

VERSPREIDING EN BIOLOGIE VAN HAUSTORIUS ARENARIUS, DE ZANDVLOKREEFT, IN NEDERLAND (CRUSTACEA, AMPHIPODA)

door

W. VADER ¹⁾

Biologisk Stasjon Espgrend, Blomsterdalen, Noorwegen

Van de ruim 100 soorten vlokreeften (Amphipoda) die tot nu toe in het Nederlandse faunagebied zijn aangetroffen (Vader, manuscript), behoort meer dan de helft tot slechts vier families, te weten de Gammaridae (22 soorten), de Corophiidae (11), de Haustoriidae (10) en de Talitridae (9); de rest is verdeeld over niet minder dan 20 andere families. Van deze grote vier hebben de Haustoriidae altijd mijn bijzondere aandacht gehad, en in dit artikel wil ik proberen een overzicht te geven van de verspreiding en biologie van een van de meest spectaculaire vertegenwoordigers van deze familie, *Haustorius arenarius* (Slabber). Voor wat de verspreiding betreft is het overzicht gebaseerd op de amphipodencollecties van de Nederlandse musea en marien-biologische instituten, op de literatuur en op eigen verzamelactiviteiten. De aantekeningen over de biologie en biotoopkeuze zijn gebaseerd op eigen waarnemingen, in vergelijking met de literatuur.

Hoewel de Haustoriidae in de Nederlandse amphipodenfauna zo'n belangrijke rol spelen, behoort de familie met haar ongeveer 70 soorten over de gehele wereld gezien tot de kleinere. De Haustoriidae zijn vooral verspreid in de gematigde zeeën van zowel Noordelijk als Zuidelijk halfrond, hoewel enkele soorten (in het bijzonder van *Urothoe*) ook in tropische wateren zijn doorgedrongen, en één geslacht (*Pontoporeia*) ook in zoetwater voorkomt. Alle Haustoriidae leven ingegraven in het substraat, enkele in slik, maar verreweg de meest (w.o. alle inlandse) in zandige bodems; uit deze voorkeur voor zandige bodems vloeit verder voort dat de Haustoriidae vnl. in ondiepe kustwateren voorkomen. Deze combinatie van omstandigheden vormt de verklaring voor het feit dat deze kleine familie zo'n belangrijke rol kan spelen in de Nederlandse amphipodenfauna. Want niet alleen zijn de Haustoriidae hierin met 10 soorten vertegenwoordigd, maar enkele van deze soor-

1) Mededeling nr. 65 van het Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek, Yerseke.

ten zijn ook uiterst algemeen en leven langs onze kusten in dichtheden van duizenden per vierkante meter.

De Haustoriidae zijn voor hun gravende levenswijze voortreffelijk gespecialiseerd. Enkele soorten (bijv. *Bathyporeia*) bezitten een duidelijke stroomlijnform, terwijl andere (*Haustorius*, *Urothoe*) meer tot het bulldozertype horen. Alle hebben ze verbrede, van lange veerborstels voorziene extremiteten, met behulp waarvan zij zich verbluffend snel in het zand kunnen ingraven. Door deze opvallende beborsteling, en ook door hun karakteristieke halfdoorschijnende of geelwitte kleur, zijn de inlandse Haustoriidae zelfs met het blote oog al vrij gemakkelijk als zodanig te herkennen. De enige inlandse vlokreeften, die in grote trekken dezelfde habitus vertonen, zijn de eveneens zandbewonende Oedicerotidae; bij nauwkeuriger toezien zijn deze zeer slanke en vlugge dieren echter direct te onderscheiden aan de voor die familie kenmerkende ogen, die op het rostrum staan en dorsaal vrijwel samengesmolten zijn. Bij de Haustoriidae zijn de ogen vrijwel steeds duidelijk lateraal; bij de mannetjes van enkele *Urothoe*-soorten raken de zeer grote ogen elkaar dorsaal ook vrijwel, maar deze rolronde „bulldozerkreeftjes” hebben een heel andere habitus dan de slanke Oedicerotidae.

