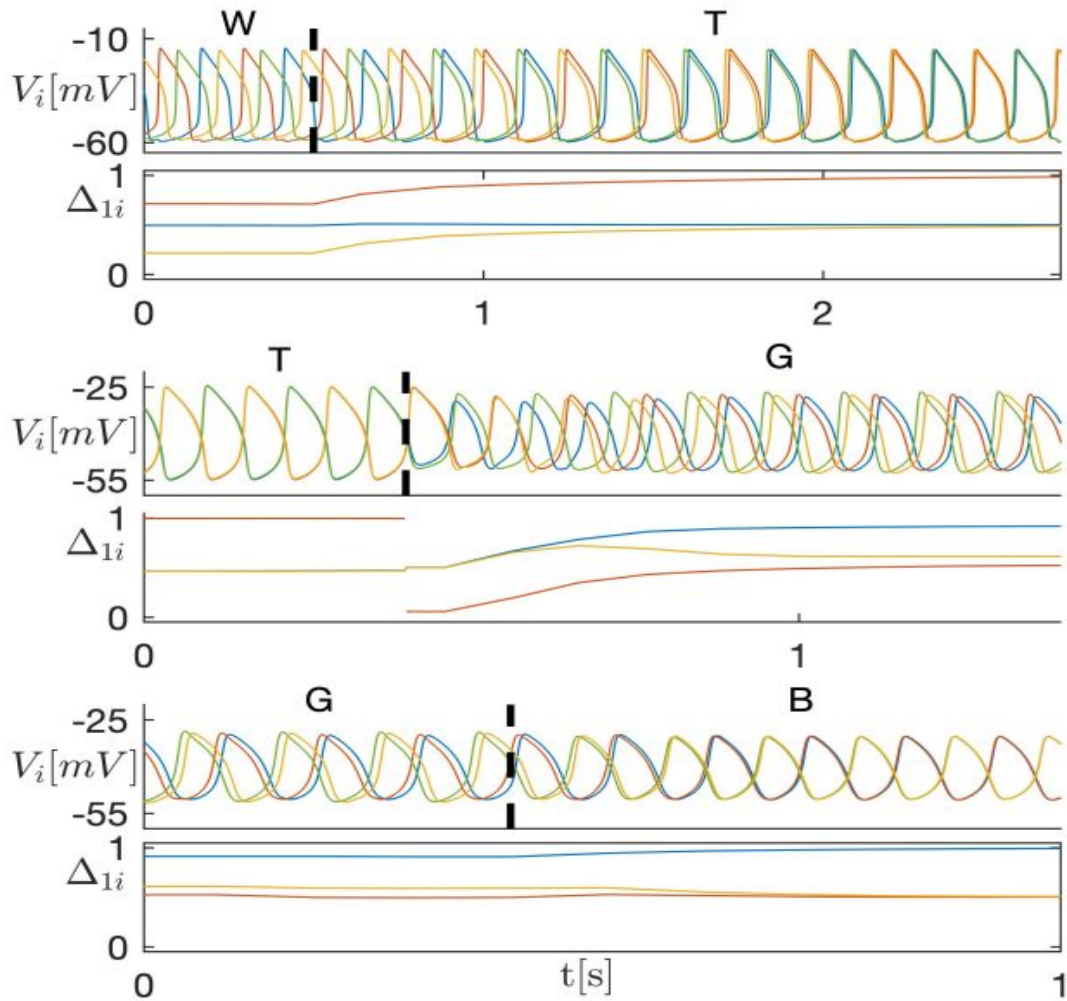
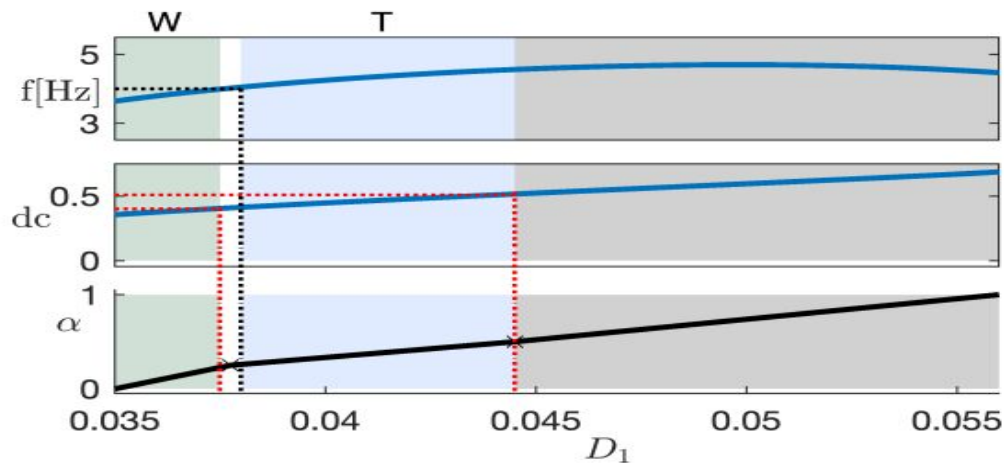
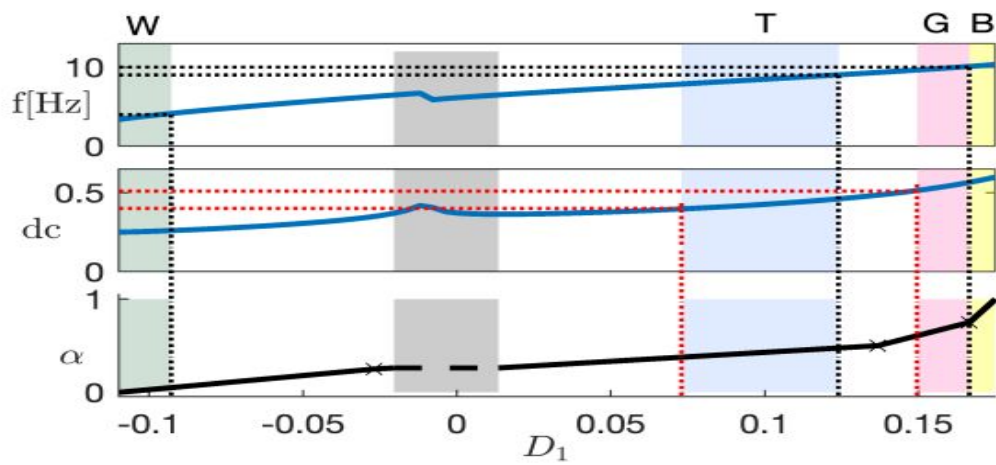


