



Zapobieganie niedoborowi żelaza u osób stosujących dietę wegańską

Prevention of iron deficiency in persons on vegan diet

Gracja Samek^{1, A-D}, Patrycja Gogga^{1, C-F}

¹ Zakład Towaroznawstwa Żywności, Gdański Uniwersytet Medyczny, Polska

A – Koncepcja i projekt badania, B – Gromadzenie i/lub zestawianie danych, C – Analiza i interpretacja danych, D – Napisanie artykułu, E – Krytyczne zrecenzowanie artykułu, F – Zatwierdzenie ostatecznej wersji artykułu

Samek G, Gogga P. Zapobieganie niedoborowi żelaza u osób stosujących dietę wegańską. Med Og Nauk Zdr. doi: 10.26444/monz/143826

■ Streszczenie

Wprowadzenie i cel pracy. Żelazo to składnik mineralny, którego zapasy u osób na diecie strictly roślinnej są niższe w porównaniu do osób spożywających mięso. Celem pracy było usystematyzowanie wiedzy na temat czynników hamujących oraz poprawiających wchłanianie żelaza z pożywienia oraz sposobów komponowania i przygotowywania posiłków tak, aby zmaksymalizować biodostępność tego mikroelementu.

Metody przeglądu. Artykuł powstał na podstawie przeglądu literatury obejmującej zagadnienia: status żelaza wegan i wegetarian, biodostępność żelaza, czynniki obniżające i poprawiające wchłanianie żelaza. Praca opiera się głównie na wynikach badań z udziałem ludzi. Wykorzystane publikacje pochodzą z baz elektronicznych – PubMed i Google Scholar.

Opis stanu wiedzy. W celu zwiększenia przyswajalności żelaza z produktów roślinnych do posiłków należy dodawać źródło witaminy C, najlepiej surowe warzywa lub owoce. Różnego rodzaju nasiona (zboża, orzechy, pestki, nasiona roślin strączkowych) powinny być moczone przed spożyciem; warto również spożywać nasiona skiełkowane oraz produkty fermentowane. Zaleca się rezygnację z popijania posiłków napojami takimi jak herbata i kawa oraz ze spożywania w jednym posiłku produktów bogatych w żelazo i wapń. Pomocne może okazać się wprowadzenie do diety żywności fortyfikowanej oraz stosowanie odpowiedniej probiotykoterapii.

Podsumowanie. Osoby będące na prawidłowo zbilansowanej diecie roślinnej, pokrywającej zapotrzebowanie organizmu na żelazo, nie są bardziej narażone na występowanie anemii z niedoboru tego pierwiastka od osób na diecie mieszanej. Jednak aby pokryte zostało zwiększone u wegan (szczególnie u kobiet) zapotrzebowanie na żelazo, należy nie tylko wybierać produkty bogate w ten mikroelement, ale również odpowiednio komponować i przygotowywać posiłki.

Słowa kluczowe

niedobór żelaza, kwas fitynowy, dieta wegańska, biodostępność żelaza

■ Abstract

Introduction and objective. Iron is an essential mineral, the reserves of which in people on a plant-based diet are lower than in regular meat-consumers. The aim of the study was to summarize knowledge on factors that inhibit and improve iron absorption and on ways how to properly compose and prepare meals in order to maximize the bioavailability of this micronutrient.

Review methods. The article is based on a literature review covering the following issues: iron status of vegans and vegetarians, iron bioavailability, factors reducing and improving iron absorption. The study is mainly based on the results of research involving human subjects. The publications used originate from electronic databases – PubMed and Google Scholar.

Brief description of the state of knowledge. In order to increase the absorption of iron from plant foods, a source of vitamin C should be added to meals, preferably raw vegetables or fruits. Various types of seeds (cereals, nuts, legumes) should be soaked before consumption; one should also consume sprouted seeds and fermented products. It is recommended not to drink with meals, especially tea and coffee, and to eat foods rich in iron and calcium in one meal. It may be helpful to introduce iron-fortified products into the diet and appropriate probiotic therapy.

Summary. People on a properly balanced plant diet, covering the recommended daily intake for iron, are not more likely to develop iron deficiency anaemia than people on a mixed diet. However, in order to meet the need for iron, increased in vegans (especially in women), it is necessary not only to choose products rich in this micronutrient, but also to properly compose and prepare meals.

Keywords

iron deficiency, phytic acid, vegan diet, iron bioavailability

WPROWADZENIE I CEL PRACY

Diety roślinne, w tym dieta wegańska, cieszą się coraz większą popularnością w Polsce i na świecie [1]. W 2019 roku, według raportu opublikowanego przez kampanię Roślinnie-Jemy, 3,2 mln Polaków nie spożywało mięsa, a 1,8% Polaków w miesiącu poprzedzającym badanie deklarowało się jako

Adres do korespondencji: Patrycja Gogga, Zakład Towaroznawstwa Żywności, Gdański Uniwersytet Medyczny, Polska
E-mail: patig@gumed.edu.pl

Nadesłano: 24.09.2021; zaakceptowano: 9.11.2021; opublikowano online 23.11.2021

weganie [2]. Według danych Głównego Urzędu Statystycznego spożycie mięsa w Polsce w 2019 roku było o 2,3% mniejsze niż w roku 2018 [3].

Dieta wegańska wyklucza spożycie wszystkich produktów pochodzenia zwierzęcego, a więc nie tylko mięsa, ale również nabiału, jaj, miodu czy składników otrzymanych z owadów – koszenili i szelaku. Prawidłowo zbilansowana jest bezpieczna i może być stosowana na każdym etapie życia człowieka. Ponadto może wykazywać korzyści zdrowotne, zarówno w kontekście profilaktyki, jak i leczenia różnych chorób przewlekłych, takich jak nadciśnienie, cukrzyca typu II czy otyłość [4]. Jest jednak dietą eliminacyjną i z uwagi na brak produktów pochodzenia zwierzęcego nie dostarcza do organizmu w wysoce biodostępnego żelaza hemowego. Dlatego mimo że weganie spożywają więcej żelaza niż osoby stosujące dietę mieszaną [5], często nie pokrywają zwiększonego o 80% zapotrzebowania na ten pierwiastek, które wynika z mniejszej biodostępności żelaza z produktów roślinnych [6].

