

Teamwork im Untergrund: Mykorrhizapilze zur Förderung des Pflanzenwachstums

Klaus Schläppi¹, Luise Köhl¹, Franz Bender¹, Alain Held¹, Fabio Mascher² und Marcel van der Heijden¹

¹Agroscope, 8046 Zürich, Schweiz

²Agroscope, 1260 Nyon, Schweiz

Auskünfte: Klaus Schläppi, E-Mail: klaus.schlaeppi@agroscope.admin.ch



Abb. 1 | Feldimpfung mit Mykorrhizapilzen. In der offenen Saatfurche erkennt man die hellen Weizensamen und das schwarze Trägersubstrat, womit der Pilz ausgebracht wurde. (Foto: Franz Bender, Agroscope)

Einleitung

Um die landwirtschaftliche Produktivität auch bei vermindertem Einsatz von agrochemischen Produkten hoch zu halten, braucht es alternative Strategien. Eine davon könnte die Impfung des Bodens mit nützlichen Mikroorganismen, beispielsweise den Mykorrhizapilzen, sein (Abb. 1).

Mykorrhiza bedeutet Pilzwurzel (Abb. 2A) und bezeichnet eine Symbiose von Pilzen und Pflanzen. Mykorrhizapilze bilden im Boden ein Netzwerk von Pilzfäden, das

mit der Pflanzenwurzel verbunden ist. Damit können die Pflanzen für Wurzeln unerreichbare Wasser- und Nährstoffreserven anzapfen. Im Gegenzug erhalten die Mykorrhizapilze von den Pflanzen Kohlenhydrate aus der Photosynthese. Die häufigste Gruppe der Mykorrhizapilze sind die arbuskulären Mykorrhizapilze (AM-Pilze), die in den Zellen der Pflanzenwurzel baumförmige, Arbuskel genannte Strukturen bilden (Abb. 2B). In den Arbuskeln findet der Austausch von Kohlenhydraten und Nährstoffen zwischen Pflanze und Pilz statt.

Das Zusammenleben mit AM-Pilzen wirkt sich besonders unter nährstoffarmen Bedingungen positiv auf das Pflanzenwachstum aus. AM-Pilze verbessern die Bodenfruchtbarkeit, machen ihre Wirtspflanzen resistenter gegen Trockenheit und Krankheiten und vermindern die Auswaschung von Nährstoffen oder die Emission von Lachgas, dem wichtigsten Treibhausgas (Köhl und van der Heijden 2016; Bender *et al.* 2014). AM-Pilze sind Teil des Bodenmikrobioms (Kasten 1) und finden sich in Böden nahezu aller Ökosysteme (Jansa *et al.* 2009; Davison *et al.* 2015). Sie spielen in der Landwirtschaft eine wichtige Rolle, da die meisten Nutzpflanzen wie Mais, Weizen oder Kartoffeln mit AM-Pilzen interagieren. Eine intensive Landnutzung durch Düngung oder häufigen Pflugeinsatz reduziert jedoch das Vorkommen und die Artenvielfalt von AM-Pilzen (Verbruggen *et al.* 2010; Säle *et al.* 2015).

Um AM-Pilze gezielt agronomisch zu nutzen, sind zwei Strategien möglich: Zum einen kann man durch geeignete Bodenbearbeitungs- und Kulturpflegemethoden (z. B. biologische Bewirtschaftung, reduzierte Bodenbearbeitung oder Anbau von Wertpflanzen) die nützlichen Bodenpilze fördern (Köhl und van der Heijden 2016). Andererseits will man die Bodenfruchtbarkeit und die Produktivität der Pflanzen steigern, indem AM-Pilze dem Boden zugegeben werden (Abb. 1). Dadurch sollen die Effekte der existierenden AM-Pilze verstärkt werden. AM-Pilze könnten via Samenbeizung oder während der Aussaat via ein Trägersubstrat ausgebracht werden.