图 8: 步态转变时“膜电位” V_i 和相位滞后 Δ_i 的时图: 从步行到小跑 (顶部), 从小跑到疾驰 (中间), 从疾驰到跳跃 (底部)。 $V_i(t)$ 曲线的颜色与图 3 中相应细胞的颜色匹配。



(a)



(b)

图9: 步骤1: 于单元模型 (a)B 和 (b)C, 频率 f (顶部), DC (中间) 相对于 D_1 绘制。虚线: 每个步态的边界 (见表 I)。十字: 定义和校准函数 $D_1(\alpha)$ 的地标, 其反函数 $\alpha(D_1)$ 显示在底部。灰色区域不对应任何小鼠步态, 而 f 和 DC 的白色区域对应多个稳定步态。

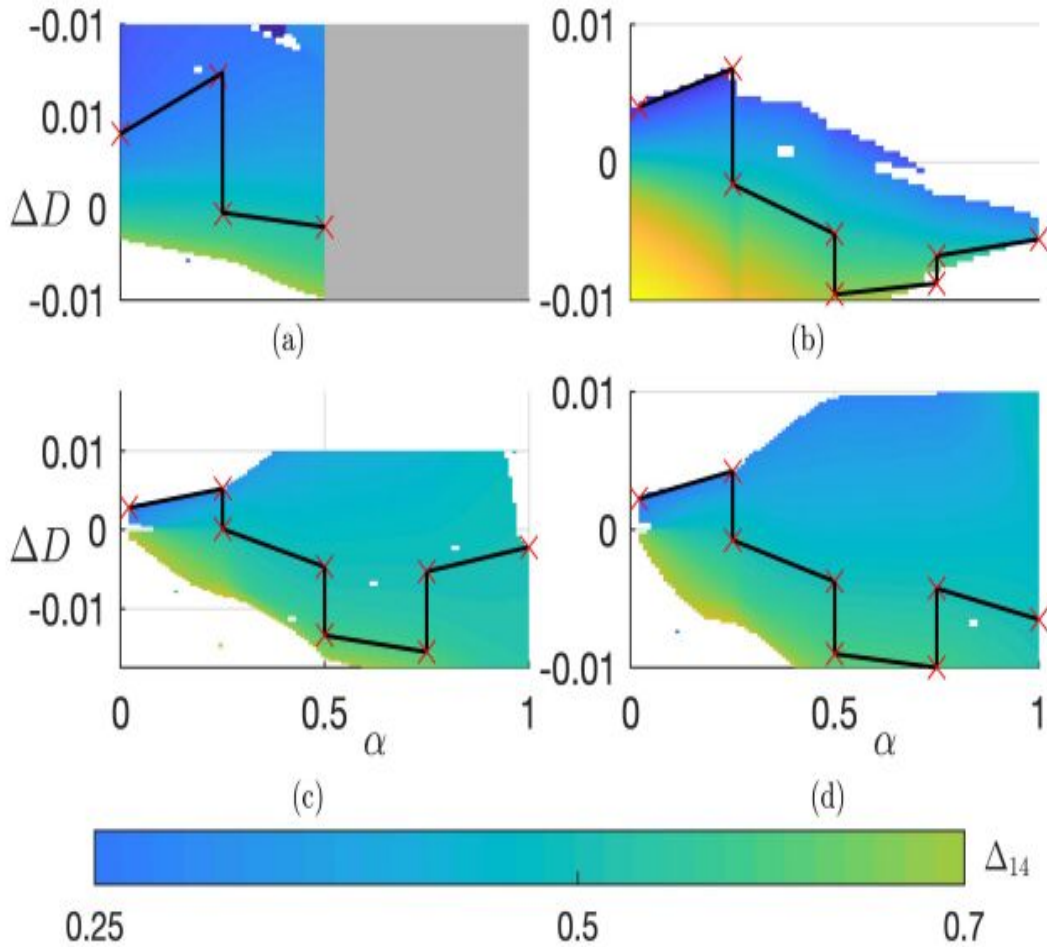


图 10: 步骤 2: 细胞突触模型中的 (α, Δ_D) 参数平面中的分岔图。(a) $[B/\beta]$, (b) $[C/\beta]$, (c) $[A/\gamma]$ 和 (d) $[A/\delta]$ 。白色空间由对应于静态单元格的参数对组成。红色叉形: 定义和校准函数 $\Delta D(\alpha)$ (PWL 黑色图) 的地标。在 (a) 中的灰色区域表示 α 值的不可行区间。

