

La simplicité de la notion géométrique de jet

Jean Petitot

CAMS-EHESS

jean.petitot@polytechnique.edu

Introduction

Alain Berthoz a introduit le néologisme de "simplicité" pour qualifier tout un ensemble de solutions originales qu'a trouvées l'évolution biologique pour traiter la complexité intraitable du réel. Ce qu'il a appelé le "détour" de la simplicité, consiste à

"décomposer les problèmes compliqués en sous-problèmes plus simples, grâce à des modules spécialisés, quitte à devoir ensuite recomposer l'ensemble."
(Berthoz 2009, p.22)

Il donne l'exemple de l'usage de variables mécaniques composites dans la robotique bioinspirée :

"Au lieu de la variable simple qu'il [le roboticien] veut contrôler, [il peut utiliser] un mélange de variables combinant position, vitesse et accélération."
(id., p.31)

Et il insiste beaucoup sur le fait que "la géométrie est un outil de la simplicité" (id., p.165) car

"l'usage de la géométrie et, donc, de l'espace pour organiser l'activité neuronale conduit à des simplifications remarquables en matière de traitement, de flexibilité et d'adaptabilité cérébrale." (id., p.166)

Nous nous proposons de montrer que la notion de *jet*, qui est fondamentale en géométrie différentielle, fournit un fort bel exemple de simplicité. Le problème complexe est de calculer des *dérivées* de certaines fonctions relativement aux variables de position rétinienne $a = (x, y)$. Comme l'a souligné Jan Koenderink, il est trop complexe pour être effectué par des processeurs *ponctuels* comme les neurones. La micro-anatomie hypercolumnnaire et l'architecture fonctionnelle de l'aire visuelle primaire *V1* chez les mammifères (aire 17 chez le

chat) constituent une solution *simplexe* trouvée par l'évolution à ce problème complexe qui permet de n'utiliser que des opérations simples de type "prendre la valeur d'une fonction en un point". Comme nous allons le voir, les idées force sont les suivantes :

1. on ajoute une nouvelle variable indépendante p aux variables de position rétinienne $a = (x, y)$: il s'agit de la variable d'orientation à laquelle sont sélectifs les neurones "simples" de $V1$;
2. on organise en modules spécialisés les valeurs des trois variables, c'est-à-dire les triplets (a, p) (dits "éléments de contact" en géométrie différentielle) couplant une position et une orientation, en hypercolonnes d'orientation ;
3. le traitement d'un input consiste alors simplement à mesurer les valeurs ponctuelles des (a, p) activés ;
4. mais il faut recomposer et, pour recomposer, on introduit une *architecture fonctionnelle* qui garantit que prendre des valeurs ponctuelles relativement aux trois variables (x, y, p) équivaut bien à dériver relativement aux variables initiales (x, y) .

Or c'est exactement cette simplicité que formalise le concept mathématique de jet, l'architecture fonctionnelle correspondant à une structure géométrique bien précise, dite "structure de contact", sur l'espace des jets.

Esquisse de l'architecture fonctionnelle de $V1$

Pour expliciter ces idées, nous avons besoin d'esquisser très brièvement (et donc très approximativement) l'architecture fonctionnelle de l'aire primaire $V1$.

Dans l'approximation linéaire, les neurones "simples" de $V1$ (il y a aussi des neurones dits "complexes") opèrent comme des filtres sur le signal optique venant de la rétine à travers les voies rétino-géniculo-corticales. Ce que l'on appelle leurs "profils récepteurs", c'est-à-dire leurs réponses à l'ensemble des photorécepteurs rétiniens auxquels ils se trouvent reliés (ensemble occupant de petites régions de la rétine que l'on appelle leurs "champs récepteurs") ont une forme caractéristique fortement anisotrope. Ils sont allongés le long d'une orientation préférentielle et sont activés par les contours locaux traversant les champs récepteurs avec à peu près cette orientation, tout en étant inhibés par les contours d'orientations suffisamment différentes. En tant que filtres linéaires, ils mesurent, à une certaine échelle, des paires (a, p) d'une position rétinienne a et d'une orientation p en a , autrement dit, des éléments de contact.

Bien sûr, les "vrais" profils récepteurs sont plus compliqués et présentent des non-linéarités. Ils sont adaptés au traitement des images naturelles et pas seulement à la détection de contours.

