

L'arteria meningea media: ipotesi evoluzionistiche sulla variabilità del genere *Homo*

Simone Mantini & Emiliano Bruner

Istituto Italiano di Antropologia, Dipartimento di Biologia Animale e dell'Uomo, Università degli Studi di Roma "La Sapienza",
p.le A. Moro 5, I-00185 Roma
mantini.simone@alice.it, emiliano.bruner@uniroma1.it

Abstract

Paleoneurology has taken up study of anatomical and morphological variation of the endocranial structures in extinct species of the genus *Homo*. Besides the study of cranial capacity, cerebral shape and cortical circumvolution, one of the most interesting issues regards the variation of the vascular system furrows: middle meningeal system and venous sinuses of the *dura madre*. Middle meningeal vessel are involved in metabolic supply and thermoregulations of the brain. Variation both in complexity of the vascular furrows and in their topographical distribution have been observed in the extinct group of the genus *Homo*. These differences could be the result of different structural interactions in vascular and osseous tissue, or the consequences of different physiological arrangements. [*Middle meningeal artery: evolutionary hypothesis on genus Homo variability.*]

Keywords: Middle meningeal artery, Paleoneurology, Endocranial traces.

Introduzione

I Primati sono caratterizzati da un metabolismo basale conforme agli standard degli altri mammiferi, ma un metabolismo cerebrale piuttosto elevato (Martin, 1981). I livelli metabolici cerebrali sono sostenuti grazie ad una riallocazione delle risorse energetiche. Se infatti un mammifero non-primate devolve meno del 4% del suo metabolismo totale ai tessuti cerebrali, un primate non-umano ne utilizza fino all'8%, che diventa 21% nell'uomo moderno (Leonard & Robertson, 1992). Considerate le relative richieste metaboliche e le critiche necessità termoregolatorie, tale riarrangiamento deve prevedere un adeguamento del sistema circolatorio.

Nel cranio umano la gestione emodinamica è svolta da quattro sistemi in parallelo (Saban, 1995; Grimaud-Hervé, 1997): pericranico, diploico, meningeo (corticale), e cerebrale (profondo) (Fig. 1). Tramite la regolazione di ingresso e di uscita del flusso ematico e gli scambi tra questi sistemi si ottiene la regolazione dei livelli metabolici e pressori all'interno delle strutture del cranio.

Il sistema vascolare meningeo (arteria meningea media e seni venosi) (Fig. 2) passa attraverso i tessuti connettivi della dura madre, interposto tra le superfici della corteccia cerebrale e quelle del tavolo

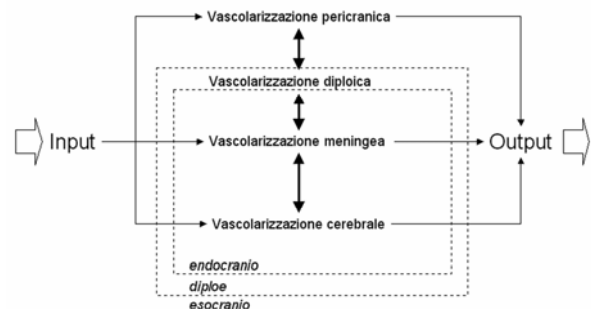


Fig. 1. Il *network* vascolare del cranio umano è costituito da quattro sistemi in parallelo e comunicanti, che gestiscono il bilancio tra ingresso ed uscita del flusso ematico e la distribuzione all'interno dei distretti endo- e ectocranico.

endocranico. L'accrescimento del neurocranio (soprattutto nei distretti superiori) è indotto durante la morfogenesi dalla pressione cerebrale sottostante, generando un contatto diretto tra la morfogenesi della volta e quella dei tessuti sottostanti (Moss & Young, 1960; Enlow, 1990). I vasi lasciano quindi direttamente le loro impronte sulla parete endocranica, e le loro tracce possono essere riscontrate direttamente sui reperti fossili (Bruner, 2003). In questo senso le tracce vascolari possono essere interpretate come indicatori fossili di processi fisiologici indiretti. Ovviamente non tutti i vasi lasciano una traccia sulle

pareti endocraniche, e può non esserci proporzionalità tra dimensione del vaso e dimensione dell'impronta (Mannu, 1911; Kimbel, 1984; Zollikofer & Ponce de Leon, 2000). Un classico caso nel quale l'assenza dell'evidenza non è evidenza dell'assenza: la presenza di una traccia indica la presenza di un vaso, ma l'assenza della traccia non necessariamente vuol dire assenza della struttura.