De 10 inlandse Haustoriidae-soorten behoren tot 3 verschillende genera: *Haustorius* (1 soort), *Bathyporeia* (6) en *Urothoe* (3). Deze zijn met behulp van onderstaande tabel vrij eenvoudig van elkaar te onderscheiden:

- | | |
|---|----------------------------------|
| 1. Ogen zwart of rood, altijd duidelijk zichtbaar | 2 |
| — Ogen kleurloos, slecht ontwikkeld. Het dier maakt door de sterk ontwikkelde coxale platen en de verbrede bases van de achterste drie paar pereopoden een merkwaardige „holle” indruk | <i>Haustorius</i> Statius Müller |
| 2. Dieren zijdelings afgeplat. Eerste lid van de antennula opvallend sterk ontwikkeld, wigvormig; antennula na eerste lid duidelijk knievormig geknikt. Ogen rood | <i>Bathyporeia</i> Lindström |
| — Dieren min of meer bolvormig, in elk geval niet duidelijk zijdelings afgeplat. Eerste lid van de antennula niet opvallend groter dan volgende, antennula niet geknikt. Ogen meestal zwart | <i>Urothoe</i> Dana |

Het genus *Haustorius* telt in Nederland, zoals trouwens in heel Europa, maar één soort, *Haustorius arenarius* (Slabber) (zie fig. 1); het behoort tot een groep van genera, de Haustoriinae Bousfield, die vooral langs de Amerikaanse oostkust rijk vertegenwoordigd is (zie Bousfield, 1965). Zoals uit de auteursnaam blijkt, is *H. arenarius* beschreven door onze 18de-eeuwse landgenoot Martinus Slabber; deze vond enkele exemplaren in het strand bij Oostkapelle op Walcheren, en beschreef ze onder de naam *Oniscus arenarius* (zie Slabber, 1769-1778). Slabber zag in *Haustorius* dus geen vlokreeft, maar een pissebed, en dat is niet zo erg te verwonderen, want op het eerste

gezicht lijkt deze soort inderdaad weinig op een normale vlokreeft. De dieren zijn door de zeer sterke verbreding van de coxale platen, vele pootleden en zelfs enkele leden van de antennen uiterst karakteristiek van vorm en met geen enkele andere Europese amphipode te verwarren. *Haustorius* wordt tot 15 mm lang en is daarmee verreweg de grootste van de inheemse Haus-

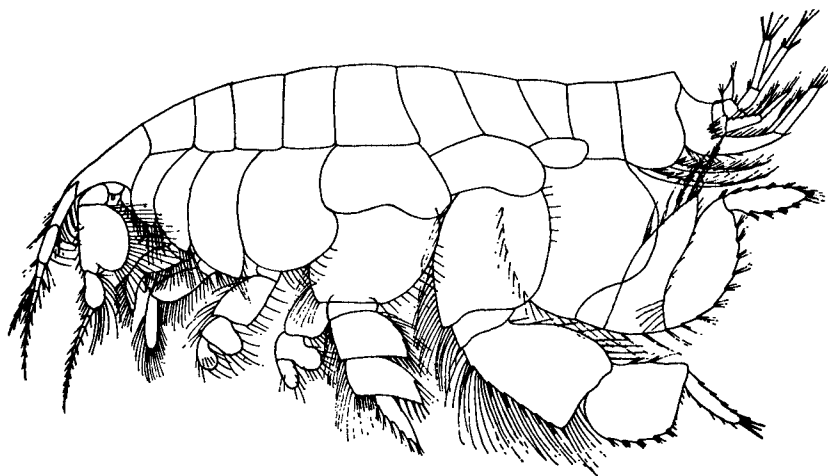


Fig. 1. *Haustorius arenarius* (Slabber) (naar Sars, 1890-1895).

toriiden. De dieren hebben de voor vele leden van deze groep zo karakteristieke geelwitte kleur. Afgezien van de broedplaten der eidragende vrouwtjes, zien de beide sexen er precies gelijk uit; dit is een grote zeldzaamheid bij de amphipoden, waarbij de volwassen mannetjes zich vrijwel altijd onderscheiden door verlengde antennen, sterker ontwikkelde gnathopoden of andere secundaire geslachtskenmerken. Het is dan ook niet te verwonderen dat men vroeger algemeen van mening was dat bij *Haustorius* alleen maar vrouwtjes zouden voorkomen, die zich parthenogenetisch voortplanten (zoals dat ook bij een andere amphipode, *Corophium bonelli* H. Milne Edwards, het geval is). In 1941 kon de Britse Haustoriidae-specialist Watkin deze hypothese echter op grond van anatomisch onderzoek ontzenuwen.

