

(S4-P64)

## ULTRAESTRUCTURA Y PERMEABILIDAD DE LA CUTÍCULA DURANTE LA ONTOGENIA DEL FRUTO DE MANGO (*Mangifera indica* L.)

**DEYSI PETIT<sup>(1)</sup>, ALBERTO GONZÁLEZ<sup>(2)</sup>, GUSTAVO GONZÁLEZ<sup>(2)</sup>, ROGERIO  
SOTELO<sup>(2)</sup> y REGINALDO BÁEZ-SAÑUDO<sup>(2)</sup>**

<sup>(1)</sup> Universidad Centroccidental "Lisandro Alvarado" Decanato de Agronomía, Programa Ingeniería  
Agroindustrial. Av. Las Industrias. C P. 3001

Barquisimeto-Lara, Venezuela, [deysipetit@hotmail.com](mailto:deysipetit@hotmail.com), 0058-2512591111

<sup>(2)</sup> Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo, A.C. (CIAD). Km 0.6 carretera a la Victoria  
C.P. 8300. Hermosillo-Sonora, México. [rbaez@cascabel.ciad.mx](mailto:rbaez@cascabel.ciad.mx), 0052-6622892400, 0052-66228924

**Palabras clave:** cera epicuticular – cera intracuticular – 'Tommy Atkins' – 'Kent' – 'Keitt'

### RESUMEN

La cutícula cubre la superficie del fruto de mango (*Mangifera indica* L.) y una de sus funciones es la de restringir la pérdida de agua en forma de vapor, por medio de sus características físicas y químicas. En este trabajo se determinaron los cambios de la ultraestructura y la permeabilidad ocurridos en la cutícula durante la ontogenia de los frutos de mango de los cultivares 'Tommy Atkins', 'Kent' y 'Keitt'. El estudio se hizo en dos fases: durante el crecimiento de los frutos y en el almacenamiento. Se utilizó un diseño completamente al azar con tres repeticiones y el muestreo realizado fue aleatorio. En cada muestra se determinaron las variables: contenido total de ceras (epicuticulares e intracuticulares); ultraestructura y permeabilidad de la cutícula durante la ontogenia del fruto. Los resultados indicaron diferencias entre cultivares. El contenido de ceras epicuticulares se incrementó en todos los cultivares durante el crecimiento del fruto y en el almacenamiento presentó cambios a través del tiempo de la evaluación. La ultraestructura de las ceras cuticulares mostró diferencias varietales en la cosecha: 'Tommy Atkins' y 'Kent' presentaron mayor proporción de zonas cristalinas, mientras que en 'Keitt' fue principalmente amorfa (74.1 %). La mayor eficiencia de la cutícula en regular la pérdida de agua, se observó al momento de la cosecha y se relacionó con la ultraestructura y el contenido de las ceras cuticulares.

## ULTRASTRUCTURE AND PERMAEBILITY OF CUTICULE DURING THE ONTOGENY OF FRUITS MANGOS *Mangifera indica* L.

**Keywords:** epicuticular wax – intracuticular wax – 'Tommy Atkins' – 'Kent' – 'Keitt'

### ABSTRACT

Cuticle covers fruits surface and one of it's functions is to restrict water loss as water vapor. This barrier is related to the physical and chemical properties of the cuticle. In this work we studied cuticle changes in ultrastructure and permeability during the ontogeny of 'Tommy Atkins', 'Kent' and 'Keitt' mango (*Mangifera indica* L.) fruits. Fruits were randomly sampled from an orchard at Navojoa, Sonora, México. This study was done at two

stages: during fruit growth and storage. A completely randomized design with three replications was used. The content of waxes (epicuticular and intracuticular) and cutin, cuticle weight and thickness, surface ultrastructure and permeability of cuticles along fruit ontogeny were measured in each sample. Results showed differences among cultivars regarding the variables analyzed. Epicuticular wax content increased during fruit growth; while during storage it presented changes along the evaluation. Waxes ultrastructure of the showed varietal differences at harvest: 'Tommy Atkins' and 'Kent' presented major proportion of crystalline zones, whereas in 'Keitt' it was mostly amorphous (74.1 %). The best efficiency of cuticles in regulating water losses was at harvest and it was related to wax ultrastructure and to the content of the cuticular waxes.

## INTRODUCCIÓN

La cutícula cubre la superficie del fruto de mango (*Mangifera indica* L.) al igual que todas las partes aéreas de las plantas (Bally, 1999). La cutícula es un elemento estructural esencial y de importancia funcional y ecológica por ser el primer tejido que interacciona con el ambiente (Kunst y Samuels, 2003). Desde el punto de vista estructural, la cutícula está compuesta por una matriz de cutina, en la cual se entrecruzan las ceras intracuticulares y es cubierta por las ceras epicuticulares (Heredia, 2003; Jeffree, 1996; Post-Beittenmiller, 1996). Su integridad es afectada por factores genéticos, ambientales, fisiológicos y de manejo, tanto en campo como en postcosecha (Jenks *et al.*, 2002). Su estructura, composición química y grosor cambian a través del desarrollo del fruto (Wiedermann y Neinhuis, 1998) y varían ampliamente entre especies (Jeffree, 1996).