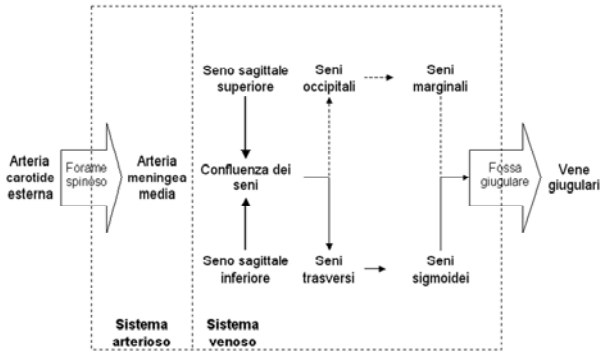


Fig. 2. Il sistema vascolare meningeo è costituito principalmente dall'arteria meningea media e dai seni venosi della dura madre, che regolano rispettivamente l'ingresso e l'uscita del flusso ematico dalle superfici corticali dell'encefalo. All'interno del sistema venoso il flusso può non essere sempre unidirezionale, e il principale sistema di deflusso dall'endocranio (sistema trasverso-sigmoideo) può essere sostituito o coadiuvato nell'adulto da un sistema accessorio in genere presente solo nelle prime fasi dell'ontogenesi (occipito-marginale) con valenza sia genetica che filogenetica.

Variabilità moderna

Lo studio morfologico dell'arteria meningea media nelle popolazioni moderne può offrire una buona chiave di interpretazione nello studio delle dinamiche strutturali e funzionali dell'endocranio, essendo coinvolti fattori strutturali e fisiologici (Fig. 3). I primi possono essere rappresentati dalle qualità dei connettivi meningei (che mediano il rapporto tra vasi e tavolati ossei) o dalla forma stessa

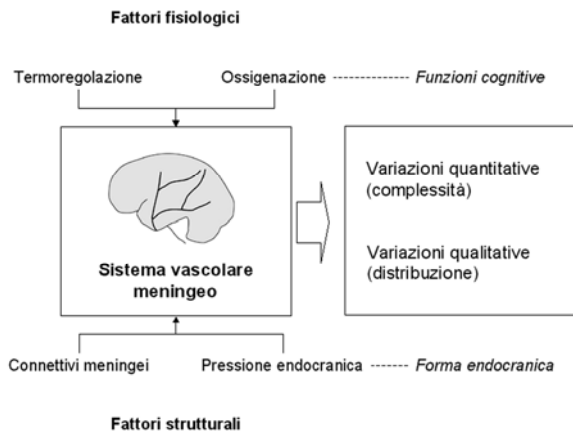


Fig. 3. Fattori fisiologici e fattori strutturali interagiscono nel generare una variabilità quantitativa (livello di complessità e copertura vascolare) e qualitativa (distribuzione dei rami) dell'arteria meningea media.

dell'endocranio (che ne influenza la distribuzione delle pressioni). I secondi sono ovviamente associati alla gestione metabolica, in termini di ossigenazione corticale (e quindi indirettamente di funzionalità cognitive) e probabilmente di gestione termoregolatoria.

L'arteria meningea media ha in genere tre rami principali: uno anteriore (bregmatico), uno intermedio (obelico), e uno posteriore (lambdatico). Il network arterioso corre insieme a due vene parameningee, e non è ancora chiaro il ruolo della componente arteriosa e di quella venosa nella generazione delle tracce endocraniche (Falk, 1993). Il ramo anteriore sembra essere omologo del ramo orbitale presente nei primati non umani, il cui spostamento posteriore verso la fossa craniale media e la conseguente unione all'arteria meningea media potrebbe essere correlato all'aumento della capacità cranica nel genere *Homo* (Diamond, 1991; Falk, 1993).