Celem pracy było usystematyzowanie wiedzy na temat czynników hamujących oraz poprawiających wchłanianie żelaza z pożywienia. Regularne stosowanie opisanych w niej nawyków żywieniowych może przeciwdziałać rozwojowi anemii z niedoboru żelaza, a także wspomagać jej leczenie. Zawarte w pracy informacje będą przydatne zarówno dla wegan, jak i dla osób spożywających produkty odzwierzęce, chcących w naturalny sposób zwiększyć zapasy żelaza w organizmie, a także dla specjalistów zajmujących się żywieniem.

METODY PRZEGLĄDU

Artykuł powstał na podstawie przeglądu literatury anglojęzycznej dotyczącej statusu żelaza u osób będących na diecie wegańskiej oraz wpływu różnych czynników (pozytywnego i negatywnego) na jego przyswajalność. W pracy przedstawiono głównie badania kliniczne. Wykorzystano bazy elektroniczne (PubMed, Google Scholar) oraz dostępne w Internecie raporty z badań konsumenckich.

OPIS STANU WIEDZY

Zapotrzebowanie na żelazo

Według najnowszych norm Narodowego Instytutu Zdrowia Publicznego – Państwowego Zakładu Higieny zapotrzebowanie na żelazo dla dorosłych mężczyzn na diecie tradycyjnej wynosi 10 mg. U kobiet norma ta jest zróżnicowana. Kobiety miesiączkujące powinny dostarczać z dietą 18 mg żelaza, natomiast ciężarne 27 mg, aby zapewnić odpowiednią ilość tego pierwiastka rozwijającemu się płodowi. Podczas laktacji oraz po menopauzie zapotrzebowanie na żelazo u kobiet spada i wynosi tyle samo co dla mężczyzn [7]. W związku z gorszą biodostępnością żelaza niehemowego sugeruje się, aby weganie dostarczali go o 80% więcej niż osoby na diecie mieszanej. Zatem dorosły weganin powinien spożywać 18 mg żelaza, natomiast dorosła weganica ok. 33 mg, a będąca w ciąży aż 49 mg [8].

Wchłanianie żelaza

Żelazo występuje w żywności w dwóch formach – hemo-wej (Fe^{2+}) i niehemowej (Fe^{3+}). Pierwsza z nich obecna jest w mięsie i cechuje się większą biodostępnością (20–30%).

Obecne w produktach roślinnych żelazo niehemowe jest słabiej przyswajalne – jego biodostępność wynosi ok. 1–10% i jest w dużym stopniu zależna od różnych czynników (zarówno hamujących, jak i poprawiających jego wchłanianie) oraz od równowagi między nimi [9]. Aby żelazo niehemowe zostało zaabsorbowane, najpierw musi zostać zredukowane do formy dwuwartościowej. Proces ten zachodzi pod wpływem kwaśnego środowiska w żołądku lub dzięki dwunastniczej reduktazie żelazowej (DCYTB). Zredukowane żelazo jest następnie transportowane przez błonę enterocytów za pośrednictwem transportera dwuwartościowych jonów metali (DMT1), a do ustroju wchodzi w kompleksie z białkiem zwanym ferroportyną [10].

Wchłanianie żelaza zachodzi głównie w dwunastnicy i wzrasta, jeśli występuje jego niedobór w ustroju. U osób ze stanem zapalnym lub ze zbyt dużą pulą żelaza w ustroju hormon zwany hepcydyną blokuje wchłanianie tego pierwiastka poprzez hamowanie ekspresji ferroportyny na powierzchni komórki [11].

Obrót żelaza w organizmie

Żelaza w organizmie jest ok. 4 g, z czego większość znajduje się w hemoglobinie erytrocytów. Po rozpadzie nieaktywnych metabolicznie erytrocytów żelazo jest odzyskiwane i wykorzystywane ponownie. Z diety, która dostarcza ok. 10–20 mg żelaza dziennie, wchłania się ok. 2 mg tego pierwiastka, które transportowane są za pomocą transferyny, a następnie zużywane w procesie erytropoezy lub magazynowane w postaci ferrytyny. Organizm traci dziennie ok. 1 mg żelaza w wyniku złuszczenia się komórek nabłonka. Dodatkowo u kobiet żelazo tracone jest podczas krwawienia miesięczkowego [12].

Podstawowym parametrem morfologicznym opisującym status żelaza w organizmie jest poziom hemoglobiny. Jej spadek poniżej 13 g/dl u mężczyzn i 12 g/dl u kobiet, a u ciężarnych kobiet i u dzieci 11 g/dl świadczy o niedokrwistości [13]. Nadmiar tego pierwiastka również jest niekorzystny dla zdrowia, ponieważ żelazo ma właściwości prooksydacyjne. Biorąc udział w tzw. reakcji Fentona, prowadzi do powstania wolnych rodników, mogących uszkadzać strukturę DNA, białek oraz lipidów, tym samym przyczyniając się do zmian degeneracyjnych w organizmie [14]. Gromadzeniu się nadmiaru żelaza w organizmie sprzyja choroba zwana hemochromatozą [15].

Funkcje żelaza

Żelazo należy do mikroelementów i pełni różne funkcje w organizmie: wchodzi w skład barwników oddechowych, niektórych enzymów oraz cytochromów, uczestniczy w przenoszeniu i magazynowaniu tlenu, a także w procesach oddychania wewnątrzkomórkowego. Białka zawierające żelazo niehemowe uczestniczą m.in. w biosyntezie DNA, a także namnażaniu i różnicowaniu komórek [16]. Niedobór żelaza manifestuje się anemią mikrocytarną, bladocią, osłabieniem oraz obniżoną odpornością organizmu [13].

Status żelaza wśród wegan

Mimo że badania wykazują większe spożycie żelaza przez wegan w porównaniu z osobami na diecie mieszanej, zwykle mają oni mniejsze zapasy tego pierwiastka w organizmie [6]. Osoby na diecie roślinnej mają niższy poziom ferrytyny – często poniżej normy – w porównaniu do osób na diecie mieszanej, oraz zwiększoną częstość występowania anemii. Problem ten dotyczy szczególnie kobiet, u których częściej

obserwuje się obniżony poziom ferrytyny i hemoglobiny niż u stosujących diety roślinne mężczyźni. Ponadto weganki mają niższy status ferrytyny od wegetarianek [8]. Badanie przeprowadzone w Polsce pokazuje, że średnie dzienne spożycie żelaza u weganek wynosi 18,1 mg, co nie pokrywa dziennego zapotrzebowania na ten pierwiastek, wynoszącego 33 mg. Z kolei średnia konsumpcja żelaza przez wegan wynosi 22,5 mg (przy zapotrzebowaniu wynoszącym 18 mg), potwierdzając wcześniejsze obserwacje o mniejszym ryzyku rozwoju anemii z niedoboru żelaza u mężczyzn niż u kobiet stosujących diety wegańską [17]. Z tego powodu kobiety na diecie wegańskiej powinny zwracać szczególną uwagę na odpowiednią podaż żelaza i regularnie kontrolować parametry związane z jego gospodarką.