El papel fisiológico de la cutícula incluye la regulación en la transpiración y mantenimiento del balance de agua (Veraverbeke *et al.*, 2003; Wagner *et al.*, 2003), regulación del intercambio de gases (Kolattukudy, 1996), protección contra patógenos y daños mecánicos (Commenil *et al.*, 1997) y protección contra la radiación ultravioleta y agentes contaminantes (Barnes *et al.*, 1996; Holroyd *et al.*, 2002). Además, se asocia con algunos desórdenes en el exocarpo de los frutos (Aloni *et al.*, 1998), como los ocasionados en daños por frío (Pesis *et al.*, 2000).

La resistencia que ofrece la cutícula a los daños mecánicos, a la difusión de gases, a los cambios en permeabilidad al agua y a la penetración de microorganismos, no dependen específicamente de su grosor, sino más bien de los cambios de la estructura cuticular (Knoche *et al.*, 2004; Rogiers *et al.*, 2004), de la variación de sus componentes (principalmente lípidos solubles cuticulares) y las proporciones en que éstos se encuentran (Hauke y Schreiber, 1998; Riederer y Schreiber, 2001; Verardo *et al.*, 2003; Matas *et al.*, 2004; Vogg *et al.*, 2004; Schreiber, 2005).

El comportamiento de los componentes estructurales de la cutícula en diversas especies fue investigado por Jeffree (1996), Casado y Heredia (2001), Jetter y Schäffer (2001) y Verardo *et al.* (2003). Sin embargo, los estudios sobre los cambios que ocurren en la cutícula del mango durante la ontogenia del fruto son escasos (Bally, 1999; Gazzola *et al.*, 2004).

Es de interés el conocimiento de los cambios en la cutícula en el fruto del mango, de tal forma que sirvan de base para la búsqueda de un manejo efectivo para mantener la calidad de los frutos. Con el fin de contribuir al conocimiento de la cutícula del mango, se evaluaron sus cambios en ultraestructura y permeabilidad de la cutícula asociados a la ontogenia en los frutos.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Material vegetal

Se seleccionaron cinco árboles de cada cultivar, de acuerdo con su ciclo de la cosecha: 'Tommy Atkins' (temprana), 'Kent' (intermedia) y 'Keitt' (tardía). El muestreo se hizo en el año 2004, en un huerto experimental establecido en el Valle del Mayo, Sonora, México

El trabajo se llevó a cabo en dos fases: durante la etapa de crecimiento de los frutos, y durante el almacenamiento. En la primera, la cosecha de los frutos se hizo a partir de 15 días posteriores al amarre, con muestreos quincenales hasta la madurez fisiológica, la cual se presentó a los 90, 120 y 150 días en 'Tommy Atkins', 'Kent' y 'Keitt', respectivamente. En la segunda fase, los cultivares se almacenaron en condiciones que simulaban las de mercadeo (20 °C y 60 a 65 % HR), con evaluaciones cada 3 días hasta la senescencia; ésta se presentó a los 27, 24 y 18 días durante el almacenamiento en 'Tommy Atkins', 'Kent' y 'Keitt', respectivamente.

Los frutos muestreados se empacaron en bolsas de papel y fueron trasladados en transporte refrigerado al laboratorio, se eligieron los mangos visualmente libres de daños y se homogenizó la muestra por el tamaño de los mismos. En cada muestra se midieron las variables: tamaño del fruto, contenido de ceras (epicuticulares e intracuticulares), ultraestructura y permeabilidad de la cutícula.

### Métodos

**Tamaño del fruto.** Se determinó por el método descrito por Vásquez-Caicedo *et al.* (2002),

**Extracción de cutículas.** Ésta se realizó con el método descrito por Schönherr y Riederer (1986).

**Extracción y cuantificación de ceras epicuticulares e intracuticulares.** Las ceras se determinaron con el método descrito por Riederer y Schneider (1990).

