

CITOSCHELETRO CENTROSOMA MITOSI e MEIOSI CICLO CELLULARE

La divisione cellulare nella
cellula eucariote e le sue
strutture organizzative

CELLULA EUCARIOTE: CITOSCHELETRO, CENTROSOMA, MITOSI, CICLO CELLULARE

INDICE

In copertina

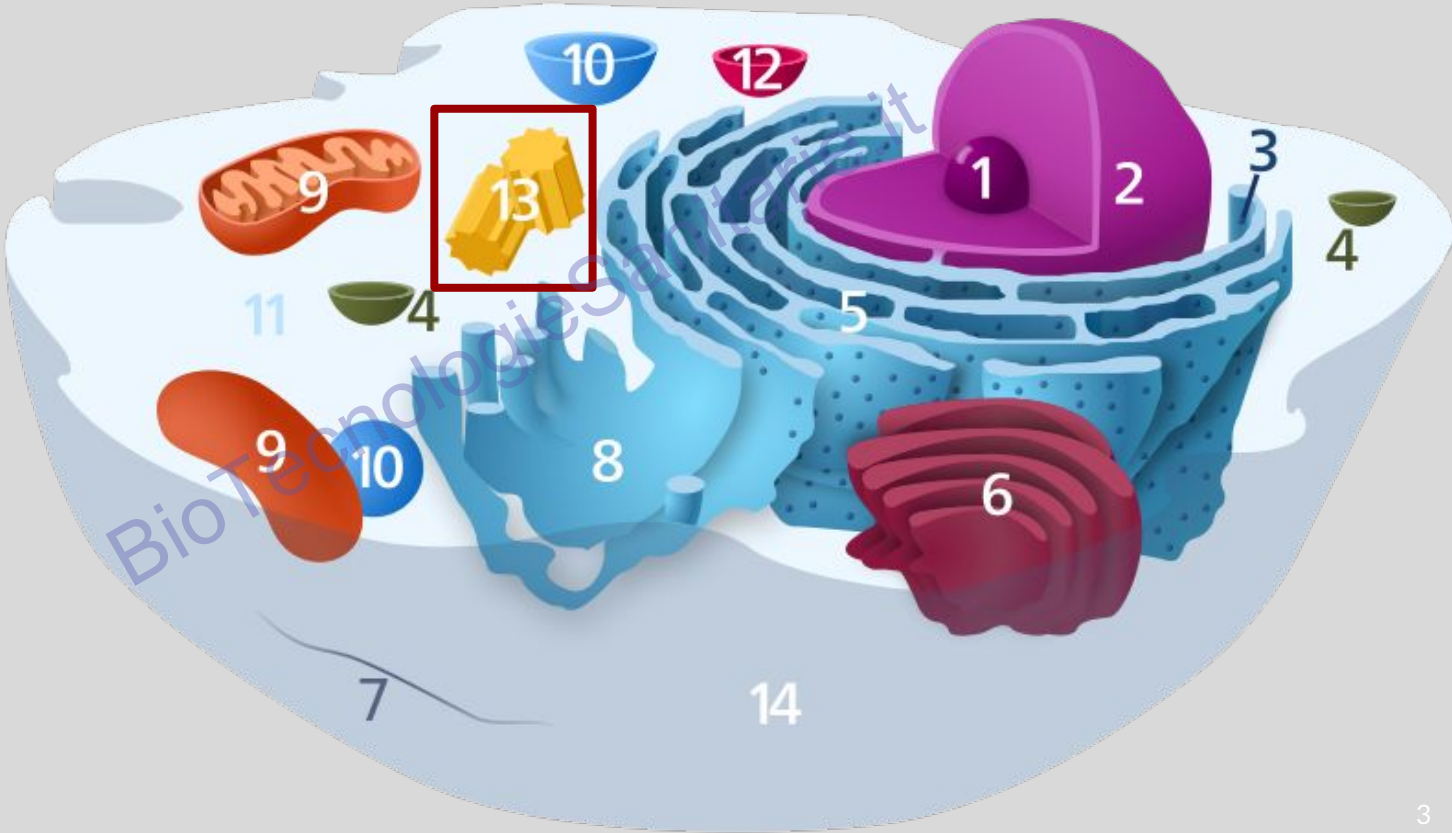
IL CITOSCHELETRO DELLA CELLULA
EUCARIOTE

In rosso i filamenti di actina, in verde i
microtubuli

By <http://rsb.info.nih.gov/ij/images/>, Public Domain,
<https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=655748>

1. [Introduzione: citoscheletro](#)
 2. [Centrosoma e centrioli](#)
 3. [Mitosi](#)
 4. [Citodieresi](#)
 5. [Ciclo cellulare](#)
 6. [Meiosi](#)
 7. [Photo credits](#)
-

INTRODUZIONE



INTRODUZIONE: il citoscheletro

Tutte le cellule degli esseri viventi (dai batteri agli eucarioti) presentano un fitto intreccio di filamenti e tubuli interconnessi che si estendono dal nucleo (o nucleoide) alla membrana cellulare.

Si tratta di una vera e propria intelaiatura 3D interna che è utilizzata sia come supporto che per il movimento e che è costruita da proteine globulari.

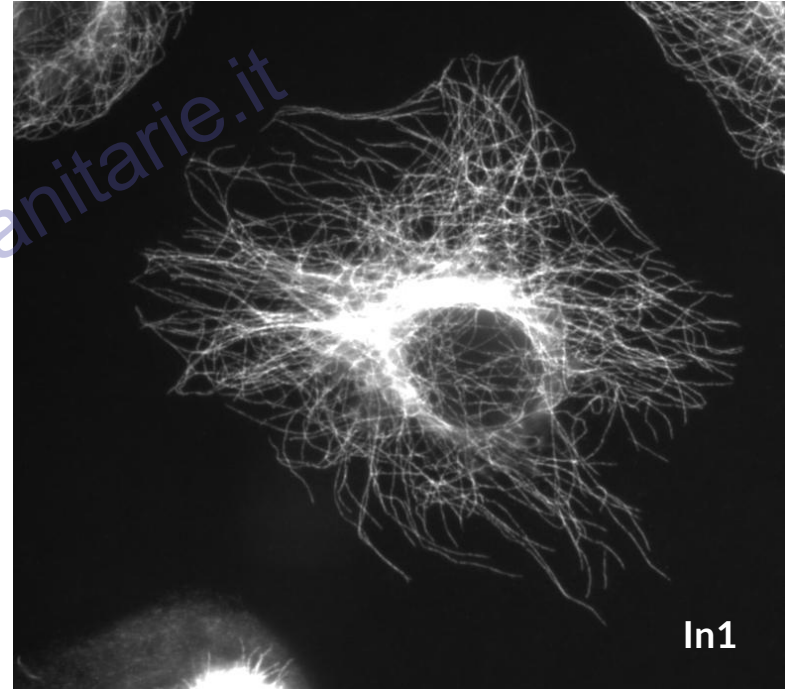
L' **actina** forma i microfilamenti e la **tubulina** i microtubuli.

Questo è il **citoscheletro**.

INTRODUZIONE: il citoscheletro

Negli eucarioti il citoscheletro è una struttura dinamica in cui le proteine strutturali si assemblano o disassemblano a seconda delle richieste della cellula nel suo ciclo vitale.

Il citoscheletro può essere diverso nei vari tipi cellulari a seconda della loro funzione specifica.

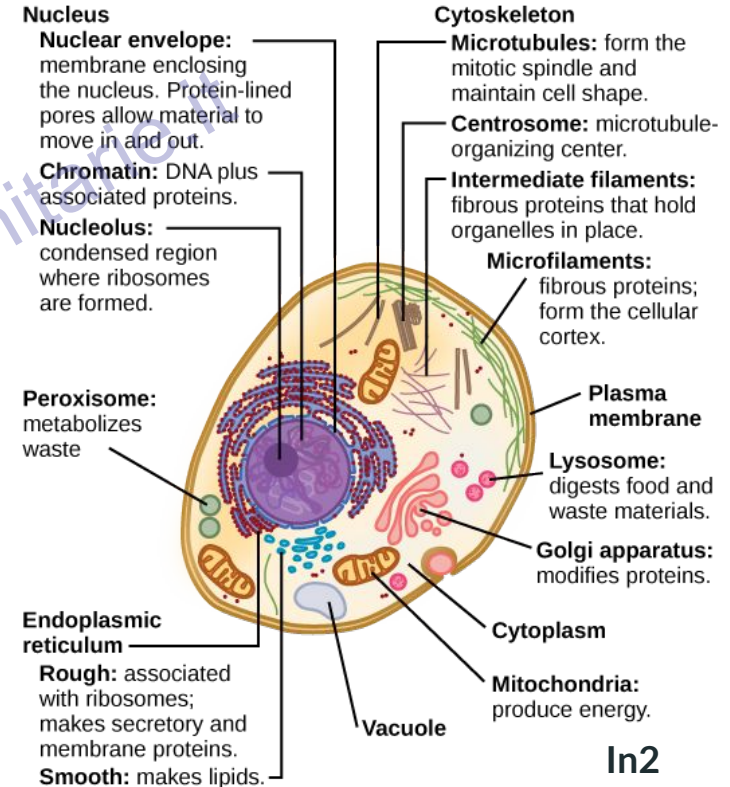


Microtubuli in una cellula

INTRODUZIONE: il citoscheletro

Come si può vedere nel disegno oltre ai microtubuli e ai microfilamenti fanno parte del citoscheletro anche i filamenti intermedi e il centrosoma di cui parleremo tra poco.

Tutte queste strutture proteiche sono interconnesse tra di loro da un sistema di filamenti proteici molto più sottile: il reticolo microtrabecolare.



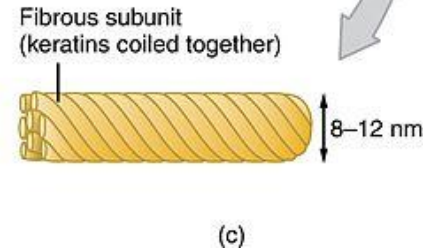
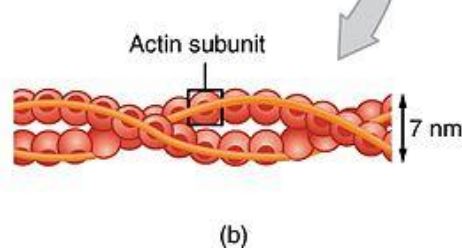
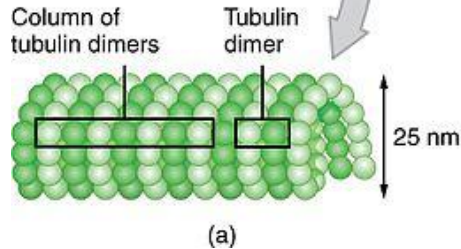
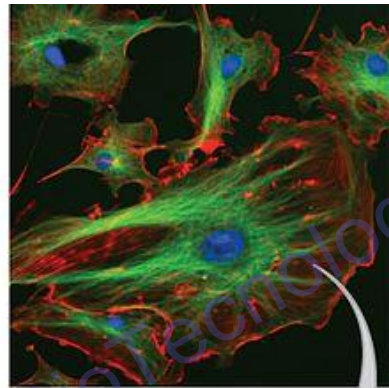
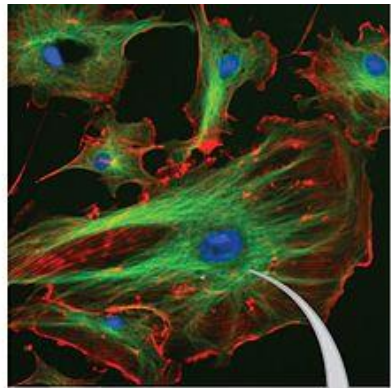
INTRODUZIONE: il citoscheletro

Molteplici sono le funzioni del citoscheletro vista anche la sua dinamicità:

- interagisce con l'ambiente extracellulare
- rinforza la membrana plasmatica e la membrana nucleare
- consente l'endo- e l'esocitosi e la formazione degli pseudopodi
- consente il movimento di tutti i tipi di vescicole all'interno del citoplasma e degli organelli
- interviene nella divisione cellulare formando il fuso mitotico
- permette la contrazione delle fibre muscolari
- è la struttura portante degli assoni e dei dendriti delle cellule nervose

