



Available online at www.sciencedirect.com



C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. I 339 (2004) 549–554



<http://france.elsevier.com/direct/CRASS1/>

Équations aux dérivées partielles

Équations de réaction–diffusion et modèles d’invasions biologiques dans les milieux périodiques

Henri Berestycki ^a, François Hamel ^b, Lionel Roques ^c

^a EHESS, CAMS, 54, boulevard Raspail, 75006 Paris, France

^b Université Aix-Marseille III, LATP, avenue Esc. Normandie-Niemen, 13397 Marseille cedex 20, France

^c Université Aix-Marseille I, LATP, CMI, 39, rue F. Joliot-Curie, 13453 Marseille cedex 13, France

Reçu et accepté le 26 juillet 2004

Présenté par Haïm Brezis

Résumé

Cette Note traite d'équations de réaction–diffusion en milieu périodique intervenant dans la modélisation de la persistance et des invasions d'espèces biologiques. Nous étudions l'influence de la répartition des hétérogénéités sur l'existence et l'unicité de solutions stationnaires non triviales et sur l'existence de fronts progressifs pulsatoires. *Pour citer cet article : H. Berestycki et al., C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. I 339 (2004).*

© 2004 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Abstract

Reaction–diffusion equations and biological invasion models in periodic media. This Note deals with reaction–diffusion equations in periodic media arising in the modelling of persistence and invasions of biological species. We investigate the influence of the distribution of heterogeneities on the existence and uniqueness of nonzero stationary states and on the existence of invading pulsating travelling fronts. *To cite this article: H. Berestycki et al., C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. I 339 (2004).*

© 2004 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Abridged English version

This Note is concerned with the mathematical analysis of biological invasion models in periodic environments (see [14]), which can be written as reaction–diffusion equations of the type

$$u_t - \nabla \cdot (A(x)\nabla u) = f(x, u), \quad x \in \mathbb{R}^N, \quad (1)$$

Adresses e-mail : hb@ehess.fr (H. Berestycki), francois.hamel@univ-u-3mrs.fr (F. Hamel), roques@cmi.univ-mrs.fr (L. Roques).

1631-073X/\$ – see front matter © 2004 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.
doi:10.1016/j.crma.2004.07.025

where the diffusion A and the reaction f are periodic (L_1, \dots, L_N are given positive numbers, and a function g is said to be periodic if $g(x + k) = g(x)$ for all $x \in \mathbb{R}^N$ and $k \in L_1\mathbb{Z} \times \dots \times L_N\mathbb{Z}$). Let $C = (0, L_1) \times \dots \times (0, L_N)$ be the periodicity cell. One assumes that $f(x, 0) = 0$ for all $x \in \mathbb{R}^N$, and

$$\begin{cases} \forall x \in \mathbb{R}^N, \quad s \mapsto f(x, s)/s \text{ is decreasing with respect to } s > 0 \\ \exists M_0 \geq 0, \forall s \geq M_0, \forall x \in \mathbb{R}^N, \quad f(x, s) \leq 0. \end{cases} \tag{2}$$

Examples of functions satisfying (2) are $f(x, u) = u(\mu(x) - \kappa(x)u)$ (of Fisher type), where μ and κ are periodic and $\inf_{\mathbb{R}^N} \kappa > 0$. The environment may be favourable (meaning $\mu(x) > 0$) in some regions and unfavourable (meaning $\mu(x) < 0$) in others.