Czynniki utrudniające wchłanianie żelaza z diety wegańskiej

Biodostępność żelaza niehemowego jest niższa, ponieważ wchłonięciu w jelicie ulega wyłącznie żelazo dwuwartościowe, a więc najpierw musi ono zostać zredukowane – reakcja ta jest katalizowana przez dwunastniczy cytochrom B (DCYTB) [9]. Ponadto wchłanianie żelaza niehemowego jest utrudnione przez różne związki, które są obecne w pożywieniu. Są nimi przede wszystkim kwas fitynowy i związki fenolowe (taniny), ale także wapń [9].

Czynniki poprawiające wchłanianie żelaza

Obniżenie zawartości kwasu fitynowego w posiłku

Głównym inhibitorem wchłaniania żelaza niehemowego jest kwas fitynowy. Związek ten stanowi magazyn fosforu w nasionach – ziarnach zbóż, nasionach roślin strączkowych i orzechach (tab. 1). W cząsteczce obecne są liczne grupy naładowane ujemnie, co nadaje mu właściwości silnie chelatujące – tworzy z żelazem trudno rozpuszczalne kompleksy, które nie ulegają strawieniu i są wydalane z organizmu [18]. Działanie to zależne jest od dawki i obserwowane już przy niskich stężeniach tego związku, wynoszących zaledwie 2–10 mg na posiłek [19].

Tabela 1. Zawartość kwasu fitynowego i żelaza w wybranych produktach spożywczych

Produkt	Kwas fitynowy [g/100 g]	Żelazo [mg/100 g]
Soja	1,0–2,22	15,7
Sezam	1,44–5,36	14,6
Fasola	0,61–2,38	9,0
Soczewica	0,27–1,51	7,4
Nasiona słonecznika	3,9–4,3	6,0
Orzechy laskowe	0,23–0,92	4,7
Ciecierzycza	0,28–1,60	4,3
Migdały	0,35–9,42	3,7
Orzechy włoskie	0,20–6,69	2,9

na podstawie [20].

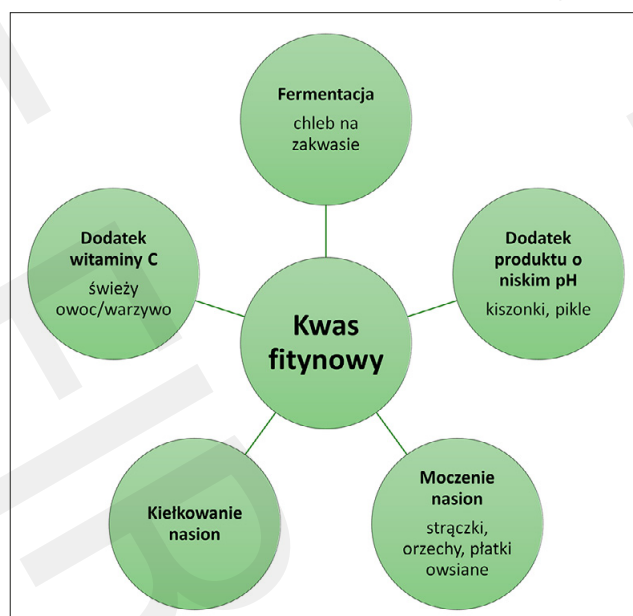
Znanych jest wiele metod ograniczających negatywny wpływ kwasu fitynowego na biodostępność składników mineralnych z diety. Moczenie i kiełkowanie nasion, a także niskie pH aktywują fitazę, która katalizuje rozkład tego związku, odcinając reszty fosforanowe i tym samym pozabawiając cząsteczkę właściwości chelatujących. Podobny

skutek można osiągnąć poprzez dodanie egzogennej fitazy [18] (ryc. 1). W jednym z badań degradacja fitynianu poprzez dodanie do posiłku egzogennej fitazy zwiększała przyswajanie żelaza z papki ryżowej z 1,73% do 5,34%, z owsianki z 0,33% do 2,79%, z kukurydzy z 1,80% do 8,92%, natomiast z pszenicy z 0,99% do 11,54% [19]. Mielenie ziaren powoduje usunięcie z nich łusek, co także zmniejsza zawartość fitynianów, ale również składników mineralnych, w tym żelaza [20].

W badaniu na komórkach Caco-2 oraz na szczurach dowiedziano, że żelazo z chleba przygotowanego z dodatkiem *L. acidophilus* wchłania się znacznie lepiej niż z chleba niepoddanego fermentacji, co skutkowało zwiększeniem się poziomu ferrytyny w grupie *in vivo* oraz *in vitro* w porównaniu do grupy kontrolnej, gdzie do ciasta chlebowego nie dodano bakterii. Fermentowanie produktów zbożowych może być zatem łatwym i tanim sposobem na zwiększenie poziomu żelaza w diecie osób narażonych na niedobór tego składnika [21]. Produkty fermentowane, takie jak kapusta kiszona czy tempeh, z uwagi na zawartość kwasu mlekowego również cechują się dobrą biodostępnością żelaza, dzięki produkcji fitaz przez bakterie kwasu mlekowego, które znoszą przeciwodżywcze działanie kwasu fitynowego i jego soli [22]. Dodatkowo wysokie stężenie mleczanu obniża pH, co zwiększa również aktywność fitaz – zarówno endo- (roślinne) jak i egzogenne (mikrobiologiczne) fitazy mają optimum działania w środowisku kwaśnym [23]. W badaniu z udziałem ludzi wykazano, że dodatek fermentowanych warzyw do posiłku składającego się z pieczywa, zarówno o dużej, jak i niskiej zawartości kwasu fitynowego, zwiększał o ok. połowę biodostępność żelaza w porównaniu z posiłkami kontrolnymi, w których dodatkiem do pieczywa były świeże warzywa [24].

Podczas kiełkowania roślin następuje znaczny wzrost aktywności fitaz, co pozwoliło na zmniejszenie się po 72 godzinach zawartości kwasu fitynowego w prosie o 23,9%, a po 4 dniach aż o 45,3%. W zależności od rodzaju zboża poziom zredukowanego kwasu fitynowego jest różny, jednak 10 dni kiełkowania pozwala na znaczne obniżenie zawartości tego związku we wszystkich zbożach [18].