INTRODUZIONE: il citoscheletro

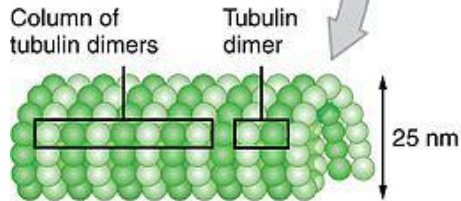
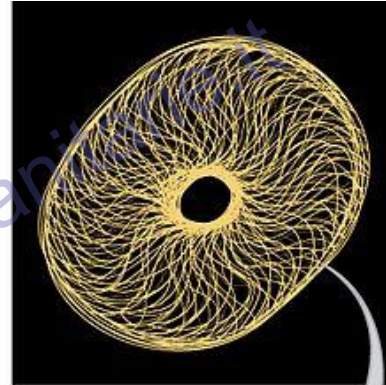
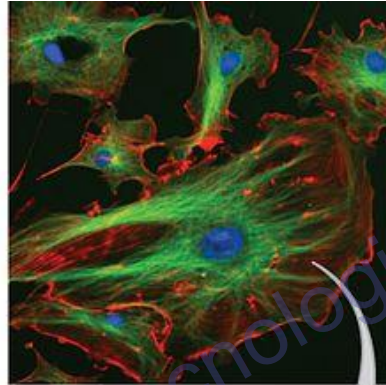
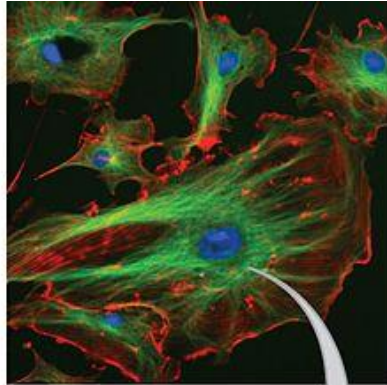
E passiamo a vedere ora la struttura molecolare delle singole strutture



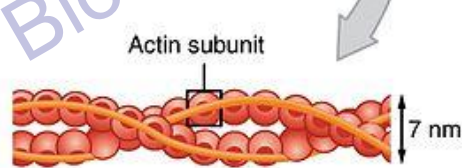
I **microfilamenti**, al centro (rossi nella foto), sono formati da actina, una proteina costituita da monomeri allineati in filamenti avvolti ad elica (diametro 6-9 nm)

In3

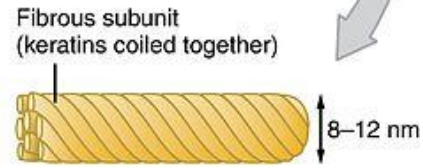
INTRODUZIONE: il citoscheletro



(a)



(b)

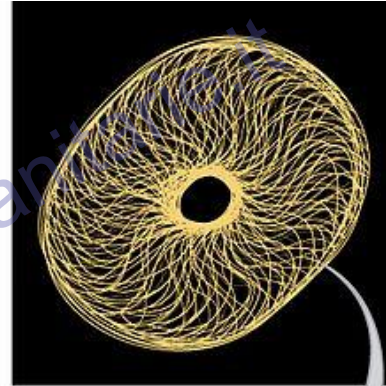
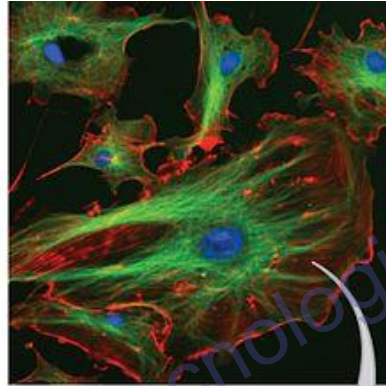
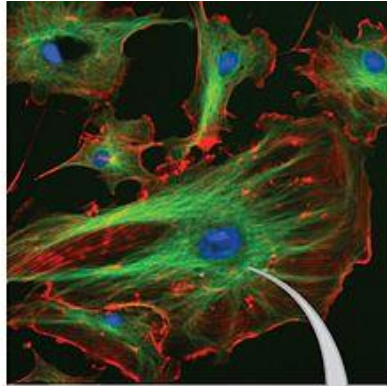


(c)

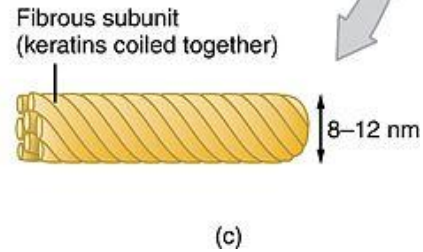
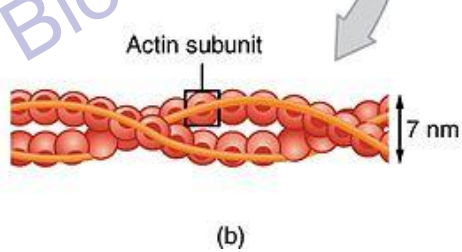
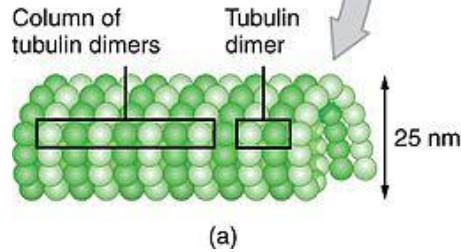
I **microtubuli**, a sinistra (verdi nella foto), sono formati da tubulina, una proteina costituita da due tipi di monomeri (tubulina α e tubulina β) allineati a formare strutture cilindriche cave del diametro di 25 nm

In3

INTRODUZIONE: il citoscheletro

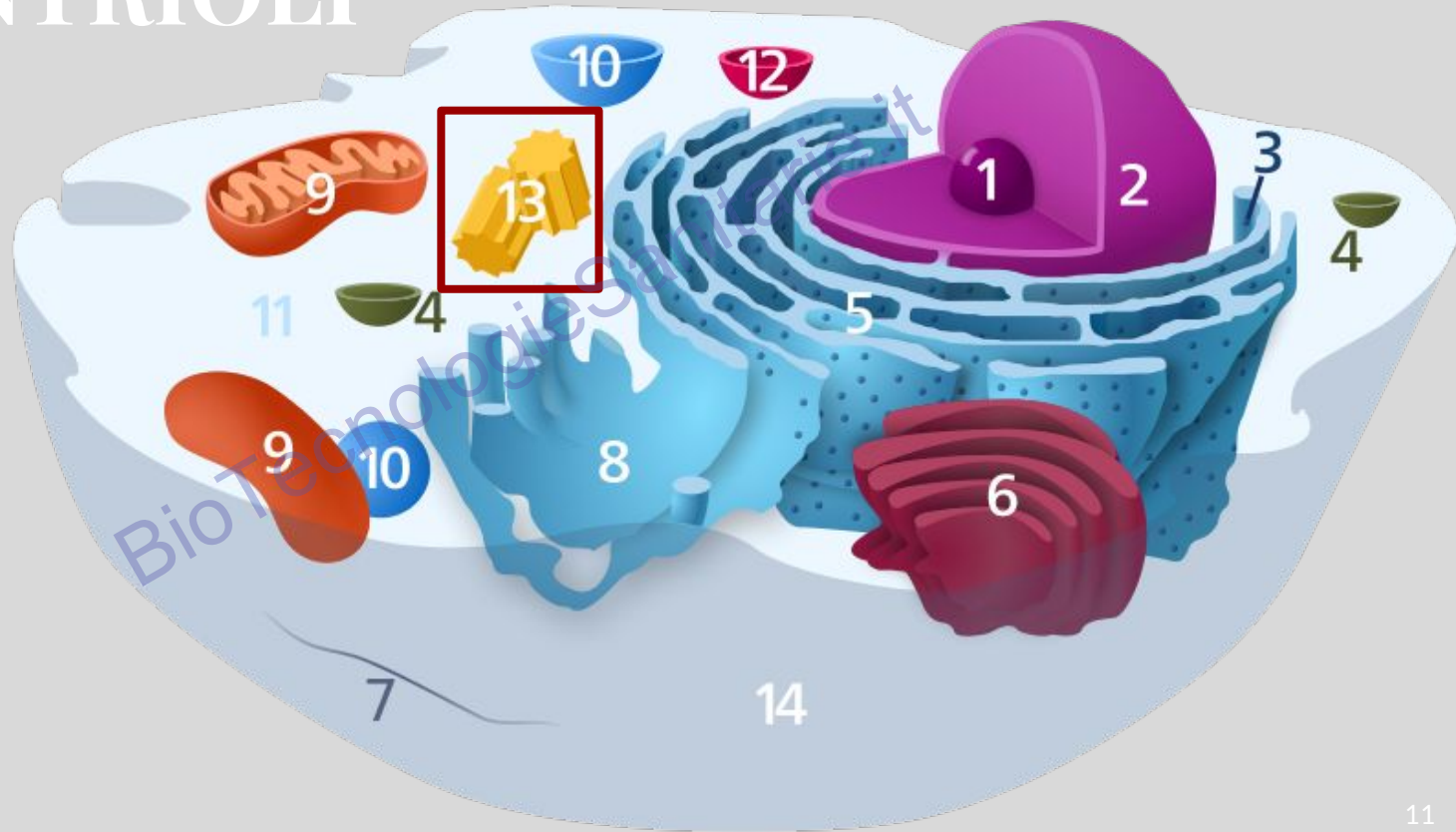


I **filamenti intermedi**, a destra, sono formati da proteine filamentose come l' α -cheratina. Il loro diametro è di circa 10 nm.



In3

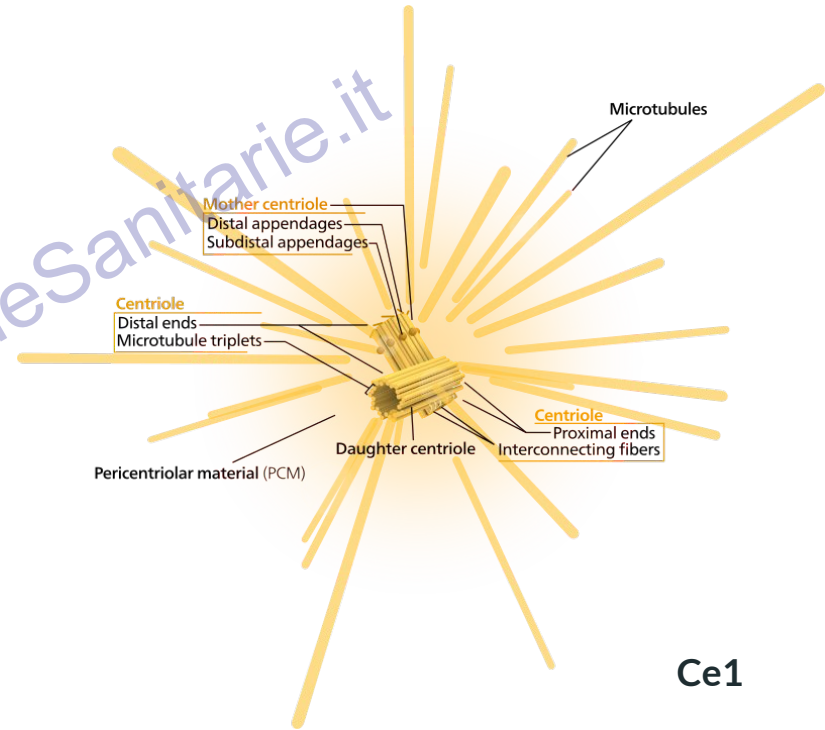
CENTROSOMA E CENTRIOLI



CENTROSOMA E CENTRIOLI

Ora che conosciamo la struttura del citoscheletro possiamo passare all'esame dei centrioli e del centrosoma.

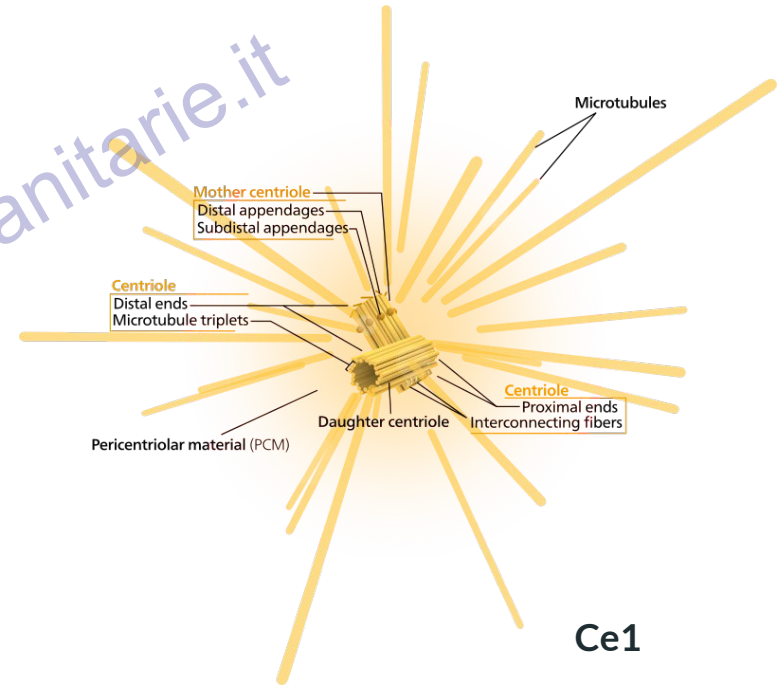
Potremmo definire il **centrosoma** come il principale centro organizzatore dei microtubuli e regolatore del ciclo vitale della cellula.