In this context, biological persistence of the species is interpreted as the existence of a solution p of

$$-\nabla \cdot (A(x)\nabla p) = f(x, p), \quad p \in L^\infty(\mathbb{R}^N), \quad p(x) > 0, \quad x \in \mathbb{R}^N. \tag{3}$$

Let $\lambda_1 = \lambda_1[\mu]$ be the first eigenvalue of $-\nabla \cdot (A(x)\nabla \cdot) - \mu(x)$ with periodicity conditions, where $\mu(x) = \partial f / \partial u(x, 0)$. We first give a simple condition for biological conservation:

Theorem 0.1. *Assume that f satisfies (2). There exists a solution p of (3) iff $\lambda_1 < 0$, and the solution p is then unique and periodic. Let $u(t, x)$ solve (1) with initial condition $u_0(x) \geq 0$, $u_0(x) \not\equiv 0$, u_0 bounded. If $\lambda_1 < 0$, then $u(t, x) \rightarrow p(x)$ in $C_{loc}^2(\mathbb{R}^N)$ as $t \rightarrow +\infty$; if $\lambda_1 \geq 0$, then $u(t, x) \rightarrow 0$ unif. in x as $t \rightarrow +\infty$.*

Note that the solutions of (3) are not assumed a priori to be periodic. The difficult part in the proof of uniqueness is to show that any solution p of (3) satisfies $\inf_{\mathbb{R}^N} p > 0$ (periodicity and uniqueness follow).

The next result states that a heterogeneous environment is better for conservation than a homogeneous one with the same average. On the other hand, there is an adverse effect of fragmentation:

Theorem 0.2. *One has $\lambda_1[\mu] \leq \lambda_1[\bar{m}]$, where $\bar{m} = \int_C \mu / |C|$ and $|C|$ is the Lebesgue measure of C . If $A = I$ (identity), then $\lambda_1[\mu^*] \leq \lambda_1[\mu]$, where μ^* is obtained from μ by successive periodic Steiner symmetrizations with respect to x_1, \dots, x_N . If $\bar{m} \geq 0$ and $\max_{\mathbb{R}^N} \mu > 0$, then $\lambda_1[B\mu] < 0$ and decreases with $B > 0$.*

The condition for biological conservation also determines biological invasion through travelling fronts. Namely, under assumptions (2) and $\lambda_1 < 0$, let p be the unique solution of (3). A pulsating front travelling in a given unit direction e with speed $c \neq 0$ is a solution $u(t, x)$ ($t \in \mathbb{R}$, $x \in \mathbb{R}^N$) of (1) such that $u(t - k \cdot e/c, x) = u(t, x + k)$ for all $(t, x) \in \mathbb{R}^{N+1}$ and $k \in L_1\mathbb{Z} \times \dots \times L_N\mathbb{Z}$, and $u(t, x) \rightarrow 0$ as $x \cdot e \rightarrow +\infty$, $u(t, x) - p(x) \rightarrow 0$ as $x \cdot e \rightarrow -\infty$ locally in t and uniformly in the directions which are orthogonal to e .

Theorem 0.3. (1) *Under assumptions (2) and $\lambda_1 < 0$, there is $c^* = c^*[\mu] > 0$ such that fronts u with speed c exist if and only if $c \geq c^*$. Furthermore, $c^* = \min_{\lambda > 0} k(\lambda) / \lambda$, where $k(\lambda)$ is the principal eigenvalue of $\nabla \cdot (A(x)\nabla \cdot) - 2\lambda eA(x)\nabla \cdot + [-\lambda \nabla \cdot (A(x)e) + \lambda^2 eA(x)e + \mu(x)]$ with periodicity conditions.*

(2) *Assume that A is constant and f satisfies (2). If $\bar{m} > 0$, then $c^*[\mu] \geq c^*[\bar{m}]$. If $\bar{m} \geq 0$ and $M = \max_{\mathbb{R}^N} \mu > 0$, then $c^*[B\mu]$ is decreasing with $B > 0$; moreover, $c^*[B\mu] / \sqrt{B} \rightarrow 2\sqrt{eAe\bar{m}}$ as $B \rightarrow 0^+$ and*

$$\frac{1}{2} \sqrt{eAeM} \leq \liminf_{B \rightarrow +\infty} \frac{c^*[B\mu]}{\sqrt{B}} \leq \limsup_{B \rightarrow +\infty} \frac{c^*[B\mu]}{\sqrt{B}} \leq 2\sqrt{eAeM}.$$

The existence part especially extends some earlier partial or formal results [11,14] in dimension 1. It also generalizes the classical KPP formula $c^* = 2\sqrt{f'(0)}$ if $f = f(u)$ [12]. The result in part 2 indicates that the more differentiated the environment, the higher the speed.