Comme David Hubel et Torsten Wiesel l'ont découvert à la fin des années 1950, les neurones simples de *VI* détectant les différentes orientations p pour une même position a sont regroupés en un micromodule anatomiquement définissable appelé une hypercolonne d'orientation. Les hypercolonnes associent ainsi rétinotopiquement aux différentes position a de l'espace rétinien R différents exemplaires P_a de l'espace P des orientations.

Cette première partie de l'architecture fonctionnelle de *VI* peut s'exprimer abstraitement de la façon suivante. En termes ensemblistes, les couples (a, p) sont les éléments du produit cartésien $V = R \times P$ et les neurones simples de *VI* sont donc étiquetables par les éléments de V . Considérons alors la projection canonique π de V sur son premier facteur R . Les fibres de cette projection sont les P_a et l'on peut donc dire que ce que l'on appelle en géométrie la *fibration* de base R , de fibre P et d'espace total V est neuralemement implémenté par l'architecture hypercolumnnaire de *VI*. A l'intérieur d'une hypercolonne les neurones sont connectés entre eux par des connexions locales inhibitrices et si donc un contour d'orientation p est présent à la position a dans le stimulus, le neurone (a, p) sera activé tandis que les neurones (a, q) seront inhibés pour q suffisamment différent de p .

Le concept géométrique de fibration formalise le concept, introduit par Hubel, de "variable secondaire" "greffée" (engrafted) sur les variables primaires (x, y) de position rétinienne :

"What the cortex does is map not just two but many variables on its two-dimensional surface. It does so by selecting as the basic parameters the two variables that specify the visual field coordinates (...), and on this map it engrafts other variables, such as orientation and eye preference, by finer subdivisions." (Hubel 1988, p. 131)

La "greffe" d'une variable supplémentaire, autrement dit le développement phylogénétique de *VI*, est un exemple typique de solution simplexe "inventée" par l'évolution. Pour le voir nous devons rappeler une seconde composante de l'architecture fonctionnelle de *VI*.

La composante rétinotopique "verticale" rétino-géniculo-corticale n'est en effet pas suffisante. Pour implémenter une *cohérence globale* et intégrer des détections locales de contours en des contours globaux perçus comme des bords d'objets, le système visuel doit pouvoir *comparer* des hypercolonnes voisines P_a et P_b correspondant à des positions a et b voisines dans l'espace rétinien R . Il doit résoudre ce que l'on appelle en géométrie différentielle un problème de *transport parallèle*, c'est-à-dire de transport d'une même orientation d'une position à une autre. Il l'a résolu évolutivement par le développement de connexions cortico-corticales "horizontales". Découvertes dans les années 1980, ces connexions sont excitatrices, lentes (environ 0.2m/s) et faibles mais peuvent être à très longue portée (plusieurs mm). La découverte est qu'elles connectent des neurones d'orientations *semblables*.

Par conséquent, les connexions locales "verticales" rétino-geniculo-corticales implémentent les relations entre (a, p) et (a, q) (différentes orientations p et q au même point a), tandis que les connexions "horizontales" cortico-corticales à longue portée implémentent les relations entre (a, p) et $(b, p' \sim p)$ (presque même orientation $p \sim p'$ à différents points a and b). Qui plus est, on a montré expérimentalement que les connexions cortico-corticales connectent des neurones (a, p) et $(b, p' \sim p)$ pour lesquels l'orientation commune $p \sim p'$ est essentiellement celle de l'axe ab . Autrement dit, elles implémentent les *alignements* approximatifs de contours locaux.

Cette architecture fonctionnelle est ainsi résumée dans William Bosking *et al.* 1997 :

"The system of long-range horizontal connections can be summarized as preferentially linking neurons with co-oriented, co-axially aligned receptive fields."

La loi perceptive, bien connue depuis la Gestalttheorie, dite loi de "bonne continuation" se trouve ainsi neuralemement implémentée.

Les 1-jets et la formule de la dérivée

Nous avons vu que si l'on idéalise l'architecture fonctionnelle de la voie rétino-géniculo-corticale, les structures rétinotopiques et hypercolonnaires de VI s'interprètent de façon

naturelle par la fibration π de $V = R \times P$ sur R qui associe à chaque point a de l'espace rétinien R une copie P_a de l'espace P des directions du plan.