**Ultraestructura de la cutícula.** Se evaluó con el método descrito por Suita de Castro *et al.* (2002).

Las muestras se analizaron en el laboratorio de microscopía electrónica de barrido del Centro de Investigaciones Científicas de Yucatán (CICY), se utilizó un microscopio electrónico de barrido JEOL modelo JSM 6360 LV a 20 (kV) de voltaje de aceleración. Se examinaron tres áreas en cada muestra, con cuatro campos de aumento 50, 150, 1000 y 4000x, en cada evaluación. Se hizo un total de 36 observaciones por unidad experimental, en cada cultivar. Se evaluó la morfología de la superficie cuticular, la forma y arreglo de los cristales de las ceras, con base en la clasificación de Barthlott *et al.* (1998). Se determinó el tipo de borde de las placas cuticulares, mediante el criterio de Hallam y Chambers (1970). Para analizar las imágenes se utilizó el programa Image Processing and Análisis in Java (2005), que determinó el porcentaje (%) de zona cristalina y amorfa de la superficie cuticular, según el método de clasificación Thresholding (Molina, 1998).

**Permeabilidad de cutícula.** Se midió con el método descrito por Báez *et al.* (1993).

### Análisis Estadístico

Se empleó un diseño completamente al azar con tres repeticiones y muestreo aleatorio. Los tratamientos fueron los cultivares de mango seleccionados ('Tommy Atkins', 'Kent' y 'Keitt'), que se compararon estadísticamente cada 15 días en la etapa de crecimiento, y cada

tres días durante el almacenamiento. Los datos obtenidos se analizaron con el programa estadístico Number Cruncher Statistical Systems versión 6.0 (NCSS, 2000) mediante análisis de varianza (ANOVA) con  $\alpha \leq 0.05$ . Se hicieron comparaciones de medias mediante la prueba de rangos múltiples de Tukey ( $p \leq 0.05$ ). Se calcularon las correlaciones de Pearson entre la permeabilidad y el contenido de ceras epicuticulares e intracuticulares, con la finalidad de establecer la posible asociación durante la ontogenia de los frutos. Para los datos cualitativos (cobertura de la cera) se utilizó el método de  $\chi^2$ -cuadrada.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### Ultraestructura de la cutícula

En los tres cultivares se observó a los 15 días después del amarre (DDA) la formación de una capa continua de cutícula, interrumpida sólo por las lenticelas (Figura 1A). Según la clasificación de Barthlott *et al.* (1998), el tipo de formación cuticular es lisa y la estructura de las ceras es del tipo amorfo. Resultados similares a los señalados fueron observados en mangos ‘Kensington Pride’ por Bally (1999) y en ‘Tommy Atkins’ por Gazzola *et al.* (2004), quienes indicaron que desde los primeros estados de desarrollo, la epidermis del fruto está cubierta completamente por la cutícula.

A los 45 DDA se evidenció una ruptura de las ceras para formar un agrietamiento y adelgazamiento de la capa cuticular en todos los cultivares (Figura 1B); este rompimiento está asociado a la expansión de la superficie epidermal mientras el fruto crece y a que la deposición de los componentes cuticulares ocurre a diferentes velocidades (Jeffree, 1996). Según la clasificación de Barthlott *et al.* (1998), la formación de la cutícula es del tipo capa fisurada. Los resultados coinciden con estudios previos realizados por Bally (1999) en frutos de mango ‘Kensington Pride’, quien señaló que las grietas formadas en las placas cuticulares parecen ser el sitio más probable en donde los compuestos químicos y el agua pueden penetrar y causar daños en la superficie del fruto. Knoche *et al.* (2004) correlacionaron las fracturas en la cutícula con pérdida de humedad y desorden fisiológico, como las depresiones en la superficie de los frutos de cereza (*Prunus avium* L.).

En cítricos se reportó una asociación entre la presencia del agrietamiento en la cutícula y la susceptibilidad a desórdenes en el epicarpio (El-Otmani y Coggins, 1985), Commenil *et al.* (1997) también relacionaron el número de grietas formadas durante la maduración con la susceptibilidad en las uvas (*Vitis vinifera* L.) a *Botrytis cinerea*. En manzana (*Malus sylvestris* Mill) ‘Golden Delicious’, Glenn *et al.* (1985) observaron que las fisuras cuticulares son el principal sitio de entrada de soluciones a las células epidermales.

Se registraron diferencias en el arreglo estructural de las ceras en la superficie cuticular del fruto a la cosecha, entre los tres cultivares. En ‘Tommy Atkins’ y ‘Kent’ se observó presencia de zonas cristalinas (82.6 y 82.7 % respectivamente) y zonas amorfas, mientras que en ‘Keitt’ la estructura fue principalmente amorfa (74.1%). El tipo de formación de ceras epicuticulares fue de plaquetas con bordes ondulados (Barthlott *et al.*, 1998). En contraste, Gazzola *et al.* (2004) en frutos de mango en la misma etapa de crecimiento, observaron formación de estructuras pentagonales. Estas diferencias pudieran ser relacionadas por la influencia de las características ambientales (Holroyd *et al.*, 2002).