CENTROSOMA E CENTRIOLI

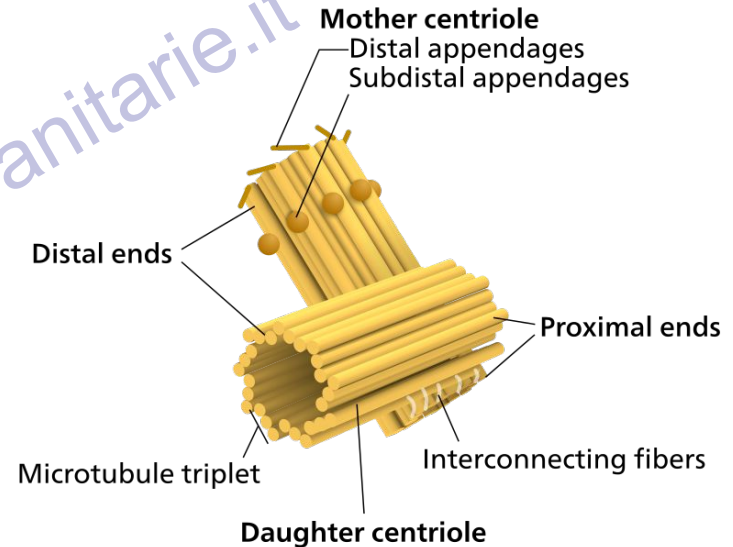
Il centrosoma è formato da una coppia di **centrioli** disposti perpendicolarmente e circondati da una massa amorfa di proteine chiamata **materiale pericentriolare**.

Il compito principale del materiale pericentriolare è l'organizzazione, formazione e demolizione dei microtubuli.



CENTROSOMA E CENTRIOLI

Ogni centriolo ha una struttura cilindrica cava formata da nove triplette di microtubuli (la proteina strutturale è ovviamente la tubulina) ed è dotato di appendici alle estremità.

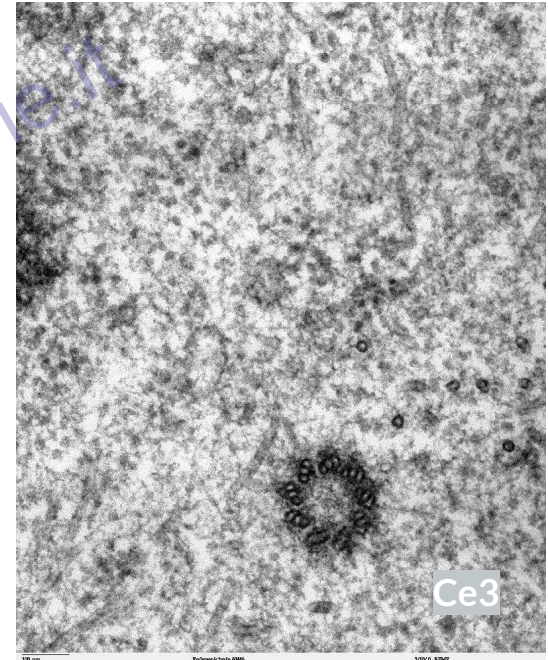


Ce2

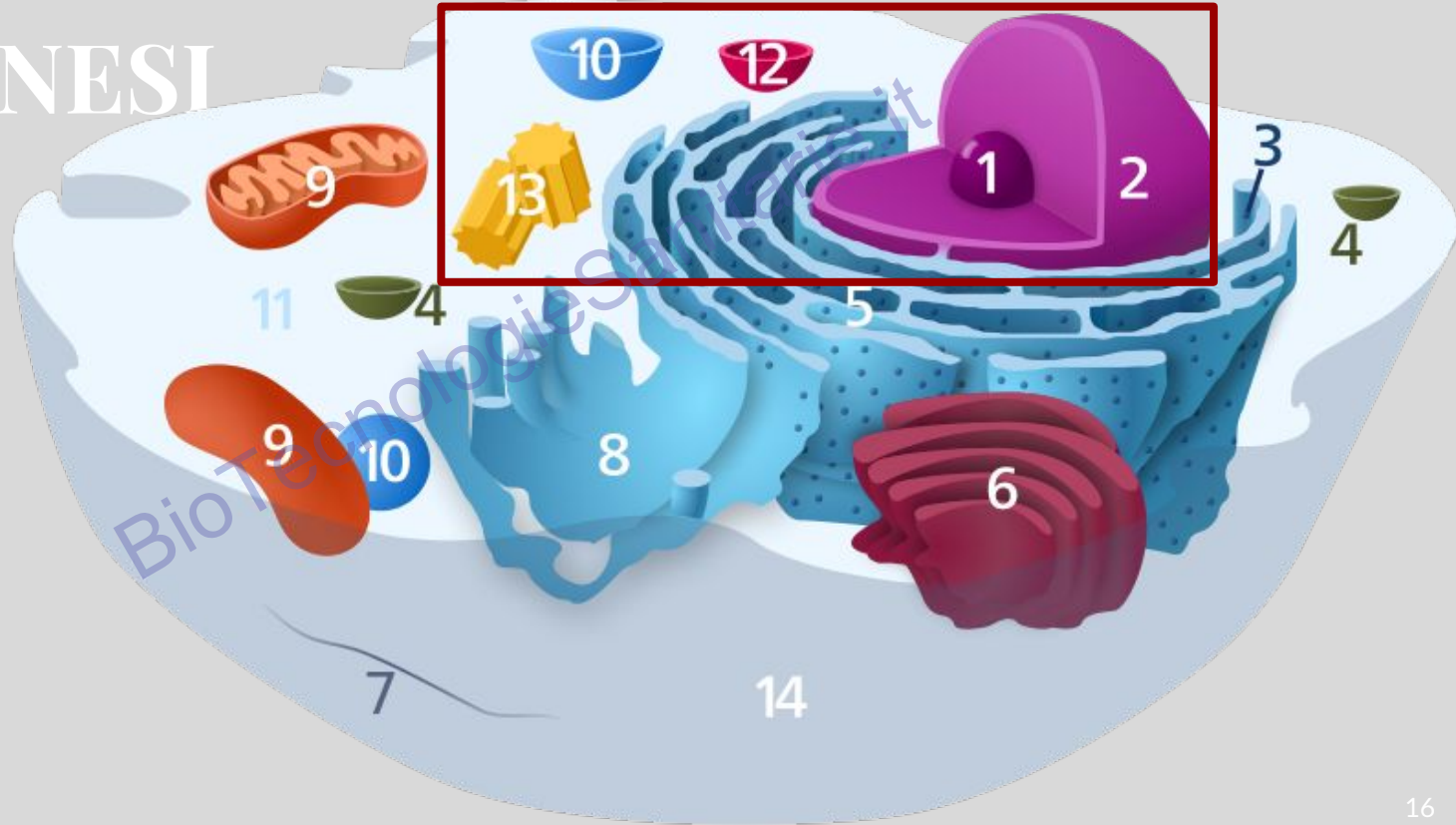
CENTROSOMA E CENTRIOLI

Nella foto di una cellula di un embrione di topo, scattata al microscopio elettronico, è ben visibile, in basso, la sezione trasversale di un centriolo.

Ma a che cosa servono i centrioli? svolgono un ruolo fondamentale nella mitosi.

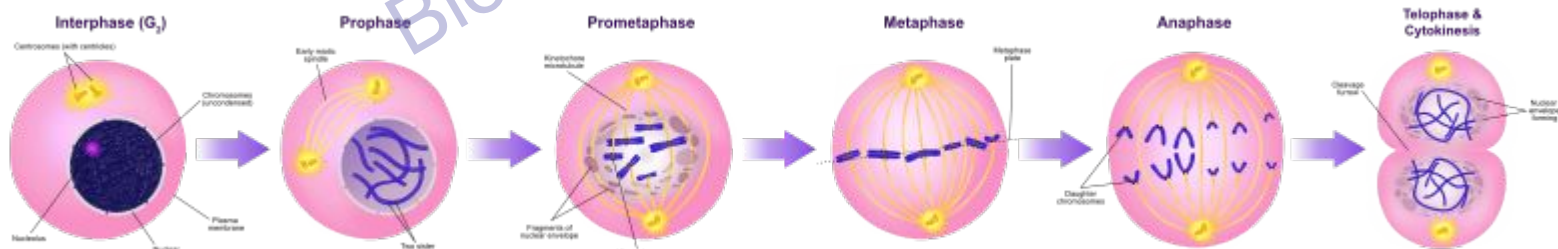


MITOSI OVVERO CARIOCINESI



MITOSI

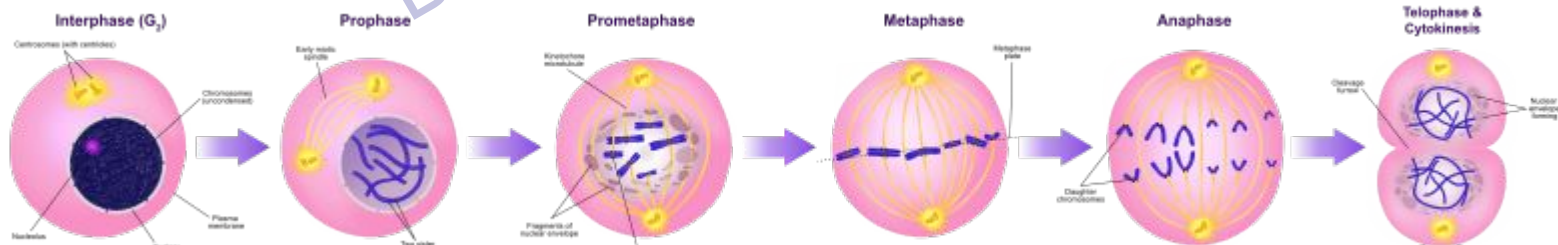
La **mitosi** è la divisione del nucleo di una cellula eucariote. Viene anche chiamata **cariocinesi**. Si tratta di un processo piuttosto complesso che comporta la duplicazione dei cromosomi (che avviene prima della mitosi vera e propria) e la loro precisa separazione in modo che le due cellule che si ottengono dalla progenitrice siano assolutamente identiche dal punto di vista genetico. Quindi, la divisione del nucleo deve essere seguita dalla ripartizione del citoplasma e degli organuli cellulari.



MITOSI

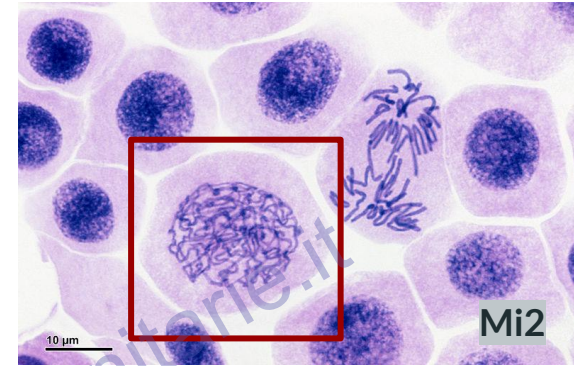
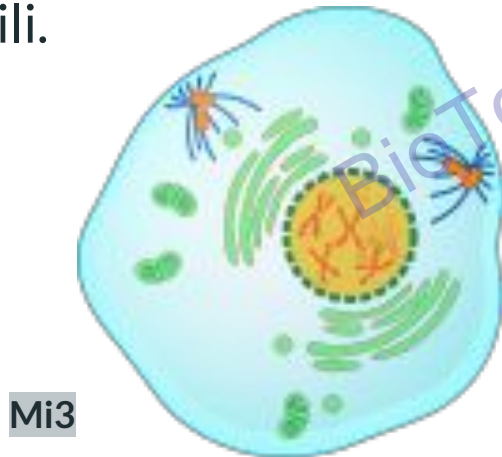
A scopo didattico l'intero processo viene suddiviso in quattro fasi.

