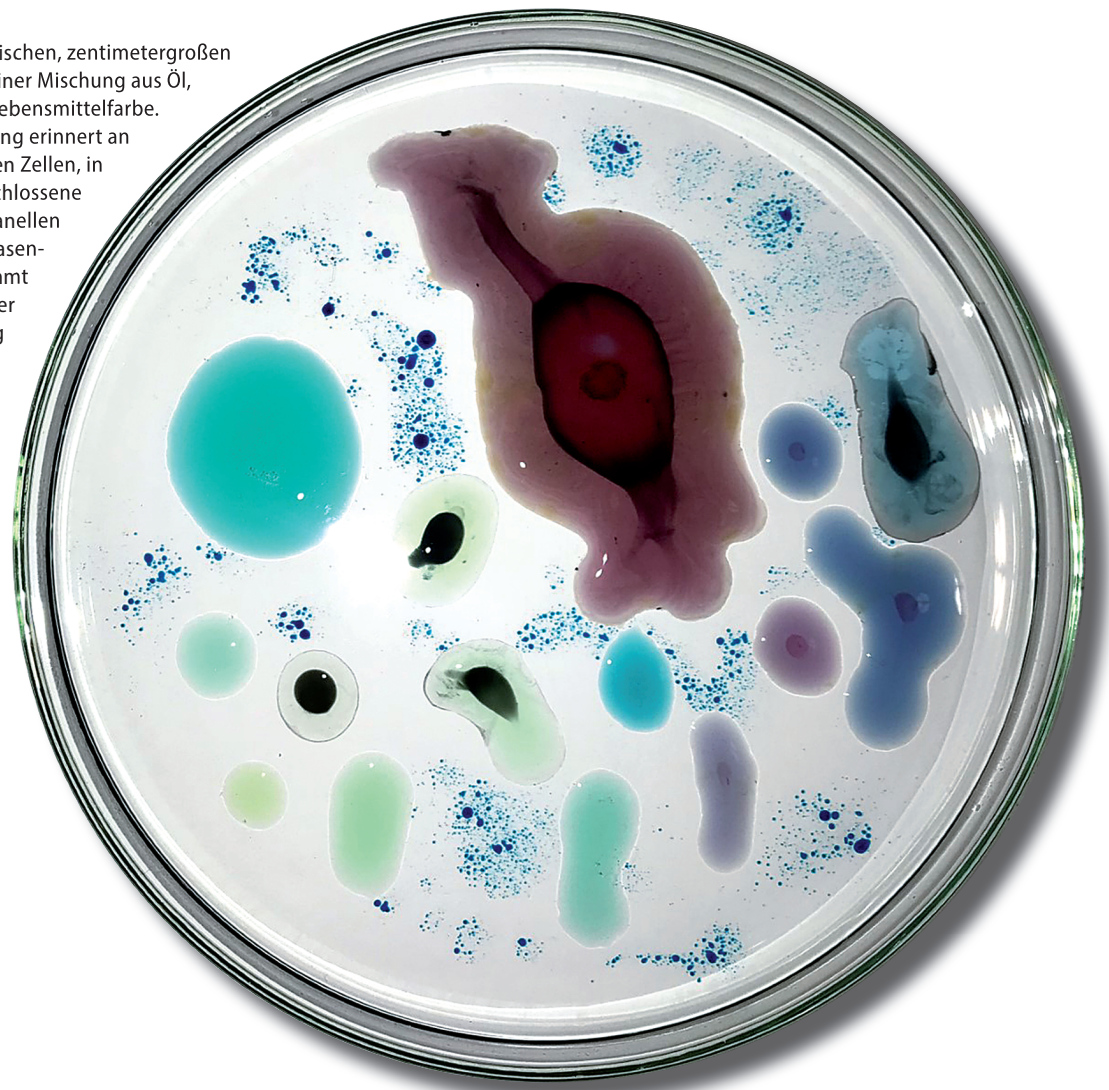


Diese makroskopischen, zentimetergroßen Tropfen bestehen aus einer Mischung aus Öl, Wasser, Alkohol und Lebensmittelfarbe. Die Form und Verteilung erinnert an Organellen in lebenden Zellen, in denen es membranumschlossene und tropfenartige Organellen gibt. Die Physik der Phasenseparation bestimmt neben der Dynamik der komplexen Mischung auch die Dynamik tropfenartiger Organellen in lebenden Zellen.



BIOPHYSIK

Die Physik dynamischer Tropfen

In lebenden Zellen spielen dynamische Tropfen eine wichtige Rolle, um biochemische Prozesse zu organisieren.

Christoph A. Weber, Lars Hubatsch und Frank Jülicher

Zellen führen biochemische Prozesse aus, um zentrale Abläufe wie die Zellteilung zu realisieren. Bei der dafür erforderlichen raumzeitlichen Organisation der zellulären Prozesse kommt den Organellen eine wichtige Rolle zu. Organellen wie die Mitochondrien oder der Zellkern sind durch Membranen von ihrer Umgebung getrennt. Diese ermöglichen es ihnen, in ihrem Inneren geeignete biochemische Bedingungen für biologische Prozesse zu erzeugen. Doch es gibt auch membranlose Organellen. Wie bewahren diese ihre chemische Identität? Hierbei kommt die Koexistenz proteinreicher, flüssiger Phasen ins Spiel. Ausgehend von der Physik

der Phasenseparation ist ein tieferes Verständnis der Dynamik und raumzeitlichen Organisation biochemischer Prozesse möglich.

