

DOI:10.11937/bfyy.201511022

AtGDPD-Like 6 和 AtGDPD-Like 7 基因启动子表达特性及 AtGDPD-Like 6 蛋白定位

王 崇, 程 玉 祥

(东北林业大学 林木遗传育种国家重点实验室, 黑龙江 哈尔滨 150040)

摘 要:以野生型(Col-0)拟南芥为试材,采用 RT-PCR 法,研究 AtGDPDL6 和 AtGDPDL7 基因组织表达特性。以 ProAtGDPDL6::GUS 和 ProAtGDPDL7::GUS 转基因拟南芥为试材,采用 GUS 组织化学染色法,研究 AtGDPDL6 和 AtGDPDL7 基因启动子表达模式,并以 Pro35S::AtGDPDL6-GFP 转基因拟南芥为试材,采用激光共聚焦显微镜进行荧光观察,研究 AtGDPDL6 蛋白的细胞内定位。结果表明:AtGDPDL6 基因在拟南芥花组织中特异表达;AtGDPDL7 基因在花和角果中特异表达。AtGDPDL6 和 AtGDPDL7 基因特异表达在拟南芥成熟的花粉囊和柱头中。AtGDPDL6 蛋白定位于细胞膜和细胞壁区域。

关键词:拟南芥;GDPD-Like;表达模式;蛋白定位

中图分类号:Q 945 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2015)11-0090-05

甘油磷酸二酯磷酸二酯酶(glycerophosphodiester phosphodiesterase,GDPD)催化甘油磷酸二酯类物质水

第一作者简介:王崇(1989-),男,黑龙江哈尔滨人,硕士研究生,研究方向为林木遗传育种。E-mail:nefuwangchong@163.com.

责任作者:程玉祥(1972-),男,教授,现主要从事树木分子遗传与育种等研究工作。E-mail:chengyuxiang@nefu.edu.cn.

基金项目:国家“863”计划课题资助项目(2013AA102702)。

收稿日期:2015-01-23

解为甘油-3-磷酸(G-3-P)和相对应的醇类。GDPD 家族蛋白在大肠杆菌中最先被发现,其代谢是大肠杆菌获取碳和磷营养的主要途径^[1-2]。之后,GDPD 家族基因被证实广泛地存在于细菌、酵母、动植物和人类当中^[3-5]。此外,植物界还包含一个与 GDPD 类似的基因家族 GDPD-Like(GDPDL)。该家族基因是植物界所特有的,在藻类、苔藓、蕨类及种子植物中均被发现。与传统 GDPD 蛋白不同,GDPDL 蛋白包含 2 个非典型 GDPD

[18] Bennett M D, Leitch I J, Price H J, et al. Comparison of *Caenorhabditis* (100 Mb) and *Drosophila* (175 Mb) using flow cytometry show genome size in *Arabidopsis* to be (157 Mb) and thus 25% larger than the *Arabidopsis* Ge-

nome Initiative estimate of 125 Mb[J]. *Ann Bot*, 2003, 91: 547-557.

[19] 弓娜,田新民,周香艳,等. 流式细胞术在植物学研究中的应用-检测植物核 DNA 含量和倍性水平[J]. *中国农业通报*, 2011, 27(9): 21-27.

Estimation of Genome Size of *Cymbidium faberi* Rolfe

WANG Chen-ying^{1,2}, ZHANG Kun³, LIANG Fang⁴, CUI Bo⁴, MA Run-lin⁵

(1. College of Life Science, Zhengzhou Normal University, Zhengzhou, Henan 450044; 2. Molecular Biology Laboratory, Zhengzhou Normal University, Zhengzhou, Henan 450044; 3. College of Life Science, Heilongjiang University, Harbin, Heilongjiang 150080; 4. Institute of Bioengineering, Zhengzhou Normal University, Zhengzhou, Henan 450044; 5. Institute of Genetics and Development Biology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101)

Abstract: Taking *Cymbidium faberi* as material, using *D. officinale* Kimura et Migo as an external reference, flow cytometry measurements were performed when the genome size of *Cymbidium faberi* was estimated. The results showed that, the estimated genome size of *C. faberi* was (4.39 ± 0.12) Gb, or the content of 2C DNA was about 8.98 pg. The present study described a modified method of genome size analysis by using flow cytometry in *C. faberi*. The data available of DNA content obtained in this study was helpful to the future genome sequencing research.