Fitazy wykazują najlepszą aktywność w temperaturze 20–80 °C i w lekko kwaśnym pH (4,5–6). Moczenie przez



Rycina 1. Sposoby na obniżenie zawartości kwasu fitynowego w posiłku

24 h w temperaturze pokojowej mąki z sorgo spowodowało obniżenie ilości kwasu fitynowego o 16–21%. Przedłużenie czasu moczenia ciecierzycy z 2 do 12 h zwiększyło ilość zdegradowanego fitynianu z 47,4% do 55,71% [18]. A zatem moczenie nasion oraz ich kiełkowanie także pomaga zwiększyć biodostępność żelaza poprzez aktywację enzymów degradujących kwas fitynowy.

Aby znacząco poprawić wchłanianie żelaza z posiłku bez dodatku związków ułatwiających ten proces, stosunek molowy fitynianu do żelaza powinien wynosić mniej niż 1:1, a najlepiej poniżej 0,4:1. Dodatek witaminy C znacząco zwiększa absorpcję tego pierwiastka, umożliwiając wydajne wchłanianie żelaza z posiłku o stosunku molowym fitynianu do żelaza wynoszącym nawet 6: 1 [25].

Należy podkreślić, że kwas fitynowy jest związkiem termostabilnym, natomiast degradująca ten związek fitaza pod wpływem wysokiej temperatury ulega denaturacji i traci swoją aktywność. Dlatego gotowanie produktów nie obniża znacząco zawartości fitynianów w pożywieniu [26].

Ograniczenie zawartości wapnia w posiłku bogatym w żelazo

Mimo że wapń jest istotnym składnikiem w diecie i bywa niedoborowy u wegan, obecny w dużej ilości w posiłku będącym także źródłem żelaza – zarówno hemowego, jak i niehemowego – może znacznie ograniczyć jego wchłanianie. W badaniu zaprojektowanym tak, aby wchłanianie żelaza nie było zależne od innych inhibitorów, wykazano, że dawki powyżej 1000 mg wapnia podawanego na pusty żołądek w postaci CaCl_2 zmniejszyły absorpcję 5 mg żelaza niehemowego z diety o 49,6%, a hamujący efekt (37,8%) był widoczny już przy stężeniu 800 mg Ca [27]. W badaniu przeprowadzonym z udziałem kanadyjskich kobiet z niskimi zapasami żelaza zaobserwowano, że dodatek 500 mg suplementu CaCO_3 do pojedynczego posiłku składającego się z bułek znacząco zmniejszył wchłanianie z niego żelaza niehemowego – do 4,8%, podczas gdy absorpcja Fe^{3+} z posiłku bez suplementu wynosiła 10,2% [28]. Uważa się, że posiłki zawierające mniej niż 50 mg wapnia nie hamują wchłaniania żelaza, a efekt ten jest najbardziej widoczny w posiłkach zawierających powyżej 300 mg Ca – dawki w zakresie 300–600 mg ograniczają wchłanianie tego pierwiastka o 50–60% [28]. Mechanizm tej inhibicji nie jest do końca poznany. Sugeruje się, że wapń może obniżać biodostępność żelaza poprzez konkurencję o transporter DMT1 w błonie enterocyty. Możliwe jest również, że hamowanie wchłaniania odbywa się przy transporcie żelaza do krwiobiegu, i ma związek z krótkotrwałym hamowaniem przez wapń syntezy ferroportyny, niezbędnej do wychwycenia żelaza [29]. Dlatego zaleca się, aby osoby narażone na niedobór żelaza ograniczyły ilość wapnia w posiłkach bogatych w Fe^{3+} , a suplementy z wapniem przyjmowały w przerwie między posiłkami, najlepiej przed pójściem spać [30]. Na diecie wegańskiej warto także zwrócić uwagę na to, aby produkty bogate w wapń, takie jak mak, sezam, migdały i jarmuż, oraz wzbogacane Ca, jak tofu i napoje sojowe, spożywać w posiłku dostarczającym mniejsze ilości żelaza [8].

Unikanie spożywania do posiłków napojów bogatych w związki fenolowe

Związki fenolowe to duża grupa roślinnych nutraceutyków o różnicowanej budowie. Obecne są przede wszystkim w napojach takich jak kawa, wino czy herbata, ale także

w owocach, szczególnie jagodowych i winogronach, warzywach, nasionach roślin strączkowych, grzybach, orzechach oraz pestkach. Spożywane w dużej ilości przyczyniają się do zmniejszenia biodostępności żelaza poprzez wiązanie się z nim, co uniemożliwia jego absorpcję [19]. Diety roślinne oparte są na produktach bogatych w te związki, dlatego ważne jest, aby – mimo prozdrowotnych właściwości – przynajmniej częściowo ograniczyć ich podaż w posiłkach bogatych w żelazo.

Przede wszystkim należy zrezygnować ze spożywania napojów (głównie kawy i herbaty) do posiłków. W jednym z badań spożycie filiżanki herbaty o objętości 200 ml obniżyło absorpcję żelaza o ok. 75–80%, w zależności od jej rodzaju, ilości, sposobu oraz czasu parzenia. Natomiast wypicie filiżanki kawy (150 ml) spowodowało spadek absorpcji o ok. 60% [31]. W nowszym badaniu wypicie 300 ml zielonej herbaty (zawierającej 492 mg związków fenolowych) po posiłku (składającym się z pieczywa z dodatkiem masła i miodu, uprzednio wzbogaconego o 6 mg żelaza w postaci NaFeEDTA) zmniejszyło o ponad 85% wchłanianie z niego tego pierwiastka w porównaniu do grupy kontrolnej, w której badane osoby popijały posiłek wodą. U osób z anemią wchłanianie żelaza z posiłku było dwukrotnie większe niż u osób bez tego schorzenia, jednak ani obniżony poziom żelaza, ani fortyfikacja posiłku nie były w stanie znieść hamującego wpływu związków fenolowych na proces absorpcji tego mikroelementu [32].

Spożycie kawy było związane z niższym poziomem ferrytyny w surowicy u dorosłych Koreańczyków. Wśród badanych osób spożycie powyżej 3 kaw dziennie spowodowało spadek poziomu ferrytyny o 8,4% w grupie mężczyzn i 18,8% w grupie kobiet w porównaniu z osobami, które jej nie piły [33]. Warto podkreślić, że im mocniejszy jest napar kawowy, tym silniejsza jest inhibicja wchłaniania żelaza [34].