Diversi metodi sono stati tentati per creare delle tipologie finalizzate a quantificare le differenze nei vasi meningei (Giuffrida-Ruggeri, 1913; Mazzocchi, 1933; Marcozzi, 1942; Grimaud-Hervé, 1997; Bruner *et alii*, 2003), ma l'estrema variabilità dei vasi e la loro complessità morfologica rende le catalogazioni difficilmente utilizzabili e molto soggettive.

La classificazione più generica è quella di Adachi, che individua tre tipologie in funzione dell'origine del ramo intermedio (Falk, 1993): dal ramo anteriore (Adachi I), dal ramo posteriore (Adachi II), o da entrambi (Adachi III) (Fig. 4). In realtà questa caratterizzazione morfologica può essere anche interpretata in termini funzionali, individuando sistemi arteriosi a dominanza anteriore (Adachi I) o posteriore (Adachi II). In genere, nei due emisferi c'è una certa simmetria in presenza di una dominanza anteriore o posteriore, ma non nei casi di co-dominanza tra i rami principali (Bruner *et alii*, 2003).

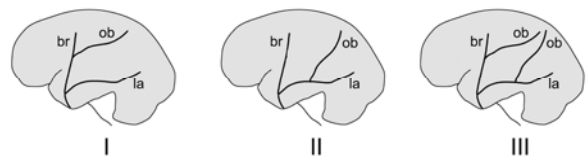


Fig. 4. La classificazione più semplice dell'arteria meningea media è quella di Adachi, che considera l'origine del ramo obelico, principalmente addetto alla vascularizzazione parietale: origine dal ramo anteriore bregmatico (Adachi I), dal ramo posteriore lambdatico (Adachi II) e da entrambi (Adachi III); br: ramo bregmatico; ob: ramo obelico; la: ramo lambdatico.

Le variazioni vascolari nel genere *Homo*

Le prime ipotesi evoluzionistiche prevedevano che, in base all'analogia tra ontogenesi e filogenesi, forme più primitive dovessero aver avuto sistemi più

semplici rispetto alle forme successive, con un graduale aumento di complessità fino a raggiungere il livello presente nelle forme umane attuali (Saban, 1995). Attualmente, utilizzando l'analisi frattale per quantificare il grado di complessità vascolare nelle tracce dell'arteria meningea media, è stato al contrario dimostrato che non esiste un gradiente nel livello di arborizzazione vascolare dalle forme meno encefalizzate a quelle con capacità cranica maggiore (Bruner *et alii*, 2005). Sembra invece esserci una divisione discreta tra forme molto vascolarizzate (uomo anatomicamente moderno) e forme meno vascolarizzate (tutte le altre specie estinte). A parte il grado di vascolarizzazione, molte informazioni sono disponibili sulla topologia del sistema vascolare, cioè sulla disposizione dei vasi e sulla loro copertura corticale (Grimaud-Hervé, 1997)

In *H. erectus* asiatico si osserva ad esempio una generale predominanza del ramo posteriore, dal quale si origina il ramo obelico. Fanno eccezione alcune forme provenienti da Java come gli individui di Sangiran e Trinil, in cui il ramo obelico è connesso sia con il ramo anteriore che con quello posteriore, mentre in quelli provenienti da Ngandong si osserva un forte sviluppo del ramo anteriore ma con il ramo obelico comunque originato dal ramo posteriore. In queste forme il ramo posteriore si estende dalle circonvoluzioni parietali inferiori fino alla sutura lambdatica, mentre le ramificazioni si estendono posteriormente. Il ramo anteriore, più piccolo e poco ramificato corre parallelamente a quello lambdatico estendendosi dalle aree posteriori delle circonvoluzioni frontali fino alle regioni parietali. Le ramificazioni secondarie sono quasi assenti e prive di anastomosi.

In *H. neanderthalensis* si osserva in genere una certa equivalenza dei rami anteriore e posteriore, con derivazione bregmatica del ramo obelico, che appare comunque poco sviluppato. Il ramo bregmatico è verticale, più ortogonale al ramo posteriore che nelle forme asiatiche di *H. erectus*. In alcuni individui come La Ferrasie, Engis 2 e La Chapelle-aux-Saint il ramo obelico, molto ridotto, si sviluppa dal ramo posteriore e si estende posteriormente. Le ramificazioni secondarie sono ancora poco evidenti e le rare anastomosi osservate sono presenti principalmente sulle regioni emisferiche anteriori. I pochi dati disponibili su forme pre-neandertaliane come quelle di Saccopastore in Italia e Krapina in Croazia indicano una vascolarizzazione molto ridotta, e una dominanza dei rami posteriori (Bruner *et alii*, 2006).

