

CONSIDERACIONS SOBRE L'ESTRUCTURA I LA FUNCIO DE L'EPIDIDIM DELS MAMÍFERS

CARLES SOLER, FRANCISCO PÉREZ I JOAN JOSEP DE MONSERRAT

Unitat de Fisiologia Animal. Departament de Biologia Animal. Facultat de Ciències Biològiques. Universitat de València

RESUM

L'epidídim dels mamífers és compost d'un conducte molt replegat i envoltat d'un teixit conjuntiu no gaire diferenciat. El conducte epididimari presenta canvis tot al llarg del seu recorregut, per la qual cosa se'l pot dividir en una sèrie de zones morfofuncionals, el nombre de les quals varia segons les espècies. L'epiteli que presenta aquest conducte és de tipus pseudo-stratificat, amb diferents tipus cel·lulars, la distribució i la funció dels quals també varia segons la zona considerada. Així doncs, l'ambient intraluminal creat per l'epiteli com a conseqüència de la seua activitat absorbiva i secretora varia, i aporta un medi adient per a la maduració espermàtica en la zona apical de l'epidídim i per al seu emmagatzematge, mentre espera l'ejaculació, en la zona caudal. A més a més, diverses evidències morfològiques i experimentals han fet pensar en una activitat endocrina de les cèl·lules epitelials de l'epidídim, la qual podria consistir en un efecte tròfic en el control de la funció testicular.

SUMMARY

The mammalian epididymis is composed of a very convolute tubule surrounded by a not well differentiated connective tissue. This organ is encapsulated by an extension of the tunica albuginea of the testis. The epididymal duct varies along its length both in morphological and functional characteristics. On this basis, several zones, whose number differs among species,

have been defined. The epididymal duct epithelium is pseudostratified, and comprises different cellular types, whose distribution and function also differ among zones. Consistently, the intraluminal environment depends on the absorbent and secretory activity of the epithelium. So, the luminal content of the caput epididymidis constitutes a suitable medium to the spermatozoa maturing, whereas the matured spermatozoa are stored in the cauda epididymidis until ejaculation. Besides, certain morphological and experimental evidence has suggested a possible endocrine activity located in the epithelial cells of the epididymis. This endocrine activity may have a trophic effect on the testis.

CONSIDERACIONS MORFOLÒGIQUES

L'epidídim és un conducte molt replegat, resultat de l'anastomosi dels conductes eferents (189, 190, 274, 317), que està envoltat per una túnica conjuntiva i ple d'un teixit intersticial poc diferenciat (151).

El teixit circumdant de l'epiteli està organitzat en capes concèntriques de col·lagen, en disposició lamel·lar o fibrosa, cèl·lules elongades contràctils i fibres musculars llises, i també per altres cèl·lules conjuntives com fibroblasts, fibròcits, leucòcits i cèl·lules encebades (213, 227, 228, 250, 251).

Per la seua banda, el conducte està format per un epiteli pseudostratificat i pot dividir-se en una sèrie de zones morfofuncionals (133).

Aquesta divisió es pot fer seguint diferents criteris, com són els anatòmics i morfològics (tant al nivell òptic com electrònic) (11, 12, 13, 15, 272), els bioquímics (179, 209), les característiques dels espermatozoides epididimaris (110, 198) o les diferents poblacions de cèl·lules encebades (239).

Tant la diversitat de criteris utilitzats com el gran nombre d'espècies amb què s'ha treballat fan que no puguem disposar d'un patró universal per a la divisió morfofuncional de l'epidídim. En qualsevol cas, podríem acceptar una

aproximació general, si bé simple, consistent a diferenciar tres segments, anomenats *cap* («caput»), *cos* («corpus») i *cua* («cauda»), sempre en ordre proximal-distal respecte al testicle (27, 182, 232, 307).

Reid i Cleland (264) realitzaren, en la rata, un treball clàssic sobre la divisió morfològica epididimària, en el qual, basant-se en la distribució dels diferents tipus cel·lulars de l'epiteli, diferencien sis zones principals, algunes de les quals encara es poden subdividir segons l'aspecte presentat per les cèl·lules principals.

En el ratolí es descriuen comunament cinc segments principals (6, 7, 8, 295), i s'hi ha posat de manifest l'existència de zones de transició (286). Concretament, el segment III es caracteritza pel petit diàmetre tubular, l'emmagatzemament d'espermatozoides, els nombrosos i grans cossos densos apicals (11), la seua secreció PAS-positiva (5) i l'aparició de grànuls petits i densos al voltant del Golgi després d'impregnació amb osmi sense fixació aldehídica (102, 337).

L'epidídim de cobai es pot dividir en set porcions, d'acord amb la seua anatomia, citologia i capacitat de secreció de l'epiteli (143, 144, 167, 169).

En l'hàmbster es parla de vuit zones, de les quals les corresponents al cap i la cua són prou semblants a les d'altres espècies, mentre que

les del cos presenten certes particularitats, com ara la coexistència de túbuls epididimaris típics amb altres de cecs i més petits, el significat dels quals encara no és completament clar (114, 226).

L'epidídim de gat es divideix en vuit zones, i presenta un segment inicial que sembla ser de trànsit ràpid dels espermatozoides, i amb escassa activitat funcional, mentre que les zones més actives en la maduració espermàtica són les cinc corresponents al cos epididimari. Finalment, la cua comprèn només un segment amb la típica funció emmagatzemadora (318).

Quant a l'epidídim humà, cal assenyalar que no s'ha trobat una correlació entre l'estructura i la funció, tal com és general en la resta d'epidídim estudiats (252, 315). De fet, en individus que només posseïen una petita porció del segment inicial -això sí, amb continuïtat amb el vas deferent- s'ha pogut comprovar llur fertilitat, la qual cosa fa pensar que, en l'epidídim humà, la capacitat fecundant dels espermatozoides no requereix llur estada en segments distals de l'epidídim (279). Una altra característica específica consisteix en el fet que el conducte epididimari no és únic, sinó que presenta cavitats o túbuls accessoris, característica pròpia dels adults, per la qual cosa podria estar condicionada hormonalment (238).

Acabant aquesta revisió anatòmica, direm que l'epidídim de bou es divideix en sis regions (230), i s'hi ha descrit l'existència de dues estructures vestigials, associades al sistema ductal comú. Es tracta, concretament, de l'apèndix epididimari i dels conductes aberrants, l'origen dels quals es relaciona amb l'epidídim i els conductes eferents, respectivament (128). Es desconeix llur funció, que es lligaria, però, amb la creació d'un moviment retrògrad del fluid testicular (137, 138, 140, 141).

DESCRIPCIÓ DE L'EPITELI EPIDIDIMARI

El conducte epididimari està constituït per un epitel·li pseudostratificat format per diferents tipus cel·lulars, les característiques i l'abundància relativa dels quals varia segons la zona epididimària que considerem. Com a aproximació general, podríem diferenciar cinc tipus cel·lulars: les cèl·lules principals, les basals, les apicals, les clares o estretes i les que presenten halo (264).

Cèl·lules principals: Són les més nombroses en tota la longitud del conducte, i varien morfològicament, a tot al llarg d'aquest (151). Aquestes cèl·lules posseeixen un nucli circular o el·líptic, un prominent complex de Golgi i una superfície apical amb llargs estereocilis (170).

El gran desenvolupament del complex de Golgi i el reticle endoplasmàtic (fonamentalment el llis) indiquen una gran capacitat de síntesi i secreció (103, 107). L'activitat predominantment secretora es posa de manifest pel seu patró de tinció amb lectines conjugades amb fluorocroms (29, 30, 31, 32, 33).

D'altra banda, la presència d'invaginacions de membrana, i també de cossos multivesiculats i densos, indica que també presenten una gran activitat d'absorció (222, 223), la qual cosa s'ha comprovat per la incorporació de traçadors, com ara la tinta xinesa o la peroxidasa de rave, que apareixen concentrats en els cossos multivesiculats després d'haver estat aplicats en la llum tubular (58, 231). També s'hi troben cossos densos d'aparença lisosomal i que es relacionen amb la digestió de material luminal prèviament ingerida (10, 221).

En moltes espècies és característica l'aparició d'estructures cristal·loides en el nucli

i en el citoplasma (97, 135, 136, 260, 275), mentre que els cristalls intramitocondrials són infreqüents, havent-se citat només en el gat (28).

Una altra característica d'interès fa referència a les particularitats de llur membrana plasmàtica (62), particularment pel que fa a la presència de l'enzim $\text{Na}^+\text{K}^+-\text{ATPasa}$ i el seu possible paper en el control del moviment de fluids a través de l'epiteli (278).

Cèl·lules basals: Estan presents en tota la longitud de l'epiteli epididimari, i mostren unes característiques bastant uniformes. Són petites, de forma piramidal i la seua alçada només arriba a la quarta part del total de l'epiteli. El seu nucli es troba molt a prop de la membrana basal de la cèl·lula (264). Són relativament senzilles, i no s'hi observa la presència dels òrgans necessaris per a funcions de secreció o absorció, per la qual cosa el seu paper podria consistir a estabilitzar i donar rigidesa a l'epiteli. En qualsevol cas, s'ha vist una certa activitat fagocítica associada a fenòmens d'autofàgia o altres canvis degeneratius (292).

Cèl·lules apicals: Són més abundants en els primers segments epididimaris, i la seua distribució varia segons les espècies considerades. Al microscopi òptic no s'observa el seu terminal basal, en connexió amb la làmina pròpia de l'epiteli, per la qual cosa sembla que es troben només en els dos terços apicals d'aquest. El citoplasma s'assembla al que correspon a les cèl·lules principals i el seu nucli també és similar, i ocupa, però, una posició més apical. Per totes aquestes característiques se les podria considerar com un estat funcional de les cèl·lules principals, de les quals s'originarien per divisió cel·lular (264).

En qualsevol cas, pareix que hi ha un altre tipus de cèl·lules apicals (11), que estaria format

per les anomenades *cèl·lules estretes* (167). Aquest tipus cel·lular està caracteritzat per posseir una gran quantitat de mitocondris i vesícules apicals, la qual cosa és indicativa d'una relació amb intensos processos d'absorció-secreció (290).

Ambdós tipus de cèl·lules apicals són menys dependents dels andrògens que les principals (222, 223).

Cèl·lules clares: En el segment inicial de l'epidídim de rata les cèl·lules clares es caracteritzen pel fet de ser estretes, mentre que en el cap distal i en la cua presenten el típic aspecte clar (289). Es diferencien de les cèl·lules principals per l'elevat nombre de vesícules apicals i el seu nucli oval o elongat (264). També se'n poden descriure dos tipus, tant per llur distribució com per llurs característiques ultraestructurals. Ambdós tipus desenvolupen activitats similars, les quals consisteixen en la captació picnocítica i la secreció merocrina (200), secreció que pareix ser de glicolipo-proteïnes per al primer tipus i de glicoproteïnes per al segon (206, 267).

Ara bé, aquest tipus cel·lular normalment només es troba en la cua de l'epidídim i no en el cap, com en el cas de la rata (114, 186). Fins i tot, hi ha espècies en les quals no es troben cèl·lules clares, com és el cas del bou (139).

En la cua de l'epidídim de rata les cèl·lules clares són la població cel·lular més nombrosa, (57) i es caracteritza per la presència de cristalls intramitocondrials, la qual cosa s'ha relacionat amb el metabolisme de lípids, fosfolípids (275) o proteïnes (199).

Pel que fa a les cèl·lules clares i estretes, el seu patró de tinció amb lectines conjugades amb fluorocroms indica una important activitat d'absorció (29, 30, 31, 32, 33).

Malgrat tot, aquest tipus cel·lular pareix ser exclusiu de la rata, puix que no s'ha trobat en

moltes altres espècies (151, 167, 229, 230, 294). Això fa que el significat real d'aquest tipus cel·lular no estiga gens clar.

Cèl·lules amb halo: Se les pot observar d'una manera dispersa entre les cèl·lules principals en totes les regions de l'epidídim, amb una distribució i quantitat molt variables (326). Posseeixen un nucli petit, molt dens i heterocromàtic, envoltat per un escàs citoplasma, d'aspecte pàl·lid i amb pocs orgànuls (264). Presenten processos ameboides i no s'hi observa cap mena de complexos d'unió amb la resta de cèl·lules epitelials, i són considerats com a limfòcits i macròfags intraepitelials, la missió dels quals no està encara ben establerta (139, 170).

CONSIDERACIONS FISIOLÒGIQUES

Com ja ha estat dit, l'epiteli epididimari no és únicament un epitel·li de revestiment, sinó que presenta actius fenòmens d'absorció i secreció (34, 247).

Els processos de secreció s'han posat de manifest en les regions del cos i la cua epididimàries mitjançant tècniques de radioautografia (103) i electroforesi (216). Entre les substàncies secretades podem esmentar les següents: glicerilfosforilcolina (152, 325); àcid siàlic i sialomucoproteïnes, (43); altres proteïnes i glicoproteïnes (142, 219); carnitina (41, 42, 53); inositol (166, 210, 271); andrògens i altres esteroides (104).

Així mateix, proves histoquímiques han posat de manifest la presència de certs enzims d'interès, com són la fosfatasa alcalina (18, 72, 75), la fosfatasa àcida (236) i la N-acetilglucosaminidasa (191). A més, les

concentracions relatives d'aquests enzims són un reflex de la diferent activitat zonal de l'epidídim, puix que la fosfatasa àcida és més activa en el segment mitjà, mentre que la N-acetilglucosaminidasa ho és en la cua (339).

Quant als mecanismes de secreció, s'han postulat diferents mecanismes alternatius, com pot ser l'existència de comunicacions intermitents entre el reticle endoplàsmic apical i el compartiment luminal (170); la formació de vesícules a partir del complex de Golgi (109, 111, 113); fenòmens de secreció merocrina (234), microapocrina (28) o holocrina (19, 214, 267). De tot açò es pot concloure que encara no tenim una idea clara i uniforme respecte d'aquests mecanismes secretors.

