

## Efficacité de la mémoire associative inhérente à la potentiation post-tétanique

Jean Meunier<sup>1</sup> et Patrick Cavanagh<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Institut de Génie Biomédical, École Polytechnique de Montréal, Québec, Canada H3C 3A7

<sup>2</sup> Département de Psychologie, Université de Montréal, Montréal, Québec, Canada

### (Efficiency of Associative Memory Inherent in Post-Tetanic Potentiation)

**Abstract.** An associative memory is modeled in networks of cells that are assumed to have the short-term plasticity of the neuromuscular junction of the frog. The data relating synaptic transmission efficiency and stimulation frequency for post-tetanic potentiation of the neuromuscular junction are represented by polynomial expansions. Simulation of storage and retrieval demonstrates that functional associative memory is feasible based on this particular synaptic plasticity. Retrieval reaches a maximum efficiency at a delay of three minutes after storage and is lost after about 9 min. The signal to noise ratio of the retrieved pattern drops steadily as additional associations are stored in memory but retrieval appears to be possible with up to four stored associations. Although the data are derived from synapses not normally proposed as a basis for memory functions, the results here will generalize to other synaptic junctions located more centrally that have similar characteristics. This simulation technique allows the efficiency of associative memory based on various types of synaptic plasticity to be evaluated.

### 1 Introduction

La mémoire possède deux propriétés remarquables. L'une a trait à sa nature associative et l'autre à sa résistance aux lésions cérébrales. Les premiers modèles cérébraux élaborés afin d'expliquer ces deux aspects de la mémoire semblent s'être inspirés surtout de l'holographie optique (Beurle 1956; van Heerden 1963; Julesz et Pennington 1965). En effet, l'holographie permet, dans des conditions appropriées, d'associer deux fronts d'onde (ou plus), provenant, par exemple,

de deux objets et l'hogramme possède une structure à distribution résistant aux détériorations. Puisque ces propriétés sont similaires à celles de la mémoire associative, cela explique l'intérêt pour l'hypothèse d'une structure holographique comme base de la mémoire. La fig. 1 illustre l'allure générale d'un tel système (Cavanagh 1972, 1975, 1976) à partir duquel nous allons développer un modèle théorique de mémoire associative à court terme (MCT) dans la sect. 2. Ce système est similaire (Willshaw 1981) aux modèles développés par Anderson et al. (1977, 1981), Kohonen et al. (1977, 1981), Murdock (1982, 1983) et Eich (1982, 1985) pour la mémoire associative. Toutefois nous allons, ici, appuyer notre modèle à l'aide de données physiologiques ce qui n'est pas envisageable, pour l'instant, pour les modèles précédents.

Plusieurs structures anatomiques dans le cerveau peuvent être le site d'un tel système associatif neural. En particulier la configuration de la fig. 1 où des entrées convergent de deux régions sur une autre

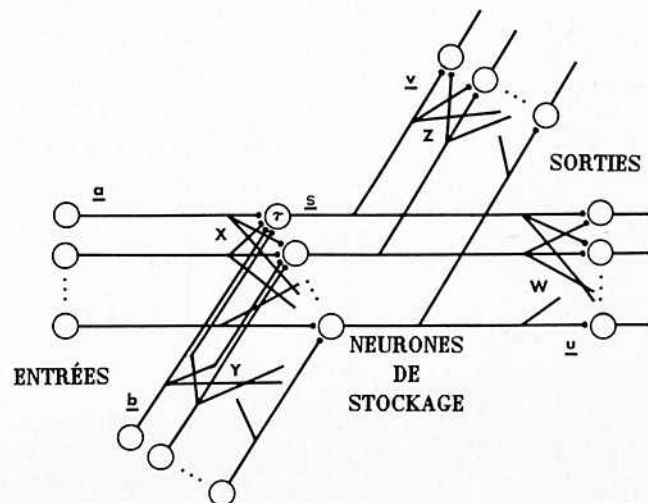


Fig. 1. Structure possible pour un système holographique neural (d'après Cavanagh 1975)

région pour ensuite diverger est très répandue. La principale contrainte du modèle impose une certaine forme de plasticité «synaptique»<sup>1</sup> de courte durée. On peut penser par exemple, à l'habituation, la sensibilisation, la potentiation post-tétanique (PPT) etc.

Afin de simuler notre modèle théorique avec des données physiologiques, nous allons l'adapter en un modèle «physiologique» dans la sect. 3. Les données physiologiques proviennent de la potentiation post-tétanique (PPT) de la jonction neuromusculaire de la grenouille. Étant donné que l'effet de la PPT est de courte durée, il est naturel de chercher à modéliser, ici, la mémoire à court terme (MCT).

En utilisant ces données physiologiques, on estimera au moyen de polynômes, les courbes reliant le coefficient de transmission synaptique à la fréquence de stimulation du neurone présynaptique. À l'aide de ces fonctions et du modèle «physiologique», nous évaluerons l'amplitude du signal et le rapport signal/bruit pour l'information rappelée de cette mémoire. De même nous étudierons la capacité de rétention du modèle.

## 2 Modèle théorique

Nous allons dans un premier temps développer un modèle théorique de mémoire associative à court terme issu du système holographique neural de Cavanagh (1972, 1975, 1976) (fig. 1).

Pour simplifier, nous allons supposer, pour l'instant, que les neurones répondent à des fréquences positives et négatives. Une telle représentation a été fréquemment utilisée (Anderson et al. 1977; Willshaw 1981; Eich 1985) pour les neurones dans les modèles mathématiques car c'est souvent la déviation (positive ou négative) autour du taux de décharge moyen ou spontané du neurone qui est pertinente. Par contre, nous limiterons les décharges aux valeurs positives dans le modèle physiologique de la sect. 3 car il s'agit d'une contrainte que nous trouvons plus réaliste. On assume aussi que les neurones sont des intégrateurs analogiques et linéaires de leurs entrées (Walloe et al. 1969; Anderson et al. 1977).

Deux patterns d'activité neurale (vecteurs)  $\mathbf{a}^2$  et  $\mathbf{b}$  se projettent par les transformations (matrices)  $X$  et  $Y$  sur un ensemble de neurones de stockage  $s$  dont l'activité est représentée par le vecteur  $\mathbf{s}$  (fig. 1):

$$\mathbf{A} = X\mathbf{a}, \quad (1)$$

1 Plusieurs évidences suggèrent que ce type de modification prend place au niveau de la synapse (voir par exemple Kandel 1976)

2 Le trait (fig. 1) indique qu'il s'agit de l'activité (fréquence de décharge) du neurone

$$\mathbf{B} = Y\mathbf{b}, \quad (2)$$

$$\mathbf{s} = X\mathbf{a} + Y\mathbf{b} = \mathbf{A} + \mathbf{B}. \quad (3)$$

La matrice diagonale  $\tau$  contient les coefficients de transmission (CT) des différents neurones de stockage ( $s_i$ ). On suppose que les CT ( $\tau_{ii}$ ) varient avec le temps en fonction des fréquences de stimulation  $s_i$  (Kandel 1976; Rosenthal 1969). Ces fonctions seront estimées avec les données physiologiques de Rosenthal (1969) par des polynômes. Ici pour donner une idée simple du modèle, nous n'allons utiliser que les termes de degrés 0 et 2 du développement polynomial<sup>3</sup>. On obtient ainsi en un temps donné pour un élément  $\tau_{ii}$  de la matrice  $\tau$ :

$$\tau_{ii} = \tau_0 + \eta s_i^2 \quad (4)$$

où  $\tau_0$  (CT<sub>initial</sub>) est le coefficient polynomial de degré nul et  $\eta$  est le coefficient de degré 2. Si on pose  $\eta = 1$  pour simplifier, on obtient à partir de l'éq. (3):

$$\tau_{ii} = \tau_0 + (\mathbf{A}_i + \mathbf{B}_i)^2, \quad (5)$$

$$\tau_{ii} = \tau_0 + (\mathbf{A}_i^2 + \mathbf{B}_i^2 + 2\mathbf{A}_i\mathbf{B}_i). \quad (6)$$

Notons que la transmission de l'information se fait de façon linéaire et la modification du CT est non-linéaire (fonction du 2<sup>ième</sup> degré ici). La non-linéarité est nécessaire afin d'obtenir le terme mixte  $\mathbf{A}_i\mathbf{B}_i$  [éq. (6)] indispensable comme nous le verrons.

Si maintenant seul le pattern d'activité  $\mathbf{A}$  est présent ( $\mathbf{b} = 0$  à l'entrée) il y aura rappel de  $\mathbf{B}$ . En effet, les activités  $\mathbf{u}$  et  $\mathbf{v}$  à la sortie du réseau valent alors (fig. 1):

$$\mathbf{u} = W\tau\mathbf{A} \quad (7)$$

$$\mathbf{v} = Z\tau\mathbf{A}. \quad (8)$$

En laissant de côté, pour le moment, les matrices  $W$  et  $Z$ , on pose:

$$\mathbf{c} = \tau\mathbf{A}. \quad (9)$$

En développant cette équation pour un élément  $c_i$  du vecteur  $\mathbf{c}$  on a suivant l'éq. (6):

$$c_i = (\tau_0 + \mathbf{A}_i^2 + \mathbf{B}_i^2 + 2\mathbf{A}_i\mathbf{B}_i)\mathbf{A}_i, \quad (10)$$

$$c_i = (\tau_0 + \mathbf{A}_i^2 + \mathbf{B}_i^2)\mathbf{A}_i + (2\mathbf{A}_i^2)\mathbf{B}_i \quad (11)$$

où  $\mathbf{A}_i$  et  $\mathbf{B}_i$  sont mis en évidence. Si on suppose, pour toutes les valeurs de  $i$ , une même relation linéaire entre la variable  $c_i$  et les variables  $\mathbf{A}_i$  et  $\mathbf{B}_i$ , on peut rechercher une équation de régression (plan de régression) de  $c_i$  en fonction de  $\mathbf{A}_i$  et  $\mathbf{B}_i$  de la forme:

$$c_i = \alpha\mathbf{A}_i + \beta\mathbf{B}_i + \gamma. \quad (12)$$

3 On obtient des résultats similaires pour un développement polynomial complet. Ce dernier sera employé dans la sect. 3

On peut ainsi réécrire l'éq. (11) sous forme vectorielle:

$$\mathbf{c} = \alpha \mathbf{A} + \beta \mathbf{B} + \text{bruit}. \quad (13)$$

Le bruit provient évidemment des variations du vecteur  $\mathbf{c}$  autour du vecteur  $\alpha \mathbf{A} + \beta \mathbf{B}$  et ne contribue pas au rappel de  $\mathbf{A}$  ni de  $\mathbf{B}$ .