Lebende Zellen lassen sich als außerordentlich komplexe Form von weicher, kondensierter Materie auffassen. Wie sie ihr Inneres räumlich und zeitlich organisieren, ist eine zentrale Frage der Biologie und der Biophysik. So gilt es beispielsweise aufzudecken, wie Zellen sich teilen, über biochemische Signale miteinander kommunizieren oder ihren Metabolismus regulieren. Organellen wie die Mitochondrien und der Zellkern sind als

die Organe der Zelle dafür verantwortlich, grundlegende Zellfunktionen und wichtige biochemische Prozesse zu realisieren. Zum Beispiel entstehen in den Mitochondrien große Mengen an Adenosintriphosphat (ATP) – ein Zelltreibstoff für viele biochemische Reaktionen und zelluläre Transportprozesse. Mitochondrien besitzen eine Membran, mit deren Hilfe sie sich vom Zytoplasma abgrenzen und ihren spezifischen biochemischen Charakter bewahren.

Aber es gibt auch Organellen ohne Membran. Vor etwa zehn Jahren gelang es zu zeigen, dass membranlose Organellen proteinreiche tropfenähnliche Objekte sind, die mit dem umgebenden Zytoplasma koexistieren, genau wie phasentrennte Flüssigkeiten [1]. Aus dieser Erkenntnis entstand ein dynamisches und interdisziplinäres Forschungsfeld an der Schnittstelle von Zellbiologie und Biophysik [2]. Phasentrennte Organellen erlauben es der Zelle, Biomoleküle in Raum und Zeit zu organisieren. Membranlose Zellorganellen ähneln flüssigen Tropfen in einer entmischten Flüssigkeit, zum Beispiel Essig und Öl in einer Vinaigrette. Die Physik der Phasentrennung ermöglicht es Kompartimenten, die unterschiedlich biochemisch zusammengesetzt sind, räumlich zu koexistieren und Proteine mit der Umgebung auszutauschen. Zudem können Organellen fusionieren oder andere Zellstrukturen benetzen (**Abb. 1**).

Die Tropfenphysik führt auf natürliche Weise zu kugelförmigen Kompartimenten, die nach der Deformation spontan zu ihrer ursprünglichen Kugelform zurückfinden. Die Physik der Phasentrennung kann die typischen Eigenschaften vieler membranloser Kompartimente erklären, beispielsweise die schnelle Diffusion molekularer Komponenten, die Fusion von Organellen sowie das Benetzungsverhalten an Oberflächen. Das Zellinnere lässt sich also als eine komplexe Emulsion auffassen. Durch die Untersuchung der Phasenseparation in Zellen und der Eigenschaften membranloser Organellen ist es gelungen, zellbiologische Prozesse besser zu verstehen [3] und reichhaltige physikalische Phänomene in phasenseparierten Systemen zu entdecken [4].

Kompartimente in der Zelle: unerwartet flüssig

Schon lange ist bekannt, dass die Zelle Kompartimente mit unterschiedlichem chemischen Charakter nutzt, um biochemische Prozesse in Zeit und Ort zu regulieren. Neu ist jedoch die Idee, dass Kompartimente ohne Membran durch Phasenseparation möglich sind. Diese Erkenntnis folgte aus der Beobachtung, dass viele membranlose Kompartimente ähnliche physikalische Eigenschaften haben wie flüssige Tropfen. Untersuchungen im Fadenwurm *C. elegans* zeigten 2009, dass sog. P granula physikalische Eigenschaften von Tropfen haben [1]. Die P granula sind phasenseparierte Tropfen, die sich durch eine stark erhöhte Konzentration bestimmter Proteine und meist RNA auszeichnen.

Mittels Fluoreszenzmikroskopie ließ sich zeigen, dass die P granula im Zytoplasma nahezu kugelförmig und mikrometergroß sind und dass insbesondere kleine Tropfen spontan entstehen oder verschwinden können. Außerdem können diese Proteintropfen andere membrangebundene Organellen benetzen, zum Beispiel den Zellkern. Innerhalb eines P granulums diffundieren Moleküle so schnell, dass sie es in wenigen Sekunden durchqueren können. Fluorescence Recovery After Photobleaching (FRAP) erlaubte es, die Diffusionskonstante zu bestimmen (**Abb. 2a**). Mittels der Stokes-Sutherland-Einstein-Beziehung¹⁾ kann die Viskosität des Tropfens auf Basis der Diffusionskonstante abgeschätzt werden. Die Viskosität der P granula ist etwa hundertmal größer als diejenige von Wasser und ähnelt damit der von Olivenöl.

Des Weiteren fusionierten Proteintropfen mit der für Tropfen charakteristischen Dynamik: So bildete sich zunächst eine Brücke aus, die erst anwuchs und schließlich zu einer Kugelform relaxierte (**Abb. 2b**). Messungen der Re-

1) Die Stokes-Sutherland-Einstein-Beziehung $D = k_b T / (6\pi\eta R)$ besagt, dass die Diffusionskonstante D eines kugelförmigen Makromoleküls mit Radius R indirekt proportional zur Viskosität η ist, wobei T die Temperatur ist und k_b die Boltzmann-Konstante.