Per la seua banda, l'absorció epididimària presenta algunes característiques comunes amb alguns epitelis de transport típics, com ara la seua bidireccionalitat (131) o la distribució capil·lar i el tipus de capil·lars presents que és fenestrat (9). Com a exemple d'aquest tipus d'absorció podem afirmar que certes proteïnes secretades en segments inicials són absorbides en segments medials i distals (241, 316).

En les cèl·lules principals del segment proximal s'han descrit fenòmens d'endocitosi mediada per receptors específics (94, 95, 96), i també l'aparició de traçadors densos als electrons, aplicats per via luminal, en les vesícules apicals i més tard en cossos multivesiculars o lisosomes (155, 223). A més a més, les cèl·lules principals dels segments distals presenten estretes relacions entre els sàculs fenestrats i els mitocondris, de forma similar al que s'observa en els túbuls renals (38) o en l'intestí (298), la qual cosa pareix indicar una considerable activitat d'absorció de fluid i electròlits (102).

L'epiteli epididimari no permet amb facilitat el pas de substàncies a través seu, per la qual cosa les seues cèl·lules han d'utilitzar mecanismes de transport per tal que certes

molècules passen de la sang al microambient luminal i viceversa (72, 162, 269). La presència de la Na^+K^+ -ATPasa en la membrana de les cèl·lules principals assegura, en zones inicials, el transport actiu de Na^+ des de la llum del cap a la sang, transport que està associat amb l'absorció de l'aigua i del HCO_3^- , com també la secreció activa de K^+ cap a la llum en segments més distals (59, 333, 335).

Com que la superfície apical de l'epiteli està caracteritzada per la presència de grans complexos d'unió del tipus de banda estreta (168, 293), per al transport entre els compartiments es fa necessària la presència de vies intracel·lulars i intercel·lulars, regulades pels mateixos complexos d'unió, amb la qual cosa s'estableix una mena de barrera hemato-epididimària (47, 160, 162).

Els epidídims de cobai i ratolí mostren una disminució en el nombre de bandes d'unió estreta entre les cèl·lules principals segons el sentit proximal-distal del túbul epididimari (293), la qual cosa fa pensar que la barrera hemato-epididimària podria localitzar-se fonamentalment en el cap de l'epidídim, lloc on, d'altra banda, els fenòmens d'absorció són més importants, tant en quantitat com en capacitat selectiva del transport (48).

L'EPIDÍDIM I ELS ESPERMATOZOIDES

Les activitats esmentades de l'epiteli epididimari pareixen estar relacionades amb la presència en aquest dels espermatozoides, i tant és així que es recomana l'avaluació de la funció epididimària en els casos d'anàlisi d'esperma (77, 129, 304, 329). En aquest sentit, l'epidídim desenvolupa les següents funcions:

Transport: comença per la transferència de fluid a través del túbul seminífer cap a la seua llum, la qual cosa actua com a bomba d'impulsió. El moviment ciliar en els conductes eferents també col·labora en la introducció a l'epidídim del fluid testicular (324). Una vegada en l'epidídim, el transport continua gràcies a la peristalsi tubular (157, 158, 213, 319), que, en el cap i el cos proximal, té lloc cada sis o deu segons, mentre que va fent-se menys intensa i freqüent en zones més distals (39, 99). Aquests moviments peristàltics deuen ser conseqüència de la contractibilitat de les cèl·lules musculars i contràctils localitzades en la perifèria del túbul epididimari, fenomen que sembla estar sota el control de les prostaglandines (79).

El transport també està afavorit pels canvis de pressió a l'interior tubular, com a conseqüència de les variacions de calibre en el conducte epididimari i de les seues secrecions (172, 244), i també per una intensa absorció de fluid en els segments més proximals, absorció que s'estabilitza en les regions més distals (96, 253, 313).

Concentració: té lloc en els segments distals, particularment en la cua, i s'ha postulat que podria ser el resultat d'una minva en el transport; de l'absorció de fluid per l'epiteli; i de canvis en la direccionalitat del transport de l'aigua a través de l'epiteli (221, 223, 336). En qualsevol cas, sembla ser que la concentració espermàtica pot estar relacionada amb la presència d'aldosterona en l'epidídim (309).

Maduració: en els seus aspectes fonamentals té lloc en el cap i la part proximal del cos de l'epidídim (35, 121, 171). Durant la maduració epididimària de l'espermatozoide es donen certs canvis en algunes de les seues característiques, com ara l'increment en la càrrega negativa superficial (22, 80), el punt isoelèctric i la labilitat de la membrana (153, 184), la composició antigènica (44, 193), la

unió de lectina (261), el transport a través de la membrana (116, 159, 235, 320), l'inici de la motilitat (17, 84, 118, 121, 164), l'adquisició de la capacitat fecundant (46, 84, 297, 331), fins i tot la morfologia general del cap (106).

Encara que alguns d'aquests canvis poden considerar-se intrínsecs a la mateixa evolució de cada espermatozoide, d'altres poden dependre de llur interacció amb el fluid epididimari (24, 198, 220, 312) i, més concretament, amb certes glicoproteïnes sintetitzades, normalment, en la regió contigua al segment inicial de l'epidídim (63, 112, 120, 187, 195, 196, 205, 206, 219, 249, 316, 332).

A més, s'ha demostrat la unió d'aquestes glicoproteïnes d'origen epididimari amb els espermatozoides, mitjançant tècniques d'immunofluorescència (56, 181, 266, 273, 280), microscòpia immunoelectrònica (125), anàlisi electroforètica (148) i administració d'aminoàcids marcats (78).

Concretament en el ratolí, aquesta producció de glicoproteïnes correspon al segment II, en el qual les cèl·lules principals secreten materials PAS-positius, que apareixen lligats als espermatozoides (2, 5, 6, 7, 10). En l'epidídim de bou s'ha descrit una glicoproteïna «iniciadora de la motilitat» espermàtica (16, 46).

Els canvis en les condicions de càrrega neta de la superfície espermàtica pareixen estar en relació amb les elevades concentracions de γ -glutamyl transpeptidasa i com a conseqüència del L-glutàmic (21). Això s'ha pogut comprovar en diferents espècies, com són l'home (130) i la rata (197, 215). A més, la presència de l'enzim és molt més gran en el cap que no pas en les altres zones epididimàries (93, 134) i és androgendependent (328), cosa que fa pensar en un paper específic d'aquest enzim durant la maduració espermàtica (23). D'altres hidrolases epididimàries també poden ser

secretades per l'epiteli, contribuint al fluid luminal, si bé no es coneix llur possible funció (20, 173, 174, 314).

Així mateix, s'ha comentat que l'inòsitol podria estar relacionat amb el recanvi de la secreció epididimària i la maduració dels espermatozoides (162), sempre sota la dependència androgènica en la seua síntesi epididimària (254).

D'altra banda, cal comentar el fet que el fluid que envolta els espermatozoides, tant en el testicle com en l'epidídim, té altes concentracions d'andrògens, els quals en arribar a l'epidídim passen de testosterona a dihidrotestosterona. Açò fa pensar que el segon esteroide puga tenir un paper important en la maduració espermàtica (322), sia de forma directa, sia com a conseqüència de la dependència androgènica de les cèl·lules principals en el cap epididimari (47, 48, 233, 248, 269).

Així mateix, s'ha detectat estradiol-17 β en el fluid de la cua epididimària del bou (87, 124), la qual cosa podria estar relacionada amb l'increment en el nivell de maduració dels espermatozoides, si més no en el cas del ratolí (217).

Emmagatzematge: es produeix en la cua epididimària i en el conducte deferent. La retenció espermàtica abans de l'ejaculació obliga a mantenir els espermatozoides en unes condicions favorables (25). En aquest sentit, en la rata, s'ha estudiat que el pH del fluid testicular i la *rete testis* està al voltant de 7,4 (306), i cau en l'epidídim a 6,5 (209), de forma associada a una gran activitat de l'anhidrasa carbònica en moltes cèl·lules epididimàries i del conducte deferent (70). Així doncs, aquestes condicions d'acidificació, més intenses a partir del segment inicial, poden actuar favorablement en la viabilitat i l'emmagatzemament dels espermatozoides (208).

Un altre mecanisme proposat per explicar l'adequat manteniment dels espermatozoides consisteix en la inhibició de la motilitat espermàtica per la secreció epididimària de β -endorfina (122, 305) i de certs pèptids similars a la LHRH (218). A més, cal assenyalar que el manteniment de la fertilitat espermàtica en la cua epididimària depèn dels andrògens (119) i, possiblement, també dels estrògens (178, 297).

A l'últim, cal dir que l'emmagatzematge i potser també la mateixa maduració espermàtica depèn de la temperatura. En aquest sentit, la criptorquídia experimental ha demostrat que quan l'epidídim està sotmès a la temperatura abdominal presenta greus alteracions funcionals que provoquen la degeneració massiva dels espermatozoides. Fins i tot, s'ha arribat a postular que la dependència de la temperatura escrotal és major pel que fa a l'epidídim que no pas pel que fa al testicle, com es creia tradicionalment (3, 101, 115, 132, 296).

No obstant això, també s'ha pogut comprovar que la retenció abdominal de l'epidídim provoca, en l'hàmsster, una reducció del temps requerit per a la capacitació dels espermatozoides (36). Açò podria relacionar-se amb les alteracions epididimàries hagudes com a conseqüència de l'increment de temperatura, la qual cosa implicaria defectes en el funcionament epitelial i més concretament en la síntesi d'alguna proteïna, la funció de la qual seria mantenir en un estat quiescent els espermatozoides que ja havien madurat en porcions més proximals de l'epidídim (83, 100, 125, 266, 299, 300).

EPIDÍDIM, FERTILITAT I ANTICONCEPCIÓ

Com ja hem assenyalat, la funció epididimària pot ser considerada com un indicador

adequat de la viabilitat espermàtica (304). Més concretament, és interessant avaluar tres substàncies secretades per l'epidídim i que es troben en el semen ejaculat: L-carnitina, glicerilfosforilcolina i 1-4- α -glucosidasa (68, 145). A més, aquestes substàncies donen informació sobre la diferent funcionalitat dels segments epididimaris, ja que, en l'epidídim humà, la majoria de la carnitina apareix en el cap (41, 42, 301), la glicerilfosforilcolina en el cos (265) i la glucosidasa en la cua (146). Ara bé, aquest patró de distribució no és comú a totes les espècies. Així, en la rata i altres mamífers de laboratori s'ha pogut comprovar que les quantitats més elevades de carnitina es troben en el fluid tubular de la cua (165, 180). En qualsevol cas, sí que pareix prou universal que el cap és la regió més activa en el transport de L-carnitina des de la circulació sistèmica al fluid luminal (160, 163, 338).

Per tot el que ha estat dit respecte de la interrelació entre l'activitat epididimària i els espermatozoides, molts autors han proposat l'actuació sobre la fisiologia de l'epidídim a fi d'aconseguir una anticoncepció masculina (131, 150, 339). Més concretament, com que certes proteïnes poden travessar l'epiteli epididimari des de la sang cap a la llum tubular, (37, 81, 82, 161, 334), hi hauria la possibilitat de dissenyar vacunes anticonceptives contra els espermatozoides epididimaris (76, 117, 327).

En aquest sentit, està resultant de gran interès la introducció de tècniques de cultiu *in vitro*, i ja s'han assajat diferents protocols per a l'aïllament cel·lular, com ara la digestió enzimàtica (60, 61, 62, 192, 242, 243, 330), la digestió enzimàtica seguida d'una purificació en un gradient discontinu de Percoll (108) o, el més complicat de tot, fent una elutriació (194, 323).

Finalment, cal fer una menció especial de la recent introducció a les tècniques de biologia molecular, la qual cosa pot permetre una més gran comprensió de la funció epididimària (52, 54, 55, 69, 126, 127)

CONTROL ENDOCRÍ DE LA FUNCIO EPIDIDIMÀRIA

La majoria de les funcions descrites són dependents dels andrògens testiculars (48, 187, 188, 212, 246), els quals poden arribar a l'epidídim per dues vies diferents: a la zona apical de l'epiteli pel fluid testicular que prové de la *rete testis*, de forma significativa només en els segments inicials, mentre que a aquesta zona i a la resta de l'epidídim arriba a través del sistema circulatori (73, 256, 322), hi ha de travessar l'epiteli per tal d'arribar a la llum tubular.

L'aportació sanguínia d'andrògens és conseqüència de la formació d'una connexió per via venosa entre el testicle i l'epidídim, per tal com l'hormona transferida de la vena espermàtica a l'artèria en el plexe pampiniforme no sembla arribar a l'epidídim (98, 123, 147, 156, 240, 287).

El moviment d'andrògens des del compartiment vascular a la llum tubular presenta una inhibició competitiva tant en el cap com en la cua. Ara bé, encara que es tracta d'un transport contra corrent, no s'ha pogut demostrar, de moment, l'existència d'una dependència energètica en aquest transport androgènic a través de l'epiteli. Un possible mecanisme de transport podria consistir en el fet que després de difondre's a través de l'epiteli, els andrògens s'unirien a algun component luminal, la qual cosa permetria l'increment de concentració en la llum. Aquest component luminal està per determinar, i poden ser els espermatozoides, substàncies del fluid o ambós (311). En qualsevol cas, cal indicar que no s'ha trobat cap unió específica dels andrògens als espermatozoides epididimaris (26, 297).

En la cua de l'epidídim, l'entrada d'andrògens des de la circulació sistèmica al

fluid luminal està restringida (71, 74, 310). Això fa que en moltes espècies s'estableixi un gradient en la distribució luminal d'esteroids, que seria menor com més distal fos (1, 124, 201, 237, 322). Aquest gradient està en correspondència amb les diferències fisiològiques al llarg de l'epidídim (45, 308).