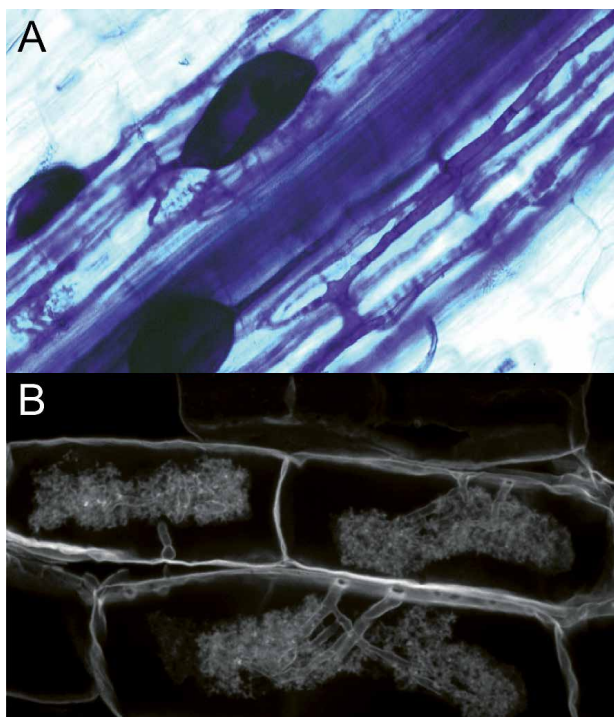


Abb. 2 | Arbuskuläre Mykorrhiza (AM) unter dem Mikroskop. A: Die Pilzfäden und Vesikel (Speicherorgane der AM-Pilze) im Innern der Pflanzenwurzel sind dunkelblau gefärbt. B: Arbuskel, baumförmige Struktur im Innern der Pflanzenwurzelzellen. (Fotos: van der Heijden *et al.* 2015)

Viele der positiven Effekte von AM-Pilzen wurden unter idealen Laborbedingungen (z. B. in sterilem Boden, künstlichen Substraten oder Böden mit niedriger Nährstoffverfügbarkeit) beobachtet und sind unter Feldbedingungen oftmals weniger ausgeprägt. Es scheint naheliegend, dass die lokal vorkommenden AM-Pilzgemeinschaften in natürlichen Böden entscheidend sind, ob sich ein AM-Pilzinokulum erfolgreich etablieren kann, und ob die positiven Eigenschaften zum Tragen kommen. Diese Hypothese untersuchen wir derzeit, um den Erfolg von Feldimpfungen mit AM-Pilzen zu verbessern. Eine von uns entwickelte molekulare Methode (Schläppi *et al.* 2016) erlaubt uns, AM-Pilzgemeinschaften zu erfassen. In Pilotversuchen haben wir getestet, ob AM-Pilzimpfungen erfolgreicher sind, wenn sie auf die lokale AM-Pilzgemeinschaft abgestimmt werden. Ausserdem haben wir untersucht, ob Feldimpfungen mit AM-Pilzen das Pflanzenwachstum verbessern.

Material und Methoden

Gewächshausexperiment

Acht sich stark unterscheidende Feldeböden (abgekürzt A–H) wurden von typischen Ackerstandorten, verteilt über die Schweiz, gesammelt. Die Böden unterschieden

Zusammenfassung ■ Arbuskuläre Mykorrhizapilze (AM-Pilze) spielen eine wichtige Rolle in der Landwirtschaft, da sie die meisten Nutzpflanzen in der Nährstoffversorgung und der Pflanzengesundheit unterstützen. Es besteht ein grosses Interesse, durch Feldimpfungen mit AM-Pilzen die Produktivität der Nutzpflanzen zu steigern. Wir zeigen hier, dass sich geimpfte AM-Pilze im Feldeboden etablieren können und dass dadurch in vier von acht untersuchten Feldern die Biomasse von Rotklee erhöht werden konnte. Die Zuverlässigkeit von Feldimpfungen mit AM-Pilzen ist derzeit aber wenig vorhersehbar, da die Effekte auf die Produktivität der Nutzpflanzen stark von den jeweiligen Feldeböden und den natürlich vorkommenden AM-Pilzgemeinschaften abhängen. Mit dem Ziel dies zu verbessern, haben wir eine neue molekulare Methode zur Bestimmung von AM-Pilzgemeinschaften entwickelt. Um die Erfolgchancen von Feldimpfungen zu erhöhen, untersuchen wir derzeit, ob eine dem Standort und den natürlich vorkommenden AM-Pilzgemeinschaften angepasste Feldimpfung gezielt und erfolgreich vorgenommen werden kann. Der Einsatz von nützlichen Mikroorganismen sollte es zukünftig erlauben, den Einsatz von agrochemischen Produkten zu reduzieren und damit die Nachhaltigkeit der Landwirtschaft zu verbessern.