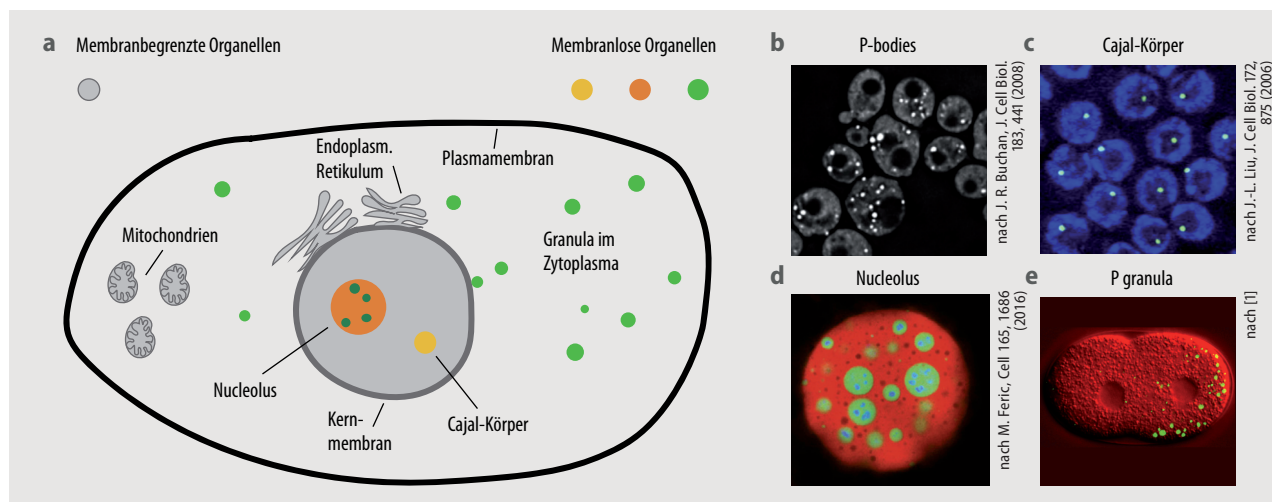


Abb. 1 Organellen sind Kompartimente innerhalb einer Zelle (a), die spezifische Aufgaben haben, aber nicht zwangsläufig durch eine Membran abgegrenzt sein müssen. P-bodies (helle Punkte, b) spielen eine zentrale Rolle beim Abbau von mRNA. Cajal-Körper (grün, c) sind Organellen innerhalb von Zellkernen (blau), die beim RNA-Metabolismus helfen. Im Nucleolus (rot, d) werden Ribosomen hergestellt, die wiederum aus mRNA Proteine herstellen. P granula im Fadenwurm *C. elegans* (grün, e) spezifizieren die künftigen Eizellen des Wurms.

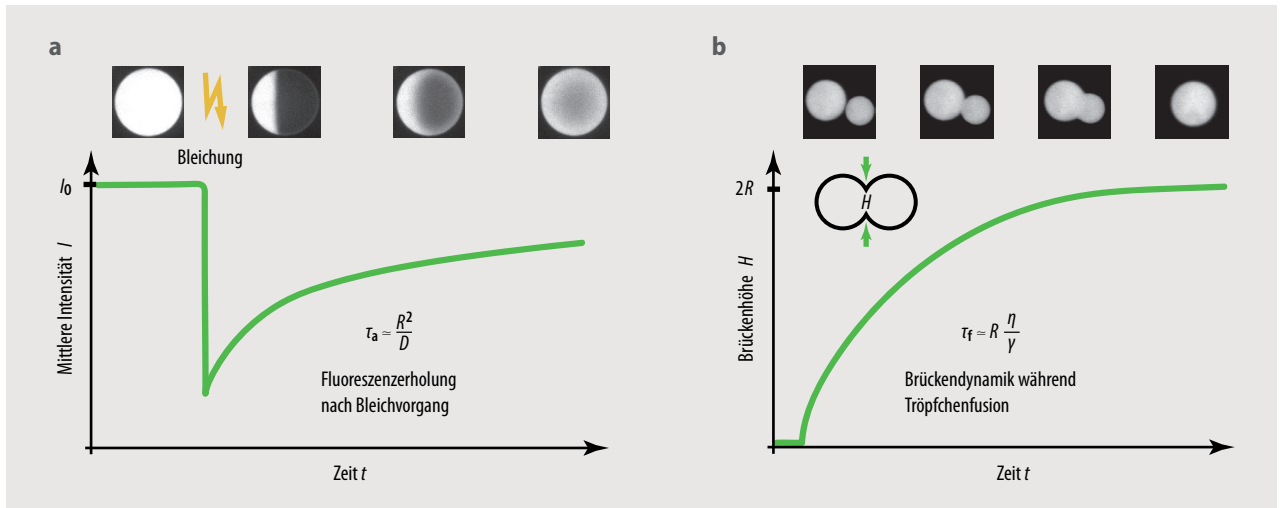


Abb. 2 Flüssige Zellorganellen können Material mit der Umgebung austauschen. Während eines FRAP-Experiments wird innerhalb eines bestimmten Bereichs die Fluoreszenz der Moleküle mittels Bleichung irreversibel ausgeschaltet (a). Nach dem rapiden Abfall der Fluoreszenzintensität I (grün) nimmt diese aufgrund des Austauschs von Molekülen mit der Umgebung wieder zu. Aus der Schnelligkeit dieser Zunahme lassen sich kinetische Parameter wie die Diffusionskonstante D innerhalb des Tropfens und die Rate des Austauschs mit der Umgebung abschätzen. Tropfen einer viskosen Flüssigkeit können fusionieren (b). Dabei bildet sich eine Brücke, durch die das Material zusammenfließt. Die Zeitskala der Fusion hängt von der Viskosität η , der Oberflächenspannung γ und dem Tropfenradius R ab.