All the above results are proved in our forthcoming papers [4,5].

1. Introduction

Cette Note traite de l'analyse mathématique de modèles d'invasion biologique en environnement périodique fragmenté. Ces modèles sont représentés par des équations de réaction–diffusion

$$u_t - \nabla \cdot (A(x)\nabla u) = f(x, u), \quad x \in \mathbb{R}^N, \tag{4}$$

où le champ de matrices A et le terme non linéaire $f(\cdot, s)$ sont périodiques. Plus précisément, on se donne $L_1, \dots, L_N > 0$; une fonction g définie dans \mathbb{R}^N est dite périodique si $g(x + k) = g(x)$ pour tout $x \in \mathbb{R}^N$ et $k \in L_1\mathbb{Z} \times \dots \times L_N\mathbb{Z}$. On note C la cellule de périodicité $C = (0, L_1) \times \dots \times (0, L_N)$. On suppose qu'il existe $\nu > 0$ tel que $A(x) \geq \nu I$ pour tout x , au sens des matrices symétriques (I est la matrice identité). Enfin, A est de classe $C^{2,\alpha}$ ($\alpha > 0$), et f est de classe $C^{1,\alpha}$ en (x, u) , C^2 en u . On suppose que $f(x, 0) = 0$ pour tout $x \in \mathbb{R}^N$. On supposera éventuellement que

$$\forall x \in \mathbb{R}^N, \quad s \mapsto f(x, s)/s \text{ est strictement décroissante par rapport à } s > 0 \tag{5}$$

et/ou

$$\exists M_0 \geq 0, \forall s \geq M_0, \forall x \in \mathbb{R}^N, \quad f(x, s) \leq 0. \tag{6}$$

Des exemples de fonctions f vérifiant ((5), (6)) sont donnés par $f(x, u) = u(\mu(x) - \kappa(x)u)$ ou simplement $f(x, u) = u(\mu(x) - u)$, où μ et κ sont périodiques avec $\inf_{\mathbb{R}^N} \kappa > 0$.

L'exemple le plus simple d'équations du type (4) dans \mathbb{R}^N est l'équation de Fisher-KPP [8,12]

$$u_t - \Delta u = f(u) \quad \text{dans } \mathbb{R}^N. \tag{7}$$

Pour des nonlinéarités f du type $f(u) = u(1 - u)$ ou $f(u) = u(1 - u^2)$, cette équation a été introduite dans des modèles de génétique de populations, mais intervient également dans d'autres domaines, en écologie notamment. Elle permet de rendre compte de la propagation de fronts. Ceux-ci sont des solutions de la forme $u(t, x) = U(x \cdot e - ct)$ où e est la direction (normée) de propagation, et c la vitesse (positive) d'invasion de l'état constant 0 par l'état constant 1 (la fonction $U : \mathbb{R} \rightarrow (0, 1)$ vérifie $U(-\infty) = 1$ et $U(+\infty) = 0$). Il est bien connu [1,12] que de tels fronts existent pour toute vitesse $c \geq c^* = 2\sqrt{f'(0)}$. De plus, toute solution positive, non constante à 0 et localisée à l'instant initial, converge vers 1 en temps grand, en s'étendant avec la vitesse asymptotique c^* .