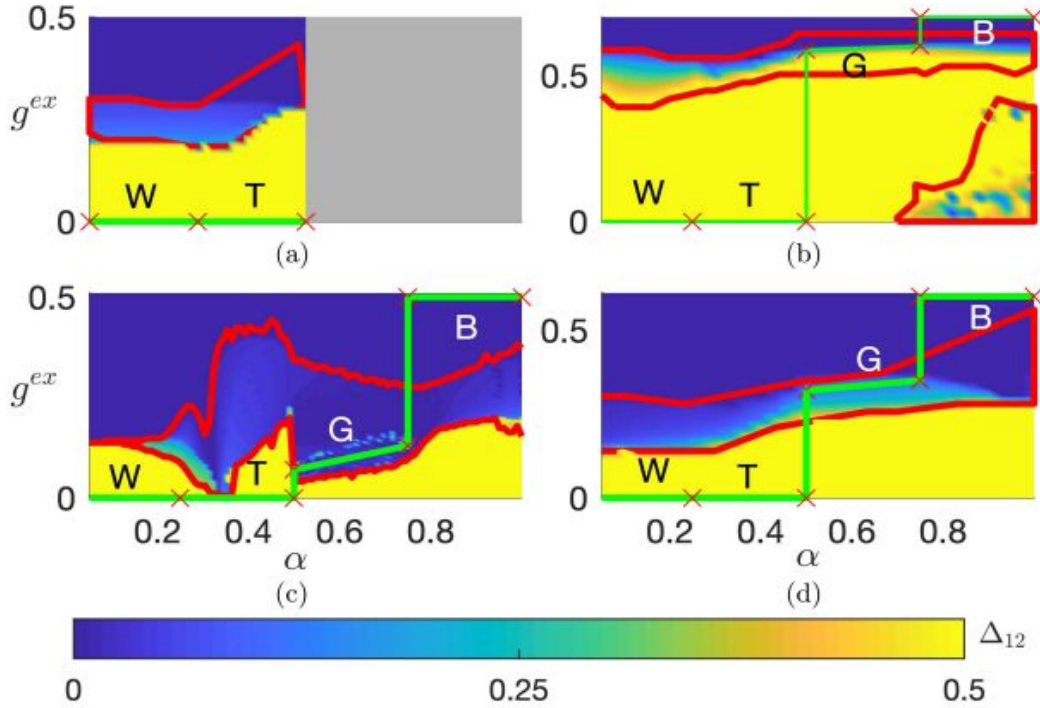


图 11: 步骤 3: 细胞突触 CPG 的 (α, g^{ex}) 参数平面中的分岔图: (a)[B/β], (b)[C/β], (c)[A/γ] 和 (d)[A/δ]. 红叉: 定义函数 $g^{ex}(\alpha)$ 的地标 (PWL 绿色图). 红线: 围绕双稳区域的 pitchfork 分岔.

0 到 1 的范围为 Δ_{12} 。除 $[A/\gamma]$ 串联外, 所有 CPG 电路都可以产生必要的相位滞后 Δ_{12} 。具体地, 当 $\alpha \in [0.3, 0.4]$ 时, $[A/\gamma]$ -CPG 不产生 $\Delta_{12} = 0.5$ (唯一解), 因此, 它不产生小跑步态。此限制是由于突触 γ 模型而导致的, 该模型不是连续的。相反, 更现实的 δ 模型提供了图 11(d) 所示的结果, 与图 6 中所示的一致。我们重申定义 PWL 函数 $g^{ex}(\alpha)$ (图 11 中的绿线), 与第 III-D 节相同。

步骤 4: 图 12 中的四个面板显示了所需的 (虚线) 锁相滞后 Δ_{1i} 覆盖了四个 CPG 模型的模拟线 (实线)。 $[C/\beta]$ -和 $[A/\delta]$ -CPG 可以在整个 α 值范围内生成所有四个步态。如预期的那样, $[B/\beta]$ -CPG 仅产生行走和小跑步态, 因为如步骤 1 中所述, 它超出了与疾驰和束缚相关联的频率和 DC 的范围。 $[A/\gamma]$ -CPG, 如步骤 3 中所述, 在 $\alpha \in [0.3, 0.4]$ [图 12(a) 中左侧的灰色区域] 内不产生不产生独特的步态。此外, 这种 CPG 不能产生疾驰, 可能是由于突触模型的过度粗糙。