Kasten 1 | Was ist ein Mikrobiom?

Mit dem Begriff Mikrobiom bezeichnet man eine Gemeinschaft von Mikroorganismen in einem bestimmten Lebensraum. Unterschiedliche Mikrobiome finden sich beispielsweise im Boden, auf Pflanzenwurzeln oder im menschlichen Darm. Ein Mikrobiom besteht vorwiegend aus Bakterien und Pilzen, beinhaltet aber auch ein- und wenigzellige Mikroben wie Mikroalgen oder Protozoen. Die Mikroorganismen im Boden funktionieren als Gemeinschaft und haben einen starken Einfluss auf das Pflanzenwachstum. Es sind die spezifischen Eigenschaften der einzelnen Mikrobiommitglieder – beispielsweise der hier besprochenen AM-Pilze – welche die Pflanzen in der Nährstoffversorgung, dem Abbau von Schadstoffen oder auch in der Abwehr gegen Schädlinge oder Krankheiten unterstützen.

sich in Bodentyp, chemischen Eigenschaften (z. B. pH: 5,6–8,0; Humusgehalt: 1,0–10,5%; Phosphor (bestimmt mit AEE10-Methode): 7,8–210,1 mg/kg), Fruchtfolge und Bewirtschaftung. Als Kontrolle wurde auch ein Boden (H) verwendet, der durch Langzeitlagerung ein sehr tiefes AM-Pilzvorkommen aufwies.

Die einzelnen Feldböden wurden auf 5 mm gesiebt, gut gemischt und in Töpfe gefüllt. Sie wurden entweder mit dem AM-Pilz *Rhizoglyphus irregulare* (Stamm SAF#22, Schweizerische Sammlung von Mykorrhizapilzen, www.agroscope.ch/saf) oder als Kontrolle mit dem Trägersubstrat ohne Pilz geimpft. Der Versuch testete die Faktoren Boden und AM-Inokulation (mit und ohne Zugabe von *R. irregulare*) mit jeweils sechs Wiederholungen (total 96 Töpfe). Die Töpfe wurden mit einer handelsüblichen Gras-Klee-Mischung bepflanzt, nach 13 Wochen geerntet und die Pflanzenbiomasse sowie die Besiedlung der Wurzel durch AM-Pilze bestimmt. Der Gewächshausversuch ist ausführlich beschrieben in Köhl et al. (2016).

Feldimpfungsversuche

In einem Versuchsfeld von Agroscope in Changins wurden Experimente mit Sommerweizen (Sorte Rubli) durchgeführt. Dabei wurden die AM-Pilze *R. irregulare* (Stamm SAF#22) und *Funneliformis mosseae* (Stamm SAF#11) oder das Trägersubstrat ohne AM-Pilz zur Kontrolle in den Feldboden eingebracht. Die Impfung wurde bei Aussaat des Weizens in die offene Saatfurche vorgenommen (Abb. 1), diese mit einer Hacke lokal etwas gemischt und anschliessend geschlossen. Die drei Verfahren (Kontrolle, SAF#22, SAF#11) wurden mit jeweils vier Wiederholungen auf Kleinparzellen (1,5 m × 1 m) mit fünf Weizenreihen durchgeführt. Während der Ve-

Kasten 2 | Das Mikrobiom messen

Ein Mikrobiom wird heute basierend auf dem Erbgut (deutsch: DNS, englisch: DNA) der mikrobiellen Gemeinschaft mittels Sequenzieretechnologie einfach und preiswert erfasst. Beim sogenannten Sequenzieren wird die Abfolge (= Sequenz) der DNS-Bausteine ermittelt, mit der die vorhandenen Mikroorganismen identifiziert werden können. DNS-basierte Methoden haben den grossen Vorteil, dass auch Mikroben erfasst werden, die zwar da sind, die man aber nicht kultivieren kann. Das Sequenzieren hat jüngst einen Technologieschub erfahren – man spricht von *Next-Generation- oder High-Throughput-Sequencing* – so dass heute in einer Sequenzierreaktion Millionen von Sequenzen von Hunderten von Proben gleichzeitig generiert werden können. Die Vielzahl an DNS-Sequenzen erlaubt, ein Mikrobiom in seiner Gesamtheit als komplexes Netzwerk von gemeinsam interagierenden Mikroorganismen zu erfassen. Die DNS-Sequenzen werden oft anhand ihrer Ähnlichkeit zu OTUs (*Operational Taxonomic Units*) zusammengefasst. Eine OTU, die aus Sequenzen mit einer 97%igen Ähnlichkeit besteht, entspricht ungefähr einer Art eines Mikroorganismus. Die Sequenzen werden mit Datenbanken abgeglichen und so den verschiedenen Mikroorganismen zugeordnet. Damit erhält man einen Einblick in das *Who-is-Who?* im Mikrobiom. Auch die Häufigkeiten der einzelnen Mikroorganismen im Mikrobiom lassen sich auf diese Weise bestimmen.