Nous allons maintenant évaluer les coefficients  $\alpha$  et  $\beta$ . Si on choisit, pour simplifier, les vecteurs  $\mathbf{A}$  et  $\mathbf{B}$  de dimension  $n$  très grande ( $n \rightarrow \infty$ ) et leurs éléments ( $\mathbf{A}_i$  et  $\mathbf{B}_i$ ) distribués uniformément et indépendamment sur un intervalle (fini) centré en 0 de sorte qu'en pratique<sup>4</sup>:

$$\frac{1}{n} (\mathbf{A} \cdot \mathbf{B}) = 0, \quad (14)$$

$$\frac{1}{n} \sum_{j=1}^n \mathbf{A}_i = 0, \quad \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n \mathbf{B}_i = 0, \quad (15)$$

on obtient pour  $\alpha$  et  $\beta$ :

$$\alpha = \frac{\sum_{j=1}^n (\tau_0 + \mathbf{A}_i^2 + \mathbf{B}_i^2) \mathbf{A}_i^2}{\sum_{j=1}^n \mathbf{A}_i^2}, \quad (16)$$

$$\beta = \frac{2}{n} \sum_{j=1}^n \mathbf{A}_i^2. \quad (17)$$

Les valeurs de  $\alpha$  et  $\beta$  sont donc non nulles et positives, comme on pouvait s'y attendre puisque dans l'éq. (11) les coefficients de  $\mathbf{A}_i$  et  $\mathbf{B}_i$  sont toujours positifs.

Il y a donc rappel du pattern  $\mathbf{B}$  en présentant le pattern  $\mathbf{A}$  (transformation de  $\mathbf{a}$ ) seul. À partir des eqs. (7) et (8) et de l'éq. (13) (ignorant le bruit) on obtient à la sortie:

$$\mathbf{u} = W(\alpha X \mathbf{a} + \beta Y \mathbf{b}) \quad (18)$$

$$\mathbf{v} = Z(\alpha X \mathbf{a} + \beta Y \mathbf{b}). \quad (19)$$

En posant:

$$WX = I \quad (20)$$

$$ZY = I, \quad (21)$$

on retourne dans les mêmes espaces que les vecteurs  $\mathbf{a}$  et  $\mathbf{b}$  afin de pouvoir comparer ces derniers à leurs reconstructions  $\mathbf{u}$  et  $\mathbf{v}$  qui s'écrivent ainsi:

$$\mathbf{u} = \alpha \mathbf{a} + \beta WY \mathbf{b}, \quad (22)$$

$$\mathbf{v} = \beta \mathbf{b} + \alpha ZX \mathbf{a}. \quad (23)$$

En choisissant  $X$ ,  $Y$ ,  $W$  et  $Z$  tel que:

$$WY = 0, \quad (24)$$

$$ZX = 0, \quad (25)$$

<sup>4</sup> Au sens strict, les premiers membres des eqs. (14) et (15) ne sont pas égales à 0 mais convergent en probabilité vers cette valeur lorsque  $n \rightarrow \infty$

on obtient finalement:

$$\mathbf{u} = \alpha \mathbf{a}, \quad (26)$$

$$\mathbf{v} = \beta \mathbf{b}. \quad (27)$$

En résumé, dans un premier temps on stimule les neurones de stockage avec des transformations ( $\mathbf{A}$  et  $\mathbf{B}$ ) des patterns d'activité  $\mathbf{a}$  et  $\mathbf{b}$ . Dans une deuxième étape, on stimule à nouveau, cette fois avec un seul pattern d'activité, par exemple  $\mathbf{a}$ , ce qui permet d'obtenir à la sortie les patterns  $\mathbf{u}$  et  $\mathbf{v}$  qui sont respectivement la récupération de  $\mathbf{a}$  et une reconstruction de  $\mathbf{b}$ .

Qu'arrive-t-il maintenant si un pattern  $\mathbf{z}$  différent de  $\mathbf{a}$  est utilisé à la place de  $\mathbf{a}$  pour le rappel de  $\mathbf{b}$ ? Dans un tel cas, il est souhaitable qu'il n'y ait pas rappel de  $\mathbf{b}$  puisque  $\mathbf{z}$  ne lui est pas associé. On veut ainsi que la mémoire soit discriminante pour permettre le rappel de  $\mathbf{b}$  uniquement si le pattern  $\mathbf{a}$  qui lui est associé est présent. Le modèle théorique qui vient d'être présenté répond à ces attentes. En effet, la constante  $\beta$  [eqs. (17) et (27)] prend une valeur relativement faible, voire nulle avec un pattern  $\mathbf{z}$ . Par exemple:

$$\beta = \frac{2}{n} \sum_{j=1}^n \mathbf{A}_i \mathbf{Z}_i = 0 \quad (28)$$

si  $\mathbf{A}$ ,  $\mathbf{B}$  et  $\mathbf{Z}$  ( $\mathbf{Z} = X \mathbf{z}$ ) ne sont pas corrélés, leur dimension  $n \rightarrow \infty$  et leurs éléments sont distribués uniformément sur un intervalle centré en 0. Si  $\beta$  n'était pas nul ou voisin de zéro la mémoire ne serait pas discriminante et libérerait tout son contenu quelque soit le pattern utilisé pour le rappel.

Enfin ajoutons qu'il est possible de superposer plusieurs paires d'associations sur le même ensemble de neurones de stockage (sect. 3.4.3). Cependant nous verrons que cela entraîne une augmentation du niveau de bruit lors du rappel. Cette mémoire est donc limitée en capacité.

### 3 Simulation du modèle

Dans cette section, nous allons adapter, pour la simulation, le modèle théorique (sect. 2) en un modèle physiologique qui prendra en considération le fait que les neurones déchargent à des fréquences positives. Cela va nous permettre de simuler ce modèle à partir de données physiologiques. Enfin nous exposerons les diverses méthodes d'évaluation de la performance du modèle lors de la simulation.

#### 3.1 Données physiologiques

Les données physiologiques concernant la plasticité synaptique sont nombreuses dans la littérature. Cependant, pour les appliquer à un modèle comme celui discuté dans la sect. 2, il faut au moins connaître le CT

(coefficient de transmission) en fonction du temps et de la fréquence de stimulation. La fig. 2 décrit les résultats de Rosenthal (1969) sur la synapse neuro-motrice (jonction neuromusculaire) du sartorius de la grenouille. Ce phénomène particulier s'appelle: potentiation post-tétanique (PPT). Ces données physiologiques sont particulièrement intéressantes puisqu'on y représente la variation de l'amplitude des EPP (end-plate potential) dans le temps après avoir stimulé le neurone présynaptique. Ainsi si l'amplitude du EPP augmente, c'est que le lien synaptique est plus fort et vice versa. On définit donc le CT en un temps  $t$  donné comme le rapport de l'amplitude du EPP en ce temps à celle d'un EPP de contrôle (EPP obtenu suite à une première impulsion, avant l'expérimentation):

$$CT(t) = \frac{EPP(t)}{EPP(\text{contrôle})} \quad (29)$$

Le CT initial d'une synapse donnée vaut donc 1 puis varie suivant la stimulation. Il faut prendre note que ces données ne couvrent pas l'intervalle de temps allant de 0 à 30 s (fig. 2). De plus la période de stimulation a une durée bien supérieure (20 s) à celle qu'on rencontre normalement pour la MCT (dixièmes de secondes). Enfin, ces résultats, quoique représentatifs, portent sur un seul type de synapse soit la synapse neuro-motrice du sartorius de la grenouille. Cependant, puisque les jonctions neuromusculaires sont des synapses cholinergiques (où l'acétylcholine est le neurotransmetteur), on peut s'attendre à ce que les résultats obtenus ici puissent se généraliser tout au moins à d'autres synapses cholinergiques situées dans le cerveau. Dans l'avenir, d'autres résultats électrophysiologiques plus complets pourront être utilisés avec les techniques présentées ici. Entretemps, même si les données physiologiques comme celles de Rosenthal (1969) ne sont généralement pas proposées comme base du fonctionnement de la mémoire, il est probable que l'ensemble des résultats que nous obtiendrons puissent se généraliser à d'autres synapses plus susceptibles de sous-tendre la mémoire.

Notons que pour la PPT comme pour l'ensemble des phénomènes étudiés de plasticité synaptique de courte durée, la variation du CT dépend essentiellement du neurone présynaptique et serait liée à une variation dans la libération de neurotransmetteur (Kandel 1976; Rosenthal 1969).

