

CONTENTS

I. ETHOLOGY: THE OBJECTIVE STUDY OF BEHAVIOUR	1
INTRODUCTION	1
AIMS, SCOPE, AND LIMITATIONS OF A CAUSAL STUDY OF INNATE BEHAVIOUR	2
<i>Other Sciences of Innate Behaviour</i>	3
Directiveness	3
Subjective Phenomena	4
<i>Other Causal Sciences of Innate Behaviour</i>	5
Physiology	5
Psychology	6
SOME CHARACTERISTICS OF THE OBJECTIVE STUDY OF INSTINCT	7
<i>Description</i>	7
<i>Ethograms</i>	7
Discrimination of Colour by Honey Bees	8
Delayed Reaction	8
<i>The Need of a Broad Basis for Generalizations</i>	10
<i>Experimental Procedure</i>	12
RELATIONS TO OTHER FIELDS OF ZOOLOGY	12
<i>Ecology</i>	13
<i>Sociology</i>	13
<i>Taxonomy</i>	13
<i>Evolution</i>	14
II. BEHAVIOUR AS A REACTION TO EXTERNAL STIMULI	15
'SPONTANEOUS' AND REACTIVE BEHAVIOUR	15
THE POTENTIAL CAPACITIES OF THE SENSE ORGANS	16
<i>Sensitivity</i>	18
<i>Discrimination</i>	20
<i>Localization</i>	21
ACTUAL VERSUS POTENTIAL STIMULI	25
<i>Sign Stimuli</i>	25
<i>The 'Innate Releasing Mechanism'</i>	37
<i>'Supernormal' Sign Stimuli</i>	44
<i>Reaction Chains</i>	47
<i>Ambivalent Behaviour</i>	50
<i>Innate Behaviour in Mammals</i>	51
<i>Innate or Conditioned?</i>	51
<i>What is 'a Reaction?'</i>	54
<i>Social Releasers</i>	55

III. THE INTERNAL FACTORS RESPONSIBLE FOR THE 'SPONTANEITY' OF BEHAVIOUR	57
INDIRECT EVIDENCE	57
<i>Variations of Intensity or Frequency of the Reaction under Con- stant Conditions</i>	57
<i>Variation of Liminal Releasing Stimulus</i>	59
<i>Change of Liminal Inhibiting Stimulus</i>	62
DIRECT EVIDENCE	63
<i>Hormones</i>	63
<i>Internal Sensory Stimuli</i>	66
<i>Intrinsic Central Nervous Factors</i>	67
Initiation	67
Rhythmic Activity of a Somite	71
Propagation along the Trunk	71
THE CO-OPERATION OF THE CAUSAL FACTORS	73
CONCLUSION	74
IV. FURTHER CONSIDERATION OF THE EXTERNAL STIMULI	76
SIGN STIMULI	76
THE STIMULUS SITUATION AS A WHOLE	79
RELEASING AND DIRECTING STIMULI	81
TYPES OF ORIENTATION	88
<i>Klinotaxis</i>	90
<i>Tropotaxis</i>	91
' <i>Dorsal Light Reaction</i> '	93
<i>Telotaxis</i>	94
<i>Menotaxis-</i>	95
' <i>Mnemotaxis</i> '	97
V. AN ATTEMPT AT A SYNTHESIS	101
RECAPITULATION	101
DIFFERENCES IN DEGREE OF COMPLEXITY OF 'REACTIONS'	102
HIERARCHICAL ORGANIZATION	102
APPETITIVE BEHAVIOUR AND CONSUMMATORY ACT	104
NEUROPHYSIOLOGICAL FACTS	107
<i>The Relatively Higher Levels</i>	107
Instinct and Instincts	110
Displacement Activities	113
<i>The Lower Levels</i>	119
P. Weiss's Concept of Nervous Hierarchy	121
CONCLUSION	122