- Profase: ogni cromosoma, diviso in due cromatidi fratelli, è distinguibile al microscopio
- Metafase: i cromosomi formano la piastra equatoriale
- Anafase: i due cromatidi fratelli si separano e si dirigono verso i poli
- Telofase: si forma la membrana nucleare intorno a ciascun gruppo di cromosomi

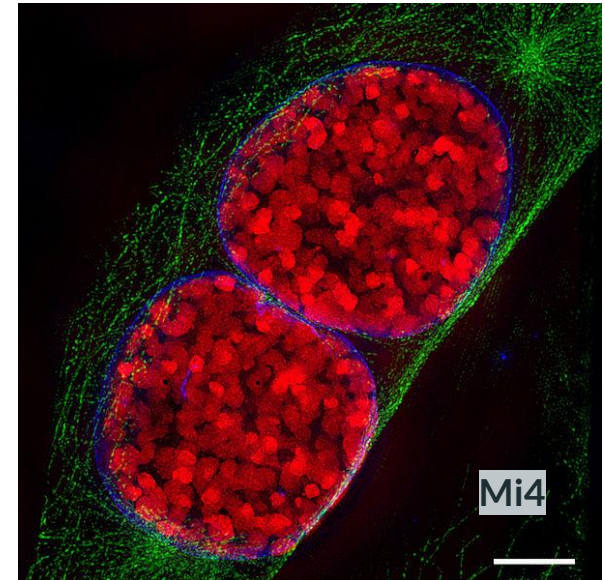


MITOSI

Profase: ogni cromosoma è ben visibile all'interno della cellula ed è diviso in due cromatidi fratelli uniti dal centromero. Il nucleolo e la membrana nucleare non sono più visibili.

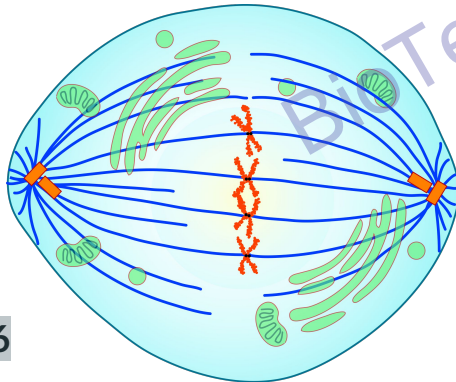


Di sopra: cellule di radice di cipolla in mitosi. Nel riquadro cellula in profase.
A sinistra: disegno
A destra: due nuclei di cellule di topo in profase con cromosomi in rosso e microtubuli nel citoplasma in verde.

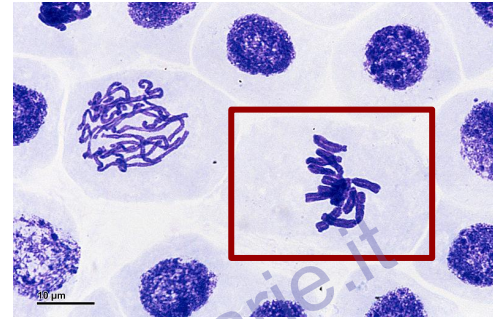


MITOSI

Metafase: si forma il fuso mitotico.
 Microtubuli si estendono tra i due poli opposti. I cromosomi si collegano alle fibre del fuso tramite i centromeri nel piano equatoriale della cellula.



Mi6

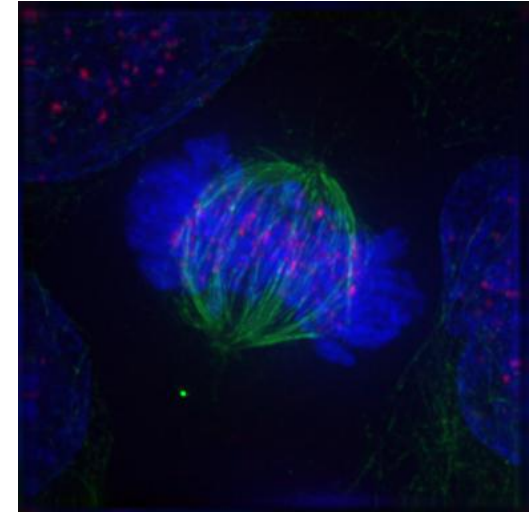


Mi5

Di sopra: cellule di radice di cipolla in mitosi. Nel riquadro cellula in metafase.

A sinistra: disegno

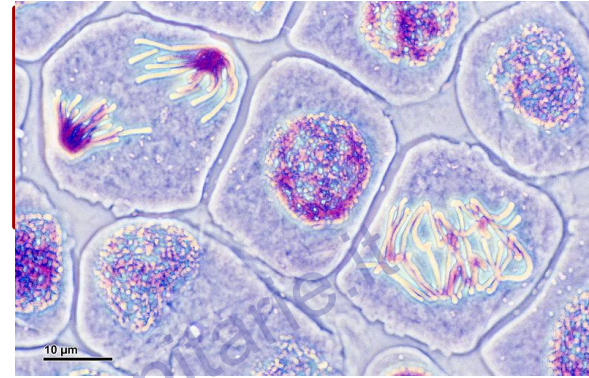
A destra: cellula in metafase; in blu i cromosomi, in verde i microtubuli del fuso mitotico



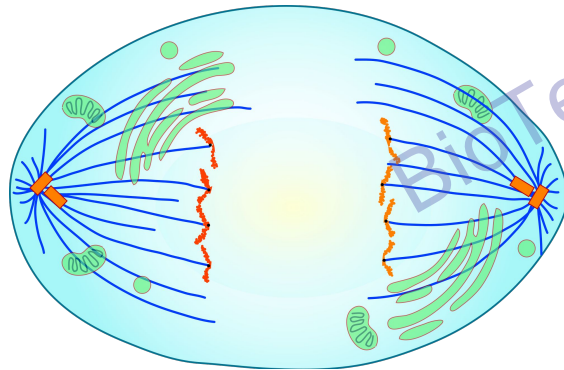
Mi7

MITOSI

Anafase: i cromatidi fratelli si separano perché il centromero si divide e si spostano verso i poli opposti della cellula.



Mi8

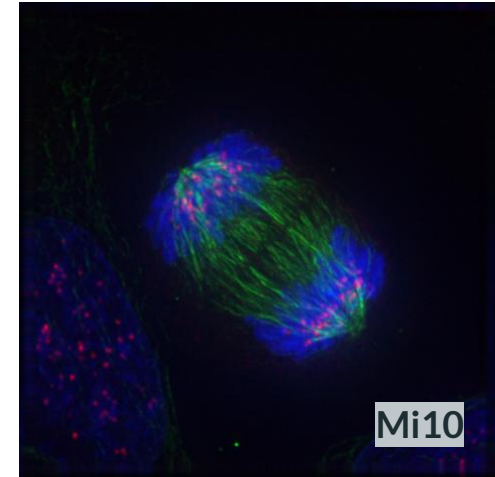


Mi9

Di sopra: cellule di radice di cipolla in mitosi. Nel riquadro cellula in anafase.

A sinistra: disegno

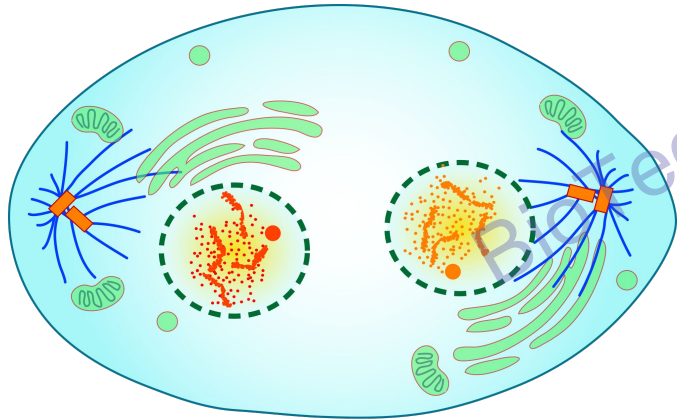
A destra: cellula in anafase; in blu i cromosomi, in verde i microtubuli del fuso mitotico



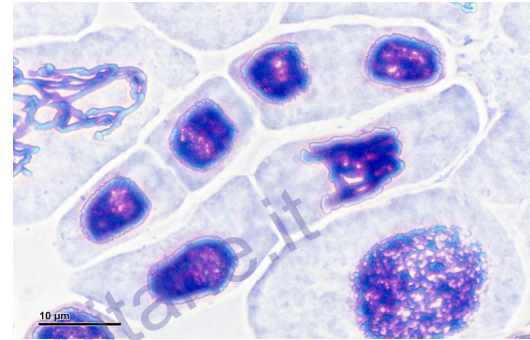
Mi10

MITOSI

Telofase: i cromosomi gradualmente perdono la loro visibilità, si riforma il nucleolo e la membrana nucleare.



Mi12

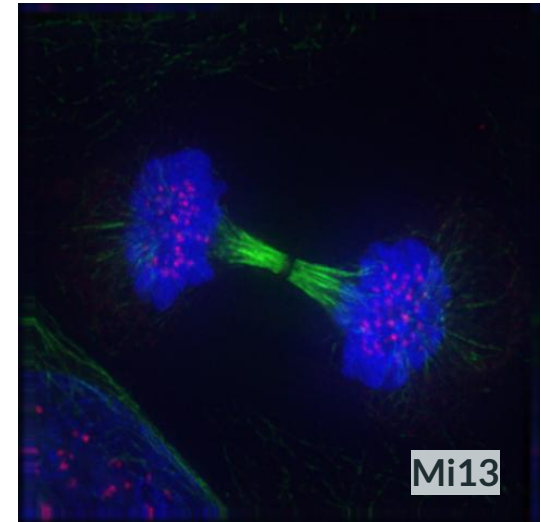


Mi11

Di sopra: cellule di radice di cipolla in mitosi. Nel riquadro cellula in telofase.

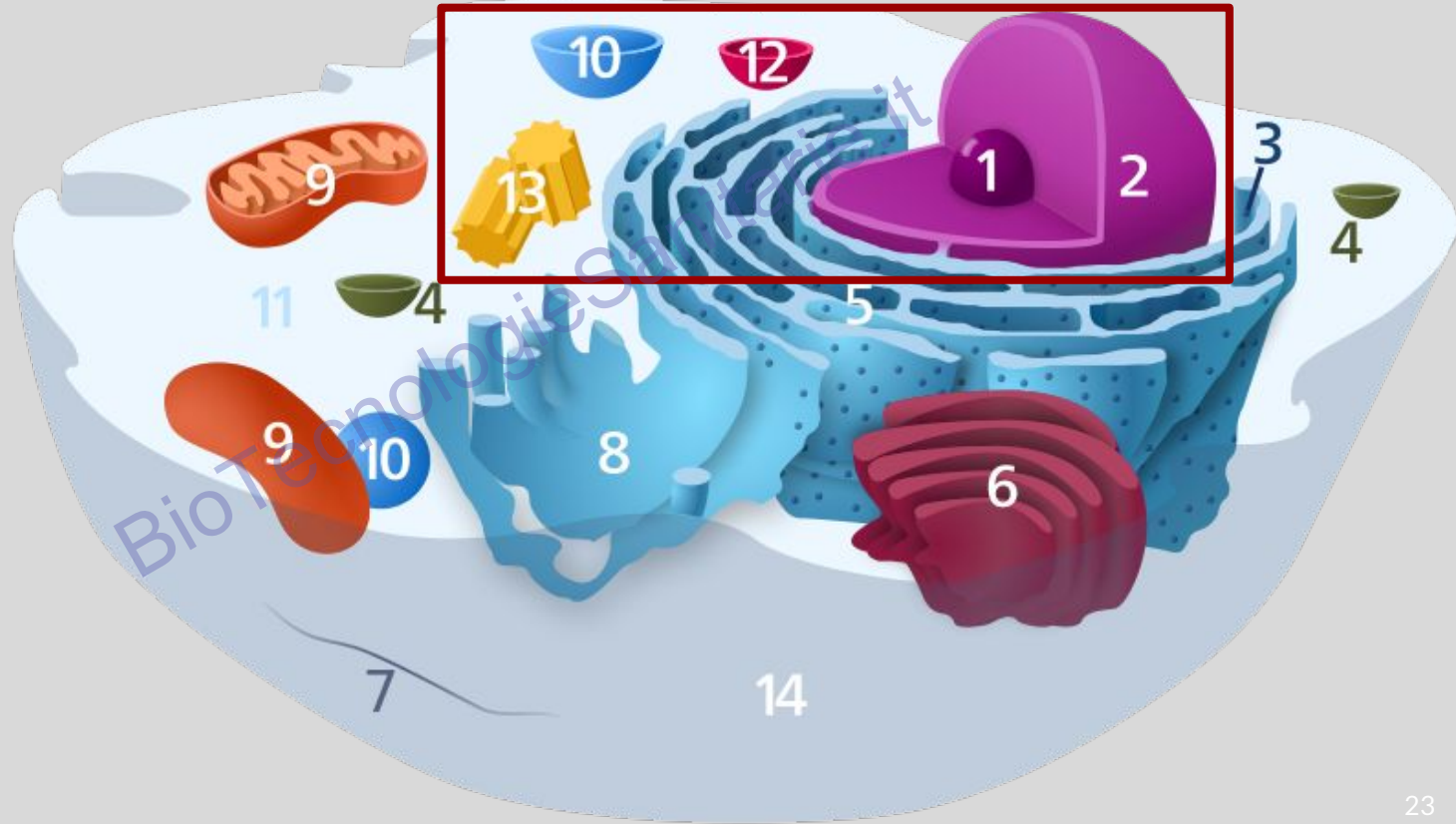
A sinistra: disegno

A destra: cellula in telofase; in blu i cromosomi, in verde i microtubuli del fuso mitotico



