

嗅球僧帽细胞具有编码气味空间信息的能力*

李湘^{1, 3)} 李安安¹⁾ 龚玲^{1, 3)} 刘青^{1, 3)} 徐富强^{1, 2)**}

⁽¹⁾ 中国科学院武汉物理与数学研究所, 波谱与原子分子物理国家重点实验室, 武汉磁共振中心, 武汉 430071;

⁽²⁾ 武汉光电国家实验室, 武汉 430074; ⁽³⁾ 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要 刺激源的方位是刺激的重要特性之一。行为学的研究发现, 动物能够利用气味到达左右鼻腔的时间差和强度差信息对气味方位进行感知, 但作为嗅觉系统第一神经中枢的嗅球, 是否具有利用两侧鼻间差信息对气味方位进行编码的能力一直受到质疑。为探讨该问题, 在本研究中通过比较嗅球中 84 个僧帽细胞对同侧气味刺激、对侧气味刺激以及对侧气味刺激略先于同侧气味刺激时的反应, 发现有 29 个僧帽细胞可被同侧气味所兴奋, 其中 18 个虽然对对侧气味刺激不反应, 但对侧气味的存在却能显著降低其对同侧气味刺激的反应。另外, 50 个僧帽细胞在只给予同侧或对侧气味刺激时不反应, 但其中 11 个在对侧刺激略先于同侧刺激的方式给出气味时, 表现出明显的兴奋性反应。我们的研究结果一方面提示僧帽细胞具有编码气味到达两个鼻腔的时间差, 或气味源位置信息的能力; 另一方面也表明对侧刺激不仅能对同侧嗅球僧帽细胞产生抑制效应, 还可能存在目前还不明确的机制而产生兴奋效应。

关键词 空间定位, 僧帽细胞, 嗅球, 嗅觉

学科分类号 Q4, Q189

DOI: 10.3724/SP.J.1206.2011.00173

方位(location)、连同强度、性质和持续时间是感觉刺激的 4 种主要特征。感觉系统不仅能准确感知环境刺激的具体特性, 也具有对刺激方位信息进行精确编码的能力。对于视觉占主导地位的灵长类动物, 包括人类, 通过视觉对周围环境中客观物体的方位感知可以判断自己所处的空间位置。听觉能力非凡的动物, 如回声定位蝙蝠, 能通过对声音空间信息的判断, 确定猎物的具体位置。而具有良好嗅觉功能的动物, 如啮齿类动物, 则可以在刚出生时通过对气味空间信息的准确定位找到母亲的乳头^[1]。

在各类感觉中, 听觉系统的声源定位被研究得最为详尽, 大量研究表明动物靠比较声波达到两耳的时间差(包括相位差)和强度差来判断声源^[2]。然而, 嗅觉系统对气味空间信息编码的策略直到近些年才引起关注。对不同类型动物研究的结果表明, 动物除了能通过对周围空气连续快速采样的方法进行气味空间定位^[3], 也能够采取类似听觉系统的办法, 通过比较气味到达两个鼻腔的时间差和浓度差

信息实现^[4]。在对大鼠和鲨鱼的行为学研究中, 研究者们发现这两类动物均可以通过比较气味到达两个鼻腔的时间差来实现气味方位辨别^[5-7]。

与近年来大量关于嗅觉空间定位的行为学研究相比, 有关嗅觉空间定位内在神经机制的研究相对较少。Kikuta 等^[8-9]通过一系列精巧的实验设计, 揭示了前嗅核(anterior olfactory nucleus, AON)神经元具有识别两侧鼻腔气味浓度差的能力, 为嗅觉系统可以通过比较两侧鼻腔的信息进行气味空间编码提供了细胞学证据。根据其实验结果, 他们认为嗅球(olfactory bulb, OB)——嗅觉系统第一神经中枢不

* 国家自然科学基金杰出青年基金(30788002), 创新群体基金(20921004), 中国科学院百人计划(08B1021001), 武汉光电国家实验室创新基金(Z08004)和中国科学院武汉物理与数学研究所重点项目(08K1011001, Y1S1021001)资助项目。