VI. THE DEVELOPMENT OF BEHAVIOUR IN THE INDIVIDUAL	128
THE GROWTH OF INNATE MOTOR PATTERNS	128
THE MATURATION OF INNATE MOTOR PATTERNS	137
LEARNING PROCESSES	142
<i>The Detection of Learning</i>	143
Growth and Maturation	143
Sympathetic Induction and Imitation	143
Acquisition of Skill	144
Raising in Isolation	144
Individual Differences as Indications of Learning	144
<i>The Innate Disposition to Learn</i>	145
'Localized Learning'	145
Preferential Learning	149
Critical Periods of Learning	150
VII. THE ADAPTIVENESS OF BEHAVIOUR	151
INTRODUCTION	151
ACTIVITIES OF DIRECT ADVANTAGE TO THE INDIVIDUAL	160
<i>Feeding Behaviour</i>	160
<i>Escape Behaviour</i>	162
ACTIVITIES OF ADVANTAGE TO THE GROUP	168
<i>Mating</i>	171
<i>Fighting</i>	175
<i>Care of Offspring</i>	182
VIII. THE EVOLUTION OF BEHAVIOUR	185
INTRODUCTION	185
<i>Palaeontology</i>	186
<i>Embryology</i>	186
<i>Typology</i>	188
<i>Synthesis of Palaeontology, Embryology, and Typology</i>	188
<i>The Dynamics of Evolution</i>	189
FACTS BEARING ON THE DESCRIPTIVE STUDY OF THE EVOLUTION OF BEHAVIOUR	189
<i>The Establishment of Homologies</i>	189
<i>Homologization of Social Releasers</i>	191
<i>Comparison of Larger Units</i>	193
THE MECHANISM OF THE EVOLUTION OF BEHAVIOUR	195
<i>Mutations and Behaviour</i>	196
<i>Speciation and Behaviour</i>	196
Subspecific Differences	197
Specific Differences	197
Sympatric Speciation	199
<i>McDougall's Work on Lamarckism</i>	200