laxationszeit dieses Ereignisses kombiniert mit der durch FRAP bestimmten Diffusionskonstanten der Moleküle innerhalb des Tropfens erlaubten es, die Oberflächenspannung der P granula abzuschätzen. Diese ist etwa vier Größenordnungen kleiner als die Oberflächenspannung einer Wasser-Luft-Grenzfläche. In einem solchen Fall kann der Nukleationsradius, also der Radius, oberhalb dessen Tropfen anwachsen, in der Größenordnung der molekularen Ausdehnung des Proteins liegen. Dies erleichtert die Nukleation von Proteintropfen, sodass Zellen schnell neue Tropfen erzeugen können.

Koexistenz von Phasen

Wie können sich Proteintropfen ausbilden und gleichzeitig mit einer Umgebung koexistieren, in der diese Moleküle nur schwach konzentriert sind? Der Diffusionsstrom treibt

nur dann die Moleküle aus dem Tropfen heraus, um die Konzentration auszugleichen und die Entropie des Systems zu erhöhen, wenn die Wechselwirkungen zwischen den Molekülen unberücksichtigt bleiben. Das Bestreben, die freie Energie zu minimieren, bestimmt das thermodynamische Verhalten des Systems (**Abb. 3a**). Die freie Energie beschreibt den Wettbewerb der Wechselwirkungsenergie zwischen den Tropfenmolekülen und der Entropie der Mischung. Effektive Interaktionsparameter stehen für die Interaktionen zwischen den Molekülen. Diese Parameter sind durch die Eigenschaften der Moleküle bestimmt, welche wiederum von der Temperatur, dem Salzgehalt, dem pH-Wert und anderen Lösungsmiteleigenschaften abhängen.

Bei einer zweikomponentigen Mischung und fixem Interaktionsparameter sorgt die Minimierung der freien Energie dafür, dass sich die zwei charakteristischen Gleichgewichtskonzentrationen c_1 (innerhalb des Tropfens) und

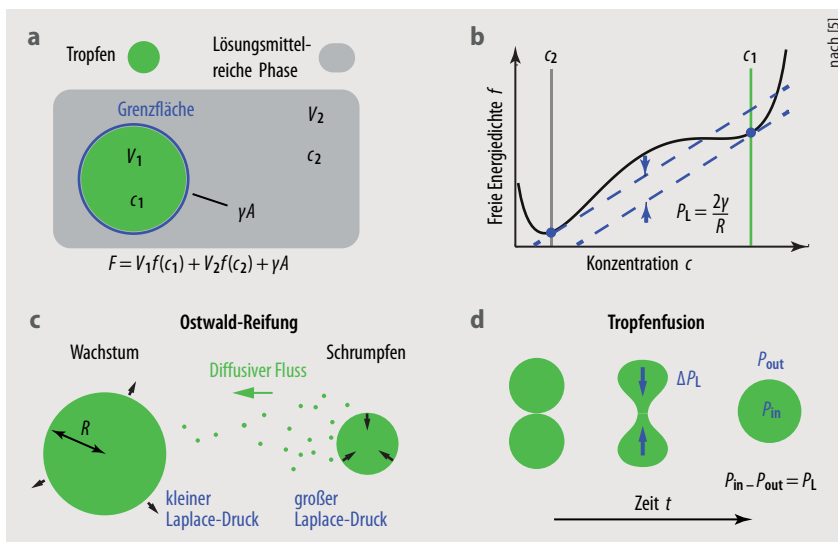


Abb. 3 Je nach Interaktion ihrer Komponenten neigen manche Flüssigkeitsmischungen zur Phasenseparation (a). Dabei trennen sich die einzelnen Komponenten in eine Phase hoher Konzentration c_1 und niedriger Konzentration c_2 auf, um die freie Energie F des Gesamtsystems zu minimieren. Diese setzt sich aus der freien Energie des Tropfens $V_1 f(c_1)$, der lösungsmittelreichen Phase $V_2 f(c_2)$ und der Oberfläche γA zusammen. Die Konzentrationen c_1 und c_2 sind mittels Maxwell-Konstruktion zu bestimmen (b). Aufgrund des Laplace-Drucks P_L sind diese verglichen mit einem unendlich großen thermodynamischen System leicht erhöht. Der Laplace-Druck ist proportional zur Oberflächenspannung γ und indirekt proportional zum Radius R . Eine klassische Emulsion reift mit der Zeit zu einem System, das nur einen einzigen Tropfen enthält (c). Tropfen diffundieren, kollidieren und fusionieren (d), angetrieben durch Unterschiede im Laplace-Druck ΔP_L .

c_2 (außerhalb) einstellen (**Abb. 3a, b**). Zweitere ist auch als Sättigung bekannt. Ist die Konzentration lokal größer als die Sättigungskonzentration, tritt der supersättigte Fall ein, in dem Tropfen wachsen können. Bei einer Untersättigung schrumpfen alle Tropfen am entsprechenden Ort. Die koexistierenden Gleichgewichtskonzentrationen innen und außen leiten sich aus der Maxwell-Konstruktion ab, die der Minimierung der freien Energie mittels einer graphischen Konstruktion entspricht. Diese Konstruktion macht deutlich, dass die Steigungen der freien Energiedichte (freie Energie pro Volumen) bei den koexistierenden Konzentrationen und damit auch die chemischen Potentiale gleich sind. Abweichungen des chemischen Potentials zwischen dem Tropfeninneren und der äußeren Umgebung führen zu einem Diffusionsstrom, der die chemischen Potentiale ausgleicht.