** 通讯联系人。

Tel: 027-87197091, E-mail: fuqiang.xu@wipm.ac.cn

收稿日期: 2011-04-20, 接受日期: 2011-08-11

具有编码空间信息的能力^[9]. 在本研究中, 我们通过在记录位点所在 OB 的同侧和对侧鼻腔分别给予气味刺激作为对照, 在此基础上同时对两侧鼻腔给予一定时间差(对侧给气味先于同侧)的气味刺激以模拟气味到达两个鼻腔的时间差, 同时检测 OB 的输出神经元僧帽细胞(mitral cell, MC)的反应. 我们的研究表明, 对侧气味存在与否明显影响 MC 对同侧鼻腔气味刺激的反应, 提示 MC 具有编码气味空间信息的能力.

1 材料与方 法

1.1 动物手术及电生理记录装置

用于本研究的雄性 SD 大鼠(200~300 g)购于武汉大学医学院实验动物中心, 饲养于武汉物理与数学研究所的 SPF 级动物房. 实验前, 动物用 20%乌拉坦(武汉申试化工公司)麻醉, 按动物体重, 剂量为 7 ml/kg, 并腹腔注射阿托品(0.0125 g/L, 按动物体重, 1 ml/kg)以避免动物呼吸道堵塞. 将麻醉的动物固定于脑立体定位仪(Stoelting 公司)上, 并置于屏蔽箱内. 用剪刀剪去动物头顶的毛并切开皮肤暴露颅骨, 颅骨上的结缔组织用蘸有双氧水(武汉申试化工公司)的棉球小心去除. 用颅骨钻在 OB 处(AP: 7.7 mm, ML: 1.5 mm)将颅骨磨薄后暴露背侧 OB, 并用石蜡油将暴露部位覆盖, 以保持湿润. 由液压推进器(FHC 公司, 精度为 1 μ m)将内盛有 0.5 mol/L 醋酸钠溶液和膀胱天蓝(2%,

用于标记记录位点)的玻璃微电极(Sutter 公司, 尖端约 1 μ m, 阻抗约 10 M Ω)垂直插入, 记录到的 MC 单位放电信号由插入玻璃微电极的银丝引出后经生物信号放大器(Dagan 公司)放大, 通过数据采集卡 micro-1401(CED 公司)A/D 转换后储存于计算机内. 动物的呼吸通过放置于腹部的呼吸换能器(HX-1, 成都泰盟科技有限公司)转换后同样送至放大器及信号采集系统. 记录完成之后, 通过微电极在记录位点给予 10 min、10 μ A 的阴极直流电刺激并将电极中的染料注入记录位点, 将动物深度麻醉后用多聚甲醛灌流并固定脑组织, 沉糖后切片, 并进行 HE 染色以判别电极记录位点是否在 MC 层, 其中一只动物的结果见图 1a.

1.2 气味刺激

气味刺激由两套独立的给气系统构成, 经过碳粉滤过后的空气首先通过流量计用于控制流速(20 ml/min), 再送至电磁阀用于控制气流的开闭, 电磁阀由 micro-1401 自带的触发开启或关闭, 每次打开时间为 1 s. 随后送至盛有气味(乙酸异戊酯、庚酮、香芹酮、庚醛等)的气味瓶(气味瓶容积为 20 ml, 气味溶液 5 ml, 浓度 1%)中. 从气味瓶出来的气体通过直径约 0.5 mm 的送气管送入动物外鼻腔内, 送气管插入鼻腔深度约 1.5 mm. 动物所在屏蔽箱内有专用抽气装置将残余气体抽走, 以防止动物对气味产生适应. 给气系统装置如图 1b 所示.