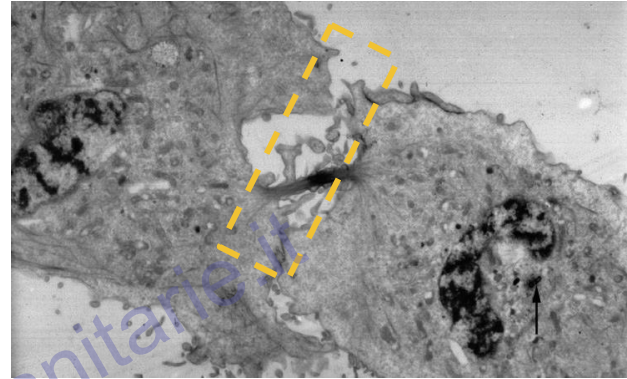
Mi13

CITODIERESI

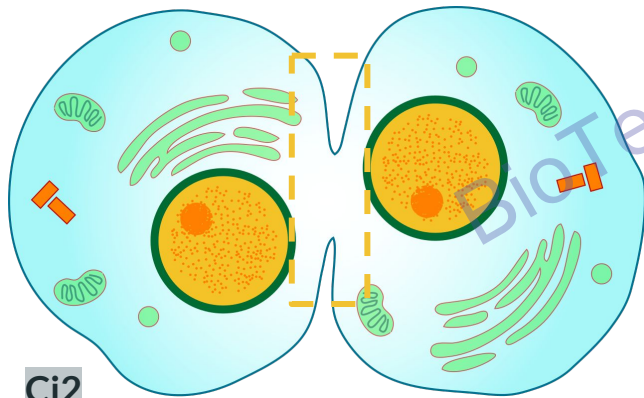


CITODIERESI

Citodieresi o citocinesi: quando i 2 nuovi nuclei si separano comincia a comparire una strozzatura in corrispondenza del piano equatoriale della cellula dovuta ai movimenti delle fibre di actina. I vari organelli si raggruppano intorno ai due nuclei, la strozzatura si evidenzia sempre di più fino a separare completamente le due cellule.

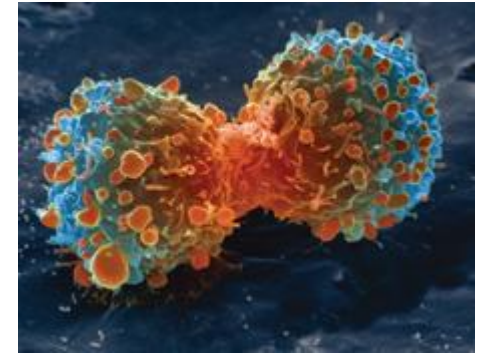


Ci1



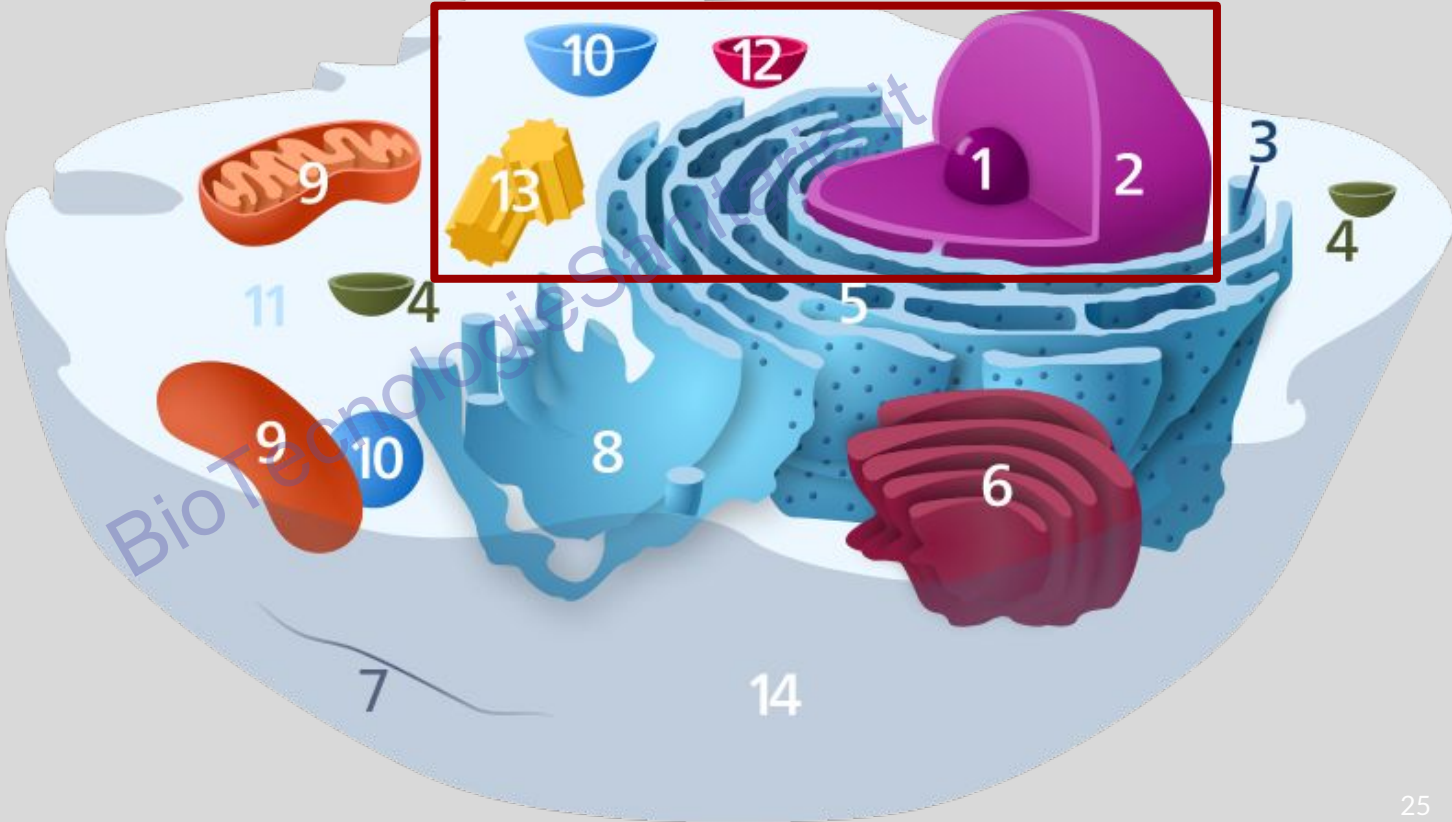
Ci2

Di sopra: cellule in citodieresi. Nel riquadro la zona di separazione evidenziata anche nel disegno.
A sinistra: disegno
A destra: cellula di cancro polmonare in citodieresi.



Ci3

CICLO CELLULARE



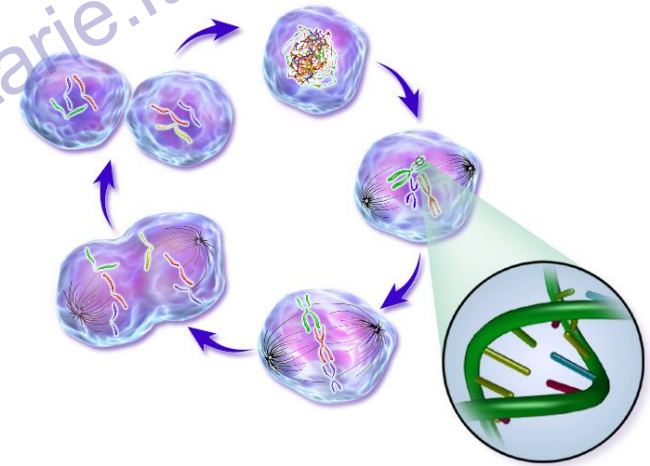
CICLO CELLULARE

Ciclo cellulare: nelle diapositive precedenti abbiamo visto che il citoscheletro è indispensabile per la divisione del nucleo in due nuclei e poi nella ripartizione del citoplasma intorno ad essi. In questo modo si formano due cellule figlie che sono geneticamente uguali alla cellula progenitrice ma la porzione citoplasmatica circostante al nucleo certamente non lo è viste le modalità della citocinesi. Le due cellule dovranno a questo punto lavorare per ripristinare le dimensioni della cellula da cui sono derivate e la composizione in organuli e molecole.

CICLO CELLULARE

Una volta completata questa fase e dopo aver duplicato i cromosomi, le cellule potranno entrare in divisione di nuovo.

In pratica questo è il **ciclo cellulare**, cioè il tempo che intercorre tra il momento in cui le cellule si originano da una divisione e il momento in cui esse stesse vanno incontro alla loro divisione.

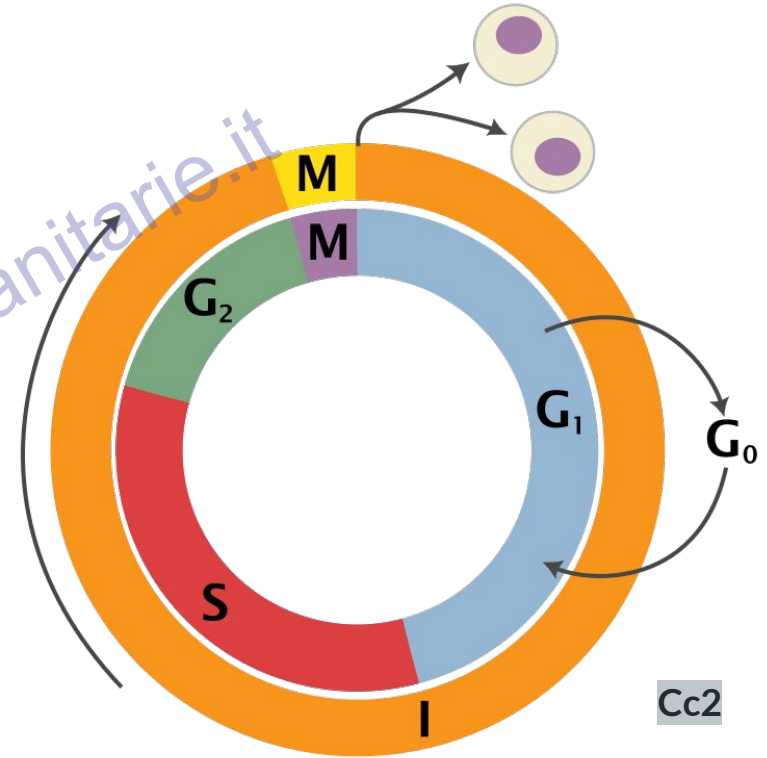


Ciclo cellulare

Cc1

CICLO CELLULARE

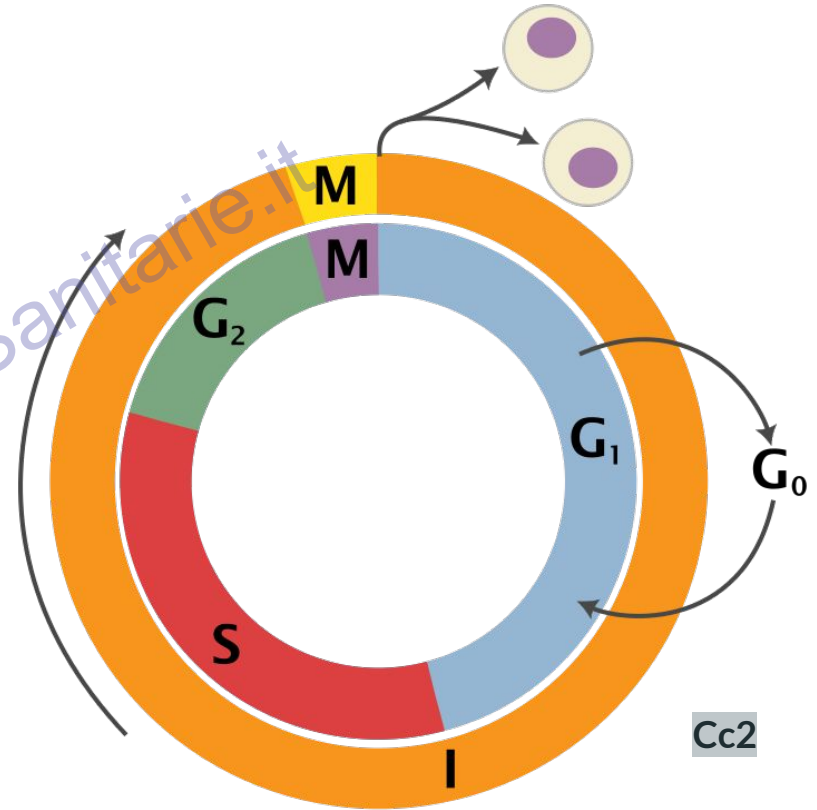
Il ciclo cellulare ha una durata diversa a seconda del tipo di cellula e di diverse condizioni. Ad esempio, in alcuni organismi pluricellulari, con la differenziazione, le cellule perdono la capacità di dividersi, a volte temporaneamente. Quindi rimangono in una fase di riposo. In ogni caso subito dopo la citocinesi si avvia la fase G_1 . G sta per gap. Se non si passa agli step successivi G_1 è detta G_0 .