Mittels dieser Prinzipien lässt sich die Dynamik einer Emulsion, die aus mehreren Tropfen besteht, verstehen. Hierbei ist auch die Tropfenoberfläche zu berücksichtigen. Da jede Grenzfläche die freie Energie lokal erhöht, strebt eine Emulsion zum Zustand mit der geringsten Tropfenoberfläche, also zu einem einzelnen kugelförmigen Tropfen. Zwei Prozesse treiben die Reifungskinetik vieler kleiner Tropfen zu einem einzigen großen an (**Abb. 3c, d**): Fusionsereignisse durch das Aufeinandertreffen zweier Tropfen sowie die Ostwald-Reifung, die durch die Theorie von Lifschitz und Slyozov beschrieben wird. Bei letzterer geht von kleineren Tropfen ein Diffusionsstrom aus, der sie schrumpfen und schließlich verschwinden lässt, während er das Wachstum der größeren Tropfen nährt. Unterschiede im Laplace-Druck treiben hierbei den Diffusionsstrom von kleinen zu großen Tropfen an. Der Laplace-Druck ist bedingt durch das Kräftegleichgewicht zwischen zwei benachbarten Regionen, die sich an einer gekrümmten Oberfläche mit Oberflächenspannung berühren. Bei der Tropfenfusion bilden zwei sich treffende Tropfen zunächst eine Brücke aus, die aufgrund ihrer Krümmungen einen Gradienten im Laplace-Druck bewirkt. Dieser verursacht hydrodynamische Flüsse und damit die Entstehung eines runden, fusionierten Tropfens.

Ungleich verteilte Tropfen

Die Tropfendynamik bestimmt auch die asymmetrische Zellteilung, die während der Entstehung komplexer Organismen neue Zelltypen und Gewebeanisotropien hervorbringen kann. Die asymmetrische Zellteilung führt zu zwei unterschiedlichen Tochterzellen und wird durch eine Symmetriebrechung der sich teilenden Zelle erzeugt. Im Gegensatz zur symmetrischen Zellteilung, bei der beide Tochterzellen die gleichen molekularen Komponenten erhalten, verteilen sich bei der asymmetrischen Zellteilung molekulare Komponenten unterschiedlich auf die Tochterzellen. Ein Beispiel sind P granula-Tropfen, die nur an eine Tochterzelle weitergegeben werden (**Abb. 4a**). Dieser Vorgang ist entscheidend für die Bildung neuer Keimzellen und damit für die Fruchtbarkeit des entstehenden Organismus.

Doch wie gelangt das Material auf eine Seite? Ein Dresdner Forschungsteam zeigte, dass die P granula nicht direkt transportiert werden, sondern positionsabhängig wachsen oder schrumpfen und dadurch in den Zellhälften unterschiedlich positioniert sind [1]. Ein Konzentrationsgradient des Proteins MEX-5 sorgt für die Tropfenpositionierung [5], die sich auch als Ostwald-Reifung verstehen lässt. Ohne Konzentrationsgradient wachsen überall im System unabhängig von der Position große Tropfen auf Kosten kleinerer.

Wenn aber ein Konzentrationsgradient die Tropfenreifung beeinflusst, hängen die Konzentration außerhalb der Tropfen sowie die Gleichgewichtskonzentration von der Position ab. Berücksichtigt man dies in der Theorie der Reifung [4, 6], folgt daraus eine Verallgemeinerung der Theorie von Lifschitz und Slyozov. Diese erweiterte Theorie sagt eine Auflösungsgrenze voraus, die sich bewegt und das System zu jedem Zeitpunkt in zwei Bereiche unterteilt (**Abb. 4b**), in der sich Tropfen entweder auflösen oder wachsen. Sobald die kritische Fläche am Rand des Systems angekommen ist, ist die Positionierung der Tropfen abgeschlossen. Darüber hinaus können Tropfen im Konzentrationsgradienten driften, wodurch sie an das eine Zellende gelangen. Die Physik der Tropfendynamik entscheidet somit über die räumliche Segregation molekularer Komponenten während der asymmetrischen Zellteilung.