Le cas général où les coefficients de diffusion et de réaction ne sont pas constants n'a été envisagé que relativement récemment. Suivant les modèles d'écologie proposés par Shigesada et al. [14], nous supposons que l'environnement varie périodiquement et qu'il peut être favorable à la survie des espèces dans certains endroits, et défavorable dans d'autres. Ceci signifie que le taux de croissance effectif associé, $f_u(x, 0) := \partial f / \partial u(x, 0)$, peut changer de signe (plus $f_u(x, 0)$ est négatif, plus le milieu est défavorable à la survie de cette espèce). Pour le problème (7) avec f s'annulant en 0 et 1, ces deux valeurs sont des états stationnaires. Pour le problème (4), 0 est toujours un état stationnaire, mais il n'y a pas en général de solutions évidentes strictement positives p du problème stationnaire :

$$-\nabla \cdot (A(x)\nabla p) = f(x, p), \quad p(x) > 0, \quad x \in \mathbb{R}^N. \tag{8}$$

Nous donnons ici des conditions simples assurant l'existence, et/ou l'unicité de solutions p de (8) dans ce cadre périodique général, et relient ces conditions à l'existence de fronts décrivant l'invasion de l'état 0 par l'état p (en général non constant). Nous étudions également l'influence des hétérogénéités du milieu, en particulier la répartition et l'amplitude des zones plus ou moins favorables ou défavorables, sur les conditions d'existence de solutions p de (8) et sur la propagation de fronts.

2. Existence, unicité, comportement en temps long et effets des hétérogénéités

Soit λ_1 la valeur propre principale de l'opérateur $-\nabla \cdot (A(x)\nabla) - f_u(x, 0)$ avec conditions de périodicité, c'est-à-dire l'unique réel pour lequel il existe une fonction ϕ , périodique, de classe C^2 , vérifiant

$$-\nabla \cdot (A(x)\nabla\phi) - f_u(x, 0)\phi = \lambda_1\phi, \quad \phi(x) > 0 \text{ dans } \mathbb{R}^N.$$

La solution 0 de (8) est dite instable si $\lambda_1 < 0$, et stable sinon. L'instabilité est vérifiée si $f_u(x, 0) \geq 0, \neq 0$ (par exemple si $f'(0) > 0$ dans le cas où f ne dépend pas de x), mais cette condition n'est pas nécessaire.

Théorème 2.1. (1) *Supposons $\lambda_1 < 0$. Si f vérifie (6), alors il existe une solution périodique p de (8); si f vérifie (5), alors il existe au plus une solution bornée de (8), qui est alors périodique.*

(2) *Si $\lambda_1 \geq 0$ et f vérifie (5), alors il n'existe pas de solution bornée de (8).*

Le résultat d'existence de la partie (1) se généralise à des équations plus générales comprenant éventuellement des termes de transport (lorsque f est du type $f(x, u) = \mu(x)u - \nu(x)u^2$, ce problème admet une interprétation probabiliste et des résultats d'existence – avec des opérateurs plus généraux – ont été obtenus dans [6,7,13]). Le résultat d'unicité est de type Liouville, et il convient de remarquer que l'on ne suppose pas a priori que les solutions sont périodiques. La difficulté est ici de montrer que toute solution strictement positive de (8) est bornée inférieurement par une constante strictement positive.

Les conditions d'existence et d'unicité des solutions p de (8) induisent le comportement en temps grand des solutions $u(t, x)$ de (4) avec donnée initiale $u_0(x) \geq 0, u_0(x) \neq 0$, bornée et uniformément continue :

Théorème 2.2. *Sous les hypothèses (5) et (6), alors $u(t, x) \rightarrow p(x)$ (unique solution bornée de (8)) dans $C_{loc}^2(\mathbb{R}^N)$ quand $t \rightarrow +\infty$ si $\lambda_1 < 0$, et $u(t, x) \rightarrow 0$ uniformément en x quand $t \rightarrow +\infty$ si $\lambda_1 \geq 0$.*

Ainsi, sous les hypothèses (5), (6), la condition $\lambda_1 < 0$ est équivalente à la persistance de l'espèce, la concentration finale étant égale à l'unique solution bornée p de (8), alors qu'il y a extinction si $\lambda_1 \geq 0$.