Estudis fets després d'una lligadura dels conductes eferents han posat de manifest que el segment inicial és molt més dependent de l'aportació androgènica que no pas les altres zones epididimàries (105).

D'altra banda, estudis realitzats mitjançant micropunció i microperfusió han posat de manifest que, en el cap de l'epidídim en la rata, les concentracions de testosterona i 5 α -dihidrotestosterona endògenes són del 131 % respecte de les corresponents als túbuls seminífers, mentre que les de la cua només són un 19 % de les trobades en el cap (308, 313).

L'actuació dels andrògens en l'epidídim està en funció de la presència de determinades proteïnes d'unio en aquests (40, 88), com ara l'ABP (*androgen binding protein*) intraluminal, d'origen testicular (65, 154, 176, 177, 253, 321), i un receptor citonucleoplàsmic propi del teixit epididimari (40, 64, 66, 67, 85, 89, 255, 268, 272).

De tota manera, els andrògens tenen poca importància respecte a la síntesi total de proteïnes epididimàries, i són molt més necessàries per a les de secreció. Si bé aquestes proteïnes només són un 15 % del total, presenten, però, una gran importància funcional (47, 48, 49, 50, 51). En qualsevol cas, sembla ser que la presència d'andrògens produeix modificacions significatives en els patrons de síntesi de determinats enzims, com són, per exemple, les esterases (14).

A més cal assenyalar que les concentracions d'esteroides endògens presenten unes grans variacions entre diferents espècies de mamífers

(175, 201, 202, 207, 237, 256, 257, 258). En certes espècies, com ara el gos, sembla que l'acció androgènica en l'epidídim és conseqüència de la presència de la 5α -dihidrotestosterona (DHT), possiblement per una conversió local de la testosterona testicular (45, 288). De fet, en el ratolí i la rata s'han localitzat els enzims necessaris per a la producció de DHT i androstanediols a partir de la testosterona (262, 270, 276).

És particularment interessant assenyalar que estudis recents fets en conills han posat de manifest una possible dualitat en el paper jugat pels andrògens i més concretament per la testosterona, que podrien actuar estimulants la síntesi de certes proteïnes i inhibint la d'altres (249, 263).

En qualsevol cas, no s'ha de descartar la possible existència d'altres factors en relació amb el control de les funcions epididimàries (185). En aquest sentit, s'han descrit proteïnes d'unio als estrògens, i més concretament a l'estradiol-17 β , en l'epidídim de rata (92, 224), conill (86, 91), gos (340) i home (225). Açò abonaria la possibilitat que l'estradiol pugui tenir un paper propi en el control de la secreció proteica epididimària (302). Més concretament, en el conill, aquest paper sembla estar mediat per la presència de receptors específics en les cèl·lules principals de la cua epididimària (90), mentre que en el ratolí aquests receptors estarien localitzats fonamentalment en les cèl·lules principals del cap proximal i en les apicals i clares del cos i la cua (277).

No obstant això, s'ha postulat que la presència d'estrògens seria necessària, junt amb la d'andrògens, durant el desenvolupament postnatal de l'epidídim, mentre que podria resultar més aviat deletèria en l'adult (303), per la qual cosa, existiria una proteasa dependent dels andrògens, que degradaria els receptors estrogènics (90).

POSSIBLE FUNCIÓ ENDOCRINA DE L'EPIDÍDIM

L'activitat testicular està sota el control endocrí pituitari, i pot estar influïda així mateix per diferents factors fisiològics i paracrins. Ara bé, també s'ha suggerit que l'epidídim podria jugar un paper en el control endocrí testicular (151), paper aquest que consistiria segons alguns autors en l'absorció i el transport cap a la sang de la inhibina testicular (203, 204, 211).

No obstant això, s'han descrit diverses proves morfològiques i experimentals que abonen l'existència d'una possible activitat endocrina pròpia en l'epidídim d'algunes espècies. En les cèl·lules clares de la rata s'observa la presència de vacúols acumulats en el citoplasma basal i adjacents a capil·lars sanguinis (264).

En el ratolí, les cèl·lules principals dels segments distals del cap epididimari formen vesícules pròximes a la membrana basal, però mai prop del complex de Golgi ni en les àrees involucrades en processos d'exocitosi (11). Endemés, les característiques ultraestructurals d'aquestes cèl·lules són similars a les corresponents a altres teixits d'activitat esteroidogènica molt considerable (149), activitat que podria consistir en la síntesi de DHT (175).

El segment inicial de l'epidídim presenta una xarxa capil·lar molt densa, i també un flux sanguini molt intens (9, 291). També cal insistir que els capil·lars sanguinis presents en aquest nivell són de tipus fenestrat, característica que desapareix ràpidament després de la interrupció dels conductes eferents (10). A més, aquesta interrupció provoca una modificació morfològica en les cèl·lules principals del segment I, consistent en la pèrdua de llur morfologia i l'adquisició de les característiques típiques de les cèl·lules principals del segment II (4).

D'altra banda, les cèl·lules epitelials del segment inicial de l'epidídim del ratolí presenten una considerable afinitat pel fluorocrom rodamina 6GO, quan és introduït per via intraperitoneal (282). Aquesta substància afecta certs tipus de mitocondris, els quals estan presents en diferents glàndules endocrines (183). A més a més, l'administració subcrònica de la rodamina 6GO produeix en el ratolí alteracions epididimàries i esterilitat (283, 285), molt semblants a les observades després d'hipofisectomia (245).

En el simi, s'ha descrit la presència d'aglomerats de grànuls densos als electrons, units a la membrana basal, junt amb una gran quantitat de mitocondris, tot això en les proximitats dels capil·lars intersticials, la qual cosa és característica de les cèl·lules endocrines o paracrines (259, 260). Aspectes similars s'han observat en els epidídims de gat (28) i d'ase (27).

En els segments II-VI, i més específicament en el V, de l'epidídim de bou, les cèl·lules principals presenten una sèrie d'elements indicatius de síntesi d'esteroides, com ara les gotes lipídiques i gran quantitat de vesícules del reticle endoplàsmic llis, que indiquen que aquesta regió podria tenir un paper endocrí (139). Característiques similars s'han descrit en l'epidídim de cobai (169). També resulta molt interessant el fet que aquestes regions inicials de l'epidídim presenten, respecte de l'aportació total d'andrògens, una major dependència per al seu funcionament que no pas altres de més distals (2, 105).

A l'últim, cal comentar el fet que les alteracions testiculars aparegudes després de l'extirpació quirúrgica del cap de l'epidídim, en la rata, foren molt més greus que no pas les observades després de la lligadura dels conductes eferents. Atès que tant en un cas com en l'altre s'impedeix la normal sortida del

fluid testicular, aquesta diferència en la resposta testicular només podria explicar-se com a conseqüència de la manca d'alguna substància d'origen epididimari, que hauria de ser transportada per via sanguínia (281, 284).

Arabé, malgrat les proves que hem esmentat, encara no podem considerar completament establerta la funció endocrina de l'epidídim, funció que, si es confirma definitivament, podria obrir noves perspectives en el control de la fertilitat masculina.

BIBLIOGRAFIA

1. AAFJES, J. H. i J. TH. M. VREEBURG. (1972) Distribution of 5alpha-dihydrotestosterone in the epididymis of bull and boar, and its concentration in rat epididymis after ligation of efferent testicular ducts, castration and unilateral gonadectomy. **J. Endocrinol.** 53: 85-93.
2. ABE, K. i H. ITO. (1988) Changes in distribution and staining reactivity of PAS-positive material in the mouse epididymal duct after efferent duct ligation. **Arch. Histol. Cytol.** 51: 433-441.
3. ABE, K. i H. TAKANO. (1987) Response of the mouse epididymal duct to the disappearance and reappearance of spermatozoa induced by temporal cryptorchidism. **Arch. Histol. Jpn.** 50: 315-324.
4. ABE, K. i H. TAKANO. (1989) Cytological response of the principal cells in the initial segment of the epididymal duct to efferent duct cutting in mice. **Arch. Histol. Cytol.** 52: 321-326.
5. ABE, K.; H. TAKANO i T. ITO. (1982) Response of the epididymal duct in the corpus epididymis to efferent or epididymal duct ligation in the mouse. **J. Reprod. Fert.** 64: 69-72.
6. ABE, K.; H. TAKANO i T. ITO. (1983) Ultrastructure of the mouse epididymal duct with special reference to the regional differences of the principal cells. **Arch. Histol. Jpn.** 46: 51-68.
7. ABE, K.; H. TAKANO i T. ITO. (1983) Response of the epididymal duct to temporal depletion of spermatozoa induced by testicular irradiation in mice. **Anat. Rec.** 207: 17-25.
8. ABE, K.; H. TAKANO i T. ITO. (1983) Tubule containing inclusions in the epithelial cells of the mouse epididymal duct. **Arch. Histol. Jpn.** 46: 69-77.
9. ABE, K.; H. TAKANO i T. ITO. (1984) Microvasculature of the mouse epididymis, with special reference to

- fenestrated capillaries localized in the initial segment. *Anat. Rec.* **209**: 209-218.
10. ABE, K.; H. TAKANO i T. ITO. (1984) Appearance of peculiar multivesicular bodies in the principal cells of the epididymal duct after efferent duct cutting in mice. *Arch. Histol. Jap.* **47**: 121-135.
 11. ABOU-HAILA, A. i M. A. FAIN-MAUREL. (1984) Regional differences of the proximal part of mouse epididymis: Morphological and histochemical characterization. *Anat. Rec.* **209**: 197-208.
 12. ABOU-HAILA, A. i M. A. FAIN-MAUREL. (1985) Postnatal differentiation of the enzymatic activities in the mouse epididymis. *Int. J. Androl.* **8**: 441-458.
 13. ABOU-HAILA, A. i M. A. FAIN-MAUREL. (1986) Electrophoretic characterization of mouse epididymal esterases in inbred lines and in a natural population. *Andrologia* **18**: 624-634.
 14. ABOU-HAILA, A. i M. A. FAIN-MAUREL. (1991) Selective action of androgens on the molecular forms of sterases characterized by two-dimensional gel electrophoresis in the epididymis and vas deferens of the mouse. *Int. J. Androl.* **14**: 209-222.
 15. ABOU-HAILA, A.; M. A. DEUGNIER i M. A. FAIN-MAUREL. (1984) Histochemistry of oxidative metabolism in epididymal epithelium of mouse. *Arch. Androl.* **15**: 1-10.
 16. ACOTT, T. S. i D. D. HOSKINS. (1981) Bovine sperm forward motility protein. Binding to epididymal spermatozoa. *Biol. Reprod.* **24**: 234-240.
 17. ACOTT, T. S.; D. J. JOHNSON; H. BRAND i D. D. HOSKINS. (1979) Sperm forward motility protein: tissue distribution and species cross reactivity. *Biol. Reprod.* **20**: 247-252.
 18. ADAMS, C. S. (1983) Localization of alkaline phosphatase and NADH diaphorase in the principal cells of the guinea pig epididymis. *Acta Anat.* **116**: 146-151.
 19. AGRAWAL, A. i C. J. DOMINIC. (1986) Holocrine secretory activity in the epididymal epithelium in mammals. *J. Adv. Zool.* **7**: 54-56.
 20. AGRAWAL, Y. P. i T. VANHA-PERTTULA. (1986) Dipeptidyl peptidases in bovine reproductive organs and secretions. *Int. J. Androl.* **9**: 435-452.
 21. AGRAWAL, Y. i T. VANHA-PERTTULA. (1988) Gama-glutamyl transpeptidase, glutathione and L-glutamic acid in the rat epididymis during postnatal development. *Biol. Reprod.* **38**: 996-100.
 22. AGRAWAL, Y. i T. VANHA-PERTTULA. (1988) Glutathione, l-glutamic and gamma-glutamyl transpeptidase in the bull reproductive tissues. *Int. J. Androl.* **11**: 123-131.
 23. AGRAWAL, Y. P. i T. VANHA-PERTTULA. (1989) Gamma-glutamyl transpeptidase in rat epididymis: effects of castration, hemicastration and efferent duct ligation. *Int. J. Androl.* **12**: 321-328.
 24. AMANN, R. P. (1987) Function of the epididymis in bulls and rams. *J. Reprod. Fert. Suppl.* **34**: 115-131.
 25. AMANN, R. P. i B. D. SCHANBACHER. (1983) Physiology of the male reproduction. *J. Anim. Sci. Suppl.* **2**: 380-403.
 26. AMANN, R. P. i R. H. HAMMERSTEDT. (1976) Binding of steroids by intact bovine sperm. *Biol. Reprod.* **15**: 670-677.
 27. ARRIGHI, S. i M. G. ROMANELLO. (1984) Istofisiologia dell'epitelio dei condottini efferenti e del condotto dell'epididimo in Equus asinus. *Arch. Vet. It.* **35**: 137-151.
 28. ARRIGHI, S.; M. G. ROMANELLO i C. DOMENEGHINI. (1986) Ultrastructural study on the epithelium lining ductus epididymis in adult cats (Felis catus). *Arch. Biol. (Brux.)* **97**: 7-24.
 29. ARYA, M. i T. VANHA-PERTTULA. (1984) Distribution of lectin binding in rat testis and epididymis. *Andrologia* **16**: 495-508.
 30. ARYA, M. i T. VANHA-PERTTULA. (1985) Lectin staining of rat testis and epididymis: Effect of cyproterone acetate and testosterone. *Andrologia* **17**: 301-310.
 31. ARYA, M. i T. VANHA-PERTTULA. (1985) Effect of castration on lectin staining in rat epididymis. *Andrologia* **17**: 327-337.
 32. ARYA, M. i T. VANHA-PERTTULA. (1985) Lectin binding pattern of bull testis and epididymis. *J. Androl.* **6**: 230-242.
 33. ARYA, M. i T. VANHA-PERTTULA. (1986) Comparison of lectin-staining pattern in testis and epididymis of gerbil, guinea pig, mouse and nutria. *Am. J. Anat.* **175**: 449-469.
 34. BEDFORD, J. M. (1975) Maturation, transport and fate of spermatozoa in the epididymis. En: *Handbook of Physiology* Sect. 7, Vol. V (Hamilton, D.W. i Greep, R. O., eds.) American Physiological Society, Washington, D.C. 303-317.
 35. BEDFORD, J. M. (1988) The bearing of epididymal function in strategies for in-vitro fertilization. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* **541**: 284-291.
 36. BEDFORD, J. M. i R. YANAGIMACHI. (1991) Epididymal storage at abdominal temperature reduces the time required for capacitation of hamster spermatozoa. *J. Reprod. Fert.* **91**: 403-410.
 37. BEDFORD, J. M.; R. B. WEININGER; S. FISHER i J. RIFKIN. (1982) Specific IgG levels appearing in the cauda epididymidis of male rabbits. *Int. J. androl. Suppl.* **5**: 48-52.
 38. BERGERON, M. i G. THIÉRY. (1981) Three-dimensional characteristics of the endoplasmic reticulum of rat renal tubule cells, an electron microscopy study in thick sections. *Biol. Cell* **42**: 43-48.
 39. BILLUPS, K. L.; S. TILLMAN i T. S. K. CHANG. (1990) Ablation of the inferior mesenteric plexus in the rat: Alteration of sperm storage in the epididymis and vas deferens. *J. Urol.* **143**: 625-629.
 40. BLAQUIER, J. A. i R. S. CALANDRA. (1973) Intracellular receptor for androgens in rat epididymis. *Endocrinology* **93**: 51-60.