Napoje ziołowe także nie wpływają korzystnie na przyswajanie żelaza. W jednym z badań wykazano zmniejszenie wchłaniania żelaza z posiłku składającego się z bułki fortyfikowanej Fe^{3+} pod wpływem naparów: z mięty – o 84%, z werbeny – o 59% oraz z rumianku – o 47%. Również wypicie kakao wiązało się z inhibicją wchłaniania żelaza, i to aż o 71%. W tym samym badaniu wykazano także, że spożycie czarnej herbaty najmocniej wpływa na hamowanie wchłaniania żelaza niehemowego, nawet przy takim samym stężeniu związków fenolowych w analizowanych napojach, dochodząc aż do 94% [35].

Prawdopodobnie największy hamujący wpływ na wchłanianie żelaza mają taniny, które są obecne w dużej ilości przede wszystkim w herbacie, kawie, kakao oraz czerwonym winie [36]. Kwas taninowy dodany do posiłku złożonego z warzyw obniżał biodostępność żelaza w sposób zależny od dawki. Dodatek 5 mg tego związku do posiłku hamował absorpcję żelaza w 20%, 25 mg w 67%, natomiast 100 mg aż w 88%. W mniejszym stopniu hamująco na wchłanianie żelaza może działać również kwas chlorogenowy obecny w kawie [37]. Dlatego zaleca się, aby napoje takie jak kawa lub herbata, napary ziołowe albo kakao wypijać 1–2 godziny przed lub po posiłku; najkorzystniej jest popijać posiłek wodą, ewentualnie kompotem albo sokiem owocowym, najlepiej bogatym w witaminę C [8]. Zachowanie godzinnego odstępu między wypiciem herbaty a posiłkiem pozwala na znaczące zwiększenie wchłaniania żelaza (ok. 50%), w porównaniu do ilości, jaka zostałaby wchłonięta z posiłku popitego herbatą [38].

Dodawanie do posiłków witaminy C

Kwas askorbinowy (witamina C) jest ważnym czynnikiem poprawiającym wchłanianie żelaza. Kwas ten zdolny jest do tworzenia rozpuszczalnych kompleksów z żelazem, co ogranicza jego dostępność dla innych związków, oraz do redukcji żelaza niehemowego, co umożliwia jego wchłonięcie. Witamina ta znosi więc negatywne działanie inhibitorów przyswajania żelaza, takich jak kwas fitynowy czy związki fenolowe. Inne kwasy organiczne – cytrynowy, jabłkowy i winowy – również wpływają korzystnie na wchłanianie żelaza, jednak efekt ten jest wyraźnie mniejszy niż w przypadku askorbinianu [34].

W badaniu analizującym przyswajanie żelaza z chleba z dodatkiem bogatych w fityniany otrębów kukurydzianych wykazano, że aby skutecznie wspomóc wchłanianie tego mikroelementu z posiłku, wystarczy dodać odpowiednią ilość witaminy C. Dodatek 30 mg kwasu askorbinowego do białego chleba zawierającego 58 mg kwasu fitynowego zniósł jego hamujący wpływ na wchłanianie żelaza i podwoił absorpcję tego pierwiastka; efekt był silniejszy po dodaniu 50 mg witaminy, natomiast dodatek 150 mg askorbinianu miał niewielki wpływ na dodatkowe zwiększenie przyswajalności [39]. Po enzymatycznej degradacji kwasu fitynowego i dodaniu witaminy C do mieszanki pszenno-sojowej wchłanianie żelaza wzrosło z 2,40% do 8,46%. Mieszanka bez dodatku witaminy C wykazywała mniejszą biodostępność żelaza, która wynosiła 3,75% [40].

Biorąc pod uwagę silny efekt zwiększający przyswajanie żelaza niehemowego, jednym z kluczowych nawyków żywieniowych wegan powinno być dodawanie źródeł witaminy C do posiłków, szczególnie tych bogatych w żelazo. Należy jednak pamiętać, że askorbinian jest związkiem rozpuszczalnym w wodzie, a także wrażliwym na wysoką temperaturę, utlenianie i pH produktów. Ilość tej witaminy spada w owocach i warzywach w trakcie ich transportu oraz podczas przechowywania w lodówce. Warto podkreślić, że przechowywanie owoców i warzyw o niskim pH w zamrażarce nie obniża znacząco ilości zawartego w nich askorbinianu. Wyższe straty witaminy C obserwuje się w produktach o pH obojętnym do zasadowego w porównaniu do tych o pH kwaśnym [41]. Gotowanie warzyw w wodzie powoduje stratę ok. 50% zawartej w nich witaminy C. Przygotowywanie ich na parze albo w kuchence mikrofalowej powoduje mniejsze straty tej witaminy. Krótkie gotowanie w małej ilości wody pozwala na zachowanie większej ilości kwasu askorbinowego w produkcie [42].

Podsumowując, w celu efektywnego wchłaniania żelaza z posiłków na diecie roślinnej ważne jest, aby dodawać do posiłku źródło witaminy C, najlepiej w postaci świeżego owocu bądź warzywa zawierającego co najmniej 50 mg tego kwasu (tab. 2). Aby to osiągnąć, do posiłku na słodko wystarczy dodać połowę pomarańczy, jedno kiwi lub garść owoców jagodowych (np. czarnych porzeczek czy truskawek), natomiast do posiłku wytrawnego – surową ćwiartkę papryki lub kilka różyczek gotowanego brokołu, a cały posiłek obficie posypać natką pietruszki.

Biodostępność żelaza z soi

Soja może stanowić istotny składnik zapobiegający rozwojowi anemii u osób stosujących dietę roślinną. Przyswajalność żelaza z soi, którą podano (w postaci babeczek lub zupy) kobietom z niskimi zapasami żelaza, wyniosła 27% [43]. Ci sami autorzy wykazali, że ok. 49% żelaza obecnego w ziarnach soi

Tabela 2. Wielkość porcji wybranych produktów spożywczych dostarczających ponad 50 mg witaminy C

Produkt	Porcja	Witamina C [mg]
Pomarańcza	½ sztuki	63,8
Papryka	¼ sztuki	70,0
Porzeczki czarne	1 garść	72,4
Kiwi	1 sztuka	74,0
Brokuł gotowany	¼ sztuki	81,1
Natka pietruszki	pećzek	53,2
Truskawki	1 szklanka	88,2
Jarmuż	3 garście	61,6
Mango	1 sztuka	98,3

jest związane z białkiem, występuje więc w formie ferrytyny [43]. W badaniu na ludzkich komórkach jelitowych Caco-2 dowiedziono, że fityniany i wapń nie wpływają znacząco na wchłanianie żelaza z nienaruszonej roślinnej ferrytyny, ponieważ proces ten prawdopodobnie odbywa się inaczej niż w przypadku żelaza trójwartościowego [44].