Keywords: *Cymbidium faberi*; genome size; flow cytometry; *Dendrobium officinale*

结构域^[6]。报道显示拟南芥 *GDPDL1* 所编码蛋白的 GDPD 酶活性较低^[6],这暗示 GDPDL 很可能是一类新的未被鉴定的酯酶,其参与的生物学功能可能不同于经典 GDPD 蛋白的功能。

拟南芥 *GDPDL* 基因家族共包括 7 个成员(*AtGDPDL1*~7)。报道显示,*AtGDPDL3* 定位于质膜,该基因突变体 *shr3* 表现出严重的根毛发育缺陷^[7]。此外,在 *AtGDPDL3* 和 *AtGDPDL4* 双突变体 *shr3sol1* 中细胞壁各组分含量明显异常^[8]。这些结果表明拟南芥 *GDPDL* 家族基因很可能参与植物细胞壁合成或细胞壁重塑。该研究通过 RT-PCR 试验,鉴定了 *AtGDPDL6* 和 *AtGDPDL7* 基因的转录表达特性。同时,通过融合 *GUS* 报告基因,对 *AtGDPDL6* 和 *AtGDPDL7* 基因启动子的表达模式进行了研究。此外,利用 Pro35S::*AtGDPDL6*-GFP 拟南芥转基因植株,初步分析了 *AtGDPDL6* 蛋白的定位。

1 材料与方法

1.1 试验材料

拟南芥野生型(Col-0)作为植物材料,并用于遗传转化。相关拟南芥转基因植株分别命名为 Pro*AtGDPDL6*::*GUS*、Pro*AtGDPDL7*::*GUS* 和 Pro35S::*AtGDPDL6*-GFP。

植物总 RNA 提取选用 pBIOZOL Reagent (Bioflux 公司)。cDNA 第一链的合成使用 PrimeScript RT reagent Kit with gDNA Eraser (Takara 公司)。高保真 DNA 聚合酶使用 KOD Plus (Toyobo 公司)。DNA 胶内回收用 Silica Bead DNA Gel Extraction Kit (Thermo Scientific 公司)。质粒提取使用 E. Z. N. A Plasmid Mini Kit I (Omega 公司)。

1.2 试验方法

1.2.1 拟南芥栽培与遗传转化 消毒的拟南芥种子于 4℃ 春化 2~4 d,播种在含 1% 蔗糖的 1/2MS 培养基上萌发,生长 7 d 的幼苗移栽到土中。移栽的拟南芥幼苗置于长日照环境(16 h 光照/8 h 黑暗)培养,环境温度 20~23℃,光照强度 80~120 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。约 8 周龄开花期的拟南芥用于遗传转化,拟南芥遗传转化采用浸花法^[9]。

1.2.2 植物总 RNA 和基因组 DNA 的提取及 cDNA 第一链合成 拟南芥总 RNA 的提取与 cDNA 第一链合成参照各试剂盒产品说明书。拟南芥基因组 DNA 提取采用 CTAB 法^[10]。

1.2.3 RT-PCR 扩增 以野生型拟南芥根、莲座叶、茎生叶、茎、花和角果 6 个组织的总 cDNA 为模板,通过 RT-PCR 分析 *AtGDPDL6* 和 *AtGDPDL7* 基因的表达特性。*ACT2* 为内参基因,各基因所用引物如下:*ACT2*,5'-CCCAGTGTGTTGTTGGTAGGCCAAGAC-3'和 5'-CATAGCGGGAGAGTTAAAGGTCTC-3';*AtGDPDL6*,5'-GAAGCACAACCTACCAGCTATTCC-3'和 5'-

CCTATATGAGGTTATATGGTGTG-3';*AtGDPDL7*,5'-GGCCCCAAGCTTCCGTTTTTCT-3'和 5'-CCAACAACGGCAGGCTCTTGTC-3'。扩增体系:13.5 μL ddH₂O,2 μL dNTPs(2 mM),2 μL 10×*Taq* Buffer,上下游引物(10 μM)各 0.5 μL ,cDNA 模板 1 μL ,*Taq* DNA 聚合酶 1 μL 。PCR 扩增程序:预变性,94℃ 3 min;循环扩增,94℃ 30 s,60℃ 30 s,72℃ 30 s;后延伸,72℃ 7 min。*ACT2* 基因扩增 25 个循环,*AtGDPDL6*、*AtGDPDL7* 基因扩增 33 个循环。