Le signe de la valeur propre λ_1 , qui ne dépend que de A et de $f_u(\cdot, 0)$, joue donc un rôle crucial, et nous précisons dans la suite de cette section l'influence des hétérogénéités du milieu sur la valeur de λ_1 , que nous noterons $\lambda_1 = \lambda_1[\mu]$ avec $\mu(x) = f_u(x, 0)$.

Nous rappelons que, pour toute fonction $g = g(x_1, \dots, x_N)$ périodique, la symétrisation de Steiner périodique de g par rapport à la variable x_i est la fonction g^i telle que, pour tout $(x_1, \dots, x_{i-1}, x_{i+1}, \dots, x_N)$, g^i est paire et périodique de période L_i par rapport à la variable x_i , a même distribution que g (pour $x_i \in [0, L_i]$) et est décroissante par rapport à x_i pour $x_i \in [0, L_i/2]$. Nous notons g^* la fonction obtenue à partir de g en effectuant successivement des symétrisations de Steiner périodiques par rapport aux variables x_1, \dots, x_N .

Théorème 2.3. (1) *On a $\lambda_1[\mu] \leq \lambda_1[\bar{m}]$, où $\bar{m} = \int_C \mu / |C|$ et $|C|$ est la mesure de Lebesgue de C .*

(2) *Si $A = I$, alors $\lambda_1[\mu^*] \leq \lambda_1[\mu]$.*

(3) *Si $\bar{m} \geq 0$ et $\max_{\mathbb{R}^N} \mu > 0$, alors $\lambda_1[B\mu] < 0$ pour tout $B > 0$, et $\lambda_1[B\mu]$ est strictement décroissant par rapport à $B \geq 0$. Si $\bar{m} < 0$, alors $\lambda_1[B\mu] > 0$ pour $B > 0$ petit. Si $\max_{\mathbb{R}^N} \mu > 0$, alors $\lambda_1[B\mu] < 0$ au moins pour $B > 0$ suffisamment grand et $\lambda_1[B\mu]$ est strictement décroissant en B dès que $\lambda_1[B\mu] < 0$.*

La partie (1) signifie que, à moyenne égale, un taux de croissance hétérogène (non constant en x) est plus favorable à la survie de l'espèce qu'un milieu homogène, et ceci quel que soit le type de diffusion.

La partie (2) signifie qu'un environnement fragmenté, où les zones favorables et défavorables sont éparpillées, est moins bon pour la conservation des espèces (pour éradiquer des espèces nuisibles, il est donc préférable que l'environnement soit plus fragmenté). Ce type de résultat avait été observé par Shigesada et al. [14] en dimension 1 à partir de simulations numériques, pour un milieu où le taux de croissance μ était constant par morceaux et ne

prenait que deux valeurs (ce cas est appelé modèle de « patch »). Dans [4], nous prouvons ce résultat rigoureusement et l'étendons à la dimension quelconque et au cas où μ est plus général. L'inégalité $\lambda_1[\mu^*] \leq \lambda_1[\mu]$ implique que si un environnement permet la survie des espèces, alors celui où le taux de natalité est symétrisé le permet aussi. Mais il existe des cas où ce dernier permet la survie alors que l'environnement de départ ne le permet pas (c'est-à-dire $\lambda_1[\mu^*] < 0 \leq \lambda_1[\mu]$).

3. Invasions biologiques

La condition de survie des espèces, c'est-à-dire l'existence d'une solution p de (8) détermine également l'invasion biologique sous la forme de solutions de (4) de type « fronts ». Plus précisément, étant donné une solution p de (8) et un vecteur normé e de \mathbb{R}^N , on appelle front pulsatoire se propageant dans la direction e avec la vitesse effective $c (\neq 0)$, une solution $u = u(t, x)$ ($t \in \mathbb{R}, x \in \mathbb{R}^N$) de (4) telle que

$$\begin{cases} \forall k \in \prod_{i=1}^N L_i \mathbb{Z}, \forall x \in \mathbb{R}^N, & u\left(t - \frac{k \cdot e}{c}, x\right) = u(t, x + k), \\ u(t, x) \xrightarrow{x \cdot e \rightarrow +\infty} 0, & u(t, x) - p(x) \xrightarrow{x \cdot e \rightarrow -\infty} 0. \end{cases} \tag{9}$$

Les limites dans (9) s'entendent localement en t et uniformément dans les directions de \mathbb{R}^N orthogonales à e . Cette notion de front pulsatoire généralise celle de front progressif du type $u(t, x) = U(x \cdot e - ct)$ pour l'équation homogène (7).