La estructura y composición de ceras cuticulares en plantas varían ampliamente entre especies, órganos y estados de desarrollo (Jenks *et al.*, 2002). Reynhardt y Riederer (1994) afirmaron que las zonas amorfas por su arreglo al azar, presentan mayor permeabilidad. De acuerdo con Casado y Heredia (1999), la presencia de puentes de hidrógeno entre cadenas o moléculas con diferentes estructuras y grupos funcionales resultan en la formación de espacios amorfos; además reportaron que en la superficie cuticular de la uva estas áreas incrementaron la difusión del vapor de agua (Casado y Heredia, 2001).

A los 3 días de almacenamiento, la ultraestructura de la cutícula se observó como una placa con deposición de gránulos irregulares cristalinos en los tres cultivares, posiblemente originados por la degeneración de la cutícula, los cuales se incrementaron en número y tamaño a través del tiempo. El modelo de orientación de las ceras epicuticulares fue del tipo plaqueta paralela (Figura 1C), según el sistema de clasificación de Barthlott *et al.* (1998). En esta fecha inició la degeneración y separación de las placas cuticulares. De acuerdo con Rashott y Feldmann (1998), cuando una clase de lípidos presenta un homólogo predominante en las ceras epicuticulares, se forman cristales característicos sobre la superficie de las células epidérmicas. En este estudio se evidenció la formación de estructuras tipo placas, y por el tipo de cristaloides posiblemente los compuestos predominantes son alcoholes secundarios, según Barthlott *et al.* (1998); Meusel *et al.* (1999). Al final del almacenamiento la morfología de la cobertura fue del tipo amorfo en toda la superficie (Figuras 1F).

### Permeabilidad de la cutícula

La permeabilidad de las cutículas aisladas, en la etapa de crecimiento varió a través del tiempo (Figura 2A). En el estado temprano del desarrollo, ‘Tommy Atkins’ y ‘Kent’ mostraron los valores más altos, que luego fueron disminuyendo, sobre todo en la cosecha. ‘Keitt’ mostró resultados contrastantes a los de los otros dos cultivares, pues presentó un aumento en las últimas fechas del ensayo.

Un comportamiento similar al encontrado en ‘Tommy Atkins’ y ‘Kent’ se reportó en frutos de manzana por Verardo *et al.* (2003); en durazno (*Prunus persica* L.) por Gibert *et al.* (2005) y en cereza (*Prunus avium* L.) por Knoche *et al.* (2004). De acuerdo con Baur (1997), la variabilidad de la permeabilidad de la cutícula durante el crecimiento está asociada con las estructuras de la epidermis (estomas, lenticelas, tricomas), con cambios de la estructura de la superficie cuticular y con cambios en la composición química de la cutícula.

En relación con las estructuras del exocarpo, en mango son las lenticelas (Bezuidenhout *et al.*, 2005), cuyo número está determinado desde la anthesis y permanece constante durante el desarrollo del fruto (Hieke *et al.*, 2002); con la expansión del mismo disminuye su densidad (Knoche *et al.*, 2001). Los valores altos de permeabilidad en ‘Keitt’ pueden deberse a que en este cultivar presenta mayor densidad de lenticelas que ‘Tommy Atkins’ y ‘Kent’ (Dietz *et al.*, 1988). La disminución de la permeabilidad se debe a la incorporación de ceras en la matriz de cutina, tanto epicuticulares como de intracuticulares. Según Kunst y Samuels (2003), conforme avanza el desarrollo del fruto la cutícula aumenta su efectividad como barrera a la pérdida de vapor de agua.

Durante el almacenamiento (Figura 2B), la permeabilidad varió a través del tiempo, con diferencias significativas entre cultivares, ya que ‘Keitt’ presentó los valores más altos (de 10.8 a 14.2 mg de vapor de agua  $\text{cm}^{-2} \text{h}^{-1}$ ). Estas diferencias son atribuidas a los cambios de la estructura de la cutícula, como el incremento de las zonas amorfas en la superficie al final del almacenamiento, y el cultivar ‘Keitt’ presentó mayor proporción de estas zonas desde antes de la cosecha. Según Kunst y Samuels (2003), la morfología y estructura de las ceras varía con el tiempo, lo que favorece la pérdida de las funciones de la cutícula.

Similar comportamiento en el incremento de la permeabilidad durante el almacenamiento se reportó tanto en frutos de tomate y de chile pimiento (*Capsicum annuum* L.) por Baur (1998), y en cereza por Beyer *et al.* (2005); en manzana, Veraverbeke *et al.* (2003) encontraron una disminución de la permeabilidad. Harz *et al.* (2003) relacionaron esta disminución con el incremento en la fracción de ceras cuticulares cristalinas, las cuales se piensan son menos permeables al vapor de agua que las ceras amorfas.

