

Pszichológia Doktori Iskola
Kognitív Tudományi Tanszék
Budapesti Műszaki és Gazdaságtudományi Egyetem



A tanulás és a tanulás utáni gyakorlás hatása a hosszútávú epizodikus emlékezetre

Tézisfüzet
Marián Miklós

Témavezető: Dr. Racsmány Mihály

2023
Budapest, Hungary

BEVEZETŐ ÉS ELMÉLETI HÁTTÉR

Az epizodikus emlékezetet, azaz az események és tapasztalatok élénk reprezentációinak tárolását szolgáló memóriarendszert (Tulving , 1972) számos tényező befolyásolja. Kutatások rámutattak, hogy többek között a kódolási stratégiáknak, illetve a kódolás utáni gyakorlási stratégiáknak is nagy szerepe van. Az epizodikus emlékek hosszú távú tárolását befolyásoló egyik legszélesebb körben ismert jelenség az előhívás-alapú tanulás, azaz a tesztelési hatás (Roediger & Karpicke , 2018). Viselkedéses szinten kimutatható, hogy a tanult információk ismételt előhívása jobban segíti a hosszútávú memóriateljesítményt, mint azok ismételt tanulása (Roediger & Karpicke , 2006) . Annak ellenére, hogy a tesztelési hatás igen robusztus és számos körülmény között érvényesül (pl. Karpicke & Aue, 2015), egyes szerzők megkérdőjelezték robusztusságát bizonyos feltételek mellett (Storm és mtsai., 2014). Ez okból fontos, hogy azonosítsuk azokat a alapvető feltételeket, melyek mellett a hatás érvényesülni tud, illetve fontos hangsúlyozni az ehhez kapcsolódó módszertani megfontolásokat is. Idegrendszeri szinten az egyik legfontosabb eredmény a tesztelési hatás és az ismételt emlékezeti előhívás kapcsán, hogy a prefrontális agykérgi területek, mint a dorzolaterális prefrontális kéreg (DLPFC), csökkenő aktivitást mutatnak az ismételt előhívási események alatt (Kuhl és mtsai., 2007). Ismert, hogy a frontális és hippokampális területek közti kommunikáció elengedhetetlen az epizodikus emlékek kialakulásához (Eichenbaum, 2017), de szükséges jobban megértenünk, hogy erre a kommunikációra hogyan hat a DLPFC aktivitása az emléknymok ismételt előhívása során. Fontos kérdés továbbá, hogy hogyan jellemezhető a DLPFC szerepe abban az esetben, ha az ismételt találkozás (*reencounter*) az emléknymmal újratanulás formájában valósul meg – azaz, hogy a DLPFC aktivitás csökkenése csak az ismételt előhívás során jelentős, vagy hatással lehet az újratanulás eredményességére is. Utóbbi lehetőség a prefrontális területek kiterjedtebb szerepére utalna az ismételt előhívás/újratanulás és a hosszútávú emlékezeti megtartás kapcsolatában. Egyes agyi régiók aktivitásának módosítása kísérleti

körülmények között lehetséges például transzkraniális egyenáramú stimulációval, mely egy ígéretes non-invazív neurostimulációs technika (Balconi, 2013; Bennabi és mtsai., 2014). A kérgi területek szerepe a hosszútávú megtartásban sokrétű, és számos módszerrel vizsgálható, számos paraméterrel leírható. Az elektroencephalográfia (EEG) többek között gyakran alkalmazott módszer, mely alkalmas arra, hogy betekintést adjon a memóriaműködésbe. Korábbi kutatások például következetesen kapcsolatot mutattak ki a hosszútávú teljesítmény és több EEG frekvencia megjelenése és változása között, mint az alfa (8-12 Hz), béta (13-35 Hz) vagy lassú hullám (0,5-1 Hz; Hanslmayr és mtsai., 2016; Waldhauser és mtsai., 2016). Bár mind ezek a frekvenciaváltozások, mind (viselkedéses szinten) az előhívás-alapú tanulás összefüggésben áll a sikeres memória megtartással, tudomásunk szerint az említett két gyakorlási stratégia és a gyakorlási alatti frekvenciaváltozások összefüggései, esetleges interakciója egyelőre nem feltártak. A viselkedéses manipulációk és a kérgi idegrendszeri mechanizmusok mellett környezeti tényezők, mint a kontextuális részletek is meghatározhatják az epizodikus memóriateljesítményt. Az emlékezeti kódoláskor jelen levő kontextus megjelenése az előhívás alatt segíti az előhívást (Godden & Baddeley, 1975; Isarida & Isarida, 2007), és a felismerési memóriateljesítményt is (Smith & Vela, 2001), ám továbbra is kérdéses, hogy az újra megjelenő kontextus hogyan befolyásolja az új, de korábbiakhoz hasonló elemek elkülöníthetőségét, *diszkriminálhatóságát*.