Hoewel *Haustorius* al in de achttiende eeuw uit ons land werd beschreven, en het hier een zowel uiterst karakteristieke als ook tamelijk algemene soort betreft, is het aantal Nederlandse literatuuropgaven opvallend schaars. In het onderstaande overzicht zijn de in het Zeepaard verschenen waarnemingen niet opgenomen; deze zijn echter wel in de verspreidingskaartjes verwerkt.

***Haustorius arenarius* (Slabber)**

Synoniemen: *Oniscus arenarius* Slabber, *Pterygocera arenaria* (Slabber), *Sulcator arenarius* (Slabber).

Nederlandse literatuur: Slabber, 1769-78; Maitland, 1874; Maitland, 1876; Hoek, 1884; Hoek, 1885; Horst, 1885; Hoek, 1887; Hoek, 1889; Maitland, 1897; van der Sleen, 1920; Stock, 1952; Stock & de Vos, 1960; Swennen, 1960; Vader, 1960; den Hartog, 1961; Vader, 1965.

De verspreiding van *Haustorius arenarius*, weergegeven in figuur 2, kan als volgt worden gekarakteriseerd: een algemene soort van stranden, zee-gaten en stroomgeulen. In de eigenlijke Waddenzee ontbreekt de Zandvlo-kreeft vrijwel geheel; in het Eems-estuarium en de zeegaten van het Delta-gebied is de soort daarentegen algemeen. Wat de verticale verspreiding be-treft, daarvan kunnen we samenvattend zeggen, dat *Haustorius* aan het Noordzeestrand overwegend in het getijdengebied te vinden is, in de zee-gaten zowel littoraal als sublittoraal, en verder naar binnen toe in de estuariën zo goed als uitsluitend sublittoraal. De grootste diepte waarop de soort in Nederland is verzameld is 47 meter (Marsdiep).

Haustorius is betrekkelijk euryhalien: in het polyhalieen deel van de Wes-terschelde, de Eems en het Krammer is zij een van de meest karakteristieke bewoners van stroomgeulen, en in het Deltagebied dringt zij ook in het mesohalinicum door, zowel in het Volkerak (Vader, 1965) als in de Belgische Schelde (Leloup & Konietzko, 1956). Voor de afsluiting van de Zuiderzee, toen ook dit gebied nog ten dele een estuarien karakter had, is *Haustorius* ook aan de Friese westkust aangetroffen (Hoek, 1887; tussen Stavoren en Hindelopen).

De biologie van *Haustorius* is door vrij vele auteurs onderzocht, ten dele met sterk uiteenlopende resultaten. Dennell (1933) bestudeerde o.a. de wijze van zwemmen en ingraven. In tegenstelling tot de meeste andere amphipoden zwemt *Haustorius* ruggelings; hierbij lijkt het dier meer dan ooit op een klein bootje. De snelheid van zwemmen is niet hoog. Vlak voordat het zwemmende dier de bodem bereikt, draait het zich om in normale houding, maar verder gaat het graven met precies dezelfde bewegingen gepaard als het zwemmen; het dier zwemt als het ware het zand in.