THE PART PLAYED BY BEHAVIOUR IN THE CAUSATION OF EVOLUTION 201

Isolating Mechanisms 201

Selection 203

THE ETHOLOGICAL STUDY OF MAN 205

The Lower Levels 207

Instincts 208

BIBLIOGRAPHY 211

INDEXES 223

ILLUSTRATIONS

Fig. 1 is the frontispiece and Fig. 5 faces page 12

Fig. 1 Frontispiece

Fig. 2 12

Fig. 3 13

Fig. 4 14

Fig. 5 15

Fig. 6 16

Fig. 7 17

Fig. 8 18

Fig. 9 19

Fig. 10 20

Fig. 11 21

Fig. 12 22

Fig. 13 23

Fig. 14 24

Fig. 15 25

Fig. 16 26

Fig. 17 27

Fig. 18 28

Fig. 19 29

Fig. 20 30

Fig. 21 31

Fig. 22 32

Fig. 23 33

Fig. 24 34

Fig. 25 35

Fig. 26 36

Fig. 27 37

Fig. 28 38

Fig. 29 39

Fig. 30 40

Fig. 31 41

Fig. 32 42

Fig. 33 43

Fig. 34 44

Fig. 35 45

Fig. 36 46

Fig. 37 47

Fig. 38 48

Fig. 39 49

Fig. 40 50

Fig. 41 51

Fig. 42 52

Fig. 43 53

Fig. 44 54

Fig. 45 55

Fig. 46 56

Fig. 47 57

Fig. 48 58

Fig. 49 59

Fig. 50 60

Fig. 51 61

Fig. 52 62

Fig. 53 63

Fig. 54 64

Fig. 55 65

Fig. 56 66

Fig. 57 67

Fig. 58 68

Fig. 59 69

Fig. 60 70

Fig. 61 71

Fig. 62 72

Fig. 63 73

Fig. 64 74

Fig. 65 75

Fig. 66 76

Fig. 67 77

Fig. 68 78

Fig. 69 79

Fig. 70 80

Fig. 71 81

Fig. 72 82

Fig. 73 83

Fig. 74 84

Fig. 75 85

Fig. 76 86

Fig. 77 87

Fig. 78 88

Fig. 79 89

Fig. 80 90

Fig. 81 91

Fig. 82 92

Fig. 83 93

Fig. 84 94

Fig. 85 95

Fig. 86 96

Fig. 87 97

Fig. 88 98

Fig. 89 99

Fig. 90 100

Fig. 91 101

Fig. 92 102

Fig. 93 103

Fig. 94 104

Fig. 95 105

Fig. 96 106

Fig. 97 107

Fig. 98 108

Fig. 99 109

Fig. 100 110

Fig. 101 111

Fig. 102 112

Fig. 103 113

Fig. 104 114

Fig. 105 115

Fig. 106 116

Fig. 107 117

Fig. 108 118

Fig. 109 119

Fig. 110 120

Fig. 111 121

Fig. 112 122

Fig. 113 123

Fig. 114 124

Fig. 115 125

Fig. 116 126

Fig. 117 127

Fig. 118 128

Fig. 119 129

Fig. 120 130

Fig. 121 131

Fig. 122 132

Fig. 123 133

Fig. 124 134

Fig. 125 135

Fig. 126 136

Fig. 127 137

Fig. 128 138

Fig. 129 139

Fig. 130 140

Fig. 131 141

Fig. 132 142

Fig. 133 143

Fig. 134 144

Fig. 135 145

Fig. 136 146

Fig. 137 147

Fig. 138 148

Fig. 139 149

Fig. 140 150

Fig. 141 151

Fig. 142 152

Fig. 143 153

Fig. 144 154

Fig. 145 155

Fig. 146 156

Fig. 147 157

Fig. 148 158

Fig. 149 159

Fig. 150 160

Fig. 151 161

Fig. 152 162

Fig. 153 163

Fig. 154 164

Fig. 155 165

Fig. 156 166

Fig. 157 167

Fig. 158 168

Fig. 159 169

Fig. 160 170

Fig. 161 171

Fig. 162 172

Fig. 163 173

Fig. 164 174

Fig. 165 175

Fig. 166 176

Fig. 167 177

Fig. 168 178

Fig. 169 179

Fig. 170 180

Fig. 171 181

Fig. 172 182

Fig. 173 183

Fig. 174 184

Fig. 175 185

Fig. 176 186

Fig. 177 187

Fig. 178 188

Fig. 179 189

Fig. 180 190

Fig. 181 191

Fig. 182 192

Fig. 183 193

Fig. 184 194

Fig. 185 195

Fig. 186 196