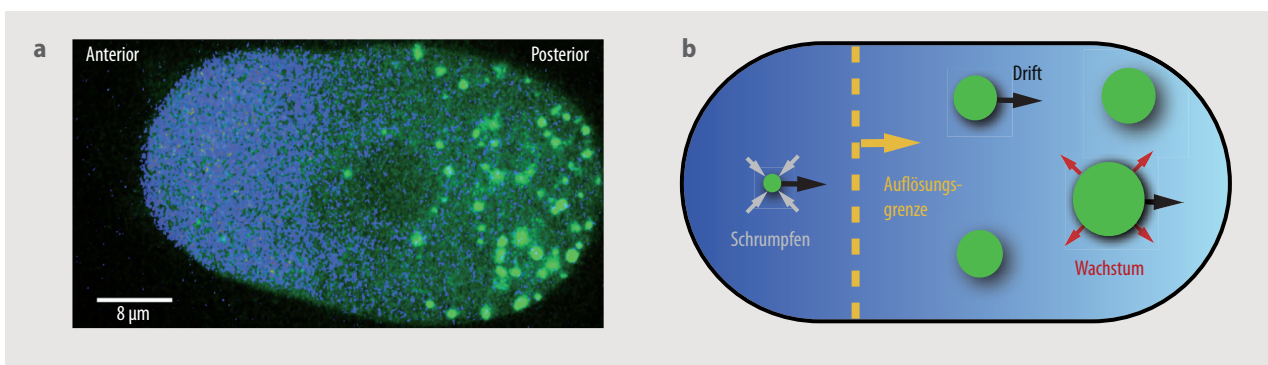


Abb. 4 P granula (grün, a) in *C. elegans*-Embryonen wachsen während der asymmetrischen Zellteilung im Posterior (zukünftiger Schwanz) und schrumpfen im Anterior (zukünftiger Kopf). Diese Positionierung entsteht mithilfe eines gegenläufigen Gradienten des Proteins MEX-5 (blau). Der MEX-5 Gradient verschiebt zudem die Auflösungsgrenze (b). Links davon schrumpfen Tropfen, während sie rechts davon wachsen. Theoretische Überlegungen ergeben zudem einen Drift einzelner P granula, da das Tropfenwachstum durch den Konzentrationsgradienten nicht isotrop ist.

Einflussreiche Tropfen

Tropfensegregation ist ein Beispiel für die biochemische Kontrolle von Tropfen. Umgekehrt können Tropfen biochemische Prozesse der Zelle beeinflussen. Dies eröffnet viele Möglichkeiten, die noch wenig erforscht sind. Zum Beispiel können Proteintropfen bestimmte Reaktanten anreichern und damit in der Zelle als chemische Mikroreaktoren dienen. Durch die Partitionierung von Molekülen in Tropfen lassen sich Komponenten hoher Konzentration zusammenführen, um chemische Reaktionsflüsse zu optimieren und räumlich zu lokalisieren.

Das Beispiel der ungewollten Proteinaggregation in der Zelle zeigt das Potential von Tropfen, die zelluläre Biochemie zu beeinflussen (**Abb. 5a, b**). Manche Proteine neigen dazu, Aggregate zu bilden, die schädlich für sie sind und in bestimmten Fällen sogar Krankheiten hervorrufen können [7]. Intrazelluläre Tropfen können die Aggregatbildung beeinflussen und damit potenziell kontrollieren. Dies beruht auf der Partitionierung der aggregatbildenden Proteine zwischen Zytoplasma und Tropfen. Interessanterweise führt manchmal bereits eine schwache Partitionierung dazu, dass sich Aggregate im Tropfen stark anreichern [8]. Dann sind die Aggregate vom restlichen Zytoplasma getrennt und können dort keinen Schaden mehr anrichten, bevor die Zelle sie abbauen kann. Außerdem erlauben Tropfen es, spezifische Moleküle zu konzentrieren, die das Aggregatwachstum bremsen oder Aggregate auflösen können. Überraschenderweise bieten Tropfen auch die Möglichkeit, die Gesamtmenge der Aggregate und damit die schädliche Wirkung auf die Zelle zu reduzieren (**Abb. 5c**). Um biochemische Prozesse in Zellen zu organisieren, können Tropfen offenbar Reaktanten lokalisieren.

Komplexe Dynamik fern vom Gleichgewicht

Lebende Zellen operieren fern des thermodynamischen Gleichgewichts und benötigen einen kontinuierlichen Zu- und Abfluss von Energie. Nährstoffe oder Licht führen diese Energie zu, die mittels metabolischer Prozesse

der Zelle zur Verfügung steht und in Form von Abfallprodukten und Wärme wieder aus der Zelle austritt. In diesen metabolischen Prozessen entsteht Adenosintriphosphat (ATP), ein wichtiger Treibstoff für zelluläre Prozesse und biochemische Reaktionen. Die Dynamik intrazellulärer Tropfen erfolgt in einer Nichtgleichgewichtsumgebung, in der die Tropfen als Mikroreaktoren biochemischer Prozesse dienen. Wenn chemische Reaktionen Tropfensysteme ins Nichtgleichgewicht treiben, nennt man diese aktive Emulsionen [4]. Die Physik aktiver Emulsionen führt zu einer Reihe überraschender und neuartiger Phänomene, die in passiven Systemen ohne Energiezufuhr nicht zu beobachten sind. Ein wichtiges Beispiel ist die spontane Teilung aktiver Tropfen (**Abb. 6**) [9].

Aktive Emulsionen am Ursprung des Lebens?

Chemisch aktive Tropfen weit entfernt vom thermischen Gleichgewicht könnten helfen, die Entstehung präbiotischer Zellen zu verstehen. Das sind hypothetische Vorläufer biologischer Zellen am Ursprung des Lebens. Lebende Systeme bestehen heutzutage aus biologischen Zellen, die über eine ausgereifte und komplexe Biochemie verfügen. Diese ermöglicht es den Zellen zu wachsen, wobei durch den Zellmetabolismus chemische Abfallprodukte entstehen. Außerdem können sich Zellen durch Zyklen von Wachstum und Teilung vermehren.