所有 CPG 在步态之间平稳切换。特别地, 对于 $[C/\beta]$ -CPG, 它是唯一包含爆发细胞的细胞, 图 13 示出了当 α 在以下之间的边缘平滑地增加时, 膜电压 V_i 和相位滞后 Δ_{1i} 的时间演变: 行走和小跑 (顶部), 小跑和疾驰 (中间), 以及疾驰和跳跃 (底部) 区域。

在完整的 CPG 上获得的结果表明, 只要它们不太简化, 它们的动力学就不会强烈依赖于所采用的突触和细胞模型。

V 结论 [CONCLUSION]

我们提出了一种四步方法来设计能够产生规定步态的合成 CPG。我们的策略要求细胞和突触都满足一些通用的假设: 每个细胞都必须拥有 PIR 机制, 并且每个突触必须快速, 即使它被延迟。在没有 PIR 机制的情况下, Δ_{14} 将跨越较小的范围, 从而使 CPG 的动力学不太可控。反过来, 这使得稳定实现所有规定的步态变得更加困难。此外, 获得产生一些步态所需的小相位滞后对于缓慢的突触更成问题 [20]。细胞模型的“丰富性”起着另一个关键作用: 更准确和充分的模型使人们可以更轻松地完成设计优先级。例如, 对于模型 B (比模型 A 更简单), 四种规定步态中有两种的出现是无法控制的。

我们的方法既可以应用于减少生物 CPG, 也可以应用于指定的 CPG 拓扑。通常, 使用我们的方法, 可以将

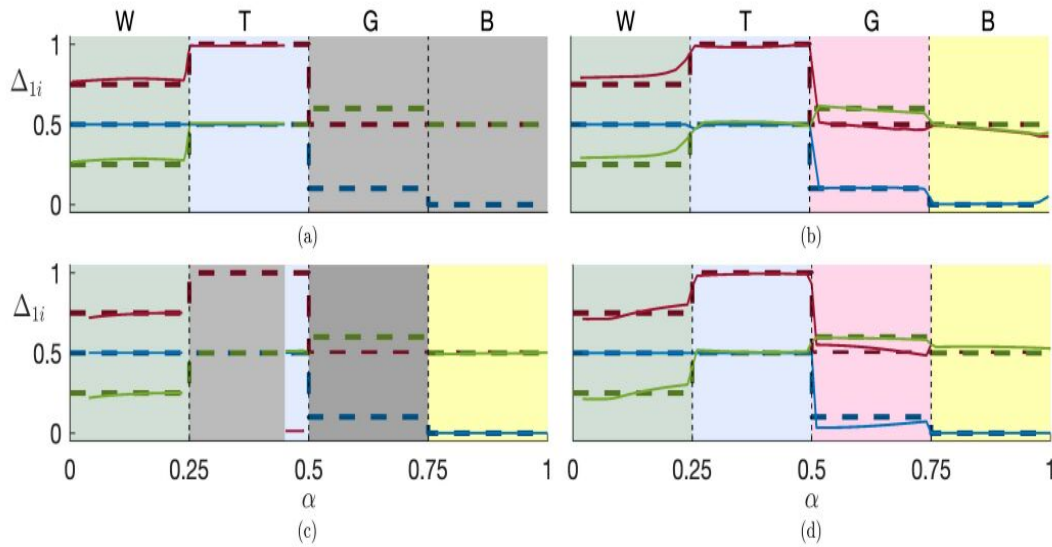


图 12: 第 4 步: 对于细胞突触模型, 所需的(虚线)和模拟的(实线)锁相滞后 Δ_{1i} , $i = 2$ (蓝色), $i = 3$ (红色) 和 $i = 4$ (绿色)。(a)[B/β], (b)[C/β], (c)[A/γ] 和 (d)[A/δ]。分岔图细分为与所需步态相对应的四个区域: 步行, 小跑, 疾驰和定界。灰色区域是没有稳定步态的 α 区间。