Théorème 3.1. *Supposons que f vérifie (5), (6) et que $\lambda_1 < 0$. Soit p l'unique solution de (8). Il existe $c^* > 0$ tel que l'Éq. (4) avec les conditions (9) admet une solution (c, u) si et seulement si $c \geq c^*$. De plus, toute solution u est strictement croissante en t . Enfin, c^* est donnée par $c^* = \min_{\lambda > 0} k(\lambda)/\lambda$, où $k(\lambda)$ est la valeur propre principale de l'opérateur L_λ (avec conditions de périodicité) défini par*

$$L_\lambda \psi = \nabla \cdot (A(x) \nabla \psi) - 2\lambda e A(x) \nabla \psi + [-\lambda \nabla \cdot (A(x)e) + \lambda^2 e A(x)e + f_u(x, 0)] \psi.$$

Ce résultat généralise notamment la formule $c^* = 2\sqrt{f'(0)}$ pour l'Éq. (7) avec une nonlinéarité f telle que $0 < f(s) \leq f'(0)s$ pour tout $s \in]0, 1[$ et $f(0) = f(1) = 0$. Hudson et Zinner [11] avaient montré pour le problème (4) en dimension 1 (lorsque $\mu \geq 0$) qu'il existe des fronts pour toute vitesse $c \geq c^*$. Le Théorème 3.1 étend ce résultat en dimension quelconque, et énonce, de plus, que c^* est la vitesse *minimale* des fronts pulsatoires. En outre, nous établissons que tout front est croissant en t . Les deux premiers auteurs et Nadirashvili [2,3] avaient étudié les fronts pulsatoires pour des équations périodiques plus générales que (4), dans un domaine périodique plus général, mais pour des nonlinéarités $f(x, u)$ positives pour $0 < u < 1$ et s'annulant en $u = 0$ et $u = 1$ (voir aussi [2,9,10,15] pour d'autres types de nonlinéarités). La positivité de f permettait de raisonner par approximation par des nonlinéarités s'annulant pour $u \in [0, \theta]$ (avec $\theta > 0$ petit), pour lesquelles la vitesse de propagation c_θ , unique, tendait vers c^* quand $\theta \rightarrow 0^+$. Une des difficultés du problème (4) est que f peut changer de signe. Le problème (4) avec les conditions (9) est résolu dans notre article [5] par régularisation elliptique d'une part, en montrant d'autre part que l'ensemble des vitesses c possibles est un intervalle minoré mais non majoré, et que sa borne inférieure c^* est une vitesse admissible.

Sous les hypothèses du Théorème 3.1, c^* ne dépend que de A, e et $\mu(x) = f_u(x, 0)$. Nous supposons que A et e sont fixés, et notons $c^* = c^*[\mu]$.

Théorème 3.2. *Supposons que f vérifie (5), (6) et que A est constante.*

(1) *Si $\bar{m} = \int_C \mu / |C| > 0$, alors $c^*[\mu] \geq c^*[\bar{m}] = 2\sqrt{eAe \bar{m}}$.*

(2) Si $\bar{m} \geq 0$ et $M = \max_{\mathbb{R}^N} \mu > 0$, alors $c^*[B\mu]$ est strictement croissante en $B > 0$. De plus,

$$2\sqrt{eAe B \bar{m}} \leq c^*[B\mu] \leq 2\sqrt{eAe B M} \quad \text{pour tout } B > 0,$$

$$\frac{1}{2}\sqrt{eAe M} \leq \liminf_{B \rightarrow +\infty} \frac{c^*[B\mu]}{\sqrt{B}} \leq \limsup_{B \rightarrow +\infty} \frac{c^*[B\mu]}{\sqrt{B}} \leq 2\sqrt{eAe M},$$

et $c^*[B\mu]/\sqrt{B} \rightarrow 2\sqrt{eAe \bar{m}}$ quand $B \rightarrow 0^+$.