De vraag of *Haustorius* regelmatig 's nachts het substraat verlaat om te gaan rondzwemmen, zoals dat van zo vele zandbewonende Crustacea be-kend is, wordt door de verschillende auteurs heel verschillend beantwoord. Ik kan me daarbij niet aan de indruk onttrekken, dat de standpunten daarbij vaak meer berusten op een waardering van de zwemcapaciteiten van *Haus-torius* dan op werkelijke waarnemingen. Zo schrijft Watkin (1941a) die in zijn uitgebreide planktonvangsten in Schotland geen enkele *Haustorius* aan-

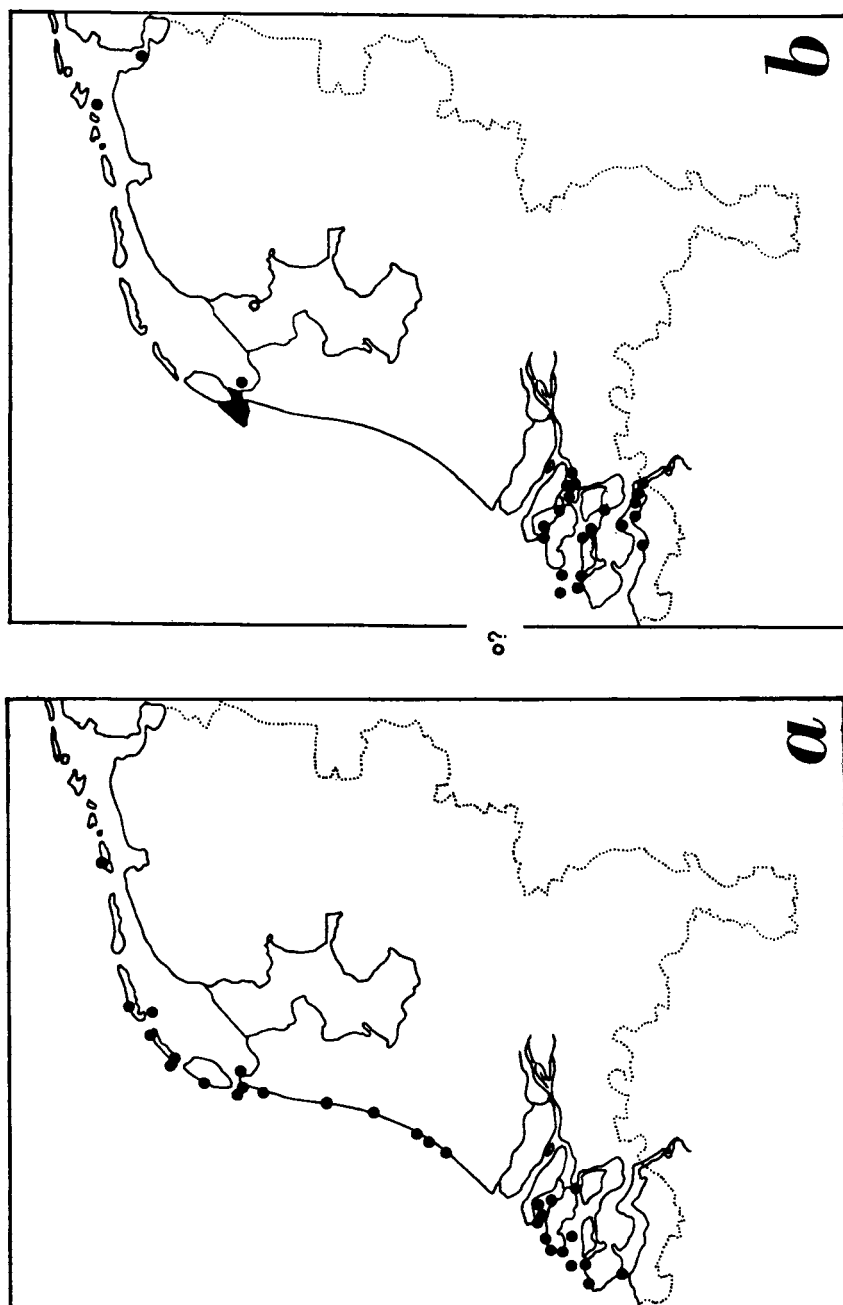


Fig. 2. Verspreiding van *Haustorius arenarius* (Slabber) in Nederland. a, littorale vondsten; b, sublittorale vondsten. De open cirkel in het IJsselmeer heeft betrekking op een vondst in de voormalige Zuiderzee in de 19e eeuw (zie tekst). De open cirkel met vraagteken betreft de vondst van een fragment in een hapmonster: het is niet zeker dat *Haustorius* ter plaatse leeft.