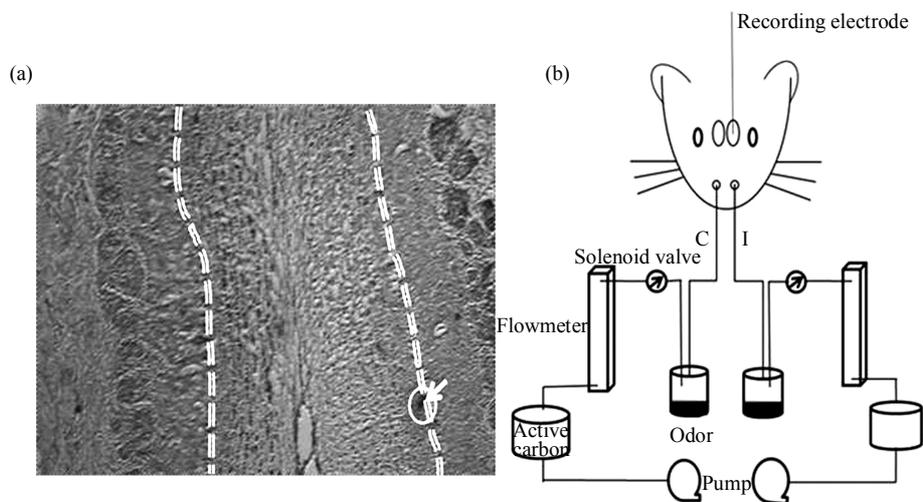


Fig. 1 An example of recording site (a) and the diagram of odor delivery system (b)

(a) The double lines outline the MC layer of the OB, and the arrow points the recording site (in the circle). (b) I: Ipsilateral; C: Contralateral.

1.3 数据记录内容及程序

在记录到 MC 单位放电信号后进行以下操作: a. 对记录位点所在 OB 的同侧鼻腔给气, 记录 MC 的反应, 重复 3 次, 相邻 2 次给气间隔为 100 s, 以防止适应, 下同; b. 对对侧鼻腔给气, 记录 MC 反应, 重复 3 次; c. 先给对侧鼻腔给气, 在给气开始经过一个时间间隔(约 0.16 s, 介于 0.01~0.32 s, 小于半个呼吸周期)后对同侧鼻腔给气, 重复 6 次, 并将 6 次记录结果平均。

1.4 数据处理

采用 spike2 软件对数据进行离线分析, 通过软件自动匹配模板的方式分离出单单位放电信号。取出同侧鼻腔刺激开始前 2 s 和后 4 s 共 6 s 的数据后, 对每 0.1 s 的数据进行放电率统计, 共可获得 60 个统计点。将刺激前 2 s 的 20 个数据点的平均值作为自发放电率数据, 由于气味刺激有一定延迟, 而且 MC 的反应一般在刺激结束后仍会持续, 所以我们将气味刺激开始后 0.5~2.5 s 内的 20 个

数据点的平均值作为反应值。统计分析使用软件 SPSS15.0 完成, 将 $P < 0.05$ 定为具有显著性差异。作图通过软件 Sigmaplot10.0 完成, 文中统计数据均用 $(\bar{x} \pm s)$ 表示。

2 结 果

2.1 MC 对同侧气味刺激的反应

将同侧鼻腔刺激开始前 2 s 的数据作为基线, 刺激开始后 0.5 s 至 2.5 s 的数据作为气味诱发反应。将同侧给气后反应放电率和基线放电率(各 20 个数据点)作 t -test, 若具有显著性差异, 且刺激前小于刺激后定为兴奋性反应(E 型, 图 2a), 刺激前大于刺激后则定为抑制性反应(I 型, 图 2b), 若无显著性差异, 则定为无明显反应(O 型, 图 2c)。在所记录到的 84 个 MC 单单位放电中, E 型、I 型和 O 型 MC 分别为 29(34.52%), 5(5.95%)和 50(59.52%)个。