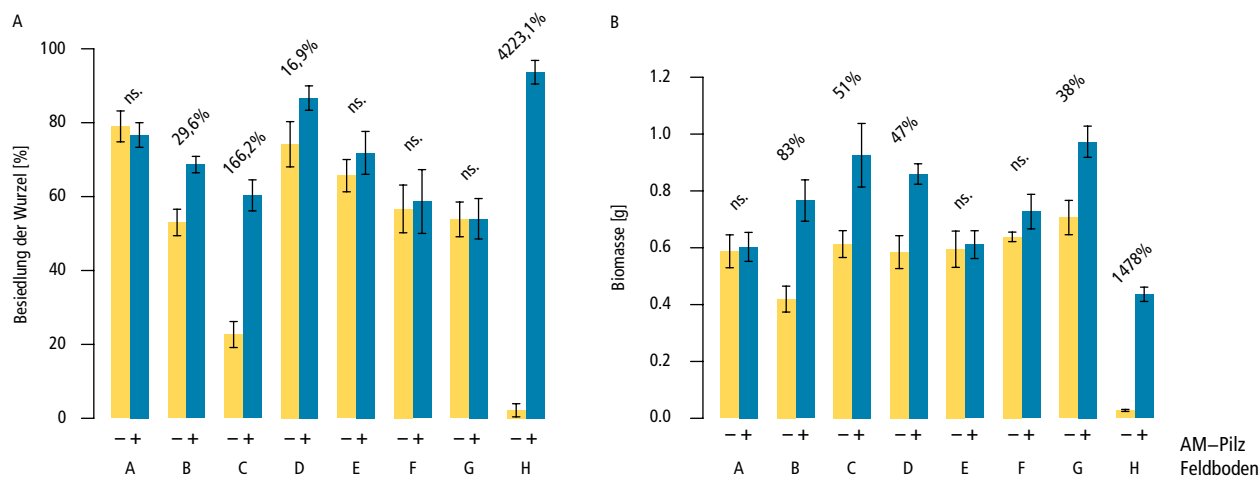


Abb. 3 | Etablierung von AM-Pilzen und Pflanzenproduktivität in acht Feldböden im Gewächshaus. Die Balken zeigen (A) die Besiedlungsraten von Kleewurzeln und (B) die überirdische Biomasse (Mittelwerte und Standardfehler) von Kleewurzeln in den Kontrollen (-) und in mit AM-Pilz inokulierten (+) Feldböden (A–H). Signifikante Unterschiede sind über den Balken angegeben (t-Test, $p < 0,05$; ns. = nicht signifikant).