Pour connaître, à partir des données de Rosenthal (1969), les courbes reliant le CT à la fréquence de stimulation nous les estimerons avec des polynômes par la méthode des moindres carrés. Si les synapses des neurones de stockage du modèle se transforment de façon similaire aux synapses neuro-motrices étudiées par Rosenthal (1969), alors le CT de la fig. 2 correspond

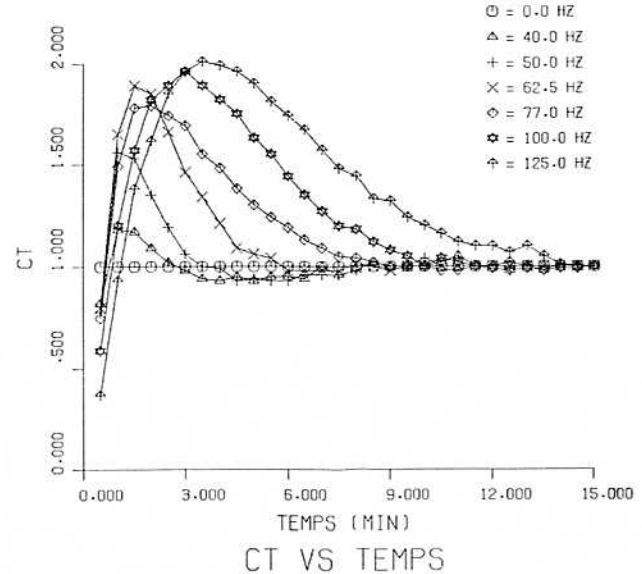


Fig. 2. Variation du CT (coefficient de transmission) après stimulations à différentes fréquences (d'après Rosenthal 1969)

aux éléments  $\tau_{ii}$  de la matrice diagonale  $\tau$  qui s'écriront alors:

$$\tau_{ii}(t, s_i) = \alpha_0(t) + \alpha_1(t)s_i + \alpha_2(t)s_i^2 + \dots \quad (30)$$

où les coefficients  $\alpha_p(t)$  sont fonction du temps après la stimulation.

### 3.2 Modèle théorique simplifié

Dans un premier temps, pour utiliser et simplifier le modèle théorique de la sect. 2, nous choisissons comme solutions des éqs. (20), (21), (24) et (25):

$$X = \begin{bmatrix} I \\ I \end{bmatrix}, \quad Y = \begin{bmatrix} I \\ -I \end{bmatrix}, \quad (31)$$

$$W = \frac{1}{2}[I, I], \quad Z = \frac{1}{2}[I, -I] \quad (32)$$

où les matrices  $W$  et  $Z$  sont respectivement les pseudoinverses de  $X$  et  $Y$  et vice versa. La matrice  $I$  (identité) est de dimension  $n \times n$ ,  $X$  et  $Y$  sont de dimension  $2n \times n$  et  $W$  et  $Z$  sont de dimension  $n \times 2n$ . Cela signifie que pour  $n = 1$ , la fig. 1 devient la fig. 3. De façon générale pour des patterns  $\mathbf{a}$  et  $\mathbf{b}$  de dimension  $n$ , il y aura donc  $n$  petits systèmes comme celui de la fig. 3. Les termes qui figurent au-dessus des axones des neurones représentent les fréquences de décharge de ces neurones. Par souci de clarté, nous avons représenté les synapses ne subissant aucune modification par des triangles qui prennent les couleurs noire ou blanche suivant que les valeurs des éléments  $x_{ij}$  et  $y_{ij}$  des matrices  $X$  et  $Y$  égalent 1 ou  $-1$ . Quant aux synapses circulaires, elles varient leurs CT ( $\tau_{ii}$ ) comme



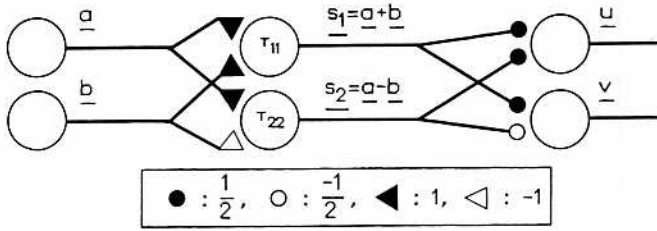


Fig. 3. Modèle théorique simplifié ( $n=1$ )

pour les résultats de Rosenthal, suivant la fréquence à laquelle a été stimulé le neurone présynaptique  $s_i$ . Ces synapses prendront les valeurs initiales  $1/2$  ou  $-1/2$  [éq.(32)] selon qu'elles sont noires ou blanches. Notons enfin qu'il y a pour chaque neurone  $a$  ou  $b$  deux neurones de stockage  $s$ .

### 3.3 Modèle physiologique

Pratiquement le modèle théorique ne peut s'appliquer directement. En effet, nous avons considéré que les valeurs de  $\mathbf{a}$  et  $\mathbf{b}$  dans la fig. 3 pouvaient être positives ou négatives bien que les neurones ne déchargent que positivement. Le postulat d'un taux de décharge spontané autour duquel on a des déviations positives et négatives (utilisé par Anderson et al. 1977; Eich et al. 1985) n'est pas appuyé par les données physiologiques. En effet, plus on monte dans les structures du cerveau plus on trouve des cellules avec peu ou pas de décharge spontané [voir les études, chez l'animal alerte, de O'Keefe et Conway (1978), et Berger et Thompson (1978), pour les taux de décharge spontané dans l'hippocampe et Perrett et al. (1982), pour le taux de décharge spontané dans le cortex inférotemporal, aire associative de la vision]. Vu que les taux de décharge spontané sont faibles, cela entraîne une perte importante d'information due à la rectification qui survient à chaque cellule amenant la perte des signaux négatifs. Cette perte arrive autant pour les neurones de stockage que pour les cellules de l'entrée et de la sortie. Il y a donc une dégradation considérable de l'information, où les valeurs négatives de  $\mathbf{a}$ ,  $\mathbf{b}$ ,  $\mathbf{u}$ ,  $\mathbf{v}$  et  $\mathbf{s}$  sont mises à 0 par les neurones. Cela suffit à rendre peu efficace le modèle en tant que mémoire associative. En effet, dans ces conditions, lors de la simulation, l'efficacité du rappel était négligeable.

Dans le but d'adapter le modèle, on suppose que deux systèmes parallèles coexistent: l'un traitant les éléments positifs, l'autre les éléments négatifs. Quelques données physiologiques supportent l'idée de deux systèmes parallèles, en particulier dans le système visuel avec ses deux ensembles parallèles de cellules à centre ON et à centre OFF (Kuffler 1953; Hubel et Wiesel 1960; Jung 1973). On obtient ainsi le modèle physiologique représenté sur la fig. 4 où le nombre de

neurones a doublé. Pour comprendre le principe de ce modèle, on peut supposer que les neurones  $a$  (et  $b$ ) sont eux-mêmes des intégrateurs analogiques linéaires de diverses entrées  $e_i$ :

$$\mathbf{a} = \sum_i p_i e_i = \mathbf{P} \mathbf{e}. \quad (33)$$

Notons que  $p_i$  peut être négatif ou positif suivant le type, inhibiteur ou excitateur, de la synapse. Bien sûr, puisque le neurone décharge positivement, si la sommation devient négative alors le neurone ne répond pas: la sortie est nulle. En ce sens, la fonction de transfert du neurone prend la forme de l'éq.(33) seulement si la somme pondérée des entrées est positive. Dans le cas général, la fréquence de décharge  $[\mathbf{a}]_+$  du neurone s'écrit plutôt comme:

$$[\mathbf{a}]_+ = \frac{1}{2}(|\mathbf{a}| + \mathbf{a}) \quad (34)$$

Ainsi si  $\mathbf{a}$  est négatif,  $[\mathbf{a}]_+$  prend une valeur nulle [éq.(34)] et il y a perte de l'information négative. Pour remédier à cette situation nous proposons deux systèmes parallèles de sorte que pour  $\mathbf{P}$  il y a une matrice  $-\mathbf{P}$ . De cette manière on ne perd pas les valeurs négatives contenues dans  $\mathbf{a}$  mais on les rend positives pour être compatible avec le fait qu'un neurone décharge positivement. L'activité positive ou négative est ainsi représentée à l'aide de deux systèmes de neurones l'un pour les valeurs positives ( $[\mathbf{a}]_+$ ) et l'autre pour les valeurs négatives ( $[-\mathbf{a}]_+ = [-\mathbf{P} \mathbf{e}]_+$ ):

$$[\mathbf{a}]_+ = \frac{1}{2}(|\mathbf{a}| + \mathbf{a}), \quad (35)$$

$$[-\mathbf{a}]_+ = \frac{1}{2}(|\mathbf{a}| - \mathbf{a}). \quad (36)$$

On obtient ainsi le réseau de la fig. 4a (où on a laissé tomber les  $1/2$ ) qu'il suffit de répéter  $n$  fois pour des patterns  $\mathbf{a}$  et  $\mathbf{b}$  de dimension  $n$ . Notons qu'on aurait pu utiliser un autre type de système parallèle comme par exemple  $m \pm \mathbf{a}$  ( $m$  constant) au lieu de  $|\mathbf{a}| \pm \mathbf{a}$  sans modifier de façon significative les résultats.

Au niveau des neurones de stockage de la fig. 4a on retrouve la somme des activités positives ( $|\mathbf{a}| + \mathbf{a}$ ) et négatives ( $|\mathbf{a}| - \mathbf{a}$ ) de  $\mathbf{a}$  avec celles de  $\mathbf{b}$  similairement à la fig. 3. Enfin à la sortie, on retrouve  $|\mathbf{u}| \pm \mathbf{u}$  et  $|\mathbf{v}| \pm \mathbf{v}$  où les valeurs initiales  $1/4$  et  $-1/4$  données aux synapses sont choisies pour qu'initialement, lorsque  $\tau_{ii} = 1$ ,

$$\begin{aligned} \mathbf{u} &= \mathbf{a} \\ \mathbf{v} &= \mathbf{b}, \end{aligned} \quad (37)$$

comme pour le modèle de la fig. 3.