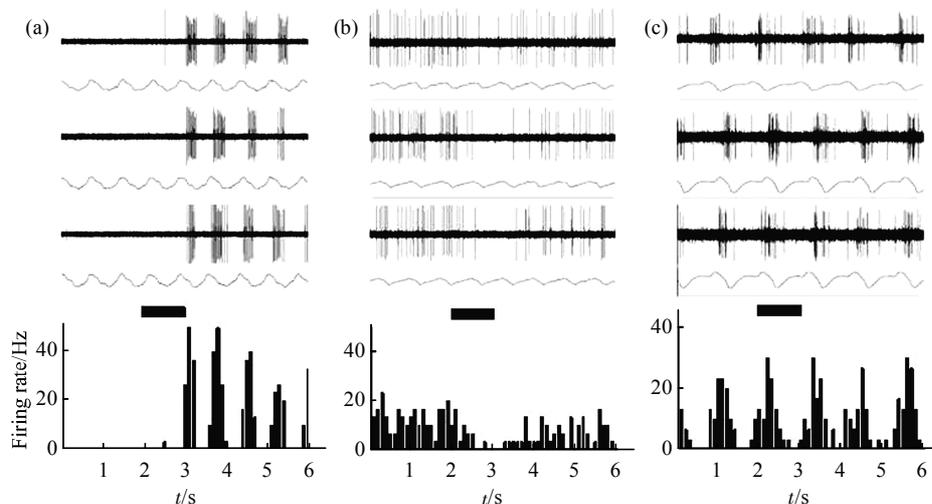


Fig. 2 Three representative response types of MC

(a) E-type. (b) I-type. (c) O-type. Three repeats of raw recordings were showed in each type of MC, and the signals under the spikes represent respiration patterns of the rat. The histogram at the bottom of each figure is the averaged data from the three repeats with a bin of 0.1 s. The black bar represents odor stimulation, as in the following figures.

2.2 MC 对对侧气味刺激的反应

在仅有对侧鼻腔给气时, 多数 E 型 MC 没有明显反应(25/29, 86.21%), 此类 MC 被定义为 E-O 型; 少数依然表现为兴奋性反应, 被定义为 E-E 型(4/29, 13.79%); 所有 5 个 I 型 MC 均表现为无明显反应(I-O 型); 而对于 O 型 MC, 多数依然表现

为无明显反应(39/50, 78.00%), 被定义为 O-O 型; 另有少数表现为兴奋性(O-E 型, 8/50, 16.00%)或抑制性(O-I 型 3/50, 6.00%)反应。

2.3 MC 在两侧鼻腔均给予刺激时的反应

为进一步研究在对侧鼻腔给予刺激的情况下, MC 对同侧鼻腔气味刺激的反应是否会发生变化,

我们在同侧鼻腔给气之前先在对侧鼻腔给气. 由于有研究表明大鼠用于比较两个鼻腔信息的时间差小于半个呼吸周期(不超过 0.8 s), 因此在本研究中我们使用该范围内的时间差来研究对侧气味刺激存在时 MC 对同侧气味反应的影响.

在 E-O 型 MC 中, 对侧鼻腔气味刺激虽然不能引起该类细胞的明显反应, 但却能调制其对同侧气味刺激的反应. 在 25 个 E-O 型 MC 中, 有 18 个 MC 记录到了完整的双侧鼻腔给气实验数据(另外 7 个细胞记录不完全), 其中多数(15/18, 83.33%)

虽然仍然表现出兴奋性反应, 但强度明显低于仅有同侧鼻腔给气时的反应. 图 3a~c 为一个代表性 MC, 在仅有同侧气味刺激时, 放电率为 36.25Hz (图 3a), 当有对侧气味存在时, 同侧气味刺激所诱发的放电率降低为 25.00 Hz(图 3c). 将所有 15 个 MC 的数据平均后发现, 这两种情况表现出显著性差异($(27.67 \pm 3.93)\text{Hz}$ vs. $(16.97 \pm 2.70)\text{Hz}$, paired *t*-test, $P < 0.01$, 图 3d). 另外 3 个 MC(3/18, 16.67%) 不再表现出兴奋性反应.

