

## 6 种鲮科(Teraponidae)经济鱼类的 染色体组型研究\*

舒 琥<sup>1</sup> 黄萃莹<sup>1</sup> 刘 丽<sup>3</sup> 侯丽萍<sup>1</sup> 张海发<sup>2</sup> 赵会宏<sup>3</sup>

(1. 广州大学生命科学学院 广州 510006; 2. 广东省大亚湾水产试验中心 惠州 516081;  
3. 华南农业大学动物科学学院 广州 510642)

**提要** 采用胸腔注射植物血球凝集素(phytohemagglutinin, PHA)及秋水仙素溶液, 取活体头肾组织低渗、固定和空气干燥, 分析比较了鲮(*Terapon theraps*)、细鳞鲮(*Terapon jarbua*)、尖吻鲮(*Rhynchopelates oxyrhynchus*)、叉牙鲮(*Helotes sexlineatus*)、列牙鲮(*Pelates quadrilineatus*)和高体革鲮(*Scortum barcoo*)的核型。结果表明, 6 种鱼中期染色体均为二倍体, 除尖吻鲮外均未发现异型性染色体、随体和次缢痕。其核型如下: 鲮的核型为  $2n=48=48t$ , 臂数:  $NF=48$ ; 细鳞鲮的核型为  $2n=48=48t$ ,  $NF=48$ ; 叉牙鲮  $2n=48=48t$ ,  $NF=48$ ; 列牙鲮的核型为  $2n=48=48t$ ,  $NF=48$ ; 高体革鲮  $2n=48=2m+2sm+44t$ ,  $NF=52$ ; 尖吻鲮  $2n=48=4m+2st+42t$ ,  $NF=52$ 。鲮科这 6 种鱼染色体均属于典型的高位类群。同时, 将鲮科 6 种鱼与前人已完成的鲮科其它鱼类的核型进行比较, 发现尖吻鲮的核型出现异型性染色体, 并对尖吻鲮出现罕见的异型性染色体进行分析讨论。除高体革鲮外, 其余 5 种核型为国内首次报道。

**关键词** 鲮科; 染色体; 核型; 异型性染色体  
中图分类号 Q959.483

鲮科鱼类属热带沿岸性鱼类, 广泛分布于我国沿海, 广盐性, 具有较好的经济价值和潜在开发前景。该科鱼可发声, 故有“鸡鱼”、“唱歌婆”的俗称, 全世界共 16 属约 48 种, 除约 10 余种为世界性种外, 大都属澳大利亚及新几内亚之淡水种(Nelson, 2006), 我国现已记载有 5 属 9 种, 其中的 2 属 2 种分别是 1998 年由澳大利亚引进的淡水黑鲷(*Hephaestus fuliginosus*)和 2001 年引进的高体革鲮(*Scortum barcoo*)(Paxton *et al.*, 1989; 张涛等, 2008; 潘德博等, 2009; 孟庆磊等, 2010)。作者在广东大亚湾附近海域发现 3 属 5 种, 常见的有细鳞鲮(*Terapon jarbua*)、鲮(*Terapon theraps*)和列牙鲮(*Pelates quadrilineatus*), 偶尔能见到尖吻鲮(*Rhynchopelates oxyrhynchus*)和叉牙鲮(*Helotes sexlineatus*)。成庆泰等(1987)将鲮、细鳞鲮和尖吻鲮归属鲈形目(Perciformes)、鲮科

(Teraponidae)、鲮属(*Terapon*), 将列牙鲮归为列牙鲮属(*Pelates*), 将叉牙鲮(又称三峯鲮)归为叉牙鲮属(*Helotes*), Nelson(2006)将尖吻鲮单独列为尖吻鲮属(*Rhynchopelates*)。澳洲宝石鲈, 原名高体革鲮(*Scortum barcoo*), 属鲮科、革鲮属(*Scortum*), 原产于澳大利亚。这些鱼类具有外形美观、肉质鲜美、适应性强、营养丰富等优点, 具有较好的开发前景。