En supposant que nous venons de stimuler les neurones de stockage du modèle physiologique avec les patterns  $\mathbf{a}$  ( $|\mathbf{a}| \pm \mathbf{a}$ ) et  $\mathbf{b}$  ( $|\mathbf{b}| \pm \mathbf{b}$ ) [pendant 20 s conformément aux données de Rosenthal (1969)], nous allons vérifier qu'il y a bien rappel de  $\mathbf{b}$  à partir de  $\mathbf{a}$  ou vice versa, comme pour le modèle théorique (sect. 2) où

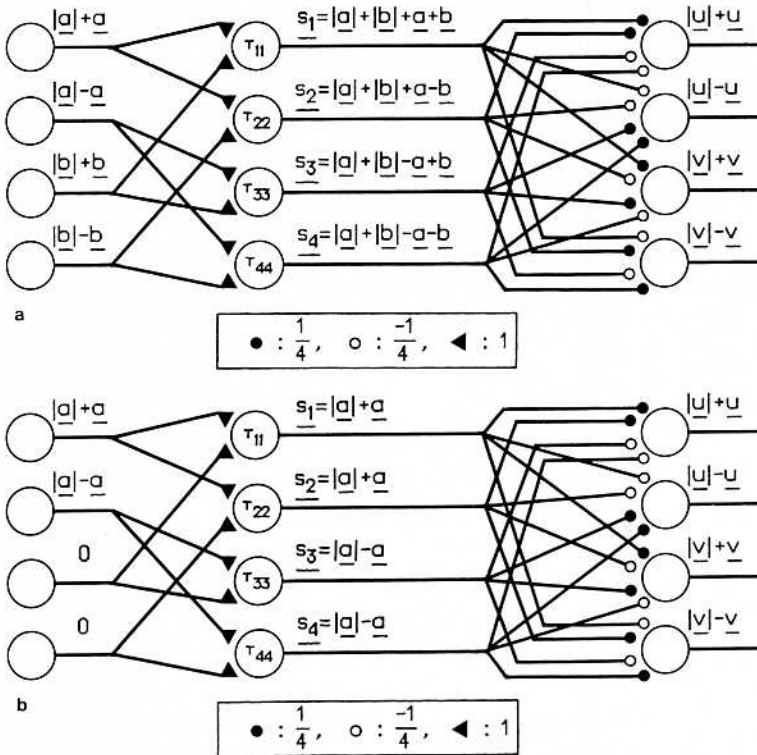


Fig. 4a et b. Modèle physiologique pendant le stockage (a) et pendant le rappel de **b** (en **v**) à partir de **a** à l'entrée (b)

on retrouve une reconstruction de **b** en **v** à la sortie. Dans le modèle physiologique toutefois, on obtient les valeurs positives de **v** dans un premier système ( $|v| + v$ ) et les valeurs négatives dans un second système ( $|v| - v$ ). Nous obtenons pour **v** (fig. 4b):

$$v = \frac{1}{4} \{ (\tau_{11} - \tau_{22}) (|a| + a) + (\tau_{33} - \tau_{44}) (|a| - a) \}, \quad (38)$$

$$v = \frac{1}{4} \{ (\tau_{11} - \tau_{22} - \tau_{33} + \tau_{44}) a + (\tau_{11} - \tau_{22} + \tau_{33} - \tau_{44}) |a| \}. \quad (39)$$

Si on développe le premier terme entre parenthèses à droite de l'égalité à partir du développement polynomial de l'éq. (30) on obtient:

$$\tau_{11} - \tau_{22} - \tau_{33} + \tau_{44} = \sum_{p=0}^{\theta} \alpha_p \{ s_1^p - s_2^p - s_3^p + s_4^p \}, \quad (40)$$

où  $\theta$  représente le degré des polynômes à l'aide desquels on estimera les courbes reliant le CT à la fréquence de stimulation pour chaque intervalle de temps après la stimulation (sect. 3.5.1). Les fréquences de stimulation  $s_i$  sont celles données à la fig. 4a lors de l'enregistrement de l'association (**a**, **b**). Elles ont respectivement les valeurs suivantes:

$$\begin{aligned} s_1 &= |a| + |b| + a + b \\ s_2 &= |a| + |b| + a - b \\ s_3 &= |a| + |b| - a + b \\ s_4 &= |a| + |b| - a - b. \end{aligned} \quad (41)$$

On peut maintenant développer le terme entre accolades de l'éq. (40) suivant 4 cas:

1<sup>er</sup> cas:  $a > 0$  et  $b > 0$

alors les eqs. (41) s'écrivent plus simplement:

$$\begin{aligned} s_1 &= 2(a + b) \\ s_2 &= 2a \\ s_3 &= 2b \\ s_4 &= 0, \end{aligned} \quad (42)$$

et le terme entre accolades de l'éq. (40) devient:

$$\begin{aligned} s_1^p - s_2^p - s_3^p + s_4^p &= 2^p \{ (a + b)^p - a^p - b^p \} \\ &= 2^p \left\{ \sum_{j=1}^{p-1} C_j^p a^{p-j} b^j \right\}, \end{aligned} \quad (43)$$

où

$$C_j^p = \frac{p!}{j!(p-j)!}.$$

2<sup>ième</sup> cas:  $a > 0$  et  $b < 0$

alors les eqs. (41) s'écrivent plus simplement:

$$\begin{aligned} s_1 &= 2a \\ s_2 &= 2(a + |b|) \\ s_3 &= 0 \\ s_4 &= 2|b|, \end{aligned} \quad (44)$$

et le terme entre accolades de l'éq. (40) devient:

$$\begin{aligned} s_1^p - s_2^p - s_3^p + s_4^p &= 2^p \{ \mathbf{a}^p - (\mathbf{a} + |\mathbf{b}|)^p + |\mathbf{b}|^p \} \\ &= -2^p \left\{ \sum_{j=1}^{p-1} C_j^p \mathbf{a}^{p-j} |\mathbf{b}|^j \right\}. \end{aligned} \quad (45)$$

3<sup>ième</sup> cas:  $\boxed{\mathbf{a} < 0 \text{ et } \mathbf{b} > 0}$

alors les éqs. (41) s'écrivent plus simplement:

$$\begin{aligned} s_1 &= 2\mathbf{b} \\ s_2 &= 0 \\ s_3 &= 2(|\mathbf{a}| + \mathbf{b}) \\ s_4 &= 2|\mathbf{a}|, \end{aligned} \quad (46)$$

et le terme entre accolades de l'éq. (40) devient:

$$\begin{aligned} s_1^p - s_2^p - s_3^p + s_4^p &= 2^p \{ \mathbf{b}^p - (|\mathbf{a}| + \mathbf{b})^p + |\mathbf{a}|^p \} \\ &= -2^p \left\{ \sum_{j=1}^{p-1} C_j^p |\mathbf{a}|^{p-j} \mathbf{b}^j \right\}. \end{aligned} \quad (47)$$

4<sup>ième</sup> cas:  $\boxed{\mathbf{a} < 0 \text{ et } \mathbf{b} < 0}$

alors les éqs. (41) s'écrivent plus simplement:

$$\begin{aligned} s_1 &= 0 \\ s_2 &= 2|\mathbf{b}| \\ s_3 &= 2|\mathbf{a}| \\ s_4 &= 2(|\mathbf{a}| + |\mathbf{b}|), \end{aligned} \quad (48)$$

et le terme entre accolades de l'éq. (40) devient:

$$\begin{aligned} s_1^p - s_2^p - s_3^p + s_4^p &= 2^p \{ (|\mathbf{a}| + |\mathbf{b}|)^p - |\mathbf{a}|^p - |\mathbf{b}|^p \} \\ &= 2^p \left\{ \sum_{j=1}^{p-1} C_j^p |\mathbf{a}|^{p-j} |\mathbf{b}|^j \right\}. \end{aligned} \quad (49)$$

On peut rassembler ces résultats en une seule équation car dans tous les cas:

$$s_1^p - s_2^p - s_3^p + s_4^p = \left\{ 2^p \sum_{j=1}^{p-1} C_j^p |\mathbf{a}|^{p-j-1} |\mathbf{b}|^{j-1} \right\} \mathbf{a}\mathbf{b}, \quad (50)$$

pour  $p \geq 2$  et est nul pour  $p=0$  ou  $p=1$ .

On remarque que le terme mixte  $\mathbf{a}\mathbf{b}$  indispensable pour le modèle holographique [éq. (6)] est mis en évidence en autant que la fonction reliant le CT à la fréquence de stimulation [éq. (30)] soit non-linéaire ( $p \geq 2$ ).

Si maintenant on introduit ce résultat dans l'éq. (40) on obtient pour le premier terme de l'éq. (39):

$$\sum_{p=2}^{\theta} \alpha_p \left\{ 2^{p-2} \sum_{j=1}^{p-1} C_j^p |\mathbf{a}|^{p-j+1} |\mathbf{b}|^{j-1} \right\} \mathbf{b}. \quad (51)$$

Si on passe à des patterns d'activité  $\mathbf{a}$  et  $\mathbf{b}$  de dimension  $n$ , on a alors  $n$  petits systèmes comme celui de la fig. 4 et l'équation s'écrit pour le  $i^{\text{ème}}$  élément du

vecteur  $\mathbf{v}$ :

$$\sum_{p=2}^{\theta} \alpha_p \left\{ 2^{p-2} \sum_{j=1}^{p-1} C_j^p |\mathbf{a}_i|^{p-j+1} |\mathbf{b}_i|^{j-1} \right\} \mathbf{b}_i. \quad (52)$$

On remarque qu'à l'intérieur de l'accolade, tous les termes sont positifs. Si on pose  $\lambda_{pi}$  comme la valeur de cette accolade on obtient:

$$\sum_{p=2}^{\theta} \alpha_p \lambda_{pi} \mathbf{b}_i, \quad (53)$$

Puisque les  $\lambda_{pi}$  sont positifs on peut écrire:

$$\lambda_{pi} = \tilde{\lambda}_p + \Delta \lambda_{pi}, \quad (54)$$

où  $\tilde{\lambda}_p$  est la pente de régression, toujours positive, construite à partir des  $n$  couples  $(\mathbf{b}_i, \lambda_{pi} \mathbf{b}_i)$ . Le terme  $\Delta \lambda_{pi}$  correspond à la variation de  $\lambda_{pi}$  autour de  $\tilde{\lambda}_p$ . En ignorant les  $\Delta \lambda_{pi}$  qui ne contribuent pas au rappel de  $\mathbf{b}$  mais seulement au bruit de fond, on obtient sous forme vectorielle pour l'éq. (53):

$$\left( \sum_{p=2}^{\theta} \alpha_p \tilde{\lambda}_p \right) \mathbf{b} = \mu \mathbf{b}. \quad (55)$$

Il s'agit bien d'une reconstruction de  $\mathbf{b}$  dont l'amplitude  $\mu$  va varier suivant les coefficients  $\alpha_p$  c'est-à-dire l'allure de la courbe reliant le CT à la fréquence de stimulation au temps  $t$  où se fait le rappel [éq. (30)].