Fig. 187 197

Fig. 188 198

Fig. 189 199

Fig. 190 200

Fig. 191 201

Fig. 192 202

Fig. 193 203

Fig. 194 204

Fig. 195 205

Fig. 196 206

Fig. 197 207

Fig. 198 208

Fig. 199 209

Fig. 200 210

Fig. 201 211

Fig. 202 212

Fig. 203 213

Fig. 204 214

Fig. 205 215

Fig. 206 216

Fig. 207 217

Fig. 208 218

Fig. 209 219

Fig. 210 220

Fig. 211 221

Fig. 212 222

Fig. 213 223

Fig. 214 224

Fig. 215 225

Fig. 216 226

Fig. 217 227

Fig. 218 228

Fig. 219 229

Fig. 220 230

Fig. 221 231

Fig. 222 232

Fig. 223 233

Fig. 224 234

Fig. 225 235

Fig. 226 236

Fig. 227 237

Fig. 228 238

Fig. 229 239

Fig. 230 240

Fig. 231 241

Fig. 232 242

Fig. 233 243

Fig. 234 244

Fig. 235 245

Fig. 236 246

Fig. 237 247

Fig. 238 248

Fig. 239 249

Fig. 240 250

Fig. 241 251

Fig. 242 252

Fig. 243 253

Fig. 244 254

Fig. 245 255

Fig. 246 256

Fig. 247 257

Fig. 248 258

Fig. 249 259

Fig. 250 260

Fig. 251 261

Fig. 252 262

Fig. 253 263

Fig. 254 264

Fig. 255 265

Fig. 256 266

Fig. 257 267

Fig. 258 268

Fig. 259 269

Fig. 260 270

Fig. 261 271

Fig. 262 272

Fig. 263 273

Fig. 264 274

Fig. 265 275

Fig. 266 276

Fig. 267 277

Fig. 268 278

Fig. 269 279

Fig. 270 280

Fig. 271 281

Fig. 272 282

Fig. 273 283

Fig. 274 284

Fig. 275 285

Fig. 276 286

Fig. 277 287

Fig. 278 288

Fig. 279 289

Fig. 280 290

Fig. 281 291

Fig. 282 292

Fig. 283 293

Fig. 284 294

Fig. 285 295

Fig. 286 296

Fig. 287 297

Fig. 288 298

Fig. 289 299

Fig. 290 300

Fig. 291 301

Fig. 292 302

Fig. 293 303

Fig. 294 304

Fig. 295 305

Fig. 296 306

Fig. 297 307

Fig. 298 308

Fig. 299 309

Fig. 300 310

Fig. 301 311

Fig. 302 312

Fig. 303 313

Fig. 304 314

Fig. 305 315

Fig. 306 316

Fig. 307 317

Fig. 308 318

Fig. 309 319

Fig. 310 320

Fig. 311 321

Fig. 312 322

Fig. 313 323

Fig. 314 324

Fig. 315 325

Fig. 316 326

Fig. 317 327

Fig. 318 328

Fig. 319 329

Fig. 320 330

Fig. 321 331

Fig. 322 332

Fig. 323 333

Fig. 324 334

Fig. 325 335

Fig. 326 336

Fig. 327 337

Fig. 328 338

Fig. 329 339

Fig. 330 340

Fig. 331 341

Fig. 332 342

Fig. 333 343

Fig. 334 344

Fig. 335 345

Fig. 336 346

Fig. 337 347

Fig. 338 348

Fig. 339 349

Fig. 340 350

Fig. 341 351

Fig. 342 352

Fig. 343 353

Fig. 344 354

Fig. 345 355

Fig. 346 356

Fig. 347 357

Fig. 348 358

Fig. 349 359

Fig. 350 360

Fig. 351 361

Fig. 352 362

Fig. 353 363

Fig. 354 364

Fig. 355 365

Fig. 356 366

Fig. 357 367

Fig. 358 368

Fig. 359 369

Fig. 360 370

Fig. 361 371

Fig. 362 372

Fig. 363 373

Fig. 364 374

Fig. 365 375

Fig. 366 376

Fig. 367 377

Fig. 368 378

Fig. 369 379

Fig. 370 380

Fig. 371 381

Fig. 372 382

Fig. 373 383

Fig. 374 384

Fig. 375 385

Fig. 376 386

Fig. 377 387

Fig. 378 388