Nelle forme moderne si osserva una marcata dominanza del ramo anteriore, verticale, con molte ramificazioni secondarie che si sviluppano posteriormente verso i lobi parietali. A livello parietale la rete vascolare è piuttosto fitta, e forma un reticolo con un elevato numero di anastomosi e derivazioni minori. Questa conformazione dei vasi è ben rappresentata nelle forme moderne del Pleistocene

superiore europeo (Saban, 1982). Il ramo lambdatico è meno articolato e si sviluppa verso le aree occipitali perpendicolarmente al ramo bregmatico. Generalmente il ramo obelico si origina da quello bregmatico, ma non sono rari i casi in cui si osserva una doppia origine o un'origine posteriore.

La Tab. 1 riassume le principali caratteristiche dell'arteria meningea media nelle tre forme umane. Ovviamente i dati disponibili sono piuttosto frammentari, e non sono rare le eccezioni. Ad esempio individui del Pleistocene medio europeo come Arago e Biache Saint-Vaast in Francia e alcuni frammenti parietali provenienti da Krapina in Croatia mostrano network arteriosi molto complessi e reticolati, soprattutto nelle aree parietali (Saban, 1979; Bruner *et alii*, 2006).

	Complessità	Dominanza	Anastomosi	Orientamento rami
<i>Homo sapiens</i>	elevata	anteriore	presenti	ortogonale
<i>Homo erectus</i>	moderata	assente	assenti	parallelo
<i>H. neanderthaliensis</i>	moderata	anteriore	assenti	ortogonale

Tab. 1. Le principali differenze nella morfologia dell'arteria meningea media nei tre gruppi principali del genere *Homo*.

Ipotesi evoluzionistiche

Le differenze nella vascolarizzazione dell'arteria meningea media possono essere considerate su un piano quantitativo (la complessità e la copertura della vascolarizzazione) e su un piano qualitativo (la topologia dei vasi, la loro distribuzione specifica sulle superfici corticali). Questi due livelli di analisi devono essere considerati riconoscendo i due fattori principali coinvolti nella morfogenesi vascolare, ovvero una componente fisiologica e una componente strutturale. La Fig. 5 riassume le due differenti ipotesi di lavoro e i loro possibili effetti.

Indipendentemente da possibili eventi di mescolamento genetico, *H. erectus*, *H. neanderthalensis* e *H. sapiens* rappresentano tre linee evolutive riconoscibili all'interno dell'evoluzione del genere umano, localizzate nel Pleistocene medio rispettivamente in Asia, Europa e Africa, e coinvolte in indipendenti processi di encefalizzazione (Stringer,

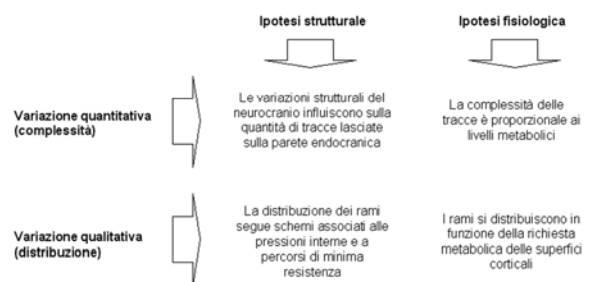


Fig. 5. Le variazioni quantitative e qualitative del sistema vascolare si possono interpretare con ipotesi funzionali (fisiologiche) o strutturali (biomeccaniche). È chiaro che queste due componenti non sono necessariamente esclusive, ma possono contribuire al risultato morfogenetico finale.

2002; Anton, 2003; Manzi, 2004; Rightmire, 2004).

Considerata la plasticità dei vasi e le differenti componenti coinvolte nella loro morfogenesi (adattamenti genetici, adattamenti fisiologici, vincoli strutturali) le variazioni dell'arteria meningea media non dovrebbero essere considerate come indicatori filogenetici. Al contrario, la filogenesi assunta da considerazioni esterne alla morfologia vascolare può rivelare informazioni fondamentali sull'evoluzione dei sistemi vascolari meningei e delle loro funzioni. La Fig. 6 riassume i principali cambiamenti dell'arteria meningea media nella filogenesi umana.