A moyenne constante, la présence d'hétérogénéités dans l'environnement augmente la vitesse des fronts par rapport au cas homogène. De plus, cette vitesse augmente avec l'amplitude B du taux de natalité et se comporte en \sqrt{B} pour B grand et petit. Pour un milieu très différencié (B grand), la vitesse des fronts est de plus en plus grande, même si l'environnement peut ainsi être à certains endroits très défavorable.

La preuve du Théorème 3.2 découle du Théorème 3.1 et de propriétés de comparaison des valeurs propres principales d'opérateurs du type L_λ .

Références

- [1] D.G. Aronson, H.F. Weinberger, Multidimensional nonlinear diffusions arising in population genetics, *Adv. Math.* 30 (1978) 33–76.
- [2] H. Berestycki, F. Hamel, Front propagation in periodic excitable media, *Commun. Pure Appl. Math.* 55 (2002) 949–1032.
- [3] H. Berestycki, F. Hamel, N. Nadirashvili, The speed of propagation for KPP type problems: I – Periodic framework, *J. Eur. Math. Soc.*, sous presse.
- [4] H. Berestycki, F. Hamel, L. Roques, Analysis of the periodically fragmented environment model: I – Influence of periodic heterogeneous environment on species persistence, *Prépublication*, 2004.
- [5] H. Berestycki, F. Hamel, L. Roques, Analysis of the periodically fragmented environment model: II – Biological invasions, *J. Math. Pures Appl.*, sous presse.
- [6] J. Engländer, A.E. Kyprianou, Local extinction versus local exponential growth for spatial branching processes, *Ann. Probab.* (2004), sous presse.
- [7] J. Engländer, R.G. Pinsky, On the construction and support properties of measure-valued diffusions on $D \subseteq \mathbb{R}^d$ with spatially dependent branching, *Ann. Probab.* 27 (1999) 684–730.
- [8] R.A. Fisher, The advance of advantageous genes, *Ann. Eugenics* 7 (1937) 335–369.
- [9] S. Heinze, The speed of travelling waves for convective reaction–diffusion equations, *Prépublication MPI*, Leipzig, 2001.
- [10] S. Heinze, G. Papanicolaou, A. Stevens, Variational principles for propagation speeds in inhomogeneous media, *SIAM J. Appl. Math.* 62 (2001) 129–148.
- [11] W. Hudson, B. Zinner, Existence of travelling waves for reaction–diffusion equations of Fisher type in periodic media, in: *Boundary Problems for Functional Differential Equations*, World Scientific, 1995, pp. 187–199.
- [12] A.N. Kolmogorov, I.G. Petrovsky, N.S. Piskunov, Étude de l'équation de la diffusion avec croissance de la quantité de matière et son application à un problème biologique, *Bull. Univ. d'Etat à Moscou, Sér. Intern. A* 1 (1937) 1–26.
- [13] R. Pinsky, Transience, recurrence and local extinction properties of the support for supercritical finite measure-valued diffusions, *Ann. Probab.* 24 (1996) 237–267.
- [14] N. Shigesada, K. Kawasaki, *Biological Invasions: Theory and Practice*, in: *Oxford Series in Ecology and Evolution*, Oxford University Press, Oxford, 1997.
- [15] X. Xin, Existence of planar flame fronts in convective-diffusive periodic media, *Arch. Rational Mech. Anal.* 121 (1992) 205–233.