Jelen tézisben négy kutatást mutatunk be, melyekben a fentebb vázolt tényezőket vizsgáljuk, azaz viselkedéses szinten a kezdeti tanulás szintjének hatását az előhívás alapú tanulás hatékonyságára, az agykérgi mechanizmusokat, melyek a hosszútávú megtartásban érintettek, illetve a kódolási kontextus újramegjelenésének hatását a felismerési és emlékezeti diszkriminációs teljesítményre. A következő szakaszban bemutatásra kerülnek fő célkitűzéseink, majd az eredmények megvitatása következik.

CÉLKITŰZÉSEK ÉS TÉZISPONTOK

1. tézispont – Elegendő szintű kezdeti tanulás szükséges az előhívás alapú tanulás hosszútávú sikerességéhez

Az előhívás-alapú tanulás hosszútávú hatékonysága tudományosan jól megalapozott (Roediger & Karpicke, 2018), és a tesztelési hatást a szakirodalomban kiemelkedően robusztus hatásnak tekintik (Roediger & Karpicke, 2006). Az előhívás/tesztelés előnye az újratanulással szemben számos ingeranyag és körülmény esetén megmutatkozik (Karpicke & Aue, 2015). Ugyanakkor egy kutatás szerint a tesztelési hatás robusztussága megkérdőjelezhető, és bizonyos helyzetekben (amikor a kezdeti tanulásból eredő teljesítmény alacsony, és ismételt visszajelzést adunk a végső tesztek során) az újratanulás előnye mutatkozik hosszú távon (Storm és mtsai., 2014). A kutatók eredményeiket a tesztelési hatás bifurkációs modelljének keretében értelmezik. Első kutatásunkban 3 kísérlet során vizsgáltuk, hogy a tesztelési hatás említett „megfordulása” akkor is bekövetkezik-e, ha megnöveljük a kezdeti tanulási utáni gyakorlás során a memóriateljesítményt az által, hogy manipuláljuk a kezdeti tanulás mennyiségét. Ehhez a tesztelési hatás kutatásának általános kísérleti elrendezését használtuk, megismételve Storm és munkatársainak (2014) elrendezését, de módosítva kezdeti tanulási körök számát. Első kísérletünkben ($n = 29$) az eredeti kísérletet megismételve egy kezdeti tanulási kört alkalmaztunk, melyben a résztvevők 36 szuahéli-magyar szópárt tanultak, melyek közül tizenkettőt a következő gyakorlási fázisban újratanulással, tizenkettőt tesztelés segítségével gyakoroltak, tizenkettőt pedig nem gyakoroltak. Egy héttel később felmértük emlékezeti teljesítményüket, több körben, minden felidézési kísérlet után visszajelzéssel (helyes válasz bemutatásával, ahogyan az eredeti kísérletben történt). Második és harmadik kísérletünk elrendezése megegyezett az elsővel, ám 1 helyett 3, illetve 6 kezdeti tanulási kört alkalmaztunk.

Első kísérletünk replikálta a tesztelési hatás megfordulását, ugyanakkor második és harmadik kísérletünkben ezt nem figyeltük meg, az újratanulás nem bizonyult hatékonyabb stratégiának, sőt 6 tanulási kör esetén a tesztelési hatás még inkább robusztusnak bizonyult. Összességében a kezdeti tanulás mennyiségének növelése (és ezáltal a gyakorlási körökben mutatott jobb teljesítmény) előnyös hatással volt a hosszú távú tesztelési hatásra, még akkor is, ha a visszajelzések formájában további tanulási lehetőségeket kaptak a résztvevők.