迄今为止, 有关鲮科鱼类的报道较少, 有分类演化、繁殖养殖、细胞遗传等方面的研究, 同时, 鲮科鱼类的分类地位尚存争议(张涛等, 2008; 潘德博等, 2009; 周佳怡等, 2010; Jamandre *et al.*, 2012)。本文首次报道了广东近海 5 种鲮科鱼类的染色体组型, 并对鲮科鱼类的核型进行分析比较, 以期探讨鲮科鱼类种属间的亲缘关系和进化地位, 为鱼类细胞遗传学积累基础资料, 同时为鱼类育种提供理论依据, 推动

\* 国家公益性行业(农业)重大专项, 201303048 号; 广东省科技专项资金社会主义新农村建设项目, 2012A020602063 号; 广东省科技兴海重点项目, 粤财农 2011587 号。舒琥, 教授, E-mail: shuhu001@126.com

收稿日期: 2013-07-13, 收修改稿日期: 2013-08-29

海水鱼类优良品种的选育和海水养殖业的发展。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

实验用的细鳞鲷、鲷、尖吻鲷、列牙鲷和叉牙鲷各 15 尾, 购于惠州大亚湾澳头码头, 鱼体质量为 20—50g。实验前, 所有鱼均暂养在广东大亚湾水产试验中心待用。高体革鲷取自广州南沙一帆水产良种场, 鱼体质量为 50—80g。

### 1.2 方法

**1.2.1 染色体制备** 采用舒琥等(2010)改良的 PHA 一次注射法, 实验鱼胸腔注射植物血球凝集素 (PHA), 剂量按照每尾鱼体质量的 10—12  $\mu$ g/g 一次注射, 22h 后注射秋水仙素, 剂量为每尾鱼体质量的 2.5  $\mu$ g/g, 3h 后断尾失血 20—30min。取出头肾组织, 制备肾细胞悬液, 然后加 0.075mol/L KCl 低渗液低渗

处理, 加卡诺氏固定液(甲醇 : 冰醋酸 = 3 : 1 体积比, 现用现配)固定, 空气干燥制片, Giemsa 液(pH=6.8, 磷酸缓冲液配制)染色。

**1.2.2 染色体计数及分析** OLYMPUS(BX51)显微镜下拍照, 选取 100 个来自不同个体的中期分裂相计数, 同时选出 10 个左右数目齐、分散好、图像清、正中期的分裂相放大、测量、计算, 按 Levan 等(1964)的标准对染色体进行配对、排列组型, 并分析其特征。

## 2 结果

### 2.1 鲷科 6 种鱼染色体数目统计

在显微镜下对 100 个图像清晰、染色体分散良好的中期分裂相细胞进行计数, 取其 2n 数出现最多为众数。得出鲷科 6 种鱼的染色体众数均为 48, 出现的频率分别占全部计数细胞的 78%、79%、84%、74%、74% 和 80%。结果见表 1。

表 1 6 种鲷科鱼的染色体数目及核型结果

Tab.1 The karyotype and the number of chromosomes for 6 fish species of Teraponidae

实验鱼	染色体数(2n)	观察细胞总数	核型公式	NF	众数出现频率(%)
鲷( <i>Terapon theraps</i> )	48	100	48t	48	78
细鳞鲷( <i>Terapon jarbua</i> )	48	100	48t	48	79
尖吻鲷( <i>Rhynchoplates oxyrhynchus</i> )	48	100	4m+2st+42t	48	84
列牙鲷( <i>Pelates quadrilineatus</i> )	48	100	48t	48	74
叉牙鲷( <i>Helotes sexlineatus</i> )	48	100	48t	52	74
高体革鲷( <i>Scortum barcoo</i> )	48	100	2m+2sm+44t	52	80

### 2.2 6 种鲷科鱼核型分析及相对长度

根据 Levan 等(1964)的分类标准, 对这 6 种鱼的细胞中期染色体进行测量及分析。得出鲷的核型为 2n=48, 48t, NF=48, 染色体数为 48; 细鳞鲷的核型为 2n=48, 48t, NF=48, 染色体数为 48; 列牙鲷的核型为 2n=48, 48t, NF=48, 染色体数为 48; 叉牙鲷的核型为 2n=48, 48t, NF=48, 染色体数为 48; 高体革鲷的核型为 2n=48, 2m+2sm+44t, NF=52, 染色体数为 48; 尖吻鲷的核型为 2n=48, 4m+2st+44t, NF=52, 染色体数为 48, 除尖吻鲷外均未发现异型性染色体、随体染色体和次缢痕(图 1)。核型见表 1, 6 种鱼的染色体相对长度和臂比见表 2。