Oparin hatte 1924 [10] und Haldane 1929 [11] vorgeschlagen, dass makromolekulare Komplexbildung und Phasenseparation eine wichtige Rolle am Ursprung des Lebens gespielt haben könnten. Hierbei lokalisieren und organisieren tropfenartige Strukturen chemische Reaktionen. Ausgehend von diesen Ideen lassen sich neue Ansätze zum Rätsel des Ursprungs von Zellen oder der möglichen Realisierung synthetischer Zellen mittels moderner Methoden aus der Chemie und Konzepten der theoretischen Physik entwickeln und vertiefen. Aktive Emulsionen könnten ein wichtiges Modell für chemische Prozesse in synthetischen Zellen oder am Ursprung des Lebens darstellen, da sie einige fundamentale Eigenschaften lebender Zellen

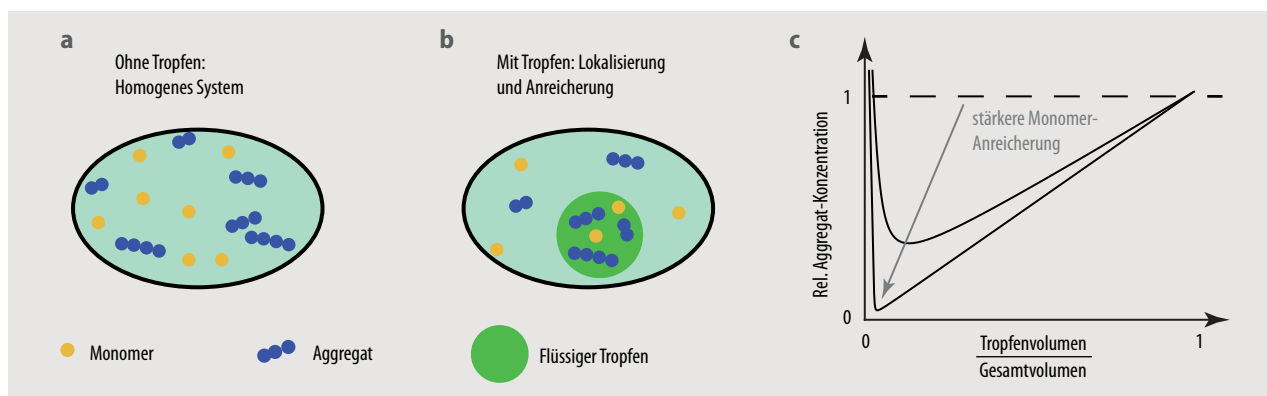


Abb. 5 Tropfen (grün) können als Reaktionskompartimente fungieren, beispielsweise bei der Aggregation von Monomeren. Die Kopplung zwischen der Physik der Phasenseparation und der Aggregationskinetik kann dazu führen, dass sich Aggregate im Tropfen schneller bilden und damit signifikant anreichern (a, b). Außerdem können Tropfen durch ihr Volumen und den Grad der Monomerpartitionierung in ihrem Inneren die Gesamtmenge sowie die mittlere Länge der Aggregate regulieren (c).

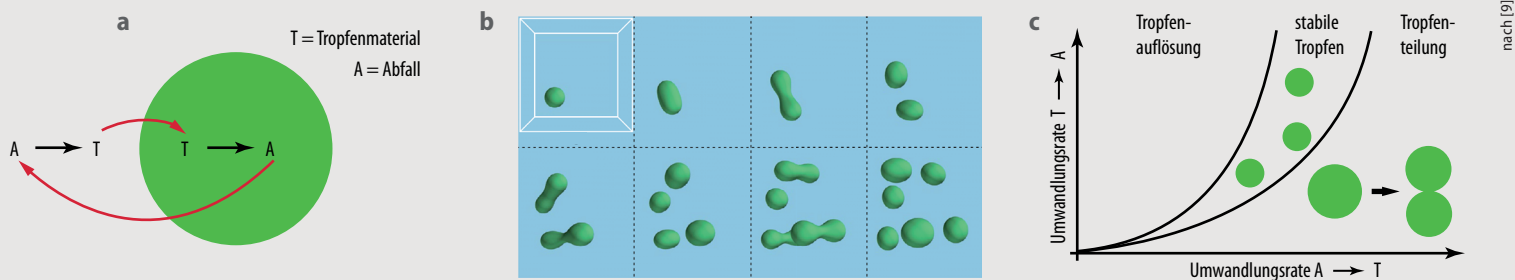


Abb. 6 Chemisch aktive Tropfen können Zyklen von Wachstum und Teilung hervorbringen und stellen damit ein vereinfachtes Modellsystem für präbiotische Zellen dar. Ein einfaches Modell besteht aus zwei Komponenten und dem Lösungsmittel. Das Tropfenmaterial T wird innerhalb des Tropfens abgebaut (a). Die dabei entstehende Komponente A verlässt den Tropfen als Abfall mittels Diffusion. Dieser Abfall wird außerhalb des Tropfens mithilfe eines externen Energiereservoirs wieder in Tropfenmaterial umgewandelt. Diese Energiezufuhr hält das System fern vom Gleichgewicht. Diese chemisch aktiven Tropfen können sich durch den Einfluss chemischer Reaktionen fernab vom Gleichgewicht teilen (b). Je nach Umwandlungsrate von T zu A innerhalb des Tropfens und A zu T außerhalb entstehen Parameterbereiche mit unterschiedlichen Tropfendynamiken (c): Im Falle kleiner Umwandlungsarten A zu T lösen sich Tropfen auf, wobei steigende höhere Umwandlungsarten zunächst stabile Tropfen gleicher Größe und später sich teilende Tropfen erlauben.