41. BØMER, T.; P. HOEL; K. T. PURVIS i V. HANSSON. (1978) Carnitine levels in human accessory sex organs. **Arch. Androl.** 1: 53-59.
42. BØMER, T.; M. SAR; W. E. STUMPF i V. HANSSON. (1979) Autoradiographic study of the [3H]carnitine distribution in rat epididymis. **Int. J. Androl.** 2: 62-71.
43. BOSE, A. R.; A. B. KAR i P. R. DASGUPTA. (1966) Sialic acid in the genital organs of the male rat. **Current Sci.** 35: 336-337.
44. BOSTWICK, E. F.; M. D. BENTLEY; A. G. HUNTER i R. HAMMER. (1980) Identification of a surface glycoprotein on porcine spermatozoa and its alteration during epididymal maturation. **Biol. Reprod.** 23: 161-169.
45. BOUJARD, D.; D. THOMAS i D. H. GARNIER. (1982) Regional distribution of steroids in the dog epididymis. **Reprod. Nutr. Dévelop.** 22: 931-939.
46. BRANDT, H.; T. S. ACOTT; D. J. JOHNSON i D. D. HOSKINS. (1978) Evidence for an epididymal origin of bovine sperm forward motility protein. **Biol. Reprod.** 19: 830-835.
47. BROOKS, D. E. (1981) Secretion by the rat epididymis: Regional differences, androgen-dependence, and effects of protease inhibitors, procain, and tunicamycin. **Biol. Reprod.** 25: 1099-1117.
48. BROOKS, D. E. (1981) Metabolic activity in the epididymis and its regulation by androgens. **Physiol. Rev.** 61: 515-555.
49. BROOKS, D. E. (1983) Epididymal functions and their hormonal regulation. **Aust. J. Biol. Sci.** 36: 205-221.
50. BROOKS, D. E. (1983) Effect of androgens on protein synthesis and secretion in various regions of the rat epididymis, as analysed by two-dimensional gel electrophoresis. **Mol. Cell. Endocr.** 29: 255-270.
51. BROOKS, D. E. (1984) Protein secretion by the rat epididymis can be selectively modified in-vitro by local anaesthetics, glucose deprivation, dinitrophenol, ouabain, and ionophores. **J. Androl.** 5: 351-360.
52. BROOKS, D. E. (1987) Developmental expression and androgenic regulation of the mRNA for major secretory proteins of the rat epididymis. **Mol. Cell. Endocrinol.** 53: 59-66.
53. BROOKS, D. E.; D. W. HAMILTON i A. MALLEK. (1973) The uptake of L-[methyl-3H]carnitine by the rat epididymis. **Biochem. Biophys. Res. Commun.** 52: 1354-1360.
54. BROOKS, D. E.; A. R. MEANS; E. J. WRIGHT; S. P. SHINGH i K. K. TIVER. (1986) Molecular cloning of the cDNA for androgen-dependent sperm coating glycoproteins secreted by the rat epididymis. **Eur. J. Biochem.** 161: 13-18.
55. BROOKS, D. E.; A. R. MEANS; E. J. WRIGHT; S. P. SHINGH i K. K. TIVER. (1986) Molecular cloning of the cDNA for two major androgen dependent secretory proteins of 18.5 kD synthesized by the rat epididymis. **J. Biol. Chem.** 261: 4956-4961.
56. BROWN, C. R.; K. I. VON GLOS i R. JONES. (1983) Changes in plasma membrane glycoproteins of rat spermatozoa during maturation in the epididymis. **J. Cell Biol.** 96: 256-264.
57. BROWN, D. i R. MONTESANO. (1981) Membrane specializations in the rat epididymis. II. Clear cells. **Anat. Rec.** 201: 477-483.
58. BURGOS, M. H. (1964) Uptake of colloidal particles by cells of the caput epididymidis. **Anat. Rec.** 148: 517-525.
59. BYERS, S. W. i G. GRAHAM. (1990) Disruption of sodium-potassium ATPase in the rat testis and epididymis. **Am. J. Anat.** 188: 31-43.
60. BYERS, S. W.; D. DJAKIEV i S. DYM. (1985) Structural features of rat epididymal epithelial cells in-vitro. **J. Reprod. Fert.** 75: 401-411.
61. BYERS, S. W.; L. RICHARDSON i C. P. PARKER. (1988) Isolation and characterization of epididymal epithelial cell plasma membranes. **Biol. Reprod.** 38: 201-209.
62. BYERS, S. W.; M. A. HADLEY; D. DJAKIEV i S. DYM. (1985) Growth and characterization of monolayers of epididymal epithelial cells and Sertoli cells in dual environment culture chambers. **J. Androl.** 7: 59-68.
63. CAMEO, M. S. i J. S. BLAQUIER. (1976) Androgen-controlled specific proteins in rat epididymis. **J. Endocrinol.** 69: 47-55.
64. CARREAU, S. i M. A. DROSDOWSKY. (1981) Characterization of a cytoplasmic androgen receptor in sheep epididymal cytosol. **First European Workshop on Molecular and Cellular Endocrinology of the Testis. Geilo. Int. J. Androl. Suppl.** 3: 78-79.
65. CARREAU, S.; M. A. DROSDOWSKY i M. COUROT. (1979) Age related effects on androgen binding protein (ABP) in sheep testis and epididymis. **Int. J. Androl.** 2: 49-61.
66. CARREAU, S.; M. A. DROSDOWSKY i M. COUROT. (1981) Androgen binding protein and cytoplasmic androgen receptor in sheep epididymis. En: **Progress in Reproductive Biology**, 8 (Bollack, C. i Clavert, A., eds.). S. Karger, Basle. pp. 164-165.
67. CARREAU, S.; M. A. DROSDOWSKY i M. COUROT. (1984) Androgen binding proteins in sheep epididymis: characterization of a cytoplasmic androgen receptor in the ram epididymis. **J. Endocr.** 103: 273-279.
68. CASANO, R.; C. ORLANDO; A. L. CALDINI; T. BARNI; A. NATALI i M. SERIO. (1987) Simultaneous measurement of seminal L-carnitine, alpha-1,4-glucosidase and glycerylphosphorylcholine in azoospermic and oligospermic patients. **Fertil. Steril.** 47: 324-328.
69. CHAREST, N. J.; D. R. JOSEPH; E. M. WILSON i F. S. FRENCH. (1988) Molecular cloning of complementary desoxyribonucleic acid for an androgen-regulated epididymal protein: sequence homology with metalloproteins. **Mol. Endocrinol.** 10: 999-1004.
70. COHEN, J. P.; A. P. HOFFER i S. ROSEN. (1976) Carbonic anhydrase localization in the epididymis and testis of the rat: Histochemical and biochemical analysis. **Biol. Reprod.** 14: 339-346.

71. COOPER, T. G. (1980) The general importance of proteins and other factors in the transfer of steroids into the rat epididymis. **Int. J. Androl.** 3: 333-348.
72. COOPER, T. G. (1986) The epididymis, Sperm Maturation and Fertilisation. **Springer, Berlin, Heidelberg, New York.**
73. COOPER, T. G. i G. M. H. WAITES. (1974) Testosterone in rete testis fluid and blood of rams and rats. **J. Endocr.** 62: 619-629.
74. COOPER, T. G. i G. M. H. WAITES. (1979) Factors affecting the entry of testosterone into the lumen of cauda epididymidis of the anesthetized rat. **J. Reprod. Fert.** 56: 165-174.
75. COOPER, T. G.; C. H. YEUNG i R. MEYER. (1989) Immature rat epididymal epithelial cells in grown static primary monolayer culture on permeable supports. I. Vectorial secretion. **Cell Tissue Res.** 256: 567-572.
76. COOPER, T. G.; YEUNG, C. H. i M. BERGMANN. (1987) Protein transport to the epididymal lumen. **Cell. Tissue Res.** 248: 527-530.
77. COOPER, T. G.; C. H. YEUNG; D. NASHAN i E. NIESCHLAG. (1988) Epididymal markers in human infertility. **J. Androl.** 9: 91-101.
78. CRONWALL, G. A.; J. T. VREEBURG; M. K. HOLLAND i M. C. ORGBIN-CRIST. (1990) Interactions of labeled epididymal secretory proteins with spermatozoa after injection of 35S-methionine in the mouse. **Biol. Reprod.** 43: 121-129.
79. COSENTINO, M. J.; H. TAKIHARA; J. W. BURHOP i A. T. K. COCKETT. (1984) Regulation of rat caput epididymis contractility by prostaglandins. **J. Androl.** 5: 216-222.
80. COURTENS, J. L. i S. FOURNIER-DELPECH. (1979) Modifications in the plasma membranes of epididymal ram spermatozoa during maturation and incubation in utero. **J. Ultrastr. Res.** 68: 136-148.
81. CUANISCU, P. S.; F. GONZÁLEZ-ECHEVERRIA; A. D. PIAZZA; L. PIÑEIRO i J. A. BLAQUIER. (1984) Epididymal proteins that mimic the androgenic effect on zona pellucida recognition by immature hamster spermatozoa. **J. Reprod. Fert.** 71: 427-431.
82. CUANISCU, P. S.; F. GONZALEZ-ECHEVERRIA; A. D. PIAZZA; M. S. CAMEO i J. A. BLAQUIER. (1984) Antibodies against epididymal glycoproteins block fertilizing ability in rat. **J. Reprod. Fert.** 72: 467-471.
83. DACHEUX, J. L. i J. K. VOGLMAYR. (1983) Sequence of sperm cell differentiation and its relationship to exogenous fluid proteins in the ram epididymis. **Biol. Reprod.** 29: 1033-1047.
84. DACHEUX, J. L.; C. CHEVRIER; A. DESMEE; M. LANNEAU; P. JOUANNET; D. ZEPHIR i Y. LANSON. (1984) Evolution de la motilité et des protéines de surface des spermatozoïdes humains lors de leur passage dans l'épididyme. **J. Urol. (Paris)** 90: 582-583.
85. DANZO, B. J. i B. C. ELLER. (1975) Androgen binding to cytosol prepared from epididymides of sexually mature castrated rabbits: evidence for a cytoplasmic receptor. **Steroids** 25: 507-523.
86. DANZO, B. J. i B. C. ELLER. (1979) The presence of a cytoplasmic estrogen receptor in sexually mature rabbit epididymides: comparison with the estrogen receptor in immature rabbit epididymal cytosol. **Endocrinology** 105: 1128-1134.
87. DANZO, B. J.; B. C. ELLER i L. A. JUDY. (1975) Estradiol binding in cytosol from epididymis of immature rabbit. **Mol. Cell. Endocr.** 2: 91-105.
88. DANZO, B. J.; B. C. ELLER i M. C. ORGBIN-CRIST. (1974) Studies on the site of origin of the androgen binding protein present in epididymal cytosol from mature intact rabbits. **Steroids** 24: 108-122.
89. DANZO, B. J.; B. C. ELLER i M. C. ORGBIN-CRIST. (1976) Approaches to fertility regulation through an understanding of the molecular control of epididymal function. En: **Sperm Action Prog. Reprod. Biol.** 1, Karger, Basel. pp. 74-88.
90. DANZO, B. J.; B. C. ELLER i W. J. HENDRY III. (1983) Identification of cytoplasmic estrogen receptors in the accessory sex organs of the rabbit and their comparison to the cytoplasmic estrogen receptor in the epididymis. **Mol. Cell. Endocrinol.** 33: 197-210.
91. DANZO, B. J.; B. C. ELLER; L. A. JUDY; J. R. TRAUTMAN i M. C. ORGBIN-CRIST. (1975) Estradiol binding in cytosol from epididymis of immature rabbit. **Mol. Cell. Endocr.** 2: 91.
92. DANZO, B. J.; M. S. WOLFE i J. B. CURRY. (1977) The presence of an estradiol binding component in cytosol from immature rat epididymides. **Mol. Cell. Endocr.** 6: 271-279.
93. DeLAP, L. W.; S. S. TATE i A. MEISTER. (1977) Gama-glutamyl transpeptidase and related enzyme activities in the reproductive system of male rat. **Life Sci.** 20: 673-680.
94. DJAKIEW, D.; S. W. BYERS i M. DYM. (1984) Receptor-mediated endocytosis of alpha2-macroglobulin and transferrin in rat caput epithelial cells in-vitro. **Biol. Reprod.** 31: 1073-1085.
95. DJAKIEW, D.; S. W. BYERS; D. M. LEWIS i M. DYM. (1985) Receptor-mediated endocytosis of alpha2-macroglobulin by principal cells in the proximal caput epididymis in-vivo. **J. Androl.** 6: 190-196.
96. DJAKIEW, D.; M. D. GRISWOLD; D. M. LEWIS i M. DYM. (1986) Micropuncture studies of receptor-mediated endocytosis of transferrin in the rat epididymis. **Biol. Reprod.** 34: 691-699.
97. EDMONDS, R. H. i F. NAGY. (1973) Crystalline inclusion bodies in the epididymis of the nine-banded Armadillo. **J. Ultrastr. Res.** 42: 82-86.
98. EINER-JENSEN, N. (1974) Local recirculation of injected (3H)-testosterone from the testis to the epididymal fad pad and the corpus epididymidis in the rat. **J. Reprod. Fert.** 37: 145-148.