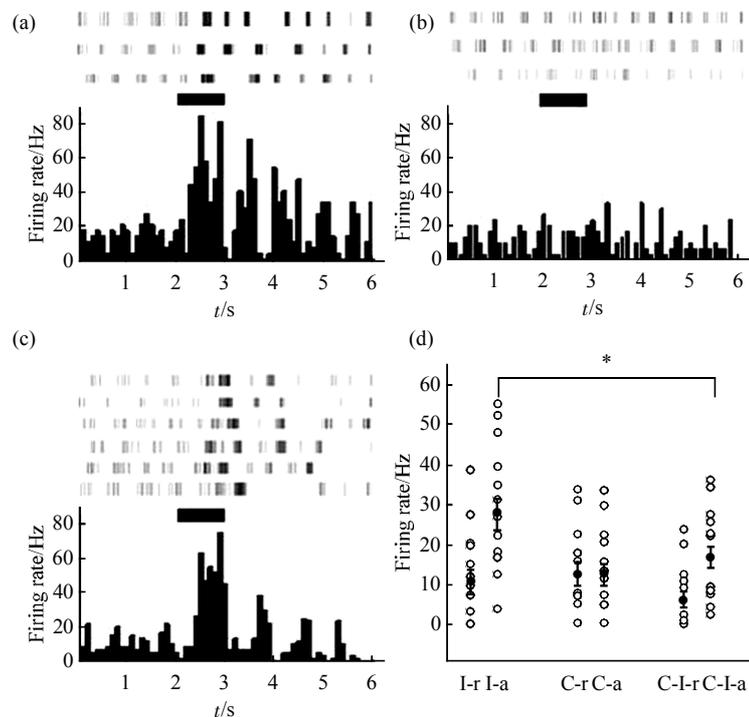


Fig. 3 Inhibitory effect of contralateral odor stimulation on E-O MC

(a) A representative MC shows excitatory response to ipsilateral stimulation. (b) This MC shows no response to contralateral stimulation. (c) This MC also shows excitatory response when both noses are stimulated with contralateral stimulation preceding the ipsilateral, but the response is weaker than the ipsilateral stimulation presented only. (d) Averaged data from all the 19 E-O MCs. I-r: Ipsilateral stimulation, at rest; I-a: Ipsilateral stimulation, activated; C-r: Contralateral stimulation, at rest; C-a: Contralateral stimulation, activated; C-I-r: Contralateral stimulation first and about 0.2 s later, ipsilateral stimulation, at rest; C-I-a: Contralateral stimulation first and 0.01~0.32 s later, ipsilateral stimulation, activated; the same as the following figure. * $P < 0.05$.

在 39 个 O-O 型 MC 中, 有 20 个 MC 记录到了完整的双侧鼻腔刺激实验数据(19 个细胞记录不完全), 其中只有少部分细胞依然无明显反应(7/20, 35.00%), 多数细胞表现出兴奋性反应(11/20, 55.00%), 图 4a~c 为一个代表性 MC 的数据, 在仅有同侧气味刺激时, 刺激前后的放电率分

别为 12.17Hz 和 13.66Hz(图 4a), 当有对侧气味存在时, 同侧气味刺激前后的放电率分别为 12.33Hz 和 16.24Hz(图 4c). 将所有 11 个 MC 的数据平均后发现, 这些细胞在没有对侧刺激存在的情况下, 放电率在刺激前后分别为 $(16.49 \pm 3.28)\text{Hz}$ 和 $(18.28 \pm 3.01)\text{Hz}$, 放电率略有增高, 增高值为

(1.79 ± 0.76)Hz; 当对侧刺激存在时, 放电率则分别为(12.65 ± 3.60)Hz 和(18.35 ± 3.63)Hz (paired *t*-test, $P < 0.001$), 放电率增高值为(5.70 ± 0.70)Hz; 两种

给气模式下放电率增加具有显著性差异, paired *t*-test, $P < 0.001$, 如图 4d 所示. 另有 2 个细胞则表现出抑制性反应(2/20, 10.00%).