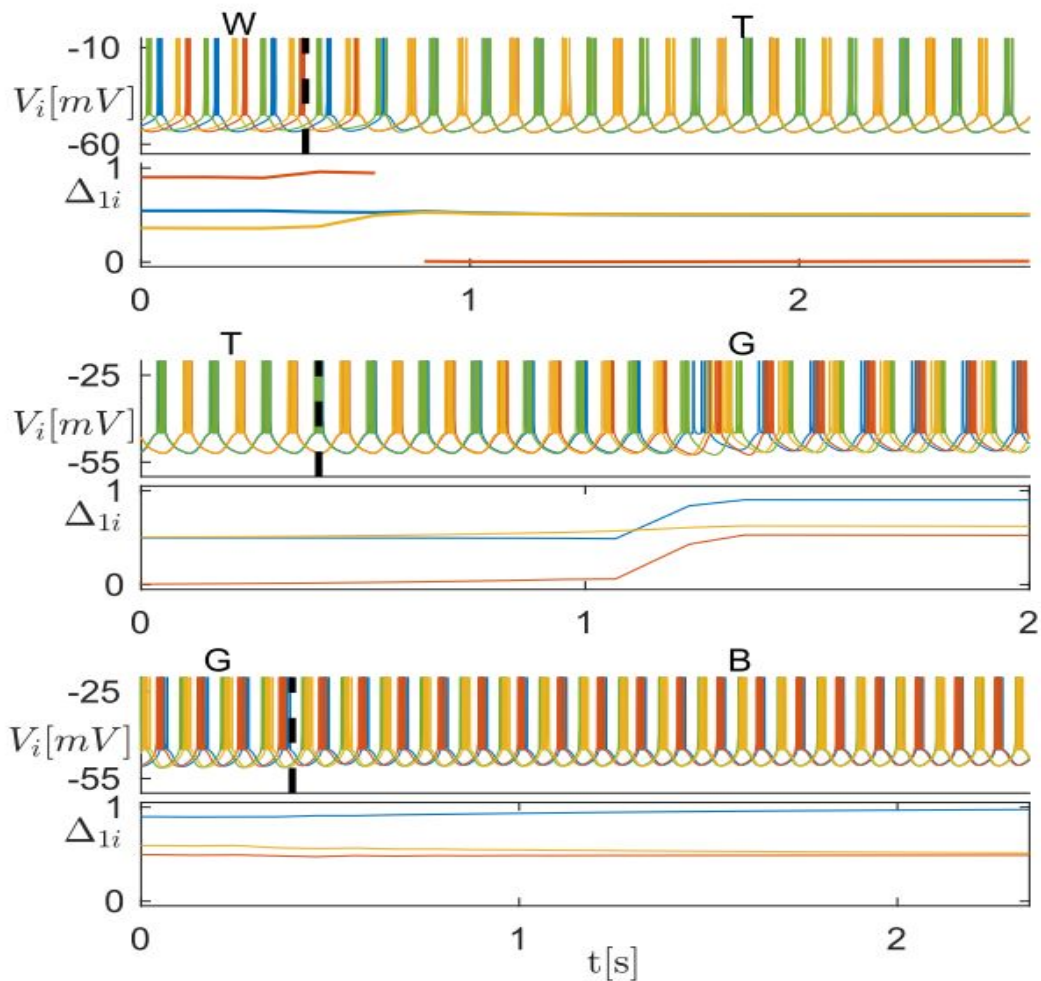


图 13: [C/β]-CPG 步态转变时“膜电位” V_i 和相位滞后 Δ_i 的时序图: 从步行到小跑(顶部), 从小跑到疾驰(中间), 从疾驰到跳跃(底部)。 $V_i(t)$ 曲线的颜色与图 3 中相应单元格的顏色匹配。

任何生物 CPG 还原为具有相似节律生成的合成替代物。例如，如果它们适用于异构网络，则可以通过采用群集同步方法 [39] 来进一步开发替代减少策略。其他方法，特别是那些基于类群数学理论的方法，旨在找到产生正式锁相模式的最小大小网络架构 [40]，而不管细胞和突触模型的稳定性和特殊性。例如，四足动物的最小规模 CPG 模型需要八个细胞和总体六个基本假设 [41]。请注意，步态转换通常取决于细胞和突触类型的细节，通常被这些方法忽略或忽略。[42] 中讨论了管理步态转换的其他方法。

我们方法的主要限制是它在每个步骤中都依赖于 CPG 的局部属性。尽管这种确定性方法对于简单的 CPG 很有效，但对于预期会产生更复杂的多相动力学的较大网络，它可能变得不太容易管理。另一方面，我们方法的主要目的之一是开发简单 CPG 的设计原理，重点是运动的基本功能机制。

我们应用简化模型主要 (除了它们对理解生物产生运动的基本机制的贡献之外) 是在机器人领域 ([42],[43]) 和康复学领域 ([44],[45])。

致谢 [ACKNOWLEDGMENT]

A. L. Shilnikov would like to thank the GSU Brain and Behaviors Initiative for the Fellowship and Pilot Grant support.

附录 A 细胞模型 [APPENDIX A: CELL MODELS]

A A 模型 [A-Model]

在 [30] 中的这个模型可用以下方程来描述:

$$\begin{aligned} C \frac{dV_i}{dt} &= 7 - I_{Na} - I_L - g_D D_i(\alpha)(V_i - E_{ex}) + I_{syn}^{(i)} \\ \tau \frac{dh_i}{dt} &= h_\infty - h_i, \\ I_L &= g_L(V_i - E_L), I_{Na} = g_{Na} m h_i (V_i - E_{Na}), m = (1 + e^{\frac{V_i - V_m}{k_m}})^{-1}, \\ h_\infty &= (1 + e^{\frac{V_i - V_h}{k_h}})^{-1}, \tau = \tau_0 + \frac{\tau_M - \tau_0}{\cosh(\frac{V_i - V_\tau}{k_\tau})} \end{aligned} \quad (4)$$

其中, $C=10\text{pF}$, $g_L=4.5\text{nS}$, $E_L=-62.5\text{mV}$, $g_{Na}=4.5\text{nS}$, $E_{Na}=4.5\text{nS}$, $V_m=-40\text{mV}$, $k_m=-6\text{mV}$, $V_h=-45\text{mV}$, $k_h=4\text{mV}$, $\tau_0=80\text{ms}$, $\tau_M=160\text{ms}$, $V_\tau=-35\text{mV}$, $k_\tau=15\text{nV}$, $g_D=10\text{nS}$ 。