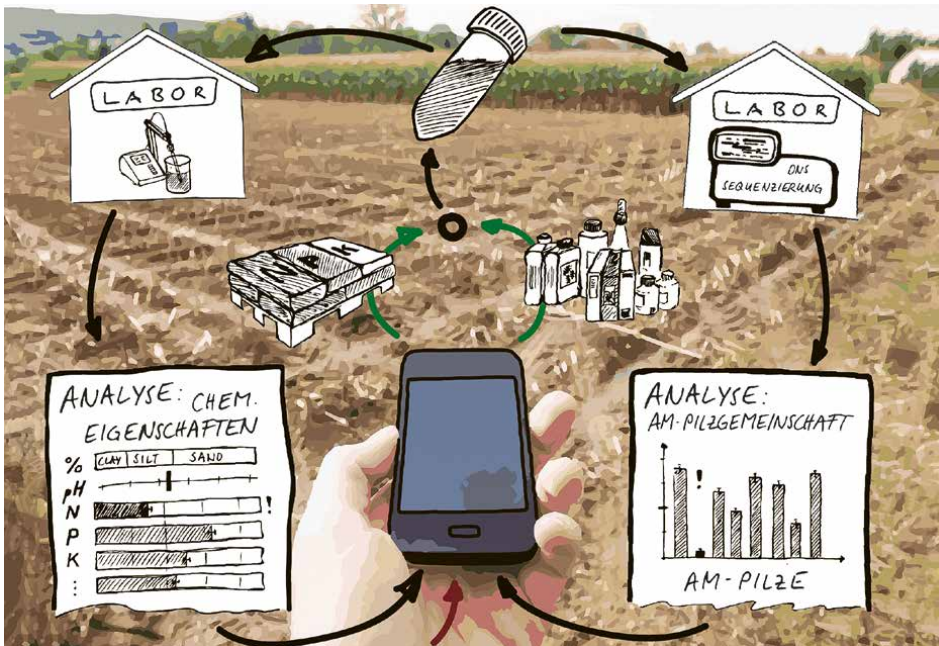


Abb. 4 | Gezieltes Impfen von AM-Pilzen: Aufgrund der Zusammensetzung des Bodenmikrobioms und den Bodeneigenschaften wird nicht nur die Düngerzusammensetzung, sondern auch das standortspezifische AM-Pilzinokulum bestimmt. (Illustration: Schläppi und Bulgarelli 2015, angepasst)

getationszeit wurde der Schädlingsbefall bonitiert und nach der Ernte der Ertrag bestimmt. Bei der Ernte wurden zudem Wurzelproben gesammelt, um darin die AM-Pilzgemeinschaften zu messen und die AM-Pilzinokula zu finden (Kasten 2).

Resultate und Diskussion

Erfolg der Feldimpfung variiert zwischen Feldböden

In einem ersten Schritt ging es darum, im Gewächshaus zu verifizieren, inwieweit (i) sich eingebrachte AM-Pilze in verschiedenen Feldböden etablieren und (ii) sich dadurch die Produktivität der Pflanzen verbessern lässt. Die Besiedlung der Kleewurzeln mit AM-Pilzen war abhängig vom Boden und nahm durch die Impfung in vier von acht Feldböden zu (Abb. 3A). In denselben und einem zusätzlichen Boden (G) verbesserte die Inokulation mit *R. irregularis* auch die Kleebiomasse (Abb. 3B). Wo der eingebrachte AM-Pilz zu vermehrter Wurzelbesiedlung führte, erhöhte sich auch die Produktivität. Die im Gewächshaus beobachteten Biomassezunahmen von 38–83% beim Klee würden hochgerechnet einem zusätzlichen Ertrag von 1,2–2,2 t ha⁻¹ entsprechen.

Verschiedene Pflanzenarten sprechen unterschiedlich auf AM-Pilze an: Klee oder Mais zeigen tendenziell positive Wachstumseffekte, während sich bei Gräsern oder Weizen die AM-Pilzeffekte oftmals nicht in der Biomasse manifestieren (Hoeksema et al. 2010). Welche Nutz-

pflanzen wie auf AM-Pilzimpfungen reagieren, ist Teil unserer Untersuchungen. Wir bestätigten, dass Gräser kaum, beziehungsweise eher negative Wachstumseffekte zeigen, obwohl die Wurzeln nach einer Inokulation zuverlässig von AM-Pilzen besiedelt wurden (Köhl et al. 2016). Erste Feldimpfungen an acht Standorten mit Mais zeigten, dass positive Effekte vor allem dann erreicht werden, wenn wenig Phosphor gedüngt wurde (unveröffentlichte Ergebnisse, Franz Bender).

Zusammengefasst lässt sich sagen, dass die Etablierung des AM-Pilzinokulums wie auch dessen Effekte auf die Produktivität der Wirtspflanze klar von den einzelnen Feldböden und der jeweiligen Pflanzenart abhängen. Bezüglich der Bodenabhängigkeit liegt die Vermutung nahe, dass sich ein zugegebener AM-Pilz in der lokal existierenden Gemeinschaft etablieren muss.