Wegańskie produkty fortyfikowane żelazem

Żywność wzbogacana w żelazo może w znacznym stopniu zwiększyć jego spożycie wśród osób narażonych na niedobory, a tym samym może pomóc zmniejszyć ryzyko powstania anemii mikrocytarnej [45]. W zależności od rodzaju produktu i pożądanych cech organoleptycznych używa się różnych form żelaza niehemowego do wzbogacenia żywności. Mogą to być sole takie jak siedmiowodny siarczan żelaza (II) lub monohydrat siarczanu żelaza (II) albo etylenodiaminooctan sodu (NaFeEDTA), który jest najlepszy do fortyfikacji produktów strączkowych. Wykazano, że fortyfikacja NaFeEDTA jest najbardziej preferowana przez konsumentów, a wzbogacone nim produkty z gotowanej ciecierzycy cechuje większa biodostępność żelaza, co biorąc pod uwagę jej duże spożycie przez wegan, może pomóc w pokryciu zapotrzebowania na ten mikroelement [46].

Produkty, które są najczęściej fortyfikowane żelazem to płatki śniadaniowe, soki, napoje roślinne, a także słodczyce i przyprawy [47]. Wzbogacane produkty zbożowe zawierają średnio 10,7 mg żelaza w 100 g produktu, słodczyce – 4,6 mg, natomiast soki – 1,05 mg. W przeliczeniu na średnią porcję produktu sugerowaną przez producenta fortyfikowane produkty zbożowe pokrywają zapotrzebowanie na żelazo w ok. 25% dla osoby na diecie mieszanej bądź weganina. Dla weganiki wartość ta jest niższa i wynosi 12%. Porcja niewzbogaconego w żelazo musli pokrywa jedynie 7% referencyjnej wartości spożycia, natomiast fortyfikowane musli dostarcza aż 24% zalecanego dziennego spożycia tego pierwiastka; dlatego warto włączyć takie płatki do diety roślinnej. Z uwagi na łatwą dostępność i duży asortyment produktów z dodatkiem żelaza, a w szczególności szeroki wybór fortyfikowanych produktów zbożowych, uwzględnienie ich w wegańskim jadłospisie może w łatwy sposób zwiększyć podaż tego mikroskładnika z dietą [48]. Potwierdzono, że spożywanie tego typu żywności powoduje znaczny wzrost poziomu odżywienia organizmu żelazem, co objawia się w postaci zwiększonego stężenia hemoglobiny i ferrytyny we krwi [49].

Probiotykoterapia wspomagająca wchłanianie żelaza

Czynnikiem zwiększającym absorpcję żelaza z diety jest odpowiednia probiotykoterapia. Przykładem probiotyku, który jest korzystny w kontekście zwiększenia wchłaniania żelaza w jelitach, jest szczep *Lactobacillus plantarum* 299v (Lp299v) [50]. Szczep ten jest odporny na działanie enzymów przewodu pokarmowego i zdolny do jego kolonizacji na całej długości. Jego wpływ na biodostępność żelaza został wykazany w badaniu z pojedynczą ślepą próbą. Kilkudziesięciu młodym kobietom przez cztery kolejne poranki podawano śniadania składające się z dwóch pszennych bułek z margaryną i dżemem pomarańczowym oraz szklanki wody. W ciągu dwóch poranków wraz z posiłkiem podawano badanym 10^{10} jednostek tworzących kolonię (jtk) *Lactobacillus plantarum* 299v w postaci kapsułki wraz z dodatkiem kwasu foliowego, askorbinowego i żelaza; w ciągu kolejnych dwóch poranków – kapsułki niezawierające pałeczek kwasu mlekowego. Badanie zostało przeprowadzone na dwóch uniwersytetach, z tym samym protokołem badawczym. Wyniki uzyskane na pierwszej uczelni wykazały, że wchłanianie żelaza w grupie z probiotykiem wyniosło 22,4% i było większe niż w grupie bez suplementacji, gdzie wyniosło 17,4%. Na drugim uniwersytecie wyniki wynosiły 24,5% i 20,9%. W obu przypadkach różnice były istotne statystycznie [51]. W innym badaniu analizującym ten sam szczep wykazano, że dodatek Lp299v do napoju owocowego w ilości 10^9 lub 10^{10} jtk zwiększył o ok. połowę wchłanianie z niego żelaza. Mimo że żelazo z napoju było wysoce biodostępne z uwagi na zawartość 100 mg witaminy C i wyniosło 19%, to dodatek szczepu probiotycznego spowodował wzrost biodostępności tego pierwiastka o dodatkowe 50% – średnie wchłanianie żelaza z napoju z dodatkiem 10^{10} jtk wyniosło 29,1% [52]. Suplementacja szczepem *Lactobacillus plantarum* 299v może zatem okazać się dobrym rozwiązaniem dla osób narażonych na niedobory żelaza, w tym dla wegan.

PODSUMOWANIE

Zbilansowana dieta wegańska, oparta na nieprzetworzonych, pełnoziarnistych produktach, nasionach roślin strączkowych, orzechach, zielonych warzywach, suszonych owocach oraz produktach fortyfikowanych w żelazo może pokryć zapotrzebowanie na ten składnik mineralny, pod warunkiem prawidłowego komponowania posiłków oraz odpowiedniej obróbki kulinarnej poszczególnych składników.

Aby w pełni pokryć zapotrzebowanie organizmu na żelazo, należy wybierać produkty bogate w ten mikroelement, które powinny się łączyć z produktami będącymi dobrym źródłem witaminy C. Odpowiednia obróbka strączków, orzechów i zbóż przed spożyciem, uwzględniająca ich moczenie, kielkowanie lub fermentację, pozwala na znaczne obniżenie zawartości obecnego w nich kwasu fitynowego, który jest głównym inhibitorem wchłaniania żelaza z diety. Unikanie popijania posiłków napojami takimi jak herbata i kawa, które są bogate w związki fenolowe, eliminuje ich hamujący wpływ na przyswajanie żelaza niehемовego. Nie należy też łączyć w jednym posiłku produktów bogatych w żelazo i wapń. Warto również rozważyć wprowadzenie do diety produktów fortyfikowanych żelazem czy wdrożenie probiotykoterapii szczepem *Lactobacillus plantarum* 299v.