99. EL-BADAWI, A. i E. A. SCHENK. (1967) The distribution of cholinergic and adrenergic nerves in the mammalian epididymis. **Am. J. Anat.** 121: 1-14.
100. ENG, L. A. i G. OLIPHANT. (1978) Rabbit sperm reversible decapacitation by membrane stabilization with highly purified glycoprotein from seminal plasma. **Biol. Reprod.** 19: 1083-1094.
101. ESPONDA, P. i J. M. BEDFORD. (1986) The influence of body temperature and castration on the protein composition of fluid in the rat cauda epididymis. **J. Reprod. Fert.** 78: 505-514.
102. FAIN-MAUREL, M. A.; A. ABOU-HAILA i J. P. DADOUNE. (1988) Organization of the internal membrane system in the principal cells of the mouse epididymis after osmium impregnation. **Reprod. Nutr. Dévelop.** 28: 1237-1250.
103. FAIN-MAUREL, M. A.; J. P. DADOUNE i M.F. ALFONSI. (1981) High-resolution autoradiography of newly formed proteins in the epididymis after incorporation of tritiated aminoacids. **Arch. Androl.** 6: 249-266.
104. FAWCETT, D. W. i D. W. HAMILTON. (1970) Electron microscopic and biochemical evidence for steroid synthesis in the epididymis. En: *Morphological Aspects of Andrology*. (Holstein, A.F. i Hortsman, E., eds.) Grosse, Berlin. pp. 119-121.
105. FAWCETT, D. W. i A. P. HOFFER. (1979) Failure of exogenous androgen to prevent regression of the initial segment of the rat epididymis after efferent duct ligation or castration. **Biol. Reprod.** 20: 162-181.
106. FAWCETT, D. W. i A. HOLLENBERG. (1963) Changes in the acrosome of guinea pig spermatozoa during passage through the epididymis. **Z. Zellforsch.** 60: 279-292.
107. FAYE, J. C.; L. DUGUET; M. MAZZUCA i F. BAYARD. (1980) Purification, radioimmunoassay, and immunohistochemical localization of a glycoprotein produced by the rat epididymis. **Biol. Reprod.** 23: 423-432.
108. FINAZ, C.; F. BOUE; G. MEDURI i A. LEFEVRE. (1991) Characterization of rat epithelial cells purified on a discontinuous Percoll gradient. **J. Reprod. Fert.** 91: 617-625.
109. FLICKINGER, C. J. (1979) Synthesis, transport and secretion of protein in the initial segment of the mouse epididymis as studied by electron microscope radioautography. **Biol. Reprod.** 20: 1015-1030.
110. FLICKINGER, C. J. (1983) Synthesis and secretion of glycoproteins by the epididymal epithelium. **J. Androl.** 4: 157-161.
111. FLICKINGER, C. J. (1985) Radioautographic analysis of the secretory pathway for glycoproteins in principal cells of the mouse epididymis exposed to [3H]fucose. **Biol. Reprod.** 32: 337-389.
112. FLICKINGER, C. J.; J. C. HERR i K. L. KLOTZ. (1988) Immunocytochemical localization of the major glycoprotein of epididymal fluid from the cauda in the epithelium of mouse epididymis. **Cell Tissue Res.** 251: 603-610.
113. FLICKINGER, C. J.; R. M. WILSON i H.D. GRAY. (1984) The secretory pathway in the mouse epididymis as shown by electron microscope radioautography of principal cells exposed to monensin. **Anat. Rec.** 210: 435-448.
114. FLICKINGER, C. J.; S. S. HOWARDS i H. F. ENGLISH. (1978) Ultrastructural differences in efferent ducts and several regions of the epididymis of the hamster. **Am. J. Anat.** 152: 557-586.
115. FOLDES, R. G. i J. M. BEDFORD. (1982) Biology of the scrotum. I. Temperature and androgen as determinants of the sperm storage capacity of the rat cauda epididymis. **Biol. Reprod.** 26: 673-682.
116. FOURNIER-DELPECH, S. i M. COUROT. (1980) Glycoproteins of ram sperm membrane. Relationship of protein having affinity for concavalin A to epididymal maturation. **Biochem. Biophys. Res. Commun.** 96: 756-761.
117. FOURNIER-DELPECH, S.; M. COUROT i M.P. DUBOIS. (1985) Decreased fertility and motility of spermatozoa from rats immunized with a prealbumin epididymal specific glycoprotein. **J. Androl.** 6: 246-250.
118. FOURNIER-DELPECH, S.; S. HAMAMAH; G. COLAS i M. COUROT. (1983) Acquisition of zona binding structures by ram spermatozoa during epididymal passage. En: *The Sperm Cell*. (Andre, J., ed.). Martinus Nijhoff, The Hague. pp 103-106.
119. FOURNIER-DELPECH, S.; S. HAMAMAH; M. COUROT i C. KUNTZ. (1984) Androgenic control of zona binding capacity of ram spermatozoa. In: *The Male in Farm Animal Reproduction*. (Courot, M., ed.) Martinus Nijhoff, The Hague. pp 103-107.
120. FOURNIER-DELPECH, S.; C. PISSELET; D. H. GARNIER; M. DUBOIS i M. COUROT. (1981) Mise en évidence chez le bélier d'une proalbumine sécrétée par l'épididyme sous l'action de la testostérone. **Comptes Rend. Hebdomad. S. Acad. Sci.** 293: 589-594.
121. FOURNIER-DELPECH, S.; G. COLAS; M. COUROT; R. ORTAVANT i G. BRICE. (1979) Epididymal sperm maturation in the ram: motility, fertilizing ability and embryonal survival after uterine artificial insemination in the ewe. **Ann. Biol. Anim. Biochim. Biophys.** 19: 597-605.
122. FRAIOLI, F.; A. FABBRI; L. GNESSI; L. SILVESTRONI; C. MORETTI; F. REDI i A. ISIDORI. (1984) Beta-endorphin, Meta-enkephalin and calcitonin in human semen: Evidence for a possible role in human sperm motility. **Ann. NY Acad. Sci.** 438: 365-370.
123. FREE, M. J. i R. A. JAFFE. (1978) Target organs for testosterone transferred from vein to artery in the pampiniform plexus: The epididymis. **Biol. Reprod.** 18: 639-642.
124. GANJAM, V. K. i R. P. AMANN. (1976) Steroids in fluids and sperm entering and leaving the bovine epididymis, epididymal tissue, and accessory sex gland secretions. **Endocrinology** 99: 1618-1630.
125. GARCÍA, C.; F. REGALADO; M.S. LOPEZ DE HARO i A. NIETO. (1988) Ultrastructural localization of

- epididymal secretory proteins associated with the surface of spermatozoa from rabbit cauda epididymis. **Histochem. J.** 20: 708-714.
126. GHYSELINCK, N. B.; C. JIMÉNEZ; Y. COURTY i J. P. DUFAURE. (1989) Androgen-dependent messenger RNA(s) related to secretory proteins in the mouse epididymis. **J. Reprod. Fert.** 85: 631-639.
 127. GHYSELINCK, N. B.; C. JIMENEZ; A. M. LEFRANÇOIS i J. P. DUFAURE. (1990) Molecular cloning of a cDNA for androgen regulated proteins secreted by the mouse epididymis. **J. Mol. Endocrinol.** 4: 5-12.
 128. GIER, H. T. i G. B. MARION. (1969) Development of mammalian testes and genital ducts. **Biol. Reprod.** 1: 1-23.
 129. GIOVENCO, P.; J. C. CALAMERA; F. DONDERO; R. PACIFICI i O. VILAR. (1986) Glycerolphosphorylcholine in selected forms of male infertility. **Andrologia** 18: 171-174.
 130. GLENNER, G. G.; J. E. FOLK i P. J. McMILLAN. (1962) Histochemical demonstration of a gamma-glutamyl transpeptidase-like activity. **J. Histochem. Cytochem.** 10: 481-489.
 131. GLOVER, T. D. (1976) Investigations into the physiology of the epididymis in relation to male contraception. **J. Reprod. Fert. Suppl.** 24: 95-114.
 132. GLOVER, T. D. i D. H. YOUNG. (1963) Temperature and the production of spermatozoa. **Fertil Steril.** 14: 441-450.
 133. GLOVER, T. D. i L. NICANDER. (1971) Some aspects of structure and function in the mamalian epididymis. **J. Reprod. Fert. Suppl.** 13: 39-50.
 134. GOSSRAU, R. (1978) Zur Verteilung der Stereocilienenzyme im Nebenhodengang von Ratten. **Histochemistry** 57: 145-150.
 135. GOURANTON, J.; R. FOLLIO i D. THOMAS. (1978) The crystalloid intranuclear inclusions of the stallion epididymis. **J. Submicr. Cytol.** 10: 309-314.
 136. GOURANTON, J.; R. FOLLIO i D. THOMAS. (1979) Fine structure and nature of the crystalloid intranuclear and intracytoplasmic inclusions in dog cauda epididymis. **J. Ultrastr. Res.** 69: 273-278.
 137. GOYAL, H. O. (1983) Appendix epididymis and aberrant ductules of the bull: Light-microscopic and ultrastructural study. **Acta Anat.** 117: 321-330.
 138. GOYAL, H. O. (1983) Histoquantitative effects of orchidectomy with and without testosterone enanthate treatment on the bovine epididymis. **Am. J. Vet. Res.** 44: 1085-1090.
 139. GOYAL, H. O. (1985) Morphology of the bovine epididymis. **Am. J. Anat.** 172: 155-172.
 140. GOYAL, H. O. i F. HRUDKA. (1980) The resorptive activity in the bull efferent ductules: A morphological and experimental study. **Andrologia** 12: 401-414.
 141. GOYAL, H. O. i F. HRUDKA. (1981) Ductuli efferentes of the bull. A morphological, experimental and developmental study. **Andrologia** 13: 292-306.
 142. GRANDMONT, A. M.; P. CHAPDELAIN i R. R. TREMBLAY. (1983) Presence of alpha-glucosidases in the male reproductive system of the rat and hormonal influences. **Can. J. Biochem. Cell. Biol.** 61: 764-769.
 143. GREENBERG, J. i W. G. FORSSMANN. (1983) Studies of the guinea pig epididymis. I. Ultrastructure and quantitative morphology of the principal cells. **Anat. Embryol.** 168: 173-194.
 144. GREENBERG, J. i W. G. FORSSMANN. (1983) Studies of the guinea pig epididymis II. Intercellular junctions of principal cells. **Anat. Embryol.** 168: 195-209.
 145. GUERIN, J. F.; H. BEN ALI; J. ROLLET; C. SOUCHIER i J. C. CZYBA. (1986) Alpha-glucosidase as a specific epididymal enzyme marker; its validity for the etiologic diagnosis of azoospermia. **J. Androl.** 7: 156-162.
 146. GUERIN, J. F.; Y. MENZO i J. C. CZYBA. (1979) Enzyme comparative study of spermatozoa and seminal plasma in normal and subfertile men. **Arch. Androl.** 3: 251-257.
 147. GUNN, S. A. i T. C. GOULD. (1975) Sect. 7, Vol. V (Hamilton, D.W. i Greep, R.O., eds.) American Physiological Society, Washington, D.C. pp. 117-138.
 148. HALL, J. C. i G. J. KILLIAN. (1989) Two-dimensional gel electrophoretic analysis of rat sperm membrane interaction with cauda epididymal fluid. **J. Androl.** 10: 64-76.
 149. HAMILTON, D. W. (1971) Steroid function in the mammalian epididymis. **J. Reprod. Fert.** 13: 89-97.
 150. HAMILTON, D. W. (1973) The epididymis as a possible site for control of fertility in the male. **Adv. Biosci.** 10: 217.
 151. HAMILTON, D. W. (1975) Structure and function of the epithelium lining the ductuli efferentes, ductus epididymidis and ductus deferens in the rat. En: **Handbook of Physiology** Sect. 7, Vol. V (Hamilton, D.W. i Greep, R.O., eds.) American Physiological Society, Washington, D.C. pp. 259-301.
 152. HAMMERSTEDT, R. H. i W. A. ROWAN. (1982) Phosphatidilcholine of blood lipoprotein in the precursor of glycerophosphorylcholine found in seminal plasma. **Biochem. Biophys. Acta** 710: 370-376.
 153. HAMMERSTEDT, R. H.; S. R. HAY i R. P. AMANN. (1982) Modification of ram sperm membranes during epididymal transit. **Biol. Reprod.** 27: 745-754.
 154. HANSSON, V.; E. M. RITZEN; F. S. FRENCH i S. N. NAYFEH. (1975) Androgen transport and receptor mechanisms in testis and epididymis. En: **Handbook of Physiology**, Sect. 7, V. (Hamilton, D.W. i Greep, R.O., eds.) American Physiological Society. pp 173-201.
 155. HAYASHI. (1967) Comparative histochemical localization of lysosomal enzymes in rat tissues. **J. Histochem. Cytochem.** 15: 83-92.
 156. HESS, H.; R. LEISER; T. KOHLER i K. H. WROBEL. (1984) Vascular morphology of the bovine spermatic cord and testis. **Cell Tissue Res.** 237: 31-38.