## 3 讨论

本文实验用鱼除高体革鲷外均为野生的海水鱼类, 购自广东惠州大亚湾区澳头码头, 在大亚湾水产试验中心进行人工驯化和养殖, 由于这些野生鱼在

捕捞和运输过程中受到刺激和伤害, 应急能力较差, 容易死亡, 作者采用本实验室改良的 PHA 一次注射法(舒琥等, 2010), 既缩短了试验处理时间, 又获得较好的染色体中期相。

鲷科鱼类属于鲈形目, 在我国分布的海水鲷科鱼类有 3 个属(成庆泰等, 1987), 也有学者将其分为 4 个属(周佳怡等, 2010); 而淡水生活的鲷科鱼类只有从澳洲引进的高体革鲷和淡水黑鲷。本次实验得到的高体革鲷的核型为 2n=2m+2sm+44t, 与张涛等(2008)的结果 2n=4m+44t 及潘德博等(2009)的结果 2n=2m+2sm+2st+42t 稍有不同。分析造成这种差异的原因, 可能与鱼类的核型及演化情况复杂有关, 也可能与实验者的取样时间地点、操作方法或实验室条件的差异有关。但已知的鲷科鱼类的染色体数 2n 均为 48, 这说明染色体的数目与系统分类是符合的。

根据已有结果的鲷科鱼类的核型比较(表 3)可知, 鲷科鱼类的染色体具有以下特点: (1) 该科鱼类核型

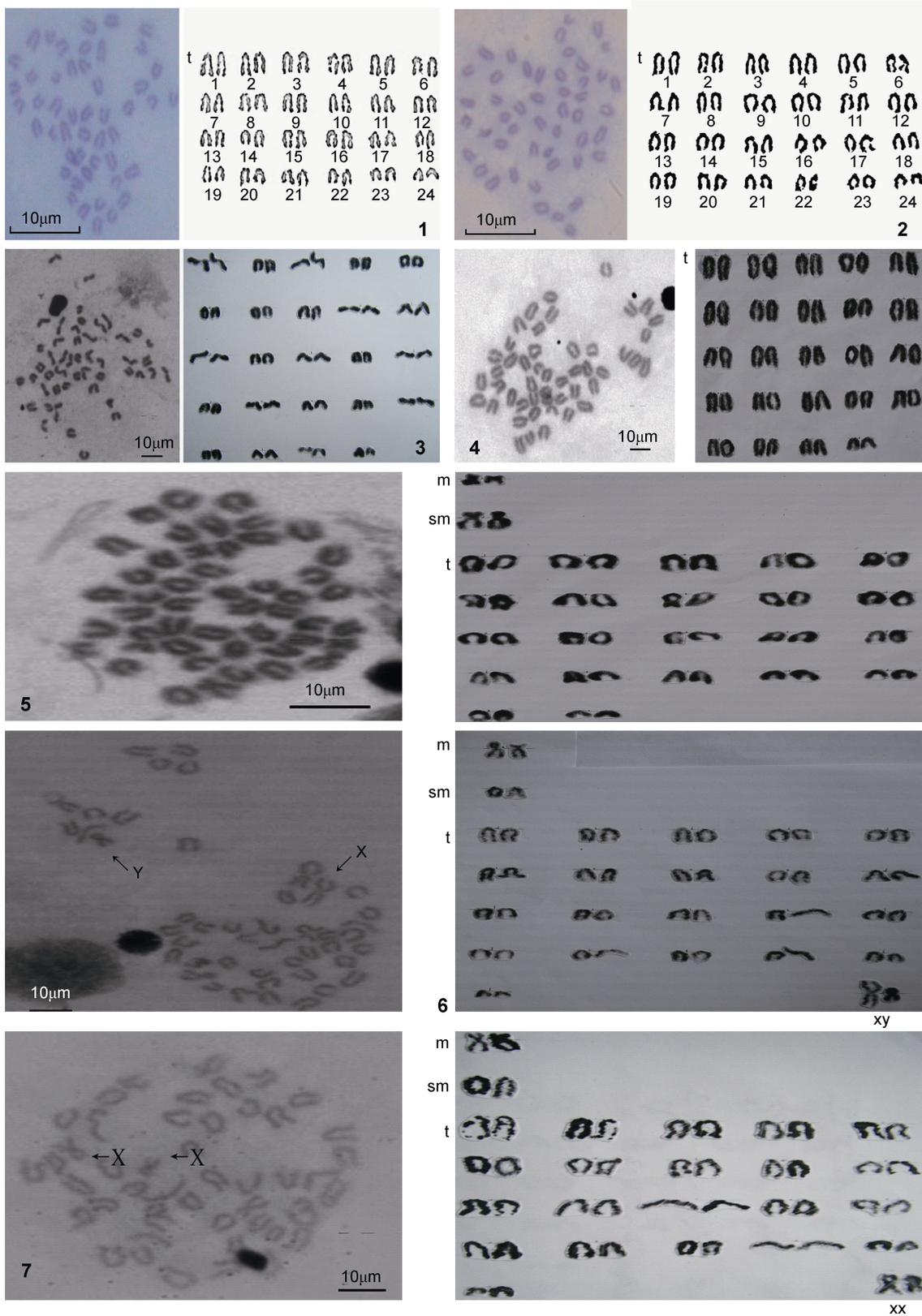


图 1 6 种鲷科鱼的核型结果

Fig.1 The karyotypes of 6 fish species of Teraponidae

1. 鲷; 2. 细鳞鲷; 3. 列牙鲷; 4. 叉牙鲷; 5. 高体革鲷; 6. 尖吻鲷 ; 7. 尖吻鲷

表 2 6 种鲷科鱼的染色体相对长度、臂比及类型  
Tab.2 The relative length, arm ratio, and type for 6 fish species of Teraponidae

编号	鲷			细鳞鲷			列牙鲷			叉牙鲷		
	相对长度 (%)	臂比	臂比类型									
1	5.36 ± 0.12		t	5.51 ± 0.23		t	5.35 ± 0.16		t	5.25 ± 0.15		t
2	5.13 ± 0.01		t	5.28 ± 0.15		t	5.00 ± 0.21		t	4.81 ± 0.13		t
3	5.01 ± 0.04		t	5.09 ± 0.08		t	4.98 ± 0.06		t	4.71 ± 0.08		t
4	4.79 ± 0.02		t	4.85 ± 0.22		t	4.96 ± 0.04		t	4.71 ± 0.01		t
5	4.74 ± 0.01		t	4.79 ± 0.03		t	4.76 ± 0.13		t	4.71 ± 0.07		t