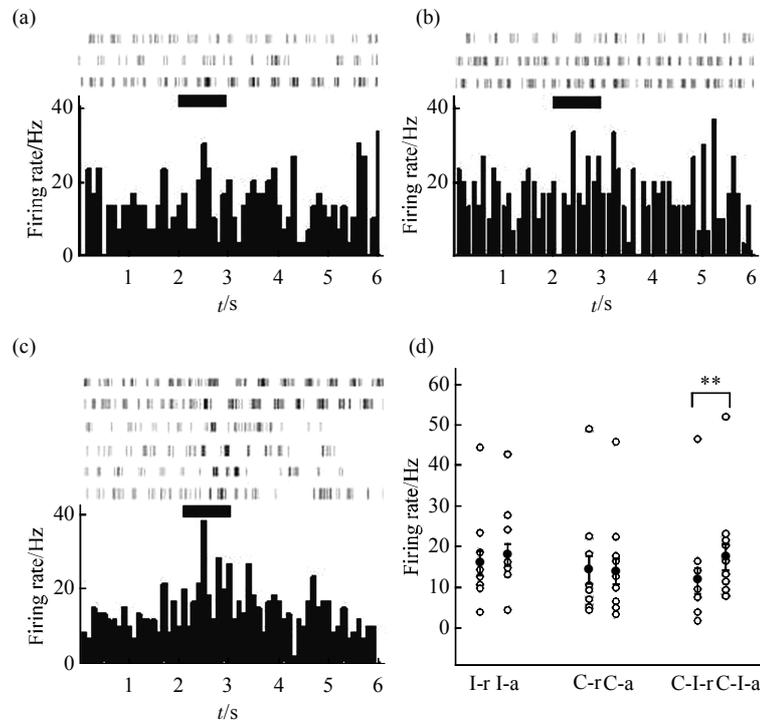


Fig. 4 Excitatory effect of contralateral odor stimulation on O-O MC

(a) Representative MC showed no response to ipsilateral (a) or contralateral stimulation (b); but it showed excitatory response when both noses were stimulated with the contralateral stimulation preceding the ipsilateral (c). (d) Averaged data from all the 11 E-O MC, $**P < 0.0001$.

3 讨 论

作为嗅觉系统的第一神经中枢, OB 接受来自鼻腔内嗅感神经元的外周信息, 也受到更高级中枢的下行调控, 同时其内部复杂的神经环路也具有信息处理的功能, 因此能对气味信息进行多维编码^[10-11]. 现有的研究表明, OB 具有对气味特性编码的能力, 这种能力可以通过气味刺激在其嗅小球层所激活的活动模式以及 MC 的放电模式来实现^[12-13]. 我们最近的研究结果表明, OB 能独立于脑状态对气味信息进行编码, 将其所接受到的信息真实可靠地传送到高级中枢^[4]. 然而, 关于 OB 是否能够通过比较两侧鼻腔信息的方式编码气味空间信息的问题一直存在争论. 一方面, 双侧鼻腔的嗅感神经元对 OB 均为单边同侧投射, 无法对 OB 直接提供两侧鼻腔的信息; 但另一方面, OB 可以接受来自对

侧高级嗅觉中枢 AON 的投射, 从而间接接受对侧鼻腔的信息^[15-16]. 在本研究中, 我们记录到了一部分 MC, 它们在有对侧鼻腔气味刺激时对同侧气味刺激的反应明显减弱, 表明一侧 OB 的活动能受到对侧信息的影响, 同时, 提示这类细胞具有比较双侧鼻腔信息进行气味空间信息编码的能力.

Yan 等^[17]近期研究揭示了左右 OB 相互影响可能的神经机制: 对侧 OB 可以先将信息送至 AON, 再传至同侧 OB 颗粒细胞, 由同侧颗粒细胞抑制 MC. 本研究中所观察到的能受到对侧抑制的 MC 可能由该机制所调控. 然而, Kikuta 等^[9]在 AON 记录到了对同侧刺激兴奋性反应、对侧刺激抑制性反应的神经元, 并将这类神经元定义为“E-I”型, 认为这类细胞能编码气味空间信息. 他们在 OB 中只记录到了同侧兴奋、对侧无明显反应的“E-O”型细胞, 这与本研究结果类似^[9]. 但是由于他们没有对这类细胞进行进一步的研究, 而直接据此认为

OB 不具备编码气味空间信息的能力. 从本研究结果来看, 即使是“E-O”型细胞, 在对侧气味刺激存在的情况下也能影响其对同侧鼻腔气味刺激的反应. 综合我们以及 Kikuta 等的研究, 我们认为 OB 具有编码气味空间信息的能力, 而且该能力在 AON 得到了进一步的强化.