La variazione di capacità cranica non sembra aver influito sui livelli di vascolarizzazione arteriosa, condividendo le forme moderne e quelle neandertaliane gli stessi valori di massa cerebrale ma non il grado di complessità vascolare (Bruner *et alii*, 2005). Le analisi paleoneurologiche sulla variabilità endocranica del genere *Homo* suggeriscono che le forme non-moderne condividano un pattern di variazione allometrica comune, a meno di alcune differenze minori, mentre *Homo sapiens* abbia evoluto una ristrutturazione della conformazione cerebrale principalmente basata su un particolare sviluppo delle aree parietali (Bruner *et alii*, 2003; Bruner 2004).

È interessante notare che nelle forme asiatiche di *H. erectus* i lobi occipitali presentano una proiezione posteriore non descritta per altre forme (Bruner, 2004). Questa conformazione è probabilmente derivata, anche se mancano evidenze statistiche a causa del record fossile limitato. La proiezione occipitale è probabilmente responsabile dello spostamento posteriore e della posizione longitudinale dei sottostanti lobi cerebellari in queste forme (Grimaud-Hervé, 1997). E' da considerare l'ipotesi che questa conformazione possa essere anche alla base della dominanza posteriore dei vasi arteriosi in questa specie, considerando che una maggiore superficie posteriore può spostare posteriormente la distribuzione

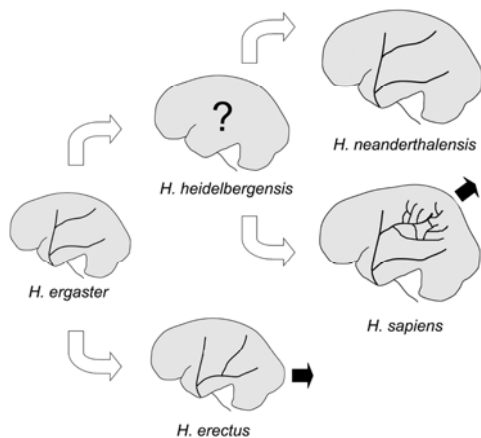


Fig. 6. Le principali variazioni dell'arteria meningea media sono riportate su un ipotetico albero filogenetico del genere umano. Le frecce scure indicano la proiezione occipitale in *Homo erectus* e lo sviluppo parietale in *Homo sapiens*.

vascolare sia per fattori metabolici (richiesta di ossigeno ai distretti posteriori) che strutturali (distribuzione delle pressioni longitudinali dell'endocranio). È interessante notare che le forme pre-neandertaliane con dominanza posteriore come Saccopastore 1 e Krapina 3 mancano di proiezione occipitale ma sono caratterizzate da una marcata platicefalia, che potrebbe influire analogamente sui rapporti tra lunghezza e altezza dell'encefalo (Bruner *et alii*, 2006).

L'arteria meningea media è una struttura molto plastica, influenzata nel suo sviluppo dalla morfologia del cranio (O'Laughlin, 1996). Nei crani deformati artificialmente o da craniosinostosi, il sistema vascolare subisce delle modificazioni che interessano sia i seni venosi sia le arterie meningei. Queste ultime si sviluppano seguendo il complessivo sviluppo del cranio e tendono a deviare il loro percorso in corrispondenza delle regioni in cui si hanno maggiori pressioni strutturali. Inoltre in prossimità di queste zone dell'endocranio le tracce vascolari presentano una sezione minore.

Per quanto riguarda la complessità vascolare, bisogna considerare l'ipotesi funzionale e l'ipotesi strutturale. L'ipotesi funzionale propone che l'aumento della vascolarizzazione nelle forme moderne possa essere messo in relazione ad un aumento delle necessità metaboliche generiche (ossigenazione e termoregolazione) o specifiche associate a particolari regioni corticali. L'aumento di complessità vascolare in *H. sapiens* è particolarmente evidente nelle aree parietali, che risultano essere le più coinvolte nel processo di evoluzione della morfologia cerebrale della nostra specie. Le aree parietali inferiori sono coinvolte in differenti funzioni cognitive, inclusa la percezione del linguaggio. Le aree parietali superiori (potenzialmente più coinvolte nel processo di encefalizzazione moderno) hanno un ruolo fondamentale nell'integrazione visuo-spaziale, alla base della rappresentazione interna dell'ambiente circostante (necessaria per lo sviluppo di simboli, concetti, e immagini astratte) o della organizzazione sequenziale di moduli motori, come quelli coinvolti nella manipolazione e produzione di oggetti (Stout & Chaminade, 2006; Hennis *et alii*, 2000).