B B 模型 [B-Model]

在 [8] 中提出的广义 FitzHugh-Nagumo 模型由以下方程描述:

$$\begin{cases} \tau \dot{V}_i = V_i - V_i^3 - x_i + I - g_D D_i(\alpha)(V_i - E_{ex}) + I_{syn}^{(i)} \\ \dot{x}_i = \varepsilon(X_\infty - X_i), X_\infty = \frac{1}{1+e^{-4V_i}} \end{cases} \quad (5)$$

其中, $\tau = 6.75\text{ms}$, $I = 0$, $g_D = 10$, $E_{ex} = 1.15$, $\varepsilon = 0.15\text{ms}^{-1}$

C C 模型 [C-Model]

这种自适应指数积分-放电模型 [31] 用以下方程来描述:

$$\begin{aligned} C \frac{dV_i}{dt} &= -g_L(V_i - E_L) + g_e e^{\frac{V_i - V_\tau}{\Delta\tau}} - g_D D_i(\alpha)(V_i - E_{ex}) - u_i + I + I_{syn}^{(i)} \\ \tau_\omega \frac{du_i}{dt} &= a(V_i - E_L) - u_i \end{aligned} \quad (6)$$

TABLE II
SYNAPSES STRENGTH

Parameters	values	Parameters	values
$g_{12}^{in}, g_{12}^{in}, g_{34}^{in}, g_{43}^{in}$	$g_0^{in} \cdot 0.2984$	g_{14}^{in}, g_{23}^{in}	$g_0^{in} \cdot 0.1241$
$g_{12}^{di}, g_{12}^{di}, g_{34}^{di}, g_{43}^{di}$	$g_0^{di} \cdot 0.0221$	g_{32}^{in}, g_{41}^{in}	$g_0^{in} \cdot 0.0532$
g_{12}^{ex}, g_{12}^{ex}	$g_{12}^{ex}(\alpha)$	g_{34}^{ex}, g_{43}^{ex}	$g_{34}^{ex}(\alpha)$

TABLE III
SYNAPSES PARAMETERS FOR ALL THE EMPLOYED CELL MODELS

Synapse	Parameters	model A	model B	model C
β -model	θ_β	-30mV	0	-48.5mV
	ν_β	0.3mV^{-1}	100	1.5mV^{-1}
γ -model	θ_γ	-39mV	-	-
δ -model	θ_δ	-30mV	-	-
	ν_δ	0.3mV^{-1}	-	-
	a	1m.s^{-1}	-	-
	b	0.1m.s^{-1}	-	-
all models	E_{in}	-75mV	-1.15	-75mV
	E_{ex}	-10mv	1.15	20mV
	g_0^{in}	1nS	1	5nS
	g_0^{di}	1nS	1	1nS
	g_0^{ex}	1nS	1	1nS

如果 $V_i > 20$, 那么

$$\begin{cases} V_i \leftarrow V_r \\ u_i \leftarrow u_i + b \end{cases} \quad (7)$$

其中, $C = 501.8\text{pF}$, $g_L = 30\text{nS}$, $E_L = -70.6\text{mV}$, $V_T = -50.4\text{mV}$, $\Delta_T = 2\text{mV}$, $E_{ex} = 20\text{mV}$, $\tau_\omega = 80\text{ms}$, $\tau_M = 71.4\text{ms}$, $a = 4\text{nS}$, $b = 100\text{pA}$, $V_r = -45\text{mV}$, $I = 800\text{pA}$, $g_e = 25\text{pA}$, $g_D = 10\text{nS}$

附录 B 突触模型 [APPENDIX B: SYNAPSE MODELS]

D β 模型 [β -Model]

β 模型遵循 FTM 范式 [32]: $A(V) = (1/(1 + e^{-V_\beta(V-\theta_\beta)}))$

E γ 模型 [γ -Model]

在这个模型中, 活化方程 (非状态依赖) 是 $A(V) = H(V - \theta_\gamma)$, 其中 $H(\cdot)$ 是跃迁函数。

F δ 模型 [δ -Model]

关于这个动态的 α 突触模型 [33], [46] 有一个给定的状态方程:

$$\dot{S} = a(1-s) \frac{1}{1 + e^{-v_\delta(V-\theta_\delta)}} - bs \quad (8)$$

其激活函数为 $A(V, s) = (a + b/a)s$ 。

G 突触参数 [Synapse Parameters]

关于突触强度的参数列于表 II，其他参数的值列于表 III。

参考文献 [References]