Si plutôt que  $\mathbf{a}$  on avait utilisé un pattern quelconque  $\mathbf{z}$  pour le rappel de  $\mathbf{b}$  on obtiendrait pour  $\lambda_{pi}$ :

$$\lambda_{pi} = 2^{p-2} \sum_{j=1}^{p-1} C_j^p |\mathbf{a}_i|^{p-j-1} |\mathbf{b}_i|^{j-1} \mathbf{a}_i \mathbf{z}_i, \quad (56)$$

qui prend maintenant des valeurs positives ou négatives suivant que le signe de  $\mathbf{a}_i$  et  $\mathbf{z}_i$  est le même ou non. Ainsi  $\tilde{\lambda}_p$  dans l'éq. (55) devient beaucoup plus faible et à la limite nul si les vecteurs  $\mathbf{a}$ ,  $\mathbf{b}$  et  $\mathbf{z}$  sont indépendants, leurs éléments sont distribués sur un intervalle centré en 0 et leur dimension  $n \rightarrow \infty$ . Dans ce cas il n'y aura aucun rappel de  $\mathbf{b}$  [ $\mu=0$  dans l'éq. (55)]. Ce dernier point est important: il signifie que pour le premier terme de l'éq. (39) le modèle physiologique est très discriminant c'est-à-dire qu'il permet le rappel de  $\mathbf{b}$  seulement si on présente à l'entrée le pattern associé  $\mathbf{a}$  ou un pattern semblable.

Rappelons que seuls les termes non-linéaires ( $p \geq 2$ ) du développement précédent contribuent au rappel de  $\mathbf{b}$ . Il faut donc que les courbes reliant le CT ( $\tau$ ) à la fréquence de stimulation [éq. (30)] soient non-linéaires.

Si on développe maintenant, de façon similaire au premier terme, le second terme à droite de l'égalité (39) on obtient pour le  $i^{\text{ème}}$  élément du vecteur  $\mathbf{v}$ :

$$\begin{aligned} \sum_{p=1}^{\theta} \alpha_p \left\{ 2^{p-2} \sum_{j=1}^p C_j^p |\mathbf{a}_i|^{p-j+1} |\mathbf{b}_i|^{j-1} + |\mathbf{b}_i|^{p-1} |\mathbf{a}_i| \right\} \mathbf{b}_i \\ \Rightarrow \mu \mathbf{b}, \end{aligned} \quad (57)$$

soit là aussi une reconstruction de  $\mathbf{b}$  ( $\mu'\mathbf{b}$ ) d'amplitude  $\mu'$  [voir éqs. (52) à (55)]. Notons qu'ici, le terme linéaire ( $p=1$ ) n'est pas nul comme pour le premier terme [éq. (52)]. Pour un pattern quelconque  $\mathbf{z}$  utilisé à la place de  $\mathbf{a}$  comme indice pour le rappel de  $\mathbf{b}$  l'éq. (57) s'écrit:

$$\sum_{p=1}^{\theta} \alpha_p \left\{ \left[ 2^{p-2} \sum_{j=1}^p C_j^p |\mathbf{a}_i|^{p-j} |\mathbf{b}_i|^{j-1} + |\mathbf{b}_i|^{p-1} \right] |\mathbf{z}_i| \right\} \mathbf{b}_i, \quad (58)$$

laissant le terme entre accolades toujours positif quelles que soient les valeurs de  $\mathbf{a}$ , et  $\mathbf{b}_i$ , contrairement au premier terme [éq. (56)]. Il y aura donc pour le deuxième terme de l'éq. (39), rappel de  $\mathbf{b}$  quelque soit le pattern d'activité présenté à l'entrée. Ce terme ne permet donc pas de faire la discrimination entre  $\mathbf{a}$ , le pattern associé à  $\mathbf{b}$ , et  $\mathbf{z}$ , un pattern quelconque. En ce sens il est nuisible; de même pour plusieurs associations  $(\mathbf{a}(1), \mathbf{b}(1))$ ,  $(\mathbf{a}(2), \mathbf{b}(2))$ ,  $(\mathbf{a}(3), \mathbf{b}(3))$  etc. nous obtiendrons en sortie  $\mathbf{v}$  quelque soit le pattern à l'entrée un mélange de tous les patterns  $\mathbf{b}_i$ , ce qui est très gênant. Notons que ce terme peut être éliminé, mais au prix d'un modèle plus complexe.

Cependant, dépendant des  $\alpha_p$ , il est toujours possible que ce terme nuisible [éq. (57)] soit faible par rapport au premier terme [éq. (51)]. Par exemple, l'éq. (57) contient un terme en  $\alpha_1$  ( $p$  prend les valeurs 1 à  $\theta$ ). Ce terme pourrait donc, s'il est de même grandeur et de signe opposé au reste de la sommation, permettre d'annuler l'éq. (57) sans affecter l'éq. (51) qui ne contient pas de terme en  $\alpha_1$  ( $p$  prend les valeurs 2 à  $\theta$ ).

En résumé on obtient une reconstruction  $\mathbf{v}$  de  $\mathbf{b}$  [éq. (39)] de la forme:

$$\mathbf{v} = (\mu + \mu')\mathbf{b}, \quad (59)$$

où  $\mu\mathbf{b}$  [éq. (55)] vient du premier terme à droite de l'égalité (39) et  $\mu'\mathbf{b}$  [éq. (57)] provient du second terme.

Dans la section suivante, en expérimentant ce modèle physiologique avec les données physiologique de Rosenthal (1969), qui nous fourniront les  $\alpha_p$ , nous évaluerons s'il peut être envisagé comme structure de base d'une mémoire associative à court terme.

### 3.4 Méthodes d'évaluation de la performance du modèle

**3.4.1 Amplitude du signal.** Il s'agit ici d'évaluer l'amplitude du signal  $\mathbf{b}$  contenu dans la reconstruction  $\mathbf{v}$  de  $\mathbf{b}$ . Comme nous l'avons établi pour le modèle précédent, on peut écrire  $\mathbf{v}$  comme:

$$\mathbf{v} = \nu\mathbf{b} + \text{bruit}. \quad (60)$$

L'amplitude du signal correspond au paramètre  $\nu$ . Pour le calculer, on évalue la pente de la droite de régression entre les vecteurs  $\mathbf{v}$  et  $\mathbf{b}$  construite à partir des  $n$  couples  $(\mathbf{b}_i, \mathbf{v}_i)$ .

**3.4.2 Rapport signal/bruit (S/B).** Même si l'amplitude du signal est grande, avec un niveau de bruit trop important, la reconstruction  $\mathbf{v}$  de  $\mathbf{b}$  sera infidèle. Pour évaluer ce facteur, on calcule le rapport de la puissance du signal  $\mathbf{b}$  contenu dans  $\mathbf{v}$  sur la puissance du bruit contenu dans  $\mathbf{v}$  à partir du coefficient de corrélation  $r$  de la droite de régression entre  $\mathbf{b}$  et  $\mathbf{v}$  on a:

$$S/B = \frac{r^2}{1-r^2}. \quad (61)$$

**3.4.3 Capacité de stockage de l'information.** Pour évaluer la quantité d'associations que peut emmagasiner un modèle, nous présenterons  $k$  associations  $(\mathbf{a}(1), \mathbf{b}(1))$ ,  $(\mathbf{a}(2), \mathbf{b}(2))$ , ...,  $(\mathbf{a}(k), \mathbf{b}(k))$  plutôt qu'une seule  $(\mathbf{a}, \mathbf{b})$  lors de l'enregistrement (fig. 4a). La matrice  $\tau$  s'écrit alors:

$$\tau = \tau(1)\tau(2)\dots\tau(k) = \prod_{j=1}^k \tau(j), \quad (62)$$

où  $\tau(j)$  est la matrice  $\tau$  produite si on avait présenté l'association  $(\mathbf{a}(j), \mathbf{b}(j))$  seulement. En effet, si on pose dans l'éq. (7) par exemple, pour une première association:

$$P = W\tau = W\tau(1), \quad (63)$$

où  $W = P_{\text{initiale}}$ . Pour la seconde association cependant,  $P_{\text{initiale}}$  vaut  $W\tau(1)$  et ainsi nous obtenons pour  $P$  après que deux associations aient été enregistrées:

$$P = (W\tau(1))\tau(2), \quad (64)$$

et ainsi de suite jusqu'à la  $k^{\text{ième}}$  association:

$$P = W\tau(1)\tau(2)\dots\tau(k), \quad (65)$$

d'où l'éq. (62) pour la matrice totale  $\tau$ .