157. HIB, J.; R. O. PONZIO i O. VILAR. (1979) Contractile behaviour of rat epididymis after sympathectomy produced by the administration of guanethidine. **Andrologia** 11: 461-465.
158. HIB, J.; R. O. PONZIO i O. VILAR. (1982) Contractility of the rat cauda epididymidis and vas deferens during seminal emission. **J. Reprod. Fert.** 66: 47-50.
159. HIIPAKKA, R. A. i R. H HAMMERSTEDT. (1978) Changes in 2-deoxyglucose transport during epididymal maturation of ram sperm. **Biol. Reprod.** 19: 1030-1035.
160. HINTON, B. T. (1985) The Blood-Epididymis Barrier. En: *Male Infertility and its Regulation*. (Lobl, T.J. i Hafez, E.S.E., eds.) MTP Press, Lancaster. pp 371-382.
161. HINTON, B. T. i S. S. HOWARDS. (1981) Permeability characteristics of the epithelium in the rat caput epididymidis. **J. Reprod. Fert.** 63: 95-99.
162. HINTON, B. T. i S. S. HOWARDS. (1982) Rat testis and epididymis can transport (3H)3-O-methyl-D-glucose, (3H)inositol and (3H)alpha-aminoisobutyric acid across its epithelia in-vivo. **Biol. Reprod.** 27: 1181-1189.
163. HINTON, B. T. i B. P. SETCHELL. (1979) Concentration and uptake of carnitine in the rat epididymis. A micropuncture study. En: *Carnitine Biosynthesis*. (MacGarry, J. D. i Frankels, R. A., eds.) Academic Press, New York. pp. 237-250.
164. HINTON, B. T.; H. M. DOTT i B. P. SETCHELL. (1979) Measurement of the motility of rat spermatozoa collected by micropuncture from the testis and from different regions along the epididymis. **J. Reprod. Fert.** 55: 167-172.
165. HINTON, B. T.; A. M. SNOSWELL i B. P. SETCHELL. (1979) Concentration of carnitine in the luminal fluid of the testis and epididymis of the rat and some other mammals. **J. Reprod. Fert.** 56: 105-111.
166. HINTON, B. T.; R. W. WHITE i B. P. SETCHELL. (1980) Concentration of myo-inositol in the luminal fluid of the mammalian testis and epididymis. **J. Reprod. Fert.** 58: 385-399.
167. HOFFER, A. P. i J. GREENBERG. (1978) The structure of the epididymis, efferent ductules and ductus deferens of the guinea pig: A light microscope study. **Anat. Rec.** 190: 659-678.
168. HOFFER, A. P. i B. T. HINTON. (1984) Morphological evidence for a blood-epididymis barrier and the effects of gossypol on its integrity. **Biol. Reprod.** 30: 991-1004.
169. HOFFER, A. P. i M. L. KARNOVSKY. (1981) Studies on zonation in the epididymis of guinea pig. I. Ultrastructural and biochemical analysis of the zone rich in large lipid droplets (zone II). **Anat. Rec.** 175: 169-202.
170. HOFFER, A. P.; D. W. HAMILTON i D. W. FAWCETT. (1973) The ultrastructure of the principal cells and intraepithelial leucocytes in the initial segment of the rat epididymis. **Anat. Rec.** 175: 169-202.
171. HOLTZ, W. i D. SMIDT. (1976) The fertilizing capacity of epididymal spermatozoa in the pig. **J. Reprod. Fert.** 46: 227-229.
172. JAAKKOLA, U. M. (1983) Regional variations in transport of the luminal contents of the rat epididymis in-vivo. **J. Reprod. Fert.** 68: 465-470.
173. JAUHIAINEN, A. i T. VANHA-PERTTULA. (1986) Beta-N-Acetylglucosaminase in the reproductive organs and seminal plasma of the bull. **J. Reprod. Fert.** 76: 239-250.
174. JAUHIAINEN, A. i T. VANHA-PERTTULA. (1986) Beta-Galactosidase in the seminal plasma and reproductive organs of bull. **Int. J. Biochem.** 18: 719-724.
175. JEAN-FAUCHER, C.; M. BERGER; C. GALLON; M. de TURCKHEIM; G. VEYSSIERE i C. JEAN. (1986) Regional differences in the testosterone to dihydrotestosterone ratio in the epididymis and vas deferens of adult mice. **J. Reprod. Fert.** 76: 537-543.
176. JEGOU, B. i F. LEGAC-JEGOU. (1978) Androgen-binding protein in the seminal plasma of some mammalian species. **J. Endocr.** 77: 267-268.
177. JEGOU, B.; J. L. DACHEUX; D. H. GARNIER; M. TERQUI; G. COLAS i M. COUROT. (1979) Biochemical and physiological studies of androgen-binding protein in the reproductive tract of the ram. **J. Reprod. Fert.** 57: 311-318.
178. JENKINS, A. D.; C. P. LECHENE i S. S. HOWARDS. (1983) The effect of estrogen administration in-vivo on the elemental composition of the intraluminal fluids of the seminiferous tubules, rete testis, and epididymis of rat. **J. Androl.** 4: 272-275.
179. JESSEE, S. J. i S. S. HOWARDS. (1976) A survey of sperm, potassium and sodium concentrations in the tubular fluid of the hamster epididymis. **Biol. Reprod.** 15: 626-631.
180. JEULIN, C.; J. C. SOUFIR; J. MARSON; M. PAQUIGNON i J. L. DACHEUX. (1987) The distribution of carnitine and acetyl carnitine in the epididymis of the boar. **J. Reprod. Fert.** 79: 523-529.
181. JIMÉNEZ, C.; N. B. GHYSELINCK; A. DEPEIGES i J. P. DUFAURE. (1990) Immunochemical localization and association with spermatozoa of androgen-regulated proteins of MR 24000 secreted by the mouse epididymis. **Biol. Cell** 68: 171-174.
182. JOHNSON, L.; R. P. AMANN i B. W. PICKETT. (1978) Scanning electron microscopy of the epithelium and spermatozoa in the equine excurrent duct system. **Am. J. Vet. Res.** 39: 1428-1434.
183. JOHNSON, L. V.; M. L. WALSH; B. J. BOCKUS i L. B. CHEN. (1981) Monitoring of relative mitochondrial membrane potential in living cells by fluorescence microscopy. **J. Cell Biol.** 88: 526-535.
184. JONES, R. (1989) Membrane remodelin during sperm maturation in the epididymis. **Oxford Rev. Reprod. Biol.** 11: 285-337.
185. JONES, R.; C. R. BROWN; K. I. von GLOS i M. G. PARKER. (1980) Hormonal regulation of protein synthesis in the rat epididymis. Characterization of androgen-dependent and testicular fluid-dependent proteins. **Biochem. J.** 188: 667-676.

186. JONES, R.; D. W. HAMILTON i D. W. FAWCETT. (1979) Morphology of the epithelium of the extratesticular rete testis, ductuli efferentes and ductus epididymidis of the adult male rabbit. **Am. J. Anat.** 156: 373-400.
187. JONES, R.; K. I. VON GLOS i C. R. BROWN. (1980) The synthesis of a sperm-coating protein in the initial segment of the rat epididymis is stimulated by factors in testicular fluid. **IRCS Med. Sci.** 8: 56.
188. JONES, R.; S. FOURNIER-DELPECH i S. A. WILLADSEN. (1982) Identification of androgen-dependent proteins synthesized in-vitro by the ram epididymis. **Reprod. Nutr. Dev.** 22: 495-504.
189. JONES, R. C. i K. M. JURD. (1987) Structural differentiation and fluid reabsorption in the ductuli efferentes of the testis of the rat. **Aust. J. Biol. Sci.** 40: 79-90.
190. JONTE, G. i A. F. HOLSTEIN. (1987) On the morphology of the transitional zones from the rete testis into the ductuli efferentes and from the ductuli efferentes into the ductus epididymidis. Investigations on the human testis and epididymis. **Andrologia** 19: 398-412.
191. KEMP, W. R. i G. J. KILLIAN. (1978) Glycosidase activity in epididymal epithelial cells isolated from normal and alpha-chlorohydrin treated male rats. **Contraception** 17: 93-101.
192. KIERSZENBAUM, A. L.; O. LEA; P. PETRUSZ; F. S. FRENCH i L. T. TRES. (1981) Isolation, culture and immunocytochemical characterisation of epididymal epithelial cells from pubertal and adult rats. **Proc. Natl. Acad. Sci. USA** 78: 1674-1679.
193. KILLIAN, G. J. i R. P. AMANN. (1973) Immunoelectrophoretic characterization of fluid and sperm entering and leaving the bovine epididymis. **Biol. Reprod.** 9: 489-499.
194. KLINEFELTER, G. R.; R. P. AMANN i R. H. HAMMERSTEDT. (1982) Culture of principal cells from the rat caput epididymis. **Biol. Reprod.** 26: 885-901.
195. KOHANE, A. C.; F. M. C. GONZÁLEZ-ECHEVERRÍA; L. PIÑEIRO i J. A. BLAQUIER. (1980) Interaction of proteins of epididymal origin with spermatozoa. **Biol. Reprod.** 23: 737-742.
196. KOHANE, A. C.; M. S. CAMEO; L. PIÑEIRO; J. C. GARBERI i J. A. BLAQUIER. (1980) Distribution and site of production of spermic proteins in the rat epididymis. **Biol. Reprod.** 23: 181-187.
197. KOHDAIRA, T.; Y. KINOSHITA; M. KONNO i H. OSHIMA. (1986) Distribution of gamma-glutamyl transpeptidase in male reproductive system of rats and its age-related changes. **Andrologia** 18: 610-617.
198. KOSKIMIES, A. I. i M. KORMANO. (1975) Proteins in fluids from different segments of the rat epididymis. **J. Reprod. Fert.** 43: 345-348.
199. KRESS, A. i V. M. SPORNITZ. (1974) Paracrystalline inclusions in mitochondria of frog oocytes. **Experientia** 30: 786-788.
200. KUMAR, T. C. A.; A. PRAKASH i M. R. N. PRASAD. (1980) Ultrastructure of the clear cells lining the epididymal lumen of the rat. **Anat. Anz.** 147: 220-230.
201. KUMARI, G. L.; I. S. ALLAG; R. P. DAS i J. K. DATTA. (1980) Regional differences in steroidogenesis and hormone levels in the epididymis and vas deferens of adult rats. **Int. J. Androl.** 3: 267-281.
202. LARMINAT, M. A. de i J. A. BLAQUIER. (1978) Androgen concentration and partial characterization of 5alpha-reductase in the epididymis of the rhesus monkey. **Setoroids** 31: 129-138.
203. LE LANNOU D. i Y. CHAMBON. (1977) Présence dans l'épididyme d'un facteur inhibant la synthèse hypothalamique de FSH-RH chez le rat. **Comptes Rend. Soc. Biol.** 171: 1064-1067.
204. LE LANNOU, D.; Y. CHAMBON i M. LE CALVE. (1979) Role of the epididymis in reabsorption on inhibin in the rat. **J. Reprod. Fert. Suppl.** 26: 117-121.
205. LEA, O. A. i F. S. FRENCH. (1981) Characterization of an acidic epididymal glycoprotein secreted by principal cells of the rat epididymis. **Biochim. Biophys. Acta** 688: 370-376.
206. LEA, O. A.; P. PETRUSZ i F. S. FRENCH. (1978) Purification and localization of acidic-epididymal-glycoprotein (AEG): A sperm coating protein secreted by the rat epididymis. **Int. J. Androl. Suppl.** 2: 592-607.
207. LEINONEN, P.; G. L. HAMMOND i R. VIHKO. (1980) Testosterone and some of its precursors and metabolites in the human epididymis. **J. Clin. Endocr. Metab.** 51: 423-428.
208. LEVINE, N. i H. KELLY. (1978) Measurement of pH in the rat epididymis in-vivo. **J. Reprod. Fert.** 52: 333-335.
209. LEVINE, N. i D. J. MARSH. (1971) Micropuncture studies of the electrochemical aspects of fluid and electrolyte transport in individual seminiferous tubules, the epididymis and the vas deferens. **J. Physiol.** 213: 557-576.
210. LEWIN, L. M.; Y. YANNAI; S. SULIMOVICI i P. F. KRAICER. (1976) Studies on the metabolic role of myo-inositol in the male rat. **Biochem. J.** 156: 375-380.
211. LIPNER, H. i M. E. RUSH. (1981) Site of absorption of testicular inhibin. **Fed. Proc.** 40: 473 (abst.)
212. LÓPEZ DE HARO, M. S.; L. ÁLVAREZ i A. NIETO. (1988) Testosterone induces the expression of the uteroglobin gene in rabbit epididymis. **Biochem. J.** 250: 647-651.
213. LÓPEZ, M. L. i H. BREUCKER. (1986) Ultrastructure of the lamina propria of the human ductuli efferentes and ductus epididymidis. **Andrologia** 18: 133-146.
214. MARTAN, J.; P. L. RISLEY i Z. HRUBAN. (1964) Holoocrine cells of the human epididymis. **Fertil. Steril.** 15: 180-187.
215. MATSUZAWA, T. (1981) Substrate specificity and histochemical distribution of aminopeptidase in rat testis and epididymis. **Endocr. Jap.** 28: 469-475.
216. MBOUNGOU, J. R.; H. R. JUNERA; J. P. DADOUNE i M. A. FAIN-MAUREL. (1987) Caractérisation des protéines régionales de l'épididyme chez la souris pubère. 5è Cong. Soc. Andrologie de Langue française, Paris.
217. MEISTRICH, M. L.; T. J. HUGHES i W. R. BRUCE. (1975) Alteration of epididymal sperm transport and