Les couches corticales bidimensionnelle de VI implémentent donc une structure abstraite de dimension (au moins) $3 > 2$ et il nous faut maintenant comprendre la fonctionnalité d'un tel accroissement de dimension induit par le "greffage" à la Hubel d'une dimension supplémentaire. C'est ici qu'intervient la notion géométrique cruciale de *jet*.

L'idée de jet généralise la notion classique de développement de Taylor et lui confère un sens géométrique intrinsèque (indépendant des coordonnées). Supposons que, dans un certain système de coordonnées (x, y) de R , une courbe régulière γ soit localement le graphe $\{x, f(x)\}$ d'une fonction f à valeurs réelles. Par définition, le jet du premier ordre de f en x , que nous noterons $jf(x)$, est caractérisé par trois places : la coordonnée x , la valeur $y = f(x)$ de f en x et la valeur $p = f'(x)$ de la dérivée de f en x (c'est-à-dire, comme nous l'avons tous appris à l'école, la pente de la tangente au graphe de f au point $a = (x, f(x))$ de R). Ainsi, $jf(x)$ n'est donc rien d'autre qu'un élément de contact $c = (a, p)$, mais un élément de contact pour lequel il existe une *relation fonctionnelle* entre x et y et où p dépend de cette relation à travers la condition $p = f'$.

Réciproquement, à tout élément de contact $c = (a, p)$, on peut associer l'ensemble des fonctions régulières f dont le graphe est tangent à c en a . Notons $J(R)$ le fibré de base R des 1-jets de courbes dans R . On voit que $J(R)$ n'est rien d'autre qu'une interprétation de $V = R \times P$.

Les 1-jets sont des détecteurs de traits spécialisés dans la détection de tangentes et le fait que l'aire VI puisse être idéalement identifiée à $J(R)$ explique pourquoi elle est fonctionnellement pertinente pour l'intégration des contours. Comme nous l'avons également tous appris à l'école, dans la variété bidimensionnelle R , le calcul de la direction p tangente à un contour γ en un point a exige de comparer localement les valeurs de γ dans un voisinage de ce point. Souvenons-nous de la formule :

$f'(x)$ est la limite lorsque Δx tend vers 0 du quotient $(f(x+\Delta x) - f(x))/\Delta x$.

Pour calculer une dérivée, il faut donc prendre la différence de valeurs numériques voisines, faire un quotient et prendre une limite de deux quantités tendant toutes deux vers 0. Or, et c'est le point fondamental, les neurones sont des processeurs "ponctuels" (à l'échelle définie

par la taille de leur champ récepteur) qui ne peuvent tout au plus coder qu'une valeur numérique au moyen de leur taux de décharge. Ils ne peuvent que mesurer une valeur numérique en un point et la formule de la dérivée est donc pour eux typiquement complexe.

Jan Koenderink a beaucoup insisté sur ce problème "crucial" et en a fait la base de l'importance du concept de jet pour les théories de la vision. Sans jets, il serait très difficile de comprendre comment le système visuel pourrait extraire des traits géométriques comme la tangente ou la courbure d'une courbe en un point. En effet,

"Geometrical features become multilocal objects, i.e. in order to compute [a tangent or a curvature] the processor would have to look at different positions simultaneously, whereas in the case of jets it could establish a format that provides the information by addressing a single location. Routines accessing a single location may aptly be called "point processors", those accessing multiple locations "array processors". The difference is crucial in the sense that point processors need no geometrical expertise at all, whereas array processors do (e.g. they have to know the environment or neighbours of a given location)." (Koenderink-Van Doorn 1987, p. 374)

La solution "simplexe" au problème du calcul neuronal d'une dérivée consiste ainsi à permettre au système neuronal d'accéder directement à une telle information géométrique locale sous le *format* purement *ponctuel* du calcul d'une simple valeur numérique, mais cela à condition de calculer dans l'espace des jets $J(R) = V$ qui est, lui, tridimensionnel. Cela épargne au système une computation qui serait très coûteuse en termes de câblage.

On ne saurait trop insister sur l'importance de la notion de "format". Calculer une dérivée directement dans R en utilisant la formule "complexe" de la dérivée ou la calculer de façon "simplexe" dans V sont des opérations formellement équivalentes. Mais les modes de calcul, les "formats", sont complètement différents.