Az 1. tézisponthoz kapcsolódó fő eredmények:

- 1.1 Az előhívás-alapú tanulás hatékonyságának feltétele a megfelelő mennyiségű kezdeti tanulás
- 1.2 A kezdeti tanulás mennyiségének növelése egyre robusztusabb tesztelési hatáshoz vezet hosszútávon

2. tézispont – A dorzolaterális prefrontális kéreg emlékekkel való ismételt találkozás alatti aktivitásának fenntartása az csökkenti a hosszútávú memória teljesítményt

A prefrontális kéreg és a hippokampusz kétirányú kapcsolat kimutatottan fontos az emlékezeti kódolás és előhívás szempontjából (Eichenbaum, 2017; Fletcher, 2001). Számos kutatás rámutatott, hogy az ismételt előhívás (teszteléssel történő gyakorlás) során a prefrontális aktivitás csökkenése megfigyelhető, mely terület a végrehajtó funkciókhoz, figyelemhez és monitorozáshoz köthető. A memóriakutatás irodalmában ezen terület főként az emlékezeti keresés beindításáért és a keresés eredményének ellenőrzéséhez kapcsolható (Balconi, 2013; Friedman & Robbins, 2022; Kuhl és mtsai., 2007; Ranganath és mtsai., 2003). Az ismételt előhívás során történő aktivitáscsökkenés lehetséges magyarázata a keresési készlet csökkenése (a lehetséges célemlékek halmazának szűkülése, és ezáltal a keresési folyamat tehermentesülése) és a kulcsinger-célinger kapcsolatok megerősödése, az előhívás

automatikussá válása (Racsmány és mtsai., 2018). Kutatásunkban két kísérlet keretében vizsgáltuk, hogy ezen aktivitáscsökkenés mesterségesen történő megakadályozása hatással van-e a hosszú távú memóriateljesítményre. Kísérleti paradigmánkban a kezdeti tanulást követően, a gyakorlási fázis előtt serkentő jellegű transzkraniális egyenáramú ingerlést alkalmaztunk a jobb DLPFC területén, mely hatását a gyakorlás alatt fejtette ki. Az előhívás alapú gyakorlás mellett a kísérlet olyan kondíciót is tartalmazott, melyben a résztvevők újratanulással gyakoroltak – ezáltal vizsgálni tudtuk a két különböző gyakorlási stratégia és a DLPFC stimuláció kapcsolatát.

A DLPFC-aktivitás mesterséges fenntartásának eredményeként csökkent hosszútávú emlékezeti teljesítményre számítottunk. Mindkét kísérletünkben a már bemutatott tesztelési hatás kutatási paradigmáját alkalmaztuk, melyben 40 szuahéli-magyar szópárt tanultak a résztvevők, melyek felét a gyakorlási fázisban ismételt tanulással, felét teszteléssel gyakorolták. A végső tesztre egy hét elteltével került sor. Első kísérletünkben ($n = 67$) a serkentő stimulációt a gyakorlási körök előtt alkalmaztuk, második, kontrollkísérletünkben ($n = 53$) pedig a gyakorlási fázis után.

A tesztelési hatást kimutattuk, tehát viselkedés szinten a tesztelés előnyösebb gyakorlási stratégiának bizonyult az újratanulásnál. A stimulációt tekintve, amikor az megelőzte a gyakorlási köröket, a serkentő stimuláció a semleges stimulációhoz képest szignifikánsan rontotta a hosszútávú emlékezeti teljesítményt. Ugyanakkor, ha a stimuláció a gyakorlási fázis után következett, nem volt megfigyelhető ez a negatív hatás. Összességében az eredmények mintázata arra utal, hogy a DLPFC serkentett aktivitása az emléknymokkal való újratálalkozás alatt az újratálalkozás típusától (előhívás vagy újratanulás) függetlenül gátolja a stimuláció nélkül végbemenő folyamatokat, melyek előnyösek a hosszútávú megtartás szempontjából. Az, hogy abban az esetben, amikor a stimuláció a gyakorlási fázis után következett, nem találtunk ilyen hatást, arra utal, hogy a DLPFC aktivitásának csökkenése nem a gyakorlás utáni

konzolidációs folyamatokban érintett, hanem közvetlenül az emlékekkel való ismételt találkozás alatt.