CICLO CELLULARE

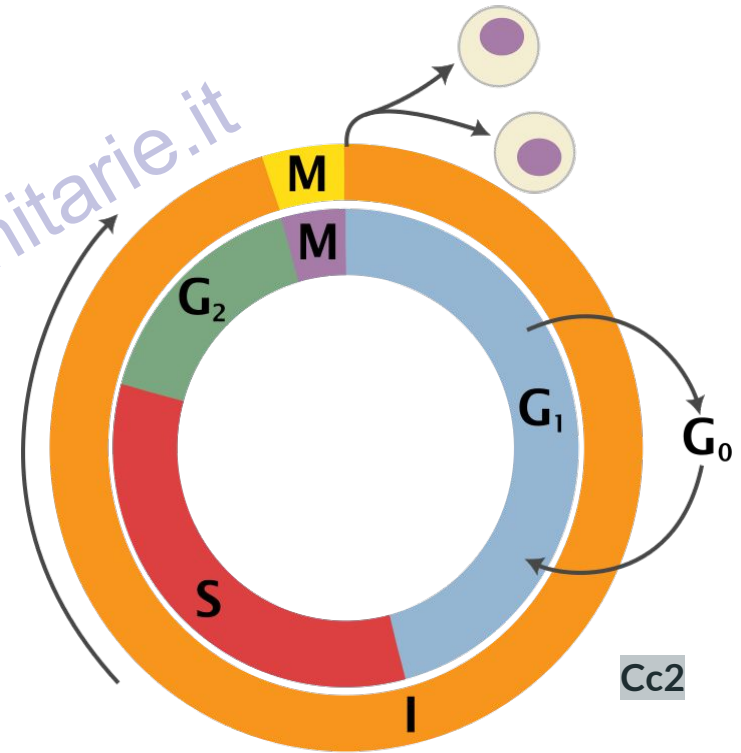
Poi abbiamo la **fase S** (dove S sta per Synthesis), seguita dalla **fase G₂** e poi dalla **M** (M = mitosi). In pratica G₁, S e G₂ possono essere raggruppate nell'**interfase (I)** che è l'intervallo di tempo tra una mitosi e la successiva.

Ma cosa avviene nelle varie fasi?



CICLO CELLULARE

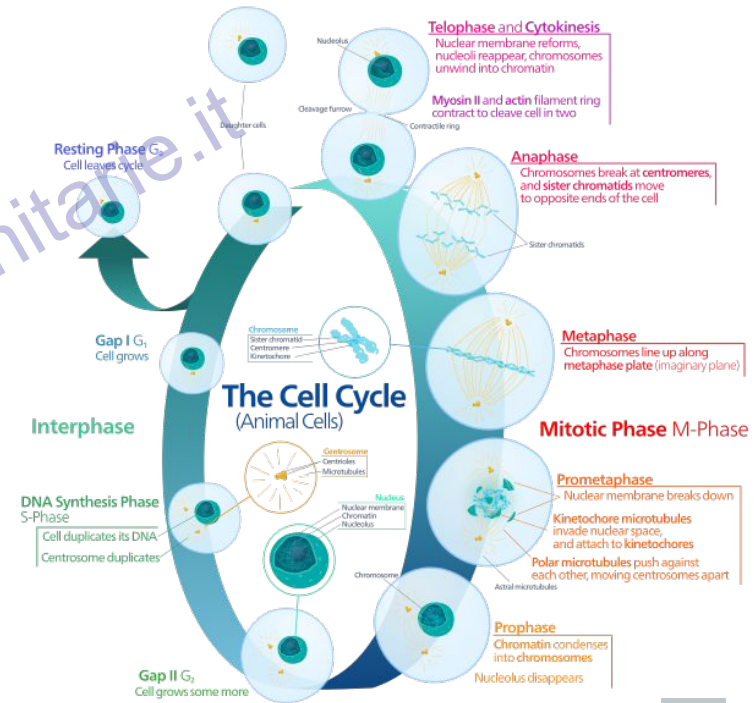
La fase G_1 e la fase G_2 sono caratterizzate da una intensa sintesi proteica; a tutti gli effetti sono un momento di attiva ricostruzione. Nello stesso tempo si formano dei sistemi di controllo (checkpoint). Infatti il ciclo cellulare è molto delicato e una fase è concatenata alla successiva. Se non c'è un segnale di via libera non si passa alla S o alla M che sono essenziali. E il segnale di via libera viene dato quando sono state completate tutte le operazioni in G_1 e G_2 .



CICLO CELLULARE

Il primo checkpoint (G_1/S) assicura che tutto sia pronto per la duplicazione dei cromosomi che si verifica appunto nella fase S. Il secondo checkpoint controlla il passaggio alla mitosi (M).

I checkpoint sono dovuti all'azione di chinasi ciclina-dipendenti (CDK). Le chinasi sono proteine dipendenti dalle cicline, anch'esse proteine instabili che si accumulano in momenti specifici del ciclo cellulare e che attivano le chinasi. La situazione è resa più complessa dalla presenza di inibitori che possono agire sul complesso chinasi-ciclina.



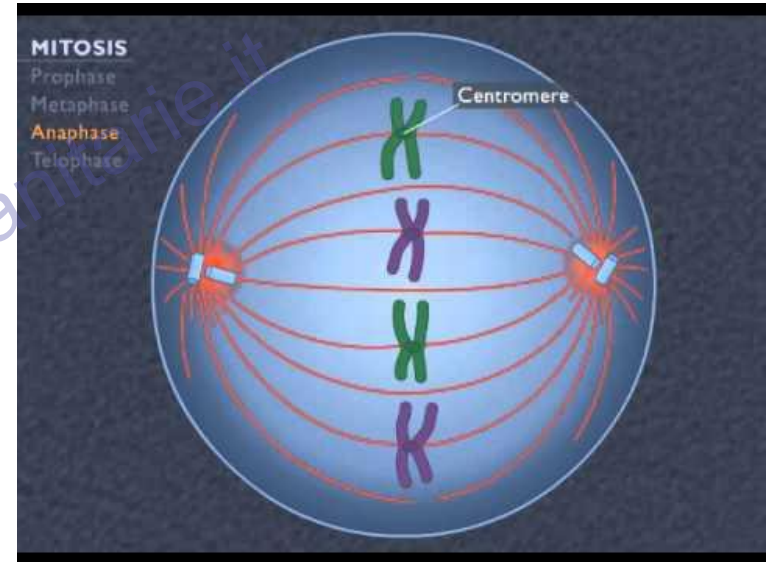
CICLO CELLULARE

Prima di passare all'altro processo di divisione cellulare, la meiosi, è importante fare il punto della situazione.

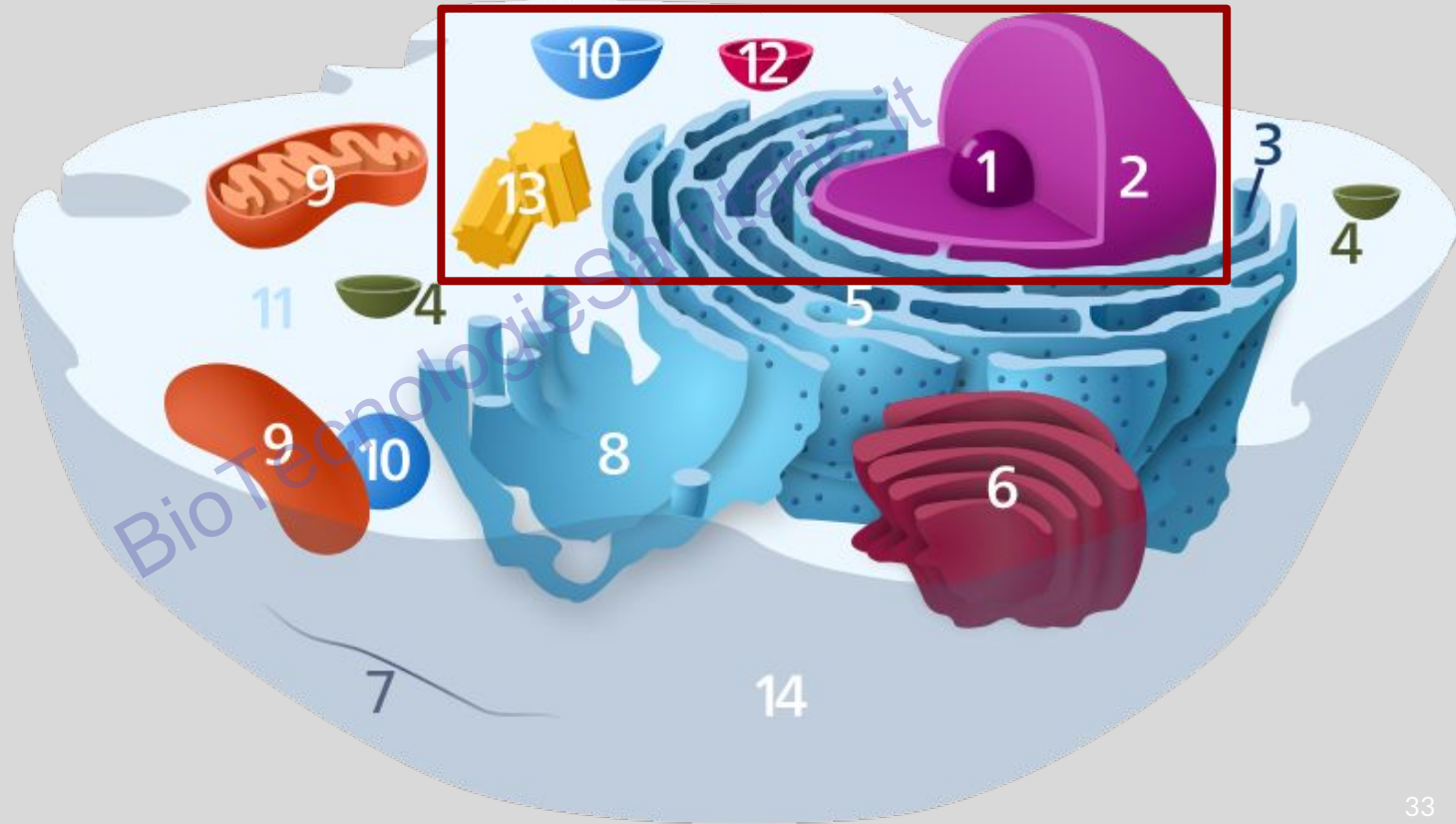
Ricordare il ciclo cellulare e dove si inserisce correttamente la mitosi. E poi ripercorrere le tappe della mitosi, una per una.

Il percorso viene proposto con un video in inglese che aiuta ad imparare sempre meglio questa lingua.

Il video è sottotitolato e non presenta nessuna difficoltà.



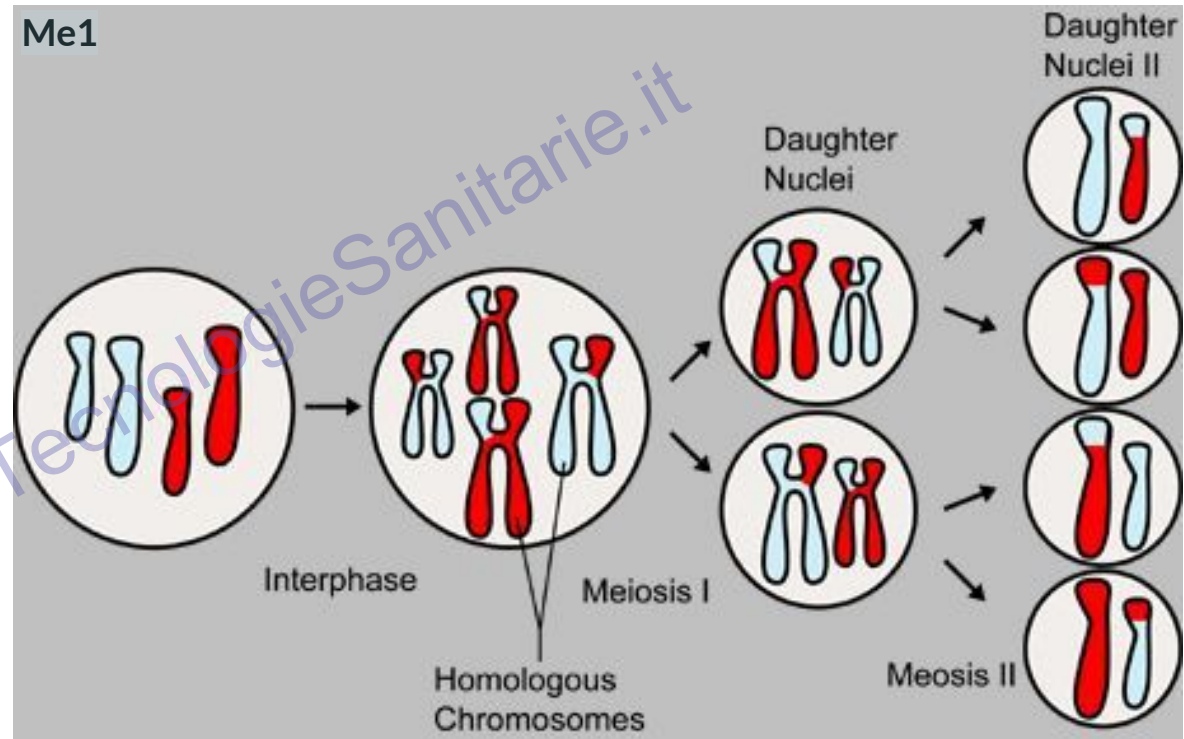
MEIOSI



MEIOSI

La **meiosi** è una modalità di divisione che, a partire da una cellula diploide, dà origine a quattro cellule con corredo cromosomico dimezzato, vale a dire aploide.