Al contrario, l'ipotesi strutturale considera che un aumento delle tracce vascolari può non necessariamente richiedere l'aumento delle strutture vascolari stesse. In questo caso un differente ambiente biomeccanico (distribuzione delle pressioni a causa della variazione nella conformazione dell'encefalo) può aumentare o diminuire la quantità di tracce impresse, a parità di complessità vascolare.

È nuovamente indicativo che le tracce aumentino proprio a livello delle superfici parietali, che nelle forme moderne incrementano la pressione esercitata sul tavolato interno.

Conclusioni

Le tracce del sistema vascolare meningeo possono fornire indicazioni sulle variazioni strutturali e funzionali nelle forme umane estinte, permettendo considerazioni su processi morfogenetici e fisiologici. In questo senso è purtroppo ancora carente la conoscenza anatomica su questi sistemi, sulla loro composizione istologica, sulla vasculogenesi, e sulla variabilità nelle popolazioni moderne. Vanno inoltre considerati fattori aggiuntivi che ad oggi sono ancora poco analizzati ma sicuramente rilevanti, come la possibile interazione con le asimmetrie cerebrali e la specializzazione emisferica (Hellige, 1993; Crow & Chaminade, 2002). È abbastanza riconosciuto che le

asimmetrie cerebrali influenzano la distribuzione dei seni venosi. In genere infatti alla confluenza dei seni la maggior quantità di sangue in uscita dall'endocranio si sposta controlateralmente al lobo occipitale più sviluppato, che esercita una pressione maggiore sulla parete endocranica. Analoghe relazioni strutturali potrebbero agire anche sull'espressione del sistema arterioso.

I pochi dati disponibili non supportano una differente vascularizzazione per i due emisferi (Bruner *et alii*, 2003), ma le informazioni sono piuttosto generiche e solo esplorative. L'analisi frattale e la tecnica del *box-counting* potranno offrire strumenti per considerare nel dettaglio queste ipotesi di lavoro (Bruner *et alii*, 2005).