- maturation in mice by estrogen and testosterone. **Nature** (Lond.) **358**: 145-147.
218. MINNEN, J. van. (1988) Production and exocrine secretion of LHRH-like material by the male reproductive tract. **Peptides** **9**: 515-518.
219. MOORE, H. D. M. (1980) Localization of specific glycoproteins secreted by the rabbit and hamster epididymis. **Biol. Reprod.** **22**: 705-718.
220. MOORE, H. D. M. (1981) Glycoprotein secretions of the epididymis in the rabbit and hamster: Localization on epididymal spermatozoa and the effect of specific antibodies on fertilization in vivo. **J. Exp. Zool.** **215**: 77-85.
221. MOORE, H. D. M. i J. M. BEDFORD. (1978) Fate of spermatozoa in the male: I. Quantitation of sperm accumulation after vasectomy in the rabbit. **Biol. Reprod.** **17**: 784-790.
222. MOORE, H. D. M. i J. M. BEDFORD. (1979) Short-term effects of androgen withdrawal on the structure of different epithelial cells in the rat epididymis. **Anat. Rec.** **193**: 293-312.
223. MOORE, H. D. M. i J. M. BEDFORD. (1979) The differential absorptive capacity of epithelial cells of the rat epididymis before and after castration. **Anat. Rec.** **193**: 313-328.
224. MULDER, E.; W. M. O. VAN BEURDEN-LAMERS; A. O. BRINKMANN; M. J. MECHELSSEN i H. J. VAN DER MOLEN. (1974) High affinity binding of estradiol by rat testis interstitial tissue and by several other tissues of the male rat. **J. Steroid. Biochem.** **5**: 955-959.
225. MURPHY, J. B.; R. C. EMMOTT; L. L. HICKS i P. C. WALSH. (1980) Estrogen receptors in the human prostate, seminal vesicle, epididymis, testis and genital skin: A marker for estrogen-responsive tissues? **J. Clin. Endocr. Metab.** **50**: 938.
226. NAGY, F.; P. B. PENDERGRASS i J. N. SCOTT. (1982) Structural features of a specialized region of the epididymis of the siberian hamster (*Phodopus sungorus*). **J. Submicrosc. Cytol.** **14**: 673-682.
227. NASHAN, D.; T. G. COOPER; U. A. KNUTH; P. SCHUBEUS; C. SORG i E. NIESCHLAG. (1990) Presence and distribution of leucocyte subsets in the murine epididymis after vasectomy. **Int. J. Androl.** **13**: 39-49.
228. NASHAN, D.; U. MALORNY; C. SORG; T. G. COOPER i E. NIESCHLAG. (1989) Immunocompetent cells in the murine epididymis. **Int. J. Androl.** **12**: 85-94.
229. NICANDER, L. (1957) On the regional histology and cytochemistry of the ductus epididymidis in rabbits. **Acta Morphol. Neerl. Scand.** **1**: 99-118.
230. NICANDER, L. (1957) Studies on the regional histology and cytochemistry of the ductus epididymidis in stallions, rams and bulls. **Acta Morphol. Neerl. Scand.** **1**: 337-362.
231. NICANDER, L. (1965) An electron microscopical study of absorbing cells in the posterior caput epididymidis of rabbits. **Z. Zellforsch.** **66**: 829-847.
232. NICANDER, L. (1979) Fine structure of principal cells in the initial segment of the epididymal duct in the ram. **Zbl. Vet. Med. C: Anat. Histol. Embryol.** **8**: 318-330.
233. NICANDER, L. (1981) A cytologically specialized, highly androgen-dependent region in the epididymal head, related to structural maturation of spermatozoa. **Int. J. Androl. Suppl.** **3**: 66-67.
234. NICANDER, L. i M. MALMQUIST. (1977) Ultrastructural observations suggesting merocrine secretion in the initial segment of the mammalian epididymis. **Cell. Tissue Res.** **184**: 487-490.
235. NICOLSON, G. L.; N. USUI; R. YANAGIMACHI; H. YANAGIMACHI i J. R. SMITH. (1977) Lecitin-binding sites on the plasma membranes of rabbit spermatozoa. Changes in surface receptors during epididymal maturation and after ejaculation. **J. Cell. Biol.** **74**: 950-962.
236. NIKKANEN, V. i T. VANHA-PERTTULA. (1977) Acid phosphatases of the rat epididymis. III. Histochemical and biochemical responses in experimental conditions. **Andrologia** **9**: 357-370.
237. NISHIHARA, M. i Y. SUZUKI. (1980) Androgen distribution in male rats. **Endocrinol. Jap.** **27**: 637-642.
238. NISTAL, M.; L. IÑÍGUEZ i R. PANIAGUA. (1990) Pitted pattern in the human epididymis. **J. Reprod. Fert.** **89**: 655-661.
239. NISTAL, M.; L. SANTAMARÍA i R. PANIAGUA. (1984) Mast cells in the human testis and epididymis from birth to adulthood. **Acta Anat.** **119**: 155-160.
240. NOORDHUIZEN-STASSEN, E. N.; G. A. CHARBON; F. H. de JONG i C. J. G. WENSING. (1985) Functional arterio-venous anastomoses between the testicular artery and the pampiniform plexus in the spermatic cord of rams. **J. Reprod. Fert.** **75**: 193-201.
241. OLSON, G. E. i B. T. HINTON. (1985) Regional differences in luminal fluid polypeptides of the rat proximal convoluted tubule. **J. Histochem. Cytochem.** **31**: 656-661.
242. OLSON, G. E.; J. JONAS-DAVIES; L. H. HOFFMAN i M. C. ORGBIN-CRIST. (1982) Structural characterisation of isolated rat epididymal cells. **Gamete Res.** **6**: 161-178.
243. OLSON, G. E.; J. JONAS-DAVIES; L. H. HOFFMAN i M. C. ORGBIN-CRIST. (1983) Structural features of cultured epithelial cells from the adult rat epididymis. **J. Androl.** **4**: 347-360.
244. ORGBIN-CRIST, M. C. (1968) Studies on the function of the epididymis. **Biol. Reprod.** **1**: 155-175.
245. ORGBIN-CRIST, M. C. i J. DAVIES. (1974) Functional and morphological effects of hypophysectomy and androgen replacement in the rabbit epididymis. **Cell Tissue Res.** **148**: 183-201.
246. ORGBIN-CRIST, M. C. i N. JAHAD. (1978) The maturation of rabbit epididymal spermatozoa in organ culture: inhibition of anti-androgens and inhibitors of ribonucleic acid and protein synthesis. **Endocrinology** **103**: 46-53.

247. ORGBIN-CRIST, M. C. i S. FOURNIER-DELPECH. (1982) Evidence for maturational changes during epididymal transit. *J. Androl.* **3**: 429-433.
248. ORGBIN-CRIST, M. C.; B. J. DANZO i J. DAVIES. (1975) Endocrine control of the development and maintenance of sperm fertilizing ability in the epididymis. En: *Handbook of Physiology*, Sect. 7, V. (Hamilton, D.W. i Greep, R.O., eds.). American Physiological Society. pp. 319-338.
249. ORGBIN-CRIST, M. C.; L. H. HOFFMAN; G. E. OLSON i M. D. SKUDLAREK. (1987) Secretion of proteins and glycoproteins by perfused rabbit corpus epididymal tubules: effect of castration. *Am. J. Anat.* **180**: 49-68.
250. ORSI, A. M.; C. A. VICENTINI; M. M. VALENTE; J. A. DE OLIVEIRA; J. E. MOREIRA i V. R. DE MELO. (1985) Estructura del estroma conjuntivo del epidídimo del bovino cebú (*Bos indicus*). *Anat. Histol. Embryol.* **14**: 236-241.
251. ORSI, A. M.; V. R. DE MELO; A. L. FERREIRA; S. MELLO DIAS i G. T. ROCHA. (1982) Fine structure of the interstitium of the epididymis of the south american opossum (*Didelphis azarae*, Marsupialia). *Acta Morphol. Neerl. Scand.* **20**: 277-281.
252. OSHIMA, S.; I. OKAYASU; H. UCHIMA i S. HATAKEYMA. (1984) Histopathological and morphometrical study of the human epididymis and testis. *Acta Pathol. Jpn.* **34**: 1327-1342.
253. PELLINIEMI, L.; M. DYM; G. L. GUNSALUS; N. A. MUSTO; C. W. BARDIN i D. W. FAWCETT. (1981) Immunological localization of androgen-binding protein in the male reproductive tract. *Endocrinology* **108**: 925-931.
254. PHOLPRAMOL, C.; R. W. WHITE i B. P. SETCHELL. (1982) Influence of androgen on inositol secretion and sperm transport in the epididymis of rats. *J. Reprod. Fert.* **66**: 547-553.
255. PUJOL, A. i F. BAYARD. (1979) Androgen receptors in the rat epididymis and their hormonal control. *J. Reprod. Fert.* **56**: 217-222.
256. PUJOL, A.; F. BAYARD; J. P. LOUVET i B. BOULARD. (1976) Testosterone and dihydrotestosterone concentrations in plasma, epididymal tissues and seminal fluid of adult rats. *Endocrinology* **98**: 111-113.
257. PURVIS, K. i V. HANSSON. (1978) Androgens and androgen-binding protein in the rat epididymis. *J. Reprod. Fert.* **52**: 59-63.
258. PURVIS, K.; F. BAYARD; J. P. LOUVET i C. BOULARD. (1976) Testosterone and dihydrotestosterone concentrations in plasma, epididymal tissues, and seminal fluid of adult rats. *Endocrinology* **98**: 111-113.
259. RAMOS, A. S. (1980) Ultrastructural and histochemical observations on the principal cells of monkey epididymis. *Arch. Androl.* **5**: 159-168.
260. RAMOS, A. S. i M. DYM. (1977) Fine structure of the monkey epididymis. *Am. J. Anat.* **149**: 501-532.
261. RANKIN, T. L.; M. K. HOLLAND i M. C. ORGBIN-CRIST. (1989) Lectin binding characteristics of mouse epididymal fluid and sperm stracts. *Gamete Res.* **24**: 439-451.
262. RASTOGI, R. K.; P. K. SAKSENA i L. IELA. (1976) Histochemical localization of some hydroxysteroid dehydrogenases in the mouse epididymis. *Hormone Res.* **7**: 43-48.
263. REGALADO, F. i A. NIETO. (1989) In-vitro biosynthesis and secretion of rabbit epididymal secretory proteins: regulation by androgens. *J. Exp. Zool.* **250**: 214-218.
264. REID, B. L. i K. W. CLELAND. (1957) The structure and function of the epididymis. I. The histology of the rat epididymis. *Aust. J. Zool.* **5**: 223-252.
265. RIAR, S. S.; B. S. SETTY i A. B. KAR. (1973) Studies on the physiology and biochemistry of mammalian epididymis-biochemical composition of epididymis: a comparative study. *Fertil. Steril.* **24**: 355-363.
266. RIFKIN, J. M. i G. E. OLSON. (1985) Characterization of maturation dependent extrinsic proteins of the rat sperm surface. *J. Cell Biol.* **100**: 1582-1591.
267. RISLEY, P. L. (1970) Fluorescence of holocrine epithelial cells of the epididymis. *Biol. Reprod.* **3**: 67-75.
268. RITZEN, E. M.; S. N. NAYFEH; F. S. FRENCH i M. C. DOBBINS. (1971) Demonstration of androgen binding components in rat epididymis cytosol and comparison with binding components in prostate and other tissues. *Endocrinology* **89**: 143-151.
269. ROBAIRE, B. i L. HERMO. (1988) Efferent ducts, epididymis and vas deferens: structure, functions, and their regulation. En: *The Physiology of Reproduction*, L. (Knobil, E. i Neil, J.D., eds.). Raven Press, New York. pp. 999-1080.
270. ROBAIRE, B.; L. L. EWING; B. R. ZIRKIN i D. C. IRBY. (1980) Delta4-5alpha-reductase and 3alpha-hydroxysteroid dehydrogenase in the rat epididymis. *Endocrinology* **101**: 1379-1390.
271. ROBINSON, R. i I. B. FRITZ. (1979) Myo-inositol biosynthesis by Sertoli cells, and levels of myo-inositol biosynthetic enzymes in testis and epididymis. *Can. J. Biochem.* **57**: 962-967.
272. ROSELLI, C. E.; N. B. WEST i R. M. BRENNER. (1991) Androgen receptor and 5alpha-reductase activity in the ductuli efferentes and epididymis of adult rhesus macaques. *Biol. Reprod.* **44**: 739-745.
273. ROSS, P.; F. W. K. KAN; P. ANTAKI; N. VIGNEAULT; A. CHAPDELAINE i K. D. ROBERTS. (1990) Protein synthesis and secretion in the human epididymis and immunoreactivity with sperm antibodies. *Mol. Reprod. Develop.* **26**: 12-23.
274. SAITOH, K.; T. TERADA i S. HATAKEYAMA. (1991) A morphological study of the efferent ducts of the human epididymis. *Int. J. Androl.* **13**: 369-376.
275. SAWATZKE, C. L. i P. M. JR. HEIDGER. (1977) Ultrastructure of crystalloid inclusions in the dog and rat epididymis. *Tissue Cell* **9**: 733-744.