Ceci dit, l'équivalence ne peut fonctionner qu'au moyen de ce qu'Alain Berthoz appelle une "recomposition" complémentant la "décomposition". Pour recomposer, il faut une *structure supplémentaire* qui garantisse que prendre des valeurs ponctuelles relativement aux trois variables (x, y, p) équivaut bien à dériver relativement aux variables initiales (x, y) . C'est ici

qu'intervient le fait crucial que *l'architecture fonctionnelle des connexions horizontales implémente la structure de contact de l'espace des 1-jets des courbes dans le plan.*

Expliquons donc intuitivement ce que signifie cette affirmation.

Structure de contact et intégration des contours

Si γ est une courbe régulière dans R d'équation $y = f(x)$, nous avons vu que son 1-jet $j\gamma$ au point $a(x) = (x, f(x))$ est l'élément de contact $(a(x), p(x))$ où $p(x) = f'(x)$.¹ L'image Γ de $j\gamma$ dans V est une courbe *gauche* qui s'appelle en géométrie de contact la *relevée legendrienne* de γ . Elle formalise l'image dans VI de la courbe γ située dans l'espace rétinien R et le relèvement legendrien formalise par conséquent le traitement que subit γ le long de la voie rétino-géniculo-corticale.

Il faut noter que les relevées legendriennes Γ des courbes γ de R représentent ces courbes non plus comme des ensembles de points mais, *dualement*, comme les enveloppes de leurs tangentes. C'est ce que l'on appelle la *dualité projective*. Il est remarquable que l'évolution biologique ait créé deux structures neurophysiologiques, la rétine et VI , implémentant la dualité projective des contours.

Nous en arrivons maintenant au point clé. Supposons que nous n'ayons aucun accès à ce qui se passe dans l'espace de base R et que nous essayions de le reconstruire à partir de ce qui se passe dans l'espace V . A chaque courbe plane γ dans R est associée une courbe gauche Γ dans V . *Mais la réciproque est complètement fautive*. Il est donc nécessaire de pouvoir caractériser, parmi les courbes gauches Γ dans V , celles qui sont les relevées legendriennes de courbes γ dans R et cela *sans connaître a priori* aucune courbe γ .

Soit donc $\Gamma = v(x) = (x, y(x), p(x))$ une courbe dans V . La projection $a(x)$ de Γ est une courbe γ dans R , mais en général la courbe Γ *n'est pas* le relèvement legendrien de γ . Elle ne l'est que si $p(x) = y'(x) = dy/dx$.

En géométrie différentielle, cette condition s'appelle une *condition d'intégrabilité*. Elle peut s'exprimer de la façon purement géométrique suivante. L'égalité $p(x) = dy/dx$ peut s'écrire

¹ Pour simplifier, nous faisons l'hypothèse que l'équation $y = f(x)$ est valable globalement. Pour être plus rigoureux, il faudrait considérer des équations locales et des paramétrisations des courbes, mais nous laissons de côté ici ces précisions techniques.

$dy - p dx = 0$, ce qui est l'équation d'un plan relativement aux variables infinitésimales dx , dy , dp . En chaque point $v = (a, p)$ de V , V étant vu comme se projetant "verticalement" sur R , ce plan est le plan "vertical" K_v d'orientation p . Lorsque a est fixe et que p varie, autrement dit lorsqu'on se déplace à l'intérieur d'une hypercolonne d'orientation, le plan K_v tourne. Il s'appelle le *plan de contact* en v et le champ \mathbf{K} des K_v lorsque v varie dans V s'appelle la *structure de contact* de l'espace des 1-jets $J(R) = V$.

Nous pouvons donc formuler purement géométriquement la condition d'intégrabilité : une courbe gauche Γ dans V est la relevée legendrienne de sa projection γ dans R si et seulement si elle est partout tangente à la structure de contact \mathbf{K} de V , autrement dit si les vecteurs tangents à Γ ($1, y'(x), p'(x)$) aux différents points $v(x)$ de Γ appartiennent tous aux $K_{v(x)}$ correspondants. Bref, la structure de contact \mathbf{K} est la structure *géométrique* qui permet de caractériser les relevées legendriennes de courbes planes parmi les autres courbes gauches de V .