La relación entre la permeabilidad de la cutícula y los componentes cuticulares resultó significativa y negativa ( $P \leq 0.05$ ) en la cosecha. En el caso las ceras epicuticulares, el coeficiente de correlación de Pearson alcanzó valores de -0.84, -0.75 y -0.69 en ‘Tommy

Atkins', 'Kent' y 'Keitt', respectivamente. Estos valores mejoraron sensiblemente para las ceras intracuticulares,  $r = -0.91$ ,  $-0.95$  y  $-0.85$  en el mismo orden. Esto indica que la permeabilidad disminuyó a medida que se incrementó la cantidad de ceras.

El coeficiente de determinación ( $r^2$ ) indicó que los cambios en la permeabilidad pueden ser explicados por el contenido de las ceras intracuticulares en un 83, 90 y 73 %. Esto confirma que las ceras son la principal barrera a la difusión de la cutícula, resultados que coinciden con Riederer y Schreiber (2001) quienes señalaron que son estas estructuras y no la cutina, las responsables de limitar la difusión del vapor de agua. También concuerda con los resultados de Petracek y Bukovac (1995) y Wiedermann y Neinhuis (1998), quienes afirmaron que la barrera protectora a la permeabilidad al vapor de agua es independiente del grosor de la cutícula del fruto, pero dependientes de los diferentes compuestos químicos que forman las ceras.

### CONCLUSIONES

El contenido de ceras epicuticulares e intracuticulares, se incrementaron durante el crecimiento de los frutos. Existen diferencias marcadas en la ultraestructura de la cutícula durante la ontogenia de los frutos de mango. En la cosecha, los cultivares 'Tommy Atkins' y 'Kent' mostraron mayor proporción de zonas cristalinas, mientras que en 'Keitt' fue principalmente amorfa (74.1 %). El contenido de las ceras epicuticulares e intracuticulares juega un papel importante en el tipo de estructura y permeabilidad de la cutícula. La mayor eficiencia de la cutícula para regular la pérdida de agua, ocurrió al momento de la cosecha y se relacionó con los cambios en la ultraestructura y con el contenido de las ceras cuticulares.

### AGRADECIMENTOS

Los autores agradecen la colaboración al Ing. Ernesto Sánchez del (INIFAP), al Dr. Francisco Brown de la Universidad de Sonora (UNISON) y a la Dra. Maria Goreti del Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY).

### BIBLIOGRAFÍA

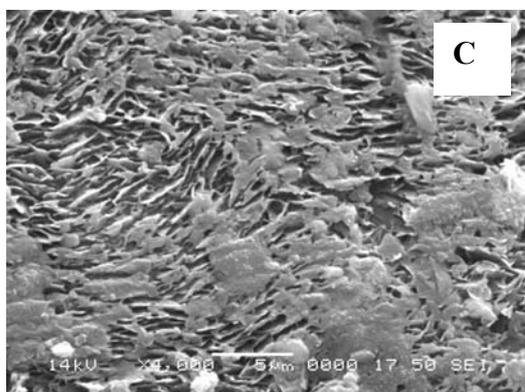
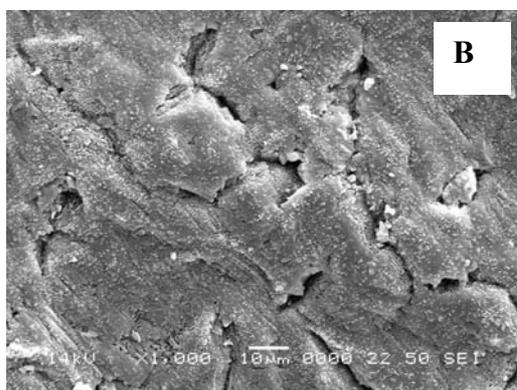
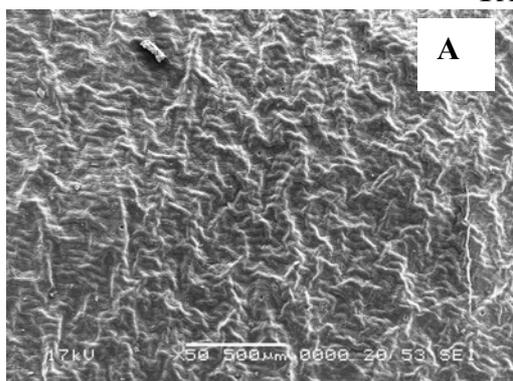
- Aloni, B.; Karni, L.; Rylski, I.; Cohen, Y.; Lee, Y.; Fuchs, M. 1998. Cuticular cracking in pepper fruit. I. Effects of night temperature and humidity. *Journal of Horticultural Science & Biotechnology*. 73(6):743-749.
- Báez, R.; Tadeo, F.; Primo-Millo, E.; Zacarias, L. 1993. Physiological and ultrastructural changes during the ripening and senescence of clementine mandarin. *Acta Horticulturae*. 343:18-24.
- Bally, I. 1999. Changes in the cuticular surface during the development of mango (*Mangifera indica* L.) cv. Kensington Pride. *Scientia Horticulturae*. 79:13-22.
- Barnes, J.; Percy, K.; Paul, N.; Jones, P.; McLaughlin, C.; Mullineaux, P.; Creissen, G.; Wellburn, A. 1996. The influence of UV-radiation on the physiochemical nature of tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) leaf surface. *Journal Experimental Botany* 47:99-109.
- Barthlott, W.; Neinhuis, C.; Cutler, D.; Ditsch, F.; Meusel, I.; Theisen, I.; Wilhelmi, H. 1998. Classification and terminology of plant epicuticular waxes. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 126:237-260.
- Baur, P. 1997. Lognormal distribution of water permeability and organic solute mobility in plant cuticles. *Plant Cell Environment*. 20:809-837.