Konzept: massgeschneiderte Feldinokulation

Solange sich das erfolgreiche Impfen nicht mit einer gewissen Zuverlässigkeit vorhersagen lässt, ist eine solche Anwendung für die Praxis wenig interessant. Wir arbeiten daran, die Vorhersehbarkeit von AM-Pilz Impfungen zu verbessern. Dazu bedienen wir uns modernster molekulargenetischer Methodik (Kasten 2), um die lokalen AM-Pilzgemeinschaften in ihrer Gesamtheit zu erfassen. Unser Ansatz besteht darin, dass man mit Kenntnis des lokalen Bodenmikrobioms die Feldimpfungen mit AM-Pilzen *gezielt* vornehmen kann und somit zuverlässig die

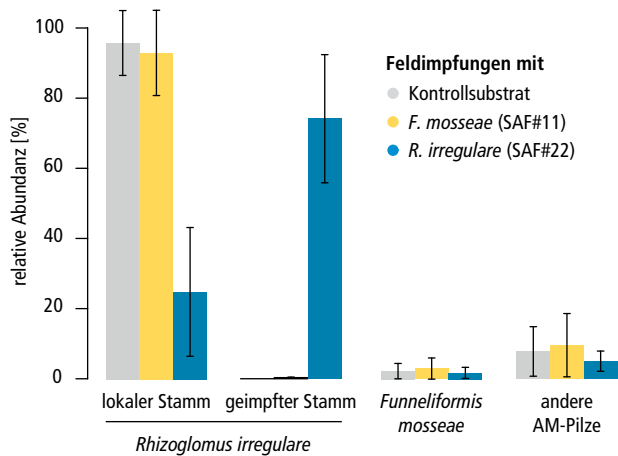


Abb. 5 | Häufigkeit der AM-Pilzarten in Weizenwurzelproben von Parzellen, die mit *Rhizoglossus irregulare* (Stamm SAF #22), *Funneliformis mosseae* (Stamm SAF#11) oder Trägersubstrat ohne Pilz (Kontrolle) geimpft wurden. Die Häufigkeiten der Pilzarten wurden relativ zueinander angegeben (Total: 100%). SAF#22 konnte aufgrund seiner Erbgutsignatur vom lokal vorkommenden *Rhizoglossus*-Stamm unterschieden werden. Dargestellt sind die Mittelwerte und Standardabweichungen aus vier Wiederholungen pro Verfahren.

Bodenfruchtbarkeit und die Produktivität der Pflanzen verbessert. Analog zum heutigen Steuern der optimalen Nährstoffversorgung im Feld (Bodenprobe > Laboranalyse > Auswertung > gezielte Düngergabe), könnte für ein Feld das Mikrobiom analysiert werden, um für eine gezielte Feldimpfung die an den Boden angepassten AM-Pilze zu identifizieren (Abb. 4).

Pilotversuch: gezieltes Impfen mit AM-Pilzen

Die Impfung eines Weizenfeldes mit den AM-Pilzen *R. irregulare* und *Funneliformis mosseae* verbesserte die Resistenz der Weizenpflanzen gegen Insektenschaden, während die Pflanzenbiomasse nicht gesteigert werden konnte (Imperiali *et al.* in Vorbereitung). Die Wurzelproben der Kontrolle (Trägersubstrat ohne AM-Pilz) zeigten die am Standort natürlich vorkommende AM-Pilzgemeinschaft. Diese bestand mehrheitlich aus *R. irregulare* und enthielt wenige AM-Pilze der Gattung *Funneliformis* (Abb. 5).

In den Parzellen, die mit dem AM-Pilz *F. mosseae* geimpft wurden, konnte sich dieser nicht etablieren: Wir fanden keine Zunahme der Erbgutsignatur dieses Pilzes in den Wurzelproben der Parzellen, in denen *F. mosseae* zugegeben wurde (Abb. 5). Dies war bei der Impfung mit *R. irregulare* anders: Die Erbgutsignatur dieses Pilzes war in den Proben der Parzellen, die mit *R. irregulare* geimpft wurden, deutlich erhöht (Abb. 5). Da sich der verwendete Pilzstamm genetisch vom lokal vorkommenden

Pilzstamm unterschied, konnten wir nachweisen, dass sich der eingebrachte *R. irregulare*-Stamm in der lokalen AM-Pilzgemeinschaft etablieren konnte, während dies *Funneliformis* nicht gelang. Ein geimpfter AM-Pilz muss sich in der lokal existierenden Gemeinschaft etablieren und der beschriebene Impfversuch hat gezeigt, dass dies selbst dann möglich ist, wenn die geimpfte Pilzart lokal bereits in grosser Häufigkeit vorhanden ist. Künftige Validierungen sind nötig, um zu zeigen, ob dies in anderen Bodentypen und mit anderen AM-Pilz-Arten auch funktionieren würde.