trof: "it is to be expected that a species so modified for a swimming habit should have occurred in the samples"; Colman & Segrove (1955) daarentegen, die werkten in een gebied met een zeer dichte *Haustorius*-populatie maar slechts heel weinig exemplaren in nachtplanktonvangsten aantreffen, oordelen: "*H. arenarius* is both clumsy-looking and slow, and seems built more for burrowing than for swimming". In Duitsland stelt Schellenberg (1942) dat de dieren bij nachtelijk hoogwater rondzwemmen, terwijl Schlick (1943) meent dat *Haustorius* nooit uit vrije wil het substraat verlaat. Zelf heb ik ook op vrij uitgebreide schaal makroplankton gevist, zowel overdag als 's nachts, zonder daarbij nog ooit ook maar één *Haustorius* aan te treffen. Ik ben daarom geneigd, zolang het tegendeel niet overtuigend bewezen is, mij volledig bij Schlick's mening aan te sluiten.

Wanneer we aan het strand *Haustorius* verzamelen tijdens eb, dan zijn de dieren erg weinig beweeglijk. Ze zijn geneigd zich zo snel mogelijk in te graven; als dat niet gaat, bijv. in de zeef, dan houden de dieren zich eerder doodstil dan dat ze gaan rondkruipen. Wel kruipen ze op zonnige dagen bijna allemaal in de schaduw, en leveren daarmee het bewijs dat ze ondanks de slecht ontwikkelde ogen toch niet volkomen blind zijn.

De Zandvlokreeft leeft in het algemeen 8 tot 15 cm diep ingegraven, de juveniele exemplaren wat minder. Volwassen dieren vindt men slechts bij uitzondering ondieper dan een centimeter of 8, anderzijds gaan ze ook niet, zoals *Urothoe grimaldii poseidonis* Reibisch dat vaak doet, tot 25 cm of nog dieper. Deze getallen gelden voor dieren uit het getijdengebied; van sublittoraal levende populaties zijn in dit opzicht moeilijk gegevens te verkrijgen.

De populatiedichtheid van *Haustorius* is nooit erg groot: de hoogste dichtheid die ik in Nederland heb aangetroffen, is ± 500 per m², in een bodemhap van 4 meter diepte uit de monding van de Oosterschelde. In de zeegaten van het Waddenzeegebied liggen de maximale dichtheden in dezelfde orde van grootte, en Movaghar (1964) geeft uit het Elbe-estuarium als maximum 470 per m² op. In de Engelse literatuur liggen de aantallen meestal nog aanzienlijk lager, maar uit Z.W. Frankrijk meldt Salvat (1962) dichtheden tot 1000 per m².

Het voedsel van *Haustorius* bestaat, evenals bij de andere vertegenwoordigers van de familie, uit de mikroflora en -fauna die tussen de zandkorrels leeft. Volgens Dennell (1933) is *Haustorius* daarbij in zoverre een specialist, dat hij, door met de maxillen het interstitiele water in een wervelende beweging te brengen, daaruit de allerfijnste partikeltjes filtert, terwijl *Bathyporeia* en *Urothoe* de zandkorrels tussen hun monddelen ronddraaien en ze daarbij als het ware schoonlikken. Zelf heb ik op dit punt geen nauwkeurige waarnemingen verricht.

Wanneer we de biotopen, waarin *Haustorius* in ons land wordt aangetroffen, nader trachten te analyseren, dan blijken die aan de volgende voorwaarden te voldoen:

a. Het substraat moet zandig zijn, en wel zo grof dat tenminste de helft van de zandkorrels een grotere doorsnee heeft dan $210\ \mu$ (fig. 3). *Haus-*