A 2. tézisponthoz kapcsolódó fő eredmények:

2.1 A DLPFC emlékekkel való újralátalkozás alatti serkentő ingerlése csökkenti a hosszútávú emlékezeti teljesítményt

2.2 A stimuláció nélkül bekövetkező DLPFC aktivitás csökkenés nem csak az ismételt előhívás, de az ismételt újratanulás során is előnyös lehet

2.3 A DLPFC aktivitáscsökkenése nem a gyakorlás utáni konzolidációs periódusban jelent kulcstényezőt, hanem közvetlenül a gyakorlás alatt

3. tézispont – A gyakorlással kombinált tanulás alatti agykérgi elektrofiziológiai változások bejósolják a hosszútávú emlékezeti teljesítményt

A neokortex és a hippokampális területek kétirányú kapcsolata, mely az epizodikus emlékezeti működés sarokkövét képezi, kiemelkedően jelentős a tanulás, gyakorlás és a tanulás utáni nyugalmi fázisokban is, ugyanakkor az agykérgi aktivitás mintázata és szerepe a sikeres kódolásban és gyakorlásban nem teljesen megértett. Viselkedésszinten úgy tűnik, különféle gyakorlási stratégiák elősegíthetik a hosszútávú megtartást, elektrofiziológiai szinten pedig az alfa (és béta) frekvenciájú EEG hullámok mutatnak együttjárást egyrészt a sikeres emlékezeti kódolással, másrészt a sikeres előhívással. Harmadik kutatásunkban elektroencephalográfiát alkalmazva vizsgáltuk a hosszútávú memóriateljesítmény elektrofiziológiai előrejelzőit olyan helyzetben, amikor a tanulást gyakorlás követi ismételt előhívás vagy újratanulás formájában. A kísérlet ($n = 68$) ismét a tesztelési hatás kutatási paradigmáját alkalmazta, ötvözve nyugalmi EEG rögzítésével, így lehetőségünk nyílt feltárni a kétféle gyakorlási stratégia EEG-korrelátumait. A kísérlet első szakaszában (kezdeti tanulás) a résztvevők 5 körben 36 szópart

tanultak, majd a gyakorlási szakaszban a résztvevők fele újratanulással, másik felük ismételt előhívással gyakorolta a tanultakat. EEG adatok rögzítésére a kezdeti tanulási szakasz előtt történt, illetve a gyakorlási szakasz után, nyugalmi EEG rögzítése keretében. A tanulás előtti és utáni spektrális frekvencia értékek hányadosaként kaptuk meg fő függő változókat, a „*power change*” értéket a különböző EEG frekvenciákban.

Viselkedéses szinten kimutattuk a tesztelés előnyös hatását az újratanulással szemben. Elektrofiziológiás szinten azonban azt mutattuk ki, hogy a változás (*power change*) a frekvencia értékekben a tanulási előtti értékhez képest a gyakorlás utáni nyugalmi szakaszra nézve az alfa és béta frekvenciában negatív, míg a lassú hullámú frekvencián pozitív együttjárást mutatott a hosszú távú memóriateljesítménnyel, függetlenül a gyakorlási stratégiától.

A 3. tézisponthoz kapcsolódó fő eredmények:

- 3.1 Az alfa és béta hullámú frekvencia *power* értékének csökkenése a tanulás és gyakorlás alatt előrejelzi a hosszútávú emlékezeti teljesítményt
- 3.2 A lassú hullámú frekvencia *power* értékének növekedése előrejelzi a hosszútávú emlékezeti teljesítményt
- 3.3 Az alfa, béta és lassú hullámú frekvenciákon bekövetkező változások a gyakorlási stratégiától függetlenül előrejelzik a hosszútávú emlékezeti teljesítményt

4. tézispont – A kódolás alatti kontextus visszaállítása segíti a felismerést, de hátráltatja az új elemek diszkriminációját

Az emlékezeti kódoláskor jelen levő környezeti kontextus visszaállítása segíti a fokális elemek epizodikus előhívását, ugyanakkor a felismerési döntések meghozásakor is kimutathatóan