Schlussfolgerungen

Feldimpfungen von nützlichen Mikroorganismen wie AM-Pilzen sind eine vielversprechende Möglichkeit, um den Einsatz von agrochemischen Produkten wie Düngern und Pestiziden zu verringern und damit die Nachhaltigkeit der Landwirtschaft zu verbessern. Hier haben wir ein Konzept vorgestellt, um die Problematik der bodenspezifischen Etablierung von AM-Pilzinokula in den Griff zu bekommen. Die Pilotversuche erscheinen vielversprechend, so dass künftig AM-Pilz-Impfungen durch die molekulare Analyse der AM-Pilzgemeinschaften gezielter und zuverlässiger vorgenommen werden können. Für die Anwendung kristallisieren sich zwei gangbare Ansätze heraus. Zum einen ist die Entwicklung eines Vorhersagemodells denkbar, in dem das Wissen um die Biogeografie von AM-Pilzgemeinschaften genutzt wird, um indirekt, anhand der chemischen Bodeneigenschaften eines Standortes, ein passendes AM-Pilzinokulum zu prognostizieren. Alternativ dazu würden das direkte Messen der lokalen AM-Pilzgemeinschaft und die Feldimpfung mit dem daraus abgeleiteten Inokulum eine standortspezifische und präzise Intervention erlauben. Solch ein Vorgehen erinnert an die Bestrebungen der personalisierten Medizin, wo Medikamente und Therapien anhand von genetischen Analysen den Eigenschaften des Patienten angepasst werden. Übertragen auf die Landwirtschaft spricht man von *Precision Farming*, und als Vision für die Zukunft ist es vorstellbar, dass agronomische Produkte wie Dünger, Pestizide und *Biologicals* (z. B. AM-Pilzinokula) wie auch die Bewirtschaftungsformen auf die spezifischen Bodeneigenschaften eines Standortes zugeschnitten werden. ■

Dank

Die Arbeit wurde vom Nationalen Forschungsprogramm «Nachhaltige Nutzung der Ressource Boden» (NFP 68) des Schweizerischen Nationalfonds unterstützt. Wir danken uns bei unseren Partnern für die Zusammenarbeit im NFP 68: den Gruppen von Dr. Monika Maurhofer (ETH Zürich), Dr. Christoph Keel (Universität Lausanne) und Prof. Ted Turlings (Universität Neuenburg).

Riassunto**Lavoro di squadra nel sottosuolo: i funghi micorriza facilitano la crescita delle piante**

I funghi micorriza arbuscolari (funghi MA) esercitano un ruolo importante nell'agricoltura. In quanto ausiliari della maggior parte delle piante coltivate, gli MA migliorano l'approvvigionamento di nutrienti e lo stato fitosanitario della pianta stessa. Vi è un grande interesse a inoculare i funghi MA nel terreno per aumentare la produttività delle piante coltivate. In questo articolo indichiamo il modo in cui i funghi MA inoculati si insediano nel terreno e la maniera in cui la loro presenza aumenta la biomassa di trifoglio pratense in quattro terreni su otto. Al momento però, la riuscita dell'inoculazione degli MA è poco prevedibile, considerando che gli effetti sulla produttività delle piante coltivate dipendono molto dal terreno e dalle comunità fungine MA naturalmente presenti. Per migliorare questa situazione abbiamo sviluppato un metodo molecolare atto a caratterizzare le comunità fungine preesistenti. Allo scopo di aumentare le probabilità di riuscita dell'inoculazione nel terreno, attualmente esaminiamo la possibilità di applicarli in modo mirato, adeguato all'ubicazione e in funzione della composizione delle comunità fungine MA naturalmente presenti. L'impiego di microrganismi utili dovrebbe consentire di ridurre l'uso di prodotti agrochimici in futuro e di aumentare la sostenibilità dell'agricoltura.