Fig. 379 389

Fig. 380 390

Fig. 381 391

Fig. 382 392

Fig. 383 393

Fig. 384 394

Fig. 385 395

Fig. 386 396

Fig. 387 397

Fig. 388 398

Fig. 389 399

Fig. 390 400

Fig. 391 401

Fig. 392 402

Fig. 393 403

Fig. 394 404

Fig. 395 405

Fig. 396 406

Fig. 397 407

Fig. 398 408

Fig. 399 409

Fig. 400 410

Fig. 401 411

Fig. 402 412

Fig. 403 413

Fig. 404 414

Fig. 405 415

Fig. 406 416

Fig. 407 417

Fig. 408 418

Fig. 409 419

Fig. 410 420

Fig. 411 421

Fig. 412 422

Fig. 413 423

Fig. 414 424

Fig. 415 425

Fig. 416 426

Fig. 417 427

Fig. 418 428

Fig. 419 429

Fig. 420 430

Fig. 421 431

Fig. 422 432

Fig. 423 433

Fig. 424 434

Fig. 425 435

Fig. 426 436

Fig. 427 437

Fig. 428 438

Fig. 429 439

Fig. 430 440

Fig. 431 441

Fig. 432 442

Fig. 433 443

Fig. 434 444

Fig. 435 445

Fig. 436 446

Fig. 437 447

Fig. 438 448

Fig. 439 449

Fig. 440 450

Fig. 441 451

Fig. 442 452

Fig. 443 453

Fig. 444 454

Fig. 445 455

Fig. 446 456

Fig. 447 457

Fig. 448 458

Fig. 449 459

Fig. 450 460

Fig. 451 461

Fig. 452 462

Fig. 453 463

Fig. 454 464

Fig. 455 465

Fig. 456 466

Fig. 457 467

Fig. 458 468

Fig. 459 469

Fig. 460 470

Fig. 461 471

Fig. 462 472

Fig. 463 473

Fig. 464 474

Fig. 465 475

Fig. 466 476

Fig. 467 477

Fig. 468 478

Fig. 469 479

Fig. 470 480

Fig. 471 481

Fig. 472 482

Fig. 473 483

Fig. 474 484

Fig. 475 485

Fig. 476 486

Fig. 477 487

Fig. 478 488

Fig. 479 489

Fig. 480 490

Fig. 481 491

Fig. 482 492

Fig. 483 493

Fig. 484 494

Fig. 485 495

Fig. 486 496

Fig. 487 497

Fig. 488 498

Fig. 489 499

Fig. 490 500

Fig. 491 501

Fig. 492 502

Fig. 493 503

Fig. 494 504

Fig. 495 505

Fig. 496 506

Fig. 497 507

Fig. 498 508

Fig. 499 509

Fig. 500 510

Fig. 501 511

Fig. 502 512

Fig. 503 513

Fig. 504 514

Fig. 505 515

Fig. 506 516

Fig. 507 517

Fig. 508 518

Fig. 509 519

Fig. 510 520

Fig. 511 521

Fig. 512 522

Fig. 513 523

Fig. 514 524

Fig. 515 525

Fig. 516 526

Fig. 517 527

Fig. 518 528

Fig. 519 529

Fig. 520 530

Fig. 521 531

Fig. 522 532

Fig. 523 533

Fig. 524 534

Fig. 525 535

Fig. 526 536

Fig. 527 537

Fig. 528 538

Fig. 529 539

Fig. 530 540

Fig. 531 541

Fig. 532 542

Fig. 533 543

Fig. 534 544

Fig. 535 545

Fig. 536 546

Fig. 537 547

Fig. 538 548

Fig. 539 549

Fig. 540 550

Fig. 541 551

Fig. 542 552

Fig. 543 553

Fig. 544 554

Fig. 545 555

Fig. 546 556

Fig. 547 557

Fig. 548 558

Fig. 549 559

Fig. 550 560

Fig. 551 561

Fig. 552 562

Fig. 553 563

Fig. 554 564

Fig. 555 565

Fig. 556 566

Fig. 557 567

Fig. 558 568

Fig. 559 569

Fig. 560 570

Fig. 561 571

Fig. 562 572

Fig. 563 573

Fig. 564 574

Fig. 565 575

Fig. 566 576

Fig. 567 577

Fig. 568 578

Fig. 569 579

Fig. 570 580