Pertanto una cellula umana con 23 coppie di cromosomi forma 4 cellule con 23 cromosomi ciascuna.



MEIOSI

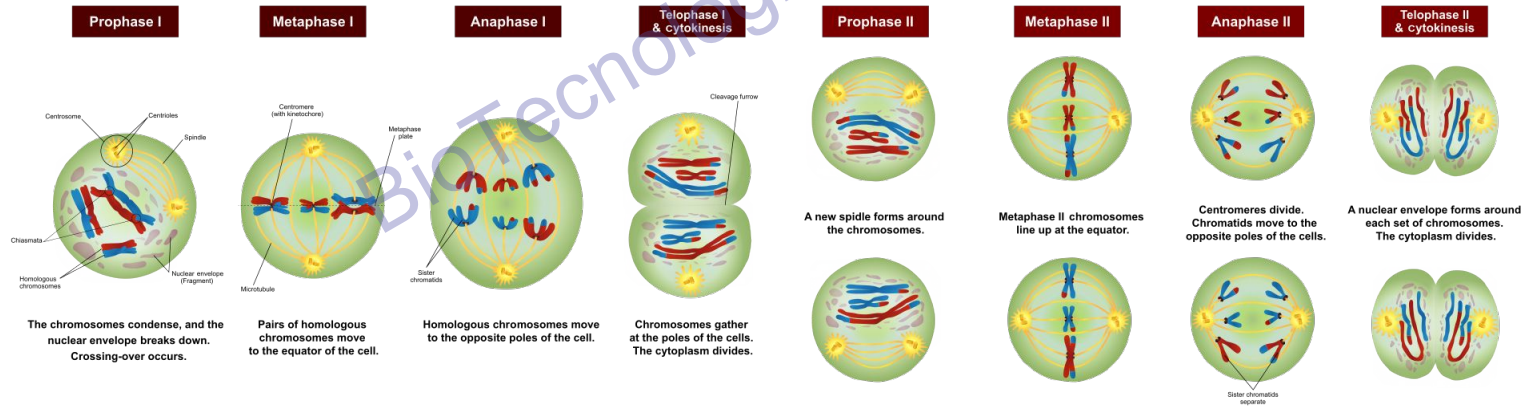
Quali sono le cellule del corpo umano che necessitano di un corredo cromosomico dimezzato? ovviamente le cellule germinali, cellula uovo e spermatozoo (nella foto). Infatti dovendo fondere i loro nuclei nella fecondazione è necessario che ognuno porti solo la metà dei cromosomi tipici della nostra specie.



MEIOSI

Ma torniamo alla meiosi.

Il processo è piuttosto complesso e comporta due divisioni successive ma con le analogie alla divisione classica che già conosciamo bisogna ricordare anche alcune significative differenze. Vediamo i vari stadi passo, passo partendo da una cellula diploide con tre coppie di cromosomi.

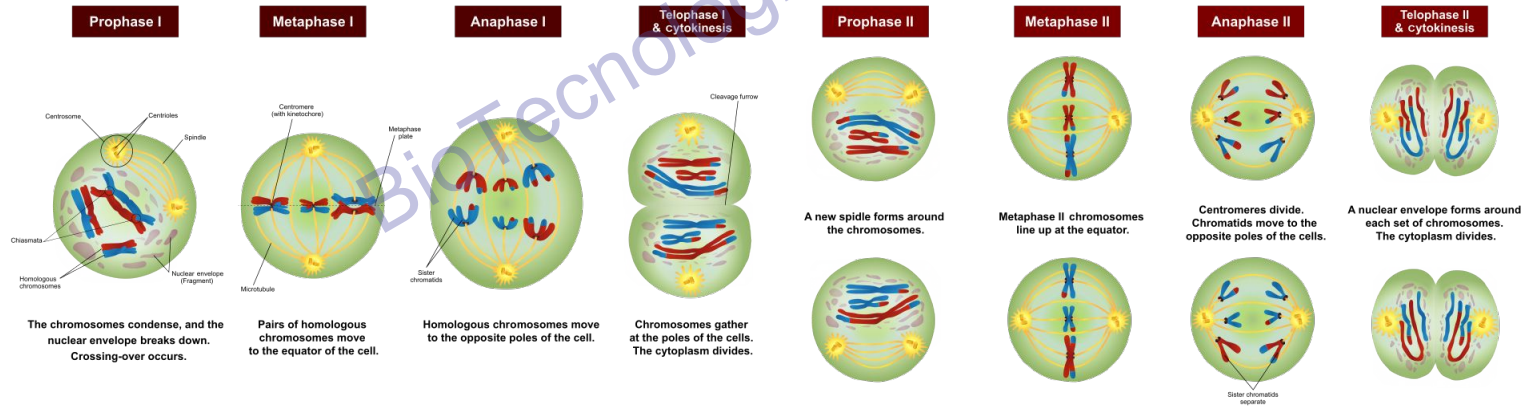


MEIOSI

I divisione meiotica (fase riduzionale).

I cromosomi si sono già duplicati durante l'interfase (fase S). Per cui ogni cromosoma è formato da due cromatidi collegati al centromero.

Nella profase, più lunga e complessa rispetto alla mitosi, i cromosomi omologhi si appaiano e avviene uno scambio di segmenti. Maggiori dettagli nella prossima slide.

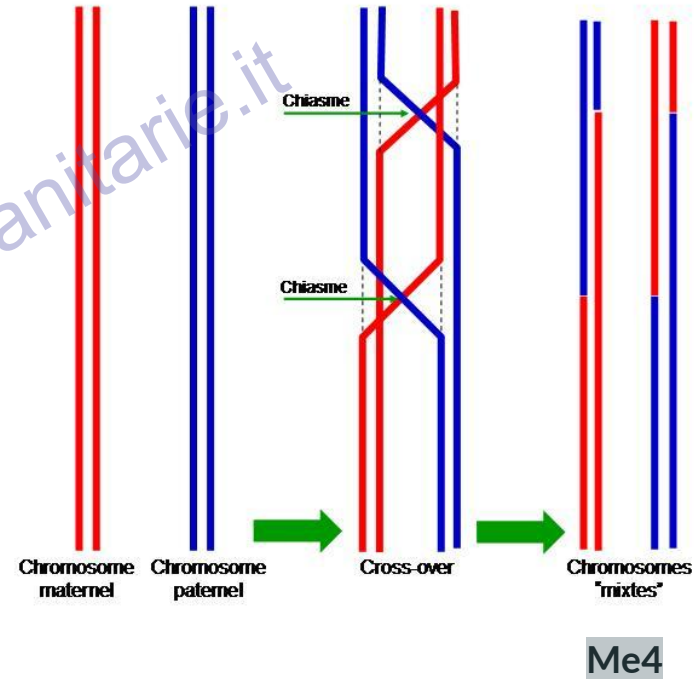


MEIOSI

I divisione meiotica (fase riduzionale).

Come si può vedere nel disegno i due cromosomi omologhi, uno di origine paterna (rosso) e l'altro di origine materna (blu) si sono già autoduplicati e appaiono costituiti da due cromatidi.

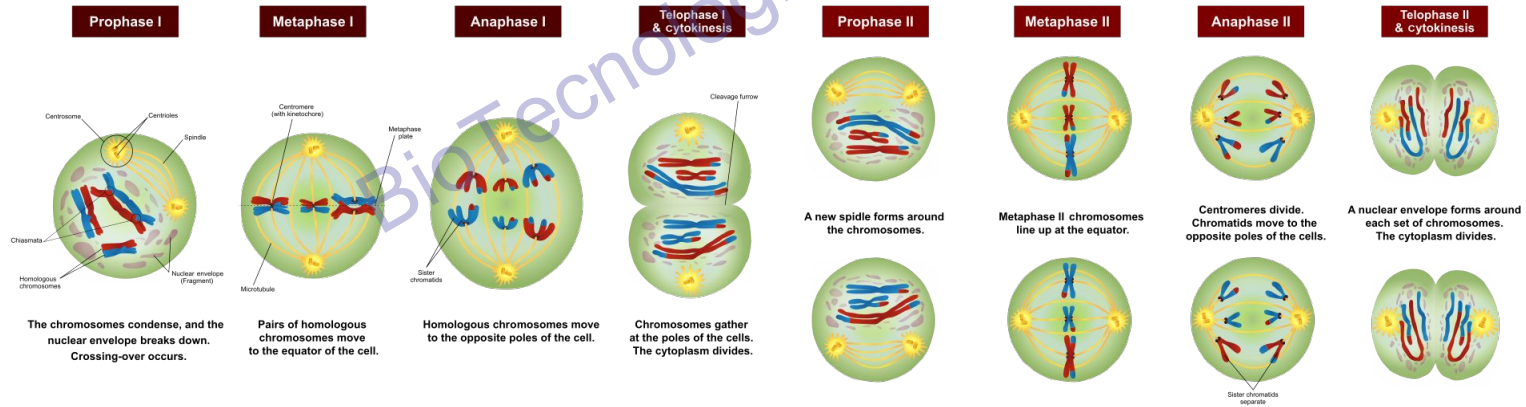
Nella profase della I meiosi si affiancano formando una figura che viene spesso chiamata tetrade e che si deve all'azione di un complesso proteico. A livello del chiasma i cromatidi non fratelli si spezzano e avviene uno scambio di segmenti ben visibile nel disegno successivo.



MEIOSI

La divisione meiotica (fase riduzionale).

Lo scambio di materiale genetico appena visto ha una conseguenza molto importante. Accentua la variabilità dei gameti con la combinazione di sempre nuovi alleli ad ogni formazione di cellule uovo o di spermatozoi. La progenie sarà sempre diversa dai genitori anche per questo motivo.

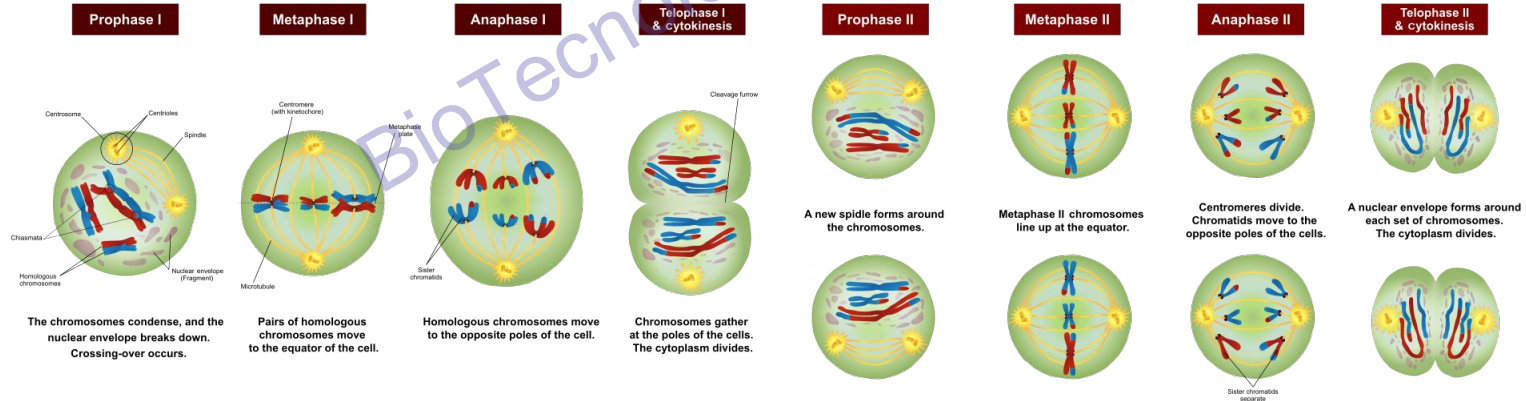


MEIOSI

I divisione meiotica (fase riduazionale).