PIŚMIENNICTWO

- Kamiński M, Skonieczna-Żydecka K, Nowak JK, et al. Global and local diet popularity rankings, their secular trends, and seasonal variation in Google Trends data. *Nutrition*. 2020; 79–80: 110759. doi: 10.1016/j.nut.2020.110759
- Roślinnie-jemy. Postawy Polaków wobec produktów roślinnych – raport z badań opinii publicznej. <https://roslinniejemy.org/publikacje/postawy-polakow-wobec-produktow-roslinnych-raport-z-badan-opinii-publicznej> (access: 14.09.2021).
- Główny Urząd Statystyczny. Rolnictwo w 2019 r. https://stat.gov.pl/files/gfx/portalinformacyjny/pl/defaultaktualnosci/5507/3/16/1/rolnictwo_w_2019_14082020.pdf (access 15.12.2020).
- Melina V, Craig W, Levin S. Position of the Academy of Nutrition and Dietetics: Vegetarian Diets. *J Acad Nutr Diet*. 2016; 116(12): 1970–1980. doi: 10.1016/j.jand.2016.09.025
- Sobiecki JG, Appleby PN, Bradbury KE, et al. High compliance with dietary recommendations in a cohort of meat eaters, fish eaters, vegetarians, and vegans: results from the European Prospective Investigation into Cancer and Nutrition–Oxford study. *Nutr Res*. 2016; 36(5): 464–77. doi: 10.1016/j.nutres.2015.12.016
- Haider LM, Schwingshackl L, Hoffmann G, et al. The effect of vegetarian diets on iron status in adults: A systematic review and meta-analysis. *Crit Rev Food Sci Nutr*. 2018; 58(8): 1359–1374. doi: 10.1080/10408398.2016.1259210
- Jarosz M, Rychlik E, Stoś K, et al. Normy żywienia dla populacji Polski i ich zastosowanie. Narodowy Instytut Zdrowia Publicznego – Państwowy Zakład Higieny; 2020.
- Pawlak R, Berger J, Hines I. Iron Status of Vegetarian Adults: A Review of Literature. *Am J Lifestyle Med*. 2016; 12(6): 486–498. doi: 10.1177/15598276166682933
- Dasa F, Abera T. Factors Affecting Iron Absorption and Mitigation Mechanisms: A review. *Int J Agric Sc Food Technol*. 2018; 4(1): 024–030. doi: <http://dx.doi.org/10.17352/ijasft>
- Wallace DF. The Regulation of Iron Absorption and Homeostasis. *Clin Biochem Rev*. 2016; 37(2): 51–62.
- Langer AL, Ginzburg YZ. Role of hepcidin-ferroportin axis in the pathophysiology, diagnosis, and treatment of anemia of chronic inflammation. *Hemodial Int*. 2017; 21 Suppl 1(Suppl 1): S37–S46. doi: 10.1111/hdi.12543
- Abbaspour N, Hurrell R, Kelishadi R. Review on iron and its importance for human health. *J Res Med Sci*. 2014; 19(2): 164–74.
- Barragán-Ibañez G, Santoyo-Sánchez A, Ramos-Peñañel C. Iron deficiency anaemia. *Rev Med Hosp Gen Mex*. 2015; 79(2): 88–97. doi: 10.1016/j.hgmx.2015.06.008
- Bresgen N, Eckl PM. Oxidative stress and the homeodynamics of iron metabolism. *Biomolecules*. 2015; 5(2): 808–847. doi: 10.3390/biom5020808
- Wessling-Resnick M. Excess iron: considerations related to development and early growth. *Am J Clin Nutr*. 2017; 106(Suppl 6): 1600S–1605S. doi: 10.3945/ajcn.117.155879
- Yiannikourides A, Latunde-Dada GO. A Short Review of Iron Metabolism and Pathophysiology of Iron Disorders. *Medicines (Basel)*. 2019; 6(3): 85. doi: 10.3390/medicines6030085
- Śliwińska A, Luty J, Aleksandrowicz-Wrona E, et al. Iron status and dietary iron intake in vegetarians. *Adv Clin Exp Med*. 2018; 27(10): 1383–1389. doi: 10.17219/acem/70527
- Gupta RK, Gangoliya SS, Singh NK. Reduction of phytic acid and enhancement of bioavailable micronutrients in food grains. *J Food Sci Technol*. 2015; 52(2): 676–684. doi: 10.1007/s13197-013-0978-y
- Hurrell RF, Reddy MB, Juillerat MA, et al. Degradation of phytic acid in cereal porridges improves iron absorption by human subjects. *Am J Clin Nutr*. 2003; 77(5): 1213–1219. doi: 10.1093/ajcn/77.5.1213
- Lesjak M, KS Srai S. Role of Dietary Flavonoids in Iron Homeostasis. *Pharmaceuticals (Basel)*. 2019; 12(3): 119. doi: 10.3390/ph12030119
- Khodaii Z, Zadeh MN, Kamali J, et al. Enhanced iron absorption from lactic acid fermented bread (an in vivo/ex vivo study). *Gene Rep*. 2019; 15: 100389. doi.org/10.1016/j.genrep.2019.100389
- Sharma N, Angural S, Rana M, et al. Phytase producing lactic acid bacteria: Cell factories for enhancing micronutrient bioavailability of phytate rich foods. *Trends Food Sci Tech*. 2020; 96: 1–12. doi: 10.1016/j.tifs.2019.12.001
- Song HY, Sheikh AFEL, Hu DM. The positive impacts of microbial phytase on its nutritional applications. *Trends Food Sci Tech*. 2019; 86(4): 553–562. doi: 10.1016/j.tifs.2018.12.001
- Scheers N, Rossander-Hulthen L, Torsdottir I, et al. Increased iron bioavailability from lactic-fermented vegetables is likely an effect of