- Baur, P. 1998. Mechanistic aspects of foliar penetration of agrochemicals and the effects of adjuvants. *Recent Research Devices Agricultural Food Chemistry* 2:809-837.
- Beyer, M.; Lau, S.; Knoche, M. 2005. Studies on water transport through the sweet cherry fruit surface: IX. Comparing permeability in water uptake and transpiration. *Planta* 220:474-485.
- Bezuidenhout, J.; Robbertse, P.; Kaiser, C. 2005. Anatomical investigation of lenticel development and subsequent discolouration of 'Tommy Atkins' and 'Keitt' mango (*Mangifera indica* L.). *Journal of Horticultural Science & Biotechnology*. 80(1):18-22.
- Casado, C.; Heredia, A. 1999. Structure and dynamics of reconstituted cuticular waxes of grape berry cuticle (*Vitis vinifera* L.). *Journal of Experimental Botany*. 50(331):175-182.
- Casado, C.; Heredia, A. 2001. Ultrastructure of the cuticle during growth of the grape berry (*Vitis vinifera* L.). *Physiologia Plantarum*. 111(2):220-224.
- Commenil, P.; Brunet, L.; Audran, J. 1997. The development of the grape berry cuticle in relation to susceptibility to bunch rot disease. *Journal Experimental Botany* 48:1599-1607.
- Dietz, T.; Thimma, K.; Sundar, S. 1988. Studies on loss weight of mango fruits as influenced by cuticles and lenticels. *Acta Horticulturae*. 231:685-687.
- El-Otmani, M.; Coggins, C. 1985. Fruit age and growth regulator effects on the quantity and structure of the epicuticular wax of Washington navel orange fruit. *Journal of American Society Horticultural Science*. 110:371-378.
- Gazzola, R.; Alves, R.; Filgueiras, H. 2004. Physical state of epicuticular waxes during development of 'Tommy Atkins' mangoes. *Acta Horticulturae*. 645:595-599.
- Gibert, C.; Lescourret, F.; Génard, M.; Vercambre, G.; Pérez, A. 2005. Modelling the effect of fruit growth on surface conductance to water vapour difusión. *Annals of Botany*. 95:673-683.
- Glenn, G.; Povaiah, M.; Rasmussen, H. 1985. Pathways of calcium penetration through isolated cuticles of 'Golden Delicious' apple fruit. *Journal of American Society Horticultural Science*. 110:166-171.
- Hallam, N.; Chambers, T. 1970. The leaf waxes of the genus *Eucalyptus* L'Héritier. *Australian Journal Botany*. 18:335-386.
- Harz, M.; Knoche, M.; Bukovac, M. 2003. Epidermal segments: a useful model system for studying water transport through fruit surfaces. *HortScience* 38:1410-1413.
- Hauke, V.; Schreiber, L. 1998. Ontogenetic and seasonal development of wax composition and cuticular transpiration of ivy (*Heredia helix* L.) sun and shade leaves. *Planta*. 207:67-75.
- Heredia, A. 2003. Biophysical and biochemical characteristics of cutin, a plant barrier biopolymer. *Biochimica et Biophysica Acta* 1620:1-7.
- Hieke, S.; Menzel, C.; Lüdders, P. 2002. Effects of leaf, shoot and fruit development on photosynthesis of lychee trees (*Litchi chinensis*). *Tree Physiology*. 22:955-961.
- Holroyd, G.; Hetherington, A.; Gray, J. 2002. A role for the cuticular waxes in the environmental control of stomatal development. *New Phytologist*. 153:433-439.
- Image Processing and Analysis in Java. Disponible <http://rsb.info.nih.gov/ij/> (Consulta: 2005, Febrero 28).
- Jeffree, C. 1996. Structure and ontogeny of plant cuticles. pp:33-82. *In*: Kerstiens, G. (ed). *Plant Cuticles: An Integrated Functional Approach*. Oxford: Bios Scientific Publishers. 258 pp.
- Jenks, M.; Eigenbrode, S.; Lemieux, B. 2002. Cuticular waxes of *Arabidopsis*. *Journal Cell Biology*. 17: 208-212.