1.2.4 植物表达载体构建 植物表达载体构建采用 Gateway 系统(Invitrogen 公司)。扩增的 *AtGDPDL6* 和 *AtGDPDL7* 启动子片段以及 *AtGDPDL6* 完整编码区片段从胶内回收后,连接插入 Gateway 入门载体 pENTR/SD/D-TOPO vector (Invitrogen 公司)。2.5 μL 连接体系:0.5 μL TOPO Vector,0.5 μL Salt Solution,1 μL DNA 片段(40 ng),0.5 μL ddH₂O。将含基因片段的入门载体与 pGWB3 和 pGWB5 植物表达载体进行 LR 交换反应。3 μL LR 反应体系:1 μL 含基因片段的 TOPO 质粒(150 ng),0.5 μL pGWB 载体(50 ng),0.5 μL LR Enzyme Mix II (Invitrogen 公司),1 μL ddH₂O。LR 反应条件为 22℃、2 h。

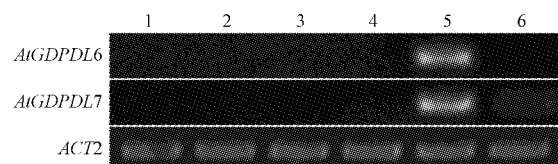
1.2.5 GUS 组织化学染色 将植物组织浸没在 GUS 染液中真空脱气 5 min,于 37℃ 水浴 8~10 h。染色结束后加入 70% 乙醇于 37℃ 下脱色 12~16 h,观察拍照。

1.2.6 GFP 荧光检测 在 1/2MS 培养基上萌发 5 d 的幼苗被用于 GFP 荧光检测。使用 Zeiss LSM700 激光共聚焦显微镜进行 GFP 荧光观察和拍照,激发波长设定为 488 nm。

2 结果与分析

2.1 *AtGDPDL6* 和 *AtGDPDL7* 组织转录表达特性

由图 1 可知,*AtGDPDL6* 和 *AtGDPDL7* 基因主要在花器官高丰度转录表达,而在角果内有微量转录表达。这些结果显示,*AtGDPDL6* 基因在拟南芥花组织中特异表达,*AtGDPDL7* 基因在拟南芥花和角果中特异表达。



注:1~6 分别为根、莲座叶、茎生叶、茎、花和角果。

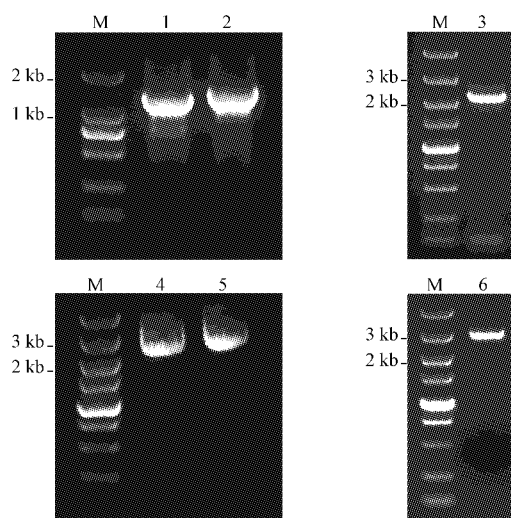
Note: Lane 1-6 indicate root, rosette leaf, cauline leaf, stem, flower and silique respectively.

图 1 *AtGDPDL6* 和 *AtGDPDL7* 基因转录表达分析

Fig. 1 Analysis of *AtGDPDL6* and *AtGDPDL7* transcription levels

2.2 ProAtGDPDL6/7::GUS 和 Pro35S::AtGDPDL6-GFP 载体构建及拟南芥转基因

用 PlantCARE(<http://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html/>)分析 *AtGDPDL6* 和 *AtGDPDL7* 基因启动子区域,分别选定 1 325 bp 和 1 477 bp,而 *AtGDPDL6* 基因全长 CDS 序列为 2 262 bp。分别以野生型拟南芥的基因组 DNA 和 cDNA 为模板,PCR 扩增得到相应的 DNA 片段(图 2),插入到 pENTR/SD/D-TOPO。DNA 测序表明,目的 DNA 片段成功连接到 pENTR/SD/D-TOPO 载体,重组目的质粒 pENTR/SD/D-TOPO-ProAtGDPDL6/7 和 pENTR/SD/D-TOPO-AtGDPDL6 大小分别符合预计 4.1 kb 和 4.9 kb(图 2)。