- [1] J. Ijspeert, “Central pattern generators for locomotion control in animals and robots: A review,” *Neural Netw.*, vol. 21, no. 4, pp. 642–653, 2008.
- [2] A. Kozlov, M. Huss, A. Lansner, J. H. Kotalleski, and S. Grillner, “Simple cellular and network control principles govern complex patterns of motor behavior,” *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, vol. 106, no. 47, pp. 20027–20032, 2009.
- [3] O. Kiehn, “Decoding the organization of spinal circuits that control locomotion,” *Nat. Rev. Neurosci.*, vol. 17, pp. 224–238, Mar. 2016.
- [4] J. Yu, M. Tan, J. Chen, and J. Zhang, “A survey on CPG-inspired control models and system implementation,” *IEEE Trans. Neural Netw. Learn. Syst.*, vol. 25, no. 3, pp. 441–456, Mar. 2014.
- [5] L. P. Shilnikov, A. L. Shilnikov, D. V. Turaev, and L. O. Chua, *Methods Of Qualitative Theory in Nonlinear Dynamics. Part I*, vol. 5. Singapore: World Scientific, 1998.
- [6] L. P. Shilnikov, A. L. Shilnikov, D. V. Turaev, and L. O. Chua, *Methods Of Qualitative Theory in Nonlinear Dynamics. Part II*, vol. 5. Singapore: World Scientific, 2001.
- [7] 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, 2014, Art. no. e92918.
- [8] J. T. C. Schwabedal, D. E. Knapper, and A. L. Shilnikov, “Qualitative and quantitative stability analysis of pentarhythmic circuits,” *Nonlinearity*, vol. 29, no. 12, pp. 3647–3676, 2016.
- [9] Z. Aminzare, V. Srivastava, and P. Holmes, “Gait transitions in a phase oscillator model of an insect central pattern generator,” *SIAM J. Appl. Dyn. Syst.*, vol. 17, no. 1, pp. 626–671, 2018.
- [10] A. Sobinov and S. Yakovenko, “Model of a bilateral Brown-type central pattern generator for symmetric and asymmetric locomotion,” *J. Neurophysiol.*, vol. 119, no. 3, pp. 1071–1083, 2017.
- [11] P. Capelli, C. Pivetta, M. S. Esposito, and S. Arber, “Locomotor speed control circuits in the caudal brainstem,” *Nature*, vol. 551, no. 7680, pp. 373–377, 2017.
- [12] V. Caggiano et al., “Midbrain circuits that set locomotor speed and gait selection,” *Nature*, vol. 553, pp. 455–460, Jan. 2018.
- [13] J. Ausborn, N. A. Shevtsova, V. Caggiano, S. M. Danner, and I. A. Rybak, “Computational modeling of brainstem circuits controlling locomotor frequency and gait,” *eLIFE*, vol. 8, Jan. 2019, Art. no. e43587.
- [14] M. Lodi, A. Shilnikov, and M. Storaice, “Design of minimal synthetic circuits with sensory feedback for quadruped locomotion,” in *Proc. IEEE Int. Symp. Circuits Syst. (ISCAS)*, May 2018, pp. 1–5.
- [15] M. Lodi, A. Shilnikov, and M. Storaice, “CEPAGE: A toolbox for central pattern generator analysis,” in *Proc. IEEE Int. Symp. Circuits Syst. (ISCAS)*, May 2017, pp. 1–4.
- [16] M. Lodi, A. Shilnikov, and M. Storaice, “Design of synthetic central pattern generators producing desired quadruped gaits,” *IEEE Trans. Circuits Syst. I, Reg. Papers*, vol. 65, no. 3, pp. 1028–1039, Mar. 2018.
- [17] D. A. McCrea and I. A. Rybak, “Organization of mammalian locomotor rhythm and pattern generation,” *Brain Res. Rev.*, vol. 57, no. 1, pp. 134–146, 2008.
- [18] N. S. Szczecinski, A. J. Hunt, and R. D. Quinn, “A functional subnetwork approach to designing synthetic nervous systems that control legged robot locomotion,” *Frontiers Neurobot.*, vol. 11, p. 37, Aug. 2017.
- [19] X.-J. Wang and J. Rinzel, “Alternating and synchronous rhythms in reciprocally inhibitory model neurons,” *Neural Comput.*, vol. 4, no. 1, pp. 84–97, 1992.