6	4.71 ± 0.00		t	4.64 ± 0.14		t	4.59 ± 0.18		t	4.59 ± 0.05		t
7	4.65 ± 0.10		t	4.52 ± 0.05		t	4.47 ± 0.24		t	4.51 ± 0.02		t
8	4.58 ± 0.02		t	4.39 ± 0.11		t	4.36 ± 0.06		t	4.50 ± 0.03		t
9	4.54 ± 0.01		t	4.36 ± 0.13		t	4.30 ± 0.16		t	4.46 ± 0.01		t
10	4.43 ± 0.08		t	4.33 ± 0.19		t	4.26 ± 0.18		t	4.40 ± 0.02		t
11	4.30 ± 0.05		t	4.30 ± 0.14		t	4.17 ± 0.12		t	4.36 ± 0.01		t
12	4.20 ± 0.02		t	4.23 ± 0.06		t	4.16 ± 0.09		t	4.30 ± 0.06		t
13	4.12 ± 0.05		t	4.20 ± 0.08		t	4.15 ± 0.14		t	4.21 ± 0.03		t
14	4.01 ± 0.04		t	4.09 ± 0.03		t	4.13 ± 0.11		t	4.13 ± 0.01		t
15	3.98 ± 0.01		t	4.06 ± 0.16		t	4.12 ± 0.24		t	4.08 ± 0.03		t
16	3.92 ± 0.02		t	3.97 ± 0.14		t	4.03 ± 0.07		t	4.02 ± 0.02		t
17	3.85 ± 0.02		t	3.93 ± 0.05		t	3.99 ± 0.03		t	3.97 ± 0.04		t
18	3.80 ± 0.03		t	3.82 ± 0.10		t	3.92 ± 0.15		t	3.93 ± 0.01		t
19	3.69 ± 0.09		t	3.69 ± 0.07		t	3.86 ± 0.12		t	3.85 ± 0.10		t
20	3.57 ± 0.05		t	3.57 ± 0.03		t	3.59 ± 0.16		t	3.74 ± 0.04		t
21	3.47 ± 0.03		t	3.39 ± 0.16		t	3.45 ± 0.08		t	3.63 ± 0.04		t
22	3.35 ± 0.04		t	3.31 ± 0.13		t	3.35 ± 0.21		t	3.52 ± 0.01		t
23	3.01 ± 0.02		t	3.03 ± 0.07		t	3.17 ± 0.19		t	3.26 ± 0.03		t
24	2.76 ± 0.03		t	2.66 ± 0.09		t	2.89 ± 0.14		t	2.69 ± 0.07		t