注:M, DNA marker;1~2, *AtGDPDL6/7* 启动子的 PCR 产物;3, *AtGDPDL6* 全长编码区 PCR 产物;4~5, pENTR/SD/D-TOPO-ProAtGDPDL6/7; 6, pENTR/SD/D-TOPO-AtGDPDL6。

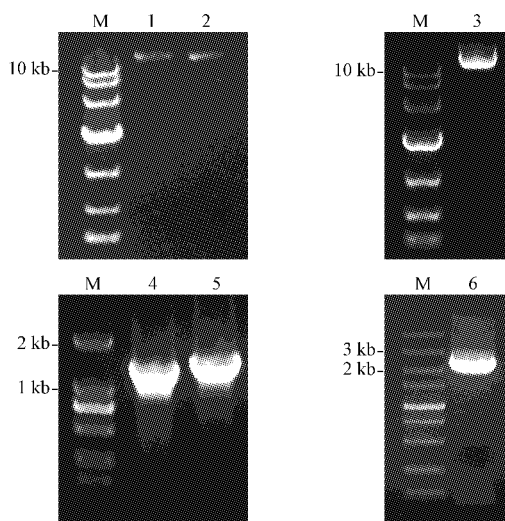
Note: M is DNA marker; 1-2 indicate the fragments of *AtGDPDL6/7* promoters and 3 indicate *AtGDPDL6* coding region by PCR amplification; 4-5 indicate pENTR/SD/D-TOPO-ProAtGDPDL6/7 and 6 indicate pENTR/SD/D-TOPO-AtGDPDL6.

图 2 *AtGDPDL6/7* 启动子和

AtGDPDL6 编码区的 pENTR/SD/D-TOPO 载体构建

Fig. 2 Construction of pENTR/SD/D-TOPO-ProAtGDPDL6/7 and pENTR/SD/D-TOPO-AtGDPDL6 vectors

通过 LR 重组反应将 pENTR/SD/D-TOPO 载体上 ProAtGDPDL6/7 和 AtGDPDL6 片段分别同源重组到植物表达载体 pGWB3 和 pGWB5 上。以重组质粒为模板分别使用 ProAtGDPDL6/7 和 AtGDPDL6 引物进行 PCR 扩增鉴定,得到的特异 DNA 片段长度与目标 DNA 片段大小相符(图 3)。这显示构建了 ProAtGDPDL6/7::GUS 和 Pro35S::AtGDPDL6-GFP 植物表达载体。把构建的植物表达载体,转化 GV3101 农杆菌,用于拟南芥遗传转化。



注:M, DNA marker;1~2 pGWB3-ProAtGDPDL6/7;3, pGWB5-AtGDPDL6; 4~6, pGWB3-ProAtGDPDL6/7 和 pGWB5-AtGDPDL6 重组质粒 PCR 鉴定。

Note: M, DNA marker; 1-2 Indicate electrophoresis of pGWB3-ProAtGDPDL6/7, 3 indicate pGWB5-AtGDPDL6 vector; 4-6 indicate the assay of pGWB3-ProAtGDPDL6/7 and pGWB5-AtGDPDL6 vector by PCR amplification.

图 3 pGWB3-ProAtGDPDL6/7 和 pGWB5-AtGDPDL6 植物表达载体构建

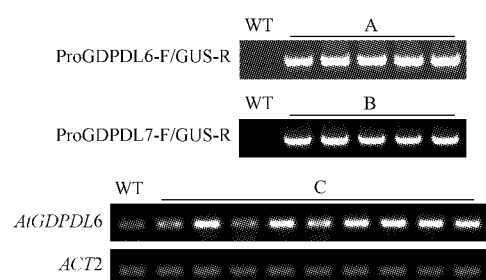
Fig. 3 Construction of pGWB3-ProAtGDPDL6/7 and pGWB5-AtGDPDL6 plant expression vectors.