Fig. 571 581

Fig. 572 582

Fig. 573 583

Fig. 574 584

Fig. 575 585

Fig. 576 586

Fig. 577 587

Fig. 578 588

Fig. 579 589

Fig. 580 590

Fig. 581 591

Fig. 582 592

Fig. 583 593

Fig. 584 594

Fig. 585 595

Fig. 586 596

Fig. 587 597

Fig. 588 598

Fig. 589 599

Fig. 590 600

Fig. 591 601

Fig. 592 602

Fig. 593 603

Fig. 594 604

Fig. 595 605

Fig. 596 606

Fig. 597 607

Fig. 598 608

Fig. 599 609

Fig. 600 610

Fig. 601 611

Fig. 602 612

Fig. 603 613

Fig. 604 614

Fig. 605 615

Fig. 606 616

Fig. 607 617

Fig. 608 618

Fig. 609 619

Fig. 610 620

Fig. 611 621

Fig. 612 622

Fig. 613 623

Fig. 614 624

Fig. 615 625

Fig. 616 626

Fig. 617 627

Fig. 618 628

Fig. 619 629

Fig. 620 630

Fig. 621 631

Fig. 622 632

Fig. 623 633

Fig. 624 634

Fig. 625 635

Fig. 626 636

Fig. 627 637

Fig. 628 638

Fig. 629 639

Fig. 630 640

Fig. 631 641

Fig. 632 642

Fig. 633 643

Fig. 634 644

Fig. 635 645

Fig. 636 646

Fig. 637 647

Fig. 638 648

Fig. 639 649

Fig. 640 650

Fig. 641 651

Fig. 642 652

Fig. 643 653

Fig. 644 654

Fig. 645 655

Fig. 646 656

Fig. 647 657

Fig. 648 658

Fig. 649 659

Fig. 650 660

Fig. 651 661

Fig. 652 662

Fig. 653 663

Fig. 654 664

Fig. 655 665

Fig. 656 666

Fig. 657 667

Fig. 658 668

Fig. 659 669

Fig. 660 670

Fig. 661 671

Fig. 662 672

Fig. 663 673

Fig. 664 674

Fig. 665 675

Fig. 666 676

Fig. 667 677

Fig. 668 678

Fig. 669 679

Fig. 670 680

Fig. 671 681

Fig. 672 682

Fig. 673 683

Fig. 674 684

Fig. 675 685

Fig. 676 686

Fig. 677 687

Fig. 678 688

Fig. 679 689

Fig. 680 690

Fig. 681 691

Fig. 682 692

Fig. 683 693

Fig. 684 694

Fig. 685 695

Fig. 686 696

Fig. 687 697

Fig. 688 698

Fig. 689 699

Fig. 690 700

Fig. 691 701

Fig. 692 702

Fig. 693 703

Fig. 694 704

Fig. 695 705

Fig. 696 706

Fig. 697 707

Fig. 698 708

Fig. 699 709

Fig. 700 710

Fig. 701 711

Fig. 702 712

Fig. 703 713

Fig. 704 714

Fig. 705 715

Fig. 706 716

Fig. 707 717

Fig. 708 718

Fig. 709 719

Fig. 710 720

Fig. 711 721

Fig. 712 722

Fig. 713 723

Fig. 714 724

Fig. 715 725

Fig. 716 726

Fig. 717 727

Fig. 718 728

Fig. 719 729

Fig. 720 730

Fig. 721 731

Fig. 722 732

Fig. 723 733

Fig. 724 734

Fig. 725 735

Fig. 726 736

Fig. 727 737

Fig. 728 738

Fig. 729 739

Fig. 730 740

Fig. 731 741

Fig. 732 742

Fig. 733 743

Fig. 734 744

Fig. 735 745

Fig. 736 746

Fig. 737 747

Fig. 738 748

Fig. 739 749

Fig. 740 750

Fig. 741 751

Fig. 742 752

Fig. 743 753

Fig. 744 754

Fig. 745 755

Fig. 746 756

Fig. 747 757

Fig. 748 758

Fig. 749 759

Fig. 750 760

Fig. 751 761

Fig. 752 762

Fig. 753 763

Fig. 754 764

Fig. 755 765

Fig. 756 766

Fig. 757 767

Fig. 758 768

Fig. 759 769

Fig. 760 770

Fig. 761 771

Fig. 762 772