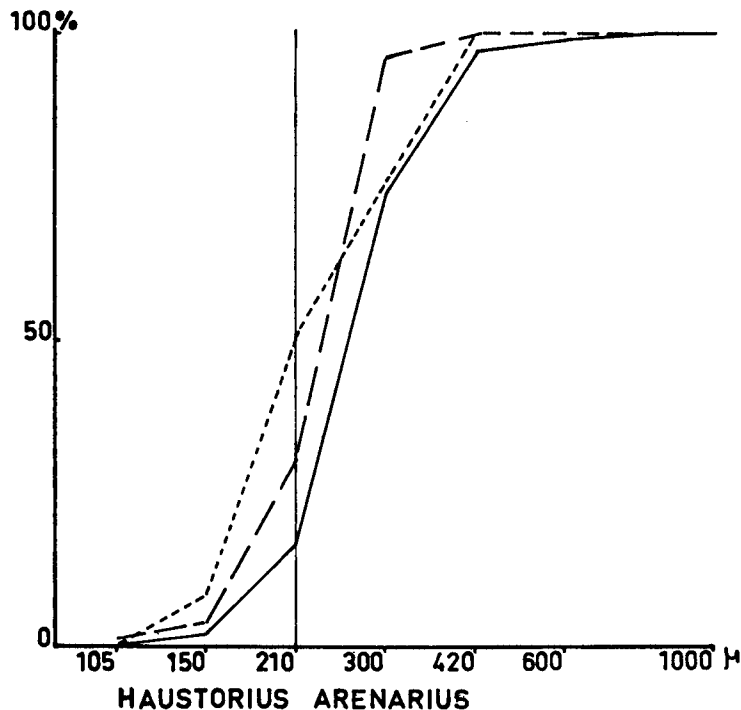


Fig. 3. Korrelgrootte grafieken van een drietal bodemonsters uit karakteristieke *Haustorius*-biotopen. Op de abscis zijn de diameters van de gebruikte zeven aangegeven (op een logarithmische schaalverdeling), op de ordinaat het gewichtspercentage sediment dat door de desbetreffende zeef heengaat (naar Vader, 1965).

torius wordt daarbij veel minder dan de inlandse *Urothoe*- en *Bathyporeia*-soorten gehinderd door de aanwezigheid van schelpgruis en/of keitjes in de bodem: in de geulen in de monding van de Oosterschelde vinden we ze vaak vrij algemeen op plekken waar de bodem vrij grote hoeveelheden schelpen en schelpgruis bevat, en in oktober 1964 trof ik in het strand bij Ambletuse (Pas-de-Calais, Frankrijk) een zeer dichte *Haustorius*-populatie (zeker 500 per m^2) aan in grof zand dat vol zat met kiezelstenen.

b. Het substraat moet schoon zijn, d.w.z. de bodem mag vrijwel geen organische stof bevatten, en ook niet veel „slib” (partikeltjes kleiner dan

105 μ). Alle Haustoriidae zijn op dit punt nogal gevoelig, maar bij *Haustorius* spreekt deze afhankelijkheid van schoon zand wel heel duidelijk. Zo zal men de soort nooit aantreffen op plaatsen, waar zich in de bodem een donkere reductielaag heeft gevormd.

c. De bodem moet — en dat is natuurlijk in het bijzonder daar van belang, waar de dieren in het getijdengebied leven — een hoge watercapaciteit hebben, m.a.w. zij mag tijdens de laagwaterperiode absoluut niet uitdrogen. In zand dat niet vrijwel met water verzadigd is, kan *Haustorius* zich nl. niet verplaatsen, terwijl ook voor de voedselopname een hoog watergehalte van de bodem noodzakelijk is.

Het verschijnsel dat *Haustorius* op het strand vaak zo duidelijk in een bepaalde zone is geconcentreerd (dikwijls bijv. in de steile oevers van zwinnetjes), hangt m.i. voornamelijk met deze voorwaarde samen, en minder met de hoogte boven laagwater. Vandaar ook dat de verschillende auteurs die zonatie op zandstranden hebben onderzocht, zo uiteenlopende resultaten vonden wat betreft de „voorkeurszone” van *Haustorius*: deze hangt nl. in sterke mate van locale omstandigheden af (zie ook Salvat, 1964).

d. Het zoutgehalte van het water moet een bepaald minimum te boven gaan. Zoals al eerder opgemerkt is, is *Haustorius* betrekkelijk euryhalien en kan hij, mits het biotoop gunstig is, tot ver in het mesohalinicum worden aangetroffen. Dit betekent echter niet, dat *Haustorius*, zoals Movaghar (1964) dat doet, tot de „echte Brackwasserformen” mag worden gerekend; het is een euryhaliene mariene soort.