La divisione procede poi con le stesse caratteristiche della mitosi e dopo la profase I si avvicendano la metafase I, l'anafase I e la telofase I.

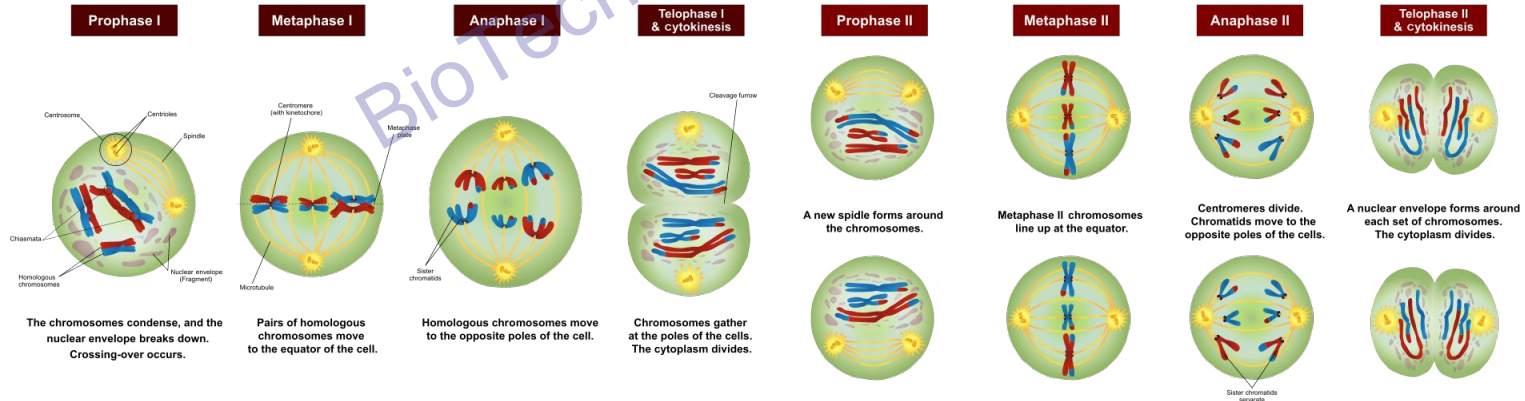
Durante l'anafase però non si separano i cromatidi fratelli ma i cromosomi della coppia di omologhi. Ecco spiegato il perché del nome riduazionale. Alla fine avremo due nuclei con tre cromosomi ciascuno dei quali formato ancora dai cromatidi fratelli.



MEIOSI

Il divisione meiotica (fase equazionale).

Inizia successivamente, a volte intervallata da una vera e propria interfase, una seconda divisione senza che si verifichi l'autoduplicazione del DNA. Il risultato sarà dopo le solite fasi (profase II, metafase II, anafase II e telofase II) e la separazione definitiva dei cromatidi fratelli la formazione di 4 cellule (nel disegno non è considerata la citodieresi finale per cui si ferma alla sviluppo dei nuclei) con un solo cromosoma. Sono 4 cellule aploidi.



MEIOSI

Per chiarire le idee sul meccanismo della meiosi propongo di vedere questi video in inglese, molto semplici e sottotitolati. Servono per familiarizzare con la lingua ma anche per chiarire bene i concetti complessi dell'argomento.

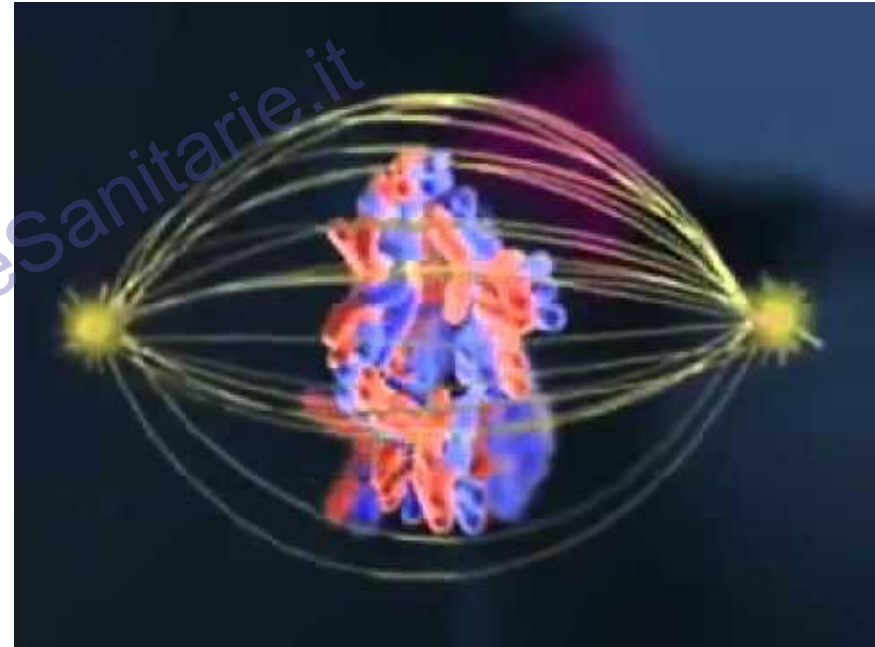


PHOTO CREDITS (diapositive 3 - 10)

Intestazione di sezione

Cellula eucariote animale By Kelvinsong - Own work, CC0,

<https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=22952603>

In1 Di Jeffrey81 da nl, CC BY-SA 3.0, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=1768745>

In2 By CNX OpenStax [CC BY 4.0 (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0>)], via Wikimedia Commons -

https://commons.wikimedia.org/wiki/File%3Afigure_04_03_01a.png

In3 By OpenStax [CC BY 4.0 (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0>)], via Wikimedia Commons -

https://commons.wikimedia.org/wiki/File%3A0317_Cytoskeletal_Components.jpg

PHOTO CREDITS (diapositive 11 - 15)

Ce1 By Kelvinsong - Own work, CC BY 3.0, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=23107755>

Ce2 By Kelvinsong - Own work, CC BY 3.0, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=27711468>

Ce3 By Louisa Howard, Miguel Marin-Padilla -

<http://remf.dartmouth.edu/imagesindex.html><http://remf.dartmouth.edu/images/mammalianBrainTEM/source/15.html>, Public Domain, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=1334211>

BioTechnology Sanitaris

PHOTO CREDITS (diapositive 16 - 20)

Mi1 By Ali Zifan [CC BY-SA 4.0 (<http://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0>)], via Wikimedia Commons - https://commons.wikimedia.org/wiki/File%3AMitosis_Stages.svg

Mi2 By Doc. RNDr. Josef Reischig, CSc. (Author's archive) [CC BY-SA 3.0 (<http://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0>)], via Wikimedia Commons - [https://commons.wikimedia.org/wiki/File%3AMitosis_\(261_14\)_Pressed%3B_root_meristem_of_onion_\(cells_in_prophase%2C_anaphase\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File%3AMitosis_(261_14)_Pressed%3B_root_meristem_of_onion_(cells_in_prophase%2C_anaphase).jpg)

Mi3 By MITOSIS_cells_secuence.svg: LadyofHats cutting: Matt (MITOSIS_cells_secuence.svg) [Public domain], via Wikimedia Commons - https://commons.wikimedia.org/wiki/File%3AMitotic_Prophase.svg

Mi4 By Lothar Schermelleh (Lothar Schermelleh) [CC BY-SA 3.0 (<http://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0>)], via Wikimedia Commons - https://commons.wikimedia.org/wiki/File%3A3D-SIM-3_Prophase_3_color.jpg

Mi5 By Doc. RNDr. Josef Reischig, CSc. (Author's archive) [CC BY-SA 3.0 (<http://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0>)], via Wikimedia Commons - [https://commons.wikimedia.org/wiki/File%3AMitosis_\(261_03\)_Pressed%3B_root_meristem_of_Vicia_faba_\(cells_in_prophase%2C_metaphase\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File%3AMitosis_(261_03)_Pressed%3B_root_meristem_of_Vicia_faba_(cells_in_prophase%2C_metaphase).jpg)

PHOTO CREDITS (diapositive 20 - 22)

Mi6 By MITOSIS_cells_sequence.svg: LadyofHats derivative work: Matt (MITOSIS_cells_sequence.svg) [Public domain], via Wikimedia Commons - https://commons.wikimedia.org/wiki/File%3AMitotic_Metaphase.svg

Mi7 By Roy van Heesbeen (Roy) [Public domain], via Wikimedia Commons - <https://commons.wikimedia.org/wiki/File%3AMetaphaseIF.jpg>

Mi8 By Doc. RNDr. Josef Reischig, CSc. (Author's archive) [CC BY-SA 3.0 (http://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0)], via Wikimedia Commons - [https://commons.wikimedia.org/wiki/File%3AMitosis_\(261_11\)_Pressed%3B_root_meristem_of_Vicia_faba_\(cells_in_anaphase%2C_prophase\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File%3AMitosis_(261_11)_Pressed%3B_root_meristem_of_Vicia_faba_(cells_in_anaphase%2C_prophase).jpg)

Mi9 By MITOSIS_cells_sequence.svg: LadyofHats derivative work: Matt (MITOSIS_cells_sequence.svg) [Public domain], via Wikimedia Commons - https://commons.wikimedia.org/wiki/File%3AMitotic_Anaphase.svg

Mi10 By Roy van Heesbeen (Delta Vision Roy van Heesbeen) [Public domain], via Wikimedia Commons - https://commons.wikimedia.org/wiki/File%3AAnaphase_IF.jpg

Mi11 By Doc. RNDr. Josef Reischig, CSc. (Author's archive) [CC BY-SA 3.0 (http://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0)], via Wikimedia Commons - [https://commons.wikimedia.org/wiki/File%3AMitosis_\(261_09\)_Pressed%3B_root_meristem_of_Vicia_faba](https://commons.wikimedia.org/wiki/File%3AMitosis_(261_09)_Pressed%3B_root_meristem_of_Vicia_faba) (c⁴⁶

PHOTO CREDITS (diapositiva 22)

Mi12 By MITOSIS_cells_secuence.svg: LadyofHats derivative work: Matt (MITOSIS_cells_secuence.svg) [Public domain], via Wikimedia Commons -

https://commons.wikimedia.org/wiki/File%3AMitotic_Telophase.svg

Mi13 By Roy van Heesbeen (Roy) [Public domain], via Wikimedia Commons -

<https://commons.wikimedia.org/wiki/File%3ATelophaseIF.jpg>

PHOTO CREDITS (diapositiva 24)

Ci1 Public Domain, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=442499>

Ci2 By MITOSIS_cells_secuence.svg: LadyofHats derivative work: Matt (MITOSIS_cells_secuence.svg) [Public domain], via Wikimedia Commons -

https://commons.wikimedia.org/wiki/File%3AMitotic_Cytokinesis.svg

Ci3 By United States: National Institutes of Health [Public domain], via Wikimedia Commons -

https://commons.wikimedia.org/wiki/File%3ALung_cancer_cell_during_cell_division-NIH.jpg

PHOTO CREDITS (diapositive 25 - 32)

Cc1 By BruceBlaus - Own work, CC BY-SA 4.0,

<https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=51619341>

Cc2 By Cell_Cycle_2.png: The original uploader was Zephyris at English Wikipedia derivative work: Beao (Cell_Cycle_2.png) [CC-BY-SA-3.0 (<http://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>) or GFDL (<http://www.gnu.org/copyleft/fdl.html>)], via Wikimedia Commons -

https://commons.wikimedia.org/wiki/File%3ACell_Cycle_2.svg

Cc3 By Kelvinsong (Own work) [CC0], via Wikimedia Commons -

https://commons.wikimedia.org/wiki/File%3AAntimal_cell_cycle-en.svg

PHOTO CREDITS (diapositive 34 - 42)

- Me1** Di Original version National Institutes of Health - http://en.wikipedia.org/wiki/File:Meiosis_Overview.svg, <https://it.wikipedia.org/w/index.php?curid=2926534>
- Me2** Di sconosciuto - <http://www.pdimages.com/web9.htm>, Pubblico dominio, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=392819>
- Me3** By Ali Zifan - Own work; Used information from Campbell Biology (10th Edition) by: Jane B. Reece & Steven A. Wasserman., CC BY-SA 4.0, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=49630204>
- Me4** By MichelHamels at French Wikipedia - Transferred from fr.wikipedia to Commons by Bloody-libu using CommonsHelper., Public Domain, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=17955701>