本研究另外一个很有趣的发现是, 有一部分 MC 在同侧以及对侧气味刺激单独存在时并不表现出明显反应, 但是在同侧刺激之前先给予对侧鼻腔刺激则表现出明显的兴奋性反应. 该结果提示对侧气味刺激对同侧 OB 某些 MC 的反应具有强化作用, 可能存在某一神经环路介导该强化效应. 该现象在使用钙成像技术对 OB 的研究中也有发现, 即对侧气味存在时能够强化 OB 对同侧气味反应的对照比^[18]. 然而, 目前并没有任何证据揭示该类现象的神经生物学机制. 有待于在以后的研究中使用病毒标记、转基因动物并结合在体电生理记录的方式对该问题进行细致探讨.

早在 1964 年, von Bekesy^[4]就提出嗅觉系统可能使用类似于听觉系统的方法, 通过比较气味到达两个鼻腔的浓度和时间差异信息进行气味方位编码. 在过去的四十多年, 关于听觉系统如何使用双耳信息差进行编码的神经机制已经获得了长足发展. 这些研究表明, 在听觉系统上橄榄复合体的神经元由于能接受来自两侧耳蜗核的神经投射而读取双耳的时间和强度信息差, 在神经投射向更高级听觉中枢传递的过程中, 比较重要的听觉信息处理中枢如下丘和初级听皮层等均能对该信息差进行进一步更加精细地加工和处理, 最终形成具体的方位感知^[2]. 然而, 关于嗅觉如何使用两侧鼻腔的信息进行方位编码的神经机制研究目前还处于起步阶段. 和听觉系统神经投射不同, 虽然 OB 只能接受来自同侧鼻腔嗅感神经元信息的输入, 但由于两侧 OB 之间可以通过间接联系的方式相互作用, 可能正是这种独特的神经连接赋予了 OB 编码气味空间信息的能力^[7]. 在嗅球以上的更高级嗅觉中枢, 除 AON 具有较强识别两侧鼻腔信息能力外^[8-9], 其他中枢如梨状皮层和内嗅皮层等是否具有该能力至今未见报道. 在以后研究中, 针对这些脑区探讨其对来自两侧鼻腔信息的处理方式, 将有助于我们进一步对中枢神经系统气味空间信息神经编码策略的理解.