Est-ce que la matrice  $\tau$  ainsi transformée peut permettre le rappel d'un pattern  $\mathbf{b}(i)$  à partir de son pattern associé  $\mathbf{a}(i)$ ? La réponse est affirmative et voici pourquoi.

On peut réécrire l'éq. (62) comme:

$$\tau = \tau(i) \prod_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^k \tau(j), \quad (66)$$

si on appelle le produit de matrices diagonales  $\tau(j)$ ,  $\lambda$  on obtient:

$$\begin{aligned} \tau &= \tau(i)\lambda \\ &= \tau(i)(\tilde{\lambda}I + \Delta\lambda), \end{aligned} \quad (67)$$

où  $\tilde{\lambda}$  représente la pente de la droite de régression entre les diagonales des matrices  $I$  et  $\lambda$ , obtenue à partir des  $n$  couples  $(1, \lambda_{ii})$ . Le terme  $\Delta\lambda$  correspond à la matrice diagonale des variations de  $\lambda$  autour de  $\tilde{\lambda}I$  où  $I$  est la matrice identité. On obtient ainsi:

$$\tau = \tilde{\lambda}\tau(i) + \Delta\lambda\tau(i), \quad (68)$$



soit une reconstruction proportionnelle  $\tilde{\lambda}\tau(i)$  de la matrice  $\tau(i)$  qui va permettre d'obtenir le rappel de  $\mathbf{b}_i$  à partir de  $\mathbf{a}_i$  et la matrice  $\Delta\lambda\tau(i)$  qui va ajouter essentiellement du bruit. Cette dernière matrice est bien sûr inexistante pour une seule association car alors les éqs. (62) et (66) s'écrivent:

$$\tau = \tau(1). \quad (69)$$

Cependant, à mesure que le nombre d'associations augmente, la matrice  $\Delta\lambda$  croît en importance, élevant d'autant le niveau de bruit lors du rappel d'un pattern  $\mathbf{b}(i)$ .

Avec la matrice totale  $\tau$ , il s'agit maintenant de procéder comme pour une seule association et d'évaluer les différentes caractéristiques mnémotechniques en fonction du nombre d'associations emmagasinées en mémoire.

**3.4.4 Discrimination.** Lorsque plusieurs associations sont enregistrées seul le pattern associé  $\mathbf{a}(i)$ , ou un pattern similaire, doit permettre le rappel du pattern  $\mathbf{b}(i)$ . Si tel est le cas, le modèle de mémoire est dit discriminant. Pour évaluer cette propriété, en plus du pattern associé  $\mathbf{a}(i)$ , on présente séparément les patterns non-associés  $\mathbf{a}(j)$ ,  $j \neq i$ , qui sont stockés en mémoire mais non-associés à  $\mathbf{b}(i)$ , et un pattern quelconque  $\mathbf{z}$ , non-associé et non stocké en mémoire. Nous parlerons donc de *pattern associé* pour  $\mathbf{a}(i)$ , de *patterns non-associés* pour les  $\mathbf{a}(j)$ ,  $j \neq i$ , et de *pattern quelconque* pour  $\mathbf{z}$ . Dans l'évaluation de l'amplitude du signal et du rapport signal/bruit pour la reconstruction  $\mathbf{v}$  de  $\mathbf{b}(i)$  les résultats devraient être moins bons voire nuls lorsqu'on présente  $\mathbf{a}(j)$  ( $j \neq i$ ) ou  $\mathbf{z}$  et excellents pour  $\mathbf{a}(i)$ . Lorsqu'on a une seule association ( $\mathbf{a}, \mathbf{b}$ ) on présentera évidemment seul le pattern quelconque  $\mathbf{z}$  pour évaluer la discrimination.

### 3.5 Précisions sur la simulation

**3.5.1 Estimation des courbes reliant le CT à la fréquence de stimulation.** Pour l'estimation, à partir de polynômes [éq. (30)], des courbes reliant le CT à la fréquence de stimulation, nous avons choisi des polynômes du 4<sup>ème</sup> degré [ $\theta = 4$  dans l'éq. (40)]. Cette valeur nous est tout d'abord imposée par le nombre restreint de points (7 fréquences) fournis par les résultats de Rosenthal (1969). De plus ce choix correspond à un compromis qui nous procure une erreur RMS (root mean square) minimum tout en minimisant les fluctuations du polynôme entre les points servant à l'estimation.

**3.5.2 Génération des patterns.** Pour obtenir un pattern ou vecteur  $\mathbf{a}$  par exemple, nous générons des valeurs aléatoires pour ses éléments  $\mathbf{a}_i$ . Ces valeurs aléatoires seront choisies uniformément entre  $-31.25$  et  $31.25$  Hz de sorte que les fréquences de décharge  $s_i$  dans le modèle physiologique (fig. 4a) prennent des valeurs

allant de 0 à 125 Hz, bande de fréquences utilisée par Rosenthal (1969) (fig. 2). Aller au delà de cette limite amènerait une extrapolation dangereuse de l'estimation polynomiale reliant le CT à la fréquence de stimulation  $s_i$  [éq. (30)].

Du fait que tous les patterns utilisés seront des vecteurs aléatoires, si la taille des vecteurs est suffisamment grande la corrélation échantillonnale tendra vers 0 lorsque  $n$  s'approche de l'infini (propriété d'un bon générateur de nombres aléatoires). On peut ainsi considérer ces vecteurs comme presque orthogonaux entre eux si on choisit comme dimension  $n$  de ces vecteurs un nombre suffisamment grand. Ainsi pour les simulations du modèle physiologique nous avons utilisé des vecteurs de dimension  $n = 1000$ .

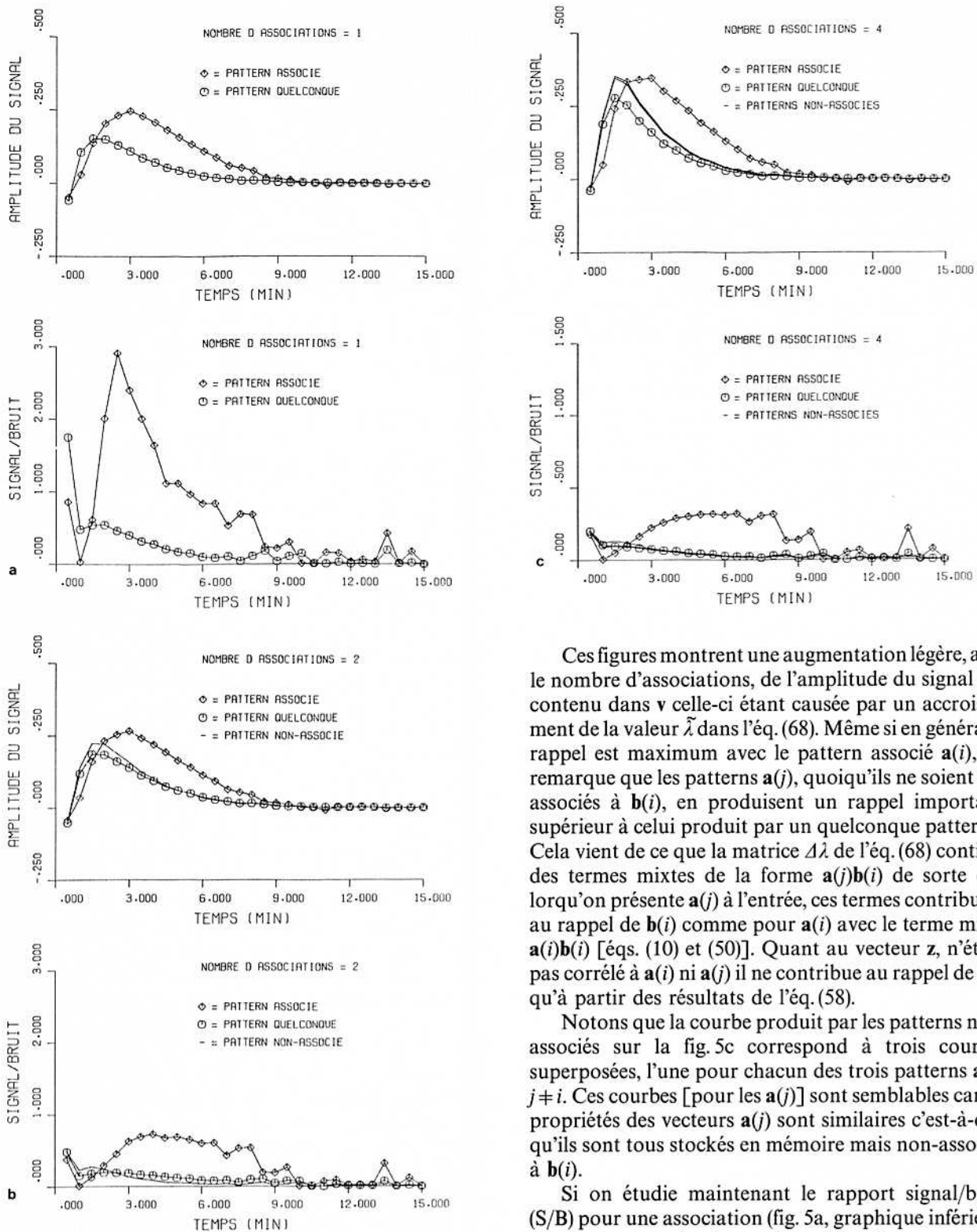
## 4 Résultats

Les résultats de la simulation du modèle physiologique sont illustrés par la fig. 5 lorsqu'on a 1, 2 et 4 associations stockées en mémoire. Notons que l'échelle de grandeur en ordonnée change d'un facteur 2 pour le rapport signal/bruit de la fig. 5c.