2.3 ProAtGDPDL6/7::GUS 和 Pro35S::AtGDPDL6-GFP 转基因植株鉴定

采用浸花法对野生型拟南芥遗传转化,用卡那霉素抗性筛选获得 ProAtGDPDL6::GUS、ProAtGDPDL7::GUS 和 Pro35S::AtGDPDL6-GFP 的抗性植株分别为 5、5、9 棵。以其提取的基因组 DNA 为模板,使用 ProAtGDPDL6/7 上游引物和 GUS 基因下游引物进行 PCR 扩增鉴定。结果如图 4A、B 所示,野生型拟南芥无扩增带,在 ProAtGDPDL6/7::GUS 转基因拟南芥各株系中均可见特异带,表明 ProAtGDPDL6/7::GUS 已转入拟南芥基因组。对 11 棵 Pro35S::AtGDPDL6-GFP 转基因植株 *AtGDPDL6* 基因转录水平分析显示,大多数转基因植株的 *AtGDPDL6* 基因转录水平显著高于野生型对照(图 4C)。这表明 *AtGDPDL6-GFP* 在这些转基因植株中达到过量表达。

2.4 *AtGDPDL6* 和 *AtGDPDL7* 启动子组织表达特性

对 ProAtGDPDL6/7::GUS 转基因材料 GUS 组织化学染色,结果显示 GUS 活性集中在拟南芥成熟花粉囊上(图 5)。另外,雌蕊花柱和未成熟角果也存在微量 GUS 活性(图 5)。显微镜进一步观察表明,授粉后雌蕊柱头处 GUS 活性极有可能来自于柱头表面附着的花粉以及萌发的花粉管。此外,在 ProAtGDPDL6/7::GUS



注: WT, 野生型; A, 5 个 ProAtGDPDL6::GUS 转基因独立株系; B, 5 个 ProAtGDPDL7::GUS 转基因独立株系; C, 9 个 Pro35S::AtGDPDL6-GFP 转基因独立株系。

Note: WT, wild type; A, five independent ProAtGDPDL6::GUS transgenic lines; B, five independent ProAtGDPDL7::GUS transgenic lines; C, nine independent Pro35S::AtGDPDL6-GFP transgenic lines.

图 4 ProAtGDPDL6/7::GUS 和 Pro35S::AtGDPDL6-GFP 转基因植株鉴定

Fig. 4 The identification of ProAtGDPDL6/7::GUS and Pro35S::

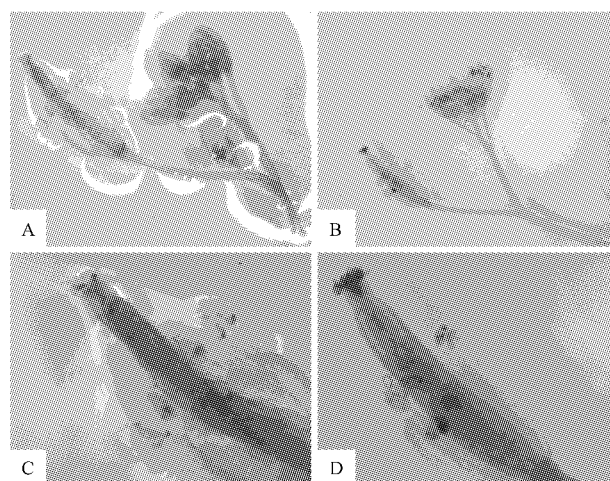
AtGDPDL6-GFP transgenic plants by PCR amplification

using their genomic DNA as the templates

转基因植株根、莲座叶、茎生叶和茎中均没检测到 GUS 活性。*AtGDPDL6* 和 *AtGDPDL7* 基因启动子的组织表达模式与 RT-PCR 方法检测的 *AtGDPDL6* 和 *AtGDPDL7* 基因组织转录表达水平, 呈现基本一致。这些结果表明, *AtGDPDL6* 和 *AtGDPDL7* 基因在成熟的花粉内特异地表达。