Wanneer we de bovengenoemde vier voorwaarden in aanmerking nemen, dan wordt ook het verspreidingspatroon in Nederland (fig. 2) veel duidelijker. Alle punten waar *Haustorius* voorkomt, zijn nl. gebieden van heftige waterbeweging, waardoor grof zand en een laag organische-stof gehalte min of meer worden gewaarborgd. Aan de kust zorgt de branding ervoor, dat een dergelijk biotoop ook in het getijdengebied hier en daar aanwezig is; verder de zeegaten in zijn het de getijstroomingen die voor de noodzakelijke waterbeweging moeten zorgen, en zo zien we dan ook dat *Haustorius* hier vrijwel beperkt is tot de stroomgaten. In de open Noordzee tenslotte komen zuivere zandbodems vrijwel niet voor: *Haustorius* is daardoor beperkt tot de kustwateren.

SUMMARY

This paper reviews the distribution, biotope and biology of the haustoriid amphipod, *Haustorius arenarius* (Slabber), in the Netherlands. A key to the Dutch genera of Haustoriidae is provided, and the Dutch distribution of *H. arenarius* is mapped (fig. 2). The species is common intertidally along the North Sea beaches, and penetrates well into the mesohaline zone in estuaries; here *Haustorius* is almost entirely a subtidal form. It has been found down to 47 m.

Haustorius arenarius is a burrowing species of clean sandy bottoms, adult specimens burrowing 8 to 15 cm deep. Population densities reach 500 per m². In the author's opinion the animals never leave the substrate voluntarily: *Haustorius* has in the Netherlands never been found in night-tidal plankton.

Though *Haustorius* has very incompletely developed eyes, the animals are not blind: when given the choice in sea water without substrate, they move into the shadow.

The biotopes in which *H. arenarius* has been found in the Netherlands fulfil the following conditions:

1. A sandy substrate with more than half of the grains coarser than 210 μ (fig. 3). Contrary to most Haustoriidae, *H. arenarius* tolerates large amounts of coarse material (shells, gravel, pebbles) in the substrate.
2. A low content of silt and organic matter of the substrate. *Haustorius* is never found where there is a dark reduction layer.
3. A high water-content of the substrate, also during emersion. This factor is the most important one in governing local intertidal distribution. The height above low water level is less important: optimum conditions are dependent on local topography, so that on some beaches *Haustorius* can be found concentrated near midwater level, on others nearer low water or even near high water level.
4. A mean chlorinity, in Dutch waters, of at least 80/100 Cl'. In the Elbe estuary *Haustorius* has been found at chlorinities down to 50/100 Cl' (Movaghar, 1964).