Dans un premier temps, au haut de la fig. 5a, l'amplitude du signal  $\mathbf{b}$  contenu dans la reconstruction  $\mathbf{v}$  est présentée pour le cas où il n'y a qu'une association ( $\mathbf{a}, \mathbf{b}$ ) en mémoire. L'amplitude absolue n'a pas ici une grande importance car elle peut être modifiée suivant la valeur initiale donnée à la force du lien synaptique des synapses modifiables (synapses circulaires, figs. 3 et 4). L'important est d'évaluer l'amplitude *relative*, dans le temps, du signal produit par le pattern associé  $\mathbf{a}$  par rapport à celui produit par un vecteur quelconque  $\mathbf{z}$  (et par rapport aux patterns non-associés lorsqu'on a plusieurs associations). On remarque ainsi que l'amplitude est plus importante si on présente le pattern associé  $\mathbf{a}$  à l'entrée plutôt que le pattern  $\mathbf{z}$ . Cependant même pour  $\mathbf{z}$  il y a un certain rappel de  $\mathbf{b}$  comme l'éq. (58) nous l'avait prédit. La discrimination du modèle en souffre donc un peu.

Au cours du temps, on remarque une augmentation suivie d'une diminution de l'amplitude du signal qui ressemble grossièrement aux courbes de la fig. 2. Cela n'est pas un hasard car l'importance de la modification synaptique affecte proportionnellement la grandeur des coefficients polynomiaux  $\alpha_p$  des éqs. (51) à (58) et intervient donc en partie dans l'amplitude du signal.

Si maintenant on soumet le modèle à plusieurs associations ( $\mathbf{a}(1), \mathbf{b}(1)$ ), ( $\mathbf{a}(2), \mathbf{b}(2)$ ), ..., ( $\mathbf{a}(k), \mathbf{b}(k)$ ), on obtient pour le rappel d'un pattern  $\mathbf{b}(i)$  à partir: du vecteur  $\mathbf{a}(i)$  (pattern associé), des vecteurs  $\mathbf{a}(j)$ ,  $j \neq i$  (patterns non-associés) et d'un vecteur  $\mathbf{z}$  (pattern quelconque), les résultats illustrés au haut des fig. 5b, pour deux associations ( $k=2$ ) et 5c pour quatre associations ( $k=4$ ).



**Fig. 5a-c.** Amplitude du signal  $b$  (graphiques supérieurs) contenu dans  $v$  et rapport signal/bruit (graphiques inférieurs) avec le modèle physiologique. Les résultats sont présentés en **a** pour une (1) association, en **b** pour deux (2) associations et en **c** pour quatre (4) associations

Ces figures montrent une augmentation légère, avec le nombre d'associations, de l'amplitude du signal  $b(i)$  contenu dans  $v$  celle-ci étant causée par un accroissement de la valeur  $\lambda$  dans l'éq. (68). Même si en général le rappel est maximum avec le pattern associé  $a(i)$ , on remarque que les patterns  $a(j)$ , quoiqu'ils ne soient pas associés à  $b(i)$ , en produisent un rappel important, supérieur à celui produit par un quelconque pattern  $z$ . Cela vient de ce que la matrice  $\Delta\lambda$  de l'éq. (68) contient des termes mixtes de la forme  $a(j)b(i)$  de sorte que lorsqu'on présente  $a(j)$  à l'entrée, ces termes contribuent au rappel de  $b(i)$  comme pour  $a(i)$  avec le terme mixte  $a(i)b(i)$  [éqs. (10) et (50)]. Quant au vecteur  $z$ , n'étant pas corrélé à  $a(i)$  ni  $a(j)$  il ne contribue au rappel de  $b(i)$  qu'à partir des résultats de l'éq. (58).

Notons que la courbe produit par les patterns non-associés sur la fig. 5c correspond à trois courbes superposées, l'une pour chacun des trois patterns  $a(j)$ ,  $j \neq i$ . Ces courbes [pour les  $a(j)$ ] sont semblables car les propriétés des vecteurs  $a(j)$  sont similaires c'est-à-dire qu'ils sont tous stockés en mémoire mais non-associés à  $b(i)$ .

Si on étudie maintenant le rapport signal/bruit (S/B) pour une association (fig. 5a, graphique inférieur) on constate que le niveau de bruit est beaucoup plus important pour un pattern quelconque  $z$  que pour le pattern associé  $a$ . Il y a donc généralement une bonne discrimination pour le S/B, surtout 2 min 30 s après la stimulation. Il en va de même lorsqu'il y a 2 ou 4

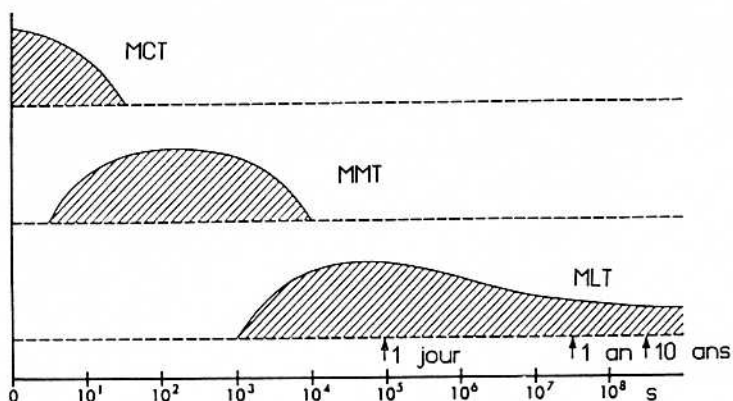


Fig. 6. Efficacité des trois mémoires: MCT, MMT et MLT dans le temps (d'après Eccles et Popper 1977)

associations en mémoire (fig. 5b et c) où la discrimination reste bonne, même entre  $a(i)$  (pattern associé) et les  $a(j)$  (patterns non-associés), bien que le niveau de bruit augmente considérablement (sect. 3.4.3) avec le nombre d'associations. Notons que la courbe représentant le S/B pour le pattern associé  $a(i)$  à l'entrée, s'aplanit et le maximum se déplace vers des temps plus grands avec le nombre d'associations.

Ajoutons que la discrimination pour le modèle physiologique est dans l'ensemble bonne puisque  $a(i)$ , le pattern associé, est généralement favorisé pour le rappel du pattern  $b(i)$  avec une amplitude maximum et un niveau de bruit minimum. En effet même si avec  $z$  (pattern quelconque) ou  $a(j)$  (pattern non-associé) on obtient une reconstruction de  $b(i)$  dont l'amplitude était relativement grande (fig. 5, graphiques supérieurs), cette reconstruction est fortement altérée par la présence d'un niveau de bruit relativement élevé (fig. 5, graphiques inférieurs).

Un dernier point mérite d'être soulevé. On remarque pour la première minute après la stimulation (1<sup>er</sup> et 2<sup>ème</sup> points) que le rappel de  $b(i)$  est toujours moins efficace (amplitude du signal et/ou S/B relativement plus faible) avec  $a(i)$  (pattern associé) qu'avec  $a(j)$  ou  $z$  en contradiction avec ce que l'on espérait d'une mémoire associative. Cela représente un excellent exemple de l'interaction entre  $\mu$  et  $\mu'$  dans l'éq. (59). Pour les patterns  $a(j)$  ou  $z$  seul  $\mu'$  intervient ( $\mu \approx 0$ ). Cependant pour  $a(i)$  les deux coefficients  $\mu$  et  $\mu'$  s'additionnent. Si, comme pour notre exemple, ils sont de signes contraires, on a alors une interaction négative en ce sens que l'amplitude du signal  $b(i)$  contenu dans  $v$  sera plus faible voire nulle si  $\mu = -\mu'$ . Toutefois ces deux points sont de moindre importance puisque l'amplitude (pour le 1<sup>er</sup> point) et le S/B (pour le second) sont relativement faibles.

Suivant l'ensemble de ces résultats, on peut considérer que le modèle physiologique toujours à partir des données de Rosenthal (1969), peut emmagasiner un petit nombre d'associations et que cette information y

est conservée, tout en étant récupérable, pendant une période allant approximativement de 2 à 7 min après la stimulation (séance de stockage). Avant ou après cette période, plusieurs problèmes surviennent dont: l'amplitude du signal qui est trop faible, le niveau de bruit qui est trop élevé ou la discrimination qui est trop faible pour l'amplitude et le S/B.

Dans ce modèle, il ne faut pas oublier que les synapses modifiables le demeurent aussi pendant le rappel. Ainsi la reconstruction  $v$  de  $b$  ne sera disponible que pour une courte période de temps car les synapses en se modifiant pendant le rappel, vont altérer la reconstruction. Cependant la reconstruction peut être conservée plus longtemps si on pense par exemple au système de rétroaction (autorépétition) de la MCT.

Peut-on vraiment parler de mémoire à court terme à partir des résultats obtenus pour ce modèle? Il serait peut-être plus juste de parler de mémoire à moyen terme (MMT) (McGaugh 1969). En effet, le modèle physiologique est efficace pour une période allant d'environ 1 à 8 min après la stimulation avec un maximum autour de 3 à 6 min dépendant du nombre d'associations. La courbe d'efficacité de la MCT serait plutôt grosso modo de la forme représentée au haut de la fig. 6 (d'après Eccles et Popper 1977) avec un maximum *immédiatement* après la stimulation. Mais alors, à quoi correspond ce maximum autour de 3 à 6 min? Les données physiologiques que nous avons utilisées (fig. 2) correspondent à un phénomène appelé potentiation post-tétanique (PPT). Eccles (Eccles et Popper 1977) a proposé que ce type de modification pourrait jouer un rôle dans la mémoire à moyen terme (MMT). La courbe de la fig. 6 en représente l'efficacité dans le temps. Selon McGaugh (1969) cette mémoire agirait entre la MCT et la mémoire à long terme (MLT) comme intermédiaire et durerait plusieurs minutes avec un maximum quelques minutes après la stimulation. Cela se rapprocherait certes un peu plus des résultats obtenus avec notre modèle surtout si on pense que la PPT pour certaines synapses peut durer des



heures. Cependant nous avons préféré conserver le terme de MCT car il n'existe pas encore un consensus quant à la définition de MMT.