Structure de contact et courbure

Il est très important que la structure de contact soit définie par des *plans* et non par des droites. En effet restreignons les plans de contact à leur section "horizontale" H_v . Cela revient à ajouter à la contrainte $dy - p dx = 0$ (i.e. $p = y'(x)$) la contrainte supplémentaire $dp = 0$ (i.e. $p'(x) = 0$). Continuons à interpréter la condition d'intégrabilité pour une courbe Γ dans V comme le fait que Γ soit partout tangente aux H_v . Cela implique que Γ soit une *droite*. Autrement dit, la condition d'intégrabilité équivaut alors à une condition *d'alignement parfait* des éléments de contact considérés.

C'est précisément une contrainte d'alignement, ou encore de "bonne continuation", qu'implémentent les connexions "horizontales" cortico-corticales. Les neurones reliés par des connexions horizontales *synchronisent* leurs décharges et il en résulte un *liage* de leurs activités. Cette cohérence temporelle des décharges induit un phénomène perceptif de pop-out qui explique pourquoi les éléments de contact alignés sont perçus comme un *tout*. Autrement dit, la condition d'intégrabilité est la condition géométrique du liage et c'est en tant que telle qu'elle se trouve implémentée par les connexions horizontales.

Mais les expériences, en particuliers les expériences psychophysiques de David Field, Anthony Hayes et Robert Hess (1993) sur le "champ d'association" ont montré que la

condition d'alignement peut comporter une certaine courbure. L'idée de base du protocole expérimental est simple. Si l'on considère un ensemble de petits segments (c'est-à-dire des éléments de contact) distribués au hasard, la perception n'y dégage aucune structure particulière. Mais si une chaîne de segments approximativement alignés est immergée dans un fond de tels distracteurs, alors il se produit un phénomène de pop-out et une courbe globale émerge, et cela même si la courbure est assez importante.

La possibilité de courbure exige la prise en compte des plans de contact K_v , et pas seulement de leurs sections horizontales H_v . En effet, si la condition d'intégrabilité est satisfaite, on a $p(x) = y'(x)$ et par conséquent $p'(x) = y''(x)$. Autrement dit, la composante "verticale" des vecteurs tangents $(1, y'(x), p'(x))$ aux différents points $v(x)$ de Γ est la dérivée seconde de $y(x)$ et cette dernière exprime la courbure de la projection γ de Γ .

Conclusion

Le lecteur intéressé par des précisions techniques sur ces questions pourra consulter les textes cités dans la bibliographie. Les modèles neurogéométriques des architectures fonctionnelles sont d'une grande richesse et ont déjà donné lieu à de nombreux travaux. Notre propos était ici plus méthodologique que technique.

Nous avons vu comment les neurones de *VI* sont capables de calculer des dérivées de façon "simplexe" bien que n'étant que des processeurs ponctuels. Cela est possible parce que la structure sous-jacente au calcul différentiel est encodée dans le hardware neuronal *indépendamment de tout stimulus particulier*. Telle est la fonction de l'architecture fonctionnelle de *VI*.

Mais c'est précisément un tel *découplage* entre calcul différentiel et données que le concept de jet a pour fonction de formaliser. Dans la formule classique de la dérivée, il faut déjà connaître la fonction $y = f(x)$ pour calculer $f'(x)$. En introduisant la variable supplémentaire p et la structure de contact K de l'espace des jets $J(R) = V$, on géométrise l'essence de la notion de dérivée *indépendamment* de toute fonction particulière f et ce n'est que dans un second temps que la dérivée particulière $f'(x)$ s'exprime par le fait que $jf(x)$ est une courbe intégrale de la structure de contact.

Nous touchons ici du doigt l'apport de la neurophysiologie aux fondements de la géométrie. L'idée de l'introduction de nouvelles variables contraintes par une structure géométrique remonte aux travaux de Hamilton, et même de Lagrange, sur la mécanique. Elle a donné lieu à la géométrie dite *symplectique* qui est l'analogue de la géométrie de contact en dimension paire. Elle a ensuite été approfondie et généralisée par Sophus Lie et Élie Cartan, formalisée par Charles Ehresmann et constamment utilisée depuis par les géomètres (nous pensons en particulier à René Thom). Il est fascinant de voir que l'évolution biologique l'a matérialisée dans la machinerie corticale. Elle apparaît ainsi comme une sorte de "décompilation" d'algorithmes neuronaux "simplexes". Non seulement, comme le dit Alain Berthoz, "l'usage de la géométrie (...) conduit à des simplifications remarquables en matière de traitement", mais la géométrie reflète elle-même les "simplifications remarquables" réalisées par la phylogenèse.