276. SCHEER, H. i B. ROBAIRE. (1980) Steroid delta4-5alpha-reductase and 3alpha-hydroxysteroid dehydrogenase in the rat epididymis during development. **Endocrinology** 107: 948-953.
277. SCHLEICHER, G.; U. DREWS; W. E. STUMPF i M. SAR. (1984) Differential distribution of dihydrotestosterone and estradiol binding sites in the epididymis of the mouse - an autoradiographic study. **Histochemistry** 81: 139-147.
278. SETCHELL, B. P. (1978). The mammalian testis. Cornell University Press, Ithaca, New York.
279. SILBER, S. J. (1989) Apparent fertility of human spermatozoa from the caput epididymis. **J. Androl.** 10: 263-269.
280. SMITH, C. A.; T. D. HARTMAN i H. D. M. MOORE. (1986) A determinant of Mr34000 expressed by hamster epididymal epithelium binds specifically spermatozoa in coculture. **J. Reprod. Fert.** 78: 337-345.
281. SOLER, C.; C. BLÁZQUEZ; J. PERTUSA; M. NÚÑEZ; J. NÚÑEZ i A. NÚÑEZ. (1990) A comparison of the effects of bilateral efferent duct ligation and of partial epididymectomy on the testes of rats. **Reprod. Fertil. Dev.** 2: 321-326.
282. SOLER, C.; C. BLÁZQUEZ; N. SÁNCHEZ; M. CERVELLÓ; P. SÁNCHEZ i A. NÚÑEZ. (1990) Uptake of rhodamine 6GO into a specific zone of the mouse epididymis. **J. Anat.** 171: 147-153.
283. SOLER, C.; G. TORREGROSA; J. NÚÑEZ; M. NÚÑEZ i A. NÚÑEZ. (1980) Estudios preliminares del efecto de la rodamina 6GO sobre el aparato reproductor del ratón albino macho. **Pharmacia Mediterranea** XIII: 892-897.
284. SOLER, C.; J. NÚÑEZ; J. F. PERTUSA; M. NÚÑEZ i A. NÚÑEZ. (1990) Testicular changes in adult rat following bilateral partial (caput) epididymectomy. **Rev. Esp. Fisiol.** 46: 147-154.
285. SOLER, C.; J. NÚÑEZ; M. NÚÑEZ i A. NÚÑEZ. (1982) Changes produced in albino mouse by application of Rhodamine 6GO. **Rev. Esp. Fisiol.** 38: 383-392.
286. SORANZO, L.; J. P. DADOUNE i M. A. FAIN-MAUREL. (1982) La segmentation du canal épididymaire chez la souris. Étude ultrastructurale. **Réprod. Nutr. Dev.** 22: 999-1012.
287. SØRENSEN, H. G.; J. LAMBRECHTSEN i N. EINER-JENSEN. (1991) Efficiency of the countercurrent transfer of heat and ¹³³Xenon between the pampiniform plexus and testicular artery of the bull under in-vitro conditions. **Int. J. Androl.** 14: 232-240.
288. SOWELL, J. G. i K. B. EIK-NES. (1972) Formation in-vivo of 5alpha-dihydrotestosterone by the canine epididymis. **Proc. Soc. exp. Biol. Med.** 141: 827-829.
289. SUN, E. L. i C. J. FLICKINGER. (1979) Development of cell types and regional differences in the postnatal rat epididymis. **Am. J. Anat.** 154: 27-56.
290. SUN, E. L. i C. J. FLICKINGER. (1980) Morphological characteristics of cells with apical nuclei in the initial segment of the adult rat epididymis. **Anat. Rec.** 196: 285-293.
291. SUZUKI, F. (1982) Microvasculature of the mouse testis and excurrent duct system. **Am. J. Anat.** 163: 309-325.
292. SUZUKI, F. i T. D. GLOVE. (1973) The effect of castration on the epididymal epithelium of the golden hamster (*Mesocricetus auratus*). **J. Reprod. Fert.** 35: 584-585.
293. SUZUKI, F. i T. NAGANO. (1978) Development of tight junctions in the caput epididymal epithelium of the mouse. **Dev. Biol.** 63: 321-334.
294. SUZUKI, F. i P. A. RACEY. (1976) Fine structural changes in the epididymal epithelium of moles (*T. europaea*) throughout the year. **J. Reprod. Fert.** 47: 47-54.
295. TAKANO, H. (1980) Qualitative and quantitative histology and histogenesis of the mouse epididymis, with special emphasis on the regional difference. **Acta Anat. Nipon.** 57: 11-20.
296. TAKANO, H. i K. ABE. (1990) Histologic changes in the mouse epididymis fixed in the abdominal cavity. **Arch. Histol. Cytol.** 53: 179-186.
297. TEKPETEY, F. R. i R. P. AMANN. (1988) Regional and seasonal differences in concentrations of androgen and estrogen receptors in ram epididymal tissue. **Biol. Reprod.** 38: 1051-1060.
298. THIÉRY, G.; P. GAFFIERO i M. BERGERON. (1983) Three-dimensional characteristics of the endoplasmic reticulum in the columnar cells of the rat small intestine: An electron microscopy study in thick sections. **Am. J. Anat.** 167: 479-493.
299. THOMAS, T. S.; A. B. REYNOLDS i G. OLIPHANT. (1984) Evaluation of the site of synthesis of rabbit sperm acrosome stabilizing factor using immunocytochemical and metabolic labelling techniques. **Biol. Reprod.** 30: 693-705.
300. THOMAS, T. S.; L. S. WILSON; A. B. REYNOLDS i G. OLIPHANT. (1986) Chemical and physical characteristics of the rabbit sperm acrosome stabilizing factor. **Biol. Reprod.** 35: 691-703.
301. TOMAMICHEL, G. R. i K. BRANDAUER. (1986) Seminal camitine content in obstructive azoospermia: correlation with the anatomic level of obstruction. **J. Androl.** 7: 328-330.
302. TONEY, T. W. i B. J. DANZO. (1989) Estrogen and androgen regulation of protein synthesis by the immature rabbit epididymis. **Endocrinology** 125: 231-242.
303. TONEY, T. W. i B. J. DANZO. (1989) Androgen and estrogen effects on protein synthesis by the adult rabbit epididymis. **Endocrinology** 125: 243-249.
304. TREMBLAY, R. R. (1986) Epididymal markers and sperm analysis. En *Andrology: Male Fertility and Infertility*. (Paulson, J. d.; Negro-Vilar, A.; Lucena, E. i Martini, L. eds.). Academic Press, London. pp. 273-294.
305. TSONG, S. D.; D. PHILLIPS; N. HALMI; A. S. LIOTTA; A. MARGIORIS; C. W. BARDIN i D. T. KRIEGER. (1982) ACTH and beta-endorphin-related peptides are present in multiple sites in the reproductive tract of the male rat. **Endocrinology** 110: 2204-2206.

306. TUCK, R. R.; B. P. SETCHELL; G. M. H. WAITES i J. A. YOUNG. (1970) The composition of fluid collected by micropuncture and catheterization from the seminiferous tubules and rete testis of rats. *Pflugers Arch. Ges. Physiol.* **318**: 225-243.
307. TURNER, T. T. (1979) On the epididymis and its function. *Invest. Urol.* **16**: 311-321.
308. TURNER, T. T. (1988) Transepithelial movement of 3H-androgen in seminiferous and epididymal tubules: a study using in-vivo micropuncture and in-vivo microperfusion. *Biol. Reprod.* **39**: 399-408.
309. TURNER, T. T. i D. M. CESARINI. (1983) The ability of the rat epididymis to concentrate spermatozoa responsiveness to aldosterone. *J. Androl.* **4**: 197-202.
310. TURNER, T. T.; R. C. COCHRAN i S. S. HOWARDS. (1981) Transfer of steroids across the hamster blood-testis and blood-epididymal barriers. *Biol. Reprod.* **25**: 355-358.
311. TURNER, T. T.; C. E. JONES i M. S. RODDY. (1989) On the proluminal movement of 3H-androgens across the rat epididymal epithelium. *Biol. Reprod.* **40**: 143-152.
312. TURNER, T. T.; J. L. PLESUMS i C. L. CABOT. (1979) Luminal fluid proteins of the male reproductive tract. *Biol. Reprod.* **21**: 883-890.
313. TURNER, T. T.; C. E. JONES; S. S. HOWARDS; L. L. EWING; B. ZEGEYE i G. L. GUNSALUS. (1984) On the androgen microenvironment of maturing spermatozoa. *Endocrinology* **115**: 1925-1931.
314. VANHA-PERTTULA, T.; J. P. MATHER; C. W. BARDIN; S. B. MOSS i A. R. BELLVE. (1985) Localization of the angiotensin-converting enzyme activity in testis and epididymis. *Biol. Reprod.* **33**: 870-877.
315. VENDRELY, E. i J. P. DADOUNE. (1988) Quantitative ultrastructural analysis of the principal cells in the human epididymis. *Reprod. Nutr. Develop.* **28**: 1225-1235.
316. VERNON, R. B.; C. H. MULLER; J. C. HERR; F. A. FEUCHER i E. M. EDDY. (1982) Epididymal secretion of a mouse sperm surface component recognized by monoclonal antibody. *Biol. Reprod.* **26**: 523-535.
317. VICENTINI, C. A.; A. M. ORSI i E. A. GREGORIO. (1990) Fine structure of the ductuli efferentes of the hamster (*Mesocricetus auratus*). *Gegenbaurs Morphol. Leipzig* **136**: 111-118.
318. VIOTTO, M.; A. M. ORSI; S. MELLO DIAS; W. A. FERNANDES i J. A. CAMILLI. (1988) Histologia regional do epidídimo do gato (*Felis domestica*, L.). *Ciência e Cultura* **40**: 1195-1199.
319. VIOTTO, M. J. S. i A. M. ORSI. (1989) Ultra-estrutura do tecido circundante do ducto epididimário do gato (*Felis domestica*, L.). *Ciência e Cultura* **41**: 1005-1008.
320. VOGLMAYR, J. K.; G. FAIRBANKS; D. B. VESPA i J. R. COLELLA. (1982) Studies on mechanisms of surface modifications in ram spermatozoa during the final stages of differentiation. *Biol. Reprod.* **26**: 483-500.
321. VOGLMAYR, J. K.; N. A. MUSTO; S. K. SAKSENA; P. D. C. BRWON-WOODMAN; P. B. MARLEY i I. G. WHITE. (1977) Characteristics of semen collected from the cauda epididymis of conscious rams. *J. Reprod. Fert.* **49**: 245-251.
322. VREEBURG, J. T. M. (1975) Distribution of testosterone and 5-alpha-dihydrotestosterone in rat epididymis and their concentrations in efferent duct fluid. *J. Endocr.* **67**: 203-210.
323. WAGLEY, L. M.; T. D. VERLUIJS; D. V. BROWN i R. P. AMANN. (1984) Culture of principal cells from the ram epididymis. *J. Androl.* **5**: 389-408.
324. WAITES, G. M. H. (1980) Functional relationship of the mammalian testis and epididymis. *Aust. J. Biol. Sci.* **33**: 355-370.
325. WANG, C. Y.; G. KILLIAN i D. A. CHAPMAN. (1981) Association of [14C]-phosphatidylcholine with rat epididymal sperm and its conversion to [14C]-glycerylphosphorylcholine by sperm and principal cells. *Biol. Reprod.* **25**: 969-976.
326. WANG, Y. F. i A. F. HOLSTEIN. (1983) Intraepithelial lymphocytes and macrophages in the human epididymis. *Cell Tissue Res.* **233**: 517-521.
327. WEININGER, R. B.; S. FISHER; J. RIFKIN i J. M. BEDFORD. (1982) Experimental studies on the passage of specific IgG to the lumen of the rabbit epididymis. *J. Reprod. Fert.* **66**: 251-258.
328. WEISS, D. i R. GOSSRAU. (1981) Die sauren Hydrolasen des Nebenhodenepithels von Ratten nach Kastration und Kryptorchismus. *Histochemistry* **71**: 361-404.
329. WETTERAUER, U. (1986) Recommended biochemical parameters for routine semen analysis. *Urol. Res.* **14**: 241-246.
330. WHITE, M. G.; Y. S. HUANG; L. T. TRES i A. L. KIERSZENBAUM. (1982) Structural and functional aspects of cultured epididymal epithelial cells isolated from pubertal rats. *J. Reprod. Fert.* **66**: 475-484.
331. WILLIAMS, R. M.; J. K. GRAHAM i R. H. HAMMERSTEDT. (1991) Determination of the capacity of ram epididymal and ejaculated sperm to undergo the acrosome reaction and penetrate ova. *Biol. Reprod.* **44**: 1080-1091.
332. WONG, P. Y. D. i A. Y. F. TSANG. (1982) Studies on the binding of a 32K rat epididymal protein to rat epididymal spermatozoa. *Biol. Reprod.* **27**: 1239-1246.
333. WONG, P. Y. D. i C. H. YEUNG. (1978) Absorptive and secretory functions of the perfused rat cauda epididymidis. *J. Physiol.* **275**: 13-26.
334. WONG, P. Y. D.; A. Y. F. TSANG i H. K. LAU. (1983) Restricted entry of an anti-rat epididymal protein IgG into the rat epididymis. *Int. J. Androl.* **6**: 275-282.
335. WONG, P. Y. D.; A. Y. F. TSANG; W. M. LEE i C. M. LI. (1980) Secretion of the rat cauda epididymis. *Arch. Androl.* **5**: 327-336.
336. WONG, P. Y. D.; C. L. AU i H. K. NGAI. (1978) Electrolyte and water transport in rat epididymis. Its possible role in sperm maturation. *Int. J. Androl. Suppl.* **5**: 608-628.
337. YAMAOKA, I.; K. YAMAMOTO; N. URABE i Y. NAGATANI. (1983) Osmium impregnation patterns of

- the golgi complex in the principal cells of castrated and testosterone-injected mice. *J. Cell Sci.* 59: 71-79.
338. YEUNG, C. H.; T. G. COOPER i G. M. H. WAITES. (1980) Carnitine transport into the perfused epididymis of the rat: regional differences, stereospecificity, stimulation by choline and effects of other luminal factors. *Biol. Reprod.* 23: 294-304.
339. YEUNG, C. H.; T. G. COOPER i R. MEYER. (1989) Immature rat epithelial cells grown in static primary monolayer culture on permeable supports. II. Histochemistry and ultrastructure. *Cell. Tissue Res.* 256: 573-580.
340. YOUNES, M. A. i C. G. PIERREPOINT. (1981) Estrogen steroid-receptor binding in the canine epididymis. *Andrologia* 13: 562.