előnyös, ha a korábban látott elemek felismerése a korábban látott kontextusban történik – bár utóbbi megfigyelés vitatottabb, és főként olyan kísérleti helyzetekre alapoz, melyekben szándékos, intencionális tanulás volt a résztvevők célja. Az incidentális, tehát nem szándékos tanulási helyzetek alulreprezentáltak a kontextus szerepét érintő szakirodalomban. Negyedik kutatásunk célja annak vizsgálata volt, hogyan hat a kódolási kontextus visszaállítása a felismerési döntésekre, illetve a téves felismerések arányára (új, de a korábban látottakhoz hasonló elemek diszkriminációjára). Mindezt irreleváns, nem figyelt kontextuális ingerek alkalmazásával vizsgáltuk, incidentális kódolási helyzetben, két kísérletben, melyek közül a második kontroll kísérletként szolgált. Első kísérletünkben ($n = 28$) a résztvevők kültéri/beltéri döntéseket hoztak 60 hétköznapi tárgy képéről („hol található leggyakrabban az adott tárgy?”), melyek egyedi kontextuális háttéren kerültek bemutatásra. Később egy meglepetésszerű feladatban felismerési döntéseket kellett hozniuk a korábban látott tárgyakról, azokhoz hasonló tárgyakról, vagy teljesen új tárgyak képeiről. A korábban látott, illetve a hasonló tárgyak vagy a kódoláskor korábban látott, vagy teljesen új háttéren kerültek bemutatásra. A résztvevők feladata „rég”, „hasonló” vagy „új” döntés meghozása volt a tárgyak képei láttán. Második kísérletünkben ($n = 40$) az egyetlen módszertani különbség az volt, hogy a felismerési teszt fázisban a résztvevők figyelmét az instrukcióval specifikusan a fokális tárgyra irányítottuk, míg az első kísérletben ez nem történt meg.

Fő eredményünk, hogy a kontextus visszaállítása a korábban látott tárgyak esetében növelte a felismerési teljesítményt, ugyanakkor csökkentette az emlékezeti diszkriminációra való képességet, növelve a tévesen „rég”-nek ítélt hasonló elemek arányát. Az eredmények ezen mintázata mindkét kísérlet esetében megfigyelhető volt. Eredményeink összességében azt mutatják, hogy a kontextus visszaállítása bár növeli a felismerési teljesítményt, csökkenti az új, potenciálisan memóriában tárolandó elemek korábbiaktól való elkülönítését, vélhetően a kontextus okozta ismerősség érzése miatt.

A 4. tézisponthoz kapcsolódó fő eredmények:

4.1 A nem figyelt környezeti kontextus visszaállítása javítja az incidentálisan tanult elemek felismerését

4.2 A nem figyelt környezeti kontextus visszaállítása rontja az új, de a korábban kódolthoz hasonló elemek diszkriminációját

ÖSSZEFOGLALÁS ÉS ÁLTALÁNOS DISZKUSSZIÓ

Jelen tézis keretében a hosszútávú epizodikus emlékezetet befolyásoló tényezőket vizsgáltuk, melyek az emlékezeti kódolás és a tanulás utáni gyakorlás, valamint a felidézés alatt fejtik ki hatásukat. Kimutattuk, hogy bár bizonyos kutatások (Storm és mtsai., 2014) eredményei szerint az előhívás-alapú gyakorlás előnye az újratanulással szemben csak limitált körülmények között érvényesül, és épp az újratesztelés hatása mutatkozhat abban az esetben, ha a tesztelés különböző fázisaiban visszajelzést adunk a helyes válaszok bemutatásának formájában, ez annak volt köszönhető, hogy elégtelen mennyiségű kezdeti tanulási lehetőség állt a kísérleti résztvevők rendelkezésére. Amennyiben a kezdeti tanulás szintje elégséges, a tesztelési hatás robusztus marad, mely tényező ismerete fontos mind módszertani, mind pedig oktatási gyakorlati szempontból. A tanulás utáni gyakorlási stratégiák idegrendszeri hátterét vizsgálva kimutattuk, hogy a DLPFC gyakorlás alatti serkentő ingerlése gyakorlási stratégiától függetlenül csökkenti a hosszútávú epizodikus emlékezeti megtartást, mely összhangban van azon korábbi eredményekkel, melyek szerint az ismételt előhívási gyakorlás alatti prefrontális aktivitáscsökkenés előnyös a hosszútávú megtartás szempontjából, ugyanakkor arra enged következtetni, hogy a normális esetben bekövetkező prefrontális aktivitáscsökkenés nem csupán az ismételt előhívás, hanem az újratanulás eredményessége szempontjából is fontos tényező lehet, a fronto-hippokampális kommunikációban (Bilek és mtsai., 2013) bekövetkező