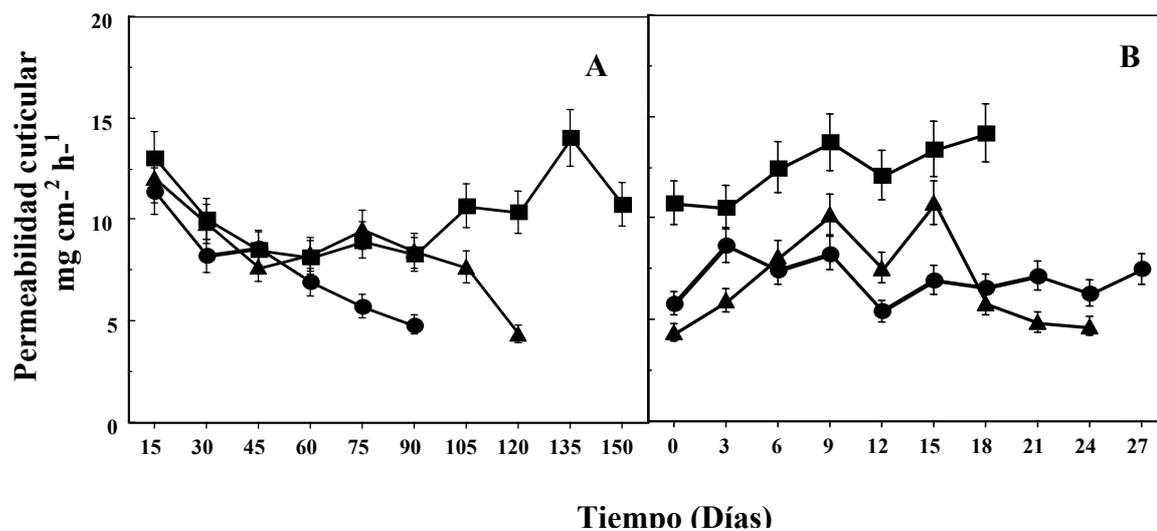
- Jetter, R.; Schäffer, S. 2001. Chemical composition of the *Prunus laurocerasus* leaf surface dynamic changes of the epicuticular wax film during leaf development. *Plant Physiology*. 126:1725-1737.
- Knoche, M.; Peschel, S.; Hinz, M.; Bukovac, M. 2001. Studies on water transport through the sweet cherry fruit surface: II Conductance of the cuticle in relation to fruit development. *Planta* 213:927-936.
- Knoche, M.; Beyer, M.; Peschel, S.; Oparlakov, B.; Bukovac, M. 2004. Changes in strain and deposition of cuticle in developing sweet Cherry fruit. *Physiology Plantarum*. 120:667-677.
- Kolattukudy P (1996) Biosynthetic pathways of cutin and waxes, and their sensitivity to environmental stresses. pp:83–108. *In*: Kerstiens, G. (ed). *Plant Cuticles*. Oxford: BIOS Scientific Publishers. 238 pp.
- Kunst, A.; Samuels, L. 2003. Biosynthesis and secretion of plant cuticular wax. *Progress in Lipid Research*. 42:51-80.
- Matas, A.; Cuartero, J.; Heredia, A. 2004. Phase transitions in the biopolyester cutin isolated from tomato fruit cuticle. *Thermochimica Acta* 409:165-169.
- Meusel, I.; Neinhuis, C.; Markstädter, C.; Barthlott, W. 1999. Ultrastructure, chemical composition and recrystallization of epicuticular waxes: transversely ridged rolets. *Canada Journal Botany*. 77:706-720.
- Molina, R. 1998. Introducción al procesamiento y análisis de imágenes digitales. Departamento de Ciencias de la computación e I.A. Universidad de Granada. Disponible [http://www-tsi2.ugr.es/depar/ccia/mia/complementario/Procesamiento\\_Imagenes.pdf](http://www-tsi2.ugr.es/depar/ccia/mia/complementario/Procesamiento_Imagenes.pdf) (Consulta: 2005, Febrero 26).
- Number Cruncher Statistical Systems (NCSS). 2000. *Statistical Systems 6.0 for windows*. Kaysville, Utah.
- Pesis, E.; Aharoni, D.; Aharon, Z.; Ben Arie, R.; Aharoni, N.; Fuchs, N. 2000. Modified atmosphere and modified humidity packaging alleviates chilling injury in mango fruit. *Postharvest Biology and Technology*. 19:93-101.
- Petracek, P.; Bukovac, M. 1995. Rheological properties of enzymatically isolated tomato fruit cuticle. *Plant Physiology*. 109:675-679.
- Post-Beittenmiller, D. 1996. Biochemistry and molecular biology of wax production in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 47:405-430.
- Rashott, A.; Feldmann, K. 1998. Correlations between epicuticular wax structures and chemical composition in *Arabidopsis thaliana*. *Journal Plant Science*. 159:773-779.
- Reynhardt, E.; Riederer, M. 1994. Structures and molecular dynamics of plant waxes II. Cuticular waxes from leaves of *Fagus sylvatica* L. and *Hordeum vulgare* L. *European Biophysics Journal*. 23:59-70.
- Riederer, M.; Markstädter, C. 1996. Cuticular waxes: a critical assessment of current knowledge. pp:189-200. *In*: Kerstiens, G. (ed). *Plant Cuticles*. BIOS Scientific, Oxford, UK. 238 pp.
- Riederer, M.; Schneider, G. 1990. The effect of the environment on the permeability and composition of citrus leaf cuticles. II. Composition of soluble cuticular lipids and correlation with transport properties. *Planta*. 180:154-165.
- Riederer, M.; Schreiber, L. 2001. Protecting against water loss: analysis of the barrier properties of plant cuticles. *Journal Experimental Botany*. 52:2023-2032.
- Schönherr, J.; Riederer, M. 1986. Plant cuticle sorb lipophylic compounds during enzymatic isolation. *Plant Cell Environment*. 9: 459-466.
- Schreiber, L. (2005). Polar paths of diffusion across plant cuticles: new evidence for an old hypothesis. *Annals of Botany*. 95:1069-1073.