Bibliographie

Agrachev, A.A, Charlot, G., Gauthier, J-P, Zakalyukin, V.M. (2000) On sub-Riemannian caustics and wave fronts for contact distributions in the three-space. *Journal of Dynamical and Control Systems*, 6, 3: 365-395.

Arnold, V. (1976) *Méthodes mathématiques de la Mécanique classique*. Editions Mir, Moscou.

Bellaïche, A., Risler, J-J. (eds.) (1996) *Sub-Riemannian Geometry*. Progress in Mathematics, 144, Birkhäuser, Basel.

Ben-Shahar, O., Zucker, S. (2004) Geometrical Computations Explain Projection Patterns of Long-Range Horizontal Connections in Visual Cortex. *Neural Computation*, 16, 3: 445-476.

Berthoz, A. (2009) *La simplicité*. Odile Jacob, Paris.

Bosking, W.H., Zhang, Y., Schoenfield, B., Fitzpatrick, D. (1997) Orientation Selectivity and the Arrangement of Horizontal Connections in Tree Shrew Striate Cortex. *Journal of Neuroscience*, 17, 6: 2112-2127.

Bressloff, P., Cowan, J. (2003) The functional geometry of local and horizontal connections in a model of *V1*. In: Petitot J, Lorenceau J (eds) *Neurogeometry and Visual Perception. Journal of Physiology-Paris*, 97, 2-3: 221-236.

Citti, G., Sarti, A. (2006) A cortical based model of perceptual completion in the roto-translation space. *Journal of Mathematical Imaging and Vision*, 24, 3: 307-326.

Engel, A.K., König, P., Gray, C., Singer, W. (1992) Temporal Coding by Coherent Oscillations as a Potential Solution to the Binding Problem: Physiological Evidence. In: Schuster H (ed) *Non Linear Dynamics and Neural Networks*. Springer, Berlin.

Field, D.J., Hayes, A., Hess, R.F. (1993) Contour integration by the human visual system: evidence for a local "association field". *Vision Research*, 33, 2: 173-193.

Hess, R.F., Hayes, A., Field, D.J. (2003) Contour integration and cortical processing. In: Petitot J, Lorenceau J (eds) *Neurogeometry and Visual Perception. Journal of Physiology-Paris*, 97, 2-3: 105-119.

Hoffman, W.C. (1989) The visual cortex is a contact bundle. *Applied Mathematics and Computation*, 32: 137-167.

Hubel, D.H. (1988) *Eye, Brain and Vision*. Scientific American Library, W.H. Freeman & Co, New York.

Imbert, M. (2006) *Traité du Cerveau*. Odile Jacob, Paris.

Kanizsa, G. (1980) *Grammatica del Vedere*. Il Mulino, Bologna. Trad. française: *La Grammaire du Voir* (1998) Diderot Editeur, Paris.

Koenderink, J.J., Van Doorn, A.J. (1987) Representation of local geometry in the visual system. *Biological Cybernetics*, 55: 367-375.

Mallat S (1998) *A Wavelet Tour of Signal Processing*. Academic Press, New York.

Petitot, J. (2003) The Neurogeometry of Pinwheels as a Sub-Riemannian Contact Structure. In: Petitot J, Lorenceau J (eds) *Neurogeometry and Visual Perception. Journal of Physiology-Paris*, 97, 2-3: 265-309.

Petitot, J. (2003) Neurogéométrie et phénoménologie de la perception. In: Bouveresse J, Rosat J-J (eds) *Philosophie de la Perception*. Collège de France-Odile Jacob, Paris, pp. 53-76.

Petitot, J. (2008) *Neurogéométrie de la vision. Modèles mathématiques et physiques des architectures fonctionnelles*. Les Editions de l'Ecole Polytechnique, Distribution Ellipses, Paris.

Sarti, A., Citti, G., Petitot, J. (2008) On the Symplectic Structure of the Primary Visual Cortex. *Biological Cybernetics*, 98, 1: 33-48.

Seriès, P., Georges, S., Lorenceau, J., Frégnac, Y. (2002) Orientation dependent modulation of apparent speed: a model based on the dynamics of feed-forward and horizontal connectivity in *V1* cortex. *Vision Research*, 42: 2781-2797.