változások okán. Elképzelésünk szerint a DLPFC-aktivitás mesterséges fenntartása a hippokampusz túlingerlését eredményezhette, mely kevésbé eredményes emlékezeti kódolási működéshez vezetett. Következő kutatásunkban elektroencephalográfia segítségével vizsgáltuk a sikeres emlékezeti kódolás és gyakorlás korrelátumait. Eredményeink szerint a tanulás és gyakorlás alatti, alfa és béta frekvencián mérhető spektrális erő változása negatív, míg a lassú frekvencián mérhető spektrális erő változása pozitív asszociációt mutat a hosszútávú emlékezeti teljesítménnyel, mely összhangban van korábbi kutatások eredményeivel (Hansmayr és mtsai., 2016). Ismét kimutattuk az előhívás alapú tanulás hatékonyságát, illetve azt, hogy a gyakorlási stratégiák típusa és a megfigyelt elektrofiziológias együttjárás az emlékezeti teljesítménnyel nem mutatnak interakciót, független tényezőként hatnak az emlékezetre. Végül fókuszunkat a kontextuális elemek hatása felé fordítottuk, vizsgálva, hogy milyen hatással van az incidentálisan kódolt információ felismerésére, illetve új elemek diszkriminálhatóságára a kódolási kontextus visszaállítása. Eredményeink szerint az eredeti, nem figyelt környezeti kontextus a felismerési rátát növelve segíti a korábban látott fokális elemek helyes felismerését, ugyanakkor negatív hatással van az új, de korábbiakhoz hasonló elemek diszkriminációjára. A kontextus visszaállításának ez a következménye azt sugallja, hogy még abban az esetben is, ha nem szándékos kódolás történik, a kódolt epizód fokális és kontextuális elemei egy reprezentációban, összekapcsolva tárolódnak. A közös reprezentáció kontextuális elemei láttán az epizód ismerősségi szintje megnő, így nő annak az esélye, hogy a fokális tárgyat is „régiként” kategorizáljuk. Ez az eredmény kiemeli a nem figyelt kontextus markáns szerepét a mindennapi életben meghozott felismerési döntések kapcsán is.

Négy kutatásban, összesen 8 kísérlet keretében vizsgáltunk kulcsfontosságú tényezőket, melyek befolyásolják a hosszútávú emlékezeti teljesítményt, valamint az új elemek diszkriminálhatóságát. Eredményeink betekintést engednek az ismételt előhívás és újratanulás

viselkedéses jellemzőibe és agykérgi mechanizmusaiba, valamint hangsúlyozzák a nem figyelt, irreleváns kontextus kettős szerepét a felismerési döntések meghozásában.

A disszertációban bemutatott saját tanulmányok:

- (1) Racsmány, M., Szöllősi, Á., & Marián, M. (2020). Reversing the testing effect by feedback is a matter of performance criterion at practice. *Memory & Cognition*, 48(7), 1161–1170. <https://doi.org/10.3758/s13421-020-01041-5> - **1. tézispont**
- (2) Marián, M., Szöllősi, Á., & Racsmány, M. (2018). Anodal transcranial direct current stimulation of the right dorsolateral prefrontal cortex impairs long-term retention of reencountered memories. *Cortex*, 108, 80–91. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2018.07.012> - **2. tézispont**
- (3) Bencze, D., Marián, M., Szöllősi, Á., Simor, P., & Racsmány, M. *Resting-dependent changes of post-learning oscillatory power predict long-term memory success*. [Manuscript in preparation]. Department of Cognitive Science, Budapest University of Technology and Economics. – **3. tézispont**
- (4) Racsmány, M., Bencze, D., Pajkossy, P., Szöllősi, Á., & Marián, M. (2021). Irrelevant background context decreases mnemonic discrimination and increases false memory. *Scientific Reports*, 11(1), 6204. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-85627-2> - **4. tézispont**

IRODALOM

- Balconi, M. (2013). Dorsolateral prefrontal cortex, working memory and episodic memory processes: Insight through transcranial magnetic stimulation techniques. *Neuroscience Bulletin*, 29(3), 381–389. <https://doi.org/10.1007/s12264-013-1309-z>
- Bennabi, D., Pedron, S., Haffen, E., Monnin, J., Peterschmitt, Y., & Van Waes, V. (2014). Transcranial direct current stimulation for memory enhancement: From clinical research to animal models. *Frontiers in Systems Neuroscience*, 8. <https://doi.org/10.3389/fnsys.2014.00159>