- [20] E. Marder and R. L. Calabrese, “Principles of rhythmic motor pattern generation,” *Physiol. Rev.*, vol. 76, no. 3, pp. 687–717, 1996.
- [21] D. Owaki and A. Ishiguro, “A quadruped robot exhibiting spontaneous gait transitions from walking to trotting to galloping,” *Sci. Rep.*, vol. 7, no. 1, p. 277, 2017.
- [22] J. Ausborn, A. C. Snyder, N. A. Shevtsova, I. A. Rybak, and J. E. Rubin, “State-dependent rhythmogenesis and frequency control in a half-center locomotor CPG,” *J. Neurophysiol.*, vol. 119, no. 1, pp. 96–117, 2017.
- [23] J. Wojcik, R. Clewley, and A. Shilnikov, “Order parameter for bursting polyrhythms in multifunctional central pattern generators,” *Phys. Rev. E, Stat. Phys. Plasmas Fluids Relat. Interdiscip. Top.*, vol. 83, May 2011, Art. no. 056209.
- [24] L. Zhao and A. Nogaret, “Experimental observation of multistability and dynamic attractors in silicon central pattern generators,” *Phys. Rev. E, Stat. Phys. Plasmas Fluids Relat. Interdiscip. Top.*, vol. 92, no. 5, 2015. Art. no. 052910.
- [25] S. Jalil, D. Allen, J. Youker, and A. Shilnikov, “Toward robust phaselocking in Melibe swim central pattern generator models,” *Chaos*, vol. 23, no. 4, 2013, Art. no. 046105.
- [26] R. Barrio, M. Rodríguez, S. Serrano, and A. Shilnikov, “Mechanism of quasi-periodic lag jitter in bursting rhythms by a neuronal network,” *Europhys. Lett.*, vol. 112, no. 3, 2015, Art. no. 38002.
- [27] C. Bellardita and O. Kiehn, “Phenotypic characterization of speed-associated gait changes in mice reveals modular organization of locomotor networks,” *Current Biol.*, vol. 25, no. 11, pp. 1426–1436, 2015.
- [28] M. Lemieux, N. Josset, M. Roussel, S. Couraud, and F. Bretzner, “Speed-dependent modulation of the locomotor behavior in adult mice reveals attractor and transitional gaits,” *Frontiers Neurosci.*, vol. 10, p. 42, Feb. 2016.
- [29] D. H. Perkel and B. Mulloney, “Motor pattern production in reciprocally inhibitory neurons exhibiting postinhibitory rebound,” *Science*, vol. 185, no. 4146, pp. 181–183, 1974.
- [30] 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,” *J. Physiol.*, vol. 594, no. 23, pp. 6947–6967, 2016.
- [31] R. Brette and W. Gerstner, “Adaptive exponential integrate-and-fire model as an effective description of neuronal activity,” *J. Neurophysiol.*, vol. 94, no. 5, pp. 3637–3642, 2005.
- [32] D. Somers and N. Kopell, “Rapid synchronization through fast threshold modulation,” *Biol. Cybern.*, vol. 68, no. 5, pp. 393–407, 1993.
- [33] C. Van Vreeswijk, L. F. Abbott, and G. B. Ermentrout, “When inhibition not excitation synchronizes neural firing,” *J. Comput. Neurosci.*, vol. 1, no. 4, pp. 313–321, 1994.
- [34] M. Ren, Y. Yoshimura, N. Takada, S. Horibe, and Y. Komatsu, “Specialized inhibitory synaptic actions between nearby neocortical pyramidal neurons,” *Science*, vol. 316, no. 5825, pp. 758–761, 2007.
- [35] B. W. Connors and S. J. Cruikshank, “Bypassing interneurons: Inhibition in neocortex,” *Nature NeuroSci.*, vol. 10, no. 7, pp. 808–810, 2007.
- [36] A. Sakurai and P. S. Katz, “The central pattern generator underlying swimming in *Dendronotus iris*: A simple half-center network oscillator with a twist,” *J. Neurophysiol.*, vol. 116, no. 4, pp. 1728–1742, 2016.
- [37] A. Sakurai, C. A. Gunaratne, and P. S. Katz, “Two interconnected kernels of reciprocally inhibitory interneurons underlie alternating left-right swim motor pattern generation in the mollusk *Melibe leonina*,” *J. Neurophysiol.*, vol. 112, no. 6, pp. 1317–1328, 2014.
- [38] A. Sakurai and P. S. Katz, “Phylogenetic and individual variation in gastropod central pattern generators,” *J. Comparative Physiol. A*, vol. 201, no. 9, pp. 829–839, 2015.
- [39] A. B. Siddique, L. Pecora, J. D. Hart, and F. Sorrentino, “Symmetry-and input-cluster synchronization in networks,” *Phys. Rev. E, Stat. Phys. Plasmas Fluids Relat. Interdiscip. Top.*, vol. 97, no. 4, 2018, Art. no. 042217.
- [40] M. Golubitsky and I. Stewart, “Rigid patterns of synchrony for equilibria and periodic cycles in network dynamics,” *Chaos*, vol. 26, no. 9, 2016, Art. no. 094803.

- [41] M. Golubitsky, I. Stewart, P.-L. Buono, and J. J. Collins, “Symmetry in locomotor central pattern generators and animal gaits,” *Nature*, vol. 401, no. 6754, pp. 693–695, 1999.
- [42] J. Yu, Z. Wu, M. Wang, and M. Tan, “CPG network optimization for a biomimetic robotic fish via PSO,” *IEEE Trans. Neural Netw. Learn. Syst.*, vol. 27, no. 9, pp. 1962–1968, Sep. 2016.
- [43] Y. Hu, J. Liang, and T. Wang, “Parameter synthesis of coupled nonlinear oscillators for CPG-based robotic locomotion,” *IEEE Trans. Ind. Electron.*, vol. 61, no. 11, pp. 6183–6191, Nov. 2014.
- [44] 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 Trans. Biomed. Circuits Syst.*, vol. 10, no. 4, pp. 902–911, Aug. 2016.
- [45] 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 Trans. Neural Syst. Rehabil. Eng.*, vol. 25, no. 3, pp. 287–296, Mar. 2017.
- [46] S. Jalil, I. Belykh, and A. Shilnikov, “Spikes matter for phase-locked bursting in inhibitory neurons,” *Phys. Rev. E, Stat. Phys. Plasmas Fluids Relat. Interdiscip. Top.*, vol. 85, Mar. 2012, Art. no. 036214.