编号	高体革鲷			尖吻鲷			尖吻鲷		
	相对长度 (%)	臂比	臂比类型	相对长度 (%)	臂比	臂比类型	相对长度 (%)	臂比	臂比类型
1	2.92 ± 0.40	1.0 ± 0.28	m	2.55 ± 0.72	1.42 ± 0.21	m	1.29 ± 2.51	1.13 ± 0.03	m
2	4.76 ± 0.56	1.9 ± 0.07	sm	2.84 ± 4.30	1.07 ± 0.03	m	1.33 ± 0.21	1.70 ± 0.14	m
3	4.94 ± 0.07		t	1.64 ± 0.13	6.78 ± 0.03	st	1.18 ± 0.45	6.20 ± 4.02	st
4	4.83 ± 0.15		t	4.07 ± 0.25		t	2.82 ± 0.33		t
5	4.69 ± 0.01		t	3.84 ± 0.16		t	2.63 ± 0.89		t
6	4.59 ± 0.08		t	3.79 ± 0.04		t	2.55 ± 0.01		t
7	4.54 ± 0.02		t	3.76 ± 0.06		t	2.43 ± 0.64		t
8	4.45 ± 0.03		t	3.70 ± 0.25		t	2.30 ± 0.42		t
9	4.36 ± 0.09		t	3.63 ± 0.08		t	2.23 ± 0.05		t
10	4.29 ± 0.10		t	3.54 ± 0.13		t	2.19 ± 0.13		t
11	4.21 ± 0.15		t	3.41 ± 0.02		t	2.16 ± 0.01		t
12	4.11 ± 0.05		t	3.37 ± 0.10		t	2.12 ± 0.11		t
13	4.01 ± 0.01		t	3.26 ± 0.06		t	2.04 ± 0.07		t
14	3.97 ± 0.02		t	3.24 ± 0.04		t	2.00 ± 0.33		t
15	3.80 ± 0.04		t	3.21 ± 0.01		t	1.93 ± 0.15		t

续表 2

编号	高体革鲷			尖吻鲷			尖吻鲷		
	相对长度 (%)	臂比	臂比类型	相对长度 (%)	臂比	臂比类型	相对长度 (%)	臂比	臂比类型
16	3.73 ± 0.03		t	3.18 ± 0.12		t	1.94 ± 0.05		t
17	3.69 ± 0.04		t	3.13 ± 0.09		t	1.93 ± 0.02		t
18	3.61 ± 0.12		t	3.08 ± 0.01		t	1.86 ± 0.58		t
19	3.45 ± 0.06		t	2.99 ± 0.02		t	1.79 ± 0.19		t
20	3.37 ± 0.08		t	2.90 ± 0		t	1.73 ± 0.04		t
21	3.11 ± 0.01		t	2.89 ± 0		t	1.68 ± 0.04		t
22	2.70 ± 0.72		t	2.79 ± 0.11		t	1.67 ± 0.01		t
23	2.70 ± 0.06		t	2.52 ± 0.22		t	1.40 ± 0.28		t
24	2.76 ± 0.50		t	1.68 ± 0.12		t	0.99 ± 1.17		t