LITERATUUR

- BOUSFIELD, E. L., 1965. Haustoriidae of New England (Crustacea: Amphipoda). — Proc. U.S. Nat. Mus., 117 (3512): 159-240.
- COLMAN, J. S. & F. SEGROVE, 1955. The tidal plankton over Stoupe Beck Sands, Robin Hood's Bay (Yorkshire, North Riding). — Journ. Anim. Ecol., 24: 445-462.
- DENNELL, R., 1933. The habits and feeding mechanism of the amphipod *Haustorius arenarius*. — Journ. Linn. Soc. Zool., 38: 363-388.
- HARTOG, C. DEN, 1961. Die faunistische Gliederung im südwest-niederländischen Delta-gebiet. — Int. Revue ges. Hydrobiol., 46: 407-418.
- HOEK, P. P. C., 1884. Schaaldieren van de Oosterschelde. Crustacés de l'Escaut de l'Est. — Tijdschr. Ned. dierk. Vereen., (suppl.) 1: 516-545.
- , 1885. Negende jaarverslag omtrent het Zoologisch Station der Nederlandsche Dierkundige Vereeniging. — Tijdschr. Ned. dierk. Vereen., (2) 1: viii-xxv.
- , 1887. Elfde jaarverslag omtrent het Zoologisch Station der Nederlandsche Dierkundige Vereeniging. — Tijdschr. Ned. dierk. Vereen., (2) 1: clviii-clxxiv.
- , 1889. Crustacea Neerlandica. Nieuwe lijst van tot de fauna van Nederland behoordende schaaldieren, met bijvoeging van enkele in de Noordzee verder van de kust waargenomen soorten. II. — Tijdschr. Ned. dierk. Vereen., (2) 2: 170-234, pl. 7-10.
- HORST, R., 1885. Eerste vervolg op den catalogus van de verzameling (April 1881). — Tijdschr. Ned. dierk. Vereen., 6: cxciv-cxcix.
- LELOUP, E. & B. KONIETZKO, 1956. Recherches biologiques sur les eaux saumâtres du Bas-Escaut. — Mém. Inst. Roy. Sci. nat. Belg., 132: 1-99.
- MATTLAND, R. T., 1874. Naamlijst van Nederlandsche schaaldieren. — Tijdschr. Ned. dierk. Vereen., 1: 228-269.
- , 1876. Determinatie der dieren, beschreven en afgebeeld in de werken van Job Baster en Martinus Slabber. — Tijdschr. Ned. dierk. Vereen., 2: 7-15.
- , 1897. Prodrome de la faune des Pays-Bas et de la Belgique flamande ou énumération systématique de tous les animaux y observés depuis 1679-1897 excepté les Araignées et les Insectes: i-ix, 1-62.
- MOVAGHAR, CH., 1964. Verbreitung und Oekologie der Amphipoden im Elbe-Aestuar. — Arch. Hydrobiol., 29 (Suppl.): 97-179.

- SALVAT, B., 1962. Faune des sédiments meubles intertidaux du Bassin d'Arcachon. Systématique et Ecologie. — Cah. Biol. mar., 3: 219-244.
- , 1964. Les conditions hydrodynamiques interstitielles des sédiments meubles intertidaux et la repartition verticale de la faune endogée. — C.R. Acad. Sci. Paris, 259: 1576-1579.
- SARS, G. O., 1890-1895. Amphipoda. An account of the Crustacea of Norway, 1: i-viii, 1-711.
- SCHELLENBERG, A., 1942. Flohkrebse oder Amphipoda. Krebstiere oder Crustacea. IV. Tierw. Deutschlands, 40: 1-252.
- SCHLICK, H., 1943. *Haustorius arenarius* (Slabber). Ein merkwürdiger Flohkrebs als „Schwimmgraber“ im feuchten Sandstrande der Nordsee. — Zool. Anz., 142: 160-172.
- SLABBER, M., 1769-1778. Natuurkundige Verlustingen, behelzende microscopise waarnemingen van in en uitlandse water- en land-dieren: 1-166, pl. 1-18.
- SLEEN, W. G. N. VAN DER, 1920. Lijst der aan de Nederlandsche kust aangetroffen Nederlandsche Evertebraten. — Tijdschr. Ned. dierk. Vereen., (2) 18: xxiii-xxxix.
- STOCK, J. H., 1952. Some notes on the taxonomy, the distribution and the ecology of four species of the amphipod genus *Corophium*. — Beaufortia, 2 (21): 1-10.
- STOCK, J. H. & A. P. C. DE VOS, 1960. Einige wirbellose Tiergruppen des Dollart-Ems-Estuariums. — Verh. K. ned. geol. mijnb. Genoot., (geol.) 19: 203-220.
- SWENNEN, C., 1960. Wadfauna en wadmilieu. — Natura, 57: 55-62.
- VADER, W. J. M., 1960. Zonatie in het strand. — Natura, 57: 46-54.
- , 1965. Intertidal distribution of haustoriid amphipods in the Netherlands. — Botanica Gothoburgensia, 3: 233-246.
- WATKIN, E. E., 1941a. Observations on the night tidal Crustacea of Kames Bay. — Journ. mar. biol. Ass. U.K., 25: 81-96.
- , 1941b. The male of the amphipod *Haustorius arenarius* Slabber. — Journ. mar. biol. Ass. U.K., 25: 303-305.