Bibliografia

- Anton S.C. (2003): A natural history of *H. erectus*. Yearbook of Physical Anthropology, 46: 126-170.
- Bruner E. (2003a): Encefalization and allometric trajectories in the genus: Evidence from the Neandertal and modern lineages, PNAS, 100 (26): 15335-15340.
- Bruner E. (2003b): Computed tomography and paleoneurology: the Saccopastore Neandertals and brain evolution in the European middle Pleistocene [dissertation], Roma (IT), Università La Sapienza.
- Bruner E. (2003c): Fossil traces of the human thought: paleoneurology and the evolution of the genus *Homo*. Journal of Anthropological Sciences, 81: 29-56.
- Bruner E. (2004): Geometric morphometrics and paleoneurology: brain shape evolution in the genus *Homo*. Journal of Human Evolution, 47: 279 – 303.
- Bruner E., Averini M. & Manzi G. (2003): Endocranial traits. Prevalence and distribution in a recent human population. European Journal of Anatomy, 7: 23-33.
- Bruner E., Manzi G. & Holloway R. (2006): Krapina and Saccopastore: endocranial morphology in the pre-Würmian Europeans. Periodicum Biologorum, 108: 433-444.
- Bruner E., Mantini S., Perna A., Maffei C. & Manzi G. (2005): Fractal dimension of the middle meningeal vessels: variation and evolution in *Homo erectus*, Neandertals, and modern humans. European Journal of Morphology, 42(4/5): 217-224.
- Crow T.J. (2002): Introduction. In: Crow T.J. (ed.), The speciation of modern *Homo sapiens*, Oxford University Press, Oxford, 1-20.
- Enlow D.H. (1990): Facial Growth. WB Saunders Company, Philadelphia.
- Falk D. (1987): Hominid paleoneurology. Annual Review of Anthropology, 16: 13-30.
- Falk D. (1993): Meningeal arterial patterns in great apes: implications for hominid vascular evolution. American Journal of Physical Anthropology, 92: 81-97.
- Giuffrida Ruggeri V. (1913): Variabilità delle ramificazioni terminali dell'arteria meningea media nell'uomo. Giubilaro in onore di L. Bianchi, 7.
- Grimaud-Hervé D. (1997): L'évolution de l'encéphale chez *Homo erectus* et *Homo sapiens*. CNRS Editions, Paris.
- Hellige, J.B. (1993): Hemispheric asymmetry. Harvard University Press, Cambridge.
- Herris M.L., Hegan F.G., Sonkkila C., Tochon-Danguy J.H., Paxinos G. & Watson D.G..J. (2000): Selective right parietal lobe activation during mental rotation, A parametric PET study. Brain, 123: 65-73.
- Kimbell W.H. (1984): Variation in the pattern of cranial venous sinuses and hominid phylogeny. American Journal of Physical Anthropology, 63: 243-263.
- Leonard W.R. & Robertson M.L. (1992): Nutritional requirements and human evolution: a bioenergetics model. American Journal of Human Biology, 4: 179-195.
- Mandelbrot B.B. (1977): The fractal geometry of nature. New York: WH Freeman.
- Mandelbrot B.B. (1982): The fractal geometry of nature. (Updated and augmented). WH Freeman, New York.
- Mannu A. (1911): A proposito delle variazioni delle docce dei seni venosi occipitali. Rivista di Antropologia, XVI: 415-417.
- Manzi G. (2004): Human evolution at the Matuyama-Brunhes boundary. Evolutionary Anthropology, 81: 57-68.
- Marcozzi V. (1942): L'arteria meningea media negli uomini recenti, nel Sinantropo e nelle scimmie, 34: 407-436.
- Martin R.D. (1981): Relative brain size and basal metabolic rate in terrestrial vertebrates. Nature, 293: 57-60.
- Mazzocchi V. (1933): Sui solchi endocranici dell'arteria meningea media nei crani on "canalis Infrastamosus". Rivista di Antropologia, 30: 223-234.
- Moss L.M & Young R.W. (1960): A functional approach to craniology. American Journal of Physical Anthropology, 48: 281-192.
- O'Laughlin V. (1996): Comparative endocranial vascular changes due to craniosynostosis and artificial cranial deformation. American Journal of Physical Anthropology, 101:369 – 385.
- Rightmire G.P. (2004): Brain size and encephalization in Early to Mid-Pleistocene *Homo*. American Journal of Physical Anthropology, 124: 109-123.
- Saban R. (1979): Le système veineux méningé de l'Homme fossile de Biache-Saint-Vaast (Pas-de-Calais), d'après le moulage endocranien. C. R. Acad. Sci. Paris, D289: 1129-1132.
- Saban R. (1982): Le système de veines méningées moyennes chez les hommes fossiles de Tchécoslovaquie, d'après le moulage endocranien. Anthropos, 21: 281 – 295.
- Saban R. (1995): Image of the human fossil brain: endocranial casts and meningeal vessels in young and adult subjects. In: Changeaux P. & Chavaillon J. (eds), Origins of the Human Brain. Clarendon Press, Oxford, 11-38.
- Stout D. & Chaminade T. (in press): The evolutionary neuroscience of tool making. Neuropsychologia.
- Stowe L.A., Haverkort M. & Zwarts F. (2005): Rethinking the neurological basis of language. Lingua, 115: 997 – 1042.
- Stringer C. (2002): Modern human origins – Progress and prospect. Phil. Trans. R Soc. London B, 357: 563-579.
- Zollikofer C.P.E. & Ponce De León M.S. (2000): The brain and its case: computer based case studies on the relation between software and hardware in living and fossil hominid skulls. In: Tobias P.V., Raath M.A., Moggi-Cecchi J. & Doyle G.A. (eds.), Humanity from African Naissance to Coming Millennia. Firenze University Press – Witwatersrand University Press, Firenze and Johannesburg, 379-384.