- Bilek, E., Schäfer, A., Ochs, E., Esslinger, C., Zangl, M., Plichta, M. M., Braun, U., Kirsch, P., Schulze, T. G., Rietschel, M., Meyer-Lindenberg, A., & Tost, H. (2013). Application of High-Frequency Repetitive Transcranial Magnetic Stimulation to the DLPFC Alters Human Prefrontal–Hippocampal Functional Interaction. *Journal of Neuroscience*, *33*(16), 7050–7056. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3081-12.2013>
- Eichenbaum, H. (2017). Prefrontal–hippocampal interactions in episodic memory. *Nature Reviews Neuroscience*, *18*(9), Article 9. <https://doi.org/10.1038/nrn.2017.74>
- Fletcher, P. C. (2001). Frontal lobes and human memory: Insights from functional neuroimaging. *Brain*, *124*(5), 849–881. <https://doi.org/10.1093/brain/124.5.849>
- Friedman, N. P., & Robbins, T. W. (2022). The role of prefrontal cortex in cognitive control and executive function. *Neuropsychopharmacology*, *47*(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s41386-021-01132-0>
- Godden, D. R., & Baddeley, A. D. (1975). Context-Dependent Memory in Two Natural Environments: On Land and Underwater. *British Journal of Psychology*, *66*(3), 325–331. <https://doi.org/10.1111/j.2044-8295.1975.tb01468.x>
- Hanslmayr, S., Staresina, B. P., & Bowman, H. (2016). Oscillations and Episodic Memory: Addressing the Synchronization/Desynchronization Conundrum. *Trends in Neurosciences*, *39*(1), 16–25. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2015.11.004>
- Isarida, T., & Isarida, T. K. (2007). Environmental context effects of background color in free recall. *Memory & Cognition*, *35*(7), 1620–1629. <https://doi.org/10.3758/BF03193496>
- Karpicke, J. D., & Aue, W. R. (2015). The Testing Effect Is Alive and Well with Complex Materials. *Educational Psychology Review*, *27*(2), 317–326. <https://doi.org/10.1007/s10648-015-9309-3>
- Kuhl, B. A., Dudukovic, N. M., Kahn, I., & Wagner, A. D. (2007). Decreased demands on cognitive control reveal the neural processing benefits of forgetting. *Nature Neuroscience*, *10*(7), Article 7. <https://doi.org/10.1038/nn1918>
- Racsomány, M., Szöllösi, Á., & Bencze, D. (20170629). Retrieval practice makes procedure from remembering: An automatization account of the testing effect. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, *44*(1), 157. <https://doi.org/10.1037/xlm0000423>

- Ranganath, C., Johnson, M. K., & D'Esposito, M. (2003). Prefrontal activity associated with working memory and episodic long-term memory. *Neuropsychologia*, *41*(3), 378–389. [https://doi.org/10.1016/S0028-3932\(02\)00169-0](https://doi.org/10.1016/S0028-3932(02)00169-0)
- Roediger, H. L., & Karpicke, J. D. (2006). Test-enhanced learning: Taking memory tests improves long-term retention. *Psychological Science*, *17*(3), 249–255. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9280.2006.01693.x>
- Roediger, H. L., & Karpicke, J. D. (2018). Reflections on the Resurgence of Interest in the Testing Effect. *Perspectives on Psychological Science*, *13*(2), 236–241. <https://doi.org/10.1177/1745691617718873>
- Smith, S. M., & Vela, E. (2001). Environmental context-dependent memory: A review and meta-analysis. *Psychonomic Bulletin & Review*, *8*(2), 203–220. <https://doi.org/10.3758/BF03196157>
- Storm, B. C., Friedman, M. C., Murayama, K., & Bjork, R. A. (2014). On the transfer of prior tests or study events to subsequent study. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, *40*, 115–124. <https://doi.org/10.1037/a0034252>
- Tulving, E. (1972). Episodic and semantic memory. In *Organization of memory* (pp. xiii, 423–xiii, 423). Academic Press.
- Waldhauser, G. T., Braun, V., & Hanslmayr, S. (2016). Episodic Memory Retrieval Functionally Relies on Very Rapid Reactivation of Sensory Information. *Journal of Neuroscience*, *36*(1), 251–260. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2101-15.2016>