参 考 文 献

- [1] Gottfried J A. A truffle in the mouth is worth two in the bush: odor localization in the human brain. *Neuron*, 2005, **47**(4): 473-476
- [2] Horvath D, Lesica N A. The effects of interaural time difference and intensity on the coding of low-frequency sounds in the Mammalian midbrain. *J Neurosci*, 2011, **31**(10): 3821-3827
- [3] Frasnelli J, Charbonneau G, Collignon O, *et al.* Odor localization and sniffing. *Chem Senses*, 2009, **34**(2): 139-144
- [4] von Bekesy G. Olfactory analogue to directional hearing. *J Appl Physiol*, 1964, **19**: 369-373
- [5] Rajan R, Clement J P, Bhalla U S. Rats smell in stereo. *Science*, 2006, **311**(5761): 666-670
- [6] Arzi A, Sobel N. Spatial perception: time tells where a smell comes from. *Curr Biol*, 2010, **20**(13): 563-564
- [7] Gardiner J M, Atema J. The function of bilateral odor arrival time differences in olfactory orientation of sharks. *Curr Biol*, 2010, **20**(13): 1187-1191
- [8] Kikuta S, Kashiwadani H, Mori K. Compensatory rapid switching of binasal inputs in the olfactory cortex. *J Neurosci*, 2008, **28**(46): 11989-11997
- [9] Kikuta S, Sato K, Kashiwadani H, *et al.* Neurons in the anterior olfactory nucleus pars externa detect right or left localization of odor sources. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, **107**(27): 12363-12368
- [10] Wilson R I, Mainen Z F. Early events in olfactory processing. *Annu Rev Neurosci*, 2006, **29**: 163-201
- [11] 李安安, 饶小平, 吴瑞琪, 等. 磁共振脑功能成像在小动物嗅觉研究中的应用. *生物化学与生物物理进展*, 2010, **37**(1): 14-21
Li A A, Rao X P, Wu R Q, *et al.* *Prog Biochem Biophys*, 2010, **37**(1): 14-21
- [12] Xu F, Liu N, Kida I, *et al.* Odor maps of aldehydes and esters revealed by functional MRI in the glomerular layer of the mouse olfactory bulb. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2003, **100**(19): 11029-11034
- [13] Gervais R, Buonviso N, Martin C, *et al.* What do electrophysiological studies tell us about processing at the olfactory bulb level?. *J Physiol Paris*, 2007, **101**(1-3): 40-45
- [14] Li A, Gong L, Xu F. Brain-state-independent neural representation of peripheral stimulation in rat olfactory bulb. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, **108**(12): 5087-5092
- [15] Imai T, Sakano H. Interhemispheric olfactory circuit and the memory beyond. *Neuron*, 2008, **58**(4): 465-467
- [16] Li A, Gong L, Liu Q, *et al.* State-dependent coherences between the olfactory bulbs for delta and theta oscillations. *Neurosci Lett*, 2010, **480**(1): 44-48
- [17] Yan Z, Tan J, Qin C, *et al.* Precise circuitry links bilaterally symmetric olfactory maps. *Neuron*, 2008, **58**(4): 613-624
- [18] Singer B H, Kim S, Zochowski M. Binaral interaction and centrifugal input enhances spatial contrast in olfactory bulb activation. *European J Neuroscience*, 2007, **25**(2): 576-586

Mitral Cells of Olfactory Bulb Are Capable of Encoding Odor Location*

LI Xiang^{1,3}, LI An-An¹, GONG Ling^{1,3}, LIU Qing^{1,3}, XU Fu-Qiang^{1,2**}

¹ Wuhan Magnetic Resonance Center, State Key Laboratory of Magnetic Resonance and Atomic and Molecular Physics, Wuhan Institute of Physics and Mathematics, The Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430071, China;

² Wuhan National Laboratory for Optoelectronics, Wuhan 430074, China;

³ Graduate University of The Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract One of the most important properties of a stimulus is its location. The behavioral studies indicate that animals can perceive odor locations by comparing the time/concentration differences produced at the two nostrils. However, it is still controversial that the olfactory bulb, which is the first center in olfactory pathway, has the ability to encode the odor location information. To clarify the debate, we compared the responses of 84 mitral cells to three different odor stimulation modes in present study: odor to ipsilateral nose only, to contralateral nose only, and to both noses with the contralateral stimulation preceding the ipsilateral. We found that 29 cells showed excitatory responses to ipsilateral odor stimulation, and 18 of them showed no response to contralateral stimulation. However, the presence of the contralateral odor stimulation could significantly suppress the responses elicited by ipsilateral odor stimulation. In addition, 50 of the 84 cells showed no response when the ipsilateral or contralateral odor stimulation presented alone, but 11 of them showed excitatory responses when the odor stimulation presented to both noses with contralateral stimulation preceding the ipsilateral. The results indicate that the mitral cells of the olfactory bulb have the ability to encode the time difference of the odor arriving at the two nostrils, and that the contralateral odor stimulation can enhance the response through unknown neuronal pathways.

Key words space location, mitral cell, olfactory bulb, olfaction

DOI: 10.3724/SP.J.1206.2011.00173

*This work was supported by grants from The National Natural Science Foundation of China (30788002, 20921004), 100 Talents Program of The Chinese Academy of Sciences (08B1021001), Wuhan National Laboratory for Optoelectronics (Z08004) and Wuhan Institute of Physics and Mathematics of CAS(08K1011001).

**Corresponding author.

Tel: 86-27-87197091, E-mail: fuqiang.xu@wipm.ac.cn

Received: April 20, 2011 Accepted: August 11, 2011