## 5 Conclusion

Nous avons montré à partir de résultats physiologiques concernant la potentiation post-tétanique (PPT), que ce type de modification synaptique peut être à l'origine d'une mémoire associative à court ou plus précisément à moyen terme. En effet, après avoir associé deux patterns d'activité **a** et **b**, il est possible de rappeler une reconstruction **v** de **b** à partir de son pattern associé **a** à l'entrée. L'amplitude et le S/B pour la reconstruction **v** de même que la discrimination du modèle face à un pattern différent (quelconque ou non-associé) de **a** sont très satisfaisants sur une période allant d'environ 2 à 7 min après la stimulation (fig. 5). Ces conclusions s'appliquent aussi pour 2 et 4 associations en mémoire, toutefois le niveau de bruit augmente avec le nombre d'associations.

Nous avons utilisé comme point de départ un système holographique neural (Cavanagh 1972, 1975, 1976) que nous avons développé (sect. 2) puis adapté en un modèle plus consistant avec les données physiologiques (sect. 3). En particulier, l'introduction de réseaux parallèles ON et OFF nous semble essentielle vue le faible taux de décharge spontané dans les structures cérébrales susceptibles d'être les sites de la mémoire. En effet, il existe déjà des exemples de l'utilisation des réseaux parallèles ON et OFF dans les systèmes sensoriels tel que la vision (Jung 1973) justement pour palier au problème de la transmission des signaux négatifs. Nous voyons donc comme réaliste, du point de vue physiologique et nécessaire du point de vue de l'efficacité de la mémoire, de postuler ce dédoublement du réseau neuronal.

Une analyse mathématique de ce modèle a montré qu'il pouvait être une structure de base de la mémoire associative. Cependant l'efficacité du modèle étant fonction des coefficients  $\alpha_p$ , des développements polynomiaux reliant le CT à la fréquence de stimulation pour divers temps après cette stimulation, nous avons simulé in vivo ce modèle avec les données physiologiques les plus complètes possible (Rosenthal 1969). Le modèle s'est montré efficace pour le rappel d'un pattern à partir d'un autre qui lui était associé et cela pour une ou quelques associations en mémoire.

Notons que même quand le signal **b** [ou **b(i)**] est faible et masqué par un bruit de fond intense, il n'est pas exclu que la reconstruction **v** puisse subir un certain traitement de l'information dans le cerveau, faisant en sorte d'en extraire le plus efficacement possible le pattern **b** peut-être avec l'aide d'un système

de rétroaction comme ceux développés par Anderson et al. (1977, 1981) ou Kohonen et al. (1977, 1981).

Les matrices *X*, *Y*, *W* et *Z* peuvent prendre des formes différentes de celles données dans les éqs. (31) et (32) utilisées pour fin de démonstration. Toutefois elles doivent respecter les éqs. (20), (21), (24) et (25).

D'autres modèles que le nôtre, (Kohonen et al. 1977, 1981; Anderson et al. 1977, 1981), posent comme hypothèse, que le coefficient de transmission (CT) des neurones se modifie de façon plus ou moins permanente (impliquant la MLT) et qu'il est fonction des activités pré- et postsynaptiques. Il y a actuellement peu ou pas de données physiologiques permettant l'évaluation de ces postulats de plasticité. Les évidences récentes quant aux changements morphologiques des dendrites et des épines des dendrites suite à l'apprentissage (voir par exemple Thompson et al. 1983) sont fort prometteuses mais n'offrent pas, pour l'instant, une base quantitative pour la simulation de l'efficacité de telles formes de plasticité en tant que base de la mémoire. Rappelons que dans notre modèle, nous avons utilisé des données physiologiques sur la PPT (potentiation post-tétanique) qui est fonction de l'activité présynaptique seulement, comme pour l'ensemble des phénomènes de plasticité de courte durée (habituation, sensibilisation, potentiation etc.) (Rosenthal 1969; Kandel 1976). C'est donc un phénomène très connu et souvent étudié, nous offrant amplement l'opportunité de simulations. Cependant il reste à souhaiter qu'un nombre plus grand de données physiologiques complètes, reliant le CT non seulement au temps ou à la fréquence de stimulation, mais aux deux, et cela pour un grand nombre de points, seront bientôt disponibles. En effet, toutes les techniques exposées le long de cette recherche, s'appliquent à n'importe quels résultats physiologiques qui satisfont les exigences ci-haut mentionnées. Cela permettrait d'étudier d'autres types de synapses qui subissent des modifications différentes ou similaires de leurs CT et cela pour différentes durées de stimulation.

*Remerciements.* Cet article a été rendu possible grâce à l'appui financier du Conseil de Recherches en Sciences Naturelles et en Génie du Canada (No. A8606) et du Ministère de l'Éducation du Québec. Nous aimerions aussi remercier le Dr. Marc Moore codirecteur du mémoire de maîtrise qui est à la base de cet article et enfin le Dr. Bernard Victorri pour ses commentaires pertinents.

## Bibliographie

- Anderson JA, Hinton GE (1981) Models of information processing in the brain. In: Anderson JA, Hinton GE (eds) Parallel models of associative memory. Hillsdale: Lawrence Erlbaum, Hillsdale, pp 9-48



- Anderson JA, Mozer MC (1981) Categorization and selective neurons. In: Anderson JA, Hinton GE (eds) *Parallel models of associative memory*. Lawrence Erlbaum, Hillsdale, pp 213–236
- Anderson JA, Silverstein JW, Ritz SA, Jones RS (1977) Distinctive features, categorical perception, and probability learning: some applications of a neural model. *Psychol Rev* 84:413–451
- Berger TW, Thompson RF (1978) Neuronal plasticity in the limbic system during classical conditioning of the rabbit nictitating membrane response. I. The hippocampus. *Brain Res* 145:323–346
- Beurle RL (1956) Property of a mass of cells capable of regenerating pulses. *Philos Trans R Soc Series B* 240:55–94
- Cavanagh JP (1972) Holographic processes realizable in the neural realm: prediction of short-term memory performance. Doctoral dissertation, Carnegie-Mellon University
- Cavanagh JP (1975) Two classes of holographic processes realizable in the neural realm. In: Goos G, Hartmanis J (eds) *Lecture notes in computer science*. Springer, Berlin Heidelberg New York, vol 22, pp 14–40
- Cavanagh JP (1976) Holographic and trace strength models of rehearsal effects in the item recognition task. *Mem Cognit* 4:186–199
- Eccles JC, Popper KR (1977) *The self and its brain*. Springer, Berlin Heidelberg New York
- Eich JM (1982) A composite holographic associative recall model. *Psychol Rev* 89:627–661
- Eich JM (1985) Levels of processing, encoding specificity, elaboration and CHARM. *Psychol Rev* 92:1–38
- van Heerden PJ (1963) Theory of optical information storage in solids. *Appl Opt* 2:393–400
- Hubel DH, Wiesel TN (1960) Receptive fields of optic nerve fibers in the spider monkey. *J Physiol* 154:572–580
- Julesz B, Pennington KS (1965) Equidistributed information mapping: an analogy to holograms and memory. *J Opt Soc Am* 55:604
- Jung R (1973) Visual perception and neurophysiology. In: Jung R (ed) *Handbook of sensory physiology*. Vol. Springer, Berlin Heidelberg New York, VII/3, pp 1–152
- Kandel ER (1976) *Cellular basis of behavior*. WH Freeman, San Francisco
- Kohonen T (1977) *Associative memory: a system-theoretical approach*. Springer, Berlin Heidelberg New York
- Kohonen T, Oja E, Lehtiö P (1981) Storage and processing of information in distributed associative memory systems. In: Anderson JA, Hinton GE (eds) *Parallel models of associative memory*. Lawrence Erlbaum, Hillsdale, pp 105–143
- Kuffler SW (1953) Discharge patterns and functional organization of mammalian retina. *J Neurophysiol* 16:37–68
- McGaugh JL (1969) Facilitation of memory storage processes. In: Bogoch S (ed) *The future of the brain sciences*. Plenum Press, New York, pp 355–370
- Murdock BB Jr (1982) A theory for storage and retrieval of item and associative information. *Psychol Rev* 89:609–626
- Murdock BB Jr (1983) A distributed memory model for serial-order information. *Psychol Rev* 90:316–338
- O'Keefe J, Conway DH (1978) Hippocampal place units in the freely moving rat: why they fire where they fire. *Exp Brain Res* 31:573–590
- Perrett DI, Rolls ET, Caan W (1982) Visual neurones responsive to faces in the monkey temporal cortex. *Exp Brain Res* 47:329–342
- Rosenthal J (1969) Post-tetanic potentiation at the neuromuscular junction of the frog. *J Physiol* 203:121–133
- Thompson RF, Berger TW, Madden JIV (1983) Cellular processes of learning and memory in the mammalian CNS. *Ann Rev Neurosci* 6:447–491
- Walloe L, Jansen JKS, Nygaard K (1969) A computer simulated model of a second order sensory neuron. *Kybernetik* 6:130–141
- Westlake PR (1970) The possibility of neural holographic processes within the brain. *Kybernetik* 7:129–153
- Willshaw D (1981) Holography, associative memory, and inductive generalization. In: Anderson JA, Hinton GE (eds) *Parallel models of associative memory*. Hillsdale: Lawrence Erlbaum, Hillsdale, pp 83–104

Reçu le: 2 mai 1985

Dr. Jean Meunier  
 Institut de Génie Biomédical  
 Ecole Polytechnique de Montréal  
 Campus de l'Université de Montréal  
 Case postale 6079, succursale "A"  
 Montréal, Québec  
 Canada H3C 3A7