2.5 AtGDPDL6-GFP 融合蛋白的细胞内定位

拟南芥基因组数据库 (TAIR) 提供的蛋白定位预测数据显示, *AtGDPDL6* 和 *AtGDPDL7* 可能定位于细



注: A, C, ProAtGDPDL6::GUS 植物材料; B, D, ProAtGDPDL7::GUS 植物材料。

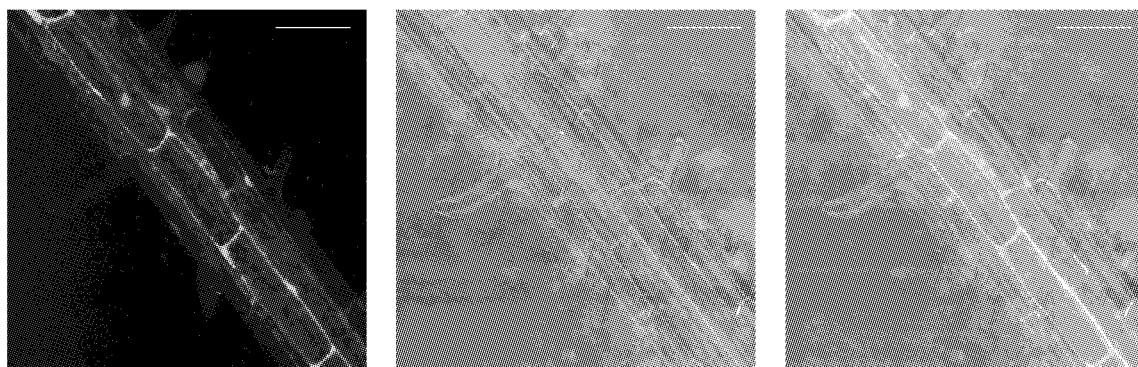
Note: A, C, ProAtGDPDL6::GUS transgenic line; B, D, ProAtGDPDL7::GUS transgenic line.

图 5 ProAtGDPDL6/7::GUS 转基因拟南芥 GUS 组织化学染色

Fig. 5 The histochemical staining of ProAtGDPDL6/7::

GUS transgenic Arabidopsis plants

胞壁或细胞膜上。用激光共聚焦显微镜分析 Pro35S::AtGDPDL6-GFP 转基因材料, 由图 6 可知, GFP 荧光主要集中于细胞壁和细胞膜区域。然而, 还观察到少量荧光存在于细胞内的类似内质网区域。这个部位的 GFP 荧光推测可能是由未加工的成熟 AtGDPDL6 蛋白滞留在分泌路径内发出的。



注: 白色标尺表示 50 μm 。

Note: Bar=50 μm .

图 6 AtGDPDL6-GFP 蛋白的细胞内定位

Fig. 6 The subcellular localization of AtGDPDL6-GFP

3 讨论

GDPD-Like 基因是植物界特有的一类小基因家族。然而, 人们对植物 *GDPD-Like* 家族基因的生理功能和代谢途径了解甚少, 这引起学者对该基因家族的关注。

在拟南芥中 *GDPD-Like* 基因家族有 7 个成员^[6], 其中 *AtGDPDL3* 基因突变体 *shv3* 表现出严重的根毛发育缺陷^[7]。而 *AtGDPDL3* 基因在拟南芥根组织中高丰度表达, 特别是根毛细胞上^[8]。在该研究中 RT-PCR 结果显示, 拟南芥 *AtGDPDL6* 和 *AtGDPDL7* 基因在拟南芥花

器官中特异表达。进一步鉴定其启动子特性,结果表明 *AtGDPDL6* 和 *AtGDPDL7* 基因特异性地表达在花粉细胞上。这些结果暗示, *AtGDPDL6* 和 *AtGDPDL7* 基因可能参与成熟花粉的形成及其受精后花粉管的萌发。

根毛与花粉管的发育属于典型的细胞壁极性生长模型,这种极性生长使细胞在十几小时之内,向特定方向生长十几倍的细胞长度^[11]。在这种复杂而且动态的过程中,细胞壁一直保持快速的合成和重塑^[12-14]。*AtGDPDL3* 蛋白已被证实定位于细胞膜,并可能参与细胞壁的合成和重塑^[8]。该结果初步表明, *AtGDPDL6* 蛋白定位于细胞膜或细胞壁。综合 *AtGDPDL6* 和 *AtGDPDL7* 组织表达模式和蛋白细胞内定位的结果,提示该基因很可能在花粉管的生长也起重要作用。然而, *AtGDPDL6* 和 *AtGDPDL7* 遗传功能需要通过其基因突变体进一步鉴定。