imitieren. Der Tropfen entspricht einer synthetischen oder präbiotischen Zelle, die Material aufnehmen kann, also Nährstoffe, und damit das Wachstum treibt. Chemische Reaktionen im Tropfen entsprechen einem präbiotischen Metabolismus, durch den Abfallprodukte entstehen, die den Tropfen verlassen. Die Zyklen von Wachstum und Teilung aktiver Tropfen ähneln dem Verhalten biologischer Zellen: Ein solches Verhalten benötigt keine komplexe Biochemie oder Biomembranen; chemische Reaktionen fern vom Gleichgewicht reichen aus. Aktive Tropfen eignen sich somit als vereinfachte Modelle von Protozellen. Ergänzt man Polymere als Informationsträger [12], zum Beispiel RNA oder DNA, und berücksichtigt stochastische Effekte, entsteht ein mögliches Modell für die Entwicklung und Evolution präbiotischer Zellen aus aktiven Emulsionen.

*

Wir danken Kafa Alameh und Sudarshana Laha für die Hilfe bei den Experimenten für das Titelbild und Louise Jawerth für die in Abb. 2 gezeigten Mikroskopiebilder der FRAP und Fusionskinetik von FUS Proteintropfen. Für die inspirierenden Diskussionen und die enge Zusammenarbeit gilt unser Dank Anthony A. Hyman, Alf Honigmann, Christoph Zechner, Dora Tang, Dieter Braun, Job Boekhoven, Simon Alberti, Thomas Michaels, Chiu Fan Lee und David Zwicker. Außerdem danken wir Louise Jawerth, Patrick McCall, Rabea Seyboldt, Titus Franzmann, Stefano Bo und Tyler Harmon für die zahlreichen Diskussionen zur Thematik dieses Artikels. Vielen Dank an Peter Hänggi für den Hinweis auf die Arbeiten von Sutherland zur Brownschen Molekularbewegung.

Literatur

[1] C. P. Brangwynne et al., *Science* **324**, 1729 (2009)
 [2] A. A. Hyman, C. A. Weber und F. Jülicher, *Annu. Rev. Cell Dev. Biol.* **30**, 39 (2014)
 [3] S. F. Banani et al., *Nat. Rev. Mol. Cell Biol.* **18**, 285 (2017)
 [4] C. A. Weber et al., *Rep. Prog. Phys.* **82**, 064601 (2019)
 [5] S. Saha et al., *Cell* **166**, 1572 (2015)
 [6] C. A. Weber, C. T. Lee und F. Jülicher, *New J. Phys.* **19**, 053021 (2017)
 [7] T. C. Michaels et al., *Annu. Rev. Phys. Chem.* **69**, 273 (2018)
 [8] C. A. Weber et al., *Elife* **14**, e42315 (2019)
 [9] D. Zwicker et al., *Nat. Phys.* **13**, 408 (2017)
 [10] A. I. Oparin, *The Origin of Life*, Macmillan, New York (1938), first published in Russia (1924)

[11] J. B. S. Haldane, *Rationalist Annual* **148**, 3 (1929)
 [12] E. D. Agerschou, C. B. Mast und D. Braun, *Synlett*, **28**, 56 (2017)

Die Autoren

Christoph A. Weber (FV Biologische Physik, FV Chemische Physik und Polymerphysik) studierte Physik an der LMU München und promovierte dort in der Gruppe von Erwin Frey. Im Anschluss ging er als Postdoktorand an das Max-Planck-Institut (MPI) für die Physik komplexer Systeme und arbeitete an membranlosen Kompartimenten. Danach forschte er an der Harvard Universität an aktiven poroelastischen



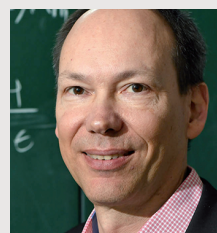
Medien sowie zur Kinetik von Proteinaggregation. Seit Anfang 2018 ist er Gruppenleiter am MPI für Physik komplexer Systeme sowie am Zentrum für Systembiologie.



Lars Hubatsch (FV Biologische Physik) studierte Physik in Dresden und Paris und promovierte am Francis Crick Institute in London. Seit 2018 arbeitet er als Postdoktorand am

MPI für Physik komplexer Systeme und am Zentrum für Systembiologie in Dresden.

Frank Jülicher (FV Biologische Physik, FV Dynamik und Statistische Physik) studierte Physik in Stuttgart und Aachen. Nach der Promotion am Forschungszentrum Jülich und der Universität zu Köln ging er als Postdoktorand an die Simon Fraser Universität Vancouver, Kanada. Er habilitierte sich 2000 an der Université Paris VII. Seit 2002 ist er Direktor am MPI für Physik komplexer Systeme in Dresden und Honorarprofessor für Physik an der TU Dresden.



Dr. Christoph A. Weber, Dr. Lars Hubatsch und Prof. Dr. Frank Jülicher, Max-Planck-Institut für Physik komplexer Systeme, Nöthnitzer Str. 38, 01187 Dresden