- Suita de Castro, L.; Valdebenito, R.; Flores, R.; Moreira, N. 2002. Metodologia para observação da camada de cera em maçãs, utilizando microscopia eletrônica de varredura. *Revista Brasileira de Fruticultura*. 24:774-775.
- Vásquez-Caicedo, A.; Neidhartl, S.; Pathomrungsyounggul, P.; Wiriyaacharee, P.; Chattrakul, A.; Sruamsiri, P.; Manochai, P.; Bangerth, F.; Carle, R. 2002. Physical, chemical and sensory properties of nine thai mango cultivars and evaluation of their technological and nutritional potential. *In: [http://www.unihohenheim.de/symposium2002/frame\\_contributions\\_pa.htm](http://www.unihohenheim.de/symposium2002/frame_contributions_pa.htm)*. International Symposium Sustaining Food Security and Managing Natural Resources in Southeast Asia Challenges for the 21st Century January 8-11, 2002 at Chiang Mai, Thailand. 1-13.
- Verardo, G.; Pagani, E.; Geatti, P.; Martinuzzi, P. 2003. A thorough study of the surface wax of apple fruits. *Analytical and Bioanalytical Chemistry*. 376: 659-667.
- Veraverbeke, E.; Verboven, P.; Van, P.; Nicolai, B. 2003. Prediction of moisture loss across the cuticle of apple (*Malus sylvestris* subsp. Mitis (Wallr)) during storage. Part 1. Model development and determination of diffusion coefficients. *Postharvest Biology and Technology*. 30:75-88.
- Vogg, G.; Fischer, S.; Leide, J.; Emmanuel, E.; Jetter, R.; Levy, A.; Riederer, M. 2004. Tomato fruit cuticular waxes and their effects on transpiration barrier properties: functional characterization of a mutant deficient in a very-long-chain fatty acid  $\beta$ -ketoacyl-CoA synthase. *Journal Experimental Botany*. 55:1401-1410.
- Wagner, P.; Fürstner, R.; Barthlott, W.; Neinhuis, C. 2003. Quantitative assessment to the structural basis of water repellency in natural and technical surfaces. *Journal Experimental Botany*. 54:1-9.
- Wiedermann, P.; Neinhuis, C. 1998. Biomechanics of isolated plant cuticles. *Botanica Acta*. 111:28-34.

## TABLAS Y FIGURAS



**Figura 1.** Electromicrografía de barrido de la cutícula del fruto de mango a los 15 días después del amarre (A) y a los 45 días después del amarre (B). En almacenamiento a los 6 días (C)



**Figura 2.** Cambios de la permeabilidad al vapor de agua en  $\text{mg cm}^{-2}/\text{h}$  de cutículas aisladas de los frutos de mango —●— ‘Tommy Atkins’, —▲— ‘Kent’ y —■— ‘Keitt’ durante el crecimiento (A) y durante el almacenamiento (B). Barras verticales indican el error estándar.