Summary**Underground teamwork: mycorrhizal fungi for promoting plant growth**

Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) play an important role in agriculture, supporting a wide range of crops with nutrients. There is currently a great interest in enhancing crop productivity through field inoculations with AMF. Here, we show how inoculated AMF are able to successfully establish in eight different field soils, increasing the biomass of red clover in four out of eight soils tested. The reliability of field inoculations with AM fungi is currently largely unpredictable and the effects on crop productivity are strongly dependent on the field soils in question and on the naturally occurring AMF communities. With the aim of improving this situation, we have developed a new molecular method for determining AMF communities. To increase the success of field inoculations, we are currently investigating whether an inoculation adapted to the field site and to the naturally occurring AMF communities can be undertaken in a targeted and successful manner. The use of beneficial soil microorganisms for improving soil quality should allow us to reduce the use of agrochemical products in future, thereby improving sustainability in agriculture.

Key words: Arbuscular mycorrhizal fungi, field inoculation, community analysis, microbiome, DNA sequencing.

Literatur

- Bender S.F., Plantenga F., Neftel A., Jocher M., Oberholzer H.-R., Köhl L., Giles M., Daniell T.J. & van der Heijden M.G.A., 2014. Symbiotic relationships between soil fungi and plants reduce N₂O emissions from soil. *ISME Journal* **8**, 1336–1345.
- Davison J., Moora M., Öpik M., Adholeya A., Ainsaar L., Bâ A., Burla S., Diedhiou A.G., Hiiesalu I., Jairus T. et al., 2015. Global assessment of arbuscular mycorrhizal fungus diversity reveals very low endemism. *Science* **349**, 970–973.
- Hoeksema J.D., Chaudhary V.B., Gehring C.A., Johnson N.C., Karst J., Koide R.T., Pringle A., Zabinski C., Bever J.D., Moore J.C., Wilson G.W.T., Klironomos J.N., & Umbanhowar J., 2010. A meta-analysis of context-dependency in plant response to inoculation with mycorrhizal fungi. *Ecology Letters* **13**, 394–407.
- Imperiali N., Chiriboga X., Jaffuel G., Dennert D., Schläppi K., Fesselet M., Blanco-Pérez R., Villacrés D., van der Heijden M.G.A., Keel C., Mauerhofer M., Mascher F., Turlings T. & Campos-Herrera R., in Vorbereitung. Can the combined use of beneficial *Pseudomonas* bacteria, arbuscular mycorrhizal fungi and entomopathogenic nematodes enhances the protection and performance of wheat?
- Jansa J., Oberholzer H.R. & Egli S., 2009. Environmental determinants of the arbuscular mycorrhizal fungal infectivity of Swiss agricultural soils. *European Journal of Soil Biology* **45**, 400–408.
- Köhl L. & van der Heijden M.G.A., 2016. Bauer sucht Pilz: eine fruchtbare Beziehung. *AGRIDEA Merkblatt*.
- Köhl L., Lukasiewicz C.E. & van der Heijden M.G.A., 2016. Establishment and effectiveness of inoculated arbuscular mycorrhizal fungi in agricultural soils. *Plant, Cell and Environment* **39**, 136–146.
- Säle V., Aguilera P., Laczko E., Mäder P., Berner A., Zihlmann U. & Oehl F., 2015. Impact of conservation tillage and organic farming on the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biology and Biochemistry* **84**, 38–52.
- Schläppi K. & Bulgarelli D., 2015. The plant microbiome at work. *Molecular Plant–Microbe Interactions* **28**, 212–217.
- Schläppi K., Bender S.F., Mascher F., Russo G., Patrignani A., Camenzind T., Hempel S., Rillig M.C. & van der Heijden M.G.A., 2016. High-resolution community profiling of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* **212**, 780–791.
- van der Heijden M.G.A., Martin F.M., Selosse M.A. & Sanders I.R., 2015. Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. *New Phytologist* **205**, 1406–1423.
- Verbruggen E., Rölling W.F.M., Gamper H., Kowalchuk G.A., Verhoef H.A. & van der Heijden M.G.A., 2010. Positive effects of organic farming on belowground mutualists – large scale comparison of mycorrhizal communities in agricultural soils. *New Phytologist* **186**, 968–979.