参考文献

- [1] Larson T, Ehrmann M, Boos W, et al. Periplasmic glycerophosphodiester phosphodiesterase of *Escherichia coli*, a new enzyme of the *glp* regulon [J]. The Journal of Biological Chemistry, 1983, 258(9): 5428-5432.
- [2] Tommassen J, Eglmeier K, Cole S, et al. Characterization of two genes, *glpQ* and *ugpQ*, encoding glycerophosphoryl diester phosphodiesterases of *Escherichia coli* [J]. Molecular and General Genetics, 1991, 226(1-2): 321-327.
- [3] Paltauf F, Zinser E, Daum G, et al. Utilization of exogenous glycerophosphodiester and glycerol-3-phosphate by inositol-starved yeast, *Saccharomyces uvarum* [J]. Biochimica et Biophysica Acta, 1985, 835(2): 322-330.
- [4] Van der Rest B, Boisson A, Gout E, et al. Glycerophosphocholine metabolism in higher plant cells [J]. Plant Physiology, 2002, 130(1): 244-255.
- [5] Lloyd-Davies K, Michell R, Coleman R, et al. Glycerolphosphorylcholine phosphodiesterase in rat liver [J]. The Biochemical Journal, 1972, 127(2): 357-368.
- [6] Cheng Y, Zhou W, Sheery E, et al. Characterization of the *Arabidopsis* glycerophosphodiester phosphodiesterase (GDPD) family reveals a role of the plastid-localized AtGDPD1 in maintaining cellular phosphate homeostasis under phosphate starvation [J]. The Plant Journal, 2011, 66(5): 781-795.
- [7] Jones M, Ravmond M, Smirnov N, et al. Analysis of the root-hair morphogenesis transcriptome reveals the molecular identity of six genes with roles in root-hair development in *Arabidopsis* [J]. The Plant Journal, 2006, 45(1): 83-100.
- [8] Hayashi S, Ishii T, Matsunaga T, et al. The glycerophosphoryl diester phosphodiesterase-like proteins SHV3 and its homologs play important roles in cell wall organization [J]. Plant and Cell Physiology, 2008, 49(10): 1522-1535.
- [9] Clough S, Bent A. Floral dip: a simplified method for *Agrobacterium*-mediated transformation of *Arabidopsis thaliana* [J]. The Plant Journal, 1998, 16(6): 735-743.
- [10] Springer N. Isolation of plant DNA for PCR and genotyping using organic extraction and CTAB [J]. Cold Spring Harbor Protocols, 2010(11): 1228-1229.
- [11] Cole R, Fowler J. Polarized growth: maintaining focus on the tip [M]. Current Opinion in Plant Biology, 2006, 9(6): 579-588.
- [12] Carol R, Dolan L. Building a hair: tip growth in *Arabidopsis thaliana* root hairs [J]. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, 2002, 357(1422): 815-821.
- [13] Feijo J, Costa S, Prado A, et al. Signalling by tips [J]. Current Opinion in Plant Biology, 2004, 7(5): 589-598.
- [14] Monteiro D, Castanho Coelho P, Rodrigues C, et al. Modulation of endocytosis in pollen tube growth by phosphoinositides and phospholipids [J]. Protoplasma, 2005, 226(1-2): 31-38.

The Expression Patterns of *Arabidopsis thaliana* GDPDL6 and GDPDL7 and the Subcellular Localization of GDPDL6

WANG Chong, CHENG Yu-xiang

(State Key Laboratory of Tree Genetics and Breeding, Northeast Forestry University, Harbin, Heilongjiang 150040)

Abstract: Using wild type (Col-0) *Arabidopsis thaliana* as plant materials, the expression pattern of *AtGDPDL6* and *AtGDPDL7* was studied by RT-PCR. Using the Pro*AtGDPDL6*::GUS and Pro*AtGDPDL7*::GUS transgenic plants as plant materials, the expression pattern of *AtGDPDL6* and *AtGDPDL7* promoter were studied by GUS activity staining. Using the Pro35S::*AtGDPDL6*-GFP transgenic plants as plant materials, the subcellular localization of GDPDL6 was studied by fluorescence microscopy. The results showed that *AtGDPDL6* was specifically expressed in flowers, and *AtGDPDL7* was expressed in flowers and siliques; Pro*AtGDPDL6*::GUS and Pro*AtGDPDL7*::GUS were mainly expressed in mature pollen sacs and stigma; the *AtGDPDL6* was localized to the plasma membrane or the cell wall.

Keywords: *Arabidopsis thaliana*; GDPD-Like; expression pattern; subcellular localization