- promoting the formation of ferric iron (Fe³⁺). *Eur J Nutr.* 2016; 55(1): 373–382. doi: 10.1007/s00394-015-0857-6
25. Hurrell R, Egli I. Iron bioavailability and dietary reference values. *Am J Clin Nutr.* 2010; 91(5): 1461S-1467S. doi: 10.3945/ajcn.2010.28674F
26. Shubham K, Anukiruthika T, Dutta S, et al. Iron deficiency anemia: A comprehensive review on iron absorption, bioavailability and emerging food fortification approaches. *Trends Food Sci Tech.* 2020; 99: 58–75. <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2020.02.021>
27. Gaitán D, Flores S, Saavedra P, et al. Calcium does not inhibit the absorption of 5 milligrams of nonheme or heme iron at doses less than 800 milligrams in nonpregnant women. *J Nutr.* 2011; 141(9): 1652–6. doi: 10.3945/jn.111.138651
28. Benkhedda K, Labbé MR, Cockell KA. Effect of calcium on iron absorption in women with marginal iron status. *Br J Nutr.* 2010; 103(5): 742–748. doi: 10.1017/S0007114509992418
29. Lönnerdal B. Calcium and iron absorption--mechanisms and public health relevance. *Int J Vitam Nutr Res.* 2010; 80(4–5): 293–299. doi: 10.1024/0300-9831/a000036
30. Omotayo MO, Dickin KL, O'Brien KO, et al. Calcium Supplementation to Prevent Preeclampsia: Translating Guidelines into Practice in Low-Income Countries. *Adv Nutr.* 2016; 7(2): 275–278. doi: 10.3945/an.115.010736
31. Morck TA, Lynch SR, Cook JD. Inhibition of food iron absorption by coffee. *Am J Clin Nutr.* 1983 Mar; 37(3): 416–20. doi: 10.1093/ajcn/37.3.416
32. Lazrak M, El Kari K, Stoffel NU, et al. Tea Consumption Reduces Iron Bioavailability from NaFeEDTA in Nonanemic Women and Women with Iron Deficiency Anemia: Stable Iron Isotope Studies in Morocco. *J Nutr.* 2021; 151(9): 2714–2720. doi: 10.1093/jn/nxab159
33. Sung ES, Choi CK, Kim NR, et al. Association of Coffee and Tea with Ferritin: Data from the Korean National Health and Nutrition Examination Survey (IV and V). *Chonnam Med J.* 2018; 54(3): 178–183. doi: 10.4068/cmj.2018.54.3.178
34. Milman NT. A Review of Nutrients and Compounds, Which Promote or Inhibit Intestinal Iron Absorption: Making a Platform for Dietary Measures That Can Reduce Iron Uptake in Patients with Genetic Haemochromatosis. *J Nutr Metab.* 2020; 2020: 7373498. doi: 10.1155/2020/7373498
35. Hurrell RF, Reddy M, Cook JD. Inhibition of non-haem iron absorption in man by polyphenolic-containing beverages. *Br J Nutr.* 1999; 81(4): 289–295.
36. Yang J, Jensine J, Dwyer J, et al. Polyphenols in Foods. *Nutr.* 2016; 51(6): 290–300. doi: 10.1097/NT.0000000000000183
37. Brune M, Rossander L, Hallberg L. Iron absorption and phenolic compounds: importance of different phenolic structures. *Eur J Clin Nutr.* 1989; 43(8): 547–557.
38. Ahmad Fuzi SF, Koller D, Bruggraber S, et al. A 1-h time interval between a meal containing iron and consumption of tea attenuates the inhibitory effects on iron absorption: a controlled trial in a cohort of healthy UK women using a stable iron isotope. *Am J Clin Nutr.* 2017; 106(6): 1413–1421. doi: 10.3945/ajcn.117.161364
39. Siegenberg D, Baynes RD, Bothwell TH, et al. Ascorbic acid prevents the dose-dependent inhibitory effects of polyphenols and phytates on nonheme-iron absorption. *Am J Clin Nutr.* 1991; 53(2): 537–541. doi: 10.1093/ajcn/53.2.537
40. Hurrell RF, Reddy MB, Juillerat MA, et al. Degradation of phytic acid in cereal porridges improves iron absorption by human subjects. *Am J Clin Nutr.* 2003; 77(5): 1213–1219. doi: 10.1093/ajcn/77.5.1213
41. Phillips KM, Council-Troche M, McGinty RC, et al. Stability of vitamin C in fruit and vegetable homogenates stored at different temperatures. *J Food Compos Anal.* 2016; 45: 147–162. doi: 10.1016/j.jfca.2015.09.008
42. Lee S, Choi Y, Jeong HS, et al. Effect of different cooking methods on the content of vitamins and true retention in selected vegetables. *Food Sci Biotechnol.* 2017; 27(2): 333–342. doi: 10.1007/s10068-017-0281-1
43. Murray-Kolb LE, Welch R, Theil EC, et al. Women with low iron stores absorb iron from soybeans. *Am J Clin Nutr.* 2003; 77(1): 180–184. doi: 10.1093/ajcn/77.1.180
44. Lönnerdal B. Soybean ferritin: implications for iron status of vegetarians. *Am J Clin Nutr.* 2009; 89(5): 1680S-1685S. doi: 10.3945/ajcn.2009.26736W
45. Prentice AM, Mendoza YA, Pereira D, et al. Dietary strategies for improving iron status: balancing safety and efficacy. *Nutr Rev.* 2017; 75(1): 49–60. doi: 10.1093/nutrit/nuw055
46. Jahan TA, Vandenberg A, Glahn RP, et al. Iron Fortification and Bioavailability of Chickpea (*Cicer arietinum* L.) Seeds and Flour. *Nutrients.* 2019; 11(9): 2240. doi: 10.3390/nu11092240
47. Blanco-Rojo R, Vaquero MP. Iron bioavailability from food fortification to precision nutrition. A review. *Innov Food Sci Emerg Technol.* 2018 Apr (51). doi: 10.1016/j.ifset.2018.04.015
48. Żuk E, Skrypnik K, Suliburska J. Analiza wybranych grup produktów spożywczych wzbogaconych w żelazo. *Forum Zaburzeń Metabolicznych.* 2018; 9(3): 103–111.
49. Gera T, Sachdev HS, Boy E. Effect of iron-fortified foods on hematologic and biological outcomes: systematic review of randomized controlled trials. *Am J Clin Nutr.* 2012; 96(2): 309–324. doi: 10.3945/ajcn.111.031500
50. Vonderheid SC, Tussing-Humphreys L, Park C, et al. A Systematic Review and Meta-Analysis on the Effects of Probiotic Species on Iron Absorption and Iron Status. *Nutrients.* 2019; 11(12): 2938. doi: 10.3390/nu11122938
51. Hoppe M, Önning G, Hulthén L. Freeze-dried *Lactobacillus plantarum* 299v increases iron absorption in young females—Double isotope sequential single-blind studies in menstruating women. *PLoS One.* 2017; 12(12): e0189141. doi: 10.1371/journal.pone.0189141
52. Hoppe M, Önning G, Berggren A, et al. Probiotic strain *Lactobacillus plantarum* 299v increases iron absorption from an iron-supplemented fruit drink: a double-isotope cross-over single-blind study in women of reproductive age. *Br J Nutr.* 2015; 114(8): 1195–1202. doi: 10.1017/S000711451500241X