表 3 鲷科鱼类染色体组型比较

Tab.3 Comparison of the chromosome karyotype among Teraponidae

种属	种名	2n	核型公式	NF	文献
叉牙鲷属 <i>Helotes</i>	叉牙鲷 <i>Helotes sexlineatus</i>	48	48t	48	本文
尖吻鲷属 <i>Rhynchopelates</i>	尖吻鲷 <i>Rhynchopelates oxyrhynchus</i>	48	4m+2st+42t	52	本文
鲷属 <i>Terapon</i>	鲷 <i>Terapon theraps</i>	48	48t	48	本文
	细鳞鲷 <i>Terapon jarbua</i>	48	48t	48	本文
列牙鲷属 <i>Pelates</i>	列牙鲷 <i>Pelates quadrilineatus</i>	48	48t	48	本文
革鲷属 <i>Scortum</i>	高体革鲷 <i>Scortum barcoo</i>	48	2m+2sm+2st+42t	52	潘德博等, 2009
	高体革鲷 <i>Scortum barcoo</i>	48	2m+2sm+44t	52	本文
	高体革鲷 <i>Scortum barcoo</i>	48	4m++44t	52	张涛等, 2008
弱棘鲷属 <i>Hephaestus</i>	厚唇弱棘鲷 <i>Hephaestus fuliginosus</i>	48	4m+44t	52	孟庆磊等, 2010

符合鲈形目的核型特征, 染色体数目的分布呈收敛状态, 类别不多; 其中 m 和 sm 染色体很少或缺失, st、t 染色体成分明显增多, 染色体总臂数趋向减少。(2) 其二倍体染色体数相同,  $2n=48$ , 且核型呈现进化的趋势。小岛吉雄(1991)认为, 在特定的演化类群中二倍体数目为 48, 且全部由端部或亚端部着丝粒染色体组成的核型是原始核型。所以,  $2n=48t$  为鲈形目最为原始的核型, 本研究中叉牙鲷、鲷、细鳞鲷和列牙鲷均为原始核型, 尖吻鲷、高体革鲷和淡水黑鲷属于较为特化的类型。其原因可能是 2 对 t 染色体经过臂间倒位, 仅改变染色体形态和染色体臂数, 而不改变染色体数目, 进而由原始的 t 染色体演化出 st、sm、m 染色体。(3) 海水种类尖吻鲷的核型与淡水种类高体革鲷及淡水黑鲷更为相似, 与同为海水种的细鳞鲷、鲷有差异。这从细胞学角度支持了 Nelson(2006)、周佳怡等(2010)文中将尖吻鲷从鲷属独立出来归入到尖吻鲷属的观点。

本文中的尖吻鲷核型出现了异型性染色体, 这在海水鱼类中极为罕见。小岛吉雄(1991)在 1634 种已

作过染色体研究的鱼类中统计出涉及性染色体的鱼类不过 60 余种, 大多数鱼类没有发现异型性染色体, 迄今为止, 鲷科鱼类只在尖吻鲷的核型中发现(本文)。鱼类是低等的脊椎动物, 鱼类性别染色体决定类型很多, 主要有 XX/XY 型、XX/XO 型、ZZ/ZW 型、ZW1W2/ZZ 型、复性染色体决定型( $X_1X_1X_2X_2/X_1X_1Y$ 型和  $X_1X_1X_2X_2/X_1X_1X_2$ 型)等(杨东等, 2006)。在国内进行过核型研究的海水鱼类中, 只有星康吉鳗 (*Congermy riaster*)(王金星等, 1993)、斑头鱼 (*Agrammus agrammus*)(郑家声等, 1997)、半滑舌鳎 (*Cynoglossus semilaevis*)(周丽青等, 2005)、条石鲷 (*Oplegnathus fasciatus*)(徐冬冬等, 2012)发现具有异型性染色体。它们性别决定类型分别属 ZZ/ZW 型、XX/XY 型、ZZ/ZW 型和复性染色体决定型。在本文中尖吻鲷的雌雄核型为  $4m+2st+42t$ , 推测其性别决定应为 XX/XY 型。

## 参 考 文 献

王金星, 赵小凡, 范春雷, 1993. 星康吉鳗染色体组型研究.

- 四川动物, 12(2): 14—15
- 成庆泰, 郑葆珊主编, 1987. 中国鱼类系统检索. 北京: 科学出版社, 341—342
- 杨 东, 余来宁, 2006. 鱼类性别与性别鉴定. 水生生物学报, 30(2): 221—226
- 张 涛, 程宝林, 张贤刚等, 2008. 澳洲宝石鲈染色体核型分析. 淡水渔业, 38(2): 76—78
- 周丽青, 杨爱国, 柳学周等, 2005. 半滑舌鳎染色体核型分析. 水产学报, 29(3): 417—419
- 周佳怡, 章 群, 唐优良等, 2010. 中国近海鲷科鱼类系统发育初探. 海洋渔业, 32(4): 351—355
- 郑家声, 王梅林, 朱丽岩等, 1997. 斑头鱼 *Agrammus agrammus* (Temminck et Schlegel) 和 铠平鲷 *Sebastes hubbsi* (Matsubara) 核型研究. 青岛海洋大学学报, 27(3): 333—338
- 孟庆磊, 安 丽, 王成武等, 2010. 淡水黑鲷染色体核型分析. 淡水渔业, 40(3): 76—79
- 徐冬冬, 尤 锋, 楼 宝等, 2012. 条石鲷雌雄核型及 C-带的比较分析. 水生生物学报, 36(3): 552—557
- 舒 琥, 蔡晓阅, 刘锋等, 2010. 鲷形目 3 种鱼的染色体组型分析. 动物学杂志, 6(2): 23—25
- 潘德博, 骆豫江, 朱新平等, 2009. 高体革鲷的形态特征及核型分析. 大连水产学院学报, 24(2): 185—188
- 小岛吉雄, 1991. 鱼类细胞遗传学. 林义浩译. 广州: 广东科技出版社, 46—63
- Jamandre B W, Real K, Hughes J, 2012. Characterisation of polymorphic microsatellite loci in *Hephaestus fuliginosus* and cross-amplification in closely related *Hephaestus tulliensis*. Conservation Genet Resour, 4(2): 213—216
- Levan A, Fredge K, Sandberg A A, 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. Hereditas, 52(2): 201—220
- Nelson J S, 2006. Fishes of the World. 4<sup>th</sup> ed. New York: Wiley Press, 383—384
- Paxton J R, Hoese D F, Alled G R *et al*, 1989. Zoological catalogue of Australia. Australia Government Publishing Service: Canberra, 665

## KARYOTYPES OF SIX TERAPONIDAE FISH SPECIES

SHU Hu<sup>1</sup>, HUANG Cui-Ying<sup>1</sup>, LIU Li<sup>3</sup>, HOU Li-Ping<sup>1</sup>,  
ZHANG Hai-Fa<sup>2</sup>, ZHAO Hui-Hong<sup>3</sup>

(1. School of Life Science, Guangzhou University, Guangzhou, 510006; 2. Guangdong Daya Bay Fisheries Development Center, Huizhou, 516081; 3. Animal Science College, South China Agricultural University, Guangzhou, 510642)

**Abstract** The karyotypes of 6 species of Teraponidae fishes were analyzed. The PHA and colchicine were injected *in vivo*, and kidney cells were collected and treated in lower osmotic pressure and air-drying technique. The result show that six species had diploid chromosome style, and satellite chromosome; the secondary constrictions and sex chromosome were not found except for *Rhynchopelates oxyrhynchus*. The karyotypes were formulated as:  $2n=48=48t$ ,  $NF=48$  for *Terapon theraps*, *Helotes sexlineatus*, and *Pelates quadrilineatus*;  $2n=48=4m+44t$ ,  $NF=52$  for *Scortum barcoo*, and  $2n=48=4m+2st+42t$ ,  $NF=52$  for *R. oxyrhynchus*. Abnormal sex chromosomes appeared in the karyotypes of *R. oxyrhynchus*. The karyotypes of the six Teraponids are typical of high position in phylogeny. By comparing the karyotypes of other species in Order Teraponidae, we find that karyotype of *R. oxyrhynchus* is very different from those of *T. jarbua* and *P. quadrilineatus*, which should be studied in the future. Except for *S. barcoo*, the karyotypes of the other 5 species were reported for the first time in China.

**Key words** Teraponidae; chromosome; karyotype; abnormal sex chromosomes